

## 受賞者総説

## 魚類の攻撃行動の個体発生に関する研究

(平成 12 年度日本水産学会賞奨励賞受賞)

阪倉 良孝\*

長崎大学水産学部

Studies on the Ontogeny of Aggressive Behavior in Fishes

Yoshitaka Sakakura\*

Faculty of Fisheries, Nagasaki University, Bunkyo-machi 1-14, Nagasaki 852-8521, Japan

魚類の行動は遺伝的なプログラムに沿って成長とともに発現・発達する。また、その発育スケジュールは、個体密度・餌条件などの生物環境要因と、水温・光条件などの物理環境要因によって修飾を受ける。さらに個体群としての行動は、個体毎の行動の個体差によって変化する。こうした行動の個体発生過程とその発現・発達のメカニズムを探ることは、学術上興味深いテーマである。また、魚類の初期生活史に見られる群れやなわばりなどの社会行動は、初期生残を高める重要な役割を持っており、<sup>1)</sup> 魚類の初期生活史を理解するためにも行動の個体発生過程を知ることは不可欠である。

一方、仔稚魚の行動発達を知ることは、応用学的な意味においても重要である。例えば、現在世界的に行われている種苗放流事業の成果が必ずしも上がっていない原因の一つは、放流後の生き残りに直接関わる、種苗が本来備えているべき行動特性、すなわち種苗性 (fish quality)<sup>2)</sup> が健全に発達していないためである。<sup>2-4)</sup> 近年、種苗性の指標行動を検索し、その指標行動をもとに放流種苗を選別する方法が開発されつつある。<sup>5,6)</sup> 種苗性の指標行動を探る上でも、仔稚魚の行動研究は意義深いものであるといえよう。

魚類の行動の個体発生を扱った研究は淡水魚が主であった。<sup>7,8)</sup> しかし、近年の種苗生産技術の著しい進展により、これまで困難であった海産仔稚魚の行動観察が可能となり、多くの知見が集積されつつある。<sup>9-14)</sup> 筆者らは、魚類の多様な行動のうち、これまで知見が乏しく、種苗生産過程と種苗放流初期期の大きな減耗要因となっている攻撃行動の個体発生過程を取り上げ、その発現メカニズムを行動学・生理学・生態学の広範な立場から総合的に明らかにすることを目的としてきた。本稿では、

ブリとヒラメについて得られた知見を中心に述べる。

## 1) 攻撃行動の個体発生過程と環境要因

種苗生産を行う大型飼育水槽と小型実験水槽において、ブリの攻撃行動の個体発生過程を詳細に観察した。<sup>15)</sup> 飼育水槽・実験水槽のいずれにおいても仔魚期には攻撃行動は全く観察されなかったが、発育段階が稚魚に移行すると同時に攻撃性が発現し、以後発達することが明らかになった。一方で、天然ブリ稚魚の生態調査を通じ、共食いや攻撃行動が天然水域でも普遍的に見られる現象であることを確認した。<sup>16)</sup> 飼育水槽内の同一日令の仔稚魚の体長変異は、仔魚期には日令に伴って漸増し、変態期になると急激に増大した。その後稚魚期では減少し、以後一定の値を保つ傾向が見られた。こうした成長変異の推移は攻撃性の発現・発達と深い関わりをもつものと考えられた。すなわち、変態前後の成長変異の増大は攻撃性の発現と発達によって加速された。その結果として生じた大きな体サイズの変異が攻撃行動を共食いにまで導き、これによって成長の遅い小サイズが間引かれて、成長変異は減少したと解釈された。後期仔魚期には尾部を強く折り曲げて静止する特徴的な行動 (J の字姿勢) が観察され、稚魚期に入り攻撃行動が発現すると全く観察されなくなった。後に詳述するように、後期仔魚期に J の字姿勢を頻繁に示す個体は、稚魚期に攻撃性の強い個体になることがわかった。

生物環境要因として密度、空腹条件、体サイズ差を、物理環境要因として水温、照度を取りあげ、これらがブリ稚魚の攻撃行動に与える影響について検討した。<sup>17,18)</sup> その結果、個体密度の減少、空腹時間の増大、一群内の体サイズ差、照度低下、水温上昇などの環境要因は、攻

