

帰属性解析を用いたアユの由来判別による早期の種苗放流効果の評価

武藤義範, 本田隆博*, 荻谷哲治, 桑田知宣

Evaluation of stocking effectiveness in early-season ayu (*Plecoglossus altivelis*) fishing by discrimination of stock origins using genetic assignment method

YOSHINORI MUTO, TAKAHIRO HONDA, TETSUJI KARIYA, TOMONORI KUWADA

岐阜県において、アユ (*Plecoglossus altivelis*) は最も重要な漁業資源であり、その持続的利用のため、毎年約 125~130 t もの種苗放流が行われている。しかし、アユの漁獲量は 1992 年の 1,726t をピークに減少傾向にあり、2010 年には 539t にまで落ち込んでいる (岐阜県農政部水産課, 2011)。アユの漁業不振の原因の一つとして、河川における冷水病の発生が挙げられる (Iida and Mizokami, 1996)。冷水病被害を軽減するには、河川内へ冷水病菌 (*Flavobacterium psychrophilum*) を持ち込まないことが重要であり (谷口, 2002)、冷水病菌を保菌していない種苗のみを河川上流部に放流することで、友釣り解禁日までの間、冷水病の発生を抑制できることが知られている (川辺ほか, 2005; 原ほか, 2007; 原ほか, 2008; 桑田, 2007; 原, 2009)。しかし、友釣り解禁後はおとりアユの持ち込み・持ち出しなどによって河川間のアユの移動が活発になるため、現状では漁期を通じて冷水病の発生を抑制することは困難であり (原ほか, 2008; 原, 2009)、河川漁業の現場においては冷水病発生時の被害対策が求められている。

アユの冷水病に対する耐病性には系統差があり、海産系人工種苗は湖産系人工種苗よりも冷水病に対して強い耐病性を持つことが明らかにされている (Nagai et al., 2004; 永井・坂本, 2006; 水戸ほか, 2007; 鈴木ほか, 2005; 桑田, 2008; 桑田, 2009)。一部では、冷水病発生時の被害軽減をねらって海産系人工種苗が放流されている。冷水病対策に重きを置いた場合、海産系人工種苗のみ放流した方が効果的であると考えられるが、海産系人工種苗の漁期前半の釣獲特性は湖産系種苗に比べ劣るため (原, 2009)、海産系人工種苗のみ放流した場合、漁期前半の漁獲不振を招く恐れがあると懸念されている。このため、いくつかの漁業協同組合では湖産系人工種苗が冷水病に対して高い感受性を有することを承知の上で同種苗の放流を行っている。

一方で、早期に放流した種苗ほど早くから漁獲されることが知られており (齊藤ほか, 1982; 原ほか, 2007)、海産系人工種苗を早期に放流することにより、漁期前半の友釣り資源に加入させることができると考えられる。しかし、通常のタイミングで放流した湖産系人工種苗との競合下において、早期放流した海産系人工種苗の漁期前半における漁獲状況については明らかにされていない。

近年、マイクロサテライト DNA マーカーを用いた帰属性解析により、河川で採捕したアユの由来判別を個体毎に推定できるようになった (久保田ほか, 2008; 桑田ほか, 2010)。この技術を用いることで、早期放流した海産系人工種苗と通常放流した湖産系人工種苗について、友釣り漁獲資源への加入状況を把握することができる。そこで、両種苗を組み合わせて放流している河川において、早期に友釣りで漁獲されたアユの由来判別を行ったので報告する。

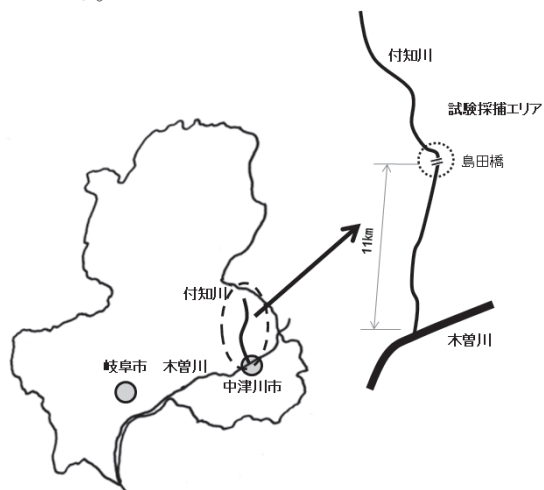
キーワード : *Plecoglossus altivelis*、帰属性解析、由来判別、マイクロサテライト DNA マーカー

