

〈総説論文〉

マダラの繁殖特性の時系列変化と資源変動

成松庸二

Temporal variability in reproductive traits and fluctuation in Pacific cod *Gadus macrocephalus* population

Yoji NARIMATSU

Annual changes in life history traits and their effect on reproductive success were reviewed in exploited demersal fishes, especially in Pacific cod off the Pacific coast of Northern Honshu, Japan. In Pacific cod, age at maturity plastically changed with recruitment size. Early maturing females showed no different characteristics in relative fecundity and onset of spawning compared to older females. On the other hand, early maturing females showed disadvantages in future growth and egg size compared to older ones. In comparisons with other demersal species, the recent fluctuating pattern of the Pacific cod population was discussed in relation to the variability of life history traits.

Key words: population level, age at maturity, reproductive success, reproductive characteristics, Pacific cod

1. はじめに

近年、乱獲の影響で多くの底魚類の資源は減少している。この傾向は親魚の減少のみならず親魚となる個体の体サイズの小型化や年齢の若齢化も引き起こしている。小型、若齢化や初回産卵魚の割合の増加は、SSBの減少だけではなく繁殖ポテンシャルの減少を引き起こすこともある (Scott et al., 1999, 2006; Murawski et al., 2001)。このことはSSBが繁殖ポテンシャルと必ずしも一致しないことを示しており、再生産の成功を評価する際には、親魚の年齢組成や繁殖特性の時系列変化の把握が重要であることを示唆している。

北太平洋沿岸に広く分布するマダラ *Gadus macrocephalus* は、大陸棚から陸棚斜面上部の優占種で大型に成長することから、生態系における鍵種であるとともに産業的にも重要な対象種となっている。分布の南限にあたる東北地方の太平洋岸 (東北海域) では、マダラの寿命は8歳前後と考えられている (服部ほか, 1992) が、満1歳ごろから漁獲の対象となっているため、個体群は主に満3歳以下を中心に構成されている (成松, 2006)。このように若齢魚中心

の年齢構成ではあるが、近年の資源は大きく変動しつつも、水準は高いレベルにあることが明らかになっている。

重要種の資源の減少や不安定化は漁業関係者のみならず消費を通して一般社会に与える影響が大きいこともあり、それらにおよぼす親魚の繁殖特性の時系列変化の影響についてはさまざまな解析が行われつつある。ここでは、近年の研究例を紹介するとともに、東北海域のマダラにおける現象と比較することで、なぜマダラでは高い漁獲圧にもかかわらず資源状態がよいのかについて検討し、今後の課題を明確にすることを目的とした。

2. マダラの生態と調査の概要

2.1. 生態

日本周辺におけるマダラについては次のような生態が知られている。通常、水深200–500mの範囲に分布しており (北川ほか, 2002)、成魚の卵黄の蓄積は9月頃から始まり (Hattori et al., 1992)、日長などがシグナルとなって成熟が進む (手塚, 2006) ことが組織観察、飼育実験から明らかにされている。陸奥湾では繁殖期である冬季になると、成魚は水深100m以浅の湾内もしくは湾口部に移動する (福田ほか, 1985)。陸奥湾産卵のマダラは北海道太平洋岸を索餌場として利用しており、比較的広い範囲で産卵回遊する。その一方で本州日本海や本州太平洋岸の集団では小規模な産卵場が各地に点在しており、成長や産卵に伴う浅深移動を除き大きな回遊をしないと考えられている (手塚,

2008年10月8日受付, 2009年6月2日受理
 (独) 水産総合研究センター東北水産研究所八戸支所
 Tohoku National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency,
 Hachinohe Station, 25–259 Shimomekurakubo, Same, Hachinohe, Aomori
 031–0841, Japan
 nary@affrc.go.jp

2006). 繁殖は雌雄ペアもしくは1雌に対して数尾の雄で行われ、雌は1回の産卵ですべての卵を産み出す (Sakurai and Hattori, 1996). 産み出された卵はそれぞれが分散して着底し、砂に弱く粘着した状態で発生する。

仔魚はふ化後しばらくして浮上し、浮遊生活期に入る。陸奥湾 (Takatsu et al., 1995), 八戸沖では6月までには着底個体がみられるようになる一方で、七尾湾では4月下旬にみられることから、七尾湾の方が1ヶ月ほど早い (森岡・桑田, 2002). 七尾湾、陸奥湾で採集された稚魚の胃内容分析では、全長45 mmよりも大きい個体は底生性の餌も食べているため (Takatsu et al., 1995; 森岡・桑田, 2002), 着底時期は海域間で異なるものの、着底サイズは共通していると考えられる。また、七尾湾では5月中旬以降 (森岡・桑田, 2002), 陸奥湾では6月下旬以降 (Takatsu et al., 1995), 八戸沖の沿岸では7月以降 (橋本, 1974) にはほとんど採集されず、その時期までに湾外もしくは深海域に移動すると思われる。

2.2. 調査概要

1996–2007年の10–11月に東北海域で着底トロール調査を行い、得られたマダラについて体長と体重を測定した後、耳石と卵巣を摘出した。研究室に持ち帰った耳石の薄片を作り、年齢査定を行った。また、卵巣の組織切片を作り卵黄の蓄積の有無から成熟、未熟を判別した。卵母細胞の発達が進んだ卵巣の一部について重量と卵黄卵数を記録し、個体別に抱卵数および相対抱卵数 (抱卵数/内臓除去体重) を求めた。さらに、産卵回遊魚を対象としている刺し網漁業の漁獲物から、体サイズ別の漁獲時期を求めるとともに、すでに排卵されている卵巣からは200卵を無作為に抽出し、60°Cで48時間乾燥させて重量を測定した。

