

筑前海区いかかご漁業におけるコウイカ漁獲実態と系群診断

金澤 孝弘^a

(水産海洋技術センター)

筑前海区いかかご漁業を対象として、2019年から2021年にかけて操業状況調査ならびに漁獲物調査を、2019年および2020年に漁獲物遺伝子調査を実施し、3海域(筑前海区西部海域、筑前海区中部海域、筑前海区東部海域)に分け整理、解析した。その結果、3海域の漁獲実態や遺伝的集団構造には共通性がみられ、筑前海に來遊するコウイカ主群は「同一系群」である可能性が高いと推察されたことから、筑前海におけるコウイカ來遊群の外套背長と体重の関係式(雌、雄、総合)を提示した。

キーワード：筑前海、いかかご、コウイカ、漁獲実態、DNA、系群

コウイカ *Sepia esculenta* は、日本の本州中部からベトナム、東西太平洋のフィリピン諸島まで広く分布する底棲頭足類¹⁾であり、筑前海区の全域に來遊する。その漁獲の多くが「いかかご漁業²⁾」による水揚げで占められており、福岡県においてコウイカは重要な魚種のひとつである³⁾。

筑前海区におけるコウイカ研究には、糸島地区を対象にした資源量推定^{4) 5)}や数理モデルを用いた糸島地域の移動生態⁶⁾、人工柴を利用したコウイカ卵の保護手法⁷⁾、いかかご漁業で使用する「いかかご」の種類別漁具特性および漁労作業性⁸⁾についての報告があるものの、筑前海全域を対象にしたコウイカの漁獲実態を報告した研究は未だない。

一方、2021年12月に漁業法が改正、施行⁹⁾され、MSYベースの資源管理を掲げた新たなTAC候補魚種の選定、資源評価が進められている¹⁰⁾。資源評価は魚種ごとに、その評価対象の範囲である「系群」を設定し、「系群」の漁獲量を基軸に資源解析が進められていく^{10) 11)}。こうしたなか、今般「唐津湾 コウイカ」についてもTAC候補魚種に係る新規該当魚種のひとつとして取り扱われることとなった¹²⁾。「系群」については、その捉え方や定義など、様々な議論があるが¹³⁾、一般的に「単位資源中において形態的に、ないしは形態的および生態的に、あるいは単に生態的に分離される小集団」とされており¹⁴⁾、その検出法としては、形態学的方法¹⁵⁾、生態学的方法¹⁶⁾、漁況学的方法^{16) 17)}、寄生虫学的方法¹⁸⁾、集団遺伝学的方法¹⁹⁾が知られている。こうした様々な検出法から単一、あるいは複数を利用し、多角的な

調査・検討を加えることにより「系群」を診断する。

そこで、2019年から2021年にかけて筑前海区の全域を対象に「いかかご漁業」の操業状況や漁獲物等の調査を実施し、筑前海におけるコウイカの漁獲実態を把握するとともに、2019年および2020年に遺伝子分析を実施、「系群」について一考した結果を報告する。

方 法

筑前海を筑前海区西部海域、筑前海区中部海域、筑前海区東部海域(以下、「西部」、「中部」、「東部」と記載)の3海域に分割、集計した(図1)。なお、筑前海区における「いかかご漁業」は、知事許可漁業に指定されており、西部は2月5日から4月30日まで、中部および東部は2月5日から7月31日までと操業期間が規定されているほか、西部では佐賀県との協定により、解禁日が2月10日と定められている。

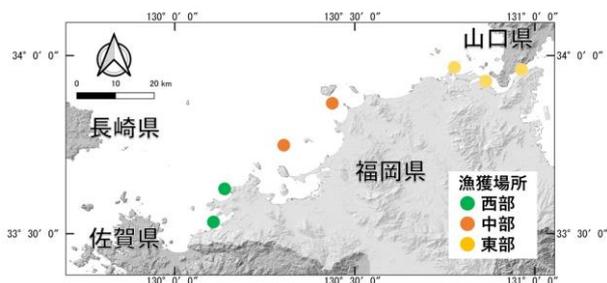


図1 筑前海区の3海域分割および漁獲物調査におけるコウイカ試料の漁獲場所

^a現所属：豊前海研究所

1. 操業状況調査

いかかご漁業者を対象に、2019年は西部で6名、中部で5名、東部で8名（合計19名）、2020年は西部で6名、中部で6名、東部で9名（合計21名）、2021年は西部で2名、中部で5名、東部で4名（合計11名）、3カ年で延べ51名に対して操業日誌の記帳を依頼した。操業日誌の記帳項目は、船名、漁獲日、揚籠数、サイズ別漁獲尾数とした。サイズ別漁獲尾数は、試料購入の実績から1箱あたりの尾数が、9尾前後を「大サイズ」、12尾前後を「中サイズ」、15尾前後を「小サイズ」とし、各サイズともに4kg/箱と定め、1尾あたりの重量を算出、サイズ別漁獲量を求め、月別CPUE(g/籠)とした。これを3海域ごとに集計し、3カ年における操業状況を把握、比較した。

2. 漁獲物調査

いかかご漁業で漁獲されたコウイカを対象に、図1に示した各海域の漁獲場所から、3カ年で4,371尾の試料を入手した。試料の内訳は、2019年は西部で347尾、中部で371尾、東部で598尾（合計1,316尾）、2020年は西部で548尾、中部で337尾、東部で634尾（合計1,519尾）、2021年は西部で532尾、中部で344尾、東部で660尾（合計1,536尾）であった。入手した試料は、外套背長(ML:mm)、体重(BW:g)、雌雄、生殖腺重量(GW:g)を測定したほか、生殖腺重量を①式により生殖腺重量指数(GSI:%)に換算し、成熟状況を把握した。なお、雌の生殖腺重量は卵巣、輸卵管、輸卵管腺、總卵腺、副總卵腺の合計重量とし、雄の生殖腺重量は精巣、貯精囊、輸精管、精夾囊の合計重量とした。

$$GSI = GW / BW \times 100 \cdots \textcircled{1}$$

これらの結果を月別に集計し、3海域ごとに整理、3カ年における漁獲物実態について把握、比較した。なお、5月の西部(操業期間外)および中部の試料については、入手することができなかった。

3. 漁獲物遺伝子調査

筑前海区では、重要水産資源対象魚種について、遺伝子分析を利用した系群解析(集団遺伝学的方法では、一般的な用語として「集団」を用いることから、この項目については以下、「集団」と記載)は、未だ実施されていない。本報告では、両親の遺伝情報が子に引き継がれる核DNAのマイクロサテライトDNAマーカー(以下、「msDNA」と記載)を使用することにより、筑前海区いかかご漁業で漁獲された3海域のコウイカについて、地域集団構造や集団間の遺伝的な特徴を把握した。

試料は、漁獲物調査で入手したコウイカ4,371尾のうち、2019年4月の試料から24尾(西部6尾、中部6尾、東部12尾)、2020年3月の試料から26尾(西部6尾、中部6尾、東部14尾)の合計50尾(西部12尾、中部12尾、東部26尾)について、雌雄別およびサイズ別に選抜した。選抜した凍結肉片からQiagen DNeasy Blood & Tissue kitを用いてDNAを抽出、X.Zheng et al.²⁰⁾が開発したmsDNAの11遺伝子座のうち、既報¹⁹⁾で使用された9遺伝子座から、さらに対立遺伝子の有効数(A)や変動性が最も少なかった1遺伝子座を除いた8遺伝子座(*Secu6*, *Secu75*, *Secu84*, *Secu113*, *Secu117*, *Secu146*, *Secu164*, *Secu10*:表1)を利用して、PCRによりms領域を増幅させたのち、3500 Genetic Analyzerによるフラグメント解析から対立遺伝子を特定、遺伝子型を決定した。

