

## テラピアの鰓換水

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 水産大学校 公開日: 2024-10-11 キーワード (Ja): キーワード (En): tilapia; flow velocity; gill slit; mouth; secondary lamella; ventilation 作成者: 山元, 憲一, 半田, 岳志, 横田, 源弘, 高橋, 孝史 メールアドレス: 所属: 水産研究・教育機構
URL	<a href="https://fra.repo.nii.ac.jp/records/2011866">https://fra.repo.nii.ac.jp/records/2011866</a>

This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License.



## テラピアの鰓換水

山元憲一<sup>1†</sup>・半田岳志<sup>1</sup>・横田源弘<sup>2</sup>・高橋孝史<sup>3</sup>

### Ventilation in the tilapia, *Oreochromis niloticus*

Ken-ichi Yamamoto<sup>1†</sup>, Takeshi Handa<sup>1</sup>, Motohiro Yokota<sup>2</sup> and Kouji Takahashi<sup>3</sup>

**Abstract** : In the tilapia, *Oreochromis niloticus* (body weight 1,100g), the ventilation properties under normoxic and hypoxic conditions were examined by continuous direct measurement of the ventilation volume, the hydraulic pressure in the buccal and opercular cavities, and the difference of the hydraulic pressure in between two cavities. The flow velocity and the mean flow passage areas at the mouth, the gill slit, and among the secondary lamellae were calculated using the measured values. And the reliability of the equation in search of the velocities was examined by directly measuring the velocity at the gill slit with the fiber-optic laser velocimeter.

Under severe hypoxic condition, the ventilation volume increased at about 11 times that under normoxic from 148 ml/min/kg to 1,615 ml/min/kg. The mean flow velocities at the mouth and among the secondary lamellae increased at about 2 times those under normoxic condition from 13.1 cm/sec to 26.5 cm/sec and from 16.3 cm/sec to 30.8 cm/sec, respectively. However, the velocity at the gill slit was almost constant in 24.6-27.2 cm/sec. The mean flow passage areas under severe hypoxic condition increased severalfold those under normoxic condition : 5 times at the mouth (from 0.35 cm<sup>2</sup> to 1.69 cm<sup>2</sup>), 6 times among the secondary lamellae (from 0.16 cm<sup>2</sup> to 0.88 cm<sup>2</sup>), 13 times at the gill slit (from 0.24 cm<sup>2</sup> to 3.13 cm<sup>2</sup>). From the relational expression of the mean flow passage area and the mean flow velocity, the hydraulic pressures of opening were estimated to be -0.8 mmH<sub>2</sub>O for buccal valve and 3.1 mmH<sub>2</sub>O for opercular valve. And the hydraulic pressure in which the water begins to flow in respect of the secondary lamella was guessed to be at 0.8 mmH<sub>2</sub>O.

The calculated velocity values were almost equal to those measured with the fiber-optic laser velocimeter, and the stroke ventilation volume calculated with the relational expression closely agreed with that measured directly. These results highly prove that the values calculated using the relational expression were considerably reliable.

**Key words** : Tilapia, flow velocity, Gill slit, Mouth, secondary lamella, Ventilation

### 緒 言

魚類は、静止時には口腔ポンプと鰓腔ポンプの作用によって口から水を吸入し、鰓裂から排出する動作を換水1周期としてこれを繰り返す。この間に二次鰓弁間に水を流して呼吸している。このような換水1周期における両ポンプの作用は、口腔と鰓腔の水圧変化、それらの水圧差の変

化、および口腔弁と鰓蓋弁の開閉の様子から4つの段階に分けて説明されている<sup>1-3)</sup>。つまり、水は口腔内の水圧が外界よりもマイナスになると口腔弁が開いて外界より口腔内に流入し、口腔内の水圧が鰓腔内よりも高い間に二次鰓弁間を口腔から鰓腔側へ流れ、鰓腔内の水圧が外界よりもプラスになると鰓蓋弁が開いて外界へ流出する。

このようにして二次鰓弁間を通過させる水量は、鰓換水

2007年6月11日受付. Received June 11, 2007.

1 水産大学校生物生産学科 (Department of Applied Aquabiology, National Fisheries University)

2 水産大学校海洋機械工学科 (Department of Ocean Mechanical Engineering, National Fisheries University)

3 水産大学校水産学研究科 (Graduate School of Fisheries Science National Fisheries University)

† 別刷り請求先 (corresponding author) : yamagenk@fish-u.ac.jp

量として、多くの魚種で調べられている<sup>4)</sup>。また、呼吸運動に伴う口腔や鰓腔内の水の流速は、コイ *Cyprinus carpio*<sup>5)</sup> やブラックバス *Micropterus salmoides*<sup>6)</sup> で測定されている。また、二次鰓弁間の水の流速は、鰓換水量と形態計測で求めた二次鰓弁間の断面積を用いた計算から推測されている<sup>7, 8)</sup>。二次鰓弁間を流れる水の様子は、二次鰓弁の形や呼吸運動に伴う口腔と鰓腔の水圧差の変化から推測されている<sup>9-12)</sup>。一方、鰓全体を流れる水の様子は、カラスガイの一種である *Anodonta cygnea* の幼生グロキディウムがブラウントラウト *Salmo trutta* の鰓に寄生する様子を調べることによって推測されている<sup>13)</sup>。

しかし、換水1周期における口腔ポンプと鰓腔ポンプの動きに伴う水の口腔への流入、鰓腔からの流出および二次鰓弁間の流れの変化については、ほとんど知られていない。そこで、本研究では、テラピア *Oreochromis niloticus* を用い、酸素飽和および低酸素の状態での口腔の水圧、鰓腔の水圧およびそれらの水圧差を測定して口、二次鰓弁と鰓裂の部分の平均流速と平均流路面積を解析した。また、それらの結果から、口腔弁および鰓蓋弁の開く時の水圧、二次鰓弁間を水が流れ始めるのに必要な最低の水圧、および換水1周期における口、二次鰓弁および鰓裂の部分の流速の変化を推測した。

## 材料と方法

供試魚には、体重 $1,001 \pm 74$  (平均値 $\pm$ 標準偏差、以降同様に示す) g、全長 $372 \pm 15$  mmのテラピア17個体を用いた。魚は水産大学の養魚池で産卵、ふ化、養成後、循環ろ過水槽 (500 l) で1ヶ月以上水温 $28.0 \pm 0.1$  °Cで、コイ用の配合飼料を体重の約1%投与して飼育した。なお、飼育および実験には、電磁血流計での鰓換水量の測定を可能にするために、少量の海水を加えて塩分濃度を5に調節した水を用いた。実験はすべて前記の水温および塩分濃度で行った。

手術は、魚を24時間絶食にした後、1:5,000濃度のキナルジン溶液で麻酔をかけ、体重および全長を計測後、口腔と鰓腔にポリエチレン細管を装着した<sup>14-16)</sup> (Fig. 1)。同細管には、外径2 mm、長さ30 mmのもの (No. 6, Hibiki) を用いた。手術後、魚を呼吸箱に入れ、15時間経過した後、測定を開始した。

## 鰓換水

実験は、鰓換水量を直接測定する装置<sup>17, 18)</sup> を用いて (Fig. 1)、酸素飽和度を窒素ガスの曝気によって1時間

毎に6段階に順次低下させ、鰓換水量を変化させて鰓換水に関する諸項目について12個体を用いて調べた。測定は下記の項目について各段階への酸素飽和度の低下開始から50分後より行った。なお、呼吸箱には長さ46 cm、幅8 cm、高さ13 cmのものを用いた。呼吸箱の前室への流入水量は2,000 ml/minとし、水が前室の排水口から常時流れ落ちている状態とした。一方、呼吸箱の後室から導いて酸素瓶からあふれる排水量は20 ml/minとした。

口腔および鰓腔の水圧は、血圧トランスジューサー (LPU-0.1A, 日本光電) を介して前置増幅器 (AP-601G, 日本光電) で信号を増幅し、マックラボシステム (Mac Lab MKIII, ADI) を用いて毎秒40回の速度で連続記録した。これらの水圧の変化は、呼吸箱の水面を0 mmH<sub>2</sub>Oとして測定した。本機器の水圧の較正は、水を呼吸箱から三方コックを介して緩衝用の筒へ導き、ここで呼吸箱への水の流入や魚の呼吸運動などによる水面の振動を除去して0 mmH<sub>2</sub>Oを調節し、三方コックを切り替え、緩衝用の筒との導通を止めて顕微鏡を改良した筒の水面を種々の高さ上昇させ、各高さでの水圧を示すように調節して行った (Fig. 1)。測定時には、三方コックを口腔および鰓腔に設置したポリエチレン細管へ切り替えた。

