

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

片野 修*¹, 青沼佳方*²

Effects of Ayu, *Plecoglossus altivelis*, on the Macroinvertebrate Community on Cobbles in the Yoda River

Osamu Katano*¹ and Yosimasa Aonuma*²

Abstract: Macroinvertebrate communities on cobbles were compared between adjacent two areas where ayu *Plecoglossus altivelis* were present or absent in the Yoda River, Nagano Prefecture. Invertebrate abundance such as density and species richness on the upper surface of cobbles did not differ between the two areas. In contrast, invertebrate density and species richness on the lower surface where ayu were present were greater than where ayu were absent. In the presence of ayu, the percentage of Ephemeroptera such as Heptageniidae was high, whereas that of Diptera was low. Fewer Diptera occurred on the upper surface of cobbles where ayu were present than where ayu were absent. These differences might be due to the algal feeding behavior of ayu which graze algae from the cobble surfaces creating favorable environmental conditions for Ephemeroptera.

1999年4月12日受理 中央水産研究所業績A第86号

*¹ 中央水産研究所 (National Research Institute of Fisheries Science, 1088 Komaki, Ueda, 386-0031, Japan)

*² 北里大学水産学部 (School of Fisheries Science, Kitasato University, Sanriku, Kesen, Iwate, 022-0101, Japan)

アユ *Plecoglossus altivelis* の種苗放流は日本全国で広く行われ、その放流量は1996年には1,000トンを超えている（全国内水面漁業協同組合連合会, 1998）。河川における個体数調査においても、アユは多くの河川で優占種となっており（建設省河川局治水課, 1995）、ウグイ *Tribolodon hakonensis* やオイカワ *Zacco platypus* などの他魚種の生態に影響を与えることも報告されている（玉置, 1975; Usio and Nakano, 1998; Katano *et al.*, 1999）。アユが河川生態系の中で他の生物にどのような影響を及ぼすのかは、生物多様性を守りながら河川の生物を有効的に活用するうえで、きわめて重要な問題となっている。

河川において全長が10cm以上に成長したアユの主食は底生藻類であり、一部河川の河口部や降雨によって河川が長期的に濁った場合を除けば、動物を食べることはほとんどない（川那部ら, 1959; 宮地, 1960）。アユは口内に櫛状の歯をもち、それを滑らすようにして底生藻類をこすり取る。この摂食行動は、多い場合には1分間に10回以上行われるので（川那部, 1957; Katano and Iguchi, 1996）、河川の石面で生活する大型無脊椎動物に対しても、何らかの影響を与えると考えられる。水生無脊椎動物の個体数、重量及び分布様式の変化は、それらによって摂食される藻類やデトリタスに対しても、また無脊椎動物を食べる他魚種に対しても重要である。とくに日本の河川の上流部ではサケ科魚類が、中下流部では多くのコイ科魚類のほかカジカ科やハゼ科などに属する魚類が水生無脊椎動物を主食としている（中村, 1950; 川尻, 1956; 中村, 1969; 宮地ら, 1976; 中野・谷口, 1996）。

そこで著者らは、アユが生態系へ与える影響について人工河川及び自然河川で研究を進めており、本研究では長野県丸子町の依田川において、アユが底生藻類を摂食していた場所としていなかった場所とで、丸石上の無脊椎動物群集を比較した。その結果、両地点間で無脊椎動物の個体数や分布様式に著しい違いが認められたのでこれを報告する。

方 法

調査は1996年6月19日に千曲川の1支流である依田川の丸子橋周辺（長野県丸子町、北緯 $36^{\circ}19'$ 、東経 $138^{\circ}16'$ ）で行われた。丸子橋の約80m下流には高さ約1mの堰堤が3段あり、その下流部ではこの年に約1km下流の依田川橋までの間に合計80kg、およそ1万尾の琵琶湖産の稚アユが5月30日に放流されていた。堰堤の上流部1kmの区間ではアユは放流されておらず、またこの地域では海産アユの遡上は認められていない。

