

## 共存河川におけるアブラハヤとタカハヤの生化学的および形態学的比較

藤田朝彦<sup>1</sup>・細谷和海<sup>2</sup>

<sup>1</sup>〒631-8505 奈良市中町3327-204 近畿大学大学院農学研究科水産学専攻

<sup>2</sup>〒631-8505 奈良市中町3327-204 近畿大学農学部水産学科

(2002年8月8日受付；2003年2月27日改定；2003年3月3日受理)

キーワード：コイ科魚類，ヒメハヤ属，生殖的隔離，アイソザイム，主成分分析

魚類学雑誌  
*Japanese Journal of Ichthyology*

© The Ichthyological Society of Japan 2003

Tomohiko Fujita\* and Kazumi Hosoya. 2003. Biochemical and morphological comparison between two Japanese daces, *Phoxinus lagowskii steindachneri* and *P. oxycephalus jouyi* in the sympatric sites. *Japan. J. Ichthyol.*, 50(1): 55–62

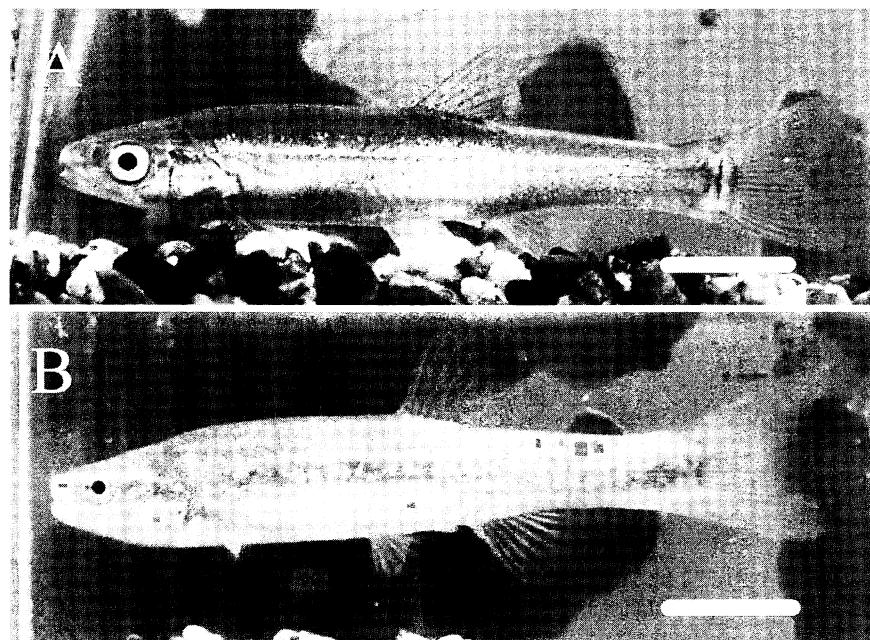
**Abstract** The taxonomic status between two Japanese cyprinids, *Phoxinus lagowskii steindachneri* and *P. oxycephalus jouyi* has been quite vague because of their resemblance of outer features to each other. The two forms from the four sympatric rivers were inspected to confirm the relationships between both as distinct biological species on the basis of biochemical and morphological analyses. As a result they could be completely divided into two distinct groups in genetic and morphological characters, which taxonomically match *P. lagowskii steindachneri* and *P. oxycephalus jouyi*, respectively. The present study suggested the presence of reproductive isolation between the two species, and revealed that large local variation and secondary sexual characters in each species had contributed to taxonomic confusion.

\*Corresponding author: Faculty of Agriculture, Kinki University, 3327-240 Nakamachi, Nara 631-8505, Japan (e-mail: gsf196040@nara.kindai.ac.jp)

日本列島に分布するヒメハヤ属魚類(*Phoxinus*)には、ヤチウグイ *P. percnurus sachalinensis*、アブラハヤ *P. lagowskii steindachneri*、タカハヤ *P. oxycephalus jouyi* の3種が知られている(細谷, 2000; 川那部ほか, 2001)。ヤチウグイは北海道のみに、アブラハヤは本州東部を中心に、タカハヤは本州西部、四国、九州、対馬、壱岐、五島列島にそれぞれ分布する。そのうちアブラハヤとタカハヤは山陽、近畿、東海、北陸では重複して分布している。両者は形態的に酷似し(Fig. 1), 記載されて以来現在に至るまで、その学名をめぐっては統一的な見解は得られていない。

