

ナマズ目 3 種の隠れ家選択と 競合に関する研究

2024 年 3 月

三重大学大学院
生物資源学研究科
生物圏生命科学専攻
海洋生物学講座
応用行動学研究室

高橋直也

目次

1. 緒言	3
2. 材料と方法	5
2-1. 野外調査	5
2-1-1. 調査場所及び期間	5
2-1-2. 調査方法	5
2-2. 室内実験	7
2-2-1. 供試魚	7
2-2-2. 実験装置	9
2-2-3. 実験項目	10
2-2-4. 動画撮影	15
2-2-5. 映像解析	15
2-2-6. 統計解析	15
3. 結果	16
3-1. 野外調査	16
3-2. 室内実験(選択実験)	20
3-2-1. 隠れ家の長さに対する選択性	20
3-2-2. 隠れ家の直径に対する選択性	22
3-3. 競合実験	25
3-3-1. 隠れ家の利用時間	25
3-3-2. 競合行動の形態と発生頻度	31
4. 考察	38
5. 謝辞	43
6. 参考文献	44

1. 緒言

ナマズ *Silurus asotus*、ギギ *Tachysurus nudiceps*、アカザ *Liobagrus reinii* は本国の河川に生息する淡水性のナマズ目魚類であり、古来より食用とされてきた水産重要種でもある。これらの種は、近年の河川改修等に伴う人為的な環境変化により、個体数の減少が懸念されている(舟尾, 2015; 竹下ほか, 2012; 星野ほか, 1996)。なかでもアカザにおいては環境省レッドリスト 2020 において絶滅危惧Ⅱ類(VU)に指定されるなど、早急な保全対策の実施が望まれている。またナマズについても滋賀県レッドデータブック 2020(琵琶湖環境部自然環境保全課)において要注意種に指定されているほか、ギギは滋賀県レッドデータブック 2020 では絶滅危惧種、奈良県レッドリスト 2016(景観・自然環境課)では希少種として記載されるなど、個体数減少地域の拡大が懸念されている。これら資源の維持には、生態的知見に基づいた保全対策が必要不可欠であり、なかでも河川改修や整備工事による棲み場環境の悪化に対する対策が急務と考える。

ナマズ目魚類は夜行性であり、昼間は水草や礫間等を隠れ家として利用している(細谷ほか, 2019)。特に河床の転石に形成される間隙はナマズ目魚類のみならず、河川に生息する生物にとって捕食者や水流を避けるための隠れ家として重要な役割を持つことが、多くの研究で指摘されている(坂上ほか, 2021; Bustard & Narver, 1975; Fraser et al., 1993, 1995; Rimmer et al., 1984; Pickering & Pottinger, 1988; Heggenes et al., 1993)。しかし、ナマズ目魚類の隠れ家に関する知見は極めて少なく、わずかにナマズに関して異なる素材で形成された筒状の隠れ家に対する選択性を調べた研究例や(成田, 2000)、同じ夜行性動物であるニホンウナギ *Anguilla japonica* について、長さや直径の異なる塩化ビニル管に対する選択性を検討した研究例(朝倉ほか, 2012; 中田ほか, 2003)が確認されるにすぎず、ましてギギやアカザに関する研究例はほとんど存在しない。これらの種が隠れ家として利用するに好適な条件、とりわけ間隙の間口の広さや奥行きなどに

関する知見を得ることは、棲み場環境の復元や人工漁礁の開発などナマズ目資源の保全を図る上で極めて重要と考える。

一方、ナマズ、ギギ、アカザは、同一河川で生息が確認されており(新田ほか, 2014)、活動期間が夜行性で重複していること、他個体に対して攻撃行動を示すことなどから、競合の可能性が考えられる。ナマズ目魚類の攻撃行動について、ナマズは仔魚期に同種間で共喰いを行うこと(手島ほか, 1996)、ギギは隠れ家の周辺を遊泳し、他個体の侵入を阻止する縄張り行動を行うこと(山根ほか, 2004; 松尾ほか, 2004)などが報告されている。特にギギについては三重県を含むいくつかの地域では国内外来種として知られており、在来生態系への悪影響が指摘されている(高野, 2016)。また同種は絶滅危惧 I B 指定類(三重県では絶滅危惧 I A 類)のネコギギ *Tachysurus ichikawai* と生息場所を同じにし、その強い攻撃性から競合の可能性が示唆されている(渡辺ほか, 2012)。競合は自然に形成された隠れ家のみならず、魚巣ブロックなど人工漁礁内でも発生すると推測されることから、競合の有無や頻度、またその発生形態の検討は、保全事業をより効果的に実施するために重要であると考えられる。

以上を踏まえ本研究は、ナマズ目魚類 3 種の資源保全に資する知見を得ることを目的とし、まず野外調査を実施することにより、三重県内においてナマズ目魚類が同所的に生息している河川を確認するとともに、生息環境の把握と実験材料の採捕を行った。次に様々な形状の筒状隠れ家を設置した水槽内において室内実験を実施することによって、①ナマズ目 3 種の筒状隠れ家形状の好適条件を把握し、②競合の発生頻度や発生形態を明らかにした。

2. 材料と方法

2-1. 野外調査

自然環境下におけるナマズ目魚類の生息状況を調べるために三重県内の河川において野外調査を実施した。

2-1-1. 調査場所及び期間

本研究では、三重県内を流れる 4 水系に計 9 ヶ所(鈴鹿川水系(加太川)St.1、金沢川水系 St.2、安濃川水系 St.3,4、雲出川水系 St.5~9)の調査地点を設け、2022 年 4 月 22~2023 年 11 月 20 日にかけて、野外調査を実施した(Fig.1, Table1)。調査地点はアカザやギギの生息域に則して各水域の中・上流域(細谷ほか, 2019)とし、主に植生や底質の多様性に富む場所を選定した。

2-1-2. 調査方法

上記調査地点において、さで網とたも網を用いた採集調査を実施し、ナマズ目魚類の生息状況を調査した。ナマズ目魚類の同所的な生息が確認された地点については、各種の採集個体数に加え、各個体が採捕時に隠れ家として利用していた場所や環境の特徴を転石、陸生植物、水生植物に分類し記録した。また、調査最終日にナマズ目魚類が採集された地点の流速をコスモ理研製流速計 CR-11 型により測定した。なお、この流速計の計測感度は 10cm/s 以上であるため、流速を検出できなかった地点については、流速を 10cm/s 以下とした。

Table1 調査地点概要

河川	St.	調査地点	護岸	主な河床材質	その他
鈴鹿川(加太川)	1	亀山市関町町金場。 越川大橋付近。	なし。	砂礫、人頭大以上の転石。	
金沢川	2	鈴鹿市野辺町と竹野町の境界付近 を流れる農業水路。	コンクリート	砂礫。	水生植物が繁茂。
安濃川	3	津市芸濃町雲林院。 雲林院橋付近。	なし。	人頭大以上の転石。	
安濃川	4	津市安濃町浄土寺。 曾根橋付近の農業水路。	コンクリート	砂泥。	陸生植物が一部沈水。
雲出川	5	津市美杉町竹原。 八手俣川合流部。	なし。河岸に陸生植物が点在。	砂礫、人頭大以上の転石。	水生植物が点在。
雲出川	6	津市美杉町竹原。 千代橋付近。	なし。河岸に陸生植物が点在。	岩盤、人頭大以上の転石。	
雲出川	7	津市美杉町竹原。 竹原潜水橋付近。	なし。河岸に陸生植物が点在。	砂礫、人頭大以上の転石。	水生植物が点在。
雲出川	8	津市白山町川口。 新広瀬橋付近。	なし。河岸に陸生植物が点在。	岩盤、拳大の転石。	
雲出川(中村川)	9	松阪市壱野宮古町。 近鉄大阪線付近。	なし。河岸に陸生植物が繁茂。	砂泥。	

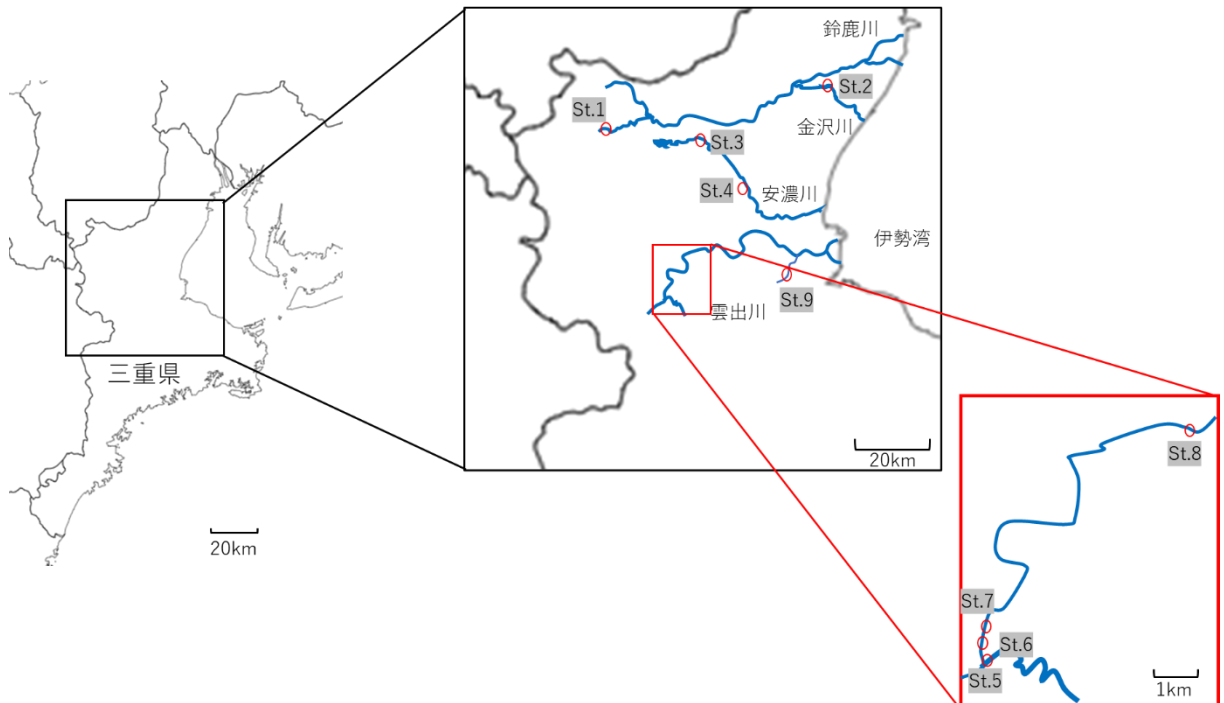


Fig.1 調査地点

2-2.室内実験

ナマズ目 3 種について、隠れ家に関する選択性を調査する選択実験(実験 I)と競合行動を調査する競合実験(実験 II)を行った。

2-2-1.供試魚

供試魚には、2-1.で示した調査地点より捕獲した全長 100mm 前後のナマズ目 3 種計 33 個体を用いた(Table2)。

実験に使用するまでの間、各個体は水槽(45 x 30 x 25 cm)で分育した。飼育期間中の水温は 20°Cに維持し、飼育水は投げ込み式フィルターを用いて毎分 1.0L の濾過を行った。餌料としてナマズとギギには配合資料(ひかりクレスト キャット)、アカザにはユスリカ科幼虫(阿蘇熱帯魚 こだわりあかむし)を食べ残しが出るまで十分量投与した。

Table2 室内実験に使用した供試魚の全長、体幅、体高

Sp.	Ind.No.	TL(mm)	BW(mm)	BH(mm)
ナマズ <i>Silurus asotus</i>	N1	140	25	20
	N2	125	20	19
	N3	138	23	20
	N4	128	20	18
	N5	89	15	13
	N6	85	14	12
	N7	128	15	13
	N8	120	16	13
	N9	116	15	12
ギギ <i>Tachysurus nudiceps</i>	G1	131	22	20
	G2	125	22	20
	G3	104	18	18
	G4	85	15	12
	G5	95	15	16
	G6	78	15	13
	G7	77	17	13
	G8	98	15	14
	G9	120	20	17
アカザ <i>Liobagrus reinii</i>	A1	105	15	14
	A2	114	20	16
	A3	95	15	15
	A4	95	16	12
	A5	98	16	12
	A6	110	14	18
	A7	84	14	10
	A8	77	8	9
	A9	75	14	11
	A10	94	18	13
	A11	100	16	10
	A12	85	14	10
	A13	73	11	8
	A14	64	7	6
	A15	76	13	10
mean		100.8	16.2	13.8
S.D.		20.7	3.8	3.7

2-2-2.実験装置

室内実験に使用した装置の概要を Fig.2 に示す。直径 75cm の青色円形水槽を暗室内に設置し、その周りを鋼材の枠組みで囲んだ。水槽底中心の直上 180cm の高さに撮影用カメラ(ELP-USBFHD05MT-DL36-J)を固定し、上方から水槽全体を撮影できるようにした。同カメラは赤外光源を内蔵しており、暗くなると自動的に赤外光を照射することで暗闇の中でも撮影が可能である。カメラは USB2.0 インターフェースを介してパーソナルコンピュータと接続し、撮影映像をハードディスクに直接取り込み、解析できるようにした。またカメラの両側面に明期の光源として LED 電球 (ELPA EBR110V40W-W) を 2 個取り付け、水槽底面をほぼ均一に照射することを確認した。また光源をタイマーに接続することにより、明暗周期 L:D=12:12 (6:00 点灯 18:00 消灯) を作り出した。なお、水槽底面の明るさは光量子計 (International Light 社製 IL-700) を用いて確認し、明期、暗期の明るさは全実験通してそれぞれ $1.2\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{sec}$ 、 $0\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{sec}$ (測定限界以下) であった。

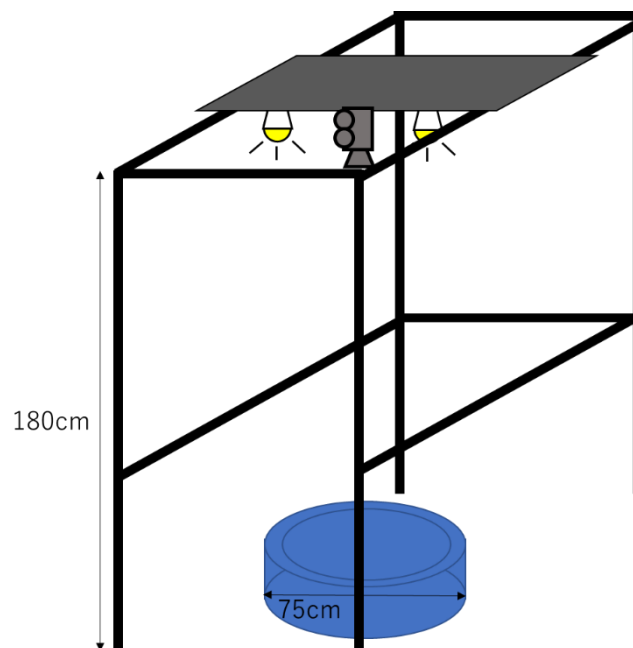


Fig.2 実験装置概略図

2-2-3. 実験項目

実験は、実験Ⅰ：選択実験と実験Ⅱ：競合実験の2項目からなる。実験Ⅰは、奥行き（以下長さ表記）や太さ（以下直径表記）の異なる筒状隠れ家を配置したときの利用状況を、各ナマズ目3種それぞれについて調べることで、好適な隠れ家のサイズを調べた。また実験Ⅱでは実験Ⅰで使用した水槽にナマズ、ギギ、アカザ各1個体を同時に収容することで、競合の様子を調べた。

