

魚類の生殖周期と水温等環境条件との関係

清水 昭男*

Environmental Regulations of Reproductive Cycles in Teleosts

Akio SHIMIZU*

Abstract This review summarizes the knowledge of environmental regulation of annual reproductive cycles in teleosts displaying various spawning periods. Warm temperature is the important factor which causes initiation of the spawning period in both of spring spawning and "spring-to-summer" spawning teleosts, and high temperature during summer is the predominant factor that causes termination of the spawning period in the spring spawning species. In the spring-to-summer spawning species, short daylength in autumn is the predominant factor that causes the termination of the spawning period. In autumn spawning teleosts, short daylength is the predominant factor that causes initiation of the spawning period, and low temperature during winter is the predominant factor that causes the termination. In summer spawning, spring and autumn spawning, and "winter-to-spring" spawning species, changes in water temperature seem to be the important factors for both initiation of and termination of the spawning period, although daylength might also be concerned in some cases. In several cases regardless of the types of the spawning period, internal factor such as circa-annual rhythm might be concerned with the environmental regulation, through changes in photoperiodism appearance and/or existence of a refractory period.

Key words: water temperature, photoperiod, maturation, reproduction, annual cycle, spawning period, refractory period, circa-annual rhythm

1. はじめに

真骨魚類（以下省略して「魚類」とする）は変温性の動物であり、種々の生理機能は環境水温の影響を大きく受ける。成熟再生産もその例外ではない。さらに成熟現象に関しては、水温の上昇が直接的に代謝の活発化を促すのみならず、水温変化が情報伝達のシグナルとして働き、上位中枢（脳や生殖内分泌系）を介して影響する場合が多いのが著しい特徴である。本総説では、魚類の成熟再生産（特に生殖周期）と環境条件（特に水温及び日長）との関係について概説する。

魚類は種類数の多さと、形態、生態、生理生化学等

様々な面での著しい多様性が特徴である。生殖現象も極めて多彩であり、水温等の影響に関してもこれらの多様性を十分に考慮する必要がある。水温条件との関係に関していえば、成熟再生産の多様性の中でも、産卵期を中心とした生殖年周期の多様性と1産卵期の間の産卵回数や産卵頻度（short reproductive cycle, 産卵リズム）の多様性が重要である。

2. 魚類の産卵期の多様性

魚類の産卵期は極めて多様性に富んでおり、ほぼ全ての四季にわたっているが、以下の各型に大別して考え

るのが適切である。

1) 春(～初夏)産卵型

春期に生殖腺が急速に発達して産卵し、春の終わりまたは初夏まで産卵を続けるが、盛夏になる前に産卵を終了する。温帯産淡水魚の多くがこの中に含まれる。温帯性海産魚にも例は多い。アカヒレタビラ *Acheilognathus tabira* subsp. やホンモロコ *Gnathopogon elongatus* , キンギョ *Carrassius auratus* 等に代表される多くの温帯性コイ科魚類, マダイ *Pagrus major* , クロダイ *Acanthopagrus schlegeli* , ヒラメ *Pararichthys olivaceus* , マサバ *Scomber japonicus* , マアジ *Trachurus japonicus* , イトヨ *Gasterosteus aculeatus* 等が挙げられる。アカヒレタビラ(関東地方)では、4月下旬に産卵期が始まり、6月下旬に終了する(清水と羽生, 1981)。分布の広い種類においては、中緯度地方で春期に産卵するものが、低緯度地方では冬期のうちから産卵を開始する場合(マアジ等)もある。また、冷水域においては、温水域では春産卵型に分類される魚の産卵期が遅れ、初夏から盛夏に産卵することもある(ヒラメ等)。

2) 春夏産卵型

春、水温が上昇すると生殖腺が急速に発達して産卵し、盛夏に入っても産卵を続け、晩夏または初秋に産卵を終了する。メダカ *Orizias latipes* , パラタナゴ *Rhodeus ocellatus* , マミチヨグ *Fundulus heteroclitus* , アミメハギ *Rhudarodes ercoides* , チチブ *Tridentiger obscurus* 等が挙げられる。パラタナゴ(関東地方)では3月下旬に産卵期が始まり、9月上旬に終了する(朝比奈ら, 1980)。また、相模湾産カタクチイワシ *Engraulis japonicus* では、産卵期は4月中旬に始まり、10月上旬に終了する(靄田, 1992)。

3) 夏産卵型

温水域においても、最も水温の高い盛夏を中心に産卵する。シロギス *Sillago japonica* , ウロハゼ *Glossogobius olivaceus* 等。シロギス(浜名湖)では、産卵期は5月中旬に始まり、10月初めまで継続する(古川, 1991)。

4) 秋産卵型

ほぼ秋に限って産卵する。アユ *Plecoglossus altivelis* , 大部分のサケマス類, キチヌ *Acanthopagrus latus* , チダイ *Evynnis japonica* , ゼニタナゴ *Pseudoperilampus typus* , カネヒラ *Acheilognathus rhombeus* , アイナメ *Hexagrammos otakii* , クジメ *Hexagrammos agrammus* , ボラ *Mugil cephalus* 等が挙げられる。ゼニタナゴ(関東地方)では9月下旬に産卵期が始まり、11月下旬に終了する(中村, 1969; 清水, 未発表)。また、カネヒラでは当歳魚(0+; 前年の繁殖期に生まれ

た個体において、誕生からその年の繁殖期が終了するまで。以降同様)の産卵期は9月上～中旬に始まって11月下旬～12月に終了し、産卵期間がやや長いことを除けばゼニタナゴと同様である。しかしながら、カネヒラ1歳魚(1+)の産卵期は7月下旬より始まり、当歳魚よりも1ヶ月以上早い(この両種とも、天然では2歳を越えて生存する個体はほとんどいないものと考えられているが、飼育下での生存個体の観察例では2歳魚(2+)の産卵期も1歳魚と同様である)。一方、カネヒラ1歳魚の産卵期の終了時期は当歳魚と同様である(Shimizu *et al.*, 1987)。

5) 春秋産卵型

春に産卵後、盛夏に産卵を中断して再び秋に産卵を行う。淡水魚ではほとんど知られていないが、海水魚には広く存在する可能性がある。典型的なものはトビヌメリ *Repomucenus beniteguri*。キダイ *Dentex tumifrons* もこの型と考えられていたが、盛夏の中断がない可能性もある(米田と依田, 2006)。トビヌメリ(浜名湖)では、産卵は5月上旬に始まり、7月半ばまで続く。その後、8月にはほとんど産卵がみられないが、9月に入ると産卵が再開され、11月下旬まで続く(Zu *et al.*, 1989)。

