

色弁別学習を用いたスナダコとマダコの色覚比較

川村 軍蔵, 信時 一夫, 安樂 和彦, 田中 淑人, 岡本 一

(2000 年 3 月 16 日受付, 2000 年 7 月 28 日受理)

鹿児島大学水産学部

Color Discrimination Conditioning in Two Octopus
Octopus aegina and *O. vulgaris*.Gunzo Kawamura,* Kazuo Nobutoki, Kazuhiko Anraku,
Yoshito Tanaka, Masaru Okamoto

Faculty of Fisheries, Kagoshima University, Kagoshima 890-0056, Japan

In order to investigate the color vision in Octopoda, color discrimination conditioning and transposition tests were done with two octopuses, *Octopus aegina* and *O. vulgaris* in tanks. The animals were trained to discriminate by touch between blue (25 mm in diameter, reflectance $\lambda_{\max} = 460$ nm) and white or light shaded balls (negative balls) for a food reward. The balls were presented simultaneously in front of a shelter wherein each animal resided. After the completion of the conditioning, the negative balls were substituted with ones of different shades of gray (G1 to G5 in the order of reflectance), and transposition tests were done to examine the possibility of darkness-based discrimination.

In the transposition tests, *O. aegina* showed correct responses at 70–100% to the blue ball irrespective of the shades of grey employed, implying the possession of color vision. *O. vulgaris* changed the choosing response with the shades of gray employed, indicating the darkness-based choosing and lack of color vision; biased to blue at G1, random at G2, biased to gray at G3 and G4 which were darker than the blue, and biased to blue at G5 which was much darker than the blue.

キーワード: 色覚, マダコ, スナダコ, 学習実験, 頭足類

イカ・タコ用の釣り具は彩色されていて, 伝統的に漁業者の間で部分的に赤く彩色することが肝要とされてきたのは, 通常漁獲の対象になる頭足類が色覚をもつと信じられているからであり, その根拠は頭足類が環境色に合わせて体色模様を変えることにあった。¹⁾ タコ類の色覚については 1900 年代になってから多くの行動観察と行動実験が行われたが, 色覚の有無についての結論は得られなかった。²⁾ 一方, 近年になって網膜の感光色素が調べられ, これまで調べられた 24 種の内 23 種の頭足類の感光色素は一種類であることから, 頭足類は色盲であると考えられるようになった。^{3,4)} ERG に Purkinje shift がみられない⁵⁻⁷⁾ ことも感光色素が一種であることと一致し, また, これまでの学習実験は頭足類が色

を識別できることを証明できなかった^{8,9)} ことも色盲の根拠になっている。ホタルイカ *Watasenia scintillans* は 3 種類の感光色素をもつことが明らかになりながら,¹⁰⁻¹³⁾ 頭足類唯一の例外として扱われている。しかし, マダコ *Octopus vulgaris* を使った学習実験は色覚をもつことを証明できなかったが,^{8,9)} 色盲であることも明確に証明できたとはいえない。Budelman¹⁴⁾ が指摘するように, ホタルイカ以外の頭足類全てが色盲とはまだいえない。

本研究はタコの色覚の有無を学習実験によって明らかにすることを目的とし, 実験には入手が容易なスナダコ *O. aegina* とマダコを用いた。スナダコはこれまで視覚研究の対象になったことはない。

* Tel : 81-99-286-4240, Fax : 81-99-286-4015, E-mail : kawamura@zero.fish.kagoshima-u.ac.jp

材料と方法

供試個体は、鹿児島県東町漁協所属の漁業者が簗漁具で捕獲したものと、鹿児島大学水産学部附属水産実験所の近くの沿岸で筆者らが潜水捕獲したもので、同実験所で実験を行った。マダコは水槽実験に適した小型の個体を選択した。

スナダコの実験期間（7月）は産卵期にあたり、実験水槽に収容した直後に産卵・卵保護行動を行って摂餌を停止した個体を排除し、5個体（体重95–165 g）を学習実験に使用した。

マダコの実験期間は10月～12月で、実験水槽から逸出した個体と実験途中で摂餌を停止した個体を排除して、7個体（体重155–290 g）を学習実験に使用した。

学習実験に用いたアクリル製水槽（60×45×45 cm）には、シェルターとして観賞魚用の素焼きの卵型蛸壺（直径7.5 cm、奥行き12 cm）を置いた。学習完成個体を模倣する個体間の学習移転¹⁵⁾を防ぐため、水槽外側を薄茶色の紙で覆って隣り合う水槽の供試個体を視覚的に隔離した。

