魚類の遊泳運動：水中への適応

塚 本 勝 巳*

1. はじめに

デボン期末に魚類のあるものが大胆にも水から出て陸へあがり最初の両生類(Ichthyostega)に変わった。これは脊椎動物の進化史上輝かしい第一歩となったが、同時に彼らは終生重力と闘わねばならぬ宿命をおった。陸上を歩行するものは重力に抗して胴を持上げるために強力な背骨と四肢を発達させ、鳥は飛翔のためにまさに骨身を削った。一方魚は空気に比べてはるかに密度の大きい水中にいるため大きな浮力を受ける。鰾の作用やわずかな前進運動によって容易に重力の束縛から開放され、無重力状態で“遊泳”することができる。この点が魚の遊泳運動と陸棲四脚動物の運動との最大の相違点である。

魚類の遊泳運動は一般に躯幹とその延長上にある尾鰭によって行われ、四肢に相当する対鰭は平衡を保つための補助器官となっている。これに対し、初期の陸棲脊椎動物では対をなす四肢が前進のための重要な器官となり、尾は体の平衡をうけもったにすぎない。最初の両生類に始まったこのような運動様式はいろいろ変化を生じながらも陸棲脊椎動物の全進化史を一貫して受け継がれている。つまり水棲脊椎動物の運動様式は躯幹型、陸棲脊椎動物のそれは付属肢型とすることができよう。化石種として知られる海棲爬虫類の魚竜(Ichtyosaurus)や哺乳類のクジラ・イルカ類の祖先是四肢を主要な運動器官とした完全な陸棲動物であった。彼らが再び海へ帰ろうとした時、推進法、抵抗軽減、姿勢制御など、幾億年も昔に彼らの祖先だった魚類がぶつかった諸問題にもう一度直面し、結果的に魚類と驚くほどよく似た答えを出した(図1)。すなわち、歩行に用いた付属肢は鰭に変わって体の平衡や運動制御に用いられ、胴の後端には推進器として強大な尾鰭を備えるに至った。さらに体は全体的に流線形となって、多くは横ゆれや横すべりを防ぐ肉質の背鰭をもった。魚竜と

鯨類の胴や尾鰭の形態には高速で遊泳するカツオ・マグロ類のそれと類似した点が数多く認められる。これらは水中で敏活に運動する動物に共通の適応構造である。こうした魚類、爬虫類および哺乳類と系統的に大きく隔たった動物群が見せた共通の適応現象は進化における収斂の好例であるだけでなく、水棲動物の運動様式の特長を浮彫りにするものとして重要である。

ここでは魚の遊泳運動を支える形態的特長と力学的背景を概説する。また魚類の筋活動と呼吸・体温調節の機構について述べ、水中生活に高度に適応した魚類の諸機能を多方面により検討することにより、魚類の遊泳運動の特徴を俯瞰したい。

2. 遊泳の形態学

1) 外部形態 高速で遊泳する魚の体は共通して流線形になっており、水中で遊泳する時の抗力を減少するための工夫がなされている。もし同一体積なら魚体の厚さ(Body thickness: 体高と体幅の平均値)が長さの約22%の時、抗力は最小となる^{2,3)}。マグロ属、スマ属、ソウダガツオ属の魚は魚体の厚さは体長の21~23%でほぼ理想的な体形となっている。ハガツオ属とサバ属の魚ではこの値は16~18%となりやや細長い。サワラ属やカマスサワラ属の魚は12%とさらに細長くなって、同一体積で筋肉量が同じならば、抗力が大きい点で不利である。

体形とともに遊泳運動において重要な役割を果たす形態的特長は鰭である。中でも体軸の後端に位置する尾鰭は、多くの魚種で運動様式や推進効率を決定する重要な遊泳器官である。遊泳力の高いカツオ・マグロ類は大きな三日月形の固い尾鰭をもつ。サメ類の多くは上下不相称の異尾(heterocercal tail)をもつが、ネズミザメやアオザメなど外洋表層性の大型サメでは尾鰭が上下相称の三日月型になっており、

*Katsumi TSUKAMOTO, 東京大学海洋研究所(〒164 東京都中野区南台1-15-1)

図1 異なる分類群に属する水棲脊椎動物の体型の収斂(Howell, 1970)¹⁾ 上: サメ(魚類), 中: イクチオザウルス(化石爬虫類), 下: イルカ(哺乳類)

高い遊泳能力を示唆する。尾鰭以外の不對鰭として背鰭と臀鰭がある。これらは魚体の横ゆれ防止に役立ち、急激な方向転換の際に体の安定を保つ。またこれらの鰭は抵抗を減らすために高速遊泳時には折たまれて体の中にしまいこまれることが多い。対鰭である胸鰭と腹鰭は方向転換の際にブレーキや舵の役目をする。中でも胸鰭はその位置と形状により様々な役割を果たしている。カツオ・マグロ類は定常遊泳状態には高位にある胸鰭をひろげて揚力を得るのに用いる。体側腹縁近くの低位にはほぼ水平に位置するサメの胸鰭は揚力面として働くだけでなく、体の縦ゆれ防止にも役立っている。カツオ・マグロ類やネズミザメなどの遊泳力の大きな魚では尾柄が左右に張出して、断面はむしろ横長の楕円となる。これは尾鰭隆起縁(caudal keel; 以下キール)と呼ばれ、抵抗軽減に役立つ。尾柄は遊泳時に体側筋の力が一点に集まり、高速で左右に振動する。ここで

上下に薄く左右に張出した形のキール構造は、尾柄部が左右に振動する時の圧力抵抗を低く抑えると同時に、力学的に補強された継手(つぎ手)として体側筋と尾鰭を強固に連結する。

