ゴマサバの視覚とその釣漁法への応用に関する基礎的研究—I

脳髓の外部形態より推測される視覚の重要性、網膜の
分解能および遠近調節

川 村 軍 蔵

(1978 年 9 月 25 日受理)

Fundamental Study on Application of the Vision of Spotted Mackerel,
Pneumatophorus tapeinocephalus (BLEEKER), to Angling Techniques—I
Importance of Vision Estimated from Brain Pattern,
Visual Acuity of Retina, and Accommodation*¹GUNZO KAWAMURA*²

In the series of these studies, the vision and the behaviour by vision of spotted mackerel are studied with a view to applying the results to fishing, and more effective angling techniques are discussed. In this paper, the brain pattern was observed to clarify, the significance of vision in behaviour. Spotted mackerel has a brain with poorly-developed telencephalon and facial and vagal lobes, and well-developed optic tectum and cerebellum. And so it is concluded that the role of vision is the most important in its behaviour, especially the movement perception. The retina was observed histologically and the visual acuity was calculated as 0.18. There is no significant difference in the cone density distribution between the left and the right retinae, and also its individual variation was not significant. Accommodative lens movement was observed. It occurs along the dorsonasal-ventrotemporal axis, and the near point was calculated as 24 cm distance for the adult.

動物の目の構造と機能はその種の行動・習性を良く反映しており、前者から後者を推定することができる¹⁾。魚の視覚については近年内外の研究者により数々の基礎的研究が行われ、視覚と行動との関連についても相当な部分が明らかになってきた。漁具漁法には視覚効果を狙ったものが多いにもかかわらず、これまでの視覚研究の成果が漁法研究に効果的に応用されているとはいえない。一連の本研究は視覚研究と従来の漁法研究の境界領域に立ち、ゴマサバを対象としてその視覚に関する知見からゴマサバ釣漁法の合理的なあり方を論ずることを目的としたものである。

先ず、本報告では脳髓の外部形態より推定される、ゴマサバの行動における視覚の重要性について述べ、さらに、網膜の分解能と遠近調節を明らかにする。網膜の分解能は形態視の精度と密接な関係にあると考えられ²⁾、視覚効果を意図した漁具を設計するための欠かせない知見の一つである。ゴマサバの網膜については既に川村・田村³⁾の報告があるが、ここでは、さらに多くの個体を観察し、左右眼の比較と個体差の吟味をも行った。

材料および方法

用いた魚はゴマサバ *Pneumatophorus tapeinocephalus* (BLEEKER) の成魚である。脳髓の観察のための材料は、漁場において採取した釣獲直後の新鮮な個体を断頭し、頭部の皮膚と肉を除去した後、10% のホルマリンで固定した。20 日間固定した後、頭骨を除去して脳髓を摘出し、解剖顕微鏡によって観察した。

脳髓各部の観察と他の魚種との比較のために内橋⁴⁾ および柘植他⁵⁾ を参照し、脳髓各部位の名称は後者に従った。

網膜の分解能は、組織学的に調べた錐体密度と水晶体の焦点距離より求めた。材料は鹿児島県屋久島沖合で昼間釣獲された個体と夜間集魚灯下で釣獲された個体を用いた。眼球標本の固定と組織標本の作成は川村・田村³⁾ と同一方法を取り、網膜の分解能の計算には田村⁶⁾ の式を用いた。

水晶体移動による遠近調節とその方向の確認のために TAMURA and WISBY⁷⁾ の方法を用いて、魚の死亡の前

*¹ 本研究は昭和 58 年 4 月日本水産学会春季大会 (東京) において講演発表した。

*² 鹿児島大学水産学部漁法学教室 (Faculty of Fisheries, Kagoshima University, Kagoshima, 890 Japan).

Fig. 1. Sketch of the brain of spotted mackerel.

bulb. olf.	olfactory bulb
c. cbl.	corpus cerebelli
emin. gran.	eminentia granularis
lob. inf.	inferior lobe
lob. olf.	olfactory lobe
lob. vag.	vagal lobe
tect.	optic tectum

後の水晶体の移動を調べた。

結果および考察

ゴマサバの脳髓の外部形態は内橋⁴⁾が報告したマサバのものと差がみられず、視覚中枢が極めて良く発達しており、全脳髓各部位の中で最大の容積を占めている (Fig. 1)。このことから、ゴマサバは視覚が優れた種であり、その行動において、マサバ同様、視覚が最も重要な感覚であると考えられる。また、視覚中枢と同時に小脳が良く発達しているので運動視が重要なことがうかがわれるが、同様なことが網膜の組織学的研究結果からも報告されている³⁾。

網膜の分解能を決定するのは水晶体の大きさと錐体の密度であるが、先ず、前者について述べる。

尾叉長が 320~390 mm の 69 個体の左眼の水晶体直径を測定した。魚体の成長に伴って眼球も成長するが、同時に水晶体も大きくなる。この体長範囲では、魚体長と左眼水晶体の直径の関係 (Fig. 2) は相関係数が 0.766

Fig. 2. Relationship between fork length and lens diameter. The regression line is represented by the formula accompanied with the line in the figure. N, size of the samples; r, correlation coefficient between lens diameter (LD) and fork length (FL).

