

成長に伴うシマアジの学習能の変化

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2025-04-24 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 塚本, 勝巳, 塩澤, 聡, 小金, 隆之, 阪倉, 良孝, 水田, 洋之介 メールアドレス: 所属:
URL	https://fra.repo.nii.ac.jp/records/2014448

This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License.



成長に伴うシマアジの学習能の変化^{*1}

塚本 勝巳^{*2}・塩澤 聡^{*3}・小金 隆之^{*4}・

阪倉 良孝^{*2}・水田洋之介^{*5}

Ontogenic Change in Abilities of Learning and Memory in Striped Jack *Pseudocaranx dentex*

Katsumi TSUKAMOTO^{*2}, Satoshi SHIOZAWA^{*3}, Takayuki KOGANE^{*4},
Yoshitaka SAKAKURA^{*2}, and Younosuke MIZUTA^{*5}

1995 年 5 月 27 日受理

魚類には“ものにつく”性質（寄りつき性）をもつものがある。アジ科魚類は特にその性質が強い。これを利用して、シマアジの飼付け型栽培漁業の技術開発研究¹⁾が 1987 年より始まった。これは、シマアジ稚魚を特定の場所・海域に放流して、これを飼付け、十分に成長した魚を効率的に再捕しようとするものである。飼付け型栽培漁業の技術開発研究においては、いかにすれば多くの魚を特定の場所（飼付け場）に、より長期に亘って滞留させることができるかが最も重要な課題と考えられる。すなわち飼付け型栽培漁業では通常の栽培漁業と異なり、比較的大型の種苗を残餌の多い魚類養殖場に放流したり、放流後特定の場所で給餌を行ったりするために、被捕食や飢餓がほとんど問題とならない。したがって回収率などの経済効果を考えれば、飼付け型栽培漁業における減耗とは専ら逸散によると考えてよい²⁾。つまり飼付け型栽培漁業においては放流種苗が逸散するか否かで放流の成否が大きく左右されるといえる。そこで、シマアジ種苗の飼付け場への寄りつき性を強化する一法として学習をとり上げ、これによって放流後のシマアジの行動制御を行うことを検討した。

本研究ではまずシマアジ稚魚に学習能があるか否かを

調べた。次にシマアジに学習能があるとすれば、どの発育段階でもっともそれが高くなるのか調べ、種苗性強化技術の開発のための基礎知見を集積することを目的とした。

材料と方法

供試魚 日本栽培漁業協会五島事業場で養成したサイズの異なるシマアジ稚魚 3 群を用いた。平均全長±標準偏差がそれぞれ 21.3±0.3 cm の大サイズ群（以下、大群）、15.7±0.4 cm の中サイズ群（中群）、9.8±0.5 cm の小サイズ群（小群）の 3 群から、それぞれほぼ同サイズのものを各 5 尾ずつ選び実験に供した。これらはそれぞれ 1990 年 12 月 14 日、1991 年 2 月 16 日、3 月 22 日に孵化し、水温約 20°C で養成された。1991 年 10 月 15 日の実験開始時の日齢は大群が 315 日、中群は 251 日、小群は 217 日であった。各群の平均体重と標準偏差はそれぞれ 122.3±15.1 g, 51.0±3.7, 11.7±1.6 g であった。なお 60 日後の実験終了時（12 月 15 日）には大群と小群はそれぞれ平均全長と標準偏差が 25.0±1.5 cm と 14.4±0.8 cm となり、正の成長がみられた。一方、中群は実験途中で 3

^{*1} 「シマアジの行動特性に関する研究」業績 No. 7.

^{*2} 東京大学海洋研究所 〒164 東京都中野区南台 1-15-1 (Ocean Research Institute, University of Tokyo, 1-15-1, Minamidai, Nakano Tokyo 164, Japan).

^{*3} 日本栽培漁業協会五島事業場 〒853-05 長崎県南松浦郡玉之浦町荒川郷.

^{*4} 日本栽培漁業協会上浦事業場 〒879-26 大分県南海部郡上浦町津井浦.

^{*5} 日本栽培漁業協会西日本支部 〒650 神戸市中央区海岸通り 2-2-3.

