平成 30 年度水産学奨励賞

魚類学習心理学のすすめ^a

高 橋 宏 司

慶應義塾大学生物学教室

Encouragement for psychology of learning in fish

KOHJI TAKAHASHI

Department of Biology, Keio University, Yokohama, Kanagawa 223-8521, Japan

1. 学習心理学とは

「学習」と聞いたときに何を思い浮かべるだろうか？ 普通の人間生活では、「勉強」や「教育」が頭に浮かぶと思うが、学習は心理学や生理学の分野では「経験による比較的永続的な行動の変化」と定義されている。¹⁾ 身近な例だと、ワサビ入りの寿司を食べて【経験】、寿司を食べなくなる【行動の変化】ことや、手伝いをして褒められると【経験】、積極的に手伝うようになる【行動の変化】ことなどは学習である。学習は人の生活における様々な心理の形成を担っているが、人だけでなく動物も学習する。たとえば、躰けられた犬が餌を求めておすわりしたり、公園の鳩が人に寄ってくるのも学習による行動の変化である。学習の成立は脊椎動物だけでなく無脊椎動物でも報告されており、単細胞生物でも学習と思しき行動をみせる。そして、もちろん魚も学習する。

魚類の学習能力に関する研究から、彼らが様々なことを学習することが示されてきた。²⁾ 魚類の学習の研究は、キンギョやゼブラフィッシュなどのいわゆる実験動物を用いて比較心理学や神経行動学の分野を中心に発展してきたが、近年ではトゲウオなどを対象に生態と学習能力や認知能力に関する生態学的な研究も増えている。一方で、海産魚、特に水産有用魚種に関する研究はまだ少ない。水産有用魚種については水産学分野で蓄積された生態情報が豊富にあるし、多くの種で種苗生産技術が確立されており一度に多量の人工孵化稚魚を入手できる。そして、彼らの知見は増養殖や水産資源管理の研究に還元できるという利点がある。私はこれまでに水産学上有用な海産魚を対象に学習心理の研究を生態学、心理学、そして水産学的な観点から進めてきたので、ここで主要な研究をいくつか紹介する。

2. マアジの生活環境の移行に対応した学習能力の個体発生

動物たちは生活する環境に順応するために環境中の情報を学習し、適切な行動を習得している。彼らはしばしば生活する環境に適した学習能力を備えていることがあり、魚類においても生態に適応的な学習能力の備えが報告されている。³⁾ 一方で、多くの魚類は生活史の中でその生態を変化させ、海産魚では仔稚魚期に海洋から沿岸環境への大規模な生活環境の移行（ハビタットシフト）を行うことがある。生活環境の変化過程では環境中の情報も徐々に変化するため、学習すべき情報もそれに合わせて変化していることが予想される。

マアジ *Trachurus japonicus* は、沖合で生まれた後にしばらく沖合表層生活を送り、体長 50 mm ごろに沿岸の岩礁域へと生活環境を変え)る。⁴⁾ そこで、このハビタットシフトの過程で彼らの備える空間学習能力がどのように変化していくか検討した。⁵⁾ 実験には、沖合の表層で採集した個体、沿岸と沖合の中間地点で採集した移行期の個体、および沿岸部で採集した個体を用いた。実験には Y 字型の水槽を用いて、Y 字の左側の区画を餌場として訓練し、餌場への接近行動が確認された場合に学習の成立とみなして餌場の左右を逆転した。餌場の逆転は学習が成立し次第繰り返す、各個体について 240 試行の条件付けを施した。そして、学習に要した試行数を学習能力の指標とした。

学習能力と体サイズの関係を見ると、学習能力は沿岸移行期の体長 50 mm 頃を境に急激に発達していた。採集環境間で学習能力を比較すると、移行期や沿岸生活期の個体の学習能力は沖合表層個体よりも高く、空間学習能力はハビタットシフトに同調して生じていることが示

された。沖合の表層には周囲の構造物はほとんどないが、岩礁には複雑な空間構造が多数存在し、沿岸岩礁生活期のマアジには高度な空間認知能力が求められるため、生活環境の移行に伴い認知能力が発達することは適応的であると考えられた。一方で、沖合表層生活期の稚魚のうち、体長 50 mm を超える一部の個体では沿岸個体と同様の高い学習能力を備えていた。このことは、マアジの学習能力の発達は生活環境の移行前に生じている可能性を示唆しており、その場合、空間認知能力の発達は移行後の環境経験を必要としないことになる。

