

タイリクバラタナゴの配偶行動における 産卵管とその内液の役割

太田忠之*, 宮寄考司, 荒川 昇, 植村英明¹, 森 徹匡

理科教育講座 (生物学領域), 数学教育講座¹

The Role of a Female Ovipositor and Its Internal Fluids in Mating Behavior of the Rose Bitterling, *Rhodeus ocellatus ocellatus*

Tadayuki OHTA*, Yasushi MIYAZAKI, Noboru ARAKAWA,
Hideaki UEMURA¹ and Tetsumasa MORI

Department of Science (Biology) and Mathematics¹, Aichi University of Education, Kariya 448-8542, Japan
e-mail: tdohta@aecc.aichi-edu.ac.jp*

ABSTRACT During breeding season, males of the rose bitterling, *Rhodeus ocellatus ocellatus*, develop a nuptial coloration, and females periodically elongate an ovipositor. The significance of the ovipositor in the courtship behavior of males and the physiological characteristics of its internal fluids were investigated under various conditions. In typical mating behavior, a nuptial-colored male repeatedly exhibited courtship behavior (quivering) to a female with a long ovipositor. The male seldom showed this courtship behavior to a female with a short ovipositor. The presence of the long ovipositor was verified to be an important factor when a male selects as a mate for courtship. Fluid was observed leaking from the tip of the long ovipositor. Fluids (ovarian fluid) squeezed out of an ovipositor along with eggs and this leaking fluid (mainly urine) were effective in provoking the skimming behavior associated with sperm ejection by males. In conclusion, a long ovipositor is one of the important factors by which a male chooses a female for his quivering courtship behavior. Ovarian fluid and urine seem to contain a component that is a key stimulus for releasing sperm ejection by a male during reproductive behavior.

キーワード: タイリクバラタナゴ, 配偶行動, 求愛行動, 産卵管, かぎ刺激

はじめに

現在日本の各地で見られるタイリクバラタナゴ *Rhodeus ocellatus ocellatus* は, 1942年頃中国大陸から他の魚の種苗と共に日本に移入されたと言われる (中村, 1955, 1969)。繁殖期は春から秋に及び (長田, 1985), その時期の雄には吻部に白く盛り上がった追い星が形成されたり, 赤や青色などから成る婚姻色が発色する。婚姻色は主として真皮層に形成される赤色素胞や虹色素胞の働きによるものである (太田・西口, 2001)。一方, 雌は腹部にある産卵管を数日の間隔で周期的に伸長させ (Yokote, 1958; Shirai, 1962; 朝比奈ら, 1980), 伸長した産卵管を使いイシガイ科の貝の鰓葉中に産卵する (中村, 1950)。

婚姻色を帯びた雄と伸長した産卵管を持った雌およびドブガイ *Anodonta woodiana* を同一の水槽に入れ

ておくと, 雌雄の配偶行動を観察出来る。雄はドブガイや雌の間を行き来し, やがて雌の前方を泳ぎ背鰭, 尾鰭や尻鰭などのすべての鰭や体を小刻みに震わせる (これを quivering と呼ぶ, 参照, Wiepkema, 1961) 求愛行動をとり雌をドブガイに誘う。ドブガイに近づいた雌は吻先を出水管付近に近づき逆立ち様姿勢をとった後, 出水管に腹部を押し付け, 産卵する。次いで, 近くに待機していた雄は入水管付近に放精する (長田・西山, 1976; 浅野, 1981; 藤川, 1983; 太田・真野, 1983)。こうして雌雄の一連の配偶行動が終わる。配偶行動は生得的な行動で, 雌雄のそれぞれの行動に対しそれを解発するかぎ刺激がある。トゲウオ科の一種イトヨ *Gasterosteus aculeatus aculeatus* では, 雄が雌に求愛行動をとる際のかぎ刺激は雌の腹部の膨らみとされている (Wootton, 1984)。タイリクバラタナゴにおける雌雄の配偶行動はイトヨと同様幾つか

