Japan. J. Ichthyol.
41(1): 7–13, 1994

魚類学雑誌
41(1): 7–13, 1994

ゴンズイの成群に関する嗅覚の役割

林　徳之[1,4]・中村聡一[1]・吉川弘正[2]・安部恒之[3]・小林　博[1]

[1]〒631 奈良市中町 3327–204　近畿大学農学部水産学科
[2]〒602 京都市上京区五辻通七本松西入　(財) 環境科学総合研究所
[3]〒599–03 大阪府泉南郡岬町多奈川谷川　大阪府立水産試験場
[4]現住所：〒130 東京都墨田区本所 1–3–7　ライオン株式会社食品研究所

A Role of Olfaction in Schooling of Japanese Sea Catfish, *Plotosus lineatus*

Noriyuki Hayashi,[1,4] Soichi Nakamura,[1] Hiromasa Yoshikawa,[2]
Tsuneyuki Abe[3] and Hiroshi Kobayashi[1]

[1]Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Kinki University,
3327–204 Naka-machi, Nara 631, Japan
[2]Interdisciplinary Research Institute of Environmental Sciences,
Nishi-iru, Hichihon-matsu, Itsutsuji-dori, Kamigyo-ku, Kyoto 602, Japan
[3]Osaka Prefectural Fishery Experiment Station,
Tanigawa, Tanagawa, Misaki-cho, Sennan-gun, Osaka 599–03, Japan
[4]Present address: Food Research Laboratories, LION Corporation,
1–3–7 Honjo, Sumida-ku, Tokyo 130, Japan

(*Received November 1, 1993; in revised form January 7, 1994; accepted January 10, 1994*)

We examined the role of olfaction involved in schooling of Japanese sea catfish *Plotosus lineatus*, and attempted to elucidate the relationship between the sensitivity to an aggregating pheromone and body length in reference to a reduction of the school size with growth in Japanese sea catfish. Behavioral test of preference for sea water which had held their own school were carried out on 97 fish (42 to 235 mm in total length), using filtrated sea water or sea water which had held another school as a control. The catfish discriminated and selected the sea water holding their own school. However, anosmic fish no longer discriminated their holding sea water, suggesting that this preference leading to a school was established by olfaction but not other sense organs including taste. No distinct change in the preference with fish growth was recognized. However, larger fish especially maturing females tended to show a lowered preference. This suggests that reduction in the constituent members of the school with growth in Japanese sea catfish was dependent upon breakaway from menace of predators or upon dispersal of maturing females from their school to avoid incest breeding.

魚類には，特に稚魚期に群れをなす多くの種類が存在するが，一生を通じて群れ生活を営む魚種も知られている．群れを形成することの一般的な意義として，井上 (1978) は外敵に対する防御効果，索餌効率を高める効果，水力学的なエネルギー保持効果，有能な個体を模倣することによる学習効果などを挙げている．魚類の成群には多くの感覚器官が関与しており，視覚 (Sato, 1938) のみならず嗅覚 (Hemmings, 1966; Thines and Vandenbusshe, 1966; McFarland and Moss, 1967) や側線系 (Cahn et al., 1968; Pitcher et al., 1976) も重要な役割を果たす．

ゴンズイ *Plotosus lineatus* は，電気受容器や鰭に毒針，皮膚分泌物に毒物質を有することで知られているが (Obara and Oomura, 1973; Shiomi et. al., 1987)，稚魚期から幼魚期にかけて，群れを形成する魚種の中でも特に高密度の集団，いわゆるゴンズイ玉を形成する．ゴンズイ成魚の中には単独で行動する個体も存在するが，成魚も概して幼魚の群れより低密度ではあるが群れをなして集団行動する (森内・道津, 1973)．Sato (1938) は，ゴンズイ幼魚が夜間には群れを形成しないことから，ゴンズイの成群は視覚によると結論したが，少なくとも群れの維

