

アユと河川生態系における他生物との関係

片野 修^{*1}・阿部信一郎^{*1}・中村智幸^{*2}

Relationships between ayu *Plecoglossus altivelis altivelis* and other organisms in stream communities

Osamu KATANO^{*1}, Shinichiro ABE^{*1} and Tomoyuki NAKAMURA^{*2}

Abstract Although ayu *Plecoglossus altivelis altivelis* did not change the abundance of inorganic nutrients such as phosphorus and nitrogen, ayu decreased the abundance of diatoms and increased the abundance of blue-green algae such as *Homoeothrix*. The intensive scraping of ayu also reduced the number of chironomid and tipulid larvae that mainly inhabit the upper surface of cobbles and boulders, and increased the percentage of ephemeropteran nymphs such as *Ephemeroptera*. Ayu had a negative effect on other omnivorous fishes such as Japanese dace *Tribolodon hakonensis* and pale chub *Zacco platypus*. In contrast, the presence of Japanese dace, pale chub and pike gudgeon *Pseudogobio esocinus esocinus* enhanced ayu growth by decreasing the number of algivorous invertebrates and increasing the algal biomass through trophic cascades. Interspecific relationships in stream ecosystems are thought to be very important for the management of biodiversity and ayu growth.

Key words: aquatic insect, ayu, benthic algae, stream community, trophic cascade

アユは内水面漁業にとって最も重要な水産資源であり、遊漁の対象としても人気が高い。近年ではダムや堰堤などの人工工作物によって河川が分断されたことや海産アユの資源減少のために、河川の上中流域ではアユが遡上せず、これを補うために大量のアユが種苗放流されている。

種苗放流にあたっては、放流先の生態系を著しく乱さないことが必要であり、アユについても大量放流が生態系にどのような影響を与えるのかを把握し、その影響を軽減する種苗放流を行うべきである。生態系の構成要素としては、他魚種、水生昆虫類、その他の無脊椎動物、底生藻類、水質などが重要である。生態系の他生物はアユの成長、生産にもさまざまな影響を与えると考えられる。他生物を適正に管理することによっ

てアユの生産を高めることも検討する必要がある。本稿では、プロジェクト研究の成果を中心に、アユが生態系の構成要素に与える影響ならびに他生物がアユに与える影響について明らかになったことを総説としてまとめ、提示する。

アユが他生物に与える影響

アユが底生藻類に与える影響

川で生活するアユにとって重要な餌は藍藻と珪藻である。藍藻は細菌と同じ原始的な形質をもった藻類であり、細胞内に多彩な色素を含み、青緑色に見えることが多い。藍藻は乾燥重量当たりの窒素含有率が高く、タンパク質を多く含んでいる。一方、珪藻はガラス質

2005年11月30日受理 (Received: November 30, 2005)

^{*1} 中央水産研究所内水面研究部 〒386-0031 長野県上田市小牧1088 (National Research Institute of Fisheries Science, Freshwater Fisheries Division, 1088 Komaki, Ueda, Nagano 386-0031, Japan)

^{*2} 中央水産研究所内水面研究部 〒321-1661 栃木県日光市中宮祠2482-3 (National Research Institute of Fisheries Science, Freshwater Fisheries Division, 2482-3 Chugushi, Nikko, Tochigi 321-1661, Japan)

の殻で細胞を包む特異な藻類であり、殻には微細な模様が見られる。珪藻は黄色の色素を多量に含んでいるため、茶褐色に見えることが多い。

アユを収容した人工河川とアユを除いた人工河川で、底に繁茂する付着藻類を調べると大きな違いがあることが報告されている。アユを除いた人工河川では、実験期間中常に珪藻が多く優占していた。一方、アユを収容した人工河川では珪藻の割合は著しく減少し、藍藻が増加した (Abe *et al.*, 2001)。アユによって増加する藍藻の代表例として *Homoeothrix janthina* という種が挙げられる。この種は細胞が1列に連なった糸状の形をしており、その先は毛のように細くなっている。その糸状体の一端で石に付着し、その色彩は黒味がかかっている。アユ釣りにおいて「黒い石を釣れ」とよく言われるのは、この藍藻が繁茂している石にはアユがついているという意味であると理解される。

