

イトベラの潜砂習性と運動活動リズム

西 源 二 郎

424 清水市折戸 3-20-1 東海大学海洋研究所

The Relationship between Locomotor Activity Rhythm and Burying Behavior in the Wrasse, *Suezichthys gracilis*

Genjiro Nishi

Institute of Oceanic Research and Development, Tokai University,
3-20-1, Orido, Shimizu 424, Japan

The wrasse, *Suezichthys gracilis*, is a diurnal fish which buries itself in sand during the night-time. The present paper deals with the locomotor activity rhythms of *S. gracilis*, examined by using an actograph with infra-red photo-electric switches in a dark room. The fish were kept in eight experimental tanks (each 30 l in capacity), with three different bottom conditions: sand (grain size about 1 mm in diameter and 5 cm deep); 1 or 2 stones (about 10 cm in diameter) without sand; and transparent acrylic pellets (2×2×3 mm in size, 5 cm deep). The light intensities were 550–700 lux just above the water surface, decreasing to 21.3% under the acrylic pellets at a water depth of 20 cm. The water temperatures were kept at 22.0–25.0°C during the experiments for 7 to 14 days. In the aquarium with bottom sand, diel activity rhythms of *S. gracilis* were mostly synchronized to LD (LD12:12; 06:00–18:00 light, 18:00–06:00 dark), free-running activity rhythms continued distinctly under LL (constant illumination), and locomotor activity was greatly suppressed, with disappearance of the activity rhythm, under DD (constant darkness). In the aquarium without sand, locomotor activity of *S. gracilis* could be summarized as follows. The fish moved throughout almost the entire period under LD, though more frequent movements were observed in light conditions than in dark ones. Under LL they showed continuous locomotor activity during the experiment, with no obvious periodicity. Under DD the activity of the species was somewhat suppressed, but irregular movement or indistinct periodicity was observed. In the aquarium with transparent acrylic pellets, locomotor activity under LD and DD, respectively, bore a close resemblance to activity patterns under the same light conditions with sand, whilst activity under LL was identical to that under LL without sand. Accordingly, it seems that maintenance of normal activity rhythms in the wrasse was due not only to the darkness, but also to the presence of bottom sand. It therefore seems that the biological clock in *S. gracilis* is not related to locomotor activity, but to burying behavior.

ベラ科魚類には、夜間砂中に潜入して休息する種類のあることが早くから知られている(寺尾, 1916; Boulenger, 1929; 木下, 1935)。筆者は日本産ベラ類のうち、ホンベラ *Halichoeres tenuispinnis* (Günther), オハグロベラ *Pteragogus flagellifera* (Valenciennes), イトベラ *Suezichthys gracilis* (Steindachner), ニシキベラ *Thalassoma cupido* (Temminck et Schlegel), ホンソメワケベラ *Labroides dimidiatus* (Valenciennes), イトヒキベラ *Cirrhitlabrus temminckii* Bleeker の6種について運動活動リズムの内因性の有無に関する検討を行った。その結果、砂に潜るベラ類に概日リズムが存在することを確かめ、運動活動と生物時計の結び付きが強く現われることを明ら

かにした(西, 1989, 1990)。さらに、上記6種のうちのホンベラについて、潜砂習性と運動活動リズムとの関連を追究したところ、水槽に底砂のある状態では、恒明または恒暗条件下で明瞭な概日リズムを示した。一方、底砂が無い場合の恒明状態では活動を継続させて活動リズムが消失し、恒暗状態では完全な休止状態を現わさなくなることを明らかにした(西・阿部, 1990)。また、イトベラについても、ホンベラと同様に潜砂習性を有し、かつ底砂のある恒明条件下で明瞭な概日リズムを示すが、恒暗条件下では活動抑制を受けることがわかった(西, 1990)。しかし、イトベラの潜砂習性と運動活動リズムとの関連については、まだ十分な解析が行われていない。

