

## 〈総説論文〉

繁殖特性の変異が加入量に及ぼす影響  
— Atlantic cod *Gadus morhua* を例に —

米田道夫

Influence of variability in reproductive traits on recruitment:  
the case of Atlantic cod *Gadus morhua*

Michio YONEDA

This review indicates the causes of variability in reproductive traits and the maternal effects on egg and larval growth and survival based on Atlantic cod *Gadus morhua*. Reproductive traits of fish are directly and indirectly influenced by environmental factors through the individual and population characteristics. Variations in the timing of onset of spawning, duration of spawning and the number of egg spawned at a season are due to not only the changes in water temperature and food availability, but also the influence of age and spawning experience. Spawning experience of a female affects egg diameter and egg buoyancy, which significantly affect growth and survival of eggs and larvae. However, male's traits such as sperm density in milt have little effects on fertilization rate and larval growth. Simulation models based on reproductive traits at different age composition of spawning stock show a significant consequence of egg and larval production and viability. These observations show the importance of understanding the relationship between adult (reproductive) and offspring traits in fish species examined based on both field survey and laboratory experiments.

**Key words:** Atlantic cod, reproductive traits, environmental factors, maternal effect, recruitment

## 1. はじめに

近年, Ricker (1954) や Beverton and Holt (1957) が提唱した再生産モデル, 「産卵親魚量から加入量を予測する」という「定説」に対して多くの疑問が投げかけられている。この理論では「子供の死亡率は親の年齢や体サイズによって影響を受けない」と仮定しているところに問題の所在があることが指摘されている (Marshall et al., 1998; Scott et al., 1999)。これまでの野外調査, 飼育実験などから, 魚類の繁殖特性は水温や餌環境などの外的要因に加え, 個体の年齢や産卵経験などの内的要因によっても影響を受けることが知られている。このため, それらの要因によって産卵親魚群の産卵期間や産卵ピーク, 総産卵量, 卵質 (卵径, 卵栄養物質, 浮力など) などが変化することは, 卵・仔魚の成長・生残に対して影響をもたらすことになる (Trippel

et al., 1997)。さらに, 乱獲によって産卵魚の年齢構成が若齢化, 単純化した個体群では, 卓越年級群の発生の頻度が過去に比べて激減してしまう現象が報告されており, 資源が減少したという単純な問題ではなく, 産卵魚の再生産力の衰退が大きくかかわっていることが示唆されている (Birkeland and Dayton, 2005; Hsieh et al., 2006)。

本稿では, 魚類の繁殖特性に及ぼす諸要因とその関連性について述べる。次に, Atlantic cod *Gadus morhua* を例に, 繁殖特性に及ぼす内・外的要因と maternal effect (母性効果) に伴う卵・仔魚の成長・生残の変異を紹介する。

## 2. 繁殖特性の変異が生じる要因

初期生活期の生物特性に影響を及ぼすと考えられる繁殖特性とその変動要因の関係を Fig. 1 に示す。この中で, 初回成熟のサイズや年齢, 産卵開始のタイミングと産卵の継続期間は雌雄に共通する特性である。一方, 雌特有の特性には, 孕卵数 (産卵数), 産出卵の卵径や浮力, 仔魚の栄養分となる油球や卵黄物質の含有量などが挙げられるとともに, 雄では総精液量 (精子数), 精液中の精子密度, 精子遊泳速度などが挙げられる。これらの親の特性値は, 母

2008年9月30日受付, 2009年4月30日受理  
(独) 水産総合研究センター中央水産研究所  
National Research Institute of Fisheries Science, Fisheries Research Agency, 2-12-4 Fukuura, Kanazawa, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan  
myoneda@fra.affrc.go.jp

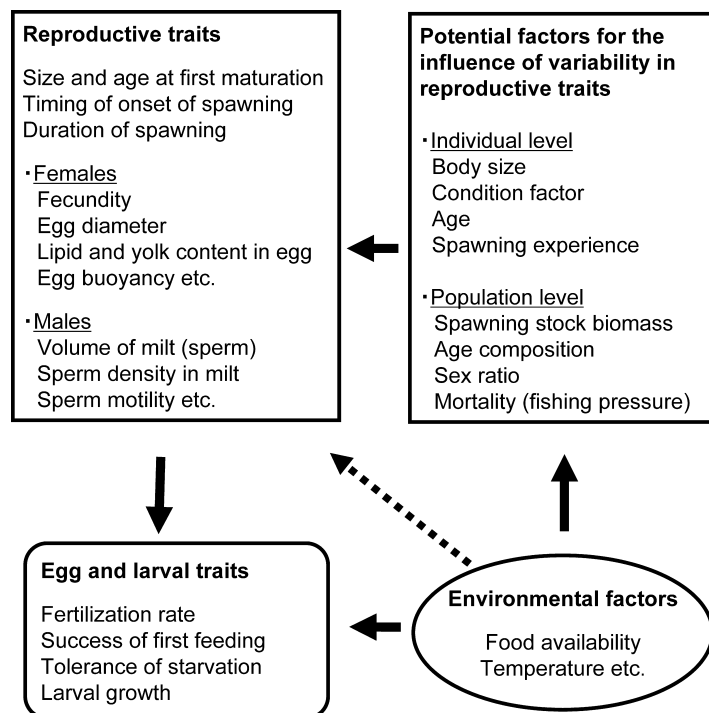


Figure 1. Schematic representation of the possible sequence of factors influencing reproductive traits. Larval traits will be influenced by both reproductive traits and environmental factors.

