

淡水魚の鰓蓋運動における温度係数

中村聡一*・小林 博*

Temperature Coefficients of Opercular Breathing Movements in Freshwater Fish

Soichi NAKAMURA* and Hiroshi KOBAYASHI*

Synopsis

The number of opercular breathing movements of seven kinds of freshwater fishes, guppy, tilapia, medaka, carp, koina, wakin, and comet was counted in a range of temperatures lower than that preferred by the fish. The results were used for calculation of the temperature coefficients, Q_{10} and μ , for opercular breathing movements of these fishes. The Q_{10} for all species was 2 to 3, but as the temperature fell to near the point when a chill coma would develop, Q_{10} increased to 8 or so and there was more variation among individuals. There was one critical point for each species in the relationship between $\log f$ and $1/T$ for guppy, tilapia, medaka, carp, and koina, but not for wakin and comet, which are both *Carassius auratus auratus*. The critical points for guppy and tilapia were 14.7~15.9°C and those for medaka, carp, and koina were 9.2~10.0°C. When the temperature was higher than the critical point, the μ of all species was almost the same. The values for medaka were similar to those reported before. When the temperature was lower than the critical point, the μ of all species except wakin and comet was higher than at higher temperatures, and there was much variation among species. Opercular breathing movements of the tropical fish guppy and tilapia stopped at the temperature of 9.6~10.3°C; those of the other species stopped at the temperature of 3.7~5.6°C. Almost all individuals began opercular breathing movements again when the temperature rose slightly.

I 緒 言

変温動物において種々の生物反応が温度によって変化することは、細胞内での酵素反応が温度の影響を受け、その速度が変化することから CROZIER¹⁾らによって説明されている。温度係数には一般に使われている Q_{10} や、Arrhenius の式に基づく温度特性値 μ がある。呼吸運動における Q_{10} については、コイ²⁾で1.00~2.83, *Fundulus parvipinnis*³⁾で1.41という値が求められているが⁴⁾、大部分の魚においては他の生物反応と同様に呼吸運動の Q_{10} は2~3の

間にあることが報告されている。しかし、熱帯産の魚種については報告がみあたらない。

本研究では魚類の鰓蓋運動数の Q_{10} と μ について常温から温度を下げ、低温まひに至るまでの温度範囲において6種の魚、グッピー、ティラピア、メダカ、コイ、コイナ、キンギョ(ワキン、コメット)の値を既往の報告と比較したものである。

II 材料および方法

実験は1986~1989年の10月に毎年行ない、用いた

魚は、体長30~40 mmのグッピー (*Poecilia reticulata*) 57個体(♂22, ♀35), ワキン (*Carassius auratus auratus*) 38個体, コメット (*Carassius auratus auratus*) 8個体, メダカ (*Oryzias latipes*) 21個体(♂14, ♀7), コイ (*Cyprinus carpio*) 9個体, ティラピア (*Tilapia nilotica*) 13個体, コイナ5個体の計151個体である。グッピー, ワキンとコメットは、東大阪市内の熱帯魚店から購入したものを、また、メダカ, コイとティラピアは、おのおの本研究室の屋外コンクリート池 (1.8 m×1.8 m×0.5 m 深) で飼育しているものをそれぞれ実験に使用した。コイナは、本研究室においてニゴロブナ (*Carassius auratus grandoculis*) の卵にコイの精子をかけて作出し、飼育したものである。グッピーとティラピアは28°Cの水槽で、それ以外の魚は飼育水の温度 (20~22°C) の水槽で2~3日馴らした後、実験日の前日は給餌をせず、実験に供した。実験方法は山本⁵⁾の方法に準拠した。実験は Fig. 1 に示すように、試験管に魚を下向きに入れ、その試験管を大きなビーカーに入れて、ビーカー内の水温を変えることによって試験管内の水、すなわち呼吸水の温度を変える方法で行った。ビーカーにはもう1本、飼育水を入

れた試験管を入れ、その水でときどき魚の呼吸水をピペットによって静かに交換して酸素欠乏を防いだ。魚を収容した試験管とビーカー内に温度計を1本ずつ入れ、冷水を用いて呼吸水を所要の温度に保った。鰓蓋運動数の計測は目視により、20回の鰓蓋運動に要した時間を1つの温度について10回測定し、その平均値を求め1分間当りの鰓蓋運動数に換算した。呼吸水温を2~4°Cずつ下降させ、それぞれの温度に魚が十分馴れて、鰓蓋運動が安定してからその温度における測定を開始した。また、魚に余分な刺激を与えないように注意し、ビーカーを小さな観察窓を開けた黒い紙で覆った。実験は魚の鰓蓋運動が停止するまで行った。飼育水温は特に調節をしなかったので実験開始時の水温は各年によって異なった。