このデータセットから、次のことを明らかにした。個体別の成熟、未熟を判別し、年齢査定結果と合わせて年別、年齢別の成熟割合を推定した。また、トロール調査結果をもとに年齢別の資源量を推定し、資源水準と年齢別の成熟割合の関係を求めた。加えて年別、年齢別の個体数、成熟割合、抱卵数の積から求めた個体群全体の卵数と年別、年齢別の個体数に各年平均の成熟割合および抱卵数を乗じて求めた卵数を比べ、平均的な値を用いて求めた個体群の卵数の誤差を求めた。さらに、親魚の年齢別に抱卵数、相対抱卵数、産卵時期および卵重量を比較し、その結果をもとに早熟化が及ぼす繁殖特性への影響について検討した。

3. 資源の状態と初回成熟年齢

資源量の減少に伴う成熟年齢の若齢化は多くの魚種個体群で知られている (Jorgensen, 1990; Rijnsdorp, 1993; Trippel, 1995; Armstrong et al., 2004; Olsen et al., 2005). この現象は主に2つの要因によって解釈されている。1つは可塑的な応答である。資源の減少によって個体当たりの利用可能な餌生物が多くなる。その結果、栄養状態や成長がよくな

り、若齢でも成熟するようになる。個体数が少ないことによって余儀なくされる個体群の総産卵数の減少が、成長の良化と成熟率の向上による個体当たりの産卵数の増加によって補償されていることになる (Trippel et al., 1997). この応答では、早熟化は同じ遺伝子の可塑性によって引き起こされているため、加入が増えて利用可能な餌生物が少なくなった、あるいは環境が不適になったときには、表現型は逆の方向 (大型、晩熟化) にシフトし得る。

もう1つは進化的な応答である。高い漁獲圧によって晩成の遺伝形質を持つ個体の子孫を残すまで生き残れない状況では、若齢で成熟する個体だけが子孫を残すことになる。もし、早熟化という表現型の変化が遺伝的な変異を伴うならば、漁業は進化的な作用をもたらすということになる (Kuparinen and Merila, 2007, 詳しい内容は勝川・渡邊 (2010) 本特集号を参照されたい)。一度このように進化するすると、大型、高齢魚に高い漁獲圧がかかっている限りは逆方向への進化は起こりにくいと考えられている (Stokes and Law, 2000; Law, 2007). この応答は必ずしもその後の資源に悪影響を与えるとは限らない。しかし、従来であれば成熟しないような体サイズや栄養状態でも成熟するようになるため、生残しにくい子孫を産み出し、さらには後の繁殖成功も低める可能性が高いと考えられる。

東北海域のマダラの資源は大きな変動を繰り返しており、近年は若齢魚主体ながら高いレベルにある (Fig. 1). この個体群でも資源の変動に伴う初回成熟年齢の変化が知られている。雌には満3歳から成熟する個体と満4歳から成熟する個体があり (Fig. 2), 満3歳の成熟率は資源の加入水準と負の相関を示す。つまり、加入が多いと満4歳から成熟する個体が多くなり、加入が少ないと満3歳から成熟する個体が多くなる (Fig. 2). 成熟率は体長に依存して変化する傾向があり、50%成熟体長には大きな年変化が認められないこと、加入が悪い年級ほど0歳時における成長がよく、若齢時に生じた体長差が満3歳まで維持されることが示されている (成松, 2006; Narimatsu et al., 2010). 近年の資源状態がよいということもあり、現在マダラでみ

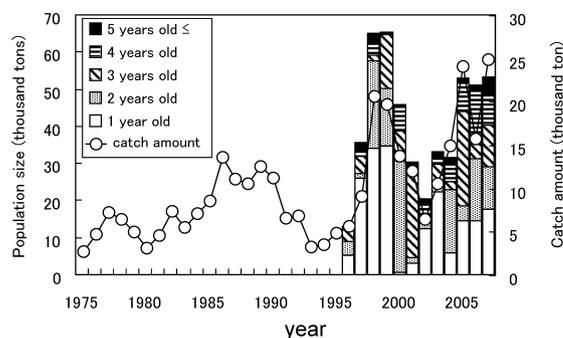


Figure 1. Annual changes in population size by age and catch amount of Pacific cod in the Tohoku population.

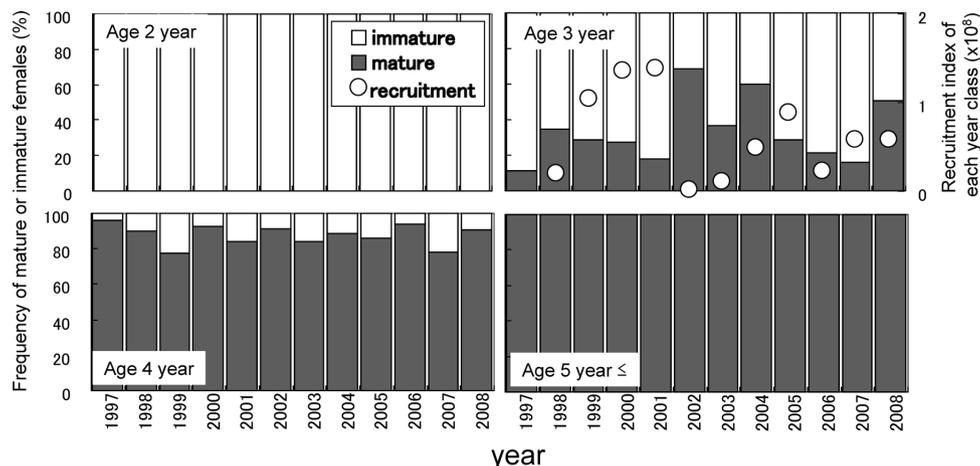


Figure 2. Annual changes in maturity at ages, and recruitment size index of each year class for age 3 year of female Pacific cod in the Tohoku population.

