

静止流体中を単独で遊泳するアユの遊泳特性

SWIMMING BEHAVIOR OF ISOLATED AYU IN STATISTIC WATER

鬼束幸樹¹・秋山壽一郎²・山本晃義³・脇健樹⁴

Kouki ONITSUKA, Juichiro AKIYAMA, Akiyoshi YAMAMOTO and Takeshi WAKI

¹正会員 博(工) 九州工業大学准教授 工学部建設社会工学科 (〒804-8550 北九州市戸畑区仙水町1-1)

²フェロー会員 Ph.D. 九州工業大学教授 工学部建設社会工学科

³学生員 九州工業大学大学院 工学研究科博士前期課程

⁴学生員 九州工業大学 工学部建設社会工学科

Schooling behavior of fish and interaction between a few individual fish in schooling have been investigated. However, swimming behavior of isolated fish has not been investigated. In this study, the swimming behavior of isolated ayu in the circular pools with changing the radius was recorded with a digital video camera. It was found that the swimming trajectory of ayu can be described by nodes and branches. The frequencies of the swimming distance and angle between each branch are modeled by the gamma distribution. The mean swimming distance of each branch divided by the body length is 2.51 and the mean angle between each branch is 72.5. The directions of angle between each branch do not depend on the swimming distance and also the angle just before the swimming.

Key Words : *isolated ayu, node, branch, swimming distance, angle, statistic water*

1. はじめに

近年、魚類の保全を目的として魚の挙動の把握の重要性が注目されつつある¹⁻⁵⁾。水産の分野で開始された魚の行動把握の研究は、(1)魚群としての挙動、(2)魚群内における相対的な魚の位置および(3)魚群に属していない魚の挙動の3つに大別できる。

井上⁶⁾はスキヤニングソナーを用いて、サケ、マイワシ、ゴマサバ、ウマズラハギ、トビウオの魚群速度が0.3m/sといった低速度であることを解明した。金ら⁷⁾も井上⁶⁾と同様な計測を行い、魚群の直進時間の最頻値がマアジは1分、ゴマサバおよびカタクチイワシは2分であることを明らかにした。近年、魚群挙動の研究は、GPS等の登場により調査対象を現地まで広げた。佐々木ら⁸⁾はフナ、カワムツおよびカマツカにテレメトリー発信器を装着して実河川に放流し、河川内での挙動の解明に成功した。傳田ら³⁾はテレメトリー法を拡張したATS(Advanced Telemetry System)を開発し、面積1haの実験池を遊泳するゲンゴロウブナの挙動追跡を行い、日出および日没直後に活動が活発になることを明らかにした。Klimley *et al.*⁹⁾は1995年から1997年に渡るカリフォルニア湾におけるサメの位置を2~38時間ごとに記録した。

魚群内における相対的な魚の位置を示す研究として長谷川・添田¹⁰⁾の研究が挙げられる。彼らは魚群中におけ

る各個体の位置関係を示すパラメータとして、個体間距離、頭位交角、分布角および密度の4つを挙げ、3あるいは4尾のバラタナゴ、ウグイ、マサバの挙動を撮影し、4つのパラメータを定量的に解明した。その結果、平行性の高い個体同士は平行性を維持しようとする傾向があることを明らかにした。これは、Partridge & Pitcher¹¹⁾の結果と一致する。Sakamoto *et al.*¹²⁾は水槽内を遊泳する2尾のタモロコを撮影し、2尾の間隔の時間変化を計算した。その結果、2尾のタモロコが接近あるいは離縁する最大周期が約100sであることを解明した。一方で、魚群の運動要因がいくつかの外力と見立てて運動方程式を用いる物理モデルも存在する。三宮・松田¹³⁾、Sannomiya & Matsuda¹⁴⁾は外力を、前身推進力、個体間引力、成群力、壁からの反発力、方向場の力および外乱による力の6つと考え、佐藤ら¹⁵⁾は単一の魚が泳ぐときの性質、個体が一定の速度を保とうとする性質、障害物などの環境から受ける力、移動する物体に対して視覚運動反応によって受ける力の4つと考えた。こうした物理モデルにはモデル定数が多数含まれるが、十分な同定はなされていない。

魚群に属していない魚の挙動の研究は極めて少ない。そもそも魚群の定義が近年まで確定していなかったのも一因と考えられる。Cullen *et al.*¹⁶⁾はイワシ類を用いた実験を行い、魚群の構造を表すには、個体間隔、魚群の長さおよび幅、魚群の容積、結合度および分解度が必要である

