

## ウナギの鰓におけるガス交換に及ぼす低酸素の影響

山 元 憲 一

### Effects of Hypoxia on Gas Exchange in the Gills of the Eel, *Anguilla japonica*

Ken-ichi Yamamoto

(Received December 9, 1986)

**Abstract** Parameters on gas exchange in the gills were measured in eel acclimated for more than 2 weeks at  $9.1 \pm 0.1$ ,  $25.8 \pm 0.6$  and  $33.5 \pm 0.2^\circ\text{C}$  under normoxic and hypoxic conditions. Under normoxic condition, oxygen pressure of the dorsal aortic blood ( $P_{a, O_2}$ ) increased and pH of the blood ( $pH_a$ ) decreased as the temperature increased. Under hypoxic condition,  $pH_a$  increased gradually, and  $P_{a, O_2}$  and oxygen content of the blood ( $C_{a, O_2}$ ) decreased as the oxygen pressure of the water decreased. Under normoxic and hypoxic conditions,  $C_{a, O_2}$  at  $25.8^\circ\text{C}$  was the same as that at  $9.1^\circ\text{C}$ , but  $C_{a, O_2}$  at  $33.5^\circ\text{C}$  was smaller than that at both temperature. High  $P_{a, O_2}$  at high temperature must be a compensation for the detrimental effects of low pH and high temperature on the oxygen transport by the blood.

(Shimonoseki University of Fisheries, Yoshimi, Shimonoseki 759-65, Japan)

淡水魚の鰓でのガス交換に関する研究はニジマス *Salmo gairdneri* (Stevens and Randall, 1967), テンチ *Tinca tinca* (Eddy, 1974), コイ *Cyprinus carpio* (Itazawa and Takeda, 1978; Hughes et al., 1983) などについて行われているが、ウナギについては報告をみない。ウナギは小さな池や川にも生息しており、水温の大きな年変化や日変化、さらに夏期にはしばしば低酸素の状態に遭遇すると考えられる。従って、冬期から夏期にかけて基礎代謝量が水温の上昇とともに増加し、これに伴って呼吸機能を変化させていると考えられる。同時に、水温によって低酸素下における呼吸機能の変化の様式も異なると考えられる。

著者はウナギ *Anguilla japonica* を用いて、環境水の酸素分圧の低下に伴う鰓でのガス交換の変化を三段階の水温について調べた。

#### 材料および方法

供試魚にはウナギ(体長  $626 \pm 31$  mm, 体重  $402 \pm 79$  g) (M $\pm$ SD) 95 個体を用いた。実験は 1 月 15 日-2 月 10

日に水温  $9.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$ , 呼吸室への流入量  $390 \pm 78$  ml/min のもとで、9 月 15 日-10 月 15 日に  $25.8 \pm 0.6^\circ\text{C}$ ,  $472 \pm 77$  ml/min のもとで、および 8 月 1 日-30 日に  $33.5 \pm 0.2^\circ\text{C}$ ,  $848 \pm 43$  ml/min のもとで行った。魚は水産大学校小野臨湖実験実習場で養成後、循環濾過式の 500 l 水槽で 2 週間以上ウナギ用配合飼料を体重の約 1% 投与して ( $9.1^\circ\text{C}$  の場合では無給餌で) 各実験水温のもとで飼育し、実験の 24 時間前より絶食にした。まず、1:1000 のキナルジン溶液で麻酔後、Holeton and Randall (1967) に準じて口腔へ、Saunders (1961) に準じて鰓腔へ、および背大動脈へ(山元, 1985) 外径 1 mm のポリエチレン細管を装着し、呼吸室 (Fig. 1) へ入れて 48 時間手術から回復させた。

測定は酸素分圧を下げる前の正常状態について行った後、DO メーターで調べながら窒素ガスの曝気量を流量計で調節して呼吸室への流入水の酸素分圧を 1 時間毎に順次低下させ、各段階について行った。

呼吸室への流入水 ( $D_{i, O_2}$ , ml/l) と呼吸室からの流出水の溶存酸素量 ( $C_{e, O_2}$ , ml/l) は、前もって設置しておいた酸素びん (Fig. 1B) を取換えて採水し、Winkler 法で測



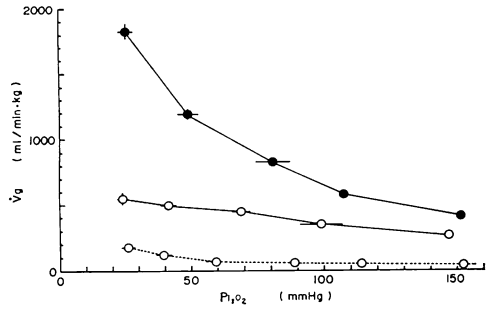


Fig. 4. Minute volume of gill ventilation ( $\dot{V}_g$ ) in normoxic and hypoxic conditions.

