

特集2 動物行動学を物理の目で捉え直す：力と熱が形づくる動物の行動様式

総説論文

行動的体温調節の観点から見た海産魚の採餌戦略

中村 乙水*

長崎大学海洋未来イノベーション機構環東シナ海環境資源研究センター

Marine fish foraging strategy in relation to behavioral thermoregulation

Itsumi Nakamura*

Institute for East China Sea Research, Organization for Marine Science and Technology, Nagasaki University

要旨：海洋環境は深度によって温度が大きく異なり、水柱内を自由に移動する能力のある魚類は深度を変えることで能動的に体温を調節することができる。また、身体が大きい魚ほど熱慣性が大きくなり、好適温度外の環境中に滞在できる時間が長くなる。本研究では、魚類が好適温度外の環境にいる餌を利用する際の効率的な採餌様式について、深い潜水を行って深海性のクラゲ類を食べるマンボウ *Mola mola* を例として、体温調節の観点から考察した。マンボウが潜水を行って餌のいる低水温の深場で採餌した後に高水温の海面付近で体温を回復することを1回の潜水サイクルと定義し、潜水時間を変化させた時に餌場滞在時間、移動時間、海面滞在時間の時間割合がどのように変化するかのシミュレーションを行った。潜水時間が短いと移動時間の割合が増え、潜水時間が長いと体温回復に要する時間の割合が増加し、餌場滞在時間を最大にするような潜水時間が得られた。この潜水時間は、餌場が深くなるほど長くなり、また体サイズが大きくなるほど長くなると推定された。これは餌資源ではなく熱資源を効率的に利用することで採餌に充てられる時間を最大化するという最適採餌理論の一例になると考えられる。

キーワード：マンボウ、外温性魚類、鉛直移動、中心点採餌

Abstract: The thermal environment of the ocean changes drastically with depth, and fish can actively regulate their body temperatures through short-term vertical migrations. The larger a fish's body size, the greater its thermal inertia, and the longer it can remain outside its preferred temperature range. In this paper, foraging strategies used by fish to catch prey in environments outside their preferred temperature range are discussed in terms of thermoregulation, using the example of the ocean sunfish *Mola mola*, which makes deep dives to feed on deep-sea jellyfish. With variations in dive duration, the proportion of time spent moving increased when the dive was short, and the proportion of time spent in body temperature recovery increased when the dive was long. Thus, there is a dive duration that maximizes foraging time. This dive duration was estimated to increase with prey depth and fish body size. This may be an example of the optimal foraging theory whereby foraging time is increased through the efficient use of thermal resources rather than food resources.

Keywords: ocean sunfish, ectothermic fish, vertical movement, central place foraging

はじめに

魚類の行動的体温調節

温度は動物の生息地選択において重要な要因となっており、温度に基づいて生息地選択を行う行動的体温調節は様々な動物に見られる。魚類においても、水槽内に水温勾配を生じさせると、魚種毎に異なる温度に対する選好性を示す (Neill 1979; 土田 2002)。温度の変化は魚類の生理機能や生化学反応に変化を引き起こし、好適温度領域を外れると、極端な影響では死亡してしまうこともある。また、生存可能な温度範囲内においても、代謝速度の変化を介して心拍数や酸素消費量、成長速度などに影響する。好適温度は魚類の状態 (活動、休息など) によっても異なるが、標準代謝速度と最大代謝速度の差が最大になる温度が活動には最適とされる (Pörtner and Peck 2010)。魚類の水温に対する選好性は事前の温度順応に影響される急性のものもあるが、水温勾配のある水槽内に十分な時間放置されると、事前の温度順応に依らず魚種固有の好ましい温度領域に引き寄せられる (Raynolds and Casterlin 1979)。野外においても、発電所の温排水により局所的に大きな水温勾配の生じた環境では、水温に対する選好性を示す結果が知られている (Neill and Magnuson 1974)。このような野外環境の水温勾配は、発電所のような人為的な影響によって生じるだけでなく、太陽光によって表層が温められることや温度変化に伴って水の密度が変わることによって深度方向にも生じ、それが水圏環境の特徴として挙げられる。行動的体温調節には、単に好適温度に対する選好性だけでなく、活動前に体温を上昇させ活動性を高めるために朝方の日光浴によって体温を上昇させる爬虫類のように、活動の状態に応じて適切な体温に調節するものもある。魚類における例として、夜行性のハナカケトラザメ *Scyliorhinus canicula* L. は、夜間は水温の高い浅瀬に、休息する昼間は水温の低い深場に移動することや (Sims et al. 2006)、サンゴ礁に住むサメ類では、夕方に温かい浅瀬で体温を上昇させ、夜間の活動性を高めることが示唆されている (Papastamatiou et al. 2015)。また、体サイズが大きくなるほど熱慣性の大きさによって体温が変化しにくくなり、適温範囲外の環境下でもしばらく体温を維持することができる (Nakamura et al. 2020)。熱慣性を利用して好適水温範囲外の環境に短時間の侵入を繰り返すような行動的体温調節として、カワマス *Salvelinus fontinalis* Mitchell は、高水温と低水温の間を短い周期で往復することで体温を経験水温より狭い範囲に維持すると考えられている

(Pépin et al. 2015)。また、沿岸を母川回帰中のサケ *Oncorhynchus keta* Walbaum では、母川の手がかりを調べるために河川水を含む表層水へ侵入しなければならないが、表層水が高温の時期には高温の表層水と低温の深層水を往復して行動的体温調節を行っていると考えられている (Tanaka et al. 2000)。

