

## 総説特集Ⅱ：食における味とにおいの接点－3

## アミノ酸を鼻でも“味わう”魚たち

庄司 隆行

(東海大学海洋学部・海洋生物学)

魚たちは、我々が体験することはもちろん想像することも難しい“味物質を鼻で嗅ぐ”という感覚機能を持っている。すなわち、魚類の嗅覚系は水中に溶けた味物質、なかでもアミノ酸を高感度で受容することができる。言うまでもなくアミノ酸類は味覚系でも受容されるから、アミノ酸は魚類にとって味でもあり匂いでもあることになる。しかし、味覚と嗅覚とは受容器はもちろん中枢への投射経路も全く異なるから、その機能も別々のものであると考えられる。本稿では、嗅覚系のアミノ酸受容が魚たちにとってどのような役割を持つのかを具体例をあげて解説する。

キーワード：魚類、嗅覚、アミノ酸、行動、母川回帰

## はじめに

脊椎動物の系統樹では低位に分類されている魚類であるが、脊椎動物種のうち約半数は魚類が占めており、水圏のほとんどの環境に適応して多様な種に分化（適応放散）していることから、様々な分野において魅力的な研究対象として扱われている。また、メダカやゼブラフィッシュ、最近ではトラフグなどの魚種は、多くの情報が蓄積されて発生学・分子遺伝学的研究等の優れた材料として多用されている<sup>1,2)</sup>。化学感覚系だけに限ってみても、魚類の受容器官は形態的にも機能的にもより高等な脊椎動物とほぼ同等に発達しているため、脊椎動物全体の優れた研究モデルとなり得てきた。

さらに、種々の特異的行動と嗅覚・味覚との関係についても、古くから多くの研究例がある<sup>3,4)</sup>。なかでも最も興味深い事例のひとつは、我々陸生動物と異なり魚類の嗅覚器がある種の味物質を受容するという点であろう。特に、アミノ酸類に対する魚類嗅覚器の高感度性は、様々な行動の発現とも関連してきわめて興味深い。生体由来で味物質であるアミノ酸は、魚類にとっては匂い物質としても働き種々の行動の発現に関わっている<sup>5)</sup>。このような魚類嗅

覚器に対するアミノ酸の機能に関する生理学的・行動学的研究の結果は、従来からあるアミノ酸の味物質としてのイメージを少なからず変えることになるかもしれない。

## 1. 魚類嗅覚器の形態的特徴

魚類嗅覚系の機能について述べる前に、魚類の嗅覚器の形態的特徴について簡単に記述したい。

陸生動物の場合、外鼻孔の奥の鼻腔は後鼻孔により鼻咽頭側に通じている。しかし、ハイギョ類やヌタウナギ類等を例外として魚類の鼻孔は口腔や咽頭へは通じていない。つまり、ほとんどの魚類は羊膜類のように鼻孔から匂いを吸引して口腔側から吐き出すということはない。したがって、呼吸運動に同期して匂いの受容が起こるのではなく、遊泳による対水速度の上昇や鼻腔周辺部の組織の運動により鼻腔への環境水の入出速度を上げ、匂いの受容効率を高めていると考えられる。キンギョやコイ、サケ科魚類等の多くの硬骨魚類では、前鼻孔と後鼻孔の間の組織（鼻孔隔皮）の部分が小さく、その部分が前進遊泳時に帆のように体表から立ち上がって前鼻孔への入水速度を上げる働きを持っている<sup>6)</sup>。

\* Received June 12, 2009; Accepted August 20, 2009

Fish tastes amino acids not only by gustatory system but also by olfactory system.