2) 遊泳型 魚の外部形態の多様性は遊泳時の運動様式にも様々な変異をもたらしている。推進器官として働く魚体の部位とその可動部の広さの違いによって魚の遊泳運動はいくつかの遊泳型(swimming mode)に分けられる⁴⁾(図2)。魚では躯幹と尾鰭を使う遊泳型(A~I)が一般的で、尾鰭以外の鰭を使うもの(J~P)は特殊である。AからIに近づくにつれ、遊泳時に波状運動を行う部分が減少して後方へ偏り、尾鰭の振動によってその推進力を得ようになる。A~HまでのAnguilliformからThunniformに至る遊泳型は、遊泳時に魚体上にみられる進行波の波長と体長の比によって特長づけられている。Anguilliformはこの値が常に1.0以下、Thunniformは1と2の間で、両者の間にSubcarangiformとCarangiformが設けられている。Lindsey⁴⁾は尾鰭以外の鰭を使う遊泳型(J~P)を特に設け、これらに属する魚を例示したが、それらの多くは躯幹と尾鰭を使う魚一般に共通した遊泳型を兼備しており、時と場合によって両者を使い分けしている。例えばBalistiformに分類されたアミメカワハギやLabriformのウミタナゴは緊急時の運動には躯幹と尾鰭を用いてCarangiformの遊泳型を示す。J~Pの特殊な遊泳型は低・中速で緩慢に遊泳する際に利用される。

3) 遊泳速度 魚がどれ位速く泳げるかといった疑問は古くからあり、その測定例は多い。当然のことながら大きな遊泳速度はごく短時間しか維持できないが、低速では長時間遊泳を持続できる(図3)。魚の発揮しうる速度の内、最大のものを瞬間最大遊泳速度(maximum swimming speed),あるいは突進速度(burst speed)という⁵⁾。突進速度を測定する時、計測時間がわずかに違えば突進速度の値は大巾に変化する。実用的意味を考えて、1秒~数秒間持続する速度と定義して測定するのがよい⁶⁾。遊泳速度はcm/sの単位で表わすのが一般的であるが、実験魚の体長(BL: Body Length)の倍数として表わす方が便利なることがある。多くの魚種で突進速度は10 BL/s前後であるが、サケ科やサバ科の魚では10 BL/sを超える値をとる。

一方、突進速度よりわずかでも低い速度で遊泳する場合には、遊泳持続可能な時間が急激に大きくな

図2 魚の遊泳型(Lindsey, 1978)⁴⁾ 推進器官として用いられる魚体の部位を縦軸にとり、その可動部の広さ(縦縞を施した部分)を横軸にとって分類されている。図中接尾語の-formを付けて示した遊泳型は動作の型を示すもので、体型や分類学的な意味を示すものではない。例えば、Labriformは胸鰭を振動させて櫂のような役目をさせることによって推進する遊泳型で、ベラ科(Labridae)の魚によくみられることからこの命名がなされたが、ブダイ科やウミタナゴ科の魚にもこの遊泳型を示すものがある。

図3 魚類の遊泳曲線(Tsakamoto ら, 1975)⁵⁾ 遊泳速度と遊泳持続時間の関係が示されている。例としてアユの巡航速度と突進速度を矢印で示す。

る(図3)。比較的長時間(30分～数時間)疲労することなく泳ぎ続けられる速度の中で最大のものを巡航速度(cruising speed)という。巡航速度は一般に2～3 BL/sであるが、ニシンやサケ科魚類では3～4 BL/sである⁶⁾。このほか維持速度(sustained speed), 耐久速度(endurance speed), 臨界遊泳速度(critical swimming speed)など類似の術語は種々あるが、どれも意味するところに大差はない。しかし、カツオ・マグロのように口を開けて泳ぐことにより鰓の換水を行なっている種類や(後述), 鰓を持

たない魚が前進運動によって沈まないための揚力を得ている場合(後述)に対して用いられる sustained speed には注意を要する。これは“minimum” sustained speed(最小維持速度)の意味で、生命維持に必要な最小限度の遊泳速度を指し、上記の巡航速度より小さい。

突進速度や巡航速度は魚種や成長段階によって異なり、巡航速度は特に水温の影響が大きい。巡航速度の大きい魚は普通突進速度も大きい⁷⁾、中には巡航速度が小さい割に大きな突進速度をもつ魚種があ

図4 等速遊泳運動をしている魚に働く力(Magnuson, 1978)⁷⁾ *は重心の位置を示す。

る。このような魚種は短距離選手に、またこれと逆の場合は長距離選手に譬えることができよう。

3. 遊泳の力学

1) 抗力 遊泳している魚には5つの力が働く(図4)。鉛直方向には重力(weight), 浮力(buoyancy)および揚力(hydrodynamic lift)が、そして水平方向には推力(thrust)と抗力(drag)が作用する。遊泳運動によって発生した推力と抗力が釣り合っている時、魚は等速度運動を行う。また前進運動の結果生じる揚力と魚体の浮力の和が魚の水中重量に等しい時、魚は浮くことも沈むこともなく一定の水深を保って遊泳することができる。

一般に抗力は摩擦抵抗(friction drag)と圧力抵抗(pressure drag)に分けられる。流体内を物体が動く時、物体の表面近くの流体は物体の動きとともにひきずられてゆく。ここで物体表面で流速が急激に変化する境界層(boundary layer)と物体の表面の間で流体の粘性によって摩擦が生じ、これが摩擦抵抗となる。一方物体にひきずられて動いた流体の慣性力は、物体に圧力として作用する。物体表面各部の圧力を積分した前後方向の成分が圧力抵抗になる。生きた魚が尾を振動させて活潑に遊泳する場合には、これら2つの抗力成分のほかに、胸鰭や尾鰭の揚力に基づく誘導抵抗(induced drag)と鰓抵抗(gill resistance)が働き、遊泳中の魚に働く抗力はこれらの4つの抵抗の和となる。鰓抵抗とは魚が呼吸する際、口から入った水が密生した鰓弁の間を通