筒状隠れ家として既製の塩化ビニル管を用いた。1回の試行で設置する隠れ家の数は原則4本とし、隠れ家の中心が水槽底面直径50cmの同心円に沿うように均等に配置した(Fig.3、Fig.5)。ただし、隠れ家の長さが20cm以上の場合は、実験水槽サイズの制限から設置数を3本に減じ、直径60cmの同心円に隠れ家の両端が沿うように配置した(Fig.4)。実施した内容は実験Ⅰおよび実験ⅡについてTables3に示す通りであり、以降本論では、隠れ家の配置により実験条件として分類し、以下命名規則に従い表記する。

◎実施実験条件の命名規則

実験名：①（異なる形状） . ②（統一した形状）

① 異なる形状

L: 長さ(5cm,10cm,15cm,20cm)

LL:長さ(20cm,30cm,40cm)

D: 直径 25mm,44mm,56mm,71mm)

② 統一した形状

L5:長さを 5cm

L20:長さを 20cm

D25:直径を 25mm

D71:直径を 71mm

表記例)

L.D25：隠れ家の長さは5cm,10cm,15cm,20cmの4種類で直径は全て25mmに統一

LL.D71：隠れ家の長さは20cm,30cm,40cmの3種類で直径は全て71mmに統一

D.L5：隠れ家の長さは25mm,44mm,56mm,71mmの4種類で長さは全て5cmに統一

Table3 選択実験の種類（上：実験 I，下：実験 II）

実験 I:選択実験

実験条件	異なる形状	統一した形状
L.D25	長さ 5,10,15,20(cm)	直径 25(mm)
L.D71	長さ 5,10,15,20(cm)	直径 71(mm)
LL.D25	長さ 20,30,40(cm)	直径 25(mm)
LL.D71	長さ 20,30,40(cm)	直径 71(mm)
D.L5	直径 25,44,56,71(mm)	長さ 5(cm)
D.L20	直径 25,44,56,71(mm)	長さ 20(cm)

実験 II:競合実験

実験条件	異なる形状	統一した形状
L.D25	長さ 5,10,15,20(cm)	直径 25(mm)
L.D71	長さ 5,10,15,20(cm)	直径 71(mm)
D.L5	直径 25,44,56,71(mm)	長さ 5(cm)
D.L20	直径 25,44,56,71(mm)	長さ 20(cm)

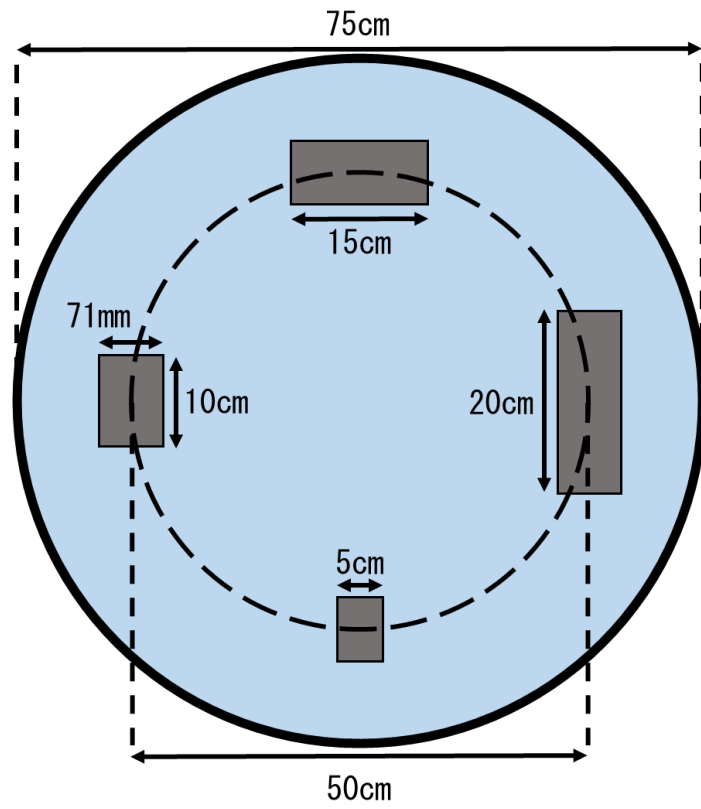
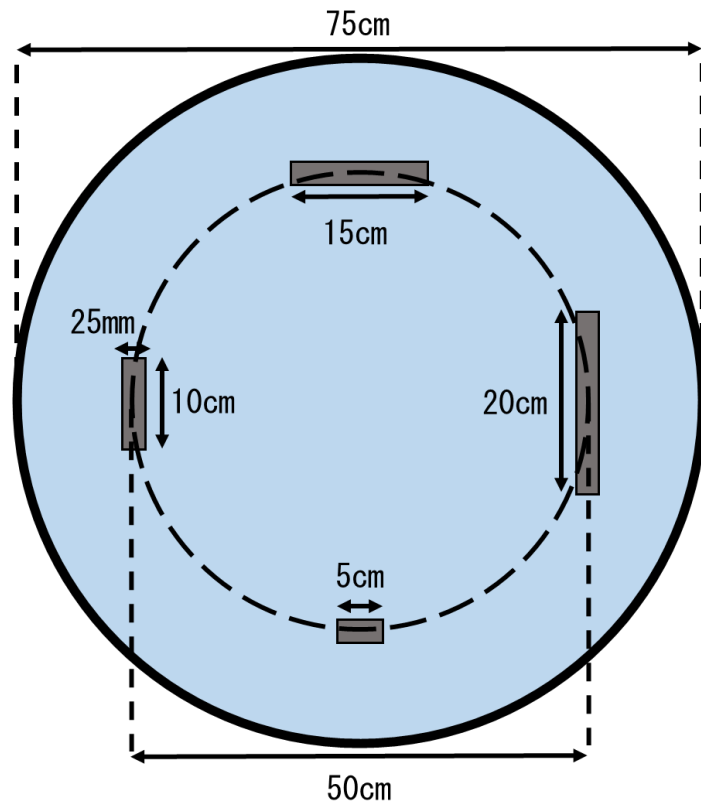


Fig.3 実験水槽概略図(L.D25, L.D71)

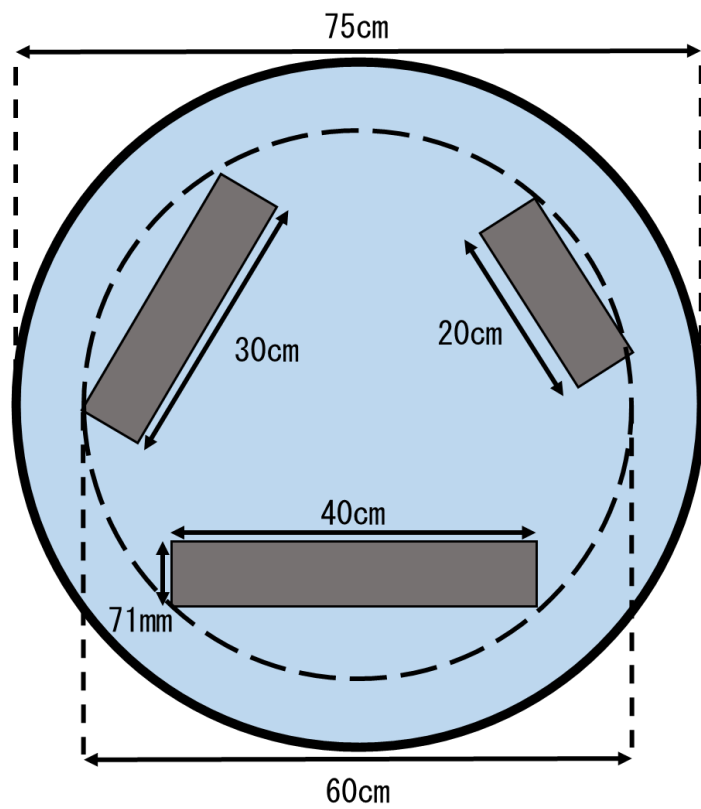
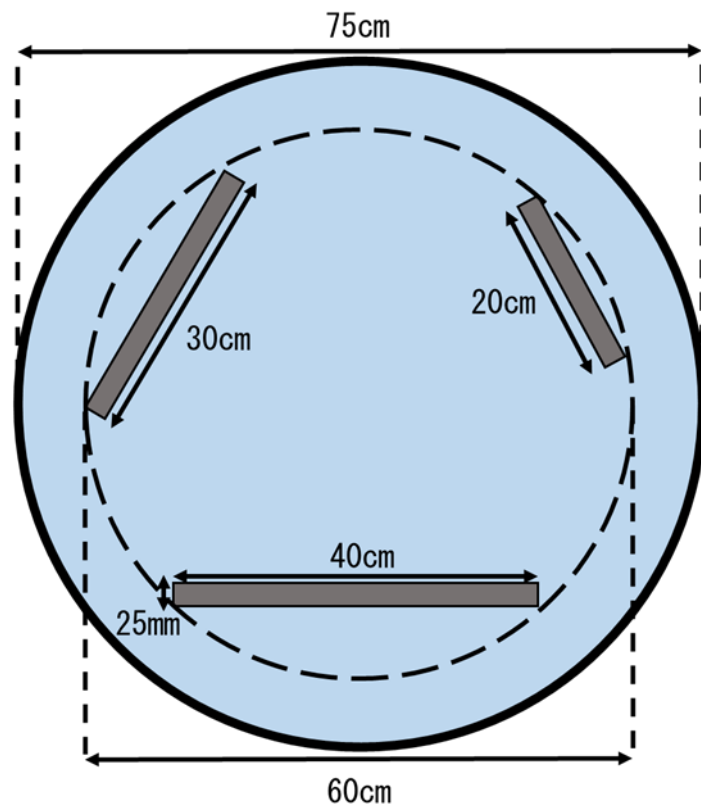


Fig.4 実験水槽概略図(LL.D71, LL.D25)

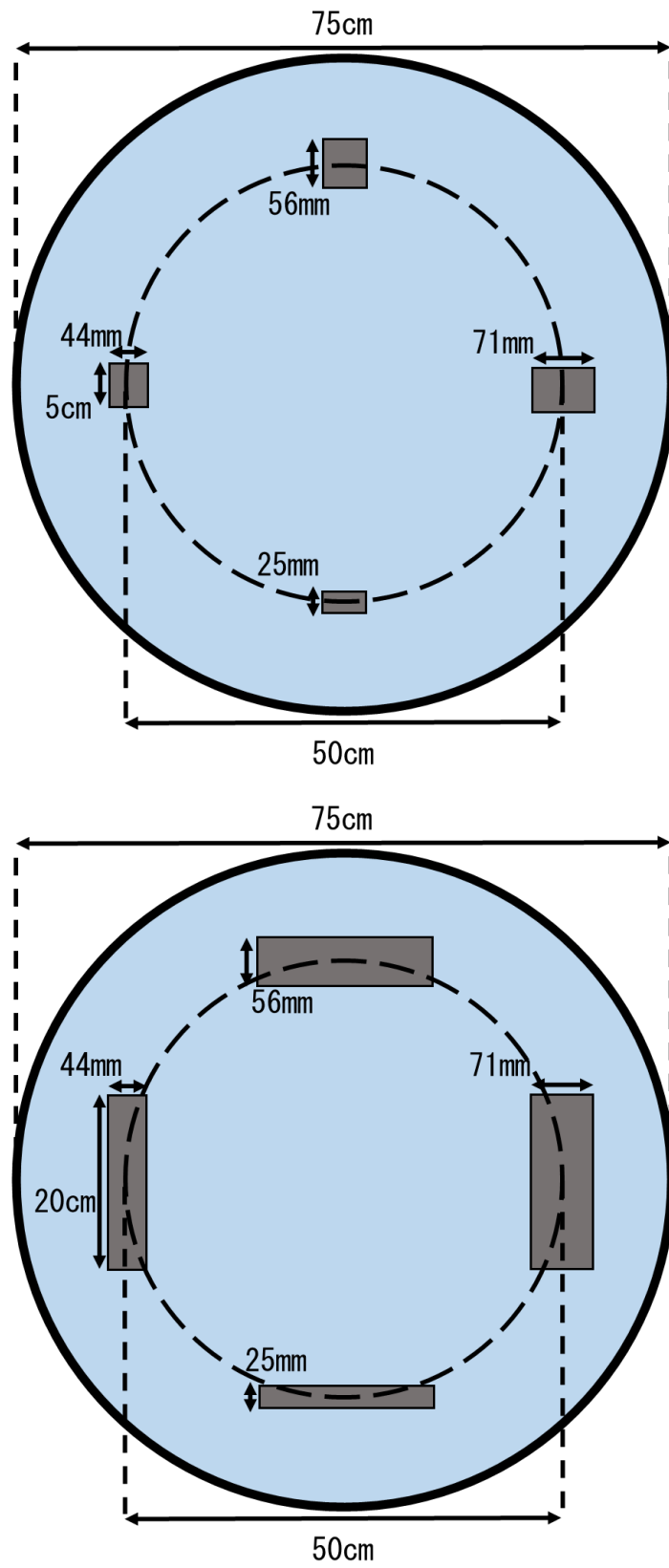


Fig.5 実験水槽概略図(D.L5, D.L20)

2-2-4. 動画撮影

水深 10cm、水温 20°Cを維持した実験水槽にナマズ目魚類を撮影前日に移し、翌日から撮影を行った。1つの実験水槽に対して、実験Ⅰでは1種1個体、実験Ⅱでは各種1個体の合計3個体をそれぞれ収容した。撮影は、ナマズの活動時間が減少する明期と活動時間が増加する暗期から各3時間行った(明期 9:00~12:00、暗期 21:00~24:00)。1条件につき実験を実施した個体数は各種6個体とした。撮影中は原則的に投餌を行わず、また人的影響を排除するために、実験水槽に近づかないよう配慮した。

2-2-5. 映像解析

動画撮影で得られた映像データから、ナマズ目魚類が隠れ家を利用した回数と時間を記録・解析した。まず映像を順次再生し、水槽内に設置した4種類の隠れ家それぞれに対して、入出時刻を調べた。入出の判断基準は(小島, 2006)に従い、ナマズ目魚類の頭部が隠れ家に入った時点を「入」とし、その後尾鰭の先端が隠れ家から離れた時点を「出」とした。次に得られた入出時刻データから、各隠れ家の中に居た時間(利用時間)をそれぞれ1秒単位で算出した。実験Ⅱ：競合実験については、上記の内容に加えて、各個体間で発生した競合について、発生回数、発生方向、形態について記録・集計した。

2-2-6. 統計解析

選択実験における形状の異なる隠れ家間における利用時間の比較には、分散分析を行い、有意差が検出された場合にはさらに Tukey-Kramer 検定を用いて、どの形状間に有意差があるかを分析した。競合実験では、競合の発生方向、競合の形態、実験項目を説明変数、競合の発生回数を目的変数として、同様の検定手法を用いて比較した。

3. 結果

3-1. 野外調査

各調査地域で採集されたナマズ目魚類を Table4 に示す。鈴鹿川、金沢川、安濃川の調査地点では単一種のみ確認され、雲出川においてのみ複数種の同所的な生息が確認された（ただし St.9 を除く）。また各種の採捕状況は、ナマズが 3 地点、ギギが 4 地点であったのに対し、アカザは金沢川を除くすべての地点で採捕された。次に複数種の生息が確認された雲出川水系の生息状況を詳しく見ると、St.5 と St.6 ではギギとアカザの 2 種が、St.7 と St.8 では 3 種すべてがそれぞれ採取された。これら 4 地点について、各種ナマズ目魚類の採集個体数、各個体が採捕時に隠れ家として利用していた場所や環境の特徴(転石、陸生植物、水生植物)を Table5 にまとめた。