呼吸数 (RF, cycle/min) は、呼吸運動と同調して上下する呼吸箱の後室の排水口の水面の上下を数えた。毎分鰓換水量 (V<sub>g</sub>, ml/min/fish) は、呼吸箱の後室の排水口および酸素瓶から流出する水を受け皿で受け、メスシリン

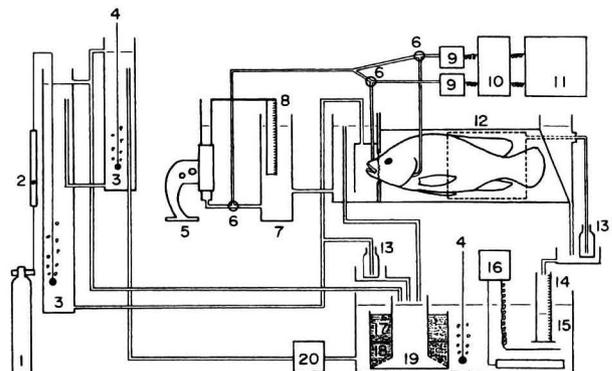


Fig. 1. Diagram of experimental system. 1: N<sub>2</sub> bottle, 2: flow meter, 3: equilibration column, 4: aeration, 5: column used to adjust the water pressure, 6: three way cock, 7: column used to absorb the vibration of water level in the respiration chamber, 8: scale, 9: blood pressure transducer, 10: carrier amplifier, 11: analog digital instrument, 12: respiration chamber, 13: 100 ml bottle to analyze the dissolved oxygen concentration, 14: measuring cylinder, 15: water reservoir, 16: thermostat, 17: crushed oyster-shell, 18: fine gravel, 19: filter tank, 20: lift pump.

ダーで測定した (Fig. 1)。

呼吸一回の鰓換水量 ( $V_{sv}$ , ml/cycle/fish) は、

$$V_{sv} = V_g / RF \quad \dots \dots \dots (1)$$

から計算した。

酸素消費量 ( $\dot{V}O_2$ , ml/min/fish) は、呼吸箱の前室の溶存酸素量 ( $C_{i,O_2}$ , ml/l) および呼吸箱の後室の溶存酸素量 ( $C_{e,O_2}$ , ml/l) を Winkler法<sup>19)</sup> で測定し、

$$\dot{V}O_2 = (C_{i,O_2} - C_{e,O_2}) \cdot V_g / 1000 \quad \dots \dots \dots (2)$$

から計算した。なお、呼吸箱の前室の酸素飽和度は、測定した溶存酸素量と水温を用いて酸素飽和量の表<sup>20)</sup> から求めた。

鰓酸素利用率 (U, %) は、

$$U = 100 \cdot (C_{i,O_2} - C_{e,O_2}) / C_{i,O_2} \quad \dots \dots \dots (3)$$

から計算した。

口、鰓裂および二次鰓弁の部位での平均流速および平均流路面積は、口腔の水圧、鰓腔の水圧およびそれらの水圧差を用いて次のようにして求めた。口、鰓裂および二次鰓弁の部位での水の流れは、口腔の水圧および鰓腔の水圧がプラスとマイナスの間を、口腔と鰓腔の水圧差がプラスとゼロの間を周期的に変化していることから、いずれも間欠流であることが明らかである。そこで、水は、口では水圧がマイナスの間に、鰓裂では水圧がプラスの間に、二次鰓弁では口腔と鰓腔の水圧差がプラスの間に流れていると仮定した。また、それぞれの部位での流速の瞬間値 ( $V$ , cm/sec) は、定常流で成立する流動方程式を基礎として、

$$V = \sqrt{2g\Delta H} \quad \dots \dots \dots (4)$$

で計算されるとした<sup>21)</sup>。ここで、 $g$ は重力加速度を、 $\Delta H$  (mmH<sub>2</sub>O) は水圧あるいは水圧差を示す。

一般に、流路面積 $F$ を通過する瞬間体積流量 $Q$ は、

$$Q = \alpha FV = SV \quad \dots \dots \dots (5)$$

で与えられる。ここで、 $\alpha$ は流量係数を、 $S$ および $\alpha F$ は有効流路面積を示す。

呼吸一回のうち水の流れている時間 $\Delta T$  (Fig. 2の $T_1$ あるいは $T_2$ )で平均化した時間平均流量 $Q$ は、

$$Q = SV \quad \dots \dots \dots (6)$$

で定義される。ここで、 $S$ は $\Delta T$ で平均化した時間平均の有効流路面積 (以下、単に平均流路面積という) を示し、

$$S = 1/\Delta T \cdot \int_0^{\Delta T} S dt \quad \dots \dots \dots (7),$$

で計算される値である。また、 $\bar{V}$ は $\Delta T$ で平均化した時間平均流速 (以下、単に平均流速という) を示し、

$$\bar{V} = 1/\Delta T \cdot \int_0^{\Delta T} V dt = 1/\Delta T \cdot \int_0^{\Delta T} \sqrt{2g\Delta H} dt \quad \dots \dots \dots (8)$$

で計算される値である。

したがって、平均流速 $\bar{V}$  (cm/sec) は式 (8) から求め

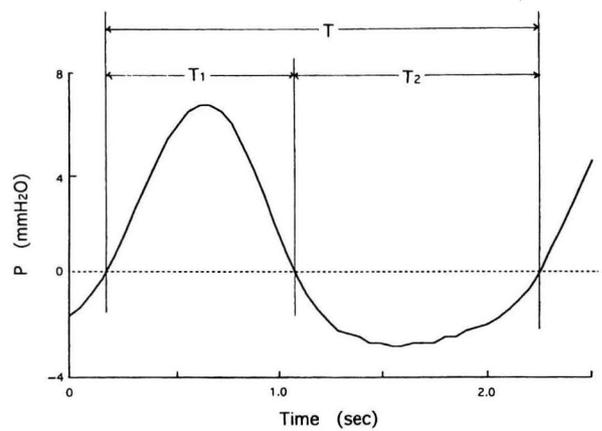


Fig. 2. The times measured on one cycle of respiratory movement. T: time of one cycle,  $T_1$  and  $T_2$ : time of plus and minus of water pressure, respectively.

られる。すなわち、瞬間水圧 $\Delta H(t)$ を検出し、その平方根を計算し、その時間平均の値を用いることによって、平方根誤差<sup>22)</sup>を含まない平均流速が計算される。

実際には、口、鰓裂および二次鰓弁の部位における平均流速は、呼吸数100回分 (2~4分間) を計測して求めた口腔の水圧のマイナス側、鰓腔の水圧のプラス側およびそれらの水圧差のプラス側の瞬間水圧 $\Delta H(t)$ のそれぞれの平方根の時間平均の値、口腔の水圧のマイナス側、鰓腔の水圧のプラス側およびそれらの水圧差のプラス側の呼吸一周期のそれぞれの所要時間 (Fig. 2) の平均値 ( $\Delta T$ , sec) を用いて計算した。

口、鰓裂および二次鰓弁の部位の平均流路面積 ( $\bar{S}$ , cm<sup>2</sup>) は、式 (6) を変形した式、

$$S = Q/V \quad \dots \dots \dots (9)$$

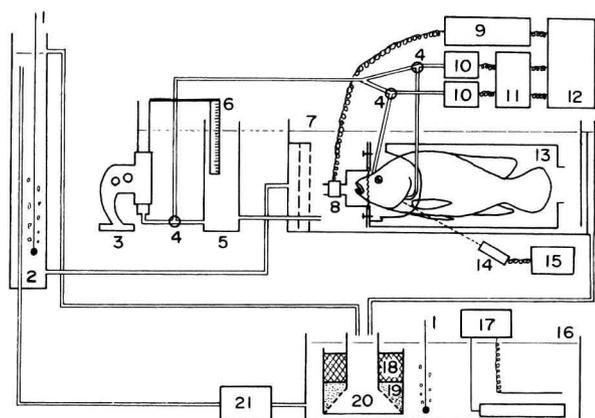
に、 $Q = V_g/60 \cdot T/\Delta T$ を代入して、

$$\bar{S} = V_g/\bar{V} \cdot T/\Delta T \cdot 1/60 \quad \dots \dots \dots (10)$$

から求めた。ここで、 $T$  (sec) は呼吸1周期の時間 (Fig. 2)、 $V_g$  (ml/min/fish) は毎分鰓換水量を示す。

### 流速の直接測定

実験は、セラピア5個体を用いてFig. 3に示した装置で、鰓裂から排出される水の平均流速をレーザー流速計 (FLV8851, Kanomax) で直接測定し、同時に前記と同様にして各部位の水圧を測定し、水圧の測定値から計算した鰓裂の部位での流速と比較し、前記の計算方法の妥当性を検討した。また、同時に鰓換水量も電磁血流計のプロープ (FF-070T, 口径7 mm, 0.5 l/min, 日本光電) を通過する水量を電磁血流計 (MFV-2100, 日本光電) で連続測定し、前記のマックラボシステムで記録した。



**Fig. 3.** Diagram of experimental system used to measure directly the water velocity at the gill slits. 1: aeration, 2: equilibration column, 3: column used to adjust the water pressure, 4: three way cock, 5: column used to absorb the vibration of water level in the respiration chamber, 6: scale, 7: tank used to set the respiration chamber, 8: blood flow transducer, 9: electromagnetic blood flowmeter, 10: blood pressure transducer, 11: carrier amplifier, 12: analog digital instrument, 13: respiration chamber, 14: probe, 15: fiber-optic laser velocimeter, 16: water reservoir, 17: thermostat, 18: crushed oyster-shell, 19: fine gravel, 20: filter tank, 21: lift pump.

