

## ホンベラとオハグロベラの運動活動リズム

西 源二郎

### Locomotor Activity Rhythm in Two Wrasses, *Halichoeres tenuispinnis* and *Pteragogus flagellifera*, under Various Light Conditions

Genjirou Nishi

(Received January 30, 1989)

The locomotor activity rhythms were examined by using an actograph with infra-red photo-electric switches for two species of wrasses, (*Halichoeres tenuispinnis* and *Pteragogus flagellifera*) under various light conditions. In *H. tenuispinnis*, the locomotor activity of almost all fish under light-dark cycle regimen (LD12:12; 06:00–18:00 light, 18:00–06:00 dark) commenced somewhat earlier than the beginning of light period and continued till somewhat earlier than the beginning of the dark period. This species clearly showed free-running activity rhythms under both constant illumination (LL) and constant darkness (DD). Therefore, *H. tenuispinnis* appeared to have a circadian rhythm. The length of the circadian period ranged from 23 hr. 30 min. to 23 hr. 44 min. under LL, and was from 23 hr. 39 min. to 24 hr. 18 min. under DD. On the other hand, the locomotor activity of *P. flagellifera* occurred mostly in the light period under LD 12:12. The activity of this species continued through LL, but was greatly suppressed in DD, so that none of the fish had any activity rhythm in both constant conditions. It was known from field observations that *H. tenuispinnis* burrowed and lay in sandy bottoms, while *P. flagellifera* hid and rested in bases of seagrasses and shallow crevices of rocks during the night. In the present two wrasses, it seemed that the above-mentioned difference of nocturnal behavior was closely related to the intensity of the endogenous factor in the activity rhythm.

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

ベラ科魚類は一般に昼行性とされ、夜間に砂中に潜入、あるいは砂上や岩かけに体を横たえて休息する特有の習性が古くから知られている（寺尾, 1916; Boulenger, 1929; 木下, 1935）。ベラ類の野外における日周活動に関する研究は少なくない（Hobson, 1965; Collette and Talbot, 1972; 中園・塚原, 1972; Helfman, 1986）。近年、優れた自動観察・記録機器が開発され、魚類の行動解析ならびに生物リズムの研究に貢献するようになり（Thorpe, 1978; 羽生・田畠, 1988）、円口類（Ooka-Souda et al., 1985）、ナマズ類（Mashiko, 1981）、コイ類（Kavaliers, 1981）、サケ類（Richardson and McCleave, 1974）、ハゼ類（西, 1980）などについて、多数の研究が行われてきた。ベラ類の日周活動に関する研究は、生物リズム的な立場からの実験的解析に興味が

持たれるが、ベラ類の運動活動の周期性について、このような解析がなされた例はまだ少ない（Casimir, 1971; Schwassmann, 1971; 横沢, 1982）。そこで、まずベラ科魚類のうちで、夜間になると砂中に潜入して休息することが知られているホンベラ *Halichoeres tenuispinnis* Günther（木下, 1935）と、夜間砂中に潜入することがなく海藻の根元や岩陰で休息するオハグロベラ *Pteragogus flagellifera* (Valenciennes) (山下・岩永, 1963) の2種を研究対象として、運動活動リズムの内因性の有無について実験的に追求することを意図した。すなわち、対照的な習性を有する両種を種々の光周期条件下で運動活動を記録し、その結果について検討を加えてみた。

## 材料および方法

実験対象とした2種は、いずれも本州中部以南の沿岸で普通に見られるものである（益田ほか、1984）。実験に用いた個体の数と大きさはホンベラ13尾（全長75-120mm）、オハグロベラ8尾（全長76-114mm）であった。すべて、静岡県清水市三保周辺で潜水により採集されたものである。採集後、東海大学海洋科学博物館において、水温20-27°C、自然光周期条件下で0.5-6カ月間にわたり馴致飼育を行った。実験に先立ち、対象魚を実験水槽に収容した後、明暗サイクル（後述）下で1-2週間飼育した。