持には，触覚や振動感覚などの機械的感覚や電気感覚および嗅覚や味覚などの化学感覚も複合して関与すると考えられる（Konishi et al., 1966; 木下, 1975; 神田・板沢, 1981）．ゴンズイは群れをつくる他の多くの魚種とは異なり，自己の属する群れに対する集合力がきわめて強く，近くに存在する別のゴンズイ玉と交わることはない（木下, 1975）．木下 (1975) は，ゴンズイ幼魚が自群の仲間個体を高密度に飼育した海水を他群のものと識別し，体表粘液が一種の集合フェロモン様の作用を示すことを行動学的に明らかにし，嗅覚が仲間個体の群れの形成に大きく関与することを示した．しかし，ゴンズイの集合フェロモン様物質の同定は未解決のままで，その受容感覚器についても不明である．

ゴンズイと同じナマズ目に属する yellow bullhead *Ictarulus natalis* では，味覚と嗅覚の機能分化が進んでおり，嗅覚系が個体識別などの複雑な社会的活動を分担すると考えられている (Todd et al., 1967; Atema, 1971)．一般に，嗅覚は味覚より高い感度をもち，嗅覚が生殖活動における求愛行動 (Tavolga, 1956; Sorensen et al., 1987)，なわばり争いにおける個体識別 (Todd et al., 1967; 上田, 1989)，口内孵化する魚種の親子の認識 (Myberg, 1966) など様々な社会的活動に関与している．また，ゴンズイも遊離アミノ酸に対して高感度の嗅覚をもつことが知られている (Theisen et al., 1991)．これらの知見は，ゴンズイ幼魚の仲間個体だけによる成群が嗅覚に大きく依存することを示唆するものである．しかし，Konishi et al. (1966) はゴンズイの顔面神経単一繊維の電気的応答から，ゴンズイが種々の誘引物質に反応する特異な味受容器をもつことを，また，Holland and Teeter (1981) は yellow bullhead の味覚がアミノ酸などに対して嗅覚と同程度の感度をもつことを報告しており，これらの魚種の味覚系でも複雑な社会的相互活動を行う可能性の高いことが推察されている．

本論文では，ゴンズイの成群時における嗅覚の役割を明らかにした．次に，成長に伴う群れを構成する個体数減少の機序を解明する一助として，ゴンズイの成長段階と雌雄の違いによって，ゴンズイが同じ仲間個体を高密度に飼育した海水に対する応答の差異を行動学的に検討し，このような海水中に含まれる集合フェロモン様物質の存在について論じた．

材料と方法

実験に用いたゴンズイは，和歌山県白浜町古賀浦湾，大阪府深日港地先，和歌山県那智勝浦町浦神湾で捕獲した．捕獲したゴンズイは大阪府立水産試験場に運搬し，各ゴンズイ玉ごとに流水式の 100 リットル円型水槽で飼育し，実験を行った．

以下に示す行動実験に先立ち，ゴンズイを高密度で飼育した海水（以下，供試魚が属する群れ由来のものを自群海水，別の群れ由来のものを他群海水と略称する）を作成した．供試海水の調整法は木下 (1975) に準じた．

自群海水の識別　全長 45–85 mm の 21 尾を用いて自群海水に対する経時的な誘引行動を調べた．これには，Figure 1a に示すように，実験装置の水槽に水深 50 mm まで濾過海水を入れ，注入水の位置とは反対側の部分に円形の囲い網（直径 100 mm, 底なし）を置き，その中に供試魚 1 尾を収容した．収容 3 分後から実験を開始し，自群海水と他群海水または濾過海水を各貯蔵容器から毎秒 2 ml の割合で流し始め，10 秒後に囲い網を静かに上方に引き上げた．魚が実験槽内で自由に泳げるようにして，注入を続けながら 3 秒毎に 50 回計 150 秒間にわたって供試魚の位置（区画）を記録した．なお，前もってメチレンブルー色素液を注入水に混入して，注入開始後約 200 秒以内では，隔壁の左右の区画の水が混合しないことを確かめた．