て鰓蓋へ抜ける時に生じる抵抗のことである。因みに底生魚のコイやタイは口と鰓蓋の律動的開閉運動によって鰓を換水する呼吸方式(鰓ポンプ換水: branchial pump ventilation)を行うが、表層を活潑に遊泳するカツオやマグロは一定の角度に口を開けて前進運動することによって鰓の換水を行なう(ラムジェット換水: ram jet ventilation)。ラムジェット換水法もまた、水中における高速遊泳に適応して発達した魚特有の機能であると言える。

Magnuson(1978)⁷⁾は、66cm/sの速度で泳ぐ体長44cmのカツオをモデルにして上記4種類の抗力成分を、それぞれ魚体の部位別に計算したところ、魚体と各鰭の摩擦抵抗(37%)と圧力抵抗(16%)の和が全抵抗の53%を占め、残りは誘導抵抗(30%)と鰓抵抗(17%)であった。遊泳速度が大きくなると胸鰭をたたんで泳ぐので胸鰭の抵抗は減少する。カツオ・マグロ類は、突進速度で遊泳する時完全に口を閉じるので鰓抵抗は減少する。つまりこのことにより抗力を約17%減らすことができることになる。

抗力を減らすには、上記の4つの抗力成分の内のいずれかでも減らすことができればよい。摩擦抵抗は層流境界層で小さく、乱流境界層では大きい。一方圧力抵抗は境界層が魚体に密着しているとき小さく、境界層が魚体から剥離したとき大きくなる。しかし圧力抵抗は摩擦抵抗よりはるかに大きくなることがあるので、しばしば圧力抵抗を減らすことがより重要になる。また層流境界層は乱流境界層より剥離しやすい。したがって、乱流境界層を安定的に維

持した方が層流状態よりかえって有利なことがある。この時摩擦抵抗は増えるが、全抗力の減少を考えれば境界層剥離による圧力抵抗の急増を抑制する方が、はるかに有効である。このことを利用して、ある魚ではわざわざ粗い体表面を備えることによって乱流を生成し、境界層の剥離を遅らせているらしい。例えばサメ類の多くは体表の楕鱗によって乱流を作り、境界層の剥離を抑えている。またマカジキでは小歯状突起を備えた長い上顎(吻)が乱流を起こす。一方、クロタチカマス科のパラムツの外皮には特殊な櫛鱗があつて、その鋭くとがった先端は約1 mm 程体表から出て渦発生装置の役目をする⁸⁾。ここで作られた渦は鱗の後にとりこまれて境界層にエネルギーを供給することになり、その結果流れは安定して境界層の剥離は抑制される。こうした渦発生装置は飛行機の翼にもみられる。パラムツではこのほかに抵抗軽減装置として外皮と筋肉を覆った結合組織の間に発達した皮下間隙(subcutaneous space)をもっている⁸⁾。この系は海水で満たされ、斜め後方に開口した小孔で外界とつながっている。遊泳運動に伴って水が外から吸込まれ、また押し出されるので境界層にエネルギーを与え、乱流状態を保つことになる。こうした境界層に流れを注入する機構は飛行機の‘blown’ flap や control surface に相当する。

生物の体は剛体ではなく、流れの中で能動的、あるいは受動的に体表面を変形させることによって抵抗を減少させる働きがあるといわれる。イルカは高速で遊泳する時、体表面を尾部に向って進行する波動(速度しわ)の存在が知られている。このような表面構造を active skin という。Kraemer(1960)⁹⁾は剛体模型の表面をイルカの皮膚を模したゴム膜で覆い、海中を曳航して抵抗を測定した。その結果実際に抵抗が小さくなるのが観察され、柔軟な体表面をもつ生物の抵抗減少機能が示唆された。また奈良迫(1976)¹⁰⁾は、サバに似せた二次元模型に左右両体側にカム機構で動く鱗状の小板を多数とりつけ、流水中でこの模型の左右の鱗板列を進行波状に振動させてみた。結果は模型の抵抗が減少し、後にできる渦流域が減少するのが確かめられた。このように実験的には active skin の効果が確認されているが、実際に魚が皮膚や鱗を波状運動させて遊泳時の抵抗を減らしているかどうかはまだ確認されていない。

魚の粘液が摩擦抵抗を軽減することは、種々の実験で確かめられている。しかしその効果の程度は、使われた粘液の成分がはっきりわからないことや、

有効成分の濃度を正確に決められないことがあつて評価が難しい。また、実際の遊泳運動で、粘液が抵抗減少に使われているかどうかは疑わしい。Rosen and Cornford(1971)¹¹⁾は太平洋オニカマスの粘液の5%希釈液は、65%摩擦抵抗を減らしたと報告しているが、5%という値は常時抵抗を減らすために分泌する粘液の量としては大きすぎる。加えて粘液は他の長鎖のポリマー同様、乱流状態の摩擦抵抗のみ減じることができる¹²⁾。高速遊泳魚の多くは層流が保たれるように流線形の体形をしているので、たとえ効果的な粘液を備えていてもこれを発揮する必要がない。しかし乱流境界層を伴う anguilliform の遊泳型をもつ魚にとっては、粘液による抵抗減少は重要になってくるだろう。

2) 推力 魚の推力の発生を説明するモデルは数多く発表されている¹³⁻¹⁵⁾。一般にウナギ、ニジマスなど細長い体をもち、体全体の波状運動によって推力を得ている anguilliform や subcarangiform の遊泳型(図2)をもつ魚では“細長い物体の理論”(slender-body theory)が適用される¹³⁾。一方、カツオ・マグロ類のように主に尾鰭の振動により推力を得る carangiform や thunniform の魚には“振動翼理論(oscillatory airfoil theory)”が用いられる¹⁴⁾。

魚の尾鰭が90°倒れ、イルカやクジラのように水平に置いて上下に“はばたく”と考えれば、基本的な推力発生メカニズムが鳥の翼と似ていることがわかる。尾鰭を体軸と平行な水平断面を切ってみるとどの部分でも前縁が丸く、後縁が尖った左右相称の薄い翼に似た形状をしている。このような断面(翼型)をもつ横長の板状の物(翼)が“迎角”(angle of attack)と呼ばれる小さな角度をもって流水中に置かれた場合、あるいは逆に水中を運動した場合、これに流体力が働き、その“揚力”成分が魚の推進力になる。