の段階（雌を貝に誘う雄の求愛行動、雌の産卵行動、雄の放精行動）を経る。雄が雌に求愛行動を示す際、雌の産卵管の長さが重要であることは古くから指摘されている（Wunder, 1933; Wiepkema, 1961）。一方で、否定的な報告もある（参照, p144 of Wiepkema, 1961）。産卵管はタナゴ亜科魚類の雌には特徴的な器官であり、本研究は配偶行動のうち特に雄の示す求愛行動における雌の産卵管の役割および雄の行動に及ぼす産卵管内液の効果についての検討を目的に行われたものである。

材料と方法

愛知県海部郡弥富町の魚養殖業者から購入したタイリクバラタナゴ *Rhodeus ocellatus ocellatus* の成魚の雌雄を数個のドブガイ *Anodonta woodiana* と共に上面ろ過装置を備えたガラス製の水槽（大きさ約 $60 \times 30 \times 36$ cm）で飼育した。一つの水槽につき、20Wの蛍光灯8本で囲むようにして照明を補助し、1日14時間照射した。水温を約 20°C 以上に保ち、冬季でも雄は婚姻色を発色し雌は産卵管を伸張させ産卵可能な状態で、雌雄を飼育した。

配偶行動の観察にはガラス製の水槽（大きさ約 $22 \times 36 \times 25$ cm）に小石を敷き、予めドブガイ（殻長約 $8 - 11$ cm）を1匹入れた状態のものを二つ用意した。観察用水槽内の水として、1日以上汲み置いた水道水を用いた。観察時毎に雌雄の魚を小網で入れ換えた。雄が雌に対して近付き、背鰭、尾鰭、尻鰭などの鰭や体を小刻みに震わせる quivering と呼ぶ求愛行動および産卵管内液の動きや内液に対する雄の動きを観察1-4に分けて観察した。

観察1 長い産卵管を持つ雌、短い産卵管を持つ雌および婚姻色を帯びた雄をそれぞれ1個体ずつ観察用水槽に入れた。その後、雄が貝や雌目掛けて動きを示してから30分間にわたってそれぞれの雌に求愛行動を示した回数を調べた。観察終了後、雄および長い産卵管の雌の腹部を押さえ、それらは精子、卵を持つ個体であることを確認した。各観察に用いた雄はすべて別個体であった。

観察された雄の求愛行動数をもとに、この組み合わせにおける雄の求愛行動の母比率（ p' ）を、危険率5%で次式を用いて、推定した。

$$n_2 / (n_1 f_1 + n_2) \leq p' \leq m_2 f_2 / (m_1 f_1 + m_2)$$

ただし、 n ：標本数、 x ：観察された雄の行動数

$n_1 = 2(n - x + 1)$, $n_2 = 2x$, $f_1 : F(n_1, n_2)$ の2.5%点

$m_1 = 2(x + 1)$, $m_2 = 2(n - x)$, $f_2 : F(m_1, m_2)$ の2.5%点

観察2 産卵管内液の漏出の有無を調べるために伸張した産卵管の先端部を糸で結紮して、その後の産卵管の様子を観察した。一方、長い産卵管の内液の動きを

観察するために、次のようなことを行った。用いた雌の体長は $3.6 - 4.1$ cmで、産卵管長は $2.6 - 4.0$ cmであった。約0.04%フェノールレッド（和光純薬）の溶液を入れた注射器（1ml用）を用意し、雌を氷水中に入れ、一時的に麻痺状態にした。長く伸びた産卵管の基部から先端に向かって指でしごくようにして管内の液を排出した。次いで解剖顕微鏡下で、先端を丸く削った注射針を産卵管の先端部から基部に向かって挿入し、卵巣腔へ液が浸入しないように基部をピンセットで押さえ、針を産卵管から抜きながらフェノールレッド液を管内に入れた。その後の管内の液の動きを観察した。

観察3 雌の産卵管から排出された液が雄の動きに及ぼす効果を調べるために、長い産卵管を持つ雌の腹部を押さえ、時計皿に採卵した。卵と共に得られた液のみを原液とし、その原液を蒸留水で5倍、10倍および100倍に希釈した。希釈したそれぞれの液をガラスのピペット（先端の口径約1mm）で約 $20 - 30 \mu\text{l}$ 吸い上げ、これを雄の鼻孔付近に数秒から数十秒の間隔で3-4回にわたって吹き付け、雄の行動を観察した。対照として、同様な方法で蒸留水を鼻孔付近に吹き付けた。

