



Title	採卵後のサクラマスに見られた体腔壁内面の水腫様膨隆：特に体腔液産生とのかかわりについて
Author(s)	松原, 孝博; MATSUBARA, Takahiro; 伊藤, 文成 他
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 38(4), 349-357
Issue Date	1987-11
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/23970">https://hdl.handle.net/2115/23970</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	38(4)_P349-357.pdf



採卵後のサクラマスに見られた体腔壁内面の水腫様膨隆  
—特に体腔液産生とのかかわりについて—\*

松原孝博\*\*・伊藤文成\*\*\*  
原彰彦\*\*\*\*・高野和則\*\*\*\*\*

Edema-like Protuberances Found on the Inner Surface  
of Coelomic Wall of Matured Masu Salmon  
(*Oncorhynchus masou*), with Special Reference  
to the Coelomic Fluid Production\*

Takahiro MATSUBARA\*\*, Fuminari ITO\*\*\*, Akihiko HARA\*\*\*\*  
and Kazunori TAKANO\*\*\*\*\*

Abstract

Two days after hand-stripping of ovulated eggs from masu salmon (*Oncorhynchus masou*), edema-like protuberances were observed to occur extensively on the inner surface of the coelomic wall. Histological observations revealed that the inner portion of the coelomic wall consisted of a muscle layer, a subepithelial loose connective tissue layer containing fenestrated capillaries, and a surface layer with ciliated epithelial cells. Edema-like protuberances arose from the accumulation of extracellular fluid (edematous fluid, EF) within the subepithelial layer of the coelomic wall.

EF collected from the protuberances was analyzed for major cationic and protein constituents, and the components of this fluid were compared with those of the serum and the coelomic fluid. Cationic concentrations of EF were similar to those of the coelomic fluid, while the immunoelectrophoretic profiles of EF multiple proteins resembled those of the serum. Moreover, a mammalian protein (BSA) used as a tracer was detected immunologically in EF collected from the post-ovulated fish 3 days after an intravenous injection of BSA. These observations suggest that there is a route by which serous constituents leave the maternal circulation via fenestrated capillaries, and pass through the inner epithelium to the coelom where they become a major component of the coelomic fluid.

- 
- \* 北海道大学水産学部七飯養魚実習施設業績第33号  
(Contribution No. 33 from the Nanae Fish-Culture Experimental Station, Faculty of Fisheries, Hokkaido University)
- \*\* 北海道大学水産学部淡水増殖学講座, 現所属 北海道区水産研究所資源部  
(Laboratory of Fresh-Water Fish-Culture, Faculty of Fisheries, Hokkaido University. Present address: Fisheries Resources Division, Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory)
- \*\*\* 北海道大学水産学部淡水増殖学講座, 現所属 東海区水産研究所上田庁舎陸水部  
(Laboratory of Fresh-Water Fish-Culture, Faculty of Fisheries, Hokkaido University. Present address: Inland Fisheries Division, Tokai Regional Fisheries Research Laboratory, Ueda Freshwater Biological Station)
- \*\*\*\* 北海道大学水産学部七飯養魚実習施設  
(Nanae Fish-Culture Experimental Station, Faculty of Fisheries, Hokkaido University)
- \*\*\*\*\* 北海道大学水産学部淡水増殖学講座  
(Laboratory of Fresh-Water Fish-Culture, Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

