真骨魚の心機能

難波憲二, 植松一真*

1. はじめに

脊椎動物門に属する魚類は、ヤツメウナギやメクラウナギなどの円口類が属している無顎綱、化石種である棘魚綱および板皮綱、サメやエイなどの板鰓類が属している軟骨魚綱、現存する魚類では最も多量の硬骨魚綱の5綱に大別され、その種の総数は17,000種とも、40,000種とも推定されている。このうち硬骨魚綱はさらに、少数種の総鰭亜綱、肺魚亜綱と、硬骨魚綱の種の殆どを占める条鰭亜綱に分類される。この条鰭亜綱はさらにまた、チョウザメに代表される軟質下綱、アミアに代表される全骨下綱、およびニシン、タラ、サケ、マス、サバ、アジ、イワシ、ヒラメ、カレイ、アンコウ、マダイ、スズキ、ウナギ、コイ、メダカなど、条鰭亜綱中で最も多様な多様性に富んでいる真骨下綱とに分けられる。したがって、魚類の大部分を占めるのは真骨下綱と言っても過言ではない。

本稿では、この真骨下綱に属する魚、すなわち真骨魚の心機能について概説するつもりであるが、現在までにその心機能が研究されている真骨魚は、たかだか数10種に充たないので、本稿の内容が真骨魚のほんの僅かな種に関するものに限られてしまうことを、あらかじめお断りしておく。

2. 心臓の構造

真骨魚の心臓は、胸部腹側に位置する囲心腔内にあり、静脈洞、1心房、1心室、動脈球の4室からなる。これら4室は正中線上にほぼ直列に並び、各室の境界には血液の逆流を防ぐ弁がある。静脈洞は結合組織を主体とした、およそ90 μ m前後の薄い膜状の壁からなり、一般に心筋の存在は極めて僅かである^{1),2)}。しかしOets³⁾は、ヨーロッパウナギの静脈洞の収縮を肉眼的に観察しており、心電図のV波はこ

の収縮に関係することを報告している。心房は心筋のスポンジ層を主体にした薄い壁で構成されており、収縮性がある。真骨魚では、心臓全体に占める心房の重量は8%~20%であるという¹⁾。心室は血液を体循環させる強い収縮力を発生させるために、厚い壁をもつ。この壁の内腔側は、大部分が心筋のスポンジ層からなり、その外側を心筋の緻密層が包み込んでいる。スポンジ層は心臓内腔に体循環から還ってくる静脈血から、緻密層は冠状動脈の動脈血から、それぞれ酸素と栄養の供給を受けている。心拍出量の大きな魚種ほど、緻密層が良く発達している⁴⁾⁻⁶⁾。動脈球は心筋をもたないので、それ自身は収縮しないが、弾性線維に富んだ厚い壁をもつので、強い弾力性を示す。その弾力性はヒト大動脈のそれよりもはるかに大きく、コイでは32倍も大きい⁷⁾。動脈球の機能はWindkesselとして働き、腹大動脈を流れる脈流を平滑化し、繊細な鰓血管を過大な血圧から守り、心室の拡張期にも腹大動脈内の血流を保つことである^{1),2)}。動脈球の弾力性は、ニジマスでは腹大動脈の血流の25%⁸⁾を、lingcod(アイナメ科の魚)では29%⁹⁾を動かしているという。

3. 心臓の電気的特性

心筋細胞内電位 真骨魚の心臓は、言うまでもなく筋原性心臓である。真骨魚の心筋細胞内電位に関する報告は少ない。心筋細胞内の静止電位は、コイでは心房-60.4mV、心室-60.5mV、フナでは心房-63.7mV、心室-62.5mV、キンギョでは心房-69.2mV、心室-72.6mV、メダカでは心房-56.5mV、心室-53.2mV、ウナギでは心房-66.5mV、心室-67.4mV、活動電位は、コイでは心房76.1mV、心室80.9mV、フナでは心房86.5mV、心室82.2mV、キンギョでは心房81.7mV、心室91.8mV、メダカでは

