水産上重要な通し回遊魚，サケ・マスの視覚メカニズムとその資源生物学的意味

長谷川 英 一*

一生のうちに、川と海の間を往き来する魚を通し回遊魚 (Diadromous fish) という。そのような魚種としてウナギ、アユ、サケ (シロサケ)、ヨシノボリなどが挙げられる¹¹⁾。淡水と海水という塩分濃度が著しく異なる水域を彼らは何故回遊するのであろうか。それを支える生体内でのメカニズムについては、内分泌系 (ホルモン) や感覚神経系 (嗅覚) の関与が解明されている³⁰⁾。このようなメカニズムがこれらの魚に備わったのは、環境適応による種遺伝子の保存という進化論がその答えを与えてくれるであろう。

ダーウィンが「種の起源」を著し、生物の進化論が世に広まったのは1859年のことである。それからほぼ1世紀が経過した1958年にWald⁴³⁾は視覚の機序を司る化学物質である視物質 (Visual pigment) からみた脊椎動物の進化を發表した。

生物はその進化とともに光を効率よく利用するために視覚器を発達させてきた。視覚は明暗と色彩に関わる感覚であり、また、これに基づく空間知覚にあずかる機能を持ち、生存のために重要な役割を担っている。視覚は網膜内にある光受容細胞である視細胞中の視物質が先ず光化学変化を起こすことに始まる。本稿ではこの重要な化学物質である視物質とその光化学変化量を制御する役割の網膜運動反応 (retinomotor movement)⁷⁾、そして視運動反応 (optomotor reaction)²⁶⁾ を利用した行動生理学的実験などを紹介し、通し回遊魚の視覚のメカニズムとその資源生物学的意味について考える。

1. 網膜構造と光環境への適応

脊椎動物である魚類の眼の構造は我々ヒト *Homo sapiens sapiens* のそれと基本的には同じである。魚類の眼や網膜構造の詳細については例えば Nicol³²⁾ を参照されたい。角膜を通過してきた外界の光は屈折して網膜上に結像する。網膜には、種々の神経細胞が存在し、その奥には錐体と桿体という光を受容する視細胞がある。前者は明るい環境で働き、色彩感覚やパターン視に関係し、後者は暗い環境で働き、明暗感覚に関係する。視細胞は外節と内節とから成り、視物質はこの外節の膜上に存在する。

ヒトは明るいときと暗いときで瞳を閉じたり、開いたりして網膜内に届く光の量を僅かではあるが調節する。これを瞳孔反射と言う。これに類した機能はイカ、タコのような頭足類のこう彩にも見られる。このような機能を持たない魚類はどのようにして視細胞に届く光の量を調節しているのだろうか。明るいときと暗いときの魚類の網膜構造を顕微鏡で覗くと、網膜運動反応と呼ばれる現象が観察で

きる。すなわち、視細胞の内節にはミオイドといわれる筋原線維を含む場所があり、ここが明暗に応じて伸縮し、また、色素上皮細胞の色素顆粒も明暗に応じて伸縮し移動する。明るいときには桿体細胞は色素上皮細胞の側に移動し、色素顆粒は桿体細胞の外節を包み込んで明るい光から保護するサングラスの役割を担っている¹³⁾。一方、錐体細胞は光がよく当たる外限界膜付近に位置する。夜になるとこの位置は逆転する。すなわち、桿体細胞は外限界膜の方向に移動し、錐体細胞は色素上皮細胞の側に移動する。色素上皮細胞の色素顆粒は色素上皮細胞の底部に移動してしまう。光が桿体細胞によく当たるための調節機構である¹⁰⁾。

2. 網膜運動反応の完成時期

サケ *Oncorhynchus keta* は受精後の積算水温で約480 (水温が8 °C の場合で60日間) でふ化する³⁵⁾。ふ化した仔魚は腹部に卵黄を蓄えこれを栄養として成長する。その間の仔魚は負の走光性を呈し、暗がりを好み砂礫の中に頭を突っ込んで光を極端に避けるような行動を示す。しかし、卵黄を吸収し、外界の餌を漁ようになる頃には川底から水面へ浮上して盛んに泳ぐようになる。すなわち、浮上前の仔魚は光強度に順応する仕組みである網膜運動反応が未発達であると推察される。