6) 冬～春産卵型

冬から早春にかけて産卵する魚は、純粋な淡水魚には少ないが、海水魚にはかなり存在し、特に寒流系の魚には多い。産卵期自体は春産卵型と重なることがあるが、この型では産卵期に先立つ生殖腺の急速な発達が晩秋から厳冬期にかけて起こることが特徴。ワカサギ *Hypomesus nipponensis* , アゴハゼ *Chasmichthys dolichognathus* , ウキゴリ *Chaenogobius urotaenia* , イサザ *Chaenogobius isaza* , マイワシ *Sardinops melanostictus* , マダラ *Gadus macrocephalus* , スケトウダラ *Theragra chalcogramma* , スズキ *Lateolabrax japonicus* 等がある。異体類の多く(マコガレイ *Pleuronectes yokohamae* 等)もこの型である。アゴハゼ(相模湾)では、12月～翌年1月にかけて生殖腺の急速な発達が起こり、2月～5月にかけて産卵するが、6月には生殖腺は完全に退縮している(金子ら, 1984)。

7) 周年産卵型

熱帯産の多くの魚類。亜熱帯産魚類や暖流性海産魚の一部にも存在する可能性がある。

8) その他の型

これらの範疇に当てはまらない魚種も存在する。例えばサンマ *Colorabis saira* は秋から翌年の春までという非常に長い産卵期を示す。

3. 産卵回数，産卵頻度の多様性

魚類においては産卵回数も非常に多様性に富んでおり，一生に1回しか産卵しないものから，数ヶ月以上の間，毎日産卵を続けるものもある。

1回：一生に1回産卵した後死亡する。シロザケ *Onchorhynchus keta*，カラフトマス *Onchorhynchus gorbusha* 等。

年1回：ニジマス *Onchorhynchus mykiss*，ヤマメ *Onchorhynchus masou* 等。

月周期，半月周期：特定の月齢に合わせて産卵を行う。月周期に関連する潮汐リズムに対応した産卵生態を持つものも多い。クサフグ *Takifugu niphobles*，Atlantic silverside *Menidia menidia*，グルニオン *Leuresthes tenuis* 等。また，この型の中には，特定の月齢に対して各1回のみ産卵を行うものと，特定の月齢の前後の数日間連続して産卵を行うものがあると考えられる。多回産卵（少数回，不規則）：産卵期に複数回の産卵を行うが，2から3回程度と少なく，明確に産卵リズムと言えるほどの周期性が認められない。キンギョ等。この型では生殖腺の発達が完了しても直ちには産卵せずに，環境変化が最終成熟の引き金になって産卵する場合も多く，このことが産卵間隔の不規則さにつながっていることがある。

多回産卵（周期的）：数日周期のリズムで産卵を長期間繰り返す。タナゴ類，アミメハギ，チチブ等。

毎日産卵：周期的多回産卵に含まれるが，頻度が高く，盛期には毎日産卵する。産卵期の初期や末期には数日おき産卵をするものが多いと考えられる。メダカ，シロギス，マダイ，カタクチイワシ等。

4. 産卵期と環境条件との関係

一般に温帯産の魚類の産卵期は水温によって強い支配を受けていることが多いが，日長条件も重要であり，それらの関与は魚種や季節によって異なる。産卵期の決定機構を中心とした生殖現象と環境条件との関係を明らかにするためには，対象魚種の生殖年周期を詳細に調べて成熟に関する様々な現象（生殖腺の発達・退縮，成熟の段階性，産卵期の開始及び終了等）が起こる時期を正確に調べることが前提条件として重要である。続いて，それら様々な現象に対応する季節において，特定の水温条件と日長条件を組み合わせた実験区を多数作り，長期間（1ヵ月あるいはそれ以上）飼育して成熟への影響を調べることにより解析する。しかしながら，このような研究は大型魚や飼育の困難な魚では難しく，現在のところ，解析が本格的になされて

きたのは淡水魚及び小型沿岸魚にほとんど限定されている。

1) 春産卵型，春夏産卵型

春産卵型及び春夏産卵型の温水魚の種類は多く，実験的解析がなされたものも少なくない（キンギョ，ホンモロコ，アカヒレタビラ，バラタナゴ等のコイ科魚類，イトヨ，メダカ，アミメハギ，チチブ，マミチヨグ等）。

特に詳しく解析されているのは春産卵型のアカヒレタビラと春夏産卵型のバラタナゴ及びマミチヨグであり，ここでは著者らが解析したアカヒレタビラとマミチヨグの例を主に，バラタナゴの例も交えて紹介する。

(1) アカヒレタビラ及びバラタナゴ

(a) 産卵期の開始要因

アカヒレタビラは生殖腺の発達が段階制がみられ，初期段階の生殖腺発達は秋～冬期に起こる。3月～4月前半にかけて生殖腺が急速に発達し（雌における卵黄球の蓄積と雄における精細胞及び精子の形成；後期の生殖腺発達），4月下旬から産卵期に入る。生殖腺発達直前の2月下旬から，水温条件8～16℃，日長条件9L，11L及び15Lの各条件を組み合わせると2ヵ月間飼育すると，日長にかかわらず16℃の条件で生殖腺が発達し，産卵に至った。このことから，本種の産卵期開始は春期の水温上昇に起因することが明らかとなった（Shimizu and Hanyu, 1982）。また，その際の臨界温度は12℃と14℃の間にあることも示された（清水，1983）。

バラタナゴの場合も，臨界温度がやや低いことを除き同様な結果が得られている（Asahina and Hanyu, 1983）。

(b) 産卵期の終了要因

アカヒレタビラは6月後半には生殖腺の退行が始まり，7月に入ると産卵期は完全に終了する。そこで，生殖腺退行前の5月下旬から水温22～30℃，日長8L，12L，及び15Lの各条件を組み合わせた条件で1ヵ月弱飼育すると，22℃では日長にかかわらず生殖腺の退行がほとんど起こらなかったのに対して，30℃では日長にかかわらず生殖腺が急速に退行した。従って，本種の産卵期終了要因は夏季の高水温であると結論された（Shimizu and Hanyu, 1982）。また，その際の臨界温度は24℃と26℃との間にあった（清水，1983）。

一方，バラタナゴにおいては，アカヒレタビラのような高水温による生殖腺退縮は認められていない（Asahina and Hanyu, 1983）。

(c) 初期段階生殖腺発達の開始要因(アカヒレタビラ)

本種は8月から9月上旬にかけてが最も未熟である

が、秋期から冬期にかけて生殖腺が徐々に発達し、雌では卵黄胞期卵母細胞の発達が、雄では精原細胞の増殖と精母細胞の形成が起こる（初期段階の生殖腺発達）。生殖腺発達が起こる直前の9月上旬より水温22または27℃、日長11Lまたは15Lの各条件で約1ヵ月半飼育した。その結果、22℃では日長にかかわらず初期段階の生殖腺発達が進んだが、27℃では日長にかかわらず未熟なままであった。従って初期段階生殖腺発達の開始要因は秋期の水温低下であると結論できる（Shimizu and Hanyu, 1982）。この場合の臨界温度はほぼ26℃であった（清水, 1983）。

