



Title	北海道噴火湾周辺海域におけるスケトウダラ雌魚の生殖周期
Author(s)	尹, 泰憲
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 32(1), 22-38
Issue Date	1981-03
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/23740
Type	bulletin (article)
File Information	32(1)_P22-38.pdf



[Instructions for use](#)

北海道噴火湾周辺海域におけるスケトウダラ雌魚の生殖周期*

尹 恭 憲**

Reproductive Cycle of Female Walleye Pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), in the Adjacent Waters of Funka Bay, Hokkaido*

Tai-Hon YOON**

Abstract

The development of ovarian eggs of walleye pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), collected in the adjacent waters of Funka Bay, Hokkaido, from March 1975 to October 1976, was examined histologically. The results obtained are as follows.

1. During the course of ovarian maturation, a number of oocytes began to be isolated from immature oocytes which were at the peri-nucleolus stage or less advanced stages (less than 0.2 mm in diameter), and gradually they became a distinct group of yolky oocytes. When the oocytes of the latter group reached the migratory nucleus stage (0.6-0.8 mm), a part of them changed into transparent mature eggs (1.1-1.4 mm) accompanied with hydration and yolk fusion. The mature eggs were ovulated into the centrovarian cavity in order to be spawned first. The remaining ovarian eggs at the migratory nucleus stage were spawned repeatedly through the same process as above.

2. Degenerating empty follicles were well preserved in ovaries in the maturing processes, and their presence in the pollock ovary could serve as a useful indication to identify the post-spawners during the feeding period. From the above finding, it was suggested that most of the pollock collected in the feeding period at the depth of 200-300 m off Funka Bay were the post-spawners.

3. Fecundity of this species should be determined by calculating the oocytes at the final stage of yolk formation (0.6-0.8 mm) in the ovaries containing no transparent mature eggs.

4. On the basis of oogenetic stages of ovarian eggs, the maturity of females of this species was divided into nine stages: (I) the yolkless stage, (II) the yolk vesicle stage, (III) the early yolk formation stage, (IV) the late yolk formation stage, (V) the migratory nucleus stage, (VI) the maturation stage, (VII) the early spawning stage, (VIII) the late spawning stage, and (IX) the spent stage. All females whose maturity had reached the early yolk formation stage (0.3 mm in diameter and 2.5 in GSI value), may be regarded as spawners of the year.

5. The maturity of the spawners of the year gradually advanced to the yolk vesicle stage with a low level of GSI value from spring to summer. Thereafter,

* 北海道大学水産学部北洋水産研究施設業績 第119号
(Contribution No. 119 from the Research Institute of North Pacific Fisheries, Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

** 北海道大学水産学部北洋水産研究施設
(Research Institute of North Pacific Fisheries, Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

active accumulation of yolk occurred and GSI value increased steadily through summer to fall, though the time of the start of yolk formation differed among individuals. In late-November, spawners whose maturity had the migratory nucleus stage or more, in deep waters of the continental shelf edge, were considered to migrate to the spawning ground in shallow waters of the mouth of Funka Bay.

6. From the changes of maturity and GSI value, the spawning season of the fish was presumed to be during the period from November to March, the peak being reached through January to February.

7. Based on these results, it was estimated that female fish reached the maturation stage within five months.

結 言

スケトウダラ, *Theragra chalcogramma* (Pallas) は、北部北太平洋およびその隣接海域に広く分布する重要な底魚資源である。これまで本種の成熟、産卵については、資源動向に関する調査の一環として、その解明が進められてきた。例えば、Zver'kova¹⁾ がカムチャッカ西岸水域で、前田^{2),3)}、Serobaba⁴⁾ がベーリング海で、それぞれ成熟魚の分布、移動および産卵場における卵の分布と海洋環境との関係について報告している。また、北海道周辺海域では、産卵期を中心として産卵群の来遊量の推定、各産卵場における成熟、産卵に関する調査研究^{5),6)} や、卵径、卵数を用いた産卵過程についての研究⁷⁾ が行われている。

スケトウダラの生殖周期を明らかにするためには、周年にわたって採集した成魚が同じ繁殖群に含まれるかの吟味が必要である。今日まで、多くの研究者により、各海域のスケトウダラの形態的特徴および遺伝的形質から生産単位としての繁殖群の判別が試みられてきている⁸⁾⁻¹⁰⁾。本研究で対象とした北海道噴火湾周辺海域に生息する群は、北海道襟裳以西太平洋群に含まれるとされている^{11),12)}。また、当該海域におけるスケトウダラの生活周期は、索餌期には水深 200~300 m の大陸棚縁辺部に分布し、冬季の海水温の低下に伴い、湾口部の浅海域に來遊して産卵することが報告されている¹³⁾⁻¹⁵⁾。これらのことから、本研究の材料が同じ繁殖群に含まれるとみなすことができる。

スケトウダラの成熟、産卵に関する研究は、主に肉眼による熟度判定および生殖腺重量指数を用いて行われている¹⁶⁾。一般に魚類の成熟度の的確な表示法として、配偶子形成過程を組織学的に調べて判定基準とする方法が用いられている¹⁷⁾⁻²⁰⁾。本研究では、北海道噴火湾周辺海域から得られたスケトウダラ雌魚を対象として、卵巣卵の発達過程を組織・細胞学的に明らかにし、卵巣卵の発達様式から組織学的成熟度を設け、生殖腺重量指数との対応により当該海域におけるスケトウダラ雌魚の生殖周期を求めることを目的とした。

本研究を行うに当たり、終始御指導を賜った北海道大学水産学部辻田時美名誉教授、三島清吉教授、久新健一郎教授、高野和則助教授並びにアラスカ大学西山恒夫博士に心から感謝する。この研究のため、材料蒐集に便宜をはかってくださり、数々の御教示を戴いた北海道大学水産学部上野元一教授、前田辰昭助教授、高橋豊美助手に深く感謝する。船上での材料採集に当たり、多大な便宜と助力を惜しまれなかった同学部調査船うしお丸の乗組員の皆様に心から感謝する。

材料と方法

材料は 1975 年 3 月から 1976 年 10 月まで、主に北海道大学水産学部調査船うしお丸 (98 t) により、当学部漁場学講座が行っている噴火湾周辺海域におけるスケトウダラの漁場学的研究調査の際に採集した。採集方法は底刺網および釣りによる。6 月から 10 月にかけては、噴火湾湾口部沖合の大陸棚縁辺部 (42°02'N, 141°12'~141°19'E) の水深 200~300 m の海域で採集したが、11 月から 4 月までは湾

口部 (41°56'~42°13'N, 140°52'~141°02'E) の水深 50~100 m の海域で採集し, 11 月と 2 月には, 前述の沖合海域でも採集を行った (図 1)。このほか, 春季に渡島半島太平洋側, 臼尻沖合の定置網に入網した成魚, および 9 月に北海道大学練習船おしよ丸により襟裳岬北東の水深 120 m から得た標本も併せて材料とした。

採集した総計 816 尾の材料について, 被鱗体長, 体重および生殖腺重量を測定し, 生殖腺重量指数 (GSI: 生殖腺重量×100/体重) を求めた。体長範囲は 32~54 cm で, その大半は 38~50 cm であった。これらの中で新鮮な個体について生殖腺の一部をブアン液もしくは 10% ホルマリン液で固定した。なお, 谷野ら⁷⁾が卵径の計測結果より, 本種の卵巣卵の成熟度が卵巣部位によって差がないことを指摘していることから, 本研究では卵巣片の採取部位については特に意を用いなかった。固定した卵巣片は通常パラフィン法により, 6~10 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検鏡した。組織学的観察に供した材料は計 200 尾で, それぞれの個体について組織学的成熟度を求めるため, 周辺仁前期以上の卵巣卵について組成を求めた。計測は同一卵を重複して数えぬように連続切片を一定間隔で選び, 核が明瞭に判別される卵を対象に行った。また, 核消失以降の卵については, ほぼ最大卵径とみなされる卵を選んで計測した。なお, 卵黄胞の検索のためにマクマヌスのPAS法を用いた。

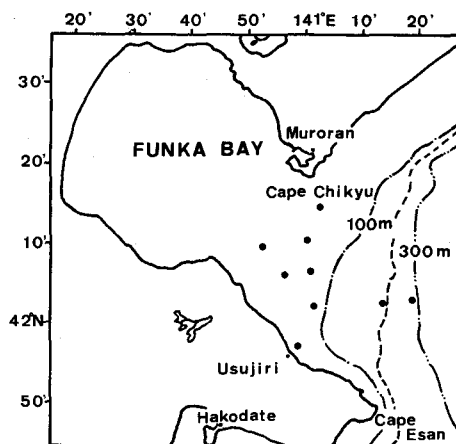


Fig. 1. Sampling stations of walleye pollock in the adjacent waters of Funka Bay, Hokkaido.