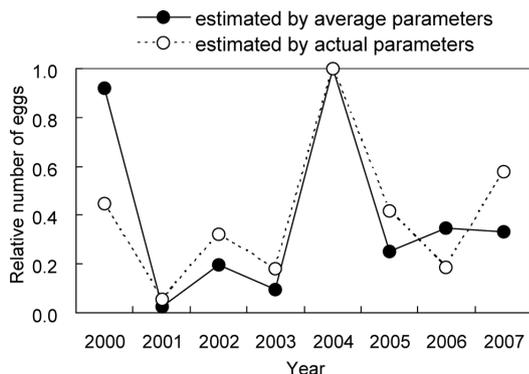


Figure 3. Comparison in potential egg productions by 3 year old females. The egg productions were estimated using by average and actual parameters in maturation rates and number of eggs. Notice that egg productions estimated by actual parameters tend to be higher than those estimated by average parameters in low egg production years such as in 2001–2003.

られる成熟年齢の年変化は、遺伝子の変化を伴わない表現型の可塑的な応答であると考えられる。しかし、高い漁獲圧がかかり若齢中心の個体群構造になっていることから、今後資源が減少期に入りそれが長く続く場合には、進化的な応答を伴う危険性もあると考えられる。

では、この成熟年齢の年変化はどの程度3歳魚全体の卵数に影響を与えているのだろうか。年ごとに求めた満3歳魚の成熟率、抱卵数および個体数をもとに個体群全体の3歳魚の抱卵数を求めた（年変化を考慮した卵数）。また、各年の個体数に平均的な成熟率と抱卵数を乗じて個体群全体の3歳魚の抱卵数を求め（年変化を考慮しない卵数）、年変化を考慮した卵数と比較した。その結果、年変化を考慮しない卵数の変動係数は0.92であったのに対し、年変化

を考慮した卵数では0.74であり、年変化を考慮したほうが小さい傾向にあった。特に、2001年や2003年など親魚量が少なく、卵数が少ない年で年変化を考慮しない卵数に比べて考慮した卵数が多く見積もられる傾向にあったため（Fig. 3）、成熟年齢や抱卵数の年変化は、個体数が少ない年級の卵数の補償に効果が高いと考えられた。

なお、卵母細胞の一部は発達とともに吸収されることもあり（閉鎖卵母細胞）、抱卵数（potential fecundity）を計数する時期によっては抱卵数と実際の産卵数の間に大きな乖離を生み出す可能性が指摘されている（Withames and Greer Walker, 1995; Kurita et al., 2003; Thorsen et al., 2006）。複数の種で知られているのみならず、同属の大西洋マダラでも知られている現象であるため（Thorsen et al., 2006）、マダラでも存在する可能性はあるが、今回はその割合の年変化については考慮していない。

4. 早熟化が将来の繁殖成功に及ぼす影響

一般に魚類は非限定的（indeterminate）に成長し、最大体長に達する前に成熟し始める。成熟することにより、それまで成長に使われてきたエネルギーを生殖腺の発達に分配することになるので、早熟化は成長を鈍化させ、次の繁殖期の配偶子の生産を制限しているかもしれない（Jobling, 1994）。また、成熟することによって栄養状態が悪くなり、死亡するリスクが高まったり（Morgan and Colbourne, 1999; Lambert and Dutil, 2000）、翌年の配偶子の生産を断念したりすることもある。一度成熟した個体が、次回以降の成熟を断念する例は数種の魚類で知られており（Rideout et al., 2005）、特に小型、若齢魚で成熟した個体や初回成熟魚ほど次の繁殖期にスキップしやすいと考えられている（Jorgensen et al., 2006）。これらのことから、早熟化はある年の産卵数を補償する効果はあるものの、その年以降

の産卵機会や産卵数を少なくしている可能性もある。

前述のようにマダラの産卵場は通常の生息海域と異なり、繁殖期には摂餌活性が下がること（橋本，1974）、生殖腺の商業価値が高いために産卵親魚を対象とした漁業も行われていることから産卵個体に高い漁獲圧がかかる可能性がある。満3歳の成熟率には年による変化が認められているので、満3歳の成熟率と満3歳-満4歳における成長率を比較することで、早熟化が将来の繁殖におよぼす影響を調べた。

