

原著論文

冬季に温排水を導入した屋外水槽における
天然スズキの成熟及び産卵

磯野良介^{*1§}・瀬戸熊卓見^{*2}・渡邊裕介^{*3}・堀田公明^{*2}・吉富耕司^{*2}

Maturation and spawning of wild Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus*
in outdoor tanks using thermal discharge during the winter season

Ryosuke S. Isono^{*1§}, Takumi Setoguma^{*2}, Yusuke Watanabe^{*3},
Komei Hotta^{*2} and Koji Yoshitomi^{*2}

要約: 天然スズキを当歳魚から6年間養成し, 3~6齢魚における成熟及び産卵の状況を明らかにした。試験水槽の容量は5~10m³であり, 水温は3齢魚では自然水温, 4~6齢魚では冬季のみ発電所温排水を用いて12℃を超えるように調節した。3齢魚のGSIは雌雄ともに11月以降増大し, 1月に最大値を示した後, 2月に減少した。雌の血中ビテロジェニン濃度もGSIと同様の増減を示し, 1月には卵母細胞が卵黄形成後期まで発達した。しかし, 3齢魚では産卵が確認されなかった。一方, 4~6齢魚では1~3月にかけて複数回の産卵が確認された。5齢魚では血中性ステロイドホルモンのうち雌の17β-エストラジオール (E₂), 雄のテストステロン (T) 及び11-ケトテストステロン (11-KT) 濃度は, 産卵期とピーク時期がほぼ一致した。17α, 20β-ジヒドロキシ-4-プレグネン-3-オン (DHP) 濃度には個体差がみられ産卵期にピークを示さない雌も存在した。温排水による冬季の加温は, 10m³水槽においてスズキの産卵誘起と仔魚に至る受精卵を得る有効な手段となりうると考えられた。

キーワード: スズキ, 温排水, 成熟, 産卵誘起, 性ステロイドホルモン

Abstract: Wild Japanese sea bass (*Lateolabrax japonicus*) were reared from age 0 to age 6 and investigated their maturation and spawning from age 3 to age 6. The experimental tanks had a capacity of 5 to 10 m³. Water temperature was left to follow the natural seawater temperature for age 3 fish, whereas for age 4 to 6 fish, the thermal discharge from an adjacent power plant was poured in the tanks only during the winter season to keep water temperatures above 12°C. In age 3 fish, the gonadosomatic index (GSI) increased from November in both sexes, reached its peak in January, and then decreased in February. The plasma vitellogenin concentration in females showed a similar seasonal fluctuation pattern to GSI, and oocytes in January developed to the late yolk formation stage. However, no spawning was observed in age 3 fish. On the other hand, multiple spawning events were confirmed between January and March in fish aged 4 to 6. In age 5 fish, the plasma concentrations of 17β-estradiol (E₂) in females, and testosterone (T) and 11-ketotestosterone (11-KT) in males, fluctuated in synchrony with the spawning period. In contrast, individual variations were observed in plasma 17α,20β-dihydroxy-4-pregnen-3-one (DHP) concentrations, with some females not showing peak levels during the spawning period. These results would confirm that seawater warming due to the thermal discharge is an effective method for inducing spawning of Japanese sea bass during the winter season and for securing fertilized eggs capable of developing into larvae in a 10 m³ tank.

Key words: sea bass, *Lateolabrax japonicus*, thermal discharge, maturation, inducing spawning, vitellogenin, sex steroid hormones

(2025年9月18日受付, 2025年12月26日受理)

*1 公益財団法人海洋生物環境研究所 中央研究所 (〒299-5105 千葉県夷隅郡御宿町岩和田300番地)

§ E-mail: isono@kaiseiken.or.jp

*2 元公益財団法人海洋生物環境研究所職員

*3 公益財団法人海洋生物環境研究所 中央研究所 柏崎支所 (〒945-0017 新潟県柏崎市荒浜四丁目7番17号)

まえがき

スズキは栽培漁業の重要対象種として、1970年代から2000年前半にかけて種苗生産技術の開発が進められた（伏見，1974；渥美ら，1994；牧野，2002）。当初，マダイなどの方法を参考に（平野，1974），水槽内での産卵による良質な受精卵の確保が試みられた。しかし，この方法では良質卵を安定的に十分量確保することが困難であり，さらに産卵期が天然より遅れることが計画的な種苗生産の課題になった。そこで，天然魚へのホルモン注射及び人工受精による採卵が繰り返し試みられたが，十分な成果は得られず改めて産卵技術の確立が求められている（牧野ら，1999a）。これまでの研究では，スズキの産卵には小さくとも30m³程度のコンクリート製水槽が使用されてきた。さらに，産卵期が冬季に当たるため水温の維持にボイラーなどの加温設備が必要となり，飼育設備は大掛かりで経費もかさむ傾向にあった。そこで，本研究では，より小型の10m³規模のFRP製水槽を使用し，温排水を活用した加温飼育によってスズキの産卵制御の可能性を検討した。牧野ら（1999a）によると，スズキは人工的な飼育環境に適應しにくく，正常な産卵行動を行わない可能性があるとされる。一方，当研究所では，これまでに10種以上の海水魚において産卵の実績がある。そこで，本研究ではこれらの実績を参考にしつつ，供試魚を人工的環境に適應しやすい幼魚の段階から飼育し，冬季の温排水を利用した加温条件下で成熟及び産卵が年齢とともにどのように進行するかを調査した。

材料と方法

供試魚及び飼育水槽 供試魚は2001年8月から10月の期間，新潟県柏崎市の鵜川河口で釣獲した当歳魚である。スズキの産卵期について新潟県での報告は見当たらないが，水温及び緯度が近い若狭湾や松島湾では，産卵期は12月中旬から1月中旬とされている（畑中・関野，1962；林，1971；Hayashi，1972）。このことから，本研究では柏崎産スズキの産卵時期を12月と仮定し，供試魚の年齢を2001年12月時点で1齢とした。採集した106個体の全長は181±20mm（平均値±標準偏差，以後同様），体長は148±17mm，体重は51.5±18.7gであった。これらは試験に供するまで，海洋生物

環境研究所中央研究所柏崎支所において，10m³容の水槽で自然海水をかけ流して飼育した。

飼育及び試験に用いた水槽（容量5～10m³）は，すべて上部が閉鎖されたFRP製の円筒形水槽であった。各水槽の直径及び有効水深は，5m³水槽では2.3mと1.2m，6m³水槽では2.5mと1.2m，10m³水槽では2.9mと1.5mであった。各水槽の天端付近には約70cm四方の蓋を，天井中央には採光用として直径約30cmの窓を設置した。蓋は飼育及び試験期間中，毎日9時開放し17時に閉鎖した。各水槽には2系統の排水経路を設けた。卵を回収しない場合は，底面中央の排水口から排水した。卵を回収する際は，底面の排水経路に設置した弁を閉じ，有効水位の位置に設置した排水口から排水し，越流した水（オーバーフロー水）を集卵水槽（容量250L，内部に目合600μmの網を設置）へ導いた。なお，卵回収時における底面排水の弁操作は，15時に閉鎖，翌日9時に再び開放とした。餌料はモイスト・ペレットを次のように調製した。細切した冷凍アミ類，冷凍サバ，冷凍スルメイカ及び配合飼料（ノーサン印ひらめ育成用，日本農産社）を重量比1：1：1：3で攪拌機（OMX-15，OHMICH社）を用いて混合し，その後ミートチョッパー（OMC-22SB，OHMICH社）で直径約5mmの円筒状に造粒した。得られた造粒物は手作業により長さ約3cmに再成形しペレットとした。このペレットを1日に1回，午後4時頃に体重の2%量を給餌した。

