チラツキ刺激に対する魚類網膜活動電位の研究

米沢勝之・田村 保

(1971 年 3 月 3 日受理)

Flicker-ERG in Three Species of Fishes, Rainbow Trout, Funa and Eel

Katsuyuki YONEZAWA and Tamotsu TAMURA*

(1) In stead of the critical fusion frequency (cff) of the flicker-ERG, the frequency at which the amplitude becomes half the maximum amplitude (FHMA) was adopted to investigate the ability to perceive moving objects in the three species of fishes. Effects of light intensity and temperature upon the FHMA were studied.

(2) The FHMA of the light-adapted eyes of the fishes vary not only with light intensity, but also with temperature.

(3) In rainbow trout, when the temperature was raised and reached 23~25°C, the FHMA decreased. These high temperatures seem to deteriorate the eye function.

(4) The FHMA changed linearly as a function of light intensity.

(5) In a given temperature and light intensity, the FHMA is highest in rainbow trout, lowest in eel and intermediate in goldfish. This conclusion harmonizes well with the visual habits of the fishes and with the sizes of their optic tecums.

動物の眼の機能の1つとして、動いている物の形、運動方向、運動速度などを見きわめる機能がある。一般に、自然界で動く物というのは、餌であるか、敵である場合が多いので、この機能は、その動物の生活様式に密接な関係がある。この機能の良否を示すものにチラツキ光 (Flicker) の臨界融合頻度 (Critical fusion frequency, cff) というものが古くより用いられている¹⁾。

本論文では、ニジマス、フナ、ウナギの3種の魚の眼をいろいろの頻度のチラツキ光で刺激し、眼に生ずる網膜活動電位 (ERG という) を記録し、これの融合状態を指標とし、魚種の運動物に対する視力を比較したので、その結果をここに報告する。

実験方法

供試魚として、ニジマス *Salmo gairdnerii irideus* (平均体長、約 20 cm)、フナ *Carassius auratus* (平均体長、約 20 cm)、ウナギ *Anguilla japonica*, (平均体長、約 45 cm) を用いた。

実験を行なう前に、供試魚を約 1,000 lux の電灯下に少なくとも 20 分間置き、明順応させた。次に、魚体に生理食塩水で 10 倍に希釈したフラクシディール (ニジマス 0.1~0.2 ml, フナ 0.2~0.3 ml, ウナギ約 1ml) を注射して不動化させ、12,000~14,000 lux の照明下で口より呼吸水を流し、鰓を灌流しながら次の手術を行なった。

眼から角膜と水晶体をとり出し、先端直径約 0.3 mm の Ag-AgCl 電極 (関電極) を硝子体の中に、Ag-AgCl 電極板 (不関電極) を眼球と眼窩との間に挿入して実験した (Fig. 1)。これらの電極間の電位変化を増幅し、陰極線オシロスコープを用いて記録すると同時に、チラツキ刺激を Photo-diode (NEC PD 3L) によって記録した。

* 名古屋大学農学部水産学教室 (Fisheries Laboratory, Faculty of Agriculture, Nagoya University, Nagoya)

Fig. 1. The method of recording flicker-ERG in fishes.

L: light source; M; mirror;
O: oscilloscope; P: photo diode;
S: sectored disk; F: N.D. filter.

FHMA という¹⁻³⁾を求めて、これを指標として、上記3種の魚の間で運動物に対する視力を比較した。また、照度と水温の FHMA に及ぼす影響を調べた。照度の影響を調べる際には、水温を一定にし、中性フィルターで照度を調節した。また、水温の影響を調べる時には、照度を 14,000 lux に固定し、灌流水の温度を変えた。鰓の中にサーミスタを挿入して水温を測定した。

結 果

刺激頻度の低い時には、ERG の a, b, d 各波が区別されるが、頻度が増すにつれ、b 波と d 波の間隔がなくなり、1つの波形になった (Fig. 2)。最大の電位が現われるのは、この b 波と d 波が重なるためであるという HANYU *et al.*⁴⁾ の報告を確認した。全体の波形としては、多相から2相に変化する。ウナギの ERG は、フナのそれに比べ、波の立ちあがりやゆるやかである (Fig. 3)。このような記録から、FHMA を求めると、この値は、刺激照度と水温に関係するので、この2項目に分けて記す。

Fig. 2. Flicker-ERG in the light-adapted goldfish (21 cm) eye.