* 恵那漁業協同組合

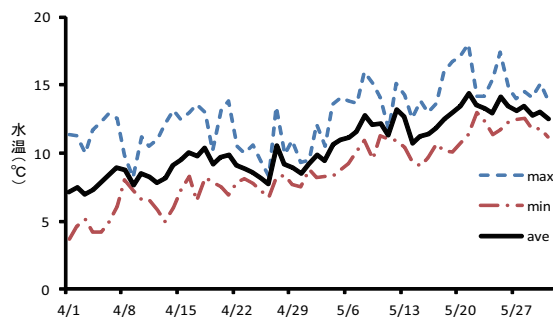
方法

調査河川と放流種苗、漁獲魚

調査は、2011年に木曾川支流付知川で実施した。調査河川の概況を第1図に、水温の推移を第2図に示す。付知川は中津川市付知町猪谷に源を発し、中津川市苗木地先で木曾川と合流する流程約27kmの一級河川であり（さかの、1973）、その全域が恵那漁業協同組合の管理する漁場となっている。



第1図 調査河川概況図



第2図 付知川の河川水温の推移

恵那漁業協同組合によって2011年に付知川に放流されたアユ種苗は、財団法人岐阜県魚苗センターで生産された海産系人工種苗と湖産系人工種苗の2種類である。海産系人工種苗は、木曾川採捕アユを起源とする非継代の種苗であり、湖産系人工種苗は阿木川ダム湖産アユ起源に作出された継代種苗(F9)である。なお、阿木川ダム湖産アユは、琵琶湖産アユが阿木川ダム湖内で再生産したものである（森ほか、1998；原ほか、1998）。

海産系人工種苗は、4月5～8日までの4日間に計2,400kg（平均体重10.63g±4.10）が放流された。湖産系人工種苗は、4月18～21日までの4日間に2,400kg（平均体重11.53g±3.57）、さらに、5月11日に600kg（平均体

重15.0g）が放流されている。

このうち、4月8日に放流された海産系人工種苗から39個体、4月18日に放流された湖産系人工種苗から35個体を無作為に抽出し、これらを帰属性解析の参照集団とした。

漁獲調査は、恵那漁業協同組合が5月13日に実施した。調査地点は、付知川の木曾川合流点から約11km上流の島田橋周辺地域である。漁獲は同漁業協同組合の組合員4名が友釣りによって行った。調査時間は14時～15時、調査時の河川水温は13.6℃であった。この漁獲調査で得られたアユ47尾を由来判別の供試魚とした。

なお、海産系人工種苗、湖産系人工種苗及び漁獲魚は、それぞれ尾鰭を個体別に採取し、99.5%エタノール中で分析まで保存した。

マイクロサテライトDNAの検出

採取・保存した尾鰭から、Genra Puregene Cell Kit (QIAGEN)を用いてDNAを抽出した。マイクロサテライトDNA分析には、アユで開発された6ローカス(Pal-5, Pal-6, Pal-42, Pal-191, Pal-194, Pal-199) (Takagi et al., 1999; Hara et al., 2006)を用い、ローカスごとに5'末端に蛍光標識したリバースプライマーを用いた。PCRは、0.05μl (0.25unit) Taqポリメラーゼ(TaKaRa EX Taq Hot Start Version, TaKaRa), 1μl 10×PCRBuffer, 0.8μl 25mM dNTP Mixture, 1μl プライマーF (1pmol/μl), 1μl プライマーR (1pmol/μl), 1μl DNA溶液, 5.15μl 超純水からなる反応液10μlで行った。増幅装置にはTaKaRa PCR Thermal Cycler Dice (TaKaRa)を用いた。温度条件は、94℃で1分間の変性後、94℃で30秒変性、54℃ (Pal-5, Pal-42, Pal-199) 又は58℃ (Pal-6, Pal-191, Pal-199) で30秒アニーリング、72℃で30秒伸長のサイクルを35回行い、72℃で7分の伸長とした。電気泳動は、CEQ™8000 (BECKMAN COULTER)により行った。泳動サンプルの調整、電気泳動条件等は添付のマニュアルに従った。CEQサイズスタンダード400 (BECKMAN COULTER)を同時に泳動し、CEQ™8000 Series Genetic Analysis Software Ver. 9.0 (BECKMAN COULTER)によりフラグメント解析を行い、アレルのサイズを決定した。

