

マダラの生活史と繁殖生態 - 繁殖特性の年変化を中心に

成松 庸二*

Reproductive Biology of Pacific Cod, a Review Especially Referring to Interannual Variations of Biomass, Age and Size at Maturity and Fecundity

Yoji NARIMATSU*

Abstract The life history and reproductive biology of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) for several populations were reviewed. Tagging studies have revealed that each population is distributed and migrates only in a small area, probably resulting in the occurrence of many local populations. Fishes in high latitude have advantage in lifetime, disadvantage in growth rate, and thus few advantage in maximum body size over fishes in low latitude. Females spawn millions of adhesive demersal eggs once in a winter season. Followed by the review, annual variations of age and body size at maturity, fecundity were examined and discussed in relation to recruitment biomass, growth, and bottom water temperature for the Tohoku (the Northwest Pacific off Japan) stock.

Key words: Pacific cod, age and body size at maturity, biomass, fecundity, annual changes

マダラ *Gadus macrocephalus* はカリフォルニア州サンタモニカ湾から茨城県沖を南限としてカナダ西岸、ベーリング海およびオホーツク海まで弧を描くように広く北太平洋沿岸に分布している (Bakkala *et al.* 1984)。食味がよく、成長が早く大型になることもあり、本種はほとんどの分布域で重要な漁業資源になっている。一般にマダラ資源は、近縁種で大西洋北部の重要資源である大西洋マダラ *G. morhua* (Trippel, 1995) に比べて変動が小さい傾向にあるが (Bakkala *et al.*, 1984), 分布の南限に当たる東北地方の太平洋岸では比較的大きい (成松ら, 2005)。また、この変動要因として浮遊期における海水温の影響が示唆されているもの (清水ら, 2002)、水温がどのように作用しているかは明らかにされておらず、さらに他に影響をおよぼしうる要因に関する検証もほとんど行われていない。ここでは、マダラの生活史に関するこれまでの知見を、東北海域を中心としてまとめた後、繁殖特性の年変化

に関する結果を示し、親魚の状態や生息環境の変化が資源変動におよぼす可能性を検討することで資源変動要因を明らかにするための指針としたい。

生活史と繁殖特性

1) 分布・移動

マダラの分布水深帯は数10mから550mにおよぶ (Hart, 1973)。若齢期には水深数10m帯に分布し、成長に伴い深場に移動すると考えられている (Bakkala, 1984; Bakkala *et al.*, 1984)。アリューシャン列島周辺では水深0~500m帯に分布し、100~200mで最も高密度であることが確認されている (Brown and Wilderbuer, 1984)。ヘケット海峡からヴァンクーバー沖にいたるカナダ西岸では85~110mに主分布水深があり、ほとんど季節変化は認められていない (Westrheim and Tagart, 1984)。東部ベーリング海

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

* 東北区水産研究所八戸支所 〒031-0841 青森県八戸市鮫町下盲久保25-259 (Hachinohe Branch, Tohoku National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, Same-machi, Hachinohe, Aomori Pref. 031-0841, Japan)

では、調査した200~500mでは最も浅い200~250mで密度が高いこと、冬季~春季の方が夏季に比べて分布水深帯が浅いことが報告されている (Bakkala, 1984)。東北太平洋岸におけるマダラの生息水深は100~550mである (北川ら, 2002; 成松ら, 2004)。5月下旬から6月上旬に水深40~100m帯に着底し (成松ら, 2005)、水温が上昇する夏季に深場へ移動していき、10月には水深250m前後の大陸棚斜面上部に達すると考えられる (北川ら, 2002; 成松ら, 2004)。その後、季節によって深浅移動し、水温の低い冬~春季には浅い海域に、水温の高い夏~秋季には深い海域に分布することが知られている (北川ら, 2002; 服部ら, 2004)。また、産卵期になると水深100m以浅の海域に來遊することが明らかになっている (福田ら, 1985)。

マダラの水平的な移動、回遊範囲は非常に狭いと考えられている。アメリカとカナダでは1944~1970年において合計34,000尾以上のマダラに標識放流を行い、移動、回遊範囲および海域を調べている。その結果、ほとんどの個体が放流地点と同水域内で再捕されていた (Westrheim, 1984)。このことはマダラが索餌や繁殖の際にも大きな水平移動をしないことを意味している。また、極東沿岸だけでも10以上の地域個体群が存在し、それらの交流はほとんどないことが報告されている (Moiseev, 1953)。

