

TUMSAT-OACIS Repository - Tokyo

University of Marine Science and Technology

(東京海洋大学)

魚類の視覚特性と光を利用した行動制御に関する研究

メタデータ	言語: ja 出版者: 公開日: 2020-11-24 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 柴田, 玲奈 メールアドレス: 所属:
URL	https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/2050

博士学位論文

魚類の視覚特性と光を利用した
行動制御に関する研究

2020 年度
(2020 年 9 月)

東京海洋大学大学院
海洋科学技術研究科
応用環境システム学専攻

柴田 玲奈

目次

第1章 序論

1.1	背景	1
1.2	海域における光環境について	2
1.3	魚類の色彩・明暗感覚	3
1.4	光応答による行動制御	6
1.5	本論文の目的	8

第2章 マコガレイの視覚特性

2.1	はじめに	11
2.2	材料と方法	11
2.2.1	成長段階ごとの視覚特性	11
2.2.2	成長段階ごとの網膜構造の変化	15
2.3	結果	15
2.3.1	網膜の視感度の変化	15
2.3.2	網膜構造の変化	17
2.4	考察	17

第3章 カタクチイワシの視覚特性

3.1	はじめに	22
3.2	材料と方法	22

3.3	結果	23
3.3.1	成長段階ごとの視覚特性	23
3.3.2	照明条件ごとの視覚特性	26
3.4	考察	26

第4章 クエの視覚特性

4.1	はじめに	30
4.2	材料と方法	30
4.2.1	成長段階ごとの視覚特性	30
4.2.2	成長段階ごとの網膜構造の変化	31
4.3	結果	31
4.3.1	成長段階ごとの視覚特性	31
4.3.2	成長段階ごとの網膜構造の変化	34
4.4	考察	34

第5章 光を利用した行動制御

5.1	はじめに	38
5.2	材料と方法	38
5.2.1	供試魚および T ₄ 濃度計測	38
5.2.2	色の異なる光照射実験およびコルチゾル濃度分析	39
5.3	結果	41
5.3.1	T ₄ 濃度の動態	41

5.3.2	尾鰭欠損防除に有効な光条件	43
5.4	考察	43
第6章 総合考察		
6.1	生態と視覚の関係	48
6.2	種苗生産の効率化に向けて	50
	謝辞	52
	引用文献	54

第1章 序論

1.1 背景

光に対して、海洋の様々な生物は生理的・生態的な反応を示す。このため、光に対する行動の利用・制御は、海洋生物の漁獲に歴史的に応用されてきた。

海面漁業では、古くは漁火（いさりび）等を用いたことが万葉集に記載されている（稲田ら，2010）。日本の集魚灯漁業の光源は、たいまつ，かがり火，石油集魚灯，アセチレン集魚灯と時代とともに変化し，1950年以降では電化により，白熱灯，ハロゲン灯，放電灯（メタルハライド灯）等の利用により高出力化した（稲田・小倉，1988）。このことにより，光量が著しく増加し，漁獲効率が向上した。近年，さんま棒受網漁業では指向性が高く，特定波長の光を発するLED（発光ダイオード）灯の利用が拡大している。

一方，種苗生産や養殖などの海洋生物の飼育において，光は親魚の成熟制御，仔魚期以降の摂餌活動の促進等に使用されてきた（清水・高橋，2020）。飼育対象種の増加や増殖技術の開発により，屋内施設での飼育生産が拡大し，それぞれの種に適切な照明が求められている。屋内施設での飼育の照明は，従来作業用としての機能が重視され，主に白熱灯，水銀灯や蛍光灯が利用されてきた。しかし近年では，海洋生物の成長の促進や生残の向上を目的とした照明が要求されている。

種苗生産では，恒常的な過密飼育によって，形態異常，他個体への攻撃や疾病等が見られ，著しい初期減耗が発生する事例がしばしば報告される（岩田，1995）。一元的な管理のもとで生じるこのような初期減耗の原因は，対象種にとっての最適な環境と飼育環境との相違にあると推察されている（清水ら，2013）。屋内施設での飼育で用いられる人工光源のスペクトルは，太陽光とは全く異なっている。屋内の水槽では，水深の浅い場合が多く，水槽壁からの光の反射も加わり，飼育対象種の天然海域における光環境のそれとは大きく異なる。これは従来の使用された光源では，その光量やスペクトルの調整が難しいことによる。

近年，LED 照明の開発・発展により，さまざまな波長の光を用いた飼育が可

能となった。また、水銀に関する水俣条約の採択により 2021 年には蛍光灯や水銀灯は製造中止となることから、今後は一層、LED 照明への転換が進むと考えられる。LED 照明では、波長分布、配光特性や明暗周期などを自由に設定することが可能であり、魚類の生理・生態に対応した光条件の設定により、さらなる生産性の向上が期待されている。

1.2 海域における光環境について

魚類への光の影響を検討する上で、水中における光の特性を知る必要がある。海水の光学的性質に関する研究は Jerlov (1964) による成果が大きい。Jerlov (1964) はさまざまな海域の波長別の透過率から、外洋水 (I・IA・IB, II, III), 沿岸水 (1, 3, 5, 7, 9) に光学的な水型分類を行った。この分類を利用すると、たとえば、黒潮域は外洋水IB, 相模湾は沿岸水 1~3 に相当するとされる (松生, 1984)。

一般的に海水中に透過した光は、海水の水分子による吸収と散乱で透過する距離に対して指数関数的に減衰する。また、吸収による減衰は散乱によるものより大きく、この減衰の程度は、波長によっても異なる (Jerlov, 1964)。海水中では、波長の長い光 (赤色) は海水自体によって強く吸収されるため著しく減衰する。一方、波長の短い光 (波長 450 nm ~ 500 nm; 青色や緑色) は吸収されにくい (Smith and Baker, 1981) ため、比較的深い水深まで到達する。

海水中では濁りの要因である無機・有機懸濁粒子、およびそれらの分解生成物である有機溶存物質によっても、光が減衰する。これら物質の濃度の増大に伴い、減衰の程度は大きくなる。この減衰は、各物質による光の吸収と散乱の増大の結果である (森永, 1986)。特に、有機懸濁粒子および有機溶存物質では、短波長の光の吸収が、長波長より大きい。また、懸濁粒子の散乱は波長による違いが小さい (松生, 1984)。これらのことにより、海の色は、一般に、貧栄養で低生産な熱帯では濃青色、生物生産力の大きい高緯度では緑色、また有機懸濁物質および有機溶存物質の多い富栄養の沿岸海域では黄緑色、黄色、褐色、赤色等を示す (宇田, 1969)。これらの結果、魚類の生息域の環境スペクトルは、生息水深や懸濁物質等の影響を受け多様となる。

1.3 魚類の色彩・明暗感覚

魚類の光に関与する受容器官は眼と松果体である。眼の内側に存在する網膜には桿体と錐体の 2 種類の視細胞があり、桿体は薄明環境下で光を受容して明暗感覚に関与し、錐体は明るい環境下で色彩感覚（色覚）、視精度に関与する。一方、松果体はメラトニンの分泌機能、脳への情報伝達機能を備えている（植松ら, 2013）。

魚類の色覚に関するこれまでの研究は、末広（1960）の総説があり、以下の事例が紹介されている。古くは Bateson（1889）が魚類の色覚に関する実験を行った。Hess（1909）は魚類が蟻集する光から判断して、魚類は色盲である（色覚がない）と主張した。しかし、Bauer（1910）の色ガラス等の識別実験、von Frisch（1912）等の学習法による実験から、魚類の色覚の存在が推測されたことが紹介されている。魚類の網膜の組織観察に関する報告について田村（1977）の総説では、von Frisch（1925）は他の脊椎動物と同様に、魚類の網膜においても環境の明るさにより暗所で働く桿体と明所で働く錐体の 2 つの異なる感光細胞の分業が行われるメカニズム（二元説）を有することを証明したことが記されている。桿体と錐体の視感度の違いについて、Grundfest（1932）は、桿体に比べ錐体の視感度が長波長にシフトしていることを推定した。Clarke（1936）は、湖や沿岸海水域の水中光スペクトル分布と魚類の視覚の高感度波長帯が類似することに着目し、深海魚の分光視感度曲線のピークが青色波長帯に見出される可能性を予測した。その後、深海魚の視物質の分光吸収特性を計測した研究（ハダカイワシ科 54 種のピーク波長 480～490 nm（Turner *et al.*, 2009）、ヒカリキンメダイ *Anomalops katoptron* 約 490 nm（Mark *et al.*, 2018 等）により実証された。川本・竹田（1950）は、魚類の行動と波長の影響を明らかにする目的で、6 魚種の稚魚（イシダイ *Oplegnathus fasciatus*, カワハギ *Monacanthus cirrhifer*, サワラ *Cybium nipponium*, クサフグ *Spheroides niphobles*, ヤマトカマス *Sphyræna japonica* およびニホンウナギ *Anguilla japonica*）を対象に波長（白, 赤, 橙, 黄, 緑, 青, 藍, 紫のフィルターを使用した 8 色の光源）の異なる試験区において走光性を調べた。ニホンウナギを除き大部分の魚種では青や緑での集魚率が高いことから、走

光性は波長の影響で生じると推測している。魚種により波長別の光応答の違いは推測されていたが、その根拠として生態の違いという観点から調べた先駆的な研究として、Kobayashi (1962) の網膜電図 (electroretinogram; 以降 ERG) の分析がある。Kobayashi (1962) は、浅海域から水深 300m の深海域に生息する海水魚 16 種、淡水魚 4 種の網膜の ERG 分析から分光視感度曲線を推定し、魚類の視感度と生息水深の関係を調べた。その結果、生息水深が深い魚種ほど視感度ピーク波長 (λ_{\max}) が短波長側にシフトしており、魚の視覚機能が生息域の光環境の特性に適応することを推測している。その後、顕微分光光度計の開発により、個々の視細胞の視物質の吸収波長を調べる研究が進展した。Loew and Lythgoe (1978) は、珊瑚礁、深い沿岸、沿岸、淡水域に生息する 18 魚種について、桿体、モザイク配列を構成する錐体 (単錐体、複錐体) のそれぞれ視細胞種類ごとの視物質の極大吸収波長を調べ、魚類の視物質の光環境への適応について生態学的に考察している。

魚類の色覚が機能的に発達していることは分子生物学の分野から明らかにされている。網膜には光を受容する細胞 (視細胞) があり、ここに視物質が含まれる。視物質は発色団とオプシンが結合して構成される (田村, 1977; 植松ら, 2013)。網膜の視物質の吸収波長はオプシンの多様性により変化することから、色覚は錐体オプシンの種類数に依存すると考えられている (河村, 2009)。オプシンには桿体オプシン (RH1) と錐体オプシンがある。このうち錐体オプシンには、青-紫外線感受性 (SWS1)、青感受性 (SWS2)、緑感受性 (RH2)、赤-緑感受性 (M/LWS) の 4 種類が存在する (Yokoyama, 2000)。魚類は、桿体オプシンと錐体オプシン 4 種類とサブタイプを複数種持っている (河村, 2009)。特に、ゼブラフィッシュ *Danio rerio* (Morrow *et al.*, 2011) ではサブタイプを含めて 10 種類、メダカ *Oryzias latipes* (Matsumoto *et al.*, 2006) では 9 種類のオプシンが確認されている。深海魚には錐体はなく、桿体のみを有することが多い (田村, 1991)。深海魚のフチマルギンメ *Dirotmus argenteus* は、桿体オプシンが 14 種類発現することが報告されている (Musilova *et al.*, 2019)。このように魚類のオプシンの種類は、霊長類のオプシン 4 種類に比べ多いことが明らかになっている (河村, 2009)。

視物質の発色団は、ビタミン A₁ アルデヒドの 11-シス-レチナール（以下 A₁）とビタミン A₂ の 11-シス 3-デヒドロレチナール（以下 A₂）の 2 種類が存在する。桿体の視物質は、A₁ と桿体オプシンの組み合わせでできるロドプシン、A₂ と桿体オプシンの組み合わせによるポルフィロプシンである。ベラ科の魚を除く海産魚では、一般にロドプシンを有し、淡水魚ではポルフィロプシンを有している場合が多い（植松ら, 2013）。海水と淡水を行き来する魚種では、生息域の違いでロドプシンとポルフィロプシンの比率が変わる（Beatty, 1966 ; Hasegawa and Miyaguchi, 1997 等）。魚類は生息域の環境に応じて、視物質の構成を変化させることが明らかになっており、通し回遊魚では海水と淡水で A₁ と A₂ の切り替えに加え、オプシンの発現の組み合わせを変えることがヨーロッパウナギ *Anguilla anguilla*（Archer *et al.*, 1995）、ニホンウナギ *A. japonica*（Zhang *et al.*, 2000）等で報告されている。淡水と海水では生息環境の光特性が異なるため、以上のように視物質の構成を変化させて水中の光環境へ適応させていると考えられる（河村, 2009）。

魚の視感度に関する研究では、沿岸域に生息する魚類は緑や青に視感度が高い魚種の報告例が多く見られ、海水の光学的性質への適応と考えられている（Kobayashi, 1962; Lythgoe, 1979）。また通し回遊魚は、上述したようにそれぞれの生息域に対応してロドプシン等の視物質構成を変換させ、視感度を変化させるメカニズムが発達している。特定の波長に対する視感度は、魚が生息する光環境に適応する可能性が高く、これらの波長が背景に対するコントラストを高め、水中の物体を検出するのに特に有効である（Lythgoe, 1979）。魚類は、環境に応じて対象物に対する視認性を高めるため、オプシン遺伝子の多様性（河村, 2009）があり、明度分布や吸収や散乱により波長分布が変動する水中環境に適応できると推定される（河村, 2009）。

これらのように、魚種により色覚が異なること、生息環境により色覚が変化することが明らかとなっている。しかしながら、各魚種が成長に伴ってどのように色覚を変化させているのか、またその変化は生息域の光環境とどのような対応にあるのか、明瞭な結果は得られていない。

1.4 光応答による行動制御

飼育現場では天然海域の環境に乖離した飼育環境でも種苗性を高め、歩留まり向上のために、対象生物の視覚機能に適応した光環境を把握し、利用する取り組みが進んでいる。飼育における光環境の魚類の生理・生態への影響に関する研究は、その多くが成長、生残、あるいは攻撃性に伴うストレス（血中コルチゾル濃度分析）、仔魚期に特有の鰾開腔、未成魚の成熟抑制等を目的として行われた。人工光が魚類に及ぼす影響について、スペクトル、光周期、明るさ（照度）の条件設定に分けて、これまでの研究について示す。

スペクトルの異なる光の照射による成長や行動への影響実験は多く行われている。石田ら（1973）は、白・青・緑の光を照射し、ヒラメ *Paralichthys olivaceus* 稚魚の体長変化を調べ、青や緑光での成長が白光より良いことを報告している。また、成長促進や生残率向上、ストレス低減に対して、青や緑光で効果の見られる報告が、Nile tilapia *Oreochromis niloticus*（Volpato and Barreto, 2001）、マツカワ *Verasper moseri*（Yamanome *et al.*, 2009）等で示されている。さらに、青や緑光は仔魚の摂食開始（Downing and Litvak, 2001）、性転換（Hayasaka *et al.*, 2019）にも影響を与えることが報告されている。

成長促進に効果が見られたスペクトルの光は、生残率も高い傾向がある（Villamizar *et al.*, 2009；清水ら, 2013 等）。特に仔魚期の減耗は摂餌が大きく影響するので、光の照射で摂餌の成功に効果があれば、生残率向上とともに成長促進にも反映される。光の波長が成長を促進するメカニズムは、マツカワ（Takahashi *et al.*, 2016）、ホシガレイ *Verasper variegatus*（Shimizu *et al.*, 2019）で報告され、緑（518 nm）の照明がメラニン凝集ホルモン（MCH）等に作用し、結果的に成長促進すると推定されている。

魚類への光の影響は、波長の差違によるものだけではなく、季節毎の日照時間の変化も挙げられる。自然環境下における魚類の生理機能や行動は、水温や日照時間といった環境要因の影響を複合的に受け、遊泳リズム、摂餌リズムや生殖リズムなどの生体リズムが誘導される（鈴木ら, 2013）。光周期を変化し、性周期を操作する実験では産卵期以外での成熟や、未成魚の成熟抑制の報告がある

(Carrillo *et al.*, 1989; Imsland *et al.*, 2014 等)。また、成長や組織の発達、生残等の比較実験が行われ、仔魚期では、鰾の開腔（開鰾）に関してさまざまな魚種で報告がある (Battaglione and Talbot, 1990; Trotter *et al.*, 2003 等)。

光周期とともに光の明るさ（照度）も魚類の視覚への影響が大きい。仔魚は桿体がなく光受容器官が未発達であるため、照度が高い方が成長や生残に対する効果が得られる事例は多い。実験で使用される明るさ（照度）のレベルは様々だが、たとえば haddock *Melanogrammus aeglefinus* に 5 lx と 110 lx を照射した場合、110 lx の方が成長・生残の良い結果が得られている (Downing and Litvak, 1999)。また striped trumpeter *Latris lineata* 仔魚は $4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の照明条件の比較で、 $4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で開鰾後の生存率が高いこと (Trotter *et al.*, 2003)、Atlantic cod *Gadus morhua* は 300, 600, 1200, 2400 lx の照度では 2400 lx で最も成長・生残率が良いことが報告されている (Puvanendran and Brown, 2002)。

光応答による行動制御を検討するにあたり、対象種の生息場所（光条件）を把握することが重要な鍵となる。生息場所の違いは、1.3 で示したとおり、光環境に対応して魚類の視覚特性の違いとして現れる。例えば、Loew and Lythgoe (1978) は、4つの海域（珊瑚礁、深い沿岸、沿岸、淡水域）に生息する魚種の錐体の λ_{max} の波長範囲が、珊瑚礁、深い沿岸、沿岸、淡水域の順で短波長側にあり、環境スペクトルと合致していることを推定している。このような成魚の生息域の違いに限らず、同一魚種内でも生息域は変化する。それは成長段階で生息水深が大きく異なる場合や産卵や降海等の回遊に伴う場合である。

