受賞者総説

魚類の日周リズムと自発摂餌への展開研究

(平成 13 年度日本水産学会賞進歩賞受賞)

田 畑 満 生*

(帝京科学大学理工学部)

Studies of fish daily rhythms and development of demand-feeding system

MITSUO TABATA*

*School of Science & Engineering, Teikyo University of Science & Technology,
2525 Uenohara, Yamanashi 409-0193, Japan*

動物の行動や生理機能にみられる日周リズムは、光や水温など環境の日周変動が動物に作用し、動物がこれに反応した結果生じる外因性のものと考えられてきた。しかし、環境周期がまったくない人工的な恒常環境でも行動や生理機能に約 24 時間周期のリズム（サーカディアンリズム；ラテン語の *circa* = 約、*dies* = 1 日に由来する）がみられる。このリズムは生物時計がつくる内因性（内因性）のリズムであり、原核生物からヒトに至るほとんどすべての生物に備わっている。^{1,2)}

行動や生理機能の日周リズムは、生物時計（内因性）が環境周期（外因性）に同調していることが多く、魚類の日周リズムについても両面を考慮する必要がある。筆者はこれまで魚類の遊泳行動リズムやメラトニンリズムに関する研究を行ってきたが、最近開始した摂餌行動リズム研究において用いた指標（自発摂餌）が、養魚の給餌技術として利用されつつある。

1. 魚類の日周リズムと生物時計

魚類の日周リズムは古くから知られていたが、サーカディアンリズムに関する知見はまだ比較的新しく、遊泳行動、摂餌活動、ホルモン分泌などにサーカディアンリズムが観察されている。^{1,3-5)} 筆者は遊泳行動のサーカディアンリズムには松果体、眼、および脳内光受容器で受容される明暗周期が関係していることを明らかにした。⁵⁾ しかし、生物時計の局在についてはまだよくわかっていない。これに対して、メラトニンのサーカディアンリズムについては多くの知見があり、リズムを生じる生物時計が松果体にあることも明らかにされている。⁶⁾

脊椎動物の生物時計は視交叉上核、松果体、眼のいず

れかにあることが知られている。^{2,7)} 魚類では松果体にメラトニン分泌リズムを制御する生物時計があるが、ニジマス *Oncorhynchus mykiss* の松果体にはメラトニン分泌リズムの生物時計は欠落している。⁸⁾ また、松果体を摘出して魚種によっては行動や生理機能のサーカディアンリズムに影響が現れるがリズムが消失することはないため、魚類では生物時計としての松果体の働きは一様ではないと考えられている。⁹⁾

2. 魚類の自発摂餌

筆者は Sánchez-Vázquez 博士と遊泳と摂餌の行動リズムの同時記録を試みた際に、摂餌行動の検出に自発摂餌とよばれる方法を用いた。¹⁰⁾ この方法は、魚が給餌機と連動したスイッチを引けば餌が落下することを学習し、餌を摂取するために自発的にスイッチを入れるようになる行動を利用したものである。魚はオペラント条件付けによって両者の関係を学習し、継続的にスイッチ起動ができるようになる。この行動は、Adron ら¹¹⁾ の実験により、ニジマスがスイッチを起動して餌を獲得することや、2 種類の飼料を選択できることから初めて見出された。この一連の行動を demand-feeding という（self-feeding あるいは voluntary food intake ともよばれる）。摂餌を目的に自発的に魚がスイッチを起動する行動であることから、筆者は和名を「自発摂餌」と名づけ、国内で初めて養魚のための給餌技術として自発摂餌を利用する研究を開始した。自発摂餌は魚の食欲（空腹）が基礎となって発現する行動であるため、スイッチ起動信号を用いれば食欲に関連した行動学、生理学、栄養飼料学などの研究ツールとしても利用できる。¹²⁾

* Tel : 81-554-63-6842. Fax : 81-554-63-4431. Email : tabata@ntu.ac.jp

3. 自発摂餌のリズム

魚の摂餌ピークは朝まづめ・夕まづめとして以前から知られていたが、摂餌活動を直接検出し、行動学的な分析を行うことは容易ではなかった。しかし、自発摂餌を用いると比較的に魚の摂餌状況を測定できる。

