魚の生理生態現象に対する群の影響—I

ニジマスおよびメダカの酸素消費量に対する群の影響^{*1}

板沢 靖男・松本 勉・神田 猛

(1978年3月27日受理)

Group Effects on Physiological and Ecological Phenomena in Fish-I

Group Effect on the Oxygen Consumption of the Rainbow Trout and the Medaka

Yasuo ITAZAWA^{*2}, Tsutomu MATSUMOTO^{*3}, and Takeshi KANDA^{*2}

Effect of group size or number of individuals in a group on the rate of oxygen consumption were studied with rainbow trout of 7-23 g and medaka or Japanese killifish of 180-490 mg, at 10-12 and 20-21°C, respectively.

Oxygen consumption per unit weight was lower in grouped fish or fish in a larger group than that in an isolated fish or fish in a smaller group, in both the species. The group effect was still recognized in a group of 24 trout bred in a group of 20,000 fish, while not recognized in a group of 17 trout bred in a group of 30 fish (Table 1). The group effect in medaka was still manifested in the dark, but it was much reduced compared with that in the light (Fig. 3).

These facts imply that grouped fish or fish in a large group feel easy mainly by visual contact with fellow fish and reduce their oxygen consumption, while an isolated fish or fish in a small group feel uneasy and exhibit a higher rate of oxygen consumption.

動物の生理現象は多くの場合単一個体について研究されるが、群においてはそれがモディファイされることもあり得ると考えられる。この可能性は生理現象と密接な関連にある生態現象もモディファイされる可能性につながる。水産業は増養殖業を含めてふつう群を対象とするものであるから、生理生態現象に対する群の影響は、水産学の一分野としての魚類生理生態学において重要な問題と考える。

この問題に関して従来から注目されて来た現象に、魚の酸素消費量に対する群の影響がある。個体当たりあるいは単位体重当りの酸素消費量が、群では単独個体より少なくなり、あるいは大きな群では小さな群より少なくなることがあり、この現象はしばしば group effect あるいは mass effect と呼ばれるが、本報では相川¹⁾の“群衆効果”にならつて“群効果”と記する。なお本報では、供試動物の複数の個体が構成される集まりを“群”，構成個体数の少ない群を“小さな群”，その多い群を“大きな群”と呼ぶ。

BOWEN²⁾はナマズの1種 *Ameiurus melas*, SCHUETT³⁾

はキンギョ、右田・花岡・都筑⁴⁾はコイを用いて実験し、いずれも酸素消費量に対する群効果を否定した。しかし SHLAIFER⁵⁾はキンギョ、GEYER・MANN⁶⁾はスズキ亜目の *Perca fluviatilis*, JOB⁷⁾はカワマス、STEFAN⁸⁾はトゲウオおよびコイ科の *Phoxinus laevis* について実験し、いずれも酸素消費量に対する群効果を肯定する結果を得た。なお BRETT・SUTHERLAND⁹⁾はクロマス科の *Lepomis gibbosus* で負の群効果を観察し、これをその攻撃習性によつて説明した。

このように魚の酸素消費量に対する群効果について、従来の研究結果は同一種についても一定していない。またそれらの研究における群の構成個体数は、概して2~5個体程度の少数である。さらに研究例によつては、個体当たりあるいは単位体重当りの水量あるいは空間の大きさが著しく異なっているものもある。

本研究は、ニジマスおよびメダカを用いて、群の構成個体数になるべく多くし、構成個体数以外の条件は原則として等しくして、酸素消費量に対する群の影響を実験的にしらべたものである。

^{*1} 本研究の一部は文部省の科学研究費補助金(特定研究(1)011313, 代表者塚原博)によつた。なお要旨は日本水産学会(1970年4月, 1976年4月)において講演発表した。

^{*2} 九州大学農学部水産学科 (Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Kyushu University 46-04, Hakozaki, Higashi-ku, Fukuoka, 812, JAPAN).

