

University of Marine Science and Technology

(東京海洋大学)

魚類の視覚機能と釣り漁法への応用に関する研究

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2015-05-19 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 塩原, 泰 メールアドレス: 所属:
URL	https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/1058

①

博士学位論文

魚類の視覚機能と釣り漁法への応用に関する 研究

平成10年度

(1998年度)

東京水産大学大学院

水産学研究科

海洋生産学専攻（魚群制御論）

塩原 泰

魚類の視覚機能と釣漁法への応用に関する研究

目次

第1章：緒言	1
第2章：魚類の視覚機能に関する生理学的検討	
第1節：魚類の網膜における錐体密度分布の測定	7
第2節：魚類の網膜における神経節細胞密度分布の測定	26
第3節：魚類の遠近調節機能	44
第4節：成長による視力の変化	55
第5節：照度とマダイ網膜の順応反応	74
第3章：魚類の視覚機能に関する行動学的検討	
第1節：学習実験によるマダイの視力測定と照度の影響	79
第2節：視野、視軸に関する検討	93
第4章：魚類の視覚機能と釣り漁法への応用	
第1節：魚類の視覚機能の選択漁業への応用	104
第2節：マダイ底延縄漁業における最適枝糸間隔モデル	107
参考文献	114
謝辞	127

緒 言

(1) 魚類の視覚研究と漁業

一般に魚類の目はよく発達しており、基本的な構造は陸上脊椎動物と変わりはない。このことから魚類は視覚の研究に広く用いられており、特に網膜の構造などは他の生物より先んじて解明されつつある。こうした中、魚類の視覚研究の成果を漁業に応用しようとする試みがなされてきた。Tamura¹⁾はスズキ *Lates labrax japonicus* とコイ *Cyprinus carpio* の網膜運動反応を調べ、これを基に集魚灯に対する最適照度についての考察を行った。同じく集魚灯に関する取り組みとして、川村²⁾はゴマサバ *Scomber tapeinocephalus* を対象とした釣り漁法について適正光力の提言を行い、長谷川³⁾は集魚灯利用旋網について操業時間に対する適正照度の変化を求めている。また張⁴⁾は、スケトウダラの網目に対する最大水中視程と遊泳能力からトロール網の有効な曳網速度を求めていた。しかしこうした研究の多くはモデルの提示にとどまっていることから、実際の操業技術へ積極的の応用が今後の課題となっている。

また、近年では生態系保全型漁業の構築にむけて混獲操業の減少が漁業研究の主要課題となり選択的漁具の開発に関する研究が進められている。現在は網目やグリッドを通過させるといった物理的な選択が主流であるが、強制的に排除された魚類の生残性が著しく低いといった報告もなされている⁵⁾。選択された魚類が確実に再生産の場に加わるためにも、将来的には漁具に接触する前の段階での漁法による選択が必要となる。この意味において、漁具の視覚的特性を利用して非対象魚を漁獲作用域から排除することが考えられる

が、実際には魚種別や成長段階別の視覚特性についてはほとんど明らかにされていない。魚類の視覚能力に関する基礎的なデータの集積は、魚類の生態を反映した「環境にやさしい漁法」の開発に大きく関わってくるものであり今後注目されるべき課題といえる。

本研究は魚類の視覚について、特に視力と視軸に注目して研究を進め、生理学的な視覚研究の成果を行動学的実験を通して検証を行うとともに漁業技術への応用を試みるものである。

(2) 魚類の視力

視覚研究の中でも視力は魚類の漁具に対する探知範囲を知るために重要である。視力 Visual Acuity は単一の点または線を認める閾値である最小視認閾値 Minimum Visible Acuity と二つの点または線を別のものとして識別する閾値である最小分離閾値 Minimum Separable Acuity とに区別される。ヒトの眼科領域における視力は最小分離閾値から求めたものを指す⁶⁾。魚類の視力に関する知見は行動学的手法ならびに組織生理学的手法から多くの知見がこれまでに集積されている。

行動学的手法は主に学習法、条件反射手法および視覚運動反応を利用する手法に大別される。学習法から視力を求めた研究として Brunner⁷⁾は正図形に白と黒の縞模様、負図形に灰色を用い、ヒメハヤの一種である *Phoxinus laevis* の視角が 11 min であることを求めた。また Nakamura⁸⁾は正図形に縦向きの白黒縞模様、負図形に横向きの白黒縞模様を用い、両者の識別閾値から、カツオ *Katsuwonus pelamis*、スマ *Euthynnus affinis*、キハダマグロ *Thunnus albacares* の視力としてそれぞれ 0.180, 0.135, 0.274 と

いう結果を得ている⁹⁾。この他にも中村¹⁰⁾は正図形として白地に描かれた黒い小さな四角、負図形には白地のみを用いて、コイ *Cyprinus carpio* の最小視認閾値を求め、視力で 0.11 という結果を得た。また宮崎¹¹⁾は正図形に白地に描かれた黒い線、負図形に白地のみを用いてイシダイ *Oplegnathus fasciatus* の単線視力を求めている。

餌に対する条件反射を利用して視力を求める研究の多くは魚の採餌戦略の解明を目的としている (Confer and Blades,¹²⁾; O'Brien et al.,¹³⁾)。Breck and Gitter¹⁴⁾は餌に対する反応距離からブルーギル *Lepomis macrochirus* の視角を BL27 mm の個体について 44.7 min、162 mm 個体について 17.0 min と求めており、成長に伴う視力の増大を示している。また Hairston¹⁵⁾は BL37 mm から 58 mm までのブルーギルの餌に対する反応距離を求め、同時に BL35 mm から 60 mm までの 14 尾の大きさのブルーギルの網膜組織の検鏡を行い、両手法による視力の比較を行っている。

組織生理学的手法は、水晶体の焦点距離と錐体密度についての結果をもとに最小分離閾値の観点で網膜分解能を求めるものである。組織生理学の視力に関する研究において、Tamura¹⁶⁾は網膜上の視細胞である錐体の 2 倍の細胞間距離と水晶体の焦点距離から視力を算出する式を提示している。これは 2 つの点や線を識別するためには刺激された 2 つの細胞間に少なくとも 1 つの刺激されない細胞が必要とする Helmholtz¹⁷⁾ の仮説に基づいている。Tamura の研究は網膜を解像能力が生理的に解析する端緒となり、以来様々な魚種について報告がなされている (Kawamura et al.¹⁸⁾, 張,⁴⁾。また、錐体の上位器官である神経節細胞から視力を求める (Collin and

Pettigrew,¹⁹⁾ Murayama et al.²⁰⁾ 手法が導入されており、視力の算出原理は田村と同じ Helmholtz の仮説に基づいている。

行動学的に求めた視力と組織生理学的に求めた視力の比較を行うとき、両者は必ずしも一致せず、その差についての解釈に議論の余地が認められている。その原因の一つとして、研究の目的によって視精度の定義に最小分離閾値と最小視認閾値の両者が取り上げられ、混在している点があげられる。そこで本研究では、複数の定義や研究手法が混在している視力に関して、わが国における重要な漁業対象種であるマダイを用いて整理・検証を試みた。

また、魚類の視力は成長により変化することが知られている (Wahl et al²¹⁾, Zhang and Arimoto²²⁾, Guma'a²³⁾, Blaxter and Jones²³⁾, Zaunreiter et al²⁴⁾, Neave²⁵⁾, Miller et al²⁶⁾.)。ある魚種の生活史を網羅するような広い体長の範囲で視力を求め、視力の成長式を得ることができれば、体長から簡便に視力を推定することが可能となる。本研究では幅広い体長段階におけるサンプルからマダイの視力を調べ、このデータを基に視力の成長式を提案した。

また、魚類の視力を求めることで漁具に対する最大水中視程を推定することは可能となるが、実際の漁場では照度や濁度といった環境条件が影響する。特に水中における光環境は陸上を基準に考えると暗黒に近くことから、研究者は「魚類は視覚に頼っていないのではないか」というジレンマに陥りやすい。しかし実際に魚類は非常に発達した目を有していることから、暗条件下の視覚能力も優れていると考えられる。本研究では幅広い照度段階におけるマダイの視力を行動実験により求めることで、照度を考慮に入れた最大水中視程のモデルに関して検討を行った。

(3) 魚類の視軸

視軸は視野内で最も視力の優れた方向と定義される²⁷⁾。魚類における視軸は、網膜上の錐体²⁸⁻³²⁾や神経節細胞の密度分布^{33, 19)}により、多くの魚種について求められている。また、魚類は水晶体を移動させることで遠近調節を行うことから、水晶体の移動方向^{34, 35)}や水晶体筋の構造³⁶⁾からの視軸の推定もなされている。視軸は物体を注視する方向と理解されることから、その生物の摂餌行動を反映すると考えられる。錐体密度分布から27魚種の視軸を求めた Tamura¹⁶⁾は、水槽内で観察された摂餌行動と視軸は一致すると述べている。これによると、マダイ、キビレなど視軸が前下方である5魚種は水槽底面の餌を摂餌し、視軸が前方であるマハタ、カサゴなど岩礁に潜み、前面を通過する餌を摂餌する。さらに、視軸が前上方であるチカメキントキは上方を動いている餌以外は反応しないと報告している。視軸から摂餌行動を考察した例としては、水晶体移動方向から魚類の視軸を求めた Kimura & Tamura³⁴⁾は、水晶体の移動が前後方向であったクエ、マハタ、メジナ、カンパチは正面で摂餌を行う魚種であり、移動方向が前下方から後上方であったクロダイ、キビレは底棲生物捕食者であると述べている。また、キンメダイの視軸を水晶体筋の構造から求めた Kikuchi et al.³⁶⁾は、遠近調節機能の発達した前上方でイカやエビなどを発見し、補食すると考察している。

生態の変化と視軸の関連について Kawamura and Ohashi³⁷⁾はマダイにおける仔魚から成魚にかけての視軸の移動は、プランクトンから底性生物への餌の移行に適応するためであると考察している。

また、川村と田村³⁸⁾はキュウセンの網膜に2カ所の錐体高密度部位がみられたことについて、砂中に潜んでいるときには中央の部位を用い、摂餌の際には後部を用いると考察している。このように視軸と摂餌行動の関連は非常に密接であるといえる。しかし、視軸と摂餌行動の関連を調べた例は Tamura¹⁶⁾による水槽内の行動観察のみであり、摂餌行動と視軸の関連を詳しく解析した例はみあたらない。

釣り漁業における餌の提示位置を考慮する際、視軸は有用な知見となる³⁹⁾。秋山ら⁴⁰⁾は曳縄漁法の餌に対する魚の攻撃方向を求めており、これは視軸と対応した結果となっている。本研究ではマダイに関して生理学的手法によって、錐体密度、神経節細胞密度および水晶体移動方向から視軸を求め、さらに視軸がマダイの摂餌行動にいかに関連しているかを調べる目的で行動実験を行った。

第2章：魚類の視覚機能に関する生理学的検討

第1節：魚類の網膜における錐体密度分布の測定

脊椎動物の眼は、その構造からよくカメラに例えられる。写真のキメの細かさは、レンズの分解能とフィルムの分解能の2点によって決定される。視覚における「キメの細かさ」は視力であり、写真と同様に光学系(Optical characteristics)と網膜の構造(retinal morphology)によって決定される。脊椎動物一般においては光学的な解像度は網膜の構造による精度より優れており、魚類においても証明されている¹⁾。魚類の網膜は、一般的な脊椎動物と同様に8層からなる層構造からなる。Fig.2-1-1にはマダイの網膜縦断構造を示した。

網膜構造の分解能を知るもっとも簡単なモデルは、明と暗をはっきりと識別できる格子模様が一つおきの錐体上に生じる場合に、これを識別できるという考え方(Helmholzの仮説)²⁾である。Tamura¹⁾は魚類の水晶体の焦点距離を Matthiesson's ratioによって容易に算出可能であることを利用し、Helmholzの仮説に基づいて魚類の視力を求める式を提示した。すなわち、細胞間距離の2倍と焦点距離から最小分解角を算出するものである。細胞間距離(mm)は錐体の単位面積当たりの密度 $n(\text{cells}/\text{mm}^2)$ から \sqrt{n} により線密度を求め、これを逆数にすることで求めることができる。

網膜上の錐体密度 $n(\text{cells}/\text{mm}^2)$ は一定ではなく、部位によって大きく変化する。本節では実験魚としてマダイ *Pagrus major*、ブルーギル *Lepomis macrochirus*、およびマンボウ *Mola mola* をとりあげ、

網膜上の錐体密度分布を求めた。続いて、これにより得られた網膜最濃密部位を用い、Tamura¹⁾の計算式からこれらの魚種の視力を求めた。

【材料と方法】

光学顕微鏡標本はパラフィン包埋法およびH.E.染色により作成した。光学顕微鏡標本の作成方法をFig.2-1-2に示した。眼球は断頭した直後に摘出し、ブアン液で固定した。固定用ブアン液は眼球採取直前にピクリン酸飽和水溶液、ホルマリン原液、酢酸を15:5:1の割合で混合して用いた。組織の固定が完了した後、眼球から網膜を5mm大に切断し、これをガーゼで包み75%のアルコールで保存した。この際にレンズの直径をノギスで測定した。組織の脱水および包埋は自動包埋装置を使用し、組織の包埋には融点58℃のパラフィンを用いた。

包埋した組織は、ミクロトームによって厚さ4μmの切片を作製した。切片はヘマトキシリントエオジンによって染色した後、封入した。顕微鏡観察用プレパラートは1部位に対し1-3枚作製した。

本実験の組織観察は光学顕微鏡を用いた。検鏡システムをFig.2-1-3に示した。顕微鏡の像をビデオカメラ(SONY CCD DXC-101)で映像化し、これをビデオプリンタ(SONY VIDEO GRAPHIC PRINTER UP-850)によって出力した。また観察を行った同倍率で対物マイクロメーター(Nikon Objective Micrometer, D=0.01)の画像をプリントアウトし、解析時の距離の指標とした。

実験に用いたマダイはBL245mm, BL609mmの2個体であり、摘出した眼球から網膜を21部位に裁断して、それぞれの部位について

光学顕微鏡標本を作製した。同様に BL 177mm のブルーギルの網膜を 21 部位に、TL 870 mm のマンボウについて網膜を 37 部位に裁断して顕微鏡標本を作製した。

これにより得られた網膜最濃密部位を用い、以下に示す Tamura¹⁾ の計算式からこれらの魚種の視力を求めた。

$$\alpha_{rad} = \frac{1}{F} \times \left[\frac{2 \times 0.1 \times (1 + 0.25)}{\sqrt{n}} \right]$$

【結果】

マダイ、ブルーギル、マンボウの錐体配列を顕微鏡写真により、Fig.2-1-4,5,6 に示した。マダイとブルーギルの錐体は一つの単錐体の四方を双錐体が囲むといった規則的な四方形配列が観察されたが、マンボウの配列は比較的不規則であった。

BL 609 mm と BL 245 mm のマダイの錐体密度分布図を Fig.2-1-7 に示した。両個体ともに錐体の最濃密部は網膜上後部に観察された。等密度線も両個体で非常に似た分布傾向となり、Kawamura³⁾の示した BL 320mm のマダイの密度分布ともほぼ同様となった。しかし、密度の範囲は BL 609 mm の個体で 51-198 cells/0.01mm²、BL 245 mm の個体で 126-292 cells/0.01mm² となり、成長による大きな差が認められた。

視軸は、錐体最濃密部と水晶体中心を結んだ反対方向と定義される¹⁾。マダイの視軸は上後部の反対方向である前下方と推定された。

ブルーギルの錐体密度分布を Fig.2-1-8 に、マンボウの錐体密度分

布を Fig. 2-1-9 に示した。ブルーギルの錐体最濃密部 ($216 \text{ cells}/0.01 \text{ mm}^2$) は上後部であり、視軸は前下方であった。また、マンボウの錐体最濃密部 ($280 \text{ cells}/0.01 \text{ mm}^2$) は後部であり、視軸は前方であった。

各魚種における水晶体直径、錐体最濃密、および視力を Table 2-1-1 に示した。Tamura の計算式¹⁾により求めた視力はマダイ 0.185 (BL 245mm), 0.22 (BL 609mm) ブルーギル 0.11, マンボウ 0.28 であった。

錐体密度分布から求められた水平・鉛直平面の各平面における方向別の視力を Fig. 2-1-10, 11, 12 においてベクトル表示した。鉛直平面における方向別視力は、網膜サンプリング部位の最外周 (マダイ、ブルーギル 12 部位、マンボウ 16 部位) の錐体密度から求めた視力を示し、水平方向では各魚種 5 部位について視力を示した。

【考察】

視軸を求めるために必要な網膜上の錐体最濃密部位は、観察部位が多いほど高い精度で特定を行うことができる。Tamura¹⁾は 27 種の海産魚の網膜 7 部位から視軸を求めており、また、Kawamura はゴマサバについて 23 部位⁴⁾、キュウセンについて 9 部位⁴⁾、カジキについて 33 部位⁵⁾から視軸を求めており、本研究ではマダイ、ブルーギルでは 21 部位、マンボウについては 29 部位について網膜横断組織切片を作成し、観察・計数を行った。

本研究の特長としては、マダイの網膜についてサンプリング部位を円形に切り取り、サンプリング後の網膜を撮影、記録した点にあ

る(Fig.2-1-7)。これにより正確なサンプリング位置の確定を可能にした。既往の研究による網膜錐体密度分布図では網膜を模式的に円形で表しているが、Fig.2-1-7では写真上にトレースして正確な外周およびサンプリング位置によって作成されている。

本研究におけるマダイの視軸は、Tamuraの7分割方式ではBL 609mm, BL 245mmとも前下方、円形表示方式ではBL 609mm, BL 245mmとも前下方60度、トレース方式ではBL 609mmで前下方53度、BL 245mmで前下方50度と求められ、精度としては後者になるにしたがって高いものとなる。トレース方式によると、BL 609mmとBL 245mmで視軸にわずかに差が生じていることが確認できた。Kawamura³⁾によると、マダイは仔魚期と成魚で視軸が前方から前下方に移動すると報告されている。本研究で確認された差が成長にともなう視軸の変化と認めるには、差がわずかであること、データが一尾ずつであることを考慮すると困難といえる。これに関して、今後、尾数と体長の段階を増やすことで、成魚における視軸の変化を確認する必要がある。

続いて、魚種間の比較を行うが、ブルーギルとマンボウについてはトレース方式での検討を行っていないため、ここでは円形表示方式を用いることとする。これによると、マダイはBL609mm, BL245mmとも前下方60度、ブルーギルは前下方30度、マンボウは前方である。7分割方式ではマダイ、ブルーギルとともに視軸は前下方となるが、本研究では両魚種の差が明らかとなっている。視軸は一般的に物体の注視方向とされることから⁶⁾、魚類の視軸は餌の方向に適応していると理解されている¹⁾。すなわち、カツオ、マグロなどの魚食性魚類の視軸⁷⁾は、下方からベイトフッシュを補食するため前上

方である。これは水中から海面を見上げたとき、表層を遊泳するベイトフッシュはシルエットとなり海面に対して強いコントラストを持つことから、視認、追跡が行いやすいためと考察されている⁸⁾。マダイとブルーギルの鉛直平面における方向別の視力を比較すると、マダイの視軸は前下方での分化が顕著であるのに対し、ブルーギルの視力の高い方向は前方に広く分布している。マダイはベントスフィーダーであり、ブルーギルはプランクトンフィーダーであることを考慮すると、視力のベクトルはこれらの生態と一致したものとなっている。こうした視力のベクトル表示を行うことで、詳細な摂餌生態の考察を行うことが可能となる。

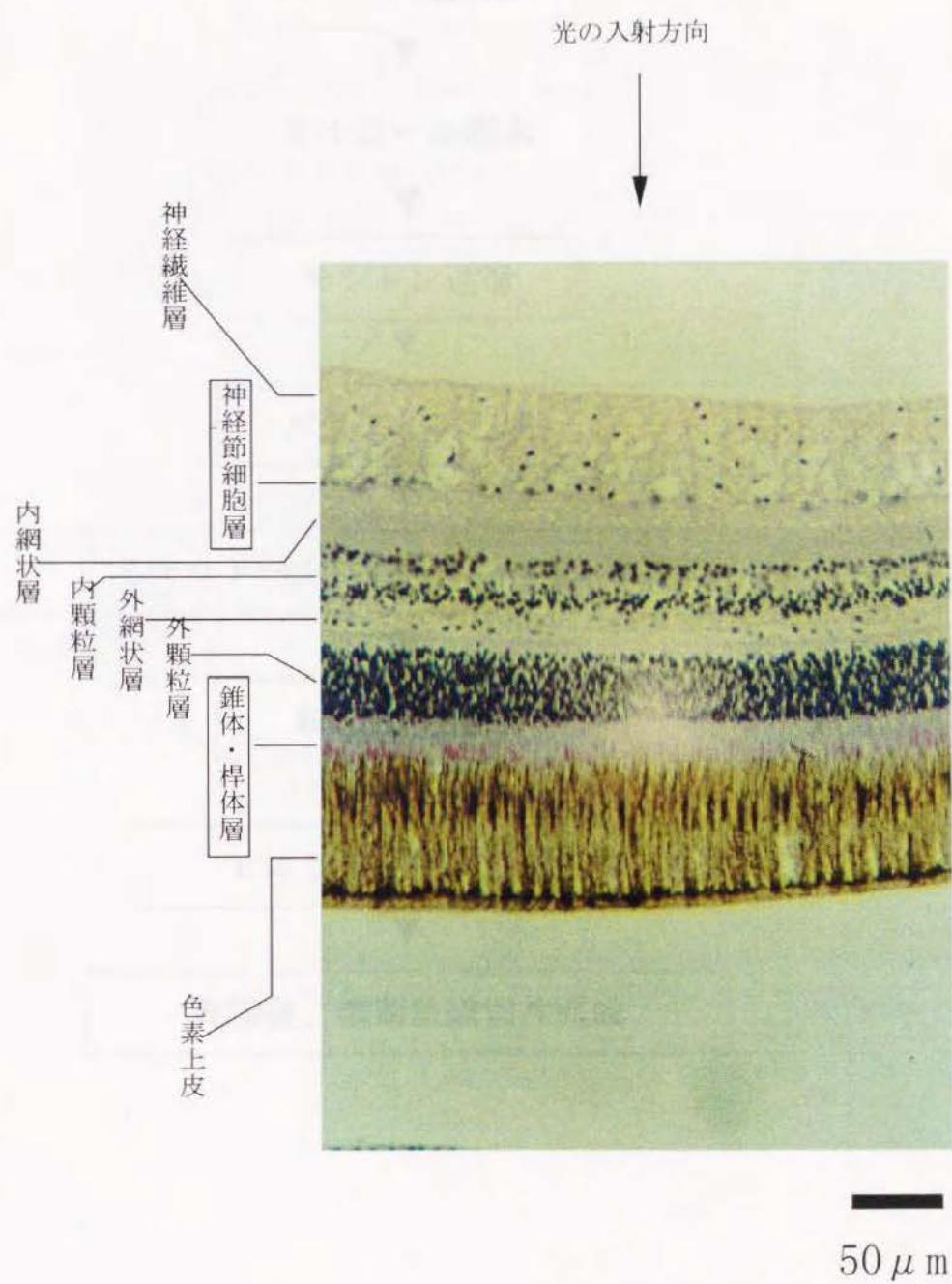


Fig. 2-1-1 マダイの網膜縦断構造

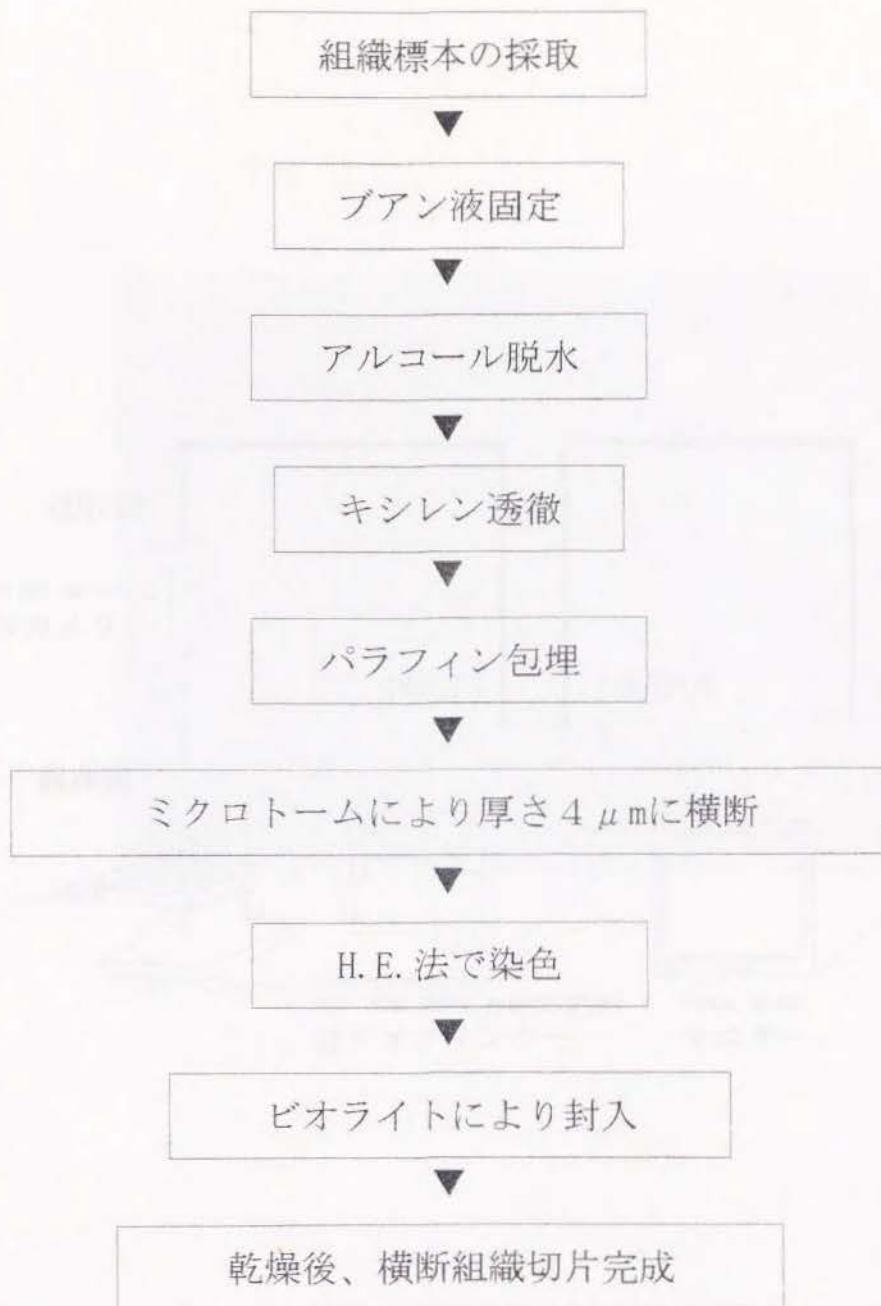


Fig. 2-1-2 錐体の顕微鏡標本作成過程

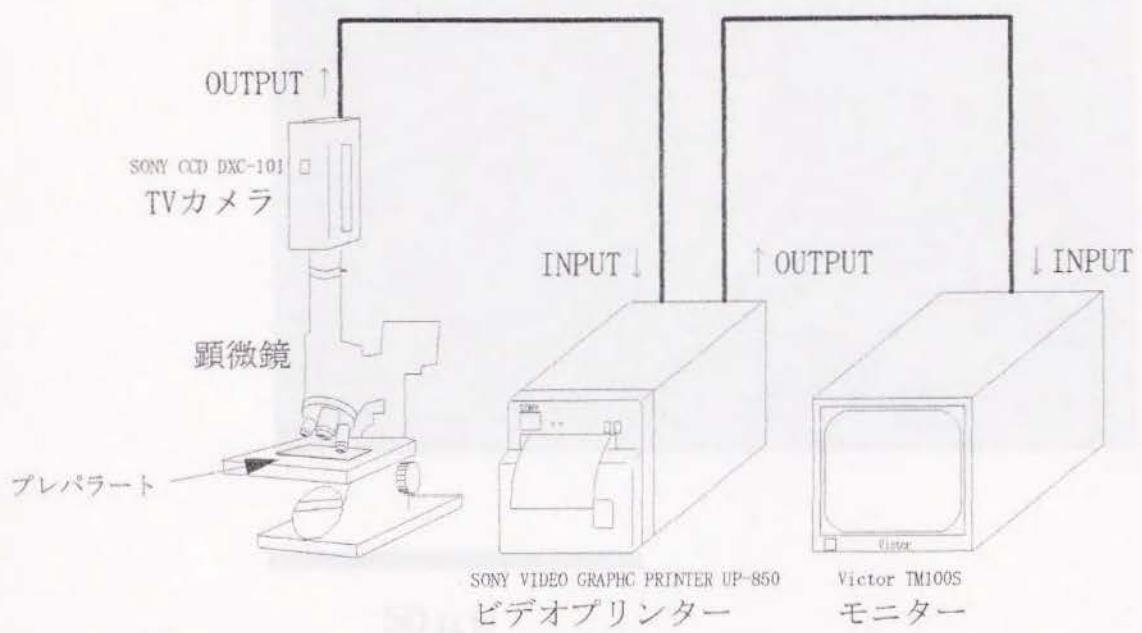
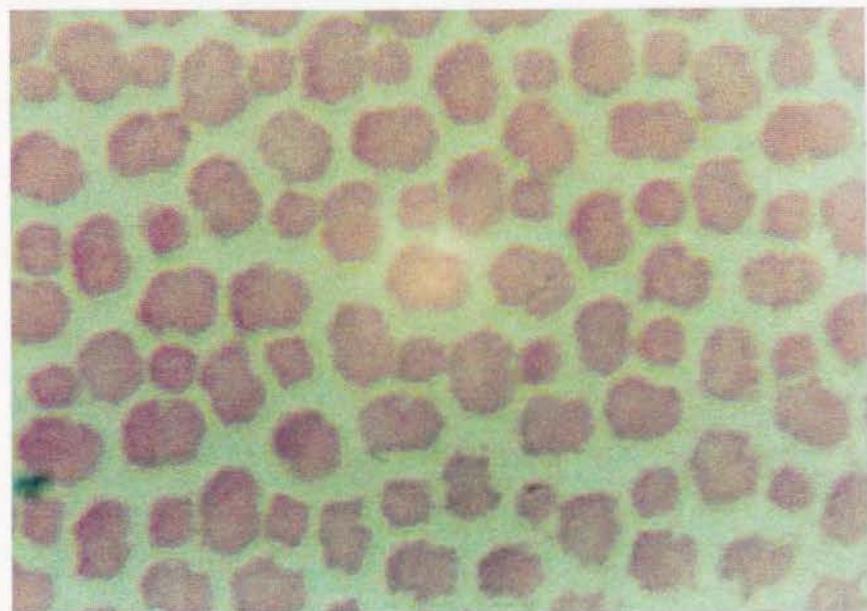
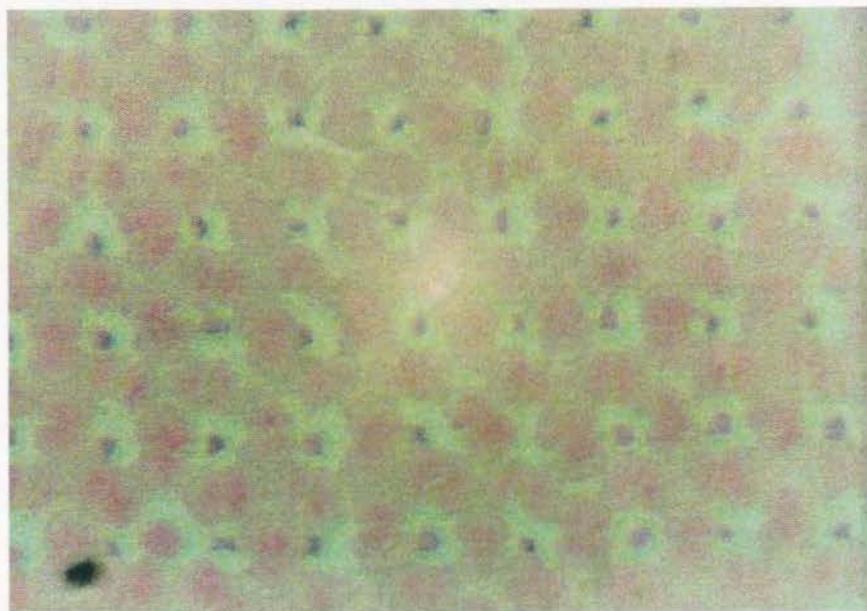