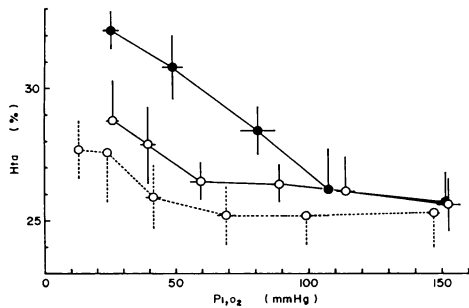


Fig. 5. Hematocrit value of the dorsal aortic blood ( $H_{ta}$ ) in normoxic and hypoxic conditions.

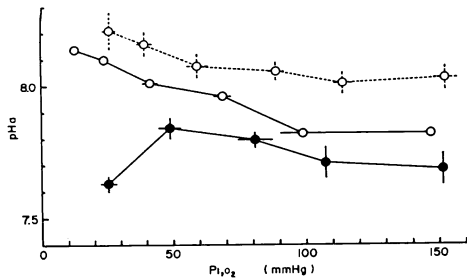


Fig. 6. pH of the dorsal aortic blood ( $pH_a$ ) in normoxic and hypoxic conditions.

mmHg まで、 $9.1^{\circ}\text{C}$  では  $41.6\text{ mmHg}$  までにはほぼ正常状態の値を維持し、更に低下すると増加したが、それらの増加は水温の高いほど大きかった (Fig. 5).

動脈血の pH は正常状態では水温の上昇に伴って低下した (Fig. 6). 酸素分圧が低下するといずれの水温でも徐々に上昇したが、 $33.5^{\circ}\text{C}$  では  $50\text{ mmHg}$  より低下すると著しく低下した (Fig. 6).

動脈血の全炭酸含量は正常状態では水温の上昇に伴って減少した (Fig. 7). 酸素分圧が低下するといずれの水

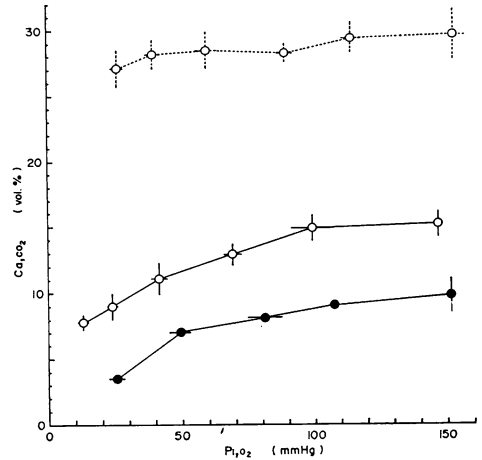


Fig. 7. Carbon dioxide content of the dorsal aortic blood ( $C_{a,CO_2}$ ) in normoxic and hypoxic conditions.

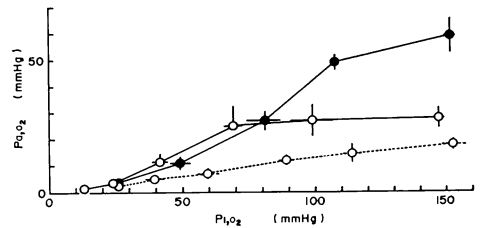


Fig. 8. Oxygen pressure of the dorsal aortic blood ( $P_{a,O_2}$ ) in normoxic and hypoxic conditions.

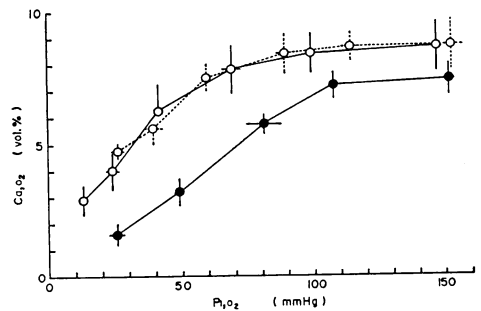


Fig. 9. Oxygen content of the dorsal aortic blood ( $C_{a,O_2}$ ) in normoxic and hypoxic conditions.

温でも徐々に減少した (Fig. 7).

