

胃内容情報を用いたマエソ属の摂食戦略についての2・3の試論

林 知 夫

(広島大学生物生産学部動物生態学研究室)

1983年10月15日受理

What insights can be gain from stomach contents ?
—Essay on the feeding strategy of the Lizard fish from informations
gathered from the stomach contents —

Tomo'o HAYASHI

Laboratory of Ecology, Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University, Fukuyama

(Figs. 23, Tables 3)

1. まえがき

現場 (Field) における魚類の摂食については、捕獲した魚体の消化管内容物が、重要な情報源であり、また水界における生態系研究においても不可欠な情報源である。

魚類の形態・生理と摂食生態との間には、一応の対応があるとはいえ、現場に於ける消化管内容情報は、変化に富み、莫大な情報が対象と時と所を変えて得られているが、標本の代表性の問題もあって、それらから魚類の摂食の実体について容易に明らかにすることができないという恨みがある。

また、生態系の中における役割については、折角の消化管内容情報を、主要な種 (key species) の代謝関係や、食物網に還元することとなり、魚類群集の生物生産機構を通じての海面生産力の研究に至る例は少ない^{1) 2) 3) 4)}。

ここで用いる材料は、瀬戸内周辺海域で時空的に、組織的に集められた卓越する魚食性のマエソ属 (genus *Saurida*)、2種トカゲエソ (*S. elongata*)・マエソ (*S. undosquamis*) の胃内容情報で魚類による食物利用の実相を反映する代表的なサンプルといえる。この材料を用いて、マエソ属の摂食戦略について、色々と解析を試みるが、さらに、既に研究されている関連する諸結果とも併せて、魚類の摂食戦略論について論及したい。

貴重な資料を使わせて下さった南西海区水産研究所・胃内容情報のデーター化に中心的に努力された山口義昭主任研究官、報告作成に協力された伊藤ひろみ、岸木澄子両氏、英文作成に協力された R. Byron Sigel 君に謝意を表します。

また、魚類の摂食に関する論議を通じて絶えず有益な助言と鞭撻を惜しまれなかった広島大学・高橋正雄博士に負う所が多く、厚く御礼を申し上げます。

2. 材料と方法

瀬戸内海周辺における底魚群集調査のため、5年間(1954~'59)にわたって、中型2そう曳(30トン、70HP)試験操業が延べ12回行なわれたが、ここでは、共通して、多数の材料の得られた瀬戸内海東部周辺海域(播磨灘H、大阪湾O、紀伊水道K、大平洋沿岸P、)(Fig. 2-1)のマエソ属2種を解析の対象とした(Tab. 2-1)。ワニエソ *S. tumbil* はマエソ属総個体数の0.7%に過ぎないので分析の対象外

とした。

胃内容情報 (Tab. 2-2) としては、捕食者の体長・体重・性と共に、胃内に出現した餌個体毎に、残渣としての重さ (w')、中軸骨格の特徴による同定・検索 (高橋⁵⁾、堀田⁶⁾)、椎体長 (V.L) の測定を行なった。無定形 (amorphous) の内容が少量残存した胃はA、胃壁が完全に収縮肥厚した空胃 (empty stomach) はEとして記録した。(海底の泥が、恐らく曳網中に取り込まれたもの、寒天状物質がわずか見られるものは、胃壁の状況により、A またEとして取り扱った。) 胃内容として餌 (prey) が見られた捕食者はPとして取り扱い、それらの組成 ($P\%$, $A\%$, $E\%$) 情報は、4.で解析の対象とした。

餌の個体毎の残渣は、V.L (エビ類の部分長は carapace length) と体長 (B.L)・全長 (T.L)、さらには体重との間の相関関係 (多々良他⁷⁾) を用いて、V.L測定値から、体長 (l) と体重 (w) の復元値を求めた。

餌の個体毎の残渣重 (w') と復元体重 (w) とから、見かけ上の消化度 ($d = w'/w$) を計算して、3.で解析の対象とした。

個体毎の餌は、捕食者との相対的な大きさ (prey size) として、一般的には重量比 (w/W , W : 捕食者体重) を、また必要な場合

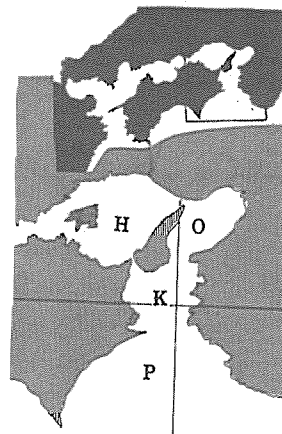


Fig. 2-1: Area of sampling of Lizard fishes.
H: Harima-nada Region.,
O: Osaka Bay Reg.,
K: Kill Channel Reg. &
P: Pacific Coast Reg.

Table 2-1: Materials:

Cruise no.*	Season	No. of hauls	No. of individuals**	
			<i>Saurida elongata</i>	<i>S. undosquamis</i>
(1)	Late Jan.	36	1,466	674
(2)	late March	18	889	259
(3)	middle May	23	535	1,120
(4)	early June	30	479	1,684
(5)	June	26	520	811
(6)	late July	38	221	1,801
(7)	July	31	505	473
(8)	late Aug.	35	1,413	1,840
(9)	late Aug.	36	429	2,621
(10)	late Sept.	37	667	1,292
(11)	early Nov.	33	1,426	2,057
(12)	late Dec.	28	931	1,014

* Experimental 2-boats trawler cruises were carried out during 5 years, by Nansei Regional Fisher. Res. Lab., Hiroshima, Japan.

** Occurrence of *S. tumbil* in these samples was 0.7% of total no. of lizard fishes.

には体長比 ($1/L$, L : 捕食者体長) を用いて解析の対象とした (3., 5.)。捕食者体重 W は体重測定値から胃内容重量 ($s.c.w$) を差し引いた値である。

通常の胃内容分析で用いられている胃内容重量係数 $f (= s.c.w/W)$ は、胃内での消化の進行度の違った残渣の測定値 (それも胃内に複数の餌が出現してもその合計した測定値) にもとづいて算出されているので、食物量の情報としては、そのままでは用いにくい。

Table 2-2. NOTATION & ABBRIVATIONS :

P	: no. of stomachs with ingested prey
A	: no. of stomachs with amorphous contents
E	: no. of empty stomach
$P\%, A\%, E\%$: % of P, A, E, respectively; $P\% + A\% + E\% = 100$
s.c.w	: weight of stomach contents (g)
W	: [body weight of predator] = [measured body weight] - [s.c.w] (g)
f	: coefficient of s.c.w = s.c.w/W
L	: body length of predator (mm)
N	: no. of predators
n	: no. of prey
V.L	: average length of vertebral column of prey fish (mm)
l	: restored body length of prey, after regression between [V.L] and [l] *
w'	: weight of individual prey residual in a stomach (g)
w	: restored body weight of prey, after regression between [w], [l], and/or [V.L] *
r'	: [food amounts restored] = [sum of restored individual prey weights (w) in a stomach]
r	: ration size (r'/W)
w/W	: prey size, in weight
l/L	: prey size, in length
d	: degree of digestion = w'/w
\bar{r}	: average ration in group ($\Sigma r/N$)
$\Sigma(w/W)/P$: average prey size in group

* Restoration of prey fishes were carried out after Z. TAKAHASHI, 1962⁵⁾; K. TATARA, Y. YAMAGUCHI & T. HAYASHI, 1962⁷⁾.

そこで、ここでは食物量 (ration) として、個体毎に餌の体重を復元した値 w' (複数の餌が出現した場合はその合計値) の相対値として、 $r = r'/W$ を用いて、解析の対象とした (3., 5.)。

この値は、餌の胃内消化の過程 (Fig. 4-1) からみて、餌が胃内で検索し得る残渣として出現する一定の時間内に於ける摂食量としての意味を持つ (4-1. 参照)。

以上は $P \cdot A \cdot E$ 組成を除けば、捕食者の個体レベルの情報である。捕食者の群レベルでの情報としては、捕食者と餌環境との関係が、ほぼ一定と見なし得る時空的な材料、具体的にはある試験操業 (cruise no.) で2~3日間に数曳網を実施した海域の材料を用いた。

解析の必要によって、さらに体長群に分けて処理した (5., 6.)。

5. では、生活要求の同じような捕食者個体群としての食物量 ($\bar{r} = \Sigma r/N$)、また、胃内に餌の出現した捕食者Pについての餌の大きさ (w/W) として $\Sigma(w/W)/P$ を求めて解析に用いた (5.)。

捕食者個体数はN、餌生物個体数はn。

一般的に、絶対値よりは相対値 (例えば、 l/L , w/W , n/N ……………) を用いて解析をした。

以下、3. 4. 5. に違った観点の解析を幾つか試みているので、それぞれの解析方法は改めてそこで述べる。

3. 現場に於ける飽食

生理学的、或いは物理的飽食量については、色々実験的に求められ^{8) 9)}、代謝生理学的整理¹⁰⁾もなさ

れているが、現場 (field) に於ける飽食はどうなのか? その機会はどれ程なのか? といった疑問に対する答は意外に少ない。

マエソ属が、具体的に、現場で摂食している食物量 (r) を、餌の大きさの復元値を手がかりに推定し (3-1), さらに、摂食活動の間隔 (3-2), 相次ぐ摂食量 (3-3) について解析を試みた。材料としては、シラス期から成魚期まで (体長 20-140 mm) のカタクチイワシが豊富に胃内に出現し、トカゲエソの小型群 (S) (尾又長 61-180 mm, モード 110 mm, 大型群 (L) (181-320 mm, 240 mm), マエソ群 (121-220 mm, 170 mm) の 3 グループが捕食者として殆んど同所的に出現し、餌に対する競争関係¹¹⁾が見られた 8 月の播磨灘、紀伊水道の材料 (cruise no. 8) を用いた。

3-1 食物量 (ration)

まず、捕食者 3 群につき、胃内容重量数 (f) の分布と餌の大きさ (prey size) を復元して求めた食物量 (r) の分布をみる (Fig. 3-1)。

f 分布のうち黒柱で示したカタクチイワシを餌とする部分と、カタクチイワシ復元値による r 分布とを比較する。通常の胃内容分析 (stomach content analysis) に於ける f は、減衰する分布型であるが、 r の分布は、山型の分布型を示す。摂食された食物量 (r) が、様々の消化過程にあって f の分布型 (黒柱) になっていると見られる。

r の分布とモードは、トカゲエソ大型群、マエソ群、トカゲエソ小型群の順に、大きい方にずれている。

捕食者 3 群の大きさ (L) とその食物量 (r) の関係を検討した結果によると、 \bar{r} (群平均値) は捕食者の大きさによる生理的要求レベル ($\approx W^{2/3}$) と相対的に合っている¹¹⁾。

競争関係*¹¹⁾で優位に立つトカゲエソ小型群の r の分析 (モード 0.2) を見ても、その殆んどが、0.4 以下であり、現場に於けるマエソ属は、摂食活動盛期に於いて、個体としての食物量 ($r = r/W$) として、およそ 0.4 が実現する最高レベルとみることができよう。

3-2 摂食間隔と生體的飽食

次に捕食者 3 群について同一胃内に餌として出現する 1~数個体のカタクチイワシの個体数別に r の分布の内訳をみると (Fig. 3-2), トカゲエソ小型群では 1 個体の割合が多く、マエソ、トカゲエソ大型群の順に複数が数多い個体が出現する。

そこで、餌の個体毎の相対的大きさ (w/W) として図示すると (Fig. 3-3), 一度に多数摂食されるほど、カタクチイワシの餌として大きさ (w/W) は小さい。

カタクチイワシは主要な餌であり、3 群の捕食者は、胃への充足度 (fullness) の低い、小さいカタクチイワシに対しては、多くの個体を摂食する傾向がある。

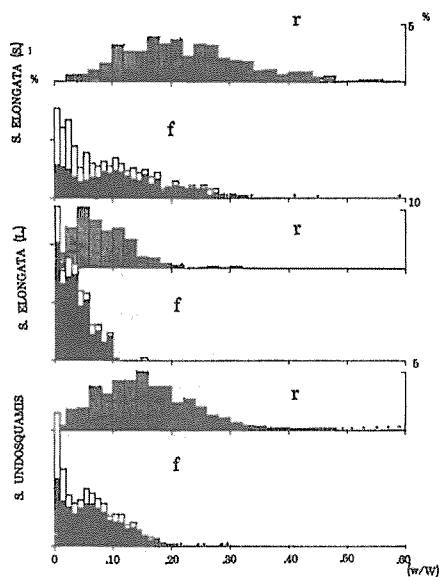


Fig. 3-1: % frequency distribution of "RATIONS" ($r = r'/W$), compared with % frequency of "COEFFICIENT OF STOMACH CONTENTS WEIGHT" ($f = s.c.w/W$). Rations were restored from ingested Anchovies. White column: total; black column: Anchovy. *S. elongata* (S); smaller size predator 61-180 mm; *S. undosquamis*: 121-220 mm; *S. elongata* L: larger one 181-320 mm. in FORK LENGTH; (Sample used from Fig. 3-1 to Fig. 3-5 cruise 8)

* 註 7-4, p. 293 の欄外註*, 参照。

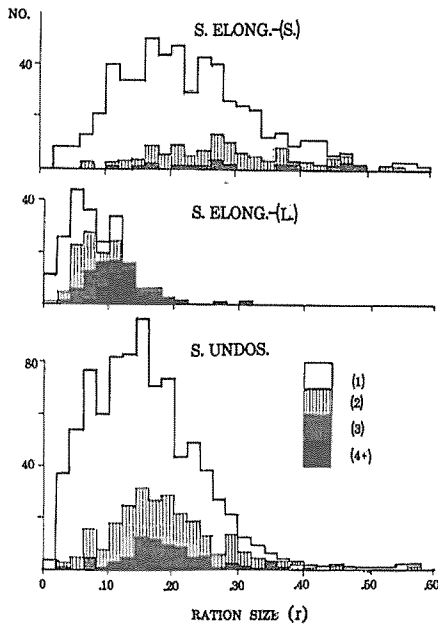


Fig. 3-2: Frequency distribution of the ration size (r) for ingested Anchovy. Data is grouped separately by the no. of Anchovies found in the stomach of each individual predator. Numbers in parenthesis indicate the no. of prey (Anchovy) found in the stomach.

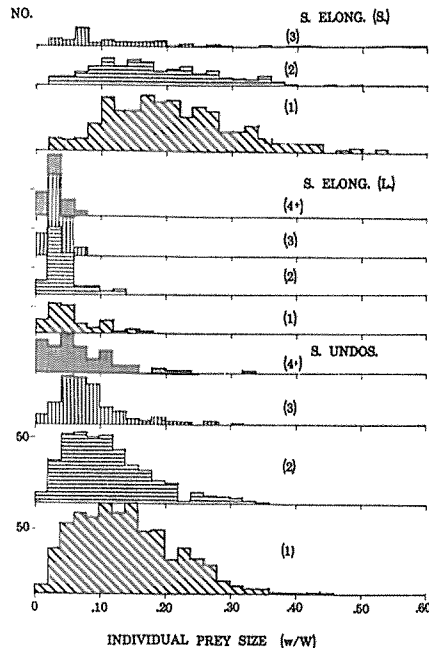


Fig. 3-3: Frequency distribution of prey size (Anchovy). Data grouped separately by the no. of Anchovies found in the stomach of each individual predator. Numbers in parenthesis indicate the no. of prey found in the stomach.

