

北海道周辺海域におけるコマイの成熟，生殖周期及び産卵期の特徴

陳 二郎^{*1}，吉田英雄^{*2}，桜井泰憲^{*3}

Maturation, reproductive cycle, and characteristics of spawning season of saffron cod, *Eleginus gracilis* (Tilesius) in waters of Hokkaido, Japan

Are-Lang CHAN^{*1}, Hideo YOSHIDA^{*2} and Yasunori SAKURAI^{*3}

The histological reproducibility of saffron cod, *Eleginus gracilis*, examined in the waters eastern coast of Hokkaido Japan, by examining histological sections and another materials of samples that collected September 1983 to December 1986.

In the process of histological examination, maturity was divided into eight grades from chromatin-nucleolus stage (I) to spent stage (VIII) in ovaries, and from multiplication stage (I) to spent stage (VI) in testis. Especially in ovaries, during the course of ovarian maturation, a portion of the oocytes became isolated from immature oocytes at the yolk vesicle stage (II) and gradually developed into a group of yolky oocytes. When these oocytes reached the migratory stage (V) they began to change into transparent mature eggs. Since these form of maturation, we defined them as typical "group-synchronous oocyte development" type.

Also, saffron cod was estimated to spawn within a very short term in January intensively, because almost all females reached spent stage (VIII) from ripe stage (VII) in this period.

From the relationship between body length and fecundity, *G. Eleginus* was suggested higher production type in southern waters, and lower production type in northern waters.

キーワード：コマイ，卵黄形成，部分同時発生型，同期的排卵，産卵期，雌雄の成熟度，孕卵数

はじめに

コマイ *Eleginus gracilis* (Tilesius) は，北極海のヨーロッパ方面に生息する *navaga*, *E.navaga* とともに，1 属 2 種をなす沿岸性の小型のタラ科魚類であり，マダラ，スケトウダラに次いで北部太平洋海域沿岸では主要な漁獲対象種になっている。これまでの耳石による成長解析の結果，道東海域の個体群が高成長率・低年齢成熟タイプで，しかも単一年級群による繁殖集団であるのに対して，北方海域のそれは低成長率・高年齢成熟タイプで，かつ複数年級群による繁殖集団と特徴づけられてい

る¹⁾。

本種の繁殖生態を解明するためには，生殖周期に加えて，産卵海域における産卵群の再生産に関連した生物学的諸形質を明らかにする必要がある。そこで本稿では，道東太平洋岸および根室湾海域におけるコマイを一つの繁殖群と仮定し，生殖腺の組織学的観察により，その発達様式と当海域における生殖周期を調べた。さらに孕卵数を算定し，北方海域の個体群のそれと比較した。

1. 材料および方法

生殖腺の組織観察，卵径組成および孕卵数を調べるた

報文番号A383 (2005年1月31日受理)

^{*1} 伊達市山下町271-16 (Yamashita-cho 271-16, Date, Hokkaido 052-0032, Japan)

^{*2} 北海道立稚内水産試験場 (Hokkaido Wakkanai Fisheries Experimental Station, 4-5-15 Suehiro, Wakkanai, Hokkaido 097-0001, Japan)

^{*3} 北海道大学大学院水産科学研究科 (Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan)

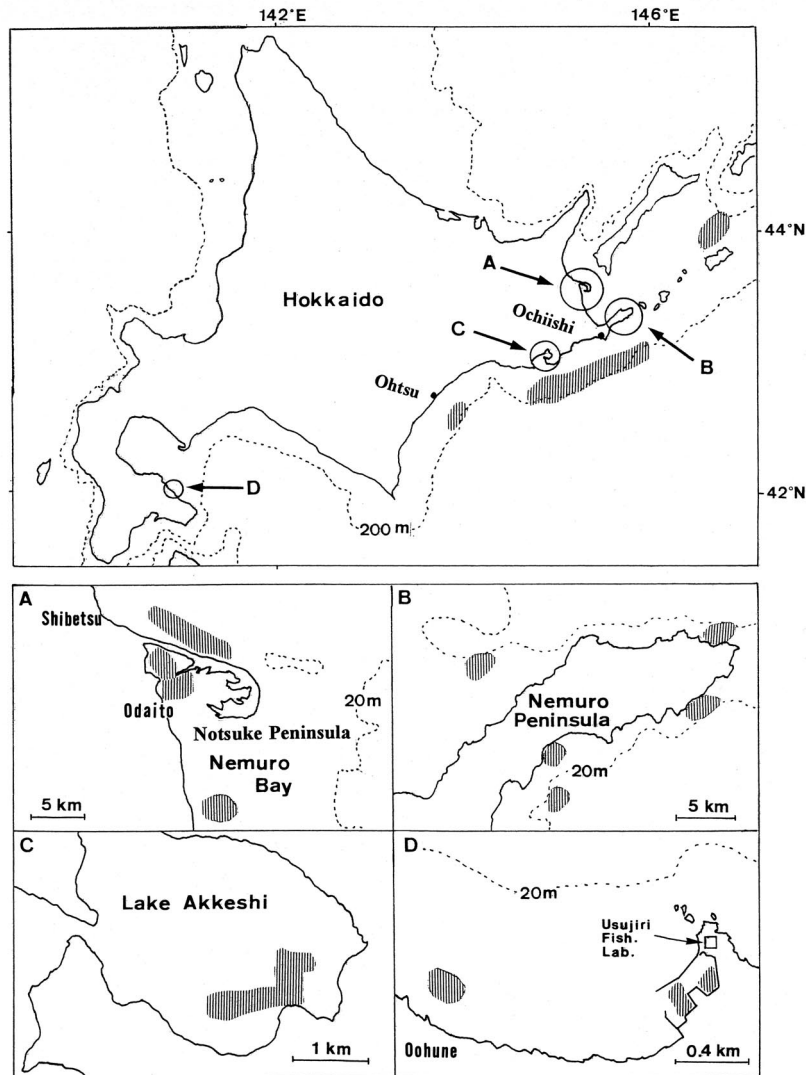


Fig.1 Locations of sampling areas of Hokkaido. Stripes indicate sampling area

めの供試魚は、1984年9月から1986年12月までの期間、道東の厚岸湖と大津から落石にかけての沖合、根室半島沿岸、南千島および根室湾海域から採集した。さらに、1983年9月から1985年10月までの期間に、道南の白尻周辺海域から得た標本も併せて材料とした (Fig.1)。

採取した生殖腺は、ブアン氏液または10%ホルマリン溶液で固定した。なお、卵巣片の採取部位は右側卵巣の中央部付近とした。固定した組織片は70%アルコールに保存後、通常のパラフィン包埋により、卵巣は8~10 μ 、精巣は5 μ の連続切片とし、デラフィールドのヘマトキシリン-エオシン染色を施して標本を作成した。組織観察に用いた材料は雌165個体、雄111個体である。卵径組成はブアン氏液で固定した計35個体の卵巣片を均等にほぐし、万能投影器を用いて径200 μ 以上の卵巣卵の長径と短径を測定し、その平均値を求めて個体毎の卵巣卵組成を季節毎に調べた。

孕卵数は体長253~394mmの76個体について調べた。卵巣重量を計測後、右側の卵巣から卵巣被膜を含む卵巣薄板を1~9g摘出して4~5%ホルマリン溶液で固定し、その重量と卵数から全体の孕卵数を求めた。また、繁殖関連諸形質として、根室湾および根室半島周辺海域からの採集魚について、雌雄の肥満度 ($CF=BW \times 10^6 / BL^3$, BW;体重, BL;体長)、生殖腺重量指数 ($GSI=GW \times 10^2 / BW$, GW;生殖腺重量) と肝臓重量指数 ($HSI=LW \times 10^2 / BW$, LW;肝臓重量)の平均値および標準偏差を周年にわたって追跡した。さらに産卵期とその前後の期間 (12~3月)における各採集点での標本の性比 (雄の個体数/全個体数) および胃充満度指数 (SCI) を求めた。なお、胃充満度指数は北水研の胃内容物の目視観察法²⁾にしたがい、空胃, 1/3以下, 1/3~2/3, および2/3以上の4段階に区分した。

2. 結果

2-1 卵巣卵の発達過程

2-1-1 卵形成過程の特徴

卵形成過程の区分はスケトウダラ³⁾に準じて行った。その結果、本種では卵原細胞から完熟卵までの12期に区分された。以下に本種の卵形成過程の概要を記述した。

卵原細胞および染色仁期の卵母細胞は、卵巣薄板中に1個または数個集まって周年存在する（染色仁期, Fig. 2-A）。卵母細胞の細胞質はその後次第に肥厚してヘマトキシリンに濃染するようになり、核径と細胞径はそれぞれ20~80 μ , 30~100 μ を示し、核内縁に接して仁が並ぶ（周辺仁前期, Fig. 2-A）。その後細胞質はさらに増大し、しばしばヘマトキシリンに強く染色する細胞質が認められる。はじめこれらは核をとりまくように細胞質中央部に環状に現れ、次第に外縁部へと移動する。核径は80~150 μ , 卵径は100~200 μ を示す（周辺仁後期, Fig. 2-B）。卵径が200~250 μ に達する頃に、卵細胞質外縁部にPAS反応に陽性を示す卵黄胞が出現する。卵細胞の成長とともに卵黄胞はその数と大きさを増し、卵細胞の外縁に1~2層に並ぶ。卵と濾胞細胞層との間には卵膜が明瞭に認められるようになる（卵黄胞期, Fig. 2-C, D）。卵径が300 μ を越えると、エオシンに染まる真円状の卵黄顆粒が出現する（第1次卵黄球期, Fig. 2-E）。これらの卵黄顆粒は求心的にその数と大きさを増しながら細胞質を占めるようになる。卵径は300~450 μ を示し、卵巣卵は卵巣の外側からも容易にその存在が認められる（第2次卵黄球期, Fig. 2-F）。卵径が500 μ 前後に達すると卵黄顆粒は細胞質全体を占め、その後、卵黄形成の進行と共に卵はさらに大きさを増し、卵径は最大で900 μ に達する（第3次卵黄球期, Fig. 2-G）。卵黄形成が完了すると、卵中央に位置していた核が卵門部に向けて移動を開始する。移動中の核は不規則な半月形を呈し、卵径は800-900 μ に達する（核移動期, Fig. 2-H）。核が卵門付近の表層細胞質に到達すると、核膜が消失し始め、エオシン好染性の1個の卵黄塊を形成し始める（前成熟期, Fig. 2-I）。卵黄顆粒は850~950 μ と増大してすでに核は消失し、内部には完全に融合した1個の卵黄塊を含む（成熟期, Fig. 2-J）。卵巣腔に排卵された卵は成熟期のものと形状はほとんど変わらず、卵径は900~990 μ である。また、排卵した雌の卵巣薄板中には、排卵後濾胞が多数存在する。なお、本種の卵母細胞には卵黄胞期から成熟期まで、形態的にそれと確認できる油球は出現しなかった。

2-1-2 退行卵および排卵後濾胞

卵黄形成途上の卵母細胞にときおり卵膜の寸断や消失から退行卵とみなされる像が認められた（Fig. 2-K）。こうした卵の退行は大部分の個体で観察されるがその数は少なく、孕卵数に影響するほどの例は認められなかった。また、産卵後の残留成熟卵の数も産出卵量に比べて非常に少なく、完熟卵はほとんど全てが産出されるものとみなせる。排卵後濾胞はエオシン好染性を示して開口し、夾膜および顆粒膜細胞層が明瞭に観察される。これらの排卵後濾胞は排卵個体や産卵が終了した個体に多数認められ、その後次第に退縮し、卵黄形成が再び始まる次年の経産魚ではほとんど観察されない。