III 結 果

各魚種について得られた、温度と鰓蓋運動数の関係および鰓蓋運動の停止温度の平均値を Table 1 に示した。なお、鰓蓋運動を停止したほとんどの個体は、わずかな温度上昇によってその運動を回復した。前述したように測定水温がそろわなかったため、以下の計算には温度毎の平均値ではなく、各個体別の測定値をそのまま用いた。

温度係数 Q_{10}

Q_{10} は8または10°Cの温度差で次の van't Hoff の式を用いて計算した。

$$Q_{10} = \left(\frac{k_1}{k_2} \right)^{\frac{10}{t_1 - t_2}}$$

ここで k_1 , k_2 はそれぞれ温度 t_1 , t_2 の時の速度である。Figs. 2~4 は個体別の測定値を魚種あるいは性別にまとめたもので、 Q_{10} はそれぞれの温度幅の中間点に対してプロットしたものである。各魚種共に測定した範囲の温度で Q_{10} は2~3の値をとり、温度が下がるにつれて明らかに Q_{10} の値が大きくなる傾向を示している。また、鰓蓋運動が停止した温度の近くではかなり高い値を示し、個体による変動が顕著にみられた。

温度特性値 μ

Table 2 に各魚種毎に次の Arrhenius の式から求めた温度特性値 μ をまとめた。

$$\ln \frac{k_2}{k_1} = \frac{\mu}{R} \left(\frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2} \right)$$

ここで \ln は自然対数、 R は気体定数、 k_1 , k_2 はそれぞれ絶対温度 T_1 , T_2 の時の反応速度である。Fig. 5 にグッピー (♂♀)、Fig. 6 にワキンとコメットにお

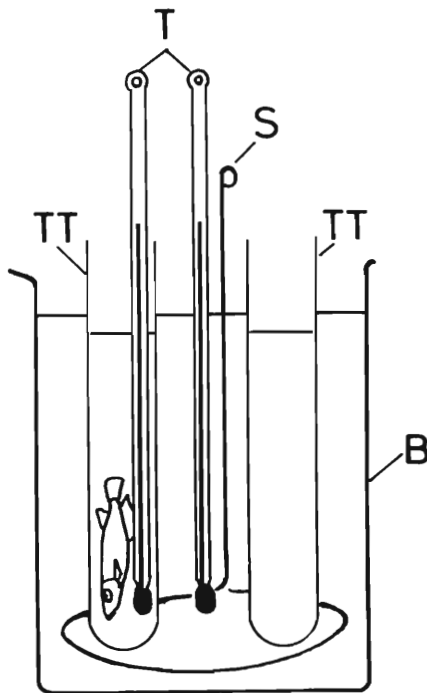


Fig. 1. Experimental system. B, Beaker; S, stirrer; T, thermometer; TT, test tube.

Table 1. Frequency of opercular breathing movements per minute at various temperatures (°C).