Fig. 2-1-3 顕微鏡観察システム



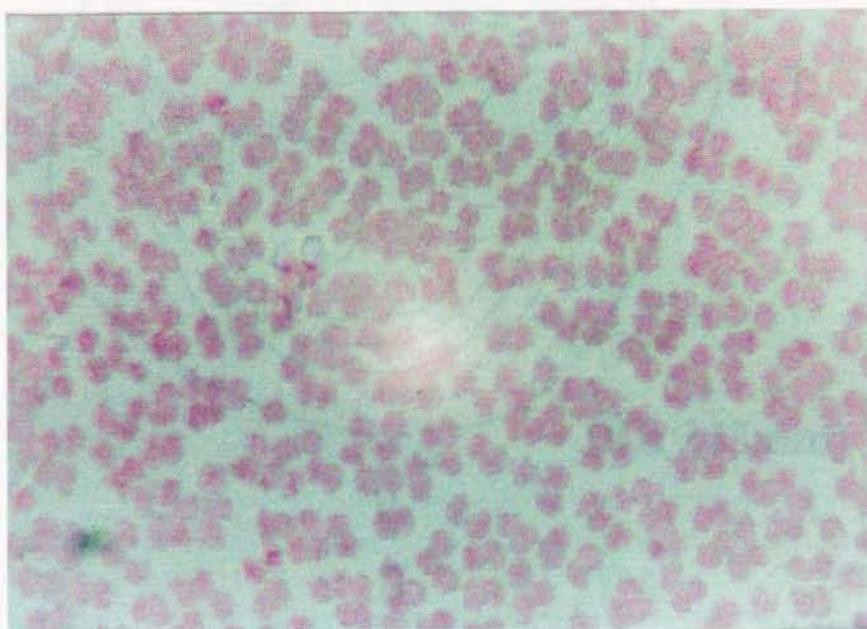
50 μ m

Fig. 2-1-4 マダイの錐体（網膜前上部）



50 μ m

Fig. 2-1-5 ブルーギルの錐体（網膜前上部）



50 μ m

Fig. 2-1-6 マンボウの錐体（網膜前上部）

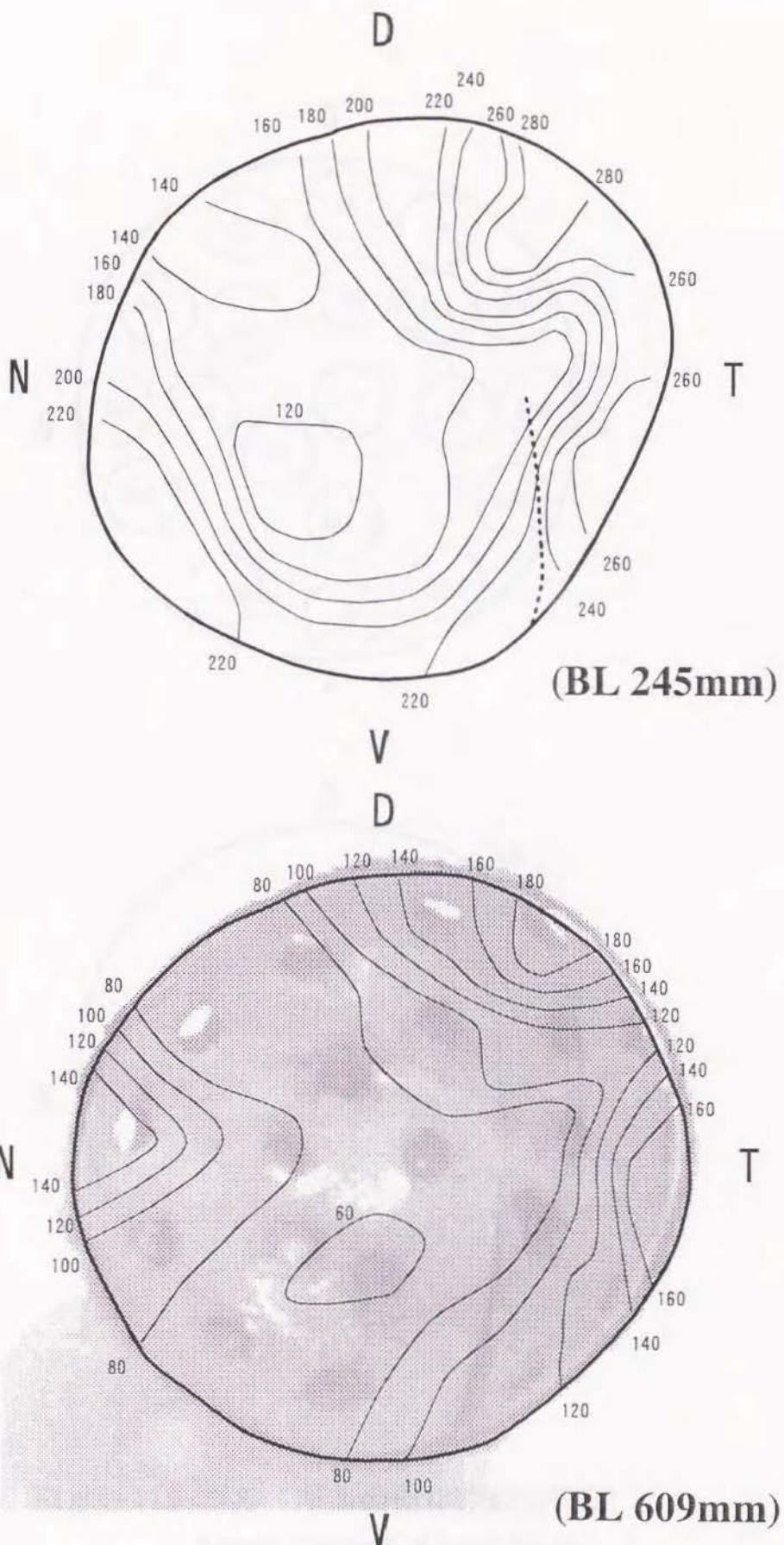


Fig. 2-1-7 マダイの錐体密度分布図

D,dorsal; T,temporal; V,ventral; N,nasal
Unit: cells/0.01mm²

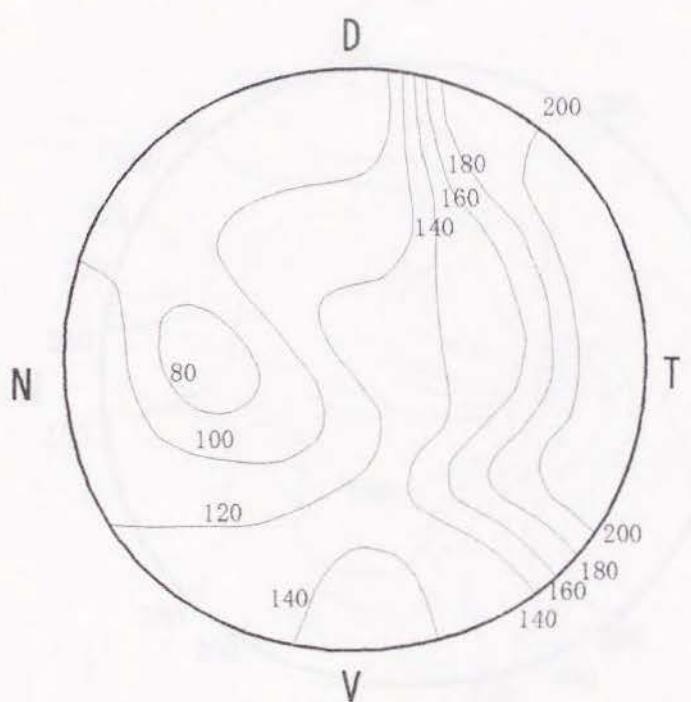
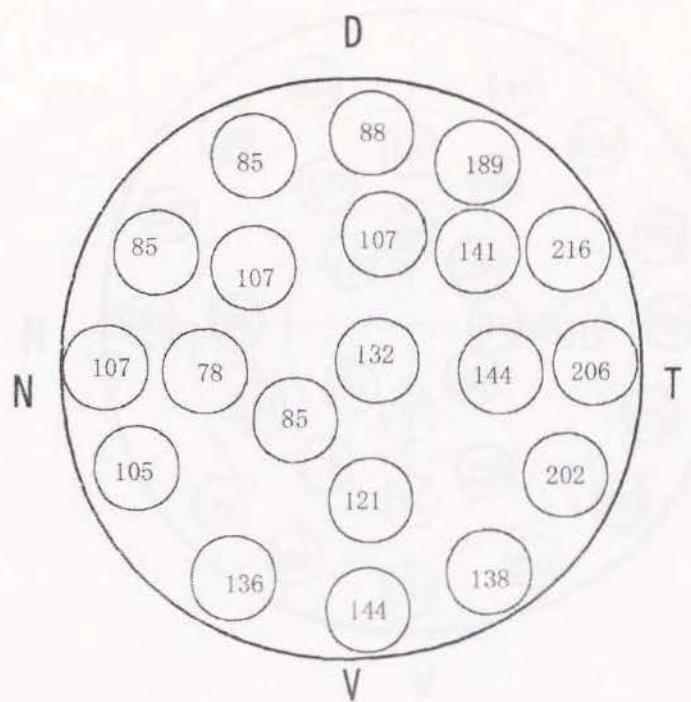


Fig. 2-1-8 ブルーギルの錐体密度分布図

D,dorsal ; T,temporal; V,ventral; N,nasal
Unit: cells/0.01mm²

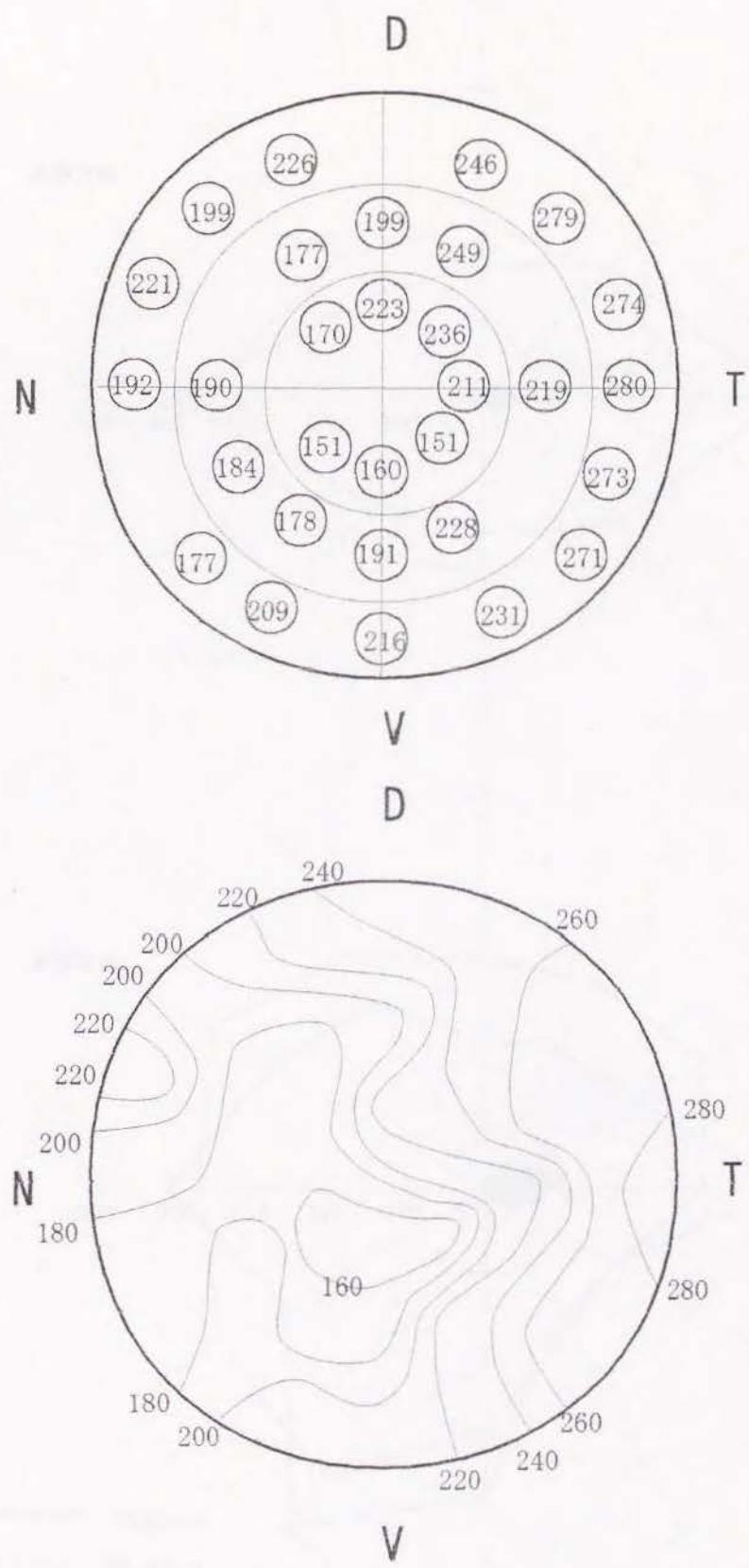


Fig. 2-1-9 マンボウの錐体密度分布図

D,dorsal ; T,temporal; V,ventral; N,nasal
Unit: cells/0.01mm²

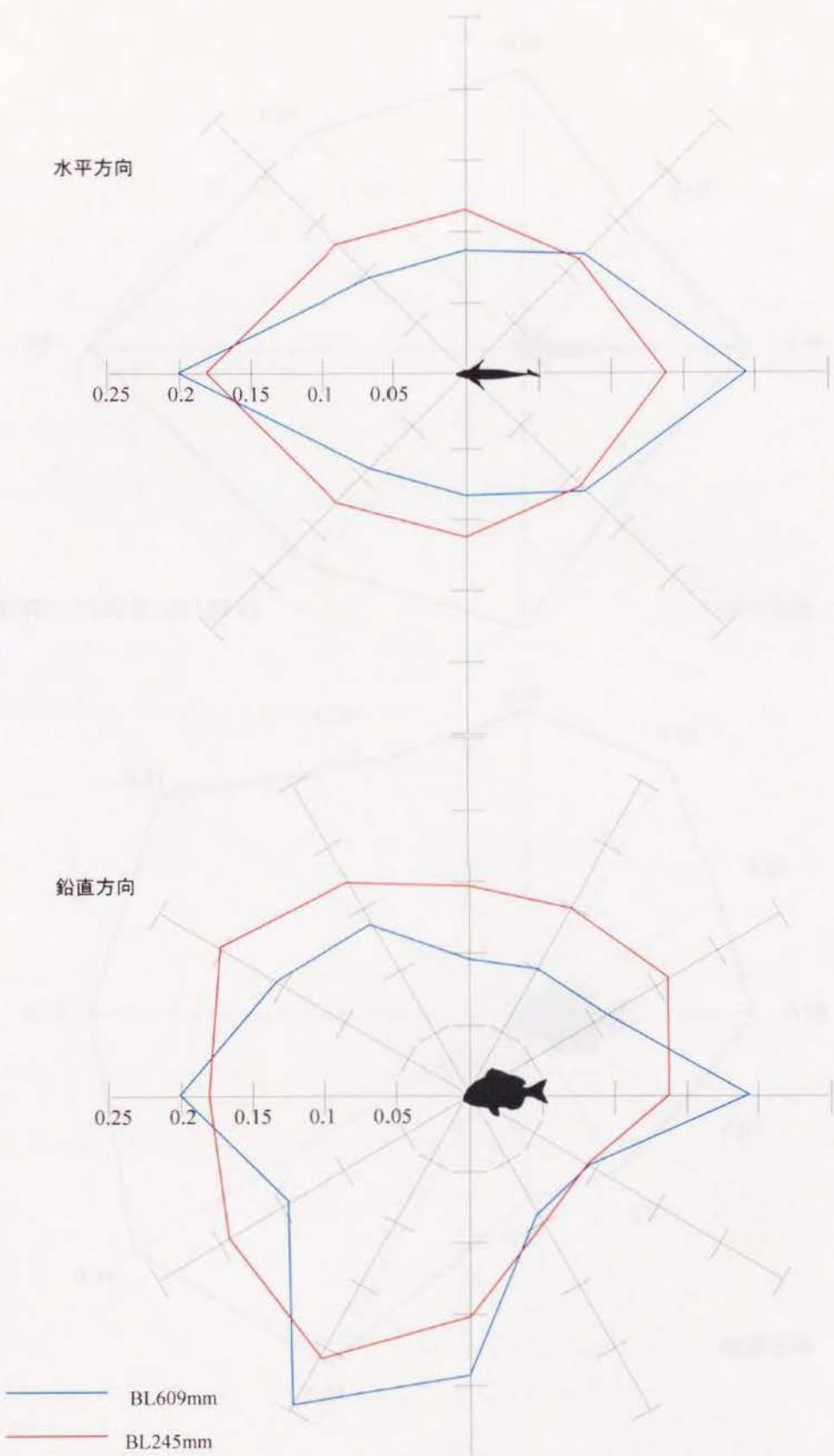


Fig. 2-1-10 マダイトラウトの方向別視力

Fig. 2-1-10 マダイの方向別視力

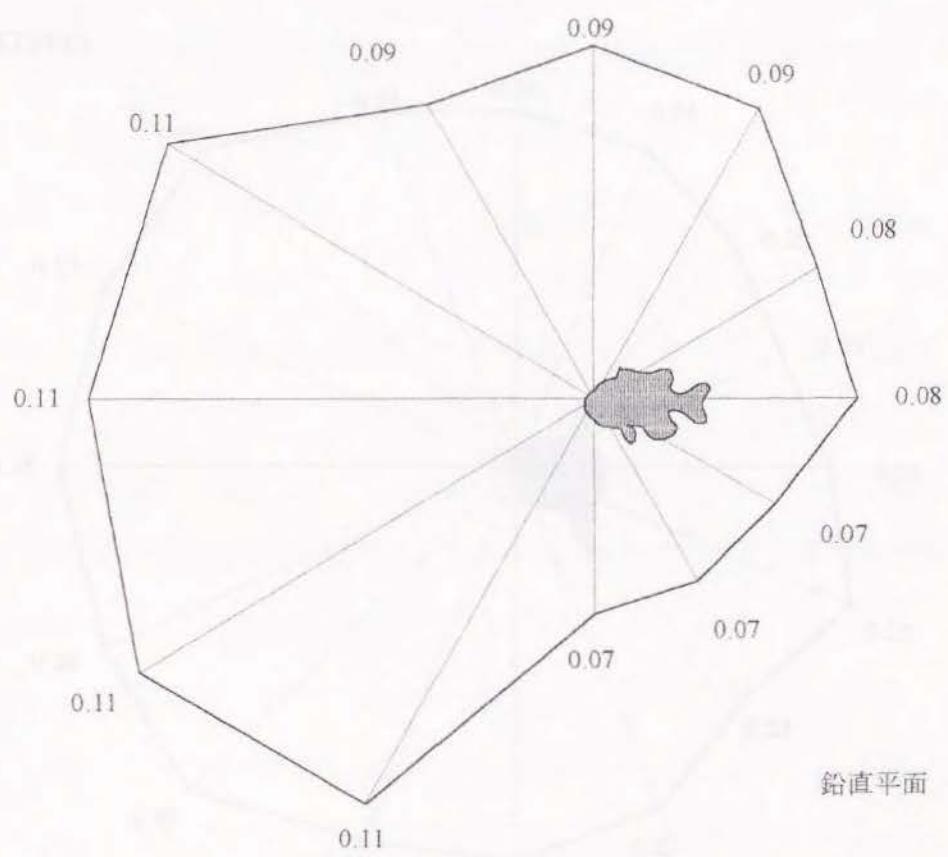
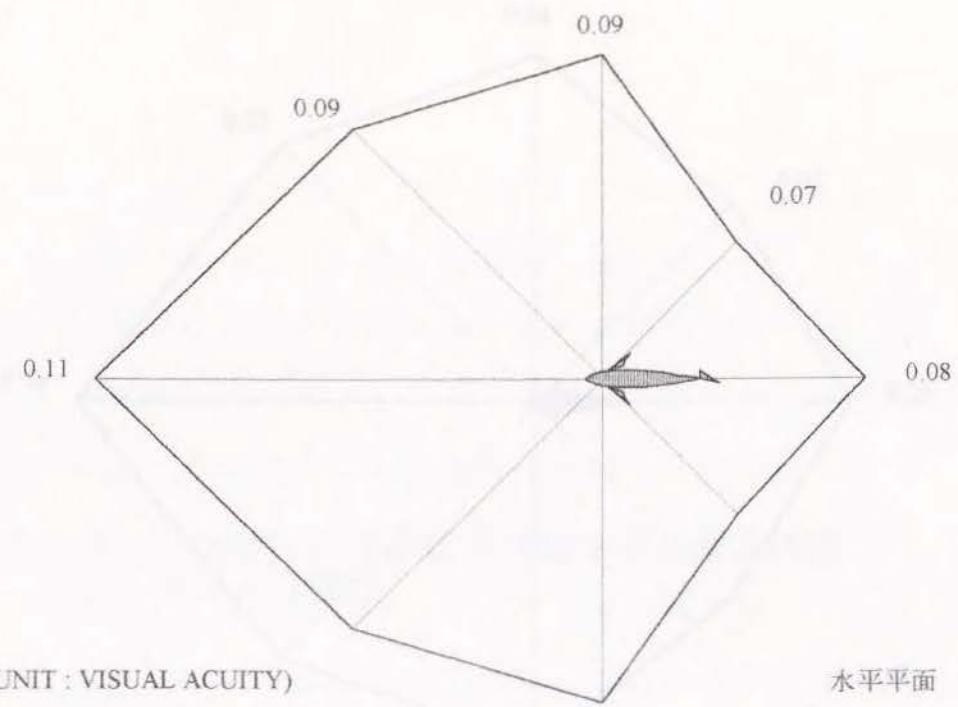
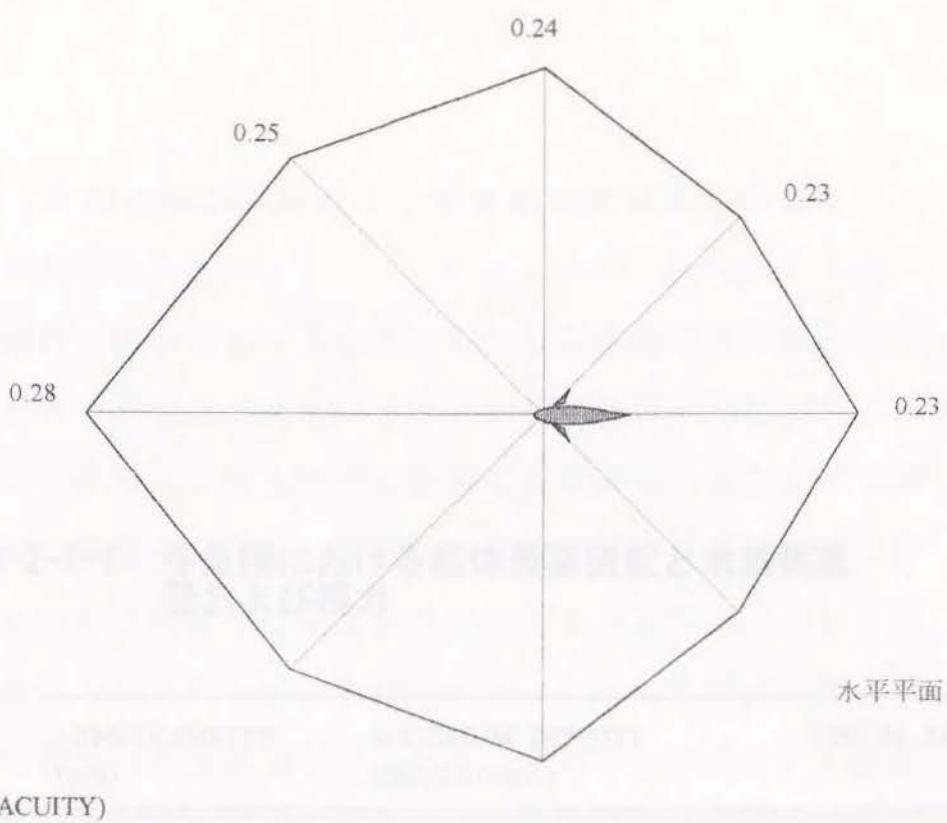


Fig. 2-1-11 ブルーギル(BL 177mm)の方向別視力



(UNIT : VISUAL ACUITY)

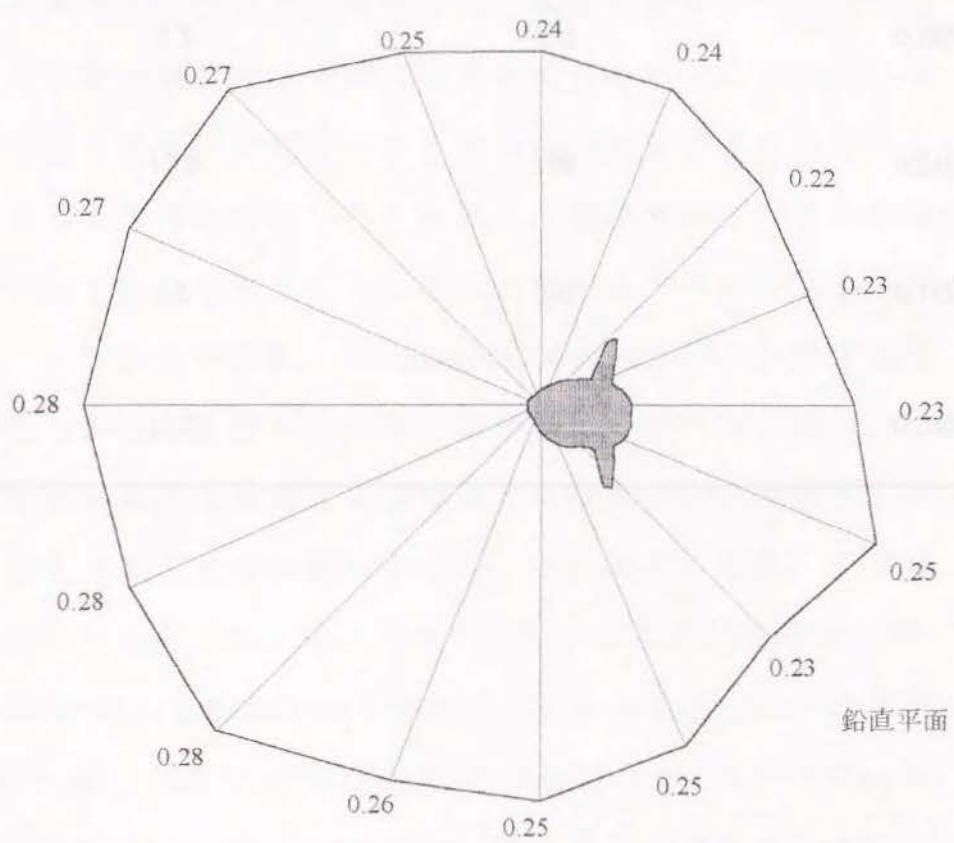


Fig. 2-1-12 マンボウ (TL870mm) の方向別視力
注釈：欠落部位に関しては等密度線から類推した。

Table 2-1-1 各魚種における錐体最高密度と水晶体直
径および視力

SPECIES	LENS DIAMETER (mm)	MAXIMUM DENSITY (cells/0.01mm ²)	VISUAL ACUITY
Red sea bream (BL245mm)	7.3	292	0.185
Red sea bream (BL609mm)	11.8	198	0.246
Bluegill sunfish (BL177mm)	5.2	216	0.113
Ocean sunfish (TL870mm)	11.2	280	0.280

第2節：魚類の網膜における神経節細胞密度分布の測定

前節では網膜分解能を求める単位として錐体密度を用いた。しかし、複数の錐体で受容した刺激は一つの神経節細胞に伝達されるところから、視力を決定する限定要因は錐体密度ではなく神経節細胞密度であるとする指摘がある¹⁾。硬骨魚の網膜には錐体密度の高い部位はあっても、錐体と神経節細胞がほぼ1:1で結ばれているヒトの中心窓のような部位²⁾は確認されていないため、錐体の密度を視力の算出に使用すると過剰な見積もりとなる可能性がある。これに関して、行動から求めた視力と錐体による網膜分解能を同魚種で比較した場合、網膜分解能の方が高いとなるにも関わらず、それらは補正されることで結論として近い値とされる例がしばしば見られる。補正の方法としては行動実験でのターゲット提示方向に対応した部位からの視力と比較する方法³⁾や、特定の錐体をカウント方法を調節する⁴⁾といったものである。Douglas & Hawryshyn¹⁾は、神経節細胞による網膜分解能と行動による視力は一致する述べている。

神経節細胞から視力を測定する方法は主には乳類⁴⁾、鳥類⁵⁾で行われ、水棲ほ乳類などでも知見がある⁶⁾。魚類においては、カゴカキダイ⁷⁾、キンギョ⁸⁾、ヨーロッパブナ⁸⁾などで知見があるが、代表的なものに12種の沿岸海水魚を用いたCollin & Pettigrew⁹⁾の研究がある。本節では、Collin & Pettigrew⁹⁾の手法に従い、マダイ *Pagrus major*、ブルーギル *Lepomis macrochirus* およびシロギス *Sillago japonica*について神経節細胞による網膜分解能を算出した。

【材料と方法】

神経節細胞の光学顕微鏡標本の作成は、網膜を直接スライドグラス上に乗せ検鏡する手法(The retinal wholmount technique)を用いた。実験にはホルマリンで固定したマダイ(BL 104mm)、ブルーギル(BL 82mm)、シロギス(BL 182mm)を用いた。顕微鏡標本作成過程を Fig. 2-2-1 に示した。本実験で用いた染色法は基本的に Schnell-Nissl 法を改変したものである。染色に用いたクレジルバイオレットは神経節細胞内の組織を無選択に染色することで知られている。

眼球は生体から摘出したものを使用した。網膜の方向を正確に把握するため、網膜上の視蓋および optic line(optic cleft)の位置を記録した。続いて角膜を切除した後、虹彩を瞳孔面に平行に切開し、水晶体と硝子体をピペットで除去した。これらの処置を施した眼杯を、水で満たしたシャーレ内に浸しながら軟骨組織である強膜から網膜を剥離した。眼杯から剥がした網膜の周辺部には、平面のスライドグラスに貼り付けるため切れ目を入れた。

スライドグラス上の網膜から水分を除去するため、吸い取り紙数枚と重しを乗せ約 1 時間放置した。その後、吸い取り紙を網膜と接している一枚のみを残して一昼夜乾燥させた。眼球摘出から網膜伸展、乾燥までの過程を Fig. 2-2-2 に示した。

乾燥の完了した網膜から吸い取り紙を取り除き、0.1%クレジルバイオレット水溶液に 10%酢酸を数滴加えた染色液をピペットにより網膜上に滴下した。約 1 時間染色した後、さらにピペットで 95%エタノールを滴下することにより染色液を洗浄した。染色の程度は室温や網膜の厚さにより異なることから、この段階では隨時検鏡を行い、色の薄い場合は再び染色を、濃い場合は 95%エタノール洗浄を繰り返した。色調節の完了した標本を無水エタノールに 1 分間浸し

て脱水した後、キシレンを透徹(3分間)してピオライトにより封入した。染色から封入に至る過程を Fig. 2-2-3 に図示した。

完成した標本は前節 Fig. 2-1-3 に示したものと同様の検鏡システムにより観察、プリントアウトを行い、単位面積当たりの神経節細胞密度を測定した。

これにより求められた神経節細胞最高密度と水晶体直径により Collin & Pettigrew⁹⁾の計算式を用いて網膜分解能の算出した。魚類における焦点距離は水晶体半径 r を 2.55 倍 (Matthiesson's ratio) することで求めることができ、これが本式における PND (Post Nodal Distance) となる。網膜上で 1mm 見込む角度 θ は以下の式で求められる。

$$\tan \theta = 1/PND$$

$$\theta = \arctan(1/PND) = \arctan(1/2.55r)$$

細胞密度を $D(\text{cells}/\text{mm}^2)$ とすると、線密度は $\sqrt{D(\text{cells}/\text{mm})}$ で表される。空間分解能 (一度当たり細胞数) は視覚弧 (visual arc) 1 度を見込む細胞数を得ることで以下のように算出できる。

$$\text{cells per degree} = \sqrt{D/\theta}$$

$$\text{cycles per degree} = 1/2 \text{ cells per degree}$$

Mass & Supin¹⁰⁾ によると網膜分解能 cycle/degree は以下のように分に換算できる。

$$\text{min. of arc} = (1/\sqrt{D}) \times \theta \times 60$$

最終的に視力 VA は min. of arc の逆数で与えられる。

$$VA = 1 / \text{min. of arc}$$

【結果】

ホールマウント法により作成したマダイ網膜の顕微鏡標本を Fig. 2-2-4 に示した。また、マダイ神経節細胞の顕微鏡写真を Fig. 2-2-5 に示した。検鏡によって神経節細胞からのびる軸索も確認できた。細胞の分布密度や色の染まり具合は網膜部位で異なっていた。

Fig. 2-2-6 にマダイ神経節細胞密度分布図を示した。標本を作製した眼球は右眼であるが、ここでは慣例にしたがい左向きに反転させ表示した。細胞密度は網膜上の 15 カ所で計数を行った。神経節細胞は $62-246 \text{ cells}/0.01\text{mm}^2$ の範囲で分布していた。

神経節細胞最濃密部である $246 \text{ cells}/0.01\text{mm}^2$ は網膜の後上方に見られた。視軸の方向を求めるため本図に内接する円により網膜を近似し、最濃密部と近似円を中心を結ぶと、マダイの視軸は前下方約 30 度であった。

Fig. 2-2-7 にブルーギル神経節細胞の顕微鏡写真を、Fig. 2-2-8 に密度分布図を示した。神経節細胞最濃密部は網膜後部のやや中央寄りにみられ、細胞密度は $185 \text{ cells}/0.01\text{mm}^2$ であった。これにより求められる視軸は前方であった。

Fig. 2-2-9 にシロギス神経節細胞の顕微鏡写真を Fig. 2-2-10 に密度分布図を示した。神経節細胞最濃密部は網膜後部のやや下方にみら

れ、細胞密度は $116 \text{ cells}/0.01\text{mm}^2$ であった。最濃密部と近似円を中心を結ぶと、シロギスの視軸は前方上方 16 度であった。

以上により求められた神経節細胞最濃密密度と水晶体直径より、Collin & Pettigrew⁹⁾の計算式を用いて算出した視力はマダイで 0.21、ブルーギルで 0.12、シロギスで 0.17 であった。各魚種における神経節細胞最高密度、水晶体半径、視力の結果を Table 2-2-1 に示した。

【考察】

BL 104mm のマダイの神経節細胞最濃密部位は網膜上後部であり、前節で求めたマダイ (BL 245, 609mm) 錐体最濃密部位とほぼ同位置であった。神経節細胞と錐体密度の比に関しては、魚類の錐体密度は成長によって変化する¹¹⁾ため、これらの個体間で直接比較することはできない。Shiobara *et. al*¹¹⁾のデータによると、本節で神経節細胞密度分布の検討を行ったマダイとほぼ同体長 (BL 117mm) のマダイにおける網膜上後部の錐体密度は $312 \text{ cells}/0.01\text{mm}^2$ であった。この値と BL 104mm の個体の神経節細胞最高密度 $246 \text{ cells}/0.01\text{mm}^2$ を比較すると、神経節細胞 : 錐体 = $246 : 312 = 1 : 1.3$ と求められた。既往の研究において組織生理学的に網膜分解能を求める場合には錐体密度から求める手法が主流であるが、Tamura & Wisby¹²⁾はその考察の中で視力を決定づける因子は錐体のみではないことを指摘しており、脳に伝達される過程での情報の収斂を考慮する必要があると述べている。Douglas & Hawryshyn¹³⁾ および Tamura & Wisby¹²⁾の指摘する神経節細胞と錐体間の収斂は、マダイにおいては約 1.3 倍程度となることが明らかとなった。

マダイにおける錐体 (BL 245mm) の最低密度と最高密度比は $1 : 2.3$

であるのに対し、神経節細胞(BL 104mm)では1:4.0であり、網膜上の密度分布における密度勾配は神経節細胞の方が大きい。ヒトにおいては中心窓以外の周辺部では神経細胞と錐体は数百対一で、視力は極端に悪くなるが、受容野を横切る動きに対する感度は周辺部で増しているとされる²⁾。

