海産魚の L 型 S 電位の UV 反応と UV 錐体

宮城美加代, 川村 軍蔵

(1999 年 1 月 26 日受付)

L-response to UV Stimulus and UV Sensitive Cones in Marine Fishes

Mikayo Miyagi*¹ and Gunzo Kawamura*²

L-responses to UV stimulus and UV sensitive cones in marine fishes. To examine the UV sensitivity of marine fishes, the L-responses to monochromatic UV of 337 nm and 368 nm were recorded from the retinæ of 11 fishes. 5 species, including *Chelidonichthys spinosus* (A group), showed L-responses to both the wavelengths, *Pagrus major* and *Sparus sarba* (B group), showed L-responses only to 368 nm, and the other 4 species, including *Konosirus punctatus* (C group), showed no response to the UV stimulus. Histological examination of the retinæ revealed that all these fishes had twin cones but no small accessory corner cones. Twin cones and central single cones formed cone mosaics in a regular arrangement in A and B groups, and central single cones were missing in most cone mosaics in C group. These experimental results indicate that the central single cone is sensitive to the UV used.

キーワード: S 電位, UV 反応, 網膜, UV 錐体

魚類の漁具の知覚において, 視覚は重要な感覚であり, 漁獲過程の究明には対象魚の視覚を知ることが重要である。¹⁻³⁾ 例えば, 魚類には, 色覚種と色盲種のあることが知られており,⁴⁻⁶⁾ 漁具の色に関して論じる場合には, 対象魚の色覚の有無を知ることが基礎になる。

一方, 魚類の視覚の研究は, 応用以外の視点でも行われており, それらの近年の成果の一つが, 紫外線感覚に関するものである。紫外線感覚の研究は, 約 1 世紀前, アリの視細胞で紫外線感覚の存在が発見されたことに始まり, 以来, 昆虫や節足類などの無脊椎動物で, 紫外線知覚に関する行動などの神経機構が研究されてきた。^{7,8)} 魚類では 1930 年代にトゲウオ *Gasterosteus pungitius* の紫外線感覚が発見されたが, この発見はあまり注目されなかった。⁹⁾ そのため, これまで研究対象になった魚種はかぎられており, 水産重要種は研究対象になっていないのが現状である。

従来, 魚類の紫外線感覚の確認は顕微分光法によって視細胞の視物質の分光吸収特性を検出する方法がとられており, コイ科のウグイ *Tribolodon hakonensis* では short single type 2,^{10,11)} roach *Rutilus rutilus* では miniature small single cone が UV 錐体であると報告されてい

る。¹²⁾ また, 行動学的手法を用いてニジマス *Oncorhynchus mykiss* では small accessory corner cone が UV 錐体であると報告されている。^{13,14)} そして, 近年, 顕微分光法に比べ簡便, かつ行動学的手法より客観的な結果を得ることが可能である S 電位を用いて, 魚類の紫外線感覚の確認が行われており,^{11,15)} この方法が普遍的に適用可能であれば, 種々の商業的重要種の紫外線感覚を調べることができる。そこで, 本研究の第一の目的は, 紫外線刺激への S 電位応答を指標として, 種々の海産魚の紫外線感覚の有無を調べることにした。

さらに, 海産魚の錐体はニジマスと同じく規則正しいモザイク配列を有するので, 海産魚の UV 錐体はニジマスで知られている small accessory corner cone であることが予想される。そこで, 海産魚における紫外線を受容する錐体の種類を特定することを第二の目的とした。

材料および方法

供試魚 供試魚は鹿児島県沿岸の 2 ヶ所の定置網で漁獲されたもので, 活個体を随時実験室に運搬して実験に供した。魚種はコノシロ *Konosirus punctatus*, ホウボウ *Chelidonichthys spinosus*, コバンザメ *Echeneis nau-*

*1 東京水産大学海洋生産学科 (Department of Marine Science and Technology, Tokyo University of Fisheries, Konan, Minato, Tokyo 108-8477, Japan).