このジェノタイプ結果を用いて、対立遺伝子の有効数やヘテロ接合体率等の指標をGENEPOP on the webで算出し、集団内の遺伝的多様性の評価を行うとともに、Structureによるクラスター解析(以下、「Structure解析」と記載)による集団検出を行った。この際、各試料の遺伝的構成を可視化するStructure解析のクラスター数(K)選定については、3海域の試料を使用したことから「K=3」まで考慮したほか、東部の一部漁業者から「強い東風が吹くと『他海区』からの移流群が多数みられる。」との情報等を鑑み、東部をさらに2区分した「K=4」についても検討した。併せて、レプリカ交換モンテカルロ法(以下、「MCMC」と記載)によるシミュレーションを「K=1」から「K=4」まで反復計算を20回実施し、有効なクラスター数(K)を求めた。なお、DNAの抽出やPCR等については、一般財団法人九州環境管理協会に委託した。

結 果

1. 操業状況調査

操業日誌の記帳の結果、1隻1操業あたりの平均揚籠数は、2019年が西部で216籠、中部で206籠、東部で89籠、2020年が西部で207籠、中部で174籠、東部で88籠、2021年が西部で233籠、中部で136籠、東部で58籠と、3カ年を通じて東部が最も少なく、最も多い西部と比較した場合、25%から43%に止まった。3カ年における海域別いかかご漁業の月別CPUE推移を図2に示した。各海域ともに、CPUEが最も高かったのは2021年で、2019年、2020年の順であった。

2019年をみると、西部および中部は4月下旬まで

表1 X. Zheng et al.¹⁹⁾ が開発した msDNA 遺伝子座 (11 座) のうち、本報告で使用した 8 座の概要

| 遺伝子座 (ローカス) | 繰り返し配列 (リピート) | プライマー塩基配列 (5'-3') | アニー リング温度 (°C) | 対立遺伝子数 (アレル数) | 対立遺伝子 サイズ範囲 (bp) | ジーンバンク アクセッション No |
|----------------|---|--|----------------------|------------------|------------------------|-------------------------|
| <i>Secu6</i> | (AC) ₁₉ (AT) ₃ (AG) ₁₂ | F: GACAATTTATCCATCGCACCT R: GCCGCTGGGTATTGATT | 51 | 17 | 218-257 | DQ656594 |
| <i>Secu75</i> | (AC) ₃₆ | F: CGTTGAAAATTGCGAC R: CAAGAGCTAGAACCCATAATA | 52 | 27 | 165-215 | DQ656585 |
| <i>Secu84</i> | (GT) ₁₃ | F: TCTTGGACTTCACGGGTTGT R: GCGGTATGGTCGAGTGTTTC | 54 | 23 | 173-223 | DQ656586 |
| <i>Secu113</i> | (CA) ₂₇ (TA) ₇ | F: ACTCACAAACCAAGCATAAA R: ACACGGATAAGCAAATAAA | 52 | 17 | 229-301 | DQ656589 |
| <i>Secu117</i> | (CA) ₃₄ | F: GGTGGGGGTCAACTAAGT R: TATGGTCTTCTGCCTCGTGAT | 52 | 23 | 218-281 | DQ656590 |
| <i>Secu146</i> | (AT) ₅ (GT) ₂₆ | F: TGAAGATAAGTAAGCACAAACAT R: CGTTATTTTTAGTGTTTATTC | 49 | 13 | 160-190 | DQ656591 |
| <i>Secu164</i> | (GT) ₂₄ | F: TTTACTCATTGCATCGTGTG R: CCCAAATTGCTCTACGT | 49 | 22 | 220-273 | DQ656592 |
| <i>Secu10</i> | (AT) ₄ (GT) ₁₆ | F: TTAGTAGCGAAGGAATCATA R: AAAGTTGTGCGTGGTTATC | 53 | 23 | 202-267 | DQ656593 |

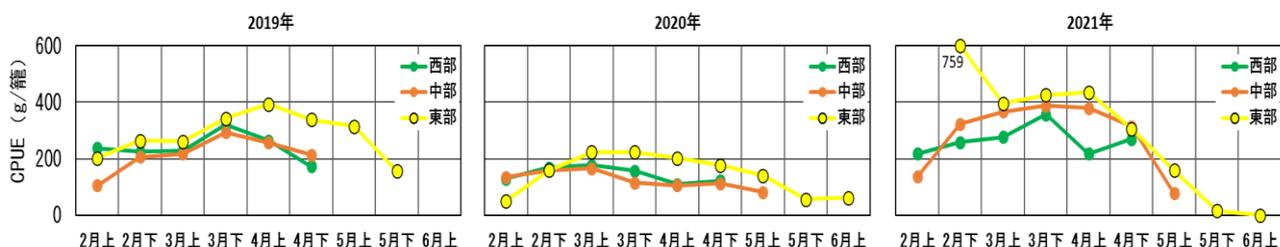


図2 3カ年における海域別いかかご漁業の月別CPUE推移

操業し、CPUEの最高値はともに3月下旬であった。東部は4月上旬に393g/籠と最高値を示し、5月下旬まで操業がみられた。

2020年をみると、西部は4月下旬、中部は5月上旬まで操業し、CPUEの最高値はともに3月上旬であった。東部は3月上旬から下旬にCPUEの最高値を示し、6月上旬まで操業がみられた。

2021年をみると、西部は4月下旬、中部は5月上旬まで操業し、CPUEの最高値はともに3月下旬であった。東部は2月下旬に759g/籠と極めて高いCPUEを示した。これは、操業隻数が1隻のみで、揚籠数が15籠から25籠と極端に少ない割に50kgを越す漁獲量が原因であり、これを除けば3月上旬から4月上旬まで400g/籠で推移し、4月下旬以降、徐々に減少、6月上旬まで操業がみられた。

海域別でみると、西部および中部の2019年および2020年は、ほぼ近似したグラフ形状であり、2021年についても西部のCPUEにバラツキはあるものの、CPUEのピーク時期などから概ね同様の傾向であると類推できる。一方、東部については3カ年を通じ、西部および中部のCPUEを上回ったほか、CPUEのピーク時期や終漁が

他海域よりも半月から1カ月ほど遅れる傾向にあった。

2. 漁獲物調査

3カ年における海域別雌雄別コウイカ外套背長組成の月別推移を図3に示した。雌雄別の試料数をみると、西部および中部は2020年4月を除き雌が多い状況にあったが、東部では初漁期である2月から3月に雄が多い傾向がみられた。次に、雌雄別の外套背長組成の月別推移をみると、雌は概ね単峰型を呈し、その組成ピークは140mmから150mmとなっていた。それに対して雄の組成ピークは、雌ほど明瞭な単峰型がみられなかった。雄の組成ピークは140mmから180mmにみられ雌と同等か、それ以上を示し、その体サイズは雌と比べ幅広い組成範囲を成した。漁期後半における外套背長組成をみると、雌雄ともに130mm以下の個体割合が増加しており、特に東部で顕著な傾向が認められた。

3カ年における海域別雌雄別コウイカ外套背長組成の年別推移を図4に示した。雌の平均外套背長は2019年が西部147mm、中部152mm、東部148mm、2020年が西部148mm、中部154mm、東部148mm、2021年が西部146mm、中部151mm、東部150mmであった。また、雄の平均外套