観察4 長い産卵管を持つ雌と婚姻色を帯びた雄を1匹ずつ観察用水槽に入れ、雄が雌に求愛行動をとることを確認した。その後、雌を観察用水槽内の水の入った透明なポリエチレン袋（縦25cm、横15cm、厚さ0.02mm、UBEポリエチレン）に入れ雌を隔離し、その袋を別の同じ大きさの水槽内に入れた。この水槽の水は雌雄の魚を一度も入れてない新しいものであった。求愛行動をとった雄が、この条件の下で袋内の雌に対して、求愛行動をとるかどうかを30分間にわたって観察した。

結果

観察1 雌2個体および雄1個体の組み合わせにおける雄の雌への求愛行動

どちらかあるいは両方の雌に対して雄が求愛行動を示した結果をTable 1に示した。用いた雌2個体（A, B）間に体長差はなかった（危険率1%, t 検定）。長い産卵管は平均3.1cmで、短い産卵管は0.3cmであった。産卵管の長さにおける明瞭な違い以外、雌2個体間に外観による顕著な差はなかった。産卵管の長い雌に対しては観察例すべてにおいて、雄はquiveringの求愛行動を示した。そしてすべての例でその行動は複数回観察された（Table 1）。一方、産卵管の短い雌個体にもquiveringを示した例が見られたが、その回数は単発であった。長い産卵管の雌、短い産卵管の雌そして両方の雌に対する雄の求愛行動について母比率をそれぞれ p'_1 , p'_2 , p'_3 として推定した結果、長い産卵管の雌には $0.651 \leq p'_1 \leq 0.956$, 短い産卵管の雌には

Table 1. Courtship behavior of a male to two females with a long or a short ovipositor

No.	Females				Males Body length (cm)	Male courtship behavior (No.) to females	
	A		B			A	B
	Body length (cm)	Ovipositor length (cm)	Body length (cm)	Ovipositor length (cm)			
1	3.9	2.5	3.9	0.4	3.5	+ (5)	- (0)
2	3.7	2.4	3.8	0.3	3.9	+ (3)	- (0)
3	3.9	5	3.9	0.3	3.6	+ (2)	- (0)
4	3.9	3.5	3.7	0.3	3.6	+ (2)	- (0)
5	3.9	2.3	3.6	0.2	3.9	+ (5)	- (0)
6	3.9	1.8	3.9	0.3	3.9	+ (4)	- (0)
7	3.6	3.4	3.5	0.2	4.0	+ (4)	- (0)
8	3.9	2.5	3.8	0.4	4.0	+ (20)	+ (1)
9	3.5	2.5	3.9	0.3	4.0	+ (2)	- (0)
10	3.7	2.7	3.7	0.1	4.0	+ (2)	- (0)
11	3.6	2.0	3.5	0.2	3.9	+ (7)	- (0)
12	3.9	3.0	3.5	0.3	4.1	+ (3)	- (0)
13	3.8	2.5	3.5	0.2	3.9	+ (4)	+ (1)
14	3.7	2.5	3.7	0.3	3.5	+ (3)	- (0)
15	3.9	3.5	3.7	0.2	3.7	+ (6)	+ (1)
16	4.2	3.0	4.1	0.2	4.1	+ (3)	- (0)
17	3.8	3.8	3.9	0.3	4.2	+ (2)	- (0)
18	3.9	3.2	3.8	0.4	4.1	+ (8)	- (0)
19	3.9	3.8	3.8	0.2	3.8	+ (2)	- (0)
20	4.2	3.1	4.1	0.2	4.0	+ (7)	+ (1)
21	4.0	3.0	4.0	0.1	4.4	+ (10)	- (0)
22	4.2	4.3	4.2	0.2	4.3	+ (6)	- (0)
23	4.0	2.7	4.0	0.2	4.0	+ (4)	- (0)
24	3.6	3.6	3.8	0.2	4.0	+ (12)	- (0)
25	4.4	3.7	4.5	0.5	4.3	+ (18)	- (0)
26	3.7	3.0	3.8	0.3	4.1	+ (9)	- (0)
Mean	3.9	3.1	3.8	0.3	4.0		
SD	0.2	0.7	0.2	0.1	0.2		
Max.	4.4	5.0	4.5	0.5	4.4		
Min.	3.5	1.8	3.5	0.1	3.5		

Water temp. 24-29°C.

