

行動モードを考慮した魚の環境選好性に関する実験的研究

楊 継東¹・関根 雅彦²・浮田 正夫³・今井 剛⁴

¹ 学生員 理修 山口大学大学院理工学研究科・博士後期課程 (〒755-8611 宇部市常盤台2557)

² 正会員 工博 山口大学助教授 工学部社会建設工学科 (同上)

³ 正会員 工博 山口大学教授 工学部社会建設工学科 (同上)

⁴ 正会員 工博 山口大学助手 工学部社会建設工学科 (同上)

実河川にて採捕したオイカワを用いて、夏冬それぞれ 24 時間連続実験を行った。その結果、魚の行動モードが存在することが確認され、夏においては昼夜それぞれ摂餌モード、休息モード、冬においては昼夜とも主に休息モードで過ごすことが明らかになった。この結果に基づき、流速、水深、遮蔽の各環境因子について行動モード毎に選好曲線を作成した。流速に対する選好曲線は摂餌モード、休息モード時それぞれ平均値 19.01cm/s、標準偏差 12.54 及び平均値 0cm/s、標準偏差 7.55 の正規分布関数で近似した。水深については、摂餌に適した水深は約 15cm の浅水深であるのに対し、休息モード時には水深が深いほど選好性が強い。遮蔽因子については、摂餌モード時には開水面が選好されるのに対し、休息モード時には遮蔽を好む傾向が見られた。

Key Words : Fish, activity, behavioral mode, environmental preference, preference curves

1. はじめに

(1) 既往の研究

近年、治水機能や利水機能だけでなく、自然環境の保全創出にも重点を置く多自然型工法による河川改修の試みが各地で展開されてきている。これに伴い、河川改修の影響を予測することや種々の河川改修の効果を比較・検討するための手法が求められている。

欧米を中心に河川の生態環境評価手法は多数あるが、現在最もよく用いられているものの一つとして IFIM (Instream Flow Incremental Methodology)¹⁾ があげられる。IFIMは流量の変化に伴う魚類生息場ポテンシャルの変化を評価するための手法である。米国、カナダの多くの州では、その理論的な明確さとある程度の汎用性から IFIMによる魚類生息環境評価手法が採用され実用化されている。この手法を日本の河川に適用するには、まず日本の河川に生息する魚類について、魚類の生息数と河川の物理環境を関係づける選好曲線 (Preference curves) を作成することが必要となる。

魚類の選好性は魚種やその成長段階によって異なることが知られている^{2), 3), 4)}。現在、各地の実河川で測定されたデータを用いて、限られた魚類について選好曲線の作成が試みられている^{5), 6), 7)}。しかし、実河川から得られたデータから選好曲線を作成する場合、デ

ータ量の不足から、同一魚種の同一成長段階の魚の選好曲線も河川によってかなり変動が見られる⁸⁾。川本ら⁹⁾は選好曲線の精度と普遍性に関して論じ、河川改修などによって底質、水深等の河床条件まで大きく変化してしまうような場合には、改修前に求めた選好曲線が改修後に適用できなくなる可能性があることを指摘した。こうした観点から、著者らは室内実験により環境因子毎に独立した選好曲線を作成してきた。これまでの研究により、ある河川の実測調査で求められた選好曲線はその河川の魚量を非常に良く説明するものの、他の河川での適合性は極めて悪い場合があるが、室内実験により得られた選好曲線は、対象河川での実測調査に基づく選好曲線には劣るものの、河川においても魚量の多寡の傾向を良く説明することが示されている^{9), 10)}。

しかし一方で、著者らの古甲川における研究において、単調な瀬の続く区間において、室内実験より求めた選好曲線では生息場として適していると判断されるにもかかわらず、実際には魚量が極めて少ない場合があることが観察された¹¹⁾。この理由として考えられるのが、魚類の行動の日周変動の存在である。

(2) 行動モード

生態学者の川那部はアユの行動を終日観察し、餌量の多い淵が存在する区間ではアユは終日淵で過ごし、

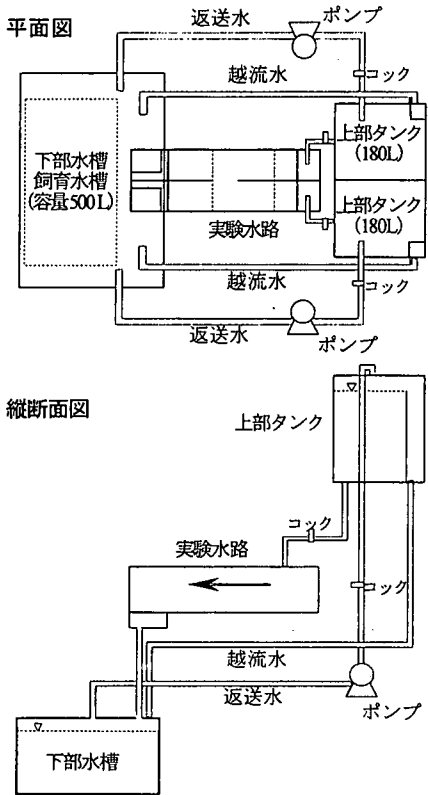


図-1 実験装置

淵の餌量が少ない区間ではアユは日中瀬に出て餌を食み、夜間を淵で過ごすことを明らかにした¹²⁾。これは、一般に瀬を好むと理解されているアユにとっても、時間帯によっては淵が生息場として極めて重要な位置を占めていることを示している。これが、生態学上で健全な瀬と淵の組み合わせが重要であるといわれる所以である。先述の古甲川の例では、瀬の続く単調な区間では休息場が存在しないため魚量が少なくなったと考えられるのである。

一般に魚類には、摂餌、休息、逃避、産卵等の異なる行動状態があり^{13), 14)}、ある魚がどの行動状態であるかによって選好性が変化していると考えられる。本論文では、この行動状態を「行動モード」と呼び、個々の行動状態を「摂餌モード」、「休息モード」などと呼ぶことにする。

(3) 本研究の目的

IFIMなどの生息場評価手法では、このような行動モードの変化を考慮した例はほとんどない。しかし、先述の川那部の例や古甲川の例からもわかるように、河川改修等による河川生態系への影響を評価しようとす

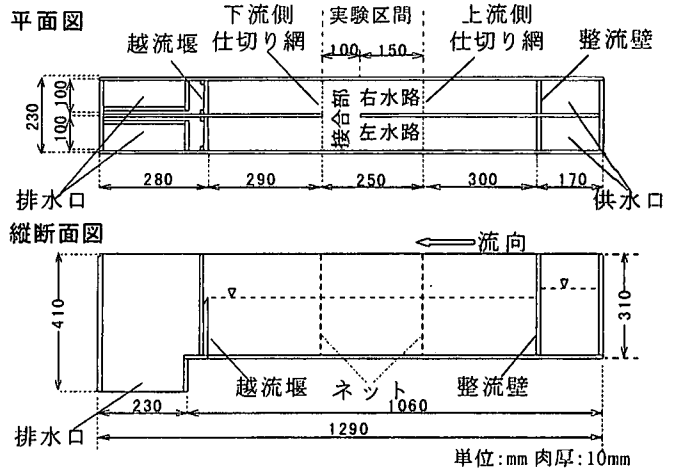


図-2 実験水路

る場合、行動モードによる環境選好性の変化を正しく評価することが是非とも必要である。

著者らはすでに行動モードを考慮した生息場評価を試み、行動モードの導入により魚の分布がより適切に表現できることを示したが¹¹⁾、行動モード毎の選好曲線は推定したものをを用いていたにすぎない。行動モードの存在を工学的に利用可能な形で定量的に示した例は見当たらない。