表-1 各ケースのパラメータ

case name	115d	105d	95d	85d	75d
d (m)	1.15	1.05	0.95	0.85	0.75
$d / \overline{B_L}$	13.07	11.93	10.80	9.66	8.52
$\overline{n_b}$	7.51	6.55	6.19	5.16	4.71
$\overline{n_n}$	8.51	7.55	7.19	6.16	5.71

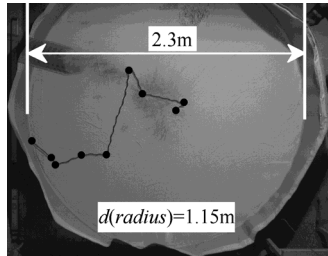


図-1 遊泳軌跡

と述べた. Partridge¹⁷⁾はコイの一種であるミノウが2尾で遊泳した場合は, 1尾がリーダーとなって遊泳するのに対し, 3尾以上では互いの距離を保つことで群れが自然に形成され, リーダーが存在しないことを発見した. そのため, 「群れ」の定義としてPartridge¹⁷⁾の提案した「各個体が遊泳速度と遊泳方向を群れの他の個体全てと一致させようと絶えず調整している3尾以上のグループ」が定着している^{10),18),19)}. 魚数が2尾以下の行動を検討した研究は, 実験よりむしろ数値計算の分野で精力的に開始されている. 関谷ら^{20),21)}および高水ら²²⁾は走流性, 壁面選好性および忌避性を組み込んだランダムウォークモデルを提案し, 単独で遊泳するアユのシミュレーションに成功した. 大橋・清水²³⁾は魚の抗力, 推進力および加速度で構成される運動方程式を用いて単一で行動する魚のシミュレーションを行った. 二瓶ら²⁴⁾はタイリクバラタナゴを対象として, 1尾および2尾で遊泳する挙動をビデオカメラで撮影し, そのデータに基づき魚周囲の流体計算を行っている. 橋本ら²⁵⁾はReynolds²⁶⁾の提案したBoidモデルを用いて魚群の挙動をシミュレートした. しかし, 数値計算で用いた仮定やモデル定数の妥当性が実験的に検証されていない場合が多い. そのため, 河川に生息する魚の遊泳特性を解明することが求められている. 本研究では河川あるいは魚道内を遊泳する魚の特性を解明する第一歩として, 静止流体中を単独で遊泳するアユの遊泳特性を実験的に解明した.

2. 実験装置および実験条件

実験には山口県樫野川漁協から購入したアユ科アユ属の養殖アユ(*Plecoglossus altivelis altivelis*)を用いた. 実験に用いた100尾のアユの体長 B_L の平均体長 $\overline{B_L}$ は0.088mであり, ばらつきは $\pm 0.01m$ 程度であった.

