

通し回遊魚の視覚のメカニズム

はせがわ えいち
長谷川 英一（調査研究課生物資源研究室長）

序論

一生のうち、川と海の間を往き来する魚を通し回遊魚（Diadromous fish）という。そのような魚種としてウナギ、アユ、サケ、シシャモなどが挙げられる。淡水と海水という塩分濃度が著しく異なり、遠く離れた水域を彼らはどうやって正確に回遊するのであろうか。それを支える生体内でのメカニズムについては、内分泌系（ホルモン）や感覚神経系（嗅覚）の関与がある程度解明されている。このようなメカニズムがこれらの魚に備わったのは、環境適応による種の分化という進化論がその回答を与えてくれるであろう。

光は古来より通信の手段として用いられ、太陽光を鏡によって反射させるなどの方法は子供の頃の遊びでも経験しているが、近年、隔地間のコミュニケーションのための媒体として、光の利用が目覚ましい進歩を見せている。例えば、数年前までは太平洋や大西洋を横断する国際通信用海底ケーブルとして用いられていた光ファイバーが、現在ではPC間の通信媒体としてごく当たり前利用されている。さらに、光ディスク、CD-ROM、液晶ディスプレイ素子など情報機器として光を使用するものが多く出現している。

生物はこの光をその創生期より情報伝達手段として用い、その進化とともに光を効率よく利用するために視覚器を発達させてきた。ダーウィンが「種の起源」を発刊し、生物の進化論が世に広まったのは1859年のことである。それからほぼ1世紀が経過した1958年にWaldは視覚の機序を司る化学物質である視物質（Visual pigment）からみた脊椎動物の進化論を発表した。視覚は明暗と色彩に関わる感覚であり、また、これに基づく空間知覚にあずかる機能として、生物生存のために重要な役割を担っている。視覚は網膜内にある光受容細胞である視細胞中の視物質が光化学変化を起こすことに始まる。本論ではこの重要な生体物質を紹介するとともに、通し回遊魚の視覚のメカニズムとその応用について紹介する。

視物質について

魚類に限らず、多くの生物が光を感知する最初の仕組みは、網膜視細胞である錐体、桿体中の視物質が光的作用によって化学変化することにある。その結果これらの細胞に受容器電位が発生し、様々に情報処理されながら脳に伝わる。ここで、錐体とは明るいときに働き色彩感覚に関わり、桿体とは薄暗いときに働き光の明暗感覚に関わる視細胞である。図1に魚類の眼の構造と網膜の模式

図を示す。

Boll (1877) は桿体外節内には光に当てると白くなる紅色の物質があることを発見した。後にこれはロドプシン（視物質の一種）と呼ばれるようになった。夜盲症が食物によることは、古代エジプトの時代から知られていたが、それがビタミンA欠乏によるという考えは第一次大戦中デンマークで報告されたのが最初である(Blegvad, 1924)。その後、ビタミンA欠乏症のネズミの網膜には視物質であるロドプシンの量が正常のものより少ないことが報告された(Tansley, 1931)。Wald (1937) はロドプシン溶液や網膜の中にビタミンAが存在すること、ウシ網膜成分の摂取により角膜乾燥症が治癒することを発見した。また、紅色のロドプシンが光に当たって白いビタミンAに変化する途中生じる黄色の中間体を抽出し、これをレチネン（ビタミンAのアルデヒド型で現在ではレチナールと呼ばれている）と名付け、ロドプシンは11cis-レチナールを発色団とするカロテノイドタンパク質であることを立証し、ビタミンAの視覚における役割を生化学的に明らかにした。このように光が当たることにより物質が変化したり、色が変わったりすることを、光化学変化及び光退色という。

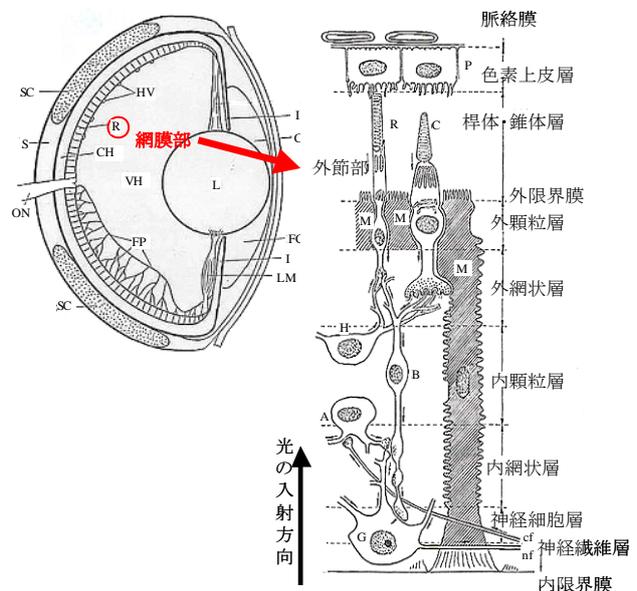


図1. 硬骨魚の眼の断面模式図（左側）と網膜の構成模式図（右側）（田村, 1977より）。

C: 角膜, CH: 脈絡膜, FC: 前房, FP: 鎌状突起, HV: ガラス体血管, I: 虹彩, L: レンズ, LM: レンズ筋, ON: 視神経, R: 網膜, S: 鞏膜, SC: 軟骨, VH: ガラス体, P: 黒色色素胞, M: Müller細胞, H: 水平細胞, B: 両極細胞, A: 無軸策細胞, G: 視神経細胞, cf: 遠心性神経線維, nf: 視神経線維。