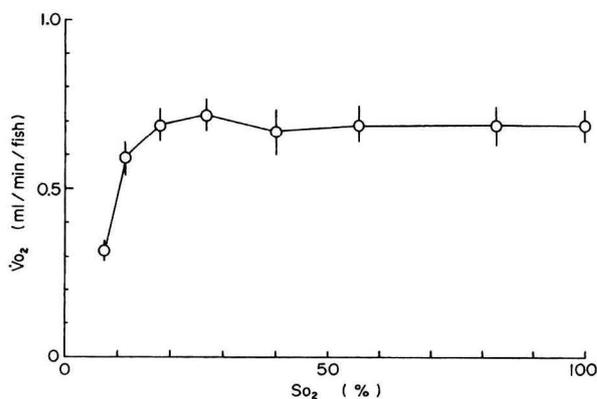
直接測定した流速は後述する粒径約 $10\ \mu\text{m}$ の微細粒子36~90個の流れる速さを平均して求めた。この時、呼吸1周期のうちの鰓裂から水が排出されていない間の流速を測定値から除去するために、ゼロ近傍の流速の値を除去して計算した。測定した部位は胸鰭基部の中央付近（鰓腔へポリエチレン細管を設置する部分）で鰓蓋弁より約 $1\ \text{mm}$ 外側へ離れたところとし、測定した水流の向きは水平より下向き $15^\circ$ とした。この角度は、同流速計が一次元の流速を測定する形式であることから、水流の向きを種々検討して、最も早い流速が測定される場所として決めた。微細粒子は、焼いたカキ殻をよく擦り潰し、水に懸濁させ、その上澄みを用いた。測定の際に、これをスポイドで少量ずつ電磁血流計のプロブの部分（Fig. 3）より添加した。

毎分鰓換水量は、連続記録をもとに、流速を連続して直接測定した間の時間を平均して求めた。

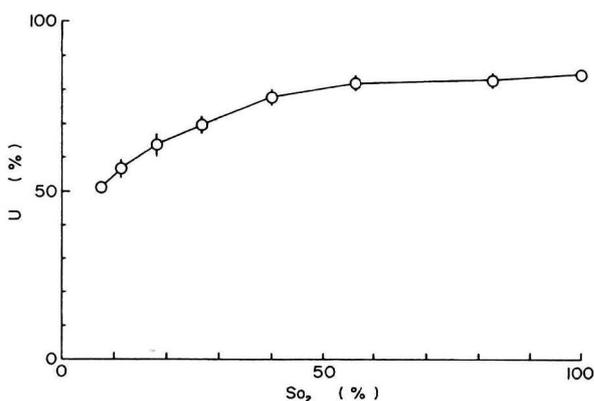
## 結 果

酸素消費量は、酸素飽和の状態（酸素飽和度 $100.9 \pm 0.1\%$ ）で $0.69 \pm 0.05\ \text{ml}/\text{min}/\text{fish}$ を示し、酸素飽和度が $17.5 \pm 1.8\%$ に低下してもほぼ酸素飽和の状態での値を維持していたが、さらに低下すると著しく減少して、酸素飽和度

$7.8 \pm 0\%$ で $0.32 \pm 0.03\ \text{ml}/\text{min}/\text{fish}$ を示した（Fig. 4）。鰓酸素利用率は、酸素飽和の状態で $84.5 \pm 1.7\%$ を示し、酸素飽和度が $82.3 \pm 2.4\%$ に低下してもほぼ酸素飽和の状態での値を維持していたが、さらに低下すると減少して、酸素飽和度 $7.8 \pm 0\%$ で $50.9 \pm 0.9\%$ を示した（Fig. 5）。呼吸数は、酸素飽和の状態で $31 \pm 3\ \text{cycle}/\text{min}$ を示し、酸素飽和度の低下に伴って増加して、酸素飽和度 $11.1 \pm 1.3\%$ で $63 \pm 4\ \text{cycle}/\text{min}$ と酸素飽和の状態での約2倍の増加を示し、さらに酸素飽和度が低下すると減少した（Fig. 6）。毎分鰓換水量は、酸素飽和の状態で $148 \pm 13\ \text{ml}/\text{min}/\text{fish}$ を示し、酸素飽和度の低下に伴って増加して、酸素飽和度 $11.1 \pm 1.3\%$ で $1,615 \pm 96\ \text{ml}/\text{min}/\text{fish}$ と酸素飽和の状態での約11倍の増加を示し、さらに酸素飽和度が低下すると減少した（Fig. 7）。呼吸一回の鰓換水量は、酸素飽和の状態で $4.8 \pm 0.5\ \text{ml}/\text{cycle}/\text{fish}$ を示し、酸素飽和度の低下に伴って増



**Fig. 4.** Change of oxygen consumption ( $\dot{V}O_2$ ) of the tilapia under progressive hypoxia. Circles and vertical lines show means and standard deviations, respectively.



**Fig. 5.** Change of percent oxygen utilization at the gills ( $U$ ) of the tilapia under progressive hypoxia. Circles and vertical lines show means and standard deviations, respectively.

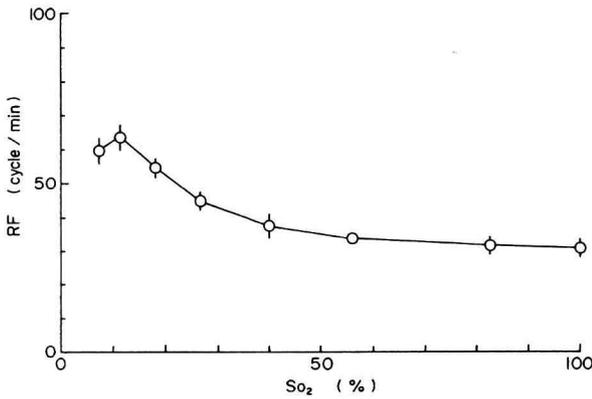


Fig. 6. Change of respiratory frequency (RF) of the tilapia under progressive hypoxia. Circles and vertical lines show means and standard deviations, respectively.

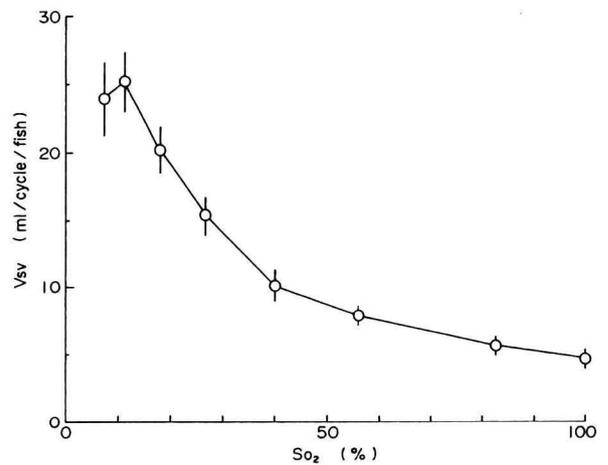


Fig. 8. Change of stroke volume of gill ventilation ( $V_{sv}$ ) of the tilapia under progressive hypoxia. Circles and vertical lines show means and standard deviations, respectively.

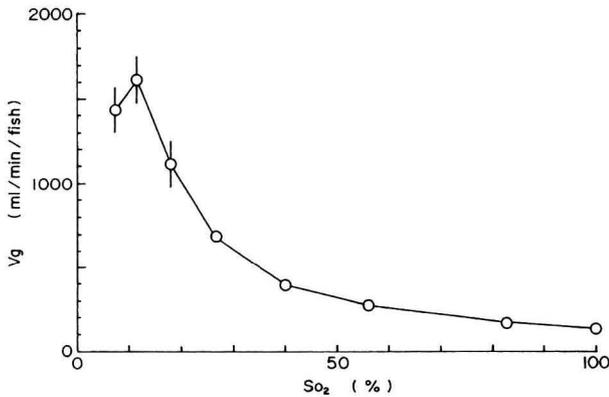


Fig. 7. Change of minute volume of gill ventilation ( $V_g$ ) of the tilapia under progressive hypoxia. Circles and vertical lines show means and standard deviations, respectively.