この年の依田川のアユの友釣りは6月22日に解禁されたので、調査を行った6月19日はその直前にあたった。そのために、堰堤の下流部には無数のアユを観察することができ、また丸石上には多くの食み跡を認めることができた。これに対して堰堤の上流部ではアユの遊泳も食み跡も見られなかった。そこで、堰堤の上流部約100mの地点（Fig. 1, A地点）と堰堤の下流部約200mのアユ放流地点（Fig. 1, B地点）を、それぞれアユが生息していなかった場所と生息していた場所とし、その瀬の部分の丸石上の大型無脊椎動物を採集した。B地点で採集した丸石上にはほぼ全面にわたってアユの食み跡が認められたのに対して、A地点ではどの石にもアユの食み跡は認められなかった。

無脊椎動物の採集は無作為に選ばれたA, Bそれぞれ15個の丸石に対して行われた。丸石については、アルキメデスの法則（水を満たしたバケツに石を入れ、あふれ出した水の重さを

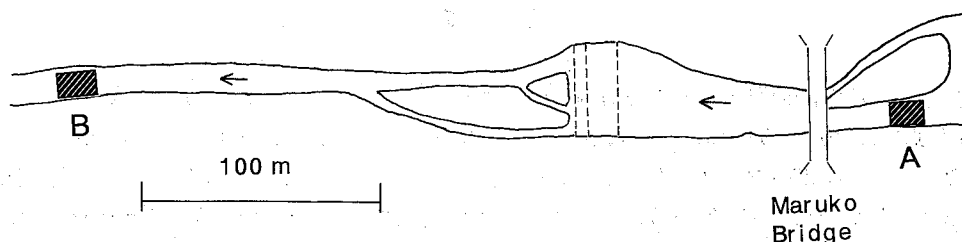


Fig. 1. Map of the study area. Shaded parts show the sampling areas A and B. Arrows and dotted lines indicate the direction of water flow and weirs, respectively.

計る方法)を用いて、体積を計測した。調査を行った石の体積はA地点では $893.4\text{cm}^3 \pm 600.6$ SD (範囲=190.6-2632.2 cm^3)、B地点では $921.0\text{cm}^3 \pm 506.6$ SD (範囲=359.5-1921.6 cm^3) であり、両地点間で有意な差は認められなかった (Mann-Whitney の U 検定, $P > 0.7$)。またそれぞれの石の中央部真上 5 cm のところで計測した流速 (A地点: $31.5\text{ cm/s} \pm 11.7$ SD, 範囲=15.1 cm/s - 62.5 cm/s , B地点: $28.4\text{cm/s} \pm 10.4$ SD, 範囲=15.6 cm/s - 50.7 cm/s) についても有意差は検出されなかった (Mann-Whitney の U 検定, $P > 0.4$)。さらに、それぞれの石の下部までの水深もA地点 ($40.3\text{cm} \pm 11.5$ SD, 範囲=22.7-60.0 cm) とB地点 ($38.1\text{cm} \pm 12.2$ SD, 範囲=24.0-62.3 cm) で有意に違わなかった (Mann-Whitney の U 検定, $P > 0.5$)。

1つの石を水中から取り上げる際には、その下流およそ10cmのところ、幅24cm、長さ40cm、網目サイズ0.2mmのネットを設置し、石を動かすことによって流下した動物を採集した。石面の無脊椎動物については、石の高さを計測し、その中央部分から上部に分布していたものと下部に分布していたものを分けてピンセットで採集した。この際にカゲロウ類のように速やかに動き回るものから先に採集した。したがって、1つの石面に生息していた無脊椎動物は、その上面で採集されたもの、下面で採集されたもの、流下ネットで採集されたものに分けられた。採集された無脊椎動物は5%のホルマリン溶液を用いて保存した。

無脊椎動物については個体数と湿重量 (バイオマス) を計測したのち、できるかぎり種のレベルまで同定した。ただし、一部のユスリカ科とカワゲラ目の幼虫については、分類体系が確立していなかったり、サンプルが若齢で判別しにくかったりしたために、種のレベルまで同定できなかった。

