

堰堤がアマゴ *Oncorhynchus masou ishikawae* の 定位点と捕食リスクに与える影響

山本 裕典¹⁾・山本 陽介¹⁾・高梨 陽¹⁾・中道 一彦²⁾・赤川 泉¹⁾

Dam Effects on the Focal Position and Predation Risk of Red-spotted Masu
Salmon “Amago” *Oncorhynchus masou ishikawae*

Yusuke Yamamoto¹⁾, Yosuke Yamamoto¹⁾, You Takanashi¹⁾, Kazuhiko Nakamichi²⁾
and Izumi Akagawa¹⁾

Abstract

Focal position choice by red-spotted masu salmon “Amago” (*Oncorhynchus masou ishikawae*) was examined in headwater pools below natural shoals and downstream pools just below small dams. Drifting organisms, including both benthic and terrestrial forms, were more numerous in the pools below the dam, where fish stayed at higher focal positions in the water column. In the Hayakawasawa stream, foraging fish allowed intruders to approach relatively closely, apparently taking little notice. There might be a trade off between foraging and predator avoidance. We observed their focal position under the different hunger levels in an experimental tank. They showed the tendency to choose the deeper focal position after foraging, not being significant. Intraspecific competition appeared to be lower in the pools below the dams, which not only had abundant prey organisms but also spread the latter over a greater stream width. Accordingly, the dams may occasionally favor small-sized fish, by dispersal of drifting organisms and low competition, and fish focal position may be determined in accordance with their hunger level, predation pressure and intensity of competition.

緒 言

動物はより効率よく食べるために最適な摂餌方法をとっている。その一方で、食物連鎖の下位の動物は上位捕食者から食べられる危険性を常に有する。特に

摂餌中は捕食者への注意力が低下し、自身が捕食される危険性が高くなる。そのため採餌活動は捕食リスクによって制約される(佐原, 1993)。食う食われるの関係にある食物連鎖の中で生活する野生動物には、適応度を上げるために、捕食者からの逃避と摂餌効率

1) 東海大学海洋学部 〒424-8610 静岡市清水区折戸3-20-1

Department of Marine Science, Tokai University, 3-20-1 Orido, Shimizu-ku, Shizuoka 424-8610, Japan

2) 気田川漁業協同組合 〒437-0625 静岡県浜松市天竜区春野町堀之内1010-2

Fishermen's cooperative association of Keta River, 1010-2 Horinouchi, Haruno, Hamamastu, Tenryu, Shizuoka, Japan
(2009年11月11日受付 / 2009年11月27日受理)

との間にトレードオフが存在する (Sih, 1980; Power, 1984). また, 生息環境が相違する場合には, 同種であってもその摂餌戦略が異なることがある. 例えば, オイカワ *Zacco platypus* は, 自身が置かれた環境に合わせて食性を変化させる (Urabe and Maruyama, 1986). 動物はさまざまな生物的・物理的要因から複雑に構成される生息環境で捕食を避けながら, もっとも摂餌効率を高める摂餌戦略を採用していると考えられる.

アマゴ *Oncorhynchus masou ishikawae* は, 上流に向かって流れの中の一点に留まるように泳ぐ定位行動を行い, 主に流下物を摂餌する (Fausch, 1984). 一般的な河川では表層付近の流速が速く, 流水中の一点を通過する流下無脊椎動物量は流速にほぼ正比例し (Allen and Russek, 1985), 表層は流下生物が多い (Furukawa-Tanaka, 1992). そのため, 水深が深く三次元的な空間利用が可能な淵では, 優位個体は餌供給量の大きな表層近くを利用するのに対し, 劣位個体は底層付近を利用すると考えられる (Nakano, 1995). また, 干渉型競争における個体の相対的な競争能力は一般的に体サイズによって決定し, ローカルグループ内では体サイズに依存した順位が形成される (Nakano, 1994, 1995). このように, アマゴの定位位置は主に他個体との社会関係が要因の一つとなり決定すると考えられる.

一方, 野外におけるアマゴの捕食者として, 上空からは鳥類 (ヤマセミ *Ceryle lugubris*, カワガラス *Cinclus pallasii* など), 陸上からはイタチ *Mustela itatsi* やカワネズミ *Chimarrogale himalayica*, 水中からはウナギ *Anguilla japonica* などが挙げられる. アマゴは表層に近いほど川の外の捕食者から発見されやすく, 表層の捕食圧が高くなると予想される. つまり河川の表層はアマゴにとって摂餌効率は良いが捕食圧が高く, 捕食者からの逃避と摂餌効率の良い定位点の選択にはトレードオフの関係が存在すると考えられる.