加して、酸素飽和度 $11.1 \pm 1.3\%$ で $25.6 \pm 2.2 \text{ ml/cycle/fish}$ と酸素飽和の状態での約5倍の増加を示し、さらに酸素飽和度が低下すると減少した (Fig. 8)。

口腔の水圧、鰓腔の水圧および口腔と鰓腔の水圧差の記録例として、酸素飽和および低酸素の状態 (酸素飽和度 $11.1 \pm 1.3\%$ ) のものをFig. 9に示した。酸素飽和の状態では、口腔と鰓腔の水圧差はほとんどの個体でマイナス域が出現することはなかった。酸素飽和度が低下すると、口腔および鰓腔の水圧はプラス側およびマイナス側への振幅が大きくなったが、口腔と鰓腔の水圧差はプラス側に大きく変動全体の水準が上昇した。口腔の平均水圧は、プラス域では、酸素飽和の状態で $3.85 \pm 0.25 \text{ mmH}_2\text{O}$ を示し、酸素飽和度の低下に伴って増加して酸素飽和度 $11.1 \pm 1.3\%$ で $6.82 \pm 0.50 \text{ mmH}_2\text{O}$ と最大を示し、さらに酸素飽和度が低下すると減少した (Fig. 10)。マイナス域では、酸素飽和の状態

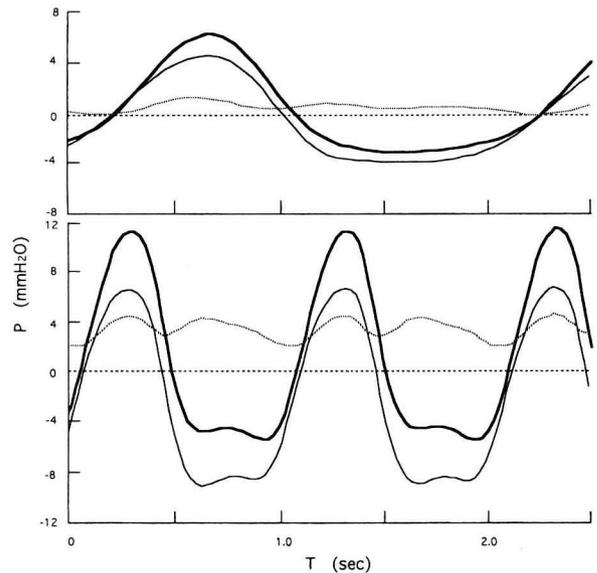
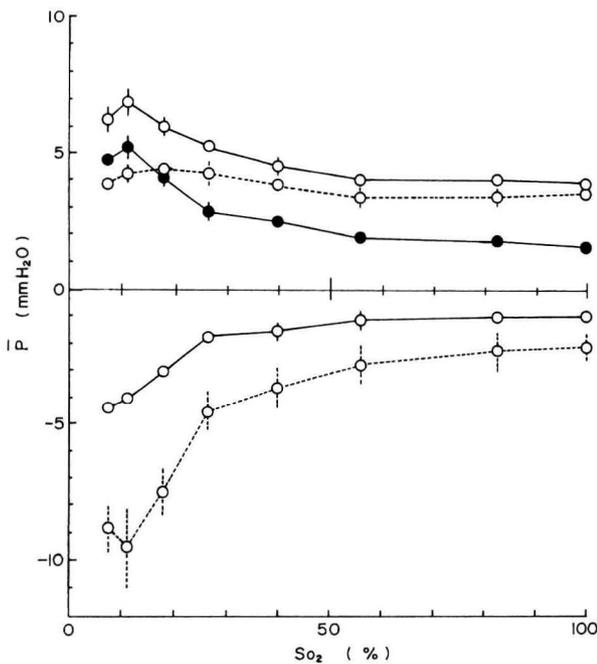
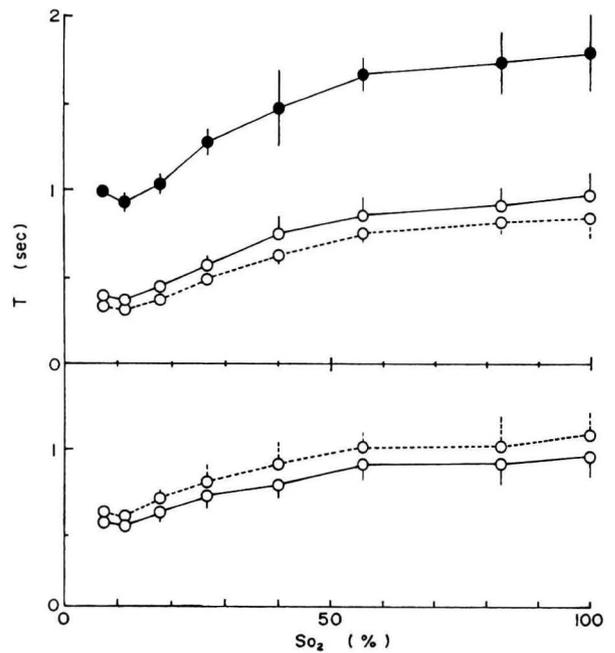


Fig. 9. A records of water pressure (P) in the buccal cavity (fat lines) and the opercular cavity (fine lines), and the difference of the pressure in the buccal cavity to the opercular cavity (dotted lines) with the respiratory movement under normoxic (upper side) and severe hypoxic conditions (under side) in the tilapia.

で $-1.12 \pm 0.33 \text{ mmH}_2\text{O}$ を示し、酸素飽和度の低下に伴って減少して酸素飽和度 $7.8 \pm 0\%$ で $-4.28 \pm 0.31 \text{ mmH}_2\text{O}$ を示した (Fig. 10)。鰓腔の平均水圧は、プラス域では、酸素飽和の状態で $3.57 \pm 0.25 \text{ mmH}_2\text{O}$ を示し、酸素飽和度の低下に伴って増加して酸素飽和度 $11.1 \pm 1.3\%$ で $4.23 \pm 0.41 \text{ mmH}_2\text{O}$ と最大を示し、さらに酸素飽和度が低下すると減少した (Fig. 10)。マイナス域では、酸素飽和の状態



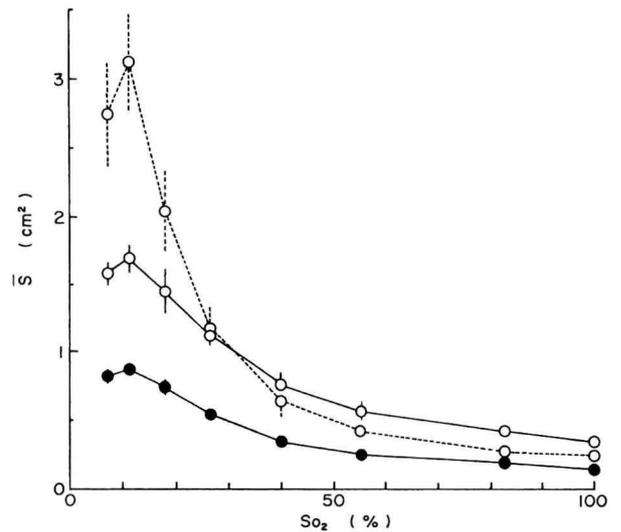
**Fig. 10.** Changes of mean water-pressure (P) in the zone of plus (upper side) and of minus (under side) of the tilapia under progressive hypoxia. Open circles and solid lines, open circles and broken lines, and closed circles and solid lines are the water-pressures in the buccal and the opercular cavity, and the difference of the water-pressure in the buccal cavity to the opercular cavity, respectively. Circles and vertical lines show means and standard deviations, respectively.



**Fig. 11.** Changes of time (T) of the zone of plus (upper side) and of minus (under side) in one cycle of respiratory movement in the tilapia under progressive hypoxia. Open circles and solid lines, open circles and broken lines, and closed circles and solid lines are the time on buccal and opercular cavity, and the difference of water pressure in the buccal cavity to the opercular cavity, respectively. Circles and vertical lines show means and standard deviations, respectively.