尾鰭の幅と面積は魚種によって様々である。両者は共に魚の成長に伴って大きくなる。カツオ・マグロ類の中で同体長のものを比べるとマグロ属のキハダ、メバチの尾鰭の幅と面積はともに、スマ属のカツオ、スマのそれに比べてそれぞれ1.2倍と1.7倍大きい。発生する推力は尾鰭の面積に比例するから、マグロ属の方がスマ属より大きな推力を発生し、1回の tail beat で進む距離も大きい。逆に言えば、大きな鰭をもつものほど tail beat の頻度や振幅が小さくても同じ推力を得ることが出来る。

翼の断面だけでなく平面形も翼の性能に影響する。その流体力学的性質を表す目安としてアスペクト比(aspect ratio: 翼幅の二乗/翼面積)が用いられる。グライダーのような横長の翼はアスペクト比が大きく、逆に高速機に見られる三角翼ではこの値は小さい。前者の方が揚抗比は大きく、翼としての性能は高い。魚の尾鰭を翼と考えた時、tail beatの過程で尾鰭に生じる揚力の進行方向成分が推力となるので揚力の大きさを決める尾鰭の形状が重要になってくる。カツオ・マグロ類やネズミザメにみられる遊泳のために特殊化した三日月形の尾鰭はアスペクト比が大きく(4.5~7.0)、効率のよい高速遊泳を可能にしている。なかでもカツオのアスペクト比は最も大きく(7.2)、ヒラソウダガツオ(6.5)、クロマグロ(5.5)、マサバ(4.6)とつづく⁷⁾。イルカ・クジラ類やシマアジのアスペクト比はおよそ4~5、アジ・トビウオ・ヨシキリザメは3~4、サケ・ヒラマサ・マダイでは2~3、ボラ・フナ・スズキで1.5~2である¹⁶⁾。円形や截形の尾を持った不活潑な魚のアスペクト比はさらに小さくなる。

尾鰭のアスペクト比は成長とともに増大する。大西洋サバは体長12cmではその値は3であるが、25cmになると5まで増える¹⁷⁾。体長が大きくなるとその二乗に比例して体表面積が増え、これに比例して摩擦抵抗も増える。さらに大きな魚ほど早く泳ぎ、速度の二乗に比例して抵抗が増大する。これを克服する対策のひとつとして、成長とともに尾鰭のアスペクト比を大きくして、推進効率を上げているのであろう。

3) 揚力 Aleev(1963)¹⁷⁾によるとコイ、イワシ、ウナギなどは鰾を含めた体全体の密度が、その環境水密度とほぼ等しい値を示して浮力と重力が釣り合っているが、アカエイ、ツノガレイ、フサカサゴなど底棲性の魚は体密度が相対的に大きく、沈みやすい。また表層遊泳性のカツオ・マグロ類も環境水密度が $1.010\sim 1.025\text{g/cm}^3$ であるのに対し、体密度は $1.050\sim 1.097\text{g/cm}^3$ と大きい⁷⁾。中でも、鰾を欠くスマ属、ハガツオ属、ソウダガツオ属は $1.070\sim 1.097\text{g/cm}^3$ と著しく大きい。これらの鰾を欠く魚では成長しても体密度は変わらないが、鰾のあるマグロ属のメバチ、ビンナガ、キハダでは成長に伴って鰾が大きくなり、体密度は全体として減少していく⁷⁾。こうした負の浮力(negative buoyancy)をもつ魚が一定水深を保っておこうとすると、上方に向って泳ぐか、前進運動によって揚力を得なくてはならない。魚が

胸鰭を横に張出して遊泳すれば水中翼(hydrofoil)として作用し、飛行機の主翼と同様に大きな揚力が得られることは容易に想像がつく。このほかカツオ・マグロ類やネズミザメ、アオザメ、ホオジロザメ、およびジンベイザメなど外洋性のサメの尾柄部のキールの断面は縦扁しているの、進行方向に向って適当な迎角があれば前進運動に伴って揚力が発生する。さらに突進速度で泳ぐ時、カツオ・マグロ類は体を水平状態からやや起こして迎角を約 15° に保って泳ぐことが観察されており、魚の軀幹自身も揚力を発生すると思われる⁷⁾。

魚が受ける重力は遊泳速度によって変化することはないので、これと平衡を保つために必要な揚力も不変である。一方、魚が早く泳ぐと、揚力は速度の二乗に比例して増大するので、過剰な揚力が発生し浮き上がってしまう。これを防ぐため、遊泳速度に応じて発生する揚力を調整する機構が考えられる。ひとつは鰭を上げていた時間と閉じていた時間の割合を変えて揚力を調節する方法である。1.6 BL/sの低速では常時鰭を上げていたが、3.6 BL/s以上の速度で遊泳する時は鰭をたたんでいる時間が多い。もうひとつは胸鰭の後退角を変化させるやり方である。鰭を横一杯に張出した状態から徐々に後に倒してゆくと、すなわち後退角を大きくしてゆくと鰭面積が小さくなり、発生する揚力は減少する。事実、体長42cmのスマが1.3 BL/sで泳ぐ時は後退角は 25° と小さいが、1.6 BL/sでは 34° になり、3.0 BL/sまで速度が上がると 52° に増加する⁷⁾。サメも胸鰭で揚力を得ているが、カツオ・マグロ類のように胸鰭を自由に開閉することができないので、これによって揚力調節はできない。

