

三重県加茂川におけるアユおよびコイ科魚類 3 種の食物重複度の季節変化

石崎大介^{1,2}・佐藤達也^{1,3}・亀甲武志⁴・淀 太我¹・吉岡 基¹

Author & Article Info

¹ 三重大学大学院生物資源学研究所 (津市)
 TY: tyodo@bio.mie-u.ac.jp (corresponding author)
 MY: motoi@bio.mie-u.ac.jp
² 滋賀県水産試験場 (彦根市)
 ishizaki-daisuke@pref.shiga.lg.jp
³ ざっこ CLUB (鳥羽市)
 zakkoclub@gmail.com
⁴ 近畿大学農学部水産学科 (奈良市)
 kikko@nara.kindai.ac.jp

Received 15 May 2022
 Revised 25 May 2022
 Accepted 25 May 2022
 Published 26 May 2022
 DOI 10.34583/ichthy.20.0_51

Daisuke Ishizaki, Tatsuya Sato, Takeshi Kikko, Taiga Yodo and Motoi Yoshioka. 2022. Feeding interrelationships among ayu and three cyprinid species in the Kamo River, Mie Prefecture, Japan. Ichthy, Natural History of Fishes of Japan, 20: 51–55.

Abstract

To clarify their feeding interrelationships, the gastrointestinal contents of ayu *Plecoglossus altivelis altivelis* and three omnivorous cyprinid species, Japanese dace *Pseudaspius hakonensis*, pale chub *Opsariichthys platypus*, and dark chub *Nipponocypris temminckii*, were investigated in the Kamo River, Mie Prefecture (western Japan) in spring, summer and winter. Most ayu fed on diatoms, whereas Japanese dace focused on aquatic invertebrates as well as diatoms. The diet of pale chub was highly variable, and dark chub fed mainly on terrestrial and aquatic invertebrates, with diatoms taken frequently in winter. The similarity among the gastrointestinal contents of the four fish species was analyzed using the Proportional Similarity Index (PSI). PSI values for the three cyprinids were high in all these seasons, indicating considerable similarity in food taken. However, the summer PSI of ayu vs pale chub and dace tended to be higher (indicating high food similarity) than that of ayu vs dark chub.

魚類における、特に形態および生態学的な諸特性が類似する近縁種の種間関係に関する研究は淡水魚を中心に多くの研究がなされてきており (後藤, 1978), さらにサケ科魚類では、種間競争や資源分割機構などに関する研究が数多く行われ、それらの研究成果を基盤とした競争メカニズムの解析も試みられてきている (中野・谷口, 1996). サケ科

魚類が生息する淡水域では群集の構成種数が少なくサケ科魚類以外の共存種が少ないため、実験の設定が比較的容易に行えることなども研究が進展した理由である (中野・谷口, 1996). そして近縁種間における資源分割は、生物群集中における競争種を共存可能にするメカニズムとして注目されてきた (Schoener, 1974; 中野・谷口, 1996).

西日本の河川中流域では多くのコイ科魚類が繁栄し、多様な魚類相を形成している (西村, 1980). さらに、多くの河川では海域からアユ *Plecoglossus altivelis altivelis* (Temminck and Schlegel, 1846) が遡上し、または重要な漁獲対象種として放流もされている. Kawanabe (1959) および川那部 (1960) はウグイ *Pseudaspius hakonensis* (Günther, 1877), オイカワ *Opsariichthys platypus* (Temminck and Schlegel, 1846), カワムツ *Nipponocypris temminckii* (Temminck and Schlegel, 1846) などのコイ科遊泳性魚類の食性が、アユの個体群密度によって変化することを指摘した. また近年、野外の自然河川におけるこれらの魚類の関係についても研究が行われてきており (Katano, 1994; 片野ほか, 2004, 2015; Katano et al., 2006; Nakagawa et al., 2012), 飼育環境において実験的にコイ科遊泳性魚類の相互関係についての詳細な研究も行われている (小川・片野, 2015, 2016a,b). 加えて、コイ科魚類とアユとの関係については盛んに研究が行われ、オイカワやウグイの成長に対してアユによる負の影響があることが明らかとなっている (Katano and Aonuma, 2001; Katano et al., 2003, 2006; Katano, 2007). しかしながら、これらの研究は夏季および秋季におけるものであり、自然河川における春季や冬季の相互関係の把握については行われていない. よって、河川中流域における異種共存機構について明らかにするためには、自然河川におけるアユやコイ科魚類の相互関係についての研究をさらに進める必要がある.