この網膜運動反応の機能が発達する時期を実験的に調べた¹⁶⁾。稚魚を1時間ほど明るい環境で順応させた後に暗室へ移し、10, 20, 40, 60分経過した時点での網膜組織を顕微鏡観察した。明順応率は外限界膜から色素上皮細胞の底部までの長さを基準として、その長さに対する錐体細胞および黒色素顆粒それぞれの色素上皮細胞底部からの距離の比を各々の明順応率と定義した。図1に結果を示す。暗室へ移してから時間が長いほど明順応率が低くなる。すなわち、暗順応への移行の様子が顕著に見られるが、積算水温が1330 °C 以上になると、暗順応への移行の様子は同様な変化を呈するようになる。よって積算水温としてこの程度まで飼育された稚魚では網膜運動反応の機能がほぼ完成していると考えられる。

サケの放流事業では、浮上するまでの仔魚を安静に保つために、この時期の管理を外界の光が入らないように遮光した養魚池で行っている。しかし、遮光するために施設を密閉することから生ずる結露による施設の老朽化や仔魚管理作業への支障などの問題が生じ、養魚池管理を真っ暗にすることの必要性の是非が問われている²⁹⁾。そこで、養魚池管理時に完全遮光した場合とある程度の入射光がある場合とで網膜運動反応の発達状況を浮上後の稚魚で比較した。

* Eiichi HASEGAWA, 独立行政法人水産総合研究センターさけますセンター (〒062-0922 北海道札幌市豊平区中の島2-2)

図1 暗環境下におけるサケ明順応率変動の成長段階別推移 脈絡膜から外限界膜までの距離を基準とする黒色色素顆粒及び錐体視細胞の位置を明順応率算出に用いた

図2に結果を示すが、完全遮光して養魚池管理されたサケ稚魚よりもある程度光を経験しながら管理された稚魚の方が網膜運動反応は早い時間から顕著に表れることが判った。すなわち、網膜運動反応という環境光強度への順応機能を発達させるためには稚魚は光を経験することが必要と結論された³⁴⁾。

3. 視物質について

Boll⁴⁾は桿体外節内には光に当てると白く変わる紅色の物質があることを発見した。後にこれはロドプシンと呼ばれるようになった。夜盲症が食物によることは、古代エジプトの時代から知られていたが、それがビタミンA欠乏によるという考えは第一次大戦中デンマークで報告されたのが最初である³⁾。その後、ビタミンA欠乏症のネズミの網膜には視物質であるロドプシンの量が正常のものより少ないことが報告された³⁸⁾。Wald⁴²⁾はロドプシン溶液や網膜の中にビタミンAが存在すること、ウシ網膜が角膜乾燥症を治癒することを発見した。また、ロドプシンが光退色してビタミンAに変化する際に生じる黄色の中間体を抽出し、これをレチネン(ビタミンAのアルデヒド型で現在ではレチナールと呼ばれている)と名付け、ロドプシンは11-*cis*-

図2 異なる光環境で養育した浮上サケ稚魚の網膜運動反応 無遮光で養育された稚魚の網膜運動反応は顕著

レチナールを発色団とするカロテノイドタンパク質であることを立証し、ビタミンAの視覚における役割を生化学的に明らかにした。

ロドプシンはビタミンA₁のアルデヒド型である11-*cis*-レチナールという発色団とタンパク質オプシンとが結合し

たものであり、光退色されオールトランス型レチナールとオプシンとに分解し、暗所でロドプシンの再生が行われる。Wald⁴²⁾ は淡水魚の視物質の光吸収極大が海水魚のそれより長波長側に位置することを見出し、その視物質をロドプシンに対してボルフィロプシンと呼んだ。ボルフィロプシンはビタミン A₂ のアルデヒド型である 11- *cis* - 3 デヒドロレチナールという発色団とオプシンタンパク質とが結合したものであること、また、ロドプシンと同様に光異性化が起こることも調べられている。後に、ほとんどの陸上脊椎動物および海洋動物の眼の網膜中にはビタミン A₁ 系の 11- *cis* - レチナールが存在し、淡水動物の網膜中にはビタミン A₂ 系の 11- *cis* - 3 デヒドロレチナールが存在していることが確認された。このことから、さらに Wald⁴³⁾ は種々の魚類、円口類、両生類、爬虫類などの網膜中の視物質がビタミン A₁ 系かビタミン A₂ 系か、もし両者が混在している場合にはその量比はどうなっているかなどを調べるとともに、環境の変化や変態の過程でそれがどのように変化するかを調べ、動物の進化と視物質に関する推論を発表した。

