

流速変化がアユの魚群の挙動に及ぼす影響

EFFECTS OF VELOCITY ON SWIMMING BEHAVIOR OF A SCHOOL OF AYU

鬼東幸樹¹・秋山壽一郎²・三原和也³・白岡敏³・臼杵幸平³・福田拓也³
Kouki ONITSUKA, Juichiro AKIYAMA, Kazuya MIHARA, Bin SHIROKA, Kohei USUKI and
Takuya FUKUDA

¹正会員 博(工) 九州工業大学大学院准教授 建設社会工学研究系 (〒804-8550 北九州市戸畑区仙水町1-1)

²フェロー会員 Ph.D. 九州工業大学大学院教授 建設社会工学研究系

³学生員 九州工業大学 工学部建設社会工学科

Swimming behavior of a school of fish in running water has not been investigated. Recently, Onitsuka *et al.* investigated on the swimming behavior of isolated or a couple of fish in running water. In this study, the swimming behavior of a school of ayu, consisting of 3 fishes, in running water was investigated. It was found that the streamwise length of a school increases and the spanwise length of that decreases with an increase of the flow velocity and also that the swimming speed in the streamwise direction increases with an increase of the flow velocity. The turning angle of swimming trajectory decreases with an increase of the flow velocity. The individual distance becomes larger when the velocity is increased.

Key Words : a school of ayu, node, branch, swimming speed, angle, running water

1. はじめに

河川の生態系を保全するには、生息している魚類等の生息環境や生態特性を把握する必要がある。そのため、魚の挙動を解明することが求められている。魚は主として単独で行動する種と、主として魚群で行動する種に分類される。まず、魚群の定義について研究が行われた^{1,4)}。

兼廣ら¹⁾はタイリクバラタナゴの尾数を1, 2, 3, 5と変化させて静止流体中の遊泳挙動を観察した結果、1尾および2尾の場合は各個体の遊泳軌跡および個体間距離が不規則に変化するのに対し、3尾および5尾ではそれらが安定することを示した。Partridge²⁾はコイ科のミノウが2尾で遊泳する場合は特定の1尾が主として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、「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」が魚群であり、2尾以下は魚群ではないという定義が定着している^{2,4)}。

鬼東ら^{5,6)}は1尾あるいは2尾のアユを開水路流に放流し、体長倍流速を0~10倍の範囲で変化させて遊泳挙動を観察した。その結果、アユの挙動が直線と屈折で表現できること、流速の増加に伴い上流方向の対地距離が増加すると共に屈折角度が減少することを解明した。大橋・清

水⁷⁾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、単独で遊泳する魚のシミュレーションを行った。関谷ら^{8,9)}および高水ら¹⁰⁾は走流性、壁面選好性および忌避性をモデル化し、アユの遊泳シミュレーションを行った。二瓶ら¹¹⁾は1尾あるいは2尾で遊泳するタイリクバラタナゴの挙動と魚周辺の流体計算を行った。橋本ら¹²⁾はBoidモデルを用いて魚群の挙動をシミュレートした。藤井ら¹³⁾は血合筋と普通筋の特性を組み込んだ魚の遊泳シミュレーションに成功した。

一方、魚群内における各個体の相対位置や魚群速度についての研究も行われている。Cullen *et al.*¹⁴⁾は魚群の構造が、個体間隔、魚群の長さや幅、魚群の容積、結合度および分解度で表現できると述べた。Dambach¹⁵⁾はティラピアの個体間距離が成長と共に増加することを発見した。長谷川・添田¹⁶⁾は体長の異なるイシダイの遊泳挙動を、Masuda *et al.*¹⁷⁾はサワラの成長に伴う遊泳挙動の変化を観察した結果、個体間距離が体長に正比例することを解明した。兼廣ら¹⁾は3尾あるいは5尾で静止流体中を遊泳するタイリクバラタナゴの個体間距離が体長の約1.4~1.7倍であり、尾数の影響を受けないことを示した。Yamagishi¹⁸⁾は静止流体中を遊泳するゴールデンレブリー(シマアジの一種)の魚群の遊泳速度が、2尾の場合よりも増加することを示した。以上の魚群構造に関する実験は、流水中ではなく静水中で行っている。