そこで本研究では河川中流域でのアユおよび遊泳性コイ科魚類 3 種についてアユの在・不在に注目し、アユが遡上する前の春、遡上後の夏、産卵死後の冬における食性調査を行い、これら 4 種の食物重複度を解析した.

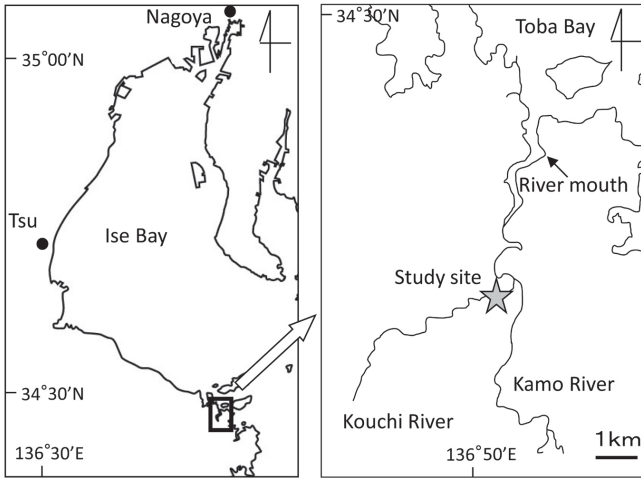


Fig. 1. Study area around the Kamo River, Mie Prefecture (western Japan). Asterisk indicates sampling station.

材料と方法

調査地 三重県志摩地方に位置し鳥羽市を流れる加茂川支流の河内川を調査地とした (Fig. 1). 調査地点は加茂川河口から約 4.5 km 上流の淡水域で、1 蛇行区間に瀬と淵が 1 つずつ存在し、瀬から淵に波立ちながら流れ込む中流域の様相を呈しており、可児 (1944) による Bb 型に相当する。川幅は約 10 m で河岸は一部コンクリート護岸されているが、河道内に土砂が堆積しヨシ属 *Phragmites* の植生がみられる。魚類の採捕は流程に沿っておよそ 50 m の区間で行った。河内川には遊泳性魚類としてアユ、ウグイ、オイカワ、カワムツが生息しており、漁業権が設定されていないことから魚類の放流は行われていない。このうちアユは両側回遊魚であり、調査河川での遡上期は 5 月、産卵期は 11 月から 12 月で産卵後すべての個体が死亡する (石崎ほか, 未発表)。ウグイは 3 月下旬から 4 月に成魚が数日間のみ産卵遡上する (石崎ほか, 2010)。河川で生まれたウグイはほぼ全てが降海するものの (石崎ほか, 2009)、当歳や 1 歳の春から夏に降海するため、降海前の一部の幼魚が一年を通して調査地で確認される (石崎ほか, 2010)。オイカワとカワムツは純淡水魚類であり、一年を通して調査地で確認される。

魚類の採捕と消化管内容物解析 魚類の採捕にはエレクトリックショッカー (Smith-Root 社製, model 12B) を用いた。採捕はアユの遡上前の 2007 年 4 月 19 日、アユの遡上後の 2007 年 6 月 28 日、アユの産卵死後の 2008 年 1 月 24 日に行った。食性解析に用いたサンプルは、アユは 6 月に 24 個体、ウグイは 4 月、6 月、1 月にそれぞれ 4、10、13 個

