

大西洋マダラの成長と生殖に及ぼす環境の影響

米田 道夫*

Effects of Environmental Condition on Growth and Reproduction of Atlantic Cod, *Gadus morhua*

Michio YONEDA*

Abstract This paper describes the effects of temperature and food availability on growth and reproduction of first-time spawning Atlantic cod, *Gadus morhua*, in addition to the previous findings on the relationship between environmental condition and reproductive characteristics of this species. A reduction in daylength is a vital environmental cue regulating the gonadal maturation. The growth in vitellogenic oocyte diameter is positively correlated with temperature. Higher food availability can lead to a higher egg production of females that have experienced spawning before. In first-time spawning fish, there were sex-specific differences in the environmental effects on sexual maturation and gamete production. Low temperature led to an arrest in the onset of vitellogenesis, resulting in the occurrence of females that postponed spawning. Food manipulation did not significantly affect potential fecundity, but did affect somatic growth during vitellogenesis. In contrast, higher food availability resulted in a higher sperm production. A marked truncation in the upper size and age structure of cod spawning stock biomass is now evident due to the intense fishing pressure during the last several decades. Therefore, the pre-spawning season environment could potentially have an effect on annual egg production of such young population in the coming and future spawning seasons.

Key words: Atlantic cod, photoperiod, water temperature, food availability, gonadal maturation, annual egg production

大西洋マダラ (*Gadus morhua*) は北緯35°以北の大西洋およびその周辺海域に分布する有用種であり、日本周辺海域から北部太平洋に分布する同属の太平洋産マダラ (*Gadus macrocephalus*) とは異なる繁殖特性を有することが知られている (Hattori *et al.*, 1992; Sakurai and Hattori, 1996)。大西洋マダラ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 (*e.g.* Brander, 1994a,b; Lambert *et al.*, 1994; Rätz and Lloret, 2003), その分布範囲は汽水域から深海域 (~水深600m), 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。本種の餌生物は魚類や甲殻類などであるが, 緯度的に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。例えば, バレンツ海産大西洋マダラは餌生物として大西洋シシャモ (*Mallotus villosus*) に依存しており, シシャモ資源の多寡によって大西洋マダラ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 (Kjesbu *et al.*, 1998; Marshall *et al.*, 1999; Yaragina and Marshall, 2000)。また, バルティッ

2006年1月6日受理 (Accepted on January 6, 2006)

* 東北区水産研究所 〒985-0001 宮城県塩竈市新浜町3-27-5 (Tohoku National Fisheries Research Institute, Shinhama, Shioyama 985-0001, Japan)

ク海では、ニシン科魚類 2 種 (sprat, *Sprattus sprattus* and herring, *Clupea harengus*) の資源豊度が大西洋マダラの卵生産の変動に影響を与える (Kraus *et al.*, 2002)。このように、大西洋マダラは個体群によって生息域の物理、生物環境が大きく異なるため、地域環境に応じた多様な生物特性を示すことが知られている (Brander, 1994a,b)。一方、大西洋マダラは材料の入手や飼育の容易さ、水槽内でも自然産卵を行うことなどから、海産魚類のモデル魚として、成長・繁殖機構に及ぼす環境の影響に関する実験報告が数多くなされている。本稿では、まず大西洋マダラの生物特性と環境との関連性を報告するとともに、最近の研究成果である、初回産卵魚の成長と生殖に及ぼす水温と餌環境の影響を紹介する。

水温と成長、性成熟

大西洋マダラは、成長が比較的早く、北海では生後 1 年で全長約 20cm, 2 年で全長約 50cm, 満 4 歳には全長約 80cm に達する (Daan, 1974)。北海産大西洋マダラは雌雄ともに生後 2 ~ 4 年, 全長 35 ~ 65cm で性的成熟に達する (Brander, 1994b; Yoneda and Wright, 2004)。

大西洋マダラの成長と性成熟は地域環境の水温と密接な関係があることが示されている。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) よりも成長が良く、成熟開始時期 (体長, 年齢) も早い (e. g. Brander, 1994a; Campana *et al.*, 1995; Marteinsdottir and Begg, 2002; Dutil and Brander, 2003; Rätz and Lloret, 2003)。これは餌生物組成の豊かな低緯度海域において、6 以上での水温の上昇は実験的に予測される大西洋マダラの最適成長水温に近づくこと (Bjornsson 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。しかし、これら成長や性成熟を含めた生物特性の地理的変異は、水温や餌環境のみならず、各海域における自然死亡あるいはサイズ選択的漁獲圧による遺伝的影響 (大型・高齢魚の高い死亡率によって早熟な遺伝形質を持つ個体群が淘汰されることに由来) が同時に作用しているのではないかと考えられている (Svåsand *et al.*, 1996; Marteinsdottir and Begg, 2002; McIntyre and Hutchings, 2003; Olsen *et al.*, 2004; Yoneda and Wright, 2004)。