データ解析

各標本集団におけるアレル頻度、ヘテロ接合体率の観察値(Ho)と期待値(He)の算出、及びハーディーワインベルグ(H-W)平衡からの逸脱の有無についてはGENEPOP4.2 (Raymond and Rousset, 1995; Rousset, 2008)により行った。アレル頻度の均一性の検定及びH・W平衡からの逸

脱に関する検定では、マルコフ連鎖法のパラメーターを Dememorisation : 1,000, Batches : 100, Iterations per batch : 1,000 に設定した。また、Allelic richness を FSTAT2.9.3 (Goudet, 1995; Goudet, 2001) により計算した。標本集団の Pairwise *Fst* 値を ARLEQUIN3.5 (Excoffier et al., 2005) により計算した。アレル頻度の均一性、H-W 平衡からの逸脱に関する検定、及び Pairwise *Fst* 値の有意性について多重検定を行う場合には、Bonferroni の方法 (Rice, 1989) により有意水準を補正した。

帰属性解析は GeneClass2 (Piry et al., 2004) を用いた。このプログラムでは、漁獲魚の各遺伝子座が参照集団で生じる尤度をベイズ法により計算し、もっとも周辺確率が大きかった集団を起源集団とする (Piry et al., 2004)。付知川における漁獲魚の起源集団は、海産系人工種苗と湖産系人工種苗のどちらかであるため、これらを参照集団とし、マイクロサテライト DNA マーカー分析を行った 6 遺伝子座 (pal-5, pal-6, pal-42, pal-191, pal-194, pal-199) の分析結果を用いて、“Dirct(No simulation)” オプションにより漁獲魚の起源集団の推定を行った。

結 果

放流魚の遺伝的特徴

各集団の遺伝的変異性について第 1 表に示した。海産系人工種苗及び湖産系人工種苗の解析した全てのローカスで多型が検出された。Allelic richness の平均値は海産系人工種苗で 6.137, 湖産系人工種苗が 3.500 の値を示し、湖産系人工種苗の遺伝的変異性は低かった。H-W 平衡からの逸脱については、両種苗の全てのローカスにおいて有意な逸脱は認められなかった ($P > 0.05$, $k=6$)。

第 1 表 各集団の遺伝的変異性

サンプル	n	A	Na	Ho	He	Ho/He
湖産系人工種苗	35	3.500	3.500	0.557	0.566	0.984
海産系人工種苗	39	6.333	6.137	0.521	0.539	0.967
漁獲魚	47	4.833	4.617	0.521	0.501	1.041

n はサンプル数、A は平均アレル数、Na は allelic richness の平均値、Ho は平均ヘテロ接合体率 (観察値)、He は平均ヘテロ接合体率 (期待値)

各集団のローカスごとのアレル頻度について第 3 図に示した。全ローカスを対象とした集団間のアレル頻度の差異に関する検定では、両種苗の間で有意差が認められた ($\chi^2 = \text{infinity}$, $P < 0.001$)。

各集団の Pairwise *Fst* 値を第 2 表に示す。海産系人工

種苗と湖産系人工種苗の Pairwise *Fst* 値は 0.10431 と 0 よりも有意に大きく、両種苗は遺伝的に異なることが確認された。

第 2 表 各集団の Pairwise *Fst* 値

	湖産系	海産系
海産系	0.10431	
漁獲魚	0.10533	0.03450

※ $P < 0.001$ Bonferroni補正後 $K=3$

漁獲魚の遺伝的特徴

漁獲魚の Allelic richness の平均値は 4.617 (第 1 表) と、海産系人工種苗と湖産系人工種苗の中間程度の値となった。H-W 平衡からの逸脱については、pal-42 において H-W 平衡からの有意な逸脱が確認された ($P > 0.05$, $k=6$)。

