

シマアジの群れ行動と寄りつき行動における視覚の役割

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: 益田, 玲爾, 塚本, 勝巳, 有元, 操, 塩澤, 聡, 水田, 洋之介
	メールアドレス:
URL	所属:
	https://fra.repo.nii.ac.jp/records/2014449

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



シマアジの群れ行動と寄りつき行動における視覚の役割^{*1}

益田 玲爾^{*2}・塚本 勝巳^{*2}・有元 操^{*3}・
塩澤 聡^{*3}・水田洋之介^{*4}

Role of Vision in Schooling and Association Behaviour in Striped Jack *Pseudocaranx dentex*

Reiji MASUDA^{*2}, Katsumi TSUKAMOTO^{*2}, Misao ARIMOTO^{*3},
Satoshi SHIOZAWA^{*3}, and Younosuke MIZUTA^{*4}

1995年6月1日受理

シマアジは商品価値の高い魚種であるとともに、よく群れをつくり、ものに寄りつく性質があることから、飼付け型栽培漁業の対象魚種として注目されてきた。しかし試験的に天然海域に放流すると、時期と海域によっては逸散が著しいことから、放流方法や放流海域の選択等に改良の余地が残されている¹⁾。

著者らが、本種の行動および生態に関する知見を得るため、各種の実験・観察を行った結果、シマアジの群れ行動や寄りつき行動において視覚が重要な役割を果たしていることが示唆されてきた^{2,3,4)}。そこで本研究では特に、シマアジの視覚と群れ行動との関連性を直接的に明らかにするために水槽内実験を行った。また本実験の結果と既往の知見とを総合して、飼付けシマアジの逸散の原因について考察し、飼付け型栽培漁業における放流効果の向上に資することを目的とした。

材料と方法

材料 供試魚として、1989年3月18日および19日に日本栽培漁業協会古満目事業場で採卵し、これを同五島事業場で約490日間飼育した満1歳魚合計114尾を用い

た。実験時の平均全長は233 mm (164~292 mm)、平均体重は171 g (94~334 g)であった(表1)。7月23日に海面の小割生簀(4×4×3.5 m)から陸上水槽(1.8×5×1 m, 8 m³)へ収容して実験に備えた。

視覚の剝奪 供試魚を2-フェノキシエタノールによって麻酔した後、眼球表面の水分を除き脱脂綿を用いて硝酸銀を塗布して、両眼の視覚を奪った(以下、両眼喪失魚と呼ぶ)。硝酸銀の塗布は各個体について3回ずつ行った。処理後約2時間経過して、水槽の上に手をかざしても逃げないこと、および水槽壁を叩くと反応することを確かめた上で行動実験に供した。対照として、海水を同様に塗布した個体(正常魚)を用意した。片眼の視覚を奪う場合(以下、右眼喪失魚または左眼喪失魚と呼ぶ)は、右眼のみまたは左眼のみに硝酸銀を塗布し、他方の眼には正常魚と同様に海水を塗布した。

実験1 屋外に円形ポリカーボネイト水槽(直径98~105 cm, 深さ75 cm, 容量0.5 m³)を2面設置し、それぞれにシマアジ正常魚7尾と両眼喪失魚7尾を収容した(表1)。水槽側面の底から25 cmおよび50 cmの位置に目印をつけ、水槽脇に鏡を斜め上に向けて置き、遊泳水深を上方から観察できるように工夫した。水槽上方約3

^{*1} 本研究は東京大学海洋研究所と日本栽培漁業協会の間で行われている「シマアジの行動特性に関する研究」の一環である。業績 No. 6.

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

表 1. 各実験に用いたシマアジの全長・体重と供試尾数

実験	全長 (mm)			体重 (g)			尾 数			
	平均	最小	最大	平均	最小	最大	正常	右眼喪失	左眼喪失	両眼喪失
1	215	204	234	160	140	196	7			7
2	236	216	252	161	169	194	21+11			21+11
3	230	164	292	190	94	334	10	5	5	10
4	251	212	276	213	126	278	2	1	1	2

m の位置に 100 W の赤外線ランプ 1 基（魚には感知しにくいとされる）を付設して日没後は常時点灯し、ビデオ撮影の補助として用いた。水槽中央部からサイフォンにより排水し、また水槽側面から注水して毎時 2~3 m³ の換水を行った。顕著な流れによりシマアジの正常な行動が阻害されることのないよう配慮した。実験中の水温は 27.2~29.0°C であり、給餌は行わなかった。2 日間の馴致の後、7 月 25 日 21 時から 7 月 27 日 23 時までの 50 時間にわたり、水槽上方から暗視カメラ（ナイトビューア、浜松ホトニクス製）およびビデオカメラ（ハンディカム、SONY 製）を用いてシマアジの行動を連続撮影し、得られた画像を 2 時間ごとに 26 回抽出して解析した。

