

ブルーギルの食餌条件反応と 強化スケジュールの関係について

山手 浩司・高橋 正雄・今林 博道

広島大学生物生産学部, 東広島市 724

1990年5月17日 受付

要 旨 本研究では貯水池より捕獲した bluegill sunfish を用いて、輪くぐりを使った条件反応の形成過程を解析し、4タイプの強化スケジュール (CRF, FR, VR, EXT) で形成された反応の特性について、次の知見を得た。

- 1) CRF による条件反応の形成過程では、反応形成が進むにつれて初期の反応速度は上昇し、また初回の輪くぐりに要する時間は数秒の値まで短縮した。その後の反応速度は約5反応/分で安定した。
- 2) FR により形成された反応では強化した直後には休止が認められた。VR の場合、強化を伴わない反応速度は一定であった。
- 3) CRF により反応が形成された実験魚の EXT では消去が速やかに進行する傾向が見られたが、FR を経験した個体の EXT では反応の低下は著しくなかった。

緒 言

栽培漁業において、放流稚魚がその地先から逸散するのを防ぐため、種苗生産の段階で音を信号として用い、これと餌をシンクロナイズさせる訓練を行って放流後も音源下に魚を集めることに成功した藤谷ら (1977) の音響馴致の研究は、野外における魚の行動を制御できる可能性を示唆した。また Попов (1953) は、養殖池においてあらかじめ捕食者から逃避するように訓練された稚魚の生残が、訓練されていない稚魚の生残より著しく高いことを実験的に証明し、漁業生産の領域に条件付け技法の導入を提言した。

しかしこれらの技法を水産の技術として確立するためには、魚の学習能力、記憶力などについて明らかにしなければならないことが多い。従来、魚類に関してこれらの分野の研究は、ホ乳類、鳥類ほどでないにしても比較心理学、神経生理学的な観点からは数多く行なわれてきた (BITTERMAN, 1965; VORONIN, 1962; MACPHAIL, 1982; GLEITMAN and ROZIN, 1970)。

本研究では bluegill sunfish を用いて、食餌性道具的条件反応の形成能力と反応維持能力を実験的に検討し、様々な強化スケジュールを用いて条件付けのパラメーターを解析しようと試みた。bluegill sunfish を被検体にしたのは、本種が硬骨魚類の系統において高位なスズキ目に属し、その中枢神経も複雑な構造を示し、かつ淡水魚であるため扱い易い魚類であるからである。また同種は雑食性で摂餌行動を活発に行うことが報告されており、この点も選んだ理由の1つである (TAKAHASHI *et al.*, 1981b; TAKAHASHI *et al.*, 1984)。

強化スケジュールとは、魚が示す特定の行動 (ここでは所定の輪をくぐる行動) に対する餌の与え方をあらかじめ決めておくことであり、本実験に用いたのは次に述べる4タイプである (Fig. 1)。

CRF スケジュール：魚が輪をくぐれば必ず餌を与えるといったスケジュール。

FR スケジュール：輪をある決めた一定数くぐれば餌を1回与えるといった強化スケジュール。4回輪をくぐれば1回餌を与える場合は“FR4”という。

VR スケジュール：FR と同じく反応数に依存して強化されるが、強化されるたびに比率が変動するスケジュール。変動比率の平均が4ならば“VR4”という。

CRF Schedules



FR Schedules (FR4)



VR Schedules (VR4)



EXT Schedules



Fig. 1. Hypothetical examples of reinforcement schedules. Solid triangles indicate the time when the fish passed through a ring, and open circles indicate the time when the fish was supplied with a food pellet.

EXT スケジュール：輪をくぐっても餌を与えないという負の強化スケジュール。

実験方法

実験魚として bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) を 4 個体使用した。これらの魚は 1986 年 8 月 6 日に福山市熊野貯水池で釣りにより捕獲され、以後実験開始の 1986 年 9 月まで 30×90×45 cm の水槽において飼育したものである。また野生の bluegill sunfish は配合飼料（日本配合飼料 KK 製のマダイ稚魚用ペレット、平均重量 2.0~2.5 mg/粒、以下ペレットという）を通常食べないので、あらかじめペレットに馴れた同種の 3 個体と一緒に飼育し、ペレットに馴らした。

