秋田県男鹿半島の中部更新統脇本層から発見された スケトウダラ Theragra chalcogramma の耳石

大江 文雄 *•渡部 晟 **

An otolith of Alaska Pollock *Theragra chalcogramma* from the Middle Pleistocene Wakimoto Formation, Oga Peninsula, Akita Prefecture

Fumio Ohe*, Akira Watanabe**

キーワード:スケトウダラ、耳石、中期更新世、脇本層、秋田県、

Key words: Alaska Pollack, otolith, Middle Pleistocene, Wakimoto Formation, Akita

Abstract

A fossil otolith of Alaska Pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) in Family Gadidae, which has the entirely same feature to living specimen was described from a shell bed (assemblages of cold current system)in the massive silt bed of the Middle Pleistocene Wakimoto Formation(0.6~0.4Ma, Kano *et al.*, 2011), at a sea cliff exposed along the beach of Anden at Oga Peninsula, Akita Prefecture. Also the otolith of *Gadus macrocephalus* Tilesius has been already described from the Sibikawa Formation which is deposited with conformable relationship upon this bed (Ohe *et al.*, 2011). These two species from otolith would offer a new information in phylogenetic evolution and palaeobiogeographical distribution of Gadioid fishes in the Northern Pacific waters during the times from the middle Pleistocene to the Recent.

1 はじめに

日本海に突き出る男鹿半島の安田海岸(男鹿市 五里合琴川〜男鹿中)には中部更新統脇本層・鮪 川層等からなる海食崖が見られる。これらの地層 の貝化石層からは魚類骨片・耳石が産出する。

筆者の一人渡部は2017年10月8日の貝化石調査において、図1の★印で示される脇本層から初めてタラ科スケトウダラの耳石を採集した.この初めての発見は脇本層の貝類群集に加え当時の魚類群集を明らかにし、海洋・堆積環境を復元する上で、また、北太平洋でのタラ科魚類の成立を検証するための重要な資料となる.

脇本層の上位層の鮪川層からは先にマダラ Gadus macrocephalus Tilesius の耳石が報告されている (大江ほか, 2011). また, 秋田県立博物館に最近寄贈された資料の中に, 1997年に鮪川層から採集されたマダラ耳石があることが明らかになった. これは本種の貴重な追加標本である.

2 耳石化石産地の層序と貝類化石

男鹿半島北岸の浜間口から安田の間には連続した海食崖が発達している。ところどころ崖錐に覆われるものの、地層の露出は良好で、北浦層・脇本層・鮪川層(前~中期更新世)、潟西層・五里合層(後期更新世)が西方から東方へと順次累重している。鮪川層と潟西層、潟西層と五里合層の関係はいずれも不整合であり、それ以外の関係は整合である(鹿野ほか、2011)。

耳石化石が発見された脇本層は厚さが 180m 程度で、地質年代は 0.6 ~ 0.4Ma の間に対比できる(鹿野ほか、2011). 大部分が塊状のシルト岩からなり、岩相の変化に乏しい. 図 2 の地質柱状図に示したように、時に凝灰岩層や凝灰質細粒砂岩層をはさみ、それらによって本層の構造を知ることができる. 貝類化石は最上部付近に含まれるが種数・個体数とも多くない. それらは高安 (1962)および Matsui (1985a,b)によって報告されている.