視物質の分光吸収曲線とヒトの薄明視視感度曲線が完全に一致することも調べられた⁴⁴⁾。また、同一種の魚であっても、その生息する環境の波長透過性に依存して桿体視物質の組成変化が観察された⁵⁾。Suzuki ら³⁷⁾ は無脊椎動物であるザリガニ *Procambarus clarkii* にもロドプシン - ボルフィロプシン視物質系が存在することを示した。さらに、その組成が季節変化すること、そして、その第一義的要因が温度であることを明らかにした。海洋の深海に棲む魚の有する桿体視物質の吸収極大は沿岸水域に棲む魚のそれに比べかなり短波長側へ移行していることや生息水域の塩分濃度との関係なども調べられ、魚の環境への適応が論じられている^{9), 21), 40)}。Loew²⁵⁾ は視物質や視細胞の分光感度がどのようにして定まるのか、あるいはどのようにして変化するかについて、その選択に働く生物物理学的かつ生物化学的メカニズムについて概説している。

4. 通し回遊魚の視物質組成の変化

淡水と海洋を往き来する通し回遊魚は、視物質としてロドプシンとボルフィロプシンの 2 種類を同時に保有している⁶⁾。アユ *Plecoglossus altivelis altivelis*、サケ、カラフトマス *Oncorhynchus gorbusha* もこの 2 種類の視物質を持つ³¹⁾。

Temple ら³⁹⁾ は顕微分光分析法 (microspectrophotometry) で max の変化を計測することによって外因性の甲状腺ホルモン投与によるギンザケ *Oncorhynchus kisutch* の視物質組成変化と季節や水温などの環境条件の変動や年齢との関わりを調べている。本稿では、視物質組成をレチナールオキシム法³⁷⁾ を用いて HPLC により調べた研究例を紹介する。

アユには河川で産卵し、晩秋に降河し早春に河川に戻って成長する両側回遊型個体群と琵琶湖(滋賀県)や池田湖(鹿児島県)で一生を過ごす陸封型個体群と呼ばれるものがある。両側回遊型個体群のうち海洋で採捕されたアユと河川で採捕されたアユ及び琵琶湖の陸封型アユの桿体視物質の HPLC 分析結果を図 3 に示す¹⁹⁾。図中の 1 番、5 番のピークはロドプシン、2 番、6 番はボルフィロプシン、3 番、7 番及び 4 番、8 番はそれぞれロドプシンとボルフィ

ロプシンの退色産物(オールトランス型)が示すピークである。各水域で採捕された数個体の平均値で全視物質量に対するロドプシンの割合を計測してみると、両側回遊型の海域個体は 80%、淡水個体は 21.6%、琵琶湖の陸封型個体は 87.1% という結果であった。この陸封型個体の季節変動を調べると、7 月の 78.9% が最小で 2 月の 99.7% が最大となり、周年通してロドプシンが卓越し顕著な季節変動は見られなかった。ただし、この分析に供したアユは全て湖内のえり網で漁獲された個体であった。その後、湖内の岸辺近くの浅瀬や河川でそれぞれ追叉手網や築で漁獲されたアユ、あるいは陸封されたアユが確認されている霞ヶ浦の流入河川(恋瀬川)で釣獲したアユについても同様に調べたところ、湖内のアユよりもボルフィロプシンの割合が高くなった。すなわち、陸封アユは湖内を海として、また流入河川を淡水域として認識しているのかも知れない¹⁴⁾。

夏季にえり網で漁獲されたロドプシン組成がほぼ 100% に近いアユを用いてショ糖密度勾配法により抽出したロドプシンを分光光度計で計測したところ最大吸収を呈する波長は 503nm であった。同方法で抽出したロドプシン 55% 組成の個体群の最大吸収波長は 515nm であった。Dartnall & Lythgoe⁸⁾ や Harosi¹²⁾ の公式から本種のロドプシンとボルフィロプシンの光吸収極大波長を求めると、それぞれ 503nm と 528nm あるいは 529nm と見積もられる。