石の単位面積あたりの無脊椎動物の個体密度や重量を求めるために、それぞれの石の体積から表面積を、次の換算式に基づいて計算した。

$$Y = 0.309X + 274.978 \quad (Y: \text{推定された石の表面積, cm}^2, X: \text{石の体積, cm}^3)$$

この換算式は千曲川の河原から採集された20個の石の体積と、それらに1 cm^2 大の紙片を張り付けて求めた表面積との関係からえられたもので、その相関係数 (Pearson の r) は0.955 ($P < 0.0001$) であった (Katano, Toi and Maekawa, 未発表)。

結 果

採集された無脊椎動物は33種、534個体にのぼった (Table 1)。このうちアユが生息していたB地点で317個体 (59.4%)、アユが生息していなかったA地点で217個体 (40.6%) が確認された。また、合計534個体のうち、石の上面で採集されたものが54個体 (10.1%)、下面で採集されたものが403個体 (75.5%)、そして流下ネットで捕獲されたものが77個体 (14.4%) であった。このうちもっとも多かった種は、ヒゲナガカワトビケラ *Stenopsyche marmorata* Navas で149個体が採集され、ついで111個体のアカマダラカゲロウ *Uracanthella rufa* (Imanishi) と60個体のエルモンヒラタカゲロウ *Epeorus latifolium* Ueno が続いた。目としては、カゲロウ目が268個体と全体の50.2%を占めてもっとも多く、ついでトビケラ目が195個体 (36.5%)、双翅目が47個体 (8.8%) であった。

無脊椎動物の種類組成をカゲロウ目、トビケラ目、双翅目、その他の4群に分けて、二ヶ所の採集場所間で比較したところ、有意な差異が検出された (カイ二乗検定, $\chi^2=11.15$,

Table 1. Macroinvertebrates sampled in the Yoda River

Invertebrate taxa*	Number of individuals		
	Ayu absent	Ayu present	Total
Ephemeroptera (Kageroumoku)			
<i>Epeorus latifolium</i> Ueno	6	54	60
<i>Ecdyonurus levis</i> (Navas)	9	17	26
<i>Baetis</i> sp.	7	12	19
<i>Drunella cryptomeria</i> (Imanishi)	5	8	13
<i>Serratella setigera</i> Bajkova	8	16	24
<i>Uracanthella rufa</i> (Imanishi)	57	54	111
Other Ephemeroptera	5	10	15
Total Ephemeroptera	97(44.7)**	171(53.9)	268(50.2)
Trichoptera (Tobikeramoku)			
<i>Stenopsyche marmorata</i> Navas	57	92	149
<i>Hydropsyche orientalis</i> Martynov	1	9	10
<i>Rhyacophila nigrocephala</i> Iwata	11	9	20
Other Trichoptera	10	6	16
Total Trichoptera	79(36.4)	116(36.6)	195(36.5)
Diptera (Soushimoku)			
Tipulidae	12	12	24
Chironomidae	14	9	23
Total Diptera	26(12.0)	21(6.6)	47(8.8)
Plecoptera (Kawageramoku)	1(0.5)	3(0.9)	4(0.7)
Odonata (Tonbomoku)	1(0.5)	0(0.0)	1(0.2)
Isopoda (Toukyakumoku)	0(0.0)	3(0.9)	3(0.6)
Gastropoda (Fukusokurui)	2(0.9)	0(0.0)	2(0.4)
Hirudinea (Hirurui)	10(4.6)	0(0.0)	10(1.9)
Turbellaria (Uzumushirui)	1(0.5)	3(0.9)	4(0.7)
Grand total invertebrates	217	317	534

* Species names are shown when more than 9 individuals were sampled in total.

