

人工植生中におけるモツゴの捕食行動特性分析

Tilak PRIYADARSHANA¹・浅枝隆²・Jagath MANATUNGE³・田中規夫⁴・谷本勝利⁵

¹学生会員 埼玉大学大学院 理工学研究科 (〒338-8570 埼玉県浦和市下大久保 255)

²正会員 工博 埼玉大学大学院教授 理工学研究科 (〒338-8570 埼玉県浦和市下大久保 255)

³正会員 Ph.D. 埼玉大学大学院研究員 理工学研究科 (〒338-8570 埼玉県浦和市下大久保 255)

⁴正会員 工博 埼玉大学工学部講師 建設工学科 (〒338-8570 埼玉県浦和市下大久保 255)

⁵正会員 工博 埼玉大学工学部教授 建設工学科 (〒338-8570 埼玉県浦和市下大久保 255)

水生植物は被捕食者に対し捕食者からの隠れ場を提供し、捕食者の行動に影響を与えるため、動物プランクトン食魚(モツゴ)の捕食ならびに遊泳行動を、餌(ミジンコ)の密度変化(0.5, 1, 2, 5, 10, 25 prey·l⁻¹)と沈水型人工植生の密度変化(350, 700, 1400, 2100, 2800 stems·m²)のもとで、実験により調べた。遊泳速度は抱腹の程度に大きく関係し、かつ餌の密度が増えると減少する。最大捕食率は平均餌間隔に大きく依存し、それとともに変化する。植生密度が徐々に増加すると、植生がない場合に比べて捕食者の捕食効率が減少する。捕食率と遊泳速度は平均植生間隔と魚の体長の比で良く表現できる。捕食ならびに遊泳活動は、魚の1回の移動距離である体長の0.7倍付近で急激に減少することが判明した。

Key Words: Pseudorasbora parva, Daphnia pulex, artificial vegetation, prey density, feeding behavior

1. はじめに

魚の捕食行動は様々な要素に依存しており、水界のプランクトン群集に大きな影響を及ぼす。バイオマニピュレーションによる水質改善を行う場合には、藻類除去の主体である動物プランクトンとその捕食者である動物プランクトン食魚の関係が重要となるため、動物プランクトン食魚の行動を解明することが重要な課題となっている。また、一方では水生植物は水中空間の多様性を創出し¹⁾、視覚的な保護により被捕食者を捕食者から防護する機能があるため、水中空間の複雑性の増加は魚の捕食率を低下させる²⁾こと、捕食率の低下は植生による遊泳行動の阻害効果と餌を探せる範囲の体積(索餌体積)の減少効果に関係する³⁾ことが知られている。

さて、魚の捕食行動に及ぼす影響としては、植生密度以外にも、餌の密度⁴⁾、空腹度(本稿式(2)で定義)⁵⁾などが指摘されている。Ware⁶⁾は餌の密度を50~250 (prey·l⁻¹)と変化させ、餌が豊富な場合には、探索時間が0に近づくこと、餌の摂取時間間隔は餌のハンドリング時間に制限される最小値に接近すること、を実験的に明らかにした。Ishiwata⁷⁾は、空腹度と魚の餌の摂取量との関係を調べ、空腹状態に最大値が存在することを明らかにした。Robinson&Pitcher⁸⁾は、ニシン(*Clupea harengus* L.)の遊泳速度に及ぼす空腹度の影響を調べ、最大空腹

状態で遊泳速度は最大になり、抱腹度(本稿式(1)で定義)が増加すると遊泳速度は減少すること、餌密度が低い空腹状態では、餌を求めて活発な探索を行うようになることを明らかにした。また、魚の行動に対する餌の密度効果に対する解析がMunk&Kjørboe⁹⁾により、摂取できるエネルギーを最大にするような最適捕食を考慮した選択的捕食モデルによる解析がAsaeda&Manatunge¹⁰⁾により試みられている。

このように多くの研究が行われているにもかかわらず、餌の捕食可能性に伴う行動パターンという観点での餌密度・空腹度と遊泳速度の関係に関しては、解析的にも実験的にも不明の点が多く、植生密度との関係は明らかにされていない。そのため、本研究では、植生密度、餌の密度、空腹度が、プランクトン捕食魚の捕食行動の変化を説明可能かどうかを調べるものとする。すなわち、餌の密度と空腹度が遊泳行動と満足するまでの捕食活動をどのように決定するかということと、植生による阻害効果の定量化を行うものである。

動物プランクトン食魚としては、*Pseudorasbora parva*(モツゴ)を、餌となる動物プランクトンとしては、*Daphnia pulex*(ミジンコ)を選定した。*Pseudorasbora parva*は日本、カナダ、韓国などの淡水の水界に広く分布する動物プランクトン食魚である。

2. 実験装置ならびに実験方法

(1) 実験装置

図-1に示すような大きな水槽(a)内に長さ0.56m×幅0.46m×高さ0.49mのアクリル製タンク(b)を設置し、このタンク内で実験を行った。タンク内には塩素を取り除き、6-7mg・l⁻¹の溶存酸素濃度に調整した水道水を満たした。また、タンクの壁および底には格子状の目盛を記入し、ビデオ画像からモツゴの挙動を解析する際の補助とした。このタンクには排水口が設置されており、それぞれの実験の後残った餌をすべて排出した。タンクの上方に昼光色の蛍光灯を設置し、水面で3500luxになるように照射し、水温は20℃~22℃に維持した。障害物が捕食に与える影響を求める実験における植物は木綿糸によって模擬した。70cm離れたタンクの上方と底に針金で所定の間隔でメッシュをつくり、これに直径2mmの木綿糸(c)を結びつけ、鉛直に張った。ただし、魚が衝突しても傷つかないように多少の余裕をもたせた。表-1に、実験に用いた木綿糸の密度と間隔(代表距離)、魚の体長と代表距離の比Dを示す。なお、実験に用いた魚のサイズは後述するように、ほぼ同一サイズであるが、他の魚において観察されている既往の知見と比較するため、木綿糸間隔を魚の体長で正規化して示す。