さらに、同一胃内に複数のカクチイワシが出現した材料を用いて、見かけの消化度 (d) によって摂食間隔について解析することを試みた。即ち一般的に出現した、残渣中の一個体の重さ w' とその復元値 w とから計算した $d = w'/w$ は胃内出現時の消化度を、見かけ上示す。 d の値が小さいものは、より以前に摂食され、胃内の消化度が進んだものとして、同一胃内で d の大きさの順に、その差をとると、一般的には $d_n - d_{(n-1)}$ (n は順序)、即ち「先に摂食したもの ($d_{(n-1)}$) と後から摂食したもの (d_n) の消化度の差」から摂食間隔が推測できる。この値の頻度分布を餌個体数別に示す (Fig. 3-4)。

この $d_n - d_{(n-1)}$ の値の分布をみると、摂食された餌個体数に拘らず 0 に近いものが多く、大きい値ほど減少する傾向がみられるが、餌個体数が多い場合ほど、減少傾向がシャープである。もし、ほぼ同じ間隔で摂食された場合の期待値 ($1.0 / \text{出現尾数}$: \blacktriangle 印) と比べると、この値を超えるものは 3 個体以上では極めて少なく、2 個体の場合にもほぼ全体の $1/3$ である。

具体的には、小型の餌 (シラス期・カエリ期の体

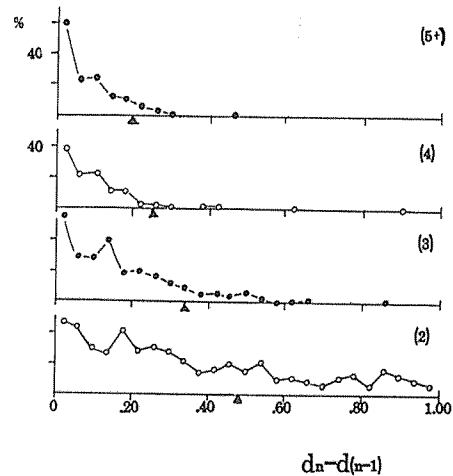


Fig. 3-4: Feeding interval ($d_n - d_{(n-1)}$), separated by no. of Anchovies in a stomach (no.)
 d_n : degree of digestion of succeeding prey
 $d_{(n-1)}$: degree of digestion of preceding prey
 \blacktriangle = expected degree of digestion when predator ingest prey in the same interval.

長 20~45 mm のカタクチイワシ) ほど比較的短時間の中に、相次いで摂食される傾向があることになる。

反面、こうした比較的集中的な摂食 (a bout) と次のそれとの間には中断の時期があると推察される。

このような断続的な摂食活動は、餌との出会いが不規則である為と考えられるが、これとは別に、飽食と関連ある何かの関係している可能性もある。

そこで、同一胃内に複数の餌が見られた材料を用い、〔先に摂食活動が行なわれた結果、胃内で消化が進み、残渣となっている量・ f' 〕と〔次の摂食活動が行なわれて新たに摂食された量・ F 〕とを対比してみた (Fig. 3-5)。

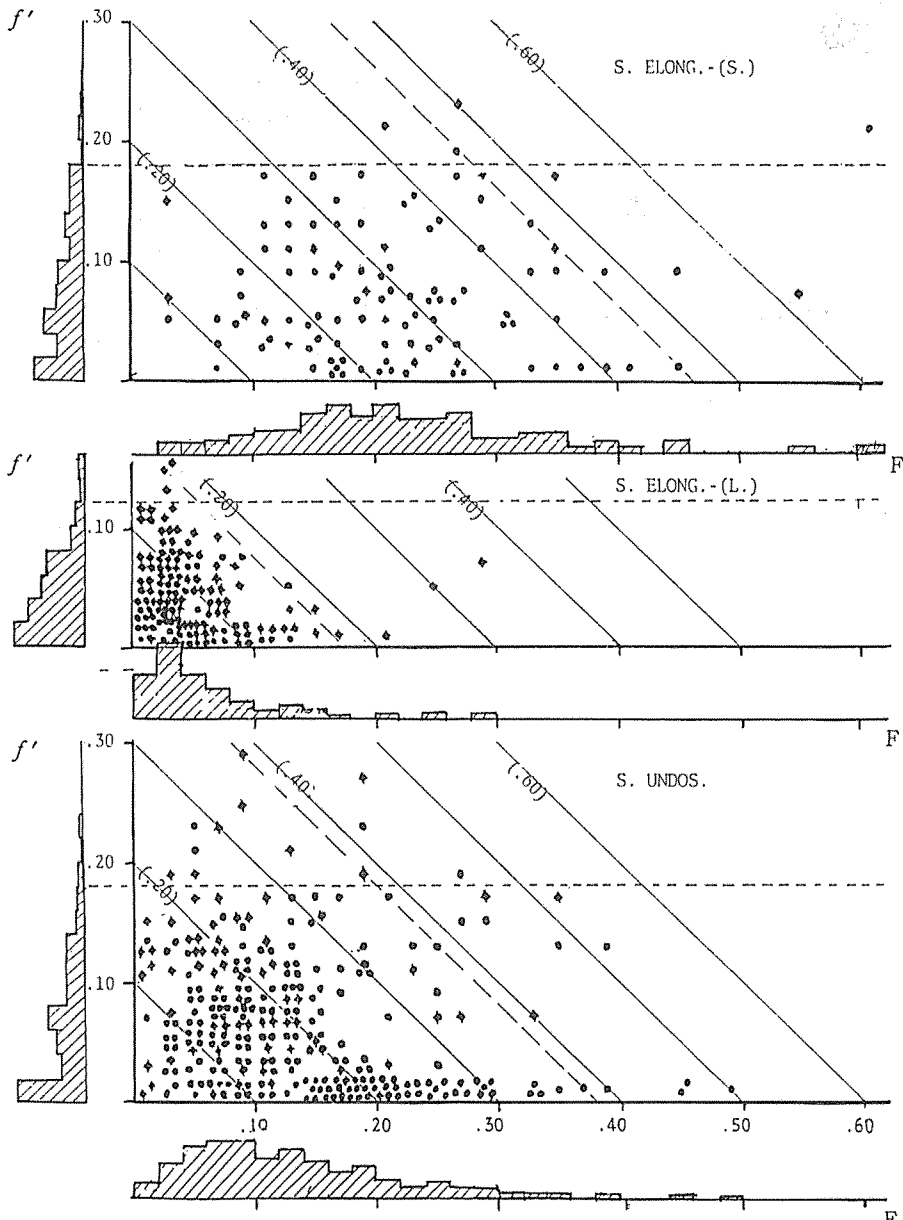


Fig. 3-5: Relationship between the relative weight of stomach contents just prior to last ration (f') and the relative amounts of food ingested during last feeding bout (F) Vertical and horizontal axis are the frequency of f' and F , respectively.

具体的には、最後の摂食活動（*a bout*）中に摂食された量（ F ・横軸）とその直前、胃内に残存していた量（ f' ・縦軸）とを图示した。これらの値は最後の摂食の時点に合せて、それぞれ復元（ F ）もしくは逆算（ f' ）してある。また、両軸に沿って、両者の頻度分布も示してある。

この図（Fig. 3-5）から次のことがいえる。

(1)： F と f' の合計（斜線）で示される食物量（ration）は、3群の中で、トカゲエソ大型群が最も少なく、マエソが中間的、トカゲエソ小型群が最も大きい傾向が見られるが、殆んどは、ある値（各々約0.2、約0.4、約0.4～0.5）以下である。

(2)： f' （残存していた内容量）が多いと、次に摂食する量 F が少なく、 f' が少ないと次の摂食量 F は多い傾向にある。そして、 f' の殆んどが、ある値（各々約0.1、約0.2、約0.2）以下である。

ここまでの結果をまとめてみると、捕食者の断続的な摂食活動は、勿論、餌との出会いの不規則から由来するが、①以前の摂食活動に由来する胃内残存量が、ある値以下になると、次の摂食活動がみられ、その摂食量も、その時点での胃内残存量が少ないほど多い傾向がある。②胃内容量が、ある値以上である場合には、餌との出会いがあっても、摂食活動はまれにしか見られない、と考えられる。

このことは、Fig. 3-1やFig. 3-5の斜線で見られる r の上限値を、生理的もしくは、物理的飽食量と見ると、このレベルのおよそ半分くらいに現場における飽食状態があるということの意味している。

言葉を変えれば、マエソ属は、摂食の機会に恵まれた餌環境にあっても、あるレベル以上の食物量の摂取（*food intake*）ができると胃内容量が消化されて、あるレベルに達するまでは、次の餌をとらない“生態的飽食状態”が発現し、このレベル以下になると食欲が発現し、残存量が低いほど次に多くの食物量を摂るといえよう。

索餌期マサバ群を用いた興味ある実験結果¹²⁾¹³⁾¹⁴⁾は、カツオ索餌群の釣獲“餌付き”と関連して行なわれたものであるが、表層性魚類であるマサバ・カツオに於てもその索餌群形成期には“生態的飽食”があることを示唆している。一方、飽食させたマサバは、時間経過とともに、胃内容の消化による減少にほぼ概当する追加的な摂食を行なう¹⁸⁾。

これらは云うまでもなく、マエソ属の摂食活動が活発に行なわれたよい餌環境下の結果であって、現場における捕食者の全般的な状況を表わすものではない。これに関しては、次の4.で解析する。

4. 現場に於ける摂食の機会

— 空胃情報から捕食者個体群の摂食機会を解析する試み —

動物の消化管内容物・排泄物は、観察の難しい現場に於ける動物の摂食生態を知る貴重な情報源であるが、捕獲した捕食者が空胃であった場合もそれ以前に摂食の機会に恵まれなかったことを物語る貴重な情報ともなり得る。

このような観点から、餌生物についての手がかりを与えてくれない胃内容情報（ A と E ）も、個体群の摂食の機会を知る情報としてみることを考えて解析を試みた。ちなみに、年間を通じてこのような情報（ A と E ）は総数の43%に達する。

4-1 胃内容消化過程と胃内容情報 $P \cdot A \cdot E$

まず、捕食者個体の食物摂取後に消化管内容物が消化作用により消化管内から減少してゆく過程は、消化曲線¹⁵⁾¹⁶⁾¹⁷⁾¹⁸⁾として求められる。

肉食性魚類であるマアジ、マサバ、カンパチについては、（Fig. 4-1-II）①水温20～26℃の範囲で、およそ10時間以内に餌の大半が消化されるが、②胃内容のPHはおおよそ1日近く酸性を保ち、③その後、急に中性に変る¹⁸⁾。この段階では胃壁も完全に収縮し、完全空胃の状態となる¹⁹⁾²⁰⁾。肉食性魚類の胃内容消化過程についての諸研究から、このように要約することができる。

マエソ属の胃内容については、 P ：餌生物が出現したもの、 E ：完全空胃のものと、 A ：餌生物は見られないが、無定型（*amorphous*）の内容が胃内にわずかに残存し、胃壁の収縮がなお不完全な状態のものに3分類できる。

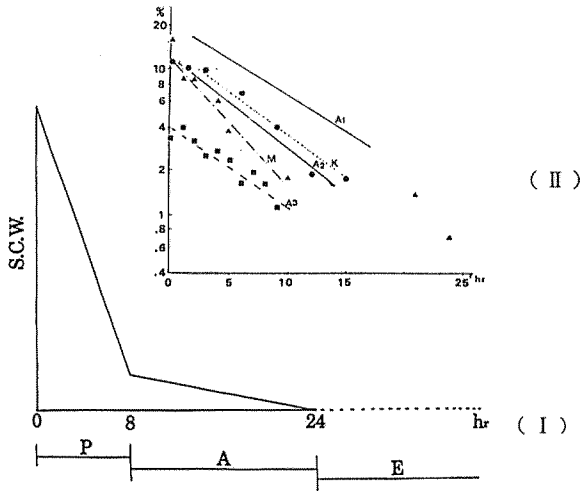


Fig. 4-1: (I) Schema of the temporal relation between the sequential change in the quality of stomach contents, P→A→E, and the change of s.c.w after prey ingestion. (II) The digestion curves by several authors.

	B.W	W.T.°C	Authors
A ₁ : <i>Trachurus japonicus</i>	8.2	24.8-25.2	HOTTA & NAKASHIMA, 1968 ¹⁶⁾
A ₂ : "	42.3	22.6-23.8	" "
A ₃ : "	98-147	(June, 22)	AOYAMA, 1958 ¹⁵⁾
K: <i>Seriola purpurascens</i>	132	24.4-26.1	TOTSUI, 1981 ¹⁷⁾
M: <i>Scomber japonicus</i>	26-31	20	KARIYA & TAKAHASHI, 1969 ¹⁸⁾

これらのことから、摂食後の胃内消化過程と胃内容情報 (P・A・E) とをモデル的に対応させてみた (Fig. 4-I, II)。以下、5月～8月の材料を用いるが、現場の水温度レベル (13～24℃) も考慮して、①はじめの数時間 (モデルとしては8時間) は胃内容がほぼ直線的に減少するが、餌生物が残渣としてもなお、検索し得る段階 (P) にあって、②その後、わずかな無定形の残渣が残る段階 A を経て、③摂食後 1 日くらい (モデルとしては24時間) で完全空胃段階 E へ変ると想定する。

このような想定に基づくと、胃内容情報 P は、捕食者が捕獲された時点以前 8 時間以内に餌をとる機会に恵まれたこと、A は 8～24 時間の間に摂食の機会があったこと、そして E は 1 日以上摂食していないことになる。

このような想定に該当する材料として、5月、6月、7月、8月、(航海(3)、(5)、(7)、(8)) の両種の体長群別の P・A・E 組成を三角座標に入れる (Fig. 4-2)。データは、かなり広い範囲に散らばっている。このことはマエソ属 2 種は捕食者群として、かなり多様な摂食履歴を経ていることを物語っている。

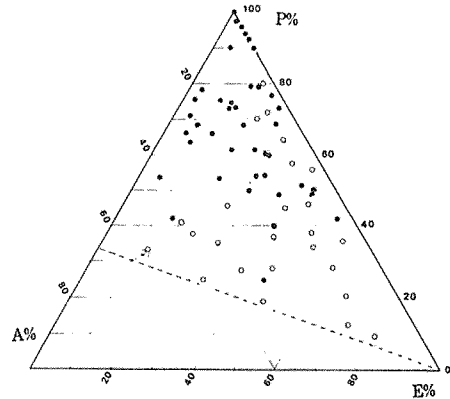


Fig.4-2: P.A.E. compositions found in actual field surveys (cruise no. 3,5,7,& 8)
o: *S. elongate* ●: *S. undosquamis*
Dots indicate the composition of size group of predator.

4-2 P・A・E情報は何を物語るか? — 個体群レベルに於けるP・A・Eモデル —

P・A・E情報が、捕食者の近い過去の摂食履歴の反映であるとする、捕食者群のP・A・E情報は何を物語っているのか、さらに個体群レベルの摂食活動モデルを作って解析を進めることを考えた。問題に接近する手順として、まず、餌の空間分布一様の場合(4-2-1)を考え、ついで不均等分布の場合(4-2-2)を検討した。

4-2-1 餌資源空間分布が一様の場合

餌との出会いは、捕食者と餌の密度に関係するが、相互の空間分布によっても変ることが考えられる。しかし、問題をまず単純化して、餌資源(food resources)が空間に一様に(ランダム)分布し、捕食個体群の成員いづれにも摂食機会が均等な場合をまず想定し、個体群レベルの摂食活動モデルを考えた(Fig. 4-3-A)。

このモデルで、摂食の機会($1/h$:捕食者が餌に出会う時間数 h の逆数)が皆無であればE%=100(e); 摂食の機会が増すと、P%とA%の値が1:2の割合($8:(24-8)$)で増える(dの前後); さらに摂食機会が $1/24$ (c)を超えるとE%はなくなり、 $1/16$ (b)ではP%:A%=50:50となり、 $1/8$ 以上(a)になるとP%=100になる。

これを、P・A・E図(Fig. 4-3-B)に対応させると、摂食機会 $1/8$ 以上(a)の処ではP%=100の点; 以下摂食機会が減少してゆくと、まずPA辺上を $a \rightarrow b \rightarrow c$ の軌跡を画き、P・A・E組成はP%が減ってA%が増えるがこの間E%=0、さらに摂食機会が、 $1/24$ 以下になると、 $c \rightarrow d \rightarrow e$ の軌跡に沿って、E%の割合が増え、理論的には摂食機会皆無でE%=100(e)に達する。

このように、餌資源の空間分布がランダム(一様)である場合は、摂食の機会、密度関係から決まって、P・A・E図(Fig. 4-3-B)上で、摂食機会 $1/8$ 以下になると、まずPA辺上を $a \rightarrow b \rightarrow c$ に、ついで $1/24$ 以下になると、 $c \rightarrow d \rightarrow e$ にと、2つの直線上の軌跡を描くことになる。しかし、現場に於けるP・A・E組成(Fig. 4-2)は、この軌跡に乗らずに、(a・c・e)の3点で囲まれた内側に散在する。

試みに、餌の空間分布を、分布皆無の空白部分と、残りはランダム分布の部分としてP・A・E組成を作ってみると、そのプロットは(a・c・e)圏内に入る。

これらのことから、現場に於ける餌資源の空間分布がランダム(一様・均等)分布をしているという想定はやはり現実的でないことになる。

4-2-2 餌資源の空間分布が不均等の場合

— 負の2項分布を想定して —

4-2-1で、餌資源の空間分布は多かれ少なかれ不均等な分布をしていると考える必要があることを知ったので、それをふまえて、さらに餌資源が何等か不均等な空間分布をするモデルを考えた。

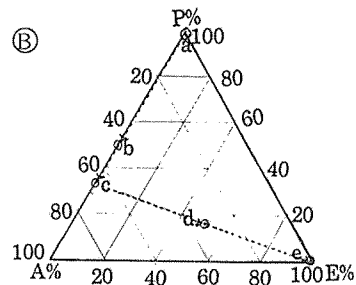
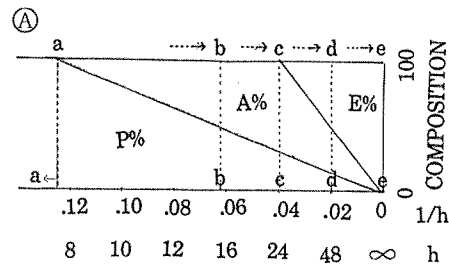


Fig. 4-3-A: Schematic model of feeding activities at the group level, in which the composition of P.A.E is decided by the probability of feeding ($1/h$).

h : Expected hours of feeding interval

Fig. 4-3-B: P.A.E composition based on the premise that prey are distributed at random in space.