また, カラフトマス *O. gorboscha* は, 捕食者からの危険回避と摂餌の間にトレードオフが存在し, 空腹度が大きいほど捕食リスクを高めても摂餌を行う. 一方, シロザケ *O. keta* では捕食リスクが高い場合でさえも, 摂餌量に違いは認められない (Magnhagen, 1988). さらに魚類では, 餌密度の違いによって摂餌戦略を変化させることが知られている. 例えばハゼ科の *Pomatoschistus microps* は, 餌密度が高いとき

は低いときに比べ, あまり動かず餌選択を行わない. これは活動量を減らすことでエネルギー支出や捕食者からの危険を減らすためであると考えられている (Magnhagen, 1986). 同様にアマゴにおいても空腹度や餌密度によって摂餌戦略を変化させると予想される.

現在, 日本の溪流には砂の流失を防ぐため大小さまざまな砂防堰堤が設置されている. 砂防堰堤は魚の移動を制限したり遡上を妨害し, その生活史や生態特性に影響を与える (森田・山本, 2004). また, 堰堤直下に行ける淵と天然の淵を比べると, 前者は流入口が広く流れ込む水が広く拡散する. そのため, 流れは遅くなり, 天然の淵に比べ川岸に向かって広がりのある淵が形成される. また, 堰堤直下の淵では, 流下してきた餌は淵全体に分散し, より多くの個体が摂餌可能であると考えられる. 一方, 天然の淵では, 流入口が狭く, 餌が狭い範囲に集中するため, 天然の淵ではサイズが大きく優位なアマゴほど注ぎ込み口付近に定位すると予想される.

アマゴの定位点選択は, 流速などの物理的要因や同種・他種個体との社会関係などの生物的要因に関する研究は行われているが (Nakano, 1995), 捕食者からの逃避と摂餌との間のトレードオフや空腹度とその関係を検証した研究は行われていない. そこで本研究では, アマゴの定位点の選択の要因を解明することを目的として, 1) 餌資源量調査, 2) 早川沢におけるアマゴの定位行動調査, 3) 逃避行動に関する野外実験, 4) 空腹度と定位位置の関係に関する水槽実験を行った.

材料と方法

調査地と環境測定

静岡県浜松市天竜区春野町を流れる天竜川水系気田川の中流部に流入する早川沢 (北緯 34° 27', 東経 137° 53') において調査を行った (Fig. 1). 調査区間の下流部には, アマゴが上流へ移動することが可能な小規模な堰堤 (落差約 50-60 cm) が約 10 m 毎に 10ヶ所ある. 一方, 上流部には木々に囲まれた瀬や淵が連続し, 両者の環境は大きく異なる. 各堰堤直下の淵ではアマゴの他に, アユ *Plecoglossus altivelis altivelis* とカワムツ *Z. temminckii* が主に生息しているのに対し, 上流の淵ではアマゴのみが生息している.

2007年4-5月に予備調査を行い, 潜水観察によってアマゴが多く見られた天然の淵2地点 (St. 1 および

Table 1 Maximum water depth, width at inflow and length from inflow to pool margin in each pool.

	St.1	St.2	St.3 and 4	St.5
Maximum water depth (cm)	80	80	110	70
Width at inflow (cm)	52	—	514	1000
Length from inflow to pool margin (cm)	550	450	450	300

St. 2), その下流にある堰堤直下の淵3地点 (St. 3, St. 4 および St. 5) の調査地点を設定した. また各淵の最深部, 流入口の幅, および流入口から淵尻までの長さを記録した (Table 1). なお, St. 3 と St. 4 は同じ堰堤直下の淵であるが, 水深が大きく異なるため (8月の最大水深: St. 3, 50 cm, St. 4, 110 cm), 別の調査地点とした.

餌資源量調査

流下生物調査は8-10月の日中 (8:00-16:00) に行った. 縦が10 cm 毎に仕切られた網 (1 m × 1 m, 目合1 mm) を各調査地点の左岸から右岸の順に15分ずつ設置し, 流下生物を採取した. なお, 全水深が1 m 以上の地点がなかったため (30-90 cm), 水底から水面までカバーできた. 採取した流下生物は10%ホルマリン溶液で固定後, 研究室に持ち帰り, 目レベルまで同定し, 10 cm の仕切り毎に個体数と総湿重量 (mg) を記録した.