\* Tel : +81-95-847-1111, Fax : +81-95-844-3516, E-mail : sakakura@net.nagasaki-u.ac.jp

撃性を増大させることがわかった。摂餌動因は共食いの発現している稚魚期同様、仔魚期にも存在する。それにも関わらず、この時期にはサイズが大きく違った組み合わせでも攻撃行動が全く観察されなかった。また稚魚期の攻撃行動においては自分より大きなサイズの個体を攻撃する事例も実際に観察された。これらのことから、本種の攻撃行動や共食いは単純に摂餌行動の一形態とは片づけられない。すなわち、ブリの攻撃行動や共食いには、摂餌動因以外に心理的動機付けとして攻撃性の動因（攻撃動因）が存在する（図1）。ブリ稚魚の攻撃性を修飾する環境要因は、ある個体群中の攻撃個体に特異的に働き、その攻撃動因のレベルを変化させる。その結果、攻撃行動の閾値が変化し、外部刺激が同一レベルであったとしても、反応として攻撃頻度が変わってくるものと推測された。

攻撃性や共食いの発現時期と、その生態的意義は魚種によって異なるものと考えられる。例えば、サバ類は仔魚期に共食いが激しく、成群性の発現する稚魚期には共食いのなくなることが知られている。<sup>19,20</sup> これは、共食いが同種の他個体を餌として認識した摂餌行動の一形態であるという考え（food cache<sup>21</sup>）とよく符合する。しかし、流れ藻に蛸集して群れを作るブリ稚魚の場合は、群れの構成員の体サイズを揃えるために攻撃行動が機能しているものと考えられる。<sup>22</sup> 最近の筆者らの研究<sup>23</sup>で、ヒラメでもブリと同様に稚魚期に攻撃性が発現すること、変態期に $\Omega$ （オーム）姿勢<sup>24</sup>と呼ばれるブリ仔魚のJの字姿勢に類似の行動が特異的に見られることが明らかになっている。ヒラメ稚魚は、浅海域に高密度で着底し、その後生息域を深場に移動させる。<sup>25</sup> ヒラメ稚魚の攻撃性は、この生息域の移動と個体間のスペーシングに関わるものと推察される。

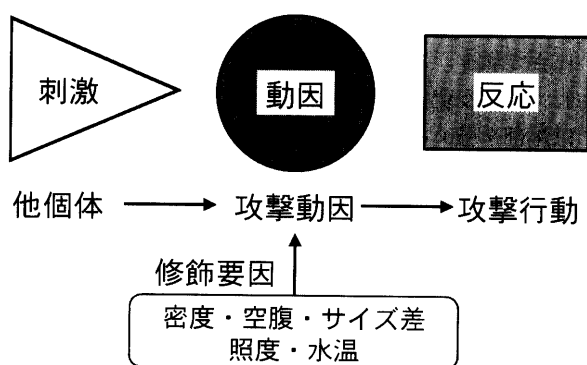


図1 ブリの攻撃行動のモデル。刺激（他個体）と反応（攻撃行動・追尾行動）の間に動因を置き、攻撃動因と仮定した。各種要因（密度・空腹・サイズ差・照度・水温）はこの攻撃動因に働いて、そのレベルを変化させる。動因レベルが変化することにより、同一の刺激に対し攻撃行動の頻度が変化する。

## 2) 社会構造と行動の個体変異

画像解析装置を用いて個体識別を行い、ブリ稚魚群の1時間の攻撃頻度を観察したところ、<sup>26</sup> 攻撃頻度が高い個体（優位個体）、攻撃頻度が低い個体（中間個体）、全く攻撃行動の見られない個体（劣位個体）の3つの階層に分かれた。個体を替えて観察を繰り返したところ、この3つの階層は、ほぼ一定割合の優位個体（20%）、中間個体（20%）および劣位個体（60%）からなっており、順位制に似た社会構造の形成されていることが明らかになった。また、優位個体を取り除くと、新たに中間個体が優位個体になることから、これらの階層は群れ構成員相互の力関係によって変化する相対的順位である。なお、以上の全ての実験において攻撃個体と非攻撃個体の全長に統計的に有意な差のなかったことから、ブリの攻撃性がサイズ差のみで生じるものではないことがわかった。

