

# 溶存窒素過剰に因る魚のガス病について

江 草 周 三

広島大学水畜産学部水産学科

## The Gas Disease of Fish due to Excess of Nitrogen

Syuzo EGUSA<sup>1)</sup>

*Department Fisheries, of Faculty of Fisheries and Animal  
Husbandry, Hiroshima University, Fukuyama*

(Plate 1; Text-figs. 1-25; Tables 1-4)

(I) 緒 言	157
(II) ガス病と水中溶存窒素濃度の関係	157
(A) 材料及び方法	158
(B) 実験成績	161
(III) ウナギの特異な徴候について	173
(A) 頭部の瘤状隆起について	173
(B) 鰭の気泡について	176
(IV) 論 議	177
(V) 総 括	179
(VI) Summary	180
(VII) 引用文献	181
(VIII) Explanation of Plate 1	182

### (I) 緒 言

水中に過剰に溶けている窒素ガスは魚のガス病（気泡病とも呼ばれる）の原因となる。過剰窒素は湧水や掘抜井戸自噴水中にごく普通に存在するものであり、また、ときにはポンプで送られる水に含まれることもあって、そのような水を使う養魚場や水族館の魚の異常や死亡の原因にしばしばなる (MARSH & GORHAM, 1905; SHELFORD & ALLEE, 1913; 松江, 江草, 佐伯, 1953; RUCKER & HODGBOOM, 1953)。このガス病はその直接原因が体内に発生する窒素ガス泡である点で人間の減圧症と同じものであり、病理学的にも興味のある疾病である。しかし、それについての研究はほとんど行われておらず、ガス病と窒素濃度の関係もよくわかっていないし、発病の機構にも未知の点が多い。これらの問題に関し著者は種々の角度から観察、実験を行ってきたが、そのおもなものを以下に概述する。

本文に入るに先立ち、終始指導と鞭撻をいただいた松江吉行教授、有益な助言と批判をいただいた故榎並仁博士、雨宮育作先生、末広恭雄教授、大島泰雄教授に謹んで謝意を表す。

### (II) ガス病と水中溶存窒素濃度の関係

窒素量がどの程度を越えると魚にガス病の徴候が現われるか？ ガス病死が起る窒素濃度はどれだけか？ また、こういったガス病と窒素濃度の関係は魚の種類によってどのように変るか？ これらの問題を検討するために一連の実験を行った。

(1) Present address: 東京大学農学部水産学科. Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Tokyo University, Tokyo.

## (A) 材料及び方法

## (1) 材 料

実験に用いた魚種は次の5種である。

フ	ナ	<i>Carassius auratus</i> (L.)
コ	イ	<i>Cyprinus carpio</i> L.
メ	ダカ	<i>Oryzias latipes</i> (T. et S.)
バラ	タナゴ	<i>Rhodeus ocellatus</i> (KNER)
ウ	ナギ	<i>Anguilla japonica</i> T. et S.

このうち、コイは養魚場産であるが、その外は天然産で手近の河川や池沼で採集した。入手した魚は実験前4~5日間、よく通気した水を通じた水槽中に無給餌でおいた。

## (2) 実験方法

実験は次のようにして行った。内容14~36Lのガラス水槽に後述する方法で得られた種々の段階の高濃度窒素ガス含有水を通じ、それに供試魚を投入した。一実験の供試魚数は大形のフナ及びコイと成体形ウナギなどでは3~7尾とした。このように比較的少数に止めたのは主として実験容器の大きさによる制約のためである。これに対し、メダカ、バラタナゴ、あるいはフナの幼魚では10~20尾とした。(但し、コイ幼魚では5尾)。

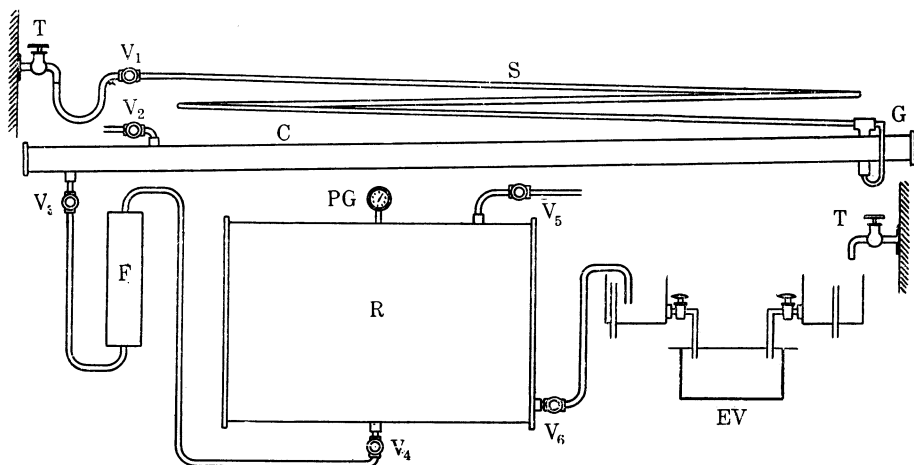
魚を投入後、時を追って異常の発生状況、換言すれば、ガス病の徴候、症状経過を観察すると同時に、主要初期徴候の発現時間を記録した。また、ガス病で死ぬものがでた時は、その致死時間を記録した。ガス病死であるか否かは、解剖検査を行って、ガス病特有の内部障害(循環系内のガス泡)が認められるか否かで判断したが、多数の実験中その認められないものは一例もなかった(但し、メダカは例外である。それについては後に述べる)。

魚にガス病徴候を起さしめることのない窒素濃度の限界、あるいは致死限界にしても、作用期間の長短によって変ることはいうまでもない。ガス病が實際上最も問題となる湧水養魚の場合などでは、魚は過剰窒素を含む水中に無限期間おかれるわけであるから、無限時間無影響の窒素濃度の最高が実際的な安全限界ということになる。したがって、実験をできるだけ長期間継続してこの限界を知ることが望ましいわけである。ここでは実験実施上の種々の制約から最長実験期間は2週間とし、その期間を規準として発病並びに致死限界窒素濃度を求めてみた。なお、参考のために一週間における限界濃度も求めた。実験は大部分20°C前後で行った。また、実験はかなり長期に及ぶが、その間、魚に給餌はしなかった。

## (3) 窒素濃度調節法

実験に必要な高濃度の窒素ガスを含む水は水道水に若干の工夫によって多量の窒素ガスを溶解せしめることによって得た。ガス添加に用いた装置の一つを模式的に描いたのが Text-fig. 1である。

図によって説明すると、S及びCは蒸気管製のガス溶解室で、最初これに水道水を満たす。V<sub>1</sub>を閉じ、V<sub>3</sub>を水道栓に直結し、V<sub>2</sub>より窒素約9、酸素約1の割合に高圧ガスを送りこむとS、C内の水はV<sub>3</sub>を経て水道管中に押しもどされる(水道水圧は約3 kg/cm<sup>2</sup>)。S、Cがガスで満たされたならばV<sub>3</sub>をいったん閉じてF(浮過器)に接続しかえ、V<sub>1</sub>を水道栓に接続するなど、図のように配置し、V<sub>3</sub>をわずかに開く。水道水はS内を流れ、Cにはいり、V<sub>3</sub>よりFを経てRにたまる。この間、S、C内で高圧ガスは水に多量に溶解する。



Text-fig. 1. Apparatus for producing large volumes of water supersaturated with nitrogen. T, laboratory tap;  $V_{1-6}$ , valves; S, gas absorbing chamber (steam pipe of 13 mm in diameter and 10 m in total length); C, gas absorbing chamber (steam pipe of 80 mm in diameter and 3.5 m in length); F, filter; R, iron water tank of 0.8 m in diameter and 1.25 m in length; EV, experimental basin; G, water level gauge; PG, pressure gauge.

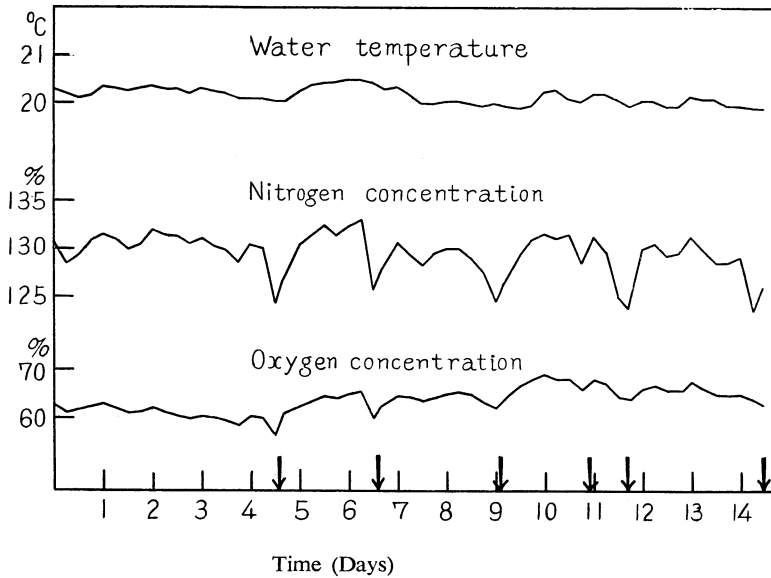
溶解量はガスの分圧、接触時間などで変わるが、実際には  $V_3$  の開き方できまる。 $V_3$  が大きく開いて流水量が大きくなるほど内部ガス圧も小さく、接触時間も短くなるので単位水量当りの溶解量は少くなる。また、酸素と窒素の溶解速度が異なるため流出初期の水と後期の水とでは酸素、窒素の含有量が変化する。したがって、この装置では希望するガス濃度の水を直接、連続長期得ることはできないが、とにかく高窒素濃度の水をいったん R 内にたくわえることはできる。多くの場合、流水量 10~12L/hr. 位で使用したが (水温約 20°C), このさい R にたくわえられる水は飽和度にして窒素 180~200%, 酸素 70~90% 程度であった。また、実験室水道水は酸素未飽和 (70%程度) のことが多かったが、この場合は、封入ガスは空気を用いても目的は達せられた。R 内の水の上部の空気は圧力調節弁によって常に約 2 気圧に保った。また、S, C 内のガスは次第に減少するので、ときどき補給した。

実験水槽にはこの水と、よく曝気した水道水を混じ、さらに必要に応じて落差を利用する曝気法を併用し、所要ガス濃度に調節した水を通じた。水温は実験室をできるだけ恒温に保つようつとめることによって定常化をはかったが、多少の変動はまぬがれ得なかった。

#### (4) 溶存ガス量の測定並びに実験槽内の水のガス濃度の変動

水中溶存ガスは菅原の炭酸ガス誘出法 (菅原, 1941) を高度過飽和の場合に適するよう多少改めた方法によって測定した。なお、盲試験によって試薬中のガスに対する補正を行った。溶存濃度は応用上の便宜を考えて飽和度で表わすこととし、窒素飽和量は WINKLER 表 (MAUCHA, 1932) によった。実験槽内の水のガス濃度には後述するようによくぶんの変動があるので、2 ないし 8 時間ごとに測定を行って変動の状況を知るようにつとめた。

一実験継続中の窒素濃度は一定であることがむろん望ましい。しかし、実際にはいくぶんの変動はまぬがれえなかった。それには種々の理由があげられる。たとえば、水源自身のガス量の変動、実験槽に水を通ずる際のガス濃度調節法の不安定さ、あるいは気温に影響される水温の変動などがそれである。また、過飽和ガスが実験槽内で遊離し逸出することの影響



Text-fig. 2. An example of variation of nitrogen level during the course of the experiment. Data from the experiment, E-10, for eels. The arrows indicate the time of death of individual fish.