耳石化石産出層準(図2B,★印)を中心にし

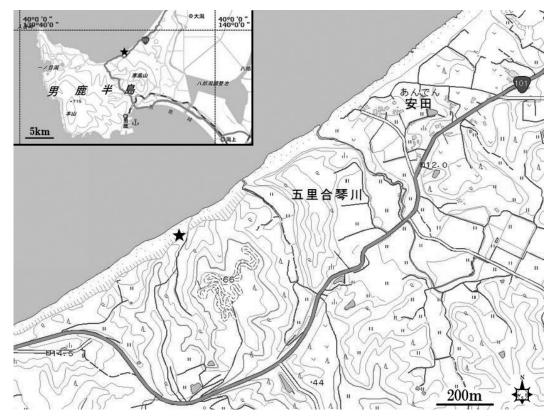


図1 スケトウダラ耳石化石の産地 (★) 地理院地図を使用した

て、脇本層の上部から鮪川層の下部にかけての範囲において、脇本層は北東方向に50~55°ほど傾き、塊状シルト岩を主体にしている。ただ、本層上限から約8m下位では凝灰質砂岩の薄層を挟み、その上位は不明瞭ながら層理が発達するようになり、鮪川層の細粒砂層に移行する。また本層上限から約43m下位には、厚さ15cmの酸性凝灰岩層が挟まれる(図2*)。この凝灰岩はごま塩状の外観を呈し、細層理が発達する。

貝化石は上記の酸性凝灰岩層から下方に約16 m (A), 上方に約8 m (B) および約15m (C) の3か所に含まれている. A では細片状になった 貝殻が多く, それらが層理に沿って並び, 無化石の部分と約5 m 厚にわたって互層をなしている. B では比較的保存良好な貝化石が層理に沿って散在し,A と同様に無化石の部分と約6m 厚にわたって互層をなしている. 二枚貝の中には合弁個体も見られる. C では化石層は薄く, 化石の密度が低くて細片状のものが多い.

図 2 耳石化石産出層準付近の地質柱状図

Oga: 男鹿パミスタフ, B-Og: 白頭山男鹿テフラ

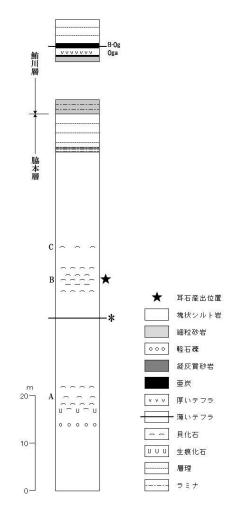


表 1 耳石産出層準(図2B)から産出した貝類化石

種	現生種の生息環境		
	地理的分布	深度(m)	底質
腹足綱			
Tachyrhynchus sp.			
Euspira sp.			
Mohnia yanamii (Yokoyama,1926) ヤナミシワバイ	日本海(男鹿半島以南)	50~400	泥
Boreotrophon zestra Dall,1918 ケショウツノオリイレ	駿河湾・若狭湾~ベーリング海	100~400	砂泥
Curtitoma sp.			
Antiplanes vinosa (Dall,1847) ヒダリマキイグチ	鹿島灘・但馬~ベーリング海	50~500	砂泥
Antiplanes sanctiioannis (E. A. Smith,1875) エゾイグチ	鹿島灘~三陸沖	200~600	砂泥
掘足綱			
Striodentalium rhabdotum (Pilsbry,1905) ムチツノガイ	北海道南西部・男鹿半島~東シナ海	200~620	泥
二枚貝綱			
Acila mirabilis (A. Adams & Reeve,1850) オオキララガイ	房総半島・日本海中部~九州・台湾	50~500	泥
Nuculana cf. kawamurai Habe,1961			
Limopsis spp.			
Tridonta cf. bennettii Dall,1903			
Serripes sp.			

学名・和名は奥谷 (2017), 現生種の生息環境は肥後・後藤 (1993), 奥谷 (2017) による.

A ではキララガイ類 *Acila* sp. とクマアサリ類似種 *Cyclocardia* cf. *rjabiniae* (Scarlato, 1955)が、C ではヤナミシワバイとクルミガイ科の一種Nuculidae sp. が得られた.

表1にBから得られた貝化石を示した.この中で個体数が比較的多い種はケショウツノオリイレ,ヤナミシワバイ,エゾイグチ,ムチツノガイなどである.Bの貝化石は比較的保存状態は良好であり,ほとんどが砂泥底もしくは泥底に生息する種であることから,生息していた(死亡した)場所からほとんど移動せずに化石化したと考えられる.

