

令和 3 年 6 月 16 日現在

機関番号：17301

研究種目：若手研究

研究期間：2018～2020

課題番号：18K14513

研究課題名(和文) 魚類の体温調節時における外界との熱交換メカニズムの解明

研究課題名(英文) Physiological regulation of heat exchange during thermoregulation in fishes

研究代表者

中村 乙水 (NAKAMURA, Itsumi)

長崎大学・海洋未来イノベーション機構・助教

研究者番号：60774601

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：外温性魚類は外界の水温を使って体温を調節しているが、生理的な調節によって外界との熱の交換を調節していることが示唆されている。活魚に体温調節が必要な温度環境を経験させ、体温変化と心拍数を計測する飼育実験を行った。複数の外温性魚類に飼育水温と低水温環境を交互に経験させ、体温と心拍数の変化を記録したところ、低水温時に急激な心拍数の低下、体温回復期に高い心拍数を示した。熱収支モデルを用いて全身熱交換係数の変動を推定したところ冷却時よりも加熱時の方が高い傾向が見られ、また、全身熱交換係数は心拍数と正の相関が見られ、心拍数が全身熱交換係数に影響することが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

魚類が行動的体温調節を行う際に外界との熱交換率が変化することは知られていたが、そのメカニズムは明らかになっていなかった。本研究によって、体温変化に際して心拍数が変化し、それによって熱交換率が変化することが示唆された。近年、地球温暖化に伴う海水温上昇が報告されており、水温環境を利用して体温調節を行う外温性魚類の行動や分布への影響が懸念されている。外温性魚類が環境を利用した体温調節をする際の生理的な調節メカニズムや能力を明らかにすることで、海洋の環境変動に対して魚類がどのように行動的に応答するかを予測するのに役立つと考えられる。

研究成果の概要(英文)：Ectothermic fishes use environmental temperature to regulate their body temperature, and it has been suggested that physiological regulation of heat exchange rate. Experiments in which live fish were exposed to temperature change, and body temperature changes and heart rate of the fish were measured. The heat-budget models were used to estimate the variation of the whole-body heat-transfer coefficients, which tended to be higher during warming than during cooling, and the heat-transfer coefficients were positively correlated with heart rate, suggesting that heart rate affects the heat-transfer coefficient.

研究分野：行動生理学、行動生態学

キーワード：外温性魚類 体温調節 心拍数

1. 研究開始当初の背景

空気よりも熱伝導が著しく大きい水中に暮らす生物の体温は外界の温度環境の影響を大きく受ける。魚類の多くは体温調節を外部の温度環境に依存する外温性である。それぞれの魚種には最適な体温範囲があり、分布の中心となる水温帯において最大のパフォーマンスが発揮されるため(Payne et al. 2016)、回遊する魚は自身の好適な水温を求めて移動していると考えられる。実際、回遊する魚を対象にした漁業では経験的に水温を指標に漁場探索が行われている。

海洋環境の特徴として鉛直方向に大きな温度勾配があり、海産魚類は数百メートル規模の鉛直移動により10以上の水温幅を経験することができる。この大きな温度勾配を利用して外洋性魚類は体温調節を行っていることがわかってきた(Nakamura et al. 2015)。これまで研究代表者は、マンボウやジンベエザメなどの外温性の大型魚類を対象に、鉛直移動によって変化する水温とその時の体温の変化を同時に測ることで、外界の温度を利用した体温調節に関する研究を進めてきた。外界の温度変化と魚類の体温変化を同時に記録すると、外界との温度差に対する体温変化率から熱交換の指標である全身熱交換係数が計算できる。この全身熱交換係数は同種内で比べると体サイズが大きくなるほど小さくなるとされる(Kubo et al. 2008; Kitagawa et al. 2006)。また、全身熱交換係数は体温が低下していく時と上昇する時で異なることが報告されており(Carey and Scharold 1990; Holland et al. 1992; Nakamura et al. 2015)、外界の温度環境を利用して体温調節を行う魚類において一般的に見られる現象であると考えられる。一方、魚の死体を温度の異なる水に交互に入れ替えて体温変化を記録すると、冷却時と加熱時で全身熱交換係数は変わらず、生きていた魚の体温変化よりもずっと遅く、生きていた魚は体液循環によって体内の熱の輸送が活発である(Reynolds 1977)。鉛直移動を行って体温調節を行う魚類は、体温上昇時には体温低下時よりも数倍高い全身熱交換係数を示すことから、何らかの生理的な調節を行って温かい海水から効率よく熱を吸収していることが示唆されている(Nakamura et al. 2015)。そのため、全身熱交換係数のうち物理的な要因と生理的な要因を分離する方法も考案されている(Kitagawa and Kimura 2006)。しかし、外温性魚類が体温低下時と体温上昇時に熱の交換を変化させるメカニズムは未だ明らかになっていない。

