
 総 説

魚類の呼吸と血液循環

板 沢 靖 男^{a*}

(2000 年 12 月 1 日受付, 2001 年 3 月 28 日受理)

九州大学名誉教授

Respiration and Blood Circulation of Fish

Yasuo Itazawa^{a*}*Emeritus Professor, Kyushu University*

In fish, flow of respiratory medium is large, and oxygen utilization in the respiratory organ is high. The regular decrease in the mass-specific rate of metabolism with increasing body mass is qualitatively and quantitatively explained principally by a combination of an increase in the relative size of tissues of low metabolic activity and a decrease in the rate of tissue respiration with increasing body mass. Mass-specific metabolism is lower in a grouped fish than in a solitary one in group-living fishes, and vice versa in solitary-living fishes. The snakehead takes O₂ mainly from air and eliminates CO₂ almost exclusively to water. The fish morphologically and physiologically shows a double circulation composed of respiratory circulation and systemic circulation. Large carangid fishes show myomere subsegmentation and double-tracking of the segmental vessels. These modifications are considered to overcome the restriction imposed by a small number of myomeres in developing a large body and an active swimming ability. Erythrocytes are supplied from the spleen into the circulating blood during swimming and in hypoxic water. Fish spleen has microcirculatory pathways which are considered to function for rapid drainage of erythrocytes.

キーワード：代謝量，スケーリング，群効果，空気呼吸，複式循環，副筋節，脾臓，赤血球

動物は、細胞内の酸化還元反応によって得られるエネルギーを利用して生命活動を行うが、その過程に必要な分子状酸素を外部媒質（魚では、特殊な場合を除き水）から取り入れ、その過程で生成する二酸化炭素を外部媒質に排出する。鰓における水と血液の間のガス交換（外呼吸）ならびに組織における血液と細胞の間のガス交換（内呼吸）を効率よく行い、また両者を効率よく連関させるために、呼吸系と血液循環系が発達している。与えられた課題は多岐にわたるので、ここには筆者が共同研究者と共に関わった研究の幾つかを紹介する。

1. ヒトと比較してみた魚の呼吸の特性

1) 魚では呼吸媒質の流量が大きい

単位量（1 μmol ）の酸素を摂取するために呼吸器官に

送る呼吸媒質の量（mL）は、ヒトの 0.681¹⁾に対し、トラザメでは 7.33、²⁾ コイでは 5.65、³⁾ マダイでは 6.73⁴⁾と、魚では 8~10 倍も大きい。この著しい相違の主な理由は、ヒトの呼吸媒質である空気と魚の呼吸媒質である水の酸素容量係数の差にあると思われる。20°Cにおいて酸素分圧 1 mmHg 当たり 1 mL 中に含む酸素の量（ μmol ）は、空気が 54.7×10^{-3} であるのに対し、純水では 1.82×10^{-3} と約 1/30 に過ぎず、海水ではさらに少ない。酸素含量の少ない呼吸媒質で酸素需要をまかなうためには、単位量の酸素を摂取するのに、より多くの呼吸媒質を呼吸器官に送らなければならないと考えられる。魚はヒトに比べて体温が低く、生理的・行動的活動度も小さく、変温動物だから体温維持のために多くのエネルギーを要することもないので、酸素の必要量はヒト

* Tel : +81-940-43-4816, Fax : +81-940-43-4816

^a 4500-136 Fukuma-machi, Fukuoka 811-3213, Japan

に比べればはるかに小さい。それでも酸素容量の小さい媒質の中に生活するのは、空気呼吸動物に比べて酸素利用の面では不利なことであろう。

2) 魚では呼吸器における酸素摂取効率が高い

呼吸器に運ばれてくる酸素のうち何%が血液中に取り込まれるかという呼吸器における酸素摂取効率は、ヒトの19%¹⁾に対し、トラザメでは65%²⁾、コイでは75%³⁾、マダイでは73%⁴⁾と、魚では3.4~3.9倍も高い。ヒトでは肺に運ばれてくる酸素の量が多く酸素利用上ゆとりがあることも一因であろうが、魚ではガス交換面において呼吸媒質と血液が対向流をなして流れることが、ガスの交換効率をよくしている大きな理由であろう。しかし酸素摂取効率が高いということは、酸素利用の面で余裕が少ないことを示すとも考えられ、必ずしも有利なこととは言えない。