性・父性効果として卵の受精率、仔魚の摂餌成功、飢餓耐性、初期成長などに影響を及ぼすことが知られている (Trippel and Neilson, 1992; Trippel 1998)。

繁殖特性値の変動要因には、個体レベルと個体群レベルにおける影響と自然環境による影響が挙げられる。個体レベルでは、体サイズ、肥満度、年齢、産卵経験など、個体群レベルでは、親魚量、年齢構成、性比、死亡率（漁獲死亡率）などがそれぞれ挙げられる。水温や餌条件などの物理・生物環境は個体、個体群レベルにおいて影響を与えると同時に、初期生活期の各特性値にも同様の影響を及ぼすと考えられる。

### 3. Atlantic codの分布と生物特性の地理的変異

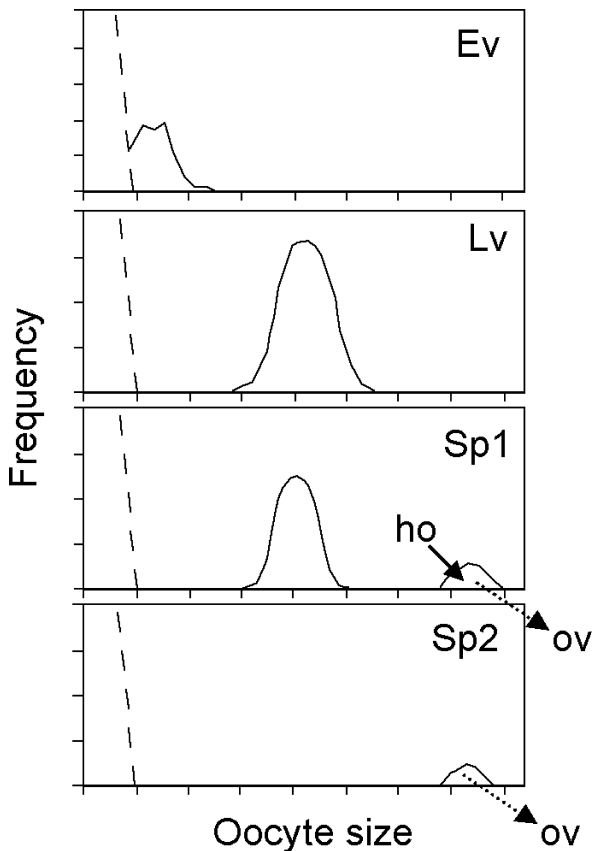
Atlantic codは北緯35°以北の大西洋およびその周辺海域に分布する。Atlantic codは水温や塩分などの物理環境に対して比較的広い適応性があるため (Brander, 1994; Rätz and Lloret, 2003), その分布範囲は汽水域から深海域 (~水深600 m), ガルフ海流の影響を受ける温暖なヨーロッパ諸国沿岸から低温な北極海, グリーランド海にまで及ぶ。一方, Atlantic codには数多くの系群が存在するが, 系群 (同じ海域) 内でも遺伝的に異なる地域個体群が認められ (Hutchinson et al., 2001), 標識放流や形態解析などを通じて, その回帰性も示されている (Heath et al., 2008)。これらのことは, Atlantic codが水温や塩分などの物理環境に対

して比較的広い適応性を持つだけでなく, 個体群として定着性が強い魚種であることを物語っている。

Atlantic codでは生息環境に応じた生物特性の地理的変異があることが知られている。水温の高い海域 (低緯度) の個体群は水温の低い海域 (高緯度) よりも成長がよく, 成熟開始時期 (体長, 年齢) も早い (Marteinsdottir and Begg, 2002; Dutil and Brander, 2003; Rätz and Lloret, 2003)。これは餌料環境が安定かつ良好な低緯度海域において, 生息水温が Atlantic codの成長最適水温に近似すること (Björnsson and Steinarsson, 2002; Dutil and Brander, 2003), 高い成長率は性成熟の早期開始につながる (Godø and Haug, 1999) などに影響しているものと考えられる。一方, 異なる生息環境では利用可能な餌生物の種組成が劇的に変化するため, その餌資源豊度の多寡によって繁殖特性も変化することが知られている。バレンツ海産 Atlantic codは餌生物としてカラフトシシャモ *Mallotus villosus* に依存しており, シシャモ資源の多寡によって Atlantic codの体コンディション (肥満度, 肝量指数など) や再生産力が大きく変動する (Marshall et al., 1999; Yaragina and Marshall, 2000)。また, バルト海では, ニシン科魚類2種 (European sprat *Sprattus sprattus*, Atlantic herring *Clupea harengus*) の資源豊度が Atlantic codの卵生産の変動に影響を与える (Kraus et al., 2002)。

#### 4. Atlantic codの成熟・産卵様式

Atlantic codでは、秋から冬、短日化による刺激によって生殖腺の成熟が開始し、卵黄形成や精子形成が進行する (Hansen et al., 2001)。産卵は晩冬から春に行われ、雌は数日間隔で産卵を繰り返す。雌の産卵の終了は、卵巣内の卵黄形成卵がなくなることに基づく (Fig. 2)。卵巣内の卵群は発達するにつれて卵径が増大し、最も発達した卵が卵黄形成後期になると、卵黄形成前の未熟な卵群から独立したモードを形成する。産卵が始まると、その卵黄形成期の卵群から複数の小さな卵群 (バッチ) が形成され、それが最終成熟を経て排卵されていく。産卵期間中、無卵黄卵群から卵黄形成卵への加入がないことから、Atlantic codは産卵期の前にその年の総産卵数を推定できる determinate fecundity に分類され、カタクチイワシ *Engraulis japonicus* などのような indeterminate fecundity のタイプ (卵黄形成卵が連続的に成熟、排卵される) と区別される。なお、Atlantic cod 雌個体から産出される卵径は産卵を重ねるにつれて小型になることが知られているが、これは水温や餌条件に関係しないことが示されている (Kjesbu et al., 1992)。