本研究の目的は、一般の河川に多く見られるオイカワ (*Zacco platypus*) を用い、魚の行動モードの存在を実験的に明らかにし、異なる行動モード毎の選好曲線を作成することである。

2. 実験装置及び実験方法

(1) 実験装置及び実験条件

実験装置の概要は図-1、図-2に示す通りである。装置は透明アクリル製で、2本の水路が平行している。水路中央のネットで仕切られた縦25cm、横20cm、高30cmの実験区間に魚を所定数入れる。実験区間の一部で水路が接合されており、魚は左右の水路を自由に選択できる。実験水路の左右下内壁には白の不透明プラスチック板を貼り付け、魚にとって水路外が見えないように配慮した。

実験水路の周りには高さ150cm、底面60cm×60cmのフレームをたてて、フレームを灰色の暗幕で覆い、視覚的に刺激となるものを極力少なくした。暗幕内部の照明は、昼は日光の波長に近いハロゲンランプ300w、夜は10wの電球、それぞれ1灯を用い、その季節の日の出及び日没時刻に合わせて、タイムコントローラ

一 (Programmable Timer UNCO-2) を用いて自動的に昼夜照度を変えた。実験水路先端位置で昼夜それぞれの照度は4000 lxおよび12 lxであった。水路先端での照度の場所的な相違はほとんどなかった。

(2) 実験魚及び蓄養方法

実験魚として、河川改修の効果を予測することを念頭に置き、一般の河川に多く見られるオイカワを取り上げた。1997年8月宇部市真締川で採捕した体長8-10cmのオイカワ28個体を室内で約4カ月間蓄養し、冬期の実験に供した。また、1998年7月同じ河川で採捕した体長 9.05 ± 0.65 cm (mean \pm SD) のオイカワ19個体を室内で約1週間蓄養し、夏期の実験に供した。年間成長速度から判断して^{15), 16)}、2者とも2年+のオイカワ成魚であった。

採捕したオイカワは図-1に示す実験装置の下部水槽(500リットル)にて蓄養した。飼育水は試験水でもある。装置は常時運転し、水を循環させることにより、飼育水に常に酸素を供給するとともに、流水状態とした。水温は、水温自動調節器 (EYELA NCC-2100) を使用して夏期には $26 \pm 2^\circ\text{C}$ 、冬期には $10 \sim 13^\circ\text{C}$ に保った。

給餌は毎日夕方1回とした。オイカワは主に付着藻類を摂食するが、落下昆虫も食うことが知られている。本実験では実河川における落下昆虫を想定し、さらに水を汚さないことも考慮して浮上性の良い金魚用粒状餌 (0.13 ± 0.001 g/30粒, 2.16 ± 0.2 mm/粒) を用いた。魚の餌や排泄によって水質の汚れが見られたが、週に1回1/3程度の循環水を置換すると同時に、下部水槽に沈殿した汚物や実験水路にわずかに付着する藻類を除去した。これにより試験魚の生存にとって安定した好適な水質を保っており、しかも蓄養時と実験時で水質の変化がないという利点がある。なお、実験中は、給餌の刺激が魚の行動に影響することを防ぐために無給餌とした。長時間の実験においては無給餌の影響が生じる可能性も考えられたが、実験観察からは無給餌の影響は見られなかった。

(3) 実験方法

上述の装置の実験区間に魚を所定数入れて左右の環境因子を種々変化させ魚の挙動を観察した。物理的な環境条件に対する選好性を調べることを目的とするため、流速、水深、遮蔽の3環境因子を選定した。

摂餌、休息、逃避、産卵などのうち実験室内で最も再現させやすい行動モードは摂餌と休息であろう。魚は1日を基本的なサイクルとして摂餌モードと休息モードを

繰り返していると予想される。本研究では、長時間にわたり選好性の変化を観察することにより摂餌モードと休息モードの遷移を検出することを試みた。なお、実際には、食欲に摂餌行動をとる場合や、遊泳しつづまれに摂餌する場合など、細かな行動モードの変化が観察されるが、本研究では、実際の摂餌行動の有無にかかわらず、活発に活動している場合には摂餌モード、そうでない場合には休息モードにあると判断した。

実験開始時刻は10:00AM~3:00PMの間である。1回の実験時間は24時間を基本とした。個体差を除去するために、異なる魚個体を用いて同一環境因子の各実験条件に対し少なくとも3回ずつ実験を行った。なお実験結果の再現性を検討するために48時間、96時間連続実験も同時に行った。

実験時期は1997年12月~1998年1月、1998年7月~11月である。1回の実験に供する魚の個体数は、7~8月以外の実験には実験水路の受容量を考慮して3~7個体とした。産卵行動が盛んに行われている7~8月^{17), 18)}の実験では、複数個体の場合、性を考慮する必要があるなどの問題があり繁雑であるため¹⁹⁾、1回の実験に1個体ずつ供した。冬夏用いた魚個体数が異なるため、冬夏間の直接比較は適切ではないが、同季節の昼夜間の比較には問題ないと考えた。

実験開始に先立って下部水槽から実験水路にオイカワを移動させた直後の挙動をビデオカメラにより撮影した。撮影に使用した装置はSONY Hi8ビデオカメラ (CCD-TR3) で、これをSONY Video/Computer interface CI-1100でコンピュータと連結して、6分間毎に20秒間 (24時間実験の場合) ~5秒間 (96時間実験の場合) 自動撮影し、異なる環境条件に対する魚の挙動の経時変化を観察した。

流速因子、水深因子、遮蔽因子のそれぞれを単独で変化させた単一因子実験及び実河川における瀬、淵を想定した複合因子実験を実施した。各実験の実験条件は表-1に示す。

流速因子実験では、一方の水路の流速を固定した。固定側の流速はできるだけ遅くなるよう、1~3cm/sとした。もう一方の水路の流速は、5cm/s, 10cm/s, 15cm/s, 20cm/s, 25cm/s, 30cm/sとした。なお、両水路とも水深は10cmにした。

水深因子実験では、実験装置の制限から一方の水路の水深を28cmに固定し、他方の水路の水深を8cm, 13cm, 18cm, 23cmとした。両水路とも流速を15cm/sにした。