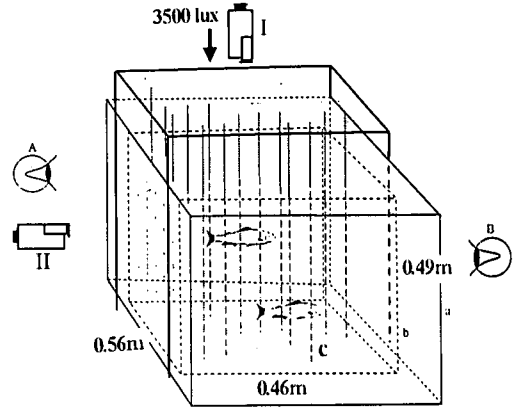


図-1 実験装置概要

表-1 実験に用いた木綿糸の条件

| Stem density (stems·m ⁻²) | Stem distance (cm) | Average stem distance <i>D</i> |
|---------------------------------------|--------------------|--------------------------------|
| 2800 | 1.96 | 0.34 |
| 2100 | 2.26 | 0.4 |
| 1400 | 2.76 | 0.49 |
| 700 | 3.92 | 0.69 |
| 350 | 5.53 | 0.97 |
| 0 | — | — |

表-2 実験に用いた *Daphnia pulex* の条件

| Density of <i>Daphnia pulex</i> ND (prev·l ⁻¹) | 0.5 | 1 | 2 | 5 | 10 | 25 |
|--|-----|----|-----|---|-----|-----|
| Prey distance: PD [*] (cm) | 13 | 10 | 8.2 | 6 | 4.7 | 3.5 |

^{*}) PD=(1000/ND)^{1/3}

(2) 動物プランクトンおよび動物プランクトン食魚

埼玉県内の国営武蔵丘陵森林公園および秋ヶ瀬公園の池で捕獲した体長55-60mmのモツゴを実験に用いた。すべてのモツゴは実験に用いる前に、塩素を除き実験に用いる水温に調節した十分な溶存酸素を含む水で満たされた水槽内で6ヶ月以上飼育した。ただし、この間は自然の明暗条件とし、市販の乾燥ミジンコもしくは生きたミジンコを与えて餌に馴れさせた。また、実験においては、実験タンク内で8時間以上順応させた。

餌となるミジンコは25℃に保った水槽において、主として緑藻の *Scenedesmus* のカルチャーによって増殖させ、0.8~1.0mmのメッシュの篩で選択して実験に用いた。表-2に実験に用いたミジンコの条件を示す。ここに、実験には均一なサイズの餌を使用したため、餌の選択性はないと仮定される。

(3) 実験方法

実験では、予め、1度に2尾のモツゴを入れて、36時間以上絶食、馴致し、その後で所定の個体数のミジンコを入れた10ml程度の水をタンク内に、ミジンコが均等に分布するように静かに導入した。実験期間中に、捕食に伴ってミジンコの密度が減少するのを防ぐために、定期的に捕食された数と同数のミジンコを新たに補充した。これには、本実験の前に同じ条件で実験を2度行い、

その時の捕食速度から、補充すべきミジンコの数を経験ごとに決定し、実験開始前に予めそのサンプル(ミジンコの入った水)を用意しておいた。ただし、実験時間が長くなる場合には、サンプル内でのミジンコの死亡数が多くなるので、実験途中で新たにサンプルを作成した。

なお、実験はそれぞれの条件で3度繰り返してその平均値を用いた。3度の実験におけるそれぞれの時間での捕食数はばらつきが少なく、標準偏差は、平均値の10%程度以内であった。それぞれの実験後には、タンク内の水は完全に排水し、水槽壁、底、障害物の木綿糸はスプリンクラーにより十分洗浄し残ったミジンコを取り除いた。

2台のデジタルビデオカメラ(I, II)を設置し、そのうちの1台を水槽の上方に設置し魚の位置を記録し、他の1台で横から魚を追跡し捕食の瞬間を記録した。ミジンコの捕食数はビデオカメラの記録および目視(A, B)によって求めた。2台のカメラの画像に基づく3次元的なモツゴの位置の記録は、SONY DVBK-W2400ソフトによりコンピュータ上で解析した。なお、カメラの時間解像度は1/30秒であり、これによる誤差はほとんど無視できる。また、二つの時間の画像での位置の違いと時間差からその間の遊泳速度を計算した。捕食回数は、初め

の3分は1分ごと、それ以後は3分間ごとに記録した。ただし、データの整理にあたっては、サンプリング時間の違いによるばらつきを少なくするために、初めの3分間の捕食回数も3分間平均値を採用した。

3. 植生がない場合の捕食率と遊泳速度

(1) 捕食率

モツゴの捕食行動は大きく、①餌の探索と選択（遊泳し餌のところまで移動すること）、②体内への取り込み（餌を口にいれ食べ終わる行動）、に分けられる。以後、特にことわりのない限り、捕食とは①と②をあわせたものを指す。また、捕食行動の数そのものを捕食回数、単位時間内の捕食回数を捕食率と表現する。

モツゴはそれぞれの実験前には36時間以上絶食状態にあり、概ね空腹状態にあると考えられる。図-2は、この状態でミジンコを投入し、時間ごとの積算捕食回数を示したものである。餌密度毎（タンク毎）に多少の差はあるもののほぼ同様な捕食回数の変化を示しており、モツゴの個体差は比較的小さいことがわかる。捕食回数は時間の経過とともに飽和曲線を描く。十分時間が経過した後は1匹のモツゴに対し平均425匹のミジンコが捕食された時点でほぼ飽和状態になる。このため、これを空腹時からの最大捕食量 V_{max} と定義した。また、この最大捕食量から Ware⁹ に従い、時間 t における抱腹度 S を

$$S = V_t / V_{max} \quad (1)$$

と定義した。ここに、 V_t はその時間までの合計捕食回数である。同様に空腹度 S^* を、

$$S^* = 1 - S = (V_{max} - V_t) / V_{max} \quad (2)$$

で定義する。

図-3は、モツゴの3分間における捕食回数の変化である。それに伴う抱腹度 S の変化も同時に示してある。空腹状態においては、餌密度に従って捕食行動を起こす。特に、餌密度が高いと初期に盛んに捕食し、抱腹度が増すとともに急激に捕食回数が低下している。餌密度が $0.5 \sim 25 \text{ prey} \cdot \text{l}^{-1}$ の間で増加する時、最初の3分間における捕食回数は 30 ± 3.2 から $134 \pm 7.3 \text{ prey}$ に増加する。高密度かつ最大空腹状態（実験開始直後）でもモツゴの1回の捕食から次の捕食までの平均時間は約1秒を要する（サンプル数50）。従って、ある餌密度（ $10 \text{ prey} \cdot \text{l}^{-1}$ ）を超えると、捕食回数は低い密度の時ほど増加しない。

3分間における捕食回数は、抱腹度の増加とともに減少し、餌密度に関わりなくある一定値に漸近する。抱腹度が1になる時間は餌の密度に関係し、餌密度が高いほど短時間となる。抱腹度の増加と3分間における捕食回数は逆相関の関係にある。なお45分間の実験期間中