## 緒 言

数種の硬骨魚類において、卵母細胞の最終成熟から排卵の過程で外部環境から体内への顕著な水の取り込みとその卵巣への集積が起こることが示唆されている (Clemens & Grant, 1964; Ishida et al., 1972; Hirose et al., 1974; Hirose & Hirano, 1975; Hirose et al., 1976; 会田ら, 1978; 尾城・日比谷, 1981)。体内に取り込まれた水は、最終成熟に伴って起こる卵母細胞の吸水と共に、排卵した卵を浸漬する卵巣液 (ovarian fluid) の産生に用いられる (Hirose et al., 1974; 尾城・日比谷, 1981)。サケ科魚類では体腔液 (coelomic fluid) がこの卵巣液に相当し、粘性を有するほぼ透明な液で、体腔内に排卵された卵の物理的保護に加えて、卵の受精力保持や精子運動の活性化など様々な生理的機能を有することが示唆されている (Ginzburg, 1968; 高野, 1974)。サケ科魚類の体腔液に関しては、この液に含まれる主な陽イオン濃度が血漿と類似していること (Hirano et al., 1978) や、多種の血清蛋白が含まれていること (Matsubara et al., 1985) から、本液の主要な部分は血液の漿液成分の移動によってもたらされるものと推察される。一方、著者らは先に、サケの体腔液中に血液中あるいは卵内に検出されない体腔液特異蛋白 (coelomic fluid-specific protein: CFSP) が存在し、それらが体腔内面の上皮細胞で合成されていることを報告した (Matsubara et al., 1985)。このことから、体腔液の産生には、漿液の移動を主とする経路と体腔液に特異的な成分を付加的に添加する経路が関与しているものと考えられるが、その詳細については十分に明確ではない。特に前者の経路については、排卵時の短期間に急激な液の移動が起こるにもかかわらず、血管から体腔内に至る間に經由する組織、あるいは移動の機序など、なお不明な点が多い。

本研究では、採卵後蓄養しておいた雌サクラマス *Oncorhynchus masou* の体腔壁内面が著しい水腫状の膨隆を示すことを見だし、この組織学的特徴と膨隆部の貯留液の性状について調べると共に、体腔液産生に関わる漿液の移動経路について検討した。

## 材 料 と 方 法

### 材 料

本研究に用いたサクラマス *Oncorhynchus masou* は、北海道立水産孵化場森支場で飼育された 1+ の雌親魚である。1982年9月21日に排卵を確認した 30尾 (BL 24.3-32.0 cm) を MS-222 で麻酔して搾出法により腹腔内の完熟卵および体腔液を除去し、10尾はその直後に、他の 10尾は2日間流水水槽内に蓄養した後、観察に供した。

また残りの 10尾は、後述のウシ血清アルブミンをトレーサーとした透過実験に用いた。

### 体液の採取

血清は、注射器を用いて尾柄部血管から採取した血液を試験管内で凝固させた後、3,000 rpm で 15 分間遠心分離することによって得た。また、体腔壁内層に貯蓄された液は、注射器を用いて局所より直接採取し、3,000 rpm で 15 分間遠心分離してその上清を得た。各液は測定に用いるまで -20°C で冷凍保存した。

### 組織学的観察

体腔壁の光学顕微鏡による観察には、開腹後に摘出した体腔壁をブアン液で固定し、通常のパラフィン法により 5  $\mu$ m の切片とした後、デラフィールドのヘマトキシリン-エオシン染色を施した標本を用いた。走査電子顕微鏡による観察用として、当該組織を 4% パラホルムアルデヒ

ド-2.5% グルタルアルデヒド混液で2時間固定し、0.1 M カコジレート緩衝液で洗浄、エタノールによる脱水を経て酢酸イソアミルに浸漬した後、臨界点乾燥を行った。乾燥後の組織は白金蒸着を施し、走査電子顕微鏡 JSM-25 により観察した。

また、透過電子顕微鏡による観察のため、摘出した体腔壁を4% パラホルムアルデヒド-2.5% グルタルアルデヒド混液で4時間前固定し、0.1 M カコジレート緩衝液で洗浄した後に1% オスミウム酸で2時間後固定し、常法に従ってエポソ樹脂に包埋した。超薄切片は、酢酸ウラニルおよびクエン酸鉛による二重染色を施し、日立 HU-12 型電子顕微鏡を用いて観察した。

#### イオン濃度の測定および血清蛋白の検出

Na<sup>+</sup> および K<sup>+</sup> 濃度は蛍光分析で、また Ca<sup>2+</sup> および Mg<sup>2+</sup> 濃度は原子吸光分析により、いずれも日立 518 型原子吸光光度計を使用して測定した。

免疫電気泳動による血清蛋白の検出には、0.05 M ペロナル緩衝液 (pH 8.6) にアガロースを1.2% の濃度となるように加熱溶解して作製したゲル板を用い、同緩衝液により泳動した。サケ (*O. keta*) の血清蛋白に対する家兎抗血清は原 (1978) に準じて作製した。