尾水槽から飛び出し、開始後 18 日目で実験を中止した。この時の平均全長は 20.6 ± 1.1 cm であった。なお給餌は実験の過程で与える餌料のみとし、1 日の給餌量はおよそ全実験魚の体重の 10% 前後になるよう調節した。

装置 底面が 5 m×1.8 m の角型コンクリート水槽 (図 1) 3 面に約 8 m³ 海水を入れ、これら全体を 6.5×9.5×3.4 m の黒ビニール遮閉幕で覆った。各水槽は流水とし、暗幕内の蛍光灯で 12L:12D の光条件を与えた。明時の照度は各水槽の中央部の水面で約 100 lux であった。各水槽には目合 1 cm の黒色プラスチック製格子網で作った直径 48 cm、長さ 1 m の円筒 (以下、トンネル) を水槽長辺に沿わせて設置した (図 1)。円筒上部が水面に接するよう調節した。各水槽内には照明用ハロゲンランプ (点灯時 3,000 lux) 付水中ビデオカメラ (日立造船: アイボール) を各 1 基ずつ設置した (図 1)。

条件づけ 1991 年 10 月 15 日に上記の 3 実験水槽に実験魚を 5 尾ずつ収容し、12 月 15 日まで毎日、60 日間にわたり魚の行動を観察した。実験では、水槽中の水中ビデオのランプを点灯した状態を信号とし、その光刺激に対する反応として魚がトンネルを通過する (以下、輪くぐり) よう、配合餌料 (ペレット、おとひめ 3 号) の報酬により条件づけ (訓練) した (図 2)。魚が完全に条件づけされるまでの過程を学習期と呼んだ (表 1)。条件づけが完成した後も実験群により 3~20 日間の同様の訓練を続ける期間を設けた (学習完成期)。その後訓練を中止して、完成した条件づけがどのように忘れられていくか脱学習の過程を調べた (脱学習期)。学習期の条件づけは学習を容易にするため、4 つの段階に分けて、それぞれの段階では給餌の場所をかえた (表 1)。第 1 段階ではまず信号として用いた強力な光に対して魚を馴致し、信号と給餌のタイミングを結合させた。給餌は水槽中央部の広い範囲 (図 1 の ①) とトンネル前 (②) で行った。第

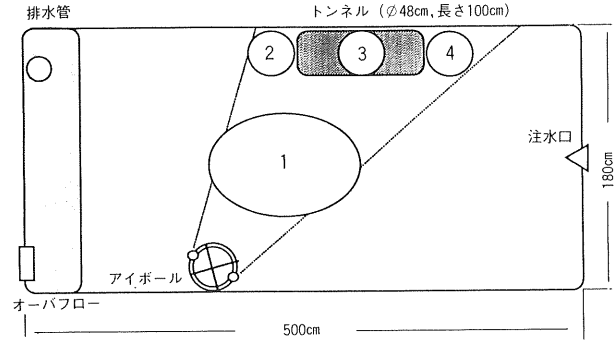


図 1. 実験に用いた水槽、水中ビデオカメラ (アイボール) と輪くぐり条件づけのためのトンネル設置位置および各学習段階における投餌位置 (図中 1~4 の数字) を示す

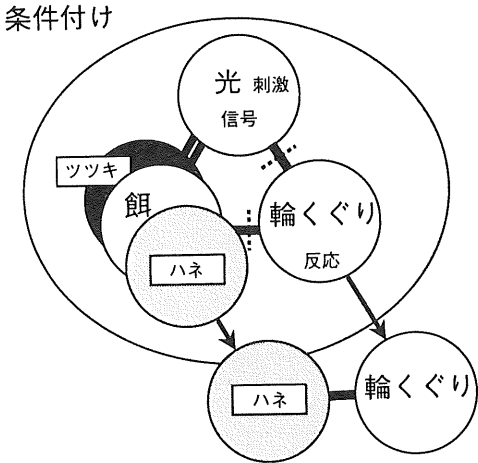


図 2. 今回の実験で行った条件づけの三要素 (光信号、餌、輪くぐり反応) と脱学習過程における関係の切断
脱学習時には摂餌関連行動のハネが輪くぐりとともに条件づけからはずれる。その代替行動としてシマアジ本来の摂餌行動である底面ツツキが光信号に対応して出現する。

表 1. 実験期間の区分と各学習段階の条件づけ完了の判定基準

学習過程	段階	目的と判定基準
学習期	第1段階	【目的】 図 1 の ① と ② で 1 分おきに投餌を行い、光信号への馴致を行うとともに、信号と給餌の関係を狙う。 【判定基準】 光に対して狂奔しない、点灯とともに成群行動を解き、体軸傾斜、方向転換、浅深移動など索餌に関連した行動が観察される。摂餌関連行動 (水面でのハネ、底面ツツキ) が観察される。
	第2段階	【目的】 場所 ② と信号および餌を結びつける。 【判定基準】 トンネル入口の ② に索餌のため出現した個体数が 15 尾以上となる。
	第3段階	【目的】 トンネルに入る警戒心を取り除き、③ で摂餌するように訓練する。 【判定基準】 トンネル内に索餌のために入った個体数が 15 尾以上となる。
	第4段階	【目的】 トンネルを通過した個体に ④ で給餌を行い、信号とトンネル通過および餌を結びつける。 【判定基準】 トンネルを順方向 (② から ④) に通過した個体数が 15 尾以上となる。
学習完成期		【目的】 第 4 段階を終えた状態の魚に対して、さらに信号とともに ④ で給餌し、学習を完全なものとする。
脱学習期		【目的】 1 日 3 回の観察時 (7:00, 12:00, 17:00) の給餌を止めて、10:00 と 15:00 に水槽全体に給餌を行い、輪くぐりと餌との関係を切り離す。 【判定基準】 点灯時に、トンネルを通過する個体が 1 尾もいなくなる。

