

特集 海生動物行動実験装置

総説：海生動物の行動計測実験技術

中村幸雄* §

Review on the Experimental Technology of Behavioral Measurements of Marine Animal

Yukio Nakamura* §

要約：本稿では、我が国における海生動物の行動計測の活用分野、現場調査や水槽実験で用いられる行動計測の種類と活用事例の概要をとりまとめた。また、海生動物の行動時に起こる生理学的反応を計測するための方法や計測事例についても概説した。

キーワード：魚類, 動物, 行動, 行動計測, 実験技術

まえがき

海生動物の行動研究の歴史は古く、中でもなわばりや群れの形成、摂餌・産卵行動、回遊などの行動習性とその発現機構の解明を目的とした多くの研究がある。それら研究成果は単に基礎科学における学術的価値を有するだけでなく、様々な産業分野にも応用されている。例えば、わが国の漁業においては漁獲対象となる海生動物の行動研究がその生産性や効率性の向上に大きな役割を果たしてきた(有元・秋山, 1994)。また、海生動物の行動が成長、産卵、摂餌などの生理生態と密接に関係していることから、海生動物の保護、生態系の保全といった視点での行動研究も進められている。

一般的に、海生動物の行動研究には現場調査、室内での水槽実験、基礎データを用いた解析・モデリングなどの手法が用いられる。従来、行動の観察は潜水観察などの目視で行われ、測器としてメジャー、時計、計数カウンターなどが用いられてきたが、後に水中ビデオカメラ、魚群探知機、ソナー、更にはマイクロデータロガーなどの機器

が新たに開発・導入され、海生動物に関する行動研究は質・量ともに大きな成果を収めてきている(有元, 2012)。

本稿では海生動物における行動研究で採用されている計測技術の応用例や種類などについて、それらの概要を示す。

行動計測の活用分野

漁業への応用 わが国の漁業においては、かなり以前から漁業資源の管理・保護のための種々の方策が進められている。その一つとして、乱獲・混獲の防止を図り、効率的に漁獲するための漁具・漁法の技術開発がある。例えば、魚類を対象とした漁獲技術は、これまでの一網打尽や大量漁獲のための技術から魚種・魚体選別などの漁獲選択性や混獲投機削減を重視した技術へ転換しつつある(有元, 2003)。このような技術の開発過程において、対網行動、群行動、対光行動などの行動研究が盛んに行われ、研究に使用される計測機器の開発も飛躍的に進展した。さらに、最近では魚類での応用例を基礎として甲殻類、貝類、頭足類など

(2013年11月26日受付, 2014年2月7日受理)

* 公益財団法人海洋生物環境研究所 事務局(〒162-0801 東京都新宿区山吹町347番地 藤和江戸川橋ビル7階)
§ E-mail: nakamura@kaiseiken.or.jp

を対象とした行動研究も漁業へ応用され始めている（有元，2012）。

漁法研究のうち行動計測が行われる典型的な例として、イワシ類、カツオ類などの多獲性魚類の対網行動や群行動の特性解明、サケ科魚類の遡河降海時の移動や回遊などの行動生態の解明、種苗放流後の魚介類の行動追跡などがある。これらの研究では現場調査と併せて室内の水槽実験が行われることも多く、水槽内での生物の生理学的変化や遊泳能力を把握するために行動計測が用いられる。なお、有元・秋山（1994）および有元（1995）らは、行動計測の漁業への応用例、漁具・漁法等の開発における生物の行動特性解明の重要性などについて、それらの歴史も含め詳述している。

生物の保護と生態系保全 海生動物は海域生態系の中で重要な構成要素の一つである。近年、地球規模での気候変動や、埋め立て等の人為的な環境変化による海生動物や生態系への影響が懸念されており、それらの予測評価手法と対策技術の開発が急務となっている。また、こうした動きに伴って海生動物の保護および海域生態系の保全などを目的とした調査研究も精力的に行われている。調査対象項目には生物の移動、回遊、分布等が含まれることが多く、その場合には行動計測が行われる。つまり、海生動物の行動生態の情報は個体存続の判定や影響の有無の重要な指標となっている。