^{*3} 現在は鳥取県水産試験場勤務。

実験方法

供試魚としては、ニジマス *Salmo gairdneri irideus* およびメダカ *Oryzias latipes* を用いた。全実験を通じて、前者は、7~23 g, 後者は 180~490 mg であったが、各実験においては個体数の異なる幾つかの実験区間の体重差は極めて小さかった。ニジマスは、Exps. S1~S6 では実験水温と等しい温度で孵化させた後約 30 個体ずつの群で 5~7 か月間その温度で飼育したものを用い、Exps. S7, S8 では約 20,000 個体の群で約 10 か月間飼育されていたものから 45~50 個体ずつの群を作つて実験水温で 20~70 日間飼育したものを用いた。メダカは Exps. R1, R2 では野生のメダカ、Exp. R3 ではヒメダカで、それぞれ約 500 個体の群で飼育されていたものから、約 100 個体の群を作つて、2 週間以上実験水温に順化した後に用いた。

順化中、ニジマスにはマス稚魚用クランブル餌料を毎日体重の 1% ずつ、メダカにはコイ稚魚用クランブル餌料を毎日体重の 2.5~3.0% ずつ投与したが、実験中および実験前の若干時間（ニジマスでは約 40 時間、メダカでは約 24 時間）は絶食させた。順化水温および実験水温は、ニジマスでは 10~12°C、メダカでは 20~21°C の範囲に亘つたが、各実験の幾つかの実験区間には水温差は全くなく、また各実験の一連の連続測定中の水温変動も $\pm 0.1^\circ\text{C}$ 以内であつた。

酸素消費量の測定は、ニジマスでは密閉止水式、メダカでは流水式としたが、ニジマスの場合も測定と測定の中間は流水状態とし、測定時にのみ水の流通を止めて止水状態とした。従つていずれの場合も、水質などの条件を等しくした連続測定が可能であり、供試魚を呼吸室に收容してから酸素消費量が漸減してほぼ一定になるまでの時間を予備実験で確かめてから測定を行つた。例えばメダカの場合、酸素消費量は呼吸室に收容してから漸減して 7 時間後にはほぼ一定値に達し、その後約 15 時間そのレベルに保たれることを予備実験で確かめたので、本実験では呼吸室に收容後 7~11 時間の 4 時間に 3 回の連続測定を行い、その平均値を各実験の結果とし、そのような実験を供試魚を換えて 5~10 回反復して一連の実験とした。メダカにおける Exp. R1 を除いて、個体当たりおよび単位体重当たりの空間の大きさが実験区間でほぼ等しくなるように、呼吸室および收容個体数を考慮した。測定時の水中溶存酸素飽和度は、ニジマスでは最低 70% 以上、メダカでは最低 80% 以上を保つようにした。メダカにおける測定装置の 1 例 (Exp. R2 の場合) を Fig. 1 に示す。

ニジマスを用いた Exps. S1~S8 およびメダカを用いた Exps. R1, R2 では照明をつけ、側面には不透明な

Fig. 1. Diagram of an example of the experimental arrangements used to measure the group effect on the oxygen consumption of medaka.

Upper: the lateral view, Lower: the ground plan, B: oxygen bottle, RC: respiratory chamber, C: stopcock, CT: constant head tank, P: pump, R: reservoir, L: light, WF: water flow.

被いあるいは衝立を用いて隣接する呼吸室の魚を視覚的に認めることを妨げた。メダカを用いた Exp. R3 のみは無照明とし、さらに各呼吸室を黒色ポリエチレンフィルムで被つて、完全な暗黒状態として、同じ呼吸室内でも視覚的には仲間個体を認め得ないようにした。

群効果の程度を表わす指標として、下記の式による G.E. の値を用いることにする。

$$\text{G.E.} = \frac{\text{単独個体の酸素消費量} - \text{一群の酸素消費量}}{\text{単独個体の酸素消費量}} \times 100 \quad (1)$$

$$\text{G.E.} = \frac{\text{小さな群の酸素消費量} - \text{大きな群の酸素消費量}}{\text{小さな群の酸素消費量}} \times 100 \quad (2)$$

ニジマスの実験には (1) または (2) 式、メダカの実験には (1) 式を適用した。

結 果

ニジマスにおける群効果

(1) 約 30 個体の群で育つたニジマスの場合
容積 3.9 dm³ の呼吸室 B に 1 個体、10.9 dm³ の呼吸

Table 1. Group effect on the oxygen consumption of rainbow trout bred in small groups and those bred in a large group

