

資源低水準期の北海道日本海におけるスケトウダラの成長と成熟 (資料)

星野 昇^{*1}, 本間隆之², 美坂 正²

¹北海道立総合研究機構,

²北海道立総合研究機構釧路水産試験場

Growth and maturity of walleye pollock in the Sea of Japan off Hokkaido in the lower level period of stock size (Note)

NOBORU HOSHINO^{*1}, TAKAYUKI HONMA² and TADASHI MISAKA²

¹ Hokkaido Research Organization, Sapporo, Hokkaido, 060-0819,

² Hokkaido Research Organization, Kushiro Fisheries Research Institute, Kushiro, Hokkaido, 085-0027, Japan

キーワード：耳石，スケトウダラ，成熟，日本海，年齢と成長

日本海におけるスケトウダラ (*Gadus chalcogrammus*) は、朝鮮半島東岸から山口県沖を南限として北海道、間宮海峡 (タートル海峡) にかけて分布する (志田, 2003)。日本海北部では、異なる海域で採集された標本群間に形態形質の差異が認められることから (岩田, 1971; Iwata and Hamai, 1972), 複数の地域集団が存在すると考えられている (辻, 1972; Iwata, 1975)。一方で、標識放流調査の結果や成魚の回遊傾向から大陸側沿岸域と北海道に往来のある可能性が指摘されており (前田ら, 1988; 前田ら, 1989), また、日本海の中で遺伝的に分化した集団構造も確認されていないため (水野ら, 2000; Canino et al., 2005), 当海域のスケトウダラは総体として日本海北部に分布する一つの資源として捉えられている。

このうち北海道周辺においては、石狩湾から檜山振興局の沖合に12月頃から翌年2月頃にかけて産卵場が形成される (三宅ら, 2008)。産卵された卵と孵化仔魚は、海流により北方に移送され一部はオホーツク海に至る (夏目・佐々木, 1995; 板谷ら, 2009)。未成魚は主に武蔵堆周辺や陸棚斜面域に分布し (佐々木・夏目, 1990), 成熟後は産卵海域と沖合の索餌海域とを往来する生活周期となる。当海域では産卵来遊群を主対象に沖合底びき網漁業や刺し網漁業が営まれており、その漁獲量は1990年代前半には10万トンを超えていたが1990年代に著しく減少した。漁獲減は資源量の著しい減少によるものであり、2000年代以降の漁獲物は2006年に発生した卓越年級群が大半

を占めた。2010年代は2012, 2015, 2016年に比較的資源量の多い年級群が発生し、2010年代後半から2020年にかけての漁獲物はこれらの年級群で構成されるようになった (堀本ら, 2020: [http://www.fishexp.hro.or.jp/exp/central/kanri/SigenHyoka/Kokai/\(2021年3月31日\)](http://www.fishexp.hro.or.jp/exp/central/kanri/SigenHyoka/Kokai/(2021年3月31日)))。1997年以降は漁獲可能量制による資源管理が行われ、資源の回復目標が定められている (水産庁: <https://www.jfa.maff.go.jp/j/suisin/index.html>) (2021年3月31日)。

資源管理では、資源量や産卵親魚量の推移を評価するために対象資源の年齢と成長・成熟との関係を把握することが必要である。北海道日本海のスケトウダラの年齢と成長との関係については1990年代前半の報告があるが (Kooka, 2012), 資源水準が大きく低下した2000年代以降、主漁場である積丹半島周辺以北の特徴は明らかでない。そこで筆者らは、北海道日本海で秋季に行われたトロール調査で採集されたスケトウダラの測定データと耳石標本を用いて、本資源の資源評価に資する資料として、年齢と成長・成熟の関係、その経年変化に関する情報を把握した。

試料と方法

スケトウダラ試料の採集と処理 北海道立総合研究機構では、産卵場に向け10月下旬頃に陸棚周辺に集群するスケトウダラの生態 (前田ら, 1993) に着目し、毎年10月

中・下旬に、檜山振興局沖合から利尻・礼文島周辺に及ぶ海域において、計量魚群探知機と着底トロールを用いて成魚の分布量調査を実施している(三宅ら, 2001)。このうち、採集されたスケトウダラの耳石標本が保管されていた2006~2017年の、岩内湾から利尻・礼文島周辺の水深約100~500 mの海域で採集された標本データとその耳石を供試した。この海域でのトロール調査は2009年までは北海道立総合研究機構所属調査船北洋丸(237トン)とおやしお丸(178トン)の2隻で、2010年以降は北洋丸のみで実施された。トロール網のコッドエンド内張目合は13 mmで、一回の曳網時間はオッターの着底から離底まで30分を目安とし、約3 kntで曳網した。いずれの操業も日中に行われ、曳網回数は年あたり8~15回であった(表1)。なお、2012年は荒天のため調査ができず標本が得られなかった。

採集物は船上において、尾叉長100 mm前後(稚魚標本群)、約150~300 mm(小型標本群)、および300 mm以上(大型標本群)を目安に分け、それぞれに全重量を計量の後、5~10 kg程度を無作為に標本採集し凍結して持ち帰った。解凍後に性別、尾叉長(mm)、体重・内臓除去重量(g)、生殖腺重量(0.1 g)を計測し、標本の一部から耳石を摘出して乾燥状態もしくは樹脂包埋の状態を保管した。なお、0歳魚(稚魚標本群)については、調査船間で採集効率が大きく異なることが経験的に知られ、また、漁獲物の中で圧迫により潰れ標本にできない個体が多い