半径1.15m, 高さ0.4mのビニール製円形水槽を実験に

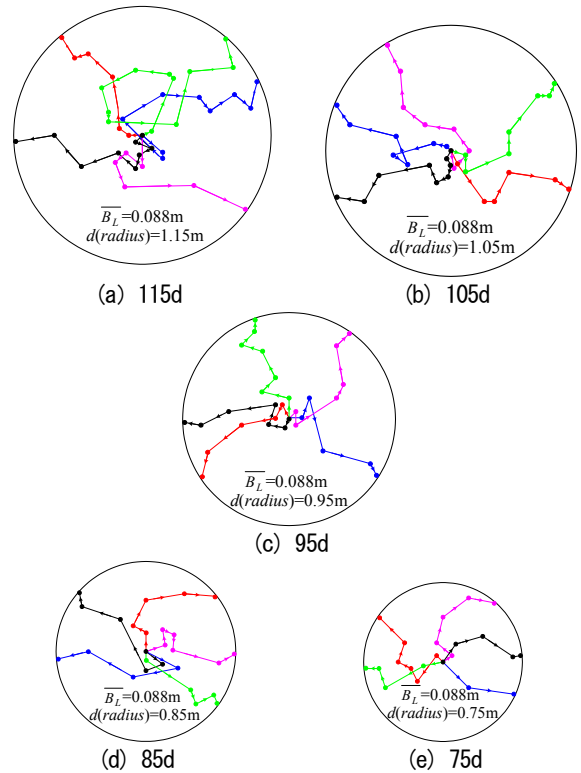


図-2 各ケース毎の遊泳軌跡

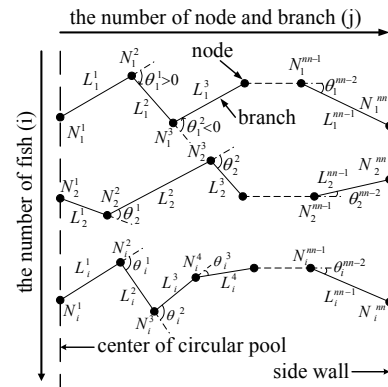


図-3 模式図

用いた. アユは壁面選好性を有している²⁷⁾. そのため, アユと壁面との距離がある程度近いと遊泳特性に影響を与えると推測される. そこで, 円形水槽内に高さ0.4mの円形段ボールパネル壁を設置することにより, 表-1に示すように半径 d を0.75m~1.15mの間で5ケースに変化させた. なお, 一般に魚は反射光の色によって行動特性が変化するため^{20),28),29)}, 壁面の色は全て青とした.

遊泳挙動の3次元解析することが望ましいが, 解析の困難さおよび未だ魚の2次元挙動すら解明されていないことから, 今回は遊泳挙動を2次元解析した.

水深が0.05mになるように, 水温24°Cの水を挿入して静水させた. 内径0.15m, 高さ0.2mの塩化ビニール製の中空パイプを設置した. この中空パイプ内に任意のアユを1尾挿入する. 挿入直後はアユは中空パイプ内で激しく遊泳するが, しばらくすると落ち着きを取り戻す. 続いて, 中空パイプを抜き取ると同時に水槽の3m上方に

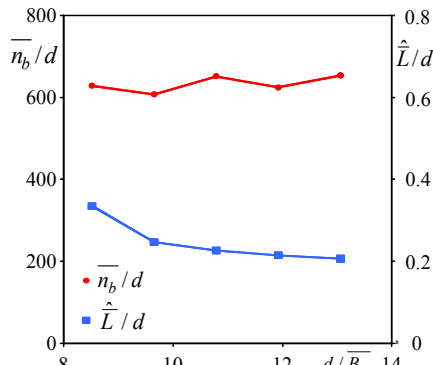


図-4 各ケース毎のbranch数と遊泳距離

設置されたビデオカメラで撮影を開始する。アユが水槽壁面に到達した時点で撮影を終了する。同様な計測を5つの半径においてそれぞれ100回(合計500回)行なった。

撮影に使用したビデオカメラ画像の画素数は1440×1080で、撮影速度は30フレーム/sである。撮影後にそれぞれのアユの遊泳開始から水槽壁面に到達するまでの遊泳軌跡を全て重ね合わせた。

3. 実験結果および考察

(1) アユの遊泳軌跡のモデル化

図-1に遊泳軌跡を重ね合わせた一例(115d)を示す。遊泳軌跡の特徴として、直線的に遊泳した後、屈折するように進行方向を変え、再び直線的に遊泳する点が挙げられる。そこで、目視によって判断した屈折点に丸印を示した。図-2に全5ケースにおける遊泳軌跡をそれぞれ5例ずつ示す。アユの遊泳軌跡は如何なる水槽半径においても直線と屈折によって構成されることが判明した。そこで、遊泳軌跡を図-3のようにモデル化する。直線部をbranch、屈折部をnodeとし、遊泳距離(branch長)を L 、屈折位置を N 、屈折角度を θ 、branch数を n_b 、node数を n_n とした。 θ は右回転を正、左回転を負と定義した。遊泳開始からのbranchおよびnode番号を右上の添字 j で、魚番号を右下の i で示す。また、 i 平均(全魚平均)を \bar{i} で、 j 平均(全遊泳平均)を \bar{j} で示す。

(2) 普遍遊泳状態の抽出

円形水槽中心から壁面に魚が遊泳する際、初期遊泳、普遍遊泳、壁面効果遊泳に分離されると考えられる。初期遊泳とは中空パイプを抜き取った後にしばらく状況の急変に動揺しながら遊泳する状態である。壁面効果遊泳とは壁面の存在を認識しながら遊泳している状態である。アユは壁面選好性を有しているため²⁷⁾、壁面効果が存在すると推定される。普遍遊泳とは初期条件および壁面の影響を受けない遊泳である。得られたデータを上記の3遊泳に分離する必要がある。