ロドプシンはビタミンAのアルデヒド型である11cis-レチナールという発色団とタンパク質オプシンとが結合したものであり、光が当たるとオールトランス型レチナールとオプシンとに分解し、暗所でロドプシンの再生が行われる。さらにWald (1937) は、淡水魚の視物質の光吸収極大（一般的に約522 nm）が海水魚のそれ（一般的に約500 nm、これがロドプシンである）より長波長側に位置することを見出し、その視物質をポルフィロプシンと呼んだ。ポルフィロプシンはビタミンA₂のアルデヒド型である11cis-3デヒドロレチナールという発色団とタンパク質オプシンとが結合したものであること、また、ロドプシンと同様に光化学変化が起こることも調べられている。後に、ほとんどの陸上脊椎動物及び海洋動物の目の網膜中にはビタミンA₁系の11cis-レチナールが存在し、淡水動物の網膜中にはビタミンA₂系の11cis-3デヒドロレチナールが存在していることが確認された。このことから、さらにWald (1958) は種々の魚類、円口類、両生類、爬虫類などの網膜中の視物質がビタミンA₁系かビタミンA₂系か、もし両者が混在している場合にはその量及び比はどうなっているかなどを調べるとともに、環境の変化や変態の過程でそれがどのように変化するかを調べ、動物の進化と視物質に関する推論を発表した(図2)。

また、Bridges (1965) は、同一種の魚であっても、その生息する環境の波長透過性（淡水か海水か、濁りの程度、水深など）が異なれば視物質の組成が変化することを観察した。Suzuki et al. (1984) は無脊椎動物であるザリガニ (*Procambarus clarkii*) にもロドプシン-ポルフィロプシン視物質系が存在することを示した。さらに、その組成が季節変化すること、そして、その第一義的要因が温度であることを明らかにした。海洋の深海に棲む魚の有する桿体視物質の吸収極大は沿岸水域に棲む魚のそれに比べかなり短波長側へ移行していることなども調べられ、魚の環境への適応が論じられている (Denton and Shaw, 1963)。

通し回遊魚の視物質組成の変化

淡水と海洋を往き来する通し回遊魚は、視物質としてロドプシンとポルフィロプシンの2種類を同時に保有している。アユ、サケ、カラフトマスもこの2種類の視物質を保有している。

視細胞内に存在する視物質の組成はHPLC（高速液体クロマトグラフィー）という分析機器で容易に調べることができる。アユには、河川で産卵し、稚魚は晩秋に降海し早春に河川に戻って成長する通し回遊型個体群と、琵琶湖（滋賀県）や池田湖（鹿児島県）等で産卵、成長し一生涯を湖内

で過ごす陸封型個体群と呼ばれるものがある。通し回遊型個体群で海洋で採捕された個体と河川で採捕された個体及び琵琶湖の陸封型個体のHPLC分析結果の一例を図3に示す。図中の1番、5番のピークはロドプシン、2番、6番はポルフィロプシン、3番、7番及び4番、8番はそれぞれロドプシンとポルフィロプシンが光によって化学変化した産物であるオールトランス型と呼ばれるピークである。各水域で採捕された数個体の平均値で全視物質質量に対するロドプシンの割合（ロドプ

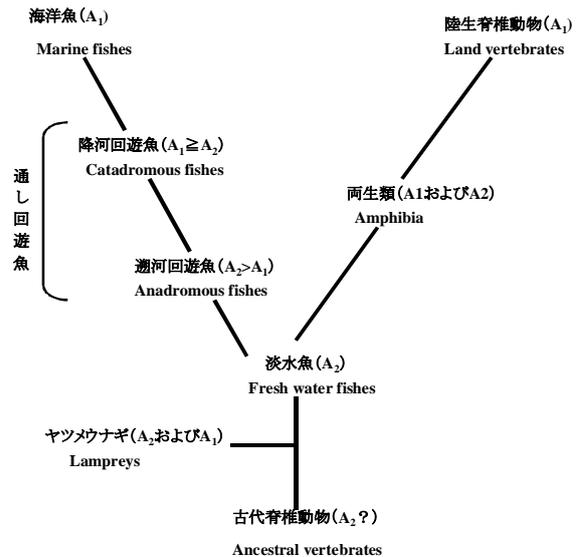


図2. 視物質から見た脊椎動物の進化論。

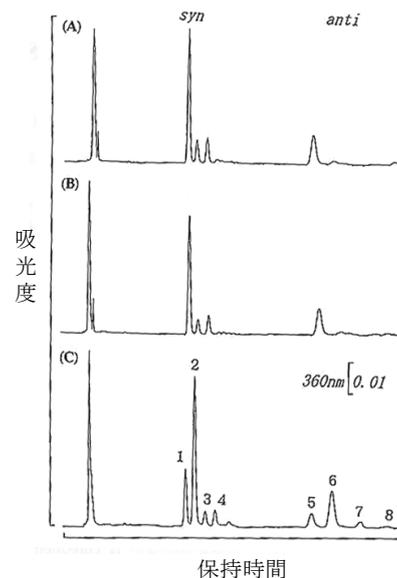


図3. 海域 (A)、琵琶湖 (B)、河川 (C) で採捕されたアユ視物質の HPLC 分析結果。

1, 5: 11cis-レチナールオキシム; 2, 6: 11cis-3デヒドロレチナールオキシム; 3, 7: オールトランスレチナールオキシム; 4, 8: オールトランス3デヒドロレチナールオキシム。