Guppy males		Guppy females		Tilapia	
Temperature	Frequency	Temperature	Frequency	Temperature	Frequency
27.8±0.3	254.8±48.2	27.9±0.4	288.5±36.3	28.0±0.0	181.0±28.2
25.8±0.6	225.1±36.7	25.9±0.7	220.8±26.2	25.9±0.3	150.5±43.8
24.2±0.7	215.0±42.4	23.9±0.6	198.4±43.2	23.9±0.2	163.8±40.5
21.9±0.5	195.9±24.8	22.1±0.5	189.4±36.6	21.9±0.2	140.5±25.6
20.1±0.6	178.7±28.4	20.1±0.6	175.5±27.2	20.1±0.3	144.2±22.0
18.1±0.7	153.7±22.6	18.1±0.6	160.9±23.8	18.0±0.3	123.1±22.2
16.1±0.6	136.0±18.8	16.2±0.5	143.8±19.5	16.1±0.3	106.0±19.9
14.1±0.6	112.3±15.8	14.1±0.6	120.3±21.6	14.2±0.5	84.0±19.4
12.2±0.6	81.9±14.7	12.2±0.6	92.6±14.9	12.0±0.4	62.7±16.6
10.3±0.7	58.4±13.6	10.4±0.5	71.3± 9.2	10.0±0.7	55.1±14.3
*9.6±1.2		*10.1±1.4		*10.3±2.0	
Medaka males		Medaka females		Carp	
Temperature	Frequency	Temperature	Frequency	Temperature	Frequency
21.9±0.8	202.5±28.0	22.2±0.2	219.8±27.1	22.9±0.1	166.2±25.2
18.4±1.1	175.3±23.9	18.4±0.6	206.2±27.5	18.7±1.1	120.8±22.6
14.6±1.1	136.0±28.0	14.4±0.7	158.8±23.1	14.5±1.3	90.7±16.3
10.5±1.2	96.7±20.5	9.9±1.0	106.0±22.5	10.5±1.2	69.7±11.8
6.0±1.7	58.4±19.2	5.3±1.8	58.4±20.9	6.7±1.2	46.7±12.2
*3.7±1.7		*3.9±1.8		*3.9±0.7	
Koina		Wakin		Comet	
Temperature	Frequency	Temperature	Frequency	Temperature	Frequency
20.5±0.0	125.4± 0.0	21.8±1.0	153.4±23.9	21.3±0.4	149.7±19.3
18.2±1.3	111.5±14.5	18.2±1.2	118.0±23.6	17.7±0.9	126.4±10.2
14.8±1.2	103.8±22.8	14.2±1.1	87.9±16.5	13.6±0.9	90.3±16.3
10.5±1.2	68.3± 9.3	10.2±1.1	64.1±12.2	9.7±0.9	61.8±16.3
6.8±0.8	44.3±16.2	7.0±1.2	46.8±14.1	5.8±1.3	48.5± 7.4
*4.8±0.8		*5.6±1.5		*4.2±1.4	

Figures show the mean \pm standard error.

*Temperature at which opercular breathing movements stop.

ける $\log f$ (鰓蓋運動数の対数値) と $1/T$ (絶対温度の逆数) の関係を示した。ワキンとコメットを除いた魚種では、 $\log f-1/T$ グラフにおいて変曲点(臨界温度)が求められ (Fig. 7), はじめの飼育水温から変曲点までと変曲点から鰓蓋運動が停止した温度までの温度範囲において、それぞれ異なる μ の値が得られた。いずれの魚種についても変曲点より低温の μ のほうが高温のものより大きい値をとった。熱帯性のグッピー (♂♀) とティラピアについては変曲点は、おのおの 14.7°C (♂), 15.1°C (♀), 15.9°C となり、温帯性の各魚種では 9.2°C から 10.0°C になっ

た。

IV 考 察

YAMAMOTO⁶⁾によると、メダカの呼吸運動における温度特性値 $A (= \mu/2)$ は $7^{\circ}\text{C} \sim 33^{\circ}\text{C}$ の温度範囲で 5.9×10^3 , すなわち $\mu = 1.18 \times 10^4$ となっている。この値は本実験の結果 (Table 2) とほぼ一致している。

本実験では温度を変えてから次の測定を開始するまでの時間はおよそ 5~10分であった。前出の YAMAMOTO⁶⁾ では温度変化は 2°C 毎で、温度平衡になるのに約20分かかったとある。尾崎⁴⁾ は温度効果

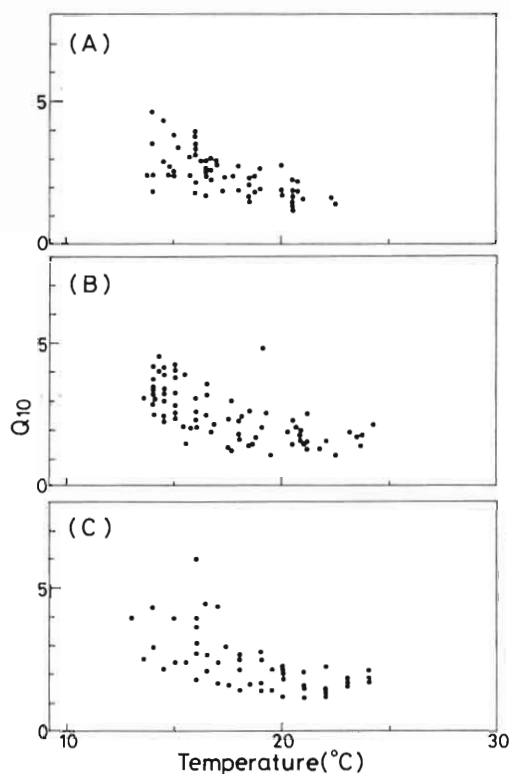


Fig. 2. Distribution of temperature coefficient Q_{10} calculated by use of the van't Hoff equation (temperature intervals are 8-10°C). A. Guppy males; B. guppy females; C. tilapia.