国内では、脊椎骨数の解析 (菅野ら, 2001) や標識放流 (福田ら, 1985; 夏目と藤沢, 1995) によって移動、回遊や個体群の構造を調べる試みが行われている。津軽海峡を含む北海道南部と道東海域が同一の個体群であるかどうかについては研究者間で意見が分かっているものの (福田ら, 1985; 菅野ら, 2001)、本州日本海岸や東北太平洋岸の集団は陸奥湾で産卵する集団や北海道太平洋岸の集団と異なり、一つの個体群として形成されていると考えられている。

2) 年齢査定・成長

マダラの年齢査定の歴史は長く、カナダ西岸では1960年代以前からさまざまな硬組織を用いた年齢査定法が検討されてきた (Kennedy, 1970; Ketchen, 1970)。試行錯誤の結果、Ketchen (1970) は鱗を元にした年齢査定法が最も精度が高いとしてマダラの年齢査定の基準としたが、高齢魚については精度が落ちることが後に明らかになった (Westrheim and Shaw, 1982)。それと前後するようにBeamish (1981) は背鰭鱗条を薄くスライスして年齢を査定する方法を報告し、さらにLai *et al.* (1987) の追試によりその手法が有効であることが示されている。しかしKimura and Lyons (1990) は鱗条の最適な切断部位を同定するのが難しい

こと、生活史初期にできる輪紋が不明瞭な個体が多いことを示し、特に高齢魚については耳石による査定がよいことを示唆している。その後、服部ら (1992) は北海道太平洋岸の個体を用い、耳石の薄片を作ることにより若齢期に形成された輪紋も観察が可能であること、耳石透明帯が冬季に1本形成されることを発見し、満1歳から形成される輪紋が年齢形質として有効であることを示した。

成長は海域によって異なり、太平洋では北ほど遅く、南ほど早くなる。被鱗体長は満1歳で17~23cm、満3歳で33~58cm、満5歳で50~75cm程度である (服部ら, 1992)。一方、寿命は高緯度域ほど長く、太平洋の南部では6~8歳程度 (Foucher and Westrheim, 1984; Cohen *et al.*, 1990; 服部ら, 1992) であるのに対し、アラスカ湾やベーリング海では11歳以上である (Foucher *et al.*, 1984; 服部ら, 1992; Klovach *et al.*, 1995)。高緯度域ほど成長は遅いものの寿命が長いこと、最大体長は海域間であまり変わらず、80~90cm程度である。なお、東北海域では満1歳で体長19cm、体重90g程度であるが、満3歳で48cm、1.7kgになり、満7歳では80cm、9.0kgに達する。また、数千個体の年齢査定から寿命は8歳程度と考えられている (成松等, 2005)。

3) 成熟・産卵

生殖周期は東北海域に近接する北海道太平洋岸の集団のものが報告されている (Hattori *et al.*, 1992)。その報告によると、卵巣内では卵母細胞の発達がほぼ一様で、4月から8月に無卵黄期から表層胞期に緩やかな移行が観察されている。9~10月に卵黄形成が始まり、11月には卵黄蓄積がほぼ終了し、GSIも10以上になっていた。12月になると産卵を終えた個体も見られ始め、1月中にはほぼすべての個体が産卵を完了させていた。産卵直前でも卵母細胞の発達段階はほぼ一様であること、産卵した個体の卵巣からはその繁殖期に産むと考えられる卵母細胞が見られないことから、マダラの産卵は一繁殖期に1回であると推察されている。また、雄では4月から8月でも一部の個体で成熟が始まっており、12月になるとほとんどの個体が放精期になっていた。

産卵は雌雄ペアもしくは一妻多夫で行われ、雌が砂泥底の上で旋回し、産卵を開始すると雄がやってきて放精する。雄は尾鰭で精子を拡散させた後に間もなくその場を離れ、やがて雌も産み終わるとその場を離れる。卵は分散してゆっくりと沈み、砂に軽く粘着後、発生してやがてふ化を迎える (Sakurai and Hattori, 1996)。