研究対象生物としては、主に生息数の激減が指摘されている希少種や資源量が枯渇する恐れのある生物種である。例えば、希少種としてはアオウミガメ *Chelonia mydas*（安田，2006）、スナメリ *Neophocaena phocaenoides*（木村ら，2007）などの海獣類、資源枯渇が指摘されているものではクロマグロ *Thunnus orientalis*（遠藤ら，2007）やニホンウナギ *Anguilla japonica*（板倉ら，2013）などの例がある。いずれの研究でも、生息数や資源量、平常時の行動様式や季節的な回遊経路などを明らかにするため行動計測技術が活用されている。

行動計測の種類と活用事例

海生動物を対象とした行動計測には現場での計測、水槽実験での計測、両者の併用などがある。行動研究においては現場調査、水槽実験を問わず、

生物の行動をできるだけ制限することなく、平常時あるいは無ストレス下の自然にできるだけ近い状態で対象生物の行動特性を捉える必要がある。生物のどのような行動を計測・数値化するかは研究の目的による。通常、行動計測には市販の機器を用いるが、全体の計測システムや実験水槽などは、研究目的に応じて研究者自らが独自に工夫・製作する場合が多い。特に水槽実験ではこれらが研究の成否を左右する最も重要な作業となる。

現場調査における行動計測 現場調査における行動計測は一般的に長期で広範囲にわたって行われる場合が多い。このため精度の高い、しかも長寿命の計測機器が必要となる。

目視およびビデオカメラによる自然観察 近年、自然海域での海生動物の行動計測には、もっぱら音響技術、バイオテレメトリー、バイオロギングなどの手法が用いられる。一方、上記に較べ経済性や確実性の面で利点が多い潜水による目視観察や水中カメラによる研究も盛んに行われている。後者の例では水中カメラを定置網あるいは養殖網の中に設置するとともに、画像伝送装置を海上に設置して、網内の魚群の行動を陸上のモニターテレビでリアルタイムに観察できるシステムの開発が進められている（石黒ら，2003；秋山，2011）。

音響利用による行動計測 音響技術としては、魚群探知機、対象物の定量化も可能であるソナー、計量魚群探知機、ドップラー潮流計などが利用されている（北海道大学大学院水産科学研究院・海洋生物資源科学専攻・海洋資源計測学講座・音響資源計測学領域，2013）。すなわち、それらの計測機器では平面的な解析にとどまらず、魚群や動物プランクトン類群の鉛直水平方向の広がりや魚の個体計数などの情報の解析が可能である。本多・渡部（2007）は、水中照度や透明度が著しく低い水中でも対象物が観察できる音響カメラを用いて、自然状態のエチゼンクラゲ *Nemopilema nomurai* の行動を観察し、音響カメラが水中に分布するエチゼンクラゲの計数や体長計測に有効であることを示した。さらに、夜間でも観察可能であることから、発電所取水口でのクラゲ監視に有効であるとしている。

バイオテレメトリー バイオテレメトリー法が行動解析に使われ出したのは1960年代であると言われている(坂本, 2002)。以降, 水生動物に関する行動研究も飛躍的に増加した。この方法は, 主に生物の体に超音波を発信する機器を装着して, 船上や陸上の受信機で遊泳時の行動や生理状態, 遊泳時の外部環境などの情報を遠隔測定する方法である。