* 学習段階の合格判定テストは、1 日 3 回の各観察の点灯時 (5 分間) に行う。

2段階では餌をトンネルの入口(②)に集中的に給餌し、光の信号とトンネルを結びつけた。第3・第4段階ではトンネルをくぐるようにするため、それぞれトンネル中央(③)と出口(④)に給餌し、条件づけの完成を狙った。

各観察時には条件づけの訓練を兼ねた。観察は毎日3回、7:00、12:00、17:00に実施した。学習期と学習完成期の各観察時においては、まず点灯前の魚の状態を5分間ビデオ録画した(以下、点灯前)。その後点灯して同様に5分間録画した(点灯時)。次に5分間かけて所定の場所に給餌したあと(点灯給餌)、消灯してさらに5分間ビデオ撮影を行った(消灯後)。すなわち1回の観察時にはこの一連の計20分間の観察・訓練を大群・中群・小群の各群について行った。各学習段階の学習完成の判定基準は第1段階以外は原則として同じであった。すなわち信号を与えた点灯時の5分間に所定の場所に出現した尾数が15をこえた場合を合格とし、こうした観察が3回以上連続した場合にその学習段階を終了したと判定した(表1)。脱学習期には学習期、学習完成期同様1日3回のビデオ観察を行ったが、その際、点灯給餌の5分間の観察は行わず、点灯前・点灯時・消灯後の計15分間の観察とした。給餌はこうした観察とは全く関係ない時刻(10:00と15:00)に行い、餌と輪くぐりの条件づけの連係を切り離すよう努めた。実験期間中水温は17.8~21.5°Cの間で変化した。

解析 ビデオ映像をもとに、各観察の点灯時に所定の場所に出現した尾数(反応尾数)を計数した。これにより条件づけ(輪くぐり)の完成に至る各段階の所要日数と、条件づけを忘れるまでの脱学習の過程を3サイズ群間で比較した。

一方、信号を与えた後、最初の個体がこれに反応して所定の場所に出現するまでの時間(潜時)を計った。また点灯給餌期に、給餌後最初の個体が餌をとるまでの時間(反応時間)をビデオ映像から求め、3サイズ群間で比較した。

また条件づけの方法が適正であったか否かの検討をするため、点灯前、点灯時、消灯後の反応尾数、遊泳速度、ツツキ回数(後述)をそれぞれ学習期と学習完成期の最後の3回の観察時、脱学習期の1日目、5日目、15日目に計数・計測した。遊泳速度はビデオ画像を基にトンネルを通過する魚の所要時間を10尾以上の個体について測定し、その平均値から求めた。また1日のうち朝(7:00)、昼(12:00)、夕(17:00)の反応の違いを検討するため、各観察時の点灯前、点灯時、消灯後の反応尾数を比較した。

観察中にみられた特徴的な4種類の動作について、それぞれの点灯時の出現頻度を計数した(図3)。すなわち体軸を水平から20~30°上または下に傾けて1~数秒この姿勢を保持する動作をそれぞれ“上傾”(Look up)、“下傾”(Look down)と呼んだ。また水面で水しぶきをあげ

てとびはねる動作を“ハネ”(Splash)とし、底面をつつく動作を“ツツキ”(Peck)と呼んだ³⁾。これらはすべて摂餌関連行動と考えられ³⁾、上から落ちてくる餌に対しては上傾の姿勢をとり、あるものは勢よく水面で反転するハネを示す。また底の餌に対しては下傾の姿勢で索餌したり、実際に底をつつく動作を行う。

結 果

学習速度 大群は実験開始後33日目に第4段階に達し“輪くぐり”の学習を完成したのに対し、小群はわずか6日目でこれを終えた(図4)。中群は17日目に第2段階の条件づけを実施途中、事故で3尾の魚が狂奔して水槽から飛出したため実験を中断せざるを得なかったが、4日目には第1段階から第2段階へ移行しており、小群の3日目、大群の5日目の中間に位置した。

一方、脱学習過程の反応尾数を大群と小群で比べると(図5)、大群は脱学習後約7~10日目にはほとんど反応がみられなくなったのに対し、小群では脱学習の過程はゆるやかで、20日後も学習完成期の平均反応尾数の20~40%程度の反応がみられた。さらに30日後もわずかなではあるが信号に対し輪くぐりをする個体がみられた。