表1 トロール調査の概要とスケトウダラの標本数

年	標本数	年齢査定数	採集地点数	曳網水深(m)	調査船隻数
2006	1,621	200	13	127-432	2
2007	2,131	689	15	202-404	2
2008	1,209	301	9	212-263	2
2009	742	473	13	200-404	2
2010	1,838	1,217	14	169-389	1
2011	1,146	799	10	183-450	1
2012			未実施		
2013	1,870	722	12	200-483	1
2014	1,899	1,002	13	193-397	1
2015	1,184	1,077	10	206-441	1
2016	1,162	616	8	203-400	1
2017	1,348	862	12	150-423	1
計	16,150	7,958			

ことから本稿では分析の対象外とした。各年の採集標本数と、耳石が摘出され年齢査定に供した標本の内訳は表1のとおりである。

耳石の処理と年齢査定 スケトウダラの年齢査定は、かつて各国間で査定結果に違いがあったことから、1990年代にいくつかの方法の中から耳石切断面のプレイクバーン法が標準法となった(西村, 1993)。北海道日本海のスケトウダラ調査では、これに準じる方法として黒色テクノビット樹脂(Kulzer社)で耳石を包埋し耳石中心を横断するよう2分割した面を観察している。一方、西村(1993)は8歳以降では不透明帯の形成が不明瞭となり、プレイクバーン法での識別が困難になることを指摘している。黒色樹脂包埋の切断面観察でも同様に高齢部分の輪紋を確認しにくく、10歳以降では縁辺の輪紋の計数は困難であった。一方で、切断面から切り出した薄片には10歳以降も縁辺に輪紋が周期的に形成され計数が可能であったことから、本研究ではこれら輪紋が年齢であると仮定して薄片法を用いて年齢査定を行った。耳石薄片の作成は概ね高嶋ら(2013)に準じ、10個体分程度の耳石を一度に樹脂包埋し、これをスライドガラスに接着して0.2~0.3 mm程度に研磨した。観察には実体顕微鏡を用い、プレパラート表面の光の乱反射と乾燥を回避するため蒸留水を入れたシャーレに浸漬し黒色背景のもと落射光にて行った。年齢査定は日数を空けて二回り、二回の結果に違いのある場合はもう一回行って年齢を決定した。

トロール採集物の年齢・体長組成の推定 採集物の年齢・体長組成を調査年ごとに推定した。耳石が採取された標本の年齢は上記の方法で年齢査定し、耳石採取のないデータ群は同年の耳石を用いた年齢査定データからAge-length key (ALK)を作成し、体長組成をALKで年齢に分解した。小型標本群では耳石の採取がなくALKを作成できない年があり、その場合は、体長組成に0~3歳の4年級が含まれると仮定し、各年齢群の尾叉長期待値と標準偏差、および構成率を最尤法で推定した。標本抽出率から採集地点・年ごとの年齢体長組成を推定した。なお、12歳以上の標本数は著しく少なかったため、年齢組

表2 各満年齢時における成長曲線から推定された体長、およびアロメトリー式から推定された体重

	1歳	2歳	3歳	4歳	5歳	6歳	7歳	8歳	9歳	10歳	11歳	12歳以上
雌	尾叉長 (mm)	130	226	298	351	390	419	441	457	469	478	489
	体重 (g)	17	82	177	281	378	463	533	589	633	667	713
雄	尾叉長 (mm)	131	231	298	344	374	394	408	417	424	428	432
	体重 (g)	14	74	156	235	301	352	388	414	432	445	453
雌雄 こみ	尾叉長 (mm)	131	226	296	346	383	409	429	443	453	460	470
	体重 (g)	16	78	169	268	360	438	501	550	588	617	654

