

五島沿岸域及び橋湾におけるタチウオ *Trichiurus japonicus* の資源生物学的特性

一丸俊雄・品田裕輔*1

Fishery Biology of Ribbon fish, *Trichiurus japonicus* in the coastal waters of Goto and Tachibana Bay.

Toshio Ichimaru, Yusuke Shinada

The spawning season of Ribbon fish in the coastal waters of Goto and Tachibana Bay was estimated from March to October and highest value of gonad index were shown from April to August.

Age was determined by examining ring marks on the otolith. The Wolford graphic method was applied and the Bertalanffy's growth equation for anal length (L_t) in age (t) was given as follows;

$$\begin{aligned} \text{Male} \quad L_t &= 490.82 \{1 - e^{-0.236(t+0.531)}\} \\ \text{Female} \quad L_t &= 563.41 \{1 - e^{-0.242(t+0.417)}\} \end{aligned}$$

Sex ratio differed from length of the fish, female were dominated on larger than 45cm Lt. The cause is explained by the difference in growth rate between both sex; females grew faster than males.

Age composition of the catch consisted of 1 year to 6 years old, and the perfect recruit was at 3 years old. Age composition after 3 years old decreased geometrically. Calculated survival rate were differed from fishing area; $S = 0.12$ in Tachibana bay, $S = 0.24$ around Goto islands. The fish in Tachibana bay was matured younger than the fish of Goto, the relation of maturity rate by age and the survival rate resembled a past report.

長崎県においてタチウオは釣やはえ縄、定置網などで漁獲される重要な資源である。水産庁が行っている資源評価*2によると本県沿岸域で漁獲されるタチウオは日本海・東シナ海系群に属し、過去にこの系群に対し東シナ海で势力的に漁獲が行われたことで、現在は以前に比べ低い資源水準にあるとされている*2。また、近年は漁場が沖合から沿岸に移り、本県沿岸域が全体漁獲量に占める割合も高まっていることから、この資源の持続的な利用を考える上で、沿岸域における資源利用の実態把握と資源評価を的確に行うことの意義は以前にも増して重要である。しかし、本系群では年齢と成長や成熟等の生物学的な知見は東

シナ海・黄海の沖合域¹⁻⁵⁾あるいは系群分布の縁辺にあたる若狭湾西部⁶⁻⁹⁾のものがほとんどであり、長崎県沿岸域での知見は極めて少ない。そこで、長崎県の沿岸漁業において近年県内の6~7割の漁獲量*3があり主漁場となっている五島沿岸域と橋湾におけるタチウオについて、資源生物学的特性を明らかにするための研究を行い、若干の知見が得られたので報告する。

材料と方法

2002年11月から2009年10月に橋湾と五島周辺海域において主に曳縄釣りで漁獲され、漁協等

*1九州大学大学院農学研究院

*2塚本洋一・酒井猛（平成22年度タチウオ日本海・東シナ海系群資源評価）

*3第52~54次長崎農林水産統計年報（九州農政局長崎農政事務所）

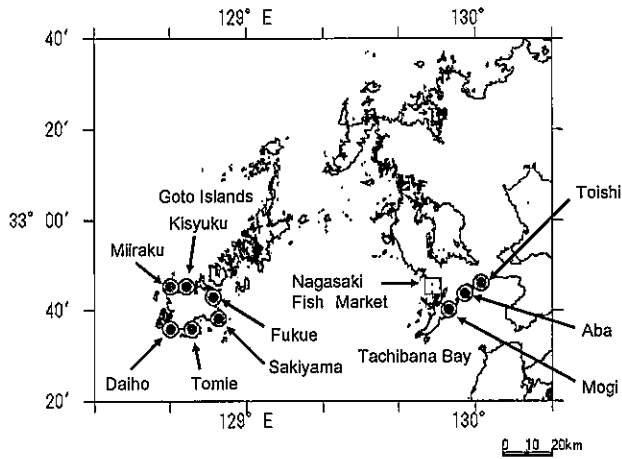


Fig.1 Map of the South coastal waters of Nagasaki prefecture. Mark indicate the place that analyzed fishery statistics.

に水揚げされた後長崎魚市場に運搬されたタチウオの中から、概ね月1回の頻度で海域ごとに30~80個体(計5,480個体)を収集した。標本について肛門前長(上顎先端から肛門までの長さ)、体重、生殖腺重量を測定し、成熟解析用に卵巣の一部は10%中性ホルマリン溶液で固定して保存、

年齢解析用に耳石を摘出し乾燥して保存した。卵巣については常法に従い切片を作成し、光学顕微鏡下で計1,113個体の成熟について組織学的に観察した。

年齢の解析については耳石をキシレンに浸し、双眼実体顕微鏡において透過光下で観察して行った。輪紋は不透明帯から透明帯への移行部が比較的明瞭であったので、その透明帯の内縁を輪の計測部位とした。耳石の焦点から最長外縁までの距離を耳石径R、その計測線上の各輪表示部位までの距離を輪径 r_n とした。耳石の計測は20倍の倍率で接眼マイクロメーターを用いて行った。また、肥厚して輪紋が見えにくい耳石では研磨紙1,000番を用いて研磨した後、輪径を測定した。これらの観察は主に右側の耳石を用いたが、これが欠損している場合や輪紋が不明瞭な場合は左側の耳石を用いた。