生息水域による視物質の組成変化の結果から、本種の視感度は淡水域から海水域に回遊すると短波長側の感度が増加し、逆に海水域から淡水域に回遊すると長波長側の感度が増加するものと考えられる。一方、生涯淡水域に生息す

図 3 海産アユ(A), 琵琶湖産アユ(B), 河川産アユ(C)の桿体視物質の HPLC 分析例

る陸封型は湖内で生活しているときは短波長に対する感度が高く、産卵のために流入河川に遡上すると長波長に感度が高くなると考えられる。この現象を図4に模式的に示す。

アユと同様に河川で産卵ふ化し、海洋で成長して再び産卵のために河川に戻る回遊をするサケ、カラフトマスの視物質組成変動を調べ、その資源生物学的分野への応用に関して考察を加えた研究^{17), 20)}を紹介する。

発眼卵から放流直前までの時期、放流後の沿岸滞留時期、その後のオホーツク海での幼魚時期、そして産卵回帰時と河川遡上時期など各生活史を追って両種の視物質組成変動を調べた。特に沿岸回帰時期では北海道沿岸に敷設された定置網漁獲個体群について、地理的変動を中心に調べた。各供試個体群の採捕位置を図5に示す。

発眼卵から放流直前までの期間の両種の視物質組成変動を図6に示す。発眼卵時ではロドプシンの割合が50%強であったのが、ふ化時(約480)では30%まで減少した。その後浮上時期(約960)には40%近くまでロドプシン量は回復し、海水への適応準備を整えるためであるかのように放流直前(約1500)では70~80%まで増加した。こうした変化はサケもカラフトマスも同様な傾向を示したが、ロドプシン量の割合は放流直前までの淡水生活ステージではカラフトマスの方がサケよりも常に上回っていた。

放流後、沿岸に滞留している時期の両種の結果は、標津沿岸域ではサケのロドプシン比が88.6%、カラフトマスが80.7%、白老沿岸で一艘曳網や定置網で漁獲された比較的大型の本州で放流されたと考えられるサケ個体群では90%以上であった。また、白老の敷生川河口域において一艘曳網を利用して漁獲したサケ個体群は68.1%であった。秋季オホーツク海においてトロール網で漁獲されたサケは97.2%、カラフトマスは97%であった。

産卵回帰してきた個体群を沖合で調査し、流網で漁獲したところ、サケ(4歳魚)が96.5%、カラフトマス(1歳魚)が89%であった。沿岸に敷設された定置網で漁獲された個

図4 両側回遊型および陸封型アユの視物質組成変動

体群の場合では、斜里の定置網で漁獲された個体群の場合は、サケが61.3%、カラフトマスが60.4%となった。さらに、厚田の定置網で漁獲されたサケでは、67.4%(2001年度)、69.4%(2002年度)の結果が得られた。河川遡上個体群では、斜里川で採捕されたサケが7.2%、常呂川で採捕されたカラフトマスが14.0%、千歳川で採捕されたサケが7.3%となった。こうした放流後の沿岸滞留時期から産卵回遊、河川遡上に至る時期における視物質組成変動の様子を図7に整理して示す。

また、枝幸、斜里、野付、昆布森、白老、厚田の各定置網で漁獲されたサケについて、視物質組成の地域間の比較を行った結果を図8に示す。ロドプシンの割合は、上述の定置網の順番に92.4%、85.8%、70.4%、62.4%、82.1%、77.1%となった。

以上の結果に基づき、放流適期、生息域変遷指標、地域起源個体群の割合及び遊泳水深の種間差など資源生物学的内容に関わる諸項目について考察を試みる。

ふ化後放流前までの時期では、サケもカラフトマスも同

図5 視物質組成変動を調べたサケの採集場所 A ; 標津沖, B ; 白老沖, C ; オホーツク海, D ; 北太平洋, E ; 常呂川, F ; 斜里川及び定置, G ; 厚田沖, H ; 千歳支所, I ; 北見支所, ; 枝幸定置, ; 斜里定置, ; 標津定置, ; 昆布森定置, ; 白老定置, ; 厚田定置

