

20日齢 (8.5mm) : 嗅球と嗅葉の境界が明瞭になった (図4-20B).

25日齢 (12.4mm) : 小脳が相対的に大きくなった (図4-20C).

30日齢 (17.6mm) : 視蓋の皮質部分が厚みを増した (図4-20D).

## 第2節 走性

### 1. 材料および方法

**飼育水槽内の行動と分布** 前節でサンプルを得た飼育水槽において、目視による行動観察を行った。観察開始時の水槽全体での推定収容尾数は320,000尾であり、水槽の容積で除した1ℓ当りの平均密度は13尾となった。また夜間のランダムサンプリングによる計数の結果、3日齢で24万尾 (10尾/ℓ)、6日齢で20万尾 (8尾/ℓ)、9日齢で12万尾 (5尾/ℓ)、12日齢で7万尾 (3尾/ℓ)と推定された。さらに海上生簀への移送時 (36日齢) の計数では、容量法により約1.7万尾 (0.7尾/ℓ)と推定された。平均収容密度の約10倍以上と推定される分布について、便宜上「集中分布」と呼ぶことにした。

水槽表面の昼間の照度は、晴天時で約 $4 \times 10^4$ ルクス、曇天時で $5 \sim 10 \times 10^3$ ルクス程度であった。

観察は給餌を行う前の午前8:00、および午後9:00に、仔稚魚の行動の変化や分布パターンに注目して行った。また、仔稚魚が水槽の表面付近で最も高密度に分布している場所を選び、目視により密度を10~100尾/ℓの範囲では10尾/ℓ単位で、10~1000尾/ℓでは100尾単位で、さらに1000~10000尾/ℓの範囲では1000尾/ℓ単位で推定した。

各種走性および遊泳速度について解析した以下の実験では、いずれもこれらの観察を行った水槽から供試魚を得た。

**光走性** 2日齢から35日齢までのシマアジを用いて実験を行った (表4-3)。

長方形のブリキの水槽 (7×100×10cm、水深7cm) を4区画に分け、全体の照度が均一になるように保ち、各日齢のシマアジを収容し、5~10分間馴致した。その後3箇所に設けたビデオライトを点灯し、灰色のセロファンを水槽上部にかけて水槽の4区画の照度がそれぞれ $10^2$ 、 $10^3$ 、 $10^4$ 、 $10^5$ ルクスとなるように調節した (図4-21A)。10日齢以下の仔魚の実験では、収容5分後の水槽全体の照度が $10^3$ ルクス程度に保たれた時の分布を対照とし、20日齢以上の実験については、全体を $10^3$ ルクスに保った対照区を設けた。各区画に入るシマアジの尾

表4-3 光走性実験に用いたシマアジの日齢，全長および尾数.

実験区	日齢	平均全長±SD(mm)	尾数
A	2	3.4±0.1	80
B	3	3.4±0.1	80
C	10	4.4±0.3	80
D	20	8.7±0.5	80
E	23	10.1±1.0	40
F	25	12.3±0.8	20
G	30	15.9±1.9	20
H	35	23.5±1.9	20

表4-4 目標走性と水流走性の解析に用いたシマアジの日齢，全長および尾数.

実験		日齢	全長 (mm)	尾数
Rotatory OKR	Exp.	3~29	3.3~12.2	77
	Cont.	9~29	4.5~10.9	32
Circular OKR	Exp.	9~29	3.8~11.3	61
	Cont.	9~29	4.5~10.5	28
Rheotaxis		9~29	4.3~11.0	38

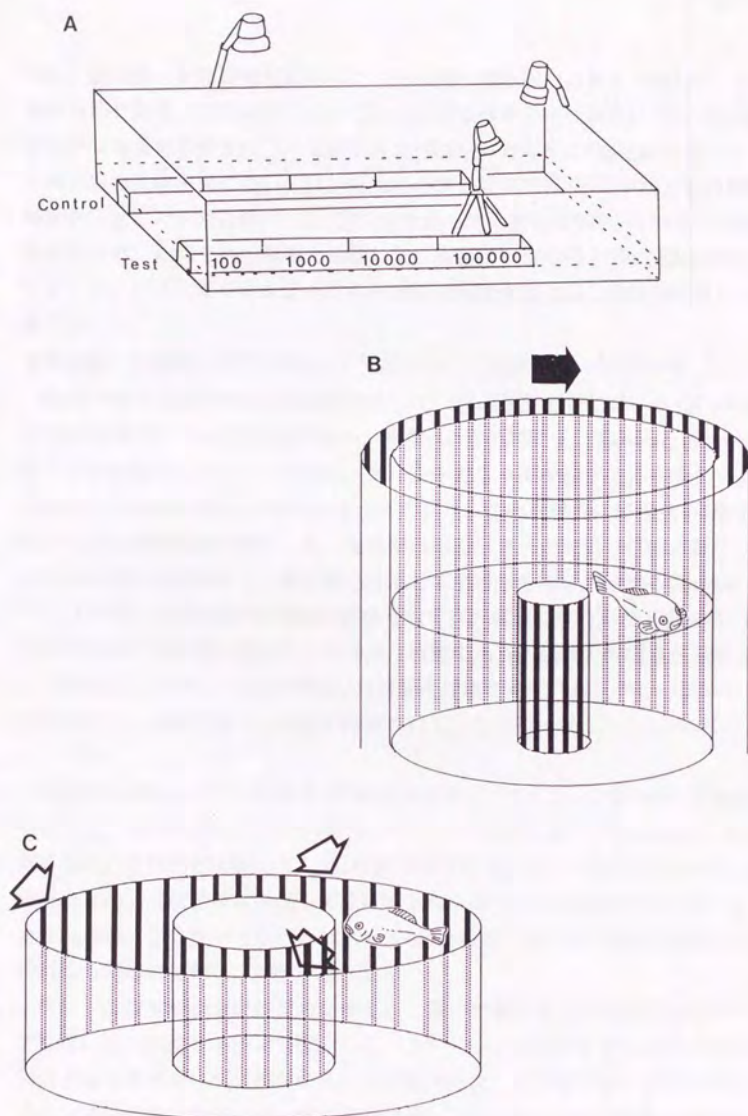


図4-21 各種走性実験に用いた装置。A: 光走性, B: 目標走性, C: 水流走性。

数を、馴致後一定時間毎に記録した。その際、遊泳能力の差を考慮して、2日齢から20日齢までの仔稚魚については収容10分後から10分おきに5回、23日齢から35日齢までの稚魚については収容5分後から5分おきに6回記録をとった。2～20日齢の実験結果については10分後から50分後までの5回の平均とその標準偏差を、また23～35日齢については5分後から30分後まで6回の平均とその標準偏差を求め、それぞれの対照と比較した。実験は11:00から15:00の間に行い、ウォーターバスにより各ステージの仔稚魚の飼育水温と同じ水温を維持して実験を行った。

**目標走性** 3日齢から29日齢のシマアジを用いて実験を行った(表4-4)。

Shaw and Tucker (1965) の装置を改変して、視運動反応を記録した(図4-21B)。円形の透明アクリル水槽(直径20cm、水深10cm)の周囲を、黒6mmと白8mmの繰り返す縦縞のスクリーンで囲み、モーターとスライダックによりスクリーンを毎分0～20回転で回転させられるようにした。この水槽内に仔稚魚を1尾ずつ収容して視運動反応を解析した。視目標に対面して一定場所で自転するRotatory OKR (R-OKR) と、視目標を追尾して水槽内を回転遊泳するCircular OKR (C-OKR) の2種類の視運動反応をそれぞれの装置で解析した(図4-22)。R-OKRは両眼で視目標に対面しこれを追う行動であり、摂餌との関連が示唆される(曽我部ら, 1978)。一方C-OKRは視目標を片眼で見てこれと平行に遊泳する行動であり、成群行動との関連が強調されてきた(Shaw and Tucker, 1965; 井上ら, 1975)。

前述の水槽にシマアジ仔魚を1個体ずつ収容し、スクリーンを10rpmで回転させたとき、1分間当りにシマアジがスクリーンの回転と同じ方向に回転する回数を数え、これを10で除した。3回の観測の平均をとりその個体の10rpmでの自転率とした。常に目標に対面して定位するなら10rpmでの自転率は1に近くなり、全く視目標に反応を示さなければ自転率は0となる。視目標を静止させたときの行動も同様に記録し、対照実験とした。

次に、この水槽の中央にアルミホイルで覆った塩化ビニルの直径5cmのパイプを置いて、水路をドーナツ型とした。スクリーンを回転させるとパイプの外側のアルミホイルに視目標が映ることを確かめた。本装置では、目標に追従するシマアジは左右の眼に対し常に自分の進行方向と同じ方向の刺激を受ける。この水槽にシマアジ1尾を収容し、1分間の馴致の後、スクリーンを右廻りに10rpmで回転させた。その際、5秒ごとの観察で視目標の動きと同じ方向に遊泳

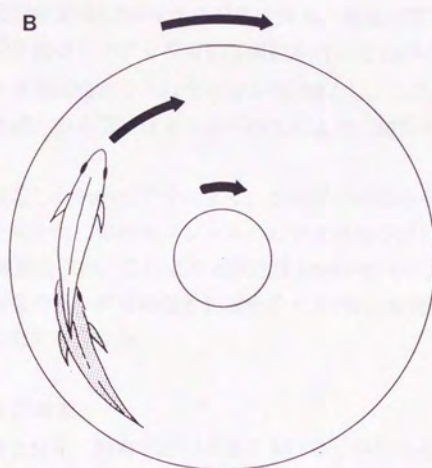
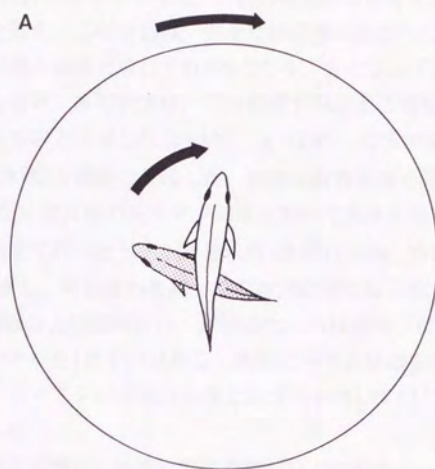


図4-22 自転目標走性 (A: R-OKR) と追隨目標走性 (B: C-OKR).

または定位した場合に1ポイント与え、50回の観測の合計ポイントをC-OKRの反応程度の指標とした。この指数は、完全に視目標に追従して遊泳すれば50となり、完全に視目標の動きと逆行すれば0となる。またランダムな動きをするとき25に近い値をとる。本実験では、この指数が32以上の値をとった場合に有意な反応を示したものとみなした ( $p < 0.05$ ,  $\chi^2$ 検定)。対照実験として、視目標を静止させた時の行動も同様に記録した。実験は飼育水槽と同じ25℃で行った。

**水流走性** 9日齢から29日齢のシマアジ38尾を用いて実験を行った(表4-4)。シャーレを組み合わせて作ったドーナツ形水路(外周17.5cm, 内周9cm)の外縁沿いの3箇所から注水し、時計まわりに一定の水流が常に得られるようにした(図4-21C)。水槽の側面および底面には、定位のための縞模様の視目標を設けた。

この水槽にシマアジを1尾ずつ収容し、水流に対する反応を記録した。5秒毎に50回の観察で、シマアジが水流の方向と逆方向を向いていた回数を記録し、水流走性指数とした。

目標走性の場合と同様に、水流走性指数が32以上の値をとった場合に有意な水流走性を示したものと判断した ( $p < 0.05$ ,  $\chi^2$ 検定)。

実験装置の周辺の照度は2,000ルクス程度に保ち、水温は25℃とした。

**遊泳速度** 22～50日齢のシマアジを用いて実験を行った(表4-5)。30cm×20cmの透明なアクリル水槽に海水を入れて水深を約7cmとし、ここに20尾のシマアジを収容した。水槽内の水温はウォーターバスにより、飼育水槽と同じ水温(24℃)に保った。

水槽の真上に固定した8mmビデオにより、シマアジの遊泳を記録し、その画像から遊泳速度を求めた。毎秒30フレームのビデオ画像を用い、15フレーム(0.5秒)間の移動距離を求め、これより遊泳速度(mm/sec)を計算した。遊泳速度は10分程度の馴致の後、典型的な巡航遊泳をする5個体を選び、各個体について各20回上記の測定を行った。

## 2. 結果および考察

**飼育水槽内の行動と分布** 飼育水槽の表層における仔魚の分布密度は、収容直後(1日齢)から2日齢まで、昼夜とも1ℓ当り10尾前後とほぼ一定であり、特別濃密な分布は見られなかった。しかし3日齢になると、水面直下に集中分布が出現した(図4-23)。5日齢以降は夜間も、1ℓあたり100～1000尾程度の集中分布がみられた。集中分布は、照度が比較的高く、かつ水流が収斂する渦の中央(以

表4-5 遊泳速度の測定に用いたシマアジの日齢，全長および尾数.

日 齢	全長±SD (mm)	尾 数
22	9.5±0.6	20
23	10.5±0.8	20
25	12.3±0.9	20
30	15.9±1.7	20
50	30.4±4.2	20

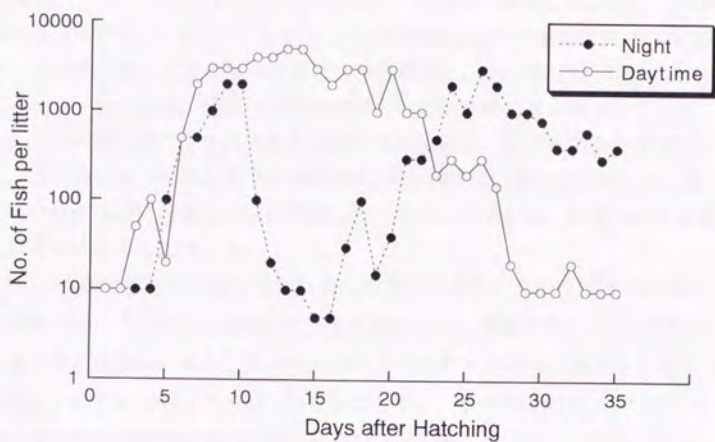


図4-23 飼育水槽におけるシマアジの集中分布の消長.



図4-24 飼育水槽で観察された日中の集中分布の一例 (9日齢).

下収斂域とよぶ)に形成される傾向があった。その後分布は密度を増し、7~10日齢では昼夜とも、1ℓあたり数千尾にもなる濃密な集中分布が形成された(図4-24)。10日齢以降、夜間の集中分布は急激に消滅し、16日齢では10尾/ℓ以下になった。一方この間、昼間の分布は依然として数千尾の高い値で推移した。しかし、16~26日齢では夜間の分布密度は再び急増し、逆に昼間の密度は減少した。26日齢以降、夜間の集中分布は依然100~1000尾の高い値を示した。日中の集中分布は28日前後に完全に消滅した。またこの頃から、水槽中の大型個体は群泳を示すようになった。

光走性 2日齢では仔魚は各照度の区画に均等に分布し、光走性はみられなかった(図4-25A)。3日齢からは顕著な光走性が見られ、最高照度の $10^5$ ルクス区画に最も多くの個体が集合した(図4-25B)。 $10^5$ ルクスの区画に集合する傾向は23日齢まで続くが(図4-25C~E)、25日齢以上では、やや照度の低い $10^4$ ルクス区画により多く分布するようになった(図4-25F~H)。

対照区はすべて、区画同士の間に有意差は認められなかった( $p>0.1$ , G-test)。2日齢については、照度に勾配を与えた4区画のいずれの組み合わせでも有意差は同様に認められなかった( $p>0.1$ , G-test)。3日齢以上では逆に、図4-25で\*を付した区画はすべて有意差を示した( $p<0.05$ , G-test)。

2日齢のシマアジはまだ眼が黒化しておらず、明暗を識別することはできないものと考えられ、本実験でも光走性は示さなかった。3日齢では眼の色素の沈着はほぼ完了しており、これに対応して顕著な光走性を示すようになった。

目標走性 R-OKR: 3.3mm (3日齢) から3.6mm (5日齢) までの7例ではほとんど反応を示さなかったが、4.0mm (8日齢) 以上では顕著な反応を示した(図4-26)。対照実験の平均及び標準偏差は $0.016 \pm 0.072$ であり、各サイズで0に近い値を示した。C-OKR: 6mm以下の個体では反応は認められなかったが、6~7mmでC-OKRが発現し、7mm以上では顕著な反応を示す個体が多かった(図4-27)。対照実験の平均及び標準偏差は $23.5 \pm 4.5$ であった。なお、10mm以上で有意な値を示さない個体が出現したのは、成長に伴って遊泳力が増大し小さな水槽中を落ち着きなく泳ぎ回ったためと考えられる。十分に大きな水槽を用いて10rpmより大きな速度でスクリーンを回し、遊泳力の増大にみあった大きな負荷を与えてC-OKRを計測すれば、恐らくこうしたノイズは取り除かれ、全長10mm以上でも有意なC-OKRを示したであろう。

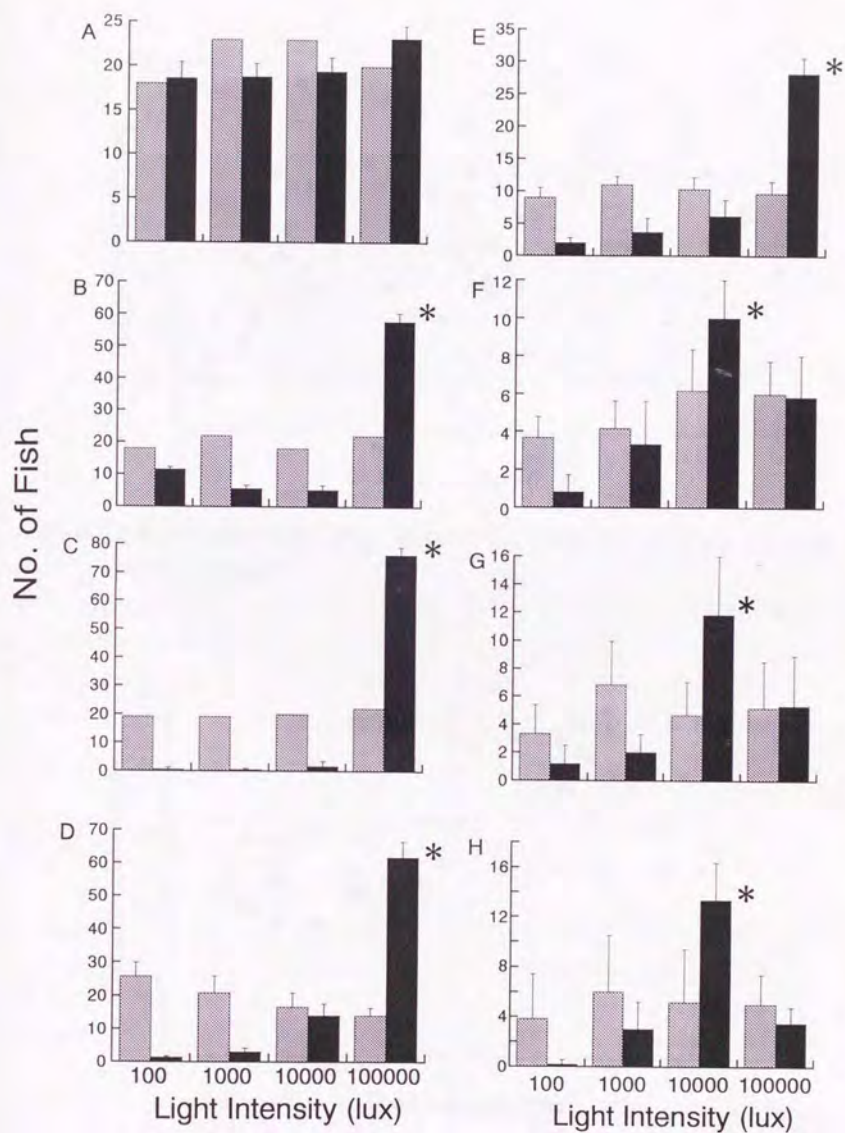


図4-25 光走性の発達. 灰色は対照区, 黒は実験区の結果を表わす.  
 A: 2日齢, B: 3日齢, C: 10日齢, D: 20日齢, E: 23日齢, F: 25日齢,  
 G: 30日齢, H: 35日齢. \*:  $P < 0.05$ , G-test.

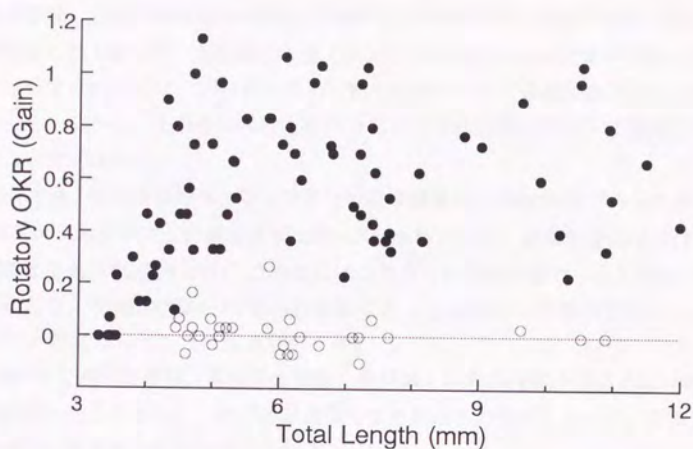


図4-26 自転目標走性の発現と発達。●はスクリーン回転時の、○はスクリーン静止時の反応を表わす。

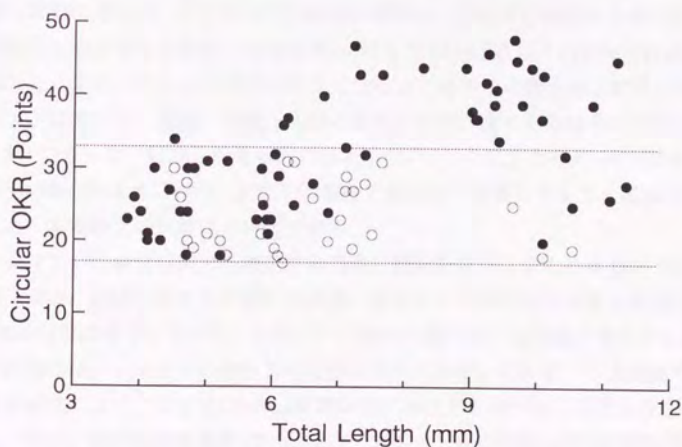


図4-27 追随目標走性の発現と発達。●はスクリーン回転時の、○はスクリーン静止時の反応を表わす。19～31の間であれば、ランダムな反応とみなされる。

**水流走性** 全長4.3mm (9日齢)以上の個体では38個体中32個体が有意な水流走性を示した(図4-28)。本実験の水槽で設定した水流は4.3mm未満の仔魚に対しては強すぎたために、10日齢未満の若齢の仔魚についての測定結果は得られなかった。しかし、全長4.3mm以上のシマアジで水流走性が明らかに発現していることが示された。

**遊泳速度** 平均全長9.5mmのシマアジの遊泳速度は5~12mm/秒であったが、平均15.9mmのシマアジの遊泳速度は30~50mm/秒となり、遊泳速度の増大はこの間急激であった(図4-29A)。この変化は全長当りの移動距離でみるとさらに顕著になり、9.5mmで0.6~1.3TL/秒程度であったものが、15.9mmでは2.2~2.9TL/秒になったことになる(図4-29B)。

第3章で述べた通り、各鰭や体側筋・骨格系・体形の発達の変曲点は15mm前後にあったことから、これら遊泳に關与する諸器官の形成によって、遊泳力が飛躍的に高まったものと考えられる。

### 第3節 考察

**器官形成と走性の発達** 本研究の観察では、8.6mm (20日齢)の個体では背鰭は定数に達していたが、臀鰭は定数に達しておらず、9.8mm (23日齢)で初めて臀鰭も定数に達した。したがって8.6mmの個体は、仔魚から稚魚への移行期に相当するものと考えられる。今後は10mmサイズ (23日齢)以上の個体を稚魚と呼ぶことにする。村井ら (1987)の報告によると、小笠原の親魚から孵化させたシマアジにおいて、背鰭・臀鰭・尾鰭の鰭条が定数に達するのは全長8.82mm (28日齢)であった。村井らが扱ったのはBタイプのシマアジと考えられ(益田ら, 1993; Masuda *et al.*, 1995)、また20℃前後と低水温で飼育しており、成長も遅いため、本実験との比較は不可能である。

シマアジの器官形成と各種走性の発達の概略を以下にまとめる(図4-30)。胸鰭、背鰭、尾鰭の急激な発達や尾柄高、体高などの相対値の急激な変化は15mm以前に完了していた。これら5~15mmの間に起こる遊泳に關与する諸器官の発達は、シマアジの遊泳力の急激な増大を示唆している。一方胸鰭や尾鰭など部位によっては全長15mm以降幼魚期にかけても緩やかな相対成長を示した。特に、魚の巡航性能を示す尾鰭のアスペクト比は98mmの若魚で3.1であり、100mm以上になっても尾鰭の彎入はさらに著しくなるものと考えられる。また、胸部体高が相対的に減少することから、体形が高速遊泳に適した紡錘形(岩井,

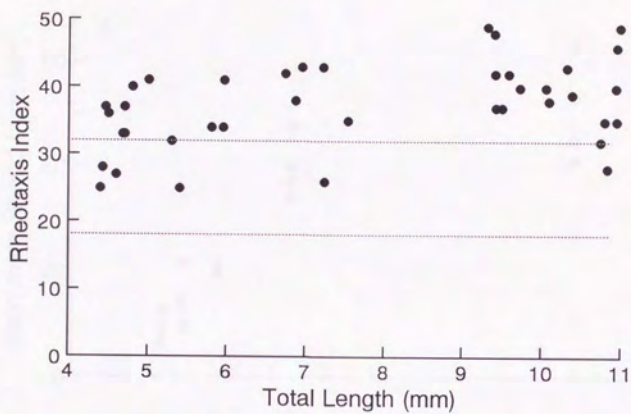


図4-28 水流走性の発現と発達. 19~31の間であれば, ランダムな反応とみなされる.