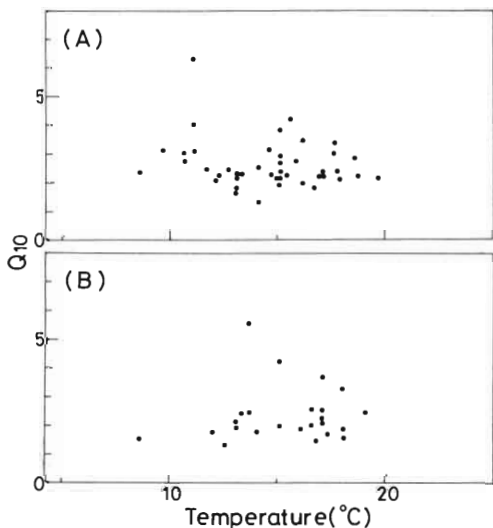


Fig. 4. Distribution of temperature coefficient Q_{10} . A. Wakin; B. convet. Calculation and temperature intervals were as in the legend of Fig. 2.

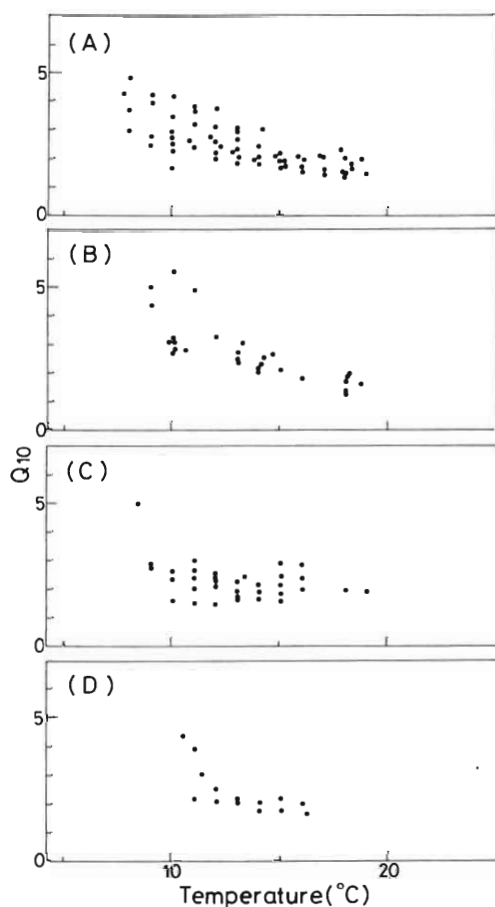


Fig. 3. Distribution of temperature coefficient Q_{10} . A. Medaka males; B. medaka females; C. carp; D. koina. Calculation and temperature intervals were as in the legend of Fig. 2.

を研究する方法について4つの要因の大切さを指摘している。すなわち、変化させる前の順応温度(履歴温度)、変化させられる温度差、温度変化速度、順応時間である。そして温度変化を与えると、これが刺激となって呼吸数に変化が生じる。その変化をできるだけ小さくすることが必要である。このことを突き詰めると、人為的な温度変化ではなく、自然変化、すなわち季節的な温度変化を利用するのがよいとの考えもある。しかし、田村^{7,8)}が行ったように、夏と冬とで呼吸数や酸素消費量を比較することは、魚の体重などの物理的な状態、栄養状態や性成熟などの生理的状态が異なるので、これらについての検討がなくては決して良い方法だとは言えない。これらのことから、温度の影響だけを検討するには、魚

Table 2. Temperature characteristics and critical points for each species.

