スケトウダラの卵から初回産卵期に至る飼育手法の検討と 産卵数および卵サイズに及ぼす給餌量の影響

中川 亨,¹ 田中寛繁,^{2a} 千村昌之,² 山下夕帆,² 横田高士^{1*}

(2018年3月7日受付, 2019年1月31日受理, 2019年5月17日J-STAGE 早期公開)

¹(国研)水産研究・教育機構北海道区水産研究所 厚岸庁舎, ²同 釧路庁舎

Laboratory rearing of walleye pollock *Gadus chalcogrammus* from egg to first-time spawning season,
and egg production and egg size in relation to ration level

TORU NAKAGAWA,¹ HIROSHIGE TANAKA,^{2a} MASAYUKI CHIMURA,²
YUUHO YAMASHITA² AND TAKASHI YOKOTA^{1*}

¹Akkeshi Laboratory, Hokkaido National Fisheries Research Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, Akkeshi, Hokkaido 088-1108, ²Kushiro Laboratory, Hokkaido National Fisheries Research Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, Kushiro, Hokkaido 085-0802, Japan

Walleye pollock *Gadus chalcogrammus* were reared indoors from egg to adulthood in order to record their life history in a controlled rearing environment. Next, a laboratory experiment using the reared fish was conducted to examine the relationship between the adults' feeding conditions and the quantity and/or quality of spawned eggs. The hatchery-reared fish spawned spontaneously for the first time at age 2 years. The fish were fed at two ration levels (to satiation or 25–50% of the satiation amount) for periods of 8 months prior to and during the first-time spawning season. The relative egg production (number of spawned eggs per female somatic weight) was similar between the two groups. The diameters of eggs spawned by fish fed to satiation were larger than those spawned by fish fed on the low ration. Laboratory experiments using hatchery-reared walleye pollock are useful for examining the quantity and quality of spawned eggs in relation to the biological characteristics (e.g. age, standard length, nutritional status and recruit/repeat spawner) of adult fish.

キーワード : *Gadus chalcogrammus*, 給餌量, 産卵数, 初回産卵, 人工生産魚, スケトウダラ, 母性効果, 卵径

魚類の加入量変動機構に関する研究において、親魚の状態（年齢やサイズ、栄養状態、繁殖経験の有無等）による繁殖特性（繁殖の時期や産出される卵もしくは仔稚魚の量や質等）の変異や変動、およびこれらが加入量変動に及ぼす影響（母性効果）への関心が高まっている。¹⁻³⁾ この分野では、野外調査や市場調査によって成熟や繁殖に関する情報を収集することが一般的であるが、研究を深化させるためには、成育履歴が明らかな個体を用いた飼育実験により、親魚の状態と産出される卵や仔魚の量的、質的特性との関連性を解明していくことが有効である。

スケトウダラ *Gadus chalcogrammus* は北太平洋に広く分布し、我が国においても適切な資源管理が求められる水産重要種である。このため、母性効果に関係する本種の情報収集は不可欠であり、野外調査や市場調査によって成熟、⁴⁾ 親魚の年齢やサイズ、⁵⁾ 産卵期や産卵場^{6,7)}等のデータが集積されてきた。本種の研究は、飼育実験を活用して繁殖特性に関する基礎的なデータを取得し、天然魚から得られた情報を検証、あるいは補完していくことが求められる段階にある。これまでも天然海域から活け込んだ個体を自発的に産卵（自然産卵）させる実験は行われており、雌雄1尾ずつで産卵するこ

とや, 数日おきに分離浮性卵を繰り返し産むことが確認された。⁸⁻¹⁰⁾しかし, 天然採集個体を親魚とする方法は, 母性効果に関係するデータの取得には不向きである。この理由は, 活け込んだ個体の天然海域における成育履歴を把握することが難しく, 分析に重要な年齢や産卵経験等の情報が得られないためである。また, 本種の産卵期は冬季であるが,^{6,7)}成熟期間は初夏から秋季にかけてであり,⁹⁻¹¹⁾この期間に魚体に蓄えられた栄養を用いて卵が生産される。^{10,12)}このため, 成熟期間中にも親魚の状態が把握可能なことが望ましい。したがって, 成育履歴を管理しやすい人工生産魚を飼育下で成熟させ, 自然産卵させることができれば, 親魚の状態が繁殖特性に及ぼす影響の追究が可能となる。

スケトウダラを水槽内で孵化させ, 仔魚を飼育して研究に供する試みは 1970 年代から行われてきた。¹³⁾しかし, 天然魚が生息する 10℃ 以下の環境でも活力が低下せずに初期餌料として機能する動物プランクトンの安定的な確保が困難であったため,¹³⁾仔魚の長期間に亘る飼育はほぼ不可能であった。この状況は, 中川¹⁴⁾が低水温でも活力が低下しない L 型シオミズツボワムシ *Brachionus plicatilis* sp. complex (以下, 低温耐性ワムシ) を培養し, 稚魚の量産に成功したことによって 2012 年に打開された。これ以降は, 本種の稚魚から成魚に至る飼育に取り組むことが可能となり, 成育履歴が明らかな個体を親魚に用いた飼育実験を実現できる見通しが立った。本研究では, まず, スケトウダラの母性効果に関係する現象を検討できる実験系の基盤を構築することを目的とし, 水槽内で卵から成魚までの飼育を行い, これら同士を自然産卵させることによる受精卵や仔魚の確保を試みた。加えて, 人工生産魚を親魚に用いた実験の有効性を示すため, 産卵期前から異なる給餌量で飼育した人工生産魚により産出される卵の量や質の比較を行った。