誘引物質の受容器官　全長 148–191 mm の 11 尾を用いて，嗅覚以外の感覚がゴンズイの自群海水に対する誘引行動に関与する可能性について検討した．5 尾の供試魚を 1/5000 の MS222 (Tricaine methanesulfonate) で麻酔後，鼻腔にデンタルセメント（シージーライニングセメント，而至歯科工業）を注入した．このようにして嗅盲処理を施した魚の手術からの回復は，餌をひげに接触させた時に起こる活発な摂食行動（餌の口腔内への取り込み）から確認し，その後に魚を行動実験に供した．嗅盲処理を施した魚は，未処理魚（正常魚）と異なり餌を探索できなかったこと，また，ゴンズイの鼻の形態は前・後鼻孔の間隔が大きく，さらに両鼻孔が小さいことから，デンタルセメントによる嗅盲処理はほぼ完全であったと考えられる．また，MS222 の影響に関しても，6 尾の供試魚を用いて検討した．実験装置には，Figure 1b に示した円型容器を用い，まず，供試魚 1 尾を実験槽内で自由遊泳させ，次いで自群海水または濾過海水 2 ml を含む透析膜（ダイアライシスメンブラン 8, 和光純薬）の袋を実験槽の相対する両端から 30 mm のところに懸垂した．約 1 分後から 10 分間，供試魚の行動を観察し，各透析膜の袋に接触した回数を計測した．

成長に伴う誘引行動の変化　全長 42–235 mm のゴンズイ 59 尾を用いて，成長に伴う自群海水に対する誘引

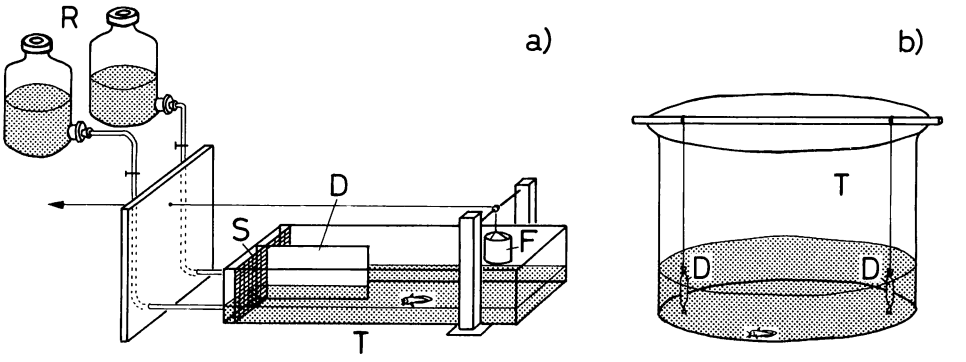

Fig. 1. Experimental apparatuses used for Japanese sea catfish in the test of preference for sea water holding their own school. a) Schematic apparatus used for the experiment in Figure 2. D: divider (350 mm long), F: fence, R: reservoir including filtrated sea water or the sea water in which the sea catfish had been kept, S: smoothing net for water flow, T: tank (900×200×150 mm high); b) schematic apparatus used for the experiments in Figure 3 and Tables 1–3. D: dialysis tube including filtrated sea water or the sea water in which the sea catfish had been held, T: tank (330 mm in diameter for fish less than 100 mm in total length, 550 mm for fish more than 100 mm).

行動の変化と雌雄による差を調べた．実験装置は，Figure 1b に示したものを用いた．

すべての行動実験は，実験装置を黒色カーテンで覆うことにより，薄明下で行った．また，供試海水を流す水路あるいは透析膜の袋は左右を逆にして実験を反復した．なお，行動に関する計測法などの詳細については，実験結果の各項目のところで述べる．

