

## カサゴのERG(網膜電図)(2)

誌名	養殖研究所研究報告 = Bulletin of National Research Institute of Aquaculture
ISSN	03895858
著者	北村, 章二
巻/号	14号
掲載ページ	p. 139-145
発行年月	1988年12月

## カサゴの ERG (網膜電図) - II 明順応による反応特性の変化

北村 章 二

(1988年 8月 9日 受理)

### Electroretinogram (ERG) in the Rock Fish, *Sebastiscus marmoratus*-II Changes in the Response Characteristics due to Light Adaptation

Shoji Kitamura\*

Electroretinograms (ERGs) were recorded *in situ* from eyes of the rock fish (*Sebastiscus marmoratus*) adapted to light. Two intensities of adaptation light were employed in the present experiment, that is,  $\log I = -3$  or  $-4$  ( $I$ : relative intensity to 5500 lx.). The adaptation from dark to light was attained within 5-10 minutes under the light of  $\log I = -4$ . The positive potential (b-wave) was remarkably suppressed as compared with the dark adaptation. On the other hand, positive off response (d-wave) which was not observed in the dark adaptation appeared under the stimulation longer than a second.

The relationship between stimulus intensity [ $I$ ] (duration: 1/60 sec) and the amplitude of b-wave [ $V$ ] was similar to the dark adaptation and expressed by the following equation.

$V/V_{\max} = I^n / (I^n + \sigma^n)$ , where  $\sigma$ : the stimulus intensity which evokes the response of  $V_{\max}/2$ ,  $n$ : the constant which represents the slope of each curve.

The  $n$  and  $\sigma$  values in the equation ( $\log I = -3$ :  $n = 0.616$ ,  $\sigma = 5.44 \times 10^{-3}$ ,  $\log I = -4$ :  $n = 0.641$ ,  $\sigma = 2.40 \times 10^{-3}$ ) were larger than those in the dark adapted state ( $n = 0.48$ ,  $\sigma = 1.1 \times 10^{-4}$ ).

Two phases were observed in the recovery process from the light to the dark adaptation. It was suggested that the early phase mainly reflected the response of cones, and in the later phase rods also became to respond in addition to cones.

*Key words*: ERG · light adaptation · *Sebastiscus marmoratus* · V-log I curve

前報 (北村 1987) において、カサゴ (*Sebastiscus marmoratus*) の暗順応時における光刺激と ERG の反応の関係について報告したが、ERG は網膜の順応状態によってその特性が変化することが知られている。本研究では明順応による ERG の反応特性の変化について調べた。

#### 材料および方法

全長 19-23 cm のカサゴを用いた。実験装置および ERG の導出方法は前報 (北村 1987) と同

\* 養殖研究所玉城庁舎 (Inland Station, National Research Institute of Aquaculture, Tamaki, Mie 519-04, Japan)

様である。魚は塩化ツボクラリン (約 0.5 mg/100 g 体重) の筋肉注射により不動化した後、シールドボックス内のプラスチックトレイに固定し、海水を口から鰓へ灌流した。魚の角膜表面に綿芯電極を装着し、約 1 時間暗順応させた後、 $\log I = -3, -4$  ( $I$  は 5500 lx を 1 としたときの相対値) の光を照射して明順応させた。

### 1. 明順応の経過

順応光 ( $\log I = -4$ ) を照射して 1 分後にそれを消し、直ちに (5 sec 以内) テスト光 (intensity:  $-3$ , duration: 1/60 sec) を照射して ERG を記録した。再び順応光を照射し、その後は同様に 5 分毎にテスト光を照射して ERG を記録した (Fig. 1-1)。実験は 4 個体について行った。テスト光に対する ERG の b 波の振幅の大きさを順応光照射時間経過毎に調べ、明順応の経過をみた。

### 2. 明順応時における光刺激強度と反応の関係

順応光 ( $\log I = -3, -4$ ) を照射して 10 分後にそれを消し、直ちにテスト光 (intensity:  $\log I = -4$ , duration: 1/60 sec) を照射して ERG を記録した。テスト光の強度を順次 0.5 log 単位ずつ上げて ( $\log I = -3.5, -3, -2.5, -2, -1.5, -1, -0.5, 0$ )、同様な操作を繰り返した (Fig. 1-2)。同一の順応光で 5 個体ずつ実験を行った。