日長と生殖腺の成熟開始

大西洋マダラの卵黄形成および精子形成開始は秋 ~

冬であるが (Burton *et al.*, 1997; Rideout and Burton, 2000), 生殖腺の成熟開始には日長が重要な役割を果たしていることが実験的に明らかにされている (Hansen *et al.*, 2001)。

自然日長と長日処理 (24時間照射) を組み合わせた複数の実験区を設け、大西洋マダラ初回産卵魚雌雄の成熟・産卵状況を調べた。日長の切り替えは 12 月下旬に行い、同時に超音波診断により各個体の生殖腺の成熟状況をモニタリングした。なお、水温はほぼ一定 (8 ~ 10) で、平日に市販のペレットを飽食させた。自然日長区および実験前半 (6 ~ 12 月) に自然日長を経験した処理区では 1 月から産卵がみられた。一方、長日から自然日長に切り替えた処理区では 4 月に産卵が開始した。実験期間中、長日処理された実験区では産卵は認められなかった。日長の切り替え時期である 12 月下旬において、実験前半に自然日長を経験した個体では生殖腺の正常な発達 (一部は配偶子形成が進行) がみられたが、長日区の個体では自然日長区に比べて生殖腺が小さく、未発達な状態であると判断された。また、自然日長区で産卵が確認された 1 ~ 3 月において、表層胞期よりも発達した卵巣卵を持つ雌は長日区で認められなかった。これらのことから、大西洋マダラの生殖腺の成熟の進行は短日化が重要な役割を果たしていると考えられる。

水温と卵黄形成の進行

大西洋マダラの卵黄形成進行は水温に依存することが明らかとなっている (Kjesbu, 1994)。卵黄卵の卵径と水温の関係式から、卵径 300 μm の卵黄形成初期卵が卵径 700 μm の卵黄形成後期に達する日数は、水温 9 で約 83 日と推定される。また、卵黄形成初期における水温 2 の降下は産卵開始を 16 ~ 21 日遅らせる。

餌環境と卵生産

大西洋マダラ雌魚の孕卵数および産卵数は餌環境によって変化する (Kjesbu *et al.*, 1991; Wroblewski *et al.*, 1999; Lambert and Dutil, 2000)。高給餌により体コンディションの良くなった個体は、無・低給餌区の低コンディションの個体よりも、より多くの無卵黄卵を生産し、それらを高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個体では、退行卵の出現割合が増加し、結果として孕卵数や産卵数の減少を招く。天然海域では、産卵前の餌環境の悪化などにより低コ

ンディションに見舞われた個体において、生殖腺の成熟進行が中断され、その年に産卵を行わないskipped spawnerが認められている (Rideout *et al.*, 2000)。

年齢、性別、産卵経験に伴う繁殖特性の変化

大西洋マダラは年齢やサイズに依存した産卵期間、配偶子生産などの相違がみられる。高齢魚は雌雄ともに、若齢魚に比べ、産卵開始時期が早く、終了時期も遅い (Hutchings and Myers, 1993)。また、雄は、雌よりも、長期間にわたって放精可能な状態を維持する。初回産卵雌魚では給餌量の多寡にかかわらず、相対産卵数 (産卵数 / 体重) に変化がみられないのに対し (Kjesbu and Holm, 1994; Karlsen *et al.*, 1995), 経産卵魚では摂取エネルギーが高ければより多くの卵を生産する (Kjesbu *et al.*, 1991)。また、初回産卵雌魚の産卵数、産出卵の卵径、受精率、孵化率は、水温や給餌条件が同じ飼育下にあるほぼ同サイズの経産卵魚と比較して、その全てに劣ることが報告されている (Trippel, 1998)。一方、雄では、精液の精子密度、精子運動能、受精率、孵化率などにおいて、初回産卵魚と経産卵魚における相違は認められない (Trippel and Neilson, 1992)。