遮蔽因子実験では、接合部を除く水路の上下左右を

表-1 各単一因子及び複合因子実験の実験条件

実験名	Run	実験条件					
		流速(cm/s)		水深(cm)		遮蔽	
		左水路	右水路	左水路	右水路	左水路	右水路
流速	1	1~3	5	10	10	全開放	全開放
	2	1~3	10	10	10	全開放	全開放
	3	1~3	15	10	10	全開放	全開放
	4	1~3	20	10	10	全開放	全開放
	5	1~3	25	10	10	全開放	全開放
	6	1~3	30	10	10	全開放	全開放
水深	7	15	15	28	8	全開放	全開放
	8	15	15	28	13	全開放	全開放
	9	15	15	28	18	全開放	全開放
	10	15	15	28	23	全開放	全開放
遮蔽	11	15	15	10	10	全遮蔽	全開放
	12	15	15	10	10	上下遮蔽	全開放
	13	15	15	10	10	左右遮蔽	全開放
	14	5	5	10	10	全遮蔽	全開放
流速+水深	15	1~3	20	28	18	全開放	全開放
流速+遮蔽	16	1~3	20	10	10	全遮蔽	全開放
	17	15	1~3	10	10	全遮蔽	全開放

注: 各 Run 番号が示す実験条件に対し少なくとも3回ずつ実験を行った。

黒色塩化ビニール薄板で覆ったものを全遮蔽条件, 上下のみ覆ったものを上下遮蔽, 側壁のみ覆ったものを左右遮蔽条件とした。一方の水路は左右内壁に不透明なアクリル白色薄板を貼り付け, 上部は開放条件とした。遮蔽条件と実際の環境との対応は単純ではなく, 今後も検討を加えていく必要があるが, 例えば左右遮蔽は河川内に大れきが散在する状況, 上下遮蔽は水面上の葉陰, 全遮蔽は護岸の空隙等に対応していると考えられる。

複合因子実験は, 実河川における瀬, 淵を想定して摂餌場, 休息場の存在に対する選好性を明確するために実施したものである。流速水深複合因子実験では水深の浅い (18cm) 水路に速い流速 (20cm/s), 水深の深い (28cm) 水路に遅い流速 (1~3cm/s) を設定した。流速遮蔽複合因子実験では, 全遮蔽の水路に遅い流速 (1~3cm/s), 全開放の水路に速い流速 (20cm/s), 及び全遮蔽の水路に速い流速 (15cm/s), 全開放の水路に遅い流速 (1~3cm/s) の2ケースを設定した。

流速遮蔽条件に関しては夏冬両季節にわたって実験を行った。水深因子に関しては夏のみ実験を行った。

(4) 解析方法

a) 1時間毎の魚の分布率の求め方

ビデオカメラで自動記録した画像から6分毎のオイカワの左右分布を計数して, 環境条件を変化させた水路側の分布率を求めた。複数個体の場合は, 1時間の内6分毎の魚の存在率を平均したものを1時間値とした。1個体の場合は1時間の内ある水路側にいる回数をnとすると, 存在率はn/10とした。

なお, 実験開始直後の30分間^{20), 21)}は馴致時間とし, その間のデータは使用しなかった。

b) データ検定方法

夏冬両季節において昼夜の生息場利用パターンの差異を符号検定²²⁾を使用して検定した。さらに昼, 昼一夜移行時間帯, 夜, 夜一夜移行時間帯における選好性の差異をノンパラメトリックテストであるKruskal-Wallis検定法^{23), 24)}を使用し検定した。

c) 選好強度の定式化

著者らは, 行動モードによる選好性の変化を含めた総合的な選好強度モデルとして次式*を提案した¹¹⁾。

$$P_i = W_F \left(\frac{\sum_k M_{i,k} \times P_{F_k} \times A_k}{\sum_k M_{i,k} \times A_k} \right) + W_R \left(\frac{\sum_k M_{i,k} \times P_{R_k} \times A_k}{\sum_k M_{i,k} \times A_k} \right) \quad (1)$$

$$W_F + W_R = 1 \quad (2)$$

ここで, $M_{i,k}$: 基準となるBox_iからみたBox_kの感知ウェイト, P_{F_k}, P_{R_k} : Box_kに対する摂餌モードと休息モード時の選好強度, A_k : Box_kの面積, P_i : Box_iに対する行動モードを考慮した総合選好強度値, W_F, W_R : 摂餌モードと休息モードの行動モード毎のウェイトである。

$M_{i,k}$ は, 注目している河川区間を中心として魚がどれだけ範囲を遊泳するかという, いわゆる行動圏の範囲を, 注目区間からの距離に応じて重み付けしたパラメータであり, Minnsの式²⁵⁾や現地観測により定めるが, 本研究では取り扱わない。本研究では W_F, W_R 並びに P_{F_k}, P_{R_k} を求めることを目的としている。

d) 行動モード毎のウェイトの同定

行動モード毎のウェイトの意味を簡明に表現するため, 仮に魚の行動圏が注目区間内に限定されていると考えれば, 式(1)は

$$P_i = W_F P_{F_i} + W_R P_{R_i} \quad (3)$$

のように表記される。すなわち, 行動モード毎のウェイト W_F, W_R は, 注目する季節に注目する魚が各行動モードで過ごす時間の比率であると考えられる。ここでは流速因子実験における速い水路側の魚の存在率の時系列データを用いて作成したヒストグラムから, 行動モード毎のウェイトを求めた。

e) 各行動モードにおける選好曲線の同定

式(3)における P_{F_i}, P_{R_i} は, 各行動モード別の, 環境因子を総合した選好強度であり, 既往の研究では「総合的な選好強度 P^* 」と表記していたものである²⁾。 P^* の式を以下に再掲する。

*原論文では逃避モードも考慮した3項の式となっているが, ここでは本研究で取り扱った摂餌と休息の2項としている。

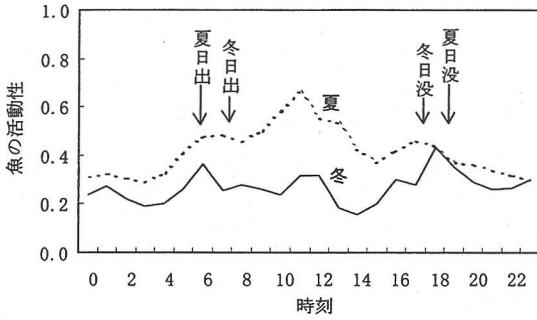


図-3 魚の活動性の経時変化 (Run : 1~6の平均値)

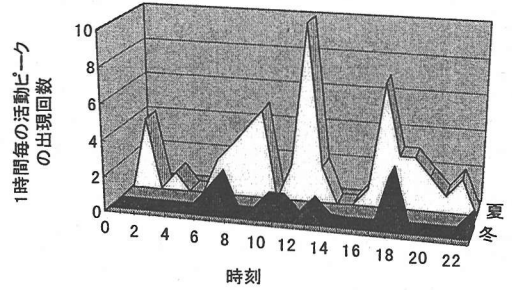


図-5 活動ピーク夏冬比較 (Run : 1~6)