も見逃しえない。もともと過飽和ガスは遊離して気泡を形成する傾向があるが、水が激しく動揺せしめられると発泡は容易に起る。魚の激しい活動もしばしば同様の結果をもたらす。

実験槽内のガス濃度の変動の一例をText-fig. 2に示した。これはウナギを対象とした一実験(E-10)におけるガス濃度変動を示したものである。この例では、ガス飽和度には常に多少の不規則変動があることがまず注目される。これはおもに水を実験槽に導く間のガス調節法の不安定さによるものと思われる。水温の変化とガス濃度の変化の間には一種の平行関係がみられるが、これは水温の影響の少ないことを示すものであろう。

この小変動の外に、ときどき起っている急激な窒素濃度の低下が注目をひく。この低下の原因は魚の激しい活動に伴う発泡現象らしい。実験開始直後は魚の興奮がしばらく続き、それ以後、魚はいったん平静となる。しかし、やがてガス病の症状が進んで死期が迫ると魚は非常に苦しみあはれ始める。死は実験中期以後に逐次起ったのであるが、急激な窒素濃度低下の時期は各死魚の苦悶期とよく一致する。事実、魚が苦悶し水中をあばれまわっているときには、程度の差はあれ気泡の発生するのが肉眼的にも認められた。したがって、この大きい変動は発泡によるものと考えられる。

この発泡は酸素濃度にも影響する。窒素の気泡が発生すると、酸素はそのガス泡中に拡散して水中より減少することになる。酸素濃度はさらに魚の消費量の変化に応じて変る。

ここにあげたのは単に一例に過ぎないが、すべての実験で、程度の差はあるが、このようなガス濃度の変動があったために、実験条件としてのガス濃度の表現には多少の困難が感ぜられた。ここでは実験期間中の全測定値の平均値で示すこととし、その変動を変異巾(最大及び最小値)と標準偏差で示すこととした。

##### (5) ガス病の徴候と障害

ガス病の発生とそれによる死の診断にとって、各魚種のガス病徴候と障害を明らかにして

おくことが必要である。実験を通じて得た、徴候と障害に関する知見のごく概略を次に述べておく。

実験に用いた魚は程度の差はあれ各々その種に特有な徴候を呈するが、むしろ、各魚種の徴候には共通点も多い。フナ、コイにみられる代表的徴候は鰭や頭部各所の皮膚に発生する大小の気泡と眼窩内に異常ガスが蓄積するために生ずる眼球突出である。バラタナゴでは外部異常は鰭に生ずる気泡のみといてよい。

メダカの特有の異常は腹部の膨脹である。この異常は主として鰓内、ときに腸や腹腔内に異常に蓄積されるガスのため起る。このガスの浮力によって体は水面に浮上し、遂には沈むことができなくなってしまう。メダカでも鰭に気泡が生じることもあるし、眼球突出も起るが、これらは比較的高い過飽和の場合に限られる。比較的低い過飽和の場合の異常は、したがって、腹部の膨脹のみということになる。この異常は徐々に起るものであるから、それがいつ生じ始めたかを記録することには少し無理があるが、この実験では魚の背が水面に露出するようになった時間を一応異常の認められた時間として記録した。なお、この種の腹部膨脹は他の多くの魚種でも起る。フナ、コイでは前方の鰓のみが膨脹して体が垂直に浮くことがしばしばあるし、ウナギでは腹部（体中央部）のみが釣り上げられたような形で浮いたりする。

ウナギにおける最初の異常ガス発生は側線管開孔でしばしばみられる。遊離ガスは最初開孔内に存在するが、それが増大するとそこから脱出し、気泡となって水中を立ちのぼる。この異常は、しかし、必ずしも形態上の病変を伴っているものとはいえない。ウナギの初期徴候として最も特徴的で、特に低過飽和の場合には唯一のものとなるのは頭部に発生するいくつかの瘤状の皮膚の小隆起である。この異常は皮下に異常ガスが集積して起るものであるが、一見したところではガス性病変とは思われず、また、その発生位置が一定であるなどきわめて風変わりなものである（詳細は後の項で述べる）。ウナギも鰭に気泡を生じるが、他の魚種と相異し症状の末期になって発生が始まるのが普通である。この実験で病徴がみられ始めた時間として記録したのは瘤状隆起発生の認められた時間である。この時間には、メダカの腹部膨脹の場合と同様いくぶんの不正確さが含まれる。

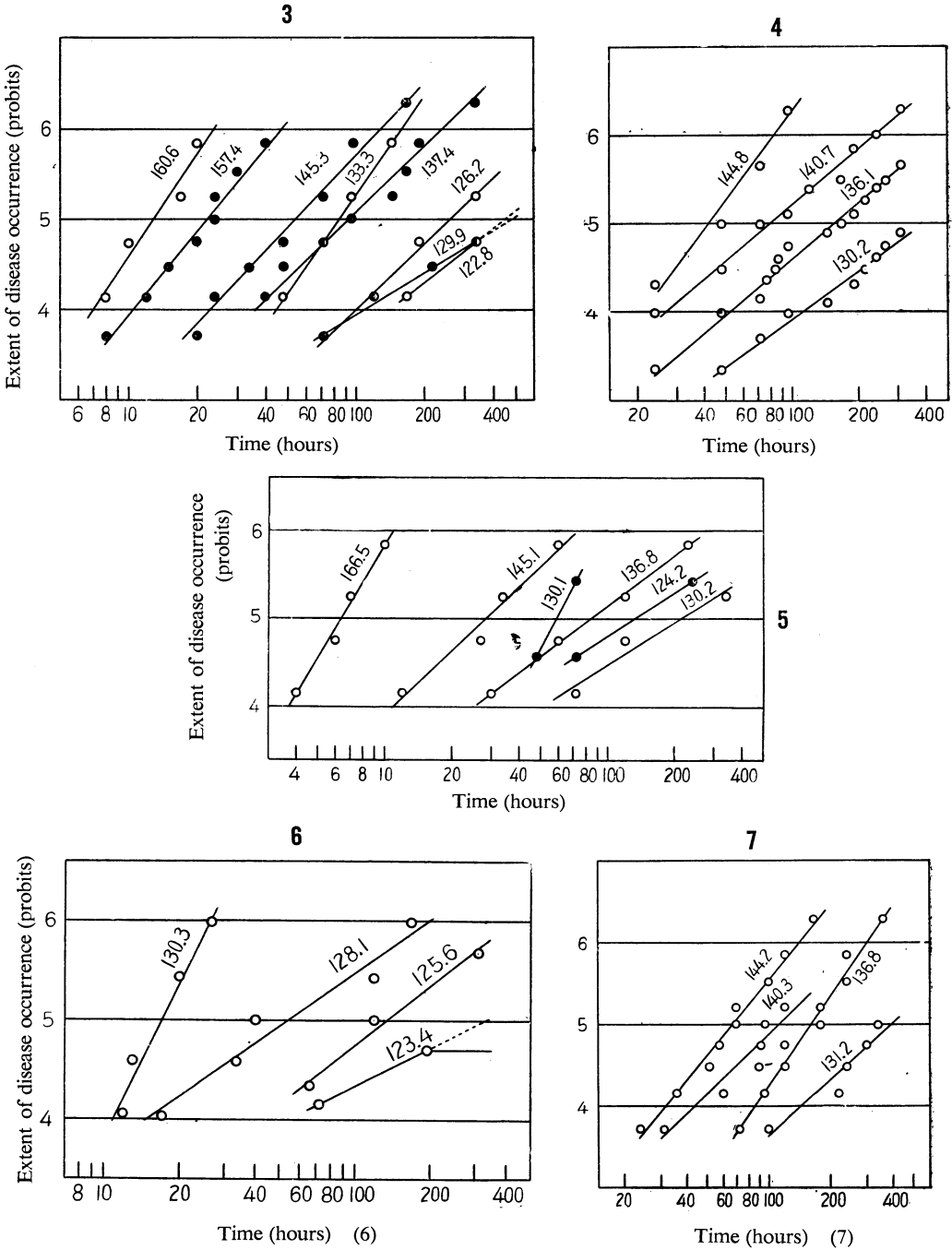
ガス病の直接原因は、ほとんど大部分の場合、主要循環器管、すなわち、心臓、動脈幹、鰓などのガス栓塞による血行障害である。これによる死の場合、すべての魚種で例外なく激しい苦悶を伴う。別の死因に傷害がある。その代表的なものはメダカ、特にその幼魚でしばしばみられる腹壁の破裂である。これは腹部内にたまるガスの圧によって腹壁が押破られるもので魚は一種の傷害死をきたす。

## (B) 実験成績

各魚種おのおの一連の実験を行ったが、それらの実験条件（窒素濃度、水温、供試魚の大きさ等）は Table 3 にまとめて示した。

### (1) 発病窒素濃度

ガス病の徴候を呈した魚の尾数の供試尾数に対する割合を発病率とする。この発病率は時間の経過につれて大きくなるが、その関係は一種の時間反応関係である。そこで各魚種について経過時間の対数を横軸に、発病率のプロビットを縦軸にとってプロットしたのが Text-figs. 3~7 である（実験期間の最後まで全く発病をみなかった場合、また発病率のきわめて低かつ



Text-fig. 3. Latent periods in adult (open circle) and young *Carassius auratus* (solid circle) at different nitrogen levels. Nitrogen levels, in % of air saturation, indicated by figures in body of graph. Latent period means the time elapsing before gas disease is manifested by external symptoms.

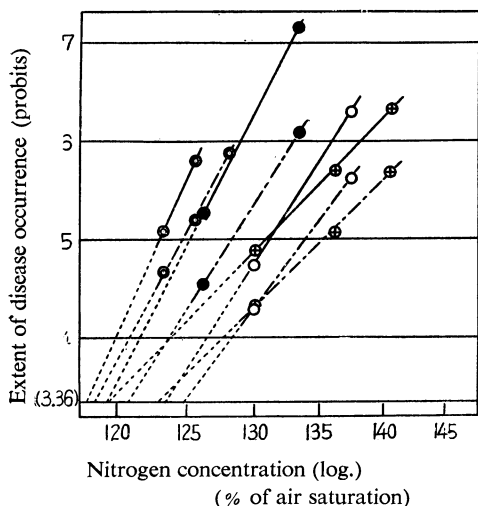
Text-fig. 4. Latent periods in *Oryzias latipes* at different nitrogen levels. Nitrogen levels, in % of air

saturation, indicated by figures in body of graph.

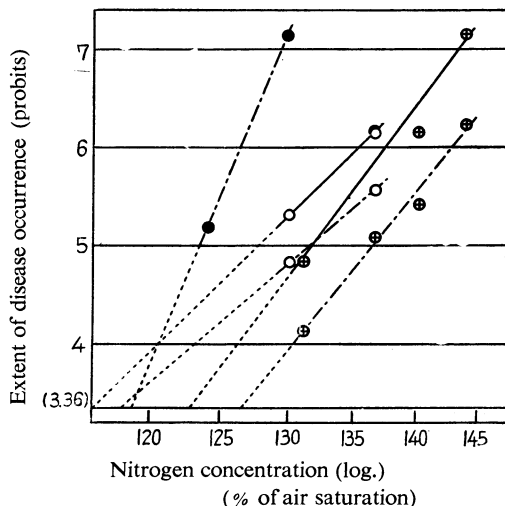
Text-fig. 5. Latent periods in adult (solid circle) and young *Cyprinus carpio* (open circle) at different nitrogen levels. Nitrogen levels, in % of air saturation, indicated by figures in body of graph.