Bottom trace indicates light period upward and dark period downward. The ERG shows a typical feature with a-, b-, and d-wave when the eye is stimulated at low frequency.

光源は、ハロゲンランプ (ELMO 24V 150W) を使った。チラツキ刺激は、明暗の期間が等しくなるように Fig. 1 のような回転板によつてえた。

この回転板の回転速度を変化させることにより、光のチラツキ頻度を調節した。チラツキ刺激を低頻度から高頻度へ、次に、高頻度から低頻へと変化させ、各頻度での ERG を連続撮影装置を使つて記録した (Fig. 2, 3)。この記録から明らかなように、チラツキ頻度を増すにつれて ERG の振幅は、融合するのであるが、丁度、融合するに必要な頻度 (cff) を適確に求めることは困難である。また、仮りに、求めることができたとしても、感覚のチラツキ融合頻度と一致しているとは限らない。そこで、cff の代りに最大振幅の半分の振幅を示す頻度 (これを

Fig. 3. Flicker-ERG in the light-adapted eel (45cm) eye.

FHMA と照度との関係 3魚種とも、FHMAは、6,000 lux までは、照度の増加とともに、照度の対数に直線的に比例した。しかし、12,000~14,000 lux という強い照度では、その直線関係が成り立つ場合（ニジマス 7.8°C フナ 6°C, 13.5°C, ウナギ 13.5°C, 23°C, 31°C）と、成り立たない場合（ニジマス 13°C, 18°C, フナ 25°C, 31°C, ウナギ 16.5°C）とがあつた (Fig. 4A, B, C)。

FHMA と水温との関係 水温については、約 10°C より約 30°C までの任意の水温で実験した。ただし、ニジマスにおいては、23~25°C を越えると急激に FHMA の値が減少し、再び、温度をさげても、その値は、もとにもどらなかつた。(Fig. 5) これは、ニジマスにとり 23~25°C という水温が高すぎるので、魚自体が弱つたものと考えられる。そこで、23°C 以上での実験結果は、資料に示しなかつた。Table 1 に水温と FHMA の値を示したが、ニジマスの 25°C と 30°C の個所に値が示されてないのは、そのためである。

Fig. 4. Relationship between FHMA and light intensity in logarithmic scale.

(A) Two light-adapted goldfish eyes. Each dot is the mean of four measurements.

(B) A light-adapted rainbow trout eye. Each dot is the mean of four measurements.

(C) Two light-adapted eel eyes. Each dot is the mean of four measurements.

Fig. 5. FHMA in relationship to temperature change in the light-adapted fish eyes. Trout (22 cm). The temperature was raised and lowered in the order of 1, 2, ..., 10. Light intensity, 14,000 lux.

Fig. 6. Relationship between FHMA and temperature in the light-adapted fish eyes. Light intensity, 14,000 lux.

Table 1 より、各温度における FHMA は、ニジマス、フナ、ウギの順に減少していることがわかる。このことより、運動している物の形や運動方向に関する視覚は、ニジマスが一番よく発達し、次にフナ、ウナギの順になることがわかる。また、ニジマスは、冷水性の魚で、活発に遊泳し、光に対して、すばやく反応を示し⁷⁾、中脳視蓋もよく発達している⁸⁾。ウナギは、流れのゆるやかな川などの砂泥底に生活し、夜行

Table 1. FHMA of three species at various temperatures.