西: イトベラの活動リズム

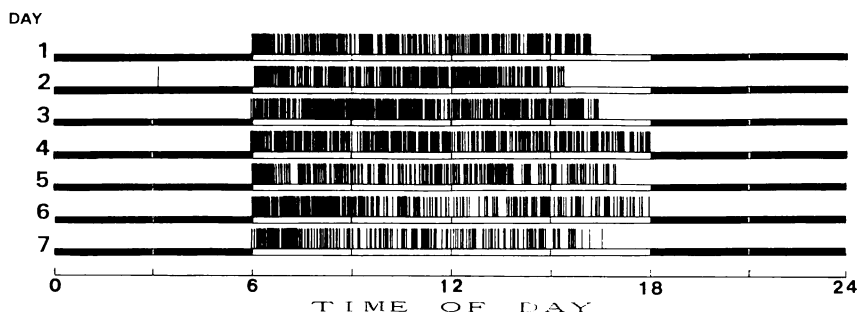


Fig. 1. Record of locomotor activity in *Suezichthys gracilis* kept in LD12:12(LD), with bottom sand. Locomotor activity occurred mostly during the light period, and diel activity rhythm synchronized with LD. Activity is indicated by vertical marks on the horizontal bars, the latter indicating the light (open area) and dark (solid area) periods.

そこで、本研究ではイトベラを用い、水槽実験において底砂を除去した状態と、底砂の代わりに透明のアクリルペレットを敷いた状態を設定して、その運動活動を記録し、既往の知見と比較検討を行ったので、その結果について報告する。

材料および方法

研究材料のイトベラ(合計30尾、全長60-120mm)は駿河湾三保半島沿岸(静岡県清水市)の水深15-25mで小型の巻き網と手網を用いて1988年12月-1989年12月の間に逐次潜水採集されたもので、東海大学海洋科学博物館内において0.5-4カ月間予備飼育された個体を実験に供した。

実験にはガラス水槽(40×25×30cm)を使用し、その底面に珪砂(有効径約1mm)を厚さ約5cmに平坦に敷いた状態(珪砂敷設実験)、底面に何も敷かず握り拳大の石1-2個だけを入れた状態(底砂除去実験)、および透明アクリルペレット(2×2×3mm)を厚さ約5cmに敷いた状態(アクリルペレット敷設実験)の3条件を設定した。実験時の設定水深は20cmであり、この状態で水槽底に敷いたアクリルペレットの光透過率は厚さ2cmで平均37.5%、厚さ5cmで平均21.3%と実測された。1実験期間中(7-14日間)の水温変化は2.0℃以内に保ち、全実験を通じての水温範囲は22.0-25.0℃であった。実験期間中は無給餌とした。飼育水の浄化は、珪砂敷設実験では底面濾過方式によったが、底砂除去実験およびアクリルペレット敷設実験では外部に濾過槽を設置して濾過循環を行った。なお、外光の影響をなくするために水槽周辺を暗幕で覆った。

実験水槽は前報(西, 1989)とほぼ同様の光条件下に

置き、明期は水面直上で550-700lux、暗期は暗黒とし、明期と暗期の切替はタイムスイッチで瞬時に行った。光周期は明期12時間(6-18時)-暗期12時間(18-6時)の明暗サイクル条件(LD); 明期だけを連続させた恒明条件(LL); 暗期だけを連続させた恒暗条件(DD)とした。実験区はLDだけのLD区、LLの前後にLDを組み合わせたLL区、DDの前後にLDを組み合わせたDD区に分けた。実験対象魚は各実験ごとに1尾とし、実験開始1-2週間前から実験水槽に収容し、明暗サイクル下で馴致したのち各実験を開始した。馴致期間中は1日1回不定期に給餌した。活動記録には光電スイッチ式アクトグラフを用いた。活動リズムの判定は、主として記録図によって判定し、判断が困難な場合には、10分ごとの活動記録を目視で0-5の階級に分けて数値化し、Enright(1965)のピリオドグラム法で解析した。実験は1989年3月-1990年3月にわたって行った。

結 果

珪砂敷設実験 実験は、LD区(実験1, 2)、LL区(実験3, 4)、DD区(実験5, 6)でそれぞれ2回行った。各区における実験結果はほぼ同一であったので、代表例について述べる。