解析は群れの形状、遊泳水深および遊泳方向の 3 項目について行った。群れの形状については、個体同士が集まって同一方向に遊泳する場合を群泳、個体同士は集まるが各個体の方向が揃っていない場合を群がり、そして個体同士が集まらず水槽全体に広がっている状態を分散として分類・記録した⁹⁾。遊泳水深については、前述の通り水槽側面に設けた目印を基準にして、観察時の画面で最も多数の魚がいる水深を記録した。遊泳方向は、抽出した画面とその前後の画像から、顕著な右旋個体（右方向＝上方より観察して時計まわりに旋回する傾向のある個体）、顕著な左旋個体、およびどちらでもない個体のいずれかに分類してそれぞれの尾数を記録した。

実験 2 屋外の長方形コンクリート水槽（8.0×4.5×1.7 m, 60 m³）を 3 面用い、正常魚のみ 21 尾を収容した水槽および両眼喪失魚のみ 21 尾を収容した水槽各 1 面ずつのほか、正常魚 11 尾と両眼喪失魚 11 尾を混ぜて収容した水槽 1 面を設けた（表 1）。両眼喪失魚は体色が黒くなるため、正常魚と混合しても容易に識別できた。供試魚の分布を把握するために、水槽上部にロープを設置し、縦 3 等分、横 6 等分して 18 の区画にわけた。また水槽壁面の底から 50 cm および 100 cm の位置に目印を設け、遊泳水深を記録する際の指標とした。夜間観察の補助のために、100 W の白色灯 1 基を長さ 3 m の竹竿の先につけ、水槽の斜め上方の位置に付設した。観察中の水槽の水面照度は 0.01~0.1 ルクス程度であった。

各水槽の中央部に木製の基盤（1.8×0.9 m）を 1 基ずつ設置した。水槽側面から静かに注水しオーバーフローにより排水して、毎時 5~6 m³ 程度の換水を行った。実験中の水温は 26.3~28.7°C であり、給餌は行わなかった。

2 日間の馴致の後、群れの形状、水平分布、遊泳水深お

よび基盤への滞留時間（寄りつき時間）について目視観察により記録した。群れの形状については、7 月 25 日から 7 月 30 日までの 6 日間、6 時、13 時、19 時および 23 時の 1 日 4 回、合計 24 回の定時観察を行い、実験 1 と同様に記録した。また 26 日の 11 時および 21 時には、各区画にいるシマアジの尾数をそれぞれの水槽で数え、水槽内の水平分布を記録した。遊泳水深および基盤への寄りつき時間は、7 月 25 日 6 時から 7 月 26 日 24 時までの 42 時間にわたり、2 時間ごとに記録した。遊泳水深は、水槽側面の目印をもとに、水槽中で最も深い所にいる個体と最も浅い所にいる個体の区画を記録した。寄りつき時間は、5 分間の観察時間中に供試魚の過半数が基盤の下にいた時間（秒）を計測して記録した。

実験 3 実験 2 と同じ屋外の長方形水槽を 3 面用いた。8 月 2 日 19 時に、正常魚 10 尾を収容した水槽、両眼喪失魚 10 尾を収容した水槽各 1 面のほか、右眼喪失魚と左眼喪失魚各 5 尾ずつを収容した水槽 1 面を設けた。8 月 2 日から 8 月 8 日までの 7 日間にわたり、一日 1 回 14 時前後に観察を行った。

個体識別のため、ポリプロピレン製の梱包用の紐を彩色したもの（幅 1 cm、長さ 5 cm）を各個体の背鰭基部に付け、遊泳方向を観察した。記録にあたっては、各個体ごとに 1 分間で右旋（右方向に旋回）していた時間、左旋していた時間、および停止していた時間（秒）を測定し、これらから以下に定義した「右旋指数」を求めた。

$$\text{右旋指数} = (\text{右旋時間} - \text{左旋時間}) \div 60$$

したがって、常に右回りでしか泳がない個体の右旋指数は 1 に、左回りでしか泳がない個体は -1 に、またどちらの傾向もない個体および静止している個体は 0 になる。