\*\* Takayuki Shoji, Dept. Marine Biol., Sch. Marine Sci. Tec., Tokai Univ., Shizuoka 424-8610; shoji@scc.u-tokai.ac.jp, Fax +81-54-337-0239

庄司 隆行

多くの魚種では、嗅上皮が分布する板状の構造(嗅板)が、鼻腔底部(鼻窩の窩床部)から放射状あるいは二列の櫛状に並んで立ち上がっている。この構造は嗅房と呼ばれ、嗅上皮の面積を増やしてなるべく多数の嗅細胞を分布させるためのものであり、鼻孔から流入する匂いを含んだ水が効率よく嗅細胞に受容され、その後速やかに洗い流されるのを助ける構造であると考えられる(写真1)。

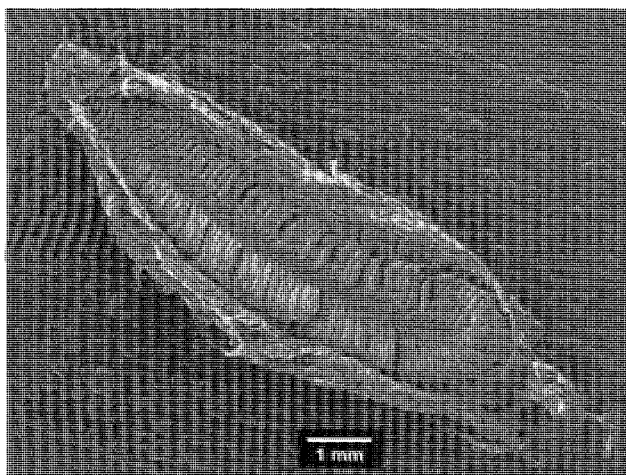


写真1 ウナギ (*Anguilla japonica*, 全長: 57cm) の嗅房の走査型電子顕微鏡像。

2列に並んだ107枚の嗅板が見える。左側が前鼻孔側、右下側が嗅神経束側である。

一方、メダカやカダヤシなどでは嗅板は見られない。ノロゲンゲやクロゲンゲ等のゲンゲ類では、鼻孔は1つで鼻腔は壺状であり嗅板は1枚のみである。多数の嗅板からなる嗅房を持つウナギ目魚類や軟骨魚類と比較するときわめて貧弱な嗅覚器である。前述のように、多様な種分化が魚類の特徴なので、嗅覚器の外部形態にも魚種により様々な違いが見られる<sup>7)</sup>。一般に、視覚が発達した魚種の嗅覚器は単純な構造をしている傾向がある。しかし、嗅房の構造の複雑さや嗅上皮面積の大小が感度や識別能とどのような関係にあるかは明確ではない。我々の研究室で単純な構造を有するトラフグ嗅覚器のアミノ酸類に対する応答性を調べたところ、他魚種よりも感受性が極端に低いという結果は得られなかった。

嗅板表面の構造も、魚種により大きく異なっている<sup>7)</sup>。写真2はシロシュモクザメの嗅板の表面の走査型電子顕微鏡像である。ほとんどの硬骨魚類の嗅板表面は平らか凹凸があってもごく浅いものである

が、軟骨魚類の嗅板には多くの深い溝や複雑なしわ状の構造が見られ、この構造が嗅上皮の表面積を増大させていると考えられる。また、嗅板どうしが密着するのを防ぐ機能もあるかもしれない。