4 個体の実験魚は Fish A~D の名前で呼ぶこととし、その体長は 6.7~7.0 cm であった。実験室は実験時を除くと人の出入りがなく、タイマーにより 6:00 a.m.~6:00 p.m. ; D/L=12 h/12 h の照明とした。魚は 1 個体ずつ水温約 23°C の水槽 (60×30×36 cm) に収容され、側面と後面を白いビニールシートで覆った。これは、実験魚同志が相互に学習を促しあるいは妨害することを避け、外界からの視覚刺激による妨害を絶ち、また水槽ガラス面の鏡化を防止するためである。

実験期間中には、必要に応じて給餌器を設置し、遠隔操作で餌を与えることができたようにした。給餌器は TAKAHASHI *et al.* (1981a) が考案したものを使った。また実験中に操作体として使用した輪は、塩化ビニール製の方形枠 (81×81 mm) であり、2 本の針金を用いて方形枠の下辺を水槽中央の底から 70 mm の高さに設置した。実験装置および水槽中に輪を入れた様子については、Fig. 2 に示した。

実験魚を水槽に 1 日間安置して実験環境に馴らした。次に餌を輪に対して魚の反対側に呈示し、輪くぐりを誘導した。魚が水槽中の輪に近づかない場合や輪をくぐらない場合には、糸を付けた餌を輪の中央に配置して魚を輪に馴らした。この誘導操作は 2 日毎に 10 回行った。

10 回の誘導操作で 8 回輪をくぐった魚について、CRF スケジュールによる実験を開始した。この実験は 2 日毎に 15 分間行い、CRF による反応の形成過程を検討した。CRF スケジュールにより反応が形成されると、毎日、誘導操作を行うこととし、魚の反応速度について解析を試みた。この場合、前日の食べた餌の量

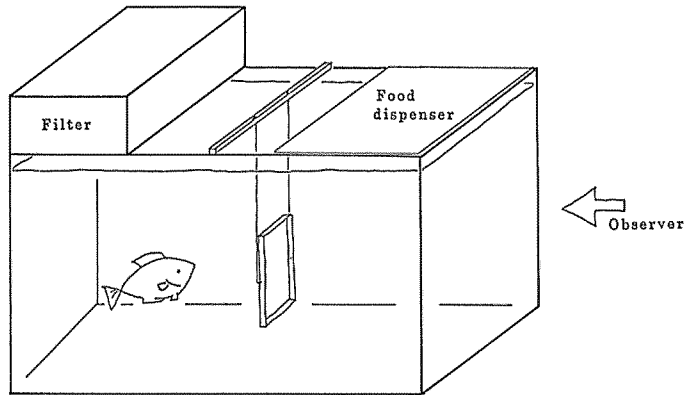


Fig. 2. Experimental fish kept in a tank.