実験 4 屋内の長方形 FRP 製水槽（244×134×84 cm, 2.5 m³）を 3 面用いて、右眼喪失魚と左眼喪失魚を 1 尾ずつ収容した水槽、両眼喪失魚を 2 尾収容した水槽、および正常魚を 2 尾収容した水槽を用意した。収容に先立ち、実験 3 と同様の方法で白または赤の標識をシマアジの背鰭基部に付け、個体識別が出来るようにした。

7 月 30 日の 12 時に供試魚をそれぞれの水槽に収容し、当日の 16 時 15 分、19 時 20 分、翌日の 8 時 10 分、13 時 30 分、16 時 50 分、翌々日の 7 時 30 分、11 時、14 時 20 分の合計 8 回の観察を行った。片眼喪失魚の観察では、両個体の位置関係をポイントにより記録した。す

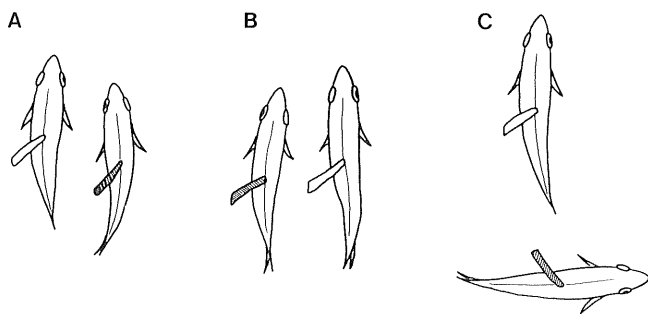


図 1. 片眼視覚剥奪実験における実験魚の位置関係と偏定位指数の求め方

A: 右眼喪失の赤標識個体が左眼喪失の白標識個体の右側に位置するときは1ポイント, B: 赤標識の個体が左のときは-1ポイント, C: 2尾が離れたときは0ポイント。

なわち、右眼喪失魚（赤標識）が右に、左眼喪失魚（白標識）が左に位置して平行に遊泳または定位しているときは1ポイント、その逆の位置関係のときには-1ポイント、両者が並行遊泳せず前後にずれている、または両者の方向が異なるときには0ポイントとした（図1）。1回の観察時には10秒ごとに20回の記録をとり、ポイントの合計を20で除して「偏定位指数」とした。常に視覚の残った側に相手の個体を置いて平行に定位していれば偏定位指数の値は1に、また両個体がランダムな配置であれば偏定位指数の値は0になる。偏定位指数が0.5以上または-0.5以下となった場合について、位置関係が有意に偏ったものと判断した（ $p < 0.05$, χ^2 検定）。

対照として、両眼喪失魚および正常魚の水槽についても、赤と白の標識をつけて同様にポイントを記録し、偏定位指数を求めた。

結 果

実験 1 合計 26 回の観察で、正常魚は常に群りを形成し、両眼喪失魚では常に分散状態を示した（表 2）。

遊泳水深については、正常魚はほとんどの場合、水槽表面から 50 cm 程度の水深で遊泳していた（図 2）。一方両眼喪失魚は、正常魚よりも浅い区画を遊泳することが多かった。またグラフには示していないが、両眼喪失魚では個体および観察回次ごとに遊泳水深にばらつきが大きかった。

両眼喪失魚では時間の経過に従い右旋回または左旋回して連続的に旋回遊泳する個体が出現した（図 3）。右旋および左旋個体は観察開始後約 10 時間目（収容後約 60 時間目）頃から顕著にみられ、常に 7 尾中 3～6 尾が旋回遊泳を示した。正常魚ではこうした旋回遊泳はまれにしか見られなかった。

実験 2 合計 24 回の観察中、正常魚は常に群泳を、また両眼喪失魚は常に分散を示した。両者を混合した実験区では、正常魚は 24 回中 23 回群泳し 1 回のみ分散、両眼

表 2. 視覚剥奪実験における群れの形状

実験番号	水槽番号	供試魚	群れの形状（出現回数）		
			群泳	群がり	分散
実験 1	1-1	正常魚	0	26	0
	1-2	両眼喪失魚	0	0	26
実験 2	2-1	正常魚	24	0	0
	2-2	両眼喪失魚	0	0	24
	2-3	{ 正常魚 両眼喪失魚	23 0	0 0	1 24