Compositions a-b-c-d-e correspond to the probability of feeding ($1/h$) in Fig. 4-3-A.

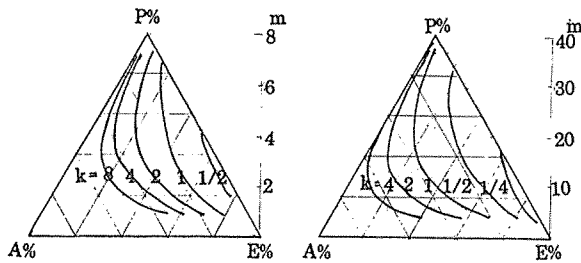


Fig. 4-4: P.A.E composition based on the more realistic premise that prey distribute in a more or less patchy way, after simulations using the negative binominal distribution: $(q \cdot p)^{-k}$
 [CASE 1]: $m=8$; [CASE 2]: $m=40$
 (mean) $m=k \cdot p$; (variance) $\sigma^2 = m + m/k^2$;
 and $P_0 = q^{-k}$ (0-term of negative binominal)
 are used in simulation.

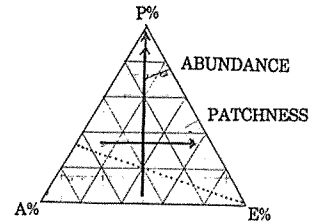


Fig. 4-5: Schema of P.A.E informations.
 P% mean abundance of prey resources;
 and ratio $E\% / (A\% + E\%)$ mean degree of patchness
 of spatial distribution of prey.

マエソ属の餌生物の現場における空間分布を論ずる適当な資料もなく、計算処理上の問題もあって、他の生物の空間分布で比較的普遍的である²⁾とされている負の2項分布を想定した。負の2項分布 $(q-p)^{-k}$ で、 p はある空間部分に出現する確率、 q は出現しない確率で、平均値 $m = k \cdot p$ 、バリエーション $\sigma^2 = m + m^2/k$ となる。 k の値が小さいとバリエーションは大きくなって空間分布の不均等性が増す。これは、通常、生物がパッチ状に分布をしている程度 (patchness) に対応したものと考えられる。

一般に、ある空間部分に出現する餌の個体数が $0, 1, 2, \dots, n$ の確率 P_0, P_1, \dots, P_n は、 m と k とを任意に与えて、求められるが、此处では P_0 を摂食活動の機会に「恵まれない」状況、 $(1 - P_0)$ を「恵まれる」状況として取扱った。〔 $(1 - P_0)$ の確率で餌に出会い、 P_0 の確率で出会わない〕として、4-2-1同様の $P \rightarrow A \rightarrow E$ 摂食活動モデルで色々の m と k を与えて計算した。結果のうち2例 ($m=8, 40$) を図示した (Fig. 4-4)。

さきの均等分布 (Fig. 4-3-B) の $(a \rightarrow c \rightarrow e)$ とは違った軌跡が求められ、いずれの場合も、 k の値が大きいと、 $a \rightarrow c \rightarrow e$ に近く、 k の値が小さくなると、これとはかけ離れた軌跡を描く。従って、 k の値の小さい、餌資源の空間分布の不均等性が高い場合には、P・A・E組成のプロットは、P-E辺に近くなる。

そこで、これまでの結果から、P・A・E組成が物語っている所を模式図 (Fig. 4-5) にまとめてみよう。

(1): 餌資源の豊度 (abundance: 餌の密度) が相対的に高ければ、P%は高い値になる傾向があり、
 (2): 餌資源の豊度 (P%) の同一水準にあっても、空間分布の不均等性が高いと $[E\% / (E\% + A\%)] (= 100 - P\%)$ の中で E% の割合 $[E\% / (E\% + A\%)]$ が多くなる。餌資源の不均等性を餌資源が空間中にパッチ状を為す程度と読み替えれば、捕食者が餌資源のパッチ状の程度 (patchness) によって、同じ餌資源豊度レベルでも餌との出会いの機会が変わり、餌資源が空間中にパッチ状を為して偏在する (k が小さい) ほど、出会いの機会は一せず、出会わずに過した E% が増え、反対に (4-2-1 の様に) 空間中にランダム分布に近く存在し、出会いの機会がほぼ一定する (k が大きい) 場合には、餌資源と出会い易く、摂食の機会が多いだけ A% の割合 $[A\% / (E\% + A\%)]$ が増すと云えよう。

マエソ属の広義の空胃情報 ($A\% + E\% = 100 - P\%$) は群レベルでかなりの中で変動している (Fig. 4-2)、捕食者が餌と出会う機会は、捕食者の食物摂取に大きな影響を及ぼしていることが推察される。

P・A・E情報のうち、AとEは動物の餌についての直接的手がかりを与えてくれない広義の空胃状態であるが、材料の集め方に動物の摂食生態を反映する配慮があれば、短期間の動物の摂食履歴をPと共に教え、特に直接観測するのが難しい餌資源との出会い、餌資源の空間分布 (patchness) についても相対

的には教えてくれる場合があるといえよう。ただし、絶えず摂食し続ける金魚の様な捕食活動の場合には、このような解析はできないことは云うまでもない(7-2)。

5. 現場に於ける食物摂取の現実

— とくに餌資源との出会いの困難さと餌の処理 (handling) について —

4.に於ける胃内容P・A・E情報の解析から現場(野外)に於ける捕食者(マエソ属)が、パッチ状の餌の場合によっては容易に出会えないこともあって、現場に於ける捕食者が困難なく食物摂取をしているとは云えない現実が予測される。食物量(ration)が収獲される前に、どのような捕食者の努力が必要とされるか、胃内容情報によって若干の解析を試みた。まず、食物摂取量と餌資源との出会いの関係を中心に、次に会った餌を捕え胃内に収めるに当たっての処理(handling)に関係した解析について述べる。

5-1 食物摂取量と空胃率

餌資源を食物として取込むに当たって、餌との出会いが現場に於ける捕食者群にとって重要なことであることは確かであるが、此处では、餌と出会って摂食した捕食者Pの胃内容情報から知り得ること、反面、餌との出会いの困難さが食物摂取量(r)とどう関係するかについて解析を進める。

まず、捕食者群の体長(群平均T.L^{mm})と群摂食量($r = \Sigma(W/W)/N$)とについてみると(Fig. 5-1-A), \bar{r} 値は、1.3~35の広い範囲内に散らばり、トカゲエソ群がマエソ群より低めであるが、群体長との関係は読み取れない。これを〔餌を摂食している捕食者(P)1個体当りの摂食量($\Sigma(W/W)/P$)〕として捕食者群毎に求めると(Fig. 5-1-B), この値の散らばり方はずっと範囲が狭まる。また、この値と胃内の出現餌個体数($\Sigma n/P$)との関係(Fig. 5-1-C)を見ると、後者が多い($\Sigma n/P > 1.3$)と、摂食量が少ない(2.5~14)。すなわち、摂食量は、複数の餌が摂食される場合には、逆に低いことになる。捕食者としては、数は少なくとも、大きい餌を摂食することによって、比較的多くの摂食量を収獲することができるが、一方、収獲としての摂食量が低くても、小さい餌を多数摂食している場合も結構多い($\Sigma n/P > 1.3$ の例数は全体の61%)。

次に〔当面、餌に出会えなかった個体(EとA)〕が、群の摂食にどのように関係しているかを、群の摂

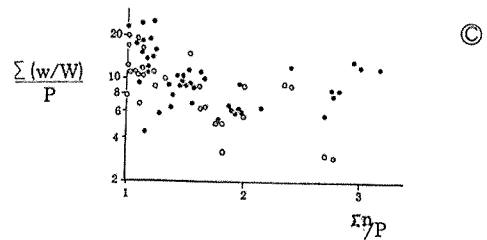
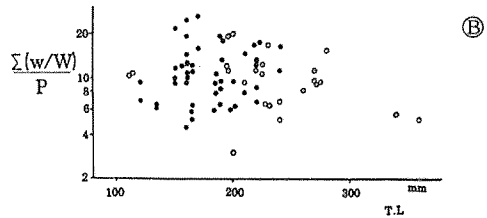
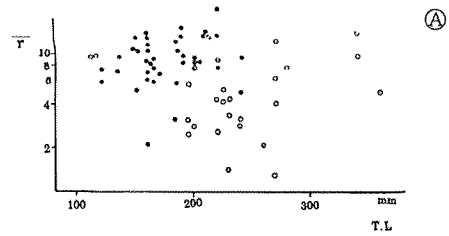


Fig. 5-1-A: Average ration size ($\bar{r} = \Sigma r/N$) for size grouped predators (L)
o: *S. clongata*, □: *S. undosquamis*

Fig. 5-1-B: Average prey size ($\Sigma(w/W)/P$) for size grouped predators (L).

Fig. 5-1-C: Average prey size plotted against average no. of prey occurring in the stomachs of only those containing prey items ($\Sigma n/P$).
Data from different locations and seasons plotted separately.

* 註: $E' \% = E \% + r \cdot A \%.$

餌との長い断絶を意味するE%に対して、比較的短い断絶を意味するA%の重み(r)は軽い($r < 1$)。此处では先のFig. 4-1のモデルによって、 $r = 0.3$ として、 $E' \% = E \% + 0.3 A \%$ として計算した。

食量 \bar{r} と $E'\%$ との関係でみる (Fig. 5-2-A)。 $E'\%$ と \bar{r} とは、かなりはっきりした逆相関関係にある。捕食者群としての収穫は、餌資源との出会いの困難さ ($E'\%$) によって支配されているといえよう。

一方、[餌を摂食している個体 (P) 1個体当りの摂食量 $\Sigma(W/W)/P$] の捕食者群毎の値と E' との関係 (Fig. 5-2-B) を見ると、両者間に明確な関係を読み取することはできない。そこで、捕食者群の餌資源との出会いの困難さがどうあっても、捕食できた個体当りの摂食量には影響を与えているとは云えない。

以上のことをまとめてみると、捕食者群としての摂食量 (\bar{r}) は、餌資源との出会いの困難さに左右され (Fig. 5-2-A); 捕食者中摂食の機会に恵まれたもの (P) についてみると、数少ない ($\Sigma n/P < 1.3$) 大きい餌を摂取できれば摂食量が多いが、現実には、数多くの小さい餌を取っても摂食量は少ない事例の方が多い (61%, Fig. 5-1-C)。

5-2 餌の種類・大きさと処理 (handling)

捕食者が餌に出会った後、餌を捕えて胃内に収めるに当たっての一連の行動、とくに捕捉・制圧した餌を胃内に収める迄の処理 (handling) 過程に関連する胃内容情報として、餌の種類・大きさと、胃内に収容された餌の体位 (orientation) を考える。

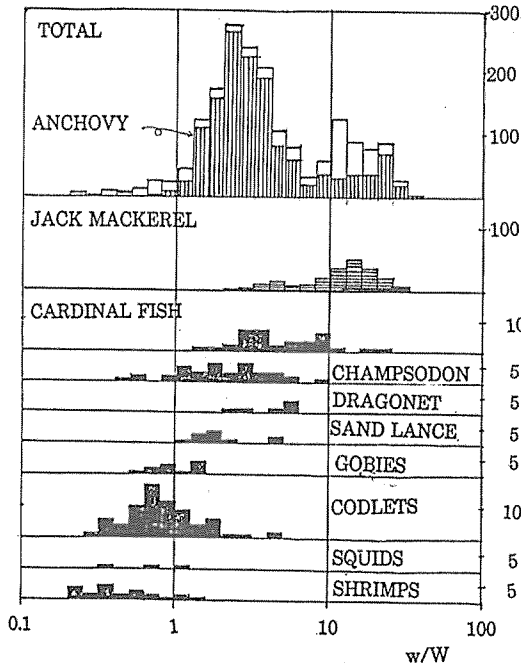


Fig. 5-3: Size frequency of prey ingested (Cruise no.5)

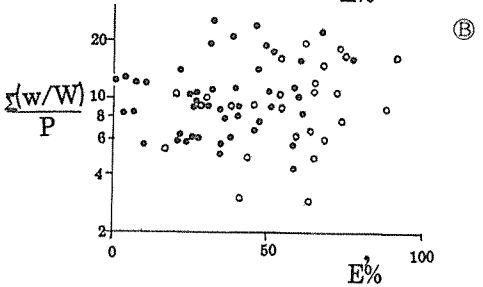
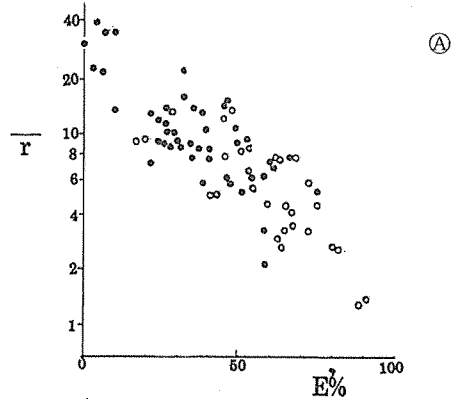


Fig. 5-2-A: Relation between average group ration (\bar{r}) and the % of empty stomachs ($E'\%$).

Fig. 5-2-B: Relation between average grouped prey size ($\Sigma(w/W)/P$) and $E'\%$.