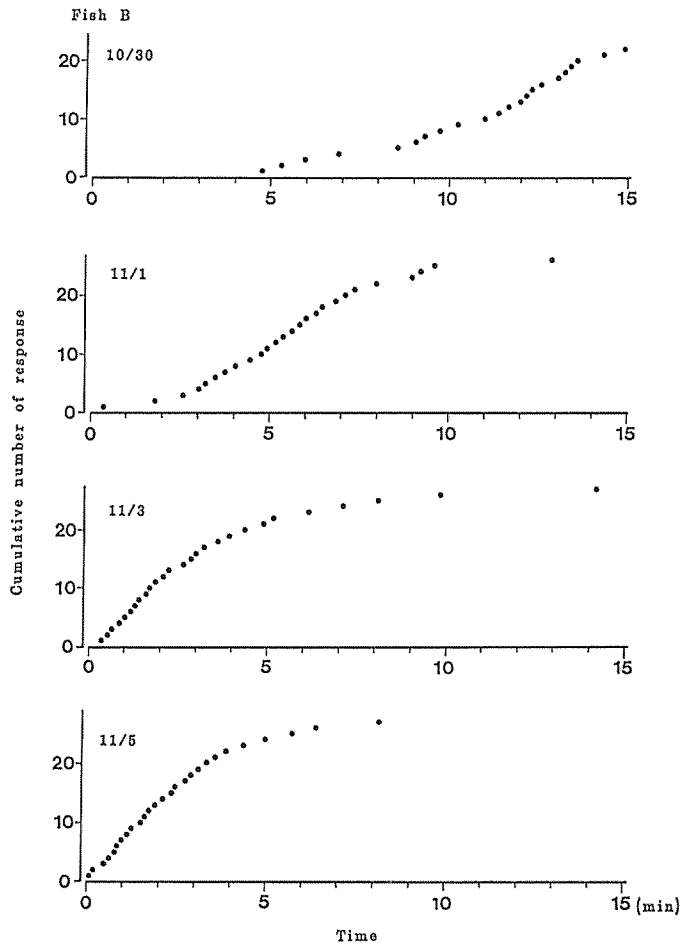


Fig. 3. Formation of the response on CRF schedule in fish B.

が当日の反応に影響を及ぼすと考えられるので、投餌をセッションあたり10~16個に制限した。

次に、Fish A では CRF スケジュールを継続したが、Fish B, C では FR4、Fish D では VR4 のスケジュールに変えて、毎日10回強化されるまで実験を行った。この実験を約25セッション続け、それぞれの強化

スケジュールにより形成された反応の特性について解析した。なお、セッション数とは実験日の回数である。

その後10セッションにわたり、全個体に EXT スケジュールを毎日15分間行い、それぞれの強化スケジュールにより形成された反応の消去過程の特性を検討した。なお、消去とは反応性の低下をさし、反応を全く忘れてしまうことを意味しない。

結果と考察

CRF スケジュールにより反応が形成される経過を、累積反応曲線で Fig. 3 に示した。この経過はどの実験魚も同様であったので、Fish B での結果を代表例として述べると、セッション数を重ねるに従って初期の反応速度は上昇していた。また魚が呈示されてから最初に輪をくぐり始めるまでの時間は、Fig.4 にも示すように数秒の値まで短縮した。CRF の反応は誘導操作を重ねるうち次第に形成されてゆき、一旦、形成されると、初期の強化において最高の反応速度を示すようになった。これは、TAKAHASHI *et al.* (1984) が行った“浮子つき条件付け”実験についても観測され、この状態となって初めて CRF による条件反応が形成されたとしている。

このように CRF により反応が形成された魚の累積反応曲線は初めは急峻であるので、初めの10反応をそれに要した時間で割った値を反応速度とし、セッション毎に Fig. 5 に示した。図をみると、どの実験魚においてもその反応速度は約5反応/分で安定していた。このように反応速度がセッション間で安定し、また個体間でほぼ等しいことは、CRF による条件付けが形成されたことを裏付けていたと考えられる。ところ

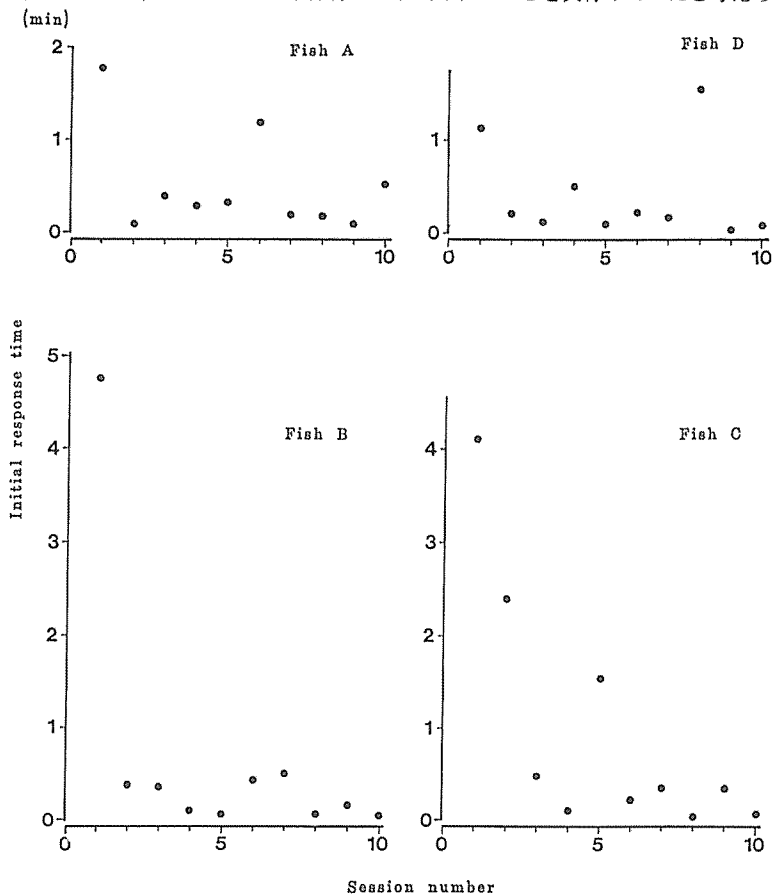


Fig. 4. Change in the time interval of initial response of fish A, B, C and D conditioned under CRF schedule.