流水中に行った実験として、コイ科のミノウ186尾を

開水路流に放流し、流速を3通りに変化させたPitcher¹⁹⁾の研究が挙げられる。彼は個体間距離が流速に依存せずに体長の約0.9倍と述べている。しかし、最大流速(0.125m/s)が体長倍流速で2.2であり、普通筋を使用しない維持速度以下である。魚の最大遊泳速度は突進速度であるが、突進速度以下で流速を系統的に変化させて魚群の挙動を解析した研究は皆無とって良い。

本研究は流速を系統的に変化させて、3尾で遊泳するアユの挙動を解析したものである。

2. 実験装置および実験条件

図-1に示す長さ4.0m、幅 $B=0.8\text{m}$ 、高さ0.2mの水路を実験に用いた。流下方向に x 軸、 x 軸に直角上向きに y 軸、横断方向に z 軸をとる。平均体長 $\overline{B}_L=70\text{mm}$ の養殖アユ(*Plecoglossus altivelis altivelis*)を実験に用いた。実験条件は表-1に示すように、水深 h を0.04mに固定して体長倍流速を0~10の範囲で5段階に設定した。水路始端から3m下流の水路中央($z/B=0.5$)に直径0.25mの円形金網を設置し、3尾のアユを挿入する。アユを馴致させた後に金網を取り上げ、水路上部に設置した画素数1440×1080、撮影速度30fpsのビデオカメラで撮影を開始する。撮影終了はアユが3尾とも水路始端に到達あるいは水路終端から流出した時とした。なお、最初に水路始端に到達した個体をfirst、続いて到達した個体をsecond、最後に到達した個体をthirdと呼称する。上記の実験を300匹のアユを使用し、約1ヶ月の期間内において各ケースで50回、合計250回行った。

水深平均流速と同等の流速が発生する底面から水深の4割の位置の x 、 z 軸方向にそれぞれ10、7点のメッシュで構成される合計70の格子点において、3次元電磁流速計で流速3成分を0.05s間隔で25.6s計測した。計測後、 x 、 z 軸方向の時間平均流速 U 、 W および x 軸方向の断面平均流速 U_m を算出した。なお、流速測定時には水路内にアユを入れていない。

3. 実験結果および考察

(1) 流速変化に伴う魚群形状の変化

石川²⁰⁾の定義した魚群半径を2次元に拡張すると次式となる。

$$R_x \equiv \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N \{x_{fi} - G_x\}^2}{N}} \quad (1.a)$$

$$R_z \equiv \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N \{z_{fi} - G_z\}^2}{N}} \quad (1.b)$$

ここに、 R_x 、 G_x 、 x_{fi} はそれぞれ x 方向の魚群半径、魚群重心の x 座標、任意 i の魚の x 座標であり、 z についても同様な定義である。図-2に体長倍流速 U_m/\overline{B}_L と

表-1 実験条件

case name	C0	C1	C3	C5	C10
\overline{B}_L (mm)	70				
h (m)	0.04				
U_m (m/s)	0	0.07	0.21	0.35	0.7
U_m/\overline{B}_L (1/s)	0	1	3	5	10