3歳以上の体重は産卵親魚の重量を示す

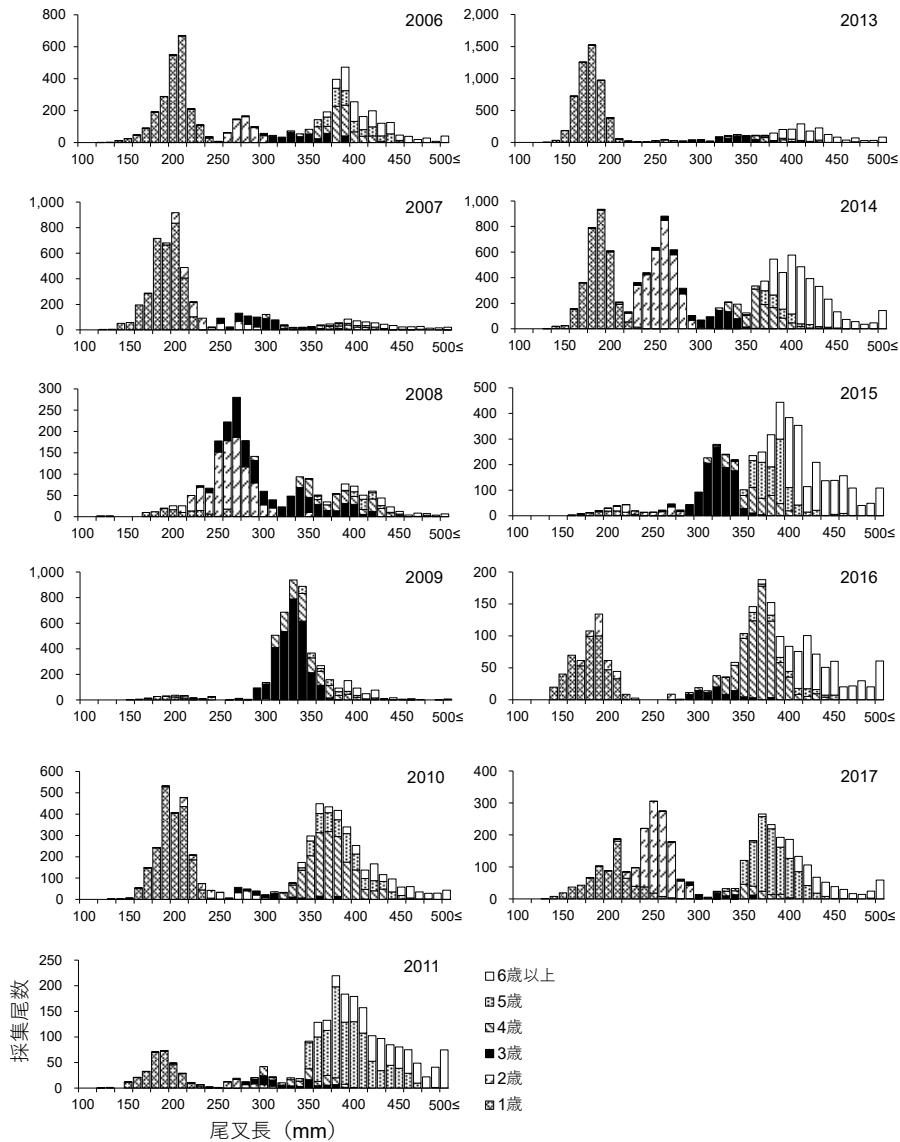


図1 トロール調査で採集されたスケトウダラの各年の年齢・体長組成

成と成長曲線の推定に際しては12歳以上を一つの年齢群にまとめた。

成長曲線と体重の推定 耳石を用いて年齢を決定した標本データに基づき、各年齢の尾叉長の年変動を調べた。また、成長曲線を、成長に雌雄差があること (Kooka, 2012) をふまえて雌雄別に推定した。成長曲線は各年・年齢の平均尾叉長に対し最小二乗法により Bertalanffy 式を推定した。年齢起算日を4月1日とし、10月の採集標本であることから各標本の年齢は満年齢に0.5を加算した値で推定した。

各満年齢時の体重を産卵親魚の重量として推定した。産卵場のある岩内湾沖合で延縄によって漁獲されたスケトウダラ成熟親魚のデータ1,183個体を用いて尾叉長 FL (mm) と体重 BW (g) のアロメトリー式を次式のとおりに推定した。

$$\text{雌} : BW = 2 \cdot 10^{-5} FL^{2.81} \quad (r^2 = 0.89)$$

$$\text{雄} : BW = 10^{-5} \cdot FL^{2.91} \quad (r^2 = 0.82)$$

$$\text{雌雄こみ} : BW = 10^{-5} \cdot FL^{2.93} \quad (r^2 = 0.88)$$

成長曲線から推定された各満年齢時の尾叉長値を上式に代入し、雌雄別、雌雄こみの体重を求めた。例えば、満5歳の体重は4歳期末の産卵期の産卵親魚体重を示す。なお、岩内湾沖の延縄漁獲物を用いたのは、産卵直前の親魚が対象となっていること、刺し網や底びき網に比べ圧迫による破損が少ないことを考慮した。

成熟割合の推定 耳石を用いて年齢を決定した標本データに基づき、各年齢の成熟割合と GSI (体重に占める生殖腺重量の割合) の経年変化を把握した。GSI が、雌では卵黄形成が始まる2.5以上を、雄では第一次精母細胞以上の成熟段階の精細胞が出現する1.0以上を、その年に産卵する個体とした (尹, 1981; 桜井, 1993)。尾叉長に対