実験水槽（ガラス水槽60×30×30cmまたは、40×25×30cm）は、底面に珪砂を約10cmの厚さに敷き、底面ろ過方式で飼育水の循環を行った。実験中の水温は21.1-25.0°Cであったが、1実験中の温度変化は3.0°C以内、1日の較差は0.5°C以内に調整し、さらに、水温の日周較差が生じるのをできるだけ避けるように努めた。水槽内への外光の影響を少なくするため、水槽周辺を暗幕で囲った。

実験の光条件は明条件と暗条件に分け、明条件では上部約50cmに設置した20W型蛍光灯を点灯して水面直上で800-1,500luxとし、暗条件では消灯して暗黒とした。点灯と消灯の切替えはタイムスイッチで瞬時に行なった。光周期は06-18時を明期とし、それに続く18-06時を暗期とした明暗サイクル（LD）；明期を連続させた恒明（LL）；暗期を連続させた恒暗（DD）の3種類とした。実験区は光周期がLDだけのLD区、7-8日間のLLの前後に3-4日間のLDを組合せたLL区、同じく、DDの前後に2-4日間のLDを組合せたDD区の3区とした（Table 1）。

魚の活動記録には、光電スイッチ式アクトグラフを用いた。このアクトグラフは、投光器からの赤外線光束を魚が遮ることによって感応する受光器の情報を、記録計に連続記録するものである。各水槽ごとに投光器2個を常用し、光束が砂底に沿って水槽を水平に横切るように設置した。実験は1979年5-8月と、1987年5-8月に行ない、実験対象魚は各実験ごとに1尾とし、実験期間中（7-15日）は無給餌とした。

## 結果

**ホンベラの活動リズム** ホンベラの活動リズムに関する実験は、LD区を4例（実験1-4）、LL区を4例（実験5-8）、DD区を5例（実験9-13）行ったところ、各条件下においてほぼ同様な実験結果であったので、代表

的な各1例を選んで図示し、その結果を中心に説明する。

LD区については、実験1の結果をFig. 1に示す。LD条件下におけるホンベラの日周活動は、ほとんど連続して活動が記録された時間帯と、活動のほとんど記録されなかつた時間帯に明瞭に区別できた。このような活動型は、他の3例のLD区の実験でも共通して観察された。そこで前者を活動期、後者を休止期として述べることにする。

実験1で、活動期の開始は毎日点灯約30分前のほぼ同一時刻である。休止期の開始（同時に活動期の終了もある）も比較的一定しており消灯約1時間前に集中する。実験の結果、LD条件下のホンベラは光周期に同調した明期活動型の活動リズムを示すことが明らかとなった。LD区の他の3実験においても、活動期および休止期の開始時刻が本実験とやや異なることを除けば上記とほぼ同様の結果が得られた。

LL区については、実験5の結果をFig. 2に示す。

Table 1. Summary of the experimental conditions of activity rhythm for two wrasses *Halichoeres tenuispinis* and *Pteragogus flagellifer*. LD, 12 hr light-12 hr dark cycle; LL, constant light; DD, constant dark.

Exp. No.	Photoperiod and term (days)	W.T. (°C)	TL (mm)
<i>H. tenuispinis</i>			
Exp. 1	LD 7	22.4-23.6	85
Exp. 2	LD 7	22.4-23.4	98
Exp. 3	LD 7	23.0-23.8	96
Exp. 4	LD 5	23.0-23.8	86
Exp. 5	LD 3 LL 7 LD 4	23.2-24.0	97
Exp. 6	LD 3 LL 7 LD 4	23.2-24.0	109
Exp. 7	LD 3 LL 8 LD 4	23.5-23.7	119
Exp. 8	LD 3 LL 8 LD 4	23.4-23.7	120
Exp. 9	LD 3 DD 8 LD 4	21.9-24.0	104
Exp. 10	LD 3 DD 7 LD 4	22.5-25.0	75
Exp. 11	LD 3 DD 7 LD 4	22.2-24.8	93
Exp. 12	LD 3 DD 8 LD 4	21.9-24.0	82
Exp. 13	LD 3 DD 7 LD 4	23.5-23.7	110
<i>P. flagellifer</i>			
Exp. 14	LD 7	21.9-22.3	83
Exp. 15	LD 7	21.1-23.8	110
Exp. 16	LD 5	23.0-25.0	98
Exp. 17	LD 5	23.0-23.5	114
Exp. 18	LD 3 LL 8 LD 2	22.9-23.4	86
Exp. 19	LD 3 LL 8 LD 2	23.0-25.0	113
Exp. 20	LD 3 DD 7 LD 3	22.9-23.4	76
Exp. 21	LD 3 DD 7 LD 3	23.0-25.0	99



Fig. 1. Record of locomotor activity in *Halichoeres tenuispinnis* kept in LD12:12 (Exp. 1). The activity commenced somewhat earlier than the beginning of the light period and continued till somewhat earlier than the beginning of the dark period. The activity is indicated by the vertical marks on the horizontal bars which indicate light (open area) and darkness (solid area) periods.