4 地点から合計 62 個体のナマズ目魚類が採捕された。アカザの採捕数は計 37 個体と最も多く、8 割を超える 31 個体が河床の転石より採集された。このことから、同種は河床転石の間隙を棲み場として好む傾向が示唆された。またナマズは計 3 個体と少なく、採捕場所も陸生植物や水生植物が繁茂する比較的流れの緩やかな所にのみに集中し、河床転石で採捕される個体はなかった。一方ギギは計 22 個体が採集され、その内訳は河床転石から 7 個体、陸生植物から 3 個体、水生植物から 13 個体と生息環境も多様であった。

続いて、調査区域の河川環境と各個体の採集地点および流速を図示した(Fig.6)。同一の調査地点内には堰堤や陸地による流路の閉塞などの物理的な隔離は存在せず、植物帯や転石帯を含む多様な河川環境が連続して存在していた。St.8 ではギギとアカザが近接して分布しており、一度の網入れで各種 1 個体が同時に採集された事例もあったことから、両種が同じ環境に生息していることが確認された。また、採集された範囲の流速については、アカザは河川流心部等の流れの速い場所(27.6~82.5cm/s)から採集された一

方で、ナマズは流心から外れたやや流れの弱い澱み(10cm/s 以下)から採集される傾向があった。またギギが採集された場所の流速は、水生植物や陸生植物が生えていた地点では 10cm/s 以下と緩やかであったが、アカザと同所的に採集された St.3 の転石地帯は 45.8cm/s の強い流れであった。

以上より、植物帯や緩い流れを好むナマズと、転石帯の速い流れを好むアカザは棲み分けが出来ているが、ギギはナマズやアカザの生息環境と棲み場が重複していることから、競合の可能性が示唆された。

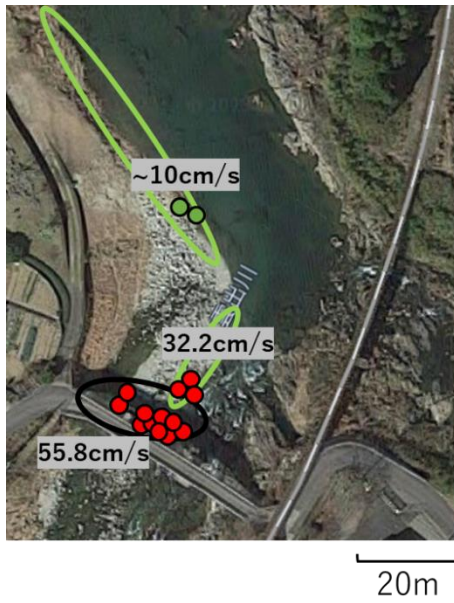
Table4 野外調査で採集されたナマズ目魚類

水系	鈴鹿川(加太川)	金沢川	安濃川		雲出川			(中村川)	
調査地点	St.1	St.2	St.3	St.4	St.5	St.6	St.7	St.8	St.9
ナマズ	×	○	×	○	×	×	○	○	○
ギギ	×	×	×	×	○	○	○	○	×
アカザ	○	×	○	×	○	○	○	○	×

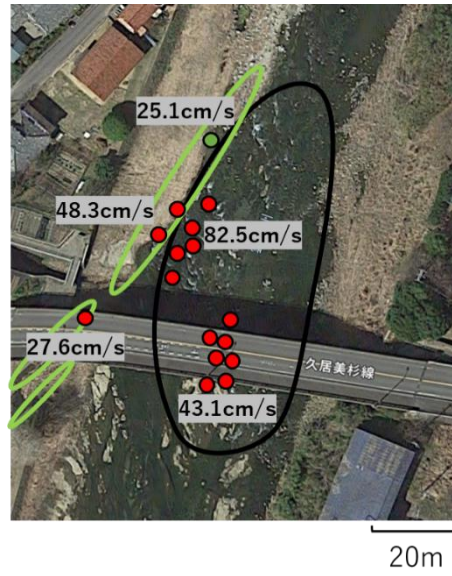
Table5 野外調査で採集されたナマズ目魚類の個体数と生息環境

調査地点	採集環境	ナマズ	ギギ	アカザ	合計
St.5	転石	0	0	11	11
	陸生植物	0	2	3	5
		0	0	0	0
	合計	0	2	14	16
St.6	転石	0	0	13	13
	陸生植物	0	1	3	4
	—				
	合計	0	1	16	17
St.7	転石	0	3	4	7
	陸生植物	1	0	0	1
	水生植物	0	13	0	13
	合計	1	16	4	21
St.8	転石	0	3	3	6
	陸生植物	1	0	0	1
	水生植物	1	0	0	1
	合計	2	3	3	8
St.5~8	転石	0	6	31	37
	陸生植物	2	3	6	11
	水生植物	1	13	0	14
	合計	3	22	37	62

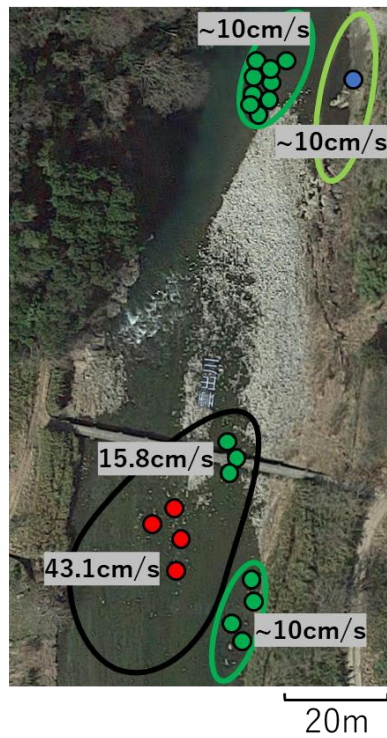
St.5



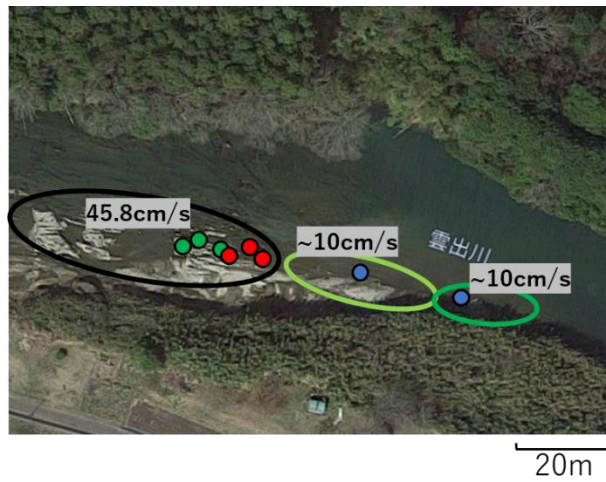
St.6



St.7



St.8



- : ナマズ ● : アカザ ● : ギギ
- : 転石 ○ : 陸生植物 ○ : 水生植物

Fig.6 ナマズ目魚類の採集地点と流速

3-2. 室内実験(選択実験)

野外調査において、ナマズ目魚類が採集された調査区域の河床には、大小様々な転石が存在しており、その間隙を隠れ家として利用する個体が多数確認された。転石により構成された隠れ家は、石の大きさや形状、重なり方などにより様々な形状を呈する。本章では、ナマズ目魚類 3 種について、好適な隠れ家の大きさに関する知見を得るために、実験水槽内に長さや直径の異なる隠れ家を配置し、利用状況を比較した。

3-2-1. 隠れ家の長さに対する選択性

直径が 25mm または 71mm で、長さが異なる筒状隠れ家（塩ビ管）を配置したときの、各隠れ家の平均利用時間を Fig.7 に示す。設置した隠れ家の条件は、方法 Table3 および Fig.3、Fig.5 において説明した通りである。図内の横軸は各魚種 6 個体の観察時間 10800 秒（3 時間）における平均利用時間、横軸は隠れ家の長さをそれぞれ表し、上から順にナマズ、ギギ、アカザの観察結果を示した。また、図内の黄色および灰色の背景はそれぞれ明期および暗期を示し、各実験項目を図の上部に表記した。なお、図内の* は比較群間に有意差($p < 0.05$)のあることを示す。

明期における L.D25 (直径 25mm 統一) の隠れ家の平均利用時間は長さ 5cm、10cm、15cm、20cm についてそれぞれ、ナマズでは 0 秒、0 秒、0 秒、10794 秒、ギギでは 9 秒、2 秒、1449 秒、9339 秒、アカザでは 0 秒、0 秒、3600 秒、5400 秒となった。ナマズとギギは長さ 20cm の利用時間が他に比べて有意に長かったことから、これらの種は奥行きのある隠れ家を好んで利用することが分かった。アカザについても有意差は検出されなかったが、長さ 15cm と 20cm の奥行きのある隠れ家を長時間利用する傾向が確認された。また長さが 20cm 以上の隠れ家を設置した場合には (LL.D25)、平均利用時間は長さ 20cm、30cm、40cm についてそれぞれ、ナマズでは 1800 秒、3600 秒、5400

秒、ギギでは 1842 秒、4472 秒、4435 秒となり、長い隠れ家を利用する傾向が見られたものの、有意差は検出されなかった。一方アカザの利用時間は 3600 秒、3600 秒、1800 秒となり、長い隠れ家を利用する傾向も有意差も確認されなかった。

同様に直径を 71mm に拡大した場合についてみると (L.D71)、平均利用時間は長さ 5cm、10cm、15cm、20cm に対してそれぞれ、ナマズ 4 秒、43 秒、1772 秒、8855 秒、ギギ 3 秒、198 秒、1488 秒、8868 秒、アカザ 0 秒、0 秒、1800 秒、9000 秒となり、3 種全てにおいて長さ 20cm の隠れ家を有意に選択する傾向が確認された。また長さ 20cm 以上の長い隠れ家を設置した場合は(LL.D71)、3 種全てにおいて特定の隠れ家を利用する傾向は検出されなかった。ただしアカザについては 20cm、30cm、40cm それぞれの利用時間が 0 秒、5399 秒、5400 秒となり、より長い隠れ家を選択するようになった。同種は L.D25 ではより短い隠れ家を選択したことから、長さに対する選択性は直径によって変化する可能性が示唆された。

次に暗期について検討する。L.D25 における隠れ家の平均利用時間は長さ 5cm、10cm、15cm、20cm についてそれぞれ、ナマズ 4840 秒、2758 秒、1372 秒、1479 秒、ギギ 645 秒、846 秒、1649 秒、743 秒、アカザ 777 秒、782 秒、2747 秒、1401 秒となり、特定の隠れ家に長時間滞在することはなく、様々な隠れ家を使用するランダム性が認められた。この傾向はより直径の大きい L.D71 においてもほぼ同様であった。以上のことから暗期においては、ナマズ目魚類は隠れ家の長さに対して選択性をほとんど持たないことが示唆された。

3-2-2. 隠れ家の直径に対する選択性

長さが 5cm または 20cm のとき、直径の異なる筒状隠れ家を配置したときの、各隠れ家の平均利用時間を Fig.8 に示す。設置した隠れ家の条件は、Fig.4 において説明した通りで、図内における表示内容は、横軸を隠れ家の直径とした以外は Fig.7 と同様である。

明期において、D.L5(長さ 5cm 統一)の隠れ家の平均利用時間は直径 25mm、44mm、56mm、71mm についてそれぞれ、ナマズ 8257 秒、138 秒、7 秒、2067 秒、ギギ 3584 秒、3406 秒、1231 秒、2261 秒、アカザ 7220 秒、1742 秒、91 秒、39 秒となった。ナマズとアカザは 25mm の利用時間が他と比較して有意に長かったことから(ただしアカザは 44mm と 56mm のみ有意差)、これらの種は直径が小さく接触性の高い隠れ家を好んで利用することが分かった。一方で、ギギについては特定の隠れ家を長時間利用する傾向は確認されなかった。

次に隠れ家の長さを 20cm に延長した場合は(D.L20)、平均利用時間は直径 25mm、44mm、56mm、71mm についてそれぞれ、ナマズ 10796 秒、0 秒、3 秒、0 秒、ギギ 10646 秒、18 秒、4 秒、158 秒、アカザ 1800 秒、0 秒、3600 秒、3600 秒となり、ナマズにおいては D.L5 実験同様、直径 25mm の隠れ家を有意に利用することが確認された。一方でギギは D.L5 実験と異なり、直径 25mm を有意に利用するようになったことから、直径に対する嗜好性を示すには、一定以上の長さが必要になると考えられた。逆にアカザは、様々な隠れ家をランダムに利用し明確な有意差も検出されなかったことから、20cm という十分な長さを持つ隠れ家に対しては、直径すなわち接触性に対する要求度は低下することが示唆された。

また暗期については、長さの選択性実験同様(L.D25,L.D71)、様々な条件の隠れ家をランダムに利用し、有意差も D.L5 実験のナマズ以外は全て認められなかったことから、

直径に対する選択性はほぼ存在しなくなると判断された。

以上隠れ家の形状(長さ×直径)に対する選択実験の結果から、ナマズ目魚類は明期に特定の隠れ家を長時間利用し、暗期には複数の隠れ家をランダムに利用する様子が確認された。また明期において優先的に利用された隠れ家の形状は、長さ 20cm 以上、直径 25mm であったことから、供試魚の平均個体サイズ（全長 100.8 ± 20.7 mm, 体幅 16.2 ± 3.8 mm, 体高 13.8 ± 3.7 mm）より推定される隠れ家の好適形状は、全長 2 倍以上の奥行を持った体幅や体高に近い穴状の空間であると考えられた。

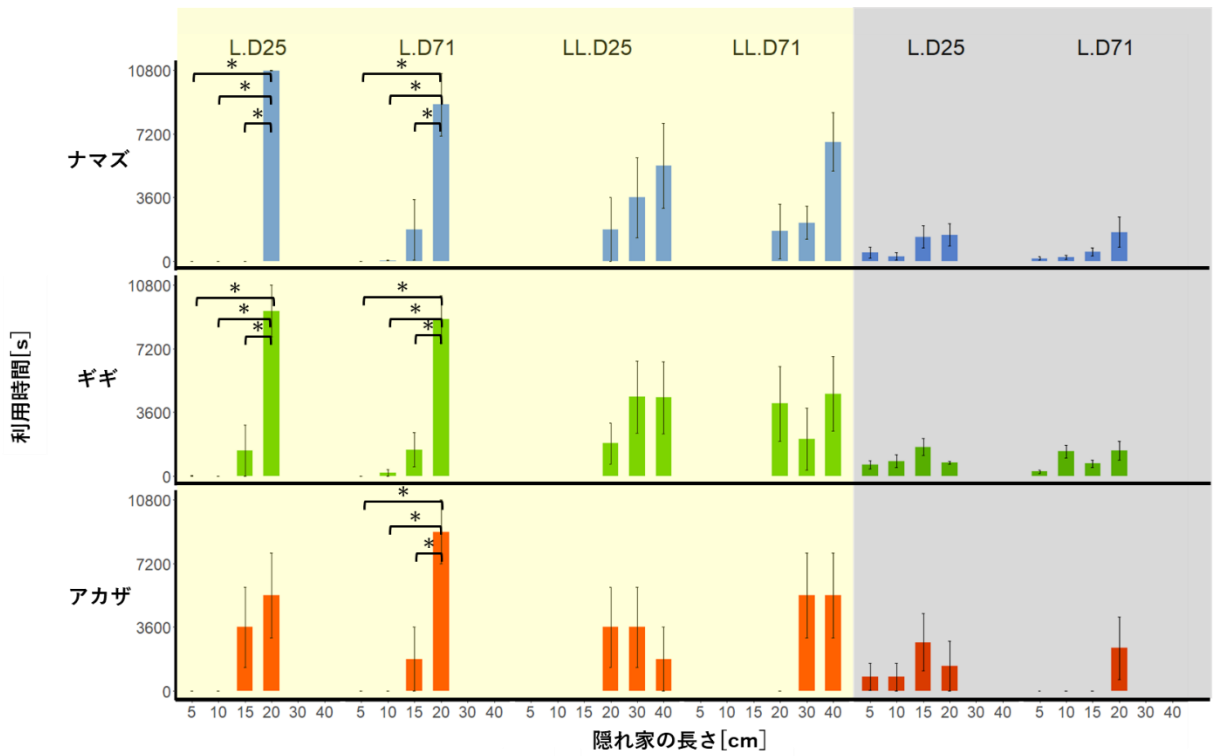


Fig.7 長さが異なる隠れ家の利用時間 (L.D25,L.D71,LL.D25,LL.D71)

