

川浦川における希少種ネコギギの生息個体数と分布

渡辺勝敏¹・伊藤慎一郎²

¹〒108-8477 東京都港区港南4-5-7 東京水産大学魚類学研究室
現住所：〒164-8639 東京都中野区南台1-15-1 東京大学海洋研究所
(電子メール：watanak@ori.u-tokyo.ac.jp)

²〒514-8507 三重県津市上浜1515 三重大学生物資源学部

(1997年9月17日受付；1998年11月25日改訂；1998年12月3日受理)

キーワード：ギギ科，絶滅危惧種，保全，長良川水系，個体数推定

魚類学雑誌
Japanese Journal of
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 1999

Katsutoshi Watanabe* and Shin'ichiro Ito. Population size and distribution of *Pseudobagrus ichikawai*, an endangered bagrid catfish, in the Kawaura River. Japan. J. Ichthyol., 46(1): 15-30.

Abstract The population size of the endangered bagrid, *Pseudobagrus ichikawai*, in the Kawaura River and its tributary, the Tsuzuya River (Nagara River system), was estimated by a combination of night-visual-census and mark-release-recapture methods in 1996. The fish were distributed in patches in reaches of 6 km (Kawaura R.) and 2 km (Tsuzuya R.) out of 11 km surveyed. Visual counts in all 235 pools in the surveyed area and mark-release-recapture experiments in five selected pools indicated that a correction factor of ca. 4.3 times was necessary for the former, a total of 1460 ± 100 SE fish being present in pools. The total population including that in riffles was estimated as being less than twice that in the pools, with 40-50% of the total population constituting the reproductive group. The effective population size was likely to be less than this proportion, owing to a sex ratio bias towards females. Larger pools tended to be occupied by greater numbers of fish, both the number and density of fish in a pool being positively correlated with the number of fish in neighboring pools. These results suggested that movement between the pools is important for the persistence of the *P. ichikawai* population, which is presently somewhat fragmented by many weirs on the river.

*Corresponding author: Laboratory of Ichthyology, Tokyo University of Fisheries, 4-5-7 Konan, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan. Present address: Ocean Research Institute, University of Tokyo, 1-15-1 Minamidai, Nakano-ku, Tokyo 164-8639, Japan (e-mail: watanak@ori.u-tokyo.ac.jp)

ネコギギ *Pseudobagrus ichikawai* はナマズ目ギギ科に属する淡水魚で、伊勢湾と三河湾に流入する河川にのみ分布する日本固有種である(中村, 1963; 丹羽, 1967)。本種は最大で標準体長が13 cm程度の小型魚であり、主に中流域の緩流部の岩の間隙などを隠れ家として利用する夜行性の魚種である。

ネコギギは、その狭く独特な分布から生物地理学的に貴重な種として1977年に国の天然記念物に種指定されており、また、環境庁のレッドデータ

ブックに絶滅危惧種として掲載されている(環境庁, 1991)。本種はもともと分布河川の中流部で普通に見られた種であるが、特に1970年代頃から河川改修やダム建設、水質汚染などにより急激に減少し、現在も各地で個体群の縮小や絶滅の危機にある(渡辺, 1997)。ネコギギは環境の悪化に敏感な種であり、その生息環境の保全は本種だけでなく、河川中流域の生物多様性の保全のためにも重要である(渡辺, 1992, 1997)。しかし、これまで基礎的な分布調査(環境庁, 1982; 渡辺, 1997

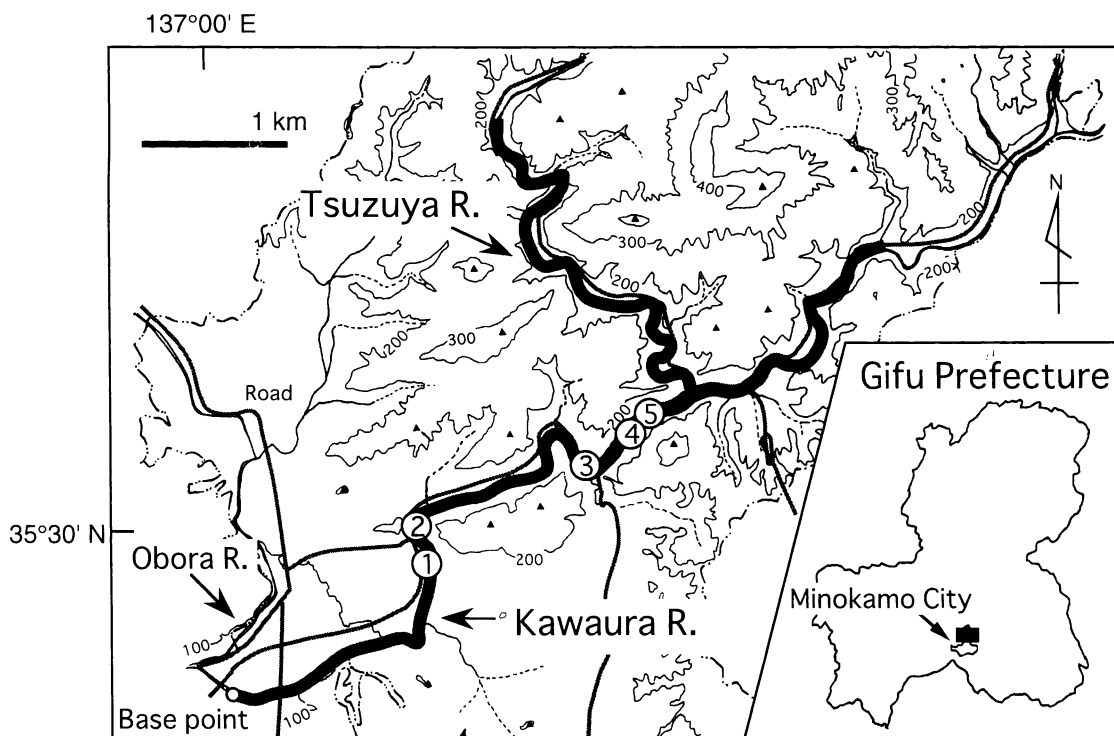


Fig. 1. Map of the study area (bold stippled line) and location of pools for mark-release-recapture investigations (1, Pool K42; 2, K43; 3, K70; 4, K77; 5, K78; see Methods).

など)や生活史の研究(Watanabe, 1994a, 1994b; 渡辺, 1995など),あるいは河川工事の際などに緊急保護的な対策(渡辺, 1991)が行われた他には,本種の保全に関して組織的,計画的な方策は行われてきていない。

野生個体群の保全を考える上で,個体数やその変動を把握することは重要である。また,個体数変動や存続可能性の解析や予測を行うためには,分布様式を明らかにする必要がある(Primack, 1993)。しかし,河川の比較的広範囲にわたって分布するような淡水魚については,生息個体数の推定は方法的・労力的に困難である。これまで日本の河川では,渓流域のサケ科(名越ほか, 1982; Nakano and Nagoshi, 1985)やカジカ科魚類(名越・村上, 1980),あるいはコイ科魚類(牧, 1973; 1976; Tatsukawa and Mizuguchi, 1981)などで個体数や現存量,生産速度などの推定が行われている。しかし,それらはある個体群の生息範囲の一部における推定であり,個体群全体の生息密度分布について統計的な推定はなされていない。澤志ほか(1992)は,いくつかの河川において生息個体数のリウキュウアユの生息個体数を潜水目視により推定しているが,目視個体数と実際の生息個体と

の関係は明らかでない。さらにネコギギのような夜行性で隠れ家に潜む魚種では,生息の確認すら難しい場合があり,これまで本種の生息数や分布に関する定量的な報告はない。

本研究は,ネコギギの保全・管理のための基礎的情報を得るために,孤立した1つの地域個体群を対象として,その全生息個体数と分布様式を明らかにすることを目的として行った。数kmにわたる生息範囲全域について,潜水目視による個体数計数と標識再捕法を組み合わせる方法により,本種の主生息場所である淵や平瀬におけるネコギギの総個体数を推定した。そしてその分布と河川構造などとの関係を検討し,特に本種の保全という観点から本種個体群の存在様式について考察を行った。