Table 1. Comparison of lens diameter between left and right eyes

Fork length in mm	Lens diameter in mm		Difference
	Left	Right	
350	9.02	9.06	-0.04
365	8.97	8.88	0.09
344	8.80	8.82	-0.02
388	9.24	9.16	0.08
340	8.66	8.68	-0.02
358	9.10	9.08	0.02
320	8.30	8.32	-0.02
361	9.41	9.35	0.06
360	9.06	9.00	0.06
349	8.86	8.74	0.12
372	9.32	9.36	-0.04
336	8.54	8.58	-0.04
330	8.25	8.24	0.01
342	8.90	8.96	-0.06
338	8.86	8.87	-0.01
341	8.88	8.86	0.02
340	8.63	8.60	0.03
329	8.38	8.38	0.00
346	8.89	8.78	0.11
		Total	0.35
Average			0.018
SD of difference		0.053253	
t-value		1.442	
		0.10 < P < 0.20	

という値になり、大きな個体は大きな水晶体を持つといえる ($t=9.757$, $df=67$, $P<0.001$)。また、これらの標

Table 2. Comparison of twin cone density between left and right eyes

Retinal region	358 mm		388 mm		344 mm		340 mm	
	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
1	85	74	71	64	65	83	83	69
2	104	81	78	108	80	90	82	82
3	112	86	91	103	92	102	97	—
4	98	96	107	121	89	85	145	83
5	109	111	106	82	103	115	125	124
6	98	96	110	101	108	100	121	111
7	91	82	90	94	102	98	100	89
8	83	100	98	86	95	95	96	69
9	85	71	82	88	83	85	93	88
10	68	98	90	87	89	85	95	95
11	73	70	61	71	76	65	84	74
12	74	77	74	75	72	74	86	64
13	63	59	72	73	71	76	74	71
1a	78	76	65	72	64	65	79	—
1b	72	50	67	67	71	61	84	52
3a	92	77	79	79	88	87	104	78
3b	80	62	82	85	83	104	80	86
5a	105	98	93	93	96	92	123	82
5b	91	79	85	77	82	86	85	71
7a	77	68	89	85	96	101	99	71
7b	62	54	77	78	69	74	83	64
9a	65	63	70	68	61	67	82	57
9b	59	68	66	60	56	65	62	69

Table 3. Comparison of cone density between left and right eyes. S, single cone; T, twin cone; Sum, sum of single and twin cones.

Retinal region	360 mm						363 mm						365 mm					
	Left			Right			Left			Right			Left			Right		
	S	T	Sum	S	T	Sum	S	T	Sum	S	T	Sum	S	T	Sum	S	T	Sum
1	32	66	98	—	—	—	36	80	116	16	72	88	43	68	111	50	59	109
2	39	78	117	37	71	108	41	78	119	47	84	131	34	72	106	68	67	135
3	—	—	—	46	90	136	37	83	120	41	83	124	40	82	122	51	84	135
4	40	83	123	51	105	156	35	84	119	37	106	143	50	101	151	38	78	116
5	54	114	168	54	104	158	51	103	154	49	105	154	46	97	143	44	89	133
6	41	79	120	56	51	107	47	92	139	55	112	167	59	92	151	48	93	141
7	41	77	118	36	72	108	38	84	122	66	82	148	45	84	129	44	77	121
8	37	76	113	38	76	114	45	97	142	47	96	143	42	99	141	43	87	130
9	19	79	98	20	71	91	22	76	98	16	94	110	30	80	110	21	66	87
10	8	97	105	9	79	88	5	100	105	5	103	108	20	84	104	17	72	89
11	13	68	81	12	74	86	—	—	—	15	75	90	19	71	90	25	66	91
12	34	66	100	19	62	81	27	72	99	31	76	107	30	66	96	24	66	90
13	26	53	79	35	67	102	29	58	87	35	66	101	32	64	96	31	73	104
1a	53	54	107	—	—	—	49	53	102	56	65	121	63	65	128	54	58	112
1b	49	58	107	52	55	107	51	69	120	58	58	116	58	60	118	59	62	121
3a	42	73	115	71	85	156	42	79	121	50	73	123	34	66	100	39	79	118
3b	63	69	132	63	64	127	50	58	108	72	72	144	81	83	164	77	85	162
5a	49	91	140	56	91	147	45	95	140	57	120	177	42	84	126	42	82	124
5b	31	64	95	38	69	107	39	82	121	38	77	115	40	80	120	40	78	118
7a	48	68	116	51	93	144	40	76	116	51	99	150	41	78	119	41	81	122
7b	28	57	85	34	71	105	34	67	101	45	84	129	31	64	95	37	74	111
9a	20	58	78	19	66	85	24	55	79	26	80	106	22	70	92	30	70	100
9b	18	46	64	23	50	73	22	46	68	30	61	91	25	58	83	29	58	87