2003年12月時点で，全長約40cmの飼育個体（n=78）すべてに対し，麻酔（200ppm，2-フェノキシエタノール）を施した上で，以下の方法により雌雄判別を行った。総排出口前方の腹部を指先で軽く圧迫し，精液の排出を確認できた個体を雄と判定し，排出が確認できなかった個体は仮に雌と判定した。雌雄判別後，個体識別のため電子タグ（IMA1000，ELAMS社）を背鰭前方の皮下に埋め込んだ。以降の産卵試験及び成熟試験では，この個体識別情報を用いて，性比が等しくなるよう供試魚を選定した。さらに，産卵試験の供試個体数は，岩波ら（1991）を参考に水槽容量1m³当たり5kg以下となるよう設定した。3年間の産卵試験において，2003年度は雌雄判別直後の10個体を供試した。2004年度は前年の10個体に新たに10個体を追加し，計20個体を用いた。2005年度も同じ20個体を使用した。2006年度はその20個体から11個体を選抜して供試した（第1表）。一方，成熟度

第1表 試験に用いた水槽の大きさ、スズキの個体数及び雌雄別の体長と体重

年度	年齢 (齢)	試験区	水槽容量 (m ³)	収容数 (個体)	体長 (mm)		体重 (g)		魚体測定日
					雌	雄	雌	雄	
2003	3	03	5	10	384±22	383±18	958±172	952±145	2003/12/16
2004	4	04	6	20	446±30	418±24	1655±351	1164±279	2005/3/17
2005	5	05-1 ^{*1}	10	10	478±27	434±23	1809±433	1191±238	2006/3/27
		05-2	10	10	497±48	451±37	2036±418	1417±495	2006/3/27
2006	6	06-1	10	5 ^{*2}	534, 582	502±30	2504, 3423	1836±268	2006/12/5
		06-2	10	6	549±33	484±15	2938±562	1836±268	2006/12/5

*1：成熟試験2において採血を実施，*2：雌2，雄3個体でその他は全て雌雄同数
数値は標準偏差±標準偏差

試験1には、2003年度は雌雄判別前にランダムに選抜した23個体と、判別後に雌雄同数となるよう選定した32個体の計55個体を供試した。成熟度試験2には、2005年度の産卵試験で2つの試験区に分けた個体群のうち、一方の試験区（05-1）に属する10個体を供試した。

試験海水及び水温調節 試験に使用した自然海水は柏崎支所に隣接する東京電力柏崎刈羽原子力発電所の港内から取水した。一方、自然海水より水温が7℃程度高い温排水は、発電所の1号機または2号機からの温排水が集約される発電所構内の放水庭から取水した。いずれの海水も、それぞれ独立した濾過装置を用いて砂濾過した後、0.5回転/hの流量でかけ流し方式で水槽へ供給した。2003年度の試験では、自然水温下における成熟及び産卵の状況を確認することを目的とし、自然海水のみを使用した。一方、2004年度以降の試験では、飼育水槽への注水直前の配管において、自然海水及び温排水の流量比を各配管に設置された手動弁の開度調節により、混合海水温度が12℃を下回らないように制御した。自然海水、温排水及び試験水槽の水温は測温抵抗体（R900-32，チノー社）を用いて10分毎に計測した。得られたデータは記録計（DAQステーション，横河電機社）に収録し、測定値は随時、記録計のモニターで確認した。

産卵試験1（産卵数及び卵質） 本試験では産卵の有無、産卵数及び卵質について調査を実施した。2003年度から2006年度において、各年度の12月から翌年3月の期間に合計4回の試験を行った。各年度に用いた試験水槽の容量、供試魚の大きさを第1表に示した。各年度の試験開始時の12月において、試験に用いる全ての雄で精液が排出されることを確認した。いずれの年度においても日長は自然日長とし、給餌はモイスト・ペレットを1

日1回行った。試験期間中、試験水槽からのオーバーフロー水を受ける集卵水槽にて卵を回収した。卵の有無及び産卵時間帯を確認するため、原則毎日15時から17時に、観察時間を延長できる日は21時までの時間帯において、30分間隔で集卵水槽の観察を行った。産卵が確認された翌朝9時には、集卵水槽内の全ての卵を、集卵水槽と同じ水温に調節した砂濾過海水（試験海水）20Lを入れた30L容のプラスチック容器に回収した。回収後、卵を軽く攪拌して均一にし、この中から50mLをビーカーへ採水し、その中の卵について浮上卵数及び沈下卵数を計数した。また、これを基に産卵数を算出した。次に、浮上卵から任意に100粒を採取し、卵発生の有無を確認して発生率を算出した。さらに、別の浮上卵100粒を、試験海水800mLを入れた1Lビーカーに収容し、試験海水をかけ流した水槽内に設置して孵化を待ち、正常孵化個体数、異常孵化個体数及び白濁卵（死卵）数を計数した。それぞれの率の算出式を以下に示す。

$$\text{浮上卵率 (\%)} = \text{浮上卵数} / \text{産卵数} \times 100$$

$$\text{発生率 (\%)} = \text{発生卵数} / \text{浮上卵数} \times 100$$

$$\text{正常孵化率 (\%)} =$$

$$\text{正常孵化個体数} / \text{浮上卵数} \times 100$$

浮上卵30粒については、卵径及び油球径を万能投影機（V-12B，Nikon社）で測定した。

産卵試験2（産卵行動） 2006年2月6日から3月31日の期間、産卵試験中の水槽（試験区05-1）に水中カメラ（シーカー mini，広和社）を設置し、スズキの産卵行動を観察した。映像の集録時間は15時から日没までとし、休日以外の毎日行った。

成熟度試験1（GSI測定） 2003年9月から2004年3月の期間、3齢魚について毎月1回の頻度で10m³容水槽より7または8個体を採取した。性別は9月のみ雌3及び雄4個体であり、その他の月は雌雄半々

であった。各個体は腹部圧迫による精液の確認後、全長、体長、体重及び生殖腺重量を測定した。生殖腺体指数 (GSI) は次式で算出した。

$$\text{生殖腺体指数 (\%)} = \text{生殖腺重量} / \text{体重} \times 100$$

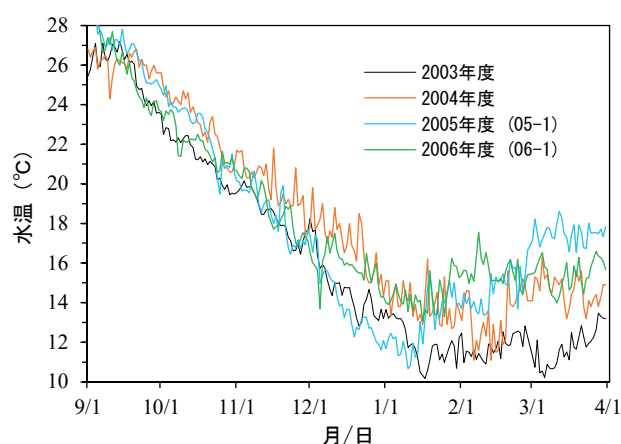
採取した生殖腺はブアン氏液で一昼夜固定後に70%エタノールで保存し、後日パラフィン包埋して切片を作成し、ヘマトキシリン・エオシン染色を施して生殖腺の発達段階を観察した。

成熟度試験2 (血中のビテロジェニン及び性ステロイドホルモン測定) 本試験は3及び5齢魚を対象に実施した。3齢魚については、前述の成熟度試験1に供した個体を用い、体サイズ測定直後に尾静脈からヘパリン未処理の注射器で採血を行った。採取した血液は4°Cで一晩静置した後、10,000rpmで5分間遠心分離し、分離された血清を測定までマイナス80°Cで測定まで保存した。卵黄タンパク質の前駆体であるビテロジェニンの濃度は、酵素免疫測定法 (ELISA) により測定した (Ohkubo *et al.*, 2003)。ビテロジェニンの検出下限値は60ng/mLであった。