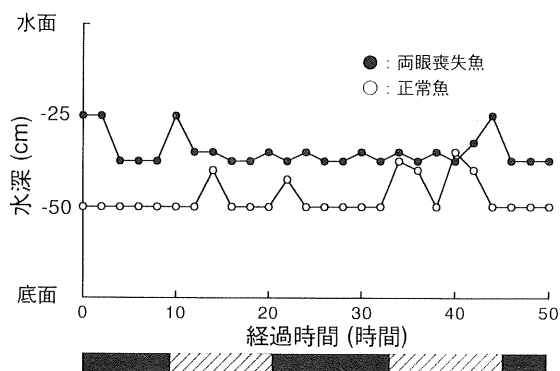


図 2. 両眼喪失魚と正常魚の遊泳水深の違い
横軸下の斜線部は日中を、黒色部は夜間を表わす。

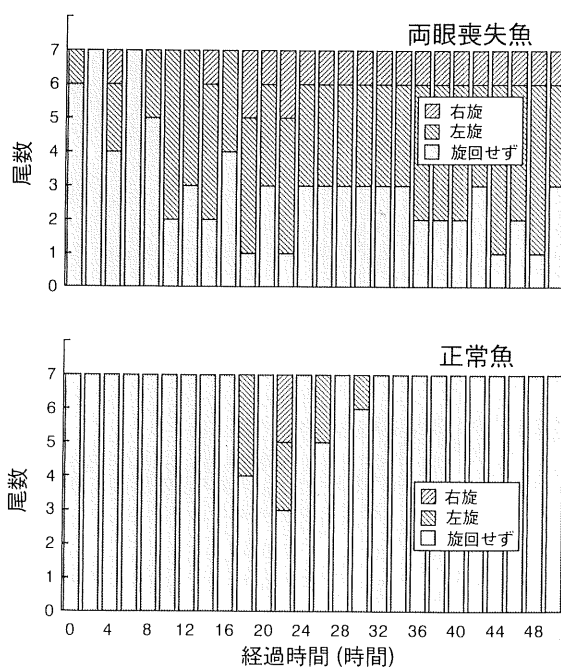


図 3. 視覚剥奪実験における右旋および左旋個体の出現尾数の経時変化

喪失魚は常に分散状態であった（表 2）。正常魚と両眼喪失魚の水平分布を図 4 に示した。正常魚はコンパクトな群れを形成し、昼間は基盤の下または水槽壁の影で群がりまたは群泳状態となり、夜間は水槽の壁面に沿って群泳することが多かった。両眼喪失魚は、昼夜とも常に水槽全体に分散していた。遊泳水深は、正常魚は水槽の中層よりやや深い所で一定しているのに対し、両眼喪失魚