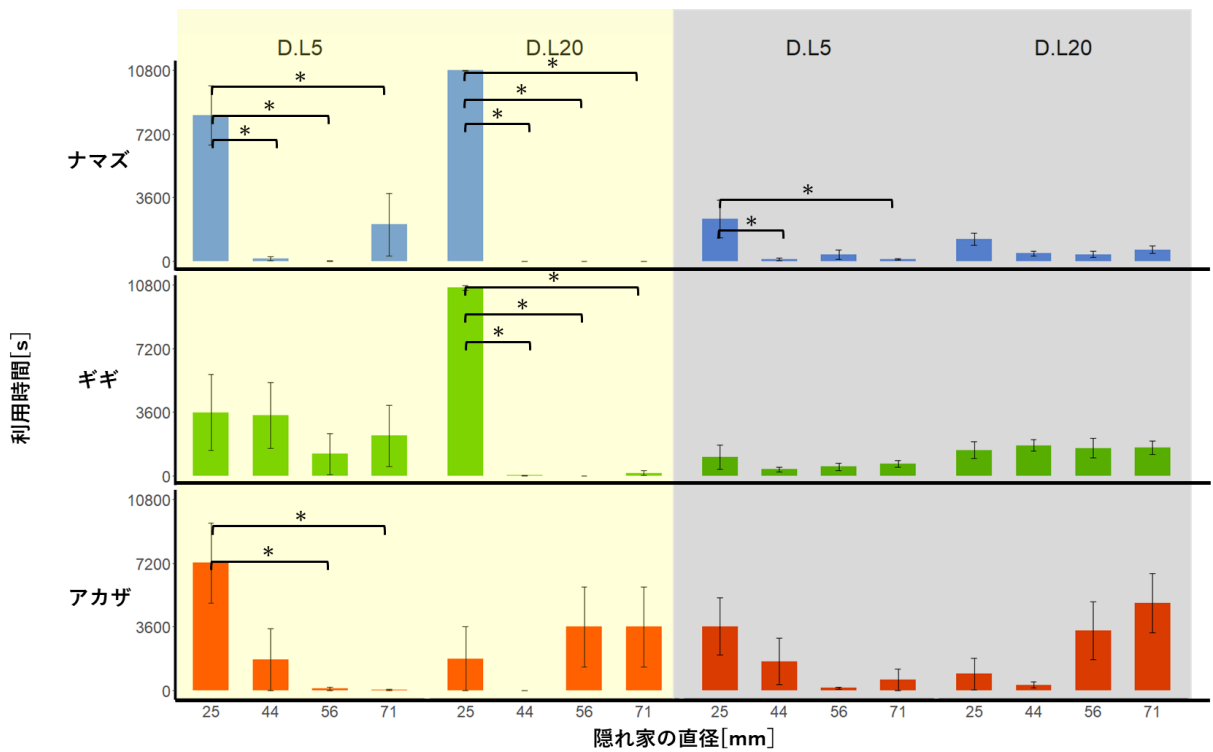


Fig.8 直径が異なる隠れ家の利用時間 (D.L5,D.L20)

3-3. 競合実験

選択実験により、ナマズ目魚類3種は明期に特定の隠れ家を優先的に利用し、その形状(長さや直径)は3種とも似通っていることが明らかとなった。これら3種は野外調査において同所的に生息していることが確認されたことから、実水域においても隠れ家をめぐり競合の可能性が考えられる。本章ではナマズ目魚類における隠れ家に対する競合の実態を明らかにするため、選択実験に用いた水槽内にナマズ目魚類3種を各種1個体ずつ収容して競合状態をつくり、隠れ家の利用状況や競合の発形態態について調べた。

3-3-1. 隠れ家の利用時間

Fig.9～Fig.12 に実験条件 L.D25、L.D71、D.L5、D.L20（前章の隠れ家の長さおよび直径に対する選択実験に同じ）において、ナマズ、ギギ、アカザが明期・暗期それぞれ10800秒（3時間）のあいだに利用した隠れ家の利用時間を積み上げ形式で示す。図内の横軸は隠れ家の長さ（Fig.9と10）および直径（Fig.11と12）であり、縦軸は各隠れ家の利用時間をそれぞれ表す。なお横軸には隠れ家からの外出時間（隠れ家を利用していない時間）もあわせて示した。また各図において、左側の黄色背景は明期、右側の灰色背景は暗期にそれぞれ相当し、上から順に各試行6回分すなわちナマズ・ギギ・アカザ各6個体に関する試行結果を表示した。ナマズを青、ギギを緑、アカザを赤で表記しており、実験終了後に斃死が確認された個体については試行回数の下に色分けした×印で表した。

まず明期について、ナマズ、ギギ、アカザが主に利用した隠れ家は、L.D25（Fig.9）では上から順にそれぞれ、1組目が20cm、15cm、外、2組目が20cm、15cm、外、3組目が15cm、20cm、外、4組目が15cm、20cm、外、5組目が15cm、

20cm、10cm、6組目が15cm、10cm、20cmとなった。すなわち3種が同所的に存在すると、選択実験で好適条件と判断された長さ20cm以外の隠れ家（特に15cmや10cm）も利用することが確認された。またアカザにおいては、隠れ家の外に滞在する個体が複数みられた。これら外出個体の一部は尾鰭等に他個体から攻撃を受けた形跡が認められ、さらに一部の個体においては死亡や被食が確認された。この傾向は直径を拡大したL.D71（Fig.10）についても同様であったが、隠れ家の外に滞在する個体はアカザの他にナマズも確認された。

直径を変化させた実験D.L5（Fig.11）については、1組目が71mm、25mm、外、2組目が25mm、71mm、外、3組目が25mm、71mm、外、4組目が25mm、44mm、71mm、5組目が25mm、71mm、外、6組目が56mm、71mm、外となり、上記の長さを変化させた実験同様、直径25mm以外の好適でない隠れ家を利用する個体や、隠れ家外に滞在する個体が複数確認された。また隠れ家外に滞在する個体のほとんどはアカザで占められ、攻撃を受けた形跡や死亡も上記実験同様に確認された。この結果は長さを延長した実験D.L20（Fig.12）についても同様であったが、隠れ家外に滞在する種については、アカザやナマズに加え、ギギも認められるようになった。

次に暗期について、明期と比較して隠れ家の外に滞在する時間の長くなる個体が3種に共通して認められ、この傾向は特に実験D.L5（Fig.11）において顕著であった。またL.D25（Fig.9）の1,2,4,5,6組目やD.L20（Fig.12）の2,3組目のように、暗期にも隠れ家を長時間利用する個体が、ナマズにおいて多く確認された。以上のことからナマズは、競合による攻撃を避けるため他個体が活動性を増す暗期にも好適な隠れ家を利用すること、また隠れ家を利用しないアカザは多くの攻撃にさらされる結果、死に至るケースも発生すると考えられた。

そこでさらに、3種に共通して好適であった形状(長さ 20cm、直径 25mm)の隠れ家を4本設置した場合 (Fig.13)、利用時間や競合がどのように変化するかについて検討した。以降、この実験条件を L20.D25 と称し、4本の隠れ家をそれぞれ a、b、c、d として表記する。

Fig.14 に L20.D25 における各個体の利用時間を示す。同図の表示内容は隠れ家の種類を示した横軸を除き Fig.9~12 と同様である。明期について、3種が利用した隠れ家は、ナマズ、ギギ、アカザの順にそれぞれ、1組目が d、a、a、2組目が b、d、外、3組目が d、a、d、4組目が c、a、a、5組目が b、d、a、6組目が b、d、外となり、アカザも隠れ家を多く利用するようになった。また1組目と4組目でアカザとギギが、3組目でナマズとアカザが長時間同一の隠れ家を利用する様子が確認された。これは前述の競合実験ではほぼ見られなかった現象であり、隠れ家の形状や個体の組合せによっては、競合することなく同一の隠れ家を共有できることを示唆する。また暗期については、隠れ家からの外出時間の増加がみられ、1組目においてはアカザとギギの隠れ家共有も確認された。これら明期・暗期を通して特筆すべきは、死亡個体が1個体も出なかったことであり、これは好適な隠れ家が十分存在する環境では、競合による資源減耗が軽減されることを示唆する。

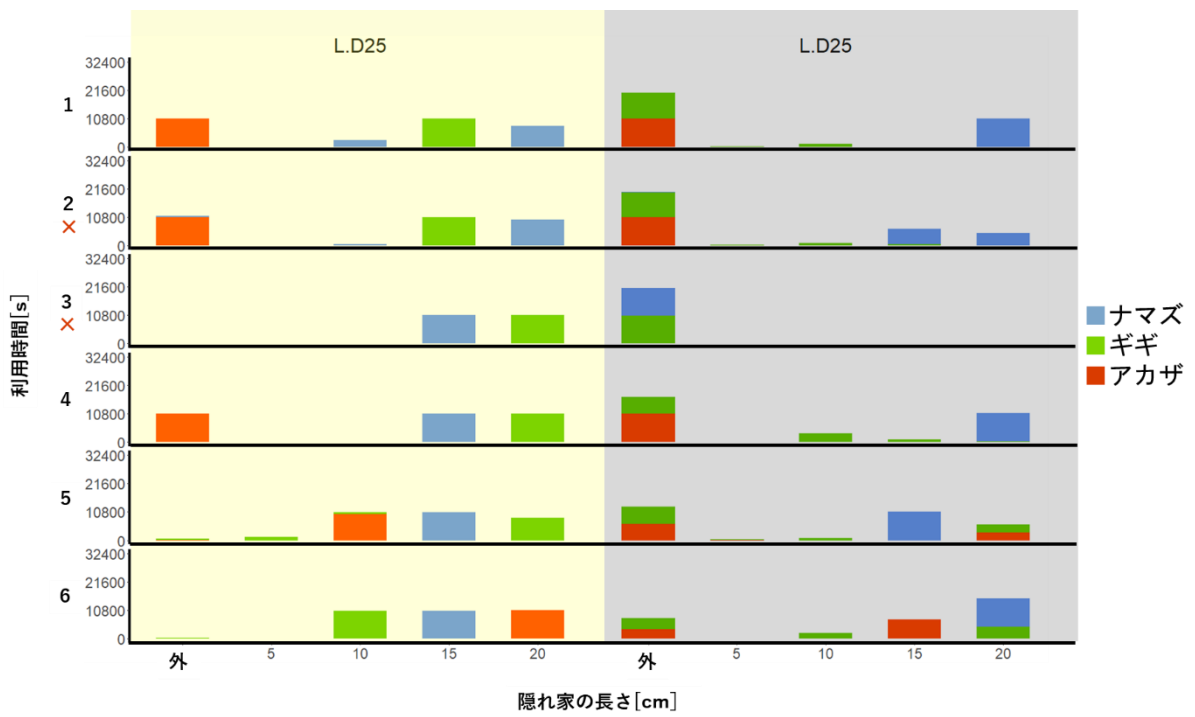


Fig.9 組合別隠れ家の利用時間 (実験 L.D25)

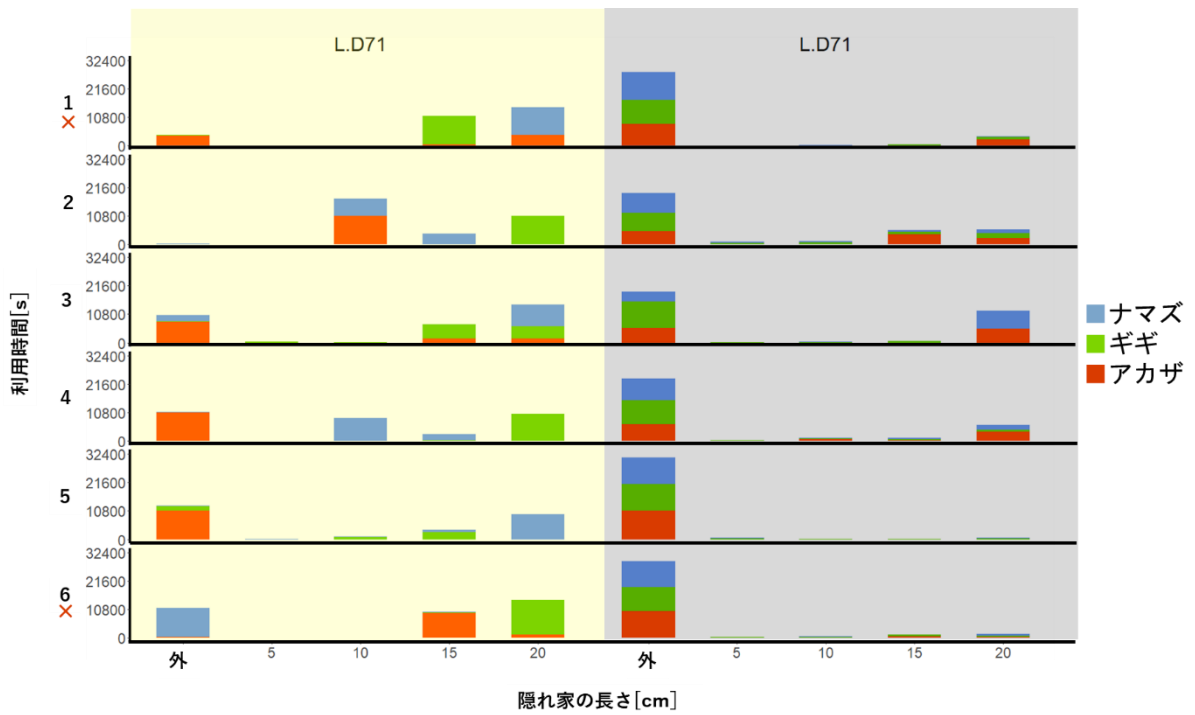


Fig.10 組合別隠れ家の利用時間 (実験 L.D71)