** Figures in parentheses indicate the percentage of all invertebrates sampled in each area.

df=3, $P<0.02$)。アユの摂餌の影響下にあった堰堤下では、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。カゲロウ目の中では、エルモンヒラタカゲロウやシロタニガワカゲロウ *Ecdyonurus levis* (Navas) など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著しく高かったのに対して、アカマダラカゲロウなどのマダラカゲロウ科の幼虫はそれほど影響されておらず、科による違いが検出された ($\chi^2=23.40$, df=1, $P<0.00001$)。

1つの石あたりの無脊椎動物の個体数、湿重量及び種数の最大値は、A地点ではそれぞれ33, 1.651g, 8であり、B地点では44, 2.418g, 12であった。一方、石の表面積100cm²あたりの無脊椎動物の個体数、湿重量及び種数の最大値は、A地点ではそれぞれ5.6, 0.501g, 1.82であり、B地点では7.9, 0.831g, 2.14であった。2つの場所を比較したところ、1つの石あたりの無脊椎動物についても100cm²あたりの無脊椎動物についても同様の傾向が認められた (Table 2)。すなわち、いずれの変数についても、石の上部にかざると2つの場所間で有意差は認められなかったが、石の下部では無脊椎動物の個体数(密度)と種数がアユの活動下で有意に多かった。ただし、無脊椎動物全体の重量については、2つの場所間で有意差は認められなかった。1つの石からえられた無脊椎動物をすべて含めて検討すると、個体数にかざってアユの活動下にあったB地点の方がA地点よりも多い傾向が認められた。

無脊椎動物が石の上面に分布していた割合(上面率)を4つの主要な分類群及び全体について、2つの場所間で比べてみた (Fig. 2)。上面率はカゲロウ目やトビケラ目などではいずれの場所でも20%以下であったが、双翅目ではアユが活動していなかった場所でおよそ68%に達していた。2つの場所間で上面率を比べると、カゲロウ目やトビケラ目などでは有意差は認められなかった(カイ二乗検定, $P>0.05$)。しかし双翅目の上面率は、アユの活動下のB地点でA地点に比べて著しく低かった ($\chi^2=13.73$, df=1, $P<0.001$)。またすべての分類群を含めて検討しても、やはりB地点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た ($\chi^2=12.54$, df=1, $P<0.001$)。

考 察

アユが大型の無脊椎動物に与える影響を調べるためには、同一地点でアユによって頻繁に食まれた石とそうでない石を比較することが第一に考えられる。しかしアユの個体数が多い場合には、ほとんどの石がアユによって食まれており、アユが摂食しない石は流速などの環境条件が著しく不適な場所にあると推測される。さらに、採集時にアユの食み跡が見られない石でも、長期的にはアユによって摂食されており、その影響を受けている可能性がある。このような場合に、同一地点で食み跡のある石とない石を比較しても、アユの無脊椎動物への影響についての適切な評価はえられないであろう。また、人工的なケージを石の周りに設置してアユを侵入させない対照区を設ける方法も考えられるが、アユの放流時期が梅雨期から秋にかけての大雨による河川の大増水期と重なるために、長期的な実験を続けることは難しい。したがって、この問題を明らかにするためには、本研究のように同一河川の近隣地点でアユの影響下にある地点とない地点で無脊椎動物を比較する方法、もしくは水量などを調節した実験河川にアユのいない対照区とアユのいる実験区を設け、その無脊椎動物への影響を明らかに

Table 2. Comparison of macroinvertebrate abundances between cobbles when ayu was present or absent

