

北海道近海におけるタラバエビ類の繁殖生態の特性(総説)

水島 敏博*

Characteristics of reproductive ecology of the Pandalid shrimps around Hokkaido (Review)

Toshihiro MIZUSHIMA*

Eight species of the protandrous hermaphroditic Pandalid shrimps inhabit the periphery of Hokkaido, Japan. Coastal species, such as *P. pacifica*, are mostly small in size and mainly distributed in eelgrass beds in shallow waters less than 10 m in depth, with lower egg production and a short planktonic larval period. Offshore species, including *P. eous* and *P. hypsinotus*, are larger in size, inhabit only deep sea and have a long planktonic larval period, and their egg production is high. *P. coccinata*, a mesostomate type which inhabits the deep sea, has a large body and is known especially for its large-size eggs, lower egg production, and an immediate shift to benthic life. Relevance between these reproductive characteristics and the reproduction of Pandalid shrimps was examined.

キーワード：北海道，タラバエビ科，繁殖生態，分布，生活史戦略

まえがき

日本におけるタラバエビ類の生態については、すでに Kurata¹⁾ の報告がある。北海道周辺では多種のエビの分布がみられるが、その漁業の中心となる主要なエビとしては、タラバエビ科に属する種が多く、雄性先熟の性転換を行い、雌雄同体種である8種類が生息している。

それらの種を体型の小さなサイズから大きな種へと列挙してみると、下記に示すように、スナエビからミツクリエビ、ベニスジエビ、ホッケイエビ、モロトゲアカエビ、ホッコクアカエビ、トヤマエビ、ヒゴロモエビであり、利用の少ないスナエビやミツクリエビを除いては、重要な産業種として漁獲されている。

スナエビ : *Pandalus prensor*
ミツクリエビ : *Pandalopsis pacifica*
ベニスジエビ : *Pandalus goniurus*
ホッケイエビ : *Pandalus latirostris*
モロトゲアカエビ : *Pandalopsis japonica*
ホッコクアカエビ : *Pandalus eous*
トヤマエビ : *Pandalus hypsinotus*
ヒゴロモエビ : *Pandalopsis coccinata*

なお、これらのタラバエビ類の年間の漁獲量は約3千トン程度で、種によって若干の年変動があり、その中ではホッコクアカエビが7割近くを占め、ついでトヤマエビやホッケイエビの漁獲が多くなっている。各種の漁獲量は長期的には減少傾向にはあるものの、比較的安定した数字を示している。そして、これらのエビ類の資源の変動を把握するためには、それらの資源を構成する各種の個体群の変動要因を解明する必要がある。そのためには、各種のタラバエビ類の繁殖生態の諸特性を把握することが重要である。そこで、本報告では、各種の分布(水平、鉛直)や生活史(年齢と性相の変化)、産卵期やふ出期、抱卵期間、抱卵数、卵径、発生時の幼生の段階と形態等を中心とした再生産の特性を解明し、繁殖特性に関する各種の特異性が種の個体群動態とどのように結びついているのかについて考察した。

1. タラバエビ類の主要な4種の漁獲量の年変動

道内でのエビ類の主要な漁獲を占めるタラバエビ類の1985年~2006年にかけての漁獲量の変化を見ると、Fig.1に示すように、最も多いのはホッコクアカエビで、1998年には1,700トン台に低下したが、その後、2006年にかけては持ち直し、2005年~2006年には3,000トン台の

漁獲を記録している。トヤマエビは400~1,000トン台、ホッケイエビは200トン台後半から300トン台前半で安定している。ヒゴロモエビは30トン台の年が多かったが、最近では低減傾向が続いている。その他の種も含めたタラバエビ類の年間漁獲量は、近年では平均3,000トンから4,000トン前後を上下している。

2. 出現種の地理的分布

タラバエビ類の本道周辺の出現種の水平分布をFig.2、鉛直分布をFig.3に示した。

ミツクリエビ（水島、未発表）とスナエビ（水島、未発表）及びホッケイエビ²⁾は、オホーツク海から太平洋沿岸の水深10m以浅の藻場形成域を中心に分布している。

そのなかで、ホッケイエビは概ね、オホーツク海から太平洋のアマモ場を中心に分布が見られた。特に、サロマ湖や野付湾の濃密なアマモの分布域には、高密度のホッケイエビの分布がみられ、さらに、根室の穂香湾から太平洋側の温根沼、琵琶瀬湾、厚岸湖や厚岸湾でも低密度ながら分布している。