*2 鹿児島大学水産学部 (Faculty of Fisheries, Kagoshima University, Shimoarata, Kagoshima 890-0056, Japan).

crates, マアジ *Trachurus japonicus*, クロサギ *Gerres oyena*, コシヨウダイ *Plectorhinchus cinctus*, クロダイ *Acanthopagrus schlegeli*, マダイ *Pagrus major*, ヘダイ *Sparus sarba*, タカノハダイ *Goniistius zonatus*, マトウトラギス *Parapercis ommatura*, ヒラメ *Paralichthys olivaceus*, メイタガレイ *Pleuronichthys cornutus*, ウマズラハギ *Thamnaconus modestus*, ナシフグ *Fugu vermicularis radiatus* の 15 魚種, 23 尾であった。

S 電位記録 S 電位の記録方法は, 基本的には Tamura *et al.*⁴⁾ に準じた。

S 電位には C 型と L 型の 2 種類があるが, 紫外線感覚の有無の確認を目的とする本研究では, 記録が容易な L 型 S 電位を指標とした。

供試魚を 5-10 分間暗所において軽く暗順応させてから眼球を摘出し, S 電位記録に供した。

微小ガラス電極は, 2-3 mol の塩化カリウム溶液を封入した, 電気抵抗 10-20 M Ω のものを使用した。

水平細胞に電極を刺入して可視刺激光を与え, L 型 S 電位であることを確認した後, 紫外線刺激を与えた。刺激光源には 150 W のキセノンランプ (ワコム, KXL-500F) を使用し, 干渉フィルタを通して可視刺激光と紫外線刺激を作った。可視刺激光にはピーク透過波長が 403, 430, 458, 491, 522, 554, 576, 608, 639, 666, 700 nm の干渉フィルタ (東芝硝子) を使用し, ND フィルタを重ねることによって刺激の強さを $5.2 \times 10^{-1} \mu\text{Mm}^{-2}\text{s}^{-1}$ に合せた。紫外線刺激にはピーク透過波長が 337 nm と 368 nm の干渉フィルタ (日本真空光学) を使用し, ND フィルタを重ねずに刺激として用いた。刺激の強さは 337 nm で $1.7 \times 10^{-2} \text{mWcm}^{-2}$, 368 nm で $4.6 \times 10^{-2} \text{mWcm}^{-2}$ であった。

導出した S 電位は微小電極用増幅器 (日本光電, MEZ-7200) と生体電気用直流増幅器 (日本光電, AD-641) で増幅, オシロスコープ (日本光電, VC-8) でモニタしながらサーマルアレイレコーダ (日本光電, RTA-4100) で記録した。

網膜組織標本 供試魚は S 電位実験に供した個体と同様に定置網で漁獲されたもので, 漁港への水揚げ時に眼球を摘出し, Bouin 液で固定して実験室へ持ち帰った。魚種はコノシロ, クロサギ, コシヨウダイ, マダイ, ヘダイ, ヒラメ, メイタガレイであった。

単錐体の網膜密度分布は網膜部位によって異なり, 感度が低い単錐体は網膜上部には少なく, 網膜下部に多いので, 単錐体の観察には網膜下部が適している。^{16,17)} しかし, 網膜下部には optic cleft といわれる網膜の裂け目があり, 切片標本の作製が困難であるため, 網膜の前方斜め下部から $5 \times 5 \text{mm}^2$ の小片を切り取り, 常法によりパラフィン包埋した。これを 6 μm の tangential sec-

tion とし, H・E 染色を施して光学顕微鏡用のプレパラート標本を作成し, モザイク配列の観察を行い, small accessory corner cone の有無の確認と central single cone の密度分布の測定を行った。

結 果

供試魚の内, 11 魚種 18 尾から再現性のある L 型 S 電位が得られ, 最大応答波長は 522 nm または 554 nm であった。それらを紫外線で刺激した結果, 7 魚種 13 尾から紫外線刺激に対する S 電位 (以下 UV 応答とする) が得られた。Fig. 1 にホウボウ, コバンザメ, クロサギ, マダイ, ヘダイ, ヒラメ, メイタガレイから得られた L 型 S 電位と UV 応答を示した。Table 1 にはそれぞれの魚種についての L 型 S 電位記録数と UV 応答の有無を示した。マアジ, タカノハダイ, ウマズラハギ, ナシフグの 4 魚種からは再現性のある L 型 S 電位を得る事ができなかったため, 紫外線刺激は行なわなかった。ホウボウ, コバンザメ, クロサギ, ヒラメ, メイタガレイの 5 魚種では, 368 nm および 337 nm, 両方の紫外線刺激で UV 応答を得ることができた。マダイとヘダイの 2 魚種は, 368 nm の刺激では UV 応答が得られたが, 337 nm の刺激では UV 応答が得られなかった。コノシロ, コシヨウダイ, クロダイ, マトウトラギ

Fig. 1. Examples of L-responses to UV stimulus recorded from the retinas of seven species.