Light intensity, 14,000 lux

Species	Temperature (°C)				
	10	15	20	25	30
Rainbow Trout	31.5	35.5	40	—	—
Goldfish	14.5	21.5	29	36	43
Eel	14.5	18.5	22.5	26.5	31

Fig. 6 に、各魚種における FHMA と水温との回帰直線を示す。この図からわかるように、FHMA は、水温の上昇とともに直線的に増加した。FHMA と水温との相関係数は、ニジマス 0.688、フナ 0.942、ウナギ 0.930 であった。また、回帰直線の傾きは、ニジマス 0.853、フナ 1.435、ウナギ 0.824 であった。

考 察

今回の実験において、FHMA は、cff と同じように^{5)~6)}、水温と照度とに影響をうけることが認められた。このことは、TAMURA *et al.*³⁾ のコイによる実験結果と一致する。ただ、今回の実験では、FHMA は強い照度 (12,000~14,000 lux) においても照度の対数に直線的に増加する傾向がみられた。しかし、TAMURA *et al.*³⁾ は 10,000~20,000 lux の時には、FHMA が不規則であることを示した。これらの相違は、実験方法や魚眼の明順応状態の差によるものと思われる。つまり、今回の実験では、水晶体をとり出し、光が網膜上に一様に当るようにした。また、順応状態については、約 5 分間 12,000~14,000 lux のもとで、眼の手術を行なったため、魚眼は、極度に明順応され、12,000~14,000 lux という照度に慣れていたものと考えられる。このようなことから、網膜が強い照度においても十分応答したと思われる。これに対し、TAMURA *et al.*³⁾ の場合、眼から水晶体がとり出されていないために、光が網膜の一部に集中されやすい。また、魚眼が強い照度になれていなかった。これらのことから網膜は、強い照度に正常に応答することができなかつたと考えられる。

性であり⁷⁾, 眼や視蓋の発達が悪い魚である⁸⁾。フナは, 生態も, 視蓋の発達の程度もニジマスとウナギの中間を示す。

このように, これらの魚のすでに知られた習性とか中枢の形態から考えても上記の FHMA の値は妥当なものと考えられる。

要 約

(1) 3 魚種 (ニジマス, フナ, ウナギ) の運動物に対する視力を, Flicker-ERG より求めたを FHMA を指標として比較した。また, 水温と照度が, FHMA に及ぼす影響を調べた。

(2) 明順応した 3 魚種の眼の FHMA は, 水温および照度の対数に比例した (Fig. 4 A, B, C, Fig. 6)。

(3) ニジマスにおいては, 水温をあげていき, 23~25°C 以上になると, FHMA は急に減少し, 次に, 水温をさげ 20°C 以下においても初めの値にもどらなかった (Fig. 5)。

このことは, 魚自身が弱つたものと思われる。

(4) FHMA は, 強い照度 (12,000~14,000 lux) にいたるまで, 照度の対数に直線的に増加する場合がみられた (Fig. 4 A, B, C)。

(5) 3 魚種における FHMA 値の相互関係は, すでに知られたこれらの魚の習性とか視覚中枢の発達の程度に関する知見と平行するものである。

文 献

- 1) 田村 保: “魚類生理” (川本信之編), 423~451, 恒星社厚生閣, 東京 (1970).
- 2) 田村 保: 本誌, **29**, 75~89 (1963).
- 3) T. TAMURA: This Bull., **25**, 624~631 (1958).
- 4) I. HANYU and M. A. ALI: *Science*, **140**, 662~663 (1963).
- 5) I. HANYU and M. A. ALI: *J. Cell. Comp. Physiol.*, **63**, 309~322 (1964).
- 6) M. A. ALI and H. KOBAYASHI: *Rev. Can. Biol.*, **26**, 341~345 (1967).
- 7) 松原喜代松・落合 明: “水産学全集 19「魚類学(下)」” 恒星社厚生閣, 東京 (1965).
- 8) H. TSUGE, K. UCHIHASHI and H. SHIMAMURA: “An Atlas of the Brains of Fishes of Japan”, Tsukiji Shokan, Tokyo (1968).