なお、日本海周辺の深海に分布するタラバエビ類は氷河期を経て、残存した遺跡種³⁾とされ、その中でホッケイエビは最も高温域迄分布を広げた種とされ⁴⁾、東北地方の宮城県の大船度湾まで分布が見られる。

ベニスジエビは宗谷沖の亜庭湾の水深30~50mの海域に出現し、一時期は大量に資源があったとされているが、1960年代以降は底曳網による乱獲によって姿を消してしまった。トヤマエビ⁵⁾は日本海側では、留萌沖や渡島南部、オホーツク海沿岸、太平洋側では釧路沖や噴火湾、それと渡島半島の南部沖が中心である。モロトゲアカエビ⁶⁾は釧路沖、オホーツク海の一部、日本海側の松前から桧山沖、さらに、留萌沖の一部に少数見られるだけで、資源としてはそれほど大きくはない。

ホッコクアカエビ⁷⁾はトヤマエビの分布と重複する場合が多い。ただし、生息水深帯はトヤマエビよりも深部に分布する場合が多く、かつ、分布量としては、道内では一番多い種である。

ヒゴロモエビ⁸⁾は生息水深帯が太平洋側では400~500mの深部に多く見られ、一部、オホーツク海の限定された場所にも出現する。なお、本州の東北地方ではボタンエビが宮城から福島県の沖合で分布が見られている。

また、日本海側の新潟県の佐渡沖ではホッコクアカエビやモロトゲアカエビ、能登半島周辺ではホッコクアカエビやトヤマエビの分布がみられる。

3. 生息水深

生息水深は沿岸のアマモ場に住むミツクリエビやスナエビおよびホッケイエビは汀線~10mの浅所に分布し、ベニスジエビは30~50mが中心となる（Table 1）。トヤマエビは噴火湾で50~100mとやや浅所に分布する以外は、各地では200m前後を中心に分布し、その他のモロトゲアカエビ、ホッコクアカエビは200~400mに生息する。ヒゴロモエビとホッコクアカエビの一部は400m以深にも分布している。

4. 産卵雌の平均体長

各種の平均体長は浅海の藻場に分布するミツクリエビやスナエビは平均40~60mm台と小型であり、また、ベニスジエビは平均70mm台と小型である（Table 1）。ホッケイエビ、モロトゲアカエビ、及びホッコクアカエビは中型で、平均105~110mm台である。トヤマエビは平均130~140mm台、ヒゴロモエビは平均130~155mm台と大型であり、特に、ヒゴロモエビの成長は遅いものの、長期にわたるため、150mm以上の大型個体となる。

5. 卵数と卵の大きさの関係

北海道周辺に分布するタラバエビ類8種の卵数と卵径（長径）の関係をFig. 4に示した。その中で、ベニスジエビ、トヤマエビ、ホッコクアカエビの3種の抱卵数は1,000個以上と多産であるが、卵径はいずれも1mm前後と小型であった。ミツクリエビ、スナエビは卵数が100~150個前後と少なく、卵径も1.6mm前後とそれほど大きくはない。ホッケイエビとモロトゲアカエビは卵数が200~500個で、卵径は2.3~2.4mm前後である。なお、ヒゴロモエビだけは、卵数が200~300個台と少ないものの、その大きさは3.8mm前後で、特異的に大きい特徴を持っている。

これらの卵径と卵数との関係は、諸喜田⁹⁾がテナガエビ類について類型化した報告があり、道内のタラバエビ類についても同様の結果を示している。すなわち、卵径が1mm前後で、卵数が1,000個以上のベニスジエビ、トヤマエビ、ホッコクアカエビのような小卵多産型、卵径が1.6~1.8mm前後で、卵数が50~300個台のスナエビ、ミツクリエビや卵径が2.3~2.4mm台で卵数が300~700個台のホッケイエビ、モロトゲアカエビなどの中卵中産型と、卵径が3.9mmと大きく、卵数が150~300個台のヒゴロモエビのような大卵少産型のように3つのタイプに類型化できた。