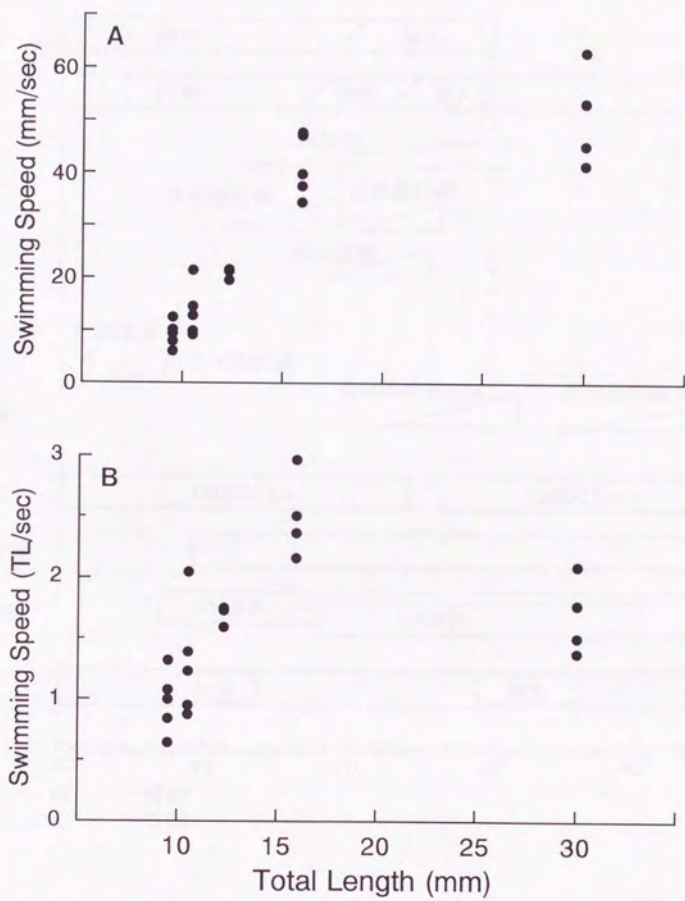


図4-29 遊泳力の発達. A: 絶対値 (mm/sec), B: 全長比 (TL/sec).

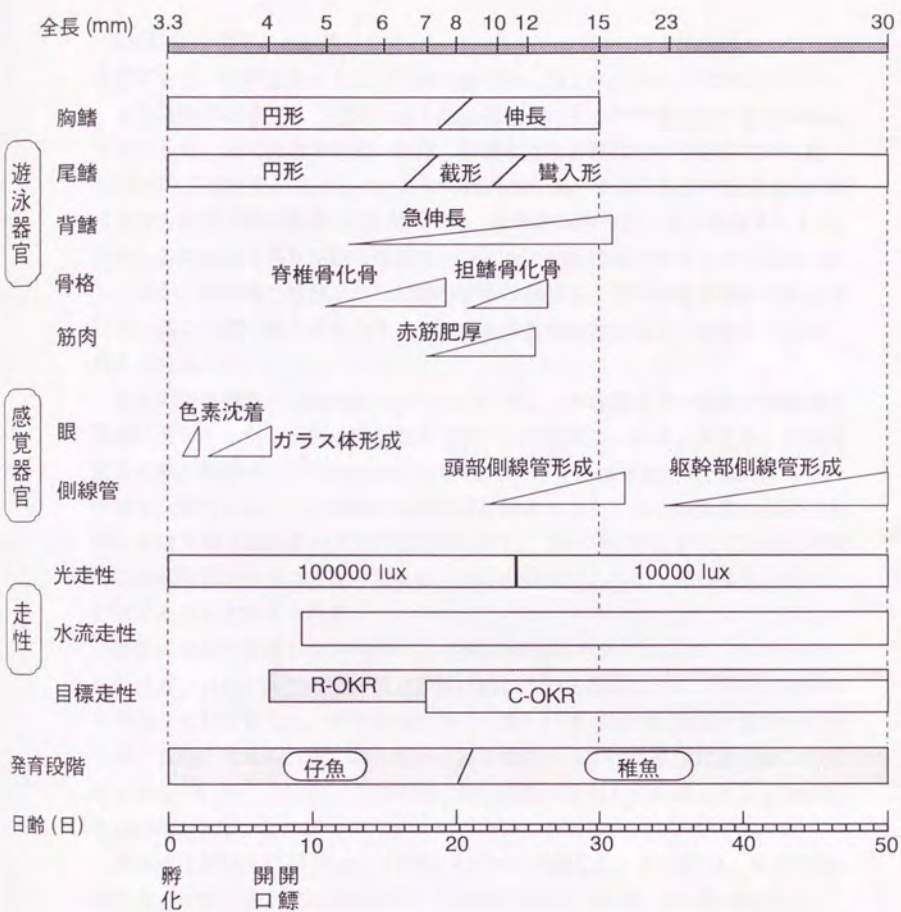


図4-30 シマアジの器官形成と走性の発達.

1985)に変化することが明らかになった。こうした15mm以上での緩やかな相対成長により、巡航遊泳力もこの時期に緩やかに向上するものと推定される。

魚が遊泳運動を行う上で最も基本的な構造といえる脊椎骨は20日齢(8.6mm)で完成した。また背鰭や臀鰭、胸鰭、腹鰭などの各鰭とその担鰭骨は25日齢(12.0mm)で硬骨化が完了した。これらは方向転換、姿勢の制御や前進遊泳の時の安定性保持の機能を持つ(松岡, 1989)。稚魚が群泳の斉一性を維持する上で、これら各鰭による遊泳運動の微妙なコントロールが必要となるものと考えられる。また、23日齢で観察された尾鰭の鰭条の分節および25日齢で観察された分枝は、共に尾鰭に弾力性を与え、これらもまた遊泳力の増大に寄与するものと考えられる。

仔魚期の体側筋が白筋主体であったのに対し、20日齢以上の稚魚では赤筋の発達が著しかった。白筋は嫌氣的な代謝により収縮し、疲労しやすく、突発的遊泳の際に機能する(Tsakamoto, 1981; 84)。一方赤筋は好氣的な代謝を行って収縮し、疲労しにくく、持続的遊泳の際に機能するという。本魚種においても、18日齢以下の仔魚は専ら突発的な遊泳を行い、20~25日齢にかけて徐々に持続的な巡航遊泳がみられるようになる。赤筋の発達はこうした遊泳様式の変化と対応するものと考えられる。

網膜に色素の沈着した3日齢から、明暗の識別は可能になるが、この時期の仔魚はガラス体が未発達で、焦点距離は短いものと推測される。ガラス体のやや発達した10日齢では、焦点距離が増し、徐々に遠方視や動体視が可能になってゆくものと考えられる。20日齢から25日齢にかけては、外顆粒層の核の密度が高まっていることから、この時期に桿体細胞の出現していることが示唆される(石田, 1987)。

光走性は眼の黒化(3.3mm, 3日齢)と同時に発現した。R-OKRは、ガラス体が形成され眼の基本構造が完成するのとはほぼ同時に(4mm, 8日齢)発現した。遊離感丘の形成時期は特定できなかったが、これに関係すると考えられる水流走性は4.5mmで発現した。C-OKRは他の走性の発現にやや遅れ、7mm(18日齢)で発現した。

疑似群れ 飼育水槽では早くも9日齢で、6mm前後の個体5~6尾が水流に対向して並んで泳いでいるのが観察された。これらの個体では本実験で示された通り、既に水流走性が発現しているものと考えられる。一定の水流に対向して並ぶことにより、6mmの仔魚は方向の揃った集団を形成するが、これらは止水中

では群れを形成することはない。よってこれらは、個体同士が能動的に斉一性を維持する群泳とは異なり、疑似群泳と呼ぶべき行動である。同様に光走性によって水槽水面の照度の高い部分に仔魚の集中分布ができ、あたかも群がりのようになるのは、相互に誘引されてできた能動的・有機的集合ではなく、これも疑似群がりと考えられる。真の意味で群泳や群がりが観察されるのは、疑似群れより遅れること約3週間の28日齢になってからである。

**集中分布** 飼育水槽では3日齢より集中分布が形成された。これは光走性の発現時期とよく一致し、集中分布の成因として光走性が重要であることが示唆される。一方、5日齢から10日齢にかけて、夜間にも集中分布が観察された。これは6日齢で観察された開鰓と関係があるかもしれない。開鰓以前のシマアジの比重は海水とほとんど変らなかったのに対し、開鰓によりシマアジの浮力は急激に高まる。こうした浮力の変化に対し、筋肉の発達が対応しきれず、開鰓直後のシマアジはバランスを失い、水槽内の収斂域に吹きだまって濃密な集中分布を形成したものと推測される。浮力調節の機能が十分に備わると共に、夜間の集中分布は消滅したものと考えられる。

20日齢から30日齢の間に、昼間の明所の集中分布は消滅した。これは、一つには28日頃から出現した群れ行動に関係するものと考えられる。それまでは上述の疑似群れ状態を含め受動的に集中分布するのみであったが、群れ行動の発現とともに能動的に離合集散が行われるようになり、水槽中で大規模な集中分布は見られなくなったと考えられる。もう一つの理由として分布水深の変化があげられよう。すなわち、全長12mm以上(25日齢以降)のシマアジの選好照度が $10^5$ ルクスから $10^4$ ルクスに低下することと関係するかもしれない。観察水槽の水面照度は $5 \times 10^3 \sim 4 \times 10^4$ ルクスと、選好照度の $10^4$ ルクスに近い値であったが、環境中の最も高い水面照度を避け、やや低い照度の水深帯を選んで分布したと考えると説明がつく。しかしこれについてはさらに詳しい検討を要する。

20日齢以降夜間の集中分布が再び出現する。これは、10日前後に出現した受動的な吹きだまり状態の集中分布とは異なり、稚魚が夜間水槽の壁面に能動的に寄りつくためと考えられる。このとき、夜間なので視覚は役立たず、側線感覚が重要な役割を果たす。こうした夜間の寄りつきは、8~12mm(20~25日齢)の頭部管器の形成により裏付けられる。このように水槽内の集中分布の消長は、仔稚魚の器官形成と各種走性の個体発生によりうまく説明がつく。

## 第5章 群れ行動と寄りつき行動の発現

前章では、シマアジにおける器官形成と走性の発現・発達過程を明らかにした。走性に較べてより高次の群れ行動や寄りつき行動は、いつ、どのように発達するのか？本章ではこれらの行動の発現時期と発達過程を明らかにする。

第1節ではまず、寄りつき行動の発現時期を明らかにするため、各成長段階のシマアジを用いて実験を行った。第2節では、群れ行動の発達過程を明らかにするため、頭位交角、個体間距離、および相互誘引性の3つの指標を取り上げ、成長に伴う各指標の変化を検討した。

### 第1節 寄りつき行動

#### 1. 材料および方法

1994年2月22日および3月28日に日本栽培漁業協会古満目事業場で自然産卵により採卵し、同上浦事業場で種苗生産したシマアジを材料とした(表5-1)。平均全長5.5~28mmの8つの成長段階の仔稚魚について、それぞれ以下の4実験区を設けた。

- i) 透明基盤区: 透明なアクリルのパイプ(外径60mm, 内径55mm, 厚さ5mm)を25cmの長さに切り、底面に透明なアクリル板(厚さ5mm)で蓋をした。これを、下から15cmまでが水中に没するように上方から釣糸で吊し、中には水槽の水面と同じ高さまで海水を満たした(図5-1A)。基盤の位置は、水槽底面を4等分し、そのいずれかの区画のほぼ中央になるよう調節した。
- ii) 不透明基盤区: i)と同型同大の構造物を、灰色の塩化ビニル管と塩化ビニル板で作製した。これをi)と同様に上方から吊した(図5-1B)。
- iii) 影基盤区: 直径60mm, 厚さ5mmの灰色の塩化ビニルの円盤を、水面から約5mm上方に釣糸で吊し、その影が水面上に生じるようにした(図5-1C)。円盤の影は水槽の底には生じなかった。
- iv) 対照区: 基盤は設けなかった(図5-1D)。

実験には容量30ℓの透明なポリカーボネイト水槽を用い、各水槽にはそれぞれ水深25cmまで(約26ℓ)海水を入れた。また上記実験区をそれぞれ3つずつ用意し、水槽中の基盤の位置は、同一実験区の3水槽それぞれで異なるようにした。

表5-1 寄り付き行動の解析に用いたシマアジの日齢, 全長と孵化日.

日 齢	全長±SD (mm)	孵化日
20	5.5±0.5	1994年3月28日
27	8.8±0.9	1994年3月28日
30	10.3±1.1	1994年3月28日
31	11.9±2.4	1994年2月22日
35	14.9±1.5	1994年3月28日
36	19.7±1.9	1994年2月22日
54	21.0±1.8	1994年2月22日
56	28.4±2.7	1994年2月22日

表5-2 群れ行動の解析に用いたシマアジの日齢, 全長と孵化日.

日 齢	全長±SD (mm)	孵化日と孵化場	
22	9.5±0.6	1991年3月20日	日裁協古満目事業場
23	10.5±0.8	1991年3月20日	日裁協古満目事業場
25	12.3±0.9	1991年3月20日	日裁協古満目事業場
30	15.9±1.7	1991年3月20日	日裁協古満目事業場
41	18.8±2.3	1991年2月12日	宮崎県栽培漁業センター
44	25.1±3.4	1991年2月12日	宮崎県栽培漁業センター
35	23.5±1.9	1991年3月20日	日裁協古満目事業場
50	30.4±4.2	1991年3月20日	日裁協古満目事業場

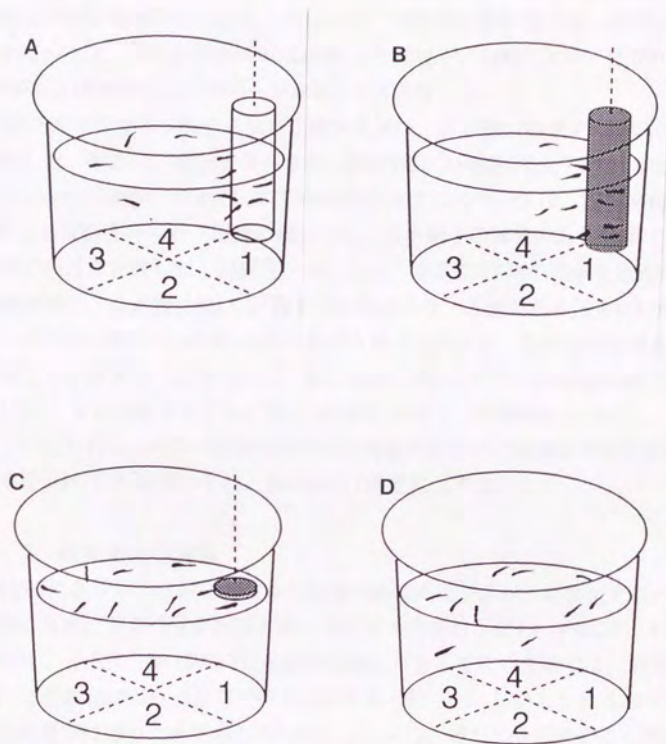


図5-1 寄りつき行動を観察した実験水槽の模式図. 4種類の条件について, 3面ずつの水槽を設置した. A: 透明基盤区, B: 不透明基盤区, C: 影基盤区, D: 対照区.

実験は屋内で行い、各水槽はウォーターバスにより飼育水温と同じ温度(22.5℃)を維持した。8:00の観測後に水銀灯を点灯し、16:00の観測後消灯し、これ以外は自然照明とした。これにより、実験中の水面照度は、20:00には0.01～0.05ルクス、0:00および4:00には0.01ルクス以下、8:00には260～1,000ルクス、12:00および16:00には17,000～24,000ルクスとなった。

夜20:00にシマアジ稚魚を飼育水槽から運び、各水槽に10尾ずつ(合計120尾)収容した。観察は、収容直後を含めて4時間毎に24時間(合計7回)行った。ただし、10mm、12mm、21mmおよび28mmのシマアジについては、収容36時間後の8:00にも観察を行った。記録に際しては、各水槽中の基盤のある区画にいる仔稚魚の尾数を計数した。対照区については、南東の1区画の尾数を数えた。1回の観測時に、全水槽について5回ずつ記録をとり、基盤のある区画にいたシマアジの尾数(寄りつき尾数)の平均値を水槽ごとに求め、これを収容尾数(10)で除して平均寄りつき率とした。常に基盤に寄りついていれば平均寄りつき率は1.0に、また魚がランダムに動けば0.25になることが期待される。

こうして得られたi)～iii)のそれぞれの実験区における各観測時の平均寄りつき率を、iv)の対照区のそれとStudentのt検定により比較した。

## 2. 結果および考察

図5-2に各サイズにおける寄りつき率の経時変化を示し、対照区と較べて統計的に有意に寄りつき率が大きかった区に\*印を付した(\*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ )。全長5.5mm(20日齢)の透明基盤に対する寄りつき率では、対照区との間に有意差( $p < 0.05$ )の生じている例がある(図5-2A)。しかしこれらの仔魚では、目視観察中に寄りつきを示していないことから、寄りつき行動がこの時期に発現しているとは考えにくい。

初めて寄りつきが出現するのは、12mm(31日齢)のシマアジであり、透明基盤および不透明基盤に寄りつくのが観察された(図5-2D, ●および■)。この時期には、透明基盤と不透明基盤に対する平均寄りつき率に有意差はなく、両実験区で同じ程度に寄りついてた。15mmの魚は有意な寄りつきを示さなかった。これは、魚の動きが活発で顕著な群泳を示すことが多く、他のサイズの魚の実験時の状態と明らかに異なっていたためと考えられる。20mm以上のサイズでは顕著な寄りつきを示し、特に夜間では基盤に接触して静止する個体が透明基盤と不透明基盤の両方において観察された(図5-3)。

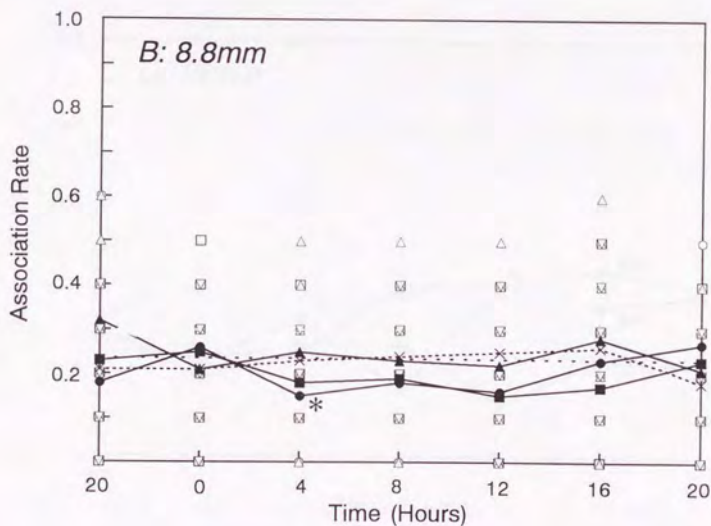
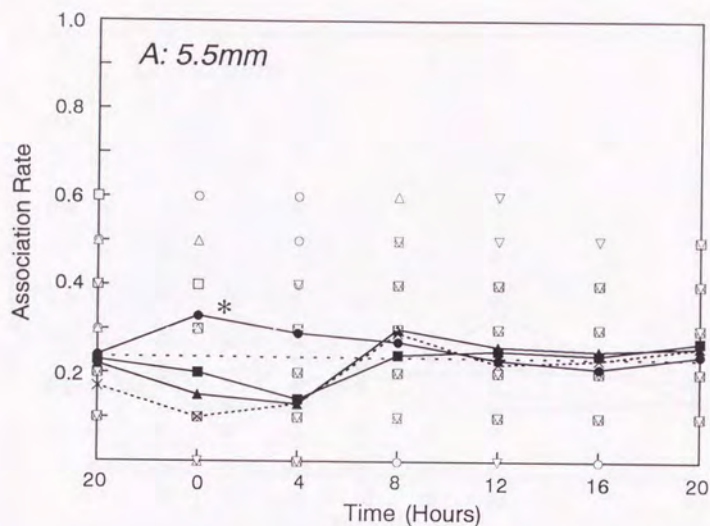


図5-2a 各種の基盤に対するシマアジの寄りつき率。A: 20日齢 (全長5.5mm), B: 27日齢 (全長8.8mm)。図中の記号は、○: 透明基盤区, □: 不透明基盤区, △: 影基盤区, ▽: 対照区, ●: 透明基盤区の平均, ■: 不透明基盤区の平均, ▲: 影基盤区の平均, ×: 対照区の平均。以下 (図5-2b~図5-2d) 同様。

\*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ .

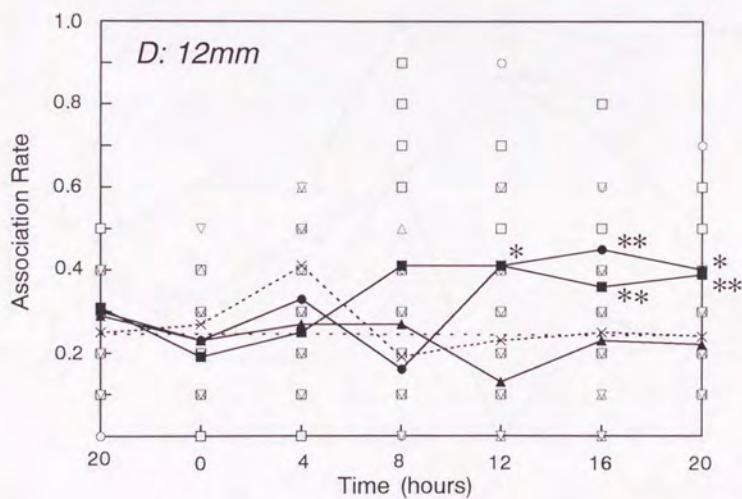
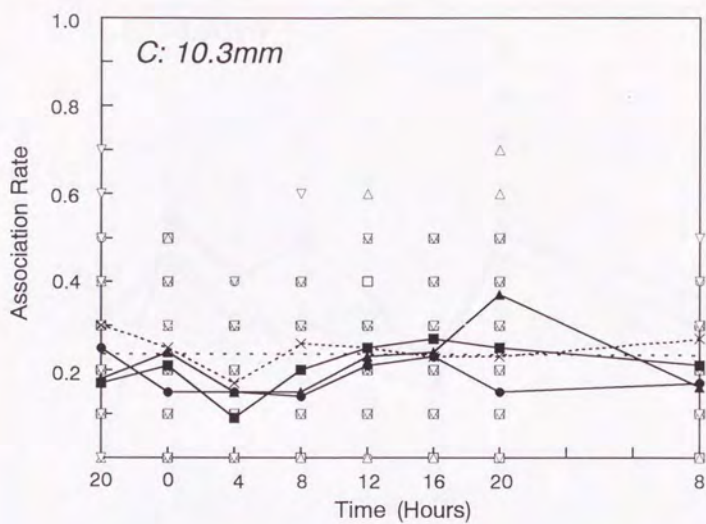


図5-2b 各種の基盤に対するシマアジの寄りつき率。  
 C: 30日齢 (全長10.3mm), D: 31日齢 (全長12mm).  
 \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ .

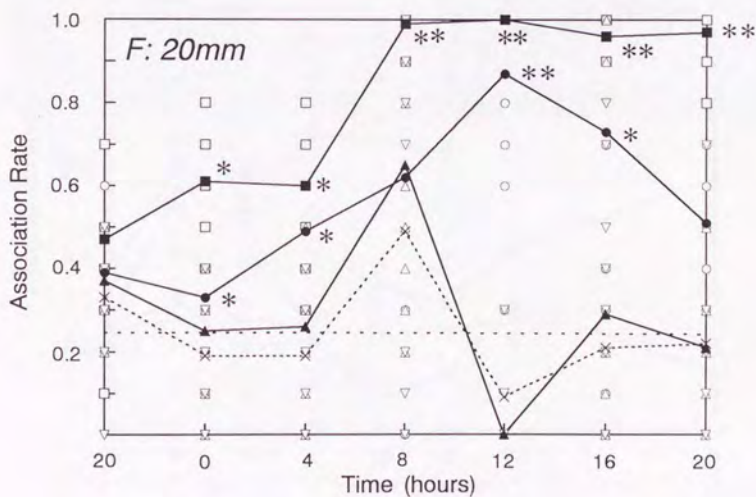
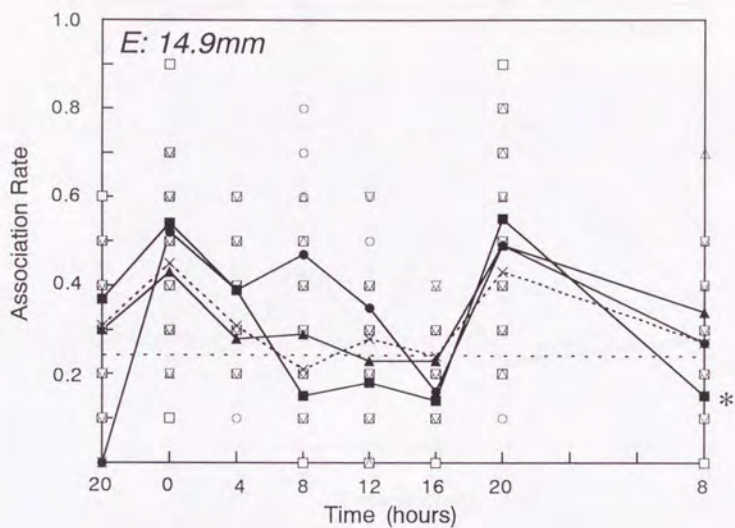


図5-2c 各種の基盤に対するシマアジの寄りつき率。

E: 35日齢 (全長15mm), F: 36日齢 (全長20mm).