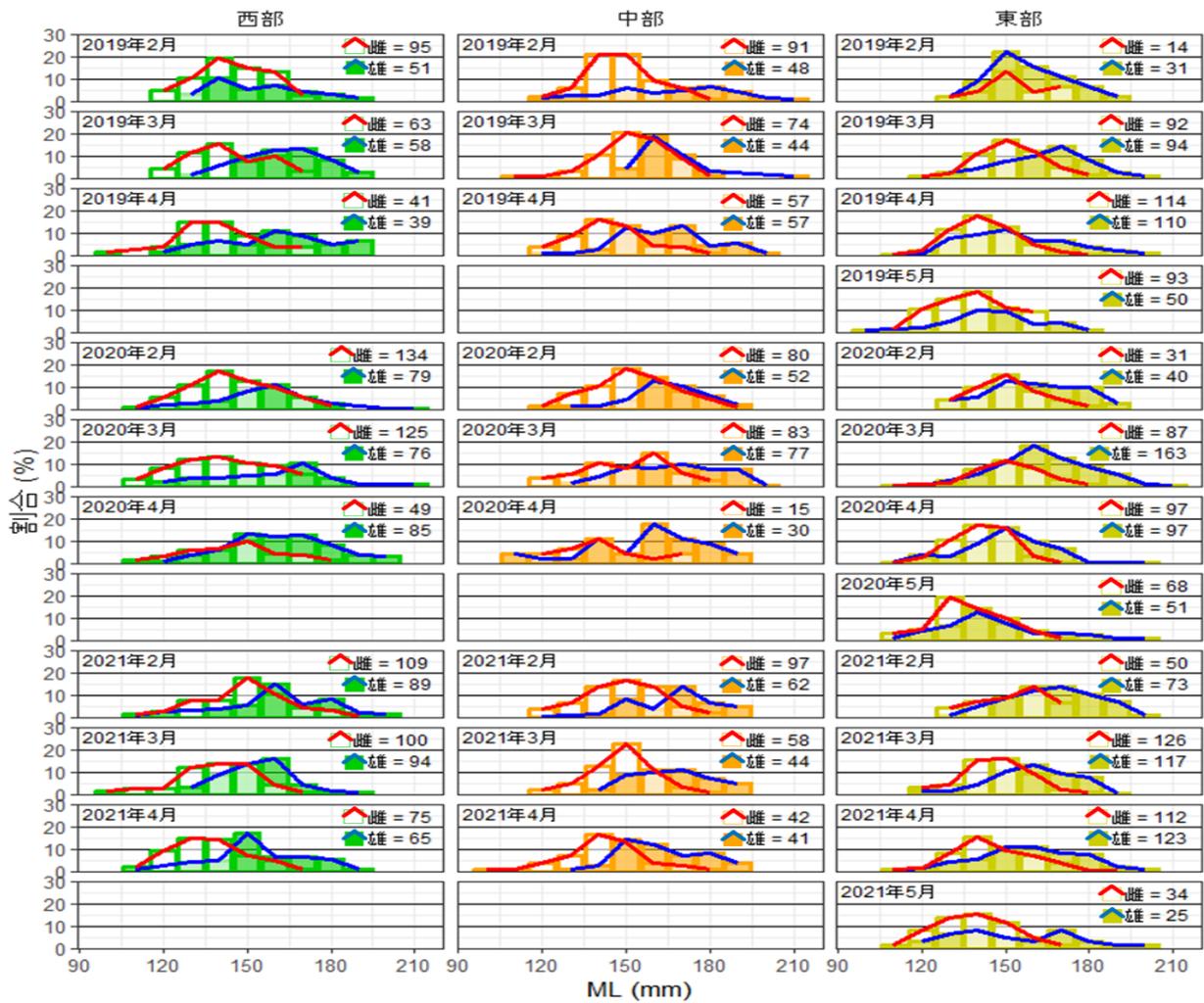


図3 3カ年における海域別雌雄別コウイカ外套背長組成の月別推移

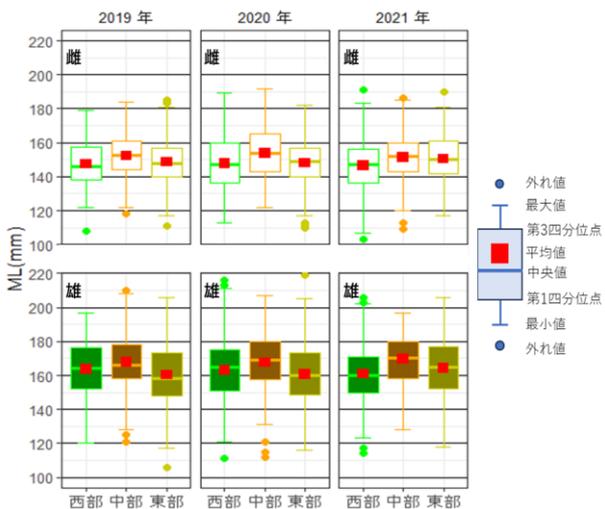


図4 3カ年における海域別雌雄別コウイカ外套背長組成の年別推移

背長は、2019年が西部163mm、中部168mm、東部160mm、2020年が西部163mm、中部168mm、東部161mm、2021年が西部161mm、中部170mm、東部164mmであった。

3カ年における海域別コウイカ雌雄割合を図5に示した。雌の割合は西部で53.8%から57.3%、中部で52.8%から59.8%であったが、東部は2019年が52.3%、2020年が47.5%、2021年が48.8%と、やや低い傾向にあった。

3カ年における雌雄別海域別コウイカGSIの月別推移を図6に示した。雌のGSIは3カ年を通じ8.9%から12.0%の範囲で、雄の3.0%から3.9%と比べ高い値を示したほか、雌雄のGSIが5月に低下する現象が認められた。なお、東部のGSIで、他海域と異なる変動が雌で2021年3月および2021年4月、雄で2019年4月にみられたものの、それを除けば3海域のGSIは、総じて雌雄ともに類似した変動を示した。

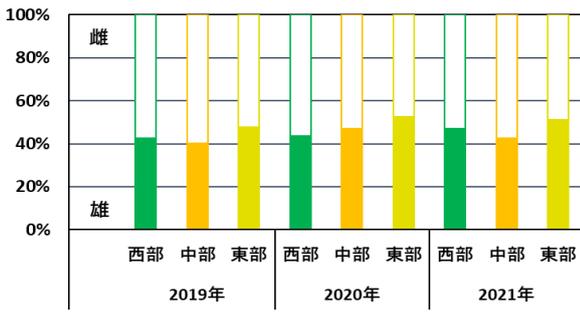


図5 3カ年における海域別コウイカ雌雄割合

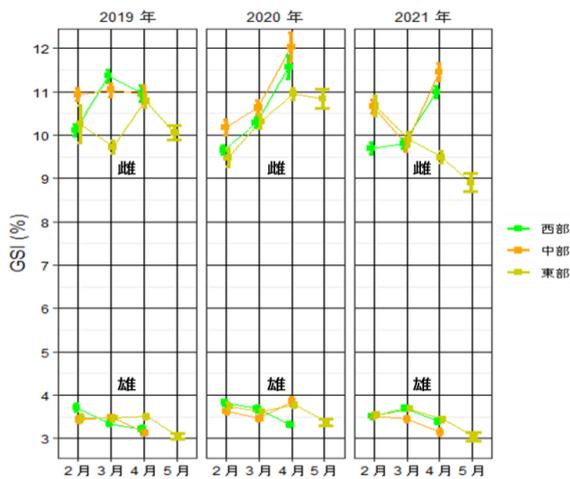


図6 3カ年における雌雄別海域別コウイカ GSI の月別推移

3. 漁獲物遺伝子調査

msDNA 遺伝子座 8 座を用いたコウイカ 50 尾のジェノタイプ結果を示した (表 2)。8 遺伝子座における遺伝子型の種類は 14 から 26 の範囲で、ヘテロ接合体は、いずれも 80%以上と多様であった。