6. 産卵期、ふ出期、抱卵期間

道内周辺に出現するタラバエビ類8種の繁殖生態の特性の一覧をTable 1に示した。

沿岸の水深が10m以浅の藻場に生息するタラバエビ類のミツクリエビ、ホッカイエビ、スナエビの産卵期は9~10月が中心で、ふ出期は翌春の5~6月が盛期である。ただし、スナエビの産卵期だけが10月と若干遅い。従って、大半の沿岸種の抱卵期間は9か月でスナエビだけが8か月と若干短い。なお、ベニスジエビの産卵期、ふ出期は不明である。ホッコクアカエビは産卵期が6~7月で、ふ出期が翌年の3~4月であり、抱卵期間は9か月である。ヒゴロモエビだけは特異的で、産卵期は4月、ふ出期は翌々年の3月であり、抱卵期間は約24か月である。これは生息域が400m以深の低水温域で、かつ卵径が平均3.9mm(長径)と他種の2~3倍の大きさであり、卵の発生と発達に長時間かかるためと推察される。

7. 各種の体長と抱卵数の関係

各種の産卵群の平均体長と抱卵数との関係をFig.5に示した。体長の大きさに比例して、抱卵数が増加する関係がみられた。

8. 第1齢幼生の形態

北海道で出現するタラバエビ類8種のうち、第1齢幼生の形態が判っていないボタンエビを除く7種の形態をFig.6に示した。小卵でふ出するホッコクアカエビやトヤマエビは顎脚の遊泳毛が発達し、多くのゾエア期を有する。中卵のモロトゲアカエビとホッカイエビは2~3齢のゾエア幼生期を持つが、ミツクリエビとヒゴロモエビは遊泳期を持たず、いきなり直達型のメガロパの形態でふ出する。

9. 卵径とふ出形態の関係

各種の卵径(ここでは長径)とふ出幼生の形態との関係は次のようになる(Table 1)。抱卵数が多く沖合に分布する、トヤマエビやホッコクアカエビ、およびベニスジエビは長径が0.8~1.3mm台と小型で、ふ出幼生の形態もゾエアのIV~VI齢までの長期に亘り、浮遊幼生の期間が長いので、分布領域も広く、拡散するものと考えられる。一方、沿岸域の藻場に分布するミツクリエビ、スナエビ、ホッカイエビは卵径が1.5~2.2mm台と大きい。大きな卵からふ出した幼生は、ゾエア期の齢数が少なく、浮遊期間も短縮され、あるいは全く省略して、直達型の底生生活に入る部類に分かれる。浮遊生活を送る種は、一般的には、ふ出場所から移動、分散するため、その分布範囲は広範囲にわたる場合が多い。それに対して、藻場の周辺でふ出した種は、アマモ場周辺に定着して生息し、海水の流動にあまり影響されない生活を送るため、逸散も少ない。これらの生態の諸特徴をみると、諸喜田¹¹⁾のテ

ナガエビの初期生態のパターンと類似する場合が多い。

10. 個体重量に対する 卵重量の比率

各種の各個体の卵重量の体重量に対する比率を見ると(Table 1)、ミツクリエビ、ホッカイエビ、スナエビの沿岸の3種は6~9%台であるのに対し、沖合のトヤマエビ、ホッコクアカエビ、モロトゲアカエビは10~12%台と高い。ただし、ヒゴロモエビだけは8%台と低い。沿岸の水深の浅い所に生息し、浮遊期が短い種は、アマモ場を中心に定着性が強いいためか再生産にかかるコストは少なくすむ一方、浮遊期が長く、移動・分散が大きくなり、減耗が大きくなる種は、その比率が大きくなると考えられる。

11. 1卵の重量

産卵数の多いトヤマエビやホッコクアカエビの1卵の重量は、小型のためあつて0.7mgと軽量である(Table 1)。ミツクリエビも1.8mgと軽量で、ホッカイエビとモロトゲアカエビは3.1~4.9mgとやや大きい。ヒゴロモエビだけは21.0mgと重く、抱卵数と卵重量とは明瞭な負の相関がみられた。

12. 卵サイズと第1齢幼生サイズとの関係

第1齢幼生の全長(mm)と卵サイズ(長径×短径)の関係をFig.6, Fig.7に示した。第1齢幼生全長の最小値はベニスジエビの4mm台でトヤマエビ、ホッコクアカエビ、スナエビは5mm台である。ミツクリエビは6mm台となり、ホッカイエビとモロトゲエビは9mm台である。ヒゴロモエビは15mm台と最も大型となる。これらをみると、卵サイズと第1齢幼生の全長との関係には明瞭な直線回帰的關係が認められる。(Fig. 7)

