

2018年に根室海峡で急増したニシン (*Clupea pallasii*) を構成する3集団

堀井貴司¹, 清水洋平², 川崎琢真², 山口浩志³

¹北海道立総合研究機構釧路水産試験場, ²北海道立総合研究機構栽培水産試験場,

³北海道立総合研究機構中央水産試験場

Three populations of the Pacific herring *Clupea pallasii* in Nemuro Strait in 2018.

TAKASHI HORII¹, YOHEI SHIMIZU², TAKUMA KAWASAKI² and HIROSHI YAMAGUCHI³

¹ Kushiro Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, *Kushiro Hokkaido 085-0024*,

² Mariculture Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, *Muroran Hokkaido 051-0013*,

³ Central Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, *Yoichi Hokkaido, 046-8555, Japan*

The catch of Pacific herring suddenly increased on the coast north of the Notsuke Peninsula in the Nemuro Strait in 2018, although it had been low since 1959. In this study, we attempted to determine the population of Pacific herring caught on the coast of Betsukai, Shibetsu, and Rausu, by sequencing a 410 base pair segment of the mitochondrial DNA control region, number of vertebrae, and maturity stage of the ovary. It was thought that the Pacific herring caught off Betsukai, Shibetsu, and Rausu coasts belonged to the East Hokkaido Lagoon population, the Ishikari Bay population, and the Hokkaido-Sakhalin populations, respectively. However, the Pacific herring caught off Shibetsu was suggested to be independent as the subpopulation, which was different from the Pacific herring caught in Ishikari Bay, although the Pacific herring caught off Shibetsu belonged to the Ishikari Bay population, similar to the Pacific herring caught in Ishikari Bay.

キーワード: *Clupea pallasii*, 石狩湾系集団, 道東湖沼性集団, ニシン, 根室海峡, 北海道サハリン系集団

根室海峡におけるニシンの漁獲量は、1985～1997年に145～735トンへと増加したが、その後減少して、1998～2010年には38～180トンで推移した。しかし、2011年以降再び増加して2014年に1,156トンとなり、2015～2017年には708～802トンで推移し、2018年に急増して3,081トン、2019～2021年にはさらに増加して3,142～5,353トンとなった (Fig.1)。

1985～2017年の漁場の中心は別海町と根室市にまたがる風蓮湖と根室湾にあって (Fig.2), その漁獲量は根室海峡全体の79～100%を占めていた (Fig.1)。一方、標津町と羅臼町沿岸におけるニシンの漁獲量は、1985年に30トンが漁獲されたが、1986～2013年には0～6トンで推移し、2014～2017年に11～116トンへと漸増したものの、それでも根室海峡全体の4～14%を占めるに過ぎなかった。しかし、2018年に標津町と羅臼町の漁獲量の合計が1,911トンに急増して別海町と根室市を合わせた漁獲量1,170

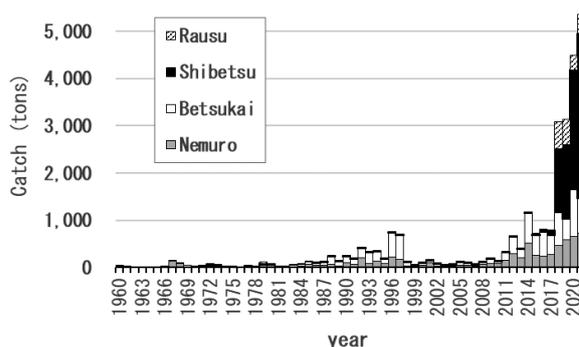


Fig.1 Annual catch of Pacific herring from each town in Nemuro Subprefecture.

トンを超えた。さらに、2019～2021年には、別海町と根室市の漁獲量が1,021～1,650トンであったのに対し、標津町と羅臼町の漁獲量は2,121～3,896トンへと増加した。これによって2018～2021年の根室海峡の漁獲量は、全国の

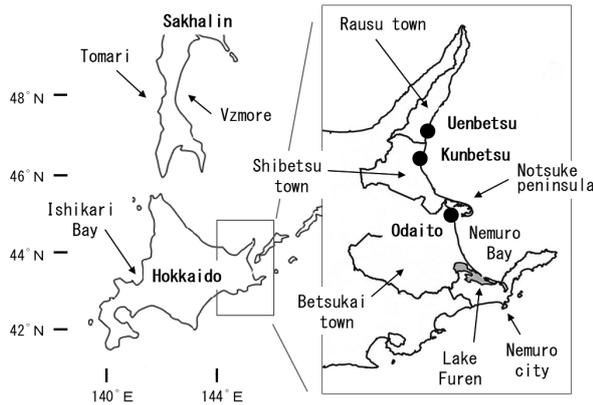


Fig. 2 Sampling point in Nemuro Strait.