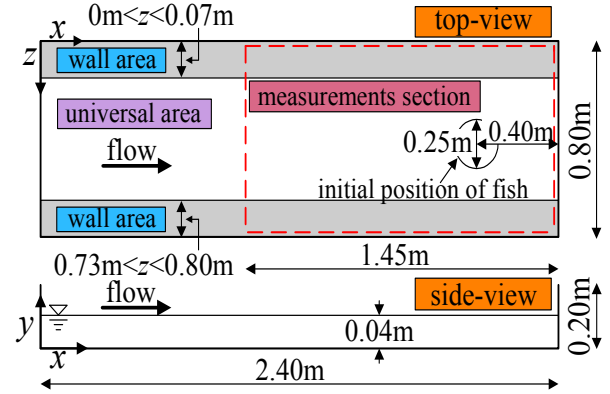


図-1 実験水路の模式図

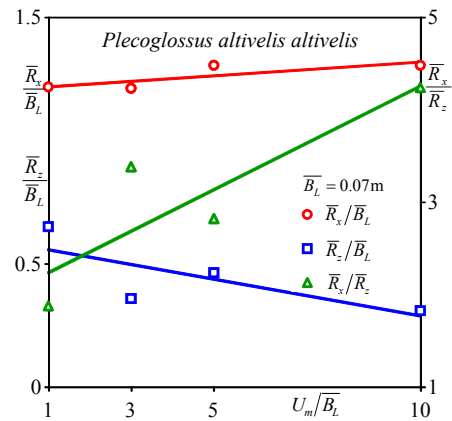
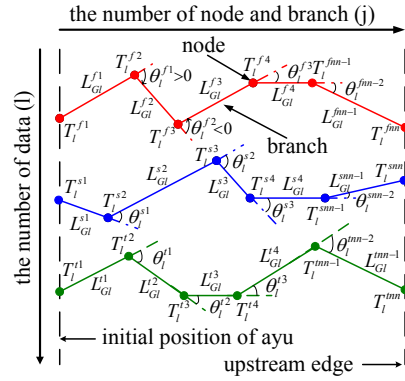
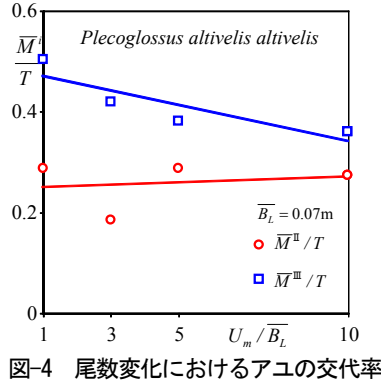
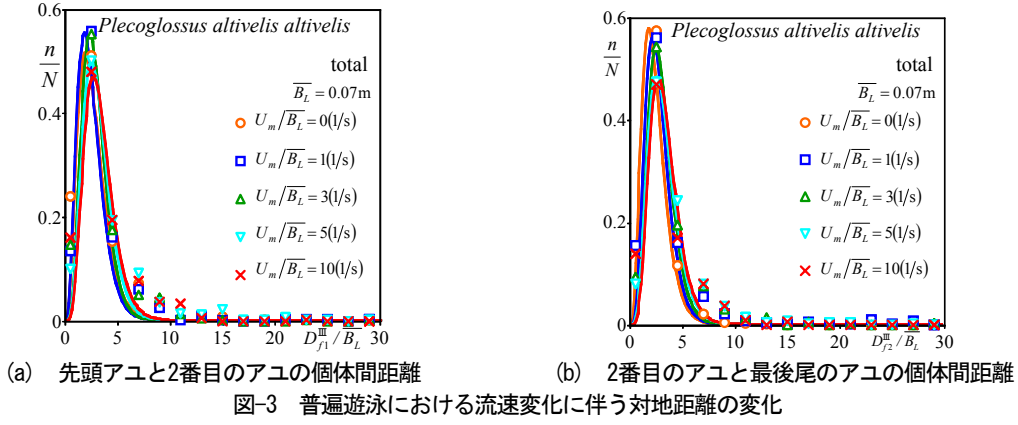


図-2 流速の変化に伴う魚群半径の変化

x および z 方向の平均魚群半径 \overline{R}_x 、 \overline{R}_z を平均体長 \overline{B}_L で除した値との関係、および両者の比 $\overline{R}_x/\overline{R}_z$ との関係を示し、プロットで、最小二乗法で求められたこれらの諸量と体長倍流速 U_m/\overline{B}_L との関係を近似直線で示した。流速の増加に伴い x 方向の魚群半径 $\overline{R}_x/\overline{B}_L$ は増加し、 z 方向の魚群半径 $\overline{R}_z/\overline{B}_L$ は減少する。そのため両者の比 $\overline{R}_x/\overline{R}_z$ が流速の増加と共に増加する。したがって、流速の増加に伴い魚群形状は流下方向に細長くなることが判明した。

(2) 流速変化に伴う3尾アユの個体間距離

図-3(a)、(b)に0.2秒ごとに算出した先頭アユと2番目アユとの間の個体間距離 D_{f1}^m 、2番目アユと最後尾アユとの間の個体間距離 D_{f2}^m をそれぞれ平均体長 \overline{B}_L で除した値の頻度分布を流速別に示す。両分布とも低値が高頻度で高値に裾をもつ形状を示す。そこで、次式のガンマ



分布を採用し、図-3 (a), (b) 中に曲線で示した.

$$f(D_{j_1}^m / B_L) = \frac{1}{\Gamma(\lambda)} \alpha^\lambda (D_{j_1}^m / B_L)^{\lambda-1} e^{-\alpha D_{j_1}^m / B_L} \quad (2)$$

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

係数 α , λ は最小二乗法より算出した.