供試個体の餌付けにはキビナゴ *Spratelloides japonicus* とイソガニ *Hemigrapsus sanguineus* を餌とした。マダコとスナダコはイソガニを嗜好したが、食べ残した殻が水槽水質を悪化させるとわれたため、餌付け完成後はキビナゴのみを与えた。

実験水槽に収容した供試個体が水槽環境に慣れて常にシェルター内に居るようになってから、予備訓練と色球弁別訓練および移調試験を以下の手順で行った。

予備訓練 壺内で両眼を壺の入口に向け、左右の第一腕あるいは第二腕も外に出している個体に、糸で垂下した青色球（直径25 mm）に触れてから餌を捕る訓練を行った。供試個体は腕の近くで上下に軽く振った青色球に腕の先で触れようとするので、触れた直後にピンセットで餌を腕に与えることを繰り返した。球の色を青にしたのは、タコ類の感光色素のピーク波長が470–475 nmにあるためで、³⁾用いた青球の反射スペクトルのピーク波長は460 nmであった（Fig. 1）。両種とも25回の訓練（一回の投餌量キビナゴ約0.7 g）で、両種の全個体が球に触れてから餌を捕ることを学習した。訓練完成時には、壺に入ったまま腕で球に触れる個体と壺から出て球に触れる個体があった。

色球弁別訓練 予備訓練を完成した個体を用い

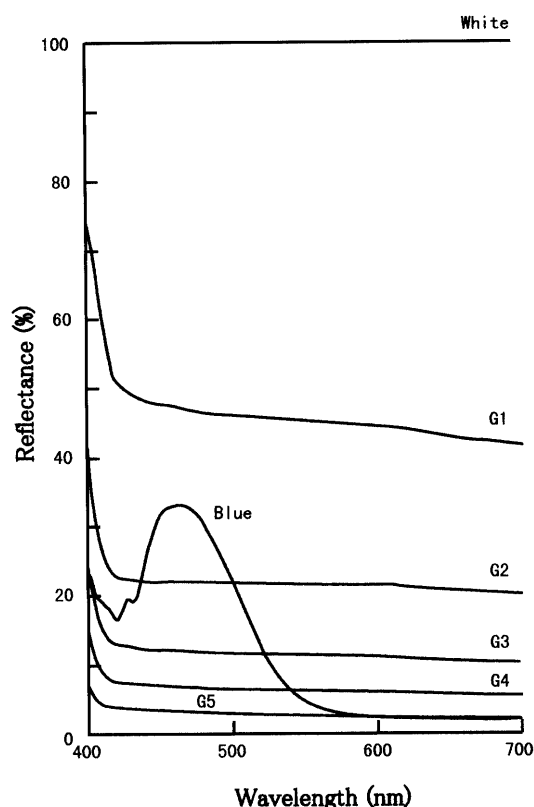


Fig. 1. Spectral reflectance of the color balls used in the conditioning and transposition tests. G1–G5, gray 1–gray 5.

て、色球弁別訓練を行った。正刺激物標とし予備訓練時の青色球を用い、負刺激物標として青色球と同じ大きさの白色球（スナダコ5個体#1～#5とマダコ4個体#1～#4）あるいは灰色球（Fig. 1におけるG1、マダコ3個体#5～#7）を互いに25 cm離して同時呈示した。負刺激を2種類にしたのは、青と白の組み合わせではコントラストが大きすぎることで危惧されたためである。呈示球の左右の位置は乱数表に従って無作為とし、供試個体の反応が弱い時には呈示球を上下に動かした。10回の呈示を1セットとして呈示を繰り返したが、供試個体の摂餌行動の強さが日によって変動したため、一日の呈示数は1～7セットであった。各呈示の時間間隔は5～20分とし、球呈示後に3分間供試個体に全く動きがなかった場合と誤反応の場合は球を回収して次の再呈示に備えた。供試個体の反応が極度に鈍い場合は、その個体の次のセット開始を翌朝に延期した。弁別学習完成の基準を、セット内の正答率70%以上が3回連続した場合（2項分布に従うと偶然に起こる確率 $p=0.0016$ ）とした。