Species		μ value (Temperature range, °C)		Critical point (°C)
Guppy	male	1.10×10^4 (14.7-28.0)	2.59×10^4 (9.6-14.7)	14.7
	female	9.34×10^3 (15.1-28.0)	1.97×10^4 (10.1-15.1)	15.1
Tilapia		9.34×10^3 (15.9-28.0)	1.96×10^4 (10.3-15.9)	15.9
Madaka	male	1.19×10^4 (9.2-22.0)	2.34×10^4 (3.7-9.2)	9.2
	female	1.16×10^4 (9.5-22.0)	2.52×10^4 (3.9-9.5)	9.5
Carp		1.19×10^4 (9.2-22.0)	1.94×10^4 (3.9-9.2)	9.2
Koina		1.09×10^4 (10.0-22.0)	2.54×10^4 (4.8-10.0)	10.0
Wakin		1.29×10^4 (5.6-22.0)		
Comet		1.36×10^4 (4.2-22.0)		

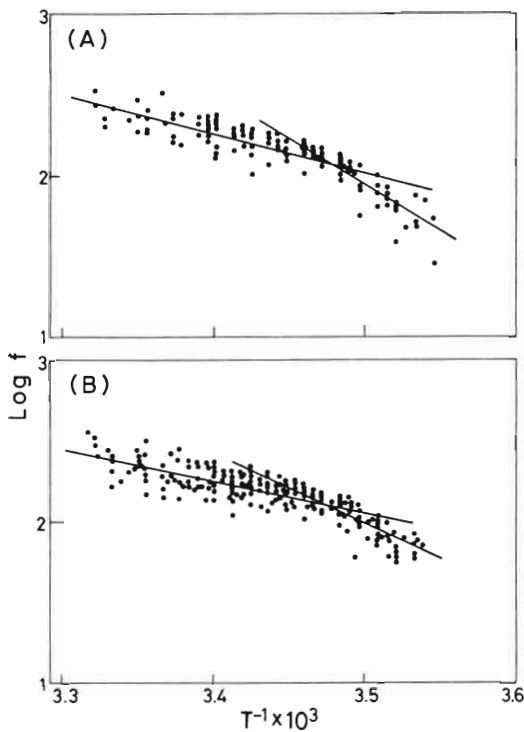


Fig. 5. Relationship of the logarithm of the frequency of opercular breathing movements (f) to the reciprocal of the absolute temperature ($1/T$). A, Guppy males; B, guppy females.

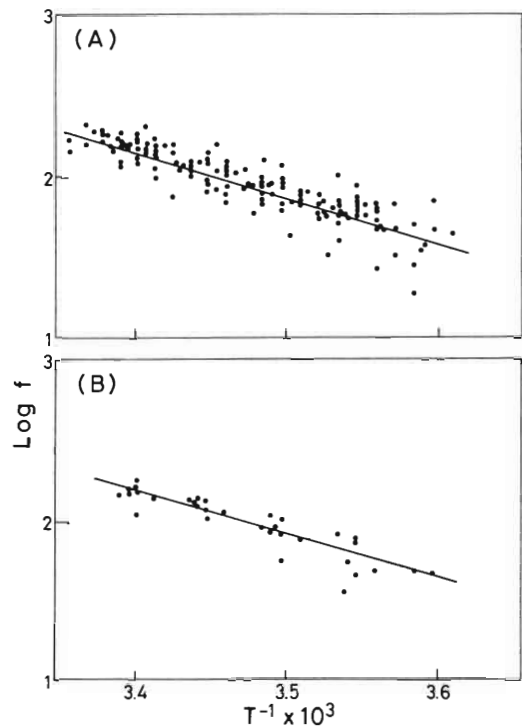


Fig. 6. Relationship of the logarithm of the frequency of opercular breathing movements (f) to the reciprocal of the absolute temperature ($1/T$). A, Wakin; B, comet.