本節における研究手法の問題点をいくつかあげると、第一に細胞の計数法があげられる。網膜には水平細胞やアマクリン細胞など神経節細胞以外の神経細胞が存在する。Nissl染色はこれら全てを染色するため、検鏡の際に焦点をわずかにずらすことで内顆粒層の神経細胞が観察され、これらと神経節細胞を区別して計数することはほとんど不可能であった。また神経節細胞にもその大きさによりいくつかの種類が認められた。これについて、ヨーロッパブナの網膜の神経節細胞を観察を行った Kock and Reuter⁸⁾は、神経節細胞層にみられる小型(S)と大型(L)の2種と、これらよりいくぶん内網状層に場所を移している大型(LD)の3種に神経節細胞を分類できると述べている。神経節細胞が錐体の上位器官であることは明らかであるが、細胞の計数方法については検討の余地が認められた。

本研究では1魚種について1個体の結果から視力を求めたが、神経節細胞密度は成長にともなって変化することが知られている。これについて Jons and Easter¹³⁾はキンギョについて網膜の長さは最小の個体における3.3mmから最大の個体における9.8mmまで増加し、網膜面積も7mm²から62mm²まで増加したにも関わらず、神経節細胞の密度は最小個体における6000/mm²から最大個体における2000/mm²まで減少したとしている。これは Schellart¹⁴⁾の示した体長18-21cmのキンギョの網膜の水平切片から得た値である2600/mm²によ

く符合していおり、網膜部位の密度の減少は Ali¹⁵⁾による観察結果とも一致している。さらに体長変化による神経節細胞全体数は最大の網膜は最小の網膜に較べて2倍から1.5倍になっており、値としてはそれぞれ120000と45000となると報告している。本研究では成長変化に対する神経節細胞の密度変化について未調査であり、今後の検討となる。

前節および本節における網膜分解能を求める手法間の比較を行うと、錐体密度からはFig.2-1-7のようにサンプリング位置の撮影記録をおこなうことで正確な密度分布図を作成することができ、これにより方向別視力の推定も可能である。しかし一個体から20箇所以上の顕微鏡標本を作成するには、熟練者であっても数週間から1月の期間が必要となる。これに対して神経節細胞密度は作成過程が比較的単純であり、作成期間も2-3日と短い。また、パラフィン包埋法に較べて組織の収縮が少ないといわれている。網膜分解能を求める際に網膜収縮係数は視力に直接影響するため、収縮の少ない方が望ましい。しかしながらホールマウント法では眼杯から剥離した網膜をスライドグラスに貼り付ける際に網膜周辺に切れ目を入れる必要があり、これによって周辺部の位置が不明瞭になることで視軸を求める際に影響を及ぼす。組織生理学的に視力を求めるには、以上の点を考慮に入れ、目的に応じて手法を選ぶことが必要となる。

組織標本の採取



ホルマリン固定



網膜を剥離、スライドグラス上に乗せる



クレジルバイオレット染色液で染色



脱水



封入



検鏡、細胞密度測定

Fig. 2-2-1 神経節細胞の顕微鏡標本作成過程

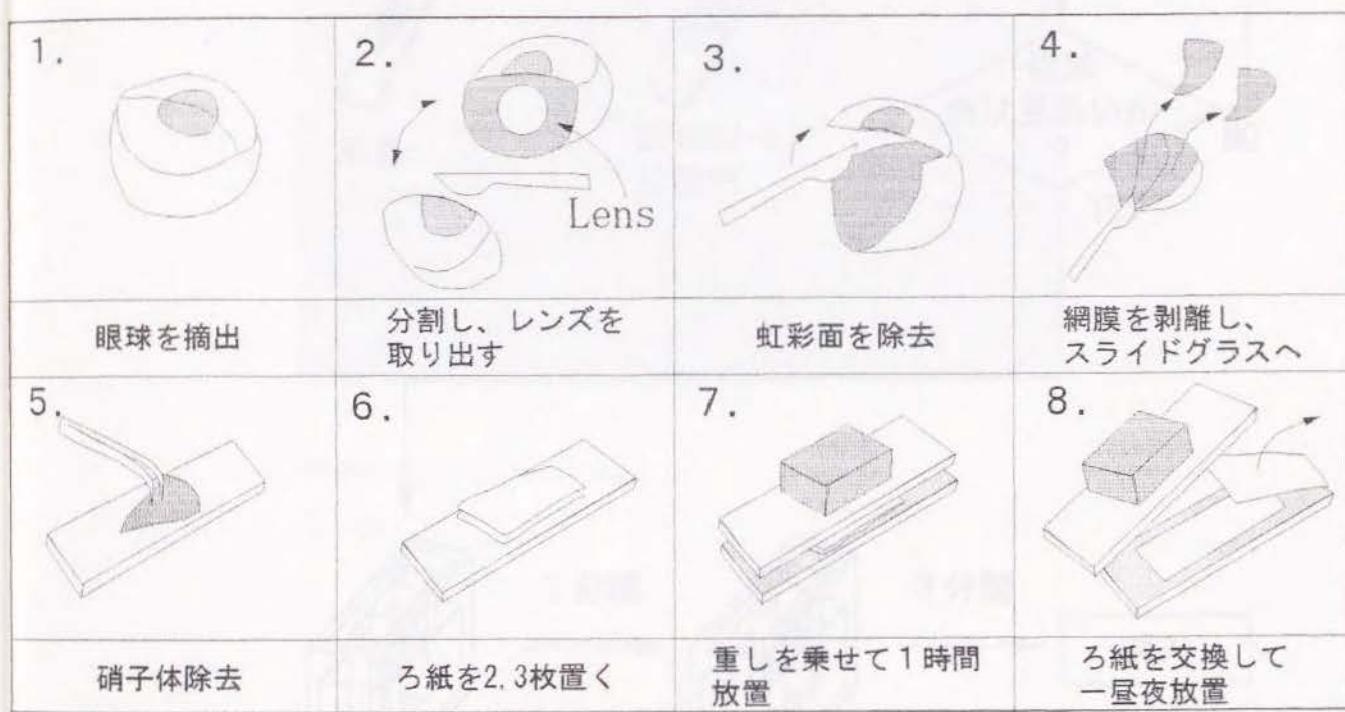


Fig. 2-2-2 眼球切割と網膜伸展方法

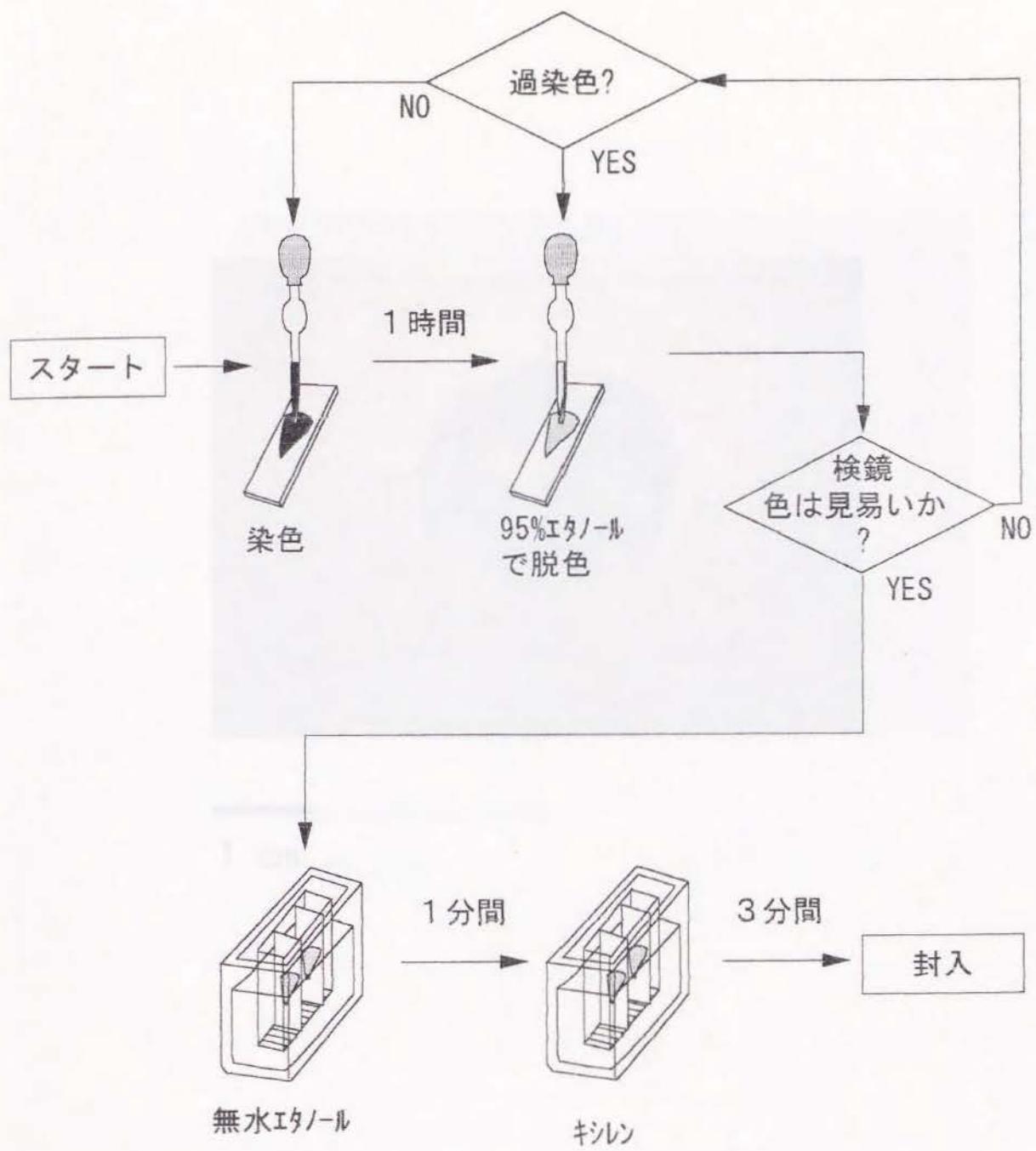
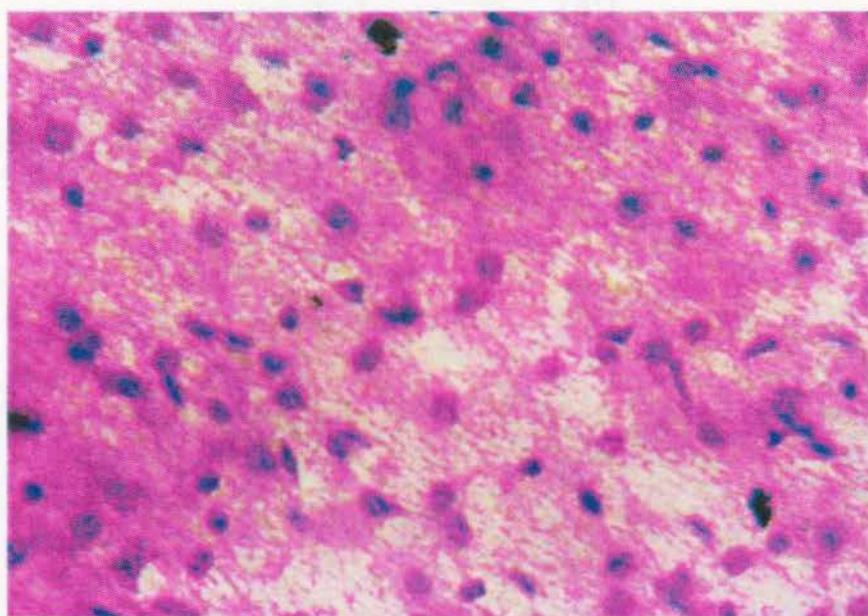


Fig. 2-2-3 染色過程



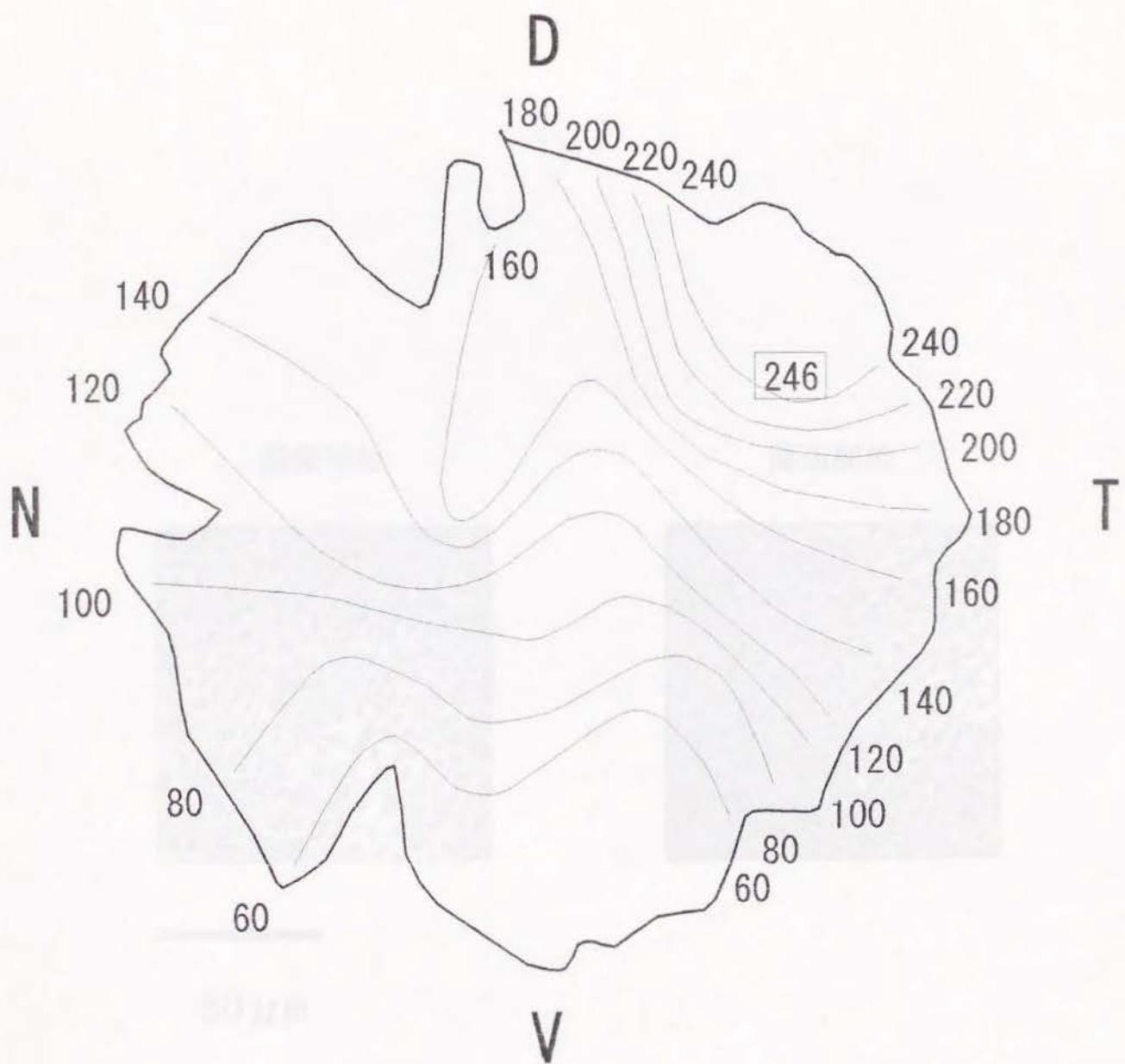
1 cm

Fig. 2-2-4 ホールマウント法により作成したマダイ網膜の顕微鏡標本



50 μ m

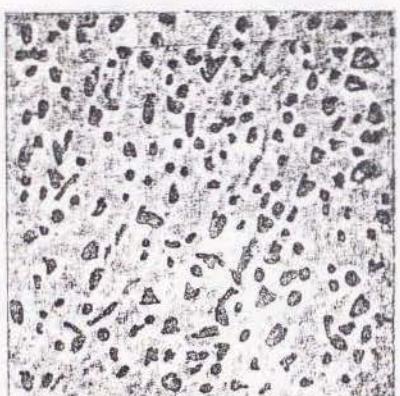
Fig. 2-2-5 マダイの神経節細胞
(網膜上後部)



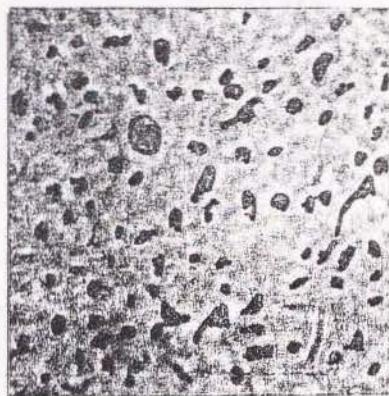
(単位: $\text{cells}/0.01\text{mm}^2$)

Fig. 2-2-6 マダイ (BL 104mm) の神経節細胞密度分布
D,dorsal ; T,temporal; V,ventral; N,nasal

濃密部位



周辺部位



50 μm

Fig. 2-2-7 ブルーギルの神経節細胞

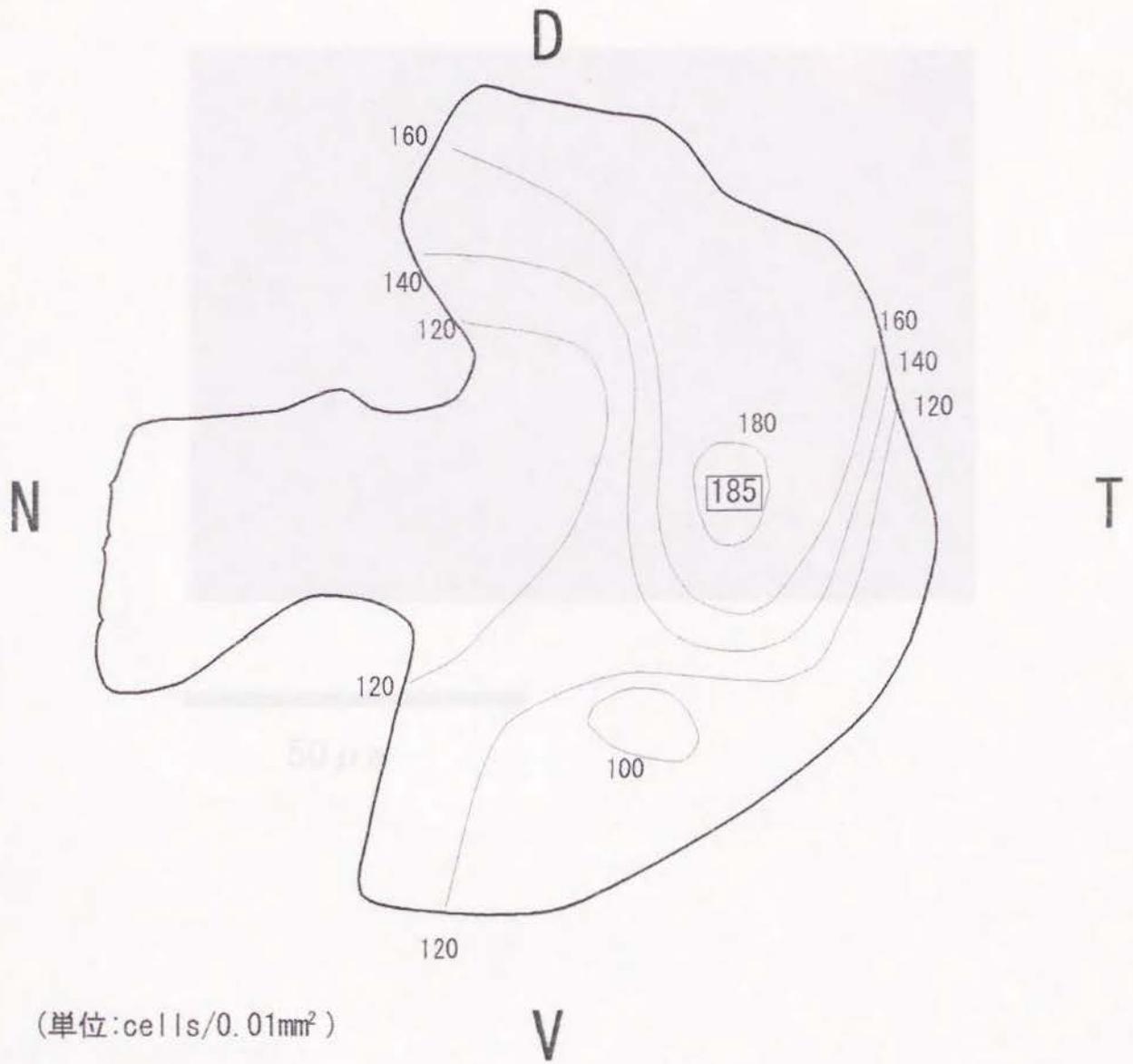
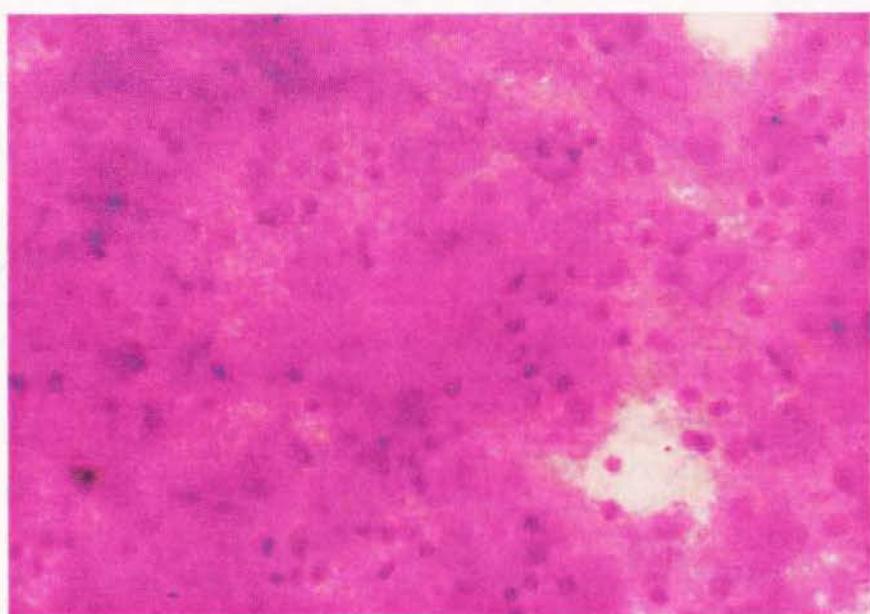


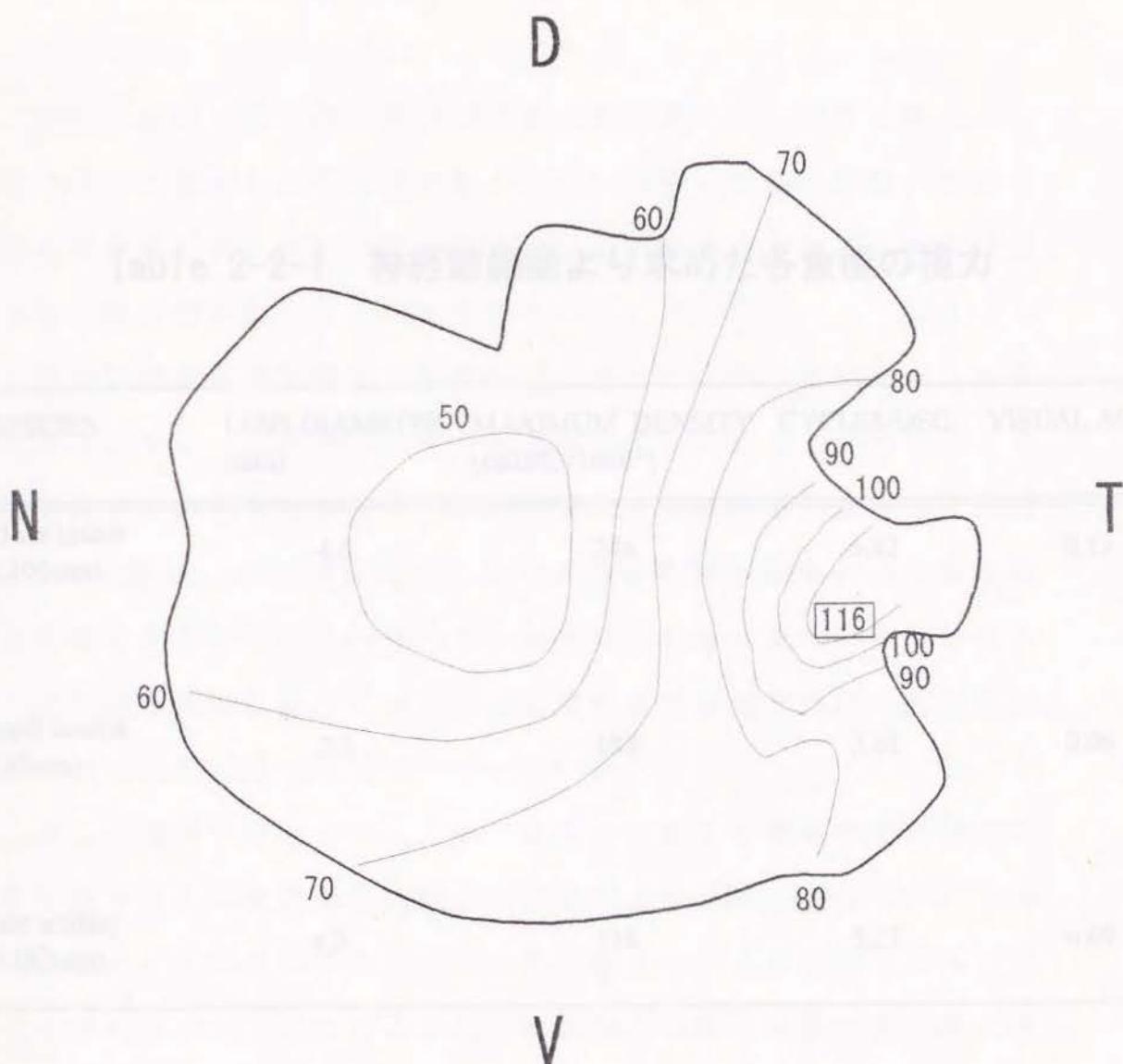
Fig. 2-2-8 ブルーギル(BL 82mm)の神経節細胞密度分布

D,dorsal; T,temporal; V,ventral; N,nasal



50 μ m

Fig. 2-2-9 シロギスの神経節細胞
(網膜後部)



(単位:cells/0.01mm²)

Fig. 2-2-10 シロギス(BL 182mm)の神経節細胞密度分布

D,dorsal; T,temporal; V,ventral; N,nasal

Table 2-2-1 神経節細胞より求めた各魚種の視力

SPECIES	LENS DIAMETER (mm)	MAXIMUM DENSITY (cells/0.01mm ²)	CYCLES/DEG.	VISUAL ACUITY
Red sea bream (BL104mm)	4.5	246	6.42	0.13
Bluegill sunfish (BL82mm)	2.3	185	3.61	0.06
Silver whiting (BL182mm)	4.3	116	5.21	0.09

第3節：魚類の遠近調節機能

動物の網膜に結ばれる像の鮮明さは光学系によって決定される。光学系に影響を与える要因として、レンズの分解能や角膜、硝子体等の媒体の屈折力などの他に遠近調節能力があげられる。本節では魚類の遠近調節能力について検討を行う。

魚類の遠近調節は陸上の脊椎動物のように水晶体の形を変化させのではなく、眼球内の球状の水晶体を移動させて行う。これを最初に指摘したのは Wallace¹⁾であり、実験手法を確立したのは Beer²⁾である。遠近調節における陸上のは乳類と魚類との相違は遠近調節を行う方向にもみられる。魚類は瞳孔面に平行に移動させて遠近調節を行っており、は乳類のような眼球内部へ向かう垂直方向の調節はほとんど行っていない。

多くの魚種にはヒトの中心窓（錐体が密集する網膜部位の名称）に相当する錐体密度の高い部位が存在し、*fovea lateralis* とか *area temporalis* と呼ばれている³⁾。これに関して、これまでマダイ、ブルーギルについて錐体および神経節細胞の網膜上最濃密部を既に求めた（本章1、2節）。水晶体の遠近調節方向と、錐体あるいは神経節細胞最濃密部位の関係を調べるために、本節ではブルーギルとマダイを用いて水晶体の移動方向を求めた。また、マダイの焦点合せを行っている視標の距離範囲についても検討を行うため、冷凍標本を用いて水晶体の眼球内での位置を求めた。

【材料と方法】

実験装置図を Fig. 2-3-1 に示した。図中に Somiya⁴⁾による硬骨魚の

遠近調節反射の脳内回路も同時に示した。本装置は、水晶体筋を電気刺激によって強縮させることにより生じる水晶体の移動をビデオカメラで観察するシステムである。実験方法は基本的に Kimura & Tamura⁵⁾, Somiya and Tamura⁶⁾に準じた。実験には BL 215-232mm のマダイ 8 尾と BL 177mm のブルーギル 1 尾を用いた。摘出した眼球は直ちにリングル液に浸し、粘土台により位置を固定した。幅 7cm の電極間に簡易型電気刺激装置(光電ソシニアリンク⁸EN-2101)により、周波数 50Hz, 刺激時間 2ms, 刺激間隔 2ms, 電圧 10-80V の電気刺激を眼球に数回与えた。水晶体の移動はビデオカメラにより観察し、VTR に録画した後、解析を行った。録画は瞳孔面(the plane of the pupil)に対して平行(水平)、垂直方向について行った。

水晶体移動方向の区分は、移動前の水晶体の中心を原点として角度 d を測定しこの値をもとに後下方($-67.5^\circ \leq d < -22.5^\circ$)、後方($-22.5^\circ \leq d < 22.5^\circ$)、後上方($22.5^\circ \leq d < 67.5^\circ$)、上方($67.5^\circ \leq d$)の 4 方向とした。魚類の水晶体は水晶体筋の構造上(Fig.2-3-1)前方に移動することはあり得ないことから、前上方、前下方、前方という方向は除外した。

生体の水晶体の観察とは別に、水晶体の位置と網膜との距離を明らかにするため、冷凍標本による観察を行った。BL 203mm のマダイ 1 尾をマイナス 20℃ の冷凍庫で保存し、硝子体を凍結させることによって水晶体の位置を固定した。冷凍標本は冷凍庫内で角膜、虹彩をメスで削り取った後、距離の指標となる定規とともにビデオカメラで接写した。

【結果】

マダイの水晶体の移動例を Fig.2-3-2 に示した。移動した水晶体の方向、距離を Table 2-3-1 に示した。水晶体の移動距離は 0.21mm-0.66mm(平均 0.471mm)であり、移動角度は 22.2° - 43.2° (平均 33.1°)であった。したがって、マダイの水晶体移動方向は後上方と分類された。以上から、水晶体の移動から推定されるマダイの視軸は前下方であった。

ブルーギルの水晶体移動例を Fig.2-3-3 に示した。水晶体の移動方向は 3° であり、移動距離は 0.56mm であった。移動方向の分類ではブルーギルの水晶体移動方向は後方とされ、視軸は前方と推定された。瞳孔面に対して垂直方向の観察では両魚種とも眼球内への水晶体の移動はごくわずかであり、本装置での移動距離の測定は不能であった。

冷凍標本による接写写真を Fig.2-3-4 に示した。これによると、水晶体の直径は 6.5mm であり、眼球中心から 30° 後上方向への網膜の距離は 9.0mm であった。幾何光学の分野では主点から焦点までの距離 f と視標までの距離 a 、形成される像までの距離 b に関して以下の関係が認められている⁷⁾。

$$(1/a) + (1/b) = (1/f) \quad (1)$$

レンズが球形の場合、主点はレンズの中心となる。魚類のレンズ(水晶体)における焦点距離 f については Matthiesson's ratio より以下の式から求めることができる。

$$f = 2.55 \times r \quad (2)$$

ここで r は水晶体半径を示す。したがって、視標までの距離 a を求めるためには形成される像までの距離 b を知ればよい。水晶体移動方向を 30° としたときのレンズの中心から網膜まで距離は 9.0mm であったことから、この値を b 、水晶体半径 r を 3.25mm として(1),(2)式より導かれる以下の式により視標までの距離の算出を行った。

$$\begin{aligned} a &= (bf)/(b-f) \\ &= (b \times 2.55r)/(b-2.55r) \end{aligned} \quad (3)$$

これにより $a=104\text{mm}$ という値を求められた。魚類のレンズは電気刺激により強縮させない限り前方に位置することから、筋肉弛緩時のマダイは約 10cm の距離に焦点を合わせていると考えられる。続いて水晶体移動による遠近調節によりこの値がいかに変化するかを検討すると、Table 2-3-1 より本実験における水晶体の移動距離は 0.214-0.660mm である。この値を当てはめると形成される像までの距離 b は 8.79-8.34mm に変化する。(3)式より視標までの距離 a を求めると、145-1317mm となった。

【考察】

本実験の結果からマダイの水晶体移動方向は後上方、ブルーギルでは後方であることが示された。これについて Somiya and Tamura⁶⁾ の示したマダイ、ブルーギルの水晶体移動方向との一致が見られた。両魚種の錐体最濃密部は本章 1 節で上後部であることが求められている。マダイではこの方向に向かって遠近調節がなされているが、