自発摂餌の日周リズムは、ニジマス,^{4,13,14)} ナマズの一種 *Hoplosternum litorale*,¹⁵⁾ ヨーロッパスズキ *Dicentrarchus labrax*,^{16,17)} キンギョ *Carassius auratus*,¹⁰⁾ ヨーロッパナマズ *Silurus glanis*,¹⁸⁾ ティラピア *Oreochromis niloticus*,¹⁹⁾ ブリ *Seriola quinqueradiata*,²⁰⁾ マダイ *Pagrus major*²¹⁾ で報告されている。いずれも明暗周期に同期した日周リズムを示し、光が重要な環境因子であることを示しているが、キンギョ、ヨーロッパスズキ、ブリ、マダイでは個体によって明期摂餌型と暗期摂餌型の両方が出現し、同じ個体で摂餌型が逆転することもある。さらに、ヨーロッパスズキでは季節によって摂餌型が変動することから、水温や日長変化も摂餌活動型を決める大きな要因である。^{16,17)}

自発摂餌の日周リズムの型は、明期と暗期のどちらかの活動の高低による分類であるが、筆者はニジマスの活動帯に着目し、多様な摂餌型（明期全体型、明期双峰型、明期前半型、明期直後型、明期後半型、明期フリーラン型）があることを明かにした。²²⁾ これらの多様な摂餌活動型や季節で異なる摂餌時間帯は、いわば魚の食欲の個性ともいえる特長であり、環境変動に対する柔軟な適応形態と考えられる。

筆者らは明暗周期のない恒常環境で自発摂餌のサーカディアンリズム（周期=25.7時間）を確認し、摂餌リズムが生物時計で駆動されていることや、¹⁴⁾ 生物時計が強く関与する活動帯のあることも明らかにした。²³⁾ しかし、自発摂餌の活動リズムの維持に松果体は必須ではなく、生物時計の局在もまだ不明である。

4. 行動学

自発摂餌を指標にすると魚の社会性に関する研究も可能である。なわばりをつくる魚種を自発摂餌で飼育すると、自然界の餌場を占有するかのように自発摂餌のスイッチを占有し、スイッチの起動も多くなる。このことが他の魚に対する攻撃的な行動や、群れの中の社会的階層性を生じる原因となる。Alanärä²⁴⁾ は、群の個体の自発摂餌を記録できるシステムを用いてニジマスの自発摂餌のスイッチ占有性となわばり行動を調べ、競争力が強く社会的に優位な個体の自発摂餌の頻度が最も高く、摂餌量も多くなることを見出した。筆者らはニジマスの自発摂餌活動をビデオ記録し、小個体群（15尾以下）ではスイッチ起動回数の多い1, 2尾の特定の個体（優占魚）が出現することを確認した（Chen & Tabata, 未発表）。しかし、ニジマスやアルプスイワナ *Salvelinus alpinus*

では、個体数が多く飼育密度が高くなれば優占魚の活動が抑制されるようになることから、自発摂餌を用いた養魚では、魚になわばり行動をあきらめさせ群で泳がせるようにしむけることが大切であり、そのためには飼育密度、水流、報酬量、餌の分布が重要な要因となる。²⁴⁾

5. 主栄養素選択行動

筆者らは自発摂餌を用いてキンギョとニジマスに主栄養素（タンパク質、脂質、炭水化物）を選択させた。^{25,26)} 個体別に通常飼料で一定期間飼育した後、タンパク質、脂質、炭水化物の3種類の主栄養素ごとに分けた3つの給餌器を各個体に呈示したところ、明らかに主栄養素を選択して摂取し、キンギョはタンパク質よりも炭水化物を多く摂取し、脂質選択性は両者の中間程度であった。一方、ニジマスはタンパク質の摂取が脂質と炭水化物に比して多かった。また、ニジマスは環境変化があってもタンパク質主体飼料を強く選択する。²⁷⁾ これらの実験は、魚が主栄養素を適切に組み合わせて自ら必要な飼料を構成できることを示している。自発摂餌は、栄養素ごとの摂餌リズムや摂餌時間帯、エネルギーや栄養素の識別と選択、摂取量調節メカニズムなど、魚類の栄養飼料学の研究用ツールとしての用途も大きい。

6. 養魚給餌技術としての自発摂餌

魚の摂餌には、光、水温、水流、群れの社会性、捕食者、人の作業など非常に多様な要因が複雑に関わっているため、突然、摂餌行動が停止したり、摂餌量が急変して原因不明の不安定な摂餌状態が続くことがある。給餌率表に基づいて給餌される機械給餌は、1日に必要な餌の概算であるため、時刻や季節による食欲変動に合わせた給餌は困難であるが、自発摂餌は魚の食欲対応型給餌法であることから、実用的な研究も行われるようになってきた。^{12,28)}