Exp.	Respiration chamber and size (dm ³)	Number of fish	Mean wt. of fish (g)	Space		Water temp. (°C) Mean±S.D.	$\dot{V}O_2$ μl/fish, min	G. E. %	$\dot{V}O_2$ ml/kg, h	G. E. %
				dm ³ /fish	dm ³ /g					
S1	B (3.9)	1	18.9	3.9	0.21	11.2±0.0	71.2	51	226	41
	D (10.9)	3	15.5	3.6	0.23		34.6		134	
S2	B (3.9)	3	16.0	1.3	0.082	11.0±0.1	64.8	43	243	49
	D (10.9)	9	17.7	1.2	0.068		36.9		125	
S3	A (2.0)	5	15.5	0.4	0.026	11.0±0.1	80.9	40	313	45
	C (5.6)	15	16.9	0.4	0.022		48.7		173	
S4	B (3.9)	6	9.5	0.7	0.069	11.2±0.0	30.7	16	194	16
	D (10.9)	15-18	9.5	0.7-0.6	0.076 -0.064		25.8		163	
S5	D (10.9)	11	14.6	1.0	0.068	10.6±0.1	38.0	8.4	156	9.0
	E (25.0)	25	14.7	1.0	0.068		34.8		142	
S6	D (10.9)	17	15.5	0.6	0.041	10.3±0.1	31.3	3.2	121	-1.7
	E (25.0)	39	14.8	0.6	0.043		30.3		123	
S7	B (3.9)	3	15.3	1.3	0.085	11.3±0.1	77.0	69	302	71
	D (10.9)	9	16.3	1.2	0.074		23.6		87	
S8	D (10.9)	24	16.1	0.45	0.028	10.0±0.1	40.3	17	150	15
	E (25.0)	62	15.7	0.40	0.026		33.5		128	

The oxygen consumption ($\dot{V}O_2$) was measured by a closed method.

G. E. = 100 ($\dot{V}O_2$ in a smaller group - $\dot{V}O_2$ in a larger group) / $\dot{V}O_2$ in a smaller group.

$\dot{V}O_2$ is listed in the mean value of three determinations, and G. E. is calculated based on the mean values of $\dot{V}O_2$.

Trout used in Exps. S1-S6 were bred in groups of about 30 fish, and those in Exps. S7, S8 in a group of about 20,000 fish.

室 D に 3 個体を収容し、1 個体当りの空間を 3.9 あるいは 3.6 dm³、1 g 当りの空間を 0.21 あるいは 0.23 dm³ とほぼ等しくして、3 回の連続測定を行つた結果が Table 1 の S1 欄である。酸素消費量は個体当りでも単位体重当りでも、単独個体より 3 個体の群の方が低くなり、G.E. は前者で 51%、後者で 41% となった。

以下 Exp. S6 まで、個体当りおよび単位体重当りの空間をなるべく等しくして、小さな群と大きな群の酸素消費量を比較したものである。

小さな群と大きな群の構成個体数の比はほぼ一定の 3.0~2.3 であつても、両群の構成個体数がある程度大きくなると群効果は漸減し、17 個体の群と 39 個体の群の間には群効果は認められなくなった。

(2) 約 20,000 個体の群で育つたニジマスの場合

約 20,000 個体の大きな群で育つたニジマスについて同様な実験を行つた結果が Table 1 の S7 および S8 欄である。約 30 個体の小さな群で育つたものに比べて、さらに顕著な群効果が認められた。すなわち 3 個体と 9 個体の間の G.E. が、Exp. S2 では 49% であるのに対し Exp. S7 では 71% であり、また先の例では 17 個体と 39 個体の間で群効果が認められなくなったのに対し、大きな群で育つたものでは 24 個体と 62 個体の間でもなお群効果が認められた。

メダカにおける群効果

(1) 大きさの等しい呼吸室に個体数の異なる魚を収容

した場合 (Exp. R1)