ニシン漁獲量の21~38%を占めるに至った。

本海域には、風蓮湖に産卵場を有する風蓮湖系群の存在が報告されており（小林, 1995）、1985~2017年の漁獲量の変動は、風蓮湖系群によるものであるとされている（小林, 1995, 堀井, 2020a）。しかし、2017年までは少なかった標津町と羅臼町の漁獲量が2018年に急増し、2019~2021年にさらに増加したことは、風蓮湖系群の資源増大のみならず、別系統のニシンの増大をも予想させた。根室振興局管内では2000年以降、漁業協同組合が中心となって風蓮湖系群を親魚とした人工種苗が毎年放流されている。そのため、増加したニシンが風蓮湖系群であるのか、あるいは、他の系統のニシンであるのかは、放流効果の検証や今後の栽培漁業の方針を定めるにあたって極めて重要である。また、資源管理を行うためにも漁獲されるニシンの系統を明らかにする必要がある。

根室海峡には風蓮湖系群の他に、目梨ニシンあるいは羅臼ニシンと呼ばれた地域性ニシン（石田, 1952）、北海道サハリン系群（石田, 1952, プロバートフ・ダルダ, 1957）、テルペニア系群（小林, 1982）の分布、繁殖、来遊が報告されている。また、ニシンの系統についてはこれまで、形態的生態的特性に基づいて数多くの系群の存在が報告され（藤田・小久保, 1927, 入江, 1980, 菅野, 1982, 小林, 1993など）、アイソザイムやDNA, 耳石微量元素を用いた研究が行われてきた（小林, 1993, Sugaya

et al, 2008, 山根, 2011, 清水ら, 2018など）。そこで本研究では、遺伝情報を用いた研究の中で最も詳細に北海道周辺海域を網羅し、かつ、サハリンで採集した標本を解析に用いた清水ら（2018）の方法と、公開されているミトコンドリアDNA（以下、mtDNAとする）のデータを利用して、2018年に根室海峡で漁獲されたニシンの集団を判定し、これまでに報告されてきた系群の形態的生態的特徴を加えた検討を行った。

試料及び方法

漁獲量には漁業生産高報告を用いた。また、2018年に標津漁業協同組合で漁獲状況等に関する聞き取り調査を行い、標津、羅臼漁業協同組合から2018年の日別漁獲量情報を得た。解析に供した標本は、2018年3月17日に別海町尾岱沼（Bets-18）、4月7日に標津町薫別（Shib-18）、5月19日に羅臼町植別（Raus-18）において、小定置網あるいは底建網によって漁獲された（Table 1, Fig. 2）。これらの標本について、北海道立水産試験場の測定マニュアル（山口, 2013）に準じて尾叉長、体重、内臓除去重量、生殖腺重量を測定し、雌の成熟度は目視観察により以下のとおり判定した。年齢査定には鱗を用いた。

recovering spent：生殖腺は未発達でリボン状、卵粒は認められない。

pre-mature：卵は成熟期に入り半透明になるが、水子状態ではない。

mature：放卵中、卵粒がバラバラとなって腹部を軽く押すと卵が流出する、解凍個体の場合、卵粒同士が固着していわゆる「数の子」となっている。

spent：放卵後。

なお、未成熟（immature）および発達中（developing）の個体は観察されなかったため、本稿ではこれらの成熟区分を設定しなかった。

生殖腺重量指数（GSI）は次式により求めた。

$$GSI = GW / EW \times 100$$

GW：生殖腺重量（g）、EW：内臓除去重量（g）

測定した標本の一部について脊椎骨数計数のために軟

Table 1 Sampling location, sampling day, and number of sampled individuals of Pacific herring