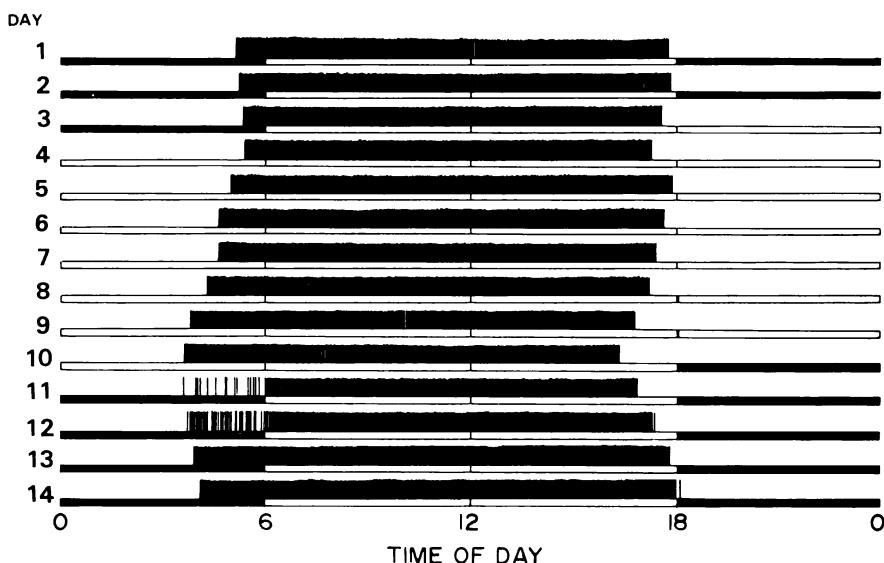


Fig. 2. Record of locomotor activity in *Halichoeres tenuispinnis* kept in LD12:12 and in constant illumination (LL) (Exp. 5). The fish displayed a free-running rhythm in LL.

光周期を LD 条件から LL 条件に変えて、ホンベラは約 1 日に 1 回活動期と休止期を示し、明瞭な活動リズムを持続する結果が得られた。しかし、LL 条件下における活動期の開始時刻は毎日少しづつ前進し、毎日の平均前進時間は約 16 分、LL 7 日目には総計で 114 分前進した。一方、休止期の開始時刻にも前進傾向が認められた。LL 条件終了後に設定した LD 条件下においても、上記の活動リズムの継続が認められた。活動期の開

始時刻は毎日徐々に後退し、直ぐに以前の位相にもどることはなかった。LD 条件再開後 2 日目までは、暗期の活動量に減少が見られた。LL 区の他の 3 例（実験 6-8）で、LL 条件下における活動期の 1 日の平均前進時間は、それぞれ 17 分、30 分、22 分であった。

DD 区については、実験 9 の結果を Fig. 3 に示す。光周期を LD 条件から DD 条件に変えて、ホンベラは約 1 日に 1 回活動期と休止期を示す明瞭な活動リズム

