

個別飼育実験によるヒラメの産卵周期と産卵数の確認

平野ルミ・山本栄一

Spawning rhythm and egg number at the individual female spawning experiment in the hirame flounder, *Paralichthys olivaceus*.

Rumi Hirano*¹・Eiichi Yamamoto*¹

In order to investigate some features of the spawning characteristics of cultured hirame flounder, 5 females (4-year old, 2.4~2.9 kg in post spawning body weight), were reared separately with 3 males in each tank, and the spawning rhythms and number of eggs spawned were monitored daily through a spawning season. During the spawning period which started from late March and ended in mid-June, all females continued to spawn with the frequency as high as 66~88 per cent of the total days. These results indicate that hirame flounder is a daily spawner with an asynchronous ovary. The largest number of eggs spawned was 480,000~660,000 per day, and fecundity of fish was estimated to be 8,000,000~11,500,000. Developmental potential was rather low in view of the percentages of eggs which developed into embryos on the day before hatching to all initially floated ones (29.3~53.1 per cent). Based on these results, rearing conditions of the spawners and their possible relation to the quality of eggs spawned were discussed.

ヒラメの産卵生態については、これまでに複数の雌を含む飼育群での観察結果が報告されてきた^{1~4)}。それによると、ヒラメは、多回産卵を行い、非同期発達型の卵母細胞の発達様式⁵⁾を持つと推定されている。分離浮遊卵の多回産卵を行う海産魚は、一般的に水槽内での自然産卵による採卵が容易であり、ヒラメの種苗生産でもこの採卵方法が主流である。しかし、自然産卵による採卵は、現状では経験的手法に依存しており、採卵成績は必ずしも安定したものではない。それゆえ、成績向上のために、親魚の成熟および産卵特性の詳細な検討に基づいた親魚の管理方法の確立が求められている。一方、多回産卵魚では個体の排卵時期の特定が難しく、ヒラメでも、排卵周期についての知見に欠け、そのため染色体操作などの際に必要な搾出採卵では良好な成績が得られていない⁶⁾。また、個体の産卵数等の成熟および産卵特性は、ヒラメの漁場における資源管理を行う上でも重要な基本的情報であるが、十分には明らかにされていない。このように、ヒラメの成熟および産卵についての生理的特性の調査が多方面から必要と

*1 : 鳥取県水産試験場栽培漁業部。

されている。そこで、今回は、ヒラメの個体レベルでの産卵特性についての知見を得る目的で、雌親魚の個体別産卵実験と、比較としての複数雌の飼育群による産卵実験を行った。

材 料 と 方 法

ヒラメ雌親魚の個体毎の1産卵期を通じた産卵状況を調査するため、個体別の産卵群を5つ設定した。また、対照群として、複数雌による産卵群を設定した。

個体別産卵群として、1991年3月1日に雌1個体と雄3個体を組合せて飼育する4群(A~D)を設定した。これに、4月17日にすでに産卵中の雌による同様な産卵群を1群(E)加えた。さらに、対照群として、1990年11月26日に雌10個体と雄31個体を組合せて飼育を開始した。親魚には雌雄とも1986年生まれの4歳魚を用いた。ただし、対照群の雄のうち5個体は1987年生まれの3歳魚であった。親魚の実験開始時および終了時の魚体サイズをTab. 1に示した。

個体別産卵群を室内に設置した1.8 t FRP水槽に収容し、3月1日から6月17日までの約4ヶ月間流水飼育を行なった。対照群は屋外に設置した6 t円形キャンバス水槽に収容し、11月26日から6月17日まで流水飼育を行なった。実験期間中の飼料は冷凍マアジのみで、週3回夕方に給餌し、翌朝残餌を除去した。

採卵は3月20日から6月17日まで行なった。その期間の飼育水温の推移をFig. 1に示した。

Table 1. Weight and length measurements of parental hirame in experimental (a single female: A~E) and control (multiple females: a) groups at the beginning (A~E: 1991 March 1, a: 1990 November 26) and end (1991 June 17) of rearing in present experiment.

