急激な塩分変化がマダイの血液性状におよぼす影響^{*1}

石 岡 宏 子

(1980年8月11日受理)

Stress Reactions Induced by Environmental Salinity Changes in Red Sea Bream

Hiroko ISHIOKA^{*2}

Stress reactions in marine fish were studied in determining the effects of environmental salinity changes on the haematology of the red sea bream, *Chrysophrys major* TEMMINCK et SCHLEGEL.

Acute elevation in environmental salinity induced hyperglycemia, increase of serum sodium, chloride and cortisol levels of the fish. The fish exposed to acute salinity lowering showed hyperglycemia, increase of serum cortisol level and high haematocrit values with low sodium and chloride levels. It was confirmed that these haematological changes depended on the intensity and the rate of salinity change.

The determination of the phases in stress reactions was examined through the use of Euclidean distances calculated by 3 variables; mean haematocrit value, mean glucose level and mean serum sodium level. They were recognized to include control phase, reactive phase where the hyperglycemia was noticeable and exhaustive phase where serum sodium level was remarkably influenced by environmental salinity. These phases were considered to be slightly affected by stimuli-specific reactions of the fish.

魚が飼育環境の塩分変化にどのように適応しているかは、昔から重要な研究課題の1つであつた。鰓、腎、消化管等の形態、機能変化¹⁻³⁾、イオンの能動輸送^{4,5)}、内分泌による適応機構⁶⁾等広い範囲で研究されており、血液性状変化に関する報告も多い。

マダイは、日本沿岸海域に広く棲息し、古くから、塩分耐性の強い魚であるとして知られているが、意外に生理学的観点からの研究は少ない。

ここでは、前報にひきつづき環境要因の一つである塩分変化をストレッサーとして与え、マダイの血液性状に現われる変化の特徴を把握し、そのストレス状態について解析を行つた。

材料および実験方法

供試マダイは、一年魚を用い、材料の購入や保存飼育や生物実験系は、原則として前報⁷⁾と同様であつた。塩分上昇刺激を流水系で設定することは困難であつたので、止水系とし、直接、粗製塩化ナトリウムを、拡拌を目的とし、エアストーンの上部位より投入した。塩分低下刺激は、ストレッサー調整水槽に水道水を導入する

ことによつて達成したが、急激な条件変化設定の場合には、水道水を直接実験水槽に導入した。実験条件の詳細を、Table 1 に示す。塩分変化の状況は、前もつて水槽内に設置したサイフォン管より経時的に採水し、通常の塩検により求めた。一方、実験水槽内には、サリノメーター（オートラボ、ポーターブル S-T 計 602 型）を沈めておき、塩分の変化状況をモニターした。

実験魚は静かに採り上げ麻酔せずに直接キュービエ氏管より2本の注射器で採血した。1本はヘパリン酸ソーダを加えており、ヘモグロビン、ヘマトクリット等の測定に供し、他からは血清を得、分析に供するまで凍結保存した。

ヘモグロビンはヘモメーター（米国 A.O. 社製）により、ヘマトクリットはマイクロヘマトクリット法により、蛋白質はマイクロビュレット法により、グルコースは酵素法、クロライドは、シャルス・シャルス変法により、それぞれ、SPINCO の超微量分析装置を用いて分析した。ナトリウム、カリウム、マグネシウム、カルシウムは原子吸光分析により、コーチゾールは、RIA 法または CPBA 法による分析を行つた。

^{*1} 南西海区水産研究所業績第 100 号。海産魚のストレス反応に関する研究—II (Stress Reactions in the Marine Fish—II).

^{*2} 南西海区水産研究所 (Nansei Regional Fisheries Research Laboratory, Maruishi, Ohno, Saiki-gun, Hiroshima 739-04, Japan).