Sample code	Location	Gear	Date	n1	n2	n3
Bets-18	Betsukai Town - Odaito	small set net	2018/3/17	156	48	36
Shib-18	Shibetsu Town - Kunbetsu	bottom trap net	2018/4/7	73	60	45
Raus-18	Rausu Town - Uenbetsu	small set net	2018/5/19	284	160	38

n1: Number of samples measured

n2: Number of samples whose number of vertebrae were counted among the measured samples

n3: Number of samples whose mitochondrial DNA were sequenced

エックス線撮影を行い、さらに、軟エックス線撮影に供した標本の一部についてDNAを抽出した (Table 1)。DNAの抽出およびmtDNA調節領域410塩基の塩基配列の解析は清水ら (2018) と同様の方法で行い、新たに検出されたハプロタイプの塩基配列を日本DNAデータベース (DDBJ) に登録した (LC716427, LC716428, LC716459, LC716462 - LC716467, LC716469)。清水ら (2018) と同様の方法によって、清水ら (2018) の90標本に本研究の3標本を加えた計93標本間のペアワイズ F_{ST} 値を算出し、近接接合樹を作成した。

3標本 (Bets-18, Shib-18, Raus-18) 間の年級群組成および脊椎骨数組成の差を検討するために多試料の χ^2 検定を行った。有意差が認められた場合には2標本間それぞれについて独立2試料の χ^2 検定を行い、ボンフェローニ補正をかけた。年級群間の尾又長の平均値の差を検討するために t 検定を行い、3標本間の平均脊椎骨数の差を検討するためにボンフェローニの多重比較検定を行った。有意水準は0.05 (ボンフェローニ補正0.0167) とした。

なお、本研究における「集団」とは、清水ら (2018) がmtDNAによって示した7集団を指す。一方、「系群」とは資源変動の単位であり、遺伝的に他の生物集団と区別できる集団を指し、遺伝的に区別できなくとも、産卵期、産卵場、分布、回遊、成長、成熟、生残など、独自の生

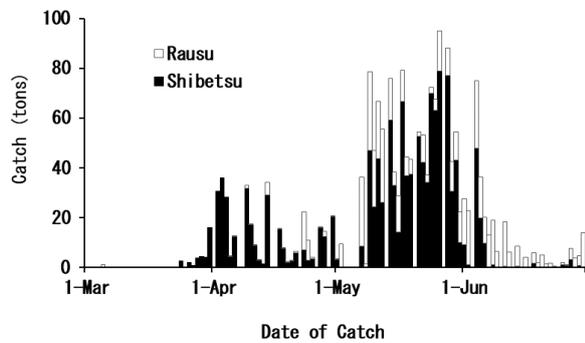


Fig. 3 Daily catch of Pacific herring at Shibetsu and Rausu fishery cooperatives from May to June in 2018.

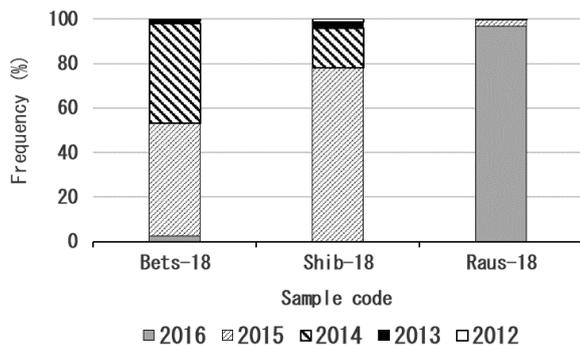


Fig. 4 Year class structure in each sample.

物的特徴を有する場合が多く (“わが国周辺の水産資源の評価 “水産庁・国立研究開発法人水産研究・教育機構 (Web) : (<https://abchan.fra.go.jp/about/yougo/>) (2023.6.19)), それぞれの系群は独自の数量変動を示す (田中, 1985)。したがって、清水ら (2018) によって同じ集団に属すると判定された標本であっても、生物学的特徴が異なる、あるいは、独自の数量変動を示す場合には、異なる系群と判定した。

結果

聞き取り調査と日別漁獲量 標津漁業協同組合で「いったん漁が途切れた後に獲れるようになったニシンは魚体が小さく、ニシンが変わったと漁業者は言っていた」との証言を得た。標津、羅臼漁業協同組合の日別漁獲量は、4月下旬に減少した後、再び増加した (Fig. 3)。

年級群組成 Bets-18とShib-18は共に2014年級群と2015年級群で全体の96%を、Raus-18は2016年級群が97%を占めていた (Fig. 4)。標本の96%以上を占めていた2014~2016年級群の組成は、3標本間で有意差が認められた

