

論文内容の要旨

氏 名	福田 漢生			
学位の種類	博士（農学）			
学位記番号	農第138号			
学位授与の日付	平成22年3月23日			
学位授与の要件	学位規程第4条第1項該当			
学位論文題目	クロマグロの群行動の発達過程とそのメカニズムに関する研究			
論文審査委員	（主査）	教授	山根	猛
	（副主査）	教授	塚正泰	之
	（副主査）	教授	澤田好	史
	（副査）	准教授	高木	力

多くの魚類は、生活史の一部または全体を、魚群と呼ばれる複数個体の魚の社会的集団の中で送る。今日でも、世界で生産される水産物の中で、群れを形成する浮魚類の占める割合は高く、これらの資源を持続的に利用するための適正な漁業生産のシステムが必要とされている。その上で、魚群の行動とその漁具に対する反応を理解することは必須の課題であり、このような全体の観察が困難な事象を理解し予測するためには、群行動の特徴がそれを構成する各個体によって、どのように誘発されているのかのメカニズムを明らかにすることが求められる。

実際の魚群行動の時空間的な最小スケールは、2個体間の一瞬の行動伝播であり、これが時空間的に連続することによって、ある特徴を持った魚群行動が創発すると考えられる。すなわち、魚群の特徴が誘発されるメカニズムを明らかにするためには、近接個体の動きがどの感覚器で受容され、それが脳神経系によって処理された結果どのような行動決定が下され、その出力として個体間の行動連鎖がどのように起こり、群れが特徴付けられるのかを適切に評価することが重要となる。しかし、このような複雑な系を、単なる観察実験から明かにすることは困難を伴う。

そこで本研究では、太平洋クロマグロ *Thunnus orientalis* を対象に、感覚器の機能、遊泳能力、個体間の行動伝播に着目し、それぞれの組織の機能や行動が、孵化直後の未発達な段階から成長に伴って発達する過程を明らかにし、最終的に極性の強い魚群が発現するまでを、発生生物学的視点に基づいて明らかにすることを試みた。視覚での刺激入力が個体の行動決定要因にどのように作用し、その結果として個体間にどのような行動連鎖が起こり、魚群の極性と同時性が誘発されるのかという、群形成のメカニズムを明らかにすることが本研究の目的である。

**魚群行動の個体発生**

本種の群行動の発達過程を明らかにすることを目的に、孵化後17-55日齢の個体を対象に室内行動実験を行い、群の近接性と同調性、および個体間の行動伝播について解析した。その結果、本種の群形成が、仔魚期から稚魚期への変態が完了した直後である24-27日齢（体長25-30 mm）に発現することが明らかとなった。この群形成の発現時期は、個体の遊泳様式が間欠的な高速遊泳から、連続的な巡航遊泳に変化した時期と一致していた。この遊泳様式の変化は、個体の成長と遊泳力の向上に伴って、流体力学的な環境が粘性力の支配的な環境から慣性力が支配的となる環境へと遷移したことへの適応であると考えられ、これによる巡航遊泳の開始が群形成の発現を促す要因の1つとなる可能性が示された。

この群形成発現時期の個体の行動を、高速度カメラを用いて解析した結果から、群形成発現前と比較して発現後の個体の反応潜時および運動時間が短くなることが明らかとなった。この結果から、極性の強い魚群を形成するためには、他個体の行動に対して短い潜時で反応行動を示すこと、短い時間で他個体の動きに同調することが必要となる事が示された。また、実験期間を通して、暗環境では個体が群れを形成しなかったことから、本種が群形成する際に視覚に依存して他個体の動きを知覚していることが示された。

#### 環境光の変化に対する応答の発達的变化

本種の群形成に重要な役割を果たしていることが示唆された視覚に着目し、視覚の機能発達が群行動の特徴に与える影響を明らかにすることを目的に、室内行動実験と個体の網膜の組織学的観察を行った。孵化後25, 40, 55日齢の個体を対象とし、視覚から得られる情報量を制限するために、室内行動実験の環境照度を0.01, 0.05, 0.5, 5, 30, 300 lxの6段階に設定し、当該魚の群行動の特徴と網膜順応状態を調べた。さらに、環境照度を0.01 lxから300 lxに瞬時に上昇させた際の群行動の特徴と網膜順応状態を照度上昇後の時系列変化として明らかにした。その結果、20日齢の個体は5 lx, 40日齢では0.5 lx, 55日齢の個体では0.05 lx以上の照度環境下で網膜が明順応しており、時空間分解能の高い錐体細胞で光刺激を受容していることが示唆された。40, 55日齢の個体は、この明順応している照度条件において、極性の強い群を形成した。この結果は、本種が群形成する際に網膜の錐体細胞の機能が重要であることを示しており、55日齢の個体は、0.05 lxのような暗い環境でも錐体視が可能な視覚機能を獲得したことで、群形成が可能になったと考えられる。さらに、照度環境を瞬時に上昇させた実験からは、成長に伴って、暗順応から明順応への網膜運動反応がより短時間で完了することが、網膜の組織学的観察から示唆された。これは本種の行動に強い影響を与えており、55日齢の個体は照度上昇後から短時間で群形成を開始した。この結果は、成長に伴う視覚の機能発達によって、明け方のような光量増加時にも短時間で順応するようになり、短時間で視覚依存の行動が可能になることを示唆している。