シン比)を計測してみると, 通し回遊型の海域個体は 80.0%, 河川個体は 21.6%, 琵琶湖の陸封型個体は 87.1%という結果であった. この陸封型個体の季節変動を調べると, 7月の 78.9%が最小で 2月の 99.7%が最大となり, 周年通してロドプシンが卓越し顕著な季節変動は見られない.

生息水域による視物質組成の違いから, 本種の視感度は淡水域から海水域に回遊するとロドプシンによる短波長への感度が増加し, 逆に海水域から淡水域に回遊するとポルフィロプシンによる長波長への感度が増加するものと考えられる. 一方, 生涯淡水域に生息する陸封型は恒常的に短波長に対する感度が高いと考えられるが, その原因は不明である. この現象を図 4 に模式的に示す.

アユと同様に河川で産卵ふ化し, 海洋で成長して再び産卵のために河川に戻る回遊をするサケ, カラフトマスは視物質組成変動の結果とその資源評価方法への応用に関する研究を紹介する.

発眼卵から放流直前までの時期, 放流後の沿岸滞留時期, その後のオホーツク海での幼魚時期, そして沿岸への回帰時期と河川遡上時期など各生活史を辿って両種の視物質組成変動を調べた. 特に沿岸回帰時期では北海道沿岸に敷設された定置網漁獲個体について調べた. 各供試個体の採捕位置を図 5 に示す.

発眼卵から放流直前までの期間の両種の視物質組成変動を図 6 に示す. 発眼直後ではロドプシン比が 50%強であったのが, ふ化直後(積算温度 600°C・日前後)では 30%まで減少した. その後浮上時期(積算温度 1000°C・日前後)には 40%近くまで増加し, 海水への適応準備を整えるためであるかのごとく放流直前までは 70~80%まで増加した. こうした変化はサケもカラフトマスも同様な傾向を示したが, 放流直前までの淡水生活ステージではカラフトマスのロドプシン比がサケよりも常に上回っていた.

放流後, 沿岸に滞留している時期の両種の結果は, 標津沿岸域ではサケが 88.6%, カラフトマスが 80.7%, 白老沿岸で一艘曳網や定置網で漁獲された比較的大型の本州で放流されたと考えられるサケ幼稚魚では 90%以上であった. また, 白老の敷生川河口において一艘曳網で漁獲したサケは 68.1%であった. 秋季オホーツク海においてトロール網で漁獲されたサケは 97.2%, カラフトマスは 97%であった. 回帰途上の北太平洋(D)で調査流網より得たサケ(4歳魚)が 96.5%, カラフトマス(1歳魚)が 89%であった. 沿岸に敷設された定置網漁獲物の場合, 斜里では, サケが 61.3%, カラフトマスが 60.4%となった. さらに, 厚田のサケでは, 67.4%(2001年度), 69.4%(2002年度)の結果が得られた. 河川遡上魚では, 斜里川で採捕されたサケが 7.2%, 常呂川で採捕されたカラ

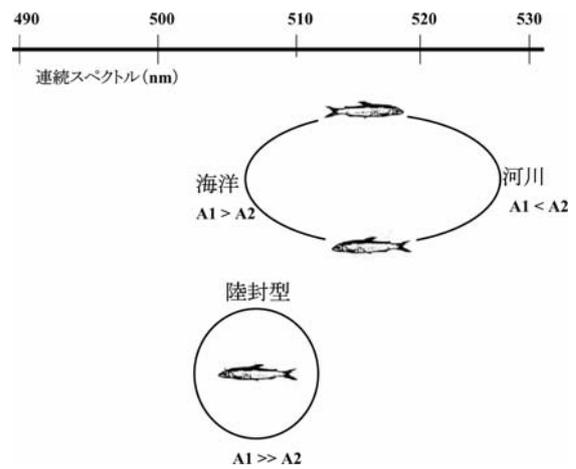


図4. 通し回遊魚(アユ)の視感度特性の変化モデル.