各半径におけるbranch数の全魚平均 \bar{n}_b および遊泳距離

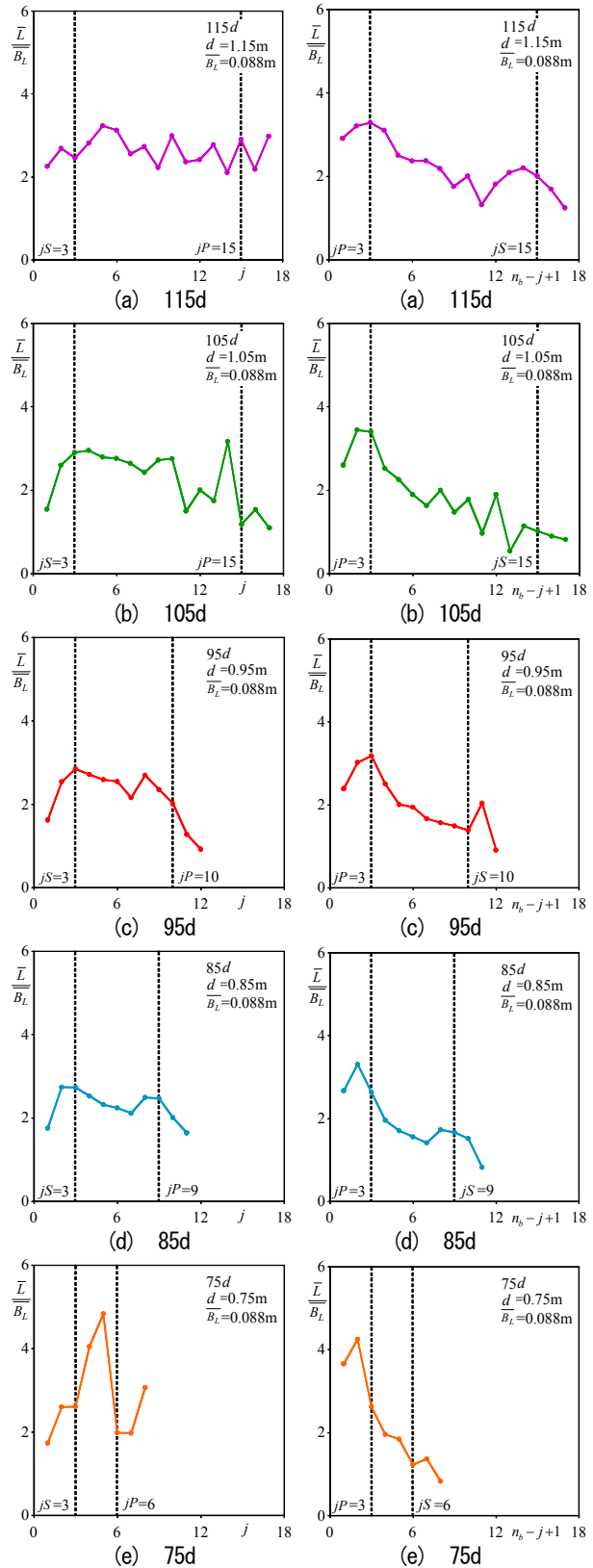


図-5 遊泳開始から遊泳終了までの遊泳距離

図-6 遊泳終了から遊泳開始までの遊泳距離

の全魚・全遊泳平均 \bar{L} をそれぞれ水槽半径 d で除した値と無次元半径 d/B_L との関係を図-4に示す。初期効果および壁面効果が存在しないのであれば、 \bar{n}_b/d および \bar{L}/d は一定値となるはずである。図-4より、半径の増

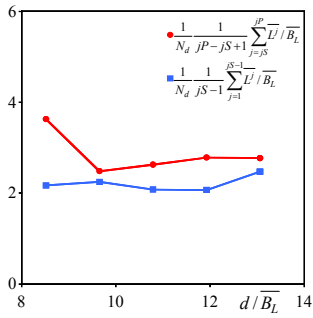


図-7 初期遊泳と普遍遊泳の遊泳距離の相違

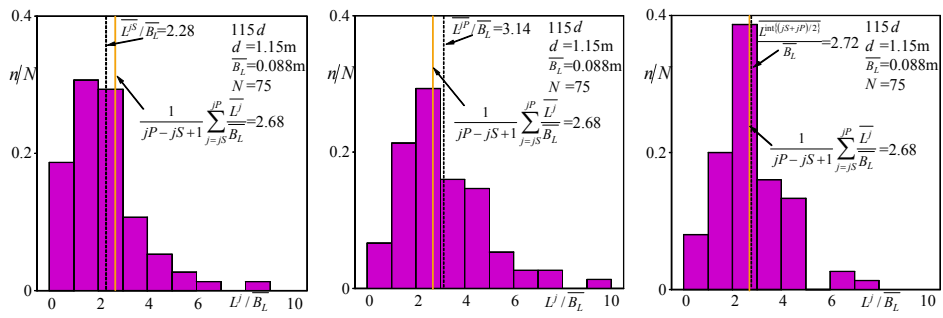


図-8 普遍遊泳区間の各jnodeにおける遊泳距離ヒストグラム(115d)