2-1-3 卵巣卵の発達様式

卵巣の組織学的観察を行ったうちの40個体について、卵巣卵組成を求めた。その代表例をTable 1に示す。計測は同一卵を重複して数えることがないように連続切片を一定間隔で選び、核の認められる卵を卵形成の各期に分けてその数を算出した。なお、染色仁期の卵母細胞と退行卵は計数から省いた。Table 1から明らかのように、周辺仁期の卵群の一部は、8月~9月にその30%前後が卵黄胞期へ移行し、9月~10月にはこれらの大部分が卵黄形成期へと移行する。成熟へ向かう卵群が第2次卵黄球期に達すると、周辺仁期以下の未熟な卵群と完全に分離する。発達した卵群は12月末までにはほぼ同期的に卵黄を蓄積しながら、核移動期、成熟期へと進み、最終的には排卵へとほぼ一様に成熟が進行する。また、卵径の頻度分布（Fig. 3）もこれに対応して、卵形成と同様な2峰型の発達過程を示し、成熟の進行とともに卵径も同期的に増大することが確認された。

2-1-4 雌の成熟度

コマイの成熟および産卵は、これまで肉眼による熟度判定のみをもとにして調べられていたため、その生殖周期や産卵期の長さが正確にとらえられていない。本研究では、組織学的に調べた配偶子形成過程を判定基準として、より正確な成熟度を設定した。コマイ雌の成熟度は、観察される卵細胞の発達様式が部分同時発生型であることから、その最も発達した卵群の卵形成過程の区分を基準にして設定することができた。そこで、無卵黄期から産卵期、さらには肉眼的に産卵後とみなすことができる放卵期までの8期に区分し、各成熟度とGSI値とを対応させた（Fig. 4）。

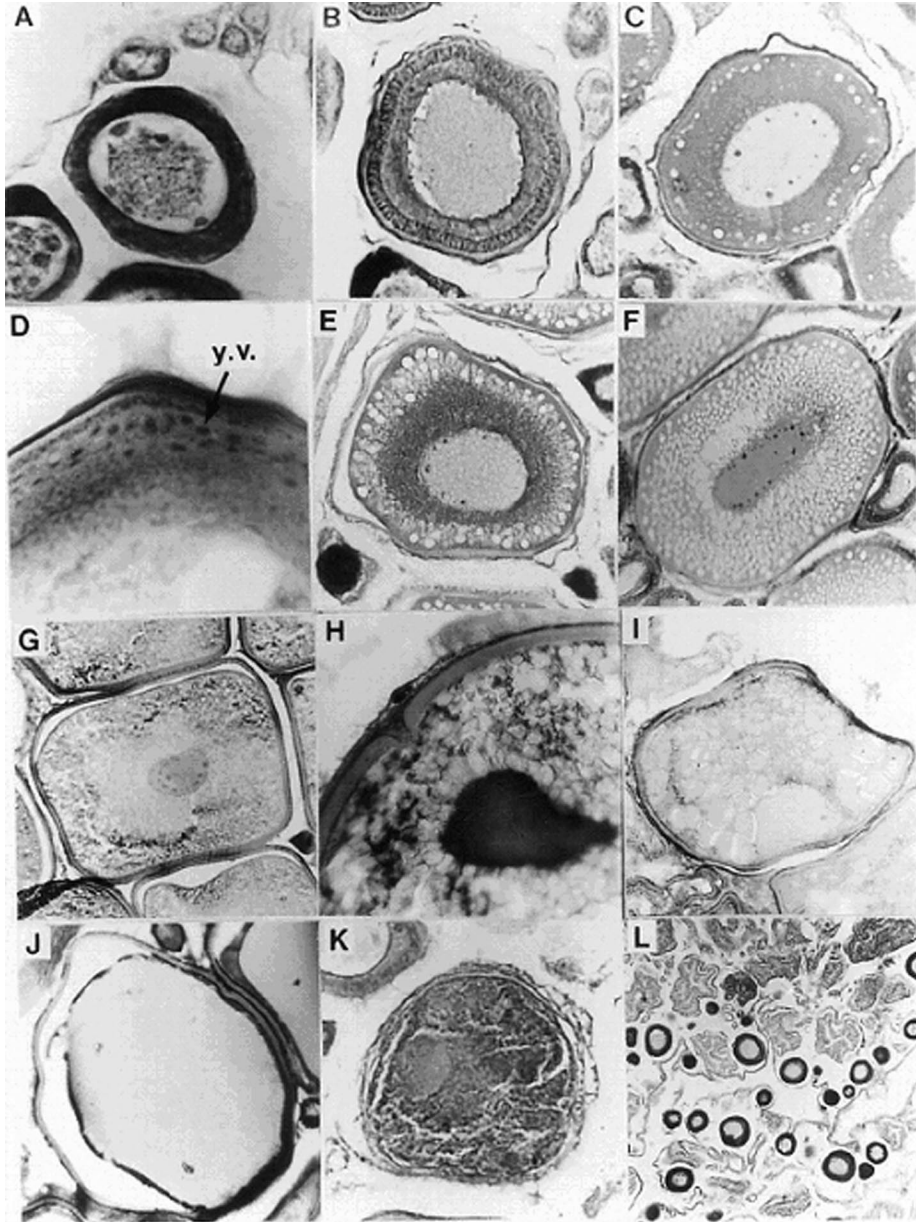


Fig.2 Photomicrographs obtained from sections of saffron cod.

- A : Oocytes at the chromatin-nucleolus stage and oocyte at the early perinucleolus stage. 400×
- B : Oocytes at the late perinucleolus stage. 200×
- C : Oocytes at the yolk vesicle stage. 100×
- D : Yolk vesicle (y.v.) dyed by PAS preparation. 400×
- E : Oocyte at the primary yolk stage. 200×
- F : Oocyte at the secondary yolk stage. 100×
- G : Oocyte at the tertiary yolk stage. 40×
- H : Oocyte at the migratory nucleus stage. 200×
- I : Oocyte at the pre-maturation stage. 40×
- J : Oocyte at the ripe stage. 40×
- K : Atretic oocyte. 200×
- L : Immature oocytes and empty follicles. 40×

Table 1 The change of the oogenetic stage composition in female saffron cod.

(*): Post-spawned individual, (**): Appearance of follicles, PN: perinucleolus stage, YV: yolk vesicle stage, 1Y: primary yolk stage, 2Y: secondary yolk stage, 3Y: tertiary yolk stage, MN: migratory nucleus stage

| Date | Locality | Body length (mm) | GSI | Number of oocytes examined | Maturity | Percentage of oocytes at each stage | | | | | |
|----------------|--------------|------------------|-------|----------------------------|----------|-------------------------------------|------|------|------|------|------|
| | | | | | | PN | YV | 1Y | 2Y | 3Y | MN |
| 22, Apr., 1985 | Odaito | 288(*) | 1.16 | | I | 100.0 | | | | | |
| 22, Apr., 1985 | Odaito | 214 | 0.54 | | I | 100.0 | | | | | |
| 31, May, 1985 | Odaito | 362(*) | 1.23 | | I | 100.0 | | | | | |
| 1, Aug., 1985 | Onnemoto | 325(*) | 1.59 | 284 | II | 68.0 | 32.0 | | | | |
| 3, Aug., 1985 | Nemuro | 266 | 0.47 | | I | 100.0 | | | | | |
| 5, Sep., 1985 | Off Ochiishi | 274 | 1.23 | 292 | II | 74.0 | 26.0 | | | | |
| 5, Sep., 1985 | Off Ochiishi | 342(*) | 1.80 | 389 | III | 55.0 | 0.5 | 44.5 | | | |
| 1, Oct., 1984 | Off Ochiishi | 318 | 2.41 | 272 | III | 60.7 | 1.1 | 38.2 | | | |
| 26, Oct., 1983 | Off Oohune | 312 | 2.40 | 299 | III | 69.6 | | | 30.4 | | |
| 29, Oct., 1984 | Odaito | 273 | 3.96 | 314 | III | 70.4 | | | 29.6 | | |
| 27, Nov., 1984 | Odaito | 249 | 6.65 | 157 | IV | 70.1 | | | | 29.9 | |
| 27, Nov., 1984 | Odaito | 302 | 8.02 | 145 | IV | 58.6 | | | | 41.4 | |
| 25, Dec., 1984 | Shibetsu | 303 | 16.70 | 111 | IV | 60.4 | | | | 39.6 | |
| 11, Jan., 1985 | Akkeshi | 307 | 18.46 | 153 | V | 54.2 | | | | | 45.8 |
| 11, Jan., 1985 | Odaito | 280 | 20.09 | | VII | | | | | | |
| 11, Jan., 1985 | Odaito | 301 | 6.30 | | VIII | 100.0 | | | | | |

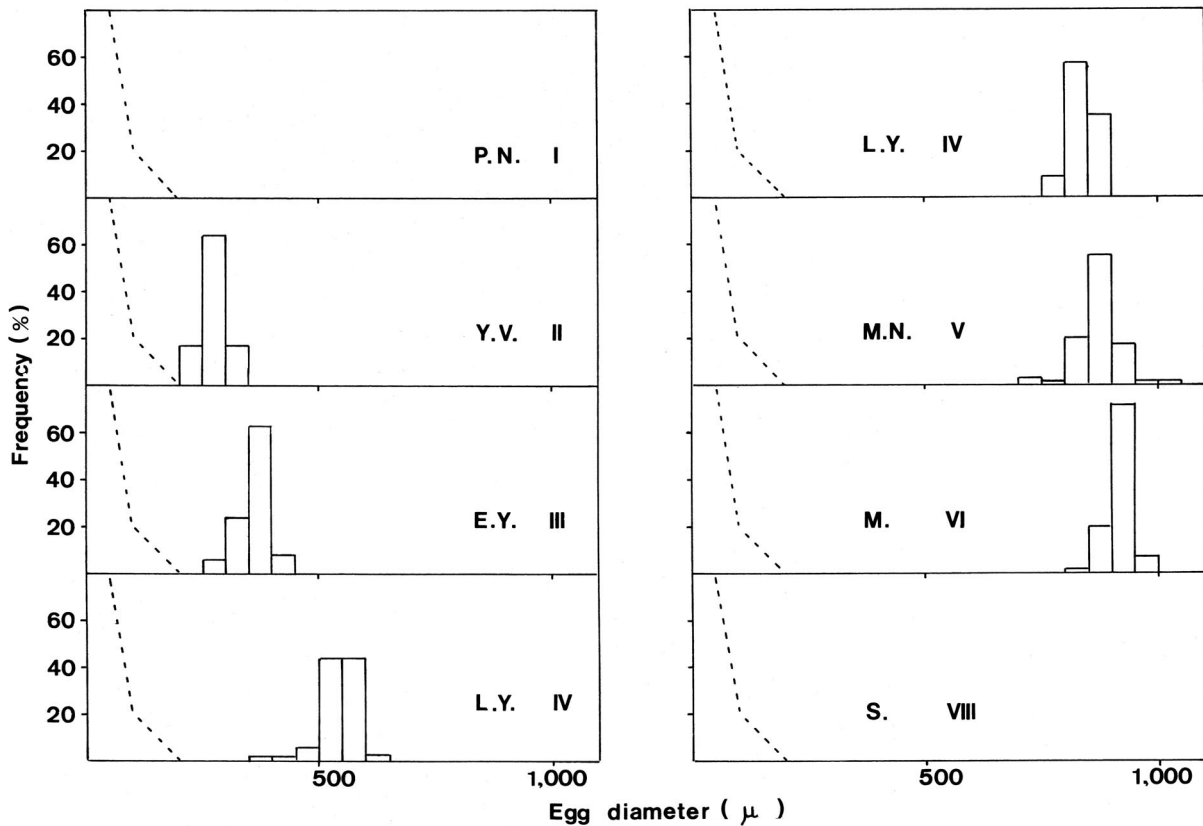


Fig. 3 Changes of frequency distribution of egg diameter through ovary development.
 (*): Dotted lines represent the distribution of imaginary immature eggs less than 200 μ in diameter.