そこで、環境の移行を経験しない人工孵化稚魚のマアジを用いて学習能力の個体発生を検討した。⁶⁾ 実験では、九州大学から提供されたマアジの受精卵を孵化させた個体を用いて、水面に浮かぶ構造物または水中で静止する構造物を餌場とする訓練を施した。実験には、表層生活を送る時期の体長 40 mm の稚魚と岩礁生活期の体長 60 mm の稚魚を用いた。サイズごとの学習能力をみると、40 mm の稚魚は水面構造物の学習速度が水中構造物の学習より早い傾向があり、逆に 60 mm の稚魚は水中構造物の学習速度が水面構造物より早かった。学習能力の変化が環境の移行を経験していなくても生じたことから、学習能力の発達は生活史のハビタットシフトに合わせた時期におこると考えられた。

成長に伴う学習能力の変化は他魚種でも確認されていることから、⁷⁾ ハビタットシフトに対応した学習能力のシフトはマアジ以外の魚類にも備えられている可能性は高い。そのため、人間活動や気候変動などによって環境移行のタイミングが乱された場合、移行後の環境に対する順応が阻害されてしまうかもしれない。また、生活環境の変化だけでなく社会環境の変化に対応して学習能力が発達することもわかっている。⁸⁾ 多様な生態変化に対する適応戦略として認知能力の発達機構が備えられている可能性があるかもしれない。

3. シマアジの観察学習成立メカニズム

ヒトは自分自身の経験だけでなく他者の行動をみて学習することができる。この学習は、観察を通じて学習することから観察学習といわれており、ヒト以外にも多くの動物で成立することが報告されている。魚類に関しても餌や危捕食者など多様な情報について観察学習が成立することが明らかにされており、²⁾ 彼らにおいても観察学習は重要な学習手段である。一方で、魚類の観察学習の研究は学習の内容や機能（どういつことを学習し、それがどう役立っているか、など）に関する報告は多いが、学習の成立機構（どのように学習しているか）についてはほとんどわかっていない。魚類の観察学習の成立機構は、彼らが他個体をどのように認知しているのかを知る上でも重要なテーマである。

筆者はマアジを用いた研究を行い、観察魚は隣の水槽のモデル魚がエアレーションのそばで餌を食べている様子をみることで、エアレーションが餌場であるという情報を学習できることを明らかにした。⁹⁾ この実験において、観察魚がモデル魚から得る情報には複数が想定される。そこで、モデル魚がもたらす情報を分離して観察魚に提示して、観察学習が成立する条件を検討した。¹⁰⁾ なお、観察魚が複数いると観察魚同士の行動が学習に影響する可能性があったため、実験では単独での訓練に適したシマアジ *Pseudocaranx dentex* の稚魚を供試魚とした。

観察魚に提示する条件として、エアレーションがついたら餌が落ちてくる、学習済みのモデル魚がエアレーションに寄り付く、および学習済みのモデル魚がエアレーションのそばで餌を食べる、のいずれかを用いた。5 回の観察試行の後に観察魚にエアレーションを提示して、エアレーションに接近反応を示すかどうかを検討した。その結果、他個体が餌を食べる様子を観察した観察魚のみがエアレーションへの接近反応を示し、観察学習が成立することが明らかにされた。このことは、シマアジの餌場接近における観察学習は他個体の接近行動の模倣 (imitation) や餌自体に対する条件付け (ghost display conditioning) ではなく、他個体の摂餌の様子を通じた代理強化による学習であることを示唆している。他個体の行動を代理とした学習はヒトの幼児などでもみられるが、¹¹⁾ 魚類においてもこのような高度な認知能力が備えられていることが明らかとなった。

一方で、モデル魚をカワハギ *Stephanolepis cirrhifer* に変えて摂餌行動を提示した場合では観察魚(シマアジ)は学習しなかった。このことから、外見(紡錘型と扁平型)や行動(丸呑み食とついでみ食)が大きく異なるモデルでは観察学習は成立しないことがわかる。多様な魚種が存在する魚類の生活において、生態が大きく異なる種から学習しないことは適応的だとも考えられる。しかし、ここで、どのような観察対象であれば観察学習が成立するのか? という疑問が残る。観察学習を誘発する条件を明らかにするには映像モデルの使用が好ましい。魚類において映像モデルを対象とした観察学習が成立することがわかっていることから、¹²⁾ 今後、外見や行動を編集した映像モデルを用いて観察学習の成立機構を調べる研究が望まれる。

4. 学習を用いた飼育魚の行動特性改善

魚の飼育経験がある人であれば、魚が水面まで浮上する行動を見たことがあると思う。人に飼われならされた魚はしばしば人に対して警戒反応を全くみせないため手で掬えることもあり、「魚って、愚かだな」と感じたことがある人も少なくないであろう。飼育魚がこのような行動特性を示す要因として、彼らが安全で快適な飼育環境