+: Males exhibited a courtship behavior.

-: Males exhibited no courtship behavior.

$0 \leq p'_2 \leq 0.132$, 両者に対し $0.044 \leq p'_3 \leq 0.349$ であった。観察時間内に2回以上求愛行動を示した場合を1回として、Table 1の結果について雄の行動母比率を推定すると、長い産卵管の雌あるいは短い産卵管の雌に求愛行動を示す比率はそれぞれ $0.868 \leq p'_1 \leq 1, 0 \leq p'_2 \leq 0.132$ であった。

観察2 産卵管先端部の結紮および産卵管に注入したフェノールレッド液の動き

伸長した産卵管の先端部を糸で結紮して約1時間後、産卵管はかなり太さを増した。Fig.1 (A, B)はその結果を写真で示したものである。この太さを増したことは伸張した産卵管から液が漏出していることを示している。

フェノールレッド液注入実験に用いた雌は9個体であった。産卵管に注入する際、偶然内部に小さな気泡が入ったケースが2例あった。それぞれの産卵管長は約4cmおよび3.5cmで、共に産卵管は先端部が下方にあったが、内部の気泡が先端部に徐々に移動し、それぞれ約113分及び137分後に排出された。他の7例では、いずれもフェノールレッド液が間欠的に産卵管

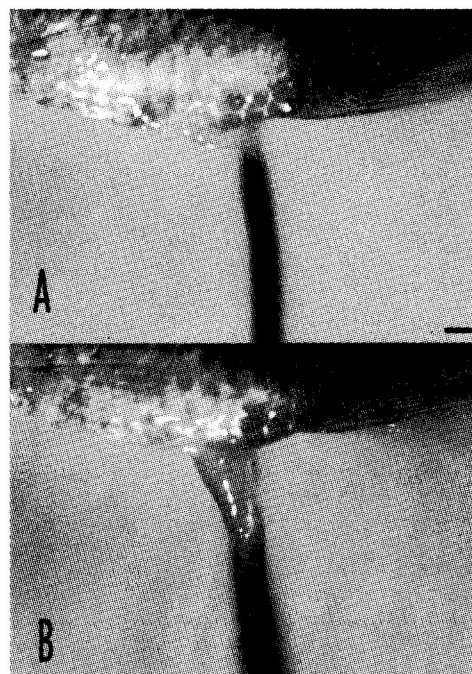


Fig. 1. These photos show the long ovipositor of a female. Photo A shows an ovipositor before it was ligated. Photo B shows the ovipositor 1 hr after its tip was ligated with a thread. Scale bar = 1mm.

Table 2. Effects of fluids from ovipositors of females on male movements

Dilution of fluid											
No.	†	DW	5 x	No.	†	DW	10 x	No.	†	DW	100 x
1	4.3	—	+	1	3.6	—	+	1	4.3	—	—
2	4.3	—	+ *	2	3.9	—	+	2	4.1	—	—
3	3.9	—	+	3	4.9	—	+	3	4.4	—	—
4	4.2	—	+	4	3.9	—	+	4	3.5	—	—
5	4.3	—	—	5	4.3	—	+ *	5	3.7	—	—
6	4.4	—	+ *	6	4.0	—	+	6	4.2	—	—
7	4.2	—	+	7	4.2	—	+	7	4.4	—	—
8	4.0	—	—	8	3.7	—	+ *	8	4.3	—	—
9	4.0	—	—	9	4.4	—	—	9	4.4	—	—
10	3.9	—	+ *	10	3.8	—	—	10	4.2	—	—
11	3.8	—	—					11	4.3	—	—
12	3.8	—	+ *					12	3.8	—	—
Mean	4.1				4.1				4.1		
SD	0.2				0.4				0.3		
Max.	4.4				4.9				4.4		
Min.	3.8				3.6				3.5		

Water temp. 19~26°C.