自然条件下でも、アユによる藻類の変化が認められている。長野県の本川では、アユの食み跡のある磨かれた石では、糸状藍藻が多いことが報告されている (Abe *et al.*, 2000)。また山形県の鼠ヶ関川ではアユの遡上とともに川の藻類が珪藻から藍藻に変わることが観察されている (Abe *et al.*, 2004)。

このような藻類の違いは、アユの成長にも影響することが明らかになった。個体密度が高く藻類への摂餌圧が高い環境では、アユの成長速度は、珪藻群落よりも糸状藍藻群落を餌として飼育した場合に高かった (Abe, 2003)。珪藻はアユの摂餌によって急激に減少し、回復するまでに時間がかかる。それに対して糸状藍藻はアユに頻りに摂食されても、その一部が刈りとられるだけで枯渇することはなく、常に一定の現存量を保ち、アユにとって餌を供給することになる。糸状藍藻の窒素含有率やカロリーも珪藻に比べて高い。したがってアユは自らの摂餌圧によって藻類群落を珪藻から藍藻に変え、その餌環境が自らの成長にとって都合のよいように改善すると考えられる。

アユが全くいない場所の石と比べてアユが摂食する石では、藻類の現存量は低下していることが多い。これはアユが藻類を餌として利用し体内にとりこむものであるから当然の帰結である。ただし、アユが食まない場所では、石の上の砂泥は多くなることが本プロジェクトで明らかになっている (阿部ら、未発表データ)。藻類の組成、現存量の変化が、アユ以外の魚種や水生無脊椎動物に与える影響は今後の課題として残されている。

アユが水生無脊椎動物に与える影響

アユは川底の石を食み底生藻類を摂食するが、その

頻度は平均して1分間に7回以上に及ぶことがある (Katano and Iguchi, 1996; Katano *et al.*, 2004)。したがってアユの摂食行動は石上に生息する水生昆虫類などの大型無脊椎動物に大きな影響を与えると考えられる。琵琶湖産アユが放流される長野県依田川で、アユ放流区間と非放流区間で流速、水深の類似した場所を選び、丸石上の大型無脊椎動物群集を比較したところ、アユの摂餌の影響下にあった場所では、アユがいなかった場所に比べてカゲロウ目の割合が高い一方で、ユスリカ科やガガンボ科などの双翅目やその他の分類群に含まれる動物は少なかった (片野, 青沼, 1999)。双翅目の水生昆虫の多くが石の上面に巣をつくって生息していたためにアユの影響を受けやすかったと考えられる。カゲロウ目の中では、ヒラタカゲロウ科の幼虫の割合がアユの活動する場所で高かった。

アユの活動下では、石の上面に分布する無脊椎動物の割合が少ない傾向が認められ、アユの頻繁な摂食が上面における水生昆虫類の減少をもたらすと考えられる。一方、ヒラタカゲロウの仲間は石の上を滑りつつ底生藻類を摂食するのでアユの摂食によって滑らかになった石は活動しやすいと推察される。依田川では、アユの活動によって石の下部にすむ底生無脊椎動物はかえって多かった。この理由としては、アユの活動が石の下部の砂泥を取り除き水生無脊椎動物にとってすみよい環境にしたことが考えられる。石全体の水生無脊椎動物の個体数はアユの有無によって変わらなかった。

本プロジェクトでは、新潟県においてアユの遡上する小河川をフィールドに選び、アユの有無、アユの放流と取り除きなどによって、アユが水生無脊椎動物に与える影響を実験的に解析している。その成果については近日公表予定である。

