

チチブの穴への進入行動*

梅澤俊一・本池平二・山中裕史

780 高知市 高知大学理学部生物学教室

1979年1月16日受領

1979年4月10日再受領

Factors Influencing Hole-entering Behavior of a Goby. SHUN-ICHI UMEZAWA, TAIJI MOTOIKE AND HIROSHI YAMANAKA (Department of Biology, Faculty of Science, University of Kochi, Kochi 780)

ABSTRACT Analysis of the hole-entering behavior of the secondary freshwater goby (*Tridentiger obscurus*) was made with tubular objects, and the sensory factors influencing behavioral events were investigated with regard to height and size of the object and lightness and darkness. Orientation and approach to objects, which were usually followed by subsequent entering, were found. The gobies preferred lower level objects and their entering behavior into objects which were placed at a height greater than 8 cm, clearly decreased in frequency. They tended to enter larger objects rather than smaller objects, depending on their body size. The relative size (width of the head of the goby/diameter of the tubular objects) of the objects used in the experiments was estimated to be about 0.2 at maximum and 0.5 at minimum. No difference in the effect of lightness and darkness was found in the entering behavior to objects placed at the same height from the bottom. (*Zool. Mag.* 88: 239-253, 1979)

チチブは我が国では普通にみられるハゼ科の二次淡水魚であるが、その習性についてはあまり明らかでない(宮地ほか, 1976)。しかし、チチブが川底の石の下や穴の中に入る行動を現わす底生魚であり(沼田, 未発表; 山本, 未発表)、実験室の小型ガラス水槽の中では大きい個体が常に石の下を占め、他の個体を水槽の壁面などに追い払うような行動がみられる(梅澤・上田, 1975)。

本研究はチチブの示すこのような行動に関して、穴への進入行動に及ぼす穴の高さ、大きさおよび明暗の影響を調べたものである。

材料および方法

実験には須崎市新荘川で採集したチチブ *Tridentiger obscurus* (Temminck et Schlegel) を用いた。採集後実験室の飼育水槽に移し、室温のもとで餌にはテトラミン (Tetra Min) を用い、5~10日飼育したのち実験に供した。飼育水槽 (60 cm×30

cm×35 cm 深さ) には、その底に大小さまざまな石をおき、できるだけ自然状態に近いようにし、6~7個体のチチブを入れて飼育した。

実験に用いたモデル穴は正方形 (一辺 6.5 cm) のアクリライト板の中央に円をくりぬき、そこにアクリライト円筒をはめ込んで作り、その全表面を黒色つや消しラッカーで塗装した。円筒には内径が 2.1 cm, 2.6 cm, 3.6 cm および 5.2 cm, 長さがいずれも 12 cm のものを用い、それぞれモデル穴 a, b, c および d と称した。また、これらを組合せた種々のパターンの実験シリーズを作った (Table 1)。

A~D シリーズは大きさの等しい4個のモデル穴を用い、A水槽 (15 cm×30 cm×25 cm 深さ) に上下にそれぞれ2個配置したものである。VD シリーズは2個のモデル穴 c を用い、A水槽に上下に配置したもので、上段の穴の高さを変えて用い、また VS シリーズは同様に A水槽を用いて、これにモデル穴 c を1個配置したもので、その高さを変えて用いた。VD および VS シリーズに用いたモデル穴 c の内径は 3.4 cm であった。VS₁ の穴の位置は VD シリーズの下段の穴の位置と同じであり、VS₂, VS₃,

* 北海道大学理学部動物学教室 故玉重三男教授追悼論文

Table 1. Experimental series used in the present experiment. Each pattern consists of various combinations of model holes (a, b, c and d)* in water tanks (A and B)**

Series	A	B	C	D					
Pattern	aa aa	bb bb	cc cc	dd dd					
Series	VD ₂	VD ₃	VD ₄	VD ₅	VS ₁	VS ₂	VS ₃	VS ₄	VS ₅
Pattern***			c	c			c	c	c
	c c	c c	c c	c c	c c	c c			
Series	β_1	β_2	β_3	β_4	β_5	β_6			
Pattern	abcd	abdc	acbd	acdb	adbc	adcb			
Series	β_7	β_8	β_9	β_{10}	β_{11}	β_{12}			
Pattern	bacd	badc	bcad	bdac	cabd	cbad			
Series	HS	HL							
Pattern****	cc	c c							
Series	α_1	α_2	α_3	α_4	α_5	α_6			
Pattern	ab ba cd cd	ac ca bd bd	ad da bc bc	bc cb ad ad	bd db ac ac	cd dc ab ab			
	ab ba dc dc	ac ca db db	ad da cb cb	bc cb da da	bd db ca ca	cd dc ba ba			
Series	D α_1	D α_2	D α_3	D α_4	D α_5	D α_6			
Pattern****	ab ba cd cd	ac ca bd bd	ad da bc bc	bc cb ad ad	bd db ac ac	cd dc ab ab			
	ab ba dc dc	ac ca db db	ad da cb cb	bc cb da da	bd db ca ca	cd dc ba ba			

* Model holes (a, b, c and d) used were made of cylindrical tubes of acrylic acid resin 12 cm in length, with 2.1 cm, 2.6 cm, 3.6 cm and 5.2 cm diameters, respectively. The diameter of model hole c used in the series VD₂, VD₃, VD₄, VD₅, and VS₁, VS₂, VS₃, VS₄, VS₅ was 3.4 cm.

** Water tank A was made of boards of acrylic acid resin 15 cm in width, 30 cm in depth and 25 cm in height; and tank B was 30 cm in width, 30 cm in depth and 25 cm in height. Tank A was used for series A~D, VD₂~VD₅, VS₁~VS₅, HS, α_1 ~ α_6 and D α_1 ~D α_6 , and tank B was used for series β_1 ~ β_{12} and HL.

*** The height of the lower margin of the cylindrical tube of the lower holes in series VD₂, VD₃, VD₄ and VD₅, and the hole in the VS₁ series was about 1.5 cm from the bottom, and that of the upper holes in series VD₂, VD₃, VD₄ and VD₅, and of the holes in the series VS₂, VS₃, VS₄ and VS₅ were 8 cm, 12 cm, 16 cm, and 19 cm, respectively.