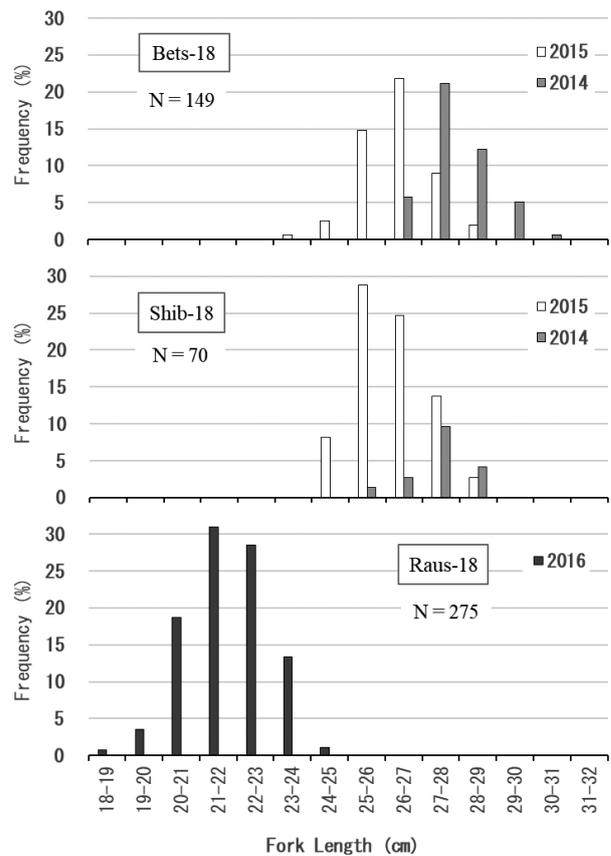


Fig. 5 Fork length frequency distributions of the year classes that accounted for more than 90% of the number in each sample.

($\chi^2 = 295.42$, $df = 4$, $p = 0.000$)。Raus-18の年級群組成は他の2標本とは明らかに異なっていた。また, Bets-18は2014年級群:45%, 2015年級群:51%であったのに対してShib-18は2014年級群:18%, 2015年級群:78%であり, 有意差が認められた ($\chi^2 = 17.53$, $df = 1$, $p = 0.000$)。尾叉長組成 2014年級群の平均尾叉長は, Bets-18が27.9 cm (範囲:26.1~30.2 cm), Shib-18が27.4 cm (範囲:25.3~28.9 cm) であり (Fig.5), 2標本間に有意差は認めら

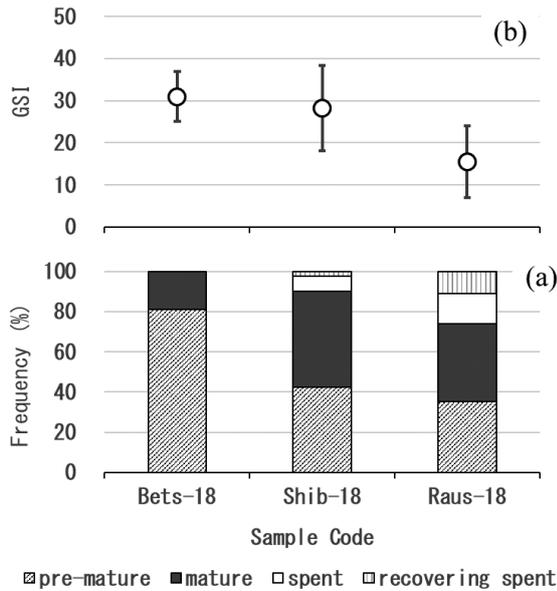


Fig.6 Maturity composition (a) and gonadosomatic index (GSI) (b) of female in each sample. Vertical bars in (b) indicate standard deviation.

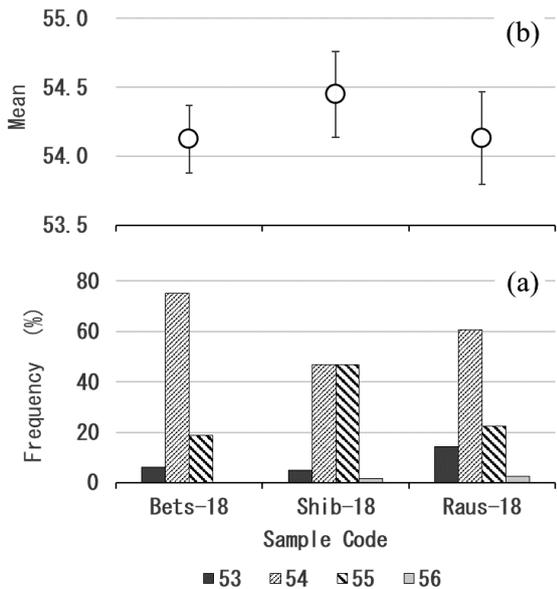


Fig.7 Frequency distribution (a) and mean (b) of vertebral numbers in each sample. Vertical bars in (b) indicate standard deviation.