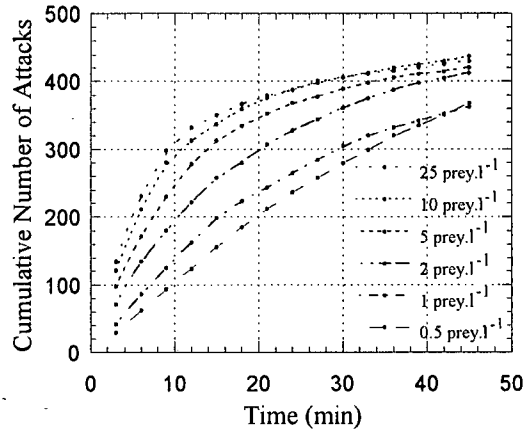


図-2 積算捕食回数の時間変化

では、餌が高密度の場合には、抱腹度がほぼ1に近づき、かつ3分間における捕食回数は95~97%まで大きく減少するのに対し、低密度（例えば $0.5 \text{ prey} \cdot \text{l}^{-1}$ ）の場合には、抱腹度が84%にとどまるため3分間における捕食回数は43%までしか減少していない。

魚の単位時間当りの捕食回数（捕食率 F ）を抱腹度に対してプロットしたものが図-4である。抱腹度が1に近づくにつれ、捕食率 F は餌密度に関わりなく一定値に近づき、次のMond式に良く適合する。

$$F = R_{prey} \left(\frac{K_1^n}{K_1^n + S^n} \right) + C \quad (3)$$

ここに、 R_{prey} は餌の密度に依存する最大捕食率、 $K_1 (=0.4)$ は半飽和定数、 $n (=3)$ 、 $C (=0.05 \text{ 回/s})$ は定数である。これは傾向的に Ware⁹ のものとよく一致している。

図-4には $K_1 = 0.4$ 、 $n = 3$ の傾向曲線と Z-test の結果をあわせて示してあるが、実験結果を良く表現しているといえる。

次に餌密度の影響については、モツゴが餌を次々捕食していく場合には餌相互の距離が重要になるため、平均的な無次元餌間隔 P を、

$$P = \frac{1}{\text{魚の体長}} \sqrt[3]{\frac{\text{単位体積}}{\text{餌の数}}} \quad (4)$$

と定義する。

図-5は P と R_{prey} の関係を示したもので、

$$R_{prey} = \frac{K_2^m}{K_2^m + P^m} \quad (5)$$

で表される。ただし、 $m (=3)$ 、 $K_2 (=1.33)$ は定数であり、再現性は Z-test で、危険率 $p < 0.001$ 、決定係数 $r^2 = 0.883$ である。

(2) 遊泳速度

図-6は、最大空腹状態における最初の3分間の遊

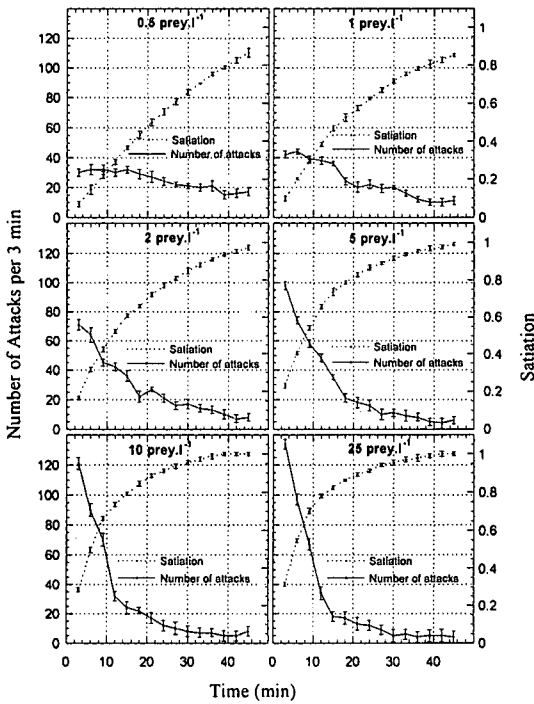


図-3 3分間の捕食回数と抱腹度の時間変化

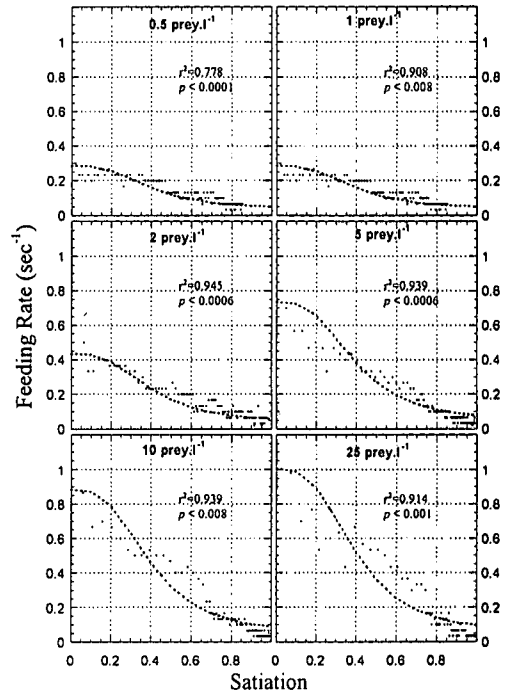


図-4 抱腹度と捕食率の関係
(点線は式(3)による曲線)

泳速度の餌密度による変化を示したものである。このように同じ空腹状態であっても泳速速度は餌の密度に大きく関係することがわかる。

図-7は、モツゴの泳速速度の抱腹度による変化を示している。一般に、餌の密度が高いほど、初期の泳速速度は小さい。また、いずれの場合にも時間と共に減少していく。これは以下の理由による。餌であるミジンコの逃げる速度はモツゴの速度と比較すると極めて遅く、ほぼ同じ場所にいると考えてよい。そのため、餌の密度が高ければより近い場所でより多くのミジンコを捕食できるが、体内への取りこみに0.4秒程度の時間を要するために、ある場所で捕獲し得る餌を捕獲し尽くすまでにある時間を要する。しかし、モツゴは餌を取るために長距離移動する必要がなく、泳速速度も遅くてよい。その結果、餌の密度が高いほど平均泳速速度が小さくなる。また、時間とともに泳速速度が下がるのは、抱腹度が高まり、速い速度で泳ぐ動機が失われるためである。図-7には、抱腹度の変化も同時に示している。抱腹度の増加と共に平均泳速速度が減少することが明瞭に示されている。