図6 受精後の積算水温毎に調べたサケとカラフトマスの視物質組成推移 全視物質量に対するロドプシンの割合をロドプシン比とした

様な組成変化を呈し、徐々にロドプシン量は増加し、放流後はさらなる増加傾向を呈した。ロドプシン量の増加は海水生活への適応を意味すると考えられている。Alexander ら²⁾ はギンザケのスモルト化とロドプシン量の関係を論じ、サケ科の魚が降海に先立って体色が銀色になるスモルト化はロドプシン量が50%の段階で生じ降河行動は80%で起こることを観察した。本論のサケ沿岸滞留魚ではロドプシン量が68.1~97%の値を呈した。Alexander ら²⁾ はロドプシン量が甲状腺ホルモンの制御を受けロドプシン量の変化とスモルト化が対応していると考えた。淡水生活から海洋生活に移行するに相応しいロドプシン量がサケに存在すると仮定するならば、この割合は放流適期をサケの生理的状态から判断するための指標になるかも知れない。サケの資源量を増大させるためには放流後の生残性を高める必要があり、沿岸環境の評価と初期生残率の向上はサケ資源を管理する上で本質的に重要な問題と考えられるからである。

図7から海水移行期以降河川遡上時期までの視物質組成の変化はとても顕著で、それぞれのステージ間でのロドプシン量の割合に有意な差が認められる。すなわち、一つの生活ステージから次のステージへの移行を前もって予告する指標としてこの視物質組成が役立つかも知れない³⁹⁾。

図8から定置網漁獲魚の場合のロドプシン量は他の生活ステージに比較して個体間の分散が大きいことがわかる。また、枝幸と野付及び昆布森の結果には有意差が認められ、

図7 生活史毎に調べたサケとカラフトマスの視物質組成推移

図8 北海道内の定置網で漁獲されたサケの視物質組成

視物質組成が地域間で異なることがわかる。回帰サケの回遊は概ね北方から南方へ変遷していく傾向が認められ^{33), 41)}, しかも本邦ではその90%以上が海岸沿いに敷設されている定置網によって漁獲される¹⁵⁾。そのため、南方系の個体群が母川回帰に至らずにより北方に位置する定置網で漁獲されてしまう可能性がある。河川遡上個体群ではロドプシンからボルフィロプシンへその組成を顕著に変化させる。このことは沿岸定置網で漁獲された個体のうちで、ボルフィロプシンが増加した個体は近隣の母川へ遡上する個体群と考えられる。つまり、そのような個体群を多く含む定置網、その逆にロドプシン量が依然として多く、さらに南下回遊を継続する可能性のある個体群を漁獲魚に多く含む定置網あるいはそれらが混在し、値の分散が大きい定置網という区分けによって地域起源個体群の割合を見積もるための指標として視物質組成が役立つ可能性がある(図9)。

海水移行後のサケとカラフトマスの視物質組成は放流以前の淡水生活期と異なり、全ステージでサケのロドプシン量が有意に多い結果となった。両種ともロドプシンは503nmに、またボルフィロプシンは527nmにそれぞれ光の吸収ピーク波長がある。海洋に注ぐ太陽光のうち短波長の光は散乱によって弱められ、480nm前後の単色光になり、長波長の光は表層で吸収されるので、水深が深くなるほど相対的に短波長光が多く残ることになる。従ってその光環境への適応現象として、生息水深が浅い魚は長い波長に感度が高く、生息水深が深い魚は短い波長に感度が高くなる²⁷⁾。すなわち、海洋光環境と魚類の遊泳水深についての上述の関係から推察すると、海洋生活期において同じ海域

図9 定置網で漁獲された個体群のロドプシン比やその分散値から当該地域起源個体群の割合を推定 N地域起源の個体群; ▲, M地域起源の個体群; ■, S地域起源の個体群;

で漁獲されたサケとカラフトマスの場合では、視物質組成が短波長側に感度の高いロドプシンが常にサケの方が多く保有していたことから、両種の遊泳水深はサケの方が深い水深を選択している可能性があると考えられる。例えば、トロール操業などで資源量密度を調査する場合、両種の遊泳水深の相異を考慮することの必要性が生ずることになる(図10)。待鳥²⁸⁾は北西太平洋におけるサケとカラフトマスの垂直分布を商業用流網とほぼ同様の漁具を使用して調査し、サケの方がカラフトマスよりも漁獲の分布水深が深いという結果を得ている。以上のように、著者は視覚生理の基礎的なメカニズムが、水産上重要種の資源管理に有効であるとの立場から研究を進めてきた。