Spawning group	Sex	Number	Beginning		End	
			Body weight	Total length	Body weight	Total length
			g	mm	g	mm
A	♂	3	1,020±127.5*	465±13.0*	1,167±114.7	479±11.8
	♀	1	3,340	640	2,900	645
B	♂	3	1,007±18.9	456±2.6	1,093±47.1	460±4.5
	♀	1	3,120	650	2,920	650
C	♂	3	893±156.9	432±17.0	967±132.0	438±15.8
	♀	1	3,120	643	2,820	650
D	♂	3	893±126.8	440±17.0	953±68.0	449±16.5
	♀	1	2,560	565	2,380	570
E	♂	3	967±105.0	453±10.6	1,033±99.8	462±9.8
	♀	1	—	—	2,380	606
a	♂	31	874±119.9	439±34.0	—	—
	♀	10	2,650±335.4	616±19.7	—	—

* : Mean value ± standard deviation.

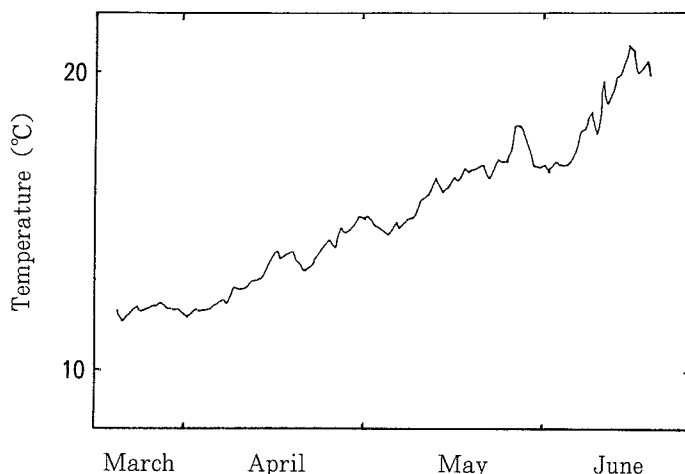


Fig. 1. Daily fluctuation in mean temperature during experimental period.

終日排水を円筒状の集卵ネットに受け、放卵された卵を集めた。毎日1回、午前9～10時に集卵ネットを交換した。得られた卵を浮上卵および沈下卵に分け、その計数を行なうとともに、浮上卵の一部を継続して培養し、発生成績（浮上率：浮上卵数/全卵数，胚形成率：孵化前日の胚形成卵数/浮上卵数）を調査した。卵の計数は、容積または重量による分割計数で行なった。

結 果

全ての雌親魚（Eを除く）と対照群で、3月下旬には産卵が開始され、その後約3ヶ月にわたって産卵が継続した。各雌親魚および対照群の毎日の産卵数と発生成績をFig. 2～7に示した。さらに、産卵期間を通じて得られた卵数およびその発生成績を通算してTab. 2に示した。

各雌個体とも3月下旬より6月中旬までの約3ヶ月間の産卵期があり、この間の産卵頻度（産卵日数/産卵期間中の日数）は個体によって66%から88%の範囲のかなり高い値を示した。また、個体毎に、比較的長い間毎日連続して産卵する期間と、産卵頻度の低い期間があり、その組合せパターンについては個体差が大きかった。

産卵期間中に雌1個体の産出した卵数は個体により約800万粒から1,150万粒の範囲におよんだ。これを魚体重1kgあたりに換算すると約340万粒から400万粒の範囲となった。1日最大産卵数は個体によって約48万粒から66万粒の範囲であった。また、産卵数の日変化は大きく、一定の規則性は認め難かった。

産卵期間を通じての卵の浮上率は個体によって約16.2%から32.9%の範囲にあった。毎日連続した産卵が確認されている時期に浮上率が高い傾向にあった。胚形成率は個体毎に通算すると約29.3%から53.1%の範囲にあったが、1日毎の胚形成率は大きく変化した。産卵群によって異なる時期に胚形成率の高い期間と低い期間が交互した。胚形成率の高い時期は、Aが産卵

