

サクラマスライフサイクルの調節機構の解明と教材化

*棟 方 有 宗・**三 浦 剛

Clarification of controlling mechanism in life cycle of masu salmon and use for biological education

MUNAKATA Arimune and MIURA Go

要 旨

タイヘイヨウサケ属の一種であるサクラマス (*Oncorhynchus masou*) には、川で生まれてから終生を河川で過ごす残留型と、幼魚期に銀化変態を行い一度川から海へ降り、大型になって産卵のために母川に回帰してくる降河型といった、異なる回遊サイクルを持つ2相がある点で、他のサケ科魚類と異なる。このようなサクラマスのライフサイクルは、広く生物学への興味・関心を高める優れた教材となることが期待される。本研究では、サクラマスのライフサイクルを機軸とした生物教育を構成し得る、発眼卵、孵化仔魚、稚魚の摂餌行動、体色変化、野外観察を題材とした教育活動について紹介する。

Key words: サクラマス、ライフサイクル、回遊、生物、生物教育

1 はじめに

現在、高等学校の高校生物 I の教科書は、細胞、生殖と発生、遺伝、環境と動物の反応、環境と植物の反応といった順番で構成されている (図 1)。しかし、このような配列となっているのは、教科書が動物と植物、単細胞生物と多細胞生物の内容をともに取り扱うことや、学習指導要領に沿って学修項目が設定されているといった経緯からであり、生徒たちに生物学の学修の流れや最新の生物学のトピックを明確に示しにくくなっているのが実情である。

上記の制約を取り除いて考えた場合、生物の教科書は、例えば生物の一生 (ライフサイクル) に沿って教えることが、自然な流れのひとつと考えられる。そこで本研究では、高等動物である脊椎動物の中では最も原始的である魚類をモデルとして選び、これらのライフサイクルに沿った新たな生物教育の展開方法を構成

編	章	単元
生命の連続性	細胞	生命の単位－細胞
		細胞の機能と構造
		細胞への物質の透過
		細胞の増殖と分化
	生殖と発生	生殖
		有性生殖の過程
		発生とそのしくみ
	遺伝	遺伝の法則
		遺伝子と染色体
		遺伝子の本体
環境と生物の反応	環境と動物の反応	刺激の受容と動物の反応
		神経系
		動物の行動
		体液とその恒常性
	環境と植物の反応	植物の生活と環境
		植物の反応と調節

(第一学習社 (2003) より)

図 1. 高校生物 I の教科書の構成。

* 宮城教育大学理科教育講座

** 宮城教育大学大学院理科教育専修

する端緒として、これまでに筆者らがサケ科魚類で開発した教材について紹介する。

教材としてのサケ科魚類

サケ科魚類のライフサイクルは、生物教材としての性質を多く備えている。例えばサケの発眼卵は、魚類の中でも卵径が大きく、観察に適している。また、孵化した仔魚はしばらくの間、腹部に卵黄をつけて生活し、その体は透過性が高く内部構造を容易に観察でき、生物の受精や発生を学修するための教材となり得る。

また、サケ科魚類の大きな特徴のひとつは、成長すると川から海へと回遊行動を行うことである。彼らは、半年から数年間を北洋で過ごした後、母川をめざして回帰行動を開始し、河川の上流域まで遡上して産卵活動を行う（木曾、1995; Machidori & Katou, 1985）。一連の行動は多くのロマンに満ちており、本研究でサケ科魚類を題材とするのも、この点によるところが大きい。また、回遊行動（migration）は、浸透圧調節機構や、移動、環境変異などの重要な学修事項を含んでいる。

我が国において最も漁獲量が多く、ポピュラーなサケ科魚類は、シロサケ（*Oncorhynchus keta*）であろう。本種は、孵化後数ヶ月で川から海へ降ること、成長して母川に戻ってくるまでに約4年と長い時間を要すること、全ての個体が海へと降ることなどの特徴を備えている（川那部・水野、1992）。