体、オイカワは 4 月、6 月、1 月にそれぞれ 21、16、20 個体、カワムツは 4 月、6 月、1 月にそれぞれ 14、21、9 個体である (Table 1)。これらの標準体長について 6 月は、アユはオイカワおよびカワムツより有意に大きく (vs オイカワ, $\chi^2 = 14.09$, $p < 0.01$; vs カワムツ, $\chi^2 = 37.91$, $p < 0.01$, Scheffe's paired comparison test), 1 月は、オイカワはウグイおよびカワムツより有意に大きかった (vs ウグイ, $\chi^2 = 25.33$, $p < 0.01$; vs カワムツ, $\chi^2 = 13.26$, $p < 0.01$, Scheffe's paired comparison test)。これ以外の各調査時期における魚種間では体長に有意な差はなかった。また、魚種内での調査時期間の体長の比較では、ウグイは 6 月が 1 月よりも有意に大きかったが ($\chi^2 = 16.09$, $p < 0.01$, Scheffe's paired comparison test), オイカワとカワムツでは調査時期間で有意差は確認されなかった (オイカワ, $\chi^2 = 5.90$, $p > 0.05$; カワムツ, $\chi^2 = 0.85$, $p > 0.05$, Kruskal Wallis test)。供試魚は氷蔵して持ち帰り冷凍した。その後解凍して標準体長と体重を測定して、アユでは胃、コイ科魚類では消化管の第一屈曲部までを摘出し 10% ホルマリン水溶液で固定した。固定後、内容物を取り出し珪藻、緑藻、陸生無脊椎動物、水生無脊椎動物、不明肉片、その他に分類し、Katano et al. (2006) に従い、格子線枠付き界線スライドガラス (松浪硝子社製, S6117) 上で双眼実体顕微鏡を用いて体積を求めた。

解析 Nakano et al. (1999) に従い、調査時期ごとに Proportional Similarity Index (以下, PSI) を求め、魚種間での食物の重複度を解析した。PSI は次式により求めた。

$$PSI = 1 - 0.5 \sum_{i=1}^m (p_i - q_i)$$

p_i は種 p における食物 i の比率, q_i は種 q における食物 i の比率 m は食物カテゴリの数である。PSI が 0 の時食物の重複はなく、1 の時完全に重複する。

結 果

各魚種の食性 各魚種における時期ごとの消化管内容物組成を Fig. 2 に示した。アユの消化管内容物は珪藻の体積比が最も高く (平均 \pm SD = $97.32 \pm 9.0\%$)、全ての個体が摂餌しており、珪藻のみを摂餌していた個体が 24 個体中 15 個体であった。陸生無脊椎動物、水生無脊椎動物、不明肉片の体積比はわずかであった (それぞれ、 $0.09 \pm 0.4\%$, $0.40 \pm 0.9\%$, $2.20 \pm 9.1\%$)。緑藻を摂餌している個体はなく、その他が確認された個体もなかった。

Table 1. Number and standard length (mean \pm standard deviation) of fishes captured in the Kamo River.

Species	19 Apr. 2007		28 Jun. 2007		24 Jan. 2008	
	No. of fish	SL (mm)	No. of fish	SL (mm)	No. of fish	SL (mm)
<i>P. altivelis</i>	—	—	24	89 \pm 17.3	—	—
<i>P. hakonensis</i>	4	52 \pm 14.7	10	66 \pm 12.1	13	44 \pm 4.0
<i>O. platypus</i>	21	55 \pm 13.9	16	64 \pm 22.7	20	66 \pm 11.4
<i>N. temminckii</i>	14	48 \pm 14.6	21	50 \pm 11.4	9	46 \pm 5.2