Table 1. A list of the experimental conditions in the study on stress reactions of the red sea bream under the changes of environmental salinity

Experiment number	I	II	III	IV	V	VI
Time of experiment	Oct. 1976	May 1978	July 1976	June 1978	Oct. 1976	July 1975
No. of the fish	10	40	28	40	10	30
Body length (cm)*	16.3±0.70	12.0±0.17	14.6±1.19	12.6±1.09	16.6±1.06	14.5±0.54
Body weight (g)*	157.3±20.83	54.5±10.82	108.4±23.49	64.2±16.13	166.0±28.10	100.0±20.90
State of water	Still	Running	Running	Running	Running	Still
Acclimation period in the experimental system (days)	4	7	30	10	14	0
Temperature (°C)	22	15.5-16.5	20.0-23.5	17.8-19.8	22.5	25.0
Acclimation chlorinity (‰)	16.5	17.5	16.5	17.8	16.5	—
Attained chlorinity (‰)	33.5	39.8	5.06	5.6	0.9	3.33

* mean±S.D.

Fig. 1. Changes of environmental chlorinity in the experiments on the stress reactions of the red sea bream. The experimental numbers are the same as in Table 1.

Arrows: sampling time,: controls in experiment I and II.

結 果

塩分変化の状況を、Fig. 1 に示す。実験 I、II の場合の対照区の塩分変化例をも図中に併記したが他は省略した。これは、実験 II の場合に実験区水が一部混入して塩分上昇が考えられたためである。他の実験では期間中対照区の塩分変化は認められなかった。実験 I は、急激な塩分上昇変化が与えられた時のごく初期の反応を知るための実験として設定した。この範囲時間内では、行動異常魚、斃死魚は認められなかった。

実験 II は、同程度の条件で 22 時間後まで経過を観察した。ここでは、10 時間以後 20 時間までの間に 4 尾が斃死した。

実験 III では、塩分低下は極めてゆるやかに行われ、行動異常魚も、斃死魚も全く認められなかった。

実験 IV では、塩分低下をより急速に行つたもので実験開始後 30 分で、水槽上層部を急速に遊泳する行動異常魚が 3 尾認められ、約 5 時間後には体色は黒つぶく、底層で動かない個体が数尾観察された。9.5 時間後には横転魚が認められ、10 時間後には 1 尾が斃死した。13 時

間後には、残存魚全部をとり上げた。

実験Vでは、さらに急激な塩分低下の場合の初期の反応をとらえようとしたものであり、特に行動異常魚や斃死魚は認められなかった。しかし、採集した血液の溶血は著しく、分析値も溶血の影響を大きくうけていると考えられた。

実験VIは、極端に稀釈された飼育水中に置いた魚の状態を知るために設定したもので、順応海水から急激に稀釈水中に移した。1時間後には、やや遊泳が早い程度であつたが、7時間後には斃死魚が出はじめ、明らかな異常遊泳魚が認められた。24時間後にかろうじて生残した個体3尾は横転しており、眼球は、水晶体中心部を除いて白濁していた。

これから実験III以外は、塩分の変化速度と絶対値等はマダイにとつて致死的条件であると判断された。

血液性状変化を Tables 2, 3, Figs. 2~4 に示す。

ヘモグロビン量：塩分上昇時には実験IとIIで異なる結果を得た。魚体の大きさ、対照区の値の差異があるし、また塩分変化の与え方や実験時期が異なるので、厳密な比較は出来ない。塩分低下時には、全実験を通して変動はほとんど認められず、実験IVのみで、対象区より有意な上昇が認められただけである。ヘモグロビン量は、各実験とも個体差が大きく、今回の実験からでは、一定の傾向を得ることが出来なかつた。

ヘマトクリット値：Fig. 2 に示したように、塩分上昇時 (I, II) には、一時的な増加と減少が認められた。塩分低下時には、実験IIIを除いて、すべて一時的な上昇が認められている。すなわち、実験IIIのようにゆるやかな塩分低下時には、ヘマトクリット値は、わずかに低下