13. タラバエビ類の年齢と性相の変化

タラバエビ類の各種の成長に伴う年齢と性相の変化をTable 2に示した。一般的には、当歳は未熟、1歳で雄、2歳以上は雌のタイプが多い。ただし、スナエビの一部に雄を経ないで、当歳で直接、雌になる群も存在する。沿岸の浅所に分布するホッカイエビは当歳：未熟、1歳：雄、2歳：雌の群と当歳：雄、1歳：雌、2歳：雌のタイプが多く、それに、当歳：雄、1歳：雄、2歳：雌、3歳：雌のタイプと、多型にわたるタイプが想定される。モロトゲアカエビは当歳：未熟、1歳：雄、2歳：雄、3歳：雌、4歳：雌、5歳：雌、6歳：雌の性相の変化が、ホッコクアカエビは当歳および1歳が未熟で2~5歳にかけては雄、6歳から雌になりTable 2は9歳まで雌と長寿命の生活史を想定している。さらに、

日本海では雌の寿命が11歳までと考えられている¹⁰⁾。トヤマエビは1歳から雄になり、3歳から雌になるタイプが多くを占める。ヒゴロモエビは1歳から雄になり、4歳まで雄として過ごす。5～7歳に雌として過ごす。抱卵期間は約24か月の長期間にわたり、ふ出幼生は発育の進んだ形態のメガロパでふ出し、直達型の生活を送る。第1齢幼生の形態については、前述したように、少産型の幼生はメガロパで直達型のタイプが多くなる。これらのふ出期における幼生の形態や生態の諸特徴は、その後の生残や分布域の範囲など、個体群の動態を左右する要因となると思われる。さらに、同一種でも地域によって成長速度に差が生じ、成熟する時期や産卵期等に相違が見られ、ひいては生活史全体に影響を与えることに通じる。なお、ホッカイエビとスナエビの年齢と性相の変化は多様性に富み複雑である。

14. 生活史戦略

北海道周辺に分布するタラバエビ類の生態的な特性について、その特徴を考えてみた。出現する種数は8種で、スナエビの一部を除き、いずれも雄性先熟の雌雄同体種であり、産卵群の体長が50～60mmの小型の種(ミツクリエビとスナエビ)、100～130mm台の中型種、それと130mm以上の大型種とに分類される。

各種の産卵期は沿岸の藻場に生息する種では、9月が中心で、他の中層から深海種では2月から8月までと幅が広い。一方、ふ出期は沿岸の種では、5月が中心で、中層から深層の種では3月が中心となっている。そのため、抱卵期間は沿岸種の3種とホッコクアカエビでは8～9か月、深海の種では11～12か月と長期になる。これは水深が深いほど低水温であることから、卵内の発生の速度が遅く、ふ出までの積算水温に達するまでの期間が長期となることが考えられる。なお、ホッコクアカエビは同じ深海の低水温域に分布するが、多産で卵径が小さいことから抱卵期間は短い。

次に、抱卵数の多寡をみると、藻場の浅海に生息するミツクリエビとスナエビは100～150個前後と少なく、次いで、ホッカイエビやモロトゲアカエビが400個前後と中産で、沖合の水深200mから400mに分布する種の抱卵数は2,000～4,000個台で多産の種が多い。最深部に生息するヒゴロモエビは200個前後と少ない。しかし、この種は卵径が他種に比べて極端に大きく、最深部に分布するため、抱卵期間にも影響を与えている種でもある。

そこで、テナガエビの例⁹⁾を参考にすると、テナガエビでの大卵少産種、中卵中産種、小卵多産種のタイプ別の分類がタラバエビ類についても当てはまると思われる。さらに、r淘汰とK淘汰の選択の戦略¹¹⁾が、タラバエビ

類についてどれだけ当てはまるかを検討してみると、次のことが言えそうである。まず、大卵の種は少産で、小卵の種は多産の場合が多い。そして、産卵数は抱卵雌の体長に規定される。

次に、初期幼生の形態についてみると、沿岸の藻場でふ出する幼生は、体長が小型の種が多いものの、浮遊生活を送る種が少ないため、ミツクリエビのように直達型の種や、浮遊生活を送る種でも遊泳肢があまり発達せず、浮遊期間が短い。その結果、アマモ葉上での匍匐生活期間が長く、沿岸の周辺での定着性が強い特徴を有し、湾外への逸散が少なく、初期生残も高い生活を送る。