一方サクラマス（*O. masou*）は、シロサケとは異なり、川から海へ降る前に約1年半という長い期間を河川で過ごすことが知られている（Machidori & Katou, 1985）。この河川生活期には、縄張り行動や摂餌行動などの様々な行動形質の観察が可能である。また、海洋での生活期間は約1年間であり、母川に戻ってくるまでの期間がシロサケよりも短いことも特徴といえる（木曾、1995）。そのため、例えばこれらの放流活動を行った際、約1年後には親魚の遡上観察会を行うことができる。さらに、一部の個体は残留型（いわゆるヤマメ）となり、終生を河川で生活する。そのためサクラマスは、一生を淡水で飼育することも可能である。これらの点において、サクラマスはシロサケ等とは異なった教材としての性質を備えている。

また、サクラマスは、シロサケに比べて漁獲量が極

端に少ないのが実情であり、生息環境の保全が急務となっている。そのための視点や研究活動は、資源の持続的利用を視野に含めた、ESDの教材としても活用されることが望まれる（甲田、2007）。

そこで以降の本稿では、まずサクラマスのライフサイクルについて、概要を紹介する。また、サクラマスのライフサイクルを構成する幾つかの部分について、教材化のプロセスと授業の実践事例を紹介する。また本研究では、サクラマスのライフサイクルに沿った生物教育を展開する際に補完が必要となる、その他の学修項目についても議論を行う。

2 サクラマスのライフサイクル

サクラマスは、日本では太平洋や日本海、オホーツク海に面する河川の一部に分布している。仔魚は、地域差はあるが11月～12月の晩秋から初冬にかけて孵化する（Machidori & Katou, 1985）。孵化前の発眼卵は大型であるため、卵内の成長の様子が観察できる。

サクラマスには、ライフサイクルの異なる2相が存在するが、どちらのタイプも、孵化後1年半は河川生活を送る（Munakata *et al.*, 2000）。稚魚は、岸際の水中植物の陰などで集団生活をするが、成長とともに瀬や淵などに生息範囲を広げていく。またこの頃から、外敵から身を守るための体色変化による防衛機構や、効率よく餌を得るための縄張り行動が顕著に見られるようになる。このプロセスを通じて、サクラマスの稚魚では個体間の優劣により体成長に差が生じてくる。これが、後の2相への分化を誘起する要因のひとつとなる。

こうして河川生活を送ったサクラマスの幼魚は、孵化から1年半後の春までに明確に2相に分化する。一方は、シロサケなどと同様、川から海に降る降河回遊型であり、他方は、そのまま終生を河川で過ごす残留型である（木曾、1995）。降河型では、回遊行動に先立って銀化変態と呼ばれる行動・生理的变化が起こり、体色の銀色化や浸透圧調節機構の変化によって、来たる海水生活に適応できるようになる。一方、残留型の魚は、そのまま幼魚期と同様河川で縄張りを形成し、多くは早熟してその年の秋（9月～10月）に産卵する。他の個体でも翌年の秋に産卵を行うようになり、多くの個体が、2年にわたって産卵を行う多回産

卵魚となる（岩田・小島、2006）。

川から海へ降った降河型は、索餌行動を行いながら約1年間、海洋で生活する（Machidori & Katou, 1985）。この間に、体重は残留型の数倍にまで成長し、シロサケのような大型の魚となる。これらの魚は、翌年の春から秋の間に性成熟の進行とともに母川に遡上し、性成熟を終えた秋に残留型とともに産卵を行う。降河型のほとんどは、1回の産卵を終えるとその一生を終える（川那部・水野、1992）。近年、これらの降河型の親魚は、ダムや堰などといった河川構造物の影響により、産卵場まで到達できずに息耐えてしまう個体が多いのが実状と考えられている。

3 サクラマスの2相への分化機構

日本では、降河型のサクラマスは主に北海道に多く分布し、東北以南の河川では多くの個体が河川に残留して成熟する。すなわち、終生を河川で過ごす残留型の割合は、南下するにつれ増加する傾向が強いと考えられる（Groot & Marcolis, 1991）。