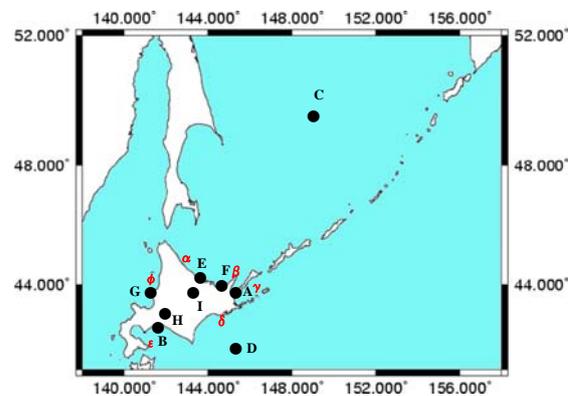


図5. 視物質組成を分析した個体のサンプリング場所. A: 標津沖, B: 白老沖(敷生川河口域含む), C: オホーツク海, D: 北太平洋, E: 常呂川, F: 斜里川及び定置網, G: 厚田, H: 千歳支所, I: 北見支所, α : 枝幸, β : 斜里(Fと重複), γ : 標津, δ : 昆布森, ϵ : 白老, ϕ : 厚田(Gと重複).

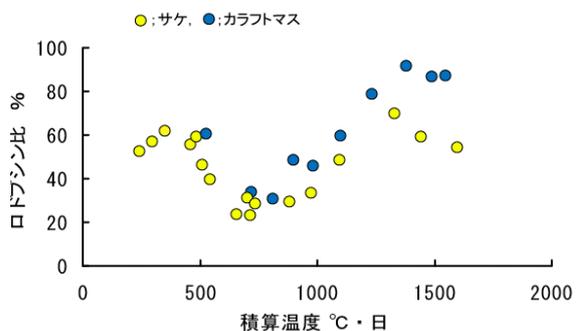


図6. 発眼卵から放流直前までの期間におけるふ化場内での視物質組成変化.

フトマスが 14.0%，千歳川で採捕されたサケが 7.3%となった。こうした放流後の沿岸滞留時期から沿岸回帰，河川遡上に至る時期における視物質組成変動の様子を図 7 に整理して示す。

また，枝幸，斜里，野付，昆布森，白老，厚田の各定置網で漁獲されたサケについて，視物質組成の地域間の比較を行った結果を図 8 に示す。ロドプシンの割合は，上述の定置網の順番に 92.4%，85.8%，70.4%，62.4%，82.1%，77.1%となった。

以上の結果に基づき，放流適期，地域（地場）起源個体群の割合及び遊泳水深の種間差など資源評価に関わる諸項目について考察を試みる。

ふ化後放流前までの時期では，サケもカラフトマスも徐々にロドプシン比は増加し，放流後はさらなる増加傾向を呈し，これは海水生活への適応を意味するように見える。Alexander et al. (1994) はギンザケのスマルト化とロドプシン比の関係を論じ，スマルト化は 50% で生じ降河行動は 80% で起こることを観察した。本論のサケ沿岸滞留幼稚魚では 68.1~97% の値を呈した。Alexander et al. (1994) はロドプシン比はホルモン系の制御を受けロドプシン比の変化とスマルト化が対応していると考えた。海洋生活に移行するために適当と思われるロドプシン比がサケ及びカラフトマスに存在すると仮定するならば，この比は放流適期を生理的状态から判断するための指標になるかもしれない。

図 7 から海水移行期以降河川遡上時期までの視物質組成の変化はとて顕著であり，それぞれのステージ間でのロドプシン比も有意な差が認められる。また，図 6 に示した卵から稚魚期の変化も考慮すれば，一つの生活ステージから次のステージへ移行するトリガーとしてこの視物質組成変化が働いている可能性も示唆される。

図 8 から定置網漁獲魚の場合のロドプシン比は他の生活ステージに比較して個体間の分散が大きいことがわかる。また，枝幸と野付及び昆布森の結果には有意差が認められ，視物質組成がサンプリングの場所で異なることがわかる。回帰サケの回遊は概ね北方から南方へ変遷していく傾向が認められ (Sano, 1959; Ueno, 1993)，しかも本邦ではその 90% 以上が海岸沿いに敷設されている定置網によって漁獲される。そのため，南方系の個体群が母川回帰に至らずにより北方に位置する定置網で漁獲されてしまう可能性がある。

河川遡上に伴い，ロドプシンからポルフィロプシンへ組成が顕著に変化する。このことは沿岸定置網で漁獲された個体のうち，ポルフィロプシンが増加している個体は近くに母川がある個体と考えられ，そのような個体を多く漁獲魚に含む定置網，その逆にロドプシン比が依然として高く，さらに南下回遊を継続する可能性のある個体を漁獲

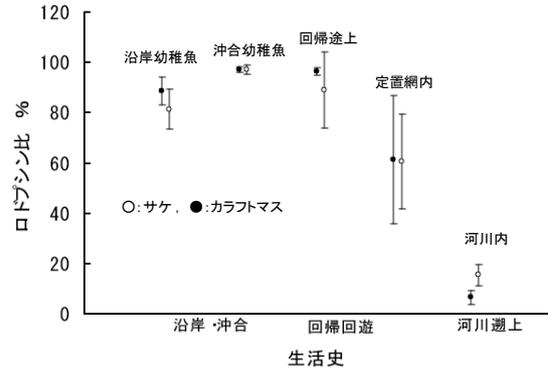


図7. 各生活ステージにおける視物質組成の変化。

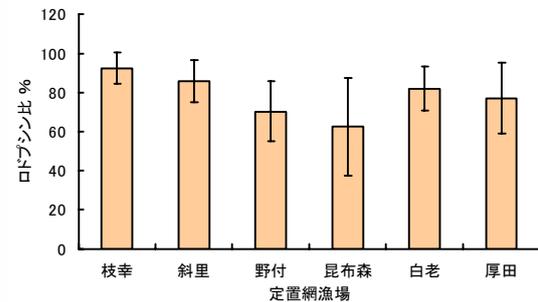


図8. 各定置網で漁獲されたサケの視物質組成。

魚に多く含む定置網，あるいはそれらが混在して値の分散が大きい定置網という区分けによって，地域（地場）起源個体群の割合を見積もるための指標として視物質組成が役立つかも知れない。