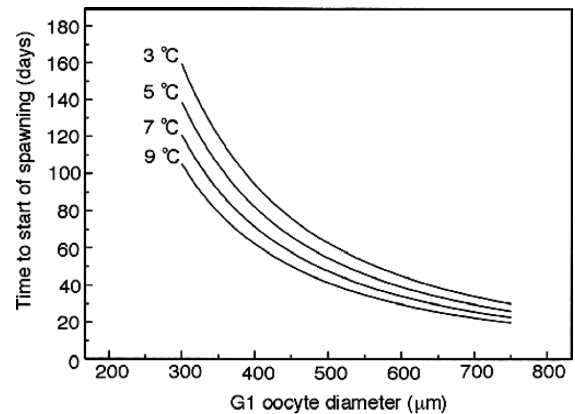


**Figure 2.** Pattern of oocyte development in Atlantic cod ovary. Ev: early vitellogenesis, Lv: late vitellogenesis, Sp1: onset of spawning, Sp2: end of spawning; ho: hydrated oocyte, ov: ovulation.

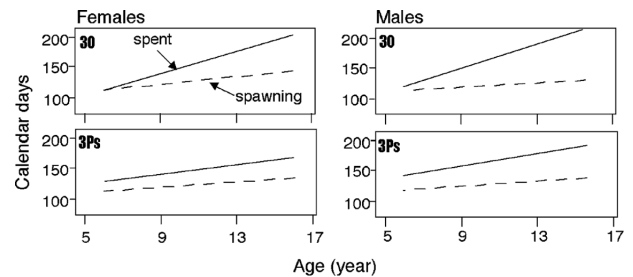
#### 5. 産卵の開始・継続の変動要因

卵黄形成の進行度合いは雌魚の産卵開始時期に影響を及ぼす。Atlantic codでは卵黄形成の進行は水温に依存することが明らかとなっている (Fig. 3; Kjesbu, 1994)。卵黄卵の卵径と水温の関係式から、卵径  $300\ \mu\text{m}$  の卵黄形成初期卵が卵径  $700\ \mu\text{m}$  の卵黄形成後期に達する日数は、水温  $9^\circ\text{C}$  で約83日と推定される。また、卵黄形成期以降における水温  $2^\circ\text{C}$  の降下は産卵開始を16–21日遅らせる。

一方、Atlantic codの産卵期間は、大型魚ほど総産卵数が増えるため長期化することが知られており (Kjesbu et al., 1996)、さらに年齢や性別によっても影響を受けることが示されている (Hutchings and Myers, 1993)。彼らは、カナダ沖の Atlantic cod 標本について、吸水卵や精液が容易に確認できる“産卵 (spawning)”と、生殖腺が退行している“産卵終了 (spent)”に区別し、プロビットモデルにより年齢群ごとの50%出現日を推定した (Hutchings and Myers, 1993)。Spawningは産卵開始日の指標として、spent



**Figure 3.** Simulated effects of variations in environmental temperature on the time period to start of spawning in relation to initial oocyte diameter of the most advanced oocytes (G1) in the Atlantic cod ovary (Kjesbu, 1994).



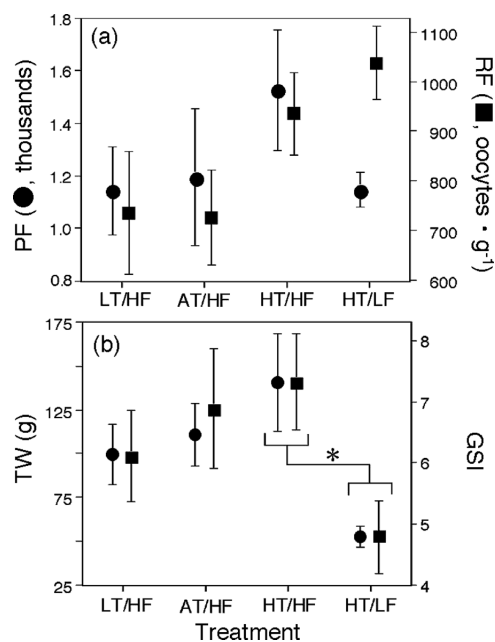
**Figure 4.** Estimated relationship between age and the day of year at which 50% of female Atlantic cod enter into spawning and spent maturation. Spawning duration can be defined as the difference in times of spawning initiation (spawning) and spawning cessation (spent). 30, 3Ps: NAFO divisions off Newfoundland, Canada (Modified from Hutchings and Myers, 1993).