動脈血の酸素分圧は正常状態では水温の上昇に伴って上昇した (Fig. 8). 酸素分圧が低下すると  $33.5^{\circ}\text{C}$  では低下し、 $70\text{ mmHg}$  より低下すると  $25.8^{\circ}\text{C}$  とほぼ同じ値を示した。  $25.8^{\circ}\text{C}$  では  $69.1\text{ mmHg}$  までにはほぼ正常

状態の値を維持し、更に低下すると低下した。9.1°Cでは直線的に低下した (Fig. 8)。

動脈血の酸素含量は正常状態では9.1°Cと25.8°Cではほぼ同じ値を示したが、33.5°Cではそれらより低い値を示した (Fig. 9)。酸素分圧が低下すると33.5°Cでは107.4 mmHgまで、25.8°Cと9.1°Cでは約90 mmHgまではほぼ正常状態の値を維持し、更に低下すると減少した (Fig. 9)。

## 考 察

Hughes (1964) は低酸素下における魚類の呼吸を呼吸非依存型つまり環境水の酸素分圧が低下するとあるところまでは酸素分圧が低下する前の酸素消費量を維持し、更に低下すると酸素消費量が減少する型と呼吸依存型つまり環境水の酸素分圧の低下に伴って酸素消費量が減少する型とに分けている。Hughes et al. (1983) はコイでは20°Cでは前者の型を、10°Cでは後者の型を示すことを報告している。ウナギでも同様に33.5°Cでは前者の型を、9.1°Cでは後者の型を示している (Fig. 2)。このことから、ウナギは水温が低下すると代謝量が減少すると同時に、呼吸非依存型から呼吸依存型に変化すると考えられる。

動脈血のpHは正常状態では水温の上昇に伴って全炭酸含量が減少して低下しているが、いずれの水温でも環境水の酸素分圧の低下に伴って全炭酸含量が減少して上昇している (Fig. 4, 6)。Randall and Cameron (1973) は正常状態のニジマスでは水温が上昇すると血漿の二酸化炭素含量が減少し、血液のpHが低下することを報告している。Howell et al. (1970) は変温動物の正常状態における血液のpHの上昇は血液の全炭酸含量の変化によらず、水の中性点に関係するアルカリ度の平衡恒数によって調節されていると推察している。しかし、低酸素下における動脈血のpHの上昇は主に鰓換水量の増加 (Fig. 4) による鰓からの二酸化炭素の排出量の増加によって動脈血の全炭酸含量が減少した (Fig. 7) ためと考えられる。33.5°Cでは酸素分圧50 mmHg以下になると動脈血のpHが低下したが、これは、高水温のために標準代謝量が大きいうえに鰓換水量の増加に伴う代謝量の増加が加わり、その大きな代謝量に相当する酸素量を著しく低い酸素分圧の水中から摂取できず、嫌氣的呼吸に陥入り、血中の乳酸量が増加したためと考えられる。

Steen and Kruijse (1964) は活動しているウナギの方が静止しているものよりも動脈血の酸素分圧が高いことを報告している。運動時に動脈血の酸素分圧が高くなる

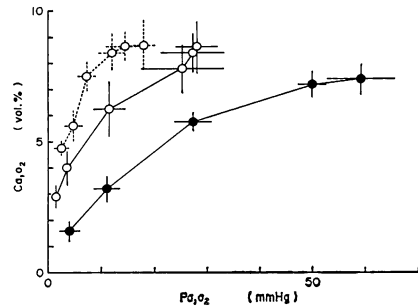


Fig. 10. Relationship between oxygen pressure of the dorsal aortic blood ( $P_{a,O_2}$ ) and oxygen content of the blood ( $C_{a,O_2}$ ).

ことは lemon skark *Negaprion brevirostris* (Bushnell et al., 1982), tench *Tinca tinca* (Jensen et al., 1983), striped bass *Morone saxatilis* (Nikinmaa et al., 1984) で知られている。同様に、正常状態では水温が上昇して酸素消費量が増加する (Fig. 2) と、動脈血の酸素分圧は上昇している (Fig. 8)。環境水の酸素分圧が低下しても、水温が高いほど酸素消費量が大きく (Fig. 2)、動脈血の酸素分圧は高い (Fig. 8)。しかし、環境水の酸素分圧が70 mmHgより低下すると動脈血の酸素分圧は33.5°Cと25.8°Cではほぼ同じ値を示して低下している (Fig. 8)。これは70 mmHg以下では動脈血の酸素分圧がそれぞれの環境水の酸素分圧下での最も高い値を33.5°Cと25.8°Cのいずれも示している結果と考えられる。

