アオブダイの右腹鰭欠損個体に見られた腰帯の変形

楠橋 直*・村上雅啓***・安井謙介***

The deformed pelvic girdle of a knobsnout parrotfish (Scarus ovifrons) lacking the right pelvic fin

Nao Kusuhashi*, Masahiro Murakami*** and Kensuke Yasui***

はじめに

魚類は一般に左右に一対ある対鰭(胸鰭・腹鰭) と、体の正中に存在し対にならない不対鰭(背鰭・臀 鰭・尾鰭)とをもち、体の動きとともに、これらの鰭 を使うことで、水中での運動をおこなっている(例え ば、Gray, 1933a, b, c; Harris, 1936; Webb et al., 1996; Tytell et al., 2008; Shoele and Zhu, 2010). 運動の際の各 鰭の主な役割や、鰭を失うことの影響については様々 な研究があるが(例えば、Gibb et al., 1994; Lauder and Jayne, 1996; Westneat and Walker, 1997; Drucker and Lauder, 2001, 2002, 2005; Wainwright et al., 2002; Thorsen and Westneat, 2005; Standen and Lauder, 2005, 2007), 腹 鰭の機能については、最近少しずつ明らかにされつつ あるとはいえ(例えば、Harris, 1938; Standen, 2008; Wagner et al., 2009; Kawabata et al., 2016), まだよくわ かっていないのが現状である.

我々は現在, ブダイ類 (ブダイ科 Scaridae, ベラ亜 目 Labroidei, スズキ目 Perciformes;中坊, 2013; Nelson et al., 2016 はベラ目 Labriformes としているが本稿では 中坊, 2013 の分類に従う)の咽頭骨・咽頭歯形態の 種間比較を進めているが,そのために入手したアオブ ダイ (*Scarus ovifrons*) の1個体は,右腹鰭を基鰭骨 (basipterygium) から完全に失っていた (第1図). そ のため, 左基鰭骨の形態が通常の個体のものと異なっ



- 第1図. アオブダイ (Scarus ovifrons)の右腹鰭欠損個体 (KRF 0352,愛媛県愛南町産)の(a) 左外側面観と(b) 腹側面観. スケールバーは10 cm. 略号:lpf, 左腹鰭.
- Fig. 1. A *Scarus ovifrons* individual lacking the right pelvic fin from Ainan, Ehime (KRF 0352) in (a) left lateral and (b) ventral views. Scale bars equal 10 cm. Abbreviation: lpf, left pelvic fin.

^{*}愛媛大学大学院理工学研究科地球進化学講座. Department of Earth's Evolution and Environment, Graduate School of Science and Engineering, Ehime University. 2-5 Bunkyo-cho, Matsuyama, Ehime 790-8577, Japan.

^{**}愛媛大学理学部地球科学科. Department of Earth Sciences, Faculty of Science, Ehime University. 2-5 Bunkyo-cho, Matsuyama, Ehime 790-8577, Japan.

^{***} 豊橋市自然史博物館. Toyohashi Museum of Natural History. 1-238 Oana, Oiwa-cho, Toyohashi, Aichi 441-3147, Japan.

[†] 現所属:株式会社ファイブドライブ. Present address: Five Drive, Inc. 1-7-7 Uchisaiwai-cho, Chiyoda, Tokyo 100-0011, Japan.

Corresponding author: Nao Kusuhashi. E-mail: nkusu@sci.ehime-u.ac.jp

原稿受付 2017年10月30日. Manuscript received Oct. 30, 2017.

原稿受理 2017年12月14日. Manuscript accepted Dec. 14, 2017.

キーワード:アオブダイ,腹鰭,腰帯,基鰭骨,前上顎骨,歯骨.

Key words : Scarus ovifrons, pelvic fin, pelvic girdle, basipterygium, premaxilla, dentary.