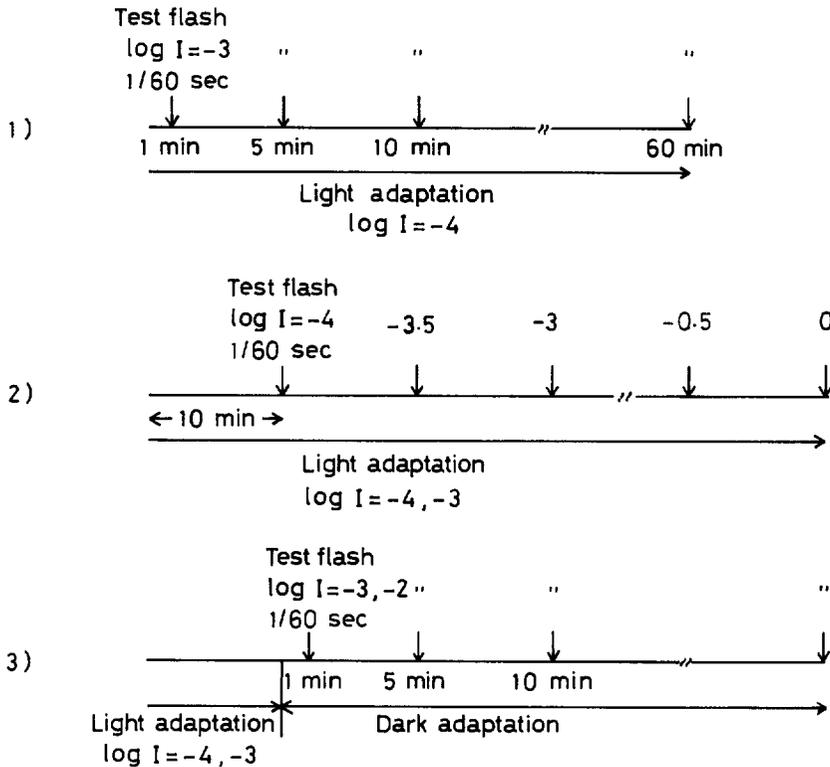


Fig. 1 Experimental design for recording ERGs of the rock fish. Stimulus intensities are described in log relative intensity to 5500 lx.

### 3. 暗順応の回復

log I = -3, -4 の光で明順応させた後, 暗黒にし, 1-5分毎にテスト光 (intensity: log I = -2, -3, duration: 1/60 sec) を照射して ERG を記録した (Fig. 1-3)。

## 結 果

### 1. 明順応の経過

Fig. 2 に示したように, テスト光に対する ERG の b 波の振幅の大きさは, 暗順応時を 1 とすると順応光照射 1 分後には約 0.5 に減少し, 5 分後にはさらに減少して約 0.3 になった。その後は, この大きさではほぼ一定になり, 大きな変化はみられなかった。すなわち, 明順応は 5-10 分で完成し, その後はこの状態が保たれるものと思われる。

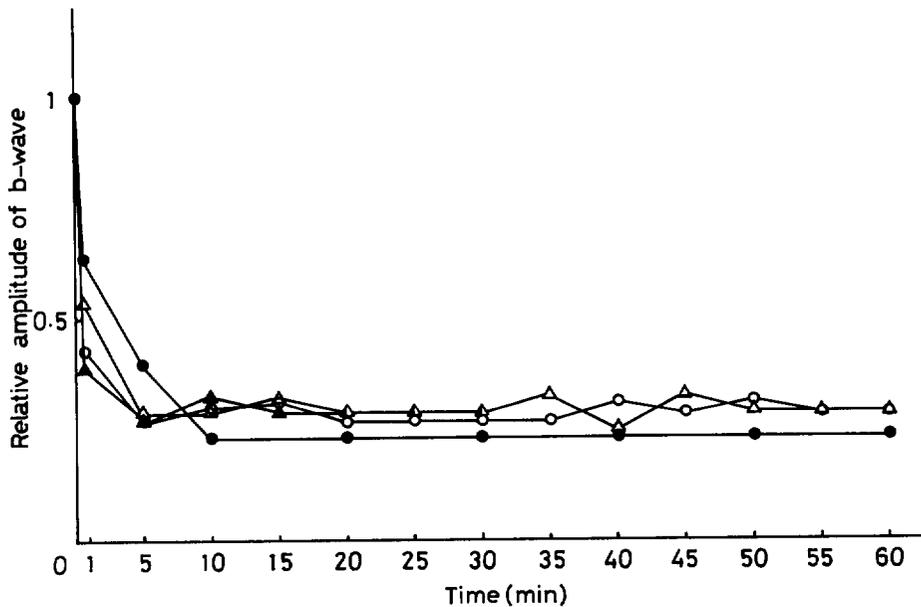


Fig. 2 Changes in the amplitude of b-wave in the course of light adaptation (0.55 lx, log I = -4). Test flash is 5.5 lx (log I = -3) in intensity and 1/60 sec in duration. Each plot shows relative amplitude of b-wave to those in the dark adapted state obtained from four individuals.