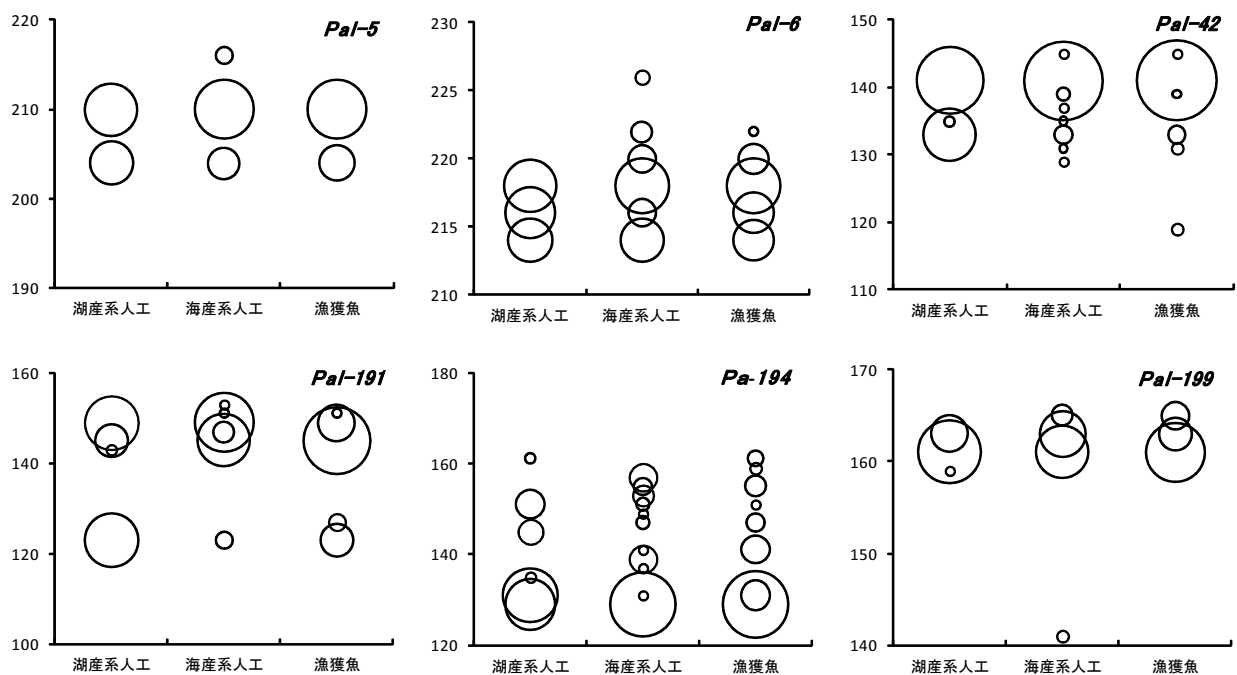
また、両種苗と漁獲魚の Pairwise *Fst* 値 (第 2 表) は、湖産系人工種苗との間で 0.10533, 海産系人工種苗との間で 0.03450 と 0 よりも有意に大きく ($P < 0.001$, $k=3$)、漁獲魚のアレル頻度についても両放流種苗と一致しなかった ($\chi^2 = \text{infinity}$, $P < 0.001$)。

帰属性解析による判別結果

参照集団である海産系人工種苗及び湖産系人工種苗の各サンプルを混合した場合を想定し、遺伝情報に基づく帰属性解析による判別を行った結果を第 4 図に示す。海産系人工種苗では 39 個体中 1 個体、湖産系人工種苗では 35 個体中 1 個体で、本来の帰属先とは異なる集団への誤判別が確認され、判別率は海産系で 97.4%、湖産系で 97.1% となり、マイクロサテライト DNA マーカーを用いた帰属性解析により、両種苗については 97% 以上の確率で正しい帰属先を推定できることが確認された。