で育ったため「危険」について学習していないことが挙げられる。一方で、天然資源の回復を目指した栽培漁業で用いられる放流魚のほとんどは飼育魚であり、このような無警戒な個体も放流に用いられている。しかし、温室育ちの魚は捕食者が多数存在する天然環境で生き残れる可能性が低く、飼育魚の無警戒な行動特性は放流の回収率を下げる要因の一つに挙げられている。¹³⁾「危険を知らないのなら放流前に危険を教えればいいのではないか」と考え、学習による行動特性の改善について研究を始めた。

ヒラメなどの異体類は本来底生生活に依存するが、飼育下ではしばしば水面まで浮上する離底行動を示す。¹⁴⁾ 極端な離底行動は捕食者から目立つため放流魚として適していないといわれている。この離底行動特性は水中に危険な捕食者が存在しないことで促進されると考えられたため、飼育中に危険な経験を与えることでヒラメ *Paralichthys olivaceus* 稚魚の離底行動を阻害できるかどうかを検討した。¹⁵⁾ 実験では、危険経験として水槽内を手網で追いかけて回す処理を1日に2-4回行い、2週間繰り返した後に水面給餌時の離底行動を観察した。すると、通常飼育の対照区では離底行動が増加した一方で、手網追尾区では離底行動が抑制されていた。このことから、飼育下で危険経験を与えることで、飼育ヒラメの摂餌特性を改善できることが示された。

一方、栽培漁業で放流される魚には、放流に伴う環境移行ストレスや放流後の未知の捕食者との遭遇といった様々な困難が待ち受けている。ストレスや捕食者は飼育環境では想定されないため、これに適した特性を備えるためには事前に訓練する必要がある。手網による追尾処理は、擬似的な捕食者から逃避する経験や追いかけるによるストレス経験を含んでいる。そこで、マダイ *Pagrus major* 稚魚を対象に手網追尾処理が警戒反応とストレス耐性におよぼす影響について検討した。¹⁶⁾ 実験では、3週間の追尾処理の後に1週間の馴致期間を設けて、個体ごとに行動特性をテストした。警戒反応のテストでは、隠れ家のある水槽の反対側に未知の物（処理時と色と形が異なる網）を導入して、隠れ家に逃避できるかどうかを観察した。続くストレス耐性テストでは、水槽間を移送するストレスを与えた後に餌を与えて、摂餌するかどうかでストレスからの立ち直りを評価した。その結果、追尾処理個体は対照区と比べて高い逃避反応率および高い摂餌率を示し、警戒心や移送ストレス耐性が向上することが明らかになった。また、訓練した個体を実際に捕食者（カサゴ *Sebastes marmoratus*）に曝露した実験では、追尾処理個体の生残率は対照区の6倍以上（オッズ比）あり、追尾処理は対捕食者訓練として機能的であることが示された。追尾処理個体は高い警戒心でありながらもストレスからの立ち直りが早いという、輸送

や放流などのハンドリングストレスにも強い個体だといえる。手網追尾処理は容易に実施することができるため放流現場への適用可能性は高い。また、追尾処理による行動特性の変化は多様な魚種や甲殻類でもみられていることから（高橋、未発表）、多くの栽培漁業対象生物にも適用できるかもしれない。今後、水産現場と連携して、訓練の実用可能性を検証したいと考えている。

5. 魚類学習心理学のすすめ

私はこれまでに多面的に魚類の学習心理について研究をしてきた。マアジの学習能力の研究では、魚類の認知能力が生活環境の移行に適応するように備えられていることが明らかになり、認知生態学として重要な知見が得られた。これは生活環境の変化が顕著な海産魚に着目して研究を進めたからであり、実験動物を用いた研究から導き出すことは困難な成果である。シマアジの観察学習の成立機構に関する研究では、原始的な脊椎動物である魚類が他個体の行動観察から代理強化を得られることが示され、これは比較心理学において新しい知見である。小型の魚類を用いた実験は省スペースで実験を行えるため、本実験のように複数の条件設定を設けることができ、動物の認知心理を探る実験対象として適しているといえる。マダイやヒラメの行動特性の研究では、学習を用いて魚の行動を改善することに成功し、水産増殖学などの実学に貢献されることが期待される。水産有用種を用いた学習心理学の研究は水産現場への応用可能性を秘めているといえるだろう。このように、魚類の学習心理学は接点が少ない多様な学術分野をまたいだ研究分野だといえる。

一方で、それぞれのテーマは独立しているようで互いに関連することも多い。例えば、天然での行動や人工種苗の行動を理解する上では、学習がどのようなメカニズムで成立しているかの情報は重要であるし、学習の原理を研究する際や放流魚の訓練を行う時にも、対象生物の生態を考慮した学習手法を取り入れなければ学習を成立させることすら難しいであろう。水産有用種の行動訓練の研究も、経験による行動特性の形成は個体の意思決定機構や個性形成に直結するテーマである。これからの科学の発展には異分野との連携が不可欠であるが、魚類学習心理学は多分野をつなぐ重要な位置にある研究テーマだと自負している。これからも許される限り、魚類学習心理学の研究を続けていきたいと願っている。