遺伝的統計量として、遺伝的多様性を判断する際の指標となる対立遺伝子の有効数 (A), ヘテロ接合率, 近交係数 (Fis) を示した (表 3)。8 遺伝子座における 6 集団の対立遺伝子有効数 (A) をみると 6 から 11 の範囲であった。ヘテロ接合体率の期待値 (He) をみると *Secu164* は「2019 西部」で 0.773 と低い値を示したほかは、0.848 から 0.985 の範囲であった。ヘテロ接合体率の観測値 (Ho) をみると *Secu6* は「2020 東部」で 0.571, *Secu113* は「2020 西部」で 0.667, *Secu146* は「2020 中部」で 0.667, *Secu164* は「2019 西部」で 0.667 と低い値を示したほかは、0.750 から 1.000 の範囲であった。ヘテロ接合体率の期待値 (He) と観測値 (Ho) の割合 (Ho/He) をみると *Secu6* は「2020 東部」で 0.612, *Secu146* は「2020 中部」で 0.746 と低い値を示したほかは、0.800 から 1.158 の範囲であった。近交係数 (Fis) は -0.177 から 0.397 の範囲であった。8 座の平均値をみると対立遺伝子の有効数 (A) は 7.875 から 8.625 の範囲であった。ヘテロ接合体率の期待値 (He) は 0.902 から 0.926 の範囲, ヘテロ接合体率の観測値 (Ho) は 0.875 から 0.917 の範囲, ヘテロ接合体率の期待

表 2 msDNA 遺伝子座 8 座を用いたコウイカ試料 50 尾の遺伝子型

| 試料No | 年月日 | 海域 | ML(mm) | 雌雄 | <i>Secu6</i> | <i>Secu75</i> | <i>Secu84</i> | <i>Secu113</i> | <i>Secu117</i> | <i>Secu146</i> | <i>Secu164</i> | <i>Secu10</i> | | | | | | | | |
|------|-----------|----|--------|----|--------------|---------------|---------------|----------------|----------------|----------------|----------------|---------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| 1 | 2019/4/23 | 西部 | 190 | 雌 | 256 | 258 | 181 | 191 | 188 | 194 | 237 | 264 | 235 | 245 | 162 | 182 | 220 | 272 | 233 | 247 |
| 2 | 2019/4/23 | 西部 | 171 | 雌 | 224 | 260 | 183 | 197 | 178 | 192 | 227 | 235 | 249 | 253 | 162 | 180 | 220 | 220 | 245 | 254 |
| 3 | 2019/4/23 | 西部 | 154 | 雌 | 224 | 236 | 175 | 193 | 178 | 188 | 229 | 264 | 249 | 251 | 174 | 188 | 216 | 262 | 242 | 245 |
| 4 | 2019/4/23 | 西部 | 156 | 雌 | 232 | 236 | 181 | 193 | 170 | 175 | 227 | 227 | 229 | 247 | 162 | 174 | 254 | 278 | 237 | 245 |
| 5 | 2019/4/23 | 西部 | 142 | 雌 | 230 | 234 | 193 | 203 | 174 | 178 | 229 | 231 | 229 | 241 | 166 | 172 | 220 | 256 | 229 | 240 |
| 6 | 2019/4/23 | 西部 | 127 | 雌 | 230 | 252 | 179 | 189 | 206 | 206 | 231 | 235 | 235 | 235 | 176 | 178 | 220 | 220 | 237 | 237 |
| 7 | 2019/4/22 | 中部 | 131 | 雌 | 224 | 228 | 175 | 181 | 200 | 202 | 235 | 268 | 241 | 249 | 168 | 176 | 254 | 258 | 231 | 247 |
| 8 | 2019/4/22 | 中部 | 155 | 雌 | 218 | 234 | 173 | 187 | 190 | 202 | 227 | 237 | 245 | 253 | 162 | 168 | 220 | 262 | 238 | 239 |
| 9 | 2019/4/22 | 中部 | 159 | 雌 | 222 | 250 | 173 | 175 | 180 | 204 | 229 | 235 | 229 | 243 | 168 | 174 | 220 | 254 | 240 | 245 |
| 10 | 2019/4/22 | 中部 | 141 | 雌 | 220 | 254 | 181 | 183 | 204 | 216 | 221 | 270 | 245 | 259 | 162 | 182 | 220 | 220 | 240 | 241 |
| 11 | 2019/4/22 | 中部 | 190 | 雌 | 230 | 242 | 175 | 203 | 188 | 188 | 260 | 274 | 237 | 247 | 168 | 178 | 218 | 250 | 254 | 261 |
| 12 | 2019/4/22 | 中部 | 158 | 雌 | 220 | 252 | 173 | 173 | 178 | 192 | 221 | 231 | 241 | 247 | 162 | 172 | 228 | 244 | 241 | 241 |
| 13 | 2019/4/22 | 東部 | 139 | 雌 | 226 | 236 | 179 | 185 | 174 | 188 | 229 | 235 | 241 | 245 | 178 | 182 | 250 | 252 | 242 | 242 |
| 14 | 2019/4/22 | 東部 | 136 | 雌 | 224 | 254 | 177 | 187 | 188 | 194 | 227 | 221 | 227 | 251 | 182 | 190 | 220 | 236 | 229 | 233 |
| 15 | 2019/4/22 | 東部 | 161 | 雌 | 234 | 236 | 185 | 191 | 178 | 178 | 235 | 270 | 251 | 259 | 168 | 186 | 220 | 252 | 242 | 258 |
| 16 | 2019/4/22 | 東部 | 124 | 雌 | 220 | 234 | 165 | 183 | 170 | 184 | 227 | 231 | 245 | 253 | 168 | 174 | 242 | 242 | 238 | 261 |
| 17 | 2019/4/22 | 東部 | 191 | 雌 | 226 | 260 | 181 | 189 | 180 | 188 | 221 | 229 | 225 | 227 | 176 | 188 | 220 | 220 | 253 | 254 |
| 18 | 2019/4/22 | 東部 | 138 | 雌 | 232 | 252 | 171 | 191 | 174 | 202 | 221 | 229 | 237 | 249 | 172 | 176 | 220 | 220 | 229 | 231 |
| 19 | 2019/4/22 | 東部 | 137 | 雌 | 224 | 256 | 165 | 191 | 190 | 192 | 227 | 229 | 247 | 265 | 184 | 186 | 218 | 256 | 237 | 263 |
| 20 | 2019/4/22 | 東部 | 130 | 雌 | 224 | 258 | 181 | 187 | 178 | 180 | 221 | 229 | 247 | 259 | 162 | 180 | 252 | 254 | 238 | 240 |
| 21 | 2019/4/22 | 東部 | 137 | 雌 | 226 | 250 | 171 | 207 | 188 | 188 | 229 | 231 | 237 | 259 | 168 | 180 | 220 | 248 | 249 | 258 |
| 22 | 2019/4/22 | 東部 | 170 | 雌 | 214 | 226 | 175 | 189 | 188 | 196 | 262 | 270 | 233 | 245 | 178 | 180 | 220 | 260 | 254 | 257 |
| 23 | 2019/4/22 | 東部 | 166 | 雌 | 228 | 228 | 165 | 171 | 178 | 178 | 229 | 235 | 247 | 247 | 168 | 180 | 218 | 250 | 249 | 260 |
| 24 | 2019/4/22 | 東部 | 165 | 雌 | 224 | 254 | 171 | 189 | 174 | 185 | 221 | 225 | 241 | 247 | 180 | 182 | 220 | 228 | 240 | 249 |
| 25 | 2020/3/9 | 西部 | 165 | 雌 | 234 | 236 | 179 | 187 | 188 | 195 | 227 | 227 | 241 | 257 | 168 | 176 | 220 | 256 | 231 | 240 |
| 26 | 2020/3/9 | 西部 | 118 | 雌 | 236 | 248 | 189 | 205 | 174 | 182 | 231 | 270 | 233 | 239 | 180 | 182 | 220 | 260 | 247 | 247 |
| 27 | 2020/3/9 | 西部 | 172 | 雌 | 230 | 254 | 175 | 191 | 188 | 194 | 221 | 229 | 233 | 235 | 162 | 180 | 220 | 260 | 240 | 245 |
| 28 | 2020/3/9 | 西部 | 201 | 雌 | 230 | 238 | 177 | 191 | 188 | 196 | 227 | 229 | 249 | 265 | 168 | 176 | 220 | 250 | 237 | 246 |
| 29 | 2020/3/9 | 西部 | 130 | 雌 | 216 | 230 | 165 | 189 | 170 | 192 | 239 | 260 | 245 | 247 | 172 | 182 | 224 | 252 | 238 | 239 |
| 30 | 2020/3/9 | 西部 | 216 | 雌 | 228 | 228 | 165 | 179 | 174 | 200 | 227 | 227 | 249 | 259 | 176 | 182 | 250 | 266 | 229 | 245 |
| 31 | 2020/3/26 | 中部 | 182 | 雌 | 222 | 222 | 173 | 197 | 200 | 210 | 235 | 270 | 243 | 247 | 172 | 182 | 220 | 254 | 245 | 250 |
| 32 | 2020/3/26 | 中部 | 124 | 雌 | 232 | 254 | 173 | 175 | 186 | 190 | 229 | 235 | 241 | 253 | 168 | 168 | 220 | 236 | 229 | 229 |
| 33 | 2020/3/26 | 中部 | 166 | 雌 | 224 | 234 | 185 | 191 | 194 | 202 | 229 | 231 | 247 | 249 | 180 | 186 | 228 | 230 | 256 | 258 |
| 34 | 2020/3/26 | 中部 | 164 | 雌 | 228 | 234 | 175 | 179 | 176 | 200 | 221 | 229 | 235 | 239 | 176 | 180 | 262 | 270 | 240 | 263 |
| 35 | 2020/3/26 | 中部 | 198 | 雌 | 224 | 228 | 177 | 195 | 180 | 185 | 231 | 239 | 229 | 245 | 174 | 180 | 254 | 258 | 229 | 231 |
| 36 | 2020/3/26 | 中部 | 142 | 雌 | 228 | 230 | 171 | 195 | 198 | 200 | 229 | 237 | 241 | 251 | 172 | 172 | 220 | 254 | 245 | 248 |
| 37 | 2020/3/8 | 東部 | 178 | 雌 | 218 | 218 | 171 | 193 | 174 | 188 | 231 | 231 | 255 | 257 | 176 | 184 | 220 | 254 | 229 | 238 |
| 38 | 2020/3/8 | 東部 | 161 | 雌 | 224 | 238 | 183 | 195 | 178 | 194 | 227 | 235 | 247 | 259 | 162 | 176 | 220 | 242 | 242 | 247 |
| 39 | 2020/3/8 | 東部 | 134 | 雌 | 234 | 234 | 195 | 199 | 174 | 190 | 223 | 231 | 247 | 253 | 160 | 180 | 256 | 260 | 238 | 252 |
| 40 | 2020/3/8 | 東部 | 136 | 雌 | 220 | 232 | 173 | 197 | 192 | 192 | 229 | 231 | 249 | 261 | 172 | 182 | 262 | 276 | 231 | 245 |
| 41 | 2020/3/8 | 東部 | 202 | 雌 | 222 | 222 | 185 | 191 | 190 | 190 | 221 | 239 | 247 | 249 | 180 | 182 | 220 | 266 | 229 | 231 |
| 42 | 2020/3/8 | 東部 | 190 | 雌 | 226 | 228 | 187 | 191 | 188 | 190 | 231 | 235 | 247 | 249 | 168 | 176 | 236 | 248 | 250 | 256 |
| 43 | 2020/3/9 | 東部 | 177 | 雌 | 232 | 232 | 185 | 213 | 188 | 190 | 231 | 235 | 245 | 265 | 176 | 182 | 220 | 260 | 231 | 244 |
| 44 | 2020/3/9 | 東部 | 125 | 雌 | 214 | 230 | 179 | 209 | 198 | 202 | 229 | 235 | 241 | 251 | 174 | 182 | 228 | 256 | 231 | 238 |
| 45 | 2020/3/9 | 東部 | 126 | 雌 | 222 | 222 | 177 | 191 | 180 | 185 | 231 | 264 | 245 | 251 | 168 | 182 | 216 | 246 | 227 | 237 |
| 46 | 2020/3/9 | 東部 | 145 | 雌 | 232 | 232 | 181 | 185 | 188 | 202 | 235 | 270 | 245 | 253 | 178 | 182 | 250 | 252 | 229 | 245 |
| 47 | 2020/3/16 | 東部 | 166 | 雌 | 224 | 252 | 177 | 195 | 218 | 218 | 229 | 237 | 245 | 245 | 170 | 180 | 218 | 254 | 229 | 242 |
| 48 | 2020/3/16 | 東部 | 126 | 雌 | 216 | 218 | 171 | 175 | 180 | 194 | 235 | 237 | 229 | 255 | 164 | 182 | 220 | 262 | 241 | 250 |
| 49 | 2020/3/16 | 東部 | 130 | 雌 | 236 | 238 | 171 | 171 | 170 | 174 | 227 | 235 | 243 | 245 | 174 | 182 | 220 | 254 | 233 | 245 |
| 50 | 2020/3/16 | 東部 | 194 | 雌 | 224 | 228 | 179 | 183 | 188 | 192 | 229 | 260 | 225 | 229 | 168 | 170 | 214 | 248 | 245 | 253 |