成熟年齢と体長，産卵数

1) 海域間差

これまでにいくつかの海域でマダラの成熟年齢と体長の関係が示されている（服部ら，1992, Teshima, 1985; Thompson, 1962）。これらの報告によると，太平洋の中で高緯度域に生息する個体ほど最初に成熟する年齢は高く，体長は大きくなる傾向にある。たとえば東北海域やワシントン州の沖合では雌は満3歳，体長40cm台で成熟する（Cohen *et al.*, 1990；服部，1994）のに対し，東部ベーリング海では体長57cmで成熟し，西カムチャツカでは満5歳，体長67cmで成熟する（Moiseev, 1953）。なお，成長や寿命にはほとんど雌雄差はなく，50%成熟体長は2～5cm程度雄の方が小さいことが報告されている（服部，1994）。

2) 東北海域における年変化

各海域で1年あるいは2，3年のデータに基づく成長や成熟に関する報告はあるものの，それぞれの海域の中で成長や成熟年齢，体長の変異を比較した研究例はない。成熟年齢や体長の変異は個体群の産卵数に影響をもたらす要因の一つで，効果的な資源管理を行うためには不可欠の情報である。上述のように成熟年齢や体長に海域差があることが明らかになっているので，一つの個体群でも成長や成熟年齢，体長に年変化がある可能性が高い。そこで複数年にわたり東北海域のマ

ダラの成熟年齢と体長，抱卵数を調べた。

1995～2004年（一部のデータは1996～2003年）11～2月に商業的に底曳網で採集され，八戸港に水揚げされた個体および2000年～2003年10月に東北海域で東北区水産研究所八戸支所による着底トロール調査で漁獲された体長約35cm以上の個体について体長，体重および生殖腺重量を測定後に耳石（扁平石）を摘出した。Hattori *et al.* (1992) に示されているように，11～12月の卵巣は成熟が進んでいるものの，10月の卵巣は卵黄を蓄積し始めてから時間が短いため，一部の個体についてはGSIの値から成熟，未熟の判断をすることができなかった。そのため，調査で漁獲された個体については生殖腺を10%緩衝ホルマリンで保存した後，組織切片をヘマトキシリン-エオシン染色をして光学顕微鏡下で観察し，成熟，未熟を判別した。2000～2003年のサンプルは商業的に漁獲されたものと調査で漁獲されたものを合わせて成熟，未熟の判別に用いた。また，マダラの産卵期は12～3月であることが明らかになっているため（Hattori *et al.*, 1992），年齢の起算日を1月とし，耳石薄片法（桜井と福田，1984；服部ら，1992）により各個体の年齢査定を行った。

その結果，体長範囲を2cm単位でまとめ，体長と成熟割合の関係を調べると，両者の関係はロジスティック式で示すことができた（Fig. 1）。50%成熟体長は45.6～51.5cm（平均±SD=48.3cm±2.0）であった。この体長帯は満3歳魚の体長帯とほぼ一致する（服部ら，

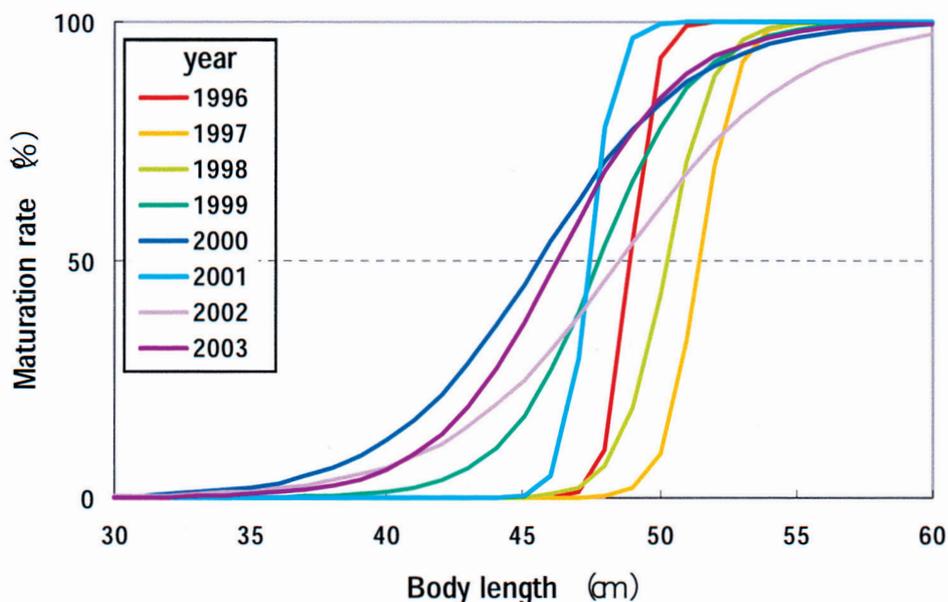


Fig. 1. The relationship between body length and maturation rate fitted to logistic curve of female Pacific cod caught in 1996-2003.