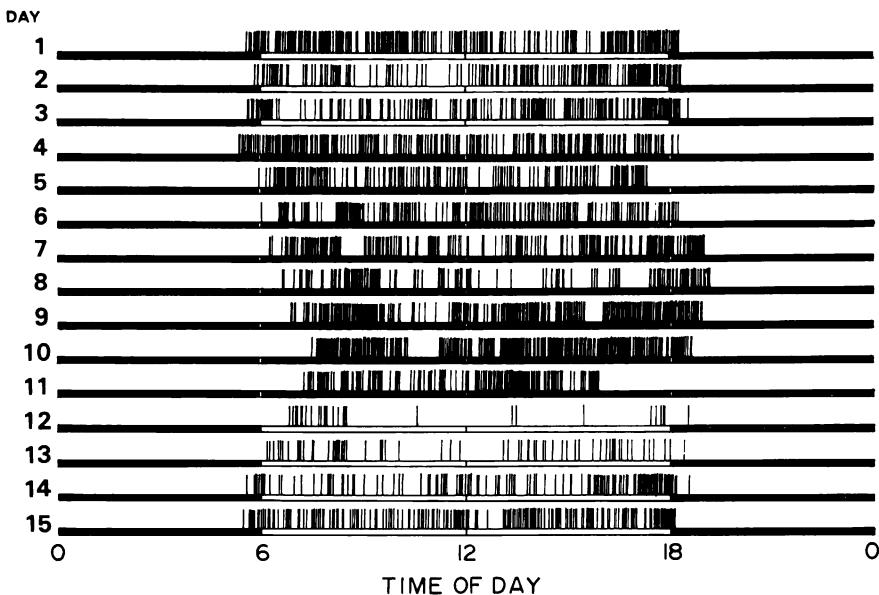


Fig. 3. Record of locomotor activity in *Halichoeres tenuispinnis* kept in LD12:12 and in constant darkness (DD) (Exp. 9). The fish displayed a free-running rhythm in DD.

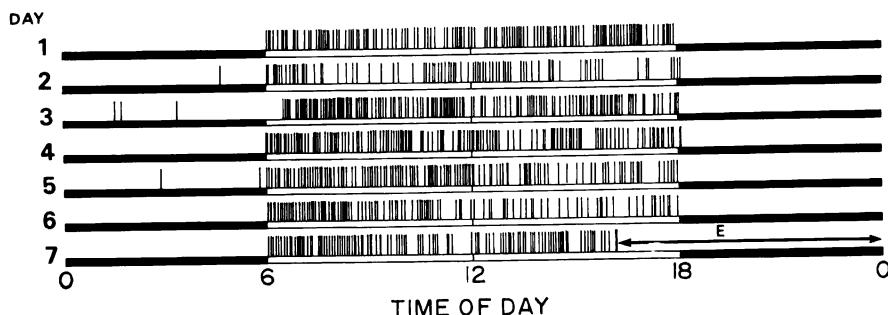


Fig. 4. Record of locomotor activity in *Pteragogus flagellifera* kept in LD12:12 (Exp. 14). The activity occurred mostly during the light period. E, error.

を持続した。しかし、活動期の開始時刻は毎日少しづつ後退し、DD 条件下における 1 日の平均後退時間は 18 分であった。DD 条件後に設定した LD 条件下においても、同様な活動リズムが継続した。活動期の開始時刻は毎日徐々に前進し、3 日目にほぼ以前の位相にもどった。DD 区の他の 4 例において、DD 条件下でホンベラの活動量が低下する場合もあったが活動リズムの継続は認められた。活動期の開始時刻は、実験 13 では毎日平均約 21 分前進したが、実験 10-12 では後退し、平均後退時間はそれぞれ 4 分、10 分、10 分であった。

**オハグロベラの活動リズム** オハグロベラの活動リズムに関する実験は、LD 区を 4 例（実験 14-17）、LL 区を 2 例（実験 18-19）、DD 区を 2 例（実験 20-21）行ったところ、本種でも各条件下においてほぼ同様な実験結果が得られたので、それぞれ代表的な 1 例を図示し、その結果を中心に述べる。

LD 区については実験 14 の結果を Fig. 4 に示す。LD 条件下におけるオハグロベラの日周活動は、ほとんど連続して活動が記録されている活動期と、活動のほとんど記録されていない休止期に明瞭に区別できることが