図-8は、抱腹度と泳速速度の関係を餌密度毎に示したものである。平均泳速速度の抱腹度に対する変化は抱腹度0の時の泳速速度で正規化することによって、

$$M = 1.46 F_{prey} e^{-0.63S} \quad (6)$$

と表せる。ここに、 M は体長で正規化した平均泳速速度、 F_{prey} は抱腹度0の時の泳速速度(0.5prey \cdot l $^{-1}$ の時の最大泳速速度で正規化)、 S は抱腹度である。図中の実線は各々の餌密度に対しての適用結果である。

図-9は、平均餌間隔と F_{prey} の関係を示したものである。 F_{prey} は P の増加とともに増加し、1に近づく飽和型の曲線関係を示していることから、

$$F_{prey} = \frac{P r}{P r + K_3 r} \quad (7)$$

と表現できる。ここに、 K_3 は半飽和定数で、 $r=2$ 、 $K_3=0.98$ の時に実験データを良く表現できる。再現性はZ-testで、危険率 $p<0.0001$ 、決定係数 $r^2=0.896$ である。

図-10に捕食率、泳速速度を平均餌間隔で除したパラメータに対して示す。横軸のパラメータは、モツゴが餌間を移動する時間の逆数に相当し、餌の体内取り込み時間を無視した場合のモツゴが単位時間に餌に遭遇する回数にあたる。非常に餌密度が高い場合を除き、餌密度にかかわらず同様の関係が得られる。これは、餌密度がそれほど高くない場合には、捕食率はモツゴが餌に遭遇する頻度で定まることを表している。25prey \cdot l $^{-1}$ の時に適合性がやや悪いのは、餌密度が非常に高くなると、餌に遭遇するまでの時間に比較し、餌の体内取り込み時間が無視できなくなるためである。

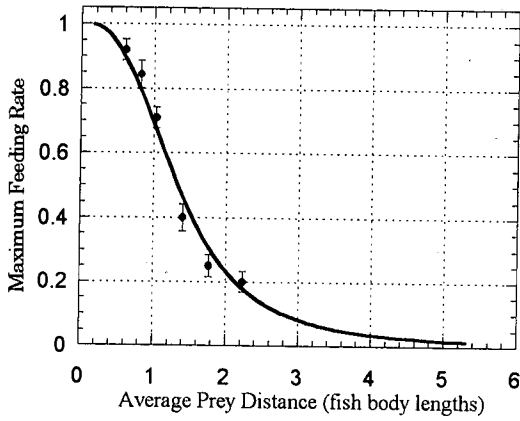


図-5 平均餌間隔と最大捕食率の関係

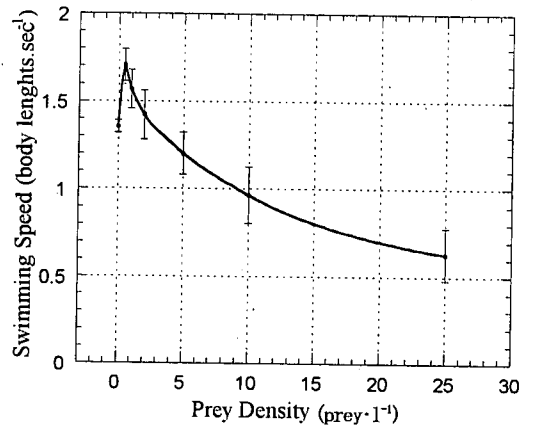


図-6 餌密度と遊泳速度の関係

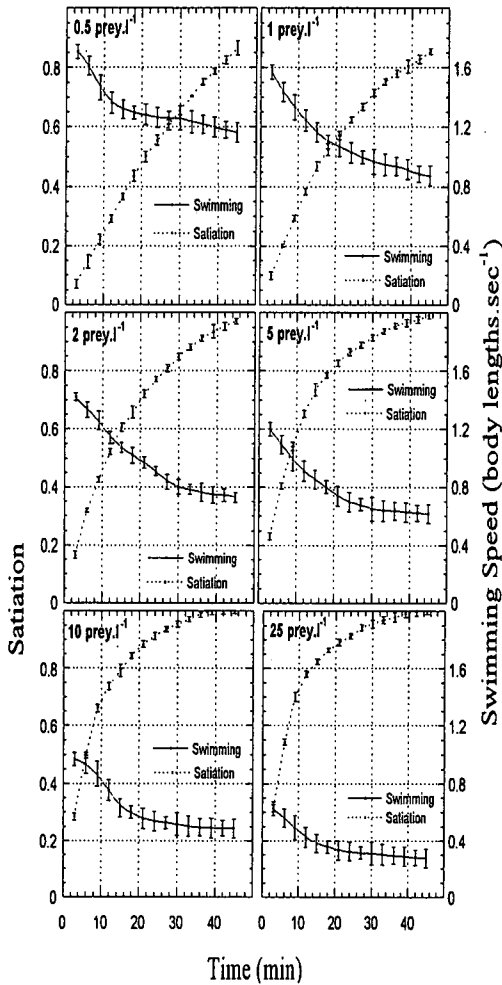


図-7 抱腹度と遊泳速度の時間変化

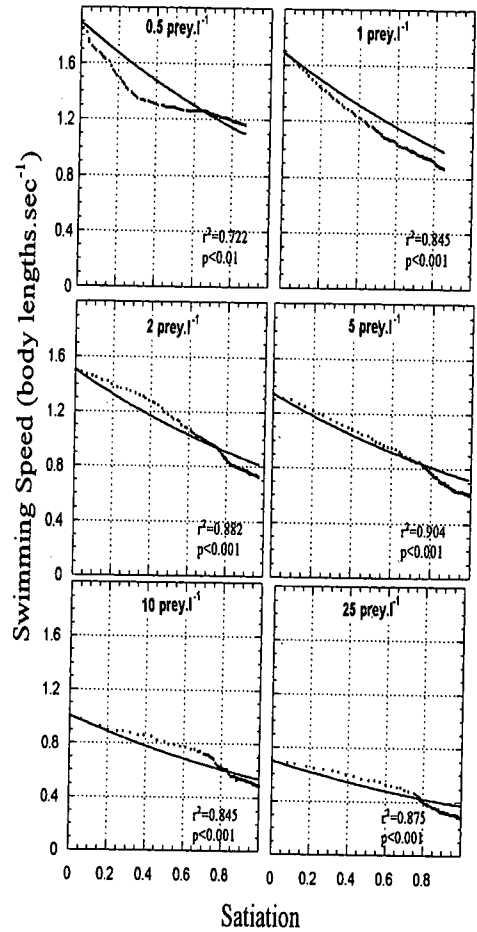


図-8 抱腹度と遊泳速度の関係
(実線は式(6)による曲線)