移調試験 供試個体が色盲でも弁別訓練で呈示した2つの球を明度の違い（正刺激の青球は負刺激球より明度が低い）で弁別可能である。この可能性を検証するために、負刺激球の明度を段階的に変えて、訓練を完成した個体に対して移調試験を行った。供試個体が色盲であれば、同時呈示された負刺激球の明度が青色の明度に近いと、混同してランダムに両者を選択することが期待される。青球の有意選択基準を正反応率80%以上あるいは20%以下（いずれも偶然に起こる確率 $p=0.044$ ）とした。正反応率が有意に高い場合は青球への偏りを意味し、低い場合は灰色球への偏りを意味する。それぞれの移調試験の間で、弁別訓練に用いた2つ球を1～2回呈示して学習が維持されていることを確認した。

移調色はスナダコとマダコ#1～#4ではG1, G3, G5を使い、マダコ#5～#7では新しく塗った球を加えてG2～G5を使った。G5はヒトの眼にはほぼ黒に近い。灰色は黒と白の合成樹脂塗料（油性、アサヒペン）の配合を変えてつくったもので、使用した色の反射スペクトルを分光光度計（島津UV-200S, 積分球202-32368）で測定した（Fig. 1）。

実験水槽の照明は、実験室の窓を暗幕で覆って室内天井灯（蛍光灯36 W×8本）で行い、色球呈示部水面上の照度（ミノルタT-1Mで測定）は110～156 lxであった。水槽水はエアレーションに加えて流水換水（3 L/min）とした。実験が長期であったため水槽水温はスナダコの場合で23.5～24.2℃、マダコの場合で16.6～25.6℃であった。

結 果

両種のタコとも、呈示球への反応が極度に鈍かった個体は一晩の休止によって翌日は反応を回復した。種別の結果は以下の通りである。

スナダコ 個体#1の弁別訓練と移調試験における正反応率の時系列をFig. 2に示した。いずれの個体も1～3セット目の訓練で正答率70%以上に達し、3～6セット目で学習が完成されたと判定された。

移調試験では、個体#1は常に青色球を有意に高頻度で選択した（Fig. 2, Table 1）。正反応率を移調色別にみると、青とG5の組み合わせでは常に青が有意に高頻度で選択され、G3では5個体中3個体が青を選択した。G1では、#4はG1の移調試験前に摂餌を停止したため移調試験をできなかったが、#1が青を選択し、他の3個体は有意ではないが70

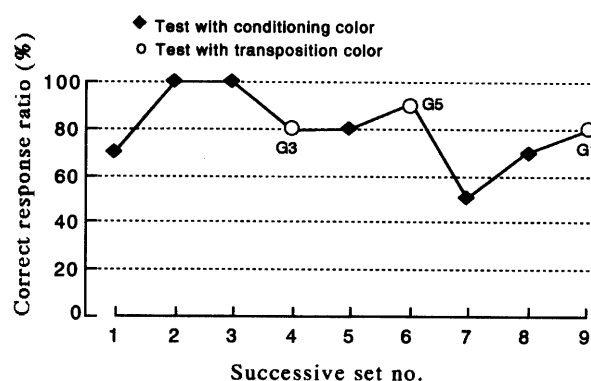


Fig. 2. *Octopus aegina*. Time series showing the correct response (choosing the blue ball) in the conditioning and transposition tests with specimen #1. One set consists of ten presentations.

Table 1. *Octopus aegina*

Color in conditioning	Specimen	Transposition color		
		G1	G3	G5
Blue and white	#1	80	80	90
	#2	70	40	100
	#3	70	80	90
	#4		70	80
	#5	70	90	90

Percentage correct response ratios to the blue ball after substituting the white ball by three shades of grey (G1, G3, and G5) in the transposition tests. The result with #4 for G1 was not obtained as this specimen did not complete responses to ten presentations of G1. Correct response ratio: number of correct responses in ten presentations.

%の高位で青を選択した。以上の移調試験の結果、スナダコの色球弁別学習は明度の違いに基づく弁別であった可能性は否定される。

マダコ 個体#5の弁別訓練と移調試験における正反応率の時系列をFig. 3に示した。青と白で弁別訓練された個体では#1と#2は4セット目で学習が完成されたと判定され、#3と#4は最初のセットから正答率70%以上に達して3セット目で学習が完成されたと判定された。青とG1で弁別訓練された個体では#6と#7が4セット目で学習が完成されたと判定され、#5は最初のセットから正答率70%以上に達して3セット目で学習が完成されたと判定された。

