瀬戸内海中西部域におけるサワラの成熟と産卵

岸田 達, 会田 勝美

(1989 年 5 月 19 日受付)

Maturation and Spawning of Japanese Spanish Mackerel in the Central and Western Waters of the Seto Inland Sea

Tatsu Kishida*¹ and Katsumi Aida*²

The spawning season of Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* lasts from the middle of May to the beginning of July in the Seto Inland Sea.

The mean interval of individual spawnings ranged to 1.11–1.36 days, estimated by the ratio of females with hydrated oocyte. The relationship between batch fecundity (f) and body weight (w ; g) was expressed as $f = 56.7w - 5.71 \times 10^4$.

The number of large vitellogenic oocytes mainly corresponded to tertiary yolk globule stage, compared with that of hydrated oocytes in the same ovary, led to an estimate that they were spawned during approximately between four and eight consecutive days. The next large vitellogenic oocyte group seemed to be formed during the pause period of about one day.

サワラ *Scomberomorus niphonius* は瀬戸内海における重要な漁業資源の一つである。本種は瀬戸内海で産卵を行う魚種であり、抱卵数などを測定した例^{1), 2)}はあるが、年間の産卵回数、総産卵数を始めとする成熟・産卵特性の詳細は知られていない。

自然界における海産魚類の成熟・産卵様式は一般に直接把握するのが難しく、卵巣の卵径組成におけるモードの数などを手がかりに間接的に推定されてきた。³⁾ しかし近年は northern anchovy *Engraulis mordax* で postovulatory follicle 法による産卵間隔の推定、1 回当り産卵数の算定などが行われ、^{3), 4)} この方法による産卵間隔の推定はカツオ *Katsuwonus pelamis* などにも適用されている。⁵⁾ また、queenfish *Seriphus politus* では、hydrated ovary 法⁶⁾によって産卵間隔の推定、総産卵量の推定が行われている。

本報告では、hydrated ovary 法によって本種の産卵間隔を推定するとともに、1 回当り産卵数、年間総産卵回数の推定などを行った。また、卵巣の卵径組成、組織学的検討などからその成熟・産卵様式を考察した。

材料と方法

材料には漁獲物を産地の市場で購入したものと、試験

操業で漁獲したものを用いた。

産地市場からの材料は、1982 年から 1988 年の 4 月から 7 月の間に愛媛県伊予郡双海町上灘、同県東予市河原津、広島市草津などで購入した (Table 1)。これらの標本は、流し刺網当業船によって購入日前日の夕刻から当日未明までの間に漁獲されたものである。

購入後のサワラは、主に生鮮状態、一部は凍結保存後解凍した状態で体重、尾叉長、生殖巣重量などを測定し、卵巣を 10% ホルマリンで固定した。卵巣については、後日吸水卵、産み残し卵の有無および卵径組成を調べた。また、吸水卵を持っているものについては、その数を計数した。卵径組成及び吸水卵数の測定には卵巣中央部を厚さ 1 cm 程輪切りにし、卵巣卵をピンセットでほぐし、400 ml 程度の海水と共にビーカーに入れ、ステンベルビベットでかくはんしながら全体の 1/50 程度を抽出し、測定に供するという方法をとった。ホルマリン固定後の卵巣卵は概ね楕円球に近い形状のものが多かったがこれについては、短径を測定した。測定には実体顕微鏡と実体顕微鏡用デジタル計測装置を用いた。吸水卵数の計数は、卵巣中央部の他に卵巣の前部、後部でも行い平均値を用いた。

試験操業はサワラ流し刺網当業船を用船し、1986 年

*¹ 南西海区水産研究所 (Nansei Regional Fisheries Research Laboratory, Ohno, Saeki Hiroshima 739-04, Japan).

*² 東京大学農学部水産学科 (Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, University of Tokyo, Bunkyo, Tokyo 113, Japan).

*³ 林 満作: 鰯漁業調査第一報, 香川県水試, 5-27 (1919).

Fig. 1. Map showing the districts where specimens were collected.