魚類の体温計測

魚類の行動的体温調節は、水温に対する選好性など水温を指標として調べられてきたが、実際に体温がどのように変化しているかを調べるためには、生息環境の水温だけではなく魚類の体内に温度計を挿入して直接体温を測るアプローチが有効である。魚類の体温は、古くは水銀式の温度計を魚体に挿入することで計測されてきた。この手法により、魚類の大部分を占める外温性魚類は周囲の環境温度と体温が同等であるが、マグロ類などの一部の魚類は水温よりも数℃高い体温を持つことが発見された (Davy 1837)。外温性魚類についても、生物である以上熱を発しているだろうという考えを元に体温を計測した研究では、複数の魚種で体温は水温よりも 0.2 - 10℃程度高かったとされる (Kidder 1880; Simpson 1908)。しかし、その後の研究により、魚体が暴れることによる体温上昇など正確に安静時の体温を測定できていない問題点が指摘されている。実際、検流式の温度計を用いて安静な状態の魚類の体温を連続して測定した研究により、外温性魚類においては体温と水温の間にはほとんど差がないことが確認されている (Clausen 1934)。本研究で対象とするマンボウ *Mola mola* L. の体温もこの手法で計測されており、体温は現場の水温よりも 3 - 4℃低かったが、これは深い場所から引き上げてすぐに計測したためであろうと考察されている (Morrow and Mauro 1950)。魚類の体温を連続して測定できるようになったことにより、魚類の周囲の水温が変化したときの体温の変化、すなわち行動的体温調節を行っている時の体温の変化を調べることができるようになった (Crawshaw 1975)。魚類が外界の温度環境を利用して行動的体温調節を行う際に重要な要素として、外界との熱交換率がある。水温を変化させると魚類の体温はそれに追従して変化するが、熱交換率の変化によって周囲の水温との差に対してどのくらいの速さで体温が変化するかが変わる。実際に水温を変化させた時の魚類の体温変化を記録すると、体温よりも高い水温中において温められている状態と体温より低い水温中において冷やされている状態と熱交換率が異なり、温められている状態の熱交換率が冷やされている状態に比

べて最大2倍程度大きいことがわかっている (Spigarelli et al. 1977; Stevens and Sutterlin 1976)。これは、鰓や体表における熱交換率が血流によって変化するためであると考えられている (Stevens and Sutterlin 1976; Sorenson and Fromm 1976)。実際に血流のない死んだ魚の熱交換率はずっと小さく、血流が体内の熱の輸送に重要な役割を担っていることが知られている (Carey and Gibson 1987; Reynolds 1977)。また、水温よりも高い体温を持つマグロ類においても体の複数箇所を計測することで体内の温度分布を調べることができるようになり、血合筋で熱産生していることや奇網と呼ばれる対向流式の熱交換器によって熱を効率よく体内に留めることも明らかになった (Carey and Teal 1966, 1969)。その後の魚類の体温に関する研究は、このような内温性を持つ魚種を対象にしたものにおいて盛んである。

野外において魚類の追跡に用いられていた超音波発信器に温度の情報も発信させることで、外洋を自由に遊泳する魚類の体温を追跡しながら計測できるようになった。この手法により多くの内温性を持つ魚種で実際に水温よりも体温が高く保たれていることが確認された (Carey and Teal 1969; Carey et al. 1982; Dizon and Brill 1979; Holland et al. 1992; Goldman et al. 2004)。また、これらの魚種も熱産生による体温維持だけでなく、水温の鉛直勾配を利用して行動的体温調節を行うことも明らかになった。メバチ *Thunnus obesus* Lowe では行動的体温調節とその時の体温変化から求められた熱交換率について驚くべき結果が得られており、深海で低下した体温を表層の温かい水で温める際に熱交換率が最大で2桁も大きいことがわかった (Holland et al. 1992)。それに対し、水温が体温と同等であると考えられていた外温性魚類を対象とした研究は少ないが、ヨシキリザメ *Prionace glauca* L. では、水温28℃の海面から10℃の深度400 mまで大きな浅深移動を行う際に、体温が15 - 20℃の範囲を外れる前に深度を変えることで、経験する水温よりも体温を狭い範囲に保つよう行動的体温調節を行うことがわかった (Carey and Gibson 1987; Carey and Scharold 1990)。その後、IT技術の発展によって記録計がデジタル化し、小型化・大容量化することで、海産魚の体温研究は、記録計を体内に埋め込んで放流した後に再捕獲によりデータを得る手法や、記録計を魚体から切り離して回収することでデータを得る手法が確立した (Block et al. 1998)。その手法においても、内温性を持つ魚種を対象とした研究が盛んにおこなわれており、マグロ類の行動的体温調節や成長に伴う内温性の獲得 (Aoki et al. 2020; Kitagawa et al. 2000,

2001; Hino et al. 2021)、アカマンボウ *Lampris guttatus* Retzius が非常に発達した内温性を持つ事実も明らかになった (Wegner et al. 2015)。外温性魚類の体温を直接計測した研究例は限られているが、マンボウ、シイラ *Coryphaena hippurus* L.、ジンベエザメ *Rhincodon typus* Smith、メカジキ *Xiphias gladius* L. (Furukawa et al. 2015; Nakamura et al. 2015, 2020; Stoehr et al. 2018) などの魚種で野外における行動的体温調節時の体温変化が計測されている。