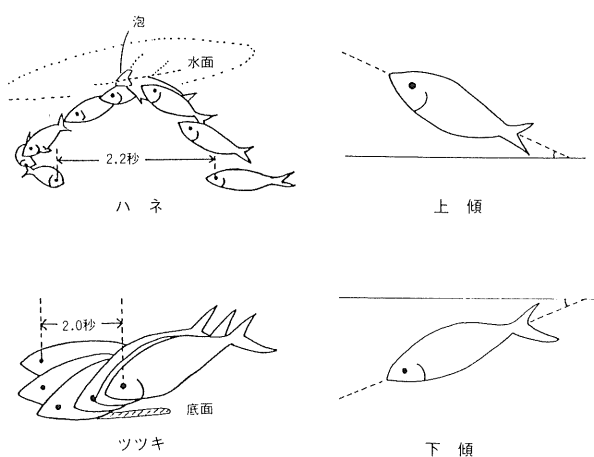


図3. シマアジの4つの摂餌関連行動³⁾: ハネ (Splash), ツツキ (Peck), 上傾 (Look-Up), 下傾 (Look-Down)

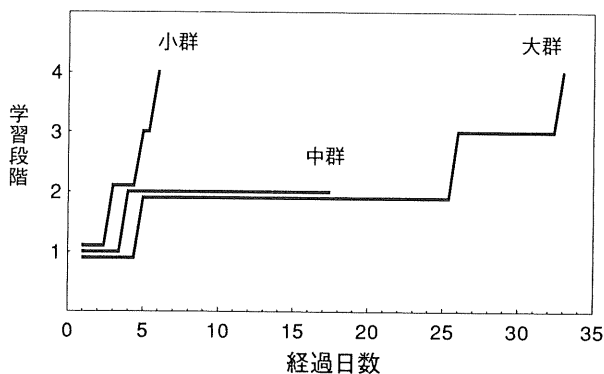


図4. 大、中、小、各群の学習速度

潜時と反応時間 潜時は全般的に小群で小さく、大群で大きい傾向がみられた（図6）。学習完成期と脱学習期のはじめには、大群・小群ともに潜時は20秒以内とさわ

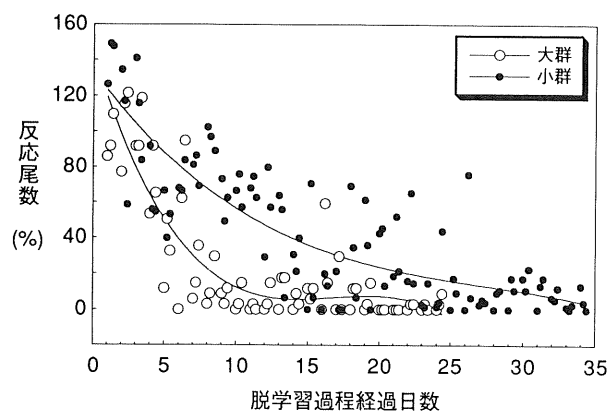


図5. 大群と小群の脱学習速度の比較. 両群のデータに3次の回帰曲線をあてはめた. 図中の反応尾数は脱学習期に入る直前3日間の学習完成期の平均反応尾数を基準として百分率で示した.