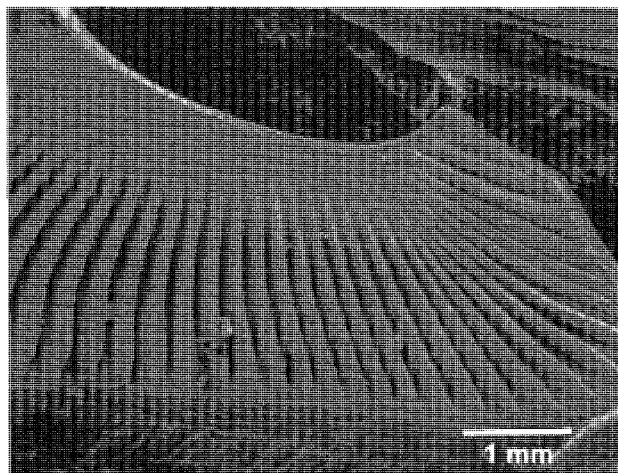


写真2 シロシュモクザメ (*Sphyrna zygaena*, 全長: 85cm) の嗅板表面の走査型電子顕微鏡像。嗅板の表面に扇子のようなひだ状構造がある。

魚類の嗅上皮表面には、他の脊椎動物と同様に嗅細胞の樹状突起の先端である嗅小胞が露出している。両生類以上の動物の嗅上皮には嗅小胞に線毛を持つ嗅細胞のみが見られ、微絨毛を持つ嗅細胞は主嗅覚器ではなく鋤鼻器に分布する。一方、魚類の嗅上皮においてはこれら2種の嗅細胞が混在している(写真3)。すなわち、魚類では未だ主嗅覚器から鋤鼻器が独立して発達していないと考えられる。嗅上皮上に混在する2種の嗅細胞がそれぞれどのように機能を分担しているのか、すなわち線毛と微絨毛では異なるカテゴリーの匂い物質を受容しているのかについては相反する実験結果が報告されている<sup>8,9)</sup>。魚種による違いも今のところ完全には否定できない。しかし、Satoらはゼブラフィッシュを材料として2種類の嗅細胞に特異的に発現する各種の分子マーカーを分子生物学的に可視化して解析し、線毛細胞と微絨毛細胞が嗅球に局在投射をしていることを明らかにしている<sup>10)</sup>。さらに、最近 Koideらは、微絨毛嗅細胞から嗅球への投射を遮断したトランスジェニックゼブラフィッシュを作製してアミノ酸による誘引効果を正常魚と比較し、微絨毛嗅細胞の情報が遮断されるとアミノ酸への反応も消失することを見いだした<sup>11)</sup>。また、Nikonovらはチャネルキャットフィッ

## アミノ酸を鼻でも“味わう”魚たち

シュを材料として嗅球と終脳での応答特性を調べ、アミノ酸と核酸関連物質（摂餌に関連）に応答する部位と胆汁酸（社会行動に関連）に応答する部位が異なり、機能局在の存在を明らかにしている<sup>12)</sup>。これらの知見を総合すると、微絨毛細胞は嗅球の外側に投射して摂餌情報に関与し、線毛細胞は内側に投射して社会行動に関与すると考えるのが妥当であると思われる。このような機能分担が魚類すべてに見られるものなのかどうかは、今後の他魚種を用いた嗅細胞、僧帽細胞の投射様式と応答特性の調査によって明らかにされるであろう。

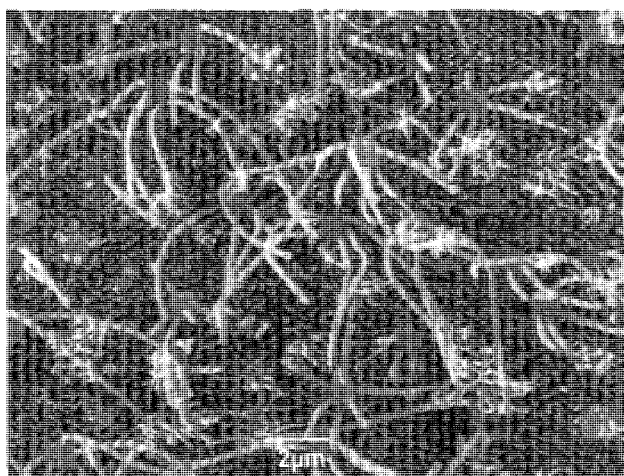


写真3 ノロゲンゲ (*Bothrocara hollandi*, 全長: 20 cm) の嗅上皮表面の走査型電子顕微鏡像。線毛細胞と微絨毛嗅細胞が混在している。

