



許氏齒彈塗魚的排氨及耐氨機制



許晉榮

水產試驗所海水繁養殖研究中心

前言

彈塗魚類是一種常見於河口及潮間帶的兩棲性魚類，可以在水中及陸地上活動。為了適應迥異的生存環境，彈塗魚演化出獨特的生理調適機能以因應環境的變化，而這些特殊的調控機制自然也成為魚類生理學者相當感興趣的研究課題：例如為因應兩棲生活所衍生的生理適應是否反應出彈塗魚類的嗜陸性與嗜水性的差異？當彈塗魚自由出入水、陸兩種環境時，牠們究竟是如何調控滲透壓？呼吸的方式又是如何？在水中及在陸地，究竟是皮膚呼吸為主呢？還是以鰓或其他器官呼吸？蓄積的含氮毒性物質，是像一般魚類一樣排氨呢？或像陸生動物一樣排尿素？這些問題都是令人相當好奇的（張，1997；朱，1999）。

本文要介紹的彈塗魚類是許氏齒彈塗魚（*Perioththalmodon schlosseri*），主要見於東南亞。在今年中央研究院動物研究所舉辦的『魚類環境適應研討會』中，長崎大學的 Ishimatsu（石松 惇）教授及

新加坡大學的 Ip 教授都以這種彈塗魚類為材料，各自發表他們精采的演說。石松教授所講演的是許氏齒彈塗魚的護幼行為，這種魚在產卵後為了維持孔道內卵正常發育需要的氧氣濃度，親魚會不斷地到陸上吸收空氣，再帶回孔道內以供卵發育所需（Ishimatsu et al., 1998a, 2000）。Ip 教授則是以“Defense against environmental ammonia toxicity in the giant mudskipper *Perioththalmodon schlosseri*: active NH_4^+ transport and increased H^+ excretion”為題，討論許氏齒彈塗魚的耐氨及排氨機制，亦即本文所要介紹者。

許氏齒彈塗魚簡介

在彈塗魚中，許氏齒彈塗魚算是大型的了，成魚可以超過 200 g，屬肉食性，多以螃蟹及小型無脊椎動物為食。牠居住的地方主要是河口，和許多彈塗魚一樣，會挖孔道藏身，這些孔道多半在潮間帶的上方，孔道深度最深可以到



水面下 125 cm，孔道內平時多半充滿水，水量不太受漲、退潮影響 (Ishimatsu et al., 1998b)。

許氏齒彈塗魚是一種嗜陸性的彈塗魚，牠們暴露在空氣中的時間較長，棲地也偏向高潮位。呼吸在這種彈塗魚類是以皮膚為主，鰓的表面積與皮膚表面積值的比約為 0.25 (Low et al., 1990)。只要暴露於空氣中，許氏齒彈塗魚會將空氣儲存於鰓內，而鰓內及鰓蓋內也有密度很高的微血管分布，以便交換氣體 (Yadav et al., 1990; Ishimatsu et al., 1998b)。許氏齒彈塗魚的鰓也因應著嗜陸性行為有不同的適應，牠們有一對偽鰓 (pseudobranch)，鰓絲數目較少，且形狀短又分支，二級鰓薄板 (secondary lamella) 還有癒合的現象，此皆使其離水後鰓絲不致塌陷而無法呼吸，此外在鰓薄板外圍也附有一層粘多糖 (mucopolysaccharide)，以防止水分喪失 (Low et al., 1988; Yadav et al., 1990)；但是這樣的鰓就較少呼吸方面的功能。Wilson 等 (1999) 也發現原本應該是作為吸收氧氣地方的二級鰓薄板上卻佈滿了氯細胞 (mitochondria-rich cell)，這種細胞正常來說，應多是長在初級鰓絲 (primary filament) 上的，由此可見二級鰓薄板的作用顯然已不再是呼吸，而已變為排除離子及氨的功用。相對地，當地嗜水性的大彈塗魚 (*Beleophthalmus boddarti*) 就有較長較大的鰓絲，鰓薄板也無癒合，顯然牠們的鰓就較適合在