*Kenji NANBA & Kazumasa UEMATSU, 広島大学生物生産学部水産動物生理学研究室(〒724 東広島市西条町大字下見)

図1 魚類心電図棘波の命名法 ヒト心電図の場合と同様に、P波は心房の脱分極波、QRS群は心室の脱分極波、T波は心室の再分極波である。P波およびQRS群のintervalは、それぞれ心房あるいは心室全体に、興奮が伝播する時間に相当する。P波の始まりからQRS群の始まりまでの間を、PQ（あるいはPR）間隔と呼び、心房から心室へ興奮が到達する時間を表す。QRS群の始めからT波の終わりまでをQT間隔と呼び、心室に興奮が始まってから消退するまでの時間に相当する。QRS群の終わってからT波の始めまでをST部分と呼び、心室が正常に興奮している場合には、基線に一致するが、心室の一部に興奮の異常があると、基線に一致せず、基線よりも上昇したり、あるいは下降したりする(ST偏位)。

図2 遊泳運動時のニジマス心電図 ニジマスの開心腔内に、心電図導出用電極を心臓の前後に埋め込んで記録したもの。

心房74.6mV、心室73.8mV、ウナギでは心房84.8mV、心室91.1mVであり、いずれの魚種においても、心室のほうが心房よりもプラトー相が長いと報告されている¹⁰⁾。

ペースメーカー細胞 ペースメーカー細胞の部位は魚種によって異なり、ウナギでは静脈洞、洞房弁、房室漏斗(房室間の弁)および室球境界部の4カ所にあり、マダイ、イサキ、カワハギでは洞房弁、房室漏斗および室球境界部の3カ所にあり、コイ、フナでは洞房弁と房室漏斗の2カ所にある。また、ペースメーカー細胞の活動電位は、コイの洞房弁で60～110mV程度であるという¹¹⁾。興奮伝導の特殊筋系の存在は、真骨魚では未だ確認されていない。

心電図 魚類の心電図を構成する各棘波は、ヒトの心電図の各棘波とはほぼ同じであるところから、ヒト心電図棘波の命名法に従い、慣用的に、順次P.Q.R.S.Tと命名されている(図1)。遊泳中の魚からも、波形解析に十分耐え得る心電図の導出記録が可能となったので^{12)～14)}(図2)、魚類においても、心電図は心機能を調べる有効な手段として利用されるようになった。

4. 心臓の神経支配

魚類の心拍動は、体内の変化ばかりでなく、外部環境の変化を鋭敏に反映する。魚類心臓に対する末梢神経支配は比較的良く知られているが、中枢神経支配についての知見はきわめて乏しい。一般に、真骨魚の心臓は、コリン性迷走神経と、クロム親和性細胞から血液中に放出されるカテコールアミンの支配を受ける。心臓に対しカテコールアミンは促進的に、迷走神経終末から放出されるアセチルコリンは抑制的に作用する。ヒラメ類の一部を除いた大部分の真骨魚の心臓には、経路はさまざまながら、カテコールアミン性の神経支配がある。しかしながら後述するように、これら神経性アミンは、液性のアミンほど主要な役割を果たしていないと考えられている。迷走神経による調節は低温域において重要であり、反対にカテコールアミンによる調節は、高温域において重要であるという見方もある¹⁵⁾。

迷走神経 真骨魚の心臓には、キューヴィエ氏管に沿って走る迷走神経心臓枝が、静脈洞あるいは心房から入る。同神経の一部は、洞房部に存在するコリン作動性の神経節細胞とシナプスし、残りは心房の心筋に達するが、心室への侵入はない。また、心室の収縮力はアセチルコリンに影響されない¹⁶⁾。アセ