5. 視感度特性の行動生理学的計測

視運動反応は外界の景色が動く際にそれを網膜の一点に留めおこうとして生ずる眼球あるいは体全体の運動反応として定義されている。例えば、魚の廻りで縞模様が旋回すると魚はその景色に追従遊泳を行う。魚に限らず多くの生物でこの反応行動は観察され、視覚に関わる多くの機能研究に応用されている²³⁾。

この視運動反応を利用してサケ、カラフトマス及びサクラマス *Oncorhynchus masou masou* の視感度特性を行動学的に計測した¹⁸⁾。特にサクラマスについてはこの反応行動を利用して偏光感覚の有無を調べた。

視運動反応装置は通常は白黒縞模様のテープスクリーンを透明の円筒形水槽の外周で旋回させる構造である(図11(a))。視覚刺激であるテープスクリーンの替わりに光の帯を円筒形水槽内に形成し、その色光帯自体を旋回させるように考案したのが図11(b)の装置である²³⁾。光源部に様々な透過率極大波長を持つ干渉フィルターを挿入することによって様々な色光刺激を与えることができる。最も短い波長の400nm から最も長い波長の620nm までの波長条件を適当な間隔で区分し、さらにその光量子量を同一にした各波長毎の視運動反応率を計測した結果を図12に示す¹⁸⁾。サケは520nm に、カラフトマスとサクラマスは560nm に最大反応率を示す波長が観測された。すなわち、これらの波長の色光を可視光域内で各魚種が最も強く感じていることになる。

サクラマスの場合では、400nm でも極大反応が計測された。このことは本種の視感度が紫外域(ヒトの可視光線の波長範囲より短い波長の光)にも存在することを示唆するものである。すなわち、紫外線を受光感知する視細胞(UV 錐体)があることを意味するが、その生物学的な意味を調べることを目的に本種の紫外線撮影を行った(図13)。本種と遺伝的近縁種と言われているニジマスと本種では胸鰭部が黒く撮影されており、この部分が紫外線吸収部位であることがわかる。紫外線に感度のある眼で見ればこの部位の色覚的特徴を利用して仲間を認識している可能性がある。また、相互個体干渉の実験¹⁾ からニジマスでは胸鰭部位への攻撃頻度が高いこと、またサクラマスでは飼育池での魚体損傷の観察から胸鰭部の損傷割合が高いことなども報告されている²⁴⁾。Siebeck ら²⁶⁾は魚類の紫外光を利用したコミュニケーションについて論じ、多くの捕食者はUV 感知能力がないことから、UV 光を利用することによってむしろ捕食者に対してはカモフラージュが図れるので、

被捕食者の仲間相互のコミュニケーションに UV 感知能力が役立つとしても何ら問題はないとしている。

図11(c)のような装置を作成してサクラマスの偏光感覚の有無を調べた。太陽光は360度いろいろな振動方向を持つ波であるが、特定の振動方向のみを持つ光のことを偏光と言う。偏光が得られる偏光板を短冊状に切り振動面が交互になるように並べ、それを視覚目標とした視運動反応装置である。もしサクラマスが偏光を感じることが出来るならば、交互に変化する光の相異を感知して視運動反応を起こすはずである。対照実験として同じ振動面のみの偏光板を交互に並べた視覚目標の場合と比較したところ、振動面が交互になるように並べた偏光板の場合で視運動反応が観察され、サクラマスの偏光感覚が実証された¹⁶⁾ (図14)。

図10 サケとカラフトマスの海域における視物質組成の相違から推定される遊泳水深

図11 各種視運動反応装置

- (a) 白黒縦縞テープスクリーンを視覚目標とした通常の装置
- (b) 光縞模様を視覚目標とした装置
- (c) 短冊状の偏光板を並べた装置

図12 光視運動反応装置(図11(b))を使用して計測したサケ3種の視感度特性

サケ科魚類の母川回帰性に関しては母川近隣まで回帰してきた段階では嗅覚がその役割を果たしていることが証明されている。しかし、そこへ到達するまでの段階では何らかのナビゲーションシステムを動かせる必要がある。ミツバチが仲間に発見した蜜の場所を知らせる手段として太陽光の位置との関係で伝達する機構については調べられている(有名なフォン フリッシュの研究で、氏はこの研究によってコンラート ローレンツやニコ ティンバーゲンらとともに行動生理学分野で初のノーベル賞を受賞している)。例えば太陽が雲に隠れていてもミツバチは偏光感覚によって太陽の位置を把握することができるという。これとミツバチが体内にもっている時計感覚(体内時計)によって時々刻々変化する太陽の位置で東西南北を認識できるわけである。サケの母川回帰もこの偏光感覚と天体の位置認識及び体内時計が方向知覚に役立てられているのかも知れない。