## 2. 魚類嗅覚器系のアミノ酸に対する感度

魚類の嗅覚器や味覚器がアミノ酸に対して高い感度を持っていることが明らかにされたのは、1970年代になってからである。アミノ酸が魚類にとっての匂い物質であることは、ホワイトキャットフィッシュ (*Ictalurus catus*) を用いた Suzuki と Tucker<sup>13)</sup>、大西洋サケ (*Salmo salar*) を用いた Sutterlin ら<sup>14)</sup> により初めて示された。これらの研究以降、魚類嗅覚器の刺激としてアミノ酸の重要性が認識されるようになった。

これまで行われた電気生理学的測定や行動実験の結果から、アミノ酸に対する各魚種の嗅覚応答閾値濃度は、ほとんどの場合  $10^{-5}$  -  $10^{-9}$  mol/liter の間にあることがわかっている<sup>15,16)</sup>。昔から鋭い嗅覚で餌生物を探索すると信じられているサメも、他魚種よりも極端に高感度であるわけではなく、レモンザメの

例では Gly その他に対する閾値濃度は  $10^{-9}$  mol/liter 付近である<sup>17)</sup>。また、アミノ酸に対する嗅覚感度は、味覚感度とほぼ同等かやや高い<sup>18,19)</sup>。しかし、魚種によっては味覚感度の方が高い場合もある。例えば、チャンネルキャットフィッシュの L-Arg に対する味神経応答閾値は  $10^{-9.6}$  mol/liter であるが、嗅神経インパルスあるいは Electroolfactogram (EOG) 記録での閾値濃度は  $10^{-8}$  mol/liter 付近である。

アミノ酸やアミノ酸関連物質に対する嗅覚感度には魚種の違いによる大きな差はほとんど見られないが、例外的にきわめて低い応答閾値濃度を示す種もあり、例えばガンギエイの一種 (*Raja clavata*) では  $10^{-14}$  mol/liter 付近であると報告されている<sup>20)</sup>。ここまで高感度でなくとも、一般に魚類の嗅覚器は、ヒト味覚器のアミノ酸受容と比較して100万倍程度の感度を持っていると言える。魚たちは、我々が舐めても全く感じるできない低濃度のアミノ酸を味としてはもちろん、匂いとしても敏感に“味わう”ことができるのである。

## 3. アミノ酸受容と索餌・摂餌行動

誘引効果や摂餌刺激効果を持つアミノ酸を検索する試みは、主に行動学的実験により従来から数多く行われている<sup>16,18,21)</sup>。橋本らは、L-Arg、L-Ala、Gly のうち2種以上が共存するとウナギ稚魚に対して誘引効果を持つことを示した<sup>22)</sup>。我々の研究室では、淡水ウナギ (黄ウナギ) と降海ウナギ (銀ウナギ) を用いて各種アミノ酸に対する EOG を測定し、続けて行動実験によりそれぞれのアミノ酸の誘引効果を評価した (図1, 写真4)。その結果、大きな EOG を発現した L-Arg、L-Cys、Bet (グリシンベタイン)、L-Asp のうち、黄ウナギは Bet に対して、銀ウナギは Bet、L-Arg、L-Cys に対して反応を示した。しかし、同様に大きな EOG を発現させた L-Asp はほとんど誘引効果を持たなかった<sup>23)</sup>。橋本らの知見から、単独のアミノ酸刺激では匂い刺激効果が小さいことは予想されたが、今後、アミノ酸および関連物質の種類を増やすとともに、種々のアミノ酸の組み合わせによる刺激効果の評価、餌生物であるハゼの体表粘液中の嗅覚刺激有効成分の同定を行う予定である。また、黄ウナギと銀ウナギの応答性の違いが何に由来するのかについても、成熟のステージごとの応答やホルモン投与による人工催熟の効果等を記録し、