(d) 秋期成熟の抑制要因

盛夏の未熟な時期を過ぎ、秋に入ると水温は低下してアカヒレタビラの成熟に好適な水温（14～24℃）となるが、この時期には生殖腺発達は初期段階に留まり、それ以上の生殖腺発達や産卵は起こらない。この阻害要因を解析するため、アカヒレタビラを10月より水温16または22℃、日長11または15Lの条件を組み合わせ飼育すると、水温にかかわらず日長15Lの区で成熟が進み、産卵に至った。従って、アカヒレタビラにおける秋期成熟の抑制要因は秋の短日であると結論できる（Shimizu and Hanyu, 1982）。

秋期のバラタナゴにおいても長日による成熟促進と短日による成熟抑制が認められているが、この種の場合は秋期は生殖腺が退縮して産卵期が終了する時期にあたり、秋の短日が産卵期の終了要因であると結論できる（Asahina and Hanyu, 1983）。

(e) 光周性の発達及び衰退とその要因

上述のように、アカヒレタビラ及びバラタナゴは春期には成熟の光周性（photoperiodism；生物が日長に反応する性質）をほとんど示さず、秋期には顕著な光周性を示す（Shimizu and Hanyu, 1991；Asahina and Hanyu, 1985）。従って、1年の中で光周性の発達と衰退が交互に起こるものと考えられる。この光周性発達または衰退のための要因として、冬期及び夏期に現われ得る様々な環境要因を想定してアカヒレタビラの飼育実験を行ったが、冬期及び夏期の水温及び日長条件はいずれも無関係であることが判明した（Shimizu and Hanyu, 1993）。ほとんど唯一可能性のある要因は内的因子（自律的に光周性の発達と衰退が起こる）である。内的因子のうち、最も蓋然性の高いものとしては生殖概年周期（circa-annual rhythm）が挙げられる（概年周期とは、よく知られている概日周期（circadian rhythm）と同様に体内で自発的に現れる周期であって、概日周期はその長さがおよそ1日であるが、概年周期ではおよそ1年になる。恒常的条件下で生物を長期間飼育した場合に周期がほぼ1年の

変化が起これば概年周期に起因する可能性が高い。哺乳類及び鳥類でよく知られており、爬虫類や魚類の他、昆虫等無脊椎動物や植物でも報告があるが、そのメカニズムはほとんどわかっていない（富岡ら, 2003）。Fig. 1に光周性の発達と衰退が概年周期によって交代すると仮定した場合の、アカヒレタビラの生殖年周期の調節機構を示す。概年周期の存在を確実に証明することは困難であり、現在のところ仮説の域を出ないが、近年、他の魚種においても生殖概年周期の存在の可能性が示されていることもあり（Baggerman, 1985; Bromage and Duston, 1987; Duston and Bromage, 1986,87; Sundararaj *et al.*, 1973）、最も適当なモデルと考えている。

(2) マミチヨグ

マミチヨグは北米東海岸に広く分布するカダヤシ目塩魚である。チェサピーク湾原産のマミチヨグを環境条件の類似した三浦半島荒崎の屋外池にて飼育したところ、産卵期は3月下旬から8月（1歳魚以上）及び3月下旬～7月下旬（当歳魚）であり、産卵盛期には毎日産卵した（Shimizu, 1997）。この魚を用いて、生殖年周期の調節機構を解析した。

(a) 産卵期の開始要因

2月上旬よりマミチヨグを水温7～16℃、日長11Lまたは16Lで1ヵ月半飼育した。その結果、水温16℃の両区で日長にかかわらず成熟（後期段階の生殖腺発達；雌における卵黄球の蓄積と雄における活発な精子形成）が急速に進行して産卵に至った。従って、本種の産卵期開始には、水温上昇が主要因になっていると考えられる。しかしながら、後期段階生殖腺発達の臨界温度は雄で7～11℃の間、雌で11℃付近にあることも示された（Shimizu, 2003）。荒崎においては自然水温が11℃を下回することはほとんどなく、にもかかわらず明瞭な産卵期が認められたことから、生殖腺発達開始の要因を水温上昇のみに帰することは出来ない。恐らく、生殖概年周期に代表される内的因子が関与しているものと考えられる。

(b) 産卵期の終了要因

6月より、マミチヨグ当歳魚を、水温22～30℃、日長9L～16Lの条件を組み合わせ飼育した。その結果、日長9Lまたは13Lでは、水温にかかわらず生殖腺が著しく退縮して産卵期が終了した。従って、産卵期終了の要因の一つとして短日が挙げられる。しかしながら、30～16Lの条件でも生殖腺は顕著に退縮し、22～16Lの条件でも退縮が認められたため、高水温や自律的な生殖腺退縮も関与しているものと考えられる（Shimizu, 2003）。一方、1歳魚について同様の

実験を行うと、22 13Lの条件では生殖腺が速やかに退縮したのに対して、22 16L及び30 16Lの条件では退縮がほとんど起こらず、産卵が維持された。従って、1歳魚においては、ほぼ短日条件のみによって産卵期が終了しているものと結論される (Shimizu, 2003)。2歳魚以上に関しても産卵期がほぼ同一であることから、同様のメカニズムが考えられる。

(c) 初期段階生殖腺発達の開始要因

本種はアカヒレタビラと同様に生殖腺発達の段階性がみられる。雌雄の生殖腺は8月下旬から9月上旬にかけてが最も未熟であるが、秋期から冬期にかけて徐々に発達し、雌では卵黄胞期卵母細胞の発達が、雄では精原細胞の増殖と精母細胞の形成が起こる (初期段階の生殖腺発達)。これらの生殖腺発達が起こる直前の9月中旬より日長11L、水温16~30の条件で約2ヵ月飼育した。その結果、30及び26ではほとんど成熟が進まなかったが、22以下の温度では初期段階の生殖腺発達が進み、その程度は水温が低い方が顕著であった。従って初期段階生殖腺発達の開始要因は秋期の水温低下であると結論できる (Shimizu, 2003)。

(d) 秋期成熟の抑制要因

マミチヨグを10月中旬より、水温16または22、日

長11または16Lの条件を組み合わせると2ヵ月余り飼育したところ、22では日長にかかわらず生殖腺の発達が全く起こらなかった。従って、本種は秋期から初冬にかけて不応期 (refractory period: 繁殖期の直後などにしばしば現れる、成熟に好適な環境条件下でも成熟がほとんど進行しない時期; Harrington, 1957; Yoshioka, 1966) にあることが明らかとなった。16では長日区の雄でわずかに成熟が進んだ。このことは、やや低い水温での長期飼育によって不応期からの離脱が部分的に起こっている可能性を示唆する (Shimizu, 2003)。