1) LD区: 実験1の結果をFig. 1に示す。LD下におけるイトベラの日周活動は、活動期と休止期(西, 1989)とに明瞭に区別できた。毎日の活動期の開始時刻は点灯時刻とほぼ一致し、消灯時刻前の約3時間以内に活動期の終了(すなわち休止期の開始)が確認された。

2) LL区: 実験3の結果をFig. 2に示す。LL下でのイトベラは約1日に各1回の活動期と休止期を示し、明瞭な活動リズムを持続した。活動期の開始時刻は毎日規

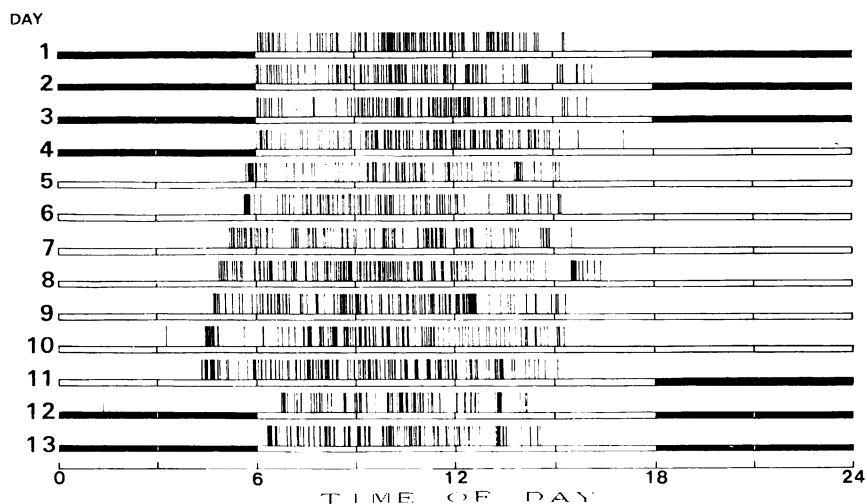


Fig. 2. Record of locomotor activity in *Suezichthys gracilis* kept in LD and in constant illumination (LL), with bottom sand. The fish displayed a distinct free-running activity rhythm in LL.

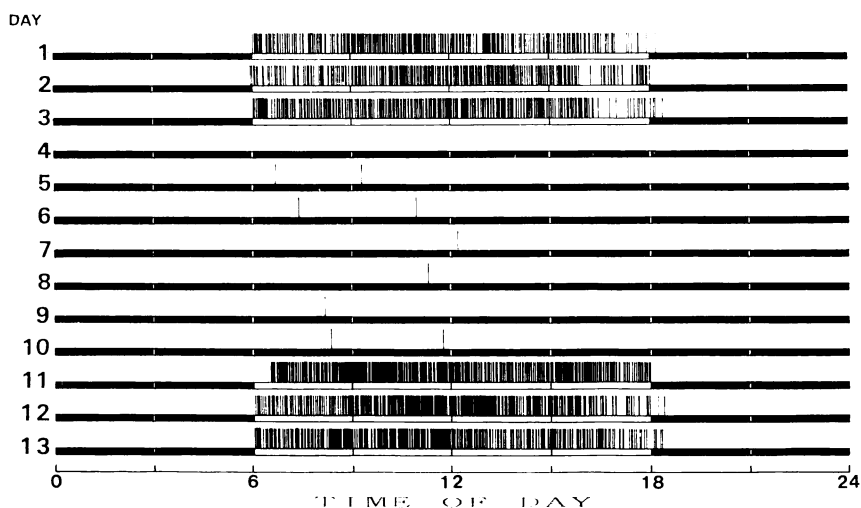


Fig. 3. Record of locomotor activity in *Suezichthys gracilis* kept in LD and in constant darkness (DD), with bottom sand. Activity was greatly suppressed under DD, with disappearance of the activity rhythm.