時期はあるものの、ほとんど変動がない状態であるが、実験IV, V, VIのように急激な塩分変化時には、ヘマトクリット値の有意な上昇が認められている。

蛋白質量：塩分上昇時に実験Iでは蛋白質量減少が認められたが、実験IIの場合には、有意な変動は認められなかった。塩分低下刺激を与えた場合には、蛋白質量は実験毎に大きく異なっているにもかかわらず、同一の傾向が認められた。特に実験IVでは非常に低蛋白レベルでの実験であつたが、実験III, V, VIと同様、一時的な増加傾向が認められた。実験Vの 14.2 g/100 ml という値は、明らかに異常であり、溶血の影響と考えられた。

グルコース量：塩分上昇と下降時にいずれもグルコース上昇があるようである (Fig. 3)。実験Iの場合の時間範囲では上昇は認められていないが、実験IIでは2時間以降次第に上昇する傾向が認められている。実験IIIの場合は塩分低下速度が大きくなり、個体差も大きいので、有意な上昇は認められていない。実験Vの時間範囲では、上昇は認められていない。実験VIでは1時間後の有意な上昇の後、7時間目に有意のグルコース低下を示している。

クロライド量：この成分は、予想されたように塩分上昇時には上昇の傾向を示す。しかし急激な塩分上昇の場合でも最初はあまり高い値を示さず、斃死魚が出る状態になると高い値を示す。他方、塩分低下時には、明らかにクロライド量は減少の傾向を示す。これは、実験条件に対応しており、塩分低下速度が急激な場合 (実験V, VI) には、血中クロライドは低下するが、速度がゆるやかな場合 (実験III, IV) には、低下も軽度である。

ナトリウム量：クロライド量と同様、塩分上昇時に

Table 2. Variations of haematological characteristics in red sea bream under the increase of environmental chlorinity

Time (h)	Haemoglobin (g/100 ml)	Protein (g/100 ml)	Chloride (mEq)	Potassium (mEq)	Magnesium (mEq)	Calcium (mEq)	Cortisol (ng/ml)	Cluster number
Experiment I								
0	8.5±0.45	5.32±0.17	161.1±4.62	5.01±0.62	2.05±0.10	8.97±0.11	24.6±10.38	
(Control)	(6)	(6)	(6)	(6)	(5)	(5)	(2)	
1.5	6.9±0.32*	3.71±0.13*	179.0±1.18*	4.02±0.28	2.09±0.03	7.61±0.13'	142.5	1
	(4)	(4)	(4)	(4)	(4)	(4)	(1)	
Experiment II								
0	5.2±0.27	2.23±0.06	166.1±2.41	7.53±0.75	1.48±0.01	5.84±0.03	99.9±42.56	
(Control)	(9)	(8)	(8)	(10)	(5)	(5)	(5)	
2	6.0±0.27*	2.30±0.05	182.7±8.35	8.15±0.87	1.54±0.06	6.15±0.15	7.6±4.97	2
	(10)	(10)	(10)	(8)	(7)	(7)	(5)	
7	4.8±0.31	2.08±0.07	184.7±3.18*	5.12±0.50*	1.87±0.15	6.12±0.33	171.5±20.28	3
	(10)	(9)	(9)	(8)	(8)	(8)	(5)	
24	6.2±0.59	2.14±0.09	233.7±4.54*	9.29±1.43	3.28±0.40*	5.97±0.13	444.5±17.53*	4
	(6)	(5)	(5)	(6)	(3)	(3)	(3)	

* Numbers and symbols are the same as in Fig. 2.

Table 3. Variations of haematological characteristics in red sea bream under the decrease of environmental chlorinity