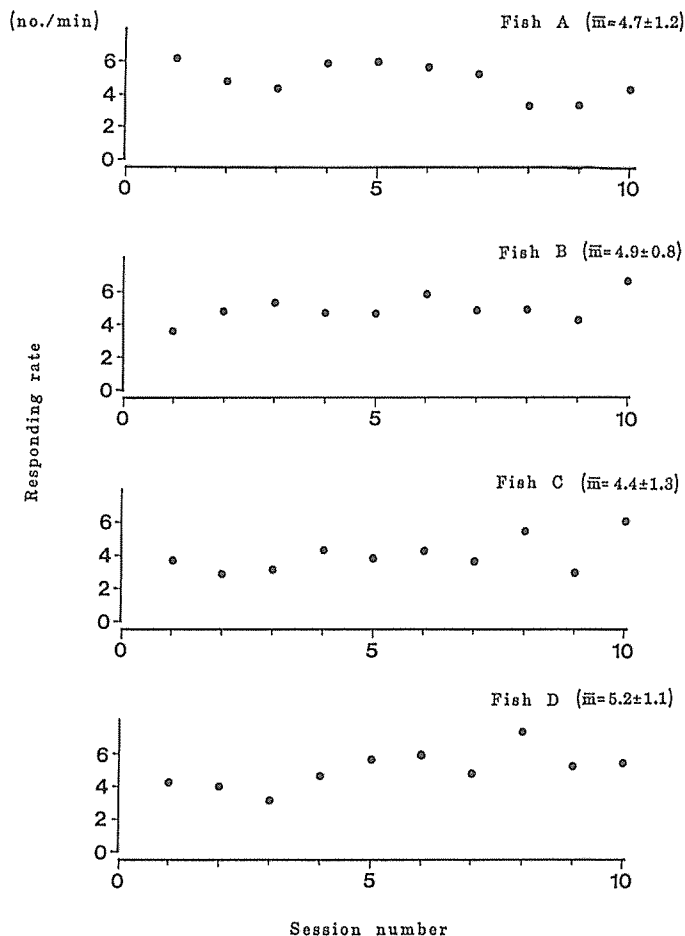


Fig. 5. Change in the responding rate of fish A, B, C and D formed on CRF schedule.

で、4個体間で反応速度に相違があるかどうかを MANN-WHITNEY のU-検定法によって検定した結果、Fish A (4.7反応/分) と Fish C (4.4反応/分) の間に5%の危険率で有意であったが、他の実験間に有意な差はみられなかった。

次に、CRF後に実施した各強化スケジュールにおける約20セッション目の累積反応曲線を Fig. 6 に示した。Fig. 7 には反応間隔を明確に示すために、反応回数と反応間隔の関係を求めた。また各強化スケジュールでの実験魚の行動の特徴についても比較・検討を行った。

CRFスケジュールを継続した Fish A の累積反応曲線は初めの10反応に限って直線的で、4.4~5.2反応/分の反応速度を示した。

FR4 スケジュール (Fish B, C) において、強化を伴わない反応速度は CRF の場合より高く、また強化した直後に次の反応が生じるまで幾分の遅れがみられた。その結果、累積反応曲線が階段状を呈した。本研究では、以後この遅れを“休止”と呼ぶ。このように FR4 で強化された後にあらわれる休止は、CRF での反応間隔より長いので、その休止は魚が餌を食べるためだけに費やした時間とはいえない。

VR4 スケジュール (Fish D) において、強化を伴わない反応速度は一定で、また強化後の休止はほとんどみられなかった (Fig. 7)。その結果、累積反応曲線は直線的となっていた。