現生種に同定できた種の生息深度を見ると、浅海にのみ生息する種は出現せず、すべてが深海を生息範囲に含む.したがってこれらの貝化石から推定される堆積の場は深海であり、おそらく数 100m の深度があったと思われる.このことは、主として有孔虫化石から推定された脇本層の堆積深度 150~500m (時間とともに浅海化) (Matoba et al. 1990) や、本層は海底扇状地の頂部付近にある比較的静穏な沖合の堆積物(鹿野ほか、2011)との推定と調和する.

前述したように、今回の調査では浅海にのみ生息する種は得られなかった。しかし高安(1962)や小笠原ほか(1986)には、脇本層上部からホタテガイ Patinopecten yessoensis やセイタカシラトリ Macoma middendorffi など生息深度の下限が30m程度までの浅海種が記録されている。これらは乱泥流などによって深海に運搬されたと考えられる(高安、1962)。上記2種はいずれも寒流系の種であり、前種は秋田県の海に自然状態で生息しているか否かが明らかでなく、後種は秋田では記録されていない。こうしたことから、脇本層堆積当時の海の表層水温は、暖流系種が大部分を占める現在より低かった可能性がある。

3 耳石の記載

Order Gadiformes Goodrich, 1909 タラ目
Family Gadidae Rafinesque, 1810 タラ科
Genus *Theragra* Lucus, 1898 スケトウダラ属
Species *Theragra chalcogramma*(Pallas, 1814) スケトウダラ
図 3, 4

T. chalcogramma, Frost; 1961, fig.2.p.57.

Gadus chikagawaensis, Hatai and Kotaka; 1965, pl.15-60, 15-61.

T. chalcogramma, Fitch; 1968, fig.1-k, p.15.

T. chalcogramma, Matsuura; 2009, pl.VI-4, figs.11-12, p.211.

T. chalcogramma; Welton, 2015, figs.6-4a and 4b, p.10

標本個体: 秋田県立博物館保存,標本番号 746-2868, 右耳石 (Right sagitta)

計測値: 耳石長 (OL) =18.5 + ? mm, 耳石高 (OH) = 8.1mm, 曲率長 (CL) = 3.8mm, 耳石 厚 OT=2.7mm,

採集者:渡部 晟 (潟上市天王字長沼 110-3)

採集年月日:2017年10月8日

耳石採集地の位置と層準:安田集落西側はずれの 海岸へ降りる道路末端から南西方向に約 800m の 位置 (39° 58′ 11.4″ N, 139° 50′ 37″ E);脇本層, 中期更新世 (0.6~0.4Ma, 鹿野ほか, 2011)

形状:後方周縁は欠損する。長楕円形の耳石で前方周縁は尖る。背縁前方は僅かに角ばり、背腹周縁は後方に向かって先細になる。外面(図3A)は深く、ねじれをもつ凹面で耳石の中央前後方向は縄状に竜骨隆起(Keel)となる。耳石中心から外縁に向かって放射状にホタテ貝の殻縁(scalloped rim; Welton, 2015)のような丸みのある波状の溝模様(Groove)が存在する。内面(図3C)は緩い曲凸面で、前後方向に二つ分れた小丘状楕円形の耳石溝(Sulcus)が頚(くびれ、Collum)を介して伸長する。前方部の溝(Ostial colliculum)は後方部の溝(Caudal colliculum)より長さで短い。腹縁は背縁より厚く、内面上に沿って轍(Ventral furrow)が走る。

考察:本耳石の形状が楕円形で,①前方が鋭く尖り,外縁が後方に向かって先細り,②外面が凹面で中心に前後方向に竜骨状の膨らみを持ち,③内面には二つの小丘状の耳石溝が頚を介して示される形状はタラ科(Gadidae)の中のスケトウダラの右扁平石(Sagitta)に一致する。後方の一部が欠損しているが耳石の計測値から,現生の秋田沖.(OPC991019A-1,総体長(Total length)=42.6cm; OL=19mm; OH=7.9mm; CL=3.4mm; OT=2.6mm),北海道産(OPC850224, TL=50.0