サクラマスが残留型と降河型の2相に分化する過程には、様々な要因が関係する。ある程度、遺伝的に支配されているという説も提唱されているが（小山ら、1998）、一般に同一系群内では先述した稚魚期の成長が大きく関係している。すなわち、河川生活期に縄張りを持ち、豊富な餌を得ることができた個体はそのまま縄張りを保持し続け残留型となり、一方、縄張りを持てなかった劣位の個体は、十分に餌をとることができないために上流域から下流へと移動し、最終的に海洋にまで降河するものと考えられる。

一方、上記の生態学的側面の研究に加えて、内分泌的な側面からも、サクラマスの相分化に関する研究が進められている。例えば、残留型が川から海に降らずに河川生活を続けることには、雄性ホルモンの1種であるテストステロンの血中量上昇が関与することが明らかになっている（Munakata *et al.*, 2001）。残留型となるのは早熟化した雄が大半であり、これらの魚では降河回遊期までに十分に成長することによって、性成熟に伴うテストステロンの分泌昂進が起こるものと考えられている。

また、川から海に降りた降河型のサクラマスでは、母川回帰の時期に雌雄でテストステロンの血中量の上

昇が見られる（Munakata *et al.*, 2001）。このことから、テストステロンは、降河回遊行動の発現を抑制し、また降河魚の海から川への母川回帰行動を促進することで、サクラマスが産卵期までに河川上流の産卵場に居ることを保証しているものと考えられる。

一方、降河型のサクラマスが川から海に降ることには、甲状腺ホルモンの1種であるサイロキシシンや、ストレス応答ホルモンの1種であるコルチゾルなどの関与が考えられている（Iwata, 1995; Munakata *et al.*, 2007）。甲状腺ホルモンは、ヒラメや両生類のカエル類でも知られているように、変態時の一連の形態の変化を誘導する。降河期のサケ科魚類においては、月齢が新月となるときに一過的に上昇することが確認されるなど、降河回遊との関係が示されている（Hoar, 1951; Grau *et al.*, 1981）。

コルチゾルは、銀化変態時にエラの塩類細胞の分化を促し、海水適応能を促進することが知られている（McCormick, 2001; Mizuno *et al.*, 2001）。またこのホルモンは、外部環境からの刺激に呼応して血中量が増加する、ストレス応答ホルモンとしての役割も古くから知られている（Ejike & Schreck, 1980）。近年、コルチゾルの投与によって、サクラマス銀化魚の降河回遊行動の発現が促進されることが報告されている（Munakata *et al.*, 2007）。この結果は、コルチゾルが生理的に海水適応能の獲得に関与するだけでなく、降河回遊行動の発現にも重要な役割を演じている可能性を示す。

生態学的観点からは、このような降河型と残留型の2相の存在は、環境変異や、生活史戦略を考える上でも重要な題材と言える。残留型は、河川生活期を通じて外敵から攻撃されるリスクが少ない反面、産卵数は降河型に比べ少ない。これに対し降河型は、海洋生活の間に大型肉食魚類・哺乳類といった外敵によって捕食される確率が高くなる。しかし、餌も豊富にあり大型に成長するため、産卵数も多い。このように、サクラマスに2相が共存していることは、河川生活と海洋生活の利益と不利益が、ならせばどちらも等しいという、両掛け戦略のひとつであると考えられている（松田、2004）。

4 サクラマス教材を用いた授業の実践

ここまでで述べたように、サクラマスのライフサイクルの中には様々な行動や形態、生理の変化があり、その多くが、生物教材として教育現場に還元することができると考えられる。

またこれらの一連の教材を統合することにより、サクラマスのライフサイクルに沿った、生物教育を展開できる可能性が考えられる。

そこで以降では、宮城教育大学フレンドシップ事業、地域開放特別事業（サイエンスアドベンチャー）、修士論文の研究等で開発・実践した、発眼卵、孵化仔魚、稚魚の摂餌・防衛行動、飼育放流を題材とした授業の実践事例について、紹介する。