カツオ・マグロ類はおしなべて水中の遊泳運動によく適応したグループといえるが、その中でもスマ属、マグロ属、およびカマスサワラ属の魚はそれぞれ独自の適応的变化をとげている。カツオ、スマ、マサバは、体の大きさは比較的小さいが、水中で沈まないための最小維持速度(U_{min})は大きい。これらの魚では U_{min} の値は成長とともに大きくなる。彼らは鰾を欠くか、あっても著しく発達が悪いため体重増加に伴って増大する下方の重力に釣り合う揚力を得るため、 U_{min} をどんどん大きくしなければならぬ。一方キハダ、メバチ、ビンナガでは、体長50cm前後までは成長とともに U_{min} が大きくなるが、その後は逆に減少する。これらの魚種では成長に伴う鰾の急激な発達によって魚体密度が減少して

ゆくので、ある程度成長するとそれ以後は小さな U_{min} で十分間に合うようになる。すなわち、生命維持に不可欠な U_{min} 値を低く維持できることによってエネルギーを節約でき、その分成長に回すことができる。逆に鰻を欠く魚は、成長に伴って増大する体重を支えるため、増々速く泳いで揚力を得なくてはならない。しかし速く泳ぐにも限度があるので、その範囲内で沈まない程度の体重がおのずから成長の極大サイズとなるものと考えられる¹⁸⁾。こうした魚種は、揚力によって決まる U_{min} によって成長が制限されていると言えよう。事実、マサバ、ゴマサバ、サワラ、ハガツオ、マルソウダ、スマ、カツオなどの鰻を欠くか、その発達がきわめて悪い種類は最大体重が1~20kg程度である。これに対し、キハダ、メバチ、ビンナガ、クロマグロ、カマスサワラなどのように、発達した鰻をもつ種は数十ないし数百kgにも達する¹⁸⁾。このように大型魚が鰻を発達させて維持速度を低くおさえ、極限体長を大きくしたのは、水中における運動の特性を巧みに利用した適応的現象と思われる。これに類似の現象はクジラにもみることができる。陸上動物は重力に抗するために、特別な骨格、筋肉を用意し、それらの維持に余分なエネルギーを使う。大きな浮力を利用できる水中生活に適応したクジラは、成長に振分けるエネルギーの割合を多くできた結果、極限体長を大きくすることができたのである。

4. 遊泳の生理学

魚の体形や鰭には水中生活に有利なように様々な適応的变化が生じていることがわかった。では生理的な面ではどのような工夫がなされているのだろうか。魚体の内部に目を転じてみよう。

1) 血合筋 魚類の骨格筋の大部分は筋節を構成単位とする左右の体側筋が占める。ここには明瞭な体節的構造が認められる(図5)。このような体節制は有尾両生類にも明瞭に残っており、哺乳類の胎児にもある時期までは認められる。魚類の場合は体節的に発生した体側筋が著しい変形を受けることなく成体となり、終生保存される。

魚は陸上動物のような抗重力筋を持たない。前述のように魚は水中に浮遊しているため、体側筋は前進のための推進力のみ発生すればよい。筋節は遊泳時に収縮・弛緩を繰り返す、わずかな時間的ズレをもって前方から後方へ順次興奮していく。また左右体側の対称点に位置する筋節は交互に興奮する。そ

の結果、魚体に波状運動が現われる。この波状運動は、運動様式の中で一つの基本動作であり、魚類以外にもひろく散見される。例えば両生類ではイモリ、サンショウウオなどに、また爬虫類ではヘビ、トカゲ、ワニなどに見られる。これは躯幹筋の体節制と関係があり、体節制を色濃く残している動物ほどその運動様式を躯幹の波状運動に依存するものと考えられる。

魚の筋肉に施された仕組の中で最も興味深いものは血合筋(または赤色筋; red muscle)である。これは各筋節の中央表層部に分布し、水平隔膜に沿って脊椎骨に向かって陥入する(図5)。血合筋以外の体側筋の大部分は普通筋(または白色筋; white muscle)と呼ばれ、血合筋の色彩に比べて赤味が弱い。

体側筋に占める血合筋の割合は多くの魚種で10%を越えない。因みに、ブリ 9.0、ボラ 9.3、サバ 8.4、アジ 6.5、フナ 3.9、ヘダイ 3.2、コイ 2.7、ニジマス 2.5、キス 1.2%である¹⁹⁾。概して活動性の高いサバ科、ニシン科、アジ科などの魚は大きい値を示す傾向がある²⁰⁾。

一般的な特性として、血合筋は普通筋より筋線維が細く、毛細血管が密に分布し、筋線維周囲の結合組織の量が多い。また血合筋はミトコンドリアを多量に含み²¹⁾、普通筋より脂質が多く、タンパク質・水分が少ない²²⁾。タンパク質組成をみると、サバ・イワシの血合筋は普通筋に比べて酵素タンパク質、色素タンパク質などの筋原線維タンパク質が多く、逆にミオシン、アクチンなどの筋原線維タンパク質に乏しい²³⁾。酸素の輸送・細胞内呼吸に関与し、遊泳運動と関連の深いミオグロビン、ヘモグロビンおよびチトクロームCなどの鉄原子を含むヘムタンパク質は、普通筋より血合筋で数倍~数十倍多く²⁴⁾、活発に遊泳する魚ほど多い傾向がある。例えばクロマグロやメバチでは3500mg/生肉100gにもおよび、この値はスジイルカなど海産哺乳類の骨格筋のそれに匹敵すると言われる²⁴⁾。

血合筋を構成する線維は筋線維の色調から赤色筋線維(red fiber)、普通筋のそれは白色筋線維(white fiber)と呼ばれる。魚では一般に、血合筋の赤色筋線維は遅線維に、普通筋の白色筋線維は速線維に相当すると考えられている²¹⁾。魚以外の脊椎動物では速・遅両筋線維は筋中に混在しているが、魚では赤色筋線維は血合筋に、白色筋線維は普通筋にそれぞれ偏在している²⁵⁾。筋の収縮速度に関係すると言われる筋原線維のATPase活性は普通筋で血合筋の

図5 ブリの体側筋における血合筋(点描部)の分布(体重650~1120g, 体長33~42cm) I~VIは, 魚体の各部位における体側筋横断面を示す(Tsukamoto, 1984a)¹⁹⁾。