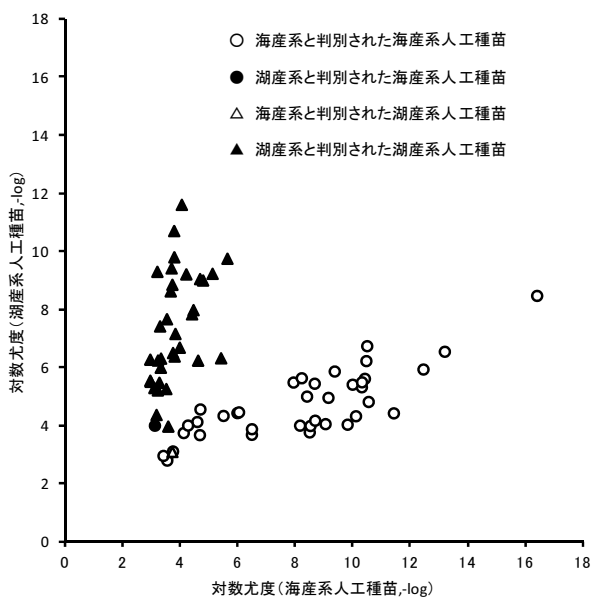
付知川で漁獲された漁獲魚について、参照集団である海産系人工種苗及び湖産系人工種苗の遺伝情報に基づいて帰属性解析を行った結果を第 5 図に、また各個体のアサインメント確率を第 6 図に示した。その結果、漁獲魚の 76.6% ($n=36$) が海産系人工種苗、23.4% ($n=11$) が湖産系人工種苗と判別された。

また、漁獲魚の由来毎に魚体重の平均をとったところ、海産系人工種苗由来が 28.26 g、湖産系人工種苗由来が 26.24 g であり、両者の間に有意差は認められなかった (一元配置分散分析 $F_{(1,45)} = 4.057$ $P > 0.05$)。