5齢魚については、2005年7月から2006年6月の間、ほぼ月1回の頻度で、電子タグにより個体 (雌: F1~F5, 雄: M1~M5) を識別し採血を行った。また、2005年12月から2006年3月の期間には、同じ個体を用いて産卵試験1も併せて実施した。採血は、麻酔を施した上で水槽から取り上げ、腹部を圧迫して精液の有無を確認した後、尾静脈よりヘパリン未処理の注射器を用いて行った。採血後は速やかに元の水槽へ戻し、全ての採血は午後1時から2時の間に行った。採取した血液は4°Cで一晩静置した後、遠心分離を行い、分離した血清を測定までマイナス80°Cで測定時まで保存した。測定対象とした性ステロイドホルモンは、雌では卵巣の成熟促進に関与する 17β -エストラジオール (E_2) 及び卵成熟に関与する $17\alpha, 20\beta$ -ジヒドロキシ-4-プレグネン-3-オン (DHP)、雄では精巣の成熟促進に関与するテストステロン (T) 及び11-ケトテストステロン (11-KT) とした。性ステロイドホルモンの濃度測定は、時間分解免疫蛍光測定法 (TR-FIA) により行った (Yamada *et al.*, 1997, 2002)。なお、いずれの性ステロイドホルモンにおいても検出下限値は0.03ng/mLであった。

結果

産卵試験1 (産卵数及び卵質) 各年度における飼育水温及び試験水温の推移を第1図に示す。各年度の1月から3月における試験水温の範囲及び平均は、2003年度が10.2~13.7°C及び11.8°C, 2004年度が11.1~16.3°C及び14.0°C, 2005年度が10.7~15.6°C及び15.0°C (試験区05-1及び05-2ともに同値), 2006年度が13.1~17.5°C及び15.3°C (試験区06-1及び06-2ともに同値) であった。なお、水温調節を行った2004年度以降は、いずれの年度においても試験期間の平均水温は14°C以上であった。



第1図 各試験年度におけるスズキ飼育水槽の水温の推移

産卵が確認された年度の産卵日時、産卵数及び産出卵の性状を第2表に示す。なお、2003年度 (3齢魚) では12月16日から翌年1月31日までの期間に産卵は確認されなかった。

2004年度 (4齢魚) では1月1日から3月31日までの期間に産卵が観察され、1月31日に初産卵が確認された。その後3月31日までに計9回の産卵が確認されたが、産出卵は産卵翌日9時の確認時点では全て未発生卵であった。1回当たりの産卵数は800~76,000粒であった。

2005年度 (5齢魚) では1月1日から3月31日の期間中に、試験区05-1では1月28日、05-2では1月25日に初産卵が確認され、それぞれ3月22日までに12回 (05-1)、14回 (05-2) の産卵があった。発生卵が得られたのは05-1で4回、05-2で3回であり、浮上卵の発生率はそれぞれ50.0~100% (05-1)、12.0~91.0% (05-2) であった。1回当たりの産卵数は05-1で2,400~322,000粒、05-2で4,400~339,600粒であった。

磯野ら：スズキの成熟と産卵

第2表 スズキの産卵が確認された年度の産卵日時、産卵数及び産出卵の性状

試験区 (年齢)	産卵日	産卵時刻*1	産卵 水温 (℃)	参考 水温*2 (℃)	産卵数 (粒)	浮上 卵率 (%)	浮上卵				複数油球卵 の割合*4 (%)			
							発生率 (%)	正常 孵化率 (%)	卵径 (mm)			油球径*3 (mm)		
									平均	標準偏差		平均	標準偏差	
04 (4齢)	2005/ 1/31	16:30	13.6		38,000	11.6	0							
	2/3	17:00以降		(14.6)	4,800	0	0							
	2/4	17:00以降		(14.5)	2,800	0	0							
	2/22	17:00以降		(13.7)	76,000	5.3	0							
	2/23	17:00以降		(13.9)	57,600	16.0	0							
	2/24	18:30以降		(14.3)	17,600	9.1	0		1.279	0.028	0.384	0.011	43.3	
	2/26	17:00以降		(14.6)	16,000	7.5	0							
	3/7	21:00以降		(15.3)	2,800	0	0							
3/30	17:00以降		(15.1)	800	0	0								
3/31	17:00以降		(15.1)	3,600	0	0								
05-1 (5齢)	2006/ 1/28	17:00	14.0		275,600	16.4	50.0	24.5	1.330	0.018	0.371	0.007	20.0	
	1/30	18:00	14.0		2,400	0	0							
	1/31	16:30	13.6		197,200	0	0							
	2/2	16:00	14.9		6,000	0	0							
	2/13	16:30	15.7		322,000	51.6	100	50.0	1.328	0.012	0.368	0.005	26.7	
	2/15	17:00以降		(16.1)	87,200	0	0							
	2/17	16:30	16.0		86,400	5.6	0							
	2/18	16:00	15.5		7,200	0	0							
	2/22	16:00	15.4		221,200	59.9	98.0	62.4	1.324	0.015	0.381	0.004	30.0	
	2/25	17:00以降		(16.1)	115,600	17.6	0							
	3/7	16:30	18.1		205,200	93.4	92.0	88.1	1.311	0.012	0.392	0.007	13.3	
3/21	17:00以降		(17.4)	182,800	0	0								
3/22	17:00以降		(16.8)	7,200	0	0								
05-2 (5齢)	2006/ 1/25	17:00	14.7		5,600	14.3	0							
	1/27	18:00以降		(15.4)	37,200	2.2	0							
	1/30	16:00	14.0		5,600	0	0							
	2/1	17:00以降		(13.8)	18,400	0	0							
	2/2	17:30以降		(15.1)	29,200	0	0							
	2/3	17:00以降		(13.6)	15,200	0	0							
	2/5	17:00以降		(13.8)	12,400	0	0							
	2/10	17:30以降		(13.8)	143,600	0	0							
	2/15	16:00	16.0		4,400	0	0							
	2/16	18:00	15.4		339,600	13.4	49.0	20.5	1.307	0.019	0.390	0.005	0	
	2/17	18:00以降		(15.8)	32,400	0	0							
	2/18	18:00以降		(15.8)	219,200	28.3	12.0							
	3/3	18:00以降		(17.8)	186,400	49.4	91.0	31.1	1.341	0.026	0.362	0.007	73.3	
3/8	17:00以降		(18.4)	139,200	0	0								
3/19	17:00以降		(16.6)	87,200	6.9	0								
06-1 (6齢)	2007/ 2/12	17:00以降		(15.5)	24,000	0	0							
	2/13	20:00以降		(16.4)	153,600	0	0							
	2/14	21:00以降		(15.6)	46,000	0	0							
	2/16	17:00以降		(16.0)	44,800	0	0							
	2/18	17:00以降		(14.9)	8,000	0	0							
3/6	16:30	15.5		47,200	0	0								
06-2 (6齢)	2006/ 12/25	20:00以降		(15.5)	195,600	0	0							
	2007/ 2/5	21:00以降		(15.4)	800,400	34.7	0							
	2/19	18:00*5	15.5		166,800	4.3	0							
	2/21	19:00以降		(16.1)	56,000	0	0							
	2/22	19:00以降		(15.6)	22,400	0	0							
	2/23	19:00以降		(14.8)	10,000	0	0							
	3/1	17:00以降		(15.4)	30,000	0	0							
	3/2	17:00以降		(15.8)	5,600	0	0							
	3/10	17:00以降		(14.6)	368,000	0	0							
	3/22	17:00以降		(14.5)	16,800	0	0							
3/23	17:00以降		(15.8)	30,400	0	0								
3/26	17:00	16.3		38,400	0	0								