1992, 成松等, 2005)。そこで, 次に各年の2歳10か月~3歳2か月の個体の体長組成に上で求めたロジスティック式を当てはめ, 成熟割合を算出した。

各年の満3歳魚の平均体長は43.6~50.3cm(全体では平均 \pm SD=47.6cm \pm 2.2)であった(Fig. 2)。また, 各年の成熟割合は19.0~90.7%(平均 \pm SD=46.2 \pm 24.0%)で, 成熟割合には大きな年変化があることがわかる。

東北海域のマダラは漁獲圧が高いこともあり, 個体群は若齢魚を中心に構成されている(Fig. 3)。親魚になりうる3歳以上の資源量に占める3歳魚の割合は年によってばらつき(1996-2003年では10-96%)があり, 平均59%である。本海域のマダラの寿命が8年程度であることを考慮すると, この値は高い。また, 4歳以上の個体が少ないことから, 3歳魚の成熟率によって個体群全体の産卵数は大きく変化すると考えられる。個体群の産卵が若齢魚によって支えられているという現象はノルウェー・周辺の大西洋マダラでも知られており, 個体群の親魚に占める初回成熟魚の割合は1930年代には20%台であったが, その後変動を繰り返しながらも増加し, 1980年代には80%に達する年もあることが報告されている(Jorgensen, 1990)。さらに, 初回成熟魚からは産卵を経験している個体に比べて卵のサイズが小さく, ふ化率が低い, ふ化した個体の生残率が低い, 産卵時期が遅れるなど子の生残に不利になり得るさまざまな要因が示されている(Trippel *et al.*, 1997)。マダラではこういった現象は未だ報告されていないが, 同属であるだけでなく, 後述のように資源

状態と成熟年齢には密接な関係があるなど大西洋マダラと似た特性も有することから, マダラでも親魚の若齢化による影響があるかもしれない。

では, 東北海域のマダラ3歳魚の成熟率の変異はどのような要因によって引き起こされているのだろうか。体長と成熟率の関係がロジスティック式で示すことができるように, 3歳の時の体長が大きい年級ほど成熟割合は高い(Fig. 4)。そこで, 3歳時の体長と2歳および1歳時の体長(厳密にはそれぞれ2歳10か月, 1歳10か月および0歳10か月)を比べると, 正の相関があることが明らかになった(Fig. 5)。このことは1歳までの成長によって, その後の任意の年齢における体長がほぼ決まることを意味しており, 本種のように体サイズ依存的に成熟率が増加する場合, 将来の個体群の産卵数は初期の成長に強く影響を受けていることになる。

各年の1歳魚の加入尾数と体長との関係を調べたところ, 両者の間には負の相関が認められた(Fig. 6)。着底後のマダラは底層周辺の二次元の水域に分布し, 特に若齢期にはほぼツノナシオキアミを専食することが知られている(橋本, 1974; 山村, 1993)。また, 成長に変異が生じるのは, 陸棚上で生活している着底直後よりもむしろ陸棚斜面域に移動してからであることが耳石の日周輪観察などから示唆されている(成松, 未発表データ)。さらに0歳魚が陸棚斜面域に移動した後の生息域の底水温と体サイズの間には関連が認められていない(Fig. 7)。これらのことから, 0歳時の成長の変異は水温環境よりも同種他個体による密度依存