2~4倍高いことがクロマグロ, タラ類, ブリなど数種の魚で知られている^{26, 27)}。多くの硬骨魚では赤色・白色両筋線維ともに多重神経支配を受けているが⁸⁾, 両者の電気的性質は異なる。赤色筋線維の静止電位は白色筋線維のそれより低い。また赤色筋線維は, 活動電位を発生せず, 非伝播性の接合部電位によって長く続く収縮を行う。一方白色筋線維は, 一般に伝播性の活動電位を発生して収縮時間は短い²¹⁾。

2) 筋活動 ブリの血合・普通両筋から筋電図を導出して遊泳時の筋活動状態を調べてみると, 血合筋からはいずれの遊泳速度でも1回のtail beatに対して必ず1つの叢放電(burst of discharge)が記録されるが, 普通筋の場合は低速で遊泳する時は叢放電は全く観察されない。つまり血合筋は低速から高速に至るまで常に活動しているが, 普通筋はある速度以上になって始めて活動を開始する^{28, 19, 29)}。このような血合・普通両筋が運動の程度によって使い分けられる, いわゆる筋の“分業”は, カツオ³⁰⁾, ニジマス³¹⁾, ニシン³²⁾, ボラ, アジ, サバ, コイ, シロザメ等¹⁹⁾ かなり多くの魚種で知られている。しかしキス・ヘダイでは分業はなく, 普通筋も血合筋同様, ごく低速から活動している¹⁹⁾。ここで普通筋の筋電図に叢放電が出現する最小の遊泳速度を Igniti

on Point of White muscle(IPW)と呼ぶ。血合筋と普通筋の筋電図を積分して体重750gのブリの両筋の出力を推定すると(図6), 血合筋出力は速度とともに増大し, 99cm/sで最大値をとったのち減少した²⁹⁾。一方, 普通筋出力はIPW以上で速度とともに増大し, 特に99cm/s以上では急増した。因みに, 750gのブリのUcrit(巡航速度)は88cm/sであり, この速度で遊泳する時の全筋出力は $86.4 \times 10^5 \text{ erg/s}$ となり, この内80%を血合筋が, 残り20%を普通筋が供給している。なお750gのブリは片側の体側に225gの筋肉を持ち, この内20gが血合筋, 205gが普通筋となっているので, この時の単位筋重量当りの出力は血合筋, 普通筋それぞれ $3.4 \times 10^5 \text{ erg/s/g}$ と $0.1 \times 10^5 \text{ erg/s/g}$ となる。

一般に出力は速度の三乗に比例するといわれる。図6の中で, 1個体の全筋出力(total power output)は速度の三乗の曲線と似た形状を示す。血合筋出力が最大となる速度, 即ち図6の中では99cm/sを筋活動のひとつの臨界点と考え, Saturation Point of Red muscle(SPR)と呼ぶ²⁹⁾。同一個体ではIPWはSPRを超えない。遊泳に必要なエネルギーはIPW以下では専ら血合筋に由来し, これを超えると両筋で分担する。しかし, SPR以上では

血合筋出力が減少するのに対し、普通筋出力は急増するので、エネルギーの大部分は普通筋が負担する。血合筋の赤色筋線維は細いために単位重量当りの本数が多い。また接合部電位により収縮するので、活動電位を発生する太い普通筋の白色筋線維より張力の微調節が可能と考えられる。したがって血合筋は低速域での微調整に優れる。船にたとえるならば、魚は高性能で小型のメインエンジン(血合筋)と巨大な補助エンジン(普通筋)を備えているといえよう。

乳酸の蓄積と酸素消費量を指標として、筋肉でどのような代謝が行なわれているか調べてみた。IPW以下の血合筋のみ活動する低速では長時間遊泳し続けても乳酸濃度は平常値(3~12mg/dl)に保たれた。しかしIPWを超えてひとたび普通筋が活動をはじめるとわずか10分間の遊泳運動でも乳酸濃度は急上昇し、普通筋が活動を停止しない限り増え続けた。このことは、血合筋では好氣的代謝が、普通筋では嫌氣的代謝が行われていることを示している。この意味で普通筋が活動を始めるIPWは、乳酸蓄積の臨界点であるとも言える。IPW以上で遊泳した時に普通筋の活動によって生じた乳酸は後になって遊泳速度が低下した折、その時の運動に必要な量以上に余分な酸素を摂取し、これによって処理される。IPW以上で運動した時生じる乳酸を酸素量に換算して、その時の酸素消費量に加算したものが酸素要求量(oxygen requirement)である(図6)。血合筋出力が筋活動由来の酸素消費量に、普通筋出力が酸素債(乳酸蓄積)に対応するなら、酸素要求量は1個体の全筋出力に相当する。

IPWは、理論的には疲労せずに限りなく遊泳を続けることができる速度と、遅かれ早かれ疲労が訪れて遊泳不能に陥る速度の境界である。またSPRは、遊泳に必要な筋出力の主役が血合筋から普通筋へ移行する速度である。IPWとSPRは、運動生理学上重要な臨界点であると考えられるので、この2点によって、魚の遊泳速度を三つの相(遊泳相)に分け、低速域より順にsustained phase, prolonged phaseおよびburst phaseと呼ぶ(図6)。sustained phaseでは魚は血合筋のみ用いて泳ぎ、好氣的代謝が行われるので長時間泳いでも疲労しない。この遊泳相は、索餌、群泳、回遊、定位などの通常の遊泳行動に多用される。一方、burst phaseでは、遊泳に必要なエネルギーの大部分が普通筋の嫌氣的代謝によって供給されるので、大きな酸素債を伴い、ごく短時間しか遊泳できない。遊泳運動に伴って増大