アユが他魚種に与える影響

(1) 藻食魚への影響

アユは河川において主に石や岩に付着する底生藻類を摂食するが、藻類の現存量が極めて低い場所や藻類の生育条件の悪い大増水後には水面に落下する陸生昆虫類や水生昆虫も捕食する。したがってアユはその食物の大半が底生藻類である雑食性魚類と定義づけられる。このことからアユの摂食活動は、河川で底生藻類を利用する他魚種に大きな影響を与えると考えられる。しかし、琉球列島を除く日本の河川で底生藻類を専食する魚は、アユのほかにはアジメドジョウとボウズハゼを除くと見当たらない (宮地ら, 1976)。アジメドジョウとボウズハゼはその分布がそれぞれ中部・近畿地方の一部と茨城県以西の太平洋側であり (宮地ら, 1976)

地理的に限られている。また、同一河川においても、アジメドジョウは渓流域、ボウズハゼは下流域から汽水域に主に分布し、主に中流域に生息するアユと分布が全面的に重なるわけではない。

長野県木曾川支流小川での観察によると、人為的に放流されたアユとアジメドジョウは互いを攻撃することなく、藻類を食べていた（片野、未発表データ）。またアユとボウズハゼについての観察によって、両者の行動圏の重なりあっている場所では互いに追ったり追われたりすることが報告されている（川那部、1972）。藻類専食魚であるがために、アユとアジメドジョウ、アユとボウズハゼ間には食物をめぐる取り合い競争が生じているとよいであろう。ただし、一方の存在が他方の成長に負の影響を与えるか否かの実験は行われていない。またアユとアジメドジョウ、アユとボウズハゼの分布の重なりが大きいことから、これらの種間関係が両者の分布・生活に大きなウエイトをもつか否かは疑問である。

（2）雑食性魚類への影響

河川に生息する魚類の多くは水生無脊椎動物や陸生昆虫類と底生藻類の両方を摂食する雑食性魚類である。アユの存在は、河川において底生藻類を摂食する他の雑食性魚類にも影響を及ぼすと考えられる。

雑食性魚類のうち河川でアユと同所的に生息し、底生藻類を摂食する割合の高い魚種としてオイカワがいる。オイカワはアユの存在下では瀬の一等地から川の岸際や水面近くに生息場所を変えることが示唆されていたが（川那部、1960）、その実態については不明であった。

そこで私たちはアユがオイカワに与える影響について実験的に解析した（Katano and Aonuma, 2001）。直径1.8mの円形ビニールプールを18個水路に設置し、水中ポンプで水路からプールに河川水を送りこむ系をつくった。プールの底には塩化ビニール板をしき、水深を33cmに調整した。流速は水の流入口で秒速234cm、その他の場所では秒速10~20cmであった。各プールには5尾ずつ（2.0/m²）のオイカワを収容し、プールによって0~8尾（3.1/m²）の群馬県産人工アユを放流した。1実験期間は20日間とし、6月11日~7月1日（実験1）と8月27日~9月16日（実験2）の2回行った。

このプールにおいて、アユとオイカワはいずれも雑食性で、アユは藻類をオイカワは水生昆虫類を主食としていた。摂食方法について観察したところ、アユは底面を広く動きながら摂食行動を行っていたが、オイカワは水面近く動き回ったり、流れに定位して流下物を摂食することも多く認められた。プールにおいてアユの個体数が多いほど、オイカワが底面を動く摂餌方