Text-fig. 6. Latent periods in *Anguilla japonica* at different nitrogen levels. Nitrogen levels, in % of air saturation, indicated by figures in body of graph.

Text-fig. 7. Latent periods in *Rhodeus ocellatus* at different nitrogen levels. Nitrogen levels, in % of air saturation, indicated by figures in body of graph.



Text-fig. 8. Extents of disease occurrence within periods of one (chain line) or two weeks (solid line) in samples of adult (solid circle), young *Carassius auratus* (open circle), *Oryzias latipes* (cross circle) and *Anguilla japonica* (double circle), exposed to various nitrogen levels.



Text-fig. 9. Extents of disease occurrence within periods of one (chain line) or two weeks (solid line) in samples of adult (solid circle) and young *Cyprinus carpio* (open circle) and *Rhodeus acellatus* (cross circle), exposed to various nitrogen levels.

た場合は図には記入してない。このような場合については Table 4 備考欄に記入してある。前述したように発病時間には多少の、種類によってはかなりのあいまいさが含まれるはするが、いずれの魚種の場合も点はほぼ直線にのる。

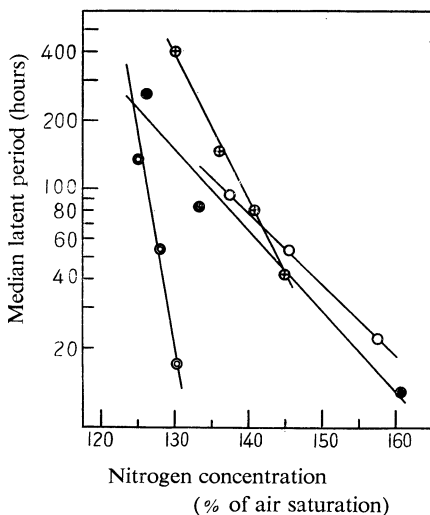
そこで、経過時間—発病率プロビットの各回帰直線を求め、それから各実験窒素濃度における一週間及び二週間経過後の発病率プロビットを求めた。つぎに、その窒素濃度の対数を横軸にとり、一週間及び二週間発病率プロビットを縦軸にとって両者の関係をみてみた (Text-figs. 8, 9)。3~4 点をとりえたメダカ、ウナギ及びバラタナゴではほぼ直線関係が成立つようである。他の魚種では 2 点しかとり得ないので危険ではあるが、一応その 2 点を結んだ直線を関係直線とみることにするが、それら 2 点を結んだ直線の傾斜は 3~4 点から得た直線の傾斜とそれほどかけはなれたものでもないようである。但し、コイ成魚の二週間限界濃度はデータが不備で求めることができなかった。そこで、一週間及び二週間に供試魚の半数が発病する濃度をこれらの直線から求めてみた。この二週間半数発病限界窒素濃度をここでは有害限界濃度と呼ぶことにしておく。あとで示されるように、この濃度は同じ期間の致死濃度よりいくぶん低い、つまり、この濃度では病状を呈しはするが、致命的障害を呈するにはいたらず生存しうる。しかし、皮膚その他に生じた気泡は何等かの悪影響を当然もって

いるはずであるから、有害と呼んだわけである。

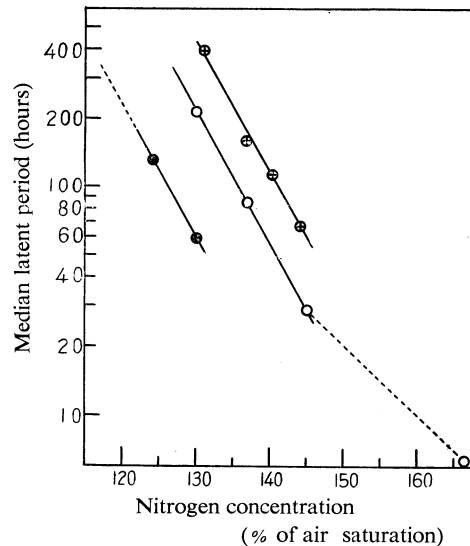
つぎに、二週間以内にほとんど大部分の魚に発病をみることのない最高窒素限界濃度（これを安全限界濃度と呼ぶことにする）を供試魚の5%（プロビット，3.36）が発病するに止まる濃度によって代表させることとし，その濃度をやはりこの直線から求めてみた。これ得られた濃度は実際の実験で全く発病のみられなかった窒素濃度よりいくぶん低い傾向がある。したがってかなりの安全性を含んだ値といえよう。

経過時間—発病率プロビットの回帰直線から各実験窒素濃度における半数発病時間を求め，その対数の窒素濃度に対する関係をみたのが Text-figs. 10, 11 である。いずれの魚種でも両者はほぼ直線関係にあるといえる。この関係直線から各窒素濃度における半数発病時間を知ることができる。また，これからも一週間及び二週間の有害限界を求めることができるが，その値は，フナ幼魚の場合を除き，さきに窒素濃度対数—発病率プロビット回帰線から求めた値に比較的近似する。なお，フナ幼魚では窒素濃度129.9%の実験での発病率が意外に低かったように思われる。

このようにして各魚種について求めた発病と窒素濃度の関係値を Table 1 にまとめて示



Text-fig. 10. Median latent periods at various nitrogen levels in adult (solid circle) and young *Carassius auratus* (open circle), *Oryzias latipes* (cross circle) and *Anguilla japonica* (double circle).



Text-fig. 11. Median latent periods at various nitrogen levels in adult (solid circle) and young *Cyprinus carpio* (open circle) and *Rhodeus ocellatus* (cross circle).

した。これによると全供試魚種を通じてみると有害限界窒素濃度は119~131%の範囲にあるが，メダカ，フナ幼魚，コイ幼魚及びバラタナゴ等比較的小形の魚では高い値であり大形のフナ，コイ及びウナギでは低いといった傾向があるように思える。安全限界も魚種でいくぶん相異なるがこれは116~124%と比較的狭い範囲にはいる。メダカでは有害限界は割合高い値であるが，安全限界は意外に低い。この理由はわからないが，あるいは単なる腹部膨脹現象を発病判定規準にとったことにあるのかもしれない。この異常は鰭気泡其他の病変と明らかに発生機構に相異がある。



Table 1. The relations between occurrence of gas disease and nitrogen level.

Species	Size of fish (Body length) (cm)	Nitrogen levels (% of air saturation) at which 50% or 5% of the fish show signs of gas disease within periods of one or two weeks				Median latent periods*(hr) at two nitrogen levels (% of air saturation)	
		50%		5%		130%	140%
		1 week	2 weeks	1 week	2 weeks		
<i>Carassius auratus</i>	9~13 (Adult)	128.2	125.2	120.9	119.4	129	120
	3~5 (Young)	133.8	130.9	124.6	123.5	160	78
<i>Oryzias latipes</i>	2.6~3.0	135.5	131.1	123.1	119.7	387	89
<i>Anguilla japonica</i>	23~44	124.7	123.0	118.7	117.9	20	4
<i>Cyprinus carpio</i>	21~28 (Adult)	123.6	—	118.9	—	59	15
	3~4 (Young)	131.8	127.9	118.2	116.2	222	57
<i>Rhodeus ocellatus</i>	2.8~3.4	136.6	131.8	126.6	122.9	437	118

\* The time elapsing before gas disease is manifested by external symptoms.

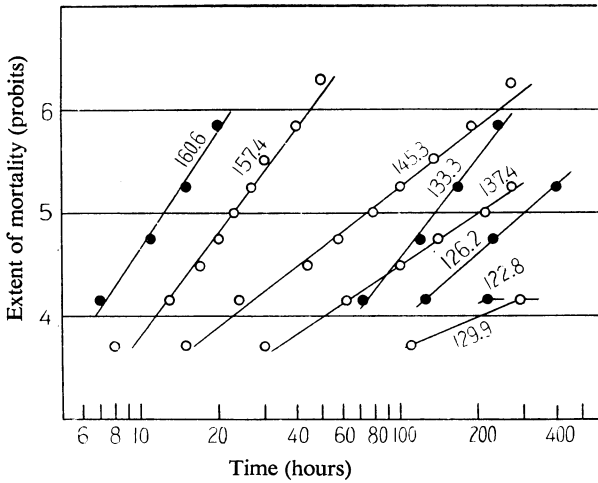
有害限界,あるいは安全限界など比較的細かい数字を求めた。しかし,供試尾数が少ないこと,窒素濃度や温度に変動のあったこと,一連の実験の相互間の水温には多少の差異のあったことなどを考えると,むしろ5%単位で求める程度が安全と思われる。たとえば,すべての魚種が全くガス病の徴候を呈することなく安全に生存しうる最高窒素濃度(安全限界)は115%であるといつてよいであろう。

## (2) 致死窒素濃度

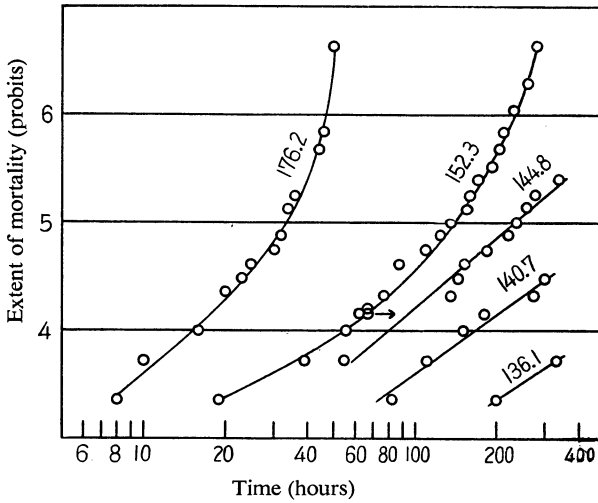
発病率をみた場合と同様,経過時間の対数を横軸に,死亡率プロビットを縦軸にとってプロットしたのが Text-figs. 12-16である。ここでも死亡率が0の場合,非常に低い場合は省いてある。図に示されるとおりフナ,コイ及びバラタナゴでは両者の間に直線関係が成立つようである。

ところが,メダカ及びウナギでは直線関係が認められない。ウナギ(Text-fig. 14)では時間の経過につれて傾斜が急になってゆく形の曲線が描かれる。この傾向はすべての実験で明瞭に認められる。これは供試尾数が少いためにばかりではなさそうである。また,メダカ(Text-fig. 13)では比較的低い窒素過飽和の場合には直線となるが,窒素濃度の高い場合にはウナギと同様の曲線となる。