先頭アユと2番目アユとの個体間距離 $D_{j_1}^m / B_L$ および2番目アユと最後尾アユとの個体間距離 $D_{j_2}^m / B_L$ の分布の形状は全ての流速でほぼ一致している. したがって, 魚群に属するアユは最寄りの個体間距離を一定に保ち, その距離が魚種によって一定という Partridge²³⁾ & Pitcher¹⁹⁾ の指摘が確認された. また, 流速の増加に伴う最頻値の変化はみられなかった. したがって, 個体間距離が流速に依存しないという Pitcher¹⁹⁾ の指摘が確認された.

(3) 流速変化に伴う先頭交代率の変化

図-4に流速と魚群内における先頭のアユが入れ替わる回数 \bar{M}^m を総遊泳時間 T で除した値を示すと共に, 前報⁶⁾の実験で得られた2尾アユの先頭交代率 \bar{M}^{II} / T を併示し, 最小二乗法で求められたこれらの諸量と体長倍流速 U_m / B_L との関係を示す. 3尾アユの先頭交代率は \bar{M}^{III} / T 流速の増加に伴い減少する. これは, 流速の増加に伴い先頭アユに疲労が蓄積されるため, 2番目あるいは最後尾に移動して, 流体力の小さな他個体の後流域に入るためと考えられる. 一方, 2尾アユの先頭交代率 \bar{M}^{II} / T は3尾の値よりも顕著に小さく, また,

流速の増加に伴う変化が見られない. これは, 3尾以上の魚群の場合はリーダーが存在しない²⁾に対し, 2尾の場合は特定の個体が先頭を遊泳する傾向が強いためである.

(4) アユの遊泳軌跡のモデル化

鬼束ら^{5,6)}はアユが流水中を1尾あるいは2尾で遊泳する場合, 軌跡が直線(branch)と屈折(node)で表現できると述べた. 本実験でも同様の傾向が確認されたため, 全アユの遊泳軌跡における全ての屈折位置と時刻を読み取った. 連続する屈折位置 T から対地距離 L_G および屈折角度 θ が図-5のように求められる. θ は上方から観察した時の右回転を正, 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 で示す. first, second, third の諸量は右上の添字 f, s, t で表す. また, データ番号を右下の添字 l で示す. 対地距離 L_G に流速を加算すると, 遊泳距離 L_f が算出される. 一方, 対地距離と遊泳に要した時間から, 対地速度 V_G が算出され, 対地速度に流速を加算すると, 遊泳速度 V_f が算出される.

鬼束ら^{21,22)}はアユが静止流水中を1尾あるいは2尾で遊泳する場合, 遊泳開始から2branchまでは遊泳開始の履歴があると述べた. また, 流水中を1尾で遊泳する場合, 側壁との距離が体長の1倍未満になると遊泳特性が変化することを指摘した²³⁾. そのため, アユが遊泳開始から3branch以上かつ側壁から体長の1倍以上離れた領域を遊泳する場合を普遍遊泳, アユが側壁から体長の1倍未満