加に伴い、 \hat{L}/d に大きな変化は見られないが、 \bar{n}_b/d は減少傾向にあると判断される。

図-5に各半径における遊泳開始($j=1$)から遊泳終了($j=n_b$)までの遊泳距離の全魚平均 \bar{L} を平均体長 \bar{B}_L で

無次元化した値を示す。75d以外のケースでは遊泳開始後、遊泳距離 \bar{L}/\bar{B}_L が急増しその後一定となっている。そこで、遊泳距離が一定になるまでの状態を初期遊泳と判断した。全ケースを観察した結果、初期遊泳は $1 \leq j < 3$ の範囲と判断した。

図-6に各半径における遊泳終了($j=n_b$)から遊泳開始($j=1$)までの遊泳距離の全魚平均 \bar{L} を平均体長 \bar{B}_L で無次元化した値を示す。遊泳終了付近で遊泳距離 \bar{L}/\bar{B}_L が減少している。そのため、壁面効果遊泳を $n_b-2 < j \leq n_b$ の範囲と判断した。以後、普遍遊泳を開始するnode番号を jS 、普遍遊泳を終了するnode番号を jP とする。

普遍遊泳での遊泳距離の全魚平均値は次式となる。

$$\text{普遍遊泳の全魚平均遊泳距離} = \frac{1}{jP - jS + 1} \sum_{j=jS}^{jP} \bar{L}^j / \bar{B}_L \quad (1)$$

図-7に初期遊泳および普遍遊泳における全魚平均遊泳距離をそれぞれnode数で割った値と水槽半径との関係を示す。両者の値に差が生じていることから、初期遊泳では中空パイプを引き上げた影響があることが定量的に示された。一方、普遍遊泳の遊泳距離は、ケース75d以外ではほぼ一定と判断される。そのため、ケース75d以外では、初期および壁面による影響を除去できたと判断した。換言すれば、普遍遊泳を得るためには水槽半径が体長の約9倍以上の必要があると判断される。したがって、以下の解析では75dを省く4ケースのデータのみを用いる。

(3) 普遍遊泳の特性

図-8にケース115dにおける普遍遊泳開始時($j=jS$)、普遍遊泳終了時($j=jP$)および両者の中間時($j=\text{int}((jS+jP)/2)$)における遊泳距離のヒストグラムを示す。同図には各j nodeにおける全魚平均遊泳距離 \bar{L}^j/\bar{B}_L および普遍遊泳における全魚平均遊泳距離(=2.68)を線で示している。3つのnodeにおけるヒストグラムは、いずれも低値で密集して最頻値を有し、高値方

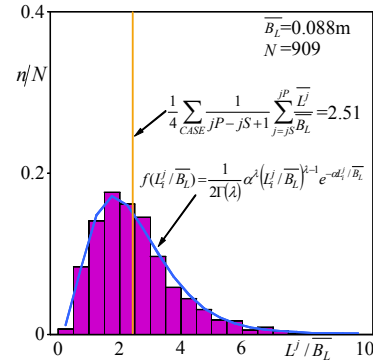


図-9 4ケースの遊泳距離ヒストグラム

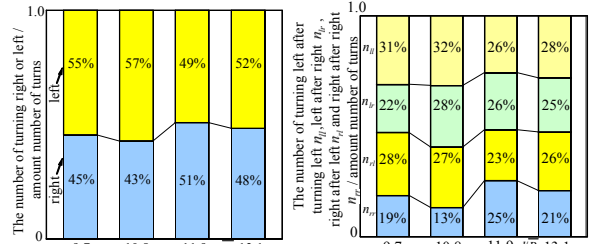


図-10 屈折方向率

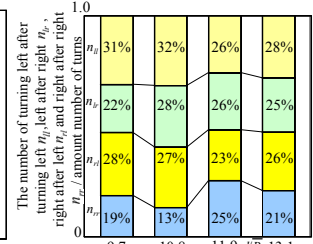


図-11 2連続する屈折方向率

向に裾をもつ形状となっている。また、3つのnodeにおけるそれぞれの全魚平均遊泳距離は、普遍遊泳における全魚平均遊泳距離(=2.68)に極めて近い値を示しており、普遍遊泳領域では魚数平均された遊泳距離はnode数によらず一定と判断される。他の半径においても同様な結果であった。そこで、75dを除く全てのケースの普遍遊泳における遊泳距離のヒストグラムを図-9に示すと共に、それらの平均値(=2.51)を直線で示す。図-8に見られた左右非対称の特徴が明瞭に確認できる。こうした分布形状を再現するために、ガンマ分布を採用する。