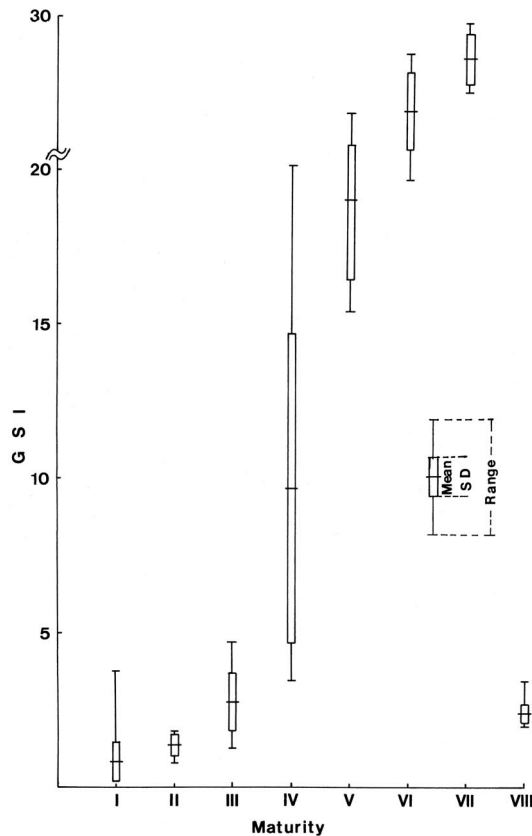


Fig.4 Relationship between GSI and maturity of female saffron cod.

I. 無卵黄期 (Yolkless stage)

卵径 200μ 以下の周辺仁期までの卵巣卵からなる。未産魚の卵巣は薄桃色を呈し、GSIは1.0以下と極めて低い。経産魚では同様に薄桃色を呈するが、卵巣壁は肥厚、しゅう曲する。産卵直後では小数の残留卵が認められる個体が多いが、これらはまもなく吸収される。排卵後濾胞は長く痕跡をとどめ、GSI値は1.3とやや高い。

II. 卵黄胞期 (Yolk vesicle stage)

発達した卵群が卵黄胞期にあり、その大部分の卵径は $250\sim 350\mu$ 、GSI値は平均1.4を示す。卵巣は黄色を帯び始めるが、卵粒はまだ不明瞭である。経産魚の排卵後濾胞はほとんど吸収されている。

III. 卵黄形成前期 (Early yolk formation stage)

最も発達した卵は第1次または第2次卵黄球期に達し、卵径は $300\sim 450\mu$ に増大する。GSI値は平均で2.8を示す。発達した卵群は未成熟卵と完全に分離し、卵黄胞期の卵は全く存在しない。卵粒は肉眼で容易に認められる。

IV. 卵黄形成後期 (Late yolk formation stage)

発達した卵は第3次卵黄球期に達している。卵径は $500\sim 900\mu$ と大型化の途上であり、この時期が卵形成過程でもっとも長い。GSI値は平均で9.7、最大で20.3に達する。

V. 核移動期 (Migratory nucleus stage)

卵黄形成を終了した卵群は核移動期に達する。卵径は $800\sim 900\mu$ 、GSI値は15.4~23.8、平均19.1と高くなる。

VI. 成熟期 (Maturation stage)

核移動期の卵はすべて前成熟期、成熟期へと移行し、卵径は $850\sim 950\mu$ 、GSI値は19.7~27.6、平均23.9とさらに高くなる。卵巣はやや赤みがかった黄色を呈し、腹腔の大部分を占める。卵粒の透明感が増す。

VII. 完熟期 (Ripe stage)

発達した卵群はすべて一度に排卵され、卵巣薄板中に大量の排卵後濾胞が認められる。完熟卵の卵径は $900\sim 990\mu$ (平均 940μ)、GSI値は25.1~29.6、平均27.3と最大値を示す。また、卵巣は鮮やかな山吹色となり、透明化した卵は腹部圧迫あるいは死後の弛緩などにより容易に生殖孔から流れ出す。

VIII. 放卵期 (Spent stage)

産卵終了後の卵巣は薄桃色を呈し、卵巣被膜は肥厚、しゅう曲している。組織学的には、周辺仁期までの卵巣卵と大量の排卵後濾胞が認められる (Fig.2-L)。GSI値は平均で2.5と回復途上の無卵黄期よりもやや高い値を示す。

2-2 精巢の発達過程

2-2-1 精子形成過程の特徴

精子形成過程は精原細胞から精子が完成するまでの5期に区分し、以下にその発達の概要を記述する。

精原細胞は細精管壁に、単一か数個の包囊を形成して存在している。細胞径は 10μ 前後で、核内に1個もしくは数個の仁と散在する染色糸をもち、細胞質は染色されない (第1次精原細胞期, Fig.5-A)。第一次精原細胞の有糸分裂により包囊中の精原細胞は増加し、細精管壁を次第に埋めるようになる。細胞径は $5\sim 7\mu$ と小さくなるが、細胞質はほとんど染色されず、細胞の輪郭は不明瞭である (第2次精原細胞期, Fig.5-B)。その後、核内に一様に分布していた染色糸は核の一端に偏り、染色体対合の像が観察される。細胞の大きさは前期とほとんど

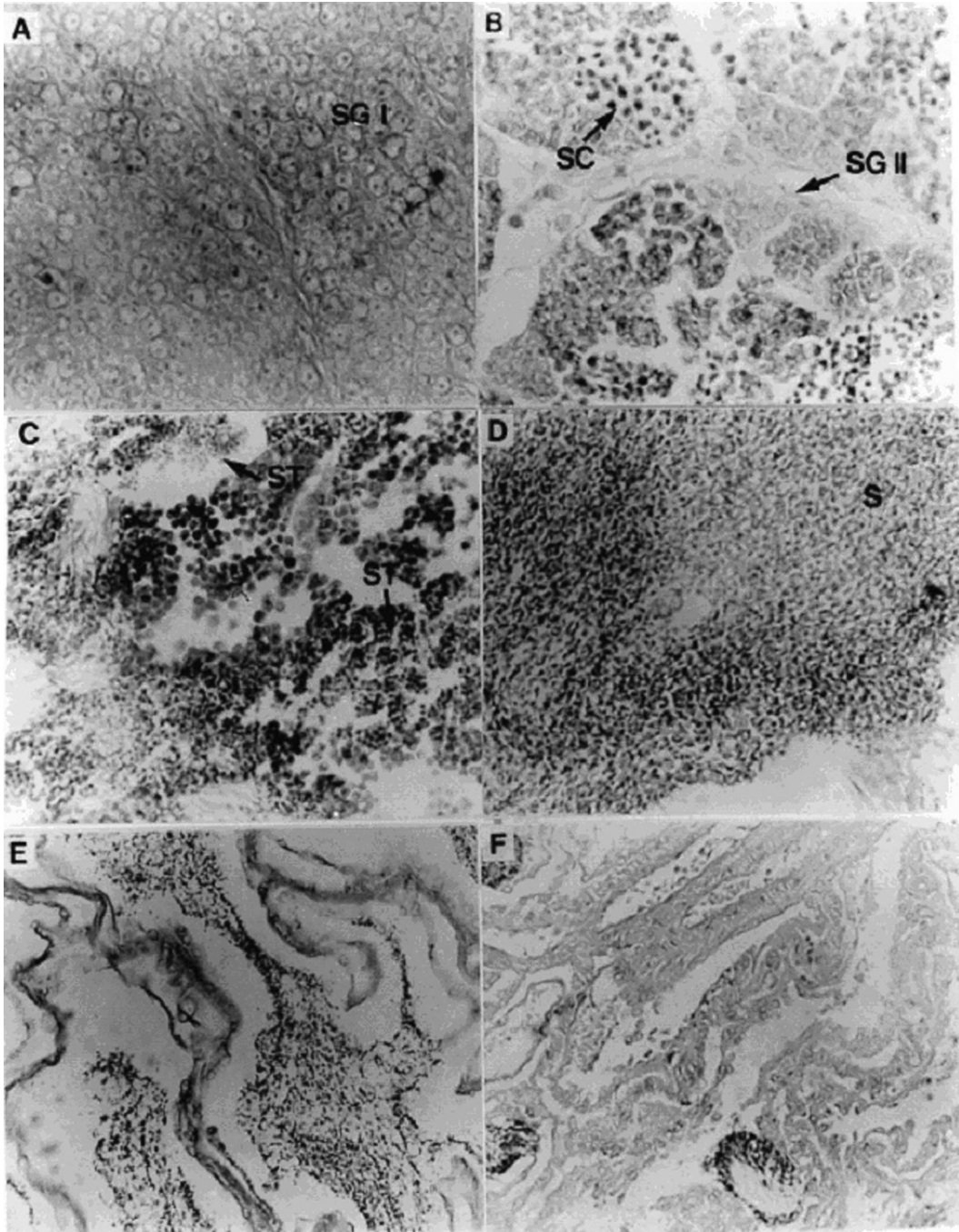


Fig.5 Photomicrographs obtained from sections of saffron cod

- A : Primary spermatogonium (SG I) stage, 400×
- B : Secondary spermatogonium (SG II) stage, 400×, spermatocyte (SC)
- C : Secondary spermatocyte (ST) 400×
- D : Prespawning stage in mature testis with vas deference filled with spermatozoa (S), 400×
- E : Spawning stage in mature testis with vas deference, 200×
- F : Postspawning stage in mature testis with the vas deference almost completely devoid of spermatozoa, 200×

Table 2 The change of the spermatic stage composition in male saffron cod.
 (+): Post-spawned individual

| Date | Body length (mm) | GSI | Maturity | Primary spermatogonium | Secondary spermatogonium | Spermatocyte | Spermatid | Spermatozoa |
|----------------|------------------|------|----------|------------------------|--------------------------|--------------|-----------|-------------|
| 31, May, 1985 | 249 | 0.4 | I | ++ | + | | | |
| 5, Sep., 1985 | 266 | 0.5 | I | + | ++ | | | |
| 19, Sep., 1985 | 241 | 0.7 | II | + | ++ | + | | |
| 5, Sep., 1985 | 275 | 2.8 | II | + | + | ++ | | |
| 23, Oct., 1985 | 300 | 5.3 | II | + | + | ++ | + | |
| 29, Oct., 1984 | 279 | 12.7 | III | + | | + | ++ | + |
| 29, Oct., 1984 | 308 | 17.4 | III | + | | + | ++ | + |
| 29, Oct., 1984 | 295 | 17.9 | IV | + | | + | + | ++ |
| 27, Nov., 1984 | 280 | 11.4 | V | + | | | + | ++ |
| 25, Dec., 1984 | 277 | 11.8 | V | + | | | | ++ |
| 11, Jan., 1985 | 298 | 10.4 | V | + | | | | ++ |
| 11, Jan., 1985 | 274 | 5.5 | V | + | | | | + |
| 11, Jan., 1985 | 285 | 1.1 | VI | + | | | | + |
| 11, Mar., 1985 | 294 | 0.6 | VI | + | | | | (+) |

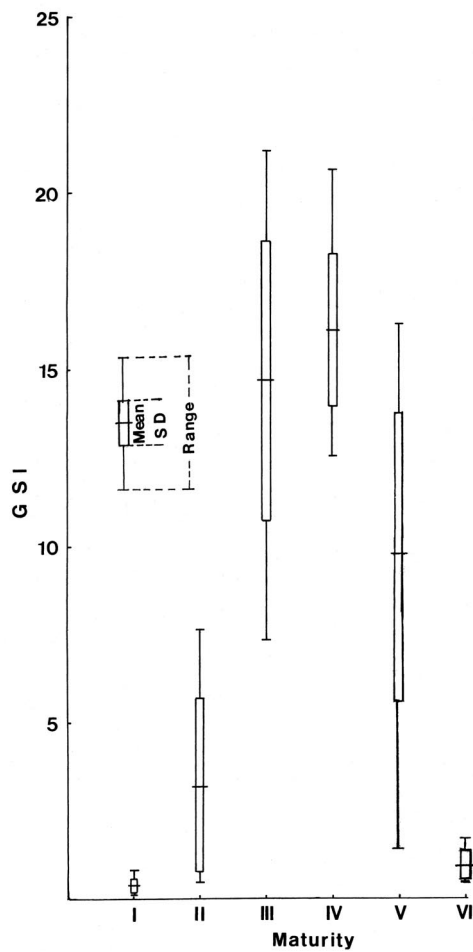


Fig. 6 Relationship between GSI and maturity of male saffron cod.