結 果

1. 卵巣卵の発達過程

卵形成過程の特徴

本種の卵形成過程の区分は, 山本¹⁷⁾のクロガレイ, *Liopsetta obscura*, および山本ら²¹⁾によるニジマス, *Salmo gairdnerii irideus* の区分に準じて行った。その結果, 本種では卵原細胞から完熟期までの 12 期に区分した。ここでは本種の卵形成過程の概要と, 他魚種と比較して特徴的な点のみを記述する。

卵原細胞および染色仁期の卵母細胞は周年, 卵巣薄板中に 1 個もしくは数個集まって存在する (染色仁期, 図 2-A)。卵はその後, 細胞質が次第に肥厚してヘマトキシリンに濃染するようになり, 細胞径は 30~120 μ を示す。細胞中央に位置する核は直径 20~80 μ で核内縁に接して仁が並ぶ (周辺仁前期, 図 2-B)。また, この期に薄い濾胞細胞が卵を取り囲むようになる。細胞質はさらに量を増し, しばしばヘマトキシリンによる染色性が異なる成層構造を示す。濃染する層は細胞質中央に環状に出現し, 次第に外側に移動し, 最終的には薄い層として外縁部に認められる。細胞質のヘマトキシリンに対する染色性は弱まっている。卵径は 110~200 μ, 核径は 80~150 μ を示す (周辺仁後期, 図 2-C)。卵径が 200 μ を越えるころに, 細胞質外縁部に PAS 反応に陽性を示す卵黄胞が出現する (図 2-E)。細胞の成長に伴って, 卵黄胞は求心的に数と大きさを増すが, 1~2 層をなして並ぶ程度であり, ニジマス²¹⁾に比べるとその量は著しく少ない。この期に卵とこれを取り囲む濾胞細胞層との間に卵膜が容易

に認められるようになる(卵黄胞期, 図2-D)。卵径が270 μ を越える卵で, 細胞質外縁部に初めヘマトキシリンに濃染し, 次第にエオシン好染性となる卵黄顆粒が出現する(第1次卵黄球期, 図2-F)。卵黄顆粒は真円状を呈し, 次第に数と大きさを増しながら, 求心的に細胞質を占めて行く。卵膜はさらに肥厚し, 放散線が明瞭に認められる。この期の卵径は300~400 μ を示す(第2次卵黄球期, 図2-G)。さらに卵径が増大し400 μ を越える頃になると, 真円状でさらに大形となった卵黄顆粒が細胞質全域を占めるようになる。核はやや不定形を呈し, 仁の一部は核内に散在する。卵黄形成過程で卵黄顆粒と混在していた卵黄胞は細胞質外縁部に薄い層をなして配列する(第3次卵黄球期, 図2-H)。なお, 本種では油球が明瞭ではなく, これは, 完熟卵で油球が不明瞭であるとしている佐佐²²⁾の報告と一致する。卵径が約600 μ に達すると, 卵黄形成は完了し, それまで卵母細胞の中央に位置していた核が卵門の方向に移動する(図2-J)。移動中の核は半月形を呈し, 移動軌跡の卵黄顆粒は, 次第に融合する像を示す。この期の卵径は560~800 μ で, 大半が650 μ 以上である(核移動期, 図2-I)。核は卵門近くで核膜が消失し, やがて染色体が現われる。一方, この間に卵黄顆粒の融合が進み, 約800 μ 以上の卵母細胞ではエオシン好染性の1個の卵黄塊を形成し始める(前成熟期, 図2-K)。卵径が1,000 μ 以上になると完全な1個の卵黄塊となり, 通常の組織標本では卵は不規則な星形を呈する。卵膜と卵黄塊の間にはヘマトキシリンに染まる表層細胞質が存在し, その中には空胞状を呈する表層胞がほぼ一列に並んでいる(成熟期, 図2-L)。この成熟期の卵巣卵は, 卵巣表面から透明な卵として認められ, プアン液で固定した卵の卵径は, 1,100~1,400 μ と急激に大形化している。これは, 卵巣卵の最終成熟段階で卵黄の融合とともに, 急激な吸水による卵径の増大を暗示している。卵巣中央部の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ない(完熟期)。

卵巣卵の発達様式

本種の卵巣卵の発達を知る目的で, 計200尾の雌について卵巣卵組成を求め, その代表的な例を表1に示した。

周辺仁前期および後期の卵群は周年高い比率で存在し, これらの卵群の一部が卵黄胞期へと移行する。卵黄胞期の卵が全体の30~40%を占めることに, その一部が卵黄形成を開始する。卵黄形成が進み, 発達卵が第3次卵黄球期に達すると, 卵巣内の卵群は発達卵と周辺仁期までの若い卵群とに完全に分離する。このようにスケトウダラは成熟途上で明瞭な2峯型の卵巣卵組成を示すことから, 卵巣卵の発達様式はニジマス²¹⁾同様に部分同時発生型に属するといえる。

発達卵群の多くの卵が核移動期に達した段階は, 産卵開始前の卵巣状態である。この段階で核移動期の卵群は, その一部が前成熟期を経て成熟期に達し, 左右卵巣ともその中心部を縦走する卵巣腔に排卵される(図2-N)。残りの発達卵も同様な過程を経て, 繰り返し産卵される。しかし, 今回の結果からは産卵回数あるいは産卵の間隔などの具体的な産卵習性は明らかにできない。

退行卵および排卵後濾胞の消長

卵巣の形態的特徴の中で, 卵形成とともに退行卵および排卵後濾胞の消長は重要な意義をもつ。卵巣中の退行卵は, 卵黄形成途上の卵の退行(図2-O), および産卵終了後に卵巣薄板中に残存する核移動期や前成熟期の卵の退行(図2-P)として認められる。いずれの場合も, 形態的には卵膜の寸断, 卵黄の溶出および濾胞の肥厚化が観察される。また, 再成熟途上の卵巣中にも卵膜の残片と結合組織塊からなる閉鎖濾胞が見られることがある(図2-Q)。卵黄形成途上の成熟段階にみられる退行卵は大半の個体で観察されるが, その数は比較的少なく, 孕卵数に影響するほどの量ではなかった。一方, 産卵後の未排出大形卵の退行卵の数は, 個体により異なるが, 産出卵量に比べて極めて少なく, 発達卵群の大半が産卵されるものと推定された。