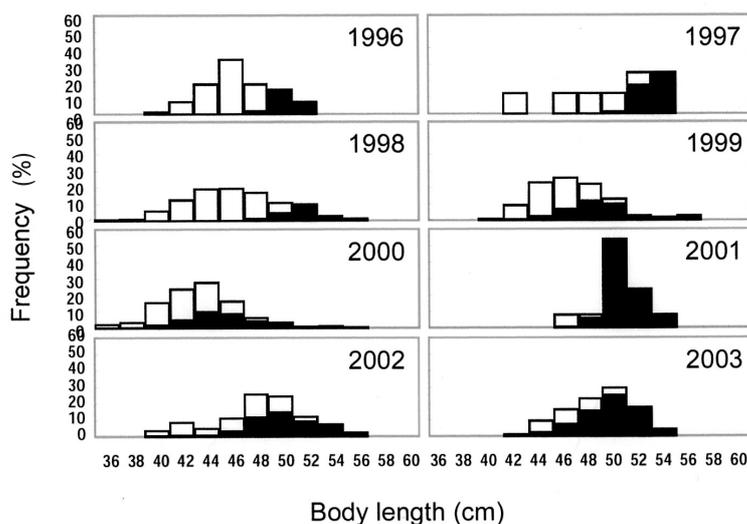


Fig. 2. Frequency distributions of body length and maturity of 3-year-old female Pacific cod during 1996-2003. Solid and open bars show mature and immature individuals, respectively.

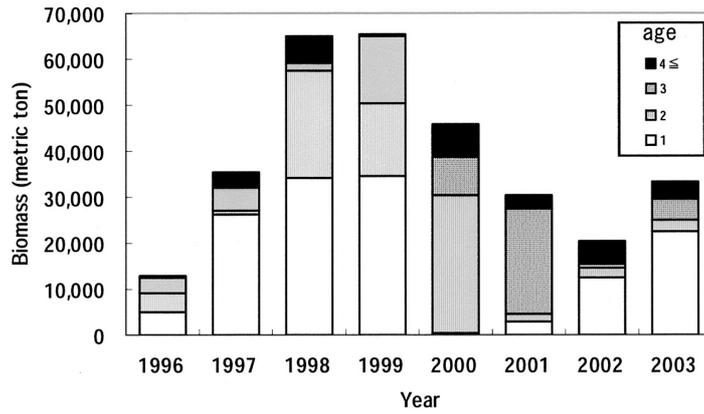


Fig. 3. Annual change of biomass-at-age of Pacific cod of the Tohoku stock. Modified from Narimatsu *et al.* (2005).

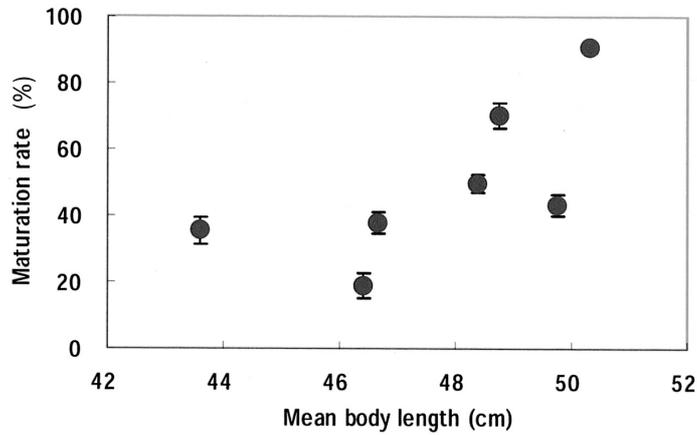


Fig. 4. The relationship between mean body length and maturation rate of 3-year-old female Pacific cod. Vertical bars show standard deviation.

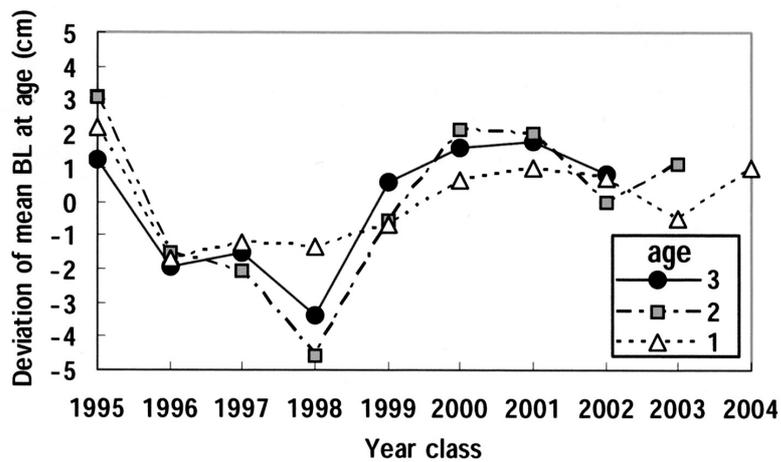


Fig. 5. Deviation of mean body length-at-age from the mean value, by year class.