無着色はヘテロ接合体、着色はホモ接合体

値 (He) と観測値 (Ho) の割合 (Ho/He) は 0.971 から 1.004 の範囲で、近交係数 (Fis) は -0.005 から 0.032 の範囲であった。

一般的に、限られた集団内で繁殖が進むと、ホモ接合体が増加し、ヘテロ接合体が減少するため、ヘテロ接合体率の期待値 (He) や観測値 (Ho) , その割合 (Ho/He) は小さくなり、近交係数 (Fis) が大きくなる。今回の結果をみると、ヘテロ接合体率期待値 (He) や観測値 (Ho) , その割合 (Ho/He) は、いずれも 1 付近にあって大きく、近交係数 (Fis) は、いずれも 0 付近で小さい。因って、2 カ年における 3 集団は、いずれも遺伝的に均一で、分集団間の遺伝的分化は生じていないことを示した。

表 4 に Pairwise Fst 分析による年別海域別コウイカ 6 集団間の遺伝的分化を示した。Fst 値は 1 に近いほど遺伝子流動が少なく遺伝的分化の程度が大きくなる。表 4 に示した Fst 値は -0.0052 から 0.0160 の範囲で、いずれも極めて小さく、有意な集団間の遺伝的分化は認められなかった (χ^2 test $p > 0.05$) 。

Structure 解析を用いた集団検出について、「K=2」

から「K=4」までの結果を図 7 に示した。図 7 の 50 本の帯は、表 2 に示した試料 50 尾に相当し、クラスター数 (K) に振り分けられたアサイメント確率ごとに帯の着色を変えて、試料 50 尾ごとの割合を表示したものである。年別、海域別、雌雄別、サイズ別で選抜した試料 50 尾によるアサイメント確率は、「K=2」から「K=4」のすべてでクラスター数 (K) と同数に等分され、試料 50 尾ごとの差は認められず、遺伝的分化はみられなかった。併せて、MCMC によるシミュレーション結果、対数尤度 (LnP) の平均値は「K=1」が -2225, 「K=2」が -2229, 「K=3」が -2235, 「K=4」が -2257 と、「K=1」が最も大きく、その標準偏差は「K=1」が 1.497, 「K=2」が 6.768, 「K=3」が 17.036, 「K=4」が 49.144 と、「K=1」が最も小さい。この結果から、有効なクラスター数 (K) は「K=1」と示唆された (図 8) 。