#### 魚群行動物理モデルを用いた行動決定要因の推定

システム工学的手法を応用した群行動物理モデルを構築し、魚群を構成する各個体の行動決定要因を定量的に評価することを試みた。ここで用いた群行動物理モデルとは、個体の行動決定要因をいくつかの仮想的な力で表して運動方程式をたて、水槽実験結果に基づいてその力の構造を推定するものである。上述した行動観察実験によって、厳密にコントロールされたそれぞれの実験条件下における本種の時系列行動データをファインスケールで取得することができた。この時系列データを群行動モデルに適用することで、実現象をよく表現した群行動モデルの構築に成功した。

それにより、仔魚期から稚魚期への変態完了後から、行動決定要因の支配性が、その場に定位しようとする力から、ある一定の速度で泳ぎ続けようとする力へと遷移することが示された。またこの時期から、近接魚と遊泳ベクトルを揃えようとする力（成群力）の支配性が向上した。31日齢以降では、成群力が行動に強い支配性を持ったことから、本種が近接魚との距離の調節ではなく速度ベクトルを揃えることで極性の強い群れを形成していることが示された。また、40日齢の個体において、300 lx以上の照度条件下では成群力と壁からの影響力が強い支配性を持ったが、0.5 lxでは壁からの影響力の支配性が弱まった。その一方で、55日齢では壁からの影響力は照度環境に関わらずほぼ一定であった。これらの結果は、40日齢では環境照度が300 lxよりも弱くなると、壁からの影響を受けにくくなること、55日齢では環境照度に関わらず壁からの影響を受けながら遊泳していることが示された。上述したそれぞれの力の作用の定量的な評価は、群行動物理モデルを用いたことで初めて評価が可能となった。

#### クロマグロの群行動の発達過程とそのメカニズム

本種の群形成は、流体力学的な環境が粘性力の支配的な環境から慣性力が支配的となる環境へと遷移し、その繊維への適応として巡航遊泳を開始する時期に発現すると考えられた。この時期から、個体の行動決定要因では、ある固有の速度で遊泳し続ける力と、近接魚と速度ベクトルを揃えようとする力の支配性が向上し、個体間の行動伝播も観察されるようになる。しかし、群形成の発現直後の個体間行動伝播には、長い反応潜時と運動時間が必要となっており、平行遊泳性も低い。その後の成長に伴い反応潜時や運動時間が短くなることで群の高い平行遊泳性は実現された。すなわち、本種の群形成の発現には、巡航遊泳の開始が大きく関わっており、その後、群の極性が発達するためには、他個体の動きに対する反応行動を短時間で制御し達成するための、脳神経系を含む内的要因の発達の変化が必要となると考えられた。

論文審査結果の要旨

福田漢生のクロマグロの群行動の発達過程とそのメカニズムに関する研究に関する論文は、クロマグロの仔稚魚期における群行動の発達過程を、群の特徴の行動学的解明、組織生理学的手法を用いた視覚の機能解析、システム工学的手法を応用した魚群の行動決定要因解析のそれぞれを統合したアプローチで明らかにしたものである。クロマグロは、初期生活史情報に乏しい魚種であり、ここで得られた本種の行動記録は、本種の初期行動生態に関する重要な知見である。

本研究結果から、本種の群形成は、流体力学的な環境が粘性力の支配的な環境から慣性力が支配的となる環境へと遷移する時期に、その遷移への適応として巡航遊泳を開始する際に発現することが示された。これは、魚類の群形成の発現に関して、視覚や脳神経系のみでなく、魚体サイズや遊泳力も関わることを示した重要な報告である。

また、孵化後25-55日齢の間の成長に伴う視覚の機能発達によって、本種が夜間や水深100m以深のような暗い環境であっても視覚に依存した群行動が可能になることが示唆された。

これらの研究成果と、既存の報告にある本種の行動に関する断片的な報告は、良く一致しており、本研究成果が本種の初期生態を明らかにしていることが裏付けられている。

よって、本論文は博士（農学）の学位論文として価値あるものと認める。なお審査にあたっては、論文に関する専攻内の審査および博士論文発表会などの所定の手続きを経たうえ、平成22年2月9日、研究科教授会において、論文の価値ならびに博士の学位を授与される学力が十分であると認められた。

氏 名	石 川 和 也
学 位 の 種 類	博 士（農学）
学 位 記 番 号	農 第 1 3 9 号
学位授与の日付	平 成 22 年 3 月 23 日
学位授与の要件	学位規程第4条第1項該当
学 位 論 文 題 目	Physiological roles of Arabidopsis ADP-ribose/ NADH pyrophosphohydrolase (AtNUDX2, 6, and 7) in biotic and abiotic stress responses 生物的／非生物的ストレス防御応答におけるシロ イヌナズナ ADP-ribose/NADH pyrophosphohydrolase (AtNUDX2, 6, 7) の生理的役割
論文審査委員（主 査）	教 授 重 岡 成
（副主査）	教 授 角 田 幸 雄
（副主査）	教 授 深 溝 慶