

ブリの視力の成長にともなう変化

宮城美加代,^a 秋山清二,* 有元貴文

(2000年7月7日受付, 2000年11月17日受理)

東京水産大学海洋生産学科

The Development of Visual Acuity in Yellowtail *Seriola quinqueradiata*Mikayo Miyagi,^a Seiji Akiyama,* Takafumi Arimoto

Department of Marine Science and Technology, Tokyo University of Fisheries, Tokyo 108-8477, Japan

The development of visual acuity in yellowtail were investigated by histological examination of the retina for 43 individuals (*BL* 15–392 mm). The lens diameter increased from 0.5 mm to 7.1 mm proportionally with the growth of body length. The cone density was found to fit in an exponentially declining curve, where it steeply decreases in the range of 15–73 mm *BL* and becomes a gentle slope to be around 650–304 cells/0.01 mm² for samples over 179 mm *BL*. According to the results, the visual acuity was increased with growth; from 0.04 for 15 mm *BL* to 0.23 for 390 mm *BL* specimen. The improvement of acuity can be attributed to the increase of the lens diameter rather than the effect of the cone density. The visual acuity (*V.A.*) was shown to fit to the allometric function of the body length (*BL*) as follows,

$$V.A. = 0.0051BL^{0.6223}, (r^2 = 0.97)$$

キーワード：ブリ, 視力, 成長, 網膜, 水晶体, 錐体密度

ブリの生活様式は成長にともなって大きく変化し, 体長 40 mm 以下では流れ藻や漂流物に付いた状態で主に浮遊甲殻類を摂餌している。その後, 魚食性へと変化し, 体長 100 mm ではほぼ完全な魚食性となり, 流れ藻を離れて活発に遊泳するようになる。¹⁾ このような生活様式や摂餌行動の変化は, 同時期における網膜の組織学的形態および機能と密接な関係にあることが報告されている。^{2,3)}

視覚は多くの魚類にとって, 外部刺激を受け取るための最も重要な感覚の一つであり, 漁具の認知に際して重要な役割を果たしていることが知られている。⁴⁾ そのため, 漁獲過程の究明には, 対象魚の視覚機能を知ることが必要であり, さまざまな角度から研究が進められてきた。⁵⁻⁸⁾ 視覚機能の一つである形態視覚は視力に関連し, 漁具各部の詳細をどのように視認しているか, あるいはどれだけの距離から認知できるかを知るための指標となる。⁷⁾ このことより, ブリの視力を組織生理学的に知ること, 生態面の理解だけではなく, 漁具に対する反応距離の推定が可能と考えられる。

これまでに魚類の視力に関しては, 行動学的手法ならびに組織生理学的手法から多くの研究が報告されており, 視力は成長にともなって変化することが知られている。行動学的手法では視運動反応を利用してツノガレイ *Pleuronectes platessa*, オヒョウ *Scophthalmus maximus*,⁹⁾ ニジマス *Salmo gairdneri*¹⁰⁾ について, 餌に対する反応距離を利用してイシダイ *Oplegnathus faciatius*,¹¹⁾ ブルーギル *Lepomis macrochirus*¹²⁾ についての研究の成果が報告されている。しかし, 長期間にわたる飼育が困難な魚種や大型個体では, 行動学的手法による実験を行う上での難しさがあり, 得られた結果についても再現性に乏しいという問題がある。

一方, 組織生理学的手法は再現性があり, 幅広い体長範囲にわたって同じ手法での研究が可能で, これまでに, マダイ *Pagrus major*,¹³⁾ ニシン *Clupea harengus*,¹⁴⁾ スケトウダラ *Theragra chalcogramma*, マアジ *Trachurus japonicus*⁷⁾ などの研究が報告されている。本研究でブリの成長にともなう視力の変化を検討するためには, 組織生理学的手法を用いることが適当と考えられた。

* Tel : +81-3-5463-0475, Fax : +81-3-5463-0360, E-mail : akiyama@tokyo-u-fish.ac.jp

^a 現所属：沖縄県栽培漁業センター (Okinawa Prefectural Sea Farming Center, Okinawa 905-0212, Japan)

組織生理学的手法による視力の算出には、網膜の錐体最濃密部位の錐体密度と水晶体の焦点距離を用いた。錐体密度分布は魚種によって異なり、また、成長にともなう摂餌行動の変化と共に、錐体最濃密部位が変化する魚種についても報告されている。³⁾