REYNOLDS (1975) は種々の強化スケジュールにより形成された反応について、それぞれの累積反応曲線が特徴的であることを指摘している。ハトの FR スケジュールにおいて、強化を伴わない反応速度は一定で高い値を維持し、また強化後に休止が起こっている。同様に、VR スケジュールにより形成された反応速度は

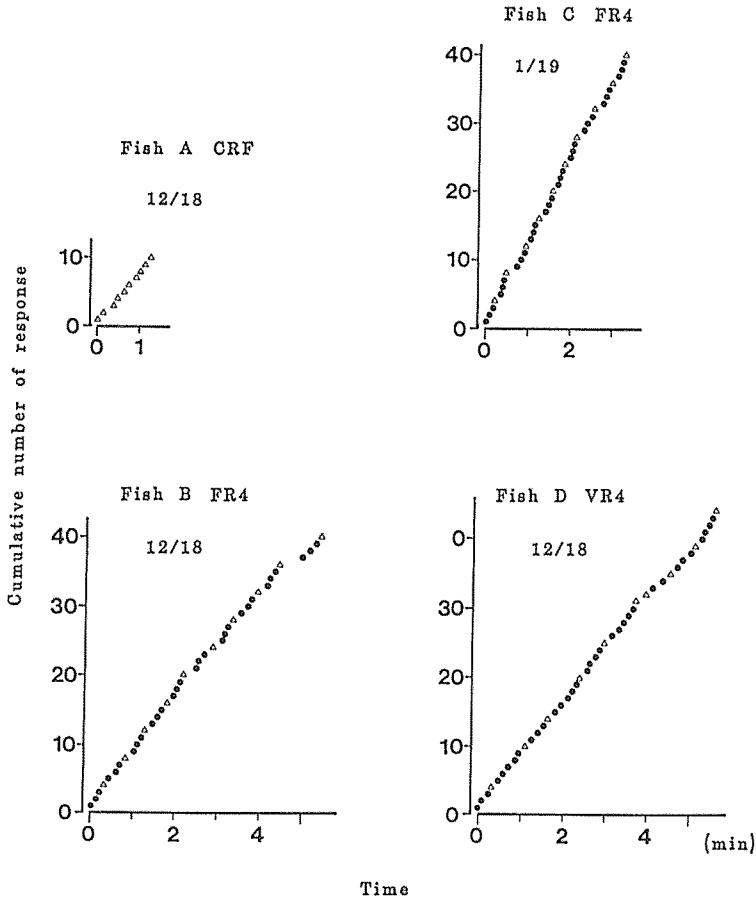


Fig. 6. Cumulative response curves of fish A (CRF schedule), B and C (FR4 schedule), and D (VR4 schedule). Solid circles indicate the response non-reinforced, and open triangles the response reinforced.

一定であるとしている。これは、本研究で対象とした bluegill sunfish でも明瞭にみられた特徴である。

次に、CRF と FR4 により反応が形成された実験魚に対して、EXT スケジュールを行った場合のセッション毎の累積反応曲線を Fig. 8 に示した。いずれの個体でも、初期のセッションでは反応が持続したが、セッションが進むと輪を呈示してから5分後に、反応速度が低下する点では共通していた。

CRF により反応が形成された Fish A の EXT の場合、第1セッションでは15分間にわたり反応がほぼ持続したが、第3セッション以降では最初の5分間の反応数が著しく低下し、消去が速やかに進行していた。これは、CRF という連続的強化を経験していた個体であったためと考えられる。

FR4 により反応が形成された Fish C の EXT の場合、最初の5分間の反応数の低下傾向は CRF と比べて顕著でなかった。間歇強化スケジュールである FR により反応が形成された個体は、輪をくぐっても餌をもらえないという操作を経験していたために消去しづらかったと考えられる。

そこで、15分間の平均反応速度を個体別に求めると (Fig. 9)、CRF により反応が形成された Fish A の EXT は、第1セッションで高い反応速度を示したが、セッションが進むと著しく低い値で安定した。FR4 により反応が形成された Fish B, C の EXT は、第1セッションでの高い反応速度が漸次低下していた。しかしどの個体においても、第10セッションまでは反応が完全に消失することはなかった。これは、EXT が速やかに進行するホ乳類や鳥類の例にはみられず (VORONIN, 1962)、魚類特有の現象であると考えられる。