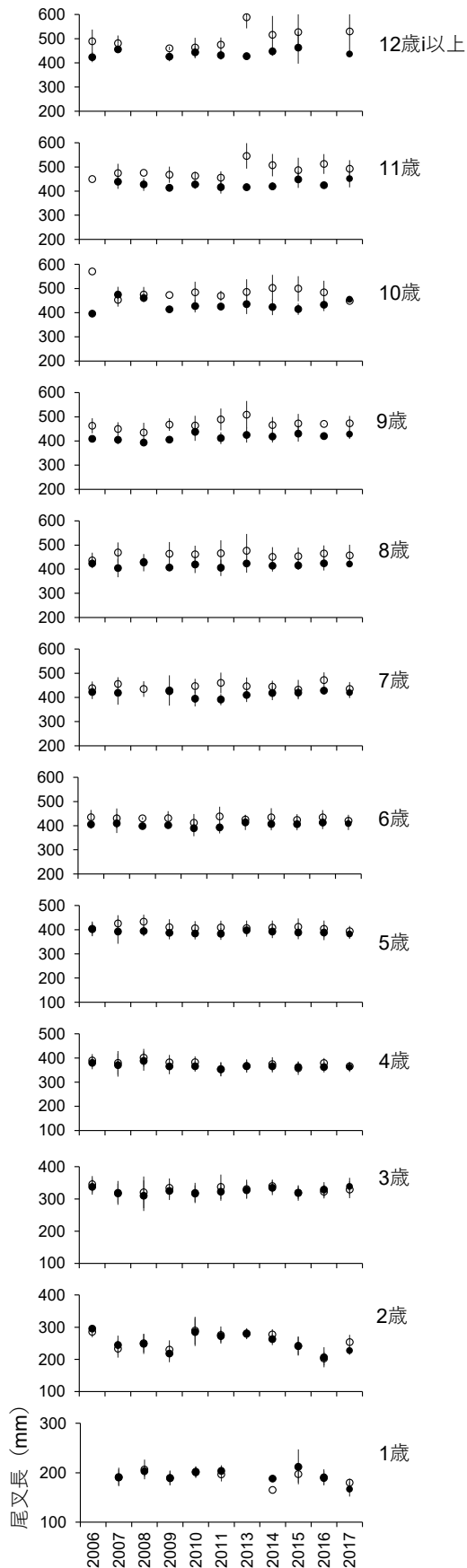


図2 各年齢における体長の経年変化（白丸が雌，黒丸が雄） 垂線は標準偏差を示す

する成熟割合の変化（成熟曲線）をロジスティック回帰分析により雌雄，年ごとに推定し，成熟割合50%に対する尾叉長推定値（50%成熟体長）の経年変化を把握した。なお，成熟の分析に際しては，ほとんどが成熟親魚である6歳以上をひとまとめにした。

成長・成熟と分布水深との関係 採集地点の深度を，トロールの曳網開始と終了時点の深度の平均値とした。期間を通して採集量が多いことにより，各年齢時の採集地点ごとの採集尾数の変化を追うことができる2006年級群と2012年級群について，水深と採集尾数との経年変化を把握した。また，耳石を用いて年齢査定を行った標本データについて，雌雄・年齢ごとに採集水深帯間で尾叉長を比較した。

結果

トロール採集物の年齢・体長組成 耳石を用いて年齢を決定した標本は大半が10歳以下であったが，各年で12歳以上の高齢個体が数個体出現した。最高齢は2014年10月16日に水深380 mの海域で採集された尾叉長430 mmの雌で，21歳と査定した。2006～2017年の体長・年齢組成は，100 mm台後半から200 mm台前半の1歳魚，200 mm台後半の2歳魚，300 mm台前半の3歳魚，そして300 mm台前半より大きな4歳以上で構成されていた（図1）。2006年級群が2007年に1歳で採集されると，以降，2011年まで成長しながら採集物の主体をなした。2013年以降も6歳以上の大半は2006年級群が占めていたが，2013年に2012年級群が1歳で採集されると，2014年以降の採集物には2012年級群が多くなり，2017年には300 mm以上の主体となった。さらに，2016，2017年には2015，2016年級群が多く採集され，2017年の両群の採集尾数は2012年級群を上回った。

体長の経年変化 1～3歳までの体長に雌雄差はなく（ $p > 0.05$ ），4歳以降では雌が雄より大きかった（ $p < 0.01$ ）（図2）。各年齢の雌雄それぞれの体長は同様の傾向で推移しており，2歳を除いて一方向的な経年変化は認められなかった。2歳の体長は2010年に前年から大きく増加して，それ以降は2016年まで低下傾向が認められたが，2017年には再び増加した。