材料と方法

供試魚の入手 2012 年 1-3 月に, 北海道太平洋側の内浦湾湾口域においてスケトウダラを釣獲して北海道大学北方生物圏フィールド科学センター所有の水槽に活け込み, これら同士を自然産卵させた。2012 年 1 月 20 日に得られた卵およそ 110,000 粒を水産研究・教育機構北海道区水産研究所厚岸庁舎に輸送し, 5℃ に設定した 200 L 孵化槽に収容した。卵径は 1.46 ± 0.04 mm ($n = 100$) であった。卵の 87.5% が採卵から 19 日後の 2012 年 2 月 8 日までに孵化し, およそ 96,000 尾の仔魚 (標準体長 4.7 ± 0.1 mm, $n = 50$) が得られた。

仔魚期の給餌と水槽の管理 2012 年 2 月 8 日を 0 日齢とし, 仔魚およそ 60,000 尾を 5℃ に設定した 16 kL 方形水槽に収容して飼育を開始した。水温は 1 日齢か

ら 1℃/日のペースで上昇させて 10℃ とした。仔魚期の給餌は 2 日齢 (2012 年 2 月 10 日) に開始し, 中川¹⁴⁾に従い体長の増大に伴って低温耐性ワムシ, アルテミア *Artemia* sp. ノープリウス (以下, アルテミア), 冷凍コペポダ *Cyclopoida* を順に切り換えながら与えた。低温耐性ワムシについては, 栄養強化剤 (スーパーカプセル A-1 パウダー, クロレラ工業株式会社) を用いて不飽和脂肪酸を付加した後に, 飼育水中の密度が 5 個体/mL となる量を与えた。低温耐性ワムシの給餌期間中は, これの餌となる *Chlorella* sp. (スーパー生クロレラ-V12, クロレラ工業株式会社) を飼育水中の密度が 700,000 細胞/mL となるように 1 日 1 回添加した。アルテミアについても, 給餌に先立ち栄養強化剤 (プラスアクアラン, 日本ニュートリション株式会社) を用いて不飽和脂肪酸を付加した。冷凍コペポダは, 飼育水槽に浮かべたざるに入れて徐々に解け出させる方法によって与えた。アルテミアと冷凍コペポダの給餌量は生残尾数を参考に決定した。生残尾数は, 飼育水槽から無作為に採取した海水中の個体数から比例計算することにより, もしくは底掃除で回収した斃死魚を計数することにより把握した。換水率は供試魚の成長や餌料の種類により調節した。

変態完了後の飼育 376 日齢 (2013 年 2 月 18 日) までの間, 10-53 日間隔で飼育水槽から 50-100 尾を採集し, 体長と体重を測定した。供試魚の成長に伴いアルテミア, 冷凍コペポダの給餌を順に終了した後は, 粒径 0.36-8.00 mm の配合飼料, ナンキョクオキアミ *Euphausia superba*, チカ *Hypomesus japonicus* の切り身を餌料とした。これらの給餌量は, 僅かに残餌が出るように試行錯誤して決定したが, 191 日齢 (2012 年 8 月 17 日) 以降は総体重の 3% 以下となった。飼育水槽の水温設定は, アルテミアの給餌中は 10℃ とし, また, 満 0 歳から満 1 歳にかけての 2013 年 1-3 月には 2.5℃ を大きく下回らないようにした他は, 加温も冷却も行わなかった。成長に伴い飼育密度が高くなったため, 182 日齢 (2012 年 8 月 8 日) に生残個体を計数しながら 45 kL 方形水槽に移した。換水率は水質が悪化しない程度に調節した。

産卵期前から産卵期にかけての給餌条件と採卵 463 日齢 (2013 年 5 月 16 日) に飼育水槽から無作為に 101 尾を採集し, 体長と体重, 生殖腺重量の測定と雌雄の判別を行った。5 月中旬は成魚であれば産卵期終了間際にあたるため, 生殖腺の目視観察を行い, 排精中もしくは排卵中の個体が含まれていたか否かを調べた。肥満度と生殖腺体指数を

$$\text{肥満度} = \frac{\text{体重 (g)}}{(\text{体長 (mm)})^3} \times 10^6 \quad (1)$$

$$\text{生殖腺体指数} = \frac{\text{生殖腺重量 (g)}}{\text{体重 (g)}} \times 100 \quad (2)$$

により算出した。

463 日齢に行った魚体測定と生殖腺観察の結果（後述），その年の冬季に少なくとも一部の個体は産卵に参加すると判断された。このため，人工生産魚を親魚に用いた実験によって母性効果に関係する現象の検討が可能か否かを見出す目的で，翌日の 464 日齢に飼育水槽から別の 45 kL 方形水槽 2 面に 1,000 尾ずつを無作為に選んで収容し（一方を Group A，もう一方を Group B），産卵期前から産卵期にかけて群間で給餌量が異なる飼育を行った。餌料は配合飼料，ナンキョクオキアミ，チカとし，481 日齢（2013 年 6 月 3 日）以降，Group A には飽食量，Group B には Group A の 25–50 % の量を与えた。毎日水槽を観察し，死亡個体が見られた場合には取り上げて尾数を記録した。