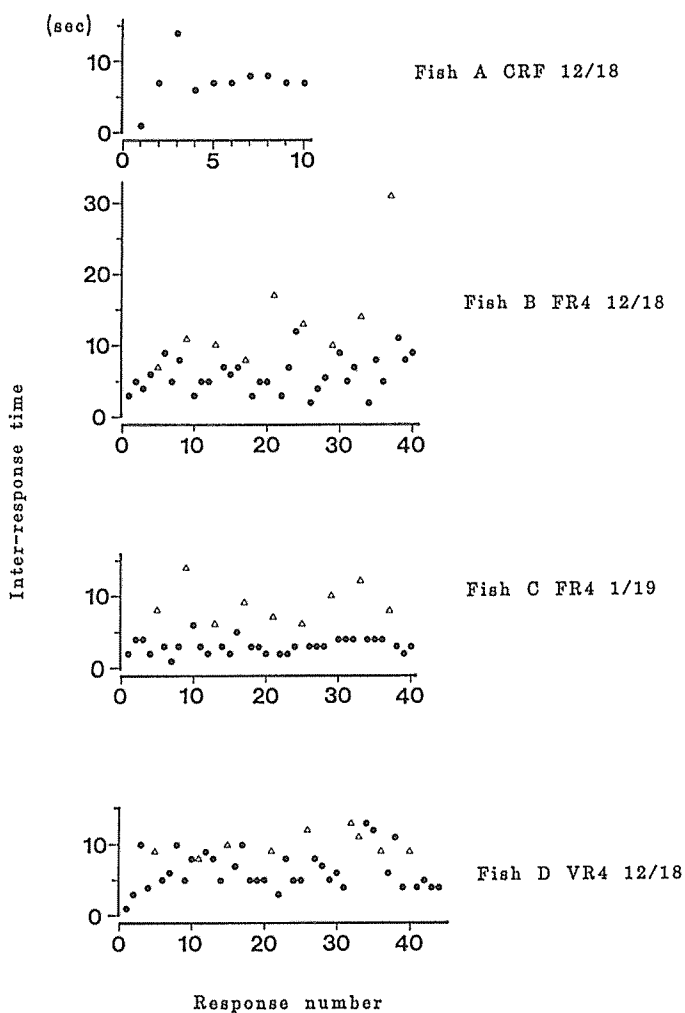


Fig. 7. Change in the inter-response time of fish A (CRF schedule), B and C (FR4 schedule), and D (VR4 schedule). Solid circles indicate the time from the occurrence of non-reinforced response to that of succeeding one, and open triangles indicate the time from the occurrence of reinforced response to that of succeeding one.

議 論

本研究において明らかになったことは、真骨魚類の一種である bluegill sunfish は餌により強化される道具的条件付けを形成することが可能であるということである。

本研究で用いた強化スケジュールは魚類一般の摂餌、逃避などの様々なモデルである。しかし、CRFといった連続強化は自然にはほとんど存在せず、VRといった変動的強化スケジュールが自然界によくみられると推察される。そのため自然界では、様々な強化にかかわらず特定の反応速度を示すことが多いものと考えられる。間歇強化スケジュールはその強化の段階で安定した高い反応性を示すので、魚類の行動制御にあたってこれを逆に利用することもできるであろう。負の強化である EXT を間歇強化スケジュール下で形成した bluegill sunfish に用いると、初期反応がなかなか消失しにくいという特性は、種苗生産の現場におい