成長曲線と体重の推定 すべての年級群をこみにした Bertalanffy成長曲線を次式のとおり推定した（表2，図3）。

$$\text{雌} : L_t = 502.9(1 - e^{-0.30t}) \quad (1)$$

$$\text{雄} : L_t = 436.2(1 - e^{-0.40(t-0.10)}) \quad (2)$$

$$\text{雌雄こみ} : L_t = 479.9(1 - e^{-0.32t}) \quad (3)$$

L_t は満年齢 t 歳時の尾叉長（mm）を示す。極限長は雌で502.9 mm，雄で436.2 mmと推定され，3～4歳頃まで雌雄

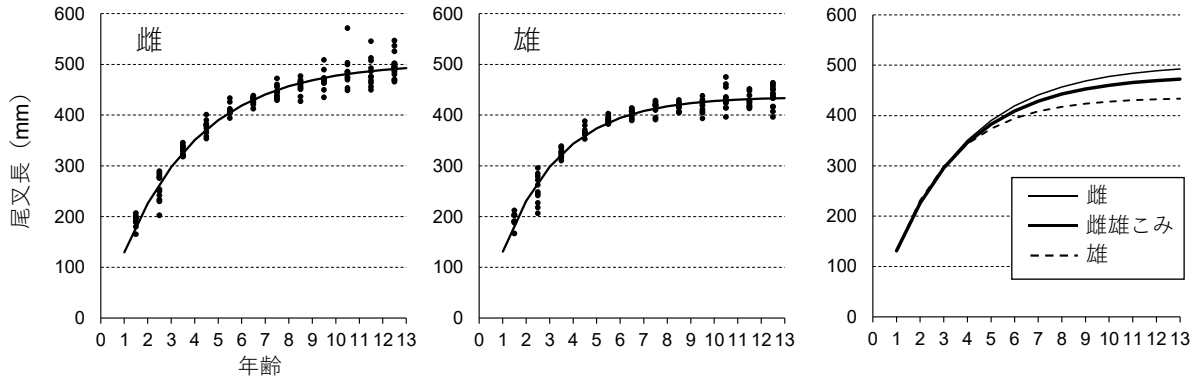


図3 2006～2017年の標本より推定されたスケトウダラのBertalanffy成長曲線

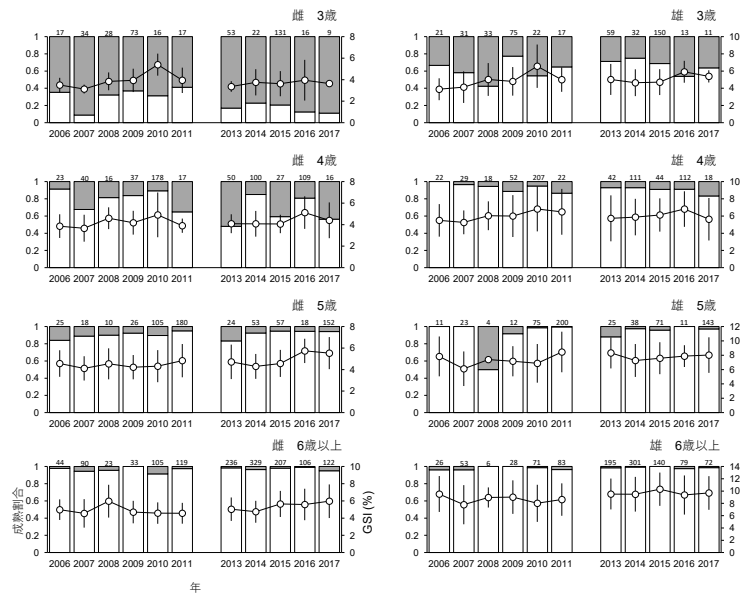


図4 雌雄・年齢ごとの成熟割合（白色棒グラフ：左軸）と生殖腺熟度指数（GSI）（折れ線グラフ：右軸）の経年変化 棒グラフ上の数値は標本数、折れ線グラフの垂線は標準偏差を示す 2012年は調査未実施

の曲線は重なるが、5歳以降に成長が鈍化する過程で雌は雄より鈍化の程度が小さく、加齢とともに雌雄差が拡大する曲線形状であった（図3）。満年齢時、雌雄こみの体重の推定値は5～6歳で300 g台、7～10歳で400 g台、11歳以上が500 g台と推定された（表2）。

成熟割合とGSIの経年変化 成熟割合は、1歳はすべて未熟、2歳は雌雄こみで平均6%であった。3歳は雌で平均25%（9～41%）、雄で平均63%（55～77%）、4歳は雌で平均73%（56～91%）、雄で平均92%（83～96%）であり、年変動が大きかった（図4）。2013年以降の3、4歳の雌の成熟割合は2011年以前と比べて低く推移した。5歳以上は雌雄とも95～99%と大半が成熟個体と推定された。成熟魚のGSIは、3、4歳で2010年にかけて緩やかに増加したが、2011年に減少すると以降は同程度の値で推移した（図4）。なお、雌雄こみの成熟割合は3歳で45%、4歳で83%であ

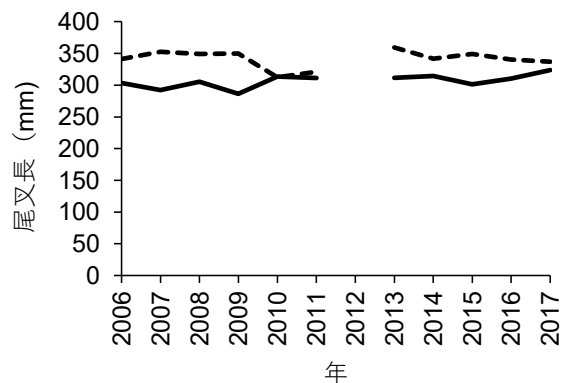


図5 50%成熟体長の経年変化（実線が雄、破線が雌）

った。50%成熟体長は、雌が平均343.0 mm、雄が304.9 mmであり、一方向的な経年変化は認められなかった（図5）。
成長・成熟と分布水深との関係 2006、2012年級群に付

いて、採集地点の深度に対する採集尾数をみると (図6)、2006年級群では1~3歳時には250 m前後の水深帯で多く採集され、加齢とともに採集が多い水深が深くなる傾向があった。2012年級群では、1~2歳時は250~350 m深での採集が多く、3歳以降は2006年級群と同様に400 m深にかけて採集が多くなる傾向があった。両群とも1~3歳時には同じ水深帯で著しく多く採集される地点と少ない地点があり、採集が数地点に集中する状況が認められた。

採集水深帯ごとの尾叉長平均値を比較すると、雌2歳と雄3歳の100 m帯を除き、雌雄いずれも2, 3歳では水深100~200 m帯より300 m以深で採集された標本の方が大きかった (図7)。反対に、オス4歳の100 m帯を除き、4歳以上では300 m以深の採集標本の方が小さく、その傾向は6歳以上でより顕著であった。