†: Body length of males (cm).

+: Males exhibited active movements.

—: Males did not exhibit the noticeable active movements.

*: Male skimming with ejaculation.

DW: Distilled water (for control).

Table 3. Courtship behavior of males to females with a long ovipositor insulated in a polyethylene bag

Males			Females		
No.	Body length (cm)	Courtship behavior (No.)	No.	Body length (cm)	Ovipositor length (cm)
1	4.1	+(4)	1	4.4	4.2
2	3.9	+(7)	2	4.4	5.0
3	4.2	+(9)	3	4.3	4.4
4	3.7	+(9)	4	4.4	4.2
5	4.0	—(0)	5	4.1	4.0
6	5.0	+(4)	6	4.5	5.0
7	4.5	+(5)	7	3.7	3.1
8	4.4	+(3)	8	4.3	4.8
9	4.4	+(4)	9	4.0	3.8
10	4.6	+(2)	10	4.0	3.5
11	4.4	+(9)	11	4.9	3.9
12	4.5	+(10)	12	4.3	4.0
13	4.5	+(4)	13	4.1	3.8
Mean	4.3			4.3	4.1
SD	0.3			0.3	0.6
Max.	5.0			4.9	5.0
Min.	3.7			3.7	3.1

Water temp. 23-27°C.

+: Males exhibited a courtship behavior.

—: Males exhibited no courtship behavior.

の先端部から徐々に漏出し、およそ2時間後には産卵管から消失してしまった。2.5時間後に雌の腹部を押さえて採卵したところ、いずれの個体も卵と共に排出された液は無色であった。

観察3 雄の動きに及ぼす卵と共に排出された液の効果

卵と共に排出された液を吹き付けた結果をTable 2に示す。原液を5倍に希釈した液を鼻孔付近に吹き付けたところ、雄は背鰭、尾鰭など体中の鰭を動かし、それまでの動きに比べ、より活発な動きを示した。12個体の観察で余り激しい動きを示さなかった4個体の

雄を除いて、いずれも同様な結果であった。更に、このような活発な動きを示すようになると共に放精を伴う skimming を示した雄が4個体見られた。蒸留水を吹き付けた時には12個体すべてにおいて、吹き付けた液の効果と思われるような動きの変化は殆ど見られなかった。10個体の雄に、原液を10倍に希釈した液を吹き付けたところ、2個体で放精が見られた。また、複数回吹き付けたいずれかの回で8個体において動きが活発になった。100倍に希釈した液の効果を12個体で観察した結果、蒸留水を吹き付けた対照と顕著な違いはなかった。

観察4 ポリエチレン袋で隔離された産卵管の長い雌に対する雄の求愛行動

13回の観察のうち、ポリエチレン袋で隔離された雌に対して雄は1例を除いて12例すべてにおいて複数回の求愛行動を示した (Table 3)。Table 3の結果をもとに、袋内の産卵管の長い雌に対して雄が求愛行動を示す母比率 (p') を推定したところ、 $0.640 \leq p' \leq 0.998$ であった。

考察

Wiepkema (1961) はヨーロッパバラタナゴ *Rhodeus amarus* での観察から、産卵可能で長い産卵管で特徴付けられた雌成魚が雄の求愛行動を誘起することをそして古くは Wunder (1933) も雄が配偶行動において選択する際産卵管の長さに注目することを記述している。今回の観察結果はこうしたこれまでの結果を支持するもので、雄は主として長い産卵管を持つ雌に求愛行動をとるものと言える。