材料と方法

調査場所と河川形態

調査は岐阜県美濃加茂市北部を流れる長良川水系津保川支流の川浦川(総流程約17km)とその支流甘屋(つづや)川(同約6km)で行った(Fig. 1)。調査範囲は,1990年から1991年にかけて行った予

備的な分布調査で把握されたネコギギの分布域を含むように設定した。川浦川では津保川合流点の上流約4 kmの標高90 m地点にある堰堤を基準点とし、そこから7.1 km上流の標高151 m地点にある堰堤までを調査域とした。甘屋川は川浦川の基準点より4.9 km上流の標高132 m地点で合流し、調査域は合流点から3.5 km上流の標高175 m地点にある堰堤までとした。調査域は山間の河川中流域であり、瀬と淵が交互に繰り返すBb型(可児, 1971)の河川形態を示した。調査域内のほとんどで、川浦川では左岸が、甘屋川では右岸が山に面した自然な川岸となっており、その反対側はコンクリート護岸となっていた。

個体数推定のための調査では、水深約30 cm以上の淵、平瀬とトコを含む緩流部(以下、便宜的に単に淵と記す)を調査単位とし、調査域内のそれらすべてを調査の対象とした。水深が浅く、流れが速い早瀬では定量的な観察が困難であり、また予備調査や本調査の過程で、ネコギギがほぼ緩流部に限って生息することが分かっているので、早瀬などの調査対象外の場所では調査対象域と比較して生息個体数がきわめて少ないものと見なした。

調査に先立つ1996年5月の平水時に、調査域全域にわたって右岸沿い25 mごとに目印を設置し、すべての淵について基準点からその下端までの距離と淵の流程長を記録した。淵には下流から通し番号を付けた(川浦川, K1-; 甘屋川, T1-)。各淵について、淵型(M, 蛇行型; R, 岩型; S, 基底変化型[堰堤上下の淵を含む]; T, トコ)(水野・御勢, 1972)、水深(最深部が1 m未満か、以上か)、および優占する底質(G, 礫; M, 泥; R, 岩; S, 砂)を記録した。また、取水堰堤と落差工を含む堰堤の位置を記録し、25 mごとに流幅を測定した。

川浦川と甘屋川には高さ約50 cm以下の小規模のものを除いてそれぞれ10個の堰堤があった(Fig. 2a)。これらすべての堰堤に魚道はなく、通常的水位ではネコギギの上流への移動は不可能な状況にあった。流幅は、川浦川では1.2–20.7 m、平均9.1 m、甘屋川では1.3–10.1 m、平均4.3 mであった。両河川とも上流に向かって流幅が狭くなる傾向があったが、堰堤などの影響により、地点によって流幅は大きくばらついた(Fig. 2b)。

川浦川には133個、甘屋川には102個の淵が認められ、流程長は前者で2–260 m、平均26 m、後者で2–81 m、平均18 mであった(Fig. 2c)。淵が流程

に占める割合は、500 mごとの区間を分けると、全体で16–75%であり、川浦川では平均51%、甘屋川では平均54%と両者間に有意な差はなく(Mann-WhitneyのU検定, $p>0.2$)、また流程に沿った一定の傾向も認められなかった(Kendallの順位相関検定, $p>0.05$)。

個体数推定

夜間潜水目視による個体数計数 調査域全域にわたって、全数捕獲や標識再捕法などの労力的・時間的コストがかかる調査を行うことは現実的でない。そこで本研究では、まず夜間の潜水目視計数により全域の淵における相対生息個体数を推定した。そしていくつかの淵の生息個体数を標識再捕法により推定し、目視による発見率を求めた。この発見率と全域の目視計数データから調査域全域の個体数を推定した。淵以外の場所の個体数は、淵よりも密度が低いものとして、流程長から概算した。

全域の目視計数は、当才魚が生まれる前の1996年7月12–14日の連続した3夜に、川浦川、甘屋川の順で下流から上流方向に計16時間20分をかけて1回行った。この季節にネコギギの夜間の活動性の時間的な変化はほとんどないことが分かっている(渡辺, 1995)。目視計数は各淵を単位として行い、懐中電灯を用いて全体を1回くまなく目視で探索して、観察されたネコギギを計数した。計数は下記の標識再捕調査の際の計測結果から、1才魚(\leq 標準体長[SL] 50 mm)、2才雌(60–80 mm SL)、3才以上の雌(>80 mm SL)、2才雄(80–100 mm SL)および3才以上の雄(>100 mm SL)に分けて行った。2才以上の雌雄の判別は、調査時が産卵期の直前であり、雌の腹部が成熟により顕著に膨らんでいたことにより目視で可能であった。全域目視計数時の水温は16–20°C(平均18°C)であった。目視計数データの標本誤差を推定するために、1996年7月15日と20日に3カ所の淵(K43, K76, K77; Fig. 1)で各5回の目視計数を行った。この際の平均水温は19–20°Cであった。

標識再捕法 予備調査により、標識再捕調査が可能であるような比較的的生息個体数が多い5つの淵(K42, K43, K70, K76, K77; Fig. 1)を選んだ。それらにおいて、1996年5, 6, 7, 9月の4回(淵K70では6月と9月の2回)、各回1–3夜、標識放流・再捕調査を行った。ネコギギは手網により捕獲し、2-phenoxy-ethanolによる麻酔下で標準体長と体重

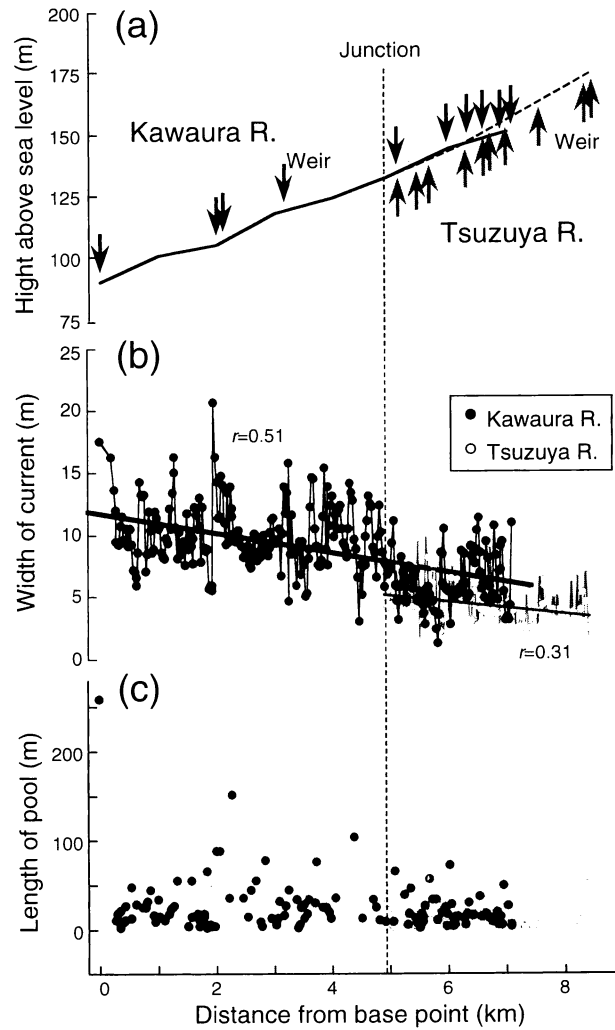


Fig. 2. River profiles and location of weirs (a), width of water current (b) and length of pools (c) of the Kawaura and Tsuzuya Rivers.