525 日齢（2013 年 7 月 17 日），580 日齢（9 月 10 日），644 日齢（11 月 13 日），769 日齢（2014 年 3 月 18 日）に 2 群から無作為に 52–102 尾を採集し，体長と体重，生殖腺重量の測定と雌雄の判別を行った。雌雄別に各測定日の体長，体重，肥満度，および生殖腺体指数を Welch's *t*-test により群間で比較した。本研究における統計処理は R ver. 3.4.0 (R Development Core Team, 2017) を用いて行った。産卵期中となった 769 日齢の採集個体については，濱津ら⁴⁾に従って生殖腺の目視観察を行い，成熟度（ステージ 1：未成熟，ステージ 2：成熟過程前半，ステージ 3：成熟過程後半から放精・産卵中，ステージ 4：放精・産卵終了後）を判定した。雌雄別にステージ 2–4（成熟状態）であった個体の割合が群間で異なったか否かを Fisher's exact test により調べた。また，成熟状態であった個体のうちでステージ 3 と判定された個体の割合が群間で異なったか否かを Fisher's exact test により調べた。

供試魚の自然産卵に備え，飼育水槽から分離浮性卵を自動的に回収する仕組み（Fig. 1）を作成した。飼育水槽の傍らに内部に採卵ネットを設けた 3 kL 水槽を用意した。飼育水槽の四隅に近い底層からエアレーションを施し，水面付近に周辺から中央へ向かう弱い流れを発生させた。飼育水槽中央の水面付近に先端が漏斗状に広がったホースを上向きに固定し，ホースのもう一端を 3 kL 水槽に設けた採卵ネットの内部に固定した。このホースを用いてサイホンの原理により飼育水槽から採卵ネット内に海水を連続的に流した。ホースの採卵ネット付近にバルブを装着し，ホース内の流量を飼育水槽への注水量と同量に調節した。

2013 年 11 月までは，2 群を収容した飼育水槽の温調は行わなかった。2013 年 12 月から 2014 年 5 月までは，北海道太平洋側の産卵場である内浦湾湾口域の環境情報（FRA-ROMS Web: <http://fm.dc.affrc.go.jp/fra-roms/index.html>，水産研究・教育機構中央水産研究所，2013 年 4 月 16 日）を参照し，5℃を大きく下回らないように加温した。換水率は両群の水槽で統一し，産卵期前には水温と給餌量に応じて調節したが，産卵期中には 1 日あたり 3 回転以上に高めた。

繁殖特性データの収集 卵を回収する仕組み（Fig. 1）を 2013 年 12 月に Group A と Group B の水槽に設けて以降，1 日 1 回採卵ネットの内部を確認した。産卵が見られた場合には，卵を空気に晒さないように海水ごと 10 L バケツに回収した。バケツ内を攪拌した後に数 10 mL を採水し，これに含まれる卵を計数して，採水容量と卵の密度から産卵数を計算した。無作為に抽出した 100 粒について，万能投影機（V-12B，株式会社ニコンインステック）を用いて卵径を測定した。また，新たに 100 粒を無作為に採集して 500 mL ビーカーに収容し，5℃に設定したインキュベーター（MIR-152，三洋電機株式会社）内で発育させて孵化率を求めた。

Fig. 1 Schematic drawing of the egg collection system used in the spawning season of hatchery-reared walleye pollock *Gadus chalcogrammus*. The arrows represent the seawater flow.

産卵数については, 769 日齢に濱津ら⁴⁾の基準で成熟度がステージ 1 (未成熟状態) であった雌はその産卵期中には成熟過程に移行しなかったという仮定, および 769 日齢に成熟度がステージ 2-4 (成熟状態) であった雌は少なくとも 1 回は産卵したという仮定の下, Group A と Group B それぞれにおいて雌単位体重あたりの総産卵数を推定した。まず, 各群について, 各日に生残していた雌のうちで成熟状態であった個体の数 (以下, 成熟雌尾数) を

$$\text{成熟雌尾数} = \text{生残尾数} \times \frac{\text{雌の割合}(\%)}{100} \times \frac{\text{成熟した雌の割合}(\%)}{100} \quad (3)$$

により算出した。ここで, 生残尾数は飼育水槽内における死亡 (後述) や採集によって産卵期中に減少したが, 各日の生残尾数は 1,000 尾から 463 日齢以降に死亡した累積尾数 (採集による死亡を含む) を引くことにより求めた。雌の割合としては, 525-769 日齢に採集して測定した計 288 尾 (Group A), 313 尾 (Group B) に含まれた雌の割合を用いた。成熟した個体の割合としては, 769 日齢に採集した雌のうちで成熟状態と判定された個体の割合を用いた。続いて, 各日について, 成熟雌 1 尾あたりの産卵数を

$$\text{成熟雌 1 尾あたりの産卵数} = \frac{\text{産卵数}}{\text{成熟雌尾数}} \quad (4)$$

により算出した。産卵が確認された全ての日における成熟雌 1 尾あたりの産卵数を積算し, この値を雌 1 尾あたりの総産卵数と見なした。雌単位体重あたりの総産卵数は

$$\text{雌単位体重あたりの総産卵数} = \frac{\text{雌 1 尾あたりの総産卵数}}{\text{産卵した雌の体重}} \quad (5)$$

により算出した。ここで, 産卵した雌の体重としては, 769 日齢に採集した雌のうちで成熟状態であった個体の生殖腺除去体重 (体重から生殖腺重量を引いた重量) を平均した値を用いた。雌単位体重あたりの総産卵数を群間で比較した。