図3 ニジマスの迷走神経心臓枝の走行経路を示す模式図 神経の電気刺激を行いながら心臓枝を追跡した結果、心臓枝はキュヴィエ氏管の付近で迷走神経心臓幹から分岐するものと考えられた。A, 心房; BA, 動脈球; CVT, 迷走神経心臓内臓幹; DC, キュヴィエ氏管; SV, 静脈洞; V, 心室。

図4 ニジマス延髄迷走神経運動核の細胞の分布位置を示す模式図 これらの細胞体は、迷走神経心臓内臓幹に HRP を注入することにより、逆行性に標識された。図の下は数字は門 (obex) から吻側(+)あるいは尾側(-)への距離を μm で表す。V, 第4脳室。

チルコリンの心拍動抑制作用は、ペースメーカー細胞と心房心筋細胞表面の、ムスカリン性アセチルコリン受容体を介して起こる。

徐脈あるいは心臓停止反射 外界からの刺激に対し、魚類の心臓は、心拍数の減少や停止など、いわゆる心臓反射を起こす。とくに、振動刺激や音刺激が与えられた時のコイやウナギの反応は顕著であり、心拍動が数10秒間停止することもある。また環境水中の酸素濃度が著しく低下した時には、酸素不足性徐脈が起こる。どの反射もアトロピンの注射により消失することから、迷走神経の支配下にあることは明らかである。

中枢神経支配 哺乳類の迷走神経心臓枝の節前細胞は、背側運動核と疑核(n. ambiguus)の2カ所に位

置する¹⁷⁾。板鰐類の *Scyliorhinus* sp. の迷走神経心臓枝も、哺乳類と相同の2カ所の核に起源することが知られている^{18),19)}。真骨魚での知見は乏しいが、最近、真骨魚の迷走神経心臓枝の節前細胞は、延髄迷走神経運動核の門(obex)に位置し²⁰⁾(図3, 4), その分布は他の迷走神経運動ニューロンと異なり、散在性である²¹⁾ことが報告された。

Hornby と Demski²²⁾は、キンギョの脳に局所微小刺激を加えることにより、心拍動のリズムを調節する経路を推定した。それによれば、徐脈には、視床下部から中脳被蓋と延髄網様体の外側腹側をへて、迷走神経運動核の尾側の部分に投射する経路が関与し、一方、頻脈には端脳背部、前脳外側束、間脳下葉の外側腹側、迷走葉の背側正中部などの部位が関

図5 激しい運動直後にニジマス心電図に現れたST偏位 ニジマスを追い回して激しく運動させると、その直後から長時間にわたりST偏位が出現した。左側の心電図は運動前の安静状態のもの、右側の心電図は激しく運動した直後のもの。

わる。視床下部には心拍数を増加させる中心と、減少させる中心がある。とくに頻脈を支配する経路については、確証はないが、迷走神経に混在する交感神経繊維、そして心臓枝節前細胞に対する上位中枢からの抑制の2つの系が考えられる。

5. 心臓の非神経性支配

スターリングの心臓の法則 哺乳動物の心臓では、基本的な非神経性支配の機構であるこの法則に、真骨魚の心臓も従う^{23),24)}。たとえばケムシカジカやゲンゲの心臓では、1.5cmH₂Oの前負荷の変化が、1回心拍出量と毎分心拍量を6倍変化させ、また後負荷が生理学的に正常な範囲内である30~50cmH₂Oでは、1回心拍出量は殆ど変化しないという²⁴⁾⁻²⁶⁾。

