魚の眼球鉛直運動

川村 軍蔵・北村也寸志

(1980 年 10 月 20 日受理)

Vertical Eye Movements in Fish

Gunzo KAWAMURA* and Yasushi KITAMURA*

The observations and analyses of eye movements on three groupers, *Epinephelus moara*, *Epinephelus* sp., and *E. septemfasciatus* which were resting motionless on the bottom of an aquarium revealed that these fishes move their eyes vertically only with saccadic movement, and the maximum degree of their vertical saccade was measured at 65°, 50°, and 30° for respective species. Four restrained fishes, *Cyprinus carpio*, *Carassius auratus langsdorfi*, *Sarotherodon mossambicus*, and *Lepomis machrochirus* did not show any vertical pursuit eye movement to vertically moving horizontal stripes in their visual field. The results were considered to suggest that it is difficult to stabilize the retinal image of vertically moving object in these fishes, or a possibility of some nerve system which specially analyzes a vertically moving image.

魚は広い視野をもつが、情報処理能力が特に中心窩や area といった限られた網膜部位に集中して優れていることから、3 次元的に広くひろがる物標を正しく把握するには、眼は常に動いて必要な方向に視線が向けられなければならない。魚の眼球は良く動き、眼球運動に適した解剖学的特徴を持っている^{1,2)}。魚は頭部を左右に振って泳ぐ際、頭部と逆方向に動く眼球の水平運動によって視線を一定方向に保ち、網膜像を固定できることが知られている³⁻⁵⁾。水中あるいは空中で固定された魚に、水平に動く縦縞模様を見せると、魚は縞模様の動きに追従した眼球運動を示す。このような運動を追従運動と称している。ヒトの随意および不随意眼球運動については良く調べられており、眼球運動は視覚に欠かせないものであることが判っている⁶⁾。魚の眼球水平運動については多くの知見が得られているにもかかわらず、鉛直運動については全く調べられていない。一本釣漁具等水中を鉛直に動く物の視覚情報を正しく捕えるには眼球の鉛直運動が不可欠と考えられる。本報では、魚の眼球の鉛直運動について調べた結果を報告する。

材料および実験方法

ここでは眼球運動を次の様に定義する。水平運動は眼球の鉛直軸（実際には固定回転軸はない²⁾）を中心とする回転運動 (Fig. 1a)、鉛直運動は眼球の体軸に平行な前後軸を中心とする回転運動 (Fig. 1b) と、体軸を垂直に切る軸を中心とする回転運動 (Fig. 1c) である。

Fig. 1. Schematic drawing of the eye movements in the horizontal plane (a) and vertical planes (b, c). D, dorsal; N, nasal; T, temporal; V, ventral.

前者の鉛直運動を D-V 方向の運動、後者を D-N-V 方向の運動と称することとする。

魚の眼球の鉛直運動を以下に述べる 2 通りの方法を用いて調べた。

I. 大分生態水族館の大形回遊水槽の水底で、前面のガラス壁に平行に静止しているクエ *Epinephelus moara*、クエダマシ *Epinephelus* sp.、マハタ *E. septemfasciatus* が眼球を動かすごとに、水槽の外から 35 ミリカメラで魚の頭部を撮影した。フジミニコピー・リーダー・プリンター Q₄ を用いて現像フィルムの拡大像をトレーシング紙に写したものをから sighting groove の方向を求めた。この方向は、前部の aphakic space の 2 本の接線の交角の 2 等分線とし、これと、鼻孔と適当な目印となる体模様を通る体軸にほぼ平行な基準線の成す角を測定した。1 frame (フィルムの 1 こま) につきこれを 5 回繰り返し、その平均値と 99% 信頼区間を求めた。

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

Fig. 2. Schematic drawing of a horizontally striped cylinder and a restrained animal with small sticks on its corneas, with an inserted figure showing the measurement of the angle of deflection of stick with respect to the reference line.