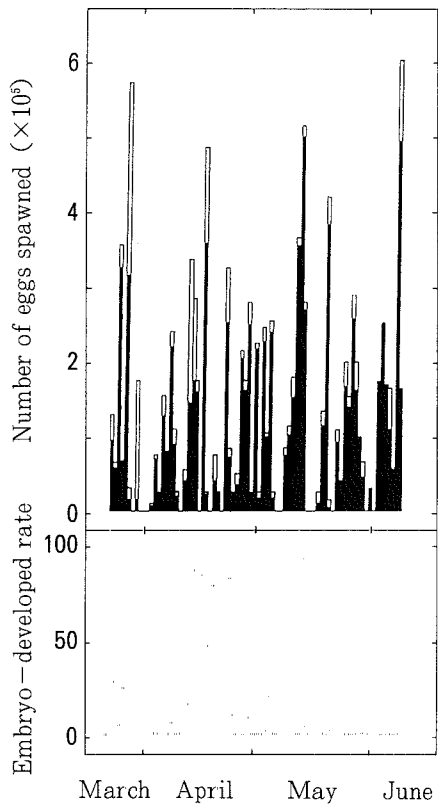


Fig. 2. Daily changes in numbers of eggs spawned (above, open column : floated, solid column : sunken eggs) and embryo-developed rates (below, developing eggs / floated eggs) in group A.

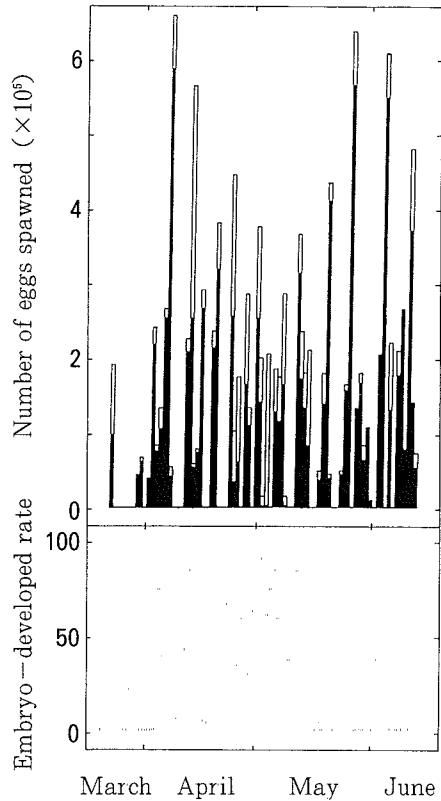


Fig. 3. Daily changes in numbers of eggs spawned (above, open column : floated, solid column : sunken eggs) and embryo-developed rates (below, developing eggs / floated eggs) in group B.

期の前期，BとEが中期，Cが後期，Dでは中～後期と個体による差が大きかった。浮上率の高い産卵例で胚形成率も高い場合が多かったが，産卵数と胚形成率との間に明らかな関連は見出せなかった。

CとDの雌個体では，3月下旬より腹部の異常な膨張が認められ，放卵がうまく行えないようであった。しかし，Cでは5月上旬，Dでは4月下旬に，大量の放卵（ほとんどが沈下卵）が認められた後，腹部の著しい膨張はおさまった。そして，数日後より浮上率および胚形成率とも高い卵が産出されるようになった。浮上率は，この大量放卵以前は極めて低率（C：6.9%，D：7.5%）であったが，大量放卵以後は上昇した（C：32.1%，D：41.3%）。

対照群では，腹部の観察より，雌10個体のうち産卵に参加したのは7個体ようであった。産卵は3月20日以前にもわずかに行なわれており，6月中旬までの約3ヶ月間続いた。この産卵群としての総産卵数は約7,610万粒であった。これを雌7個体の平均として算出した産卵数

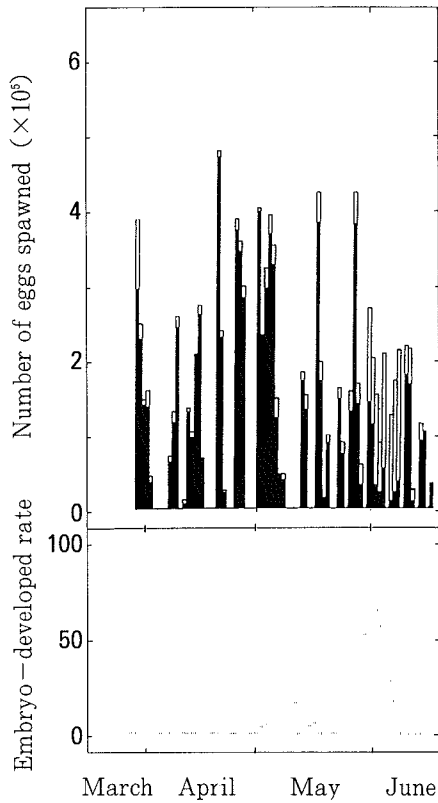


Fig. 4. Daily changes in numbers of eggs spawned (above, open column : floated, solid column : sunken eggs) and embryo-developed rates (below, developing eggs / floated eggs) in group C.