A, *Chelidonichthys spinosus*; B, *Echeneis naucrates*; C, *Gerres oyena*; D, *Pagrus major*; E, *Sparus sarba*; F, *Paralichthys olivaceus*; G, *Pleuronichthys cornutus*. Scale bar, 5 mV.

Table 1. Fish species used, number of cells from which L-responses were recorded, and L-response to UV stimulus

Species	Body length (cm)	No. of specimens	No. of cells	Wavelength (nm)	
				337	368
<i>Konosirus punctatus</i>	21.0	1	70	no	no
<i>Chelidonichthys spinosus</i>	37.0	1	77	SR	SR
<i>Echeneis naucrates</i>	45.0–47.0	3	89	SR	SR
<i>Trachurus japonicus</i>	17.0	1	16	—	—
<i>Gerres oyena</i>	16.0–22.5	2	76	SR	SR
<i>Plectorhinchus cinctus</i>	36.0	1	73	no	no
<i>Acanthopagrus schlegelii</i>	32.5–34.0	2	213	no	no
<i>Pagrus major</i>	15.5	1	67	no	SR
<i>Sparus sarba</i>	23.5–28.0	3	69	no	SR
<i>Goniistius zonatus</i>	33.0	2	45	—	—
<i>Parapercis ommatura</i>	18.5	1	37	no	no
<i>Paralichthys olivaceus</i>	25.5–36.5	2	100	SR	SR
<i>Pleuronichthys cornutus</i>	22.0	1	47	SR	SR
<i>Thamnaconus modestus</i>	19.0	1	17	—	—
<i>Fugu vermicularis radiatus</i>	23.0	1	43	—	—

SR, significant response; no, no response; —, stimulation was not given.

スの4魚種は再現性のあるL型S電位を記録することはできたが、UV応答は認められなかった。

視細胞層のtangential sectionの顕微鏡写真をFig. 2に示した。双錐体はすべての魚種で認められたが、UV錐体であると期待されたsmall accessory corner coneはすべての供試魚で認められなかった。central single coneはクロサギ、マダイ、ヘダイ、ヒラメ、メイトガレイではほぼすべてのモザイクに規則的に存在していたが、コノシロとコショウダイではこれを欠くモザイクがあり、分布密度も極度に低かった (Table 2)。

考 察

Harosi and Hashimoto¹⁰⁾は顕微分光測定法を使用しウグイの種々の視細胞に含まれる視物質の吸収曲線を調べており、青錐体の吸収極大値は415 nmであり、そのみかけの吸収領域は紫外線域まで及ぶことを示している。しかし、350 nm以下の測定光の場合、青錐体の視物質は褪色している可能性があるとも述べていることから、視物質による光の吸収は行われておらず、350 nm以下の測定光において示されている吸光度は、視物質による反応では無いと考えられる。Loew and Dartnall¹⁸⁾はコイ科の淡水魚 rudd *Scardinius erythrophthalmus* は、長波長側の錐体ほど吸収極大波長域が広くなり、その結果として吸収波長域が広くなることを報告している。Harosi and Hashimoto¹⁰⁾はウグイにおいて、UV錐体と青錐体の吸収極大波長域は、赤錐体と緑錐体に比べて

ばらつきが少ないと報告している。Kawamura *et al.*¹⁹⁾はマダイを単波長光で刺激した時の網膜運動反応が、368 nmでは起こったが337 nmでは起こらなかったと報告しており、本研究のS電位応答の結果と一致する。したがって、マダイの網膜は368 nmには感度を持つが、337 nmには感度を持たないことは明らかである。このように、368 nmまでのUV応答は、青錐体の分光感度の範囲で説明できそうであるが、青錐体の分光感度域は狭いと考えられ、337 nmに対する応答はUV錐体によるものと推察される。