ていた.上述のような鰭に関する研究は,ブダイ類 を含むベラ亜目魚類についてもベラ類を中心に進め られてきている(例えば,Westneat and Walker, 1997; Wainwright et al., 2002; Walker and Westneat, 2002; Thorsen and Westneat, 2005; Collar et al., 2008; Shoele and Zhu, 2010). 今後ブダイ類における腹鰭の役割を議 論するための一助となることを期待して,ここでその 個体の腰帯形態に関して報告しておきたい.また,腹 鰭欠損との関係は必ずしも明らかではないが,前上顎 骨と歯骨の歯板や前上顎骨自体に顕著な左右非対称が 認められたので,それも併せて記しておく.

試 料

右腹鰭を欠損していたアオブダイは愛媛県南宇和郡 愛南町で2016年7月に水揚げされたもので,全長776 mm,標準体長628mm,体高280mmと大型の個体で ある(第1図).種同定は中坊(2013)によりおこなった. 腹鰭は正中よりも左側についていることから,欠損し ているのは右腹鰭である.外見上,右腹鰭の痕跡は全 く認められなかった.腰帯や顎骨の観察には茹でて除 肉・水洗後乾燥させた骨格標本(KRF0352;愛媛大学 大学院理工学研究科地球進化学講座楠橋研究室)を用 い,同様に処理した正常なアオブダイの骨格標本と比 較した(第1表).

腰帯形態

KRF 0352 には右腹鰭だけではなく,右基鰭骨も存 在せず,変形した左基鰭骨のみが見られた(第2図). 左基鰭骨には右基鰭骨の存在を示すような部分は認め られないことから,右基鰭骨・右腹鰭は最近失われた ものではないと考えられる.左基鰭骨の変形は内側部 において顕著で,また腹鰭関節部の形状も他の正常な 個体のものとは異なっていた.

通常のアオブダイの基鰭骨(第3図)は、前半部が ほぼ平板状で、後半部は4枚の薄板からなる。前半部 は腹側面が腹側外方を向いていて、前端外側部が外側 (背側外方)へ広がる(lateral flange; Bellwood, 1994) ことで、前端で最も幅が広くなっている。後半部の4 枚の薄板は背側・腹側に2枚ずつ、それぞれ外側のも のと内側のものがある。背側のもののうち、外側薄板 (dorsolateral plate)は、基鰭骨前半部の外側縁からほ ぼ水平に広がり、後方へ幅広くなって、最後部でやや くびれる。背側の内側薄板(dorsomedial plate)は、外

- 第1表. 本研究で検討したアオブダイ (Scarus ovifrons) 標本.
 略号: Isl., 島; KRF, 楠橋研究室現生魚類骨格標本;
 SL, 標準体長.
- Table 1. Specimens of Scarus ovifrons examined in this study.

 Abbreviations: Isl., Island; KRF, Kusuhashi Laboratory

 Recent Fish Bone Collection; SL, standard length.

Specimen	SL	Locality
Specimen lacking the right pelvic fin		
KRF 0352	628 mm	Ainan, Ehime
Compared specimens		
KRF 0264	470 mm	Shimokoshiki Isl., Kagoshima
0265	$525 \mathrm{~mm}$	Shimokoshiki Isl., Kagoshima
0266	460 mm	Shimokoshiki Isl., Kagoshima
0348	272 mm	Unknown*
0351	452 mm	Shimokoshiki Isl., Kagoshima
0390	$553 \mathrm{~mm}$	Ainan, Ehime

* Donated specimen without precise locality information.