また, 水生昆虫の生息場所として重要な場所 (津田, 1962) である瀬の環境測定を行った. 比較的規模の似た St. 1 の上流の瀬と St. 3 および St. 4 の堰堤上流の瀬の物理環境を比べるため, 淵への注ぎ込み口から上流へ40 cm ごとに川幅を5回測定し, 注ぎ込み口から上流へ2 m の地点を左岸から右岸に向かって50 cm 間隔毎に流速と水深を測定した. なお, 水面に出ている石があった場合, その地点の流速・水深の測定は行わなかった.

落下生物調査は6-10月に各月1回ずつ行った. 洗濯用洗剤を溶解した水を張ったプラスチックの箱 (60 × 35 × 14 cm) を6時間 (9:00-15:00), St. 1 と St. 5 の近傍の河川を覆う木の下にそれぞれ1箱ずつ設置した. 採集した生物は10%ホルマリン溶液で固定後, 研究室に持ち帰り目レベルまで同定し, 個体数と総湿重量 (mg) を記録した.

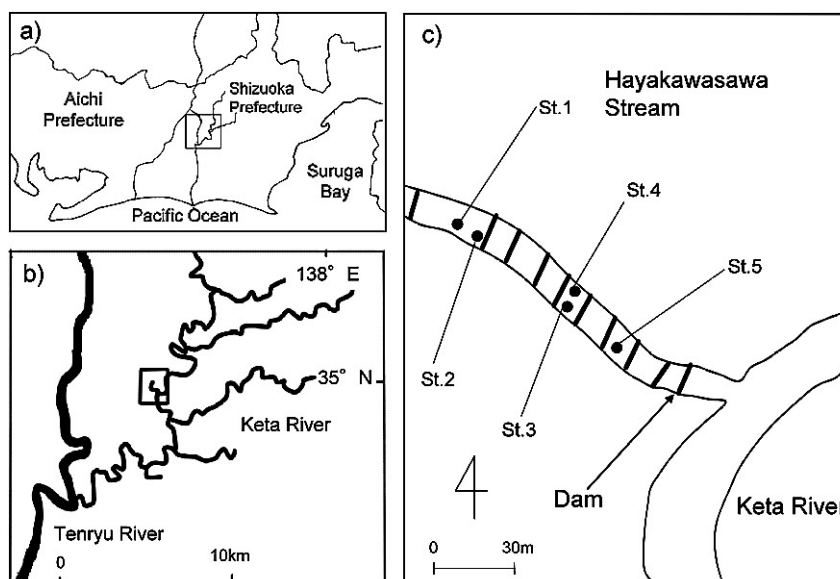


Fig. 1 Map showing study sites.

a) Around Shizuoka Prefecture, b) Around Tenryu River, c) Hayakawasawa stream.

定位行動

早川沢におけるアマゴの定位行動に関して6-10月の間に各月3-5日間、計19日間の調査を行った。アマゴがもっとも長く留まり、摂餌や攻撃行動の後、すぐに戻ってくる場所を定位点と定義した(名越ら、1988)。日中(8:00-16:00)に潜水観察を行った。観察者は、調査地点の下流側からシュノーケリングにより腹ばいで接近し、定位個体を発見後、馴致時間として3分間待機した。その後、5分間を観察時間とし、次の記録を行った。まず、定位個体の全長(TL)は付近の石や流水等を目安に目測により1 cm単位で推定した。また摂餌行動、および攻撃行動の回数を記録した。底をついばむ行動、または水面に向かって急上昇する行動を摂餌行動とした。攻撃行動はNakano(1995)に従って、個体間の直接的な攻撃行動が観察された際に、一方の個体が威嚇行動を示さずに逃避した場合を攻撃行動と定義した。行動観察を行った後、定位点流速および定位点を含む水底から水面までの垂線上10 cm毎の流速を5秒毎に、6回ずつ河川用電磁流速計(アレック電子、AEM-1D)によって測定し、平均値を各点の流速として用いた。

観察回数は6-10月までの19日間に合計123回、総観察時間は615分であった。同じ月の同じ淵において推定全長が同じ個体を同一個体とみなすと、推定観察個体数は76個体だった。