と 1987 年に安芸灘および燧灘 (Fig. 1) で, Table 2 に示す日時に行った。試験操業で漁獲された材料は, 船上で直ちに卵巣を取り出し 10% ホルマリン溶液で固定した。また帰港後に体重, 尾叉長を測定した。卵巣については, その左側を用いて卵径組成, 吸水卵数の測定を行った。また, 1986 年の試験操業における標本の卵巣については, 右側の中央部から細片を切り出し, 常法に

従って組織切片を作成した。左右の卵巣の成熟状態は, 肉眼で観察する限り同一であった。

結果と考察

産卵期の長さ 生殖腺熟度指数の経月変化⁷⁾ からみて瀬戸内海中西部域のサワラの成熟期は 5~7 月とされるが, このことについて卵巣の状態から更に詳しく検討した。サワラの卵巣の状態を肉眼で観察し, 以下に示す 4 つの型に分類した。すなわち,

- A: 卵巣中に吸水卵, 産み残し卵が見られない (断面の状態は Fig. 2-a),
- B: 卵巣中に吸水卵が存在するが, 未成熟な卵巣卵の間に混在していて排卵されていない (Fig. 2-b),
- C: 吸水卵は既に排卵され卵巣腔に集まっている (Fig. 2-c),
- D: 断面には A 型と同様吸水卵は見られないが, 卵巣を縦に割ると卵巣腔や卵巣薄板のひだの間に産み残しとみられるつぶれた吸水卵が若干存在する。

Table 1. Number of specimens from commercial landings for the investigation of ovary

Year	Month	Day	Market sampled	Area captured	No. of female sampled	
					Small size (<780 mm)	Large size (≥780 mm)
1983	April	21	Kaminada	Iyo-nada	3	6
1985	"	30	"	"	11	2
1987	May	13	Kawanazu	Hiuchi-nada	9	—
1988	"	13	"	"	1	1
1982	"	14	"	"	6	2
1983	"	14	"	"	7	6
1985	"	18	"	"	8	1
1984	"	22	"	"	6	7
1982	"	28	"	"	2	—
1984	June	1	Hiroshima	Aki-nada	13	1
1983	"	8	"	"	6	8
1988	"	10	Aga	"	12	—
1982	"	17	Hiroshima	"	7	10
1984	"	28	"	"	6	10
1982	July	6	Hiji	Iyo-nada	4	—

Table 2. Records of experimental fishing by drift gill net for the investigation of maturation and spawning

No.	Year	Month	Day	Area	Start	End
1	1986	May	15-16	Aki-nada	18:50	2:00
2	"	"	16	"	2:20	5:00
3	1986	June	2-3	Hiuchi-nada	18:45	3:00
4	"	"	3	"	3:00	5:55
5	1987	May	27	"	18:20	22:30
6	1987	June	1-2	"	18:25	0:30

Fig. 2. Sections of ovaries of Japanese Spanish mackerel. a: without hydrated oocytes (Type A), b: with hydrated oocytes, but not yet ovulated (Type B), c: hydrated oocytes already ovulated into ovarian cavity (Type C).

Fig. 3. Frequency (%) of each ovary type plotted by ten days. Small: small sized fish ($FL < 780$ mm), Large: large sized fish ($FL \geq 780$ mm). Iyo, Aki and Hiuchi denote Iyo-nada, Aki-nada and Hiuchi-nada, respectively, in the left panel. All samples were pooled in the right panel. A, B, C and D denote the type of ovary. F, M and L indicate the first, middle and last ten days of a month, respectively.

Table 3. Number of specimens captured by experimental fishing, classified by type of ovary.
The numbers of operations are identical with those in Table 2

No.	Year	Month	Day	Female captured	Type of ovary			
					A	B	C	D
1, 2	1986	May	15-16	15	15	—	—	—
3, 4	1986	June	2- 3	9	1	1	6	1
5	1987	May	27	22	3	2	11	6
6	1987	June	1- 2	30	2	1	24	3

A型は採集当日の晩には、産卵に関与しない個体であったと考えられる。この中には、卵黄蓄積は進んでいるが、最終的な成熟には達していないもの、並びにすべての産卵を終了した状態のものが含まれる。B、C型はその晩ないし翌日午後までに産卵を行う予定の個体と考えられる。すなわち、northern anchovy,⁴⁾ カツオ,⁵⁾ queenfish,⁶⁾ Hawaiian anchovy *Encrasicholina purpurea*,⁸⁾ マダイ *Pagrus major*⁹⁾ などの魚種では成熟した卵巣卵が吸水してから産卵されるまでの時間は1日以内（主に12時間以内）であるということが推測、あるいは確認されているため、サワラについても一旦吸水を開始した卵は1日以内に産卵されるものと類推して差し支えないと考えたためである。D型は産卵直後のものと考えられるが、産卵後1日ないしそれ以上経過した卵巣である可能性も否定できないと思われる。