は産卵終了時の指標としてそれぞれみなすことができ、直線で囲まれた領域が各年齢群の産卵期間を示す (Fig. 4). その結果、雌雄ともに、加齢に伴って産卵期間が長くなるとともに、同じ海域の同年齢群では、雄は雌よりも産卵期が長いことが明らかとなった。

## 6. 配偶子生産の変動要因

Atlantic cod 雌魚の孕卵数および産卵数は餌条件によって変化するが、初回産卵魚と経産卵魚 (生涯で1回以上の産卵を経験した個体) ではその応答も異なる (Kjesbu et al., 1991; Kjesbu and Holm, 1994). 産卵開始前的高給餌により体の栄養状態がよくなった経産卵魚は、無・低給餌区の低い栄養状態の個体よりも、より多くの無卵黄卵を生産し、それらをより高い (大きい) 割合で卵黄形成に導くことにより、孕卵数および産卵数の増加に反映させる (Kjesbu et al., 1991). しかし、給餌制限により体コンディションが悪くなった経産卵魚では、退行卵の出現割合が上昇し、結果として孕卵数や産卵数の減少を招く. 一方、初回産卵魚の孕卵数は給餌条件による影響を受けないことが示されている (Kjesbu and Holm, 1994).

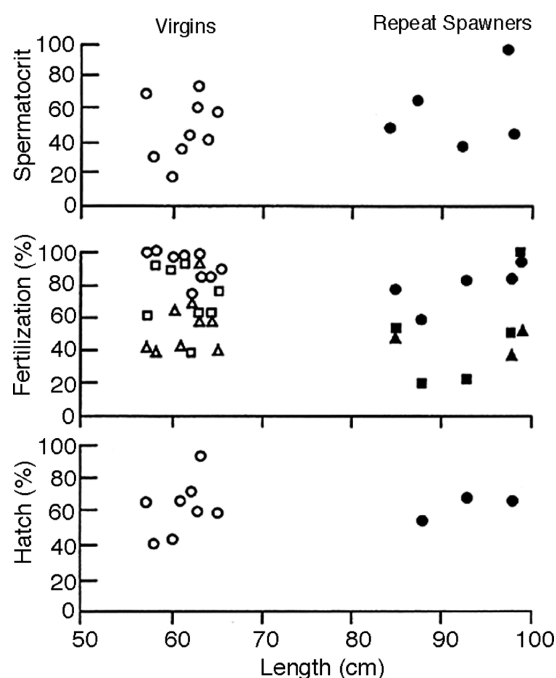
Yoneda and Wright (2005a, 2005b) は、産卵前の環境が初回産卵魚の雌雄の配偶子生産に及ぼす影響を調べるため、水温と餌条件の異なる4つの処理区を設け、まず孕卵数と相対孕卵数 (孕卵数/体重) を調べた (Fig. 5a). その結果、高水温区の高給餌と低給餌において孕卵数および相対



**Figure 5.** Gamete production of female (a) and male (b) Atlantic cod at the first spawning season. PF: potential fecundity, RF: relative fecundity, BW: body weight, RF=PF/BW, TW: testicular weight, GSI: gonadosomatic index, GSI=TW · 100 / BW (Modified from Yoneda and Wright, 2005a, b)

孕卵数ともに有意差は認められなかった (HT/HF vs HT/LF). また、高給餌条件において、孕卵数と相対孕卵数に水温における有意な影響はみられなかった (LT/HF vs AT/HF vs HT/HF). これらのことは、初めて産卵する Atlantic cod 雌では産卵前の環境は卵生産に影響を及ぼさないことを示唆している。

次に彼らは、初回産卵魚の排精 (開始) 個体における精巣重量および生殖腺熟度指数 (GSI;  $GSI=100 \times \text{精巣重量} / (\text{体重} - \text{精巣重量})$ ) を処理区間で比較した (Fig. 5b). その結果、精巣重量およびGSIは給餌量によって異なり、高給餌区のそれらは低給餌区よりも有意に高かった (HT/HF vs HT/LF). しかし、高給餌条件において排精個体における精巣重量とGSIは水温処理区間で有意差がみられなかった (LT/HF vs AT/HF vs HT/HF). すなわち、雄では初回産卵でも産卵期前の餌環境が精子の生産量に影響を与えることが判明した. 一方、同じ環境下で飼育された個体において、精液のスパマトクリット値、人工授精による受精率や孵化率では、初回産卵魚と経産卵魚における有意差が認められないことが知られている (Trippel and Neilson, 1992; Fig. 6). また、Rudolfson et al. (2005) は、Atlantic cod 雄魚の精子密度や精子遊泳速度の多寡が仔魚の生残に影響しなかったことを人工授精による実験で明らかにしている. こ



**Figure 6.** Associations between body length (spawning experience) of male Atlantic cod and spermatocrit, percent egg fertilization rates at semen:seawater dilutions 1:250 (circles), 1:500 (squares) and 1:1000 (triangles), and egg hatching rates for eggs fertilized at a semen:seawater dilution of 1:100 (Trippel et al., 1992).

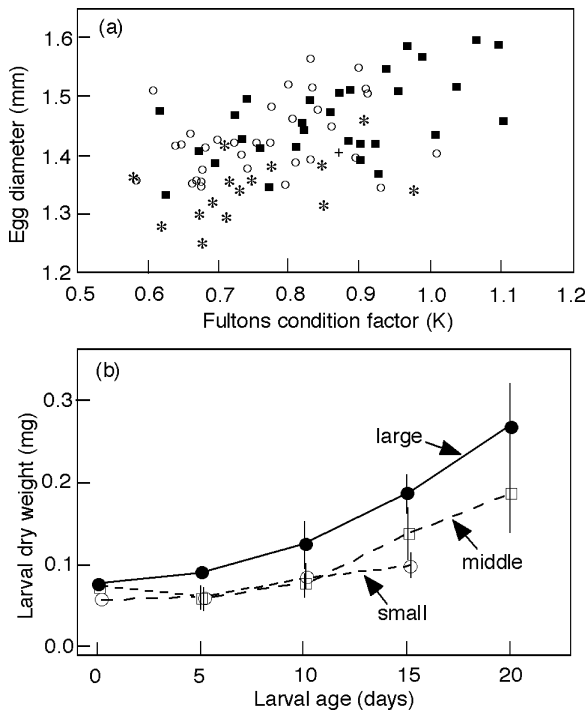


これらのことは、Atlantic cod雄魚の配偶子の質や量が、雌魚のそれらと比較して（次項参照）、卵・仔魚の成長や生残に重要な役割を果たしていないことを示唆している。