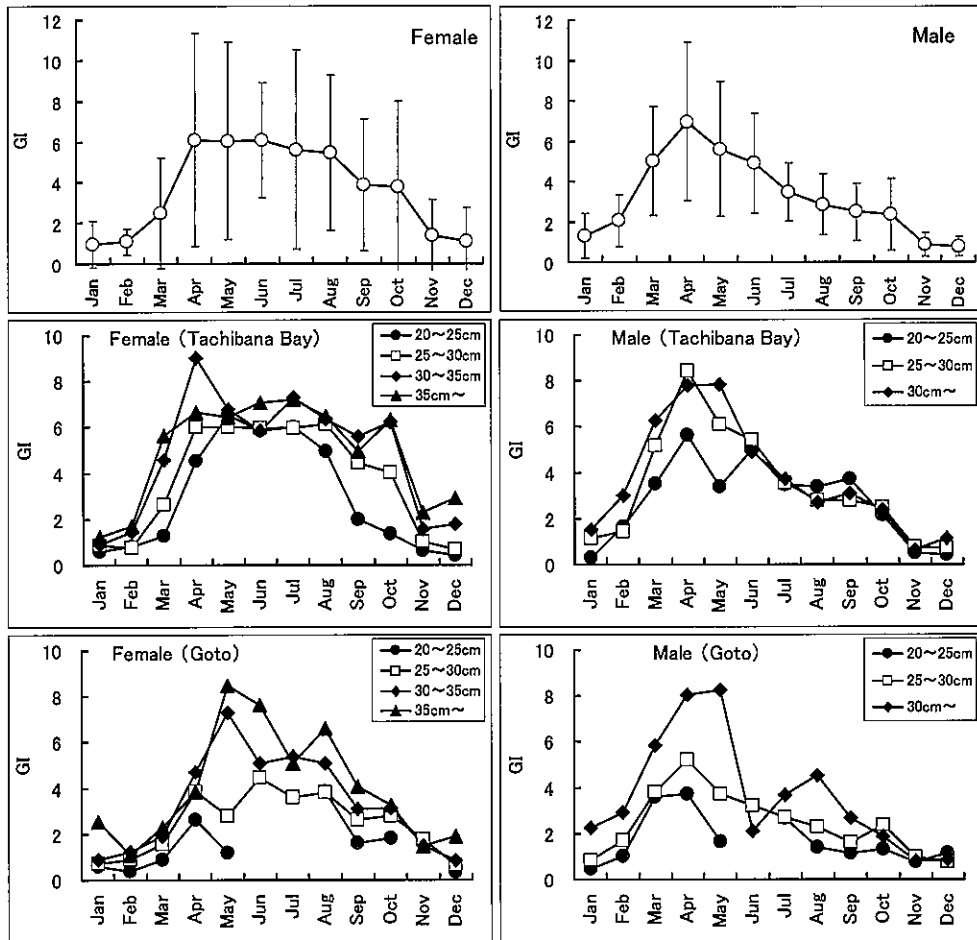


Fig.2 Monthly changes of gonad index. Vertical bars represent the standard deviation.

また、漁獲統計として五島では福江、崎山、岐宿、三井楽、富江および大宝、橘湾では茂木、網場および戸石の各地区 (Fig.1) に水揚げされたタチウオの2004年～2009年の銘柄別統計を集計すると共に、長崎魚市において2003年～2009年にそれぞれの海域から入荷したタチウオについて毎月数回、銘柄別の肛門前長を計26,353個体測定した。これらのデータを元に銘柄と肛門前長の関係やAge-Length-Keyを作成し、漁獲物の年齢組成を推定した。

結 果

成熟と産卵 生殖腺指数 [G I = 生殖腺重量 (g) / 肛門前長 (mm)³ × 10⁷] の季節変化を Fig.2 に示した。雌のG Iは12～2月の冬季に低い値を示し、3月頃からその値が高くなり、9月頃から低くなる傾向を示した。4月～8月はG I値の平均値が5以上の高い値を示した。この時期に、橘湾ではサイズによる差がないのに対し、五島ではG Iの平均値が大きい個体ほど高くなる傾向が認められた。一方、雄のG Iは4月に最も高い値を示し、その後は徐々に低くなる傾向が見られた。

卵巣の組織観察の結果を Fig.3 に示した。卵巣には核の周辺に仁が観察される周辺仁期、細胞質中に卵黄胞が観察される卵黄胞期、卵黄球が出現する第1次卵黄球期、卵黄球が成長し、卵黄胞が外側に押しやられ細胞質の外側に2～3層に配列する第2次卵黄球期、さらに卵黄球が成長し、細胞質内をほぼ埋めつくす第3次卵黄球期、そして卵黄球の融合が観察される成熟前期、吸水して細胞質内が透明化した成熟後期の各卵母細胞が観察された。また、中には排卵後の濾胞細胞が見られる個体も確認された。

最も成熟の進んだ卵母細胞の成熟段階をその個体の成熟とみなし、これとG Iの対応関係を Fig.4 に示した。G Iの平均値は周辺仁期0.38、卵黄胞期0.82、第1次卵黄球期1.78、第2次卵黄球

期2.96、第3次卵黄球期4.45、成熟前期8.04、成熟後期16.7となり、成熟が進むほどG Iが高くなる傾向が確認された。

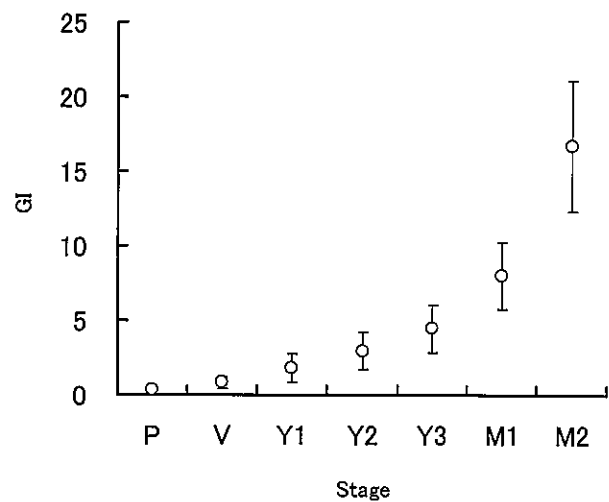


Fig.4 Relationships between ovary maturation stage and gonad index. Vertical bars represent the standard deviation. P:perinucleolus stage V:yolk vesicle stage Y1:primary yolk stage Y2:secondary yolk stage Y3:tertiary yolk stage M1:prematuration stage M2:maturation stage