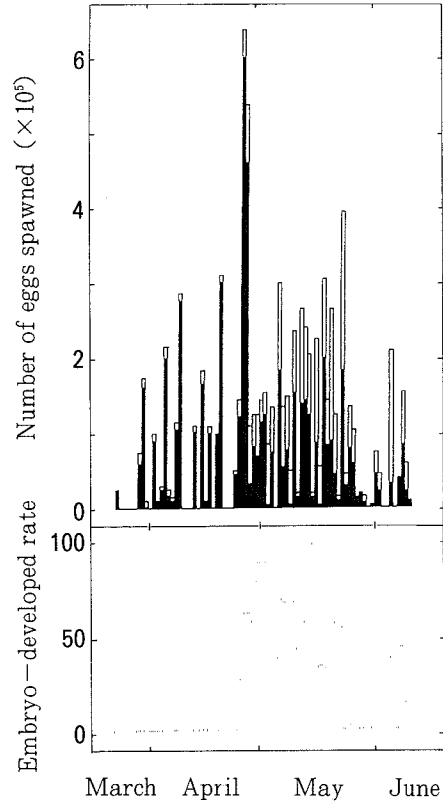


Fig. 5. Daily changes in numbers of eggs spawned (above, open column : floated, solid column : sunken eggs) and embryo-developed rates (below, developing eggs / floated eggs) in group D.

は約1,100万粒であり、魚体重1 kgあたりの産卵数は約400万粒であった。また、対照群の産卵期を通じての卵発生成績は、浮上率で約32.2%であり、胚形成率で約48.0%であった。浮上率は産卵期中期に高かった。胚形成率はバラツキが大きく(0~93.8%), 特定の時期に高い値を示すこともなかった。対照群は、群としての産卵期間で、個体別飼育を行った各雌個体のそれと一致していた。雌親魚あたりの産卵数では、個体別産卵群との間に著しい差は認められなかった。しかし、卵の発生成績では、対照群は、BとDの個体とほぼ同等であったが、A, C, Eの各個体より明らかに勝っていた。

考 察

ヒラメの個体レベルでの産卵特性を明らかにする目的で、ヒラメ雌1個体と雄3個体を組合

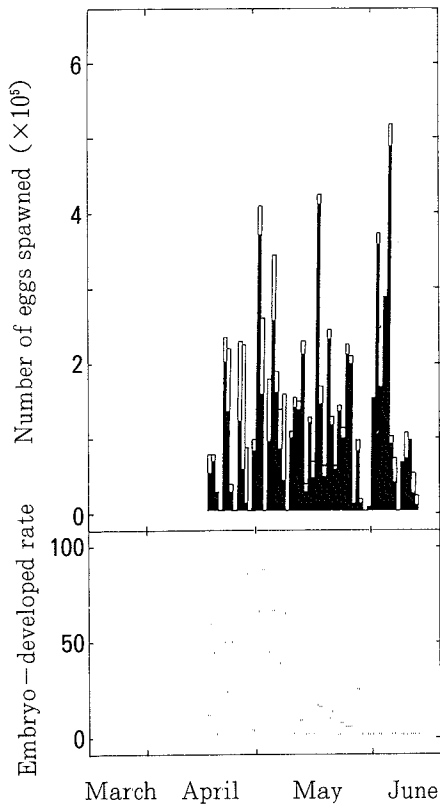


Fig. 6. Daily changes in numbers of eggs spawned (above, open column : floated, solid column : sunken eggs) and embryo-developed rates (below, developing eggs / floated eggs) in group E. Eggs spawned before April 17 were not counted and figured.