初回産卵魚の成長と生殖に及ぼす水温と餌環境の影響

水温は個体の摂餌量や代謝と密接な関係があるばかりでなく (Jobling, 1988), ホルモンの合成や分泌にも影響を及ぼす (Van Der Kraak and Pankhurst, 1997)。水温低下は、水温上昇時よりも、環境への馴致に時間がかかり (Fry, 1971), 低水温の環境下では生理的ストレスを誘発させやすいことが知られている (Staurnes *et al.*, 1994)。一方、慢性的な餌不足に陥る冬季には、未成熟魚においても体内の蓄積エネルギーの低下がみられる (Hutchings *et al.*, 1999a)。すなわち、春産卵魚である大西洋マダラは、生理的、エネルギー的ストレスに陥りやすい状況下で生殖腺の成熟開始とその進行、排卵・排精を行っていると考えられる。そこで、水温の変動を生息環境に模倣させ、また給餌量を調節した複数の処理区を設け、冬季の環境変化が初回産卵魚雌雄の成長・生殖特性にどのような影響を及ぼすのかを調べた (Yoneda and Wright, 2005a,b)。

スコットランド周辺海域で採集された大西洋マダラ1歳魚を用い、2002年11月~2003年3月にFRS Marine Laboratory (Aberdeen, UK; 57°8'N, 20°4'W) で実験を行った。処理区には、低水温・高給餌区、自然水温・高給餌区、高水温・高給餌区、高水温・低給餌

区の計4区を設けた。水温は自然水温区を基準として高・低水温区に ± 3 の勾配をつけた (Fig. 1)。高給餌区では1日1回、市販のペレットを飽食させ、高水温・低給餌区では高水温・高給餌区の約半量を与えた。なお、実験期間中における水温の低下に伴い、高給餌区の残餌量が増加したため、それらの給餌量は適宜減少させた。水温の影響には給餌制限を設けない3処理区において、給餌量の影響には高水温の2処理区において、それぞれ比較した。実験期間中、3回のカニキュレーションにより各個体の生殖腺の成熟状況をモニタリングし (Fig. 1), 雌では卵黄形成後期、雄では排精をそれぞれ確認した時点で個体を取り上げ、実験に供した。なお、雄では排精個体を、雌では卵黄形成期以降にまで発達した卵巣を持つ個体をそれぞれ成熟魚と規定した。

1. 成熟率と生殖腺の成熟状況

雄ではいずれの処理区においても大部分の個体が成熟 (排精) し、特に給餌制限のない高水温区、自然水温区で成熟率が高かった (Table 1)。雌では、給餌量にかかわらず、自然水温区および高水温区の大部分の個体が成熟した。しかし、低水温区の雌の成熟率は、他の3処理区と比べ、極めて低かった。実験期間中、低水温区の雌の未成熟個体から卵黄形成期の卵巣卵を採取できなかったとともに、終了時にはそれらの多くの個体で周辺仁期卵の退行が確認された。これらのことは、低水温区の雌の未成熟個体が実験期間中、卵黄形成を開始していなかったことを示している。

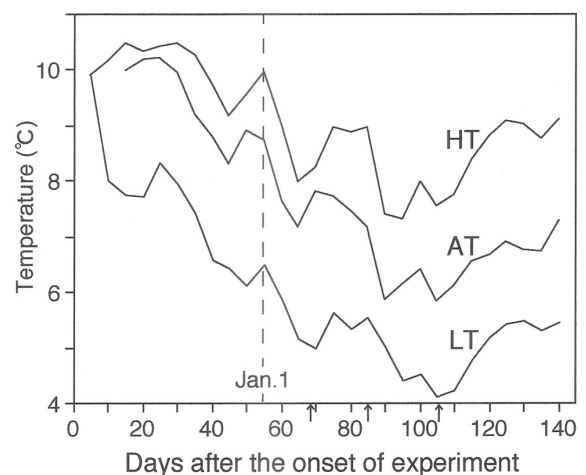


Fig. 1. Temperature regimes in different groups of treatments throughout the experiment between November 8, 2002 and March 27, 2003. Arrow shows the date of biopsies sampling. LT, AT, HT, low, ambient or high temperature.