変わらない（第1次精母細胞期，Fig.5-B）。これらの細胞はその後2回の成熟分裂を経て精細胞期へ移行するが、本研究では分裂過程の第2次精母細胞は観察できなかった。

成熟分裂終了後、生殖細胞は精子変態を開始し、核の一端に集合して次第にヘマトキシリンに濃染する染色質塊を形成する。細胞径は2 μ 以下である（精細胞期，Fig.5-C）。精子変態終了後の精子頭部は長楕円形で、長径は約2 μ でありヘマトキシリンに濃染する。精子変態終了直後では、1つの包囊内の精子はすべて頭部を同一方向に向けて存在する。しかし、完成した精子ではこの傾向は薄れ、細精管腔に螺旋状をなして密に存在する（精子期，Fig.5-D）。

2-2-2 精巢の発達様式

前項で区分した精子形成過程に基づいて、各生殖細胞の出現状況を調べ、その代表的な例をTable 2に示した。各段階への移行は包囊毎に同時進行するが、同一小葉内でも様々な段階にある包囊が観察される。精巢中に精子変態中の精細胞期の生殖細胞が最も多くみられる時期には、残存精原細胞の包囊はわずかに認められる程度になる。

2-2-3 雄の成熟度

時期により、同一個体の精巢に精原細胞期から精細胞期まで出現したことから（Table 2）、便宜的に生殖細胞の出現状況から、成熟度を以下の6段階に区分し、そのGSI値との対応をFig.6に示した。

I. 増殖期（multiplication stage）

第1次精原細胞から第2次精原細胞へと、生殖細胞の分裂によって細胞数が増加する時期で、GSI値の平均は0.4である。外見的には精巢は淡紅色を呈ししゅう曲する。経産魚では輸精管がやや肥大している。

II. 成熟初期（early maturation stage）

増殖期の一部の包囊に精母細胞が現れ、活発に成熟分裂が進行する時期で、精細胞にまで成熟が進んでいる個体もみられる。GSI値は平均で3.2と前期より増加する。精巢は白桃色を呈し、肥厚化が進み、やや多様状を示すようになる。

III. 成熟中期（mid maturation stage）

精細胞の包囊が最も多い時期で、一部の精子が形成されている。GSI値は平均14.7と急激に増加し、精巢の渦巻状の多葉構造はより顕著となる。

IV. 成熟後期（late maturation stage）

精子への移行途上の精細胞と完成した精子が精巢の大半を占める時期で、一部に精母細胞も残存する。GSI値は平均16.1と最大を示す。精巢部は著しく発達し、ほとんど白色を呈する。輸精管部は完全に渦巻き状の精巢部に覆われている。

V. 完熟・放精期（ripe and sperm releasing stage）

最初、細精管内には精子が渦状に充満しており、少数の精原細胞は細精管壁に残留している。精巢の外観は前期と同様で、腹部を軽く押すと容易に精子が流出する。産卵期になると細精管内腔を埋めていた精子はやや希薄となり、若干の空隙が生ずる（Fig.5-E）。精巢の外観もやや赤味を帯び退縮傾向にある。GSI値の平均は9.7と前期より減少している。

VI. 放精終了期（spent stage）

細精管内腔の精子はさらに希薄となり、大部分が空隙になっている（Fig.5-F）。精巢被膜は肥厚し、小葉外縁は著しく縮小している。GSI値の平均は0.9と増殖期よりもやや高い値を示す。

2-3 生殖周期

2-3-1 GSIと成熟度の季節変化

根室湾海域と太平洋海域で採集した個体群間では、その年齢と成長の関係から、異なった成長様式をもつ別の繁殖群である可能性が示唆されている¹⁾。しかしながら、生殖腺が急速に発達する10～12月下旬に採集した根室湾と厚岸湖の両個体群について、雌雄のGSI平均値と標準偏差を比較したところ、発達途上の期間を通して両群間に有意差は認められなかった。また、同時期に沖合で採集された個体群と沿岸のそれ（根室湾と厚岸湖）とを比較した場合にも差は認められなかった（Table 3）。これらの結果から、北海道海域におけるコマイ個体群の生殖周期は、産卵期や成熟過程においてほぼ同様とみなせるため、成熟度の季節変化については、両繁殖群をまとめて追跡した。

2-3-2 雌の生殖周期

雌のGSIと成熟度の季節的推移をFig.7に示した。なお、3～5月、8～9月の標本については、年齢により未産・経産の判別を行った。この図から明らかなように、3～7月は無卵黄期（経産魚では回復期）の個体のみによって占められていたが、8月には経産魚の一部が卵黄期に移行していた。9月には大部分が卵黄期へと進み、一部はすでに卵黄形成を始め、GSI値は0.9～1.2とやや

Table 3 Comparison of GSI value among geographical groups through gonad developmental season.
 *N; Notsuke, A; Akkeshi, C; coastal area from Ohtsu to Nemuro, O; offshore area from Ohtsu to Nemuro

| Period | Sex | Region* | No. of fish | Mean | S. D. | d. f. | t-test |
|--------------------|-----|---------|-------------|-------|-------|-------|-------------|
| 1984 Oct. 29 | M | N | 35 | 16.14 | 2.80 | 68 | 0.077 |
| | F | A | 35 | 16.45 | 2.87 | | 0.50<P |
| | F | N | 67 | 3.97 | 0.69 | 122 | 0.161 |
| | F | A | 57 | 3.80 | 0.80 | | 0.50<P |
| 1984 Nov. 27 | M | N | 21 | 13.12 | 2.12 | 25 | 0.947 |
| | F | A | 6 | 15.74 | 1.78 | | 0.20<P<0.40 |
| | F | N | 47 | 9.13 | 1.16 | 51 | 0.132 |
| | F | A | 6 | 9.33 | 0.98 | | 0.50<P |
| 1984 Dec. 25 | M | N | 13 | 13.21 | 1.94 | 20 | 0.894 |
| | F | A | 9 | 15.76 | 2.09 | | 0.20<P<0.40 |
| | F | N | 21 | 15.45 | 2.04 | 29 | 0.235 |
| | F | A | 10 | 16.08 | 1.74 | | 0.50<P |
| 1984 Oct. 25-29 | M | C | 70 | 16.19 | 2.70 | 85 | 0.951 |
| | F | O | 17 | 11.97 | 2.97 | | 0.20<P<0.40 |
| | F | C | 21 | 3.89 | 0.74 | 171 | 0.508 |
| | F | O | 10 | 3.00 | 1.59 | | 0.50<P |
| 1984 Nov. 26-27 | M | C | 27 | 13.86 | 2.15 | 71 | 0.058 |
| | F | O | 46 | 14.02 | 1.72 | | 0.50<P |
| | F | C | 53 | 9.20 | 1.10 | 105 | 0.817 |
| | F | O | 54 | 7.70 | 1.47 | | 0.50<P |
| 1984 Dec. 4-9 | M | C | 13 | 12.32 | 1.67 | 34 | 1.047 |
| | F | O | 23 | 14.96 | 1.89 | | 0.20<P<0.40 |
| | F | C | 57 | 11.39 | 1.20 | 77 | 0.271 |
| | F | O | 22 | 11.95 | 1.68 | | 0.50<P |
| 1984 Dec. 21-25 | M | C | 22 | 14.25 | 2.28 | 55 | 0.342 |
| | F | O | 35 | 2.23 | 2.23 | | 0.50<P |
| | F | C | 31 | 1.90 | 1.90 | 88 | 0.926 |
| | F | O | 59 | 2.04 | 2.04 | | 0.20<P<0.40 |

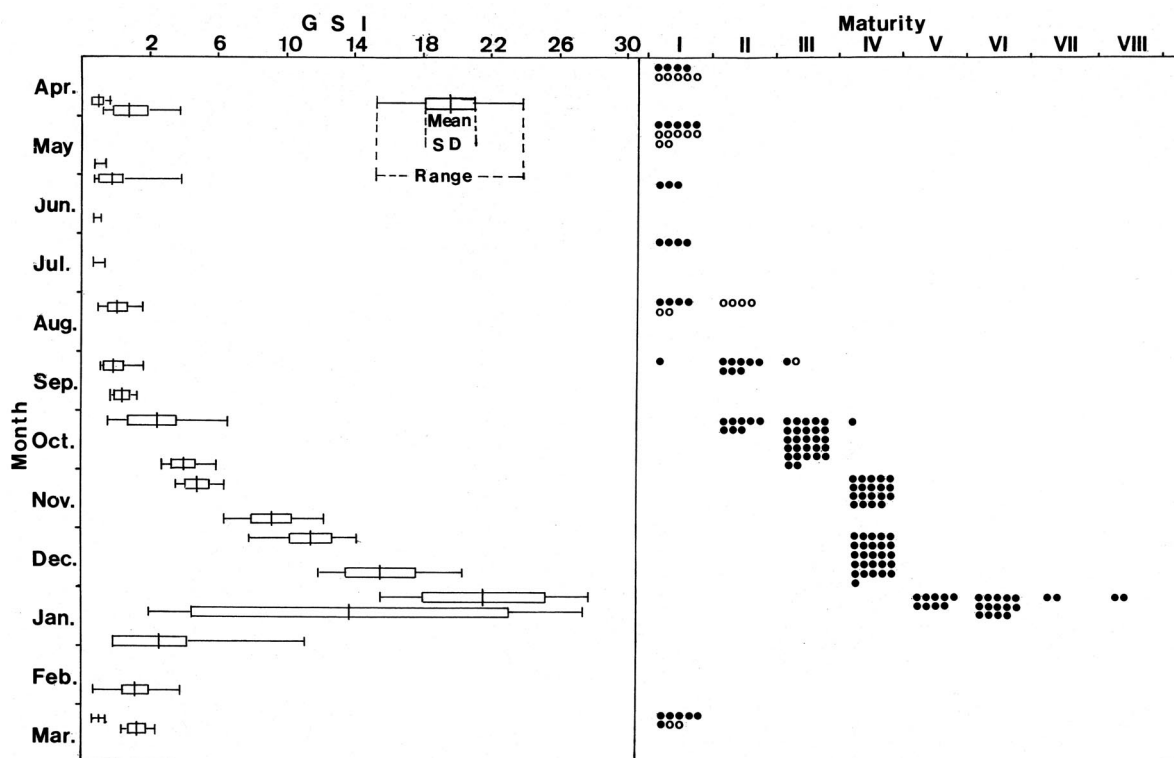


Fig.7 Seasonal changes of GSI and maturity of female saffron cod in the eastern coast of Hokkaido.