Invertebrates	Variable	Cobble surface	Ayu absent (n=15)		Ayu present (n=15)		Mann-Whitney U test	
			Mean	SD	Mean	SD	Z	P
per cobble	No. of individuals	Upper	2.3 ± 1.8	SD	1.3 ± 1.3	SD		NS
	Lower	10.6 ± 5.8	SD	16.3 ± 6.8	SD	-2.54	0.011	
	Total	14.5 ± 7.9	SD	21.1 ± 8.3	SD	-2.33	0.020	
Total weight (g)	Upper	0.18 ± 0.30	SD	0.01 ± 0.02	SD		NS	
	Lower	0.89 ± 0.58	SD	0.79 ± 0.71	SD		NS	
	Total	1.13 ± 0.68	SD	1.03 ± 1.37	SD		NS	
No. of species	Upper	2.0 ± 1.5	SD	1.1 ± 1.2	SD		NS	
	Lower	4.4 ± 1.5	SD	6.5 ± 1.8	SD	-3.08	0.002	
	Total	6.1 ± 2.4	SD	7.6 ± 2.1	SD		NS	
per 100cm ²	No. of individuals	Upper	0.9 ± 0.7	SD	0.4 ± 0.4	SD		NS
	Lower	3.9 ± 1.6	SD	6.2 ± 2.8	SD	-2.47	0.014	
	Total	2.7 ± 1.3	SD	4.0 ± 1.6	SD	-2.34	0.019	
Total weight	Upper	0.07 ± 0.11	SD	0.01 ± 0.01	SD		NS	
	Lower	0.38 ± 0.30	SD	0.28 ± 0.23	SD		NS	
	Total	0.23 ± 0.17	SD	0.18 ± 0.21	SD		NS	
No. of species	Upper	0.7 ± 0.6	SD	0.4 ± 0.4	SD		NS	
	Lower	1.7 ± 0.6	SD	2.5 ± 0.9	SD	-2.59	0.0095	
	Total	1.2 ± 0.5	SD	1.4 ± 0.5	SD		NS	

NS: P > 0.05

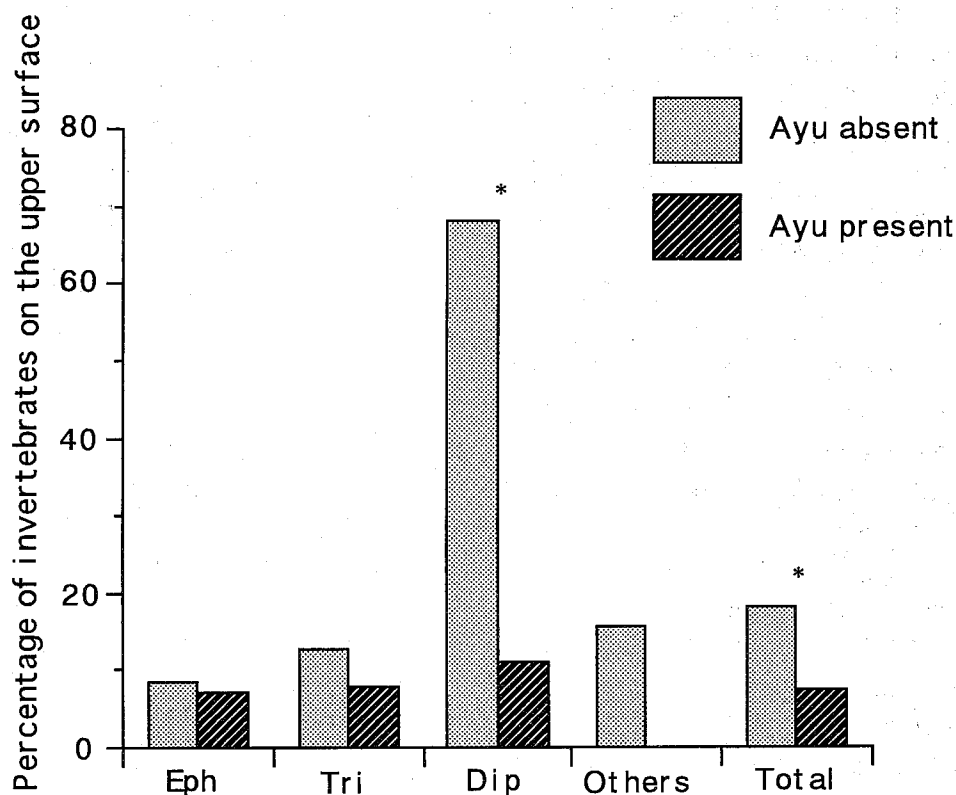


Fig. 2. Proportion of macroinvertebrates on the upper surface of cobbles as a percentage of the total macroinvertebrates sampled from the whole cobble surface. Invertebrates sampled after drifting downstream are not included in the analysis. Data are shown for four invertebrate taxa (sample size range from 7 to 132) and total number of invertebrates (sample size from 194 to 263) where ayu were present or absent. Eph=Ephemeroptera, Tri=Trichoptera, Dip=Diptera.