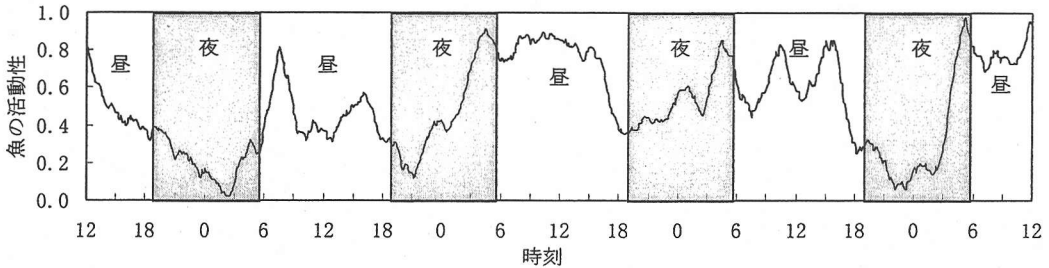


図-4 魚の日に活動性の再現性 (Run : 6)

$$P^* = \prod_{j=1}^J (P_j)^{\frac{W_j}{W_{max}}} \quad (4)$$

$$W_{max} = \begin{cases} \max_{j \in V} (W_j) & V \neq \phi \\ \infty & V = \phi \end{cases} \quad (5)$$

$$V = \{j | (\exists i, i') (P_{j,i} \neq P_{j,i'})\} \quad (6)$$

ここに、 ϕ : 空集合、 V : 一組の代替案(水域*i*)間で選好強度に違いが存在するような環境因子の集合、 W_j : 因子*j*についてのウェイト、 W_{max} : ウェイトのうち最大値をとるウェイト、 P_j : 因子*j*についての選好強度である。

本式には、1. 新たに環境因子を付け加えても、それ以前に求めた選考強度式や因子ウェイトを変更する必要がない。2. 選好強度式と因子ウェイトを別々に定めることができる。という優れた特徴があり、本研究の実験結果を定式化するのに都合が良い。

本研究では、24時間以上の観察に基づき、魚が摂餌モードおよび休息モードを示す時間帯毎に本式のパラメータを求めることにより、各行動モードにおける選好曲線を同定した。パラメータ同定手法は文献²⁾と同様である。

3. 実験結果及び考察

(1) 行動モードの存在の確認

a) 活動性の経時変化

図-3は夏冬別に魚の活動性の経時変化を示している。ここで、活動性とは、複数の流速因子実験の結果を24

時間単位に重ね合わせて、同一時刻での流れの速い水路側の魚の分布率を平均したものである。

供試魚の活動は、両季節とも夜間には少なく、昼間には多い。特に日出前後から活動がしたいに盛んになって、日没前後まで続くが、その後したいに不活発になる。したがって、日出前後から流速の遅い場所から出て摂餌モードに入り、流速の速い場所で餌を探して摂餌する。逆に夜になって、休息モードに入り、流速の遅い場所へ戻って休息する、といったように魚は昼夜別に異なる行動モードで過ごすことが考えられる。それに応じて摂餌モードで過ごす場所を摂餌場、休息モードで過ごす場所を休息場と呼ぶ。

魚の活動性の再現性を検証するために、両水路の流速をそれぞれ1~3、30cm/sにし、異なる個体で4日間にわたって夏の間に3回流速実験を行った。得られた6分間毎の平均存在率を用いて対象時刻を中心とした前後20点の移動平均値を計算した結果を図-4に示す。図-4からも、摂餌モード、休息モードは24時間スケールで繰り返すことが見てとれる。

ここでいう摂餌モード、休息モード以外にも例えば外敵から身を守ったり洪水などで増水したときに避難する^{14), 26)}避難モード、産卵期になって産卵のための場所を探して産卵する^{27), 28)}産卵モードなどいろいろな行動モードが存在するが、ここでは魚にとって行動モードの存在を確認することを目的とするため、24時間スケールで繰り返されている摂餌モード、休息モードに注目した。

図-5は夏冬別の活動ピークを表したものである。こ

表-2 オイカワの流速、水深、遮蔽に対する昼夜利用差異の検定結果

季節	流速	水深	遮蔽
Kruskal-Wallis P値			
夏	0.0018	0.0053	0.006
冬	0.3886	—*	0.078
多重比較関係			
夏	1, 2, 3, 4**	1, 2, 3, 4	1, 2, 3, 4
冬	1, 2, 3, 4	—	1, 2, 3, 4

*データなし

**1, 2, 3, 4は時間帯である。1=05~10(夜→昼移行時間帯), 2=11~16(昼), 3=17~22(昼→夜移行時間帯), 4=23~04(夜)。1, 2, 3, 4は1と2の間に及び3と4の間に有意差がない, 1と3, 4の間に及び2と3, 4の間に有意な差があることを意味する。

ここで活動ピークとは、複数の流速実験における流れの速い水路側の分布率の経時変化図から実験毎にピーク出現時刻を読み取り、1時間単位で合計したものである。図-3, 4より活動にはピークが読みとれるが、図-5から見ればオイカワは一般に昼行性であり、薄明薄暮にはとくに摂餌行動が盛んであることが明らかである。これは文献^{18), 29)}とよく合致する。なお前節で述べたように供試魚に毎日1回夕方餌を与えたが、それと関わりなく朝夕のピークも出現するところから、図-3~5に示されるオイカワに関する摂餌、休息パターンはオイカワが本来持っている性質によるものと考えられる。

b) 活動性の経時変化の検定

符号検定の結果、夏においては魚の活動性は昼夜間で顕著な差が示された ($P < 0.0001$) のに対し、冬においては昼夜間に有意な差が求められなかった ($P > 0.1$)。夏の昼間は、流れの速い場所での魚の存在率が高いのに対し、夜間は流れの遅い場所での魚の存在率が高かった。冬の昼は夜に比べて、流れの速い場所での魚の存在率は若干高かったが、1日を通して見ると冬は流れのほとんどない場所での存在率が速い場所よりはるかに高かった。夏は昼には摂餌モード、夜には休息モードで過ごすのに対し、冬は昼夜とも主に休息モードで過ごすことがわかった。

表-2は流速を含めた各環境因子に対する昼夜利用差異のKruskal-Wallis検定結果を示したものである。表中多重比較関係の下における1, 2, 3, 4は時間帯を表す。ここで1は夜→昼移行時間帯, 2は昼間, 3は昼→夜移行時間帯, 4は夜間を表す。表より、夏において時間帯によって行動モードが異なることが明らかになった。実際の河川調査データを用いて選好曲線を作成する際には、時間帯によって選好性の差異を考慮する必要があることが示された。なお冬は時間帯によってモードの差異が求められなかった。

c) 環境選好性の昼夜の変化

実河川における瀬と淵を想定し、流速、水深、遮蔽

等の環境因子をそれぞれ組み合わせて、オイカワの異なる環境条件に対する選好性を24時間実験した結果を夏冬それぞれ図-6に示す。図より、同一生息場に対する選好性は昼夜に差があることが読みとれる。即ち行動モードによって環境選好性が異なることがここでも示された。