側薄板の起点よりもより前方で,基鰭骨前半部の内側 縁から、最初はほぼ垂直に幅の狭い薄板が広がり、後 方へと幅を広げながら,後部で捻じれて水平に近くな る. 外側の薄板と内側の薄板とでは、外側の薄板の方 が幅が広いか、あるいは両者が同程度の広さである. 腹側の外側薄板 (ventrolateral plate) は背側の外側薄板 の起点と同じくらいの位置で、外側縁の腹側から広が る.この薄板は水平よりも腹側へ傾いている.最初は 後方へと幅を広げるが、中ほどの位置からは後端まで ほぼ一定の幅となる.幅の広いところでは、背側の外 側薄板よりもやや広く、4枚の薄板のうちで最も幅が 広い. 腹側の内側薄板 (ventromedial plate) は外側薄板 の起点と同程度の位置で、内側縁より起こる. 最前部 から最後部まで基本的に垂直に近く広がる薄板で、後 方へと幅を広げるが,後部で急激に低くなり,後端部 ではリッジ状の構造となる.幅が広い部分では、背側 の外側薄板と同程度の広さである.4枚の薄板の後方 には,腹鰭関節顆 (articular condyle for pelvic fin rays) と, その内側に左右の基鰭骨の結合部 (medial symphysis; Bellwood, 1994) があり,結合部の後方には,後方外側 に伸びる腰帯後突起(postpelvic process, 須田, 1991; medial horn, Bellwood, 1994) をもつ. 腹鰭関節顆は, 背側が比較的平らで、後面に背腹に狭く左右に一文 字に広がる関節面をもつ. その内側部は腹側へ膨らん でいて、その前端にリッジ状になった腹側内側薄板が 繋がっている。また、関節顆外側部の後方には、背腹 の外側薄板同士の基部後面に、やや窪んだ関節面(腹 鰭棘状関節面, articular facet for pelvic fin spine) がある



- **第2図.** KRF 0352 の変形した左基鰭骨の (a) 背側面観, (b) 外側面観, (c) 腹側面観, (d) 内側面観, (e) 後面観, および (f) 後方外側 面観. (a)-(c) 図の左が前方, (d) 図の右が前方. スケールバーは 10 mm. 略号: acpf, 腹鰭関節顆; afps, 腹鰭棘条関節面; dl, 背側の外側薄板; dm, 背側の内側薄板; lf, lateral flange; vl, 腹側の外側薄板; vm, 腹側の内側薄板.
- Fig. 2. The deformed left basipterygium of KRF 0352 in (a) dorsal, (b) left lateral, (c) ventral, (d) medial, (e) posterior, and (f) posterolateral views. (a)–(c) Left to anterior, (d) right to anterior. Scale bars equal 10 mm. Abbreviations: acpf, articular condyle for pelvic fin rays; afps, articular facet for pelvic fin spine; dl, dorsolateral plate; dm, dorsomedial plate; lf, lateral flange; vl, ventrolateral plate; vm, ventromedial plate.

(第3図f). 左右の基鰭骨の結合部は,内側から見る と外形が後方へ尖った水滴状である.

KRF 0352 の左基鰭骨(第2図)は前半部が平板状ではなく,外側部は他の個体同様背側外方へと広がるが,内側へと水平に近くなるようにカーブして,最内

側部で強く腹側へと折れ曲がり,前方内側縁は腹側や や外方を向く.この部分がややカーブしていることは, 他の個体(KRF 0390)にも見られ,またその個体でも 最内側部は腹側へと折れ曲がるが,折れ曲がりの強さ は KRF 0352の方が著しい. Lateral frange は観察した



- **第3図.** アオブダイ(*Scarus ovifrons*)の基鰭骨. (a)–(f) KRF 0264 の左基鰭骨の (a) 背側面観, (b) 外側面観, (c) 腹側面観, (d) 内側面観, (e) 後面観, および (f) 後方外側面観. (g)–(h) KRF 0390 の癒合した左右の基鰭骨の (g) 背側面観と (h) 腹側面観. (a)–(c), (g)–(h) 図の左が前方; (d) 図の右が前方. スケールバーは 10 mm. 略号: ms, medial symphysis; pp, 腰帯後突起; 他の略号については第2 図を参照.
- Fig. 3. Basipterygia of *Scarus ovifrons*. (a)–(f) Left besipterygium of KRF 0264 in (a) dorsal, (b) left lateral, (c) ventral, (d) medial, (e) posterior, and (f) posterolateral views. (g)–(h) Fused left and right basipterygia of KRF 0390 in (g) dorsal and (h) ventral views. (a)–(c), (g)–(h) Left to anterior; (d) right to anterior. Scale bars equal 10 mm. Abbreviations: ms, medial symphysis; pp, postpelvic process; for the others, see Fig. 2.