$$f(L_i^j / \bar{B}_L) = \frac{1}{2\Gamma(\lambda)} \alpha^\lambda \left(L_i^j / \bar{B}_L\right)^{\lambda-1} e^{-\alpha L_i^j / \bar{B}_L} \quad (2)$$

$$\Gamma(\lambda) = \int_0^\infty e^{-x} x^{\lambda-1} dx \quad (3)$$

実測値が式(2)、(3)に最もフィットするように係数 α 、 λ を算出し、図-9中に曲線で示した。ガンマ分布によって普遍遊泳における魚の遊泳距離が再現されている。なお、平均値 λ/α および分散 λ/α^2 はそれぞれ2.51および1.79であり、最頻値は1.75であった。

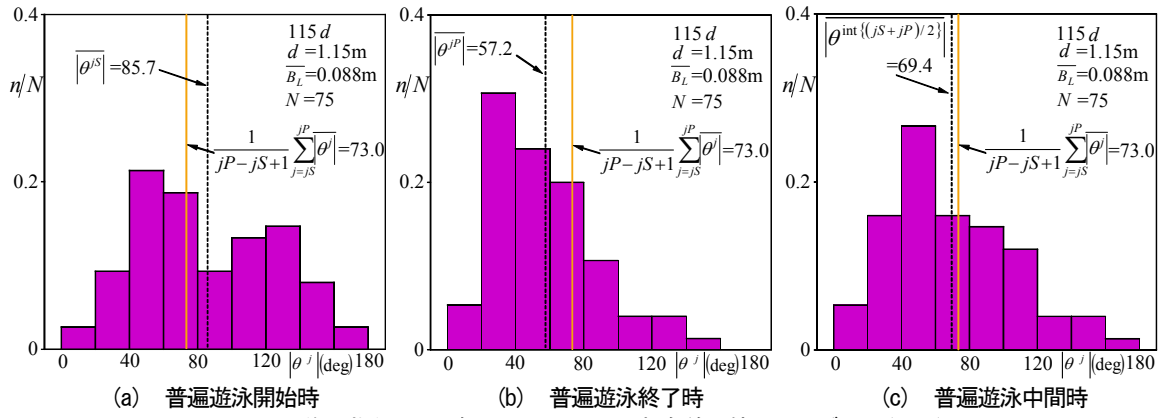


図-12 普遍遊泳区間の各jnodeにおける屈折角絶対値ヒストグラム(115d)

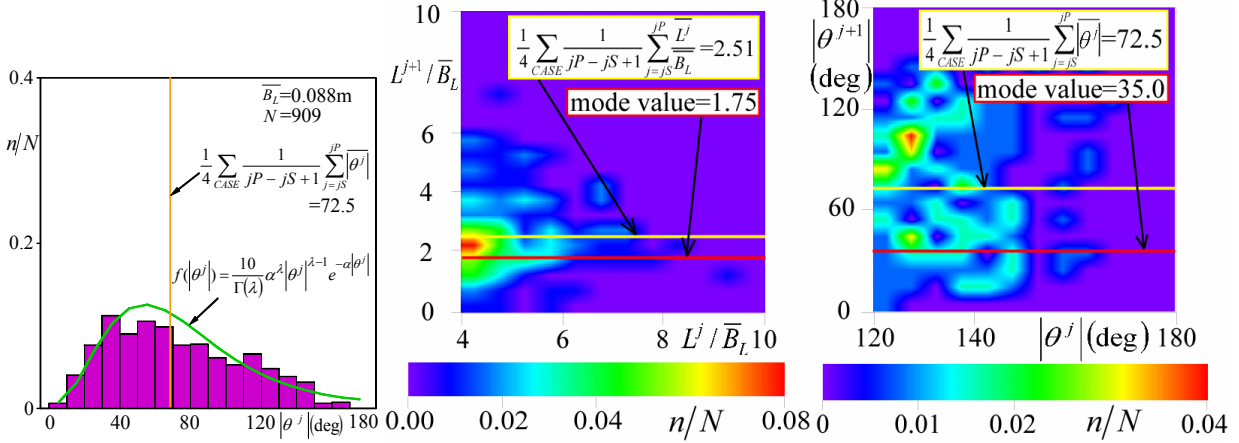


図-13 4ケースの屈折角度ヒストグラム

(a) 長距離遊泳後 (b) 急屈折後

図-14 長距離遊泳及び急屈折後カウンター図

(4) 屈折特性および屈折角

アユの遊泳における屈折方向がランダムかまたはある規則性があるかどうかを検討する。図-10に屈折方向率を示す。右よりも左に曲がる割合が高いものが3ケース、逆が1ケースとなっているが、平均値がおよそ50%であるため、屈折方向はランダムと判断される。