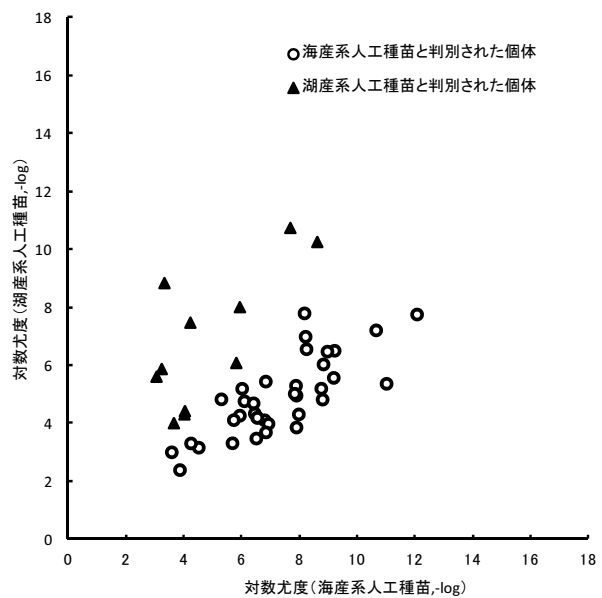


第3図 各集団のローカスごとのアレル頻度

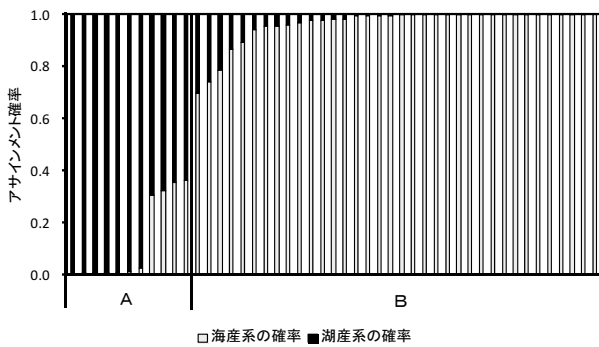
※縦軸はアレルのサイズを示し、円の面積はアレルの頻度を示す。



第4図 参照集団が混合した場合の帰属性解析による判別結果



第5図 帰属性解析による漁獲魚の由来判別結果



第6図 帰属性解析による漁獲魚の個体別アサインメント確率
 A：海産系人工種苗と判別された個体
 B：湖産系人工種苗と判別された個体

考 察

マイクロサテライト DNA マーカーを用いた帰属性解析による由来判別の結果、本調査で解析した漁獲魚の 76.6% は海産系人工産種苗であると推定された。遺伝的に異なる集団が混合すると H-W 平衡からの逸脱が生ずるとされており (Araguas et al., 2004; Kubota et al., 2007), 漁獲魚の一部ローカスで H-W 平衡からの有意な逸脱が認められたことは、漁獲魚が 2 種類の放流種苗の混合群であるとする帰属性解析の結果と整合する。また、集団間の遺伝的分化の指標である Pairwise F_{st} 値を比較すると、漁獲魚と湖産系人工産種苗間の Pairwise F_{st} 値は、漁獲魚と海産系人工産種苗間のそれよりもはるかに大きい。このこともまた、漁獲魚がほとんど海産系人工産種苗であるとする帰属性解析の結果と整合する。以上より、海産系人工産種苗と湖産系人工産種苗が混合放流された河川において、5 月 13 日の水温 13.6°C において友釣りでの漁獲されたアユの大半は海産系人工産種苗であったと考えられる。

アユのなわばり形成には、体サイズの違い (内田, 1993), 種苗差 (澁谷ほか, 1995), 水温 (澁谷ほか, 1995; 内田ほか, 1995) などが影響する。このうち、種苗差と水温には関連性があり、琵琶ダム湖産アユは海産アユに比べ、相対的に低水温でのなわばり形成能力が高いことが知られている (澁谷ほか, 1995)。本調査における友釣りによる採捕時の水温は、一般的ななわばり至適水温 (澁谷ほか, 1995; 内田ほか, 1995) より低いため、種苗差に関しては湖産系人工種苗に有利な条件であったと考えられる。それにも関わらず海産系人工種苗が優先的に釣獲された原因は、湖産系人工種苗よりも 10~14 日早く放流されたことで、その間に河川内で成長し、湖産系人工種苗よりも大き

くなったことで、縄張りを勝ち取ることができるサイズの個体が、海産系人工種苗の中により多く存在していたと考えられる。従って、高水温型とされる海産系人工種苗 (澁谷ほか, 1995) であっても、早期放流によりサイズの優位になれば、湖産系人工種苗との競合下でも問題なく早期の友釣りによる漁獲に加わることが明らかとなった。

冷水病で死亡したアユは、冷水病を発病した生きたアユよりもはるかに多くの冷水病菌を排菌するため (大原ほか, 2010), 冷水病に対する感受性が高い種苗を放流することは、単にこれらの死亡による減耗だけでなく、河川内の冷水病菌数の増大を介して河川全体の冷水病被害を助長してしまう可能性がある。実際に感受性系統である琵琶湖産系人工種苗のみを放流した試験では、解禁から 3 日後に冷水病菌の保菌率が 80% 以上に達して冷水病が発生したのに対し (原, 2004), 冷水病耐病性を有する種苗のみを放流した試験では、友釣りシーズンを通じて冷水病菌の保菌率が 40% 以下に保たれ、冷水病被害が認められなかったことが報告されている (桑田, 2011)。従って、冷水病対策を優先して考えるのであれば、冷水病耐病性を有する海産系人工種苗のみの放流が有効であると言えるが、実際には解禁当初の漁獲の安定を狙って、山間地の低水温河川を中心に湖産系人工種苗が放流されているのが現状である。しかし、本研究成果は、湖産系人工種苗の放流を取りやめても解禁当初の友釣りに大きな影響を与えない可能性を示している。放流事業の成否は、水温、水況等の気候条件に大きく影響を受けることから、結論を得るには複数年にわたる調査結果の蓄積が必要である。今後は、本調査結果の再現性を確認するとともに、解禁後の友釣りによる漁獲状況、冷水病発生時の死亡魚の由来などについても調査を実施し、湖産系人工種苗放流の必要性の有無、言い換えれば海産系人工種苗単独放流による解禁当初の好漁場の創出と冷水病被害の軽減の両立の可能性について検討していく予定である。

要 約

1. 付知川における解禁前の試験採捕によって漁獲されたアユについて、マイクロサテライト DNA マーカーを用いた由来判別を行うことで、放流効果の評価を行った。
2. 付知川に放流されている海産系人工種苗と湖産系人工種苗は、遺伝的分化が認められ、97% 以上の確率で判別可能であることが確認された。
3. マイクロサテライト DNA マーカーを用いた帰属性解析による漁獲魚の由来判別結果は、76.6% が海産系人工