これとは逆に、トヤマエビやホッコクアカエビのように、初期生活時に浮遊期間が長期に亘る種の場合は、ふ出後、発達した遊泳肢を用いて、ふ出場所から広く分散して、分布域も広く拡散することから、逸散による減耗も大きくなると考えられ、沿岸の種よりは初期発生時の生残率が低くなるだろうと考えられる。なお、西村³⁾は日本海の深海のタラバエビ類は第3氷河期の遺跡種であろうと推察し、一方、倉田¹²⁾は東北地方にまで生息の場を広げた広温性のホッカイエビは、最も高い水温に適応した種であるとしている。アマモ場では、付着珪藻、小型巻貝類、デトリタス等の餌となる生物が極めて多く、藻場の高い生産力を利用してエビの成長が速いことから、再生産の回転率が速い。さらに、減耗は、アマモ場が格好の隠れ場としての役割を果たすために、他の食害生物からの捕食は軽減されて、加入量が安定している。そのため、資源に添加後の漁獲圧が、その後の資源の増減に大きな影響を与えることとなる。再生産関係についてみると、親子の量的関連が強く、Ricker型の特徴が見られた。資源は親エビの一定量方式に伴ってコントロールが可能となるために、漁期前の資源量の把握と再生産に見合った適切な漁獲量が有効な方策となる。