で  $-2.21 \pm 0.52 \text{ mmHgO}$  を示し、酸素飽和度の低下に伴って減少して酸素飽和度  $11.1 \pm 1.3\%$  で  $-9.26 \pm 1.26 \text{ mmHgO}$  と最小を示し、さらに酸素飽和度が低下するとわずかに増加した (Fig. 10)。口腔と鰓腔の水圧差は、プラス域では、酸素飽和の状態で  $1.42 \pm 0.23 \text{ mmHgO}$  を示し、酸素飽和度の低下に伴って増加して酸素飽和度  $11.1 \pm 1.3\%$  で  $5.16 \pm 0.47 \text{ mmHgO}$  と最大を示し、さらに酸素飽和度が低下すると減少した。マイナス域では、常時ほぼゼロを示していた (Fig. 10)。呼吸一回の口腔の水圧、鰓腔の水圧およびの口腔と鰓腔の水圧差のプラスおよびマイナスを示す時間は、いずれも酸素飽和度の低下に伴って減少した (Fig. 11)。

口での平均流路面積は、酸素飽和の状態で  $0.35 \pm 0.03 \text{ cm}^2$  を示し、酸素飽和度の低下に伴って増加して酸素飽和度  $11.1 \pm 1.3\%$  で  $1.69 \pm 0.10 \text{ cm}^2$  と酸素飽和の状態での約5倍の増加を示し、さらに酸素飽和度が低下すると減少した (Fig. 12)。鰓裂での平均流路面積は、酸素飽和の状態では  $0.24 \pm 0.03 \text{ cm}^2$  を示し、酸素飽和度の低下に伴って増加して酸素飽和度  $11.1 \pm 1.3\%$  で  $3.13 \pm 0.35 \text{ cm}^2$  と酸素飽和の状態での約13倍の増加を示し、さらに酸素飽和度が低



**Fig. 12.** Changes of mean area flowing with water (S) in the tilapia under progressive hypoxia. Open circles and solid lines, open circles and broken lines, and closed circles and solid lines are the area of mouth, gill slits and secondary lamella, respectively. Circles and vertical lines show means and standard deviations, respectively.

下すると減少した (Fig. 12)。二次鰓弁での平均流路面積は、酸素飽和の状態で  $0.16 \pm 0.02 \text{cm}^2$  を示し、酸素飽和度の低下に伴って増加して酸素飽和度  $11.1 \pm 1.3\%$  で  $0.88 \pm 0.04 \text{cm}^2$  と酸素飽和の状態での約 6 倍の増加を示し、さらに酸素飽和度が低下すると減少した (Fig. 12)。

口での平均流速は、酸素飽和の状態で  $13.1 \pm 0.8 \text{cm/sec}$  を示し、酸素飽和度の低下に伴って増加して酸素飽和度  $11.1 \pm 1.3\%$  で  $26.5 \pm 0.8 \text{cm/sec}$  と酸素飽和の状態での約 2 倍の増加を示し、さらに酸素飽和度が低下すると減少した (Fig. 13)。鰓裂での平均流速は、酸素飽和の状態で  $24.6 \pm 0.3 \text{cm/sec}$  となり、酸素飽和度の低下に伴ってわずかに

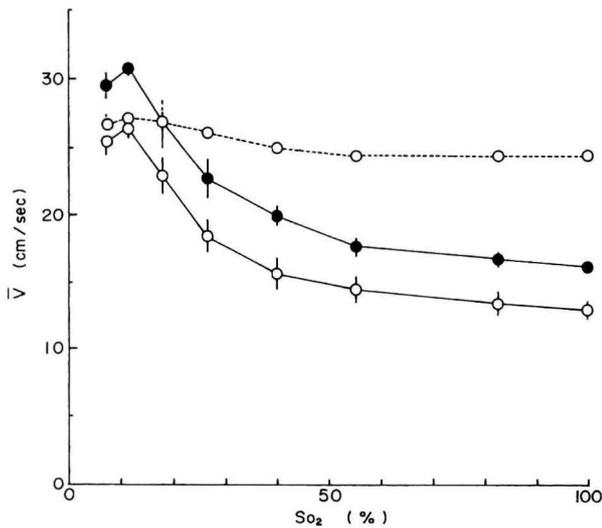


Fig. 13. Changes of mean water-velocity ( $\bar{V}$ ) in the tilapia under progressive hypoxia. Open circles and solid lines, open circles and broken lines, and closed circles and solid lines are the velocity in mouth, gill slits and secondary lamella, respectively. Circles and vertical lines show means and standard deviations, respectively.

増加して酸素飽和度  $11.1 \pm 1.3\%$  で  $27.2 \pm 0.3 \text{cm/sec}$  を示した (Fig. 13)。二次鰓弁での平均流速は、酸素飽和の状態では  $16.3 \pm 0.5 \text{cm/sec}$  となり、酸素飽和度の低下に伴って増加して酸素飽和度  $11.1 \pm 1.3\%$  で  $30.8 \pm 0.6 \text{cm/sec}$  と酸素飽和の状態での約 2 倍の増加を示し、さらに酸素飽和度が低下すると減少した (Fig. 13)。

また、計算値を実測値と比較するために行った実験の結果では、鰓裂から排出される水の平均流速は、実測値で  $21.7 \pm 1.5 \text{cm/sec}$ 、計算値で  $24.4 \pm 0.6 \text{cm/sec}$  となり、それら両者はほぼ同じ値を示した (Table 1)。

毎分鰓換水量と口、鰓裂および二次鰓弁の部位での平均流路面積との関係を見ると、平均流路面積はいずれの部位でも毎分鰓換水量の増加に伴って増加した (Fig. 14)。毎分鰓換水量と口、鰓裂および二次鰓弁の部位での平均流速との関係を見ると、平均流速は、口および鰓裂では毎分鰓換水量の増加に伴って増加したが、二次鰓弁ではほぼ一定した値を示した (Fig. 15)。二次鰓弁での平均流速 ( $V$ , cm/sec) と鰓酸素利用率 ( $U$ , %) との関係を見ると、鰓酸素利用率は平均流速の増大に伴ってほぼ直線的に減少し、それら両者の関係は、

$$U = -2.12V + 119 \quad (r^2 = 0.920) \quad \dots \quad (11)$$

で表された (Fig. 16)。

口、鰓裂および二次鰓弁の部位での平均流路面積 ( $\bar{S}$ ,  $\text{cm}^2$ ) と平均流速 ( $\bar{V}$ , cm/sec) との関係を見ると、口および二次鰓弁では平均流路面積の増加に伴って平均流速も増大しているが、鰓裂では平均流路面積の増加しても平均流速はほとんど変化がなかった (Fig. 17)。それら両者の関係は、口では、

$$\bar{V} = 4.688\bar{S}^2 + 12.83 \quad (r^2 = 0.9339) \quad \dots \quad (12),$$

Table 1. Mean water velocity measured directly with the fiberoptic laser velocimeter ( $V_1$ ) and calculated with the water pressure in the opercular cavity ( $V_2$ ) at the gill slit of the tilapia, *Oreochromis niloticus*

	Respiratory frequency cycle/min	Ventilation volume ml/min/fish	$V_1$ cm/sec	$V_2$ cm/sec
	46	111	$24.2 \pm 14.3^*$ (N=71)	23.4
	46	109	$24.0 \pm 5.2^*$ (N=75)	25.0
	39	111	$24.7 \pm 11.1^*$ (N=36)	24.7
	40	105	$24.4 \pm 1.2^*$ (N=90)	24.5
	42	103	$24.3 \pm 0.6^*$ (N=89)	24.5
Mean	43	108	24.3	24.4
SD	3	3	5.4	0.6

\*: standard deviation on the each measurement, N: number of particle used for measuring the moving speed.

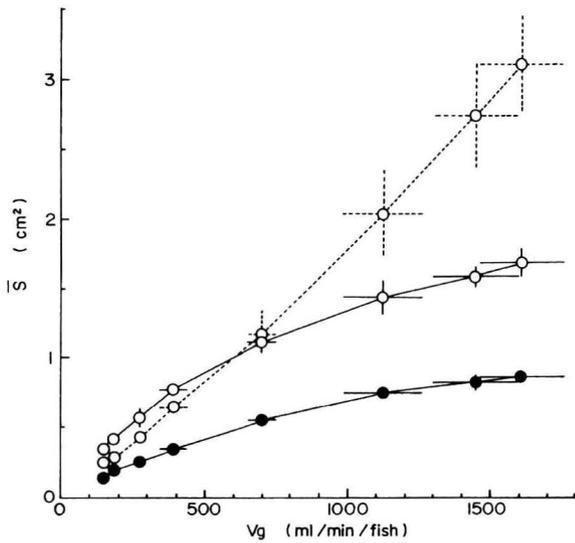


Fig. 14. Relationships of mean area flowing with water ( $S$ ) to minute volume of gill ventilation ( $V_g$ ) in the tilapia. Open circles and solid lines, open circles and broken lines, and closed circles and solid lines are the area of mouth, gill slits and secondary lamella, respectively. Circles show means, and vertical and horizontal lines standard deviations.