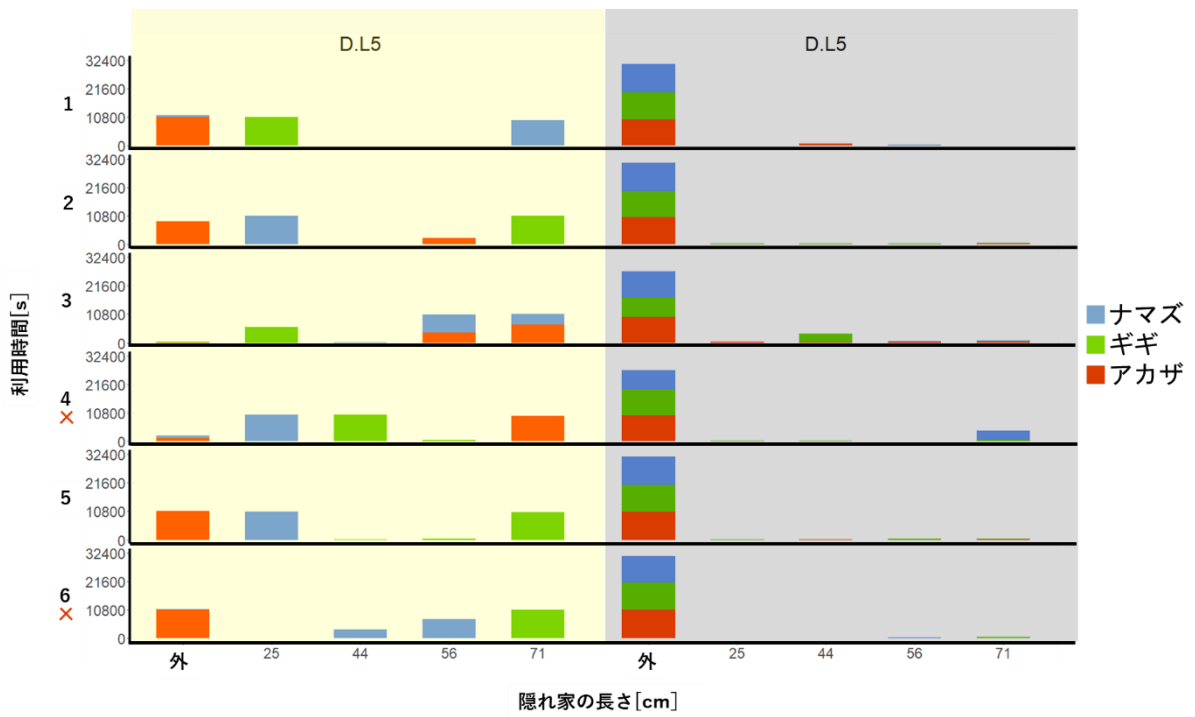


Fig.11 組合別隠れ家の利用時間 (D.L5)

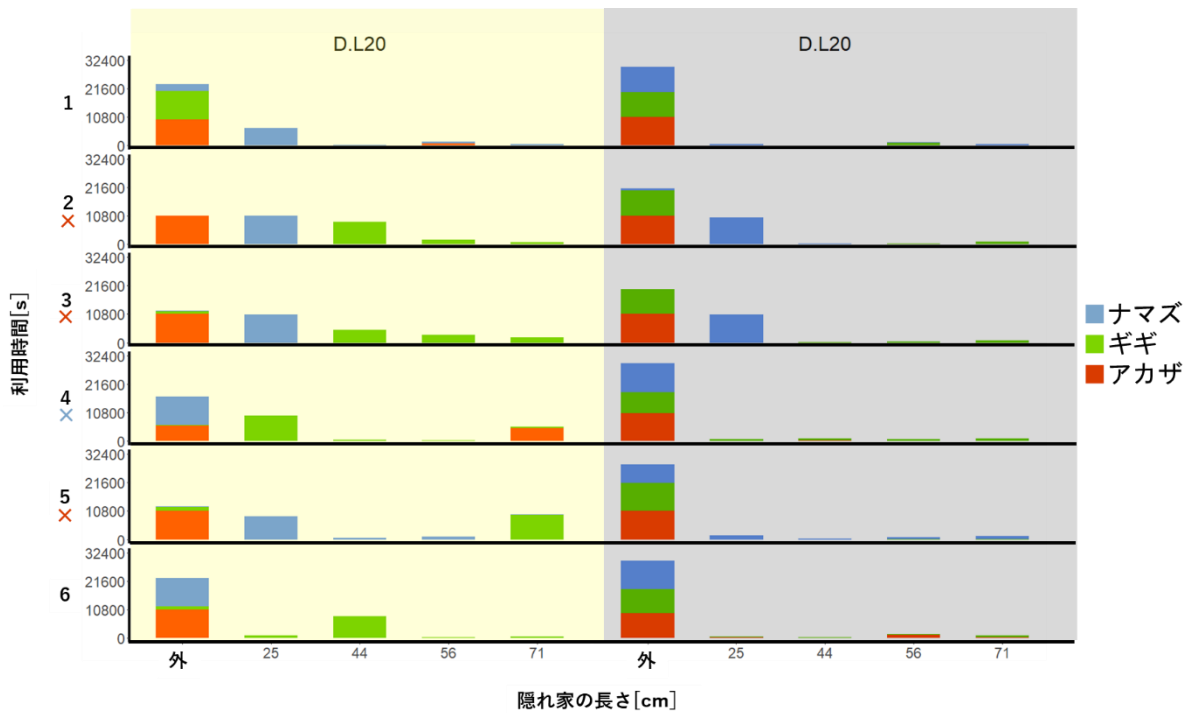


Fig.12 組合別隠れ家の利用時間 (D.L20)

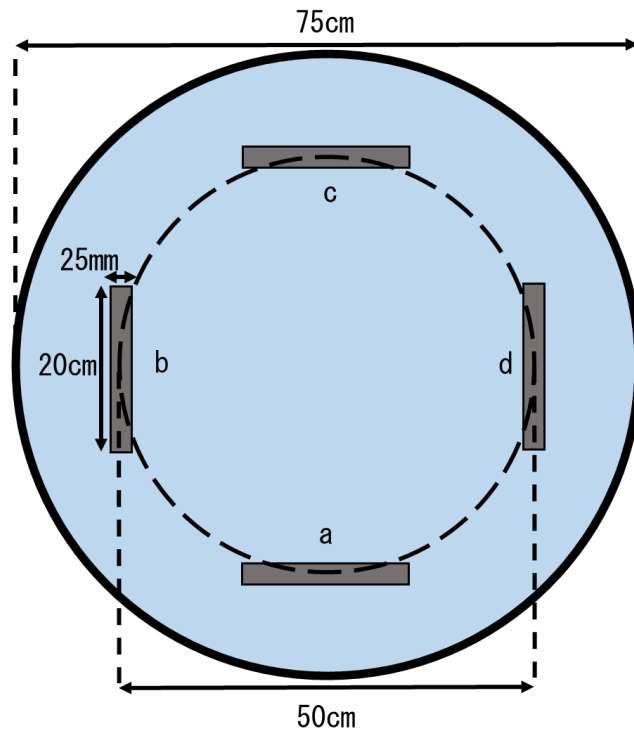


Fig.13 実験水槽概略図(L20.D25)

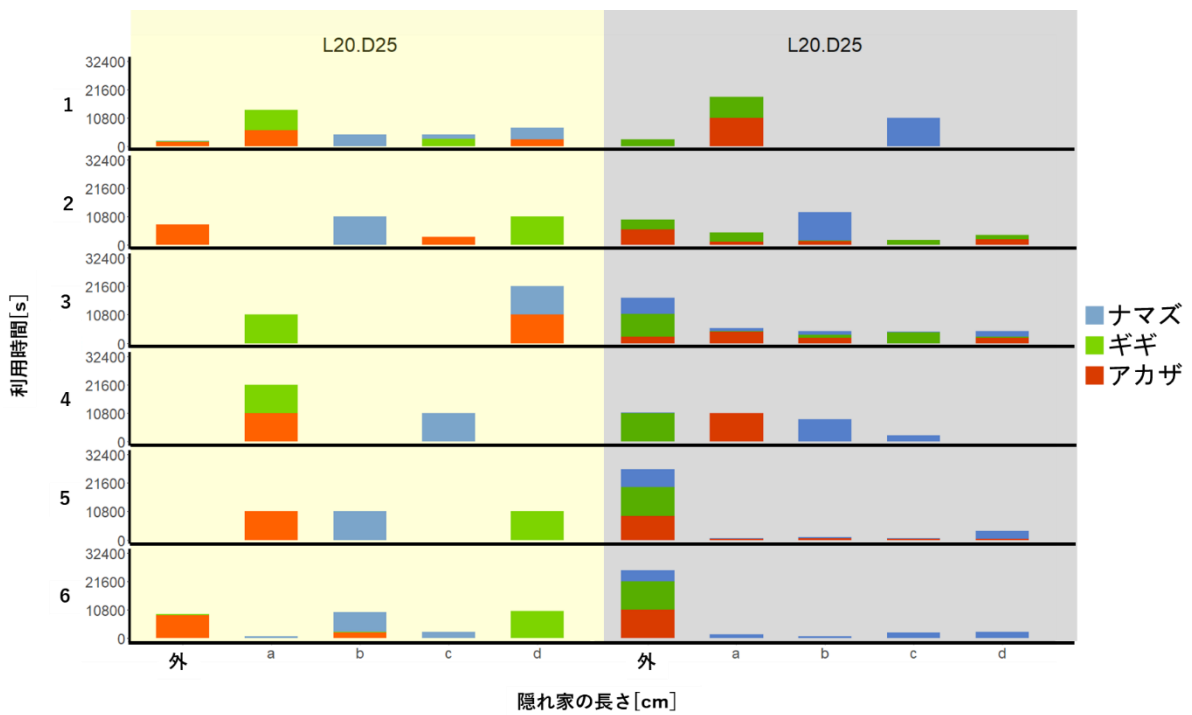


Fig.14 組合別隠れ家の利用時間 (L20.D25)

3-3-2. 競合行動の形態と発生頻度

実験 L.D25、L.D71、D.L5、D.L20 および L20.D25 におけるナマズ目魚類の競合行動の発生形態を観察した結果、Fig.15 と Table6 に示す通り接触行動の T、追跡行動の C、押出行動の P、そして咬みつぎ行動の B の 4 種類に分類された。Fig.16 にはナマズ、ギギ、アカザそれぞれが行った競合行動の平均発生回数を比較した。なお競合行動は活動性の増す暗期に多く観察されたことから、以降は暗期の結果についてのみ検討する。

暗期における競合行動の平均発生回数は T、C、P、B の順に、ナマズでは 1 回、10 回、1 回、2 回、ギギでは 10 回、34 回、3 回、2 回、アカザでは 0.02 回、0.02 回、0.03 回、0 回となり、ギギが最も多く、逆にアカザは非常に少ない結果となった。また競合行動の発生形態は C の追跡が突出しており、次いで T の接触が多かった。P の押出と B の咬みつぎは数回程度と少なく、発生頻度も同程度であった。ただし B の咬みつぎについては、発生回数は少ないものの、相手を大きく損傷させることもしばしばで、特に口の大きいナマズは他個体の尾鰭を欠損させたり、捕食や斃死を引き起こすこともあった。

次に競合時の種間関係を検討するために、競合発生回数を実験項目毎に集計した。以降、競合発生回数は T、C、P、B 全ての合計値で表記する。競合の組み合わせとその発生方向は、ナマズからギギ、ナマズからアカザ、ギギからナマズ、ギギからアカザ、アカザからナマズ、アカザからギギの 6 通りとなることから、これら発生方向毎に競合の発生回数を平均し Fig.17 に示す。図中は上から順に、実験 L.D20、L.D71、D.L5、D.L20、L20.D25 を示し、縦軸は競合行動の発生回数を示す。

暗期における平均競合発生回数は、ナマズからギギ、ナマズからアカザ、ギギからナマズ、ギギからアカザ、アカザからナマズ、アカザからギギの順にそれぞれ、

L.D25 では 1 回、0 回、0 回、13 回、0 回、0 回、L.D71 では 3 回、4 回、26 回、9 回、0 回、0 回、D.L5 では 0 回、7 回、39 回、14 回、0 回、0 回、D.L20 では 9 回、3 回、10 回、12 回、0 回、0 回、L20.D25 では 6 回、3 回、0 回、2 回、0 回、0 回となり、ナマズとギギは互いに競合行動を引き起こすが、アカザについては両種からの受動のみで、能動的に競合行動を起こすことはほとんどなかった。このことからアカザはナマズやギギが存在する条件下では、競合により一方的に排除される可能性が示唆された。また、L.D71 や D.L5 ではギギからナマズへの競合行動が有意に多く発生していたが、L.D25 ではギギからアカザへの競合行動が有意に多く、L20.D25、D.L20、L20.D25 ではナマズとギギが同程度に競合していた。ここでさらに各実験条件と競合行動の発生関係を詳しく検討するために、実験条件毎に各魚種間の競合行動発生回数を比較した。結果を Fig.18 に示す。

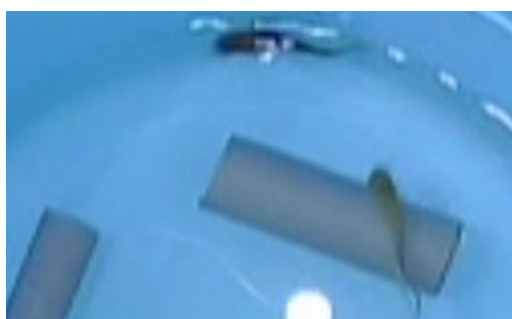
競合行動の平均発生回数は L.D25、L.D71、D.L5、D.L20、L20.D25 の順にそれぞれ、ナマズからギギでは 1 回、3 回、0 回、9 回、7 回、ナマズからアカザでは 0 回、4 回、7 回、3 回、3 回、ギギからナマズでは 0 回、26 回、39 回、10 回、0 回、ギギからアカザでは 13 回、9 回、10 回、14 回、2 回、アカザからナマズでは 0 回、0 回、0 回、0 回、0 回、アカザからギギでは 0 回、0 回、0 回、0 回、0 回となり、ギギからナマズへの競合行動の発生回数が D.L5 に比較し、L.D25 と L20.D25 において有意に少ないことが確認された。そこでナマズとギギの競合に注目し、各実験条件における競合回数を試行毎に Fig.19 にまとめた。図中は上から順に試行全 6 組分の競合回数を示し、★はナマズが隠れ家を長時間利用していたことを示す(Fig. 10~14 参照)。同図より、★で示した L.D25 の 1,2,4,5,6 組目、D.L20 の 2,3 組目、L20.D25 の 1,2,4 組目においてほとんど発生していないことが確認された。これら試行においてナマズが利用した隠れ家を調べたところ、その形状は長さ 15cm および 20cm、直径 25mm

であり、これは選択実験の明期において高い選択性が見られた形状に相当した。すなわちナマズは好適な隠れ家が存在する条件下では、ギギとの競合を回避するために、暗期でも高い頻度でそれを利用することがわかった。一方 L.D71 と D.L5 ではほとんどの試行において高い頻度で競合が確認され、特にギギからナマズへの競合回数が卓越していた。競合はナマズからギギへも起きているが、全ての競合に関してどちらか一方に偏り、両者双方が競合し合うことはほぼなかった。すなわちこれら 2 種の競合には常に優劣が存在し、優勢な個体が一方的に競合行動を仕掛けることにより、相手を排除することが示唆された。

T:Touch



C:Chase



P:Push



B:Bite



Fig.15 ナマズ目魚類の競合行動の形態(写真)

Table6. 競合実験におけるナマズ目魚類の行動分類

行動分類	行動内容
T:Touch	静止している他個体に接触する
C:Chase	動作している他個体を追跡する
P:Push	他個体に持続的に接触し、位置・姿勢を変化させる
B:Bite	他個体に噛みつく