●: immature fish, ○: post-spawned fish

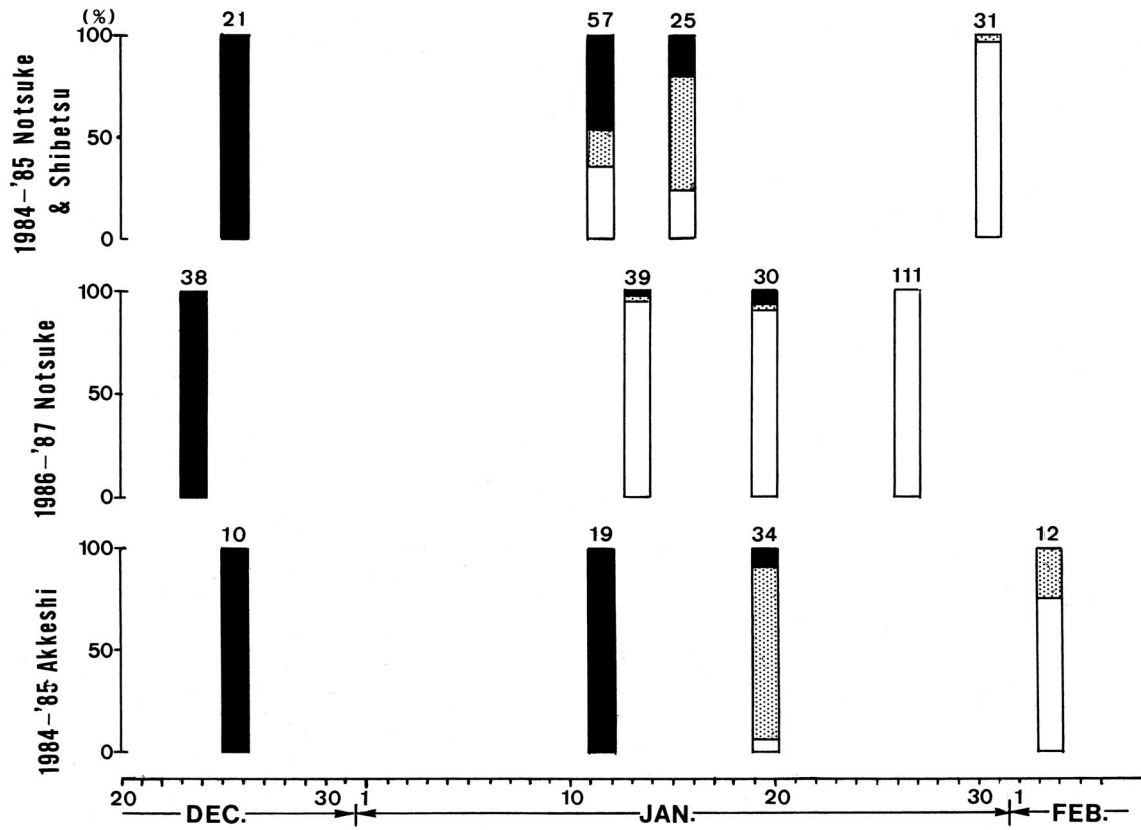


Fig.8 Transition of female maturity, during before and after of estimated spawning season.
 ■: Before VI stage, ▨: VII stage, □: VIII stage

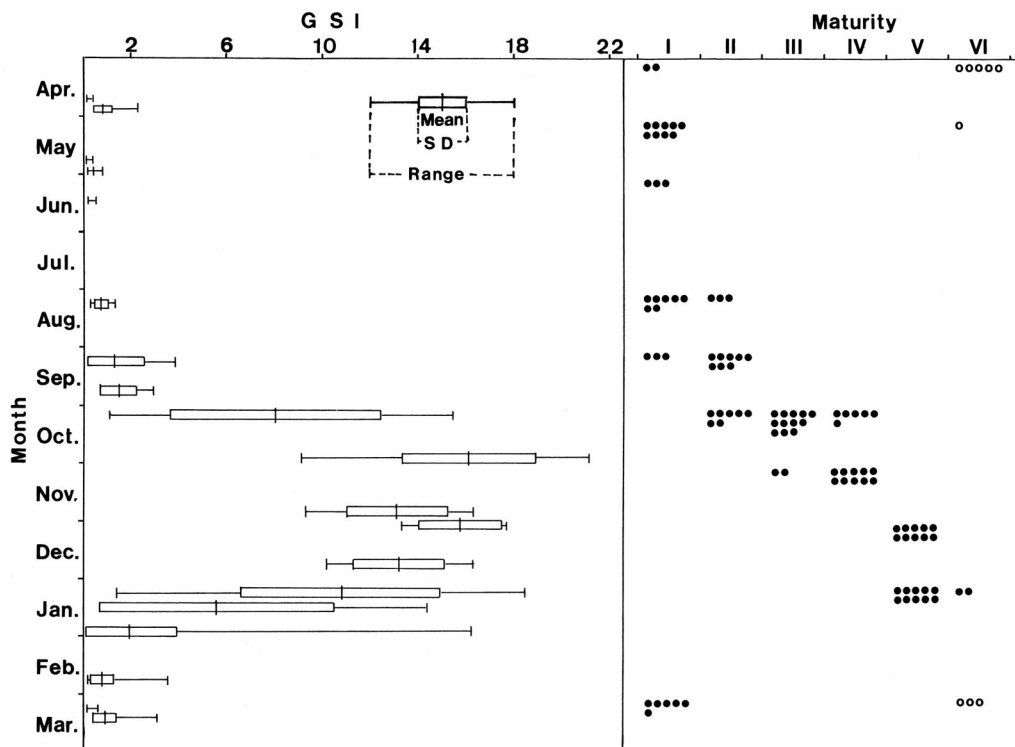


Fig.9 Seasonal changes of GSI and maturity of male saffron cod in the eastern coast of Hokkaido.
 ●: immature fish, ○: post-spawned fish

上昇していた。10月に入るとGSI値はさらに上昇し(2.4~4.0), 上旬には卵黄胞期のものが若干みられたものの, 中旬以降はすべて卵黄形成前期の個体で占められていた。卵黄形成後期の個体は11月の初めから出現し, 12月下旬まで活発に卵黄形成を続け, GSI値もこの期間中に平均4.8~15.5へと急速に上昇していた。卵発達の初期において, 経産魚が未産魚よりもやや成熟が早い傾向がみられたほかは, 10~12月の成熟度は一様とみられ, 個体間の熟度の差は極めて小さかった。

1月になると, ほとんどの個体は卵黄形成を終了し, 核移動期, 成熟期, 完熟期(排卵期)にあり, 産卵を終了した個体も出現した。GSI値は1月上旬には21.5に上昇するが, その後, 放卵個体の増加と共に急速に低下した。2月の採集個体は肉眼観察により, すべて産卵終了後と認められた。

このように, 完熟期を含めた最終成熟段階の個体は1月に集中して出現している。そこで, 12月下旬から2月上旬にかけて連続的に採集された標本のうち, 代表的な3例の成熟度の推移をFig.8に示した。成熟度は便宜的に成熟期よりも以前, 完熟期, および放卵期の3つに区分して表示した。

これらの結果によると, 1984~1985年の根室湾海域では, 1月11日に半数以上が完熟または放卵後の個体であり, 1月31日には90%以上が放卵後であった。また, 1986~1987年の調査では1月13日以降には大部分が放卵個体で占められていた。さらに, 太平洋海域の厚岸湖でもやや遅れるものの前2例と同様, 完熟個体は1月中旬から下旬の極めて短期間に集中して出現した。以上のことから, コマイの雌はおおむね9月から卵黄形成を開始し, 卵黄蓄積に要する期間は3~4か月で, 産卵は海域や年による変動を考慮にいれても1月に集中的に行われると判断される。

2-3-3 雄の生殖周期

雌と同様に, 雄のGSIと成熟度の季節的推移をFig.9に示した。ただし, 経産・未産の判別は3, 4, 5月についてのみ行った。未成魚に関しては, 観察を始めた3月から5月の個体では精原細胞の分裂増殖期にあり, 経産魚の細精管にはまだ残留精子が認められるなど, 回復途上にあった。GSI値は未産魚, 経産魚ともにすべて1.0以下であった。成熟分裂期の個体は8月に始めて出現し, 9月には次第にその個体数が増加し, GSI値も平均1.3~1.4とやや上昇した。10月には成熟中期, 11月には成熟後期, 12月には完熟期の個体がそれぞれ主体を占めるが, 雌と比べて成熟の活発になる時期にやや個体差が大きい。GSI値は9月後半の平均1.4から10月後半の16.1へと急

速に増大し, 精子形成が活発に進行していることがうかがえる。1月には, すでに放精を開始して細精管に間隙を生じた個体や, 放精終了期の個体が出現するようになる。GSI値も上旬の平均10.8から下旬の1.9へと急速に低下し, 雌の排卵・放卵と同様, 個体群レベルでの放精もごく短期間で終了すると考えられた。

2-4 産卵期とその前後における雌雄関係

2-4-1 成熟度と性比の関係

前項までの結果から, コマイの産卵は既往の報告と同様に1月に集中して起こることが明らかとなった。次に, 産卵場における雌雄の分布特性を知る手がかりを得るために, 12~2月の根室湾, 厚岸湖および野付周辺の標本について, 生殖腺の成熟状態から産卵前(卵巣はすべて成熟期より以前の段階で, かつ精巢のGSIは9以上である), 産卵後(卵巣, 精巢とも退縮している)および実際に産卵中と思われる産卵群(排卵個体, およびGSI値が3~9の放精中とみられる雄個体が混在している)の3つに大別して, 性比((雄個体/全個体数) \times 100)の変化を検討した(Fig.10)。それによると, 産卵前と産卵後の性比は, 全体として雌に偏っていたのに対して, 産卵群の性比は雄に偏る傾向がみられた。この様に, 産卵群では雄が卓越していることから, 繁殖にかかわる雌雄の行動特性に何らかの違いが存在する可能性が示唆された。

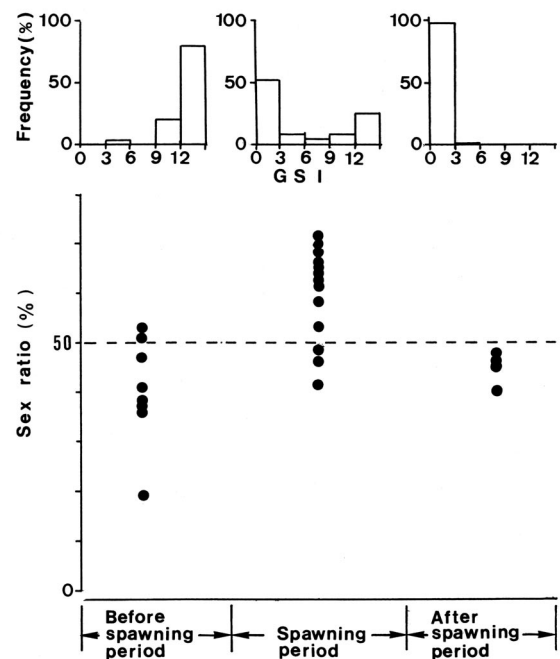


Fig.10 Comparison of sex ratio and GSI frequency of male saffron cod. Upper: GSI frequency of male during spawning season. Under: Sex ratio (M/Total \times 100) during spawning season.