成熟段階別出現比率の季節変化を Fig.5 に示した。卵黄球期や成熟期に達した個体は3月～10月に多く出現し、この時期が産卵期と考えられた。また、G Iの季節変化ともよく対応しており、G I値が高かった4月～8月には成熟期に達した個体が比較的多く観察され、また排卵後の濾胞組織を有する個体もよく見られることから、この時期が産卵盛期と考えられた。

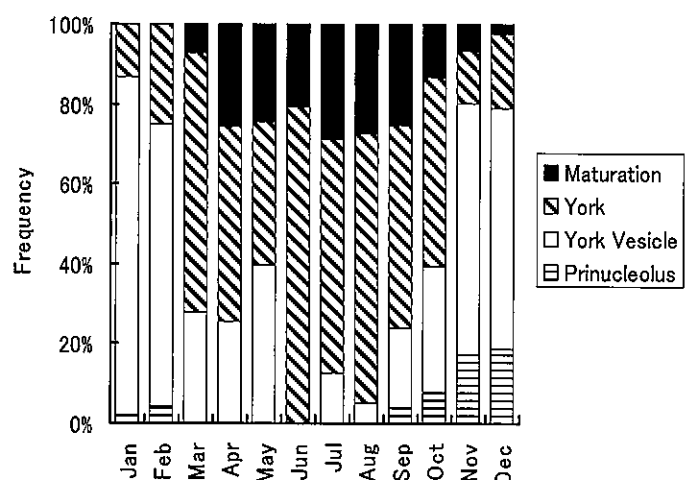


Fig.5 Monthly changes in the proportional frequency of ovarian maturity stages in female.

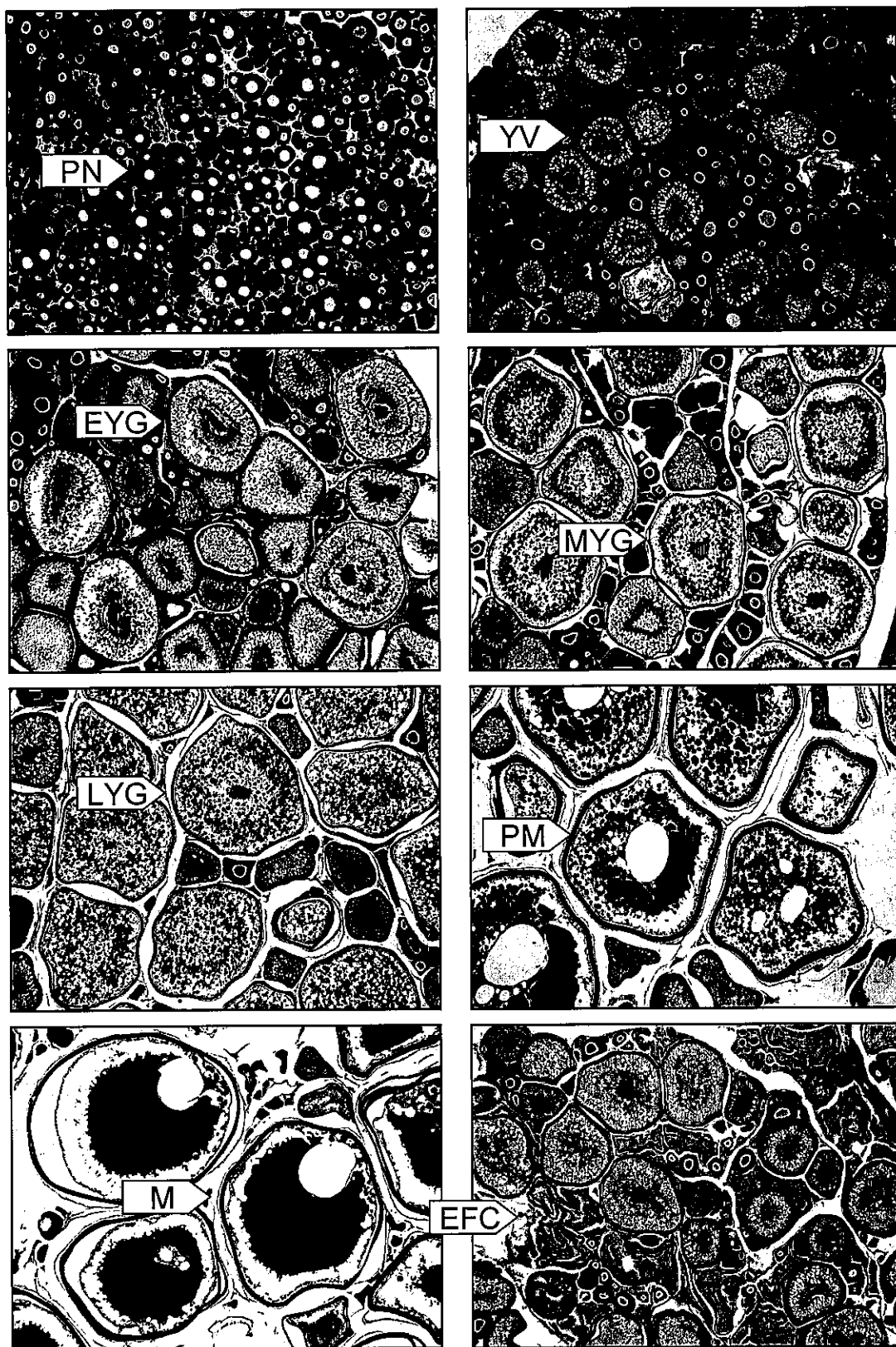


Fig.3 Photomicrographs of histological sections of ovary in different maturity stages.