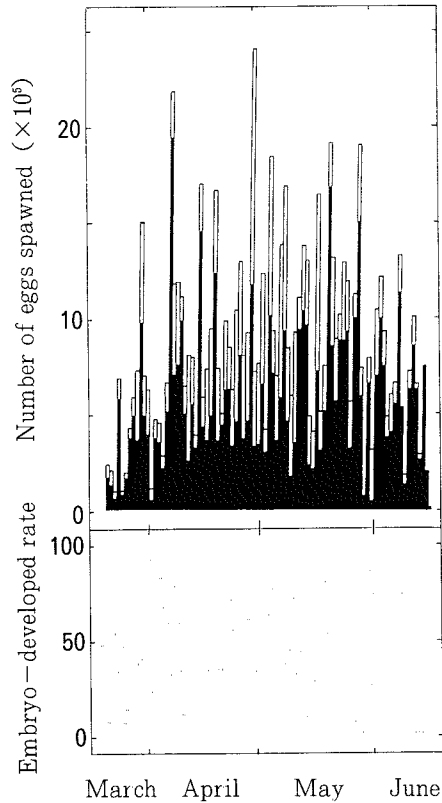


Fig. 7. Daily changes in numbers of eggs spawned (above, open column : floated, solid column : sunken eggs) and embryo-developed rates (below, developing eggs / floated eggs) in group a. Eggs spawned before March 19 were not counted and figured.

せて飼育を行い、日別の産卵数と浮上率および胚形成率を調査した。その結果、産卵は3月下旬より6月中旬まで継続して行われた。産卵期間中、産卵の頻度は極めて高く、毎日連続して産卵する期間も長かった。ヒラメは、飼育魚の周年にわたる生殖腺の組織学的調査により非同期発達型の卵母細胞の発達様式を持つことが判明しているが(未発表データ)、今回の結果からも、この型の卵発達の特性に基づく多回産卵魚であることが確認された。このような非同期発達型の魚種には多くの海産魚が属しているにもかかわらず、その成熟および産卵特性については知見が乏しく、マダイ⁷⁾、トビヌメリ⁹⁻¹¹⁾、およびシロギス¹²⁻¹⁵⁾等で報告されたにすぎない。

今回の実験では、個体毎に調べたヒラメの産卵期間は3月下旬から6月中旬までの約3ヶ月で、その間高い頻度で産卵が続くことが観察された。また、対照の複数雌による産卵群の産卵

Table 2. Spawning period, number of eggs spawned and rate of survival at embryonic stage in each group in the present experiment.

Spawning group	Spawning period	Number of days eggs spawned	Total number of eggs spawned	Number of ¹⁾ eggs spawned per 1 kg body weight	Proportion ²⁾ of eggs floated	Proportion ³⁾ of eggs with embryos developed
			×10 ³	×10 ³	%	%
A	3/22 ~ 6/ 8	62	10,030	3,459	16.2	29.3
B	3/22 ~ 6/12	53	11,579	3,993	23.5	49.9
C	3/29 ~ 6/16	53	10,166	3,631	17.6	30.7
D	3/23 ~ 6/10	61	8,180	3,408	32.9	53.1
E ⁴⁾	(4/18)~ 6/13	50	(7,615)	(3,173)	17.5	40.8
a ⁵⁾	3/20*~ 6/16	89	76,115	4,027	32.2	48.0

1 : Total eggs / body weight of maternal fish (A~E : weight in June 17, a : weight in November 26). 2 : Floated eggs / spawned eggs. 3 : Embryos developed eggs / floated eggs. 4 : Eggs spawned before April 17 were not counted. 5 : Spawning in small number had already begun in March 20 when the counting of eggs initiated. Three females out of ten did not spawn throughout the experimental period.

期も、個体毎のそれらと一致した。これは、早期に成熟する個体や晩期に成熟する個体など成熟の時期が異なるものの総和としてヒラメの1産卵期が形成されているのではなく、各個体が同様に長期の産卵期を有することを示している。他の非同期発達型の魚種では、マダイ雌1個体で約1ヶ月半(5/12~6/27)⁷⁾、トビヌメリで春と秋にわたる期間⁸⁾、さらにシロギスで3ヶ月以上(6/26~10/6、複数雌の産卵群)¹³⁾の産卵期が報告されている。このような長い産卵期は卵発達様式が非同期発達型である魚種の特徴であり、一方、光周期と水温がこれらの魚類の産卵期の開始と終了を直接的に規定している¹⁶⁾ものと考えられる。今回のヒラメの集団としての産卵期と個体毎の産卵期がほぼ一致した結果は、ヒラメでも、成熟に関して生理的に光や水温への感受性が高いことを示唆している。このことは、産卵期の時期や期間を人為的に制御できる¹⁷⁾こととも関連している。しかし、今回使用した雌親魚は全て同一姉妹群で遺伝的に変異の比較的少ないものであり、系統によっては成熟の期間がずれる可能性もある。