\*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ .

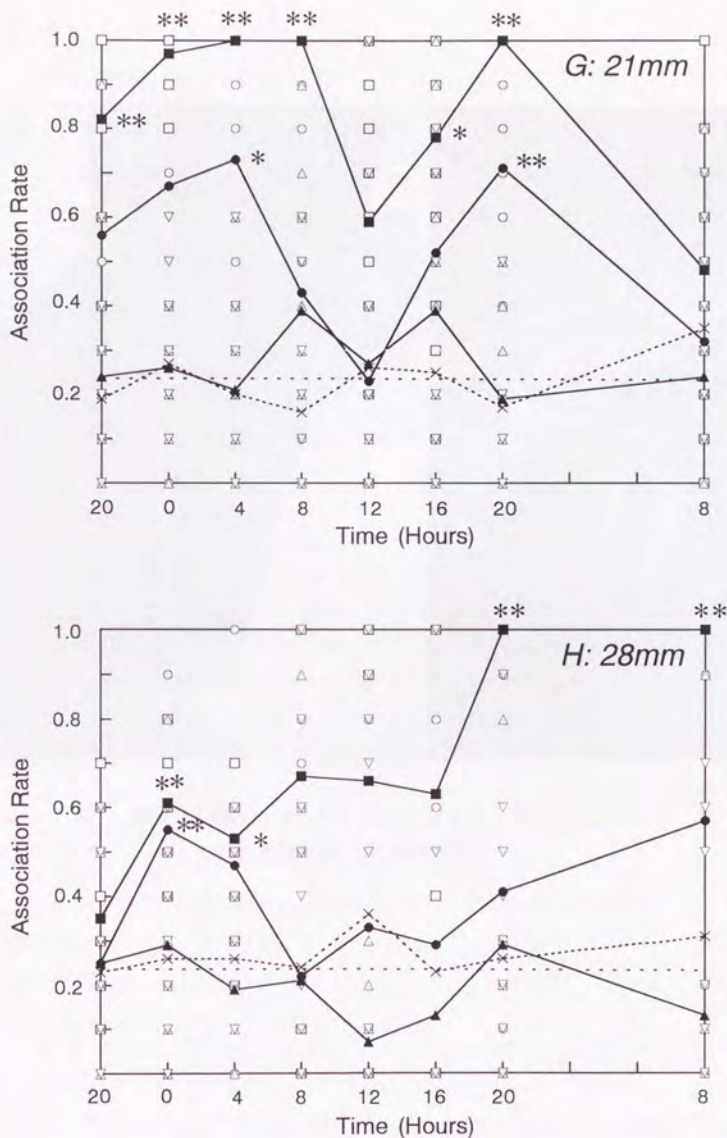


図5-2d 各種の基盤に対するシマアジの寄りつき率。  
 G: 54日齢 (全長21mm), H: 56日齢 (全長28mm).  
 \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ .

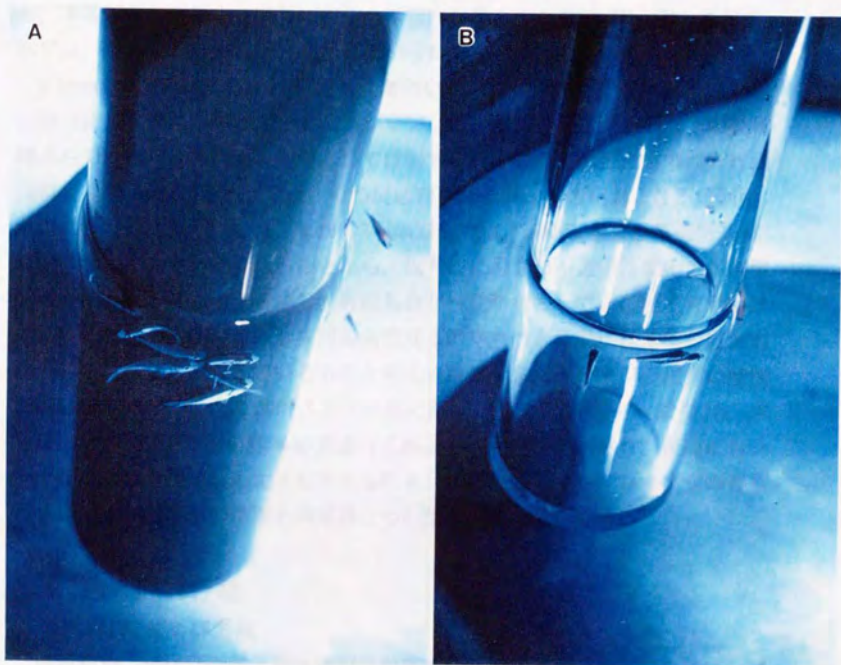


図5-3 基盤に寄り付くシマアジ稚魚. 平均全長20mm.  
A: 不透明基盤, B: 透明基盤.

20mm以上のシマアジは、透明基盤と不透明基盤の両方に寄りつきを示したが、不透明基盤にはより顕著に寄りつく傾向が見られた(図5-2F~H)。影基盤区では、有意な寄りつきは観察されなかった。

5.5mmから28mmまでの8つの成長段階のいずれにおいても、影基盤に対する行動は認められなかったことから、シマアジ仔稚魚にとって、水面直下の視目標のみでは寄りつき行動の刺激としては弱すぎると考えられる。寄りつき行動発現直後の12mmシマアジでは、その反応程度は低いが、透明および不透明の基盤に同程度に寄りついた。しかし20mm以上では、透明基盤より不透明基盤に対する寄りつきが強くなることから、視覚的に目立つ不透明基盤の方が刺激レベルが高いものと考えられる。透明基盤が視覚刺激としてどの程度有効かは明らかでないが、少なくとも夜間の低照度下の寄りつき行動には基盤の機械刺激としての役割も関与しているものと考えられる。またシマアジの視覚の照度閾値は0.001ルクスから0.0001ルクスの間にあるとされる(宮崎ら、未発表)。本実験の20:00から4:00の観察時の照度はこれより高い可能性もあり、夜間にもシマアジは基盤を視認しえたとも考えられる。いずれにしても、シマアジの寄りつきに関与する刺激の種類と感覚器については今後の課題である。

## 第2節 群れ行動

### 1. 材料および方法

頭位交角、個体間距離、相互誘引性の実験には、同一のシマアジを用い、原則として、「表層の集中分布」の観察を行った1991年3月20日孵化のシマアジを実験材料とした。補足データとして、同年2月12日に宮崎県栽培漁業センターにおいて人工採卵孵化し、上浦事業場で飼育したシマアジを用いた(表5-2)。全長9.5~30mmの範囲の8段階の仔稚魚、計160尾について実験した。

**頭位交角** 同一の日齢でサイズのそろったシマアジ20尾を、透明なアクリル水槽(30×20cm、水深7cm)に収容し、これを真上から8mmビデオにより記録し、その画像から頭位交角を求めた。

まず、収容後10分間馴致した後のビデオの静止画像から、ある個体の体軸とその個体から最も近い個体の体軸との間の角度を計測した(図5-4)。この角度を全個体(20個体)について求め、その平均値をその静止画面での頭位交角とした。この値は、隣接する2個体が平行に定位していれば0°に、直交していれば90°に、また逆の方向を向いていれば180°になる。

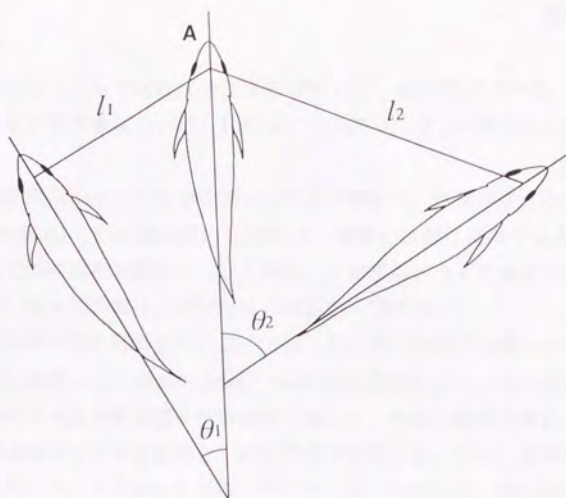


図5-4 頭位交角と個体間距離の測定方法.

$\theta_1$ ,  $\theta_2$ : 頭位交角,  $l_1$ ,  $l_2$ : 個体間距離.

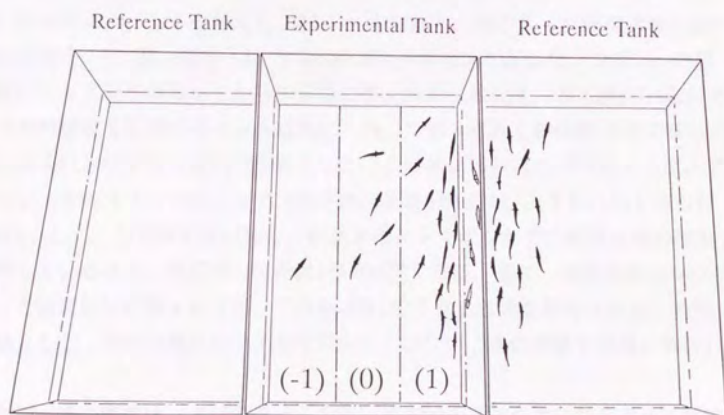


図5-5 相互誘引性の測定装置. この例では, 相互誘引性指数は  
 $\{(+1) \times 15 + 0 \times 4 + (-1) \times 1\} / 20 = 0.7$   
 と計算される.

魚の位置関係がランダムであれば頭位交角は90°に近い値が期待される。頭位交角は連続するビデオ画像について、10秒毎にサンプリングし10画面から求めた。

**個体間距離** 頭位交角を求めたものと同じビデオ画像から、各個体からみて最も近い個体(隣接個体)との距離を求めた(図5-4)。個体の位置は両眼中央点とし、隣接個体までの距離を20個体について求め、その平均値をその画面での個体間距離とした。個体間距離は、10秒毎に10画面から求めた。

**相互誘引性** 相互誘引性を解析するに当たっては、相互誘引性指数を新たに考案し、以下のように定義した。30cm×20cm、水深7cmの透明アクリル製の観察水槽の両側に、同型同大の対照水槽を密着させて置いた。中央の観察水槽にサイズのそろった20尾のシマアジを収容し、20分間まず観察した。次に、両側の対照水槽の一方に同じサイズのシマアジを20尾収容した。このとき、相互誘引性が発現していれば、観察水槽の魚は、魚の入った対照水槽と接する側の壁面に集まる(図5-5)。アクリル水槽の内側と外側に海水がある場合、水槽壁面の反射はほとんどなく、2枚のアクリル板を通して反対側の様子が明瞭に見えることを、鏡を用いて確認した。

相互誘引性を解析するにあたって、中央の実験水槽を3区画に等分し、それぞれの区画にポイントを与えた(図5-5)。すなわち、魚の入った対照水槽に近い側の区画を+1、遠い側を-1、中央の区画を0ポイントとした。つぎに、対照水槽にシマアジを収容してから10分後の静止画面において、各区画にいるシマアジの個体数を区画のポイントに乘じ、乗じた値の総計を個体数(20)で除して、その画面における相互誘引性指数とした。この値を10秒毎に30画面から求めて平均し、そのステージのシマアジの平均相互誘引性指数(以下単に相互誘引性指数)とした。相互誘引性が強く、観察水槽のシマアジが常に対照水槽の壁面に寄っているなら、相互誘引性指数は1.0に近くなる。逆に、対照水槽のシマアジと無関係に行動するなら、この値は0に近くなることが期待される。対照実験として、対照水槽にシマアジを収容していないときの画像を同様に解析した。

水槽表面の照度は、アームライトを用いて3000ルクス程度になるように調節した。水温はウォーターバスを用いて、飼育水槽と同じ24~25℃に保った。実験は各ステージについて、9:30から12:00までの間に行った。

## 2. 結果および考察

**頭位交角** 平均全長10.5mm (23日齢) のシマアジでは、水槽の縁辺部に分布し、水槽壁面に対面して定位するものが数尾いた。一方12mm (25日齢) では水槽全体に分散する傾向が強かった。16mm (30日齢) 以上では、個体同士が集合し、遊泳にも斉一性がみられた。

平均全長10.5mmおよび12mmのシマアジでは頭位交角は60°から110°程度を示し、G検定によればランダムな場合に期待される90°と危険率5%以下の有意差はなかった。しかし16mmサイズ以上のシマアジでは頭位交角は40°から80°となり、いずれも危険率5%の範囲で90°と有意差が認められた (図5-6)。各ステージ間で較べると、10.5mmと12mmの間 ( $p>0.05$ , t-test) と、16mm以上のいずれのステージ間でも有意差はないが ( $p>0.05$ )、12mmと16mmの間では有意差が認められたことから ( $p<0.001$ )、12mmから16mmまでの間で群れの斉一性が急増するものと考えられた。

**個体間距離** 平均個体間距離は、全長12mm (25日齢) の30~41mmから16mm (30日齢) の22~38mmへ有意に減少した ( $p<0.01$ , t-test)。全長19mmになるとさらにこの値は減少し15~31mmとなったが、その後は15~35mm程度とほぼ一定になった (図5-7, ●)。

個体間距離を全長で除した個体間距離全長比で表しても、これとはほぼ同様な結果が得られ、12mmで2.3~3.3TLであったものが16mmでは1.4~2.4TLへと減少し、この時期に個体間距離が著しく減少することがわかった (図5-7, ○)。また、全長19mm以上では、個体間距離は全長の1倍前後でほぼ一定していた。これらについて各ステージ間で較べると、12mmと16mmの間で有意差があったが、他は隣接するステージ間ではいずれも有意差はなかった。

**相互誘引性** 10.5mm (23日齢) のシマアジでは、対照区と比較して有意な相互誘引性は見られなかったが (図5-8;  $p>0.05$ , t-test)、12mm (25日齢) で誘引性が発現し ( $p<0.02$ )、16mm (30日齢) では顕著であった ( $p<0.001$ )。対照実験の相互誘引指数はいずれも0に近い値を示した ( $p>0.1$ , G-test)。

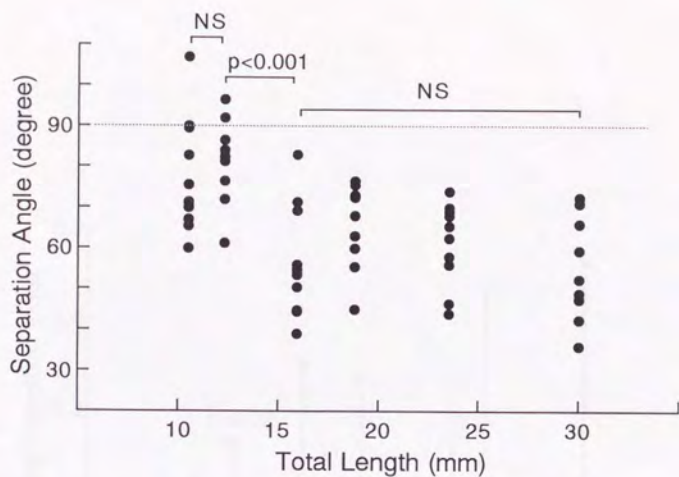


図5-6 成長に伴う頭位交角の変化.

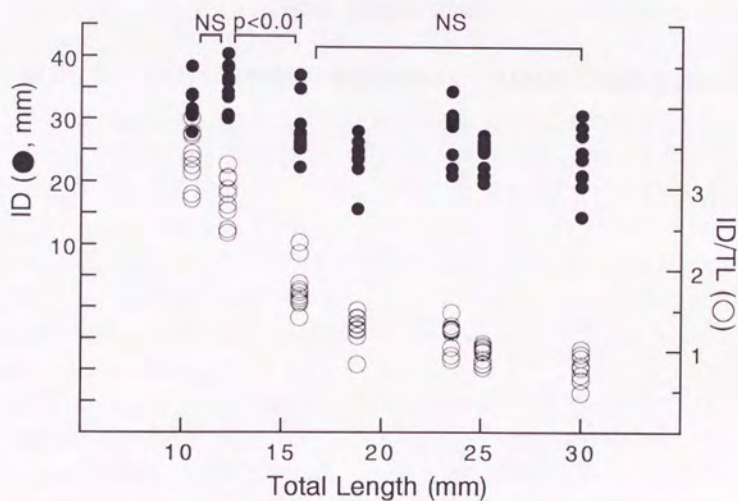


図5-7 成長に伴う個体間距離の変化.

●は絶対値(mm)で左のY軸に対応し, ○は全長比で右のY軸に対応する.

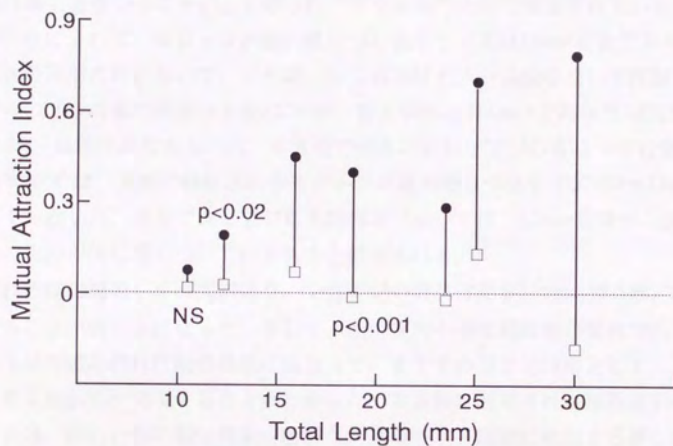


図5-8 成長に伴う相互誘引性の変化。●は実験区の、□は対照区の結果を表わす。

### 第3節 考察

**寄りつき行動の発現** シマアジの寄りつき行動は全長12mmで発現することが、本実験により明らかになった。シマアジと同じアジ科魚類であるブリの稚魚は、流れ藻に寄りつくことがよく知られ“モジャコ”として漁獲されている。藤田(1988)によれば、モジャコが流れ藻につく最小サイズは13mm前後である。また大分県蒲江町において、タモ網、カゴおよびビニール袋を用いて採集された53尾のブリの最小個体は全長12.3mm、最大個体は37.0mmであった(益田ら、未発表)。魚種は異なるものの、本実験で示されたシマアジの寄りつき行動の発現サイズは、天然で観察されるモジャコの最小寄りつきサイズ(12~13mm)とよく一致した。従ってシマアジも天然海域においては、12mm前後から流れ藻その他の浮体に寄りついているものと推察される。

**群れ行動の発現** 本研究により、シマアジの群れ行動が16mm(30日齢)で発現することが明らかになった。そして、頭位交角や個体間距離の変化で示されるような明瞭な群れ行動の発現に先立って、まずその萌芽的段階として、12mmで相互誘引性が発現することがわかった。本実験で開発された相互誘引性測定装置は、群れ行動の個体発生を解析し、発現時期を鋭敏に検出する新しい方法として有効であることが示された。さらに本装置は魚種が異なっている場合にも使用できることもわかっている(後述)。

魚群の最適個体間距離は一般に1BL程度であるといわれる(Pitcher and Partridge, 1979)。本実験では、19mm以上の4ステージのシマアジでは、いずれも個体間距離は1.0TL前後を示していた(図5-7)。従って、シマアジの個体間距離が群れとして適当な値になる時期は、16~19mmの範囲であるとみなしてよいであろう。飼育水槽では、28日齢で初めて群泳が観察された(第4章第2節)。この頃には大型個体は16mm以上に達している(図4-2)ことから、本実験により示された群れ行動の発現時期と、飼育水槽で観察される群れ行動の発現時期とはよく一致したといえる。

群れ行動の発現については、Shaw(1960)がトウゴロウイワシの類 *Menidia menidia* を用いて先駆的な研究を行っている。Shawは *Menidia* を孵化直後から詳細に観察した結果、最初の並行定位の兆候および初期の群れは8~9mmで発現し、並行定位が完成するのは11~12mmであると報告している。またBlaxter and Hunter(1982)によれば、northern anchovyでは10mmから15mmの間で群れ行動が発現する。さらに、Atlantic menhadenでは22~25mmで(Hoss and Blaxter, 1981),

またAtlantic herringでは30~35mmで (Blaxter and Denton, 1976) それぞれ群れ行動が発現するという。このように群れ行動の発現時期に関しては、魚種により著しく異なっている。

一方、キジハタの群れ行動の発現時期を調べたところ、全長12mmおよび14mmでは相互誘引性は発現しておらず ( $p>0.05$ , t-test), 16mm以上で初めて出現することがわかった ( $p<0.005$ , t-test) (益田ら, 未発表)。若魚以上ではなわばり性が強く稚魚期にのみ群れを形成するキジハタにおいても、相互誘引性は生涯群れを作るシマアジの場合とそれほど変わらないサイズで発現しているのは興味深い。また本実験で用いた装置は、他魚種の相互誘引性の発現時期を明らかにする上でも有効であることが確かめられた。

**走性と群れ行動の個体発生** シマアジの走性と行動の個体発生の概略を以下にまとめる (図5-9)。光走性は眼の黒化に対応し、3.3mm (3日齢) で発現した。R-OKRは4mm (10日齢) で、C-OKRは7mm (18日齢) で発現し、水流走性は4.5mmで発現した。一方群れ行動についてみると、頭位交角と個体間距離はともに16mm (30日齢) で発現した。これら群れ行動の発現にわずかに先立って発現したのが相互誘引性と寄りつき性であり、ともに12mmで発現している。よって群れ行動の発現には、他の個体あるいは物体を見てこれに接近しようとする行動が、もっとも重要であると考えられる。以上のことから、群れ行動や寄りつき行動のような高次の行動の発現には、各種走性の発現や遊泳器官の発達だけでは十分でなく、これらを統合し有機的に制御する脳・神経系の発達が不可欠であることが示唆される。

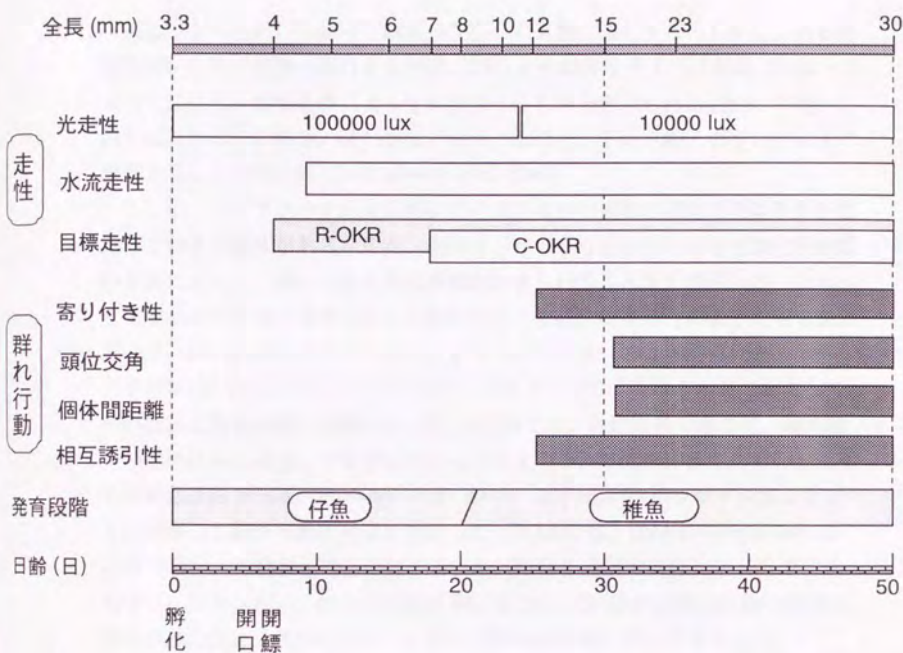


図5-9 シマアジの群れ行動，寄りつき行動および走性の発達。

## 第6章 行動の発達と環境要因

魚類の発生初期には発育と成長が並行して急激に進行する。しかし、ある発育段階から次の段階へ移行する時期(日齢)とその時のサイズは厳密に決まったものではなく、環境条件によって変わりうるものと考えられる(塚本, 1989)。例えば、ヒラメの場合、高い水温で飼育するほど、早い日齢・小さいサイズで変態することが知られている(Seikai *et al.*, 1986)。

ここで、シマアジの生活史においても群れ行動の発現の遅速を環境条件が制御している可能性がある。また、餌料を通じて取り込まれるある栄養化学物質の多寡によって、群れ行動の発現過程が影響されることも予想される。こうした環境条件や栄養生理学的条件の群れ行動の発達に対する作用機序が明らかになれば、群れ行動発現のメカニズムが明らかになるものと考えられる。

本章第1節ではまず、シマアジを18、22および26℃の異なる水温で飼育して、その成長と発育の違いを調べた。次に第2節では、魚油に多く含まれ、哺乳動物の脳神経系に偏在して学習能力を向上させることで近年注目されている高度不飽和脂肪酸(Highly Unsaturated Fatty Acids, 以下HUFA)をシマアジおよびブリに給餌して群れ行動の発達を観察した。第3節では、DHA(Docosahexaenoic acid)の魚体内の動態を明らかにするため、DHAを放射性同位元素(RI)で標識しブリに投与した。これらの実験結果をもとに、第4節では群れ行動の発現と脳の発達の関係、並びにそれに介在するDHAの役割について考察した。

### 第1節 水温の影響

#### 1. 材料および方法

材料としたシマアジは、1994年3月28日に日裁協古満目事業場で採卵し、同上浦事業場で種苗生産したものである。種苗生産は25m<sup>3</sup>のコンクリート水槽を用い、前述した通りの通常の餌料系列で行った。飼育水温は22℃であった。

200ℓの円形ポリカーボネイト水槽6面を22℃に加温し、全長5.9mmのシマアジ仔魚500尾ずつを、上述の種苗生産水槽から収容して、12日間飼育した。収容直後から昇温または降温し、約24時間後には、2面については26℃に、2面については18℃に、残る2面については22℃のままとした。以後サーモスタットにより水温を維持し、±1℃以上の水温変化はなかった(図6-1)。

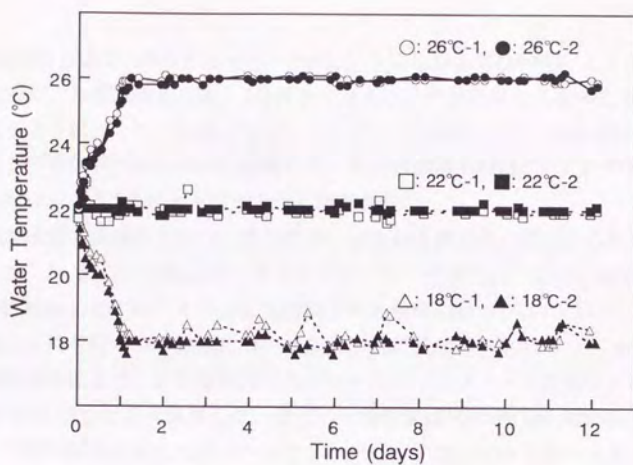


図6-1 飼育水槽における水温の経時変化.