する方法が適している。後者について著者らは、1993年に中央水産研究所上田庁舎内の人工河川もしくは水路に多数の丸石を設置して実験を行った。したがって、本研究は実際にアユの放流が行われている河川で、丸石上の底生動物にどのような差異が認められるのかを明らかにするものである。

本研究では、アユの活動下で石の下面の無脊椎動物の個体密度や種数が増加し、これが全体的にも無脊椎動物を豊富にする傾向が認められた。アユの無脊椎動物への影響は分類群によっても異なり、カゲロウ類を増加させる一方で、ユスリカ類やガガンボ類などの双翅目については減少させた。また、後者についてはアユがいない場合にはほとんど石の上面に生息していたものが、アユの活動下では石の下面に分布するようになった。実験条件下でもアユによって石の上部の無脊椎動物は減少し、主として石の下部に分布するようになること、流速が速い場所ではアユの存在によってカゲロウ類やヒル類の割合が増加する一方で、ガガンボ類やト

ビケラ類は減少することが明らかになっている (Katano, Toi and Maekawa, 未発表)。底生無脊椎動物は様々な生活型をもつことが知られており、カゲロウ類とくにヒラタカゲロウ科の幼虫は石の表面にはりついて速やかに動く滑行型 (もしくは匍匐型) であり (Cummins, 1973; 大串, 1981), 石面の藻類を動き回って摂食する (Hill and Knight, 1987; 新名, 1996)。一方, 流速の大きな場所の石面に分布しているユスリカ類やガガンボ類の幼虫は, 小さな巣をつくっていたり, 石の表面に吸盤を使って張り付いているものが多い (大串, 1981)。これらの無脊椎動物は, アユによって石の表面が食みつくされると物理的に除去されて減少すると考えられる。このようにして滑らかになった石面は, カゲロウ類のように滑行型の生活型をもつ動物にとって好適であると考えられる。実際, 河川では長い間河床が安定していると, ヒゲナガカワトビケラのように大型で造網型の動物の割合が著しく増加し, カゲロウ類など滑行型が減少することが報告されている (津田, 1959, 1962)。アユの摂食活動はこの生態遷移を停止させると考えられる。

河川において大型魚が肉食性の大型水生昆虫を食べることによって小型の水生昆虫を増加させた例はあるものの (Power, 1990, 1992), 一般的に魚の摂食活動は水生無脊椎動物を減少させることが多く報告されている (Flecker, 1984; Gilliam *et al.*, 1989; Kohler and McPeck, 1989; Bechara *et al.*, 1993; Schlosser and Ebel, 1989)。依田川では正確な魚類相調査は行われていないが, ヤマメ *Oncorhynchus masou masou* やイワナ *Salvelinus leucomaenis* が放流されているほか, ウグイやアブラハヤ *Phoxinus lagowski steindachneri* などのコイ科魚類の生息を著者らは確認している。したがって依田川の底生無脊椎動物はアユのほかにこれらの魚類の影響下にあると考えられる。本研究は, 藻食魚のアユの活動が場合によっては丸石上の大型無脊椎動物を個体数のうえで増加させることを示しているが, この結果は他魚や無脊椎動物の種類組成の違いによって異なる可能性がある。したがって, アユと底生無脊椎動物との関係については, 今後さらに多くの河川での比較研究と実験的解析が必要である。

謝 辞

分類が困難な無脊椎動物の同定について, 筑波大学生物科学研究科の東城幸治博士と環境科学株式会社に協力して頂いた。また上小漁業協同組合には, 依田川におけるアユの放流状況について教えて頂いた。ここに記して感謝の意を表したい。