PN:perinucleolus stage YV:yolk vesicle stage EYG:primary yolk stage MYG:secondary yolk stage LYG:tertiary yolk stage
PM:prematuration stage M:maturation stage EFC:postovulatory follicle

性比 体長群別の性比 (♂/♀) を Fig.6, 月別の性比を Fig.7 に示した。全ての体長群で雌の割合の方が高く性比は1を下回ったが、体長が大きくなるとさらにその偏りは顕著となり、肛門前長450mm 以上では雌のみとなった。性比の季節変化も同様にすべての月で性比は1を下回り、特に5月から12月にかけての性比は0.4前後と雌の出現割合が高かった。

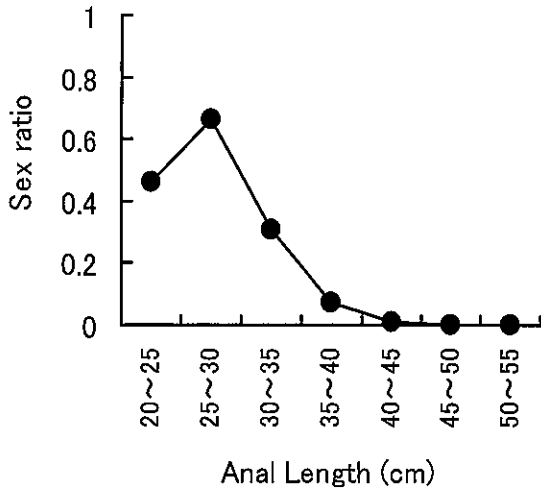


Fig.6 Relationship between Anal length and sex ratio (Male/Female)

- 1 輪魚：縁辺成長率 = $(R-r_1) / r_1$
 - 2 輪魚以上：縁辺成長率 = $(R-r_n) / (r_n-r_{n-1})$
- R : 耳石径(mm)
 r_1 : 第1輪径(mm)
 r_n : 第n輪径(mm)

これをみると縁辺成長率は2月頃から徐々に低くなり、5月に最小値を示し、その後急激に上昇していることが分かる。透明帯出現率もこれと同様の傾向を示した。これらのことから、輪紋は年1回、5月を中心としてその前後に形成されると推定した。

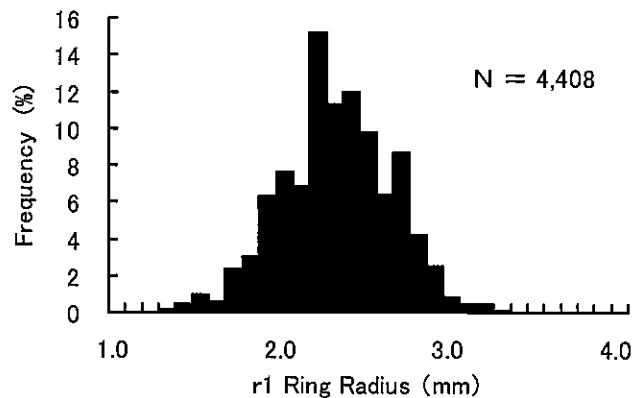


Fig.8 Frequency distribution of the first ring radius.

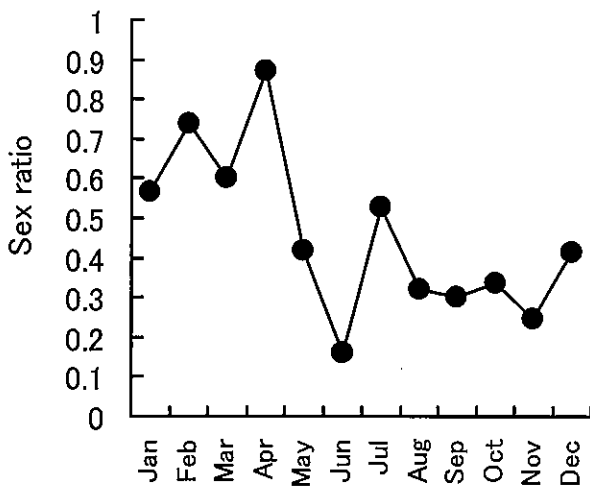


Fig.7 Monthly change of sex ratio (Male/Female).

年齢と成長 第1輪径の頻度分布を Fig.8 に示した。第1輪径は2.2~2.3mm を中心に1モードのみが見られた。以下の式を用いて計算した耳石縁辺成長率と縁辺部における透明帯の出現率の季節変化を Fig.9 に示した。

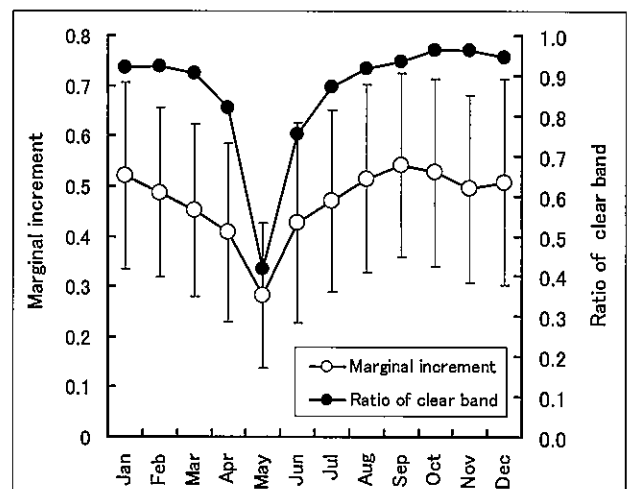


Fig.9 Monthly change of marginal growth and ratio of otolith which has clear band at the outside
 ○;Average in $(R-m)/(m-m-1)$, Bar;standard deviation