**** The right side was darker than the left side in each pattern.

VS₄ および VS₅ の穴の位置はそれぞれ VD₂, VD₃, VD₄ および VD₅ の穴の位置と同じにした。これを VS シリーズで例示すればモデル穴 c の下縁の高さは VS₁ では底からおよそ 1.5 cm であり, VS₂, VS₃, VS₄ および VS₅ ではそれぞれ, およそ 8 cm, 12 cm, 16 cm および 19 cm であった。β シリーズは B 水槽 (30 cm×30 cm×25 cm 深さ) を用い, 大きさの異なった 4 個のモデル穴を下段に横 1 列に配置したもので, 配列の順序によって β₁~β₁₂ の 12 シリーズに分けた。この場合モデル穴 a, b, c および d にはそれぞれの円筒の下縁の高さが底から等しいものを用いた。HS シリーズは A 水槽, HL シリーズは B 水槽をそれぞれ用い, モデル穴 c を 2 個横列に配置したもので, 両者の穴の間隔を短かくした (およそ 3 cm) HS シリーズと, 長くした (およそ 16 cm) HL シリーズを作り, 光源の位置と光の方向をずらして, 一方の穴が暗くなるようにして用いた。α シリーズは A 水槽を用い, 大きさの異なった 4 個のモデル穴を上下に 2 個ずつ配置したものであり, この場合, 上段および下段に配置するモデル穴の組合せにより, 6 種類のシリーズ (α₁~α₆) が作られ, 各シリーズにはそれぞれ鏡像のパターンを含めて 4 パターンが作られた。Dα シリーズは α シリーズと同様に配置したものであるが, 右側の上下の穴が左側のそれらの穴よりも暗くなるように光の方向を変えた場合である。

実験は A 水槽の場合には同時に 4 個の水槽を, また B 水槽の場合には同時に 2 個の水槽を用いて行ない, 各水槽に 1 個体のチチブを入れ, 同時平行的に前者では 4 個体, 後者では 2 個体についてそれぞれ単独状態のチチブの行動を観察した。この場合, 同一個体についていくつかのシリーズを用いて実験したので, 同一の順序による実験の偏りが生じないように配慮した (佐藤, 1962; Snedecor and Cochran, 1967)。また, 実験はチチブの生理的状态を考慮して午後 2 時から午後 7 時までの間に行ない, 1 回の実験時間は A~D シリーズによる予備実験の結果から, 各モデル穴への進入回数は時間の経過とともに増加するが, 各モデル穴相互間のそれらの割合は時間と関係なく一定であることがわかったので, 観察時間を 30 分間とし, これに観察前静置時間 30 分間を合せて 1 時間とした。

行動の観察は周囲を遮へいした状態のもとで光源にけい光燈を用い, 観察水槽から 2 m 離れた位置で遮へい幕の小窓を通して行なった。まず, 観察水槽に実験前 24 時間放置した水道水を入れ, 観察の妨

げにならないようにして水槽内へ空気を送り, 通気するとともに, 水槽内の水温を一定に保つようにした。水槽に配置したモデル穴の前面にある上下可動の黒色遮へい板を下げた状態で 1 個体のチチブを入れ, およそ 30 分間放置したのち遮へい板を遠隔操作して上にあげ, チチブの行動を観察した。実験は 1976 年および 1977 年のそれぞれ 7 月~12 月に行ない, 実験温度は飼育条件と同じ室温 13~31°C であり, 実験室の明るさは観察水槽の位置でおよそ照度 200 lx であった。照度は光電池照度計 (東京光学, TOPCON SPI-6A) を用いて水槽に水の入っていない状態で測定した。実験結果の検定は佐藤 (1962), Snedecor and Cochran (1967) および石居 (1975) に従った。

結 果

モデル穴に対する選択行動

木下・岡島 (1968) はヤドカリの求殻行動が個々の短い反応の連鎖として成立つことを明らかにしたが, チチブにおいても対象物を選択させた場合にみられる行動は次の 4 つの反応単位に分けることができた。

定位反応

チチブは穴に正しく対向していない状態から体の向きをかえて穴に正しく対向するように定位した。このとき, チチブが穴を認知したものと思われる。

近接反応

定位が終わると, これに続いて穴の方へ直線的に接近する近接反応がみられた。ただし, 水槽の底より高い位置にある上段の穴には, 多くの場合明らかな定位反応がみられないまま近接反応が現われた。また, 底に近い下段の穴に対しても定位反応を欠く場合もあった。

進入反応と滞在

近接反応に続いて進入反応がみられた。通常, 頭部から穴に入り, しばらくして穴の中で反転し, 入口に近く頭の位置を定めて静止した。間もなく穴から出て行動をやめる場合, 穴から出て他の穴へ近接進入する場合があります。また, 進入した状態でかなり長い時間とどまる場合もあり, これを滞在として進入反応と区別した。

その他の行動

穴が小さいときには定位反応だけで近接反応を示さない場合, 近接反応だけで進入反応に移らない場合あるいは頭でなく尾から入った場合もみられた。

以上はすべて単独個体によって示された行動であって、複数個体の場合は体の大きい個体が常に優位であり、体の小さい個体は劣位であって明らかな反応単位を示すことなく水槽の隅や壁にくっついている場合が多くみられた。

進行動に影響を及ぼす要因

モデル穴の高さの影響

実験は照度一定のもとで、A水槽にA, B, CおよびDシリーズを用いて行なった(Table 2)。用いた

12個体のチチブについて得られた各シリーズの上段および下段のモデル穴への進入回数はいずれも上段の穴よりも下段の穴に多い結果が得られたが、これらについての平均値の差の *t*-検定から、A および B シリーズにおいてわずかに有意差がみられたが (それぞれ $P < 0.02$ および $P < 0.01$)、C および D シリーズでは有意差は認められなかった ($P > 0.1$)。

次に、2個のモデル穴を上下に配置した VD₂ ~ VD₅ シリーズを用い、上段の穴の高さを変えて実験を行なった (Table 3)。進入回数は各シリーズに

Table 2. Number of times each fish entered the upper (U) and the lower (L) holes during a 30 min observation in series A, B, C and D (18-20°C).