これまでの研究において、海産魚のL型S電位の最大応答は525～548 nmにあることが報告されており、²⁰⁾本実験の供試魚から記録されたS電位の最大応答波長とはほぼ同じであった。しかし、UV応答の記録ができなかった魚種は403 nmでもS電位応答が得られなかった。このことから、魚類網膜の分光感度は、魚種によって大きく異なることが分かり、このような網膜の分光感度の違いは、魚種による行動の違いに反映され则认为られる。

これまでに顕微分光測定法を用いた研究において、ウグイではshort single type 2,^{10,11)} コイ科淡水魚であるroachではminiature small single cone,¹²⁾ 行動学的手法を用いた研究において、ニジマスではsmall accessory corner coneがUV錐体であると報告されている。^{13,14)} ニジマスの錐体は海産魚と同じく規則正しいモザイク配列をしていることから、海産魚のUV錐体もニジマス

と同様 small accessory corner cone であると予想された。そこで, S 電位記録を行った供試魚の内, UV 応答の認められた 5 魚種と認められなかった 2 魚種のモザイク

Fig. 2. Photomicrographs of tangential sections showing the cone mosaic for seven species.

A, *Konosirus punctatus*; B, *Gerres oyena*; C, *Plectorhinchus cinctus*; D, *Pagrus major*; E, *Sparus sarba*; F, *Paralichthys olivaceus*; G, *Pleuronichthys cornutus*. Scale bar, 50 μ m.

イク配列を観察した結果, いずれの網膜にも small accessory corner cone が認められなかった。このことは, small accessory corner cone 以外の UV 錐体の存在を示している。

UV 応答の得られた魚種と得られなかった魚種間でモザイク配列を比較すると, 前者ではモザイクに central single cone が規則的に存在するが, 後者では central single cone を欠くモザイクが多く, 全体的に central single cone が低密度でまばらに存在することが認められた。両者とも双錐体をもつので, 本研究の供試魚の UV 錐体は central single cone であると推定された。

本研究と既報^{11,15)}の結果より, S 電位は魚類の網膜の紫外線感覚を調べる有効な指標になると思われるが, 本研究で行った紫外線受容細胞の存在の特定には, 青錐体または UV 錐体の感光色素を褪色した後の UV 応答の確認という作業が残されている。また, 魚類の UV 感度と行動との関わりを知るには, 目の光学系全体の UV 透過特性を知らねばならない。魚類には短波長光をカットするフィルタとして, 角膜やレンズに UV 吸収色素を持ったものが知られており,^{16,21,22)} 網膜の分光感度は必ずしも眼の分光感度を示すものではない。眼の光学系が紫外線を透過させなければ網膜が紫外線に感度を持っていたとしても紫外線を検知することはできない。また, 澄んだ外洋の水深 10 m 以深では, 約 575 nm 以上の波長は 350~400 nm の紫外線以下のエネルギー量になる。²³⁾ しかし, 単錐体は視細胞の中で最も感度が低く, 海中の紫外線でどれだけ UV 感覚が機能できるかも問題となる。漁具の UV 反射特性は材料によって異なる²⁴⁾ので, 魚類の漁具への反応行動の理解には UV 感覚に関する知見が有用であるが, 魚類の行動の理解にはまだ課題が多い。

おわりに, 本研究をとりまとめる機会を与えていただいた東京水産大学教授有元貴文博士に深く感謝の意を表

Table 2. Comparison of L-response to UV stimulus and density of small accessory and central single cones in cone mosaic between fishes

Species	Body length (cm)	Wavelength (nm)		Small accessory cone	Central single cone density
		337	368		
<i>Konosirus punctatus</i>	23.5	no	no	none	low
<i>Gerres oyena</i>	27.5	SR	SR	none	high
<i>Plectorhinchus cinctus</i>	36.0	no	no	none	low
<i>Pagrus major</i>	15.3	no	SR	none	high
<i>Sparus sarba</i>	23.5	no	SR	none	high
<i>Paralichthys olivaceus</i>	25.5	SR	SR	none	high
<i>Pleuronichthys cornutus</i>	22.0	SR	SR	none	high

high, central single cones always exist; low, often lacks central single cones.