卵径と卵の孵化率は, 産卵が長期間に亘ったため (後述), 群のみならず時期によっても変化することが予想された。卵径は正規分布, 卵の孵化率は二項分布に従うと仮定した上でそれぞれを応答変数とし, 群 (Group A, Group B) に加えて期間 (2014 年 2, 3, 4, 5 月), および群と期間の交互作用項を説明変数とする GLM により各説明変数の効果を検定した。群や期間が異なる応答変数間の比較は Tukey の方法で行った。

結 果

仔稚魚期の発育 スケトウダラ人工生産魚は, 2 日齢

から与えた低温耐性ワムシを活発に摂餌し, 順調に成長した (Fig. 2)。0-463 日齢の飼育記録は電子付録 (85_18-00012_1.xlsx の「ワークシート Rearing_0~463DPH」) に詳細を示した。アルテミアの給餌を開始した 11 日齢には体長 6.7 ± 0.1 mm ($n=50$), 冷凍コペポダの給餌を開始した 29 日齢には体長 10.2 ± 0.2 mm ($n=50$) となった。60 日齢 (2012 年 4 月 8 日) には体長 21.5 ± 2.3 mm ($n=55$) に達し, 変態は完了していた。

70 日齢 (2012 年 4 月 18 日) には体長 27.0 ± 4.2 mm ($n=75$), 110 日齢 (5 月 28 日) には体長 64.8 ± 9.8 mm ($n=93$), 130 日齢 (6 月 17 日) には体長 85.9 ± 9.9 mm ($n=59$), 160 日齢 (7 月 17 日) には体長 111.6 ± 10.3 mm ($n=94$) となった (Fig. 2)。16 kL 水槽から 45 kL 水槽に移した 182 日齢にはおよそ 7,000 尾が生残しており, 191 日齢 (2012 年 8 月 17 日) には体長 138.6 ± 9.2 mm ($n=66$) に達した。376 日齢 (2013 年 2 月 18 日) にはおよそ 4,700 尾が生存しており, 体長は 223.4 ± 20.1 mm ($n=96$) に達した。水温は $2.6-18.5^{\circ}\text{C}$ で変動し, 7 月上旬から 11 月中旬には自然水温が 10°C 以上となった。

産卵期前から産卵期にかけての成長と生殖腺の発達 463 日齢 (2013 年 5 月 16 日) に採集した雄 56 尾の体長は 236.8 ± 23.9 mm, 体重は 132.3 ± 43.0 g, 生殖腺体指数は 1.14 ± 1.70 であり (Fig. 3), 5 尾は排精中であった。同日齢に採集した雌 45 尾の体長は 242.5 ± 26.1

Fig. 2 Standard length (filled square) of hatchery-reared walleye pollock *Gadus chalcogrammus* from 0 to 463 days post-hatching (February 8, 2012–May 16, 2013). Bars, standard deviation; numbers, days post-hatching. The open triangles indicate the mean standard lengths of wild juveniles collected along the Pacific coast of Hokkaido, Japan in June and August 2000 in Honda *et al.*⁷⁾

Fig. 3 Standard length, body weight, condition factor (body weight/standard length³×10⁶), and gonad-somatic index (gonad weight/body weight×100) of male and female hatchery-reared walleye pollock *Gadus chalcogrammus* at 463 days post-hatching (May 16, 2013, filled square) and from 525 to 769 days post-hatching (July 17, 2013–March 18, 2014). Bars, standard deviation. **P*<0.05, ***P*<0.01, ****P*<0.001. From day 481 post-hatching, Group A (filled circle) was fed to satiation and Group B (open circle) was fed 25–50% of the satiation amount.

mm, 体重は 141.8 ± 52.9 g に達し, 生殖腺体指数は 0.74 ± 0.53 であり, 排卵中の個体は見られなかった。Group A, Group B を設けた 464 日齢以降, 測定目的の採集以外によって一度に多くの個体が死亡したことはなく, 生残尾数の推移に群間で大きな差は見られなかった (Fig. 4)。体長と体重は, Group A では順調に増大し, Group B でも Group A ほどこではなかったが, 測定ごとに増加した (Fig. 3)。肥満度は, Group A では増減しながらも増大したが, Group B では横ばいであった。雄の生殖腺体指数は, 525 日齢 (2013 年 7 月 17 日), 580 日齢 (9 月 10 日) には 463 日齢よりも低下し, 644 日齢 (11 月 13 日) に再び増大した。雌の生殖腺体指数は, 580 日齢までは低下せずに徐々に増大し, 644 日齢, 769 日齢 (2014 年 3 月 18 日) に大きく増大した。464 日齢以降の飼育記録と測定結果は電子付録 (85_18-00012_1.xlsx の「ワークシート Rearing_464~843DPH」と「ワークシート Sampling_525~769DPH」) に詳細を示した。525 日齢には雌の肥満度のみに群間で有意差が

認められたが, 580 日齢には雌雄の体重と肥満度が群間で有意に異なった。644 日齢には雌雄の体長と雌の生殖腺体指数にも群間で有意差が生じた。産卵期中の 769 日齢には, 644 日齢と同様, 雄の生殖腺体指数を除く全項目において群間で有意差が認められた。濱津ら⁴⁾の基準による生殖腺の成熟度は, 雄では, Group A で 100%, Group B で 96% がステージ 2 もしくは 3 (成熟状態) と判断され (Table 1), この割合に群間で有意差は認められなかった (Fisher's exact test, *P*>0.99)。成熟状態であった雄のうちでステージ 3 であった個体の割合には群間で有意差が認められた (Fisher's exact test, *P*<0.001)。一方, 雌では, 成熟状態であった個体の割合が Group A で 100% であったが, Group B で 76% に留まり, 群間で有意に異なった (Fisher's exact test, *P*<0.01)。成熟状態であった雌のうちでステージ 3 であった個体の割合には群間で有意差は認められなかった (Fisher's exact test, *P*=0.77)。2 群を設けて以降 2013 年 12 月に加温するまでの間, 水温は 4.1–17.9°C で変動