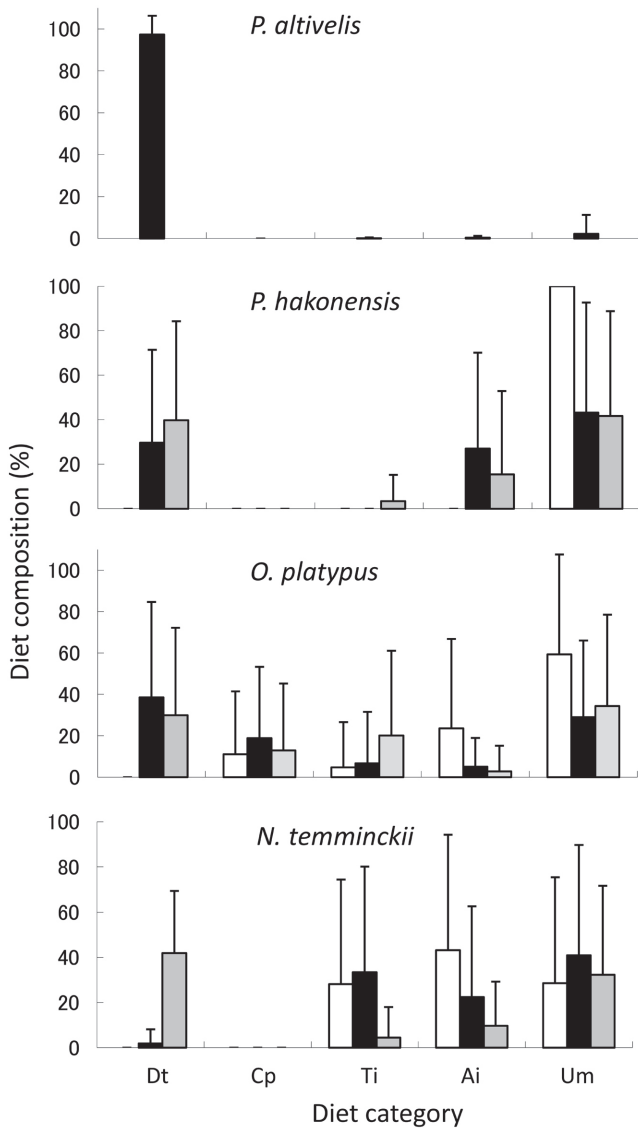


Fig. 2. Composition of diet categories by volume in the diet of each fish species in April (open bar), June (closed bar) and January (shaded bar). Vertical bars indicate SD. Dt = Diatoms; Cp = Chlorophyceae; Ti = Terrestrial invertebrates; Ai = Aquatic invertebrates; Um = Unidentified animal remains.

ウグイの消化管内容物は、4月は全てが不明肉片であった。6月は珪藻、水生無脊椎動物、不明肉片が確認され（それぞれ、 $29.58 \pm 41.8\%$ 、 $26.99 \pm 43.1\%$ 、 $43.13 \pm 49.6\%$ ）、緑藻と陸生無脊椎動物を摂餌している個体はなかった。1月は珪藻、陸生無脊椎動物、水生無脊椎動物、不明肉片が確認され（それぞれ、 $39.74 \pm 44.5\%$ 、 $3.29 \pm 11.9\%$ 、 $15.38 \pm 37.6\%$ 、 $41.58 \pm 47.2\%$ ）、珪藻、不明肉片が多かった。緑藻を摂餌していた個体やその他が確認された個体はなかった。

オイカワの消化管内容物は、4月には珪藻以外の、緑藻、陸生無脊椎動物、水生無脊椎動物、不明肉片が確認され（それぞれ、 $11.11 \pm 30.4\%$ 、 $4.76 \pm 21.8\%$ 、 $23.58 \pm 43.2\%$ 、 $59.34 \pm 48.3\%$ ）、水生無脊椎動物、不明肉片が多かった。6月は全てのカテゴリの珪藻、緑藻、陸生無脊椎動物、水生無脊椎動物、不明肉片が確認され（それぞれ、 $38.48 \pm 46.2\%$ 、 $18.84 \pm 34.5\%$ 、 $6.68 \pm 24.9\%$ 、 $5.08 \pm 13.9\%$ 、 $28.96 \pm 37.0\%$ ）、珪藻や不明肉片が多く、それらに次いで緑藻も多かった。1月

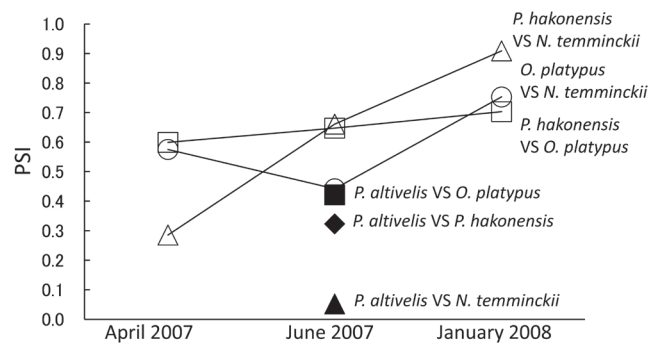


Fig. 3. Dietary overlap calculated from Proportional Similarity Index (PSI) for each season.

