暗順応魚の形態視におよぼす全般光と局部光の影響^{*1}

川村 軍蔵・下和田 隆・坂野 勝也

(1982 年 11 月 19 日受理)

Effect of General and Local Lighting on the Shape Discrimination of Dark Adapted Fish

Gunzo KAWAMURA,^{*2} Takashi SHIMOWADA,^{*2,3} and Katsuya BANNO^{*2}

To obtain some fundamental knowledge regarding the vision of fishes attracted to a fish lamp, the retinomotor response and the effect of general and local lighting on the shape discrimination of dark adapted bluegill sunfish *Lepomis macrochirus* were examined in a tank. Histological observations showed that 10 minutes after the onset of general lighting the retina was still dark adapted. A remarkable change in the thickness of pigment and cones took place between 10 and 15 minutes, but the retina was not light adapted within this period. The dark adapted fish which was pretrained to discriminate shapes, discriminated the shapes successively displayed within 7 minutes and the shapes simultaneously displayed within 9 minutes. The dark adapted fish did not respond to the shapes and retreated from the discrimination point when the fish's head was illuminated with local light. From the results obtained, it is presumed that while the fishes attracted to the fish lamp can recognize to some extent the shape of fishing gear even if their retina is not light adapted histologically, the effect of the lamp on the vision of fish is extremely harmful when the lamp is close to fish's visual direction.

水上集魚灯からの光は水中に入る際水面で大きく屈折するため、水中の魚はほぼ上方から光刺激を受けることになる。¹⁾ 一方、表層近くにある水中灯の場合は光はほぼ半球状に拡散するので、水中光の分布は水上灯の場合と異なるであろう。しかし、いずれの場合も水と溶存物質の光学的性質のために光は散乱し、急速に減衰するので、集魚灯の照明域の水中照度分布は全般照明と局部照明の中間の照明条件下にあるといえる。集魚灯に集まった魚の視覚に極めて不都合な光条件であると考えられるが、それを推定できる十分な知見を我々は持たない。本研究は前報²⁾に続いて集魚灯下の魚の視覚を知るための基本的知見を得る目的で行ったもので、暗順応魚を全般光と局部光で照明した時の図形弁能を調べた。

材料および方法

鹿児島県薩摩湖で捕獲した尾叉長 16-17 cm のブルーギル *Lepomis macrochirus* を用い、網膜の組織学的観察と図形弁別実験を行った。

実験 1 網膜の錐体の密度分布を知るために、活個体

から摘出した眼球を Bouin 液で固定した。1 昼夜固定後、網膜を 21 個に分割し、エタノール脱水、パラフィン包埋、6 μ の tangential section、ヘマトキシリン・エオシン染色を経た後、顕微鏡写真より 0.01 mm² 当りの錐体を計数した。

暗順応眼の組織学的明順応の過程を調べるために、約 2×10^{-3} lx に 90 分以上暗順応させた魚を全般照明下 (室内蛍光灯 30 W $\times$ 4, 水槽内照度 500-800 lx) に 5, 10, 15, 20, 25 分間置き、その網膜を上記の方法で 6 μ の cross section とし、色素上皮層と錐体層の厚さの変化を調べた。

実験 2 全般光の影響を見るために、呈示図形を弁別するよう条件付けた魚を用い、暗順応から全般照明下に置いた時の形態視を調べた。用いた水槽と実験の手順は前報²⁾と同じである。図形呈示は水槽の外側に取付けた 1 対の発光ダイオード表示器で行った (Fig. 1)。用いた表示器はテクノメイト社製 DIGILEX TYPE 518A6 で、発光波長特性はピーク波長 697 nm、半値幅 100 nm であり、ミノルタ輝度計 $nt-1/3^\circ$ (分光感度は C.I.E.

^{*1} 本研究の一部は文部省科学研究費補助金 (奨励 A, 476147) によった。

^{*2} 鹿児島大学水産学部漁学教室 (Faculty of Fisheries, Kagoshima University, 4-50-20 Shimoarata, Kagoshima 890, Japan).

^{*3} 現住所: 函館製網船具株式会社 (Hakodate Seimo Sengu Co. Ltd., 1-13-14 Minato, Hakodate, Hokkaido 040, Japan).

Fig. 1. Method of training fish and shape display. At the start of each test, the fish was driven behind a partition (P) and the shapes to be discriminated were displayed with LED displays at the far end of the tank. All fish were pre-trained to swim for food reward to the positive shape (horizontal bar) when the shapes were simultaneously or successively displayed for 1 minute. A response was recorded when the fish swam to one shape or the other. The position of the positive and negative shapes was varied in a random order.