水中執行呼吸功能 (Low et al., 1988)。

許氏齒彈塗魚的排氨及耐氨機制

動物所排除之含氮廢物主要有三種型式，氨 (ammonium, NH_3 or NH_4^+)、尿素 (urea) 或尿酸 (uric acid)。一般來說，因為氨的毒性較強，而且排氨 1 g 所需的水份約為 400 mL，所以排氨的動物多半是水生者，幾乎所有的硬骨魚、淡水軟骨魚、圓口類都是如此。但也有些魚類，如海水軟骨魚、休眠的肺魚、腔棘魚及某些居住在特殊環境下的硬骨魚，牠們和哺乳類一樣是排尿素的 (Wood, 1993)。

以在瑪家迪湖 (lake Magadi) 中生存的吳郭魚類 (*Oreochromis alcalicus grahami*) 為例，牠們居住的湖水鹼度很強，pH 值在 10 上下，水中含有很多碳酸鹽 (bicarbonate)。在此情形下，氨很難排出，且碳酸鹽易進入魚體。然而學者們卻在 *O. alcalicus grahami* 肝中發現活性很高的鳥胺酸-尿素循環系統 (ornithine-urea cycle)，顯示 *O. alcalicus grahami* 可以利用排除尿素的方式，將體內的氨及碳酸鹽排出體外，對於 *O. alcalicus grahami* 而言，排尿素除了可以去除體內的含氮廢物外，也有助於體內 pH 值的維持 (Randall et al., 1989)；但一般河流內的吳郭魚就沒有這種能耐，牠們仍以排氨為主。

由於許氏齒彈塗魚生活習性是嗜陸



性，經常待在陸上，這時候外界沒有足夠的水分排氮，那麼體內所蓄積的含氮廢物是如何排除呢？有些學者認為牠們或許會改用排除尿素的方式去除體內含氮廢物，早期 Ip 等 (1993) 的確也有這種想法，他們發現在陸棲 24 小時後的許氏齒彈塗魚，體內肝、肌肉及血漿中的氮、總胺基酸值（特別是丙胺酸 alanine）及尿素都會上升，因此認為氮可能是在肝中轉換成尿素，再排出體外。但之後的 Lim 等 (2001) 卻發現，許氏齒彈塗魚雖具有完整的鳥胺酸-尿素循環系統，但其活性卻不因暴露於陸地而有所變化，且牠的胺甲醯基磷酸酶 (carbamoyl phosphate enzyme) 活性也不高，所以尿素的生成可能是經由丙胺酸分解 (argininolysis) 所產生，而不是經由鳥胺酸-尿素循環系統及胺甲醯基磷酸酶作用所生成，此外，他們也認為許氏齒彈塗魚體內的含氮廢物應不是以轉成尿素的方式來排除。Ip 等 (2001) 發現當許氏齒彈塗魚以光照/黑暗各 12 小時暴露於空氣中時，牠們會將胺基酸降解所產生的氮與丙酮酸 (pyruvate) 結合形成丙胺酸，此過程既可提供能量代謝所需，又可避免體內氮值升高，對許氏齒彈塗魚而言，是一舉兩得。

雖說許氏齒彈塗魚多數時間是停留在陸上，但牠們還是會有停留在水中的時候，特別在生殖季時，停留在水中孔道的時間會較長。Peng 等 (1998) 發現在水中的許氏齒彈塗魚耐氮毒非常高，

水中總氮氮 (ammonia-N, TAN) 在許氏齒彈塗魚 24、48 及 96 小時的 LC_{50} 可高達 144、128 及 120 mM (換算為非離子態的氮分子約為 643、556 及 536 μ M)！相對比較起來，當地的大彈塗魚的 24、48 及 96 小時的 LC_{50} 不過才 17.3、14.2 及 13.5 mM。

Peng 等 (1998) 及 Randall 等 (1999) 也發現，當許氏齒彈塗魚暴露於 8 mM 低濃度的總氮氮下，體內各器官的氮值及總胺基酸量不會有什麼變化；但當牠們暴露於 100 mM 高濃度的總氮氮下，體內各器官的氮值及總胺基酸量都會增加，特別是穀胺醯 (glutamine)。此外，腦中負責代謝胺基酸的麩胺酸去氫酶 (glutamate dehydrogenase, GDH) 及負責排氮的穀胺醯合成酶 (glutamine synthetase, GS) 活性也會升高，但許氏齒彈塗魚體內增加的氮並不會造成尿素增加，因此在水棲時，許氏齒彈塗魚應該也不是利用將氮轉變成尿素來排除體內含氮廢物以增加其耐氮性。