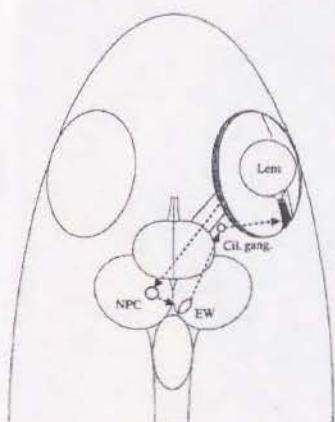
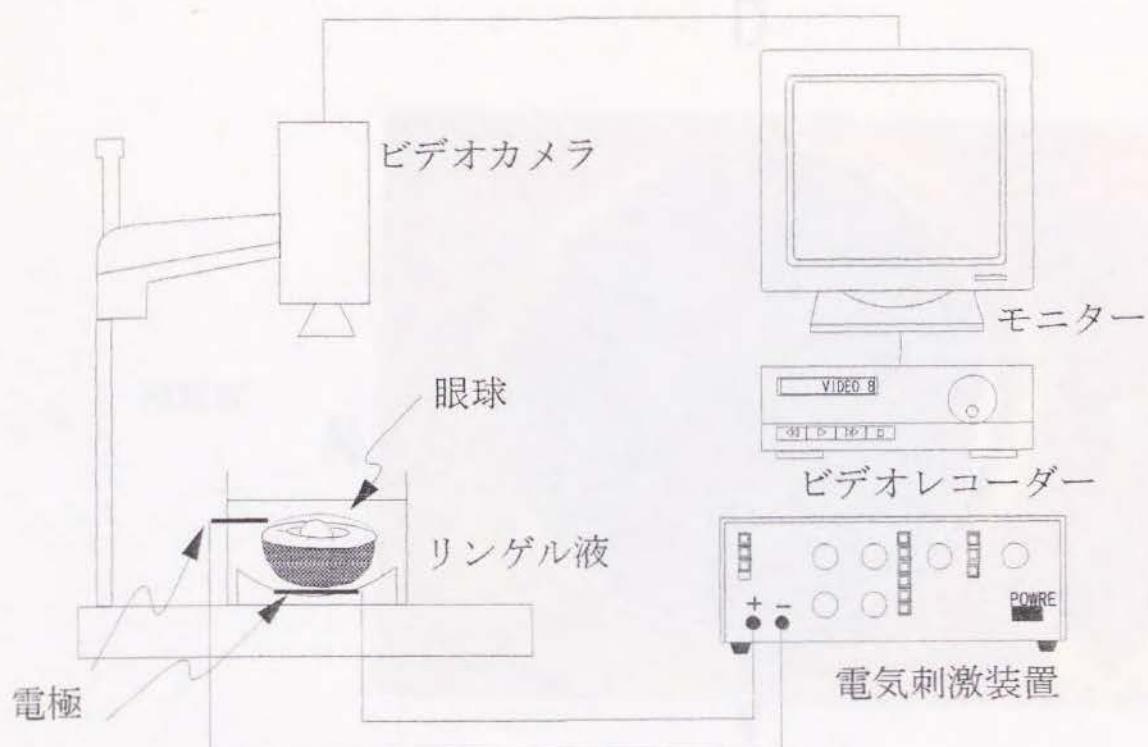
ブルーギルでは異なる結果となった。しかし、マダイに較べブルーギルの網膜では密部分布の分化の程度が低く、上後部－後部－下後部に広い範囲で高密度部位が広がっていた。ブルーギルの摂餌生態を考えると、本来プランクトンフィーダーであるが、餌の状況によってはペントスも摂餌するなど雑食性の傾向が強い。この結果、広く前方を見ることのできる視覚が発達し、これに対応した水晶体の移動となったと考えられる。これに対して、マダイは典型的なペントスフィーダーであり、錐体密度分布も著しく前下方向に特化している。神経節細胞密度分布(本章2節)と比較するとマダイ、ブルーギルともに水晶体移動方向と神経節細胞最濃密部位はよく一致しており、水晶体移動方向もこの軸に沿ってなされていることからも、摂餌生態をよく反映した結果といえる。

遠近調節を行っている範囲について本実験ではマダイで最短10cmから最長1.3mであることが示された。これについて(3)式では、 b と焦点距離 f と一致するとき、焦点合わせは無限遠となる。レンズ移動の最大値から求めた形成される像までの距離 b は8.34mmであり、焦点距離8.28mmと非常に近いことから、水晶体筋強縮時にマダイは無限遠に焦点を合わせられる可能性が十分考えら、マダイの遠近調節能力は10cmから∞であると示唆された。

水晶体移動距離は眼球摘出から撮影位置に固定するまでの時間や、電圧、電極間の距離などにより大きく変動する。これについてNicol⁸⁾は「眼球内の光受容細胞層での焦点像について納得のいくような実験をしなくてはならない。今、誤差と呼ばれている物は生物の反応による誤差ではなく、実験手法による誤差である」と述べている。

また、球体レンズの焦点は前後に2カ所に生じることから、魚類

は同時に 2 カ所の方向を覗認していると Fernald⁹⁾は述べている。これを明らかにする研究手法は確立されていないが、魚類における眼球光学は発展をとげる要素を多分に含んでおり、今後も陸上脊椎動物に先駆けて解明が進む分野と考えられる。



硬骨魚の遠近反射の回路 (Somiya et. al. 1992)

cil. gang. : 毛様体神経

EW : エディンガー・ウェストファール核

NPC : 後交連核

Fig. 2-3-1 実験装置図と魚類の遠近調節システム

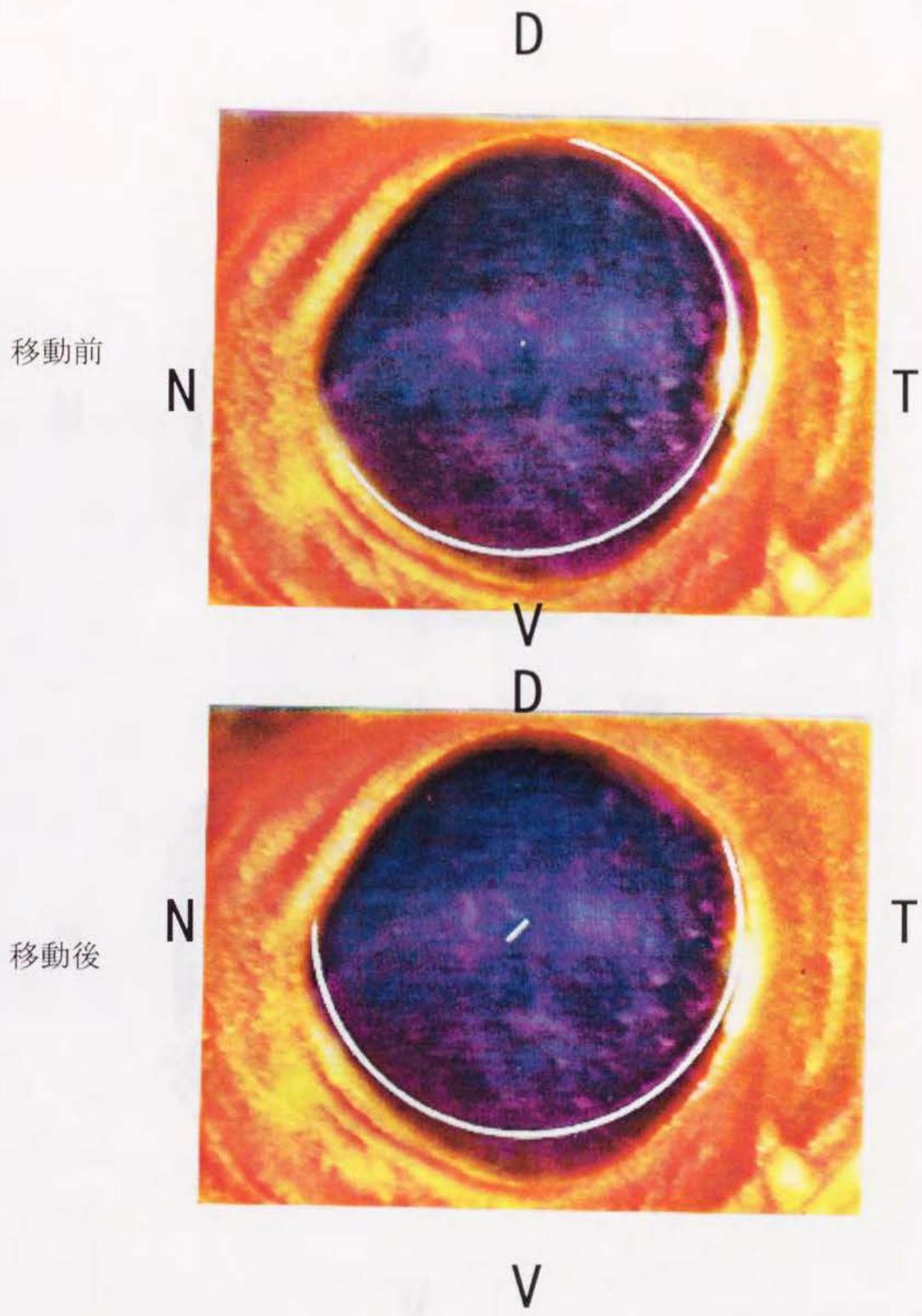


Fig. 2-3-2 マダイの水晶体移動の観察例

D,dorsal ; T,temporal; V,ventral; N,nasal

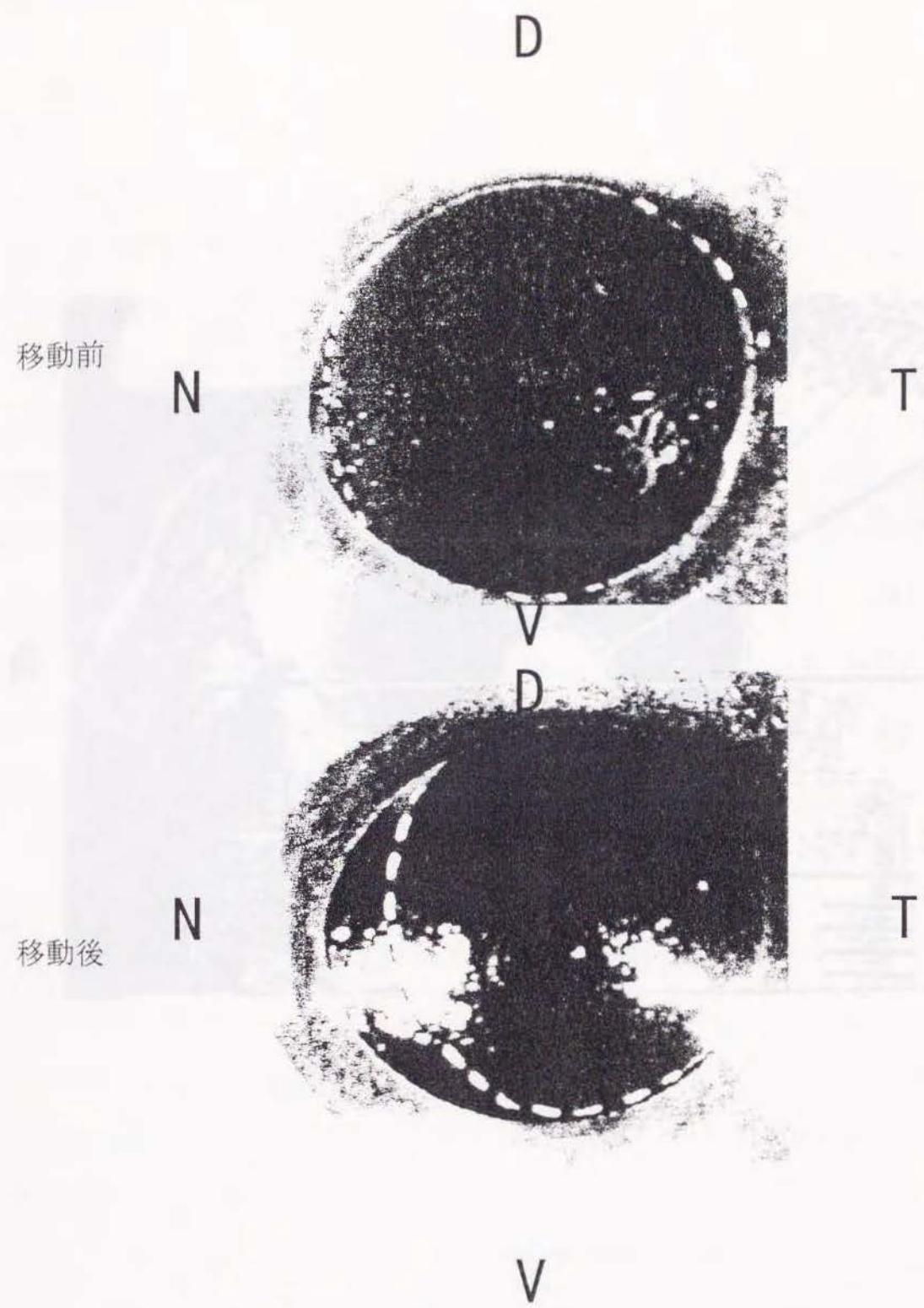


Fig. 2-3-3 ブルーギルの水晶体移動観察例

D,dorsal ; T,temporal; V,ventral; N,nasal

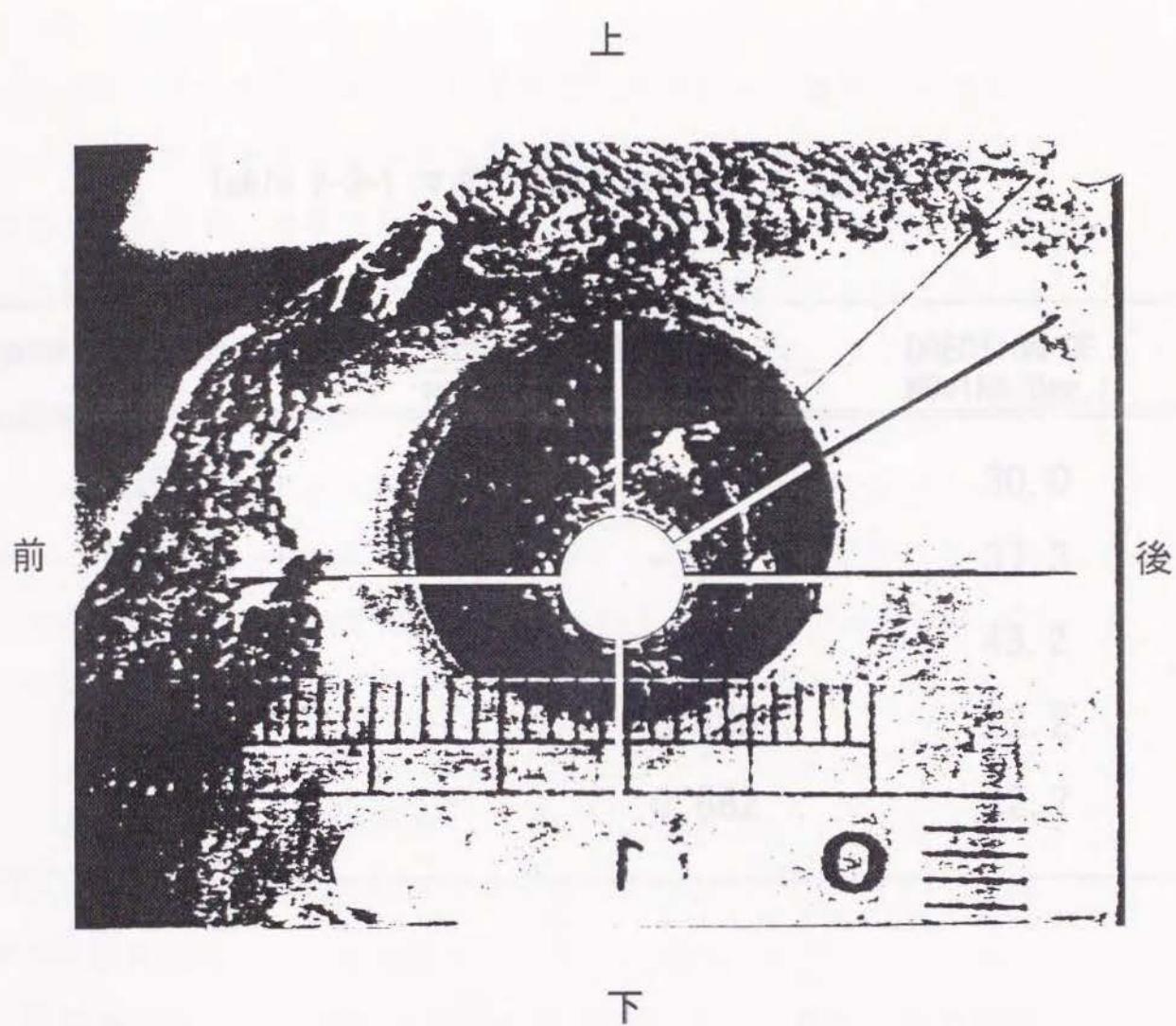


Fig. 2-3-4 マダイ冷凍標本による水晶体中心から網膜までの距離測定

Table 2-3-1 マダイ水晶体の移動角度と距離

BODY LENGTH (mm)	MOVING DISTANCE (mm)		DIRECTION OF MOVING (Deg.)
	RIGHT	LEFT	
215	0.409	-	30.0
216	0.214	-	37.3
225	0.581	-	43.2
228	-	0.489	22.2
223	-	0.662	32.7

第4節：成長による視力の変化

魚類の視力は漁具に対する知覚能力を示す一つの指標となる。このことから漁獲対象・非対象魚種の視力や漁獲対象魚種内における体長別の視力は、選択漁法の開発に有用な知見となりうる。

魚類の視力の成長による変化は、これまで組織生理学的手法からニシン¹⁾、スケトウダラ²⁾などについて報告がある。一方、行動学的手法では視覚運動反応を利用した実験からカレイ、オヒョウ³⁾、ニジマス⁴⁾、餌に対する反応距離を利用した実験からイシダイ⁵⁾、ブルーギル⁶⁾といった魚種について視力の成長変化についての報告がある。本節では組織学的手法によりマダイの視力の成長による変化を調べ、体長と視力の関係式について検討を行った。

1) マダイの視力の成長変化

【材料と方法】

実験魚は BL 23-609mm のマダイ 61 尾を用いた。実験魚の体長組成の頻度分布を Fig. 2-4-1 に示した。実験魚うち体長 23mm から 117mm までの 20 個体は神奈川県栽培漁業センターから、体長 119mm から 358mm までの 34 個体は石川県の養殖業者から入手し、また、これ以外の 7 個体は茨城県の定置網および東京都の業者から購入した。

光学顕微鏡標本作成方法および視力の算出法は本章 1 節に準じた。サンプリングを行った部位は、Tamura⁷⁾, Kawamura et al.⁸⁾および本章 1 節より求められたマダイにおける錐体最濃密部である網膜上後

部とした。

網膜のサンプリングを行う際に水晶体直径を0.1mm単位で測定し、体長と水晶体直径の関係式を求めた。身体全体に対する身体のある一部の成長は、一般的に以下に示す相対成長式(Allometry式)で表すことができる⁹⁾。

$$y = b x^a \quad \dots \quad (2-4-1)$$

上式に水晶体直径 D と体長 BL を当てはめた以下の式により回帰分析を行った。

$$D = b BL^a \quad \dots \quad (2-4-2)$$

【結果】

体長に対する水晶体直径の変化をFig.2-4-2に示した。(2-4-2)式によって得られた成長曲線を図中に示した。回帰式を以下に示した。

$$D = 0.138 BL^{0.717} \quad (r^2 = 0.977) \quad \dots \quad (2-4-3)$$

体長に対する錐体密度の変化をFig.2-4-3に示した。錐体密度は体長23-100mmまで急激に減少し、体長100mm以上でも緩やかな減少を続けた。

Fig.2-4-4には体長に対する視力の変化を示した。Fig.2-4-3において水晶体直径は減少傾向を示すにも関わらず、水晶体直径の増加がこれに勝るため、成長とともに視力の増加が示された。視力VA

に関して、(2-4-1)式と同様に以下に示す成長式を求めた。

$$VA = 0.00711BL^{0.588} \quad (\tau^2 = 0.964) \quad \dots \quad (2-4-4)$$

また、Fig.2-4-5には体長の増加にともなう単錐体および双錐体直徑の変化を示した。錐体直徑は体長の増加にともないほぼ対数関数的に増加した。

【考察】

Fig.2-4-3において体長の増加にともなう錐体密度の減少が示された。BL100mmまでの錐体密度の急激な減少はFig.2-4-5における錐体直徑の変化に関連しており、錐体密度は錐体直徑の2乗に反比例するため BL100mm前後までの急激な錐体直徑の増加が密度の変化をもたらしている。成長に伴う網膜上の錐体密度の変化について、Fernald¹⁰⁾は成長に従い錐体が追加される部位は網膜全体の40%に過ぎず、全体の密度は低下するが視軸付近では追加されると述べており、錐体密度はほぼ一定に保たれることを示している。

Fig.2-4-4によりマダイの視力は成長にともなって増加することが明らかとなり、この傾向は水晶体の成長による増加(Fig.2-4-3)と似ていた。成長による視力の増加は Herring¹¹⁾, Pearch¹¹⁾などで報告があり、いずれの研究とも視力向上の主要因は水晶体半径 D の増加と結論づけられている。

成長にともなう水晶体の増加について Zaunreiter¹²⁾は相対成長式(2-4-1)を用いて関係式を提示している。相対成長式における x のべき数 a は相対成長を表す指数であり、 $a > 1$ であれば y は優成長

(Positive allometry)であり、 $a < 1$ であれば劣成長(Negative allometry)と定義される。水晶体の成長式(2-4-3)では $a=0.717 < 1$ であるため、水晶体は身体全体に対して劣成長であることがわかる。すなわち、体長の大きい個体ほど身体に対する眼の大きさの割合は小さくなる。

2-4-4式では2-4-3式と同様に体長と視力の関係を相対成長式で表しており、相関係数($r^2=0.964$)についても高い値を示した。Tamura⁷⁾はBL200mmのマダイについて視力0.156という値を得ている。同体長の個体の視力を2-4-4式から求めると0.16となり、Tamuraの結果と極めて接近していた。また、Pankhurst¹³⁾は*Pagrus*種の仔魚の視力として*Pagrus auratus*についてBL3.2mmの個体で0.0077(2deg 10 min)、BL5.8 mmの個体で0.0192(52 min)と報告している。2-4-4式ではBL3.2mmの個体では視力0.0141、BL5.8mmの個体では視力0.02と求められ、結果は概ね一致していた。以上のようにBL 23-609mmの体長範囲から求められた2-4-4式は信頼性が高く、市場に流通するコマーシャルサイズのマダイの視力は同式により求めることが可能といえる。しかし2-4-4式にはBL400mm以上の個体のデータ数は少なく、また仔魚期のデータは入っていないことから、本式の完成度をさらに向上させるためにはこれらのデータの加入も必要といえる。

Kawamura *et al.*⁸⁾は仔魚から成魚への変態時に生じる形態的な視軸の変化を、表層から底層への生息環境および餌の変化に適応したものと結論づけているように、視覚能力の変化と摂餌生態は密接に関連している。成長するしたがい遊泳能力は向上¹⁴⁾することで餌に対する探索範囲¹⁵⁾も増大する。成長とともに視力の増大は、拡

大した探索範囲に対して探知能力を適応させたものと考えることができる。

次にマダイの視力に関して他魚種との比較を行うと、本研究で求められたマダイの最高視力は BL504mm の個体における 0.284 (3.52min) であった。これは Tamura⁷⁾ の求めた 27 種の沿岸魚よりも優れる一方、Tamura and Wisby¹⁶⁾ の求めた大型表層魚や Kawamura¹⁷⁾ の求めたマグロ、カジキの類よりも劣っていた。組織生理的な視力は錐体密度よりも水晶体の焦点距離に影響されることはすでに述べた。既往の研究を見ても一般的に大型魚の視力は高く、本章 1 節においてもマンボウ (TL870mm) の視力は比較的高いものであった。カジキやマグロなどの外洋性大型魚類においては、海水の透明度の高さや動く餌に適応した高い視力の必要性は理解できるが、マンボウのようなプランクトン食性の魚種についての生態的意義に関する理由付けは不明である。このように Helmholtz¹⁸⁾ の仮説および Tamura⁷⁾ の計算式では、大型魚の水晶体は小型魚より大きいため生態とは無関係に高い視力が算出される傾向があるため、行動実験による視力の検証は不可欠といえる。

しかしながら、行動学的手法によって得られた結果は同じ魚種で同じサイズであるにもかかわらずしばしば低い結果となる。視力の食い違いを説明するには幾つかの議論があり、一つの説明としてはスペクトラルコーンのタイプによって感度が異なるため、視力の算出において全ての錐体を含んでいないということに起因されるとしている¹⁹⁾。また、錐体密度より得られる組織学的視力は錐体から神経節細胞への神経出力の収斂を考慮されておらず、この結果、分解能が高く見積もられる¹⁰⁾といった指摘もある。

漁獲過程における漁具の知覚を議論する際、視力は魚類の探知範囲を表す指標となる。体長 23mm の個体における視力 0.045 と体長 504mm の個体における視力 0.284 では、漁具の詳細な構造を識別できる距離が 6.3 倍異なることを示している。仮にトロール網のような漁具に遭遇した場合、より高い能力をもつ個体はより遠くから漁具を知覚することができ、これを回避する時間をより多く有することになる。この種の魚体長を加味した視覚および遊泳能力についての情報は、トロール網に対する選択性について新たなアプローチを提示できる。

漁具に対する視覚による知覚は、浮子、ロープ、結節といった網全体の構成や、時事刻々と変化する明るさ、透明度、水深などの網目に対する背景の条件によって大きく影響される²⁰⁾。本研究による組織生理学的な結果は理想的な条件での最大値を提示したものである。さらなる検討として、いかに視覚目標を知覚するかを測定するための行動実験が必要となるであろう。

2) ブルーギルの視力の成長変化

【実験材料及び方法】

実験には BL82 - 156 mm のブルーギル 17 尾を用いた。体長の組成を頻度分布により Fig. 2-4-6 に示した。実験方法および視力算出方は (1) に準じた。サンプリングを行った部位は、川村²¹⁾および本章 1 節より求められたブルーギルにおける錐体最濃密部である網膜上後部とした。

【結果】

体長に対する水晶体直径の変化を Fig. 2-4-7 に示した。(2-4-2)式によって得られた成長曲線を図中に示した。回帰式を以下に示した。

$$D = 0.0542BL^{0.850} \quad (r^2 = 0.913) \quad \dots \quad (2-4-5)$$

体長に対する錐体密度の変化を Fig. 2-4-8 に示した。本実験で用いた体長の範囲では錐体密度と体長の関係に大きな変化は見られなかった。

Fig. 2-4-9 には体長に対する視力の変化を示した。これにより成長とともに視力の増加が示された。視力 VA に関して、(2-4-1)式と同様に以下に示す成長式を求めた。

$$VA = 0.00102BL^{0.874} \quad (r^2 = 0.871) \quad \dots \quad (2-4-4)$$

【考察】

マダイにおける水晶体の相対成長式(2-4-3)、および視力の成長式(2-4-4)と比較してすると、ブルーギルにおける 2-4-5,6 式の相関係数は比較的に低いものとなった。これについては(2)で用いたブルーギルの体長範囲が狭く、特に最小個体がマダイで 23mm であったのに対し、ブルーギルでは 87mm であったことに起因すると思われる。実験に用いたブルーギルの体長範囲では直線回帰で高い相関係数が得られた。稚仔魚の視力は相対的に低い値となることが予想されるため、2-4-6 式の信頼性を向上させるためにはこのステージのサンプルが必要となる。

ブルーギルの視力と（1）において求めたマダイの視力を比較を Fig. 2-4-10 に示した。同体長の個体においても明らかにブルーギルの視力は劣っている。一般的に海水魚と淡水魚では海水魚の方が視力は高い²²⁾。淡水域の透明度は海水に較べ低く、生態的に高い視力は必要でないためと考えられる。

尾数

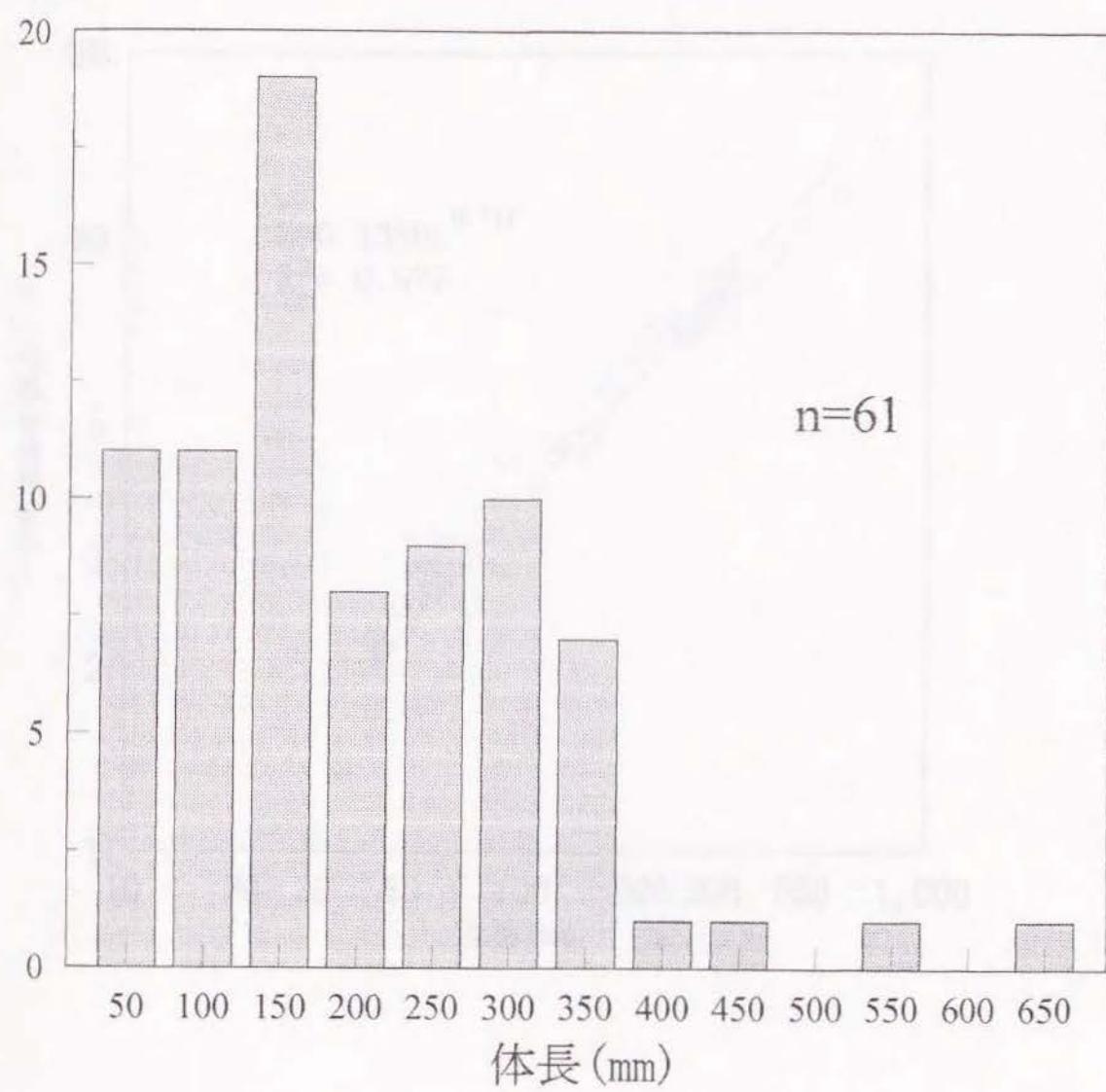


Fig. 2-4-1 実験に用いたマダイの体長頻度

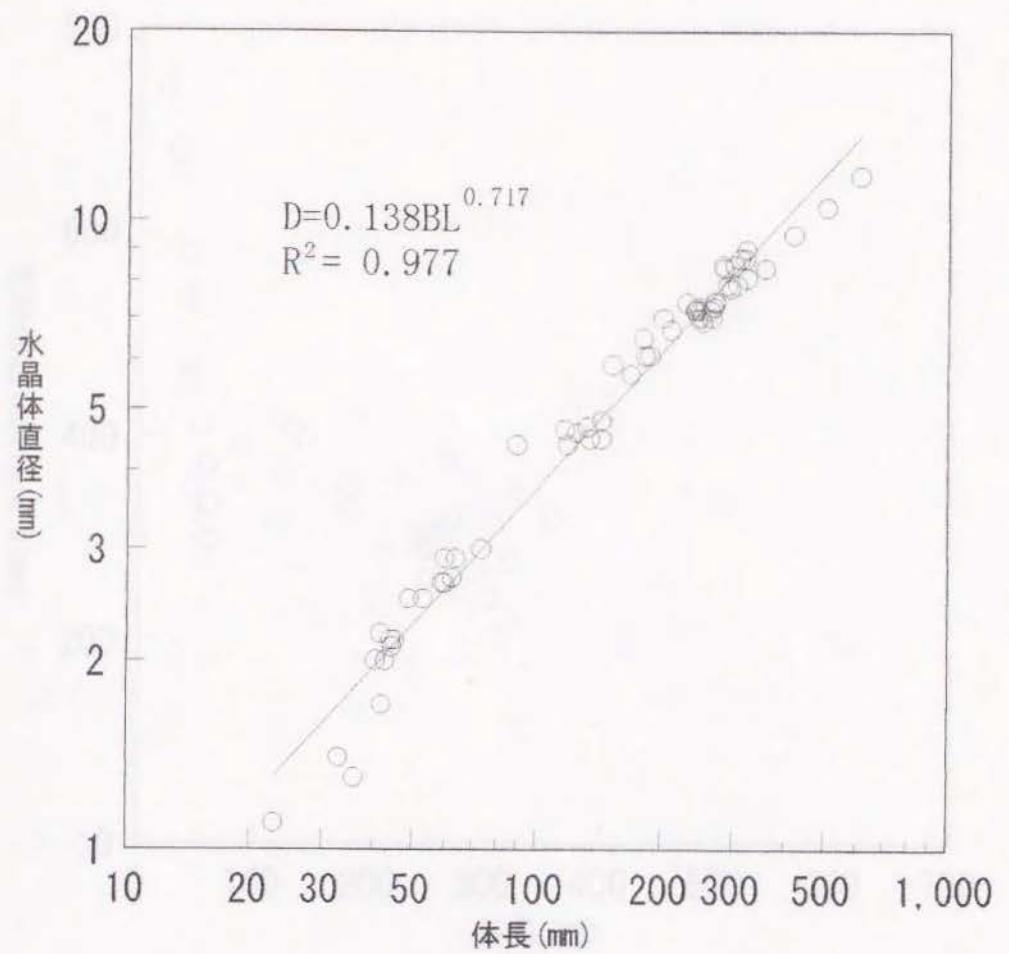


Fig. 2-4-2 マダイの体長と水晶体直径の関係

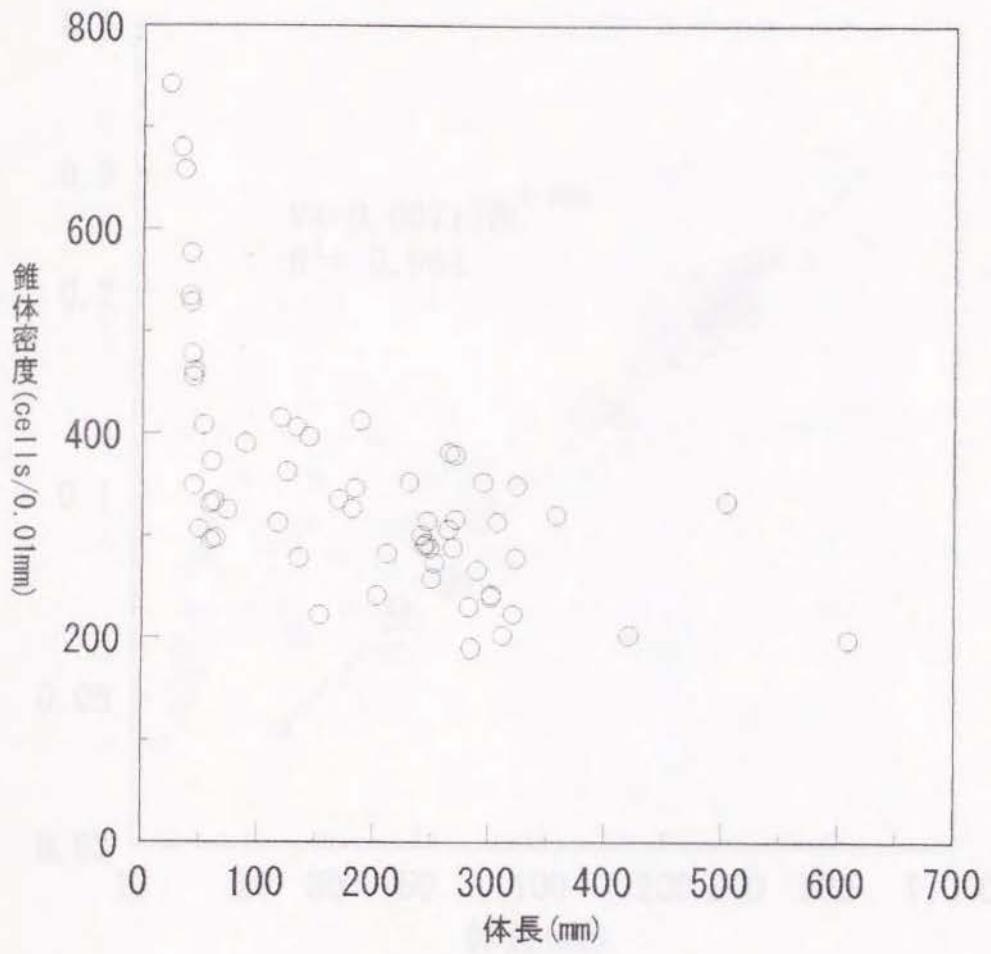


Fig. 2-4-3 マダイの体長と錐体密度の関係

視力

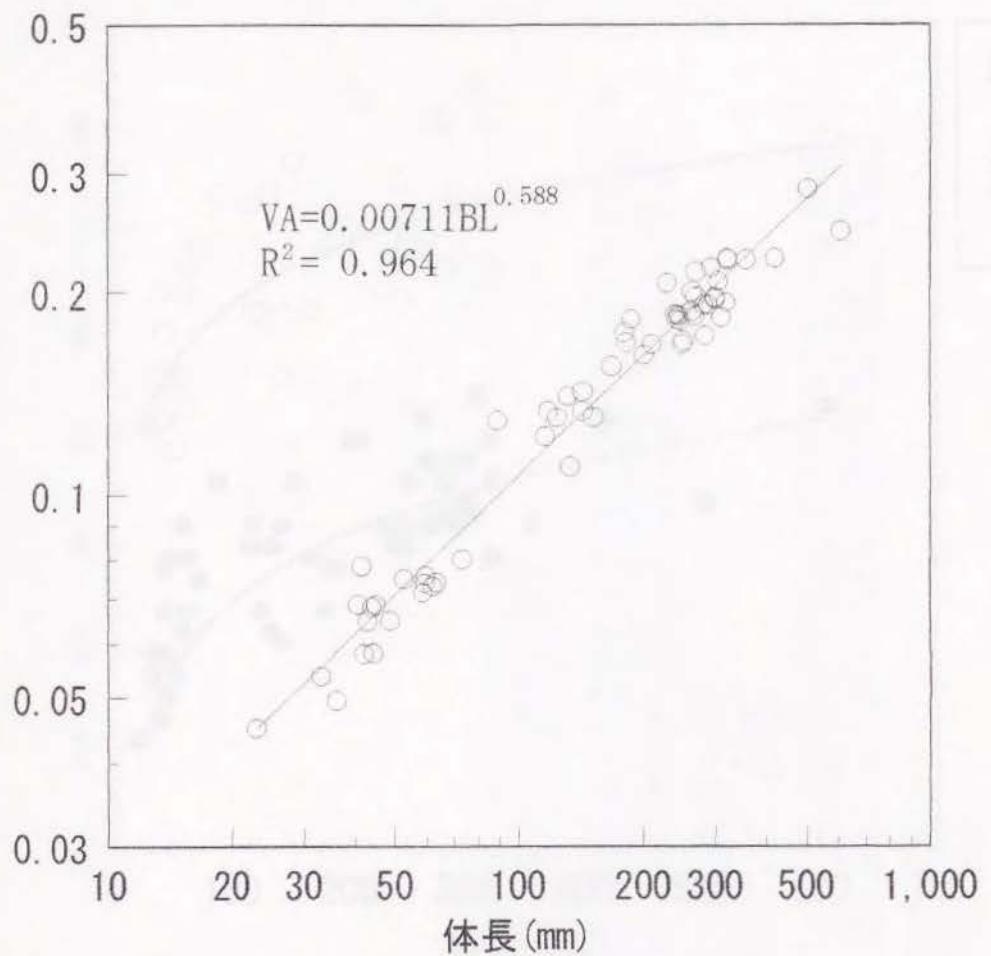


Fig. 2-4-4 マダイの体長と視力の関係

細胞直径 (μm)