産卵開始後の個体にみられる排卵後濾胞は, 卵巣薄板表面に開口した状態で存在し, 漿膜細胞層お

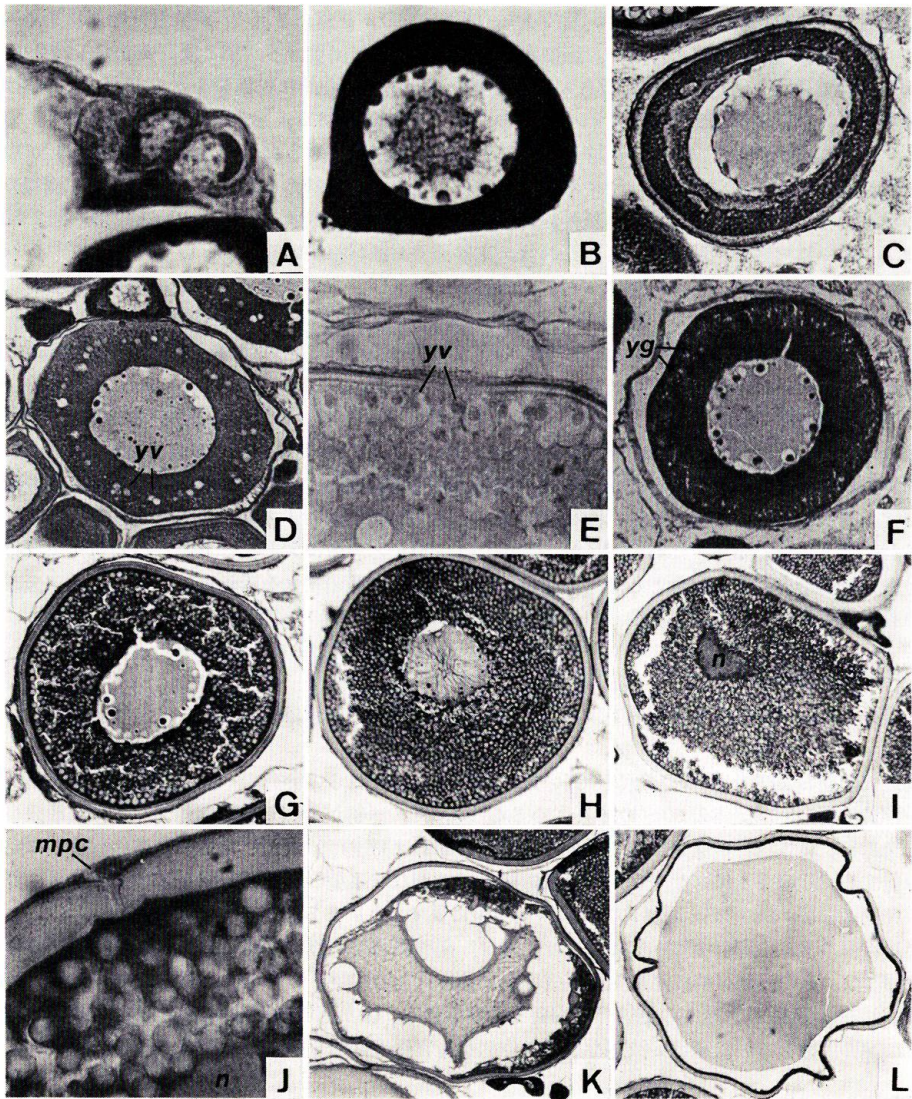
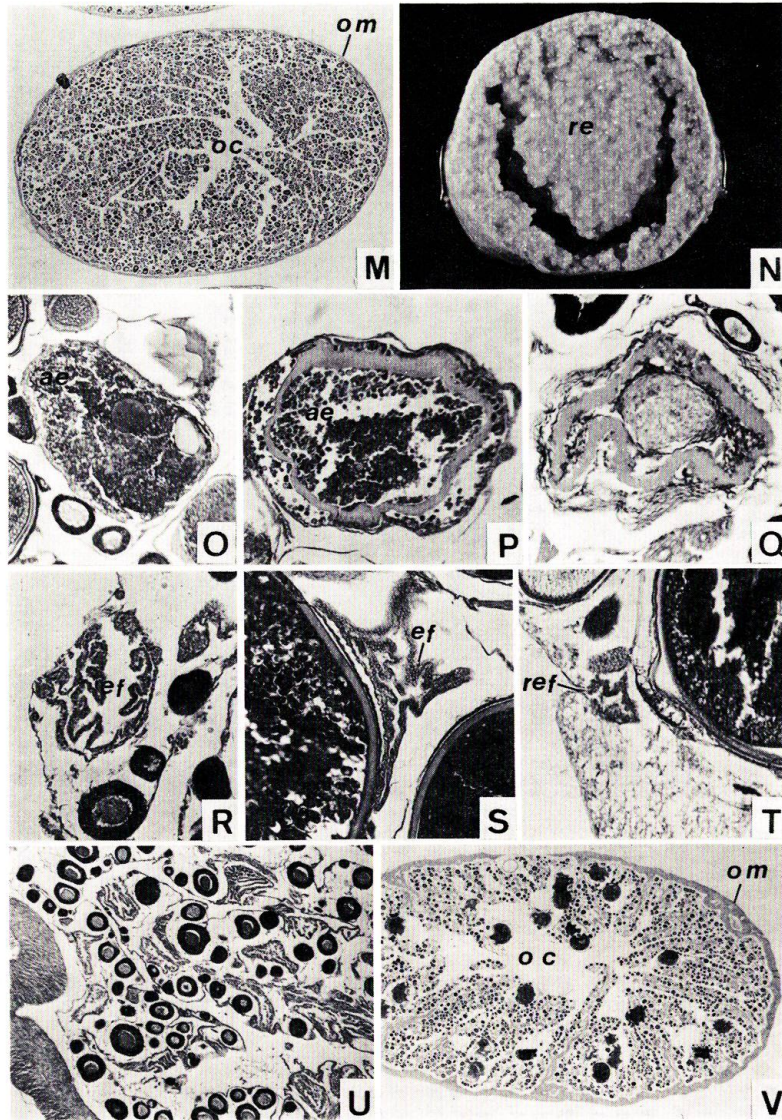


Fig. 2. All figures except for N are photomicrographs obtained from sections through the ovary of walleye pollock. All were fixed in Bouin's solution and stained with the Delafield's haematoxylin-eosin preparation except for E. A: oocytes in the chromatin nucleolus stage. $\times 500$; B: oocyte at the early peri-nucleolus stage. $\times 490$; C: oocyte showing a phenomenon of cytoplasmic zoning in the late peri-nucleolus stage. $\times 200$; D: oocyte in the yolk vesicle stage. *yv* yolk vesicles $\times 120$; E: yolk vesicles in the primary yolk stage. Bouin's solution and PAS preparation. $\times 500$; F: oocyte in the primary yolk stage. *yg* yolk grobules $\times 120$; G: oocyte in the secondary yolk stage. $\times 120$; H: oocyte in the tertiary yolk stage. $\times 80$; I: oocyte in the migratory nucleus stage. *n* nucleus $\times 55$; J: micropyle of an oocyte at the migratory nucleus stage. *mpc* micropylar cell $\times 700$; K: oocyte at the pre-maturation stage showing a massed yolk. $\times 50$; L: oocyte at the maturation



stage. $\times 45$; M: cross section of the ovary at the yolkless stage in maturity. *om* ovarian membrane. *oc* ovarian cavity $\times 5$; N: cross section of the ovary just after ovulation at the early spawning stage in maturity. *re* ripe eggs $\times 1.2$; O: atretic oocyte corresponding to the primary yolk stage. $\times 60$; P: atretic oocyte corresponding to the migratory nucleus stage. $\times 60$; Q: atretic oocyte in the late phase of degeneration. $\times 60$; R: empty follicle (*ef*). $\times 100$; S: empty follicle in the ovary at the early spawning stage in maturity. $\times 85$; T: degenerated empty follicle (*ref*) in the ovary at the late yolk formation stage in maturity. $\times 90$; U: empty follicles in the ovary after spawning. $\times 20$; V: cross section of the ovary at the spent stage. $\times 3.8$.

Table 1. Summary of the stage composition in oocytes on the female walleye pollock.