容積 20 cm³ の透明アクリル円筒を呼吸室とし、その 4 本にそれぞれ 1, 2, 3, あるいは 4 個体を収容して酸素消費量を測定し、3 回ずつ連続測定を行う実験を、供試魚を換えて 5 回反復した結果を Table 2 に示す。個体当りの酸素消費量も単位体重当りの酸素消費量も、概ね個体数の増加に従つて減少する傾向を示し、後者では単独個体と群の間に $p < 0.05$ で差が認められた。

(2) 個体当りの空間の大きさを等しくした場合 (Exp. R2)

容積 10, 20, 40, 70 あるいは 200 cm³ の透明アクリル円筒を呼吸室とし、それぞれ 1, 2, 4, 7, あるいは 20 個体を収容し、3 回ずつの連続測定より成る実験を、供試魚を換えて 10 回行つた結果を Fig. 2 に示す。酸素消費量は個体当りでも単位体重当りでも、個体数の増加と共に減少する傾向を示し、単独個体と 4, 7, あるいは 20 個体の群、2 個体と 4 (個体当りの値では有意差なし)、7 あるいは 20 個体、および 4 個体と 7 (単位体重当りの値では有意差なし)、あるいは 20 個体の群、の間に $p < 0.05$ で差が認められた。群効果は Exp. R1 の場合より顕著で、単独個体に対する 4 個体の G.E. を例にとると、Exp. R1 の 16.7% に対し Exp. R2 では 28.4% であつた。

(3) 暗黒状態にした場合 (Exp. R3)

Exp. R2 と同じ呼吸室を用い 10, 40, あるいは 70

Table 2. Group effect on the oxygen consumption of medaka tested in chambers of the identical space

Exp.	Size of chamber (cm ³)		20		20		20		20	
	Number of fish		1		2		3		4	
	Weight of fish (mg)	Water temp. (°C)	Oxygen consumption ($\dot{V}O_2$)							
			$\mu\text{l/fish, min}$	ml/kg, h	$\mu\text{l/fish, min}$	ml/kg, h	$\mu\text{l/fish, min}$	ml/kg, h	$\mu\text{l/fish, min}$	ml/kg, h
R 1—1	500±26	19.8	2.70	330	2.35	276	2.55	301	2.32	284
R 1—2	455±35	19.8	2.76	340	2.13	293	2.45	310	1.85	250
R 1—3	501±35	19.8	2.70	370	2.59	310	2.34	285	2.57	294
R 1—4	454±34	20.0	2.21	297	1.89	265	1.89	247	1.97	267
R 1—5	511±39	20.0	2.09	294	2.30	271	2.13	242	2.32	267
Mean±S.D.		19.9	2.49	326	2.25	283	2.27	277	2.21	272
		±0.1	±0.28	±28	±0.23	±16	±0.24	±28	±0.26	±15
G. E. (%)		—	—	—	9.6	13.2	8.8	15.0	11.2	16.7

The oxygen consumption was measured by a constant flow method.

G. E. = $100 (\dot{V}O_2 \text{ of an isolated fish} - \dot{V}O_2 \text{ of grouped fish}) / \dot{V}O_2 \text{ of an isolated fish}$.

G. E. is calculated based on mean values of $\dot{V}O_2$.

Fig. 2. Group effect on the oxygen consumption of medaka tested in chambers of the equal space per fish (10 cm³).

The oxygen consumption ($\dot{V}O_2$) was measured by a constant flow method, and G.E. was calculated by the same equation as that in Table 2. Mean values and standard deviations of $\dot{V}O_2$ are shown by open circles and vertical bars, and values of G.E. by open squares.

cm³ のものに 1, 4, あるいは 7 個体を収容し, 完全な暗黒状態で, 3 回ずつの連続測定より成る実験を 8 回反復した結果を Fig. 3 に示す。酸素消費量およびその標準偏差が照明下の Exp. R2 より著しく小さくなり, 群効果も顕著に小さく成り, 単独個体に対する 7 個体の G.E. を例にとると, Exp. R2 の 36% に対し Exp. R3 では 20% であった。しかし単独個体に比べ 4, あるいは 7 個体の群では酸素消費量がやはり低く, その間に $p < 0.05$ で差が認められた。

考 察

1. ニジマスおよびメダカの両種とも, 単独個体より群では, また小さな群より大きな群では, 個体当たりおよび単位体重当りの酸素消費量が少なく, 正の群効果が認められる。両種とも仲間個体の多く存在する方が自然で落着き易く, そのため運動量や代謝量が小さく成り, 酸素消費量が低くなつたのであろうと推測される。

2. 大きな群で育つたニジマスでは小さな群で育つた

Fig. 3. Comparison of group effects (right) on the oxygen consumption (left) of medaka between in the light and in the dark.