れなかった ($t = 1.98$, $df = 81$, $p = 0.051$)。2015年級群の平均尾叉長は, Bets-18が26.2 cm (範囲:23.7~28.9 cm), Shib-18が26.2 cm (範囲:24.1~28.7 cm) であり, 2標本間に有意差は認められなかった ($t = 0.34$, $df = 134$, $p = 0.736$)。また, Raus-18の2016年級群の平均尾叉長は21.8 cm (範囲:18.9~24.5 cm) であった。

卵巣の成熟状態 卵巣の成熟段階は, Bets-18ではpre-matureが81%, matureが19%を占め, Shib-18ではrecovering spentが3%, pre-matureが43%, matureが48%, spentが8%を, Raus-18ではrecovering spentが11%, pre-matureが35%, matureが39%, spentが15%を占めていた (Fig.6a)。GSIの平均値は, Bets-18が31, Shib-18が28, Raus-18が16であった (Fig.6b)。これらのことから, Bets-18は産卵期直前, Shib-18は産卵期初期, Raus-18は産卵中の状態にあると判断された。

脊椎骨数の特徴 Bets-18の脊椎骨数は, 54個が最も多く, 全体の75%を占め, 次いで55個が19%であった (Fig.7a)。Shib-18は, 54個と55個がそれぞれ47%を占めていた。Raus-18は, 54個が61%, 55個が23%を占め, 53個は14%であった。脊椎骨数組成は3標本間で有意差が認められた ($\chi^2 = 20.41$, $df = 6$, $p = 0.002$)。2標本間では, Bets-18とShib-18 ($\chi^2 = 10.32$, $df = 2$, $p = 0.006$), Shib-18

Table 2 Number of each haplotype in each sample and haplotype diversity of each sample

Bets-18		Shib-18		Raus-18	
Haplotype	number	Haplotype	number	Haplotype	number
HKD_CP-001	3	HKD_CP-001	5	HKD_CP-001	3
HKD_CP-006	1	HKD_CP-002	1	HKD_CP-008	2
HKD_CP-010	3	HKD_CP-008	2	HKD_CP-010	6
HKD_CP-030	5	HKD_CP-010	7	HKD_CP-015	1
HKD_CP-033	2	HKD_CP-018	1	HKD_CP-016	4
HKD_CP-037	1	HKD_CP-020	1	HKD_CP-018	1
HKD_CP-043	4	HKD_CP-030	6	HKD_CP-030	7
HKD_CP-069	7	HKD_CP-032	1	HKD_CP-032	1
HKD_CP-070	2	HKD_CP-043	6	HKD_CP-039	1
HKD_CP-102	1	HKD_CP-050	1	HKD_CP-056	1
HKD_CP-181	1	HKD_CP-062	1	HKD_CP-071	1
HKD_CP-191	1	HKD_CP-069	1	HKD_CP-124	1
HKD_CP-378	1	HKD_CP-071	2	HKD_CP-181	1
HKD_CP-426	1	HKD_CP-077	2	HKD_CP-238	1
HKD_CP-433	1	HKD_CP-104	1	HKD_CP-272	1
HKD_CP-482	1	HKD_CP-163	1	HKD_CP-517	1
HKD_CP-483	1	HKD_CP-308	1	HKD_CP-518	1
		HKD_CP-464	1	HKD_CP-519	1
		HKD_CP-514	1	HKD_CP-520	1
		HKD_CP-519	2	HKD_CP-521	1
		HKD_CP-524	1	HKD_CP-522	1

Haplotype diversity

0.9286 ± 0.0231 0.9343 ± 0.0182 0.9346 ± 0.0233

"HKD_CP-001 - 464" are Haplotype number that were reported by Shimizu *et al.* (2018)
 "HKD_CP-482 - 524" are Haplotype number that were found out in three population of this study