2. 代謝量と体の大きさの関係

1) 単位体重当たり代謝量の体重増加に伴う低下現象

単位時間当たりのエネルギー代謝量すなわちエネルギー代謝速度を、ここでは代謝量と呼ぶことにする。代謝量の指標としては、ふつう酸素消費量すなわち酸素消費速度が用いられる。1個体当たりの代謝量 M と体重 W の関係は、 $M = aW^b$ (a, b は正の定数) というアロメトリ式で表される。代謝量が体重に比例すれば $b = 1$ となるが、代謝量は体重の増加するほどには増加しないので、 $b < 1$ となる。従って $M/W = aW^{b-1}$ で表される単位体重当たりの代謝量 M/W は、 $(b-1) < 0$ であるから、体重の増加に伴って低下する。代謝量と体重の間のこの関係は、哺乳類と鳥類では体重の異なる異種間で、いわゆるハツカネズミ-ゾウ曲線として知られ、 b の値はおおよそ $3/4$ すなわち 0.75 ぐらいである。魚では多くの種において、同種内の成長に伴う代謝量の変化が測定され、 b の値は平均で約 0.85 である。^{5,6)}

代謝量と体重の間に見られるこの関係は、生理学や生態学で古くから注目され、また栄養学や飼養学でも重要である。薬物の作用速度や毒物の解毒速度が代謝速度に規定されるとすれば、薬理学や毒物学でもこの関係を考慮しなければならないが、時にこれを認識せず重大な結果を招く場合がある。⁷⁾

b の値が1より小さくなる理由として、Rubner⁸⁾ は‘体表面積の法則’を唱え、Krebs⁹⁾ は細胞の代謝活性が体重の増加に伴って低下するためではないかと考え、Bertalanffy and Pirozynski¹⁰⁾ は‘個体全体として持っている制御要因’によるとしたが、いずれもこの現象を定量的に説明できなかった。近年は、呼吸上皮面積 A と体重 W の関係が代謝量 M と体重 W の関係式 $M = aW^b$ に類似したアロメトリ式 $A = \alpha W^\beta$ で表され、その β

値が b 値に近似しているとして、呼吸上皮面積が酸素摂取量を規定してこの現象を生じさせるのではないかとしばしば言われる。^{11,12)} しかしコイ¹³⁾ においてもマダイ¹⁴⁾ においても、代謝量と体重の関係は一相性の変化であるのに対し、呼吸上皮面積と体重の関係は多相性の変化を示し、発生の初期には b 値と β 値は甚だしく異なるので、少なくとも安静時の代謝量に関しては、呼吸上皮面積で説明することはできない。