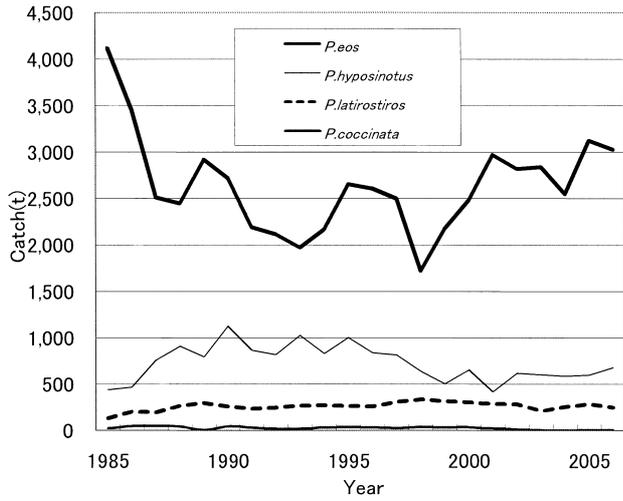


Fig.1 The annual catch of Pandalidae in Hokkaido

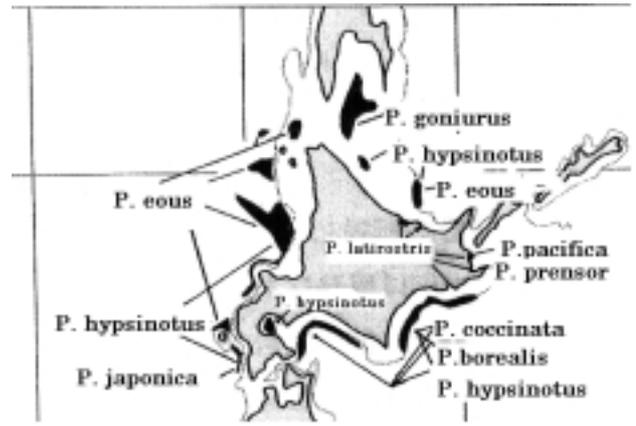


Fig.2 Main fishing grounds of the pandalid Shrimps Kurata¹⁾ を一部改変

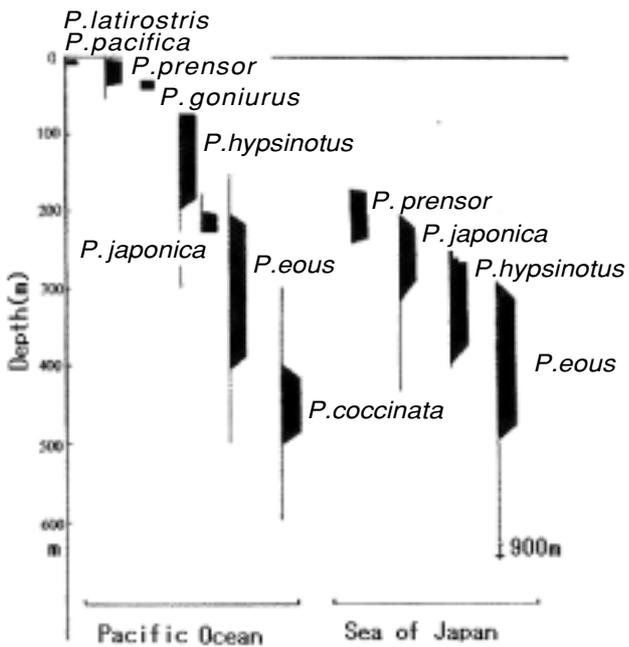


Fig.3 Living depth of the pandalid shrimps¹⁾

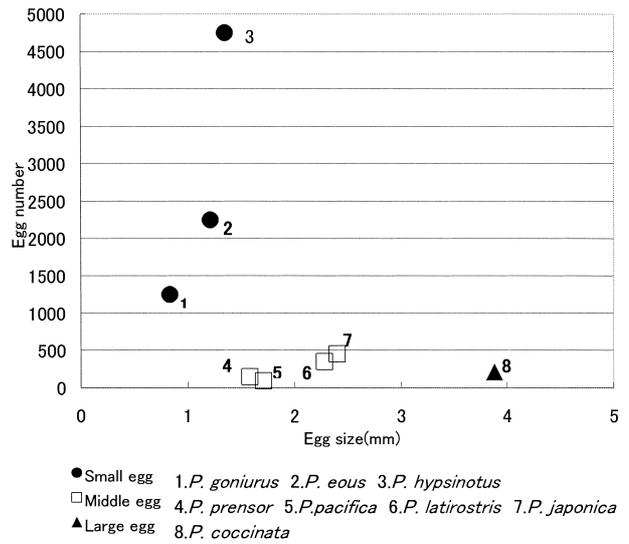


Fig.4 Relation between egg numbers and egg length of the pandalid shrimps

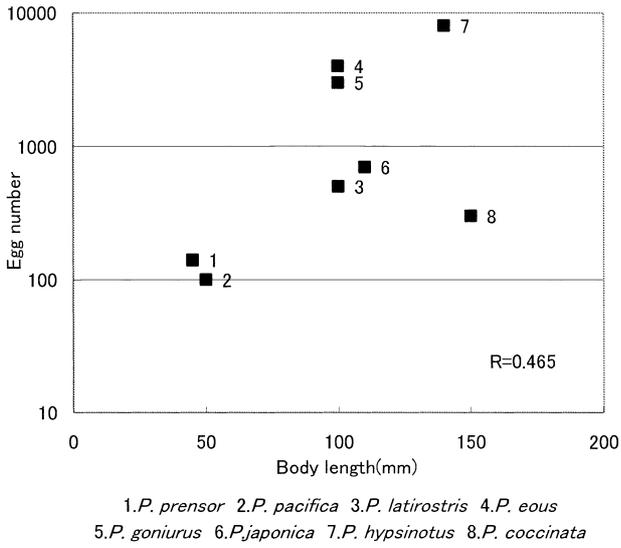


Fig.5 Relation between body length and egg number

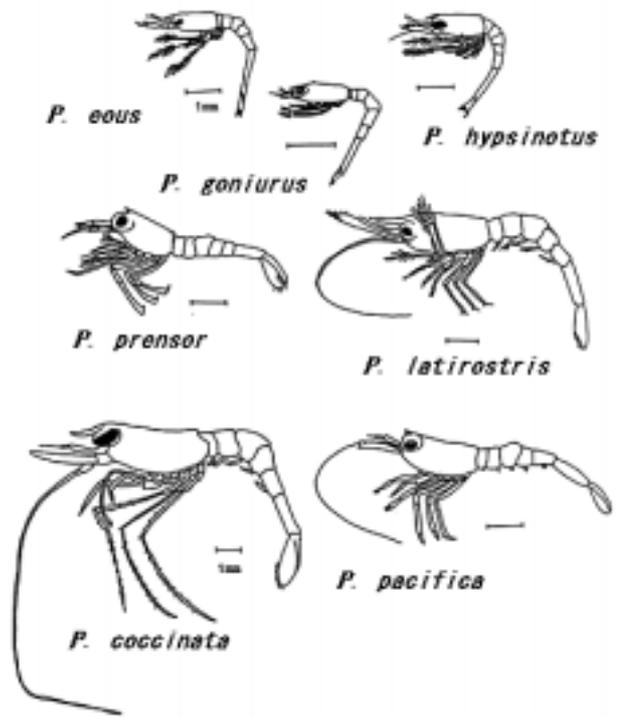
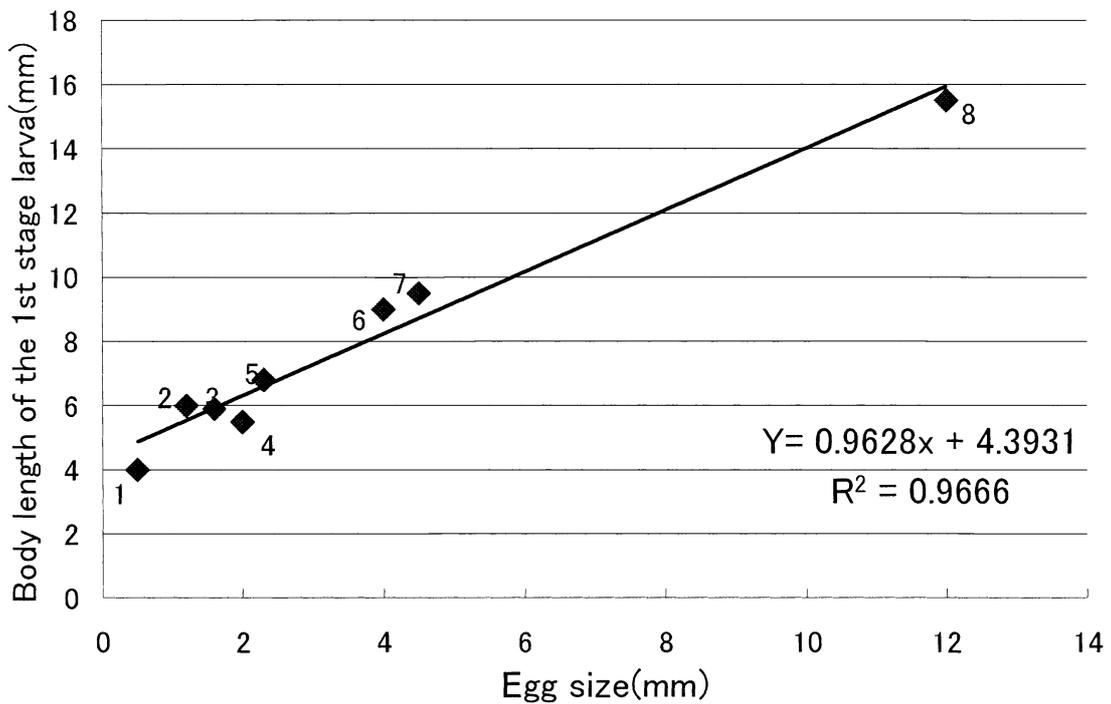


Fig. 6 Larvae at hatching of the pandalid shrimps



1. *P. hypsinotus* 2. *P. eous* 3. *P. goniurus* 4. *P. prensor*
 5. *P. pacifica* 6. *P. latirostris* 7. *P. japonica* 8. *P. coccinata*

Fig.7 Relation between egg size and body length of stage 1 larva(mm).
 The egg size is shown as length(mm)x height(mm) of the egg

Table 1 Characteristics of reproductive ecology of the pandalid shrimps^{1-4) 6) 10)}