考 察

Bets-18は、系統樹では道東湖沼性集団に位置した。脊椎骨数の特徴と卵巣の成熟状態から推定された産卵期は、風蓮湖系群の特徴（脊椎骨数：平均53.8～54.1，範囲52～56，モード54，産卵期：3月中旬～4月下旬，小林，1995）に一致した。清水ら（2018）は4月に風蓮湖で採集した標本を道東湖沼性集団に属するとしたが、この標本の特徴（平均53.92，範囲53～55，モード54，産卵中）は風蓮湖系群の特徴（小林，1995）と一致していたことから、風蓮湖系群であると考えられていた（堀井，未発表）。また、風蓮湖系群を親魚として作られ風蓮湖で放流された人工種苗が野付湾で再捕されたとの報告がある（山本，2000）。これらの知見から、風蓮湖系群は道東湖沼性集団に属するとみなされ、別海町尾岱沼で採集されたBets-18は道東湖沼性集団に属する風蓮湖系群であると推定された。

Shib-18は、系統樹では石狩湾系集団に位置した。脊椎骨数の特徴は石狩湾系群の特徴（平均54.6，範囲52～57，モード55，小林，1993）に類似した。卵巣の成熟状態から、産卵期は石狩湾（2～3月，小林，1993）よりも遅く、留萌から稚内にかけての産卵期（3月上旬～4月下旬，高柳・石田，2002）にあたりと推定された。

石狩湾系群の漁獲量は1997年以降に増加し、近年では1～2千トンで変動していると報告され（山口，2019a），漁獲の中心となった石狩湾で千トンを超えた2008年以降、留萌沿岸では2～81トン，稚内沿岸では0～1トンで推移していた（山口，2019b）。しかし、標津町における漁獲量はそれらと同様の変動を示しておらず、石狩湾を中心に漁獲されている石狩湾系群と標津町で漁獲されて石狩湾系集団と判定されたニシンとが現在、直接繋がっているとは考え難い。Shib-18は、遺伝的には石狩湾系群と同じ石狩湾系集団と判定されたものの、石狩湾系群とは異なる資源単位に属していると推定される。

石狩湾系群と同様の脊椎骨数の特徴を有するニシンはShib-18の他に、1919年5月の羅臼（平均54.52，範囲52～56，モード55，藤田・小久保，1927），2006年4月の標津（平均54.45，範囲53～56，モード55，堀井，未発表），2020年4月の標津（平均54.46，範囲53～56，モード55，堀井，未発表）でも採集されている。このことは、石狩湾系集団と判定された標本（Shib-18）が、偶発的に採集されたものではない可能性を示している。根室海峡北部海域には地域性ニシンの存在が示唆されていたが（石田，1952），情報は断片的である。石狩湾系集団に属する地域性ニシンが、石狩湾系群とは独立した系群として根室海峡に存在していることを確認するためには、継続的な生物学的調査が必要である。

Raus-18は、系統樹では北海道サハリン系集団に位置した。Raus-18の脊椎骨数は北海道サハリン系群（平均54.1～54.3，範囲52～56，モード54，小林，1995）と同様の特徴を有し、卵巣の成熟状態から推定された産卵期は、北海道西岸の産卵期（3月下旬～5月上旬，小林，1995）よりも遅く、国後島の産卵期（4月中下旬～5月中旬，プロバートフ・ダルダ，1957）の後縁に当たると考えられた。また、全体の97%を占めていた2歳（2016年級群）全てが成熟していたRaus-18は、北海道サハリン系群の成熟年齢（まれに3歳，多くは4歳，小林，1995）より若齢で成熟に達していたと考えられた。しかし、1950年代に北海道サハリン系群であると推察された2歳成熟群がサハリン南西岸に出現しており（近藤，1965），2歳で成熟していたことは、Raus-18が北海道サハリン系群であることを否定するものではないと考えられる。