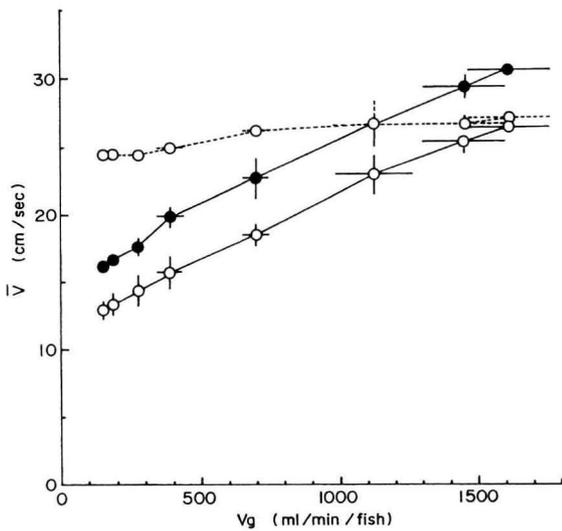


Fig. 15. Relationships of mean water-velocity ( $V$ ) to minute volume of gill ventilation ( $V_g$ ) in the tilapia. Open circles and solid lines, open circles and broken lines, and closed circles and solid lines are the velocity at mouth, gill slits and secondary lamella, respectively. Circles show means, and vertical and horizontal lines standard deviations.

二次鰓弁では,

$$\bar{V} = 19.551S + 12.90 \quad (r^2 = 0.9572) \quad \dots (13)$$

鰓裂では,

$$\bar{V} = 49.197S + 600.3 \quad (r^2 = 0.7442) \quad \dots (14)$$

で表された。

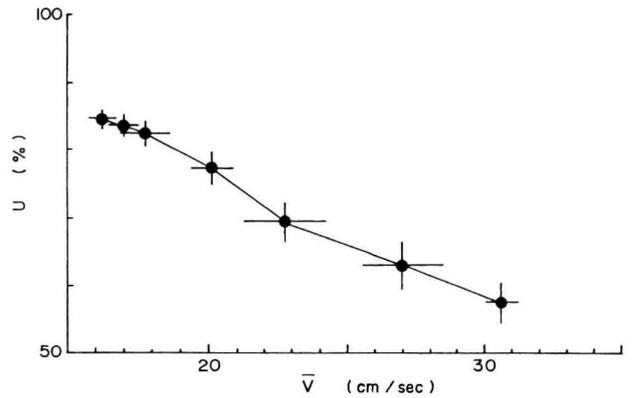


Fig. 16. Relationship of percent oxygen utilization at the gills ( $U$ ) to mean water velocity at the secondary lamella ( $\bar{V}$ ) in the tilapia. Circles show means, and vertical and horizontal lines standard deviations.

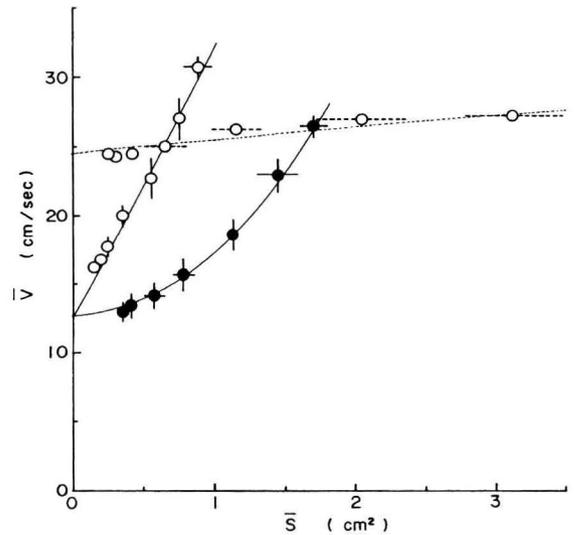


Fig. 17. Relationship of mean area flowing with water ( $S$ ) to mean water velocity ( $V$ ) in the tilapia. Open circles and solid lines, open circles and broken lines, and closed circles and solid lines are the mouth, the gill slits and the secondary lamella, respectively. Circles show means, and vertical and horizontal lines standard deviations.

### 考 察

テラピアの酸素消費量, 毎分鰓換水量, 呼吸一回の鰓換水量, 呼吸数, 鰓酸素利用率は, 25℃では, それぞれ 0.52ml/min/kg, 102ml/min/kg, 3.14ml/cycle/kg, 32 cycle/min, 88%であると報告されている<sup>23)</sup>。この場合と同様な実験装置を用いて, 口腔および鰓腔へのポリエチレン細管を装着した個体 (平均体重1001g) で行った本研究での結果 (それぞれ0.69ml/min/fish, 148ml/min/fish, 4.8ml/cycle/fish, 31cycle/min, 84.5%) は, 前記とほぼ

同じ値を示している。一方、酸素飽和度を低下させた場合には、酸素消費量は、水温20~35℃では、酸素分圧が20~30mmHgより低下すると著しい減少が始まると報告されている<sup>24)</sup>。この酸素分圧は酸素飽和度13~19%に相当する。低酸素下において、毎分鰓換水量は酸素飽和の状態での6~12倍の増加を示し、この時呼吸1回の鰓換水量および呼吸数も増加し、鰓酸素利用率は減少することが報告されている<sup>24)</sup>。本研究では、ポリエチレン細管を同様に装着し、鰓換水量を直接測定するために口と鰓裂の間を膜で仕切る操作を施して実験を行ったが、低酸素下において酸素消費量の減少が始まる酸素飽和度(17.5%)は、前記の実験での結果とほぼ同じ値を示した。また、本研究の結果でも同様に毎分鰓換水量は酸素飽和の状態での11倍の増加を示し、呼吸1回の鰓換水量および呼吸数も増加し、鰓酸素利用率は減少した。これらの結果から、本研究で施したポリエチレン細管の装着の手術および口と鰓裂の間を膜で仕切る操作は、換水に関する一連の解析を進める上でほとんど支障がないと考えられる。

口の部位での平均流速は、酸素飽和の状態では13.1±0.8cm/secを、低酸素の状態では26.5±0.8cm/secを示した(Fig.13)。流速を直接測定した結果によると、口に近い部分の流速は、ブラックバスでは10~30cm/secの範囲で変化していることが報告されている<sup>6)</sup>。コイでは、酸素飽和の状態においては0~20cm/secの範囲で、低酸素の状態においては0~40cm/secの範囲で変化していることが報告されている<sup>5)</sup>。本研究での値は、前記の両魚種の変動幅に入っており、それらの変動幅のほぼ平均的な値を示している。また、鰓裂の部位の平均流速は計算値と実測値が良く一致した(Table 1)。これらのことから、平均流速を求めた式は、口、鰓裂および二次鰓弁の部位における平均流速を求めるのに十分に利用できると考えられる。

鰓裂の部位での平均流路面積は、毎分鰓換水量の増加に伴って増加した(Fig.14)が、同部位での平均流速は、毎分鰓換水量が増加してもほぼ一定の値を示した(Fig.15)。このことから、鰓裂から排出される水の流速は、鰓換水量が増加しても流路面積を増加させて、ほぼ一定に維持されていることが明らかである。

Paling<sup>13)</sup>によると、カラスガイの一種である*Anodonta cygnea*の幼生グロキディウムはブラウントラウトの鰓全体ではなく、一部に多く寄生していることから、水は鰓全体の二次鰓弁間を常時流れているのではなく、必要に応じて流れる部分を拡大させていると推測している。本研究の結果から、テラピアは毎分鰓換水量が増大しても平均流路面

積を増大させないと仮定すると、毎分鰓換水量が11倍増大すると二次鰓弁間を通過する水の速度は11倍に増大しているはずである。しかし、実際には2倍の増大と計算された。また、平均流路面積は6倍に増大したと計算された。鰓酸素利用率は二次鰓弁の部位での平均流速の増大に伴って直線的に減少した。これらのことから、テラピアは、Paling<sup>13)</sup>が推測しているように鰓換水量の増加に伴って二次鰓弁間を流れる部分を拡大させて二次鰓弁間を水が流れる合計断面積を拡大させ、鰓換水量が増大しても二次鰓弁間を流れる流速を出来るだけ小さくしていることが明らかである。二次鰓弁間を通過する水の速度の増大を小さくすることは、それだけ二次鰓弁での水と血液の接している時間が長くなり、水中の酸素を出来るだけ多く血液に取り込むことが可能となり、水から血液への酸素摂取の効率を増大させていると考えられる。

二次鰓弁間を流れる水の平均流速は、本研究の結果では、16.3~30.8cm/secと計算された(Figs.13, 15)。しかし、Lauder<sup>6)</sup>は、Saunders<sup>7)</sup>およびHughes<sup>8)</sup>の報告による二次鰓弁の形態計測の結果および鰓換水量の測定結果から計算すると、コイでは0.03~0.3cm/sec、White sucker, *Catostomus commersoni*では0.04~0.85cm/sec、Brown bullhead, *Ictalurus nebulosus*では0.035~0.44cm/sec、Small mouthed black bass, *Micropterus dolomieu*では0.11cm/secになると報告している。Hughes<sup>25)</sup>は、同様にして計算した結果から、魚類では5cm/sec台の大きさであろうと推測している。形態計測に基づいて解析すると、Skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*では0.128~0.748cm/secになると報告されている<sup>8)</sup>。これらの値は、本研究での値よりも著しく小さい。その主な原因は、本研究では二次鰓弁の部位の流路面積は変化するとして計算したが、形態計測に基づく推測では魚類が静止している場合の鰓換水量を用いて計算しているにも関わらず鰓全体の二次鰓弁間を水が流れていると仮定していることから、二次鰓弁間の最大流路面積で計算している結果と推測される。