Time (h)	Haemoglobin (g/100 ml)	Protein (g/100 ml)	Chloride (mEq)	Potassium (mEq)	Magnesium (mEq)	Calcium (mEq)	Cortisol (ng/ml)	Cluster number
Experiment III								
0	8.1±0.25	4.36±0.19	168.3±2.46	5.33±0.85	1.63±0.10	8.20±0.16	76.5''	
(Control)	(7)	(7)	(7)	(7)	(6)	(6)	(1)	
6	7.7±0.17	4.16±0.17	167.2±2.93	3.60±0.45	1.80±0.08	8.47±0.34	39.0''	5
	(5)	(5)	(5)	(5)	(5)	(5)	(1)	
23	8.9±0.67	5.15±0.26*	161.4±2.38	4.82±0.57	1.81±0.02	8.44±0.36	61.0''	6
	(4)	(5)	(5)	(5)	(5)	(5)	(1)	
30	7.9±0.34	4.10±0.14	171.5±1.03	5.41±0.55	1.76±0.15	8.97±0.09*	—	7
	(4)	(5)	(3)	(5)	(3)	(3)		
53.3	8.3±0.47	4.89±0.24	142.5±3.29'	4.97±1.03	1.76±0.11	9.03±0.32*	32.0''	8
	(4)	(5)	(5)	(4)	(3)	(3)	(1)	
Experiment IV								
0	6.0±0.45	2.46±0.08	164.5±2.07	6.38±0.66	1.49±0.03	5.88±0.12	6.5±2.69	
(Control)	(11)	(10)	(12)	(11)	(7)	(7)	(6)	
2	6.9±0.33	2.82±0.14*	154.1±3.90'	8.37±0.47*	1.56±0.04	5.79±0.26	223.9±94.72*	9
	(9)	(8)	(9)	(8)	(4)	(4)	(5)	
7	6.9±0.40	3.11±0.14*	147.5±5.85'	9.80±0.36*	3.22±0.43*	5.99±0.19	196.6±55.70*	10
	(8)	(5)	(8)	(4)	(2)	(2)	(5)	
13.3	7.2±0.30*	3.90±0.41*	136.2±10.29'	8.67±0.36*	7.87±0.83*	7.98±0.69*	245.5±160.57	11
	(9)	(5)	(9)	(5)	(2)	(2)	(4)	
Experiment V								
0	8.5±0.45	5.32±0.17	161.1±4.62	5.01±0.62	2.05±0.10	8.97±0.11	24.6±10.38	
(Control)	(6)	(6)	(6)	(6)	(5)	(5)	(2)	
1.5	9.5±0.33	14.16±0.49*	114.2±3.10'	7.71''	5.52''	14.83''	197.5''	12
	(5)	(5)	(5)	(1)	(1)	(1)	(1)	
Experiment VI								
0	7.9±0.16	4.36±0.19	169.3±2.59	8.24±0.95				
(Control)	(5)	(5)	(5)	(5)				
1	7.9±0.12	4.92±0.13*	150.3±1.12'	5.25±0.32'				13
	(10)	(10)	(10)	(10)				
7	8.3±0.54	4.27±0.05	111.7±0.90'	3.92				14
	(3)	(2)	(2)	(1)				
24	7.5±0.15	3.83±0.15	86.1±2.19'	5.40±0.56				15
	(3)	(3)	(3)	(3)				

* Numbers and symbols are the same as in Fig. 2.

" The serum was analyzed in a lump.

は、上昇を示し、塩分低下時には、減少が認められ、その傾向はクロライド量の変動とほぼ平行している (Fig. 4)。

カリウム量: 塩分上昇の場合には、(実験Ⅰ, Ⅱ) 実験対照区の値にも差が認められ、実験Ⅱでは、一時的な有意なカリウム量の減少が、認められている。この変動傾向が塩分上昇時に共通したものとするのは困難である。塩分低下時の反応でも一定の傾向は得られていない。実験Ⅲは、急激な刺激でないために、有意差を生じするような変動は認められず、実験Ⅳの場合には上昇が実験Ⅵの場合には減少傾向が認められている。各実験の対照区の値も、大きく異なり、この成分の変動傾向は、は

つきりしない。

マグネシウム量とカルシウム量: 塩分上昇時にマグネシウム量は、実験Ⅱの 22 時間後、斃死魚がみられた時点で上昇が認められた。その時にカルシウム量は大きな変化はない。他方、塩分低下時には実験Ⅲで、マグネシウムの有意な上昇が認められ、この実験ではカルシウム量も上昇している時期がある。これら実験毎にみられる 2 価塩の変動は実験例数が少ない故もあり、塩分変動に伴う変動として考えることは困難である。

コチゾール量: 塩分変動がある時は、コチゾール量が上昇することは明らかである。実験Ⅲのように、ゆるやかな条件の時以外は、顕著に高い値を示した。この成

Fig. 2. Variations in haematocrit values of red sea bream under the experiments. (mean $\pm$ S.D.)