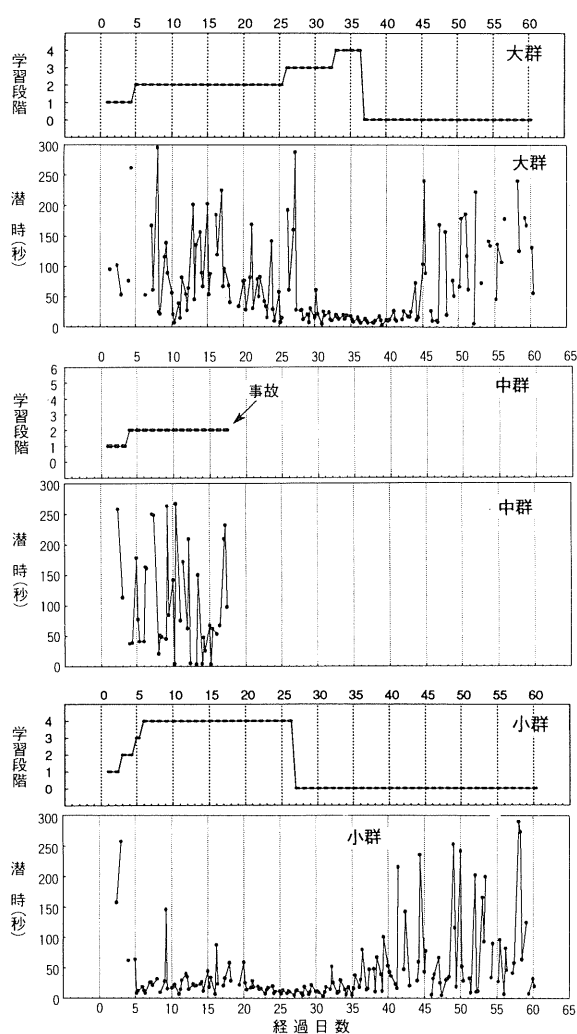


図6. 実験の全期間における大, 中, 小, 各群の光信号に対する反応行動の潜時

めて小さくなった。潜時はおおむね学習の進行に伴って減少し、脱学習期に入ると時間経過とともに増大する傾向がみられた。

餌に対する反応時間は学習の進行に伴って急激に減少する傾向がみられた（図7）。減少速度は学習の進行が最も速かった小群で最も大きく、ついで中群、大群の順となった。以上のことから潜時や餌に対する反応時間の減少程度は学習速度の大小と関係するものと考えられた。

点灯前後の反応 点灯前と点灯時、消灯後の反応尾数を比べると、いずれの学習過程においても点灯時の反応尾数がその前後に比べて明らかに大きかった（図8）。その差は特に学習完成期と脱学習期1で顕著であった。脱

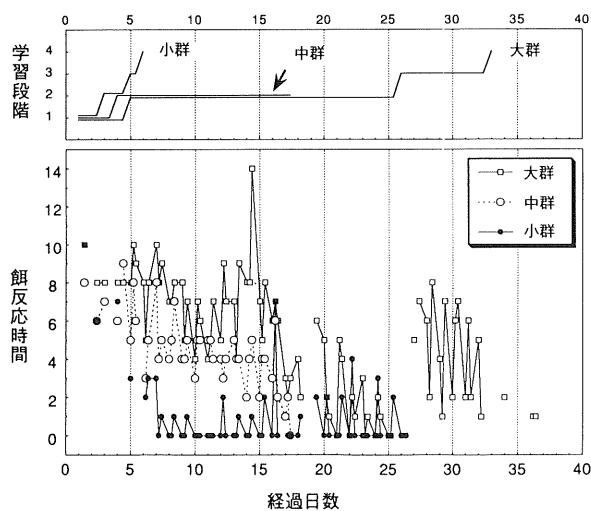


図7. 学習期における大, 中, 小, 各群の投餌から最初の摂餌までの反応時間

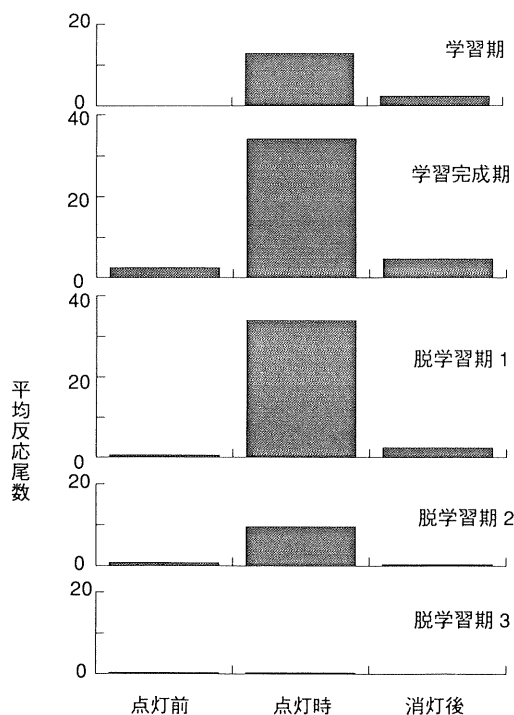


図8. 学習期, 学習完成期および脱学習期それぞれにおける点灯前, 点灯時, 消灯後の反応尾数の比較

学習期の中では1, 2, 3の順に、脱学習が進むにつれ全体の反応が小さくなった。

一方、脱学習期に出現したツツキの頻度を点灯前後で比べると、反応尾数の例同様、点灯時にきわだって大きく、ツツキが光信号を刺激として解発された行動であることが示唆された(図9)。また遊泳速度も点灯時に大きく、その前後で小さかった(図9)。すなわち光信号によって索餌行動が活発になったものと考えられた。以上のことから今回用いた光信号刺激は十分に機能し、ここで採用した条件づけの方法が効果的であったと判断された。

朝昼夕の反応尾数を比較してみると(図10)、点灯時の反応がその前後より大きいことは朝昼夕とも同様であったが、点灯前の反応が朝の観察時に平均7尾/分あったことは信号を与えない状態でも輪くぐりが起こった例として注目される。摂餌と連係された輪くぐり行動の動因として空腹の程度が考えられる。朝7時は1日のうちで魚の空腹状態が最も進んだ時刻帯となるので、動因レベルが大きく上昇する。このために光信号の刺激がなくても反応として輪くぐり行動が起こり、いわゆる真