を計測し、雄性生殖突起の有無により雌雄を判別した。各個体には、ラテックス蛍光入墨標識液（遊佐技術士事務所製）を色と部位を組み合わせ皮下注射し、個体識別を行った（Watanabe, 1994a）。体長分布から、前述のように1才（前年出生群）と雌雄各2才、3才以上の年齢グループが明瞭に判別された。

目視計数を行った7月における生息個体数を推定するために、次の3通りの標識再捕法による個体数の推定を試みた：(1)移出入を考慮に入れた、Leslie (Jolly-Seber)の3点法（小標本の補正式；小野, 1967参照）による推定；(2)移出入の効果が無視できると考えて、7月と9月のデータから Petersen法の小標本の場合の補正法である Chapmanの式（伊藤・村井, 1977参照）を用いた推定；(3)

数日以内に限って移出入の効果が無視できると考えて、1回に2夜以上の調査を行った場合にそれらの中でChapmanの式を用いた推定。これら3つの方法において推定された個体数とその分散は不偏推定値である。(1)の分散は一般に大きく、また(2)では分散は一般に小さいが、移入が無視できない場合に個体数が過大推定となる。(3)では、7月には各淵で1日しか調査を行わなかったため、直接的に7月の推定ができなかった。第4の推定（方法(4)）として、(1)–(3)による推定結果を比較して、誤差分散の大きさや他の推定法との整合性、移出入の状況から最も妥当と考えられた推定値の組み合わせを用いた（結果を参照）。これら(1)、(2)および(4)の計3通りを5個の淵における生息個体数とその分散の推定値として用いた。なお、(2)と(4)

で調査回数が不足した淵K70に関しては、(2)の方法による6月の推定値を用いた。

全域の個体数推定 全域の淵におけるネコギギの生息個体数の推定のために、まず、上記の5つの淵で標識再捕法によって生息個体数を推定し、それとそれらの淵での夜間目視計数の結果から目視発見率（の逆数）を推定した。この比率の分散およびそれに基づく生息個体数とその分散は、以下のようにデルタ法などを用いて近似的に算出した（久野，1986：7-8；山田・北田，1997：156-188）。

目視計数でネコギギが確認された全ての淵を含む最も近い堰堤の間を生息区間と定義し、そこに合計 N 個の淵が含まれるとする。各淵での目視個体数を d_i とし、発見率の逆数が一定値 R をとるとする。 R は標識再捕調査を行った n 個（本論文では $n=5$ ）の淵で推定された個体数 \hat{y}_i とその淵での目視個体数 d_i によって

$$\hat{R} = \frac{\sum_{i=1}^n \hat{y}_i}{\sum_{i=1}^n d_i} = \frac{\bar{y}}{\bar{d}}$$

と推定することができる。

\hat{R} の近似的分散はデルタ法により次のように推定される。

$$\begin{aligned} \hat{V}(\hat{R}) &= \hat{V}\left(\frac{\bar{y}}{\bar{d}}\right) \\ &\approx \frac{1}{\bar{d}^2} \hat{V}(\bar{y}) + \frac{\bar{y}^2}{\bar{d}^4} \hat{V}(\bar{d}) - 2 \frac{\bar{y}}{\bar{d}^3} \widehat{Cov}(\bar{y}, \bar{d}) \end{aligned} \quad (1)$$

ここで

$$\begin{aligned} \hat{V}(\bar{y}) &= \hat{V}\left(\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \hat{y}_i\right) = \frac{1}{n^2} \sum_{i=1}^n \hat{V}(\hat{y}_i) \\ \hat{V}(\bar{d}) &= \hat{V}\left(\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n d_i\right) = \frac{1}{n^2} \sum_{i=1}^n \hat{V}(d_i) \end{aligned}$$

であり、前者は標識再捕による推定個体数の分散から推定される。 $\hat{V}(d_i)$ は目視計数を複数回行うことにより推定できるが、本研究では一部の淵で繰り返し行った目視計数によって d_i の変動係数(CV)を求め、変動係数がすべての淵で一定であると仮定して分散を推定した。すなわち

$$\hat{V}(d_i) = (d_i CV)^2 \quad (2)$$

である。今回 R とその分散は事前に定めた n 個の淵から推定しているので、 $\widehat{Cov}(\bar{y}, \bar{d})$ は0である。以上により、 \hat{R} とその分散を求めることができる。

次に各淵の生息個体数 \hat{y}_i とその分散は以下のように推定される。

標識再捕調査を行った n 個の淵では、個体数 y_i と分散 $V(y_i)$ として標識再捕法により推定された値を用いる。それ以外の $N-n$ 個の淵(j)では、個体数は

$$\hat{y}_j = d_j \hat{R}$$

で推定され、 \hat{y}_j の分散は、デルタ法により

$$\hat{V}(\hat{y}_j) = \hat{V}(d_j \hat{R}) \approx \hat{R}^2 \hat{V}(d_j) + d_j^2 \hat{V}(\hat{R}) + 2 d_j \hat{R} \widehat{Cov}(d_j, \hat{R}) \quad (3)$$

で与えられる。 $\hat{V}(\hat{R})$ は(1)式により、また $\hat{V}(d_j)$ は(2)式と同様にCVにより推定される。 $\widehat{Cov}(d_j, \hat{R})$ は今回のモデルでは0である。以上により、各淵の生息個体数と分散が推定される。

全域の推定生息個体数 \hat{Y} は

$$\hat{Y} = \sum_{i=1}^N \hat{y}_i$$

また分散は、各淵の個体数を独立とみなして

$$\hat{V}(\hat{Y}) = \sum_{i=1}^N \hat{V}(\hat{y}_i)$$

と推定することができる。

分布様式

上述の通り、ネコギギの生息が確認された最も上流の淵と最下流の淵を含むその上下の最も近い堰堤の間を生息区間とした。その区間内における生息個体数の分布パターンの特徴を明らかにするために、各淵の推定個体数と密度を目的変数として、定性的データに対する重回帰分析である数量化1類により解析を行った。説明変数とそれぞれのカテゴリー分けは次の通りである。変数1: 淵の面積（カテゴリー1: 0-99 m², 2: 100-499 m², 3: 500-999 m², 4: 1,000 m²-）、変数2: 淵型（1: M, 2: R, 3: S, 4: T）、変数3: 最大水深（1: <1 m, 2: ≥1 m）、変数4: 優占底質（1: R, 2: M, 3: S, 4: G）、変数5: 堰堤との位置関係（1: 無関係, 2: 堰堤の上, 3: 堰堤の下）、変数6: 近隣の淵における生息個体数（1: 0, 2: 1-49, 3: 50-99, 4: 100-）、変数7: 流程区分（1: 基準点から1.36 km, 2: 1.36-3.95 km, 3: 3.95 kmより上流と廿屋川）。

変数6（近隣の淵における生息個体数）としては、上下流に隣り合う各1個の淵における合計個体数、上下流各50 m以内の淵における合計個体数、同じく100 m以内と500 m以内における合計個体数の4

通りについて、各淵の生息個体数との相関を調べ、積率相関係数(r)の大きいものを選んだ。この際、堰堤を挟んだ下流から上流への個体の移動はできないものとして、堰堤より下流の個体は近隣の個体数から除外した。変数7(流程区分)は、基準点から1.36 km上流部の左岸側の水路からゴルフ場開発の濁水が頻繁に流入することと、3.95 km地点の左岸側の水路からしばしば工事や水田から濁水が流入することに基づいて、水質と対応するように定めた。

結 果

生息個体数の推定

夜間目視個体数計数 目視計数データの分散を調べるために淵K43, K76, K77で各5回行った目視計数の結果、順に平均25.4, 57.0, 34.6個体のネコ

ギギが観察され、変動係数は11.3–14.1%であった(Table 1)。いずれの繰り返しにおいても年齢・性グループ間で有意な差は認められなかった(χ^2 検定もしくはFisherの正確確率検定, $p>0.1$)。したがって、目視計数データとしてすべての年齢や性を込みにして用い、またその変動係数を20%と仮定した。

全調査域の計235個の淵における目視計数の結果、合計329個体(川浦川, 302; 甘屋川, 27)のネコギギが観察された(Fig. 3)。このうち、1才魚は160個体(48.6%), 2才の雌は42個体(12.8%), 3才以上の雌は82個体(24.9%), 2才の雄は36個体(10.9%), そして3才以上の雄は9個体(2.7%)であった。上記の淵K43, K76, K77における全域目視計数の際のデータは、前述の繰り返し計数データ(Table 1)の範囲に含まれた。