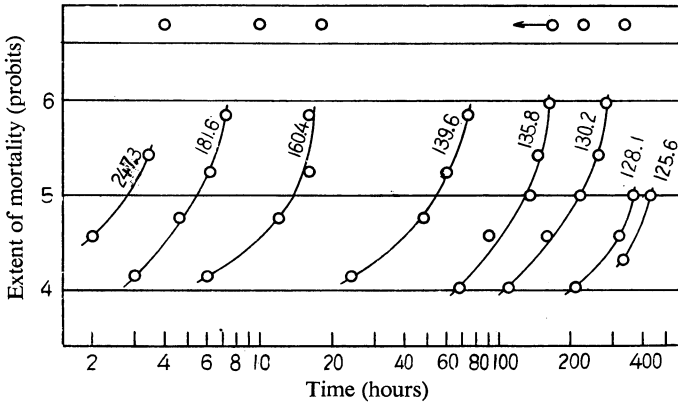
このような曲線は,かりに,遅く死ぬものほど何らかの理由で死亡時間が早められた,つまり死が促進せしめられたとすれば得られるはずである。前に述べたように魚は死ぬ前に激しい苦悶をする。ウナギでは特に激しい苦悶が数時間ないし十数時間間歇的に続く。一尾が苦悶し始めると,他の魚はそれに驚かされ,水槽内を泳ぎまわる。ウナギはそのようなことがなければ実験槽底で比較的平静にしているものである。既に報告したように,刺激をうけて運動量を増した場合,致死時間は短縮される(江草,1949)。この実験では,あとで死んだものほど他の魚の死期の苦悶によって運動が強制される回数が多かったに違いない。した



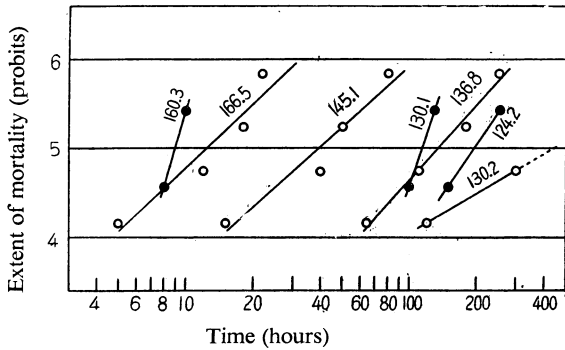
Text-fig. 12. Survival times of adult (solid circle) and young *Carasius auratus* (open circle) at various nitrogen levels. Nitrogen levels, in % of air saturation, indicated by figures in body of graph.



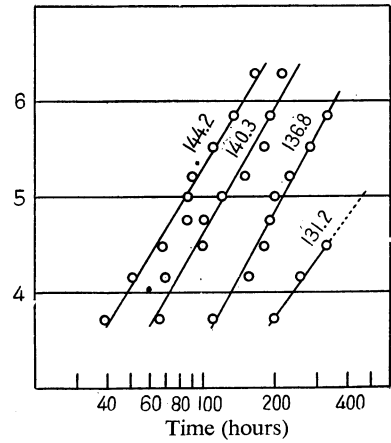
Text-fig. 13. Survival times of *Oryzias latipes* at various nitrogen levels. Nitrogen levels, in % of air saturation, indicated by figures in body of graph.



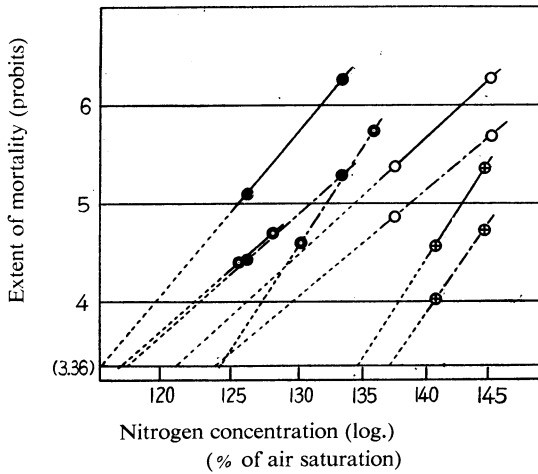
Text-fig. 14. Survival times of *Anguilla japonica* at various nitrogen levels. Nitrogen levels, in % of air saturation, indicated by figures in body of graph. Circles in box at top of graph indicate the times when 100 % mortality occurred.



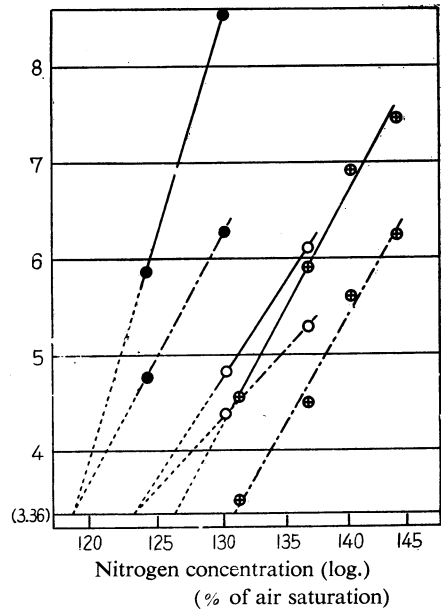
Text-fig. 15. Survival times of adult (solid circle) and young *Cyprinus carpio* (open circle) at various nitrogen levels. Nitrogen levels, in % of air saturation, indicated by figures in body of graph.



Text-fig. 16. Survival times of *Rhodeus ocellatus* at various nitrogen levels. Nitrogen levels, in % of air saturation, indicated by figures in body of graph.



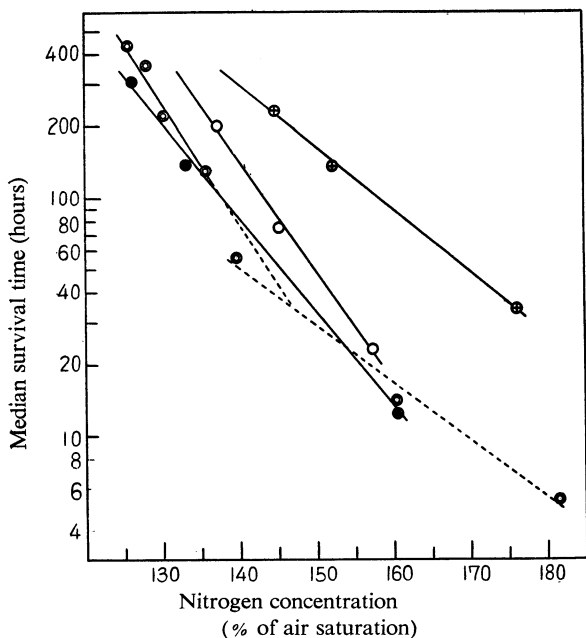
Text-fig. 17. Extents of mortality occurring within one (chain line) and two weeks (solid line) in samples of adult (solid circle) and young *Carassius auratus* (open circle), *Oryzias latipes* (cross circle) and *Anguilla japonica* (double circle) exposed to various nitrogen levels.



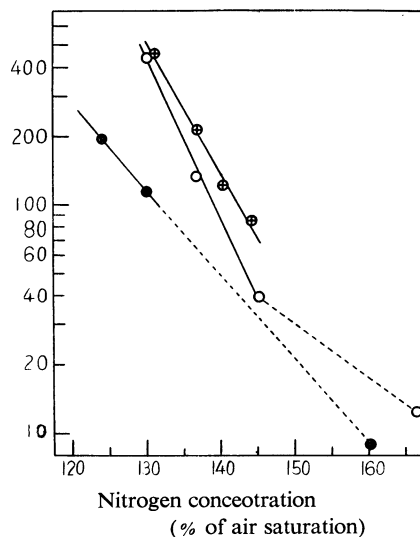
Text-fig. 18. Extents of mortality occurring within one (chain line) and two weeks (solid line) in samples of adult (solid circle) and young *Cyprinus carpio* (open circle) and *Rhodeus ocellatus* (cross circle) exposed to various nitrogen levels.

がって、それだけ致死時間が短縮されたと考えられる。

これに対しメダカの場合は一尾が苦しみ始めても、それによって他の魚が特に影響をうけて著しく活動が増すというようなことはみられない(フナ其他の魚種でも同様である)。そ



Text-fig. 19. Median survival times at various nitrogen levels in adult (solid circle) and young *Carassius auratus* (open circle), *Oryzias latipes* (cross circle) and *Anguilla japonica* (double circle).



Text-fig. 20. Median survival times at various nitrogen levels in adult (solid circle) and young *Cyprinus carpio* (open circle) and *Rhodeus ocellatus* (cross circle).

れではこの曲線が描かれる理由は何であろうか？ メダカの場合は死因の多様性が関係しているように思われる。メダカの死因はガス栓塞のほかに腹部破裂の傷害があることは前に述べた。実験中に注目されたことであるが、窒素過飽和の程度が比較的低い場合には栓塞死は割合起り難く、多くは腹部破裂によって死ぬ。高度過飽和の場合には、初期には栓塞死が多いが、時がたつと腹部破裂で死ぬものも増してくる。したがって、実験後期には二つの死因が関与するために死亡率が急傾斜で上昇することになると考えられる。

各実験窒素濃度における半数致死時間は死亡率プロビット—時間対数関係直線より求めた。メダカやウナギのようにこれが直線とならないものでは眼で曲線を描いて求めた。なお、ウナギでは正しくは半数致死時間はそれより多少大きい値となるべきである。

つぎに、これら時間対数—死亡率プロビット関係直線または曲線から求められた各実験窒素濃度における一週間及び二週間死亡率プロビットの窒素濃度の対数に対する関係は、発病率の場合と同様に直線関係であると考えられるので (Text-figs. 17, 18), この直線関係から一週間及び二週間の半数致死窒素濃度と 5% 致死窒素濃度を求めた。なお、二週間半数致死窒素濃度を致死限界濃度、同じく 5% 致死濃度を危険限界と呼ぶことにする。この危険限界は安全限界の場合と同じ理由によってかなり低目にみた値ということになる。

一方、半数致死時間と窒素濃度の間にも直線関係が成立するので (Text-figs. 19, 20), これより各窒素濃度における半数死亡時間を求めた。また、これから求められる一週間及び二週間半数致死濃度は前に死亡率プロビットと窒素濃度の対数の関係直線から求められたそれらと比較的よく近似する。

このようにして得られたガス病死と窒素濃度との関係値をまとめたのが Table 2 である。

これら致死限界濃度あるいは危険限界濃度は魚種によってむろん相異なるが、魚種による変化の範囲は発病濃度の場合より広い。特にメダカの致死濃度の高いことが目立つ。しかし、他の魚種ではそれぞれ発病濃度よりせいぜい数パーセント程度高いのに止まる。危険限界濃度もメダカのみとびはなれて高いが、全体的にみて、明らかに小形の魚では致死、危険両限

Table 2. The relations between death from gas disease and nitrogen level.