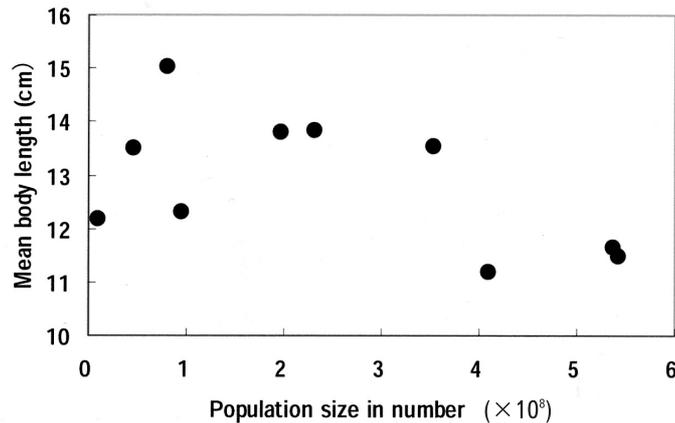


Fig. 6. The relationship between population size in number and mean body length of 1-year-old Pacific cod of the Tohoku stock.

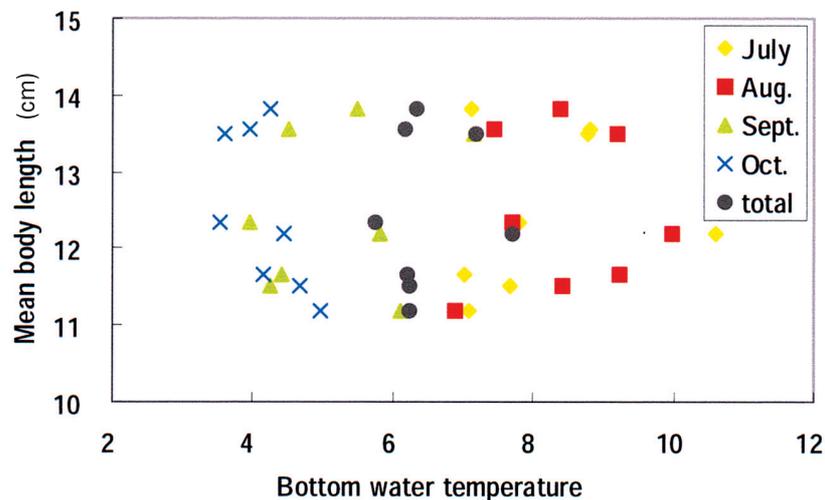


Fig. 7. Mean body length of 1-year-old Pacific cod and water temperature of bottom area where 0+ cod mainly distributed, 100m in depth in July and August, 200m in depth in September, and 300m in depth in October. Water temperature data was from Tohoku National Fisheries Research Institute archives.

的な影響を強く受けていると考えられる。

3歳魚の成熟割合には大きな年変化が認められ、密度依存的な影響も示唆されたこと、一般的に栄養状態の向上に伴い、相対的な産卵数は増加することが報告されていることから (Bagenal, 1973; Kjesbu *et al.*, 1991), マダラの成熟魚の産卵数にも変異があるかもしれない。そこで、満3歳魚の体重1gあたりの抱卵数(相対抱卵数)と体長の関係を年別に比べてみた。

その結果、相対抱卵数は体長による影響はなかった一方で、いくつかの年級の間では差が検出された (Fig. 8)。相対抱卵数に差が生じた年級間でGSI値や卵母細胞の発達段階を比べたが、それらには違いが認

められなかったので、相対抱卵数の違いが卵母細胞の発達の度合いに影響しているとは考えにくい。そのため、抱卵数の差は産卵数の差につながると考えられる。

これらの結果をもとに、年別の相対抱卵数を用いて (1999年以前は2000~2003年の平均値) 3歳魚の抱卵数を推定した。1996~2003年における3歳魚の資源量は561トン(2001年)~22,798トン(2000年)であり (Fig. 3, Fig. 9), 最大40倍以上の差があった。ところが、上記のように成熟率や相対抱卵数が年によって異なるため、個体群全体の抱卵数では2,125億(2001年)~20,429億(2000年)と最大差は10倍以下に縮まり (Fig. 9), 単位重量あたりの抱卵数も資源量と反比例することが明