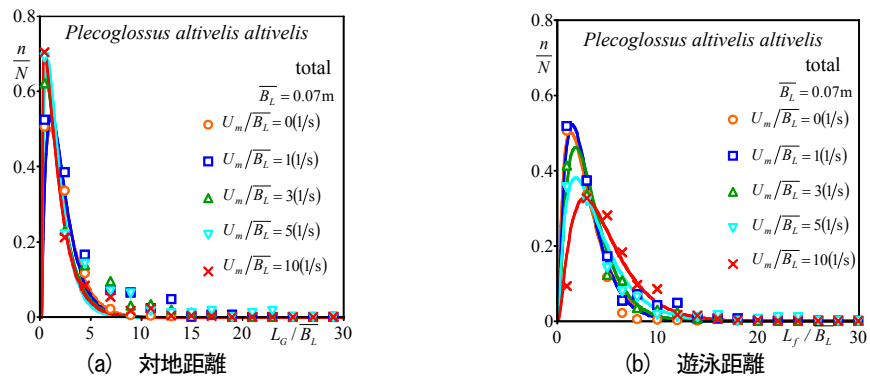


図-6 普遍遊泳における流速変化に伴う対地距離と遊泳距離の変化

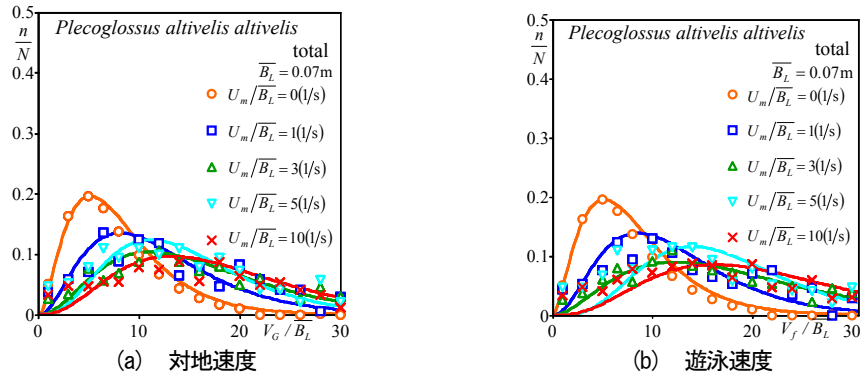


図-7 普遍遊泳における流速変化に伴う対地速度と遊泳速度の変化

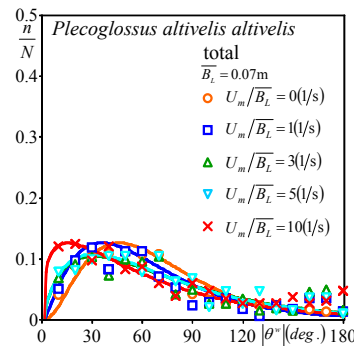


図-8 普遍遊泳における流速変化に伴う屈折角度の変化

の領域を遊泳する場合を側壁遊泳と定義し、両エリアを普遍領域(universal area)および側壁領域(side-wall area)と呼称する。なお、紙面の関係で以下では普遍遊泳のみを検討対象とする。

3尾のアユの遊泳挙度は極めて類似していた。そこで、3尾のアユの遊泳速度、遊泳距離等のデータに対してウィルコクソンの符号順位検定を0.05水準で行った。その結果、3尾のアユの遊泳挙動に有意差はなかった。以下では3尾のデータを統合して解析を行う。

(5) 普遍遊泳時の対地距離と遊泳距離

図-6(a), (b)に対地距離 L_G 、遊泳距離 L_f をそれぞれ平均体長 B_L で除した値の頻度分布を流速別に示す。対地距離 L_G/B_L 、遊泳距離 L_f/B_L は、それぞれ低値が高頻度で高値方向に裾をもつ形状を示すため、式(2), (3)のガンマ分布を採用し、図-6(a), (b)中に曲線で示した。

図-6(a)に示した対地距離 L_G/B_L は、流速の増加に対

してほとんど変化がない。一方、図-6(b)に示した遊泳距離 L_f/B_L の最頻値は、流速の増加に伴い増加している。従って、アユは流速が変化しても対地距離を一定に保とうとするため、流速の増加と共に遊泳距離が増加すると判断される。

(6) 普遍遊泳時の対地速度と遊泳速度

図-7(a), (b)に対地速度 V_G 、遊泳速度 V_f をそれぞれ平均体長 B_L で除した値の頻度分布を流速別に示すと共に、式(2), (3)のガンマ分布を曲線で示した。アユの対地速度 V_G/B_L および遊泳速度 V_f/B_L は共に、流速の増加と共に増加している。これは、流速の増加に伴い、流れに逆らおうとする向流性が働き遡上意欲が増加したと考えられる。