Species	Size of fish (Body length) (cm)	Nitrogen levels (% of air saturation) at which 50% or 5% mortality occurs within periods of one or two weeks				Median survival times (hr) at two nitrogen levels (% of air saturation)	
		50%		5%		130%	140%
		1 week	2 weeks	1 week	2 weeks		
<i>Carassius auratus</i>	9~13 (Adult)	130.8	125.7	117.7	116.3	208	83
	3~5 (Young)	139.6	134.2	123.8	121.0	422	144
<i>Oryzias latipes</i>	2.6~3.0	146.6	143.0	136.9	134.6	545	298
<i>Anguilla japonica</i>	23~44	132.1	130.8	124.3	117.3	252	78
<i>Cyprinus carpio</i>	21~28 (Adult)	125.0	122.0	118.8	118.8	116	59
	3~4 (Young)	134.7	131.2	123.4	123.4	441	88
<i>Rhodeus ocellatus</i>	2.8~3.4	138.3	133.0	130.9	126.3	527	142

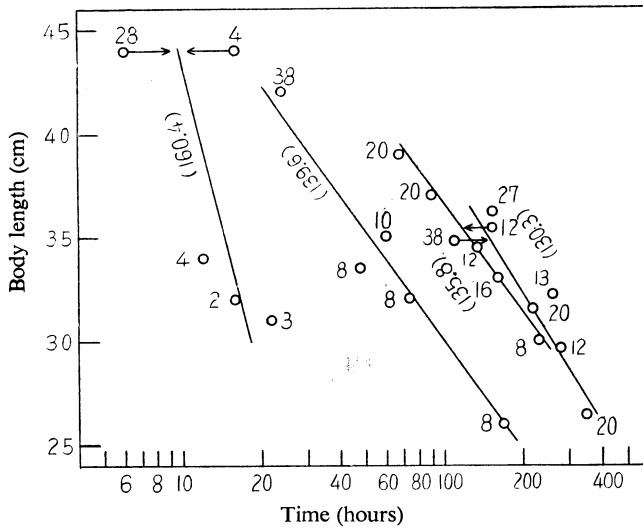
界濃度とも高い、換言すれば抵抗力が大きい傾向があるように思われる。

### (3) 魚の大きさと抵抗力

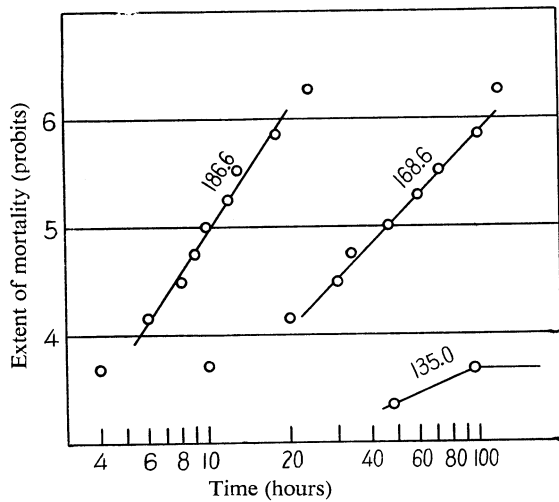
小形の魚の有害限界濃度も致死限界濃度も大形の魚のそれらより大きいこと、すなわちより抵抗性があると考えられることは既に述べた。また、Table 1, 2 に示されているようにフナ及びゴイでは成長段階によって抵抗力に明らかな相異がある。すなわち、幼小魚のほうが成魚に比して有害、致死いづれの限界濃度も高いし、同一窒素濃度下における致死時間ははるかに長い。したがって幼魚の抵抗力の大きいことは明瞭である。

ウナギの各実験では、ことさらに供試魚の大きさがいくぶん相互に相異なるものを選び個体別に発病時間と死亡時間を記録してみたのであるが、そのいくつかの実験結果から致死時間(対数)と体長(対数)との関係をプロットしてみると Text-fig. 21 のようになり、大形の魚ほど死亡時間が著しく短いことが示されている。換言すれば、どの実験でも小形の魚ほど遅く死んだのであるが、前述のように遅れて死んだものは、実は致死時間が短縮されていたと考えられるので実際には小形ウナギの致死時間はもっと長いということになる。

このように体長 25~45 cm の範囲でも小形魚ほど抵抗力の強いことが明らかに認められたが、さらに小形となると一層大きい抵抗力を示す。Text-fig. 22 は体長 5~6 cm のシラスウナギの二三濃度の過飽和窒素における死亡率時間関係を示したものである。実験数が少ないので有害限界あるいは致死限界濃度を求めることは困難であるが、たとえば有害限界は 135% よりかなり高いものであることは明らかである。130% 及び 140% の窒素下における半数致死時間はそれぞれ大略 1100 時間及び 490 時間と推定される。



Text-fig. 21. The relation of size of fish to survival times in *Anquilla japonica* exposed to various nitrogen levels. Figures in body of graph indicate latent periods of individual fish and those enclosed with parentheses nitrogen levels in % of air saturation.

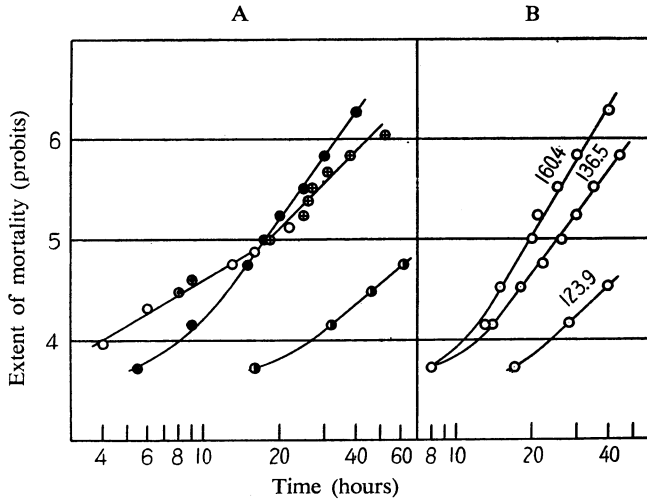


Text-fig. 22. Survival times of elver (*Anquilla japonica*) at various nitrogen levels. Nitrogen levels, in % of air saturation, indicated by figures in body of graph.

以上から小形の魚ほど抵抗力が強いという一般的関係が認められそうであるが、これには例外もある。Text-fig. 23, A は飽和度が 200% に近い非常に高い窒素濃度の水中におかれたメダカの大、中及び小魚（体長、それぞれ 28~31mm, 18~22mm, 6~12mm）の時間死亡率グラフである。これをみると大形魚と小形魚の死亡曲線はほぼ近似し、両者の抵抗力はあたかも同様にみえる。これに対し中形魚の抵抗力はそれらよりはるかに大きい。さらに小形魚（この場合、稚仔魚であるが）について注目すべきことは、供試魚中、体長 8mm 以下の初期の仔魚は 22 時間以内にすべて死んでいるが、それよりわずかながら大きいやや発育の進んだ 10~12mm のものは大部分がそれ以後に死んでいることである。

これらの事実は、ごく初期から体長 20mm 位までは、体が大きくなるにつれて抵抗力が増すが、それ以後は成長につれて逆に減少することを示すようである。

孵化直後の体長 7mm 以下の仔魚をいくつかの濃度段階の窒素過飽和の水中においた場合の時間死亡率関係図が Fig. 23, B である。これら小魚は窒素濃度 124% の場合でさえ 40 時間



Text-fig. 23. A. Survival times of *Oryzias latipes* of three different sizes at a nitrogen level of 198.8 % of air saturation. Oxygen, 77.6%; Water temperature, 23. 8°C. Size of fish, small; 8-12 mm in body length (open circle, < 8 mm; double circle, 8-10 mm; cross circle, 10-12 mm); medium, 18-20 mm (semi solid circle); large, 28-30 mm (solid circle). B. Survival times of fry of *Oryzias latipes* (< 7 mm in body length) at various nitrogen levels. Nitrogen levels, in % of air saturation, indicated by figures in body of graph. Water temperature, 22. 5-26. 3°C; Oxygen concentration, 76. 5-91. 3%.

に30%が死んでおり、抵抗力ははなはだしく小さい。130%及び140%における半数死亡時間は34時間及び28時間と推定される。メダカの卵も高い窒素過飽和の水中に置いてみたが、200%以上の場合にも正常に孵化した。しかし孵化直後にガス病に犯されることはいうまでもない。

これらの実験における死因を調べた結果、明らかになったことは小形及び中形魚では栓塞死はほとんど起ることがなく、死因は大部分腹部破裂であったことである。幼小魚では成魚に比べて皮膚や筋肉の結合組織は繊弱で弾性も乏しいであろう。したがって、体内に蓄積されるガスによって内部から加えられる圧に対する腹壁の抵抗は比較的弱く、そのため容易に膨脹し、また裂けることになるものと思われる。なお、稚仔魚で観察されたところでは、腹部膨脹の主因は鰾の異常膨脹である。一方、大形魚の主な死因、特に比較的早く死ぬもののそれはガス栓塞である。ガス栓塞は大形の魚ほど起りやすいらしい。結局、中等の大きさのものは二つの死因のいずれもが比較的起りにくい関係で最も抵抗力が強いことになると考えられよう。

一般に小形魚は大形魚より抵抗力が大きいと考えられることは既に述べた通りであるが、徴候の発現についてみると小形の魚のほうがより低い濃度で、またより急速に現われることがある。たとえば、成体形ウナギがそれである (Text-fig. 21 参照)。この場合、かりに徴候発現を規準にとると大小魚間の抵抗力ないしは感受性は異なったものとなる。

Table 1, 2 を改めてみるとフナ及びコイでは致死限界濃度は大小魚間で10%近くも相異なるが、有害限界濃度にはそれほど差はないし、また前述のように大形のメダカの致死限界濃度は非常に高いが、有害限界濃度は決して高いとはいえない。総体的にみると致死限界は魚種間の差が大きい、有害限界は差が小さくなるのは、魚体の大きさの相異が皮膚、ある

Table 3. Summary of experimental conditions.

Species	Size of fish (Body length, cm)	Experi- men- tal number	Nitrogen concentration (% of air saturation)			Oxygen concentration (% of air saturation)		
			Mean	Standard deviation	Range	Mean	Standard deviation	Range
<i>Carassius auratus</i>	9~13	Ca-1	117.2	1.3	114.4~119.7	76.3	2.3	68.2~84.3
		2	122.8	1.4	118.8~125.2	72.4	2.6	66.3~80.1
		3	126.2	1.2	121.3~128.8	68.8	1.8	59.8~76.3
		4	133.3	2.1	124.4~136.0	68.7	3.3	58.6~76.3
		5	160.6	1.0	154.5~163.8	63.5	0.8	57.6~66.2
	3~5	Ca-1'	119.8	1.4	114.3~120.6	80.2	1.9	70.5~83.4
		2'	129.9	1.6	120.8~131.9	78.8	2.1	70.2~82.4
		3'	137.4	1.8	128.8~139.3	76.3	2.0	70.4~80.6
		4'	145.3	0.9	141.2~146.8	76.2	0.8	68.8~78.9
		5'	157.4	1.1	149.9~158.4	69.7	0.2	63.3~75.4
<i>Oryzias latipes</i>	2.6~3.0	O-1	118.3	1.0	116.3~120.5	82.4	2.1	77.3~89.6
		2	126.5	0.8	121.3~129.1	83.3	2.4	80.0~86.5
		3	130.2	1.3	124.2~132.0	78.8	2.5	73.5~83.4
		4	136.1	1.6	130.0~139.2	66.8	3.3	60.5~73.2
		5	140.7	1.4	134.5~143.7	70.2	2.2	62.3~74.7
		6	144.8	2.0	138.5~146.2	68.4	4.6	62.3~73.2
		7	152.3	2.2	148.8~153.5	66.3	0.9	60.7~74.1
		8	176.2	0.4	168.8~178.4	58.9	0.3	55.3~62.6
<i>Anguilla japonica</i>	30~36	E-3	114.4	1.0	112.4~118.3	70.8	1.8	62.5~72.3
	26~32	4	116.8	1.3	114.4~118.8	66.8	2.1	60.4~76.2
	24~32	5	120.3	1.1	115.5~122.4	61.1	1.9	54.3~66.4
	23~33	6	123.4	1.3	120.3~126.1	63.4	2.3	56.3~68.6
	24~35	7	125.6	1.7	120.2~128.6	67.2	3.3	60.3~72.4
	28~35	8	128.1	2.0	120.8~131.1	61.5	5.6	53.8~70.4
	26~36	10	130.3	1.2	123.8~133.0	63.6	2.8	56.5~69.6
	30~39	13	135.8	2.2	129.7~138.2	66.6	4.8	52.4~70.5
	26~42	14	139.6	3.8	130.6~142.3	61.6	10.4	48.4~68.2
	31~44	18	160.4	1.6	153.3~162.4	54.3	0.3	48.2~62.3
	33~40	22	181.6	0.6	172.5~183.6	48.5	0.2	43.1~50.6
	36~42	25	247.3	0.8	244.2~249.2	21.7	0.1	17.8~22.3
<i>Cyprinus carpio</i>	21~28	Cy-1	116.5	1.4	112.2~119.8	74.3	2.4	62.3~74.8
		2	124.2	1.8	118.8~126.6	72.8	2.6	66.3~75.4
		3	130.1	2.4	123.4~133.0	70.3	6.2	63.5~72.4
		4	160.3	1.6	152.3~164.7	70.1	1.8	66.7~75.4
	3~4	Cy-1'	121.4	2.0	116.5~124.4	66.8	3.3	60.2~76.3
		2'	130.2	1.8	125.3~132.4	63.2	1.8	58.7~66.2
		3'	136.8	3.1	130.3~138.2	61.4	7.2	47.4~65.9
		4'	145.1	1.9	137.1~146.3	63.5	1.9	54.3~68.4
		5'	166.5	2.2	159.6~167.5	53.2	2.0	38.9~54.4
<i>Rhodeus ocellatus</i>	2.8~3.4	R-1	120.6	1.1	114.3~124.1	80.1	0.8	70.1~83.4
		2	131.2	0.7	126.3~132.8	78.8	0.7	70.4~82.3
		3	136.8	2.3	129.7~139.4	70.4	2.4	66.0~84.6
		4	140.3	2.3	133.6~142.8	66.3	3.3	56.3~80.1
		5	144.2	3.6	138.4~149.4	68.8	4.0	55.7~78.8