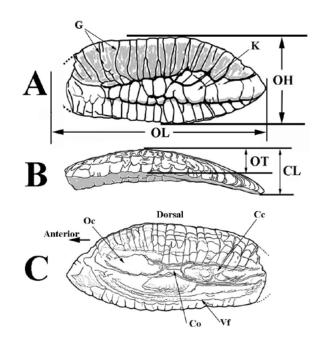


図3 耳石計測部位と用語

A, 右耳石外面;B, 背面観;C, 内面 OL, 耳石長;OH, 耳石高;OT, 耳石厚;CL, 曲率長 Cc, Caudal colliculum; Co, collum; G, groove; K, keel; Oc, ostial colliculum; Vf, ventral furrow



図 4 脇本層産スケトウダラ耳石

cm; OL=18.7mm; OH=8.15mm; CL=3.4 mm; OT=2.8mm) に対応する。耳石長と体長は石田 (1954) や吉田・尹 (1981) などにより個体の成長に相関関係があることが述べられているが、特

に石田(1954)が北海道各地から得た個体での地域別・年齢別・体長分布で差異のあることを述べていることから、あくまで目安であって現生種の耳石との単純比較から体長を推定した。

4 スケトウダラの分布

北太平洋にはスケトウダラ Theragra chalcogramma (Pallas) に加えてタラ科 (Gadidae)に属するマダラ Gadus macrocephalus (Tilesius,1810), タイヘイヨウトムコッド Microgadus proximus (Girard,1854), コマイ Eleginus gracilis (Tilesius,1810) の固有の4種に加えて、北極海に生息するホッキョクタラ Boreogadus saida (Lepechin,1774) がベーリング海峡を超えて北西ベーリング海に生息している (Cohen et al.,1990). これらの4種は図5のスケトウダラの分布域に重なって居る。マダラはほぼスケトウダラの分布域に重なって居る。マダラはほぼスケトウダラの分布域に重なって居る。マグラはほぼスケトウダラの分布域に重なって居る。マグラはほぼスケトウダラの分布域に重なって居る。マグラはほぼスケトウダラの分布域と重なり、タイヘイヨウトムコッドはアラスカ湾から南に北アメリカ西岸域の分布と重なり、それに対峙してコマイはベーリング海からオホーツク海、日本海に分布する。

これらの分布は北極海・大西洋に生息するタラ類の系統進化とベーリング海峡の開閉という地史的イベントと深い関係を表している(大江ほか,2011)。スケトウダラ属には Koefoed(1956)により 1932年ノルウェーのバレンツ海に面した Berlevåg の漁港で得られた個体で記載された Theragra finnmarchica Koefoed が局所的に分布する。しかし、記載された後に個体が捕獲されることが極めて稀で 1957年に4番目の個体が発見され(Cohen et al., 1990),後に 2006年までに54個体が記録されている(Byrkjedal et al., 2008)状況で、形態比較と mtDNA 解析ではスケトウダラと同一種とされ、太平洋側から人為的に移植された個体の末裔だと考えられている(Ursvik et al., 2007)。

5 化石記録

上記のタラ類の北太平洋での生息域が何時の時代に確立されたかを直接的に示すものが化石記録である. 日本から報告されたタラ科耳石は全て更新統からで、マダラ Gadus macrocephalus

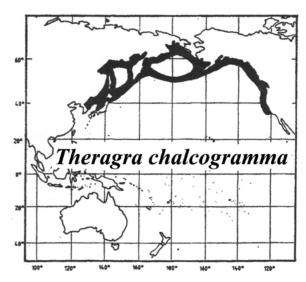


図 5 北太平洋におけるスケトウダラの分布域 (Cohen *et al.*, 1990)