謝 辞

水産学奨励賞をいただくにあたってこれまでの研究を振り返り、ここまで非常に自由に研究をさせてもらってきたことを痛感しました。このような研究ができたのも、私の我が儘な研究を暖かい目で見守ってくださった

大学院時代の指導者である京都大学フィールド科学教育研究センターの山下洋先生ならびに益田玲爾先生のおかげです。また、同センターの甲斐嘉晃先生をはじめとする教職員の方々ならびに里海生態保全学の先輩や学生には多岐にわたって研究のご支援をいただきました。日本学術振興会の特別研究員時代には、長崎大学水産学部の竹垣毅先生に受け入れ研究者になっていただき、行動生態学の観点からの研究の進め方を学ばせていただきました。また、同研究室の博士研究員や学生の方には私の他愛もない研究談義にいつもお付き合いいただきました。学部生時代には東京海洋大学魚群行動制御学研究室の有元貴文先生、稲田博史先生、秋山清二先生に魚類の行動実験の基礎についてご指導いただきました。皆様に、心より感謝申し上げます。最後に、文句をいいながらも私の研究を見守り、援助をしてくれた家族および友人に感謝いたします。ありがとうございました。

文 献

- 1) 実森正子, 中島定彦. 学習の心理. サイエンス社, 東京, 2002.
- 2) Brown C, Laland K, Krause J. *Fish cognition and behavior*. Blackwell Publishing Ltd, UK, 2011.
- 3) Healy SD, Braithwaite VA. Cognitive ecology: a field of substance? *Tren. Ecol. Evol.* 2000; **15**: 22–26.
- 4) Kanaji Y, Watanabe Y, Kawamura T, Xie S, Yamashita Y, Sassa C, Tsukamoto Y. Multiple cohorts of juvenile jack mackerel *Trachurus japonicus* in waters along the Tsushima Warm Current. *Fish. Res.* 2009; **95**: 139–145.
- 5) Takahashi K, Masuda R, Yamashita Y. Ontogenetic changes in the spatial learning capability of jack mackerel *Trachurus japonicus*. *J. Fish Biol.* 2010; **77**: 2315–2325.
- 6) Takahashi K, Masuda R, Matsuyama M, Yamashita Y. Stimulus-specific development of learning ability during habitat shift in pre- to post-recruitment stage jack mackerel. *J. Ethol.* 2012; **30**: 309–316.
- 7) Makino H, Masuda R, Tanaka M. Ontogenetic changes of learning capability under reward conditioning in striped knifejaw *Oplegnathus fasciatus* juveniles. *Fish. Sci.* 2006; **72**: 1177–1182.
- 8) Takahashi K, Masuda R, Yamashita Y. Development of observational learning during school formation in jack mackerel *Trachurus japonicus* juveniles. *Behav. Proc.* 2014; **103**: 52–57.
- 9) Takahashi K, Masuda R, Yamashita Y. School for learning: sharing and transmission of feeding information in jack mackerel *Trachurus japonicus* juveniles. *Fish. Sci.* 2012; **78**: 269–276.
- 10) Takahashi K, Masuda R, Yamashita Y. What to copy: the key factor of observational learning in striped jack (*Pseudocaranx dentex*) juveniles. *Anim. Cogn.* 2014; **17**: 495–501.
- 11) Bandura A. Influence of models 'reinforcement contingencies on the acquisition of imitative responses. *J. Pers. Soc. Psychol.* 1965; **1**: 589–595.
- 12) Takahashi K, Masuda R, and Yamashita Y. Can red sea bream *Pagrus major* learn about feeding and avoidance through the observation of conspecific behavior in video playback? *Fish. Sci.* 2015; **81**: 679–685.
- 13) Brown C, Day RL. The future of stock enhancements: lessons for hatchery practice from conservation biology. *Fish. Fish.* 2002; **3**: 79–94.
- 14) Furuta S. Comparison of feeding behavior of wild and hatchery-reared Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*, juveniles by laboratory experiments. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1998; **64**: 393–397 (in Japanese with English abstract).
- 15) Takahashi K, Masuda R, Yamashita Y. Bottom feeding and net chasing improve foraging behavior in hatchery-reared Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* juveniles for stocking. *Fish. Sci.* 2013; **79**: 55–60.
- 16) Takahashi K, Masuda R. Net-chasing training improves the behavioral characteristics of hatchery-reared red sea bream (*Pagrus major*) juveniles. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* 2018; **75**: 861–867.