(e) 生殖概年周期

未熟なマミチヨグを10月中旬より22 16Lの条件下で長期間飼育した。その結果、恒常的条件にかかわらず、春に生殖腺が発達して夏の間成熟状態を維持し、秋に生殖腺が退縮して冬の間未熟に留まるリズムを示した (Shimizu, 2003)。厳密な証明は困難であるが、この現象は生殖概年周期の発現と考えるのが妥当である。この概年周期に基づいて、早春における生殖腺発達の開始や、当歳魚における早期の産卵期終了、秋期における不応期の出現等、自律的な生殖関連現象が起こっている可能性が高い。

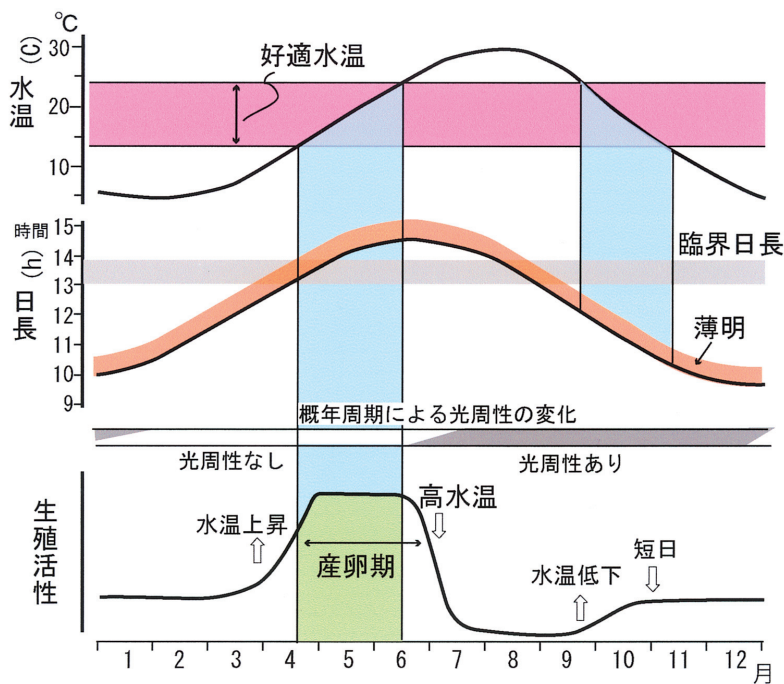


Fig. 1. 概年周期によって光周性の有無が交替すると仮定した場合の、アカヒレタビラ生殖年周期の調節機構。上向きの矢印は成熟の促進要因、下向きの矢印は抑制要因を示す。成熟に好適な水温 (14~24) は1年に2回 (春と秋) 現れるが、秋には顕著な光周性があり、しかも成熟の臨界日長以下のため、成熟が抑制されて後期の生殖腺発達は起こらない。春の場合は、光周性がほとんど消失しており、水温が上昇して適水温付近に達すると後期の生殖腺発達が急速に進んで産卵期に入る。夏になって水温が適水温を超えると生殖腺が退縮して産卵期が終了する。

(f) マミチヨグにおけるまとめ

マミチヨグの生殖年周期とその成立要因に関するまとめをFig. 2に示した。このようにマミチヨグにおいても、アカヒレタビラやバラタナゴと同様、春の水温上昇と晩夏～秋の短日が生殖年周期の成立に重要な役割を果たしていることが明らかとなった。タナゴ類との相違は、秋期における不応期の存在と、生殖概年周期の役割である。春及び春夏産卵型タナゴ類では、生殖概年周期は直接的に成熟を支配するというよりも、光周性の発達と衰退を通じて間接的に生殖年周期の成立に関与していると考えるのが妥当であるが、マミチヨグでは、上記のとおり生殖腺発達や退縮、不応期の出現等に対する、より直接的な支配が考えられる。

(3) 春産卵型及び春夏産卵型魚類全体への一般化

続いて、これら3魚種の結果がどの程度一般化できるかが問題となる。上記の結果とキンギョ (Razani *et al.*, 1988a,b), ホンモロコ (Okuzawa *et al.*, 1989), モツゴ (朝比奈ら, 1985), golden shiner *Notemigonus crysoleucas* (de Vlaming, 1975) 等のコイ科魚類, イトヨ (Baggerman, 1972,1985; Borg, 1982; Borg and van Veen, 1982), メダカ (Awaji and Hanyu, 1988,1989), カダヤシ (Koya and Kamiya, 2000), アミメハギ (Lee *et al.*, 1984), チチブ (金子,

1986) 等で得られた結果とをまとめて以下に示す。また、カタクチイワシに関しては本特集号 (靄田, 2006) で述べられており、靄田 (1992) にも詳述されているのでここでは省略する (この種の場合も下記のまとめに対して特に相違点は認められない)。

(a) 産卵期の開始要因

春産卵魚及び春夏産卵魚の産卵期開始に関しては、水温の上昇が主要因であるという解析結果と、日長の増加が主要因であるという解析結果とがあるが、後者の結論が得られた実験は設定または解釈に問題のあることが多い。主として古い研究に認められる主要な問題点は以下の3つである。1. 日長に対する反応性の季節変化 (アカヒレタビラで認められた光周性の発達と衰退等) を考慮していない。2. 極端な日長条件 (0Lや24L) の設定とそれに基づく結論。3. その季節の自然条件から著しくはずれた条件を設定した実験による結論。これらの問題点を考慮して精密に設計された実験においては、いずれも産卵期の開始には水温の上昇が成熟促進に働くことが示されており、基本的には、温水性の春産卵魚、春夏産卵魚に関しては、水温の影響が重要であると考えられる。魚種 (アミメハギ, モツゴ等) によっては日長の増加の影響も加わりうる。

(b) 産卵期の終了要因

産卵期終了に関しては、春産卵魚において高水温により生殖腺の退行が著しく促進され、産卵期終了の主要因となっていると考えられる。一方、春夏産卵魚においては、高水温による生殖腺の退行があまり起こらず、これが産卵期の盛夏への延長に関係している。この場合、産卵期の終了は一般に秋期の短日によって誘導される。

(c) 秋期成熟の抑制要因

秋期は水温条件としては春産卵魚の成熟には好適であるが、実際にはこの時期には成熟・産卵は起こらない。春産卵魚は秋期において顕著な光周性を示すか (長日で成熟促進, 短日で抑制) または不応期に入っていることが多く、これが、春産卵魚の秋期成熟を抑制する要因になっている。春期の生殖腺発達に関する水温条件の重要性と秋期における顕著な光周性または不応期の存在は多くの春～春夏産卵型の魚類に共通すると考えられ、また、それらの出現や衰退には生殖概年周期が関与している可能性がある。

(d) 生殖概年周期等

三浦半島におけるマミチヨグと同様、春産卵型の一部の魚においては水温の明らかな上昇以前に生殖腺発達が起こると考えられるものがあり、やはり生殖概年周期が関与している可能性が高い。また、一部のコイ科魚類で光周性の発現に関する水温依存性 (高水温で