アブラハヤは当初、Sauvage (1883) により琵琶湖水系の標本に基づき *P. steindachneri* として、タカハヤはJordan and Snyder (1901) により対馬の標本に基づき *Leuciscus jouyi* として、それぞれ異なつ

た属として記載された。しかし、岡田ほか (1935) は両者を同種 *P. steindachneri* に位置づけ、田中 (1951) は *L. jouyi* に統一した。青柳 (1957) は *P. steindachneri* 1種のみを認め、両者を種内多型と見なした。一方、Okada (1960) および中村 (1963, 1969) は、両者を *Moroco steindachneri* と *M. jouyi* の同属別種とした。中村 (1963, 1969) は内田 (1939) が報告した朝鮮半島産の *M. lagowskii* がアブラハヤ、*M. oxycephalus* がタカハヤに類似すると述べている。また、宮地ほか (1963) は両者を *M. steindachneri steindachneri* と *M. steindachneri jouyi* の亜種関係にあるとしていたが、後に宮地ほか (1976) では大陸から記載された *P. lagowskii* と同種とし、その中で *f. steindachneri* と *f. jouyi* の2つの「型」に位置づけた。Howes (1985) は外部形態および骨学的観察から日本産の両者を別属別種と見



**Fig. 1.** *Phoxinus lagowskii steindachneri*, 66.02 mm in SL, FKUN 30589, (A), and *P. oxycephalus jouyi*, 60.37 mm in SL, FKUN 30658, (B), in life from the Inukami River, Shiga Pref. Scales indicate 10 mm.

なし、それぞれ *Rhynchocypris steindachneri* と *Trichodon jouyi* に分類した。さらに、細谷 (1993, 2000) は、再び両者を同属別種に位置づけ、内田 (1939) や中村 (1963, 1969) の示唆により暫定的に大陸産の亜種とし、それぞれ *P. lagowskii steindachneri*, *P. oxycephalus jouyi* とした。近年においても、牧 (2000) のように両者を別種として扱うことに疑問視する立場もある。このように両者の分類学的な取り扱いについては、今まで別属とする意見から同種とする意見まで入り乱れている。これには、今まで行われてきた両者の比較研究が、分類の基礎となる生物学的種概念 (Mayr and Ashlock, 1991)に基づいた視点からなされていないことが背景にある。一般に、種の異同を確かめる方法としては集団遺伝学的解析が有効とされる (沼知, 1982)。アブラハヤとタカハヤの遺伝的関係については、すでに Ito et al. (2002) が 4-7 遺伝子座の置換を示している。しかし、彼らが使用した個体は異所的分布域からのものであるため、生殖的隔離の有無を明らかにしたわけではない。そこで本研究では、アブラハヤとタカハヤが同所的に生息する河川の標本を用い、両者を生殖的隔離が成立した生物学的種として定義されることの妥当性について、形態学的、生化学的な観察から比較

検討する。

## 材料と方法

本研究で使用した個体は、両者の重複分布域である滋賀県琵琶湖水系犬上川、地蔵川、兵庫県加古川水系佐治川、和歌山県有田川から採集した (Fig. 2)。採集方法としては投網、タモ網、刺網、釣り、モンドリ等を採集場所の条件に応じて適宜用いた。実験に用いた個体数はアブラハヤ 29 個体、タカハヤ 56 個体であり、すべて近畿大学農学部水産学科 (FKUN) の登録標本とした。

アイソザイム分析は、上野 (1981) に従いデンプンゲル平板法により行った。すなわち、凍結した標本より切り出した肝臓組織の解凍ドリップを粗酵素試料として用い、厚さ 5 mm のデンプンゲルを用い、24 mA で 6 時間電気泳動を行った後、アルコール脱水素酵素 (Alcohol Dehydrogenase: ADH, E. C. 1.1.1.1.) を特異的染色法により染色した。泳動に用いた緩衝液はゲル調整用緩衝液に 0.075 M トリス—0.005 M クエン酸緩衝液 pH 8.6、電極槽用緩衝液に 0.3 M ホウ酸—0.05 M 水酸化ナトリウム緩衝液 pH 8.45 を用いた。