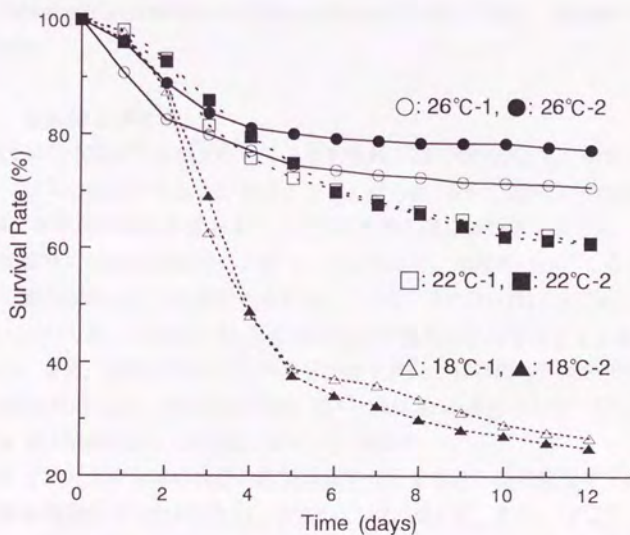


図6-2 各水温における生残率. 記号は図6-1に同じ.

収容後4日目までは300ℓ/日ずつ、5日目から12日目までは600ℓ/日ずつの換水を行った。水質維持のため、7日目まではナンノクロブシスを40万セル/mℓとなるように加えた。餌料として、アクアラン(理研ビタミン製)を添加したアルテミアを毎日9:00と15:00に給餌した。また収容後3日間は、アクアランで強化したワムシを5尾/mℓとなるように随時加えた。

毎朝各水槽で底掃除を行い、その際吸い出される斃死魚の尾数から生残率を推定した。3, 5, 7, 10および12日目にサンプリングを行い、全長を測定した。実験中に給餌したアルテミアと、実験終了時の魚体のサンプルについて、脂肪酸組成の分析を行った。魚体については、脂質組成の分析も行った。水分は常圧加熱乾燥法により、また総脂質はクロロホルム/メタノール混液を用いる Folch *et al.* (1957) により算出した。抽出した総脂質はMetcalf and Schmitz (1961) に従って50%KOH溶液とエタノールでケン化後、三フッ化ホウ素-メタノールでメチル化し脂肪酸のメチルエステルとしたものをn-ヘキサンに溶解し、ガスクロマトグラフ(GC-15A 水素炎イオン化検出器付、島津製作所製)による脂肪酸組成の分析に供した。なお、アルテミアの分析に際しては、内部標準品としてTricosanoic acid methyl ester (Sigma chemical Co.製)を加え、脂肪酸の絶対量を求めた。

## 2. 結果および考察

生残は26℃の区が71%および78%と最も優れ、22℃の区がともに61%でこれに続き、18℃の区が27%および25%と著しく劣った(表6-1; 図6-2)。実験開始後2日間は、26℃区の斃死が最も多く、22℃区の斃死は比較的少なかった。これは、開始直後には収容の際のハンドリングに加えて、水温変化からくるストレスによる斃死があったためと考えられる。しかし、3日目以降は26℃区の斃死はほとんどなくなったため、5日目には26℃区の生残率が22℃区を上回る結果となった。また、成長についても26℃区が最も優れ、12日間で8.1mm (0.68mm/day)の成長を示した。22℃区は5.6mm (0.47mm/day)の成長であり、18℃区では2.2mm (0.18mm/day)しか成長しなかった(図6-3)。

アルテミアおよび魚体の成分の脂質含量を分析すると、乾燥重量でアルテミアは32%の粗脂肪(Crude Lipid: CL)を含んでいた(表6-2)。また、18℃区、22℃区および26℃区の魚体はそれぞれ、15%、15%、19%の脂質を含んでおり、実験区ごとに顕著な差はなかった。

表6-1 シマアジの水溫実験における仔稚魚の全長と生残率.

	18℃区		22℃区		26℃区	
	1	2	1	2	1	2
開始時全長 (TL±SD, mm)	5.9±0.59		5.9±0.59		5.9±0.59	
終了時全長 (TL±SD, mm)	8.1±1.48		11.5±2.22		14.0±3.20	
生残率 (%)	27	25	61	61	71	78

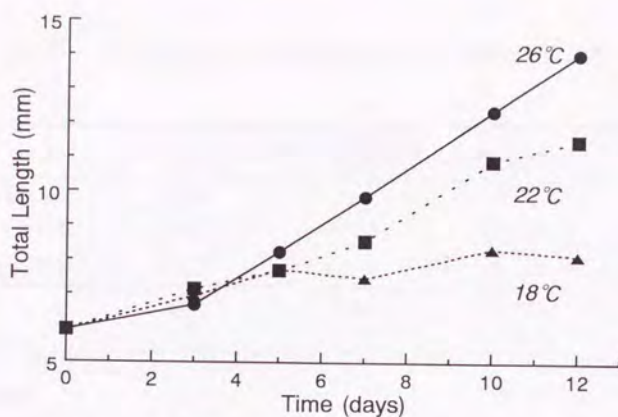


図6-3 異なる水温で飼育したシマアジの成長曲線。

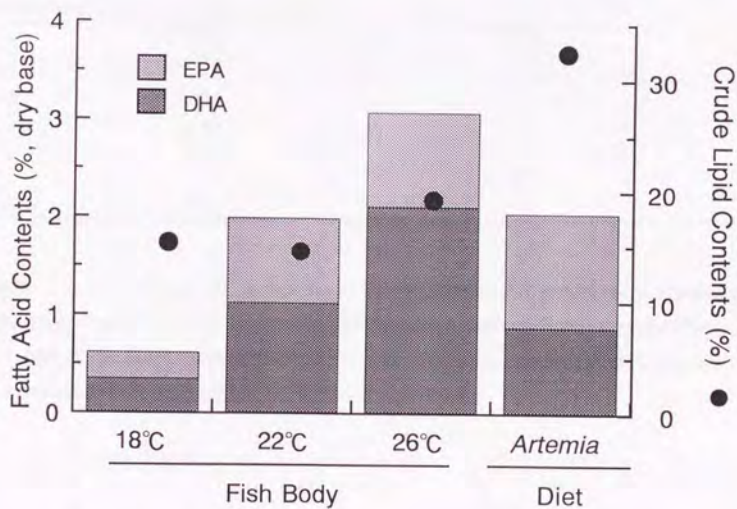


図6-4 異なる水温で飼育したシマアジの魚体中の脂質含量(右のY軸), およびDHAとEPAの割合(左のY軸). ともに, 魚体乾燥重量当りの含有量で表わした。

表6-2 アルテミアおよび水温別飼育シマアジの脂質分析結果.

		Exp. temperature			<i>Artemia</i>
		18°C	22°C	26°C	
CL	(% w.b.)	3.01	2.58	3.09	4.16±0.05
	(% d.b.)	15.24	14.55	19.16	32.48±1.08
Moisture (%)		80.27	82.24	83.89	87.19±0.52
NL		5.93	6.85	7.31	—
PL		9.31	7.70	12.03	—
<b>Polar lipids</b>					
lipid classes					
PE		1.42	2.32	3.37	—
LPE		0.34	0.05	0.55	—
PC		4.91	5.06	7.78	—
Sph		1.35	0.15	0.25	—
LPC		1.29	0.12	0.08	—
<b>Neutral lipids</b>					
lipid classes					
CE		1.79	0.23	0.19	—
TG		1.13	0.84	0.98	—
FFA		0.06	1.40	1.57	—
Fs		2.86	4.23	4.56	—
DG		0.09	0.15	0.01	—
MG		tr	tr	tr	—

Abbreviations: CL, crude lipids; NL, neutral lipids; PL, polar lipids; PE, phosphatidyl ethanolamines; LPE, lysophosphatidyl ethanolamines; PC, phosphatidyl cholines; Sph, sphingomielines; LPC, lysophosphatidyl cholines; CE, cholesterol; TG, triglycerides; FFA, free fatty acids; Fs, free sterols; DG, diglycerides; MG, monoglycerides.

表6-3 アルテミアおよび水温別飼育シマアジの脂肪酸分析結果.

Fatty acid	NL			PL			Artemia
	Water temperature of each experimental tank						
	18℃	22℃	26℃	18℃	22℃	26℃	
14:0	4.09	2.14	1.96	0.37	0.41	0.49	0.82±0.03*1
15:0	1.10	0.48	0.50	0.16	0.19	0.29	0.20±0.00
16:0	10.46	12.56	13.60	4.72	15.08	17.93	11.31±0.04
16:1n-7	5.14	7.20	6.98	0.77	2.11	2.27	3.01±0.12
17:0	0.77	0.89	1.22	0.32	1.07	1.25	0.81±0.01
16:3n-6	0.42	0.57	0.55	0.14	0.36	0.40	0.43±0.03
16:3n-3	0.44	0.18	0.47	0.34	1.30	1.58	0.46±0.01
16:4n-1	0.08	0.08	0.17	0.11	0.52	0.52	0.13±0.00
18:0	2.63	4.31	6.09	3.10	8.93	8.49	5.45±0.10
18:1	9.41	19.45	20.38	5.54	15.46	15.94	24.01±0.34
18:2n-6	1.38	3.83	3.70	0.76	2.14	2.06	3.56±0.03
18:3n-6	0.14	0.46	0.36	0.06	0.17	0.23	0.49±0.01
18:3n-3	3.84	11.42	6.72	1.92	3.88	2.13	21.89±0.28
18:4n-3	0.82	2.45	1.42	0.26	0.44	0.26	3.71±0.15
20:0	0.16	0.96	0.12	0.08	0.15	0.13	0.27±0.03
20:1	1.22	1.83	2.31	0.55	1.28	1.34	3.63±0.11
20:2n-6	7.44	0.51	0.63	1.27	0.39	0.18	0.34±0.01
20:3n-6	0.72	0.24	0.29	0.07	0.25	0.28	0.13±0.00
20:4n-6	1.13	4.28	4.85	1.21	3.43	3.89	1.08±0.01
20:3n-3	0.31	0.61	0.43	0.24	0.62	0.36	1.33±0.02
20:4n-3	0.27	1.00	0.89	0.24	0.66	0.55	1.17±0.01
20:5n-3	1.75	7.59	6.47	1.75	4.50	4.12	3.58±0.09
22:0	0.07	0.05	0.07	0.12	0.07	0.06	0.17±0.01
22:1	0.17	0.54	0.76	0.13	0.33	0.37	2.22±0.13
22:4n-6	0.10	0.61	0.86	0.40	1.00	1.04	0.49±0.01
22:5n-6	4.78	0.18	0.29	0.16	0.46	0.59	0.11±0.00
22:4n-3	0.24	0.37	0.24	0.40	0.05	0.13	0.02±0.02
22:5n-3	0.30	1.85	2.58	0.81	3.16	3.56	0.90±0.02
22:6n-3	0.77	5.03	6.96	3.21	10.09	13.31	2.71±0.09
Σ saturated	19.28	21.38	23.57	8.87	25.90	28.64	19.02±0.07
Σ monoene	15.94	29.02	30.43	6.98	19.18	19.91	32.87±0.45
Σ n-3	8.74	30.52	26.17	9.20	24.69	26.00	35.78±0.57
Σ n-6	16.12	10.68	11.54	4.07	8.19	8.67	6.62±0.02
Σ n-3HUFA	3.63	16.46	17.56	6.67	19.07	22.02	9.71±0.14
Absolute quantity in sample (g/100g sample d.b.)							
EPA	0.10	0.52	0.47	0.16	0.35	0.50	1.16
DHA	0.05	0.35	0.51	0.30	0.78	1.60	0.88

魚体の脂質の組成を実験区ごとにみてゆくと、18℃区では中性脂質中にコレステロール(CE)とトリグリセリド(TG)が多く、遊離脂肪酸(FFA)が少ないことがわかる。CEおよびTGは貯蔵に適した脂質であるのに対し、FFAは成長や活動のエネルギー源となるので、18℃区のシマアジでは代謝が極端に低下していたものと考えられる。

一方、粗脂肪から各脂肪酸を抽出して比較すると、18℃区ではDHAの含量が少なく、26℃では多いことが示された(表6-3; 図6-4)。すなわち、魚体の乾燥重量当りで比較すると、18℃区ではDHAとEPA(Eicosapentaenoic acid)がそれぞれ0.35および0.26%であり、餌のアルテミアの0.88および1.2%に比べて著しく少なかった。22℃区では1.1%および0.87%となり、アルテミアとほぼ同じ値になった。26℃区では、DHA含量は2.1%、EPAは0.97%であった(図6-4)。

粗脂肪の量は水温区ごとにほとんど変わらないこと、および26℃区では魚体中のDHAの割合が餌のアルテミア中のそれよりも高いことなどから、26℃の高温で飼育したシマアジは多くのアルテミアを摂食し、その中のDHAを積極的に蓄積したものと考えられる。

## 第2節 高度不飽和脂肪酸の影響

### 1. 材料および方法

実験1(シマアジ) 1994年2月22日に古満目事業場で自然産卵したシマアジ卵121万粒を上浦事業場へ輸送し、このうちの32.7万粒を100m<sup>3</sup>のコンクリート水槽へ収容した。24日に孵化し、4日齢よりワムシを、16日齢よりアルテミアノープリウスを給餌した。3月18日に22日齢のシマアジ5000尾をこの種苗生産水槽からとり、飼育実験水槽へ移した。

実験中の餌料としては、アルテミアノープリウスのみを用いた。すなわち、北米ユタ州産のアルテミアを、孵化後30時間後から120/m<sup>2</sup>の密度で10ℓまたは20ℓのバケツに収容し、22.5℃に加温した。油脂はDHA(播磨化成製、純度96%)、EPA(同、純度97%)およびOA(オレイン酸Oleic Acid; 同、純度95%)を使用し、飼育海水10ℓあたり1mℓの割合で添加した。油脂は卵黄と純水を加えて(油脂:鶏卵黄:純水=1:0.2:100)、ミキサーにより1分間乳化したものを用いた。

実験区はOA1区(OAのみ)、OA2区(同左)、1/2EPA区(OA:EPA=1:1)、EPA区(EPAのみ)、1/2DHA区(OA:DHA=1:1)およびDHA区(DHAのみ)の6区を設けた(表6-4)。OA2区を除く他の5区は、1994年3月18日に水槽当りシマアジ仔魚を

1000尾ずつ収容し、翌日に斃死魚を補充してから実験を開始した。開始時の日齢は23日齢、平均全長は7.0mmであった。OA2区は3日遅れの3月21日に同じく1000尾収容し、翌日から26日齢、平均全長10mmで実験を開始した。

飼育には透明な500ℓのポリカーボネイト水槽を使用した。換水量は、収容当日は500ℓ、1日目から7日目までは1000ℓ/日、8日目から実験終了までは1500ℓ/日とした。水質維持のため、3日目まではナンノクロロブシスを40万セル/mℓとなるように添加した。また、3日目までは毎分600mℓ、4日目以降は毎分1200mℓの通気を行った。水温は平均22℃に維持し、また2基の水銀灯により照度を各水槽の水面付近で約2000ルクスとなるようにした。

収容日は無強化のアルテミアを与え、翌日から各油脂で強化したアルテミアを1日当たり40万～90万尾給餌した(表6-5)。

OA2区以外の区では、1日目、6日目および実験終了時に、それぞれ30尾ずつの魚をサンプリングして全長を測定した。OA2区では、開始時と実験終了時に同様に全長測定を行った。

12日目の12:00から活力試験を行った。活力試験では各区より50尾の生存魚を30秒間および60秒間空中にタモ網により干出し、水槽に戻してから12時間後の生残率を指標とした。

脂肪酸組成の分析を行うために、魚は実験開始時と終了時に、またアルテミアは毎日サンプリングし、凍結保存した。分析方法は前節のサンプルと同様であるが、DHAおよびEPAの絶対量の分析はTricosanoic acid (Sigma chemical Co.製)を用いた内部標準法によった。

これとは別に、組織学的解析を行うために、実験開始後1日目、5日目、8日目および10日目に各水槽からランダムにサンプリングし、ブアン液により固定した。DHA区の水槽については、各サンプル日から3～5個体を、またEPA区およびOA区については、10日目のサンプルから4～5個体をそれぞれ選び、常法によりパラフィン包埋し、6μmの連続切片を作成した。これらにヘマトキシリン・エオシン二重染色を施し、実験区ごとの脳神経系の発達の違いについて組織学的に検討した。

実験2(ブリ) 上述と同様の実験をブリを用いて行った。1993年5月9日に日本栽培漁業協会古満目事業場で孵化し、翌日同上浦事業上へ輸送し、25m<sup>3</sup>の飼育水槽で種苗生産したブリを材料とした。餌のアルテミアの栄養強化の方法は、実験1(シマアジ)と同様である。

表6-4 シマアジ餌料別実験における全長, 生残率および活力.

	OA1	OA2	1/2 EPA	EPA	1/2 DHA	DHA
開始時全長 (TL, mm)	7.0±0.7	9.7±1.6	7.0±0.7	7.0±0.7	7.0±0.7	7.0±0.7
終了時全長 (TL, mm)	9.6±1.5	11.1±3.0	12.7±1.6	12.3±1.5	13.2±1.9	13.1±1.6
生残率 (%)	37	58	71	82	90	95
活力試験 (30秒)	0	0	0	0	96	100
活力試験(60秒)	0	0	0	0	88	96

表6-5 シマアジ餌料別実験における各水槽1日当りのアルテミア給餌量.

開始後日数	日齢	尾数(×10 <sup>4</sup> )
0 (予備飼育)	22	20
1	23	40
2	24	50
3	25	60
4~6	26~28	70
7~11	29~32	90

表6-6 ブリ餌料別実験における成長, 生残率および活力

	OA1	1/2 EPA	1/2 DHA	DHA
開始時全長 (TL $\pm$ SD, mm)	6.6 $\pm$ 0.37	6.6 $\pm$ 0.37	6.6 $\pm$ 0.37	6.6 $\pm$ 0.37
終了時全長 (TL $\pm$ SD, mm)	11.1 $\pm$ 1.96	13.4 $\pm$ 2.20	13.7 $\pm$ 2.68	15.1 $\pm$ 2.21
生残率 (%)	44	90	94	86
活力試験 (30秒)	40	66	48	92
活力試験 (60秒)	14	64	60	76

表6-7 ブリ餌料別実験における各水槽1日当りのアルテミア給餌量.

開始後日数	日齢	尾数( $\times 10^4$ )	
		OA区	1/2EPA, 1/2DHA & DHA区
0	12	15	15
1	13	30	30
2	14	40	40
3	15	40	40
4	16	50	50
5	17	50	50
6	18	60	60
7	19	70	70
8	20	90	90
9	21	90	90
10	22	110	120
11	23	120	140
12	24	130	150

実験区として、OA区、1/2 EPA区、1/2 DHA区およびDHA区の4区を設けた(表6-6)。12日齢(全長6.6mm)のブリ仔魚1000尾を各実験区の水槽に収容し、翌日から餌料として各脂肪酸で強化したアルテミアノープリウスを1日2回給餌した(表6-7)。飼育の詳細は、実験1に従った。

実験終了時に各区でシマアジと同様の活力試験を行った。また飼育中、随時各水槽から稚魚を静かに取り上げ、1尾ずつC-OKRの発達を第3章第2節と同じ方法で調べた。OA区については、7.9~13.0mmの範囲で8個体について実験した。1/2EPA区、1/2DHA区およびDHA区については、それぞれ8.2~12.9mm、7.8~13.9mmおよび9.0~14.5mmの範囲で5尾ずつについて実験した。

さらに、実験開始後5日目、9日目および11日目(それぞれ17、21および23日齢時)に、各実験区の稚魚について、第5章第2節と同じ方法で相互誘引性の解析を行った。

栄養強化したアルテミアは、毎日サンプリングして凍結し、また実験終了後、全てのブリ稚魚を回収し凍結した。これらを用いて、シマアジの実験と同様に栄養分析を行った。ただし、脂肪酸分析は極性脂質のみについて行い、極性脂質の乾燥重量とその脂肪酸組成から、魚体中に含まれるEPAおよびDHAの絶対量を算出した。

## 2. 結果および考察

実験1(シマアジ) 1/2EPA区では7日目から、またOA1区では9日目から顕著な斃死があった。12日目になるとOA区で生残率37%となったので実験を終了した(図6-5; 表6-4)。

成長は、DHA区、1/2DHA区、EPA区および1/2EPA区の間では顕著な差はなく、いずれも11日間で5~6mmの成長を示した。これらに較べて、OA1および2区の成長は著しく劣っていた(図6-6)。

活力試験の結果、1/2DHA区およびDHA区では60秒間干出しても88および96%の生残を示したのに対し、OA1、OA2、1/2EPAおよびEPA区では30秒の干出で全滅した(表6-4)。このことから、DHAを投与していないOA1、OA2、1/2EPAおよびEPAの各区では、極端に活力が劣ることが示された。DHAを投与していない区では、行動観察のためにビーカーですくった際にそのわずかな刺激によって死に至る個体がしばしばいた。これらの斃死個体の大部分は、体が硬直し鰓蓋を大きく開いて死亡するいわゆる“ショック死”の症状を呈した。

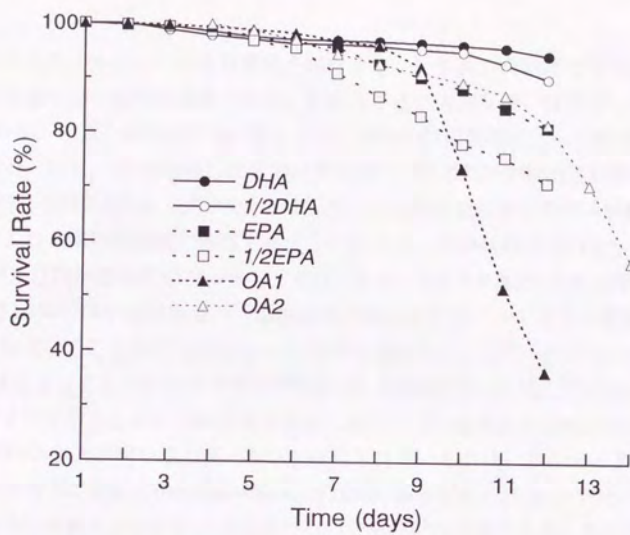


図6-5 HUFA強化アルテミアで飼育したシマアジの生残率.

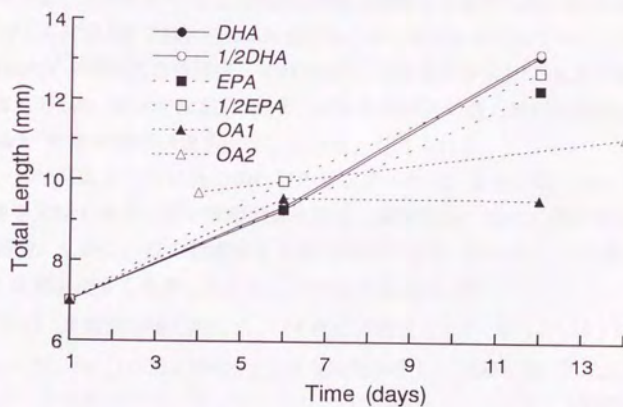


図6-6 HUFA強化アルテミアで飼育したシマアジの成長曲線.

