薄明視の魚類に対する光の影響

長谷川 英一

(1993 年 4 月 16 日受付)

Effect of Light upon the Behavior of Fish in Twilight Vision^{*1}Eiichi Hasegawa^{*2}

The present investigation is an attempt to study the effect of light upon the behavior of fish in twilight vision, in which visual pigments in the outer segments of rods are strongly bleached. The optomotor reaction in albino and pigmented moenkhausia *Moenkhausia sanctaefillomenae* and rose bitterling *Rhodeus ocellatus ocellatus* were examined after light and dark adaptation.

Albino individuals were less reactive than pigmented ones, and the reaction was inferior in the case of light conditions with similar absorbance to the visibility by individuals.

These results suggest that light, similar to the visibility of fish, may possibly inhibit the onset of visual behavior. The method of utilization of fish lamps ought to be given all due consideration in light fishing.

魚類のように瞳孔あるいは眼瞼で光量調節できない生物では、多少の例外はあるが、網膜運動反応によって感度調節が行われていると云われている。この反応は魚類の眼の明暗順応程度を知る目安になる。

集魚灯下に集まる魚類の反応状態の時間的変化については既に報告した。^{1,2)} 夜間、少なくとも前半夜において集魚灯下に集まる以前の網膜運動反応状態は暗順応を呈し、光に対する眼の感度は高いことが想像される。すなわち、夜間集魚灯に集まるときの魚の眼では桿体が黒色素顆粒から露出し、外節中に含まれる視物質 visual pigment が光受容しやすい状態を呈していると考えられる。この視物質の化学変化が受容器電位を発生させることが光受容の機序であると云われている。また、桿体視物質の分光吸収極大は薄明視感度特性とよく一致していることがヒトの場合で知られている。³⁾

本研究では、桿体外節が露出して視物質が光受容しやすい状態の魚類に対する光刺激の行動への影響を調べるために、黒色素顆粒の欠如したアルビノ種を供試魚として実験を行った。また、桿体視物質の分光吸収と類似した波長特性をもつ光刺激と類似していない波長特性をもつ光刺激の行動への影響の仕方の相違を充分暗順応させた魚で調べた。そのときの視覚行動の指標として視運動反応を利用した。さらに、これらの実験から得られた基礎的知見に基づき、集魚灯漁業における集魚灯光の利用

の仕方について考察を加えた。

材料および方法

本実験には津市内の志登茂川支流において採集したタイリクバラタナゴ *Rhodeus ocellatus ocellatus* (平均体長 2.1 cm) と市販の熱帯魚モンクホーシャ *Moenkhausia sanctaefillomenae* (平均体長 3.2 cm) の体色異常個体(網膜色素上皮細胞内に黒色素顆粒が僅かに存在するが便宜上アルビノと称す)および正常個体を用いた。

それぞれの魚種を1尾ずつ飼育水槽から Fig. 1 に示す視運動反応装置の水路に移し、1 時間半以上の暗順応後、光刺激を与えて視運動反応率の経時変化を測定した。供試魚に視運動反応を起こさせる白黒縦縞模様のスクリーンは光刺激を与える数秒前、暗環境時に回転を開始した。ここで視運動反応率はこのスクリーンの単位時間当りの回転数に対する供試魚の同方向への回転数の 100 分率と定義した。なお、縦縞模様の回転速度は 36.0 deg/sec とした。

モンクホーシャに対する光刺激としては、100 W 白熱灯 (National 100 W シリカ) 2 個を水路水面上 35.0 cm のところから照射した。そのときの水面照度は 2000 lx である。タイリクバラタナゴに対する光刺激には 3 種類のバンドパスフィルター (富士写真フィルム製 BPB42, BPB50, BPB60) を通過した光を用いた。BPB42 は 420

*1 本研究の概要は 1993 年 4 月、日本水産学会春季大会において発表した。

*2 三重大学生物資源学部 (Faculty of Bioresources, Mie University, Tsu, Mie 514, Japan).

Fig. 1. Schematic illustration of the apparatus used to induce the optomotor reaction of fish.

Left, that used for moenkhausia *Moenkhausia sanctaefillomenae*.

Right, that used for rose bitterling *Rhodeus ocellatus ocellatus*.

Top, side view. Bottom, plane view.