し, 7月上旬から11月中旬にかけては10℃以上となった。

繁殖特性 産卵は, 734–843日齢(2014年2月11日–5月31日)に概ね毎日確認された(Figs. 4, 5a)。Group AとGroup Bの産卵期間はほぼ等しく, 総産卵数は, Group Aでは74,032,123粒, Group Bでは39,622,986粒であった。3–4月にはGroup A, Group Bによる総産卵数のそれぞれ90%, 95%が得られ, 産卵盛期となった。産卵期中の生残尾数は, Group Aでは580尾から517尾, Group Bでは603尾から535尾と

Fig. 4 Number of survivors in the hatchery-reared walleye pollock *Gadus chalcogrammus* tanks from 463 to 843 days post-hatching (May 16, 2013–May 31, 2014). From day 481 post-hatching, Group A (solid line) was fed to satiation and Group B (dash line) was fed 25–50% of the satiation amount. At 525, 580, 644, and 769 days post-hatching (July 17, September 10 and November 13, 2013 and March 18, 2014), 52–102 fish were sampled from rearing tanks.

推移した(Fig. 4)。525–769日齢に採集して測定した個体に含まれた雌の割合は, Group Aでは49%, Group Bでは50%であった。この雌の割合と各日の生残尾数, 769日齢に成熟状態であった雌の割合(Group A: 100%, Group B: 76%, Table 1)を代入した式(3)により, 成熟雌尾数の推移は, Group Aでは284尾から253尾, Group Bでは231尾から205尾と計算された。各日の産卵数と成熟雌尾数を代入した式(4)の結果を積算することにより, 雌1尾あたりの総産卵数は, Group Aでは282,539粒, Group Bでは186,066粒と算出された。769日齢に成熟状態であった雌の平均生殖腺除去体重は, Group Aでは431 g, Group Bでは292 gであった。式(5)により雌単位体重あたりの産卵数は, Group Aでは656粒/g, Group Bでは637粒/gと計算され, 群間で大きくは異ならなかった。

卵の卵径において, 由来する群, 期間, および交互作用項に有意な効果が認められた(GLM; 群: $F = 661.93$, $df = 1, 19030$, $P < 0.0001$, 月: $F = 637.64$, $df = 3, 19030$, $P < 0.0001$, 群 × 期間: $F = 253.25$, $df = 3, 19030$, $P < 0.0001$)。2014年2月にはGroup B由来の卵がGroup A由来の卵よりも有意に大きかったが, 産卵盛期の3–4月および5月にはGroup A由来の卵がGroup B由来の卵よりも有意に大きかった(Tukey's multiple comparisons, $P < 0.001$)。卵径の平均値は, Group A由来の卵では2014年2月に1.35 mm, 3月に1.36 mm, 4月に1.36 mm, 5月に1.33 mm, Group B由来の卵では2月に1.36 mm, 3月に1.35 mm, 4月に1.30 mm, 5月に1.30 mmとなった。2014年4月に群間の差は最大となり, 5月の産卵期終了間際には両群ともに小さくなった(Fig. 5b)。Group B由来の卵は

Table 1 Sexual maturities of hatchery-reared walleye pollock *Gadus chalcogrammus* sampled at 769 days post-hatching (March 18, 2014)

Males	Stage ^{*2}	Group A ^{*1}		Group B ^{*1}	
		Number of fish	Somatic weight (g) ^{*3}	Number of fish	Somatic weight (g) ^{*3}
	1: Immature	0		1	166.5
	2: Early maturation	3	245.2 ± 90.6	19	265.7 ± 64.0
	3: From late maturation to ejaculation	23	389.5 ± 95.6	7	300.0 ± 77.5
	4: Spent	0		0	
Females	Stage ^{*2}	Group A ^{*1}		Group B ^{*1}	
		Number of fish	Somatic weight (g) ^{*3}	Number of fish	Somatic weight (g) ^{*3}
	1: Immature	0		8	226.5 ± 65.7
	2: Early maturation	8	390.4 ± 123.1	7	335.5 ± 102.2
	3: From late maturation to spawning	25	443.5 ± 121.3	18	274.7 ± 52.0
	4: Spent	0		0	

^{*1} From day 481 post-hatching (June 3, 2013), Group A was fed to satiation and Group B was fed 25–50% of the satiation amount.

^{*2} Stage was categorized by visual observation of gonads following the manner of Hamatsu *et al.*⁹⁾

^{*3} Somatic weight = (body weight) – (gonad weight); Mean ± standard deviation.

Fig. 5 Egg production (a), mean egg diameter (b) and hatching rate of eggs (c) of hatchery-reared walleye pollock *Gadus chalcogrammus* (2 years old) from 734 to 843 days post-hatching (February 11–May 31, 2014). Group A (filled circle) was fed to satiation and Group B (open circle) was fed 25–50% of the satiation amount.