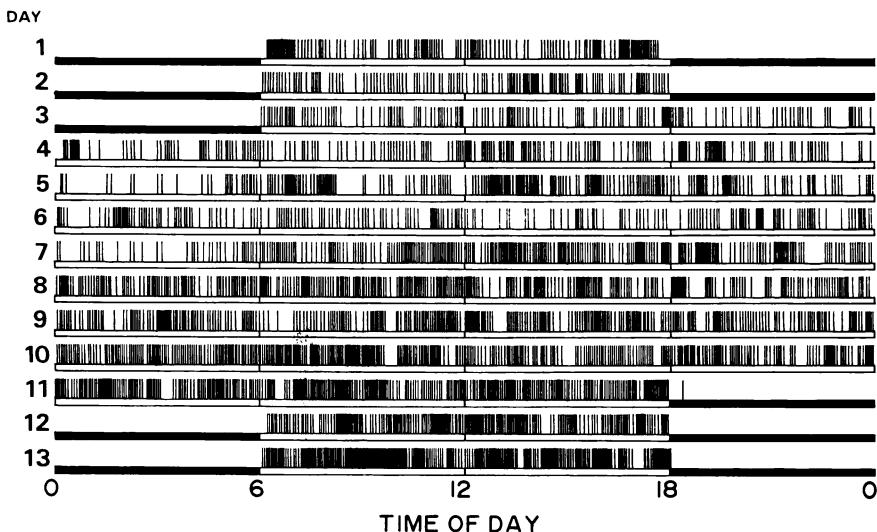


Fig. 5. Record of locomotor activity in *Pteragogus flagellifera* kept in LD12:12 and in LL (Exp. 18). The fish showed continuous activity through LL.

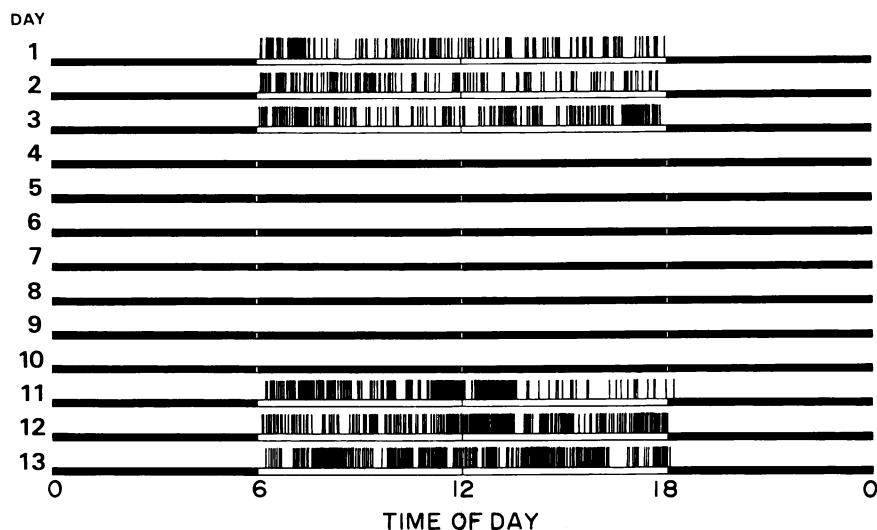


Fig. 6. Record of locomotor activity in *Pteragogus flagellifera* kept in LD12:12 and in DD (Exp. 20). The activity was greatly suppressed under DD.

分った。LD 条件下の活動期は毎日ほぼ点灯時刻と同時に始まり、消灯時刻付近で終了する。すなわち、オハグロベラでは光周期にはほぼ一致した明瞭な活動リズムを示すことが明らかになった。LD 区の他の 3 例でも、活動期は点灯時刻付近で始まり、消灯時刻付近で終了した。

LL 区については、実験 18 の結果を Fig. 5 に示す。

LL 条件下におけるオハグロベラは連続して活動し休止期は認められず、オハグロベラの活動リズムは LL 条件下で消失することが分った。しかもその後の LD 条件下においては、消灯直後に休止期が現れた。

DD 区については、実験 20 の結果を Fig. 6 に示す。オハグロベラは DD 条件下では活動せず、活動期がな

くなったものとみなされた。これを再び LD 条件におくと、点灯直後に活動を再開し、明らかに活動期が復活することも確かめられた。

### 論 議

ホンベラの活動期と光周期の位相関係をみると、LD 条件下における活動期が点灯時刻よりも早く開始した実験が 13 例の内 10 例、遅かった実験が 2 例、ほぼ同時刻の実験が 1 例であった。一方活動期が消灯時刻よりも早く終了した実験が 7 例（内 1 例は 4-9 時間と他よりも明らかに早かった）、遅くなった実験が 3 例、ほぼ同時刻の実験が 3 例であった。すなわち、LD 条件下におけるホンベラは明期が始まる前から活動し、暗期が始まる前に活動を終了するとみなされる。さらに、ホンベラは、恒常条件下のすべての実験において活動リズムを継続させていることが明らかで、強い内因性をもつものと判断された。