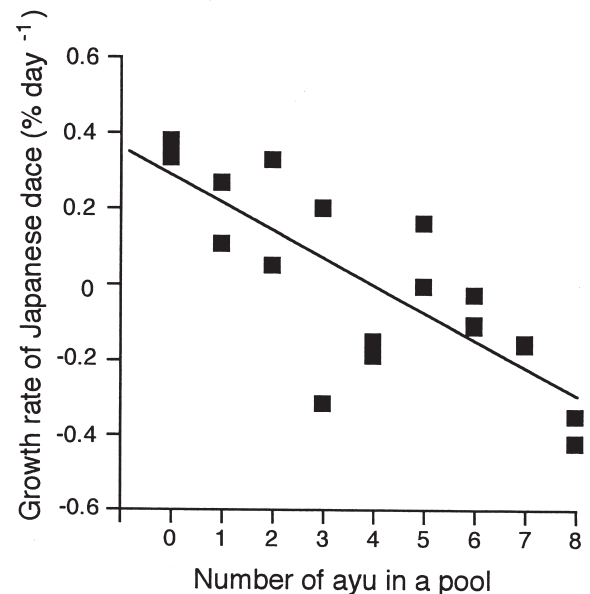


Fig. 1. Relationship between the number of ayu in a pool and the specific growth rate of Japanese dace (Ugui). After Katano *et al.* (2003)

法を採用する割合は減ったので、オイカワの摂食行動はアユに影響されていたことになる。また、実際にオイカワの成長率はアユの個体数が多いほど低く、この結果は実験1でも2でも変わらなかった。

同様の結果はウグイに対しても確認されている（Fig. 1）。アユが多いほど、藻類の現存量は低下し、ウグイの川床を動き回る割合は低下し、ウグイの成長率は低下した。アユの中にはなわばりをつくって他個体の侵入を許さない個体と群れをつくって活動する個体がいる。なわばりアユの中には、ウグイやオイカワをも攻撃する個体がいる。この攻撃率については個体差があり、アユの個体によって0~80%まで異なることが確かめられている（Katano *et al.*, 2004）。

（3）肉食性魚類への影響

アユの存在は河床の水生無脊椎動物全体を大きく減少させるわけではないので、それらを捕食するヤマメ、イワナなどのサケ科魚類などの肉食性魚類に大きな負の影響を与えるとは考えにくい。しかし、アユの活動下では石の上面の水生昆虫類とくにガガンボ類やユスリカ類などの双翅目昆虫が減少するので、これらを主に捕食する底生性魚類に負の影響を与えることが考えられる。本プロジェクトでは未発表データながらアユの放流が、カマツカ、スミウキゴリなど底生魚類の成長に負の影響を与えることが解析されている（片野ら、未発表データ）。

アユが他魚種から受ける影響

アユの資源増殖を考えると、アユが他魚種からどのような影響を受けるのかを把握することはきわめて重要である。本プロジェクト研究ではアユがウグイから受ける影響を藻類や水生昆虫類とともに実験的に解析した。

先に述べた中央水産研究所上田庁舎内のビニールプール18個用いて実験を行った。実験1では、ウグイの存在による水生昆虫類、底生藻類への影響を明らかにするために、9プールにはウグイを6尾(2.36/m²)放流し、残りの9プールにはウグイを放流しなかった。そして2000年9月15日から10月5日まで20日間の実験のうち、各プールに設置した3枚の直径25cm厚さ2.5cmのカワラ(裏面に3.2cm×25cm、深さ0.8cmの溝が5本ある)から藻類と水生無脊椎動物を採集し