## 7. 母性効果が卵・仔魚に及ぼす影響

### 7.1. 肥満度

親魚の肥満度が産出卵の卵径および仔魚の初期成長・生残に影響していることが報告されている。Marteinsdottir and Steinarsson (1998) は、アイスランド沖のAtlantic cod天然親魚を用いて、採集個体から卵巣内に排卵されている卵を搾出し、人工授精させた後、卵と仔魚の生物特性を調べた。その結果、雌魚の肥満度（内臓除去体重/全長<sup>3</sup>）が高くなるにつれて、産出される卵の卵径も大型になることが判明した（Fig. 7a）。さらに、卵径を大型（>1.5 mm）、中型（1.5–1.35 mm）、小型（<1.35 mm）の区分けし、孵化後から摂餌成功までの経過日数と仔魚の成長を調べた。大型の卵から孵化した仔魚は5日後には全ての個体が摂餌を開始し、卵径が小さくなるにつれてその開始日も遅れる傾向が認められた。この影響は成長率にも反映され、孵化後5日目以降、日数が経過するにつれて大型卵由来と中型卵由来の仔魚における体サイズの差異が明らかとなった（Fig.



**Figure 7.** Relationship between mean egg size and female condition for Atlantic cod (+: early spawning, ■: middle spawning, ○: late spawning, \*: end of spawning, a) and mean observed size at age of larvae from eggs of three size classes (large=>1.5 mm, middle=1.35–1.5 mm, small=<1.35 mm, b) (Modified from Marteinsdottir and Steinarsson, 1998)

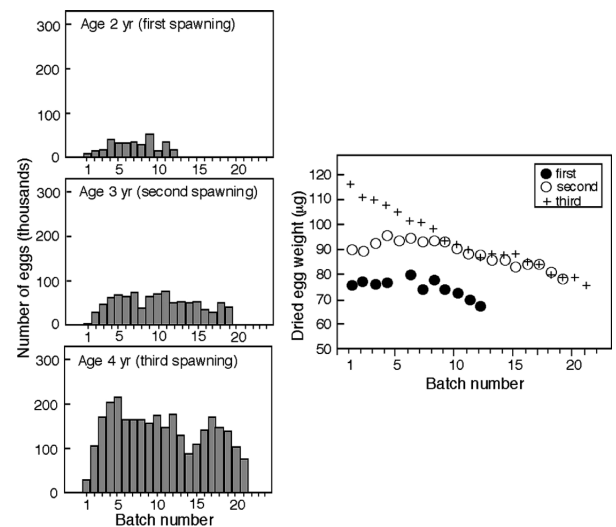
7b). なお、小型の卵から孵化した仔魚は実験15日ですべての個体が死亡した。これらのことは、肥満度の高い雌魚から生まれた仔魚は、肥満度の低い雌の仔魚よりも、成長や生残が良好であることを示唆している。

### 7.2. 年齢、産卵経験

ここでは、雌親魚の体サイズがほぼ同一であるという条件において、初回産卵魚と経産卵魚（生涯で2回目の産卵）において観察された繁殖特性の違いを紹介する（Trippel, 1998）。標本は1–2歳の未成熟時に漁獲され、標識による個体識別を行った後、産卵期前まで大型のタンクの中で一緒に飼育された（同一環境条件）。その結果、初回産卵魚と経産卵魚のそれぞれのペアの産卵期間や産卵日数はほぼ類似していたが、総産卵数、受精率、卵径、相対仔魚数

**Table 1.** Spawning duration, egg production, fertilization rate, egg diameter and larval production for first-time and second-time pairs of Atlantic cod in captivity. First-time spawner (Male: 66 cm FL, 3.2 kg BW, Female: 66 cm FL, 3.7 kg BW), second-time spawner (Male: 71 cm FL, 3.9 kg BW, Female: 62 cm FL, 3.6 kg BW). (Modified from Trippel, 1998).

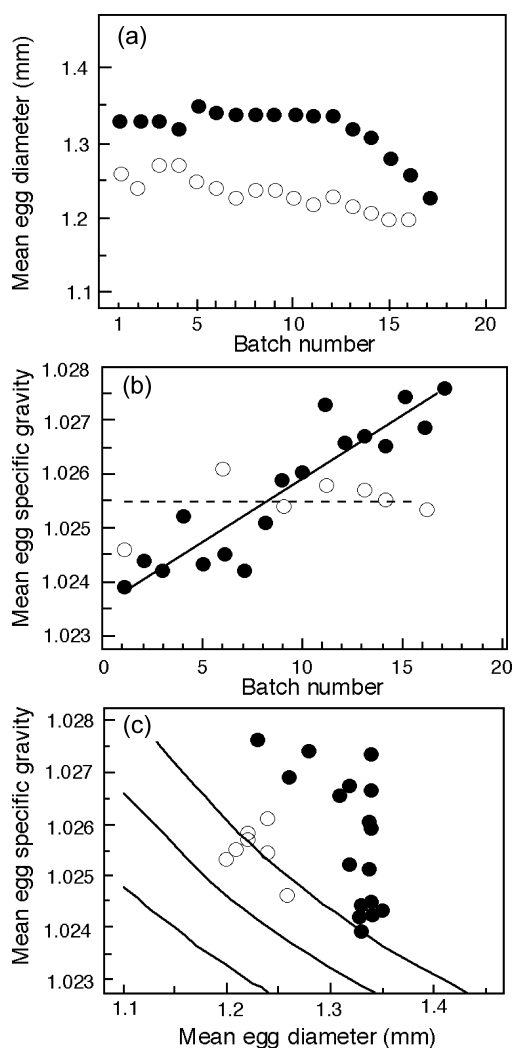
Biological traits	First-time spawner	Second-time spawner
Date span of spawning	March 5–April 10	February 26–April 8
Number of days spawning	36	41
Total egg production	750,255	1,583,716
Percent fertilized eggs	42.8	94.0
Egg diameter (mm)	1.42	1.54
Number of larvae per gram of female	55	255