結　　果

自群海水の識別　まず第一に，本実験で使用した供試海水の有効性を検討した．Figure 1a に示した実験装置を用い，自群海水と通常の濾過海水または自群海水と他群海水に対するゴンズイの行動変化を調べた．自群海水を選択した場合を＋1点，他群海水または濾過海水を選択した場合を－1点，そしてどちらも選択しなかった場合を0点として，平均得点の経時変化を Figure 2 に示した．いずれの場合においても，ゴンズイはほとんど正の得点を示し，ゴンズイは自群海水を明らかに区別し選択することが判明した．すなわち，白浜で捕獲したゴンズイ玉に属する個体は自群海水と濾過海水 (Fig. 2a) および自群海水と深日港で捕獲したゴンズイ玉で作成した他群海水 (Fig. 2b) を区別し，深日港で捕獲したゴンズイ玉に属する個体は自群海水と白浜で捕獲したゴンズイ玉で作成した他群海水 (Fig. 2c) を区別した．また，ゴンズイの自群海水に対するこのような誘引反応は，他群海水と濾過海水のいずれを比較海水として用いても結果に顕著な差は認められず (Fig. 2a, b)，自群海水中に存在することが予想される集合フェロモン様物質はきわめて群特異性が高いことが示唆された．

誘引物質の受容器官　自群海水中に含まれる誘引物質が嗅覚によって感知されるのか否かを知るために，嗅盲処理を施したゴンズイを用いて自群海水に対する行動変化を調べた．本実験以降では，供試魚の大きさに合わせて実験槽を容易に交換できる Figure 1b に示した実験装置を用いた．自由遊泳中のゴンズイは通常，水槽底面上を側壁に沿って泳ぎ，ときどき方向転換を行った．透析膜の袋をつるしたときには，魚は袋のそばをそのまますり抜ける以外に，直ちに引き返して再び袋に接触する行動を示した．そこで，自群海水を入れた透析膜の袋を選択し，接触する回数と，濾過海水を入れた透析膜の袋に接触する回数とを比較することにより，自群海水に対する誘引効果を評価した．ただし，10分間の観察時間内に供試海水を含む透析膜の袋に接触する回数が個体によって異なるため，選択の程度を一般化するために選択比 (Preference ratio, 自群海水を選択した回数：濾過海水を選択した回数) と選択指数 (Preference index, 100回当たりの自群海水を選択した回数と濾過海水を選択した回数の差) を計算した．

まず，嗅盲処理の際に使用する麻酔薬の影響を調べた．短時間の MS222 麻酔は，平均および個々の選択頻度 (Frequency, 10分間当たりの自群海水または濾過海水を選択した総和)，選択比，選択指数に対して全く影響を及

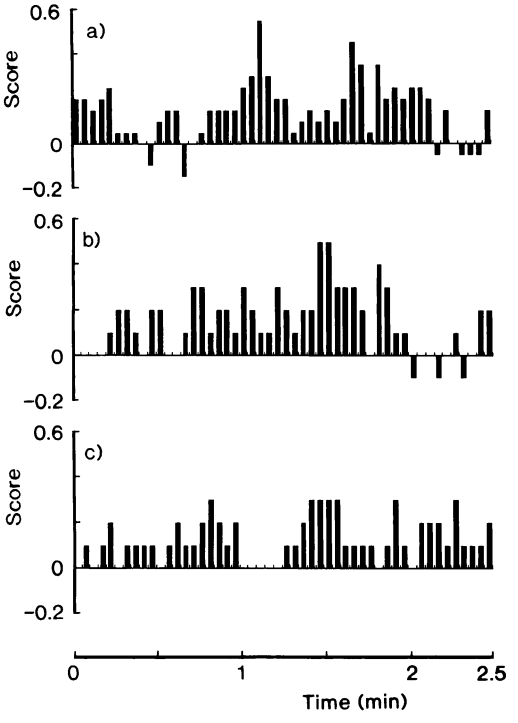

Fig. 2. Experimental results with Japanese sea catfish in the test of preference for sea water holding their own school. The score was obtained from the area occupied with fish in the tank (Fig. 1a): plus one point when the fish were on the side of sea water holding their school; minus one point, the opposite side; zero point, the other parts near the cage. Each bar shows the mean score. a) The mean score by eleven fish caught at Shirahama; filtrated sea water was used as a control; b) the mean score by five fish caught at Shirahama; sea water holding a school caught at Fuke was used as a control; c) the mean score by five caught at Fuke; sea water holding a school caught at Shirahama was used as a control. Water temperature ranged from 21.6 to 24.2°C.