が中心となっていること、その3歳魚の成熟率には年変化があり、加入が少なく、0歳時の成長がよい年級ほど成熟率が高いことから、3歳魚の資源量の差よりも3歳魚による産卵数の差は小さくなることが明らかになった。これらの結果は、個体群の産卵数の差は発生量の少ない年級の若齢化によって緩和されることを示しており、個体群の産卵数を推定するには、年級毎に成熟率や相対抱卵数を測る必要があることを表している。

その一方で、資源変動要因を明らかにするには未だいくつかの重要な課題が残されている。たとえば、3歳魚の成熟に影響を与えていた0歳時の成長は環境よりも密度に依存していたが、その密度、つまり加入量の変動は、親魚の量とは関係が認められておらず(成松ら, 2005)、浮遊期後半の水温との関係が示唆されているものの(清水ら, 2002)、そのメカニズムは明らかにされていない。また、産卵時期、卵質、ふ化率および仔魚の生残率など繁殖成功に係わる形質はどの年齢でも調べられておらず、初めて産卵する個体の子は大西洋マダラで知られているように生残や成長において不利なのかどうなのかも明らかにされていない。これらのブラックボックスを紐解き、これまでに得られた結果と併せて検討することによって初めて本海域のマダラ資源変動要因を明らかにすることができると考えられる。

謝 辞

本稿をまとめるにあたり、東北区水産研究所八戸支所北川大二博士(現西海区水産研究所)、伊藤正木博士、服部 努博士、上田祐司博士、藤原邦浩博士にはさまざまな助言をいただいた。当研究所漁業調査船「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、元東北区水産研究所石戸芳男氏、野田健二氏には市場によるサンプル採集にご協力いただいた。ここに記して厚く感謝の意を表す。

文 献

- Armstrong M. J., Gerritsen H. D., Allen M., McCurdy W. J., and Peel J. A. D., 2004 : Variability in maturity and growth in a heavily exploited stock: cod (*Gadus morhua* L.) in the Irish Sea. *ICES J. Mar. Sci.*, **64**, 98-112.
- Bagenal T. B., 1973 : Fish fecundity and its relations with stock and recruitment. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer*, **164**, 186-198.
- Bakkala R., 1984 : Pacific cod of the eastern Bering Sea. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, **42**, 157-179.
- Bakkala R., Westrheim S., Mishima S., Zhang C., and Brown E., 1984 : Distribution of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) in the north Pacific Ocean. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, **42**, 111-115.
- Barot S., Heino M., Morgan M. J., and Dieckmann U. 2005 : Maturation of Newfoundland American plaice (*Hippoglossoides platessoides*): long-term trends in maturation reaction norms despite low fishing mortality? *ICES J. Mar. Sci.*, **62**, 56-64.
- Beacham T. D., 1983 : Variability in median size and age at sexual maturity of Atlantic cod (*Gadus morhua*) on the Scotian Shelf in the Northwest Atlantic Ocean. *Fish. Bull.*, **81**, 303-321.
- Beamish R.J., 1981: Use of fin-ray sections to age walleye pollock, Pacific cod, and albacore, and importance of this method. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **110**, 287-299.
- Brown E. S. and Wilderbuer T., 1984 : Information on Pacific cod from results of a trawl survey of groundfish in the Aleutian Islands region. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, **42**, 200-213..
- Cohen M. D., Inada T., Iwamoto T., and Scialabba N., 1990 : FAO Species Catalogue. Vol.10 Gadiform fishes of the world. "*Gadus macrocephalus*" p.42-44. Roma.
- Engelhard G. H. and Heino M., 2004a : Maturity changes in Norwegian spring-spawning herring before, during, and after a major population collapse. *Fish. Res.*, **66**, 299-310.
- Engelhard G. H. and Heino M., 2004b: Maturity changes in Norwegian spring-spawning herring *Clupea harengus*: compensatory or evolutionary responses? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **272**, 245-256.
- Foucher R. P., Bakkala R. G., and Fournier D., 1984: Comparison of age frequency derived by length-frequency analysis and scale reading for Pacific cod in the north Pacific Ocean. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, **42**, 232-242.
- Foucher R. P. and Westrheim S., 1984 : Numbers landed-at-age and associated standardized landing statistics for Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) from important area-time cells