動脈血の酸素分圧と動脈血の酸素含量との関係 (Fig. 10) から明らかなように、正常状態における動脈血の酸素親和力は、水温の上昇に伴って体温が上昇し、加えて動脈血のpHが低下して血液の酸素解離曲線が右に傾き、それにつれて低下していると考えられる。一方、環境水の酸素分圧が低下すると動脈血の酸素親和力は動脈血のpHの上昇に伴って上昇していると考えられる。しかし、同じ環境水の酸素分圧のもとでは、水温が高いほど動脈血のpHが低いことから、動脈血の酸素親和力は水温が高いほど低いと考えられる。水温の上昇に伴う動脈血の酸素分圧の上昇はこのような動脈血の酸素親和力の低下を補って動脈血の酸素含量の減少を小さくしていると考えられる。

動脈血のヘマトクリット値は環境水の酸素分圧の低下に伴って増加している (Fig. 5)。その原因として、循環血液中への脾臓からの赤血球の補給および循環血漿中の水の血管外への流出による赤血球の濃縮 (Yamamoto et al., 1983, 1985) などが上げられる。従って、動脈血の酸素容量は環境水の酸素分圧の低下に伴って増加してい

ると考えられる。

動脈血の酸素含量は 9.1°C と 25.8°C では環境水の酸素分圧の低下に伴ってほぼ同じ値を示して減少しているが、33.5°C ではそれらよりも低い値を示して減少している (Fig. 9)。このことから、ウナギでは単位量の動脈血が運搬する酸素量は水温が至適なところに上昇するまでは正常状態および低酸素下におけるそれぞれの環境水の酸素分圧において水温の変化による差が認められないが、水温が至適なところより著しく上昇すると減少していると考えられる。

#### 引用文献

- Bushnell, P. G., P. L. Lutz, J. F. Steffensen, A. Oikari and S. H. Guber. 1982. Increases in arterial blood oxygen during exercise in the lemon shark (*Negaprion brevirostris*). J. Comp. Physiol., 147: 41-47.
- Eddy, F. B. 1974. Blood gases of the tench (*Tinca tinca*) in well aerated and oxygen-deficient waters. J. Exp. Biol., 60: 71-83.
- Holeton, G. F. and D. J. Randall. 1967. Changes in blood pressure in the rainbow trout during hypoxia. J. Exp. Biol., 46: 297-305.
- Howell, B. J., F. W. Baumgardner, K. Bondi and H. Rahn. 1970. Acid-base balance in cold-blooded vertebrates as a function of body temperature. Amer. J. Physiol., 218: 600-606.
- Hughes, G. M. 1964. Fish respiratory homeostasis. - Symp. Soc. Exp. Biol., 18: 81-107.
- Hughes, G. M., C. Albers, D. Muster and K. H. Götz. 1983. Respiration of the carp, *Cyprinus carpio* L., at 10 and 20°C and the effects of hypoxia. J. Fish. Biol., 22: 613-628.
- Itazawa, Y. and T. Takeda. 1978. Gas exchange in the carp gills in normoxic and hypoxic conditions. Respir. Physiol., 35: 263-269.
- Jensen, F. B., M. Nikinmaa and R. E. Weler. 1983. Effects of exercise stress on acid-base balance and respiratory function in blood of the teleost *Tinca tinca*. Respir. Physiol., 51: 291-301.
- Nikinmaa, M., J. H. Cech and M. McEnroe. 1984. Blood oxygen transport in stressed striped bass (*Morone saxatilis*): role of beta-adrenergic responses. J. Comp. Physiol., 154: 365-369.
- Randall, D. J. and J. N. Cameron. 1973. Respiratory control of arterial pH as temperature changes in rainbow trout *Salmo gairdneri*. Amer. J. Physiol., 225: 997-1002.
- Saunders, R. L. 1961. The irrigation of the gills in fishes. I. Studies of the mechanism of branchial irrigation. Can. J. Zool., 39: 637-653.
- Steen, J. B. and A. Krusysse. 1964. The respiratory function of teleostean gills. Comp. Biochem. Physiol., 12: 127-142.
- Stevens, E. D. and D. J. Randall. 1967. Changes of gas concentrations in blood and water during moderate swimming activity in rainbow trout. J. Exp. Biol., 46: 329-337.
- 山元憲一. 1985. 注射針を用いない背大動脈への細管装着. 水産増殖, 32: 216-219.
- Yamamoto, K., Y. Itazawa and H. Kobayashi. 1983. Erythrocyte supply from the spleen and hemoconcentration in hypoxic yellowtail. Mar. Biol., 73: 221-226.
- Yamamoto, K., Y. Itazawa and H. Kobayashi. 1985. Direct observation of fish spleen by an abdominal window method and its application to exercised and hypoxic yellowtail. Japan. J. Ichthyol., 31: 427-433.
- (759-65 下関市吉見永田本町 1944 水産大学校増殖学科)