他の個体よりもかなり顕著に突出しているが、これに ついては個体変異の可能性も排除できない. 後半部が 4枚の薄板で構成されることは通常のものと変わら ず、また背側の外側薄板の形状も、他の個体のものと 大差ない. 背側の内側薄板は, 腹側へ向いている内側 縁に起点をもち、垂直ではなく、背側やや内側を向い て広がる.後方へ幅が広くなり、水平に近くなる点は 通常と変わらないが,通常よりも幅が広くなり,後部 では外側薄板よりも幅が広い.腹側でも、外側薄板は 通常とそれほど違わない. 一方で内側薄板は通常より もかなり幅が狭く、また垂直ではなく腹側内方へ向い ている(第2図c).後端部には孔が開き、後端基部は 抉れてその後方で鈍いリッジ状になる.基鰭骨最後部 の変形も著しい.腹鰭関節顆は背側にもやや膨らみ、 その後面には通常よりも背腹に広い関節面が形成され ている.通常の関節面は左右にほぼ一文字に広がるが (第3図e), KRF 0352の関節面は外側へ膨らむ涙滴状 で、内側端で腹側へ曲がって、関節顆腹側の膨らんだ 部分まで細い関節面が繋がっている(第2図e).関節 顆後方の棘条関節面は、特に背側部で大きく広がって いて、また平面状である(第2図f)、右基鰭骨が存在 しないため、本来の結合部は大きく内側へと広がって いて、その内側縁は不規則な形状をしている、腰帯後 突起は見られない.腹鰭関節部の形状が通常と異なっ ているのは、片側しかない腹鰭の使い方が、通常の使 い方と異なっていたためだと考えられる.したがって、 少なくともアオブダイにおいては、腹鰭がその運動に 何らかの役割をもっていることは間違いないだろう.

顎骨歯板の左右非対称

KRF 0352 の右腹鰭の欠損に伴い,腰帯以外の骨格 要素に左右非対称な成長が見られないか検討したが, 頭蓋要素や肩帯要素にも,肉眼で認識できるほどの著 しい左右非対称は認められなかった.明らかな違いが 見られたのは,前上顎骨とその歯板および歯骨の歯板 だけである(第4図).アオブダイでは,前上顎骨・ 歯骨ともに,表面をセメントで覆われた(Bellwood, 1994)多数の微小な歯からなる鳥の嘴状の歯板をも つ.アオブダイ属でもヒブダイ(*S. ghobban*)等は歯 板に微小な歯以外に比較的大きな犬歯状歯(caniniform teeth;Bellwood, 1994)をもつが,アオブダイには目 立つ犬歯状歯は見られず,全体として滑らかな歯板と なっている.この歯板は摂餌により咬耗するため,両 側の歯板の使用頻度に大きな差があれば,左右非対 称に咬耗するものと考えられる. 魚類には"右利き"・ "左利き"があることが知られており(例えば, Hori, 1993; Takeuchi et al., 2012), その程度によっては骨格 系の一部にも顕著な左右非対称を示すことがあるらし い(例えば, Hori et al., 2007; Hata and Hori, 2012; Hata et al., 2012, 2013; Takeuchi et al., 2016). しかし, KRF 0352 以外の観察個体では,右前上顎骨歯板がひどく 破損していた KRF 0390(第5 図 h-l)を除けば,左右 で若干の違いはあっても,KRF 0352 ほどの違いが見 られることはなかった. したがって,KRF 0352 に見 られる左右非対称は,通常の"右利き"・"左利き"に よるものではなく,KRF 0352 が他の個体よりも,よ り集中的に片側を使用していたことによると推定され る. そのような摂餌行動は右腹鰭を欠損していること と関係があるのかもしれない.