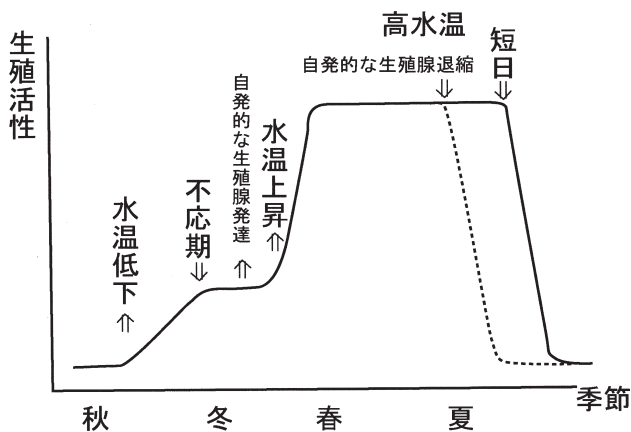


Fig. 2. マミチヨグの生殖年周期の成立機構のまとめ。上向きの矢印は成熟の促進要因, 下向きの矢印は抑制要因を示す。早春に、恐らく自律的に後期段階の生殖腺発達の引き金がかかるが、本格的な成熟進行は春期の水温上昇による。1歳魚以上 (実線) の場合は晩夏の短日条件によって生殖腺が退縮して産卵期が終了する。当歳魚 (点線) の場合は、夏の高水温や自律的な退縮も働き、1歳魚以上よりも約一ヶ月早く産卵期が終了する。9月の上～中旬が生殖腺が最も未熟であり、初秋になって水温が低下すると初期の生殖腺発達が徐々に進むが、それ以降は不応期に相当するため、後期の生殖腺発達は進まない。

光周性が顕著になり、低水温でははっきりしない)が報告されているが (de Vlaming, 1974; Okuzawa *et al.*, 1989; Razani *et al.*, 1988a, b), 同様の結果はマミチヨグにおいても得られており (清水, 未発表), かなり普遍的な現象である可能性がある。ただしアカヒレタビラではこのような水温依存性はほとんど認められていない。また, 春産卵魚及び春夏産卵魚においては生殖腺発達に段階性が認められることが多く, 生殖腺発達の初期段階と後期段階では関与する環境要因が全く異なっていることがあり (アカヒレタビラ, イトヨ等), 実験結果の解釈上注意すべき事項である。

2) 夏産卵型

このタイプでは成熟に好適な水温がかなり高い範囲にあり, 主として水温によって産卵期の開始と終了が支配されているものと考えられている。

シロギスでは, 産卵の開始時期及び終了時期の水温はいずれも約22 であり, これ以上の温度で産卵が継続されるものと考えられている (古川, 1991)。産卵期の調節機構に関しては詳しい実験は行われていないが, 7 ~ 8 月にかけて11 Lの短日条件においても産卵が継続されること, 秋以降水温を24 ~ 25 に保った場合に12月まで産卵を続けた例があることを考慮すると, 成熟促進及び維持に対する日長の関与は少ないものとされてきた (古川, 1991)。しかしながら, 夏以降自然日長25 で飼育を続けた場合, 秋に生殖腺の退縮が認められた例もあり (清水, 未発表), 産卵期の終了に関しては日長の関与 (短日条件で産卵期が終了している可能性) も想定される。

3) 秋産卵型

特によく調べられた種類はカネヒラであり, ここではその例を主にゼニタナゴについても述べる。なお, この両種とも, 天然では2回目の産卵期終了後ほとんどが死亡すると考えられることから, 2歳魚以降については解析を行っていない。

(a) 産卵期の開始要因

未熟なカネヒラ当歳魚を産卵期前の8月下旬より水温20 または28 , 日長12Lまたは15Lを組み合わせた条件で1ヵ月弱飼育したところ, 水温にかかわらず, 12Lの条件で成熟が急速に進み, 産卵に至った (Shimizu *et al.*, 1994)。同様の結果はゼニタナゴでも得られており (Shimizu and Hanyu, 1983), いずれの場合も産卵期の開始要因は秋の短日と思われる。

(b) 産卵期の終了要因

カネヒラを11月下旬から日長10L, 水温13または20 の条件で約1ヵ月半飼育したところ, 20 では成

熟が維持されたが, 13 では生殖腺が急速に退縮して産卵期が終了した (Shimizu *et al.*, 1994)。同様の結果はゼニタナゴでも得られており (Shimizu and Hanyu, 1983), 産卵期の終了要因は両種とも冬期の低水温であると結論される。また, ゼニタナゴにおいては, 個体識別した雌魚について, 産卵日を長期にわたって記録したところ (タナゴ類では産卵管の伸縮によって産卵日を特定できる), 19 では長期間規則的に産卵を続けるが, 13 または9 では, 水温変更後1回のみ産卵を行い, その後産卵せずに生殖腺が退行する個体が多く, 水温変更後は産卵を行わずに退行する場合もあることが明らかとなった (Shimizu and Hanyu, 1983)。これは, 卵黄蓄積の臨界温度が排卵 - 産卵の臨界温度よりも高く, 卵黄蓄積がほぼ完了した卵は低水温でも排卵されるが, 未発達の卵はそれ以上の発達が起こらず退行すると考えることによって説明できる。成熟・産卵過程における段階によって許容される温度範囲が異なっている一例であり, このような現象には2種類の生殖腺刺激ホルモン (FSHとLH) の機能分化と発現時期の差とが関与している可能性が高い (清水, 2006参照)。

(c) 春期成熟の抑制要因

カネヒラ1歳魚を4月中旬より, 水温24 , 日長9 Lまたは15Lで1ヵ月半飼育したところ, どちらの区でも生殖腺の発達が全く起こらなかった。したがってこの時期のカネヒラは明らかな不応期に入っているものと結論された (Shimizu *et al.*, 1994)。同様の結果はゼニタナゴでも得られている (清水, 未発表)。

(d) カネヒラ1歳魚の早期成熟の要因

カネヒラ1歳魚を5月下旬より, 水温24 , 日長9 Lまたは15Lで1ヵ月飼育したところ, どちらの区でも成熟が急速に進み, 完熟に至った。従って, この時期のカネヒラは光周性をほとんど喪失しており, 水温条件が好適であれば, 自律的に成熟が進行し, その結果, 1歳魚の早期成熟が起こるものと考えられる (Shimizu *et al.*, 1994)。また, 春の不応期及びそれに連続する夏の早期成熟は, マミチヨグ同様生殖概年周期によって誘導されると考えるのが妥当である。実際に, 恒常的条件 (水温及び日長一定) に置かれたカネヒラにおいて, ほぼ1年周期の成熟リズムが認められている (清水, 未発表)。