も全てのカテゴリの珪藻、緑藻、陸生無脊椎動物、水生無脊椎動物、不明肉片が確認され（それぞれ、 $29.98 \pm 42.2\%$ 、 $12.86 \pm 32.4\%$ 、 $20.10 \pm 41.0\%$ 、 $2.78 \pm 12.4\%$ 、 $34.28 \pm 44.2\%$ ）、珪藻や不明肉片が多かった。

カワムツの消化管内容物は全ての調査時期で緑藻が確認されず、4月は陸生無脊椎動物、水生無脊椎動物、不明肉片が確認された（それぞれ、 $28.20 \pm 46.3\%$ 、 $43.23 \pm 51.0\%$ 、 $28.57 \pm 46.9\%$ ）。6月と1月には珪藻も確認されたが、6月は少なく（ $1.92 \pm 6.2\%$ ）他に陸生無脊椎動物、水生無脊椎動物、不明肉片が確認された（それぞれ、 $33.48 \pm 46.7\%$ 、 $22.52 \pm 40.1\%$ 、 $40.93 \pm 48.8\%$ ）。1月は珪藻が多く（ $41.98 \pm 27.4\%$ ）、他に陸生無脊椎動物、水生無脊椎動物、不明肉片が確認された（それぞれ、 $4.50 \pm 13.5\%$ 、 $9.81 \pm 19.5\%$ 、 $32.40 \pm 39.3\%$ ）。

PSI 4月のPSIはオイカワ対カワムツ、ウグイ対オイカワでそれぞれ0.58、0.60と高く、ウグイ対カワムツでは0.29と比較的低かった（Fig. 3）。6月ではウグイ対カワムツ、ウグイ対オイカワのPSIはそれぞれ0.65、0.66で高かったが、オイカワ対カワムツ、アユ対オイカワ、アユ対ウグイのPSIはそれぞれ0.44、0.42、0.32と中程度であった。アユ対カワムツのPSIは0.05と極めて低かった。1月はウグイ対カワムツのPSIは0.91と高く、またオイカワ対カワムツ、ウグイ対オイカワのPSIはそれぞれ0.75、0.70であった。

考 察

三重県加茂川におけるコイ科3種のPSIは一年を通して比較的高かった。これは年間を通して陸生昆虫や水生昆虫などを捕食し、夏季や冬季には珪藻を利用する傾向がコイ科3種で共通していたためである。夏季のこれらコイ科魚類3種における水槽実験では互いに干渉型競争が生じることが報告されている（小川・片野, 2015）。また、オイカワとウグイでは取り合い型競争が生じ、両種は餌資源をめぐる潜在的に強い競合関係にあることも報告されている（小川・片野, 2016a）。よって自然河川である加茂川においても、同様な競争が生じていたことが考えられる。本研究ではコイ科3種のすべての組み合わせにおいて1月にPSIが最も

高くなった。冬季におけるこれらの魚種の競合等についての知見はほとんどないが、名越ほか (1962) は冬季にオイカワは瀬からウグイやカワムツの好む淵に移動すると報告しており、本研究で冬季にオイカワ対ウグイ、カワムツの食物重複度が上昇したのは生息場所の重複が影響している可能性がある。