2. 成長率と体コンディション

日間体成長率 (SGR: $SGR = 100[\ln(BW \text{ on day } b) - \ln(BW \text{ on day } a)] / (b - a)$; BW, 体重) に対する給餌量の影響は, 雌雄ともに実験期間前半の成熟魚で認められた ($p < 0.05$, Mann-Whitney U-test, Fig. 2)。実験期間前半における, 自然水温・高水温区の未成熟魚と成熟魚のSGRには雌雄ともに有意差がみられた (雄: 成熟魚, 0.43 ± 0.03 (Mean \pm SE), 未成熟魚, 0.01 ± 0.01 ; $p < 0.001$, U-test; 雌: 成熟魚, 0.55 ± 0.04 , 未成熟魚, 0.10 ± 0.13 ; $p < 0.001$)。一方, 実験期間後半では雌雄成熟魚のSGRにおける給餌量の影響は認められず ($p > 0.05$)。未成熟魚と成熟魚のSGRにも有意差は認められなかった (雄: 成熟魚, 0.005 ± 0.032 , 未成熟魚, 0.001 ± 0.001 ; $p > 0.05$; 雌: 成熟魚, 0.10 ± 0.02 , 未成熟魚, $SGR = 0.23 \pm 0.11$; $p > 0.05$)。これは, 成熟魚雌雄のSGRが, 各処理区で実験期間の前半から後半において有意に減少したためである ($p < 0.001$, U-test, Fig. 2)。一方, 自然水温・高水温区における未成熟雌魚のSGRは, 実験期間中変化しなかった ($p > 0.05$, U-test)。このことは, 実験期間前半~後半における水温の低下が成熟雌魚のSGRを減少させた主要因ではないことを示唆している。一方, 水温処理区における成熟魚雌雄のSGRの相違は, 実験前半と後半のいずれでも認められなかった ($p > 0.05$, Kruskal-Wallis (KW-test))。

肝量指数 (HSI: $HSI = 100 \cdot LW / (BW - GW)$; LW, 肝臓重量; GW, 生殖腺重量) は個体の脂質エネルギーを的確に表す指標であることが知られている (Lambert and Dutil, 1997)。雌雄ともに, 水温処理区における成熟魚のHSIには相違が認められなかった ($p > 0.05$, KW-test)。低水温区の未成熟雌魚のHSIは, 給餌制限のない自然水温・高水温区の成熟雌魚と比べ, 有意差がなかった ($p > 0.05$, KW-test)。一方, 成熟雄魚の高水温・高給餌区のHSIは高水温・低給餌区に比べ有意に高かったが ($p < 0.05$, U-test), 成熟雌魚のHSIはそれら処理区間で有意差が認められなかった ($p > 0.05$)。

3. 卵成長と卵黄形成開始時期

SGRと卵黄卵の成長量には負の相関が認められ, 卵黄形成が進行するにつれて体成長率が減少していくことが明らかとなった ($r^2 = 0.493$, $p < 0.001$, generalized linear model (GLM))。このことは, 成熟雌魚でみられた実験期間中の体成長率の低下が卵黄形成の進行によるものであることを示している。また, SGRと卵黄卵の成長量の関係における給餌条件の影響は有

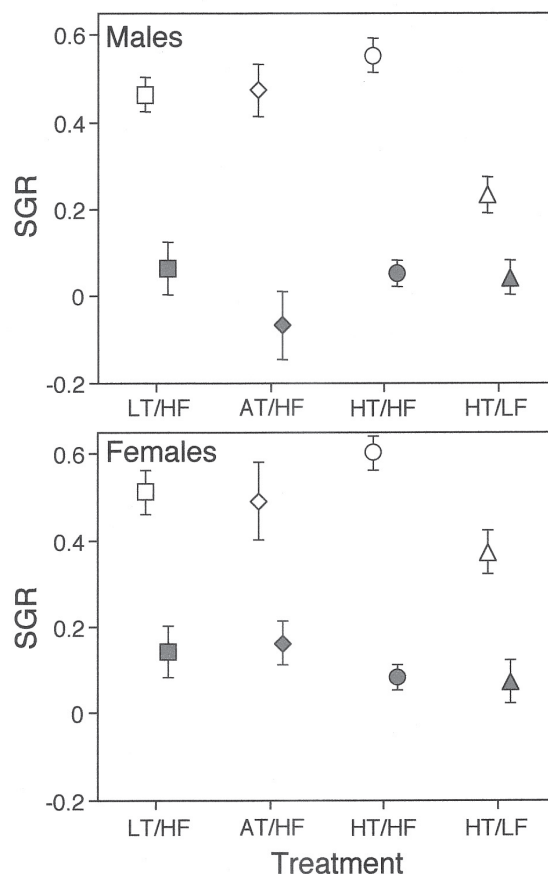


Fig. 2. Mean (\pm S.E.) daily somatic growth rate (SGR) of mature males and females cod in different groups of treatment between early (November-January, open marks) and late (January-March, closed marks) periods. LT, AT, HT, low, ambient or high temperature; LF, HF, low or high feeding.

Table 1. Number of sexually immature (Im) and mature (M) cod in each group of treatment throughout the experiment.