2014年4月後半には産卵期終了間際に得られた卵と同程度に小さくなったが（平均 1.28 mm）、5月前半に大きくなった後（平均 1.34 mm）、同月下旬に再び小さくなった（平均 1.27 mm）。

卵の孵化率においては、由来する群には有意な効果が見られなかったが、期間と交互作用項には有意な効果が認められた（GLM；群： $\Delta D = 1.76$, $df = 1,167$, $P = 0.185$, 月： $\Delta D = 683.32$, $df = 3,167$, $P < 0.0001$, 群×期間： $\Delta D = 24.41$, $df = 3,167$, $P < 0.0001$ ）。孵化率は、産卵盛期となった2014年3–4月にはGroup A由来の卵では $87.0 \pm 7.8\%$ ($n = 57$)、Group B由来の卵では $87.9 \pm 8.0\%$ ($n = 55$) と安定し、産卵期終了間際に得られた卵では大きく低下した（Fig. 5c）。月別には、2014年5月の孵化率は、Group A由来の卵でGroup B由来の卵に比べて有意に高かった（Tukey's multiple comparison, $P < 0.001$ ）。

考 察

人工生産魚を用いた繁殖特性に関する飼育実験 本研究では、スケトウダラについて、卵から成魚までの屋内飼育を行い、人工生産魚を水槽内で自然産卵させ、受精卵を入手することに成功した。産卵期前から産卵期にかけての給餌量を飽食量の25–50%としたGroup Bの水槽においても産卵が行われた。卵の孵化率は産卵期終了間際を除いて高い値で推移したことから（Fig. 5c）、人工生産魚により産出された卵を適切に管理すれば多くの孵化仔魚が得られることが確かめられた。以上より、成

育履歴が明確であり、かつ成育環境を制御できる人工生産魚を親魚に用いた飼育実験を行い、産卵特性および産出される卵や仔魚の量や質を比較することが可能となった。特に、人工生産魚では年齢や産卵経験が把握可能なことから、天然採集個体を用いた場合には難航しがちな親魚の状態を揃える作業が容易となる。本研究により、本種の母性効果に関係する現象を検討する実験系の基盤は概ね構築されたと言える。

野外調査や市場調査によって得られた情報を検証、あるいは補完する飼育実験には、天然魚に近い状態の人工生産魚を準備する必要がある。しかし、本研究の人工生産魚に見られた現象には、天然魚についての情報とは一致しない点もあった。人工生産魚の親魚を釣獲した北海道太平洋側では、満1歳の秋季には成熟した個体は認められず、50%以上の個体が成熟状態となる年齢は雌雄ともに満3歳に達した後とされている。⁵⁾ 一方、本研究では、満1歳となった直後に排精中の雄が見られ、満2歳となる直前の冬季までには雌雄ともに大部分の個体が成熟した。人工生産魚は天然魚よりも2年早く成熟したことになる。この要因としては、人工生産魚の成長が天然魚よりも速かったことが挙げられる。Honda *et al.*⁷⁾ は北海道太平洋側において天然当歳魚の分布調査を2000年に行い、6月に平均尾叉長 74.1–91.9 mm（平均体長 68.2–84.5 mm、推定孵化日：前年12月下旬–2月下旬）の稚魚を主に5–8℃の水温帯で、8月に平均尾叉長 115.6–125.1 mm（平均体長 106.4–115.1 mm、孵化日の情報無し）の稚魚を4–10℃の水温帯で

採集した。人工生産魚は、2月8日に孵化し、その年の6月17日には体長 85.9 ± 9.9 mm, 8月17日には体長 138.6 ± 9.2 mmに達しており、孵化日は遅めでありながらも同時期のサイズを比較すると天然魚よりも大きかった (Fig. 2)。人工生産魚は、天然魚が経験することのない高水温で飼育されたものの、成長については大きくは阻害されず、十分な量の餌を利用できたと考えられる。他の要因としては、高水温条件に早熟が誘導された可能性がある。高水温で飼育されたカタクチイワシ *Engraulis japonicus* は低水温で飼育された個体よりも若齢で成熟することが示されており,¹⁵⁾ 人工生産魚にも同様の現象が起こったと考えられる。

人工生産魚が産出した卵の卵径 (Fig. 5b) は、我が国沿岸の本種について報告されてきた範囲 (1.24 – 1.70 mm^{13,16)}) には収まったものの、かなり小さい部類であった。また、これらは、人工生産魚が卵であった2012年1–2月に収容されていた孵化槽から採集した同一群の卵 (卵径 1.46 ± 0.04 mm) よりも小さかった。これらのことは、人工生産魚が初回産卵魚であり、天然海域の産卵個体よりも明らかに若齢の満2歳であったことに起因すると考えられる。本種に近縁の *Gadus morhua* では、同一の雌が初回産卵期に産出した卵よりもその翌年の産卵期に産出した卵のほうが大型であったこと、経産魚でも年齢を重ねることにより産出した卵が大型化したことが報告されており,¹⁷⁾ スケトウダラ人工生産魚についても同様の傾向が当てはまったと考えることができる。他の要因としては、人工生産魚は産卵期前に高水温を経験した影響により成育に多くのエネルギーを要したため、同時期を天然海域で過ごした個体に比べて繁殖に多くのエネルギーを割くことができなかった可能性がある。カタクチイワシでは高水温環境におかれた親魚の卵が小型化する傾向が示されており,¹⁸⁾ 本研究の小型卵は類似の現象と考えられる。