Date	Body length (mm)	Gonado.* somatic index (GSI)	Examined number of oocytes	Maturity**	Percentage of oocytes at each stage									Ripe eggs*** in ovarian cavity	Empty*** follicle		
					EPN	LPN	YV	1Y	2Y	3Y	MN	PM	M				
24, Mar., 1975	432	1.0	165	I	61.0	39.0											(+)
24, Apr., 1975	330	0.7	245	I	49.8	50.2											-
9, Apr., 1975	440	1.0	201	II	54.7	40.8	4.5										(+)
9, Apr., 1975	438	1.5	519	II	51.8	24.1	24.1										(+)
5, Jun., 1975	414	1.4	183	II	54.8	14.2	31.0										(+)
22, Jul., 1975	405	2.7	183	III	44.3	13.1	8.2	34.4									-
15, Aug., 1975	441	3.3	139	III	18.8	20.9	4.3	12.9	43.1								(+)
1, Oct., 1976	460	4.1	210	III	38.6	35.7	1.9	7.6	16.2								(+)
1, Oct., 1976	416	4.2	226	IV	36.7	23.5	1.8	3.1	20.8	14.2							-
1, Oct., 1976	434	5.6	292	IV	39.0	23.7		4.5	16.4	16.4							(+)
21, Nov., 1975	444	6.6	336	IV	33.0	30.7			3.6	32.7							(+)
21, Nov., 1975	415	6.0	247	V	36.0	26.4				33.1	1.6						-
27, Nov., 1975	426	7.6	160	V	42.5	38.8				8.8	10.0						-
27, Nov., 1975	426	10.6	123	V	37.4	26.4				2.9	33.3						-
29, Jan., 1976	441	15.0	199	IV	33.2	34.7				10.1	16.1	6.0					-
27, Nov., 1975	410	15.3	169	IV	33.3	26.1					36.2	1.5	2.8				-
23, Dec., 1975	381	19.8	186	IV	25.6	30.2					11.6		32.6				-
23, Dec., 1975	400	16.9	157	VII	37.5	30.6					14.6	17.2					+
23, Dec., 1975	400	20.0	175	VII	26.9	38.9	0.6				17.7		16.0				-
29, Jan., 1976	428	16.8	138	VII	37.7	32.6				3.6	23.9	2.2					+
17, Feb., 1976	423	13.0	180	VIII	46.0	26.3					5.2		22.5				+
5, Feb., 1976	381	13.5	241	VIII	39.9	44.0						16.1					+
17, Feb., 1976	487	10.7	109	VIII	45.9	36.7							17.4				+
17, Feb., 1976	403	1.9	122	IX	72.1	27.9											+

* GSI=(ovary weight/body weight)×100. **Lettering as in Table 2. ***-, + and # symbols represent the relative frequency of occurrence of ripe eggs in the ovarian cavity and the empty follicles, and (+) denotes the degenerated empty follicles. Oogenetic stage: EPN LPN; early and late peri-nucleolus stage, YV; yolk vesicle stage, 1Y; primary yolk stage, 2Y; secondary yolk stage, 3Y; tertiary yolk stage, MN; migratory nucleus stage, PM; pre-maturation stage, M; maturation stage.

Table 2. Mean, standard deviation and range of GSI, and the range of diameter of the developing oocytes at each maturity of the female pollock.

Stage	Maturity	Number of fish examined	Gonadosomatic index		Range of diameter of developing oocytes (μ)
			Mean \pm SD	Range	
I	Yolkless stage	19	1.19 \pm 0.61	0.26- 2.66	110 - 200
II	Yolk vesicle stage	45	1.74 \pm 0.52	0.88- 3.13	190 - 280
III	Early yolk formation stage	19	2.72 \pm 0.94	1.20- 4.44	270 - 400
IV	Late yolk formation stage	14	5.79 \pm 1.48	3.87- 9.36	400 - 600
V	Migratory nucleus stage	28	8.83 \pm 2.18	4.71-13.11	560 - 800
VI	Maturation stage	18	14.59 \pm 3.35	8.71-21.65	800-1,400
VII	Early spawning stage	31	15.15 \pm 4.68	4.50-25.00	
VIII	Late spawning stage	9	9.73 \pm 4.53	4.47-15.96	
IX	Spent stage	17	2.38 \pm 1.10	0.93- 5.11	
Total		200			

よび顆粒膜細胞層が明瞭に認められる (図 2-R)。産卵期の個体で卵巣腔に完熟卵がなく、外見的には産卵前と同じ卵巣状態でも、発達した卵の間に排卵後濾胞が認められることから (図 2-S)、この個体が産卵開始後であることが判別できる。産卵終了後、卵巣内に多数観察される排卵後濾胞 (図 2-U)は、その後次第に退縮するが、再成熟が始まり、卵黄形成が活発に進行する段階でもなおエオシン好染性の組織塊として残存する (図 2-T)。したがって、卵黄形成途上までの個体では、組織学的に痕跡化した排卵後濾胞の有無により経産、未産の識別が可能である。

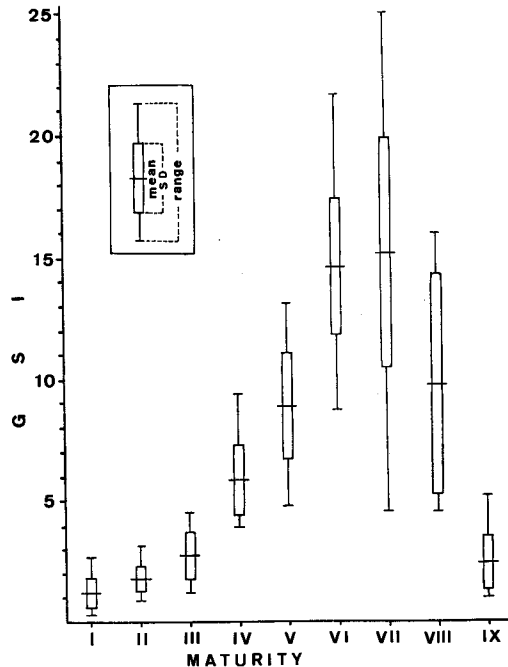


Fig. 3. Relation between GSI and maturity of the female pollock.

雌の成熟度

スケトウダラは部分同時発生型の卵巣卵の発達様式を示すことから、成熟度は最も発達した卵群の卵形成期にもとづいて設定することができる。そこで、本種の成熟度を無卵黄期から放卵終了期までの9期に区分した。各成熟度の GSI 値および発達卵の卵径は表 2、および図 3 に示した。

I. 無卵黄期: 卵径 200 μ 以下の周辺仁後期までの卵巣卵からなり、未成魚の大部分がこの期に相当する (図 2-M)。経産魚では卵巣壁が肥厚し、痕跡化した排卵後濾胞および大型残存卵の退行がみられる。GSI 値は、未成魚で 1.0 以下であり、経産魚でも平均 1.2 と低い値を示す。経産魚では放卵終了期からこの期は連なるが、この期には排卵後濾胞は痕跡化した細胞塊となっていることから、放卵終了期と区分できる。

II. 卵黄胞期: 周辺仁期の一部の卵が卵黄胞期に移行する。これらの卵の卵径は

190~280 μ で、GSI 値は平均で 1.7 と前期よりわずかに増加する。経産魚では、卵巣壁はやや薄くなり、外見的には未産魚の卵巣と識別できないが、痕跡排卵後濾胞の存在により区別することができる。

III. 卵黄形成前期: 発達卵が第 1 次および第 2 次卵黄球期に達し、卵径は 270~400 μ と増大し、肉眼でも卵粒が認められるようになる。GSI 値は平均で 2.7、最大で 4.4 を示す。卵巣卵組成 (表 1) にみられるように、この期の卵巣には卵黄胞期の卵も存在し、発達卵群と未熟な卵群とはまだ分離していない。前期同様、排卵痕の有無により経産、未産は識別できる。

IV. 卵黄形成後期: 卵群の主体が第 3 次卵黄球期に移り、卵黄形成が最も活発に行われている。この段階で発達卵群は未発達卵群から分離し、卵黄胞期の卵は全く存在しなくなる。卵径は 400~600 μ で卵粒は肉眼で容易に認められる。卵黄形成による卵重の増加により、GSI 値は 3.9~9.4、平均は 5.8 と高くなる。経産魚の排卵痕は前期ほど明瞭ではないが、依然としてその存在が認められる。