前上顎骨歯板では、腹側縁前部の外形、前部の厚さ、 および腹側後方の咬耗の程度に大きな左右差が見られ た(第4図 a-d). 左前上顎骨の歯板腹側縁前部は、そ の前端である正中部から左後方へと向かう際に、下に 凸の弧を描く.一方で右の歯板では、腹側縁はそのよ うな弧を描かず、最後部を除けば、腹側縁はほぼ同一 平面内にある. この部分は, 腹側から見た際の歯板の 曲率も左右で異なっていて、右よりも左の方が曲率が 大きい. この歯板腹側縁前部の外形については, 他の 個体では基本的に KRF 0352 の左右の中間的な形態を しているようである(第5図 a-d). また, 左の歯板は 前部でかなり肥厚するが、右の歯板は少し厚くはなる ものの、左ほどの肥厚は見られない、この点について も、観察した他の個体では、KRF 0352 の左右の歯板 の中間程度に肥厚するのが一般的なようである. さら に、 左の歯板には、 その後部で腹側縁が大きく背側へ 抉れる部分が存在する. その部分を内側から見ると, 微小な歯が歯板内側面に露出している(第4図 a2). 右の歯板にも、同様の位置で腹側縁がわずかに凹むが、 左のものと比べるとその程度には顕著な差があり、ま た内側面に歯が露出することもない。左の歯板の抉れ が一部破損の影響である可能性も考えられるが、この 部分で歯板腹側縁がわずかに凹むという状況は、他の 観察個体(KRF 0264, 0265 の左右, KRF 0390 の左) でも見られており、すべてが破損の影響だとは考えに くく、おそらくもともと左右で顕著な差があったもの と考えられる.他の観察個体にも、凹みの程度に若干 の左右差が認められる場合もあるが、その差は KRF 0352ほど大きくない.他の個体にも見られることから、 この点については、アオブダイの摂餌行動を観察する



- 第4図. KRF 0352の顎骨. (a) 左および (b) 右前上顎骨の (a1, b1) 外側面観および (a2, b2) 内側面観. (c), (d) 左右の前上顎骨の (c) 前面観および (d) 腹側面観. (e)-(g) 左右の歯骨の (e) 左外側面観, (f) 右外側面観, および (g) 前面観. (a1), (b2), (e) 図の 左が前方: (a2), (b1), (f) 図の右が前方; (d) 図の上が前方. 矢印 1 と 2 はそれぞれ左前上顎骨歯板の強く摩耗した部分と 左歯骨歯板のあまり咬耗していない部分を示す. スケールバーは 10 mm. 略号: ap, 上向突起; cp, 筋突起.
- Fig. 4. Oral jaws of KRF 0352. (a) Left and (b) right premaxillae in (a1) left lateral, (b1) right lateral, and (a2, b2) medial views. (c), (d) Both left and right premaxillae in (c) anterior and (d) ventral views. (e)–(g) Fused left and right dentaries in (e) left lateral, (f) right lateral, and (g) anterior views. (a1), (b2), (e) Left to anterior; (a2), (b1), (f), right to anterior; (d) top to anterior. Arrows 1 and 2 indicate the heavily worn part of the left premaxillary tooth plate and the relatively unworn part of the left dentary tooth plate, respectively. Scale bar equals 10 mm. Abbreviations: ap, ascending process; cp, coronoid process.

ことで, どうしてこのような差が生じたのかを知るこ とができるかもしれない.