Treatment	Males				Females			
	Im	M	N	Proportion mature	Im	M	N	Proportion mature
LT/HF	3	10	13	0.77	13	4	17	0.24
AT/HF		15	15	1.00	2	11	13	0.85
HT/HF	1	14	15	0.93	3	15	18	0.83
HT/LF	4	13	17	0.76	3	11	14	0.71

LT, AT, HT, low, ambient or high temperature; LF, HF, low or high feeding.

Table 2. Expected number of females having ovaries with early vitellogenic oocytes in different groups of treatment between early (November-December) and late (January-March) periods.

Treatment	Period		N
	Early	Late	
LT/HF	4		4
AT/HF	6	5	11
HT/HF	11	4	15
HT/LF	5	5	10

意であり ($r^2 = 0.685$, $p < 0.001$, GLM), 卵黄形成中でも高給餌区の成長率は低給餌区より高いと考えられた。

各個体の卵黄形成開始時期を, 卵黄卵の成長量と水温(積算)の関係式から推定した(Table 2)。自然水温区および高水温区では, 給餌量の多寡にかかわらず, 実験期間全般で卵黄形成が開始された。一方, 雌の低水温・高給餌区では, 17個体中4個体のみが実験期間中に卵黄形成を行っていたが, それらは全て実験期間の前半(11~12月)に卵黄形成を開始していたと考えられた。高水温・高給餌区と高水温・低給餌区において卵黄形成開始時期に有意差はみられなかった($p > 0.05$, Fisher's Exact test)。このため, 両者の高水温区を込みにして解析を行った結果, 実験期間前半に卵黄形成を開始した個体は, 後半(1~3月)に成熟開始した個体よりも, 実験期間前半のSGRが有意に高かった($p < 0.05$, U-test)。このことは, 個体における摂取エネルギーの多寡が卵黄形成開始に重要な役割を担っていることを示唆している。

4. 配偶子生産

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; $GSI = 100 \cdot GW / (BW - GW)$)には給餌量の影響がみられ, 高給餌区のそれらは低給餌区よりも有意に高かった($p < 0.05$, U-test; Fig. 3)。しかし, 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($p > 0.05$, KW-test)。卵黄形成後期の卵巣をもつ個体の孕卵数(PF)および相対孕卵数($PF / (BW - GW)$)では, 給餌処理区間および水温処理区間において有意差は認められなかった($p > 0.05$, Fig. 3)。

HSIは排精個体の精巣重量に対して有意な影響を与え($p < 0.05$, GLM), 同じ全長でも, HSIの高い個体はHSIの低い個体よりもより多くの精子を生産することが示された。一方, 孕卵数とHSIの間には有意な関係がみられなかった($p > 0.05$)。

孕卵数を推定した卵黄形成後期の個体において, 退行卵をもつ個体の出現率はいずれの処理区でも比較的高かったが(57~83%), 各個体における退行の度合い(Intensity of atresia (IA), $IA = 100 \times \text{退行卵} / (\text{卵黄卵} + \text{退行卵})$)は極めて低かった(0.27~3.14%)。また, カニキュレーションにより採取された卵黄形成前期におけるIAもごくわずかであった(0~5%)。これらのことから, 実験期間中における水温レジームおよび摂餌量の変動は, 孕卵数にほとんど影響しないと考えられた。

5. まとめ

初回産卵魚の成長と生殖は水温や餌環境による影響を受けるとともに, 雌雄による違いもみられた。実験期間中における水温の変動幅は, 北海産大西洋マダラが冬季に経験する水温帯と一致する(Heessen and Daan, 1994)。しかし, 低水温区では大部分の個体の実験期間中, 卵黄形成を開始できなかった。これら未成熟個体のHSIは自然水温・高水温区の成熟魚のそれと有意差がなかったことから, 卵巣の成熟開始の抑制原因が体内における蓄積エネルギー量の欠乏にあったとは考えにくい(Roff, 1983; Rijnsdorp, 1990; Burton, 1994)。一方, 低水温区では, 少数であるが, 他の処理区の成熟魚と同様, 実験期間中に卵黄形成を正常に進行させていた個体が見られた。それら低水温区の成熟魚は, "水温が高かった" 実験期間前半に卵黄形成を開始させており, 実験期間全般にわたって卵黄形成を開始させた自然水温・高水温区とは異なった。これらのことは, 環境水温が卵黄形成の開始に対して重要な役割を果たしていることを示唆する。すなわち, 実験終了時に明らかとなった低水温区の未成熟個体は, 実験後半の水温レジームによって卵黄形成の開始が阻止されていたのではないかと考えられる。一方, 同水温区で実験前半に卵黄形成を開始した個体では, 実験後半の水温レジームは卵黄卵の退行を促すことなく, 卵黄卵の成長速度にのみ影響していたと推察される。雄魚