(7) 普遍遊泳時の屈折角度

アユの屈折角が正の場合と負の場合に生理学的および

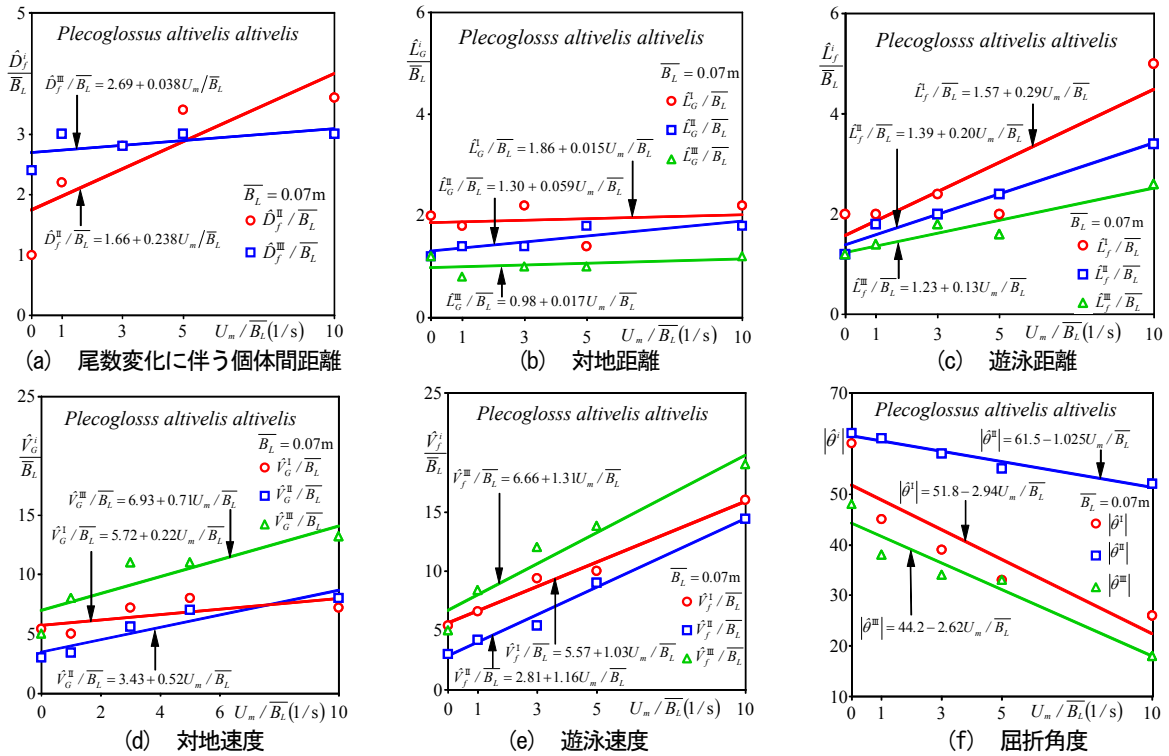


図-9 尾数変化と最頻値との関係

物理的な相違はないため、屈折角の絶対値 $|\theta^w|$ を算出し、図-8に頻度分布を流速別に示すと共に、式(2)、(3)のガンマ分布を曲線で示した。流速の増加に伴い屈折角の絶対値 $|\theta^w|$ の最頻値が減少している。これは、流速が増加すると流体から大きな運動量を受け、上流に遊泳するには多くの遊泳力が必要となるため、魚体のx方向の投影面積を小さくするために屈折角を減少させていると考えられる。

(8) 1尾および2尾アユと魚群アユの遊泳特性の比較

図-9(a)～(f)に無次元個体間距離 D_f^m/\overline{B}_L 、対地距離 L_G/\overline{B}_L 、遊泳距離 L_f/\overline{B}_L 、対地速度 V_G/\overline{B}_L 、遊泳速度 V_f/\overline{B}_L および屈折角度の絶対値 $|\theta^w|$ の最頻値、 $\hat{D}_f^m/\overline{B}_L$ 、 \hat{L}_G/\overline{B}_L 、 \hat{L}_f/\overline{B}_L 、 \hat{V}_G/\overline{B}_L 、 \hat{V}_f/\overline{B}_L 、 $|\hat{\theta}^w|$ をプロットで、最小二乗法で求められたこれらの諸量と体長倍流速 U_m/\overline{B}_L との関係を線形式で示す。また、単独アユと2尾アユで行った実験で得られた同様な値および線形式も併記した^{5,6)}。単独アユおよび2尾アユは上付きの添字、IおよびIIで表している。