Series	Variation	Fish												Total	P*
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		
A	U	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	<0.02
	L	0	0	2	3	0	0	4	3	0	3	0	2	17	
B	U	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	2	0	5	<0.01
	L	1	1	1	0	3	0	1	1	1	0	5	1	15	
C	U	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	3	0	6	>0.1
	L	0	5	11	0	0	2	0	1	1	0	3	0	23	
D	U	0	1	12	1	0	0	0	0	2	0	2	6	24	>0.1
	L	1	0	5	9	0	3	2	1	10	0	6	11	48	

* Student's *t*-test

Table 3. Number of times each fish entered the upper (U) and the lower (L) holes during a 30 min observation in series VD₂, VD₃, VD₄ and VD₅ (18-20°C).

Series	Variation	Fish												Total	P*
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		
VD ₂	U	0	0	0	2	2	2	2	0	2	0	2	0	12	<0.01
	L	3	0	2	13	3	13	8	12	3	10	0	1	68	
VD ₃	U	0	2	3	0	1	0	4	1	0	0	0	0	11	<0.005
	L	4	9	9	7	3	17	6	2	3	7	1	1	69	
VD ₄	U	0	0	3	0	0	0	0	3	1	0	0	0	7	<0.001
	L	5	6	9	8	6	14	3	8	13	2	0	1	75	
VD ₅	U	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0	4	<0.001
	L	4	9	10	13	2	10	11	7	0	11	0	1	78	

* Student's *t*-test

において上段の穴よりも下段の穴に著しく多く、これらについての *t*-検定の結果から VD_2 , VD_3 , VD_4 および VD_5 シリーズにおいてすべて有意差が認められた (それぞれ $P < 0.01$, $P < 0.005$, $P < 0.001$ および $P < 0.001$)。ただし、上段の穴の高さが低い VD_2 シリーズの有意水準は他に比べると低かった。このように、上段の穴への進入回数はその穴の位置が低いほど多いが、下段の穴に対しては上段の穴が低いほど少なくなっていて、上下の穴の進入回数の合計は各シリーズでほぼ同数であった。これら上段および下段の穴の進入回数についてそれぞれシリーズ相互間の比較を2元配置分散分析法によりF-検定したところそれらのF値はきわめて小さく、有意差は全く認められなかった (上段 $P > 0.25$, 下段 $P >$

0.05)。従って、チチブは低い位置の穴に多く進入するが、穴の位置がある高さをこえるとそれらの穴への進入が妨げられることが示唆される。

そこで、チチブにおける穴の高さの尺度を調べるために、モデル穴1個を用いて、それを種々の高さにおいた $VS_1 \sim VS_5$ シリーズにより実験を行なった (Table 4)。穴への進入回数は低い位置の穴に多く、前実験の VD_2 シリーズの上段の穴と同じ高さ以上の位置にある $VS_2 \sim VS_5$ シリーズでは著しく減少することがわかった。この場合も低い位置の VS_1 シリーズとこれよりも高い位置にある穴モデル $VS_2 \sim VS_5$ のそれぞれとの間で進入回数に有意差のあることが *t*-検定により認められたが、 $VS_2 \sim VS_5$ シリーズの相互間には有意差はみられなかった (Table 4)。

Table 4. Number of times each fish entered the hole during a 30 min observation in series VS_1 , VS_2 , VS_3 , VS_4 and VS_5 (18-20°C).

Series	Fish												Total	P^*			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		VS_1	VS_2	VS_3	VS_4
VS_1	14	4	5	1	1	8	8	0	0	14	10	6	71				
VS_2	0	0	4	2	0	3	8	0	3	1	0	0	21	<0.05			
VS_3	3	0	8	0	0	1	5	0	3	0	0	0	20	<0.05	<0.9		
VS_4	1	0	4	0	0	5	5	0	7	0	0	0	22	<0.05	<0.9	=0.8	
VS_5	0	0	0	0	0	1	6	0	0	0	3	0	10	<0.01	<0.2	<0.4	<0.3

* Student's *t*-test in each other

すなわち、チチブは低い穴には活発な進入行動を示すが、穴がある高さ以上になるとそれが不活発になると考えられる。この場合、実験に用いたモデル穴cの内径が3.4 cmであり、 VS_2 シリーズの穴の位置は水底より8.05 cmの高さであるので、水底よりおよそ8 cmの高さがチチブの穴への進入行動を抑制する尺度であると思われる。

モデル穴の大きさの影響

A, B, C および D シリーズを用いた実験において上段および下段の穴の進入回数の合計はシリーズ $A < B < C < D$ のようにモデル穴が大きいほど多かった (Table 2)。これら4種類のシリーズ間の比較を2元配置分散分析法によりF-検定を行なってみると僅かに有意差が認められた ($0.01 < P < 0.025$)。そこで各シリーズ相互間で平均値の差の*t*-検定を行なったところ、わずかに有意差があると思われたのはAシリーズとDシリーズの両者を比較した場合 ($P < 0.05$) だけであり、シリーズ相互間におけるモデル穴の大きさの差が著しい場合に進入回数の差がみ

られたことになる。

次に、B水槽を用いて大きさの異なった4個のモデル穴を横一列に組合せて作った $\beta_1 \sim \beta_{12}$ シリーズにより、照度一定、モデル穴の下縁の位置を水槽の底から等しい高さにそろえた条件のもとで実験を行なった。モデル穴 a, b, c および d の進入回数はシリーズにより多少の相違があるが、モデル穴 a および b のような小さい穴に少なく、モデル穴 c および d のような大きい穴に多かった (Table 5)。ここでモデル穴 a, b, c および d に対する進入回数の割合が $\beta_1 \sim \beta_{12}$ シリーズにおいて異なっているかどうかを調べるために χ^2 -検定を行なったところ (Table 6)、有意差は認められなかった ($P > 0.1$)。そこで $\beta_1 \sim \beta_{12}$ シリーズについて得られた結果をまとめると、モデル穴 a, b, c および d の侵入回数はそれぞれ 79, 100, 163 および 227 であった。この結果からチチブが小さい穴よりも大きい穴に選択的に進入したと考えられるかどうかについて確かめるために、チチブが進入する穴は大きさに関係なく偶然き

Table 5. Number of times each fish entered the model holes (a, b, c and d) during a 30 min observation in series β_1 to β_{12} (28-31°C).