ぼさなかった (Table 1). 嗅盲処理を施した場合の自群海水に対する選択頻度，選択比，選択指数を処理前の値と共に，Table 2 に示した．10 分間の平均および個々の選択頻度は嗅盲処理前後で大きな差は認められなかったが，平均選択指数は，嗅盲処理前では 23.0 であったのに対し，嗅盲処理後では 0.1 ときわめて小さい値となった．また，個々の値を比較しても，選択指数は明らかに嗅盲処理後に低下し，5 尾中 2 例では負の値となった．

成長に伴う誘引行動の変化　成長に伴う自群海水に対する誘引行動の変化について，全長 42–235 mm のゴン

Table 1. Effects of anesthesia with MS222 on the preference for sea water holding their own school in Japanese sea catfish

Fish No.	Before anesthesia			After anesthesia		
	Frequency*	Preference ratio**	Preference index***	Frequency	Preference ratio	Preference index
1	124	73 : 51	17.7	129	75 : 54	16.3
2	141	89 : 52	26.2	154	97 : 57	26.0
3	142	107 : 35	50.7	132	99 : 33	50.0
4	116	76 : 40	31.0	117	78 : 39	33.3
5	119	69 : 50	16.0	127	75 : 52	18.1
6	134	85 : 49	26.9	116	76 : 40	31.0
mean	127	83 : 46	28.1	129	83 : 46	29.1

Water temperature, 25.7 to 26.5°C. *Frequency = total access times to sea water holding their own school or filtrated sea water for ten min; **Preference ratio = access times to sea water holding their own school : access times to a control sea water; ***Preference index = (difference between access times to their holding sea water and to a control sea water)/(total access times) × 100.

ズイ 34 尾を用いて調べた．自群海水に対する選択指数は個体によって大きく異なったが，成長に伴う顕著な変化は認められなかった (Fig. 3)．また，選択頻度も成長に伴う変化は認められなかった．しかし，きわめて小さい選択指数を示す個体は，生殖腺がほぼ成熟に達する全長 150 mm 前後の成魚に集中する傾向が認められた．

そこで，全長 125–191 mm のゴンズイ 25 尾を用いて，自群海水と濾過海水に対する誘引行動を調べた．また，行動実験終了後，供試魚の雌雄と生殖腺の成熟度を計測し，誘引行動における選択指数との関係をみた．Table 3 に 10 尾の雄と 15 尾の雌の全長，体重，生殖腺指数，選択指数を示した．雄は No. 3 の一例を除いて高い選択指数を示したが，生殖腺指数と選択指数の間には何らの関係も見い出せなかった．一方，雌では生殖腺指数が 0.6 から 10 程度の成熟中の個体のほとんどが小さい選択指数を示し，生殖腺指数が 0.6 以下の未成熟および 15 以上の成熟個体は雄と同様な高い選択指数を示した．また，卵巣の解剖所見から産卵後と思われる生殖腺指数が 1.14 の No. 15 の個体も高い選択指数を示した．

Table 2. Effects of anosmic treatment on the preference for sea water holding their own school in Japanese sea catfish*

Fish No.	Before treatment			After treatment		
	Frequency	Preference ratio	Preference index	Frequency	Preference ratio	Preference index
1	118	76:42	28.8	111	54:57	−2.7
2	133	77:56	15.8	128	70:58	9.3
3	111	70:41	26.1	93	48:45	3.2
4	141	89:52	26.2	118	59:59	0.0
5	122	72:50	18.0	108	49:59	−9.3
mean	125	77:48	23.0	112	56:56	0.1

* The preference test was carried out at 25.7 to 25.8°C before and after anosmic treatment.