瀬戸内海東部周辺海域のマエソ属は、餌の大きさ (W/W) として、かなりの食物巾 (breadth of diet) のものを摂食している。此処には一例 (Fig. 5-3) を図示する。カタクチイワシの他、9種類 (taxa) の餌生物が様々な大きさと胃内に出現していて、 W/W 巾は 0.2~40% である。この海域の周年に亘る食物 (diet) の組成 (Fig. 5-4-A) 中に出現する主要な餌の種類 (taxa) はつぎのもので、() 内に、出現尾数と重量の組成比%を示す。

- (1) テンジクダイ類 Cardinal Fish, *Apogonidae* (3・4)
- (2) オキヒイラギ *Leiognathus rivulatus* (3・4)
- (3) マアジ Jack mackerel, *Trachurus japonicus* (1・2)
- (4) クモハゼ類 Gobies, *Gobiidae* (7・6)

(5) ワニギス

Champsodon snyderii
..... (12・10)

(6) ネズッポ類 Dragonets,
Callionymidae
..... (1・1)

(7) カタクチイワシ Anchovy,
Engraulis japonica
..... (40・51)

(8) イカナゴ Sand lance,
Ammodytes personatus
..... (3・1)

(9) サイウオ Codlets,
Bregmaceros japonicus
..... (7・2)

(10) その他の魚類
Other fishes
..... (6・10)

(11) イカ類
Squids
..... (3・5)

(12) 小型エビ類
Shrimps
..... (13・5)

餌魚類は体長 ($1/L$) と体重 (W/W) の関係 (Fig. 5-4-C) で、相対的に重い順に並べてあり、それらの側面図 (Fig. 5-4-B) をみると (体高/体長) 比の高い順にもなっている。図中、体側の輪郭の他、点線で示したのは軟条 (soft ray) で構成されている鱗部分であり、実線で示してあるのは棘 (spine) (ネズッポ類 (6) 鰓蓋 opercle 上の突起) である。ネズッポ類を除き、体高の高い餌魚類に棘が発達している傾向がみられる。

さて、胃内に収容され餌魚類の体位 (orientation) を、種類と大きさによってみる (Fig. 5-5)。横軸は体長比で示した大きさ ($1/L$)、縦軸は、餌が頭部を先に胃内に収められている

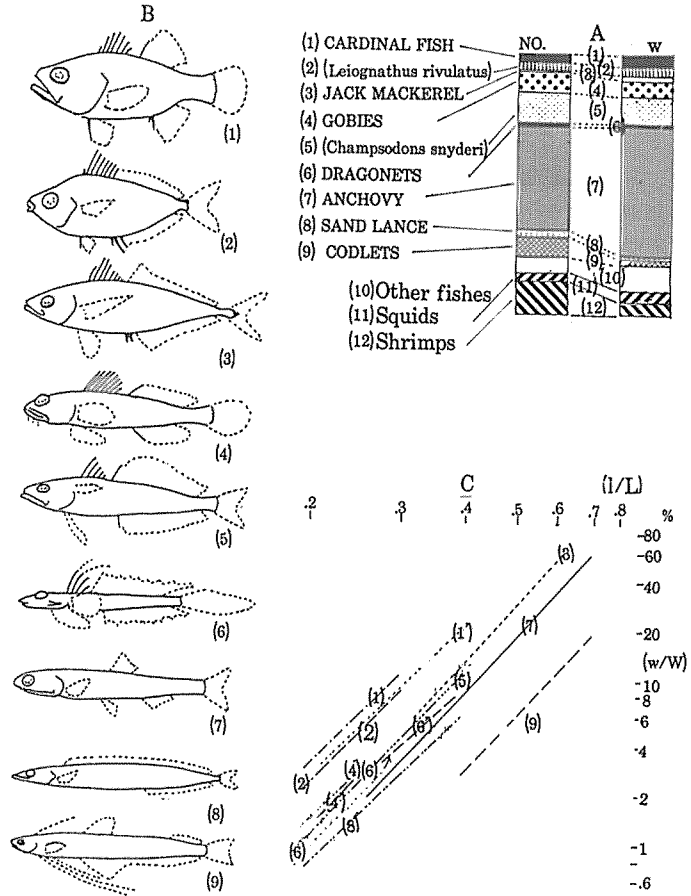


Fig. 5-4: Main prey taxa.

A: Composition of diets of Lizard fishes, by no. and by weight.

B: Profile of prey species, showing spinous fins (and opercular spine*). Soft rays of fins are illustrated by broken lines.

C: Regression between length (1/L) and prey size in weight (w/W)**.

(1): *Apogon lineatus*, (2): *Leiognathus rivulatus*, (3): *Trachurus japonicus*, (4): Gobiidae, (5): *Champsodon snyderi*, (6): *Callionymidae**, (7): *Engraulis japonica*, (8): *Bregmaceros japonicus*, (9): *Ammodytes personatus*.

((1'): *Apogon Kiensis*; (4): *Chaeturichthys sciastius*, (4'): *Rhinogobius pflaumi*, (6): *Callionymus virgís*)

**After K.TATARA, et al. 1962.

例数 (n_h) の割合 ($n_h/\Sigma n$) で体位を表わしている。

テンジクダイ類(1)・ネズボ類(6)は頭部から胃内に収まっている傾向にあるが、カタクチイワシ(7)、イカナゴ(8)、サイウオ(9)は80%以上尾部から収まっている。クモハゼ類も尾部からが多い。オキヒイラギ(2)、ワニギス(5)、マアジ(3)は半々に近い。

又、同じ種類でも、体長 (l/L) が大きいほど、頭部からの割合が少し増す傾向があるが、カタクチイワシは例外で、逆に尾部からの割合が増す。体高が高く棘も具えるテンジクダイ類(1)や鰓蓋上の突起の発達したネズボ類(6)が頭から、体型が細長く軟条鰭を持つカタクチイワシ(7)、イカナゴ(8)、サイウオ(9)が尾部から胃内に収められる傾向があることから、これらの現象が、餌魚類の捕食者に対する逃避と防御を反映し、捕食者による餌の捕捉・制圧・処理を経て胃内に収まる (ingest) 過程の何者かを物語っていることは確かであろう。

カタクチイワシだけが、体型の点で類似していると思われるサイウオ、イカナゴ(クモハゼ類)と違って餌の大きさが大きく ($l/L > 0.5$) になると、圧倒的に ($n_h/\Sigma n = 1\sim 3\%$) 尾部から摂食されているが、これには、カタクチイワシが浮魚で群 (school) を作っている特性と関連して、他の餌魚類(マアジを除いて底棲性)と対比すると、捕食者と餌との間の行動面での違いがあることを示唆しているといえよう。

又、一般的に同じ種類でも、大きさ (l/L) が大きくなると、頭部から胃内に収まる傾向があるのは、体高が高く、防御機構の発達した魚類において、頭部から収まる傾向があることを考え合わせると、処理 (handling) に当って、頭から収めうる体位にならないと、うまく摂食できない事情があるのではないかと推察される。見方を変えると、底棲性で魚食性のマエソ属は住み場の上では近い関係にある底棲性の小型魚類とは絶えず接触の可能性を持つと思われるが²²⁾、餌として充足度 (W/W) の高いものは処理に手間がかかり、獲り易いものは充足度が低いといった事情にあるようである。

一方、浮魚(表層性)のカタクチイワシ群 (school) も水深60m以浅の瀬戸内海では、一時的 (temporary) であっても有利な摂食活動の対象となり、年間を通じた食物 (diet) 中の51% (重量) を占めるマエソ属の重要な餌資源*となる。

胃内容組成 (Fig. 5-4) をみても、体高と棘や突起で特徴づけられる(1)-(6)の餌魚類は30%以下で、細長い(7)-(9)が約50%を占めていて関心を引く。

5-1では、現場に於ける捕者群が、餌資源との出会いの困難さによって摂食量を左右され、また、充足度の低い小さい餌でも摂食する場合もかなりあることが推論され、5-2では餌資源と出会った後にも、餌の種類・大きさによって胃内に収める迄の処理の問題があり、捕食者が摂食という収獲 (BENEFIT) をうる前に、払わなければならない支出 (COST) があることを物語っていると云えよう。

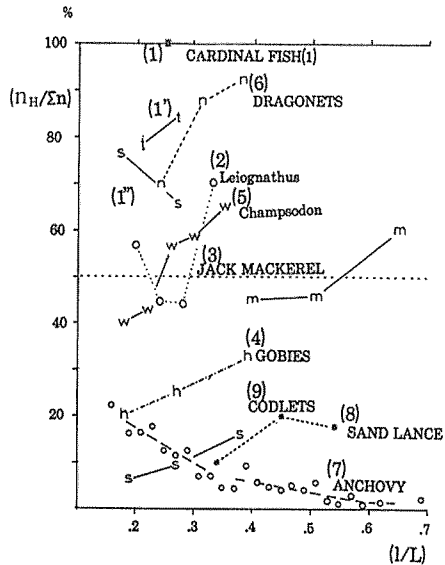


Fig. 5-5: The orientation of ingested prey within stomach in relation to prey size in length. Vertical axis: % of individuals of prey taxa which were ingested head first in the stomachs of predators; Horizontal axis: prey size (l/L).

(no.): Prey taxa noted in Fig. 5-2, Gardinal fishes (1) : *Apogon kiensis*, (1'): *A. lineatus*, (1'') : *Synagrops japoicus*.

* 注 ワニギスは水深60~200mの太平洋岸大陸棚上で採集されたマエソ属の場合、その胃内容組成の33% (重量) を占め、カタクチイワシ (23%) を超えて、卓越して出現するが、その多くは胃内での消化作用を受けていないもので、体表に泥が付着するものも数多い。この海域では、食物に恵まれていないため捕食者が曳網中に網の内側に入ったワニギスを摂食したものと考えられ、自然水域でのワニギスに対する依存度はもっと低いものと思われる。

6. 現場に於ける捕食者の食物摂取をめぐる COST - BENEFIT 論

— 探索から摂食まで —

6-1 摂食行動回路

ここまでの知見に基づいて、マエソ属の摂食行動をめぐる諸関係を図式化してみる (Fig. 6-1)。

食欲あるマエソ属は一般的には食物探索 (food searching) を行ない餌を発見 (detect), 到達距離 (reach) 内で餌に飛びかかれるように接近し (approach), 捕捉・制圧して胃内に収める迄の処理 (handling) を行なって、食物を摂取する。摂取された食物は胃内消化を受けるが、もし胃内容が、ある水準 (3-2) を超えると、次の餌が発見されても、接近・処理を全うするとは限らない。ある水準以下に消化によって胃内容が減るか、餌の摂取量がこの水準以下であれば、次の餌をとる行動に入る。このように、摂食行動の一般的な回路は、「生理的-生態的飽食」の場合は閉じない。飽食状態が終り、食欲が発現すると、探索へと回路が閉じる (Fig. 6-1 (1))。また、食欲ある捕食者が探索を必要としないで餌を発見すれば、直ちに接近・処理へと短絡する (Fig. 6-1 (2))。

以上のように摂食行動の連鎖に、その開・閉の機構を考えた一種の回路的構造を想定することができる。このような摂食行動回路を前提として、つぎのような COST - BENEFIT²³⁾ 関係の検討を行なった。

6-2 現場に於ける摂食行動の COST - BENEFIT モデルによる解析

捕食者群が、或る季節 (時) 或る海域 (所) の餌資源を利用 (exploit) する場合、資源利用のため支出する COST と、その COST に対応して餌資源から収穫する BENEFIT との関係を図式化して考える。

COST の主要部分として、捕食者群が餌資源を探索 (searching) する COST 部分 (t_s) と、餌発見後、それを体内に取り込み利用するための処理 (handling) の COST 部分 (t_h) を考える。探索の COST (t_s) の指標として、捕食者群と餌資源の出会いが断絶していた表われである空胃率 ($E\% = E\% + 0.3A\%$) とる (5-1 註参照)。処理の COST (t_h) の指標としては、餌の大きさ (w/W) と摂食個体数 (n) の積を取ることにした。

一方、BENEFIT (r) としては、捕食者群の食物量 ($\sum W/N$) をとる。捕食者による餌資源の利用率 (dr/dt) は、時間に対して減衰的であって、 r の上限値 R との差 ($R - r$) に比例するとする。

$$dr/dt = \alpha (R - r) \dots\dots\dots (1)$$

(1) 式から

$$r = R (1 - e^{-\alpha t_h}) \dots\dots\dots (2)$$

これらを図化すると (Fig. 6-2),

(I) COST と BENEFIT は、($t_s + t_h$) と r が直交する3角形の2辺で表われ、(II) 同時に r は (2) 式の描く飽和型の曲線上の点でもある。

COST 当り BENEFIT ($r / (t_s + t_h)$) は $\tan \theta$ で表わされるが、 t_h が 0 から増加すると、 r 曲線上、はじめ $r / (t_s + t_h)$ は増加し、最大値に達して後は逆に減少する。最大値は、 $\tan \theta$ が丁度 r 曲線の切点を通る時である。

$$\tan \theta = dr/dt_h = \alpha (R - r) = \alpha R (1 - r/R) \dots\dots\dots (3)$$

従って、所与の捕食者と餌資源の関係に於いて、

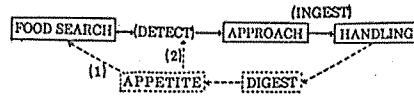


Fig. 6-1: Schematic model of feeding behavior showing close linkage between [SEARCHING-HANDLING of prey] sequences and [DIGESTION-APPETITE] sequences. Note: The circuit will be closed when s.c.w is or reduced under nearly half of physiological satiation (1). The short-circuit will be closed when predator meets with prey succeedingly in the same case as before (2).

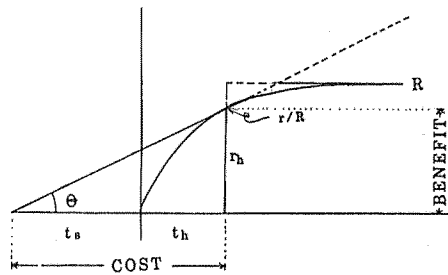


Fig. 6-2: Model of [SEARCHING AND HANDLING COST] and [BENEFIT OF INGESTED FOOD] for a hypothetical predator. COST = t_s (searching cost) + t_h (handling cost) BENEFIT = r_h (ingested food after t_h) $r = R (1 - e^{-\alpha t})$; or $dr/dt = \alpha (R - r)$ Note: At the max of BENEFIT/COST, $dr/dt_h = \tan \theta = R(1 - r_h/R)$.

$\tan \theta$ が飽和曲線 r の接線になるように捕食者が摂食行動している場合は、COST 当り BENEFIT において最適に振舞っていることになる。

このような図式的モデルを想定し、検討材料として、或る海域で、場所も時間も偏らない数隻網によって 100 個体以上の捕食者群が採集できた場合のうち、摂食活動が盛んな 5 月～8 月の播磨灘 (H) と紀伊水道 (K) における 19 捕食群のデータを用いて、図式的シミュレーションを行なった (Fig. 6-3)。

こうして、 $\tan \theta$ が r 曲線の接点になる r/R を手がかりに (3) 式から R 、 α を求める。

得られた結果を、Fig. 6-4, Fig. 6-5-A, -B の 3 図に示す。

まず R と r/R との間 (Fig. 6-4) では、 R が小さいと r/R が高い値を示す。また、 r/R と t_s (Fig. 6-5-A), r/R と α (Fig. 6-5-B) の間の関係はいずれも、 t_s もしくは α の大きい値で r/R が高い値を示す。

各々の図の中に、 R の大・小、 t_s の大・小、 α の大・小に対応した図解を入れてある。

これらの図解の意味する所は、 R の大と小は r/R の小と大に (Fig. 6-4); t_s の大と小 (Fig. 6-5-A), α の大と小 (Fig. 6-5-B) は r/R の大と小に; 各々対応することである。言葉を換えると、餌資源 (R) が豊富; 餌資源の探索時間 (t_s) が短い; (α が大=) 処理時間 (t_h) が長い; といった状況は一般的に、資源利用度 (r/R) が低いことと対応する。

現場に於ける捕食者群のデータを用いて図式的な解 * を求めた範囲内では、捕食者の行動に何か法則的な摂食戦略原理が働いているようである。その原理は、(1) たまたま豊かな餌資源のバッチが探索時間をかけずに発見できて、処理に価する対象 [(餌の大きさ) \times (摂食個体数)] であるようであれば (この要件が全部揃う必要はないが)、捕食者は餌資源の利用をほどほどにして、次の餌資源を探す; (2) 底棲性肉食魚にとってあるいはより日常的かと思われるが、捕食者が十分な餌環境に恵まれていない状況下では、探策とはいっても、無駄に動き廻らずに、捕食者に近い、もしくは近づいて来る餌を充分

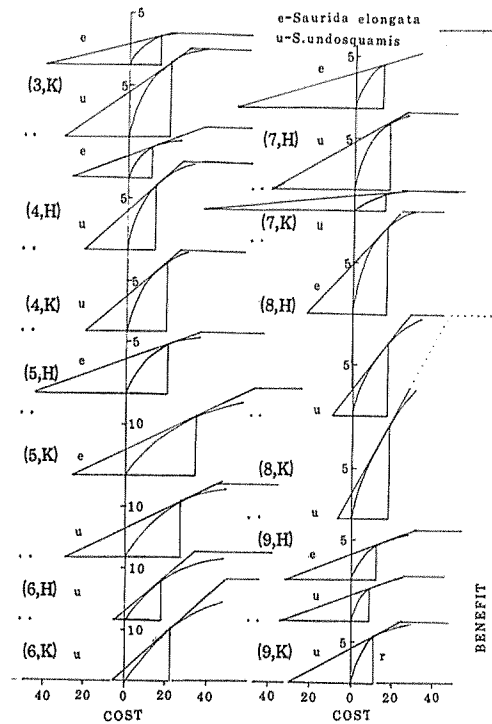


Fig. 6-3: Graphical simulation of the model applied to actual field data.
e: *S. elongata*; u: *S. undosquamis*; (no.): cruise no; H: HARAMA-NADA REGION; K: KII CHANNEL

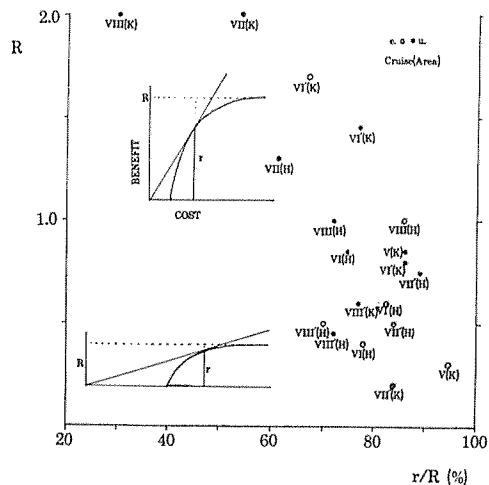


Fig. 6-4: Interrelationships between R and r/R .