1) 発眼卵～孵化仔魚を材料とした初期発生、循環器系の観察

サケ科魚類の発眼卵は、卵径が大きく扱いやすいため、観察がしやすい。受精後の発眼卵では、未受精卵と異なり、発生途中の仔魚の形や眼がはっきり確認され、卵内で仔魚が動く様子も観ることができるなど、受精や胚発生といった単元を学ぶ教材となることが期待される。

孵化仔魚は、体の透過性が高いため（図2 a, b）、鰓や卵黄に多くの血管が集まっていることや心臓の拍動が血流を運ぶポンプの役割をしていること、血流が卵黄嚢と心臓を介して体の隅々まで巡る様子などを観察でき、循環器系の形態や働きを学ぶことが可能である。

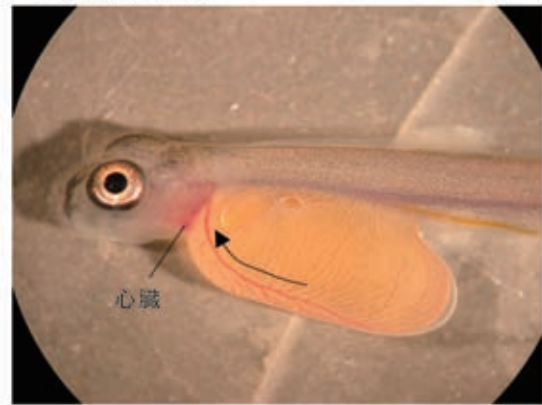
2) 稚魚を用いた行動、食物連鎖の学修

前述の通り、サクラマスは河川での生活期間が約1年半と、シロサケのそれ（約半年）よりも長いため、長期間の飼育観察が可能である。またその間、同じ親から生まれた稚魚が残留型か降河型のどちらかに分化してゆくことになるが、飼育環境下において、このような相の分化に影響を及ぼすと考えられる摂餌行動や縄張り行動、防衛行動といった種々の現象を観察することも可能である。

摂餌・縄張り行動

サクラマスの稚魚は、河川生活の間、適切な場所に

a) 孵化仔魚の観察.



b) 卵黄嚢の観察.

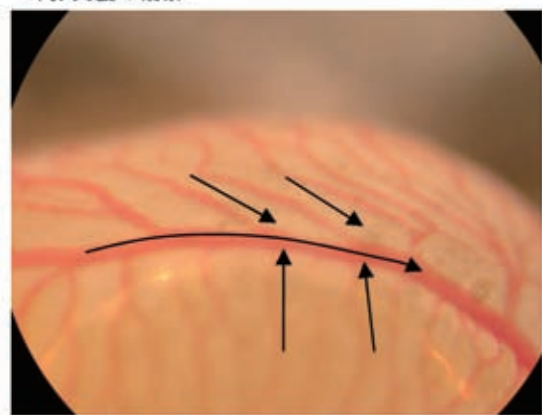


図2. サクラマスの孵化仔魚の顕微鏡写真. 図中の矢印は血液の流れを示している.

摂餌のための縄張りを形成することが知られている（川那部・水野、1992）。これは、稚魚の河川生活期での主要な餌である、流水生昆虫類や木々から落下する陸生昆虫類を摂食する上で有利な位置が、特定の流れ込みなどに偏る傾向が強いことによる。水槽内に大きな石や流木などを配し、複数の稚魚を飼育することにより、これらの縄張り行動を観察することができる。

防衛行動

一方稚魚では、摂餌の際、餌を摂取すると素早くもとの縄張りの位置に戻る様子が観察される。これは、摂餌の際に鳥類などの肉食動物からの補食を回避するための、防衛行動のひとつと理解される。このように、サクラマスの稚魚の摂餌行動は、動物がいかにして自分の身を防衛するかを学ぶ上でも、格好の観察教材となる。