川浦川では淵K1–K95(基準点–5.58 km)の範

Table 1. Number of individuals observed in repetitive night-visual-count for *Pseudobagrus ichikawai* in three pools of the Kawaura River in mid-July, 1996

(1) Pool K43 (Time: 19:57–23:56; repeats: 5; water temperature: 20.6°C)

Observation time (min)	Total	1+	Female		Male		
			2+	≥3+	2+	≥3+	
Mean	20.2	25.4	21.4	0.6	3.0	0	0.4
Range	18–23	21–28	18–25	0–1	0–5	0	0–1
SD (CV%)	1.9 (9.5)	3.6 (14.1)	2.7 (12.6)	0.5 (91.3)	2.1 (70.7)	—	0.5 (136.9)

(2) Pool K76 (Time: 20:21–23:50; repeats: 5; water temperature: 19.5°C)

Observation time (min)	Total	1+	Female		Male		
			2+	≥3+	2+	≥3+	
Mean	24.4	57.0	30.8	9.2	9.8	7.2	0
Range	22–27	50–67	25–37	4–12	5–14	5–9	0
SD (CV%)	2.3 (9.4)	6.4 (11.3)	5.2 (16.8)	3.0 (33.0)	3.5 (35.6)	1.5 (20.6)	—

(3) Pool K77 (Time: 20:50–0:05; repeats: 5; water temperature: 19.5°C)

Observation time (min)	Total	1+	Female		Male		
			2+	≥3+	2+	≥3+	
Mean	11.0	34.6	16.2	6.4	6.2	4.8	1.0
Range	10–12	27–40	15–18	5–8	3–10	3–9	0–3
SD (CV%)	0.7 (6.4)	4.8 (14.0)	1.3 (8.0)	1.1 (17.8)	2.6 (41.7)	2.7 (55.9)	1.2 (122.5)

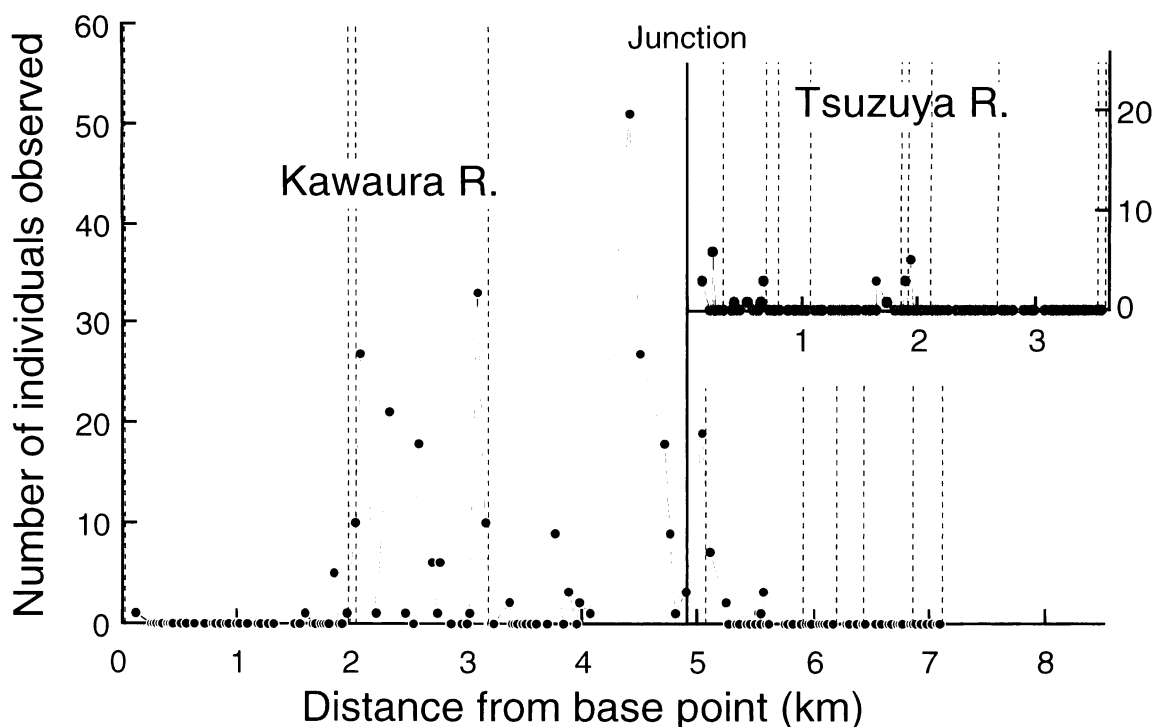


Fig. 3. Result of visual-count for *Pseudobagrus ichikawai* in the Kawaura and Tsuzuya Rivers in mid-July, 1996. Broken lines indicate the location of weirs.

圏でネコギギが確認され、総個体数の95%がK41-K83(基準点より1.97-5.08 km)の範囲に分布していた。この中でも、特に基準点から2-3 kmおよび4-5 kmの流程区間の生息数が相対的に多かった。堰堤を基準とした生息区間は1番目の堰堤と6番目の堰堤の間(5.95 km)であり、この区間に含まれる102個の淵のうちの33個(32.4%)でネコギギは観察され、淵当たりの観察個体数は0-51個体($\bar{d}_i \pm SD = 3.0 \pm 7.9$)であった。なお5番目の堰堤より上流にあるK83とその上流部では、1990年の予備調査でネコギギが確認されていないことから、K83-K95で観察された個体は、1991年の河川工事の際にK73とK74から緊急保護され、淵K83とK102に一部放流された約190個体(渡辺, 1991)に由来すると考えられる。観察個体にはその放流後に再生産されたと考えられる雄の2才魚が含まれていた。

廿屋川では、ネコギギは淵T1-T53(合流点より0.01-1.83 km)の範囲で局所的に観察された。生息区間は合流点から7番目の堰堤の間(2.07 km)であり、この区間に含まれる61個の淵のうちの10個(16.4%)でネコギギは観察され、淵当たりの観察個体数は0-6個体($\bar{d}_i \pm SD = 0.4 \pm 1.2$)であった。

標識再捕調査 淵K42, K43, K70, K76, K77における1996年7月(K70は6月)の生息個体数($\pm SE$)は、標識再捕データから、方法(1)では、順に 26 ± 48 , 136 ± 42 , K70は推定不能, 161 ± 63 , 119 ± 89 個体、方法(2)では、順に 77 ± 38 , 141 ± 22 , 27 ± 12 , 240 ± 38 , 147 ± 40 個体と推定された(Appendix 1)。これらの結果や方法(3)の結果から推定される7月時点の個体数は概ね一致し(Fig. 4)、方法(2)による結果の分散が比較的小さかった。しかし、移入の効果を無視したこの方法(2)によるK42の推定個体数は、目視計数データとの適合性が低いこと(Fig. 5)や他の2つの方法よりも過大であること(Fig. 4)、またこの淵にはK43からの流下個体が多く含まれており、移入の程度が無視できない可能性があることから、過大推定であると考えられる。したがって、方法(2)による結果のうち、K42の推定値を方法(1)の 26 ± 48 に置き換えたものを方法(4)の結果とし、以下の推定に用いた。

生息個体数の推定 5個の淵における目視計数データと標識再捕法による推定個体数の間には高い正の相関があり($r = 0.86-0.98$) (Fig. 5)、発見率の逆数($R \pm SE$)は、方法(1), (2), (4)で、それぞれ 3.48 ± 1.07 , 4.65 ± 0.72 , 4.27 ± 0.73 と推定された。こ