する酸素要求量は鰓ポンプ方式からラムジェット方式への換水方式の切換えや、心拍数の増加によって補償されるものと考えられる。この遊泳相は攻撃、逃避、急流の遡上などの緊急時に現われる。またprolonged phaseは、上記2相の中間相ではあるが、普通筋の活動による乳酸の蓄積が起るため、いつかは遊泳不能となる。この点ではsustained phaseとは本質的に異なり、むしろburst phaseに近い。しかしこのprolonged phaseでは、血合筋がsustained phaseにひき続き依然として主要なエネルギー供給源である。また遊泳持続時間がかなり長く、普通筋の活動による酸素債も十分に小さい。このことから特に魚の生態面を考える際には、この遊泳相は、sustained phaseに準ずる相とみた方が実際である。

3) 体温 魚は変温動物で、体温は外界水温に等しいと一般に考えられている。しかし、カツオ・マグロ類および大型のサメ類など活動性の高い魚は外界水温より数℃から10℃前後も高い体温をもつことが知られている³³⁾(図7)。さらに、クロマグロの体温は外界水温が5~10℃の間で変化してもほぼ20℃前後に保たれていることがテレメトリー法によってわかっている³⁴⁾。このことから直ちに本種は真の恒温動物であるとはいいがたいが、かといって単純な変温動物の範中からは逸脱しており、熱収支に関して何らかの適応的变化をとげているものと思われる。一説には、通常の恒温動物は放出する熱量を増減させることによって体温調節をする。クロマグロの場合はこれと異なり、魚体の保温性を高くして外界の水温変化に対する追従速度を遅くしたため、結果として“受動的”に恒温性が維持されるものと解釈されている³⁵⁾。しかしながら、マグロ類が“積極的”に体温調節を行っている可能性を示唆する構造がある。マグロ類の血合筋部には多数の細い動脈と静脈が密に分布し、奇網(rete mirabile)と呼ばれる器官を作っている³⁵⁾。奇網は動脈と静脈が密接して対向流をなしているので効率のよい熱交換器として働く。こうした構造は血合筋以外にもみられ、特にカツオでは心臓後方の脊椎下に後主静脈と背大動脈が織りなす大きな奇網が知られている³³⁾。奇網においては、組織で暖められた静脈血と鰓で外界水温と等しくなった冷たい動脈血との間で熱交換が行なわれる。静脈血の熱のかかなりの部分は動脈血へ伝えられるので鰓で失われる熱損失はおさえられ、熱は組織に保存される。これによって組織は常に外界より高い温度に

図6 ブリ(体重750g)の遊泳運動時の生理的パラメータ(筋出力、酸素消費量、乳酸蓄積速度、遊泳持続時間、呼吸数、心拍数)と遊泳速度の関係(実験水温15℃: Tsukamoto, 1984b)²⁹⁾ 750gの魚の巡航速度(U_{crit})は88cm/sと推定され、IPW(65cm/s)とSPR(99cm/s)の間に位置する。

図7 魚体温の等温線図(Carey ら, 1971)³⁵⁾ 図中の点は針状のサーミスタ温度計で体温測定を行なった部位, また点描部は血合筋を示す。A: クロマグロ 環境水温; 19.3°C, B: アオザメ 環境水温; 21.2°C。

保たれ、物質代謝や神経の興奮伝達速度は大きくなって活発な生命活動が可能となる。また一方では、多くの魚が表層血合筋しかもたないのに対し、カツオ・マグロ類は深部血合筋をもっている。血合筋は血管分布が密であるため、これが体表近くにある場合には大きな熱損失の場となる。また巡航速度以下の通常の遊泳状態では血合筋のみ活動しており、ここが主要な熱源となる。マグロ類はこのような血合筋を血管分布の少ない普通筋で包み体の中心近くに置いているので、これもまた奇網同様、保温に有利な構造といえよう。さらにマサバ血合筋の Ca^{2+} -ATPase活性の至適温度は35°Cと、普通筋の32~33°Cに比べて高くなっている²²⁾。このような生化学的特性もまた、魚における血合筋の機能的特化をよく裏付けている。しかしながら、奇網や血合筋の構造はそれ自体では保温の機能しかなく、体温調節機構であるとはいいがたい。加温と冷却の両方向の調節機能が備わることが必要であるが、水中動物の場合は加温の方向、すなわち保温の対策がより重要である。水の熱伝導度は空気の20倍以上も大きく、熱容量も5倍

以上大きいので、水中を高速で遊泳する生物は速やかに多量の熱を失うからである。カツオ・マグロ類の奇網構造と深部血合筋は水中における恒温性維持のための要点に適切であり、彼らがすでに体温調整機構の獲得へ第1歩を踏み出していることを物語っている。ちなみに、クジラ類の鰭にも、動脈の周りを多数の静脈が平行して走り、互いに対向流をなす血管構造のあることが知られている³⁶⁾。これはカツオ・マグロ類の奇網同様、保温のための熱交換器と考えられる。また、カツオ・マグロ類とクジラ類が共通して紡垂型の体形を持つことは、高速で遊泳するための適応であるだけでなく、水中での体温保持の点からも有利である。体重に対する体表面積の割合が小さいため熱の損失が少ないからである。

6. おわりに

魚類の進化史のなかではいくつかの種群の交代が行われた。その栄枯盛衰を握る鍵の一つは激烈な生存競争に勝つための形態と機能であった。初期のサメ類や硬骨魚類の勢力が同時代の甲皮類や板皮類を

しのごうになったのは体形や鰭などの運動器官がすぐれていたからであると考えられている³⁷⁾。また硬骨魚類の中でも軟質類にはじまり全骨類をへて真骨類へと種群の交代が起こった理由として尾鰭が歪形尾から正形尾に変わり、浮力調節の機能をもった鰾が備わったことなどが挙げられている³⁷⁾。より効果的な新しい運動機構を備えたものが水中の生活によりうまく適応し、同時代の古い機構をもつものとの競争に勝ったと考えられる。進化の解釈を運動性のみをもってすることはできないが、少なくとも地質時代を通じて起こった魚類の進化の大筋は形態や機能の面で水中での運動性が高くなる方向に向っていたと言えよう。