ある個体の攻撃性がどのくらいの期間持続するかを調べるため、全長の揃ったブリ稚魚を10尾ずつ8個の水槽に収容した。<sup>26</sup> 攻撃頻度の最も高かった個体1尾（最強個体）を各水槽から取り出し、アリザリンコンプレクソンによる耳石標識を施してもとの水槽に戻し、1日または1週間の飼育を行った。飼育終了後に再び各水槽毎に最強個体を選び出し、それらの耳石標識の有無を調べた。耳石標識をもつ最強個体は1日後には8水槽中6水槽、1週間後には8水槽中3水槽で認められた。この出現頻度はいずれも統計的に有意なものであった。これらのことから、ブリ稚魚の強攻撃個体の攻撃性は少なくとも1週間に亘って維持されることが明らかになった。これまで、仔魚や稚魚の個体識別による観察は困難であるとされてきた。本研究では、ビデオ画像解析と耳石標識を駆使した個体識別技法を確立し、攻撃性の個体変異の観察を実現することができた。

## 3) 攻撃行動の生理的背景

ブリ稚魚のストレスの指標として、組織中のコルチゾル濃度を測定した。<sup>27</sup> タモ網で追い回すことにより強いストレスを与えた群のコルチゾル濃度はストレスを与えなかった群よりも約3倍高い値を示した。一方、一群れを優位個体、劣位個体、および中間個体の3群に分け、それぞれのコルチゾル濃度を測定したところ、劣位個体のコルチゾル濃度は優位個体のそれよりも10倍以上高く、中間個体は優位個体と劣位個体の中間の値を示した。これらのことから、ある個体群中の劣位個体は攻撃を受けることにより強度のストレス状態におかれていることが示され、サケ科魚類<sup>28</sup>と同様にブリ稚魚の順位制の存在が生理的にも証明された。

また、ビタミンCと攻撃性の関係を調べてみたところ、ビタミンCは脳に特異的に取り込まれ、ブリ稚魚

のハンドリングに対するストレス耐性を向上する上、攻撃行動や正常な群れ行動を発現させるのに不可欠であることが明らかになった。<sup>29)</sup> 同様の結果が、アユ,<sup>30)</sup> ニジマス,<sup>31)</sup> マダイ稚魚でも得られた。近年、海産魚類の必須脂肪酸のDHAがブリ仔稚魚の脳に特異的に取り込まれ、中枢神経系の発達に寄与していること、DHAが成群行動の発現に関与していることが明らかにされている。<sup>32,33)</sup> したがって、順位制や群れ行動などの社会行動の発現は中枢神経系の発達と密接にリンクしている。

#### 4) 仔魚から稚魚への行動変化

ブリ後期仔魚をJの字姿勢を強く示す個体と示さない個体に分け、前者に耳石標識を施した後、稚魚になるまで両者を一緒に飼育した。その後この稚魚群を優位個体と劣位個体にかけて両群に含まれる耳石標識個体の割合を調べ、Jの字姿勢と攻撃行動の関連を検討した。その結果、優位個体の方にJの字姿勢を示していた標識個体が有意に多く含まれていた。<sup>22)</sup> これより後期仔魚期にJの字姿勢を強く示す個体は稚魚になって攻撃行動を強く示すようになることが明らかになった。後期仔魚期のJの字姿勢は、その消失と攻撃行動の始まりが時期的によく一致することからも、稚魚期の攻撃行動の前駆的行動と考えられた。

ヒラメについても同様に、変態期に特異的に見られる $\Omega$ 姿勢を強く示す個体( $\Omega$ 個体)は、稚魚期に攻撃性の強い個体になることがわかった。<sup>23)</sup> ヒラメの攻撃性は体サイズの大きい個体のみ見られるため、<sup>23)</sup>  $\Omega$ 個体は