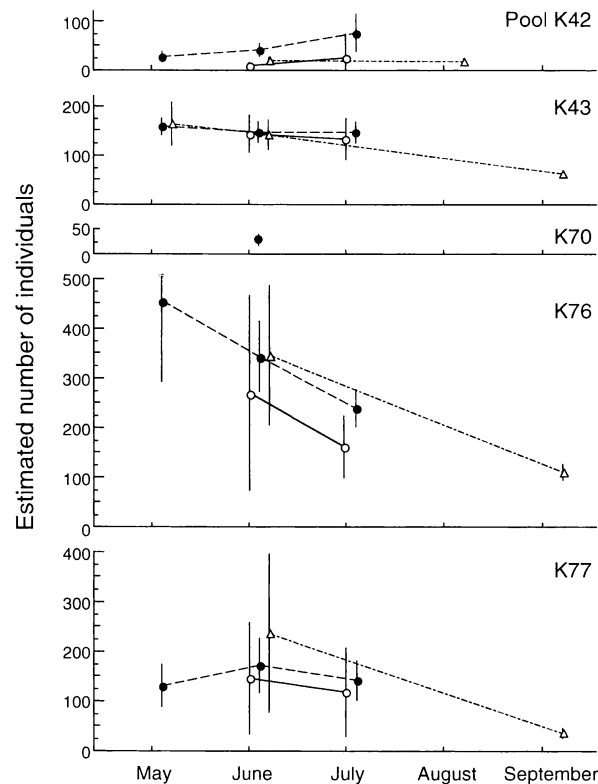


Fig. 4. Number of individuals estimated by three mark-release-recapture methods in five pools of the Kawaura River in 1996. *Open circle*—Leslie's [Jolly-Seber's] 3-point method; *solid circle*—Chapman's method between months; *triangle*—Chapman's method within a month (see Methods).

これらの値から、川浦川と甘屋川の淵における総個体数 ($Y \pm SE$)は、順に、 1295 ± 104 、 1534 ± 101 、 1457 ± 99 と推定された (Table 2, Fig. 6). 推定誤差を考慮に入れるとほぼ同等な結果となったので、目視計数データとの相関が最も高く、 R の分散も小さかった方法 (4)に基づく結果を以下では用いる。生息個体数は、川浦川で合計 1341 ± 98 個体、甘屋川で 115 ± 11 個体と推定された。流程 500 m 当たりでは、淵には 0–400 (86 ± 105 SD) 個体が生息するものと推定された (Fig. 6).

分布様式

各淵の個体数と密度 生息区間において、川浦川では淵当たり 0–240 個体 ($\bar{y} \pm SD = 13 \pm 36$, $n = 102$), 甘屋川では 0–26 個体 (2 ± 5 , $n = 61$) のネコギギが生息していたものと推定された。100 個体以上生息する淵は川浦川に 4 カ所あった。淵面積当たりの密度は、川浦川で 0–2.20 個体/ m^2 (0.07 ± 0.25), 甘屋川で 0–0.78 個体/ m^2 (0.03 ± 0.11) であっ

た。両河川間で淵当たりの平均個体数と密度に有意な差は認められなかった (Mann-Whitney の U 検定, $p < 0.05$)。生息個体数の多い上位 5 個の淵 (累計面積 12%) における個体数は全生息個体数の 52% を占め、また上位 10 個の淵 (面積 15%) における個体数は全体の 74% が占めており、ネコギギは一部の淵にかなり集中して分布していた。

個体数への影響要因 各淵におけるネコギギの生息個体数を近隣の淵における個体数と対応させてみたところ、上下流に隣り合う計 2 個の淵、上下流各 50 m 以内のすべての淵、同じく 100 m 以内と 500 m 以内のすべての淵の 4 通りに関する相関係数は、順に 0.52, 0.52, 0.43, 0.32 であり、すべてに有意な正の相関が認められた ($p < 0.01$, $n = 163$)。なかでも前二者がより大きい値を示した ($r = 0.52$ と 0.32 の間で, $p < 0.05$)。そこで変数 6 を近接する上下流の計 2 個の淵における個体数に関するものとして、その他の 6 説明変数とともに数量化 I 類により淵当たりの個体数への影響要因を分析した (Table 3)。説明変数間の相関は全体に低かったので

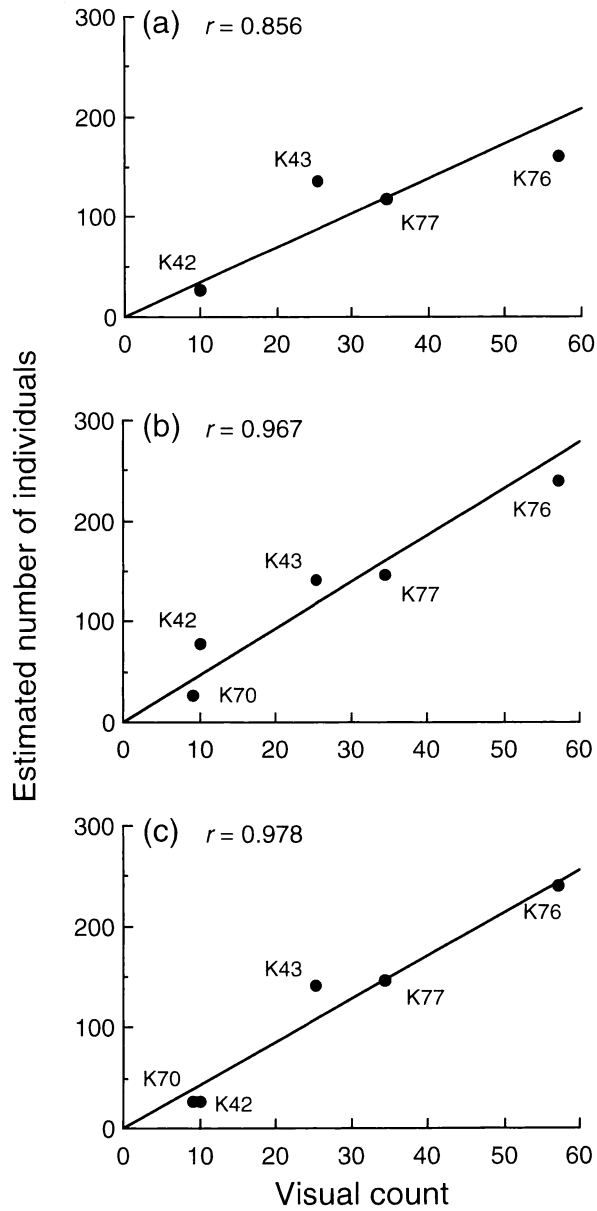


Fig. 5. Relationship between the number of individuals observed in visual-count and that estimated by mark-release-recapture experiments for *Pseudobagrus ichikawai* in July, 1996. (a), (b) and (c) show the relationship based on the estimation (1), (2) and (4), respectively (see Methods and text). Solid circle indicates the data for each pool.

($|r| < 0.33$), 各変数は独立なものとなした。淵当たりの個体数は、7個の説明変数でその38%が説明され、特に、変数1(淵の面積)と6(近隣の淵の個体数)が、それぞれ0.36、0.48と比較的高い偏相関係数を示した。ついで変数2(淵型)の偏相関係数が0.11と高く、M型とS型の淵で個体数の多い傾向にあることが示された。生息密度を目的変数とした場合、寄与率(R^2)は23%と比較的小さ