空活動がみられたものと考えられる。

摂餌関連行動 学習の進行に伴う4つの摂餌関連行動の変化を大群でみてみると(図11)、学習期にはまず上傾と下傾が多く出現した。それらの頻度が上昇した後、両者の減少と相補的にそれぞれハネが30日前後(学習期の後期)に、またツツキが40日前後(脱学習期初期)に出現し、頻度が上昇した。この傾向は小群でもおおむね同様で、上傾からハネへ移行し、下傾のあとツツキが出現した(図12)。しかし大群と異なり、下傾の出現とツツキの出現の間に20日間程度の間隔があった。上傾からハネへの移行はおよそ12日目前後の学習完成期に起こった。また下傾は学習完成期初期の8日目前後から減少した。ツツキの急増は大群の場合と一致して脱学習期の初期(30日前後)に起こった。

考 察

動物が学習能を持つか否かは様々な分類群で広く調べられている。たとえばアメーバ、ゾウリムシなどの原生動物やイソギンチャク、ヒトデなどの腔腸動物、棘皮動

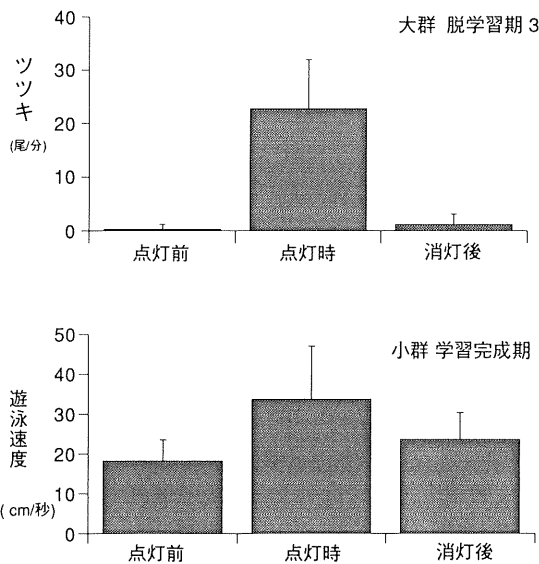


図9. 大群の脱学習期一3における点灯前後のツツキ出現頻度の比較(上図)
小群の学習完成期における点灯前後の遊泳速度の比較(下図)。

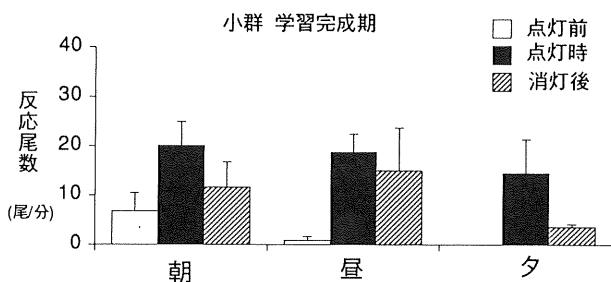


図10. 小群の学習完成期における朝昼夕各観察時刻の反応尾数の比較

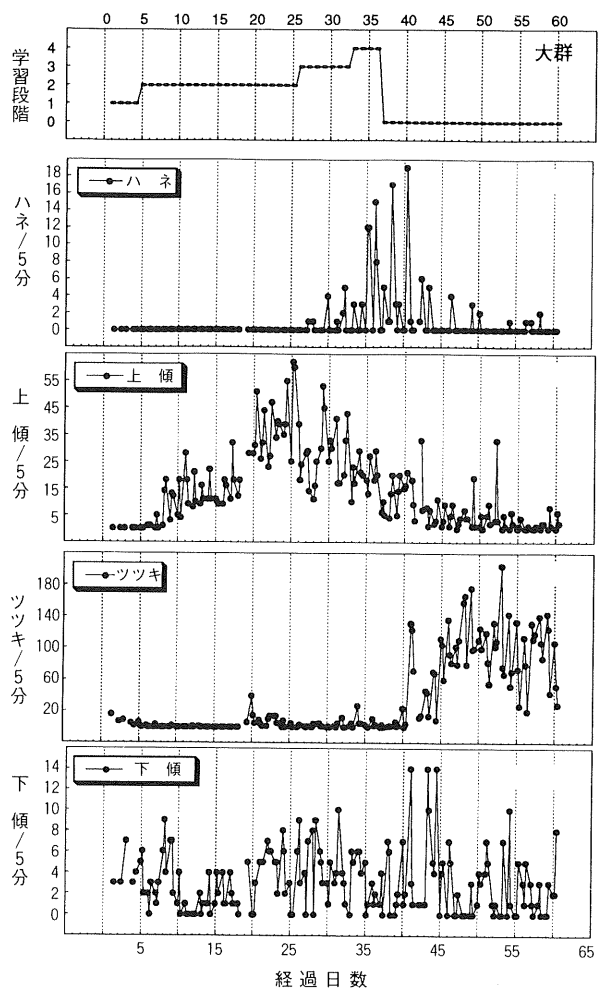


図11. 大群における4つの摂餌関連行動の出現頻度の推移

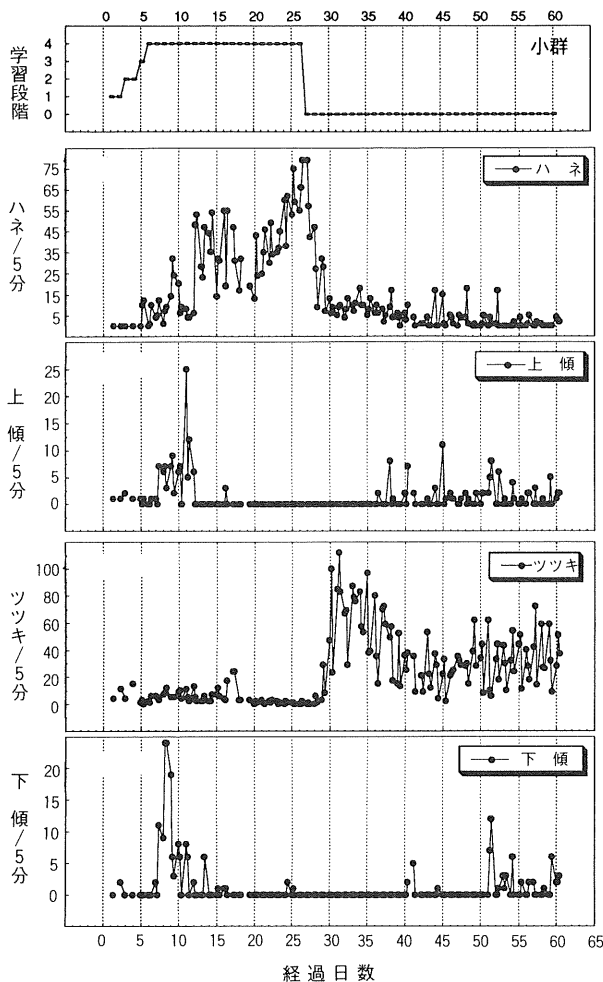


図 12. 小群における 4 つの摂餌関連行動の出現頻度の推移