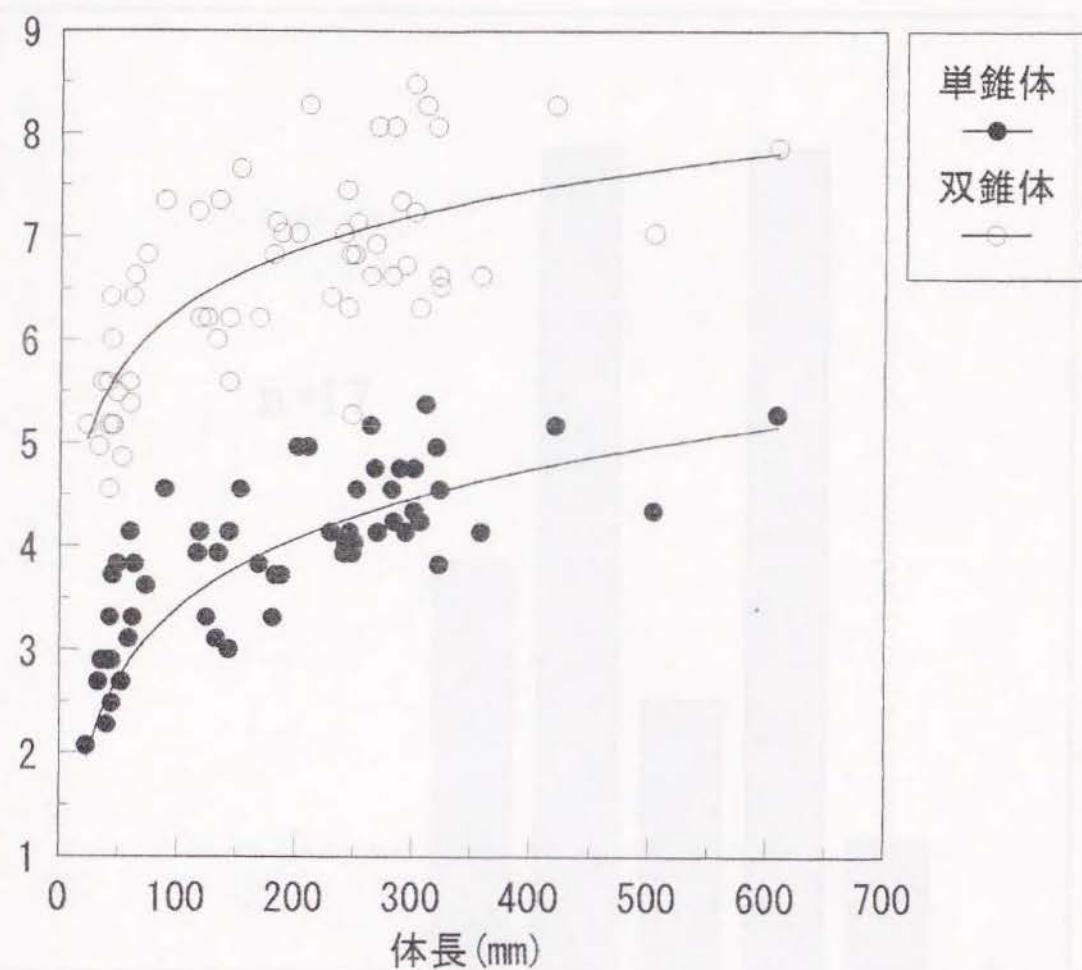


Fig. 2-4-5 マダイの体長と視力の関係

尾数

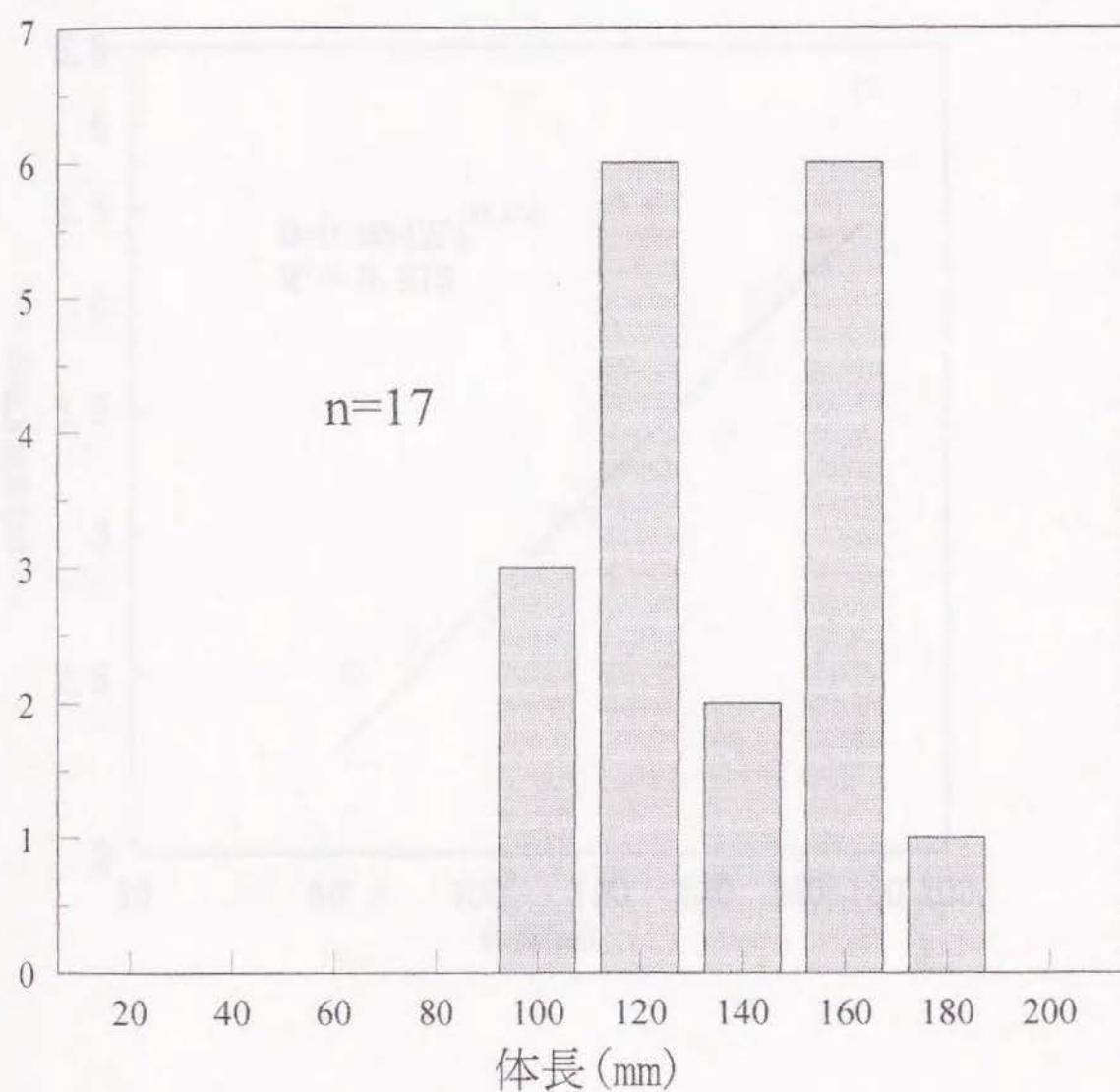


Fig. 2-4-6 実験に用いたブルーギルの体長頻度

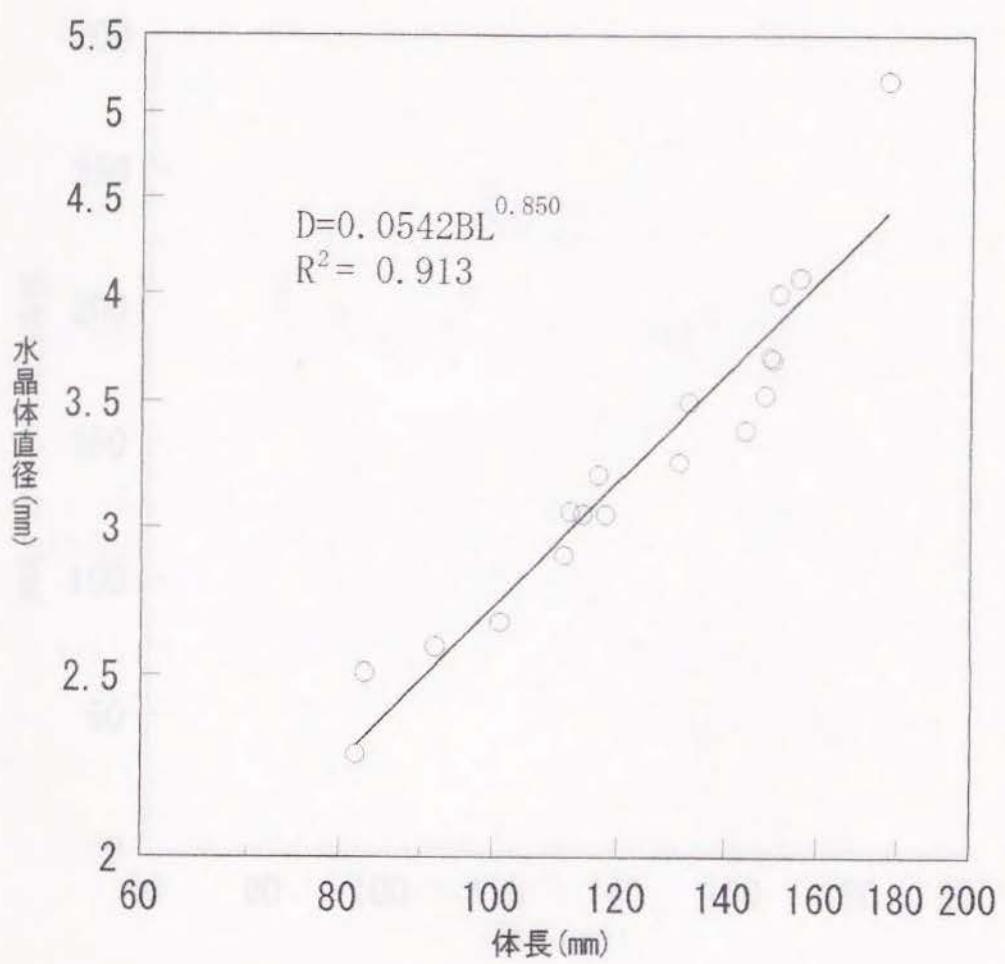


Fig. 2-4-7 ブルーギルの体長と水晶体直径の関係

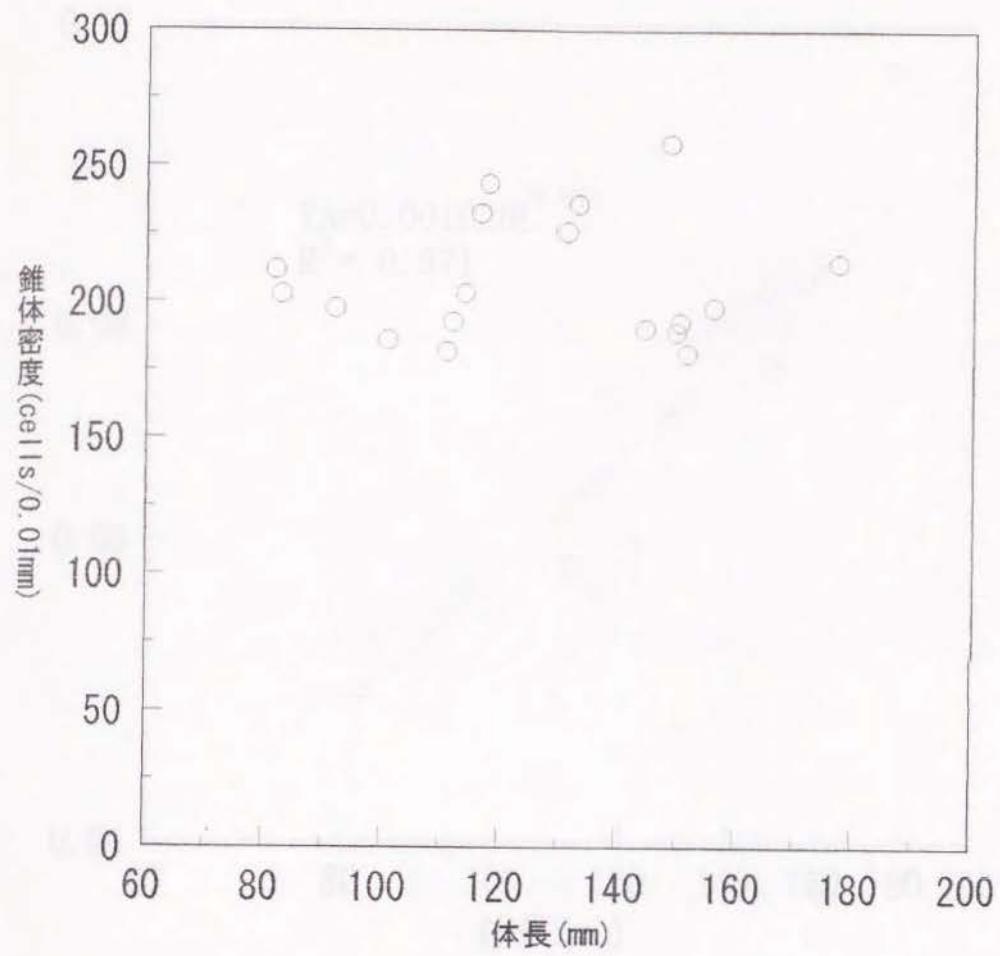


Fig. 2-4-8 ブルーギルの体長と錐体密度の関係

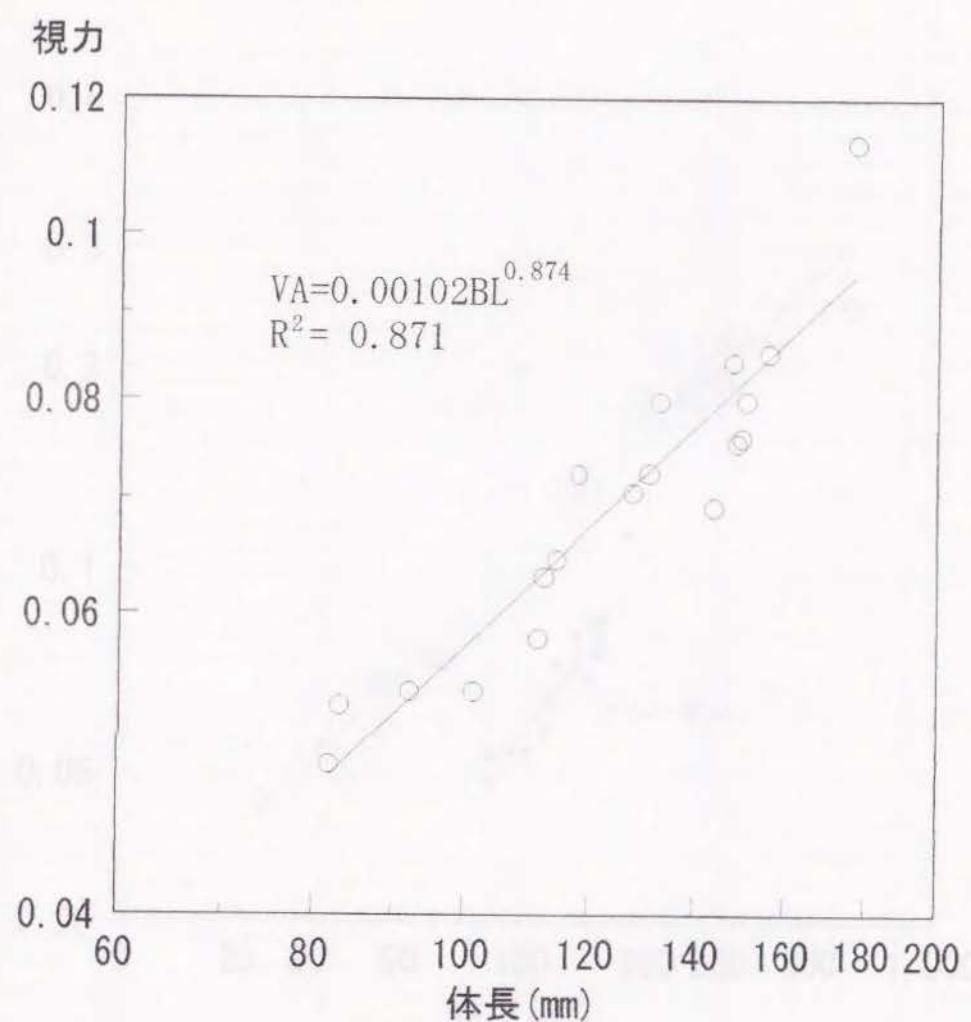


Fig. 2-4-9 ブルーギルの体長と視力の関係

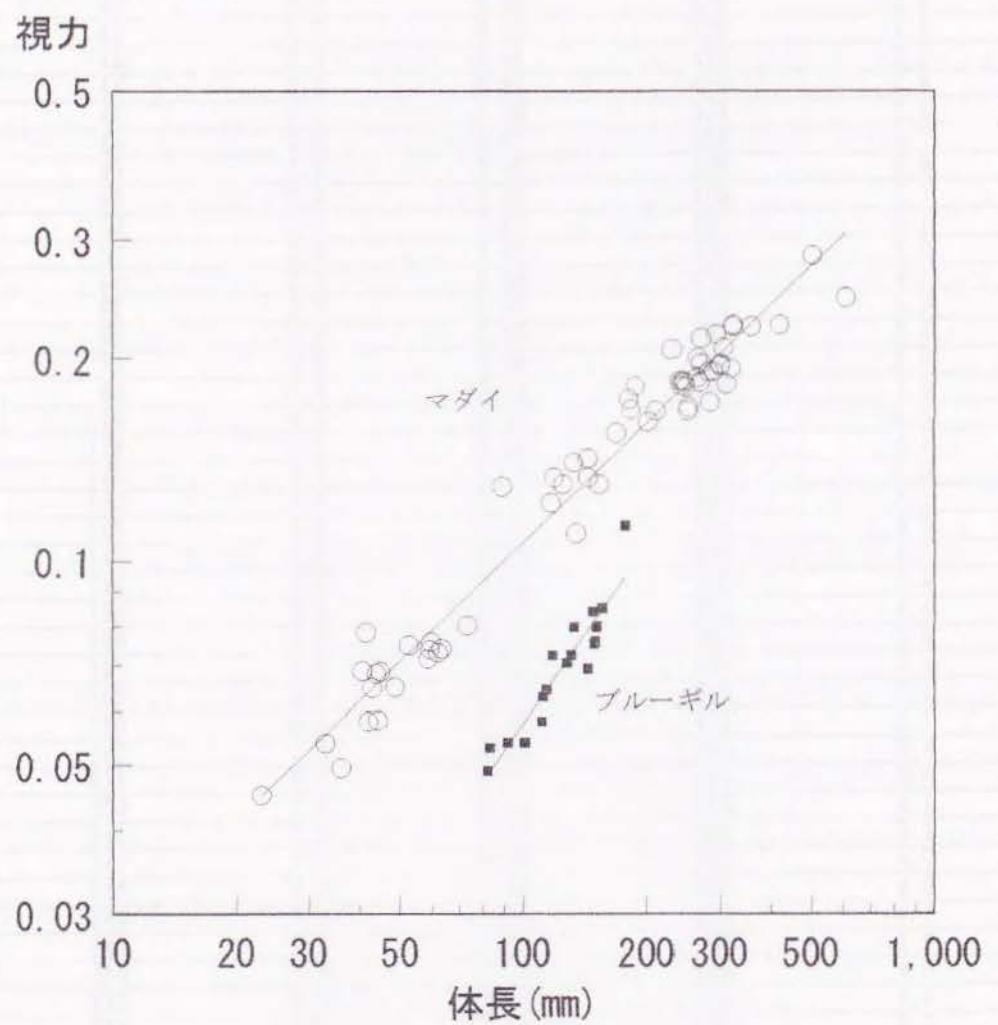


Fig. 2-4-10 マダイとブルーギルの視力の比較

Table 2-4-1 マダイ実験データ

体長(mm)	レンズ直径(mm)	視力	密度(/0.01mm ³)	単錐体直径(μm)	双錐体直径(μm)
23	1.1	0.05	742	2.1	5.2
33	1.4	0.05	680	2.7	5.0
36	1.3	0.05	658	2.9	5.6
41	2.0	0.07	534	2.3	5.6
42	2.2	0.08	576	2.9	5.2
42	1.7	0.06	528	2.9	4.6
43	2.0	0.06	477	3.3	6.4
44	2.2	0.07	455	2.9	6.0
44	2.1	0.06	349	2.5	5.2
45	2.2	0.07	461	3.7	5.2
49	2.5	0.06	306	3.8	5.5
53	2.5	0.07	408	2.7	4.9
59	2.7	0.07	331	3.1	5.6
59	2.9	0.07	295	0.0	4.8
60	2.7	0.08	372	4.1	5.4
62	2.7	0.07	333	3.3	6.4
63	2.9	0.07	297	3.8	6.6
73	3.0	0.08	325	3.6	6.8
89	4.4	0.13	390	4.6	7.3
117	4.7	0.12	312	3.9	7.2
119	4.4	0.13	415	4.1	6.2
125	4.6	0.13	362	3.3	6.2
133	4.7	0.14	406	3.1	6.0
135	4.5	0.11	278	3.9	7.3
144	4.8	0.14	396	4.1	6.2
144	4.5	0.13	396	3.0	5.6
153	5.9	0.13	222	4.6	7.7
169	5.7	0.16	335	3.8	6.2
181	6.5	0.17	326	3.3	6.8
183	6.1	0.17	346	3.7	7.1
188	6.1	0.18	412	3.7	7.0
202	7.0	0.16	241	5.0	7.0
211	6.7	0.17	282	5.0	8.3
230	7.4	0.21	352	4.1	6.4
241	7.2	0.19	300	3.9	7.0
243	7.2	0.18	290	4.0	7.4
245	7.3	0.19	292	4.0	6.3
246	7.0	0.18	314	4.1	6.8
248	7.2	0.18	287	3.9	5.3
250	7.0	0.17	258	4.0	6.8
252	6.9	0.17	273	4.6	7.1
264	7.2	0.19	306	5.2	6.6
265	7.0	0.20	381	0.0	0.0
268	7.3	0.18	288	4.8	6.9
270	7.4	0.21	379	4.1	8.1
270	7.5	0.20	316	0.0	0.0
282	8.5	0.19	230	4.6	6.6
284	8.4	0.17	190	4.2	8.1
289	7.9	0.19	266	4.8	7.3
294	7.8	0.22	352	4.1	6.7
301	8.5	0.20	242	4.3	8.5
301	8.5	0.20	240	4.8	7.2
306	7.9	0.21	313	4.2	6.3
311	8.7	0.18	202	5.4	8.3
320	8.7	0.19	223	5.0	8.1
322	9.0	0.22	278	3.8	6.6
323	8.1	0.22	349	4.6	6.5
358	8.4	0.22	320	4.1	6.6
420	9.5	0.22	202	5.2	8.3
504	10.5	0.28	333	4.3	7.0
609	11.8	0.22	157	5.3	7.9

第5節：照度とマダイ網膜の順応状態

視力は明るさによって変化する。これは、明所視ではたらく視細胞の錐体には感度の異なる数種類が数存在するためと考えられている¹⁾。さらに照度が低くなると錐体では光を感知することがきくなり、これに替わって感度の高い桿体による薄明視へと移項する。桿体は1種類のみであるため色を識別することはできないが、光に対する感度は非常に高く、錐体の1000倍以上といわれている²⁾。網膜上では明所視から薄明視への移項に対応して、視細胞層での錐体および黒色色素層の移動が確認できる。これは網膜運動反応といわれている³⁾。

本研究では3章1節において、マダイの視力の照度による変化を行動実験により調べる。本節ではこれに関する予備的な知見を得ることを目的として、行動実験と同様の照度条件下におけるマダイの網膜順応状態を調べた。

【方法】

実験には行動実験で用いる光源と同様の白熱灯を用い、照度は500, 100, 10, 1, 0.1 luxとコントールとして恒暗条件の6段階を設定した。実験魚はBL12.9-14.7mmの0歳魚を各段階で5尾ずつ用いた。

網膜の順応状態は日周性を示し⁴⁾、恒明条件下においても変化することが知られている。この点に配慮して、網膜のサンプリングは各条件で1日1回、同時刻（午後3時）に行った。

実験魚は正午から3時までの3時間、設定照度に順応させた。実

験魚から摘出した左眼球を直ちにブアン液に浸し、組織の固定を行った。固定の完了した眼球から角膜、水晶体を取り除き、網膜を切り出した。パラフィン包埋および HE 染色を網膜片に施し、網膜縦断組織切片を作製した。完成した顕微鏡標本を検鏡することで錐体指数および色素指数⁵⁾を求め、順応率の指標とした。

【結果および考察】

マダイの網膜運動反応を Fig.2-5-1 に例示した。また Fig.2-5-2 に照度による錐体指数を、Fig.2-5-3 に色素指数の変化を示した。行動実験を行った昼間では 3 時間の順応時間で恒暗条件下 (control)においても、錐体の網膜下端（強膜側）への完全な移動は見られなかった。これに対し色素は照度 1-0.1lux で顕著な移動がみられることから、色素指数を順応状態の指標と考えると 0.1lux 下では暗順応状態と考えられた。

ヒトの眼科領域においても視力と網膜順応状態の関連について定量化までには至っていない⁶⁾。本節の結果は、次章における照度によるマダイの視力変化を説明する有力な知見となる。

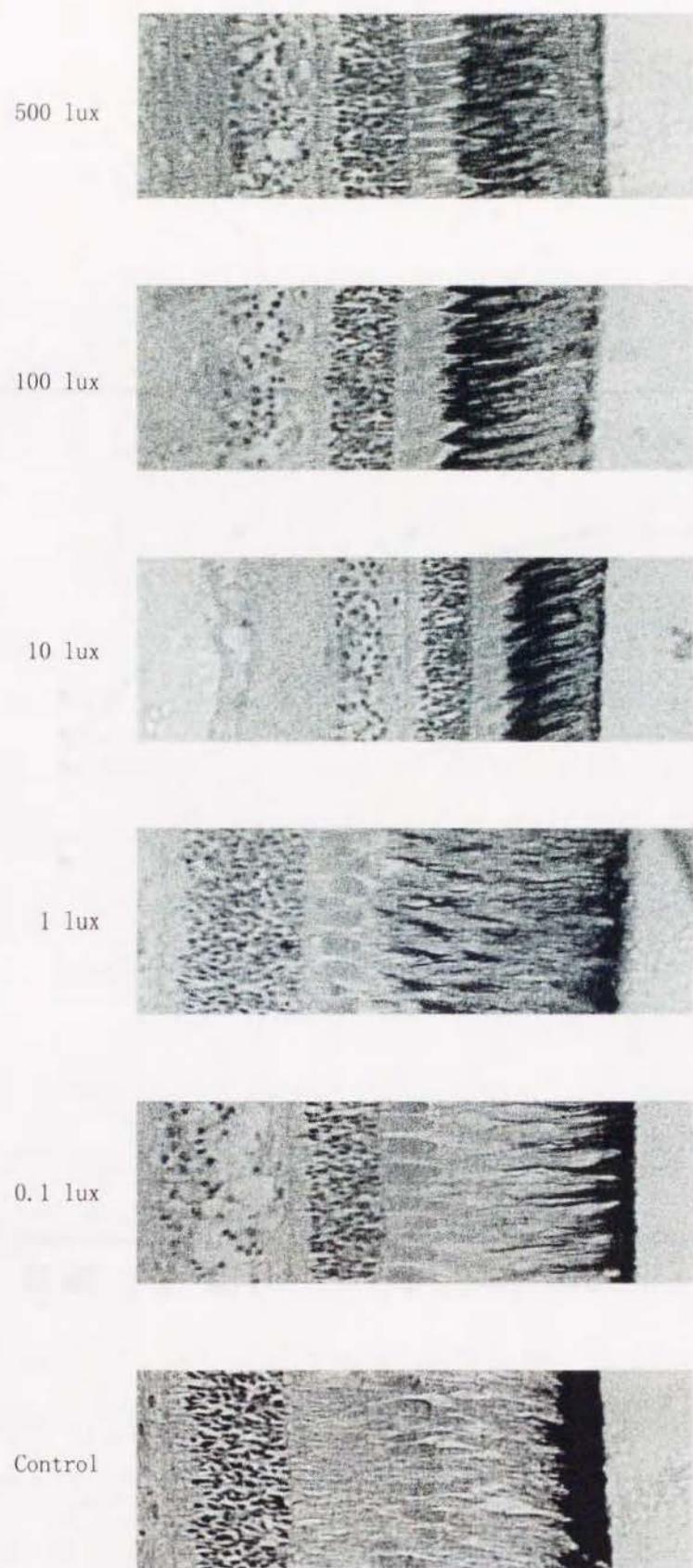


Fig. 2-5-1 マダイの網膜順応状態

錐体指数(%)