サケは川と海とを往き来するというとても興味ある生活

図13 サケ科魚類の太陽光写真撮影(左)と紫外線写真撮影(右) (a), (b);ニジマス, (c), (d);サクラマス, (e), (f);シロサケ, (g), (h);カラフトマス

図14 視運動反応を利用したサクラマスの偏光感覚テスト

様式を持つ魚である。サケ独特のこの生態学的特徴があるが故に発達させてきた視覚機能のほんの一部を紹介した。

サケ・マスは北日本における重要産業魚種であるとの認識に立ちふ化放流事業が推進され、この事業が軌道に乗って回帰率が昔よりも向上した今日であっても、その資源保全・管理の問題は今なお山積している。資源の実態を把握するための指標を見出すことを目的とした対象種へのアプローチの仕方としての行動・生理学的分野の応用と解明は今後も益々その重要度を増すと考える。と同時に、この深遠なる魚の行動は行動生理学研究者の興味を逸らす事は今後も決してないであろう。

最後に、匿名の査読者の方々に有益なご助言並びにご校閲をいただき心より感謝申し上げます。

文 献

- 1) Abbot, J.C. and Dill, L. M.: J. Fish. Aqua. Sci., 42, 1702-1706 (1985)
- 2) Alexander, G., Sweeting, R., and McKeown, B.: J. Exp. Biol., 195, 185-197 (1994)
- 3) Blegvad, O.: Am. J. Ophthalmol., 7, series 3. 89

(1924).

- 4) Boll, F.: Arch. Anat. Physiol., 4, 783-787 (1877)
- 5) Bridges, C.D.B.: Nature, 203, 191-192 (1965)
- 6) Crescitelli, F.: Handbook of Sensory Physiology VII/1 (ed. H. J. A. Dartnall), Springer-Verlag, Berlin, pp.245-363 (1972)
- 7) Czerny, V.: Stzungen Akad. Wiss. Wien, Math. Naturwiss. Kl., 56, 409-428 (1867)
- 8) Dartnall, H.J.A. and Lythroe, J.N.: Vision Res., 5, 81-100 (1965)
- 9) Denton, E.J. and Shaw, T.I.: J. Mar. Biol. Ass. U. K., 43, 65-70 (1963)
- 10) 江口英輔：視覚生理学の基礎。内田老鶴園。東京, pp.220-222 (2004)
- 11) 後藤晃・塚本勝巳・前川光司編：川と海を回遊する淡水魚。東海大学出版会。東京, pp 1-279 (1994)
- 12) Harosi, F.I.: Vision Res., 34, 1359-1367 (1994)
- 13) 長谷川英一：日水誌, 59, 1509-1514 (1993)
- 14) 長谷川英一・根本隆夫・山本信一・中川義美：平成12年度日本水産学会春季大会講演要旨集, 176 (2000)
- 15) 長谷川英一・奈良和俊・広井修：魚と卵, 170, 17-49 (2004)
- 16) 長谷川英一・鈴木俊哉：2007年度日本魚類学会年会講演要旨集, 106 (2007)
- 17) Hasegawa, E.: Fish. Sci., 71, 1091-1097 (2005)
- 18) Hasegawa, E.: J. Fish. Biol., 68, 1903-1908 (2006)
- 19) Hasegawa, E. and Miyaguchi, D.: Fish. Sci., 63, 509-513 (1997)
- 20) Hasegawa, E., Saito, T. and Seki, J.: J. Fish Biol., 61, 1305-1308 (2002)
- 21) Hasegawa, E., Sawada, K., Abe, K., Watanabe, K., Uchikawa, K., Okazaki, Y., Toyama, M., and Douglas, R.H.: J. Fish Biol. 72, 937-945 (2008)
- 22) Hasegawa, E., Sawada, K., Akamatsu, T., Fujita, K. and Tamai, M.: Bull. Natl. Res. Inst. Fish. Eng., 22, 27-33 (2001)
- 23) 井上實：魚の行動と漁法, pp76-82, 恒星社厚生閣 (1978)
- 24) 小林聖治：魚と卵, 163, 17-22 (1994)
- 25) Loew, ER: Determinants of visual pigment spectral location and photoreceptor cell spectral sensitivity. (Ed. by Djamgoz et al.). Chapman & Hall. 56-77 (1995)
- 26) Lyon, E.P.: Rhetropism in fishes. Amier., T. physiol., 12, 149-161 (1904)
- 27) Lythgoe, J.N.: Handbook of Sensory Physiology V. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 566-624 (1972)
- 28) 待鳥精治：北水研研究報告, 31, 11-17 (1966)
- 29) 水沢亮馬：魚と卵, 157, 39-43 (1988)
- 30) 森沢正昭・会田勝美・平野哲也編：回遊魚の生物学。学会出版センター。東京, pp 1-260 (1987)
- 31) Munz, F.W., and Beatty, D.D.: Vision Res., 5, 1-17 (1965)
- 32) Nicol, J.A.C.: The Eyes of Fishes, Oxford University Press, New York, pp17-141 (1989)