従って光を用いた行動制御を検討するためには、多様な魚種の生態に対応した視覚特性を把握する必要がある。しかし、これまでの報告では生息海域間の比較であれば、対象は主に成魚に限定され (Kobayashi, 1962; Loew and Lythgoe, 1978 等)、成長間の比較であれば、仔魚期から稚魚期といった短期間の発達段階を対象とした事例が多い (Kawamura and Ishida, 1985; Wahl, 1993 等)。そのため生態の異なる魚種間で、仔魚から成魚までの成長段階ごとの視覚特性を総合的に検討している報告は見当たらない。特に、成長で生態が大きく異なる魚種（浮魚、底魚）を対象として、成長段階による視覚機能の変化および生息域の光環境との

関連について検討したものは見られない。

1.5 本論文の目的

本研究では、魚類の視覚特性を明らかにし、それを利用した種苗生産技術を検討することを目的としている。この実現のためには、異なる環境で成育する魚種について、成長段階ごとの視覚特性および光に対する行動を把握する必要がある。

本論文では異なる成育環境の大きな枠組みとして、浮魚と底魚を検討することとした。浮魚は小規模ながら試験的に種苗生産が行われているカタクチイワシ *Engraulis japonicus* を選定した (Fig. 1)。

底魚については、国内外で需要が高く、多くの魚種で種苗生産が行われ、変態により形態の変化が特異的な異体類マコガレイ *Pseudopleuronectes yokohamae* と、岩礁性底魚（以降 底魚）で近年需要が高くなっているハタ類クエ *Epinephelus bruneus* の2種を対象とした。これらの対象魚種は、成長段階で生態が大きく変化することが知られている。

本論文では、第1に、対象魚種の成長段階ごとの視覚特性を把握し、第2に光に対する行動特性と生態学的特徴の関係について明らかにすることを目的とした。本論文は、以下の6章で構成した。

第1章は、序論として研究の背景である光（照明）の利用、海洋の光特性や魚類の色覚研究史および研究の目的について述べる。

第2章では、異体類のマコガレイについて、成長段階ごとの視覚特性、および網膜の発達過程について検討した。

第3章では、浮魚のカタクチイワシについて、成長段階ごとの視覚特性と照明条件を変えた時の視覚特性の変化を検討した。

第4章では、底魚のクエについて、成長段階ごとの視覚特性、および網膜の発達過程について検討した。

第5章では、光を利用した行動制御の事例として、マコガレイを対象とした攻撃行動抑制のための最適な光条件の究明および行動生理を検討した。

第6章では、総合考察として、生態と視覚の適応について考察し、効率的な種苗生産を行うための今後の方策について検討し、全体を取りまとめた。

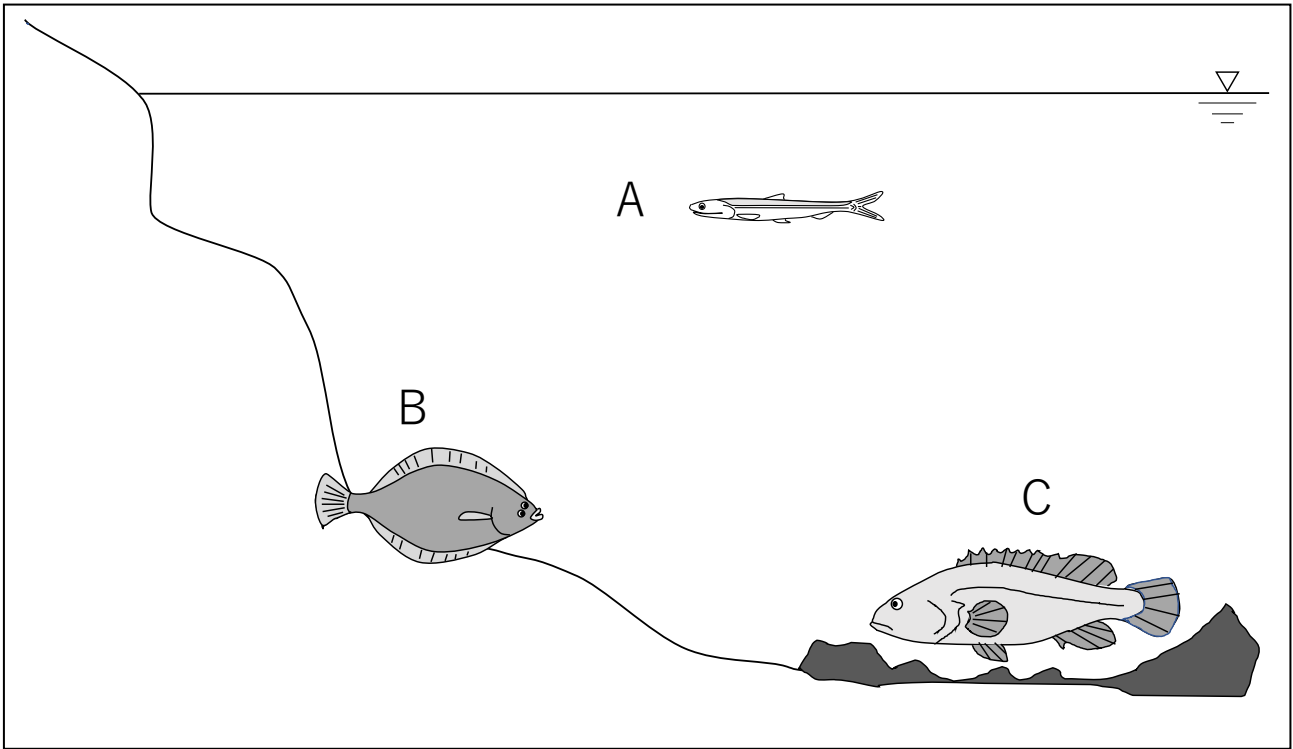


Fig. 1 Conceptual diagram of the habitat of the three species of fishes examined in this paper.

Symbols A, B, and C show Japanese anchovy which is pelagic fish, marbled flounder which is demersal fish that inhabits on sand and mud bottoms, and longtooth grouper which is demersal fish that inhabits at rocky reef area.

第2章 マコガレイの視覚特性

2.1 はじめに

マコガレイ *Pseudopleuronectes yokohamae* はカレイ目カレイ科に属する異体類で、日本近海に広く分布し、重要な漁獲対象種として底曳網や刺網等によって漁獲される。商業的価値が高く、大分県日出町「城下かれい」、北海道知内町「天下の絶品マコガレイ」、富山県射水市「万葉かれい」、大分県姫島村「姫島かれい」など、各地でブランド化の取り組みが進んでいる。マコガレイの需要は高いが、漁獲量が減少傾向にあることから資源の維持・増大のために種苗生産が盛んに行われており、2016年度では15県で186万尾の人工種苗が放流されている（水産研究・教育機構，2018）。

異体類は、成長の過程で変態という大きな形態変化が起こり、その変態前後での網膜構造の変化が、sole *Solea solea* (Sandy and Blaxter, 1980)、ヒラメ (Kawamura and Ishida, 1985)、winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* (Evans and Fernald, 1993)、Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* (Kvenseth *et al.*, 1996) 等で報告されている。変態に伴い生態も大きく変化し、プランクトン食性からベントス食性へと変化する。また、マコガレイは、昼間摂餌者 (Day feeder) であることが報告されている (南, 1981; 高橋ら, 1982; 東海・伊東, 1991; 山本ら, 2005)。それはすなわちマコガレイの餌生物の捕獲は、視覚に依存している可能性が高く、摂餌行動において光が重要な役割を果たすと推定される。

本章では、効率的な種苗生産、増養殖を行う上でマコガレイにとって好適な光環境を探求するための基礎的知見としてERGの分析を行い、成長段階ごとの視感度の変化を調べた。また、マコガレイの変態期における網膜構造について、その成長段階における変化を調査した。

2.2 材料と方法

2.2.1 成長段階ごとの視覚特性

実験に供試したマコガレイは、千葉県水産総合研究センター種苗生産研究所

で生産された。天然親魚から採卵，人工受精し，水温・水質管理の下，成長段階ごとに個体密度調整し飼育した稚魚，未成魚，成魚を用いた。マコガレイの仔魚は眼球が極めて小型であるため ERG の分析が困難であることから，供試魚にはできる限り最小で測定可能と判断された小型の稚魚を用いた。稚魚が 2014 年 6 月，未成魚は 2013 年 12 月，成魚は 2015 年 2 月に，供試魚を水産工学研究所（茨城県神栖市波崎町）に移送後，馴致期間を経て実験暗室で実験が行われた。稚魚，未成魚，成魚の平均標準体長，および片眼あるいは両眼合わせてデータを取得し，解析可能と判断されたデータ数は，それぞれ $51.1 \pm 2.2 \text{ mm}$ ($n=8$)， $84.1 \pm 8.7 \text{ mm}$ ($n=7$)， $245.0 \pm 43.3 \text{ mm}$ ($n=9$) であった。供試魚はそれぞれ 1 時間暗順応をしたのち，氷冷麻酔を施し，低照度の赤色照明下で眼球（眼杯）を摘出し，速やかにシャーレ内のリンゲル液に浸漬し，角膜と水晶体を除去した。

ERG の記録は以下のように行った。リンゲル液に浸漬した眼杯の網膜上部と下部に電極を接触した。電極にはエナメル線（直径 0.3 mm）を使用した。刺激光の光源は LED 光源（クルーシャル・クーリング・パフォーマンス（株））とし，380～780 nm（稚魚のみ 380～700 nm）の範囲で 10～20 nm 間隔の 25 波長（稚魚のみ 21 波長）について，光量子束密度（Photon Flux Density, 以降 PFD）が $0.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ の各波長光を 1 秒間網膜に照射した。導出した活動電位は生体電気増幅器（JB-101J および MEG1200，日本光電工業（株）），AD 変換（Power Lab 2/25，ADInstruments）を介して，波形データをコンピューターに記録した（Fig. 2.1）。

一般に ERG では，光の照射で a 波と呼ばれる陰性の変動とそれに続く b 波と呼ばれる陽性の変動が起こる（小林, 1977）。本研究では最も大きな変位を示す b 波の振幅電位を計測し解析に用いた（Fig. 2.2）。

光応答強度は，ERG の記録によって得られた感度ピーク波長における最大電位に対する各電位の比を相対感度とし，正規化することで表した。電気生理学的手法から得られた光受容体の視感度と視物質の吸光度の関係を表す Stavenga *et al.* (1993) のテンプレート（SSH）を用い，最小二乗法により Microsoft Excel ソフトウェアのソルバーを用いて各視物質のピーク波長を求め，視感度を推定し，

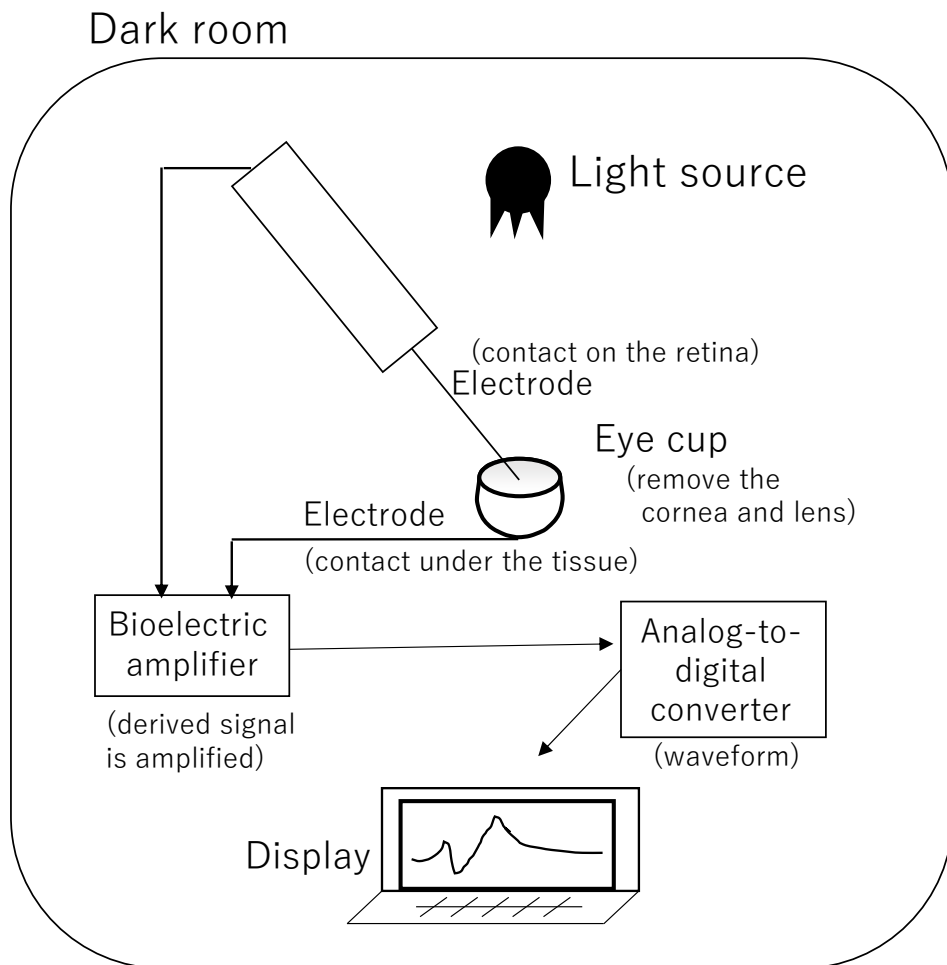


Fig. 2.1 A schematic diagram of electroretinogram (ERG) recording.

Arrows indicates signal flow.

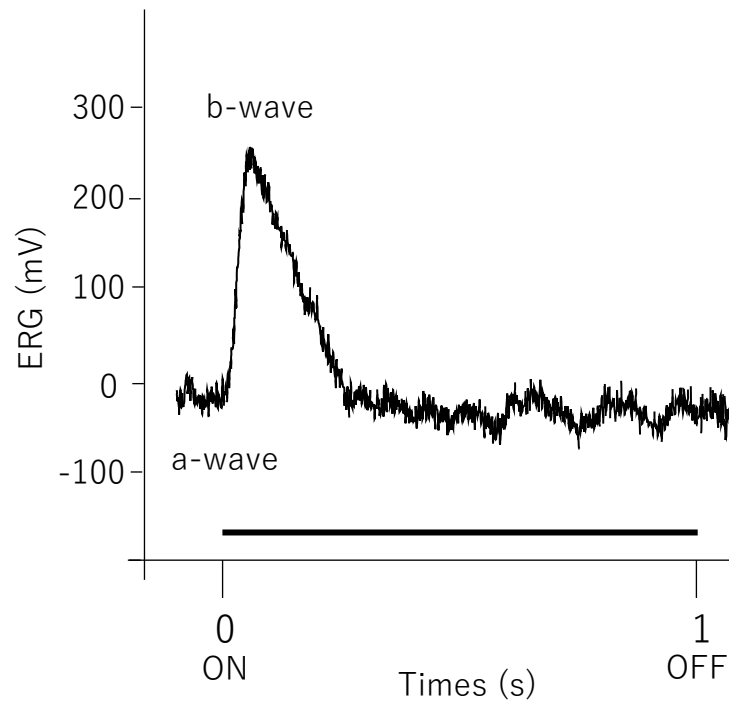


Fig. 2. 2 Example of an electroretinogram (ERG) waveform response in the marbled flounder *Pseudopleuronectes yokohamae*.

The horizontal line indicates the timing and duration of the stimulus.

分光感度ピーク波長 (λ_{\max}) を求めた。

2.2.2 成長段階ごとの網膜構造の変化

千葉県水産総合研究センター種苗生産研究所で生産されたマコガレイの仔魚を用いた。マコガレイの変態前期・移行期・変態後期として、南 (1981) による E ステージ以降の個体 (32~34 日齢) (全長 9.5~11.6 mm) を供試魚とした。ただし、移行期は同じステージ内で網膜は発達しているにも関わらず、外見上の僅かな形態の違いでは発育段階の決定が困難なため、Hoke *et al.* (2006) に従い、水晶体の直径 (レンズ径) を指標として、変態前から変態後のシリーズの発育段階を判断する基準とした。供試魚は、採取後速やかにブアン液固定した。水産工学研究所において、エタノール脱水後、常法によりパラフィン包埋を施し、切片 (2~3 μm) を作製、H.E.染色し、倒立型ルーチン顕微鏡 (CKX41N-31PHP, Olympus co. Ltd.) で観察し、カメラ (EOSKiss-X5, Canon co. Ltd.) で画像撮影した。

2.3 結果

2.3.1 網膜の視感度の変化

マコガレイの稚魚、未成魚、成魚の ERG の解析結果は、それぞれ Fig. 2.3 に示す。各成長段階で共通して、視感度は 1 つのピークが存在する単峰型を示した。推定した分光視感度曲線からピーク波長を求めたところ、 λ_{\max} はそれぞれ 531 nm, 524 nm, 515 nm であった。稚魚の λ_{\max} が最も長波長寄りであり、未成魚、成魚と発達が進むにつれピークが短波長寄りに移行した。稚魚は紫外領域寄りの短波長 (380 nm) の相対感度が 0.5 であったが、未成魚や成魚の相対感度は 0.4 であり、稚魚は未成魚や成魚に比べて紫外領域よりの短波長の視感度がやや高い傾向が示された。一方、長波長側の稚魚の応答スペクトルは 580 nm 以上で急激に減少しているが、未成魚や成魚では 580 nm 以上でも緩やかな減少傾向を示していた。600 nm 以上の長波長側で最も感度差が大きい波長は 660 nm で、稚魚の相対感度は 0.1 であるが、未成魚は 0.2, 成魚は 0.3 を示しており、未成魚や成魚は稚魚に比べ長波長側の視感度が高い傾向が示された。

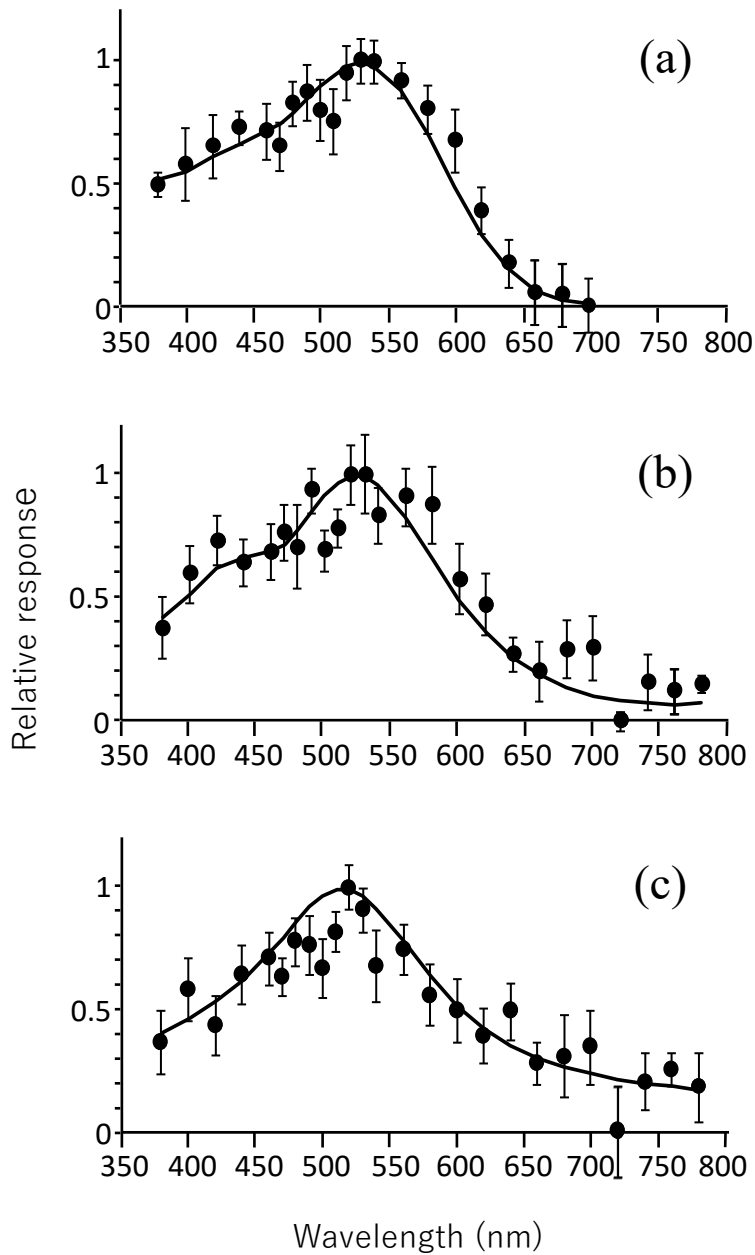


Fig. 2.3 Spectral response curve of marbled flounder *Pseudopleuronectes yokohamae* : (a) juvenile, (b) young and (c) adult.