夏において摂餌モード時には流れの速い開けた浅瀬など、摂餌場に対する選好性が明確であるのに対し、休息モード時には流れの遅い深淵など、休息場に対する選好性が強いことが読みとれる。

冬においても、行動モードによる環境選好性の差異が読みとれるが顕著ではなく、通日ほとんど淵を主生息場として休息モードで生活を送ることが分かる。

(2) 行動モード毎のウェイト

流速実験における流れの速い水路側の魚の存在率の時系列データを用いて、それぞれの流速区分についてヒストグラムを作成した。図-7に示すようにヒストグラムは一般的に2つのピークが現れ、それぞれ休息モード、摂餌モードに対応できる。それによって囲まれる面積が休息モード、摂餌モードのウェイトに相当する。

表-3は魚の行動モード毎のウェイトを季節別に表したものである。全体的に見れば、休息モードで過ごす時間は摂餌モードより長いことがわかった。これはJeffrtyらの観察結果¹³⁾とよく一致する。季節別に見れば、夏は摂餌モードで過ごす時間は冬の2倍以上であり盛んに摂餌行動が行われるのに対し、冬は休息モードで過ごす時間は摂餌モードで過ごす時間の6倍以上であることが分かった。

ここで冬についての計算結果は休息時間：21(17~23)時間は名越らの平静時間(18時間)より若干長く、摂餌時間：3(1~7)時間は名越らの活動時間(6時間)より若干短かった³⁰⁾。夏についての計算結果は摂餌時間：8(1~23)時間は名越らが摂餌及び産卵時を活動時間(15時間)とした結果と直接比較できないが、産卵時間は産卵モードで考慮し産卵時間を取り除くとすると、計算結果は妥当であるといえる。

(3) 行動モード毎の環境選好性

a) 流速因子に対する選好曲線

流速に対する選好曲線は次の正規分布密度関数式

$$P = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{(v-\mu)^2}{2\sigma^2}} \quad (7)$$

で近似した。ここに、 v : 流速 (cm/s), μ : 正規分布関数の平均値を表すパラメータ, σ : 正規分布関

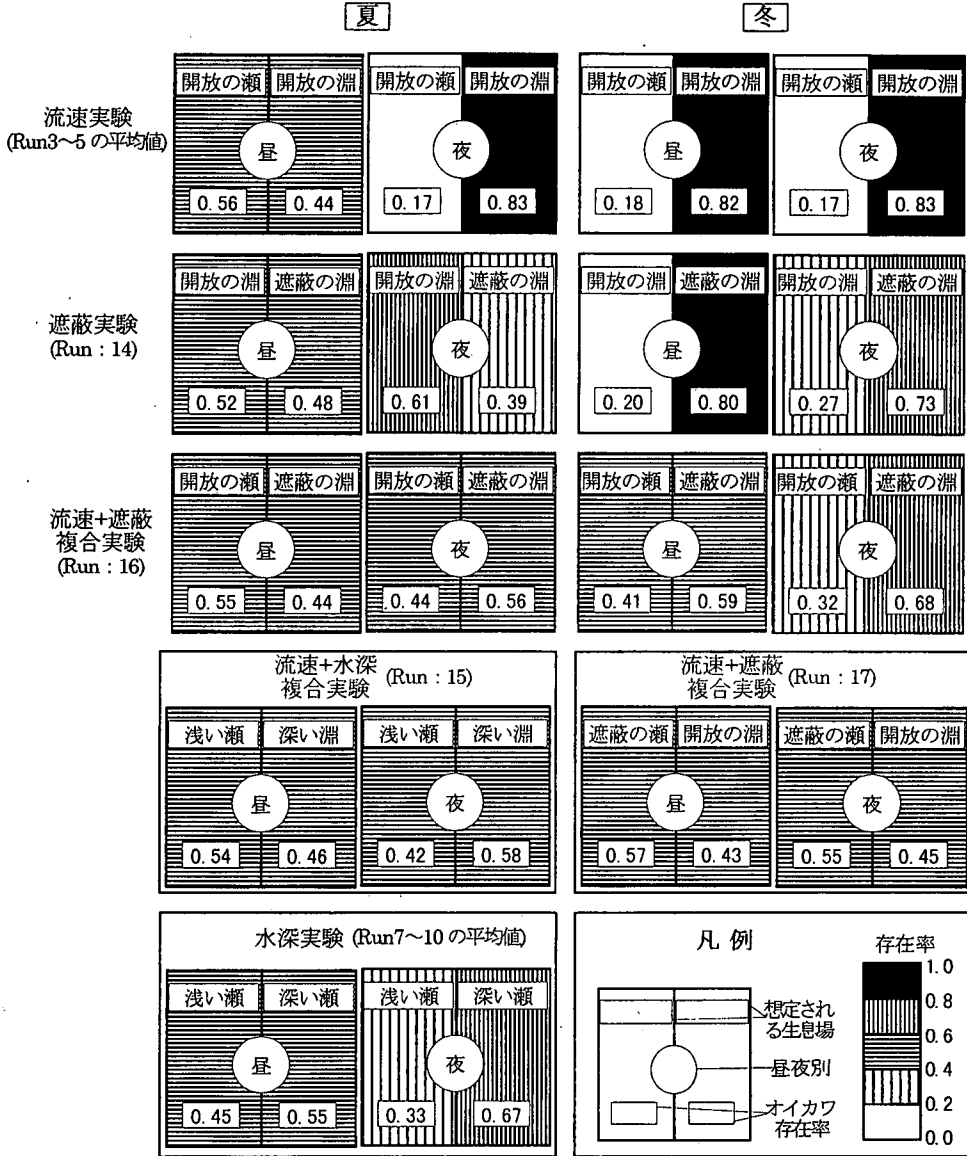


図-6 環境選好性実験結果

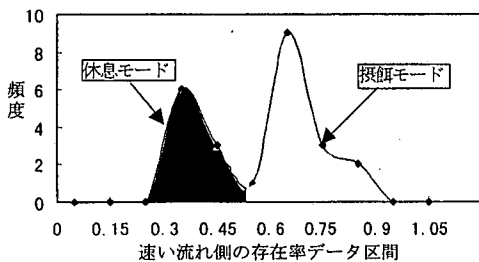


図-7 モード毎のウェイトの算出方法

表-3 魚の行動モード毎のウェイト

季節	項目	休息时间	摂餌時間	休息モードウェイト	摂餌モードウェイト
夏	平均値	16	8	0.67	0.33
	範囲	1~23	1~23	0.04~0.96	0.04~0.96
冬	平均値	21	3	0.87	0.13
	範囲	17~23	1~7	0.71~0.96	0.04~0.29