逃避行動に関する野外実験

早川沢の定位行動の各調査地点と定位しているアマゴを発見した淵で、2007年10月16、17、24、および25日に実験を行った。シュノーケリングによって下流側からアマゴを探し、発見後3分間を馴致時間とした。その後5分間を観察時間とし、摂餌を行った回数を記録した(前項参考)。観察終了後、アマゴに匍匐前進でゆっくりと近づき、アマゴが観察者に気づき逃げ始めたときの観察者とアマゴの間の距離を記録した。また、アマゴの定位水深(水底からと水面から)、アマゴが定位していた場所の全水深、および流速、アマゴの全長(目測により1 cmまで推定)を記録した。

空腹度と定位位置の関係に関する水槽実験

供試魚には、10月25日に早川沢において釣獲した4個体(mean \pm SD = 11.2 \pm 1.1 cm TL)と12月4日に釣獲した6個体(9.6 \pm 0.9 cm TL)を用いた。飼育には

アクリル水槽(60 \times 30 \times 45 cm)とガラス水槽(120 \times 45 \times 45 cm)を使用し、上部濾過を設け、水温は冷水機(レイシー、FZ-150AY)によって16-18°Cに保った。飼料として、市販の釣餌用のモエビを投入した。先に捕獲した4個体をグループI、後に捕獲した6個体をグループIIとした。グループIは、11月27日、および30日にグループIIは12月9日、および10日に実験を行った。

実験には、ガラス水槽(120 \times 45 \times 45 cm)を用い、深さ35 cmまで水を入れた。定位位置を把握する為、ビニールテープを水槽正面に貼り、格子状のプラスチック板を水槽の底に敷き、水槽を左から右に向かって6分割、底面から水面に向かって7分割、手前から奥に向かって4分割し、合計168のグリッドを設けた。また水槽の側面の上端中央部に設置した水中ポンプ(エーハイム、1250)を稼動して流水環境を作った。168グリッドのうち、水面やポンプ近傍のため測定不可能な9個のグリッドを除きグリッドの中央部で河川用電磁流速計(アレック電子、AEM1-D)を用い流速を測定した(平均0.088 m/s、範囲0.015-0.394 m/s, $n = 159$)。

実験は、1個体を投入後、20分間を馴致時間とし、その後10分間水槽正面より、定位行動に使用したグリッドとその使用時間を1秒単位で記録した。なお、本実験ではアマゴが水流に頭を向け留まるように泳ぐ行動、および動かず水底に接している行動を定位行動と定義した。

空腹度の差による定位行動の違いをみるため絶食期間を設け、その後空腹時の実験を行い、グループIは3日後、グループIIは翌日に餌(市販のイクラ)を十分量与えた直後に摂餌後の実験を行った。グループIは1週間、グループIIは4日間の絶食を行った。

検 定

餌資源量調査での、流下個体数・重量の比較にはFriedman testを用いた後Scheffeの方法にて多重比較を行った。落下個体数・重量の比較にはWilcoxon signed rank testを用いた。瀬の環境の比較には、水深と流速はMann-Whitney's U test、川幅はWilcoxon signed rank testを用いた。さらに各項目が等分散かどうかを検討するために F testを用いた。定位行動においては、各データの調査地点間の比較をFriedman testで行い、有意差が認められた場

合 Scheffe の方法にて多重比較を行った。逃避行動に関する野外実験では、Spearman の順位相関係数を用いた。空腹度と定位位置の関係に関する水槽実験には Wilcoxon signed rank test を用いた。有意水準は基本的に 0.05 を用いたが、 $P < 0.1$ の場合には、やや差があったとした。

結 果

餌資源量

流下生物はカワゲラ目、カゲロウ目、トビケラ目、ハチ目、コウチュウ目、ハエ目、トンボ目、クモ目、チョウ目が採取された。8-10月のどの調査地点でも個体数はカゲロウ目の割合が大きく、堰堤直下の淵では、89-91%、天然の淵では79-96%を占めていた。陸生昆虫(ハチ目、コウチュウ目、ハエ目、トンボ目、クモ目、チョウ目)の流下は極めて少なかった。8-10月に採取された全個体数の91%が水生昆虫のカゲロウ目、4%がカワゲラ目、1%がトビケラ目、陸生昆虫