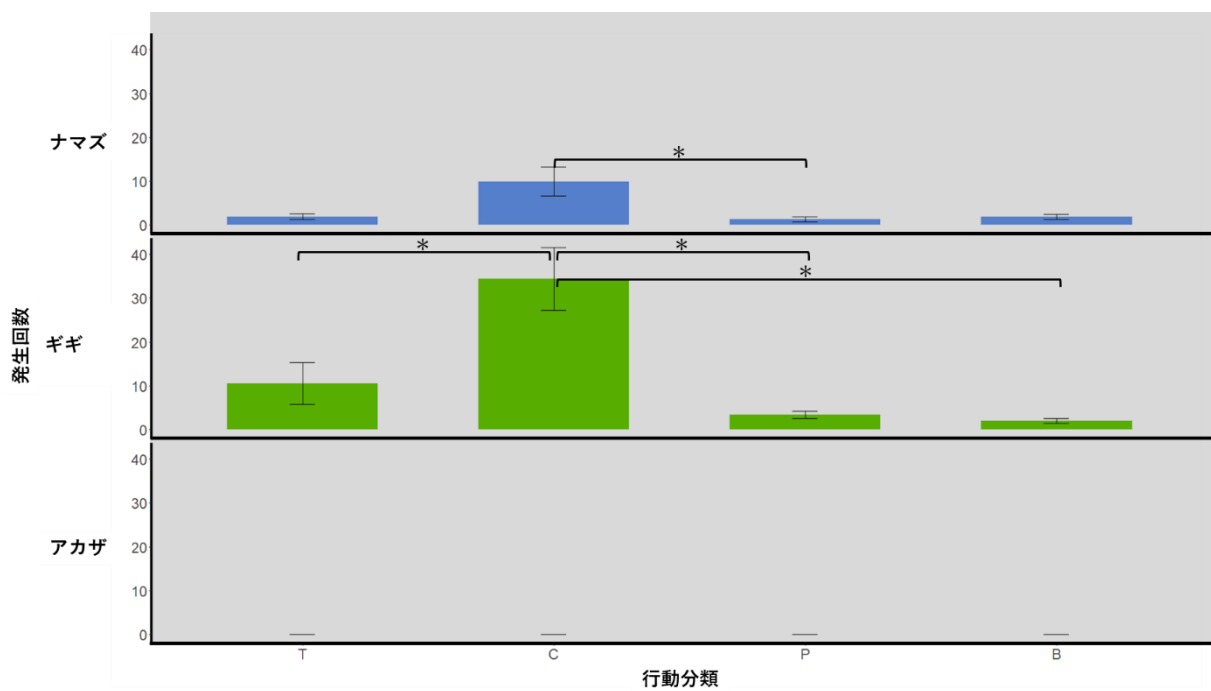


Fig.16 形態別競合行動発生回数

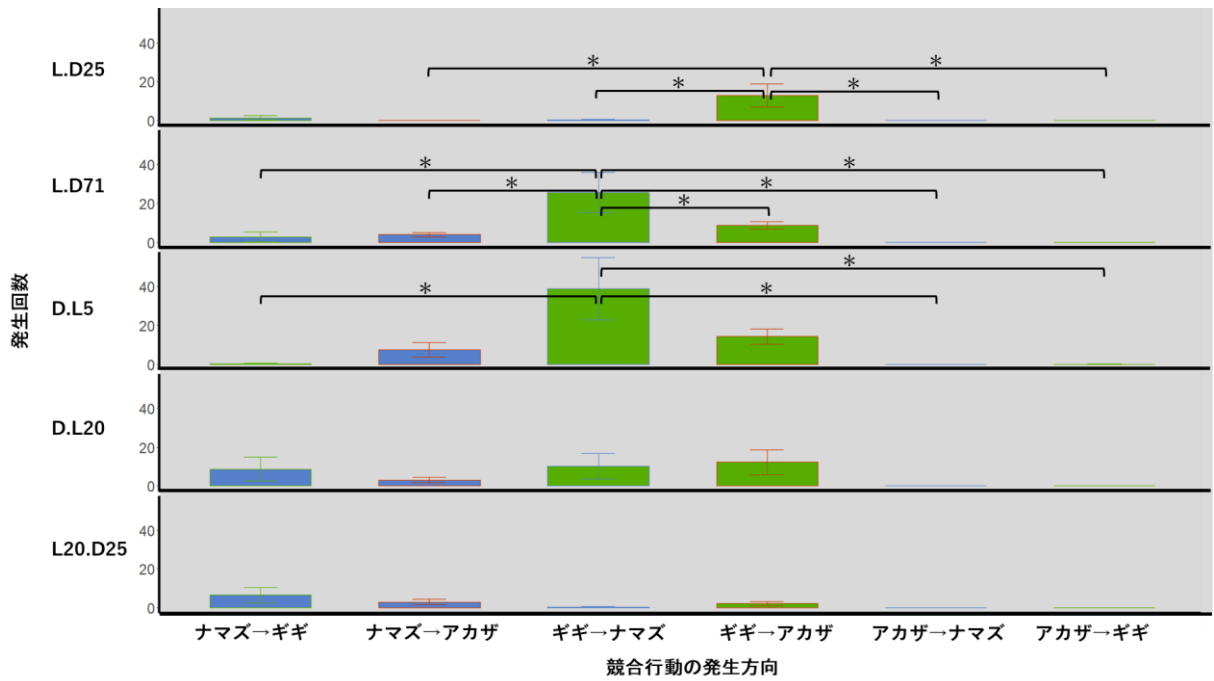


Fig.17 発生方向毎の競合行動発生回数

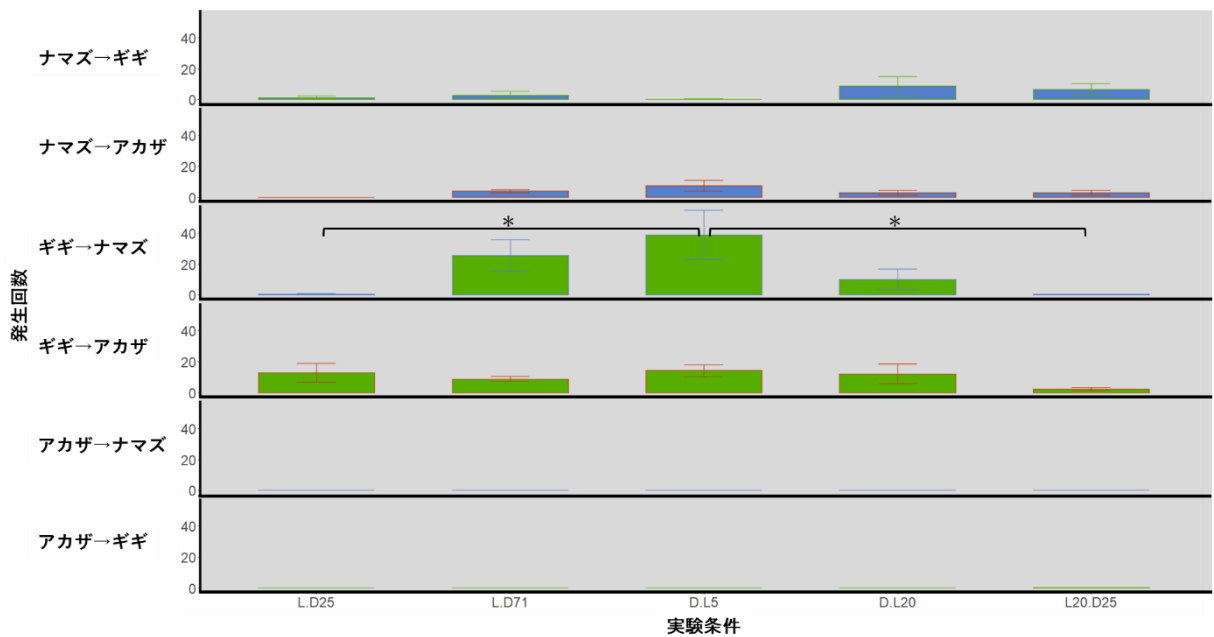


Fig.18 実験条件毎の競合行動発生回数

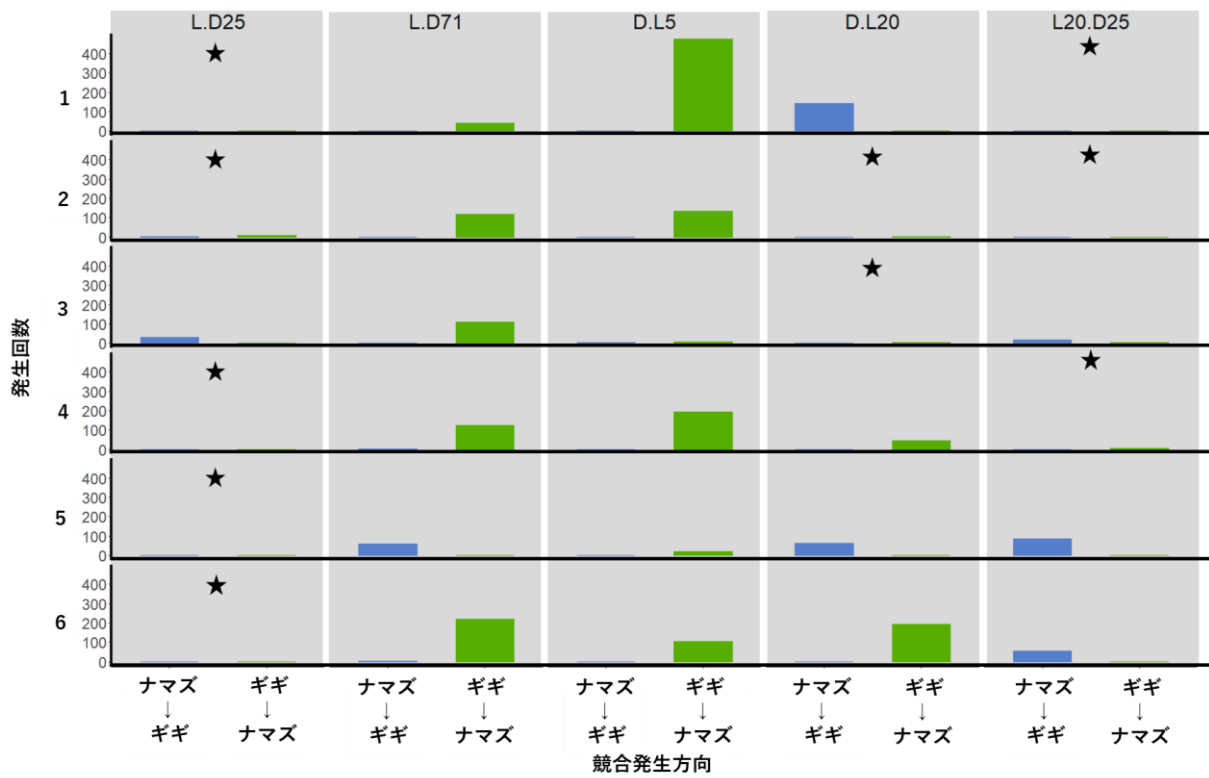


Fig.19 ナマズとギギの競合行動発生回数比。★はナマズが隠れ家を長時間利用していたことを示す。

4. 考察

ナマズ、ギギ、アカザの同一河川での生息は、宮川(宮本ほか, 2011)、安濃川(新田ほか, 2014)、木津川(赤松ほか, 2018)などで報告されているが、3魚種それぞれが隠れ家として利用している環境の詳細や、これら種の競合に焦点を当てた研究は見当たらない。本研究では、雲出川の調査区域より3種の同所的な生息を確認し、ナマズとギギは比較的流れが穏やかな水生植物帯および陸生植物帯から、ギギとアカザは河川流心部等の流れの速い河床の転石帯から採取されたことから、ナマズとアカザの流速による棲み分けの可能性を示唆した。しかし中島(2010)や鬼倉(2013)における魚類の好適流速による分類では、ナマズは流水-止水性魚類に分類されており、今回流れの速い河床の転石帯から1個体も確認されなかった点には疑問が残る。この原因のひとつに本研究での採集方法が考えられる。すなわち本研究ではたも網とさで網を用いたために、流速が高く水深のある河川流心部での採集を十分に行うことができず、ナマズを捕り逃した可能性がある。今回は室内実験に用いるための採捕を兼ねていたことから、供試魚を傷つけないように網による採集法を採用したが、調査の精度を上げるためには電気ショッカーや潜水調査の導入が必要と考える。またナマズが水生植物帯以外から採取されなかったために隠れ家の転石利用を確認することができなかったが、本来ナマズは岩の間や穴などを隠れ場所として好むことが知られている(田崎・金澤, 2001)。標記ナマズの捕り逃しの可能性ならびに隠れ家の嗜好性を考慮すると、実水域においてナマズ、ギギ、アカザが隠れ家をめぐり競合している可能性は高いと判断される。

ナマズ目魚類は明期に特定の隠れ家を選択的に長時間利用し、暗期には複数の隠れ家をランダムに利用することが明らかとなった。また明期において選択的に利用された塩ビ管の形状は、長さ 20cm 以上、直径 25mm であり、供試魚の平均個体サイズか

ら推定される隠れ家の好適形状は、全長2倍以上の奥行きを持った体幅や体高に近い穴状の空間であると考えられた。水棲生物の隠れ家の好適形状に関して、実験的に検証された例は非常に少なく、わずかにニホンウナギについて、パイプ状の隠れ家（塩ビ管）に対して自身の全長よりも長く、体全体を隠すことのできるものを選択すること、また直径が大きい隠れ家は大型魚から身を守るのが難しいため、小型個体は適切な直径のパイプを避難場所として選択することなどを明らかにした（朝倉ほか、2011）。またカワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* の隠れ家の形状について調べた実験的研究では（小島、2006）、体長の2倍以上、体幅の2倍以内の隠れ家を好んで利用すること、またイセエビの一種 *Jasus edwardsii* の稚エビ期に関して調べた研究では（Booth and Ayers, 2005）、片側が塞がれた筒状かつ身体がぎりぎり入れる大きさの隠れ家を好み、選択する開口部の大きさは身体のサイズに比例することなどをそれぞれ報告している。これら既往の知見は、本研究結果を支持するものであった。カワヨシノボリにおいては、本研究結果と直径について相違がみられたが、これは用いられた隠れ家の形状が一方の閉じられた片側開口の方形パイプであったことが原因と考えられる。すなわちカワヨシノボリは常に吻端側から隠れ家に入り、入った個体は入り口から外側に頭を向けて定位するため、内部で方向転換できる最小スペースとして体幅の2倍の幅が必要であった。本研究では片側開口のパイプについて検討を行わなかったが、実水域の転石間隙には、片側が閉じられた穴状空間も多数存在することから、片側開口の隠れ家に対する選択性についても検討が必要である。

競合実験では、暗期において競合行動が多く発生し、全ての魚種間で競合関係が認められた。競合行動はナマズとギギにおいてのみ確認され、アカザから能動的な攻撃を行うことはなかった。競合行動の発生形態には接触、追跡、押出、咬みつぎがあり、なかでも追跡行動が突出して多かった。また接触や押出は、静止している個体に

対して行われることがほとんどであったが、追跡は遊泳している個体に対しても行われた。夜行性動物であるナマズ目魚類は、視覚以外の様々な感覚器官が発達しており(菅原, 1996; 藤, 1969; 池永, 2020; 一柳, 1997)、なかでも優れた聴覚(小早川, 2008; 藪本, 2010)や側線感覚を有することが知られている。特に後者については、高度に発達した側線器官を縦横方向に持つことで水流や微小な水圧の変動を感知することにより(今村, 2013)、摂餌や遊泳、回遊およびコミュニケーション行動等に重要な役割を果たしている(山田, 1970; Webb, 2014)。また側線器官は電気感受性にも優れており、 $0.1 \mu\text{V}/\text{m} \sim 0.01 \mu\text{V}/\text{m}$ の微弱な生体反応を感知できるとされている(Asano and Hanyu 1986)。さらにナマズ釣りでは激しい音と波を発生させる疑似餌が広く用いられているが、これはナマズの優れた感覚器官を利用したものであると思われる(今村, 2013; 光崎, 2018)。本研究で確認された暗期の卓越した追跡行動は、他個体の遊泳や接近により生じる水流や生体電気といった刺激に敏感に反応した結果であると推察できる。