さらに検討を加える必要がある。一方、Takedaらは、ウナギに対してBet、Gly、L-Ala、L-Pro、L-Hisが摂餌促進活性を持つと報告している<sup>24)</sup>。このような誘引効果や摂餌促進効果が、嗅覚を介したものなのか味覚によるものなのか、あるいは両方なのかは定かではないが、Betが共通して刺激効果を示したことは興味深い。また、Yoshiiらは各種アミノ酸に対するウナギの味神経応答を測定している<sup>25)</sup>。それによると、各アミノ酸の閾値濃度はGlyやL-Argが $10^{-9}$  mol/liter付近、次いでL-Ala、L-Pro、L-Lys、L-Serの順で低かった。L-Argがウナギ嗅覚器に対しても強い匂いとして働くことやGly、L-Arg、L-Ala、L-Pro等が誘引または摂餌促進効果を持つことは、嗅覚と味覚の共通性あるいは味覚受容による行動発現の可能性を示しているかもしれない。

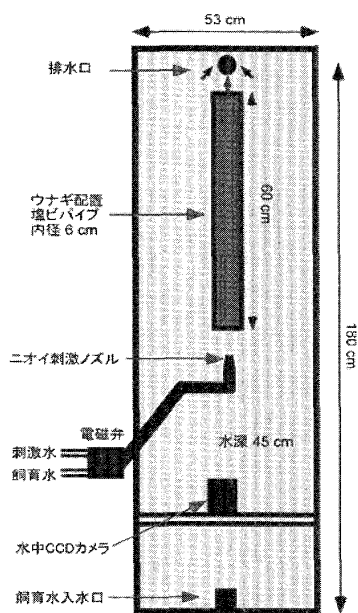


図1 ウナギ行動観察用チェンバー。ウナギはほぼ確実にチェンバー内のパイプに入り、刺激ノズルの方向に頭部を向ける。化学刺激は、電磁弁の開閉により飼育水（順応水）から刺激溶液に切り換えて行った。

#### 4. アミノ酸受容と食行動以外の行動

アミノ酸嗅覚受容が、索餌・摂餌行動以外の行動、例えば繁殖行動や回遊、個体識別等に深く関わっていることを示す報告がいくつかある。Yambeらは、アミノ酸の一種であるL-キヌレニンが、雄のサクラマスに受容され生殖行動を誘起するフェロモンであることを証明した<sup>26)</sup>。また、川端らは人工ダミー

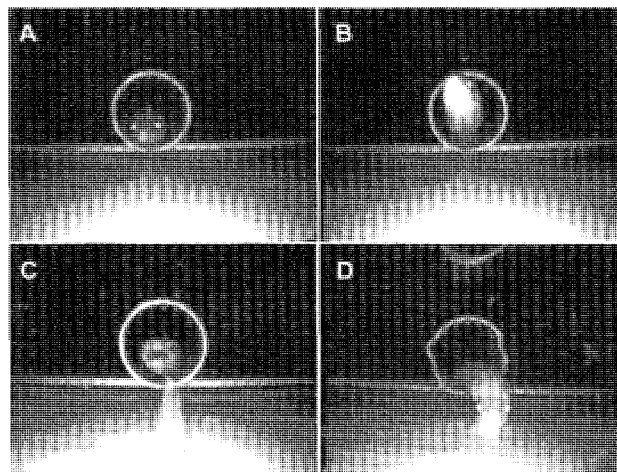


写真4 ウナギの化学刺激に対する行動変化の記録。暗黒下で赤外線を照射し、CCDカメラにより観察した。(A) 刺激ノズルから化学物質を含まない飼育水を噴射したときのウナギ。筒の中で落ち着いた状態で動きは無い。(B) Bet刺激に対して首をもたげて探索行動と思われる動きを見せた。(C) Bet刺激に対してさかんに口を開け閉めし、味と匂いを確認するような動きを見せた。(D) 餌であるハゼの体表粘液による刺激に対しては、刺激ノズル先端に噛みつく行動を見せた。これらの反応が、嗅覚と味覚のどちらを介したものであるかを確定するには、嗅覚を遮断する等の処置を施して実験を行う必要がある。