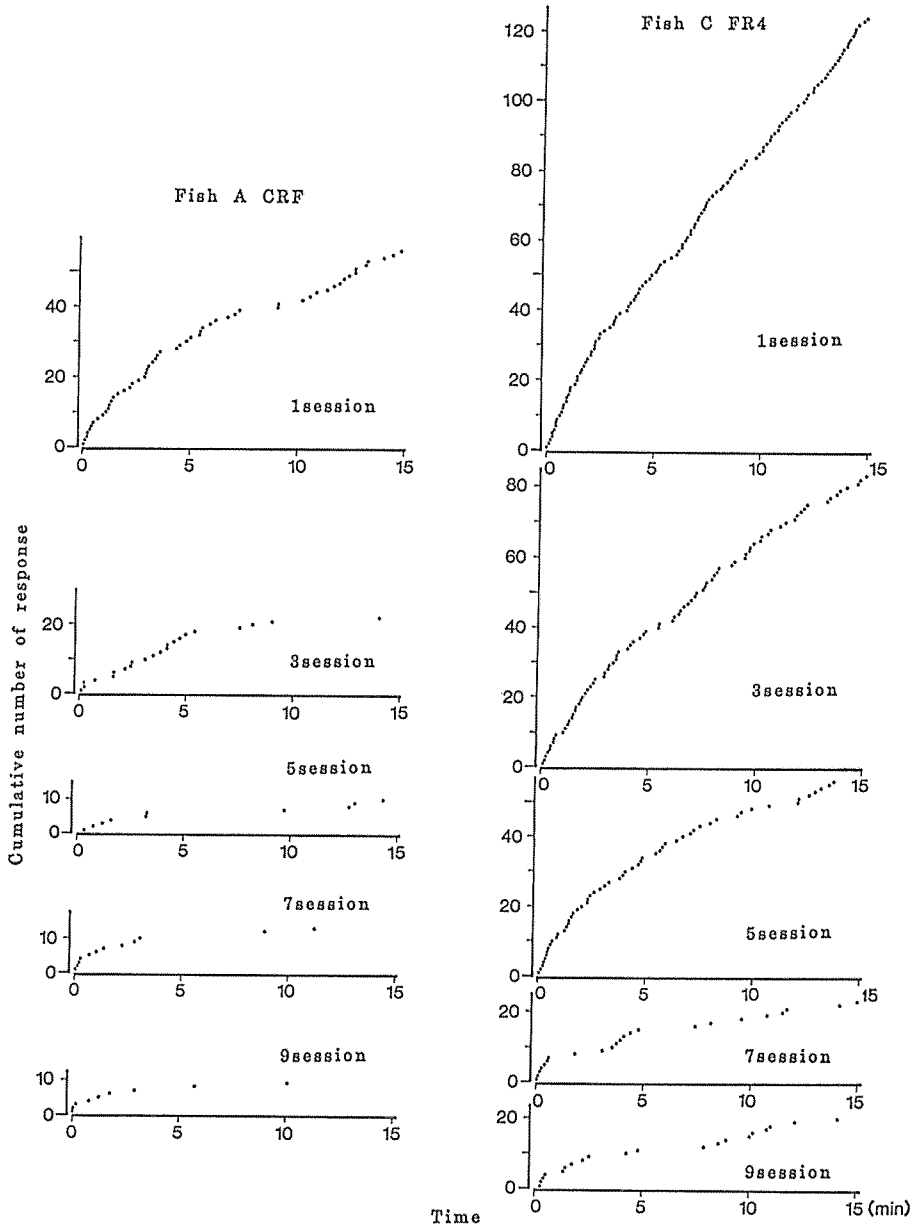


Fig. 8. Cumulative response curves of fish A (VRF schedule) and C (FR4 schedule), in the course of extinction.

でも注目すべきことである。

引用文献

- BITTERMAN, M. E., 1965, In "Psychobiology; The biological bases of behavior" (Scientific American ed.), pp. 151-157, W. H. Freeman & Company, San Francisco & London.
- GLEITMAN, H. and ROZIN, P., 1970, Learning and memory. *Fish Physiology*, 4:191-278.
- 藤谷 超・阪口清次・福原 修, 1977, マダイの音響順致. *Proc. 3rd Japan-Soviet Joint Symp. Aquaculture*:205-214.