Kawanabe (1959) や川那部 (1960) は京都府の河川において観察を行い、アユの遡上により河川内のアユの生息密度が上昇することで、オイカワが瀬から川岸や淵へ移動し、食性も藻類食から動物食へ変化させたことを報告した。また、カワムツはオイカワが川岸や淵に移動したことによって河川中心部分の瀬に移動しアユと生息場所をともにしたが、これはアユとカワムツでは食性が異なるため可能となったと考察している。本研究でも6月のカワムツは珪藻の利用が少なく主に陸生昆虫を利用しており、これによりアユとのPSIは低く、オイカワとのPSIも低下した。しかし、本研究では6月のオイカワはアユの主食である珪藻を多く利用している一方で緑藻も利用しており、その利用割合は6月に最も高かった。本研究ではオイカワは動物食に移行するのではなく緑藻も利用することで、アユとの食物重複度を低下させていたと考えられる。これらの食性の変化により、アユが存在する夏季の河川での共存を可能としていると考えられる。一方で片野ほか (2015) は、オイカワはアユと共存する河川では底生藻類を摂食する割合は低く、アユと共存しない河川では共存する河川と比べて緑藻を多く利用したと報告している。また、アユは特殊な歯列を発達させることにより、コイ科魚類が利用しにくい石面に強く付着する藍藻を利用することができ、その摂餌行動により藻類群落を藍藻に変えることを指摘した。そして実際に胃内容物からも藍藻が確認されている。しかしながら本研究ではアユはほとんど珪藻を利用しており、片野ほか (2015) が指摘したアユの摂餌による藻類の変化は本河川では起こっていなかったと推察される。このような先行研究との差異は、地域差や人為的な環境変化などによる河川環境の違いにより各魚種の生息場所が異なったり藻類相が異なったりすることで生じた可能性があり、今後は各魚種の生息環境や藻類相を考慮した解析が必要である。

新潟県の河川においてアユや降海型ウグイを含む魚類の食物関係について、アユとウグイの間に厳しい競争があったことが示唆されており、アユとウグイの個体密度に負の相関があることやウグイの成長にはアユの個体密度と負の相関があることも示されている (Katano et al., 2010)。サケ科魚類では種間競争は個体密度や成長に影響するため、結果的に生活史分岐にも影響すると考えられている (森田・森田, 2007)。タイセイヨウサケ *Salmo salar* Linnaeus, 1758 では同所的に生息する競合種の個体密度が著しく減少した年に、残留型が増えたことが知られている (Letcher and

Terrick, 1998)。通し回遊魚であるウグイは、高緯度ほど降海型が多いとされているが (酒井, 2001)、本研究を行った加茂川ではウグイの分布域の比較的低緯度に位置しているにも関わらず、ほとんどのウグイが降海型である (石崎ほか, 2009)。本研究で確認されたウグイ対他のコイ科魚類、アユ対ウグイの比較的高い食物重複度は、低緯度ながらほとんどすべてが降海するというウグイの生活史形成にも影響を与えている可能性もあり、今後、操作実験、河川改修等で環境改変が行われた前後の比較、残留型ウグイの存在する河川との比較などを行う必要がある。

謝 辞

研究を進めるにあたり、三重県水産研究所には快く機器を貸与いただき、当時同研究所に所属された中西尚文氏には様々な便宜をはかっていただいた。三重大学大学院生物資源学研究所の原田泰志博士には快く機器を貸与いただき、また多くのご指導を賜った。東京大学大気海洋研究所の森田健太郎博士には有益な助言をいただいた。また、当時三重大学大学院生物資源学研究所に在籍された大学院生の小島慶一氏には調査に協力していただいた。G. S. Hardy 氏には英文要旨の校閲を賜った。ここに感謝の意を表す。なお、本研究における調査は三重県特別採捕許可の下に行われた。

引用文献

- 後藤 晃. 1978. 魚類における近縁種の種間関係. 哺乳類科学, 36: 1-14. [URL](#)
- 石崎大介・大竹二雄・佐藤達也・淀 太我・吉岡 基・柏木正章. 2009. 耳石微量元素分析を用いた三重県加茂川におけるウグイの回遊履歴の推定. 日本水産学会誌, 75: 419-424. [URL](#)
- 石崎大介・淀 太我・吉岡 基. 2010. 三重県加茂川におけるウグイの降海時期と降海時の体長. 日本水産学会誌, 76: 920-925. [URL](#)
- 可児藤吉. 1944. 溪流棲昆虫の生態, pp. 171-317. 古川晴男 (編) 日本生物誌 昆虫 上. 研究社, 東京.
- Katano, O. 1994. Aggressive interactions between the dark chub, *Zacco temminckii*, and the pale chub, *Z. platypus*, in relation to their feeding behaviour. Japanese Journal of Ichthyology, 40: 441-449. [URL](#)
- Katano, O. 2007. Effects of experimental duration and density of Japanese dace *Tribolodon hakonensis* on the strength of trophic cascades on benthic algae. Oecologia, 154: 195-205.
- Katano, O. and Y. Aonuma. 2001. Negative effect of ayu on the growth of omnivorous pale chub in experimental pools. Journal of Fish Biology, 58: 1371-1382.
- Katano, O., Y. Aonuma, T. Nakamura and S. Yamamoto. 2003. Indirect countertransmission through trophic cascade between two omnivorous fishes. Ecology, 84: 1311-1323.
- 片野 修・馬場吉弘・河村功一・大原 均. 2015. 移入河川におけるオイカワの豊富さと藻食に対するアユの影響. 魚類学雑誌, 62: 99-106. [URL](#)
- Katano, O., T. Nakamura, S. Abe and Y. Baba. 2010. Population density, growth and migration via the sea to different streams of Japanese dace *Tribolodon hakonensis* in lower reaches of small streams. Ichthyological Research, 57: 1-9.
- Katano, O., T. Nakamura and S. Yamamoto. 2006. Intraguild indirect effect through trophic cascades between stream-dwelling fishes. Journal of Animal Ecology, 75: 167-175.