Series (pattern)	Model hole	1	2	3	Fish 4	5	6	7	8	Total
β_1 (abcd)	a	0	5	0	0	0	1	0	0	6
	b	1	0	0	0	0	4	0	0	5
	c	1	0	0	0	1	6	4	0	12
	d	0	0	0	0	2	4	5	3	14
Total										37
β_2 (abdc)	a	0	0	0	1	0	0	0	0	1
	b	0	2	0	2	0	0	1	0	5
	c	1	1	0	0	4	0	0	0	6
	d	1	5	1	1	5	1	0	0	14
Total										26
β_3 (acbd)	a	0	0	0	0	2	0	0	1	3
	b	0	0	1	0	1	0	1	1	4
	c	4	0	0	0	2	0	0	0	6
	d	0	1	0	3	0	1	3	0	8
Total										21
β_4 (acdb)	a	0	1	0	0	1	0	0	0	2
	b	1	0	0	1	4	0	3	0	9
	c	0	1	1	1	1	0	2	0	6
	d	0	1	7	4	4	0	6	0	22
Total										39
β_5 (adbc)	a	0	0	1	0	4	3	0	1	9
	b	2	2	1	0	5	0	0	0	10
	c	1	0	0	0	3	0	0	0	4
	d	4	3	6	0	6	3	0	0	22
Total										45
β_6 (adcb)	a	0	1	0	0	3	6	0	2	12
	b	1	0	1	0	3	1	0	1	7
	c	5	0	2	1	7	1	0	2	18
	d	5	2	2	1	9	4	0	1	24
Total										61
β_7 (bacd)	a	0	2	0	1	1	2	0	0	6
	b	1	2	0	3	4	7	0	0	17
	c	1	3	0	2	3	4	4	0	17
	d	0	0	0	6	3	4	4	0	17
Total										57

Table 5. (continued)

Series (pattern)	Model hole	1	2	3	Fish					Total
					4	5	6	7	8	
\hat{p}_8 (badc)	a	1	1	0	0	2	3	0	1	8
	b	0	1	2	0	3	4	0	2	12
	c	5	0	5	2	5	1	1	0	19
	d	7	1	3	2	5	4	0	3	25
Total										64
\hat{p}_9 (bcad)	a	0	4	2	2	3	1	0	0	12
	b	1	1	1	0	2	0	0	0	5
	c	0	2	2	2	6	1	2	0	15
	d	0	3	6	0	4	4	0	2	19
Total										51
\hat{p}_{10} (bdac)	a	2	0	0	4	1	1	2	0	10
	b	0	1	0	0	1	2	4	0	8
	c	3	1	1	0	8	2	4	0	19
	d	0	1	4	1	1	4	5	7	23
Total										60
\hat{p}_{11} (cabd)	a	0	0	0	2	1	2	0	0	5
	b	2	0	2	1	2	0	2	0	9
	c	0	5	2	3	0	3	0	8	21
	d	7	3	2	1	2	0	7	0	22
Total										57
\hat{p}_{12} (cbad)	a	1	0	0	4	0	0	0	0	5
	b	1	0	1	0	0	2	1	4	9
	c	3	3	0	1	0	3	5	5	20
	d	1	6	0	6	1	0	1	2	17
Total										51

まるという帰無仮説をたてて χ^2 -検定をこころみた (Table 7)。その結果、明らかに帰無仮説を捨てることのできたので ($P < 0.001$)、チチブの進入に穴の大きさが関係していたことが確かめられた。従って、チチブは小さい穴よりも大きい穴に選択的に進進行動を示したと考えることができるかも知れない。

しかしながら、この実験では大きさの異なるモデル穴による多数間選択法を用いたので、大きい穴は小さい穴よりも進入しやすいことが考えられる。そこで、実験に用いたモデル穴の直径 (a=2.1 cm, b=2.6 cm, c=3.6 cm および d=5.2 cm) に基づいてモデル穴 a, b, c および d の進入確率をそれぞれ

0.155, 0.193, 0.267 および 0.385 と定め、これを帰無仮説としてこの確率のように進進行動が行なわれたかどうかについて χ^2 -検定を行なってみた (Table 8)。その結果、この帰無仮説を捨てることのできないので ($P > 0.5$)、穴の直径に基づいて定めた進入確率のように進進行動が行なわれたことになる。つまり、チチブの穴の進進行動において穴の大きさによる選択性は認められないことになり、穴が大きいときに小さいときよりも多く進入したのは、穴が大きければそれだけチチブにとって進入しやすかったからであると言うことができよう。

この場合、穴の大きさはチチブの大きさとの相対

Table 6. Comparison of the twelve series (β_1 to β_{12}) as to the hole-entering rate in model holes a, b, c and d from the data in Table 5, and the values of chi-square obtained with *thirty three degrees of freedom*.