また, ゼニタナゴ1歳魚においては早期成熟は認められず, 当歳魚と同様, 短日条件で産卵期が開始されるものと考えられる (清水, 未発表)。

(e) 秋産卵魚におけるまとめ

カネヒラ及びゼニタナゴにおいて得られた結果を Fig. 3 にまとめて示す。

サケマス類を除く秋産卵魚においては、調べられた範囲(ゼニタナゴ及びカネヒラの他, アユ:白石, 1961; 及びボラ: Kuo *et al.*, 1974)では生殖腺の発達は日長(秋の短日)によって支配されており, 水温の関与は少ない。一方, 産卵期の終了条件は, 産卵期後死亡するアユ等を除けば冬季の低水温によるものと考えられる。サケマス類は特殊であり, 生殖腺発達の前半では長日, 後半では短日が促進的に働く(朝比奈, 1989; 羽生, 1991; 隆島, 1982の各総説参照)。これは, サケマス類が例外的にサイズの大きな卵を発達させ, 冷水魚であることもあって, 卵母細胞の発達に長い期間を必要とすることに関係しているものと考えられる。また, この類は1回産卵型または年1回産卵型であり, 産卵期の終了条件を考慮する必要はない。

サケマス類については生殖概年周期の重要性が指摘されている。恒常的条件下において, ニジマスが周期がほぼ1年の生殖周期を示すことが明らかにされており, また, 日長をコントロールして擬似的な短縮年周期を作ることで1年に2から3回の生殖サイクルを回転させることが可能である(Bromage and Duston, 1987; Bromage *et al.*, 1982, 1984; Duston and Bromage, 1986, 1987)。成熟の初期と後期で促進的に働く日長条件が逆転するという一見矛盾するような上記現象も, これらの種類では生殖概年周期の働きが強く, 日長条件は, 直接生殖現象を支配するというより

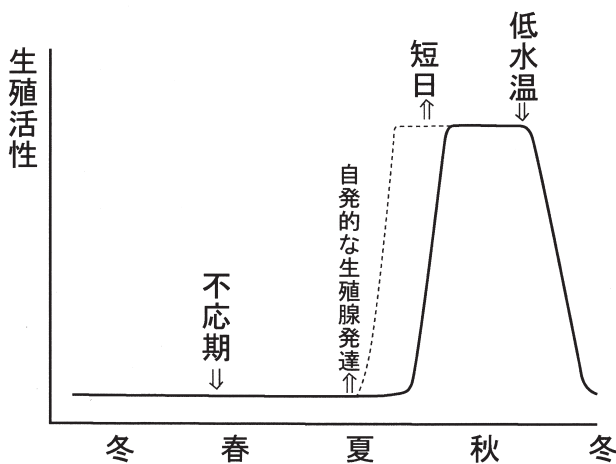


Fig. 3. カネヒラ及びゼニタナゴの生殖年周期の成立機構のまとめ。上向きの矢印は成熟の促進要因, 下向きの矢印は抑制要因を示す。カネヒラ当歳魚及びゼニタナゴは秋の短日によって成熟が促進されて産卵期に入り, 冬の低水温によって成熟が抑制されて産卵期が終わる。翌年春には水温は適水温となるが, この時期には不応期に入っており, 成熟は進行しない。カネヒラ1歳魚(点線)の場合は, 長日による成熟抑制機構がほとんど消失しており, 自律的に不応期を脱した後成熟が進み, 当歳魚よりも1ヵ月以上早く産卵期に入る。

もむしろ, 生殖概年周期の"entrainment" (いわゆる「時計合わせ」)に働くことで間接的に生殖をコントロールすると考えると, 良く説明できる。

4) 春秋産卵型

トビヌメリにおいて実験的な解析がなされている(羽生, 1991; Zu, 1991)。

この研究によれば, トビヌメリを産卵開始前の8月下旬から各種の水温日長条件で飼育すると, 15L, 28~29区では未熟のままであったが, 22~23区では産卵が開始された。しかしながら, 12Lの方が15Lより成熟が進み, 産卵数も多かった。また, 産卵期の魚を用いて水温及び日長条件を変化させた場合, 日長13Lのまま水温を段階的に下げてゆくと, 16区では産卵は継続し, 11区では停止した。また, 水温を20~22に保ったまま日長を変化させると, 日長を15Lにすると産卵が停止し, 11Lに戻すと産卵が再開された。従って, 産卵期の開始, 終了とも水温条件が重要であるが, 日長もある程度関与するものと考えられる。

5) 冬~春産卵型

冬から早春にかけて産卵する魚は, ハゼ科魚類や異体類, 寒流系の魚等に比較的多く見られる。しかしながら, 実験的な解析がなされた魚種は少ない。

アゴハゼを用いた研究(羽生, 1991; 金子, 1986)によれば, 本種を11月中旬から7週間, 水温14~20, 日長10Lまたは13Lで飼育したところ, 日長にかかわらず18区でわずかに生殖腺が発達し, 14区で明らかに成熟が進行した。ただし, 本種は水槽内で産卵させることが困難なため, 産卵自体は確認されていない。また, 完熟魚を5月下旬から1ヵ月間, 日長14L, 水温15, 18, または21の条件で飼育すると, 18, 21の両区で生殖腺の退行が起こった。従って, アゴハゼの産卵期開始要因は秋~初冬の水温低下であり, 産卵期終了要因は春の水温上昇であると考えられる。同様の結果はウキゴリ及びLong jaw goby *Gyllichthys mirrabilis*でも得られているが, この両種では産卵期の開始に短日の促進効果も加わる可能性が示されている(羽生, 1991; de Vlaming, 1972)。また, マイワシの成熟についても, 日長と水温の両方が関わっている可能性がある(松原, 1991; 白石, 本特集号(特別寄稿))。

6) 成熟と環境条件に関するまとめとその他の問題

以上のように, 大部分の産卵型である程度の解析がなされており, 水温, 日長あるいは生殖概年周期の重要性が示されているが, 一般的な結論を出すことが可能な程度に詳しく調べられているのは春産卵型, 春夏

産卵型、及び秋産卵型に限られている。また、いずれの場合も淡水性または沿岸性小型種における結果が主である。

この他、いくつかの栽培対象魚種について、主として早期採卵を目的とした水温または日長コントロールを伴う飼育実験が行われている（虫明ら, 2003; 手塚, 2006）。これらの実験は生殖年周期の調節機構の解明を目的としたものではないため、産卵期の開始要因や終了要因を明確に証明するものではないが、やはり、水温条件等が成熟に大きな影響を及ぼすことを示している。