餌料としたアルテミアの脂質組成を調べると、いずれの実験区でも脂質含量は乾燥重量で26~31%の範囲であり、実験区ごとに大きな違いはなかった(図6-7; 表6-8)。一方、DHAとEPAに関しては、添加油脂の種類によって顕著な差があった。即ち、OAで強化した区では微量(0.35%)のEPAが検出されるのみであったが、1/2EPA区およびEPA区では添加した油脂の量に相応のEPAが検出された。これらDHA無添加の各区アルテミアからは、DHAは検出されなかった。1/2DHA及びDHA添加区のアルテミアでは、それぞれ0.9および1.1%のEPAと、1.6及び2.2%のDHAが検出され、添加油脂の量に応じてアルテミアに脂肪酸が蓄積されていることが明らかになった(図6-7; 表6-8)。ここで、強化したDHAの量が2倍になってもアルテミア中のDHA量が1.2倍程度にしか増えていないのは、アルテミアが取り込めるDHAの量が飽和に近付いているためと考えられる。また、1/2DHAおよびDHA添加区でEPAが検出されているのは、アルテミアの体内でDHAがEPAに短鎖化(retroconversion)されたためと考えられる(竹内ら, 1992c)。

これらの実験区のシマアジの魚体についてそれぞれ分析すると、粗脂肪の割合はOA1区13.4%、OA2区14.5%、1/2EPA区13.6%、EPA区11.9%、1/2DHA区13.1%、DHA区16.2%となっており、実験区毎に顕著な差はなかった(表6-9)。しかし脂肪酸の組成について比較すると、OA1および2区の魚体では、EPAおよびDHAの含量がそれぞれ0.2および0.3%程度と非常に少なかった(表6-9; 図6-8)。一方1/2EPA区とEPA区では1.1~1.2%のEPAと0.2~0.3%のDHAを含有していた。また1/2DHA区とDHA区の魚体は、それぞれ0.3%程度のEPAと1.5および2.3%のDHAを含んでいた。DHAを添加した1/2DHA区とDHA区の活力試験結果は(表6-4; 図6-8の★)、魚体中のDHA量を反映していると考えられる。

OA区、EPA区およびDHA区の10日目のサンプルから、全長の近い個体を選んで組織像を比較すると、正中断面で見る限り、脳神経系の容積に差は認められない(図6-9)。しかし、脳の組織像を詳細に観察すると、DHA区では視蓋および小脳の皮質層がよく発達していることがわかる(図6-10)。

**実験2(ブリ)** 実験開始後1週間は、いずれの実験区でも1日当り2%以下の斃死率であったが、8日目以降にOA区で急激な斃死が生じ、実験を終了した12日目にはOA区の生残率は44%となっていた(図6-11; 表6-6)。これに対し1/2EPA区、1/2DHA区およびDHA区では、いずれも実験終了まで90%前後の高い生残率を示した。HUFAを投与した3区の中では、1/2DHA区が94%と最もすぐれ、続いて1/2EPA区(90%)、DHA区(86%)の順であった。

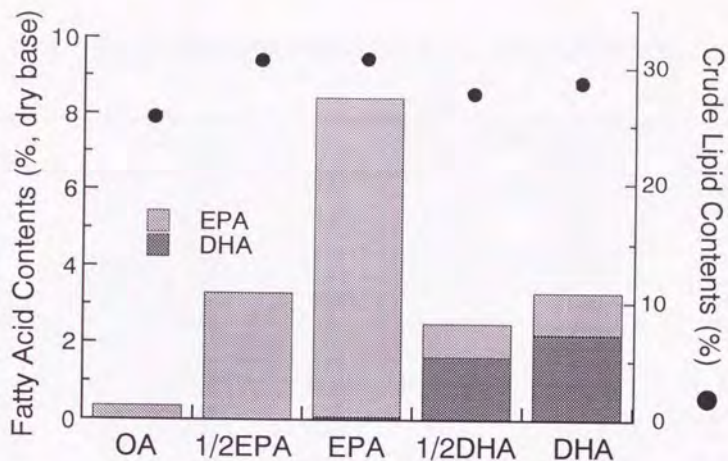


図6-7 各実験区のアルテミア中の脂質含量(右のY軸), およびDHAとEPAの割合(左のY軸). ともに, 魚体乾燥重量当りの含有量で表わした.

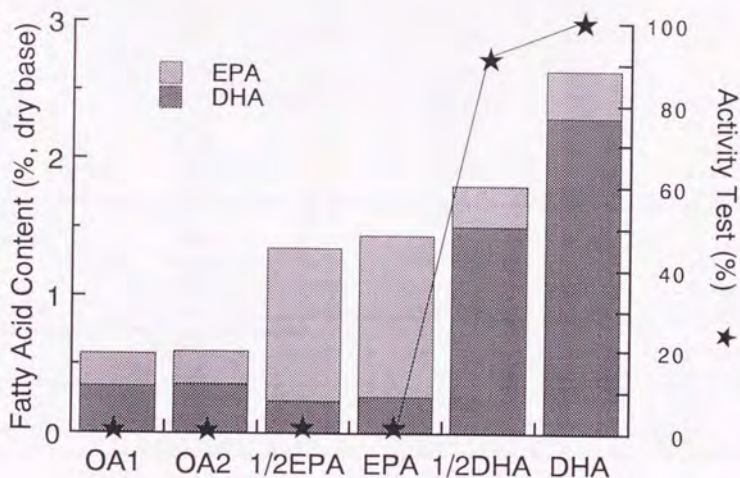


図6-8 HUFA強化アルテミアで飼育したシマアジの魚体中のDHAとEPAの割合(左のY軸), および30秒空中干出の活力試験結果(右のY軸).

表6-8 シマアジ餌料別実験で給餌したアルテミアの脂肪酸分析結果.

Fatty acid	Artemia enriched with				
	OA	1/2 EPA	EPA	1/2 DHA	DHA
14:0	0.58	0.86	0.89	0.77	0.81
15:0	0.23	0.39	0.47	0.37	0.15
16:0	6.59	7.32	7.36	7.47	8.64
16:1n-7	1.93	2.04	1.91	2.04	2.17
17:0	0.32	0.34	0.33	3.44	0.40
16:3n-6	0.48	0.55	0.64	0.53	0.71
16:3n-3	0.40	0.50	0.71	0.52	0.65
18:0	4.52	4.59	4.22	4.72	5.42
18:1	45.23	28.38	14.95	30.30	17.88
18:2n-6	4.16	3.85	3.48	4.02	4.00
18:3n-6	0.49	0.52	0.54	0.53	0.62
18:3n-3	21.13	25.12	24.77	24.62	28.75
18:4n-3	4.10	4.17	4.17	4.17	4.64
20:0	0.18	0.25	0.16	0.22	0.32
20:1	1.41	1.35	0.88	0.76	1.00
20:2n-6	0.10	0.10	0.14	0.08	0.08
20:3n-6	0.29	0.36	0.41	0.32	0.32
20:4n-6	1.06	1.29	1.33	1.35	1.71
20:3n-3	nd	nd	nd	nd	nd
20:4n-3	0.75	0.85	0.94	0.81	0.94
20:5n-3	0.97	11.16	24.06	4.10	4.61
22:0	0.11	0.19	0.19	0.13	0.17
22:1	0.04	0.19	0.37	0.04	0.08
22:4n-6	0.15	0.17	0.20	0.14	0.19
22:5n-6	0.04	0.05	0.12	nd	nd
22:5n-3	nd	nd	0.08	0.11	0.23
22:6n-3	0.05	0.12	0.17	6.59	9.07
Σ saturated	12.53	13.94	13.61	17.13	15.92
Σ monoene	48.61	31.97	18.11	33.14	21.13
Σ n-3	27.39	41.92	54.89	40.80	48.65
Σ n-6	6.78	6.89	6.86	6.97	7.63
Σ n-3 HUFA	1.76	12.13	25.25	11.61	14.84
Absolute quantity in sample (g/100g sample d.b.)					
EPA	0.35±0.14	3.29±1.74	8.35±3.23	0.88±0.22	1.10±0.38
DHA	tr	tr	tr	1.62±0.66	2.22±0.82
C.L.(%) (w.b.)	3.17±0.17	3.80±0.50	3.73±0.28	3.42±0.20	3.58±0.33
(d.b.)	25.80±1.50	30.67±4.49	30.87±3.32	27.86±2.11	28.83±4.83
Moisture (%)	87.33±0.42	87.57±0.36	87.88±0.66	87.65±1.54	87.42±1.58

表6-9 シマアジの脂肪酸分析結果.

Fatty acid	Initial	OA1	OA2	1/2 EPA	EPA	1/2 DHA	DHA
14:0	0.41	0.34	0.34	0.31	0.38	0.25	0.26
15:0	0.07	0.15	0.10	0.10	0.09	0.10	0.08
16:0	17.37	11.79	13.68	14.79	16.08	15.21	16.14
16:1n-7	2.14	1.64	1.64	1.44	1.47	1.21	1.23
17:0	0.54	0.43	0.54	0.57	0.58	0.60	0.63
16:3n-6	0.44	0.37	0.45	0.38	0.43	0.33	0.36
16:3n-3	1.40	1.21	1.36	1.48	1.76	1.46	1.53
16:4n-1	0.42	0.54	0.78	0.78	0.55	0.75	0.51
18:0	9.41	8.41	9.62	10.08	11.08	10.26	11.03
18:1	15.52	21.71	26.48	21.55	17.29	19.89	15.29
18:2n-6	2.45	3.57	4.22	2.76	2.28	2.63	2.29
18:3n-6	0.25	0.32	0.40	0.31	0.29	0.28	0.29
18:3n-3	3.30	8.06	10.84	7.55	6.19	6.31	6.25
18:4n-3	0.45	0.98	1.39	0.87	0.72	0.75	0.74
20:0	0.18	0.20	0.21	0.21	0.23	0.20	0.21
20:1	1.49	0.98	0.87	0.73	0.64	0.57	0.50
20:2n-6	0.49	1.59	0.42	0.51	0.51	0.51	0.47
20:3n-6	0.31	0.27	0.29	0.19	0.15	0.19	0.17
20:4n-6	3.93	1.65	1.74	1.21	1.18	1.00	0.93
20:3n-3	0.49	1.27	1.54	1.41	1.34	1.11	1.12
20:4n-3	0.66	1.02	1.19	0.74	0.64	0.63	0.57
20:5n-3	4.60	3.01	2.95	14.26	14.94	3.67	3.58
22:0	0.05	0.10	0.11	0.21	0.12	0.10	0.11
22:1	0.26	0.08	0.11	0.16	0.18	0.09	0.10
22:4n-6	0.89	0.51	0.72	0.67	0.57	0.28	0.29
22:5n-6	0.63	0.22	0.21	0.16	0.16	0.12	0.10
22:4n-3	0.10	0.34	0.20	0.17	0.18	0.13	0.13
22:5n-3	4.50	1.42	1.37	2.58	3.80	1.08	1.06
22:6n-3	14.90	4.29	4.39	2.98	3.35	18.70	23.81
Σ saturated	28.03	21.41	24.59	26.27	28.56	26.71	28.46
Σ monoene	19.40	24.41	29.10	23.88	19.57	21.77	17.12
Σ n-3	30.41	21.60	25.23	32.04	32.92	33.85	38.80
Σ n-6	9.40	8.50	8.45	6.17	5.56	5.32	4.90
Σ n-3HUFA	25.25	11.35	11.64	22.14	24.24	25.32	30.28
Absolute quantity in sample (g/100g sample d.b.)							
EPA	0.43	0.24	0.24	1.12	1.18	0.30	0.35
DHA	1.38	0.34	0.35	0.23	0.26	1.51	2.30
NL (% d.b.)	4.00	5.47	6.45	5.82	4.03	5.02	6.50
PL (% d.b.)	9.26	7.91	8.07	7.82	7.89	8.06	9.66
C.L.(%) (w.b.)	1.81	2.40	2.54	2.34	2.04	2.24	2.74
C.L.(%) (d.b.)	13.26	13.38	14.52	13.64	11.92	13.08	16.16
Moisture (%)	86.37	82.07	82.49	82.83	82.85	82.89	83.06

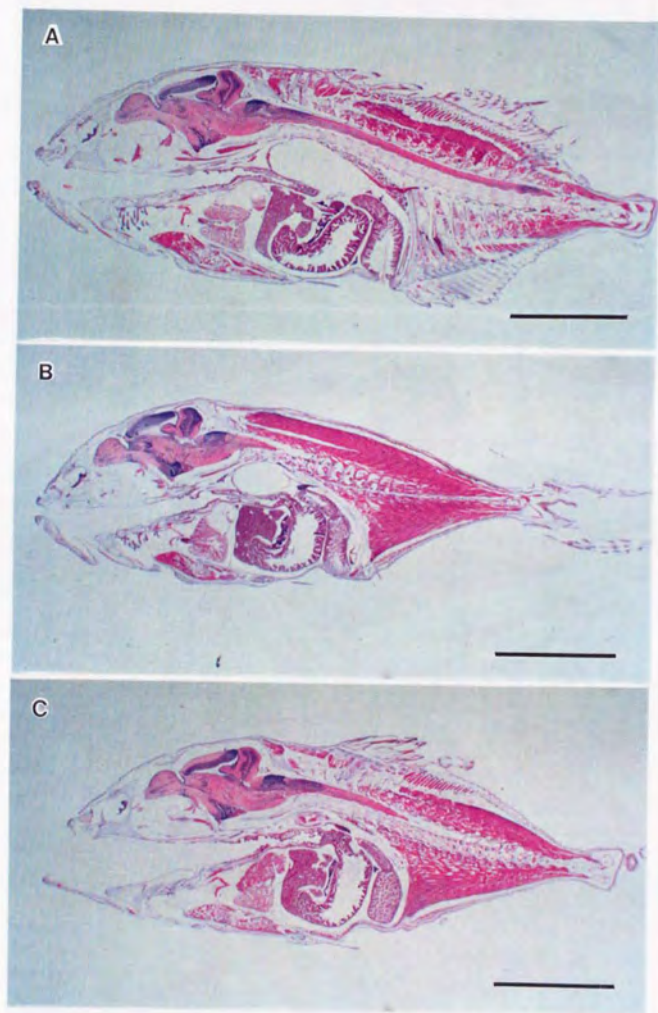


図6-9 HUFA強化アルテミアで10日間飼育したシマアジの正中断面。  
 A: OA区 (全長13.5mm), B: EPA区 (全長11.2mm), C: DHA区 (全長12.0mm).  
 スケールは2mm.

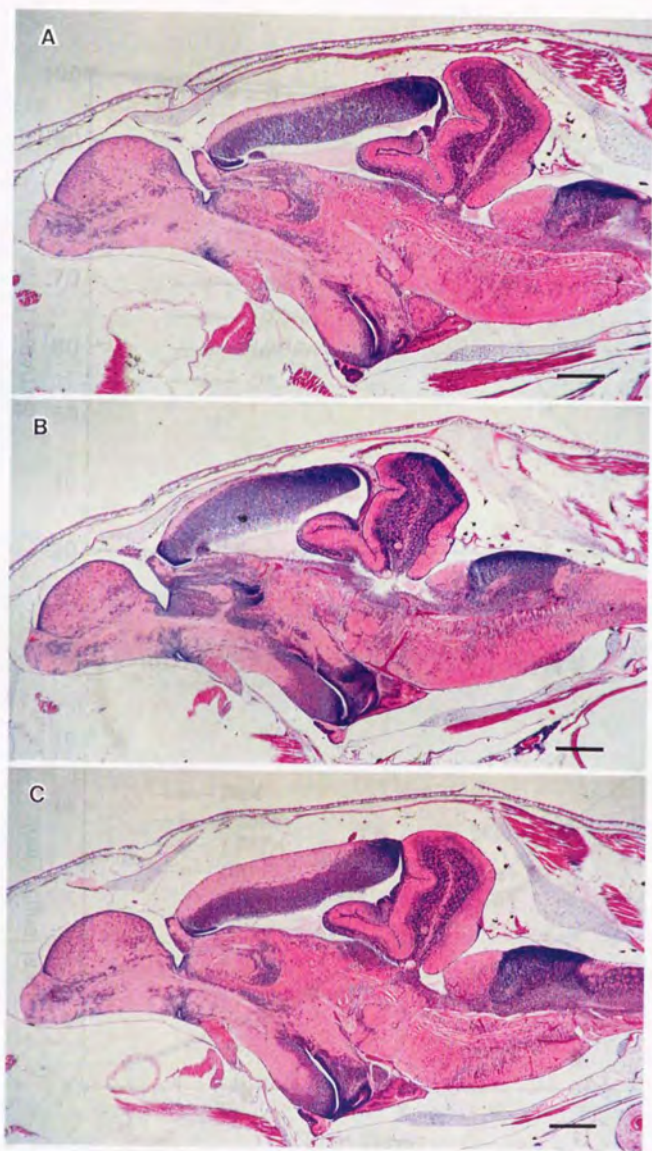


図6-10 HUFA強化アルテミアで飼育したシマアジの脳の組織像。  
A~Cはそれぞれ図6-9の脳の拡大図。スケールは200  $\mu$ m.

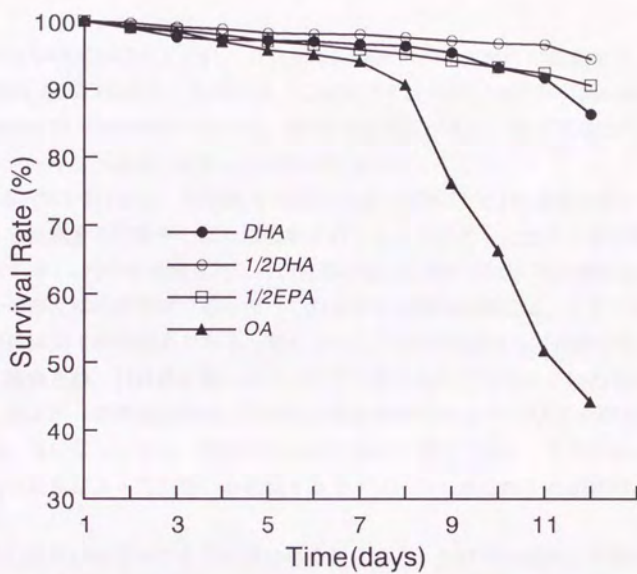


図6-11 HUFA強化アルテミアで飼育したブリの生残率.

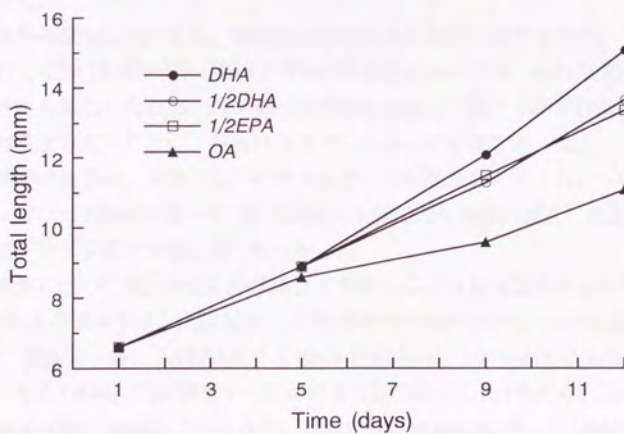


図6-12 HUFA強化アルテミアで飼育したブリの成長曲線.

成長はDHA区が最もすぐれ、11日間で8.5mm (0.77mm/day) の成長を示した。1/2DHA区と1/2EPA区がこれにつき、12日間でそれぞれ7.1mm (0.65mm/day) および6.8mm (0.62mm/day) であった。OA区では成長が劣り、同じ期間に4.5mm (0.41mm/day) しか成長しなかった(図6-12; 表6-6)。

22日齢(10日目)から、DHA区では成長の良い個体(トビ)が成長の悪い個体(ビリ)を追尾する行動がしばしば観察され、トビにかじられたビリが水槽の底に落ちてゆくのが1度観察された。12日目の朝にはDHA区で53尾の斃死魚があり、その多くは小型個体であった。これらの小型個体の斃死は、トビによる共喰いや個体間干渉の結果であると考えられる。1/2DHA区でも23日齢から追尾行動が観察され、24日齢の朝にはトビがビリをくわえて斃死するいわゆる「共倒れ」現象が一組確認された。DHA区の生残率が86%と1/2DHA区やEPA区に較べて低い値になったのは、DHA区の成長が極めて優れており、そのために増大した成長変異によって共喰いの発現するサイズに早く達したことが原因と考えられる。

餌として用いたアルテミアの成分を分析すると、それぞれ添加した油脂が取り込まれており、栄養添加が成功していることが示された(表6-10)。これらの分析結果は、シマアジの実験で用いたアルテミアの分析結果(表6-8)とほぼ同様であった。

また魚体の成分についても、餌料中の油脂の量に応じて強化されていることが示された(表6-11; 図6-13)。DHAとEPAの絶対量については、極性脂質中についてのみから算出したため、内部標準法で求めた場合に較べて30%程度低く見積もられると考えられるが、傾向はシマアジの場合と同様であった。

活力試験の結果は、30秒干出・60秒干出ともDHA区が最もすぐれ、OA区が最も劣っていた(図6-14; 表6-6)。活力試験の生残率は全体的に高く、実験区による差がシマアジほど顕著に見られなかった。

目標走性については、いずれの実験区の個体もほぼ有意な反応を示した(図6-15)。OA区の個体では、実験を行った7個体のすべてが32/50以上の有意な反応を示した(図6-15, ▲)。1/2EPA区では5個体中4個体が、1/2DHA区では5個体中3個体が、またDHA区では5個体すべてが有意な反応を示した(それぞれ図6-15の□, ○および●)。実験区ごとにみて、目標走性に顕著な差はなく、OA区の個体も他の区の個体と同様にC-OKRを示していることから、DHAおよびEPAの欠乏は視覚機能そのものに直接影響を与えるものではないものと推察された。

表6-10 プリ餌料別実験で給餌したアルテミアの脂肪酸分析結果.

Fatty acid	Artemia enriched with			
	OA	1/2 EPA	1/2 DHA	DHA
14:0	0.29	0.33	0.33	0.38
15:0	0.27	0.26	0.27	0.12
16:0	7.14	6.86	7.46	9.04
16:1n-7	2.08	1.76	1.76	1.89
17:0	0.34	0.31	0.36	0.42
16:3n-6	0.38	0.38	0.35	0.46
16:3n-3	0.18	0.18	0.18	0.30
18:0	5.39	5.31	5.70	6.62
18:1	42.84	32.26	35.04	20.05
18:2n-6	4.07	3.52	3.77	3.93
18:3n-6	0.47	0.41	0.44	0.56
18:3n-3	22.63	21.93	23.01	28.30
18:4n-3	3.86	3.09	3.30	4.02
20:1	0.89	0.65	0.66	0.43
20:2n-6	0.20	0.20	0.22	0.24
20:3n-6	0.12	0.10	0.10	0.11
20:4n-6	0.36	0.34	0.32	0.35
20:3n-3	1.27	1.33	1.42	1.80
20:4n-3	0.75	0.69	0.73	0.89
20:5n-3	1.08	12.97	3.46	5.14
22:1	0.07	0.23	0.12	0.10
22:4n-6	0.31	0.31	0.27	0.29
22:5n-6	nd	nd	nd	nd
22:5n-3	nd	nd	0.11	0.24
22:6n-3	nd	nd	6.35	8.83
Σ monoene	46.20	35.06	37.66	22.81
Σ n-3	29.77	40.20	38.56	49.52
Σ n-6	5.91	5.25	5.47	5.93
Σ n-3 HUFA	3.11	14.99	12.07	16.91
Absolute quantity in sample (g/100g sample d.b.)				
EPA	0.23	3.54	0.83	1.46
DHA	nd	nd	1.46	2.40
C.L.(%) (w.b.)	3.07	4.00	3.72	3.54
(d.b.)	27.91	32.96	32.55	31.44
Moisture (%)	88.99	87.77	88.58	88.75

表6-11 ブリの脂肪酸分析結果.