形態学的形質の分析には、アイソザイム解析用の肝臓を切出した凍結標本を 10% ホルマリンで固

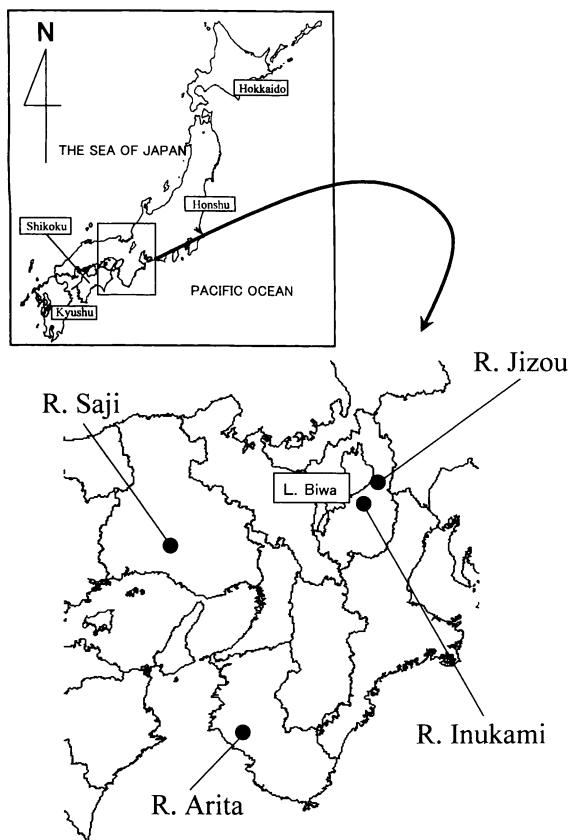


Fig. 2. Collecting sites of *Phoxinus lagowskii steindachneri* and *Phoxinus oxycephalus jouyi* where both forms coexist.

定したもの用いた。計測は Hubbs and Lagler (1964) に従い、平井・引戸 (1976)、板井 (1977, 1978, 1980b)、牧 (1999, 2000) で使用されている標準体長・体高・尾柄長・尾柄高・背鰭前長・腹鰭前長・臀鰭前長・頭長・頭幅・吻長・上顎長・眼径・両眼間隔・眼後長の 14 の体形形質のうち、体長、頭長および第 2 次性徵や雌雄差の影響を受けない形質である、体高・頭幅・尾柄高・尾柄長・眼径・上顎長・眼後長・両眼間隔 (青柳, 1957; 中村, 1969; 引戸, 1976)、および両者に有効な分類形質とされる側線上方横列鱗数 (板井, 1977, 1978) の計 11 形質について行った (Table 1)。体長、頭長以外の体形形質については、体長から頭長を差し引いた値との相対比に換算し変数とした。次に、側線上方横列鱗数を加えた各形質について標準化を行い、それらの数値をもとに相関係数行列を作成し、主成分分析を行った。

## 結果

### 生化学的分析

分析に用いた ADH は 2 量体であるため、ヘテロ接合体であれば 3 本のバンドが検出されるはずであるが、本実験においては 1 本のバンドしか検出されなかつた (Fig. 3)。しかも、発現したバンドの易動度によって有田川、佐治川、地蔵川、犬上川の同一河川に共存する 2 者の間で明確な遺伝的差異が生じていた。このことから、Ito et al. (2002) が示した両者の遺伝的差異は共存河川においても認められ、ADH の電気泳動像により両者を遺伝的に識別できることが確かめられた。両者のバンドの易動度を比較した場合、いずれの河川においてもアブラハヤのバンドがタカハヤのそれよりも陽極側に検出された。酵素活性にも差異が見られ、同じゲル上で両者のサンプルを泳動した場合においても、アブラハヤよりもタカハヤのバンドが強く染色された。また、同一河川における種内での多型は見られなかった。

### 形態学的分析

アブラハヤとタカハヤの形態的な識別形質として重視されてきた側線上方横列鱗数は、本研究においても、生化学的分析により分けられた両者間で計測値は完全に分離し、分類形質として有効であることが再確認できた。ただし、本研究に用いた個体はあくまで共存河川の標本に限られるので、今後、異所的分布域のものを含め、さらに検討を続ける必要がある。体高・頭幅・尾柄高・尾柄長・眼径・上顎長・眼後長・両眼間隔と、体長から頭長を差し引いた値との相対比および側線上方横列鱗数を説明変量として、主成分分析を各河川で行ったところ、主成分得点には明瞭な 2 極分化が認められ、生化学的分析の結果と完全に一致した。各分析の第 2 主成分までの累積寄与率は信頼できるものであり、これらをもとに図を作成すると、いずれの河川においても両者の主成分得点の分布は重なることはなく、差異が明確に示された (Fig. 4)。