魚類の行動的体温調節と採餌戦略

魚類の温度に対する選好性は、物理的構造や餌の存在などの他の環境要因に対する選好性よりも優先されることが示唆されてきた (Neill and Magnuson 1974)。魚類が餌や温度に応じて生息地を選択するメカニズムは、餌だけの場合は最適採餌戦略、温度だけの場合は行動的体温調節、さらに餌と温度の組み合わせた全体的なエネルギーの節約など、様々な形で提案されている (Krause et al. 1998; Wildhaber and Crowder 1990; Wildhaber 2001)。最適採餌戦略は移動時間や餌の処理時間も含めた“時間あたりの獲得エネルギー”を最大化することに焦点を当てているが、行動的体温調節を行う際にも時間を費やす必要があるため、時間の部分に影響する。温度による生息地選択と餌や隠れ家による生息地選択の重要度を調べるために、実験室内で水温勾配をつけた水槽内に餌や隠れ家が存在する時のコクチバス *Micropterus dolomieu* Lacépède の分布を調べると、適温範囲内では水温よりも餌や隠れ家の要因が強いが、適温から外れるほど水温の要因が強くなった (Bevelhimer 1996)。水温勾配を持つ環境中にパッチ状に分布する餌を利用する場合の魚類の分布をモデル化すると、実際の魚の行動は餌場間の移動だけを考慮した最適採餌戦略だけでは説明できず、水温勾配を利用した行動的体温調節も考慮しなければならないことが示唆された (Wildhaber and Lamberson 2004)。

行動的体温調節と採餌行動の関連について実証された海産魚として、潜って深海性のクラゲ類を捕食するマンボウがいる (Nakamura et al. 2015)。マンボウの深度変化と採餌行動を調べると、マンボウは温かい海面と冷たい深い場所を往復していたが、採餌は主に深い場所で行っていることがわかった。その時のマンボウの体温変化を記録すると、深い場所に滞在中に徐々に低下し、その後の海面滞在中に回復していたことが明らかになった。つまり、マンボウが海面と深い場所を往復する行動は、冷たい深い場所にある餌場を利用するために温かい海面で

体温を回復するという行動的体温調節を行っていたためだと考えられる。マンボウと同様に深海で餌を食べるメバチでは行動的体温調節についてより詳しく調べられており、冷たい深海に滞在可能な時間を最大化するモデルによってメバチの行動を説明することが試みられている (Thygesen et al. 2016)。メバチは体温が 15°C より低下した時に遊泳能力が低下する。海面から深度 100 m までの水温 28°C の混合層と深度 500 m にかけて水温 10°C まで低下する水温躍層があり、餌が深度 400 - 500 m に分布するという環境において、体温が 15°C に低下するまで餌のいる深度に滞在し、体温が 15°C に低下すると混合層中に浮上して体温を回復、体温が 22°C に回復すると再び餌のいる深度に戻るという一連の行動によって、体温 15°C 以上を保ちながら餌のいる深度に最も長く滞在できると推定された。これは実際のメバチの行動ともよく類似し、メバチは遊泳能力を保ちながら餌のいる深度に滞在可能な時間を最大化していると考えられている。

マンボウの事例

マンボウの採餌行動と行動的体温調節

餌がパッチ状に分布し、食べることでパッチ内の餌が目減りしていく場合、パッチ内の餌を食べ尽くすよりも、餌場までの移動にかかった時間によってある程度の時間で切り上げるにより、餌の獲得効率が最大になる。この中心点採餌は代表的な最適採餌戦略としてよく取り上げられる (Munger 1984; Wetterer 1989)。前述のマンボウの行動は、深い場所の餌を利用するための海面を起点とした中心点採餌と見做すことができそうである。そこで、Nakamura et al. (2015) のデータを用いて、温かい海面と餌のいる深い場所を往復するマンボウの行動について、メバチのように餌のいる深度に滞在可能な時間を最大化するモデル (Thygesen et al. 2016) で説明できるかを検証した。マンボウの鉛直移動を見ると、昼間に海面と深度 50 - 200 m とを数十分間隔で往復していた (図 1a)。マンボウは深度 50 m までは約 2 分、深度 150 m までは約 6 分で到達し、その後、数十分にわたってその深度に滞在した後、海面に戻っていた (図 1b)。ここで、海面から深い場所に潜って海面に戻るまでを便宜上”潜水”と呼ぶこととする。マンボウに取り付けられたカメラによって確認された餌生物は主にクダクラゲ類で、複数の種類が含まれていたが分布深度が異なり、深度 150 m 付近、深度 50 m 付近に分布の極大が見られた (図 1c)。カメラに餌生物が写ったタイミングと行動の照合から、捕食行

動は遊泳速度の急激な変化で特徴づけられる (Nakamura et al. 2015)。捕食行動と考えられる遊泳速度変化が起こる頻度は、潜水が継続しても変化しなかった (図 1b, d)。また、餌生物を部分的に捕食して残りは捨てる行動が見られた (Nakamura et al. 2015)。このことから、餌のいる深度帯には餌生物は豊富に存在すると推測される。

海面が温められたことによって表層の水が成層することで生成される季節躍層の発達により、水温の鉛直分布は海面の 17 - 21°C から深度を増す毎に急激に低下し、深度 50 m で 10 - 12°C、深度 150 m で 6 - 8°C だった (図 1c)。マンボウの体温は海面水温と同程度だったが、潜水中に徐々に低下し、その後の海面滞在中に回復していた。海面に戻り始める時の体温は概ね 15°C 程度だった (図 1a)。熱交換率の指標となる全身熱交換係数は大きなマンボウほど小さかったが、どのような体サイズにおいても体温低下中より体温回復中の方が約 4 倍大きかった (図 1e)。この回帰線を、体重と全身熱交換係数の関係として用いた。