林(1998)は, 超音波発信機(ピンガー)を装着した体重1kg以上のヒラメ*Paralichthys olivaceus*を水深400mの海底に放流する調査を5回実施し, 数時間から数日間にわたりヒラメの移動経路を追跡している。また, 井谷ら(2005)は魚礁効果を調べるために体重200~500gのキジハタ*Epinephelus akaara*にピンガーを装着し, 魚礁周辺での昼夜行動を約3ヶ月間調べている。また, 磯焼け要因として知られる藻食性魚類の食害に関して, 山口ら(2006)は藻食性魚類アイゴ*Siganus fuscescens*とノトイズミ*Kyphosus bigibbus*を対象に低水温期4ヶ月間にわたり超音波発信機を装着して行動特性を調べ, 両魚種の最適な駆除時期, 駆除方法を提案した。放流後の追跡事例では, 遠藤ら(2007)がピンガーを装着したクロマグロ若齢魚(尾叉長: 40-53cm)を湾内に放流し, 約6時間にわたり追跡し, 放流前後の遊泳速度や遊泳水深などを比較している。一方, 電波を用いたテレメトリーは一般には海洋等の水中では電波が伝わりにくく減衰しやすいため, あまり利用されていないが, 陸水域の水深がごく浅い場所で用いられ, 淡水魚(安田, 2006)や海生動物のうちのサケ科魚類(上田, 2005)で使用されている。

バイオロギング技術 バイオロギング技術とその応用例や研究成果に関する情報は, 日本バイオロギング研究会(2013)が編纂した書に詳しく, しかもわかりやすく紹介されている。また, 松山(2013)は海産魚類の繁殖特性を実験的に解明するための手法として, バイオロギング技術を活用した研究事例を紹介するとともに, その有効性を詳述している。

水中生活者である海生動物の生理, 行動, 生態に関する情報を自然のままの状態を得ることは困難な場合が多い。この問題を解決するため, 海生動物の体に装着した小型記録計を用いて, 自由行動する生物の研究を行うバイオロギング技術の開発が進められてきた。

開発当初は, 記録計の重量および大きさともかなり大きいものであったが, 現在は, 多様化, 小型化が進み, 小型の海生動物を対象とした研究にも利用できるようになった。装着する記録計は, ビデオカメラやセンサーなどの受信装置と記録装置を内蔵したものでデータロガーと称される。これにより行動時の位置, 水深, 水温などの環境情報, 遊泳時の加速度, 生理状態などの数値データが記録される。現場でこの方法を採用する場合には, 生物に装着したロガーを何らかの方法で回収しなければならない。従って, 調査前には生物の再捕方法あるいはロガー回収方法の入念な計画が必要である。一旦回収したロガーは, そこに蓄積されたデータをコンピューター等によって導出し, 解析する。

近年の行動研究においてバイオロギング技術を用いた調査研究は多い。最近の研究の一例として, 河邊(2012)は, ヒラメの天然海域における産卵期の回遊経路, 遊泳行動の雌雄差, 日周移動などを調べた。その結果, バイオロギング技術を用いることにより, 本種が自然海域で経験した水温・水深などの環境履歴, 回遊経路や産卵場などの水平位置, 産卵回数や産卵期などの産卵履歴などの解析が可能であるとしている。また, これまでのバイオロギング技術ではデータロガー回収作業の確実性において欠点があったが, 近年, 生物からロガーをタイマーで自動的に分離し, 水上で回収できる技術が開発された(佐藤ら, 2013)。

水槽実験における行動計測 水槽実験での行動計測には, それらの目的に応じた種々の水槽や計測機器を考案・製作し, 水槽内の閉鎖的な環境下で行動や生理状態を追跡する。目的別に, 例えば魚類では遊泳能力(速度)の測定, 遊泳時の視覚・聴覚の機構解明, 環境要因に対する行動解析や摂餌・産卵行動の観察などを行う場合, それぞれ独創的な実験水槽を製作し, 目視あるいは機器による行動や生理状態の計測を行う。

魚類の遊泳能力を調べる装置として, 通称スタミナトンネルが用いられている(中村ら, 1991)。その装置の水槽内に魚を1尾から複数尾(特に群行動を調べる場合もある)収容して, 水流を発生させ, 遊泳能力を調べる。実験水槽としては, 水槽内に設置したインペラーを回転させて鉛直方向に水流を起こす垂直循環型の回流水槽が用いられる(中村ら, 1991; 石戸谷, 1994; 今井・高谷,

1998)。つまり、インペラーの回転数に応じた一定の流速のもとで、遊泳速度とその速度下での遊泳可能時間を測定し遊泳能力を評価する。遊泳行動の観察には、固定したビデオカメラとモニターを使用し、画像処理装置、パソコンなどで解析する。