水平的あるいは垂直的に広大な水域に棲息する魚については、回遊や垂直移動による環境水温の変化という大きな問題がある。例えば、琵琶湖のイサザは、昼間は湖の深部に潜み、夜間に浅部に浮上する大きな垂直異動を行う。その結果、春から秋にかけては最大で15℃に達する水温の日内変動を経験することとなる。イサザも近縁のウキゴリと同様に秋以降の低水温で生殖腺の発達が促進されるが、単なる平均水温の低下ではなく、最高水温が閾値（16～17℃）以下に下がることが生殖腺発達の引き金になっているという（Takahashi, 1982）。今後、水温等の成熟再生産への影響に関する理解をより広く一般化するためには、沖合や外洋等に棲息する魚類等、実験の困難性等から研究が進んでいない魚種についても解析を行う必要があると思われる。

5. 産卵頻度、バッチ産卵数、卵サイズ等

これらのパラメーターも変温動物である魚類においては水温の影響を大きく受けると考えられる。特に、周期的産卵を行う魚の産卵頻度は水温に影響される可能性は高く、高水温で産卵頻度が高まるという実際の報告もある（朝比奈, 1981）。毎日産卵魚に関しても、産卵期の初期や終期には毎日産卵から間隔をあげた周期産卵への移行が考えられ（靄田, 1991, 1992）、その間隔はやはり水温に影響されると考えられる。産卵盛期においても、バッチ産卵数等に影響を及ぼすことが考えられる（栗田, 2006参照）。また、卵サイズと水温の相関を示す報告も複数あり、一般的には高水温で卵サイズが減少する傾向が認められる（浅見, 1953; Imai and Tanaka, 1987; Southward and Demir, 1974; 靄田1992; Ware, 1977）。ただし、その機構は明らかになっていない。

これらのパラメーターは資源生物学上非常に重要であるが、基礎的研究は少なく、特に決定的に重要であると思われる内分泌支配に関する研究が、実験魚、産業種を問わずほとんどない。今後の重要な課題と考えられる。

6. おわりに

以上、真骨魚類の成熟現象と環境条件との関係について概説してきたが、特によく調べられてきた春及び春夏産卵型の小型魚と他の魚種との間の知見の蓄積の差が大きく、この差をできるだけ埋めることが今後の課題である。これについては、本特集号の各総説にあるとおり、飼育技術の向上やバイオテクノロジーの成果を応用した生化学的、分子生物学的指標の利用による環境影響検出の感度及び精度向上等、研究及び技術の高度化が有力な手段となるであろう。

文 献

- 朝比奈 潔1981：タイリクバラタナゴの生殖リズムに関する研究，博士論文，東京大学．
- 朝比奈 潔1989：生殖周期とその調節．水族繁殖学（隆島史夫・羽生功編），緑書房，東京，pp. 103-131.
- Asahina K. and Hanyu I., 1983: Role of temperature and photoperiod in annual reproductive cycle of the rose bitterling *Rhodeus ocellatus ocellatus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **49**, 61-67.
- Asahina K. and Hanyu I., 1985: Development of photoperiodism involved in the gonadal activity of the rose bitterling. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **51**, 1665-1670.
- 朝比奈 潔, 岩下いくお, 羽生 功, 日比谷 京, 1980：タイリクバラタナゴの生殖年周期．日水誌, **46**, 299-305．
- 朝比奈 潔, 松岡 剛, 藤本広明, 広瀬一美, 日比谷 京, 1985：モツゴ (*Pseudorasbora parva*) の成熟に及ぼす水温と光周期の影響．日大農獣医学術研報, **42**, 203-210．
- 浅見忠彦, 1953：カタクチワシ *Engraulis japonicus* T. et S. の浮遊卵に関する研究．南海区水研業績集, 第1号, 業績番号19, 1-7．
- Awaji M. and Hanyu I., 1988: Effects of water temperature and photoperiod on the beginning of spawning season in the orange-red type medaka. *Zool. Sci.*, **5**, 1059-1064.
- Awaji M. and Hanyu I., 1989: Seasonal changes in ovarian response in orange-red type medaka. *Zool. Sci.*, **6**, 945-950.
- Baggerman B., 1972: Photoperiodic responses in the stickleback and their control by a daily rhythm of photosensitivity. *Gen. Comp. Endocrinol.*

- Supple., **3**, 466-476.
- Baggerman B., 1985: The role of biological rhythms in the photoperiodic regulation of seasonal breeding in the stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Neth. J. Zool.*, **35**, 14-31.
- Borg B., 1982: Seasonal effects of photoperiod and temperature on spermatogenesis and male secondary sexual characters in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Can. J. Zool.*, **60**, 3377-3386.
- Borg B. and van Veen T., 1982: Seasonal effects of photoperiod and temperature on the ovary of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Can. J. Zool.*, **60**, 3387-3393.
- Bromage N. and Duston J., 1987: Circannual rhythms of reproduction and their entrainment by photoperiod in female rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **66**, 28.
- Bromage N., Elliot J. A. K., Springate J. R. C., and Whitehead C., 1984: The effects of constant photoperiods on the timing of spawning in the rainbow trout. *Aquaculture*, **43**, 213-223.
- Bromage N., Whitehead C., and Breton B., 1982: Relationships between serum levels of gonadotropin, oestradiol-17 and vitellogenin in the rainbow trout II. The effects of alteration in environmental photoperiod. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **47**, 366-376.
- De Vlaming V. L., 1972: The effects of temperature and photoperiod on reproductive cycling in the estuarine gobiid fish, *Gillichthys mirabilis*. *Fish. Bull.*, **70**, 1137-1152.
- De Vlaming V. L., 1975: Effects of photoperiod and temperature on gonadal activity in the cyprinid teleost, *Notemigonus crysoleucas*. *Biol. Bull.*, **148**, 402-415.
- Duston J. and Bromage N., 1986: Photoperiodic mechanism and rhythms of reproduction in the female rainbow trout. *Fish Physiol. Biochem.*, **2**, 35-51.
- Duston J. and Bromage N., 1987: Constant photoperiod regimes and the entrainment of the annual cycle of reproduction in the female rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **65**, 373-384.
- Gillet C., Breton B., and Billard R., 1978: Seasonal effects of exposure to temperature and photoperiod regimes on gonad growth and plasma gonadotropin in goldfish (*Carassius auratus*). *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.*, **18**, 1045-1049.
- 古川 清, 1991: シロギス等, 「海産魚の成熟・産卵リズム」(廣瀬慶二編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 65-77.
- 羽生 功, 1991: 生殖周期, 「魚類生理学」(板沢靖男, 羽生 功編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 287-325.
- Harrington R. W., Jr., 1957: Sexual photoperiodicity of the cyprinid fish, *Notropis bifrenatus* (Cope) in relation to the phases of its annual reproductive cycle. *J. Exp. Zool.*, **135**, 529-553.
- Imai C. and Tanaka S., 1987: Effect of sea water temperature on egg size of Japanese anchovy. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **53**, 2169-2178.
- 金子豊二, 1986: ハゼ科魚類の生殖周期に関する研究. 博士論文, 東京大学
- 金子豊二, 羽生 功, 広瀬慶二, 1984: アゴハゼ *Chasmichthys dolichogonathus* の生殖年周期. 日水誌, **50**, 1535-1540.
- Koya Y. and Kamiya E., 2000: Environmental regulation of annual reproductive cycle in the mosquitofish, *Gambusia affinis*. *J. Exp. Zool.*, **286**, 204-211.
- 栗田 豊, 2006: 野外調査と飼育実験を併用した魚類の繁殖特性研究. 水研センター研報, 別冊第4号, 87-99.
- Lee T. Y., Hanyu I. and Furukawa K., 1984: Effects of photoperiod and temperature on the gonadal activity in small filefish, *Rudarius ercodes*. *Bull. Korean Fish. Soc.*, **17**, 523-528.
- 松原孝博, 1991: マイワシ, 「海産魚の成熟・産卵リズム」(廣瀬慶二編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 113-124.
- 虫明敬一, 本藤 靖, 崎山一孝, 浜田和久, 堀田卓朗, 吉田一範, 2003: 日本栽培漁業協会における親魚養成技術開発の現状と今後の課題. 栽培技研, **30**, 79-100.
- 中村守純, 1969: 日本のコイ科魚類, 資源科学研究所, 東京, 306pp.
- 奥沢公一, 古川 清, 会田勝美, 羽生 功, 1986: ホンモロコ *Gnathopogon elongatus caerulescens* の生殖年周期. 日水誌, **52**, 1957-1966.
- Okuzawa K., Furukawa K., Aida K., and Hanyu I., 1989: Effects of photoperiod and temperature on