図-9(a)に本実験で得られた無次元個体間距離 D_f^m/\overline{B}_L と前報⁶⁾で得られた2尾アユの無次元個体間距離 D_f^m/\overline{B}_L の最頻値と体長倍流速 U_m/\overline{B}_L との関係をプロット示すと共に、最小二乗法で求めた線形式を併示する。2尾アユの無次元個体間距離は、流速の増加に伴い顕著に増加している。一方、3尾の無次元個体間距離は流速の増加に対して増加しているものの、増加率は2尾アユの値よりも顕著に低い。これは、2尾の場合は魚群でないため

に個体間誘引力が弱い、3尾の場合では最寄りの個体との距離を一定に保とうとする魚群特有の特性によって生じたものと考えられる。

図-9(b)より尾数に関わらず対地距離は流速の影響をほとんど受けないのに対し、図-9(c)より遊泳距離は増加することが理解される。また、両距離とも尾数の増加に伴い減少している。これは、尾数の増加に伴い成群力が増すため、最寄りの他個体から離れすぎると個体間距離を縮めようと屈折するためと考えられる。

図-9(d)および図-9(e)に着目すると、アユが3尾の場合は1尾および2尾の場合と比較して、対地速度および遊泳速度が増加することがわかる。2尾よりも3尾の方が成群力が働き、遊泳中に他個体から離れた時にアユが他個体に接近しようと対地速度および遊泳速度を上げることが観測された。これにより対地速度および遊泳速度を増加させたと考えられる。

図-9(f)に着目すると、尾数に関わらず流速の増加に伴い屈折角度が減少している。この原因は、図-8の考察で述べた通りである。また、アユが3尾で遊泳する場合の屈折角度が、1尾および2尾アユの値よりも小さい。これは、3尾の場合、流速の増加に伴い流下方向に細長い形状となり(図-2)、この形状を保つために魚向の変化が緩慢になったためと考えられる。

4. おわりに

本研究は、流速を系統的に変化させて、流水中を3尾の魚群で遊泳するアユの挙動を解析したものである。得

られた知見は以下の通りである。

- (1) アユの魚群形状は、流速の増加に伴い流下方向に細長くなる。そのため、個体間距離は、流速の増加に伴い微増する。
- (2) 3尾アユの個体間距離は流速の増加に関わらず一定である。一方、2尾アユの個体間距離は流速の増加に伴い増加する。これは、魚群である3尾以上の場合は成群力が働いたためである。
- (3) 3尾アユの先頭交代率は流速の増加に伴い減少する。一方、2尾アユの先頭交代率は3尾の値よりも顕著に小さい。これは、魚群である3尾以上の場合はリーダーが存在しないのに対し、2尾の場合は特定の個体が先頭を遊泳する傾向が強いためである。
- (4) 流速の増加に伴い対地速度および遊泳速度は増加する。これは、アユには正の向流性の性質があるためと考えられる。一方、流速の増加に伴い流下方向の遊泳距離は増加する。なぜなら、魚群に属しているアユは成群性が強いいため、他個体との距離が離れるとその距離を近づけようと遊泳速度を増すからである。また、流速の増加に伴い屈折角度は減少する。これは、流速が増加すると流体から大きな運動量を受け、上流に遊泳するには多くの遊泳力を必要となるため、魚体のx方向の投影面積を小さくするために生じたと考えられる。
- (5) 単独あるいは2尾と比べて3尾で遊泳するアユの遊泳距離は減少し、遊泳速度は増加する。これは、2尾よりも3尾の方が成群力が強く、遊泳中に他個体から離れた時にアユが他個体に接近しようとするためと考えられる。一方、単独あるいは2尾と比べて3尾で遊泳するアユの屈折角度は減少する。これは、3尾の場合、流速の増加に伴い流下方向に細長い形状となり、この形状を保つために魚向の変化が緩慢になったと考えられる。