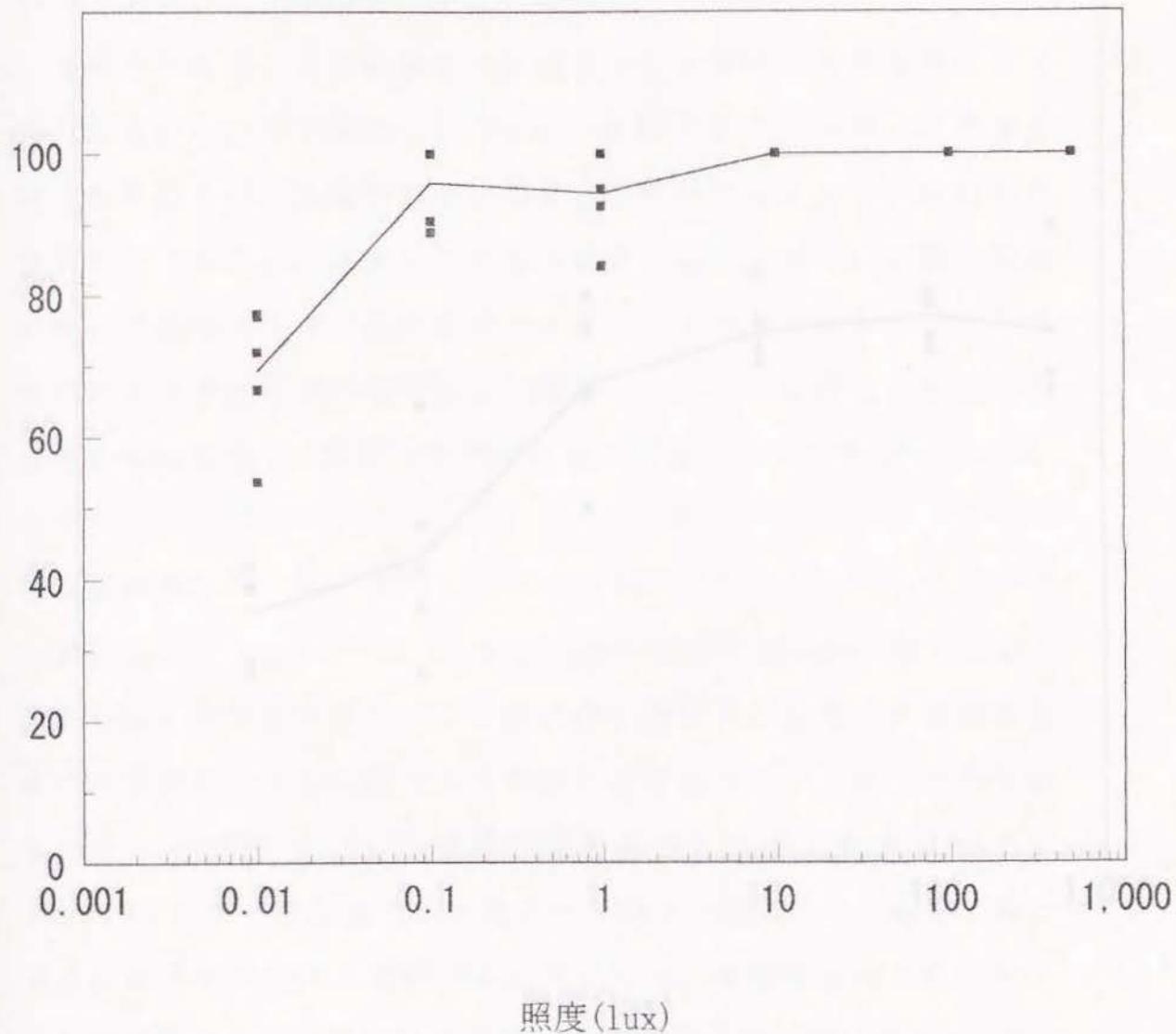


Fig. 2-5-2 照度と錐体指数の変化

(グラフ上には恒暗条件を照度計の最低感度である0.01 luxとして示した)

色素指数(%)

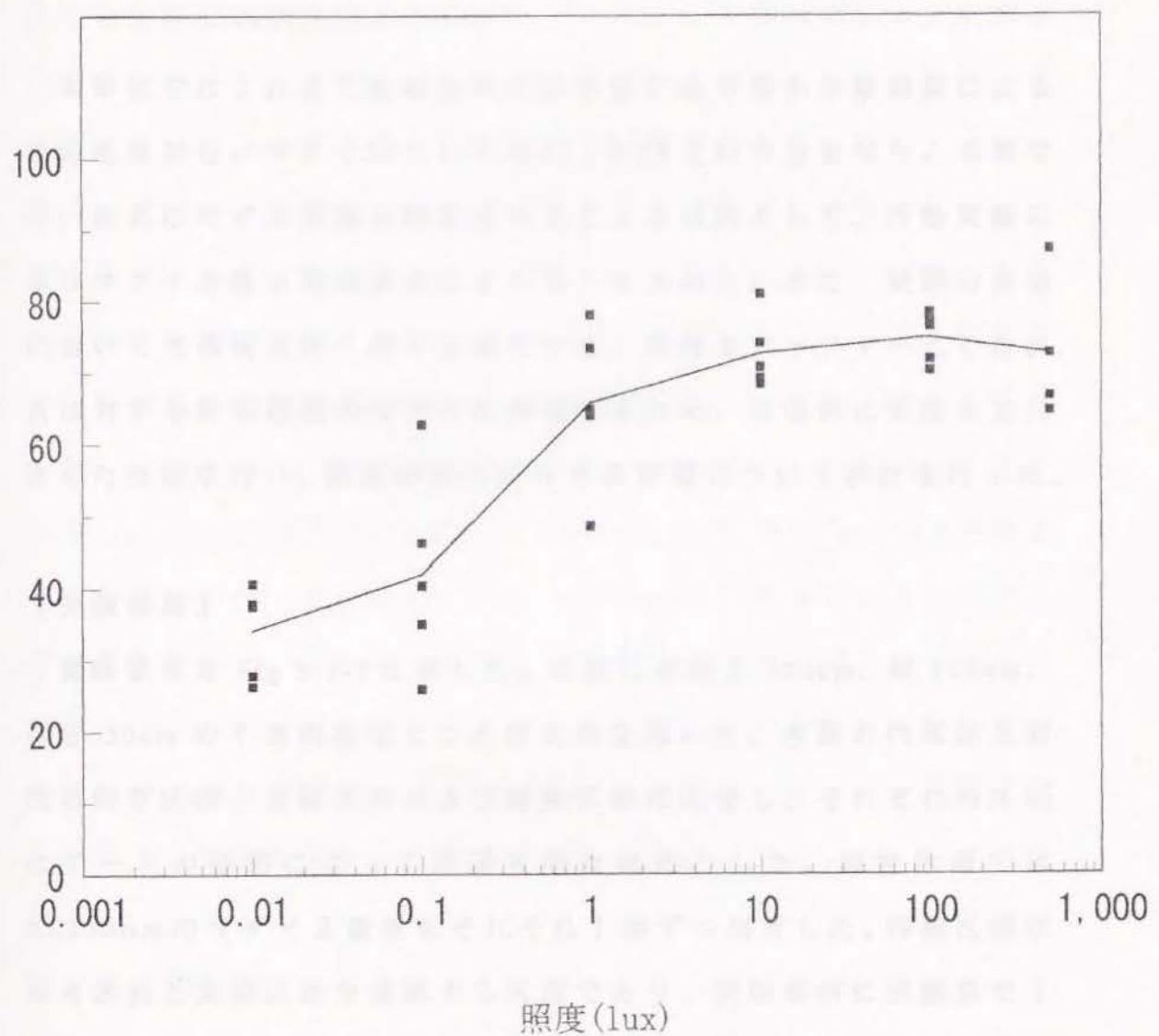


Fig. 2-5-3 照度と色素指数の変化

(グラフ上には恒暗条件を照度計の最低感度である0.01 luxとして示した)

第3章：魚類の視覚機能に関する行動学的検討

第1節：学習実験によるマダイの視力測定と照度の影響

本研究ではこれまで組織生理学的手法により最小分離閾値による視力を検討し、マダイについて 0.05 - 0.28 という値を得た。本節では、漁具に対する視認距離を求める目的として、行動実験によりマダイの最小視認閾値による視力を求めた。また、実際の漁場において光環境は時々刻々と変化する。照度をファクターとした漁具に対する探知範囲のモデルを構築するため、段階的に照度を変化させた実験を行い、照度が視力に与える影響について検討を行った。

【実験装置】

実験装置を Fig. 3-1-1 に示した。実験には長さ 200cm、幅 100cm、深さ 50cm の不透明塩化ビニル製水槽を用いた。水槽の内部は 3 箇所の飼育区画、実験区画および待機区画に区分し、それぞれの区画はゲートの開閉によって通過可能な構造とした。飼育区画では BL200mm のマダイ 2 歳魚をそれぞれ 1 尾ずつ飼育した。待機区画は飼育区画と実験区画を連結する区画であり、実験直前に実験魚を 1 尾を待機させた。実験区画には視覚目標であるターゲットを提示し、ターゲット直下で給餌を行う給餌場所を設置した。待機区画と実験区画間にあるゲートからターゲットまでの距離は 100cm とした。

実験魚に学習を施すターゲットは、高さ 20cm、幅 20cm の白色アクリル板の中央に黒色の円を貼付した正図形と、これを貼付しない負図形の 2 種類を用いた。正図形を提示したときは報酬を与えて接

近行動を学習させた。また、負図形を提示したときには罰を与えて回避行動を学習させた。正図形における黒色円と背景の白色アクリル板のコントラストは 0.96 であった。学習段階では直径 0.7-5.0mm, 最小視認閾値測定段階では直径 0.9-1.0mm の 9 段階の大きさの黒色円を用いた。

実験者の動静が実験魚の行動へ与える影響を配慮して、ゲートの開閉、報酬および罰を与える作業は全て遠隔操作により行った。実験装置への照明は実験水槽上方 2.8 m に設置した 200W 白熱灯により行った。電球は変圧器に接続し、電圧を変化させることで照度を変化させた。閾値の測定を行った照度段階とターゲットの直径を Table 3-1-1 に示した。照度は 500 lux, 100 lux, 10 lux, 1 lux および 0.1 lux の 5 段階、用いたターゲットの直径は 10-0.9 mm の 9 段階として実験を行った。なお、照度 500 lux のみ白熱電球と白色蛍光灯を併せて用い、これを十分明るい条件におけるコントロールとした。

実験魚は神奈川県栽培漁業センターより入手したマダイ種苗を約 2 年間、実験室で飼育した個体を使用した。

【実験方法】

生物の感覚の閾値を測定するには、同時に提示した二つの刺激を比較させ、両者の差を縮小していくことにより弁別閾値¹⁾を求める方法と、一つの刺激を徐々に縮小することで絶対閾値¹⁾を測定する方法の二通りがある。魚類の視力を測定した学習実験では、カゴカキダイの視力を求めた Yamanouchi²⁾、キンギョの視力を求めた Heater³⁾などが弁別閾値による測定であり、カツオの視力を求めた

Nakamura⁴⁾が絶対閾値による測定である。本実験では提示するターゲットは一つであることから絶対閾値による測定に分類され、Nakamura⁴⁾と同様に「接近」と「回避」という行動によって視認閾値を判定した。

実験手順を以下に記すと、第一に実験魚を飼育区画から待機区画に誘導する。実験区画に正図形か負図形のいずれか一方を提示し、実験区画と待機区画の間にあるゲートを解放する。正図形を提示した実験では、ゲートを通過した場合には報酬として餌を与えた。また、負図形を提示した実験でゲートを通過した場合は罰としてゲートを落下させることで罰を与えた。ゲート開放から通過までの時間を測定し、120秒間ゲートを通過しない場合は報酬や罰を与えず、ゲートを閉じることとした。

【結果】

実験結果は、実験魚の学習過程、最小視認閾値測定および視力の照度変化過程に大別して以下に示した。

[学習過程]

訓練段階における、実験魚1尾の学習形成過程を正解率によってFig.3-1-2に示した。正解率は、正図形実験における正解を2分未満のゲート通過、負図形における正解を2分以上のゲート未通過と定義して、1日に行った正図形実験と負図形実験の合計に対する正解の割合を表したものである。図中には段階的に行ったターゲットまでの距離、およびターゲット直径の変更を、対応する日付のグラフ線上に示している。ターゲットまでの距離は実験開始当初である

1997年10月11日は30cmであったが、1997年10月15日に100cm変更し、以後はこの距離で固定した。ターゲット直径は50mmから開始し、段階的に最小0.7mmまで縮小したが、その後は1.5mmおよび3mmで強化を行った。正解率は、ターゲット縮小直後に一時的に低下する傾向がみられるが、ほぼ70-80%で安定した。図に示した約40日間を訓練段階とし、この後約60日間を閾値測定段階として実験を継続した。

[最小視認閾値測定]

十分明るい条件(照度500lux)における、視力測定の結果をFig.3-1-3に示した。Fig.3-1-3では正図形実験でのゲート通過時間と、その直後に行った負図形実験でのゲート通過時間をターゲット段階順に比較している。視認閾値は、両者の接近時間を検定(Wilcoxonの符号化検定)し、これによる有意差の有無により判定した。正図形と負図形を識別していると考えられる、もっとも典型的な例としてターゲット直径6mmでの結果があげられる。この段階において、正図形実験では全て1分以内でゲートを通過しているのに対し、負図形実験では全て2分以上ゲートを通過していない。ターゲット直径6mmの例のような実験魚の行動制御を、視認可能であるすべてのターゲットで行うことは困難であった。しかし負図形提示時に2分間未満で通過した場合でも正図形提示時の通過時間を上回っていれば、検定により有意差を認めることができる。Fig.3-1-3によると、ターゲット直径10-1.5mmの段階では正図形と負図形で、全て負図形で通過時間が増加している。しかし、直径1.2mmでは10例中2例で、直径0.9mmでは10例中4例で正図形より短時間での負図形でのゲート通

過が観察された。検定の結果、危険率 5%で、直径 1.2mm までは有意差が認められたが、直径 0.9mm では認められなかった。最小視認閾値は視認できる最小のターゲットと定義されるため、直径 1.2mm と視認閾として以下の式により視力を算出した。

$$VA = \left\{ 2 \times \arctan \left(\frac{\phi}{D} \right) \times \frac{180}{\pi} \times 60 \right\}^{-1} \quad \cdots (1)$$

ここで VA は視力、 ϕ はターゲット直径、 D はターゲットまでの距離を示す。ここでは D は実験条件より 100cm とした。これにより、十分明るい条件下での BL200mm のマダイの最小視認閾値による視力は 0.24 と求められた。

[視力の照度変化]

各照度段階における結果を Fig. 3-1-4 に示した。照度の減少させた時点で用いるターゲットは前段階の最小視認閾値より、2-3 段階大きいものから順に開始した。

Fig. 3-1-4 では有意差の認められない段階をそれぞれ赤色で示し、最小視認閾値はこれより 1 段階上のターゲットとした。この値を用いて、(1)式より算出した照度別の視力を Fig. 3-1-5 に示した。照度 500-lux の範囲で視力は 0.24-0.1 まで対数関数的に減少した。この範囲での照度と視力の関係式を以下に示す。

$$VA = 0.0966 + 0.022 \log L \quad (r^2 = 0.989) \quad \cdots (2)$$

また Fig.3-1-5 にはコントロール条件下(500 lux)における最小視認閾値による視力と最小分離閾値による視力と比較を行うため、2章2節で求めたほぼ同体長のマダイの値を同時に示した。

続いて照度を 0.1 lux に減少させて閾値の測定を行ったが、視力は減少せず 1 lux と同様の 0.1 であった。

【考察】

本実験の結果により、BL200mm のマダイの最小視認閾値による視力(Minimum Visible Acuity:以下 MVA)は 0.24 となった。既往の研究による他魚種の MVA では、イシダイの 0.09(BL140-200m)⁵⁾、ブルーギルの 0.06(BL162mm)⁶⁾などが知られている。これらの値と比較するとマダイの視力は 2.6-4 倍高いものだった。これらの魚種で錐体網膜分解能から求めた最小分離閾値による視力(Minimum Separable Acuity: 以下 MSA)を比較すると、マダイ 0.16(BL200mm)⁷⁾、イシダイ 0.14(BL140-190mm)⁸⁾、ブルーギル 0.09 (BL160-170mm)⁹⁾となり、魚種別の視力の優劣では同順であった。MVA と MSA の比率(MVA/MSA)は、マダイで 1.5、ブルーギルで 0.67、イシダイで 0.64 となり、マダイのみが MSA よりも MVA が高いものとなった。白い背景に対する黒い円から求めたヒトの MVA は 2.0¹⁰⁾であり、2錐体間の距離¹¹⁾から求めた MSA は 1.0¹²⁾であることから、ヒトの MVA/MSA は 2.0 である。MVA/MSAにおいて、最小視認閾値(MVA)は最小分離閾値(MSA)の前提にあることから、理論的には MVA/MSA は 1 以上の値をとる。マダイ、ヒトの値は 1.0 以上であり、これに矛盾しない結果といえる。

ブルーギル、イシダイの MVA/MSA が 1 以下の値をとった要因は条件反射手法によるものであったためと考えられる。魚類の MVA を求める手法は、学習法と餌に対する反応距離から視力を算出する条件反射手法に大別され、両手法の異なる点として視標の提示方法があげられる。学習法におけるターゲットの提示位置、方向は一定であるのに対し、条件反射手法では実験魚の視野内に偶然入った餌についての反応を観察している。視力に影響を与える要因にとして観察時間は無視できず¹⁰⁾、実験魚が視標を注視できる点を考慮すると、学習法による視力が高い値となる可能性がある。また、条件反射手法において、実験魚が仮に視標（餌）を視認できっていても、補食可能な範囲に餌が入らねば反応しないといったことも考えられる。これは遊泳能力や採餌様式など種間の特性によって異なる可能性もあることから、反応距離と視認距離が一致するかはどうかは検討が必要であろう。本研究の他に、学習法から MVA を求めた研究としてはコイの 0.11(中村)¹²⁾という値が報告されている。

次に視力の照度変化について検討すると、視細胞には明所視においてはたらく錐体と、薄明視に働く桿体の 2 種類があることはよく知られている。通常、視力とは明所視における視力を指し、ヒトの視力測定も十分明るい条件下(200 lux 以上、通常 500-800 lux)で行われる。明るさの変化に対するヒトやサルの視力の影響を調べた例¹³⁾では、明るさの減少とともに視力は減少するが、約 0.01 cd/m² 付近で減少の割合が変化しており、この視力変化の不連続点が錐体による明所視と桿体による薄明視の移行が起きる明るさとされている。魚類の視力について明るさの変化が及ぼす影響を調べた例では、カゴカキダイ²⁾、カツオ⁴⁾、キンギョ¹⁴⁾などで報告があり、また MVA

ではイシダイの単線視力⁵⁾について検討がなされている。このうち、Yamanouchi²⁾の例では照度 5-0.1 lux の間で視力の変動が少ないといった、ヒトの場合と同様な視力変化の不連続性が認められており、錐体から桿体への移行が示唆されている。本実験の結果においても、マダイの視力は照度 500-1 lux までは規則的に変化しているが、1-0.1 lux の範囲では視力は変化しておらず、カゴカキダイにおける薄明視の照度とほぼ一致している。マダイの明暗順応を網膜運動反応から検討した例¹⁵⁾では、暗順応と明順応が切り替わる明るさを光量子量で $0.02-0.042 \mu \text{Mm}^{-2}\text{s}^{-1}$ と報告されている。この明るさは 0.25-0.75 lux に相当し本実験における薄明視の段階とほぼ一致する。以上からマダイの明所視から薄明視に切り替わる照度は 1-0.1 lux であることが示唆された。

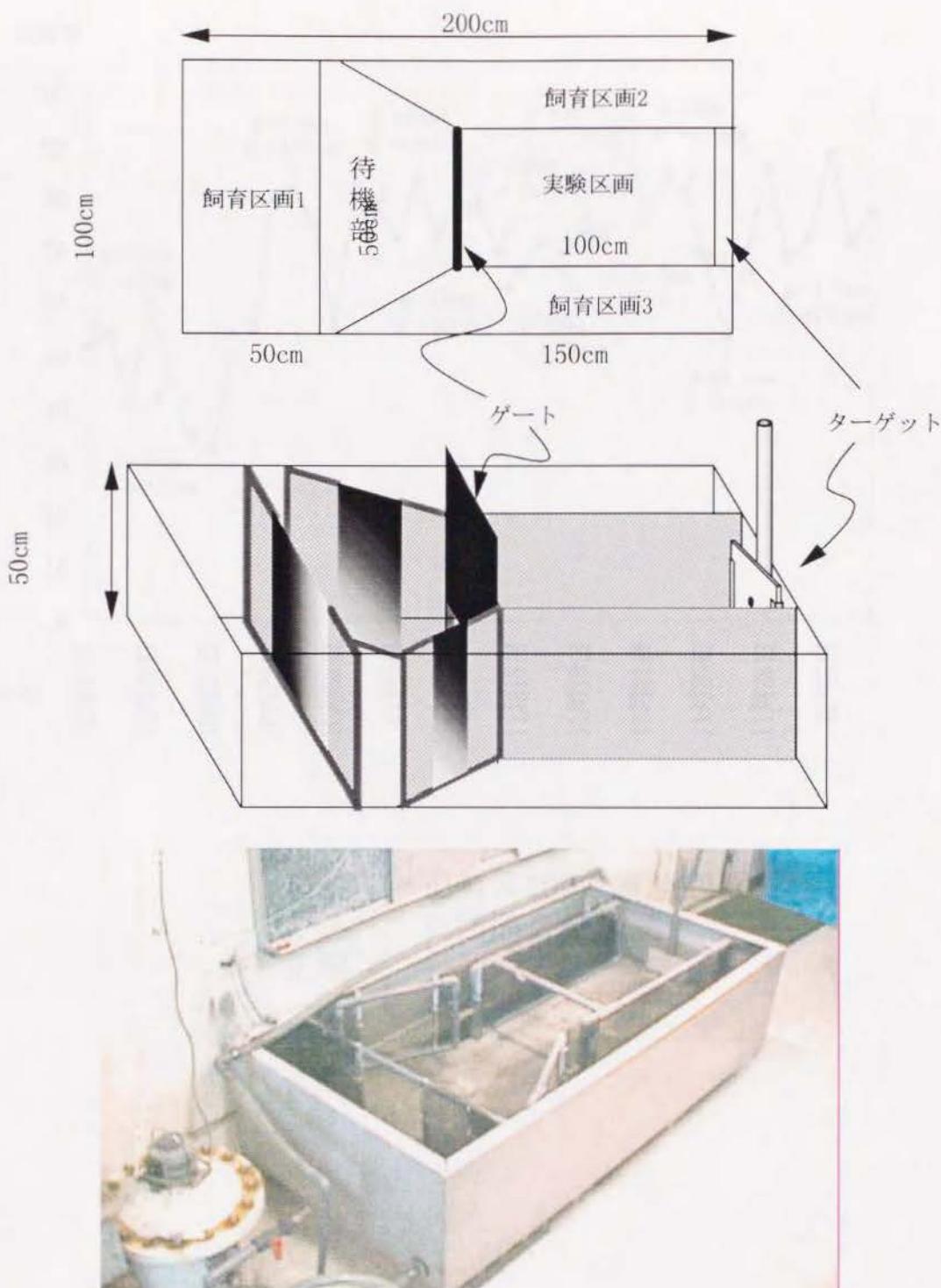
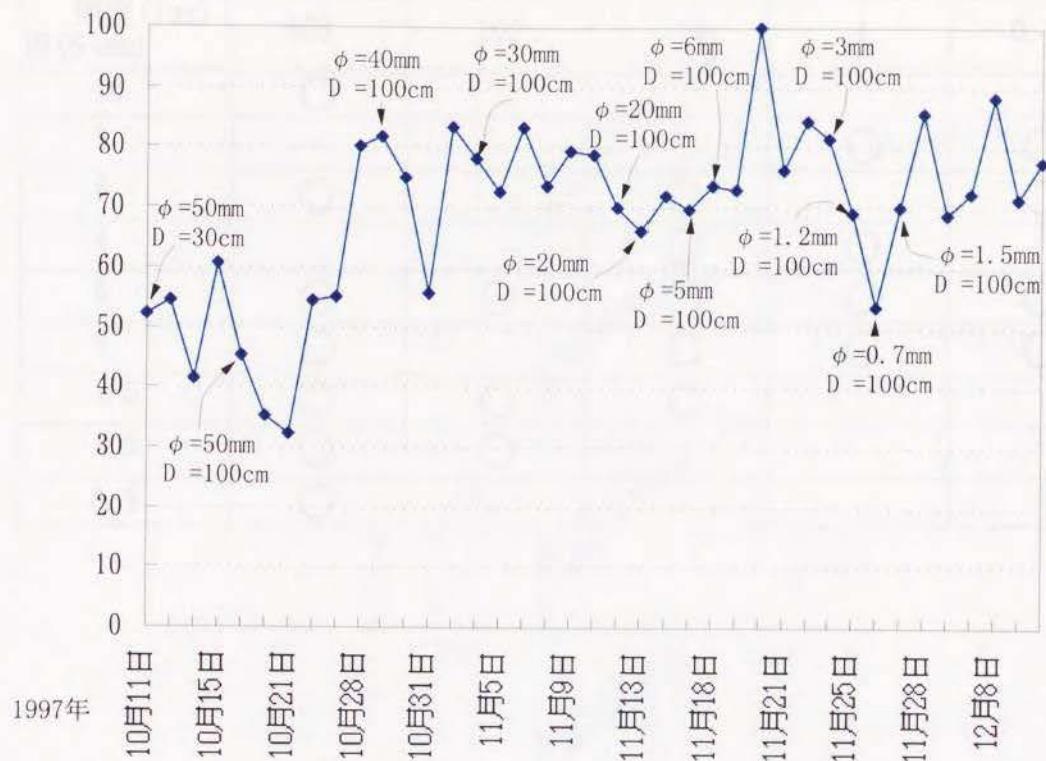


Fig. 3-1-1 実験装置図

正解率

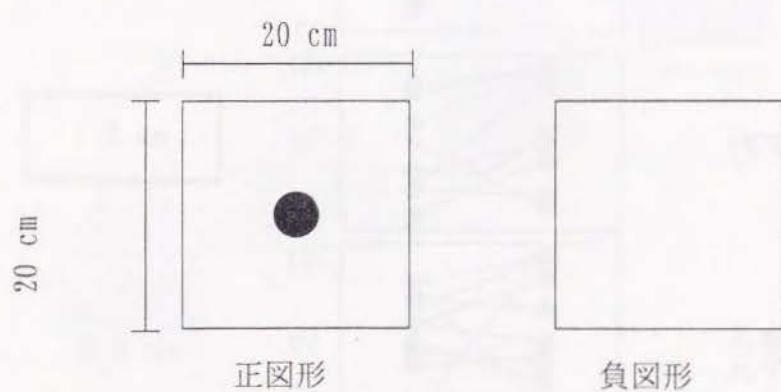


$$\text{正解率} = \frac{\text{正解} \times 100}{\text{実験回数}}$$

正解 $\left\{ \begin{array}{l} \text{正図形 2 分未満} \\ \text{負図形 2 分以上} \end{array} \right.$

Fig. 3-1-2 実験魚の学習形成過程

照度(lux) 直径(mm)	500	100	10	1	0.1
10	○				
9				○	○
6	○		○		○
4			○	○	
3	○	○	○	○	○
2	○		○	○	○
1.5	○	○	○		
1.2	○	○			
0.9	○				



ターゲット直径：10 - 0.9 mm
コントラスト：0.96

Table 3-1-1 閾値の測定条件とターゲット

ターゲット直径

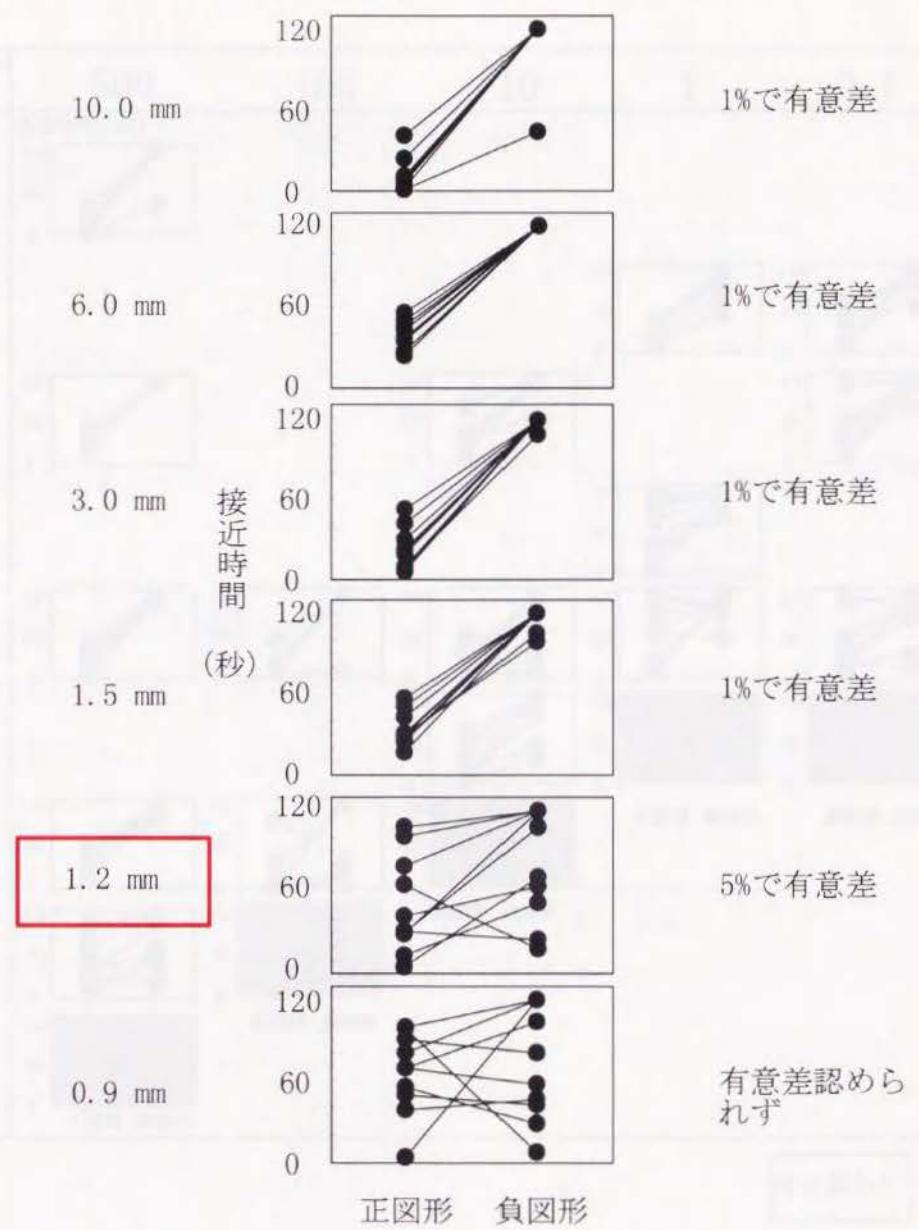
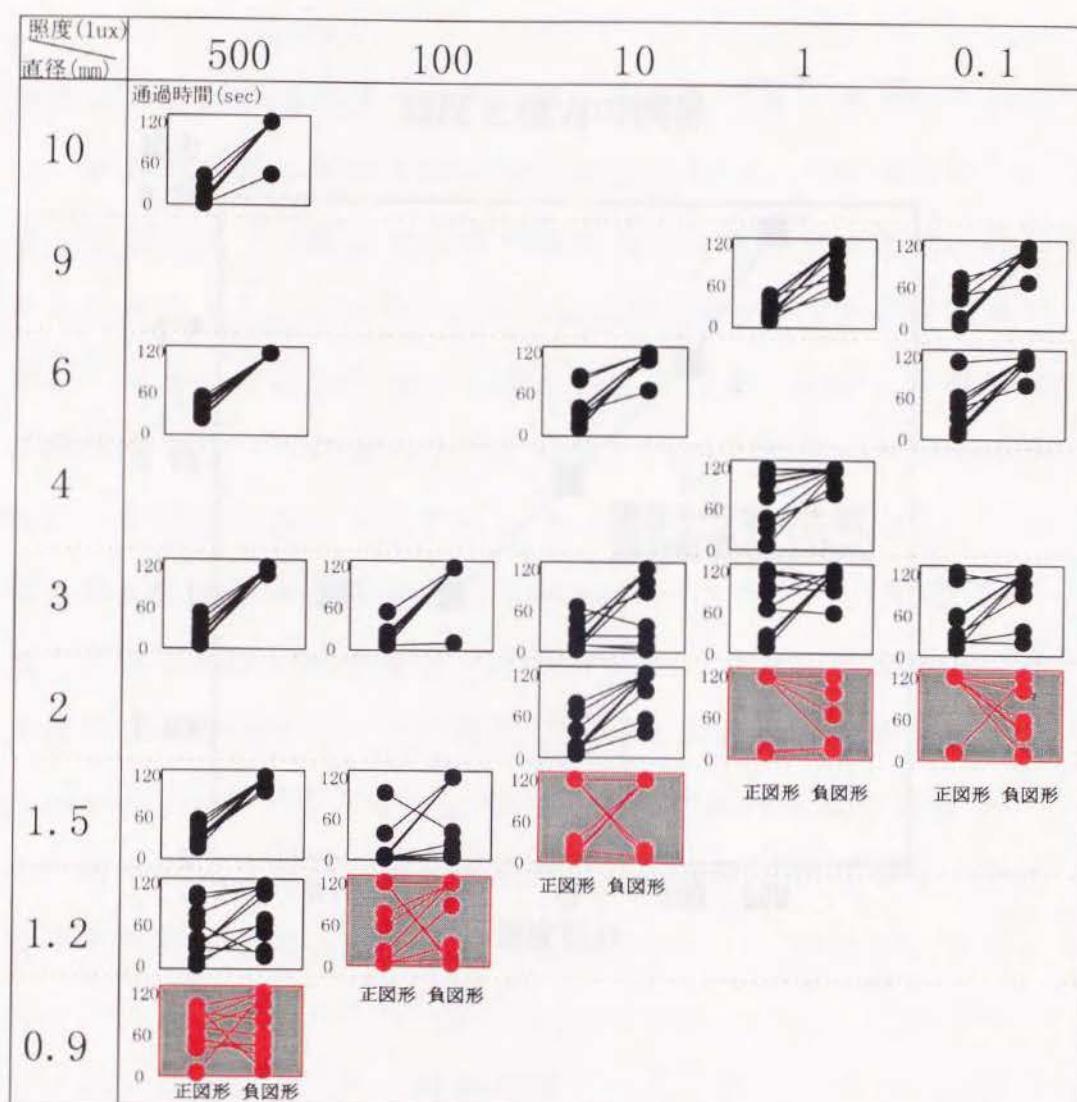