V. 核移動期: 発達卵群は、卵黄形成もほぼ終了し、核移動期に達する。卵径は 560~800 μ で、GSI 値は 4.7~13.1、平均で 8.8 と高く、成熟期の透明な卵を含まない卵巣として最大となる。卵巣壁は非常に薄く、血管がよく発達している。この段階では前年度の排卵痕を観察することが不可能となる。

VI. 成熟期: 核移動期の一部の卵が前成熟期、成熟期へと移行し、最初の産卵が開始される直前の状態である。外見的には、透明卵の混在が卵巣表面から容易に認められる。卵巣重量は成熟期の卵の吸水による卵径、卵重の増加を反映し、卵径は 800~1,400 μ 、GSI 値は 8.7~21.7、平均で 14.6 と最大値を示す。

VII. 産卵前期: 産卵が開始した成熟度で、肉眼的には成熟期と同様に不透明卵の中に透明卵が混在する状態と、外見からは透明卵がみられないが、卵巣腔内に完熟卵が集合する産卵直前の状態 (図 2-N)、および、産卵直後の核移動期までの不透明卵からなる卵巣状態を含む。いずれも、卵巣薄板内の発達卵の間に排卵後濾胞が存在することにより、V、VI の産卵前の成熟度と識別できる。GSI 値は、成熟期と同様に平均で 15.2 と高く、その範囲は 4.5 から 25.0 と産卵による卵巣重量の変化が著しいことを示す。卵径は前期と同様な範囲にある。

VIII. 産卵後期: 産卵がほぼ終了に近い成熟度で、外見的には卵巣の大半もしくはほとんどが透明卵で占められている。組織学的には前成熟期および成熟期の卵が主体をなし、排卵後濾胞が顕著に認められる。GSI 値は 4.5~16.0、平均で 9.7 と前期より低い値を示す。

IX. 放卵終了期: 産卵が終了した卵巣は、やや赤味を帯び、卵巣膜は肥厚し、褶曲する。組織学的には周辺仁後期までの卵巣卵とともに多数の排卵後濾胞がみられる (図 2-U)。時として、産卵されずに残る大形卵が認められる個体も存在する (図 2-V)。GSI 値は平均で 2.4 と、回復途上の無卵黄期よりもやや高い値を示す。

2. 噴火湾周辺海域におけるスケトウダラ雌魚の生殖周期

春から秋にかけての索餌期の材料は、主に噴火湾湾口部沖合の水深 200~300 m の大陸棚上、およびその縁辺部で採集し、冬季の産卵期は沖合海域とともに、産卵場となる湾口部の水深 50~100 m の浅海域で採集した。このように、採集は当該海域における成魚群の分布、移動範囲をほぼ網羅しており、ここでは総計 816 尾の雌の GSI 値および計 200 尾の個体の成熟度を採集月毎にまとめ、その季節的推移を調べた (図 4)。また、卵黄形成後期までの成熟度の個体は排卵痕の有無による経産、未産の区分を併せて記した。

この図より、3 月から 10 月までの成熟度を求めた雌魚の大半が経産魚と判別された。そこで、この間に成熟度を求めた 79 尾の雌により、各体長区毎の経産魚の占める割合を求めた (表 3)。この結果、体長 36 cm 以下は全て未産魚、40 cm では約 50%、44 cm 以上では 90% 以上が経産魚であった。また、この関係を索餌期に採集した計 278 尾の雌魚の体長組成に当てはめると、初回産卵魚は全体の約 20%

尹： 噴火湾周辺海域におけるスケトウダラ雌魚の生殖周期

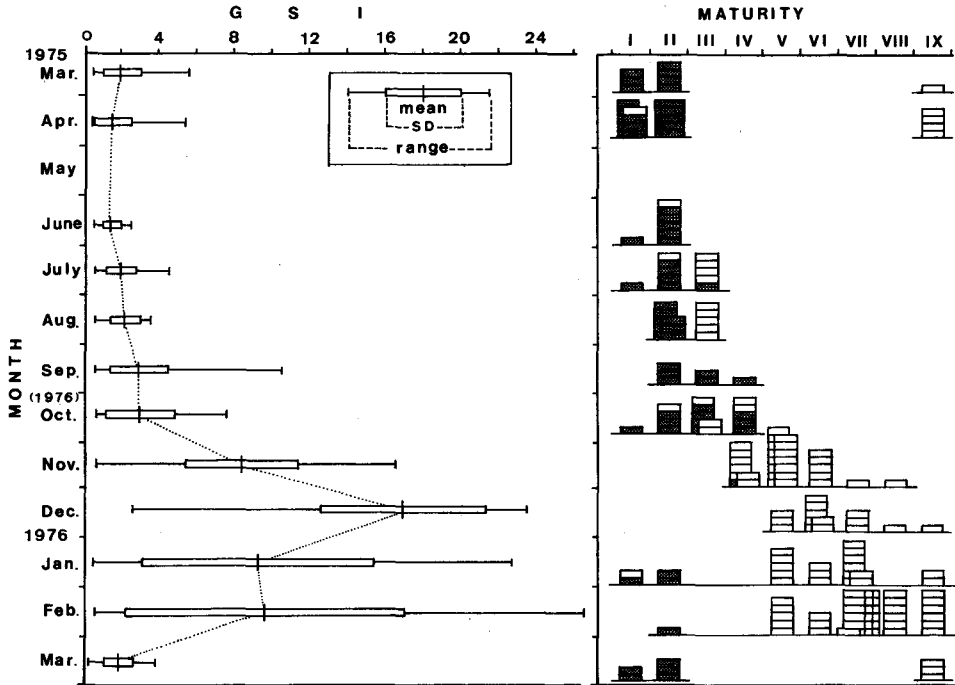


Fig. 4. Seasonal changes of GSI and maturity of the female pollock in the adjacent waters of Funka Bay, Hokkaido.

□ represents the ovarian condition of one fish. ■ indicates the post-spawner from maturity-I to IV.

Table 3. Percentage of the post-spawner by body size on the female pollock caught in the feeding period.

Body length (cm)	Number of fish examined	Number of fish with empty follicle	Percentage
<36.0	3	0	0
36.1-38.0	1	1	100
38.1-40.0	6	3	50
40.1-42.0	18	11	61
42.1-44.0	14	12	86
44.1-46.0	13	12	92
46.1-48.0	7	7	100
48.1-50.0	6	6	100
50.1-	11	11	100
Total	79	63	80

を占めるにすぎず、成熟度を求めた個体と同様に、採集雌魚の大半が経産魚とみなされた (図5-a)。成熟度および GSI の季節的推移 (図 4) から明らかなように、冬季の産卵期から 6 月までの間に、放卵終了期 (IX)、無卵黄体期 (I)、卵黄体期 (II) の各成熟度の個体が出現する。しかし、卵黄体期の個

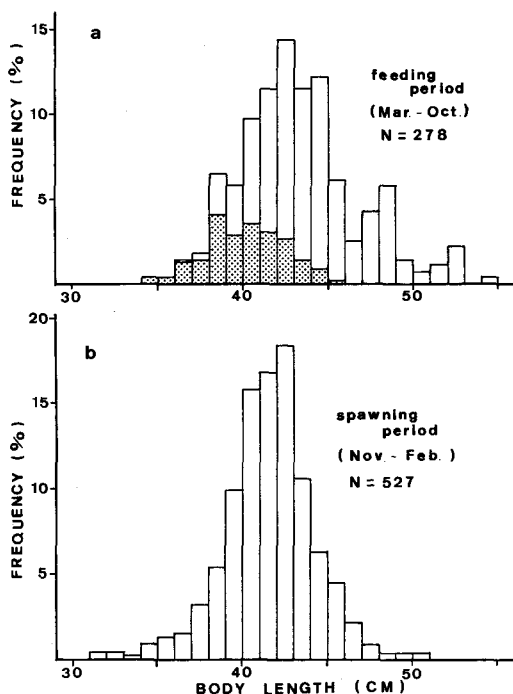


Fig. 5-a. Length frequency distribution of the female pollock in the feeding period from March to October.