図-11に2連続する屈折の方向の組み合わせ、すなわち、右右(n_{rr})、右左(n_{rl})、左右(n_{lr})、左左(n_{ll})の割合を示す。多少のばらつきがあるが半径との相関がないことから、2連続する屈折方向はランダムであると判断される。

図-12にケース115dの普遍遊泳開始時($j = j_S$)、普遍遊泳終了時($j = j_P$)および両者の中間時($j = \text{int}((j_S + j_P)/2)$)における屈折角絶対値のヒストグラムを示す。同図には各j nodeにおける屈折角絶対値のnode平均値 $\overline{|\theta^j|}$ および次式で求められる普遍遊泳における全魚平均を線で示している。

$$\text{普遍遊泳の全魚平均屈折角} = \frac{1}{j_P - j_S + 1} \sum_{j=j_S}^{j_P} \overline{|\theta^j|} \quad (4)$$

3つのnodeにおけるヒストグラムは、遊泳距離と同様に非対称な形状をしている。また、3つのnodeにおけるそれぞれの平均屈折角は、普遍遊泳における全魚平均値

表-2 遊泳距離及び遊泳角度のガンマ分布の諸量

	α	λ
L	1.40	3.53
θ	0.027	0.103

($=73.0^\circ$)に近い値を示しており、普遍遊泳では魚数平均された屈折角はnode数によらず一定と判断される。他の半径においても同様な結果であった。そこで、75dを除く全てのケースの普遍遊泳における屈折角絶対値のヒストグラムを図-13に示すと共に、平均値($=72.5^\circ$)を直線で示す。図-11に示された遊泳距離のヒストグラムが極めて滑らかに変化しているのに対し、図-13に示された屈折角にはばらつきが見られる。これはサンプル数が十分でないことを意味している。しかし、およその形状はガンマ分布で表現されると判断される。そこで、式(2)~(3)において、 $L_i^j / \overline{B_L}$ を $\overline{|\theta^j|}$ に置き換えて係数 a 、 λ を算出した。その結果、平均値 λ/α および分散 λ/α^2 はそれぞれ72.5° および1388であり、最頻値は65°であった。得られた諸量を表-2に示す。

(5) 長距離遊泳あるいは急屈折直後の遊泳特性

長距離遊泳あるいは急屈折後の挙動に特徴があるかどうかを検討する。4ケースの普遍遊泳において遊泳距離

を降順に並べ替え、上位10%のデータを抽出し、それぞれの遊泳距離を L^j とした。続いて、上位10%の遊泳距離の次のbranchの遊泳距離 L^{j+1} を抽出した。図-14に両者の関係を示すと共に、普遍遊泳における遊泳距離の平均値(=2.51)および最頻値(=1.75)を線で示した。遊泳距離 L^{j+1} の最大値が最頻値(=1.75)より高い値を示しているが、その差は僅かであり、これが有意な差とは考えられない。

屈折角についても同様の解析を行い、屈折角が急な上位10%の値 $|\theta^j|$ および次のnodeの屈折角 $|\theta^{j+1}|$ を抽出し、図-13に示した。屈折角 $|\theta^{j+1}|$ のピークは 90° 付近に見られるが、複数の極大値が広範囲に点在している。これは、図-13に見られたようにサンプル数が足りないために生じたばらつきと考えられる。

以上のことから、長距離遊泳あるいは急屈折後の挙動はランダムと判断される。

4. おわりに

本研究では、静止流体中を単独で遊泳するアユの挙動を解析した。得られた知見は以下の通りである。

- (1) アユの挙動は直線と屈折で構成されることを解明し、branchとnodeを用いたモデル化を提案した。
- (2) 遊泳状態が、初期条件の影響を受ける初期遊泳、壁面の影響をうける壁面効果遊泳および両者の影響を受けない普遍遊泳で構成されることを解明した。普遍遊泳を得るには円形水槽の半径が体長の9倍以上の必要があることを解明した。
- (3) 普遍遊泳における遊泳距離および屈折角度はガンマ分布で表現されることを解明した。また、両者の平均値および最頻値はそれぞれ体長の2.51倍、1.75倍および 72.5° 、 65° であることを解明した。
- (4) 屈折方向はランダムで、2連続する屈折方向もランダムであることを解明した。また、長距離遊泳あるいは急屈折後の挙動はランダムであることを解明した。