- off southwest Vancouver Island, and in Queen Charlotte Sound and Hecate Strait, 1956-82. *Can. MS Rep. Fish. Aquat. Sci.*, **1775**, 59p.
- 藤沢千秋, 夏目雅史, 1995 : 木古内湾のマダラ成魚の移動回遊. 北水試研報, **47**, 25-31.
- Hart J. L., 1973 : Pacific Fishes of Canada. *Fish. Res. Bd. Can., Bull.* **180**, 740p.
- 橋本良平, 1974: 東北海区漁場におけるマダラの食性と生息水深の変動に関する研究. 東北水研報, **33**, 51-67.
- 服部 努, 1994 : マダラの成長, 成熟および繁殖生態に関する研究. 北海道大学博士論文, 150pp.
- 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. 日水誌, **58**, 1203-1210.
- 服部 努, 伊藤正木, 成松庸二, 2004 : マダラ・スケトウダラ新規加入量調査. 東北底魚研究, **24**, 146-147.
- 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.
- 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漂流について. 栽培技研, **14**, 71-77.
- 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.
- 菅野泰次, 上田祐司, 松石 隆, 2001 : 東北地方および北海道太平洋側海域におけるマダラの系群構造. 日水誌, **67**, 67-77.
- Kennedy W. A., 1970 : Reading scales to age Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) from Hecate Strait. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **27**, 915-922.
- 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**, 42p.
- Kimura D. K. and Lyons J. L. 1990 : Choosing a structure for the production ageing of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*). *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, **50**, 9-23.
- 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., Klungsoyr 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.*, **47**, 2333-2343.
- Klovach N. V., Rovnina O. A., and Kol'tsov D. V., 1995 : Biology and exploitation of Pacific cod, *Gadus macrocephalus*, in the Anadyr-Navarin region of the Bering Sea. *J. Ichthyol.*, **35**, 9-17.
- Lai H. L., Gunderson D. R. and Low L. L. 1987 : Age determination of Pacific cod, *Gadus macrocephalus*, using five ageing methods. *Fish. Bull.*, **85**, 713-723.
- Moiseev P. A., 1953 : Cod and flounders of far-eastern seas. *Izv. Tikhookean. Nanch No-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, **40**, 1-287.
- 成松庸二, 伊藤正木, 服部 努, 岩崎高資, 南部竜也, 平川直人, 岡本亮介, 2004 : 2003年の底魚類現存量調査結果. 東北底魚研究, **24**, 70-78.
- 成松庸二, 伊藤正木, 服部 努, 上田祐司, 2005 : 平成16年マダラ太平洋北部系群の資源評価. 我が国周辺水域の漁業資源評価, 第2分冊, 662-672.
- 桜井泰憲, 福田慎作, 1984 : 陸奥湾に来遊するマダラの年齢と成長. 青森県水産増殖センター研究報告, **3**, 9-14.
- Sakurai Y. and Hattori T., 1996 : Reproductive behavior of Pacific cod in captivity. *Fish. Sci.*, **62**, 222-228.
- 清水勇吾, 北川大二, 成松庸二, 2002 : 東北海域におけるマダラ加入量変動の環境要因の考察. 東北底魚研究, **22**, 12-16.
- Teshima K., 1985 : Maturation of Pacific cod in the eastern Bering Sea. 日水誌, **51**, 29-31.
- Thompson J. A., 1962 : On the frequency of Pacific cod (*Gadus macrocephalus* Tilesius) from Hecate Strait, British Columbia. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **19**, 497-500.
- Toresen R., 1990 : Long-term changes in growth of Norwegian spring-spawning herring. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **47**, 48-56.
- Trippel E. A., 1995 : Age at maturity as a stress indicator in fisheries. *BioScience*, **45**, 759-771.
- 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" 31-62. eds by Chambers C. and Trippel E. A.,

Chapman & Hall London.

Westrheim S. J., 1984 : Migration of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) in British Columbia and nearby waters. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, **42**, 214-222.

Westrheim S. J., and Shaw W., 1982 : Progress report on validating age determination methods for Pacific cod (*Gadus macrocephalus*). *Can. S.*

Rep. Fish. Aquat. Sci., **1670**, 41.

Westrheim S. J. and Tagart J. V. 1984 : Bathymetric distribution of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) off British Columbia and Washington State. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, **42**, 189-199.

山村織生, 1993 : 仙台湾沖底生魚類群集における資源分割. 漁業資源研究会議 底魚部会報, **26**, 61-70.