Fatty acid	Initial	OA	1/2 EPA	1/2 DHA	DHA
14:0	0.09	0.05	0.07	0.08	0.07
15:0	0.43	0.10	0.09	0.09	0.09
16:0	25.41	14.93	14.94	15.74	16.70
16:1n-7	5.36	1.76	0.79	0.74	0.81
17:0	0.37	0.56	0.67	0.68	0.73
16:3n-6	0.40	0.37	0.33	0.32	0.33
16:3n-3	2.36	2.29	1.87	1.56	1.85
18:0	9.89	10.96	12.21	12.36	13.67
18:1	14.34	31.04	24.71	23.41	17.58
18:2n-6	3.04	5.11	3.01	3.07	2.83
18:3n-6	0.14	0.34	0.27	0.29	0.28
18:3n-3	0.48	8.79	7.41	7.11	6.85
18:4n-3	tr	0.59	0.50	0.61	0.55
20:1	0.99	0.63	0.49	0.46	0.33
20:2n-6	0.10	0.17	0.16	0.11	0.14
20:3n-6	0.32	0.45	0.24	0.27	0.23
20:4n-6	4.05	2.53	1.51	1.25	1.18
20:3n-3	0.10	1.40	1.42	1.35	1.41
20:4n-3	0.43	1.26	0.74	0.75	0.69
20:5n-3	8.92	5.87	17.49	5.62	5.64
22:1	0.07	0.05	0.11	tr	tr
22:4n-6	0.52	1.36	0.88	0.62	0.55
22:5n-6	0.19	0.08	0.05	0.04	nd
22:5n-3	4.90	1.43	3.02	1.21	1.36
22:6n-3	9.55	1.96	1.12	16.78	21.15
Σ monoene	21.02	33.57	26.17	24.71	18.81
Σ n-3	26.73	23.60	32.15	34.99	39.50
Σ n-6	8.77	10.08	6.17	5.68	5.25
Σ n-3HUFA	23.90	11.92	22.37	25.71	30.26
Absolute quantity in sample (g/100g sample d.b.)					
EPA	0.58	0.52	1.17	0.38	0.41
DHA	0.62	0.17	0.08	1.13	1.53
NL (% d.b.)	6.74	10.00	8.70	7.78	7.06
PL (% d.b.)	6.53	8.79	6.70	6.71	7.22
C.L.(%) (w.b.)	1.87	2.17	2.50	2.47	2.44
C.L.(%) (d.b.)	16.27	18.79	14.90	14.49	14.28
Moisture (%)	88.52	88.43	83.20	82.98	82.89

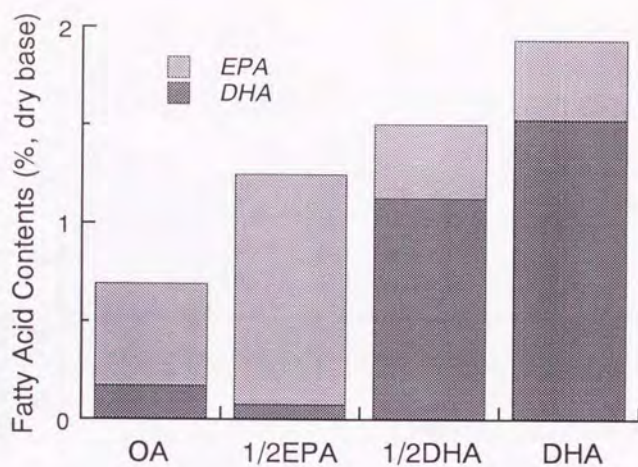


図6-13 HUFA強化アルテミアで飼育したブリの魚体中のDHAとEPAの割合.

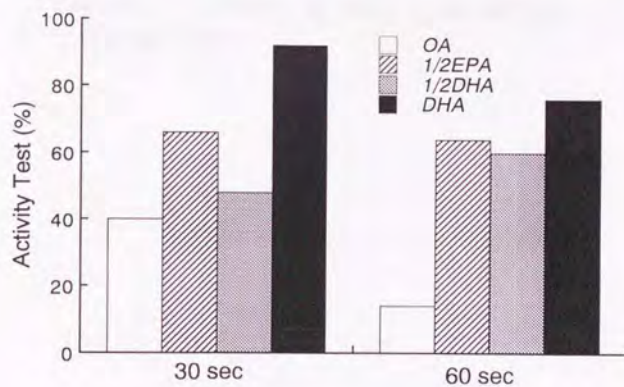


図6-14 HUFA強化アルテミアで飼育したブリの活力.

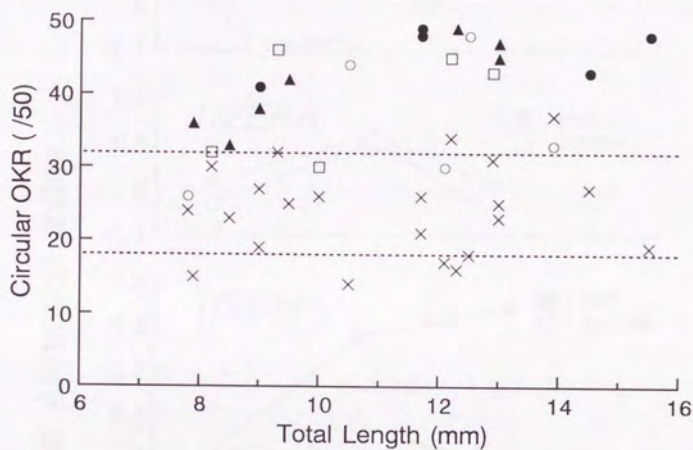


図6-15 HUFA強化アルテミアで飼育したブリのC-OKRの発現と発達。●: DHA区, ○: 1/2DHA区, □: 1/2EPA区, ▲: OA区. ×は各供試魚のスクリーン静止状態での反応指数を表わす。

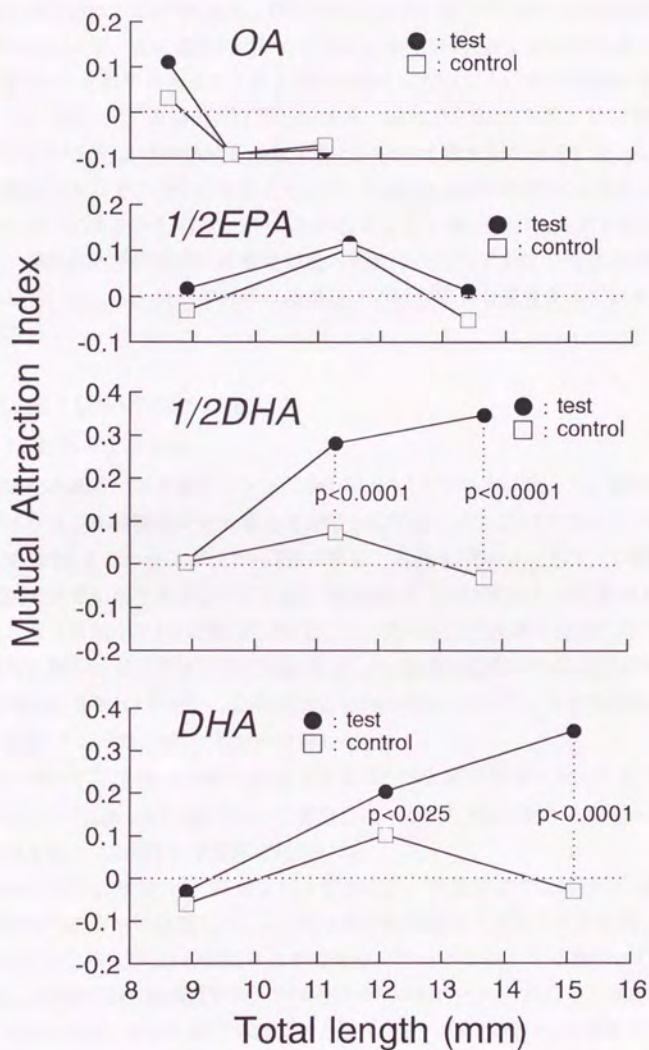


図6-16 HUFA強化アルテミアで飼育したブリの相互誘引性の発達.

相互誘引性は、1/2DHA区およびDHA区では21日齢（それぞれ平均全長11.3および12.1mm）で、既に発現していた。これに対しOA区および1/2EPA区では、23日齢（それぞれ平均全長11.1および13.4mm）になっても、相互誘引性を示さなかった（図6-16）。全長のほぼ等しい条件、即ち23日齢のOA区、21日齢のEPA区、1/2DHA区およびDHA区を比較すると、DHAを含む区のみが、11～12mmで相互誘引性を示すことが明らかとなった。OA区および1/2EPA区の稚魚が、C-OKRを示すにもかかわらず、11～13mmになっても相互誘引性を示さないことから、相互誘引性の発現には視覚機能の完成のみならず上位の中樞系の発達が関与していること、及び中樞系の発達にはDHAが重要な働きをしていることが示唆された。

### 第3節 DHAの脳への取込み

#### 1. 材料および方法

**栄養強化と飼育** ユタ産アルテミア卵1.5gを4.5ℓの海水に投入し、孵化したノープリウスを30時間後に光で集めて卵殻から分離した。このアルテミアから5万尾ずつを1ℓのガラスビーカー2面に移し、水量を500mℓとして、100尾/mℓの密度で栄養添加できるようにした。純水5mℓにDHA50μℓと卵黄10μℓを加え、ガラス瓶中で1分間攪拌し乳化して、アルテミア水槽に添加した。水温は22℃に保ち、毎日午後17時に栄養添加した。無標識区のDHAは通常のDHA（播磨化成製純度96%）を用い、標識区はこのDHA50μℓに対し<sup>14</sup>C標識DHA（Du Pont社製）を185kBq加えたものを使用した。

**飼育** 1994年5月9日に1日齢で古満目事業場から上浦事業場へ搬入したブリを、5月23日に15日齢（全長約6.2mm）で空輸した。輸送した312尾から斃死・衰弱個体72尾を除き、240尾を予備飼育に用いた。

35cmのガラス水槽3面に海水を15ℓずつ入れ、水温を22℃に維持し、各水槽に80尾ずつのブリを収容した。2日間はDHA無添加のアルテミアを給餌し、輸送から3日目（5月25日）の朝に各水槽の尾数が50尾となるように調整して実験を開始した（表6-12）。給餌は毎日、9:00と15:00の2回行った。ただし、水槽1のブリには1日目から10日目までRI標識アルテミアを、1日当たり1～1.5万尾ずつ給餌した。また、水槽2には1～8日目まではRI標識アルテミアを、9日目と10日目は通常のDHAで強化したアルテミア（無標識アルテミア）を同様に給餌した。水槽3は対照として、1日目から10日目まで無標識のアルテミアを与えた（表6-13）。

表6-12 ブリ標識DHA実験における成長およびサンプルの内訳

	水槽 1	水槽 2	水槽 3
開始時全長 (TL±SD, mm)	6.7±0.65	6.7±0.65	6.7±0.65
終了時全長 (TL±SD, mm)	12.3±1.75	9.6±2.32	9.2±1.67
サンプル内訳			
オートラジオグラフィー	6	11	17
液体シンチレーション (全身)	36	24	14
液体シンチレーション (部位別)	3	4	4

表6-13 ブリ標識DHA実験におけるアルテミア給餌量.

\*はRI標識アルテミアを, 無印は無標識アルテミアを表わす.

経過日数	日齢	給餌アルテミア数 (×10,000)		
		水槽1	水槽2	水槽3
1	17	1.5*	1.5*	1.5
2	18	1.5*	1.5*	1.5
3	19	1.5*	1.5*	1.5
4	20	1.5*	1.5*	1.5
5	21	1*	1*	1
6	22	1*	1*	1
7	23	1*	1*	1
8	24	1*	1.5*	1.5
9	25	0.5*	1	1
10	26	0.5*	1	1

毎日7:00と13:00および18:00に水槽底面から3ℓずつの海水を抜き、直後に3ℓずつの海水を静かに加えた。この換水により、1日当り約50% ( $=1-0.8^3$ )の換水率が期待できる。残餌や水の汚れが著しい時は、1回の換水量を増やすようにした。特に8日目の夕方には水槽2について、また10日目の夕方にはすべての水槽について、14ℓ以上の換水を行い、水槽内のアルテミアを可能な限り除き、終了時の魚体サンプルにアルテミアのRIが混入しないよう留意した。

4日目および8日目の朝の給餌の前に、各水槽から5尾ずつサンプリングし、夕方まで静置して空胃にした後、MS222で麻酔した。これらの全長と湿重量を測定して、2尾を液体シンチレーションカウンター用としてSoluene-350 (Packard社製アルカリ溶剤)に浸漬し、3尾をアセトンドライアイスにより瞬間凍結した。11日目(27日齢、6月4日)に残りのすべての個体のサンプリングを行い、同様に処理した。また、11日目には各水槽からそれぞれ3~4尾ずつの個体について、解剖して部位ごとの放射能を測定した。

**液体シンチレーションカウンターによる解析** すべての水槽内斃死個体と上記のサンプルは、全長を測定した後、0.5mℓのSolueneに1昼夜浸漬して溶解した。溶けにくい場合は、ウォーターバス中で45℃程度に加熱し、振とうした。完全に溶解したサンプルについて、Hionic-Fluor (Packard社製シンチレーター液)を10mℓ添加し、さらに1昼夜以上静置してから、Packard社製液体シンチレーションカウンター (Tri-Carb 2550 TR/LL) によりRI量をdpm (disintegration per minute: 1分間当りの崩壊数)として測定した。

11日目にサンプリングした魚は、まず全長、湿重量を測定し、実体顕微鏡下で眼、脳、エラ、肝臓、消化管およびその他の骨格筋肉系の6つの部位に分け、各部位の湿重量を測定してから、器官ごとのRI量を100分間にわたり計数した。**オートラジオグラフィー** 魚体内での標識DHAの分布を可視化するために、4、8および11日目のサンプルを凍結切片にして全身オートラジオグラフィーを作成した。アセトンドライアイスにより凍結したサンプルをOCT 4583 Compound (Miles Inc., USA)に包埋し、-80℃の冷凍庫内で凍結し、クリオスタットを用いて厚さ10μmの連続切片を作成した。プレパラートには5枚おきに計5枚ずつの切片を載せ、30分間ドライヤーで乾燥したのち、自然乾燥させた。

プレパラートの一部は富士フィルムのイメージングプレート (IP) に24時間露光し、これをバイオイメージングアナライザー-BAS1000Macにより読み取った。また、IPに露光したものと連続な切片について、Hyper film-β max (Amersham製

X線用フィルム)に圧着して2週間露光した。

## 2. 結果および考察

実験開始後2日目の斃死サンプルで、すでに魚体重 (mg) 当り20~140dpmの標識DHAが取り込まれていた (図6-17)。標識DHAのレベルは最初の3日間は増加し続け、4日目以降は100~500dpm/mg程度のほぼ安定した値をとるようになった。

11日目のサンプルについて器官毎に放射能をみてみると、水槽1の個体では、眼と肝臓、腸管でやや高い値を示したものの、器官毎の差は顕著ではなかった。水槽2の個体では、脳への蓄積が顕著であり、眼の計測値がこれに続いた (図6-18)。対照の水槽3の個体では、当然のことながら放射能はみられなかった。

凍結切片のラジオルミノグラムの例を図6-19に示す。青がバックグラウンドであり、緑、黄色、赤の順に放射能の強い領域を示す。これによれば、4日目の個体で既に全身に標識DHAが取り込まれており、特に脳神経系と消化管の周辺に多量のRIがあることがわかる (図6-19A)。11日目の水槽1の個体では、脳神経系と消化管へのRIの偏在傾向が少し強まるが、像の色調にあまり変化がないことから、4日目から11日目にかけては、単位魚体重当りのRIの量に大きな変化はないものと考えられる (図6-19B)。11日目の水槽2の個体では、消化管の放射能が減少しているのに対し、脳神経系と眼の周辺では依然として顕著な放射能が検出された (図6-19C)。一方、水槽3の個体の切片からは、バックグラウンドから識別可能なRI像は認められなかった。

さらに、11日目の水槽1、2の個体について、フィルム圧着法によるオートラジオグラムを比較すると、放射能は網膜および脳と脊髄に沿った領域に顕著に偏在していた (図6-20)。

水槽1の個体はサンプリング前日まで標識アルテミアを摂餌していたため、体全体に標識DHAが分布した。これに対し、水槽2の個体は3日前から標識アルテミアを摂取していなかったため、3日以上前に取り入れて体内に保持していた標識DHAのみが検出されている。液体シンチレーションカウンターおよびオートラジオグラムのいずれにおいても、水槽2の個体の脳神経系で高濃度の放射能が検出されたことから、DHAが脳神経系に不可欠な分子として取り込まれ組織の構成要素として利用されていると考えられる。

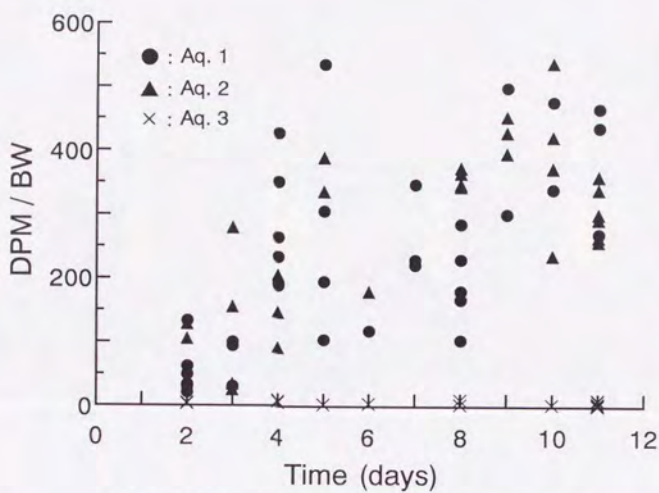


図6-17 ブリ魚体重 (mg) 当りの放射能の経時変化.

●: 水槽1, ▲: 水槽2, ×: 水槽3.

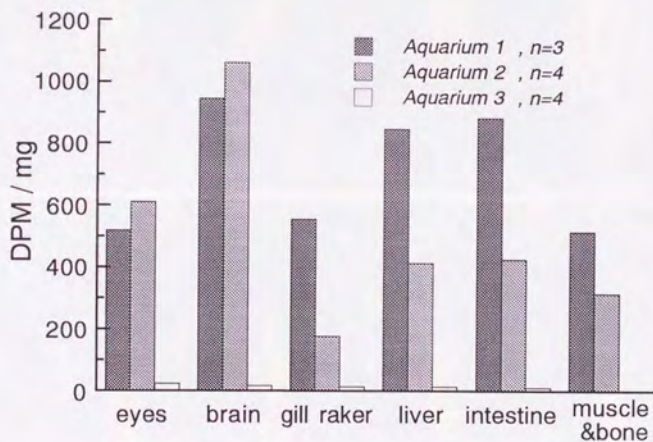


図6-18 ブリの各器官の湿重量あたりの放射能.

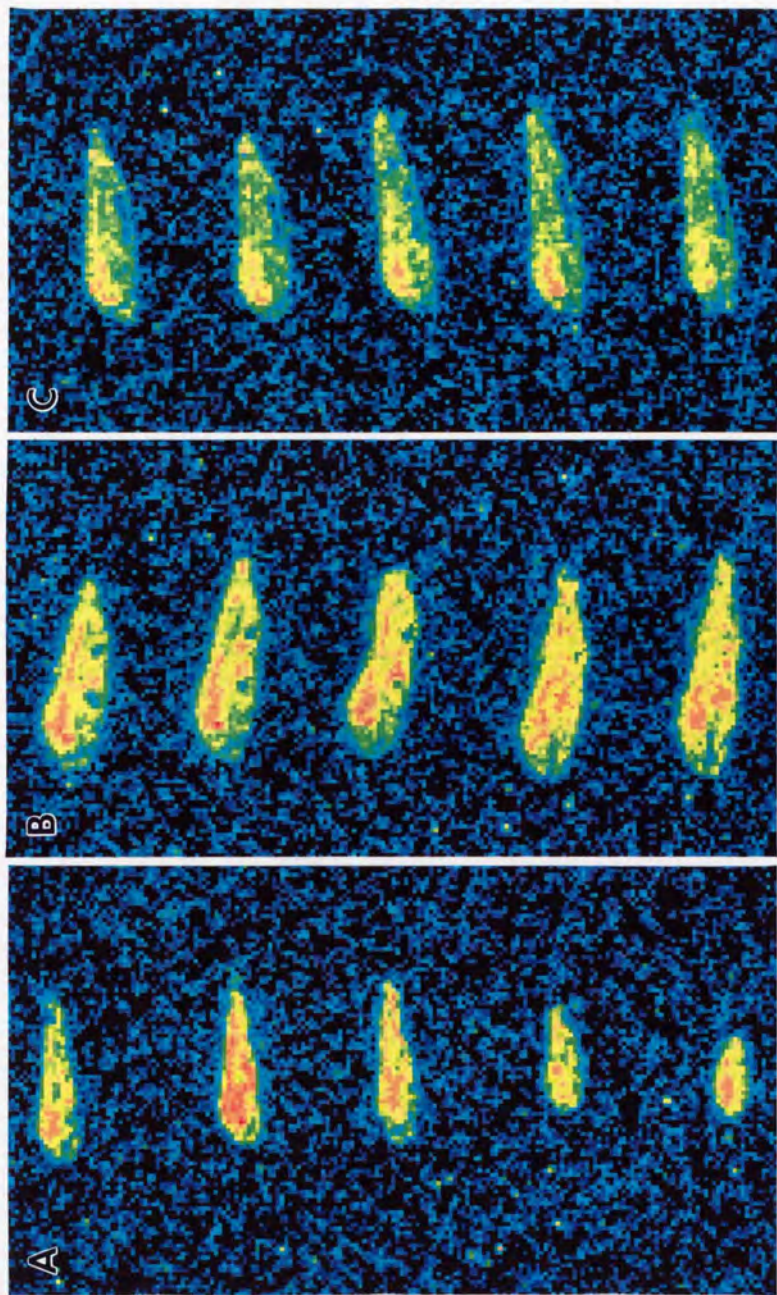


図6-19 DHA標識アルデミアを給餌したフリのラジオルミノグラフィ。A: 4日目の水槽2の個体 (全長12.1mm), B: 11日目の水槽2の個体 (全長12.1mm), C: 11日目の水槽1の個体 (全長7.4mm), B: 11日目の水槽1の個体 (全長7.4mm), C: 11日目の水槽1の個体 (全長7.4mm) を24時間露出し、イメージングプレートを24時間露出し、イメージングプレートを10  $\mu$ mの凍結切片に対し、イメージングプレートを24時間露出し、イメージングプレートを24時間露出し、イメージングプレートにより読み取った。



図6-20 DHA標識アルテミアを給餌したブリのオートラジオグラフ. A: 11日目の水槽1の個体(全長12.1mm), B: 11日目の水槽2の個体(全長12.1mm). いずれも厚さ $10\mu\text{m}$ の凍結切片に対し, X線フィルムHyper film- $\beta$  max (Amersham) を2週間露出し, これを印画紙に焼き付けた.

## 第4節 考察

水温が成長および生残におよぼす影響 高水温(26℃)で飼育したシマアジの成長および生残が優れていた理由としては、仔魚から稚魚への変態時期(8~10mm)をすみやかに通過したことが重要であると考えられる。前述の通り、ヒラメを孵化から高い水温で飼育すると、小さいサイズで変態を迎えることが知られている(Seikai *et al.*, 1986)。本実験では、水温を変えてシマアジを飼育したのは全長5.9mmからのわずか12日間だけであり、変態のサイズなど発育段階を変えるほど根本的な差ではないかもしれない。しかし、水温区毎のDHA含有量の顕著な違いは、水温の差からくる発育の差を反映している可能性がある。すなわち、高水温では低水温に較べてより早く器官形成が進むため、膜系の構成要素として重要なDHAがより多く体内に保持されたとも考えられる。

一方、通常種苗生産を行っている水温の22℃よりもさらに高温の26℃の方が明らかに成長が優れていたことは注目に値する。川辺ら(1991)によれば、シマアジの孵化可能水温は18~26℃であり、この範囲でも孵化率が最も高いのは20~22℃であるという。シマアジの種苗生産の際、孵化後に飼育水温を上昇させるか、孵化水温を保つかは、種苗生産施設により異なる。今回実験魚の提供を受けた日本栽培漁業協会の上浦事業場では、1992年までは孵化後24℃まで水温を上昇させていたが(4章第1節参照)、1993年からは22℃で飼育している。本実験の結果では、26℃の飼育で成長・生残が良く、栄養学的にも優れており、また実体顕微鏡で観察した限り目立った奇形が生じている様子はなかったことから、シマアジの種苗生産の至適水温に関しては、今後より高水温を検討する余地があると思われる。

26℃で飼育したシマアジでは、餌料中のDHAの取り入れが18℃および22℃よりも優れていた。飼育水温とDHAの取込みについては幾つかの魚種で調べられている。Farkas and Roy (1988)が5種類の淡水魚(コイ *Cyprinus carpio*、ハクレン *Hypophthalmichthys molitrix*、コクレン *Aristichthys nobilis*、ソウギョ *Ctenopharyngodon idella*、およびパイク *Esox lucius*)を高水温(25℃)または低水温(5℃)で飼育したところ、いずれの魚種でも低水温で飼育した方がDHAの蓄積量が多かったという。また、Miller *et al.* (1976)がキンギョ *Carassius auratus*を用いて行った実験でも、同様の結果であった。これらの結果から、低水温で飼育すると脂肪酸の不飽和化が進むとする説が一般的であった。しかし、Cai and Curtis (1990)によれば、ソウギョは14.4℃や18.8℃で飼育するよりも24.4℃で飼育するほうがDHA

の蓄積量は多いという。以上の報告および本研究の結果から、水温と脂肪酸の蓄積の関係は魚種により異なり、また比較的南方に棲む魚種では高い水温でDHAを蓄積しやすいものと推察される。

一方、魚の成長段階によっても、魚体中のDHA量は変化する。シマアジの場合、DHA量は孵化後減少して全長5mmで1.0%と最低になり、以後10mmで1.4%、15mmで1.8%、20mmで2.6%と、成長するに従ってDHA量は増加する(狩野, 1993)。今回の実験では、高い水温の区は魚体サイズが大きかったため、その分DHA量が大きい値になった可能性もある。しかし、こうしたサイズの影響は、本実験の結論を大きく変えるものではない。

**DHAの脳への取込みと行動の発達** 魚体中に豊富に含まれるDHAが医学上注目を集めるようになったのは、エスキモーに動脈硬化が少ない理由を調べた研究に端を発する(藤本, 1993)。その後、DHAは膜系に広く存在し、哺乳動物では特に大脳皮質に多く存在することが知られるようになった。ラットでは餌料中のDHAが欠乏すると、視覚弁別学習の能力が低下すること(Wheeler *et al.*, 1975)、DHA欠乏のアカゲザルは対照群に較べて、視精度や明暗順応の能力が劣る(Neuringer *et al.*, 1986) ことなどが示された。こうした哺乳類における栄養学的・行動学的知見と、脳に偏在するといった解剖学的知見から、DHAは脳の発達上なんらかの重要な役割を果たすと考えられてきた。