では水槽の底面付近にいる個体と水面付近にいる個体があり、遊泳水深は個体ごとに大きく異なった（図5）。

基盤への寄りつきについてみると、正常魚は昼間に基盤に寄りつくのが観察されたが、両眼喪失魚は昼夜とも

基盤に寄りつくことはなかった（図6）。

実験3 両眼喪失魚は、7個体は右旋指数が1に近く、3個体は-1に近い値を示し、それぞれ顕著な右旋または左旋の傾向を示した。また、日数の経過にしたがって、

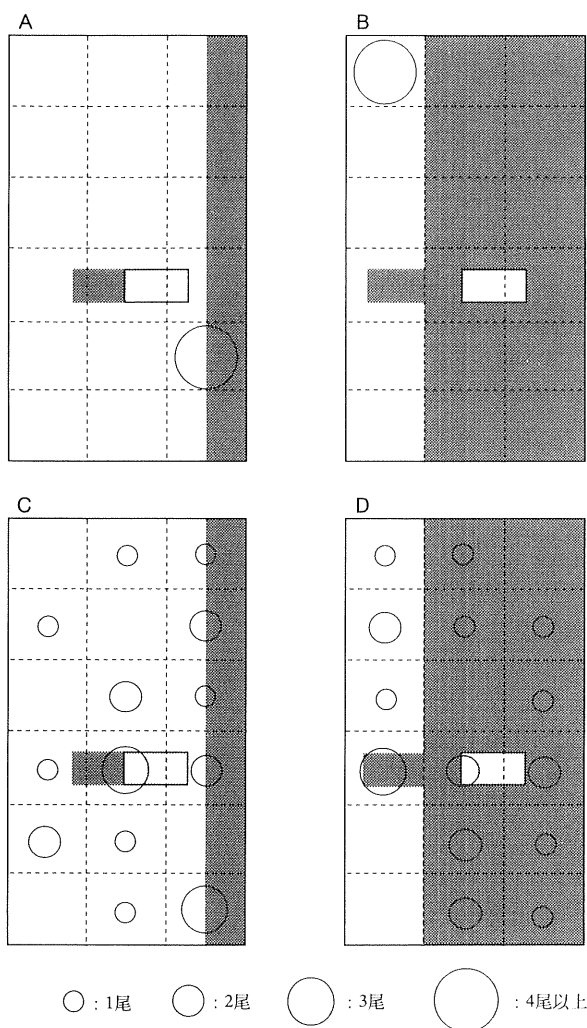


図4. 正常魚と両眼喪失魚の水平分布
A: 正常魚, 11時, B: 同 21時, C: 両眼喪失魚, 11時, D: 同 21時. 中央付近の長方形は基盤を, 灰色部分は水槽壁と基盤による影をあらわす.

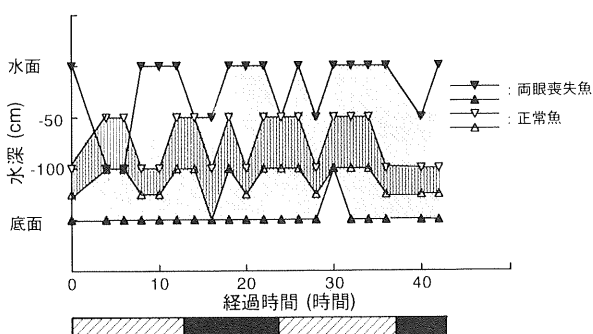


図5. 両眼喪失魚と正常魚の分布水深の違い
▼~▲ (ドットの領域): 両眼喪失魚の分布, ▽~△ (縦線の領域): 正常魚の分布. 横軸下の斜線部は日中を, 黒色部は夜間を表わす.

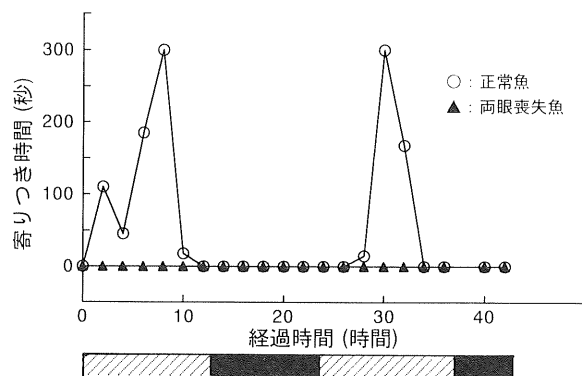


図6. 両眼喪失魚と正常魚の基盤への寄りつき時間 (秒)
横軸下の斜線部は日中を, 黒色部は夜間を表わす.

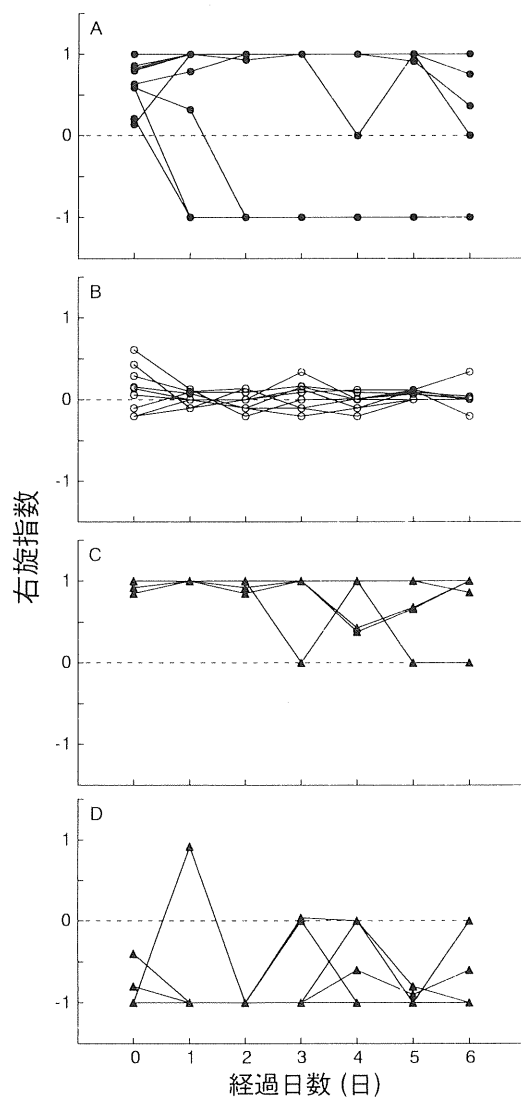


図7. 右旋指数の経日変化
A: 両眼喪失魚 (●), B: 正常魚 (○), C: 左眼喪失魚, D: 右眼喪失魚.