産卵期間中のヒラメの産卵は66~88% (産卵日数/産卵期間中の日数) の高い頻度で行われたが、産卵数の日変化が大きく、1産卵期間中の産卵数の増減に規則性は認め難かった。個体別の産卵特性が報告された非同期発達型の他魚種でも、ヒラメと同様、産卵期間中の産卵頻度が高く(マダイ⁷⁾: 68.0%, トビヌメリ⁹⁾: 77.1%), 産卵数の日変化も大きい。また、これらとシロギス¹³⁾については、1日のうちで産卵の活発な時間帯が認められており、産卵の日周リズムが存在することが知られている。さらに、マダイ^{8,18)}とシロギス¹⁴⁾では、1日における卵巣卵の卵黄蓄積、成熟、および排卵の過程と、血中ステロイドホルモン量の増減がよく対応し、卵の最終成熟に至る一連の生理的日周リズムが存在することが確認されている。ヒラメでは、今回の実験において日周リズムについての詳細を調査していないが、すでに複数雌の産卵実験例によって、ヒラメでも活発な産卵時間帯が存在する²⁾ことが示されている。従って、ヒラメ

も、成熟および産卵特性の類似したマダイ等と同様、排卵および産卵に日周リズムを持つ可能性が高い。これらが明らかにされれば、排卵時間の予測による搾出採卵の適正なタイミングや、排卵リズムと産卵リズム、およびこれらと雌雄の産卵行動との関連がどのようにヒラメの卵質に影響を与えているかが明らかになるものと期待される。

今回の実験では、1産卵期間中の総産卵数は、体重2,380gから2,920gのヒラメ4歳魚雌1個体あたり約800万粒から1,150万粒であった。これを魚体重1kgあたりに換算すると約340万粒から400万粒となり、個体差は小さくなる。つまり、同年齢魚の産卵数は魚体重に依存するといえる。また、1日最大産卵数は個体によって約48万粒から66万粒の範囲にあった。一方、対照群では、雌1個体平均として算出した総産卵数は約1,100万粒で、魚体重1kgあたりの産卵数は約400万粒であった。これまでに産卵実験で確認されたヒラメ1個体平均の産卵数は、全長600~750mmで約404万粒¹⁹⁾や全長460~860mm(平均620mm)で約427万粒²⁰⁾等の比較的低い値と、高橋ら²⁾の全長510~560mm(平均536mm)で約711万粒の高い値の例が知られていた。後者は、前者と、卵巣卵からの推定値(40~50万粒)¹⁾を大きく上回る産卵量として注目されてきたが、今回の実験で得られた値とほぼ一致している。このことは、今回の産卵数が既報の最大値に相当し、実験に使用したヒラメ雌親魚が1産卵期間中正常な卵形成を続けていたことを示している。一方、マダイでは、体重900gの雌1個体が1産卵期間中に約190万粒の卵を産出し、1日最大産卵数は約12万粒であった⁸⁾と報告されている。このように、卵発達様式が非同期発達型の魚種では、雌1個体あたりの産卵数は一般に考えられていたよりかなり多い。ヒラメの場合、魚体重1kgあたりの1産卵期の産卵量を未受精の搾出状態の卵重量に換算すると約2.0kgにも相当する。これは、産卵期間中にも卵形成が極めて盛んな非同期発達型の特性に基づくものであり、その間、成熟魚が高い生理的活性を維持することを示唆している。なお、1989年に行われた今回使用した親魚と同一群の複数雌による産卵実験⁹⁾では、体重1kgあたりの産卵数は群による平均で250万粒から320万粒の範囲(今回の値の68~80%)に止まっており、これは年齢によって産卵数が相違する可能性を示している。