卵巣標本を上述の基準で類別し、旬別・海域別に小型群（尾叉長 600 mm 以上、780 mm 未満）、大型群（780 mm 以上）に分けてその比率を示すと Fig. 3 のようになる。サワラの年齢と成長の関係⁷⁾ からみて小型群はほぼ2歳魚、大型群は3歳以上に相当する。また、サワラの成熟開始年齢は2歳とみられている。⁷⁾ この図でB、C型の卵巣が出現している時期は明らかに産卵期間中である。

この図から燧灘と安芸灘をとおしてみれば、大型群については、5月上旬、7月上旬の試料が得られなかったため、十分には論じられないが、産卵期はおよそ5月中旬から6月中旬までが盛期、小型群については、5月下旬から6月下旬が盛期と考えられる。海域別にみると安芸灘は燧灘より産卵開始、すなわちB～D型の卵巣の出現が遅いようであるが、これはこの時期安芸灘が燧灘より水温が1～2°C 低い^{10, 11)} ためと考えられる。

7月上旬の伊予灘での標本はA型の出現率が高く、産卵はほとんど終わっていると考えられた。

産卵間隔 前項で述べたとおり吸水卵を持った個体は、1日以内に産卵するものと考えられる。したがって産卵が続いている海域で産卵予定時刻直前にサワラを漁獲した時、全体の雌のうち吸水卵を持つ個体の比率は1日以内に産卵する雌の割合を示しており、この比率の逆

数は、雌の平均の産卵間隔を表すと考えられる。⁹⁾ この方法によってサワラの平均産卵間隔を次のように推定した。

当海域におけるサワラの産卵時刻は夕刻から翌朝まで半日以上に及ぶが、大きなピークは夕刻にみられる。¹²⁾ 1986, 87年の試験操業における採集物のうち吸水卵を持っていた個体（B型+C型）の数をTable 3に示す。それによると試験操業の晩に産卵した個体の割合は1987年5月27日が59%～86%（ここで範囲の下限は、D型を除いた値、上限はD型を含んだ値である）、1986年6月2～3日と1987年6月1～2日を合わせた場合は82～92%、3回の結果を合わせると74～90%となった。平均の産卵間隔はこの比率の逆数、すなわち1.11～1.36日と考えられる。つまり本種は、産卵盛期の5月下旬、6月上旬には、4日に3回から10日に9回の割合で産卵を行うと考えられる。6月上旬の結果だけ用いると平均1.08～1.22日（10日に9回から8回程度）となる。

ところで、上述の方法は産卵直前の個体と、それ以外の個体で体型、行動などが異なり、漁獲され易さが異なる場合には、誤差を含むことになる。¹³⁾ サワラでは、夕刻に産卵の一つのピークがありながら、それ以降に漁獲された標本の卵巣状態についてもC型が多く、D型の割合がそれほど高くなかった。これは産卵直前の個体の方

Fig. 4. Relationship between body weight and the number of hydrated oocytes for specimens with type B ovary.

Fig. 5-1. A photomicrograph of the ovary of a specimen collected by experimental fishing on 15-16 May 1986. A: tertiary yolk globule stage, B: secondary yolk globule stage, C: primary yolk globule stage. Bar=0.5 mm.

Fig. 5-2. A photomicrograph of the ovary of a specimen collected by experimental fishing on 2-3 June 1986. A: new postovulatory follicle, B: old postovulatory follicle. Bar=0.5 mm.

Fig. 5-3. A photomicrograph of the ovary of No. 8 collected on 2-3 June 1986. It is identical with the second specimen in the right column in Fig. 6(B). A: new postovulatory follicle. Bar=0.5 mm.

Fig. 5-4. A photomicrograph of the ovary of No. 7 collected on 2-3 June 1986. It is identical with the specimen at the top of the right column in Fig. 6(B). B: postovulatory follicle. Bar=0.5 mm.