那麼何以許氏齒彈塗魚有這麼強的耐氮性？Ip 等 (2004) 認為這與此種彈塗魚的生理調控及身體結構有很大的關係。他們發現，許氏齒彈塗魚居住的孔道內 pH 值 (6.89) 比起鄰近的溝渠 (7.84) 低，但總氮氮值 (2.98 mM) 卻遠高於溝渠內值 (0.03 mM)。何以如此？答案很簡單，因為許氏齒彈塗魚的頭部會排酸又會排氮 (NH_4^+)。Ip 等以 50% 的海水模擬自然環境做實驗，發現此彈塗



魚居住的孔道中，pH 值可在一天內由 8.2 降到 7.0；而總氨氮值在一天內可由幾近 0 升到 1 mM，六天後更達到 10 mM。這種排酸的能力受外界環境的 pH 值及總氨氮值影響，當外界環境較鹼或有較多氨時，排酸的能力愈強，但排氨能力並沒有明顯變化。

排酸的能力很明顯地影響許氏齒彈塗魚的耐氨性。氨在水中主要有兩種型式：非離子態的氨分子 (NH_3) 及離子態的氨離子 (NH_4^+)。對水生動物而言，非離子態氨分子的毒性遠比離子態的氨離子強，既然許氏齒彈塗魚可在孔道內排酸，外界的氨此時多半成為離子態的氨離子，毒性相對地減弱。對海水魚類而言，排氨處主要在鰓，一般而言，約有 85% 以上的氨由鰓排除，此外就是腎和皮膚了 (Wood, 1993)。Wilson 等 (2000) 認為，許氏齒彈塗魚排酸及氨主要的部位應該也是在頭部的鰓。

Ip 等將許氏齒彈塗魚的頭部及尾部以橡膠中隔分開，分別觀察兩部位在排氨或耐氨機制的不同。他們發現當頭部附近環境的總氨氮值升高 (30 mM) 時，排氨值也會升高；但當尾部附近環境的總氨氮值升高時，排氨值卻沒有顯著變化。接著，Ip 等將 $^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$ 放在頭部附近，在 pH 值 7 的情況下 6 小時後，在尾部發現很高比例的 ^{15}N -ammonia (69–83%)；但當他們將 $^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$ 放在尾部附近，同樣在 pH 值 7 的情況下 6 小時後，卻發現除非 $^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$ 達到 20 mM，

否則在 5–10 mM 濃度下，頭部無法發現 ^{15}N -ammonia，不過如果將 pH 值提到 8， ^{15}N -ammonia 的比例就升高了。為了進一步證明許氏齒彈塗魚尾部皮膚對氨有較低的通透性，Ip 等利用 Ussing-type chamber 去量測此彈塗魚尾部皮膚對氨的通透性常數 (permeability constant)，發現其值為 $1.33 (10^{-4} \text{ mmol min}^{-1} \text{ cm}^{-1})$ ，此和青蛙的 $2.38 (10^{-4} \text{ mmol min}^{-1} \text{ cm}^{-1})$ 比起來，許氏齒彈塗魚皮膚對氨的通透性算是低了。

許氏齒彈塗魚皮膚對氨的低通透性很可能是由於細胞膜的低流動性所造成，所以 Ip 等繼續分析其細胞膜的脂肪組成，果然發現膜上膽固醇的含量很高，約 $4.5 \mu\text{mol g}^{-1}$ ，此外，在皮膚的磷酸脂質中，有 50% 是 phosphatidylcholine (PC)，這些都是造成細胞膜的低流動性之原因。更有趣的是，當許氏齒彈塗魚暴露於氨環境時，牠的細胞膜脂質含量也會跟著改變，讓皮膚對氨的通透性又變得更低。由此可見，頭部的排酸及氨與尾部皮膚對氨的低通透性顯然是許氏齒彈塗魚在水中能耐高氨的絕佳工具。

結語

許氏齒彈塗魚不論是陸棲或水棲時都能有效排除體內的含氮廢物，甚至將其轉換為能量來源。不同魚類在演化過程中會發展出其特有的生理調適機能以因應環境變化，進而達到生存的目的。