1887～1905年の根室湾（別海町・根室市沿岸）では6千～4万トン，1887～1958年の標津町・羅臼町沿岸では数百～数千トンの漁獲量があり（堀井，2020b），そのほとんどは北海道サハリン系群であると考えられていた（石田，1952，菅野，1983）。2018年の標津，羅臼漁業協同組合の日別漁獲量は4月下旬に減少した後に再び増加しており、聞き取り調査では「漁が途切れた時期を境にニシンが変わった」との証言を得た。Shib-18を採集した標津町薫別とRaus-18を採集した羅臼町植別は直線距離にして約8 kmに過ぎない。両所で同じニシンを漁獲していたと仮定し、4月上中旬までは石狩湾系集団（Shib-18），4月下旬以降は北海道サハリン系集団（Raus-18）が漁獲されていたとすれば、2018年3～6月にこれら2漁協で漁獲されたニシン1,872トンのうち、4月20日以前に漁獲された274トンは石狩湾系集団，4月21日以降に漁獲された1,598トンは北海道サハリン系集団であったと推計される。この北海道サハリン系集団の漁獲量推計値は、標津町・羅臼町沿岸の1940～1950年代の漁獲量に近い水準である。2019年以降も北海道サハリン系集団に属する可能性があるニシンの漁獲量は増加しており（堀井，未発表），過去の状況を鑑みれば、標津町・羅臼町沿岸における北海道サハリン系集団の漁獲増は今後も続く可能性があり、それに伴って漁場が拡大して根室湾に達する可能性もある。

本研究によって、2018年の根室海峡には道東湖沼性集団，石狩湾系集団，北海道サハリン系集団が分布していたことが明らかになった。根室振興局管内ではこれまで、漁業協同組合が主体となって、風蓮湖系群の栽培漁業や産卵場である風蓮湖での漁業規制，漁網に付着した卵の保護，産卵量調査などが実施されてきた（堀井，2009）。しかし、北海道サハリン系集団と石狩湾系集団の動向次第では、風蓮湖系群だけではなく、それら2集団を考慮し

た取り組みが必要となる。

風蓮湖系群を親魚として生産される人工種苗は毎年100～300万尾、放流効果を示す回収率（放流数に対する再捕数の割合）は5～10%と報告されており（堀井, 2020a）、生産技術と放流技術は確立されている。標津町で採集された石狩湾系集団に属するとされたニシンが根室海峡固有の地域性ニシンであることが明らかになり、人工種苗生産と放流に係る生物学的情報が得られた場合には、風蓮湖系群同様、栽培漁業の対象になり得ると考えられる。

本研究によって、北海道サハリン系集団の漁場が根室湾にまで拡大する可能性が示された。また、2013年5月18日に風蓮湖で採集された成熟したニシンが北海道サハリン系集団であると判定されている（清水ら, 2018）。これらのことから、北海道サハリン系集団の資源が増大したときには風蓮湖および風蓮湖周辺海域への来遊量の増加が予想される。そして、北海道サハリン系群の国後島における産卵期は4月中下旬～5月中旬（プロバートフ・ダルダ, 1957）と報告されており、風蓮湖系群の産卵期（3月中旬～4月下旬, 小林, 1995）と重なる時期がある。北海道サハリン系群は高塩分域で産卵し、回遊範囲が広い海洋性広域型ニシン、風蓮湖系群は汽水域で産卵し、回遊範囲が狭い湖沼性地域型ニシンに分類されていることから（小林, 1993）、北海道サハリン系集団と風蓮湖系群との間には、天然環境では生殖隔離が働いていた可能性がある。このため、それらを区別せずに人工種苗生産に用いる採卵用親魚として使用した場合は、人為的な遺伝的攪乱によって生殖や回遊などの生態に変化を引き起こす恐れがある。現在、風蓮湖系群の人工種苗生産に用いる親魚の採集は、3月最終週から4月初週に風蓮湖内で行われており、北海道サハリン系集団が混じる可能性は極めて低いと考えられる。しかし、過去には4月中下旬に採卵が行われた年もあり、北海道サハリン系集団が増大した時期に4月中旬以降採卵する際には、事前に集団判定を行う等、細心の注意が必要となる。

これまでの漁業モニタリングは、風蓮湖系群を対象として風蓮湖と根室湾で行われてきたが、これからは対象海域を野付半島以北に広げ、3集団それぞれを判別しながら漁獲実態を把握することが望ましい。本研究では、清水ら（2018）の方法によって集団判定を行い、脊椎骨数などの情報によって系群推定を試みた。しかし、遺伝子情報による判定は高価で専門的な解析技術を要するため、モニタリングとして地域で長く続けるための方法としては現実的ではない。現時点では、石狩湾系集団を他の2集団と判別するためには脊椎骨数の特徴を比較すること、北海道サハリン系集団と風蓮湖系群を判別するためには