が刺網に羅網しやすいという可能性を示すものかも知れないが、他方、多くの雌については排卵された卵巣卵が一度に産卵、放出されるのではなく、何回かに分けて産卵されるためD型が少なくC型が多く残るという可能性、あるいは産卵後D型にとどまる時間が短いためD型の出現率が少ないという可能性なども考えられるため、産卵前後での雌の羅網しやすさについての検討は、ここではできなかった。また、親魚群が当日産卵を行う群と行わない群に分離していて、しかもいずれの試験操業の漁獲物も産卵を行う群のみから捕られていた場合にも今回の結果は誤差を含むことになる。しかし多くの当業船の漁獲物が集まる産地市場から任意に抽出した標本の卵巣状態 (Fig. 3) をみても盛期にはA型の出現率が小さいことから、この点の問題は、無視できるものと考えられる。

排卵後 24 時間以内の排卵後卵胞の出現割合による産卵間隔の推定³⁾は、漁獲され易さによる誤差を含まない

とされるが、これによって調べられたカツオの産卵間隔は 1.18 日となっており、⁹⁾今回のサワラ同様ほとんど毎日産卵するものと考えられている。飼育環境下でもキス *Sillago sihama*,¹⁴⁾ マダイ¹⁵⁾などの魚種でほとんど毎日産卵することが知られている。

1 回の産卵数 産卵直前の卵巣内における吸水卵数が 1 回の産卵数と考えられるので、卵巣が B 型の個体を用いて 1 回の産卵数を調べた。C 型の卵巣については吸水卵が卵巣腔に既に排卵されているため、その一部が既に放出 (産卵) されたり、採集の過程でこぼれたりした可能性があるのを除外した。卵巣状態 B 型の個体について吸水卵数と卵巣込みの体重の関係を示すと Fig. 4 のようになった。1 回当り産卵数と体重との間には正の相関がみられた ($r=0.830$)。体重 (w : g) と吸水卵数 (f) の関係を直線回帰式にあてはめると

$$f=56.7w-5.71 \times 10^4$$

となった。すなわち体重 3 kg の雌で 1 回の産卵数は、

Fig. 6 (A)

Fig. 6 (B)

Fig. 6. Frequency distributions of oocyte diameter. Date of sampling and type of ovary are shown above each graph. Large vitellogenic oocyte group is ranged from the size indicated by arrow to about 1.1 mm. R (the number of large vitellogenic oocytes/the number of hydrated oocytes) is shown below each graph or in parentheses (estimation by two methods for type C ovaries).

113×10³ 個, 体重 5 kg で 226×10³ 個と推定された。

産卵様式と産卵回数 時期別に卵巣の組織像を検討した。1986 年 5 月 15 日の試験操業における標本(卵巣状態はすべて A 型)では, 最も成熟の進んだ卵巣卵は第 3 次卵黄球期であった。その他に第 2 次卵黄球期, 更に油球が核の周辺に密集するとともに卵黄球の出現が認められる第 1 次卵黄球期, 卵黄胞期, 周辺仁期などの段階が見られた (Fig. 5-1)。

1986 年 6 月 2~3 日の試験操業における標本でも吸水卵を除けば最も成熟の進んだ卵巣卵は, 第 3 次卵黄球期であった。それより成熟度の低い種々の段階の卵巣卵も見られた。この時のすべての個体で排卵後卵胞が見られたが, これには排卵後間もないと思われるものから古いものまであり, ほとんどの個体で両者が同時に存在していた (Fig. 5-2)。このことから産卵が多回に及ぶことは明らかであろう。なお閉鎖状態の卵巣卵はこの時はほとんど見られなかった。

7 月 6 日の産地市場における標本の卵巣については, 油球, 卵黄球などが融合し既に退化変性を起こしていると思われる卵が多かった。

次に, 試験操業で得た標本を中心に, 産地市場で得た標本の一部 (1984 年 5 月 22 日, 1988 年 6 月 10 日, 1984 年 6 月 28 日, 1982 年 7 月 6 日の一部) も用いて, 卵径組成を測定した。階級幅は 0.05 mm とし, 短径 0.2 mm 以上のものについてのみ測定した (Fig. 6 (A), (B))。一部の標本については, 卵巣中央部の他に前部, 後部についても卵径組成を調べたが, 三者とも同じような頻度分布を示した (Fig. 7)。

