

水温と刺戟感応との関係について*

適水温の検討

黒 木 敏 郎

On the Relation between Water Temperature
and the Response for Stimuli.

The Investigation to decide the
“Optimum Temperature”.

Toshirō KUROKI

環境温度と刺戟感応

水温即ち環境温度そのものの変化を刺戟と見た時の感応に関しては魚類や貝類などでもよく調べられているが、ある刺戟に対する Response が環境温度の変化によつて如何に変化するかという量的研究は意外に少いようである。これは生体に感受せしめるべき刺戟を量的に規正することが困難である上に、生体の示す反応の量的測定が困難であるという理由に基くものと思われる。特に気をつけねばならぬ事は、同一刺戟源を用いても温度差のために異なる量の刺戟として生体へ与えられる事もあり、又反応の量を測るに際して温度差が測定誤差を生ずる事もおこるという点である。

田宮氏¹⁾は刺戟感応に関して反応速度を導入しこれに温度を再導入したような考え方で理論的な展開を試み、刺戟感応閾値と持続(時間)との関係における Weiss²⁾の法則を巧みに Weber-Fechner の法則へ結びつけた。

筆者はこの田宮氏理論の妥当性を検討すると共に、所謂「適水温」の解明へ何等かの寄与をなさんとする意図の下に次のような実験を行った。

実験方法：資料魚としては体長 $7.1\text{cm} \pm 0.4$ のコイを選んだ。ボラ・スズキなどの海水魚をも試みたが、海水(低抵抗)では刺戟発生装置の容量不足のためパルス波形が崩れるので、その結果は参考に資する程度にとどめた。水温としては 5°C から 35°C まで 5° おきに採つたが、こんな広い水温域でも順応し得るものとしてコイは最適の魚種であると考えられる。

魚は実験に供する前に少くとも数十分間その温度になれさせて置き、これを実験中一定水温に保つように置かれたガラス製水槽(長 11.5cm 、巾 4.5cm 、水深 10cm)に入れて電気刺戟をかける。反応閾値は魚の感電急泳する程度を以て基準とする。これは従来電気網の研究³⁾でしばしば採用した感電閾値である。

刺戟としては一波の時間巾を $0.15 \sim 1.4$ ミリ秒の範囲に変化させ得る矩形波インパルスを用いた。この際水温差によつて負荷抵抗が変つたり魚体附近での電流線分巾が乱されたりしないために微量(最大 0.055%)**の食塩を投入し水の比抵抗がどの温度に於ても約

* 日本水産学会臨時大会(於三重大学)講演; 昭. 28. 11. 5.

** この程度の塩分が生理的影響を魚に及ぼすことは殆どないものと信ぜられる。勿論人間の味覚には全く感じられない。

940 $\Omega\text{-cm}$ 一定となるように調整して全抵抗測定確認後実験した。抵抗測定には Kohlrausch bridge を、波形確認には陰極線オシログラフを使用する。電極には銅板を用い常に正負極を交換して分極効果を避けた。水は1尾1実験毎に新水にとり替えて魚に対し他の影響が入らぬように努めた。

実験結果：各温度における Weiss 曲線はこれを省略し、15°C におけるもの一例だけを第1図に掲げる。曲線には Lippay¹⁾や Lucas²⁾の称する α 曲線は混入していないものと信ぜられる³⁾が β , γ 両曲線が混在しているのか又は γ 曲線単独であるのかは、実験誤差

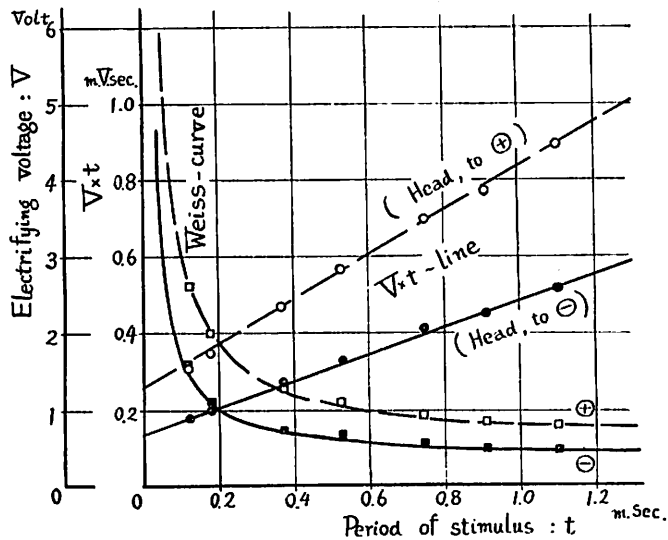


Fig. 1 Example of Weiss-curves at 15°C.