水が二次鰓弁間を通過する時間は、硬骨魚類の二次鰓弁の長さがHughes<sup>25)</sup>の図から推測すると1mm以下となることから、本研究では、二次鰓弁間を流れる水の平均流速を用いて計算すると $1/30.8 \times 100 = 3 \sim 1/16.3 \times 100 = 6$  msecとなる。Randall and Daxboeck<sup>24)</sup>は、水が二次鰓弁間を通過する時間は多くの魚でおよそ100~300msecであると推測している。Stevens and Lighyfoot<sup>8)</sup>は、形態計測に基づいて解析すると、Skipjack tunaでは160~940msecになると報告している。これらの値は本研究の結果よりも著し

く大きい。この場合にも、先に二次鰓弁間の流速で推測したように、鰓全体の二次鰓弁間が水が流れていると仮定して計算していることが主な原因で、本研究の結果よりも著しく大きい値となっていると推測される。

口腔と鰓腔の水圧差は、テラピアでは、常にプラスを示した。Hughes<sup>2,3)</sup>は、呼吸運動一周期を口腔ポンプと鰓腔ポンプの動きから4つの相に分けると、第4相での口腔と鰓腔の水圧差は、ブラウントラウトではマイナスを示すが、アジ、*Trachurus trachurus*, rockling, *Ono mustela*, ツノガレイ, *Pleuronectes platessa*, ババガレイ, *Microstomus kitt*ではマイナスを全く示さないと報告している。これらのことから、テラピアは後者の呼吸様式を示す魚類で、ブラウントラウトとは異なると考えられる。

口、鰓裂および二次鰓弁の部位における平均流路面積と平均流速の関係から、平均流路面積がゼロのときの平均流速 ( $\bar{V}$ , cm/sec) はそれぞれの部位において水が流れ始めた瞬間の流速に相当すると考えられる。この時の水圧 (初期駆動水頭,  $\Delta H_0$ , mmH<sub>2</sub>O) をそれぞれの部位について、式 (4) を利用して、

$$\bar{V} = \sqrt{2g \cdot \sqrt{\Delta H_0}} \\ \therefore \Delta H_0 = V^2 / 2g \dots \dots \dots (15)$$

から求めると、口では0.8mmH<sub>2</sub>O、鰓裂では3.1mmH<sub>2</sub>O、二次鰓弁では0.8mmH<sub>2</sub>Oとなる。ここで、Vは式 (12), (13) および (14) に平均流路面積  $S = 0$  を代入して求めた値である。また、Hughes<sup>2)</sup>は、口腔弁および鰓蓋弁の開閉はそれぞれ口腔および鰓腔内の水圧変化によって受動的に行われ、口腔弁が開くのは口腔内の水圧がわずかにマイナスに、鰓蓋弁が開くのは鰓腔内の水圧がわずかにプラスになったときであると報告している。これらのことから、テラピアでの口腔弁あるいは鰓蓋弁が開くのに必要な水圧は、口あるいは鰓裂の部位の初期駆動水頭を示す圧力に相当する圧力、それぞれ-0.8, 3.1mmH<sub>2</sub>Oであると推測される。また、二次鰓弁の部位では、抵抗に打ち勝って流れるのに必要な最低の水圧は、同様に初期駆動水頭を示す圧力に相当する圧力、0.8mmH<sub>2</sub>Oであると推測される。

つぎに、呼吸1周期中の口、鰓裂および二次鰓弁の部位での瞬時瞬時の流速の変化を次のようにして推測した。瞬時瞬時の流速 ( $V$ , cm/sec) は、毎秒40回の間隔で測定した水圧 ( $\Delta H$ , mmH<sub>2</sub>O) を用いて式 (4) から計算した。このようにして計算した流速の変化を、前記の初期駆動水頭を考慮して、Fig. 9 に示した例の場合について示すと Fig. 18 のようになる。なお、口、鰓裂および二次鰓弁の部位における初期駆動水頭の水圧を示すときのそれぞれの流

速は、式 (12), (13), (14) に平均流路面積  $S = 0$  を代入して求めた。口の部分での流速は、酸素飽和の状態では初期駆動水頭を示す水圧で口腔弁が開いて直ちに 12.8cm/sec を示し、わずかに増加した後徐々に減少する変化を示し、低酸素になると、初期駆動水頭を示す水圧で口腔弁が開いて直ちに 12.8cm/sec を示し、30cm/sec まで増大してこの大きな状態を維持した後、急激に減少する変化を示した。鰓裂の部分での流速は、酸素飽和の状態では初期駆動水頭を示す水圧で鰓蓋弁が開いて直ちに 24.5cm/sec を示し、わずかに増加した後減少する変化を示し、低酸素になっても酸素飽和の状態とはほぼ同じ変化を示した。二次鰓弁の部分での流速は、酸素飽和の状態では初期駆動水頭を示す水圧で水が流れ始めて直ちに 12.9cm/sec を示し、25cm/sec まで増加した後徐々に減少して水圧が初期駆動水頭を示す値に低下したところでゼロを示し、低酸素になると、水圧は常に初期駆動水頭を示す水圧より高い値を示して常時水が流れ、19~36cm/sec の範囲で周期的な増減を示した。一方、コイやブラックバスでの流速の直接測定では、本研究の場合と異なって、口腔弁および鰓蓋弁の開くのと同時に水が所定の流速で流れ始めるような変化は記録されていない<sup>5,6)</sup>。しかし、これらの連続記録では、流速計の感応部分を口から口腔内あるいは鰓裂から鰓腔内に挿入して測定を行っていることから、その感応部分が障害となって口腔弁および鰓蓋弁が正常に作動しなかったのではないかと考えられる。

呼吸1周期における口、鰓裂および二次鰓弁の部位での瞬時瞬時の流路面積 ( $S$ , cm<sup>2</sup>) は、平均流路面積と平均流速の関係式 (式12~14, Fig. 17) で表される関係を示して変化していると仮定し、これについて検討した。まず、先に計算した呼吸1周期の口、鰓裂および二次鰓弁の部位での瞬時瞬時の流速 ( $V$ , cm/sec) の値をそれぞれの部位に関する関係式 (式12~14) に代入して、それぞれの部位の瞬時瞬時の流路面積 ( $S$ , cm<sup>2</sup>) を求めた。これらの値を用いて、呼吸1回の鰓換水量 ( $V_{sv}$ , ml/min/fish) を

$$V_{sv} = \int_0^T SV dt \dots \dots \dots (16)$$

から求めた。このようにして、口、鰓裂あるいは二次鰓弁の部位に関する流速と流路面積から計算したそれぞれの呼吸1回の鰓換水量は、いずれも実測値 (Fig. 8) と良く一致した。このことから、呼吸1周期の口、鰓裂および二次鰓弁の部位における瞬時瞬時の流路面積の変化は、平均流路面積と平均流速の関係式で表される関係を示して変化していると推測した。