Fig. 3-1-3 十分明るい条件(500 lux)における視認閾値



有意差あり

有意差なし

Fig. 3-1-4 各照度段階における視認閾値

照度と視力の関係

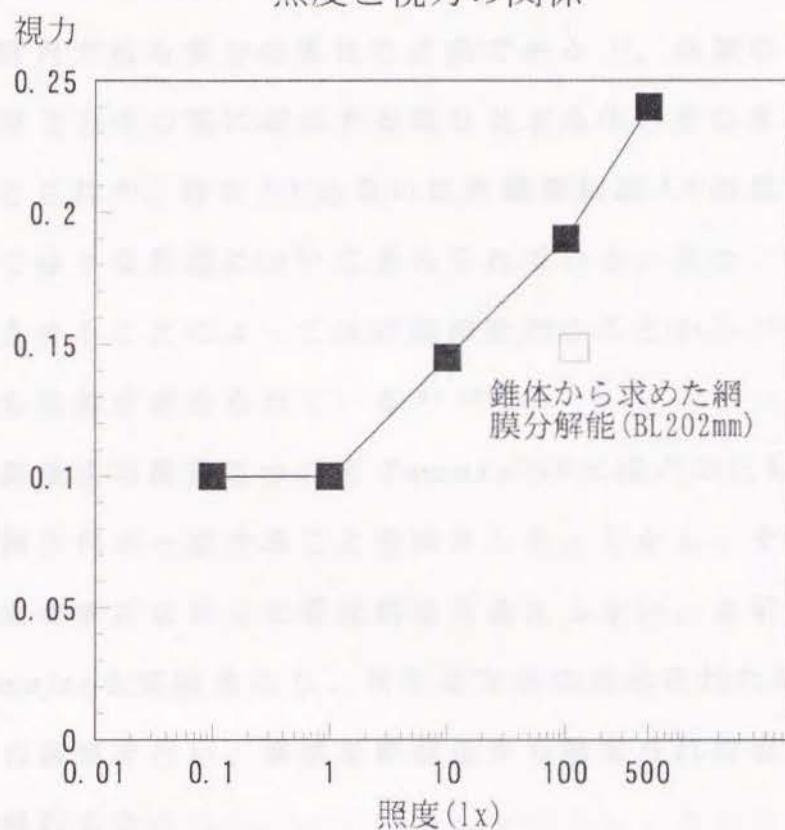


Fig. 3-1-5 照度とマダイの視力の関係

第2節：視軸、視野に関する検討

視軸は網膜上の中窓と水晶体の節点を結んだ線の延長方向と定義され、視野内で最も視力の優れた方向である¹⁾。魚類の視軸については、網膜上の中窓に相当する部分と水晶体の中心を結んだ線の延長方向とされ²⁾、錐体³⁻⁷⁾あるいは神経節細胞^{8,9)}の最濃密部の観察によって様々な魚種について求められている。また、魚類は水晶体を移動させることによって遠近調節を行うことから¹⁰⁾、この移動方向からも視軸が求められている^{11,12)}。

視軸と摂餌様式の関係について Tamura²⁾は水槽内の行動観察から視軸と摂餌方向が一致することを報告した。しかし、その後に正確な摂餌方向の解析を行った研究例は見あたらない。本研究はマダイ *Pagrus major* を実験魚とし、異なる方向に提示された餌に対する摂餌行動の観察を行い、網膜組織構造から推定された視軸^{2,13,14)}との関連を検討した。

実験方法

実験装置を Fig. 3-2-1 に示した。また、実験水槽各部の写真を Fig. 3-2-2 に示した。実験には長さ 90cm、幅 45cm、深さ 45cm の透明アクリル製水槽を用い、中央にゲート（通過口）を設けたアクリル板により、実験区画(70cm)と飼育区画(20cm)に仕切った。実験魚に同じ位置、同じ角度でゲートを通過させるため、ゲートの大きさは実験魚の体高、体幅に適応させて、高さ 10cm、幅 2cm と設定した。実験時以外は不透明アクリル板によりゲートを閉鎖した。

実験区画には直径 40cm の透明アクリル半球を設置し、この半球上に餌を提示し、等距離にあって方向の異なる餌に対する摂餌時間を測定した。半球の中心から 8 方向に白色ビニールテープを放射状に配置し、ゲートから見て各方向の 0 度、 22.5 度、 45 度、 67.5 度、 90 度の位置に合計 33 カ所の給餌場所を配置した。給餌場所には中央に切れ目を入れた長さ 1.5cm 、幅 1cm 、高さ 0.5cm の白色のスポンジを貼り付けた。この給餌場所のいずれか 1 カ所に餌（ドライペレット）を挟み込み、ゲートを開放して実験区画で摂餌を行わせた。実験魚は神奈川県栽培漁業センターより入手した体長 8.5cm のマダイ人工種苗 1 尾を用い、実験区画において飼育を行った。

実験魚がゲートの位置で等しい条件で餌を視認できるように、各給餌場所は均等に照明されている必要がある。実験水槽上面や壁面から光を照射する場合、光の入射する側の給餌場所は逆光となり、部分的にシルエットとなるおそれがある。このため、照明は飼育区画の後方壁面に白熱電球(100w)の投光器を設置し、飼育区画後方から照射した。実験区画と飼育区画の仕切板は磨りガラス状の半透明アクリル板を使用し、これを通して実験区画側に光が透過する仕組みとした。投光器以外の光を遮断するため、実験水槽は暗幕内に設置した。それぞれの給餌場所の照度は 500-600 lx で餌の視認には十分な明るさ¹⁵⁾であり、 33 カ所の給餌場所で均一とした。また、実験者の存在が実験魚の行動に与える影響を配慮して、ゲートの開閉は遠隔操作とし、行動観察と摂餌に要した時間の測定は暗幕に付設した観察窓から行った。

結果

実験の当初は実験区画にアクリル半球を設置せず、ゲートの大きさを高さ 10cm、幅 10cm として開始した。これにより、ゲートを通過した後に直ちに餌を探索するという基本的な行動を実験魚に学習させた。実験魚の学習形成の状態を観察しながら段階的にゲートを縮小し、次いで実験区画にアクリル半球を設置して、給餌場所からの摂餌を行うように実験を進めた。特定の給餌場所を学習する可能性を排除するため、アクリル半球を設置した段階での餌の提示順序はランダムとした。実験魚の学習は 1 日 30 回の給餌を約 1 週間行うことによって形成された。学習の形成された実験魚は高さ 10cm 幅 2cm のゲートを開放とほぼ同時に通過した。ゲート通過から摂餌にいたるまでに要する時間は 3 分以内であり、餌を発見できないという例は観察されなかった。

学習形成後に、等距離、異方向の餌に対する摂餌時間を測定する実験を以下の手順で行った。実験開始前に照明を点灯し、実験魚を 1 時間以上順応させた。次に、いずれか一ヵ所の給餌場所に餌を提示してゲートを開放した後、実験魚のゲート通過から摂餌までに要する時間を測定した。33 カ所の給餌場所を 1 回ずつ一通り測定することを 1 試行として、1 日当たり 1 試行、全実験を通じて 10 試行を行った。なお、各給餌場所における提示順序はランダムとした。

各試行の平均摂餌時間を Table 3-2-1 に示した。全試行の平均摂餌時間は 7.74(標準誤差 ± 1.76)秒であった。各試行の平均摂餌時間を見ると、1 回目の試行で特に時間がかかっていたが、その後の試行ではすべて平均 10 秒以内となり、変動は比較的少なかった。全試行を通じた摂餌時間の頻度分布を Fig. 3-2-3 に示したが、摂餌時間

の最頻値は2秒未満であり、その割合は全体の53.9%であった。

Fig.3-2-3によると、実験魚の行動はゲート通過と同時に餌を発見して素早く給餌場所に到達するという摂餌時間2秒未満の「直行摂餌」と、2秒以上を要する「探索摂餌」の2つに大別できる。「探索摂餌」ではゲート通過後に半球の壁面に沿って遊泳し、その後餌に達する行動が観察され、同距離で方向の異なる餌に対する摂餌行動といえない。このことから、「直行摂餌」に注目して解析を行った。

22.5度間隔の同心円によって給餌場所を模式的に表した図において、全試行における「直行摂餌」の頻度を等回数線で示した(Fig.3-2-4)。10試行のすべてで「直行摂餌」が観察された位置は前方中央に集中し、8割以上観察された給餌場所は0-22.5度の中央付近と、45度までの左右方向、および67.5度までの右下方、左下方であった。

考察

マダイの視軸は、網膜上の錐体密度分布および水晶体の移動方向から求められている。 Tamura²⁾, Kawamura *et al.*¹³⁾, Shiobara *et al.*¹⁴⁾によると、マダイの網膜上の錐体最濃密部位は網膜後上部であり、これにより視軸は前下方にあると推定されている。また、 Somiya & Tamura¹²⁾は、マダイの水晶体移動方向は前下方から後上方であることを確認しており、錐体最濃密部位に向かって遠近調節がなされていることから、マダイの視軸が前下方であることを裏付けた。

視軸と摂餌の関連について、Tamura²⁾は、前下方に視軸を有するマダイなどの魚種は水槽底面の餌を摂餌すると報告している。また、Kawamura *et al.*¹³⁾は、マダイにおける仔魚から成魚にかけての視軸の変化は、プランクトンから底性生物への餌の移行に適応するためとしており、視軸と摂餌生態は密接に関連しているといえる。

Fig. 3 に示した本研究の結果では、前下方における「直行摂餌」の頻度は比較的低く、生理学的に得られている視軸と一致していないように見える。これに関して、Trevarthen¹⁶⁾はキンギョの視野について両眼視野、単眼視野および死角を立体的に図示した。この中で、キンギョの瞳孔面は光軸に対して 95 度、体軸に対し 20 度傾いており、この傾角によって両眼視野が生じ、同時に同じ広さの死角も生じると指摘している。マダイの瞳孔面も体軸に対して 10 度前後の傾きのあることから、吻端直前に死角が生じ、その前方に両眼視野が存在している。マダイの視野を光学的に測定した例²⁾では、正面下方の 60 度を越える部分が死角と報告されており、この範囲に前下方 67.5 度以上の給餌場所が入っていたため「直行摂餌」が少なくなったものと考えられた。

また、Fig. 3-2-4 によると「直行摂餌」の最も多く現れた給餌場所は正面付近であり、これに次いで左右の下方であった。22.5 度同心円上の正面付近に高頻度の直行摂餌がみられた要因は、この付近にマダイの両眼視野が存在したためと考えられる²⁾。両眼視は単眼視と比較して視力が高く、立体的に物体をとらえられることが知られており¹⁷⁾、これが摂餌に有利に働いたと思われる。これに対して、角度 45 度以上の半球外側の給餌場所は完全に両眼視野の範囲から外れ、片眼視野の範囲であった。この点を考慮に入れると、片眼視

にもかかわらず左右下方に8割の直行摂餌が観察されたことは、これまでに得られている生理学的に求められた知見と一致しているといえる。Fig.3-2-5には本実験により求められたマダイの両・単眼視野、死角および視軸を立体的に示した。

以上のように両眼視野、単眼視野、死角を考慮に入れてマダイの視軸を検討すると、行動実験から求めたFig.3-2-4の「直行摂餌」の範囲は網膜構造とよく一致していた。行動実験によって魚類の視野を検討した例は少ないが、マダイの錐体密度分布図や水晶体移動方向から求められる視軸に対して、前下方に死角が存在することも行動実験で確認でき、魚類の視覚を明らかにするための行動実験の重要性が確認された。

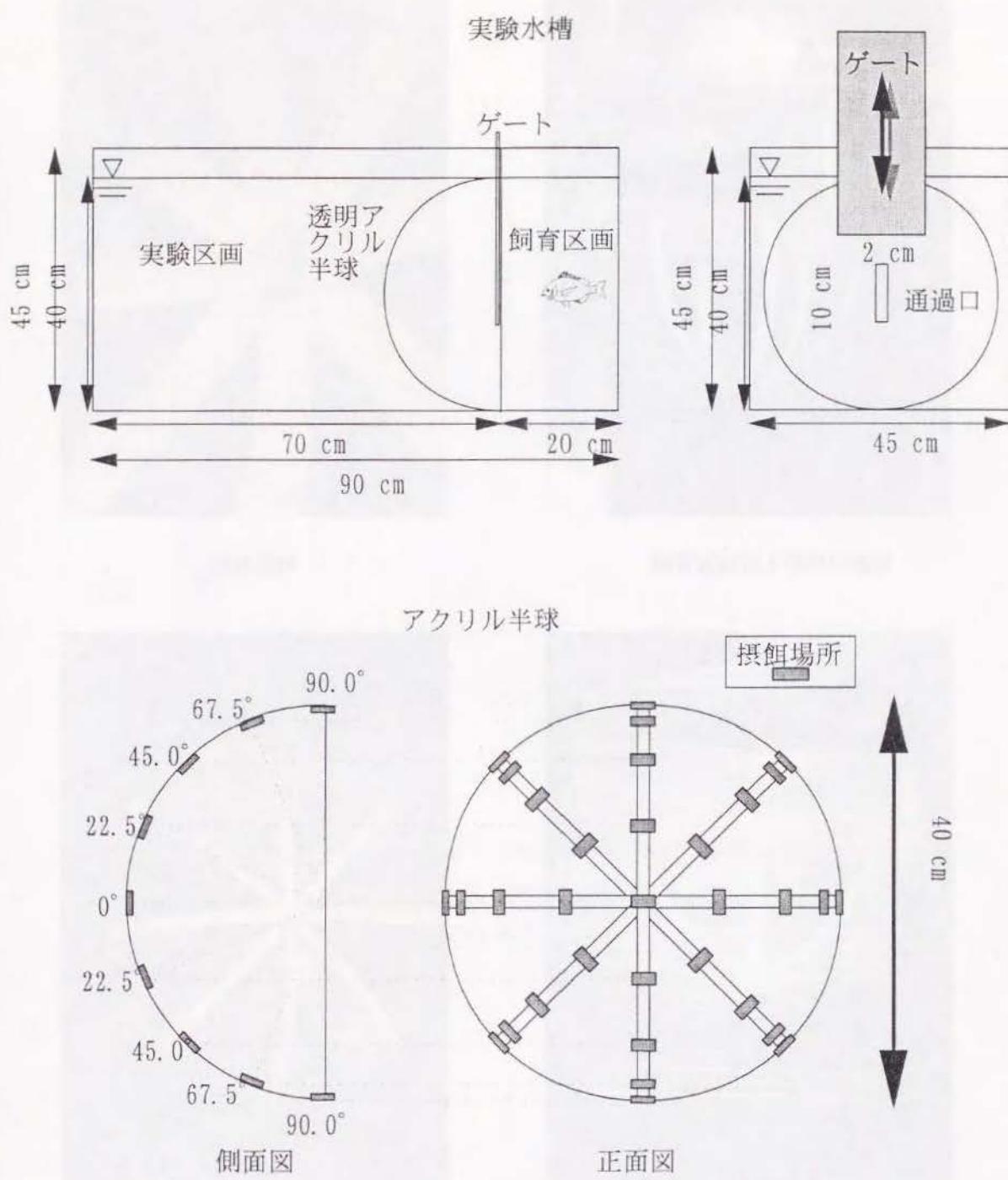
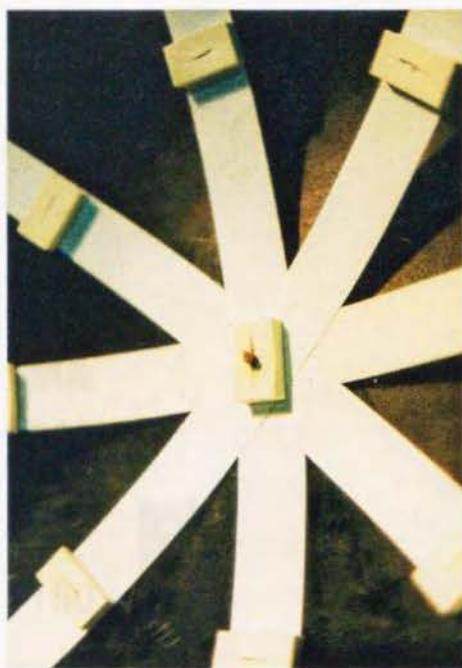


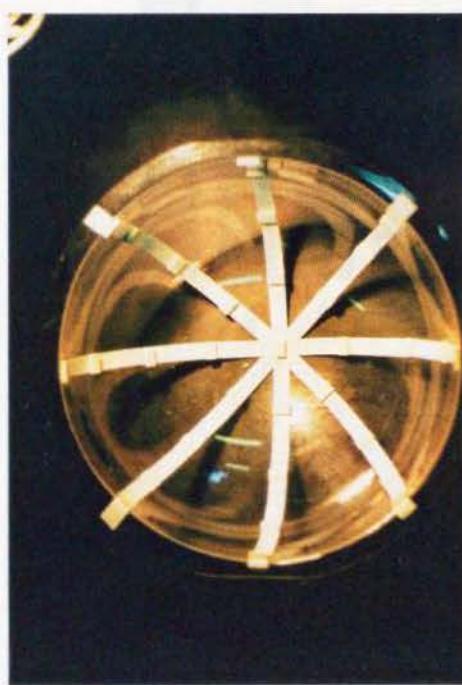
Fig. 3-2-1 実験装置図



摂餌場所



飼育区画および照明機器



アクリル半球正面図



実験区画とアクリル半球

Fig. 3-2-2 実験装置詳細

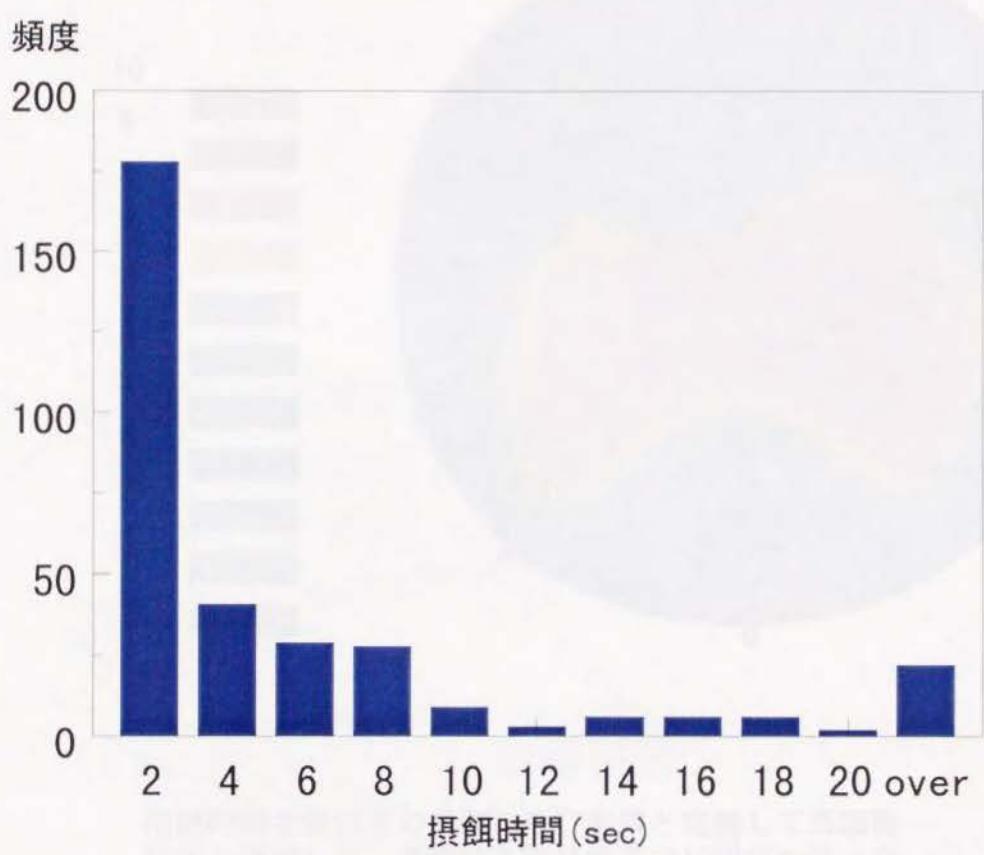
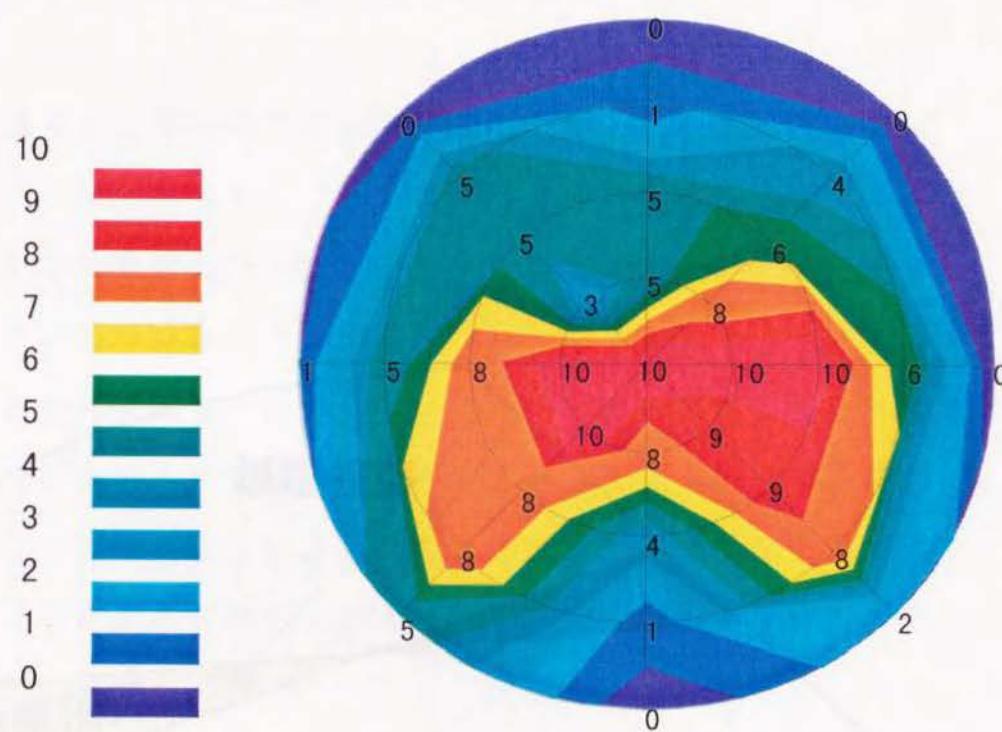


Fig. 3-2-3 摂餌時間の頻度分布



摂餌時間 2 秒以下の摂餌を直行摂餌と定義して当回数線図を作成した。実験は各摂餌場所で10回ずつ行った。

Fig. 3-2-4 全実験における直行摂餌の当回数線分布図

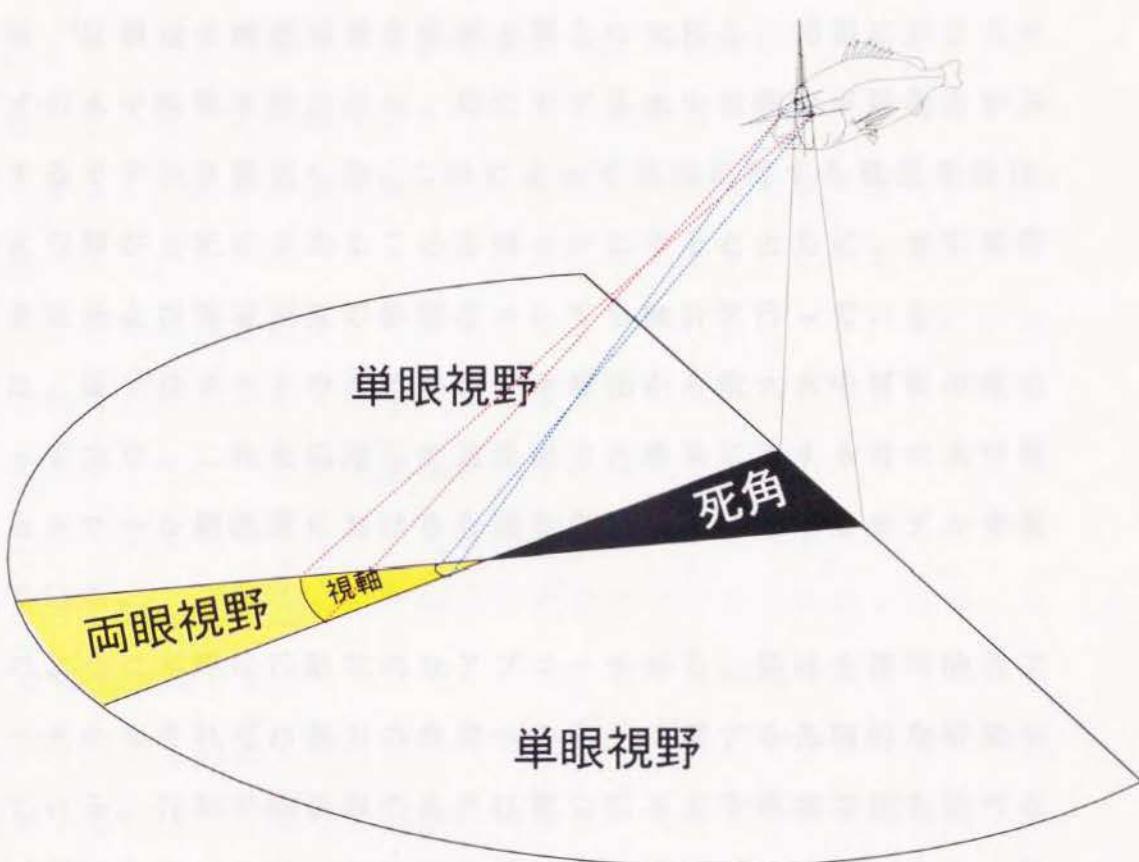


Fig. 3-2-5 マダイの視野と視軸

第4章：魚類の視覚機能と釣り漁法への応用

第1節：魚類の視覚機能の選択漁業への応用

宮崎¹⁾は網地の構成要素を結節と脚とに大別し、結節に対するイシダイの水中視程を視力から、脚に対する水中視程を単線視力から推定するモデルを提案した。これによって網地に対する視認要素は、結節より脚が支配的であることを明らかにするとともに、水中視程と網糸径および環境照度の影響についても検討を行っている。

また、張²⁾はスケトウダラの網膜分解能から最大水中視程の推定を行っており、これを応用して遊泳能力と漁具に対する最大水中視程からトロール網漁業における有効な曳網速度に関するモデルを提示している。

このように宮崎は行動学的なアプローチから、張は生理学的なアプローチからそれぞれ視力の漁業への応用に関する先駆的な研究を行っている。行動学的検討の長所は視力に与える環境要因を調べることが可能な点にあり、生理学的検討の長所はデータ数に富み、結果の再現性に優れるといった点にある。本研究の特色として、マダイを主対象とし、行動および生理の両手法から視力を検討した点があげられる。

本研究はこれまでに魚類の視力に影響を与える種々の要因について述べてきた。これらは以下のように分類される。

- ①魚種
- ②成長
- ③視軸

④ 照度

⑤ 網膜の順応状態

これらの結果は近年、主要な漁業研究のテーマとなっている選択漁獲³⁾において有用な知見となりうる。魚種による視力の差異を考慮に入れると、対象魚種が非対象魚種より視力が勝っている場合、対象魚種がより広い探索範囲を有することを利用し、非対象魚種には探知できない微弱な誘因刺激を用いることにより対象魚種を選択的に漁獲できる。例えば、釣り漁業においてできるだけ小さな餌を用いることで対象魚を選択して漁獲することが可能となる。また、対象魚の視力が非対象魚より劣る場合は非対象魚のみが知覚できる忌避刺激を増すことで対象魚を選択的に漁獲できる。例えば、刺網漁業における網糸をサメなどの大型モンスターには知覚できる太さにすることにより、これらの混獲を未然に防ぐことが可能となる。安⁴⁾は威嚇光刺激を利用することにより、様々な漁業で魚群を集約させるアイデアを提示している。魚種別のストロボ光刺激に対する視認距離を求めることがければ、対象魚の視認距離が非対象魚より劣る場合において選択漁獲が可能となる。

また、視力の成長による変化を利用してすることで、同一種内における魚体長選択が可能となる。例をあげれば、延縄漁業において枝間隔を小型個体の視認距離以上、大型個体の視認距離未満に設定することで大型個体の釣獲割合を増加させることができる。これに関しては次節において照度を考慮に入れたマダイ底延縄漁業における最適枝間隔のモデルを提示した。

視軸について種間の差異を釣り漁業に応用することが考えられる。視軸が下方である魚種を漁獲する場合には餌を着底させることが有

効であり、上方を向いた魚種では表層や水面を叩くような曳き縄漁具などが効果的といえる。しかし、対象魚種と餌の提示水深の関係について漁業者は経験的に理解しており、この意味においては視軸を利用した選択漁獲はすでに広く適用されている。

網膜の順応状態や照度による視力変化は対象魚の生息水深あるいは漁場水域での視力を推定するのに有用である。しかし漁場における光環境の要因は照度だけではなく、濁度、透明度にも影響される。これに関して、中村・松生はイシダイを用いた行動実験により濁度が視力に与える影響を求めている⁵⁾。対象生物の視覚能力と漁場における物理的因素の測定結果を結びつけることで漁具探知モデルはより有効なものとなる。次節において、底延縄漁業についてのモデルを提示するが、これを実用的なものにするためには今後、各ファクターを変化させた水槽実験や操業実験による実証が期待される。

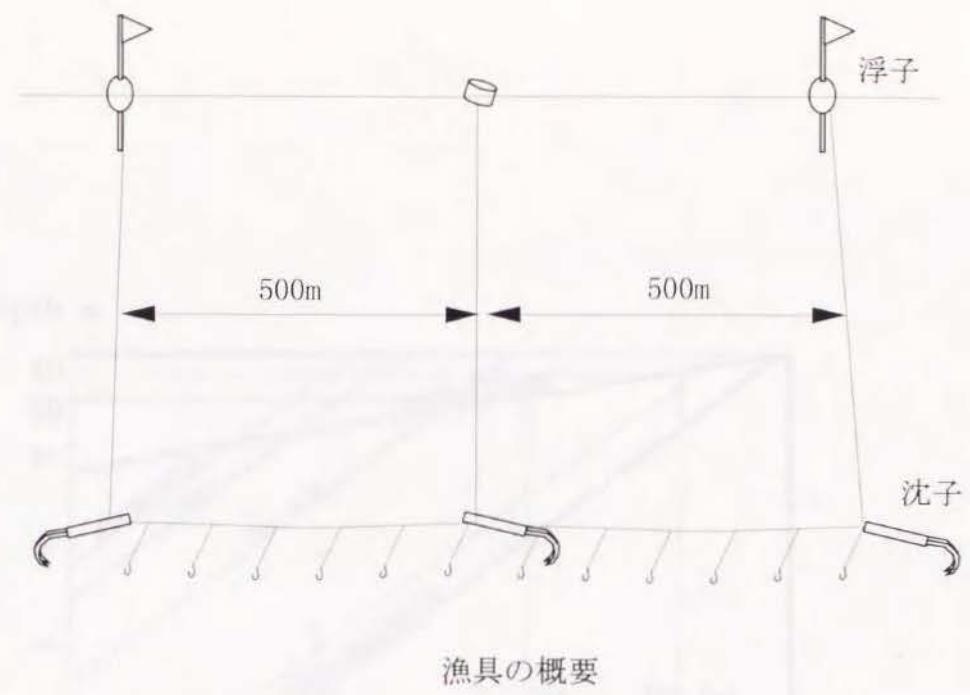
第2節：マダイ底延縄漁業における適正枝糸間隔モデル

ここではマダイ底延縄漁業を例として、魚体長選択を目的とした適正枝糸間隔を考えることとする。漁業実態調査は1996年10月14日、千葉県銚子外川沖漁場で行った。漁具の構成をFig.4-2-1に示す。一鉢の全長は500mであり70本の枝糸を有する。枝糸の間隔は約7mである。この延縄を水深約30mに合計で5鉢設置していた。浸漬時間は1時間15分程度で、この日の漁獲はマダイ25-45cmを約5kgであった。

釣り漁業における選択性は釣り針による選択性の検討⁶⁾がなされているが、本節では延縄の餌間隔に着目した。ここで、条件を単純化し、適正枝糸間隔は餌に対する視認距離と等しいものと仮定する。対象魚の餌に対する視認距離が餌（枝糸）の間隔以下であれば、延縄上を通過する対象魚はこの餌を確実に発見できる。換言すれば、視認距離内に2つ以上の餌は必要なく、枝糸の本数を最小にするには視認距離と枝糸間隔を等しく設定すれば無駄のない適正な間隔といえる。

本研究3章1節の照度条件である500-0.1luxは理想的な沿岸水域において水深60-90mに相当する(Fig.4-2-2)⁷⁾。この条件をもとにBL200mmのマダイの水深とターゲット視認距離の関係をターゲット直径別にFig.4-2-3に示した。これによれば、直径2cmの餌は水深40mでは16.8mの距離で発見可能であり、水深90mでは6.9mの距離で発見可能となる。このように餌の大きさを任意に設定することで、水深と最大水中視程の関係を知ることができる。次に、この結果を体長の異なるマダイにおいて適用を試みる。Fig.3-1-5からBL200mmの個

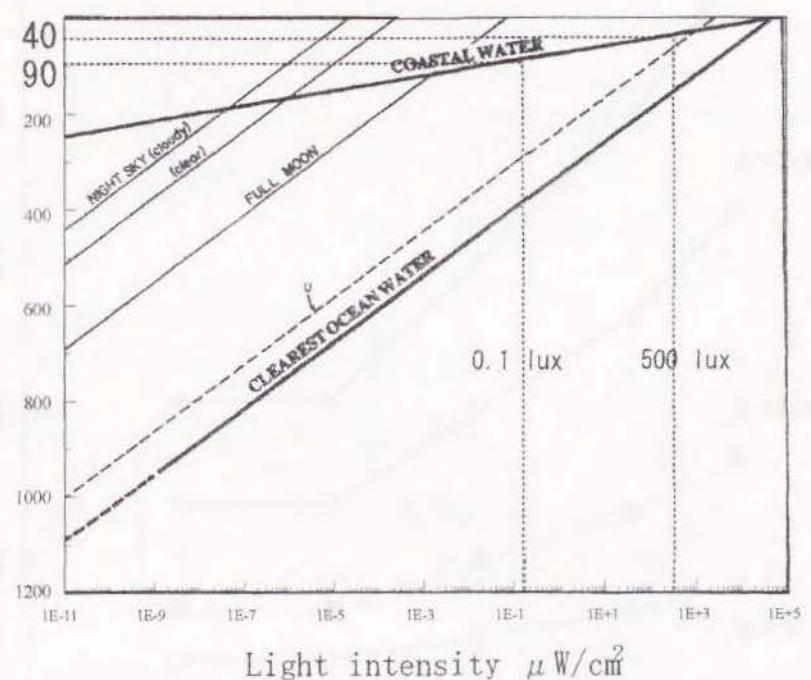
体の最小視認閾値と最小分離閾値の比は照度 1-0.1 lux 条件下で 0.63 であった。この係数より照度 1-0.1 lux における体長別の最小視認閾値による視力を推定した(Fig. 4-2-4)。これによると、照度 1-0.1 lux 条件下で直径 2 cm の餌をマダイ大型個体(BL 504mm)は 12.2m の距離で発見でき、マダイ小型個体(BL 200mm)は 6.9m の距離で発見することができる(Fig. 4-2-5)。ここでマダイ大、小が同密度で存在する漁場を貫くように底延縄を敷設したと仮定する。枝間隔が 6.9m 以下であれば大小は同じ比率で釣獲されるが、間隔が広がるにともない大個体の比率が増加し、枝間隔 12.2m では最大 1.8 倍になると予測された。すなわち、餌に対する視認距離を考慮に入れずに単位距離当たりの針数を増やせば小型個体を釣獲する確率が増加するため、漁獲対象サイズの視認距離で枝間隔を設定することが望ましく、これにより選択漁獲が可能となることが示された。