- 片野 修・中村智幸・山本祥一郎・阿部信一郎. 2004. 長野県浦野川における魚類の種組成と食物関係. 日本水産学会誌, 70: 902–909. [URL](#)
- Kawanabe, H. 1959. Food competition among fishes in some rivers of Kyoto Prefecture, Japan. *Memoirs of the College of Science, University of Kyoto, Series B*, 26: 254–268.
- 川那部浩哉. 1960. 川の動物群衆をどうとらえるか — 食物関係にもとづく群衆理解の試み —. *生理生態*, 9: 1–10.
- Letcher, B. H. and T. D. Terrick. 1998. Maturation of male age-0 Atlantic salmon following a massive, localized flood. *Journal of Fish Biology*, 53: 1243–1252.
- 森田健太郎・森田晶子. 2007. イワナ（サケ科魚類）の生活史二型と個体群過程. *日本生態学会誌*, 57: 13–24. [URL](#)
- 名越 誠・川那部浩哉・水野信彦・宮地伝三郎・森 主一・杉山幸丸・牧 岩男・斎藤洋子. 1962. 川の魚の生活 III. オイカワの生活史を中心にして. *生理・生態学研究業績*, 82: 1–19.
- Nakagawa, H., H. Yamane, M. Yasugi, T. Fujita, K. Yokoi, H. Ashiwa, N. Kitada, H. Takano, N. Suzuki, J. Kishimoto, H. Maeda, H. Yamano, T. Ito, H. Maruyama, K. Tominaga, E. Hatakeyama, M. Goto and D. Takahashi. 2012. Diel changes in resource use and diet overlap in temperate stream fishes. *Ecological Research*, 27: 417–426.
- Nakano, S., K. D. Fausch and S. Kitano. 1999. Flexible niche partitioning via a foraging mode shift: a proposed mechanism for coexistence in stream-dwelling charrs. *Journal of Animal Ecology*, 68: 1079–1092.
- 中野 繁・谷口義則. 1996. 淡水性サケ科魚類における種間競争と異種共存機構. *魚類学雑誌*, 43: 59–78. [URL](#)
- 西村三郎. 1980. 日本海の成立: 生物地理学からのアプローチ. 改訂版. 築地書館, 東京. 230 pp.
- 小川 拡・片野 修. 2015. 実験河川における3種のコイ科魚類の摂食行動と相互作用. *魚類学雑誌*, 62: 133–147. [URL](#)
- 小川 拡・片野 修. 2016a. オイカワとウグイの相互作用が互いの成長に及ぼす影響. *日本水産学会誌*, doi: 10.2331/suisan.15-00065 (Mar. 2016), 82: 128–130 (Apr. 2016). [URL](#)
- 小川 拡・片野 修. 2016b. 水流を伴う実験池におけるカワムツによるオイカワの摂食行動への影響. *魚類学雑誌*, 63: 19–25. [URL](#)
- 酒井治己. 2001. ウグイの仲間, pp. 259–269. 川那部浩哉・水野信彦・細谷和海(編)山溪カラー名鑑日本の淡水魚. 第3版. 山と溪谷社, 東京.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27–39. [URL](#)