Fig. 2. A training tank and experimental method. A fish was pre-trained to go through between the detention plates (DET) to the positive shape displayed with a LED display. The positive (horizontal bar) and negative shapes (vertical bar) were displayed successively. After the dark adaptation, the fish's head was locally lighted and the shape was displayed.

比視感度曲線にほぼ等しい)で測定した発光輝度は 15.4 nt であった。この器種を選んだのは、ブルーギルの L 型 S 電位は 612 nm 付近に最大応答を示すものが最も多く記録されるので、⁸⁾ ブルーギルに最も適すると考えられたからである。Fig. 1 に示した 2 つの図形の水平棒図形を正図形、他を負図形とし、図形の左右の位置は乱数表に従って無作為になるように電気回路の切換えによって変えた。最初は同時呈示した図形で条件付けし、後に継時呈示の場合にも反応するように条件付けた。

条件付けが完成した後、魚を $2 \times 10^{-8} lx$ に暗順応させた後点灯し、実験 1 の全般照明条件下で呈示図形に対する魚の反応行動を観察した。1 回の図形呈示はパルスジェネレータ制御で 1 秒間とし、魚の反応を見ながらそれを繰返した。実験中の魚の全行動を録音テープに記録し、後の解析に供した。実験は夜間行い、hunger drive を消去するために実験開始前に約 1 g の餌 (冷凍アミ) を与えた。

実験 3 局部光の影響を見るために、Fig. 2 に示した水槽を用い、暗順応魚の頭部を局部照明した魚の図形弁別反応を調べた。水槽は黒色アクリル製の角形部と透明アクリル製の半円形部から成り、魚は通常角形部にいて半円形部中央に取付けた発光ダイオード表示器から正図形 (水平棒図形) が呈示された時のみ角形部と半円部の間の仕切板を越えて図形の前に進入するよう条件付けられた。実験 2 で用いたものと同じ 2 つの図形を電気回路を切換えることによって継時呈示した。魚は図形呈示直前に 2 枚の仕切板の間から体半分を出して定位するので、局部照明のニコン顕微鏡用投光器を点灯した後図形を呈示した。呈示時間は実験 2 と同じである。

結果および考察

ブルーギルの網膜の錐体は双錐体と単錐体があり、どの網膜部位も両者の数の比は 2 : 1 で四方形配列のモザイクを成している。錐体の分布密度は部位によって異なり、最も高密度な部位は網膜の上後部である (Fig. 3)。

魚が図形弁別を行う際、表示器より高い位置で体を水平に定位し、sighting groove は前方を向いたままであるので、呈示図形の網膜像は網膜上後部に結像する。換言すると、物標を注視する時には網膜の area を使うと言えそうである。田村⁴⁾の方法で求めた網膜上後部の最小分解角は 11 分であった。発光ダイオードの 4 mm 幅の 1 セグメントは 18 cm 離れた定位位置で約 76 分の視角になるので、図形は識別に十分な幅を持っていると言える。

網膜上後部の暗順応から明順応に至る色素上皮層と錐体層の厚さの変化を Fig. 4 に示した。網膜の厚さは若干の個体差があるので、図ではそれぞれの層の厚さを外

Table 1. Response of dark adapted fish to displayed shapes when the fish were exposed to general lighting. The time was measured from the onset of light

Display	Time when the animals began to respond to shapes, in min.			Time when the animals began to discriminate shapes, in min.		
	Range	Mean	95% confidence interval	Range	Mean	95% confidence interval
Simultaneous	3.5-10.3	6.8	5.9-7.7	3.8-11.3	8.9	8.0-9.9
Successive	2.3-11.2	5.5	4.4-6.7	3.3-11.5	6.7	5.4-7.9

Fig. 3. Topography showing cone density (number of single and twin cones in 0.01 mm²) distribution. D, dorsal; N, nasal; T, temporal; V, ventral. As the fish orientated horizontally at the discrimination point to see the shapes displayed slightly downward, the retinal image is focused at the area temporalis.