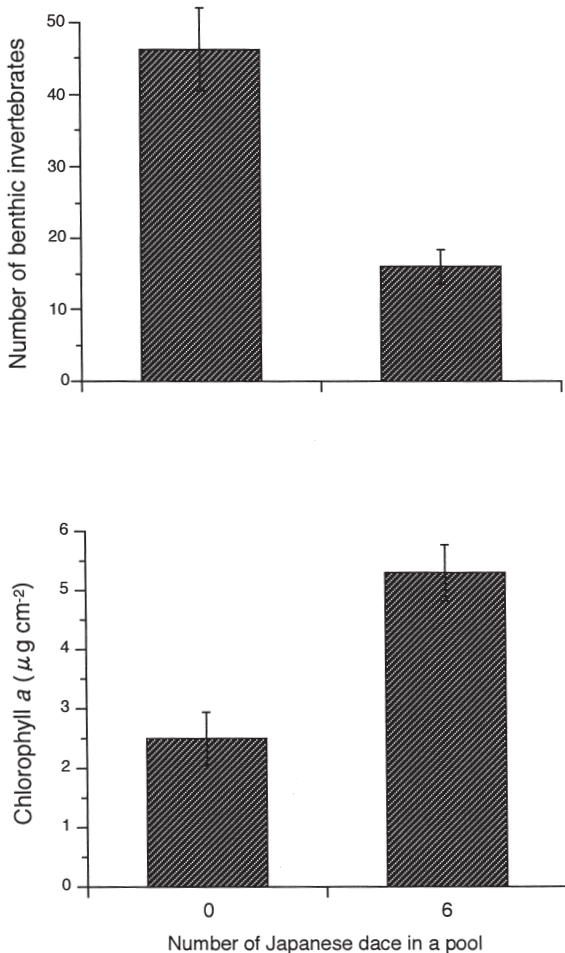


Fig. 2. The number of benthic macro invertebrates per 25×25 cm ceramic plate and the abundance of chlorophyll a in pools with 0 or 6 Japanese dace (Ugui). Error bars indicate ± 1 SE. After Katano *et al.* (2003)

た。実験2では各プールに群馬県産人工アユを5尾(1.97/m²)ずつ放流し、ウグイについては無作為に選んだ6プールでは0尾、6プールでは3尾(1.18/m²)、残りの6プールでは6尾(2.36/m²)放流した。この実験を2000年と2001年の7月18日から8月29日までの各42日間行った。実験終了後に各魚の体長・体重を計測し成長を把握するとともに、カワラの底生無脊椎動物、底生藻類を採取した。

実験1においてウグイは底生藻類を50%、水面に落下する陸生昆虫類を15%、カゲロウやトビケラなどの水生昆虫を31%摂食していた(Katano *et al.*, 2003)。実験2においてウグイが藻類を摂食する割合は14%以下であり、ウグイは陸生昆虫類(32%~39%)と水生昆虫類(44~47%)を主食としていた。一方アユは、実験2において藻類を92~94%摂食していた。

実験1の結果では、ウグイの存在によって底生無脊椎動物の個体数は著しく減少した(Fig. 2)。これはウグイが直接水生無脊椎動物を捕食したことによると考えられる。ウグイの存在は底生藻類の現存量(クロロフィル)を増加させたが、ウグイは藻類をも直接摂食していた。したがってウグイによる藻類の増加は直接の摂食によるものではなく、水生無脊椎動物の減少によると考えられる。ウグイは底生藻類を主食とするカゲロウ類やユスリカ類などの水生昆虫類を減少させ、そのことがトロフィックカスケード効果(食物連鎖上で直接食う食われるの関係にない下位の生物に対して間接的に強い影響を与えること)を介して藻類の増加につながったと理解される(Katano *et al.*, 2003)。

実験2の結果はウグイの増加が底生無脊椎動物の減少とアユの成長の増大をもたらすことを明らかにしている(Fig. 3)。これはトロフィックカスケードによって増加した藻類をアユが摂食したことによる。

カスケード効果によるアユの成長への正の効果は、その後の本プロジェクトの研究により、ウグイだけでなく、カマツカ、オイカワによってももたらされることが明らかになった(Katano *et al.*, 2006)。河川や実験プールにおいて、カマツカはウグイよりも水生昆虫類を多く捕食し、オイカワはウグイよりも底生藻類を多く摂食する雑食性であった。実験プールにこれらの魚種を5尾ずつ放流すると、水生昆虫類とくに藻類を主に摂食するカゲロウ目幼虫と巻貝類は著しく減少し、トロフィックカスケードによって底生藻類の現存量は増大した。次に、これらの魚種のいずれか5尾とアユ5尾をともに1つのプールで20日間飼育し、アユの成長量をしらべると、いずれにおいてもアユの成長量は高くなった。一方、アユだけを5尾もしくは10尾飼育するとその成長量は平均して負の値を示し、とく