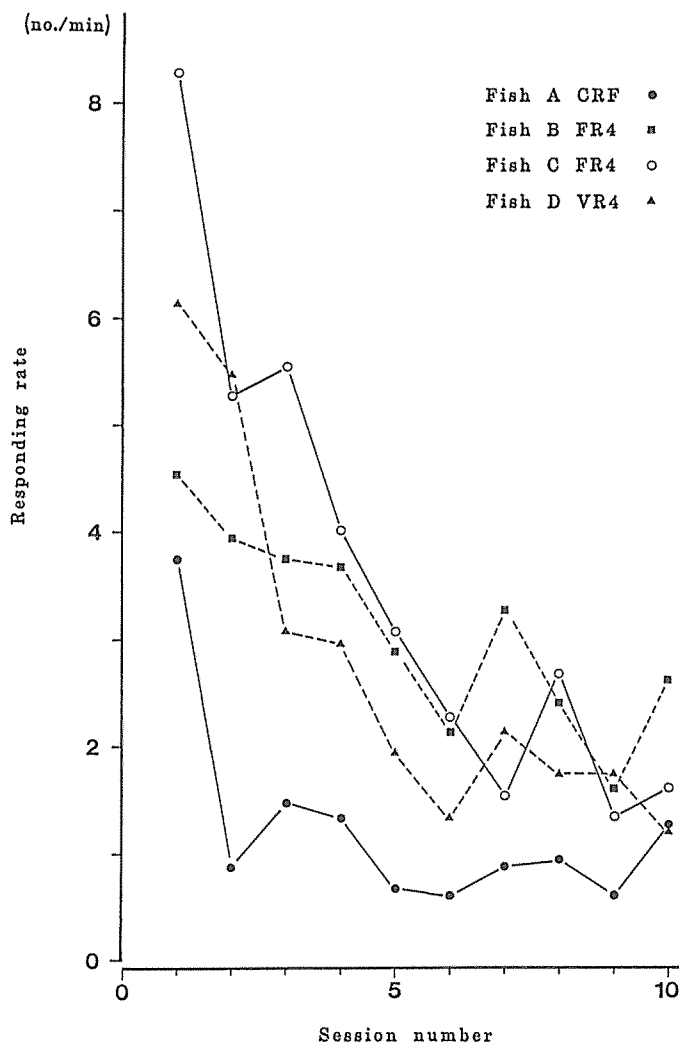


Fig. 9. Change in the responding rate formed on 3 types of reinforcement schedules in fish A~D, in the course of extinction.

МАСРНАЙЛ, Е. М., 1982, Brain and intelligence in vertebrate. pp. 44-113, Clarendon Press, Oxford.

Попов, Г. В., 1953, Материалы к изучению оборнительных условных рефлексов мальков рыб. Журн. Выс. Нерв. Деятель., 3:774-788.

REYNOLDS, G. S., 1975, Оперант-психология入門 (浅野俊夫訳). pp. 64-84, サイエンス社, 東京.

ТАКАHASHI, M., MURACHI, S. and MORIWAKI, S., 1981a, A feeding device for fishes designed for experimental use. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 47:1131-1134.

ТАКАHASHI, M., MURACHI, S., SEKITANI, T., MORIWAKI, S. and OGAWA, T., 1981b, Formation of the "Bobber Upthrust Response" for food-obtaining in bluegill sunfish *Lepomis macrochirus*. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 47:1135-1140.

ТАКАHASHI, M., MURACHI, S., MORIWAKI, S. and OGAWA, T., 1984, The response level of bluegill sunfish *Lepomis macrochirus*, to a demand feeder. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 50:1475-1480.

VORONIN, L. G., 1962, Some results of comparative-physiological investigations of higher nervous activity. Psychological Bulletin, 59:161-195.

**Relation of Characteristics of Conditioned Feeding
Response to Types of Reinforcement Schedule in
Bluegill Sunfish *Lepomis macrochirus***

Kouji YAMATE, Masao TAKAHASHI and Hiromichi IMABAYASHI

*Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University,
Higashi-Hiroshima 724, Japan*

Bluegill sunfish, which were collected from the Kumano reservoir in Fukuyama, were conditioned so that they swam through a specified frame for obtaining a reward of food pellets. Process of the formation of conditioned response in the fish was analyzed. And also characteristics of the response acquired on 4 different types of reinforcement schedules were compared with each other.

The results obtained were as follows;

1) When the fish were conditioned under the continuous reinforcement schedule (CRF), the initial rate of responding increased from a low level at early phase of formation to asymptotic ca. 5 resp./min, and moreover the time interval of initial response shortened from 5 min or so to few seconds.

2) When conditioned under the fixed ratio reinforcement schedule (FR), the acquired responses were characteristic in that the responding following a reinforced responding took a rest. In the response formed on the variable ratio reinforcement schedule (VR), there was no such a rest but the responding without reward appeared at almost constant rate.

3) Extinction schedule (EXT) evidenced that the responses formed on CRF schedule tended to extinguish more easily than the responses formed on the other schedules.