人工生産魚と天然魚の繁殖特性に見られた相違点を解消するためには、天然魚の生息環境に近い条件を飼育水槽内で再現する試みが必要である。産卵期前の高水温となる時期に水槽を冷却すること、また、人工生産魚の成長を天然魚の成長から逸脱させないように与える餌の種類や量、栄養強化の方法に改良を施すこと等が今後の課題である。

親魚の状態と繁殖特性 本研究では、初回産卵期の8か月以上前から異なる給餌量で飼育した2群のスケトウダラ人工生産魚について、各群の成長と生殖腺の状態、および各群が産出した卵の量や質に関するデータを収集した。給餌量の相違は、体長や体重における群間の差として現れたが、雌にとっては産卵の前段階である未成魚から成魚への移行にも影響した。満1歳の463日齢に排卵中の雌は認められなかったが、満2歳となっ

た直後の産卵期 (769日齢) には産卵が可能な雌の割合が Group A では100%であったのに対し、Group B では76%であった (Table 1)。一方、雄では両群のほぼ全ての個体が成熟していた。北海道太平洋側に分布する本種の年齢やサイズ、成熟度が調べられた調査では、雄のほうが雌よりも成熟する年齢、サイズが若齢、小型となる傾向が見られた。⁵⁾ 雌が未成魚から成魚に移行するタイミングは雄よりも遅いと推察されるため、この雌雄差が反映された結果として、成熟状態であった個体の割合が Group B の雌で低かった現象を理解することは可能である。また、769日齢に成熟状態であった雄について、放精が可能な個体の割合は Group A のほうが Group B よりも高かったことから、給餌量を制限されると成熟が遅くなる傾向はあるのかもしれない。雄の繁殖能力が産卵期中にどの程度変動したのかは明らかにできないが、雄の繁殖能力は成熟状態であった雌の産卵を制限しなかったという仮定の下、産卵数および卵の卵径や孵化率に給餌量の相違が及ぼした影響について以下に検討する。

総産卵数は Group A では Group B の2倍近くに上ったが、雌単位体重あたりの総産卵数に換算すると群間で大きくは異ならなかった。両群の雌は産卵期中の生殖腺除去体重に比例した量の卵を産出したことになる。成熟期間中に孕卵数が決定される本種のような魚種では、生産された卵の数が産卵数の最大値となる。¹²⁾ 生産された卵には退行吸収が起こりうるが、本種の退行卵は産卵期前にほぼ吸収されることが知られているため、^{10,11)} 成熟期間中における退行卵の割合は実際の産卵数に影響する。*Gadus morhua* では給餌量が少ない親魚の生殖腺には退行卵が多いことが確認されている。¹⁹⁾ 本研究では成熟期間中に生殖腺の観察は行わなかったため、給餌量が異なった Group A と Group B の雌が生産した卵の数や退行卵の割合は不明である。*Gadus morhua* については、初回産卵魚では単位体重あたりの卵生産量は餌環境に左右されなかったという報告もある。²⁰⁾ この特性がスケトウダラにも当てはまるとすれば、両群の雌は体重に比例した多くの量の卵を生産した可能性がある。その後、魚体に蓄積されるエネルギーに見合う量の卵が残され、それ以外の卵は退行吸収された結果、生殖腺除去体重に比例した産卵数となったのかもしれない。産卵量の決定機構については、*Gadus morhua* に比べてスケトウダラでは確認されていないことが多い。今後は、成熟期間中に人工生産魚を様々な栄養状態に仕立てつつ定期的に生殖腺を分析する実験も必要である。

卵の卵径については、親魚の栄養状態が群間の差に影響した可能性がある。産卵盛期となった2014年3–4月に Group A 由来の卵が Group B 由来の卵よりも大型であった理由としては、栄養状態が良好であった Group

A は Group B に比べて卵 1 粒あたりにより多くのエネルギーを投資できたことが考えられる。また、本種では産卵を繰り返すにつれて 1 回産卵あたりの卵サイズが小型化することが指摘されてきた。^{9,10,21)} 本研究では個々の親魚が産出した卵の卵径は明らかにならないが、産卵期終了間際に認められた卵の小型化 (Fig. 5b) は既往の研究^{9,10,21)}を支持できる結果である。例外的な現象であろうが、5 月前半には Group B 由来の卵が一時的に大型化した (Fig. 5b)。これについての解釈は難しいが、特に栄養状態が良好であった雌が 5 月前半に産卵を繰り返した可能性が考えられる。

卵の孵化率については、卵径ほどは群間の差が明確ではなかった。孵化率は、両群由来の卵ともに産卵盛期には高い値で推移し、産卵期終了間際に認められた卵の小型化に伴って低下したことから、孵化には一定以上の卵質が備わっている必要があるのかもしれない。しかし、Group B 由来の卵は 4 月後半に小型化したにもかかわらず孵化率は高かったことから、卵に含まれる栄養等も今後は研究対象としていく必要がある。

本研究は、スケトウダラについて、産出される卵の量や質と親魚の栄養状態との関連性を育成履歴が明らかな個体を親魚に用いた実験によって検討した最初の例である。特に産出された卵のサイズについては、親魚の栄養状態が良好であれば大きくなる可能性が示された。Marteinsdottir and Steinarsson²²⁾ は、この傾向を *Gadus morhua* について報告したとともに、大型の卵から産まれた仔魚は小型の卵から産まれた仔魚よりも生残能力が高いことも示した。Kjesbu *et al.*²³⁾ は、*Gadus morhua* について同一の雌が初回産卵期とその翌年以降の産卵期に産出した卵の重量を比較する実験を行った上で、親魚の年齢による仔魚の生残能力と加入量への影響を予測する議論を行った。スケトウダラの加入量変動機構に関する研究においては、個々の人工生産魚を識別した上で様々な状態で養成し、これらにより産出される卵や仔魚の量や質を比較して、発育初期の生残能力を検討することが今後の課題である。