各年齢における水深帯と生殖腺重量との間には雌雄と

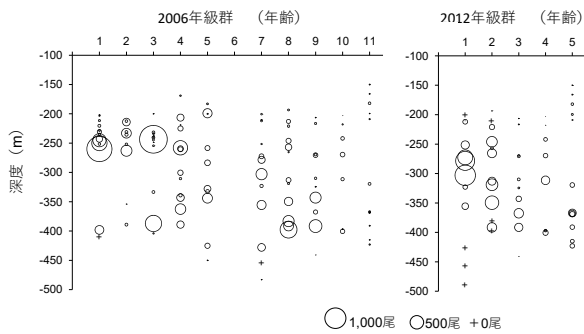


図6 2006, 2012年級群の各年齢時における採集地点の水深と採集尾数との関係 左図: 2006年級群 右図: 2012年級群

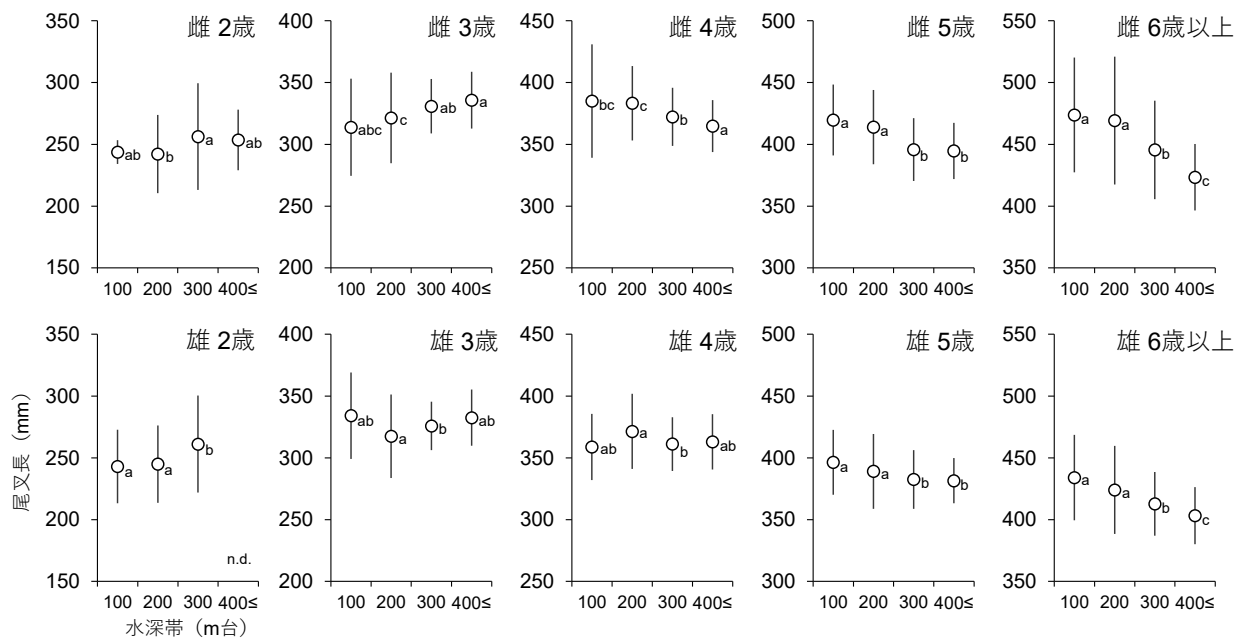


図7 雌雄・年齢別の採集水深帯ごとの尾叉長平均値 垂線は標準偏差を示す 異なるアルファベットはTukey-Kramer検定 (5%水準) により有意であることを示す

もに有意な相関はなかった ($p>0.05$)。

考察

北海道日本海のスケトウダラについて、資源水準が低下した2000年代以降の成長・成熟の特徴を、産卵期前に集群した親魚を対象としたトロール調査の標本データと耳石の薄片法による年齢分析により把握した。本資源では近年の年齢構成や成長・成熟に関して漁獲物情報を介さず直接推定された知見がなかったことから、本稿でとりまとめた情報は、今後の資源評価の高精度化や生態研究にとって意義がある。近年の当資源のように高齢の卓越年級群が資源を構成する状況においては、耳石縁辺の解像度が高い方法によって年齢を決定する必要がある。本稿では10本を超えても耳石縁辺の輪紋が計数可能であった薄片法によって年齢査定を行ったが、薄片法は耳石検体の透光性が高い分、偽輪など不規則に形成された輪紋も観察されやすくなるため、観察者の技量によっては年齢が過大評価される懸念がある。本稿ではこういった査定結果の客観性等の検討は十分に行えておらず、今後、複数の観察者による同一耳石の読輪結果や従来法による読輪結果との比較検討、読輪位置と年齢決定のマニュアル化など、客観性、汎用性を高める必要がある。本稿の結果の利用に関してはこの点に注意が必要である。