4.1. 成長への影響

満3歳のときの体長と満3歳-満4歳の体長をベースとした成長率を比較したところ、両者の間には負の相関があることが明らかになった ($p < 0.005$, Fig. 4)。満3歳の成熟、未熟は体長に依存しているため、満3歳までの成長がよく成熟するとその後1年間の成長は悪くなると考えられる。繁殖しない個体は大きな移動をせずに摂餌を続け、エネルギーを成長のみに分配する。その一方で、繁殖する個体は生殖腺への分配だけでなく、大きな物理環境の変化や摂餌活性の低下する時期を経験するので、その後の成長に差が生じるのだろう。ただし、これは個体群レベルの結果であり、たとえば体サイズに依存した漁獲圧の変化などがある場合には、個体群レベルの解析結果の精度は低くなる。マダラの鱗、背鰭鱗条、耳石などの硬組織は年齢形質にはなりうるもののあまり明瞭ではなく（Ketchen, 1970）、輪紋間隔などの測定方法は発見されていないが、年齢別に体サイズを逆算して求める個体レベルでの解析を行うことにより、より精度の高い結果を得ることが可能となるだろう。

4.2. スキップ産卵の可能性

マダラは9月頃から卵黄の蓄積を始め、秋の深まりとともに卵黄卵を発達させていく（Hattori et al., 1992）ので、10-11月の調査で漁獲された雌の成熟、未熟は、卵母細胞の卵黄の有無で判断している。いくつかの魚種で知られているような、卵黄の蓄積を開始した後に卵母細胞の発達が止まり、退行して吸収されるケース（“reabsorbing”, Ride-

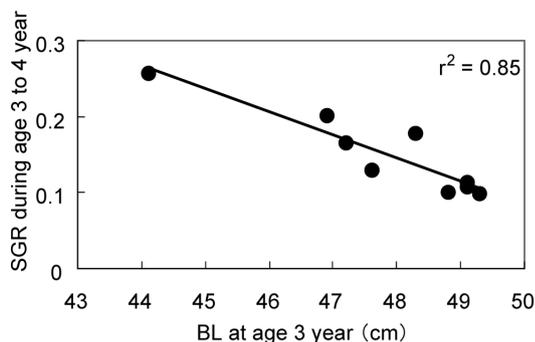


Figure 4. Relationship between BL at age 3 year and specific growth rate (SGR) during age 3 to 4 year. The Pacific cod in year classes with small BL at age 3 year tend to have high growth rate in a following year over those with large BL.

out et al., 2005) は、マダラでは知られていない。また、満3歳で成熟した個体が満4歳で成熟を開始しない（“resting”, Rideout et al., 2005）可能性は否定できないものの、索餌海域で漁獲された満4歳の成熟率が高い水準で安定しているため（Fig. 2）、もしあるとしても非常に低い割合であると考えられる。さらに、満5歳魚ではすべての個体が成熟していたので（Fig. 2）、満4歳で成熟した個体で翌年の産卵をスキップしていた個体はいなかったといえる。

これらのことから、マダラでは3歳で成熟することによって、その後の成長が鈍化することが示されたものの産卵のスキップはほとんど起きていないことが示唆された。

5. 早熟化が繁殖特性に及ぼす影響

5.1. 産卵タイミング、産卵期間

若い親と年をとった親とでは、さまざまな繁殖特性に違いがあることが報告されている。たとえば、一つの繁殖期に産卵を開始するタイミングは、小型、若齢の個体よりも大型、高齢の個体のほうが早いという例（DeMartini and Fountain, 1981; Reznick and Brown, 1987; Schultz et al., 1991; Wiegmann et al., 1997; Saito and Nakano, 1999; Wieland et al., 2000; Wright and Gibb, 2005; Narimatsu et al., 2007）がある一方で、遅いという例（Hutchings and Myers, 1993; Morgan, 2003）も知られている。興味深いことに Atlantic cod *G. morhua* では、同じように30年以上の長期的なデータを用いても、バルト海では小型、若齢個体のほうが産卵を遅く始めるのに対し（Wieland et al., 2000）、北西大西洋では逆であることが示されている（Hutchings and Myers, 1993）。

北西大西洋の大型、高齢個体は小型、若齢個体に遅れて産卵を始めるものの、産卵期間は長い（Hutchings and Myers, 1993）。Atlantic codも含め、一繁殖期に複数回産卵する種では、一部で例外は認められているものの（Kjesbu, 1994; Morgan, 2003）、小型、若齢個体ほど産卵期間は短いのが一般的である（DeMartini and Fountain, 1981; Kjesbu, 1989; Trippel, 1998; Marteinsdottir and Steinarsson, 1998）。

繁殖期の早い時期に生まれると成長期間が長いため、同一世代の他個体との比較では索餌の速度、被食の回避やなわばりの争いなどでは有利になると考えられる。しかしそれ以前の生活史初期の生残に関しては、有利であるという報告もある一方で（Cargnelli and Gross, 1996; Lapolla and Buckley, 2005）、むしろ不利であるという報告もある（Wright and Bailey, 1996; Narimatsu and Munehara, 1999）。個々の卵稚子が産み出される環境は、早生まれの個体に好適になる年もあればその逆にもなりうる（Wright and Gibb, 2005）。