* 註 探索と処理という 2 つの COST 部分は、ここでは「時間 (t)」という尺度によって表わしている。この両者の値は任意にきめた。そこで、両者の相対値を変えたシミュレーションも試みたが、ここに述べる結果は「質的」には変らなかった。

に利用する行動をとって時間を費やす；(3)餌環境の変化に対応して(1)と(2)を交互に使い分ける(trade off)；といったものであろう。

7. まとめと論議；捕食者の摂食戦略

マエソ属2種の胃内容情報を用いて、幾つかの観点から解析の試みを重ねた。ここで行なわれた試みだけから確定的な結論を導くことはできないが、今度の研究への示唆としてこれらの背景にある捕食者の餌資源(環境)利用の原則的な問題について、関連ある対象も加えて考察を試みる。

7-1 餌資源環境に於ける COST - BENEFIT

2.3の胃内容情報解析の中から、マエソ属の摂食行動回路 (Fig. 6-1) が浮かび上ってきた。この連鎖関係の鎖一つ一つを具体化するデータはないが、従来の Ivlev (1955) の実験栄養生態学的研究手法²⁴⁾でも、近年の摂食行動論²⁵⁾でも、水槽内実験の方法をとる限り、現場における餌資源環境に於ける餌との出会い・捕食者の側からみでの探索に関する具体的情報は得られていない。そこで単純化した図式モデル (Fig. 6-2) を想定して、現場のデータにあてはめることを試みたところ、環境生理学的²⁶⁾には理解し得ぬ、先に述べた様な捕食者の主体的な行動の選択の結果と見られる現実 (Fig. 6-4.5) が浮かび上ってきた。

ここでは、このような結果を、さらに現実の胃内容情報・とくに餌の種類別組成と、突き合わせて考察してみる。

まず、6-2で得られた、 R 、 r/R 、 t_s 、 α の値の関係をみると (Fig. 7-1)、それらの値の图中的位置 (location) から、19のデータセットは、A、B…Fにグルーピングできる。そこで、Tab. 7-1に、このグルーピングに従って、捕食者群の種 (e : トカゲエソ, u : マエソ)・季節 (航海番号)・海域 (H : 播磨灘, K : 紀伊水道) と、先の解析の結果の r 、 R 、 r/R 、 t_s 、 α の値、それに、胃内に餌のみられた捕食者 (P) 1 個体当りの餌個体数 ($\sum n/P$) と、餌の種類別の内訳を表示した。 r 、 R 、 r/R 、 t_s 、 α において相対的に違った数値の組合せによるこれらのグルーピングと餌生物の内容を伴う食物との関係に注目すると、ある餌環境における捕食者の摂食戦略が、さらに具体的に浮かび上ってくる。以下、グルーピングの特徴を事例的に述べる。(数値はいずれも相対的な意味)

A : 体長 20 ~ 30 mm の不明種稚仔魚が卓越する多数の餌個体が胃内に出現している ($\sum n/P=2.0$)。

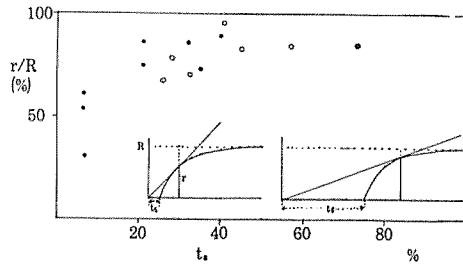


Fig.6-5A: Interrelationships between r/R and t_s .

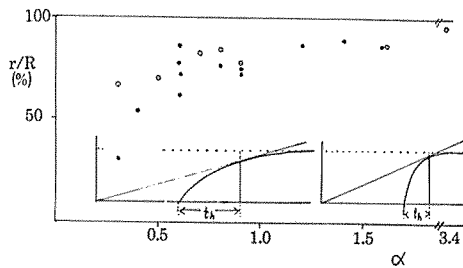


Fig. 6-5-B: Interrelationships between α and r/R . Large α correspond to short t_s .

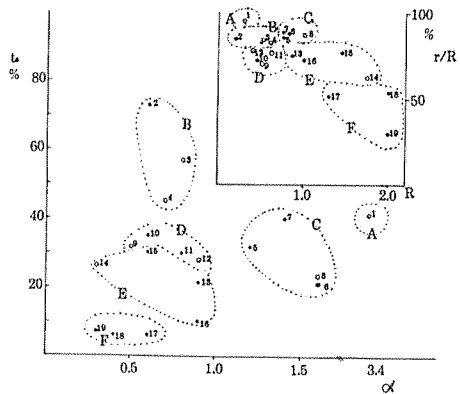


Fig. 7-1: Location of $[t_s \text{ and } \alpha]$ and $[r/R \text{ and } R]$

Table 7-1: Summarized results.

	A				B				C				D				E				F		
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)	(15)	(16)	(17)	(18)	(19)				
PREDATOR(Saurida)*	e	u.	e.	e.	u.	u.	u.	e.	e.	u.	u.	e.	u.	e.	u.	u.	u.	u.	u.				
Cruise No.	[3]	[7]	[7]	[5]	[3]	[4]	[7]	[8]	[9]	[9]	[9]	[4]	[4]	[5]	[5]	[8]	[6]	[6]	[8]				
Area **	K.	K.	H.	H.	K.	K.	H.	H.	H.	H.	K.	H.	H.	K.	K.	H.	H.	K.	K.				
r	<u>2.9</u>	<u>1.7</u>	<u>4.2</u>	<u>4.9</u>	7.3	6.9	6.7	8.6	<u>3.5</u>	<u>3.3</u>	<u>4.6</u>	<u>3.1</u>	6.3	<u>11.8</u>	<u>11.1</u>	7.2	7.9	<u>10.7</u>	<u>9.5</u>				
R	<u>3</u>	<u>2</u>	<u>5</u>	6	9	8	8	10	<u>5</u>	<u>5</u>	6	<u>4</u>	9	<u>18</u>	<u>15</u>	10	13	<u>20</u>	<u>20</u>				
r/R (%)	<u>95</u>	<u>84</u>	<u>84</u>	<u>82</u>	<u>86</u>	<u>86</u>	<u>89</u>	<u>86</u>	70	72	77	78	75	67	77	72	61	<u>54</u>	<u>30</u>				
ts	<u>41</u>	<u>73</u>	<u>57</u>	<u>45</u>	32	21	<u>40</u>	23	32	35	30	28	21	26	30	10	<u>6</u>	<u>6</u>	<u>7</u>				
α	<u>3.4</u>	0.6	0.8	0.7	1.2	1.6	1.4	1.6	0.5	0.6	0.8	0.9	0.9	0.3	0.6	0.9	0.6	<u>0.4</u>	<u>0.3</u>				
PREY ***($\Sigma n/P$)	2.0	1.3	1.1	1.2	1.4	1.8	1.1	1.3	1.4	1.3	1.5	1.4	1.2	2.0	1.7	1.5	1.2	1.6	1.3				
Anchovy	<u>0.5</u>	<u>1.2</u>	<u>0.7</u>	<u>0.8</u>	<u>0.3</u>	<u>0.9</u>	<u>0.5</u>	<u>0.8</u>	<u>0.4</u>	<u>0.7</u>	<u>0.3</u>	<u>0.4</u>	0.1	<u>1.6</u>	<u>1.1</u>	<u>1.0</u>	<u>0.8</u>	<u>1.2</u>	<u>1.1</u>				
Sand lance	0.1			0.1								<u>0.8</u>	<u>0.7</u>										
Larva ****	<u>0.8</u>				<u>0.3</u>																		
Codlets					<u>0.6</u>	<u>0.4</u>		+		+	<u>0.7</u>		0.1		<u>0.2</u>	+		<u>0.2</u>	+				
Gobies	+	+	0.1	0.1		0.1	<u>0.3</u>	<u>0.2</u>	<u>0.4</u>	0.1	0.1	+	0.2			+	0.1	0.1					
Leiognathus		+	0.1				0.1		+	+						0.1	0.1						
Cardinal fish									+			+				+			+				
Dragonets			0.1				<u>0.2</u>		0.1			+											
Jack mackerel				0.1	0.1		+		+					<u>0.5</u>	<u>0.3</u>	0.1							
SHRIMPS	<u>0.3</u>	0.1	0.1	+	0.2	<u>0.2</u>	<u>0.1</u>	+	<u>0.2</u>	<u>0.3</u>	<u>0.3</u>		+		+	0.1	0.1	0.1	0.1				
SQUIDS	+	+	+				<u>0.1</u>	+	0.1	+							0.1						

* e. = *S. elongata*; u. = *S. undosquamis*

** Area: H. = HARIMA-NADA region; K. = KII-CHANNEL region.

*** PREY($\Sigma n/P$): Average no. of prey occurring in the stomachs of only those containing prey items. No. of total and major prey taxa.

**** Unknown, TL, 20~30mm

この場合、乏しい餌資源 ($R = 3$) 環境下で、その BENEFIT は低いが ($r = 2.9$) 稚魚の様な取り易い餌 ($\alpha = 3.4$) 資源を充分に利用している ($r/R = 0.95$)。対照的に、

F : 殆どをカタクチイワシが占め、中程度の餌個体数が胃内に出現している ($\Sigma n/P = 1.2 \sim 1.6$)。

この場合は、豊富な餌資源 ($R = 13 \sim 20$) 環境下で、とり込む (ingest) には手がかかり ($\alpha = 0.3 \sim 0.6$)、充分な BENEFIT を得ていて ($r = 7.9 \sim 10.7$)、次の餌資源に出会う迄の探索が極めて短い ($t_s = 6 \sim 7$)。また、

D : カタクチイワシが少なく、イカナゴ、サイウオ、クモハゼ類、エビ類などの底棲餌生物に対する依存度が高い。

この場合は、乏しい餌資源 ($R = 4 \sim 6$) 環境下で、資源の利用度はそれほど高くなく ($r/R = 0.7 \sim 0.8$)、BENEFIT は低く ($r = 3.1 \sim 4.6$)、探索にも、ほどほどの時間を費やす ($t_s = 28 \sim 35$)。

C : カタクチイワシとサイウオ、クモハゼ類、ネズッコ類、エビ類が出現し、あまり豊富とは云えない餌資源 ($R = 8 \sim 10$) を高度に利用しており ($r/R = 0.9$)、BENEFIT もほどほどのものを上げ ($r = 6.7 \sim 8.6$)、一方、探索も一応必要とする状況にある ($t_s = 21 \sim 40$)。

B : 餌資源レベルは低く ($R = 2 \sim 6$)、利用度は高くても ($r/R = 0.8$)、BENEFIT は上らず ($r = 1.7 \sim 4.9$)、探索に大きな努力を払う ($t_s = 45 \sim 73$)。

この様にみえてくると、捕食者が、置かれている餌環境の質と量に対応した捕食活動を展開していることが推測される。まず、注目に価するのは、餌資源レベルが低く、探索にも時間を費やす必要があると(A・B・C), 出会った餌環境を可能な限り利用し続けようとし($r/R > 0.8$); 反面、豊富な餌資源レベルに恵まれ(E・F), 次の餌資源への探索が少ないか(F), あまり必要でない(E: $t_s = 10 \sim 30$)と、出会った餌資源(カタクチイワシのバッチ)は、出会い当初の効率(dr/dt)の良い利用だけを行なって、比較的低い利用度で止め($r/R < 0.8$), 次の餌資源の探索に入る; といった様に、捕食者自体があたかも状況判断をしているかの様に振舞っていることである。

魚類の状況適応能力²⁷⁾²⁸⁾については、他の高等脊椎動物には劣るものの、ある余り長くない期間の経験が、魚類の行動を制御する可能性を考えてもおおしくないようである。一応、ここでは、捕食者は新たな餌環境下における一定の経験を通じて、それに応じて、餌の収穫に要する COST に見合った(cost-effective)行動パターンを取っていると解しておきたい。

また、カタクチイワシという表層性で群形成する資源が豊かで且つ利用し易い状況下(Fと(13)*を除くE)では、それに対する依存度が高いが、それが望めない状況下(C, D)では、底棲性餌資源のあれこれに、たとえ、BENEFITは少なく、効率(dr/dt)は低下しても同じ資源を利用し続ける、といった、摂食行動の様式(7-4)をおそらく、変えながら、やはり、当面の餌環境に応じた行動をとっているものとみられる。

ある餌資源に出会って利用し始めてからの効率(dr/dt)の低下は、(1)捕食者と同じ底層に散在するあれこれの底棲性餌生物では、近くでとり易い(handlable)な餌から、遠くでとり難い(handful)な餌へと移る過程が、(2)群泳するカタクチイワシでは、餌の群れの周辺部で比較的とり易いものから次第にとり難くなる過程があって、やがて次の餌資源の探策に入る。このようにして6におけるモデルの中で想定したような、 r と t_h の間の飽和曲線の経過がいずれにもみられるといった推論もできよう。

ともあれ、マエソ属が置かれた色々の質的・量的餌環境に応じて、結果として、餌をとる COST 当りの BENEFIT において効率的であるような色々のパターンの摂食活動を行なっていると推測することができそうである。

7-2 飽食・食物収容能力と現場に於ける摂食行動の不連続性

マエソ属はマエソ科(Synodontidae)の他の魚種、アカエソ・オキエソなどと共に、昼間、海底に静止した姿勢を取り続けて餌を待ち伏せ(sit & wait)すること、夜間も餌の出現があれば、飛びかかるかと思われる行動などが潜水視察によって直接確かめられている²⁹⁾。昼夜にわたる断続的な摂食活動を証拠づける胃内容分析結果³⁰⁾³¹⁾もあり、マエソ属の摂食活動が昼夜にわたって断続的に行なわれていることは確かであるが、さらに、釣漁法や底曳網の操網法も考え合わせると、摂食行動様式については待ち伏せ型だけによるとは、にわかには断定し得ない。

摂食行動様式については、あと(7-4)に譲って、まず、飽食、食物収容能力と摂食活動の不連続性について考えてみよう。マエソ属の現場における胃内容から復元・推定した食物量(Fig. 3-1, など)の頻度分布から、 $w/W = 0.4$ が、ほぼ最大限の値とみられる。