Fig. 6 (A), (B) のそれぞれの卵径組成中卵径 1.4 mm 前後にある飛び離れた山は吸水卵である。5 月 15 日の未成熟のもの及び 6 月 28 日, 7 月 6 日の産卵期終期のものを除けば, ほとんどの個体で径 0.6~0.7 mm の付近に明瞭な頻度の谷が見られた (Fig. 6 (A), (B) 中に矢印で示す)。卵の成長段階と卵径の対応は正確には把握していないが, この谷より径の大きい卵巣卵は主に第 3 次卵黄球期, この谷より径の小さい卵巣卵はほとんど第 2 次卵黄球期ないしそれより未成熟な段階であった。

今回観察されたような卵径組成における谷はカツオにも見られ,^{10,17)} この谷の位置より大きい, まだ吸水していない卵巣卵はすべて次回に産出されるものと見られている。¹⁰⁾ また, マダイについても第 3 次卵黄球期に達した卵巣卵は, 翌日一度に産卵されるものと考えられている。⁹⁾ しかしサワラでは, この谷の位置より大きい未吸水卵 (ここでは大型卵と呼ぶ) の数は 1 回の産卵数すなわち吸水卵数より明らかに大きい場合が多かった。各個体における次の産卵は, この大型卵が成熟して行われることは確実であろうが, 吸水卵数 (1 回の産卵数) よ

Fig. 7. Frequency distributions of oocyte diameter examined at different parts of the same ovary. The specimen was collected on 22 May 1984. ○: the front part, ×: the central part, ●: the back part.

り大型卵を明らかに多く持っている個体については, これが一度に全部産卵されるのではなく, 何日かに分けて卵黄蓄積の進んだものから順次成熟し, 産卵されるという可能性が考えられる。

大型卵数をそれぞれの個体の吸水卵数で割った値 (R) を Fig. 6 (A), (B) に合わせて示した。ただし C 型の卵巣については, 既に排卵されている吸水卵の一部が採集の過程でこぼれたり, 採集前に一部が放卵されていたりした可能性も否定できないため, 前項で述べた体重と吸水卵の関係式を使い, 体重から推定した吸水卵数を用いて R を求めた。ただし実測の吸水卵数による R もカッコ内に示した。

卵径組成を測定した標本の中で B, C 型であった卵巣について R の頻度分布を示す (Fig. 8)。R の最大値は 17.4 であったが, それ以外は 6.6 から 1.0 の範囲であった。また, 1986 年 6 月 2~3 日の No. 6 (Fig. 6 (B), 中列上から 3 番目) では, 吸水卵が存在していたのに卵径組成からみて明瞭な大型卵が存在していなかった (R=0)。このような R のばらつきの大きさをみると,

Fig. 8. Frequency distribution of R (the number of large vitellogenic oocytes/the number of hydrated oocytes).

大型卵は産卵に伴って減少した分がその都度一定量ずつ補給されるのではなく、一度に形成され産卵に伴って徐々に減少して行くという見方ができよう。R=0 とみられた6月2~3日のNo. 6については、次の産卵までに大型卵の形成が必要なことをうかがわせている。このような産卵様式と、先に推定した本種の産卵間隔、すなわち産卵は、ほとんど毎日行われるが、4~10日に1日は休みがあるという点を合わせて考えると以下のことが推測できる。すなわちサワラは一度に形成された大型卵を数日間に分けて産卵し、それを産み終えると1日程度産卵が途切れ、その間に次の大型卵が形成される。また1回の大型卵形成に伴う一連の産卵の回数については、Rの最大値が極端に大きい1例(R=17.4)を除くとおよそ6~7であり、その個体は産卵中であつたことから、最大7~8回程度である。また、Fig. 8をみると、Rが4より大きくなるとその度数が単調に減少していることから、一連の産卵回数については、個体によって差があり、主に4~8の間に分布するのではないかと考えられる。ただし、この場合Rは0~3の範囲では均一な度数を示すはずであるが、図ではRが小さくなるほど度数が減少しており、その原因については、ここでは検討できなかった。

なお産卵期間中の1986年6月2~3日の標本の中で大型卵は見られるのに吸水卵を持っていなかったNo. 7, 8 (Fig. 6 (B), 右列上から1, 2番目) について、卵巣の状態、排卵後卵胞の形態、Rの値(1回の産卵数は体重と吸水卵の関係より推定した)などをみた。その結果No. 8は産み残り卵が存在し、中央の腔が明瞭に残存する新しい排卵後卵胞が見られ (Fig. 5-3), Rは3.3と7~8より小さい値であつたことから産卵期間中の個体で、放卵後に漁獲されたものと考えられた。これに対しNo. 7は産み残り卵が見られずRは7.5と最大値を示し、No. 8のような新しい排卵後卵胞が見られなかったことから一連の産卵が始まる直前の個体と推測された。しかしこの個体 (No. 7) の卵巣には、中央の腔は、