- gonadal maturation, and plasma steroid and gonadotropin levels in a cyprinid fish, the honmoroko *Gnathopogon caeruleus*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **75**, 139-147.
- Razani H., Hanyu I., and Aida K., 1988a: Environmental influence on ovarian activity and related hormones in yearling goldfish. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **54**, 1505-1511.
- Razani H., Hanyu I., and Aida K., 1988b: Environmental influence on testicular activity and related hormones in yearling goldfish. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **54**, 1513-1520.
- 清水昭男, 1983: 春産卵型及び秋産卵型タナゴ類の生殖周期に関する研究. 博士論文, 東京大学.
- Shimizu A., 1997: Reproductive cycles in a reared strain of the mummichog, a daily spawner. *J. Fish Biol.*, **51**, 724-737.
- Shimizu A., 2003: Effect of photoperiod and temperature on gonadal activity and plasma steroid levels in a reared strain of the mummichog (*Fundulus heteroclitus*) during different phases of its annual reproductive cycle. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **131**, 310-324.
- 清水昭男, 2006: 生殖生理に関する研究手法と水産重要魚種の再生産研究高度化への応用. 水研センター研報, 別冊第4号, 63-70.
- 清水昭男, 羽生 功, 1981: 春産卵魚アカヒレタビラの生殖年周期. 日水誌, **47**, 333-339.
- Shimizu A. and Hanyu I., 1983: Environmental regulation of annual reproductive cycle in a spring-spawning bitterling *Acheilognathus tabira*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **48**, 1563-1568.
- Shimizu A. and Hanyu I., 1983: Environmental regulation of spawning period in autumn-spawning bitterling *Pseudoperilampus typus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **49**, 895-900.
- Shimizu A. and Hanyu I., 1991: Changes in photoperiodism involved in the gonadal development of a spring-spawning bitterling *Acheilognathus tabira*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 177.
- Shimizu A. and Hanyu I., 1993: Factors involved in the development of and decline in photoperiodism as it relates to the gonadal activity of a spring-spawning bitterling, *Acheilognathus tabira*. *J. Exp. Zool.*, **265**, 134-143.
- Shimizu A., Aida K., and Hanyu I., 1987: Annual reproductive cycle in an autumn-spawning bitterling *Acheilognathus rhombea*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **53**, 529-536.
- Shimizu A., Aida K., and Hanyu I., 1994: Effects of photoperiod and temperature on gonadal activity and plasma steroid levels in an autumn-spawning bitterling, *Acheilognathus rhombea*, during different phases of its annual reproductive cycle. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **93**, 137-150.
- 白石芳一, 武田達也, 1961, アユの成熟に及ぼす光周期の影響. 淡水研報, **11**, 69-81.
- Southward A. J. and Demir N., 1974: Seasonal changes in dimensions and viability of the developing eggs of the cornish pilchard (*Sardina pilchardus* Walbaum) off Plymouth. The early life history of fish (Blaxter, J. H. S. ed.). Springer-Verlag, New York.
- Sundararaj B. I. and Vasal S., and Halberg F., 1973: Circannual rhythmic ovarian recrudescence in the catfish *Heteropneustes fossilis*. *Int. J. Chronobiol.*, **1**, 362-363.
- Takahashi S., 1982: Vitellogenesis of the isaza, *Chaenogobius isaza*, controlled by the subjective diel thermoperiod caused by vertical migration. *Proc. Japan Acad.*, **58B**, 13-16.
- 隆島史夫, 1982: サケ, マス類. 「魚類の成熟・産卵の制御」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 90-103.
- 手塚信弘, 2006: 親魚飼育の具体例 - マダラ -. 水研センター研報, 別冊第4号, 147-149.
- 富岡憲治, 沼田英治, 井上慎一, 2003: 時間生物学の基礎, 裳華房, 東京, 223pp.
- 霧田義成, 1991: カタクチイワシ, 「海産魚の成熟・産卵リズム」(廣瀬慶二編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 101-112.
- 霧田義成, 1992: カタクチイワシの成熟・産卵と再生産力の調節に関する研究. 水工研報, **13**, 129-168.
- 霧田義成, 2006: カタクチイワシの成熟・産卵特性から産卵調査を設計する. 水研センター研報, 別冊第4号, 41-48.
- Ware D. M. 1977: Spawning time and egg size of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, in relation to the plankton. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **34**, 2308-2315.
- Whitehead C., and Bromage N., 1980: Effects of constant long and short day photoperiods on the

reproduction physiology and spawning of the rainbow trout. *J. Endocrinol.*, **87**, 6-7.

米田道夫, 依田真理, 2006: キダイの生殖生態. 水研センター研報, 別冊第4号, 125-129.

Yoshioka H., 1966: On the effects of environmental factors upon the reproduction of fishes. 3. The occurrence and regulation of refractory period in the photoperiodic response of medaka, *Oryzias latipes*. *J. Hokkaido Univ. Edu.* II B, **17**, 23-33.

Zhu Y., Furukawa K., Aida K., and Hanyu I., 1989: Annual reproductive rhythm of the tobinumeri-dragonet *Repomucenus beniteguri*, (Callionymidae) in Lake Hamana. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 591-599.

Zhu Y., Furukawa, K., Hanyu I., and Aida K., 1991: Effects of temperature and photoperiod on the initiation and termination of autumn spawning season in a tobinumeri-dragonet. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 1871-1876.