Table 4. Analysis-of-variance table for the twin cone density of Table 2

Factor	df	S	V	Fo
Individual (A)	3	862.92	287.64	0.41
Right and left (B)	1	900.72	900.72	1.28
Retinal region (C)	20	29069.61	1453.48	18.09**
A × B	3	2108.88	702.96	8.75**
A × C	60	5019.95	83.67†	1.04
B × C	20	1422.41	71.12†	0.89
e	60	4804.50	80.07†	
Total	167			

** significant at 1% level

† variances are pooled

Table 5. Analysis-of-variance table for the cone (sum of twin and single cones) density of Table 3

Factor	df	S	V	Fo
Individual (A)	2	1950.32	975.16	1.10
Right and left (B)	1	1143.17	1143.17	1.47
Retinal region (C)	18	44993.78	2499.65	11.56**
A × B	2	1555.01	777.50	6.41**
A × C	36	7777.90	216.05	1.78*
B × C	18	2736.99	152.06†	1.43
e	36	3809.44	105.82†	
Total	113			

** significant at 5% level

* significant at 1% level

† variances are pooled

本に直線回帰式をあてはめると、

$$LD=0.0152FL+3.517$$

で示すことができる。ただし、 LD は水晶体直径、 FL は尾叉長でいずれも単位は mm である。

また、水晶体直径を 19 個体の左右眼で比較した (Table 1)。左右の水晶体直径は個体によって異なるが、その差は 0~0.12 mm であり、有意ではない ($t=1.442$, $df=18$, $0.1 < P < 0.2$)。そして、この差は視精度を考えた場合には非常に小さいもので無視され得る。

次に、錐体密度について左右眼で比較した (Table 2 および Table 3)。Table 2 で用いた個体は夜間明順応した個体のため、単錐体の網膜内レベルが一定しない。これを 1 枚の Tangential section から単錐体の密度を決めるのは困難であったので、これらの個体については双錐体のみを示した。これらの網膜各部位の錐体の計数結果をもとに、統計的に錐体密度の個体差、網膜部位の差、左右の差を吟味した (Table 4 および Table 5)。その結果、錐体の密度分布は網膜の部位によって異なるが、個体差は小さく統計的には無視し得、左右網膜ではほぼ同じ密度分布をしていると結論される。

Table 6. Relationship between fish length and cone density and minimum separable angle of left eye

Fish length in mm	Region of highest cone density	Number of cones in 0.1 mm square	Minimum separable angle in minute
341*	5a	180	6.22
342*	6	214	5.54
349	5	160	6.01
358	6	197	5.37
360	5	176	5.51
360	5	168	5.42
361	5a	220	4.86
362*	4	191	5.35
363	5	154	5.77
365	3b	164	5.59
368*	3	160	5.78
380	5	197	5.30
387*	6	188	5.41
393*	5	158	5.57
Average		180.5	5.55

Correlation coefficient between fish length and number of cones $r=-0.210$ t -test $t=0.744$, $df=12$, $0.40 < P < 0.50$

Correlation coefficient between fish length and minimum separable angle $r=-0.367$ t -test $t=1.367$, $df=12$, $0.10 < P < 0.20$

* These are referred from Kawamura and Tamura³⁾

ゴマサバの成魚は若令魚より視精度が高いことが報告されている³⁾ので、成魚の間でも大きな個体が高い視精度を持つか否かを検討した (Table 6)。魚体長と左眼錐体密度との間の相関係数は -0.210 となり、有意相関は認められない ($t=0.744$, $df=12$, $0.40 < P < 0.50$)。また、体長と最小分解角との間の相関係数は -0.367 となり、有意相関があるとはいえない ($t=1.367$, $df=12$, $0.10 < P < 0.20$)。視精度にはわずかながら個体によって差がみられるが、ここで用いた 341~393 mm の体長範囲では成長とは無関係な差であるといえる。

錐体密度分布には個体差がないといえるので、網膜各部位の錐体密度を左右の網膜について左眼では 14 個体を、右眼では 8 個体を平均したものをもとに平均錐体密度分布を描いた (Fig. 3)。錐体密度分布は平均すると左右ではほとんど差がなくなる。錐体密度の最も高い部位は網膜の後部から後下部に至る周縁部にあり、平均的にみてゴマサバ成魚は前上方を見た時に最も視精度が高いといえる。この部位における最小分解角の平均値は左眼で 5.55 分、右眼で 5.74 分となり、最小分解角の逆数で求められる視力はそれぞれ 0.18 および 0.17 に相当する。両者の差は極めて小さく無視し得、そして、30m

Fig. 3. Topography showing average cone density (number of cones in 0.1 mm square) distribution of right and left retinæ of adult spotted mackerel.