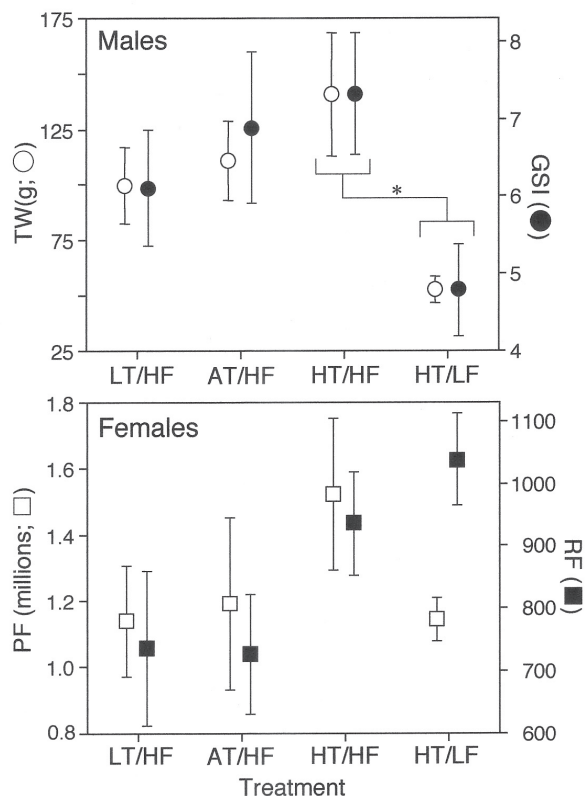


Fig. 3. Mean (\pm S.E.) testicular weight (TW) and gonadosomatic index (GSI) of mature males, and mean (\pm S.E.) potential fecundity (PF) and relative fecundity (RF) of mature females in different groups of treatment. Asterisk shows a significant difference between the two groups (Mann-Whitney U-test, $P < 0.05$). LT, AT, HT, low, ambient or high temperature; LF, HF, low or high feeding.

では、低水温・高給餌区の成熟魚の割合が自然水温・高給餌区あるいは高水温・高給餌区よりも低かったが、高水温・低給餌区と同様、大部分の個体が排精した (Table 1)。このため、生殖腺の成熟開始に対する環境水温の影響は雌雄によって異なると考えられる。

給餌量の多寡は、雌雄成熟魚の体成長率に影響を及ぼしたが、配偶子生産では雌雄で異なる応答がみられた。相対卵数は高・低給餌区ともに類似していたが、卵黄形成期間における高給餌区の体成長率は低給餌区よりも有意に高かった。これらのことは、大西洋マダラ初回産卵雌魚が摂取エネルギーの多寡にかかわらず、卵生産には体サイズに応じたある一定量のエネルギー投資しか行わず、残りのエネルギーを体成長の増加に配分していたことを示唆する。大西洋マダラでは、産卵中摂餌活動を一時的に停止するため (Fordham and Trippel, 1999)、産卵直前の体コンディションの悪化は産卵後における死亡率の増加を招くこと (Lambert

and Dutil, 2000)、経産卵魚は初回産卵魚よりも高い繁殖成功を収められること (Trippel, 1998) が知られている。このため、大西洋マダラ雌魚は初回産卵時には繁殖に対する投資を最小限に留めることにより、安全にそのイベントを過ごし、繁殖力が増加する来春の産卵に備えるのではないかと考えられる。一方、成熟雄魚ではHSIやGSIにおいて給餌量による影響がみられ、体内における高い蓄積エネルギーはより多くの精子生産をもたらすことが示された。また、高給餌区の精子運動速度は、同水温の低給餌区よりも有意に速かったことが確認されている (Yoneda and Wright, unpublished data)。大西洋マダラは雌雄一対が総排泄腔を向け合いながら遊泳し、産卵する'ventral mount'という産卵行動をとるが (Brawn, 1961; Hutchings *et al.*, 1999b)、卵の放出時間に対して精子の放出時間が極めて短いことから、産卵には複数のサテライト雄による受精の関与が認められている (Rakitin *et al.*, 2001; Bekkevold *et al.*, 2002)。若齢雄の放精可能期間は高齢魚に比べて短いものの、年齢による精子の質や受精能力などに差異はない (Trippel and Neilson, 1992; Trippel and Morgan, 1994)。このため、大西洋マダラ雄魚は、初回産卵であっても、摂取エネルギーに応じた最大限の繁殖投資を行うことによって、その年における高い繁殖成功を収めようとしているのではないかと考えられる。