操業風景

Fig. 4-2-1 千葉県銚子外川沖マダイ底延縄漁業

Depth m



(modified from Clarke and Denton, 1962)

Fig. 4-2-2 沿岸水域における明るさと水深の関係

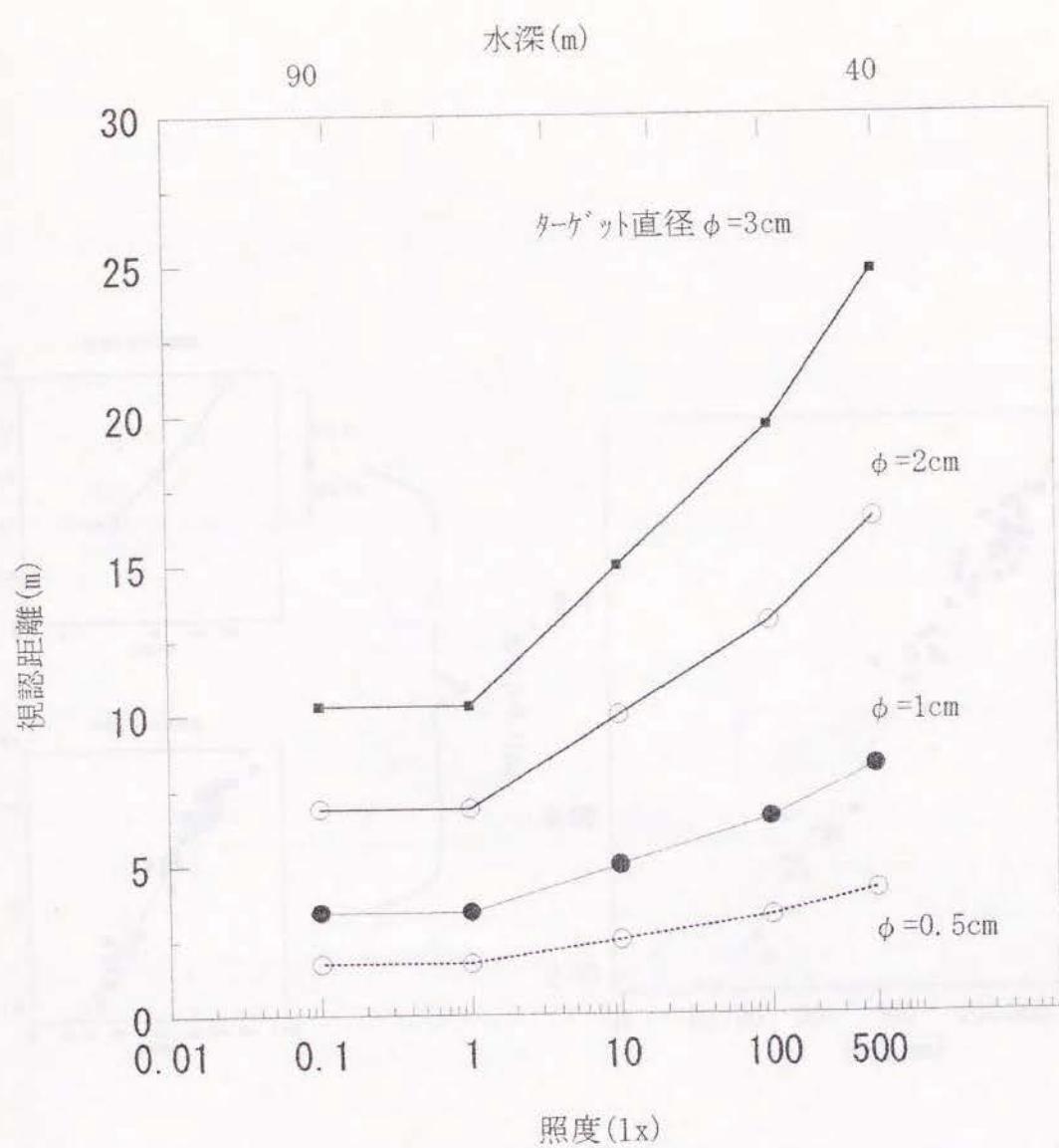


Fig. 4-2-3 マダイの視認距離と水深の関係

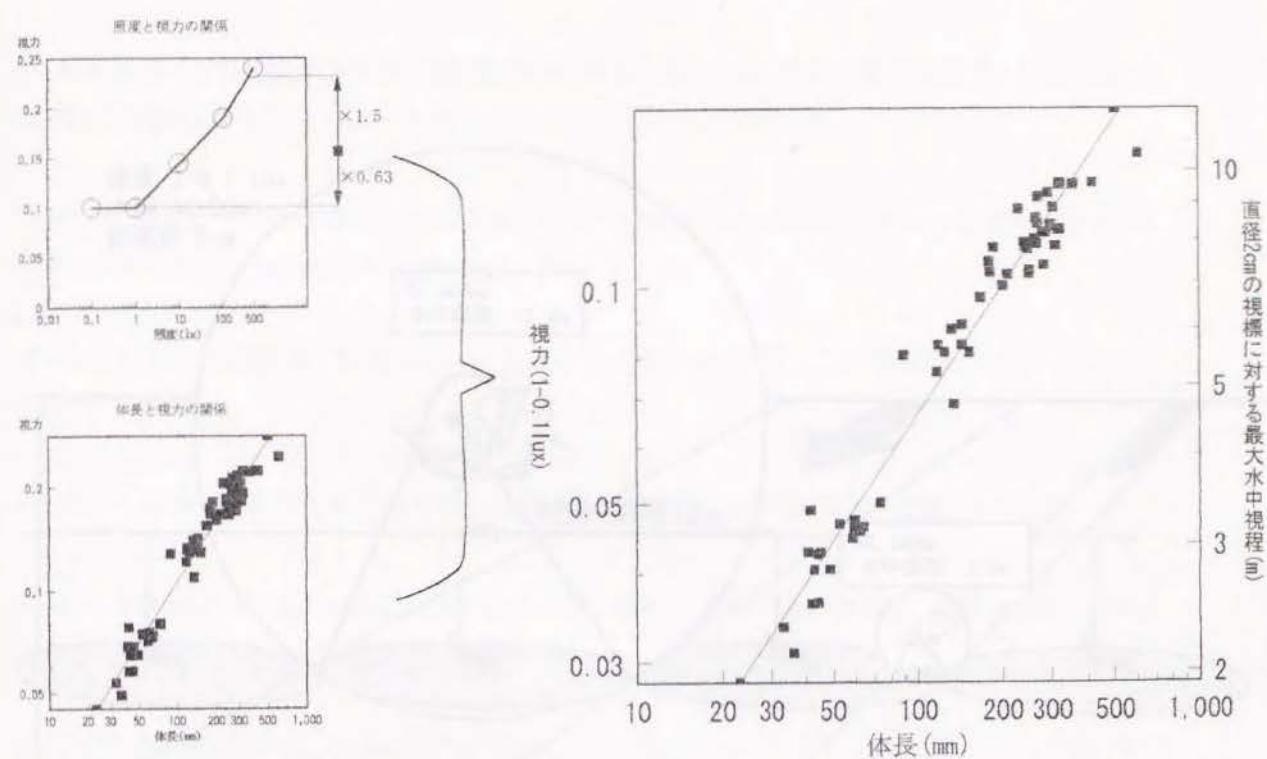


Fig. 4-2-4 0.1-1 lux下のマダイの体長別水中視程

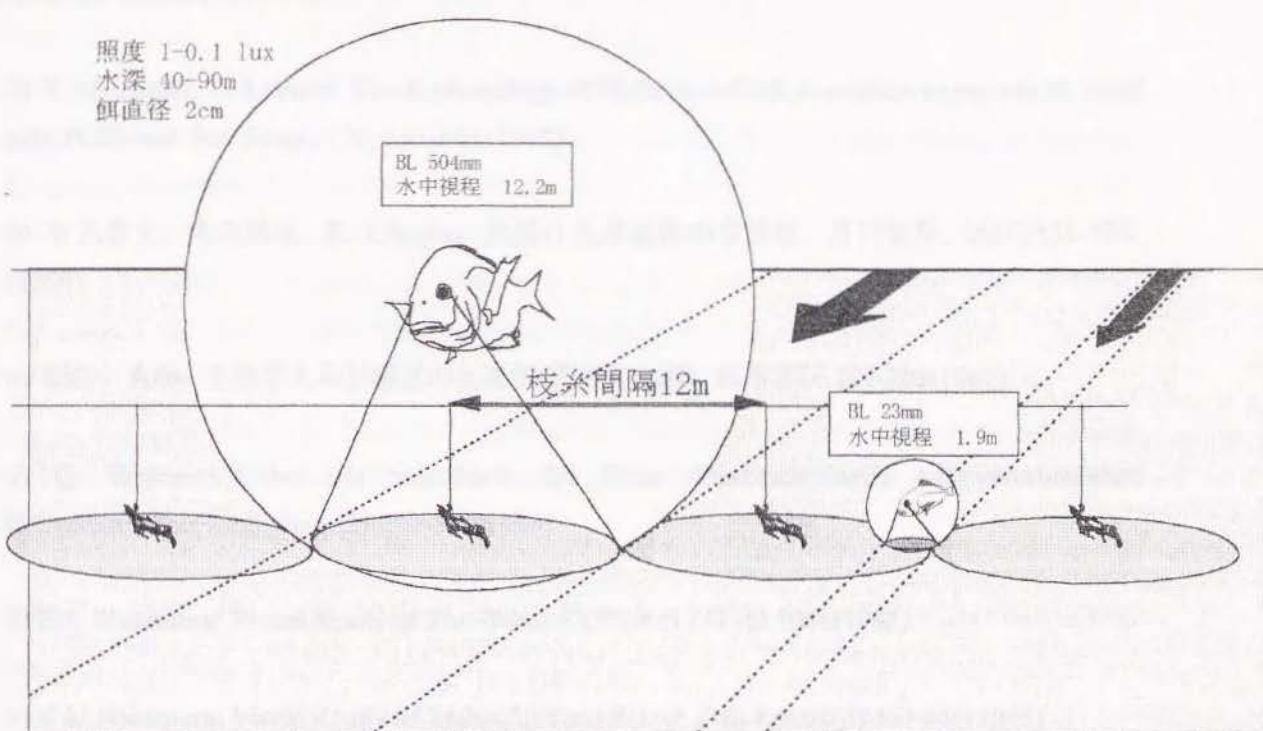


Fig. 4-2-5 マダイ底延縄漁業における選択漁獲への応用

1章 引用文献

- 1) T. Tamura: Fundamental studies on the visual sense in fish, Modern sishing ger of the world, No. 1, 543-547(1967)
- 2) 川村軍藏: ゴマサバの視覚とその釣り漁法への応用に関する研 III. 日水誌, 45, 553-555 (1979).
- 3) 長谷川英一: 集魚灯利用旋網の漁獲過程と対象生物の行動生理に関する研究, 東京水産大学博士学位論文(1993)
- 4) X. M. Zhang, T. Arimoto: Visual physiology of Walleye pollock in relation to capture by trawl nets. ICES mar. Sci. Symp., 196, 113-116 (1993)
- 5) 有元貴文, 角田篤弘, F. Chopin: 漁獲行為遭遇後の生残性, 月刊海洋, 29(6)351-355, (1997)
- 6) 問田 直幹: 生理学大系IV感覚の生理学(勝田保次編), 医学書院 201-205(1967)
- 7) G. Brunner: Ueber die Sehscharfe der Elrize Phoxinus laevis bei verschiedenen Helligkeiten. Zeit.vergl.physi.,21:297-316(1934)
- 8) E. L. Nakamura: Visual Acuity of Two Tunas.COPEA (1) 41-49 1968(1968)
- 9) E. L. Nakamura: Visual Acuity of Yellowfin Tuna.F.A.O. Fish Res.62(3):463-469(1969)
- 10) 中村善彦: 水中の濁りが魚の視力に影響の関する基礎的研究 Journal of the Tokyo Univ.of Fisheries, Vol.76,Nos.1-2,p.83-122 (1989)
- 11) 宮崎多恵子: 条件反射手法によるイシダイの線視力に関する研究, 修士学位論文, 東京水産大学(1989).
- 12) J. L. Confer et al., Visual predation by Plantivores, (1978)
Oikos,31:27-37
- 13) O'Brien et al., 1976, Apparent size as the determinant of prey selection by Bluegill sunfish. Ecology 57:1304-1310

- 14) J. E. Breck and M. J. Gitter: Effect of fish size on the reactive distance of Bluegill sunfish. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40, 163-167 (1983).
- 15) N. G. Hairston: Fish vision and the detection of planktonic prey. SCIENCE VOL. 218, 17:1240-1242(1982)
- 16) T. Tamara: A study of visual perception in fish, especially on resolving power and accommodation. Nippon Suisan Gakkaishi, 22, 536-557 (1957).
- 17) H. Helmholtz: Handbuch der physiologischen Optik. Voss, Hamburg, Leipzig(1866)(English translation by J. P. C. Southall *Physiological Optics. Vols 1,2 and 3* Optical Society of America. Rochester, New York)
- 18) G. Kawamura, W. Nsimura, S. Ueda and T. Nishi: Vision in Tunas and Marlins. Mem. Kagoshima Univ. Res. Center S. Pac., Vol.1, No.2, 3-47(1981).
- 19) S. P. Collin and J. D. Pettigrew: Quantitative comparison of the limits on visual spatial resolution set by the ganglion cell layer in twelve species of reef teleosts. Brain Behav. Evol., 34, 184-192(1989).
- 20) T. Murayama, H. Somia, I. Aoki, and T. Ishii: 1992, Nippon Suisan Gakkaishi 58(6):1057-1061
- 21) C. M. Wahl, E. L. Mills, W. N. Macfarland and J. S. Degisi: Ontogenetic changes in prey selection and visual acuity of the yellow perch, *Perca flavescens*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50, 743-749(1993)
- 22) C. W. Glass, C. S. Wardle, S. J. Gosden, D. N. Racey: Studies on the use of visual stimuli to control fish escape from codends. I. Laboratory studies on the effect of a black tunnel on mesh penetration. Fisheries Research, 23, 157-164(1995).
- 23) J. H. S. Blaxter and M. Pattie Jones: The development of the retina and retinomotor response in the Herring. J. mar. biol. Ass. U. K. ,47, 677-697 (1967).
- 24) M. Zaunreiter, H. Junger and K. Kotrschal: Retinal structure; physiology and pharmacology.

Retinal morphology of cyprinid fishes: A quantitative histological study of ontogenetic and interspecific variation, *Vision Res.*, 31, 383-394(1991).

25) D. A. Neave: The development of visual acuity in larval Plaice and Turbot. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 78, 167 - 175 (1984).

26) T. J. Miller, L. B. Crowder and A. Rice: Ontogenetic changes in behavioural and histological measures of visual acuity in three species of fish, *Environmental Biology of Fishes*, 37,1-8(1993)

27) 西信元嗣：「眼光学の基礎」金原出版、東京、1990,pp146-180.

28) G. Kawamura, W. Nishimura, S. Ueda and T. Nishi: Vision in Tunas and Marlins. *Mem.Kagoshima Univ.Res.Center S.Pac.*, Vol.1,(1981).

29) 川村軍蔵: ゴマサバの視覚とその釣り漁法への応用に関する研 I. 日水誌,45,281-286(1979).

30) G. Kawamura and S. Ohashi: The habit of cutlassfish as inferred from the retina. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 54, 889(1988).

31) 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, 日水誌 39,715-726(1973).

32) F. J. Hester: Visual contrast thresholds of the goldfish. *Vision Res.*, 8, 1315-1335(1968).

33) T. Yamauchi: The visual acuity of the coral fish *Microcanthus sturigatus*. *Publ.Seto Mar.Biol.Lab.*, V, 133-156(1956).

34) K. Kimura and T. Tamura: On the direction of the lens movement in the visual accommodation of teleostean eyes. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 32, 112-116 (1966).

35) H. Somiya and T. Tamura: Studies on the visual accommodation in fish. *Japanese Journal of Ichthyology*, 20, 193-206(1973).

- 36) K. Kikuchi, M. Asai, Y. Kuboshima, I. Mitani, T. Takizawa, M. Okiyama and H. Somiya: Visual accommodation system in the eyes of a Berycid deep-sea fish. *Fisheries Sci.*, 60, 691-694(1994).
- 37) G. Kawamura, R. Tsuda, H. Kumai and S. Ohashi: The visual cell morphology of *Pagrus major* and its adaptive change with shift from pelagic to benthic habitats. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 50, 1975-1980(1984).
- 38) 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, 日水誌 39, 715-726(1973).
- 39) 川村軍蔵: マダイの視軸と釣り餌の位置, 水産の研究, 68, 35-38(1992).
- 40) 秋山清二, 安田浩二, 有元貴文, 田原陽三: 弔縄漁具に対する魚の行動の水中観察, *Nippon Suisan Gakkaishi*, 61 713-416(1995)

2章1節 引用文献

- 1) T. Tamara: A study of visual perception in fish, especially on resolving power and accommodation. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 22, 536-557 (1957).
- 2) H. Helmholtz: *Handbuch der physiologischen Optik*. Voss, Hamburg, Leipzig(1866)(English translation by J. P. C. Southall *Physiological Optics. Vols 1,2 and 3* Optical Society of America. Rochester, New York)
- 3) G. Kawamura, R. Tsuda, H. Kumai and S. Ohashi: The visual cell morphology of *Pagrus major* and its adaptive change with shift from pelagic to benthic habitats. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 50, 1975-1980
- 4) 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, 日水誌 39, 715-726(1973).
- 5) G. Kawamura, W. Nsimura, S. Ueda and T. Nishi: Vision in Tunas and Marlins, Mem. Kagoshima Univ. Res. Center S. Pac., Vol.1, No.2, 3-47(1981).

- 6) 西信元嗣：「眼光学の基礎」金原出版、東京、1990,pp146-180.
- 7) T. Tamura & W. J. Wisby: The visual sense of pelagic fishes especially the visual axis and accommodation, Bull. Marine Sci. Gulf Caribbean, 13, 433-448(1963).
- 8) J. N. Lythgoe: "The Ecology of Vision" Clarendon Press Oxford, 1979, pp.159-165.

2章2節 引用文献

- 1) R. H. Douglas & C. W. Hawryshyn: Behavioural studies of fish vision, in "Visual system of fish" (ed. by R. H. Douglas & M. B. A. Djamgoz), Chapman and Hall, pp388(1990)
- 2) 水野有武:「光・眼・視覚」産業図書、東京, pp97(1994)
- 3) E. L. Nakamura: Visual Acuity of Two Tunas COPEA (1) 41-49 (1968)
- 4) R. S. Heffner and H. E. Heffner: Visual factors in sound localization in mammals. The journal of comparative neurology 317:219-232(1992)
- 5) Wathey and Pettigrew: Quantitative analysis of the retinal ganglion cell layer and nerve of the Barn Owl Tyto alba. Brain Behav. Evol. 33:279-292(1989)
- 6) T. Murayama, H. Somia, I. Aoki, and T. Ishii: Nippon Suisan Gakkaishi 58(6):1057-1061(1992)
- 7) T. Yamauchi: The visual acuity of the coral fish Microcanthus sturigatus. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., V, 133-156(1956).
- 8) Kock and Reuter: Retinal ganglion cells in the Crucian carp. J.COMP.NEUR. 179:535-548(1978)
- 9) S. P. Collin and J. D. Pettigrew: Quantitative comparison of the limits on visual spatial resolution set by the ganglion cell layer in twelve species of reef teleosts. Brain Behav. Evol., 34, 184-192(1989).

- 10) A. M. Mass and A. Y. Supin: Topographic distribution of sizes and density of ganglion cells in the retina of a porpois. *Aquat. Mamm.*, 12, 95-102(1986)
- 11) Y. Shiobara, S. Akiyama and T. Arimoto: Developmental changes in the visual acuity of red sea bream, *Fisheries Science*, 64, p944-947(1998)
- 12) T. Tamura and W. J. Wisby: The visual sense of pelagic fishes especially the visual axis and accommodation, *Bull. Marine Sci. Gulf Caribbean*, 13, 433-448(1963).
- 13) P. R. Jons & S. S. Easter: Retinal growth in adult goldfish.in "Vision in Fishes"(ed. by M. A. Ali), NATO Scientific Affairs Division, pp451
- 14) N. A. M. Schellart: Dynamics and statistics of photopic ganglion cell response in isolated goldfish retina. Thesis, University of Amstrdam, (1973)
- 15) M. A. Ali: Stretching of the retina during growth of salmon, *Growth*, 28, p83-89(1964)

2章3節 引用文献

- 1) W. C. Wallace: Discovery of a muscle in the eye of fishes. *Am. F. Sci. Arts.*26, 394(1934)
- 2) T. Beer: Die Accommodation des Fischauge. *Pflugers Arch. ges Physiol.*, 58, 523-650(1894)
- 3) 宗宮弘明, 丹羽 宏: 視覚「魚類生理学」, 恒星社厚生閣, 東京, PP403-441(1991)
- 4) 宗宮弘明、吉本正美、伊藤博信: 魚類の視覚系と脳「魚の行動生理と漁法」(有元貴文・難波憲二編) 恒星社厚生閣、東京、1996, pp11-20.
- 5) K. Kimura and T. Tamura: On the direction of the lens movement in the visual accommodation of teleostean eyes. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 32, 112-116 (1966).
- 6) H. Somiya and T. Tamura: Studies on the visual accommodation in fish. *Japanese Journal of Ichthyology*, 20, 193-206(1973).

- 7) 大槻善彦: 音と光「物理学 I」, 学術図書出版, 東京, pp.245-302(1984)
- 8) J. A. C. Nicol: Some aspects of photoreception and vision in fishes. *Adv. Mar. Biol.*, 1, 171-201(1963)
- 9) R. D. Fernald: The optical system of fishes. in "The visual system of fish", (1990)pp45-59

2章4節 引用文献

- 1) J. H. S. Blaxter and M. Pattie Jones: The development of the retina and retinomotor response in the Herring. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 47, 677-697 (1967).
- 2) X. M. Zhang, T. Arimoto: Visual physiology of Walleye pollock in relation to capture by trawl nets. *ICES mar. Sci. Symp.*, 196, 113-116
- 3) D. A. Neave: The development of visual acuity in larval Plaice and Turbot. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 78, 167 - 175 (1984)
- 4) H. Rahmann, G. Jeserich and I. Zeutzius: Ontogeny of visual acuity of Rainbow trout under normal conditions and light deprivation. *Behaviour*, LXVIII, 315-322 (1978).
- 5) T. Miyazaki: The change of visual acuity of larvae and juveniles of striped beakperch in accordance with their growth. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 59, 437-444 (1993).
- 6) J. E. Breck and M. J. Gitter: Effect of fish size on the reactive distance of Bluegill sunfish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40, 163-167 (1983).
- 7) T. Tamara: A study of visual perception in fish, especially on resolving power and accommodation. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 22, 536-557 (1957).
- 8) G. Kawamura, R. Tsuda, H. Kumai and S. Ohashi: The visual cell morphology of *Pagrus major* and its adaptive change with shift from pelagic to benthic habitats. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 50, 1975-1980
- 9) 山岸 宏: 成長にともなう形態の変化と相対成長, 「成長の生物学」, 講談社, 東京(1977),

pp150-180

- 10) R. D. Fernald: The optical system of fishes. in "The visual system of fish", (1990) pp45-59
- 11) C. M. Wahl, E. L. Mills, W. N. McFarland and J. S. DeGisi: Ontogenetic changes in prey selection and visual acuity of the yellow perch, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50, p743-749(1993)
- 12) M. Zaunreiter, H. Junger and K. Kotrschal: Retinal structure; physiology and pharmacology: Retinal morphology of cyprinid fishes: A quantitative histological study of ontogenetic and interspecific variation, *Vision Res.*, 31, 383-394(1991).
- 13) P. M. Pankhurst, N. W. Pankhurst, J. C. Montgomery: Comparison of behavioral and morphological measures of visual acuity during ontogeny in a teleost fish, *Brain Behav. Evol.* 42, 178-188(1993)
- 14) 矢野 黙、小川良徳: マダイ稚仔魚の遊泳速度, *Bull. Natl. Res. Inst. Aquaculture*, No.2, p49-54(1981)
- 15) J. L. Confer and P. I. Blades: Piscivorous zooplankton and planktivorous fish, *LIMNOLOGY AND OCEANOGRAPHY*, 20(4), p571-579(1975)
- 16) T. Tamura and W. J. Wisby: The visual sense of pelagic fishes especially the visual axis and accommodation, *Bull. Marine Sci. Gulf Caribbean*, 13, 433-448(1963).
- 17) G. Kawamura, W. Nsimura, S. Ueda and T. Nishi: Vision in Tunas and Marlins, Mem. Kagoshima Univ. Res. Center S. Pac., Vol.1, No.2, 3-47(1981).
- 18) H. Helmholtz: *Handbuch der physiologischen Optik*. Voss, Hamburg, Leipzig(1866)(English translation by J. P. C. Southall *Physiological Optics. Vols 1,2 and 3* Optical Society of America. Rochester, New York)
- 19) H. I. Browman, W. C. Gordon, B. I. Evans, W. J. O'Brien: Correlation between histological and behavioral measures of visual acuity in a zooplanktivorous fish, the White crappie, *Brain Behav. Evol.* 35, 85-97(1990).

20) C. W. Glass, C. S. Wardle, S. J. Gosden, D. N. Racey: Studies on the use of visual stimuli to control fish escape from codends. I. Laboratory studies on the effect of a black tunnel on mesh penetration. *Fisheries Research*, 23, 157-164(1995).

21) Kawamura, Shimowada: Optic critical duration and contrast thresholds in the freshwater fish, *Lepomis macrochirus*, as determined behaviourally, *Fisheries Research*, 17(1993)251-258

22) R. H. Douglas & C. W. Hawryshyn: Behavioural studies of fish vision, in "Visual system of fish" (ed. by R. H. Douglas & M. B. A. Djemgoz), Chapman and Hall, pp386

2章5節 引用文献

1) 最新やさしい明視論: (照明学会編), 東京(1984), pp40-54

2) 宗宮弘明, 丹羽 宏: 視覚, 「魚類生理学」(板沢靖男, 羽生功編), 第1版, 恒星社厚生閣, 東京, 1991, pp403-441.

3) 川村軍蔵: ゴマサバの視覚とその釣り漁法への応用に関する研 III. 日水誌, 45, 553-555 (1979).

4) R. H. Douglas and H. J. Wagner : Endogenous patterns of photomechanical movements in teleosts and their relation to activity rhythms. *Cell Tissue Res.*, 226, 133-174(1982)

5) M. A. Ali: Retinomotor response, in "Vision in fishes" (ed by M. A. Ali), Plenum press, New York and London, pp. 313-356(1975)

6) 西信元嗣: 「眼光学の基礎」金原出版、東京、1990,pp146-180.

3章1節 引用文献

1) 日比野治雄: 関「心理学辞典」(中島義治編)有斐閣, 東京, (1999) pp.25

- 2) T. Yamauchi: The visual acuity of the coral fish Microcanthus sturigatus. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, V, 133-156(1956).
- 3) F. J. Hester: Visual contrast thresholds of the goldfish. *Vision Res.*, 8, 1315-1335(1968).
- 4) E. L. Nakamura: Visual Acuity of Two Tunas. *COPEA* (1) 41-49 (1968)
- 5) 中村善彦, 松生 治: 水中の濁りと魚の視力の関係(3)濁った水中における魚の小さなターゲット(餌)に対する反応. *La mer* 27:19-24, (1989)
- 6) J. E. Breck and M. J. Gitter: Effect of fish size on the reactive distance of Bluegill sunfish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40, 163-167 (1983).
- 7) T. Tamara: A study of visual perception in fish, especially on resolving power and accommodation. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 22, 536-557 (1957).
- 8) 川村軍蔵, 下和田隆, 坂野勝也: 暗順応魚の形態視におよぼす全般光と局部光の影響. *日本水誌* 49(8), 1183-1186(1983)
- 9) G. Kawamura, T. Shimowada: Optic critical duration and contrast thresholds in the freshwater fish, *Lepomis macrochirus*, as determined behaviourally. *Fisheries Research*, 17(1993)251-258
- 10) 神作 博: 視力「感覚+知覚 心理学ハンドブック」(和田陽平、大山正、今井省吾編)誠信書房、東京、1969, pp.250-280.
- 11) 西信元嗣: 「眼光学の基礎」金原出版、東京、1990, pp.146-180.
- 12) 中村善彦: 水中の濁りが魚の視力に影響の関する基礎的研究. *Journal of the Tokyo Univ. of Fisheries*, Vol. 76, Nos. 1-2, p. 83-122(1989)
- 13) C. R. Cavonius and D. O. Robbins: RELATIONSHIPS BETWEEN LUMINANCE AND VISUAL ACUITY IN THE RHESUS MONKEY. *J. Physiol.* 232, 239-246(1973)
- 14) Penzlin and Stubbe: Studies on the visual acuity in the goldfish. *Zool. Jb. Physiol.* Bd. 81, S. 310-326

- 16) 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, 日水誌 63(2)233-235(1997)

3章2節 引用文献

- 1) 魚里 博: 眼球光学, 「眼光学の基礎」(西信元嗣編), 第1版, 金原出版株式会社, 東京, 1990, pp.119-194.
- 2) T. Tamura: A study of visual perception in fish, especially on presolving power and accommodation. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 22, 536-557(1957).
- 3) G. Kawamura, W. Nishimura, S. Ueda and T. Nishi: Vision in Tunas and Marlins. *Mem.Kagoshima Univ. Res. Center S. Pac.*, Vol.1, (1981).
- 4) 川村軍蔵: ゴマサバの視覚とその釣り漁法への応用に関する研 I. 日水誌, 45, 281-286(1979).
- 5) G. Kawamura and S. Ohashi: The habit of cutlassfish as inferred from the retina. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 54, 889(1988).
- 6) 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, 日水誌 39, 715-726(1973).
- 7) F. J. Hester: Visual contrast thresholds of the goldfish. *Vision Res.*, 8, 1315-1335(1968).
- 8) T. Yamauchi: The visual acuity of the coral fish *Microcanthus sturigatus*. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, V, 133-156(1956).
- 9) S. P. Collin and J. D. Pettigrew: Quantitative comparison of the limits on visual spatial resolution set by the ganglion cell layer in twelve species of reef teleosts. *Brain Behav. Evol.*, 34, 184-192(1989).
- 10) 宗宮弘明, 丹羽 宏: 視覚, 「魚類生理学」(板沢靖男, 羽生功編), 第1版, 恒星社厚生閣,

東京, 1991, pp403-441.

- 11) K. Kimura and T. Tamura: On the direction of the lens movement in the visual accommodation of teleostean eyes. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 32, 112-116 (1966).
- 12) H. Somiya and T. Tamura: Studies on the visual accommodation in fish. *Japanese Journal of Ichthyology*, 20, 193-206(1973).
- 13) G. Kawamura, R. Tsuda, H. Kumai and S. Ohashi: The visual cell morphology of *Pagrus major* and its adaptive changes with shift from pelagic to benthic habitats. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 50, 1975-1980 (1984).
- 14) Y. Shiobara, S. Akiyama and T. Arimoto: Developmental changes in the visual acuity of red sea bream *Pagrus major*. *Fisheries Science*, 64, 944-947(1998).
- 15) 宮崎多恵子, 中村善彦: 条件反射手法を用いて求めたイシダイ 0 年魚の単線視力. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56, 887-892 (1990).
- 16) C. Trevarthen: Vision in fish, in "The central nervous system and fish behavior"(ed. by D. Ingle), University of Chicago Press, Chicago, 1968, pp.61-94.

4章 引用文献

- 1) 宮崎多恵子: イシダイの視力および物体視認距離とこれらの海中の明るさ・濁りの影響に関する研究, 東京水産大学博士学位論文, (1992)
- 2) 張 秀梅: 魚類の視覚生理とトロール網漁法への応用に関する研究, 東京水産大学博士学位論文, (1992)
- 3) 有元貴文, 角田篤弘, F. Chopin: 漁獲行為遭遇後の生残性, 月刊海洋, 29(6), 351-356.
- 4) 安 永一: 威嚇刺激に対する魚類の反応とその制御に関する基礎的研究, 東京水産大学博士学位論文, (1992)
- 5) 中村善彦, 松生 治: 水中の濁りと魚の視力の関係(3)濁った水中における魚の小さなターゲット(餌)に対する反応, *La mer* 27:19-24, (1989)

- 6) 山口裕一郎:釣りの漁獲選択性、「漁具の漁獲選択性」恒星社厚生閣、東京、1979, pp82-96.
- 7) G. L. Clarke and E. J. Denton: Light and animal life. In The sea , Comparative physiology, vol. 5th ed. by H. Davson and L. T. Graham Jr", pp.399-494. Academic Press, New York and London(1962).

謝辞

博士課程の終わりに当たり、学部生時代から大学院博士課程修了までの8年間の長きにわたって研究の場を与えて下さり、終始一貫してご指導、ご鞭撻を賜った東京水産大学海洋生産学科魚群行動学研究室の有元貴文教授に心からお礼を申し上げます。また、同研究室秋山清二氏には研究室の先輩として、研究に対する姿勢を教えて頂きました。ここに感謝の意を表します。さらに、光学についての有益な御助言を賜った同研究室顧問田原陽三氏に厚くお礼を申し上げます。

本論文を取り纏めるに当たり、懇切なる御教示と御校閲を賜った東京水産大学竹内正一教授、中村喜彦教授、岡本信明教授ならびに稻田博史助教授に衷心より感謝申し上げます。研究室の諸姉諸兄には色々な場面でお世話になり、また励まされました。特に、留学生諸君との交流は得難い貴重な経験であったと確信しています。皆様に、心よりお礼を申し上げます。

最後に、長い間諦めずに支えて頂いた両親に心からの感謝の意を表し、学生生活にピリオドを打ちたいと思います。本当にありがとうございました。