Scientific name	Depth(m)	Body length(mm)	Spawning-hatching	Ovignous period(month)
<i>P. pacifica</i>	0~10	55~60	Sep~May(next year)	9
<i>P. latirostris</i>	0~10	105~110	Sep~May(next year)	9
<i>P. prensor</i>	0~50	45~50	Oct~May(next year)	8
<i>P. goniurus</i>	30~50	65~85	?	?
<i>P. hypsinotus</i>	50~200	130~145	Apr	11
<i>P. japonica</i>	300~300	110~115	Sep~May(next year)	9
<i>P. eous</i>	200~400	105~110	Jun~Jul-Mar~Apr (The year after next)	9
<i>P. coccinata</i>	400~500	150~155	Apr~Mar (The year after next)	24

Scientific name	Egg number	Egg size(mm)		Egg weight/ Body weight(%)	Hatching larva
		Length	×		
<i>P. pacifica</i>	90~100	1.71	× 1.16	1.8	Megalopa
<i>P. latirostris</i>	300~400	2.28	× 1.64	3.1	Zoea I - III
<i>P. prensor</i>	150	1.58	× 1.14	0.7	Zoea I - III
<i>P. goniurus</i>	1000~2400	0.83	× 0.53	0.5	Zoea I - VI
<i>P. hypsinotus</i>	4700~4800	1.35	× 0.06	0.8	Zoea I - IV
<i>P. japonica</i>	450~460	2.40	× 1.18	4.9	Zoea I - III
<i>P. eous</i>	2100~2400	1.21	× 0.90	0.7	Zoea I - V
<i>P. coccinata</i>	200~220	3.88	× 3.12	21	Megalopa