調査トロール採集物の年齢組成 (図1) は商業船漁獲物の標本に比べサンプリングバイアスが小さいことから、漁獲物組成やコホート解析による資源の年齢組成と対比

することで、これらの計算方法や結果の妥当性を検証し、より確度の高い推定につなげることに活用できる。一方、2006、2012年級群の1~3歳すなわち未成魚主体の年齢時には、一部の地点に集中して採集が多く、同じ水深帯でも曳網位置の違いで採集量が大きく異なった(図6)。このことから、若齢未成魚群は局所的に集群する傾向にあり、調査での採集尾数はトロールの操業位置や曳網回数に大きく左右されている可能性があることから、産卵親魚を対象とした本調査での若齢魚の採集尾数から、それらの年齢群の豊度を推察する上では注意が必要である。くわえて、同じ年齢の体長を採集水深帯で比べると、未成魚主体の2~3歳では水深の深い海域において体長が大きく、成魚主体の4歳以上では反対の傾向があった(図7)。北海道太平洋海域のスケトウダラでは高齢・大型になるほど分布水深が深くなる傾向があり、代謝効率や餌生物との関係性が指摘されている(志田, 2002)。日本海においても高齢魚は相対的に深い水深帯で採集されており(図6)、太平洋と同様の傾向がみられたが、同一年齢でも採集水深と採集物の尾叉長との間に関係がみられたことの要因は本稿で明らかにできなかった。産卵期前の成魚に関しては成熟の進行度に応じて深浅分布に変化が生じることがあるが(例えば、亀井ら, 1999)、各年齢の水深帯と生殖腺重量との間に相関はなかった。一方、本種は餌生物の鉛直方向の日周移動に伴い、夜間に表中層に浮上し日中は海底に沈降する(水上ら, 2019)。成魚と未成魚、あるいは体サイズにより日周鉛直移動の特性が異なるとすれば、海底への集群状況に時空間的なズレが生じて、トロールを実施した時間帯や水深帯に応じ年齢と体サイズとの関係に違いが生じるのかもしれない。今後、計量魚群探知機による魚群や餌生物の反応分析と、トロール採集物の年齢体長組成を比較検討するなどして理解が深まることに期待したい。

スケトウダラでは体長の小型化や大型化といった連続的な変化は認められなかったが(図2)、このトロール調査で採集されるニシン(*Clupea pallasii*) (星野, 2017)、ハタハタ(*Arctoscopus japonicus*) (星野, 2015)、ホッコクアカエビ(*Pandalus eous*) (Yamaguchi *et al.*, 2014)では2000年代以降に同一年齢の平均体長が低下する傾向が認められている。こういった北海道日本海の底魚資源の成長に影響する要因としては、温暖化に伴う海水温や溶存酸素量の変化、餌生物の種類や現存量の変化などが挙げられるが、同様の傾向がみられなかった低水準期のスケトウダラの成長にはこれらの要因は大きく影響していない可能性が考えられる。一方で、同所に分布するホッケ(*Pleurogrammus azonus*)では成長や成熟時サイズと年齢群豊度との間に負の相関が認められている(坂口ら,

2018)。Kooka (2012)は檜山沖合における1990年代前半のスケトウダラの成長曲線について、雌の極限長を460 mm、雄で425 mmと本稿の結果より小さく推定しており、他海域のスケトウダラ集団と比較し餌資源が少ないことなどに起因し成長量が小さいと指摘している。この研究が実施された1990年代前半のスケトウダラ資源量は本稿で対象とした2006年以降の水準と比べ7~8倍と資源水準が大きく異なる(堀本ら, 2020)。これをふまえると、当海域のスケトウダラでも長期的にはホッケのような資源密度依存的な成長変化の可能性はあるが、低水準期に2006年級群のような高豊度年齢群が断続的に発生した程度の資源水準の違いでは、成長に顕著な変化が現れないのかもしれない。2016~2017年の標本組成に現れた2015、2016年級群(図1)は比較的高豊度と推定されており(堀本ら, 2020)、今後豊度の高い年齢群が連続して加入し資源水準が高まると、年齢と体サイズ・成熟の関係に資源密度に依存した変化が現れる可能性もある。今後、資源水準の回復期から高水準期における年齢と成長との関係を檜山沖海域も含めて把握していくことは、資源評価への寄与のみならず資源生態学的な観点からも意義が大きい。

年齢ごとの体重(表3)や成熟割合(図4)は、商業漁獲物に依らない値として親魚量の計算などに活用することができる。本稿では満年齢時に産卵直前状態にある親魚を想定し体重を計算したが、資源評価の用途に応じ任意の体長-体重関係と成長曲線式から体重を求めることが望ましい。成熟は2歳から始まるが成熟割合は6%と低く、年齢群が親魚資源に加入するのは実質的に3歳と考えられた(図4)。各年齢群の3歳時の雌の成熟割合は9~41%と大きく変動していたことから、今後卓越年齢群が3歳となる年の親魚重量の評価では、3歳の成熟割合の設定が大きく影響する可能性がある。卓越年齢群の3歳時の成熟割合については、今後のトロール調査で得られる採集物の年齢と成熟度を分析することにより直接推定するのが望ましい。

謝辞

本資料で用いたデータは、北海道立総合研究機構とその前身の北海道立水産試験場の、歴代のスケトウダラ担当者や調査船船員の継続的な尽力により取得されたものであり、調査に関与した皆様に敬意を表します。なお、データの一部は水産庁の我が国周辺水域漁業資源調査委託事業の一環として実施された調査によるものである。