また、摂食活動の断続性については、空胃情報(4-2)から、餌資源の豊度と空間分布が関連しているが、餌の胃内消化度(d)から摂食間隔をみると、餌の大きさ(w/W)が大きいと、摂食間隔が広がり、さらに、胃内容量が、食物収容能力の半分以上存在していると、おそらく、摂食対象が届く範囲(reach)内においても、摂食しない、言葉を換えると、"生態的飽食"状態になると推察された(3-2)。

さて、魚類の食物摂取に関連して、捕食者自身の能力について、口器³²⁾、消化器²⁰⁾、体型(body plan)³³⁾²⁵⁾、遊泳能力³⁴⁾、運動機能(manueverability)³⁵⁾³⁵⁾を構造と機能の面からみた研究に加えて、捕食者が餌をとる食物収容能力⁸⁾、飽食量⁹⁾¹⁸⁾、とった食物(input)が同化され成長(output)する

* 註 イカナゴは、海底の砂中に潜入する性質をもち、カタクチイワシ資源の乏しい冬から春にかけての内海で一時的にマエソ属やマダイ、スズキなどの主要で好適な(benefitable)餌資源となる。

過程¹⁰⁾³⁶⁾の研究などがある。狩谷³⁷⁾は、無胃魚(金魚)の行なう連続的摂食活動から、待ち伏せ型の典型として巨大な食物収容能力を持つアンコウの不連続的摂食活動まで、色々な摂食活動・行動様式が分類されているが、むしろこれらは一連のつながりのあるものとみなすことができるとの見解を述べている。また、日間摂食量を最大にする投餌回数⁹⁾³⁸⁾³⁹⁾は、無胃魚では多く(金魚 12回)、有胃魚では少ない(ブリ 2回～マアジ 4回)ことが報告されている。

一方、カツオ・サバ本釣漁業の餌付きと関連して、索餌期マサバの摂食について、胃内容量と摂食量、摂食活動についての研究¹²⁾¹³⁾があって、マエソ属の摂食活動に似た結果を幾つか実験的に得ている。マサバは索餌期に群形成(school formation)しており、群レベルでの実験結果では、群としての食物摂取レベルが、飽食量の60%くらいになると、それまで群を乱して個別に餌を取っていた個体のうち、改めて隊伍を組んだ群行動をとるものがふえ、やがて、摂餌を止めて、全体が群行動をとる、という注目すべき結果を得ている。

おそらく、マサバ・カツオの索餌群には、摂餌行動と群行動(=探索行動)とが、各々独立した系列として定式化されており、食物摂取レベルに応じて、前者から後者に切換えが行われるものと思われる¹⁴⁾。

表層性(浮魚)であるマサバと、底棲性(底魚)であるマエソ属とが、摂食活動面で、似たような諸側面を持つらしいことは注目に値する。カタクチイワシ・サバ・ブリ・カツオ・マグロのように、索餌に当って群形成をして、パッチ状に分布する餌資源を探索しては利用する遊泳型魚類は、いずれも一定の食物収容能力を具えたト字型胃²⁰⁾を持っている。マエソ属も、大きな収容能力を持つト字型胃を持っており、主要な餌資源であるカタクチイワシの群との出会いにおいてはやはり断続的になり、このため摂食活動面でサバなど浮魚索餌群に似た行動を発現するのであろう。

反面、カタクチイワシ群との出会いが可能な局面は、マエソ属の全棲息範囲・年間を通じて見れば、部分的である。それが可能でない、むしろ日常的といえるような状況下にあつては、生態的に近い底棲性餌生物類を対象にした摂食行動で生き残っていると理解される。待ち伏せ型の典型としてのアンコウ類⁴⁰⁾とは、この面では共通する側面をもっている。

捕食者としてのマエソ属は、収容能力の大きい胃を具え、ある面では表層性肉食魚類と、ある面では底棲性肉食魚類とも通じ、断続的な摂食活動を行なっているといえよう。また、“生態的飽食”のメカニズムについて、マエソ属の摂食にみられるようなCOST-BENEFIT関係(7-1)から見直すことも一考に値しよう。

7-3 餌の大きさ(preysize)・食物巾(breadth of diet)と摂食様式(mode of feeding)

マエソ属の餌は底棲性の小型魚類や幼稚魚期のもの、エビ類・イカ類などのほか、表層性のカタクチイワシ・マアジがあり、分類群(taxa)の上でもかなり多様であると共に、摂食する餌の大きさ(W/W)においてもかなりの大・小の巾があり、カマス科(ヤマトカマス・アカカマス)よりは大きめの、ハモよりは小さめの餌をとる²²⁾(Fig. 7-2-A)。Ivlev(1955)²⁴⁾は、単一種の餌で大・小のものを与えた水槽実験によりIvlevの選択性指数を用いた実験結果を得ており(Fig. 7-2-B)、Werner(1977)²⁵⁾は、大(小魚)、小(Daphnia)の違った餌生物を用いて、水槽内で追跡(pursuit)・処理(handling)の実験的測定を行なって、餌1gを得るに要する秒数という(BENEFIT/COSTの逆数)効率曲線を得ている(Fig. 7-2-C)。後2者は、水槽実験のため、現場での探索(searching)の過程を欠いているとはいえ、3者共、各々、モードと巾を持った曲線で、捕食魚の餌の大きさに対する巾のある選択性で特徴づけられている。生態的に近似した捕食者間に、種固有のしかし、重複のある曲線が得られ、捕食者としての能力(B・C)、現場に於ける現実(A)を示している点に注目する必要がある⁵⁹⁾。

一方、Northern Anchovy *Engraulis mordax* は、現場観察⁴¹⁾、水槽内実験⁴¹⁾⁴²⁾⁴³⁾で、小型の餌には、濾別する(filtering)、大型の餌には飛びかかる(biting)⁷⁰⁾という全く違った摂食様式を発現する。そして現場における摂食活動は両者を、餌資源の分布、餌パッチの出会いに応じて使い分けて生残りを確保していると推察される⁴³⁾。Nemoto(1970)⁴⁴⁾は、ひげ鯨類11種の摂食様式の研究で、skimming, swallowingと両者の組合せという3つの様式があり、skimming(3種)は、比較的散在するプランクトン・パッチ

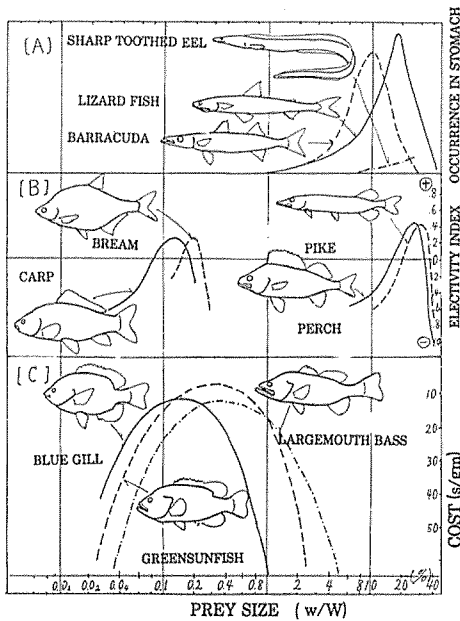


Fig. 7-2: Prey size in weight (w/W) for several typical predator fishes, [A] OCCURRENCE IN STOMACH (after T.HAYASHI & Y.YAMAGUCHI, 1960) in the field; [B]: ELECTIVITY INDEX (after B. IVLEV, 1955²⁴⁾) in aquarium experiments; [C] COST CURVES (after E.WERENER, 1977²⁵⁾) expressed by sec's needed to ingest 1 gr. prey, constructed by total time for pursuit and handling to ingest any prey size.

を海表近くで沪別する場合に、swallowing (6種) は、オキアミ類や群らがあった小魚のような餌生物の濃密な (heavy) パッチに出会った場合に発現する様式であり、ひげ鯨の中で中間的な性格のイワシクジラとコクジラは、両者を使い分けて摂食することを述べている。この他にも、同じ種で幾つかの摂食様式を餌の大きさ、餌の種類・存在様式^{25) 45) 46) 47) 48) 49) 50) 75) 77)} によって使い分ける事例は多く、捕食者として特殊なものでなさそうである。また、他の種との共存関係では食物や空間を変えることによって所与の餌環境内における相互調節が行なわれる事例^{3) 51) 52)} も多く、実験結果⁵³⁾ もある。総じて、種固有の形態的構造と生理的機能の諸特徴をみせながら、現実の場においては、行動における多様性・柔軟性を示し、その場で妥当・必要な摂食活動を営むことが、かなり一般的にみられるようである。

マエソ属の摂食様式 (mode of feeding²⁹⁾) について、待ち伏せ型の昼間の観察はあるが、餌の処理 (handling) (5-2) において、カタクチイワシに対しては、他の餌とは違ったものがみられ (昼間の材料)、エソ類の漁獲のためには、夜間、底曳網を海底よりやや浮かして曳網するといった漁業者の経験なども考え合わせると、マエソ属が、待ち伏せばかりで生き残っているとは考え難い。カタクチイワシはイカナゴ・サイウオのように、細長い体型で、殆どが尾部から胃内に収まっている点では共通しているが、ただ、大きなもの (1/L) ほど、殆どが尾部から収まる傾向があって、一般に、大きいものは、相対的に頭から収まる割合が増すという傾向とは逆である。

断続的な摂食活動を行なう魚類のそれを海中で観察する機会を得ることが難しい事情もあり、マエソ属がカタクチイワシ群を対象としてどんな行動様式を示すかは、確かめられていない。そこで、胃内に収まる餌の体位から推察を試みる。接近 (approach) から摂食 (ingest) までの間に逃げようとする餌生物を追尾し (pursuit)、円筒か尖った2.3列の小さい顎歯の備わった大きな口でくわえ (捕捉) 餌生物を制圧 (subdue) しながら、胃内に収めるに当たって、体高や棘や大きさ (1/L) によって処理し難い (handful) 底棲性餌生物は頭から何とか胃内に収める傾向になるのであろう。これに対して群泳するカタクチイワシの場合には、群 (school) の周辺部の取り易い個体を追尾して捕え、主として尾部から胃内に収めるが、カタクチイワシが大きい (1/L) と捕食者の追尾と餌の逃避の間の行動能力が接近してきて、尾部から収めて摂食に成功し得た場合が多くなるのではないかと一応の推論をしておきたい。群形成する餌動物と捕食者の間に、類似の関係をみることができ^{29) 54) 55) 56) 57) 58)}。また、体長の 1/5 に達する

口裂巾を具え、魚類や多種多様な無脊椎動物を餌とする底棲の sculpins (カジカ科) は、“待ち伏せ”による“searching 行動”様式と共に“忍び寄り”を主体とする“approach (接近)”行動様式も持ち合わせていて³²⁾興味深い。

マエソ属の摂食行動についても、(1)比較的、餌との出会いの機会に恵まれない、底棲生活ではかなり日常のかと思われる餌環境、すなわち“探索”に時間 (COST) がかかる割には収獲 (BENEFIT) の乏しい状況下で、sculpin の様な待ち伏せ型を主体とする行動様式をとって、近づいて来るか、あるいは手近な餌をとってエネルギー節約型の行動様式によって生残り；(2)たまたま、豊かなパッチ状の餌が去来する餌環境に変ると、“処理”にも“探索”にも、エネルギーを惜まずに、BENEFIT を上げる行動様式をとる。ひよっとすると、“生態的飽食”現象は、このような状況下で見られることになる、といった理解も可能かと思われる。

総じて、捕食者のとる餌の大きさ (prey size)⁵⁹⁾ と食物の巾 (breadth of diet)⁶⁰⁾、さらには摂食行動様式 (パターン) も、変化に富む餌環境 (質・量) を利用して生残る必要によるもので、選択性・嗜好性の問題も含め、COST-BENEFIT の視点をもった研究が必要であろう。現に、‘時間’の尺度で COST を見積った分析 (6.) によると、恵まれない餌環境のマエソ属は、収獲 (BENEFIT) を上げるために長い探索 COST の支出と高い資源利用をする (Fig. 6-4)。一方、‘エネルギー’の尺度でみれば、捕食者が、“待ち伏せ”といったエネルギー支出の少ない“摂食行動様式”を採用することで時間を費やし、生残りを計っていることが明らかになった。こういった“詰め”が出来る方法論的利点は注目される。

7-4 餌環境と捕食者の去就一滞留 (“persisting with”) と移動 (“shifting from”)

マエソ属は、底棲性魚類の中での高次捕食者 (肉食性魚類) であり、季節的にかなりの移動・回遊 (migration) を行なっている⁶¹⁾。

一方、餌生物としては、カタクチイワシ (マアジ) を除けば、移動性の乏しい底棲性小型魚類が殆どである。カタクチイワシはしかし、マエソ属の摂食盛期 (春～夏) にかけての棲息の場 (瀬戸内海東部周辺海域、紀伊水道、大阪湾、播磨灘) における主食 (main food)^{22) 61)} である。

既に、論議を重ねてきたように、マエソ属は、水深 60～70 m 以下の瀬戸内海では、おそらくカタクチイワシ群に出会う経験を若干重ねると、より日常的な餌である底棲性餌生物に対する依存度を低めて、可能な限りカタクチイワシを摂食するし、逆にカタクチイワシ群との出会いが、しばらく断絶する状況が続くと、底棲性餌生物に対する依存度を高めるものと思われる。

底棲性の移動性に乏しい餌生物を対象として生残りを計るマエソ属は、BENEFIT は上らなくても、待ち伏せ型のような COST 節約タイプの摂食様式を活用して、何とか生き続ける戦略をとり、反面、一時的にせよ、好適な (benefitable) 餌資源 (カタクチイワシ・イカナゴ) を利用し得る状況に恵まれれば、おそらく、より積極的な戦略をとる必然性は充分あるといえよう。後者の場合の具体的な摂食行動様式については確認されていないとはいえ、餌生物の取り込みの上でのカタクチイワシの特異性 (5-2, 7-3) や豊富なカタクチイワシ資源に出会う状況下で “BENEFIT/COST (COST 当りの BENEFIT) 最大という効率を達成するかの様に振舞う” 戦略をとっていることが注目される。推論ではあるが、群泳するカタクチイワシを餌とする場合、餌資源としての豊度が高く、出会いの機会が恵まれるほど、マエソ属の行動はカタクチイワシの群行動に結果として左右される可能性は大きくなり、餌資源の移動・回遊に伴って捕食者の移動・回遊が誘導されるという関係が考えられる。

瀬戸内海東部周辺において、春季太平洋岸発生カタクチイワシ群が、紀伊水道を経由して内海に回遊し、夏季内海発生群も加わる春から夏にかけて、表層性当才マサバ索餌群が太平洋岸から内海に、カタクチイワシを主食としながら回遊する‘入り込み’がある。トカゲエソはマエソより沿岸性 (neritic) であり、分布にもずれがあるが、夏季には両者とも内海に入って、カタクチイワシを主食に摂食活動が盛んであり、他の場合には見られない食物競合関係*¹¹⁾ さえ起しかねない。

ベニザケ・ニジマスと sculpins の口裂と行動様式を論じて、Hyatt³²⁾ は [1 箇所、色々なタイプの餌の “handling”] と [あちこちにパッチ状に分布する、揃って小型な餌の “searching”] の両者を明ら

かに交互に使う (trade offs) ことを述べている。

マダイ、スズキなどの肉食性底棲捕食者は、幾つかの点で注目し得る生態を示す。例えば、当オスズキ(セイゴ)群は、川から海に下り、秋・冬に内海の深部(30m以深)に移るが、それより成長は劣るもののその一部は岩場に滞留する。マダイは近年、栽培漁業による種苗放流の情報も加わってその分布・移動を含めた生残りに関係する情報が集積されて、移動あるいは滞留の現象がみられる。