そこで、はじめにブリの成長にともなう錐体密度分布の変化を確認するために、体長の異なる3個体の錐体密度分布を求めた。次いで、残りの個体は、得られた成長段階ごとの錐体最濃密部位を適用して、最濃密部位のみ錐体密度を計数し、Tamura¹⁵⁾の計算式から視力を求め、成長にともなう視力の変化について考察した。また、水晶体直径と視力の関係について他の魚種との比較を行った。そして最後に、得られた視力をもとに生理的、最大水中視程についての検討を行った。

材料と方法

1999年5月に千葉県洲の崎沖でブリの稚仔魚約100尾を流れ藻とともにタモ網で採捕し、このうち体長15–73 mmの20個体を網膜組織標本作成の供試魚とした。残りの個体を東京水産大学坂田実験実習場において飼育し、同年8月に体長179–280 mmまで成長した8個体を供試魚とした。同年10月に千葉県館山湾で体長356–392 mmの15個体を曳縄によって漁獲し、供試魚とした。

体長15–73 mmの個体は魚体の全体を、その他の個体は眼球を摘出してBouin液で1昼夜固定した。組織の固定が完了した後は70%のアルコールで保存した。

体長別の網膜の錐体密度分布を求めるために、体長44 mmの個体の左眼の網膜を16部位、体長183 mmおよび375 mmの個体の左眼の網膜を各々21部位に分割し、パラフィン包埋した。これをミクロトームで厚さ4 μm の横断切片とし、ヘマトキシリン・エオジン染色を施して網膜組織標本作成した。観察は光学顕微鏡で行い、錐体細胞の画像をビデオカメラ (SONY CCD DXC-101) で撮影した。その画像をビデオプリンタ (SONY VIDEO GRAPHIC PRINTER UP-850) でプリントアウトして0.01 mm²当りの錐体数を計数し、各部位ごとの錐体密度を求めた。なお、解析時の長さの指標として、対物マイクロメーター (Nikon Objective Micrometer, D=0.01) の画像を同倍率で撮影、プリントアウトして用いた。

この3個体の錐体密度分布図と水晶体直径をもとにして、魚体に対して水平・鉛直の各平面における方向別の視力を求めた。水平平面については網膜の前部、底部、後部を通る体軸と平行な部位、鉛直平面については網膜の外縁部の錐体密度を用いた。

次に、体長別の視力を求めるために、体長44 mm、183 mm および 375 mm の3個体から得られた錐体最濃

密部位をそれぞれ体長15–73 mm、179–280 mm および 356–392 mm のグループに適用して、錐体最濃密部位のみサンプリングを行い、網膜組織標本作成して、0.01 mm²当りの錐体数を計数した。なお、網膜のサンプリングを行う際には、マイクロメータを用いて水晶体直径を0.01 mm単位で測定した。

このようにして得られた錐体最濃密部位の錐体数と水晶体直径を用い、以下に示したTamura¹⁵⁾の計算式により網膜最小分離角を求めた。

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

ここで α は最小分離角 (rad), n は0.01 mm²当りの錐体数, F はMattiesson's ratioにより算出した水晶体の焦点距離 (水晶体の半径 $\times 2.55$), 係数0.25は固定包埋による組織の収縮率を示す。さらに、視力 (V.A.) は以下の式により、最小分離角の逆数として表わした。

$$V.A. = \left(\alpha_{rad} \times \frac{180}{\pi} \times 60 \right)^{-1}$$

結 果

錐体密度分布を求めた3個体の錐体配列は、すべての観察部位において単錐体と双錐体が観察され、双錐体がほぼ直角を成して並び、その間に単錐体がある四方形配列であった。双錐体と単錐体の出現比率は約2:1であった。

体長44, 183 および 375 mmの3個体における網膜の錐体密度分布をFig. 1に示した。錐体密度は、体長44 mmの個体で524–928 cells/0.01 mm², 183 mmの個体で348–668 cells/0.01 mm², 375 mmの個体で224–402 cells/0.01 mm²であり、大型個体ほど低かった。また、錐体密度の最大値と最小値の差も大型個体ほど小さかった。