Circles and vertical bars denote means and standard deviations, respectively. The solid line shows the curve of the spectral sensitivity data fitted by the SSH template.

2.3.2 網膜構造の変化

はじめに錐体の定義は次の通りとする。第4章のクエも含め、組織切片の観察からは、近接する2つの錐体の場合、錐体の種類(twin coneあるいはdouble cone)が判別できない。既往の文献では両者が存在する場合がある。そのため、本論文では、統一して、2つの錐体の場合は複錐体(double cone)と表記する。

マコガレイの変態前の浮遊仔魚の錐体は、縦断面では1種類のみで単錐体であった(Fig. 2. 4. A1)。横断面では単錐体は規則正しく整列していた(Fig. 2. 4. A2)。変態移行期稚魚の錐体は、2種類の発育段階が観察された。そこでレンズ径からI期、II期に区分した。I期では、規則正しい単錐体の配列が乱れ、縁辺部では単錐体が融合した複錐体が見られ、中心部には単錐体が残っていた(Fig. 2. 4. B)。II期では、単錐体同士の融合が活発化し複錐体と思われる細胞が増加し、中心部が複錐体となっていた(Fig. 2. 4. C)。変態後期の錐体は、整列化したモザイクを形成している(Fig. 2. 4. D)。拡大すると、単錐体を取り囲むように複錐体が形成されていた(Fig. 2. 4. E)。

2.4 考察

マコガレイの高感度波長

マコガレイの稚魚から成魚の成長段階における λ_{\max} は、515 nm から 531 nm であり、すべて緑の範囲であった。異体類のERG解析に関して、150m程度の深い水深を生息域とするガンゾウビラメ *Pseudorhombus cinnamoneus* の λ_{\max} は500 nm (Kobayashi, 1962)の報告がある。また水平細胞のS電位を測定する手法により最大分光感度波長を調べた報告では、ヒラメ 520 nm (古瀬ら, 1999)、ソウハチ *Cleisthenes pinetorum* 544 nm、ババガレイ *Microstomus achne* 518 nm、アカガレイ *Hippoglossoides dubius* 518 nm (Matsuda et al., 2009)とすべて緑であり、本研究の結果と近い値になった。浅瀬や沿岸水域のような複雑な光環境に生息する魚の場合、その生態に応じて特定の波長において視感度を最大にすると考えられる(Loew and Lythgoe, 1978)。生息水深と魚の視感度に関する既往の研究でも沿岸域に生息する魚類では緑(およそ500~550 nm)に視感度が高い魚

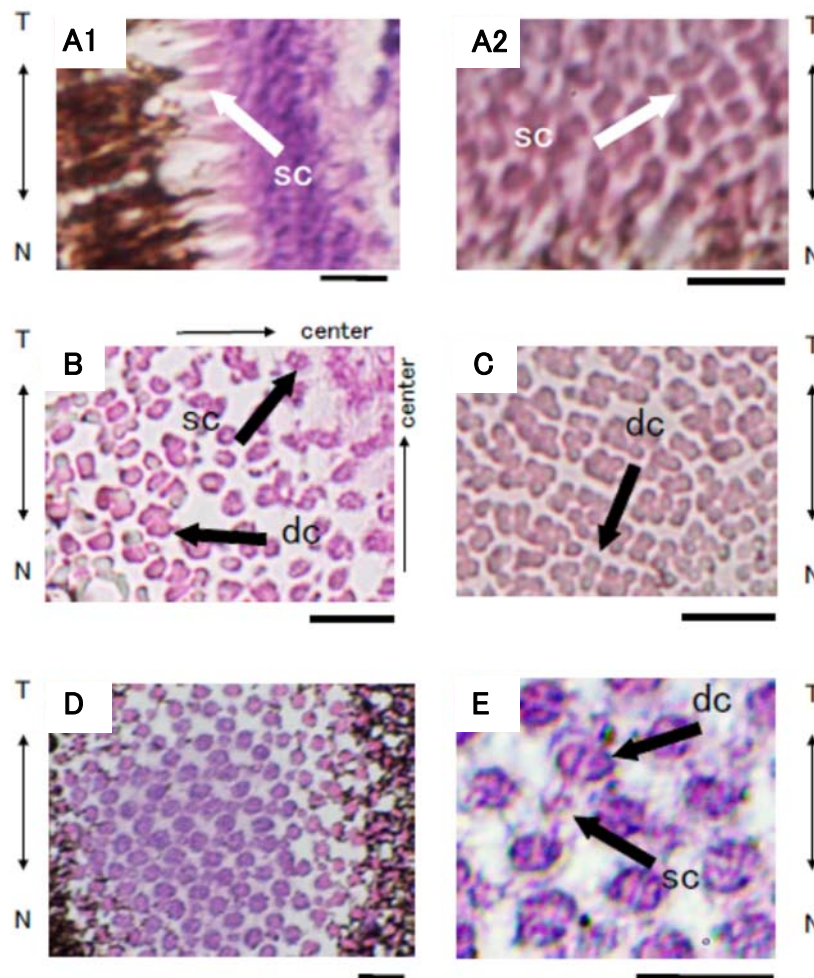


Fig. 2. 4 Photomicrographs showing the chronological change of the retina of marbled flounder in early stage. (A1) Vertical section of retina of a pre-metamorphosis larva. Arrows indicate the single cone cells. sc, single cone. (A2) Tangential section of the retina shows only one type of visual cells, i.e. single cone cells. (B) Tangential section of I stage larval retina. Retinal transformation has begun in the periphery of the retina and these cones coupled and formed double cones, but remained as single cones in the center. dc, double cone. (C) Tangential section of II stage larval retina. Number of double cones which fused as single cones have increased. (D) Tangential section of the post-metamorphosis juvenile retina. Regular square mosaic pattern can be seen. (E) The figure shows the expansion of the post-metamorphosis juvenile retina. Mosaic pattern of cones with four double cones surrounding one single cone. N, nasal; T, temporal. Scale, 10 μ m.

種の報告例 (Kobayashi, 1962; Lythgoe, 1979) が多い。本研究でも同様の結果が得られた。海産魚類の場合、一般的に成長に伴い、生息水深はより深くなり生態も変化していく。マコガレイ幼稚魚の成育場は岸に近い浅海である (南, 1981) が、未成魚になると 30~50 m, 成魚の主分布域は 90 m 以浅の海域に移行する (社団法人全国豊かな海づくり推進協会, 2006)。本研究で得られた λ_{\max} は稚魚が 531 nm, 未成魚は 524 nm, 成魚は 515 nm であり、成長段階ごとに生息水深が深くなるに従い、 λ_{\max} は短波長寄りに移行したことが示された。Kobayashi (1962) は約 50 m 以浅に生息している魚類や昼行性の魚類では、 λ_{\max} は 525~550 nm であることを報告しており、本研究において当該水深またはこれ以浅に生息するといわれているマコガレイ稚魚および未成魚で該当する結果が得られ、同種の視感度が生息水深の光環境に適応するよう変化することが示唆された。

本章で、稚魚期の ERG の結果において紫外領域寄りの短波長の相対感度が未成魚や成魚に比べ高い傾向が示された。Britt *et al.* (2001) は太平洋北西部の海産魚の浮魚から底魚 22 種類の仔魚を対象に桿体や錐体の視物質の吸収波長を調べ、18 種類の仔魚で UV や紫を吸収することを報告している。その中には異体類も含まれている。紫外光の視覚は、餌料であるプランクトンの捕獲や検出能力を高める (Browman *et al.*, 1994)。マコガレイの餌生物は、仔魚期には珪藻、カイアシ類等のプランクトンである (南, 1981)。仔魚期にプランクトン食性であるマコガレイも紫外光感受性を有している可能性が高い。本研究で稚魚期に短波長で相対感度が高い傾向が示されたのは、仔魚期より成長が進んだ稚魚期においても紫外光の感受性が残っていた可能性を示唆している。

成魚では青波長帯の相対感度は 0.8 を超えていた。これは成長するとともに生息水深が深くなり、生息する沿岸域に多い緑や青のスペクトル (Lythgoe, 1979) に適応した錐体の機能性、および低照度での感受性に適応した桿体の機能性がそれぞれ向上したためと推測される。一方、長波長の相対感度は成魚が最も高い傾向が示された。マコガレイの産卵場は、瀬戸内海播磨灘で 5.6~16 m (反田・長井, 2007)、東京湾では主として 5 m 付近 (石井ら, 2018)、別府湾では湾口から湾外の水深 17 m (上城, 1986) と報告されている。そのため、成魚の深淺移

動の範囲は 5 m 程度の浅海域から分布水深である 90 m 程度（社団法人全国豊かな海づくり推進協会, 2006）まで広範囲であることが推測される。また、ゴカイ等の底生生物を摂食するカレイ科魚類が生息する砂泥底には、有機質が多く、環境中には短波長光がよく吸収されて赤などの長波長成分が比較的多く含まれるために、生息光環境に対応してカレイ科魚類の網膜には緑錐体や青錐体のほかに赤錐体を有すると推測されている（Thanapatay・袋谷, 2003）。底生生物を摂食し、浅海域にも生息するマコガレイ成魚の視覚特性も赤の感受性が含まれる広範囲のスペクトルに適応してきた可能性が示唆された。

構造変化の意味

マコガレイの変態サイズは、全長 8.8~9.7 mm（Fukuhara, 1988）である。沿岸の岸近くに分布するマコガレイやメイタガレイ *Pleuronichthys cornutus*、イシガレイ *Platichthys bicoloratus* は、沖合に分布する異体類に比べ、着底サイズが小さく、着底サイズが小さい魚種の浮遊期間は短い傾向がある（Minami and Tanaka, 1992）。マコガレイは着底完了まで短期間で視細胞が分化すると推測されるが、本研究では供試魚が 32~34 日齢の 2 日間であるにも拘わらず、浮遊期の単錐体から複錐体を含むモザイク構造に至る過程を捉えることができた。モザイクが仔魚の単錐体からどのように形成されているのかについては、多くの研究が報告されてきた（Sandy and Blaxter, 1980; Shand *et al.*, 1999; Hoke *et al.*, 2006 等）。チミジンによる標識を用いた winter flounder の研究では、単錐体の融合によって複錐体やモザイクを形成するが、それは縁辺部から単錐体の融合が開始される（Hoke *et al.*, 2006）という報告がある。本研究でマコガレイの複錐体は単錐体の融合と思われる現象が見られ、変化は縁辺部から開始されたことはこれらの報告と一致している。

マコガレイは変態前には、珪藻やカイアシ類を捕食し（南, 1981）、定位遊泳しつつ流れてくる餌を捕食するタイプ（山本ら, 2005）であるが、変態後には多毛類や *Paracalanus sp.* を摂食し食性が変化することが報告されている（南, 1981）。すなわち変態することにより網膜の視細胞の発達によって、より動きのある動

物を捕食できるようになる。単錐体と複錐体のモザイク配列は高い視精度のために重要であると考えられている (Engström, 1963)。このような錐体配列は動作探知を向上させることが示唆されている (Lyll, 1957)。マコガレイ仔魚の網膜において、単錐体と複錐体のモザイク構造は変態期以降に完成する。これはすなわち変態前の仔魚に比べて、変態後はモザイク構造の発達により視精度が高くなり、動いている餌生物や他個体を認識しやすくなる生存戦略と思われた。

第3章 カタクチイワシの視覚特性

3.1 はじめに

多獲性小型浮魚類の代表格であるカタクチイワシ *Engraulis japonicus* は沿岸から沖合の表層に生息しており、漁獲は船曳網、旋網、定置網等で漁獲される。日本国内の漁獲量でもイワシ類は首位を占め、仔魚（シラス）から稚魚、成魚すべての成長段階が鮮魚あるいは加工品として漁獲対象となっている。カタクチイワシは水産資源上重要な魚種であると同時に、ヒラメ、カツオ・マグロ類など生態系上位捕食者の餌生物として重要な役割を担っている。近年、カタクチイワシの漁獲量が減少しており、カツオの一本釣り漁業の活餌料として需要が高いことから、安定供給の一環として、試験的に種苗生産や天然仔魚からの養成システムも試みられている。

カタクチイワシは正の走光性を有していることから、一部の漁業では集魚灯を利用して漁獲されている。内橋（1953）の報告では脳の形態と走光性の関係から、カタクチイワシは走光性の強い魚に分類されている。これまでカタクチイワシ科の環境光に対する行動や視覚に関する研究は多く、*northern anchovy Engraulis mordax* では光に対する蝟集行動（Loukashkin and Grant, 1965）、カタクチイワシでは断続光の対光行動（黒木・中馬, 1953）、集魚灯下での魚探観察（黒木・中馬, 1958）、網膜運動反応（Hasegawa *et al.*, 1990）等がある。

本章では、浮魚という生態的特徴を有し、既往知見から環境光により行動の影響を受けやすいカタクチイワシを対象として視覚特性を調べることを目的とし、まず成長段階ごとの視覚特性を把握するとともに、照明条件（照度）の違いによる視覚特性の変化について検討した。

3.2 材料と方法

カタクチイワシは2014年、2015年にかけて瀬戸内海区水産研究所伯方島庁舎で生産され、同所において屋内で飼育したものを実験に供した。暗順応したカタクチイワシは氷冷麻酔を施し、低照度の赤色照明下で頭部を速やかにシャーレ

内のリンゲル液に浸漬し、角膜と水晶体を除去した。仔魚は接触による活力低下が著しいことから、海水から掬い上げた後、速やかにリンゲル液に浸漬し角膜と水晶体を除去した。分析可能と判断された個体の平均全長、および片眼あるいは両眼合わせて取得したデータ数は、仔魚、稚魚、および成魚でそれぞれ $22.1 \pm 1.7 \text{ mm}$ ($n=9$), $58.8 \pm 6.2 \text{ mm}$ ($n=5$), および $100.4 \pm 7.9 \text{ mm}$ ($n=8$) であった。ERG の分析機材は第 2 章と同じで、刺激光は 380~780 nm の 25 波長について、PFD が $0.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の各波長光を 1 秒間網膜に照射し、電位変化を記録した。解析手法は、第 2 章のマコガレイと同様である。

次に、照明条件（波長）が異なる場合の視感度の相違について調べた。本実験にはカタクチイワシ成魚を用いた。刺激光は 380~780 nm の 25 波長について、PFD は 3 段階 (0.5 , 0.2 , $0.0125 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) に設定し、各波長光を 1 秒間網膜に照射した。PFD の調整には減光フィルター (210, LEE Filters 社) を使用した。取得したデータ数は 7~10 データであった。ERG の解析方法は、第 2 章と同様である。

3.3 結果

3.3.1 成長段階ごとの視覚特性

カタクチイワシの ERG の波形の例を Fig. 3.1 に示す。マコガレイに比べ、a 波、b 波の反応が顕著に表れていた。仔魚、稚魚、成魚の ERG の解析結果を、それぞれ Fig. 3.2 に示す。分光視感度曲線は、仔魚と稚魚では 1 つのピークが存在する単峰型を示していた。一方、成魚の分光視感度曲線は仔魚、稚魚と異なり、二峰型を示した。推定した分光視感度曲線からピーク波長を求めたところ、 λ_{max} はそれぞれ 536 nm, 517 nm, 467 nm であった。カタクチイワシ仔魚の λ_{max} は最も長波長寄りであり、稚魚、成魚と成長が進むにつれピークが短波長寄りに移行した。仔魚は稚魚と異なり、紫外領域寄りの短波長 (380 nm) の相対感度が、420 nm に比べてやや高い傾向が示された。また、成魚の分光視感度曲線は青のピーク以外に、緑 (538 nm) にもピークが見られた。一方、長波長側の仔魚の応答スペクトルは 560 nm 以上で急激に減少しているが、稚魚や成魚では 560 nm 以上

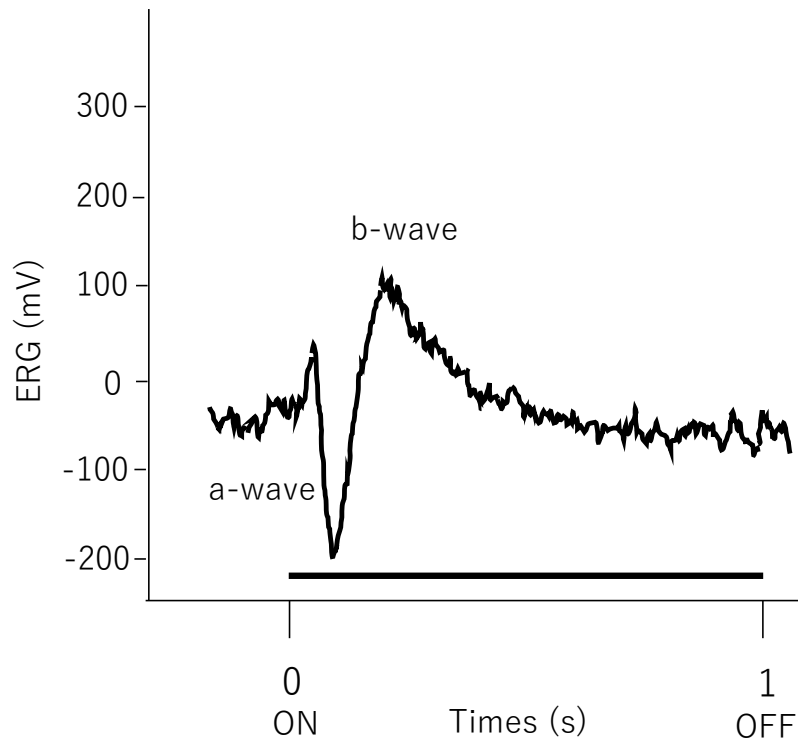


Fig. 3.1 Example of an electroretinogram (ERG) waveform response in the anchovy *Engraulis japonicus*.