■ represents the virgin female.

Fig. 5-b. Length frequency distribution of the female pollock in the spawning period from November to February.

体は1月から10月まで、ほぼ周年出現し、経産、未産魚ともこの成熟度まで緩やかに移行し、この成熟度から、卵黄形成期に進む個体が次の産卵期までに成熟するものと思われる。GSI値は産卵期終了近くの3月に急激に減少し、6月までは平均で2.0以下と低い状態が続く。卵黄形成前期(III)の個体は7月に初めて出現し、その後10月までみられ、卵黄形成の開始する時期は個体によりかなり異なっている。一方、卵黄形成後期(IV)の個体は9月から11月に出現し、この間にGSI値も卵黄形成期の個体の増加、および個体毎の卵黄形成の活発化に伴い平均で2.9から8.4へと増加している。しかし、10月では成熟度IからIVまでの個体が同時に採集され、個体間での成熟の差が著しいことを示している。

11月には、卵黄形成後期から産卵後期(VIII)までの個体が出現し、すでに産卵が行われている様相を示す。しかし、この月の材料は沖合深層域(水深300m)および湾口部の浅海域(水深100m)で、11月下旬のほぼ同じ時期に採集している。そこで、両海域の成熟状態を、標本のGSI値および成熟度により比較した(表4)。その結果、沖合深層域の標本のGSI値は 6.86 ± 1.92 (SD)、成熟度は大半が核移動期(V)までの成熟度であるのに対し、湾口部ではGSI値は 9.36 ± 3.01 と深層域より高い値を示し、成熟度もVからVIIIまでのものが認められる。このように、両海域の体長に差はなく、浅海域ではすでに産卵が行われていることから、深層域で卵黄形成を完了した雌魚は少くとも核移動期以上の最終成熟途上で浅海域の主産卵場へ深淺移動するものと推定される。

Table 4. Comparison of GSI and the maturity of females caught between shallow (depth of 100 m) and deep areas (depth of 300 m) in the adjacent waters of Funka Bay in late-November.

Depth (m)	Number of specimens	Body length (mm)	GSI	Number of maturity				
		Mean \pm SD	Mean \pm SD	IV	V	VI	VII	VIII
100	32	412.0 \pm 19.6	9.36 \pm 3.01	0	5	4	1	1
300	49	408.4 \pm 21.9	6.96 \pm 1.92	8	10	0	1	0

12月から2月までの材料は、主に湾口部の浅海域で採集しているが、11月の浅海域の標本と同様に、いずれの月も産卵前から産卵中の成熟度の個体で構成されている。前述のように、索餌期の沖合深層域では、排卵痕の有無による判別から、経産魚の比率が高いと推定したが、11月から2月に主に浅海域で採集した雌魚の体長組成は大半が45 cm以下で、索餌期に比べ初回産卵魚の占める割合が高くなっている可能性が示唆された(図5-b)。12月から2月にかけて、GSI値は12月の平均16.9を頂点に1月、2月はそれぞれ9.2、9.5と減少するが、GSIの標準偏差の幅はいずれの月も大きく、範囲も1から25近くまで広がる。一方、1、2月に成熟度は成熟期(VI)、産卵前期、後期から次第に放卵終了期の個体が増加していることから、明らかにこの時期が産卵盛期とみなされる。しかし2月においてもなお成熟度V、VIの産卵前の個体が出現し、産卵がその後も進行する様相を示す。

以上のように、噴火湾周辺海域におけるスケトウダラの産卵期は、その盛期が1、2月であるが、11月から3月までと約5ヶ月間におよび、また、その間に核移動期以上の様々な成熟度の個体が各月に出現している。これは、前述のように索餌期の個体の成熟開始時期が夏から秋まで、かなり長期にわたることを反映していると思われる。そこで、これらの結果から、調査海域における卵黄形成開始から核移動期に至るまでの成熟に要する期間を類推した。卵黄形成の開始時期は早いものでは7月、遅くて10月であること、また、核移動期の成熟度の個体は11月に最も早く、2月に最も遅く出現することから、スケトウダラ雌魚の成熟に要する期間は長くても約5ヶ月と推定される。

考 察

卵形成過程の特徴

スケトウダラの卵巣卵の発達様式は、一生に数回産卵するニジマス²¹⁾と同様に部分同時発生型に属するが、卵黄形成を完了した発達卵群は1回で産出されず、一部ずつ繰り返し産卵されて行くこととみなされた。この結果は、谷野ら⁷⁾の本種の産卵期における孕卵数の減少傾向により、断片的な産卵を推定した結果と一致する。著者はスケトウダラの水槽飼育による繁殖行動の観察から、数日間隔で産卵を繰り返すこと、また、産卵は約1ヶ月前後であることを確認しており(尹、未発表)、北大西洋に生息する数種のタラ科魚類とはほぼ同様な産卵習性であると考えられる^{23)~26)}。

スケトウダラの卵は、排卵直前の核移動期から成熟期に至る過程で、卵黄顆粒の融合とともに吸水により卵は透明化し、卵容積も約8倍に増加する。この現象は、タラ科魚類ではHaddock, *Melanogrammus aeglefinus*²⁷⁾、およびPacific hake, *Merluccius productus*²⁸⁾でも知られている。このような魚卵の吸水現象に関しては、アユ, *Plecoglossus altivelis*で卵黄形成終了時から排卵までの間に、Naイオンを伴って水が卵内に多量に入ることが報告されている²⁹⁾。一方、斉藤・北原³⁰⁾はスケトウダラの卵巣中の栄養成分の比較を行い、透明卵の混入比が多いほど含水量が増加することを指摘しており、排卵直前における成熟卵の大形化および透明化は、成熟排卵機序と関連する吸水現象によるも

のと推定できる。また、本種の産出卵は油球をもたない分離性浮遊卵であり²²⁾ 産出卵の比重調節にも関与すると想定されるが、この機序の詳細についてはなお不明であり、今後の課題として残される。

成熟度の判定基準

これまで、スケトウダラの成熟度の判定は、大半が産卵前後の卵巣の変化を肉眼的に観察することにより行われている^{6),7),14),16),31)}。この研究では卵巣の組織学的観察から、成熟度の周年変化とともに、さらに成熟の開始期、未成魚と成魚の判別、初回産卵魚と経産魚の区別、および孕卵数の決定時期などについての知見を得た。

本種では、成熟の開始期を卵黄形成前期と規定したが、サケ・マス類ではすでに本研究と同様の組織学的手法により、雌の成熟開始期を第1次から第2次卵黄期と判定し、さらにこの成熟度を未成魚と成魚の判別基準に利用している¹⁸⁾。スケトウダラでも同様に卵黄形成前期の成熟度がその判別に利用できるが、サケ・マス類と異なる多年産卵魚であることから、この判別は未成魚と初回産卵魚の区分に適用できる。この成熟度の指標を GSI および卵径に置き換えると、GSI 値で 2.5 以上、また卵径では 0.3 mm 以上を一応の基準とすることができる。また、本種の未成魚、成魚の判別時期に関しては、索餌期における成熟の開始時期に個体による著しい差がみられることから、産卵開始時期の約 1 ヶ月前以内で行うことがより確実と思われる。