- 33) Sano, S.: Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery, 14, 21-90 (1959)
- 34) 佐々木系・長谷川英一：平成20年度日本水産学会春季大会講演要旨集, 141 (2008)
- 35) 水産庁北海道さけますふ化場：さけ・ますふ化事業実施マニュアル. 1-128 (1996)
- 36) Siebeck, U.E., G.S. Losey, J. Marshall: Communication in fishes Vol 2 (Ed. By Ladich et al.), Science Publishes 423-455 (2006)
- 37) Suzuki, T., Makino-Tasaka, M. and Eguchi, E.: Eguchi. Vision Res., 24, 783-787 (1984)
- 38) Tansley, K.: J. Physiol., 71, 442-458 (1931)
- 39) Temple, S.E., S.D. Ramsden, T.J. Haimberger, K.M. Veldhoen, N.J. Veldhoen, N.C. Carter, W.M. Roth, C.W. Hawryshyn: J Experimental Biology 211: 2134-2143 (2008)
- 40) Toyama, M., Hironaka, M., Yamahama, Y., Horiguchi, H., Tsukada, O., Uto, N., Ueno, Y., Tokunaga, F., Seno, K., Hariyama, T.: Photochemistry and Photobiology, 84, 996-1002 (2008)
- 41) Ueno, T.: Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish., 30, 79-206 (1993)
- 42) Wald, G.: Nature, London, 139, 1017-1018 (1937)
- 43) Wald, G.: Science, 128, 1481-1490 (1958)
- 44) Wald, G. and P. Brown, K.: Science, 127, 222 (1958)

Abstract

The visual physiology of important diadromous salmon on fishery

Eiichi Hasegawa

Fiseries Research Agency, National Salmon Resources Center

Diadromous fish, which are species that migrate between fresh and salt water, usually have paired visual pigments; rhodopsin and porphyropsin. In order to investigate the changes in rhodopsin-porphyropsin ratio in chum and pink salmon in relation to the change in their habitat, the ratios were analyzed in individual fish prior to stocking, during the sea run. The ratio decreased after upstream river migration. Moreover, in the sea, the rhodopsin-porphyropsin ratio of chum salmon was always slightly higher than that of pink salmon. The largest difference in the individual variation was observed in individuals caught with a set net placed near the mouth of a home river. Based on the above results, the following factors are discussed with respect to evaluation of salmon resources: stocking time, indication of change in habitation, rate of local stock, and difference in swimming depth.

The optomotor reaction, which is movements undertaken by an animal to stabilize the image of a moving target, is widely used to assess the vision of

animals. Here the optomotor reaction was used to measure the spectral sensitivity and polarized light vision of juveniles of three salmonid fish. Masu salmon were very sensitive at 400 nm, suggesting that these fish are sensitive to ultraviolet light (UV). Moreover, masu salmon were able to follow optomotor stimuli composed of polarized light, suggesting they are sensitive to the plane of polarisation

of illumination.

This study also shows that salmon fry need to experience light in order to develop retinomotor movements.

Key Words; Diatomous fish, salmon, retinomotor movement, visual pigment, optomotor reaction, fishery