カテコールアミン 頭腎などに存在するクロム親和細胞から静脈血中に放出されるカテコールアミンは、交感神経系の支配下にあり、その濃度は心臓に影響を与えるに十分である。酸素不足、激しい運動、出血などのストレスは、カテコールアミンの血中濃度を急激に上昇させる²⁷⁾。タラでは、血中のアドレナリン対ノルアドレナリンの比は安静状態で約1であるが、ストレスによって10倍もその値が増加する^{28),29)}。したがって心臓に達するアドレナリンの濃度は、安静時の0.1nMからストレス時の1μMの間を変動する²⁹⁾。カテコールアミンは、アドレナリンのβ受容体を介して、心拍数の増加と心筋収縮力の増強を起こす。しかしintactな魚では、この正のinotropyが直接的に1回心拍量の増加にはつながらず、ストレス時の心筋の収縮力と心機能の維持に働いていると言われている³⁰⁾⁻³²⁾。β₁受容体はウナギ³³⁾で、β₂受容体はニジマス³⁴⁾、ヤトラ¹⁶⁾で、その存在が報告されている。

6. 安静時の心機能

現在までに報告されている真骨魚の安静時の心機能を纏めてみると、水温がその魚種の生息適温範囲であればおよそ、心拍数は毎分20~60拍、毎分心拍出量は6~30ml・min⁻¹・kg⁻¹、前負荷は生息環境圧より僅かに(2cmH₂Oまで)高く、後負荷は30~50cmH₂O、power outputは0.4~2.4mW・kg⁻¹魚体重、または0.5~3.0mW・g⁻¹心室湿重量である²⁶⁾。

7. 運動時の心機能

魚類の体側筋は白筋と赤筋に大別され、全体側筋に占める白筋の割合は非常に大きく、たとえばサケ科魚類では、96%が白筋で、残り4%が赤筋である³⁵⁾。逃避行動や摂餌行動のように急激な運動の時には、白筋と赤筋の両方、すなわち体側筋の全部が用いられるが、長時間続く通常の遊泳運動には、赤筋のみが用いられる。白筋ではミオグロビン濃度が低く、毛細血管の分布やミトコンドリアも少なく、エネルギーの供給は、嫌氣的解糖によっている。赤筋は白筋と全く対照的で、ミオグロビン濃度が高く、毛細血管の分布やミトコンドリアが著しく多く、エネルギーの供給は好氣的解糖に依っている。

急激な運動は、ただだか数秒間から長くとも2分間くらいしか持続できないが、白筋を用いるので酸素債を生じ、運動後には心筋がアシドーシスに曝される。そのため1回心拍量と心拍数が減少し、結果として毎分心拍出量は減少する²⁶⁾。ニジマスでは、急激な運動直後の心電図に、心室の異常を表すST偏位が多く個体に出現する³⁶⁾(図5)。真骨魚のなかには、ヒラメやカレイあるいはウナギのように、アシドーシスに曝されても心機能が速やかに回復してしまうものがある。これらの魚種は細胞内のCa²⁺を動員して心筋の収縮力を回復させ、アシドーシスに

図6 遊泳運動に伴うニジマス心電図時間的要素の経時変化 運動時の値は安静時の値を100として百分率%で示した。

対処しているという^{37),38)}。

通常の遊泳運動は、好気的な赤筋のみを用いて行われる。したがって遊泳運動中は、赤筋の増大する酸素要求量を充すように、心臓は循環する血液の流量を増さねばならない。そのためには毎分心拍出量を大きくしなければならないが、毎分心拍出量は心拍数と1回心拍出量の積であるから、心拍数が1回心拍出量、あるいはその両方を増大させれば、毎分心拍出量は大きくなる。遊泳運動中の心拍数の増加は、多くの魚種において観察されている。その心拍数の増加は、運動に伴う、迷走神経による心臓抑制の減少、あるいは消失によるものや³⁹⁾、クロム親和細胞から静脈血中に放出される、カテコラミンによるものが考えられている²⁶⁾が、通常の遊泳運動の場合には、血液中のカテコラミン濃度は上昇しないという報告もある⁴⁰⁾。魚類における毎分心拍出量は、心拍数よりもむしろ1回心拍出量によって調節されているということが、しばしば述べられている⁴¹⁾。事実、遊泳運動時のニジマスでは、毎分心拍出量は