虫は4%だった。

8-10月の各調査地点の15分あたりの平均流下生物個体数、平均流下生物重量を比較したところ、個体数には有意な差が認められ(Friedman test, $\chi^2 = 8.2$, $df = 3$, $P < 0.05$), 重量にやや差が認められた($\chi^2 = 6.6$, $df = 3$, $P = 0.08$)。さらに多重比較によって、流下生物個体数を比較したところ、St. 1とSt. 3およびSt. 4の間にやや差が認められた($P < 0.1$) (Fig. 2)。

落下生物はハエ目、ハチ目、コウチュウ目、チョウ目、クモ目、カゲロウ目が採取された。8-10月の採取された落下生物個体数は、堰堤直下の淵近傍、天然の淵近傍の調査地点ともハエ目が約90%を占めていた。続いて両地点ともハチ目が多かった。

6-10月の両調査地点の平均落下生物個体数、平均落下生物重量を比較したところ個体数においてやや差が認められた(Wilcoxon signed rank test, $T = 15$, $P = 0.06$)が、重量に有意な差は認められなかった($T = 10$, $P > 0.1$)。落下生物は、堰堤直下の淵近傍の方が多かった(Fig. 3)。

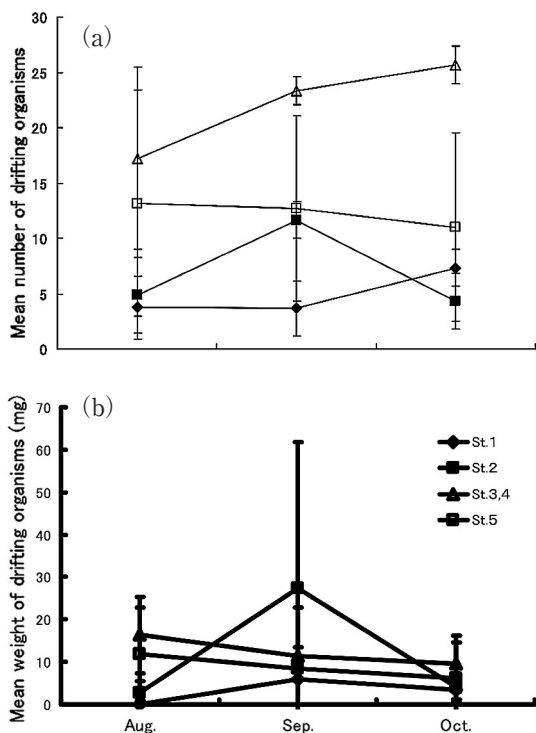


Fig. 2 Drifting organisms from August to October at each station. (a) Mean individual number of drifting organisms per 15 min. (b) Mean weight of drifting organisms per 15 min. Bars show standard deviation.

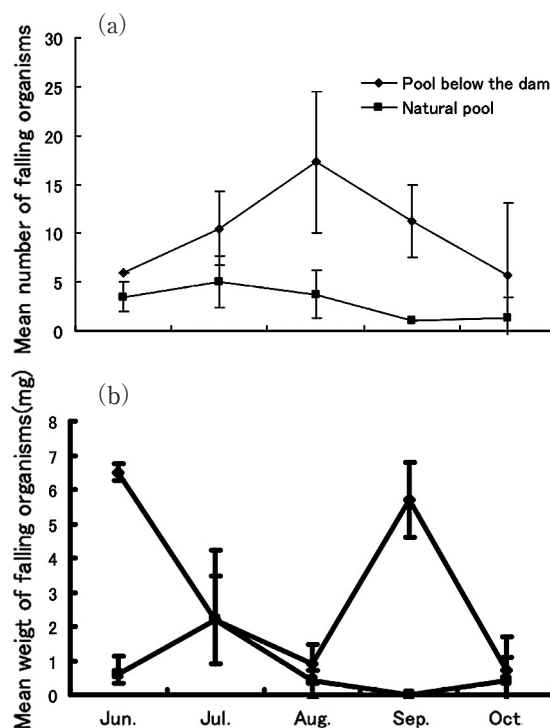


Fig. 3 Falling organisms from June to October near St.1 and St.5. (a) Mean individual number of falling organisms per 6 hours. (b) Mean weight of falling organisms per 6 hours. Bars show standard deviation.