謝 辞

北海道大学北方生物圏フィールド科学センターの山本潤博士には、スケトウダラを天然海域から活け込む際に支援いただいた。水産研究・教育機構北海道区水産研究所厚岸庁舎の伊藤 明博士、村上直人氏、泉田大介氏、佐々木美穂氏、奥泉美智子氏、鈴木裕子氏、山本朋美氏、出越貴子氏、武田佐奈江氏には、本稿の執筆や飼育作業に協力いただいた。各位に謝意を表する。

文 献

- 1) Trippel EA, Kjesbu OS, Solemdal P. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. In: Chambers RC, Trippel EA (eds). *Early life history and recruitment in fish populations*. Chapman and Hall, London. 1997; 31–62.
- 2) Lambert Y, Yaragina NA, Kraus G, Marteinsdottir G, Wright PJ. Using environmental and biological indices as proxies for egg and larval production of marine fish. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 2003; **33**: 115–159.
- 3) Scott BE, Marteinsdottir G, Begg GA, Wright PJ, Kjesbu OS. Effects of population size/age structure, condition and temporal dynamics of spawning on reproductive output in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Ecol. Model.* 2006; **191**: 383–415.
- 4) 濱津友紀, 八吹圭三, 渡辺一俊. 道東太平洋沿岸におけるスケトウダラ *Theragra chalcogramma* の成熟度と孕卵数. 北海道区水産研究所研究報告 1993; **57**: 43–51.
- 5) Hamatsu T, Yabuki K. Density effects on length at maturity of walleye pollock *Theragra chalcogramma* off the Pacific coast of northern Japan in the 1990s. *Fish. Sci.* 2007; **73**: 87–97.
- 6) 前田辰昭, 高橋豊美, 伊地知 誠, 平川英人, 上野元一. 噴火湾周辺海域におけるスケトウダラの漁場的な研究—II 産卵期. 日本水産学会誌 1976; **42**: 1213–1222.
- 7) Honda S, Oshima T, Nishimura A, Hattori T. Movement of juvenile walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, from a spawning ground to a nursery ground along the Pacific coast of Hokkaido, Japan. *Fish. Oceanogr.* 2004; **13**(Suppl. 1): 84–98.
- 8) 桜井泰憲. 水槽内におけるスケトウダラの繁殖行動. 海洋と生物 1983; **5**: 2–7.
- 9) Sakurai Y. Reproductive characteristics of walleye pollock with special reference to ovarian development, fecundity and spawning behavior. In: University of Alaska (ed) *Proceedings on the International Symposium on the Biology and Management of Walleye Pollock*. University of Alaska, Fairbanks. 1989; 97–115.
- 10) 桜井泰憲. スケトウダラの繁殖特性と戦略. 北海道立水産試験場研究報告 1993; **42**: 51–68.
- 11) 尹 泰憲. 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. 北海道大学水産学部研究彙報 1981; **31**: 22–38.
- 12) 栗田 豊. 産卵親魚個体群の繁殖能力の時空間的変化が加入量に及ぼす影響. 水産海洋研究 2010; **74** (特集号): 4–18.
- 13) 前林 衛, 清野通康. スケトウダラ稚仔魚の飼育について. 水産増殖 1979; **27**: 137–141.
- 14) 中川 亨. スケトウダラ稚仔魚の飼育システムの概要. 海洋と生物 2015; **37**: 145–150.
- 15) Yoneda M, Yamamoto M, Yamada T, Takahashi M, Shima Y. Temperature-induced variation in sexual maturation of Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 2015; **95**: 1271–1276.
- 16) 遊佐多津雄. スケトウダラ *Theragra chalcogramma* (Pallas) “Akaska Pollack” の正常発生に就いて. 北海道区水産研究所研究報告 1954; **10**: 1–15.
- 17) Kjesbu OS, Kryvi H, Sundby S, Solemdal P. Buoyancy variations in eggs of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in relation to chorion thickness and egg size: theory and observations. *J. Fish Biol.* 1992; **41**: 581–599.
- 18) Yoneda M, Kitano H, Tanaka H, Kawamura K, Selvaraj S, Ohshimo S, Matsuyama M, Shimizu A. Temperature and income resource availability-mediated variation in reproductive investment in a multiple-batch-spawning

- Japanese anchovy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2014; **516**: 251–262.
- 19) Kjesbu OS, Klungsøyr J, Kryvi H, Witthames PR, Greer Walker M. Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1991; **48**: 2333–2343.
- 20) Kjesbu OS, Holm JC. Oocyte recruitment in first-time spawning Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to feeding regime. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994; **51**: 1893–1898.
- 21) Hinckley S. Variation of egg size of walleye pollock *Theragra chalcogramma* with a preliminary examination of the effect of egg size on larval size. *Fish. Bull.* 1990; **88**: 471–483.
- 22) Marteinsdottir G, Steinarsson A. Maternal influence on the size and viability of Iceland cod *Gadus morhua* eggs and larvae. *J. Fish Biol.* 1998; **52**: 1241–1258.
- 23) Kjesbu OS, Solemdal P, Bratland P, Fonn M. Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996; **53**: 610–620.