安静時の3倍にまで増加するが、それは1回心拍出量を安静時の2.2倍に増大させ、残り36%は心拍数を増加させることによる⁴²⁾。この場合の1回心拍出量の増加には、心拍数を増加させる同じ要因と、運動に伴う静脈還流量の増加によって大きくなった前負荷とが働いているのであろう⁴³⁾。遊泳運動時のニジマス心電図には、心室の機能障害を意味するST偏位は出現せず(図2)、遊泳時間が長くなるにつれて、P波およびQRS群のintervalが短縮し、逆にPQ間隔は延長することが観察された³⁶⁾(図6)。これらの波形変化から、心房および心室における興奮伝播の速さが増し、心房と心室の収縮時期のずれが長くなることによって、心房から心室へ充填される血液量が増し(前負荷が大きくなり)、1回心拍出量が増大していることが推定される。

8. 窒息時の心機能

環境水中の酸素量が減少すると、魚は窒息状態に陥る。このとき心拍数は減少し、著しい徐脈となる

図7 窒息による心電図の異常 上段に心電図, 下段に動脈球内圧を同時記録したものを, また, 左側に正常時の, 右側に窒息時の記録を示した。不整脈により動脈球内圧が激減していることから, 心室から駆出される血液量(1回心拍量)の減少が推察される。

が, 1回心拍量が增大して, 毎分心拍出量は変わらないか, あるいは僅かに増大した状態で維持される⁴⁴⁾。この徐脈は, 既に述べたように迷走神経支配によって生じるものであるが, 酸素不足に反応する受容器は, ニジマスの場合, 第1鰓弓の出鰓血管の辺りに位置すると推定されている⁴⁵⁾。またこの徐脈は, 利用可能な血液中酸素の減少に際して, 血液の心室滞留時間を延ばし, 心筋の酸素摂取の効率を良くするのに役だっている。1回心拍出量の増大は, 窒素時にクロム親和性細胞から血液中に放出される catecholamine の作用である³⁷⁾。心筋が酸素不足に陥ると, 極度にその収縮力は低下し⁴⁶⁾, 心臓は不整脈を示し, 秩序だった動きをしなくなる。そのため, 動脈球に駆出される血液量は激減する⁴⁷⁾(図7)。窒息による徐脈は魚が斃死するまで続くが, 徐脈の原因がどの時点で, 迷走神経支配によるものから心筋そのものの酸素不足によるものに移動するのか, 未だ確かめられていない。

9. 心機能に及ぼす温度の影響

魚類は変温動物であるので, 環境水温の変化が心機能に大きな影響を及ぼすであろうことが考えられるが, 心機能を含め, 循環器系全体に及ぼす温度変化の影響についての報告は, 意外に少ない。最も良く知られているのは, 温度変化に伴う心拍数の変化であり, その Q_{10} は約2であるので, 心拍数は温度変

化に伴う心機能調節の重要な要素となっている^{48), 49)}。心拍数を変動させる要因としては, ペースメーカー細胞に対する温度の直接的な影響のほかに, 神経性の調節と液性の調節がある。高温に馴致したウナギは, 低温に馴致したウナギよりも常に低い心拍数を示すが, この差は迷走神経遮断剤によって無くなることから, ウナギでは温度上昇に伴って迷走神経緊張が高まると考えられている⁴⁸⁾。しかしコイやニジマスでは, 低温では迷走神経による調節が, 高温では交感神経による調節がそれぞれ重要であるという^{39), 50), 51)}。真骨魚の心臓では直接的には調べられていないが, 心機能の温度馴致に, 温度変化に伴うアドレナリン受容体の availability の変化が関係している可能性が指摘されている²⁶⁾。コイやウナギでは, アドレナリンを注入すると, 低温では徐脈が, 高温では頻脈が生ずるところから, 低温ではアドレナリンの β 受容体が, 高温ではアドレナリンの α 受容体が, それぞれ優勢になると仮定されている⁵¹⁾。温度変化に伴う毎分心拍出量に関しては, あまり良く知られていない。マスの摘出手術は急激な温度上昇によって心拍数は増加するが, 1回心拍出量が減少するので, 毎分心拍出量は変化しないが²⁶⁾, intact なタラやヒラメでは, 急激な温度上昇は心拍数を増加させ, 毎分心拍出量も増大するという^{9), 52)}。