#### ウシ血清アルブミンの透過実験

2.5% の濃度になるように0.9% NaCl に溶かしたウシ血清アルブミン (BSA, Fraction V, Sigma 社製) を、採卵直後の雌10個体の尾静脈に体重100 g 当たり0.1 ml 注射し、3日間蓄養後血

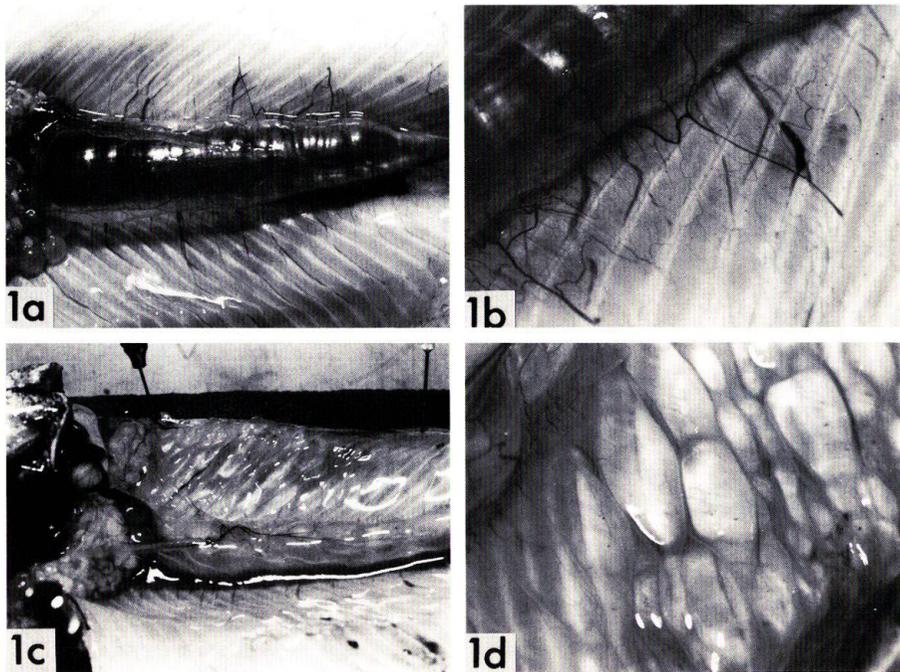


Fig. 1. Ventral views of the dissected female masu salmon just after hand-stripping of ovulated eggs (Figs. 1a and 1b), and 2 days after removal of ovulated eggs (Figs. 1c and 1d). Figs. 1c and 1d show edema-like protuberances observed on the inner surface of the coelomic wall. Figs. 1a and 1c,  $\times 0.65$ ; Figs. 1b and 1d,  $\times 2.1$ .

清と体腔壁内面に貯留された液を採取した。BSA の検出は家兎で作製した抗 BSA 血清を用いた免疫電気泳動により行った。

結 果

体腔壁内面の観察

採卵直後に開腹したサクラマス雌の体腔壁内面像を図 1-a に示した。体腔壁の内面は、肉眼的には半透明な体腔上皮に覆われており、一様に平滑であった。また、やや膨潤した状態に見える体腔上皮の下部には、大小多数の血管が認められた (図 1-b)。これに対して採卵後 2 日を経過した個体では、体腔壁内面が全域にわたって顕著な水腫状の膨隆を示していた (図 1-c)。これらの膨隆は、体腔上皮下に透明な体液を貯留して生じたものであり、肋骨に沿うようにして表面の滑らかな大小の隆起部が形成されていた (図 1-d)。