噴火湾湾口部で産卵するスケトウダラは、これまで産卵の主群が初回産卵魚であるとされている¹⁹⁾。本研究では経産魚の卵巣内に排卵後濾胞の痕跡が約 7 ヶ月もの長い期間にわたって残存し、この組織学的特徴が経産、未産の識別に利用できることを指摘した。また、当該海域の生殖周期の中で、索餌期の雌魚の大半が経産魚であるのに対し、逆に産卵期には初回産卵魚の占める割合が増加している可能性が示唆された。このことから、少なくとも索餌期における初回産卵魚の生息域は経産魚よりも拡大していると考えられる。このように、スケトウダラでは、排卵痕の有無の判別から成魚群の構成を類推することができる。今後、年令査定法^{32),33)}と併用により、各生息域の成魚群の構成を解明する際に有用な手法になると思われる。排卵痕の存続期間は魚種により異なり、マイワシ、*Sardinops melanosticta*³⁴⁾ やマサバ、*Pneumatophorus japonicus japonicus*³⁵⁾ などでは数週間て消失し、また、比較的長く存続する魚種としてアメマス、*Salvelinus leucomaenis*³⁶⁾ では約 5 ヶ月であることが報告されている。しかし、スケトウダラの場合はアメマスよりもさらに長期間存続しており、これが単に生息域の低水温に起因するものかは不明である。

Bagenal³⁷⁾ は魚類の孕卵数を求める前提として、孕卵数が卵発達過程のどの段階で決定されるかを明確にする必要があることを指摘している。本研究ではスケトウダラの孕卵数を直接求めているが、卵巣卵の発達過程から、実際の産卵量としての孕卵数を算出する成熟段階を規定することができる。今回の結果から、卵黄形成途上で一部の発達卵は退行するが、これらの卵は卵黄形成が完了するころには、大半が吸収されている。また、透明卵が出現する段階ではすでに第1回の産卵後の可能性もあることから、スケトウダラの孕卵数は卵黄形成がほぼ完了する時期、すなわち、発達卵の卵径が 0.6 ~ 0.8 mm である卵巣を用いて行うのが適切と考えられる。

スケトウダラの生殖周期

噴火湾周辺海域におけるスケトウダラの産卵期は概ね 12 月から 3 月の間で、その盛期は 1~2 月とされている^{13),16),38)}。また、主な産卵場はその年の海洋条件の変化により湾内に形成されることもあるが³⁹⁾、近年は湾口部の浅海域に形成されることが多いとされている¹⁶⁾。本研究結果から推定された産卵期もこれまでの研究結果と同じで、主な産卵場は湾口部に形成されることが示唆された。Kamba³⁹⁾ は 3 月から 5 月にかけて湾口部全域に全長 35 mm 以下のスケトウダラ稚仔魚が出現し、この海域が稚仔魚の好適な餌環境になっていることを報告している。

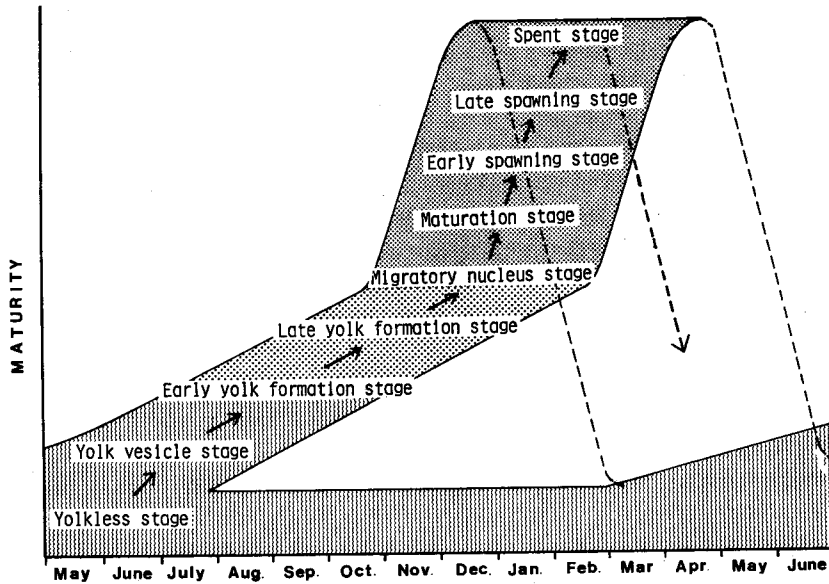


Fig. 6. Estimated pattern of the reproductive cycle on the female pollock spawning during the period from November to March.

今回の研究結果にもとづいて、当該海域における本種の産卵期を11月から3月と想定した場合の生殖周期を図6に模式的に示した。この図は、産卵期が長期間にわたる場合、同時期に採集された標本がさまざまな成熟度の雌魚からなる可能性を示している。したがって、採集標本の成熟状態から、産卵親魚の動向を予測する場合には、この点を十分に考慮する必要がある。また、前述のように雌魚の成熟に要する期間が約5ヶ月と推定されたことから、夏に卵黄形成を開始した個体は産卵期の初期に、秋に開始したものは産卵期の後半にそれぞれ産卵に参加するものと考えられる。

これまで、スケトウダラの産卵期は海域によって異なることが知られている。例えば、本州日本海では12~2月⁴⁰⁾、北海道日本海は12~4月^{7), 22)}、北東日本海のサハリン西岸水域では1~5月⁴¹⁾、カムチャッカ西岸水域は3~5月⁴⁾、また、東部ベーリング海では4~5月と^{3), 4)}、高緯度海域ほど産卵期が冬季から春季にずれる傾向がみられる。前田²⁾は、これらの浅海域に形成される産卵場について、南では鉛直混合による冷却期の冬季に、北では水温の上昇する春季に形成される可能性を指摘している。このように海域によって産卵期が異なる場合も、この図6に示された模式的な生殖周期を、それぞれの海域の産卵期に当てはめることによって、海域ごとの生殖周期を想定することが可能であると思われる。

スケトウダラの成熟に関与する環境要因については、これまで全く明らかにされていない。個体間の成熟差についても、それが経産、未産あるいは成熟年令の違いによるものか、成熟前における成長と食物環境などに起因するものかについても本研究から推測できず、興味深い問題点として今後に残されている。

要 約

1975年3月から1976年10月にかけて、北海道噴火湾周辺海域から採集したスケトウダラ, *Theragra chalcogramma* (Pallas) の卵巣卵の発達過程を組織学的に調べ、次の結果を得た。

1. 本種の卵巣卵の発達様式は部分同時発生型に属する。卵形成過程で、卵巣卵の一部が卵径 0.2 mm 以下の周辺期までの若い卵群から分化し始め、卵黄形成が進むにしたがって明瞭に分離する。発達した卵群が核移動期（卵径、0.6~0.8 mm）に達すると、その一部の卵が卵黄顆粒の融合と吸水を伴って透明な成熟卵（1.1~1.4 mm）となる。これら成熟卵は卵巣中央部の卵巣腔に排卵され、産卵される。核移動期にある残りの卵も、同様な過程を経て、繰り返し産卵される。

2. 痕跡化した排卵後濾胞は、卵黄形成が進行する再成熟過程でもその存在を認めることができる。したがって、索餌期に卵巣中の痕跡濾胞の有無を組織学的に調べることにより、経産、未産の識別が可能である。このことから、索餌期に噴火湾沖合の水深 200~300 m の海域で採集された雌魚は大半が経産魚であるとみなされた。

3. 本種の孕卵数は、透明な成熟卵を含まない卵巣で、卵径が 0.6~0.8 mm の卵黄形成完了近くの卵巣卵について求めるのが最適である。

4. 本種の成熟度は卵形成過程にもとづき、以下の 9 期に区分した。
I, 無卵黄期, II, 卵黄胞期, III, 卵黄形成前期, IV, 卵黄形成後期, V, 核移動期, VI, 成熟期, VII, 産卵前期, VIII, 産卵後期, IX, 放卵終了期。

その年に産卵する親魚を判別する成熟度は、卵黄形成期であり、その指標は GSI 値で 2.5、卵径で約 0.3 mm とすることができる。

5. その年に産卵する雌魚の成熟度は、春から夏にかけて次第に卵黄胞期へと移行するが、この間の GSI 値は低い。卵黄形成の開始時期は個体によって異なるが、夏から秋にかけて卵黄形成が活発に行われ、GSI 値も急速に増加する。11 月末に得られた材料から、産卵親魚は大陸棚縁部の深層域で卵黄形成を完了し、核移動期以上の成熟段階に達すると湾口部の産卵場に移動するものと推定された。