Fig. 2. Calculated spectral distribution of the light passed through each filter.

nm に波長ピークをもち、その波長での透過率は 54%、半値幅は 50 nm である。BPB50 は 500 nm に波長ピークをもち、その波長での透過率は 53%、半値幅は 52 nm である。また、BPB60 は 600 nm に波長ピークをもち、その波長での透過率は 48%、半値幅は 69 nm である。光源は 40 W の白熱灯 (Riken 40 W) 1 個でこれを水面上 90.0 cm のところに設置した。人工光源タングステン電球を代表する CIE*³ 標準光源 A の分光分布³⁾を参考として、各フィルター通過光の水面上での相対分光分布を求めると Fig. 2 になる。光子数量計 (Licor マルチチャンネルデータロガー LI1000, 球形光子センサー LI193S) によりこのときの水面光子数量を求めたところ、BPB42

通過光が 7.47×10^{11} photons $\cdot$ cm $^{-2}$ $\cdot$ s $^{-1}$, BPB50 通過光が 1.180×10^{12} photons $\cdot$ cm $^{-2}$ $\cdot$ s $^{-1}$, BPB60 通過光が 5.101×10^{12} photons $\cdot$ cm $^{-2}$ $\cdot$ s $^{-1}$ となった。本装置は全て暗室内に設置し、測定は目視で行った。また、両魚種とも与えた刺激光と同じ光を順応光として 15 分以上照射しておいた場合の視運動反応も測定した。

また、モンクホーシヤの明順応眼の桿体視物質の退色状態およびタイリクバラタナゴの暗順応眼に刺激光と同種の光を照射した場合の桿体視物質の退色変化を oxime 法⁵⁾により測定した。さらに、8 月から翌年 1 月にかけて毎月 1 回採集したタイリクバラタナゴの視物質全量に対する 3 デヒドロレチナル量の割合を Suzuki *et al.*⁶⁾ と同様の方法により調べた。なお、各魚種の網膜組織切片を作成したが、これは既報^{1,2)}の方法と同様である。

結果および考察

アルビノ個体の視運動反応と黒色色素顆粒の役割 モンクホーシヤのアルビノ個体と正常個体各 15 個体の平均視運動反応率の経時変化を Fig. 3 に示す。予め 1 時間半以上暗順応させておいた場合では、アルビノ個体は正常個体に比べスクリーンの縦縞模様が回転し始めて 1

Fig. 3. The average rate of optomotor reaction of moenkhausia.

*³ 国際照明委員会 Commission Internationale de l'Eclairage.

Fig. 4. Photomicrographs of the retina of moenkhausia and rose bitterling.

分半位の間は反応が劣っている。一方、予め刺激光と同じ光に順応させておいた場合には、ほとんどの個体がスクリーンを回転すると同時に追従を始め、両者間の視運動反応率の経時変化に差はみられない。Fig. 4 に示したように、アルビノ個体は網膜色素上皮細胞内に黒色色素顆粒を極僅かしかもたない。この図のモンクホーシャはいづれも昼間明順応のときのものである。

Ali and Kobayashi⁷⁾ はカワマス *Salvelinus fontinalis* のアルビノ個体と正常個体の ERG について比較研究し、色素上皮や虹彩にメラニンの色素を欠くアルビノでは網膜の感受性が正常魚の約 10 倍以上も高いことをみている。また、アルビノ個体は正常個体に比べ、同じ強度の刺激光に対し高い融合頻度を示し、より低い刺激光強度で最大融合頻度を与えたとしている。⁸⁾ 本研究の結果も黒色色素顆粒がアルビノ個体には極僅かしかない (Fig. 4) ため遮光しきれずに桿体視物質がより多く退色変化したことが原因と考えられる。

飼育水槽水面照度 500 lx 下における正常個体とアルビノ個体の明順応眼の桿体視物質の光退色現象を示すクロマトグラムを Fig. 5 に示した。モンクホーシャの桿体には 11 シス レチナールと 11 シス 3 デヒドロレチナールを発色団とするそれぞれロドプシン、ポルフィロプシンと呼ばれる視物質が存在する。それらは受光してオールトランス型レチナールとオールトランス型 3 デヒドロレチナールとに異性化する。このクロマトグラムから明らかに正常個体に比較してアルビノ個体の方がオールトランス型が多くみられ、桿体視物質がより多く光退色されていることがわかる。すなわち、薄明視の魚に対して光刺激を与えたときに視運動反応が抑制されるのは、桿体視物質が光退色される過程において生ずる現象であることが想像される。

Fig. 5. Chromatograms of the extracts obtained from the light adaptation retina of moenkhausia.