海水移行後のサケとカラフトマスでは放流以前の淡水生活期と異なり，全ステージでサケの方がロドプシン比が有意に高い結果となった。視物質の光吸収極大波長は両種ともロドプシンは 503 nm，ポルフィロプシンは 527 nm である。海洋に注ぐ太陽光は表層で波長の長い赤系統の光が吸収され，短波長光が水深の深いところまで到達するため，水深が深くなるほど短波長光が多く残ることになる。従ってその光環境への適応現象として，生息水深が浅い魚は長い波長に感度が高く，生息水深が深い魚は短い波長に感度が高くなる (Lythgoe, 1972)。この関係から推察すると，同じ海域で漁獲されたサケとカラフトマスの場合では，サケが常に短波長側に感度の高いロドプシン比が高かったことから，サケの方が深い水深まで選択できる可能性があると考えられる。例えば，資源豊度を調査する場合，両種の遊泳水深の相異を考慮することの必要性が生ずることになる。待鳥 (1966) は北西太平洋におけるサケとカラフトマスの垂直分布を商業用流網とほぼ同様の漁具を使用して調査し，サケの方がカラフトマスよりも漁獲の分布水深が深いという結果を得ている。

サケ科魚類の色覚と漁獲の研究例

神田ら (1958a) はニジマス飼育池で着色網に対する魚群の行動を観察した。網に対する魚の行動は、引き返すものと網の存在に気づかず網目を通過するものとに2分される。また、魚群の中で先頭に立つ魚は網の前面で一旦停止後反転することが多く、網目を通過するものは群れの後部のものが多いようである。異なる2枚の着色網を組み合わせた場合では着色による影響が認められ、青緑>青>黄=橙>赤の順に通過する魚が多いと考えられた。すなわち、魚群の網目通過の最も良好なのは青緑であった。これはこの飼育池のスペクトル分布曲線と青及び青緑網との反射率曲線とがよく似ているので、青、青緑網とその網の置かれた周囲とのコントラストが小さく、網が目立たないこと、また実験魚群はこのようなスペクトル分布の環境で飼育されているため、青、青緑色に馴れているためと考察している。

次に同じ飼育池でニジマスに対し、色彩が同じで濃淡の異なる着色網に対する魚群の行動を観察した (神田ら, 1958b)。その結果、有彩色 (茶褐色のカッチ色, 青緑色, 赤色) では差異が認められなかった。無彩色の黒, 灰, 白色網の比較では魚群は黒色網を最も多く通過しやすいことが認められた。

これらの実験結果から、神田ら (1959) は北洋のサケ・マス流し網漁業で使われてきた網地、すなわちカッチ系, 水色 (青緑色) 系, 薄墨 (緑がかった灰色) 系の3種のうち、流し網用としてどれが最も良いのかをニジマス飼育池で調べた。そして、網目通過個体数が多いのは水色, 薄墨色, カッチ色の順で、網目を通過するまでに要する時間の少ないものも上と同じ順序であり、また網地へ魚群の接近のしやすさも同じ順序であった。また網地が見える明るさで刺網によるニジマスの漁獲試験を実際に行った結果では、薄墨色, 水色, カッチ色の順に良かったが、この際の網地の見えにくい順序は薄墨色, カッチ色, 水色であった。

これら3種の着色網の漁獲効果を、小池 (1959) は実際に北洋のサケ・マス流し網について比較検討した。試験網の配置は漁業者の仕立てた網の中に挿入した。原則としてそれぞれの着色試験は10反を単位とするが、2つの異なった試験網が接続する付近では色彩の対比現象が予想される。そこでそれぞれの単位内で色彩の異なる網が接続する各1反 (縁の網) と他の部分 (中央部の8反) に分けて、反当たり罹網尾数を計算した。その結果、縁の網, 中央部ともカッチ網が罹網不良であることがわかった。水色と薄墨色とは直接の比較はないので明らかではないが、大差はないように思われた。