2) この現象に対する板沢・及川の仮説とその検証

板沢・及川¹⁵⁾ は、‘同一種内では幼い小型の時期ほど、また異種間では小型の種ほど、生命に必須で代謝活性の高い脳や内臓諸器官の体全体に対する重量比が大きくなり、成長した大型の個体あるいは大型の種になるほど、筋肉、骨、脂肪など生命への直接的重要性がやや低く代謝活性の低い組織の体全体に対する重量比が大きくなる、という傾向が一般的にあるのではなかろうか。そしてまた、各組織の代謝活性が、成長するほど、あるいは大型種になるほど低くなるという傾向も、一般的にあるのではなかろうか’、同種内でも異種間でも、‘単位体重当たり代謝量の体重増大に伴う低下現象は、この2つの組み合わせによって基本的には説明される’のではないかと考えた。この考えを検証するため、仔魚期から成魚期に至るいろいろな段階のコイ¹⁶⁾ とマダイ^{17,18)} を材料として、体を構成する各器官あるいは部分の組織代謝活性すなわち組織単位重量当たりの組織酸素消費量 Q_{O_2} ($\mu\text{L}/\text{min} \cdot \text{g}$) と、各器官あるいは部分の重量 $P(\text{g})$ を求めた。その結果兩種いずれにおいても、 Q_{O_2} は脳や内臓諸器官で高く、筋肉、特に白筋では著しく低かった。脂肪は、コイ成魚で Q_{O_2} を測定したのみであるが、その値は検知できないほど低く、ほとんどゼロであった。¹⁹⁾ またほとんどの器官あるいは部分において、 Q_{O_2} は成長に伴って低下したが、その程度は体全体の *in vivo* における代謝量の体重増加に伴う低下現象を説明できるほど大きくはなかった。さらに、各器官あるいは部分の体全体に対する重量比は、コイ²⁰⁾ においてもマダイ²¹⁾ においても、脳や内臓諸器官では発生初期からあまり大きくないが、成長に伴って縮小した。これに対し、白筋を主とする躯幹部では、重量比は発生初期からかなり大きいですが、成長に伴って著しく増大した。例えばコイの場合、重量比で約80%を白筋が占める躯幹部の体全体に対する重量比は、体重0.1gの稚魚では約30%に過ぎないが、1,000gの成魚では約60%に達する。これらの事実、筆者らの考えを定性的に支持するものである。

筆者らの考えを定量的に検証するため、いろいろな体重における各組織の Q_{O_2} ($\mu\text{L}/\text{min} \cdot \text{g}$) の総和 $M_{in vitro}$ と体重 $W(\text{g})$ の関係を下記のような手法で求めると共に、活きた魚について実測した標準酸素消費量 $M_{in vivo}$ と体重の関係を求めて、両者を比較した。いろいろな体

重の魚について各組織あるいは部分の Q_{O_2} を測定して、 Q_{O_2} と W の関係を求めると、 $Q_{O_2} = cW^d$ のアロメトリー式で表された。この c 値と d 値を組織あるいは部分ごとに決定した。またいろいろな体重の魚について各組織あるいは部分の重量 P (g) を測定して、 P と W の関係を求めると、 $P = kW^s$ のアロメトリー式で表された。この k 値と s 値を組織あるいは部分ごとに決定した。ある器官あるいは部分の Q_{O_2} を m ($\mu\text{L}/\text{min}$) とすると、 m は $m = c \cdot kW^{d+s}$ 式によって求められる。測定したすべての器官あるいは部分について m を求め、体全体の組織酸素消費量の総和 $M_{in vitro}$ を $M_{in vitro} = \Sigma m \cdot W / \Sigma P$ 式によって計算した。 $W / \Sigma P$ は測定から漏れる部分についての補正で、 $\Sigma P / W$ は、体重 0.1~1 g のコイで 0.78~0.86, 2~1,000 g のコイで 0.90 であった。 $M_{in vitro}$ と W の関係は $M_{in vitro} = a'W^{b'}$ のアロメトリー式で表され、 $M_{in vivo}$ と W の関係式 $M_{in vivo} = aW^b$ と同じように、仔稚魚から成魚に至る広い体重範囲にわたって一相性で、 b' は b と極めて近似した。コイでは、 b は 0.832, b' は 0.871 と極めて近く、²²⁾ マダイでは、 b は 0.821, b' は 0.816 と、ほとんど一致した (未発表)。これらの事実から、前述の筆者らの仮説は定量的にも裏付けられたと考える。