*1: 原則として15:00から17:00まで30分毎に産卵の有無を確認, *2: 最後に産卵の有無を確認した時刻における試験水温

*3: 複数油球卵を除外して算出, *4: 浮上卵に占める2個以上の油球を有する卵(複数油球卵)の割合

*5: 18:30時点では浮上卵率は77.0%, 発生率は100%

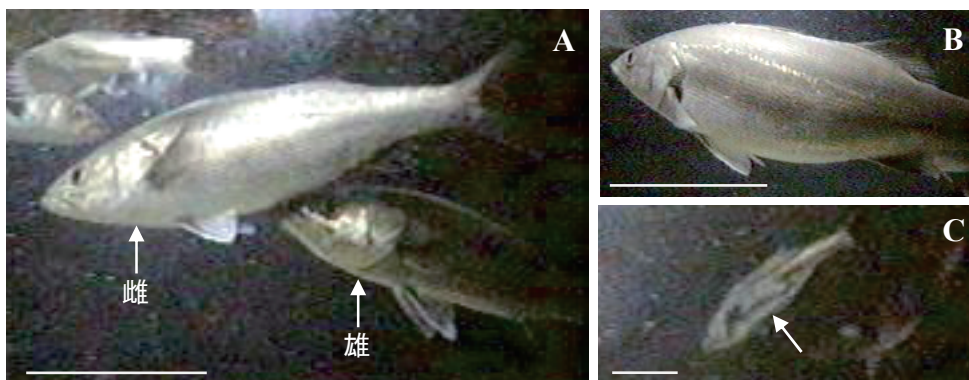
2006年度（6齢魚）では12月5日から3月31日の期間中に、試験区06-1では2月12日、06-2では12月25日に初産卵が確認された。その後3月26日までそれぞれ5回（06-1）、11回（06-2）の産卵が確認されたが、いずれの試験区でも産卵翌日9時の確認時点では発生卵が確認されなかった。なお、2月19日（18:30）に06-2において産卵直後に観察した卵では、浮上卵率は77.0%、発生率は100%であった。しかし、2月20日（9:00）に観察したところ、浮上卵率は4.3%、発生率は0%に低下していた（第2表）。1回当たりの産卵数は06-1で8,000～153,600粒、06-2で5,600～800,400粒であった。

2004年度から2006年度において、産卵が確認された時刻は主に16:00～18:00の時間帯であり、水温は13.6～18.1℃の範囲であった。発生卵の卵径は平均1.31～1.34mm、油球径は平均0.36～0.39mm、2個以上の油球を持つ受精卵の割合は0～73.3%であった（第2表）。

産卵試験2（産卵行動） 2006年2月17日に撮影された映像によると、撮影開始時刻である15時から産卵時刻の16時27分までの間、雄1～3個体が雌1個体を連続して追尾する様子が確認された。追尾中、雄は雌の膨らんだ腹部を見上げながら静かに後を追っていた。産卵時には、雌が緩やかに巡回遊泳しながら水槽中央の上層で先に放卵し、直後に複数の雄が雌の間隙で放精した。放卵直後の雌では、腹部が大きくへこんでいる様子が確認された（第2図）。これらの映像は、当研究所ウェブサイト（デジタル・アクアリウム、魚類の繁殖生態、<https://www.kaiseiken.or.jp/aquarium/aquarium06.html>）に掲載した。

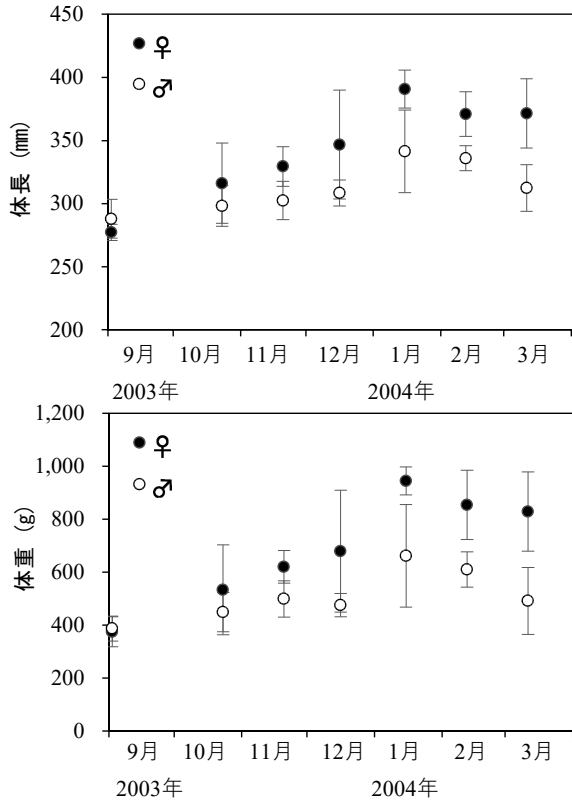
成熟度試験1（生殖腺測定） 2003年9月から2004年3月にかけて生殖腺を採取した個体について、体長及び体重の推移を第3図に示した。採取期間における平均体長は雌では277～391mm、雄では288～342mmであり、平均体重は雌では374～945g、雄では386～661gであった。雌のGSIは10月から徐々に増加し、12月に急増、1月に最大値（10.8%）に達した後、2月には減少したが、翌月には増加する個体も見られた（第4図）。3月には10%を超える雌も確認されたが、この個体の生殖腺は退行状態であった。雄のGSIも10月から増加を始め、11月に急増し1月に最大値（9.5%）を示した後、2月以降は減少した。

生殖腺の発達段階を林（1971）及びHayashi（1972）に準じて区分し、それぞれの段階に区分された個体の出現率を第5図に示した。雌の生殖腺組織において、9月は全ての個体の卵母細胞が周辺仁期の状態にあり、10月には卵黄胞期へと移行した。11月以降は卵黄形成が進行し、1月には卵黄形成後期に達した。しかし、2月以降は全個体の卵母細胞に退行像が確認された。一方、雄の生殖腺組織では、9月に精原細胞の増殖が観察され、成熟の初期段階にあった。10月から12月にかけては精子形成が進行し、1、2月には全個体の精巣で輸精管内に排精が認められた。3月には精巣に退行像が確認された。また、総排泄口からの精液の漏出は、11月から2月までは全ての雄で確認されたが、3月は4個体中1個体のみ認められ、それ以外の時期にはいずれの雄からも確認されなかった。

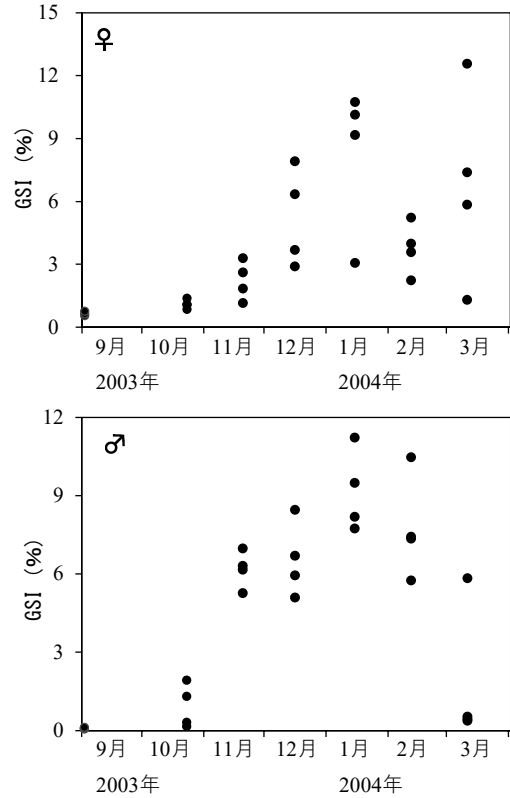


第2図 スズキ雄の追尾行動と放卵前後の雌の様子
A：雄が雌の下腹部を眺めるように追尾する様子，B：放卵前の腹部の膨らんだ雌の様子，
C：放卵直後の雌の様子（矢印の先、腹部が大きくへこんでいる），
各図のスケールバーは20cmを示す。