2. 研究の目的

海産魚類は鉛直的な温度勾配を利用しながら能動的に体温調節を行っている。本研究では、魚類の全身熱交換係数と体サイズの関係の法則を明らかにし、魚類の体温調節時に全身熱交換係数が変化するメカニズムを明らかにすることを目的とする。そのために、魚類の全身熱交換係数を推定するための野外放流実験と、魚類に水温変化を経験させてその時の体温・心拍数をモニタリングする飼育実験を行った。野外放流実験では魚類が自らの意思で水温環境を選択する行動的体温調節中の全身熱交換係数の変化を推定し、飼育実験では魚類に野外での行動的体温調節時と似たような水温変化を経験させることで魚類の全身熱交換係数の変化に対する心拍数の影響を検証した。これまで魚類の生態は成長や繁殖など全て水温を指標に語られてきたが、外温性魚類であっても水温と体温には大きな乖離があり、魚類の生態は体温を介して解釈する必要がある。魚類の体温調節のメカニズムを明らかにすることによって、魚の体温調節能力、つまり、冷水中に滞在できる時間制約や体温回復を短縮する能力などを知ることによって魚類の行動における体温調節の要因を考慮できるようになる。したがって、本研究の成果は、魚類と水温の関係を見直すための新しい提案に繋がると考えられる。

3. 研究の方法

(1) 全身熱交換係数と体サイズの関係の法則を得るために、野外放流実験によって得られた魚類の体温データを用いて解析を行った。体サイズのバリエーションのために世界最大の魚類であるジンベエザメの体温データから全身熱交換係数を推定し、文献から複数魚種の全身熱交換係数を検索して、全身熱交換係数と魚の体サイズの関係を調べた。

(2) 複数種の外温性魚類に水温変化を経験させてその時の体温・心拍数をモニタリングする飼育実験として、機器を装着した魚を回流水槽に入れ、熱交換を調節すると想定した水温変化を経験させる実験を行った。低水温5~15に30分曝し、室温に1時間戻す実験を各個体4~6回行い、その時の体温と心拍数を計測し、体温変化と水温から熱収支モデルを用いて全身熱交換係数の時間変化を推定した。得られた全身熱交換係数と心拍数の関係から、全身熱交換係数の変化に心拍数が影響しているかを調べた。

(3) 魚が熱交換を変化させる際の生理的調節として、体温低下時に熱の損失を抑える調節と体温上昇時に熱の吸収を高める調節が考えられる。2つの異なる環境(海面が適温で深いところが低水温の環境、海面が高水温で深いところが適温の環境)におけるマンボウの全身熱交換係数を比較することで、どちらの調節を行っているかを調べた。海面が適温で深いところが低水温の環境では、マンボウは深いところで餌を食べ、海面で体温を回復することが知られている(Nakamura et al. 2015)。本研究では、海面が高水温で深いところが適温の環境でのマンボウの

体温データを新たに取得し、2つの環境における全身熱交換係数を比較した。

4. 研究成果

(1) 野外におけるジンベエザメ (*Rhincodon typus*) の体温は水温変化の影響を受けていたが、極めてゆっくりと変化していた。このことからジンベエザメは外温性であるが、水温が急激に変化しても体温が安定していることがわかった。魚類の全身熱交換係数を調べた文献を参照し、クロマグロの稚魚からジンベエザメまで幅広い体サイズの魚類の体温低下時の全身熱交換係数を比較したところ、体重の $-2/3$ 乗に比例して熱交換係数が小さくなり、その関係は内温性を持つかどうかに関わらず同一直線上に乗ることがわかった(図1, Nakamura et al. 2020)。体積と体表面積の比から予想される体表での熱の損失は体重の $-1/3$ 乗に比例すると考えられるが、 $-2/3$ 乗に比例する理由としては体内の熱が体表まで伝わる距離のスケールが加わることが考えられた。

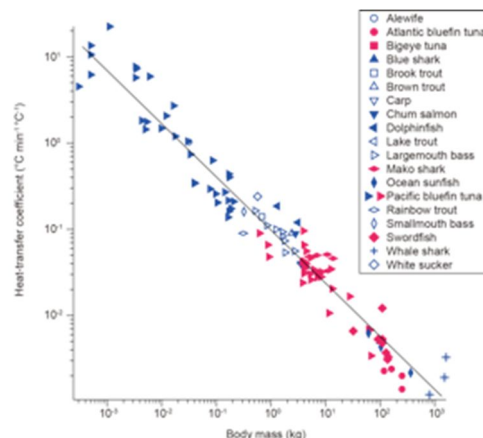


図1 魚類の体重と全身熱交換係数の関係

(青：外温性魚類、赤：部分的内温性魚類)