第 1 主成分において、固有ベクトルの絶対値が大きい値を示した形質は、各河川ごとに異なり、有田川では眼後長、地蔵川では眼径、犬上川と佐治川では尾柄高となった (Table 2)。4 河川の標本すべてを用いて分析した場合では、側線上方横列鱗数および尾柄高において大きな値が示された。

**Table 1.** Measurement and counts of morphological characters of *Phoxinus lagowskii steindachneri* and *P. oxycephalus jouyi* from four sympatric rivers

<i>Phoxinus lagowskii steindachneri</i>				
	R. Arita n=2	R. Saji n=2	R. Jizou n=6	R. Inukami n=20
Standard length (mm)	119.93±11.16 (112.04, 127.82)	62.42±5.16 (58.77, 66.07)	54.20±5.52 (46.45–5.52)	61.74±10.64 (42.21–90.96)
Characters/standard length–head length) (%)				
Body depth	25.11±3.12	25.41±0.09	27.38±1.24	25.93±1.74
Head width	19.93±0.91	17.57±0.93	18.26±1.14	18.46±0.94
Caudal peduncla length	34.08±0.09	35.10±0.37	32.46±1.60	33.02±1.95
Caudal peduncla depth	14.04±0.00	13.98±0.21	14.83±0.64	13.99±0.59
Eye diameter	8.56±0.18	9.13±0.20	9.55±0.96	9.28±0.91
Upper jaw length	13.72±0.61	11.27±0.93	10.98±1.20	11.81±0.93
Post orbital length	21.35±0.43	19.69±0.74	16.64±1.10	19.10±1.38
Internal orbital width	12.36±0.05	11.40±0.94	10.99±0.07	11.69±0.66
The number of above lateral line scale	22.50±2.12 (21, 24)	22.00±1.41 (21, 23)	25.17±0.75 (24–26)	24.25±1.12 (22–26)
<i>Phoxinus oxycephalus jouyi</i>				
	R. Arita n=4	R. Saji n=25	R. Jizou n=4	R. Inukami n=22
Standard length (mm)	72.47±13.90 (59.67–88.35)	58.25±11.69 (37.52–82.66)	77.41±21.42(46.36–92.15)	57.87±7.82(44.44–74.51)
Characters/standard length–head length) (%)				
Body depth	25.62±2.48	27.94±1.92	26.94±1.81	25.93±1.58
Head width	19.25±1.17	18.66±1.03	17.77±0.83	19.10±0.74
Caudal peduncla length	33.15±1.43	31.25±1.39	31.56±1.72	31.41±1.50
Caudal peduncla depth	14.96±0.99	16.13±0.83	15.96±0.78	15.56±0.80
Eye diameter	7.75±0.96	7.93±0.75	6.73±1.28	7.93±0.50
Upper jaw length	10.78±0.41	10.83±0.91	10.96±0.70	11.33±0.66
Post orbital length	18.69±0.68	17.94±1.03	16.16±1.03	19.28±1.08
Internal orbital width	13.09±0.83	11.81±0.84	10.96±0.66	12.87±0.69
The number of above lateral line scale	17.50±0.57 (17–18)	17.88±1.39 (15–20)	17.00±1.15 (16–18)	17.32±0.89 (16–19)

Data include average±SD (minimum–maximum).