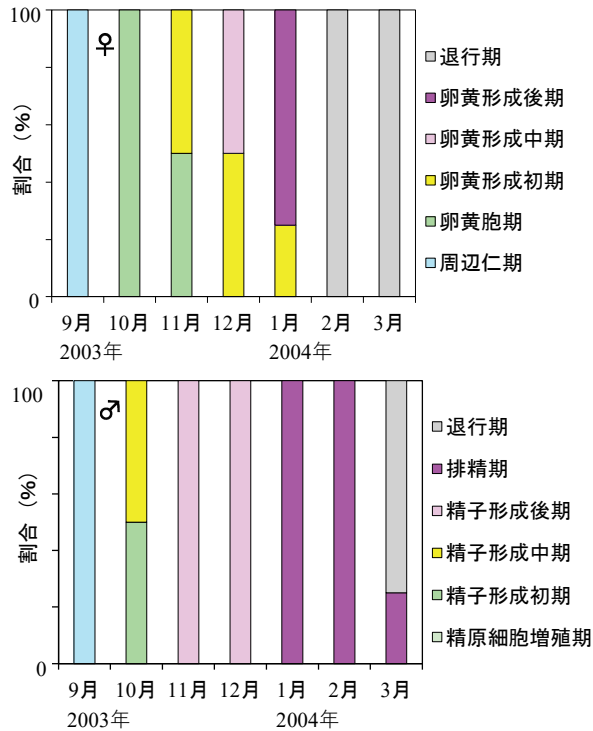
磯野ら：スズキの成熟と産卵



第3図 スズキ3齢魚における体長及び体重の月変化 (2003年9月～2004年3月)
上図：体長，下図：体重 (値は平均値±標準偏差で示す)。

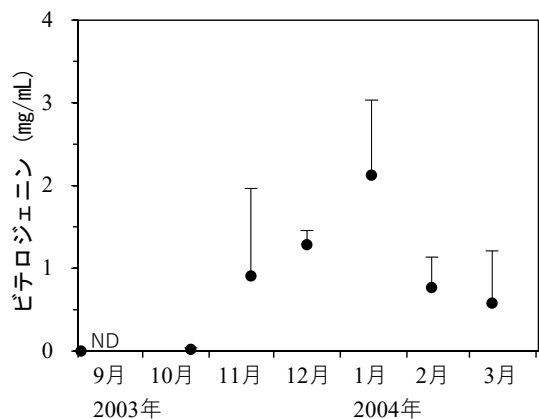


第4図 スズキ3齢魚における生殖腺体指数 (GSI) の月変化 (2003年9月～2004年3月)
上図：雌，下図：雄。



第5図 スズキ3齢魚における生殖腺の発達段階の割合と月変化 (2003年9月～2004年3月)
上図：雌，下図：雄。

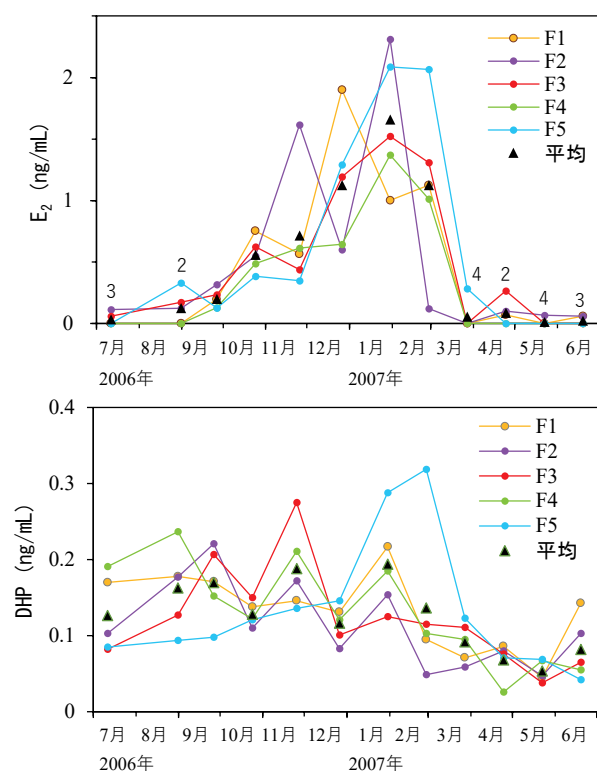
成熟度試験2（血中のビテロジェニン及び性ステロイドホルモン測定） 3齢魚の雌におけるビテロジェニンの平均濃度は、9月に検出下限値未満であったが、10月下旬には0.02mg/mLと低濃度ながら検出された(第6図)。濃度は11月には0.91mg/



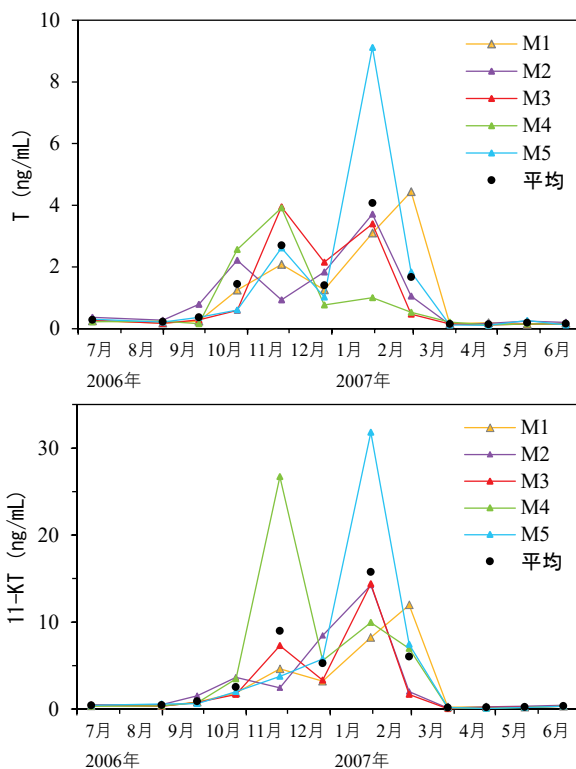
第6図 スズキ3齢魚の雌における血中ビテロジェニン濃度の月変化（2003年9月～2004年3月） 値は平均値±標準偏差（標準偏差は正の値のみ）、NDは検出下限値（60ng/mL）未満を示す。

mLへと急激に増加し、1月には最高値の2.13mg/mLに達した。その後は減少に転じ、2月以降は0.77mg/mL以下の低濃度となった。

5齢魚の性ステロイドホルモンについて、各雌（F1～F5）のE₂濃度は7、8月に低値（0.03未満～0.33ng/mL）を示していたが、9月から増加し始めた（第7図）。ピーク濃度はF1では12月（1.90ng/L）、その他の雌では1月（1.37～2.31ng/mL）に確認された。いずれの雌でも3月以降はE₂濃度が急激に減少し、以後はほぼ検出下限値未満で推移した。各雌のDHP濃度の増減には個体差がみられた（第7図）。F1では7月の0.17ng/mLから12月の0.13ng/mLにかけて漸減し、1月にピーク（0.22ng/mL）を示した後、5月の0.05ng/mLまで再び漸減し、6月に0.14ng/mLへと再増加した。F2及びF4では0.03～0.20ng/mLの範囲で濃度の増減が繰り返された。F3では7月の0.08ng/mLから9月の0.21ng/mLへと増加し、11月にピーク（0.28ng/mL）を示した後、5月には0.04ng/mLまで漸減した。F5では7月の0.09ng/mLから12月の0.15ng/mLへ漸増