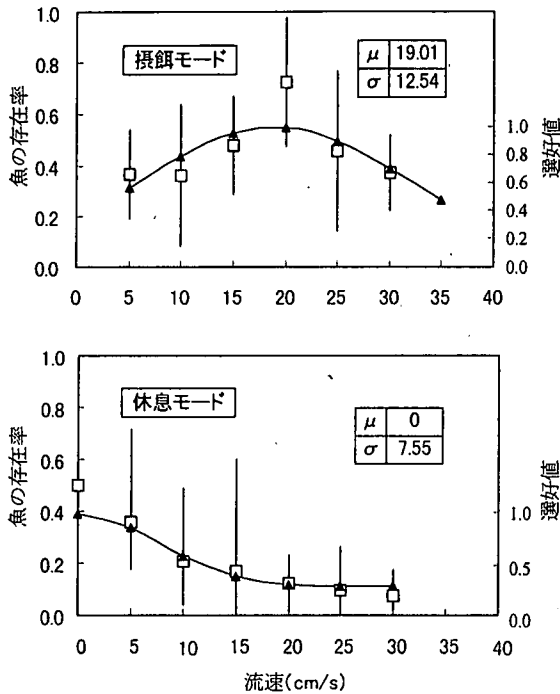


図-8 流速に対する選好曲線(Run: 1~6より)
□: 実験値 縦棒: 標準偏差 ▲: 計算値

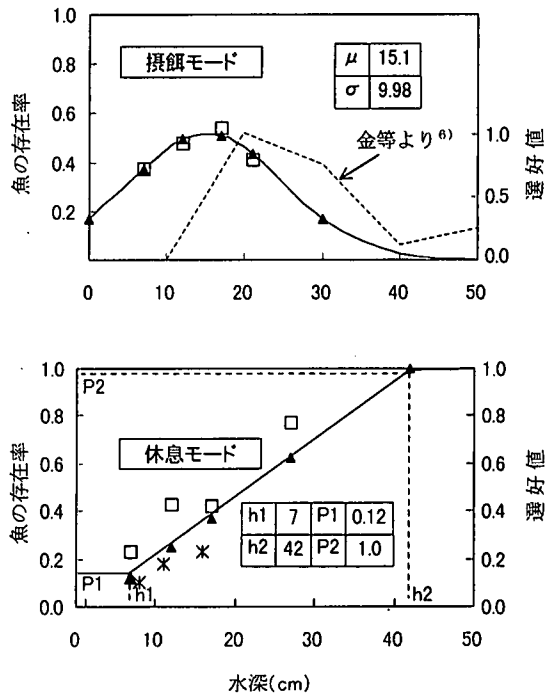


図-9 水深に対する選好曲線(Run: 7~10より)
□: 実験値 * : 90分間実験値 ▲: 計算値

数の標準偏差を表すパラメータ, P : ある流速(v)に対する選好値である。

単一の流速因子実験結果を用いて作成した選好曲線を、最小自乗法より求めたパラメータ値と共に図-8に示す。摂餌モード時、オイカワの選好流速は2~3BL/s (BL: 対象魚の体長 cm) であるのに対し、休息モード時には、0~1BL/sの遅い流速を好むことが分かった。摂餌モード時の結果は摂餌など通常生活での選好流速を表し、オイカワの耐久遊泳速度65cm/s^{31),32)}より低い値を示したが、文献²⁰⁾とよく一致する。またこの結果は、河川における平常遊泳速度範囲(0~85cm/s)³³⁾とも矛盾しない。休息モード時における選好流速はこれまでに定量的な報告は見られないが、「冬はふち岸よりの深みで生息する」³⁰⁾や「冬になると淵に集中する」¹⁵⁾などの定性的な知見とよく合致する。

b.) 水深因子に対する選好曲線

図-9はオイカワの水深に対する選好曲線を示したものである。選好曲線の式形は実験数が限られていることから、実験結果を考慮しつつ常識に反しないものを定めた。摂餌モード時における選好曲線は式(7)で近似したが、休息モード時における選好曲線は、本実験装置の最大水深の制約から十分な条件の変化を与えられなかったため、文献²⁾を参考に選好性が直線的に

変化する式形とした。なおパラメータ値の決定にあたっては、実験値と計算値の合致度をグラフ上における目視で判断して、常識に反しないようなパラメータを用いて外挿した。

図より摂餌に適した水深は15cm位の浅い水深であるのに対し、休息モード時には、十分な情報が得られたとは言えないものの、水深30cm以内では、水深が深いほど選好性が強いことが明らかである。摂餌モード時の水深に対する選好曲線は、主に昼間行われた実河川調査のデータをもとに作成した選好曲線⁹⁾と比較すると、曲線の歪度に多少違いがあるものの最適水深はほぼ一致する。休息モード時の選好曲線に関しては、夏の夜間や冬季にはオイカワは水深の深い淵で休息するといった定性的な知見³⁰⁾と合致するが、定量的な検証データがなかったため、結果の妥当性の検証は今後の課題である。

c.) 遮蔽因子に対する選好曲線

遮蔽条件に関しては、最近、遮蔽の一つである植生カバーを遮蔽率¹¹⁾または植生カバー率³⁴⁾としてとらえる例があるが、実際の河川環境では陸性植物の木かげ、岩かげ、両川岸のかげ及び開水面などさまざまなパターンがある^{35),36)}ため、本実験では、黒プラスチック薄板により水路を覆うことで全遮蔽、上下遮蔽、左右遮蔽、全開放の環境条件を形成した。実験の結果を図-

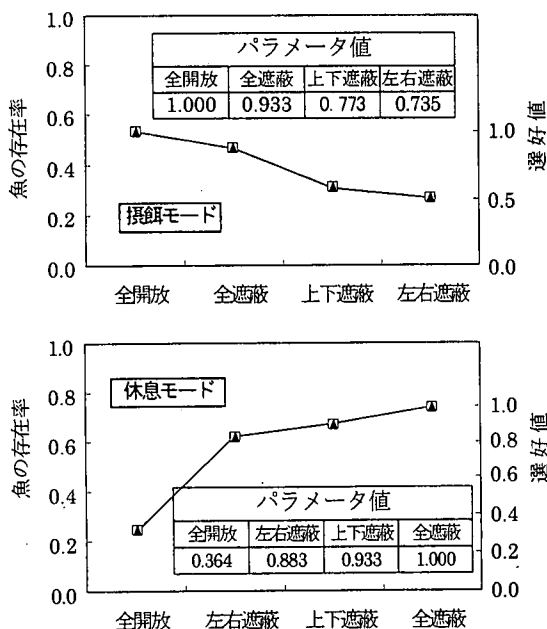


図-10 遮蔽条件に対する選好曲線(Run : 11~13 より)
□ : 実験値. ▲ : 計算値

10に示す。摂餌モードで全開放、全遮蔽、上下遮蔽、左右遮蔽の順に選好性が小さくなるのがわかる。これは照度や遮蔽率の違いとして整理することは難しく、それに対する選好性を表現する定式化手法については、文献²⁾ですでに報告したように、流速、水深等の因子と違って、条件毎に選好強度を定めた。図-10には、実験値と計算値の比較を、計算値を実験値に合致させることにより求めたパラメータ値と共に示す。