*: significantly higher than the control level (0 h) ($\alpha=0.05$), ': significantly lower than the control level ($\alpha=0.05$), I-VI: experiment number.

Fig. 3. Variations in serum glucose levels of red sea bream under the environmental salinity changes. (mean $\pm$ S.D.) Numbers and symbols are the same as in Fig. 2.

Fig. 4. Variations in serum sodium levels of red sea bream under the environmental salinity changes. (mean $\pm$ S.D.) Numbers and symbols are the same as in Fig. 2.

分は対照区間の値の変動が大きいとその理由は明らかでない。

考 察

最近、マダイに関しては生態学的知見の集積は著しいものがある。マダイと環境水の塩分との関係についての報告もいくつか公表されているが、塩分上昇時の知見はほとんどみられず、塩分低下に対する反応についての諸報告が多い。梶山等⁸⁾は最初にマダイの種苗生産を試みた時にすでに比重で 1.0220~1.0261 の範囲であれば成長速度には差がないと報告し、マダイの塩分耐性能の大きいことを強調している。また、APOSTOLOPOULOS⁹⁾もマダイのふ化実験で温度と塩分の組合せの影響をみており、水温 19~25°C、塩分 17~35‰ 範囲ではふ化率に異常は認められないとしている。板沢ら²⁾はマダイの浸透調節に関する実験を行い、稀釈海水へ移すと、血清浸透圧は一時的に低下するが、数日すると回復し、この経過は、腎機能の適応的变化と深い関係を持つとしている。

他の魚種に関して、飼育水の高塩分化に伴う生理学的性状の観察は主に淡水魚や潮河性および降海性魚類で行われており、飼育水の低塩分化に関する研究は海産魚や回遊魚で研究されている。

塩分上昇時の魚の血液諸成分の反応は、金魚¹⁰⁾、ニジマス¹¹⁾、うなぎ^{12~16)}、Channel catfish¹⁷⁾、*Fundulus kansae*¹⁸⁾ 等でそれぞれ異なる目的で測定されている。示された結果は、魚種、サンプリング時間、条件設定などの相違があるにもかかわらず、非常によく一致している。血中ナトリウム量やクロライド量は実験開始後上昇をはじめ、やがて数日後にもとの値かあるいはやや高い値で安定する。コーチゾールに関しては、秒、分、時間、日の単位での一過性の上昇が認められている。ヘマトクリット値に関しては時間、日の単位での上昇が認められている。これらの反応は基本的には今回の実験においても認められているが、ヘマトクリット値の変動が実験条件によつて異なることや、コーチゾールの初期の上昇が認められ難かつた点等細部では相違がみられる。

塩分下降時の魚の血液成分の変動は、主に“外部環境の変化に対応して内部環境を一定に保つ浸透圧調節機能に関する問題”を扱う目的で行われた実験で測定された報告に多い。魚種は、うなぎ^{12,14,16)}、海産魚の *Opsanus tau*²⁰⁾、*Poroderma africanum*²¹⁾ などで、測定された項目も、ナトリウム、コーチゾール、ヘマトクリット値、血清浸透圧等にかたよっている。これらの報告と本実験に共通している点は、海産魚あるいは海水に順応した淡水魚を淡水に移した時は、血中ナトリウム量は低下する