Fig. 4. Photograph showing attaching points of suspensory ligament (L) and retractor muscle (M).

Fig. 5. Photograph showing lens movement before and after death. Right eye.

先の2点を見た時、2点間の距離がおおよそ5cmの時に点と認め得ることになる。

上の結果は海中が十分に明るく、遠近調節が十分行われるという前提の下に得られるものである。次にゴマサバの遠近調節能力について述べる。

水晶体の移動方向は懸垂靱帯と水晶体筋の付着位置によって決まり、ゴマサバの場合、懸垂靱帯は直上より後方へ、水晶体筋は水晶体直下より前方へ寄った位置に付着している (Fig. 4)。そして、水晶体移動は前上方から後下方に行われる (Fig. 5)。その移動距離の最大値は、拡大写真から0.6mmと計測され、SOMIYA and TAMURA⁹⁾の式を用いて遠近調節の近点を計算すると

240mmとなる。従って、ゴマサバ成魚は無限遠から24cm程度まで焦点を合わせることができると考えられる。

ゴマサバの場合は、死後の水晶体は生時よりも常に後下方に移動し、これは田村⁷⁾が述べた他の魚の場合とは逆である。この原因を知るためにSOMIYA and TAMURA⁹⁾と同じ電激法を用いて水晶体移動を調べたが、電気刺激を与えても水晶体は移動しなかった。多くの魚種の水晶体移動が電激法で確認されているが、田村 (私信) はカツオの摘出眼球を用いた時には電激法で水晶体を移動させることができなかったことから、眼球を摘出すると筋肉が死ねたため動かないのであろうと考えている。ゴマサ

バの死後、なぜ水晶体が後方に動くかについては問題が残るが、ここでは遠近調節の確認だけに止めたい。

要 約

一連の本研究はゴマサバの視覚に関する知見からその釣漁法の合理的なあり方を論ずることを目的とする。本報告では脳髓の外部形態よりこの種の視覚の重要性を確認し、網膜の分解能と遠近調節を調べた。その結果は次の様に要約される。

1. 視覚中枢が極めて良く発達しており、全脳髓各部位の中で最大の容積を占めていることから、ゴマサバは視覚が優れており、その行動において視覚が最も重要な感覚であると考えられた。小脳も良く発達しているので運動視が重要であると推測された。
2. 大きな個体は大きな水晶体を持つ傾向がある。水晶体の大きさは左右眼の間で差があるとはいえない。
3. 錐体の密度分布は網膜の部位によって異なるが、その個体差は小さく統計的には無視し得、左右網膜ではほぼ同じ密度分布をしている。
4. 成魚の平均的視精度はおおよそ 0.18 である。
5. 遠近調節は十分行われ、無限遠から 24 cm 前方まで焦点を合わせることができると考えられた。

謝 辞

本研究を遂行するに当って、終始多大の御指導を賜わった名古屋大学農学部教授田村保博士、本論文をとりまとめるに当り多大の御指導を賜わった北海道大学教授久新健一郎博士、同学教授山田寿郎博士、同学教授上野元一博士、同学助教授鈴木恒由博士に深甚なる謝意を表す。

文 献

- 1) G.L. WALLS: The vertebrate eye and its adaptive radiation, Reprinted 1963, Hafner, New York, 1942, pp. 785.
- 2) 田村 保: 魚類生理 (川本信之編), 恒星社厚生閣, 東京, 1970, pp. 423-451.
- 3) 川村軍蔵・田村 保: 日水誌, 39, 715-726, (1973).
- 4) 内橋 潔: 日水研報, 2, 1-166 (1953).
- 5) 柘植 秀臣・内橋 潔・島村 初太郎: 日本産魚類脳図譜, 築地書館, 東京, 1968, p. 240.
- 6) 田村 保: 水産学集成, 東大出版会, 東京, 1957, pp. 721-750.
- 7) T. TAMURA and W.J. WISBY: *Bull. Mar. Sci. Gulf and Carib.*, 13, 433-448 (1963).
- 8) H. SOMIYA and T. TAMURA: *Jap. J. Ichthyol.*, 20, 193-206 (1973).