成長が良いという仮説を立てた。 $\Omega$ 個体と非 $\Omega$ 個体を耳石標識によって識別し、耳石微細構造から個体毎に変態期から稚魚期の成長履歴を調べた(図2)。変態期初期の体長は、 $\Omega$ 個体の方が非 $\Omega$ 個体より小さかったが、稚魚期には $\Omega$ 個体の成長の良いことが分かった。したがって、ヒラメ変態期の $\Omega$ 姿勢は、成長が良く攻撃性の高い稚魚を選別するための指標行動となる可能性が示された。

#### まとめと今後の展望

攻撃行動の個体発生過程を調べた結果、ブリ、ヒラメともに攻撃性は発育段階が仔魚期から稚魚期に移行して初めて発現すること、および、個体識別法の開発と生理学的解析から、稚魚群に順位制様の社会構造の存在することが明らかになった。さらに、仔魚期から稚魚期への移行期(変態期)の行動で、稚魚期の攻撃性を予測できることも示唆された。変態は、形態・生理・生態のドラスティックな変化を伴うことはよく知られており、<sup>34)</sup> その際に中枢神経系と行動も大きく変化することは明白である。今後、神経生理学的なアプローチが、脳神経系の発達と仔稚魚の行動発現の関係を理解するための重要な手法になると考えている。

また、行動を研究していく上で、「遺伝的要因と環境要因はどのように関わっているのか?」という疑問が常につきまとう。この疑問に答えるためには、供試魚に遺伝的に均一なクローン個体を用いた行動実験が有力な手段となるだろう。筆者らは現在、自家受精によりクローン個体を生み出す海産魚マングローブ・キリフィッシュ(*Rivulus marmoratus*)を用いた行動観察を進めており、本種でも稚魚期に攻撃性の発現することを確認している。<sup>35)</sup> 生物学的にも大変興味深い特性を持った本種をモデル魚種にして、さらに解析を進めていきたいと考えている。

本研究はほとんど全て室内の行動実験により進められた。しかしながら、放流種苗の種苗性の行動学的研究は本来、天然水域における放流実験と室内実験を併用して実施する必要がある。例えば、ヒラメ変態期仔魚の $\Omega$ 姿勢と稚魚期の攻撃行動が種苗性を表す指標行動としてどの程度有効か、野外の放流実験で検証する必要がある。仔稚魚の行動発達には未だに不明な点が多く残されているが、この研究分野は、増養殖学上、種苗性の改善に基礎資料を供するとともに、謎の多い海産魚類の初期生活史解明のための基礎知見にもなり得ると信じている。今後、攻撃行動を含む各種行動の個体発生メカニズムの解明を最終目的として、遺伝的要因の検討、行動の解明メカニズムの生理学的な検討を進めていきたい。

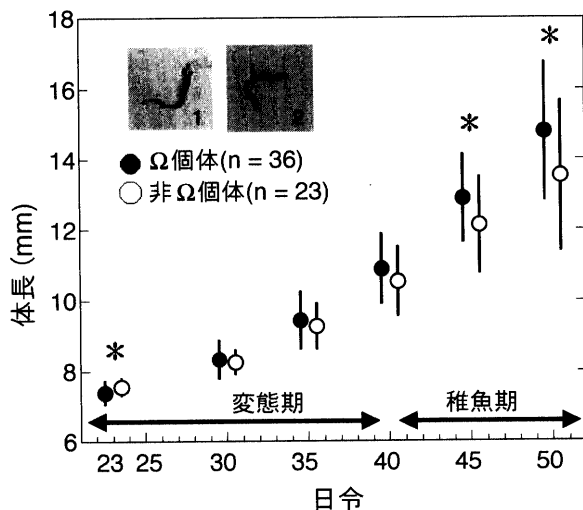


図2 耳石日周輪の解析から得られたヒラメ稚魚の成長履歴。●は変態期に $\Omega$ 姿勢(図中写真)を強く示した $\Omega$ 個体、○は非 $\Omega$ 個体の平均体長を表す。縦棒は標準偏差、\*は同一日令の $\Omega$ 個体と非 $\Omega$ 個体の体長に統計的な有意差(t-test,  $p < 0.05$ )が検出されたことをそれぞれ表す。