ホンベラの自由継続リズムの周期の長さは活動期の開始時刻を基準にすると、LL 区でそれぞれ 23 時間 30 分-44 分（平均 23 時間 39 分）であり、DD 区では活動開始時刻の後退した 4 実験例で 24 時間 04-18 分、および前進した 1 実験例で 23 時間 39 分（平均 24 時間 04 分）であった。ホンベラの活動リズムは、その周期が 24 時間 00 分からずれており、概日リズムに該当するものとみなされる。ホンベラに見られた概日リズムの周期は、Aschoff (1960) が昼行性動物では DD 条件下より LL 条件下で短いとした「Aschoff の法則」と一致する。

本実験によって、ホンベラが内因性の活動リズムを持つことが明らかになった。これは一旦夕方に砂中に潜入すると、翌日の明け方まで砂中に埋没したままとなる休息習性を示す本種が、環境の明暗変化を予知して行動する上で重要な生態的意義を有すると推察される。Schwassmann (1971) は、Wilkie からの私信 (1966) にもとづいて、カリフォルニア沿岸で夜間砂中に潜るベラ科の 1 種 (*Oxyjulis californica*) の活動リズムは内因性であると指摘している。また、鈴木ほか (1977) はホンベラと同様な潜砂習性を持つ同属のキュウセン (*Halichoeres poecilopterus*) を飼育して、人工的に昼夜を逆転させたところ、光周期に同調するまで 11-15 日間を要したという。この結果は、キュウセンにおける内因性活動リズムの存在を示唆しているように思われる。一方、樺沢 (1982) は実験的に検討し「キュウセンの明暗周期に伴う活動型は外的照度因子の有無に強く依存し、供試魚の内的概日性時計機構の影響を受けない」と述べてい

る。ただし、樺沢の実験装置は特定の場所（休息室）に砂床が設けられ、狭い通路を通りなければその場所に入れない構造になっている。つまり、水槽底面全体を砂床とした水槽で実験を行った本研究や底面のほとんどにアクリルペレットを敷いた水槽で実験を試みた鈴木ほか (1977) と実験条件が異なっている。

本報告のホンベラのように、環境の明暗変化を知ることが困難な砂中で休息し、概日リズムを利用するとみなされる他の水生動物の例には、昼間は砂中に潜り夜になると体を砂上に現すウミサボテン（森、1943）がある。陸上動物では、昼間は洞穴内で休息する 2 種のコウモリ (*Myotis myotis*, *Rhinolophus ferrum-equinum*) (DeCoursey and DeCoursey, 1964) もこれに準ずる習性を有するものと考えられる。今福 (1978) は、昼夜変化のある外界で活動し、砂中や洞穴のような外界から離れた所で休息する動物にとくに体内時計の役割が顕著な例が見いだされると指摘しており、ホンベラもこの例に該当するものとみなされる。

一方、オハグロベラでは LD 条件下で、光周期と一致した活動リズムを示したが、LL, DD 両条件下では、活動リズムを継続させた例はなかった。したがって少なくとも今回の実験条件の下ではオハグロベラには内因性の活動リズムを見いだすことができなかった。夜間になってしまって砂中に潜ることなく岩陰などに身を寄せて休息するオハグロベラに、内因性リズムが認められなかつたことは、その休息習性との関連が予察される。

ホンベラとオハグロベラは、海中の自然条件下では、いずれも昼行性の日周期活動を示すことが知られている。しかし、本研究によれば、両種の活動リズムの内容には明らかに相違がみられた。夜間の休息習性を異にする両種間で、活動リズムの内因性に差異があったのは、概日リズムの適応機能を示している可能性がある。

### 謝 辞

本研究に対して終始有益な助言を与えられ、本論文を校閲さ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学部中村 朗講師、東海大学海洋科学博物館学芸員佐藤 猛氏、同石橋忠信氏、供試魚の採集と実験に協力された同阿部秀直氏ほかの諸氏にもお礼申し上げる。本研究費用の一部は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. 105 である。