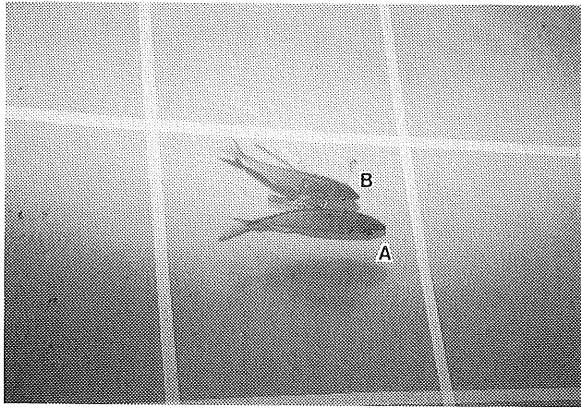


図 8. 右眼喪失シマアジ (A) と左眼喪失シマアジ (B) の平行遊泳

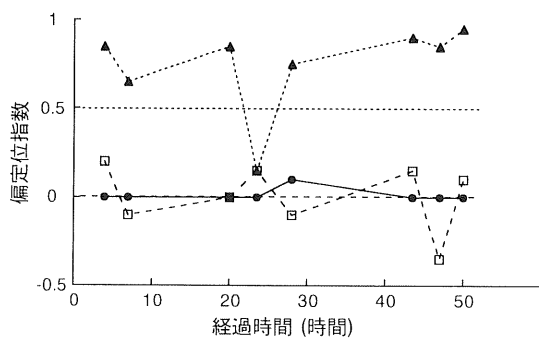


図 9. 視覚剝奪実験における偏定位指数の経時変化
▲: 右眼喪失魚と左眼喪失魚, ●: 両眼喪失魚,
□: 正常魚

右旋または左旋の傾向は強くなっていった (図 7A, ●)。一方、正常魚は目立った旋回遊泳はせず、右旋指数は 10 個体とも 0 に近い値をとった (図 7B, ○)。また片眼喪失魚についてみると、左眼喪失魚は 5 尾とも右旋指数が 1 に近く、右眼喪失魚は 5 尾とも -1 に近い値を示す傾向が、実験開始当日から顕著にみられた (図 7C; D)。旋回半径は当初は約 2m であったが、日を追うにつれて小さくなり、6 日後には 0.5~1m となった。

実験 4 片眼喪失の個体は、右側に右眼喪失 (赤標識) の個体を置いて平行に遊泳または定位している (図 8) ことが多く、20 回中平均して 15.8 回はこのような位置関係であった。したがって、偏定位指数は 8 回の観測のうち 7 回で、0.5 を超える有意な値を示した (図 9, ▲)。両眼視覚喪失魚は、2 個体間の距離が離れていることが多く、平行に定位したのは三日間の観察で一度だけであった。よって偏定位指数は一度を除いてすべて 0 になった (図 9, ●)。正常個体は、2 尾が平行に位置して水槽内を遊泳することが多かったが、赤標識魚と白標識魚の位置関係はランダムであった。したがって、偏定位指数の値は 0 に近い値をとることが多く、8 回の観測でいずれも -0.5 から 0.5 の範囲の値を示した (図 9, □)。

考 察

群れの維持に関する感覚器 本研究の一連の実験では、視覚を喪失したシマアジが群泳や群がりを示さず、水槽内で水平方向にも鉛直方向にも分散していたことから、シマアジの群れの維持には視覚が不可欠と考えられる。また右眼喪失魚と左眼喪失魚が、見える方の眼の側に相手を置いて遊泳または定位をする傾向が強かったことから (図 8, 図 9)、シマアジの群れの維持においては、視覚で他個体の位置を確認して平行遊泳する行動が基本となっていると考えられる。