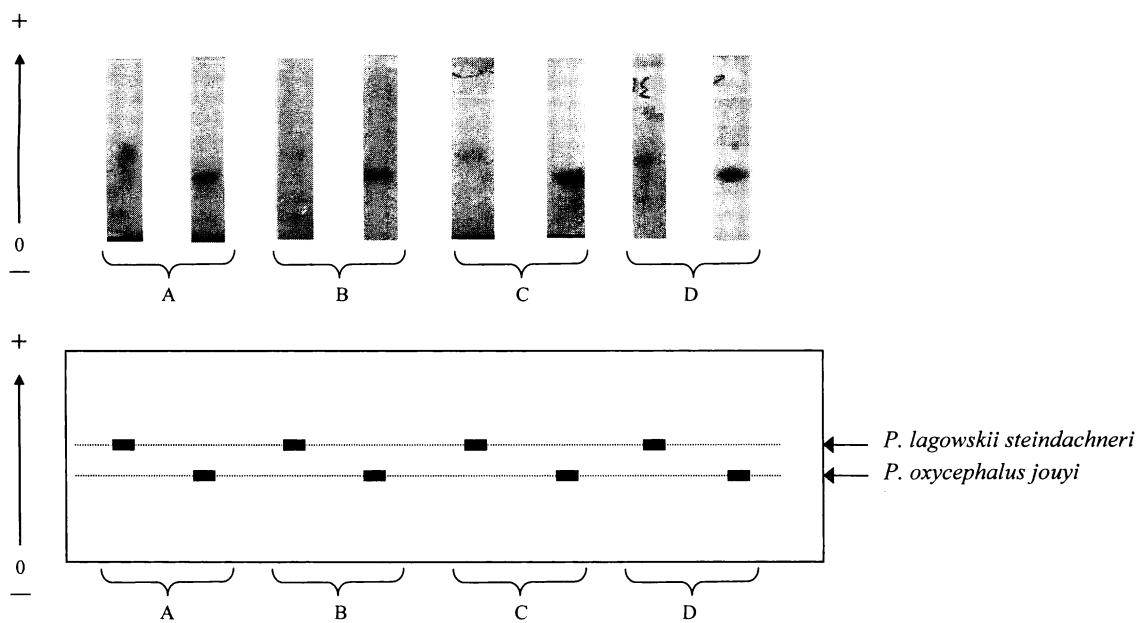


Fig. 3. Comparison of the ADH isozyme patterns between *Phoxinus lagowskii steindachneri* and *P. oxycephalus jouyi*. A, R. Arita; B, R. Saji; C, R. Jizou; D, R. Inukami

#### 考 察

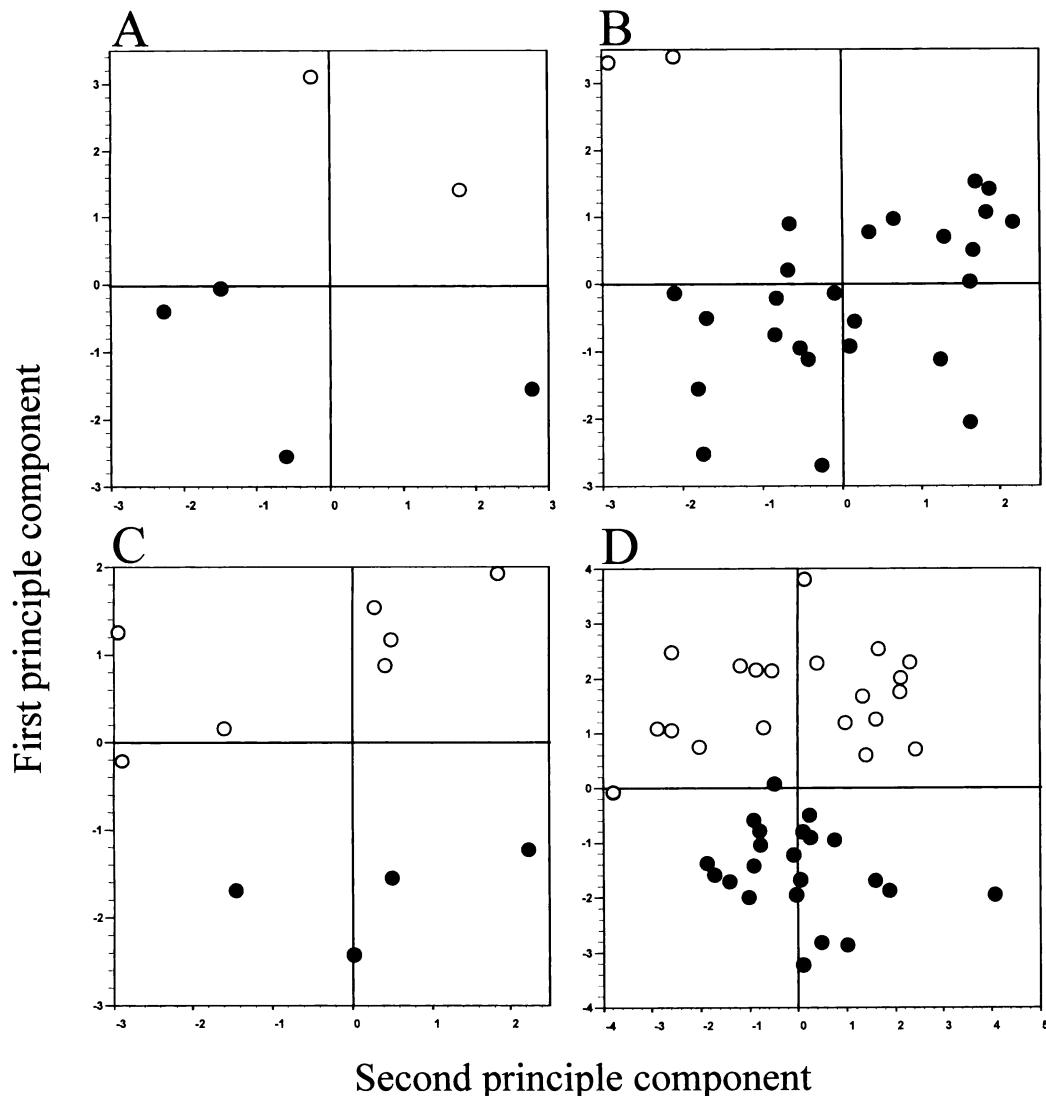
生化学的分析の結果は、アブラハヤとタカハヤがADHの易動度により明確に識別される、遺伝的に異なった2集団であることを示している。すなわち、このことは同所的に生息する両者間にすでに生殖隔離が確立しており、別種であることを意味する。