採餌時間の最大化

マンボウが海面と餌場を往復する場合に、最も餌場に長く滞在できる周期を行動的体温調節の観点から次のように求めた。体温低下中の全身熱交換係数を k_c 、体温回復中の全身熱交換係数を k_w とし、海面に戻り始める時の体温を T_{lim} 、海面の水温を T_{surf} 、餌場の水温を T_{dep} とすると、餌場滞在中と海面での体温回復中の体温 T_b は時間 t の関数としてそれぞれ以下の式で表せる。

$$T_b(t) = T_{surf} + (T_{lim} - T_{surf}) \times e^{-k_w t} \quad \text{式 (1)}$$

$$T_b(t) = T_{dep} + (T_{lim} - T_{dep}) \times e^{k_c t} \quad \text{式 (2)}$$

この時、ある潜水時間 u に対して、その間に低下した分の体温を回復するのに必要な海面滞在時間 s は式 (1, 2) の関係から以下のように表せる (図 2a)。

$$T_{dep} + (T_{lim} - T_{dep}) \times e^{k_c u} = T_{surf} + (T_{lim} - T_{surf}) \times e^{-k_w s} \quad \text{式 (3)}$$

$$s = \frac{1}{k_w} \times \log \left(\frac{T_{lim} - T_{surf}}{T_{dep} - T_{surf} + (T_{lim} - T_{dep}) \times e^{k_c u}} \right) \quad \text{式 (4)}$$

1 回の潜水とその後の海面滞在中を 1 サイクルとすると、1 サイクルの時間は $u+s$ となる。また、海面から餌場までの移動時間を m とすると潜水時間から往復にかかる移動

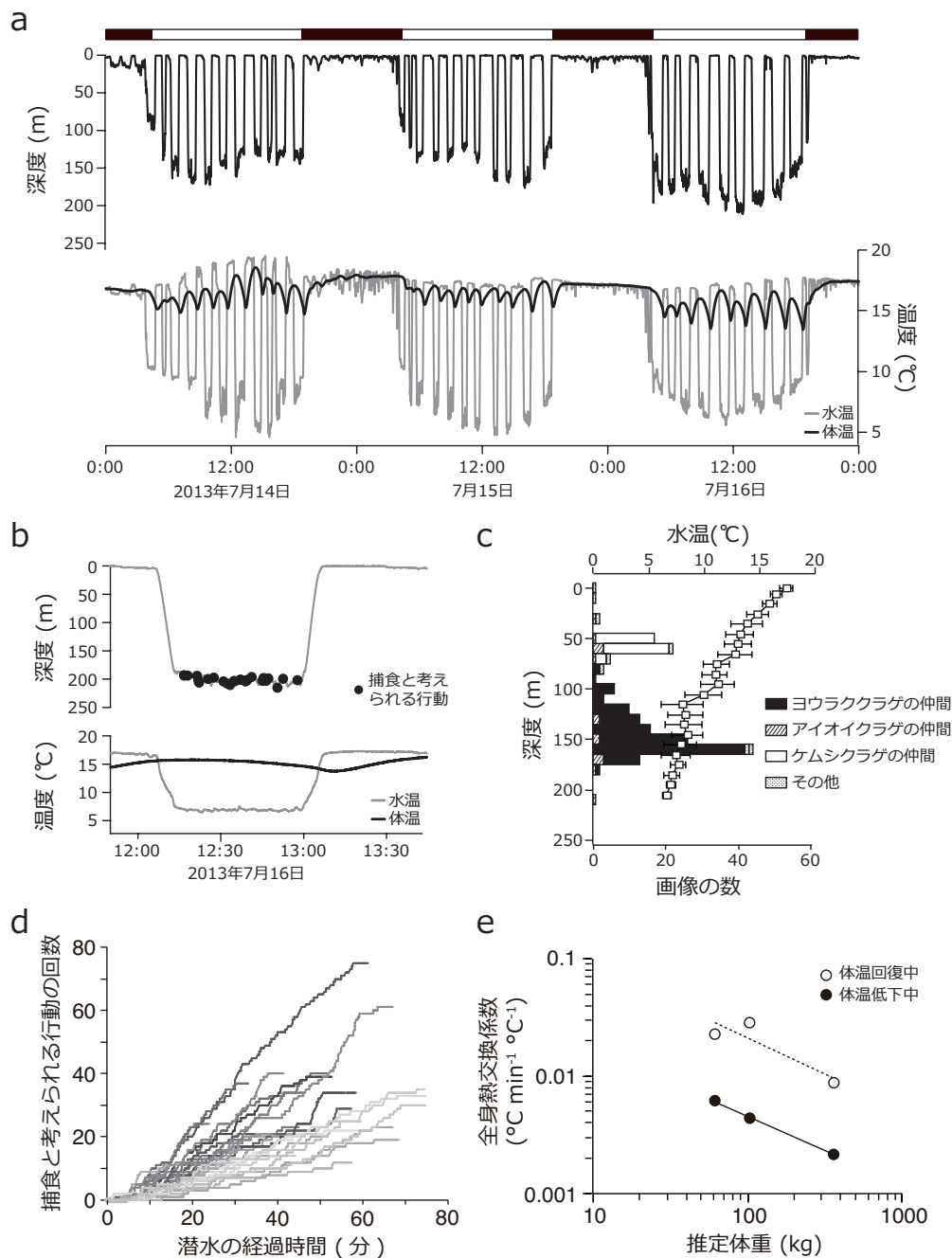


図 1. (a) 推定体重約 100 kg のマンボウの浅深移動とその時の水温と体温の変化 (Nakamura et al. 2015 を改変)。図上のバーは、白：昼間、黒：夜間を示す。(b) 1 回の潜水サイクルの深度変化とその時の水温体温の変化。深度上の黒丸は、捕食行動と考えられる遊泳速度変化が起こった点を示す。(c) マンボウに装着したカメラに写った餌生物の深度分布と水温の鉛直分布 (Nakamura et al. 2015 のデータを使用)。水温の鉛直分布は 10 m 毎に平均値を算出し、エラーバーは標準偏差を示す。(d) 潜水の経過時間と捕食行動と考えられる遊泳速度変化の累積回数の関係 (Nakamura et al. 2015 のデータを使用)。各線はそれぞれ 1 回の潜水を示す。(e) マンボウの全身熱交換係数 (水温との温度差に対する体温変化速度) と体サイズとの関係 (Nakamura et al. 2015 を改変)。黒丸は体温低下中、白丸は体温回復中を示す。