KRF 0352 の左前上顎骨の前方内側面は,歯板先端から上向突起(ascending process;須田, 1991; Bellwood, 1994) 先端にかけて,わずかに内側へ凸の カーブを描いているのに対し,右前上顎骨の前方内側 面は,逆に外側へ凸のカーブを描いている(第4図c,d). この部分は,他の個体では一般にほぼ平面的なので(第 5 図 c, d, i),この点についても KRF 0352 の前上顎骨 は左右非対称である.前上顎骨は頑丈なため,加熱に よる変形の影響ではなく、もともと左右非対称だった ものと考えられるが、このことが右腹鰭の欠損と関係 があるか否かは、現時点では不明である.

歯骨には骨自体の左右差は認められない.また歯板の形態も,前上顎骨のものほど顕著に左右で異なっているわけではない(第4図e-g).しかしながら歯板後方の形状には,やはり左右で明らかな差が見られる. 右の歯骨歯板は,唇側から見ると前端の正中部付近で最も高く,そこから後方へと歯板高は低くなる(第4図f). 左歯骨の歯板も同様ではあるが,歯板の高さ



- 第5図. アオブダイ (Scarus ovifrons) の顎骨. (a)-(g) KRF 0265. (a) 左および (b) 右前上顎骨の外側面観. (c), (d) 左右の前上顎骨の (c) 前面観および (d) 腹側面観. (e)-(g) 左右の歯骨の (e) 左外側面観, (f) 右外側面観, および (g) 前面観. (h)-(l) 右前上 顎骨歯板の破損していた個体 (KRF 0390). (h) 右前上顎骨の外側面観. (i) 左右の前上顎骨の前面観. (j)-(l) 左右の歯骨の (j) 左外側面観, (k) 右外側面観, および (l) 前面観. (a), (e), (j) 図の左が前方; (b), (f), (h), (k) 図の右が前方; (d) 図の上が 前方. 矢印1 は第4 図の矢印1 と対応した部分を示す. 矢印2 は右歯骨のあまり咬耗していない部分を示す. スケールバーは 10 mm. 略号については第4 図を参照.
- Fig. 5. Oral jaws of *Scarus ovifrons*. (a)–(g) KRF 0265. (a) Left and (b) right premaxillae in left and right lateral views, respectively. (c), (d) Both left and right premaxillae in (c) anterior and (d) ventral views. (e)–(g) Fused right and left dentaries in (e) left lateral, (f) right lateral, and (g) anterior views. (h)–(l) KRF 0390 in which right premaxillary tooth plate is broken. (h) Right premaxilla in right lateral view. (i) Both left and right premaxillae in anterior view. (j)–(l) Fused left and right dentaries in (j) left lateral, (k) right lateral, and (l) anterior views. (a), (e), (j) Left to anterior; (b), (f), (h), (k) right to anterior; (d) top to anterior. The arrow 1 indicates the corresponding part to the arrow 1 in Fig. 4. The arrow 2 indicates the relatively unworn part of the right dentary tooth plate. Scale bar equals 10 mm. Abbreviations: see Fig. 4.

の変化が右歯骨のものと比べて小さく,そのため歯板 最後部で比較すると,左歯骨の歯板の方が右歯骨のも のよりも明らかに高い.また,右の歯板後縁はその後 方に伸びる歯骨の筋突起(coronoid process; Bellwood, 1994)の背側縁に対して鈍角をなすのに対し,左の歯 板後縁は筋突起背側縁とほぼ直角に立ち上がっている (第4図 e, f).他個体の観察によれば,これらはいず れも右歯骨歯板の状況が普通なようである(第5図e,f,k).歯骨の高さについては、咬耗の程度に関係すると考えられる.左前上顎骨の歯板は後部で大きく抉れているため、左歯骨の歯板の咬耗が弱く、そのために歯骨歯板が高くなっているのだろう.同様の状況は、右前上顎骨歯板が大きく破損していた個体(KRF0390)の右歯骨歯板にも見られた(第5図j-l).しかしながら、

このことだけでは、歯骨歯板後縁の状況については、 説明が難しい. KRF 0390 でも歯板後縁については左 右でそれほど差は見られない. KRF 0352 では右腹鰭 の欠損により、摂餌に左右不均等が生じていて、それ もこの部分の左右非対称に影響しているのかもしれな い.