則的に前進し、1日の平均前進時間は約19分であった。LL終了後に設定したLD下においても、活動リズムの継続が認められた。

3) DD区: 実験5の結果をFig. 3に示す。DD下でのイトベラはほとんど活動しなくなり、活動期が消失したものとみなされた。これを再びLDにすると、活動期の出現とともに活動リズムが復活した。

底砂除去実験 実験は、LD区(実験7-10)、LL区(実験11-14)、DD区(実験15-18)でそれぞれ4回行った。

1) LD区: 実験7の結果をFig. 4に示す。LD下でのイトベラは明・暗両期を通じてほとんど一日中活動し、活動期と休止期に明瞭に区別するのは困難であった。しかし、活動頻度の高い状態が明期とほぼ一致して出現した。ピリオドグラム分析の結果、仮周期24.0時間のところに大きなピークが見られ、活動リズムの存在が確認された。LD区の他の3実験のうち、実験9では暗期の活動がとくに少なく、0-6時の間ではほとんど記録されず休止期がみられた。実験8と10では、実験7とほ

西: イトベラの活動リズム

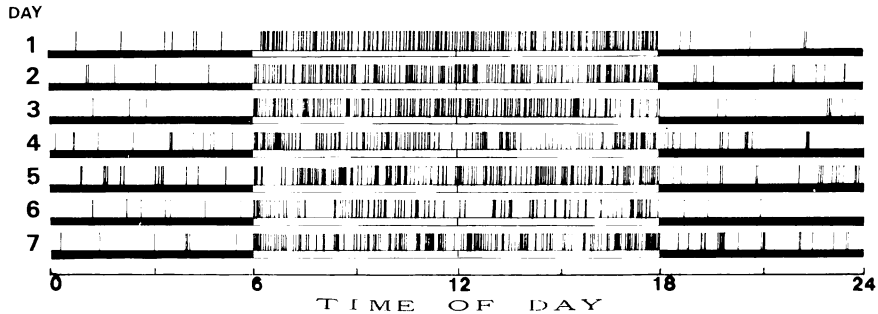


Fig. 4. Record of locomotor activity in *Suezichthys gracilis* kept in LD, without bottom sand. Activity continued irregularly throughout the experiment, but it occurred more frequently in the light period.

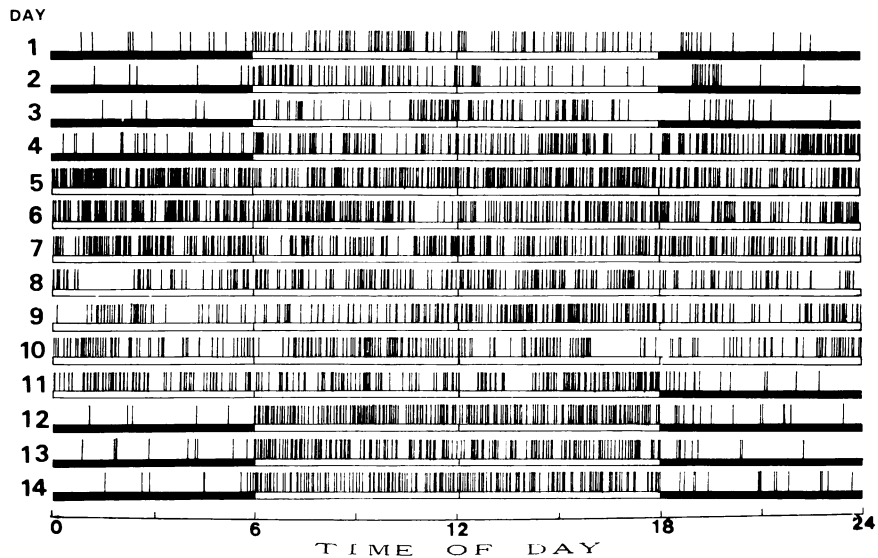


Fig. 5. Record of locomotor activity in *Suezichthys gracilis* kept in LD and in LL, without bottom sand. The fish showed continuous activity through LL, with no periodicity.