3. 酸素消費量に対する群効果

単位体重当たりの酸素消費量が群れでは単独個体より少ないことがしばしば見られ、この現象は群効果と呼ばれる。筆者らもニジマス、²³⁾ コイ、²⁴⁾ キンギョ、²⁵⁾ メダカ、^{23,24)} ゴンズイ²⁶⁾などで観察した。群効果の程度にはどのぐらいの数の群れで育ったかという群履歴が影響する^{23,26)}ことから、群効果は心理的なもので、群れて生活する習性の魚が、単独個体あるいは少数の群れにされることにより落ちつかなくなって、代謝量や運動量²⁷⁾が増大するために生ずる現象と考えられ、群れの効果というより隔離の効果という方が適切と思われる。²⁸⁾

孵化後 1 日齢から酸素消費量を測定した結果、コイでは 9 日齢以降、メダカでは 5 日齢以降に、群れと単独個体の間に有意差が認められるようになった。²⁴⁾ メダカでは盲目あるいは暗黒状態にすると群効果の程度が小さくなるので視覚あるいは光覚が、²³⁾ ゴンズイでは海中で同じ群れにいた他個体を収容した水槽から流れ出る水に接すると酸素消費量が少なくなるので嗅覚あるいは味覚が、²⁶⁾ 群効果の発現に関与すると考えられる。群れでは単独個体より餌料転換効率が高く成長のよいことがメダカで観察され、エネルギー消費が低く抑えられるためと考えられる。²⁹⁾ 同じ濃度の塩化水銀液中にキンギョを入れた時、単独個体に比べ 10, 30, あるいは 50 個体の群れでは、生存時間が有意に長かった。群れでは、酸素消費量が少ないため単位時間内に鰓に流す水量が少な

く、単位時間内に鰓と接触する水銀の量が少なかったためと考えられる。²⁵⁾

ハゼ類では、単独個体より群れの方が酸素消費量が多く、負の群効果が見られた。チチブを 1 個体ずつ測定管に入れ、隣の管との間隔を段階的に広げた時も段階的に狭めた時も、ある距離より近くに他個体が見える場合に酸素消費量が多かった。チチブは群れずに生活する習性の魚なので、ある距離より近くに他個体がいると、落ちつかず代謝量も運動量も増大するためと考えられる。³⁰⁾

4. カムルチーの空気呼吸と複式循環

1) カムルチーの空気呼吸と水呼吸への依存度

カムルチー *Channa argus* が空気呼吸をすることは早くから知られていたが、筆者らは空気呼吸と水呼吸への依存度を定量的に測定した。その結果 25°C の場合、ほぼ空気飽和 ($P_{O_2} \geq 130 \text{ mmHg}$) の水中では、摂取酸素の $62 \pm 10\%$ を空気から、 $38 \pm 10\%$ を水から取り入れ、排出二酸化炭素の $13 \pm 6\%$ を空気中へ、 $87 \pm 6\%$ を水中へ排出すること、また酸素欠乏水中 ($P_{O_2} \leq 40 \text{ mmHg}$) では、摂取酸素の $83 \pm 6\%$ を空気から、 $17 \pm 6\%$ を水から取り入れ、排出二酸化炭素の $16 \pm 7\%$ を空気中へ、 $84 \pm 7\%$ を水中へ排出することがわかった。³¹⁾ カムルチーは、酸素の十分ある水中でも空気呼吸を妨げると長くは生きられず、空気呼吸が不可欠であるが、それは酸素摂取の過半を空気呼吸に依存するためである。また酸素欠乏水中でも耐え得るのは、酸素欠乏水中では酸素摂取の大部分を空気呼吸に依存するためである。しかし二酸化炭素排出に関しては、水中酸素の多少に拘わらず、大部分を水呼吸に依存するので、少なくともある程度以上の温度では、水呼吸も不可欠である。