## 謝 辞

本研究を始める機会とご指導を賜った東京大学海洋研究所・塚本勝巳教授に深く感謝いたします。本研究を共同で進め、ご助言を頂いている長崎大学・萩原篤志教授とカナダ Guelph 大学・David Noakes 教授に御礼を申し上げます。ホルモンの測定には京都大学・田川正朋助教授、ビタミン C の測定には鹿児島大学・越塩俊介助教授のご指導を賜り、深謝の意を表します。本研究の飼育実験は多くの種苗生産機関、特に日本栽培漁業協会のご協力なくしてはなし得なかったものであります。飼育実験の基礎をお教え下さった小浜事業場・塩澤聡場長と、職員の皆様に心より御礼申し上げます。

## 文 献

- 1) Noakes DLG. Social behaviour as it influences fish production. In: Gerking SD (ed) *Ecology of Freshwater Fish Production*. Blackwell, Oxford, 1978; 360-382.
- 2) Tsukamoto K, Kuwada H, Uchida K, Masuda R, and Sakakura Y. Fish quality and stocking effectiveness: Behavioral approach. In: Howell BR, Moksness E, and Svansson T (eds) *Proceedings of First International Symposium on Stock Enhancement and Sea Ranching*. Blackwell, London, 1999; 205-218.
- 3) Olla BL, Davis MW, and Ryer CH. Behavioral deficits in hatchery-reared fish: potential effects on survival following release. *Aquaculture and Fish. Management* 1994; **25**: 19-34.
- 4) Furuta S. Predation on juvenile Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) by diurnal piscivorous fish: Field observations and laboratory experiments. In: Watanabe Y, Yamashita Y, and Oozeki Y (eds) *Survival Strategies in Early Life Stages of Marine Resources*. Balkema, Rotterdam, 1996; 285-294.
- 5) Tsukamoto K, Masuda S, Endo M, and Otake T. 1990. Behavioral characteristic of the ayu, *Plecoglossus altivelis*, as predictive indices for stocking effectiveness in rivers. *Nippon Suisan Gakkaishi* **56**: 1177-1186.
- 6) 内田和男, 桑田 博, 塚本勝巳. マダイの種苗性と横臥行動. 日水誌 1993; **59**: 991-999.
- 7) Noakes DLG and Godin JGJ. Ontogeny of behavior and concurrent developmental changes in sensory systems in teleost fishes. In: Hoar WS and Randall DJ (eds) *Fish physiology*, Vol. XI part B. Academic Press, San Diego, 1988; 345-395.
- 8) Huntingford FA. Development of behaviour in fish. In: Pitcher TJ. (ed) *Behaviour of Teleost Fishes*, Second Edition. Chapman & Hall, London, 1993; 57-83.
- 9) 青海忠久. 飼育実験から見た異体類仔稚魚の変態と着底過程. 水産海洋研究会報 1985; **47 & 48**: 81-84.
- 10) Fukuhara O. Study on the development of functional morphology and behaviour of the larvae of eight commercially valuable teleost fishes. *Contributions Fish. Res. Japan Sea Block* 1992; **25**: 1-122.
- 11) Fuiman LA and Magurran AE. Development of predator defenses in fishes. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 1994; **4**: 145-183.
- 12) Masuda R and Tsukamoto K. The ontogeny of schooling behaviour in the striped jack. *J. Fish. Biol.* 1998; **52**: 483-493.
- 13) Masuda R and Ziemann, DA. Ontogenetic changes of learning capability and stress recovery in the Pacific threadfin *Polydactylus sexfilis* juveniles. *J. Fish Biol.* 2000; **56**: 1239-1247.
- 14) Miyazaki T, Shiozawa S, Kogane T, Masuda R, Maruyama K and Tsukamoto K. Developmental changes of the light intensity threshold for school formation in the striped jack *Pseudocaranx dentex*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2000; **192**: 267-275.
- 15) Sakakura Y and Tsukamoto K. Onset and development of cannibalistic behaviour in early life stage of yellowtail. *J. Fish Biol.* 1996; **48**: 16-29.
- 16) Sakakura Y and Tsukamoto K. Age composition in the schools of juvenile yellowtail, *Seriola quinqueradiata*, associated with drifting seaweeds in the East China Sea. *Fisheries. Sci.* 1997; **63**: 37-41.
- 17) Sakakura Y and Tsukamoto K. Effects of density, starvation and size difference on aggressive behaviour in juvenile yellowtails (*Seriola quinqueradiata*). *J. Appl. Ichthyol.* 1998; **14**: 9-13.
- 18) Sakakura Y and Tsukamoto K. Effects of water temperature and light intensity on the aggressive behavior in the juvenile yellowtails. *Fisheries. Sci.* 1997; **63**: 42-45.
- 19) Grave H. Food and feeding of mackerel larvae and early juveniles in the North Sea. *Rapp. Reun. Cons. int. Explor. Mer.* 1981; **178**: 454-459.
- 20) Hunter JR and Kimbrell CA. Early life history of Pacific mackerel, *Scomber japonicus*. *Fish. Bull.* 1980; **78**: 89-101.
- 21) Fitzgerald GJ and Whoriskey FG. Empirical studies of cannibalism in fish. In: Elgar MA and Crespi, BJ (eds) *Cannibalism*. Oxford University Press, New York, 1992; 239-255.
- 22) Sakakura Y and Tsukamoto K. Ontogeny of aggressive behaviour in schools of yellowtail *Seriola quinqueradiata*. *Env. Biol. Fish.* 1999; **56**: 231-242.
- 23) 塚本勝巳, 阪倉良孝. 放流種苗の減耗に関する行動学的解析. 平成 11 年度健苗育成技術開発事業研究成果の概要, 水産庁資源生産推進部研究指導課, 東京, 2000; 113-130.
- 24) Fukuhara O. Morphological and functional development of Japanese flounder in early life stage. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.* 1986; **52**: 81-91.
- 25) 乃一哲久. 初期生活史「ヒラメの生物学と資源培養」(南卓志, 田中 克編) 恒星社厚生閣, 東京, 1997; 25-40.
- 26) Sakakura Y and Tsukamoto K. Social ranks in schools of juvenile yellowtail, *Seriola quinqueradiata*. *J. Appl. Ichthyol.* 1998; **14**: 69-73.
- 27) Sakakura Y, Tagawa M and Tsukamoto K. Whole-body cortisol concentrations and ontogeny of aggressive behavior in yellowtail (*Seriola quinqueradiata* Temminck & Schlegel; Carangidae). *Gen. Comp. Endocrinol.* 1998; **109**: 286-292.
- 28) Schreck CB. Stress and compensation in teleostean fishes: response to social and physical factors. In: Pickering AD (ed) *Stress and Fish*. Academic Press, London, 1981; 295-321.
- 29) Sakakura Y, Koshio S, Iida Y, Tsukamoto K, Kida T and Blom JH. Dietary vitamin C improves the quality of yellowtail (*Seriola quinqueradiata*) seedlings. *Aquaculture* 1998; **161**: 427-436.
- 30) Koshio S, Sakakura Y, Iida Y, Tsukamoto K, Kida T and Dabrowski K. The effect of vitamin C intake on schooling