外部形質を用いた両種の比較は、平井・引戸(1976)、板井(1977, 1980a, 1980b)、および牧(1999, 2000)らの研究が知られているが、いずれの報告も両者を明確な別種としては取り扱っていない。平井・引戸(1976)や牧(1999, 2000)はそれぞれの形質において両者間に差異の生じる傾向があるが、変異は連続的であり、明確な不連続点は見られないと述べている。さらに、牧(2000)は共分散分析により各形質ごとに比較した結果から、両者の識別の必要性および分類学的カテゴリーの位置づけに疑問を唱えている。しかし、今回の分析では、両者は複数の形質を同時に用いることによって、形態的差異を明瞭に表現でき、共存河川の2集団を明らかに識別できた。また、両者間で明確な差異が見られる形質として、側線上方横列鱗数と尾柄高が指摘されてきた(中村, 1969; 板井, 1977, 1980a; 細谷, 1993, 2000)。側線上方横列鱗数については、本研究においても両者間

差異が認められた。また、尾柄高については雌雄差や栄養条件の影響が大きく分類形質として不適当であるという意見もあるが(引戸, 1976; 平井・引戸, 1976; 牧, 1999, 2000), これらの形質は、本実験では、4河川の全個体を用いて両者を分析した場合に特に高い固有ベクトル値を示し、分類形質としての重要性を確認した。河川ごとに行なった分析においても、これらの形質は比較的高い固有ベクトル値を示し、両者の識別には有効であるといえる。

両者は、共存河川においてはアブラハヤが下流側に、タカハヤが上流側に棲みわけることが知られている(中村, 1969; 平井・引戸, 1976; 板井, 1978, 1980a, 1980b, 1985)。しかし、両者が同一河川に混生しない場合には、アブラハヤが最上流域に生息したり(板井, 1997), タカハヤが下流域にまで進出する例が報告されている(東ほか, 1976)。また、両者の形態における著しい変異については平井・引戸(1976)や板井(1980a)らも指摘しており、このことが両者の判別を惑わす要因となってきた。一方、共存河川では生態、形態的な種間差が認められ(板井, 1977, 1980a, 1980b, 1985, 1986), これらの現象は両者に形質置換(character displacement)があることを示唆している。

本研究における結果は、同所的に生息するアブラハヤとタカハヤの間にすでに生殖隔離が成立し



**Fig. 4.** Populations of *Phoxinus lagowskii steindachneri* and *P. oxycephalus jouyi*, scattered according to the score given by the first and second principal components in four rivers. A, R. Arita; B, R. Saji; C, R. Jizou; D, R. Inukami. Open circles and solid circles show *P. lagowskii steindachneri* and *P. oxycephalus jouyi*, respectively.