卵巣の成熟状態を考慮しつつ、産卵来遊時期を比較することが実用的な方法である。

謝 辞

本論文をまとめるにあたり助言を賜った小林時正博士、情報提供や標本採集等にご尽力いただいた風蓮湖産にしん資源増大対策連絡協議会、根室管内種苗生産運営委員会、羅臼漁業協同組合、標津漁業協同組合、野付漁業協同組合の関係各位に深謝いたします。

引用文献

- 藤田経信, 小久保清治. 鯧の研究. 水産研究彙報 1927; 1(1).
- 堀井貴司. 風蓮湖ニシン, 資源増大への挑戦. 豊かな海 2009; 19: 24-28.
- 堀井貴司. ニシン風蓮湖系群. 令和元年度道総研釧路水産試験場事業報告書, 北海道立釧路水産試験場, 北海道. 2020a; 41-43.
- 堀井貴司. 根室海峡におけるニシン漁場の変遷～明治期から現在に至る～. 北水試だより 2020b; 100: 13-16.
- 入江隆彦. 北海道・樺太周辺水域のニシンの系統群について. 北海道区水産研究所研究報告 1980; 45: 1-14.
- 石田昭夫. ニシン漁業とその生物学的考察. 漁業科学叢書第4号, 水産庁調査研究部, 東京. 1952; 57pp.
- 菅野泰次. オホーツク海北海道近海におけるニシン *Clupea pallasii* の系群構造. 日本水産学会誌 1982; 48(6): 755-762.
- 菅野泰次. 日本周辺海域に分布するニシンの系統群とその生態. 栽培漁業技術開発研究1983; 12(2): 59-69.
- 小林時正. 風蓮湖のニシンについて. 昭和56年度根室海域総合開発事業調査報告書（北海道区水産研究所担当分）, 北海道区水産研究所, 北海道. 1982; 89-92.
- 小林時正. 太平洋ニシンの集団遺伝学的特性と種内分化に関する研究. 遠洋水産研究所研究報告 1993; 30: 1-77.
- 小林時正. 風蓮湖系群. 日本の希少な野生水生生物に関する基礎資料2, 日本水産資源保護協会, 東京. 1995; 192-194.
- 近藤平八. 近年の北海道・カラフト周辺のニシン (*Clupea pallasii* C. et V.) の状態について. 北海道水産試験場報告 1965; 3: 1-18.
- ア・エヌ・プロバートフ, エム・ア・ダルダ. 国後島産卵ニシンの生物学的特性. ソ連北洋漁業関係文献集

- 第13集 (中場穂訳), 北洋資源研究協議会, 東京, 1957; 62-74.
- 清水洋平, 高橋洋, 高柳志朗, 堀井貴司, 山口幹人, 田中伸幸, 田園大樹, 瀧谷明朗, 川崎琢真, 高島信一, 藤岡崇, 三宅博哉. 北海道周辺沿岸海域において産卵するニシン (*Clupea pallasii*) のmtDNA情報を用いた集団構造の検討. 北海道水産試験場研究報告 2018; 94: 1-40.
- Sugaya T, Sato M, Yokoyama E, Nemoto Y, Fujita T, Okouchi H, Hamasaki K, Kitada S. Population genetic structure and variability of Pacific herring *Clupea pallasii* in the stocking area along the Pacific coast of northern Japan. *Fisheries Science* 2008; 74(3):579-588.
- 高柳志朗, 石田良太郎. 石狩湾系ニシンの繁殖特性. 北海道水産試験場研究報告 2002; 62; 79-89.
- 田中昌一. 資源動態考察の基礎単位. 水産資源学総論, 恒星社厚生閣, 東京, 1985; 24-25.
- 山口浩志. 石狩湾系ニシンの漁況予測調査. 平成30年度道総研中央水産試験場事業報告書, 北海道立総合研究機構水産研究本部, 北海道. 2019a; 74-76.
- 山口浩志. ニシン. 平成30年度道総研中央水産試験場事業報告書, 北海道立総合研究機構水産研究本部, 北海道. 2019b; 25-26.
- 山口幹人. ニシン. 北水試魚介類測定・海洋観測マニュアル (改訂版), 北海道立中央水産試験場, 北海道. 2013.
- 山本和久. 厚岸事業場におけるニシンの技術開発結果(昭和56年~平成6年). 協会研究資料No.76, 社団法人日本栽培漁業協会, 東京. 2000; 1-42.
- 山根広大. 日本沿岸域におけるニシンの個体群構造に関する研究. 博士論文, 東京大学, 東京. 2011.