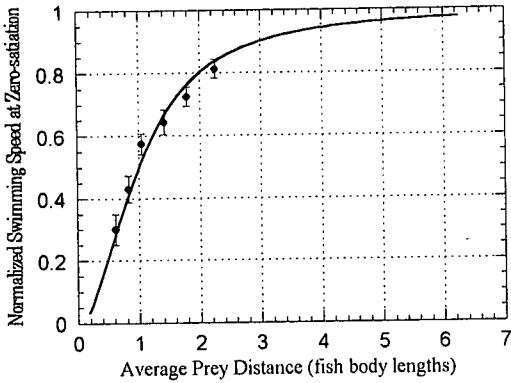


図-9 平均餌間隔と最大空腹時の遊泳速度の関係

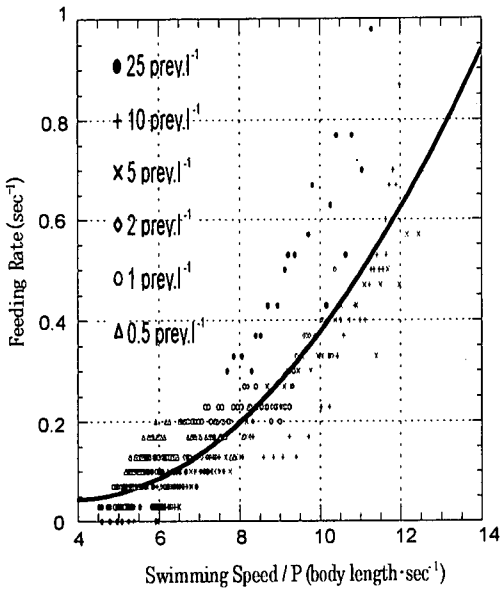


図-10 遊泳速度と捕食率の関係

4. 人工植生による遊泳速度と捕食率の変化

植生がない場合の実験により得られた式 (3), 式(6) について, 人工植生 (水生植物) により生じる変化を以下に示す.

(1) 遊泳速度の変化

一般に, 魚は魚のサイズに応じた遊泳行動をとる. このことは, 木綿糸の間隔はモツゴの体長に対する相対的な距離として考えなければならないことを示している. 本実験においては木綿糸は鉛直に張っているため, その間隔は2次元的に考えることができる. すなわち, 相対平均木綿糸間隔 D をモツゴの体長との比により, 次式

のように導入する.

$$D = \frac{1}{\text{魚の体長}} \sqrt{\frac{\text{単位面積}}{\text{単位面積中の木綿糸の数}}} \quad (8)$$

図-11は, 最初の3分間の遊泳速度と餌の密度, 植生密度 ($700, 2800 \text{ stems} \cdot \text{m}^2$) の関係を示したものである (0本の結果は図-7参照). 相対平均木綿糸間隔 D は遊泳速度に重要な影響を及ぼし, 木綿糸の密度が0から $2800 \text{ stems} \cdot \text{m}^2$ に変化 (D は ∞ から 0.34 : 表-1参照) すると, $0.5 \text{ prey} \cdot \text{l}^{-1}$ の時は70%も減少するのに対し, $25 \text{ prey} \cdot \text{l}^{-1}$ の時は25%の減少にとどまる.

このように, 餌密度が低い場合に減少率が高いのは, 餌密度が低いと元々早い速度で遊泳, 捕食しているために, 障害物の存在がより顕著に影響するためである. 時間経過に対しては, 時間経過と共に空腹度が下がり, 徐々に遊泳速度も低下する. さらに, 遊泳速度は抱腹度が増加すると, 植生がない場合と類似の曲線を描きつつ減少するので, 植生がある場合の平均遊泳速度 M' (体長/s) を,

$$M' = F_{stem} (1.46 F_{prey} e^{0.635}) \quad (9)$$

と表現する. ここに, F_{stem} は植生による遊泳速度減少度を表す変数である.

図-11に示す実線は上記曲線を適用したものである. 同じ餌密度の時の相対平均木綿糸間隔 D の変化による遊泳速度の変化から明らかなように, F_{stem} は D が減少 (植生密度が増加) すると減少する. これは, D が減少すると, 捕食のための遊泳が阻害されることによるものと考えられる.

図-12に, 相対木綿糸間隔 D に対して F_{stem} を示す. 相対木綿糸間隔の増加とともに F_{stem} の値は増加し, 間隔が体長程度になると木綿糸がない場合の約90%に達する値となる. モツゴの挙動の観察によれば, 木綿糸間隔が体長より小さくなるとモツゴが木綿糸に衝突する頻度が高くなり, 遊泳が阻害されている. ところで魚が1回の尾ヒレの動きで進む距離は, 種によって多少の差はあるものの, 概ね体長の0.6~0.7倍の距離である. この距離は今回の実験でモツゴが木綿糸に衝突する頻度が増加する木綿糸間隔とほぼ一致している. このことより, 木綿糸間隔が体長に等しくなるあたりで遊泳速度が低下したのは, モツゴが1回の動きでの進む突進距離が木綿糸間隔を超えるために木綿糸に衝突しやすくなったことが原因と考えられる. 図-12より, F_{stem} と D の関係は飽和型の曲線関係を示していることから,

$$F_{stem} = \frac{D^m}{D^m + K_4^m} \quad (10)$$

と表現できる. ここに, K_4 は半飽和定数で, $m=3, K_4=0.5$ の時に実験データを良く表現できる. 再現性は t-test で, 危険率 $p < 0.001$, 決定係数 $r^2 = 0.784$ である.