正常魚は実験 1 では群泳を、また実験 2 ではほとんどの場合群りを形成した (表 2)。この行動の違いは、両実験で用いた水槽の違いに起因するのかもしれない。すなわち、実験 1 で用いた水槽は 0.5 m³ の円形水槽であり、正常魚が自由に遊泳できる広さではなかったため群りを形成した。一方実験 2 で用いた水槽は 60 m³ と十分に広がったため、正常魚はほとんど常に群泳したものと考えられる。群れの移動した状態が群泳であり、静止した状態が群がりであるとの定義に従えば⁹⁾、実験環境の差によって両者が入れ替わって表現されることは容易に理解できる。

ベニヤ板の下で定位する行動は、アジ科魚類で顕著に見られる寄りつき行動の一つである^{5,6)}。このサイズのシマアジでは寄りつき行動もまた、視覚に強く依存していることが本実験により示された。

魚が群れを維持するメカニズムについては多くの研究がなされている。視覚を奪われた pollack (タラ科の魚) は群れに加わることができるが、視覚と側線感覚の両方を奪われると群れに加われないことから、PITCHER *et al.*⁷⁾ は pollack の群れ維持における側線感覚の重要性を強調している。また PARTRIDGE and PITCHER⁸⁾ は、側線神経を切断した際に群れの個体間距離が広がることから、側線は群れ維持における魚の遊泳運動の微調整に関与しているとしている。シマアジにおいては、側線感覚の関与については明らかにされていないが、隣接した透明アクリル水槽中に別々に入った個体同士でも群れが形成されることから (益田ら、未発表)、本種の群れの維持には必ずしも側線は必要ではないものと考えられる。

一方、群れ維持に化学物質が関与することも、数種の淡水魚およびゴンズイなどで知られている。ゴンズイは夜行性の魚であり、夜間も極めて緊密な群りを維持している。この群りは視覚とフェロモンに依存しており、これに関与するフェロモンはゴンズイの群れの棲息海域により少しずつ異なるという⁹⁾。また KEENLEYSIDE の実験によれば、視覚を奪われた rudd (コイ科) は、穴の開いた水槽壁の反対側に同種の群れがいればこれに誘引され、ナマズがいる場合は誘引されない¹⁰⁾。このことから KEENLEYSIDE は、rudd の群れ維持に化学感覚が関

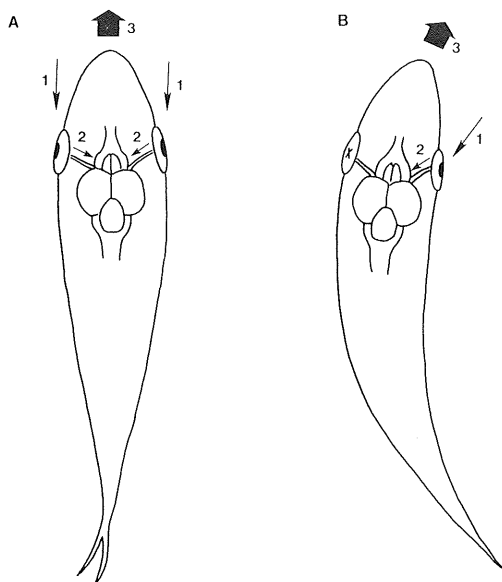


図 10. 両眼の視覚刺激が遊泳行動に及ぼす影響 (概念図)
A: 正常魚では視覚による情報 (1) が両眼から脳へ伝えられ (2), 直進する (3). B: 左眼喪失魚では視覚情報 (1) は右眼からしか入らない (2) ため, より多くの情報を得ようとして右へ曲る (3).

与していると結論している。他個体の体表の化学物質に反応する魚種としては, この他コイ科の roach でも知られている¹¹⁾。シマアジにおいては, 他個体の表面の粘液には特に反応しないことから, 本魚種の群れ維持においては化学物質は必ずしも重要でないと考えられる (益田ら, 未発表)。