2-4-2 胃充満度指数 (SCI) の変化

成熟状態の違いにより摂食量がどの様に変化するかを調べるため、産卵期とその前後におけるSCIを熟度と対応させながら雌雄別に調べた (Fig.11)。なお、雄については精巢の外部形態や組織観察の結果から、便宜的にGSI値が5以上のものを完熟・放精期 (M)、5以下のものを放精終了期 (S) とした。12月の産卵前および1月

下旬以降の産卵終了後は、雌雄を問わず多くの個体で常に1/3以上の胃内容量、いいかえると恒常的な摂餌活動が認められた。これに対して、産卵直前あるいは放精中と思われる雄や、成熟期および完熟期の雌の90%以上の胃内容量は極めて少なく、この時期には摂食量が明らかに低下しているのが確認された。

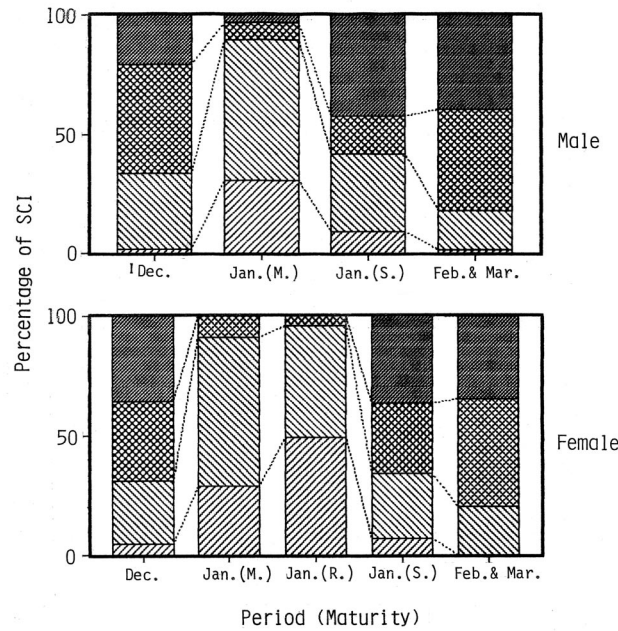


Fig.11 Changes of SCI for saffron cod from December to March compared with maturity in Nemuro waters.

■ : 2/3<, ▨ : 1/3~2/3, ▩ : <1/3, □ : 0

male (M: ripe and sperm releasing stage GSI>5, S: spent stage GSI<5) female (M: migratory nucleus stage, R: maturation stage and ripe stage, S: spent stage)

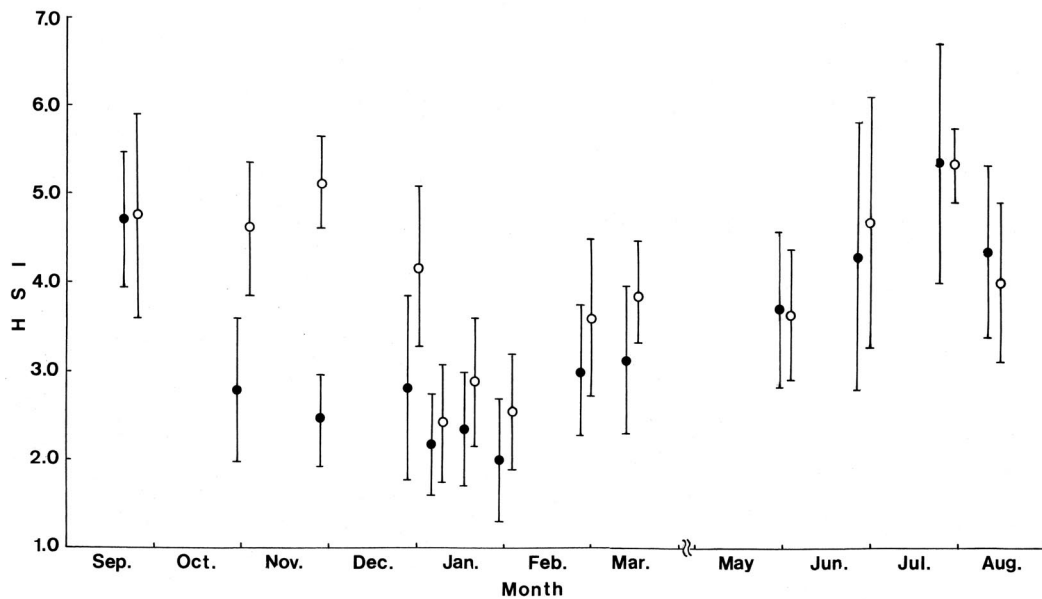


Fig.12 Seasonal changes of HSI for saffron cod in Nemuro and Pacific waters. Vertical bars indicate standard deviation.

●: male, ○: female

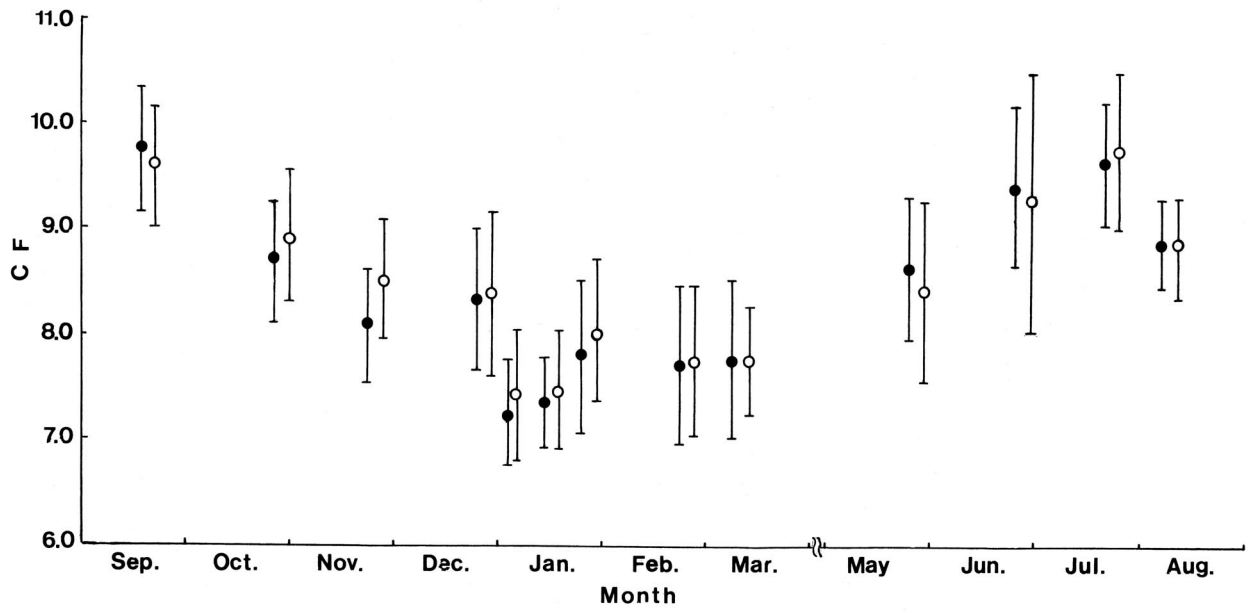


Fig.13 Changes of CF for saffron cod from Dec. to Mar. compared with maturity in Nemuro waters. Vertical bars indicate standard deviation. ●: male, ○: female

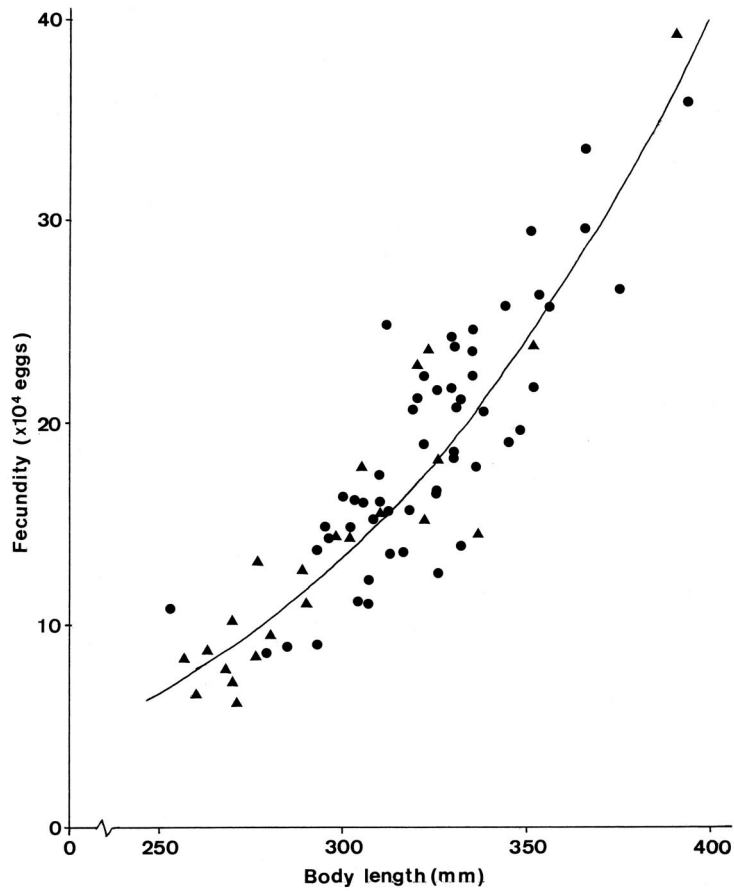


Fig.14 Relationship between fecundity and body length of saffron cod. ●: Pacific water, ▲: Nemuro water

2-5 肝臓重量指数 (HSI) と肥満度 (CF) の季節変化

コマイの生殖周期と再生産関連諸形質との関係を調べるために、根室湾海域を中心に採集された成魚のHSI, CFの季節変化を雌雄別にそれぞれ追跡した (Fig.12, 13)。

雄のHSI値は、9月から11月にかけての精子形成が活発に進行する時期において、平均4.7から2.4まで急激に低下していた。一方、雌のHSI値は9月から12月までの卵黄形成期には比較的高い値を保っていたが、12月下旬から1月にかけての最終成熟に至る時期には平均5.1から2.4まで急激に低下していた。その後雌雄のHSI値は、産卵期の1月に平均で2.0~2.9と最低値を示していたが、前項で示した産卵後に索餌量が増加する2月からやや高い値を示すようになり、5月下旬以降は再び増加する傾向がみられた。

また、CFも秋から冬にかけて徐々に減少していたが、HSIでみられた生殖腺の発達と対応したような時期的な雌雄差はみられなかった (Fig.13)。CFが最低値を示したのは1月の産卵期で、2月以降はやや高いレベルで推移し、5月下旬以降再び増加するなど、成熟の活発な秋以外はほぼHSIと同様な増減傾向がみられた。

2-6 産卵数

太平洋側は大型魚に、根室湾側は小型魚に偏るなど、

海域により明瞭な成長差がある¹⁾が、産卵数と体長の回帰式には有意差が認められなかったため、本研究では両海域を含めて扱った。

体長と産卵数の回帰式は $F=5.326 \times 10^{-5} \times L^{3.796}$ (F:産卵数, L:体長, $r=0.911$) で表され、指数関数的な関係がみられた (Fig.14)。実際には同一体長でも産卵数はかなりの変動を示す。そこで、各体長毎の推定平均産卵数をTable 4に示した。

この表から、体長280mmで104,000粒、300mmで135,000粒、320mmで172,000粒が得られ、北海道東部海域での主要な個体群は100,000~180,000粒の産卵数を有すると推定された。

産卵数と体重の関係は、 $F=274 \times W^{1.085}$ (W:体重, $r=0.938$) で表され、相関係数は強い正の相関 ($p<0.001$) を示した (Fig.15)。また、体長と産卵数では指数関数的な関係があるのに対して、体重と産卵数間には、指数が1.085とむしろ直線回帰に近い関係がみられた。

相対産卵数 (F/BW) は魚類では一般に体長に無関係に一樣か⁴⁾、体長と共に減少するといわれている⁵⁾。コマイでは相対産卵数と体長との相関は極めて小さく ($r=0.180$)、 464 ± 72 (SD.) 粒と、個体間でのばらつきはあるもののほぼ一樣な値を示した (Fig.16)。