ナマズ目魚類(ナマズとギギ)において、最も高い頻度で発生していた競合行動は追跡行動であったが、他個体を最も損傷させた行動は咬みつき行動であった。咬みつき行動は、静止個体、遊泳個体の両方に対して発生していた。特に大きな口部を持つナマズに咬みつかれたギギやアカザは、尾鰭の出血や欠損が確認されたほか、アカザ1個体は完全に捕食された。今回の実験で観察された咬みつき行動が、縄張り維持等の競合行動であったのか、エネルギーを補給するための捕食行動であったのかを明確に区別することはできないが、他の水生生物に対して大きな損傷を与えることは明らかである。ナマズの咬みつきや捕食行動として、飼育下における仔稚魚の共喰いや、自然環境下における他魚種稚魚の捕食が報告されている(手島, 1996; 佐川, 2012)。さらに友田(1962)は、エビ、タナゴ類、ドジョウ類などの小魚、その他近づいて来る小動物であればナマズは何であれ捕食することを述べている。これらから鑑みて、ナマズ

における他個体への咬みつき行動は自然環境下においても多発していると考えられ、河川生態系において大きな影響力を持つことが予測される。

競合実験ではギギの競合行動が最も多く、攻撃性の高さが確認された。渡辺(2012)は、ギギはネコギギと同様な生息場所や生態的地位を占め、より大型化しやすく、攻撃的な行動を示すことなどから、両種の競合する可能性が高いことを指摘した。さらに、ギギと似た形態を持つブルーキャットフィッシュ *Ictalurus furcatus* を対象とした競合実験では(Laura et al. 2020)、大型個体ほど攻撃性が増し、体側面や腹部に切り傷が見られたことを述べている。ギギは国内外来種として知られており、その分布域は拡大しつつある。高い攻撃性を持ったギギが移入定着することで、在来の生態系は大きな影響を受けることが予測される。一方で、ギギは絶滅危惧種としての側面も持っており、個体群の減少が懸念されている。ギギは他種のみならず、同種内においても縄張り行動を示すことが報告されていることから(松尾, 2004)、環境破壊による生息地の縮小は、過度な縄張り行動を誘発する原因にもなり得る。在来生態系の保全ならびに種の資源保全を両立するためには、国内放流の厳密な管理と移入個体の排除を進めるとともに、在来生息環境の整備が急務と言える。

競合実験において、アカザはほとんど競合行動を示さなかった。同種はナマズやギギと比較すると非常に大人しい性格であると言え、自然環境下において他の水生生物に影響を与える可能性は低いと考えられる。一方、ナマズとギギからは競合行動を一方的に受けており、特にナマズによる損傷は甚大で、多くの個体が尾鰭を欠損し、斃死や被食も確認された。本種は胸鰭と背鰭に有毒の棘を持つことが知られているが(細谷ほか, 2019)、ナマズやギギからの競合を回避するための防御機能としては不十分であることがわかった。近年本種は個体数を激減させ絶滅危惧Ⅱ類に指定されているが、競合行動に対して有効な防御手段を持たない事実は、深刻な問題を提起する。一

方でアカザの攻撃性が低いことは、生息環境さえ整えば、複数個体の同所的な生息が可能であることを示している。本種はナマズ目魚類の中では成体サイズが最も小さいことから(細谷ほか, 2019)、本種にしか利用できないような小さな間隙を複数整備することで、ナマズやギギなど大型個体との競合を低減できる可能性がある。

特定の水棲動物を保護する目的で考案されたブロックは魚巢ブロックと呼ばれ、対象となる生物種の定着が望めるとされている(成田, 2000)。また好適な隠れ家を複数設置することにより、ナマズとギギの競合が抑制されることが明らかになったことから、好適な形状の隠れ家を備えた魚巢ブロックの導入は、ナマズ目魚類に対して定着のみならず、競合抑制効果も期待できると考えられる。ただし本研究はナマズ魚類3種を対象として行われたものである。本国の河川には多種多様な水生生物が生息しており、複雑な生態系を構築している。実際に今回調査した雲出川水域だけでも、ズナガニゴイ *Hemibarbus longirostris* やムギツク *Pungtungia herzi* などのコイ科魚類に加え、カワヨシノボリやヌマチチブ *Tridentiger obscurus* などのハゼ科魚類も多数採集された。高野ほか(2016)は、ギギと食性や繁殖場所といったニッチの重複するカワアナゴ *Eleotris oxycephala* との競合の可能性について指摘しており、同じナマズ目のみならず、ニッチを共有する河川性魚類全体との競合についても検討する必要がある。特に東海地方に生息しているタニガワナマズ *Silurus tomodai* は巨礫の多い中上流域を棲み場にするとしてされており(佐々木, 澤田, 2021)、中・上流域に生息するギギやアカザと競合する可能性は高いと考えられる。タニガワナマズは2018年に新種記載されたばかりの新種であり、2023年時点において生態的知見はほとんどない。今後の生息場所や競合に関する知見の蓄積が期待される。

5. 謝辞

本研究をまとめるにあたり、懇切なるご指導をくださいました応用行動学研究室の森川由隆准教授に心より感謝いたします。また、採集地点の選定及び実験個体の採集にご協力いただきました生物資源学研究科の学生の方々に厚く御礼申し上げます。最後に、ご校閲賜りました水族生理学研究室の神原敦教授ならびに魚類増殖学研究室の淀大我准教授に心より感謝いたします。

6. 参考文献

- Asano M, I Hanyu. Biological Significance of Electroreception for a Japanese Catfish. *Bull Jap Sci Fish*. 1986; 52: 795-800.
- Bustard, D. R. & Narver, D. W. Aspects of the winter ecology of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *Fisheries Research Board of Canada*. 1975; 32: 667–680.
- Fraser, N. H. C., Heggenes, J., Metcalfe, N. B. & Thorpe, J. E. Low summer temperatures cause juvenile Atlantic salmon to become nocturnal. *Canadian Journal of Zoology*. 1995; 73: 446–451.
- Fraser, N. H. C., Metcalfe, N. B. & Thorpe, J. E. Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proceedings of the Royal Society of London*. 1993; B252: 135–139.
- Heggenes, J., Krog, O., Lindås, O., Dokk, J. & Bremnes, T. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *Journal of Animal Ecology*. 1993; 62: 295–308.
- John D. Booth & Dieter Ayers. Characterising shelter preferences in captive juvenile *Jasus edwardsii* (Palinuridae). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 2005; 35: 315-316.
- Laura Diane Morgan^{1,2} · Michael L. Fine. Agonistic behavior in juvenile blue catfish *Ictalurus furcatus*. *Journal of Ethology*. 2020; 38:29–40
- Pickering, A. D. & Pottinger, T. G. Lymphocytopenia and the overwinter survival of Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology*. 1998; 32: 689–697.
- Rimmer, D. M., Paim, V. & Saunders, R. L. Changes in the selection of microhabitat by

- juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the summer-autumn transition in a small river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1984; 41: 469–475.
- Webb, J. F. Morphological diversity, development, and evolution of the mechanosensory lateral line system. *Springer Handbook of Auditory Research*. 2014; 48:17–72.
- 赤松良久, 都築隆禎, 横山良太, 舟橋弥生, 太田宗宏, 畔上雅樹, 内藤太輔, 乾隆帝. 河川水辺の国勢調査による魚類相調査と環境 DNA メタバーコーディング解析の比較検討. 土木学会論文集 B1(水工学). 2018; 74(5): 415-420.
- 朝倉孝志, 熊谷俊介, 後藤寛史, 赤川泉. 静岡県の小河川下流部で採集された黄ウナギ期のニホンウナギは、どのような筒を選択するか?. 東海大学紀要海洋学部「海—自然と文化」. 2011; 9(3): 35-41.
- 池永隆徳, 鶴藺悠暉, 野田彩加. 魚類の味蕾の分布に関する研究. 南太平洋海域調査研究報告. 2020; 61:58-59
- 一柳哲也, 河野博, 藤田清. ネコギギのウェバー器官とその関連骨格の発達. 東京水産大学研究報告. 1997; 84(2): 93-97.
- 今村彰生, ナマズはいつ餌を襲うのか—擬似餌を用いた検証. 伊豆沼・内沼研究報告. 2013; 7: 1-8.
- 鬼倉徳雄, 川本朋慶. 九州北部の一級水系における水質と純淡水魚類の出現との関係. 水環境学会誌. 2013; 36(3): 99-106.
- 環境省. 環境省レッドリスト 2020. 汽水・淡水魚類. 15.
- 光崎嘉真. ナマズ *Silurus asotus* の活動性に及ぼす降雨の影響に関する研究. 修士論文. 2018.
- 小島慶一, カワヨシノボリ *Rhinogobiyus flumineus* の棲み場選択に関する研究-隠れ場選択における好適条件について. 修士論文. 2006
- 小早川みどり. ナマズの世界. 前畑政善・宮本真二(編). 鯰 イメージとその素顔. 2008; 142-

160.

坂上嶺, 佐藤駿, 松重一輝, 安武由矢, 日比野友亮, 眞鍋美幸, 望岡典隆. 河川生活期のニホンウナギにおける浮き石による被食回避効果の検証. 水産学会誌. 2021; 87(3): 255-264(2021).

佐川志朗. 魚道付き水田における魚類の自然再生産に寄与する要因. 野生復帰 (2012) 2:83-88

佐々木賀治, 澤田直人. タニガワナマズ *Silurus tomodai* の産卵環境および出現個体数の季節変化. 魚類学雑誌. 2022; 69(1):51-56.

滋賀県琵琶湖環境部自然環境保全課. 滋賀県で大切にすべき野生生物(滋賀県レッドデータブック)2020年版. 滋賀県ホームページ. <https://www.pref.shiga.lg.jp/ippan/kankyoshizen/shizen/322847.html> (参照 2024-1-23).

菅原美子, 電気感覚系の比較生物学 II 電気受容器と電気受容機構. 比較生理生化学. 1996; 13(3): 219-234

高野裕樹, 星野和夫, 大倉鉄也, 松尾敏生, 渡辺勝敏, 大分川水系に定着した国内外来魚ギギの分布と由来. 魚類学雑誌. 2016; 63(1): 11-17.

竹下直彦, 青木邦匡, 山林一尋, 荒木晶. 木屋川におけるギギの年齢と成長. 水産増殖. 2012; 60(3): 371-376.

田崎志朗, 金澤光. ナマズの養殖技術. 新魚種開発協会, 緑書房, 東京. 2001

手島千里, 新井肇, 佐藤敦彦. ナマズの共食い防止試験. 群馬県水産試験場研究報告. 1996; 2: 60-63.

友田淑郎. びわ湖産魚類の研究—I.びわ湖産 3種のナマズの形態の比較およびその生活との関連. 魚類学雑誌第.1962;8(5/6): 126-146.

中島淳, 島谷幸宏, 巖島怜, 鬼倉徳雄. 魚類の生物的指数を用いた河川環境の健全度評価法.

- 河川技術論文集. 2010; 16: 449-454.
- 奈良県自然環境課. 大切にしたい奈良県の野生動植物 2016 改訂版. 奈良県ホームページ,
<https://www.pref.nara.jp/dd.aspx?menuid=46865> (参照 2024- 1-23).
- 成田義昭, 浅利修一, 竹内勝美, 松本邦彦, 丸山為三, 石田力三. 魚巢ブロックの素材が日本産ナマズ *Silurus (parasilurus) asotus* の行動に与える影響. 水産工学. 2000; 37 (1): 55-62.
- 新田恭大, 向井貴彦, 淀太我, 吉岡基. 三重県安濃川の魚類相. 三重大学大学院生物資源学研究科紀要. 2014; 40: 45-64.
- 藤英俊, 島村昭辰. 二三の淡水魚のヒゲの組織構造について. 九州歯科学会雑誌. 1969; 23(2): 193-194.
- 細谷和海, 内山りゅう, 藤田朝彦, 武内啓明, 川瀬成吾, 山溪ハンディ図鑑増補改訂日本の淡水魚 山と溪谷社, 東京. 2019.
- 舟尾俊範. ナマズを中心とした水田利用魚類の繁殖生態 および保全に関する研究. 博士論文. 2015.
- 星野和夫, 松尾敏生, 細谷和海. 九州におけるアカザの分布. 魚類学雑誌. 2020; 43 (2): 105-108.
- 松尾敏生, 高濱秀樹. 飼育下で観察されたギギの配偶行動. 魚類学雑誌. 2004; 51(2): 169-174.
- 宮本敦史, 水野裕輔, 水野知巳. 三重県における淡水魚類,特に希少魚類の分布状況. 三重県水産技術センター研究報告. 2011; 9: 57-67.
- 藪本美孝, 坂本陽子, 刘焕章. コイ科魚類 *Xenocypris argentea* の骨学的研究. 北九州市立自然史・歴史博物館研究報告 A 類(自然史). 2010; 8: 69-86.
- 山田安正, 数種の動物の側線器管の微細構造について. 博士論文. 1970

山根英征, 横山正, 長田芳和, 山田卓三. ギギの繁殖生態と初期生活史. 魚類学雑誌. 2004;
51(2): 135-147.

渡辺勝敏. アカザ(ナマズ目:アカザ科)の繁殖生態に関する知見. 魚類学雑誌. 1994; 41(2):
219-221.

渡辺勝敏, 森誠一. ネコギギ: 積極的保全に向けたアプローチ. 魚類学雑誌. 2012;
59(2):168-171.