タイリクバラタナゴ *R. ocellatus ocellatus* における今回の観察結果 (Table 1) から、雄は長い産卵管を持つ雌に対して65%以上、短い産卵管の雌に対して13%以下の割合で求愛行動を示す可能性が推定された。長い産卵管と短い産卵管の両方の雌に対する雄の求愛行動は今回の観察例の約15% (Table 1) において見られた。行動の回数は長い産卵管の雌に対してはいずれの観察例でも複数回であったのに対し、短い産卵管の雌に対しては1回のみであった。これには共存した長い産卵管の雌の存在が大きく影響しているものと推測される。Table 1に示した結果で、求愛行動の回数が複数回の場合を+として雄の求愛行動の母比率を推定すると、それは長い産卵管の雌に対しては87%以上で短い産卵管の雌へのそれ ($\leq 13\%$) よりおよそ7倍近く多いことが推定された。長い産卵管の雌に雄が繰り返し求愛行動を示す行為は単発的なものに比べ、貝に雌を誘導する上で重要な行動であると思われる。

次に、今回の観察から伸長した産卵管から液が漏出していることが示された。雌の産卵管は周期的に伸縮し、長い状態の時には淡水産の二枚貝に卵を産み付ける機能を持つ。産卵管は最大の長さが約6cmにもなり、産卵を終えるとその長さは1日のうちに2-3cmにも短縮する (Shirai, 1962)。産卵管は尻鰭と肛門の間にある柔らかい管で、その基部の内部では膀胱の尿管が開口し、尿が産卵管に排出される構造となっている (Shirai, 1964; Matsubara, 1994)。長い産卵管を持つ個体は短いそれを持つ個体よりも多く水を飲み、多くの尿を排泄することが明らかにされ、産卵管に出される尿は卵放出に役割を持つことが示唆されている (Matsubara, 1994)。従って、今回観察された産卵管からの漏出液は主として膀胱からの尿および卵の周り

の卵巣液などから成るものと推測される。

伸長した産卵管を持つ雌は雄の誘導に従って貝までやって来ると、やがて出水管目掛けて腹部を押し付け産卵する。その行動は極めて瞬間的で、一度に多数の卵を産み付けるほど長い時間ではない。一回の行動で1-4粒という報告がある (中村, 1950, 1969; Wiepkema, 1961)。しかし、このような雌でも腹部を押さえるとそれ以上の卵を得ることが出来る。このことから多くの場合、雌は産卵管が伸長している時には何度か産卵行動を繰り返しているものと推定される。ニッポンバラタナゴ *R. ocellatus kurumeus* における報告では数回ないし数十回 (中村, 1969)、ヨーロッパバラタナゴでは1日に10-15回 (Wiepkema, 1961) 反復することが記述されている。雌が貝に産卵するときには貝由来の嗅覚刺激物質と水流が必要であることが報告されている (太田・小倉, 1986)。

産卵管の結紮や管に液を注入した実験から、良く伸びた産卵管では液の漏出が起きていることが示された。Matsubara (1994) の指摘するように、産卵管内の尿が卵放出に関係があるとすれば産卵行動が反復される間、短い産卵管の場合に比べてより多くの液の漏出が続いているものと思われる。従って、雄が雌に対して求愛行動を示す要因として長い産卵管の存在以外に産卵管からの漏出液の可能性も考えられる。しかし、観察4の結果はポリエチレン袋に隔離した雌に対しても母比率64%以上で複数回の求愛行動を示しており、雄が求愛行動をとる際に雌を選ぶ要因は漏出液よりも長い産卵管の存在の可能性が高いものと推測される。

卵巣液に含まれるアミノ酸が雄の雌に対する pecking behavior や放精 (sperm release) 行動のかぎ刺激であるという報告がある (Kawabata et al., 1992)。かぎ刺激となるアミノ酸は同一で、前者の行動は暗所で、後者の行動は明所で見られると言う。我々の今回の観察はすべて明所で行っており、そのためかどうかは分からないが、Kawabata ら (1992) の言う pecking behavior は我々が観察した一連の配偶行動のなかでは明瞭ではなかった。バラタナゴの一連の配偶行動の報告にも pecking behavior についての記載は見られない (Wiepkema, 1961; 長田・西山, 1976; 浅野, 1981; 太田・真野, 1983)。配偶行動における pecking behavior とその前後の雄の行動との関係が不明なため、Kawabata ら (1992) の指摘するアミノ酸が quivering behavior のかぎ刺激となっているかは現時点では不明である。明所で最初に雄によって見られる quivering や leading behavior のかぎ刺激については現在のところ不明で、その解明は二枚貝の存在やそれに由来する物質も含めて今後の残された問題である。