また、サクラマスの稚魚は、素早い摂餌行動の他、

体色を背景にあわせて変化させることによって、自己の防衛をはかっている（棟方・佐藤、2004）。この現象は、サクラマスが周囲の環境の明暗にあわせ、体表面の色素顆粒を内分泌系ならびに神経系の作用によって拡散（明化）、または凝集（暗化）させることによる。水槽を半分に仕切り、底砂利の半分を黒、残り半分の白にし、それぞれの区画にサクラマスの稚魚を収容することにより、この体色変化の様子を観察できる。

さらに、体色変化による防衛の視点からは、降河型の体色がイワシやサンマのように銀白色になることも、防衛の一部分ということが言える。すなわち、稚魚が河川で暮らす際には背景にある岩や砂利にあわせて全体的に暗褐色でかつ黒い斑紋（パーマーク）が体側に分布することが、高い防衛効果をもたらすが、海洋生活においては、背面を黒く、また腹面を銀白色にすることで、それぞれ上面から見た際には背景の海水の色と馴染み、水中から見た際には水面のきらめきと馴染むといった、防衛効果があると考えられる。

食物連鎖

上述の通り、河川生活を送るサクラマスの稚魚は、カゲロウ、カワゲラ、トビケラといった水生昆虫類や、河川周囲の河畔林や森林から飛来して川に落下する陸生昆虫類を主な摂餌対象としている。サクラマスは、体型的に、他の魚類よりも口の開き方が大きく、またほとんどの餌をかみ潰さずにそのまま胃内に送り込む。そのため、ストマックポンプと呼ばれる道具を使うことにより、フィールドで捕獲したサクラマスの稚魚が実際にどのような生物を捕食しているかを、観察することができる。一方、先述したように、サクラマスの稚魚は体色の変化によって、外敵からの捕食にあわないための防衛活動を行っている。このように稚魚の摂餌や、捕食者に対する防衛活動について考えることにより、サクラマスを介した「食う―食われる」の食物連鎖網のあり方についても、学修を発展させることができると考えられる。

3) 成魚を用いた血中ホルモン量測定の教材化

サクラマスなどのサケ科魚類では、稚魚が降河型と残留型の2相に分化する時期になると、異なる内分泌変化が見られ、降河型ではサイロキシンやコルチゾ



図3. オレゴン州 South Santiam 川におけるサケの産卵活動観察会の様子。子供たちがかけているのは、偏光眼鏡。

ル、残留型ではテストステロンの血中量が上昇する（Iwata, 1995; Munakata *et al.*, 2001, 2007）。

これらの各相から血液を採取し、血中ホルモンの量を測定することができるが、これは実験機器の制約上、教育現場での実施が難しいのが実情である。筆者らは現在、科学技術振興機構の理数系教員指導力向上研修等の機会を活用し、現職の高校理科教員を対象として、ホルモン測定の講習会を実施している。今後は、高校生などの生徒にもより広くホルモンやホルモン測定の原理・方法を広めるための教育方法の開発が望まれる。

4) 遡上親魚の産卵活動の観察

サケ科魚類のライフサイクルのクライマックスを飾るのは、親魚が繰り広げる海から川への遡上や、産卵行動であろう。ただし上述の通り、現段階ではサクラマスの資源量が少ないため、本種を対象とした産卵活動の野外観察を行うことは難しいのが実情である。ここでは筆者が米国オレゴン州で参加する機会を得た、キングサーモンの産卵行動の観察会について、概要を紹介する（図3）。

米国での観察会では、残念ながら生きたサケの産卵行動を観察することは出来なかった。しかし、サケは雌が川底に砂利を掘り起こして産卵床をつくるため、これを観察の対象とすることが可能である。また多くの場合、産卵を終えた親魚の死骸を見ることが、可能であると思われる。死骸からは、産卵そのものを論じることとはできない。しかし、死骸が微生物に依って分解された後、水生昆虫類等の食物連鎖網を経て、生まれてくる仔魚や他の河川生物に栄養分を受け渡してい