Table 3. The relationship between gonadosomatic index and preference index in adult male and female Japanese sea catfish*

Male fish					Female fish				
Fish No.	Total length (mm)	Body weight (g)	Gonadosomatic index** (%)	Preference index	Fish No.	Total length (mm)	Body weight (g)	Gonadosomatic index (%)	Preference index
1	132	12.3	0.19	25.0	1	155	24.4	0.34	14.1
2	147	17.8	0.24	23.1	2	144	13.7	0.52	21.7
3	162	28.6	0.25	1.6	3	159	23.3	0.58	20.9
4	145	24.5	0.27	18.7	4	137	16.2	0.58	1.7
5	156	19.6	0.31	35.5	5	125	9.9	0.60	20.7
6	148	21.1	0.38	20.8	6	153	19.8	0.64	0.9
7	138	17.4	0.39	15.3	7	170	22.6	1.16	5.6
8	159	33.6	0.50	15.3	8	171	29.1	1.39	7.7
9	157	20.8	0.53	20.9	9	140	19.2	3.44	6.5
10	162	34.8	0.65	22.5	10	134	29.4	5.61	5.6
	——	——	——	——	11	162	31.2	5.66	−0.9
	——	——	——	——	12	158	25.1	10.09	0.0
	——	——	——	——	13	191	41.5	15.58	23.4
	——	——	——	——	14	154	24.6	21.66	***18.6***
	——	——	——	——	15***	170	22.6	1.14	27.8

*The preference test was carried out at 25.2 to 26.5°C; **Gonadosomatic index (%) = gonad weight/body weight × 100; ***this individual was considered to be just after spawing.

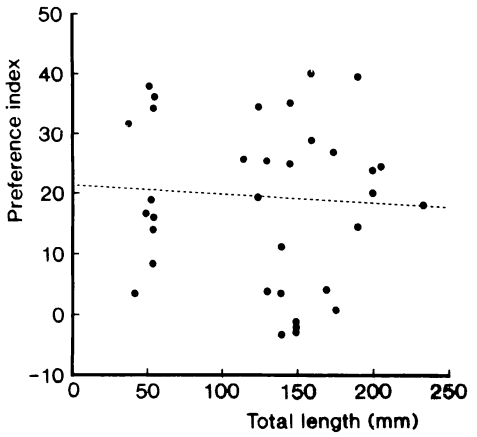

Fig. 3. The relationship between the total length and preference index for sea water holding their own school in Japanese sea catfish. The preference test was carried out on 34 fish for ten min at 17.4 to 26.7°C. The broken line denotes a regression line ($Y=-0.22X+21.1$).

考　　察

ゴンズイが夜間には群れを形成しないことから (Sato, 1938), ゴンズイの成群に視覚が重要な役割を果たすことは明らかである. 他の感覚器官は, たとえば側線系がマダイやブルーギルの個体間距離を保つために機能するように (川村ほか, 1990), 形成した群れの維持に関与すると推察できる. しかし, ゴンズイ幼魚が別のゴンズイ玉と交わることはなく (木下, 1975), ゴンズイが自群海水を他群のものと識別できるという木下 (1975) の報告や本実験結果から, 視覚と同様に嗅覚や味覚などの化学感覚も成群に関与することは明白である. また, 嗅盲処理を施したゴンズイが自群海水をもはや識別できないことから, 嗅覚が自群海水に含まれる群特有の集合フェロモン様物質に対する受容器であると結論される. おそらく, ゴンズイは視覚によって集合し, 嗅覚によって仲間個体だけの群れを形成すると考えられる. ゴンズイの体表粘液が集合フェロモン様の作用を示し, 30 分程度の煮沸ではフェロモン様活性が完全には失活しないことが木下 (1975) によって報告されている. ゴンズイ以外の魚種においても, 皮膚から分泌される集合フェロモンの存在が報告されている (Liley, 1982). 著者らは, ゴンズイが自群海水と体表粘液抽出液に対してきわめて大きい嗅球応答を呈すこと, 体表粘液中に高濃度の遊離アミノ酸が存在することを予備試験的に明らかにしている. 種ではなく群れに特有であることを考慮すると, 集合フェロモン様物質が遊離アミノ酸などの混合物である可能性は高いが, その同定は今後の課題として残されている.