かつての北洋のサケ・マス流し網では水中で見

えにくいモノフィラメントのテグス網が広く使用されていた。モノフィラメントナイロン網とマルチフィラメントナイロン網とによるサケ・マス流し網の漁獲比を夜間操業と薄明薄暮時とで比較した三島 (1966) によると、薄明時のモノフィラメント網 (テグス網) の漁獲が、実験網でも商業網でもマルチフィラメント網に比べ特に優れていることがわかった。その理由について、三島はテグス網が見えなくなるときの明るさはマルチ網の約2倍であり、テグス網は日没後マルチ網より早く魚群に視認されなくなり、また日出前においてもマルチ網より遅くまで魚群に視認されにくいからとしている。さらにテグス網とマルチ網とを組み合わせた場合、魚群は低照度でもマルチ網を視認し、これと平行に逃避行動中に比較的認知しにくいテグス網を開放水路と誤認することもその一因とみなされるとした。Larkins (1963; 1964) の調査によればテグス網とマルチ網を交互に配列した場合が最も漁獲が良く、テグス網の単純配列の場合がこれに次ぎ、マルチ網だけの場合が最も悪かった。これは三島の考えのように、テグス網, マルチ網を組み合わせ配列した場合、その相対的な視認度がテグス網への罹網を高めるからであろう。

ここで紹介した研究は、北洋サケ・マス流し網漁業が全盛であった時代のものであり、その研究方法や計測方法は古い感じがあるが、多くの知見を与えてくれる内容として敢えて掲載した。特に魚に対して一見相反する効果をもつテグス網 (目立たない) とマルチ網 (目立つ) を併用することによって生ずる相乗効果は、刺激-反応系を考える際に一つの示唆を与えてくれるであろう。

視感度特性の行動学的計測結果に基づく推考

視運動反応は外界の景色が動く際にそれを網膜の一点に留めおこうとして生ずる眼球あるいは体全体の運動反応として定義されている。例えば、魚の周りで縞模様が旋回すると魚はその景色に追従遊泳を行う。魚に限らず多くの生物でこの反応行動は観察され、視覚に関わる多くの機能研究に応用されている。

この視運動反応を利用してサケ, カラフトマス及びサクラマスの視感度特性を行動学的に計測した。特にサクラマスについてはこの反応行動を利用して偏光感覚の存在が行動学的に証明された。

視運動反応装置は通常は白黒縞模様のテープスクリーンを透明の円筒形水槽の外周で回転させる構造である (図 9a)。視覚刺激であるテープスクリーンの替わりに光の帯を円筒形水槽内に形成し、その色光帯自体を回転させるように考案したのが図 9b の装置である。光源部に様々な透過率極大波長を持つ干渉フィルターを挿入すること

によって様々な色光刺激を設定できる。最も短い波長の400 nmから最も長い波長の620 nmまでの波長条件を適当な間隔で区分し、その各波長毎の視運動反応率を計測した結果を図10に示す。サケは520 nmに、カラフトマスとサクラマスは560 nmで最大反応率を示すパターンが観測された。すなわち、この2魚種は、400 nmから620 nmの範囲では、これらの波長の色光を最も強く感じていると考えられる。

サクラマスの場合では、400 nmでも極大反応が計測された。このことは本種の視感度が紫外域（ヒトの可視光線の波長範囲より短い波長の光）にも存在することを示唆するものである。すなわち、紫外線を受光感知する視細胞（UV錐体）があることを意味するが、その生物学的な意味を調べることを目的にサケ科4魚種の紫外線撮影を行った（図11）。サクラマスとニジマスとでは胸鰭部が黒く撮影されており、この部分が紫外線吸収部位であることがわかる。紫外線に感度のある眼で見ればこの部位の視覚的特徴を利用して仲間を認識している可能性がある。また、相互個体干渉の実験（Abbot and Dill, 1985）からニジマスでは胸鰭部位への攻撃頻度が高いこと、またサクラマスでは飼育池での魚体損傷の観察（小林, 1994）から胸鰭部の損傷割合が高いことなども報告されている。

図9cの装置を作成してサクラマスの偏光感覚の有無を調べた。太陽光は360度いろいろな振動方向を持つ波であるが、特定の振動方向のみを持

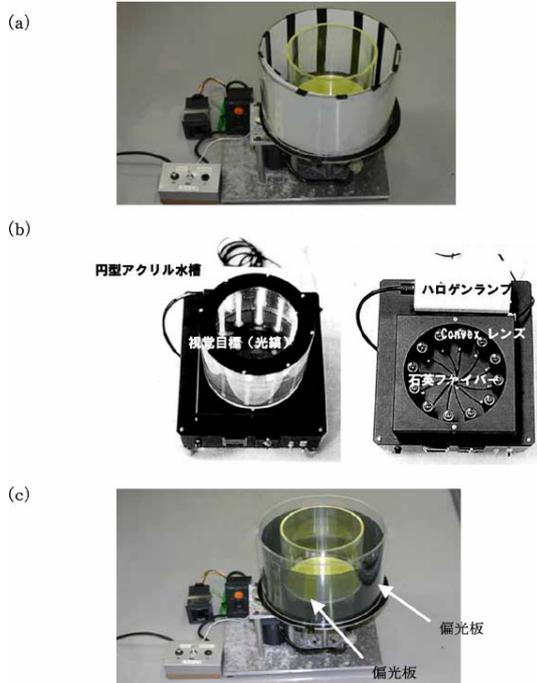


図9. 通常の視運動反応装置 (a), 光視運動反応装置 (b) 及び偏光感覚の有無を計測するための視運動反応装置 (c).