### 2. 明順応時における光刺激強度と反応の関係

暗順応時および明順応時における ERG を Fig. 3 に示した。なお, 暗順応時の ERG は電極を装着して約 1 時間の暗順応後の記録である。明順応時の ERG 波形は暗順応時と異なり, b 波 (陽性波) が抑制されて小さい。a 波 (陰性波) が現れるのは暗順応時と同様, log I = -2 以上であり, その振幅の大きさも暗順応時とあまり変わらない。また, ここでは示されていないが, 刺激時間を長く (1 秒以上) すると暗順応時には現れなかった d 波 (off 反応) が現れた。

b 波の振幅の大きさ (V) と刺激強度 (I) との関係を表す V-log I 曲線は Fig. 4 に示すように,

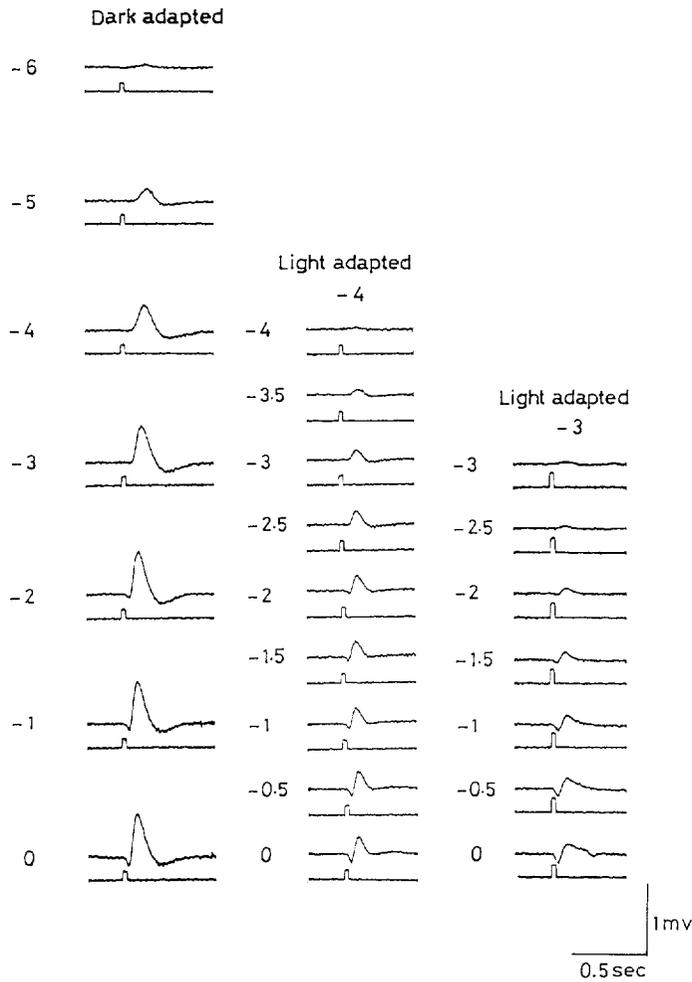
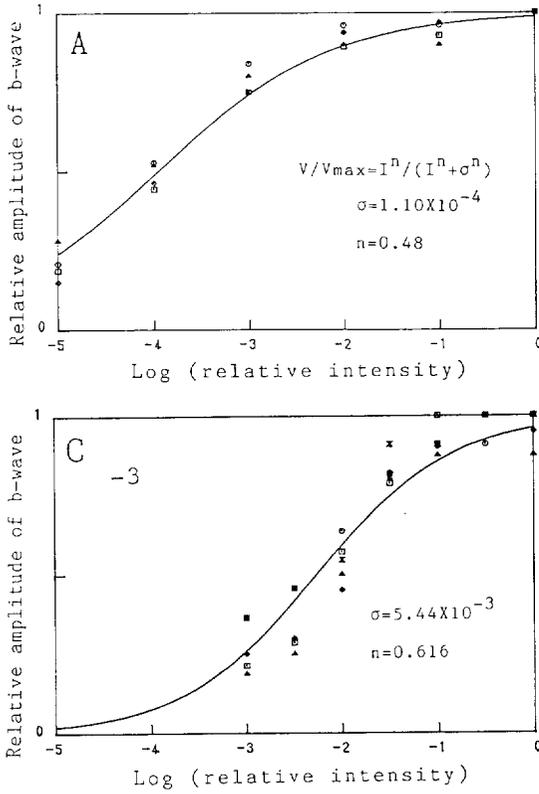


Fig. 3 ERGs from dark and light adapted eyes under the various intensities. Numerals on the left side of each record presents the relative intensities of stimulus light in logarithm. Intensities of the light adaptation are displayed at the top of the figures. Stimulus duration is shown in the lower trace.