Tilesius とスケトウダラの2種のみで,それ以前の時代の地層からの記録も今のところ無い。マダラは青森県下北半島の浜田層(Hatai, 1963, 1965a and 1965b),秋田県男鹿半島安田の鮪川層(大江ほか,2011),新潟県北蒲原郡の灰爪層(Hatai,1965a),石川県金沢市夕日寺の大桑層(松浦,2009),珠洲市三崎町宇治の平床層(松浦,2009)等日本海側の地層から報告されている。

スケトウダラの耳石は下北半島近川の浜田層から Hatai(1963, 1965a and 1965b)により Gadus chikagawaensis Hatai and Kotaka として報告されているもので、形状は明らかにスケトウダラの耳石である。最も新しい石川県珠洲市三崎町宇治の0.07Ma 以前の海進期の海成段丘の平床層(北陸第四期研究グループ 1961)からは本報告で示した耳石とほぼ同長(18.14mm)の個体が見つかっている(松浦, 2009)。

日本と北太平洋を挟んで対峙する北アメリカ西 岸のカリフォルニア州(California)の San Pedro (lat. 33° 43.8′ N, long.118° 17′ W) に分布する初 期更新世の Timms point silt よりタイへイヨウト ムコッド *Microgadus proximus*(Girard)とスケ トウダラの両耳石が共出することが Fitch(1968) により報告されている。しかし、最近では中期 更新世 (0.5~0.3Ma) とされており(Powell *et al.*, 2007),更にそこから 1000km 北に位置するオ レゴン州 (Oregon)の Blanco岬(lat.42° 50′ N, long.124° 33.50′ W)の中期更新世の Port Orford Formation, Elk River Psephidia beds からもタイへイヨウトムコッド M. proximus (Girard) とタラ目のメルルーサ科シロガネダラ Meluccius productus (Ayres) の耳石と共に産出している (Welton, 2015). シロガネダラはカリフォルニア湾からバンクバー諸島北部(23°N-48°N)にかけて生息(Cohen et al., 1990)し,日本では一般には見られない稀な種である。1992 年に茨城沖で発見され(Abe and Funabashi,1993),最近では2004 年に八戸沖で採集されている(遠藤・北川,2006). コマイの耳石は未だ日本からは見つかっていないが,アメリカ側で見られるタイへイヨウトムコッドの耳石は極めてコマイの耳石に似ており注目される.

6 安田海岸からのスケトウダラ耳石出土意義

アメリカの太平洋西海岸と男鹿半島の脇本層 (0.6Ma-0.4Ma) からスケトウダラの耳石がそれぞれ出土し中期更新世における地史的整合性を暗示している。それにもかかわらず,上位層の鮪川層 [Aso-1 火山灰 $(0.255\text{Ma}) \sim \text{B-Og}$ 火山灰 (0.44Ma) ;白井ほか,977] からはマダラの耳石が複数個出土するのにアメリカでは全くその記録が無いのがミステリアスである。

男鹿半島での今後の調査課題として, (1) 脇本層からマダラの耳石が共出するかどうかの探査,

- (2) 鮪川層でのスケトウダラの耳石出土の探査,
- (3) 脇本層・鮪川層の両層からコマイ等のタラ科 耳石の出土探査の3点が必要と考える.

タラ科の系統進化では mtDNA の解析でスケトウダラと太平洋のマダラは共通の祖先 Arctogadus から前期鮮新世($4Ma\sim3.8Ma$)頃に分岐したといわれている($Coulson\ et\ al., 2006$).

浜田層 (1.36-1.10Ma; 菅原他 1997, 根本・吉本, 2001), 灰爪層 (1.22 ± 0.08Ma, 小林ほか, 1993), 大桑層 (1.7Ma~0.8Ma; 1.19Ma~0.91Ma, 大桑層中部;北村・近藤,1990;1.515Ma~0.78Ma, 北村,1997) は石灰質ナンノ化石, 有孔虫, 火山灰 FT 年代から何れも前期更新世に堆積した地層である。今までに報告されているタラ科に属する化石耳石資料の種レベルでの再検討と出現層

準の特定並びに鮮新統にまで及ぶ追跡探査が不可 欠である。

謝辞

千葉県立中央博物館の黒住耐二氏には脇本層の 貝化石の同定に際してご指導を頂いた. 男鹿半島・ 大潟ジオパークガイドの松橋敬子氏からは, 耳石 化石産出地点において崖錐が発生した際に採集さ れた貝化石を提供して頂いた. 両氏に誌上をお借 りしお礼申し上げる.