謝辞：本研究を実施するに当たり、科学研究費補助金若手研究(B)19760343(代表：鬼束幸樹)の援助を受けた。また、魚の飼育方法を御教授していただいた(有)アクアシティの花田一氏、北九州市立水環境館、榎野川漁協および実験に御協力いただいた本学大学院生の赤木慶喜氏に謝意を表す。

参考文献

- 1) 高嶋信博，中村俊六：第28回水理講演会論文集，pp.353-358，1984。
- 2) 林田寿文，本田隆秀，萱場祐一，島谷幸宏：水工学論文集，第44巻，pp.1191-1196，2000。
- 3) 傳田正利，天野邦彦，辻本哲郎：河川技術論文集，第11巻，pp.459-464，2005。
- 4) 浪平篤，後藤眞宏，小林宏康：水工学論文集，第51巻，

- pp.1291-1296，2007。
- 5) 鬼束幸樹，秋山壽一郎，木内大介，高橋康行，飯國洋平：水工学論文集，第51巻，pp.1279-1284，2007。
- 6) 井上喜洋：日本水産学会誌，第53巻，8号，pp.1307-1312，1987。
- 7) 金文官，有元貴文，松下吉樹，井上喜洋：日本水産学会誌，第59巻，3号，pp.473-479，1993。
- 8) 佐々木丞，関根雅彦，後藤益滋，浮田正夫，今井剛：環境工学研究論文集，第38巻，pp.13-19，2001。
- 9) Klimley, A.P., Beavers, S.C., Curtis, T.H. and Jorgensen, S.J.: *Environmental Biology of Fishes*, Vol.63, pp.117-135, 2002.
- 10) 長谷川英一，添田秀男：日本水産学会誌，第51巻，12号，pp.1921-1926，1985。
- 11) Partridge, B.L. and Pitcher, T.J.: *Journal of Comparative Physiology*, Vol.135, pp.315-325, 1980.
- 12) Sakamoto, W., Aoki, I. and Kuroki, T.: *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, Vol.41, No.9, pp.945-952, 1975.
- 13) 三宮信夫，松田皎：計測と制御，第19巻，7号，pp.704-707，1980。
- 14) Sannomiya, N. and Matsuda, K.: *IEEE Transactions of Systems, Man and Cybernetics*, Vol.14, pp.157-162, 1984.
- 15) 佐藤博亮，三宮信夫，中峯浩，松田皎：日本水産学会誌，第62巻，5号，pp.740-746，1996。
- 16) Cullen, J.M., Shaw, E. and Baldwin, H.A.: *Animal Behavior*, Vol.13, No.4, pp.534-543, 1965.
- 17) Partridge, B.L.(今福道夫訳)：サイエンス，日経サイエンス社，Vol.12, No.8, pp.28-38, 1982.
- 18) 兼廣春之，鈴木誠，松田皎：日本水産学会誌，第51巻，12号，pp.1977-1982，1985。
- 19) 高木力，梨本勝昭，山本勝太郎，平石智徳：日本水産学会誌，第59巻，8号，pp.1279-1287，1993。
- 20) 関谷明，下村充，坂本裕嗣，甲田篤史，福井吉孝：水工学論文集，第46巻，pp.1133-1138，2002。
- 21) 関谷明，福井吉孝，下村充，打田剛：土木学会論文集，No.782/II-70, pp.81-91, 2005。
- 22) 高水克哉，栗原朋之，青木宗之，内山文哉，福井吉孝：水工学論文集，第51巻，pp.1273-1278，2007。
- 23) 大橋弘道，清水康行：水工学論文集，第48巻，pp.1597-1602，2004。
- 24) 二瓶泰雄，福永健一，小澤喜治：土木学会論文集，No.768/II-68, pp.55-66, 2004。
- 25) 橋本麻未，後藤仁志，原田英治，酒井哲郎：水工学論文集，第49巻，pp.1477-1482，2005。
- 26) Reynolds, C.W.: *Computer Graphics*, Vol.21, No.4, pp.25-34, 1987.
- 27) 中村俊六：魚道のはなし，山海堂，1995。
- 28) 小山長雄：魚道をめぐる諸問題II，解説篇，木曾三川河口資源調査団，1967。
- 29) 鬼束幸樹，秋山壽一郎，渡邊拓也，飯國洋平：水工学論文集，第52巻，2008(投稿中)。

(2007. 9. 30受付)