Table 4 Calculated fecundity by body length of saffron cod based on the relation between fecundity and body length.

| Body length (mm) | Fecundity | | | (n) | Calculated fecundity |
|---------------------|-----------|---------|---------|------|-------------------------|
| | mean | min. | max. | | |
| 250-259 | 95,422 | 83,216 | 107,667 | (2) | 67,450 |
| 260-269 | 77,045 | 65,658 | 87,426 | (3) | 78,278 |
| 270-279 | 89,309 | 61,601 | 130,720 | (6) | 90,335 |
| 280-289 | 100,327 | 89,100 | 126,676 | (4) | 103,708 |
| 290-299 | 134,441 | 110,396 | 147,794 | (4) | 118,485 |
| 300-309 | 143,986 | 109,950 | 178,190 | (9) | 134,758 |
| 310-319 | 169,410 | 134,691 | 247,851 | (9) | 152,620 |
| 320-329 | 192,757 | 124,346 | 242,872 | (14) | 172,167 |
| 330-339 | 198,987 | 138,273 | 245,267 | (12) | 193,500 |
| 340-349 | 214,432 | 189,679 | 257,713 | (3) | 216,718 |
| 350-359 | 253,483 | 216,590 | 293,982 | (5) | 241,927 |
| 360-369 | 315,216 | 296,025 | 334,406 | (2) | 269,231 |
| 370-379 | 265,271 | | | (1) | 298,741 |
| 380-389 | | | | 0 | 330,567 |
| 390-399 | 374,535 | 358,215 | 390,854 | (2) | 364,823 |

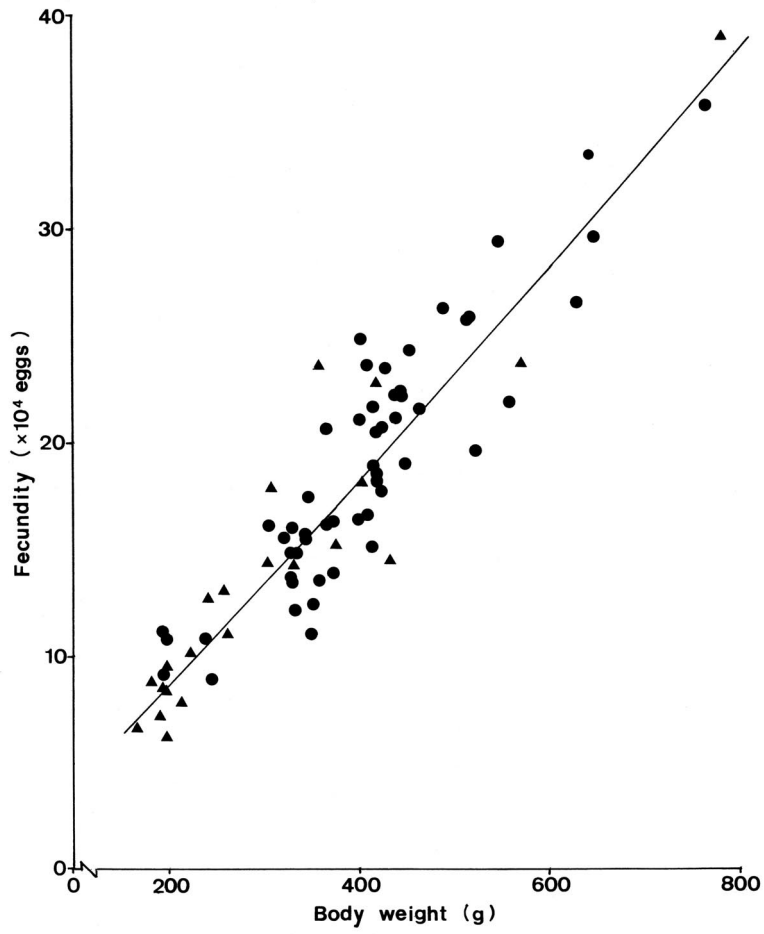


Fig.15 Relationship between fecundity and body weight of saffron cod. ●: Pacific water, ▲: Nemuro water

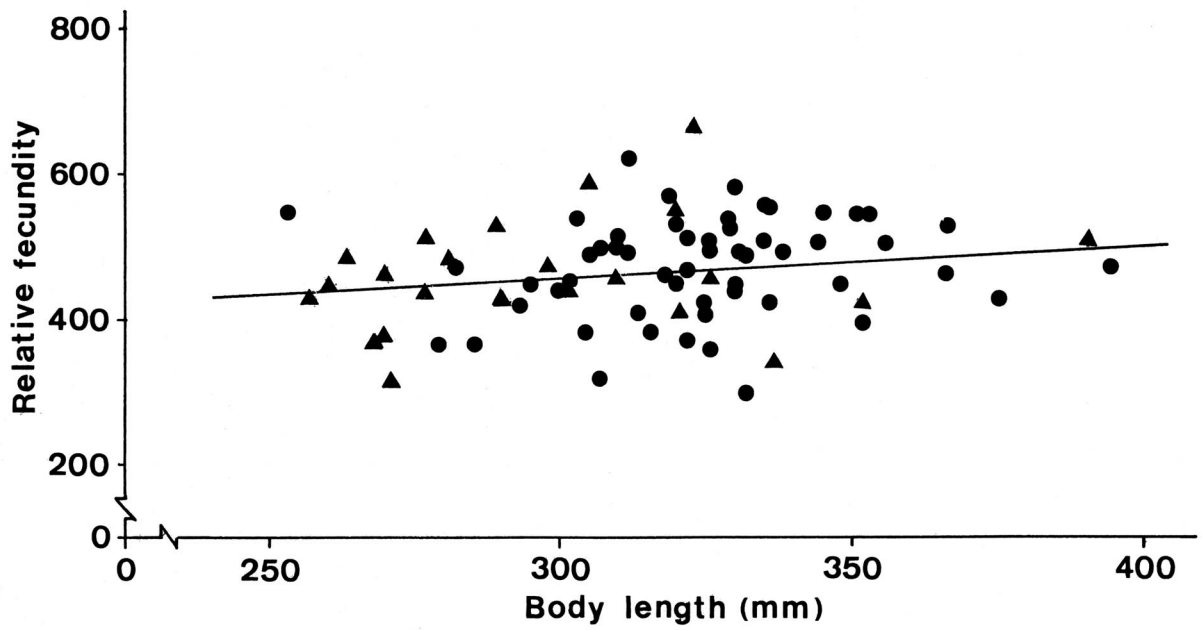


Fig.16 Relationship between relative fecundity and body length of saffron cod. ●: Pacific water, ○: Nemuro water

3. 考察

これまで、コマイの成熟に関する研究は主に肉眼による熟度判定に基づいて行われてきたため、繁殖の特性を裏付ける具体的な形質は全く明らかにされていなかった。本研究では生殖腺の組織的観察から、その発達過程および生殖周期と共に、孕卵数や産卵期における繁殖群の動態などについての知見を得た。

卵成熟に伴う卵径組成の変化から、コマイの卵巣卵は卵黄形成を開始した直後から、成熟に向かう卵母細胞群と周辺仁期以下の未発達の卵母細胞群の、明瞭な2峰型に分離することが明らかになった。この発達形式は部分同時発生型に属し、しかも排卵が1産卵期に1回限りであるクロガレイ⁶⁾、あるいはサケ科の中の多年産卵魚であるニジマス⁷⁾や *Coregonus* 属⁸⁾と同様である。一方、同じタラ科魚類のスケトウダラでは、卵の発達様式は部分同時発生型であるけれども、その産卵は約1か月間にわたって何回も繰り返し行われるとされている^{9,10)}。しかもスケトウダラにおいては、卵巣卵組成はコマイのようにするどい単峰型を示さず、緩やかな山型となっており、幾分卵の発生段階に幅がみられる。したがって、同じタラ科魚類においても比較的長期間にわたって繰り返し産卵をするスケトウダラなどとは異なり、コマイはマダラ¹¹⁾と同様、むしろ1回で産卵を終える可能性が高いことがうかがわれた。

コマイの成熟は大部分が9月から始まり、雌は12月下旬から1月上旬にかけて卵黄形成を、雄は11月から12月にかけて精子形成をそれぞれ終える。その後、産卵は1月上旬から下旬にかけての短期間のうちに集中的に行われる。しかし、北方のロシア海域では産卵期間は道東海域よりも長い。例えば、タタール海峡北部海域では1月上旬から3月中旬にかけての長期にわたって繁殖群が出現する¹²⁾。また、産卵の盛期もオホーツク海沿岸では1月から2月にかけての約1か月間と報告されている¹²⁻¹⁴⁾。さらに、タタール海峡北部海域の繁殖初期の産卵群は高齢魚で占められ、後期になるほど低年齢魚の比率が高くなる¹²⁾。したがって、ある海域における産卵期間は、その産卵群の年齢構成と各年級群間での生殖周期のずれを反映している可能性が考えられる。

本種は産卵場において性比が雄に偏るという特性がみられたが、これは明らかに索餌期とは魚群の構成が異なっていることを示唆している。産卵期における性比の相違は、産卵場において雌雄が異なった鉛直分布をすること(スケトウダラ¹⁵⁻¹⁷⁾)や個体レベルにおける繁殖に費やす時間が雌雄で異なること(クサフグ *Takifugu niphobles*¹⁸⁾、ウグイ *Tribolodon hakonensis*¹²⁾)などの理

由により生ずる。本研究では卵巣の組織観察により、雌は1回産卵である可能性を指摘した。しかしその一方では、精巣の組織観察やGSIの変化から、雄は雌とは異なり、繰り返し放精する可能性がある。このため、こうした雌雄の個体レベルでの産卵時間に差があるとすれば、それは必然的に魚群構成にも反映されていくものと予測される。

産卵期前後の胃内容物についての観察結果から、1月の産卵期間中には完熟あるいは放精中とみなせる雄個体および成熟期から排卵にいたる段階の雌個体の大部分においてその摂餌量が著しく低下しているが、産卵終了後には再び産卵前と同じレベルにまで回復することが示された。こうした産卵期間中の摂餌欲求の低下は、主として最終成熟と繁殖行動の活発化に伴って起こる個体の生理的变化によって生じると推測される。また、雌では成熟期と完熟期にはおそらく卵の吸水現象のために体腔内で卵巣体積が増大することにより、相対的に胃の容量が制限され摂餌が低下することも考えられる。

9月の成熟開始以降、雌雄の肥満度(CF)および肝臓重量指数(HSI)は索餌期に蓄積された栄養物質が生殖腺の発達に費やされるために減少傾向を示す。このうち、CFの減少には雌雄差がないのに対して、HSIの減少は雄では活発な精子形成と対応し、また雌では最終成熟にともなう卵巣重量の急激な増加に対応している。こうした成熟期間中のHSIの減少の雌雄差は、スジアイナメ *Hexagrammos octogrammos*²⁰⁾におけるのと同様、生殖腺の発達に影響を与える肝細胞の機能が、雌雄で異なるために生ずるものと考えられる。

コマイにおける体長と孕卵数の関係は、これまで多くの魚類で明らかにされたように指数関数的であり、他のタラ科魚類と同様、多産性の傾向を示していた。一般に孕卵数は同一種内では体の大きさ、年齢、生息密度、環境条件の相違などによって異なる⁵⁾。そこで、過去の知見も総合して、*navaga*を含むコマイ属魚類において、生息域による孕卵数の違いを比較した(Fig.17)。