する。また、供試魚の入手に当たり御協力いただいたか
いゝ漁業協同組合の関係者の方々に心から厚く感謝の
意を表する。

文 献

- 1) 川村軍蔵：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. 日本誌, **45**, 281-286 (1979).
- 2) 張秀梅, 秋山清二, 有元貴文, 井上喜洋, 松下吉樹：北転船で漁獲されたスケトウダラ網膜の明暗順応状態. 日本誌, **59**, 481-485 (1993).
- 3) 綿貫尚彦：コウイカかご漁具の漁獲機構に関する行動生理学的研究. 博士論文, 鹿児島大学, 鹿児島, 1998, p 125.
- 4) T. Tamura, I. Hanyu, and H. Niwa: Spectral Sensitivity and Color Vision in Skipjack Tuna and Related Species. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **38**, 799-802 (1972).
- 5) G. Kawamura, W. Nishimura, S. Ueda, and T. Nishi: Color Vision and Spectral Sensitivity in Tunas and Marlins. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **47**, 481-485 (1981).
- 6) G. Kawamura: Recording of C-type S potential from the Retinae of Sparidae. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **47**, 825 (1981).
- 7) K. Hamdorf, J. Schwemer, and M. Gogala: Insect Visual Pigment sensitive to Ultraviolet Light. *Nature*, **231**, 458-459 (1971).
- 8) S. Stark and K. E. W. P. Tan: Ultraviolet light: Photosensitivity and other effects on the visual system. *Photochem. Photobiol.*, **36**, 371-380 (1982).
- 9) S. Duke-Elder: System of Ophthalmology, Vol. 1, Henry Kimpton, London, 1958, 619-620.
- 10) F. I. Harosi and Y. Hashimoto: Ultraviolet Visual Pigment in a Vertebrate: A Tetrachromatic Cone System in the Dace. *Science*, **222**, 1021-1023 (1983).
- 11) Y. Hashimoto, F. I. Harosi, K. Ueki, and K. Fukurotani: UltraViolet-Sensitive Cones in the Color-Coding Systems of Cyprinid Retinas. *Neurosci. Res.*, Suppl., **8**, S81-S95 (1988).
- 12) J. E. G. Downing, M. B. A. Djamgoz, and J. K. Bowmaker: Photoreceptors of a cyprinid fish, the roach: morphological and spectral characteristics. *J. Comp. Physiol.*, **A159**, 859-868 (1986).
- 13) H. I. Browman and G. W. Hawryshyn: Thyroxine Induces a Precocious Loss of Ultraviolet Photosensitivity in Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*, Teleostei). *Vision Res.*, **32**, 2303-2312 (1992).
- 14) H. I. Browman and G. W. Hawryshyn: The Developmental Trajectory of Ultraviolet Photosensitivity in Rainbow Trout is Altered by Thyroxine. *Vision Res.*, **34**, 1397-1406 (1994).
- 15) F. I. Harosi and K. Fukurotani: Correlation Between Cone Absorbance and Horizontal Cell Response from 300 to 700 nm in Fish. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, **27**, 192 (1986).
- 16) 宗宮弘明, 田村 保：黄色水晶体魚アオメエソの眼について. 日本誌, **37**, 840-843 (1971).
- 17) 川村軍蔵, 田村 保：ゴマサバおよびキュウセンの網膜の組織学的研究. 日本誌, **39**, 715-726 (1973).
- 18) E. R. Loew and H. J. A. Dartnall: Vitamin A₁/A₂-Based Visual Pigment Mixtures in Cones of the Rudd. *Vision Res.*, **16**, 891-896 (1976).
- 19) G. Kawamura, M. Miyagi, and K. Anraku: Retinomotor Movement of All Spectral Cone Types of Red Sea Bream *Pagrus major* in Response to Monochromatic Stimuli and UV Sensitivity. *Fisheries Sci.*, **63**, 233-235 (1997).
- 20) 宗宮弘明, 丹波 宏：視覚, 「魚類生理学」(板沢靖男・羽生功編), 恒星社厚生閣, 東京, 1991, pp. 403-442.
- 21) G. L. Walls: The visual cells and their history. *Biological Symposia*, **7**, 203-251 (1942).
- 22) W. R. A. Muntz: Yellow filters and the absorption of light by the visual pigments of some Amazonian fish. *Vision Res.*, **13**, 2235-2254 (1973).
- 23) 松生 治：海洋の光とその散乱, 黒木敏郎編「海洋環境測定」, 恒星社厚生閣, 東京, 1982, pp. 31-61.
- 24) 川村軍蔵：魚類の生態からみた漁法の検討. 水産の研究, **12**(5), 35-40 (1993).