錐体最濃密部位は体長44 mmの個体では後部 (temporal) の928 cells/0.01 mm², 183 mmの個体では下部 (ventral) の668 cells/0.01 mm², 375 mmの個体では下後部 (ventro-temporal) の402 cells/0.01 mm²であった。しかし、網膜の外縁部の錐体密度はどの部位においても全体的に高く、ある一定部位への偏りは確認されなかった。

水平・鉛直の各平面における方向別の視力をFig. 2に示した。錐体密度は網膜の部位によって異なる。そのため、方向別の視力は網膜の錐体密度分布と密接に関係しており、視野内の方向によって視力は異なる。

水晶体直径は体長44 mmの個体が1.13 mm, 183 mmの個体が3.97 mm, 375 mmの個体が6.80 mmであった。水平方向の視力は体長44 mmの個体で0.04–0.05, 183 mmの個体で0.11–0.15, 375 mmの個体で0.17–0.19であり、鉛直方向の視力は体長44 mmの個体で

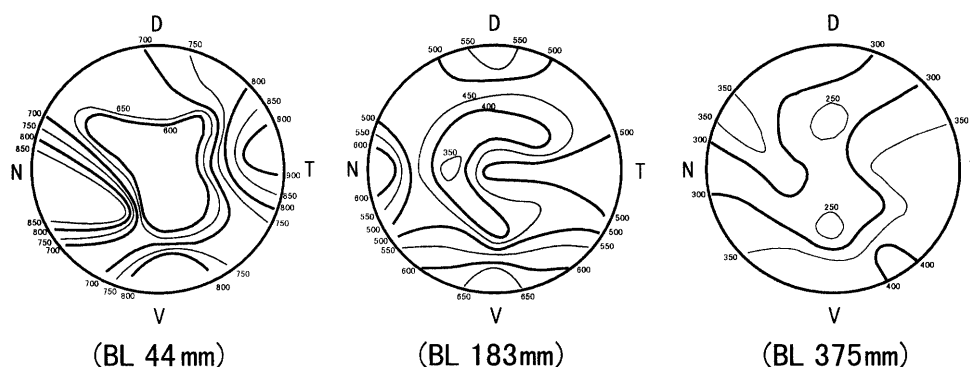


Fig. 1. Contour map of retinal cone density in yellowtail for three specimens of body length 44 mm, 183 mm and 375 mm.

The number of cones in 0.01 mm² was counted in different parts of the tangential sections for retina. D, dorsal; T, temporal; V, ventral; N, nasal.

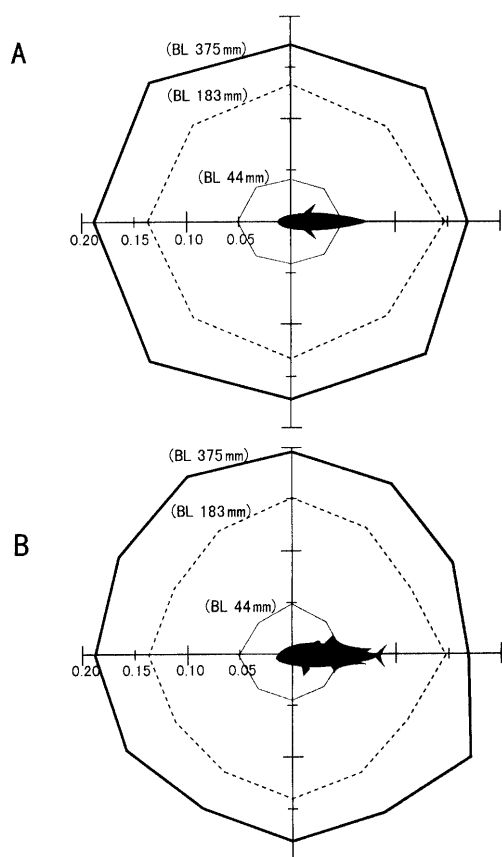


Fig. 2. Comparison of yellowtail for horizontal (A) and vertical (B) levels, according to the body length.