考 察

本報告では、2019 年から 2021 年にかけて、筑前海区

表 3 msDNA 分析を用いた年別海域別コウイカ 6 集団の遺伝的多様性

| 遺伝子座 (ローカス) | 分析個体数 n | 2019 西部 | 2019 中部 | 2019 東部 | 2020 西部 | 2020 中部 | 2020 東部 |
|----------------|------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | | 6 | 6 | 12 | 6 | 6 | 14 |
| Secu6 | 対立遺伝子の有効数 (A) | 9.000 | 11.000 | 8.950 | 8.000 | 7.000 | 8.572 |
| | ヘテロ接合体率の期待値 (He) | 0.955 | 0.985 | 0.942 | 0.924 | 0.909 | 0.934 |
| | ヘテロ接合体率の観測値 (Ho) | 1.000 | 1.000 | 0.917 | 0.833 | 0.833 | 0.571 |
| | (Ho)/(He) | 1.048 | 1.015 | 0.973 | 0.902 | 0.917 | 0.612 |
| | 近交係数 (Fis) | -0.053 | -0.017 | 0.028 | 0.107 | 0.091 | 0.397 |
| Secu75 | 対立遺伝子の有効数 (A) | 9.000 | 6.000 | 8.410 | 8.000 | 9.000 | 9.303 |
| | ヘテロ接合体率の期待値 (He) | 0.939 | 0.848 | 0.935 | 0.939 | 0.955 | 0.952 |
| | ヘテロ接合体率の観測値 (Ho) | 1.000 | 0.833 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.929 |
| | (Ho)/(He) | 1.065 | 0.982 | 1.070 | 1.065 | 1.048 | 0.975 |
| | 近交係数 (Fis) | -0.071 | 0.020 | -0.073 | -0.071 | -0.053 | 0.026 |
| Secu84 | 対立遺伝子の有効数 (A) | 7.000 | 9.000 | 7.131 | 8.000 | 9.000 | 7.608 |
| | ヘテロ接合体率の期待値 (He) | 0.879 | 0.955 | 0.873 | 0.924 | 0.939 | 0.907 |
| | ヘテロ接合体率の観測値 (Ho) | 0.833 | 0.833 | 0.750 | 1.000 | 1.000 | 0.786 |
| | (Ho)/(He) | 0.948 | 0.873 | 0.859 | 1.082 | 1.065 | 0.866 |
| | 近交係数 (Fis) | 0.057 | 0.138 | 0.147 | -0.091 | -0.071 | 0.139 |
| Secu113 | 対立遺伝子の有効数 (A) | 6.000 | 10.000 | 6.165 | 7.000 | 7.000 | 6.828 |
| | ヘテロ接合体率の期待値 (He) | 0.894 | 0.970 | 0.848 | 0.833 | 0.879 | 0.868 |
| | ヘテロ接合体率の観測値 (Ho) | 0.833 | 1.000 | 0.917 | 0.667 | 1.000 | 0.929 |
| | (Ho)/(He) | 0.932 | 1.031 | 1.081 | 0.800 | 1.138 | 1.070 |
| | 近交係数 (Fis) | 0.074 | -0.035 | -0.085 | 0.216 | -0.154 | -0.073 |
| Secu117 | 対立遺伝子の有効数 (A) | 8.000 | 9.000 | 8.307 | 10.000 | 10.000 | 8.449 |
| | ヘテロ接合体率の期待値 (He) | 0.924 | 0.955 | 0.928 | 0.970 | 0.970 | 0.926 |
| | ヘテロ接合体率の観測値 (Ho) | 0.833 | 1.000 | 0.917 | 1.000 | 1.000 | 0.929 |
| | (Ho)/(He) | 0.902 | 1.048 | 0.988 | 1.031 | 1.031 | 1.003 |
| | 近交係数 (Fis) | 0.107 | -0.053 | 0.012 | -0.035 | -0.035 | -0.003 |
| Secu146 | 対立遺伝子の有効数 (A) | 9.000 | 7.000 | 8.109 | 6.000 | 7.000 | 7.502 |
| | ヘテロ接合体率の期待値 (He) | 0.939 | 0.864 | 0.920 | 0.879 | 0.894 | 0.889 |
| | ヘテロ接合体率の観測値 (Ho) | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.667 | 1.000 |
| | (Ho)/(He) | 1.065 | 1.158 | 1.087 | 1.138 | 0.746 | 1.125 |
| | 近交係数 (Fis) | -0.071 | -0.177 | -0.091 | -0.154 | 0.273 | -0.130 |
| Secu164 | 対立遺伝子の有効数 (A) | 7.000 | 8.000 | 7.174 | 7.000 | 8.000 | 9.252 |
| | ヘテロ接合体率の期待値 (He) | 0.773 | 0.894 | 0.848 | 0.879 | 0.909 | 0.942 |
| | ヘテロ接合体率の観測値 (Ho) | 0.667 | 0.833 | 0.750 | 1.000 | 1.000 | 1.000 |
| | (Ho)/(He) | 0.863 | 0.932 | 0.885 | 1.138 | 1.100 | 1.062 |
| | 近交係数 (Fis) | 0.149 | 0.074 | 0.120 | -0.154 | -0.111 | -0.064 |
| SecuC10 | 対立遺伝子の有効数 (A) | 8.000 | 9.000 | 9.587 | 9.000 | 9.000 | 8.785 |
| | ヘテロ接合体率の期待値 (He) | 0.909 | 0.939 | 0.960 | 0.955 | 0.939 | 0.939 |
| | ヘテロ接合体率の観測値 (Ho) | 0.833 | 0.833 | 0.917 | 0.833 | 0.833 | 1.000 |
| | (Ho)/(He) | 0.917 | 0.887 | 0.955 | 0.873 | 0.887 | 1.065 |
| | 近交係数 (Fis) | 0.091 | 0.123 | 0.047 | 0.138 | 0.123 | -0.067 |
| 8座 平均値 | 対立遺伝子の有効数 (A) | 7.875 | 8.625 | 7.979 | 7.875 | 8.250 | 8.287 |
| | ヘテロ接合体率の期待値 (He) | 0.902 | 0.926 | 0.907 | 0.913 | 0.924 | 0.920 |
| | ヘテロ接合体率の観測値 (Ho) | 0.875 | 0.917 | 0.896 | 0.917 | 0.917 | 0.893 |
| | (Ho)/(He) | 0.971 | 0.990 | 0.988 | 1.004 | 0.992 | 0.971 |
| | 近交係数 (Fis) | 0.032 | 0.011 | 0.013 | -0.005 | 0.009 | 0.030 |

表 4 Pairwise FST 分析による年別海域別コウイカ 6 集団間の遺伝的分化

| pop | 2019 西部 | 2019 中部 | 2019 東部 | 2020 西部 | 2020 中部 | 2020 東部 |
|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 2019 西部 | | | | | | |
| 2019 中部 | 0.0011 | | | | | |
| 2019 東部 | 0.0062 | 0.0018 | | | | |
| 2020 西部 | -0.0052 | 0.0051 | -0.0018 | | | |
| 2020 中部 | 0.0116 | -0.0160 | 0.0024 | 0.0071 | | |
| 2020 東部 | 0.0062 | 0.0008 | 0.0035 | 0.0034 | -0.0100 | |