肛門前長と耳石径の間には正の相関関係が見られ、雌雄間で有意な差があったことから、それぞれの関係は次式で表された。

雄 : $L=61.524R + 57.084$ ($R^2=0.478$)
 (1)

雌 : $L=86.508R - 20.014$ ($R^2=0.653$)
 (2)

L : 肛門前長 (mm) R : 耳石径 (mm)

次に 1~4 輪魚別の各輪径の平均値を雌雄別に求めた (Table 1)。また、各輪径の平均値を前記の (1) ~ (2) 式の R に代入し、各輪形成時の計算体長 (L_n) を求めた。各輪形成時時期の計算体長から、雌雄別に Walford の定差図 (Fig.10) を作成したところ、雌雄ともほぼ直線状にあり、回帰式は次式で表された。

雄 : $L_{n+1} = 0.790L_n + 103.17$ ($L_\infty=490.82$)
 (3)

雌 : $L_{n+1} = 0.785L_n + 121.02$ ($L_\infty=563.41$)
 (4)

L_n : 第 n 輪形成時計算肛門前長 (mm)

L_∞ : 極限肛門前長 (mm)

Table 1. Average radius of each ring and calculated anal length at the ring formation.

| Male | | | | | |
|--------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Ring Number | Number | r1 | r2 | r3 | r4 |
| 1 | 249 | 2.58 | | | |
| 2 | 736 | 2.32 | 3.24 | | |
| 3 | 113 | 2.29 | 3.21 | 3.79 | |
| 4 | 1 | 2.25 | 3.75 | 4.25 | 4.75 |
| Average (mm) | | 2.36 | 3.40 | 4.02 | 4.75 |
| Ln(mm) | | 202.32 | 266.39 | 304.34 | 349.32 |

| Female | | | | | |
|--------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Ring Number | Number | r1 | r2 | r3 | r4 |
| 1 | 807 | 2.55 | | | |
| 2 | 2105 | 2.35 | 3.32 | | |
| 3 | 383 | 2.32 | 3.29 | 3.91 | |
| 4 | 14 | 2.59 | 3.57 | 4.23 | 4.67 |
| Average (mm) | | 2.45 | 3.39 | 4.07 | 4.67 |
| Ln(mm) | | 192.04 | 273.38 | 331.84 | 383.79 |

輪紋形成月と同じ5月を生まれ月の基準とみなして、雌雄別に推定した Von Bertalanffy の成長式を求めた。それぞれの成長式を以下に示した。

(Fig.11)。雄に比べ雌の成長が良い傾向が認められる。

雄 : $L_t = 490.82 \{1 - e^{-0.236(t+0.531)}\}$
 (5)

雌 : $L_t = 563.41 \{1 - e^{-0.242(t+0.417)}\}$
 (6)

L_t : 推定肛門前長 (mm) t : 満年齢

なお、肛門前長と体重の関係は以下の式で表された。

雄 : $BW = 0.1762 \cdot L^{2.9647}$

雌 : $BW = 0.5363 \cdot L^{2.7679}$

BW : 体重 (g) L : 肛門前長 (mm)

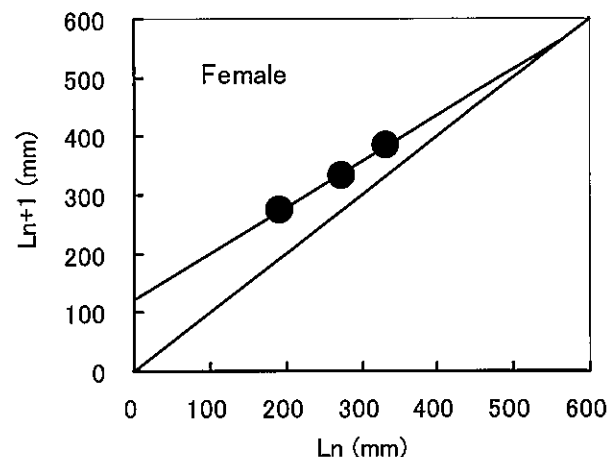
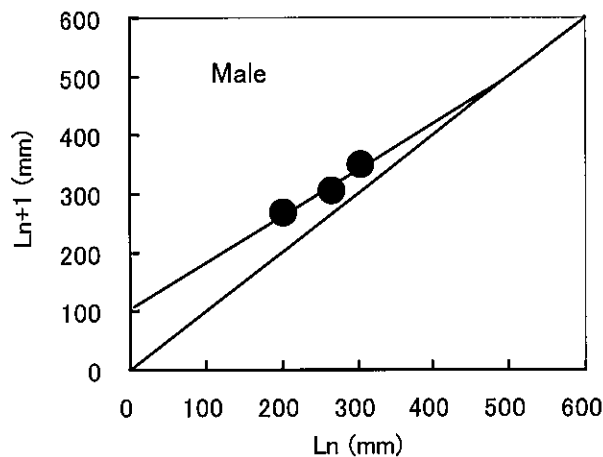


Fig.10 Walford's plot of growth in calculated anal length.
 ○; Average in $(R-m)/(m-m-1)$, Bar; standard deviation