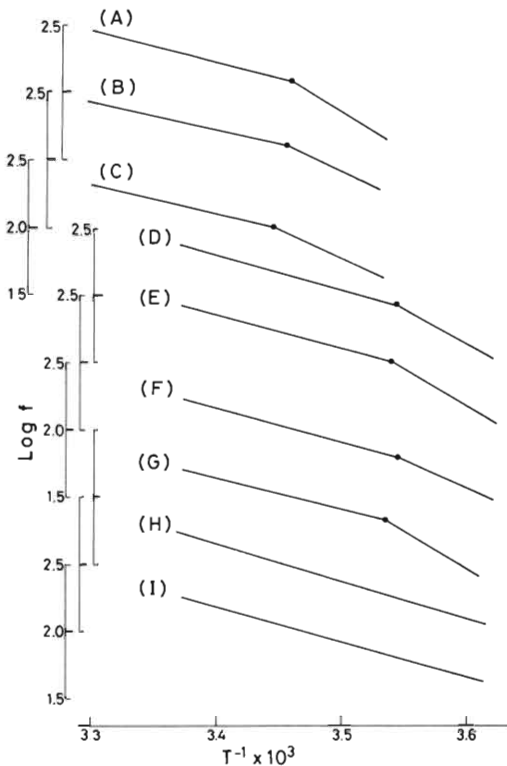


Fig. 7. Regression lines calculated by use of the least-squares method of $\log f$ against $1/T$. A. Guppy males; B. guppy females; C. tilapia; D. medaka males; E. medaka females; F. carp; G. koina; H. wakin; I. comet.

の生理状態が一定であるような期間に、できるだけ長い順応時間を取ることが必要であると思う。

本実験および YAMAMOTO⁶⁾の結果から、メダカの Q_{10} は 2 前後であったが、SUMNER and WELLS³⁾ は *Fundulus* (メダカ科) で、数十日の順応期間の後に 1.41 という値を報告している。この差は、順応時間の長さに関係しているのかもしれない。

μ の値が魚種を問わず、とくに臨界点より高温のほうでほとんど同じであることは注目し値する。臨界点が熱帯性の魚種、グッピーとティラピアでは 15°C 前後であり、温帯性の魚種間では $9 \sim 10^{\circ}\text{C}$ と数度の差がある。この差は、鰓蓋運動の停止温度の差にほぼ当てはまる。すなわち両者の温度特性は、平行にずれていると言えよう。また、熱帯性の魚種間、および温帯性の魚種間においては、それぞれ臨界温

度がほとんど同じであることも興味深い。またワキンとコメットにおいてははっきりした変曲点がみられなかった。このことは、本実験では温度の変化速度が大きかったとはいえ、これらの魚種(フナの変種)のみにみられる特徴であるかもしれない。

V 要 約

1. グッピー、ティラピア、メダカ、コイ、コイナ、ワキン、コメットについて鰓蓋運動数の温度変化を測定し、その値から温度係数 Q_{10} と Arrhenius の式の μ を常温から下の温度範囲で求めた。
2. Q_{10} は、いずれの魚種においても中等度の温度範囲では 2~3 の値を示したが、低温まひによる鰓蓋運動の停止直前の温度では変動が大きく 3~8 の高い値を示した。
3. $\log f$ と $1/T$ の関係においてグッピー、ティラピア、メダカ、コイ、コイナでは、変曲点(臨界温度)が 1 つ求められ、その温度はグッピーとティラピアでは $14.7 \sim 15.9^{\circ}\text{C}$ 、他の魚種では $9.2 \sim 10.0^{\circ}\text{C}$ であった。
4. μ の値は臨界温度より高温では各魚種の間ほとんど差はなく $1.0 \times 10^4 \sim 1.3 \times 10^4$ であったが、臨界温度より低温では μ は高温側の値より大きく、魚種により変動が大きかった。
5. 鰓蓋運動の停止温度の平均値はグッピー、ティラピアで $9.6 \sim 10.3^{\circ}\text{C}$ 、その他の魚種では $3.7 \sim 5.6^{\circ}\text{C}$ の範囲内にあった。

引用文献

- 1) W.J. CROZIER: *J. Gen. Physiol.*, 9, 699~704 (1925)
- 2) A.L. MEUWIS and M.J. HEUTS: *Biol. Bull.*, 112, 97 (1959)
- 3) F.B. SUMNER and N.B. WELLS: *ibid.*, 69, 368~378 (1935)
- 4) 尾崎久雄: 魚類生理学講座, 2 巻(呼吸), 135~144, 緑書房, 東京 (1970)
- 5) 山本時男: 動物生理の実験, 76~78, 河出書房, 東京, (1949)
- 6) T. YAMAMOTO: *J. Fac. Sci. Tokyo Imp. Univ. sec. IV (Zool.)*, 5, 221~228 (1939)
- 7) 田村正: 水雑, 42, 25 (1937)
- 8) 田村正: 同誌, 46, 56 (1940)