引用文献

- Canino MF, O'Reilly PT, Hauser L, Bentzen P. Genetic differentiation in walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in response to selection at the pantophysin (PanI) locus. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005; 62 (11) : 2519-2529.
- 星野昇. 近年における石狩湾産ハタハタの体長変化. 北海道水産試験場研究報告 2015; 88 : 1-8.
- 星野昇. 石狩湾におけるニシン資源の変動要因. 月刊海洋 2017; 49 : 357-363.
- 尹 泰憲. 北海道噴火湾周辺海域におけるスケトウダラの雌魚の生殖周期. 北大水産彙報 1981; 32 : 2-38.
- 板谷和彦, 三宅博哉, 和田昭彦, 宮下和士. 北海道日本海・オホーツク海沿岸域におけるスケトウダラ仔稚魚の分布. 水産海洋研究 2009; 73 (29) : 80-89.
- 岩田宗彦. スケトウダラの脊椎骨数による系統群の解析. 水産海洋研究会報 1971; 19 : 75-79.
- Iwata M, Hamai I. Local Forms of Walleye Pollock, *Theragra chalcogramma* (PALLAS), Classified by Number of Vertebrae. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 1972; 38(10) : 1129-1142.
- Iwata M. Population identification of walleye pollock, *Theragra Chalcogramma* (PALLAS), in the vicinity of Japan. *Memories of the faculty of Fisheries Hokkaido University* 1975; 22(2) : 193-258.
- Kooka K. Life-history traits of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the northeastern Japan Sea during early to mid 1990s. *Fisheries Research* 2012; 113 (1) : 35-44.
- 亀井佳彦, 高津哲也, 高木省吾, 中谷敏邦, 高橋豊美, 前田辰昭. 北海道南西部における秋季のスケトウダラの分布と成熟. 日本水産学会誌 1999; 65(2) : 223-229.
- 前田辰昭, 高橋豊美, 中谷敏邦. 北海道檜山沖合いにおけるスケトウダラ成魚群の分布回遊と産卵場について. 北海道大学水産学部研究彙報 1988; 39(4) : 216-229.
- 前田辰昭, 中谷敏邦, 高橋豊美, 高木省吾, 梶原善之, 目黒敏美. 北海道南西部の日本海岸におけるスケトウダラの回遊について. 水産海洋研究 1989; 53(1) : 38-43.
- 前田辰昭, 高木省吾, 亀井佳彦, 梶原善之, 目黒敏美, 中谷敏邦. スケトウダラ調査研究の歴史と問題点. 北海道水産試験場研究報告 1993; 42 : 1-14.
- 三宅博哉, 石田良太郎, 武藤卓志, 安部幸樹, 向井 徹, 飯田浩二. 音響資源調査で得られた北海道西岸日本海のスケトウダラ産卵群の分布特性と現存量. 北海道水産試験場研究報告 2001; 59 : 11-24.
- 水上卓哉, 板谷和彦, 向井 徹, 飯田浩二. 計量魚群探知機を用いた北海道オホーツク海におけるスケトウダラ *Gadus chalcogrammus* の春季来遊群とオキアミ類の鉛直分布特性. 北海道水産試験場研究報告 2019; 96 : 41-53.
- 三宅博哉, 板谷和彦, 浅見大樹. 卵分布からみた北海道西部日本海におけるスケトウダラ産卵場形成の現状. 水産海洋研究 2008; 72 (4) : 265-272.
- 水野政巳, 小林敬典, 松石 隆, 前田圭司, 斉藤憲治. 北海道・サハリン周辺海域のスケトウダラ *Theragra chalcogramma* の集団構造. 北海道水産試験場研究報告 2000; 57 : 1-8.
- 夏目雅史, 佐々木正義. 北海道北部海域のスケトウダラ仔稚魚の分布. 北海道水産試験場研究報告 1995; 47 : 33-40.
- 西村 明. 耳石によるスケトウダラの齢査定について. 北海道水産試験場研究報告 1993; 42 : 37-49.
- 坂口健司, 鈴木祐太郎, 秦 安史, 浅見大樹, 高嶋孝寛. 北海道北部海域に分布するホッケの資源量減少にともなう体サイズの変化とその親魚量への影響. 北海道立水産試験場研究報告 2018; 93 : 51-57.
- 桜井泰憲. スケトウダラの繁殖特性と戦略. 北海道水産試験場研究報告 1993; 42 : 51-68.
- 佐々木正義, 夏目雅史. 武蔵堆およびその周辺海域におけるスケトウダラ若年魚の分布. 日本水産学会誌 1990; 56 (7) : 1063-1068.
- 志田 修. 北海道東部太平洋海域におけるスケトウダラの年齢別分布水深. 北海道立水産試験場研究報告 2002; 63 : 9-19.
- 志田 修. 33. スケトウダラ. 「新北のさかなたち(上田吉幸, 前田圭司, 嶋田宏, 鷹見達也編)」北海道新聞社, 札幌. 2003 : 160-165.
- 高嶋孝寛, 星野昇, 板谷和彦, 前田圭司, 宮下和士. 耳石断面観察によるホッケ道北群の年齢査定法と年齢-サイズ関係. 日本水産学会誌 2013; 79(3) : 383-393.
- 辻 敏. II. スケトウダラの資源 II-1. 北海道周辺(集団分布構造と評価). 日本水産学会誌 1972; 38 (4) : 383-388.
- Yamaguchi H, Goto Y, Hoshino N, Kazushi Miyashita. Growth and age composition of northern shrimp *Pandalus eous* estimated by multiple length frequency analysis. *Fisheries Science* 2014; 80 : 665-678.