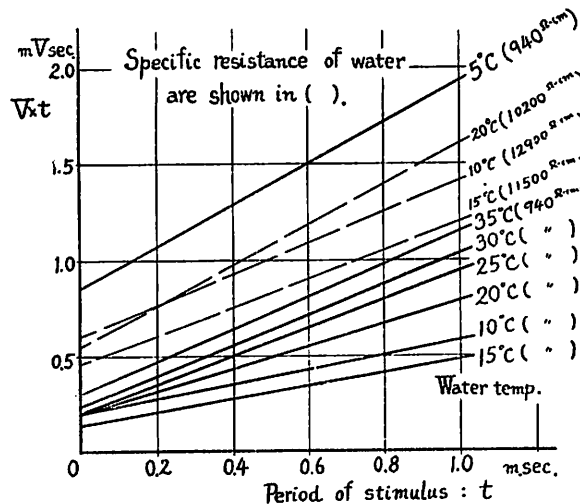


Fig. 2 V.t-lines at various water-temperature.

内に没入して判然としない。爾後の所論はパルス巾 0.15~1.2 ミリ秒範囲の刺激によつて得られた平均値的曲線に関してである事をここに断わつておく。又図中 $V \cdot t$ に相当する線

(t の極短側は未だに刺戟生理学界で問題となつてゐるけれども大体直線と見做してもよい) のうち吻端負極向きの場合のみを各温度について示したのが第2図である。図中の破線は水温変化による水の抵抗を補正せずに(水温上昇と共に電気抵抗は低下する) 放置したままの水槽で行つた実験結果を示したもので、これについては後述する。此等の $V \times t$ 線より求めた時値 (p) Chronaxie と基電圧 (q) Rheobase と $q \times T$ とを絶対温度 (T) の逆数目盛に対して plot したのが第3図である(黒点は吻端負極向, 白点は吻端正極向)。 p は

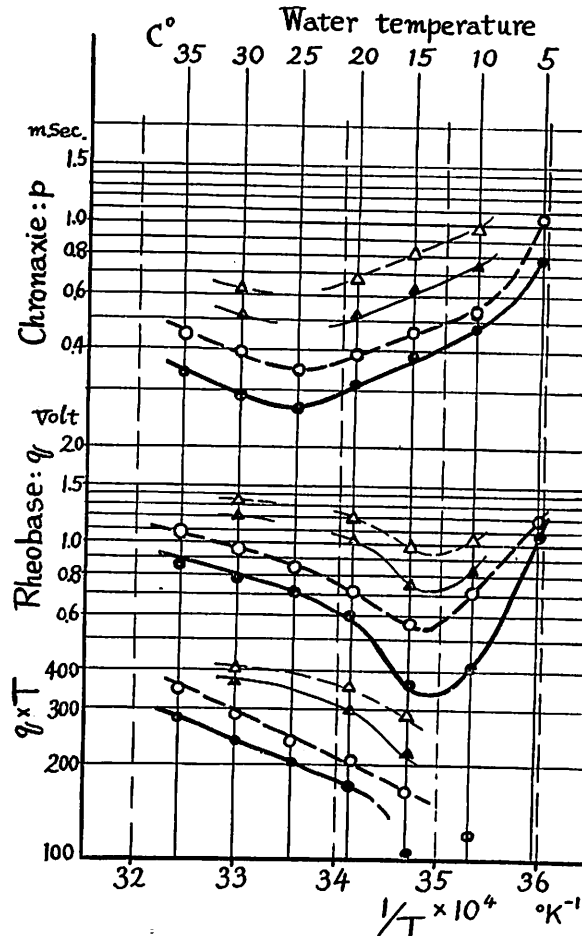


Fig. 3 Chronaxie (p), Rheobase (q) and $q \times T$ at various water-temperature.