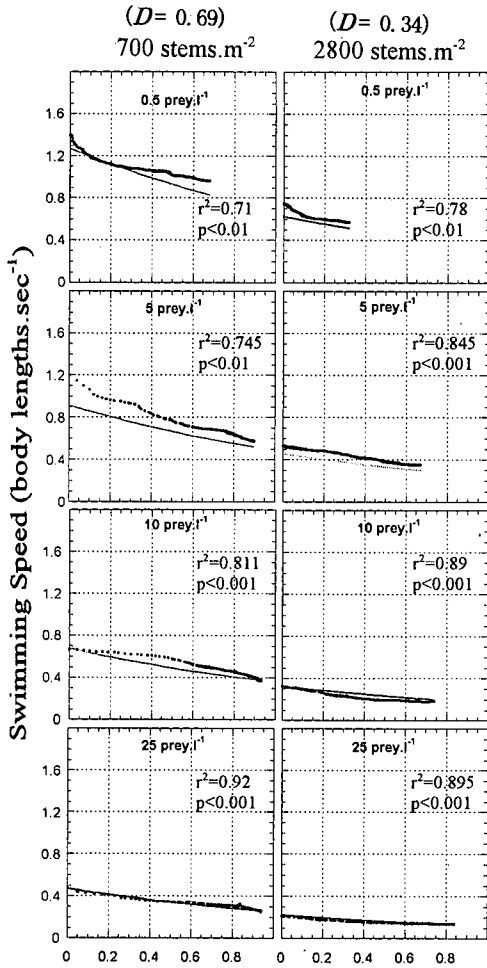


図-11 抱腹度と遊泳速度の関係（人工植生あり：植生なしは図-8参照）

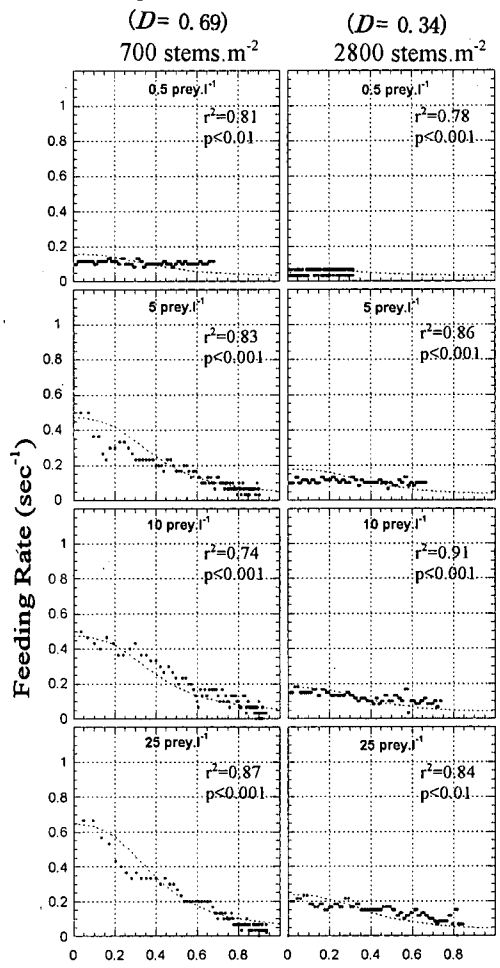


図-13 抱腹度と捕食率の関係（人工植生あり：植生なしは図-4参照）

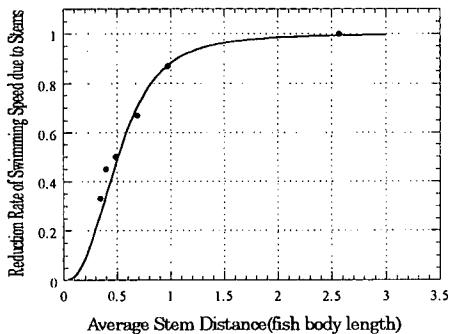


図-12 平均植生間隔と植生による遊泳速度減少率の関係

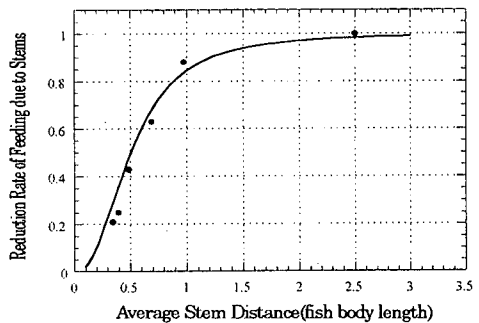


図-14 平均植生間隔と植生による捕食率減少率の関係

(2) 捕食率の変化

図-13に植生がある場合の抱腹度と捕食率の関係を示す。図-11において相対平均木綿糸間隔 D が減少すると遊泳速度が減少したのと同様に、捕食率は

同じ餌密度の場合でも D の減少とともに減少する。遊泳行動が主として捕食のために行われていることから、遊泳速度が減少することによって捕食率も同様に減少するものと考えられる。

抱腹度に対する減少曲線は植生がない場合と相似形の曲線で表され、同じ植生密度における餌密度の増加に対する変化も植生がない場合と類似の傾向を示す。従って、捕食率の関数(式(3))を以下の形式で拡張するのが妥当と考えられる。

$$F = R_{stem} R_{prey} \left(\frac{K_1^n}{K_1^n + S^n} \right) + C \quad (11)$$

ここに R_{stem} は植生による捕食率減少度を表す。

図-14に R_{stem} と相対平均木綿糸間隔 D の関係を示す。遊泳速度が D により表現されたのと同様に、捕食率も植生による行動阻害の影響を受けていると考えられる。すなわち、相対平均木綿糸間隔がモツゴの体長と同程度になると最大値の90%程度の値に達する。また、 R_{stem} は遊泳速度において木綿糸の影響を評価した関数とほぼ同様な傾向を示していることは、木綿糸の影響が遊泳速度の低下ということを通して捕食率に影響を及ぼしていることを示している。従って、捕食率も遊泳速度の場合と同様に飽和型の曲線形となり、

$$R_{stem} = \frac{D^u}{D^u + K_s^u} \quad (12)$$

と表現できる。ここに、 K_s は半飽和定数で、 $u=2.5$ 、 $K_s=0.5$ の時に実験データを良く表現できる。再現性はt-testで、危険率 $p<0.001$ 、決定係数 $r^2=0.897$ である。

5. 考察

本実験では、主として餌の密度が動物プランクトン食魚の捕食率に与える影響、機械的な障害物が捕食率に与える影響を検討した。餌密度と障害物を系統的に変化させた調査は、モツゴ以外の魚を含めても例がなく、十分な調査は行われていないが、過去の観測から類似の情報抽出し、本結果との比較を試みることにする。

植生がない場合の実験では、モツゴの捕食率は抱腹度が1に近づくにつれ、餌密度に関連したある一定値に近づく。本実験においては、餌の選択性を等しくするため、餌を単一サイズ(0.8~1.0mm)とした結果、一定値に漸近することが示された。従って、Croy&Hughes⁹がトゲウオ(*Spinach spinacha*)を用いた実験で抱腹状態の時に、複雑な捕食行動が見られたのは餌のサイズの影響で、選択的な捕食行動が行われたものと考えられる。

餌密度が増加すると初期遊泳速度は急激に減少し、徐々に一定値に漸近する。餌が高密度な環境では、餌を探す時間よりも捕食し処理する時間のほうが多くの時間を費やすためと考えられる。一方、低密度では餌を探索するのに多くの時間を費やし、抱腹度が1に近づくにつ

れ、Beamish¹⁰により報告された探索速度 $0.5 \sim 0.75 \text{bodylength} \cdot \text{sec}^{-1}$ に近い速度で遊泳する。餌密度の増加は魚の索餌体積(魚が餌を探せる範囲の体積)中における餌の数を増加させることにより、探索時間は低密度よりも高密度のほうが少なくて済む。遊泳速度を平均的な餌間隔で割った値は、餌の遭遇率(索餌体積中の餌の数)に比例し、餌の密度には依存しないため、捕食者一被捕食者の関係を表すパラメータとして適している。このことは図-10に示すように本実験でも確認された。