## 引用文献

- Aschoff, J. 1960. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 25: 11-28.
- Boulenger, E. G. 1929. Observations on the nocturnal behaviour of certain inhabitants of the Society's Aquarium. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1929: 359-362.
- Casimir, M. J. 1971. Zur Morphologie, Histochemie, Tagesperiodik und Biologie der Opercular-druse bei Labriden und Scariden (Pisces). *Mar. Biol.*, 8: 126-146.
- Collette, B. B. and F. H. Talbot. 1972. Activity patterns of coral reef fishes with emphasis on nocturnal-diurnal changeover. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Sci. Bull.*, 14:98-124.
- DeCoursey, G. and P. J. DeCoursey. 1964. Adaptive aspects of activity rhythms in bats. *Biol. Bull.*, 126: 14-27.
- 羽生 功・田畠満生. 1988. 水産動物の日周活動. 恒星社厚生閣, 東京, 134 pp.
- Helfman, G. S. 1986. Fish behaviour by day, night and twilight. Pages 366-387 in T. J. Pitcher, ed. *The behaviour of teleost fishes*. Croom Helm, London.
- Hobson, E. S. 1965. Diurnal-nocturnal activity of some inshore fishes in the Gulf of California. *Copeia*, 1965 (3): 291-302.
- 今福道夫. 1978. 概日リズムの適応機能. 佐々木 隆・千葉喜彦編, 時間生物学, pp. 48-65. 朝倉書店, 東京.
- 権沢 洋. 1982. 人為環境下におけるキュウゼン (*Halichoeres poecilopterus*) の活動型. 京急油壺マリンパーク年報, 11: 46-51.
- Kavaliers, M. 1981. Seasonal effect on the feeding rhythm of longnose dace (*Rhinichthys cataractae*). *Env. Biol. Fish.*, 6 (2): 203-206.
- 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.
- Mashiko, K. 1981. Periodic nocturnal activities in the catfish *Silurus asotus* in captivity. *Japan. J. Ichthyol.*, 28 (2): 148-156.
- 益田 一・尼岡邦夫・荒賀忠一・上野輝弥・吉野哲夫編. 1984. 日本産魚類大図鑑 (和文解説および図版). 東海大学出版会, 東京, 448 pp., 370 pls.
- 森 主一. 1943. ウミシャボテン *Cavernularia obesa Valenciennes* の日週期活動 II. 恒暗, 恒明状態に於ける活動. 動物学雑誌, 55 (7): 247-253.
- 中園明信・塚原 博. 1972. ホンベラ *Halichoeres tenuispinis* (Günther) の日周活動, 帰巣性, 行動圈について. 九州大学農学部学芸雑誌, 26 (1-4): 583-593.
- 西 源二郎. 1980. ササハゼ *Eleotriodes wardi* とダテハゼ *Amblyeleotris japonica* の活動リズム. 東海大学海洋研究所資料, (2): 69-87.
- Ooka-Souda, S., H. Kabasawa and S. Kinoshita. 1985. Circadian rhythms in locomotor activity in the hagfish, *Eptatretus burgeri*, and the effect of reversal of light-dark cycle. *Zool. Sci.*, 2: 749-754.
- Richardson, N. E. and J. D. McCleave. 1974. Locomotor activity rhythms of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in various light conditions. *Biol. Bull.*, 147: 422-432.
- Schwassmann, H. O. 1971. Biological rhythms. Pages 371-428 in W. S. Hoar and D. J. Randall, eds. *Fish physiology*, VI. Academic Press, London.
- 鈴木英夫・山川一男・岸 幸広・池田熊蔵. 1977. 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.
- 寺尾 新. 1916. アヲベラの砂潜り. 動物学雑誌, 28 (336): 415.
- Thorpe, J. E. 1978. *Rhythmic activity of fishes*. Academic Press, London, 312 pp.
- 山下弘文・岩永徳幸. 1963. 水族館における魚類生態の研究 II, 魚類の睡眠生態について. 日本動物園水族館雑誌, 5 (2): 70-73.

(424 清水市折戸 3-20-1 東海大学海洋研究所)