Table 2 Changes in sexual phase by age of the pandalid shrimps

Species	0 year	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
<i>P. pacifica</i>	Immature	male	female							
	male	female	female							
<i>P. prensor</i>	Immature	male	female							
	male	female								
	female									
<i>P. latirostris</i>	Immature	male	female	female						
	male	female	female							
	male	male	female	female						
<i>P. goniurus</i>	unkown									
<i>P. japonica</i>	Immature	male	male	female	female	female				
<i>P. hypsinotus</i>	Immature	male	male	female						
<i>P. eous</i>	Immature	Immature	male	male	male	male	female	female	female	female
<i>P. coccinata</i>	Immature	male	male	male	male	female	female	female		

要 約

北海道周辺に出現するタラバエビ科8種について、その繁殖特性、特に生活史、産卵生態、成長、水平および鉛直分布、抱卵数と卵径等について、それぞれの特質を比較した。

1. 分布域の特徴からは沿岸種、沖合種、深海種の3群に分類された。
2. 沿岸種は水深10m以浅の藻場に多く見られ、ミツクリエビやスナエビなど、小型であるが、成長が速い種が含まれる。また、雄から雌への性移行の期間も短く、生活史は2～5年の短い特徴を持つ。なお、卵数は少ないが、卵径は大きい種が多い。
3. 沖合種は水深200～400mに分布の中心帯があり、モロトゲアカエビやトヤマエビが含まれる。体長は大きく、生活史も長期にわたり、雄は2～4歳、雌は5歳以上の種が多い。最長の生活史を持つのはホッコクアカエビで7～8歳の寿命を持ち、一部に10年以上に亘るものもいるとされ、かつ産業種としても一番生産が高い。
4. 深海種はヒゴロモエビで最深部に分布し、大型で寿命も長い。
5. 北海道周辺のタラバエビ類の生活史戦略として、小卵多産型、中卵中産型、大卵少産型の三型に分けられ、それぞれの特性について言及した。
6. 各種の生活史と性相の移行には、種の特異性と生息水深や水温等の環境特性が深く関連すると考えられる。

謝 辞

本論文をまとめるにあたり、貴重なご助言と御指導をいただいた北大水産学部の五嶋聖治教授に深謝致します。また、Pandalidaeの学名の記載についてご指導いただいた千葉県立博物館の駒井智幸博士に感謝いたします。さらに、道立中央水産試験場、宇藤均場長には、論文の内容について論議をいただき、厚くお礼を申し上げます。

また、文献の探索に便宜をいただいた東京農業大学生物生産学部、千葉晋助教授に謝意を評します。

文 献

- 1) H.Kurata: Pandalid shrimp fisheries of Japan In "Proceedings of the International Pandalid Shrimp Symposium, Kodiak (1981)
- 2) 水島敏博・尾身東美: 野付湾のホッケイエビの成長と性相—特にその2型について. 北水試報. 24, 15-24 (1982)
- 3) 西村三郎: 日本海の成立 生物地理学からのアプローチ. 東京, 築地書館 (1974)
- 4) 瓜田友衛: べにすぢえびについて. 動物学雑誌 53(1), 1-11 (1941)
- 5) 倉田 博: 増毛沖におけるトヤマエビの生態. 北水試月報. 14(1), 8-21 (1957)
- 6) 渡辺安広: 小島周辺におけるモロトゲアカエビについて. 北水試月報. 43(3), 41-52 (1985)
- 7) 倉田 博: 増毛沖におけるホッコクアカエビの生態. 北水試月報. 14(4), 42-51 (1957)
- 8) 阿部晃治: 釧路沖におけるヒゴロモエビ (*Pandalopsis coccinata Urita*) の研究 第1報. 北水試研報. 4, 13-21 (1965)
- 9) 諸喜田茂充: テナガエビ類の初期生活史. 海洋と生物. 4 (1-4), 9-17 (1979)
- 10) 中明幸広: 武蔵堆周辺海域におけるホッコクアカエビの生殖周期と成長. 北水試研報. 37, 5-16 (1991)
- 11) Pianka: 動物生態学, 伊藤嘉昭ら訳 1992 蒼樹書房, 41項
- 12) 倉田 博: エビ, カニ類の温度適応 水産生物と温排水. 水産研究叢書. 25 (1973)