摂餌モード時には開水面が選好されるのに対し、休息モード時には遮蔽を好むことが表現できた。

実河川で測定されたデータに基づいて選好曲線を作成する事例^{(5), (6), (37), (38), (39)}が見られるが、これらの多くは単純に魚密度の観察結果の全データを注目する因子毎に並べかえるといった選好曲線決定法である。この方法では、ある因子に対する選好曲線の中にはその他の因子に対する選好の効果も含まれてしまうため、調査した河川によって選好曲線にかなり相違が見られる⁽¹⁾。選好曲線の相違は魚の選好が変化したのではなく、選好は変わらないが周りの環境によってやむなく最良ではない状態で生息していること⁸⁾、複数の環境因子が合成された場合の選好性のマスキングが存在すること²⁾、注目している環境因子以外の因子の影響が除去できていないこと¹⁰⁾、時間帯によって選好性が変化することなどが考えられる。本実験手法に基づく選好曲線決定法では、ある環境因子のみに注目するため、より客観的な結果が得られていると考えられる。

表-4 実験より求めた因子ウェイト値

因子	摂餌モード	休息モード
流速	1.00	0.50
水深	0.67	0.65
遮蔽	0.34	1.00

d) 因子毎のウェイト

異なる環境因子が魚の生息に与える影響がモードによって異なる。著者らの研究²⁾をもとに、以上の単一因子及び複合因子実験の結果より行動モード毎に求めた各因子のウェイト値を表-4に示す。因子ウェイトは相互の比較にしか意味はないから、因子ウェイトのうち最大値をとるウェイトを1になるよう、因子ウェイト値を正規化した。表-4における因子ウェイトは摂餌モード時には流速が最も大きくなり、休息モード時には遮蔽因子が最も大きくなっている。

4. おわりに

本研究では、河川に多く見られる魚種であるオイカワの成魚を取り上げ、魚の行動モードの存在の確認、並びに行動モード毎の選好曲線の作成を行うために実験的研究を行った。

その結果を要約すると以下の通りとなる。

(1) 魚の行動モードが存在することが確認された。

実河川にて採捕された供試魚にとって、餌を求めて摂餌する摂餌モード、摂餌後や休息時に休む休息モードが存在する。これ以外にも逃避モードや産卵モードなどがあり得るが、そのモード時における環境に対する選好性を明確するための実験方法がまだ確立していないため、摂餌モードと休息モードのみを注目した。夏において、昼夜それぞれ摂餌モード、休息モード、冬においては昼夜とも主に休息モードで過ごすことが明確された。

(2) 行動モードによって環境選好性が異なる。実河川における瀬、淵を想定して、流速、水深、遮蔽等の環境条件をそれぞれ組み合わせる実験を行った結果、摂餌モード時には、流れの速い開けた瀬など摂餌場に対する選好性が明確であるのに対し、休息モード時には流れの遅い深淵など休息場に対する選好性が強いことが分かった。

(3) 夏において摂餌モード、休息モードのウェイトはそれぞれ0.33, 0.67である。冬において摂餌モード、休息モードのウェイトはそれぞれ0.13, 0.87である。全体的にオイカワ成魚は休息モードで過ごす時間が摂餌モードより長い。季節別に見れば、夏は摂餌モ

ードで過ごす時間は冬の約3倍であるのに対し、冬は休息モードで過ごす時間は摂餌モードで過ごす時間の6倍以上である。

(4) 行動モード毎の環境選好性を流速、水深、遮蔽因子について選好曲線で表現した。流速に対する選好曲線は摂餌モード、休息モード時それぞれ平均値19.01cm/s、標準偏差12.54及び平均値0cm/s、標準偏差7.55の正規分布関数とした。水深に対する選好曲線を試作した結果、摂餌モード時摂餌に適した水深は15cm位の浅水深であるのに対し、休息モード時には十分な情報が得られたとは言えないものの、水深が深いほど選好性が強い。離散的な遮蔽因子に対する選好曲線は条件毎に選好強度を定めることにより作成した。摂餌モード時、開水面が選好されるのに対し、休息モード時遮蔽を好む結果が得られた。なお、摂餌モード時には、流速因子のウェイトが最も大きいのに対し、休息モード時には、遮蔽因子のウェイトが最も大きい。

本研究で得られたオイカワ成魚の行動モード毎のウェイト、異なる行動モードにおける因子毎のウェイト及び選好曲線は、著者らの生態系モデルを用いた工事の生物影響評価²⁾に応用できる。また、選好曲線の最大値を1となるよう正規化する、といった方法により、IFIMにおけるWUAの計算に適用することも可能である。今後は実河川への応用を試みたい。