Series	Model hole				Total
	a	b	c	d	
β_1	6 (5.1)	5 (6.5)	12 (10.6)	14 (14.8)	37
β_2	1 (3.6)	5 (4.6)	6 (7.4)	14 (10.4)	26
β_3	3 (2.9)	4 (3.7)	6 (6.0)	8 (8.4)	21
β_4	2 (5.4)	9 (6.9)	6 (11.2)	22 (15.5)	39
β_5	9 (6.3)	10 (7.9)	4 (12.9)	22 (17.9)	45
β_6	12 (8.5)	7 (10.7)	18 (17.5)	24 (24.3)	61
β_7	6 (7.9)	17 (10.0)	17 (16.3)	17 (22.8)	57
β_8	8 (8.9)	12 (11.3)	19 (18.3)	25 (25.5)	64
β_9	12 (7.1)	5 (9.0)	15 (14.6)	19 (20.3)	51
β_{10}	10 (8.3)	8 (10.6)	19 (17.2)	23 (23.9)	60
β_{11}	5 (7.9)	9 (10.0)	21 (16.3)	22 (22.8)	57
β_{12}	5 (7.1)	9 (9.0)	20 (14.6)	17 (20.3)	51
Total	79	100	163	227	569

(): expected numbers

$\chi^2_{\text{cal}} = 42.853 (0.1 < P < 0.2)$

Table 7. Test of the null hypothesis that fishes entered each hole independently of size, and the values of chi-square, $(f-F)^2/F$, obtained from the sum of each result of the series (β_1 to β_{12}) in Table 6.

Series	Model hole	f^*	F^{**}	$f-F$	$(f-F)^2/F$	P^{***}
β_1 to β_{12}	a	79	142.25	-63.25	18.48	<0.001
	b	100	142.25	-42.25	12.55	
	c	163	142.25	+20.75	3.03	
	d	227	142.25	+84.75	50.49	
Total		569			94.10	

* observed numbers

** expected numbers: 569×0.25

*** chi-square for 4-holes comparisons

的な値としてとらえなければならないので、ここではチチブの頭幅の穴の内径に対する割合で現わしてみた (Table 8)。すなわち、モデル穴 a, b, c および d における頭幅と穴の内径の比はそれぞれ 0.51, 0.41, 0.30 および 0.21 であった。すなわち、チチブの頭幅のおよそ 2 倍から 5 倍の内径の穴においては穴の大きさに関係なく進入行動が行われたということになる。

モデル穴の明るさの影響

実験は 2 個のモデル穴 c (この場合は穴の入口の反対側を閉鎖して用いた) を横に配列し、A 水槽を用いて両者の穴の間隔を短かくした (およそ 3 cm) シリーズ HS および B 水槽を用いて穴の間隔を長くした (およそ 16 cm) シリーズ HL により、穴の入口において明るい穴を 160~220 lx, 暗い穴を 150~190 lx の範囲に変えて両者に照度差を与えて行なった。その結果 (Table 9), 照度差 10~40 lx

Table 8. Test of the null hypothesis that the entering probabilities of obtaining the model holes a, b, c and d are 0.155, 0.193, 0.267 and 0.385, respectively, and the values of chi-square, $(f-F)^2/F$, obtained from the sum of each result of the series (β_1 to β_{12}) in Table 6; and the average of the relative size of the model hole (width of fish head/diameter of the hole) obtained from the fish entering these holes.

Series	Model hole	f^*	F^{**}	$f-F$	$(f-F)^2/F$	Relative size
β_1 to β_{12}	a	79	88.20	-9.20	0.96	0.51
	b	100	109.82	-9.82	0.88	0.41
	c	163	151.92	+11.08	0.81	0.30
	d	227	219.06	+7.94	0.29	0.21
	Total	569			2.94***	

* observed numbers

** expected numbers: a=569×0.155, b=569×0.193, c=569×0.267, d=569×0.385

*** chi-square for 4-holes comparisons, $P>0.5$

Table 9. Number of times each fish entered the light (LT) and the dark (DK) holes during a 30 min observation in series HS and HL (18-22°C).

Series	Difference in illumination (I_x)	Variation	Fish																Total	P^*
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		
HS	10	LT	5	0	0	6	2	0	0	0	18	0	2	3	—	—	—	—	36	<0.6
		DK	8	1	3	0	0	3	0	1	9	2	11	7	—	—	—	—	45	
	20	LT	8	1	3	0	2	7	0	0	0	8	2	3	—	—	—	—	34	<0.9
		DK	1	1	3	10	0	6	0	1	7	7	1	0	—	—	—	—	37	
	30	LT	1	1	6	3	0	3	0	0	13	1	5	10	—	—	—	—	43	<0.7
		DK	8	1	1	0	1	9	0	0	8	3	3	3	—	—	—	—	37	
	40	LT	2	5	1	0	0	9	0	1	12	6	3	0	—	—	—	—	39	>0.9
		DK	5	1	2	4	1	8	0	0	5	0	7	5	—	—	—	—	38	
HL	30	LT	11	0	7	6	0	0	2	3	0	0	1	0	9	1	0	0	40	<0.9
		DK	1	1	5	0	0	1	5	0	0	10	7	1	5	0	1	6	43	
	40	LT	0	0	2	2	3	1	3	9	0	8	6	0	1	0	9	7	51	<0.8
		DK	6	3	2	0	0	3	10	7	0	0	0	0	9	1	0	3	44	

* Student's t -test

の範囲において穴の入口の明暗は穴の進入回数にほとんど影響を及ぼさないことが明らかになった (t -検定, $P>0.5$)。また, モデル穴の入口の反対側の閉鎖した部分の中央に小孔 (直径 3 mm) をあけ, 穴の入口と内部 (内部の照度は測定していない) を明るくした穴とそうでない穴を用いて実験を行なった場合においても穴の明暗は同様に進入回数に影響を与えなかった (t -検定, $P>0.5$)。

モデル穴の高さおよび大きさの影響

実験は照度一定のもとでA水槽にモデル穴 a, b, c および d を 1 個ずつ用い, 上段に 2 個, 下段に 2 個配置した $\alpha_1 \sim \alpha_6$ シリーズにより行なった。各シリーズにはそれぞれ 4 つの異なるパターンがあるので (Table 1 参照), これらについてすべて実験を行ない, それらの結果について分散分析法により F -検定を行なった。すなわち, 各シリーズにおいてモデル穴 a, b, c および d に対する進入回数が 4 つの

Table 10. Number of times each fish entered the model holes (a, b, c, and d) during a 30 min observation in series α_1 to α_6 (13-17°C).