これらの結果から、冬季における水温や餌環境の変動は、その年の大西洋マダラ産卵群の成熟率、産卵期間、配偶子生産に影響を及ぼすものと考えられる。現在、多くの大西洋マダラ個体群では、長年にわたる乱獲の影響により産卵親魚群の若齢化が顕著になっており、産卵親魚群において初回産卵魚の占める割合が高まっている (Trippel *et al.*, 1997; Hutchings, 2000)。このため、産卵期前の環境変動はそのような産卵親魚群における年間総卵生産および加入量に深刻な影響をもたらすかもしれない。

文 献

- Bekkevold D., Hansen M. M., and Loeschcke V., 2002: Male reproductive competition in spawning aggregations of cod (*Gadus morhua*, L.) *Mol. Ecol.*, **11**, 91-102.
- Bjornsson B. and Steinarsson A. 2002: The food-unlimited growth rate of Atlantic cod (*Gadus morhua*) *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **59**, 494-502.
- Brander K. M., 1994a: Patterns of distribution, spawning, and growth in North Atlantic cod:

- the utility of inter-regional comparisons. *ICES Mar. Sci. Symp.*, **198**, 406-413.
- Brander K. M., 1994b: Spawning and life history information for North Atlantic cod stocks. *ICES Coop. Res. Rep.* **205**, 1-150.
- Brawn V. M., 1961: Reproductive behaviour of the cod (*Gadus callarias* L.). *Behaviour*, **18**, 177-197.
- Burton M. P. M., 1994: A critical period for nutritional control of early gametogenesis in female winter flounder, *Pleuronectes americanus* (*Pisces: Teleostei*). *J. Zool.*, **233**, 405-415.
- Burton M. P. M., Penney R. M., and Biddiscombe, S., 1997: Time course of gametogenesis in North-west Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **54** (Suppl. 1), 122-131.
- Campana S. E., Mohn R. K., Smith S. J., and Chouinard, G. A., 1995: Spatial implications of a temperature-based growth model for Atlantic cod (*Gadus morhua*) off the eastern coast of Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **52**, 2445-2456.
- Daan N., 1974: Growth of North Sea cod, *Gadus morhua*. *Neth. J. Sea Res.*, **8**, 27-48.
- Dutil J. D. and Brander K., 2003: Comparing productivity of North Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks and limits to growth production. *Fish. Oceanogr.*, **12**, 502-512.
- Fordham S. E. and Trippel E. A., 1999: Feeding behavior of cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning. *J. Appl. Ichthyol.*, **15**, 1-19.
- Fry F. E. J., 1971: The effect of environmental factors on the physiology of fish, in "Fish Physiology" (ed. by Hoar W. S. and Randall, D. J.), Academic Press, New York, pp.1-98.
- Godø O. R. and Haug T., 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., Karlsen Ø., Taranger G. L., Hemre G-I, Holm J. C., and Kjesbu O. S., 2001: Growth, gonadal development and spawning time of Atlantic cod (*Gadus morhua*) reared under different photoperiods. *Aquaculture*, **203**, 51-67.
- Hattori T., Sakurai Y., and Shimazaki K., 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.
- Heessen H. and Daan N., 1994: Cod distribution and temperature in the North Sea. *ICES Mar. Sci. Symp.*, **198**, 244-253.
- Hutchings J. A., 2000: Collapse and recovery of marine fishes. *Nature*, **406**, 882-885.
- Hutchings J. A. and Myers R. A., 1993: Effect of age on the seasonality of maturation and spawning of Atlantic cod, *Gadus morhua*, in the North-west Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**, 2468-2474.
- Hutchings J. A., Pickle A., McGregor-Shaw C. R., and Poirier, L., 1999a: Influence of sex, body size, and reproduction on overwinter lipid depletion in brook trout. *J. Fish Biol.*, **55**, 1020-1028.
- Hutchings J. A., Bishop T. D., and McGregor-Shaw C. R., 1999b: Spawning behaviour of Atlantic cod, *Gadus morhua*: evidence of male competition, mate choice, and a negative effect of fishing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **56**, 97-104.
- Jobling M., 1988: A review of the physiological and nutritional energetics of cod, *Gadus morhua* L., with particular reference to growth under farmed conditions. *Aquaculture*, **70**, 1-19.
- Karlsen O., Holm J. C., and Kjesbu O. S., 1995: Effects of periodic starvation on reproductive investment in first-time spawning Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Aquaculture*, **133**, 159-170.
- 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., Lungsoyr J., Kryvi H., Witthames P. R., and Greer Walker M. 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. and Holm J. C., 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., Witthames P. R., Solemdal P., and Greer Walker M., 1998: Temporal variations in the fecundity of Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua*) in response to natural changes in food and temperature. *J. Sea Res.*, **40**, 303-321.