10. おわりに

各々の研究者がそれぞれ、入手し易く実験に用い易い魚種のみを扱っているため、魚種の数に限られており、また実験に用いた心臓も、摘出心臓、*in situ*心臓、*intact*な魚の心臓等さまざまであり、さらには実験条件もさまざまで、しかも研究されている分野が偏っている(たとえば電気生理学的研究が少ない)ので、真骨魚の心機能について、現在までに報告されている結果を比較検討し、さらにこれを纏めて概説することは極めて困難であった。心臓の基本的な機能を把握するためには、摘出手術や*in situ*心臓を用いることも必要であるが、元来、魚類は水中に生息している動物であるので、自然の状態に近い心機能を把握するためには、魚を空中に取り出すことなく、水中に置いたままで、しかも*intact*な状態で研究することが求められる。これには技術的な困難が伴うが、これらの問題は、さまざまなトランスデューサーやカニキュレーション技法の開発、あるいは心電図やテレメトリーの利用などがさらに進められることにより解決されるであろう。

文 献

- 1) Santer, R. M. : Morphology and Innervation of the Fish Heart, 21-45 Springer-Verlag (1985)
- 2) 落合 明 編 : 魚類解剖学, p 137-140, 緑書房 (1987)
- 3) Oets, J. : Physiol. Comp. Oecol., 2, 181-186 (1950)
- 4) Cameron, J. N. : Can. J. Zool., 53, 691-698 (1975)
- 5) Tota, B. : The Physiological Ecology of Tunas, p 89-112, Academic Press (1978)
- 6) Santer, R. m. & Green Walker, M. : J. Zool. (Lond), 190, 259-272 (1980)
- 7) Licht, J. H. & Harris, N. S. : Comp. Biochem. Physiol., 46A, 699-708 (1973)
- 8) Priede, I. G. : J. Fish Biol., 9, 209-216 (1976)
- 9) Stevens, E. D., Bennion, G. R., Randall, D. J. & Shelton, G. : Comp. Biochem. Physiol., 43A, 681-695 (1972)
- 10) 四位 恒夫 : 鹿児島医学誌, 32, 445-465 (1959)
- 11) 斉藤建彦 : 動物学雑誌, 78, 291-296 (1969)
- 12) Nomura, S., Ibaraki, T. & Shirahata, S. : Jap. J. vet. Sci., 31, 135-147 (1969)
- 13) 難波憲二, 村地四郎, 河本真二, 中野義久 : 広島大学水畜産学部紀要, 12, 147, 154 (1973)
- 14) Ueno, S., Yoshikawa, H., Ishida, Y. & Mitsuda, H. : Proc. Japan Acad., 61, Ser. B, 261-264 (1985)
- 15) Wood, C. M., Pieprzak, P. & Trott, J. N. : Can. J. Zool., 57, 2440-2447 (1979)
- 16) Holmgren, S. : Acta Physiol. Scand., 99, 62-74 (1977)
- 17) Ellenburger, H., Haselton, J. R., Liskowsky, D. R. & Schneiderman, N. : J. Auton. Nerv. Syst., 9, 513-529 (1983)
- 18) Barrett, D. J. & Taylor, E. W. : J. Exp. Biol., 117, 433-448 (1985)
- 19) Barrett, D. J. & Taylor, E. W. : J. Exp. Biol., 117, 449-458 (1985)
- 20) Uematsu, K., Tomida, Y. & Komatsu, H. : Nippon Suisan Gakkaishi, 55, 989-995 (1989)
- 21) Morita, Y. & Finger, T. E. : J. Comp. Neurol., 264, 231-249 (1987)
- 22) Hornby, P. J. & Demski, L. S. : Brain Behav. Evol., 31, 181-192 (1988)
- 23) Johansen, K. : Comp. Physiol., 7, 169-174 (1962)
- 24) Farrell, A. P., MacLeod, K. R. & Driedzic, W. R. : Can. J. Zool., 60, 3165-3171 (1982)
- 25) Farrell, A. P., MacLeod, K. R., Driedzic, W. R. & Wood, S. : J. Exp. Biol., 107, 415-429 (1983)
- 26) Farrell, A. P. : Can. J. Zool., 62, 523-536 (1984)
- 27) Nakano, T. & Tomlinson, N. : J. Fish. Res. Board Can., 24, 1701-1715 (1967)
- 28) Wahlqvist, I. & Nilsson, S. : Comp. Biochem. Physiol., 57, 65-67 (1977)
- 29) Wahlqvist, I. & Nilsson, S. : J. Comp. Physiol., 137, 145-151 (1980)
- 30) Wood, C. M. & Shelton, G. : J. Exp. Biol., 87, 247-270 (1980)
- 31) Pettersson, K. & Nilsson, S. : J. Comp. Physiol., 137, 131-138 (1980)
- 32) Farrell, A. P. : J. Exp. Biol., 91, 293-305 (1981)