すでにほとんどつぶれているものの顆粒膜と莢膜の識別はまだできる排卵後卵胞が存在しており (Fig. 5-4), 産卵経験があることが明らかと思われた。すなわち一連の産卵期間の間の休止中の個体と見ることができた。このことから大型卵の形成に続く一連の産卵は、1回で終わるものではないことが推察できる。

既述の通り1986年6月2~3日のNo. 6は、大型卵を持たず休止期に入る直前の個体と見られたが、卵径組成のモードは0.675 mmであり大型卵を持つ個体における平均的な谷の位置より大きくなっていった。すなわち最後の大型卵の成熟が終わるころには、既に次の大型卵の卵黄蓄積が始まっていると見ることができるようではなかろうか。

以上のような産卵様式を考えた時、先にみた産卵期の長さ (Fig. 3) を合わせて考えると、この一連の産卵(7日連続として)は、ほぼ3歳以上に相当する大型群(尾叉長780 mm以上)で最大5~6回程度、2歳に相当する小型群では最大で4~5回程度行われる計算になる。ただし、この回数は各個体が産卵期の初めから終わりまで産卵に参加した場合に言えることで、個体レベルでの産卵期間が個体群レベルでの産卵期より短い場合は、過大推定となる。すなわち、Fig. 3に見る通り5月中旬に比較的高温な燧灘では産卵中の個体が見られるのに、低温域の安芸灘の漁獲物には産卵中のものが見られなかったことからみても、年間の総産卵回数については産卵回遊の状況などを勘案し、今後更に検討を加える必要があると思われる。

謝 辞

本論文の校閲を賜り、貴重な助言を頂いた東京大学名誉教授羽生 功博士に御礼申し上げる。また、本研究を進めるに当り終始協力を頂いた養殖研究所大村支所長上田和夫博士(前南西海区水産研究所内海資源部第一研究室長)に御礼申し上げる。

文 献

- 1) 樋口正毅, 大島泰雄: 栽培技術, **3**, 43-60(1974).
- 2) 川崎 健: 浮魚資源, 第1版, 恒星社厚生閣, 東京, 1982, pp. 99-160.
- 3) J. R. Hunter and S. R. Goldberg: *Fish. Bull.*, **77**, 641-652 (1980).
- 4) J. R. Hunter and B. J. Macewicz: *CalCOFI Rep.*, **21**, 139-149 (1980).
- 5) J. R. Hunter, B. J. Macewicz, and J. R. Sibert: *Fish. Bull.*, **84**, 895-903 (1986).
- 6) E. E. DeMartini and R. K. Fountain: *Fish. Bull.*, **79**, 547-560 (1981).
- 7) 岸田 達, 上田和夫, 高尾亀次: 日水誌, **51**, 529-537 (1985).

- 8) T. A. Clarke: *Fish. Bull.*, **85**, 127-138 (1987).
- 9) M. Matsuyama, S. Adachi, Y. Nagahama, and S. Matsuura: *Aquaculture*, **73**, 357-372 (1988).
- 10) 岸田 達: 日水誌, **54**, 1-8 (1988).
- 11) 岸田 達: 南西水研報, **22**, 13-27 (1989).
- 12) 岸田 達: 瀬戸内海 中西部域におけるサワラの資源生物学的研究, 学位論文, Doctoral thesis, 東京大学, 東京, 1989, pp. 1-173.
- 13) J. Alheit, V. H. Alarcon, and B. J. Macewicz: *CalCOFI Rep.*, **25**, 43-52 (1984).
- 14) 熊井英水, 中村元二: 近大農紀要, **10**, 39-43 (1977).
- 15) 古賀文洋, 田中義興, 中園明信: *Rep. Fish. Res. Lab. Kyushu Univ.*, **1**, 83-89 (1971).
- 16) D. C. Simmons: *U. S. Fish Wildl. Serv. Spec. Sci. Rep. Fish.*, **580**, 17 (1969).
- 17) B. S. Batts: *Trans. Am. Fish. Soc.*, **101**, 626-637 (1972).