図 2-a には光学顕微鏡による排卵直後の個体の体腔壁組織像を示した。体腔壁の組織は、体腔に

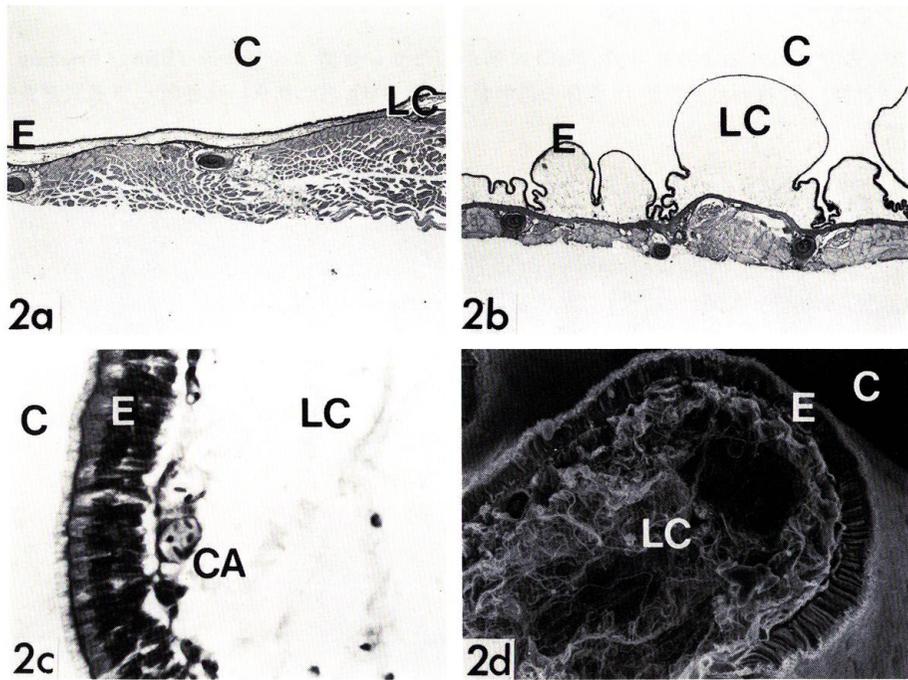


Fig. 2. Photomicrographs of female masu salmon coelomic wall. Fig. 2a, innermost region of coelomic wall examined just after removal of ovulated eggs, showing coelomic epithelium (E), narrow layer of loose connective tissue (LC), and underlying muscle layer. C, coelom.  $\times 9$ . Fig. 2b, a part of coelomic wall corresponding to Fig. 2a, examined 2 days after removal of ovulated eggs, revealing large expansion of the loose connective tissue layer (LC).  $\times 9$ . Fig. 2c, enlarged view of the same portion as Fig. 2b, showing a capillary (CA) located closely beneath the ciliated epithelium (E).  $\times 150$ . Fig. 2d, scanning electron micrograph of the fractured surface of an edema-like protuberance, showing expanded connective tissue layer (LC) containing numerous fibrous elements.  $\times 200$ .

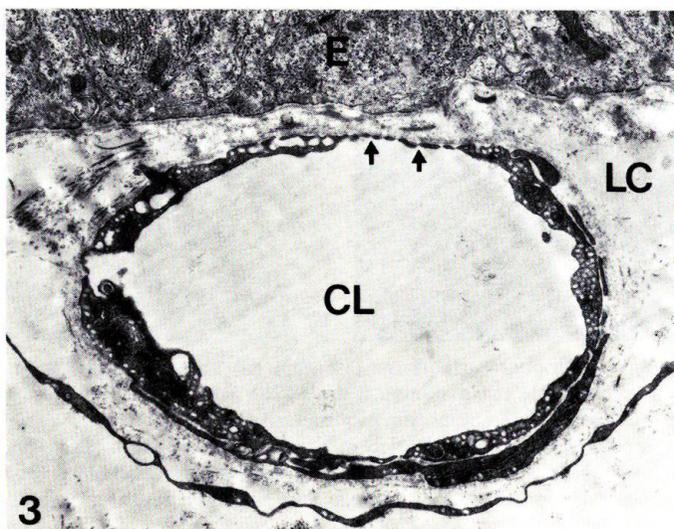


Fig. 3. Electron micrograph of a capillary located closely beneath the epithelium (E), revealing fenestrations of endothelium (arrows). CL, capillary lumen; LC, loose connective tissue.  $\times 13,800$ .