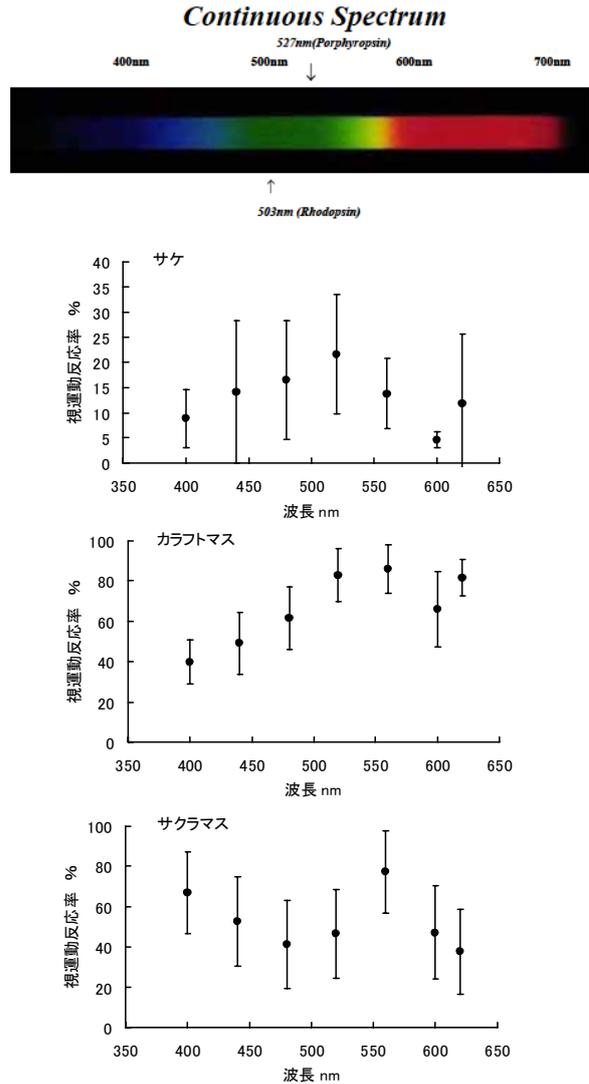


図10. 光視運動反応装置によるサケ科魚類幼魚の視感度特性の計測結果。

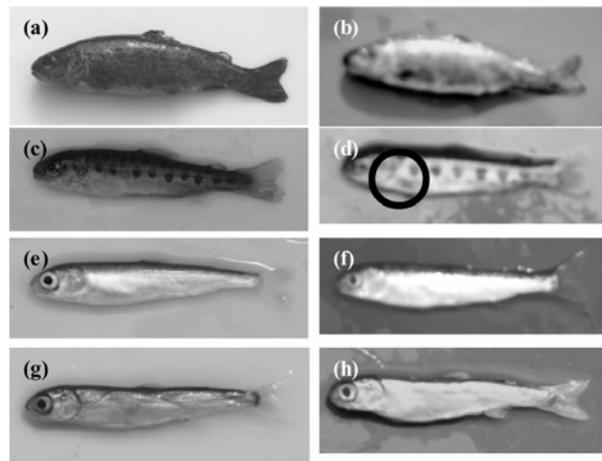


図11. ニジマス (a), (b), サクラマス (c), (d), サケ (e), (f) 及びカラフトマス (g), (h) の普通光写真撮影 (左側) とUV写真撮影 (右側)。

つ光のことを偏光と言う。特定の振動方向の光のみを通過させる素材（偏光板）を短冊状に切り、円筒形水槽の外周に振動面が 90° 交互に変わるように偏光板を並べ、それを視覚目標とした視運動反応装置である。もしサクラマスが偏光を感じることが出来るならば、交互に変化する光の相異を感知して視運動反応を起こすはずである。対照実験として同じ振動面だけの偏光板を交互に並べた視覚目標の場合も調べた。図 12 にあるようにサクラマスは偏光感覚を有することが立証された。

サケ科魚類の母川回帰性に関しては母川近隣まで回帰してきた段階以後は嗅覚がその役割を果たしていることが証明されている。しかし、そこへ到達するまでの段階では何らかのナビゲーションシステムを働かせる必要がある。ミツバチが仲間に発見した蜜の場所を知らせる手段として太陽光の位置との関係で伝達する機構については調べられている（有名なフォン フリッシュの研究で、氏はこの研究によってコンラート ローレンツやニコ ティンバーゲンらとともに行動生理学分野で初のノーベル賞を受賞している）。例え太陽が雲に隠れていてもミツバチは偏光感覚によって太陽の位置を把握することができるという。これとミツバチが体内にもっている時計感覚（体内時計）によって時々刻々変化する太陽の位置で東西南北を認識できるわけである。サケ・マス類の母川回帰もこの偏光感覚と天体の位置認識及び体内時計が方向知覚に役立てられているのかも知れない。

おわりに

サケは川と海とを往き来するというとても興味ある生活様式を持つ魚である。サケ独特のこの生態学的特徴があるが故に発達させてきた視覚機能のほんの一部を紹介した。本稿の内容はバイオテクノロジー研究会報誌や学術雑誌である *Fisheries Science*, *Journal of Fish Biology*, *Comparative Biochemistry and Physiology* などに掲載された筆者の論文からの抜粋であるとともに、筆者の恩師である東京水産大学名誉教授井上實博士の著書「漁具と魚の行動」からの引用である。