(2) プリ属のプリ (*Seriola quinqueradiata*)、ヒラマサ (*S. lalandi*)、カンパチ (*S. dumerili*)、ヒレナガカンパチ (*S. rivoliana*) とナガコバン (*Remora remora*) を対象に飼育実験を行った。低水温 5~15 に 30 分曝し、室温に 1 時間戻すことを繰り返すと、全ての魚種において低水温に曝すと徐々に体温が低下していき、その後室温に戻すと徐々に体温が室温と同等まで回復した。プリ属魚類の心拍数は、低水温に曝すと平常時よりも低下し、室温に戻すと直ちに平常時よりも高くなり、体温が室温に近づくとつれて平常時に戻った。一方、ナガコバンは低水温に曝すと検出限界以下の非常に低い心拍数を示したが、室温に戻しても心拍数はすぐには上昇せず体温が回復するにつれて平常時よりも高くなっていった。推定された全身熱交換係数は体温低下時に低く、体温回復時に高い傾向を示した。心拍数と全身熱交換係数は正の相関を示した。これらの結果は、環境温度の急激な変化に反応して心拍数が変化し、その変化が熱交換係数に影響を与えることを示唆している。

(3) 海面水温が高い環境として、鹿児島湾においてマンボウの体温データを取得した。深いところが低水温の環境におけるマンボウの全身熱交換係数と比べて、本研究で得られたマンボウの全身熱交換係数は、体温上昇時には低水温中で採餌した後に海面で体温回復をするマンボウの全身熱交換係数と同等の値を示したのに対して、体温低下時には低水温中で採餌中のマンボウよりも高い値を示した。このことからマンボウは、体温回復時に熱の吸収を高める調節ではなく、低水温環境において熱の損失を防ぐ調節を行っていることが示唆された。

上記の3つの研究をまとめると、魚類の全身熱交換係数は体サイズが大きくなるほど体重の $-2/3$ 乗に従って小さくなるが、同一個体の中でも体温低下時、体温上昇時に異なる熱交換係数を示し、その変化には体液循環が影響していることが考えられる。マンボウの死体の体温変化を測った際には、低水温におけるマンボウの全身熱交換係数と同等であったことから、マンボウは体温上昇時に熱の吸収を促進する調節を行っているとは予想していたが、本研究の結果はその予想に反していた。つまり、外温性魚類は熱の損失を防ぐ能力を持っており、その際には心拍数を下げる調節を行っている可能性を示唆している。

<引用文献>

- Payne NL, Smith JA, van der Meulen DE, Taylor MD, Watanabe YY, Takahashi A, Marzullo TA, Gray CA, Cadiou G, Suthers IM (2016). Temperature dependence of fish performance in the wild: links with species biogeography and physiological thermal tolerance. *Functional Ecology* 30, 903-912.
- Nakamura I, Goto Y, Sato K (2015). Ocean sunfish rewarm at the surface after deep excursions to forage for siphonophores. *Journal of Animal Ecology* 84, 590-603.
- Kubo T, Sakamoto W, Murata O, Kumai H (2008). Whole-body heat transfer coefficient and body temperature change of juvenile Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* according to growth. *Fisheries Science* 74, 995-1004.
- Kitagawa T, Kimura S, Nakata H, Yamada H (2006). Thermal adaptation of Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* to temperate waters. *Fisheries Science* 72, 149-156.
- Carey FG, Scharold JV, Kalmijn AJ (1990). Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Marine Biology* 106, 329-342.
- Holland KN, Brill RW, Chang RKC, Sibert JR (1992). Physiological and behavioural thermoregulation in bigeye tuna (*Thunnus obesus*). *Nature* 358, 410-412.

Reynolds, W.W. 1977. Thermal equilibration rates in relation to heartbeat and ventilatory frequencies in largemouth blackbass, *Micropterus salmoides*. *Comp. Biochem. Physiol. A Physiol.*, 56, 195-201

Kitagawa T, Kimura S (2006). An alternative heat-budget model relevant to heat transfer in fishes and its practical use for detecting their physiological thermoregulation. *Zoological science* 23, 1065-1071.

Nakamura I, Matsumoto R, Sato K (2020). Body temperature stability in the whale shark, the world's largest fish. *Journal of Experimental Biology* 223, jeb210286..

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Nakamura Itsumi, Matsumoto Rui, Sato Katsufumi	4. 巻 223
2. 論文標題 Body temperature stability observed in the whale sharks, the world's largest fish	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Biology	6. 最初と最後の頁 jeb210286
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1242/jeb.210286	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 中村乙水
2. 発表標題 外温性魚類に水温変化を与えた時の体温と心拍数の変化
3. 学会等名 令和2年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 中村乙水、當寺盛佑哉、佐々木章、河邊玲
2. 発表標題 ナガコバンの低水温耐性 深海まで潜る宿主についていけるのか？
3. 学会等名 日本水産学会春季大会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------