0.04–0.05, 183 mm の個体で 0.13–0.15, 375 mm の個体で 0.17–0.20 であった。大きな個体ほど視力は高いが、どの成長段階においても、水平・鉛直の各平面におけるすべての方向に対してはほぼ一定の視力を示し、ある一方向の視力が特に高いという傾向は見られなかった。

体長と水晶体直径、錐体密度、および視力の関係を

Fig. 3 に各々示した。魚体全体に対するある一部の成長は、一般的に相対成長式で表すことができる。¹²⁾ 水晶体直径 (D) と体長 (BL) の相対成長の関係は、以下の式で示された。

$$D = 0.052BL^{0.8272}, (r^2 = 0.99) \quad (1)$$

体長 15–73 mm の範囲では、錐体密度は 1620–550 cells/0.01 mm² と急激に減少し、それ以上の体長 179–393 mm の範囲では、650–304 cells/0.01 mm² と緩やかな減少傾向に転じた。錐体密度は、成長に伴って減少傾向を示すにもかかわらず、視力は成長に伴って増加することが明らかになり、視力 ($V.A.$) と体長 (BL) の関係は以下の式で示された。

$$V.A. = 0.0051BL^{0.6223}, (r^2 = 0.97) \quad (2)$$

考 察

視軸とは視野内で最も視力の優れた方向であり、錐体最濃密部と水晶体の中心を結んだ反対方向と定義されている。¹⁵⁾ Zaunreiter *et al.*¹⁶⁾ は、ローチ *Rutilus rutilus* では成長に伴って錐体密度と錐体の大きさは著しい変化をするにもかかわらず、錐体の密度分布の傾向は稚魚と成魚と同様であると報告している。一方、Kawamura *et al.*³⁾ は、マダイでは網膜の最も視精度の高い部位が全長 30 mm を境に後部から上後部へ移動すると報告しており、これは視軸が前方向から前下方向へ変わることを示し、視軸の変化は摂餌行動の変化への適応であろうと考察している。ブリの錐体最濃密部位は体長 44 mm の個体では後部、体長 183 および 375 mm の個体ではそれぞれ下部、下後部に見られた。しかし、体長 44 mm の個体の後部の錐体密度は 928 cells/0.01 mm²、下部および前部は 892 cells/0.01 mm² であり、両部位における錐体密度の差は小さく、視力も両者に差はなかった。その結果、水平・鉛直の各平面における方向別の視力は、体長の異なる 3 個体共にすべての方向に対してはほぼ一

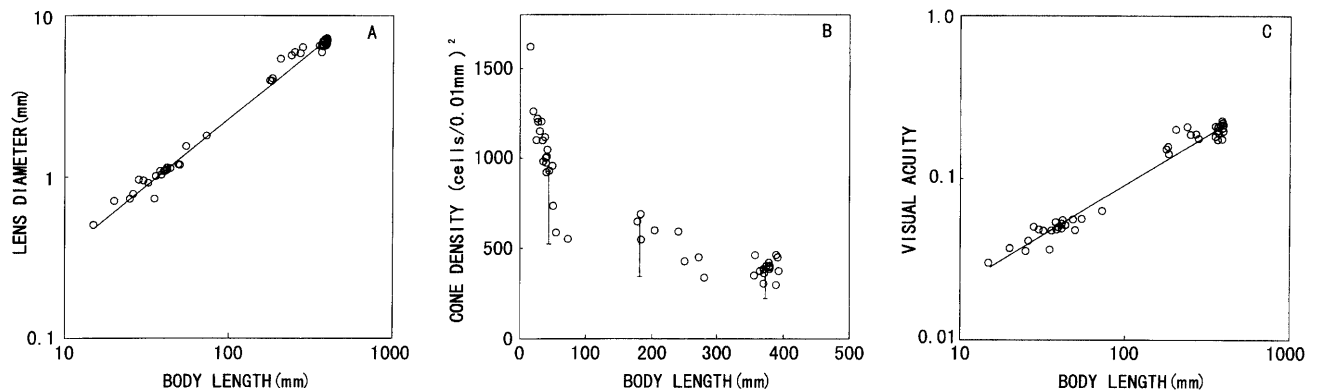


Fig. 3. Relationship between optical parameters according to the body length in yellowtail. Vertical bar (B) show the range of retinal cone density in yellowtail examined for three specimens of body length 44 mm, 183 mm and 375 mm in Fig. 1. A: lens diameter, B: cone density, C: visual acuity.