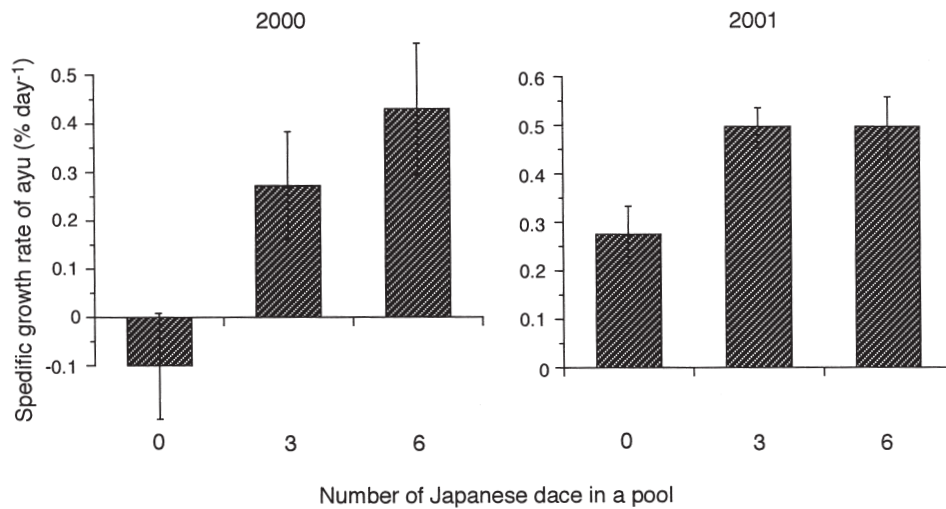


Fig. 3. The specific growth rate of ayu in pools with 0, 3 or 6 Japanese dace (Ugui). Error bars indicate ± 1 SE. After Katano *et al.* (2003)

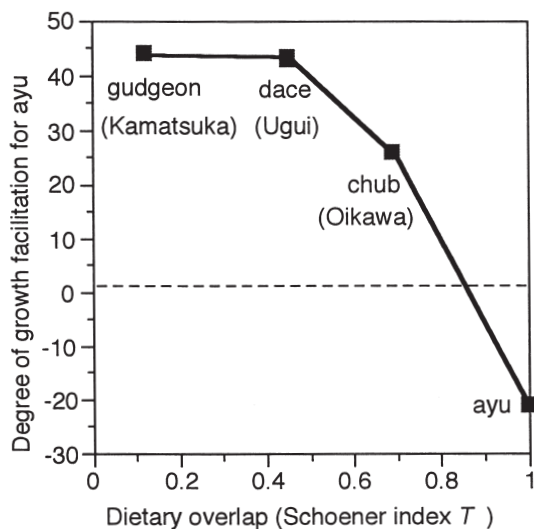


Fig. 4. Relationship between dietary overlap calculated using the Schoener index T and degree of growth facilitation for ayu that was calculated as (mean growth rate of ayu in pools with other species or 10 ayu) / (mean growth rate of ayu in pools with only 5 ayu). Broken 1 line indicates the growth rate in pools with 5 ayu. After Katano *et al.* (2006)

にアユ10尾の区では著しく低かった。アユと3種のコイ科魚類の食物重複度をそれぞれ単独でプールにおいて調べた資料を基に計算すると、オイカワ、ウグイ、カマツカの順に重複度は高かった (Fig. 4)。アユの成

長を高める影響は、オイカワよりもカマツカとウグイで高く、カマツカとウグイではほとんど差は認められなかった。その理由としては、カマツカは藻類をほとんど摂食しなかったが、カゲロウ、巻貝への捕食もウグイに比べて多くなく、主にユスリカ幼虫を捕食していたのでカスケード効果が強くなかったことが考えられる。アユと食性が重複するにもかかわらず、これら他魚種の存在がアユの成長を高めることが明らかになり、この成果は、河川における水産重要魚種以外の魚の保全の必要性、生態系における多種間相互作用の重要性を示す。