ることは、重要な学修事項となる。

5 考察 サクラマスライフサイクルを基軸とした教材開発の可能性

以上、本稿では、主にサクラマスの卵から成熟親魚までのライフサイクルを対象とした生物学の展開の素材として、複数の研究活動の成果を紹介した。今後は、仔魚から成熟親魚の産卵に至るまでの一連のライフサイクルを基軸として生物学を紹介する方法をさらに検討してゆくことが望まれる。また、ライフサイクルの各イベントを核として、生物資源の保全や、持続的利用、内分泌かく乱化学物質の影響解明といった、近年関心が高まりつつあるトピックについても、連動する教材の開発を行うことが望まれる。そこで以下、現在の研究活動に加えて補完が必要と思われる幾つかの事項について、議論を行いたい。

稚魚の飼育放流活動を通じた生物保全教育

サクラマスの銀化魚が川から海に降河した後、再び母川に戻るまでの期間は約1年間と、シロサケよりも短い。このことから、シロサケに代えて本種を材料として放流活動を行うことにより、放流から親魚の回帰までの時間を、大きく短縮することが可能となる。(なお本種より海洋での生活期間が短い(約半年間)サケとしては、サツキマス(この種の残留型がアマゴと呼ばれる)が挙がる。)

そこで、サクラマスを発眼卵から降河回遊期まで飼育し、その後に河川放流を行うというといった一連の教育プログラムの実践が考えられる。実際には、自分たちが放流したサクラマスの回帰を視認することは困難と考えられるが、この間自分たちが放流した稚魚が成熟して回帰すると考えられる河川の環境や保全について、関心を高めることが期待される(甲田、2007)。

なお、日本魚類学会の放流ガイドラインでは、放流個体は同じ水系の集団に由来すること、と示されている。そのため、この実践では放流河川、または近傍河川由来のサクラマスの発眼卵を用いることが原則として必要であると考えられる。

母川回帰親魚の繁殖活動の観察

筆者らが観察を続けている宮城県仙台市の広瀬川で

は、毎年、秋になるとシロサケ親魚の母川回帰と、産卵行動の様子を観察することができるが、サクラマス親魚の産卵行動は、現在ではごく僅かしか見られない。この点については、前述の稚魚の放流活動とあわせて、河川の環境を今後どのように保全するべきかを考えてゆく議論の題材としても、活用することが望まれる。

サクラマスの産卵行動は、一般に河川上流域で繰り返される。この際、一尾の大型雌が、適度な大きさの礫などがある瀬頭の川底に、尾びれを使って産卵のための巣穴を掘る。同時期に、産卵床の周囲にはこの雌とつがいを形成しようとする雄が複数尾集まり、雌を巡って闘いあう。最終的には、争いに勝ち残った雄の遺伝的形質が、この雌との間の子に受け継がれることになる。一方残留型のサクラマスでは、河川生活を続けていた小型の雄が、一連の産卵行動に加わる(Groot & Marcolis, 1991)。その際残留雄は、体サイズが小さいため、大型雄との争いに勝つことはほとんど無い。これらの雄は、独自のスニーカー戦略と呼ばれる行動をとる。すなわち小型残留雄は、大型の雌雄ペアが放卵、放精を行う直前までは岩陰などに身を潜めており、雌が放卵するのとほぼ同時に、雌の下に潜り込んで自らも放精する。このようなスニーカー雄の行動は、一見するとあらゆる面で利益が少なく、河川残留にはあまりメリットがないようにも映る。しかし、前述の通り、河川残留型は降河型に比して生残率が高いため、少ないながらもより確実に自分の遺伝子を残すことが可能になると考えられている。また、雌の側からすると、卵の受精の失敗率(受精の漏れ)が大型の雄一尾と産卵する場合に比べ少なくなり、また受精卵の遺伝的形質がより多様になるといった、メリットがあると考えられる。河川に足を運んでこのような様子を観察することができれば、今後もサクラマス資源を持続的に活用してゆくことの意義が、より強く感じられると期待される。