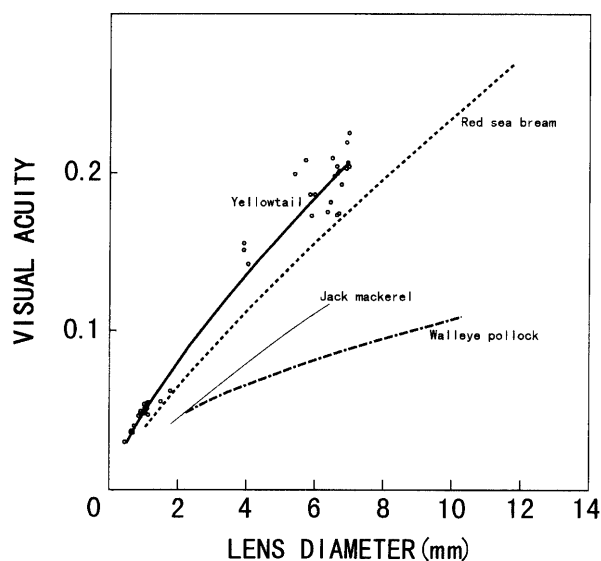


Fig. 4. Visual acuity in yellowtail according to the lens diameter, compared with red sea bream,¹²⁾ jack mackerel and walleye pollock.⁶⁾

定の視力を示した。これらのことより、ブリの錐体密度分布が方向別視力へ及ぼす影響は低いことが分かり、各成長段階における視軸を特定することはできなかった。

田村¹⁷⁾は網膜における錐体最濃密部位の錐体密度の高さを示す指標として、錐体最濃密部位の錐体数をその他の部位の平均錐体数で割った値を求めている。その値はアオメエソ (7.46)、マハタ (6.52)、カサゴ (4.86) などの底着性の魚類で大きく、マサバ (1.21)、ブリ (1.25) など遊泳性の魚類では小さいと報告しており、このことは遊泳性の魚類の生態より考えて、一つの決まった方向を見る能力よりも視野全体を注意する能力のほうが重要である事を示すものと考えられると述べている。本研究のブリの値は 1.20–1.24 であり、田村の結果

と一致していた。また、Kawamura *et al.*¹⁸⁾は、網膜における視細胞が規則的なモザイク状の 패턴を持っているのは、活発に遊泳する魚食性の種に見られる特徴であることを指摘しており、錐体の配列は平行配列よりも四方形配列の方が視精度が高いであろうと考察している。以上より、ブリにとっては一つの決まった方向を見る能力よりも視野全体を注意する能力の方が重要であり、それは活発に遊泳し、魚食性であるブリの生態を反映していると考えられた。

組織生理学的に視力を算出する場合、視力を決定するのは水晶体直径と錐体密度であり、これまでの研究で成長にともなう視力向上の主要因は水晶体直径の増加によると報告されている。^{7,13)}そこで、Fig. 4 に本研究のブリ、張⁷⁾のスケトウダラとマアジ、Shiobara *et al.*¹³⁾のマダイの 4 魚種について、水晶体直径に対する視力の関係を示した。

どの魚種も水晶体直径の増加にともなって視力の向上が見られた。スケトウダラ、マアジ、マダイの 3 魚種ともに視力向上の主要因は水晶体直径の増加によると報告されており、^{7,13)}ブリについてもこれらの魚種と同じ要因が考えられた。ここで、水晶体直径が同じであっても視力が異なるのは錐体密度の違いに起因するものであり、水晶体直径が同じ場合、ブリの視力が最も高いことより錐体密度の高いことが分かる。ブリは体長に対する水晶体直径の割合がスケトウダラやマダイに比べて低い、錐体密度がそれを補うことで、高い視力を持つことを可能にしていると考えられた。

(1)および(2)式に体長と水晶体直径、体長と視力の関係を相対成長式で表わした。相対成長式におけるべき数 α は相対成長を示す指数であり、 $\alpha > 1$ であれば y は優成長であり、 $\alpha < 1$ であれば劣成長と定義される。¹⁹⁾(1)式で $\alpha = 0.827$ 、(2)式で $\alpha = 0.6223$ より、水晶体と視力共に体長に対して劣成長であり、成長にともなって両

者の増加速度は緩やかになる。視力が成長の早い段階で急激に高くなることは、成長にともなう遊泳能力の発達や摂餌行動の変化に対する適応だと考えられた。なお、水晶体に比べて視力の成長速度が小さいのは、錐体密度の減少が影響するためである。