産卵期間を通じての卵発生成績については、個体別の平均で、浮上率が約16.2%から32.9%であり、胚形成率が約29.3%から53.1%であった。胚形成率は0~100%と日変化が大きかった。また、対照群では、平均浮上率が約32.2%であり、平均胚形成率が約48.0%であった。今回の実験と同様な人工育成4歳魚による高橋ら²⁾の例では、平均浮上率が約23.0%であり、平均ふ化率が約68.0%であった。これは、今回の結果と比べ、浮上率ではほぼ同程度であるが、胚形成率では上回っている。また、1989年の同一群親魚(2歳魚)による産卵実験⁹⁾では、平均浮上率が群により約54.4%から80.4%の範囲にあり、平均胚形成率が同じく約40.8%から56.0%の範囲にあった。これは今回の発生成績よりかなり高い値である。この相違の要因として、親魚の年齢の相違とともに、両年度における飼育条件の相違が考えられる。すなわち、1989年の実験に比較して、今回の複数産卵群の飼育密度が高い(2.7倍)うえに、個体別産卵群では小型水槽の使用を余儀なくされた。これが、産卵水槽内での産卵行動の抑制に働き、低い卵発生成績を生じさせた可能性がある。

1日毎の卵発生成績は、産出時点の卵質と、産出後の受精率に大きく左右される。また、未

受精卵は産出後半日以内に沈下するので、今回得られた浮上率の値は、受精率が低い場合、産出直後の値より著しく小さく算出されていることになる。産出時点の卵質を規定する要因として、雌親魚の栄養状態や遺伝的素質とともに、排卵から放卵に至るまでの卵の経過時間を挙げることができる。ちなみに、排卵後卵巣に留まった卵は15℃の水温下で3日以内に発生能力を完全に失うことが報告されている²⁰⁾。一方、卵の受精率は雄を中心とした産卵行動によっており、また、その活発さが雌の排卵された卵の放出を促し、卵巣内での卵滞留時間に影響するものと考えられる。今回の結果では、Aでの産卵期後半と、CおよびDでの産卵期前半においては、胚形成率がほぼ0%で推移し、浮上率も常に低い値を示した。この間は、親魚の正常な産卵行動が抑制されたものと推定される。特に、CおよびDでは、雌個体で腹部の異常な膨張状態が継続しており、排卵された卵の卵巣内での滞留時間が著しく長く、卵の過熟による変性が進行したようである。これは、産卵行動の不足から、排卵リズムと放卵リズムが対応せず、卵質の極端な低下にまで及んだものと推察される。このような腹部の著しい膨張が認められる雌親魚は、ヒラメの種苗量産現場における産卵群においてもよく見受けられるものであり、その産卵期には良質な卵を産出できないであろうと考えられてきた。しかし、今回の例で、このような個体も、時間の経過とともに良好な産卵パターンを示すようになり、正常な卵形成および産卵の能力に問題がないことが確かめられた。このような不調は、むしろ、親魚の成熟および産卵の生理的障害にのみ起因するものではなく、産卵群の生態的側面における障害が強く影響して生じるものと考えられる。

従来、ヒラメは2ヶ月以上の産卵期に数回の産卵が行われる⁹⁾と考えられてきた。しかし、実際には、長い産卵期中、ほぼ毎日のように産卵し続け、産卵量も著しく多いことが半明した。さらに、ヒラメも、マダイのように、卵成熟の日周リズムを有する可能性も示唆された。また、採卵成績に親魚の生理的要因と同様、産卵群の生態的要因が互に関連しながら影響していることがうかがわれた。これらのことは、今後、ヒラメの採卵手法の技術的改善を進めるうえでの重要な基本的知見となるばかりでなく、ヒラメの生息域における再生産機構の検討を行ううえでも意義のあるものである。

今回の実験では、産出卵のふ化後の生残とその産卵期中の経時的変化について知見を得ることができなかった。また、成熟および産卵の日周リズムについて扱うことができなかった。今後、このような生理的側面についての資料を収集するとともに、卵質と卵発生成績の向上による採卵の効率化のためには、産卵群における飼育密度や、雌雄の比率、さらに飼育環境等の生態的側面に関連する事柄についての検討が必要である。