謝 辞

アオブダイ標本の入手には,三宅優佳氏(熊本大学), 塩釜三郎氏をはじめとする薩摩川内市鹿島の皆様,神 田 優氏(黒潮実感センター),藤田知右氏(愛南漁協), 堀 利栄氏(愛媛大学),小松俊文氏(熊本大学)に ご協力いただいた.心より感謝申し上げる.

引用文献

- Bellwood, D. R., 1994. A phylogenetic study of the parrotfishes family Scaridae (Pisces: Labroidei), with a revision of genera. *Records of the Australian Museum*, Supplement **20**: 1–72.
- Collar, D. C., Wainwright, P. C. and Alfaro, M. E., 2008. Integrated diversification of locomotion and feeding in labrid fishes. *Biology Letters*, 4: 84–86.
- Drucker, E. G. and Lauder, G. V., 2001. Locomotor function of the dorsal fin in teleost fishes: experimental analysis of wake forces in sunfish. *Journal of Experimental Biology*, **204**: 2943–2958.
- Drucker, E. G. and Lauder, G. V., 2002. Wake dynamics and locomotor function in fishes: interpreting evolutionary patterns in pectoral fin design. *Integrative & Comparative Biology*, 42: 997–1008.
- Drucker, E. G. and Lauder, G. V., 2005. Locomotor function of the dorsal fin in rainbow trout: kinematic patterns and hydrodynamic forces. *Journal of Experimental Biology*, **208**: 4479–4494.
- Gibb, A. C., Jayne, B. C. and Lauder, G. V., 1994. Kinematics of pectoral fin locomotion in the bluegill sunfish *Lepomis macrochirus*. *Journal* of Experimental Biology, **189**: 133–161.
- Gray, J., 1933a. Studies in animal locomotion. I. The movement of fish with special reference to the eel. *Journal of Experimental Biology*, 10: 88–104.
- Gray, J., 1933b. Studies in animal locomotion. II. The relationship between waves of muscular contraction and the propulsive mechanism of the eel. *Journal of Experimental Biology*, **10**: 386– 390.
- Gray, J., 1933c. Studies in animal locomotion. III. The propulsive mechanism of the whiting (*Gadus merlangus*). Journal of Experimental Biology, **10**: 391–400.