その他、水槽実験では気泡や透過光などの外部刺激に対する行動を調べた例（鬼束ら，2008）、聴覚（朴ら，1995）、色覚（吉田ら，2005）などの反応を行動学的に解析した例、巻貝およびウニ類の日周行動を調べた研究（林ら，1999）など多々ある。いずれも独創的な実験水槽を製作し、水槽周辺にビデオカメラ、モニター用テレビ、記録器などを設置して観察・記録し、その後、対象生物の遊泳あるいは匍匐位置などを画像解析装置などで解析している。また、水槽内で行動する際の生理学的反応を調べるためにデータロガーを装着して情報を受信・記録するか、あるいは簡易的な電極を生物に装着し有線にて外部に導出・計測する。

音や光、餌料などに対する海生動物の行動を水産技術として応用した事例として、それぞれ海洋牧場の音響馴致技術、集魚技術、自発摂餌器の開発などがある。これらは海生動物の外部刺激に対する学習行動を利用したもので、水槽実験による生物の外部刺激に対する行動特性の情報が基礎になっている。今後もこうした行動特性に関する調査研究が進展し、水産分野への応用も更に高度化するものと期待される。

行動時の生理学的反応の計測

海生動物の行動時の生理状態を調べる際にも計測技術が用いられる。この計測は行動時の生理学的変化が平常時の状態か、あるいは異常な状態、つまりストレス反応であるかを計測・評価することができる。計測は、野外で行う場合と室内の実験水槽で行う場合がある。

遊泳行動時の生理状態のうち、劇的に変化する生理学的指標としては、筋肉、心臓血管、脳、呼吸、視覚、聴覚などの各種機能がある。筋肉活動、心拍動、脳活動などの変化は、筋電図、心電図、脳波として導出することができる。一般的には、各部位の総体的な電位変化を、各組織とその周辺組織に設置あるいは埋め込んだ電極で捉え、増幅器を介してポリグラフなどの記録計に導出する。

遊泳行動に伴う生理学的変化は、水槽実験において良く調べられている。室内の水槽実験において魚類の遊泳時の筋電図導出法についてはTsukamoto (1984) や有元 (1995) の報告がある。また、心電図導出法については難波 (1978) の総説に詳しい。ウナギなどでは電極を体内に埋め込むことなく、体外に設置した電極を用いて心電図を得ることができる（難波，1978）。また、心臓の電位変化を増幅できる装置を備えたピンガーをマダイ*Pagrus major*に装着し、遊泳時の心電図を解析した例もある（Chopin・井上，1995）。魚類のほかにもアサリ*Ruditapes philippinarum*などの二枚貝で心電図を導出し、それらの生理状態の日周的变化を調べた研究がある（山森，1988）。呼吸数などは目視あるいは鰓蓋活動を電氣的に捉えた導出が可能である。視覚機能や聴覚機能の変化を計測する場合には、目視観察や電気生理学的手法により網膜活動電位、聴性脳幹反応などを直接調べる方法と、両機能変化を心電図で計測する間接法がある（安永，1995；小島，1995）。海生動物の脳波研究についての研究例はほとんどない。佐藤ら（2003）がヒメマス*Oncorhynchus nerka*の母川選択性における嗅覚の役割を調べるため、水中電波テレメトリー法を用いて嗅球脳波の導出に成功している。また、海生研では現在、公益財団法人大阪バイオサイエンス研究所との共同研究において魚類における脳波解析を用いた睡眠測定技術の開発に着手した（高田ら，2013；林，2013）。一方、海域における野外調査で生理学的指標データを収集した研究は少ないが、一例として久保（2005）が遊泳中のクロマグロの体温変化を体に装着したデータロガーへ記録し解析した研究がある。

おわりに

このように、近年、海生動物の行動計測技術は著しく進歩し、種々の調査研究に使用されている。当研究所においてもこれまで温排水による水温上昇、取水による水流変化、海水の低酸素化、化学物質暴露などが海生動物に与える影響を、種々の行動計測技術を用いた現場調査や水槽実験により解明してきた。今後、こうした計測技術は更に高度化し、海生動物における未解明な多くの行動生態の解明に寄与するとともに、気候変動等の予測評価やその対策に向けた調査研究において