第7図 スズキ5齢魚の雌における血中E₂（上図）及びDHP（下図）濃度の月変化（2006年7月～2007年6月） 凡例のF1からF5は電子タグで識別した雌の個体番号、図中の数字は5個体のうち検出下限値（0.03ng/mL）未満であった個体数を示す。



第8図 スズキ5齢魚の雄における血中T（上図）及び11-KT（下図）濃度の月変化（2006年7月～2007年6月） 凡例のM1からM5は電子タグで識別した雄の個体番号を示す。

し、2、3月にピーク（それぞれ0.29, 0.32ng/mL）を示した後に急減し、4月以降は低値（0.07ng/mL）で推移した。

各雄（M1～M5）のT濃度は7、8月に低値（0.17～0.37ng/mL）であったが、9月から増加を始め10、11月に第1のピーク（2.08～3.95ng/mL）、1、2月に第2のピーク（1.01～9.12ng/mL）を示した（第8図）。その後は減少し、4月以降は0.11～0.27ng/mLで推移した。各雄の11-KTは7、8月に低値（0.32～0.58ng/mL）であったが、9月から増加を開始し、10、11月に第1のピーク（3.65～26.72ng/mL）、1、2月に第2のピーク（9.96～31.81ng/mL）を示した後に減少に転じ、4月以降は0.08～0.43ng/mLで推移した（第8図）。なお、M5では1月のみピーク（31.81ng/mL）が確認された。採血時に全ての雄で精液が確認されたのは11月から2月の期間であり、それ以外の月ではいずれの雄からも精液が確認されなかった。

考 察

収容密度と産卵数 これまでの研究では、スズキの産卵は主に30m³容以上の水槽で確認されており（第3表）、産卵には比較的大型の水槽が使われてきた。しかし、本研究では6及び10m³容水槽においても産卵が確認された。産卵行動は収容密度の影響を受けることが知られているものの、本研究における単位体積当たりの収容重量は既往知見と大差が無かった。総産卵数及び雌の供試数から試験期間における個体当たり産卵数を推定すると、本研究における5齡魚以上の雌では16～58万粒/個体であった。既往研究において供試魚の半数を雌と仮定して同様の推定を行うと、個体当たりの産卵数は4～221万粒/個体である（第3表）。これらの結果から、10m³容規模の水槽においても、大型水槽と同程度の個体当たり産卵数が得られると推察された。

第3表 スズキ自然産卵に関する既存情報との比較

調査機関	試験区, 試験年度	産卵期間	産卵水温 (°C)	産卵 回数	総産卵数 (万粒)	水槽 (m ³)	収容数 (個体)	平均 体重 (kg)	収容密度 (kg/m ³)
海生研中央研究所	04	1/31～3/31	13.6	10	22	6	20	1.41	4.7
柏崎支所	05-1	1/28～3/22	13.6～18.1	13	172	10	10	1.50	1.5
	05-2	1/25～3/19	14.0～16.0	15	128	10	10	1.73	1.7
	06-1	2/12～3/6	15.5	6	32	10	5	2.46	1.2
	06-2	12/25～3/26	15.5, 16.3	12	174	10	6	2.39	1.4
広島県水産試験場	1972	12/4～1/3	10.8～14.5	8	139.6	75	30	1.21	0.5
静岡県栽培漁業センター	1986～1991	12/21～3/22	13～17	5～37	51～2323	60	21～57	2.5 ^{*2}	0.9～2.4
千葉県栽培漁業センター	1989	12/28～3/6	12.0～16.6	28	1148.6	55	124	2.3	5.2
茨城県栽培漁業センター	1996	12/12～1/26	14～16.5 ^{*1}	13	424.7	30	24	3.86	3.1
日本栽培漁業協会 南伊豆事業場	1997	12/20～3/9	13～16	16	554.3	100	41 ^{*3}	1.69	0.7

調査機関	年齢 (齡)	産卵数 ^{*4} (万粒/個体)	浮上卵率 (%)		浮上卵の孵化率 (%)		浮上卵の 平均卵径 (mm)	文献
			平均	範囲	平均	範囲		
海生研中央研究所	4	2.2	4.9	0～16.0	- ^{*5}	-	1.28	本研究
柏崎支所	5	34.3	18.8	0～93.4	56.3	24.5～88.1	1.31～1.33	
	5	25.5	7.6	0～49.4	25.8	20.5, 31.1	1.31, 1.34	
	6	16.2	0	0～0	-	-	-	
	6	58.0	3.2	0～34.7	-	-	-	
広島県水産試験場	4	9.3	-	-	18.3	9.1～35.2	1.32～1.40	伏見 (1974)
静岡県栽培漁業センター	4～13	4～221	-	47.1～91.6	-	29.5～87.3	1.36, 1.37	渥美ら (1994)
千葉県栽培漁業センター	-	18.5	24.8	0～49.0	61.0	0～90.0	1.33	岩波ら (1991)
茨城県栽培漁業センター	-	35.4	39.3	0～85.2	-	-	1.30～1.34	日本栽培漁業協会 (1998)
日本栽培漁業協会 南伊豆事業場	-	27.0	69.9	31.3～94.4	55.2	3.3～100	-	日本栽培漁業協会 (1998)

*1: 14～16.5°Cの範囲で温度調節, *2: 1990年度の供試個体の平均体重

*3: 27個体にゴナトロピン接種, その他の接種しなかった個体は前年度に自然産卵

*4: 本研究以外は雌の個体数が不明のため, 半数が雌と仮定して算出

*5: 測定値無し

本研究において仔魚に至る受精卵が得られた飼育条件は、10m³容水槽に5歳魚の雌雄を各5個体収容した場合であり、4歳魚または6歳魚の条件では得られなかった。牧野ら（1999b）は、ホルモン投与を行った大型雌（2.25～7.20kg）を用いた研究において、人工受精ではあるが、高い受精率が得られる許容時間は排卵後24時間以内であり、この時間を超えて採取された卵では受精率が低下すると報告している。このことから、本研究で受精率及び孵化率が低かった産出卵には、過熟卵が含まれていた可能性も考えられる。一方で、排卵後に速やかな産卵が行われなかった要因については不明である。伏見（1974）は、産卵時刻前に雌雄と思われる特定個体が数時間にわたり追尾行動を示すことを観察しており、このような行動学的要因が産卵過程に影響を及ぼした可能性が示唆される。これらの行動学的知見から推察すると、4歳魚では6m³容水槽は正常な産卵行動を行うには狭かった可能性があり、また6歳魚では産卵予定の雌数に対して追尾行動する競合雄の数が不足していた可能性や成長に伴う魚体の大型化なども考えられる。産卵行動の適正化には、水槽容積、供試個体の大きさ、収容個体数、雌雄比等の条件について再検討を行う必要があると考えられるが、本研究で得られた成果は、今後の検討において有用な情報を提供するものと判断される。

配偶子の質 本研究及び既往研究において、産出卵の浮上卵率及び浮上卵の孵化率には大きなばらつきが認められた（第3表）。平均値を比較すると、浮上卵の孵化率は両者でほぼ同程度であったが、浮上卵率については本研究の値が他機関の報告を下回っていた。この差異の要因として、本研究では浮上卵が得られなかった産卵回数が多く、それにより浮上卵率の平均値が低下したものと考えられる。なお、多くの海産魚は浮性卵を産出し、そのうち受精卵は浮上する一方で、未受精卵や異常発生卵の多くは孵化前に沈下することが知られている（清野，1974）。スズキも浮性卵を産出する魚類であるが、本研究では沈下卵が多数確認され、卵または精子の質に問題があった可能性が示唆される。この問題に関して、性ステロイドホルモンの観点から次のように検討した。

配偶子形成に関連する性ステロイドホルモンについて、供試魚の血中濃度の変動を観察すると、5歳魚の雌ではE₂の平均濃度は1月にピークを示し、その濃度は1.66ng/mLであった。DHP濃度は