一方魚類に関しては、DHAの餌料栄養学的役割について研究が進められており、現在ではDHAがマダイやイシダイ、ブリの成長・生残に不可欠であることは、種苗生産上の常識となりつつある(Takeuchi *et al.*, 1992a-c)。

Kanazawa *et al.* (1982) がマダイ若魚の腹腔内に、RI標識EPAを注射したところ、注射後24時間の観察で、標識EPAは胆のう、鰾、肝臓、幽門垂に多く検出されたという。しかし竹内ら(1992c)も指摘し、また本研究でも示された通り、HUFAの栄養学的効果が現れるのに、仔稚魚でも1週間を要する。したがってKanazawa *et al.*の実験では、代謝される前に消化器系に機械的にトラップされた標識EPAを検出している可能性もある。最近では、Mourete and Tocher (1993) が、DHAを多く含むドライペレットで飼育したヘダイ(*Sparus aurata*)の稚魚は、DHA含量の少ないアルテミアで飼育したものよりも脳重量がわずかに大きかったと報告している。さらにカレイの類のturbot (*Scophthalmus maximus*)を用いた実験では、38日齢から105日齢にかけて、脳中のDHAの割合が約3倍に増えることが示されている(Mourete and Tocher, 1992)。しかし、DHAやEPAの魚体内で

の動向を扱った研究は、KanazawaやMourenteらの仕事を別にするとまれであり、さらにDHAが魚の行動に及ぼす影響にまで言及した論文は皆無である。

本研究では、DHA欠乏の餌料で飼育したブリは、各種の走性は発達しても群れ行動をしないことが示され(第2節)、さらにトレーサー実験(第3節)により、体内に取り込まれたDHAは脳や神経に偏在することが明らかにされた。これらのことから、魚体内で合成できないDHAが群れ行動の発達に不可欠であり、それを体外から餌として摂取することにより脳神経系の高次のネットワークが健全に構築され、さらにその結果として群れ行動が発現してくるものと考えられる。

## 第7章 総合考察

### 第1節 脳の発達とDHA

DHAが脳神経系の発達に不可欠である理由として、これが神経細胞の髄鞘化に関与している可能性が挙げられる。脳の機能的発達において、髄鞘形成は極めて重要なできごとと考えられており(津本, 1986)、また髄鞘形成の時期は低栄養やホルモン異常に敏感であるという(Krigman and Hogan, 1976)。稚魚期のturbotやヘダイの脳内でDHA量が急増することを示したMourente and Tocher (1992; 1993)は、この時期の稚魚の脳神経で軸索の伸長や樹状突起の発達、グリア細胞の増殖、そして神経細胞の髄鞘化など大きな変化が生じている可能性があるとしている。DHAが脳神経系の発達にどのような役割を担うのかは未だ推測の域を出ない。しかし、turbotやヘダイで示されてきたのと同様に、シマアジの脳神経の発達においてもDHAが不可欠であることは確からしい。

前章で示した通り、高水温で飼育したシマアジは、魚体内のDHA含量が著しく多かった。土田ら(1989)が15, 20, 23, 26, 29および30℃で60~90日齢(全長60~100mm)のシマアジを飼育した実験によれば、26℃では日間成長率は高いものの、餌料転換効率は23℃の方が高かったという。本研究において、高水温で飼育したシマアジの魚体のDHA含量が多かったのは、高水温では摂餌量が多く、しかもエネルギー源としては他の脂肪酸が多く利用されたため、相対的に多くのDHAが蓄積されたものと考えられる。

行動発現と脳の発達との関係については、哺乳動物で先駆的な知見が得られているが(Hubel and Wiesel, 1970)、魚類についてはまったく未知の領域であった。本研究では、餌料中のDHAが群れ行動の違いに顕著な影響を及ぼすことが魚類を用いて初めて示された。今後は、DHAの条件をかえたときの行動の発現や脳神経系の発達の違いを詳細に解析することにより、魚類においても群れ行動や学習の臨界期が明らかになるものと考えられる。

### 第2節 シマアジの生活史と回遊

産卵期 小笠原のBタイプシマアジの産卵場は、父島で12~2月に成熟卵や排卵痕をもつ個体が採集されることから、父島周辺と類推されるが(村井ら, 1985)、九州のAタイプのそれは不明である。本州、四国および九州沿岸では成熟した

シマアジの採捕例がないといわれている(原田ら, 1984a)。成熟親魚が天然で採集されず、生簀や水槽で養成した個体が水温上昇により産卵することから(岩本, 1980; 原田ら, 1984b)、本州から九州にかけて分布するシマアジは、産卵期には南方へ回遊している可能性が示唆される。

漁獲実態から沖縄島産のシマアジの生活史について報告した金城ら(1993)によれば、11~12月に糸満周辺で釣獲されるシマアジは4~8%と高い生殖腺指数をもち、腹部の圧迫により放卵・放精するという。金城らはまた、沖縄島周辺のシマアジがトカラ列島や小笠原のものに較べて小型であることから、沖縄島のシマアジが成長にともない北上回遊している可能性も示唆している。本論文第2章でも述べた通り、著者が聞き取り調査を行った屋久島の漁師も、12月の釣獲個体はハンドリング中に放精したと語っている。

以上の知見を総合すると、Aタイプのシマアジは沖縄島からトカラ、屋久島にかけての海域に産卵場を持っている可能性が高い。

なお産卵回遊をより正確に行うには、産卵の時期や場所が異なる他の魚種と混合群をつくることはあまり意味をなさないので、シマアジ一種だけで群れを形成すると考えられる。また、産卵回遊に際しては、A、Bタイプのシマアジはそれぞれ別の海域の産卵場へ向かうことが予想される(図7-1の①:産卵期)。大分に分布するA、Bタイプのシマアジがいずれも死滅回遊ではないとすれば、両タイプがいかにして分かれ、それぞれの産卵海域に向かうようになるのかは、興味深いテーマである。

**分散浮遊期** 受精後約40時間(岩本, 1980)で孵化したシマアジは、眼が黒化するまではパッチをつくることもなく、完全な分散状態で海中を漂っていると考えられる。全長3.4mm(3日齢)で眼が黒化すると、シマアジ仔魚は種苗生産水槽の表層浅所で濃密な集中分布を形成した(第4章第2節; 図7-2)。光走性の実験によれば、全長3.4~10mm(3~23日齢)の個体が10万ルクス程度の極めて明るい場所を好むことが示されている(第4章第2節)。従って10mmまでのいわゆる仔魚は、天然の状態でも海面下数cmの浅所に分布していると考えられる(図7-1の②:分散浮遊期)。この時、潮目等の収斂水域があればそこに受動的に集中分布し、飼育水槽と同様な疑似群がりを作るだろう。また全長4mmにおける感覚器の発達と各種走性の発現は、摂餌に必要な最低限の機能を保証するものと考えられる(図7-2)。

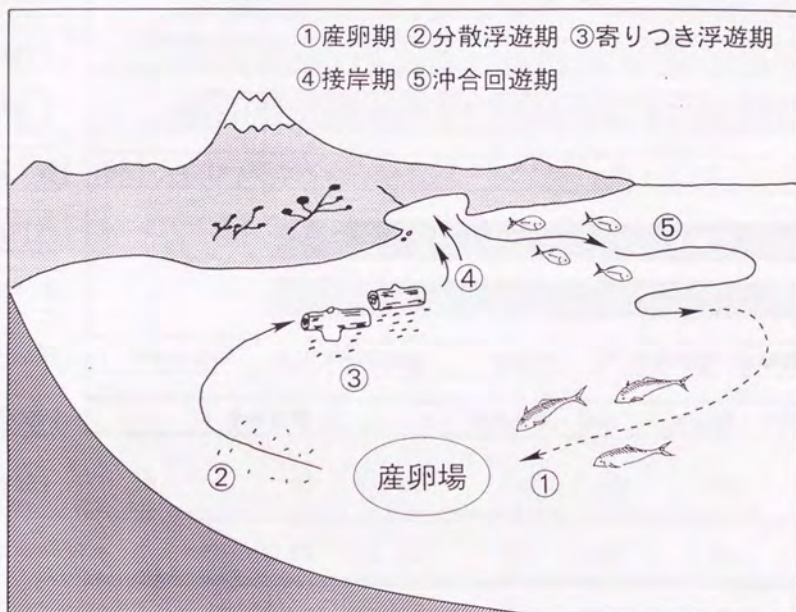


図7-1 シマアジの回遊経路(推定図).

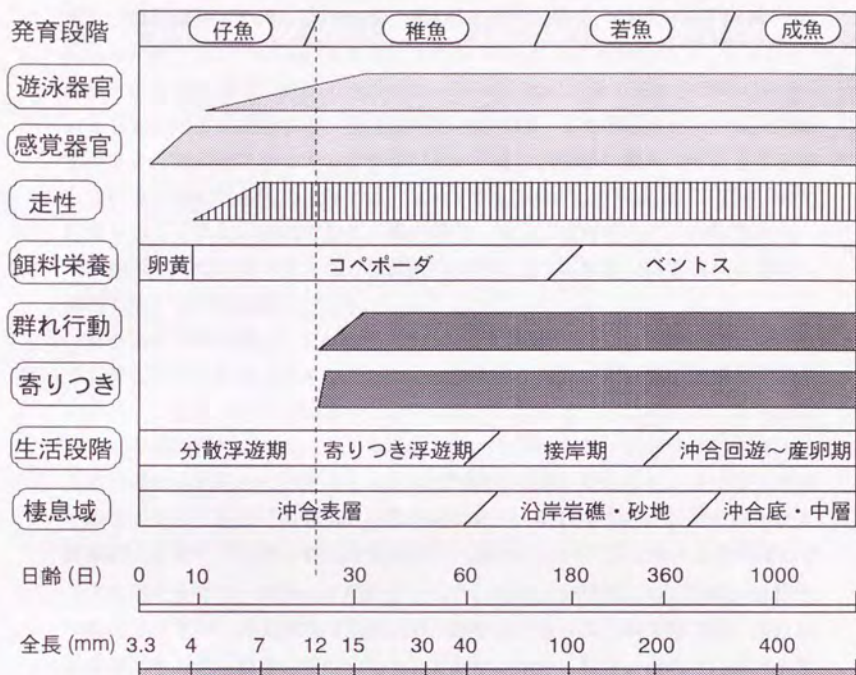


図7-2 シマアジの生活史と器官形成，行動の発達。

**寄りつき浮遊期** 一方、12mm (25日齢) 以上の稚魚期になるとシマアジは、光走性の実験においては10万ルクス区よりも1万ルクス区を好むようになることが示された(第4章第2節)。10万ルクスと1万ルクスは、それぞれ快晴の日の日向と日影の照度に相当する。照度選好性の変化は、この時期のシマアジが遊泳水深をより深いところにとるようになるか、または物影に寄りつくことを示唆している。寄りつき性の実験では、シマアジが12mmで透明および不透明基盤に寄りつくことが示されており、稚魚期のシマアジはおそらくこの時期から、天然海域でも流れ藻や流木などの漂流物に付くようになるかと推察される(図7-1の③:寄りつき浮遊期)。

寄りつき性の発現した12mmサイズで、相互誘引性も同時に発現する(図7-2)。そして、同じ流れ藻や流木に寄りついたシマアジ同士が相互誘引性を示すことにより、これまで受動的に集合した疑似群がり状態であったものが、漂流物の周辺に有機的に集まった、いわゆる群がりへと移行する。15mm前後に成長すると、遊泳力がさらに高まるとともに頭部側線管器が完成して、ようやく群泳を示すようになるのであろう。これ以降は終生、群れを中心とした生活が続く。**接岸期** 金城(1993)が沖縄島の定置網から集めたシマアジ幼魚・若魚68尾のサイズは尾叉長で55~169mmの範囲であった。また大分県蒲江の定置網から得た56尾のシマアジの体長範囲は全長で42~235mmであった(第2章第2節)。大分の定置網はキビナゴ魚を目的の一つとしており、十分に目合いの細かい網地を用いていることから、30~40mm以下の個体がもし入網したとしても目合いを抜けることはない。よってシマアジは、40~50mm程度になるまで外洋で浮遊生活を送り、これ以上の体長になると接岸してくると考えられる。シマアジの接岸回避を誘引する刺激については、これまで知見はないが、生態調査でシマアジの幼魚が多数見られた地点に共通する特徴として、淡水の流入が示された(第2章第2節)。沖合いから沿岸の方向を選択する刺激として、相対的な低塩分を挙げることができよう。

また大分では、全長5~10cmのシマアジが100尾程度の大きな群れで出現するのは定置網の垣網周辺に限られることを既に指摘した(第2章第2節)。水槽実験で、全長約10cmの若魚期にもシマアジが顕著な寄りつき性を示したことも考慮すると(第4章第3節)、側面に構造物があることによってシマアジは心理的に落ち着き、そこに留まろうとするのかもしれない。低鹹な水に惹かれて岸に接近し、岩礁をみつけてそこに留まるとすれば、接岸の機構としては説明がつく。

5~15cm程度になるまで、シマアジは岩礁域で生活する。この時期の摂餌に関する情報は乏しいが、冷凍オキアミをさかんについばむ行動がしばしば観察されたことと、海底をつつく行動は観察されないことなどから、中層に浮遊するコペポダなどの動物プランクトンを常食していると考えられる。沿岸岩礁域の浅所で生活するシマアジは比較的狭い範囲に留まり、外敵が現れるとコンパクトな群れを形成して岩陰に逃げ込み、捕食者を避けているものと考えられる。

**着底期** 7~8月になるとシマアジは15cmを越え、砂地に出現するようになる。ここでシマアジは群れを維持したまま、砂を口ですくってこしとり、砂の中の餌を摂餌する(第2章第3節、五島高浜のシマアジ若魚)。餌のパッチを探すにも、外敵の接近を知りこれから逃れるにも、群れを維持していることは都合が良いらしい。五島高浜や小笠原宮之浜で観察されたように、シマアジは若魚期にも他魚種との混合群を形成し、比較的狭い範囲に留まっている。このときの定位目標として、砂地に点在する岩や、沈船などの人工的な構造物が有効に働く。

25cmを越えるとシマアジは、岩の表面を食むようになる。この時期には海底の甲殻類やウニを摂餌しているという(木村基文氏私信)。

**沖合い回遊期** さらに成長すると、シマアジは沖合いの潮流が速い根の周辺へ移動する(図7-1の⑤:沖合い回遊期)。屋久島で天然シマアジの飼付け漁場となっているのは水深が35mの海域であり、また沖縄島周辺で40cmを越える大型のシマアジが釣獲されるのは、水深100m以上の海域である(金城ら, 1993)。やがて性成熟が近付くと、シマアジは産卵海域へ向かって回遊する。

### 第3節 群れ行動の生態的意義

群れの生態的意義についてはこれまで多くの研究者が論じてきた。Manteifel and Radakov (1960) は、群れの適応的価値は生活史の各段階によって異なり、防御・索餌・回遊そして産卵の4つの要因からなると考えている。Pitcher and Parrish (1993) は最近の総説で、捕食者と餌が群れを理解する上での鍵であると述べた上で、生態的意義の仮説として水力学的効果、捕食者の幻惑・回避、偵察行動、索餌、学習、群れによる狩り、母川回帰などを列挙している。

シマアジにおいては、少ない尾数の群れは摂餌をせずに高速で遊泳し逃避的行動を示すこと(第3章第2節)、他魚種と混合群を形成して外敵を避けること(第2章第4節)、急激な照度変化の刺激により基盤に寄りつくこと(第3章第3節)な

どが示された。以上のことからシマアジの場合、群れ行動は捕食者回避のための警戒行動としての生態的意義が最も重要であると考えられる。

群れ行動と同時に発現する寄りつき行動も、それ自体が逃避行動であるという理解に加えて、群れを維持するための生態機構とも考えられる。Keenleyside (1955) は夜間に群れが逸散しないように魚がとっている戦略として、(i) 受動的に集団で漂流している、(ii) 底に静止して滞留する、および (iii) 化学感覚や側線感覚など視覚以外で群れを維持しているという3つの説を挙げている。

外洋で生活するシマアジの稚魚は、流れ藻などの漂流物に付随することにより、群れを維持していると考えられる。すなわち、昼間は視覚目標として漂流物の周辺に定位し、夜間は接触刺激を求めてこれに寄りつき(図5-3)、集団として昼夜ともまとまった状態で漂流することにより、群れの解体を防いでいるものと考えられる。

#### 第4節 海洋牧場の展望

**飼付け漁業と飼付け型栽培漁業** 屋久島の飼付けでは、シマアジが一定の場所に滞留しやすい性質を利用して、天然海域の瀬の周辺に給餌し回遊してくるシマアジをそこに留めて釣獲していた(第2章第4節)。こうしたシマアジの寄りつき行動を利用した飼付け型栽培漁業では、人工種苗生産したシマアジを中間育成して十分に成長させた後、天然海域に放流して一定の空間に留め、商品サイズまで成長したものを随時収獲する方法をとっている。これは、放流直後の初期減耗を防ぎ、再捕率の大幅な向上が期待される新しいタイプの栽培漁業といえる。飼付けシマアジは、給餌された餌以外にも、養殖場の残餌や天然餌料を摂餌することが期待される。これにより沿岸漁業環境の浄化に一役買うものと考えられる。また、網の中で飼うよりも広い範囲を泳ぎ回るため、身の締りもよくなり商品価値も上がる。こうした種々の利点を沿岸増養殖戦略に活かすことにより、将来の海洋牧場の実現への布石を得ることができのかもしれない。現在、放流直後の逸散を軽減する放流技術の開発(益田ら, 1993a~c)や長期的に放流魚を基盤に留めておく給餌方法の確立、さらには基盤の構造に関する検討などが進められている。

**行動発達制御** 音響刺激の直後に餌を与えるようにして、基盤に対して学習付けしてからシマアジを放流すると、音響刺激を与えなくても基盤周辺によく滞留することがわかっている(益田ら, 1993)。またシマアジの学習実験によれ

ば、21cm大よりも、10cm大の方が条件付けの完成が早く、脱学習もしにくいなど、小さい時期の方が学習能が高いことが確かめられている(塚本ら、1992)。これらの実験では、放流直前の大きさになってから学習付けをおこなっている。しかし、シマアジの寄りつき性や群れ行動は、放流に適した大きさに達するはるか以前に発現が完了している。そこで、より早い時期になんらかの学習付けを行えば、中期・長期の逸散をかなりの確率で防ぐこともできるかもしれない。さらに、DHAの投与により群れ行動や基盤への寄りつき行動が顕著な種苗を生産し、これに対し適切な学習付けを行えば、採捕率を飛躍的に高めることも可能であろう。本研究で得られた成果は、シマアジの海洋牧場を築く上での技術的基盤を与えるものと考えられる。

**種苗放流の遺伝的問題** 種苗放流が野生集団に与える影響が懸念されている。天然シマアジ種苗を育成していると、体色の青い個体がしばしば混じる。これらの青い個体は、養殖業者の間では通常のタイプよりも成長が速いといわれており(山崎茂晴氏私信)、生簀の上から観察しても、目立って大型で体幅も広い。この“青い”シマアジが、小笠原に多数、大分に少数分布するいわゆるBタイプのシマアジであるのかどうかは、まだ確かめられていない。種苗生産業者には、成長の速い青いシマアジを親魚として種苗生産を試みようとする動きがある。しかし養殖用の種苗とはいえこのような選抜育種を行うと、生簀から逃げ出した際に在来タイプのシマアジを駆逐する恐れがある。実際ノルウェーでは、養殖生簀から逃げ出たサケが再生産に加わった結果、養殖集団の遺伝子が自然集団へ拡散するといった遺伝的汚染(genetic pollution)が深刻な問題となっている(Hindar *et al.*, 1991)。放流用の種苗生産においては、少ない親魚から膨大な数の種苗が得られ、これらは似通った遺伝子組成をもつことになる。これらを放流することにより、本来多様であるはずの天然集団を、遺伝的に単調な集団でおきかえてしまうことになる。またこうした遺伝的に変異の少ない集団は環境の変化に十分適応できず絶滅する恐れもある。種苗生産・放流事業は、もし方法を誤れば種の存続を脅かす危険があるということを念頭に置かなければならない。

放流種苗の生産にあたっては、50～500尾以上の有効親魚数を確保して(北島、1993)、天然生態系における遺伝的多様性を保つよう特に留意し、在来の個体群の存続を脅かさないように十分な配慮をすべきである。放流魚の多くを放流地点の周辺で回収するシマアジの飼付け型栽培漁業は、この点で他の一

般の栽培漁業に較べて天然に与える影響が小さい。また、学習付けによる行動制御や栄養強化による種苗性の付与はともに獲得形質であるため、採捕できなかった放流個体の少数が再生産に参加したとしても、遺伝的汚染をもたらす危険はさほどない。シマアジの飼付け型栽培漁業は、遺伝的な攪乱を最少限に留める上でも、将来にわたって持続的に沿岸生態系を利用する方法として重要であると考えられる。

## 要約

魚類の群れ行動の個体発生の過程とメカニズムを明らかにすることを目的として、整然とした群れをつくるシマアジ *Pseudocaranx dentex* について野外観察と室内実験を行い、以下の結果を得た。

1. 脊椎骨数の異なるA・B 2タイプのシマアジは、小笠原ではすべての個体がBタイプであるのに対し、大分ではAタイプが約90%、Bタイプが10%と地理分布に明らかな違いのあることがわかった。ミトコンドリアDNAの制限酵素切断型多型による生化学分析を行った結果、両者は種レベルで遺伝的に明瞭に異なるものと考えられた。
2. 定置網に入網するシマアジを分析した結果、大分のAタイプは12月に全長40mmで沿岸に出現するのにに対し、Bタイプは翌年の4月に、約90mmになって初めて現れることが明らかになった。
3. シマアジは砂地および岩礁域で群れを維持したまま索餌・摂餌行動を示すのが観察された。観察者を発見するとしばしば群れを密にして警戒行動を示し、尾数が少ないときにはアカヒメジやメジナなどの他魚種の群れに逃げ込んで混合群を形成した。
4. シマアジ (以下すべてAタイプ) の両眼の視覚を奪って水槽内に放したところ、群れは全く形成されず、また視覚剥奪の翌日から各個体が一定方向の連続旋回運動を示すという特徴的な行動が認められた。本種の群れの維持には視覚が不可欠であると考えられた。
5. 眼の組織学的解析では、全長3.5mm (3日齢) で網膜の黒化が認められ、4.3mm (10日齢) になると眼の基本的な構造が完成した。頭部側線系は8mm (20日齢) からその陥入が始まり、12mm (25日齢) では眼上線、鰓蓋線および眼下線の管器がほぼ完成した。
6. 骨格・筋肉・鰭などの遊泳器官は、全長5mmから10mmまでは急激に、以後15mm頃まで緩やかに進行した。遊泳速度は全長10mm (23日齢) から16mm (30日齢) にかけて約10mm/秒から40mm/秒へと急激に増大した。
7. 全長3.3mm (2日齢) では光走性を全く示さなかったが、眼が黒化する3.5mm (3日齢) になると $10^2 \sim 10^5$ ルクスの範囲では最高照度の $10^5$ ルクス区を選好し、強い光走性を示した。しかし全長12mm (25日齢) 以上の稚魚では、 $10^5$ ルクス区

よりも10<sup>4</sup>ルクス区に多くの個体が集まり、選好照度がこの時期に変化することが示された。

8. 水流走性は全長4.3mm (9日齢) の仔魚で発現した。視覚目標を両眼視してこれと対面・自転するR-OKRは全長4mm (8日齢) で、また視覚目標に平行定位してこれを追隨するC-OKRは全長7mm (18日齢) で発現した。

9. 頭位交角と個体間距離は、ともに全長12mm (25日齢) から16mm (30日齢) にかけて顕著に減少し、この時期に群れ行動が発現することが明らかになった。一方、透明な水槽壁を隔てた仔稚魚の行動から、視覚による個体相互の誘引性の発達過程について調べたところ、全長12mm (25日齢) で相互誘引性が発現していることが明らかになった。

10. シマアジではまず頭位交角や個体間距離で示される明らかな群れ行動の発現 (16mm) に先立って、その萌芽的段階として12mmですでに相互誘引性が発現することがわかった。これより群れの最も原始的の型は、従来考えられていた目標走性のような単純な機能ではなく、もっと高次の脳内の複雑なシナプス形成により発現する相互誘引性であると考えられた。

11. 静止した視覚目標に対する寄り付き行動は、相互誘引性と同じく全長12mmで発現し、以後増大することが明らかになった。

12. DHA (ドコサヘキサエン酸) を添加した餌料を与えたブリは、対照区よりも早い時期に、小さいサイズで相互誘引性を示した。C-OKRはいずれの実験区でも示したことから、DHAの脳神経系への取込みが群れ行動の発現・発達の鍵を握っているものと考えられた。

13. トレーサー実験により、ブリ稚魚においてDHAは脳と眼に集中的に取り込まれていることが明らかになった。脳内に取り込まれたDHAは神経細胞の構成素材となり、群れ行動を統括する複雑なネットワークの発達を促すものと考えられた。今後はDHAの脳内での動向を神経細胞レベルで解明すること、さらにこれと行動発達のプログラムとの対応関係を明らかにすることが重要と考えられた。