**Figure 8.** Relationship between batch size (left), egg dry weight (right) and batch number of a female (fish 4) at first, second and third spawning time (Modified from Kjesbu et al., 1996).

(孵化仔魚の総数を産卵前の雌魚の体重で割る)では明確な相違が認められた (Table 1). すなわち、経産卵魚ペアのそれら特性値は初回産卵魚よりもよく、相対仔魚数では両者の間に約5倍以上の開きがみられた。これらの結果は、親魚の繁殖ポテンシャルが、個体の体サイズよりも、産卵経験に大きく影響しているということを物語っている。

一方、同一個体ではどのような変化があるのでしょうか。Atlantic cod雌個体の初回産卵から3回目までの総産卵数と産卵期間、そして産出卵の乾燥重量の変化を Fig. 8 に示す (Kjesbu et al., 1996). 初回産卵では総卵数が少なく、産卵期間も短いうえで、産出卵の重量も軽いことが示されている。しかし、産卵経験を重ねるにつれて総産卵数が増加し、産卵期間も長くなることに加え、卵の重量も重くなることが明らかとなった。これらのことは年齢や産卵経験を重ね



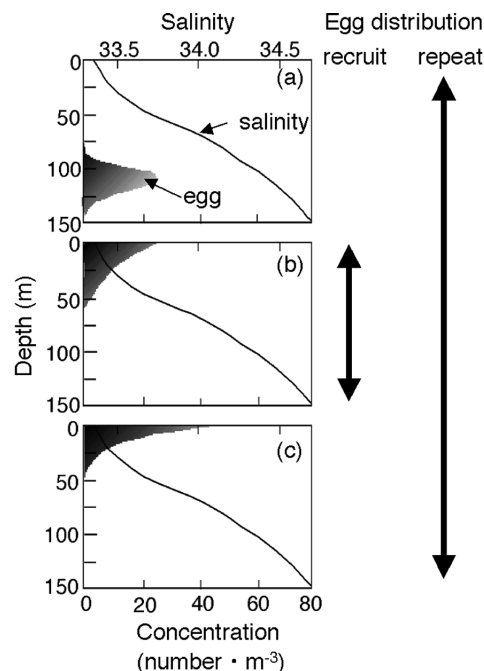
**Figure 9.** Change in egg diameter (a) and egg specific gravity (b) during the first (○) and second (●) spawning periods. Egg specific gravity vs. egg diameter is shown (c) (Modified from Kjesbu et al., 1992).

るにつれて、個体の繁殖力が増大し、長期間にわたって良質の卵を数多く産めるようになることを示唆している。

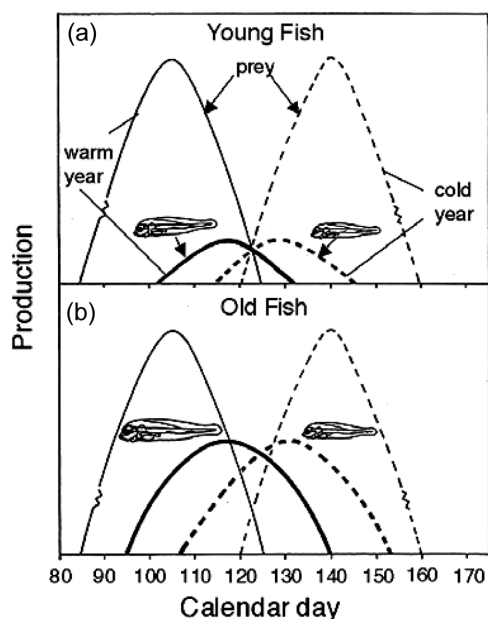
さらに、産出卵の浮力にも産卵経験による違いがみられる (Kjesbu et al., 1992). 初回産卵は2回目の産卵に比べ卵径が小さく (Fig. 9a), 浮力もある一定のレベルでその変動幅もほとんどない (Fig. 9b). 一方、2回目の産卵では、卵径が初回よりも大きいのに加え、興味深いことに、卵径がほぼ同じときでも、産卵を重ねるにつれて卵の浮力が変化し、産卵期間の全体では受精卵の浮力には大きな変動幅があることが判明した (Fig. 9c). Atlantic codの産出卵は油球がないため、浮力の調整は卵膜の厚さ、遊離アミノ酸や脂質などを含む卵黄物質、そして水分などの構成比に起因していることが示されているが (Thorsen et al., 1996), 産卵経験に伴う産出卵の浮力調節の詳細は明らかではない。しかし、経産卵魚でも産卵前の餌環境が悪かった個体では、このような産出卵の浮力の大きな変異はみられないことから (Kjesbu et al., 1992), 卵の浮力も母性効果の一つであるといえよう。

## 8. 初期生活期の生物特性に繁殖特性が及ぼす影響

これまで紹介した個体レベルにおける Atlantic cod の繁殖ポテンシャルが加入に及ぼす影響を予測した2つのモデルを紹介する。



**Figure 10.** Simulation of the vertical distribution of Arcto-Norwegian cod eggs at the main spawning area in Lofoten. (a) Extremely heavy fraction; (b) average eggs; (c) extremely light fraction. Estimated distribution patterns of eggs produced by recruit (first-time) and repeat spawners are also indicated (Modified from Kjesbu et al., 1992).