面する側から順に繊毛を有する単層の円柱上皮，疎性結合織層，筋肉層からなっている。排卵直後の個体では疎性結合織層がやや拡張し，上皮細胞層と筋肉層の間に粗な配置を示していた。一方，採卵後2日目の個体では疎性結合織層の著しい拡張が見られ（図2-b），生時にはこの組織内に液が貯留されていたことを示唆していた。図2-cに見られるように，毛細血管は円柱上皮細胞層に近接して分布しており，上皮下の疎性結合織層では，ヘマトキシリンに弱く染色される繊維が網目状構造を示していた。走査電子顕微鏡によるこの部位の切断像（図2-d）では，繊毛を有する円柱上皮細胞層の下方は，細い結合繊維が複雑に絡み合って広い腔所を形成していた。

排卵個体の体腔壁の円柱上皮下に近接する毛細血管の電顕像（図3）から，この部位に豊富に見られる毛細血管は薄い内皮細胞よりなり，隔膜のある陥凹を持った有窓型毛細血管であることが示された。

#### 陽イオン濃度および血清蛋白成分

採卵後2日目の雌サクラマスの体腔壁に貯留されていた無色透明な液（EF）を採取し，その主な陽イオン濃度を血清および体腔液と比較した（表1）。EFの $\text{Na}^+$ は149 mMで，血清の153 mM

Table 1. Cationic constituents of serum, coelomic fluid and edematous fluid of the matured female masu salmon.

	(n)	Na (mM)	K (mM)	Ca (mM)	Mg (mM)
Serum	(9)	153 $\pm$ 0.5	2.5 $\pm$ 0.4	3.3 $\pm$ 0.2	1.33 $\pm$ 0.07
Coelomic fluid	(9)	153 $\pm$ 1.5	3.5 $\pm$ 0.1	2.3 $\pm$ 0.1	0.73 $\pm$ 0.03
Edematous fluid	(7)	149 $\pm$ 1.7	4.5 $\pm$ 0.3	1.5 $\pm$ 0.1	0.65 $\pm$ 0.02

(Mean $\pm$ S.E.M.)

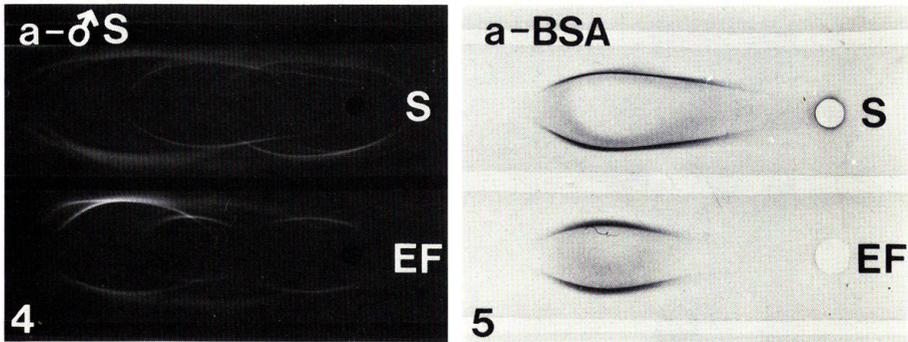


Fig. 4. Immuno-electrophoretic patterns of serum (S) and edematous fluid (EF) collected from a female masu salmon 2 days after removal of ovulated eggs, using antiserum against male chum salmon serum proteins.

Fig. 5. Immuno-electrophoretic detection of bovine serum albumin (BSA) in serum (S) and edematous fluid (EF) collected from a female masu salmon 3 days after an intravenous injection of BSA. Troughs were filled with antiserum against BSA.

と近似した値を示した。一方、 $K^+$  は EF で 4.5 mM と、血清の 2.5 mM に比べて有意に高い値であった。逆に  $Ca^{2+}$  は血清の 3.3 mM に対し EF は 1.5 mM,  $Mg^{2+}$  は血清の 1.3 mM に比して EF は 0.65 mM と、いずれも血清に比べて有意に低い値であった。また体腔液は  $Na^+$  を除き、各イオンとも血清と EF の中間の濃度を示した。

図 4 はサケ (*O. keta*) 雄の血清蛋白に対する抗血清を用いた免疫電気泳動像である。なお EF は蛋白濃度が低いため、試料は予め透析膜を用いて 5.2 倍に濃縮した。雌サクラマス血清は雄サケ血清に対する抗血清と反応して多くの沈降線を形成した。また EF についても同抗血清に対して多数の沈降線が認められ、しかも沈降線のパターンが雌血清のそれと著しく類似していた。