餌密度が減少すると、遊泳活動の増加⁷、餌に対する反応距離の増加¹¹により、索餌体積が増加することが実験的に示されている。また、捕食行動も餌の入手可能性に応じて巡航型(cruising type)から遊泳静止を繰り返しながら餌を探す型(saltatory type)に切り変わることが確認されている¹²。しかし、餌密度に基づく遊泳行動の変化は既往の研究では調査されていない。本研究が示すように、索餌体積中の餌の増加はあくまでも低密度の時にモツゴの遊泳速度の増加をもたらすのである。

注目すべきは、捕食行動は餌との遭遇率に関係しており、満腹状態では餌の密度に応じた遊泳速度で泳ぐということである。このことは餌の密度が平均餌間隔を決め、魚はもっとも効果があがる遊泳速度で泳ぐということである。

捕食のしやすさは、餌の長さや魚の口の大きさに関係するため、多くの研究でこの比が調べられている(例えば Werner¹³)。この実験で用いたモツゴの体長はおおよそ55mmで、口の大きさは3.5-4.0mmであった。使用した餌の大きさは0.8-1.0mmであるため、餌の長さや魚の口の幅の比は、0.20-0.28となる。Gill&Hart¹⁴によると、この比が限界値の0.6以下の場合には、様々な餌サイズに対する平均的な体内取り込み時間は0.37-0.46secとなる。本実験により、最大空腹状態で最も高い餌密度(25prey·l⁻¹)の時に概略1prey·sec⁻¹の速度で捕食行動(探索・選択と体内取り込み)を行うことが確認された。従って、探索と選択に約0.6(=1.0·0.4)秒をかけていることがわかる。同様に低密度(0.5prey·l⁻¹)の場合には、最大空腹状態で0.23prey·sec⁻¹の速度となり、探索と選択に約3.95(=1.0·23·0.4)秒をかけている。2つの密度を比較すると、餌密度50倍に対し、探索・選択時間は約7分の1(=0.6/3.95)になる。

最初の3分間の捕食数は、図-3に示すように餌密度に従い急激に増加する。しかし、増加率は徐々に減少し上限値が存在することを示している。Ware⁴はニジマス(*Salmo gairdneri*)の捕食量は餌の供給量に比例しない、すなわち、餌の密度による捕食率はHollingのタイプII型の式¹⁵に従って捕食率が減少することを報告しており、同様な結果はMiller et al.¹⁶によっても得られている。本実験はそれらの結果とも整合性のとれるも

のである。

物理的な複雑性については、ハビタートの複雑性のために餌が尽きることがなく、捕食魚の生息により影響を与えていることが報告されている²⁾。これらは、ハビタートの複雑性と餌の量との間に正の相関があることに起因することも示されている¹⁷⁾。しかし、一方では、ハビタートの複雑性と捕食量との間に負の相関があることも示されている²¹⁾。モツゴは巡航中に捕食する魚であり、餌の密度とその時の空腹度が遊泳速度を決定すると考えられる²⁰⁾。また、障害物は遊泳速度を低下させ、遊泳の阻害の程度に従って、捕食率が減少すると考えられる。障害物の間隔の影響を示す関数である、 F_{opt} および R_{opt} は相対平均木綿糸間隔がモツゴの体長と同程度の大きさになるとほぼ飽和に達する。

こうした傾向は他にもみられる。例えば、Crowder & Cooper¹⁸⁾ は平均体長 8.6cm のブルーギル (*Lepomis macrochirus*) が、ハビタートが適度に複雑な時に捕食量が最大となることを示し、適度に複雑な場合に適度な餌があり、かつ、適度な捕食率にあるためとしている。Savino & Stein (1982; 1989a; 1989b)^{19), 20), 21)} は、ブルーギルを餌とする体長 33-37cm のオオクチバス (*Micropterus salmoides*) について、人工植生の密度が 50 stems \cdot m² から捕食率が減少し始め、250-1000 stems \cdot m² ($D=0.138$) になると餌の捕獲の成功率がゼロになることを示している。Anderson²²⁾ は、200 stems \cdot m² と 670 stems \cdot m² の密度のコカナダモ (*Elodea*) 群落内で体長 7.4-7.8cm のオオクチバスの捕食行動を観察し、捕食にかかる時間や餌の搜索遊泳速度、餌に遭遇する確率がコカナダモ群落内で低下することを示している。また、密な群落では捕食率は低下するものの餌が安定に供給されることを示している。Winfield²³⁾ は、ローチ (*Rutilus rutilus*)、パーチ (*Perca fluviatilis*)、ラッド (*Scardinius erythrophthalmus*) について人工植生の中での捕食と遊泳速度についての実験を別々に行った。植生密度は 100, 200, 300, 600 stems \cdot m²、餌としては体長 1.85mm の *Daphnia magna* を用いた。魚の体長は 70-80mm であり、ローチとラッドは植生密度が 200 stems \cdot m² ~ 300 stems \cdot m² ($D=0.865$) から遊泳速度が低下することが示されている。パーチには特別な変化は見られなかった。

これらの結果と本実験の結果をまとめると、モツゴに限らず多くの魚について、捕食は障害物間隔と体長との関係で決まると考えられ、体長と同じ程度かやや小さくなると捕食率が急激に低下するものといえる。動物プランクトン食性魚による動物プランクトンの捕食量が減れば動物プランクトンの量が増加する。以上の結果より、自然もしくは人工の植生により動物プランクトンを増加させるには、植生の間隔は対象となる魚の体長より小さくする必要があると指摘できる。ただし、この研究成果

を自然環境に適用するためには、水界生態系における餌 (動物プランクトン) の分布パターンがハビタートの複雑性との関連においてどのように変化するかについてより深い知見を得る必要があるであろう。

6. 結論

本研究の結論は以下の通りである。

- (1) 餌密度が増加すると初期遊泳速度は急激に減少し、徐々に一定値に漸近する。餌が高密度な環境では、餌を捕食し処理する時間が支配的であり、低密度では餌を探索する時間が支配的となる。
- (2) 最大捕食率は平均餌間隔 (餌との遭遇率) に大きく依存し、平均餌間隔とともに変化する。満腹状態では餌の密度に応じた速度で遊泳する。
- (3) 障害物は遊泳速度を低下させ、遊泳の阻害の程度に従って、捕食率が減少する。そのため、植生密度が徐々に増加すると、植生がない場合に比べて捕食者の捕食効率が減少する。
- (4) 捕食率と遊泳速度は平均植生間隔と魚の体長の比で良く表現できる。
- (5) 捕食ならびに遊泳活動は、魚の 1 回の移動距離である体長の 0.7 倍付近より植生間隔が狭い場合に急激に減少する。