**Figure 11.** Schematic representation of the temporal production of first-feeding Atlantic cod larvae by (a) a young first-time spawner and (b) an old repeat spawner, and of their dominant prey in Lofoten, Norway. Two scenarios are represented: a cold year, coastal water 2.1°C and a warm year, 4.1°C. Events are based on empirical data: the y-axis scale is arbitrary; wavy lines in nauplii curves indicate that their production relative to larvae is far greater than shown (Kjesbu et al., 1996).

Fig. 10a-cはノルウェー北方海域における Atlantic cod 産卵期の水深帯別塩分濃度の変化と、Atlantic cod 産出卵の比重別に推定された卵の分布モデルである (Kjesbu et al., 1992)。初回産卵魚の卵は、平均的な浮力を持ちしかもその変動幅がないことから、ある特定の水深にしか受精卵が分布していないと考えられる (たとえば Fig. 10b)。一方、経産卵魚の卵の浮力は非常に大きな変動幅を持つことから、産出卵は表層 (Fig. 10a) から中深層 (Fig. 10b, c) まで幅広く分布していると考えられる。このような産卵経験に伴う卵の分布状況の違いは、孵化仔魚の餌生物との巡り合わせ、移送等に影響し、仔魚の成長・生残にも反映されると考えられる。

次に、同じノルウェー北方海域における Atlantic cod 孵化仔魚の餌生物であるプランクトンの発生量のタイミングと Atlantic cod 仔魚の発生のタイミングにおける暖水期と冷水期の影響差を、年齢群別に示したモデルが Fig. 11 である。Atlantic cod は、産卵を重ねるにつれて卵径や卵重量が小さくなる傾向を持つ (Kjesbu et al., 1992, 1996; Figs. 8 and 9)。このため、産卵期の前半では大型の孵化仔魚が発生し、産卵期の経過とともに孵化仔魚が小型化すると考えられる。暖水期では、プランクトンのブルーミングが Atlantic

codの産卵期よりも前に起こるため、年齢に関係なく、大型の孵化仔魚はそれら餌を利用して速やかに成長していくと考えられる。実際、この海域において卓越年級群が発生するのは、常に暖水期であることからこの仮説は妥当であると考えられる。一方、冷水期ではプランクトンのブルーミングが Atlantic codの小型仔魚期の発生時期にしか重ならない。上述したように、Atlantic codでは産卵経験により産出卵の卵径が異なること (Trippel, 1998) や小型仔魚は同一環境でも大型仔魚に比べ生残率が低いこと (Marteinsdottir and Steinarsson, 1998) を考慮すると、仔魚の生息環境が悪化すれば、年齢や産卵経験などの母性効果が初期の加入群の生残により影響すると推察される。これらのことから、産卵親魚群の年齢構成の多様性が消失し、低年齢化すれば、個体群の繁殖ポテンシャルが低下するとともに、環境変動に対しても脆弱化していくことを示唆している。

## 9. 最後に

これまでの初期生活史に関する生態学的仮説から、仔稚魚期の生き残りには個体の成長量が重要な役割を果たしているといえよう。仔稚魚の生物特性は生息環境に強く影響を受けることは間違いないものの、Atlantic codでみられたように、母性効果に伴う卵質の向上が孵化後間もない仔魚の成長や生残の向上にもつながると考えられる。Atlantic codの繁殖特性に関する情報、特に母性効果に伴う加入量変動機構の仮説は、野外調査と飼育実験の両立によって導き出されたものである。一方、わが国の重要漁業資源研究では、野外調査における生態学的研究が先行しているものの、さまざまな環境条件において実施された飼育における再現実験が極めて少ないのが現状である。近年、マイワシ *Sardinops melanostictus* やカタクチイワシに代表される浮魚類の資源変動は、気候・海洋変動に伴う生態系の変化 (レジームシフト) が原因であることが示唆されており、そのメカニズムの解明とレジームシフトを考慮した新たな水産資源管理・漁業管理の開発が急務となっている。今後わが国においても、飼育における再現実験と野外調査のメリットを組み合わせることにより、資源変動機構における新たな事実や仮説が発信されていくことを期待する。

## 引用文献

- Beverton, R. J. and S. J. Holt (1957) On the dynamics of exploited fish populations. Fish. Invest. Minist. Agri. Fish. Food U.K., **19**, 1-533.
- Birkeland, C. and P. K. Dayton (2005) The importance in fishery management of leaving the big ones. Trends Ecol. Evol., **20**, 356-358.
- Björnsson, B. and A. Steinarsson (2002) The food-unlimited growth rate of Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., **59**, 494-502.
- Brander, K. M. (1994) Patterns of distribution, spawning, and growth in North Atlantic cod: the utility of inter-regional comparisons. ICES Mar. Sci. Symp., **198**, 406-413.