貝でタイリクバラタナゴの産卵行動を発現させることに成功し、卵とともに放出されるL-Cys、L-Ser、L-Ala、Gly、L-Lysが雄の放精を誘起することを証明している<sup>27)</sup>。ブルヘッドキャットフィッシュ (*Ictalurus nebulosus*)では、尿に含まれるアミノ酸の組成が嗅覚を介した個体識別に使われていることが報告されている<sup>28)</sup>。これらは、性ホルモン等ではなくアミノ酸類がフェロモンとして働くことを示す興味深い報告である。

また、筆者を含むグループは、河川水中のアミノ酸および関連物質がサケ属の産卵回帰時の母川識別に寄与している可能性を行動学的・電気生理学的実験により示している<sup>29,30)</sup>。サケ科魚類の母川回帰行動に関しては、古くから多くの実験が行われており、河川に入ってから回帰魚は嗅覚をたよりに産卵場へ遡上することが広く認められている<sup>4,31)</sup>。

河川水中に含まれる物質がひとつひとつの川を特徴付ける匂い（母川物質）として機能するためには、

## アミノ酸を鼻でも“味わう”魚たち

その物質をサケ科魚類が高感度で受容できなければならない。また、各河川がそれぞれ異なる単一の匂い物質を含んでいるとは考えにくいので、母川物質は種類と濃度のバリエーションを持った匂い物質でなければならないはずである。そこで、魚類が高感度で受容でき、かつ河川水中にも含まれると考えられるアミノ酸と関連物質に注目し、サケ属魚類の遡上河川水に含まれるこれらの定量分析を行なった。さらに、分析結果にしたがって各河川水を再現した人工河川水を調製し、それらに対するサクラマスの嗅神経応答を測定した。実験魚として北大洞爺臨湖実験所池産サクラマスを用い、遡上河川として洞爺湖流入河川（ソウベツ川、ポロモイ川、臨湖実験所飼育水）を選んだ。その結果、サクラマス嗅覚器はアミノ酸と無機塩で再構成した人工河川水に対しては自然河川水の場合とほぼ同じ大きさの応答を発現した。この結果は、サクラマスにとって母川識別に役立っている匂い成分はアミノ酸であることを示している。

しかし、このような電気生理学的実験からだけでは、当然ながら魚が母川の匂いとして認識しているかどうかはわからない。山本は、北海道の尻別川、美々川、長流川をそれぞれ母川とするサクラマス、ベニザケ、シロザケ回帰魚を試験魚とし、Y字迷路を用いて、各河川水中のアミノ酸組成を再現した人工河川水と順応水（洞爺湖水と洞爺臨湖実験所飼育水の混合水）のどちらを選択するかを観察した<sup>32)</sup>。その結果、これらサケ属3種すべてが人工河川水を選択する率が明らかに高かった（図2）。このことは、サケマスが河川水中のアミノ酸を母川物質として認識していることを強く示唆する。さらに山本は、ヒメマスを試験魚としてアミノ酸（L-Pro および L-Glu）で人為的な匂いの刷り込み（母川記録）が起こることも確かめている。

以上はアミノ酸嗅覚受容と行動発現の例の一部である。今後、魚類の生理学的・行動学的・生態学的研究等がさらに進むにつれ、アミノ酸を鼻でも“味わう”魚たちの様々な特異的行動と嗅覚受容の関係の詳細が明らかにされていくことと思われる。

## 参考文献

1) 小型魚類研究の新发展: 脊椎動物の発生・遺伝・進化の理解をめざして (武田洋幸, 岡本仁, 成

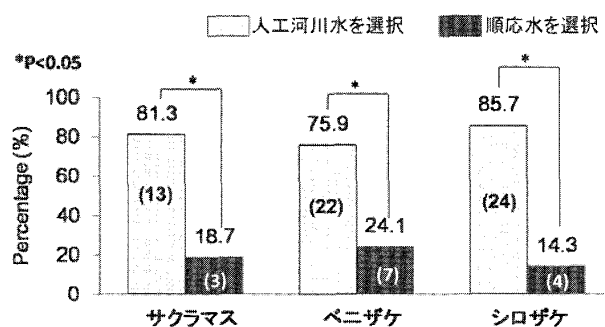


図2 アミノ酸で再構成したそれぞれの魚にとっての人工母川水に対する選択率 (%)。サクラマス、ベニザケ、シロザケともに、それぞれの人工母川水を選択する率が高い。山本<sup>32)</sup>より改変。