† All fish survived the experimental period of 2 weeks. Figures enclosed with parentheses indicate the number of fish which showed signs of gas disease within the same period.



Water temperature (°C)			Number of fish employed	Remarks
Mean	Standard deviation	Range		
20.4 20.3 19.8 19.8 20.5	0.4 0.2 0.3 0.3 0.1	19.8~20.7 19.8~20.5 19.6~20.2 19.6~20.1 20.0~20.7	3	†
21.1 20.5 20.1 20.7 21.2	0.4 0.4 0.3 0.1 0.1	19.9~21.3 20.1~20.9 19.8~20.4 20.1~20.9 20.6~21.4	10	†
20.6 21.2 21.1 20.4 20.8 20.1 19.8 20.2	0.5 0.4 0.5 0.6 1.0 1.0 0.9 0.4	20.0~21.1 20.4~21.7 20.3~21.8 20.0~21.4 20.1~21.8 19.6~21.0 19.3~20.7 19.8~20.5	20	† †(2) †(9)
19.9 27.2 19.2 19.7 20.1 19.9 20.2 19.6 22.4 21.4 18.3 20.2	0.3 0.4 0.2 0.2 0.4 0.6 0.2 0.8 1.0 0.2 0.1 0.1	19.2~20.4 25.6~28.2 18.9~19.8 19.2~20.3 19.7~20.6 19.2~20.4 19.9~20.5 19.2~20.7 21.3~23.0 20.6~22.4 17.6~18.5 19.2~20.3	6 6 5 5 4 6 6 6 5 5 5 3	† † † †(2)
18.9 18.8 19.3 19.8	0.4 0.3 0.3 0.1	18.3~19.8 13.2~19.6 19.0~19.5 19.4~19.9	3	†
18.6 19.3 20.1 20.3 19.7	0.6 0.6 0.3 0.2 0.1	18.1~19.4 18.6~19.7 19.8~20.2 20.1~20.5 19.6~20.0	5	†(1)
21.1 21.3 20.7 21.2 21.0	0.5 0.4 0.8 0.8 0.7	19.8~21.3 20.0~21.6 20.2~21.0 20.1~21.4 20.3~21.2	10	†

いは皮下組織内の異常ガス泡発生と、死因となる循環器管内のガス泡発生とに対する影響のし方が相異なることによるためであろう。このことはまた、両者の発生機構に相異があることを意味するものである。

### (III) ウナギの特異な徴候について

ガス病の最も普通の外部徴候は鰭の気泡と眼窩内ガス蓄積による眼球突出であるといつてよい。このようにガスが泡発生しやすい場所がほぼ決まっているということは面白いことである。これに関連して特に興味もたれるのはウナギの徴候である。以下、その発生機構について多少検討してみた点を述べる。

#### (A) 頭部の瘤状隆起について

この異常は特にその発生する場所が頭部の特定の位置に限られるという点で発生機構に少なからぬ興味もたれるものである。

#### (1) 症 状

最初にその発生経過の要点を中等大のウナギ(体長30cm位)が中等程度の過飽和窒素(飽和度130%程度)の水中におかれた場合を例にとつて述べる。早い場合には数時間、遅くとも一昼夜位が経過すると、後頭部、眼の週辺、あるいは頬部の皮膚に小円形の‘ふくらみ’が起き始める。それらは次第に数と大きさを増し、数日ないし、一週間後には10数個から20個に達する(20を越えることは決してない)。(‘ふくらみ’はあたかも‘瘤’と呼んでふさはしいような形状であつて、しかも頭部に整然とならび、頭部の

外観ははなはだ奇異なものとなる(Pl. 1, A)。

この図にみられるような瘤状隆起も、また上述の発生過程も、最も典型的なものがあげられたわけであるが、色々の条件でその形状も発生過程も変ってくる。その条件の一つに魚の大きさがあげられる。一般に小形の魚では一つ一つの隆起が著しく発達し、相接し、また、

重なりあうほどになることもある。体長 10 cm 程度以下の幼魚では隆起の数は比較的少ないが、一つ一つが非常に大きなものとなり、頭部皮膚全体が風船のようにふくらんでしまうことが多い。ふくらんだ皮膚は極度に薄くなり、ちょっとした衝撃で破れることも珍しくない (Pl. 1, B)。これに対し、大形魚ではあまり目立つ隆起はできない。いわゆる‘下りウナギ’のように大形で肥満したものでは死ぬまで瘤らしい隆起が全くみられないことが多い。

窒素濃度が高いほど隆起の発生も急速であるのは当然のことであるが、その発達は皮膚組織の変形、変性を伴うものであるから、発達増大する速度はある限度以上にはなり得ない。したがって、致死時間の短い場合にはあまり大きい隆起はみられないのが普通である。ガス濃度が高いにもかかわらずよく長期生存するものに著しく発達した瘤状隆起がみられることになる。

### (2) 減圧実験

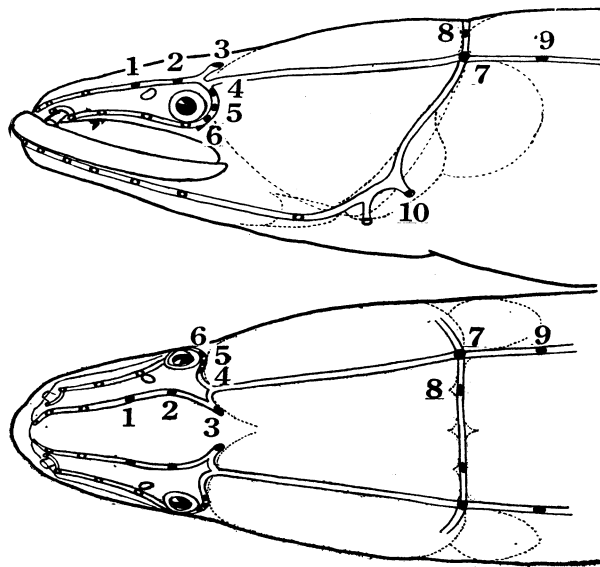
瘤状隆起発生に関連してつぎのような実験結果を得たことは興味が深い。魚に急激な減圧が働くとガス病と同様の異常が起ることは古く GORHAM (1899) によって示されている。同じことはウナギでも観察できた。大形吸引瓶になかば水をいれ、これにウナギをいれて真空ポンプを用いて上部の空気をぬき、急速に、たとえば10分以内に10 mmHg 程度にまで減圧すると、減圧を始めて数分ないし十数分後には瘤状隆起が頭部に生じ始める。但し、これはすべての場合にみられるとは限らない。また、あらかじめ鰓蓋の一部を切除した魚を用いて実験すると、鰓血管に多数のガス泡が発生することも観察できる。

いま、吸引瓶中に2%のウレタン溶液を水の代りにいれ、そこにウナギをいれてそれが麻酔してのち減圧してみた。興味深いことに、この場合は瘤状隆起の発生は全くみられない。繰返し実験を行い、この事実は確認された。この結果は、魚が活動していることが瘤状隆起発生にとって必要な条件であることを示すように思われるが、おそらく、呼吸運動における頭部筋の活動、口顎や鰓蓋などの運動が隆起形成に関係すると考えられる。この点は後に改めて触れる。

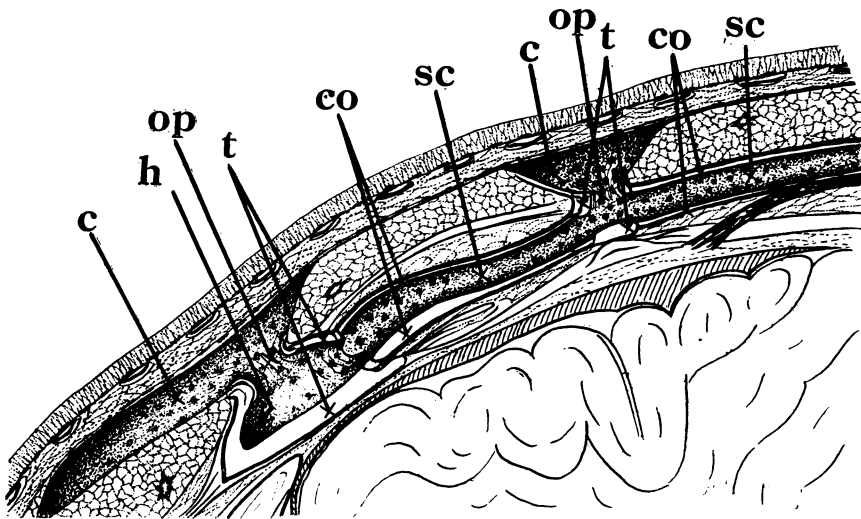
### (3) 瘤状隆起の構造及びその発生位置と頭部側線管との関係

瘤状隆起の組織切片を作ってみると皮下脂肪層に一種の大きな空洞ができていたのがみられる (Pl. 1, E)。また、この図から空洞下部の壁には一種の膜様の組織構造のあることが認められ、元来そこには何等かの空洞ないしは空洞類似の構造が存在するものであるように思われる。さらに空洞底には側線管の一部と思われる構造がみられ、しかもその上部は開いていて空洞と直接相通しているように見える。別に直接瘤状隆起を切開して空洞底をのぞくと、そこに一ないし数個の小孔の存在すること、その小孔は側線管に通ずるものであることが観察される。

この空洞と側線管の関係を一層明らかにするために側線管構造を多少調べてみた。ウナギ頭部側線管は頭骨と遊離した骨性小管、またはそれと結合した小管、一部の頭骨自身の中を走る管部及びそれら相互を連結する軟骨性の結節部とごく一部に存在する結合組織性の小管よりなっている。これら側線管自体には左右相称の合計52個の小孔が存在する。そのうち計32個は皮膚の開孔を経て外界に通じているのであるが、他の20個の小孔は、その上部の皮膚に開孔がなく外通していない。このような埋没孔は Preoperculum 上の一個を除きすべて軟骨性の結節部にある。Preoperculum 上のもはそれと結合した骨性管の分枝端にある。



Text-fig. 24. Distribution of lateral line canals and their pores in the head region of an eel. Circles show the pores communicating with exterior through openings in the skin. Solid circles indicated by figures 1-10 unilaterally, show the pores communicating with subcutaneous cavities.