個体差が大きかったものの、1、2月に5個体中2個体でピーク（0.22, 0.32ng/mL）が観察された。一方、5歳魚の雄ではT及び11-KTの平均濃度が雌と同様に1月にピークを示し、その濃度はTでは4.07ng/mL、11-KTでは15.73ng/mLであった。Kang *et al.*（2021）の研究では、産卵期のスズキにおいて、雌のE₂及び雄のT濃度は1月頃にピークを示し、E₂は1.03～1.07ng/mL、Tは0.62ng/mLと報告されている。ヨーロッパスズキ*Dicentrarchus labrax*の場合、スズキと類似した産卵生態を示し（Secor・田中，2002）、E₂及び11-KT濃度は、産卵期の約1カ月前にピークがみられ、それぞれE₂が3.26ng/L、11-KTが6.97ng/mLである（Prat *et al.*, 1999）と報告されている。本研究においてもE₂、T及び11-KTの濃度が急増する時期は産卵期と一致していたが、E₂のピーク濃度は既報値と同程度であったのに対し、T及び11-KTは、それぞれ数倍からそれ以上の高濃度を示した点で異なっていた。これらの結果から、本研究の供試魚においては、内分泌による配偶子形成の制御は概ね正常に進行し、特に雄では性ステロイドホルモンによる関与が大きかったと考えられる。さらに、産卵試験開始時に雄の全個体で排精が確認されたことから、精巣内での精子成熟も順調に進行していたと推察される。

一方、雌ではDHP濃度がピークを迎える時期に大きな個体差がみられ、産卵期である1、2月の他9、11月にもピークを示す個体があった。なお、5個体の最大濃度は0.22～0.32ng/mLの範囲であった。DHPは魚類の卵成熟誘起に重要なホルモンの一つであり、卵母細胞が最終成熟する過程において放出される（Nagahama and Adachi, 1985）。DHP濃度のピークは産卵期に同期することが知られており、種によってその濃度は異なり、マダイ*Pagrus major*では414pg/mL（大池ら，1988）、ブリ*Seriola quinqueradiata*では1069.7及び437.9pg/mL（大池ら，1985）、マイワシ*Sardinops melanostictus*では71.63ng/mL（Matsuyama *et al.*, 1994）と報告されている。ヨーロッパスズキにおける卵成熟に伴うDHP濃度の変化は、9月から翌年4月に観察されている（Asturiano *et al.*, 2000）。それによるとDHP濃度は、前卵黄形成期に0.8ng/mLであり、卵黄形成期には0.4～0.5ng/mLとやや低下する。その後、卵黄形成期後には1.1ng/mLと最も高い値を示し、排卵期には0.7ng/mL、退行期には0.9ng/mLとされている。これに対し、本研究におけるスズキのDHP濃度は、ヨーロッパスズキに比べて

全体的に低い値で推移した。しかし、産卵期である1,2月にはそれ以前に比較して濃度の上昇が認められ、5個体中2個体で最大値を示すピークが確認された。一方、残りの3個体では産卵期以外の時期にピークが確認され、DHP濃度の上昇が必ずしも産卵期と一致せず、個体によるばらつきが大きかった。DHPが分泌されないウナギ*Anguilla japonica*にDHPを投与すると、受精可能な状態で排卵が誘導されることが報告されている(山内・三浦, 1988)ことから、本研究で産出卵の発生率が低く、受精後に死亡する卵がみられた要因の一つとして、卵の最終成熟を誘起するのに必要な有効濃度までDHPが上昇せず、その結果、卵成熟が部分的に遅延した可能性が考えられる。スズキ卵の最終成熟に必要なDHPの有効濃度は現時点で明らかではないが、今後、適切な時期にDHPを投与する、あるいはヨーロッパスズキにおいて最終成熟を誘導するとされている $17\alpha, 20\beta, 21$ -トリヒドロキシ-4-プレグネン-3-オン (Asturiano *et al.*, 2000)を投与することで、卵成熟の改善が期待できる可能性がある。なお、本研究において産卵期にDHP濃度がピークを示さなかった個体については、その理由は明らかではない。スズキは多回産卵魚であり (Kang *et al.*, 2021)、その産卵は連続的ではなく短い周期で繰り返される(渥美ら, 1994)ことから、個体ごとに卵の最終成熟に要する日数が異なり、DHP濃度のピークが採血日と一致しなかった可能性も考えられる。一方で、個体識別した周年測定により、個体ごとに異なるDHP濃度のピークが存在することが明らかとなった。

年齢・産卵時期・水温 柏崎産スズキにおいて4～6齢魚では1～3月に複数回の産卵が確認されたが、3齢魚では産卵が確認されなかった。若狭湾におけるスズキの成熟最小形及び成熟年齢は、雌では体長350mm前後及び2, 3年 (Hayashi, 1972)、雄では体長260mm前後及び満2年 (林, 1971)と報告されている。また、最終成熟期の卵母細胞や放精可能な生殖腺をもつ個体では、GSIが10%以上になるとされている (林, 1971; Hayashi, 1972)。本研究の3齢魚の平均体長は、12月以降では雌で347mm以上、雄では309mm以上となり、いずれも若狭湾における成熟サイズ及び年齢に達していた。また、1月には雌雄ともにGSIが10%を超える個体が確認され、1, 2月には雄の生殖腺が精子で充満していることも確認された。これに対し、雌の卵母細胞は1月に卵黄形成後期に達していたが、

2月には退行期へと移行し血中ビテロジェニン濃度は1月に比較して大きく低下したことから、雌の成熟状態は1月以降、退行傾向にあったと考えられる。3齢魚の試験水温は平均11.8℃であり、4～6齢魚の平均水温(14.0～15.3℃)よりも低く、特に1月中旬以降は12℃を下回る状態が続いた(第1図)。自然水温条件下におけるスズキの産卵水温は12～17℃とされ、広島県水産試験場では最低水温として10.8℃が記録されている。しかし、この水温は連続的に低下している期間中に観測されたものであり、この後に産卵は確認されていない(伏見, 1974)。また、静岡県栽培漁業センターの報告では、産卵期中に水温が10～12℃へ降下した際に、産卵が一時的に停止したとされている(渥美ら, 1994)。若狭湾におけるスズキの産卵期は12月下旬から1月中旬とされ(林, 1971; Hayashi, 1972)、この時期の水温はおおよそ16℃(12月下旬)から14℃(1月中旬)と推定される(気象庁, 2025)。また、東京湾では卵の出現時期が10月下旬から翌年の2月下旬であり、出現頻度の高い水温は14～20℃であり、1月に水温が13℃以下となる内湾部、湾口北部では卵の出現は確認されていない(渡部, 1965)。スズキの産卵期は先に示したほか、松島湾・仙台湾では12月中旬～1月上旬(畑中・関野, 1962)、鳥取県では12月～2月(太田ら, 2021)である。これらと比較して本研究のスズキでは主に2, 3月に産卵が行われており、産卵開始及び終了時期が天然魚に比べそれぞれ1ヵ月程度遅れている。水槽飼育では産卵期が天然より1, 2ヵ月遅れる報告がなされているが(岩波ら, 1991; 渥美ら, 1994; 日本栽培漁業協会, 1998; Kang *et al.* 2021)、いずれの場合も遅延の理由は明らかになっていない。

以上の知見を総合すると、3齢魚の雌は体長及び年齢の点で成熟条件を満たしていたものの、低水温環境下において最終成熟が抑制された可能性が高く、水温12℃という条件はスズキの産卵に適さないと考えられる。一方、4齢魚以降では温排水導入により冬季水温が平均で14～15℃まで上昇したことで、産卵が可能になったと推察される。

ヨーロッパスズキでは、日長及び水温を制御することで産卵期を変更できる可能性が示唆されている(Zanuy *et al.*, 1995)。さらに、生殖腺発達の発達初期(9～11月)において、自然日長のもとで自然水温よりも高い温度で飼育すると、産卵期が自然水温群と比較して1ヵ月遅れることが報告