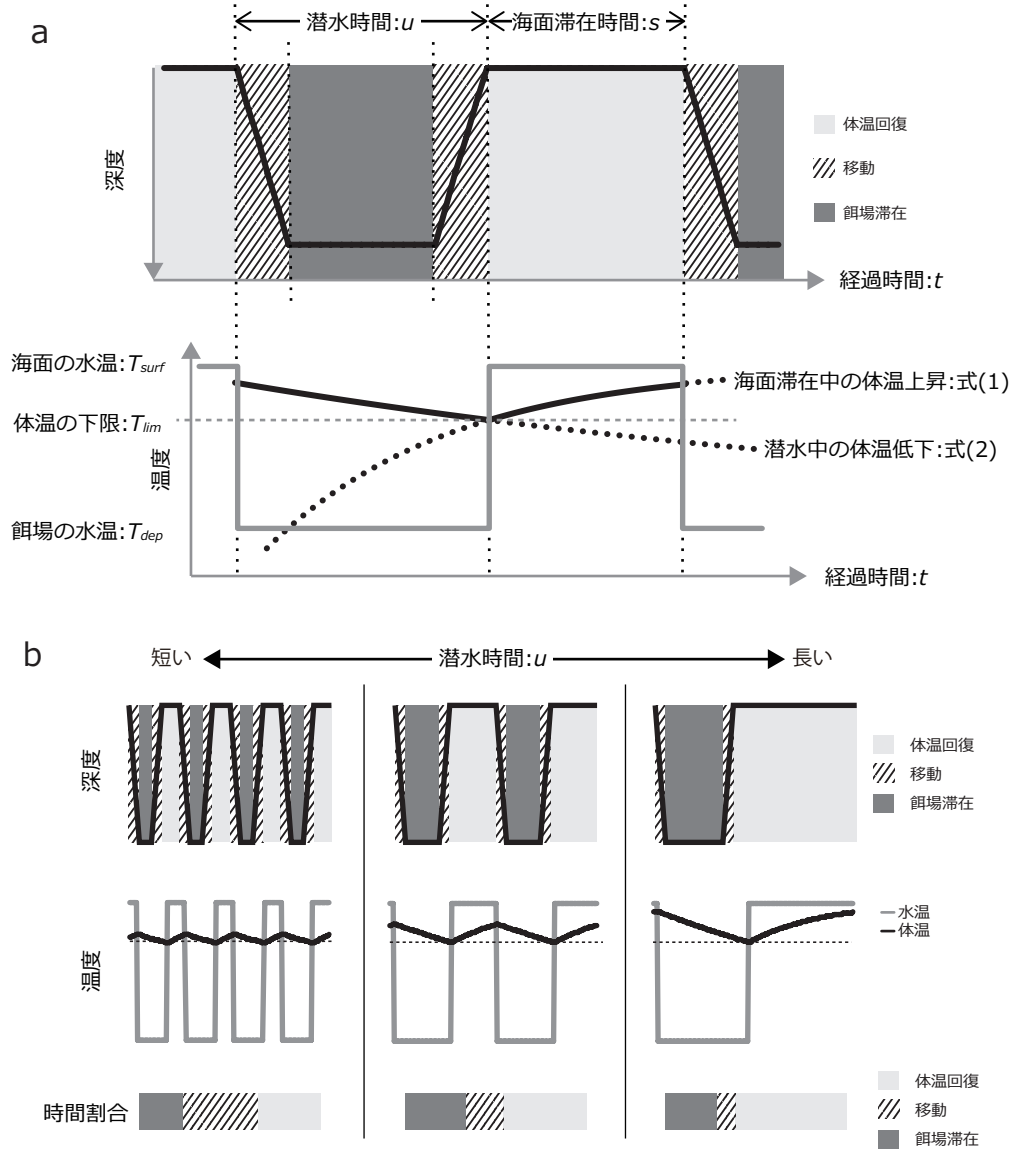


図2. (a) 潜水サイクルにおける各行動の時間配分とその時の水温変化に伴う体温変化の模式図。(b) 潜水時間を変化させた時の各行動の時間割合の変化の模式図。

時間を引いたものが潜水中のうち餌場に滞在できる時間となり、 $u-2m$ と表せる。1 サイクルのうち餌場に滞在できる時間の割合 f は以下ようになる (図 2a)。

$$f = \frac{u-2m}{u+s} \quad \text{式 (5)}$$

式 (4) により s は u によって表せるので潜水時間が決まると 1 サイクルの時間も決まり、移動時間 m は餌場の深度によって決まる (移動速度 = 25 m/分) ため、同じ餌場まで潜る時の f が最大になるような潜水時間 u を求めれ

ば、餌場に最も長く滞在できるサイクルが求まる。 T_{surf} を 18℃、 T_{dep} を 8℃ とし、 T_{lim} を 15℃ として、同サイズのマンボウが同じ深さまで潜る場合の潜水時間 u を変化させた時の餌場滞在時間割合 f の変化を調べた (図 2b)。すると、ある潜水時間において餌場滞在時間割合が最大となる関係が得られた (図 3a)。これは、潜水が短くなるほど頻繁に往復することになるので移動に必要な時間の割合が増え、潜水が長くなるほど潜水中の体温の低下幅が大きくなるので体温を海面温度付近まで回復する必要があり、体温回復に充てる時間の割合が増えるためであ