イルカの遊泳速度と剛体模型の抵抗値から算出された単位筋重量当りの筋出力が、陸棲動物の常識的な値より一桁大きい値になってしまうことに端を発したGray(1936)³⁸⁾のパラドックスは、水棲動物の抗力減少機構の研究へと発展した。現在、魚類の運動に関する研究は流体力学、生理学、生化学、動作学、行動学、生物工学などの諸分野から派生した多くの研究成果を含む学際的色彩の強い学問領域となっている。

一方、魚類生理学の成果は大部分が安静時の魚について得られたもので、運動時の生理に関する知見は少ない。これまで述べてきたように鰾を欠く魚種や、鰓の換水をもっぱら前進運動に依存するものは常にある速度以上で泳ぎ続けることを余儀なくされている。彼らにとっては穏やかに前進運動している状態こそ“安静状態”で、運動を止めることはむしろ異常事態である。運動と魚体内の生理現象の関係を取扱う魚類の“運動生理学”あるいは“遊泳生理”とも言うべき分野の確立が望まれる。

文 献

- 1) Howell, A.B.: Aquatic Mammals, 338pp., Dover Publications (1970)
- 2) Alexander, R.M.: Animal Mechanics (Biology Series), 346pp., Sidgwick & Jackson, London (1968)
- 3) Webb, P.W.: Bull. Fish. Res. Board Can., 190, 158 (1975)
- 4) Lindsey, C.C.: Fish Physiology (Hoar, W.S. and Randall, D.J. eds), vol. 7, Academic press, New York, p 1-100 (1978)
- 5) Tsukamoto, K., Kajihara, T. and Nishiwaki, M.: Nippon Suisan Gakkaishi, 41, 167-174 (1975)
- 6) Blaxter, J.H.S.: FAO Conf. Fish Behav. Relation Fish. Tech. Tactics, Bergen, Norway Rev. Pap. No. 3, p 1-32 (1967)
- 7) Magnuson, J.J.: Fish Physiology (Hoar, W.S. and Randall, D.J. eds), vol. 7, Academic press, New York, p 239-313 (1978)
- 8) Bone, Q.: Copeia, 1972, 78-87 (1972)
- 9) Kraemer, M.O.: J. Amer. Soc. Nav. Engrs., 72, 25-33 (1960)
- 10) 奈良迫嘉一: 鹿児島大学水産学部紀要, 25, 2 (1976)
- 11) Rosen, M.W. and Cornford, N.E.: Nature (London), 234, 49-51 (1971)
- 12) Hoyt, J.W.: Nature (Wu, T.Y.T., Brokaw, C.J. and Brennen, C. eds.), vol. 2, Plenum, New York, p 653-672 (1975)
- 13) Lighthill, M.J.: J. Fluid Mech., 9, 305-317 (1960)
- 14) Wu, T.Y.: Adv. Appl. Mech., 11, 1-63 (1971)
- 15) Chopra, M.G.: Nature (Wu, T.Y.T., Brokaw, C.J. and Brennen, C. eds.) vol. 2, Plenum, New York, p 635-650 (1975)
- 16) 東 昭: 生物・その素晴らしい動き, 172pp., 共立出版 (1986)
- 17) Aleev, Y.G.: Function and Gross Morphology in Fish, Transl. by Isr. Program Sci. Transl., Jerusalem, 245pp., Springfield (1963)
- 18) 板沢靖男: 現代の魚類学 (上野輝弥・沖山宗雄編), p 181-200, 朝倉書店, (1988)
- 19) Tsukamoto, K.: Nippon Suisan Gakkaishi, 50, 2025-2030 (1984a)
- 20) Greer-Walker, M. and Pull, G.A.: J. Fish Biol., 7, 295-300 (1975)
- 21) Bone, Q.: Fish Physiology (Hoar, W.S. & Randall, D.J., eds) vol. 7, Academic press, New York, p 361-424 (1978)
- 22) 橋本周久と渡部終五: 多獲性赤身魚の有効利用 (日本水産学会編), 恒星社厚生閣, p 33-44 (1981)
- 23) Hashimoto, K., Watabe, S., Kono, M. and Shiro, K.: Nippon Suisan Gakkaishi, 45, 1435-1441 (1979)

- 24) 橋本周久：白身の魚と赤身の魚（日本水産学会編），恒星社厚生閣，p 28-41（1976）
- 25) Johnston,I.A.: Symp. Zool. Soc. Lond., 48, 71-113（1981）
- 26) Johnston,I.A., Frearson,N. and Goldspink, G.: Experientia, 28, 713-714（1972）
- 27) Watabe,S., Hashimoto,K. and Watanabe, S.: J.Biochem., 94, 1867-1875（1983）
- 28) Tsukamoto,K.: Nippon Suisan Gakkaishi, 47, 573-575（1981）
- 29) Tsukamoto,K.: Nippon Suisan Gakkaishi, 50, 2031-2042（1984b）
- 30) Rayner,M.D. and Keenan,M.J.: Nature (London), 214, 392-393（1967）
- 31) Hudson,R.C.L.: J. Exp. Biol., 58, 509-522（1973）
- 32) Bone,Q., Kiceniuk,J. and Jones,D.R.: Fisheries Bulletin U.S., 76, 691-699（1978）
- 33) Stevens,E.D. and Neil,W.H.: Fish Physiology (Hoar,W.S. and Randall,D.J. eds), vol. 7, Academic press, New York, p 315-359（1978）
- 34) Carey,F.G. and Lawson,K.D.: Comp. Biochem. Physiol. A, 44, 375-392（1973）
- 35) Carey,F.G., Teal,J.M., Kanwisher,J.W, and Lawson,K.D.: Am. Zoologist, 11, 137-145（1971）
- 36) 大村秀雄：鯨の生態，184pp., 共立出版（1974）
- 37) コルバート,E.H.: 脊椎動物の進化（田隅本生訳），314pp., 築地書館,（1978）
- 38) Gray,J.: J. Exp. Biol., 13, 192-199（1936）