梶山(1937)⁶²⁾は、マダイの稚仔魚に好適とされる藻場以外に漂着する仔魚でも、岩石地帯であれば、成長は藻場のそれよりは劣るが“発育成長にあまり事欠かない”で生残ることを述べている。沿岸内湾に毎年、2・3群相次いでマダイ仔魚が出現し、餌環境としてちがった場を利用し分け(油谷湾⁶³⁾、或いは、年により出現数が変動し、10倍もの個体群が、湾内に他の年よりも長期間滞留したが(1977, 志々伎湾⁶⁴⁾)この場合食物(diet)も食物巾の下限に近いbenefitableでない小型の餌⁶⁵⁾をとって、成長も劣っていた⁶⁴⁾などの事例もある。一方、量産されたマダイ人工種苗をいつ・どこに放流するか、といった種苗放流実験のなかでも、その滞留・移動・分散・生残りに様々な結果が集積されているし、稚仔魚の‘生残り’をよくする方法の研究もなされている。廃止塩田改造池で育てられるマダイ稚仔魚⁶⁶⁾の中にも、養殖する小割網や網仕切の中にも、人間が投与する飼料を取らずに、成長は劣るが、天然の餌資源を利用して生残るものが出現する現象が見られる。このように、一見、雑然とした、或いはまとまりのない情報源の中に、対象と方法の相違を越えて、これら肉食性底魚類が、置かれた生態的状况に応じて、柔軟な生残り戦略を発揮している結果と見る可能性が潜んでいることだけは否定できないように思われる⁶⁷⁾。論議をこれ以上深めることはできないが、回遊性の浮魚や底魚のうちに、餌環境と捕食者の具体的な結びつきを通じて、それらの分布と回遊もしくは滞留と移動に関連する何等かの生残りのための摂食戦略が、各々内包されているという考え方に立った接近が必要かつ有効ではないか。

ともあれ、マエソ属の摂食戦略(7-1)に、(1)乏しい餌環境では“時間というCOST”はかけても“摂食のためのエネルギー支出”を節約する摂食行動様式を、また(2)豊かな餌環境では、断続的で効果的収獲(BENEFIT)をあげる様式をとり、(3)ともによいBENEFIT/COST(cost performance)**を挙げて生残るメカニズムがあることは示唆に豊む現実といえよう。

7-5 摂食戦略の研究

マエソ属について胃内容情報を用いて、その摂食戦略をいろいろな側面から解析を試み論議を加えた。これらはマエソ属の摂食行動生態を明らかにするものであることはもちろん(用いた材料が捕食者の摂食生態を時空的にも代表し得るものである)ので、同時に、得られた知見をもとに、他の魚類の摂食行動生態についても、関連知見を加えて、より一般的な摂食戦略⁶⁸⁾⁶⁹⁾⁷⁰⁾⁷¹⁾を論ずる可能性を探る試みでもあった。この試論を通じて、変化に富む現場の餌環境のなかで捕食者が生残るために、その種固有の形態・生理を持ちながらも、行動生態面でその場の状況に応じた摂食活動パターンを柔軟に使い分けられている可能性が示

* 註 Fig.3-2, -3, -4, -5, に見られる小型トカゲエソ群, マエソ群, 大型トカゲエソ群は, Ivlev の撰択指数を用いた分析結果によると, マエソ属魚類間にはあまり見られない食物競合関係を示唆している。この場合(Cruise(8))の8月の瀬戸内海ではカタクチイワシ資源はかなり豊富であり, (Table 7-1(8, 16))通常, ずれて分布する3群が集中している。優劣は, 小型トカゲエソ群>マエソ群>大型トカゲエソ群の順で, 劣位のものほど, 相対的に小型の餌を数多くとって, 生理的要求を充足させようとしている(Fig.3-1, 2, 3)。

** 註 CHARNOV(1976)⁷²⁾は, [A: 現に利用している資源に投資(investment)を続けて予期される今後のfitness], と[B: 新しい資源の“探索”に向うため利用している資源から離れて予期される今後のfitness]とを比較し, A>Bの時に, 滞留(stay), A<Bの時に移動(emigrate)するという“marginal value theory”理論を提唱し, PARKER and STUART(1976)は, “クソバエの配偶者(mate)探索”の研究でそれを具体化している。

唆された。言葉を換えれば“一連の摂食行動回路を通ずる全体としての行動制御機構”こそが、捕食者の生残りのための摂食戦略の中核・本質的部分であろう。近年、摂食戦略論として色々の接近が試みられ、捕食活動の実験的研究⁷²⁾⁷³⁾⁷⁴⁾も多く、いずれも貴重なものであるが、現場に於ける生残りの現実の解明のためには、一連の摂食行動回路を構成する要素部分についての研究に止まらず、回路全体についての研究が不可欠であろう。例えば、先に(7-2)に挙げたマサバ索餌群の摂食行動と群行動との間の相互関係などは、この2つの行動系を切離した研究だけでは解明されず、両者を全体として捕える接近法によって初めて解明されている。通常の水槽実験では“探索”過程を挿入することは出来ないので何等かの工夫をして設計された実験的研究も必要であろう。さらに、これまで述べてきたように、様々に変化する餌環境に即して適切な行動パターンを示しているように見える魚類の摂食戦略の背景には、環境変化に対する魚類行動の可塑性-学習能力-の存在⁷が示されている。これらの面の研究も摂食行動生態の解明を計る立場から不可欠なものと云えよう。

最後に、現場の摂食活動の現実を反映した材料を用いた消化管内容情報の収集と解析は、やはり摂食戦略研究の基盤であることを改めて強調して置きたい。“生き残り”の研究には、実験と現場がともに不可欠である。

引用文献

- 1) 西沢 敏ほか編：海の生物群集と生産，恒星社厚生閣 545 pp(1977)。
- 2) LE CREN et al, edit : The functioning of freshwater ecosystems., 588 pp., Cambridge Univ. Press, London (1980)
- 3) 花岡 資：魚類群集の構造，海の生物群集と生産，恒星社厚生閣，311 - 364 (1977)。
- 4) 多々良 薫：魚類漁業に及ぼす富栄養化の影響，沿岸海域の富栄養化と生物指標，恒星社厚生閣，123 - 147 (1982)。
- 5) 高橋善弥：瀬戸内海とその隣接海域産硬骨魚類の脊索構造による種の査定のための研究，内海区水研報 16，74pp. 122 pl. (1962)。
- 6) 堀田秀之：日本産硬骨魚類の中軸骨格の比較研究，研究成果 5，農林水産技術会議 155 pp. 69 pl. (1961)。
- 7) 多々良 薫，山口義昭，林 知夫：脊椎骨椎体による体長体重復元のための研究，内海区水研報 16，199 - 228 (1962)。
- 8) KARIYA, T., SHIRAHATA, S., NAKAMURA, Y. : An experiment to estimate the satiation rate of feeding in fish. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 34(1) 29-35 (1968)
- 9) 石渡直典：魚の摂餌に関する生態学的研究 I - VI，日水誌 34(6) 495 - 502, 34(7) 604 - 607, 34(8) 691 - 694, 34(9) 781 - 791 (1968)。
- 10) BRETT, J.R., and D.D. GROVES: Physiological energetics. in "FISH PHYSIOLOGY, 8", 280-352, Academic Press, New York (1979)
- 11) 林 知夫：摂食活動におけるマエソ・トカゲソ間の競争，24 大会講演要旨，日生態学会広島 p.66 (1977)。
- 12) 狩谷貞二，高橋正雄：マサバの摂餌行動について，日水誌 35(7) 619 - 623 (1969)。
- 13) 堀田秀之：カツオの餌付に関する研究 II 群の社会的構造による餌付の促進・抑制，東北水研報 17, 31 - 37 (1960)。
- 14) 林 知夫：魚類の食性調査から摂食戦略まで，(4) カツオ一本釣り漁業と“餌付”，海洋と生物 4(6) 411 - 416 (1982)。
- 15) 青山恒雄：マアジの消化曲線，西水研報 15，29 - 32 (1958)
- 16) 堀田秀之，中嶋純子：マアジの摂餌に関する実験的研究，西水研報 36，75 - 83 (1969)。
- 17) 土津井憲彰：カンパチの胃内容物量と摂餌量との関係，水産増殖 29(1) 10 - 12 (1981)。
- 18) 狩谷貞二，高橋正雄：マサバにおける胃内容量と摂餌量との関係，日水誌 35(4) 386 - 390 (1969)。

- 19) 狩谷貞二, 堀田秀之, 高橋正雄: マサバの胃容量と胃粘膜 との関係, 日水誌 35 (5) 441 - 445 (1969)。
- 20) SUYEHIRO, Y.: A Study on the digestive system and feeding habits of fish. *Jap. J. Zool.* 10(1) 115-119 (1942)
- 21) 伊藤嘉昭: 個体数調査法(統計), 動物生態学実験法(上) 25 - 49, 古今書院, 東京 (1977)。
- 22) 林 知夫, 山口義昭: 魚食性底魚類の食性に関する研究, 内海水研報 15 p.66 (1962)。
- 23) PARKER, G.A. & R.A. STUART: Animal behavior as a strategy optimizer: evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds. *Amer. natur.*, 110, 1055-1076 (1976)
- 24) IVLEV, B. C. (児玉康雄, 吉原友吉訳): 魚類の栄養生態学-魚の摂餌についての実験生態学, 新科学文献刊行会, 米子, .261 pp (1965)。
- 25) WERNER, E.E.: Species packing and niche complementarity in three sunfishes., *Amer. Natur.*, 111, 979, 553-579 (1977).
- 26) GATES, D.M.: *Biophysical ecology*. 611 pp., Springer-Verlag, New York (1980)
- 27) GONZALES, R.C., N. K. HOLMS and M.E. BITTERMAN: Asymptotic resistance to extinction in fish and rat as a function of interpolated taining. *J. Comp. physiol. psychol.* 63, 342-344.
- 28) 中野洋子, 高橋正雄: マダイの食餌条件反応-I. マダイの輸ぐり反応の形成と消去, 58 秋季大会講演要旨集 69, 福岡, 日水学会, (1980)。
- 29) HOBSON, E.S.: Predatory behavior of some shore fishes in the Gulf of California. *U.S. Fish. Wildl. Serv. Res. Rep.* 73: 1-92 (1968)
- 30) HAYASHI, T., Y. YAMAGUCHI, and T. HANAOKA: Preliminary report on diurnal feeding activities of genus Saurida, *Records Oceanographic Works in Jap., Spec.* 4, 151-158 (1960).
- 31) 通山正弘: マエソ・ヒメジの摂食活動の日変化について, 南水研報 9, 84 - 91 (1958)。
- 32) HYATT, K.F.: Feeding strategy. in *FISH PHYSIOLOGY*, 8, 71-119, Academic Press, New York (1979)
- 33) KEAST, A. and WEBB, D.: Mouth and body form relative to the feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. *J. Fish. Res. Board Can.* 23, 1845-1867. (1966)
- 34) BEAMISH, W.H.: Swimming capacity. in *FISH PHYSIOLOGY* 7 (eds. W.S. HOAR & D.J. RANDALL 101-189, Academic Press, New York (1978)
- 35) LANCHESTER, B.S. & R.E. MARK: Pursuit and prediction in the tracking of moving food by a teleost fish *Acanthaluteres spilomelanus*, *J. exp. Biol.*, 63, 627-645 (1975).
- 36) HATANAKA, M., and M. TAKAHASHI: Utilization of food by mackerel *Pneumatophorus japonicus*. *Tohoku J. Agric., Res.* 7, 51-57 (1956)
- 37) 狩谷貞二: 摂餌に関する諸問題, 水産増殖, 臨時号 6 33 - 50 (1966)。
- 38) 河野秀雄, 能勢幸雄: 魚の摂餌量と増重量の関係 I, 日摂餌量が最大になる投餌回数, 日水誌 37 (3) 169 - 175 (1971)。
- 39) 石渡直典: 魚の摂餌に関する生態学的研究Ⅵ, 投餌回数と飽食量との関係, 日水誌 35 (10) 979 - 984 (1969)。
- 40) 小坂昌也: キアッコウの食生活, 東海大学紀要 1 51 - 70 (1966)。
- 41) LOUKASHKIN, A. S.: On the diet and feeding behavior of the Northern Anchovy, *Engraulis mordax* (GIRARD). *Proc. Calif. Acad. Sci. Fourth Ser.* 32 (13) 419-458. (1970).
- 42) LEONG, R.J.H. and C.P.O'CONNELL: A laboratory study of particulate and filter feeding of the Northern Anchovy (*Engraulis mordax*), *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 26, 557-682. (1969).
- 43) O'CONNELL, C.P.: The interrelation of biting and filtering in the feeding activity of the Northern Anchovy (*Engraulis mordax*), *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 29, 285-293. (1972)
- 44) NEMOTO T.: Feeding pattern of baleen whales in the ocean. in *MARINE FOOD CHAIN* (ed. J.H. STEELE, 241-252. Oliver & Boyd, Edinburgh. (1970)
- 45) JANSEN, L.: Feeding modes and prey size selection in the Alewife (*Alosa pseudoharengus*), *J. Fish. Res. Bd. Can.* 33, 1972-1975. (1976)

- 46) JANSEN, J. : Feeding behavior repertoire of the Alewife, *Alosa pseudoharengus*, and the Cisscoes *Coregonus hoyi* and *C. artedii*. : *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **35**, 249-253. (1978)
- 47) HICKLING, C.F. : A contribution to the natural history of the English Grey Mulletts (Pisces, Mugilidae)., *J. Mar. Biol. Ass.*, **50**, 609-633. (1970)
- 48) LIEM, K.F. : Adaptive significance of intra- and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. *Amer. Zool.*, **20**, 295-314. (1980).
- 49) WERNER, E.E. and D. J. HALL : Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*)., *Ecology.*, **55**, 1042-1052. (1974).
- 50) FRYER, G. & T. D. ILES: The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa. Oliver & Boyd, Edinburgh. (1972)
- 51) 今林博道, 花岡 賢, 高森茂樹: 生物群集内における稚魚期および若魚期のマダいの摂餌生態- I, 南西水研報 8 101 - 111 (1975)。
- 52) POPOVA, O.A : "The predator prey" relationship among fishes. in "The biological basis of freshwater fish production" (S.D. Gerking, ed.) pp.359-376. Blackwell, Oxford (1967)
- 53) WERNER, E.E., D.J. HALL, D.R. LAUGHLIN, D.J. WAGNER, L.A. WILLSMANN and F.C. FUNK; Habitat partitioning in freshwater community. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **34**, 360-370. (1977)
- 54) 川那部浩哉, 須永哲雄, 植松辰美: メダカ類の摂食行動, 森田・久保田編, 現代の行動生物学 2, 摂食行動のメカニズム 181 - 198 産業図書, 東京 (1982)。
- 55) 大口 修: イトヨの捕食行動, 森田・久保田編, 現代の行動生物学 2, 摂食行動のメカニズム 199 - 215 (1982)。
- 56) NEIL, S. R. and J.M. CULLEN : Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *J. Zool.*, **172**, 549-569 (1974)
- 57) MAJOR, P.F. : Predator-prey interaction in two schooling fishes. *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. *Animal Behaviour*, **26**, 760-777. (1978).
- 58) BERTRAM, B.C.R. : Living in groups: predators and prey. in *BEHAVIOURAL ECOLOGY, an evolutionary approach* (eds. J.R. KREBS & N.B. DAVIES) 64-96. Blackwell Scientific Pub., Oxford (1987)
- 59) 林 知夫: 魚類の生物生産に関与する諸要因としての餌料環境ならびに魚類の摂餌選択性, 日水誌 **36**(3) 310 - 315 (1970)。
- 60) MACARTHUR, R.H. & E.R. PIANKA : On the optimal use of a patchy environment. *Amer. natur.*, **100**, 603-609 (1966)
- 61) 多々良 薫: 瀬戸内海におけるマエソの資源生物学的研究, 内海水研報 **22**, 1 - 64 (1965)。
- 62) 梶山英二: 鯛, 143 pp. 杉山書店 (1937)。
- 63) 小島喜久雄: 油谷湾における若令期マダいの成長, 西水研報 **56** (1981)。
- 64) 畔田正格, 池本麗子, 東 幹夫: 志々伎湾における底生生活期マダイ当才魚の分布と成長, 西水研報 **54** (1980)。
- 65) 木曾克裕: 平戸島志々伎湾におけるマダイ当才魚個体群の摂餌生態- I, 成長にともなう餌料の変化その年変動, 西水研報 **54** (1980)。
- 66) 三村 元, 林 知夫, 高橋正雄, 福永辰広: 百島の廃止塩田改造池におけるマダイ稚仔魚の生態, (未発表)。
- 67) 林 知夫: 魚類の食性調査から摂食戦略論まで (3) 当才マダいの食生活と生き残り, 海洋と生物 **16** 322 - 328 (1981)。
- 68) SHOENER, T.W. : Theory of feeding strategies., *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2**, 369-404. (1971).
- 69) SHOENER, T.W. : Resource partitioning in ecological communities., *Science*, **185**, 27-39. (1974)
- 70) SWINGLAND, I, R, & P.J. GREENWOOD: The ecology of animal movement., Clarendon press, Oxford, (1983).
- 71) KREBS, J.R. & N.V. DAVIES : An introduction to behavioural ecology, 292 pp, Blackwell Scientific Pub., Oxford. (1981).