付録

選択実験について、各隠れ家の合計利用時間を個体後に色分けした積み上げグラフ、一回当たりの利用時間を示した箱ひげ図、各隠れ家の利用回数の平均値を示した棒グラフを作成した。

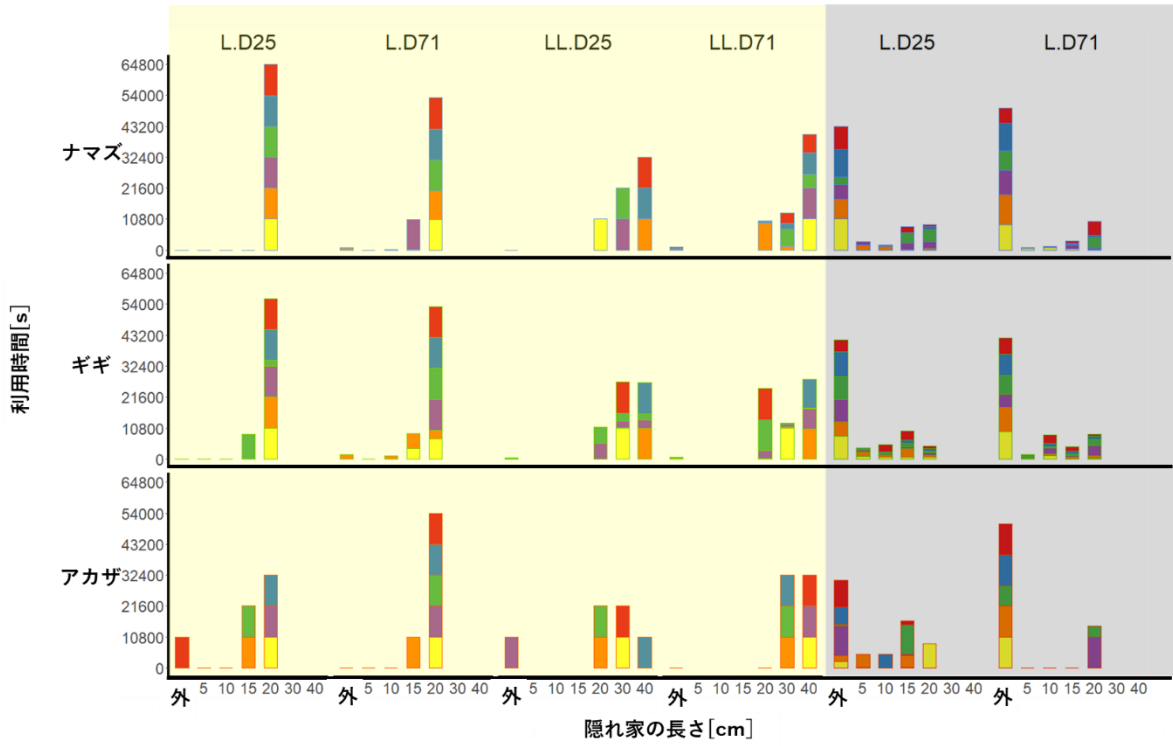


Fig. 個体別隠れ家の利用時間 (選択実験 L.D25, L.D71, LL.D25, LL.D71)

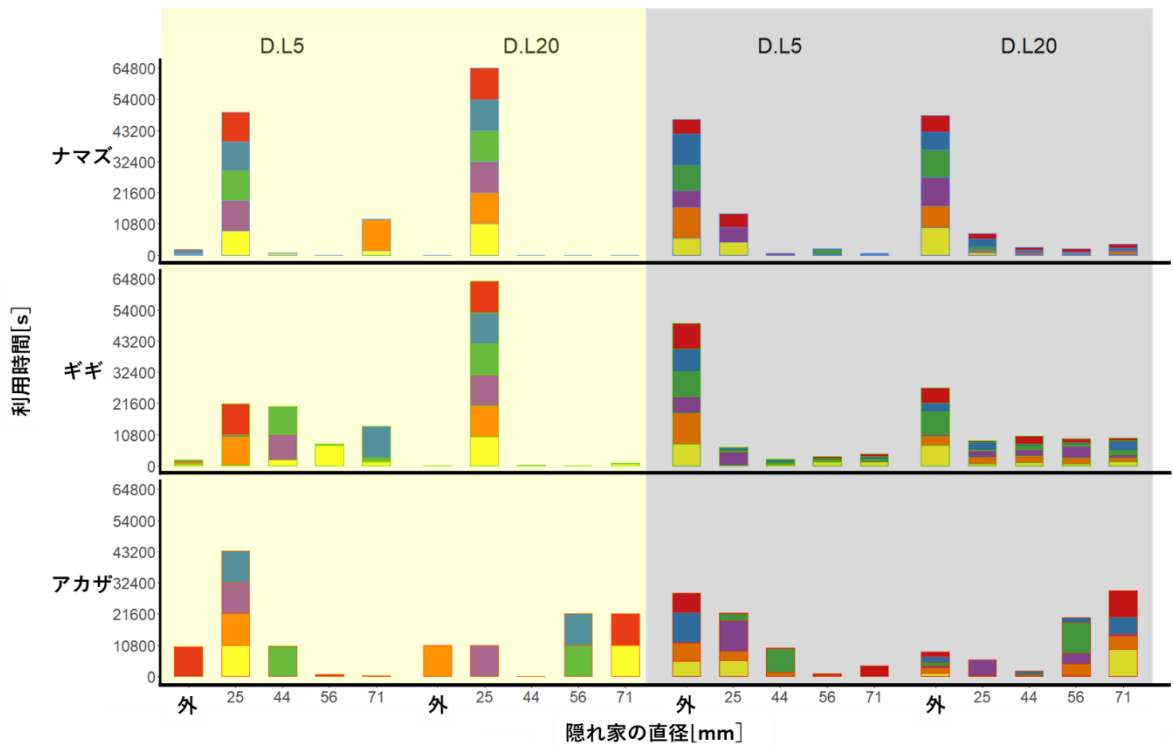


Fig. 個体別隠れ家の利用時間(選択実験 D.L5, D.L20)

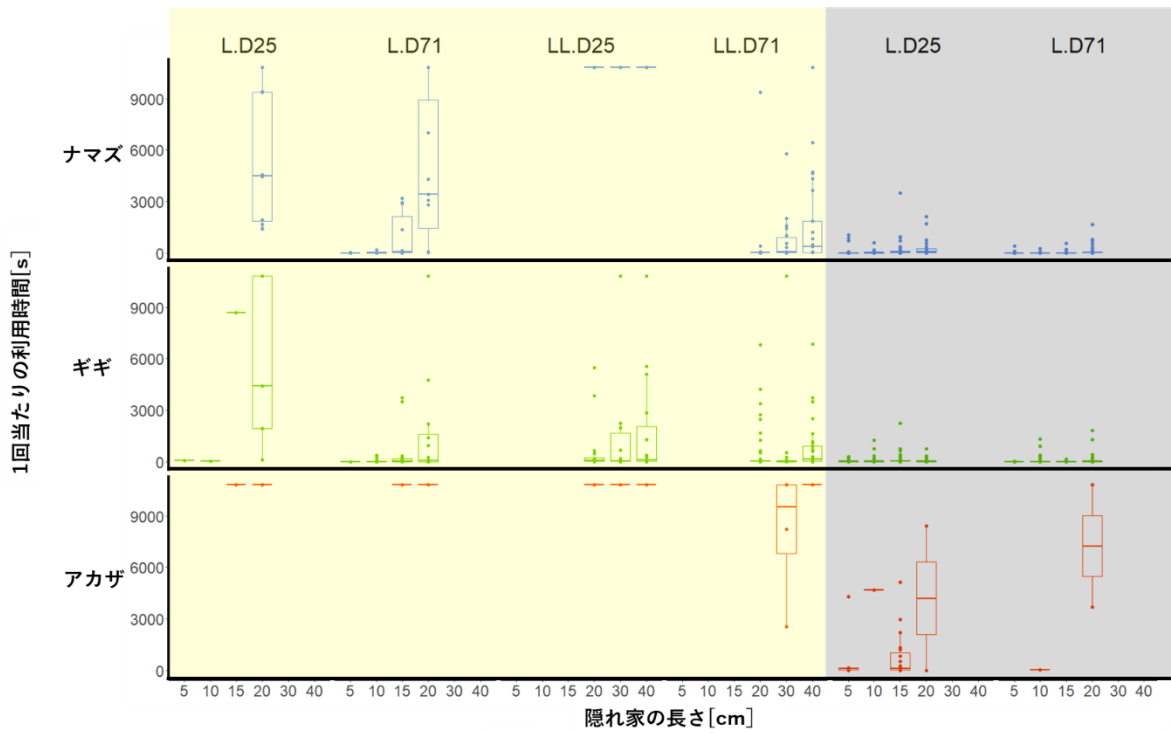


Fig. 1 回当たりの隠れ家の利用時間（選択実験 L.D25, L.D71, LL.D25, LL.D71）

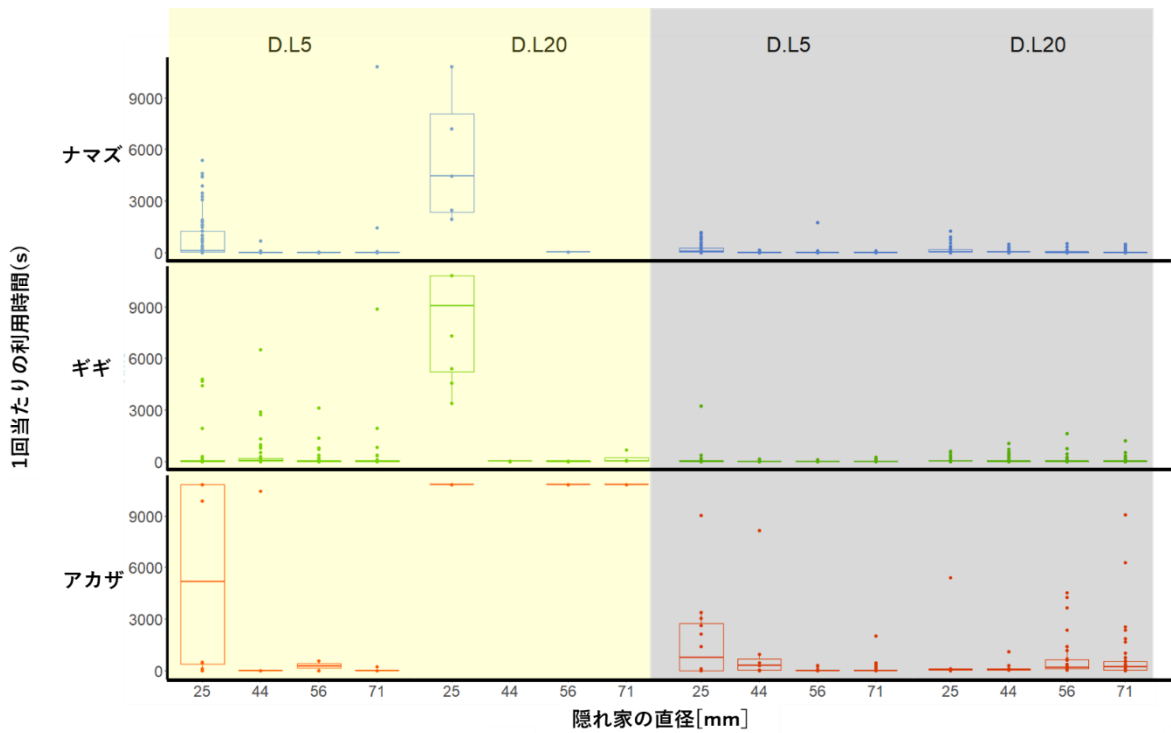


Fig. 1 回当たりの隠れ家の利用時間（選択実験 D.L5, D.L20）

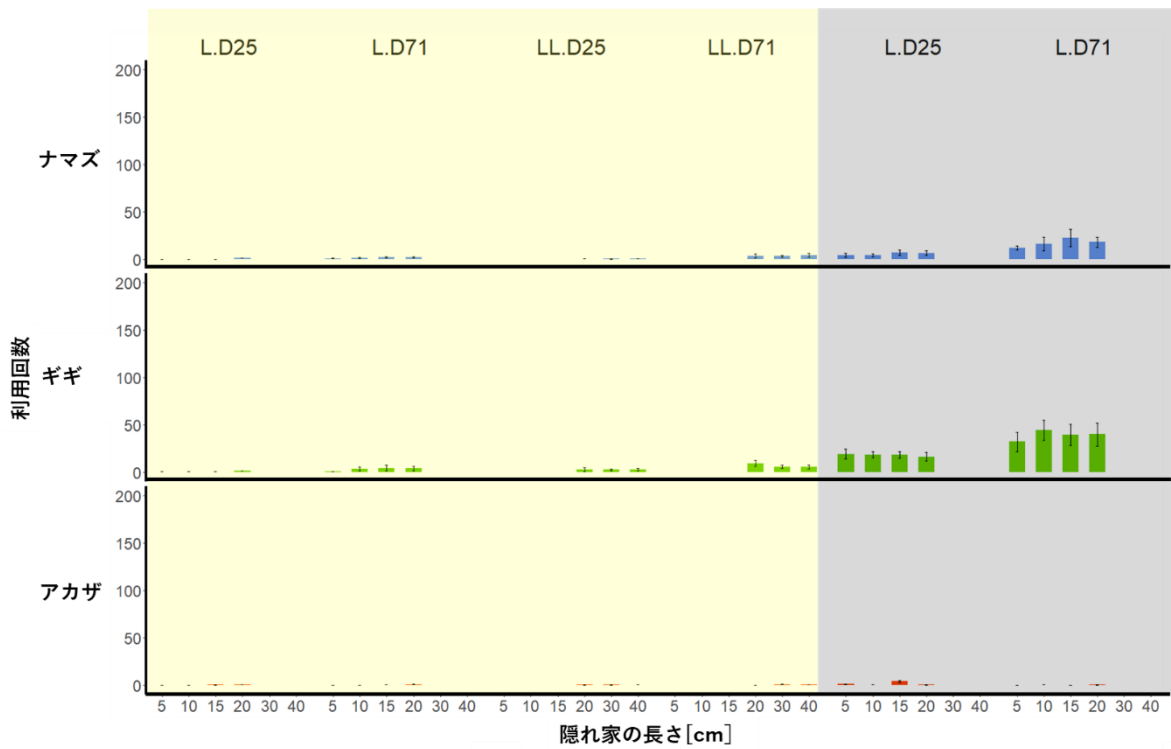


Fig. 隠れ家の利用回数（選択実験 L.D25, L.D71, LL.D25, LL.D71）

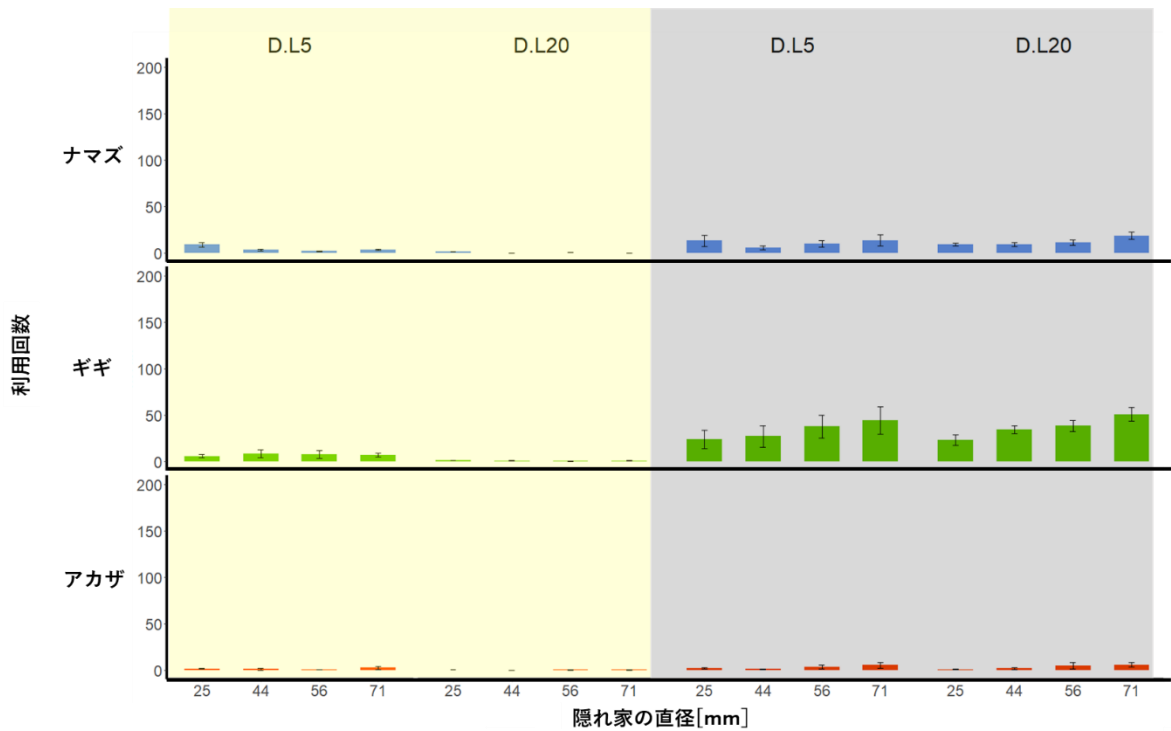


Fig. 隠れ家の利用回数（選択実験 D.L5, D.L20）