- Harris, J. E., 1936. The role of the fins in the equilibrium of the swimming fish. I. Wind-tunnel tests on a model of *Mustelus canis* (Mitchill). *Journal of Experimental Biology*, **13**: 476–493.
- Harris, J. E., 1938. The role of the fins in the equilibrium of the swimming fish. II. The role of the pelvic fins. *Journal of Experimental Biology*, 15: 32–47.
- Hata, H. and Hori, M., 2012. Inheritance patterns of morphological laterality in mouth opening of zebrafish, *Danio rerio. Laterality*, 17: 741–754.
- Hata, H., Takahashi, R., Ashiwa, H., Awata, S., Takeyama, T., Kohda, M. and Hori, M., 2012. Inheritance patterns of lateral dimorphism examined through breeding experiments in Tanganyikan cichlid (*Julidochromis transcriptus*) and Japanese medaka (*Oryzias latipes*). *Zoological Science*, **29**: 49–53.
- Hata, H., Yasugi, M., Takeuchi, Y., Takahashi, S. and Hori, M., 2013. Measuring and evaluating morphological asymmetry in fish: distinct lateral dimorphism in the jaws of scale-eating cichlids. *Ecology and Evolution*, **3**: 4641–4647.
- Hori, M., 1993. Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale-eating cichlid fish. *Science*, **260**: 216–219.
- Hori, M., Ochi, H. and Kohda, M., 2007. Inheritance pattern of lateral dimorphism in two cichlids (a scale eater, *Perissodus microlepis*, and an herbivore, *Neolamprologus moorii*) in Lake Tanganyika. *Zoological Science*, 24: 486–492.
- Kawabata, Y., Yamada, H., Sato, T., Kobayashi, M., Okuzawa, K. and Asami, K., 2016. Pelvic fin removal modifies escape trajectory in a teleost fish. *Fisheries Science*, 82: 85–93.
- Lauder, G. V. and Jayne, B. C., 1996. Pectoral fin locomotion in fishes: testing drag-based models using three-dimensional kinematics. *American Zoologist*, **36**: 567–581.
- 中坊徹次(編), 2013. 日本産魚類検索 全種の同定 第三版. 東海大学出版会,秦野, 2428 p.
- Nelson, J. S., Grande, T. C. and Wilson, M. V. H., 2016. Fishes of the World, 5th ed. John Wiley & Sons, Hoboken, 707 p.
- Shoele, K. and Zhu, Q., 2010. Numerical simulation of a pectoral fin during labriform swimming. *Journal of Experimental Biology*, 213: 2038–2047.
- Standen, E. M., 2008. Pelvic fin locomotor function in fishes: threedimensional kinematics in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Experimental Biology*, **211**: 2931–2942.
- Standen, E. M. and Lauder, G. V., 2005. Dorsal and anal fin function in bluegill sunfish *Lepomis macrochirus*: three-dimensional kinematics during propulsion and maneuvering. *Journal of Experimental Biology*, 208: 2753–2763.
- Standen, E. M. and Lauder, G. V., 2007. Hydrodynamic function of

dorsal and anal fins in brook trout (*Salvelinus fontinalis*). Journal of Experimental Biology, **210**: 325–339.

- 須田有輔, 1991. 日本産マアジ Trachurus japonicus の骨格系. 北 九州市立自然史博物館研究報告,(10):53-89.
- Takeuchi, Y., Hori, M. and Oda, Y., 2012. Lateralized kinematics of predation behavior in a Lake Tanganyika scale eating cichlid fish. *PLoS ONE*, 7: e29272. https://doi.org/10.1371/journal. pone.0029272
- Takeuchi, Y., Hori, M., Tada, S. and Oda, Y., 2016. Acquisition of lateralized predation behavior associated with development of mouth asymmetry in a Lake Tanganyika scale-eating cichlid fish. *PLoS ONE*, **11**: e0147476. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147476
- Thorsen, D. H. and Westneat, M. W., 2005. Diversity of pectoral fin structure and function in fishes with labriform propulsion. *Journal of Morphology*, 263: 133–150.
- Tytell, E. D., Standen, E. M. and Lauder, G. V., 2008. Escaping flatland: three-dimensional kinematics and hydrodynamics of median fins in fishes. *Journal of Experimental Biology*, **211**: 187–195.
- Wagner, C. P., Einfalt, L. M., Scimone, A. B. and Wahl, D. H., 2009. Effects of fin-clipping on the foraging behaviour and growth of age-0 muskellunge. *North American Journal of Fisheries Management*, 29: 1644–1652.
- Wainwright, P. C., Bellwood, D. R. and Westneat, M. W., 2002. Ecomorphology of locomotion in labrid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 65: 47–62.
- Walker, J. A. and Westneat, M. W., 2002. Performance limits of labriform propulsion and correlates with fin shape and motion. *Journal of Experimental Biology*, 205: 177–187.
- Webb, P. W., LaLiberte, G. D. and Schrank, A. J., 1996. Does body and fin form affect the maneauvarability of fish traversing vertical and horizontal slits? *Environmental Biology of Fishes*, 46: 7–14.
- Westneat, M. W. and Walker, J. A., 1997. Motor patterns of labriform locomotion: kinematic and electromyographic analysis of pectoral fin swimming in the labrid fish *Gomphosus varius*. Journal of Experimental Biology, 200: 1881–1893.