ここで紹介した内容以外にも、ふ化後放流前までの明暗順応機能の発達過程、親魚の視精度あるいは養魚池の光環境適正化に向けての試験など現在も継続中の課題などについては、誌面の都合で割愛したがいつか紹介する機会を持ちたいと思う。

サケ・マスは北日本における重要産業魚種であるとの認識に立ちふ化放流事業が推進され、本事業の完成に至った今日であっても、その資源保全・管理の問題は今なお山積している。資源の実態を把握するための指標を見出すことを目的とした対象種へのアプローチの仕方としての行動・生理学的分野の応用と解明は今後も益々その重要度

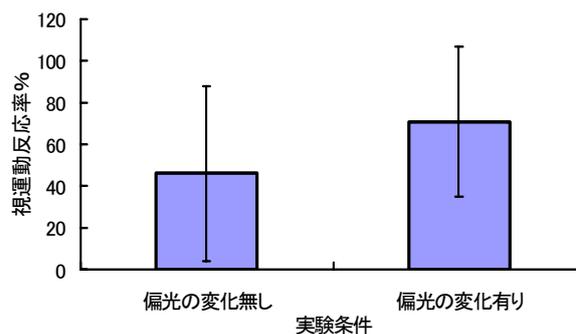


図12. 視運動反応行動により調べたサクラマスの偏光感覚の有無。

を増すと考える。と同時に、この深遠なる魚の行動は行動学研究者の興味を逸らす事は今後も決してないであろう。最後に、たかの会主宰の井上まこと先生の俳句「風花の母なる川を鮭のぼる」を紹介して筆を置く。

引用文献

- Abbot, J. C. and L. M. Dill. 1985. Patterns of aggressive attack in juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, 42: 1702-1706.
- Alexander, G., R. Sweeting, and B. McKeown. 1994. The shift in visual pigment dominance in the retinae of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): an indicator of smolt status. *J. Exp. Biol.*, 195: 185-197.
- Blegvad, O. 1924. *Am. J. Ophthalmol.*, 7: series 3. 89.
- Boll, F. 1877. *Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Arch. Anat. Physiol.*, 4: 783-787.
- Bridges, C. D. B. 1965. Effect of season and environment on the retinal pigments of the two fishes. *Nature*, 203: 191-192.
- Denton, E. J. and Shaw, T. I. 1963. The visual pigments in some deep-sea Elasmobranchs. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 43: 65-70.
- 神田献二・小池篤・小倉通男. 1958a. 漁網の色に関する研究—II. 着色網地に対する魚群の行動及び魚群の網目通過について. *日水誌*, 23: 617-620.
- 神田献二・小池篤・小倉通男. 1958b. 漁網の色に関する研究—III. 網地の色彩の濃淡が魚群の行動に及ぼす影響について. *日水誌*, 23: 621-624.
- 神田献二・小池篤・小倉通男. 1959. 北洋鮭鱒刺網の色彩に関する基礎的一実験. *日水誌*, 24: 5-12.
- 小林聖治. 1994. 飼育環境がサクラマス幼魚の鰭の損傷に与える影響. *魚と卵*, 163: 17-22

- 小池 篤. 1959. 北洋鮭鱒流刺網の色彩が罹網尾数に及ぼす影響. 日水誌, 24: 9-12.
- Larkins, H. A. 1963. Comparison of salmon catch in monofilament and multifilament gill net. Commercial Fish. Review, 25: 1-11.
- Larkins, H. A. 1964. Comparison of salmon catches in monofilament and multifilament gill net - Part II. Commercial Fish. Review, 26: 1-7.
- Lythgoe, J. N. 1972. The adaptation of visual pigments to the photic environment. In: Dartnall H.J.A. (ed.). Handbook of Sensory Physiology VII. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 566-624.
- 待鳥精治. 1966. 北太平洋におけるサケ・マス類の垂直分布 I. 北水研研究報告, 31: 11-17.
- 三島清吉. 1966. ナイロンモノフィラメント網の透明効果について. 北大水研究彙報, 16: 251-255.
- Sano, S. 1959. The ecology and propagation of genus *Oncorhynchus* found in northern Japan. Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery, 14: 21-90.
- Suzuki, T., M. Makino-Tasaka, and E. Eguchi. 1984. 3-Dehydroretinal (Vitamin A2 Aldehyde) in Crayfish Eye. Vision Res., 24: 783-787.
- 田村 保. 1977. 魚類生理学概論. 恒星社厚生閣, 東京, 219-222.
- Tansley, K. 1931. The regeneration of visual purple: Its relation to dark adaptation and night blindness. J. Physiol., 71: 442-458.
- Ueno, T. 1993. Studies on the ecology and resources of maturing chum salmon off the Pacific coast of northern Honshu. Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish., 30: 79-206.
- Wald, G. 1937. Visual purple system in fresh-water fishes. Nature, London, 139: 1017-1018.
- Wald, G. 1958. The significance of vertebrate metamorphosis. Science, 128: 1481-1490.
- Wald, G and P. K. Brown. 1958. Human rhodopsin. Science, 127: 222-226