謝辞：本研究を実施するに当たり、科学研究費補助金基盤研究(C)23560610(代表：鬼束幸樹)の援助を受けた。

参考文献

- 1) 兼廣春之, 鈴木誠, 松田皎: タイリクバラタナゴの群サイズによる行動特性, 日本水産学会誌, 第51巻, 2号, pp.1977-1982, 1985.
- 2) Partridge, B.L.: The structure and function of fish schools, *Scientific American*, Vol.246, pp.90-99, 1982.
- 3) Partridge, B.L. and Pitcher, T.J.: The sensory basis of fish schools, *Journal of Comparative Physiology*, Vol.135, pp.315-325, 1980.
- 4) 三宮信夫, 中峯浩, 田中晶子, 松田皎: 魚群行動の群の大きさを推定する自己回帰モデル, システム制御情報学会論文誌, Vol.2, No.1, pp.23-31, 1989.
- 5) 鬼束幸樹, 秋山壽一郎, 竹内光, 小野篤志: 流速変化が単独アユの遊泳特性に及ぼす影響, 水工学論文集, 第54巻, pp.1309-1314, 2010.
- 6) 鬼束幸樹, 秋山壽一郎, 竹内光, 大西浩史: 流速変化が2尾

- のアユの遊泳特性に及ぼす影響, 水工学論文集, 第55巻, pp.1441-1446, 2011.
- 7) 大橋弘道, 清水康行: 数値計算による魚道内における魚の挙動の解析, 水工学論文集, 第48巻, pp.1597-1602, 2004.
- 8) 関谷明, 下村充, 坂本裕嗣, 甲田篤史, 福井吉孝: アユの行動特性と迷入防止について, 水工学論文集, 第46巻, pp.1133-1138, 2002.
- 9) 関谷明, 福井吉孝, 下村充, 打田剛: 魚類の迷入とその防止方法, 土木学会論文集, No.782/II-70, pp.81-91, 2005.
- 10) 高水克哉, 栗原朋之, 青木宗之, 内山文哉, 福井吉孝: 杭水制内外の流れと魚の挙動, 水工学論文集, 第51巻, pp.1273-1278, 2007.
- 11) 二瓶泰雄, 福永健一, 小澤喜治: 実際の魚体運動を反映した魚周辺の流動シミュレーション, 土木学会論文集, No.768/II-68, pp.55-66, 2004.
- 12) 橋本麻未, 後藤仁志, 原田英治, 酒井哲郎: Boid型魚群行動モデルに基づく数値魚道の開発, 水工学論文集, 第49巻, pp.1477-1482, 2005.
- 13) 藤井真一, 木村一郎, 清水康行, 清治真: 密度関数法を用いた階段式魚道における魚の挙動の3次元シミュレーション, 水工学論文集, 第53巻, pp.1249-1254, 2009.
- 14) Cullen, J.M., Shaw, E. and Baldwin, H.A.: Methods for measuring the three dimensional structure of fish schools, *Animal Behavior*, Vol.13, No.4, pp.534-543, 1965.
- 15) Dambach, N.: Vergleichende untersuchungen uder das schwarmverhalten von tilapia-jungfishen, *Z. Tierpsychol*, Vol.20, pp.267-296, 1963.
- 16) 長谷川英一, 添田秀男: 魚群中の個体相互の関係, 日本水産学会誌, 第51巻, 12号, pp.1921-1926, 1985.
- 17) Masuda, R., Shoji, J., Nakayama, S. and Tanaka, M.: Development of schooling behavior in Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* during early ontogeny, *Fisheries Science*, Vol.69, pp.772-776, 2003.
- 18) Yamagishi, H.: Behavioural studies on schooling of fishes I, *Zoological Magazine*, Vol.87, pp.12-18, 1978.
- 19) Pitcher, T.J.: The three-dimensional structure of schools in the minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.), *Anim. Behav. Anim. Behav.*, Vol.21, pp.673-686, 1973.
- 20) 石川雅昭: ウグイの魚群行動特性に関する実験的研究, 河川技術論文集, 第6巻, pp.101-106, 2000.
- 21) 鬼束幸樹, 秋山壽一郎, 山本晃義, 脇健樹: 静止流体中で単独で遊泳するアユの遊泳特性, 水工学論文集, 第52巻, pp.1195-1200, 2008.
- 22) 鬼束幸樹, 秋山壽一郎, 山本晃義, 脇健樹: 静止流体中で2尾で遊泳するアユの遊泳特性, 水工学論文集, 第53巻, pp.1219-1224, 2009.
- 23) 鬼束幸樹, 秋山壽一郎, 松田孝一郎, 野口翔平, 竹内光: 単独で遊泳するアユの挙動に及ぼす側壁の影響, 水工学論文集, 第56巻, 2012(掲載決定).

(2011. 9. 30受付)