- 72) ELMER, R.W. and R.N. Hughes: Energy maximization in the diet of the shore crab, *Carcinus maenas*. *J. Animal Ecol.*, **47**, 103-116. (1978)
- 73) KISLALIOGLU, M, and R.N. GIBSON: Prey 'handling time' and its importance in food selection by the 15-spined stickleback, *Spinachia spinachia* (L.), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **25**, 151-158, (1976)
- 74) WERNER, E.E. : The fish size, prey size, handling time relation in several sunfishes and some implications. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **31**, 1531-1636. (1974)
- 75) 林 知夫: 魚類の食生調査から摂食戦略まで(2) マグロ類の胃内容物調査と餌の復元, 海洋と生物 **14** 162 - 169 (1981)。
- 76) O' CONNELL, C.P. & J.R. ZWEIFEL : A laboratory study of particulate and filterfeeding of the Pacific mackerel, *Scomber japonicus*., *Fish. bull.*, **70** (3) 973-981 (1972)
- 77) CHARNOV, E.L. : Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.*, **9**, 129-136. (1976).

SUMMARY

1) **Introduction:** Stomach contents are a first hand clue to the feeding activities of fishes. However, due to the complexity of biotic phenomena it is very difficult to reach a clear understanding of their relationship to feeding strategies. Here, some trails were made using various perspectives based on the stomach contents of the Lizard fish.

2) **Material and Method:** Prey are often found in varying degrees of digestion within the stomach. In order to estimate the food intake of the fish, it is thus necessary to reconstruct to the original the weight of each prey item. Thus, ration size(r), the summation of the weights of individual prey found in the stomach, restored to their original size based on length/weight and/or vertebral column segment size/body length relationships⁵⁾⁷⁾, was deemed a more accurate indicator of feeding than the unaltered stomach content weight, (f). The Lizard fish (*Saurida elongata* and *S. undosquamis*) were selected for analysis from 12 systematic experimental trawls conducted throughout the eastern Seto Inland Sea of Japan, Tab.2-1. See Notation & Abbr., Tab. 2-2.

3) **On Ration, Prey Size and Satiation in the Field:** For the predator, the most favorable circumstances naturally occur when prey resources are abundant during a feeding period (Cruise 8). The quantity of prey ingested by the Lizard fishes ranged widely though composed mainly of one to several Anchovies, Fig. 3-2, while the number of prey ingested varied according to the size of individual prey. That is, an inverse relationship existed between the number of prey ingested and prey size with fewer prey being ingested when prey were larger, Fig.3-3. Also, the interval between feedings for predators grouped according to the number of prey items found in the stomach indicates that the feeding intervals varied with prey number, Fig.3-4. In addition Fig.3-5 the size of the last ration was estimated from the relative stomach contents just prior to (f) and the amounts of food ingested during the last feeding bout (F). Combined with data on the physiological maximum of these species, it was found that the Lizard fish, while possessing the capacity to feed at levels up to 40% of its body weight, does not normally do so in the field, Fig.3-1, and once satiated, subsequent prey

were not ingested until the stomach contents are reduced by digestion to roughly half of the satiation level. Thus, there appears to be a cessation of feeding by fishes in the field when ecological satiation is achieved.

4) **On the Probability of Prey Ingestion in the Natural Environment:** In the course of time after the ingestion of a prey item the stomach contents change in the following manner: P (Ingested prey identifiable) — A (Amorphous contents) — E (Empty stomach), Fig. 4-1. From this, one schematical model of feeding activities at the group level, using P, A and E as criteria, was devised, Fig. 4-3A. From initial analysis based on the premise that prey are distributed at random in space, possible compositions of P, A and E were found located on the lines defined by the points a-b-c-d-e, Fig. 4-3B. These points correspond to those of Fig.4-3A. Looking at the data from several cruises, one can see that this assumption is very seldom supported by actual field data, Fig.4-2. Subsequently, the more probable assumption that prey distribute in patches in spaces implies a negative binominal distribution:

$$(q-p)^{-k}$$

After simulations using variable parameters of m and P , smaller k values, which imply that prey are distributed with increasing patchiness, are located nearer to E between the A-E axis for any level of P . The level of P in turn, implies the abundance of prey resources, Fig.4-4, Fig.4-5. Thus, we can read from the informations concerning P , A and E that the chances of ingestion of prey by any group of predators in the field comes not only from the abundance of prey resources but also from the usually patchy spatial distribution of the prey.

5) On the Cost of Prey Ingestion in the Field

5-1) Quantity of ingested prey and the occurrence of empty stomachs: The quantity of prey ingested by predator groups fluctuated widely, Fig.5-1A, while there was a clearer correlation between average prey size and predator size, Fig.5-1B. Also, for predator groups, there was an inverse relationship between the size and number of prey ingested, Fig.5-1C. No significant change in the average prey size in relation to the per cent of predators with empty or near empty stomachs (%E') was found, Fig.5-2B. However, a clear inverse relationship exists between the quantity of ingested prey and %E', Fig.5-2A. As the occurrence of empty stomachs indicates the failure of predators to ingest prey, at least within the previous 24hrs., these results indicate that the chance of encountering prey strongly influences the amount of food ingested by predators at the group level, i.e. the gains. Thus, the predator must often expend some period of time before it encounters any prey item.

5-2) Cost of handling prey by taxa and size: Lizard fish prey ordinarily on several prey taxa over a wide range of prey sizes (w/W), as shown in Fig.5-3 (for instance Cruise 5). The main prey taxa found year round in the diet of Lizard fish differ by number and weight, Fig.5-4A; in profile, Fig.5-4B; and in relative size, $1/L$, w/W , Fig.5-4C. Although short-stout prey Fig.5-4B(1)-(6) appear more beneficial by weight, they actually occupy less than 30% of the diet (Fig.5-4A). On the contrary, slender prey, including anchovies which were dominate, occupy almost 50% of the diet.

The posture in the stomach of ingested prey, i.e. the per cent of prey ingested from the head, differed in relation to the size ($1/L$) of the prey, Fig.5-5. These results may suggest that short-stout prey with spines and larger prey require more of less greater "handling" efforts on the part of the predator. Exceptions would include Dragnets Fig.5-4B (6) which, having a distinct projection on the opercle, would be a more difficult prey to handle. The posture of the anchovy in the stomach, in relation to size, differed from other prey taxa, suggesting a difference in the "approaching" and "handling" of the pelagic school-forming prey as compared with other demersal prey taxa.

6) On the Cost-Benefit Relationships of Food Intake for Predators in the Field: from "searching" to "ingestion"

6-1) **The feeding behavior circuit:** The feeding behavior of the Lizard fish is described by the following sequence: Searching — Handling — Digestion — Appetite — Searching, Fig.6-1. This circuit would close when the volume of ingested food is reduced to, or below, the ecological satiation level (1). Within this behavioral scheme, an abbreviated circuit becomes manifested when a hungry predator successively encounters small prey at a rate at which searching time becomes inconsequential (2).

6-2) Cost-Benefit Model — Its application to field data:

The following model of the Cost/Benefit relationships is proposed, Fig.6-2. Cost = $t_s + t_h$ where t_s = time spent searching, expressed by $E\% = (E\% + r A\%)$, and t_h = handling expressed by the product of (prey size) and (no. of prey ingested). Benefit = r (the quantity of ingested prey). r values follow the curve defined by the equation, $r = R(1 - \alpha^t)$, having an upper asymptot at R . The efficiency of Benefit/Cost $\tan \theta = r/(t_s + t_h)$ increases to a maximum, as shown by the tangent line in Fig.6-2, and then decreases as r approaches R .²³⁾

Simulations of the model were carried out graphically using data of cruises from May to August, Fig.6-3. Various sets of the parameters R , r/R , t and α , derived from the simulations, are shown, R and r , Fig.6-4; r/R and t_s , Fig.6-5A and r/R and α , Fig.6-5B.

As shown schematically in these three figures, r/R values are rather low when R (prey abundance) is high, Fig.6-4, and when t_s (searching cost) and/or α ($1/\alpha =$ the easy of handling of the prey) are small, Fig. 6-5A and Fig.6-5B, respectively. These results indicate that when prey resources are generally abundant, predators halt exploitation of a food resource at a relatively low level to begin searching for a new patch, as there is a great probability of finding one after a short search time. In contrast, under ordinary circumstances, i.e. daily conditions, Lizard fish behave as efficient predators based on energy savings, though for such a sit-and-wait predator "searching costs (t_s)" may be considerable by time scale.

7) DISCUSSION: ON THE FEEDING STRATEGIES OF PREDATORS

7-1) **Cost-Benefit strategy in variable food resources environments:** Results from the analysis of Costs (searching and handling), Benefits (ingested food) and prey occurrence (total number of individuals for each prey taxa found in the stomachs of predators) are shown in Tab.7-1. The data have been grouped (A-F) by the parameters R , r/R , t_s ,

α , Fig. 7-1. For instant, general features within some of these groups include; *Group A*: These predators ingested many prey individuals ($\Sigma n/P = 2.0$), dominated by unknown larval fish (T.L. = 20–30mm). These predators received low benefit (r), after relatively higher exploitation of a poor food resources environment ($R = 3$). In contrast, *Group F* predators ingested medium numbers of prey ($\Sigma n/P = 1.2 - 1.6$), dominated by anchovies. Benefit was good ($r = 8-11$) after relatively lower exploitation ($r/R = 30 - 60\%$) of a plentiful food resources environment ($R = 13 - 20$). Further more, *Group D* predators ingested a medium number of prey ($\Sigma n/P = 1.3 - 1.5$), composed of many species of demersal fishes, such as gobies, codlets, sand lance, dragnets, and shrimps, etc. with a relatively lower occurrence of anchovies. Benefit was poor ($r = 4-6$), after relatively medium exploitation ($r/R = 70 - 78\%$) of a poor resources environment. The alternation of feeding behavior in response to changes in the prey environment infers that Lizard fish can behave as if efficient Cost-Benefit decision makers⁷¹⁾, that is, adopting the most cost-effective feeding behavior in response to its immediate prey environment. This adaptability, in turn, naturally assumes the ability to control its feeding behavior according to its surroundings.

7-2) Satiating, physiological food storage capacity and discontinuous feeding in the field: Among fishes, the storage capacity of the digestive systems ranges widely, as for example, from continuously feeding stomachless fishes, e.g. Goldfish, to voracious sit-and-wait feeders, e.g. Goose fish.⁸⁾³⁷⁾ Discontinuous feeding behavior is often associated with the morphology and physiology of the digestive system,²⁰⁾ and in addition, with the ability to ingest a wide range of prey sizes and types. Furthermore, there is a relationship between feeding strategies and prey resources, that is, in terms of the abundance and spatial distribution of the prey. In general, predators which eat large but less abundant prey often have large stomachs and *vice versa*. Thus, taken together, there appears to be an interrelationship among the morphology of the digestive system, feeding strategies and prey resources.³²⁾³³⁾

Feeding schools of Mackerels and Skipjack migrate over a wide area and, after searching, encounter prey patches at intervals. However, in general, they do not satiate to their physiological capacity but reform into schools and renew searching behavior after some sub-maximal degree of satiation. Thus, a trade-off between two separate behaviors, i.e. feeding and schooling, appears to be operating.¹²⁾¹³⁾ In this regard, changes in behavior within the feeding sequence of the pelagic, migratory predators can be analysed as if based on efficiency criteria.

Generally speaking, fusiform shaped fishes, e.g. Anchovies, Mackerels, Skipjacks, Tuna, etc., including such divergent sit-and-wait fishes, such as Lizard fish and Goose fish, feed on large, beneficial prey whenever possible. However, when prey resources are poor, these fishes will also feed on small, less profitable prey. For Lizard fish, there is similarly, a change in the feeding behavior between sit-and-wait feeding on benthic prey and mobile searching behavior for pelagic prey based upon the prey resource environment.

7-3) **Prey size, breadth of diet and feeding modes:** The relative size of the prey ingested (w/W) ranges widely in the field and this has also been confirmed for fishes held in aquaria, Fig. 7—2.²⁴⁾²⁵⁾ In addition, the range of prey taxa exploited in the field by any predator is, in general, also wide, except for those true specialist such as *Plecoglossus altivelis*. A further phenomenon found in nature is the alteration of the feeding mode of the predator, as is the case for the anchovy, whose feeding behavior changes from continuous filter feeding within minute plankton swarms to biting when some profitably exploitable quantity of large but ingestible prey is encountered.⁴¹⁾⁴²⁾⁴³⁾ Similarly, behavioral diversity related to feeding is not as uncommon as generally conceived,⁴⁴⁾⁴⁵⁾⁴⁶⁾⁴⁷⁾ even for such apparently specialized chichlids as *Peterotilapia*.⁴⁸⁾⁵⁰⁾ Discontinuous feeding type predators, in general, have a substantial breadth of diet⁴⁹⁾, that is, they have developed the abilities to exploit a more or less wide range of prey taxa and prey size. This phenomenon is reflexed in the diversity of feeding modes exhibited by these predators depending on the characteristics of the prey. In this regard, choice of a suitable prey item by taxa or size, connected with the choice of feeding mode, if necessary, can be viewed as if based on Cost-Benefit feeding principles.

7-4) **“Persisting with” or “Shifting from” the prey environment:** The short-term retainment of information pertaining to the prey environment can be expected to have some influence on whether a predatory fish decides to ‘persist with’ or ‘shift from’ a particular prey patch or location, i. e. “habitat”. In the situation where the main prey items are spatially well-dispersed demersal prey, and thus searching costs become a sizeable component of total costs, the predator would naturally avoid lengthy migrations and try to exploit this poor prey environment as thoroughly as possible; initially attacking nearby/easily handled prey and progressively increase searching time and/or attack less easily handled prey. Thus, the efficiency of feeding activities in such a situation would gradually decrease. On the contrary, where patches of super-abundant pelagic prey occur, a predator would be expected to exploit at first weaker, smaller and/or easily captured prey around the periphery of the patch. Over time, the efficiency of feeding at a given patch would gradually decrease as these preferred prey items diminish. At some point, the predator would begin searching for a new prey patch as the super-abundance of prey in the overall environment would influence the expectations of encountering such a patch within a relatively short time. As a consequence, prey resources which move and/or migrate would eventually be expected to induce similar behavioral responses in the predator, in the latter case. Theoretically, a predator ‘should persist with a given resource until the gain rate in that resource is reduced to become equal to the maximum mean rate obtainable from the total environment’.²³⁾⁷⁷⁾

In conclusion, the feeding behavior of the Lizard fish can be visualized as a set of decisions based on Cost-Benefit principles, i.e. persisting at or shifting to a new habitat in search of prey, depending on the prey environment.

7-5) Notes: In short, each predator has its own specific features concerning feeding. These include morphological and physiological adaptations, as well as, behavioral abilities to adapt to variable ecological circumstances. Both of these aspects are simultaneously critical to its survival. Thus, a study of feeding strategy, which means to clarify the basic principles of feeding behavior, should be designed to embrace both of these aspects concurrently. For an investigation of this type, well designed experiments in aquaria and/or field observations will be powerful weapons, if suggested by the previous analysis of actual field data. In particular, careful attention should be paid to the difficulties of designing such experiments which aim to clarify the processes involved in "searching" for a discontinuous feeder and also, to those studies based on stomach content analysis.