6. 成熟度および GSI 値の推移から、産卵期は 11 月から 3 月で、その盛期は 1 月から 2 月にあるとみなされた。

7. スケトウダラ雌魚の成熟に要する期間は約 5 ヶ月と推定された。

文 献

- 1) Zver'kova, L.M. (1969). Spawning of the Alaskan pollack [*Theragra chalcogramma* (Pallas)] in the waters of the west coast of Kamchatka. *J. Ichthyol.* 9, 205-209. (Translated from the Russian).
- 2) 前田辰昭 (1972). スケトウダラの漁業とその資源. I-2. 漁場について. 日本水産学会シンポジウム. 日本誌, 38, 362-371.
- 3) 前田辰昭 (1977). ペーリング海東部におけるスケトウダラの産卵場と分布様式について. 日本誌, 43, 39-46.
- 4) Serobaba, I.I. (1974). Spawning ecology of the walleye pollock, *Theragra chalcogramma* in the Bering Sea. *J. Ichthyol.* 14, 544-552. (Translated from the Russian).
- 5) 北水研・北水試・北海道区底魚資源研究集団 (1957). (2) スケトウダラ, 2. 成熟に関する調査. 北海道区資源調査要報, 14, 50-61.
- 6) 田中富重・及川久一 (1971). 昭和 45 年度 岩内漁場のスケトウダラ調査について. 産卵群の分布様式. 北水試月報, 28, 2-8.
- 7) 谷野保夫・辻崎久輝・中道克夫・久新健一郎 (1959). スケトウダラ, *Theragra chalcogramma* (Pallas) の卵巣の成熟について. 北水研報, 20, 145-164.
- 8) 橋本良平・小谷地 栄 (1977). スケトウダラの相対生長の地理的変異について. 東北水研報, 38, 41-74.
- 9) 辻 敏 (1978). 北海道区周辺のスケトウダラ系統群について. 北水試月報, 35, 1-57.
- 10) 岩田宗彦 (1974). テトラゾリウム・オキシダーゼの多型現象によるスケトウダラ繁殖群についての集団遺伝学的研究. 北水試報告, 17, 1-9.
- 11) 久新健一郎・木下哲一郎・林 清 (1961). 北海道襟裳以西水域におけるスケトウダラの魚群構造について (予報). 北水試月報, 18, 84-90.

- 12) 橋本良平・小谷地 栄 (1969). 東北海区および北海道襟裳漁場以南太平洋岸のスケトウダラについて. 第1報. 外部形態による異型群の識別と他漁場群との比較. 東北水研報, 29, 37-92.
- 13) 林 清 (1965). 恵山群スケトウダラ資源の漁況予測. 北水試月報, 22, 11-20.
- 14) 上野元一・中村秀男・前田辰昭・平川英人 (1975). 噴火湾周辺海域におけるスケトウダラの漁場学的研究-I. 索餌期. 日本誌, 41, 1237-1245.
- 15) 前田辰昭・高橋豊美・伊地知 誠・平川英人・上野元一 (1976). 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. 日本誌, 42, 1213-1222.
- 16) 北水研 (1971). 生物測定資料の機械集計について (第1集), 72 P.
- 17) 山本喜一郎 (1954). 海産魚類の成熟度に関する研究-II. クロガレイの雌魚の成熟度について. 北水研報, 11, 68-77.
- 18) 石田力一・高木健治・有田節子 (1961). 北洋べにざけとしろざけの成魚と未成魚の識別基準について. 北太平洋漁業国際委員会研報, 5, 23-39.
- 19) Jones, A. (1974). Sexual maturity, fecundity and growth of the turbot, *Scophthalmus maximus* L., *J. mar. Ass. U.K.* 54, 109-125.
- 20) de Vlaming, V.L. (1972). Reproductive cycling in the estuarine gobiid fish, *Gillichthys mirabilis*. *Copeia*, 1972, 278-291.
- 21) 山本喜一郎・太田 勲・高野和則・石川徹三 (1965). ニジマスの成熟に関する研究-I. 1年魚の卵巣の発達について. 日本誌, 31, 123-132.
- 22) 遊佐多津雄 (1954). スケトウダラ, *Theragra chalcogramma* (Pallas) "Alaska pollack" の正常発生に就いて. 北水研報, 10, 1-15.
- 23) Brawn, V.M. (1961). Reproductive behaviour of the cod (*Gadus callarias* L.). *Behaviour*. 18, 177-198.
- 24) Hawkins, A.D., C.J. Chapman and D.J. Symonds (1967). Spawning of haddock in captivity. *Nature*, Lond. 215, 923-925.
- 25) Hawkins, A.D. (1970). Aquarium observations on spawning whiting. *Scott. Fish. Bull.*, 33, 16-18.
- 26) Hislop, J.R.G. (1975). The breeding and growth of whiting, *Merlangius merlangus* (L) in captivity. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 36, 119-127.
- 27) Raitt, D.S. (1933). The fecundity of the haddock. *Fish. Board Scotl. Sci. Invest.* 1, 1-41.
- 28) Foucher, R.P. and R.J. Beamish (1980). Production of nonviable oocytes by Pacific hake (*Merluccius productus*), *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37, 41-48.
- 29) Hirose, K., T. Hirano and R. Ishida (1973). Effect of salmon gonadotropin in the ayu, *Plecoglossus altivelis*, with special reference to water balance. *Comp. Biochem. Physiol.* 47, 283-289.
- 30) 斉藤 要・北原 直 (1973). 卵の栄養と色素. P 66-76. 北水研編, ベーリング海およびカムチャッカ半島周辺海域のスケトウダラ資源の系統群の解明に関する研究, 昭和47年度中間報告.
- 31) Gorbunova, N.N. (1954). *Reproduction and development of walleye pollock, Theragra chalcogramma* (Pallas). (Translated from the Russian by Pearson, S. 1972), 106 p. Northwest Fish. Cent., Natl. Mar. Fish. Serv., NOAA, Seattle.
- 32) 石田昭夫 (1954). 北海道周辺のスケトウダラの年令査定と, 耳石にあらわれた形質の海区による差異について. 北水研報, 11, 36-67.
- 33) 山口関常・高橋善弥 (1972). 東部ベーリング海産スケトウダラの成長と年齢. 遠洋水研報, 7, 49-69.
- 34) 石田力一・鶴川正雄・有田節子 (1959). マイワシ, *Sardinops melanosticta* (Temminck & Schlegel) の産卵回数について. 北水研報, 20, 139-144.
- 35) 立石新吉 (1958). サバの生殖巣の組織学的研究. 対馬暖流開発調査第4輯, 50-52.
- 36) 香川浩彦 (1979). 硬骨魚3種の排卵前後における卵濾胞細胞の電子顕微鏡的・酵素化学的研究. 北海道大学水産学部昭和53年度修士論文, 59 P.
- 37) Bagenal, T.B. (1973). Fish fecundity and its relations with stocks and recruitment. *Rapp. p. -v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.* 164, 187-198.
- 38) 伊藤小四郎・藤田 忠・林 成治・安川雅夫 (1955). 噴火湾にみられるスケトウダラ卵分布に

就いて (II). 北海道孵化場報告, 10, 133-144.

- 39) Kamba, M. (1977). Feeding habits and vertical distribution of walleye pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), in early life stage in Uchiura Bay, Hokkaido. *Res. Inst. N. Pac. Fish., Hokkaido Univ., Spe. Vol.* 175-197.
- 40) 尾形哲男 (1956). 日本海の底魚漁業とその資源, スケトウダラ. 日本研報, 4, 93-140.
- 41) Zver'kova, L.M. (1978). Maturation, fecundity and spawning grounds of the walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in the Northeast of the Sea of Japan. *J. Ichtyol.* 17, 404-410. (Translated from the Russian)