瀬の環境調査を行ったところ、天然の淵 (St. 1) 上流の瀬の方が堰堤の淵 (St. 3 および St. 4) 上流の瀬よりも有意ではないがやや差が認められ、水深が深く、川幅が狭かったが (それぞれ Mann-Whitney's U test, $U = 5.5$, $P = 0.06$, $n = 5$ (天然), $n = 7$ (堰堤), Wilcoxon signed rank test, $T = 15$, $P = 0.06$, $n = 5$), 流速には有意な差は認められなかった ($U = 17$, $P > 0.1$, $n = 5$ (天然), $n = 7$ (堰堤)) (Table 2).

また天然の淵上流の瀬では、堰堤上流の瀬に比べ流速、水深が測定地点によって異なった (F test to compare two variances, それぞれ $F = 0.0011$, $P < 0.01$; $F = 0.1411$, $P < 0.05$) が、川幅には有意な差は認められなかった ($F = 0.5074$, $P > 0.1$).

定位行動

6-10月の調査期間に各調査地点で1-5個体を観察し、調査期間中計76個体を観察した (Table 3). なお、8月の St. 3 および St. 4 では定位している個体を観察できなかったため、解析には8月のデータは用いなかった.

6-10月 (8月を除く) の調査地点ごとの水底からの定位水深 / 全水深、定位点流速、摂餌回数、および攻撃回数について検定を行った (Fig. 4). 各調査地点間のアマゴの水底からの定位水深 / 全水深に有意な差が認められた (Friedman test, 定位水深, $\chi^2 = 12.85$, $df = 4$, $P < 0.05$). 各地点間での多重比較では、St. 2 と St. 5 ではやや差が認められた ($P = 0.07$). また、攻撃回数でもやや差が認められた ($\chi^2 = 8.55$, $df = 4$, $P = 0.08$). 定位点流速、摂餌回数には有意な違いは認められなかった (それぞれ $\chi^2 = 1.65$, $df = 4$, $P = 0.7$; $\chi^2 = 1.65$, $df = 4$, $P = 0.7$).

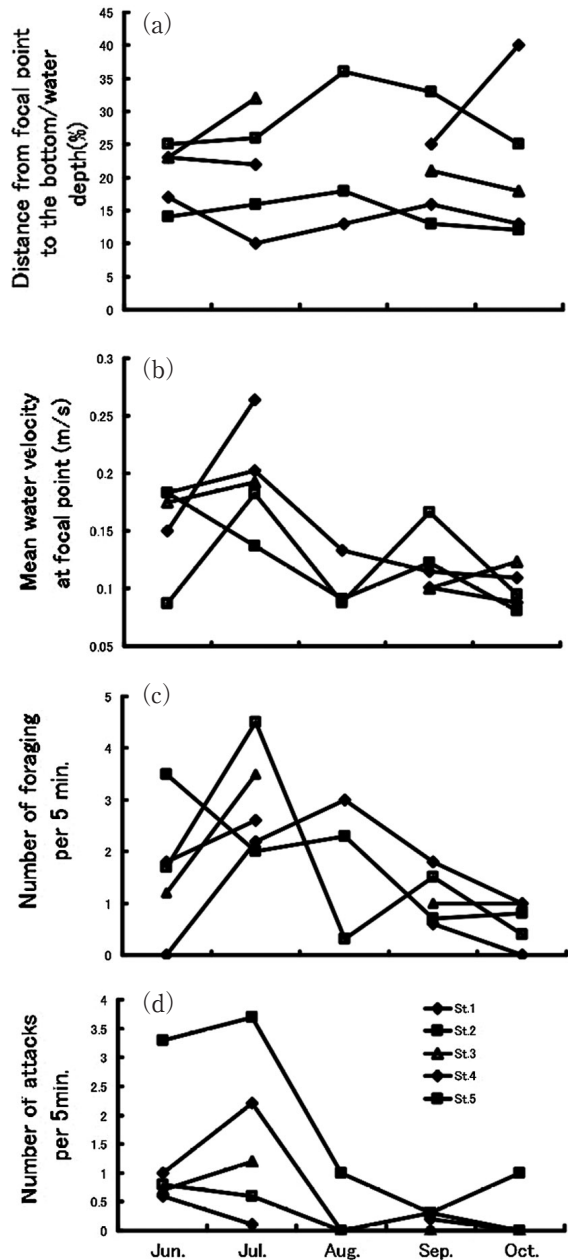


Fig. 4 Depth (a) and water velocity (b) at focal point, and number of foraging (c) and intraspecific aggressive behaviors (d) at each station from June to October. St.1 and 2 are natural pools; St. 3-5 are pools below dams. No fish was observed at St. 3 and St. 4 in August.