- Kraus G., Tomkiewicz J., and Köster F., 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.
- Lambert Y., Dutil J. D., and Munro J., 1994: Effects of intermediate and low salinity conditions on growth rate and food conversion of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**, 1569-1576.
- Lambert Y. and Dutil J. D., 1997: Can simple condition indices be used to monitor and quantify seasonal changes in the energy reserves of Atlantic cod (*Gadus morhua*)? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **54 (Suppl 1)**, 104-112
- Lambert Y. and Dutil J. D., 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.
- Marshall C. T., Yaragina N. A., Lambert Y., and Kjesbu O. S. 1999: Total lipid energy as a proxy for total egg production by fish stocks. *Nature*, **402**, 288-290.
- Marteinsdottir G. and Begg G. A., 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.
- McIntyre T. M. and Hutchings J. A., 2003: Small-scale temporal and spatial variation in Atlantic cod (*Gadus morhua*) life history. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **60**, 1111-1121.
- Olsen E. M., Kuntsen H., Gjøsæter, J., Jorde, P. E., Kuntsen, J. A., and Stenseth, N. C., 2004: Life-history variation among local populations of Atlantic cod from the Norwegian Skagerrak coast. *J. Fish Biol.*, **64**, 1725-1730.
- Rakitin A., Ferguson M. M., and Trippel E. A., 2001: Male reproductive success and body size in Atlantic cod *Gadus morhua* L. *Mar. Biol.*, **138**, 1077-1085.
- Rätz H-J. and Lloret J. 2003: Variation in fish condition between Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks, the effect on their productivity and management implications. *Fish. Res.*, **60**, 369-380.
- Rideout R. M. and Burton M. P. M., 2000: The reproductive cycle of male Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) from Placentia Bay, Newfoundland. *Can. J. Zool.*, **78**, 1017-1025.
- Rideout R. M., Burton M. P. M., and Rose G. A., 2000: Observations on mass atresia and skipped spawning in northern Atlantic cod, from Smith Sound, Newfoundland. *J. Fish Biol.*, **57**, 1429-1440.
- Rijnsdorp A. D., 1990: The mechanism of energy allocation over reproduction and somatic growth in female North Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Net. J. Sea Res.*, **25**, 279-290.
- Roff D. A., 1983: An allocation model of growth and reproduction in fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **40**, 1395-1403.
- Sakurai Y. and Hattori T., 1996: Reproductive behaviour of Pacific cod in captivity. *Fish. Sci.*, **62**, 222-228.
- Staurnes M., Rainuzzo J. R., Sigholt T., and Jørgensen L., 1994: Acclimation of Atlantic cod (*Gadus morhua*) to cold water. Stress response, osmoregulation, gill lipid composition and gill Na⁺ K⁺ -ATPase activity. *Comp. Biochem. Physiol.*, **109A**, 413-421.
- Svåsand T., Jørstad K. E., Otterå H., and Kjesbu O. S., 1996: Differences in growth performance between Arcto-Norwegian and Norwegian coastal cod reared under identical conditions. *J. Fish Biol.*, **49**, 108-119.
- 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. and Neilson J. D., 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.
- Trippel E. A. and Morgan M. J., 1994: Age-specific paternal influences on reproductive success of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) of the Grand Banks, Newfoundland. *ICES Mar. Sci. Symp.*, **198**, 414-422.
- Trippel E. A., Kjesbu O. S., and Solemdal P., 1997: Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes, in "Early Life History and Recruitment in Fish Populations" (ed. by Chambers, R. C. and Trippel, E. A.)

- Chapman and Hall, New York, pp.31-62.
- Van Der Kraak G. and Pankhurst N. W., 1997: Temperature effects on the reproductive performance of fish, in "Global Warming Implications for Freshwater and Marine Fish" (ed. by Wood, C. M. and McDonald, D. G.), Cambridge University Press, Cambridge, pp.159-176.
- Wroblewski J. S., Hiscock H. W., and Bradbury I. R., 1999: Fecundity of Atlantic cod (*Gadus morhua*) farmed for stock enhancement in Newfoundland bays. *Aquaculture*, **171**, 163-180.
- Yaragina N. A. and Marshall C. T., 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 Wright P. J., 2004: Temporal and spatial variation in reproductive investment of Atlantic cod *Gadus morhua* in the northern North Sea and Scottish west coast. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **276**, 237-248.
- Yoneda M. and Wright P. J., 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 Wright P. J., 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.