かった。偏相関係数は変数6(近隣の淵の個体数)で0.43と高かった(Table 3)。

考 察

個体群サイズ

河川の比較的最長い流程範囲にわたって分布する魚類の個体数を推定するために、これまで渓流性

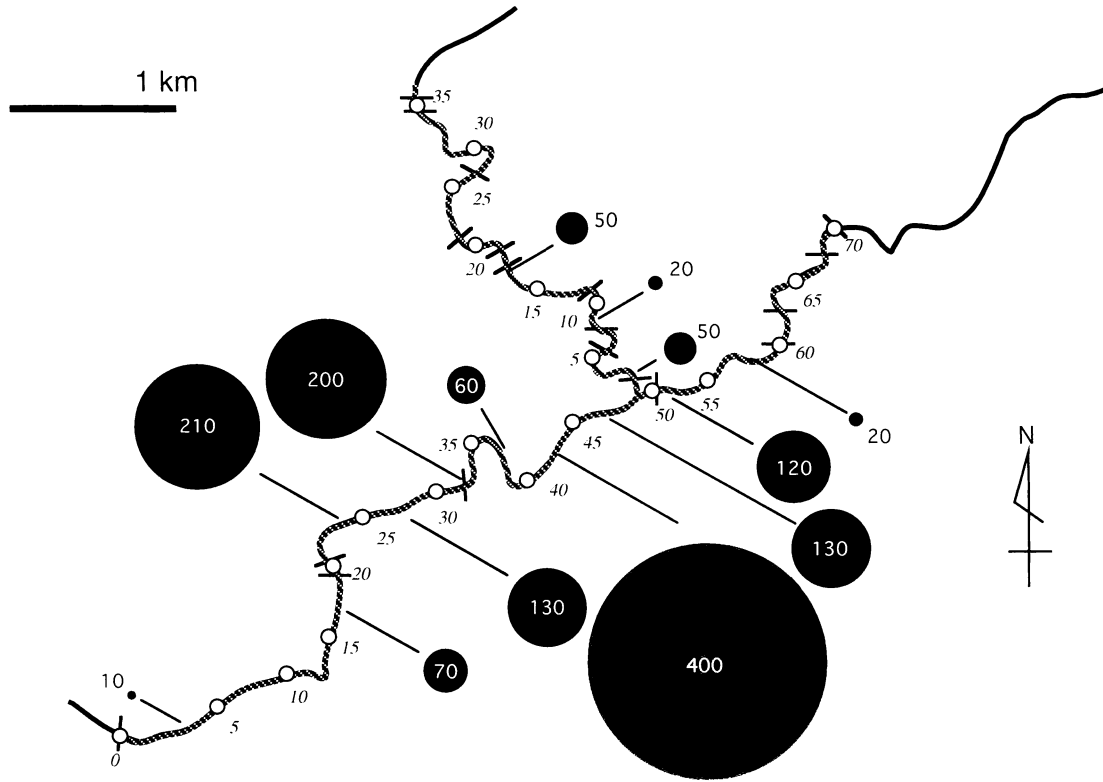


Fig. 6. Population distribution of *Pseudobagrus ichikawai* in the Kawaura and Tsuzuya Rivers in July, 1996. Number with solid circles—estimated number of individuals in 500 m sections; small open circles with an italic number—500 m points; short bar across the river—weir.

のサケ科魚類 (Nakamura et al., 1994) やコイ科の希少種 (Douglas and Marsh, 1996) などについて、標識再捕法を用いた調査が行われている。これらの方法は調査範囲が広い場合には多大な労力がかかり、推定のために広い流程範囲のデータをひとまとめ

にして扱う必要がある場合が多い。一方、リュウキュウアユなどについて行われた目視観察による計数調査 (澤志ほか, 1992) は、比較的広い流程範囲にわたって詳細な相対生息密度分布を明らかにすることが可能である。しかし、特にネコギギ

Table 2. Population estimates of *Pseudobagrus ichikawai* in the Kawaura and Tsuzuya Rivers in July 1996

River	Surveyed		Populated ^a		Estimated population ^b		
	Reaches (km) (Area; km ²)	No. of Pool	Reaches (km) (Area; km ²)	No. of Pool (Observed)	(1)	(2)	(4)
Kawaura	7.11 (0.064)	133	5.95 (0.056)	102 (33)	1201±92	1408±91	1341±93
Tsuzuya	3.53 (0.015)	102	2.07 (0.010)	61 (10)	94±9	126±9	115±10
Total	10.64 (0.079)	235	8.02 (0.066)	163 (43)	1295±92	1534±92	1457±93

^a Range between the nearest weirs of the upper and lower points where *P. ichikawai* were observed; ^b expected value ± standard error of the number of individuals (see Methods).

のような夜間に礫の多い河床付近を遊泳する魚種においては、目視により計数された個体数と実際の生息個体数の関係を明らかにする必要がある。Hankin and Reeves (1988)は、目視による簡便な調査を調査域の一部で電気ショッカーにより全数調査された生息個体数のデータと組合せることにより、広範囲にわたるサケ科魚類の個体数推定を行う統計的方法とその実例を示している。しかしながら、電気ショッカーの捕獲効率や魚体に与える

悪影響の程度は魚種によってそれぞれ検討する必要がある。ネコギギの場合には隠れ家に深く潜む性質や希少性などから不相当であると考えられる。

本研究で用いた方法は、目視発見率の逆数を比推定量として推定するHankin and Reeves (1988)のものと基本的に類似するが、電気ショッカーによる個体数推定値の代わりに標識再捕法による推定値を用いた。そして標識再捕推定による誤差分散を比推定量および推定個体数の誤差分散の評価に

Table 3. Results of the analysis by the Quantification method of the first type for the number of individuals and density in a pool with seven environmental and other factors (items) in the Kawaura and Tsuzuya Rivers

Item/Categories ^a	Number of individuals		Density	
	Score ^b	r_p^c	Score ^b	r_p^c
1. Area of pool (m ²)/		0.363		0.173
(1) 1-99	-4.28		0.04	
(2) 100-499	-1.32		-0.03	
(3) 500-1000	33.84		-0.05	
(4) 1000-	44.28		-0.13	
2. Type of pool/		0.111		0.098
(1) M-type	2.20		-0.04	
(2) R-type	-3.93		-0.01	
(3) S-type	1.10		0.00	
(4) T-type	-5.65		0.02	
3. Water depth (m)/		0.031		0.210
(1) <1	0.30		-0.02	
(2) ≥1	-2.18		0.12	
4. River bed/		0.067		0.076
(1) R-type	-2.22		0.02	
(2) M-type	10.17		0.07	
(3) S-type	-1.00		-0.01	
(4) G-type	0.85		-0.01	
5. Weir/		0.029		0.030
(1) Distant	0.16		0.00	
(2) Upper pool	-2.43		-0.02	
(3) Lower pool	0.63		0.00	
6. Number of individuals in neighboring pools/		0.484		0.429
(1) 0	-6.42		-0.05	
(2) 1-49	2.40		0.02	
(3) 50-99	10.99		0.13	
(4) 100-	53.07		0.34	
7. Reaches/		0.073		0.091
(1) 0-1.36 km	-2.63		-0.00	
(2) 1.36 km-3.95 km	-1.85		-0.03	
(3) 3.95 km-	1.72		0.02	
Constant	8.94		0.05	
Multiple correlation coefficient	$R=0.617$	$(R^2=0.381)$	$R=0.480$	$(R^2=0.230)$

^a See Methods for detailed explanation; ^b standardized category-scores; ^c partial correlation coefficient.

取り入れることとした。今回の調査では生息場所の単位とした緩流部のすべてにおいて目視計数調査を行ったが、さらに広い範囲の調査や労力が限られる場合には、調査場所の一部のみを抽出して個体数を推定することもできる (Hankin and Reeves, 1988)。しかし、魚がきわめて不均一な分布を示す場合には注意が必要であろう。

川浦川と甘屋川のネコギギ個体群に関する今回の調査の結果、複数回行った夜間の目視計数の変動係数は11-14%であり、ネコギギの相対個体数を調査する上で目視計数が十分に有効であると判断された。さらに、それと標識再捕法による推定値から、調査時における実際の生息個体数は目視個体数の約4.3 (± 0.7 SE)倍であり、緩流部に約1500 (± 100 SE)個体が生息していたものと推定された。95%信頼区間は ± 200 個体程度であり、十分に精度の高い推定値が得られたといえる。しかしながら、標識再捕法による推定個体数の誤差の推定において、over-dispersionの問題、すなわち標識魚のランダムサンプリングがなされていない場合に誤差が過小に評価されることが知られている (山田・北田, 1997: 224-230)。この影響や、いくつかの標識再捕データによる推定値の間にばらつきが見られたことなどを考えると、個体数推定の誤差を過小に評価している可能性に留意する必要がある。