11₁, 11-cis-retinaloxime; 11₂, 11-cis-3-dehydro-retinaloxime.

All₁, all-trans-retinaloxime; All₂, all-trans-3-dehydroretinaloxime.

The abscissa is a time axis; the ordinate is absorbance at 360 nm.

50 μ l of the 300 μ l extract was injected for HPLC, corresponding to 1/6 eye.

Eluent, 7% ether and 0.075% ethanol in n-hexane (V/V); column, Sorbax SIL (4.6 $\times$ 150 mm); flow rate 0.6 ml/min.

Fig. 6. The average rate of optomotor reaction of rose bitterling.

波長を異にする光環境下における視運動反応 各波長条件下で調べられたタイリクバラタナゴの各 15 個体の平均視運動反応率の経時変化を Fig. 6 に示す。予め 1 時間半以上暗順応させておいた場合では、スクリーンの縦縞模様が回転し始めて 4 分位の間は、500 nm にピークをもつ光を照射された場合が最も反応が悪く、420 nm と 600 nm の場合はほぼ同様の反応率である。一方、予め刺激光と同じ光に順応させておいた場合では、モンクホーシャの場合と同様、ほとんどの個体がスクリーンを回転すると同時に追従を始め、各フィルター間で視運動反応率の経時変化に差はみられない。

本実験に供したタイリクバラタナゴはロドプシンとポルフィロプシンの両方の視物質をもつ種であり、その組成比（ロドプシン対ポルフィロプシン）はほぼ夏季 7 対 3、冬季 1 対 9 のように季節変動する (Fig. 7)。視運動反応は冬季に採集した個体で調べたため、その組成比は後者の比率と考えられる。一般的に言われているように、このタイリクバラタナゴのロドプシンの吸収極大を 500 nm、ポルフィロプシンの吸収極大を 520 nm と仮定すると、この魚の視物質の光吸収曲線は Dartnall⁹⁾ および Munz and Schwanzara¹⁰⁾ の nomogram から Fig. 8 になることが推定できる。この視物質の吸収曲線にはほぼ近似する 500 nm にピークをもつ光で照射された場合で視運動反応が悪くなるということは、視物質が強く光

Fig. 7. Seasonal changes in porphyropsin content of rose bitterling.

Fig. 8. Visibility curve of fish in dark adaptation.

There are rhodopsin (maximum absorbance at 500 nm) and porphyropsin (maximum absorbance at 520 nm) in the outer segments of rods. The amount of visual pigment shows a ratio of one (rhodopsin) to nine (porphyropsin).

退色されたことが推察される。薄明視のタイリクバラタナゴに対し視運動反応の実験のときに用いたものと同種の光を照射した場合の視物質変化のクロマトグラムを Fig. 9 に示す。これは、視運動反応の実験時と同様、各供試魚を 1 時間半以上暗順応させた後、右眼球をコントロールとして摘出し、左眼球に対し *in vivo* の状態で各フィルター光を 5 分間照射したときの結果である。500 nm のフィルター光で照射された場合の光退色量が最も多く、上記の結果とよく調和している。すなわち、薄明

Fig. 9. Chromatograms of extracts obtained from dark-adapted (a) and light-irradiated (b) eyes of a rose bitterling.

The retina was irradiated by light passed through each band pass filter for 5 minute.

The analytical conditions are the same as shown in Fig. 5.

11, 11-cis-retinaloxime; 11, 11-cis-3-dehydroretinaloxime.

All, all-trans-retinaloxime; All, all-trans-3-dehydroretinaloxime.

The abscissa is a time axis; the ordinate is absorbance at 360 nm.