ていることを示しているので、それぞれが別種であることは明白である。したがって、両者を同種内の亜種や型など下位のカテゴリーで扱うことは適当ではない。また、両種の大陸の集団との関係については、内田(1939)や中村(1963)は同種の可能性を示唆しているが、詳細な報告例は皆無であり、亜種の可能性を根拠なしに否定することはできない。両種の属名については、Kim(1997)やIto et al.(2002)は *Rhynchocypris* 属を採用している。Ito et al.(2002)はヒメハヤ *P. phoxinus* と他のアブラハヤ類との間に大きな遺伝的差異があることを示

しているが、ウグイ亜科を構成するすべての属、および *Phoxinus* に分類されているすべての種との比較はなされておらず、*Phoxinus* と *Rhynchocypris* のそれぞれが単系統群とする根拠も示されていない。以上のことから属間および属内の類縁関係が明確でない現状なので、従来のように両種の学名としてアブラハヤ、タカハヤそれぞれに *P. lagowskii steindachneri* と *P. oxycephalus jouyi* を当てておく。

**Table 2.** Principal component loadings in *Phoxinus* collected from four sympatric rivers

Characters/(standard length-head length)	R. Arita		R. Saji		R. Jizou		R. Inukami		All specimens	
	1	2	1	2	Loadings	1	2	1	2	1
Body height	-0.469	-0.716	-0.629	0.097	-0.721	-0.343	-0.446	0.466	-0.273	0.032
Head width	0.106	-0.881	-0.780	-0.028	-0.683	-0.275	-0.720	0.479	-0.264	0.474
Caudal peduncula length	0.363	-0.661	0.629	-0.158	0.078	0.535	0.456	0.181	0.304	0.024
Caudal peduncula height	-0.813	-0.470	-0.813	0.192	0.008	-0.949	-0.877	-0.122	-0.515	-0.026
Eye diameter	0.440	0.133	0.063	-0.777	-0.887	0.222	0.586	0.657	0.393	0.261
Upper jaw length	0.868	-0.464	-0.499	-0.542	-0.280	-0.458	-0.026	0.837	0.131	0.495
Post orbital length	0.940	-0.191	-0.245	-0.791	-0.710	-0.028	-0.576	0.639	-0.024	0.544
Interorbital width	-0.767	-0.634	-0.545	-0.123	-0.066	-0.326	-0.816	-0.001	-0.288	0.380
Characters										
Scales above lateral-line	0.878	-0.395	0.261	-0.717	-0.712	0.620	0.750	0.491	0.492	0.139
Eigenvalue	4.215	2.775	2.739	2.124	2.872	2.132	3.599	2.275	2.758	2.356
Proportion (%)	46.830	30.832	30.438	23.601	31.916	23.690	39.987	25.282	30.644	26.176
Cumulative proportion (%)	46.830	77.662	30.438	54.039	31.916	55.605	39.987	65.269	30.644	56.820

## 謝 辞

本研究を行うにあたり、近畿大学農学部水産生物学研究室の上野紘一教授には両種を判別する遺伝的マーカーについて、および生化学的実験全般に対して有益なご助言をいただいた。久保喜計講師、足羽 寛研究員、辻野寿彦研究員には実験の全般にわたり、御教示をいただいた。ここに厚く御礼申し上げる。