魚類の成群行動は, Magurran (1990) が指摘しているように, 外敵に対する防御対策として発達したと思われる. 通常, 魚類の群れにはリーダーはなく均質な集団と考えられているが (Pitcher et al., 1982), 均質な集団であることが捕食者を混乱させ外敵に対する防御対策 (混乱効果, Confusion effect) となる (Ranta et al., 1992). 実際, Ranta and Lindström (1990) や Ranta et al. (1992) は, トゲウオの仲間では小さな個体は小さな個体からなる群れを選ぶことを実証した. 前述した群れの意義 (井上, 1978) の中で, 外敵に対する防御効果以外の索餌効率を高める効果, 水力学的なエネルギー保持効果, 有能な個体を模倣することによる学習効果のいずれも魚類の群れが必ずしも均質な集団である必要性はない. これらの効果は, 少なくとも魚類では群れが形成されたあとの二次的な結果であると考えられる. それでは, なぜゴンズイは仲間個体だけで構成されるきわめて排他的な群れを形成するのであろうか. 木下 (1975) は, ゴンズイ玉が同腹個体だけで構成されている可能性が高いと報告している. また, 森内・道津 (1973) によれば, ゴンズイの成群は孵化後 4 日頃に開始される. これらの生態学的な意味として, 同腹の子あるいは孵化時期の等しい個体同士は, 特に成長初期には魚体の大きさが揃い, 仲間個体だけの群れを選ぶことにより, 結果としてより均質な群れを構成できるものと考えられる. Ranta and Lindström (1990) は, 大きさのより揃った個体から構成されるものを Size-assortative schooling と呼んでいる. ゴンズイは, 外敵に対する防御対策として, より発展した群れ行動を開発した魚種と言えるかもしれない.

前述したように, 一生を通じて群れ生活を営む魚種も知られているが, 多くの魚種では稚魚期にのみ群れを形成するか, あるいは成長に従い集合力の弱い群れを形成する. ゴンズイも成長に伴い群れの構成個体数が減少するが, 本実験における集合フェロモン様物質に対する誘引行動には成長段階による顕著な差は認められなかった. ゴンズイは孵化後 4 日頃から成群を開始するので (森内・道津, 1973), より初期のことは不明であるが, 少なくとも本実験で調べた全長 42–235 mm の時期では, 群れを構成する個体数の減少は嗅覚の感受性の低下が原因ではなく, 被捕食や自然死亡, 逸散等によることが原因と考えられる. さらに, 生殖腺指数から判断して成熟中と思われる雌個体が自群海水に対してほとんど誘引されないことから, 近親交雑を避ける遺伝的圧力により,

成熟に近づいた雌が群れを離れることも群れを構成する個体数の減少の原因の一つと考えられる．この仮説は，ゴンズイの成群が同腹の個体から構成されるという木下(1975)の報告と一致する．また，成熟した雌が自群海水に対してふたたび誘引行動を示すことは，自群海水中の集合フェロモン様物質ではなく，むしろ性フェロモン物質等に誘引された結果かもしれない．ただし，産卵後と思われる個体も誘引行動を示した理由は不明である．

謝　　辞

本実験は大阪府立水産試験場で行われたもので，実験実施にあたり多大のご便宜を提供して下さった同場長城久博士に深謝いたします．

引 用 文 献

Atema, J. 1971. Structures and functions of the sense of taste in the catfish (*Ictalurus natalis*). Brain Behav. Evol., 4: 273–294.

Cahn, P. H., E. Shaw and E. H. Atz. 1968. Lateral-line histology as related to the development of schooling in the atherinid fish, Menidia. Bull. Mar. Sci., 18: 660–670.

Hemmings, C. C. 1966. The mechanism of orientation of roach, *Rutilus rutilus* L. in an odour gradient. J. exp. Biol., 45: 465–474.

Holland, K. N. and J. H. Teeter. 1981. Behavioral and cardiac reflex assays of the chemosensory activity of channel catfish to amino acids. Physiol. Behav., 27: 699–707.