II. D-V 方向の運動を調べる目的で、魚の体軸を中心に回転する、内側が 2 cm 幅の白黒の水平縞模様のスチロール板の円筒（直径 48 cm、奥行 25.5 cm）を用いて、その中央に空中固定した魚の眼球を魚の前面から写真撮影した。円筒の後面は黒布で覆い、前面には写真撮影のための窓を開けた黒布あるいは鏡を置いた。観察を容易にするために、魚の角膜に KAWAMURA *et al.*⁷⁾ と同様な方法を用いて長さ 10 mm、直径 1 mm のポリスチレン棒を接着した (Fig. 2)。実験中、魚の口に挿入したホースから鰓に水を漂流した。円筒が回転すると魚は左右の眼でそれぞれ上下逆方向に動く縞模様を見ることになるが、この場合と、魚の片側に鏡を置いて左右の眼で同方向に動く縞模様を見せた場合についても調べた。円筒を約 24~180°/s の定速で手動および電動回転させ、35 ミリカメラで 12 frame/min の速度でモータードライブ撮影した。現像フィルムの解析は I と同様であるが、D-V 方向の眼球運動を、両眼上端の 2 点を結んだ基準線と角膜上の細棒の成す角の変化で表わした (Fig. 2)。

D-N-V 方向の眼球運動を調べるために、ガラス水槽 (29×50×60 cm、水深 45 cm) の中で固定した魚に、上下に動く幅 2 cm の白黒の水平縞模様スクリーン（高さ 50 cm、幅 29 cm）を見せた。スクリーンは魚の前方

Fig. 3. Schematic drawing of a horizontally striped screen and a restrained animal with a right-angled small stick on its left cornea, with inserted figure showing the measurement of the angle of deflection of stick with respect to the posterior edge line of the frame.

31~35 cm の距離にあり、これを手動ドラムで種々の定速で動かした。水槽の四面を白紙で覆い、魚の頭部側方に開けた観察窓から上述の方法と同様に魚の頭部を写真撮影した (Fig. 3)。眼球運動の観察を容易にするために、魚の角膜に直径 1 mm、高さ 4 mm、長さ 9 mm の L 形のポリスチレン棒を接着し、D-N-V 方向の眼球運動をこの細棒と frame 枠の鉛直線の成す角度の変化で表した。

これらの実験装置全体の照明は、装置直上の天井の室内灯 (30 W ケイ光管 3 本) と装置側方の 300 W レフラクタランプ 2 個で行った。実験に用いた魚はコイ *Cyprinus carpio*, ギンブナ *Carrsius auratus langsdorfi*, ティラピア *Sarotherodon mossambicus*, およびブルーギル *Lepomis macrochirus* である。

結果および考察

回遊水槽内の上述の 3 種の魚は、両眼および片眼のみを様々な方向に良く動かした。SCHWASSMANN¹⁰⁾ は kelp bass *Paralabrax clathratus* の眼球運動を水槽観察し、魚の前方に水平に動く物標を置くくと両眼を前方に回転させて temporal fovea で両眼視をするが、片眼のみ動かして単眼視をする場合の方が多いと報告している。筆者等の観察でも片眼のみ動かすか両眼を別々の方向に動かす場合が多く、両眼視を行う様な眼球運動は少なかった。水平運動の場合は緩やかな動きと跳躍運動の両方が観察されたが、鉛直方向には跳躍運動のみであった。

Fig. 4. An example of the frame analyses of the eye movements of tilapia to the horizontally striped cylinder moving clockwise at about 60°/s. Right eye sees stripes moving upward and left eye sees a mirror image of the right stripes. Closed circles show the mean angle and vertical lines across the circles show the confidence limit at 99% level.

フィルム解析より得られた sighting groove の方向の体軸に対する最大角度の 99% 信頼区間は、クエダマシでは下方に 34~36°, 上方に 29~31°, クエでは下方に 19~21°, 上方に 27~33°, マハタでは下方に 2~4°, 上方に 23~31° であった。したがって、これらの魚はそれぞれ最大 65°, 50°, 30° 眼球を動かしたことになるが、測定には高精度で角度を得られる frame のみ選んだためにすべての眼球運動を測定できなかったことに起因する種による差であり、クエとマハタもクエダマシと同程度の眼球鉛直運動をすると考えて良いであろう。水槽観察では 3 種とも同程度の眼球運動をするように見受けられた。

鉛直に動く水平縞模様の装置内の魚は、縞模様を動かさない時は眼球を水平に良く動かし、まれに小さく鉛直に動かした。縞模様を鉛直に動かすと眼球水平運動は停止するが極めてまれになり、鉛直に動く縞模様によって眼球水平運動が抑制されるようであった。2 種の装置を用いたすべての実験条件において、縞模様に追従する眼球運動は全く観察されなかった。

円筒が約 60°/s の速度で時計回りに回転した時の、ティラピアの眼球運動のフィルム解析例を Fig. 4 に示した。測定値の平均値には frame ごとの差がみられるが、平均値の 99% 信頼区間をみると frame ごとの差は測定誤差内の極めて小さなもので、眼球は D-N-V 方向に動かなかったことを示す。すべてのフィルム解析結果がこれと同様で、スクリーンの場合も円筒の場合も、鉛