The horizontal line indicates the timing and duration of the stimulus.

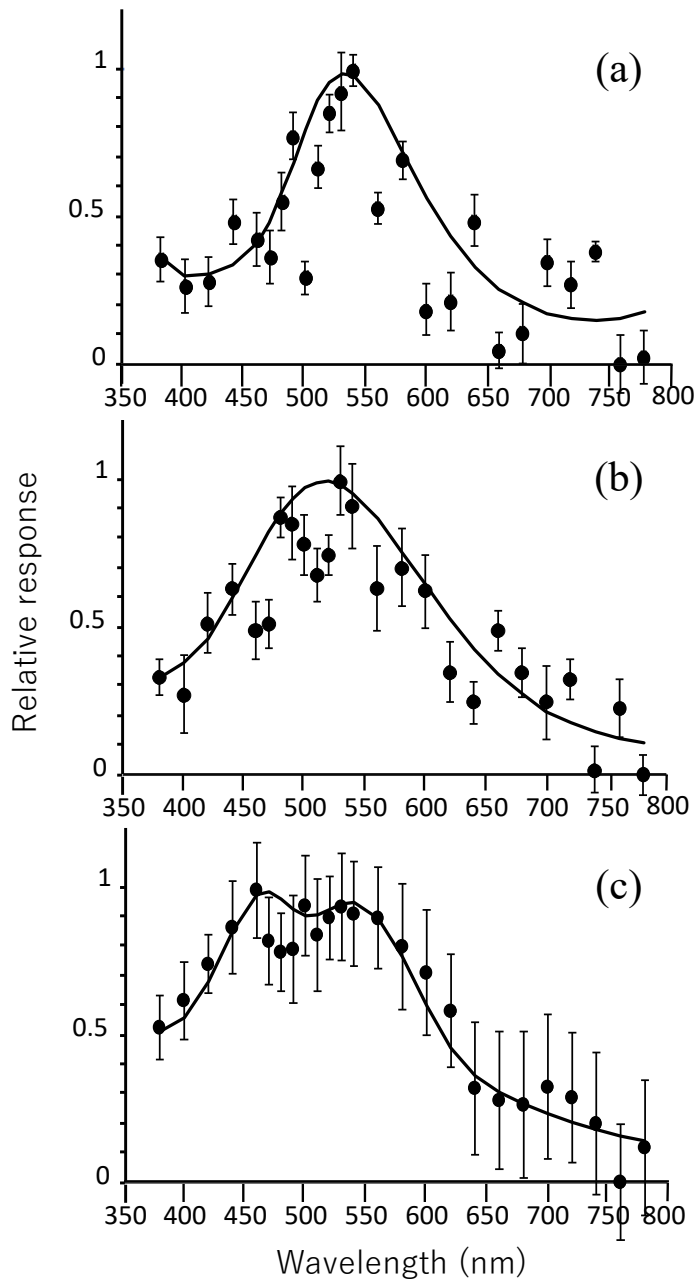


Fig. 3.2 Spectral response curve of anchovy *Engraulis japonicus*: (a) larvae, (b) juvenile and (c) adult.

Circles and vertical bars denote means and standard deviations, respectively. The solid line shows the curve of the spectral sensitivity data fitted by the SSH template.

でも緩やかな減少傾向を示していた。

3.3.2 照明条件ごとの視覚特性

カタクチイワシ成魚に PFD (0.5 , 0.2 , $0.0125 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) を変えて測定した ERG の解析結果を、それぞれ Fig. 3.3 に示す。 $0.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と $0.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ では PFD が低下したにもかかわらず、分光視感度曲線では、青と緑の 2 つのピークが存在する二峰型を示していたが、 $0.0125 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ では PFD の低下に従い、ピークがずれ、 490 nm 付近で大きなピークとなり、緑の相対感度は低下した。照明条件の違いにより分光視感度曲線の形状は変わり、視感度に変化が現れることが示された。

3.4 考察

カタクチイワシ仔魚の λ_{max} は 536 nm であり、緑であることが示された。また、紫外に近い領域にも高い感度が示された。このような特徴は、同じカタクチイワシ科の Northern anchovy の仔魚でも緑と UV に吸収波長がある (Britt *et al.*, 2001) と報告されており、本研究でも同様の結果が得られた。

カタクチイワシの垂直分布様式は成長段階により変化する。仔魚の分布は表層～ 10 m 程度 (中田・今井, 1981) であり、成魚の分布は、音響による調査では $10\sim 25 \text{ m}$ (井上・小倉, 1958), 30 m 前後 (小澤, 2010), 深い分布域では $60\sim 90 \text{ m}$ (Sawada *et al.*, 2009) との報告がある。成長が進むと分布範囲が深い方へ広がる。本論で得られたカタクチイワシの λ_{max} は、仔魚 536 nm , 稚魚 517 nm , 成魚 467 nm であり、成長が進むにつれて λ_{max} は短波長寄りに移行したことが示され、光環境への適応と考えられた。

カタクチイワシ仔魚は、マコガレイと同様に紫外領域の感受性が存在する。この要因として、第 2 章で示したように、仔魚は浮遊性でプランクトン食性であり、紫外領域の光は餌の検出に有効であることが推察される。しかし、カタクチイワシは、成長してもプランクトン食性である。ここで、稚魚や成魚では、仔魚のよ

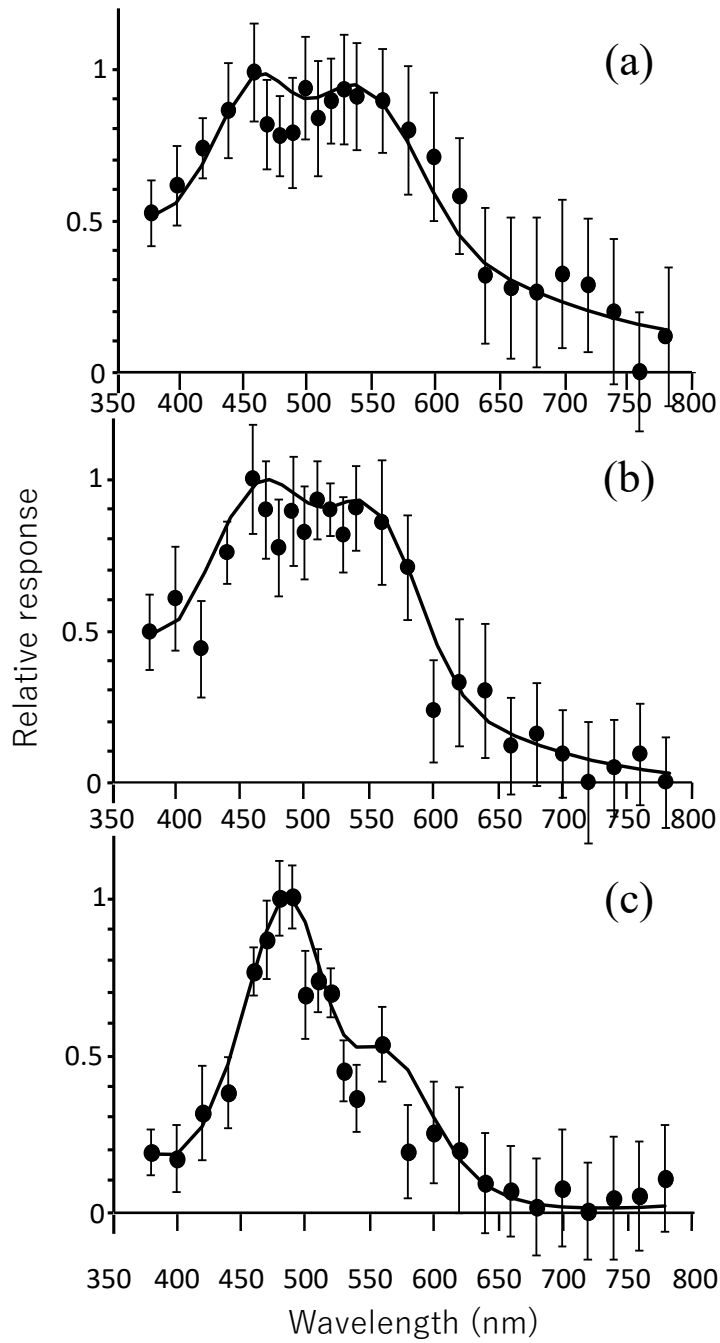


Fig. 3.3 Spectral response curve of anchovy *Engraulis japonicus* : (a) $0.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, (b) $0.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and (c) $0.0125 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Circles and vertical bars denote means and standard deviations, respectively. The solid line shows the curve of the spectral sensitivity data fitted by the SSH template.

うに紫外光寄りで感度の上昇を示さない要因を検討する。浮魚に分類され、同じニシン目でありプランクトン食性で、集群する類似の生態学的行動を示すマイワシ *Sardinops melanostictus* の成魚には紫外領域の吸収に関与する SWS1 オプシンの存在が確認されており (Miyazaki *et al.*, 2017), 紫外光に感受性があることが推定されている。一方、カタクチイワシには SWS1 オプシンの存在は確認されていない (Kodrashev *et al.*, 2012; 2013)。Northern anchovy では、紫外光の感受性に代わるプランクトン検出に有効な網膜構造として、偏光を感知する網膜構造の存在が報告されている (Novales Flamarique and Hawryshyn, 1998)。同じプランクトン食性でありながら、マイワシとカタクチイワシにおいて SWS1 オプシンの存在に違いがある要因について、偏光感覚以外で、Miyazaki *et al.* (2017) は仮説として、産卵期の違いに触れている。すなわち産卵のピーク期間が長いカタクチイワシに比べ、マイワシは産卵のピーク期間が短い (Takasuka *et al.*, 2008)。このような条件下では、季節的な紫外線量の関係が生殖行動の引き金となり、紫外光の感受性が有効に働くことを推定している。

カタクチイワシ成魚の分光視感度曲線は、青と緑にピークがある二峰型を示した。Northern anchovy の錐体は 500 nm と 540 nm にピークが示され (Novales Flamarique, 2017), 本研究の結果では青のピークはやや短波長寄りではあるものの、ほぼ合致した。梶川ら (2014) では、ERG の分析結果からカタクチイワシ成魚の λ_{\max} は 499.58 nm と推定している。ここで、カタクチイワシ成魚が緑だけではなく、青の感受性が高い要因について検討する。カタクチイワシは他の多くの浮魚と同様に日周鉛直移動し、昼間に分布がやや深くなることが知られている。また、カタクチイワシの網膜には、深海魚の多くの種に見られるタペータム (tapetum) という弱い光を反射させる光反射板が存在し、光が弱い環境に適している (Awaiwanont *et al.*, 2001)。このことはカタクチイワシがタペータムを有しない他の沿岸魚と光の感受性が異なることを示唆している。European anchovy *Engraulis encrasicolus* は季節により摂餌の日周性が変化し、夏は日中だが、冬は日没から真夜中に摂餌する (Nikolioudakis *et al.*, 2014) と報告されており、本種が薄明環境下において餌生物を認識して摂食している可能性がある

考えられる。

照明条件を変化させた分光視感度曲線の変化では、PFD が最も低い条件下では 490 nm 付近にピークが出現した。カタクチイワシの桿体は λ_{\max} が 502 nm であることが報告されている (Kodrashev *et al.*, 2012)。本研究では、やや短波長寄りであるが近い波長でピークが見られ、PFD の低下とともに桿体の寄与が向上することが示された。また、緑の感度が低下するとともに 560 nm 付近の感受性が示された。Kodrashev *et al.* (2013) は、長波長感受性オプシン (LWS) は 512 nm であることを推定している。本研究では約 560 nm を示しており、やや長波長側であるが、PFD が低下しても長波長の感受性は存在することが示された。赤の感受性に関する事例として、次のような報告がある。藤井ら (2016) は、カタクチイワシの視覚機能と特定波長照明による対光行動の試験を行った。この結果、カタクチイワシの仔魚は青い光に蝟集したが、成魚は赤い光に蝟集し、高感度の青い光では照明から離れた場所で遊泳したことを報告している。深海性のヒカリキンメダイには RH1 と RH2 オプシンの発現が観察されたが、行動は赤い光に誘発される可能性もあることが報告されている (Mark *et al.*, 2018)。カタクチイワシの視覚特性は、沿岸魚と深海魚に近い特徴を兼ね備えており、昼夜を問わず摂餌、捕食者からの逃避、集群等の能力を獲得することで、沿岸生態系において高次捕食者を支える餌料生物として、捕食リスクを最小限に抑えるための生存戦略である可能性が推察された。

第4章 クエの視覚特性

4.1 はじめに

クエ *Epinephelus bruneus* はハタ科に属し、全長 1.3m に達する大型魚である (Heemstra and Randall, 1993)。世界でもハタ科魚類の需要は高く、中国や台湾等のアジア諸国で盛んに養殖が行われている。日本で養殖されるハタ科魚類は、マハタ *Epinephelus septemfasciatus*, キジハタ *Epinephelus akaara*, クエ等である。

クエは水産上重要な種であるが、天然での漁獲量は非常に少なく、養殖魚としても高価格で取引されている。そのため、西日本を中心に増養殖の技術開発が行われ、生産技術や魚病対策など飼育技術開発がほぼ確立されている。しかし、ハタ類は成長が遅いことが知られている。クエも例外ではなく、特に水温が低下する冬期に成長が停滞し、出荷サイズ (1kg 以上) に成長するまでに 3~4 年を要する (中田, 2014)。この飼育期間が長いということが、クエ養殖の普及を妨げている主な要因の一つである (井上ら, 2015)。そこで成長を促進するための基礎研究として、水温 (井上, 2001), 給餌量 (中川ら, 2011), 塩分 (井上ら, 2015) 等の影響に関する報告があるが、飼育期間を短縮する有効な方策は見出されていない。本章では、光環境による成長促進の可能性を検討するため、効率的な種苗生産、増養殖を行う上でクエにとって好適な光環境を探求するための基礎的知見として ERG の分析を行い、成長段階ごとの分光視感度曲線の変化を調べた。また、成長段階における網膜構造の変化を調査した。

4.2 材料と方法

4.2.1 成長段階ごとの視覚特性

クエは 2016 年 12 月~2017 年 7 月にかけて入手した。仔魚は和歌山県、稚魚は静岡県、1 歳魚は長崎県の種苗生産施設から入手し、水産工学研究所に移送した。暗順応したクエは氷冷麻酔を施し、低照度の赤色照明下で眼球 (眼杯) を摘出し、速やかにシャーレ内のリンゲル液に浸漬し、角膜と水晶体を除去した。クエの仔魚はカタクチイワシの仔魚同様に、接触による活力低下が著しいことか

ら、海水から掬い上げた後、速やかにリンゲル液に浸漬して、角膜とレンズを除去した。クエ供試魚では分析可能と判断された個体の平均全長および片眼あるいは両眼合わせて取得したデータ数は、それぞれ仔魚、稚魚、1歳魚で 18.7 ± 2.2 mm (n=8), 125.7 ± 8.9 mm (n=9), 176.7 ± 9.8 mm (n=15) であった。刺激光は 380~780 nm の 25 波長について、PFD が $0.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の各波長光を 1 秒間網膜に照射し、電位変化を記録した。解析手法は、第 2 章のマコガレイと同様である。

4.2.2 成長段階ごとの網膜構造の変化

供試魚は、2017 年 7 月に和歌山県南部栽培漁業センターで人工的に生産された浮遊期仔魚と稚魚、および同年 3 月に同じく和歌山県で飼育された 2 歳魚を用いた。すべての供試魚は水産工学研究所に移送した。供試魚の平均全長は、変態前の仔魚で平均全長 13.5 ± 2.9 mm (n=7), 稚魚で同 24.9 ± 1.1 mm (n=4) および 2 歳魚で 230.7 ± 21.0 mm (n=3) であった。供試魚は、眼球を採取後速やかにブアン液固定した。そして、マコガレイの網膜同様にエタノール脱水後、常法によりパラフィン包埋を施し、切片 ($4 \sim 5 \mu\text{m}$) を作製し、倒立型ルーチン顕微鏡 (CKX41N-31PHP, Olympus co. Ltd.) で観察し、カメラ (EOSKiss-X5, Canon co. Ltd.) で画像撮影した。

4.3 結果

4.3.1 成長段階ごとの視覚特性

クエの ERG の波形の例を Fig. 4. 1 に示す。クエの ERG の分析結果では、仔魚、稚魚、1 歳魚の各成長段階で共通して、分光視感度曲線は 1 つのピークが存在する単峰型を示していた (Fig. 4. 2)。推定した分光視感度曲線からピーク波長を求めたところ、 λ_{max} はそれぞれ 528 nm, 480 nm, 470 nm であった。カタクチイワシと同様に仔魚の λ_{max} が最も長波長寄りであり、稚魚、1 歳魚と成長が進むにつれピークが短波長寄りに移行した。仔魚は稚魚に比べ、紫外領域寄りの短波長 (380 nm) の視感度がやや高い傾向が示された。一方で、長波長側の仔魚の視感

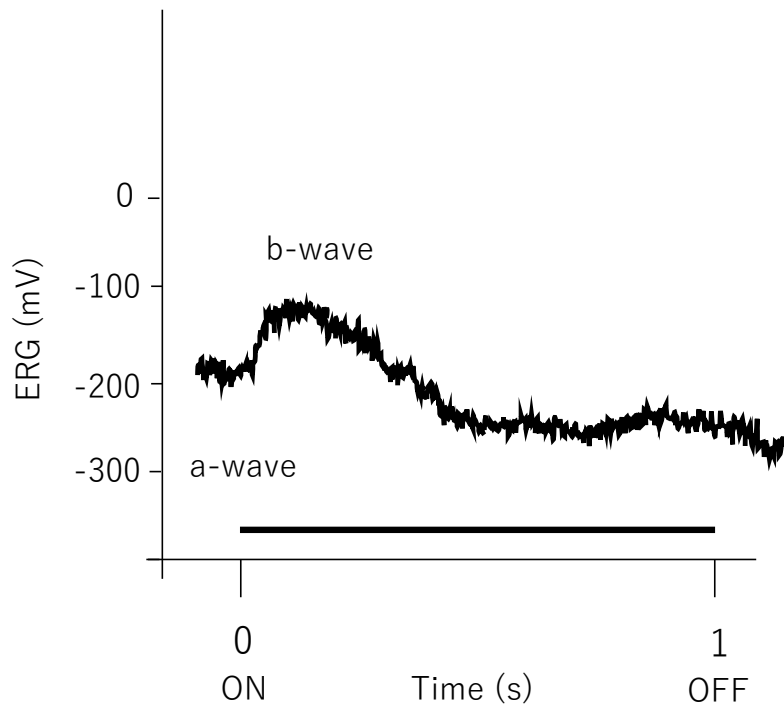


Fig. 4.1 Example of an electroretinogram (ERG) waveform response in the longtooth grouper *Epinephelus bruneus*.