青森県八戸周辺にはマダラの産卵場があり、産卵期には水深70-100mの海域で親魚を対象とした刺し網漁業が行

われている。通常、東北海域のマダラは水深200m以深の海域に生息しており、成熟するような中・大型の個体が200m以浅に分布することはない(北川ほか, 2002)。そのため、刺し網で漁獲される個体は産卵のために浅海域に回遊してきた個体と考えられる。また、精密測定した個体のうち、卵黄蓄積中の個体は42.0%、吸水卵を有する個体は46.4%、スペントの個体は11.5%であった。吸水してから排卵までの時間は魚種によって異なるものの、24時間以内に起こる魚種が多い(Hunter and Macewicz, 1985; Scott et al., 1993; Jackson et al., 2006; 松山, 2006)ことから、刺し網で漁獲されるマダラの雌には産卵直前の個体が多く含まれると考えられる。刺し網の漁獲物は、体長や体重を目安として1-4尾入の銘柄別に箱詰めされる。そこで、入り尾数と年齢の関係性を求めたうえで入り尾数別の漁獲時期を調べ、年齢と産卵時期との関係性を求めた。

入り尾数と年齢の関係をみると、1尾入りに分類される個体は6歳もしくは7歳魚の高齢魚であった。また、入り尾数が増えると年齢構成が若くなる傾向があり、成熟する最若齢の3歳魚はすべて4尾入りに分類されていた。このことから、入り尾数は漁獲物における年齢の目安になると判断できる。次に入り尾数別に漁獲時期を調べたところ、1998-2003年にはいずれの年も1月下旬-2月中旬をピークとして全銘柄の漁獲物が水揚げされていた(Fig. 5)。これらの結果は、年齢間の産卵時期には大きなずれはないことが示唆している。ただし入り尾数の統計の中には、雄も含まれていることから厳密に年齢-産卵時期を明らかにするためには雌雄別の解析が必要である。

5.2. 卵サイズ、抱卵数

種内における卵サイズの変異は古くから知られており、さまざまな要因が関与することが明らかになっている(Jonsson et al., 1996; Chambers, 1997; Morita et al., 1999)。体サイズ、年齢と卵サイズの関係はいくつかの種で認められているものの(Chambers and Leggett, 1996)、一繁殖期に複数回産卵する種では、個体内でも卵サイズは時系列で変化することもあること(Trippel, 1998)、過去に産卵を経験しているか否かも卵サイズに影響を与える可能性があることも知られており(Kjesbu, 1989)、体サイズや年齢と卵サイズの関係の解釈は若干複雑なものとなっている。Atlantic codでは、どのバッチでも過去に産卵を経験している大型の個体のほうが、初めて産卵を経験する小型の個体よりも大型の卵を産んでいることがシミュレーションによって示されている(Vallin and Nissling, 2000)。その一方で、体サイズと卵サイズの間には相関は認められないとする例(Chambers and Waiwood, 1996)や、体サイズとともに栄養状態が重要であるといった例も報告されている(Marteinsdottir and Steinarsson, 1998)。

マダラについて排卵されている卵の重量を親の年齢別に比べたところ、年齢によって卵重量に差があることが明ら

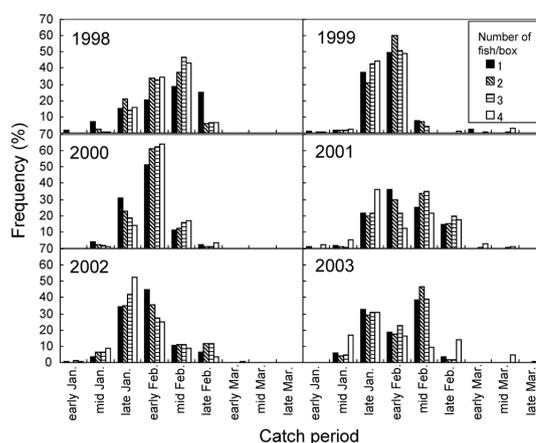


Figure 5. Periodical change in occurrence frequency of fish box in 1998-2003. Each box contains from 1 to 4 individuals. No distinct difference occurred between number of fish in the box and catch period (Friedman test, $\chi^2=0.75$, $p=0.86$), which indicated that there were no age- or body size-dependent difference in spawning period.

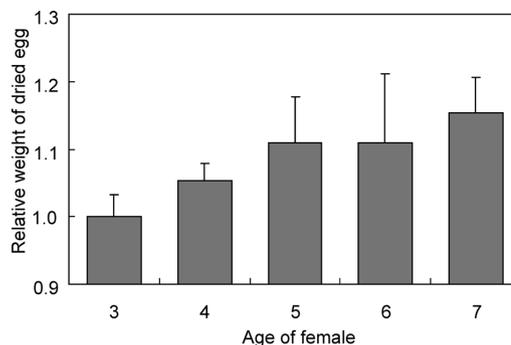


Figure 6. Egg size variations among ages of parent. Egg weight significantly differs among ages (ANOVA), especially eggs of age 3 year females are lighter than those of the other ages.

かになった。満3歳魚の卵の乾燥重量を1とすると、満4歳では1.05、満5歳では1.10、満6歳では1.11、満7歳では1.15と加齢とともに大きくなっており、満3歳魚の卵重量は他の年齢の卵重量に比べて有意に軽かった(ANOVA with Scheffe test, $p<0.05$, Fig. 6)。

卵サイズだけではなく、卵数にも体サイズや産卵経験の有無が影響を及ぼすことが知られている。Atlantic codでは、同じ体サイズでも産卵を経験している個体のほうがバッチ当たりの産卵数は多いことが飼育実験によって確かめられている(Trippel, 1998)。これまでのところ、マダラでは、繁殖期が終わってから1、2ヶ月を超えると経産魚と未産魚の判別は難しい。そのため、卵黄蓄積中の雌を初回産卵魚と経産卵魚に分けることはできないが、年齢別に卵数を求めることは可能である。そこで、重量法によって求めた抱卵数を年齢別に比較した。