移調試験結果の要約をTable 2に示した。正反応率を移調色ごとにみると、G1では30～90%で、

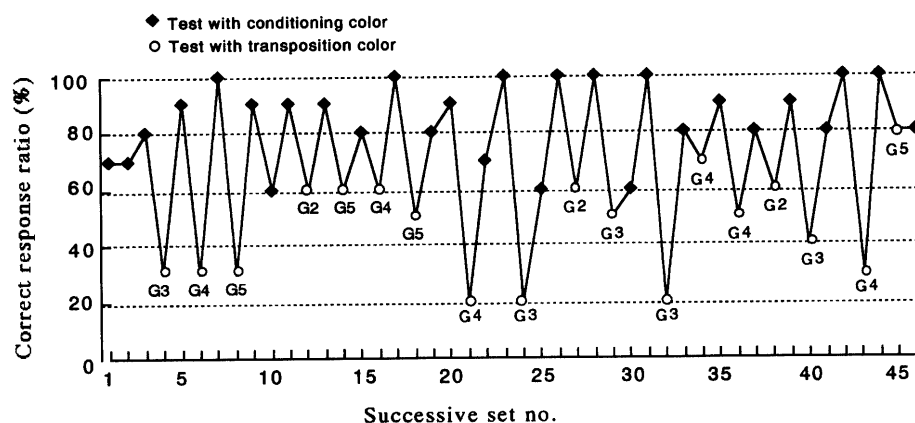


Fig. 3. *Octopus vulgaris*. Time series showing the correct response (choosing the blue ball) in the conditioning and transposition tests with specimen #5.

Table 2. *Octopus vulgaris*

Color in conditioning	Specimen	Transposition color				
		G1	G2	G3	G4	G5
Blue and white	#1	70,30,70,50,70,90,80		40,20		50,60,60,50
	#2	60,50,90,80		40,60,60		
	#3			40		50
	#4	60,30,80,60		20,40		50,40,90,90
Blue and G1	#5		60,60,60	30,20,50,20,40	30,20,70,50,30	30,60,50,80
	#6		50	30	0	50
	#7		60,50	10	10	40,100
Note on choosing response		At random or biased to blue	At random	At random or biased to grey	At random or biased to grey	At random of biased to blue

Percentage correct response ratios to the blue ball after substituting the light gray ball by four shades of darker grey (G2 to G5) in the transposition tests. Correct response ratio: number of correct responses in ten presentations.

球の選択はランダムか青に偏った。G2 では 50% と 60% で、選択はランダムと判定された。G3 では 10~60%, G4 では 0~70% で、選択はランダムか灰色に偏った。G5 では 30~100% で、選択はランダムか青に偏った。このように移調色の明度によって選択行動が変化したことより、マダコの色球弁別学習が明度の違いに基づく弁別であった可能性は否定できない。

考 察

色弁別学習の完成はスナダコで 3~6 セット目、マダコで 3~4 セット目で、非常に早い。供試個体は予備訓練によって青球と餌を関連付けて学習した結果であろう。従って、色球弁別訓練で負刺激として用いた 2 種の色球の学習過程への影響をみる

ことはできない。しかし、移調試験では青球・白球による訓練個体と青球・G1 球による訓練個体が、G3 と G5 でランダムか灰色選択への偏りという同じ選択傾向を示したので、訓練時の負刺激が移調試験に影響を及ぼしたとはいえない。

マダコでは、移調試験の結果は感光色素が一種類である¹⁰⁾ ことと矛盾せず、色盲であると結論される。移調試験では、2 つの球の明度が近似すると選択がランダムになることが期待されたが、灰色球の明度が白あるいは黒に近いと供試個体の反応はランダムか青選択に偏り、明度が近似するとランダムか灰色選択に偏った。これは、色盲のマダコが青球の明度を学習し、2 つの球の明度が近似すると選択に混乱が起こるが、明度の差が著しいと最初に学習した明度の球を選択したという解釈が可能である。移

調試験では、色覚をもつ動物であれば常に正反応を示すので結果は明瞭であるが、色盲の動物の場合では明瞭な結果を得られるとは限らないのであろう。本研究のマダコの移調試験でスナダコより試験回数を多くしなければならなかったのは、マダコの反応が期待したものより不明瞭だったためである。ヨーロッパ産のマダコを使った Messenger *et al.*⁸⁾ と Messenger⁹⁾ の学習実験結果が明瞭さを欠いたのは、色盲の動物がもつ特性なのかもしれない。