The horizontal line indicates the timing and duration of the stimulus.

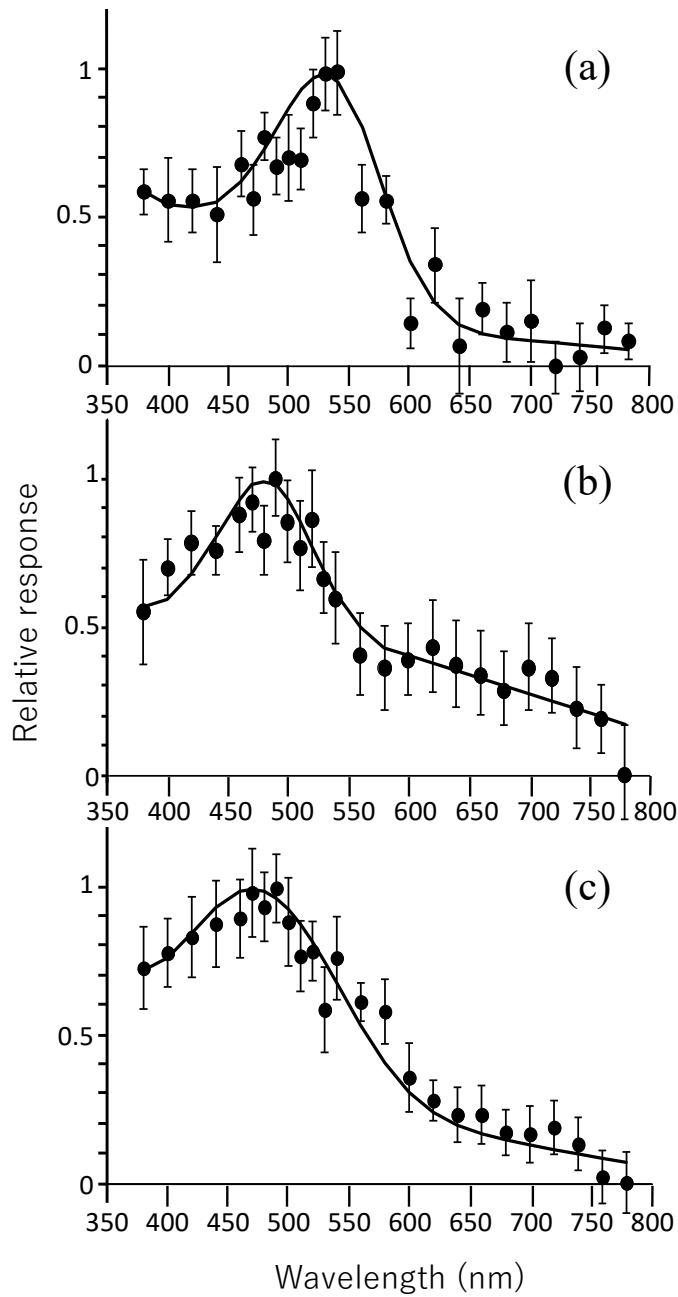


Fig. 4.2 Spectral response curve of longtooth grouper *Epinephelus bruneus*: (a) larva, (b) juvenile and (c) 1-age.

Circles and vertical bars denote means and standard deviations, respectively. The solid line shows the curve of the spectral sensitivity data fitted by the SSH template.

度は急激に減少しているが、稚魚や1歳魚では600 nm以上でも緩やかな減少傾向を示していた。

4.3.2 成長段階ごとの網膜構造の変化

クエの仔魚期の網膜構造の横断面では、単錐体のみであった (Fig. 4.3.A1)。縦断面でも錐体が観察された (Fig. 4.3.A2)。稚魚期になると、基本構造はマコガレイと同様に単錐体を取り囲むように複錐体が形成され、モザイク型を形成していた (Fig. 4.3.B1)。縦断面では錐体上部に桿体が確認された (Fig. 4.3.B2)。2歳魚は、横断面では稚魚期と同じモザイク構造を呈し (Fig. 4.3.C1)、縦断面では桿体が観察された (Fig. 4.3.C2)。稚魚と2歳魚の網膜視細胞構造は同じであり、網膜構造の発達は着底稚魚で完成すると思われた。

4.4 考察

クエの λ_{\max} は、それぞれ仔魚が528 nm、稚魚が480 nm、1歳魚が470 nmであった。ERGによるクエ稚魚の暗所視の視感度を調べた研究では、およそ500 nm (Matsumoto and Ishibashi, 2015) との報告がある。本研究ではやや短波長寄りではあるが、 λ_{\max} として近似した値が示された。また、クエの仔魚はマコガレイやカタクチイワシ同様に、紫外領域寄りの短波長 (380 nm) の視感度がやや高い傾向が示された。Matsumoto and Ishibashi (2016) は、クエのオプシン遺伝子を調べ、仔魚からは桿体オプシン (RH1)、緑感受性オプシン (RH2)、紫外線感受性オプシン (SWS1) 遺伝子の発現を観察した。また、同報告では、仔魚において発現するSWS1オプシンは、成長とともに青感受性オプシン (SWS2) へ切り替えが起こることを推定している。本研究では、仔魚に比べ、稚魚は青の視感度が高くなっており、オプシン遺伝子の切り替えによって視感度が反映された可能性が示唆された。

ハタ科魚類は仔魚から稚魚にかけてマコガレイやカタクチイワシ同様に変態し、形態が大きく変化することが知られている。既往知見では、ハタ科魚類は仔魚期に背鰭と腹鰭に伸長した鰭棘を持つのが特徴とされ、変態して鰭棘が短く

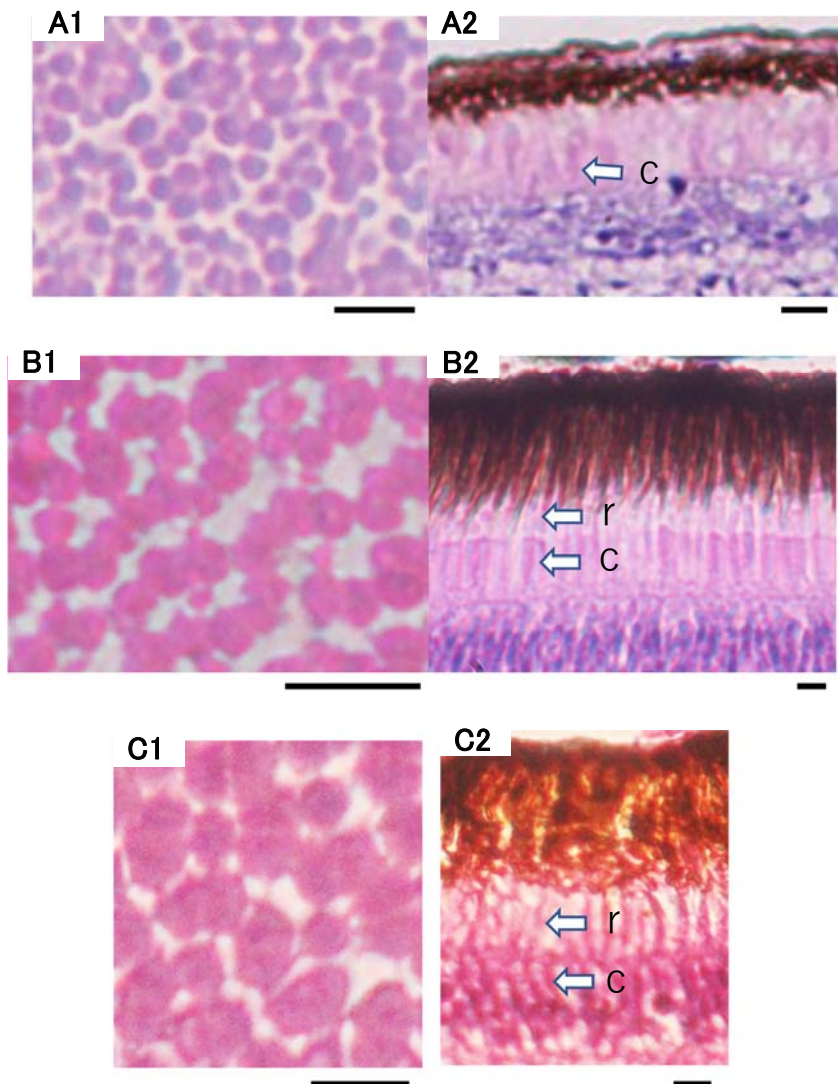


Fig. 4. 3 Photomicrographs showing the growth change of the retina of longtooth grouper.

(A1) Tangential section of retina of a pre-metamorphosis larva. That shows only one type of visual cells, i.e. single cone cells. (A2) Vertical section of retina. Arrows indicate the cone cells. (B1) Tangential section of juvenile retina. Regular square mosaic pattern can be seen. Mosaic pattern of cones with four double cones surrounding one single cone. (B2) Vertical section of retina. Arrows indicate the cone and rod. (C1) Tangential section of 2-age retina. Regular square mosaic pattern can be seen. (C2) Vertical section of retina. c, cone; r, rod. Arrows indicate the cone and rod. Scale, 10 μ m.

なる（水戸ら, 1967; Sawada *et al.*, 1999）。仔魚期は浮遊性であるが、変態して稚魚期以降は底生生活となり、稚魚は秋頃まではアマモ場、タイドプールなど浅海域に生息する。その後、成長に伴い岩礁域、より深い水深に生息域を拡大していく（山田ら, 2007）。成魚は主に岩礁や泥底に生息し、20~200m 水深に分布する等報告されている（Heemstra and Randall, 1993）。浮遊性の変態前仔魚は緑に視感度のピークが見られ、底生性に移行した稚魚は緑青、1歳魚は青にピークが出現した。クエ仔魚の分光視感度曲線の相対感度が0.8以上である高感度の波長領域は約490~560 nm、稚魚が約440~520 nm、1歳魚が約410~520 nmの範囲であるが、2歳魚の範囲は1歳魚とほぼ差がないことが報告されている（農業・食品産業技術総合研究機構, 2020）。クエは成長するに従い、生息水深が深くなり、高感度波長領域は短波長側に広がることを示された。また、長波長側に対する感度は仔魚に比べ、稚魚や成魚では高かった。Matsumoto and Ishibashi (2016) は14~40日齢の仔魚では観察されなかった赤感受性のオプシン（LWS）遺伝子が2歳魚ではその発現を観察しており、本研究の結果を裏付けるものと思われる。成魚は、浅い水深から深い水深まで広範囲に生息することから、広範囲の光スペクトルに対応した視覚特性であることが推定された。

成長に伴う網膜構造の変化については、変態を境に構造が異なることが示された。仔魚期は単錐体のみの構造であるが、変態すると単錐体と複錐体で構成されたモザイク構造となった。このような構造の変化はマコガレイと同様であり、生態の変化に対応して形態の変化とともに網膜構造も発達したと推定された。網膜では、明環境の時は色素上皮細胞が伸長するが、暗環境下では色素上皮細胞が収縮し、ミオイドの伸縮により錐体と桿体の位置が交代する網膜運動反応が起こる（田村, 1977）。稚魚期では桿体の出現により、網膜運動反応することで、光量の変化に対応して調節機能が強化される。クエの浮遊期は伸長した鰭棘があり、浮遊生活に適応しているため、生息域は浅海で光量が多く、海中の光は緑が多い環境である。一方、着底すると水深が深くなり、光量が減少し、水深が深いほど青寄りの光が多くなる。また、成長とともに餌生物が大きくなり、動きが速くなる。このように、稚魚期以降の底生生活においてクエは、表層に比べ光量

の少ない環境下で餌生物を検出，捕獲しなければならない。変態後の稚魚は，成魚と同じ構造である錐体のモザイク構造と桿体を獲得し，環境中に多い緑に加え，青の視感度を高めることで，生存に有利な視覚機能を有し，環境に適応していることが推察された。

第5章 光を利用した行動制御

5.1 はじめに

第1章で述べたように、様々な魚種において、光を用いた魚類の行動制御は有効性が示されている。本章では、マコガレイの種苗生産において光を用いて生産性の向上に資することを目的とし、特定波長光を用いた飼育実験を行った。

マコガレイの種苗生産では、高い割合で白化（近藤・杉野, 1994 ; 照井, 1996）や噛み合いによる尾鰭の欠損（近藤・杉野, 1994 ; 杉本ら, 2007 ; 植木ら, 2019）が生じることが報告され、問題視されてきた。特に尾鰭欠損は、高頻度で観察される場合があり（植木ら, 2018）、遊泳に影響を及ぼすだけでなく、欠損部分で細菌性疾病に感染する可能性があることから（杉本ら, 2007）、尾鰭欠損を防ぐ種苗生産技術が求められている。本種の尾鰭欠損の発生を防ぐために、1990年代より飼育密度や餌料調整等の検討が行われてきたが（井上ら, 1998 ; 杉本ら, 2007）、未だに有効な対策はない。本章では光を用いて攻撃行動を抑制することを目標として以下に示すことを検討した。①尾鰭欠損機序の解明、②適正な光条件の検証である。尾鰭欠損の発生機序の解明では、攻撃行動を誘発する要因を解明するために内分泌（甲状腺ホルモン）の影響を検討する。サケ科魚類では、攻撃行動の頻度と血中の甲状腺ホルモン（チロキシン T_4 ）濃度に関係があることが示されている（岩田・小島, 2008）。まず、異体類の変態に関与し、攻撃行動への抑制作用が期待される甲状腺ホルモン（チロキシン T_4 ）の動態に着目し、尾鰭欠損との関係を調べた。

次に、成長促進等の効率的な光条件の飼育環境を探索することを目的に、光条件を変え順応させたマコガレイ稚魚のストレスの指標として血中コルチゾル濃度を調べた。これらの結果から、マコガレイの種苗生産にとって尾鰭欠損防除に有効な光環境を考察する。

5.2 材料と方法

5.2.1 供試魚および T_4 濃度計測

供試魚は、千葉県水産総合研究センター種苗生産研究所で人工的に採卵・受精・孵化し、13~18℃の水温で飼育したマコガレイを用いた。2015年はFukuhara (1988) に従い、着底直前の浮遊期 (24日齢; F~Gステージ), 着底途中 (24日齢; 同), 着底直後 (35日齢; Iステージ), 着底 (48日齢; Jステージ), 稚魚期 (122日齢; Kステージ) の仔稚魚を供した。2016年, 2018年, 2019年では、日齢を基準として、共通して20~70日齢は10日齢間隔, 80~120日齢は10~30日間隔で浮遊期仔魚~稚魚に対して分析を行った (Fig. 5.1)。なお、飼育はすべての年で同じ条件に設定した。各日齢で6~12尾で計30尾 (2015年), 9~12尾で計83尾 (2016年), 9~10尾で計84尾 (2018年), 6~10尾計82尾 (2019年) を供試魚とした。T₄濃度の分析は、中央水産研究所日光庁舎にて行った。魚体中のT₄濃度分析は、サイズを測定後にKobuke *et al.* (1987) に従い、エタノールによる抽出を行った。抽出後の試料はTagawa and Hirano (1987) に従い処理を行い、T₄測定キット (GWB-F63F68, Genway Biotech Inc.) を用いて、ELISA法によりT₄濃度を測定した。

5.2.2 色の異なる光照射実験およびコルチゾル濃度分析

供試魚は2014年および2019年6月に千葉県水産総合研究センター種苗生産研究所で、人工的に採卵・受精・孵化したマコガレイ稚魚を用いた。2014年と2019年の供試魚サイズは、それぞれ、平均全長 55.1 ± 5.8 mm ($n=37$, 9~10尾/試験区) および 50.9 ± 3.0 mm ($n=35$, 11~12尾/試験区) であった。種苗生産時の個体密度と同じ密度 (500~650尾/m³) にするため、試験区は1Lビーカーに3尾投入した。2014年は馴致させ静置させた稚魚に青 (470 nm)・緑 (525 nm)・赤 (660 nm) のLED光源 (日進電子工業 (株)) を用いて、 $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ のPFDに設定し3時間照射した。2019年は緑の照度を水槽底面上で2段階100 lx (約 $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) と300 lx (約 $3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) に設定し、3時間照射し、対照区 (白: 100 lx, $2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) とともにベンゾカインで麻酔した。コルチゾル分析は、2回とも中央水産研究所日光庁舎にて行った。

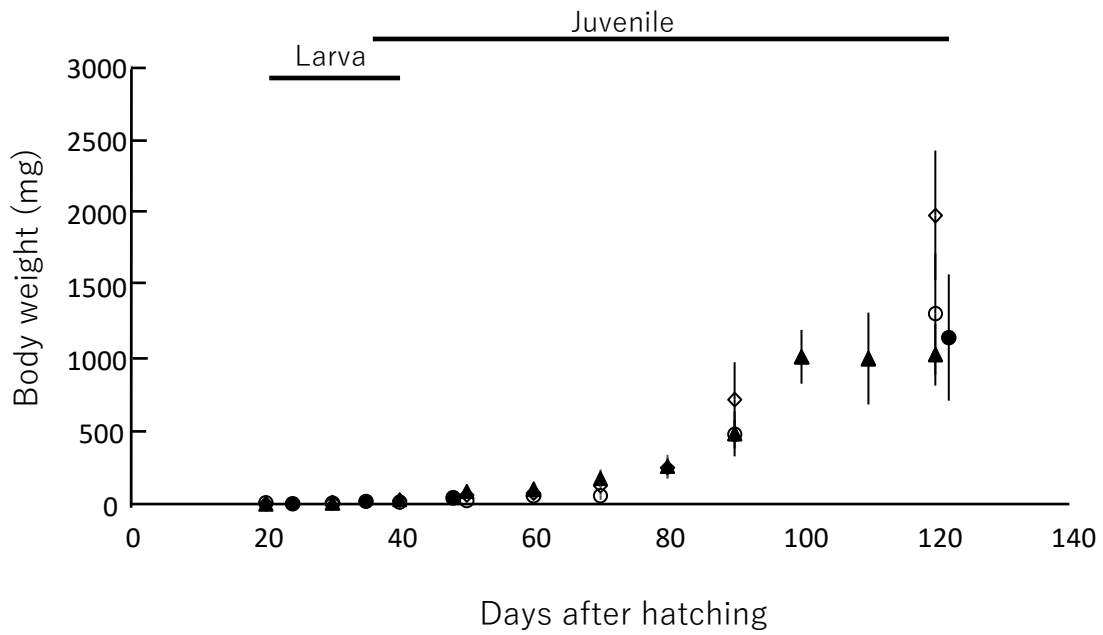


Fig. 5.1 Changes in body weight of larva and juvenile of marbled flounder

Pseudopleuronectes yokohamae.