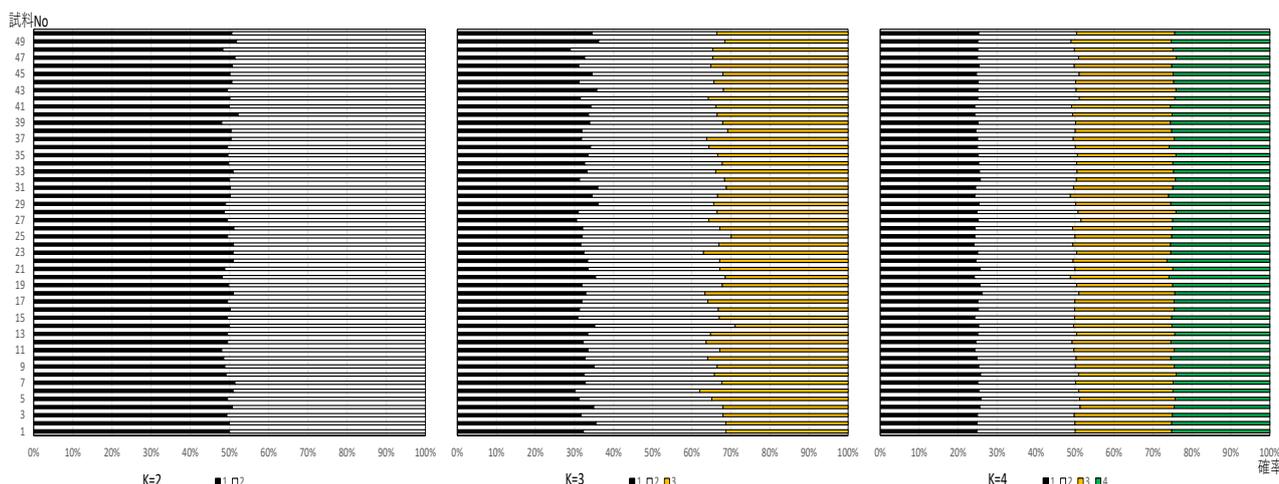


図 7 Structure 解析によるコウイカ試料 50 尾のアサイメント確率結果

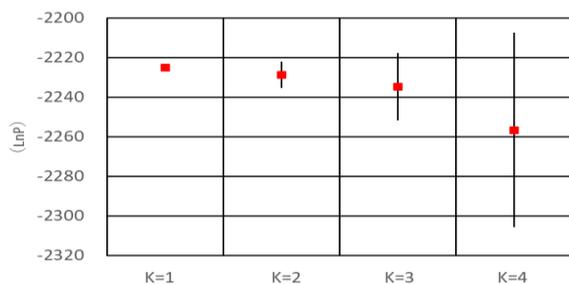


図 8 MCMC によるシミュレーション結果

いかかご漁業で漁獲されたコウイカを対象に、筑前海を 3 海域に区分し、「1. 操業状況調査」、「2. 漁獲物調査」、「3. 漁獲物遺伝子調査」を実施した。

まず、「1. 操業状況調査」では、資源状況を反映する指標として利用されている CPUE²¹⁾を用いて整理した結果、西部および中部の 2019 年および 2020 年については、CPUE やピーク時期が概ね同様であるが、東部は 3 年を通じ、西部および中部より CPUE が高く、ピーク時期は半月ほど遅く、終漁も半月から 1 カ月ほど遅い傾向を示した。

東部の CPUE が他海域よりも高い要因については、漁場特性を鑑みた場合、関門海峡付近で航路や潮流等の関

係上、漁場は他海域に比べ遙かに狭小で、且つ操業する漁業者および籠数が他海域に比べ圧倒的に少ないことから、1 隻 1 操業あたりの平均揚籠数は他海域よりも少ないものの、操業効率は非常に高い可能性があると考えられた。また、漁具特性を鑑みた場合、東部で使用する「いかかご」の多くは「鉄枠籠」であるが、西部および中部は主に「竹枠籠」を使用する。既報⁸⁾では「鉄枠籠の最大漁獲尾数および平均漁獲尾数は、竹枠籠の 1.5 倍および 2.0 倍と、鉄枠籠の優位性が際立つ」と指摘しており、こうした要因等から東部の CPUE は、他海域と比べ高い可能性があると考えられた。さらに、筑前海における 3 カ年のコウイカ漁況は、2019 年が平年並み、2020 年が不漁年、2021 年が豊漁年であったが、CPUE は 3 海域ともに豊漁年の 2021 年、平年並みの 2019 年、不漁年の 2020 年の順で大きく、筑前海に来遊するコウイカ資源についても、共通性がみられたと考えられた。

次に、「2. 漁獲物調査」であるが、月別推移では概ね単峰型を呈した雌に対し、雄では雌ほど明瞭な単峰型がみられなかったほか、雌雄ともに漁期後半、小型サイズの出現が増加する傾向がみられ、特に東部で顕著であった。これらについては今後、海域特性や漁具特性等の違いに目し、精査していく必要がある。

雌雄割合は、西部および中部における雌の割合が 3

カ年を通じ50%以上を占め、有明海²²⁾に準じた結果となった。その一方、東部は2019年を除く2カ年において西部および中部と異なり、雌の割合が雄より低い唐津湾西側の佐賀県神集島の報告²³⁾と類似した結果であった。この差については未解明であるため前述の課題と併せて、海域特性や漁具特性等の違いを踏まえつつ、雌雄の割合差に注目した多角的な究明が待たれるところであり、筑前海全域を対象に能動的漁具を使用した漁獲物調査の通年実施が、その一助となろう。

GSIは、3カ年を通じ3海域ともに、雌は10.5%前後、雄は3.5%前後と一様な推移を示した。こうした雌雄におけるGSIの傾向は、唐津湾西側の佐賀県神集島における結果²³⁾と一致しており、産卵期で接岸するコウイカ来遊群の特徴を反映した結果であると云えよう。

最後に、「3.漁獲物遺伝子調査」であるが、2カ年3海域の50個体について、個別または集団の遺伝的多様性やPairwise Fst分析、さらにStructure解析やMCMCによるシミュレーションを進めた結果、集団間の遺伝的分化があるとは認められず、いずれもクラスター数(K)は「K=1」とする妥当性が伺えた。

こうした多角的な調査結果と前述した異なる漁況の試料が使用できたことを鑑みて3海域の「系群」を一考した場合、CPUEの推移や年変動の共通性、概ね単峰型を呈した外套背長組成、GSIの類似性、漁獲物遺伝子調査によるクラスター数「K=1」等から、筑前海の3海域に来遊するコウイカ主群は「同一系群」である可能性が極めて高いと推察された。そこで、解析に用いた3カ年のコウイカ試料を用いて外套背長と体重(雌・雄・総合)の関係について、図9および次式に示した。外套背長(ML: mm)と体重(BW: g)の関係式をみると、有明海²⁴⁾と同様、雌雄に差が認められた。

$$\text{雌} : BW = 0.0004 ML^{2.7039} \quad (r = 0.9390)$$

$$\text{雄} : BW = 0.0006 ML^{2.6005} \quad (r = 0.9515)$$

$$\text{総合} : BW = 0.0011 ML^{2.5014} \quad (r = 0.9427)$$

今回、各調査の解析結果に基づき「同一系群」と

したところではあるが、コウイカの「生態」や「いかかご入籠機構」等の根幹的課題の解決に取り組むことは必須のこと、「1.操業状況調査」、「2.漁獲物調査」、「3.漁獲物遺伝子調査」のいずれにおいても残された課題が多数存在することから、信頼性の向上を図るうえでも継続調査は重要であり、調査内容の高度化や詳細化が求められる。例えば、「3.漁獲物遺伝子調査」で云えば「筑前海区のコウイカ資源は、唐津湾内で完結する」としてきた³⁾ところではあるが、その集団構造については課題を残していた⁴⁾。X.Zheng et al.はコウイカの集団構造について「コウイカ5群(愛知県、愛媛県、福井県、長崎県、Rizhao)を対象にmsDNA分析を行った結果、各群ともにFst値は小さいものの有意な遺伝的分化が認められ、遺伝的距離が最も顕著であったのは、愛知県と4群であった。」と報告¹⁹⁾している。今回、筑前海に来遊するコウイカ主群において、明瞭な遺伝的分化があるとは認められず「同一系群」の可能性が高いとしたが、集団遺伝学的方法による集団判別は集団が大きくなる傾向にある²⁵⁾ことから今後、他海区からの「移流群」等を遺伝的分化の差異で「系群分離」を考慮する場合、十分な試料数の確保は勿論のこと、対象海域を他海区まで拡大した横断的で包括的な検証を進めるなど、総合的な研究を持続的に取り組む必要がある。これに加え、コウイカの移動生態の観点から唐津湾を含む「地域群」の存在の可能性についても検討を進め、筑前海に来遊するコウイカについて再度「系群診断」すべきである。