謝辞：実験にあたっては山口大学工学部の学生である宮本和雄君及び川本泰生君に多大な協力を頂きました。ここに記して謝意を表します。

参考文献

- 1) Stalnaker, C., Lamb, B. L., Henriken, J., Bovee, K. and Bartholow, J.: *The Instream flow Incremental Methodology: A primer for IFIM*, National Ecology Research Center National Biological Survey, Colorado, pp. 7-40, 1994.
- 2) 関根雅彦, 浮田正夫, 中西弘, 内田唯史: 河川環境管理を目的とした生態系モデルにおける生物の環境選好性の定式化, 土木学会論文集, No. 503/II-29, pp. 177-186, 1994.
- 3) Greenberg, L., Svendsen, P. and Harby, A.: Availability of Microhabitats and their use by Brown Trout (*Salmo trutta*) and Grayling (*Thymallus*) in the River Vojman, Sweden, *Regulated Rivers: Research & Management*, Vol. 12, No. 2/3, pp. 287-303, 1996.
- 4) 牧岩男, 中蒸子, 浦本彰夫: 貴志川(和歌山県)におけるオイカワ (*Zacco platypus*, CYPRINIDAE) の摂食量の季節ならびに発育に伴う変化, 和歌山大学教育学部紀要-自然科学-20, pp. 43-54, 1970.
- 5) 石川雅郎: 選好曲線作成例, 第1回河川生態環境評価法セミナー資料, pp. 1-14, 1995.
- 6) 金亨烈, 玉井信行, 松崎浩彦: 流量増分生息域評価法における生息数基準に関する研究, 水工学論文集, 第40巻, pp. 151-156, 1996.
- 7) 石川雅郎, 中村俊六, 築坂正美, 東信行, 中村毅徳: 河川における魚類生息環境評価 (IFIM適用) のための基礎調査, 木更津工業高等学校紀要, No. 29, pp. 23-32, 1996.
- 8) 中村宇一, 玉井信行: 河川における魚類生息域の評価法に関する研究, 環境システム研究, Vol. 25, pp. 77-82, 1997.
- 9) 川本泰生, 関根雅彦, 楊継東, 今井崇史, 浮田正夫: IFIMにおける河川生態環境評価法の精度と普遍性に関する一考察, 環境システム研究, Vol. 26, pp. 447-452, 1998.
- 10) 川本泰生, 関根雅彦, 楊継東, 小林宏正, 浮田正夫: IFIMにおける魚の選好曲線の河川間の互換性に関する検討, 環境フォーラムへ投稿中, 1999.
- 11) 楊継東, 関根雅彦, 今井崇史, 川本泰生, 浮田正夫: 多自然型河川改修効果予測のための魚の生態環境評価手法に関する研究, 環境システム研究, Vol. 26, pp. 61-66, 1998.
- 12) 川那部浩哉, 宮地伝三郎, 森主一, 原田英司, 水原洋城, 大串滝一: 遡上アユの生態 とくに淵におけるアユの生活様式について, 京都大学理学部 生理・生態学研究業績, 第79号, pp. 1-37, 1956.
- 13) Gosse, J. C. and Helm, W. T.: a method for measuring microhabitat components for Lotic Fishes and its application with Regard to Brown trout, *The symposium on acquisition and utilization of aquatic habitat inventory information*, Portland, Oregon, October 28-30, 1981.
- 14) 島田幸宏, 萱場祐一, 渡辺昭彦: 水辺における生物生息空間創成技術及び生物保全工法に関する研究, 環境保全研究成果集, Vol. 1995, No. Pt 2, pp. 83. 1-83-10, 1996.
- 15) 水野信彦: 魚にやさしい川のかたち, 信山社, 1995.
- 16) 鈴木興道: 多自然型河川工法と魚類の生息環境の保全, 水利科学, 36(204), pp. 26-68, 1992.
- 17) 佐藤敦彦, 新井隆, 手島千里: オイカワ増殖に関する研究 II 水温と産卵行動, 群馬県水産試験場研究報告, No. 2, pp. 39-42, 1996.
- 18) 宮地傳三郎, 川那部浩哉, 水野信彦: 原色日本淡水魚類図鑑 (全改訂新版12刷), 保育社, pp. 414-424, 1992.
- 19) 日高秀夫, 立川涼: 魚類による化学物質の忌避試験法(4), 生態化学, Vol. 8, No. 3, pp. 31-38, 1985.
- 20) 中西努, 関根雅彦, 浮田正夫: 河川改修の影響評価のための魚の行動の実験的解析, 土木学会第50回年次学術

- 講演会講演概要集, 第2A巻, pp. 256-257, 1995.
- 21) 光武博明, 関根雅彦, 浮田正夫, 中西努: 多自然型河川改修の効果予測を目的とした魚の環境選好性の定式化に関する研究, 土木学会第51回年次学術講演会, II-220, pp. 440-441, 1996.
 - 22) 脇本和昌, 垂水共之, 田中豊: パソコン統計解析ハンドブック I 基礎統計編, 共立出版株式会社, pp. 107-110, 1984.
 - 23) 武蔵真介: 統計解析ハンドブック, 朝倉書店, pp. 442-445, 1995.
 - 24) 同22), pp. 124-128, 1984.
 - 25) Charles K. Minns: Allometry of home range size in lake and river fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 52, pp. 1499-1508, 1995.
 - 26) 東信行: 河川魚類の生息場復元における評価と予測, 河川の自然復元に関する国際シンポジウム論文集, pp. 161-166, 1998.
 - 27) MATHENEY M P IV, RABENI C F.: Patterns of Movement and Habitat Use by Northern Hog Suckers in an Ozark Stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, 124 (6), pp. 886-897, 1995.
 - 28) 社団法人日本河川協会編: 改訂建設省河川砂防技術基準(案) 調査編(昭和52年改訂), 山海堂, pp. 583-590, 1977.
 - 29) 末広恭雄: 川の魚, ベースボール・マガジン社, pp. 166-167, 1995.
 - 30) 名越誠, 川那部浩哉, 水野信彦, 宮地伝三郎, 森主一, 杉山幸丸, 牧岩男, 斉藤洋子: 川の魚の生活, III オイカワの生活史を中心にして, 京都大学理学部 生理・生態学研究業績, 82, pp. 1-19, 1962.
 - 31) 鈴木興道: 魚道の設計に資する淡水魚類の耐久遊泳速度, 土木学会論文集, No. 622/VII-11, pp. 107-115, 1999.
 - 32) 塚本勝巳, 梶原武: 魚類の遊泳速度と遊泳能力, 水産土木, Vol. 10, No. 1, pp. 31-36, 1973.
 - 33) 鈴木興道: 魚の住みやすい川づくりに資する魚類の生息分布とその場の流速, 土木学会論文集, No. 593/II-43, pp. 21-29, 1998.
 - 34) 松崎浩憲, 玉井信行, 中村宇一: 魚類の生息環境評価に関する研究, 環境システム研究, Vol. 24, pp. 70-76, 1996.
 - 35) Orth, D. J.: Aquatic habitat measurements. Pages 61-84 in L. A. Nielsen and D. L. Johnson, editors. *Fisheries techniques*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, 1983.
 - 36) Platts, W. S., Megahan, W. F. and Minshall, G. W.: Methods for evaluating stream, riparian, and biotic conditions. *U. S. Forest Service General Technical Report INT-138*. 1983.
 - 37) 川本泰生, 関根雅彦, 今井崇史, 楊継東, 浮田正夫: IFIMによる河川改修効果の評価, 第50回土木学会中国支部研究発表会講演概要集, VII-16, pp. 701-702, 6 June 1998.
 - 38) 金亨烈, 玉井信行: 乙川におけるIFIMを用いた魚類の生息域評価に関する研究, 環境システム研究, Vol. 24, pp. 77-82, 1996.
 - 39) 須藤彦彦, 東信行, 中村俊六: 農具川における魚類生息場の季節変動, 土木学会第51回年次学術講演会, pp. 420-421. 1996. 9.

(1998. 12. 25受付)

EXPERIMENTAL STUDY ON THE ENVIRONMENTAL PREFERENCE OF FISH BASED ON THE BEHAVIORAL MODE

Yang JIDONG, Masahiko SEKINE, Masao UKITA and Tsuyoshi IMAI

The 24-hour continuous experiments are carried out in winter and summer respectively for the Zacco Platypus from the real river. The existence of the fish behavioral mode is confirmed, i.e., the fish lives with the mode of feeding and resting respectively for the daytime and nighttime in summer, while primarily with the resting mode for the day and night in winter. Based upon the results, the preference curves of water speed, depth and shield are plotted for each mode. The curves of speed are regressed with the normal distribution function. The favorable water depth for feeding is in the shallows of about 15cm deep, while for resting the more deep the water is, the preference shows more significant. As for the shield factor, the open water surface is preferred in the feeding mode, while the tendency of the preference to shield is found in the resting mode.