●, 2015; ○, 2016; ◇, 2018; ▲, 2019. Vertical bars show the standard deviations.

血漿中のコルチゾル濃度分析

2015 年の実験はマコガレイの血液を採取しコルチゾル分析を行った。麻酔を施した供試魚から採血し、遠心分離して上澄み（血漿）を採取し分析まで冷凍保存した。標本はコルチゾル測定キット（EA65, Oxford Biomedical Research Inc.）を用い、ELISA 法によりコルチゾル濃度を分析した。

魚体中のコルチゾル濃度分析

マコガレイ稚魚の血液は微量なため、より小型サイズである 2019 年の実験では魚体中のコルチゾル濃度を分析した。供試魚は de Jesus *et al.* (1991) に従い、リン酸緩衝生理食塩水（PBS）を加えホモジナイズした後、ジエチルエーテルで抽出した。抽出後の試料は、同じ測定キットを用いて ELISA 法によりコルチゾル濃度を測定した。

5.3 結果

5.3.1 T₄濃度の動態

マコガレイの T₄ 濃度の動態を Fig. 5.2 に示す。2015 年の浮遊仔魚（24 日齢）の T₄ 濃度は平均 0.71 ng/g BW であったが、変態途中仔魚（24 日齢）では 0.85 ng/g BW、変態後の着底直後稚魚（35 日齢）は 1.01 ng/g BW、その後の稚魚（48 日齢）は 1.42 ng/g BW であった。122 日齢の成長の進んだ稚魚は 0.18 ng/g BW であり、着底後の稚魚期がピークであることが示された。ピークは着底後にあると推定されたため、2016 年以降は稚魚期の分析の対象日齢数を増加した。マコガレイ仔魚は 30 日齢で着底を開始し 40 日齢で眼の移動、鰭条形成とともに着底も完了し、稚魚ステージに移行した。尾鰭欠損は 40 日齢前後から出現することが報告されている（植木ら, 2019）。一方、2016～2019 年の T₄ 濃度の平均値は、20 日齢では 0.45～1.15 ng/g BW, 30 日齢で 0.39～1.19 ng/g BW, 40 日齢は 0.36～1.22 ng/g BW, 50 日齢で 0.36～1.21 ng/g BW, 60 日齢で 0.30～1.31 ng/g BW, 70 日齢 0.66～3.21 ng/g BW, 80 日齢 0.64～0.78 ng/g BW, 90 日齢 0.78～1.86 ng/g BW, 100 日齢 1.57 ng/g BW, 110 日齢 2.76 ng/g BW, 120 日齢 0.47～2.58 ng/g BW

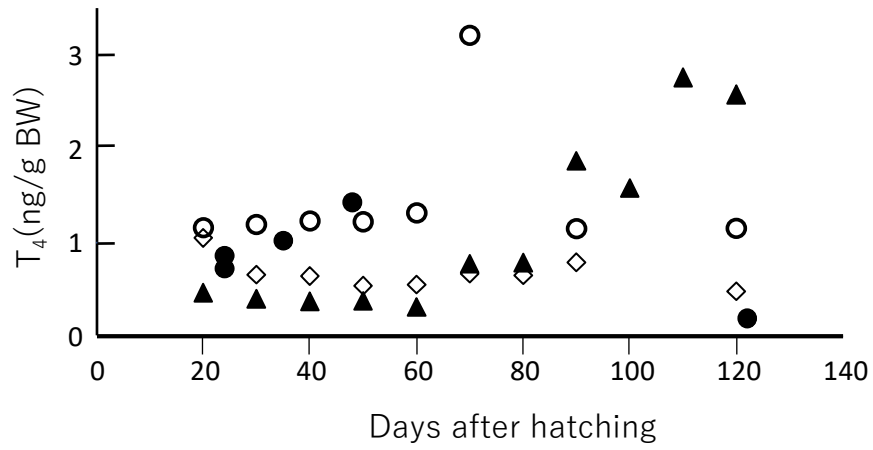


Fig. 5.2 Changes in thyroxine (T₄) concentrations in tissue from larva to juvenile of marbled flounder *Pseudopleuronectes yokohamae*.

●, 2015; ○, 2016; ◇, 2018; ▲, 2019.

であった (Fig. 5.2)。4年間の動態をまとめると、年による変動はあるが、T₄濃度のピークは70~110日齢であることが推定された。

5.3.2 尾鰭欠損防除に有効な光条件

波長の違いによる血中におけるコルチゾル濃度は、赤色LED試験区が最も高く平均 16.1 ± 18.2 ng/mL を示し、次が白 4.0 ± 8.8 ng/mL であった。また、青色LED 2.5 ± 2.6 ng/mL、緑色LED 2.6 ± 4.3 ng/mL は同程度であり、白より低い値が示された (Fig. 5.3)。この結果より、青色や緑色LEDは白よりストレスを低減させる可能性が示された。

照度の違いによる体組織中のコルチゾル濃度を分析した結果、白は平均で 19.0 ± 10.4 ng/g、緑低照度で 22.3 ± 14.0 ng/g、緑高照度で 13.7 ± 10.2 ng/g であり、緑の高照度で対照区より低い傾向が見られたものの、ばらつきが大きく有意差は得られなかった。

5.4 考察

これまで異体類の甲状腺ホルモン (チロキシン T₄) の動態は、変態期を中心に、マコガレイ (田川・木村, 1991)、ヒラメ (Tagawa *et al.*, 1990)、マガレイ *Pseudopleuronectes herzensteini*、ホシガレイ (有瀧, 2013) 等で報告があり、分析対象の期間は短いものの、変態期に急激に増加して、着底後に一気に減少していくことが共通した現象として示されている。マコガレイも40数日齢までの分析で、30日齢にピークが出現している (田川・木村, 1991)。本研究でT₄濃度の動態を調べた結果、30日齢のピークはなく、顕著なピークは70~110日齢に出現することが観察された。また、本研究の4年間の結果においてもピーク時期が年により変動する傾向が見られた。ピークの日齢が異なる要因の1つとして、異体類のT₄濃度の動態は、水温により変化することが報告されている (有瀧, 2013)。しかし本研究では、水温条件は一定であったことから、水温以外の要因が考えられた。20~60日齢のT₄濃度の変化を4年間で比較すると、その期間にT₄濃度が低い年は、高い年に比べT₄濃度が上昇するまで長時間を要している

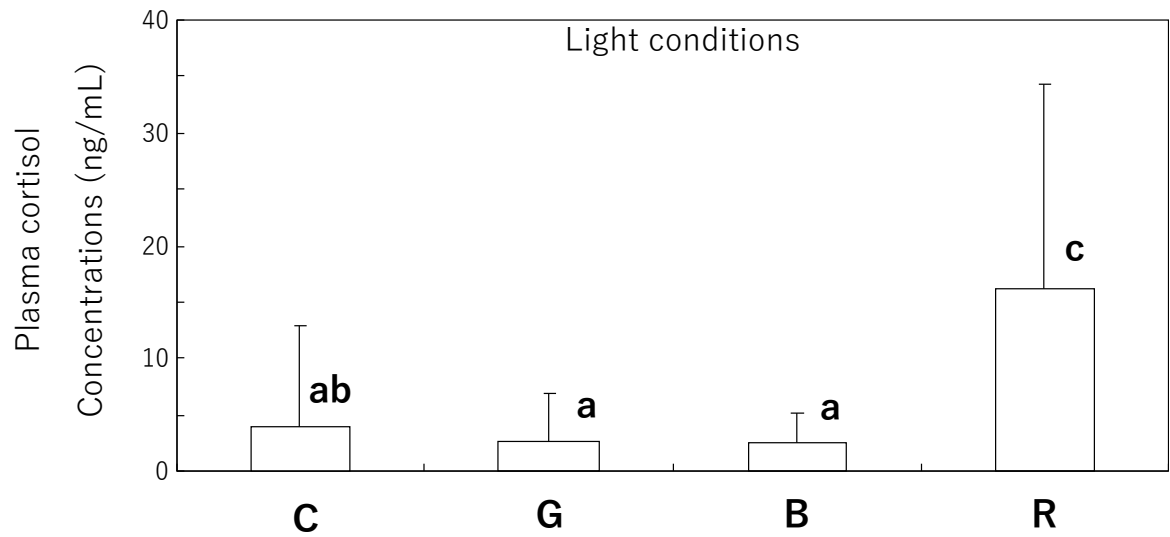


Fig. 5.3 Plasma cortisol concentrations under different light conditions.

Vertical bars show the S.D. (Different letters on bars represent significantly differences among mediums by One-way ANOVA with Dunnett multiple comparison test, $p < 0.05$).

Abbreviations: C; control, G; green, B; blue, R; red.

傾向があった。このことから、田川・木村（1991）年の実験条件が不明であるため単純比較はできないが、ピークが異なる原因は発達速度に差が生じた可能性がある。

尾鰭欠損は変態後稚魚から観察され、2018年の異形魚の出現率は51日齢以降に急増し、58日齢で約40%、70日齢で約100%となる（植木ら、2019）。T₄濃度と攻撃性は逆相関の関係にあり、T₄濃度が高いと攻撃性が低く、T₄濃度が下がると攻撃行動が増すことがサクラマス等で報告されている（岩田・小島、2008）。マコガレイもT₄が攻撃行動に関与したとすれば、年による変動はあるが、T₄濃度ピーク時近くの日齢における稚魚の攻撃行動が増加することが推測され、稚魚期にかけて攻撃性が継続することが示唆された。T₄濃度の減少時に攻撃行動が増加するとすれば、このT₄濃度の動態は、尾鰭欠損率の動向を裏付けると推察される。

噛み合いが開始されるのは変態後の稚魚期からである。そこで、次に噛み合い発生のトリガーとなる要因を検討する。第2章では、変態期におけるマコガレイの網膜構造の変化について示した。マコガレイは変態すると網膜構造が著しく発達し、視覚能力の向上が示唆された。海中ではマコガレイの変態後の視覚機能の発達は、摂餌や捕食者からの逃避、繁殖等、生存上重要であるが、種苗生産におけるマコガレイ稚魚にとっては、生存上有効な網膜構造の発達が別の側面で影響を与える。人工的な水槽環境では、マコガレイ仔魚は変態することにより、浮遊性から底生性へ移行し、生息分布が三次元空間から二次元空間へと変化する。水槽の底面では密度が高くなり、個体間距離が縮小する。変態後に視認能力が高まることで、距離の縮小と相まって他個体が視認されやすくなる。そのため、優位個体が劣位個体に対して噛み合い行動を起こす可能性が高い。社会順位（集団の中での優位、劣位）と cortisol 濃度の関係について様々な魚種で調べられており、社会構造の違いでストレスは種により差が生じると報告されている（岩田、2016）。天然海域と異なり飼育現場では、限られた水槽底面空間の中で、浮遊期にはなかった新たな社会構造が生まれ、ストレスが発生しやすくなったのではないかと考えられた。このようにマコガレイの変態による視覚能力の向上

と内分泌の影響により、変態後から噛み合い行動が解発されることが推定された。

異体類における攻撃行動は、winter flounder (Fairchild and Howell, 2001) , ヒラメ (Sakakura and Tsukamoto, 2002) で報告がある。winter flounder も、マコガレイ同様噛み合いにより尾鰭欠損が発生する。しかし、発生要因は飼育密度ではなく、魚体サイズの違いであることが報告されており、サイズを統一することの重要性を述べている (Fairchild and Howell, 2001)。マコガレイの飼育現場では、成長が進むと、サイズ差を少なくするために、大型群と小型群に選別を行っている (植木ら, 2018)。そのため、サイズの違いが噛み合い行動を活発化する要因とは考えにくい。ヒラメでも噛み合いによる攻撃行動を観察しているが、その発生の開始はマコガレイと同時期である変態完了時であり、46 日齢までの観察で噛み合いは増加した (Sakakura and Tsukamoto, 2002)。攻撃行動の発生する意味について、Sakakura and Tsukamoto (2002) は、ヒラメが着底後の生息場で稚魚の密度が高いと餌と空間の競争が成長とともに高まり、攻撃行動によって沖合への移動が誘発される可能性を推測している。サケ科魚類の攻撃行動は、降河期に変態の進行とともに減少するが、降河期を過ぎても淡水に留めた個体は攻撃行動が活発化すると報告されている (岩田・小島, 2008)。Fukuhara (1988) は、マコガレイの仔魚から稚魚にかけて形態学的に A~K ステージ分けを行っている。この中で最も発達の進んだ K ステージは、70 日齢に観察されたとしている。J ステージと K ステージの大きな変化は、K ステージにおいて側線が識別され、色素沈着が進むことにある。T₄濃度がピークを示す時期は、この K ステージへの移行時期に相当する可能性が高い。すなわち、マコガレイにとって、変態の最終段階を迎えた稚魚期の攻撃行動の活発化は、内分泌の影響により、天然海域での nursery ground からの移出を誘導するために重要なプロセスである可能性が推測された。

天然海域では、こうしたマコガレイの攻撃行動は、新たな生息域への誘導であるが、移動範囲が限定される高密度の人工水槽の中では、攻撃を受けるマコガレイには、逃げ場が少なく尾鰭欠損が進むと考えられた。サケ科魚類では降河行動

に甲状腺ホルモン、成長ホルモン、コルチゾルが影響を及ぼすことが報告されている (Iwata, 1995)。ヒラメでは、変態のクライマックス期にコルチゾル濃度と T₄ 濃度が増加する (de Jesus *et al.*, 1991)。マコガレイも変態にコルチゾルが関係している可能性がある。今後は、T₄ 濃度とともに、コルチゾル濃度の動態についても検討する必要がある。

尾鰭欠損が生じるメカニズムの要因の一部が、上記のように推定された。そこで、光を用いて尾鰭欠損を防除するためには、噛み合い行動が発生する変態後から、T₄ 濃度のピークを超えた 110 日齢程度を光照射期間とする必要があると考えられた。次に必要なことは光条件であり、攻撃性を抑制する波長の特定である。

マコガレイ稚魚に波長光の照射によるコルチゾル濃度を調べた結果、青や緑はストレスを低下させ、攻撃行動の抑制の可能性が示唆された。青や緑の波長光照射でストレスを抑制できる試験は Nile tilapia (Volpato and Barreto, 2001) , goldfish *Carassius auratus* (Song *et al.*, 2016) 等でも報告されている。

マコガレイの波長光を用いた実証試験で、植木ら (2019) はマコガレイ稚魚を対象に、対照区 (水銀灯+蛍光灯)、赤 (655 nm)、青 (465 nm)、緑 (525 nm) の LED 照明下で 50 日間飼育し、噛み合いによる尾鰭欠損を生じた異形魚の出現率と成長を比較した。その結果、緑光照射が噛み合い行動を抑制し、成長の促進に効果があることを報告している。第 2 章でマコガレイの視覚特性を調べた結果、緑に視感度が高いことが示されたことから、緑の照明は視認性を高めることが推定され、内分泌にも影響し (Takahashi *et al.*, 2016)、成長促進にも効果が示されたものと推定される。

緑の照度を変えたコルチゾル濃度の実験では、供試魚が麻酔状態に至るまで時間を要してしまったため、ばらつきが大きくなり、有効性を示す照度を明らかにすることはできなかった。今後、麻酔方法を改善し、より有効な照度を検討する必要がある。

本章の結果をまとめると、マコガレイの尾鰭欠損を防除するには、緑光の照射が有効であること、攻撃行動を抑制するための照射期間は、変態後の着底期から 110 日齢程度までであることが示された。

第6章 総合考察

6.1 生態と視覚の関係

本研究では、現在重要な水産資源として種苗生産が行われている、生態が異なる3魚種、マコガレイ（異体類）、カタクチイワシ（浮魚）、クエ（底魚）を研究材料として、生産効率を高め、安定的に、省エネルギーで種苗を量産する技術に資するために、視覚という感覚機能の側面から基礎的知見を集積することを目的とした。