Text-fig. 25. Vertical section of the supratemporal commissure and adjacent structures of the head of an eel, as seen from the posterior. c, subcutaneous cavity; sc, supratemporal commissure; co, canal ossicle; t, tuberosity; op, opening of the tuberosity; h, hypomandibular canal.

それら埋没孔の位置を模式的に描いたのが Text-fig. 24 である。

これらの孔は外通しないけれども、その直上の皮下に一種の小空洞が存在しそれに通じている。Supratemporal commissure 上部にある皮下空洞の構造を模式的に描いたのが Text-fig. 25 である。他の管上の空洞も大体同様の構造をもつ。この空洞は平常時は上層の皮膚

の陥没によって間隙がせばめられている。正常魚を注意して観察すると、後頭部や頬部の皮膚に小さいくぼみを認めることができるが、それがこの陥没にほかならない。

瘤状隆起の発生点はすべてこの空洞の存在する場所に限られ、それ以外の場所に生ずることは全くない。したがって発生数も 20 を越えることがないわけである。

このような観察から、瘤状隆起はそれらの皮下空洞内に集積されるガスによって空洞上部の皮膚が押し上げられて生じたものと考えられよう。しかし、体液に溶けているガスの遊離、換言すれば気泡の発生が空洞そのものの中で起きたかどうかはわからない。病魚について観察するとガス泡は空洞内のみならず側線管の内部にも多数存在するものである。このガス泡は空洞内で発生したものが移動してきたものかもしれないし、逆にガス泡は最初側線管内で発生し、それが増大して空洞に集積されたとも考えられる。すでに述べたように体軀幹側線管で発泡は普通に起る。また頭部側線管でも、吻部に近い開孔ではガス泡の発生が外部からもよく認められる。要するに側線管内は発泡が起りやすい場所であるといえる。

## (B) 鰭の気泡について

ウナギでは鰭の気泡は症状末期になって急速に且つ多数発生するのが特徴で、このような発生様式は他の魚種ではほとんどみられない。

症状末期に注目をひく一つの現象は、鰭、特に背鰭の鰭条が緊張し、鰭が上げられることである。それ以前は概して鰭は伏せられている。この緊張は血行障害による酸素不足を、皮膚呼吸をより効果的にすることによって補うためのもののように思われる。遊離ガスは最初、鰭の基部に出現し、ついで急速に軟条後縁に沿って伸びてゆく (Pl. 1, C) この時期の魚を解剖すると遊離ガスは鰭基部体軀幹内の鰭拳屈筋間結組織内にも多量に存在するのが認められる。したがって、遊離は最初そこで起り、生じた気泡が増大して鰭組織内に伸び広がってくるものと思われる。死んだとき、鰭の一部にしか気泡を生じていない死体を過飽和窒素を含まない水中に浸しておくとしばしば新たな気泡が上記のような過程に従って出現するが、この事実はこの考え方の妥当さを示すものであろう。鰭軟条後縁にそって伸長した糸状のガス泡は組織間隙を経て後方皮膚組織内に侵入し、そこに大きな空間を形成してゆく (Pl. 1, D)。なお、これらのガス泡発生は血管とは全く直接的関係をもたない。但し飽和度 200% を越えるような高度の過飽和の場合には、ときに鰭毛細血管内に遊離ガスが発生することがある。

### (1) 鰭の運動と気泡発生

鰭のなかでは胸鰭にガス泡は最も早期に発生する傾向がある。胸鰭は他の鰭と異り、魚が静止しているときも絶えず動かされているが、この運動が気泡の早期発生に関係があるように思われる。これに関連して次のような実験結果が得られたことは興味がある。

背鰭を基部から切り取って、数 cm の長さの鰭片を作り高度の窒素過飽和の水中に浸し絶えず動揺せしめておくと、しばしばその組織内に気泡が発生する。鰭片の両端をもって繰返し引張ったりゆるめたりすると発生は確実、且つ急速である。これに対し水中で静止している鰭片では発泡は比較的起り難い。組織の伸び縮みはたしかに発泡に影響するようである。鰭条拳屈筋間のガス泡発生の場合も、その筋の活動が関係するようと思われる。

### (2) 外傷と気泡発生

Table 4. Effects of wounds on progression of gas disease.

Kind of wound	Nitrogen level (% of air saturation)	Oxygen level (% of air saturation)	Water temperature (°C)		Latent period* of individual fish (hr)	Survival time of individual fish (hr)
Incised wound	131.3	71.5	18.6	Wounded fish	17, 60, 80	82, 130, 160
				Intact fish	140, 180, 240	150, 210, 260
Punctured wound	137.2	68.8	18.2	Wounded fish	24, 38, 72	42, 62, 96
				Intact fish	— 90, 110	72, 96, 120
Punctured wound and injection of a small amount of air	135.2	70.8	17.7	Wounded fish	6, 20, 72	24, 48, 80
				Intact fish	80, 120, 130	90, 155, 180

Fish used : *Anguilla japonica*, ranging in body length from 30~38cm.

\* The time elapsing before vesicles of gas appear on the fins.

鰭気泡形成に関連して、いまひとつ注目される現象がある。ウナギの実験のさい、たまたま採集具で切傷をうけた魚が供試魚中にあった。それでは症状も非常に早く現われ、死もまた早く起った（この外傷魚の記録は前項の実験成績の部では除外した）。傷は症状を促進せしめるのであろうか？ この疑問に答えるために無傷な魚の胴部の一箇所に小さな切傷、または刺傷をあたえ、無傷魚を対照として窒素過飽和の水中においてみた。その結果をまとめたが Table 4 である。

表にみられるように傷をうけたもの、特に少量の空気を同時に体内に注入されたものでは気泡の発現も死も急速に起っている。この実験でさらに注目されたことは、傷をうけた魚では鰭のうちの傷に近接した部分にきわめて早期に気泡が発生することである。このことは傷は発泡と直接関係があることを示すようである。傷が発泡を促す機構であるが、おそらく傷ついた筋肉や結組織の強い収縮の結果と思われるのであるがこの点も後に譲る。

少量の空気注入が著しく死を促進せしめるのは、それが直接血管内に侵入して気泡核となるためであろう。この注入量がある限度を越えると血管系に侵入したガスがそれだけで栓塞を起すに至ることがある。フナではある限界以上の量を筋肉注射したのちガス含有量正常の水中に放置した場合、主要静脈、静脈竇、あるいは心臓などにガス泡の集積が起り魚は死ぬ。しかしこの場合気泡は鰓には決して出現しない。但し、ウナギでは同じ処理によっても栓塞死をきたすことはない。

#### (IV) 論 議

一連の実験によって5種類の淡水魚におけるガス病と窒素濃度の関係を求め Tables 1,2 に掲げた値を得たわけであるが、前にも述べたように、実験条件の窒素濃度に若干の変動があったこと、供試魚数が比較的少いこと、実験窒素濃度の段階も必ずしも多くはない、特に限界濃度近辺のものが不足としている場合もあることなどの諸理由から、得られた数値はせい

せい5%単位にまるめて窒素濃度を表現するのが安全であろう。結果を表現すると二週間に半数がガス病徴候を現わす窒素濃度は120~130%, 同じ期間にほとんど大部分の魚に症状の現われることのない最高窒素濃度は115~120%となる。一週間についてみれば、いづれも5%ほど高い値となる。また、二週間に半数がガス病死する窒素濃度は抵抗力の弱いものでは120%, 強いものでは140%とその間の開きは大きい。同じ期間に大部分が生残しうる最高窒素濃度はそれぞれ115%及び135%となる。一週間についてみると、やはり大体5%高い値となる。最も安全な最高窒素濃度、つまり比較的抵抗力の弱い魚が全く異常なく長期生存しうる最高窒素濃度は、したがって115%と考えてよい。

最初に述べたようにガス病と窒素濃度の関係についての従来の見解ははなはだ乏しく、数例の観察があるに止まる。

MARSH & GORHAM (1905) によると海産魚では140%で急速に死に127%で徐々に死ぬという。また淡水魚では110%を多少越えた場合にガス病症状をみ、120%を越えると致命的であると記されている。しかしガス濃度の測定値も少く、測定法にも不明の点があり、また飽和量にも疑問があってあまり信頼できない。RUCKER & HODGBOOM (1953) はマス稚魚にとっては115%までがガス病を起す危険のない窒素量であると述べている。また、SHELFORD & ALLEE (1913) は水温を上昇せしめることによってガスが起ったことを述べているが、それによると120%でガス病が起ったことになる。これらの値はいずれも実験的に求められたものではなく作用期間も全く不明である。しかし、ここに得た値とそうかけはなれたものではないといえよう。

実験結果によると、メダカ稚仔魚でみられたような傷害死の場合を除けば、同じ魚種では幼小魚ほど抵抗力の大きいことが明らかにされた。この事実を念頭において魚種間の抵抗力の差をみると、メダカ、バラタナゴなどの抵抗力の大きいのは体が小さいためではないか、換言すれば、一般に小形魚は強い抵抗力をもつものではないかと考えられる。

この理由はいろいろと考えられるが、主として循環器管内の発泡が大形の魚ほど起りやすいことによるものであろう。

ガス病における循環系内の発泡の機構は減圧症の場合と同様と考えてよいと思うが、HARVEY et al. (1944 a, b) は減圧症における血管内の発泡は筋の収縮の結果として起ると述べている。筋の収縮によって血管壁に瞬間的に強くひっぱる力が働き、そこに強い陰圧が生成され、微小なガス泡—ガス核—が発生するという。

魚の静脈には弁がなく筋肉活動によって血液が送られることはないといわれるが、(VON SKRAMLIK, 1935), また、血管が筋活動により圧迫されること、それによって血行が助けられることもありうる (MOTT, 1950). したがって、魚の血管内発泡も同じ機構によると考えてよからう。

このような機構であるとする、筋活動が激しくなると、発泡も急激になることが考えられるが、事実、前報で明らかにしたように、魚が活発に運動する場合には致死時間は短縮される。同じく前報で摂餌が抵抗力を低下せしめること、飢餓魚に比して正常に餌をとっている魚の抵抗力が小さいこと、また水温上昇は致死時間を早めることなどを報告し、その理由は、MARSH らの考えに従って、それらの条件に伴う体温上昇により体液のガス溶解度が低下するためであると考えた。しかし、其後著者はガス溶解度の低下ということは主要な要素ではないと考えるようになった。水温上昇や摂餌は魚の活動性を高め、飢餓はそれを低下せ

しめるであろうから、活動の程度如何が発泡に影響したと考えることも可能であり、むしろこのほうが妥当なように思われる。

前の問題にかえて、大形の魚ほど血管系内で発泡が起りやすいのは、おそらく大形の魚ほど筋や結組織の収縮力も強く、より大きい陰圧が成生されることにあるのであろう。なお、魚の活動の程度如何が症状進行に著しく影響するとすると、実験のさいには魚の活動を統一するか、何等かの方法でそれを記録しておかなければ結果は信頼性が薄くなる。この意味で本実験は欠陥があったことを認めざるを得ない。