養魚飼料の節約や環境汚染防止につながる無駄のない適切な給餌のポイントは過剰給餌を減少させることである。地中海周辺の養殖場では、少なく見積もっても総給餌量の15%が残餌となっているらしい。¹⁷⁾ 自発摂餌を用いると残餌削減効果がみられる。たとえば、マダイでは自発摂餌の可能な時間を明期に限定すると、夏季の残餌率は0.02-0.2%にまで低減できる。²¹⁾ 自発摂餌は、1回のスイッチ起動で落下する報酬量が過剰となると残餌を発生し、過少であれば成長不良となるため、適正報酬量を用いれば効果も大きい。

最近、Azzaydi ら²⁹⁾ は自発摂餌でヨーロッパスズキを飼育して摂餌リズムの季節変化を把握し、自動給餌機を用いて摂餌リズムに沿った給餌を行うことによって、増重、成長率ともに好結果を得た。この方法はこれからの自発摂餌の発展型としても興味深い。

おわりに

筆者は魚の行動や生理機能にみられる日周リズムが、基本的には外因性（光や水温など）と内因性（生物時計）の周期要因によって形成されていることを明らかにしてきた。陸上に比べて水中の環境変動は急速で大きいいため、これらの変化に対して多くの魚は柔軟性のある多様な活動形態によって適応していると考えられる。養殖においては、魚の摂餌リズムに沿い、刻々と環境が変動しても摂餌欲求を満たすことができる食欲対応型の給餌技術の研究が今後ますます重要になってくるものと考えられる。

謝 辞

自発摂餌の研究を進めるにあって、研究初期から現在に至るまで多大のご指導とご協力を頂いた日高磐夫三重大学名誉教授、秋山敏男東北区水産研究所部長、会田勝美東京大学教授に謹んで感謝の意を表します。自発摂餌の研究はスペインから来日した Murcia 大学の Sánchez-Vázquez 博士と開始し、日周リズムの研究は聖マリアンナ医科大学の飯郷雅之博士と行ってきた。2 人の熱心な若手研究者と共に研究を楽しむことができたことに御礼申し上げる。自発摂餌の研究には、文部科学省および日本学術振興会の科学研究費、水産庁、全国内水面漁業協同組合連合会、マリノフォーラム 21、帝京科学大学ハイテクリサーチセンターなどを通じて多くの機関の皆様から多大な協力を頂いたことを感謝申し上げます。