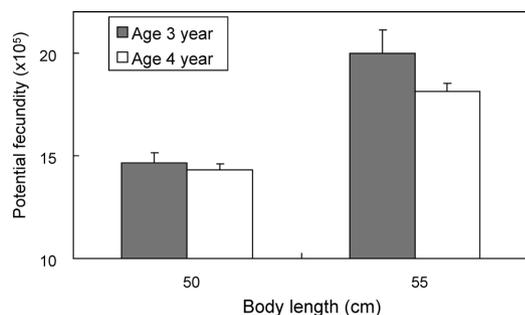


Figure 7. Comparison of potential fecundity between age 3 and 4 years in 2000–2008. Potential fecundity of age 4 year is significantly fewer than that of age 3 year in both body length classes (ANOVA). Bars show standard errors.

満3歳魚と満4歳魚について、体長-抱卵数の回帰式をもとに、体長50 cmおよび55 cmに標準化したときの抱卵数を求めた。なお、2000年から2008年の成熟雌の平均体長は満3歳で50.8 cm、満4歳で55.8 cmである。抱卵数を2000年から2008年の平均値でみると、体長50 cmの個体では満3歳魚の抱卵数が146万個であるのに対し満4歳では143万個で、体長55 cmの個体では満3歳魚の抱卵数が200万個であるのに対し満4歳では181万個であった (Fig. 7)。つまり、同じ体サイズであれば、満4歳魚よりも満3歳魚のほうが抱卵数は多いことが明らかになった (ANOVA, $p < 0.05$)。

6. おわりに

東北海域のマダラでみられた結果をまとめてみると、加入量には年変化があり、それに応じて初回成熟年齢にも変化が認められた。早い個体は3歳で成熟し、1年早く成熟することによってその後1年間の成長は悪くなることが示唆された。その一方で、翌年の繁殖のスキップは確認されなかったことから、将来の繁殖成功に及ぼす負の影響はあまり大きくないと考えられた。また、年齢別に繁殖特性を比べると、繁殖場への来遊タイミングには年齢差は認められず、産卵開始タイミングに年齢間の違いはないことが示唆された。3歳魚と4歳魚を比べると、卵重量は3歳のほうが軽い傾向にあったが、体サイズ当たりの産卵数はむしろ多い傾向があった。サケ科魚類では、生活史初期に成長のよい年級は成熟した際に小型の卵を産むといった例も知られており (Jonsson et al., 1996; Morita et al., 1999)、今回の結果もこれらの事象と類似している。したがって、マダラでみられた若齢成熟魚における卵サイズの小型化は、多くの卵を産むための戦略としても解釈することができる。

これまで述べてきたように、若齢あるいは初回成熟の親魚は高齢あるいは産卵を経験している親魚に比べてさまざまな繁殖特性において劣ることが報告されている。そしてこのことが加入量が増えない一因とも考えられている (た

例えば Trippel et al., 1997; Scott et al., 2006)。産み出される卵の数はたとえある程度維持されていても、質が劣っていたり生残に不適な時期に産み出されているなどの理由により、卵の生産が加入につながらないという解釈である。今回対象としたマダラの個体群は若齢期から漁獲されていることもあり、3歳以下の若齢魚を主体として構成されており、高齢の親魚は非常に少ない。そのため、若齢や初回成熟魚の産む卵の生き残りが資源の動向に極めて重要である。3歳魚の産む卵は、卵サイズでは4歳以上の個体が産む卵に比べて小さい傾向にあったが、そのほかに特に劣っている特性は確認されなかった。これらのことから、近年、資源が高い水準で保たれている要因には、若齢の雌の産み出す卵が加入に貢献していることが示唆される。

これまでに得られた結果は資源量など一部のデータを除き定性的なものであるため、定量化のためにさらなるデータの蓄積が必要となる。また、今後は卵サイズと生き残りとの関係の把握が重要なテーマとなるだろう。卵サイズは物理環境、生物環境を介してふ化率、ふ化サイズならびにふ化後の生残と強く関係するため、野外のデータの収集とともに飼育実験をあわせて行うことにより、研究の進展が期待できる。

謝辞

本稿をまとめるにあたり、独立行政法人水産総合研究センター東北水産研究所八戸支所の伊藤正木博士、服部 努博士および上田祐司博士 (現日本海区水産研究所) にはさまざまな意見をいただいた。また、水産総合研究センター所属漁業調査船「若鷹丸」の乗組員諸氏にはトロール調査によるサンプル採集にご協力をいただいた。ここに記し、厚く感謝の意を表する。なお、本論文は東北区水産研究所業績No. B124である。

引用文献

- Armstrong, M. J., H. D. Gerritsen, M. Allen and W. J. McCurdy (2004) Variability in maturity and growth in a heavily exploited stock cod (*Gadus morhua* L.) in the Irish Sea. ICES J. Mar. Sci., **61**, 98–112.
- Cargnelli, L. M. and M. R. Gross (1996) The temporal dimension in fish recruitment: birth date, body size, and size-dependent survival in a sunfish (*Bluegill: Lepomis macrochirus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., **53**, 360–367.
- Chambers, R. C. (1997) Environmental influences on egg and propagule sizes in marine fishes. In: Early Life History and Recruitment in Fish Populations, eds. Chambers C. and Trippel E. A., Chapman & Hall, London, 63–102.
- Chambers, R. C. and W. C. Leggett (1996) Maternal influences on variation in egg sizes in temperate marine fishes. Am. Zool., **36**, 180–196.
- Chambers, R. C. and K. G. Waiwood (1996) Maternal and seasonal differences in egg sizes and spawning characteristics of captive Atlantic cod, *Gadus morhua*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., **53**, 1986–2003.
- DeMartini, E. E. and R. K. Fountain (1981) Ovarian cycling frequency and batch fecundity in the queenfish, *Seriplus politus*: attributes representative of serial spawning fish. Fish. Bull., **79**, 547–560.