5-10倍に希釈された卵巣液由来の排出液の作用によって雄が放精を伴う skimming 行動を示した (Table

2の*)。Kawabataら(1992)は卵巣液のアミノ酸が sperm releaseの行動を解発するかぎ刺激であることを報告しており、異なった方法で得られた今回の結果は彼らの結果と一致するものである。一連の配偶行動では、雌が出水管に産卵管を入れ、ドブガイ *Anodonta woodiana*などに産卵後、雄は入水管付近に放精するが、この放精を伴う雄のskimming行動は卵巣液によって解発されると結論される。

引用文献

- 朝比奈 潔・岩下いくお・羽生 功・日比谷 京. 1980. タイリクバラタナゴ *Rhodeus ocellatus ocellatus* の生殖年周期. 日本水産学会誌, 46: 299-305.
- 浅野竣一. 1981. タイリクバラタナゴの教材化 - 産卵行動と発生の観察を中心として -. 遺伝, 35: 64-70.
- 藤川博史. 1983. バラタナゴを使った生理・生態実験. 遺伝, 37: 62-69.
- Kawabata, K., K. Tsubaki, T. Tazaki and S. Ikeda 1992. Sexual behavior induced by amino acids in the rose bitterling *Rhodeus ocellatus ocellatus*. Nippon Suisan Gakkaishi, 58(5), 839-844.
- Matsubara, T. 1994. Role of urine in the spawning of female rose bitterling, *Rhodeus ocellatus ocellatus*. Fish Physiol. Biochem., 13: 399-405.
- 長田芳和・西山孝一. 1976. バラタナゴの繁殖行動. 生理生態, 17: 85-90.
- 長田芳和. 1985. 溜池におけるバラタナゴ *Rhodeus ocellatus* の繁殖期と移動. 魚類学雑誌, 32: 79-89.
- 中村守純. 1950. バラタナゴの産卵習性. 動物学雑誌, 59 (2-3): 32.
- 中村守純. 1955. 関東平野に繁殖した移植魚. 日本生物地理学会会報, (16-19): 333-337.
- 中村守純. 1969. 日本のコイ科魚類 (日本産コイ科魚類の生活史に関する研究). 資源科学シリーズ4 (資源科学研究所).
- 太田忠之・真野英敏. 1983. 教材用生物としてのタナゴII. 産卵行動の面から. 教材生物ニュース, (95): 112-116.
- 太田忠之・小倉孝之. 1986. 教材用生物としてのタナゴIII. 産卵行動の面から (続). 愛知教育大学教科教育センター研究報告, (10): 161-164.
- 太田忠之・西口幸介. 2001. タイリクバラタナゴの婚姻色について. 愛知教育大学研究報告, 50: 31-37.
- Shirai, K. 1962. Correlation between the growth of the ovipositor and ovarian conditions in the bitterling, *Rhodeus ocellatus*. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 13: 137-151.
- Shirai, K. 1964. Histological study on the ovipositor of the rose bitterling, *Rhodeus ocellatus*. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 14: 193-197.
- Wipkema, P. R. 1961. An ethological analysis of the reproductive behaviour of the bitterling (*Rhodeus amarus Bloch*). Arch. Néerl. Zool., 14: 103-199.
- Wootton R. J. 1984. A functional biology of sticklebacks. Croom Helm Ltd, London & Sydney.
- Wunder, W. 1933. Experimentelle untersuchungen am bitterling (*Rhodeus amarus*) während der laichzeit. Verh. Dtsch. Zool. Ges., 35:221-227.
- Yokote, M. 1958. Study on the ovarian eggs of *Rhodeus ocellatus*. Bull. Freshwater Fish. Res. Lab., 7: 1-8.

(平成17年9月16日受理)