視覚喪失魚の巡回遊泳 魚類において, 視覚情報は視神経から視交叉を経由して中脳の視蓋へ入る¹²⁾。したがって正常魚が遊泳するときには, 図 10A に示すように両眼から視蓋へ入った情報をもとに, 遊泳方向を調節していると考えられる。本実験において, 右眼喪失魚が左へ, 左眼喪失魚が右へ巡回遊泳を行うのが観察された。これらは, 視力の残った側からより多くの情報を得ようとした結果, あるいは, 視覚情報の得られない方向を避けた結果と考えられる (図 10B)。このため片眼喪失魚では, 一方の眼からの情報が得られなくなった直後から, 強い巡回行動を示すのであろう (図 7C, D)。一方, 両眼喪失魚が巡回遊泳を示すのは, これとは異なった理由による考えられる。両眼喪失魚では視覚情報はまったく得られず, 遊泳方向の調節ができない。したがって一方に曲る傾向が生じやすく, このような傾向が一度現れるとこれが次第に強まり, やがて筋肉や骨格の両体側のバランスが崩れてゆくものと考えられる。

飼付けシマアジの逸散と視覚 先に著者らは, 放流後の逸散は (1) 放流後 1 日以内の初期逸散, (2) 放流後数週間の中期逸散, および (3) 放流して数カ月後にみられる長期逸散の 3 段階に分けられるとした^{*1}。初期逸散の主な原因は, 放流によるストレスであると考えられ, 実際にストレスの少ない馴致放流を行うことにより, 比較的高い滞留率が得られるようになってきた^{*2}。

一方, 中期逸散の原因としては, 放流基盤の周辺海域に慣れることによるホームレンジの拡大が挙げられる。台風の到来や水温の急激な変化などが, 従来から逸散の原因として挙げられてきた。これらに加えて最近では, 透明度の高まったときに大規模な逸散の起こりやすいとの指摘がある^{*2}。飼付け型栽培漁業の基礎となるシマアジの群れ行動および寄りつき行動は, 本研究で示された通り視覚に依存した行動特性である。透明度が上昇し視界がきく環境条件では, 放流基盤の他にも隣接した他の基盤, 磯根, あるいは海底の特徴ある地形が視認できるようになり, これらに誘引されて逸散してしまう可能性がある。したがって飼付け漁場の選択に際しては, その海域の透明度と水深に十分な配慮を払う必要がある。

長期の逸散については, 冬季に生じやすいことや大型個体から逸散する傾向があることなどから^{*2}, 回遊衝動の上昇もその原因の一つと考えられる。長期逸散の対策を講じる上では, シマアジの回遊生態に関する知見を集積してゆくことも急務といえよう。

文 献

- 1) 小磯雅彦 (1992) シマアジの飼付け試験. 平成 2 年度飼付け型栽培漁業技術開発報告書 (2), 日裁協特別研報, **4**, 55-60.
- 2) 益田玲爾・塚本勝巳・今泉圭之輔・塩澤 聡・関谷幸生・西 明文 (1993) 放流直後のシマアジ稚魚が示すきりもみ状潜降行動と水平移動. 栽培技研, **22**, 49-53.
- 3) 益田玲爾・塚本勝巳・塩澤 聡・今泉圭之輔 (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.
- 4) 東京大学海洋研究所・日裁協五島事業場・日裁協上浦事業場 (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, 日裁協特別研報, **5**, 15-47.
- 5) 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.
- 6) HUNTER, J., and C. T. MITCHELL (1966) Association of fishes with flotsam in the offshore waters of Central America. *Fish. Bull.*, **66**, 13-29.
- 7) PITCHER, T. J., B. L. PARTRIDGE, and C. S. WARDLE (1976)

*¹ 益田ら (1993) シマアジの飼付け放流における放流直後の行動. 一初発行動と初期逸散— 平成 5 年度日本水産学会秋季大会講演要旨集, p. 117.

*² 平成 6 年度飼付け型栽培漁業技術開発報告・検討会.

- A blind fish can school. *Science*, **194**, 963–965.
- 8) PARTRIDGE, B. L., and T. J. PITCHER, (1980) The sensory basis of fish schools: relative roles of lateral line and vision. *J. Comp. Physiol.*, **135A**, 315–325.
- 9) 木下治雄 (1975) ゴンズイの群行動. 「岩波講座現代生物科学 9 運動と行動」(岡島 昭・丸山工作編), 岩波書店, 東京, pp. 135–154.
- 10) KEENLEYSIDE, H. A. (1955) Some aspects of the schooling behaviour of Fish. *Behaviour*, **8**, 183–248.
- 11) HEMMINGS, C. C. (1966) Olfaction and vision in fish school. *J. Exp. Biol.*, **45**, 449–464.
- 12) KOYAMA, Y., and K. UEDA, (1984) The optokinetic response of the rainbow trout *Salmo gairdnerii*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **50**, 943–950.