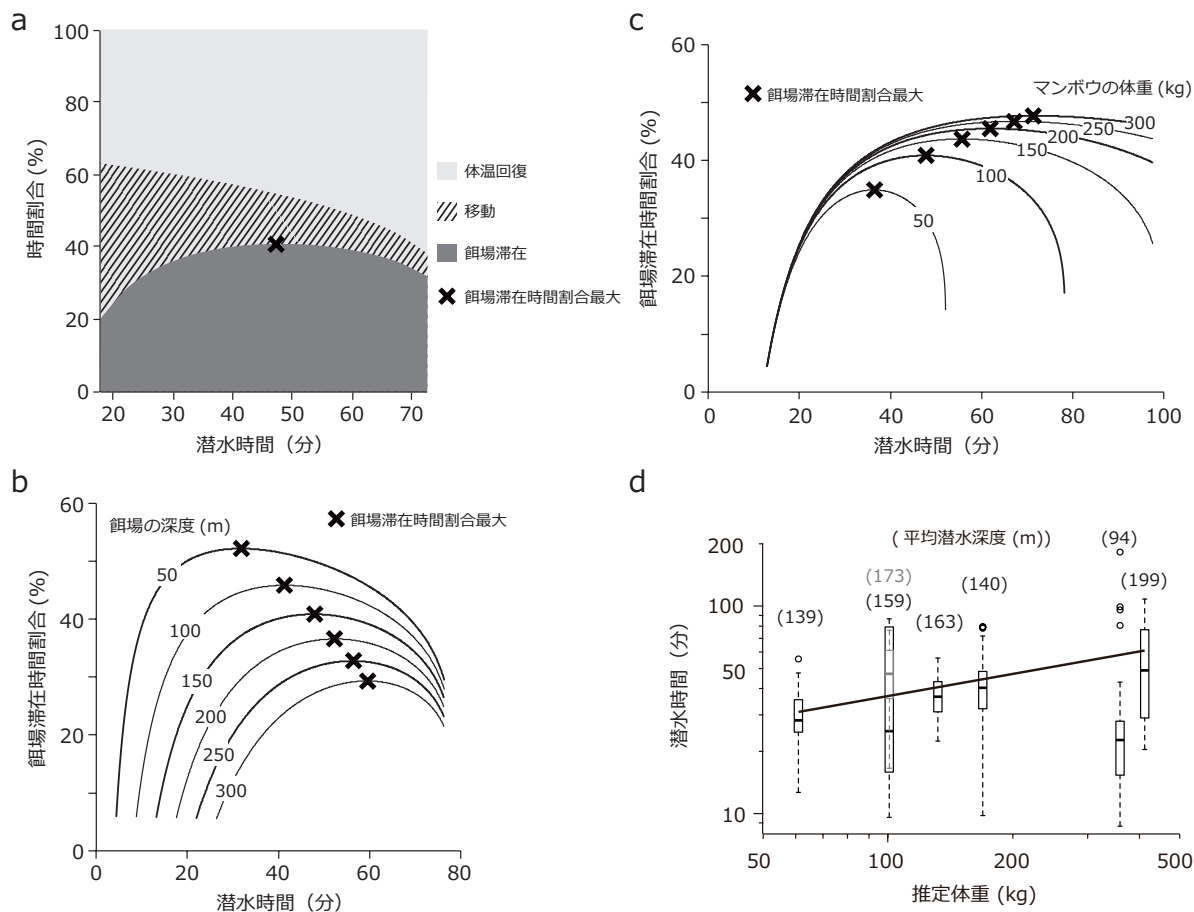


図 3. (a) 100 kg のマンボウが深度 150 m の餌場を利用すると仮定した場合における潜水時間（餌場滞在 + 移動）と餌場滞在、移動、体温回復の時間割合の関係。×印は餌場滞在時間割合が最大となる潜水時間を示す。(b) 100 kg のマンボウにおける餌場の深度毎の潜水時間と餌場滞在時間割合の関係。×印は餌場滞在時間割合が最大となる潜水時間を示す。(c) 深度 150 m の餌場を利用すると仮定した場合におけるマンボウの体重毎の潜水時間と餌場滞在時間割合の関係。×印は餌場滞在時間割合が最大となる潜水時間を示す。(d) 深度 150 m の餌場を利用すると仮定した場合のモデルによる推定（線）と実際のマンボウ（箱ひげ図）の体重と潜水時間の関係（Nakamura et al. 2015 を改変）。箱ひげ図の上の数字は各個体の平均潜水深度を示す。

る。また、同じサイズのマンボウにおいて、餌場の深さを変える（移動時間 m が変化すると、餌場が深くなるほど餌場滞在時間割合が最大になる潜水時間は長くなった（図 3b）。これは、浅いほど移動時間が短くなり 1 サイクルに占める移動時間の割合が小さくなるので、頻繁に往復した方が餌場滞在時間割合が大きくなるためである。マンボウの体サイズが大きくなるほど体温の変化しやすさの指標である全身熱交換係数が小さくなり、同じ潜水時間でも体サイズが大きいほど体温の低下幅は小さくなる。そのため、同じ深さの餌場に行く場合では、大きなマンボウほど餌場滞在時間割合が最大になる潜水時間は長くなった（図 3c）。実際のマンボウにおいても、大きなマンボウほど潜水時間が長くなる傾向や、浅い餌場を利用

するほど潜水時間が短くなる傾向が見られた（図 3d）。

中心点採餌との比較

前述のように、離れた餌場を利用する時にその餌場内にどのくらい留まるべきかという中心点採餌は、代表的な最適採餌理論としてよく検証されてきた。本研究で扱ったマンボウの行動は海面を中心とした中心点採餌のように見える。中心点採餌では、餌が目減りして採餌効率が落ちていくことが採餌を切り上げる要因である。しかし、マンボウの場合は潜水の継続中に捕食行動の頻度は変化しなかった。つまり、マンボウの餌はその深度帯に豊富に存在し、マンボウは移動しながら遭遇した餌を食べているのではないかと考えられる。したがって、中心