2) 血管の配置と血中酸素から推定される複式循環

カムルチーおよび近縁のタイワンドジョウ *Channa maculata* の血管系に樹脂を注入し、血管系の鋳型を作って観察した結果、従来真骨魚類では全く知られていなかった極めて特異な血管配置を有することがわかった。³²⁾ すなわち心臓の動脈球から 2 本の腹大動脈が出ており、その 1 本である前腹大動脈から送り出される血液は、第 1 および第 2 鰓弓の発達した鰓を経て、空気呼吸器官である上鰓腔に送られた後、前主静脈から総主静脈を経て心臓に戻り、静脈洞、心房、心室を経て、動脈球に送られる。一方、別の 1 本である後腹大動脈から送り出される血液は、第 3 および第 4 鰓弓の発達の悪い鰓を経て、背大動脈に至り、全身の組織に送られて静脈血になった後、静脈系を経て、前主静脈あるいは後主静脈から総主静脈に至り、心臓に戻る。魚類の血液循環系は、ふつう心臓→鰓→全身→心臓という単式循環であるのに対し、カムルチーの血液循環系は心臓→呼吸器

官→心臓という呼吸器循環と、心臓→(第3・第4鰓弓の発達が悪い鰓)→全身→心臓という体循環の両者から成り、極めて原始的な段階ながら、両生類以上の空気呼吸脊椎動物の血管系に類似した複式循環である。このような複式循環系は、魚類では肺魚類のみに知られていたもので、真骨魚類では初めての知見である。

発達した鰓は血流抵抗が大きく、鰓を通過すると血圧が大幅に低下する。単式循環系では、この低下した血圧で比較的長距離の全身循環を行わなくてはならない。これに対しカムルチーの複式循環系では、全身に送られる体循環の血液は、第3・第4鰓弓の発達が悪い鰓を通過するので血流抵抗が小さく、比較的高い血圧で体循環を行うことができるという利点がある。また呼吸器循環系の血液は、先ず第1・第2鰓弓のよく発達した鰓に送られ、二酸化炭素を水中に排出して酸素親和性が高くなった後に、空気呼吸器官である上鰓腔に送られて酸素を摂取するので、酸素摂取の点でも効率が良いと考えられる。カムルチーは、酸素の欠乏しがちな環境に生息するので、酸素を摂取した血液がよく発達した鰓を通ると、酸素分圧差によって血液から水へ酸素が拡散してしまう恐れがあるが、この複式循環系では上鰓腔で酸素を摂取した血液は、発達が悪い鰓を通るだけで体循環に送られるので、酸素保持のためにも有利であろう。

形態的に認められたこの複式循環系が機能するためには、両経路の血液が混合しないように分離が保たなければならない。しかし両経路は総主静脈と心臓および動脈球を共有し、これらの部分には両経路の血液を分離するための明確な構造は認められない。従ってもしこれらの部分で両経路の血液が完全に混合してしまうなら、形態的に認められた複式循環系が生理的には機能しないことになる。逆にもし体循環に向かう後腹大動脈の血液が、呼吸器循環に向かう前腹大動脈の血液より酸素に富んでいれば、この複式循環系は生理的にも機能していることになる。これを検証するため、カムルチーの後腹大動脈から分枝する入鰓動脈と前腹大動脈から分枝する入鰓動脈にカニューラを装着して採血し、両者の血中酸素を測定した。その結果、体循環に向かう前者の血液は呼吸器循環に向かう後者の血液より、酸素分圧も酸素濃度も極めて有為に高く、機能的にも複式循環が成り立っていることが証明された。³³⁾ その後、キノボリウオ *Anabas testudineus* でも形態的に複式循環系が観察されたが、³⁴⁾ 血液性状が測定されていないので、生理的に機能しているか否かは現段階では判らない。

5. アジ科魚類に見られる大型化と遊泳力増大のための筋肉・血管系の特殊化

アジ科魚類は、成体の大きさが極めて多様であり、それに伴い遊泳力においてもさまざまな変異を示す。アジ

科魚類の中で最も大型になり遊泳力も優れているブリと、成体でも比較的小型のマアジにつき、腐食鋳型法³⁵⁾により全身血管系の樹脂鋳型を作成して観察した。

ブリでは、体側筋の各筋節は筋隔に類似した隔壁によって4副筋節に分節し、各筋節に血液を供給する背方・側方・腹方の体節血管は、いずれも末梢に至るまで動脈と静脈が密接に並走する複線式配列をなす。³⁶⁾