その定義から導出されるように刺戟エネルギー極小なる点であつて、図によれば環境水を電気的に補正して一定に保つた場合、 $25^{\circ}\text{C} \sim 26^{\circ}\text{C}$ 附近に時値の最低があることを知る。所が基電圧(抵抗一定ならば基電流と同じ意味をもち、刺戟の強さの最小値を示すものである)の極小点は $13^{\circ}\text{C} \sim 14^{\circ}\text{C}$ 附近にあることも又図に示されている。同一の魚での刺戟感應において、刺戟強さ最小値の極小点温度 (T_1) と刺戟エネルギー極小を示すべき刺戟時間の最短なる温度 (T_2) とが異なる事実は我々に重大な示唆を与える。即ち次の事が想定されよう。

魚から言えば、外界の刺戟強さに最も敏感であらねばならぬ(必要性又は必然性の)時期には水温 T_1 に生活するし、一方 T_2 なる水温に生活している際には外界との刺戟エネ

ルギー出入が最も活潑であるような生理生態を示すのではなからうか。索餌や産卵がそのどちらに属するかについては、之を断言する程の傍証資料を整え得ないが、コイの最もよく摂餌するのは 23°C であつてその生殖期が約 15°C より始まること、又マガキではその両態が 25°C と 17.5°C であることなどが言われている⁷⁾ のから考えると、索餌や産卵を刺激生理学的に見た意味も又上述の T_2 , T_1 へ直結するのではないかと信ぜられる。

結果に対する考察：以上の実験結果より田宮氏の理論を見るとき、次の二式

$$(\text{時 値}) : p = \frac{1}{Z'} \cdot \exp \cdot (A'/RT)$$

$$(\text{基電圧}) : q = \frac{E_0}{\alpha RT} \cdot \frac{Z}{Z_0} \cdot \exp \cdot \{A_0 - A/RT\}$$

が同時に成り立つためには第3図で p と $q \times T$ とが直線型で示されねばならない筈であつて、図より判断すれば理論の妥当性が成り立つのは $T_1 \sim T_2$ の範囲であることを知る。ここに Z , Z' , Z_0 などは刺激生理における内的反応の速度恒数中温度に拘らない項を意味し、又 A , A' , A_0 などは感応発現向き反応の活性化エネルギーを、 E_0 は単一刺激による感受を、夫々意味するものであるが此等の式の導出される過程は田宮氏の論文⁷⁾ を参照されたい。

この妥当性の成り立つ範囲にあつては、刺激感応に関係する反応の活性化エネルギーが -7.5^{Kcal} (吻端正極向き, $15^{\circ} \sim 25^{\circ}\text{C}$ 間) と勘定され、神経の場合 (坂本嶋嶺⁸⁾, $11^{\circ} \sim 17^{\circ}\text{C}$ 間) に -6.5^{Kcal} , リンゴの場合 (藤田稔⁹⁾, $13^{\circ} \sim 25^{\circ}\text{C}$ 間) に -7.1^{Kcal} と算定された田宮氏論文の値と殆ど近似しているのは興味深いことである。

但し「温度上昇と共に基電圧(電流) q は増大するのに時値 p は減少するのだから異なる温度で求められた二つの刺激時間(Weiss)曲線はどこかで交叉するものでなければならぬ」とする氏の所論に対して筆者は一点の疑問をもつものである。上述の如く温度の上昇と共に q が増し p が減るのが $T_1 \sim T_2$ (本実験では $15 \sim 25^{\circ}\text{C}$) のように相当狭い範囲に限られる以上、異なる温度での刺激時間曲線が交叉するものであるという結論を得るには更に慎重な実験の裏づけを必要とするであろう。第2図(破線)、第3図(細線)に添えたように、環境水の電気抵抗を温度変化と共に変化するに委せた実験では氏の論も正しいように見える。(第2図、破線 10°C と 20° と交叉)。しかし補正して温度の影響なしで純粋な刺激を掛けたものではどの二つの曲線を選んでも時間正軸側では交叉しない。交叉せずと認める場合のみ上記 p , $q \times T$ 線の直線性が成立することをここに強調する次第である。