Series (pattern)	Model hole	Fish								Total
		1-4	5-8	9-12	13-16	17-20	21-24	25-28	29-32	
α_1 (a b c d)	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	b	0	2	0	0	0	0	0	0	2
	c	7	1	7	5	5	6	0	0	31
	d	9	13	12	7	5	6	5	2	59
	Total									
α_2 (a c b d)	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	b	1	8	6	2	4	0	1	0	22
	c	1	5	0	3	1	1	1	0	12
	d	5	15	13	14	6	14	6	3	76
	Total									
α_3 (a d b c)	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	b	4	0	2	5	7	2	1	1	22
	c	10	7	12	14	4	7	5	0	59
	d	4	9	3	3	2	3	1	1	26
	Total									
α_4 (b c a d)	a	0	2	0	1	0	4	0	1	8
	b	1	0	0	0	0	0	1	1	3
	c	1	0	2	0	1	3	3	4	14
	d	9	8	8	4	20	10	28	25	112
	Total									
α_5 (b d a c)	a	3	3	0	3	1	0	0	2	12
	b	1	0	0	0	0	0	2	1	4
	c	3	2	5	12	5	6	15	11	59
	d	4	0	5	1	10	5	7	7	39
	Total									
α_6 (c d a b)	a	0	8	2	0	1	2	0	3	16
	b	4	0	1	3	10	6	7	6	37
	c	1	0	0	1	1	4	5	4	16
	d	3	1	1	1	7	1	8	5	27
	Total									

パターン間で異なっているかどうかを確かめたところ、ほとんど有意差が認められなかった ($P > 0.05$, ただし, α_6 シリーズのモデル穴 b の場合は $0.025 > P > 0.01$)。従って、各シリーズの4つのパターンで得られた結果をまとめて取扱い、1つのパターンをもってシリーズの代表パターンとした (Table 10)。この結果、各シリーズ全進入回数はシリーズによって有意差がみられなかったが (分散分析法による F -検定, $P > 0.05$), 各モデル穴に対する進入回数については穴の存在位置と大きさとの関係において異なっていて複雑である。各穴について上段にある場合と下段にある場合の進入回数を比較すると、それはい

ずれも上段の穴が下段の穴にくらべて少なかった (Table 11)。この場合、上段の穴と下段の穴に対する進入回数の比率がモデル穴によって異なっているかどうかを調べるために χ^2 -検定を行なったところ、モデル穴によって異なることが明らかになり ($P < 0.001$), これらの相違が穴が上段にあると小さいモデル穴 a および b では進入回数が減少し、大きいモデル穴 c および d (特に d) では反対に増加することに基づくものと考えられる。すなわち、穴の大きさの他に穴の高さの要因が重なり、穴が高い位置におかれると、小さい穴ではチチブの進入行動の抑制がみられるが、大きい穴ではそれがみられないと考

Table 11. Comparison of the four model holes (a, b, c and d) as to the hole-entering rate of the upper and the lower holes from the data in Table 10, and the values of chi-square obtained with three degrees of freedom.

Model hole	No. of times of fishes entered Upper hole	Lower hole	Total
a	0 (7.9)	36 (28.2)	36
b	9 (19.6)	81 (70.4)	90
c	42 (41.6)	149 (149.4)	191
d	92 (73.9)	247 (265.1)	339
Total	143	513	656
Ratio	0.218	0.782	1.000

(): expected numbers

$\chi^2_{cal} = 23.059 (P < 0.001)$

えることができよう。

このような見地から Table 10 の結果について、既に述べてある穴の大きさに基づく進入確率を用いて χ^2 -検定を行なってみると (Table 12), 各シリーズにおいて穴の大きさにかかわる進入確率に関係なく選択的進入行動のみられたことが確かめられた。しかし、この選択性はシリーズによって異なっていて、上段および下段に大きさの異なる 4 個の穴がどのような組合せで配置されたかによって変化している。とにかく、穴の進入行動において示された選択性は、例えば、シリーズ α_1, α_2 および α_4 では上段の穴にはあまり進入がみられず、下段の穴に多く進入したが、 χ^2 値への寄与量から上段の穴に対する進入抑制が効果的であり、小さい穴が高く位置したことに関係していると思われる。また、例えば、シリーズ α_6 では小さい穴が下段に、大きい穴が上段にあるが、ここでは小さい穴の進入が顕著であるので、穴の大小よりは穴の存在する高さが進入行動を統御しているように考えられる。しかし、下段に大きい穴が小さい穴とともに配置された場合 (シリーズ $\alpha_3 \sim \alpha_5$), 小さい穴よりも大きい穴への進入が著しいことに留意しなければならない。

モデル穴の高さ、大きさおよび明暗の影響

実験は前実験の場合に穴の入口の明暗の要素を加えた $Da_1 \sim Da_6$ シリーズ、すなわち、モデル穴 a, b, c および d を 1 個ずつ用い、上段および下段にそれぞれ 2 個配置し、右側の穴の入口の明るさを左側のそれよりも低くして行なった。照度差は 30~

40 lx である。前実験と同様に各シリーズの 4 つの異なったパターンについてすべて実験を行なった。その結果、各シリーズにおける 4 つのパターン間でモデル穴 a, b, c および d に対する進入回数に有意差がみられなかった (分散分析法, F 検定, $P > 0.05$)。従って、各シリーズの 4 つのパターンで得られた結果をまとめて表示した (Table 13)。ここで、上段のモデル穴 a, b, c および d に対する進入回数の比率が穴が明るい場合と暗い場合で差があるかどうかを調べるために χ^2 -検定を行なってみた (Table 14)。この場合、モデル穴 a に対する進入回数の期待値が小さいのでモデル穴 b と一緒にして取扱った。その結果、チチブの各穴に対する進入回数の比率は穴の明暗によって僅かに差が認められ ($P < 0.05$), それが小さい穴では明るいときよりも暗いときに多く進入し、大きい穴ではその反対に暗いときよりも明るいときに多く進入したことに基づいていると思われる。しかし、下段におかれたモデル穴 a, b, c および d に対する進入回数の比率について、同様に穴の明るい場合と暗い場合を比較してみると (Table 15), この場合には明暗による穴の進入回数に有意差は認められなかった (χ^2 -検定, $P > 0.3$)。従って、既に述べてあるように、チチブの穴に対する進入行動において穴の明暗の要因は高さや大きさの要因ほどには重要な役割を演じていないように考えられる。