#### ウシ血清アルブミンの透過性

採卵直後に BSA を静脈内に注射し、3 日間蓄養した個体から採取した血清および EF の、抗 BSA 血清に対する免疫泳動像を図 5 に示した。注入された BSA は血清および EF 双方から検出された。しかし EF の試料は、予め 2 倍に濃縮されているにもかかわらず、形成された沈降線は血清のそれと比べてやや弱いことから、実際には EF 中の BSA 濃度は血清よりも低いものと考えられた。

### 考 察

サケ科魚類では、排卵された完熟卵は、体外に産出されるまでの間、受精能を保持したまま体腔内に貯留されている。従って、成熟雌魚の体腔が未受精卵を保護、維持する上で重要な役割を担っていることは想像に難くない。高野 (1973) は産卵期のヒメマス (*O. nerka*) の体腔壁を組織学的に観察し、体腔壁内層が、体腔に面する側から順に単層の体腔上皮、結合組織層、筋肉層より構成されていることを示している。本研究で観察した産卵期の雌サクラマスの体腔壁も同様の構造からなっていた。このうち採卵後 2 日目の個体の体腔内面に見られた顕著な水腫状の膨隆は、体腔上皮層の基底下に位置する疎性結合組織層に多量の体液の貯留が起こった結果であることが示された。光学顕微鏡および走査電子顕微鏡による観察から、拡張した疎性結合組織層の内部に

は多数の膠原繊維が充満している像が認められ、この部位が体液の貯留に関与しているものと考えられた。一方、このような疎性結合繊維層の拡張の程度には、卵母細胞の最終成熟、排卵を境として、時期的な変化が認められた。すなわち産卵期に先立つ8月に採取した個体では、体腔上皮層、結合組織層、筋肉層の3層は互いに密着しており、疎性結合繊維層の拡張は全く起こっていないのに対し、排卵後には全個体にその拡張が認められた。殊に採卵後、数日を経過した個体では液の貯留が著しく、水腫様の構造に変化していた。このような変化には卵を排出したことによる腹部の急激な収縮や生理的な失調など、複雑な要因の関与も考慮に入れなければならない。しかし、少なくとも排卵個体の体腔壁の疎性結合繊維に多量の体液が貯留されることは、排卵と密接に関連して起こる水の移動を反映した現象の一つとして受け止めることができよう。

魚類の最終成熟と排卵に伴って、環境水の取り込みによる顕著な体重増加が引き起こされることはキンギョ (Clemens & Grant, 1964)、アユ (Ishida et al., 1972; Hirose et al., 1974)、マコガレイ (Hirose et al., 1976; 会田ら, 1978; 尾城・日比谷, 1981)、マハゼ (Hirose & Hirano, 1975; 会田ら, 1978) など報告されている。さらに体内に取り込まれた水は最終成熟に伴う卵母細胞の吸水に用いられ、卵母細胞の容積および水分含量の増加をもたらすと同時に、卵巣液の産生にも充てられることが指摘されている (Hirose et al., 1974; 尾城・日比谷, 1981)。卵巣液または体腔液は、一般に粘性を有するほぼ無色の液で、卵巣腔あるいは体腔内に排卵された完熟卵を浸漬している (Ginzburg, 1968)。卵巣液ないし体腔液に関しては、これまで数種の卵生魚でその産生過程 (Yamamoto, 1963; Takano, 1968; 高野, 1973; Fishelson, 1977; 尾城・日比谷, 1981; Matsubara et al., 1985) が、また胎生魚においては胎仔への栄養供給という特殊な機能的役割 (Gardiner, 1978; Lombardi & Wourms, 1985) についても言及されており、いずれの場合にもその産生には卵巣腔または体腔の上皮細胞が何らかの関わりを持っていることが示唆されている。しかし、上皮細胞が独自に産生する蛋白一例えばサケの CFSP (Matsubara et al., 1985) 一に加えて、多量の液成分の由来に上皮細胞を含む卵巣腔壁または体腔壁がどのように関与しているかは明らかでない。