井上　実. 1978. 魚の行動と漁法. pp. 189–204. 恒星社厚生閣, 東京.

川村軍蔵・四本俊治・荒牧孝行・新村　巌. 1990. マダイとブルーギルの成群行動における側線系管器の役割. 日本水産学会誌, 56: 1549–1552.

神田　猛・板沢靖男. 1981. ゴンズイの酸素消費量および成長に対する群の影響. 日本水産学会誌, 47: 341–345.

木下治雄. 1975. 運動と行動. 岡島　昭・丸山工作編. 現代生物科学 9, pp. 135–154. 岩波, 東京.

Konishi, J., M. Uchida and Y. Mori. 1966. Gustatory fibers in the sea catfish. Japan. J. Physiol., 16: 194–204.

Liley, N. R. 1982. Chemical communication in fish. Can. J. Aquat. Sci., 39: 22–35.

Magurran, A. E. 1990. The adaptive significance of schooling as an anti-predator defense in fish. Ann. Zool. Fennici, 27: 51–66.

McFarland, W. N. and S. A. Moss. 1967. Internal behavior in fish schools. Science, 156: 260.

森内新二・道津喜衛. 1973. ゴンズイの産卵・仔稚魚の飼育. 長崎大学水産学部研究報告, (36): 7–12.

Myberg, A. A. 1966. Parental recognition of young in cichlid fishes. Anim. Behav., 14: 565–571.

Obara, S. and Y. Oomura. 1973. Disfacilitation as the basis for the sensory suppression in a specialized lateralis receptor of the marine catfish. Proc. Japan Acad., 49: 213–217.

Pitcher, T. J., B. L. Partridge and C. S. Wardle. 1976. A blind fish can school. Science, 194: 963–965.

Pitcher, T. J., C. J. Wyche and A. E. Magurran. 1982. Evidence for position preferences in schooling mackerel. Anim. Behav., 30: 932–934.

Ranta, E. and K. Lindström. 1990. Assortative schooling in three-spined sticklebacks? Ann. Zool. Fennici, 27: 67–75.

Ranta, E., S. K. Juvonen and N. Peuhkuri. 1992. Further evidence for size-assortative schooling in sticklebacks. J. Fish Biol., 41: 627–630.

Sato, M. 1938. The role of the visual sense organ in aggregation of *Plotosus lineatus* (Lacepede), with special reference to the reactions to mirror. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., Ser. 4, 12: 629–638.

Shiomi, K., M. Takamiya, H. Yamanaka and T. Kikuchi. 1987. Purification of a lethal factor in the skin secretion from the oriental catfish *Plotosus lineatus*. Nippon Suisan Gakkaishi, 53: 1275–1280.

Sorensen, P. W., T. J. Hara and N. E. Stacey. 1987. Extreme olfactory sensitivity of nature and gonadally-regressed goldfish to a potent steroidal pheromone, 17α, 20β-dihydroxy-4-pregnen-3-one. J. Comp. Physiol. A, 160: 305–313.

Tavolga, W. N. 1956. Visual, chemical and sound stimuli as cues in the sex discriminatory behavior of the gobiid fish *Bathygobius soporator*. Zoologica, 41: 49–64.

Theisen, B., E. Zeiske, W. L. Silver, T. Marui and J. Caprio. 1991. Morphological and physiological studies on the olfactory organ of the striped eel catfish, *Plotosus lineatus*. Mar. Biol., 110: 127–135.

Thines, G. and E. Vandenbusshe. 1966. The effects of alarm substance on the schooling behaviour of *Rasbora heteromorpha* Dunker in day and night condition. Anim. Behav., 14: 296–302.

Todd, J. H., J. Atema and J. E. Bardach. 1967. Chemical communication in social behavior of a fish, the yellow bullhead (*Ictarulus natalis*). Science, 158: 672–673.

上田一夫. 1989. 魚類の嗅覚と行動. 高木貞敬・渋谷達明編. 匂いの科学, pp. 173–182. 朝倉, 東京.