一方マアジでは、各筋節は副筋節に分節することなく単一で、その体節血管は尾部の発達した血合筋を養う側方体節血管の後半列を除き、ある体節には動脈が分布し、次の体節には静脈が分布する、動・静脈交互分布の単線式配列である。³⁷⁾

アジ科魚類は全魚類中でも筋節数が最も少ない部類に属し、そのため推進力の元となる体側筋が相対的に厚い筋節によって構成されている。筋節の厚みが増せば、その収縮周期ならびに血流抵抗が増大すると考えられるので、その点アジ科魚類は高速遊泳に不利な条件下にあることになる。各筋節が副筋節に分節することは、収縮周期の短縮をもたらす、体節血管の複線式配列は、血流抵抗を減少させて酸素や栄養物質の供給と代謝老廃物の除去を効率的にする。こうした観点から、アジ科魚類の体の大型化と遊泳力増大のための生体機構の進化を考察した。

23種のアジ科魚類について観察した結果、筋節は単一筋節の種から4副筋節に分節する種まで4段階に分類され、体節血管も単線式配列から完全複線式配列までの4段階に分類される。そして両者の組み合わせによって、23種のアジ科魚類は6群に分類され、それは系統的類縁関係とは一致せず、成体の大きさと遊泳力を反映する体形とに対応している。これらの事実から、筋節内分節と体節血管の複線化は、体の大型化と遊泳力増大をもたらす構造変化であると考えられる。³⁸⁾

6. 運動時および酸素欠乏時における脾臓からの赤血球補給と血液の濃縮

ブリを短時間最大限に運動させると、血液のヘマトクリット値およびヘモグロビン濃度が40%以上増大する。その増大分のうち約40%は脾臓の貯蔵赤血球が循環血液中に供給されるためであり、約35%は血漿中の水が循環血液外に移動して血液が濃縮されるためであった。³⁹⁾ 同様の現象は、コイでも見られた。⁴⁰⁾

またブリを約30 mmHgの低酸素圧下におくと、ヘマトクリット値もヘモグロビン濃度も30%以上増大したが、その増大分のうち約40%は脾臓からの赤血球補給により、約60%は血漿中の水の血管外移動によるものであった。⁴¹⁾

運動時に脾臓から赤血球が循環血液中に補給されることはニジマスでも観察され、15分間の強制運動によ

て脾臓中のヘモグロビン含量は85%減少した。アドレナリンの脾内注入によって脾臓が著しく収縮することが観察され、運動時の酸素需要増大に対し、交感神経の支配によって脾臓が貯蔵ヘモグロビンを循環血液中に供給することが示された。^{42,43)}

腐食鋳型法によるニジマスの脾臓血管標本を走査型電顕で観察した結果、細網組織の網目構造が赤血球の貯蔵場所と考えられ、ここから出る静脈は一点に集まり、そこから脾臓深部に向かい、その大部分が直接中心静脈に連なって、激しい運動のような緊急の必要時に、細網組織の網目構造から赤血球を速やかに循環血液中に供給するのに適した構造であることが明らかになった。⁴⁴⁾

謝 辞

ご指導を頂いた雨宮育作、松江吉行、田村 保、日比谷京、川本信之、G. M. Hughes の諸先生にお礼を申し上げ、協力を頂いた竹田達右、山元憲一、及川 信、神田 猛、石松 惇、岩水正志、東 照雄、喜田 潤の諸氏に感謝する。