という点である。初期の反応はともかく、日、週の単位でみても、血清ナトリウム量は低い値で安定するとしている。最近報告の多いコーチゾールに関しては、淡水に順応したと考えられる魚では、すべてコーチゾールの上昇は認められていない。しかし、FAGERLUND²²⁾は、Sockeye salmon の河川への回帰の過程でのコーチゾール値を調べ、斃死状態に近づくとき値は上昇するとしている。今回も実験Ⅲのような場合には顕著なコーチゾール上昇は認められなかったが、急激な条件の場合には有意な上昇が認められている。この場合の塩分変化はマダイにとってストレスないしは致死のともいえる変化なのかもしれない。ヘマトクリット値に関しては日の単位で低下するという報告と変化がないという報告がみられるのみで、これを今回の初期の反応との比較を行うことは困

難である。ヘマトクリット値上昇の原因は、血球の放出、血液の濃縮、血球の膨潤等が考えられるが、実験Ⅳ、Ⅴ、Ⅵにみられるヘマトクリット値上昇時には、ヘモグロビン量のヘマトクリット値に対する比率が極端に低下していること、実験Ⅴでは極端な溶血が認められたこと等から血球の膨潤によるのではないかと考えられる。また、このヘマトクリット値の上昇は、血清ナトリウム量の低下やコーチゾールの上昇と同時に起つている点などからも、浸透圧調整機能が乱された時の特徴と考えることも出来よう。

本実験は、外部環境の塩分変化によって、どのようにマダイの生理学的恒常性が乱され、どのような変化として把握することが出来るかという観点で計画されたものである。前報⁷⁾の温度変化の場合と異なり、塩分変化に

Fig. 5. Differentiations of haematological phases on stress reactions in red sea bream under environmental salinity changes by cluster analysis. Cluster numbers are listed in Table 1 and 2. Euclidean distance ($d_{\alpha\beta}^2$): $d_{\alpha\beta}^2 = \sum_{i=1}^p (x_{\alpha i} - x_{\beta i})^2$

よつて得られたマダイの血液性状変化には、特有の刺激対応変化が強く認められる点が、血中ナトリウム量、クロライド量の変動から明らかである。環境刺激（塩分変化）の方向の相違にかかわらずに共通にみられる反応は、グルコースとコーチゾールの変動のみであつた。またこの共通の反応は、刺激の絶対値そのものと同時に、その変化速度によつて引き起されるようである。

前報⁷⁾で試みたように、数種類の血液性分の組み合わせによつて魚の状態を把握するために、クラスター分析を行つた。類似度は、ヘマトクリット値、グルコース量、ナトリウム量の3変数の3次元空間における位置の遠近を知るという観点からユークリッド距離を算出することとした。クラスターの融合は各グループの重心をとる方式に従がつた²²⁾。変数の元データは、Tables 2, 3, Figs. 2, 4に示した各実験のサンプリング時間毎の平均値を整数化し、グルコースは対数変換した値を用いた。この結果を Fig. 5に示す。このクラスター分析結果のみからグループを分類することは難かしいが、斃死魚出現状況や、前報⁷⁾のクラスター分析時に基準として用いたユークリッド距離やそれぞれのグループの3変数の平均値の特性を総合的に考えて大別してみると、I～IIIのグループとして考えることが出来る。Iは、対照群を含み、3変数が大きく対照値からはずれないグループ、IIは、グルコース値が有意に上昇し、外界環境水の影響が、ヘマトクリット値、ナトリウム値にわずかに現われているグループ、IIIは、斃死魚が認められたグループで、血液の特徴は、ナトリウム値が対照値から大きくはずれず、グルコース値も極端に高い値から低い値にまで分布しているグループである。前報⁷⁾にならい、それぞれのグループの特徴を名付けると、コントロール期、反応期、疲弊期と考えることが出来る。すなわち、コントロール期には、鰓、消化管を通じて浸透圧差に由来する反応が起り始める初期の反応や、塩分変化速度があまり大きくないために、浸透圧調節が十分に機能している状態のグループが含まれている。反応期は負荷がさらに大きくなり、負荷を中和する機能を持つ組織器官へ速かにエネルギー補充をしなければならないため、グルコースの血中への遊離が著しく増強された反応を示すグループが入り、疲弊期には、負荷が大きすぎるために、浸透圧調節機能を失調し外界水の影響を強くうけて斃死に至る前の状態にあるグループと考えることが出来る。