- 瀬清, 堀寛編) 蛋白質核酸酵素 2000年12月号増刊, 共立出版, 東京 (2000)
- 2) 特集ヒト疾患モデルとしてのゼブラフィッシュ & メダカ (工藤明, 武田洋幸監修) 細胞工学 2004-1, 秀潤社, 東京 (2004)
- 3) 総説特集: 水棲動物の化学受容 日本味と匂学会誌 10, 5-53 (2003)
- 4) 佐藤真彦: 魚類のにおい行動, アロマサイエンスシリーズ21(2)「においと脳・行動」(外池光雄・渋谷達明編), フレグランスジャーナル社, 東京, pp. 206-227 (2003)
- 5) 庄司隆行: 魚類化学感覚器のアミノ酸に対する応答. 日本味と匂学会誌 6, 169-178 (1999)
- 6) Zeiske E, Theisen B and Breucker H: Structure, development, and evolutionary aspects of the peripheral olfactory system. *In Fish Chemoreception* (Hara TJ ed.) Chapman & Hall, London, pp. 13-39 (1992)
- 7) Yamamoto M: Comparative morphology of the peripheral olfactory organ in teleosts. *In Chemoreception in fishes* (Hara TJ ed.) Elsevier, Amsterdam, pp. 39-59 (1982)
- 8) Sato K and Suzuki N: Whole-cell response characteristics of ciliated and microvillous olfactory receptor neurons to amino acids, pheromone candidates and urine in the rainbow trout. *Chem Senses* 26, 1145-1156 (2001)
- 9) Zeilinski BS and Hara TJ: The neurobiology of fish olfaction. *In Sensory Biology of Jawed Fishes* (Kapoor BG and Hara TJ eds.) Science Publishers,