文 献

- Bechara J.A., Moreau G. and Hare L., 1993: The impact of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) on an experimental stream benthic community: the role of spatial and size refugia. *J. Anim. Ecol.*, **62**, 451-464.
- Cummins K.W., 1973: Trophic relations of aquatic insects. *Ann. Rev. Entomol.*, **18**, 183-206.
- Flecker A.S., 1984: The effects of predation and detritus on the structure of a stream

- insect community: a field test. *Oecologia (Berlin)*, **64**, 300-305.
- Gilliam J.F., Fraser D.F. and Sabat A.M., 1989: Strong effects of foraging minnow on a stream benthic invertebrate community. *Ecology*, **70**, 445-452.
- Hill W.R. and Knight A.W., 1987: Experimental analysis of the grazing interaction between a mayfly and stream algae. *Ecology*, **68**, 1955-1965.
- Katano O. and Iguchi K., 1996: Individual differences in territory and growth of ayu, *Plecoglossus altivelis* (Osmeridae). *Can. J. Zool.*, **74**, 2170-2177.
- Katano O., Maekawa K. and Iguchi K., 1999: An experimental study of interaction and feeding behaviour of ayu *Plecoglossus altivelis* and Japanese dace *Tribolodon hakonensis*. *Fish. Sci.*, **64**, 42-47.
- 川尻 稔, 1956: 千曲川におけるウグイ漁業特にツケバ漁業とウグイの増殖について. 淡水研報, **5(2)**, 1-41.
- 川那部浩哉, 1957: アユの社会構造と生産-生息密度と関連づけて-. 日生態会誌, **7**, 131-137.
- 川那部浩哉, 森 主一, 水野信彦, 1959: アユの成長量と藻類量, そのほか. 生理生態, **8**, 117-123.
- 建設省河川局治水課 (監修), 1995: 「平成4年度河川水辺の国勢調査年鑑-魚介類調査編」, 山海堂, 東京, 786pp.
- Kohler S.L. and McPeck M.A., 1989: Predation and the foraging behavior of competing stream insects. *Ecology*, **70**, 1811-1825.
- 宮地伝三郎, 1960: 「アユの話」, 岩波書店, 東京, 226pp.
- 宮地伝三郎, 川那部浩哉, 水野信彦, 1976: 「原色日本淡水魚類図鑑」, 保育社, 大阪, 462pp.
- 中村一雄, 1950: 千曲川産オイカワの生活史. 淡水研報, **1(1)**, 2-25.
- 中村守純, 1969: 「日本のコイ科魚類」, 資源科学研究所, 東京, 455pp.
- 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.
- 大串龍一, 1981: 「水生昆虫の世界」, 東海大学出版会, 東京, 206pp.
- Power M.E., 1990: Effects of fish in river food webs. *Science*, **250**, 811-814.
- Power M.E., 1992: Habitat heterogeneity and the functional significance of fish in river food webs. *Ecology*, **73**, 1675-1688.
- Schlosser I.J. and Ebel K.K., 1989: Effects of flow regime and cyprinid predation on a headwater stream. *Ecol. Monogr.*, **59**, 41-57.
- 新名史典, 1996: 河川昆虫群集の食物網, 多様性と動態. 海洋と生物, **107**, 434-440.
- 玉置文則, 1975, アユとオイカワの“すみわけ”について-すみわけに至る過程. 南紀生物, **17**, 7-13.
- 津田松苗, 1959: 川の底生動物の現存量をめぐる諸問題特に造網型昆虫の重要性について. 陸水学雑誌, **20**, 86-92.
- 津田松苗, 1962: 水生昆虫の生態学, 「水生昆虫学」(津田松苗編), 北隆館, 東京, pp.227-251.
- Usio N. and Nakano S., 1998: Influences of microhabitat use and foraging mode similarities on intra- and interspecific aggressive interactions in a size-structured

stream assemblage. *Ichthyol. Res.*, **45**, 19-28.

全国内水面漁業協同組合連合会, 1998:平成8年度アユの作況調査結果. *ないすいめん*, **11**, 55.