The oxygen consumption was measured by a constant flow system with chambers of the equal space per fish (10 cm³). G.E. was calculated by the same equation as that in Table 2. Open circles and open squares are values in the light and solid circles and solid squares those in the dark.

ものより群効果が顕著であつたこと (Table 1) は、群効果に群としての履歴が影響することを示しており、さらに群効果が心理的なものであることを示唆していると考えられる。この考え方によれば、約 30 個体の群で育つたニジマスは 17 個体の群で充分落ち着きを得たのに対し、約 20,000 個体の群で育つたものは 24 個体の群でもなお充分に落ち着くことが出来なかつたのであろうと推測される。

従来酸素消費量に対する群効果を認めた研究は幾つかある⁵⁻⁹⁾が、SHLAIFER⁵⁾ がキンギョにおいて 1 個体と 2 個体の間には群効果が認められたが、2 個体と 4 個体の間には認められなかつたと報告しているほかは、群効果の限界を論じたものではなく、群効果に対する群履歴の影響に触れたものも全くない。

3. 暗黒状態で群効果が著しく小さくなつた事実 (Fig. 3) は、群効果が視覚 (あるいは光覚) による仲間個体の認識に大きく依存していることを示している。しかしまた暗黒状態でもなお有意な差を以て群効果が認められた事実は、振動感覚あるいは化学感覚なども関与

している可能性を示唆している。

従来の研究でもキンギョ¹⁰⁾およびトゲウオ⁸⁾において視覚の関与が重視され、また *Phoxinus laevis*⁸⁾ において化学感覚の関与が示唆された。

4. 空間の絶対的な大きさを等しくしたメダカの Exp. R1 でも、空間の個体当りの大きさを等しくしたニジマスの実験およびメダカの Exps. R2, R3 でも、程度の差はあれ群効果が認められたことは、空間の大きさがこの範囲ならその大きさに拘らず、仲間個体の存否・多少が重要な意義を持つことを示しているものと考えられる。

本研究で群効果とみなした実験結果の中には、空間の効果も含まれている可能性がある。すなわち個体当りの空間の大きさを等しくしたため、単独個体あるいは小さな群では空間の絶対的な大きさが小さく、「狭さ」のために魚が落ち着かなくて酸素消費量が大きくなつた可能性がある。しかし全体の傾向としての群効果を否定するほど大きな影響があつたとは考えられない。

5. メダカを用いた実験のうち、Exp. R2 では Exp. R1 より単位体重当りの酸素消費量が全般に高かつたが、これは前者の供試魚が 180~190 mg で後者の 480~490 mg より著しく小さかつたためと考えられる。Exp. R3 の供試魚は 180~220 mg で Exp. R2 の場合と近似しており、両者の酸素消費量の差は光の有無によると考える。

文 献

- 1) 相川広秋: 水産資源学総論, 第 1 版, 産業図書, 東京, 1949, pp. 23-25.
- 2) E.S. BOWEN: *Biol. Bull.*, **63**, 258-270 (1932).
- 3) F. SCHUETT: *Ecology*, **15**, 258-262 (1934).
- 4) 右田正男・花岡 資・都筑 清: 水産試験場報告, **8**, 99-173 (1937).
- 5) A. SHLAIFER: *Physiol. Zool.*, **11**, 408-424 (1938).
- 6) F. GEYER and H. MANN: *Z. vergl. Physiol.*, **27**, 429-433 (1939).
- 7) S.V. JOB: *Univ. Toronto Stud. Biol. Ser.*, **61**, 1-39 (1955).
- 8) M. STEFAN: *Zoologicheskii Zhurnal*, **37**, 222-228 (1958).
- 9) J.R. BRETT and D.B. SUTHERLAND: *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **22**, 405-409 (1965).
- 10) A. SHLAIFER: *Physiol. Zool.*, **12**, 381-392 (1939).