最後に張の方法⁷⁾を参考に水中の光環境条件と透明度を理想的な状況と仮定し、ブリの生理的最大の水中視程を求めた。体長 390 mm の個体は 2 cm のターゲット、例えば 2 cm の大きさの餌やロープの詳細を約 25.7 m 先から視認することができるが、体長 15 mm の個体では約 3.4 m まで減少する。張はスケトウダラについて、体長 390 mm のスケトウダラは 2 cm のターゲットを約 11.2 m 先から視認可能であることを示している。すなわち、視力の高い魚種は視力の低い魚種より漁具に対する反応距離の長いことが推定できる。また、同種であれば成長にともなう視力の向上によって、大型個体ほど遠方から漁具に反応することが考えられる。このように多くの魚種の成長段階における視力を研究することで、成長段階、および魚種間の視力の差による反応距離の違いを利用した選択漁獲の可能性が考えられる。

本研究では体長 392 mm 以上の大型個体のデータが入っていないことから、ブリの成長段階の広い範囲をカバーした視力変化の検討はできなかったが、成長にともなう視力の向上が生態的な変化や遊泳能力の向上と密接に関係していることは明らかである。なお、視覚機能としては、視力のほかにも明暗感覚や分光感度が成長と共に変化することが知られており、漁具の認知や漁具に対する反応を総体的に理解するための今後の研究課題と考える。

文 献

- 1) 稲葉伝三郎. 養魚法と育種. 「養魚学」(川本信之編) 恒星社厚生閣, 東京, 1965; 497-594.
- 2) Boehlert GW. Intraspecific evidence for the function of single and double cones in the teleost retina. *Science* 1978; **202**: 309-311.
- 3) Kawamura G, Tsuda R, Kumai H, Ohashi S. The visual cell morphology of *Pagrus major* and its adaptive change

- with shift from pelagic to benthic habitats. *Nippon Suisan Gakkishi* 1984; **50**: 1975-1980.
- 4) Blaxter JHS, Parrish BB, Dickson W. The importance of vision in the reaction of fish to driftnets and trawls. *Modern Fishing Gear of the World No. 2*, Fishing News (Books) Ltd., London, 1964; 529-536.
- 5) 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究—Ⅲ—. 日水誌 1979; **45**: 553-555.
- 6) 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. 博士論文, 東京水産大学, 東京, 1993.
- 7) 張 秀梅: 魚類の視覚生理とトロール漁法への応用に関する研究. 博士論文, 東京水産大学, 東京, 1992.
- 8) 秋山清二, 安田浩二, 有元貴文, 田原陽三. 曳縄漁具に対する魚の行動の水中観察. 日水誌 1995; **61**: 713-416.
- 9) Neave DA. The development of visual acuity in larval plaice and turbot. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1984; **78**: 167-175.
- 10) Rahmann H, Jeserich G, Zeutzius I. Ontogeny of visual acuity of rainbow trout under normal conditions and light deprivation. *Behaviour*. 1978; **68**: 315-322.
- 11) 宮崎多恵子. インダイ仔稚魚の成長に伴う視力の変化. 日水誌 1993; **59**: 437-440.
- 12) Breck JE, Gitter MJ. Effect of fish size on the reactive distance of bluegill sunfish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1983; **40**: 163-167.
- 13) Shiobara Y, Akiyama S, Arimoto T. Developmental changes in the visual acuity of Red Sea Bream *Pagrus major*. *Fisheries Sci.* 1998; **64**: 944-947.
- 14) Blaxter JHS, Pattie Jones M. The development of the retina and retinomotor response in the herring. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 1967; **47**: 677-697.
- 15) Tamura T. A study of visual perception in fish, especially on resolving power and accommodation. *Nippon Suisan Gakkishi* 1957; **22**: 536-557.
- 16) Zaunreiter M, Junger H, Kotrschal K. Retinal structure; physiology and pharmacology. Retinal morphology of cyprinid fishes: a quantitative histological study of ontogenetic and interspecific variation. *Vision Res.* 1991; **31**: 383-394.
- 17) 田村 保. 魚類の視覚について. 「水産学集成」(末広恭雄, 大島泰雄, 檜山義男編) 東京大学出版会, 東京, 1957; 721-750.
- 18) Kawamura G, Nishimura W, Ueda S, Nishi T. Vision in Tunas and Marlins. *Mem. Kagoshima Univ. Res. Center S. Pac.* 1981; **1**: 3-47.
- 19) 山岸 宏. 「成長の生物学」講談社, 東京, 1977; 50-180.