重要な手法になるものと考えられる。

引用文献

- 秋山清二 (2011). 漁業・養殖業のための水中映像遠隔監視システムについて. 「水産工学関係研究開発推進会議 水産業システム研究会・漁業生産部会合同部会報告書」, 独立行政法人水産総合センター水産工学研究所, 茨城, 8-9.
- 有元貴文 (1995). 魚類の遊泳行動と漁法. 「魚の行動生理学と漁法」(有元貴文・難波憲二編), 恒星社厚生閣, 東京, 60-73.
- 有元貴文 (2003). 魚類行動と漁法. 日本水産学会70年史, 日水誌, **69** (特別号), 33-35.
- 有元貴文 (2012). 魚類の行動と漁業. ミニシンポジウム 水産資源管理に向けた魚類の行動研究, 日水誌, **78**, 1037.
- 有元貴文・秋山清二(1994). 漁法と魚群行動, 「現代の水産学」(日本水産学会出版委員会編), 恒星社厚生閣, 東京, 12-23.
- F. S. Chopin・井上善洋 (1995). 漁獲によるストレスと生存性. 「魚の行動生理学と漁法」(有元貴文・難波憲二編), 恒星社厚生閣, 東京, 60-73.
- 遠藤周之・光永 靖・向井良夫・坂本 亘 (2007). 天然海域放流後の養殖クロマグロ若齢魚の遊泳行動. 近畿大学農学部紀要, **No.40**, 47-52.
- 林 育夫・伊藤祐子・谷口和也 (1999). 匍匐性動物, 特に巻貝類とウニ類の日周行動実験システムの開発. 日水研報告, **No.49**, 1-12.
- 林 正裕 (2013). NHK「ダーウィンが来た! 生きもの新伝説『寝袋でグッスリ!? 眠る魚の秘密』」の取材に協力. 海生研ニュース, **No.118**, 11.
- 林 陽子 (1998). バイオテレメトリーによるヒラメの沿岸来遊行動解析. 神水試研報, **No.3**, 31-37.
- 北海道大学大学院水産科学研究院・海洋生物資源科学専攻・海洋資源計測学講座・音響資源計測学領域 (2013). 音響資源計測, <http://echo.fish.hokudai.ac.jp/kenyunaiyou.htm#>. (2013年10月ダウンロードで入手)
- 本多直人・渡部俊広 (2007). 音響カメラによるエチゼンクラゲの観察. 日水誌, **73**, 919-921.
- 今井義弘・高谷義幸 (1998). 回流水槽による北海道南西沿岸の魚類の行動観察. 北水試研報, **No.52**, 9-16.
- 石戸谷博範 (1994). 神奈川県水産試験場相模湾試験場の新設水産工学用実験回流水槽の基本設計と機能について. 神水試研報, **No.15**, 41-54.
- 石黒雄一・五島正哲・秋中一允 (2003). 水中ビデオカメラ画像伝送システムの製作と定置網内の魚群観察. 神水研研報, **No.8**, 39-45.
- 板倉 光・永沼 翼・北川貴志・木村伸吾 (2013). バイオテレメトリーを用いたニホンウナギの河川における分布. 日本水産学会講演要旨集, **68**.
- 井谷匡志・尾崎 仁・濱中雄一 (2005). 魚礁域に放流したキジハタの超音波バイオテレメトリーによる追跡. 京都海洋セ研報, **No.27**, 5-12.
- 河邊 玲 (2012). バイオロギングを用いた繁殖に関連する行動研究. シンポジウム記録 漁業資源の繁殖特性研究, 日水誌, **78**, 805.
- 木村里子・赤松友成・王 丁・王 克雄・李 松海 (2007). 音響観測門によるスナメリの地域的行動観察. 海洋音響学会誌, **34**, 260-265.
- 小島隆人 (1995). 心電図による音響刺激効果の判定. 「魚の行動生理学と漁法」(有元貴文・難波憲二編), 恒星社厚生閣, 東京, 96-106.
- 久保敏彦 (2005). バイオロギングによる養殖クロマグロ研究-II 餌の質と量がクロマグロの体温変化に及ぼす影響. 第1回バイオロギング研究会シンポジウム講演要旨集.
- 松山倫也(2013). 飼育実験を用いた繁殖特性研究. 「漁業資源の繁殖特性研究 飼育実験とバイオロギングの活用」(栗田 豊・河邊 玲・松山倫也編), 恒星社厚生閣, 東京, 35-49.
- 中村幸雄・渡辺幸彦・土田修二 (1991). 新しい遊泳能力測定装置による海産魚類の遊泳能力の評価. 海生研報告, **No.961203**, 1-33.
- 難波憲二 (1978). 魚類心電図の導出方法. 「魚の呼吸と循環」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, 129-131.
- 日本バイオロギング研究会 (2013). バイオロギング—最新科学で解明する動物生態学, 京都通信社, 京都, 224.