限界膜から色素上皮層外辺までの厚さに対する比 (retinal index⁵⁾) として表した。点灯後 10 分までは変化が少なく、10 分と 15 分の間で大きく変化した。その後次第に明順応の状態に近づくが、25 分後ではまだ完全な明順応になっていなかった。

図形弁別実験では、暗順応魚が急に全般照明された直後は照明以前の位置に静止し、定位位置に来ない。点灯後 2.3-11 分になると定位位置に来て呈示図形に反応するようになるが誤反応が多く動きが鈍かった。時間が経過するに従って誤反応が消失し正反応が続くようになった。

前報²⁾と同様に、正反応が 6 回以上連続 (これが偶然起こる確率は 1.6% 以下) した時の 2 度目の正反応の時点で魚が図形を正しく弁別できるようになったと考え、同時呈示と継時呈示の場合のそれぞれ 20 回ずつの実験結果を整理したものを Table 1 に示した。筆者らは同時呈示の方が図形弁別が容易であり早く弁別可能になることを期待していたが、結果は逆で、点灯後図形を正しく弁別するまでの時間は継時呈示の方が明らかに短い。この原因の説明は困難であるが、少なくとも、正図形の認識には負図形との同時比較が不必要であることは

Fig. 4. Retinomotor response after the onset of general lighting. The retina was still histologically dark adapted at 10 minutes. Remarkable change in thickness of pigment (closed circle) and cones (open circle) took place between 10 and 15 minutes.

明らかである。

実験 1 の網膜運動反応の結果と実験 2 の結果を対照してみると、網膜がまだ暗順応の状態のうちに図形弁別が可能になっている。これと同様な結果が前報のインダイ *Oplegnathus fasciatus* でも得られており、網膜が組織学的に明順応するかなり前にある程度の形態視が可能であると結論できよう。TAKAHASHI *et al.*⁶⁾ はメダカ *Oryzias latipes* を用いた視運動反応の実験で、暗順応魚は明・暗光の縞模様数分経ってから反応するが、この反応の発現の遅れは、暗順応網膜の錐体と色素上皮層とが明順応状態への網膜運動を開始するのに要する時間と一致すると述べている。この結果と上記の本研究の結果は、組織学的に観察される網膜運動反応とは別な閾値上昇のメカニズムの存在を示唆する。

暗順応魚の頭部を局部照明した実験 3 では、魚は局部光の影響の無い所まで後退し、呈示図形には全く反応しなかった。投光器の発光輝度を 2×10^3 , 2×10^4 , 2×10^5 nt の 3 種で、投光器の位置を前方 $10^\circ \sim 90^\circ$ (魚の側

方)に変えて照明したがいずれの場合も結果は同じであった。全般照明に比べると局部照明の影響は極めて大きいといえる。

ヒトは暗い所から急に明るい所に出た時や、視野内に強い光源があった場合には眩しくて物が良く見えない。魚にも同じようなことがあるだろうと推定されていたが,^{1,7-9)}これまでの実験結果から、この推定は正しいと結論して良いであろう。

夜間、マイワシ浮上群の中で集魚灯を点灯すると魚は狂乱状態を呈して多くの魚が船側に当るのは眩しいためであり、数分後には集魚灯からある距離を保って成群し、集魚灯の近くにきたものは水中の障害物を避けて泳ぐことができるのは急速な網膜閾値上昇の結果であると説明されよう。魚の視野は広いので水上灯と水中灯のいずれの場合も光源が視野内にあり、網膜の閾値が上昇しても魚が集魚灯下の餌を見た時には眩しさから完全に脱することはないであろう。しかし、この状態は眩しくて物が見えない状態ではなく、多くの魚が集魚灯下で摂餌

し釣獲されるので、水中の物標を十分視認でき、形態視もかなりの程度可能と考えられる。

文 献

- 1) 川村軍蔵: 日水誌, **45**, 1237-1240 (1979).
- 2) 川村軍蔵・下和田隆: 日水誌, **49**, 1025-1028 (1983).
- 3) T. TAMURA and H. NIWA: *Comp. Biochem. Physiol.*, **22**, 745-754 (1967).
- 4) 田村 保: 水産学集成(末廣恭雄・大島 泰雄・檜山義夫編), 東京大学出版会, 東京, 1957, pp. 722-745.
- 5) M. A. ALI: in "Vision in Fishes" (ed. by M. A. ALI), Plenum, New York, 1974, pp. 313-355.
- 6) M. TAKAHASHI, S. MURACHI, and Y. KARAKAWA: *J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hiroshima Univ.*, **7**, 193-207 (1968).
- 7) T. TAMURA, G. MITARAI, and Y. SUGITA: *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **23**, 86-96 (1957).
- 8) 羽生 功: 日水誌, **38**, 919-920 (1972).
- 9) 川村軍蔵: 日水誌, **45**, 1355-1358 (1979).