文 献

- Ekelund LG, Holmgren A. Circulatory and respiratory adaptation, during long-term, non-steady state exercise, in the sitting position. *Acta physiol. Scand.* 1964; **62**: 240-255.
- Baumgarten-Schumann D, Piiper J. Gas exchange in the gills of resting unanesthetized dogfish (*Scyliorhinus stellaris*). *Respir. Physiol.* 1968; **5**: 317-325.
- Itazawa Y, Takeda T. Gas exchange in the carp gills in normoxic and hypoxic conditions. *Respir. Physiol.* 1978; **35**: 263-269.
- Azuma T, Itazawa Y. Respiration of a marine teleost, the porgy, under normoxic, resting condition. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1993; **59**: 621-626.
- Winberg GG. Rate of metabolism and food requirements of fishes. Fish. Res. Board Canada, Translation Series, No. 194, 1956; 202.
- Brett JR, Groves TDD. Physiological Energetics. In: Hoar WS, Randall DJ, Brett JR (eds) *Fish Physiology* Vol. 8. Academic Press, New York, 1979; 279-352.
- West LJ, Pierce CM, Thomas WD. Lysergic acid diethylamide: Its effects on a male Asiatic elephant. *Science* 1962; **138**: 1100-1103.
- Rubner M. Ueber den Einfluss der Körpergrösse auf Stoff-und Kraftwechsel. *Z. Biol.* 1883; **19**: 535-562.
- Krebs HA. Body size and tissue respiration. *Biochim. biophys. acta* 1950; **4**: 249-269.
- Bertalanffy Lv, Pirozynski WJ. Tissue respiration, growth, and basal metabolism. *Biol. Bull.* 1953; **105**: 240-256.
- Whitford WG, Hutchison VH. Body size and metabolic rate in salamanders. *Physiol. Zool.* 1967; **40**: 127-133.
- Ultsch GR. Respiratory surface area as a factor controlling the standard rate of O₂ consumption of aquatic salamanders. *Respir. Physiol.* 1976; **26**: 357-369.
- Oikawa S, Itazawa Y. Gill and body surface areas of the carp in relation to body mass, with special reference to the metabolism-size relationship. *J. Exp. Biol.* 1985; **117**: 1-14.
- Oikawa S, Hirata M, Kita J, Itazawa Y. Ontogeny of respiratory area of a marine teleost, porgy, *Pagrus major*. *Ichthyol. Res.* 1999; **46**: 233-244.
- 板沢靖男, 及川 信. 動物の大きさと代謝量. 一世紀半来の問題に対する一つの新しいアプローチ. 化学と生物 1987; **25**: 526-531.
- Oikawa S, Itazawa Y. Allometric relationship between tissue respiration and body mass in the carp. *Comp. Biochem. Physiol.* 1984; **77A**: 415-418.
- Oikawa S, Itazawa Y. Allometric relationship between tissue respiration and body mass in a marine teleost, porgy *Pagrus major*. *Comp. Biochem. Physiol.* 1993; **105A**: 129-133.
- Oikawa S, Itazawa Y. Tissue respiration and relative growth of parts of body of a marine teleost, porgy *Pagrus major*, during early life stages with special reference to the metabolism-size relationship. *Comp. Biochem. Physiol.* 1993; **105A**: 741-744.
- Itazawa Y, Oikawa S. Metabolic rates in excised tissues of carp. *Experientia* 1983; **39**: 160-161.
- Oikawa S, Itazawa Y. Relative growth of organs and parts of the carp, *Cyprinus carpio*, with special reference to the metabolism-size relationship. *Copeia* 1984; **1984**: 800-803.
- Oikawa S, Takemori M, Itazawa Y. Relative growth of organs and parts of a marine teleost, porgy *Pagrus major*, with special reference to metabolism-size relationships. *Jpn. J. Ichthyol.* 1992; **39**: 243-249.
- Itazawa Y, Oikawa S. A quantitative interpretation of the metabolism-size relationship in animals. *Experientia* 1986; **42**: 152-153.
- 板沢靖男, 松本勉, 神田猛. 魚の生理生態現象に対する群の影響-I. ニジマスおよびメダカの酸素消費量に対する群の影響. 日水誌 1978; **44**: 965-969.
- Kanda T, Itazawa Y. When does the group effect on oxygen consumption appear in fish? *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* 1986; **30**: 197-207.
- 板沢靖男, 神田猛. 塩化水銀(II)液中のキンギョの生存時間に対する魚の密度および個体数の影響. 日水誌 1983; **49**: 733-738.
- 神田 猛, 板沢靖男. ゴンズイの酸素消費量および成長に対する群の影響. 日水誌 1981; **47**: 341-345.
- 神田 猛, 板沢靖男. メダカ仔稚魚の運動量に対する群の影響. 九大農芸誌 1986; **40**: 235-238.
- 板沢靖男. 呼吸. 「魚類生理学」(板沢靖男, 羽生 功編) 恒星社厚生閣, 東京, 1991; 1-34.
- 神田 猛, 板沢靖男. 魚の生理生態現象に対する群の影響-II. メダカの成長に対する群の影響. 日水誌 1978; **44**: 1197-1200.
- 神田 猛, 板沢靖男. チチブの酸素消費量における負の群効果と個体間距離. 九大農芸誌 1986; **40**: 191-196.
- Itazawa Y, Ishimatsu A. Gas exchange in an air-breathing fish, the snakehead *Channa argus*, in normoxic and hypoxic water and in air. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1981; **47**: 829-834.
- Ishimatsu A, Itazawa Y, Takeda T. On the circulatory systems of the snakeheads *Channa maculata* and *C. argus* with reference to bimodal breathing. *Jpn. J. Ichthyol.* 1979; **26**: 167-180.
- Ishimatsu A, Itazawa Y. Difference in blood oxygen levels in the outflow vessels of the heart of an air-breathing fish,