謝 辞

本研究を進めるうえで有益な助言を頂くとともに、校閲の労をとって頂いた琉球大学の高野和則教授に深謝の意を表す。

引用文献

- 1) 落合明 (1981) : ヒラメの生態. 形態, 習性から食性まで. 養殖, 18 (3), 48~51.
- 2) 高橋邦雄・早川豊・小倉大二郎・中西広義 (1980) : 水槽内自然産卵によるヒラメ受精卵の確保について. 栽培技研, 9 (2), 44~46.
- 3) 山本栄一・増谷龍一郎 (1991) : ヒラメの雌性発生2倍体の自然産卵実験と雌性化種苗量産の実証. 鳥取水試報告, 32, 28~38.
- 4) 小野進・奥村紀男 (1984) : 親魚と産卵. 7~24. 日本水産資源保護協会編. 北日本海ブロックにおけるヒラメ種苗生産技術の現状. 水産増養殖叢書, 33. 日本水産資源保護協会, 東京.
- 5) 高野和則 (1989) : 卵巣の構造と配偶子形成. p. 3~34. 隆島史夫・羽生功編. 水族繁殖学. 緑書房, 東京.
- 6) 山本栄一・増谷龍一郎 (1990) : ヒラメの染色体操作技術を応用した優良種苗生産に関する研究 (平成2年度). 平成2年度地域バイオテクノロジー研究開発促進事業報告書. 鳥取県水産試験場. ii + 36 pp.
- 7) 松浦周平・古市政幸・丸山克彦・松山倫也 (1988) : マダイ1尾による毎日産卵の確認とその卵質. 水産増殖, 36 (1), 33~39.
- 8) Matsuyama M., S. Adachi, Y. Nagahama and S. Matsuura (1988) : Diurnal rhythm of oocyte development and plasma steroid hormone levels in the female red bream, *Pagrus major*, during the spawning season. *Aquaculture*, 73, 357~372.
- 9) Yong Zhu, K. Furukawa, K. Aida and I. Hanyu (1991) : Daily spawning rhythm during spawning season in the tobinumeri-dragonet, *Repomucenus beniteguri*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 57 (10), 1865~1870.
- 10) Yong Zhu, K. Furukawa, K. Aida and I. Hanyu (1991) : Effects of water temperater and photoperiod on the initiation and termination of the autumn spawning season in tobinumeri-dragonet, *Repomucenus beniteguri*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 57 (10), 1871~1876.
- 11) Yong Zhu, K. Furukawa and K. Aida (1991) : Effects of photoperiod on spawning rhythm in the tobinumeri-dragonet, *Peopomucenus beniteguri*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 57 (11), 2033~2037.
- 12) 古川清・吉岡基・会田勝美・羽生功・佐藤英雄 (1982) : キスの産卵周期. 昭和51年度日本水産学会春季大会講演要旨集, 41.
- 13) Kasiwagi M., H. Skaki, T. Takahashi and T. Imai (1987) : A relationship between eggs size and hatching rate in japanese whiting. *Sillago japonica*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53 (12), 2105~2110.
- 14) Matsuyama M., N. Hanaki and S. Matsuura (1989) : Effects of steroids on germinal vesicle breakdowa in vitro of intact follicles in the japanese whiting, *Sillago japonica*, a marine teleost. *Comp. Biochem. Physiol.*, 96A(2), 257~261.

- 15) Kashiwagi M., N. Yamada, Y. Okada and F. Nakamura (1984) : A periodic variation of spawning time of Japanese whiting, *Sillago japonica*, during the spawning season. Nippon Suisan Gakkaishi, 50, 2135.
- 16) 羽生功 (1991) : 生殖周期. p. 287~325. 板沢靖雄・羽生功編. 魚類生理学. 恒星社厚生閣, 東京.
- 17) 伊島時郎・阿部登志勝・平川諒三郎・鳥島嘉明 (1986) : 長日処理によるヒラメの早期採卵. 栽培技研, 15 (1), 57~62.
- 18) Kagawa, H., H. Tanaka, K. Okuzawa M. Matsuyama and K. Hirose (1991) : Diurnal changes in plasma $17\alpha, 20\beta$ -dihydroxy-4-pregnen-3-one-levels during spawning season in the red sea bream, *Pagrus major*. Nippon Suisan Gakkaishi, 57 (4), 769.
- 19) 平本義春・三木教立・小林啓二 (1981) : ヒラメの自然産卵による採卵と仔魚の孵化について. 鳥取水試報告. 23, 7~12.
- 20) 大塚修・丸山雄・平野正人 (1980) : ヒラメ種苗の量産化に関する研究 - I. 大型水槽における親魚養成と自然産卵について. 新潟裁セ業研報, 3, 67~72.
- 21) 田畑和男 (1986) : ヒラメの雌性発生のための人工受精技術の検討. 兵庫水試研報, 24, 19~27.