引用文献

- Abe, T. and Funabashi, M. (1993), A record of a Merlucciid fish off Ibaraki Prefecture, Japan. UO, 42:1-8
- Byrkjedal, I., Rees, D.J., Christiansen, J. S., & Fevolden, S.-E. (2008), The taxonomic status of *Theragra finnmarchica*, Koefoed, 1956 (Teleostei: Gadidae): perspectives from morphological and molecular data. *Journal of Fish Biology*, 73(5):1183-1200.
- Cohen, D.M., Inada, T., Iwamoto, T., & Scialabba, N. (1990), Gadiform fishes of the world, FAO species catalogue vol.10, 442p. FAO Rome.
- Coulson, M.W., Marshall, H.D., Pepin, P., and Carr, S. M.(2006), Mitochondrial genomics of gadine fishes:implications for taxonomy and biogeographic origins from whole-genome data sets. *Genome*, 49:1115~1130.
- 遠藤広光・北川大二 (2006), 北西太平洋に出現したタラ目メルルーサ科ノシロガネダラ (新称) *Merluccius productus* (Ayres,1855). 魚類学雑誌, (1):95-99.
- Fitch, J.E. (1968), Otoliths and other fish remains from the Timms Point Silt(Early Pleistocene)at San Perdo, *California Contributions in Science*, Los Angeles County Museum. 146, 29p.
- Frost, K. J. (1981), Descriptive key to the otoliths of Gadid fishes of the Bering, Chukchi, and Beaufort Seas. Arctic, 34(1):55-59.
- Gorini, F. & Buratti, C. C. (2016), Disteriminating between the hakes *Merlussius hubbsi* and *M. australis* on the basis of their otolith morphometrics. *Academia Journal of Scientific Research*, 4(10):345-354.

- Hatai, K. (1965a), Some otoliths from Japan. *Senck. Leth.* 46a, Weiler-Festschr., Frankfurt am Main 113-143.
- Hatai, K. (1965b), Some otoliths from Northern Honshu, Japan. *Sci. Rep. Tohoku Univ.*, 2nd ser. 37(1) 63-77, pl.15.
- Hatai K. and Kotaka T. (1963), New species of *Gadus* from the Pliocene of Japan. *Trans. Proc. Paleont. Soc. Japan.* N.S., 49:25-28.
- 肥後俊一・後藤芳央 (1993), 日本及び周辺地域産軟体動物総目録. エル貝類出版局 ,693p.
- 北陸第四紀研究グループ (1961), 能登半島平床大地 の第四系. 地球科学, 54:1-19.
- 石田昭夫 (1954), 北海道周辺のスケトウダラの年齢 査定と, 耳石にあらわれた形質の海区による差異 について. 北海道区水産研究所研究報告, 11:36 - 67.
- 鹿野和彦・柳沢幸夫・北里洋・小笠原憲四郎・粟田泰夫(2011),第5章 鮮新統 中部更新統. 戸賀及び船川地域の地質. 地域地質研究報告,産総研地質調査総合センター,67-80.
- 北村晃寿(1997),模式露頭における下部更新統大桑 層基底の不整合面と最下部の貝化石群集. 地質 学雑. 103(8):763-769.
- 北村晃寿・近藤康生 (1990), 前期更新世の氷河性海水変動による堆積サイクルと貝化石群集の周期的変化-模式地の大桑層中部の例一. 地質学雑. 96 (1):19-36
- 北里 洋 (1975), 男鹿半島上部新生界の地質および年代. 東北大学地質古生物研本邦報, 75:17-49.
- 小林巌雄・立石雅昭・植村武(1993), 出雲崎地域の 地質. 地域地質研究報告5万分の1地質図福、 地質調査所、91p.
- Koeford, E.(1956), Theragra finnmarchica n.sp. A fish caught off Berlevåg allied to the Alaskan Pollack, Theragra chalcogramma Pallas from the Bering Sea. Fiskeridirektorates Skrifter, Serie Havundersøkelser, 11(5):3-11,2ps.
- Lloris, D., and Matallanas, J. (2003), Description of a new species of hake: *Merluccius patagonicus sp.* nov. (Gadiformes: Merlucciidae) from the waters of Argentina. *Scientia Marina*, 67(3):323-326.
- Matoba, Y., Tomizawa, A., and Fukasawa, K., (1990), Neogene and Quaternary sedimentary sequences in the Oga Peninsula. Guidebook for Field Trip No.2, Oga Peninsula. Benthos'90, 4th Internat. Sympo.