- Inc., Enfield, pp.347-366 (2001)
- 10) Sato Y, Miyasaka N and Yoshihara Y : Mutually Exclusive Glomerular Innervation by Two Distinct Types of Olfactory Sensory Neurons Revealed in Transgenic Zebrafish. *J Neurosci* 25, 4889-4897 (2005)
  - 11) Koide T, Miyasaka N, Morimoto K, Asakawa K, Urasaki A, Kawakami K and Yoshihara Y : Olfactory neural circuitry for attraction to amino acids revealed by transposon-mediated gene trap approach in zebrafish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* Online June 3 (2009)
  - 12) Nikonov AA, Finger TE and Caprio J : Beyond the olfactory bulb: An odotopic map in the forebrain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 102, 18688-18693 (2005)
  - 13) Suzuki N and Tucker D: Amino acids as olfactory stimuli in fresh water catfish, *Ictalurus catus* (Linn.). *Comp Biochem Physiol* A40, 399-404 (1971)
  - 14) Sutterlin AM and Sutterlin N : Electrical responses of the olfactory epithelium of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J Fish Res Board Can* 28, 565-572 (1971)
  - 15) Hara TJ : Mechanisms of olfaction. In *Fish Chemoreception* (Hara TJ ed.) Chapman & Hall, London, pp. 150-170 (1992)
  - 16) 小林博、郷保正：嗅覚。魚類生理学 (板沢 靖男、羽生 功編) 恒星社厚生閣、東京、pp. 471-487 (1991)
  - 17) Hodgson ES and Mathewson RF : Electrophysiological studies of chemoreception in elasmobranchs. In *Sensory Biology of Shark, Skates, and Rays* (Hodgson ES and Mathewson RF eds.), Office of Naval Research, Department of the Navy, pp. 227-267 (1978)
  - 18) 清原貞夫：味覚応答。魚介類の摂餌刺激物質 (原田勝彦編)、恒星社厚生閣、東京、pp. 23-33 (1994)
  - 19) Michel WC: Chemoreception. In *The physiology of fishes* 3rd Ed. (Evans DH and Claiborne JB Eds.) CRC press, Boca Laton, pp. 471-495 (2006)
  - 20) Nikonov AA, Ilyin YN, Zherelova OM and Fesenko EE : Odour thresholds of the black sea skate (*Raja clavata*). Electrophysiological study. *Comp Biochem Physiol* A95, 325-328 (1990)
  - 21) 日高磐夫：味覚。魚類生理学 (板沢 靖男、羽生 功編) 恒星社厚生閣、東京、pp. 489-518 (1991)
  - 22) 橋本芳郎、鴻巣章二、伏谷伸宏、能勢健嗣：アサリエキス中のウナギ誘引物質 I. Omission test による有効物質の検索。日本水産学会誌 34, 78-83 (1968)
  - 23) 衛藤望、庄司隆行: 種々のニオイに対するニホンウナギ (*Anguilla japonica*) 嗅覚応答の生理学的・行動学的研究。日本味と匂学会誌 12, 383-386 (2005)
  - 24) Takeda M, Takii K and Matsui K: Identification of feeding stimulants for juvenile eel. *Nippon Suisan Gakkaishi* 50, 645-651 (1984)
  - 25) Yoshii K, Kamo N, Kurihara K and Kobatake Y : Gustatory responses of eel platine receptors to amino acids and carboxylic acids. *J Gen Physiol* 74, 301-317 (1979)
  - 26) Yambe H, Kitamura S, Kamio M, Yamada M, Matsunaga S, Fusetani N and Yamazaki F: L-Kynurenine, an amino acid identified as a sex pheromone in the urine of ovulated female masu salmon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 103, 15370-15374 (2006)
  - 27) 川端孝一、会田勝美：アミノ酸：タイリクバラタナゴで同定された新フェロモン。1999年日本水産学会大会講演要旨集、100 (1999)
  - 28) Bryant BP and Atema J: Diet manipulation affects social behavior of catfish. *Journal of Chemical Ecology* 13, 1645-1661 (1987)
  - 29) 庄司隆行、大神敏生、桂本能久、佐藤幸治、上田宏、山内皓平、栗原堅三：サケ科魚類の河川水識別。何が川のニオイを決定しているのか？日本味と匂学会誌 3, 644-647 (1996)
  - 30) Shoji T, H Ueda, Ohgami T, Sakamoto T, Katsuragi Y, Yamauchi K and Kurihara K : Amino acids dissolved in stream water as possible homestream odorants for masu Salmon. *Chem. Senses* 25, 533-540 (2000)

日本味と匂学会誌 Vol.16 No.2 2009年8月

アミノ酸を鼻でも“味わう”魚たち

- 31) 佐藤真彦：サケの母川回帰と嗅覚記憶. 魚類のニューロサイエンス (植松一眞、岡良隆、伊藤博信編) 恒星社厚生閣、東京、pp. 211-244 (2002)
- 32) 山本雄三：サケの母川記録・回帰に關与する嗅覚機能に關する生理学的研究. 北海道大学環境科学院学位論文 (2007年度)

<著者紹介>

庄司 隆行 (しょうじ たかゆき) 氏略歴

1987年3月 北海道大学薬学部卒業

1991年12月 北海道大学大学院薬学研究科博士後期課程退学

1992年1月～1996年3月 北海道大学薬学部教務職員

1994年9月 博士 (薬学、北海道大学)

1997年4月～2002年3月 北海道大学大学院薬学研究科助手

2002年4月 東海大学海洋学部助教授

2006年4月～ 東海大学海洋学部教授 (東海大学大学院生物科学研究科兼任)