- 福田慎作・横山勝幸・早川 豊・中西広義 (1985) 青森県陸奥湾口部におけるマダラ成魚の標識放流について. 栽培技研, **14**, 71-77.
- 橋本良平 (1974) 東北海区漁場におけるマダラの植生と生息水深の変動に関する研究. 東北区水産研究所研究報告, **33**, 51-67.
- 服部 努・桜井泰憲・島崎健二 (1992) マダラの耳石薄片法による年齢査定と成長様式. 日本水産学会誌, **58**, 1203-1210.
- Hattori, T., Y. Sakurai and K. Shimazaki (1992) Maturation and reproductive cycle of female Pacific cod in waters adjacent to the southern coast of Hokkaido, Japan. Nippon Suisan Gakkaishi, **58**, 2245-2252.
- Hunter, J. R. and B. J. Macewicz (1985) Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In: An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*, ed. Lasker, R., NOAA Tech. Rep. NMFS, **36**, 79-94.
- 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.
- Jackson, M. W., D. L. Nieland and J. H. Cowan (2006) Diel spawning periodicity of red snapper *Lutjanus campechanus* in the northern Gulf of Mexico. J. Fish Biol., **68**, 695-706.
- Jobling, M. (1994) Fish Bioenergetics. Chapman and Hall, London, 309 pp.
- Jonsson, N., B. Jonsson and I. A. Fleming (1996) Does early growth cause a phenotypically plastic response in egg production of Atlantic salmon? Func. Ecol., **10**, 89-96.
- Jorgensen, T. (1990) Long-term changes in age at sexual maturity of Northeast Arctic cod (*Gadus morhua* L.). J. Cons. Int. Explor. Mer., **46**, 235-248.
- Jorgensen, C., B. Ernande, O. Fiksen and U. Dieckmann (2006) The logic of skipped spawning in fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci., **63**, 200-211.
- 勝川木綿・渡邊良朗 (2009) 選択的漁獲による生活史の進化. 水産海洋研究, **74** (特集号), 84-89.
- Ketchen, K. S. (1970) An examination of criteria for determining the age of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) from otoliths. Fish. Res. Bd. Can. Tech. Rep., **171**, 42.
- 北川大二・服部 努・成松庸二 (2002) 東北海域における底魚資源のモニタリング. 月刊海洋, **34**, 793-798.
- Kjesbu, O. S. (1989) The spawning activity of cod, *Gadus morhua* L. J. Fish. Biol., **34**, 195-206.
- Kjesbu, O. S. (1994) Time of start of spawning in Atlantic cod (*Gadus morhua*) females in relation to vitellogenic oocyte diameter, temperature, fish length and condition. J. Fish. Biol., **44**, 719-735.
- Kuparinen, A. and J. Merila (2007) Detecting and managing fisheries induced evolution. Trends Ecol. Evol., **22**, 652-659.
- Kurita, Y., S. Meier and O. S. Kjesbu (2003) Oocyte growth and fecundity regulation by atresia of Atlantic herring (*Clupea harengus*) in relation to body condition throughout the maturation cycle. J. Sea Res., **49**, 203-219.
- Lambert, Y. and J. D. Dutil (2000) Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. Can. J. Fish. Aquat. Sci., **57**, 815-825.
- Lapolla, A. and L. J. Buckley (2005) Hatch date distributions of young-of-year haddock *Melanogrammus aeglefinus* in the Gulf of Maine/Georges Bank region: implications for recruitment. Mar. Ecol. Prog. Ser., **290**, 239-249.
- Law, R. (2007) Fisheries-induced evolution: present status and future directions. Mer. Ecol. Prog. Ser., **57**, 659-668.
- Marteinsdottir, G. and A. Steinarsson (1998) Maternal influence on the size and viability of cod (*Gadus morhua* L.) eggs and larvae. J. Fish Biol., **41**, 883-896.
- 松山倫也 (2006) 多獲性浮魚類の再生産研究高度化に向けての生殖生理学的手法の適用. 水産総合研究センター研究報告, 別冊**4**, 51-62.
- Morgen, M. J. (2003) Variation with age in the timing and duration of spawning in American plaice. J. Fish Biol., **62**, 464-473.
- Morgan, M. J. and E. B. Colbourne (1999) Variation in maturity-at-age and size in three populations of American plaice. ICES J. Mar. Sci., **56**, 673-688.
- 森岡泰三・桑田 博 (2002) 七尾湾北湾とその沖におけるマダラ稚魚の生息上限水温と食性. 日本水産学会誌, **68**, 345-350.
- Morita, K., S. Yamamoto, Y. Takashima, T. Matsuishi, Y. Kanno and K. Nishimura (1999) Effect of maternal growth history on egg number and size in wild white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., **56**, 1585-1589.
- Murawski, S. A., P. J. Rago and E. A. Trippel (2001) Impacts of demographic variation in spawning characteristics on reference points for fishery management. ICES J. Mar. Sci., **58**, 1002-1014.
- 成松庸二 (2006) マダラの生活史と繁殖生態—繁殖特性の年変化を中心に—. 水産総合研究センター研究報告, 別冊**4**, 137-146.
- Narimatsu, Y. and H. Munehara (1999) Spawn date dependent survival and growth in the early life stages of *Hypoptychus dybowskii* (Gasterosteiformes). Can. J. Fish. Aquat. Sci., **56**, 1849-1855.
- Narimatsu, Y., Y. Ueda, T. Okuda, T. Hattori, K. Fujiwara and M. Ito (2010) The effect of temporal changes in life-history traits on reproductive potential in an exploited population of Pacific cod, *Gadus macrocephalus*. ICES J. Mar. Sci., **67**, in press. doi:10.1093/icesjms/fsq078.
- Narimatsu, Y., A. Yamanobe and M. Takahashi (2007) Reproductive cycle, age, and body size at maturity and fecundity of female willow flounder *Tanakius kitaharai*. Fish. Sci., **73**, 55-62.
- Olsen, E. M., G. R. Lilly, M. Heino, J. Morgan, J. Brattey and U. Dieckmann (2005) Assessing changes in age and size at maturation in collapsing populations of Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., **62**, 811-823.
- Reznick, D. N. and B. Braun (1987) Fat cycling in the mosquitofish (*Gambusia affinis*): fat storage as a reproductive adaptation. Oecologia, **73**, 401-413.
- Rideout, R. M., G. A. Rose and M. P. M. Burton (2005) Skipped spawning in female iteroparous fishes. Fish. Fish., **6**, 50-72.
- Rijnsdorp, A. D. (1993) Fisheries as a large-scale experiment on life-history evolution: disentangling phenotypic and genetic effects in changes in maturation and reproduction of North Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L. Oecologia, **96**, 391-401.
- Saito, T. and S. Nakano (1999) Reproductive-timing-dependent alternation of offspring life histories in female threespine sticklebacks. Can. J. Zool., **77**, 1314-1321.
- Sakurai Y. and T. Hattori (1996) Reproductive behavior of Pacific cod in captivity. Fish. Sci., **62**, 222-228.
- Schultz, E. T., L. G. Cliftonet and R. R. Warner (1991) Energetic constraints and size-based tactics: The adaptive significance of breeding schedule variation in a marine fish (Embiotocidae: *Micrometrus minimus*). Am. Nat., **138**, 1408-1430.
- Scott, B. E., G. Marteinsdottir, G. A. Begg, P. J. Wright and O. S. Kjesbu (2006) Effects of population size/age structure, condition and temporal dynamics of spawning on reproductive output in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Ecol. Model., **191**, 383-415.
- Scott, B. E., 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.
- Scott, S. G., J. R. Zeldis and N. W. Pankhurst (1993) Evidence of daily spawning in natural populations of the New Zealand snapper *Pagrus*