ば同様の結果が得られた。

2) LL区: 実験11の結果をFig. 5に示す。LL下でのイトベラは連続的に1日中活動し、休止期の出現および活動の集中に規則性は認められなかった。ピリオドグラム分析の結果でも、仮周期に大きなピークは見られず、活動リズムは消失した。その後、光周期をLLからLDに戻すと、暗期の時間帯に活動の低下が見られ、活動リズムが復活した。LL区の他の3実験においても本実験と同様LL下で活動リズムは消失した。

3) DD区: 実験15の結果をFig. 6に示す。DD下では、LD下の明期に相当する時間帯においてイトベラの活動が抑制され、散発的な活動だけになったが、完全な休止期は現われなかった。一方、DD下でのLD下の暗期に相当する時間帯の活動はほとんど抑制されず、むしろ、

明期に相当する時間帯の活動を上回る活動量が見られ、不明瞭ながらLD期とは逆転した活動リズムが継続した。その後、光周期をDDからLDに変えると、明期を中心とした時間帯に活動量の増加が見られ、明期活動型の活動リズムが明瞭になった。DD区の他の3実験においても完全な休止期がみられることは少なかった。実験16では、DD下で逆転した活動リズムが不明瞭ながら継続し、実験17と18では、DD下で全体的に活動が抑制されて活動リズムは消失した。

アクリルペレット数設実験 実験は、LD区(実験19-22)、LL区(実験23-26)、DD区(実験27-30)でそれぞれ4回行った。

1) LD区: 実験19の結果をFig. 7に示す。LD下におけるイトベラの日周活動は、活動期と休止期とに明瞭

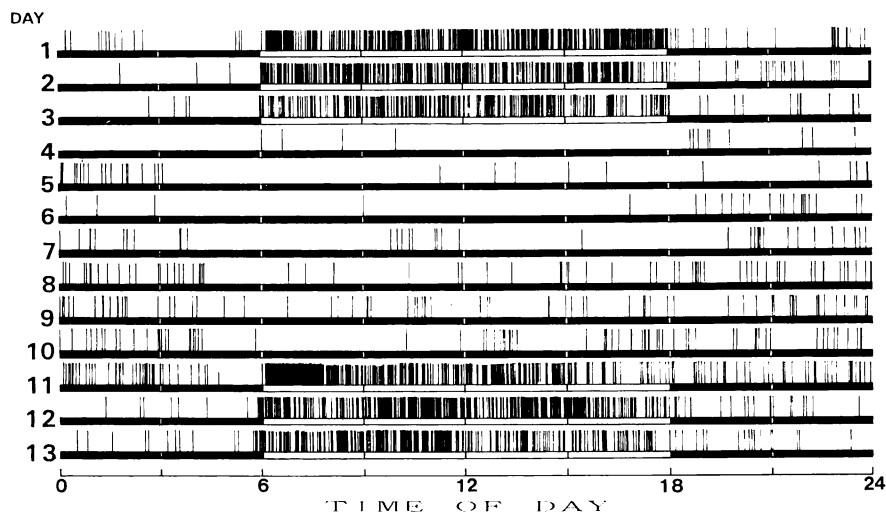


Fig. 6. Record of locomotor activity in *Suezichthys gracilis* kept in LD and in DD, without bottom sand. Locomotor activity continued irregularly throughout DD, with indistinct periodicity.



Fig. 7. Record of locomotor activity in *Suezichthys gracilis* kept in LD, with acrylic pellets on the bottom. Locomotor activity occurred mostly during the light period and the diel activity rhythm synchronized with LD.

に区別できた。活動期の開始時刻は毎日ほとんど一定で、点灯時刻にほぼ一致していた。活動期の終了時刻も、消灯時刻付近でほぼ一定していた。暗期には全く活動がみられず、LD下のイトベラは光周期に同調した明瞭な活動リズムを示した。LD区の他の3実験においても、上述の実験19とほぼ同様の結果が得られたが、暗期にわずかな活動がみられた例(実験20)や、活動期の終了時刻が消灯前にみられた例(実験22)があった。

2) LL区: 実験23の結果をFig. 8に示す。LL下のイトベラは連続して活動し、休止期は認められなくなった。ピリオドグラム分析の結果でも、仮周期に大きなピークは見られず、活動リズムの消失が認められた。その後、光周期をLLからLDに変えると、休止期が現れ