「適水温」への考察展開

今、特定の生理的又生態的現象に於て至適水温 T_0 が考えられるならば、ある水温 T での確率密度 $V(T)$ は σ を分散として次式で示される¹⁰⁾。

$$V(T) = \frac{1}{\sqrt{2\pi} \cdot \sigma} \exp \{-(T-T_0)^2/2\sigma^2\}$$

これを逆に見て、その生理生態に落着こうとする魚群が T_0 より高い水温域に在る時は低い方へ、 T_0 より低い水温域に在れば高い方へ環境を求めて行くであろうと考える事は妥当であろう。こうして「適水温」なる概念は一応生物学的には設定されるけれども、では漁獲という行動目的に対してこの適水温なる考え方が如何に活用されているかと問われた時、

我々は幾つかの疑問に逢着せざるを得ない。所謂「漁獲適水温」なるものが別に想定されて居り、これは上限下限をもつたある範囲の温度であつて上記 T_0 に相当する重心温度は時期により海域によつて変化しているとされるのが現状である。

さて、前述の実験結果に根拠を置き「魚はその生活史上での周期的生態に於いて（大部分の魚は略、1年間でこれを繰返すものと思われている。）唯一つの T_0 を求めているものではなく、生理生態的には2つ又はそれ以上の温度を求めている」と考えよう。例えば産卵で T_1 索餌で T_2 というように複数の異なる値の適水温を持つものと想定する訳である。すると、魚は T_1 と T_2 との間を時間的に場所的にさがし求めつつ、ある時には T_1 から T_2 へある場所では T_2 から T_1 へと移動変化して行く筈であるから、その変化の途中での水温のうち、我々に漁獲され易い時（漁期）と所（漁場）とでの水温を我々は漁獲適水温と称していることになる。

水温 T_1 で産卵をすませてから時刻 t だけ経過した時に魚の居た海域の水温を T とし、 $t+\Delta t$ なる時刻に魚の居る所の水温を $T+\Delta T$ であるとするならば、魚の移動には次の2つの条件が付けられるであろう。

- ① 海況など外的要因に規定される時間内に、 T_1 なる水温域より T_2 なる水温域まで移動し了らねばならない。（一般には、更に T_2 水温域より T_1 水温域へ戻ることを予想して、この間1ケ年の周期を画くものと考えられている。）
- ② 水温変化 ΔT が嫌忌的刺激として感受されないで済むような温度勾配を選んで、楽に早く T_1 から T_2 へ達し得る経過を辿らねばならない。蓋し自然現象の推移はすべて測地線的経路を選んで進行するものと考えてよいからである。

この両条件は外洋を大回遊する魚種には両立し得ない事もあると考えねばならない。従つて同一成魚群がすべて毎年産卵するという考え方には慎重な検討を必要とする事にも想を致すべき事となる。これに関しては他の機会に論ずる予定である。

ここでは $T_1 \rightarrow T_2$ なる海象変化が ϕ ケ月で魚群を制御するものとし、且 $T_1 \cdot T_2$ は前述の実験で検討したように田宮氏の理論の適用し得る範囲内に含まれた温度であるとして論を進める。

今 ϕ ケ月間における水温変化を表わす函数 $\Psi(T)$ を

$$\Psi(T) = \int_0^{\phi} \psi(T) dT \quad \text{であらわされるとすれば}$$

$$\text{条件 ① より} \quad (T_2 - T_1) / \frac{\Delta T}{\Delta t} = \psi(T)$$

$$\text{即ち} \quad \Delta t = \frac{\psi(T)}{T_2 - T_1} \Delta T$$

$t=0$ のときに $T=T_1$ という初条件を入れて解けば

$$t = \frac{\Psi(T) - \Psi(T_1)}{T_2 - T_1} \dots\dots\dots (1)^*$$

又条件 ② より、刺激感受を E として $\Delta E / \Delta T$ の値を最小なるように選べばよいから、田宮氏の理論より次式を最小値ならしめるような T を選べばよいことになる。（符号はすべて文献⁹ 参照）