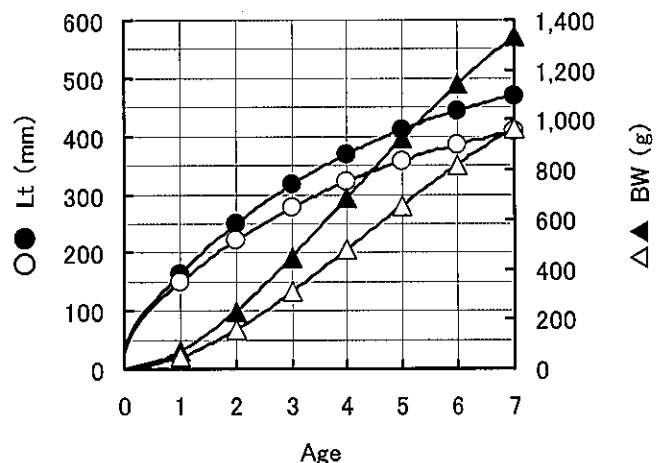


Fig.11 Estimated growth curves of *Trichiurus japonicus*

年齢組成 現在、橘湾や五島で水揚げされたタチウオの多くは長崎魚市に集荷され1箱に対する入数による銘柄で取り扱われている。Fig.12 に各銘柄（入数）と尾叉長の関係を示した。入数の少ない銘柄ほど肛門前長が大きい傾向がみられた。

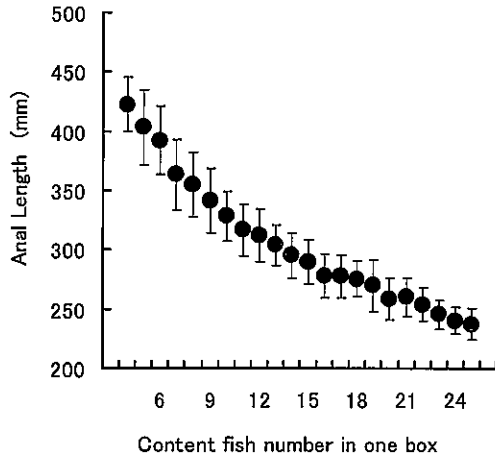


Fig.12 Relation between content fish number in one box and Anal length. Vertical bars represent the standard deviation.

また、今回漁獲統計調査を行った五島および橘湾の計9地区において集計した銘柄別箱数にそれぞれの入数を乗じて、銘柄ごとの漁獲尾数を求め、Fig.12 で得られた銘柄と肛門前長の関係をもとに推定した漁獲物の肛門前長の組成を海域ごとに比較して Fig.13 に示した。五島ではモードが300mm に見られ、橘湾ではこれより若干小さく270mm に見られた。

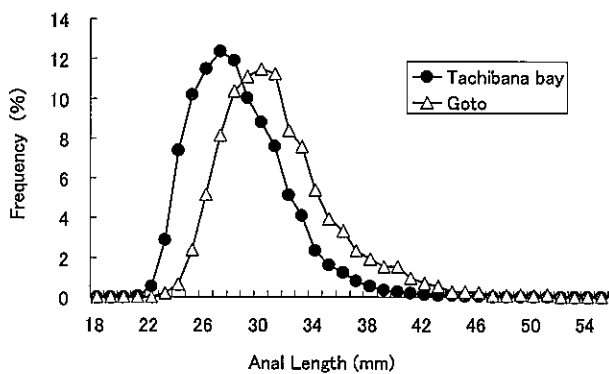


Fig.13 Frequency distribution of anal length in each fishing area.

1年間を4季（春季：3～5月，夏季：6～8月，秋季：9～11月，冬季：12～2月）に分け、季節ごとに推定した体長組成のデータに(5)および(6)式で得られた成長式と計算肛門前長を求めたと

きの偏差から作成した季節別の Age-Length-Key をもとに推定した年齢組成を Fig.14 に示した。橘湾、五島のいずれの海域でも1歳から漁獲が見られ、2歳魚で最も多く漁獲されている実態が見られる。この年齢別の漁獲尾数の対数と年齢との関係を見ると、3歳魚以降は直線回帰で示され、年齢と共に指数的に少なくなった。この関係をもとに年生残率を試算したところ、五島では全減少係数 $Z = -1.454$ (生残率 $S = e^{-Z} = 0.24$)、橘湾では $Z = -2.086$ ($S = 0.12$) と算出された。

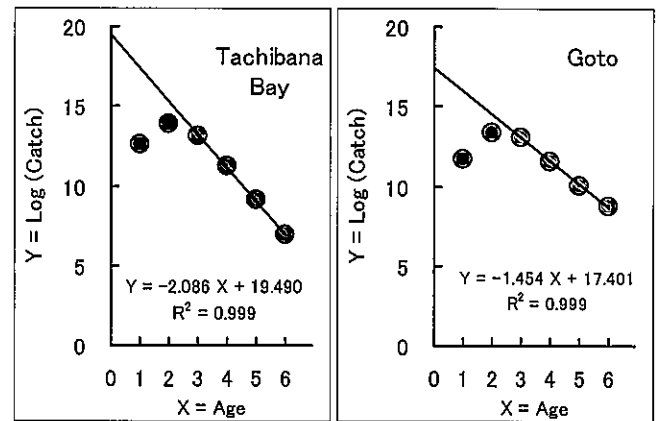


Fig.14 Age composition of catch in each fishing area.