Hirano et al. (1978) はサケで、また Matsubara et al. (未発表) はサクラマスを含む9種のサケ科魚で、体腔液の主な陽イオン濃度を測定し、前者では血漿と、後者では血清と比較した結果、 $\text{Na}^+$  は両液でほぼ等しいのに対し、体腔液では  $\text{K}^+$  が高く、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  が低い傾向を示している。今回は、採卵後2日目の個体の体腔壁膨隆部から採取した EF について、これら4種の陽イオンを測定し、血清および体腔液との比較を行った。その結果、イオン濃度の特性からは EF と体腔液が類似した性質のものであることが示された。

一方、EF と血清あるいは体腔液との性状に関する共通性の有無は、血清蛋白を指標とした免疫電気泳動によっても確かめることができる。著者らは先にサケの体腔液中には、血清と比べて量的には少ないものの、多種の血清蛋白を含んでいることを示した (Matsubara et al., 1985)。本研究では、雄サケ血清蛋白に対する抗血清を用いた免疫電気泳動から、サクラマスの EF が多種の血清蛋白を含み、しかも蛋白の組成についても体腔液よりむしろ血清のそれに類似していることが推察された。このように、EF がイオンおよび蛋白組成においてそれぞれ体腔液と血清に共通性を示す両液の中間的な性状をもつことは、この液が血液の漿液由来であり、さらに体腔液にもつながる可能性を示唆している。加えて、採卵直後に血中に注入された血清アルブミンが、3日後に採取した EF 中に検出された結果も本液の漿液由来を裏付けており、少なくとも分子量 67,000 程度の蛋白を含む漿液の漏出が起きていることが示された。血中の分子量の大きな蛋白を含む漿液が、疎性結合繊維内に移動する経路としては、体腔壁内面上皮下に豊富に見られる毛細血管が考えられる。透過電子顕微鏡による観察結果から、この部位の毛細血管は薄い有窓内皮からなる有窓型毛細血管であることが確かめられた。有窓型毛細血管は物質の移動の顕著な内分泌腺、外

分泌腺や腎臓などに見られ、蛋白も含めて多くの物質を透過することが知られている(橋本, 1977)。これらのことから、EFは排卵を契機に血液から疎性結合織内の有窓型毛細血管を通して漏出した漿液成分であることが示唆された。

本研究では、疎性結合織内に貯留されたEFを体腔に移動させる機作については明らかにできなかった。しかしながら、EFと体腔液のイオン濃度の類似性や、体腔液産生とEFの貯留の経時的関連を考え併せると、排卵時に血管内から疎性結合織内に漏出した液(EF)が、次いで体腔内に移動し、体腔液の構成要素となる可能性は十分に考えられる。また、産卵期のサクラマス<sup>1</sup>の体腔上皮細胞には、かなり高いレベルの $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPase}$ 活性が認められることから(未発表)、同組織がイオンおよび水の移動経路として重要な役割を担っていることは想像に難くない。

今後、体腔液産生にかかわる漿液の移動機作を明確にすると共に、体腔上皮細胞の果たす役割について、さらに詳細に検討する必要がある。

## 謝 辞

この研究を行うにあたり、実験魚を提供していただいた北海道立水産孵化場森支場の方々に厚く御礼申し上げる。また、本研究に対し適切な御助言を賜った北海道大学水産学部高橋裕哉教授並びに実験の便宜をお図りいただいた山内皓平博士に深謝する。なお本研究の一部は文部省科学研究費補助金(60560187)によってなされた。

## 要 約

人工採卵後2日を経た雌サクラマス(*Oncorhynchus masou*)の体腔内面に著しい水腫様の膨隆が認められた。組織学的観察から、この膨隆は体腔壁内面の上皮下に位置する疎性結合織層に、多量の体液(EF)が貯留されて生じたものであることが示された。

このEF中に含まれる陽イオンの濃度を測定し、血清および体腔液と比較した結果、EFは体腔液に類似した性状を示した。一方、雄サケ血清に対する抗血清を用いた免疫電気泳動により、EF中には多種類の血清蛋白が含まれていることが確かめられた。EFが血液由来の液であることは哺乳類の血清蛋白(BSA)をトレーサーとした透過実験の結果からも裏付けられ、この液が血液からの漏出液であることが示された。電子顕微鏡による体腔壁の観察から、拡張した疎性結合織内に分布する毛細血管が有窓性であることが明らかにされ、血液から漿液の漏出をもたらす経路となるものと推察された。EFが血液および体腔液にそれぞれ共通する性状を有することや、この液が体腔液産生と経時的に関連する排卵後の個体にのみ認められることから、EFの貯留は血液由来の漿液成分が、体腔壁を介して分泌されて体腔液の主成分となる経路を示唆する現象であると考へた。