直に動く水平縞模様に追従する眼球運動はフィルム解析によっても確認されなかった。

魚の視野内で鉛直縞模様を水平に動かした場合には、ここで用いた種は例外なく追従運動を示すので、鉛直運動をする縞模様の装置が不適であったために鉛直方向の追従運動が生じなかったとは考えられない。また、小さな電球や小球を鉛直に動かした場合も追従運動は観察されなかった。しかし、ここで用いた 4 種の淡水魚は、上述のように、眼球鉛直運動を全くしないのではなく、小さな跳躍運動は観察される。例えば、飼育水槽のこれらの魚に水面から餌を与えると、魚は小さな上方への跳躍運動を見せ、次に体全体を上方に向けるが餌の沈下速度に合わせて体軸方向を下げる。これは特にブルーギルで顕著である。魚の餌になる小型のエビ類は水中で跳躍的な遊泳をする。これに魚が視線を向けるには跳躍運動が適しているであろうが、定速で鉛直に動く物標を見る場合、跳躍運動のみでは網膜像を十分固定できず形態視には不都合と考えられる。

丘¹¹⁾は縦縞模様の円筒を傾けて回転させてメダカの視運動反応を観察し、傾斜角と魚の反応の強さが逆相関することを見ている。また、EASTER, Jr.⁴⁾は空中で固定したキンギョ *Carassius auratus* の眼球運動を記録し、視野内に動く物標がない場合でも盛んに跳躍運動がみられるが、跳躍運動の鉛直成分は 1° 以下であると報告している。魚類の通常の水中生活では水平に動く物標は多いが、鉛直に動く物は少ないと考えられる。したがって、後者の視覚情報の高度な処理能力は不必要であるので眼球の鉛直運動は十分発達しなかったのかもしれない。しかし、眼球運動で不十分な面を、より高次のレベルでの情報解析で補っている可能性も考えられる。餌の形状、動く方向と速度といった視覚刺激が捕食者の行動と視覚中枢にどのような反応を引き起こすかについて、カエルやサンショウウオでは良く調べられているが^{12,13)}、魚類についての報告は極めて少なく、水平に動く物標に対する反応のみ調べられている^{14,15)}。このような問題は漁業と直接関わることであるので、この種の研究の一層の進展を望みたい。

終りに、水槽の魚の撮影に御協力と御指導を賜った大分生体水族館の高松史郎館長と堺田展行氏に、また、実験装置の製作に御協力いただいた鹿児島大学水産学部機械工作室の高岡勝義技官に深謝申し上げる。

文 献

- 1) S. DUKE-ELDER: System of Ophthalmology, Vol. I, The Eye in Evolution, Henry Kimpton, London, 1958, pp. 273-279.
- 2) A. KABAYAMA, G. KAWAMURA, and T.

- YONEMORI: *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **45**, 1481-1483 (1979).
- 3) H. T. HERMANN and M. M. CONSTANTINE: *Vision Res.*, **11**, 313-331 (1971).
 - 4) S. S. EASTER, Jr.: *Vision Res.*, **11**, 333-342 (1971).
 - 5) S. S. EASTER, Jr.: *Vision Res.*, **12**, 673-688 (1972).
 - 6) S. S. EASTER, Jr., P. R. JOHNS, and D. HECKENLIVELY: *J. comp. Physiol.*, **92**, 23-35 (1974).
 - 7) G. KAWAMURA, A. KABAYAMA, and T. YONEMORI: *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **44**, 567-570 (1978).
 - 8) G. KAWAMURA and A. KABAYAMA: *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **45**, 1359-1364 (1979).
 - 9) 池田光男: 視覚の心理物理学。森北出版, 東京, 1975, pp. 205-232.
 - 10) H. O. SCHWASSMANN: *Vision Res.*, **8**, 1337-1348 (1968).
 - 11) 丘 直通: 動誌, **48**, 204 (1936).
 - 12) H. R. MATURANA, J. Y. LETTVIN, W. S. McCULLOCH, and W. H. PITTS: *J. gen. Physiol.*, **43**, 129-175 (1960).
 - 13) W. HIMSTEDT and G. ROTH: *J. comp. Physiol.*, **135**, 251-257 (1980).
 - 14) 田村 保: 日水誌, **17**, 8-12 (1952).
 - 15) M. JACOBSON and R. M. GAZE: *Q. Jl exp. Physiol.*, **49**, 199-209 (1964).