活動リズムが復活した。LL区の他の3実験においても、本実験と同様にLL下で活動リズムは消失した。

3) DD区: 実験27の結果をFig. 9に示す。DD下のイトベラの活動は、全期間を通じて強く抑制されてほとんど見られず、したがって活動リズムは消失した。光周期をDDからLDに変えると、活動が再開されて活動期が出現し、活動リズムが現われた。DD区の他の3実験においても、DD下で活動が強く抑制されて活動リズムが消失し、実験27と同様の結果が得られた。

論 議

研究対象としたイトベラでは、水槽に底砂を敷設した

西: イトベラの活動リズム

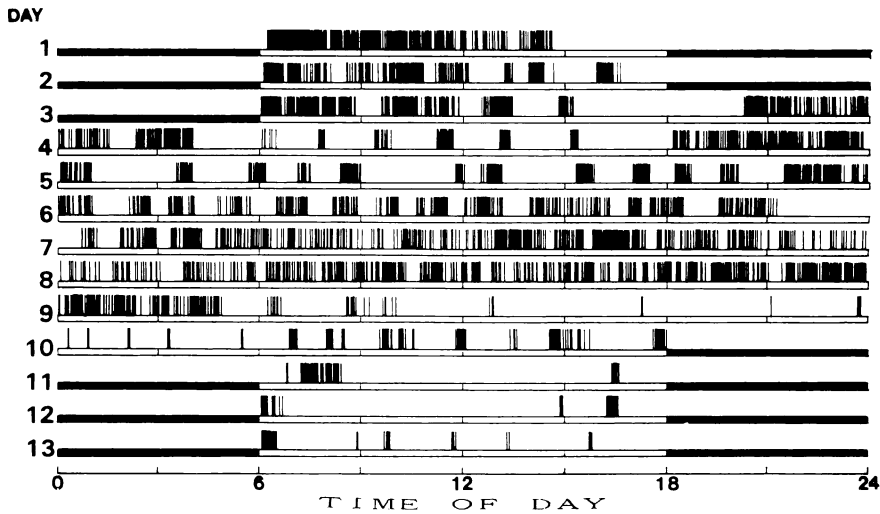


Fig. 8. Record of locomotor activity in *Suezichthys gracilis* kept in LD and LL, with acrylic pellets on the bottom. The fish showed continuous activity through out LL, with no periodicity.

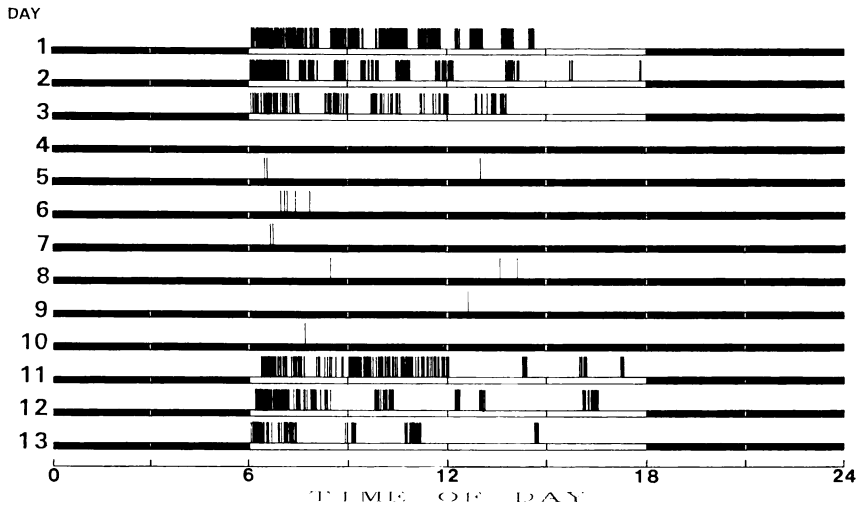


Fig. 9. Record of locomotor activity in *Suezichthys gracilis* kept in LD and DD, with acrylic pellets on the bottom. Under DD locomotor activity was greatly suppressed and the activity rhythm disappeared.