## 文 献

- 会田勝美・Izumo, R.S.・佐藤英雄・日比谷京(1978). 合成LH-放出ホルモンによるマコガレイおよびマハゼの排卵誘発について. 日本誌 44, 445-450.  
 Clemens, H.P. and Grant, F.B. (1964). Gonadal hydration of carp (*Cyprinus carpio*) and goldfish (*Carassius auratus*) after injections of pituitary extracts. *Zoologica* 49, 193-210.  
 Fishelson, L. (1977). Ultrastructure of the epithelium from the ovary wall of *Dendrochirus brachypterus* (Pteroidae, Teleostei). *Cell Tiss. Res.* 177, 375-381.  
 Gardiner, D.M. (1978). Cyclic changes in fine structure of the epithelium lining the ovary of the

- viviparous teleost, *Cymatogaster aggregata* (Perciformes: Embiotocidae). *J. Morph.* **156**, 367-380.
- Ginzburg, A.S. (1968). *Fertilization in Fishes and the Problem of Polyspermy*. 365 p., Izdatel'stvo Nauka (Translated from Russian).
- 原 彰彦 (1978). サケ血清蛋白の性差ならびにメス特異蛋白の精製. 日水誌 **44**, 689-693.
- Hirano, T., Morisawa, M. and Suzuki, K. (1978). Changes in plasma and coelomic fluid composition of the mature salmon (*Oncorhynchus keta*) during freshwater adaptation. *Comp. Biochem. Physiol.* **61A**, 5-8.
- Hirose, K. and Hirano, T. (1975). Effects of salmon gonadotropin on drinking rate and water movement in the isolated intestine of mature goby. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* **41**, 371.
- Hirose, K., Hirano, T. and Ishida, R. (1974). Effects of salmon gonadotropin on ovulation in the ayu, *Plecoglossus altivelis*, with special reference to water balance. *Comp. Biochem. Physiol.* **47A**, 283-289.
- Hirose, K., Machida, Y. and Donaldson, E.M. (1976). Induction of ovulation in the Japanese flounder (*Limanda yokohamae*) with human chorionic gonadotropin and salmon gonadotropin. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* **42**, 13-20.
- 橋本一成 (1977). 血管の透過性. p. 121-128. 代謝 14 (臨時増刊号), 細胞機能と構造 386 p.
- Ishida, R., Hirose, K. and Donaldson, E.M. (1972). Induction of ovulation in ayu, *Plecoglossus altivelis*, with salmon pituitary gonadotropin. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* **38**, 1007-1012.
- Lombardi, J. and Wourms, J.P. (1985). The trophotaenial placenta of a viviparous goodeid fish. 1. Ultrastructure of the internal ovarian epithelium, the maternal component. *J. Morph.* **184**, 277-292.
- Matsubara, T., Hara, A. and Takano, K. (1985). Immunochemical identification and purification of coelomic fluid-specific protein in chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Comp. Biochem. Physiol.* **81B**, 309-314.
- 尾城 隆・日比谷京 (1981). 完熟に伴うマコガレイ卵母細胞の吸水と汙胞破裂の促進について. 日水誌 **47**, 835-841.
- Takano, K. (1968). Fine structure of the wall of the ovarian lumen in the teleost, *Oryzias latipes*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* **19**, 76-82.
- 高野和則 (1973). 数種の硬骨魚の卵巣およびその輸管系の形態学的, 内分泌生理学的研究. 129 p, 博士論文, 北海道大学.
- 高野和則 (1974). 生殖腺の成熟過程. p. 18-30. 日本水産学会編, 魚類の成熟と産卵—その基礎と応用 127 p. 恒星社厚生閣.
- Yamamoto, K. (1963). Cyclical changes in the wall of the ovarian lumen in the medaka, *Oryzias latipes*. *Annot. Zool. Japon.* **36**, 179-186.