- auratus* (Sparidae). Environ. Biol. Fish., **36**, 149–156.
- Stokes, K. and R. Law (2000) Fishing as an evolutionary force. Mar. Ecol. Prog. Ser., **208**, 307–309.
- Takatsu, T., T. Nakatani, T. Mutoh and T. Takahashi (1995) Feeding habits of Pacific cod larvae and juveniles in Mutsu Bay, Japan. Fish. Sci., **61**, 415–422.
- 手塚信弘 (2006) 親魚飼育の具体例—マダラ—. 水産総合研究センター研究報告, 別冊4, 147–150.
- Thorsen, A., C. T. Marshall and O. S. Kjesbu (2006) Comparison of variation potential fecundity models for north-east Arctic cod *Gadus morhua*, L. using oocyte diameter as a standardizing factor. J. Fish Biol., **69**, 1709–1730.
- Trippel, E. A. (1995) Age at maturity as a stress indicator in fisheries. Bioscience, **45**, 759–771.
- 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, eds. Chambers, C. and E. A. Trippel, Chapman & Hall, London, 31–62.
- Vallin, L. and A. Nissling (2000) Maternal effects on egg size and egg buoyancy of Baltic cod, *Gadus morhua*. Implication for stock structure effects on recruitment. Fish. Res., **49**, 21–37.
- Wiegmann, D. D., J. R. Baylis and M. H. Hoff (1997) Male fitness, body size and timing of reproduction in smallmouth bass, *Micropterus dolomieu*. Ecology, **78**, 111–128.
- Wieland, K., A. J. Teichmann and K. Horbowa (2000) Changes in the timing of spawning of Baltic cod: possible causes and implications for recruitment. ICES J. Mar. Sci., **57**, 452–464.
- Witthames, P. R. and M. Greer Walker (1995) Determinacy of fecundity and oocyte atresia in sole (*Solea solea*) from the Channel, the North Sea and the Irish Sea. Aquat. Living Resour., **8**, 91–109.
- Wright, P. J. and M. C. Bailey (1996) Timing of hatching in *Ammodytes marinus* from Shetland waters and its significance to early growth and survivorship. Mar. Biol., **126**, 143–152.
- Wright, P. J. and F. M. Gibb (2005) Selection for birth date in North Sea haddock and its relation to maternal age. J. Anim. Ecol., **74**, 303–312.