視覚が生態と密接に関連があることは、Kobayashi (1962), Loew and Lythgoe (1978) 等の研究によって示されてきた。それは、魚類が、プランクトン、有機懸濁物等が存在する海中の多様な環境光のスペクトルの変化に対応して、網膜の視細胞の λ_{\max} をシフトさせるというものである。本論で対象とした3魚種はすべての成長段階で生息水深や食性、繁殖等が大きく異なることが知られている。しかし、この生態と視覚の関係性の類型を把握することで、種苗生産の効率的飼育を行うための光環境が推定可能となるものと考えられる。本章では、本研究で得られた成果から、効率的飼育のための光環境を考察する。

3魚種は生態が大きく異なるが、初期生活史では共通する部分が多い。その一つが仔魚から変態を経て稚魚に移行する点である。マコガレイ（第2章）やクエ（第4章）の仔魚の網膜の視細胞は単錐体が点在していた。Britt *et al.* (2001) は海産魚22種の仔魚を調べた結果、20種で緑を吸収する錐体視物質の存在を報告している。沿岸水ではおよそ500~550 nmが最も透過率が高い (Jerlov, 1964)。22種の仔魚のほとんどは日中に海水柱の表面近くに分布しており、緑の感受性をもつ錐体は仔魚の視覚的行動にとって有利であると報告されている (Britt *et al.*, 2001)。本研究でもマコガレイの初期稚魚期、カタクチイワシ、クエの仔魚期において緑にピーク波長が示され、Britt *et al.* (2001) を支持する結果となった。また、共通した仔魚の視覚の特徴として、紫外領域に対する感受性の存在が認められた。紫外光は水分子による散乱が大きいため、紫外光での視認は近距離で効果がある (Losey *et al.*, 1999)。小型の仔魚がプランクトンを検出できる視覚範囲

は1~2体長程度 (Wahl *et al.*, 1993) と報告されており, そのような短い距離であれば, 餌の可視性に対する短波長の散乱の影響は減少する (Britt *et al.*, 2001)。また, 紫外光はプランクトンの検出に寄与すると推定されている (Browman *et al.*, 1994)。以上のことから, 遊泳力が少なく, 視覚機能が未熟な仔魚の視覚特性は, 環境中に最も多いスペクトルである緑の感受性および表層近くの紫外光の感受性を利用して, 餌の検出, 視認能力を高めていると推察された。

また, マコガレイとクエは網膜構造が, 変態により変化することが示された。マコガレイ, クエは, 変態前には単錐体のみ点在していた。変態が進むと, マコガレイでは単錐体が融合して複錐体を形成し, その後単錐体を中心として複錐体を取り囲むモザイク型であることが示された (第2章)。変態後のクエの網膜においても, モザイク構造が観察された (第4章)。モザイク型の構造は高い視精度のために重要であり (Engström, 1963), 動作探知を向上させることが示唆されている (Lyll, 1957)。異体類では, 変態後に桿体が出現することが報告されている (Kawamura and Ishida, 1985)。変態後は錐体の発達だけではなく, 桿体の発達が加わることで網膜運動反応が起こり, 光の調節機能が進み, 光が届きにくい環境にも適応できるようになることが示唆された。

加えて, 多くの魚種の一般的な傾向として, 成長が進むにつれて生息水深が深くなることである。しかし3魚種の生息水深は異なる。そのため, 3魚種で大きく異なったのは, 視感度であり, 魚種ごとに λ_{\max} はそれぞれ異なることが示された。生息水深と視感度の関係を検討するため, ここで改めて成魚の生態をまとめると次の通りである。

マコガレイ: 底生性であり, 潜砂する。ベントス食性。水深 90 m 程度まで分布 (社団法人全国豊かな海づくり推進協会, 2006)。産卵時に浅海域に移動。

カタクチイワシ: 浮魚でプランクトン食性。音響調査で 60~90 m 層に分布 (Sawada *et al.*, 2009)。成魚は網膜にタペータム (tapetum) が存在し, 光が届きにくい環境に適応している (Awaiwanont *et al.*, 2001)。

クエ: 岩礁域や泥底に生息し, 肉食性。水深 200 m まで分布 (Heemstra and Randall, 1993)。

そこで、それぞれの生態を考慮すると、3魚種の視覚特性は以下のように考えられた。視感度が最も高い波長の光は、本研究における3魚種の最も初期段階（カタクチイワシ、クエは仔魚、マコガレイは稚魚）ではすべての魚種で緑であり、成長とともにより短波長寄りとなる。成魚のピーク波長は、マコガレイでは緑、カタクチイワシは青と緑、クエは青に示された。成魚の生息水深は、マコガレイとカタクチイワシは水深100 m未満であり、緑に高い視感度が示されている。一方、生息水深が深いクエは青の視感度が高い。これらの結果は、対象種がそれぞれ生息している光環境に適応した視覚特性を示していると考えられる。他方、カタクチイワシでは青の感度が高いことが示された要因は、第3章で示した。それは、カタクチイワシは沿岸魚でありながら、高次捕食者を支える餌生物として、生存していくために昼間だけでなく薄明環境においても視認性が高まる網膜構造を有し、深海魚に近い視覚機能を獲得したためと考えられた。しかし、分光視感度曲線の相対感度が0.8以上の高感度波長を見ると、3魚種とも成魚は緑から青にかけての領域であることが示された。

このように生態と視覚特性との関係は深く、種苗生産や養殖の環境設定を選定する上で極めて重要な情報となり得る。

6.2 種苗生産の効率化に向けて

本論では、3魚種の成長段階ごとの視覚特性を明らかにした。その結果、仔魚から稚魚、そして成魚に至る過程で、視覚特性は変化していくことが示された。そのため、種苗生産の現場において仔魚、稚魚、親魚養成まで最適な光環境での飼育を目指す場合、そのステージに対応した照明のプラットフォームを整備する必要がある。特に仔魚期は初期減耗が大きく、その後の生産量に大きく影響を与えることから、仔魚期の生残率を高め、成長を促進させる光環境の選択は重要である。本研究では、仔魚にとって視感度が高い波長は緑であるが、餌の検出には紫外光が有効であることが示された。緑の光は、様々な魚種で成長促進効果が示されており（第1章）、効率的飼育に有効な光として推奨される。一方、紫外光は、飼育で照射した場合、奇形の発生率が上昇し、生存率低下の悪影響が出る

という報告があり (Villamizar *et al.*, 2014), 作業上人の目にも有害である。そのため、紫外光の使用には問題が多い。仔魚にとって紫外光は餌の検出に有用な光ではあるが、使用にはさらなる実験が必要である。

また、稚魚期における問題の一つである攻撃行動を抑制することの有効性を調べるため、マコガレイ稚魚の攻撃行動の発生機序を推定し、光を用いた抑制の可能性について検討した。稚魚期以降の攻撃行動については、ヒラメやトラフグ等で共食いの発生が知られており、問題視されている。本研究で得られた成果は、このような攻撃性のある対象種に適切な光環境を調整し、ストレスを低減することができるならば、攻撃行動抑制の可能性が期待される。さらにマコガレイの稚魚は、攻撃抑制効果が観察された緑照射で成長促進も推定されている (植木ら, 2019)。このことから、稚魚期以降の飼育には、成長促進と攻撃性の抑制等の行動を制御する光環境を整備できれば、より効率的な生産が可能となる。

光の条件は波長のほかに、明るさ (照度) や周期 (照射時間) の検討が必要である。第3章では、カタクチイワシの成魚を対象に照明条件を変えた視覚特性の変化を検討した。その結果、PFDの低下に伴い、ピーク波長が桿体の吸収波長寄りになること、また緑の視感度が低下する傾向が示された。このように種苗生産の効率化を目指した光環境を探索する場合、波長だけでなく照度 (明るさ) も考慮しなければならない。これまで照度の変化による実験 (第1章) では、効率的な照度は魚種ごとに異なることが推測される。

以上をまとめると、視覚機能に対応し、適切な光の条件を選択することにより、多くの魚種において、行動制御の可能性がある。対象となる魚種の視覚特性を解明し、その生態を考慮しつつ照明技術として応用することは、対象種が有している視覚能力をより向上させる可能性が高い。

今後、さらに多くの魚種で種苗生産、養殖業に効果的な光条件を把握するためには、仔魚から成魚までのすべてのステージでの生態を把握し、ステージごとに变化する視覚特性、対光行動、生理現象を総合的に理解することが必要である。

謝 辞

本論文の成果を纏めるにあたり、東京海洋大学荒川久幸博士には終始暖かいご指導と適切なお鞭撻を賜りました。ここに深甚なる謝意を表します。また、本論文の校閲並びに貴重なご助言を賜った根本雅生博士、秋山清二博士に深く感謝申し上げます。

本研究を進めるにあたり、水産研究・教育機構水産工学研究所元所長前野幸男博士、日向野 純也博士、業務推進部長山田陽巳博士、水産業システム研究センター長越智洋介博士、元センター長明田定満博士、渡部俊広博士、上野康弘博士には数多くのご指導およびご助言を賜りました。深く感謝の意を表します。

元エネルギー利用技術グループ長であった長谷川英一博士、鹿児島大学安樂和彦博士、東京海洋大学稲田博史博士には、視覚研究に関して基礎から丁寧にご指導いただきました。ここに厚く御礼申し上げます。

研究を進めるにあたり、水産工学研究所の高山 剛博士、澤田浩一博士には光学的知見に関する有益なご助言と実験機材のご支援を賜りました。また、実験魚の飼育や分析補助として太田美由紀氏ほか水産工学研究所の職員各位にはご支援を頂きました。ここに心から感謝の意を表します。

第2章と第5章のマコガレイの研究にあたっては、研究当時千葉県水産総合研究センター種苗生産研究所富津生産開発室の職員であった宇都康行氏、石橋賢一氏、植木 誠氏、そして池上直也室長、深山義文氏をはじめ富津生産開発室の方々にご尽力を賜りました。心より感謝申し上げます。また、第5章のT4濃度およびコルチゾル濃度分析についてのご指導とELISA法による分析でご尽力賜りました中央水産研究所矢田 崇博士、前処理についてのご指導とご尽力賜りました阿部倫久氏には衷心より厚く御礼申し上げます。第3章のカタクチイワシの研究を遂行する上で、当時瀬戸内海区水産研究所伯方島庁舎の太田健吾博士、米田道夫博士、山田徹生氏、津崎龍雄氏にはご尽力を賜りました。心より感謝申し上げます。

第4章のクエの仔魚から成魚の視覚特性を研究するにあたり、公益財団法人

和歌山県栽培漁業協会 和歌山県南部栽培漁業センター大下 優氏にはクエのご提供およびご尽力を賜りました。厚く御礼申し上げます。また、供試魚をご提供して下さいました、当時(株)五島ライブカンパニー社長(現:(株)五島ヤマフ)出島 誠氏、静岡県温水利用センター静岡県漁業協同組合連合会温水利用研究センター、長崎県漁業公社の方々に感謝申し上げます。また、西海区水産研究所吉村 拓博士、藤浪祐一郎氏、篠田理仁氏にはご支援賜りました。ここに感謝の意を表します。

学位取得に向けて暖かく鼓舞していただき、有益な助言を賜りました東京海洋大学名誉教授上村 豊博士に心より御礼申し上げます。

最後に、生前いつも励まし心の支えになってくれました、亡き父 忠秋と母 けいに心から感謝します。

なお、本研究は水産研究・教育機構開発調査センター開発事業連携強化プロジェクト「光によるカタクチイワシの行動制御技術の開発」、農研機構生研支援センター「革新的技術開発・緊急展開事業(うち地域戦略プロジェクト)」の支援を受けて行いました。関係者各位に感謝申し上げます。

引用文献

- Archer, S., A. Hope and J. C. Partridge (1995) The molecular basis for the green-blue sensitivity shift in the rod visual pigments of the European eel. Proc. R. Soc. Lond. B. 262, 289-295.
- 有瀧真人 (2013) 飼育したカレイ科魚類の変態期に発現する形態異常とその防除に関する研究. 水研センター研報, **37**, 147-197.
- Awaiwanont, K., W. Gunarso, M. Sameshima, S. Hayashi and G. Kawamura (2001) Grouped, stacked rods and tapeta lucida in the retina of Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. Fish. Sci., **67**, 804-810.
- Bateson, W. M. A. (1889) The sense-organs and perceptions of fishes; with remarks on the supply of bait. J. Mar. Biol. Assoc. Lond., **1**, 225-257.
- Battaglione, S. C. and R. B. Talbot (1990) Initial swim bladder inflation in intensively reared Australian bass larvae, *Macquaria novemaculeata* (Steindachner) (Perciformes, Percichthyidae). Aquaculture, **86**, 431-442.
- Bauer, V. (1910) Über das Farbenunterscheidungsvermögen der Fische. Pflüger's Arch. ges. Physiol., **133**, 7-26.
- Beatty, D. D. (1966) A study of the succession of visual pigments in Pacific salmon (*Onchorhynchus*). Can. J. Zool., **44**, 429-455.
- Britt, L. L., E. R. Loew and W. N. McFarland (2001) Visual pigments in the early life stages of Pacific northwest marine fishes. J. Exp. Biol., **204**, 2581-2587.
- Browman, H. I., I. Novales Flamarique and C.W. Hawryshyn (1994) Ultraviolet photoreception contributes to prey search behaviour in two species of zooplanktivorous fishes. J. Exp. Biol., **186**, 187-198.
- Carrillo, M., N. Bromage, S. Zanuy, R. Serrano and F. Prat (1989) The effect of modifications in photoperiod on spawning time, ovarian development and egg quality in the sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). Aquaculture, **81**, 351-365.
- Clarke G. L. (1936) On the depth at which fish can see. Ecology, **17**, 452-456.

- Downing, G. and M. K. Litvak (1999) The influence of light intensity on growth of larval haddock. *N. Am. J. Aquac.*, **61**, 135-140.
- Downing, G. and M. K. Litvak (2001) The effect of light intensity and spectrum on the incidence of first feeding by larval haddock. *J. Fish. Biol.*, **59**, 1566-1578.
- Engström, K. (1963) Cone types and cone arrangements in teleost retinae. *Acta Zool.*, **44**, 179-243.
- Evans, B. I. and R. D. Fernald (1993) Retinal transformation at metamorphosis in the winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). *Vis. Neurosci.*, **10**, 1055-1064.
- Fairchild, E. A. and W. H. Howell (2001) Optimal stocking density for juvenile winter flounder *Pseudopleuronectes americanus*. *J. World Aquacult. Soc.*, **32**, 300-308.
- von Frisch, K. (1912) Sind die Fische farbblind?. *Zool. Jahrb. Physiol.*, **33**, 107-126.
- von Frisch, K. (1925) Farbensinn der Fische und Duplizitätstheorie. *Zeit. vergl. Physiol.*, **2**, 393-452.
- 藤井徹生・太田健吾・米田道夫・津崎龍雄・山田徹生・竹島 利・小島大輔・柴田玲奈 (2016) 平成 26 年度海洋水産資源開発事業近海かつお釣：九州周辺～三陸沖周辺海域に係る光によるカタクチイワシの行動制御技術の開発に関する報告書。平成 26 年度海洋水産資源開発事業報告書（近海かつお釣：九州周辺～三陸沖周辺海域），国立研究開発法人水産総合研究センター，開発調査センター，**10**, 83-93.
- Fukuhara, O. (1988) Morphological and functional development of larval and juvenile *Limanda yokohamae* (Pisces: Pleuronectidae) reared in the laboratory. *Mar. Biol.*, **99**, 271-281.
- 古瀬正浩・五味正揮・沼田智幸・袋谷賢吉(1999)ヒラメの網膜 S 電位のスペクトル応答特性。日水誌，**65**， 901-902.
- Grundfest, H. (1932) The spectral sensibility of the sun-fish as evidence for a double visual system. *J. Gen. Physiol.*, **15**, 507-524.
- Hasegawa, E., H. Kobayashi and H. Niwa (1990) Retinomotor response of the fish concentrated around an underwater lamp. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **56**, 367.

- Hasegawa, E. and D. Miyaguchi (1997) Changes in scotopic spectral sensitivity of ayu *Plecoglossus altivelis*. Fish. Sci., **63**, 509-513.
- Hayasaka, O., Y. Takeuchi, K. Shiozaki, K. Anraku and T. Kotani (2019) Green light irradiation during sex differentiation induces female-to-male sex reversal in the medaka *Oryzias latipes*. Sci. Rep., **9**, 2383, <https://doi.org/10.1038/s41598-019-38908-w>.
- Heemstra, P. C. and J. E. Randall (1993) FAO species catalogue. Vol. 16, Groupers of the world (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod, hind, coral grouper and lyretail species known to date. FAO Fish. Synop., **125**, 382 pp.
- Hess, C. (1909) Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen. Arch. Augenheilkde, Wiesbaden, **64** (suppl.), 1-38.
- Hoke, K. L., B. I. Evans and R. D. Fernald (2006) Remodeling of the cone photoreceptor mosaic during metamorphosis of flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). Brain Behav. Evol., **68**, 241-254.
- Imsland, A. K., S. O. Handeland and S. O. Stefansson (2014) Photoperiod and temperature effects on growth and maturation of pre- and post-smolt Atlantic salmon. Aquac. Int., **22**, 1331-1345.
- 稲田博史・有元貴文・長島徳雄・飯田浩二 (2010) まえがき. 水産学シリーズ 166 漁灯を活かす技術・制度の再構築へ (稲田博史・有元貴文・長島徳雄・飯田浩二編), 恒星社厚生閣, 東京, p. 3-4.
- 稲田博史・小倉道男 (1988) イカ釣り漁業における集魚灯の変化. 東水大論集, **24**, 189-207.
- 井上雅之・山田嘉孝・牧野直・松丸豊 (1998) マコガレイ種苗生産. 平成 8 年度千葉県東京湾栽培漁業センター業務報告書. 39-46.
- 井上実・小倉通男(1958) 東京湾におけるカタクチイワシの遊泳層について. 日水誌, **24**, 311-316.
- 井上美佐 (2001) クエの摂餌と成長に及ぼす水温の影響. 三重水技研報, **9**, 35-

38.