物に学習能が存在するかどうかは疑問の余地が多いとされている⁴⁾。しかしプラナリア（扁形動物）やミミズ（環形動物）では単純なバプロフ型の条件づけや T 字迷路の学習が可能であるといわれている⁴⁾。またミツバチ（昆虫）やタコ（頭足類）ではかなり高い学習能をもつことが知られている。一方、脊椎動物は複雑な脳神経系をもつので全般に学習能が高い。魚類では視覚弁別学習や迷路学習が安定してできるとされている。川村・下和田（1983）⁹⁾ はイシダイに縞模様の弁別能のあることを確かめた。本実験でもシマアジに学習能のあることが実験的に確認できた。また因みに天然の海域で古くから行われている飼付け漁業^{6,7)} は魚類の学習能を利用した漁業であると考えられる。

学習速度 本研究で得られた結果のうち最も重要なものは、全長 10～20 cm の範囲では小さいサイズのシマアジほど学習速度が大きく、逆に脱学習速度は小さいということである。つまり小サイズほど覚えやすく、忘れにくいということである。これは小サイズほど警戒心が弱く、実験環境に適応しやすかったため学習速度が大きかったと解釈される。逆に大きくなるにつれ警戒心が強

くなり、本実験の学習段階の進行を阻害したものと考えられる。これは潜時（図 6）と餌に対する反応時間（図 7）が小群で小さかったことから明らかである。しかし今回の実験では学習完成期の期間の長さ（3～20 日間）が群間で異なっており、これが脱学習速度に影響した可能性もあるので、脱学習過程の評価については再考を要する。

また今回の結果からはシマアジの学習能は小さい方が高いと考えられるが、全長 5～15 cm のシマアジについて学習速度を調べた別の実験ではサイズが大きいほど学習能が高いという結果を得た¹⁾。異なる実験シリーズを直接比較することはできないが、本実験結果と総合して考えると、恐らくシマアジでは 10～15 cm 程度の全長の時、学習能が最大になるものと推測される。発生初期においては体の成長に伴い脳内神経回路の発達が進み、学習能は上昇するものと考えられる。しかし同時に成長に伴って警戒心も強くなり、これが逆に学習過程を遅らせる結果になる。これら 2 者の影響の総合的な結果として、全長 10～15 cm で学習能が最大となる発育段階を迎えるものと推測される。