- Benthonic Foraminifera, Sendai, 62p.
- Matsui, S.(1985a), Recurrent molluscan associations of the Omma-Mangamji fauna in the Gojome-Oga area, Northeast Honshu, Part 1. General discussions of fauna and systematic notes on Gastropod and Scaphopod species. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N.S.*, 139: 149-179.
- Matsui, S.(1985b), Recurrent molluscan associations of the Omma-Mangamji fauna in the Gojome-Oga area, Northeast Honshu, Part 2. Systematic notes on bivalve species. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N.S.*, 140: 225-239.
- 松浦信臣 (2009),新版 石川の化石.北國新聞社, 273p.
- 根本直樹・吉本直一 (2001), 芋北半島東部近川付近 に分布する浜田層の有孔虫化石群. 化石,69:1-24.
- 奥谷 喬編(2017), 日本近海産貝類図鑑 第二版. 東海大学出版部. 1375p.
- 大江文雄・渡部 晟・鈴木秀一 (2011), 秋田 県男鹿半島中部更新統鮪川層産マダラ Gadus macrocephalus の耳石とその系統発生的背景. 秋 田県立博物館研究報告, 36:1 - 10.
- 小笠原憲四郎・増田孝一郎・的場保望編(1986),高 安泰助監修,秋田油田地域新第三系・第四系貝類 化石図鑑.高安泰助退官記念会・秋田大学鉱山学 部鉱業博物館後援会,310p.
- Short, J.A., Gburski, C.M., and Kimura, D.K. (2006), Using otolith morphometrics to separate small walleye pollock *Theragra chalcogramma* from arctic cod *Boreogadus saida* in mixed samples. *Alaska Fishery Research Bulletin*, 12(1):147-152.
- 菅原晴美・川口寿之・川辺鉄哉(1997), 下北半島東 部の浜田層の地質年代. 化石, 62:16-23.
- 高山敏明・加藤道雄・工藤哲朗・佐藤時幸・亀尾浩司 (1988),日本海側に発達する最上部新生界の石灰 質微化石層序. 石油技術協会誌,53(1):9-27.
- 高安泰助 (1962), 秋田県男鹿半島の北浦層・脇本層 産動物化石群について一秋田油田地域における新 生代動物化石の研究 (その3) 一. 秋田大学鉱山 学部地下資源開発研究所報告, 27:43-47, 1PL
- Ursvik, A., Breines, R., Christiansen, J.S., Fevolden, S-E., Coucheron, D.H., & Johansen S.D. (2007), A mitogenomic approach to the taxonomy of pollocks: *Theragra chalcogramma* and *T. finnmarchica* represent one single species. *BMC*

Evolutionary Biology, 7:86, 1-8.

- Welton, B.J. (2015), The marine fish fauna of the middle Pleistocene Port Orford Formation and Elk river beds, Cape Blanco Oregon. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 66:1-45.
- 吉田英雄・尹 泰憲 (1981), 夏季ベーリング海沖合表層に出現するスケトウダラの成熟度と経産卵の区別. 北海道大学水産学部研究彙報. 2(4):320-337.