点採餌のようにバッチ内の餌が目減りしていくという状況とは異なる。そのような餌環境では、餌のいる深度に長く滞在するほど餌の獲得量が増えるので海面に戻る必要はないはずだが、マンボウはある程度の時間で切り上げて餌場から海面に戻る。行動的体温調節に着目して解析することで、マンボウの行動は餌資源ではなく、体温の制約に起因する熱資源の効率的な利用として説明できることが示唆された。つまり、目減りしていくのは体温と水温の差（熱資源）であり、完全に海面水温と同じになるまで体温回復する（資源を使い尽くす）のではなく、餌場の深さに応じて最も餌場滞在時間割合が大きくなるように回復を切り上げる（その後の潜水可能な時間に影響）というものである。本研究では潜水時間に着目して解析を行ったが、行動的体温調節時の全身熱交換係数がマンボウの体サイズによって決まり、それによってある潜水時間に対して必要な海面滞在時間が決まることが重要であると考えられる。中心点採餌では餌場が遠いほど移動に時間がかかるので餌場に滞在する時間が長くなる傾向が見られるが、行動的体温調節に着目した場合でも移動時間の影響により、餌場が深いほど餌場に滞在する時間が長くなる（その後の体温回復時間も長くなる）ことが示唆された。このような餌以外による生理的な制約に基づく中心点採餌を応用した最適採餌戦略として、肺呼吸する動物の酸素保有量に着目したものもある（Halsey et al. 2003）。今回、海面に戻り始める体温が概ね一定と仮定して体温の下限を設定した単純なモデルを採用したが、実際には戻り始める体温にはばらつきが見られる。また、同一個体において潜水深度が同じでも潜水時間にはばらつきがある。実際には餌密度や餌の種類、海洋構造によって戻り始める体温が変わるような複雑な判断を行っているのかもしれない。

まとめ

研究対象とする野生動物の動因を調べる際には、動物の行動と取り巻く環境を同時に観察することで内的要因を推察することが主であった。魚類の温度に対する選好性と採餌戦略に関する研究は、温度環境と餌環境の操作や観測によって行われてきたが、動因をより直接的に探るためには内的要因として体温などの生理パラメータも調べる必要がある。しかし、自由生活する動物の生理パラメータを全て計測することは困難である。体温はセンサーが単純で最も簡便に計測できるため、古くから計測されてきた生理パラメータである。測器の発展によって、

現在では、脳波や心拍数、血中酸素など様々な生理パラメータを計測できるようになってきた。多くの大型動物、例えば外洋に生活する魚類を直接的に観察することは困難ではあるが、近年では、長時間撮影可能な小型カメラの野生動物への装着も可能な時代になってきた。採餌戦略に限らず野生動物の動因を探るためには、外部環境の記録と生理パラメータの計測を組み合わせることで外的・内的要因の両方からアプローチすることによって新たな展開が生まれることが期待される。

謝辞

本総説をまとめるにあたっては、部分的に JSPS 科研費 若手研究（18K14513）からの援助を受けた。

引用文献

- Aoki Y, Aoki A, Ohta I, Kitagawa T (2020) Physiological and behavioural thermoregulation of juvenile yellowfin tuna *Thunnus albacares* in subtropical waters. *Marine Biology*, 167:1-14
- Bevelhimer MS (1996) Relative importance of temperature, food, and physical structure to habitat choice by smallmouth bass in laboratory experiments. *Transactions of the American Fisheries Society*, 125:274-283
- Block BA, Dewar H, Williams T, Prince ED, Farwell C, Fudge D (1998) Archival tagging of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*). *Marine Technology Society Journal*, 32:37-46
- Carey FG, Gibson QH (1987) Blood flow in the muscle of free-swimming fish. *Physiological Zoology*, 60:138-148
- Carey FG, Kanwisher JW, Brazier O, Gabrielson G, Casey JG, Pratt Jr HL (1982) Temperature and activities of a white shark, *Carcharodon carcharias*. *Copeia*, 1982:254-260
- Carey FG, Scharold JV (1990) Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Marine Biology*, 106:329-342
- Carey FG, Teal JM (1966) Heat conservation in tuna fish muscle. *Proceedings of the National academy of Sciences of the United States of America*, 56:1464-1469
- Carey FG, Teal JM (1969) Regulation of body temperature by the bluefin tuna. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 28:205-213
- Clausen RG (1934) Body temperature of fresh water fishes. *Ecology*, 15:139-144
- Crawshaw LI (1975) Twenty-four hour records of body temperature and activity in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) and brown bullheads (*Ictalurus nebulosus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 51:11-14