年齢別成熟率 既往の知見との比較のため産卵盛期と考えられる4～8月におけるGIが5以上^{2,3,5,8-10}の個体が占める割合を、五島海区と橘湾海区それぞれ年齢ごとに Fig.15 に示した。年齢別成熟割合には海域による違いが見られ、1～2歳の若齢の雌の成熟割合は橘湾海区の方が五島海区に比べ高かった。

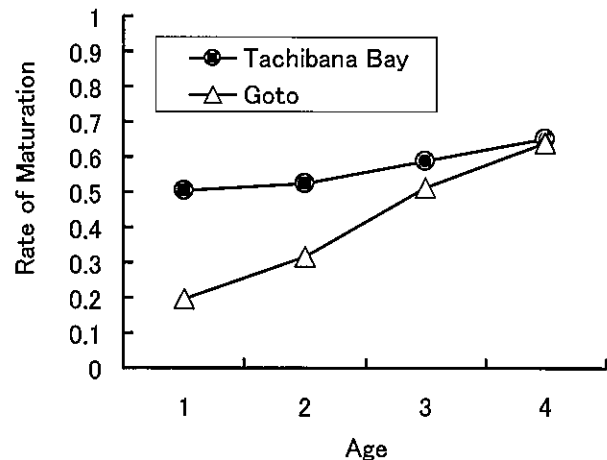


Fig.15 Relation between age and rate of maturation stage in female from April to August.

考 察

成熟と産卵 これまでの知見によれば、タチウオの産卵期は東海・黄海で4~8月(盛期6月)^{2,3,5)}、若狭湾で6月下旬~9月中旬(盛期7月上旬~8月下旬)^{6,8-9)}、紀伊水道で5~8月と10月(盛期5~6月)¹⁰⁾、大阪湾で5~6月と10月¹¹⁾、熊野灘で5~7月と10~11月¹²⁾、対馬で4月中旬~11月上旬¹³⁾とされている。産卵期や産卵盛期に若干の違いは見られるものの、水温上昇期から水温下降期にわたって比較的幅広い産卵期が見られる海域が多い。今回研究を行った五島沿岸域や橋湾も雌のG Iの季節変化や卵巣の組織観察に基づく成熟段階別出現割合から、産卵は3~10月(盛期4~8月)と過去の知見と同様に比較的長い期間にわたって行われていることが明らかとなった。雌のG Iの季節変化に年2回のピークが見られ、産卵期が春季と秋季に分離して見られた報告もあるが、五島沿岸域や橋湾での雌のG Iの季節変化を見る限り、そのような特徴は見られなかった。今回の結果は1峰型のG I変化が見られたという点において東海・黄海や駿河湾¹⁴⁾での報告とよく似た傾向を示しており、第1輪の輪紋形成時における輪紋径もこれらの海域で報告されたものと同じように1峰型を示した。これに対して紀伊水道、大阪湾、熊野灘では年2回G Iの高い時期が見られ、耳石に見られる第一輪紋径の組成も2群に分離されている^{11-12,15)}。輪紋形成期が年1回である場合、生まれてから輪紋が形成されるまでの期間の違いは第1輪紋の径の違いとなって反映されると考えられる。G Iの季節変化や第1輪紋の径のモードから見て、当海域では年に複数回の産卵のピークに基づく季節発生群を想定するより、ある程度連続した1つの発生群としてまとめて扱う方が妥当と考えられる。

成長と性比 本研究の成長を見ると、満1歳から雌のほうが肛門前長が大きく、歳を重ねるごとにその成長差が大きくなる傾向が認められた。雌の方が雄よりも成長が良いことは、既知の報告^{7,13)}

において同様に認められている。

また、今回研究対象とした漁獲物では雌の方が比較的多く漁獲対象となっている。体長別の性比を見ると、大型の個体になるほどさらに雌の割合が高くなっている。これは本種において雌雄で成長に違いが見られることが影響していると考えられる。また、季節別に性比を見た場合には5~12月には雌の比率が高くなる傾向が見られた。宗清・桑原¹⁶⁻¹⁷⁾は産卵期に雌および雄にそれぞれ偏る2群が形成され、沖側には雄の多い群れが、岸側には雌の多い群れが形成されることを報告している。今回、長崎県沿岸域でも雌に偏ったことは岸側に集まった雌の産卵群を対象として漁獲が行われていることを示しているものと思われる。このような実態が当海域でも確認されたことは、資源の回復を考えるための方策のひとつとして産卵群を適切に保護することを検討する際に貴重な情報となる。

橋湾と五島での体長組成を比べたところ、五島では橋湾より若干大きいサイズでの漁獲が行われていた。これは五島のタチウオ関係漁業者が小型魚保護のため1箱20入り以上の小型個体を極力漁獲しないように努めている結果と考えられ、資源の生残率も五島の方が高めに推定された点とも矛盾しない。例えば20~25入りのサイズのタチウオを1年間保護すれば重量ベースで2~3倍に成長することから、資源の有効利用の点からも注目すべき点である。今後、橋湾でも小型魚の漁獲が加入あたり漁獲量に与える影響についても検討し、適切な資源管理について考えることが必要であろう。

年齢別成熟率 今回行った卵巣の組織観察の結果から第3次卵黄球期の個体と成熟期の個体のG Iの境目はおおよそ6あたりに見られ、G Iと卵巣の外観また卵径組成などの結果からG Iが5以上の個体は成熟し産卵に寄与するとした既往の文献と概ね一致した。本研究では五島と橋湾では年齢別成熟率に違いが見られた。宗清ら¹⁶⁻¹⁷⁾は底深100mから160mの海域と底深40~60mの