- behavior of amphidromous fish, ayu *Plecoglossus altivelis*. *Fisheries. Sci.* 1997; **63**: 619-624.
- 31) Blom JH, Dabrowski K, Rapp JD, Sakakura Y and Tsukamoto K. Competition for space and food in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) as related to ascorbic acid status. *Aquaculture* 1999; **180**: 79-87.
- 32) Masuda R, Takeuchi T, Tsukamoto K, Sato S, Shimizu K and Imaizumi K. Incorporation of dietary docosahexaenoic acid into the central nervous system in the yellowtail *Seriola quinqueradiata*. *Brain Behav. Evol.* 1999; **53**: 173-179.
- 33) Masuda R, Takeuchi T, Tsukamoto K, Ishizaki Y, Kanematsu M and Imaizumi K. Critical involvement of dietary docosahexaenoic acid in the ontogeny of schooling behaviour in the yellowtail. *J. Fish Biol.* 1998; **53**: 471-484.
- 34) Balon EK. Reflections on some decisive events in the early life of fishes. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1984; **113**: 178-185.
- 35) Sakakura Y and Noakes DLG. Age, growth, and sexual allocation in the early life stage of mangrove killifish *Rivulus marmoratus*. *Env. Biol. Fish.* 2000; **59**: 309-317.