考 察

チチブは川の下流域の川岸よりやや離れた流れの速くない川底に生息しているが、そこには大小さまざまな石があり、多くの個体が適当な間隔において互に離れあってみられ、石の下にもぐったり、吸盤状になった腹びれで石にくっついたり、流れくる餌をとり左右の胸びれを同時に前後に動かして泳いだりしている。川底の大小の石をはがすとその下のくぼみの中にチチブが単独でみられることがあり、大きいくぼみには大きい個体がいるように思われる。また、宮地ほか (1976) によると産卵時にはおすが水底の石などの下に空所 (産卵室) をつくり、そこに 1 匹のめすが入り、その天井面などに卵をうみつける。このように石の下やくぼみはチチブの生息にとってかかせない場所であり、チチブが底生魚としてなわばり様の行動を示すことと直接に関係があるように思われる。

本研究ではチチブにみられる石の下やくぼみに対する進入行動において、視覚要因として考えら

Table 12. Test of the null hypothesis that the entering probabilities of obtaining the model holes a, b, c and d are 0.155, 0.193, 0.267 and 0.385, respectively, in each series, and the values of chi-square, $(f-F)^2/F$, obtained from the data in Table 10.

Series (pattern)	Model hole	f^*	F^{**}	$f-F$	$(f-F)^2/F$	P^{***}
α_1 (a b) (c d)	a	0	14.26	-14.26	14.26	
	b	2	17.76	-15.76	13.99	
	c	31	24.56	+6.44	1.69	
	d	59	35.42	+23.58	15.70	
	Total	92			45.64	<0.001
α_2 (a c) (b d)	a	0	17.05	-17.05	17.05	
	b	22	21.23	+0.77	0.03	
	c	12	29.37	-17.37	10.27	
	d	76	42.35	+33.65	26.74	
	Total	110			54.09	<0.001
α_3 (a d) (b c)	a	0	16.59	-16.59	16.59	
	b	22	20.65	+1.35	0.09	
	c	59	28.57	+30.43	32.41	
	d	26	41.20	-15.20	5.61	
	Total	107			54.70	<0.001
α_4 (b c) (a d)	a	8	21.24	-13.24	8.25	
	b	3	26.44	-23.44	20.78	
	c	14	36.58	-22.58	13.94	
	d	112	52.75	+59.25	66.55	
	Total	137			109.52	<0.001
α_5 (b d) (a c)	a	12	17.67	-5.67	1.82	
	b	4	22.00	-18.00	14.73	
	c	59	30.44	+28.56	26.80	
	d	39	43.89	-4.89	0.54	
	Total	114			43.89	<0.001
α_6 (c d) (a b)	a	16	14.88	+1.12	0.08	
	b	37	18.53	+18.47	18.41	
	c	16	25.63	-9.63	3.62	
	d	27	36.96	-9.96	2.68	
	Total	96			24.79	<0.001

* observed numbers

** expected numbers: $a = \Sigma f \times 0.155$, $b = \Sigma f \times 0.193$, $c = \Sigma f \times 0.267$, $d = \Sigma f \times 0.385$

*** chi-square for 4-holes comparison

Table 13. Number of times each fish entered the model holes (a, b, c and d) during a 30 min observation in series $D\alpha_2$ to $D\alpha_6$ (25-28°C).

Series (pattern)	Model hole	Fish								Total
		1-4	5-8	9-12	13-16	17-20	21-24	25-28	29-32	
$D\alpha_1$ (a b) (c d)	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	b	0	0	2	0	0	0	0	0	2
	c	1	2	2	4	1	2	3	1	16
	d	2	2	9	4	1	3	2	4	27
Total										45
$D\alpha_2$ (a b) (c d)	a	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	b	3	5	4	1	1	2	3	0	19
	c	0	0	3	0	0	0	2	0	5
	d	6	4	5	6	1	2	5	1	30
Total										55
$D\alpha_3$ (a d) (b c)	a	0	0	1	0	0	0	0	1	2
	b	4	2	2	2	0	1	3	1	15
	c	4	5	2	2	3	5	11	7	39
	d	3	4	5	1	0	1	5	2	21
Total										77
$D\alpha_4$ (b c) (a d)	a	0	0	7	0	0	0	2	0	9
	b	0	0	0	1	2	3	0	0	6
	c	4	1	2	2	1	3	1	2	16
	d	9	6	8	3	3	9	8	3	49
Total										80
$D\alpha_5$ (b d) (a c)	a	0	0	4	0	0	3	0	3	10
	b	4	0	0	0	0	1	1	0	6
	c	2	1	3	6	2	2	4	2	22
	d	2	3	3	2	4	1	7	0	22
Total										60
$D\alpha_6$ (c d) (a b)	a	0	0	0	0	0	1	1	0	2
	b	2	2	5	2	1	1	2	1	16
	c	0	1	1	0	1	0	0	1	4
	d	3	2	4	2	2	1	2	2	18
Total										40

Table 14. Comparison between the light and the dark holes as to hole-entering rate in the model holes (a+b, c and d), placed in the upper position, from the data in Tables 10 and 13, respectively, and the values of chi-square obtained with *two degrees of freedom*.

Variation	No. of times of fishes entered the upper holes			Total
	a+b	c	d	
Light	9(15.1)	42(39.0)	92(88.9)	143
Dark	17(10.9)	25(28.0)	61(64.1)	103
Total	26	67	153	246
Ratio	0.106	0.272	0.622	1.000

() : expected numbers

 $\chi^2_{cal} = 6.683 (P < 0.05)$

Table 15. Comparison between the light and the dark holes as to hole-entering rate in the model holes (a, b, c and d), placed in the lower position, from the data in Tables 10 and 13, respectively, and the values of chi-square obtained with *three degrees of freedom*.