アユが水質に与える影響

アユが生息する河川や実験系での解析では、アユの存在・活動が河川の水中のリンや窒素に影響を及ぼすという結果は得られていない。

結 論

アユは河川の底生藻類や水生無脊椎動物に一定の影響を与えることが解析されたが、これらを枯渇させるほど減少させるのではなく、藍藻類やカゲロウ類など特定の生物を増加させることが明らかになった。アユは他魚種に対しても負の影響を与える場合があることが解析された。影響を強く受ける魚類は藻食魚、底生藻類を摂食する雑食性魚類、石の上面の双翅目幼虫を捕食する底生魚などである。したがってアユの放流に

あたってはこれらの生物に配慮することが必要である。また逆に、かつてアユが遡上していたが、資源減少、河川内工作物によって遡上できなくなった場合には、本来アユとともに生活していた生物がアユの不在によって影響されていることも想定される。また、ウグイ、カマツカなど水生昆虫類を多く捕食する他魚種の存在はアユの生産を高めることが明らかになった。この結果は河川における種々の生物間関係を解明することが重要水産魚種の生産を高めるうえで有意義であることを示す。

文 献

- Abe S., Katano O., Nagumo T., and Tanaka J., 2000: Grazing effects of ayu, *Plecoglossus altivelis*, on the species composition of benthic algal communities in the Kiso River. *Diatom* **16**, 37-43.
- Abe S., Uchida K., Nagumo T., Ioriya T., and Tanaka J., 2001: Effects of a grazing fish, *Plecoglossus altivelis* (Osmeridae), on the taxonomic composition of freshwater benthic algal assemblages. *Arch. Hydrobiol.*, **150**, 581-595.
- Abe S. 2003: Effects of ayu (*Plecoglossus altivelis*) on the structure and function of lotic benthic algal communities. 東京水産大学博士学位論文, 123 pp.
- Abe S., Uchida K., Shimizu A., Nagumo T., and Tanaka J., 2004: Algal succession corresponding with the upstream migration of ayu *Plecoglossus altivelis* in the Nezugaseki River. *Jap. J. Phycol.*, **52** (Supplement), 11-15.
- Katano O. and Iguchi K., 1996: Individual differences in territory and growth of ayu, *Plecoglossus altivelis* (Osmeridae). *Can. J. Zool.*, **74**, 2170-2177.
- 片野 修, 青沼佳方, 1999: 依田川におけるアユの丸石上の大型無脊椎動物群集への影響. 中央水研報, **14**, 39-48.
- Katano O. and Aonuma Y., 2001: Negative effect of ayu on the growth of omnivorous pale chub in experimental pools. *J. Fish Biol.*, **58**, 1371-1382.
- Katano O., Aonuma Y., Nakamura T., and Yamamoto S., 2003: Indirect contramensalism through trophic cascades between two omnivorous fishes. *Ecology*, **84**, 1311-1323.
- Katano O., Uchida K., and Aonuma Y., 2004: Experimental analysis of the territorial establishment of ayu, *Plecoglossus altivelis*. *Ecol. Res.*, **19**, 433-444.
- Katano O., Nakamura T., and Yamamoto S., 2006: Intraguild indirect effects through trophic cascades between stream-dwelling fishes. *J. Anim. Ecol.* **75**, 167-175.
- 川那部浩哉, 1960: 川の動物群集をどうとらえるか—食物関係にもとづく群集理解の試み—。生理生態 **9**, 1-10.
- 川那部浩哉, 1972: アユの社会構造の進化史的意義について。日生態誌, **22**, 141-149.
- 宮地伝三郎, 川那部浩哉, 水野信彦, 1976: 原色日本淡水魚類図鑑. 全改訂新版. 保育社, 大阪, 462 pp.