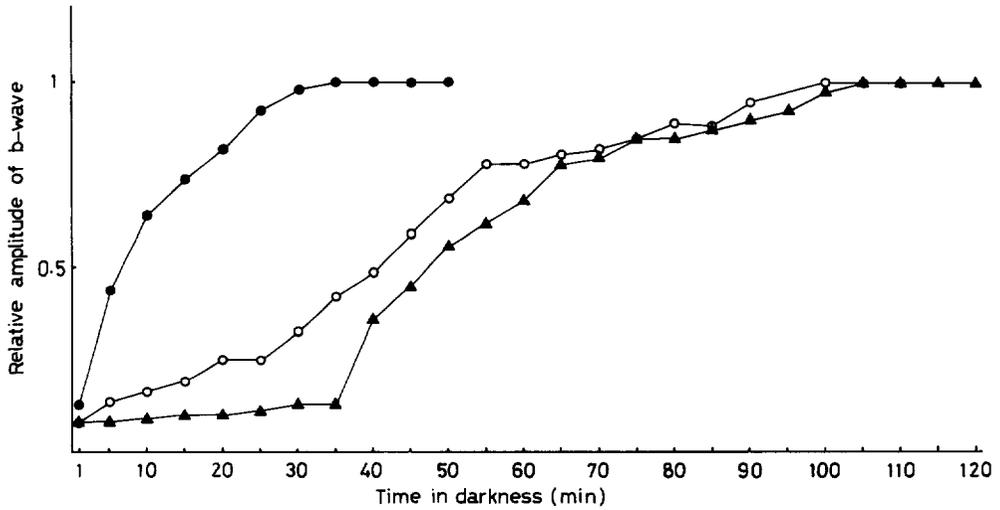
暗順応時（北村 1987）と同様S字状曲線となり、 $V/V_{max} = I^n / (I^n + \sigma^n)$  (Normann and Werblin 1974) の式で表された。nおよび $\sigma$ の値は暗順応時よりも大きかった。また、同じ明順応時でも順応光が強い方が $\sigma$ は大きかったが、nはほぼ同じであった。

### 3. 暗順応の回復

Fig. 5は、テスト光に対するERGのb波の大きさを暗順応の時間経過毎に表したものである。log I = -4の光で明順応させ、テスト光の強さをlog I = -3とした場合は回復が2段階となり、暗順応開始後35分までは反応が非常にゆるやかに少しずつ増大していき、その後は急激に増大して、約120分で完全に回復した。一方、log I = -3の光で明順応させ、テスト光の強さをlog I = -2と



**Fig. 4** The relationship between relative amplitude of b-wave ( $V/V_{max}$ ) and log relative intensity of stimulus light ( $\log I$ ) in the dark (A) and light (B, C) adapted states. Intensities of the light adaptation are displayed in the figures. Each plot shows  $V/V_{max}$  obtained from four or five individuals. Solid lines were calculated from the equation,  $V/V_{max} = I^n / (I^n + \sigma^n)$  ( $\sigma$ : the stimulus intensity which evokes the response of  $V_{max}/2$ ,  $n$ : constant which represents the slope of each curve). The  $\sigma$  and  $n$  values are displayed in each figure.



**Fig. 5** Changes in the amplitude of b-wave in the course of dark adaptation. Filled circles, adaptation light:  $\log I = -3$ , test flash:  $\log I = -2$ ; open circles, adaptation light:  $\log I = -3$ , test flash:  $\log I = -3$ ; filled triangles, adaptation light:  $\log I = -4$ , test flash:  $\log I = -3$

した場合は、暗順応開始5-10分後から反応が急激に増大し始め、35分後には完全に回復した。しかし、順応光を  $\log I = -3$  とし、テスト光も  $\log I = -3$  とした場合の暗順応の回復パターンは順応光  $\log I = -4$ 、テスト光  $\log I = -3$  の結果に類似していた。つまり、暗順応の回復過程は順応光強度よりもむしろテスト光の強度によって異なっていた。

## 考 察

一般に魚類の明順応時の ERG の特徴として a, d 波は生じやすく顕著であり、b 波は暗順応時よりも小さい (小林 1977)。カサゴの明順応時の ERG においても、このような特徴がみられ、特に b 波の減少が目立っている。