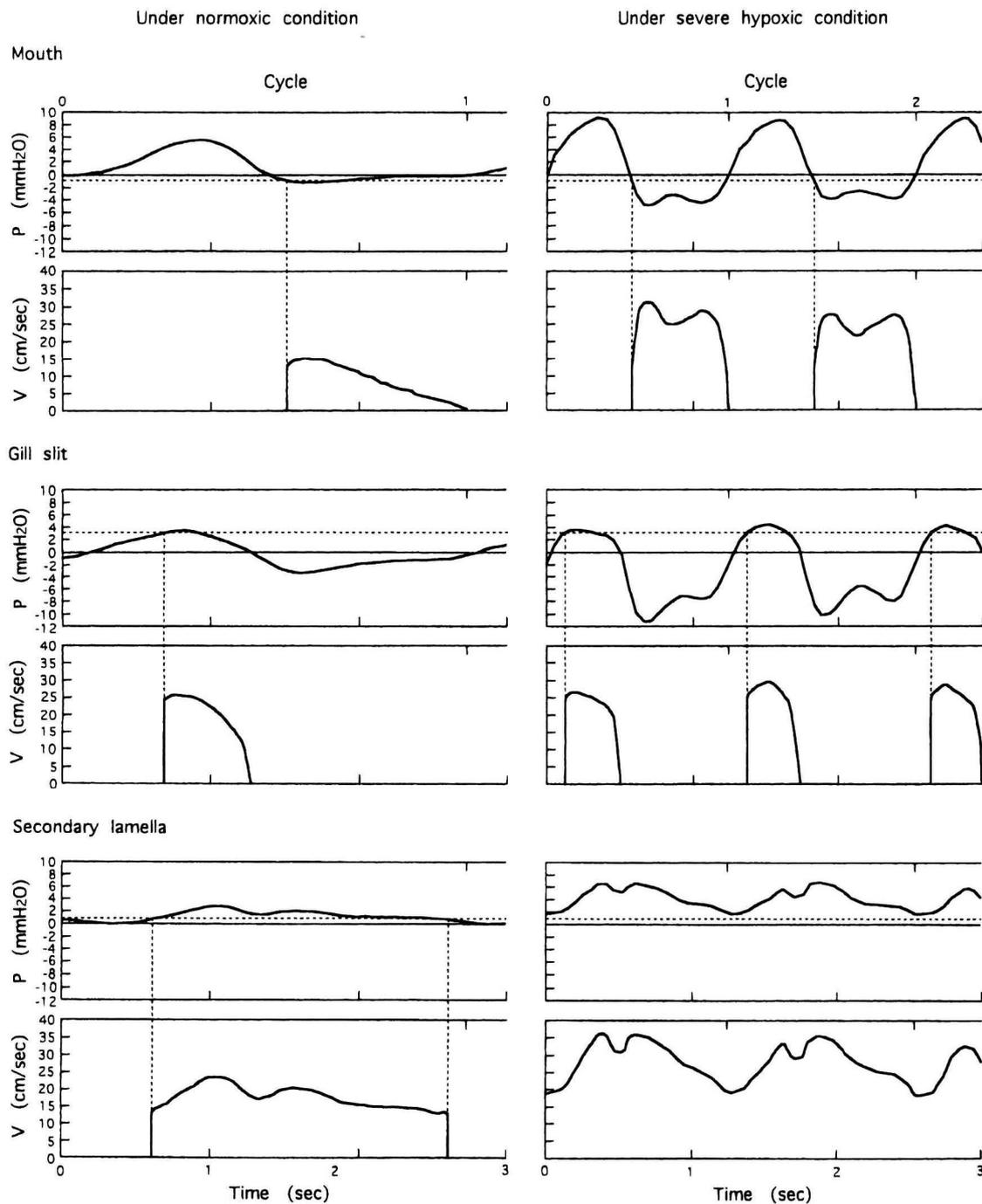


Fig.18. A case on changes of water pressure (P) and water velocity (V) with respiratory movement in the tilapia under normoxic and severe hypoxic conditions. Mouth show the pressure in the buccal cavity and the velocity at the mouth, Gill slit the pressure in the opercular cavity and the water velocity at the gill slits, and Secondary lamella the pressure of the difference of water pressure in the buccal cavity to the opercular cavity and the velocity at the secondary lamella. The horizontal broken lines show water pressure when the water begins to flow. The pressure were calculated by the equations of the relationship of mean area to mean water-pressure.

## 要 約

本研究は、酸素飽和度を低下させることによって鰓換水量を変化させ、鰓換水量を直接測定すると同時に口腔の水圧、鰓腔の水圧およびそれらの水圧差を連続測定し、口、鰓裂および二次鰓弁の部位での流速や流路面積を計算で求めて、テラピアの鰓換水について調べた。

著しい低酸素下では、毎分鰓換水量は酸素飽和の状態での146ml/min/kgから1,615ml/min/kgへ11倍の増加を示した。平均流速は口では13.1から26.5cm/secへ2倍、二次鰓弁では16.3から30.8cm/secへ2倍の増加を示したが、鰓裂では24.6~27.2cm/secでほぼ一定していた。平均流路面積は口では0.35から1.69cm<sup>2</sup>へ5倍、二次鰓弁では0.16から0.88cm<sup>2</sup>へ6倍、鰓裂では0.24から3.13cm<sup>2</sup>へ13倍の増加を示した。

平均流路面積と平均流速の関係式から、口腔弁と鰓蓋弁が開くのに必要な水圧はそれぞれ0.8, 3.1mmH<sub>2</sub>O以上、二次鰓弁間を水が流れ始める水圧は0.8mmH<sub>2</sub>Oとなった。

鰓裂での平均流速の計算値はレーザー流速計で直接測定した値と一致した。口、鰓裂あるいは二次鰓弁の部位に関する流速と流路面積から計算した呼吸1回の鰓換水量は、実測値と一致した。これらのことから、前記の各値は信頼性があると判断した。

## 文 献

- 1) Hughes G M, Shelton G : Pressure changes during the respiratory movements of teleostean fishes. *Nature*, **179**, 255 (1957)
- 2) Hughes G M, Shelton G : The mechanism of gill ventilation in three freshwater teleosts. *J Exp Biol*, **35**, 807-823 (1958)
- 3) Hughes G M : A comparative study of gill ventilation in marine teleosts. *J Exp Biol*, **37**, 28-45 (1960)
- 4) Shelton G : The regulation of breathing. In Hour W S, Randall D J (ed) *Fish Physiology IV*. Academic Press, New York and London, 239-359 (1970)
- 5) Holeton G F, Jones D R : Water flow dynamics in the respiratory tract of the carp (*Cyprinus carpio* L.). *J Exp Biol*, **63**, 537-549 (1975)
- 6) Lauder G V : Pressure and water flow patterns in the respiratory tract of the bass (*Micropterus salmoides*). *J Exp Biol*, **113**, 151-164 (1984)
- 7) Saunders R L : The irrigation of the gills in fishes. II. Efficiency of oxygen uptake in relation to respiratory flow activity and concentrations of oxygen and carbon dioxide. *Can J Zool*, **40**, 817-862 (1962)
- 8) Hughes G M : The dimensions of gills in relation to their function. *J Exp Biol*, **45**, 177-195 (1966)
- 9) Scheid P S, Piiper J : Theoretical analysis of respiratory gas equilibration in water passing through fish gills. *Resp Physiol*, **13**, 305-318 (1971)
- 10) Stevens E D, Lightfoot E N : Hydro-dynamics of waterflow in front of and through the gills of skipjack tuna. *Comp Biochem Physiol*, **83A**, 255-259 (1986)
- 11) Malte H : Pressure/flow relations in the interlamella space of fish gills: theory and application in the rainbow trout. *Resp Physiol*, **78**, 229-242 (1989)
- 12) Hughes G M : General anatomy of the gills. In: Hour W S, Randall D J (ed) *Fish Physiology X, Part A*. Academic Press, New York and London, 1-72 (1984)
- 13) Paling J E : A method of estimating the relative volumes of water flowing over the different gills of a freshwater fish. *J Exp Biol*, **48**, 533-544 (1968)
- 14) Holeton G F, Randall D J : Changes in blood pressure in the rainbow trout during hypoxia. *J Exp Biol*, **46**, 297-305 (1967)
- 15) 板沢靖男, Hughes G M : コイ科魚類テンチの鰓換水量に関する予備的実験. *魚雑*, **21**, 39-42 (1974)
- 16) 竹田達右, 山元憲一 : 魚の呼吸循環系へのカニューレシオン. *日本水産学会(編), 水産学シリーズ24, 魚の呼吸と循環*. 恒星社厚生閣, 東京, 125-128 (1978)
- 17) 山元憲一, 平野修, 橋本公浩 : 鰓換水量の直接測定法とそのコイへの応用. *水産増殖*, **36**, 131-135 (1988)
- 18) Yamamoto K : Relationship of respiration to body weight in the carp *Cyprinus carpio* under resting and normoxic condition. *Comp Biochem Physiol*, **100A**, 113-116 (1991)
- 19) 日本海洋学会 : 海洋観測指針 (中央气象台). 田中幸和堂, 東京, 174-180 (1955)
- 20) 日本海洋学会 : 海洋観測常用表 (海洋観測指針附録). 中央气象台 (編). 田中幸和堂, 東京, 4-19, 61-70 (1955)
- 21) Prandtl L : 流体の運動論. 非粘性流体の力学, 流れ学(上) (白倉昌明・橋藤雄監訳), コロナ社, 東京, 36-109 (1974)

- 22) 浅沼強：非定常流. 八田桂三, 浅沼強, 松木正勝(編), 内燃機関計測ハンドブック. 朝倉書店, 東京, 53-63 (1979)
- 23) Yamamoto K : Relationship of respiration to body weight in the tilapia *Oreochromis niloticus* under resting and normoxic condition. *Comp Biochem Physiol*, **103A**, 81-83 (1992)
- 24) Fernandes M N, Rantin F T : Respiratory responses of *Oreochromis niloticus* (pisces, Cichlidae) to environmental hypoxia under different thermal condition. *J Exp Biol*, **35**, 509-519 (1989)
- 25) Hughes G M : General anatomy of the gills. In Hour W S, Randall D J (ed) *Fish Physiology X, Part A*. New York and London, 1-72 (1984)
- 26) Randall D J, Daxdoeck C : Oxygen and carbon dioxide transfer across fish gills. In Hour W S, Randall D J (ed) *Fish Physiology X, Part A*. Academic Press, New York and London, 263-314 (1984)