種苗, 23.4%が湖産系人工種苗であった。

4. 海産系人工種苗は早期放流することで, 通常の放流による湖産系人工種苗との競合下においても, 早期の友釣り漁獲資源に加入することが判明した。
5. 本調査により, 海産系人工種苗を早期に単独で放流することで, 友釣りの好漁場の創出と冷水病の被害軽減を両立できる可能性が示唆されたが, この結果の再現性を確認し, 結論を得るには今後も調査を行っていく必要がある。

文 献

- Araguas RM, Sanz N, Pla C, Garcia-Marin JL. 2004. Breakdown of the brown trout evolutionary history due to hybridization between native and cultivated fish. *J.Fish Boil.*, 65 suppl. A: 28-37.
- Excoffier L, Laval G, Schneider S. 2005. Arlequin (version 3.5): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol Bioinform Online*, 1: 47- 50.
- 岐阜県農政部水産課. 2011. 岐阜県の水産業 平成 23 年 10 月. 岐阜県, 5-13.
- Goudet J. 1995. FSTAT (version 1.2): A computer program to calculate F-statistics. *J. Hered.*, 86: 485-486.
- Goudet J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). Available from <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>. Update from Goubet (1995)
- Hara M, Sakamoto T, Sekino M, Ohara K, Matsuda H, Kobayashi M, Taniguchi N. 2006. Characterization of novel microsatellite DNA markers in ayu *Plecoglossus altivelis*. *Fish. Sci.*, 72: 208-210.
- 原 徹, 森 美津雄, 後藤功一. 1998. 阿木川ダム湖における陸封アユの調査-II 湖内で再生産している稚アユの種類について. 平成 10 年度岐阜県水産試験場研究報告, 48: 25-27.
- 原 徹. 2004. 冷水病に罹っていない健康な琵琶湖産系人工産アユによる漁獲開腹実証研究 琵琶湖産系人工産アユの特性研究. 平成 16 年度岐阜県河川環境研究所業務報告, 18pp.
- 原 徹, 桑田知宣, 齊藤 薫. 2007. 河川における冷水病菌の動態 冷水病菌を保菌していないアユ種苗の放流事例. 平成 19 年度岐阜県河川環境研究所研究報告, 52: 1-4.
- 原 徹, 桑田知宣, 齊藤薫. 2007. アユの河川内での冷水病感受性および放流効果の系統差. 平成 19 年度岐阜県河川環境研究所研究報告, 52: 5-10.
- 原 徹, 桑田知宣, 荻谷哲治. 2008. 冷水病菌を保菌していない小型アユ種苗の放流効果 平成 20 年度岐阜県河川環境研究所研究報告, 53: 1-5.
- 原 徹. 2009. 環境調和型アユ増殖手法開発事業 冷水病菌を保菌していないアユ種苗の放流効果と冷水病菌の河川における感染環の解明. 平成 21 年度岐阜県河川環境研究所業務報告, 9-10
- Iida Y, Mizokami A. 1996. Outbreaks of coldwater disease in wild ayu and pale chub. *Fish Pathol.*, 31: 157-164.
- 川之辺素一, 沢本良一, 山本 聡. 2005. 千曲川におけるアユの放流効果と冷水病の関係. 平成 17 年度長野県水産試験場研究報告, 7: 10-15.
- Kubota H, Doi T, Yamamoto S, Watanabe S. 2007. Genetic identification of native populations of fluvial white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* in the upper Tone River drainage. *Fish.Sci.*, 73: 270-284.
- 久保田仁志, 手塚 清, 福富則夫. 2008. マイクロサテライト DNA マーカーによる釣獲されたアユの由来判別と種苗放流効果の評価. 日本水産学会誌, 74: 1052-1059.
- 桑田知宣. 2007. 冷水病に罹っていない健康な琵琶湖産系人工産アユによる漁獲回復実証試験河川におけるアユ冷水病の被害軽減策の模索 (広域調査). 平成 17 年度岐阜県河川環境研究所業務報告, 16-17.
- 桑田知宣. 2008. 冷水病耐病性の系統差と冷水病耐病性系統の選抜. 平成 18 年度岐阜県河川環境研究所業務報告, 12-13.
- 桑田知宣. 2009. 冷水病耐病性に関する選抜. 平成 19 年度岐阜県河川環境研究所業務報告, 16.
- 桑田知宣, 景山哲史, 大原健一, 原 徹, 齋藤 薫. 2010. 冷水病に強く, 良く釣れる人工産アユの開発と利用 冷水病耐病性, 釣獲特性, 遺伝的性状の系統間差. 平成 22 年度岐阜県河川環境研究所研究報告, 55: 5-15.
- 桑田知宣. 2011. 新規に開発したアユ種苗の実用化評価 新規系統の釣獲特性評価. 平成 21 年度岐阜県河川環境研究所業務報告, 11-13.
- 水戸 鼓, 村田 守, 近藤正美. 2007. アユ親魚の由来による冷水病耐病性の違いについて. 平成 19 年度岡山県水産試験場研究報告, 22: 33-35.
- 森 美津雄, 原 徹, 後藤功一. 1998. 阿木川ダム湖における陸封アユの調査-I 湖内で発見されたアユ稚魚の起源について. 平成 10 年度岐阜県水産試験場研究報告,