上述のような筋あるいは結組織の収縮の発泡因としての重要性は皮膚、皮下の気泡発生の場合にも認められるようである。たとえばウナギ頭部の瘤状隆起について考えてみるに、この原因となるガス泡は側線管内、あるいはそれに連結する皮下空洞内に発生するものであるが、その発生には口顎あるいは鰓蓋の運動が必要条件である。それらの運動によって頭骨に結合した側線管、あるいは遊離して筋間に存在する骨性小管は動かされ、結節部は関節の働きをするものと考えられる。この場合、特に結節部の内壁には組織の伸縮がおこり、陰圧が成生されるのではないと思われる。軀幹部の側線管内の発泡では体の屈曲運動が同様の効果をもつであろう。

ウナギの鰭気泡では最初鰭条挙屈筋間に発泡が起るのであるが、これは発泡前にみられる鰭条の緊張のための筋の収縮の結果と考えることができる。胴部に傷があるとそれに近い鰭部分に発泡が起りやすいが、これも傷部筋の異常収縮によって発泡が起り、それが発達し、あるいは移動して鰭に出現するものであろう。胸鰭に発泡しやすいのも不断の筋活動による陰圧成生度の大きい結果であろう。鰭片の実験からは鰭組織自体の内部に組織の伸縮により陰圧が生じることが暗示される。

発生したガス核が可視大の気泡に成長してゆくには、HARVEY et al. の指摘しているように、ガス圧が表面張力、体液のもつ力学的圧及び組織弾性による圧の和より大きいことが必要である。血圧や組織弾性はガス泡の成長に対する抵抗として働くので、その小さい場所で気泡発達は急速であるし、それらの小さい場所が近くにあればそこに移動し蓄積されてゆくであろう。組織抵抗の小さい場所といえば空洞や各種の腔所が考えられるが、事実そのような場所に異常ガス蓄積は起っている。同様の事実はカエルのガス病の場合にもみられた(EGUSA, 1954)。体組織未発達の稚魚のほうが成魚に比べて著しい気泡形成をみせることのあるのも組織抵抗の小さいことの結果であろう。

その他の魚種にみられる気泡発生も多くは陰圧生成と組織抵抗の点から説明できるようである。たとえば眼窩内の気泡発生も眼筋の活動とそれによる眼球の動きにより眼窩に陰圧が生ずるためであろう。眼球が比較的大きく、またよく眼球を動かす魚種ほど眼窩にガス泡が生じやすいように思われる。

## (V) 総 括

1) 魚のガス病と水中溶存過飽和窒素の量的関係を明らかにするためにフナ、コイ、メダカ、バラタナゴ及びウナギの5種の淡水魚を種々の濃度段階の過飽和窒素を含む水中におき、ガス病発生経過とそれによる死亡を観察し、その時間的記録をとった。

ガス病に対する感受性あるいは抵抗性は魚種によって、また、同一魚種でも成長段階及び体の大きさによって異なり、一般に小形の魚ほど抵抗力の大きい傾向があるが、全体としては

二週間内に半数の魚にガス病徴候が起る窒素濃度は飽和度にして 120~130%, 同じ期間に半数が死ぬ濃度は 120~140% の範囲に大体はいる。また、大部分の魚が全くガス病の徴候を呈することなく長期生存しうる窒素濃度の最高限界は 115% とみられる。なお、一週間の期間についての発症、致死濃度はいずれも約 5% ほど高い。

大形魚が低抵抗性であること、換言すれば血管内で発泡が起りやすいことは、大形の魚ほど筋の収縮力が強いいため血管内壁により大きい陰圧が生成されるためと思われる。

2) ガス病の特有の徴候である体表の気泡あるいは気疱は魚種によって発生しやすい場所や発生過程に特徴がある。なかでも興味をひくのはウナギのそれで、頭部側線管につながる皮下小空洞内にガスが蓄積し、頭部の一定の場所に瘤状の皮膚隆起が生ずる。鱒気疱も他魚種と異り、症状末期に発生が始まる。これらの病変の構造、発生過程の追究から、口顎、鰓蓋の運動、また鰭拳屈筋の活動が発泡に重要な関係をもつことが示された。それらの運動や活動により組織上面あるいは組織内に陰圧が生じ、それが発泡因となるのであろう。

#### (VI) SUMMARY

(1) In order to clarify the relations between 'gas disease' of fish and the degree of supersaturation of dissolved nitrogen in the medium water, samples of five species of fresh-water fish were exposed to flows of water containing relatively constant high concentrations of nitrogen, and the time taken from the initial exposure until visible signs of the disease appeared on the fish body and the survival time were recorded for individual fish. Experiments were performed at about 20 °C.

(2) Above a certain critical nitrogen level, symptoms characteristic of gas disease develop over the surface of the fish body, though being not necessarily followed by fatal lesions. This critical level is termed here the 'detrimental nitrogen limit'. With further increase in nitrogen concentration, a level is reached where the fish can no longer escape death from gas disease. This level is termed the 'lethal nitrogen limit'. These two limits were defined by determining following two nitrogen levels: the level at which just 50% of the fish developed symptoms of gas disease during the experimental period of two weeks, and the level which just failed to cause 50% mortality within the same period of time. Median latent period (the time that elapsed before gas disease was manifested by external symptoms) and median survival time for samples of fish exposed to various levels of nitrogen were also determined.

(3) Each species of fish affected by gas disease exhibited external symptoms more or less peculiar to itself. In the crucian carp (*Carassius auratus*) and the carp (*Cyprinus carpio*) the first indication of the disease was the formation of vesicles of gas in their fin membrane or the protrusion of the eyeballs caused by the accumulation of gas in their orbits. In the bitterling (*Rhodeus ocellatus*) gas blisters were formed on the fins. In the killifish (*Oryzias latipes*) the first noticeable sign of the disease was the distention of the abdomen owing to the accumulation of gas in the air-bladder, the intestine or the abdominal cavity, which produced considerable buoyancy so as to lift the body up to the surface of the water. In the eel (*Anguilla japonica*) the first indication of the disease was the development of several small swellings filled with gaseous content on the head.



(4) The immediate cause of death was usually asphyxiation from gas embolism in the circulatory system. But the killifish, especially the fry and young, died very often from the laceration in the abdominal wall, which was caused by an expansive pressure of the gas accumulated in the air-bladder and so forth.

(5) The detrimental nitrogen limit varied to some extent according to species and growth of fish, being estimated to be about 125% of air saturation for adult crucian carp and the eel, and about 130% for young crucian carp, young carp, the killifish and the bitterling.

(6) The lethal nitrogen limit differed considerably with species and growth of fish. The values obtained for the fish used were approximately: 120% for adult carp, 125% for adult crucian carp, 130% for eel and young carp, 135% for bitterling and young crucian carp, and a little over 140% for killifish.

(7) From these figures and some other experiments it was learned that smaller fish tended to be more tolerant and resistant to supersaturation of nitrogen than larger ones. It was also suggested that at nitrogen levels below 115% of air saturation almost every fish could survive indefinitely without showing any sign of gas disease.

(8) The ability of the fry of the killifish immediately after hatching to resist supersaturation of nitrogen was very low, but it increased gradually as development proceeded. This change appears to be due to an increasing elasticity and tenacity of tissues of the abdominal walls. The increase in resistance ended when fish attained a body length of about 2 cm and was replaced by a trend in the opposite direction, owing to changes in susceptibility to gas embolism.

(9) That large fish are less resistant to gas disease, in other words, they are more susceptible to gas embolism than smaller ones, is surmised to be due to stronger muscular activity in the former than in the latter. Because it is known that bubbles of gas occur in blood vessels as a result of the contraction of muscles between which blood vessels pass. The stronger muscular activity must be accompanied by a more active bubble formation in blood vessels.

(10) It is interesting to note that the 'swellings' on the head of the eel are restricted in their positions to develop. Anatomical studies showed that the eel have just twenty small subcutaneous cavities in its head, with which the lateral canals communicate directly by means of openings on their tuberosities. Under the condition of supersaturation of nitrogen, free gas is accumulated in these subcutaneous cavities and forces up the overlying integument, thus producing 'swellings'. Decompression experiments suggested that bubbles occur in these cavities or in the lateral canals as a result of the movement of jaws and opercula.

(11) Observations on the process of gas-blister formation in the fin of the eel showed that contraction of fin-muscles and tension of connective tissues between or around fin-muscles and of tissues of the fin itself have significant relations to the development of gas bubbles there.

#### (VII) 引用文献

- 1) 江草周三, 1949. 淡水魚のガス病に関する二三の実験. 日本水産学会誌, 15: 83-87.

- 2) EGUSA, S. 1954. Morbidity of the frog due to the oversaturated air in the medium water. Proc. Japan Acad., **30**: 232-235.
- 3) GORHAM, F. O. 1899. The gas bubble disease in fishes and its cause. Bull. U. S. Fish Commission., **10**: 33-37.
- 4) HARVEY, E. N., D. K. BARNES, W. D. MCELROY, A. H. WHITELEY, D. C. PEASE and K. W. COOPER. 1944, a. Bubble formation in animals. I. Physical factors. J. Cell. Comp. Physiol., **24**: 1-22.
- 5) HARVEY, E. N., A. H. WHITELEY, W. D. MCELROY, D. C. PEASE and D. K. BARNES. 1944, b. Bubble formation in animals. II. Gas nuclei and their distribution in blood and tissues. J. Cell. Comp. Physiol., **24**: 23-34.
- 6) MARSH, M. C. and F. P. GORHAM. 1905. The gas disease in fishes. Rept. Bureau of Fisheries (Washington), **1904**: 343-376.
- 7) MAUCHA, R. 1932. Die Binnengeässer Bd. **12**: 62.
- 8) 松江吉行, 江草周三, 佐伯有常. 1953. 湧水の窒素ガス溶存量. 日本水産学会誌, **19**: 439-444.
- 9) MOTT, J. C. 1950. Radiological observations on the cardiovascular system in *Anguilla anguilla*. J. Exp. Biol. **27**: 324-333.
- 10) RUCKER, R. R. and K. HODGEBROOM. 1953. Observations on gas-bubble disease of fish. Prog. Fish Culturist., **15**: 24-26.
- 11) SHELFORD, V. E. and W. C. ALLEE. 1913. The reactions of fishes to fishes to gradients of dissolved atmospheric gases. J. Exp. Zool. **14**: 207-266.
- 12) 菅原健. 1941. 化学実験学, 第1部, **12**卷 (地球化学): 559-563.
- 13) von SKRAMLIK, E. 1935. Über den Kreislauf bei den Fischen. Ergeb. Biol., **2**: 1-130.

#### (VIII) Explanation of Plate 1

- A, B. Heads of *Anguilla japonica* affected by gas disease, showing gaseous swellings. A, an adult form eel. B, an elver.
- C, D. Dorsal fins of eels, showing process of the formation of gas blisters. A, an early stage, showing gas bubbles at the base of the fin; B, the succeeding stage, showing expansion of the gas bubbles along fin-rays and invasion upon the posterior tissues of the fin membrane.
- E. Vertical section of a 'swelling' developed on the occipital region of an eel. c, abnormally formed gas cavity; t, tuberosity of the lateral canal; o, opening of the tuberosity.