スナダコが物標の明度を識別する能力に優れ、かつ、条件付けで用いられた正刺激の明度を正確に学習できるならば、色盲であっても本研究の移調試験と似た結果が得られる可能性はある。しかし、色球弁別訓練で明度の高いことを基準に青を選択学習した可能性は移調試験で否定されたことより、スナダコが色覚をもつ可能性が高い。本研究結果は、タコ類の中にも色覚をもつ種がある可能性を示す最初のものである。イカ類ではホタルイカが3種類の感光色素をもつように、タコ類にも例外があっても不思議ではない。魚類では色覚をもつ種が多い中で、カツオ・マグロ・カジキ類が色盲であることがS電位^{16,17)}と感光色素¹⁸⁾で確認されている。スナダコの場合も、色覚をもつ可能性を確実なものにするためには、感光色素や Purkinje shift の有無など、行動実験とは異なる方法で調べる必要がある。

謝 辞

供試個体を提供していただいた東町漁業協同組合所属の池上豊司氏、池田正道氏、平野義明氏、および水口重信氏、英文校閲を賜った鹿児島大学水産学部の Mr. Vazquez Archdale Miguel Federico に深謝申しあげる。

文 献

- 1) Duke-Elder S. *System of Ophthalmology*. Vol. 1. *The Eye in Evolution*. Henry Kimpton, London, 1958; 843.

- 2) Carter GS. Colour and colour vision in animals. *Nature* 1948; **162**: 600–601.
- 3) Munz WRA, Johnson MS. Rhodopsins of oceanic decapods. *Vision Res.* 1978; **18**: 601–602.
- 4) Hanlon RT, Messsenger JB. *Cephalopod Behaviour*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1996; 232.
- 5) Orlov O Yu, Byzov AL. Colorimetric research on the vision of molluscus (Cephalopoda). *Doklady Akaademii Nauk SSSR* 1961; **139**: 723–725.
- 6) Orlov O Yu, Byzov AL. Vision in cephalopod mulluscus. *Priroda Moskuva* 1962; **3**: 115–118.
- 7) Hamasaki DI. The ERG-determined spectral sensitivity of the octopus. *Vision Res.* 1968; **8**: 1013–1021.
- 8) Messenger JB, Wilson AP, Hedge A. Some evidence for color-blindness in octopus. *J. Exp. Biol.* 1973; **59**: 77–94.
- 9) Messenger JB. Evidence that octopus is colour blind. *J. Exp. Biol.* 1977; **70**: 49–55.
- 10) Hara T, Hara R, Nara K. Cephalopod retinochrome. In: Dartnall HJA (eds) *Handbook of Sensory Physiology* Vol. VII/1, Springer-Verlag, Berlin, 1972; 720–746.
- 11) Matsui S, Seidou M, Horinouchi S, Uchiyama I, Kito Y. Adaptation of a deep-sea cephalopod to the photic environment. Evidence for three visual pigments. *J. Gen. Physiol.* 1988; **92**: 55–66.
- 12) Seidou M, Sugahara M, Uchiyama H, Hiraki K, Hamanaka T, Michinomae M, Yoshihara K, Kito Y. On the three visual pigments in the retina of the firefly squid, *Watasenia scintillans*. *J. Comp. Physiol. A* 1990; **166**: 769–773.
- 13) Michinomae M, Masuda H, Seidou M, Kito Y. Structural basis for wavelength discrimination in the banked retina of the firefly squid *Watasenia scintillans*. *J. Exp. Biol.* 1994; **193**: 1–12.
- 14) Budelman BU. Cephalopod sense organs, nerves and the brain: Adaptations for high performance and life style. In: Portner HO, O'Dpr RK, Macmillan DL. (eds) *Physiology of Cephalopod Molluscs*, Gordon and Breach, Amsterdam, 1994; 13–33.
- 15) Fiorito G, Scotto P. Observational learning in *Octopus vulgaris*. *Science* 1992; **256**: 545–547.
- 16) Tamura T, Hanyu I, Niwa H. Spectral sensitivity and color vision in skipjack tuna and related species. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1972; **38**: 799–802.
- 17) Kawamura G, Nishimura W, Ueda S, Nishi T. Color vision and spectral sensitivity in tunas and marlins. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1981; **47**: 481–485.
- 18) Munz FW, MacFarland WH. Adaptation of fishes to photopic environment. In Cresitelli F. (eds) *Handbook of Sensory Physiology* Vol. VII/5, Springer-Verlag, Berlin, 1977; 259–260.