謝 辞

本研究をはじめにあたり、貴重な情報の提供ならびにご助言をいただいた国立大学法人 東京海洋大学 学術研究院 海洋生物資源学部門の團重樹氏に心より謝意を表します。また、統計解析フリーソフトRのご指導および多大なご支援、ご協力を賜った国立研究開発法人

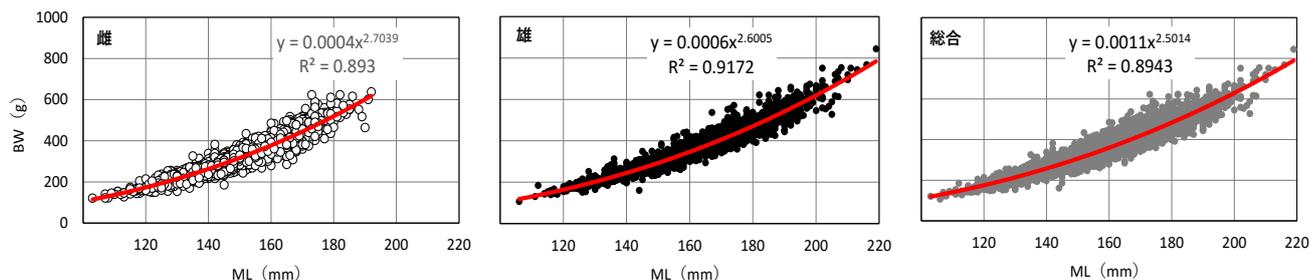


図9 コウイカ外套背長と体重関係(雌・雄・総合)結果

水産研究・教育機構 水産資源研究所 水産資源研究センター 底魚資源部の増淵隆仁氏ならびに関係者の皆様に厚くお礼申し上げます。併せて、漁獲物遺伝子調査でご教示をいただいた一般財団法人九州環境管理協会 自然環境課の大井和之氏に対し感謝申し上げます。最後に、操業状況調査および漁獲物調査に、ご協力いただいた漁業者の皆様ならびに関係機関の皆様に対し深謝いたします。

文 献

- 1) 水産無脊椎動物学：培風館，昭和44年，208，(1969)。
- 2) 福岡県水産林務部漁政課．福岡県の漁具漁法，福岡．1991；121-122。
- 3) 国立研究開発法人 水産研究・教育機構．令和2(2020)年度 資源評価報告書 コウイカ(唐津湾)．<http://www.abchan.fra.go.jp/digests2020/trends/202010.pdf>，2022年10月15日閲覧
- 4) 伊藤輝昭，秋元聡．糸島地区におけるコウイカ資源量の推定．福岡県水産海洋技術センター 研究報告 2001；11：65-69。
- 5) 佐野二郎．糸島地区におけるコウイカの資源管理に関する研究．福岡県水産海洋技術センター 研究報告 2008；18：53-57。
- 6) 佐野二郎．数理モデルを用いた筑前海糸島地域におけるコウイカ移動生態．福岡県水産海洋技術センター 研究報告 2005；15：51-54。
- 7) 佐野二郎．コウイカの資源増大に関する研究．福岡県水産海洋技術センター 研究報告 2006；16：51-62。
- 8) 金澤孝弘，永松公明．筑前海区いかかご漁業の漁具診断．福岡県水産海洋技術センター 研究報告 2021；31：21-27。
- 9) 水産庁資源管理部管理課．新たな資源管理の部屋．<https://www.jfa.maff.go.jp/j/suisin/index.html>，2022年10月15日閲覧
- 10) 国立研究開発法人 水産研究・教育機構．資源評価関連情報．http://www.fra.affrc.go.jp/shigen_hyoka/SCmeeting/2019-1，2022年10月15日閲覧
- 11) 国立研究開発法人 水産研究・教育機構．わが国周辺の水産資源の現状を知るために．http://abchan.fra.go.jp/pr/pamph_outline2007.pdf，2022年3月15日閲覧
- 12) 国立研究開発法人 水産研究・教育機構．令和3(2021)年度 新規拡充魚種作業状況報告書 唐津湾コウイカ．https://abchan.fra.go.jp/wpt/wp-content/uploads/2021/trends_2021_11.pdf，2023年10月15日閲覧
- 13) 中坊徹次．系群あれこれ—水産資源学における種内個体群—．日本鯨類研究所 資源管理センター 水産資源管理談話会報 2003；31：3-22。
- 14) 久保伊津男，吉原友吉．水産資源学(改訂版)，共立出版，東京．1969：8-56。
- 15) 竹野功壘，浜中雄一，宮嶋俊明．日本海沿岸におけるヒラメ 1才魚の背・臀鰭条数と耳石初輪径の地理的変異．京都府立海洋センター 研究報告 1997；3：65-72。
- 16) 伊藤欣吾．東日本ヤリイカ個体群の分布回遊と資源変動要因に関する研究．青森県水産総合研究センター 研究報告 2007；5：11-75。
- 17) 木所英昭，八木佑太，阪地英男，山田徹生，本田聡，中川雅弘，栗田豊．ヒラメ *Paralichthys olivaceus* 漁獲量の海域別変動特性と資源評価における系群区分法の検証．日本水産学会誌 J-STAGE 早期公開版(2020)；1-11。
- 18) 長澤和也，森純太，岡村寛．東太平洋のアカイカ類の生物学的指標としての寄生虫。「外洋性大型イカ類に関する国際シンポジウム講演集」(奥谷喬司編)．海洋水産資源開発センター 1998；47-62。
- 19) Xiaodong Zheng, Minoru Ikeda, Lingfeng Kong, Xiangzhi Lin, Qi Li, Nobuhiko Taniguchi. Genetic diversity and population structure of the golden cuttlefish, *Sepia esculenta* (Cephalopoda: Sepiidae) indicated by microsatellite DNA variations. *Marine Ecology* 2009；30：448-454。
- 20) Xiaodong Zheng, Minoru Ikeda, Anna Barinova, Nobuhiko Taniguchi. Isolation and characterization of microsatellite DNA loci from the golden cuttlefish, *Sepia esculenta* Hoyle (Cephalopoda). *Molecular Ecology Notes* 2007；7：40-42。
- 21) 水産庁．漁獲物データ等の利用と調査船調査について．https://www.jfa.maff.go.jp/j/kikaku/wpaper/h29_h/trend/1/t1_2_1_1.html，2022年10月15日閲覧
- 22) Watanuki N, Iwashita T, Kawamura G. Sex Composition and Sexual Maturity of *Sepia esculenta* Captured in Cuttlefish Basket Traps. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1993；59(6)：919-924。
- 23) 野田進治，野口弘三，古賀秀昭．イカ籠を用いたコウイカの産卵基質試験—II．佐賀県玄海水産振興

センター 研究報告 2005 ; 3 : 25-30.

- 24) 金澤孝弘, 伊藤輝昭. 有明海福岡県海域におけるコ
ウイカの漁獲実態と生態. 福岡県水産海洋技術セン

ター 研究報告 2006 ; 16 : 77-82.

- 25) 田中昌一. 水産資源学総論, 恒星社厚生閣, 東京.
1985 : 25-26.