これまでの観察 (清水・清水, 1982; 渡辺, 1990, 1995) や予備調査から、ネコギギはほぼ淵や平瀬などの緩流部だけに生息し、昼間は緩流部の川岸や礫の下の間隙に潜み、夜間も緩流部で索餌することが分かっている。したがって、早瀬や浅瀬における生息密度は目視計数調査を行った緩流部と比べてきわめて低いと考えられる。緩流部においてさえ、7割以上の個体が面積にして15%の10個の淵に集中するなど、ネコギギが多く生息する場所は限られているので、早瀬におけるネコギギの生息数は推定上ほとんど無視できると考えられる。仮に早瀬部における生息密度を緩流部の10, 20, 50, 100%と仮定すると、全域では順に約1600, 1750, 2200, 3000個体と見積られるが、50%, 100%は明らかに過大評価であろう。しかしながら、ネコギギは底表面生の水生昆虫を主に摂餌するが (渡辺, 1995)、その現存量は平瀬や早瀬に比べて淵では少ない (水野・御勢, 1972)。この点を含め、早瀬がネコギギの生息数に与える直接的、間接的な影響の程度は今のところ明らかではない。

目視観察の結果、個体群のほぼ半数は1才魚で

あり、繁殖集団を構成し得る2才以上の雌と3才以上の雄は、それぞれ全体の約40%と3%であった。ネコギギの雄はその隠れ家を産卵床として守ることから (Watanabe, 1994b)、隠れ家の外にあまり泳ぎ出ないことが考えられ、その結果、観察個体数に占める雄の割合は生息数に対していく分過小評価である可能性がある。しかし、ネコギギでは雄の死亡率が1才時から雌よりも高く、繁殖集団の性比は雌に偏るため (Watanabe, 1994a; 渡辺, 1995)、3才以上の雄の割合は、同年齢の雌の割合 (25%) よりかなり低いはずである。ここで前者を10%、全個体数を2000個体と仮定し、単純に有効個体群サイズ (effective population size) を $4N_mN_f/(N_m+N_f)$ (ただし、 N_m と N_f はそれぞれ繁殖に参加する雄と雌の個体数) とすると (宮下・藤田, 1996参照)、本個体群の有効個体群サイズは全個体数の29%、約570個体と推定される。しかしながら、これは個体数の年変動やパッチ分布の効果を考慮に入れると過大推定である可能性が高く、このネコギギの個体群サイズは、魚類としてはかなり小さなものと考えられる。

分布様式

ネコギギは、川浦川では5.95 kmの生息区間にある102個の淵のうちの33個 (32%)、また甘屋川では2.07 kmの生息区間にある61個の淵のうちの10個 (16%) と一部の淵のみで生息が確認され、さらに上述のとおり、少数の淵に生息個体数の大部分が分布しており、本種はきわめて局所的な分布パターンを示した。数量化I類による解析の結果、各淵の生息個体数は淵の面積や近隣の淵の生息個体数と相対的に高い正の相関を示した。今回取り上げた説明変数には、定量性が低いものやカテゴリーの区分にさらに検討が必要なものが含まれているので、ネコギギの分布の直接的な決定要因は明らかではない。しかし、淵の面積や近隣の淵の生息個体数との間に認められた相関は、以下のように、緩流部にパッチ状に分布するネコギギの個体群の維持において、大きな環境収容量をもつ生息場所の存在やパッチ間の自由な移動が重要であることを示唆している。

大きな淵に多くのネコギギが生息する傾向は、淵の大きさが隠れ家や餌資源などの環境収容量と正の相関関係にあることによるものであろう。一方、小さな淵、あるいは個体数が少ないパッチは、出水などの環境攪乱により大きな影響を受けやす

く、局所的な絶滅の危険性が相対的に高いと考えられる。環境収容量が大きいと考えられる少数の淵にネコギギは集中して分布していたことから、そのような淵の存在が本種個体群の維持に重要な役割をもつものと推察される。

近隣の生息個体数の間で見られた相関は、まず良好な生息地が集中して分布することに起因する可能性が考えられる。たしかに、川浦川ではネコギギは約6 kmの生息区間のうち、主に中程の3.1 kmの区間のみ分布し、その区間では河川形態がネコギギの生息に適しているのかも知れない。しかしながら、調査域にはネコギギの遡上を妨げるような堰堤が多数存在しており、それらによる移動の阻害が現在の本種の分布に影響を与えている可能性がある。これまでの標識再捕調査の結果からネコギギは比較的定住性が高いものと推測されるが(渡辺, 未発表データ)、近隣の淵間の移動の程度は明らかではない。しかし、次のような事例は、移動に対する人為的な阻害がネコギギの分布に影響を与えていることを示唆する。まず、川浦川の5番目の堰堤(基準点から約5.1 km)の上流部には、聞き込みによると以前はネコギギが分布していたが、最近では生息していなかった。しかし、1991年の河川工事の際に下流域からこの区間に放流されたネコギギが現在定着し、再生産を行っていることから、堰堤が一度絶滅した上流部への再移入を妨げていたものと推察される。また、2つの堰堤に挟まれた淵K42の生息個体の少なくとも半数は堰堤上部の淵K43からの流下個体であり、あわせてK42での再生産率が低いために年齢構成は高齢魚に偏っている(渡辺, 1995, 未発表データ)。このことも、堰堤がネコギギの移動を阻害することにより、分布や個体数変動に影響を与えていることを示すものと考えられる。

現在の川浦川や甘屋川のネコギギ個体群は、以上のように、少数の淵における主なパッチと個体の移動によって維持される周辺の小さなパッチから構成されていると推察されるが、移動やその個体数変動に与える影響の程度に関しては今後明らかにすべき課題である。このようなパッチ構造をもつネコギギ個体群の動態には、それぞれの局所的なハビタットの収容量や配置、堰堤などによるパッチ間の隔離等が大きな影響を与えるものと考えられる(Hanski and Gilpin, 1996)。甘屋川でネコギギの生息数が少ないのは、河川規模が小さいために大きな淵が存在しないことに加え、生息地が多く、堰堤で分断されていることが一因であるの

かもしれない。

川浦川と甘屋川の個体群は全体としても2000個体未満の小さなものであったが、それを構成する淵ごとのパッチサイズは、ほとんど100個体を越えないきわめて小さなものであった。このようなパッチサイズは、環境や人口学的な確率的ゆらぎが局所的な個体数変動に大きな影響を与え、各パッチの絶滅をもたらし得るほどの大きさであると考えられる(Boyce, 1992)。実際に主要な生息場所の一つである淵K43における個体数は、1990-1996年の7年間で、年齢構成や性比を変えながら約70-300個体間で大きく変動した(渡辺, 1995, 未発表データ)。ネコギギ個体群の存続可能性の分析・評価のためには、このような局所的な個体数変動の要因を明らかにするとともに、局所的変動がどのように個体群全体の変動と関係するのかを明らかにすることが重要である。また、出水や天候など、地域的なスケールで個体数変動に影響を与える要因を長期的に把握する必要がある。

川浦川のネコギギ個体群は、以上のような確率的ゆらぎだけではなく、基準点から1.36 km地点でのゴルフ場開発地からの汚水の流入、各所での道路・橋の建設、そしてマニアによる密漁などによって危機的な状況にある。さらに1998年の時点で集水域を含む山林に110haの企業団地の建設計画が進められており、造成時に濁水や土砂が流入し続ければ、基準点から3.95 km地点にある流入部より下流域に生息する全個体群の約50%を占めるネコギギは激減するか、絶滅すると思われる。

謝 辞

現状変更許可の取得をはじめ、さまざまなご助言、ご協力をいただいた奈良女子大学の名越誠教授と岐阜経済大学の森誠一助教授に心から感謝する。三重大大学の原田泰志助教授と校閲者の方々には個体数推定法などのデータ解析やその他について多くの助言をいただいた。また現栃木県水産試験場の久保田仁志氏には野外調査の補助をしていただき、三重大大学の白木原国雄教授と水産庁中央水産研究所の井口恵一朗博士には本研究の過程で貴重な助言をいただいた。現地調査に際しては、安藤志郎氏と津保川上流漁協伊深・三和支部に便宜を図っていただいた。また、故渡辺茂夫氏、渡辺博氏とご家族の皆様には格別なご協力をいただいた。以上の方々には心からお礼申し上げます。本調査費の一部は美濃加茂市教育委員会文化課の文化財調査費による。