* 水温変化一様に行われる時には $t = k(T - T_1) / T_2 - T_1$ と簡化される。

$$\frac{\Delta E}{\Delta T} = \frac{\alpha \cdot \Delta H}{T} \cdot \frac{1}{1 + \frac{z}{z'} \exp(-\Delta H/RT)} \dots\dots\dots (2)$$

即ち魚は(2)式を最小値ならしめるような水温 T を選びつつ(1)式を満足させるような時間経過をとって移動して行くものであろう。温度差による刺激感応が、その2温度での電気刺激感応の差と線的函数関係をもつものとして(2)式をより具体的に述べるならば、第3図の如き感応曲線を示す暖海性魚群にあつては、産卵前後の洄游では $15^{\circ}\sim 19^{\circ}\text{C}$ の水温変化に最も敏感であつてこの辺に水温飛躍層でもあれば忽ち魚群が停滞するのではないかと思われる。又索餌洄游ではエネルギー出入の活潑な温度範囲 $23^{\circ}\sim 27^{\circ}\text{C}$ の水温帯に長くどまるのではなからうか。斯る推定は、実験に供せられた魚が淡水魚のコイであるからと言つて実際の資料ではないとは断言されない。何となれば、筋肉・神経・シナプスなどの殆ど類似し合つた硬骨魚類に於ては、電気刺激と温度とそれらの感応との間には殆ど同様な関係が示される筈だからである。

かくして(2)式は生理上の内的な温度移行の条件を示すものと考えてもよいが、(1)式は海況気象上の外的な条件であつて、各地点での時間的水温変化が判つた後初めて解き得るものである。海況調査結果を重視したい所以である。

(1)、(2)式を組合せてする具体的な適水温の算定検討は今後の発展にまつとして、とりあえず本報には適水温の意義の再検討という目的の範囲内で上の所論を展開した。

準備すべき理論を啓かれ、又それについて諸般の御指導を賜つた東大教授田宮博博士に対して深甚の敬意と謝意とを呈する次第である。

Résumé

The Thresholds of fishes electrified by various rectangular impulses were investigated under the water temperature $5^{\circ}, 10^{\circ}, 15^{\circ}, \dots, 35^{\circ}\text{C}$. As the results of this test, it was cleared that the temperature (T_1) under which the rheobase indicated minimum value was about 13°C and that the one (T_2) under which the chronaxie indicated minimum value was about 25°C .

Through the investigation of the applicable range of TAMIYA's theory, the author tried to redefine "optimum water temperature" at both the oceanographic and biological conditions; and concluded as follows:—

Fishes are the "being" wandering to seek T_1 or T_2 , then the optimum temperature must be changed according to "ground" and "season". The prediction of fishing ground and season will be developed by using the results elicited from the investigation of these oceanographic and biological conditions.

文 献

- 1) 田宮：科学(岩波書店) 19巻8号(1949).
Tamiya, H.: Cytologia 17, 3 pp. 243~269 (1952).
- 2) Weiss, G.: Compt. rend. Soc. Biol. 53 p. 466 (1901).
- 3) 例えば 黒木：日本水産学会誌 17巻5号(1952).
- 4) Lippay, F.: Pflüger Arch. 240 (1938).
- 5) Lucas, K.: Jour. Physiol. 35, 36, (1907).
- 6) 黒木：日本水産学会誌 18巻12号(1952).
- 7) 藤田経信：水産蕃殖学(厚生閣) pp. 265~267 (1933).
- 8) SAKAMOTO, S.: Pflüger Arch. 231 (1933).
- 9) 藤田 稔：植物学雑誌 62巻(1949).
藤田, 水口：電気試験所彙報 14巻4号(1949).
- 10) 例えば 相川広秋：水産資源学総論(産業図書) pp. 66~74 (1949).