海域では成熟に違いが見られ、浅い海域のタチウオの方が成熟していることを報告している。今回比較した五島と橋湾を見ると漁場は橋湾の方が20~60mと若狭湾での浅い海域の水深に近く、五島は80~120mと深い方の水深に近い。若狭湾では漁場水深と成熟との関連については年齢別には詳細に調べていないが、長崎県南部沿岸域の中で海域によって年齢別成熟率に違いが見られた理由のひとつとして、このような漁場水深の違いが特に若い年齢における違いとなって現れた可能性が考えられる。

年齢別成熟率を計算する際、どこまでを成熟個体として含めるかにより値そのものが異なってくる。そこで、年齢別成熟率に関する既往の知見との比較にあたり、比率計算の方法が明確に示されておりかつ本研究で解析した方法と同様の手法を用いている3つの論文^{3,5,10}をもとに考察してみる。東シナ海におけるタチウオにおいては1954~1957年における年齢別成熟率と1966~1967年における年齢別成熟率を比較し、1966~1967年の方が1歳ほど産卵開始年齢が早まっていることが報告されている。山田は年代によってこの年齢別成熟率に違いが見られた理由について資源量の減少に対応した一種の補償作用を可能性のひとつとして挙げている⁹。

また、このことに関連して坂本¹⁰は東海・黄海における1950年代の生残率は $S=0.21\sim0.29$ であるが、若齢からの成熟が見られる紀伊水道における生残率が $S=0.113$ であることに注目している。坂本はこの報告の中でこのような成熟年齢に関する特性値が餌生物等環境の相違に起因する紀伊水道本来の特性値を示すものか、あるいは資源密度低下に伴う補償作用によるか判断しがたいとした上で、ひとつの手がかりとして資源の生残率との関係について述べ、漁獲の強さに伴う補償作用の可能性について示唆した。若齢で成熟が見られる橋湾海域で推察される生残率が $S=e^{-2.086}=0.124$ と同じく若齢からの成熟が見られる紀伊水道とよく似た値と示し、これとは対照的に五島

海域での生残率は同じような年齢別成熟率を示した東海・黄海と $S=e^{-1.454}=0.234$ とよく似た値を示したことはとても興味深い。

残念ながら今回研究の対象とした橋湾や五島の沿岸域では東シナ海のように異なる年代を比較し、資源密度の違いに伴う年齢別の成熟率の違いについて比較検証できるような資料は見当たらない。今後、もし資源密度が大きく変化することがあるとすれば、東シナ海のようにこの特性値が変化するか検証することはタチウオの成熟年齢を考える上で重要であると考えられる。

以上のように未解明な点がまだ多く残されており、今後の研究によるところは大きいですが、今回の研究で得られた知見により長崎県沿岸域における年齢や成熟に関する現況はある程度明らかにすることができ、このタチウオ資源の管理を考えていく上で有益な情報を与えるものと考えられる。

謝 辞

本研究を行うにあたり、耳石の輪紋計測にご協力いただいた長崎大学水産学部元学生の赤星菜穂子氏、三堂知理氏、また本研究を遂行するにあたりご指導と種々のご配慮をいただいた同大学教授の夏川豊博士、また本研究をまとめるにあたり、貴重なご助言を賜った西海区水産研究所塚本洋一博士に心から感謝する。

文 献

- 1)三栖寛：東海・黄海産タチウオ資源の研究，第一報，年令と成長ついて．西海区水研研報，15，1-13 (1958).
- 2)三栖寛：東海・黄海産タチウオ資源の研究，第二報，成熟と産卵ついて．西海区水研研報，16，21-33 (1959).
- 3)三栖寛：東シナ海・黄海産タチウオの漁業生物学的研究．西海区水研研報，32，1-57 (1964).
- 4)浜田律子：タチウオの耳石の横断切片による

年令と成長について. 西海区水研研報, 41, 53-62 (1971).

5)山田梅芳: 東シナ海に生息するタチウオの生殖生態の変化. 西海区水研研報, 41, 63-81 (1971).

6)宗清正廣・桑原昭彦: 若狭湾西部海域におけるタチウオの産卵期と性比. 日水誌, 50(8), 1279-1284 (1984).

7)宗清正廣・桑原昭彦: 若狭湾西部海域におけるタチウオの年齢と成長. 日水誌, 54(8), 1305-1313 (1988).

8) 宗清正廣・桑原昭彦: 若狭湾西部海域におけるタチウオの成熟と産卵. 日水誌, 54(8), 1315-1320 (1988).

9)宗清正廣: 若狭湾西部海域におけるタチウオの漁業生物学的研究. 京都府立海洋センター研究論文, 第3号, 1-78 (1991).

10)坂本俊雄: 紀伊水道におけるタチウオの生殖生態について. 栽培技研, 4(2), 9-20 (1975).

11)林 凱夫: 大阪湾産タチウオの漁業生物学的研究. 大阪府水試研報, 5, 99-115 (1978).

12)鈴木 清・木村 清志: 熊野灘におけるタチウオの資源生物学的研究. 三重大水産学部研報, 7, 173-192 (1980).

13)花淵 靖子: 対馬近海産タチウオの年齢と成長. 西海区水研研報, 67, 37-57 (1989).

14)小坂 昌也・小椋将弘・白井秀機・前地道義: 駿河湾におけるタチウオの生態学的研究. 東海大紀要, 海洋学部, 2, 131-146(1967).

15)阪本 俊雄: 紀伊水道産タチウオの年令と生長. 日水誌, 42, 1-11 (1976).

16)宗清正廣・桑原昭彦: はえなわ釣獲試験結果からみた産卵期におけるタチウオ魚群の特徴. 日水誌, 49(10), 1515-1521 (1983).

17)宗清正廣・桑原昭彦: タチウオの産卵場, 産卵習性, 分布様式. 日水誌, 50(9), 1515-1521 (1984).