- Davy J (1837) On the temperature of some fishes of the genus *Thunnus*. Proceedings of the Royal Society of London, 3:327-328
- Dizon AE, Brill RW (1979) Thermoregulation in yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. Physiological Zoology, 52:581-593
- Furukawa S, Chiang WC, Watanabe S, Hung HM, Lin HC, Yeh HM, Wang SP, Tone K, Kawabe R (2015) The first record of peritoneal cavity temperature in free-swimming dolphinfish *Coryphaena hippurus* by using archival tags, on the East Coast of Taiwan. Journal of Aquaculture and Marine Biology, 2:1-7
- Goldman KJ, Anderson SD, Latour RJ, Musick JA (2004) Homeothermy in adult salmon sharks, *Lamna ditropis*. Environmental Biology of Fishes, 71:403-411
- Halsey L, Woakes A, Butler P (2003) Testing optimal foraging models for air-breathing divers. Animal Behaviour, 65:641-653
- Hino H, Kitagawa T, Matsumoto T, Aoki Y, Kimura S (2021) Development of behavioral and physiological thermoregulatory mechanisms with body size in juvenile bigeye tuna *Thunnus obesus*. Fisheries Oceanography, 30:219-231
- Holland KN, Brill RW, Chang RK, Sibert JR, Fournier DA (1992) Physiological and behavioural thermoregulation in bigeye tuna (*Thunnus obesus*). Nature, 358:410-412
- Kidder JH (1880) Report of experiments upon the animal heat of fishes, made at Provincetown, Mass., during the summer of 1879, in connection with operations of the United States Fish Commission. Proceedings of the United States National Museum, 3:306-326
- Kitagawa T, Nakata H, Kimura S, Itoh T, Tsuji S, Nitta A (2000) Effect of ambient temperature on the vertical distribution and movement of Pacific bluefin tuna *Thunnus thynnus orientalis*. Marine Ecology Progress Series, 206:251-260
- Kitagawa T, Nakata H, Kimura S, Tsuji S (2001) Thermoconservation mechanisms inferred from peritoneal cavity temperature in free-swimming Pacific bluefin tuna *Thunnus thynnus orientalis*. Marine Ecology Progress Series, 220:253-263
- Krause J, Staaks G, Mehner T (1998) Habitat choice in shoals of roach as a function of water temperature and feeding rate. Journal of Fish Biology, 53:377-386
- Morrow JE, Mauro A (1950) Body temperatures of some marine fishes. Copeia, 1950:108-116
- Munger JC (1984) Optimal foraging? Patch use by horned lizards (Iguanidae: Phrynosoma). The American Naturalist, 123:654-680
- 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
- Nakamura I, Matsumoto R, Sato K (2020) Body temperature stability observed in the whale sharks, the world's largest fish. Journal of Experimental Biology, 223: jeb210286
- Neill WH (1979) Mechanisms of fish distribution in heterothermal environments. American Zoologist, 19:305-317
- Neill WH, Magnuson JJ (1974) Distributional ecology and behavioral thermoregulation of fishes in relation to heated effluent from a power plant at Lake Monona, Wisconsin. Transactions of the American Fisheries Society, 103:663-710
- Papastamatiou YP, Watanabe YY, Bradley D, Dee LE, Weng K, Lowe CG, Caselle JE (2015) Drivers of daily routines in an ectothermic marine predator: Hunt warm, rest warmer? PLOS ONE, 10:e0127807
- Pépino M, Goyer K, Magnan P (2015) Heat transfer in fish: are short excursions between habitats a thermoregulatory behaviour to exploit resources in an unfavourable thermal environment? Journal of Experimental Biology, 218:3461-3467
- Pörtner HO, Peck MA (2010) Climate change effects on fishes and fisheries: Towards a cause-and-effect understanding. Journal of Fish Biology, 77:1745-1779
- Reynolds WW (1977) Thermal equilibration rates in relation to heartbeat and ventilatory frequencies in largemouth blackbass, *Micropterus salmoides*. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 56:195-201
- Reynolds WW, Casterlin ME (1979) Behavioral thermoregulation and the "final preferendum" paradigm. American Zoologist, 19:211-224
- Simpson S (1908) VI.-The body-temperature of fishes and other marine animals. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, 28:66-84
- Sims DW, Wearmouth VJ, Southall EJ, Hill JM, Moore P, Rawlinson K, Hutchinson N, Budd GC, Righton D, Metcalfe JD, Nash JP, Morritt D (2006) Hunt warm, rest cool: Bioenergetic strategy underlying diel vertical migration of a benthic shark. Journal of Animal Ecology, 75:176-190
- Sorenson PR, Fromm PO (1976) Heat transfer characteristics of isolated-perfused gills of rainbow trout. Journal of Comparative Physiology, 112:345-357
- Spigarelli SA, Thommes MM, Beitinger TL (1977) The influence of body weight on heating and cooling of selected Lake Michigan fishes. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 56:51-57
- Stevens ED, Sutterlin AM (1976) Heat transfer between fish and ambient water. Journal of Experimental Biology, 65:131-145
- Stoehr A, St Martin J, Aalbers S, Sepulveda C, Bernal D (2018) Free-swimming swordfish, *Xiphias gladius*, alter the rate of whole body heat transfer: Morphological and physiological specializations for thermoregulation. ICES Journal of Marine Science, 75:858-870
- Tanaka H, Takagi Y, Naito Y (2000) Behavioural thermoregulation of chum salmon during homing migration in coastal waters. Journal of Experimental Biology, 203:1825-1833

- Thygesen UH, Sommer L, Evans K, Patterson TA (2016) Dynamic optimal foraging theory explains vertical migrations of bigeye tuna. *Ecology*, 97:1852-1861
- 土田 修二 (2002) 沿岸性魚類の温度選好に関する実験的研究. 海洋生物環境研究所研究報告, 4:11-66
- Wegner NC, Snodgrass OE, Dewar H, Hyde JR (2015) Whole-body endothermy in a mesopelagic fish, the opah, *Lampris guttatus*. *Science*, 348:786-789
- Wetterer JK (1989) Central place foraging theory: When load size affects travel time. *Theoretical Population Biology*, 36:267-280
- Wildhaber ML (2001) The trade-off between food and temperature in the habitat choice of bluegill sunfish. *Journal of Fish Biology*, 58:1476-1478
- Wildhaber ML, Corwder LB (1990) Testing a bioenergetics-based habitat choice model: Bluegill (*Lepomis macrochirus*) response to food availability and temperature. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 47:1664-1671
- Wildhaber ML, Lamberson PJ (2004) Importance of the habitat choice behavior assumed when modeling the effects of food and temperature on fish populations. *Ecological Modelling*, 175:395-409