14. 器官形成と各種走性・行動の発達過程から、天然におけるシマアジの初期生活史を考察した。寄りつき行動と相互誘引性は全長12mmで同時に発現することから、天然でもこの時期に漂流物に寄りついたシマアジ同士が相互誘引性を示し、これにより有機的な群れが初めて形成されると推測された。

15. 少ない尾数からなる群れは摂餌をせずに高速で遊泳し逃避の行動を示すこ

とや、他魚種と混合群を形成して外敵を避けることなどから、シマアジにとって群れは、警戒行動としての生態的意義が最も重要であると考えられた。

16. 本研究で得られた知見は、シマアジの飼付け型栽培漁業の技術的基盤を与えるものと考えられた。

## 謝辞

本研究を遂行するに当り、東京大学海洋研究所 漁業測定部門の塚本勝巳 教授に、終始暖かい御指導と適切な御鞭撻を賜った。ここに深く謝意を表する。同所 資源生物部門の沖山宗雄 教授と漁業測定部門の青木一郎 助教授には、研究の種々な局面で有益な御助言を賜った。また東京大学農学部 水産学科第一講座の清水 誠 教授、並びに同第四講座の會田勝美 教授には、論文審査に際して貴重な御指摘を賜った。ここに厚く御礼申し上げる。

日本栽培漁業協会 上浦事業場の今泉圭之輔 場長、桑田 博 主任技術員、西明文 技術員、兼松正衛 技術員、清水 健 技術員の職員各位と、同玉野事業場の関谷幸生 場長には、本実験の供試魚の提供、実験装置の組み立て、さらには実験結果の解釈に関する助言等、種々の御支援、御協力を賜った。深甚の謝意を表する。

高度不飽和脂肪酸の実験では、東京水産大学 養殖学講座の竹内俊郎 教授に実験設定・分析・解析等、研究の全般にわたって御指導頂いた。また同栄養学講座の石崎靖朗氏には、サンプルの栄養分析に御協力頂いた。RIを用いた実験は、同環境測定学講座の佐藤博雄 助教授に御指導頂き、同学の放射線利用施設で飼育実験をさせて頂いた。同施設の使用にあたっては尾崎 誠 技官にご協力頂いた。また試料の分析にあたっては、豊山弥生氏に御手を煩わせた。凍結切片の作成に際しては、同水族病理学講座の福田穎穂 教授と手嶋一雄氏に懇切丁寧なご指導を頂いた。重ねて厚く御礼申し上げる。

遺伝学的解析では、海洋研究所 資源解析部門の沼知健一 教授(現東海大学教授)、小林敬典 博士(現水産庁養殖研究所)並びに釜石 隆 氏(現農学部水産学科第一講座)の御支援と御協力を頂いた。視覚の実験では、日本栽培漁業協会 五島事業場の有元 操 主任技術員並びに塩澤 聡 技術員の御支援を賜った。また第3章第2節の照度変化の実験に関しては、東京大学海洋研究所 漁業測定部門の宮崎多恵子 博士に御支援と御助言を頂いた。厚く御礼申し上げる。組織学的解析にあたっては、同資源生物部門の大竹二雄 博士、塚本洋一 博士(現中央水産研究所)ほか資源生物部門の方々に、適切な御指導と貴重な御助言を賜った。特に走査型電子顕微鏡の使用に際しては、原政子技官に多くの助言を頂いた。

天然シマアジの生態調査にあたっては、終始暖かい御助力と貴重な情報を終始頂いた大分県蒲江町の山崎茂晴氏に心から謝意を表する。沖縄県栽培漁業セ

ンターの木村基文氏には、沖縄周辺における天然シマアジに関する貴重な情報を頂いた。また小笠原の生態調査にあたっては、小笠原水産センターの斎藤実所長、木村ジョンソン氏ならびに小笠原海洋センターの菅沼弘行氏と佐藤文彦氏に御協力頂いた。小笠原ダイビングセンターの古賀昭仁氏と森田康弘氏には天然シマアジに関する情報を頂いた。屋久島における調査では箕作順二氏、砂川聡氏、松本毅氏他の方々にご協力頂いた。重ねて厚く御礼申し上げる。

さらに、研究を進めるにあたって東京大学海洋研究所 漁業測定部門の青山碩子技官と大矢真知子技官には、公私にわたり暖かい御援助と激励を頂いた。また同部門の東信行博士(現豊橋技術科学大学)、阪倉良孝氏ほか大学院生の方々には多くの助言と励ましを頂いた。研究生活を支援して下さいたこれらの方々に、心から感謝の意を表する。

## 引用文献

- 青木一郎 (1980a). ヒメダカにおける群泳行動の発達に及ぼす隔離飼育の影響. 動物心理学年報 30: 15-21.
- Aoki, I. (1980b). An analysis of the schooling behavior of fish: Internal organization and communication process. Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo 12: 1-65.
- Aoki, I. (1982). A simulation study on the schooling mechanism in fish. Nippon Suisan Gakkaishi 48(8): 1081-1088.
- Aoki, I. (1984). Internal dynamics of fish schools in relation to inter-fish distance. Nippon Suisan Gakkaishi 50(5): 751-758.
- Aoki, I. (1986). A simulation experiment on individual differences in schooling behaviour of fish. Nippon Suisan Gakkaishi 52(7): 1115-1119.
- Barlow, G. W. (1974). Extraspecific imposition of social grouping among surgeonfishes (Pisces: Acanthuridae). J. Zool., Lond. 174: 333-340.
- Blaxter, J. H. & Denton, E. J. (1976). Function of the swimbladder-inner ear-lateral line system of herring in the young stages. J. mar. biol. Ass. U. K. 56: 487-502.
- Blaxter, J. H. S. & Hunter, J. R. (1982). The biology of the Clupeoid fishes. Advances Mar. Biol. 20: 1-223.
- Bowen, E. S. (1931). The role of the sense organs in aggregation of *Ameiurus melas*. Ecological Mono. I: 1-35.
- Breder, C. M. & Halpern, F. (1946). Innate and acquired behavior affecting the aggregation of fishes. Physiol. Zool. 19: 154-190.
- Cai, Z. & Curtis, L. R. (1990). Effects of diet and temperature on food consumption, growth rate and tissue fatty-acid composition of triploid grass carp. Aquaculture 88: 313-327.
- Chivers, D. P. & Smith, R. J. F. (1994). The role of experience and chemical alarm signalling in predator recognition by fathead minnows, *Pimephales promelas*. J. Fish Biol. 44: 273-285.
- Farkas, T. & Roy, R. (1989). Temperature mediated restructuring of phosphatidyl-ethanolamines in livers of freshwater fishes. Comp. Biochem. Physiol. 93B: 217-222.
- Folch, J., Lees, M. & Stanley, G.H.S. (1957). A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. J. Biol. Chem. 226: 497-509.
- 藤本健四郎編 (1993). 水産脂質—その特性と生理活性. 恒星社厚生閣, 東京, pp.

- 藤田矢郎 (1969). ブリの生態. 大島泰雄・稲葉伝三郎監修, 養魚講座第4巻 ハマチ・カンパチ. 緑書房, 東京: 13-28.
- 福原 修・田中 克 (1987). 仔稚魚硬組織の染色法. 海洋と生物 9(2): 97-99.
- Gushiken, S. (1983). Revision of the carangid fishes of Japan. *Galaxea*, Publ. Sesoko Mar. Sci. Cent. Univ. Ryukyus 2: 135-264.
- Hansen, L. P. & Jonson, B. (1994). Homing of Atlantic salmon: effects of juvenile learning on transplanted post-spawners. *Anim. Behav.* 47: 220-222.
- 原田輝男・村田 修・宮下 盛 (1984a). 養成シマアジの成熟と採卵. 近大水研報 2: 143-149.
- 原田輝男・村田 修・宮下 盛 (1984b). シマアジの人工ふ化飼育. 近大水研報 2: 151-160.
- 長谷川政美 (1989). DNAからみた人類の起源と進化 (増補版), 海鳴社, 東京, pp. 282+viii.
- Hemmings, C. C. (1966). Olfaction and vision in fish school. *J. Exp. Biol.* 45: 449-464.
- Hindar, K., Ryman, N. & Utter, F. (1991). Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 945-957.
- Hoss, D. E. & Blaxter, J. H. S. (1982). Development and function of the swimbladder-inner ear-lateral line system in the Atlantic manhaden. *J. Fish Biol.* 20: 131-142.
- Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. (1970). The period of susceptibility to the physiological effects of unilateral eye closure in kittens. *J. Physiol. (Lond.)* 203: 419-436.
- Hunter, J. R. (1968). Effects of lights on schooling and feeding of jack mackerel, *Trachurus symmetricus*. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 25: 393-407.
- 井田 齊 (1986). 流れ藻に随伴する幼稚魚. 海洋科学 197: 693-698.
- 井上 実 (1981). 魚群—その行動—. 海洋出版, 東京, pp. 138.
- 井上 実 (1978). 魚の行動と漁法. 恒星社厚生閣, 東京, pp. 211.
- 井上 実・近藤友義 (1972). 魚の視覚運動反応と漁法. *J. Tokyo Univ. Fish.* 58: 9-16.
- 井上 実・黒岩広次 (1975). 魚の視覚運動反応における相称刺激の効果. 日水誌 41(12): 1219-1227.
- 石田健一 (1987). 海産魚類の稚仔魚期における感覚器と行動の分化発達に関する研究. 昭和62年度東京大学博士論文, 東京, pp. 177.
- 岩井 保 (1985). 水産脊椎動物 II 魚類. 恒星社厚生閣, 東京, pp. 336.

- 岩本 浩 (1980). シマアジの卵発生と仔稚魚の形態. 日本水産学会秋季大会講演要旨集: 81.
- 金城清昭・海老沢明彦 (1993). 沖縄島産シマアジの漁獲実態からみた生態的知見. 水産増殖 41(1): 105-112.
- Kanazawa, A., Teshima, S. Imatanaka, N., Imada, O. & Inoue, A. (1982). Tissue uptake of radioactive eicosapentaenoic acid in the red sea bream. Nippon Suisan Gakkaishi 48(10): 1441-1444.
- 神田 猛・板沢靖男 (1986). メダカ仔稚魚の運動量に対する群の影響. 九大農学芸誌 40(4): 235-238.
- 兼廣春之・鈴木 誠・松田 皎 (1985). タイリクバラタナゴの群サイズによる行動特性. 日水誌 51(12): 1977-1982.
- 狩野文正 (1993). 海産魚分類の脂質組成の比較. 平成4年度東京水産大学修士論文, 東京, pp. 97.
- 川辺勝俊・村井 衛・加藤憲司・隆島史夫 (1991). シマアジ卵発生に及ぼす水温の影響. 水産増殖 39(2): 211-216.
- 川辺勝俊・中野 卓・村井 衛・隆島史夫 (1992). 人工採苗シマアジ仔稚魚の相対成長. 水産増殖 40(3): 253-259.
- Keenleyside, M. H. (1955). Some aspects of the schooling behaviour of fish. Behaviour 8: 183-248.
- 木下治雄 (1975). ゴンズイの群行動. 岡島 昭・丸山工作編, 岩波講座現代生物科学 9 運動と行動. 岩波書店, 東京: 135-154.
- 北島 力編 (1993). 放流魚の健苗性と育成技術. 恒星社厚生閣, 東京, pp. 119.
- 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(1): 39-47.
- Koyama, Y. & Ueda, K. (1984). The optokinetic response of the rainbow trout *Salmo gairdnerii*. Nippon Suisan Gakkaishi 50(6): 943-950.
- Grigman, M. R. & Hogan, E. L. (1976). Undernutrition in the developing rat: Effect upon myelination. Brain Res. 107: 239-255.
- 桑村哲生 (1987). サンゴ礁魚類群集の構造と種間関係. 海洋科学 19: 508-514.
- Larkin, P. A. & Walton, A. (1969). Fish school size and migration. J. Fish. Res. Bd. Can. 26: 1372-1374.
- Manteifel, B. P. & Radakov, D. V. (1960). The adaptive significance of schooling behaviour in fishes. Progr. Modern Biol. 50(3): 362-370.
- 益田玲爾・今泉圭之輔・塚本勝巳 (1992). 群れを構成する魚のサイズ. 日本裁

- 培漁業協会編, 平成2年度飼付け型栽培漁業技術開発報告書 (2): 32.
- 益田玲爾・塚本勝巳・今泉圭之輔・塩澤 聡・関谷幸生・西 明文 (1993a). 放流直後のシマアジが示すきりもみ状潜降行動と水平移動. 栽培漁業技術開発研究 22(1): 49-53.
- 益田玲爾・塚本勝巳・塩澤 聡・今泉圭之輔 (1993b). 九州および小笠原沿岸におけるシマアジの生態. 栽培漁業技術開発研究 22(1): 55-65.
- 益田玲爾・桑田 博・塩澤 聡・西 明文・小金隆之・今泉圭之輔・関谷幸生・丸山敬悟・水田洋之介・塚本勝巳 (1993c). シマアジの飼付け放流における放流直後の行動 —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: 117.
- 益田玲爾・石崎靖朗・竹内俊郎・兼松正衛・今泉圭之輔・塚本勝巳 (1994). シマアジ仔稚魚の成長・生残に対する水温とDHAの影響. 平成6年度日本水産学会秋季大会講演要旨集: 114.
- Masuda, R., Kamaishi, T., Kobayashi, T., Tsukamoto, K. & Numachi, K. (1995a). Mitochondrial DNA differentiation between two sympatric morphs of striped jack, *Pseudocaranx dentex* (Bloch et Schneider), near Japan. J. Fish Biol. (in press).
- Masuda, R., Tsukamoto, K., Imaizumi, K., Shiozawa, S., Sekiya, S., Kogane, T. & Nishi, A. (1995b). The role of optical and chemical stimuli in the feeding behavior of striped jack *Pseudocaranx dentex*. Fisheries Science 61(1): 169-170.
- 松岡正信 (1989). 2. 運動器官. 田中 克編, 魚類の初期發育. 恒星社厚生閣, 東京: 21-35.
- Metcalf, L.D. & Schmitz, A.A. (1961). The rapid preparation of fatty acid esters for gas chromatographic analysis. Anal.Chem. 33(3): 363-372.
- Miller, N. G. A., Hill, M. W., & Smith, M. W. (1976). Positional and species analysis of membrane phospholipids extracted from goldfish adapted to different environmental temperatures. Biochem. Biophys. Acta 455: 644-654.
- Mourente, G. & Tocher, D. R. (1992). Effects of weaning onto a pelleted diet on docosahexaenoic acid (22:6n-3) levels in brain of developing turbot (*Scophthalmus maximus* L.). Aquaculture 105: 363-377.
- Mourente, G. & Tocher, D. R. (1993). The effects of weaning on to a dry pellet diet on brain lipid and fatty acid compositions in post-larval gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). Comp. Biochem. Physiol. 104A(3): 605-611.
- 村井 衛・青木雄二・西村和久・隆島史夫 (1985). 小笠原父島沿岸における天然シマアジの性成熟過程と産卵期. 水産増殖 33(2): 76-87.

- Muzinic, R. (1977). On the shoaling behaviour of sardines (*Sardina pilchardus*) in aquaria. J. Cons. perm. int. Explor. Mer 37: 147-155.
- Nei, M. & Li, W. (1979). Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 46: 5269-5273.
- Neuringer, M., Connor, W. E., Lin, D. S., Barstad, L. & Luck, S. (1986). Biochemical and functional effects of prenatal and postnatal  $\omega$ 3 fatty acid deficiency on retina and brain in rhesus monkeys. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 83: 4021-4025.
- 沼知健一・小林敬典 (1991). ミトコンドリアDNAによる系統群分離手法の開発. 平成2年度ペーリング公海漁業対策調査報告書, 水産庁: 79-97.
- Parr, A. E. (1927). A contribution to the theoretical analysis of the schooling behavior of fishes. Occasional Papers Bingham Oceanog. Coll. 1: 1-32.
- Partridge, B. L. & Pitcher, T. J. (1980). The sensory basis of fish schools: relative roles of lateral line and vision. J. Comp. Physiol. 135A: 315-325.
- Pitcher, T. J. (1973). The three-dimensional structure of schools in the minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.). Anim. Behav. 21: 673-686.
- Pitcher, T. J. (1975). A periscopic method for determining the three-dimensional positions of fish in schools. J. Fish. Res. Board Can. 32: 1533-1538.
- Pitcher, T. J. (1979). Sensory information and the organization of behaviour in a shoaling cyprinid fish. Anim. Behav. 27: 126-149.
- Pitcher, T. J. (1982). Heuristic definition of fish shoaling behaviour. Anim. Behav. 31: 611-612.
- Pitcher, T. J. (1992). Who dares wins: the function and evolution of predator inspection behaviour in shoaling fish. Neth. J. Zool. 42: 371-391.
- Pitcher, T. J., Partridge, B. L. & Wardle, C. S. (1976). A blind fish can school. Science 194: 963-965.
- Pitcher, T. J. & Partridge, B. L. (1979). Fish school density and volume. Mar. Biol. 54: 383-394.
- Pitcher, T. J., Magurran, A. E. & Winfield, I. J. (1982a). Fish in large shoals find food faster. Behav. Ecol. Sociobiol. 10: 149-151.
- Pitcher, T. J., Wyche, C. J. & Magurran, A. E. (1982b). Evidence for position preferences in schooling mackerel. Anim. Behav. 30: 932-934.
- Pitcher, T. J. & Wyche, C. J. (1983). Predator-avoidance behaviours of sand-eel schools: why schools seldom split. Noakes, L. G., Lindquist, B. G., Helfman, G. S. and Ward, J. A. ed. Predators and Prey in Fishes. Junk, The Hague: 193-204.

- Pitcher, T. J. & Magurran, A. E. (1983). Shoal size, patch profitability and information exchange in foraging goldfish. *Anim. Behav.* 31: 546-555.
- Pitcher, T. J., Magurran, A. E. & Edwards, J. I. (1985). Schooling mackerel and herring choose neighbour of similar size. *Mar. Biol.* 86: 319-322.
- Pitcher, T. J., Green, D. A. & Magurran, A. E. (1986). Dicing with death: predator inspection behaviour in minnow shoals. *J. Fish Biol.* 28: 439-448.
- Pitcher, T. J. & House, A. C. (1987). Foraging rules for group feeders: area copying depends upon food density in shoaling goldfish. *Ethology* 76: 161-167.
- Pitcher, T. J., Lang, S. H. & Turner, J. A. (1988). A risk-balancing trade off between foraging rewards and predation hazard in a shoaling fish. *Behav Ecol Sociobiol.* 22: 225-228.
- Pitcher, T. J. & Parrish, J. K. (1993). Functions of shoaling behaviour in teleosts. Pitcher, T. J. ed. *Behaviour of Teleost Fish*, Second edition. Chapman & Hall, London: 363-439.
- Radakov, D. V. (1973). Schooling in the ecology of fish. John Wiley and Sons, New York, pp. 173.
- 佐藤寅夫 (1991). 小笠原諸島の沿岸性魚類相の現況. 小笠原諸島自然環境現況調査第二次報告書, 東京都立大学, 東京: 309-326.
- Seikai, T., Tanangonan, J. B. & Tanaka, M. (1986). Temperature influence on larval growth and metamorphosis of the Japanese flounder *Palulichthys olivaceus* in the laboratory. *Nippon Suisan Gakkaishi* 52(6): 977-982.
- 関谷幸生 (1986). 種苗生産技術の開発 K-5 シマアジ. 日裁協年報: 209-212.
- Shaw, E. (1960). The development of schooling behavior in fishes. *Physiol. Zoöl.* 33: 79-86.
- Shaw, E. (1961). The development of schooling in fishes. II. *Physiol. Zoöl.* 34: 263-272.
- Shaw, E. (1967). Some new thoughts on the schooling of fishes. *F. A. O. Fisheries Reports* 62(2): 217-231.
- Shaw, E. (1978). Schooling Fishes. *Amer. Sci.* 66: 166-175.
- Shaw, E. & Tucker, A. (1965). The optomotor reaction of schooling carangid fishes. *Anim. Behav.* 13: 330-336.
- Shaw, E. & Sachs, B. D. (1967). Development of the optomotor response in the schooling fish, *Menidia menidia*. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 63: 385-388.
- 茂野邦彦 (1969). 第三章 種苗の生産. 養魚講座4 ハマチ・カンパチ. 緑書房, 東京: 29-43.

- 島崎三郎 (訳) (1968). アリストテレス全集 7. 岩波書店, 東京, pp. 427.
- 曾我部正博・佐野摂子 (1978). カエルにおける動視反応の個体発生. 信学技報 77: 25-32.
- 竹内俊郎 (1991). 魚類における必須脂肪酸要求の多様性. 化学と生物 29: 571-580.
- Takeuchi, T. & Watanabe, T. (1977). Effect of eicosapentaenoic acid and docosahexaenoic acid in pollock liver oil on growth and fatty acid composition of rainbow trout. Nippon Suisan Gakkaishi 43(8): 947-953.
- Takeuchi, T., Arai, S., Watanabe, T. & Shimma, Y. (1980). Requirement of eel *Anguilla japonica* for essential fatty acids. Nippon Suisan Gakkaishi 46(3): 345-353.
- 竹内俊郎・豊田雅典・渡辺 武 (1991). EPAおよびDHA強化アルテミアによるマダイ仔稚魚の飼育試験. 平成3年度日本水産学会春季大会講演要旨集: 38.
- Takeuchi, T., Toyota, M. & Watanabe, T. (1992a). Dietary value of Artemia enriched with various types of oil for larval striped knifejaw and red sea bream. Nippon Suisan Gakkaishi 58(2): 283-289.
- Takeuchi, T., Shiina, Y. & Watanabe, T. (1992b). Suitable levels of n-3 highly unsaturated fatty acids in diet for fingerlings of red sea bream. Nippon Suisan Gakkaishi 58(3): 509-514.
- Takeuchi, T., Arakawa, T., Shiina, Y., Satoh, S., Imaizumi, K., Sekiya, S. & Watanabe, T. (1992c). Effect of dietary  $\alpha$ - and  $\beta$ -starch on growth of juvenile striped jack and yellowtail. Nippon Suisan Gakkaishi 58(4): 701-705.
- Takeuchi, T., Shiina, Y., Watanabe, T., Sekiya, S. & Imaizumi, K. (1992d). Suitable levels of n-3 highly unsaturated fatty acids in diet for fingerlings of yellowtail. Nippon Suisan Gakkaishi 58(7): 1341-1346.
- 竹内俊郎・古板博文・渡辺 武・関谷幸生・今泉圭之輔 (1992e). ブリ仔稚魚のアルテミア給餌期間中におけるDHA要求. 平成4年度日本水産学会春季大会講演要旨集: 211.
- 谷口順彦・中村総一 (1994). シマアジ. 落合明編, 魚類解剖大図鑑, 緑書房, 東京: 126-127.
- Tocher, D. R., Mourente, G. & Sargent, J. R. (1992). Metabolism of [ $1-^{14}\text{C}$ ] docosahexaenoate (22:6n-3), [ $1-^{14}\text{C}$ ] eicosapentaenoate (20:5n-3) and [ $1-^{14}\text{C}$ ] linolenate (18:3n-3) in brain cells from juvenile turbot *Scophthalmus maximus*. Lipids 27: 494-499.

- 鳥島嘉明 (1986). 第2章各論編 4 シマアジ. 財団法人資源協会編, 浅海養殖. 大成出版社, 東京: 266-278.
- 土田修二・吉田澄夫 (1989). シマアジ0年魚の成長適温と選好温度. 平成元年度日本水産学会秋季大会講演要旨集: 31.
- Tsukamoto, K. (1981). Direct evidence for functional and metabolic differences between dark and ordinary muscles in free-swimming yellowtail, *Seriola quinqueradiata*. Nippon Suisan Gakkaishi 47: 573-575.
- Tsukamoto, K. (1984). Contribution of the red and white muscle to the power output required for swimming by the yellowtail. Nippon Suisan Gakkaishi 50(12): 2031-2042.
- 塚本勝巳 (1989). 仔稚魚の成長. 隆島史夫・羽生 功編, 水族繁殖学. 緑書房, 東京: 239-289.
- 塚本勝巳 (1991). 遊泳生理. 板沢靖男・羽生 功編, 魚類生理学. 恒星社厚生閣, 東京: 539-584.
- 塚本勝巳 (1993). 瀬戸内海の持続可能な開発と環境保全の理念. 瀬戸内フォーラム in 香川講演要旨集: 9-15.
- 塚本勝巳・塩澤 聡・小金隆之・阪倉良孝・水田洋之介 (1992). シマアジの学習能: 発育段階による差異. 平成4年度日本水産学会春季大会講演要旨集: 87.
- 津本忠治 (1986). 脳と行動. 朝倉書店, 東京, pp. 222.
- 宇井晋介 (1994). ゲームフィッシュイラストガイド. JGFA Year Book. ジャパンゲームフィッシュアソシエーション, 東京: 162-181.
- Wakiya, Y. (1924). The carangid fishes of Japan. Ann. Carnegie Mus., 15(2-3): 139-293, pls. 15-38.
- 渡辺 武・荒川敏久・北島 力・福所邦彦・藤田矢郎 (1978). 脂肪酸組成からみた仔稚魚用生物餌料の栄養価. 日水誌 44(11): 1223-1227.
- Wheeler, T. G., Benolken, R. M. & Anderson, R. E. (1975). Science 188: 1312-1314.
- Yamaoka, K., Han, H. S. & Taniguchi, N. (1992). Genetic dimorphism in *Pseudocaranx dentex* from Tosa bay, Japan. Nippon Suisan Gakkaishi 58(1): 39-44.