- Dutil, J. D. and K. Brander (2003) Comparing productivity of North Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks and limits to growth production. *Fish. Oceanogr.*, **12**, 502–512.
- Godø, O. R. and T. Haug (1999) Growth rate and sexual maturity in cod (*Gadus morhua*) and Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *J. Northwest Atl. Fish. Sci.*, **25**, 115–123.
- Hansen, T., Ø. Karlsen, G. L. Taranger, G-I Hemre, J. C. Holm and O. S. Kjesbu (2001) Growth, gonadal development and spawning time of Atlantic cod (*Gadus morhua*) reared under different photoperiods. *Aquaculture*, **203**, 51–67.
- Heath, H. R., P. A. Kunzlik, A. Gallego, S. J. Holmes and P. J. Wright (2008) A model of meta-population dynamics for North Sea and West of Scotland cod—The dynamic consequences of natal fidelity. *Fish. Res.*, **93**, 92–116.
- Hsieh, C., C. S. Reiss, J. R. Hunter, J. R. Beddington, R. M. May and G. Sugihara. (2006) Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *Nature*, **443**, 859–862.
- Hutchings, J. A. and R. A. Myers (1993) Effect of age on the seasonality of maturation and spawning of Atlantic cod, *Gadus morhua*, in the Northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**, 2468–2474.
- Hutchinson, W.F., G. R. Carvalho and S. I. Rogers (2001) Marked genetic structuring in localised spawning populations of cod *Gadus morhua* in the North Sea and adjoining waters, as revealed by microsatellites. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **223**, 251–260.
- Kjesbu, O. S. (1994) Timing of start of spawning in Atlantic cod (*Gadus morhua*) females in relation to vitellogenesis oocyte diameter, temperature, fish length and condition. *J. Fish Biol.*, **45**, 719–735.
- Kjesbu, O. S. and J. C. Holm (1994) Oocyte recruitment in first-time spawning Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to feeding regime. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**, 1893–1898.
- Kjesbu, O. S., H. Kryvi, S. Sundby and P. Solemdal (1992) Buoyancy variations in eggs of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in relation to chorion thickness and egg size: theory and observations. *J. Fish Biol.*, **41**, 581–599.
- Kjesbu, O. S., J. Lungsøyr, H. Kryvi, P. R. Witthames and M. Greer Walker (1991) Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48**, 2333–2343.
- Kjesbu, O. S., P. Solemdal, P. Bratland and M. Fonn (1996) Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **53**, 610–620.
- Kraus, G., J. Tomkiewicz and F. Köster (2002) Egg production of Baltic cod (*Gadus morhua*) in relation to variable sex ratio, maturity, and fecundity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **59**, 1908–1920.
- Marshall, C. T., O. S. Kjesbu, N. A. Yaragina, P. Solemdal and Ø. Ulltang (1998) Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of Northeast Arctic cod? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **55**, 1766–1783.
- Marshall, C. T., N. A. Yaragina, Y. Lambert and O. S. Kjesbu (1999) Total lipid energy as a proxy for total egg production by fish stocks. *Nature*, **402**, 288–290.
- Marteinsdottir, G. and G. A. Begg (2002) Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod *Gadus morhua*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **235**, 235–256.
- Marteinsdottir, G. and A. Steinarsson (1998) Maternal influence on the size and viability of Iceland cod *Gadus morhua* eggs and larvae. *J. Fish Biol.*, **52**, 1241–1258.
- Rätz, H-J. and J. Lloret (2003) Variation in fish condition between Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks, the effect on their productivity and management implications. *Fish. Res.*, **60**, 369–380.
- Ricker, W. E. (1954) Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.*, **11**, 559–623.
- Rudolfsen, G., L. Figenschou, I. Folstad, J. T. Nordeide and E. Søreng (2005) Potential fitness benefits from mate selection in the Atlantic cod (*Gadus morhua*). *J. Evol. Biol.*, **18**, 172–179.
- Scott, B., G. Marteinsdottir and P. J. Wright (1999) Potential effects of maternal factors on spawning stock—recruitment relationships under varying fishing pressure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **56**, 1882–1890.
- Thorsen, A., O. S. Kjesbu, H. J. Fyhn and P. Solemdal (1996) Physiological mechanisms of buoyancy in eggs from brackish water cod. *J. Fish Biol.*, **48**, 457–477.
- Trippel, E. A. (1998) Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **127**, 339–359.
- Trippel, E. A., O. S. Kjesbu and P. Solemdal (1997) Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. In: *Early life history and recruitment in fish populations*, ed. R. C. Chambers & E. A. Trippel, Chapman and Hall, New York, 31–62.
- Trippel, E. A. and J. D. Neilson (1992) Fertility and sperm quality of virgin and repeat-spawning Atlantic cod (*Gadus morhua*) and associated hatching success. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**, 2118–2127.
- Yaragina, N. A. and C. T. Marshall (2000) Trophic influences on interannual and seasonal variation in the liver condition index of Northeast Arctic cod (*Gadus morhua*). *ICES J. Mar. Sci.*, **57**, 42–55.
- Yoneda, M. and P. J. Wright (2005a) Effects of varying temperature and food availability on growth and reproduction of first-time spawning female Atlantic cod. *J. Fish Biol.*, **67**, 1225–1241.
- Yoneda, M. and P. J. Wright (2005b) Effect of temperature and food availability on reproductive investment of first-time spawning male Atlantic cod, *Gadus morhua*. *ICES J. Mar. Sci.*, **62**, 1387–1393.