以上、本論文では、サクラマスの幾つかの教材に基づいて、生物のライフサイクルを基軸とした生物教育の展開方法を構築することについて、紹介した。

冒頭でも触れたように、現在、高校生物Ⅰの教科書は、『①細胞、②生殖と発生、③遺伝、④環境と動物の反応、⑤環境と植物の反応』といった単元で構成さ

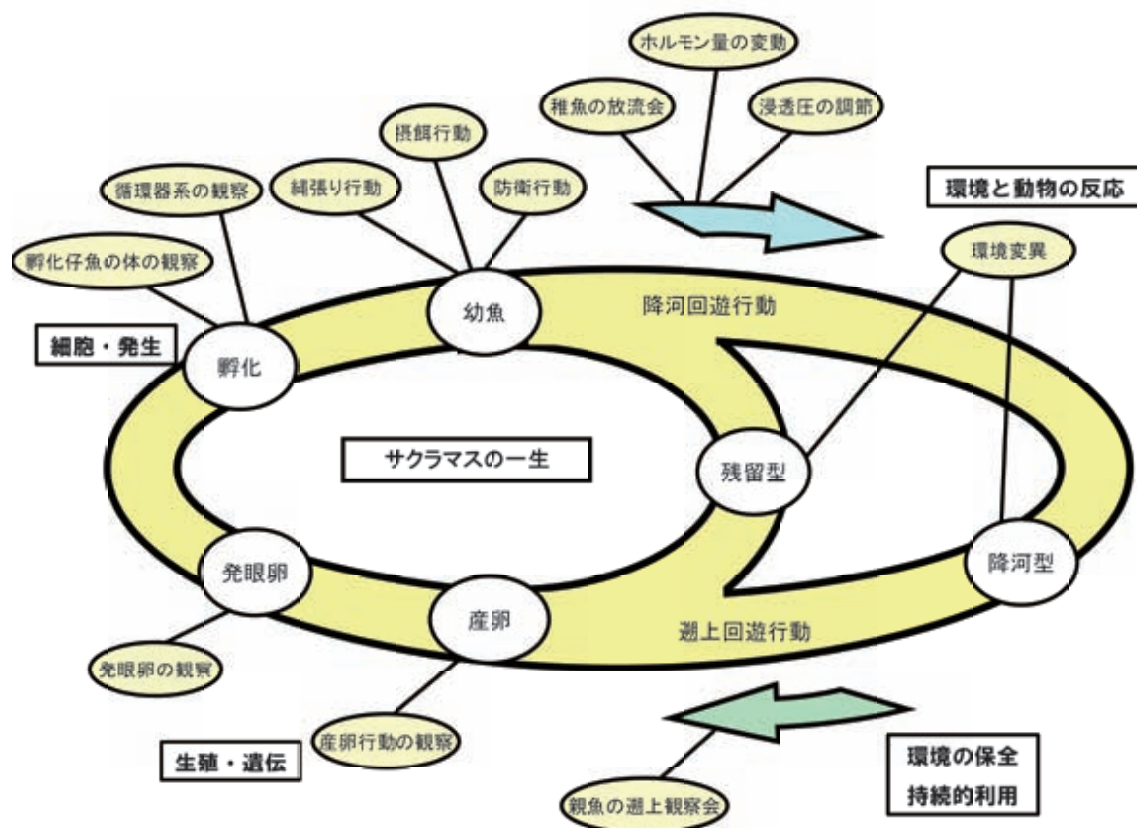


図4. サクラマスのライフサイクルと教材としての可能性。ライフステージごとの主要なイベントを用いて作成された、又は作成が可能な教材を記した。また対応する教科書の部分やトピックを太字で記した。