明順応による閾値の上昇、あるいは暗順応によるその低下はよく知られている。小林・山元 (1971) はフナ、ニジマス、ウナギの暗順応による閾値の低下を調べた。その結果、いずれも暗順応開始十数分以内に急速に閾値の低下が起こり、約60分で暗順応が完成した。暗順応前に照射されていた光が強いほどより低い閾値に達し、フナでは約1/10000、ニジマスでは約1/1000、ウナギでは約1/100に閾値が低下したという。カサゴにおいても暗順応による閾値の低下は起こり、約1/1000-1/10000に低下した。しかしながら、暗順応前に照射されていた光の強さによる差異はみられなかった。Kobayashi (1962) は夜行性の魚種は明順応による閾値が上昇が大きく、昼行性の魚種では小さいと述べている。本実験で、カサゴの明順応による閾値の上昇は約3-4 log 単位で、非常に大きく、夜行性の魚種の特徴を示しているようである。脊椎動物では環境の明るさにより視細胞の分業が行われており、明るい所では錐体が働き、薄暗い所では桿体が働いている (二元説)。このため、光環境への適応として、夜行性動物の網膜は桿体のみが優占しており、昼行性の動物では錐体が優占する (伊藤 1985)。魚類でも夜行性や底棲性の種は視細胞中に占める桿体の割合が大きいといわれている (川本 1966)。明順応時には桿体の反応は非常に小さく、錐体の反応は比較的大きいので明順応時の ERG は錐体の反応が寄与するところが大きい。このため、桿体の占める割合の大きい夜行性や底棲性の魚種は明順応時には反応が顕著に小さくなり、閾値の上昇も大きくなるものと考えられる。

また、本実験では同一強度のテスト光に対する b 波の振幅を指標として暗順応の過程を調べたが、暗順応前に  $\log I = -3$  (5.5 lx) の強さの光で明順応させたものは暗順応開始約5-10分後には  $\log I = -2$  (55 lx) の強さのテスト光に対する反応が急激に増大した。一方、暗順応前の順応光の強さにかかわらず、 $\log I = -3$  (5.5 lx) のテスト光に対しては暗順応の過程が異なり、暗順応開始後25-35分まではほとんど反応に変化がないが、その後は急速に増大している。すなわち、暗順応の回復過程は二段階になっており、これは暗順応後しばらくは錐体の活動が卓越しているが、時間がたつにつれて桿体の活動もそれに加わってくるためと思われる。また、テスト光の強度が強い方が暗順応の回復が早かったのは、桿体の回復がより早く始まったためと考えられる。

明順応によって V-log I 曲線の傾きが急に ( $n$  が大きく) なり、右側にシフトする ( $\sigma$  が大きくなる) ことは昆虫の複眼の ERG や視細胞内電位でも観察されている (Eguchi and Horikoshi 1984, Matic and Laughlin 1981) が、本実験のカサゴの ERG でも同様な傾向がみられた。これは、明順応時には錐体の活動が卓越し、閾値は暗順応時 (桿体視) よりも高くなるが、 $n$  が大きいため  $\Delta V / \Delta \log I$  は大きくなる。これにより明るい環境におけるコントラスト視や物の形の識別等の形態視覚を向上させているものと思われる。

## 文 献

- Eguchi, E. and T. Horikoshi 1984. Comparison of stimulus-response (V-log I) functions in five types of lepidopteran compound eyes (46 species). *J. Comp. Physiol.* 154: 3-12.
- 伊藤寛志 1985. 網膜における情報処理 pp.13-68, 視覚情報処理 (田崎京二・大山 正・樋渡涓二 編). 朝倉書店, 東京.
- 川本信之 1966. 魚類生理生態学. pp. 374.
- 北村章二 1987. カサゴの ERG (網膜電図) - I 暗順応時における刺激と反応の関係. *養殖研報.* 12: 53-60.
- Kobayashi, H. 1962. A comparative study of electroretinograms in fish, with special reference to ecological aspects. *J. Shimonoseki coll. Fish.* 11 (3): 407-538.
- 小林 博 1977. ERG と魚眼の機能 pp. 480-490, 魚類生理. (川本信之 編). 恒星社厚生閣, 東京.
- 小林 博・山元憲一 1971. 日本水産学会昭和46年度年会講演.
- Matic, T. and S. B. Laughlin. 1981. Changes in the intensity-response function of an insects photoreceptors due to light adaptation. *J. Comp. Physiol.* 145: 169-177.
- Normann, R. A. and F. S. Werblin. 1974. Control of retinal sensitivity. I light and dark adaptation of vertebrate rods and cones. *J. Gen. Physiol.* 63: 37-61.