この各相の考え方、および血液性状の在り方は、温度変化をストレスとした場合と基本的には同一である。但し、ストレスが直接的に浸透圧変化を起すものであるため、表われる血液性状はその特有の刺激（浸透圧変化）に対する反応が強調されたものとなっている。

この研究をまとめるにあたり御校閲をいただいた東京水産大学尾崎久雄教授と、御鞭撻をいただいた京都大学池田静徳教授に深謝いたします。

要 約

海産魚のストレス反応を明らかにするために、ストレスラーとして塩分変化刺激を与えた時のマダイの血液成分の変動を調べた。

急激な塩分上昇刺激に対して、高血糖、血中コーチゾール、ナトリウム、クロライドの上昇が認められ、急激な塩分低下刺激に対しては、高血糖、コーチゾール上昇、高ヘマトクリット値、血中ナトリウム、クロライドの低下が認められた。

これら血液性状の変動の在り方から、海産魚のストレス状態の分類を試み、コントロール相、反応相、疲弊相とした。反応相ではグルコース上昇が顕著で疲弊相では、ナトリウム量が周囲環境水に大きく影響を受けている状態が示された。

文 献

- 1) 板沢靖男・早川 悟：九大農学芸誌，26，197-202 (1972)。
- 2) K. JOZUKA: *Annotationes Zoologicae Japonenses*, 39, 202-210 (1966)。
- 3) M. OGURI: *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 26, 981-984 (1960)。
- 4) 神谷美江：化学と生物，13，155-157 (1975)。
- 5) W.T.W. POTTS, M.A. FOSTER, P.P. RUDY, and G.P. HOWELLS: *J. Exp. Biol.*, 47, 461-470 (1967)。
- 6) 内田清一郎：現代動物学の課題（日本動物学会編），2，東京大学出版会，東京，1974，pp. 53-82。
- 7) 石岡宏子：日水誌，46，523-531 (1980)。
- 8) 梶山英二：動物学雑誌，40，521-522 (1928)。
- 9) J. S. APOSTOLOPOULOS: *La Mer*, 4, 23-30 (1976)。
- 10) 小栗 幹夫・大島 洋次郎：日水誌，43，1253-1258 (1977)。
- 11) 栗倉輝彦：魚と卵，15，8-13 (1964)。
- 12) J. N. BALL, I. C. JONNES, M. E. FORSTER, G. H. HARGREAVES, E. F. HAEKINS, and K. P. MILNE: *J. Endocr.*, 50, 75-96 (1971)。
- 13) J. N. FORREST, JR., W. C. MACKAY, B. GALLAGHER, and F. H. EPSTEIN: *American Journal of Physiology*, 224, 714-717 (1973)。
- 14) D. K. O. CHAN, I. C. JONES, I. W. HENDERSON, and J. C. RANKIN: *J. Endocrin.*, 37, 297-317 (1967)。
- 15) M. OIDE and S. UTIDA: *Marine Biol.*, 1, 102-106 (1967)。
- 16) T. HIRANO and S. UTIDA: *Endocrinol. Japon.*, 18, 47-52 (1971)。

- 17) K.B. DAVIS and B.A. SIMCO: *J. Fish. Res. Board Can.*, **33**, 741-746 (1976).
- 18) J.G. STANLEY and W.R. FLEMING: *American Zoologist*, **5**, 688 (1965).
- 19) T. HIRANO: *Endocrinol. Japon.*, **16**, 557-560 (1969).
- 20) H. NISHIMURA, W.H. SAWYER, and R.F. NIGRELLI: *J. Endocr.*, **70**, 47-59 (1976).
- 21) G.P. HAYWOOD: *Marine Biol.*, **29**, 267-276 (1975).
- 22) U.H.M. FAGERLUND: *General and Comparative Endocrinology*, **8**, 197-207 (1967).