Variation	No. of times of fishes entered the lower holes				Total
	a	b	c	d	
Light	36(38.0)	81(87.7)	149(151.3)	247(236.0)	513
Dark	21(18.8)	50(43.4)	77(74.9)	106(116.8)	254
Total	57	131	226	353	767
Ratio	0.074	0.171	0.295	0.460	1.000

() : expected numbers

$\chi^2_{cal} = 3.481 (0.3 < P < 0.5)$

れる穴の高さ、大きさおよび明暗の影響について調べてみた。穴の高さについては、低い穴に対する顕著な進入行動がみられ、穴の位置が高くなるとそれが不活発になることが明らかになった。この場合、2個の穴を上下に配置してチチブに穴を選択させてみると、上段の穴への進入行動の抑制がある高さでおこるが、その位置よりさらに高くしてもその抑制効果に変化がないように思われた (Table 3)。そこで、穴を1個用いて種々の高さに配置して調べてみると、同様に穴の位置がある高さになると進入回数が急減することがわかった (Table 4)。従って、チチブは何らかの方法で穴の高さを計測しているものと思われるが、その詳細は明らかでない。ただ、この実験の範囲内ではチチブの進入行動を抑制する高さがおよそ 8 cm であると考えることができよう。

このことは、大きさの等しい4個の穴を用いて、上段と下段にそれぞれ2個の穴を配置して行なった実験結果からも裏付けられる (Table 2)。すなわち、用いた穴が小さいとき (AおよびBシリーズ) 上段の穴に対する進入の抑制がみられたが、穴が大きいとき (CおよびDシリーズ) にはそれがみられなかった。これらの場合、既に記してあるようにモデル穴は一定の大きさの正方形の板の中央に円をくりぬいて作ってあるので、用いた穴が小さいほど上段の穴の高さ (穴の下縁の位置) が底から高くなり、A, B, C および D シリーズにおける上段の穴の下縁の位置は水底よりそれぞれ 8.7 cm, 8.45 cm, 7.95 cm および 7.15 cm であった。

次にチチブの進入行動に及ぼす穴の大きさの影響については、大きさの異なった4個の穴を用い、それらの穴の下縁の位置を等しい高さにして、種々に組合せて行動の対象として与えてみると、一般に進

入回数は小さい穴に少なく、大きい穴に多い結果が得られた (Table 6 および 7)。従って、チチブは小さい穴よりも大きい穴に選択的に進入行動を示したと考えることもできよう。しかし、この場合は大きさの異なった穴について多数間選択法を用いたので、穴の大きさによって進入確率が異なり、大きい穴は小さい穴よりも進入しやすいことが考えられる。そこで、大きい穴は小さい穴よりも進入確率が高いと定めてみると、チチブは穴への進入において穴の大きさの影響をうけていないことになり、穴が大きければ小さい穴よりも大きいだけ進入しやすく、その結果進入回数が増加する (Table 8)。この場合、穴の大きさをチチブの大きさとの関連において相対的にとらえ、穴の内径に対するチチブの頭幅の比で現わしてみると (Table 8)、大きい穴は 0.2、小さい穴は 0.5 となる。従って、少なくともチチブの頭幅のおよそ 5 倍から 2 倍の内径の円筒形の穴においては穴の大きさに関係なく進入行動が行われ、穴が大きければ大きいだけ進入しやすくなることになる。

チチブの穴への進入について穴の明暗の影響を調べたところ、照度 150 lx~220 lx の範囲において、左右2個の穴に 10 lx~40 lx の照度差を与えても穴の入口の明暗は進入行動にほとんど関係のないことがわかった (Table 9)。

穴の高さ、大きさおよび明るさはそれぞれが単独の要因として影響することはむしろ少なく、多くの場合それらが複合して作用するものと思われる。チチブの穴の進入行動について穴の高さと大きさの影響を調べてみると、高い位置の穴への進入回数は低い位置の穴へのそれよりも少なく、またこれら両者の穴に対する進入回数の比率が穴の大きさによって異なっていた (Table 11)。すなわち、穴が高い位

置にあると、小さい穴ではチチブの進進行動の抑制がみられるが、大きい穴ではそれほどには抑制されないのである。しかし、この場合穴の下縁の位置の高さが穴によって等しくなかった（例えば、高い位置の小さい穴の下縁の高さが大きい穴のそれよりも高い）、このことが上述の結果をもたらしているのかも知れない。従って、穴の大きさよりは穴の高さがチチブの進進行動に効果的に作用しているものと思われる。また、これら穴の高さと大きさのほかに穴の明るさの要素を加えて、さらに複雑な条件を与えても (Tables 13~15), 明暗の影響はほとんどみられなかった。

以上のようにチチブの穴の進進行動において、穴の高さが最も強く、ついで穴の大きさが影響を与えるが、穴の明暗はあまり影響しないことが明らかになり、これらは底生魚としてのチチブの石の下や穴などに入りこむ行動習性の現われであるといえよう。

謝 辞

本研究にあたり、材料の採集に御助力下された高

知大学理学部岡村収教授と同研究室の諸君に深謝するとともに、実験結果の統計学的検定について有益な御助言をいただいた高知女子大学名誉教授田中亮博士に感謝の意を表す。

文 献

- 石居 進 (1975) 生物統計学入門. 培風館 pp. 78~92; 157~185.
- 木下治雄・岡島 昭 (1968) ヤドカリの求殻行動と計測能力. 動物学雑誌 77: 232~272.
- 宮地伝三郎・川那部浩哉・水野信彦 (1976) 原色日本淡水魚類図鑑. 保育社 pp. 345~348.
- 佐藤 信 (1962) 推計学の手ほどき. 南江堂 pp. 57~72; 112~129.
- SNEDCOR, G.W. AND W.G. COCHRAN (1967) *Statistical Methods*, 6th ed. Iowa State Univ. Press. スネデカー・コ克蘭統計の方法, 原書第 6 版 (畑村又好・奥野忠一・津村善郎共訳) 岩波書店 pp. 57~58; 87~102; 218~221; 285~301.
- 梅澤俊一・上田治則 (1975) チチブの酸素消費量に及ぼす群効果 (続報). 動物学雑誌 84: 353.