されている (Zanuy *et al.*, 1986)。一方、短日条件のもとで9~12月に自然水温を15°Cへ低下させると、産卵期は自然日長・自然水温群と比べて約3ヵ月早まることが明らかになっている (Mañanós *et al.*, 1997)。なお、産卵期が遅れた群では対照群や産卵が早まった群と比較して、産卵数が少なく孵化率や仔魚の生存率が低いことが指摘されている (Carrillo *et al.*, 1989; Zanuy *et al.*, 1995)。以上の報告を考慮すると、スズキの産卵期を早め良質卵を得る方法として、産卵期前に自然水温より低い温度で飼育する手法が有効である可能性が高い。

本研究では、冬季に温排水を水槽内へ導入して水温を14°C以上に維持することで、10m³容水槽において産卵を誘起し仔魚に至る受精卵が得られることを確認した。一方で、5齢魚の産出卵では発生率及び孵化率にはばらつきが認められ、6齢魚では受精は確認されたものの、その後の発生段階で死亡するなど、安定した水準には至っていない。これらの点については、今後の検討課題である。

謝 辞

本研究の遂行にあたり、供試材料の飼育管理について当研究所元職員の栗林 恵氏に御協力を頂いた。また、本稿の校閲に際し当研究所顧問である加戸隆介博士（北里大学名誉教授）並びに清野通康博士より極めて有益なご助言を賜った。ここに記して、心より感謝の意を表します。

引用文献

Asturiano, J. F., Sorbera, L. A., Ramos, J., Kime, D. E., Carrillo, M. and Zanuy, S. (2000). Hormonal regulation of the European sea bass reproductive cycle: an individualized female approach. *J. Fish Biol.*, **56**, 1155-1172.

渥美 敏・高瀬 進・吉川昌之 (1994). スズキの水槽内自然産卵について. 栽培技研, **22**, 127-135.

Carrillo, M., Bromage, N., Zanuy, S., Serrano, R. and Prat, F. (1989). The effect of modifications in photoperiod on spawning time, ovarian development and egg quality in the sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture*, **81**,

351-365.

伏見 徹 (1974). 養成スズキの自然産卵について. 栽培技研, **3**, 9-14.

畑中正吉・関野清成 (1962). スズキの生態学的研究—II. スズキの成長. 日本水産学会誌, **28**, 857-861.

林 勇夫 (1971). スズキ精巢の成熟過程について. 魚類学雑誌, **18**, 39-50.

Hayashi, I. (1972). On the maturation of the Japanese sea bass, *Lateolabrax japonicus*. *Japan J. Ichthyol.*, **19**, 243-254.

平野礼次郎 (1974). 現状と問題. 海水魚. 「魚類の成熟と産卵」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, 13-17.

岩波重之・内山雅史・牧野 直・小島英二 (1991). スズキ種苗生産. 平成元年度千葉県栽培漁業センター業務報告書, 31-43.

Kang, D. Y., Kim, H. C. and Im, J. H. (2021). Reproduction and maturation of sea bass, *Lateolabrax japonicus*, after transportation from net-cages to indoor tanks. *Dev. Reprod.*, **25**, 157-171.

気象庁 (2025). 沿岸域の海面水温情報 福井県沿岸. <https://www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyou/data/db/kaikyo/series/engan/engan321.html>. 2025年8月4日閲覧.

清野通康 (1974). 海水魚. 「魚類の成熟と産卵」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, 113-119.

牧野 直 (2002). 種苗生産の現状と課題. 「スズキと生物多様性」(田中 克・木下 泉編), 恒星社厚生閣, 東京, 21-31.

牧野 直・内山雅史・岩波重之・遠山忠次 (1999a). 天然スズキ親魚の成熟および排卵促進のためのホルモン投与方法の検討. 日本水産学会誌, **65**, 1030-1041.

牧野 直・金子信一・小島英二・遠山忠次 (1999b). HCGおよびシロサケ脳下垂体投与による天然スズキ親魚の成熟と排卵過程. 日本水産学会誌, **65**, 1042-1053.

Mañanós, E. L., Zanuy, S. and Carrillo, M. (1997). Photoperiodic manipulations of the reproductive cycle of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and their effects on gonadal development, and plasma 17β-estradiol and vitellogenin levels. *Fish Physiol. Biochem.*, **16**, 211-222.

- Matsuyama, M., Fukuda, T., Ikeura, S., Nagahama, Y., and Matsuura, S. (1994). Spawning characteristics and steroid hormone profiles in the wild female Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. *Fish. Sci.*, **60**, 703-706.
- Nagahama, Y., and Adachi, S. (1985). Identification of maturation-inducing steroid in a teleost, the amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*). *Dev Biol*, **109**, 428-435.
- 日本栽培漁業協会 (1998). スズキ種苗生産技術開発の現状, 1-37.
- Ohkubo, N., Mochida, K., Hara, A., Hotta, K., Nakamura, Y. and Matsubara, Y. (2003). Development of enzyme-linked immunosorbent assays (ELISAs) for two forms of vitellogenin in Japanese common goby (*Acanthogobius flavimanus*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **131**, 353-364.
- 太田太郎・大西智元・別役 龍・三輪拓也 (2021). 鳥取県沿岸域に分布するスズキの資源生物学的基礎情報について. 地域イノベーション研究 (Web), **8**, 34-39.
<https://www.kankyo-u.ac.jp/f/introduction/research/innovation/business-report/2020/06.pdf>. 2025年10月19日閲覧.
- 大池一臣・足立伸次・長浜嘉孝 (1988). マダイ雌の性成熟に伴う血中ステロイドホルモン量の変動. 日本水産学会誌, **54**, 585-591.
- 大池一臣・足立伸次・長浜嘉孝・松本 淳 (1985). 産卵期の養殖ブリと天然産ブリの卵巣卵熟度と血中ステロイドホルモン. 養殖研報, **7**, 13-20.
- Prat, F., Zanuy, S. Bromage, N. and Carrillo, M. (1999). Effects of constant short and long photoperiod regimes on the spawning performance and sex steroid levels of female and male sea bass. *J. Fish Biol.*, **54**, 125-137.
- Secor, D. H.・田中 克 (2002). スズキ類の河口域依存性と生活史の進化. 「スズキと生物多様性」(田中 克・木下 泉編), 恒星社厚生閣, 東京, 140-152.
- 渡部泰輔 (1965). 東京湾におけるスズキ卵の分布生態について. 日本水産学会誌, **31**, 585-590.
- Yamada, H., Satoh, R., Ogoh, M., Takaji, K., Fujimoto, Y., Hakuba, T., Chiba, H., Kambegawa, A. and Iwata, M. (2002). Circadian changes in serum concentrations of steroids in Japanese char *Salvelinus leucomaenis* at the stage of final maturation. *Zool. Sci.* **19**, 891-898.
- Yamada, H., Satoh, R., Yamashita, T, Kambegawa, A. and Iwata, M. (1997). Development of a time-resolved fluoroimmunoassay (TR-FIA) for testosterone: measurement of serum testosterone concentrations after testosterone treatment in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **106**, 181-188.
- 山内皓平・三浦 猛 (1988). 日本産ウナギの性成熟とホルモン機構. 海洋科学, **20**, 184-189.
- Zanuy, S., Carrillo, M. and Ruiz, F. (1986). Delayed gametogenesis and spawning of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) kept under different photoperiod and temperature regimes. *Fish Physiol. Biochem.*, **2**, 53-63.
- Zanuy, S., Part, F., Carrillo, M. and Bromage, N. R. (1995). Effects of constant photoperiod on spawning and plasma 17P-oestradiol levels of sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquat. Living Resour.*, **8**, 147-152.