- 鬼束幸樹・秋山壽一郎・渡邊拓也・飯國洋平・小林達也 (2008). 透過光および気泡が魚の行動特性に及ぼす影響. 水工学論文集, **52**, 1207-1212.
- 朴 容石・飯田浩二・向井 徹・桜井泰憲 (1995). スケトウダラの聴覚特性. 日水誌, **61**, 159-163.
- 坂本 亘 (2002) 「マイクロ計測が海洋生物研究と水産資源管理に果たす役割」趣旨説明. 平成14年度日本水産学会近畿支部シンポジウム講演要旨集.
- 佐藤克文・青木かがり・渡辺佑基・パトリックミラー (2013). 水平移動するアザランの移動コストは中性浮力のときに最小となる—バイオロギングによる野外操作実験から—. 学術ニュース (7月22日), 東京大学大気海洋研究所, <http://www.aori.u-tokyo.ac.jp/research/news/2013/20130716.html>. (2013年10月ダウンロードで入手)
- 佐藤真彦・工藤雄一・北村章二・生田和正・東照雄 (2003). 中禅寺湖産ヒメマスにおける母川回帰行動のニューロエソロジー (神経行動学) 的研究: Y迷路中で母川を選択して遡上している個体からの嗅球脳波活動の電波テレメトリー. 日本水産学会大会講演要旨集, 56.
- 高田陽子・林 正裕・渡邊裕介・三上 隆・田口勇次郎・裏出良博 (2013). 魚類の脳波による睡眠研究. 日本睡眠学会第38回定期学術集会要旨集, 190.
- Tsukamoto, K. (1984). The role of the red and white muscles during swimming of the yellow-tail. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **50**, 2025-2030.
- 上田 宏 (2005). サケ科魚類の母川回帰機構を解明するためのバイオテレメトリー手法. 第1回バイオロギング研究会シンポジウム, 講演要旨集.
- 山口敦子・井上慶一・古満啓介・桐山隆哉・吉村拓・小井戸 隆・中田英昭 (2006). バイオテレメトリー手法によるアイゴとノトイスマの行動解析. 日水誌, **76**, 1046-1056.
- 山森邦夫 (1988). 貝類の周期的活動. 「水産動物の日周活動」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, 9-20.
- 安田十矢 (2006). アオウミガメの回遊・潜水行動. 「テレメトリー—水生動物の行動と漁具の運動解析—」(山本勝太郎・山根 猛・光永靖編), 水産学シリーズ, **152**, 恒星社厚生閣, 東京, 76-85.
- 安永 一 (1995). 心電図による光刺激効果の判定. 「魚の行動生理学と漁法」(有元貴文・難波憲二編), 恒星社厚生閣, 東京, 86-95.
- 吉田将之・森吉健太・黒田昭仁・藤本隆俊・国吉久人・海野徹也 (2005). メジナにおける色覚に関する電気生理学的・行動学的検討. 魚類学雑誌, **52**, 141-145.