学習能の評価はあくまである特定の実験条件や判定基準のもとで相対的に評価されるものであって絶対的基準はない。今回の実験では警戒心の発現・発達が学習速度を遅らせる原因となった。しかし警戒心は魚が野外で生き残るために不可欠なものであり、別の評価基準を設けた実験では必ずしも負の要因として働かない。むしろ警戒心の発達は様々な環境に対処した結果“学習”された行動特性とも解釈される。学習能の評価に当たっては、条件づけの方法・基準の設定に注意を要する。

摂餌関連行動 シマアジの脱学習が始まるとハネが激減し、ツツキが急激に増加した（図 11, 図 12）。条件づけにより水面近くに浮かんだトンネルをくぐることを学習した魚は、信号を受けたとき上傾やハネなど水面から落ちてくる上方の餌に反応する行動を顕著に示す。しかし、脱学習期に入って信号と関係のないタイミングで不特定の場所にばらまき給餌が行われるようになると、まず輪くぐりと餌、および輪くぐりと信号の 2 つの連結が切断され（図 2）、上方水面に設置されたトンネルの存在が条件づけの記憶の中からはずれてしまう。これと同時に輪くぐりと関連して出現した摂餌関連行動のハネや上傾もトンネルとともに条件づけの要素からはずれる（図 2）。しかし信号と摂餌の連結は強固で脱学習の過程でも最後まで残るものと考えられる。その結果信号が与えられると摂餌の記憶が喚起され、摂餌関連行動を行おうとする。しかし、上方からの餌に結びついていたハネはトンネルの忘却とともに条件づけの中からはずれてしまっているため、その代替として別の摂餌関連行動を行うようになる。すなわち、ここではシマアジ本来の摂餌行動でよくみられる底面のツツキ^{3,8)}が今回の学習訓練とは全く無縁の行動であったにもかかわらず、頻繁にみられ

るようになったと説明できる(図2)。これらのことはシマアジの学習の記憶の中で信号と輪くぐりの関係は弱く、信号が摂餌行動と強く結びついていることを示しており、記憶のメカニズムを考察するうえで興味深い。

学習と飼付け型栽培漁業 今回の実験より、シマアジに備わった高い学習能を利用して飼付け基盤周辺に魚を条件づけ、長期の滞留を期待することができるものと考えられる。その際、最も学習しやすく忘れにくい、およそ全長10cmの段階で学習訓練を行うのがよいと考えられる。ここで信号として用いるのは本実験のような光信号ではなく、水中でより広範囲に伝播すると考えられる音を用いた方がよいと考える。条件づけして放流したシマアジを収穫時には信号を用いて一ヶ所に蟄集させ、効率よく再捕することも将来において可能になるものと考えられる。

朝昼夕の反応の比較において(図10)、空腹状態にある朝の観察で点灯前の輪くぐり行動が最も頻繁に見られたのは、ある程度の空腹であれば学習された行動の動因が空腹により高められ、反応が強く出ることを示唆する。したがって飼付け現場の給餌量は飽食量を与えるのではなく、むしろ不足気味に調節する方が滞留を増やす可能性がある。しかし、過度の飢餓は別の摂餌場所への回遊移動の動因を高めることになり、逆に逸散を招くことになる。飼付けにおける適正給餌量はまた別に検討を加える必要がある。

謝 辞

本論文の原稿作成にあたり、東京大学海洋研究所の大矢真知子氏の手を煩わせた。同所益田玲爾博士には種々助言を賜った。また日本栽培漁業協会五島事業場の職員各位には実験の様々な局面でご助力を賜った。ここに記して感謝する。

文 献

- 1) 古澤 徹(1991) 飼付け試験の全体計画平成元年度飼付け型栽培漁業技術開発報告書(1), 日裁協特別研報, **1**, 21-23.
- 2) 塚本勝巳(1993) シマアジの行動特性に関する研究. 平成3年度飼付け型栽培漁業技術開発報告書(3), 日裁協特別研報, **5**, 15-16.
- 3) 小金隆之・塩澤 聡・塚本勝巳・水田洋之介(1993) 絶食条件がシマアジの群行動に及ぼす影響. 栽培技研, **22**, 39-47.
- 4) 二木宏明(1991) 脳と心理学—適応行動の生理心理学. 朝倉書店, 東京, pp. 299.
- 5) 川村軍蔵・下和田隆(1983) イシダイの帯模様弁別能. 日本水産学会誌, **49**, 55-60.
- 6) 落合 明・榎田 晋(1977) 高知県幡多地域におけるシマアジ飼付け漁業について. 栽培技研, **6**(2), 39-46.
- 7) 新谷重徳・長谷川 泉(1989) シマアジ飼付け漁業回想記. さいばい, **51**, 78-81.
- 8) 益田玲爾・塚本勝巳・塩澤 聡・今泉圭之(1993) 九州および小笠原におけるシマアジの生態. 栽培技研, **22**, 55-65.