- 48: 19-23.
- Nagai T, Tamura T, Iida Y, Yoneji T. 2004. Difference in susceptibility to *Flavobacterium psychrophilum* among three stocks of ayu *Plecoglossus altivelis*. *Fish. Pathol.*, 39: 159-164.
- 永井崇裕, 坂本崇. 2006. 異なる系統間の冷水病感受性と免疫応答. *魚病研究*, 41: 99-104.
- 大原健一, 景山哲史, 桑田知宣, 海野徹也, 古澤修一. 2010. リアルタイムPCRを用いた実験感染アユにおける *Flavobacterium psychrophilum* の排菌量の推定. *日本水産学会誌*, 76: 705-707.
- Raymond M, Rousset F. 1995. GENEPOP (Version 1.2): Population Genetics Software for Exact Tests and Ecumenicism. *J. Hered.*, 86: 248-249.
- Rousset F. 2008. Genepop' 007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux *Mol. Ecol. Resource* 8, 103-106.
- Rice WR. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43: 223-225.
- さかの重信. 1973. 河川辞典. 河川総合ハンドブック I. 日本河川資料調査会, 157-158.
- 斉藤 薫, 臼田 博, 立川 互. 1982. アユの放流技術に関する研究-IV 馬瀬川におけるアユの放流時期について. 昭和57年度岐阜県水産試験場研究報告, 27: 37-40.
- 澁谷竜太郎, 関 伸吾, 谷口順彦. 1995. 海系アユおよび琵琶湖産系アユのなわばり行動の水温別比較. *水産増殖*, 43: 415-421.
- Piry S, Alapetite A, Cornuet J M, Paetkau D, Baudouin L, Estoup A. 2004. GENECLASS2: A Software for Genetic Assignment and First-Generation Migrant Detection. *J. Hered.*, 95(6): 536-539.
- 鈴木究真, 久下敏宏, 新井 肇, 泉庄太郎. 2005. 人工継代アユの遺伝的・形態的特性および冷水病耐病性. 平成17年度群馬県水産試験場研究報告, 11: 41-43.
- Takagi M, Shoji E, Taniguchi N. 1995. Microsatellite DNA polymorphism to reveal genetic divergence in ayu, *Plecoglossus altivelis*, *Fish Sci.*, 65: 507-512.
- 谷口順彦. 2002. シンポジウム「魚病研究の現状と展望」, アユの種苗放流と冷水病被害について, *魚病研究*, 37: 220pp.
- 内田和男. 1993. アユの行動及び生理特性の育種効果評価に関する基礎的研究. 平成4年度 新品種作出基礎技術開発事業研究成果の概要. 水産庁研究部研究課, 372-386.
- 内田和男, 井口恵一郎, 木曾克裕. 1995. アユの攻撃行動に及ぼす水温の影響. 中央水産研究所研究報告, 7: 389-401.