LD下において、暗期には底砂中に潜入して休止する。しかし、底砂を除去したLD下では、暗期にも活動が継続して休止期が消失した。一方、底砂を除去したDD下では活動が継続して、休止期が明瞭でない場合が多かった。本種と同様な潜砂習性を有するホンベラにおいても、実験的に同一結果が確かめられている(西・阿部, 1990)が、暗状態による活動抑制はホンベラよりもイトベラの方が強いことがわかっている(西, 1990)。しかし、暗状態で活動抑制を強く受けるイトベラにおいて

も、完全な休息状態を得るためには、ホンベラと同様に、暗条件に加えて底砂の存在が必要であることが今回確かめられた。

主観的な休止相が明状態であっても底砂がある場合、イトベラは砂中に潜って休息し明瞭な活動リズムを表わす。しかし、底砂を除去すると恒明状態では連続的に活動し、活動リズムが消失する。これは主観的な休止相である時間帯に底砂に潜ることができず、かつ明状態の継続によって活動刺激をうけ、運動活動を継続させたもの

と思われる。夜行性の発電魚 *Gymnorhamphichthys hypostomus* では底砂がある場合、昼間は砂中に留まってほとんど放電しないが、底砂のない場合は昼間も活発に放電活動を続けるという (Lissmann and Schwassmann, 1965)。おそらく、この場合も砂中に潜入できなかったため、放電活動が継続したものであろう。イトベラは夜間になると底砂に潜入して休息しており、底砂を隠れ場所として利用しているときみなすことができる。この隠れ場所と活動リズムとの関連については、隠れ家が無い場合に活動型が逆転したミノー *Phoxinus phoxinus* の例 (Jones, 1956)、隠れ家が無い場合に活動リズムが不明瞭になる降海期のアメリカウナギ *Anguilla rostrata* の雄の例 (Edel, 1975) が知られている。

底砂を除去した DD 区の実験で、光周期を LD から DD に変えると、活動期が 6-18 時から 18-6 時に逆転する現象が、4 実験中 2 実験で見られた。高緯度地方の魚類では自然環境下において、光周期の極端な季節変化に伴って活動型が変化する例が知られている (Müller, 1978)。低緯度地方の魚類では、実験室において、LD の明期の照度を 100 lux から 1 lux (自然環境では起こり得ない低照度) に低下させると、夜行性魚類 (*Ictalurus nebulosus*) が昼行性を示したことが報告されている (Eriksson, 1978)。本実験のイトベラにおいても、底砂を除去し光周期を DD にするという、自然環境下では起こり得ない極端に特殊な実験条件下で起きた現象と考えられる。

砂の代わりにアクリルペレットを敷設した実験では、イトベラは底砂を敷設した実験と同様に、LD 下で明瞭な活動リズムを示し、DD 下では活動抑制により活動リズムを消失させた。イトベラにとって、暗条件下ではアクリルペレットが明らかに底砂としての役割を果たしているものと考えられる。竹内ほか (1969) および鈴木ほか (1978) も、水族館水槽の底面にアクリルペレットを敷設して、明暗条件下でキュウセン、ニシキベラ、ホンベラ、オトメベラの 4 種を飼育したところ、暗条件下ではそれらがアクリルペレット内に潜入して休息すると報告している。一方、本研究でアクリルペレットを敷設した LL 下における実験結果によると、イトベラは連続的に活動して活動リズムが消失しており、底砂を除去した LL 下と同一結果が得られた。すなわち、主観的な休止相にイトベラがアクリルペレットに潜入しても、アクリルペレットがその中に潜入したイトベラに対して暗状態を作り出すことができなかつたため、運動活動が連続し、休止期を現わすことができなかつたものと考えられる。

すでに田畑 (1988) が、魚類の日周活動に生体(生物)時計がどのように関与するかは、魚種によって異なり、それぞれの環境に適応する過程で内因性と外因性の行動形態が適宜選択されていると述べているように、ベラ科魚類 6 種においても、夜間休息習性の異なる魚種間で活動リズムの内因性の強さに相違がみられ、この解釈を支持する結果が得られた (西, 1990)。それらのうち、イトベラでは底砂のある LL 下で、生物時計と強く結び付いた内因性の明瞭な活動リズムがみられ、この結果は、イトベラの運動活動には外的要因である光刺激より、内的要因である生物時計との結び付きの方が強く作用していることを示唆するようにみえる。しかし、本研究の結果、LL 下のイトベラでは、底砂のある条件下においてのみ砂中に潜入して光を遮ることによって内因性の活動リズムを維持しているのである。底砂の無い、またはアクリルペレットを敷設した光を遮ることのできない条件下では、光による刺激を受けて活動リズムを消失させており、運動活動に対する光刺激作用は運動活動と生物時計との結び付きよりも強いと判断される。イトベラにおいては、生物時計が直接結び付いているのは運動活動そのものではなく、潜砂行動とであるとみなされた。