引用文献

- Boyce, M. S. 1992. Population viability analysis. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 23: 481-506.
- Douglas, M. E. and P. C. Marsh. 1996. Population estimates/population movements of *Gila cypha*, an endangered cyprinid fish in the Grand Canyon Region of Arizona. *Copeia*, 1996: 15-28.
- Hankin, D. G. and Reeves, G. H. 1988. Estimating total fish abundance and total habitat area in small streams based on visual estimation methods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45: 834-844.
- Hanski, I. A. and M. E. Gilpin (eds.). 1996. *Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, San Diego. xvi+512 pp.
- 伊藤嘉昭・村井 実. 1977. 動物生態学研究法—上巻—. 古今書院, 東京. 268 pp.
- 可児藤吉. 1971. 溪流性昆虫の生態. 牧野四子吉・徳田御稔・渋谷寿夫(編), pp. 3-91. 可児藤吉全集全一卷. 思索社, 東京.
- 環境庁(編). 1982. 日本の重要な淡水魚類(東海版). 大蔵省印刷局, 東京. 2+30+23+8+18+9 pp.
- 環境庁(編). 1991. 日本の絶滅のおそれのある野生生物, 脊椎動物編. 日本野生生物研究センター, 東京. 331 pp.
- 久野英二. 1986. 動物の個体群動態研究法I—個体数推定法—. 共立出版, 東京. 114 pp.
- 牧 岩男. 1973. 和歌山県貴志川におけるオイカワ(*Zacco platypus*, Cyprinidae)の未成魚および成魚群における生産速度の季節変化. 和歌山大教育紀要, 自然科学, 23: 37-50.
- 牧 岩男. 1976. 和歌山県貴志川の支流におけるカワムツ(*Zacco temmincki*, Cyprinidae)の個体数, 生長および生産性の季節変化. 和歌山大教育紀要, 自然科学, 25: 5-14.
- 宮下 直・藤田 剛. 1996. 野外における希少種の保全. 樋口広芳(編), pp. 103-164. 保全生物学. 東京大学出版会, 東京.
- 水野信彦・御勢久右衛門. 1972. 河川の生態学. 築地書館, 東京. 245 pp.
- 名越 誠・村上俊明. 1980. 平倉川のカジカ(*Cottus hilgendorffii*)の生産量と食性. 三重大水産研報, (7): 29-44.
- 名越 誠・鈴木伸治・瀬見秀夫・坂口巧祐・岩本吉包・岡本安弘. 1982. 渓流域におけるアマゴ *Oncorhynchus rhodurus* の生産. 三重大水産研報, (9): 69-88.
- 中村守純. 1963. 原色日本淡水魚類検索. 北隆館, 東京. 258 pp.
- Nakamura, T., T. Maruyama and E. Nozaki. 1994. Seasonal abundance and the re-establishment of iwana charr *Salvelinus leucomaenis* f. *pluvius* after excessive sediment loading by road construction in the Hakusan National Park, central Japan. *Env. Biol. Fish.*, 39: 97-107.
- Nakano, S. and M. Nagoshi. 1985. Density regulation and growth of a red spot masu-trout, *Oncorhynchus rhodurus*, in a mountain stream. *Physiol. Ecol. Japan*, 22: 1-16.
- 丹羽 彌. 1967. 木曾川の魚, 河川魚相生態学・中下流篇. 大衆書房, 岐阜. 293 pp.
- 小野勇一. 1967. 動物の個体数調査法. 生態学実習懇談会(編), pp. 87-107. 生態学実習書. 朝倉書店, 東京.
- Primack, R. B. 1993. *Essentials of conservation biology*. Sinauer, Sunderland. 564 pp.
- 澤志泰正・佐藤尚二・西田 睦. 1992. 奄美大島南部におけるリュウキュウアユの分布ならびに生息状況, 1990年12月の調査結果. 沖縄島嶼研究, (10): 43-57.
- 清水 実・清水義孝. 1982. 員弁川に生息するネコギギの分布環境調査. 関西自然保護機構会報, (8): 13-24.
- Tatsukawa, K. and K. Mizuguchi. 1981. The production of ugui (*Tribolodon hakonensis*: Cyprinidae) in the headwaters of stream. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 21: 1298-1302.
- 渡辺勝敏. 1990. ネコギギの生態調査と保護の現状. 関西自然保護機構会報, (12): 49-56.
- 渡辺勝敏. 1991. ネコギギの生息地の保全対策—岐阜県川浦川における護岸災害復旧工事に際して—. 淡水魚保護, (4): 87-90.
- 渡辺勝敏. 1992. 清流のシンボルフィッシュとしてのネコギギ. 淡水魚保護, (5): 14-17.
- Watanabe, K. 1994a. Growth, maturity and population structure of the bagrid catfish, *Pseudobagrus ichikawai*, in the Tagiri River, Mie Prefecture, Japan. *Japan. J. Ichthyol.*, 41: 15-22.
- Watanabe, K. 1994b. Mating behavior and larval development of *Pseudobagrus ichikawai* (Siluriformes: Bagridae). *Japan. J. Ichthyol.*, 41: 243-251.
- 渡辺勝敏. 1995. ネコギギ *Pseudobagrus ichikawai* の自然史. 東京水産大学大学院水産学研究科, 平成6年度博士学位論文. 306 pp.
- 渡辺勝敏. 1997. ネコギギ. 長田芳和・細谷和海(編), pp. 122-132. 日本の希少淡水魚の現状と系統保存—よみがえれ日本産淡水魚—. 緑書房, 東京.
- 山田作太郎・北田修一. 1997. 生物資源統計学. 成山堂書店, 東京. 263 pp.

Appendix 1. Mark-release-recapture data and estimation of number of individuals of *Pseudobagrus ichikawai* at the five pools in the Kawaura River

Pool K42 (1.99–2.08 km from base-point, 1330 m²)

Release	Catch				May	June	July	Sept.	
	May	June	July	Sept.					
May	3	2	0	0	2	10	—	9	
June		13	3	1	1	5	—	5	
July			11	1	0	2	—	2	
Sept.				12	(3)	—	21±7	—	19±6
(1)	—	9±6	26±48	—					
(2)	27±11	41±13	77±38	—					

Pool K43 (2.08–2.16 km from base-point, 1110 m²)

Release	Catch				May	June	July	Sept.	
	May	June	July	Sept.					
May	70	29	10	5	57	40	—	39	
June		68	19	17	19	38	—	38	
July			43	16	6	10	—	23	
Sept.				54	(3)	165±44	144±30	—	64±5
(1)	—	145±38	136±42	—					
(2)	162±17	151±21	141±22	—					

Pool K70 (3.72–3.80 km from base-point, 740 m²)

Release	Catch				May	June	July	Sept.	
	May	June	July	Sept.					
May	—	—	—	—	—	—	—	—	
June		7	—	1	—	—	—	—	
July			—	—	—	—	—	—	
Sept.				6	(3)	—	—	—	—
(1)	—	—	—	—					
(2)	—	27±12	—	—					

Appendix 1. (Continued)

Pool K76 (4.36–4.47 km from base-point, 950 m²)

Release	Catch					May	June	July	Sept.
	May	June	July	Sept.		May	June	July	Sept.
May	31	4	3	2	Release	—	39	—	41
June		70	13	6	Capture	—	34	—	45
July			67	19	Recapture	—	3	—	16
Sept.				70	(3)	—	349±140	—	113±16
(1)	—	270±197	161±63	—					
(2)	453±164	344±71	240±38	—					

Pool K77 (4.50–4.51 km from base-point, 70 m²)

Release	Catch					May	June	July	Sept.
	May	June	July	Sept.		May	June	July	Sept.
May	21	4	5	0	Release	—	15	—	12
June		29	6	2	Capture	—	14	—	14
July			44	6	Recapture	—	0	—	4
Sept.				22	(3)	—	239±159	—	38±10
(1)	—	148±112	119±89	—					
(2)	131±43	192±55	147±40	—					

(1) Leslie's [Jolly-Seber's] 3-point method; (2) Chapman's method between months; (3) Chapman's method within a month (see Methods). All are shown as number of individuals±standard error. All fish captured were released into the same pool.