れているものが多い。サクラマスを教材とした授業の場合でも、おおよそこれらの単元について、網羅的に触れることが出来るようになると考えられる (図4)。あわせて、植物や単細胞生物などについても同様のアプローチで生物教育を行い、それらを束ねることで、これまでとは異なる生物教育の展開方法が開発されることが期待される。

謝 辞

本論文を構成する一連の教材は、日本学術振興会、科学技術振興機構、宮城教育大学、オレゴン州 Fish and Wildlife からの研究助成をうけて開発された。ここにお礼申し上げる。また本論文に掲載した一部の教材は、宮城教育大学・棟方研究室の甲田裕記、上嶋勇輝らの卒業研究、オレゴン州立大学 Carl B. Schreck 教授の環境教育プログラムの一部として開発されたものである。

参考文献

- Ejike, C., and Schreck, C.B., 1980. Stress and social hierarchy rank in coho salmon. *Transactions of American Fisheries Society*, 109(4), 423-426.
- Grau, E.G., Dickhoff, W.W., Nishioka, R.S., Bern, H.A., and Folmar, L.C., 1981. Lunar phasing of the thyroxine surge preparatory to seaward migration of salmonid fish. *Science*, 211, 607-609.
- Groot, C., and Marcolis, L., 1991. Pacific salmon life histories. *UBC Press, Vancouver*, pp. 564.
- Hoar, W.S., 1951. Hormones in fish. *Pub. Ont. Fish Res. Lab.*, 71, 1-51.
- Iwata, M., 1995. Downstream migratory behavior of salmonids and its relationship with cortisol and thyroid hormones : A review. *Aquaculture*, 135, 131-139.
- 岩田宗彦、小島大輔、(2006)、サケの降河回遊行動、海洋と生物、28(1)、22-30.
- 川那部浩哉、水野信彦、(1992)、日本の淡水魚、山と溪谷社.
- 本曾克裕、(1995)、本州北部太平洋岸の河川を母川とするサクラマスの生活史の研究、中央水研研報 第7号、

- 1-188.
- 甲田裕記、(2007)、サクラマス並びにアカヒレタビラの保護・増殖を目的とした環境教育実践プログラムの開発、宮城教育大学院修士論文、1-75.
- Machidori, S., and Katou, F., 1985. Spawning populations and marine life of masu salmon *Oncorhynchus masou*. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.* **43**, 1-138.
- McCormick, S.D., 2001, Endocrine control of osmoregulation in teleost fish. *American Zool. Sci.* **18**, 853-860.
- 松田裕之、(2004)、ゼロからわかる生態学——環境・進化・持続可能性の科学、共立出版株式会社.
- Mizuno, S., Ura, K., Onodera, Y., Fukuda, H., Misaka, N., Hara, A., Adachi, S., and Yamauchi, K., 2001, Changes in transcript levels of gill cortisol receptor during smoltification in wild masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Zool. Sci.* **18**, 853-860.
- Munakata, A., Amano, M., Ikuta, K., Kitamura, S., and Aida, K., 2000. Inhibitory effects of testosterone on downstream migratory behavior in masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Zool. Sci.* **17**, 863-870.
- Munakata, A., Amano, M., Ikuta, K., Kitamura, S., and Aida, K., 2001. The effects of testosterone on upstream migratory behavior in masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *General and Comparative Endocrinology*, **122**, 329-340.
- 棟方有宗、佐藤康博、(2004)、ヤマメの体色変化を観察する、生物と科学 遺伝58(1)、10-14.
- Munakata, A., Amano, M., Ikuta, K., Kitamura, S., and Aida, K., 2007. Effects of growth hormone and cortisol on the downstream migratory behavior in masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *General and Comparative Endocrinology*, **150**, 12-17.
- 小山達也、佐々木義隆、大森始、小出展久、(1998)、サクラマス0+ スモルトの出現に関する遺伝率の推定、道立水産孵化場研報、52、55-63.
- 田中隆莊、(2003)、高等学校 生物 I、第一学習社.

(平成20年 9 月29日受理)