文 献

- 田畑満生. 魚類の日周行動と概日リズム. 「水産動物の日周活動」(羽生 功, 田畑満生編) 恒星社厚生閣, 東京. 1988; 79-100.
- 千葉喜彦, 高橋清久編. 時間生物学ハンドブック, 朝倉書店, 1991; 1-558.
- Thorpe JE. Rhythmic Activity of Fishes. Academic Press. 1978; 1-312.
- Boujard T, Leatherland JF. Circadian rhythms and feeding time in fish. *Env. Biol. Fish.* 1992; **35**: 109-131.
- Tabata M. Photoreceptor organs and circadian locomotor activities in fish. In: Ali MA (ed) *Rhythms in Fishes*. Plenum Press, New York, 1992; 223-234.
- 飯郷雅之. 魚類の日周リズムの形成機構に関する研究. 日本誌 1999; **65**: 617-620.
- Cahill GM, Besharse JC. Circadian rhythmicity in vertebrate retinas: Regulation by a photoreceptor oscillator. *Prog. Retinal Eye Res.* 1995; **14**: 267-291.
- Gern WA, Greenhouse SS, Nervina JM, Gasser PJ. The rainbow trout pineal organ: An endocrine photometer. In: Ali MA (ed) *Rhythms in Fishes*. Plenum Press, New York. 1992; 199-218.
- Ekström P, Meissl H. The pineal organ of teleost fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.* 1997; **7**: 199-284.
- Sánchez-Vázquez FJ, Madrid JA, Zamora S, Iigo M, Tabata M. Demand feeding and locomotor circadian rhythms in the goldfish, *Carassius auratus*: dual and independent phasing. *Physiol. Behav.* 1996; **60**: 665-674.
- Adron J, Grant PT, Cowey CB. A system for the quantitative study of the learning capacity of rainbow trout and its application to the study of food preferences and behaviour. *J. Fish Biol.* 1973; **5**: 625-636.
- 田畑満生編. 魚類の自発摂餌—その基礎と応用. 恒星社厚生閣, 東京. 2001; 1-127.
- Boujard T, Dugy X, Genner D, Grosset C, Grig G. Description of a modular, low cost, eater meter for the study of feeding behavior and food preferences in fish. *Physiol. Behav.* 1992; **52**: 1101-1106.
- Sánchez-Vázquez FJ, Tabata M. Circadian rhythms of demand-feeding activity and locomotor activity in rainbow trout. *J. Fish Biol.* 1998; **52**: 255-267.
- Boujard T, Moreau Y, Luquet P. Diel cycles in *Hoplosternum littorale* (Teleostei): entrainment of feeding activity by low intensity coloured light. *Env. Biol. Fish.* 1992; **35**: 301-309.
- Sánchez-Vázquez FJ, Azzaydi M, Martinez FJ, Zamora S, Madrid JA. Annual rhythms of demand-feeding activity in sea bass: evidence of a seasonal phase inversion of the diel feeding pattern. *Chronobiol. Int.* 1998; **15**: 607-622.
- Madrid JA, Azzaydi FJ, Martinez M, Zamora, Sánchez-Vázquez FJ. 自発摂餌と成長. 「魚類の自発摂餌—その基礎と応用」(田畑満生編) 恒星社厚生閣, 東京. 2001; 91-107.
- Boujard T. Diel rhythms of feeding activity in the European catfish, *Silurus glanis*. *Physiol. Behav.* 1995; **58**: 641-645.
- Toguyéni A, Fauconneau B, Boujard T, Fostier A, Kuhn ED, Mol KA, Baroiller J-F. Feeding behaviour and food utilization in tilapia, *Oreochromis niloticus*: effect of sex-ratio and relationship with the endocrine status. *Physiol. Behav.* 1997; **62**: 273-279.
- Kohbara J, Hidaka I, Kuriyama I, Yamashita M, Ichikawa M, Furukawa K, Aida K, Sánchez-Vázquez FJ, Tabata M. Nocturnal/diurnal demand-feeding pattern of yellowtail *Seriola quinqueradiata* under different keeping conditions. *Fisheries Sci.* 2000; **66**: 955-962.
- 古川 清. マダイの自発摂餌. 「魚類の自発摂餌—その基礎と応用」(田畑満生編) 恒星社厚生閣, 東京. 2001; 9-19.
- 田畑満生. 自発摂餌のリズム. 「魚類の自発摂餌—その基礎と応用」(田畑満生編) 恒星社厚生閣, 東京. 2001; 61-69.
- Sánchez-Vázquez FJ, Iigo M, Madrid JA, Tabata M. Pinelectomy does not affect the entrainment to light nor the generation of the circadian demand-feeding rhythms of rainbow trout. *Physiol. Behav.* 2000; **69**: 455-461.
- Alanärä A. 摂餌行動の社会性. 「魚類の自発摂餌—その基礎と応用」(田畑満生編) 恒星社厚生閣, 東京. 2001; 43-60.
- Sánchez-Vázquez FJ, Yamamoto T, Akiyama T, Madrid JA, Tabata M. Selection of macronutrients by goldfish operating self-feeders. *Physiol. Behav.* 1998; **65**: 211-218.
- Sánchez-Vázquez FJ, Yamamoto T, Akiyama T, Madrid JA, Tabata M. Macronutrient self-selection through demand-feeders in rainbow trout. *Physiol. Behav.* 1999; **66**: 45-51.
- Yamamoto T, Shima T, Furuita H, Shiraishi M, Sánchez-Vázquez FJ, Tabata M. Influence of decreasing water temperature and shortening of the light phase on macronutrient self-selection by rainbow trout *Oncorhynchus*

- mykiss* and common carp *Cyprinus carpio*. *Fisheries Sci.* 2001; **67**: 420-429.
- 28) Houlihan D, Boujard T, Jobling M (eds). *Food Intake in Fish*. Blackwell Science, London. 2001: p. 1-418.
- 29) Azzaydi M, Madrid JA, Zamora S, Sánchez-Vázquez FJ, Martínez FJ. Effect of three feeding strategies (automatic, ad libitum demand-feeding and time-restricted demand-feeding) on feeding rhythms and growth in European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture* 1998; **163**: 285-296.