視の魚にとって視感度特性に波長特性が類似した光刺激は恒常下における視覚行動の発現を抑制しかねないことが示唆された。

Powers and Easter¹¹⁾ は暗順応のキンギョに対し光を照射すると視感度が低下し、視覚行動の休止期 silent period があらわれることを観察している。本研究の場合でも、暗順応した個体に対する光照射により休止期が出現した。彼らはこの休止期間の出現のメカニズムは不可解であるとし、網膜運動反応や視細胞の内の桿体だけが関与しているとは考えられないと述べている。しかし、桿体視物質が光受容しやすいアルビノ個体や桿体視感度特性に波長特性が類似した光条件でこの休止状態が助長されたことは明らかである。

Blaxter¹²⁾ は走光性、摂餌行動、障害物の認識などを指標として、タイセイヨウニシン *Clupea harengus* L. 幼魚のスペクトル感度を調べた。その方法は、光刺激強度を徐々に増していき、これらの反応行動を生ずる閾値を各波長光について求めたわけである。本実験の光刺激強度においては、行動を抑制する結果が得られたが、光刺激強度をもう少し弱くした場合には異なる結果が得られるかも知れない。この点については今後の課題とした。

現在集魚灯利用旋網漁船のほとんどはスキャニングソナーを装備し、“反応旋き”と称して、まず、スキャニングソナーで夜間魚の群れを探し、大きな群れが発見されると、その群れを散逸させない目的で集魚灯を利用し、漁獲する漁法をとることがある。特に前半夜の時間帯に

薄明視の魚群に対しては、このとき使用する集魚灯光の波長特性に配慮することが望まれる。すなわち、対象魚種の視感度特性（多くの海産魚の桿体視物質の光吸収ピークは 480～510 nm にあると云われている）に合わせた集魚灯光を用いることが効率的であるかも知れない。しかし、その際、その光の強度を適切に調節しないと、集魚群の視感度を低下させ、群れを散逸させてしまう恐れもある。

今後、各種集魚灯対象魚の視物質を解明していくことは、集魚灯漁法を改良していく上に有効な手段になるものと考えられる。

謝 辞

本研究をまとめるにあたり、貴重な御助言と御校閲をいただいた大阪大学理学部名誉教授原 富之博士に深く感謝の意を表します。また、視物質の定量法について御教示いただいた名古屋大学農学部助教授丹羽 宏博士にお礼申し上げます。

文 献

- 1) E. Hasegawa, H. Kobayashi, and H. Niwa: Retinomotor reaction of the fish concentrated around an underwater lamp. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **56**, 367 (1990).
- 2) 長谷川英一, 小林 裕, 丹羽 宏: 集魚灯に集まる魚類の網膜運動反応の前・後半夜での比較. *日水誌*, **57**, 425-431 (1991).
- 3) G. Wald and P. K. Brown: Human rhodopsin. *Science*, **127**, 222-226 (1958).
- 4) 納谷嘉信: 産業色彩学. 朝倉書店, 東京, 1980, pp. 10-14.
- 5) T. Suzuki and M. Makino-Tasaka: Analysis of retinal and 3-dehydroretinal in the retina by high-pressure liquid chromatography. *Analyt. Biochem.*, **129**, 111-119 (1983).

- 6) T. Suzuki, M. Makino-Tasaka, and E. Eguchi: 3-Dehydroretinal (vitamin A₂ aldehyde) in crayfish eye. *Vision Res.*, **24**, 783-787 (1984).
- 7) M. A. Ali and H. Kobayashi: Electroretinogram of albino and pigmented brook trout *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). *Rev. Can. Biol.*, **27**, 145-161 (1968).
- 8) M. A. Ali and H. Kobayashi: Electroretinogram flicker fusion frequency in albino trout. *Experientia*, **24**, 454-455 (1968).
- 9) H. J. A. Dartnall: The interpretation of spectral sensitivity curves. *Brit. Med. Bull.*, **9**, 24-30 (1953).
- 10) F. W. Munz and S. A. Schwanzara: A nomogram for retinene₂-based visual pigments. *Vision Res.*, **7**, 111-120 (1967).
- 11) M. K. Powers and S. S. Jr. Easter: Behavioral confirmation of the "silent period" during adaptation to bright lights. *Vision Res.*, **18**, 1075-1077 (1978).
- 12) J. H. S. Blaxter: Spectral sensitivity of the herring, *Clupea harengus* L.. *J. Exp. Biol.*, **41**, 155-162 (1964).