謝 辞

本研究に対して終始有益な助言を与えられ、本稿校閲の労をとられた東海大学海洋研究所教授鈴木克美博士に深謝する。活動記録装置製作について援助を受けた東海大学海洋科学博物館学芸員佐藤 猛氏、データ分析について援助を受けた同石橋忠信氏、供試魚の採集に協力された同舟尾 隆氏ほかの諸氏に厚くお礼申し上げる。また、実験に協力された生島 誠氏、井関 洋氏、角田篤弘氏ら当時の東海大学海洋学部学生諸氏にもお礼申し上げる。本研究費用の一部は東海大学総合研究機構研究奨励補助金、および東海大学海洋研究所研究費から援助を受けた。本研究は東海大学海洋科学博物館研究業績 No. 116 である。

引用文献

- Boulenger, E. G. 1929. Observations on the nocturnal behaviour of certain inhabitants of the Society's Aquarium. Proc. Zool. Soc. Lond., 1929: 359-362.
 Edel, R. K. 1975. The effect of shelter availability on the activity of male silver eels. Helgoländer Wiss. Meeresunters., 27: 167-174.
 Enright, J. T. 1965. The search for rhythmicity in bio-

西: イトベラの活動リズム

- logical time-series. *J. Theoret. Biol.*, 8: 426-468.
- Eriksson, L.-O. 1978. Nocturnalism versus diurnalism-dualism within fish individuals. Pages 69-89 in J. T. Thorpe, ed. *Rhythmic activity of fishes*. Academic Press, London.
- Jones, F. R. H. 1956. The behaviour of minnows in relation to light intensity. *J. Exp. Biol.*, 33(2): 271-281.
- 木下好治. 1935. ベラの冬眠並びに睡眠に就て. *動物学雑誌*, 47 (556): 795-799.
- Lissmann, H. W. and H. O. Schwassmann. 1965. Activity rhythm of an electric fish, *Gymnorhamphichthys hypostomus* Ellis. *Z. Vergl. Physiol.*, 51: 153-171.
- Müller, K. 1978. The flexibility of the circadian system of fish at different latitudes. Pages 91-104 in J. T. Thorpe, ed. *Rhythmic activity of fishes*. Academic Press, London.
- 西 源二郎. 1989. ホンベラとオハグロベラの運動活動リズム. *魚類学雑誌*, 36(3): 350-356.
- 西 源二郎. 1990. ベラ科魚類 4 種の運動活動リズム. *魚類学雑誌*, 37(2): 170-181.
- 西 源二郎・阿部秀直. 1990. ホンベラ (*Halichoeres tenuispinnis*) の潜砂習性と運動活動リズム. *東海大学紀要海洋学部*, (31): 69-75.
- 鈴木英夫・山田一男・岸 幸広・池田熊蔵. 1978. 水槽内の照度調節による日周変化と、それに対するベラ類の適応について(その 3). *京急油壺マリンパーク年報*, 9: 20-23.
- 田畑満生. 1988. 魚類の日周行動と概日リズム. 羽生 功・田畑満生編. *水産動物の日周活動*, pp. 79-100. 恒星社厚生閣, 東京.
- 竹内経久・樺沢 洋・郡司義夫・西村芳博・池田熊蔵. 1969. 水槽内の照度調節による日周変化と、それに対する睡眠魚類の適応性について(その 2). *京急油壺マリンパーク年報*, 2: 56-59.
- 寺尾 新. 1916. アヲベラの砂潜り. *動物学雑誌*, 28(336): 415.

(Received May 29, 1990; accepted September 12, 1990)