- 33) Forster, M. E. : *Comp. Biochem. Physiol.*, 55 C, 27-32 (1981)
- 34) Ask, J. A., Stene-Larsen, G. & Helle, K. B. : *J. Comp. Physiol.*, 139, 109-116 (1980)
- 35) Jones, D. R. & Randall, D. J. : *Fish Physiology* 7, p 467-480, Academic Press (1978)
- 36) 難波憲二 : *海洋科学*, 15, 232-234 (1983)
- 37) Gesser, H., Andersen, P., Brams, P. & Sund-Laursen, J. : *J. Comp. Physiol.*, 147, 123-128 (1982)
- 38) Gesser, H. & Mangor-Jensen, A. : *J. Exp. Biol.*, 109, 201-207 (1984)
- 39) Priede, I. G. : *J. Exp. Biol.*, 60, 305-319 (1974)
- 40) Butler, P. J., Metcalfe, J. D. & Ginley, S. A. : *J. Exp. Biol.*, 123, 409-421 (1986)
- 41) Randall, D. J. : *Fish Physiology* 4, p 133, Academic Press (1970)
- 42) Butler, P. J. : *Fish Physiology : Recent Advances*, p 109, Croom Helm (1986)
- 43) Axelsson, M. : *J. Exp. Biol.*, 137, 287-303 (1988)
- 44) Wood, C. M. & Shelton, G. : *J. Exp. Biol.*, 87, 271-284 (1980)
- 45) Daxboeck, C. & Holeton, G. F. : *Can. J. Zool.*, 56, 1254-1259 (1978)
- 46) Turner, J. D. & Driedzic, W. R. : *Can. J. Zool.*, 58, 886-889 (1980)
- 47) Nanba, K., Yamamitsu, S. & Murachi, S. : *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53, 1343-1350 (1987)
- 48) Seibert, H. : *Biochem. Physiol.*, 64 C, 275-278 (1979)
- 49) Tuurala, H., Soivio, A. & Nikinmaa, M. : *Ann. Zool. Fenn.*, 19, 47-52 (1982)
- 50) Cameron, J. S. : *Am. Zool.*, 19, 974 (1979)
- 51) Peyraud-Waitzenegger, M., Barthelemy, L. & Peyraud, C. : *J. Comp. Physiol.*, 138, 367-375 (1980)
- 52) Cech, J. J., Bridges, D. W., & Balzer, P. J. : *Can. J. Zool.*, 54, 1383-1388 (1976)