本研究により、植生密度、餌の密度、空腹度によりプランクトン捕食魚の捕食率ならびに遊泳速度を評価できることを示した。より一層の工学的活用を図るためには、水界生態系における餌 (動物プランクトン) の分布パターンとハビタートの複雑性との関連の解明などが必要である。

参考文献

- 1) Hutchinson, G. E. : A Treatise on limnology. Vol. 3. Limnological botany, John Wiley, New York, NY 660p., 1975.
- 2) Glass, N. R. : Computer analysis of predation energetics in the largemouth bass. In: System analysis and simulation ecology, Vol. I (Ed by B. C. Patten), pp.325-363, New York Academic Press, 1971.
- 3) Manatunge, J., Asaeda, T. & Priyadarshana, T.: The influence of structural complexity on fish-zooplankton interactions, a study using artificial submerged macrophytes, *Env. Biol. Fishes*, 58, 425-438, 2000.
- 4) Ware, D. M. : Predation by Rainbow Trout (*Salmo gairdneri*): the influence of hunger, prey density, and prey size, *J. Fish Res. Bd Can.*, 29, 1193-1201, 1972.
- 5) Ishiwata, N.: Ecological studies on the feeding of fishes -III. Degree of hunger and satiation amount. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*

- 34, No. 7, 604-607, 1968.
- 6) Robinson, C. J. & Pitcher, T. J. : The influence of hunger and ration level on shoal density, polarization and swimming speed of herring, *Clupea harengus* L. J. Fish Biol., 34, 631-633, 1989.
 - 7) Munk, P. & Kjørboe, T.: Feeding behaviour and swimming activity of larval herring (*Clupea harengus*) in relation to density of copepod nauplii. Mar. Ecol. Prog. Ser., 24, 15-21, 1985.
 - 8) Manatunge, J. & Asaeda, T. : Optimal foraging as the criteria of prey selection by two centrarchid fishes, Hydrobiologia, 391, 223-240, 1999.
 - 9) Croy, M. I. & Hughes, R. N.: Effects of food supply, hunger danger and competition on choice of foraging location by the fifteen-spined stickleback, *Spinachia spinachia* L., Anim. Behav., 42, 131-139, 1991.
 - 10) Beamish, F. W. H. : Swimming Capacity. In W. S. Hoar & D. J. Randall (eds.) Fish Physiology, Vol. 7, pp.101-187, New York Academic Press, 1978.
 - 11) Confer, J. L., Howick, G. L., Corzette, M. H., Kramer, S. L., Fitzgibbon, S. & Landesberg, R. : Visual predation by planktivores, Oikos, 31, 27-37, 1978.
 - 12) Crowder, L. B. : Optimal foraging mode shifts in fishes, Envir. Biol. Fishes, 12, 57-62, 1985.
 - 13) Werner, E. E. : The fish size, prey size, handling time relation in several sunfishes and some implications, J. Fish Res. Bd Can., 31, 1531-1536, 1974.
 - 14) Gill, A. B. & Hart, P. J. B.: Feeding behaviour and prey choice of the three-spine stickleback: interacting effects of prey size, fish size and stomach fullness, Anim. Behav., 47, 921-923, 1994.
 - 15) Holling, C. S. : The functional response of invertebrate predators to prey density, Memories of the Entomological Society of Canada, 48, 1-86, 1966.
 - 16) Miller, T. J., Crowder, L. B., Rice, J. A. & Binkowski, F. P.: Body size and the ontogeny of the functional response in fishes, Can. J. Fish. Aquat. Sci., 49, 805-812, 1992.
 - 17) Saiki, M. K. & Tash, J. C.: Use of cover and dispersal by crayfish to reduce predation by largemouth bass. In: D. L. Johnson & R. A. Stein (Eds.). Responses of fish to habitat structure in standing water, North Central Division, American Fisheries Society, Special Publication 6, Bethesda, Maryland, USA, 44-48, 1979.
 - 18) Crowder, L. B. & Cooper, W. E.: Habitat structural complexity and the interaction between bluegill and their prey, Ecology, 63, 1802-1813, 1982.
 - 19) Savino, J. F. & Stein, R. A.: Predator-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submerged vegetation, Trans. Am. Fish. Soc., 111, 255-266, 1982.
 - 20) Savino, J. F. & Stein, R. A. : Behavioural interaction between fish predators and their prey: effects of plant density, Anim. Behav., 37, 311-321, 1989a.
 - 21) Savino, J. F. & Stein, R. A. : Behavior of fish predators and their prey: habitat choice between open water and dense vegetation, Environmental Biology of Fishes, 24(4), 287-293, 1989b.
 - 22) Anderson, O. : Optimal foraging by largemouth bass in structured environments, Ecology, 65, 851-861, 1984.
 - 23) Winfield, I. J. : The influence of simulated aquatic macrophytes on the zooplankton consumption rate of juvenile roach, *Rutilus rutilus*, rudd, *Scardinius erythrophthalmus*, and perch, *Perca fluviatilis*, Journal of Fish Biology, 29, 37-48, 1986.

(2000.6.15 受付)

FORAGING BEHAVIOR OF *Pseudorasbora parva* IN ARTIFICIAL VEGETATION

Tilak PRIYADARSHANA, Takashi ASAEDA, Jagath MANATUNGE, Norio TANAKA and Katsutoshi TANIMOTO

As macrophytes have considerable structural variation for prey communities by hindering predator foraging and affect the predator behavior, the swimming and feeding behavior of planktivore (*Pseudorasbora parva*) with their prey (*Daphnia pulex*) were studied in laboratory experiments with varying densities (350, 700, 1400, 2100 and 2800 stems \cdot m⁻²) of artificial submerged vegetation and with different prey densities (0.5, 1, 2, 5, 10 and 25 prey \cdot l⁻¹). The swimming speed of the fish was found to be negatively related to the prey density, and a significant change in swimming speed was noted as being directly related to the level of satiation. The maximum feeding rates was found to depend upon and show a marked variation with average prey distance. As the stem density gradually increases, the predator's foraging efficiency decreases considerably relative to feeding in open water. Moreover, a good relation in the feeding rate and swimming speed exists with the average stem distance to fish body length ratio (D). Abrupt reduction in feeding and swimming was recorded when D was near 0.7, which is approximately equal to one stride length of a fish.