- 井上誠章・岩崎隆志・嶋田幸典・佐藤 潤・西岡豊弘 (2015) クエ *Epinephelus bruneus* 稚魚の成長に及ぼす飼育塩分の影響. 日水誌, **81**, 803-810.
- 石田 修・坂本 仁・高尾義広 (1973) ヒラメ種苗生産技術開発試験. 千葉県水産試験場試験調査報告, **30**, 5-13.
- 石井光廣・伊藤 靖・當舎親典・片山知史 (2018) 東京湾湾奥におけるマコガレイ卵の分布の特徴. 千葉県水産総合研究センター研究報告, **12**, 55-62.
- 岩田恵理 (2016) 魚類における社会順位とホルモン. ホルモンから観た生命現象と進化シリーズ第7巻 生態防御・社会性 (水澤寛太, 矢田 崇編), 裳華房, 東京, p.191-202.
- 岩田一夫 (1995) 種苗の健康管理. 平成7年度栽培漁業技術研修事業基礎理論コース種苗期疾病対策シリーズ No.1, 水産庁, (社) 日本栽培漁業協会, 東京, p. 1-11.
- Iwata, M (1995) Downstream migratory behavior of salmonids and its relationship with cortisol and thyroid hormones: A review. *Aquaculture*, **135**, 131-139.
- 岩田宗彦・小島大輔 (2008) サケ科魚類の降河行動の解発まで. 比較内分泌学, **34**, 82-85.
- Jerlov, N. G. (1964) Optical classification of ocean water. In *Physical aspects of light in the sea*. Univ. Hawaii Press, Honolulu, p. 45-49.
- de Jesus E. G., T. Hirano and Y. Inui (1991) Changes in cortisol and thyroid hormone concentrations during early development and metamorphosis in the Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **82**, 369-376.
- 梶川和武・毛利雅彦・中村武史・濱野 明 (2014) 棒受網のための LED 水中灯による海中の光環境のカタクチイワシ視感度に基づく評価. 数理水産科学, **11**, 44-53.
- 上城義信 (1986) 別府湾北部海域におけるマコガレイ卵・稚仔とその他の生物種組成. 第18回南西海区ブロック内海漁業研究会報告, 59-81.
- 川本信之・竹田正彦 (1950) 魚類の趨光性に関する研究 (第I報) 海産稚魚の行

- 動に及ぼす光波長の影響に就て. 魚類学雑誌, **1**, 101-115.
- Kawamura, G. and K. Ishida (1985) Changes in sense organ morphology and behaviour with growth in the flounder *Paralichthys olivaceus*. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish., **51**, 155-165.
- 河村正二 (2009) 錐体オプシン遺伝子と色覚の進化多様性：魚類と霊長類に注目して. 比較生理生化学, **26**, 110-116.
- Kobayashi, H. (1962) A comparative study on electroretinogram in fish, with special reference to ecological aspects. J. Shimonoseki Coll. Fish., **11**, 407-538.
- 小林 博 (1977) ERG と魚眼の機能. 改訂増補 魚類生理 (川本信之編), 恒星社厚生閣, 東京, p. 480-490.
- Kobuke, L., J. L. Specker and H. A. Bern (1987) Thyroxine content of eggs and larvae of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. J. Exp. Zool., **242**, 89-94.
- 近藤正美・杉野博之 (1994) マコガレイの種苗生産. 岡山水試報, **9**, 167-169.
- Kondrashev, S. L., V. P. Gnyubkina and L.V. Zueva (2012) Structure and spectral sensitivity of photoreceptors of two anchovy species: *Engraulis japonicus* and *Engraulis encrasicolus*. Vis. Res., **68**, 19-27.
- Kondrashev, S. L., T. Miyazaki, N. E. Lamash and T. Tsuchiya (2013) Three cone opsin genes determine the properties of the visual spectra in the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus* (Engraulidae, Teleostei). J. Exp. Biol., **216**, 1041-1052.
- Kvenseth, A. M., K. Pittman and J. V. Helvik (1996) Eye development in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*): differentiation and development of the retina from early yolk sac stages through metamorphosis. Can. J. Fish. Aquat. Sci., **53**, 2524-2532.
- 黒木敏郎・中馬三千雄 (1953) 漁業用嫌忌灯光の研究, I. 振廻し光束について. 日水誌, **18**, 468-471.
- 黒木敏郎・中馬三千雄 (1958) 灯に集まる魚群の立体的記録例について. 鹿大水紀, **6**, 77-81.
- Loew E. R. and J. N. Lythgoe (1978) The ecology of cone pigments in teleost fishes.

- Vision Res., **18**, 715-722.
- Losey, G. S., T. W. Cronin, T. H. Goldsmith, D. Hyde, N. J. Marshall and W. N. McFarland (1999) The UV visual world of fishes: a review. *J. Fish. Biol.*, **54**, 921-943.
- Loukashkin, A. S., and N. Grant (1965) Behavior and natural reactions of the northern anchovy *Engraulis mordax* Girard under the influence of light of different wavelengths and intensities and total darkness. *Proceedings of the California Academy of Science*, **31**, 631-692.
- Lyall, A. H. (1957) Cone arrangements in teleost retinae. *Quart. J. Micr. Sci.*, **98**, 189-201.
- Lythgoe, J. N. (1979) *The ecology of vision*. Clarendon Press, Oxford. 244pp.
- Mark, M. D., M. Donner, D. Eickelbeck, J. Stepien, M. Nowrousian, U. Kück, F. Paris, J. Hellinger and S. Herlitze (2018) Visual tuning in the flashlight fish *Anomalops katoptron* to detect blue, bioluminescent light. *PLoS ONE*, **13**, e0198765. doi: 10.1371/journal.pone.0198765.
- Matsuda, K., S. Torisawa, T. Hiraishi and K. Yamamoto (2009) Comparison of the color vision and spectral sensitivity of three flatfish species of different ecotypes, and application to selective fishing methods. *Fish. Sci.*, **75**, 35-42.
- 松生 洽 (1984) 光は海中のどこまでとどく. *海のはなし IV*. (うみの話編集グループ編), 技報堂出版, 東京, p. 46-51.
- Matsumoto, Y., S. Fukamach, H. Mitam and S. Kawamura (2006) Functional characterization of visual opsin repertoire in Medaka (*Oryzias latipes*). *Gene*, **371**, 268-278.
- Matsumoto, T. and Y. Ishibashi (2015) Electroretinographic evaluation and SWS1 opsin gene expression in the vision of juvenile longtooth grouper *Epinephelus bruneus* (Bloch, 1793). *Mar. Fresh. Behav. Physiol.*, **48**, 381-395.
- Matsumoto, T. and Y. Ishibashi (2016) Sequence analysis and expression patterns of opsin genes in the longtooth grouper *Epinephelus bruneus*. *Fish. Sci.*, **82**, 17-27.
- 南 卓志 (1981) マコガレイの初期生活史. *日水誌*, **47**, 1411-1419.
- Minami, T. and M. Tanaka (1992) Life history cycles in flatfish from the northwestern

- pacific, with particular reference to their early life histories. *Neth., J. Sea Res.*, **29**, 35-48.
- 水戸 敏・鵜川正雄・樋口正毅 (1967) キジハタの幼期. 内海区水研研報, **25**, 337-347.
- Miyazaki, T., S. L., Kondrashev, S. Kasagi, K. Mizusawa and A. Takahashi (2017) Sequence and localization of an ultraviolet (sws1) opsin in the retina of the Japanese sardine *Sardinops melanostictus* (Teleostei: Clupeiformes). *J. Fish Biol.*, **90**, 954-967.
- 森永 勤 (1986) 海中における濁り (光束消散係数) の分布とその挙動に関する研究. 東京水産大学研究報告, **73**, 57-96.
- Morrow, J. M., S. Lazic and B. S. W. Chang (2011) A novel rhodopsin-like gene expressed in zebrafish retina. *Vis. Neurosci.*, **28**, 325-335.
- Musilova, Z., F. Cortesi, M. Matschiner, W. I. L. Davies, J. S. Patel, S. M. Stieb, F. de Busserolles, M. Malmstrøm, O. K. Tørresen, C. J. Brown, J. K. Mountford, R. Hanel, D. L. Stenkamp, K. S. Jakobsen, K. L. Carleton, S. Jentoft, J. Marshall and W. Salzburger (2019) Vision using multiple distinct rod opsins in deep-sea fishes. *Science*, **364**, 588-592.
- 中田 久 (2014) II-6. クエの種苗生産・養殖技術. 日水誌, **80**, 999.
- 中田尚宏・今井千文 (1981) 神奈川県城ヶ島沖における魚卵・仔魚の垂直分布について. 神水試研報, **3**, 19-27
- 中川雅弘・堀田卓朗・吉田一範・服部圭太 (2011) 配合餌料の給餌量の違いがクエ *Epinephelus bruneus* 種苗の成長と生残に及ぼす影響. 水産増殖, **59**, 579-584.
- Nikolioudakis, N., S. Isari and S. Somarakis (2014) Trophodynamics of anchovy in a non-upwelling system: direct comparison with sardine. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **500**, 215-229.
- 農業・食品産業技術総合研究機構 (2020) 地域の農林水産業の競争力強化を支える革新技术 技術体系編 (パンフレット).
- Novales Flamarique, I. and C. W. Hawryshyn (1998) Photoreceptor types and their

- relation to the spectral and polarization sensitivities of clupeid fishes. *J. Comp. Physiol. A*, **182**, 793-803.
- Novales Flamarique, I. (2017) A vertebrate retina with segregated colour and polarization sensitivity. *Proc. R. Soc. B* **284**, 20170759. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.0759>.
- 小澤竜太 (2010) 計量魚群探知機を用いた常磐～房総海域における浮魚類の分布推定. 茨城水試研報, **41**, 35-49.
- Puvanendran, V. and J. A. Brown (2002) Foraging, growth and survival of Atlantic cod larvae reared in different light intensities and photoperiods. *Aquaculture*, **214**, 131-151.
- Sakakura, Y. and K. Tsukamoto (2002) Onset and development of aggressive behavior in the early life stage of Japanese flounder. *Fish. Sci.*, **68**, 854-861.
- Sandy, J. M. and J. H. S. Blaxter (1980) A study of retinal development in larval herring and sole. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **60**, 59-71.
- Sawada, K., H. Takahashi, K. Abe, T. Ichi, K. Watanabe and Y. Takao (2009) Target-strength, length, and tilt-angle measurements of Pacific saury (*Cololabis saira*) and Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) using an acoustic-optical system. *ICES J. Mar. Sci.*, **66**, 1212-1218.
- Sawada, Y., K. Kato, T. Okada, M. Kurata, Y. Mukai, S. Miyashita, O. Murata and H. Kumai (1999) Growth and morphological development of larval and juvenile *Epinephelus bruneus* (Perciformes: Serranidae). *Ichthyol. Res.*, **46**, 245-257.
- 社団法人豊かな海づくり推進協会 (2006) 主要対象生物の発育段階の生態的知見の収集・整理報告, 水産庁, 311pp.
- Shand, J., M. A. Archer and S. P. Collin (1999) Ontogenetic changes in the retinal photoreceptor mosaic in a fish, the black bream, *Acanthopagrus butcheri*. *J. Comp. Neurol.*, **412**, 203-217.
- 清水大輔・藤浪祐一郎・柴田玲奈・長谷川英一 (2013) 光利用技術を活用した異体類の効率的種苗生産技術. 日水誌, **79**, 884.

- Shimizu, D., S. Kasagi, R. Takeuchi, T. Maeda, S. Furufuji, K. Mizusawa, T. Andoh and A. Takahashi (2019) Effects of green light on the growth of spotted halibut, *Verasper variegatus*, and Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*, and on the endocrine system of spotted halibut at different water temperatures. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **271**, 82-90.
- 清水大輔・高橋明義 (2020) 増養殖の高度化に向けた光制御の利用 異体類での成果と研究の広がり. *養殖ビジネス*, **57**, 緑書房, 東京, p.4-7.
- Smith, R. C. and K. S. Baker (1981) Optical properties of the clearest natural waters (200-800 nm). *Applied Optics*, **20**, 177-184.
- Song, J. A., N. N. Kim, Y. J. Choi and C. Y. Choi (2016): Effect of green light spectra on the reduction of retinal damage and stress in goldfish, *Carassius auratus*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **476**, 96-101.
- Stavenga, D. G., R. P. Smits and B. J. Hoenders (1993) Simple exponential functions describing the absorbance bands of visual pigment spectra. *Vision Res.*, **33**, 1011-1017.
- 末広恭雄 (1960) 改訂魚類学. 岩波書店, 東京, 349 pp.
- 水産研究・教育機構 (2018) 平成 28 年度 栽培漁業・海面養殖用種苗の生産・入手・放流実績 (全国), 資料編, 430 pp.
- 杉本晃一・鈴木金一・熊谷 明 (2007) マコガレイ稚魚の飼育密度が噛み合い行動による鰭の欠損に与える影響. *宮城水産研報*, **7**, 13-15.
- 鈴木 讓・植松一眞・渡部終五・会田勝美 (2013) 第 1 章 総論. 増補改訂版魚類生理学の基礎 (会田勝美, 金子豊二編), 恒星社厚生閣, 東京, p.1-27.
- Tagawa, M. and T. Hirano (1987) Presence of thyroxine in eggs and changes in its content during early development of chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **68**, 129-135.
- 田川正朋・木村 量 (1991) 内分泌機能の発現とその役割. 魚類の初期発育 (田中 克編), 恒星社厚生閣, 東京, p. 47-59.
- Tagawa, M. S. Miwa, Y. Inui, E. G. de Jesus and T. Hirano (1990) Changes in thyroid-

- hormone concentrations during early development and metamorphosis of the flounder, *Paralichthys olivaceus*, Zool. Sci., **7**, 93-96.
- Takahashi, A., S. Kasagi, N. Murakami, S. Furufuji, S. Kikuchi, K. Mizusawa and T. Andoh (2016) Chronic effects of light irradiated from LED on the growth performance and endocrine properties of barfin flounder *Verasper moseri*. Gen. Comp. Endocrinol. **232**, 101-108.
- 高橋豊美・富永武治・前田辰昭・上野元一 (1982) マガレイおよびマコガレイの摂餌日周期について. 日水誌, **48**, 1257-1264.
- Takasuka, A., H. Kubota and Y. Oozeki (2008) Spawning overlap of anchovy and sardine in the western North Pacific. Mar. Ecol. Prog. Ser., **366**, 231-244.
- 田村 保 (1977) 視覚. 改訂増補魚類生理 (川本信之編). 恒星社厚生閣, 東京, p. 451-479.
- 田村 保 (1991) 視覚 (vision). 新版 魚類生理学概論, 恒星社厚生閣, 東京, p. 231-252.
- 反田 實・長井隆一 (2007) 播磨灘北部海域におけるマコガレイの産卵場. 水産海洋研究, **71**, 29-37.
- 照井方舟 (1996) 人工採苗マコガレイの親魚別体色異常出現状況と光環境の差によるその回復率の比較. 神水研研報, **2**, 95-99.
- Thanapatay, D.・袋谷賢吉 (2003) ヒラメ網膜 S 電位のスペクトル相対感度と応答潜時. 日水誌, **69**, 763-769.
- 東海 正・伊東 弘 (1991) 周防灘におけるメイタガレイ *Pleuronichthys cornutus* 当歳魚およびマコガレイ *Pleuronectes yokohamae* 当歳魚の摂餌日周性. 日本ベントス学会誌, **41**, 1-7.
- Trotter, A. J., S. C. Battaglione and P. M. Pankhurst (2003) Effects of photoperiod and light intensity on initial swimbladder inflation, growth and post-inflation viability in cultured striped trumpeter (*Latris lineata*) larvae. Aquaculture, **224**, 141-158.
- Turner, J. R., E. M. White, M. A. Collins, J. C. Partridge and R. H. Douglas (2009) Vision in lanternfish (Myctophidae): Adaptations for viewing bioluminescence in the deep-

- sea. Deep-Sea Res. Part I, Oceanogr. Res. Pap., **56**, 1003-1017.
- 内橋 潔 (1953) 脳髓の形態より見た日本産硬骨魚類の生態学的研究. 日水研研報, **2**, 1-166.
- 宇田道隆 (1969) 海の色, 光, 透明度. 海. 岩波新書 732, 東京, p. 79-90.
- 植木 誠・石橋賢一・宇都康行・柴田玲奈 (2019) マコガレイ種苗の尾鰭欠損防除に適した光環境の選定. 千葉県水産総合研究センター研究報告, **13**, 19-26.
- 植木 誠・石橋賢一・山田嘉孝・中丸 徹・速水啓介・深代邦明 (2018) マコガレイ種苗生産. 平成 28 年度千葉県水産総合研究センター種苗生産研究所業務報告書, 11-20.
- 植松一眞・神原 淳・山本直之 (2013) 視覚. 増補改訂版魚類生理学の基礎(会田勝美・金子豊二編), 恒星社厚生閣, 東京, p. 72-80.
- Villamizar, N., A. García-Alcazar and F. J. Sánchez-Vázquez (2009) Effect of light spectrum and photoperiod on the growth, development and survival of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae. Aquaculture, **292**, 80-86.
- Villamizar, N., L. M. Vera, N. S. Foulkes and F. J. Sánchez-Vázquez (2014) Effect of lighting conditions on zebrafish growth and development. Zebrafish, **11**, 173-181.
- Volpato, G. L. and R. E. Barreto (2001) Environmental blue light prevents stress in the fish Nile tilapia. Braz. J. Med. Biol. Res., **34**, 1041-1045.
- Wahl, C. M., E. L. Mills, W. N. McFarland and J. S. DeGisi (1993) Ontogenetic changes in prey selection and visual acuity of the yellow perch, *Perca flavescens*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., **50**, 743-749.
- 山田梅芳・時村宗春・堀川博史・中坊徹次 (2007) 東シナ海・黄海の魚類誌, 水産総合研究センター叢書, 東海大学出版会, 577-580.
- 山本章造・杉野博之・中力健治・増成伸文・近藤正美 (2005) 陸上水槽におけるマコガレイ仔稚魚の摂餌活動の日周変化と成長にともなう日間摂餌量の変化. 水産増殖, **53**, 157-165.
- Yamanome T., K. Mizusawa, E. Hasegawa and A. Takahashi (2009) Green light stimulates somatic growth in the barfin flounder *Verasper moseri*. J. Exp. Zool., **311A**,

73-79.

Yokoyama, S. (2000) Molecular evolution of vertebrate visual pigments. *Prog. Retin. Eye Res.*, **19**, 385-419.

Zhang, H., K. Futami, N. Horie, A. Okamura, T. Utoh, N. Mikawa, Y. Yamada, S. Tanaka and N. Okamoto (2000) Molecular cloning of fresh water and deep-sea rod opsin genes from Japanese eel *Anguilla japonica* and expressional analyses during sexual maturation. *FEBS Lett.*, **469**, 39-43.