## 引 用 文 献

- 青柳兵司. 1957. 日本列島産淡水魚類総説. 大修館, 東京. 272 pp.
- 東 幹夫・村田 博・平山俊郎・大串正弘. 1976. 対馬における淡水魚の分布. 長崎県生物学会(編), pp. 265-287. 対馬の生物. 長崎県生物学会, 長崎.
- 引戸 武. 1976. アブラハヤとタカハヤ. 淡水魚, (2): 145-147.
- 平井賢一・引戸 武. 1976. 北陸地方のアブラハヤ属魚類の形態と生態. 生理生態, 17: 365-372.
- 細谷和海. 1993. コイ科. 中坊徹次(編), pp. 212-230. 日本産魚類検索. 東海大学出版会, 東京.
- 細谷和海. 2000. コイ科. 中坊徹次(編), pp. 253-271. 日本産魚類検索第2版. 東海大学出版会, 東京.
- Howes, G. J. 1985. A revised synonymy of the minnow genus *Phoxinus* Rafinesque, 1820 with comments on its relationships and distribution. Bull. British Mus. Nat. His., 48: 57-74.
- Hubbs, C. L. and K. F. Lagler. 1964. Fishes of the Great Lakes region, 2nd ed. Univ. Michigan Press, Bloomfield Hills, USA. xv+123 pp.
- 板井隆彦. 1977. 奈良県高見川のアブラハヤ属(*Phoxinus*)魚類の2型—その形態的生態的特徴について—. 静岡女子大学紀要, 10: 201-220.
- 板井隆彦. 1978. 奈良県高見川のアブラハヤ属(*Phoxinus*)魚類の2型—型内の変異について—. 静岡女子大学紀要, 11: 263-274.
- 板井隆彦. 1980a. アブラハヤとタカハヤの形態と生態. 淡水魚, 6: 76-84.
- 板井隆彦. 1980b. 静岡県瀬戸川水系におけるアブラハヤ属(*Phoxinus*)魚類の2型. 静岡女子大学紀要, 13: 153-175.
- 板井隆彦. 1985. 静岡県波多打川のアブラハヤ類(*Phoxinus lagowskii*)の2型のすみわけとその機構1. 波多打川の魚類相と魚類の流れに沿った分布. 静岡女子大学紀要, 18: 137-147.
- 板井隆彦. 1986. 静岡県波多打川のアブラハヤ類(*Phoxinus lagowskii*)の2型のすみわけとその機構1. 主要魚種の流れに沿った分布の季節変動. 静岡女子大学紀要, 19: 121-135.
- 板井隆彦. 1997. アブラハヤ *Phoxinus lagowski stenodachneri* (Sauvage, 1883). 社團法人日本水産資源保護協会(編), pp. 218-223. 平成8年度希少水生生物保存対策試験事業日本の希少な野生水生生物に関する基礎資料(IV). 日本水産資源保護協会, 東京.
- Ito, Y., H. Sakai, S. Shedko and S. R. Jeon. 2002. Genetic differentiation of the northern Far East cyprinids, *Phoxinus* and *Rhynchocypris*. Fish. Sci., 68 (suppl. I): 75-78.
- Jordan, D. S. and J. O. Snyder. 1901. List of fishes collected in 1883 and 1985 by Pierre Louis Jouyi and preserved in the United States Nation Museum, with descriptions of six new species. Proc. U.S. Natl. Mus. v. 23 (no. 1235): 739-769, Pls. 31-38.
- 川那部浩哉・水野信彦・細谷和海(編). 2001. 日本の淡水魚, 改訂版. 山と渓谷社, 東京. 720 pp.
- Kim, I. S. 1997. Illustrated encyclopedia of fauna & flora of Korea. Vol. 37, Freshwater fishes. Ministry Education, Seoul, Korea. 629 pp.
- 牧 岩男. 1999. 和泉葛城山系を水源とする諸河川に生息するヒメハヤ属(*Phoxinus*, Cyprinidae)魚類の外部形態. 大阪教育大学紀要, 48: 7-20.
- 牧 岩男. 2000. 金剛山地を水源とする諸河川に生息するヒメハヤ属(*Phoxinus*, Cyprinidae)魚類の外部形態. 大阪教育大学紀要, 49: 63-76.
- Mayr, E. and P. D. Ashlock. 1991. Principle of systematic zoology. 2nd eds. McGraw-Hill, Inc., New York. 475 pp.
- 宮地伝三郎・川那部浩哉・水野信彦. 1963. 原色日本淡水魚類図鑑. 保育社, 大阪. xlvi+259 pp.
- 宮地伝三郎・川那部浩哉・水野信彦. 1976. 原色日本淡水魚類図鑑全改訂新版. 保育社, 大阪. lvi+456 pp.
- 中村守純. 1963. 原色日本淡水魚類検索図鑑. 北隆館, 東京. 262 pp.
- 中村守純. 1969. 日本のコイ科魚類. 資源科学研究所, 東京. 455 pp.
- 沼知健一. 1982. アイソザイムによる魚類の集団遺伝学—特に種の進化とその機構—. 淡水魚, 8: 41-57.
- 岡田弥一郎・内田恵太郎・松原喜代松. 1935. 日本魚類圖說. 三省堂, 東京. 425 pp.
- Okada, Y. 1960. Studies on the freshwater fishes of Japan. J. Fac. Fish., Pref. Univ. Mie, 4(2): 267-583.
- Sauvage, H. E. 1883. Sur une collection de poissons recueillie dans le lac Biwako (Japon) par M. F. Steenackers. Bull. Soc. Philomath. Paris (Ser. 7) v. 7: 144-150.
- 田中茂穂. 1951. 日本魚類図鑑. 風間書房, 東京. 203 pp.
- 内田恵太郎. 1939. 朝鮮魚類誌. 杏林社, 東京. xlix+458 pp.
- 上野紘一. 1981. 比較生化学的検査法. 江上信雄(編), pp. 349-364. 実験動物としての魚類. ソフトサイエンス社, 東京.