この図から明らかなように、孕卵数が最も多いのは道東海域であり、ついでピョートル大帝湾、タタール海峡さらにベーリング海沿岸の順で北方ほど少なくなっている。また、北極海沿岸に分布する*navaga*については、体長300mmにおいて孕卵数は40,000~60,000粒程度とコマイより少ない。また、相対孕卵数の平均値は、道東海域の個体群が464個であるのに対して、例えばロシアベーリング海沿岸のKorf湾における35個体の平均値は216個であり²¹⁾、白海沿岸の*navaga*では208~248個と約半分である²²⁾。

一方、卵径についてみると本研究の計測結果では、平

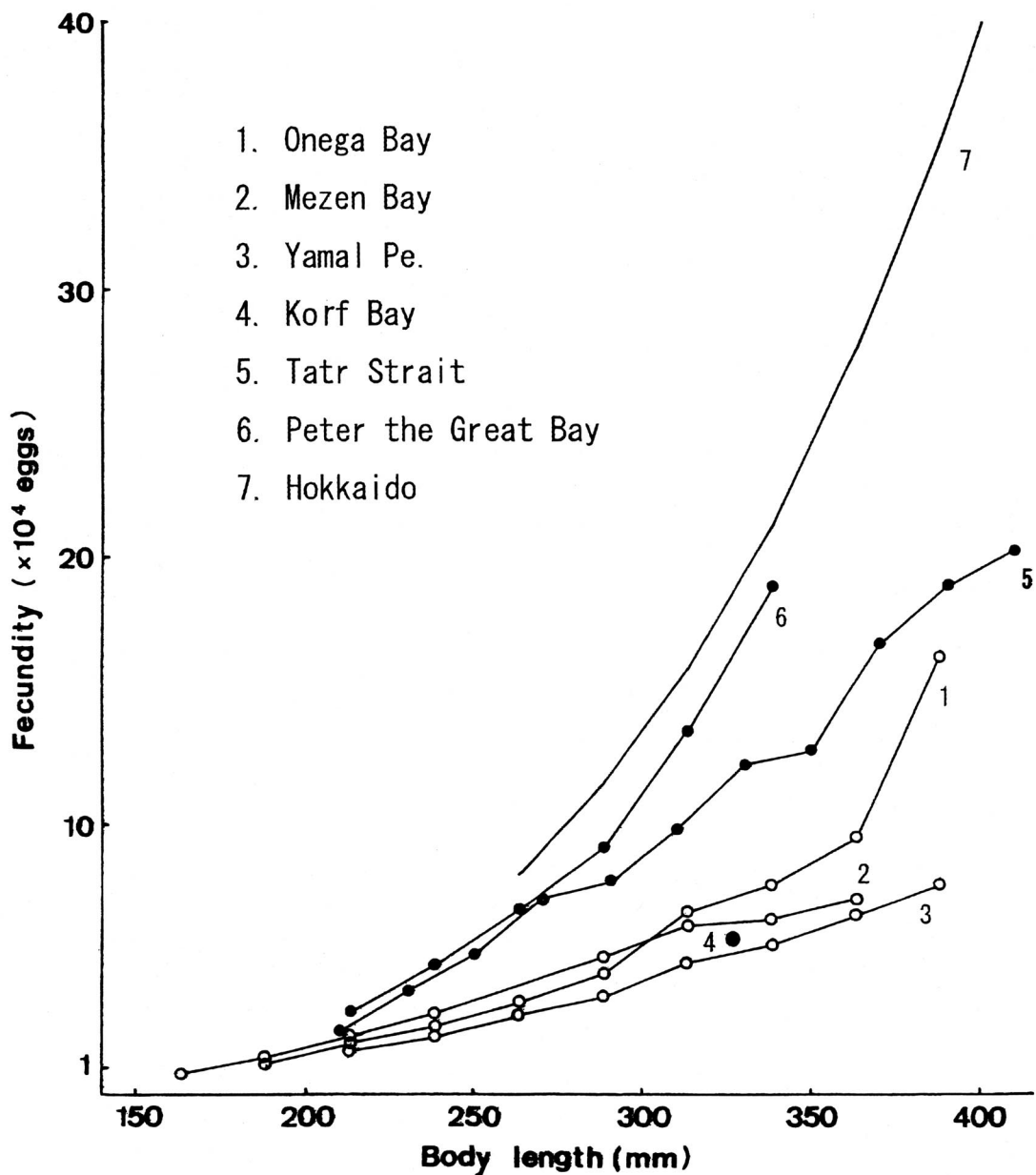


Fig.17 Relationship between fecundity and length within populations of *G. Eleginus* from various regions (1-3, 5, 6; Pokrovskaya⁸⁾, 4; Bogaevskyy²⁴⁾, 7; present study). ●: *E. gracilis*, ○: *E. navaga*

均0.94mm (0.90~0.99 mm) であり, また, 過去には約0.90mmと報告されている例もある²³⁾。これに関して旧ソ連における過去の記載²⁴⁾によると, コマイ属魚類の未受精卵の卵径は, オホーツク海沿岸のピョートル大帝湾で0.84~0.94mm, パラムシル島で0.87~1.11mmであり, *navaga*の分布する北極海沿岸では1.09~1.44mmと北方海域ほど卵径が増大する傾向がみられた。また, 受精卵の卵径もコマイが海域全体として 0.97~1.60mm⁸⁾であるのに対し *navaga*では1.50~ 2.08mm²⁵⁾と明らかに差がみられる。

したがって, 孕卵数と卵サイズの違いからコマイ属の繁殖の特徴をみた場合, 南方海域では小卵多産型であり, 一方, 北方海域では大卵少産型であることが指摘できる。同一種内での卵数と卵サイズが逆相関する要因として, 産卵期が異なる大西洋ニシンの各系群では, 大卵小産型ほど孵化時の体サイズや卵黄量が増加するため, 厳しい環境に適応できることが指摘されている²⁵⁾。コマイの場合もこれと同様に, その仔魚の生残を有利に導くため, より寒冷な北方の海域ほどこうした違いが顕著になるものと考えられる。

要 約

1983年9月から1986年12月までの間に、道東海域から採集されたコマイの生殖腺の組織学的観察等により、その発達様式と生殖周期を明らかにした。

1. 雌の成熟度を無卵黄期から放卵期までの8期に、雄では増殖期から放精終了期までの6期にそれぞれ区分した。
2. 卵黄形成が進むにつれて卵巣卵は、明瞭な2峰型に分かれ、発達した卵群は短期間で排卵に至ることから、コマイ卵の発達様式は部分同時発生型に属すると認められた。
3. ほとんどの卵巣は1月中に完熟期、放卵期に至ることから、道東におけるコマイの産卵は、1月に集中的に行われると推定された。
4. コマイ属の孕卵数と卵サイズについて既往のロシア各海域毎の個体群間で比較した結果、南方海域では小卵多産型、北方海域では大卵少産型の傾向があることが指摘された。

謝 辞

本研究を実施するに当たり、試料採集等に協力頂いた独立行政法人水産総合研究センター北海道区水産研究所、北海道大学白尻水産実験所及び厚岸、標津、野付漁業協同組合の職員の方々に感謝の意を表す。また、本論分執筆に多大な援助を頂いた北海道大学島崎健二名誉教授に深謝する。

引用文献

- 1) 陳 二郎, 桜井泰憲: コマイの年齢と成長. 北水試研報. 42, 251-264 (1993)
- 2) 北海道区水産研究所: 200カイリ水域内漁業資源総合調査 OCR測定台帳記入要領. 43p. (1980)
- 3) 尹 泰憲: 北海道噴火湾周辺海域におけるスケトウダラ雌の生殖周期. 北大水産彙報, 32, 22-38 (1981)
- 4) Bagenal, T.B.: The relationship between food supply and fecundity in brown trout *Salmo trutta* L. *J. Fish Biol.*, 1, 167-182 (1969)
- 5) 久保伊津男, 吉原友吉: 水産資源学. 改訂版 482p. 共立出版社, 東京 (1981)
- 6) 山本喜一郎: 海産魚類の成熟度に関する研究 2 クロガレイ雌魚の成熟度について. 北水研報, 11, 68-75 (1955)
- 7) 山本喜一郎, 太田 勲, 高野和則, 石川徹二: ニジマスの成熟に関する研究 1年魚の卵巣の発達について. 日水誌, 31, 123-132 (1965)
- 8) Selykov, A.G.: Oogenesis and sexual cycle of female pelyad, *Coregonus peled* of Lake Endyr. *J. Ichthyol.* 26, 1-11. (1986)
- 9) 桜井泰憲: 水槽内におけるスケトウダラの繁殖行動. 海洋と生物, 24, 2-7 (1983).
- 10) Sakurai, Y: Reproductive characteristics of walleye pollock with special reference to ovarian development, fecundity and spawning behavior. *Proc. Int. Symp. Biol. Mgmt. Walleye Pollock. Anchorage, Alaska, Alaska Sea Grant Report* No. 89-1, 97-115 (1988)
- 11) Hattori, T., Sakurai, Y. and Shimazaki, K.: Maturation and reproductive cycle of female Pacific cod in waters adjacent to the southern coast of Hokkaido, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 58(12), 2245-2252 (1992)
- 12) Kozlov, V.M.: The biology of the navaga fishery in the northern part of the Tatar strait. *Izv. TINRO*, 47, 118-144 (1959) (in Russian)
- 13) Semenenko, L.I.: Peculiarities in biology and the perspectives of the industry of *Eleginus* in the mouth of Yamsk and Tanisk in Okhotsk Sea. *Izv. TINRO*, 59, 129-135 (1964) (in Russian)
- 14) Safronov, S.N.: Structure and abundance of Pacific navaga populations in the coastal waters of Sakhalin and Kurile islands. *Ryb. Khoz.*, 6, 32-35 (1981) (in Russian)
- 15) Zverkova, L.M.: Spawning of the Alaskan pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas) in the waters of the west coast of Kamchatka. *J. Ichtyol.*, 9, 205-209 (1969)
- 16) 田中富重, 小池幹雄: オホーツク海南西部のスケトウダラ調査について その6 成熟. 北水試月報, 28, 2-14. (1973)
- 17) 前田辰昭, 高橋豊美, 伊地知誠, 平川英人, 上野元一: 噴火湾周辺海域におけるスケトウダラの漁場学的研究 - II 産卵期. 日水誌, 42, 1213-1222 (1976).
- 18) 小林裕太, 小林英司, 竹井祥郎, 真野真澄: 三浦半島油壺におけるクサフグ, *Fugu niphobles* (Jordan et Snyder)の産卵について. II. 動物学雑誌, 87, 44-55 (1978).
- 19) 岡田隆平, 田中繁雄: ウグイ人工産卵床の産卵量からの親魚量推定. 埼玉県水試研報, 50, 1-10 (1991)
- 20) 宗原弘幸: 白尻沿岸域におけるスジアイナメ *Hexagrammos octogrammus* 成魚の生活年周期. 北海道大学大学院修士論文, 55p. (1986).
- 21) Bogaevskyy, V.T. : Spawning of Pacific navaga. *Izv.*

- TINRO*, 34, 260-261 (1951) (in Russian)
- 22) Aronovich, T.M., S.I. Doroshev, L.V. Spectorova, and V.M. Makhotin: Egg incubation and larval rearing of navaga, *Eleginus navaga*, Polar cod, *Boreogadus saida* and Arctic flounder, *Liposetta gracilis* in the laboratory. *Aquaculture*, 6, 233-242 (1975)
- 23) 田中林蔵：氷魚の人工孵化に就いて。北海之水産, 20, 1-8 (1939)
- 24) Pokrovskaya, T.N.: Geographic variability in the biology of the navaga. *Trudy Inst. Okeanol.*, 31, 19-110 (1960) (in Russian)
- 25) Blaxter, J.H.S. and G.H. Hempel: The influence of egg size on herring larvae. *J. du Conseil*, 28, 211-240 (1963)