- Channa argus*: Do separate blood streams exist in a teleostean heart? *J. Comp. Physiol.* 1983; **149**: 435–440.
- 34) Olson KR, Munshi JSD, Ghosh TK, Ojha J. Gill microcirculation of the air-breathing climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch): Relationships with the accessory respiratory organs and systemic circulation. *Am. J. Anat.* 1986; **176**: 305–320.
- 35) 岩水正志, 板沢靖男. 魚類全身血管系観察のための腐食鋳型法. 魚類学雑誌 1986; **32**: 431–436.
- 36) Iwamizu M, Itazawa Y. Gross anatomy of the vascular system and the lateral musculature of the yellowtail *Seriola quinqueradiata* (Carangidae). *Jpn. J. Ichthyol.* 1989; **36**: 232–251.
- 37) Iwamizu M, Itazawa Y. Modified arrangement of the lateral segmental vessels in the Japanese horse mackerel *Trachurus japonicus* (Carangidae). *Jpn. J. Ichthyol.*, 1991; **38**: 185–190.
- 38) Iwamizu M, Itazawa Y. Modification of muscular and vascular plan in Carangids for increase in size and activity. Proc. 2nd Internat. Conf. Indo-Pacific Fishes, Indo-Pacific Fish Biology: 1986; 555–560.
- 39) Yamamoto K, Itazawa Y, Kobayashi H. Supply of erythrocytes into the circulating blood from the spleen of exercised fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 1980; **65A**: 5–11.
- 40) Yamamoto K, Itazawa Y. Erythrocyte supply from the spleen of exercised carp. *Comp. Biochem. Physiol.* 1989; **92A**: 139–144.
- 41) Yamamoto K, Itazawa Y, Kobayashi H. Erythrocyte supply from the spleen and hemoconcentration in hypoxic yellowtail. *Mar. Biol.* 1983; **73**: 221–226.
- 42) Kita J, Itazawa Y. Release of erythrocytes from the spleen during exercise and splenic constriction by adrenaline infusion in the rainbow trout. *Jpn. J. Ichthyol.* 1989; **36**: 48–52.
- 43) Kita J, Itazawa Y. Effects of adrenaline on the blood flow through the spleen of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Comp. Biochem. Physiol.* 1990; **95A**: 591–595.
- 44) Kita J, Itazawa Y. Microcirculatory pathways in the spleen of the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Jpn. J. Ichthyol.* 1990; **37**: 265–272.