Table 2 Mean river width, water velocity, water depth and area in natural shoal over St. 1 and shoal over sabo dam (St. 3 and 4).

	River width (cm)	Water velocity (m/s)	Water depth (cm)	Area (m ²)
Natural shoal upper of St.1	262.0 ± 75.9 (n = 5)	0.28 ± 0.22 (n = 5)	43.6 ± 18.4 (n = 5)	5.2
Shoal over sabo dam upper of St.3,4	424.8 ± 54.1 (n = 5)	0.19 ± 0.06 (n = 7)	21.6 ± 7.2 (n = 7)	8.5

Table 3 Mean total length of observed fish and the standard deviation on each station from June to October. Small n shows the number of observed fish.

	St.1	St.2	St.3	St.4	St.5
June	8.4±2.1 n = 5	8.3±2.3 n = 4	11.2±3.5 n = 5	9.0±0.8 n = 3	9.2±1.7 n = 5
July	9.5±1.1 n = 4	8.0±1.4 n = 5	10.3±1.2 n = 3	9.8±1.5 n = 4	9.5±0.5 n = 2
August	9.0 n = 1	8.0±0.8 n = 3	No data	No data	8.3±1.2 n = 3
September	11.0 n = 1	9.0±0.8 n = 3	9.5±1.1 n = 4	10.3±1.3 n = 3	10.3±1.5 n = 4
October	10.0 n = 1	10.0±0.8 n = 3	9.5±0.5 n = 3	13.3±3.1 n = 4	12.0±1.8 n = 4

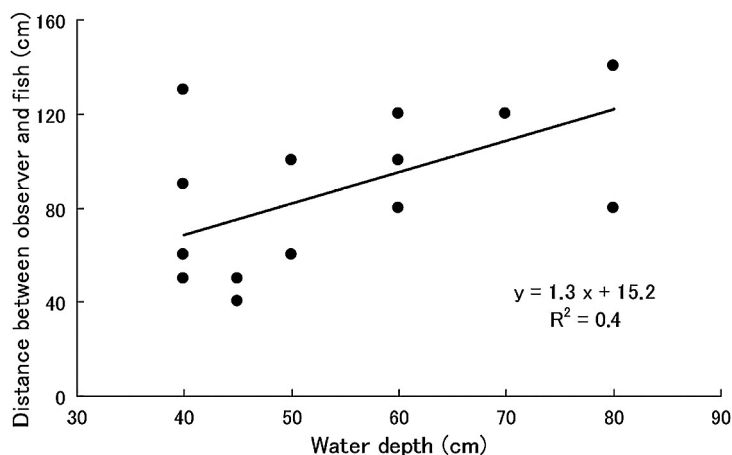


Fig. 5 Relationship between minimum distance between observer and focal fish (see text) and water depth. (n = 16).

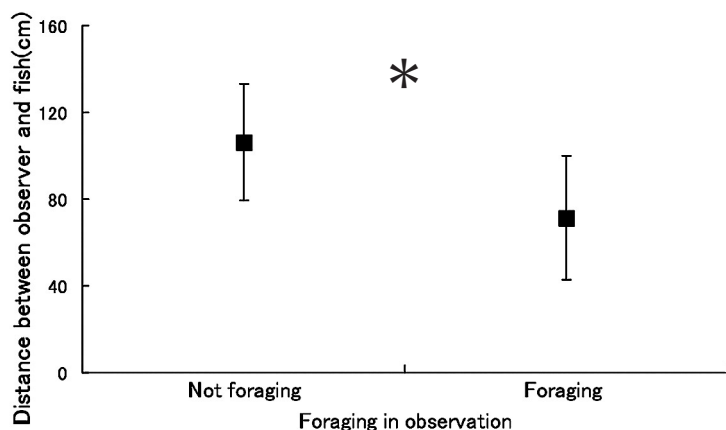


Fig. 6 Mean distances between observer and focal fish which began to flee when foraging or non-foraging before observer approach. Bars show standard deviation. *P < 0.05 (Mann-Whitney's U test).

逃避行動

供試魚 16 個体の体長は平均 10.8 cm (範囲 9.0-18.0 cm) であった。アマゴが逃げ始めた時の位置から観察者までの距離は平均 88.8 cm (範囲 40.0-140.0 cm, n = 16) であった。アマゴが逃げ始めた時の位置から観察者までの距離と、アマゴの定位場所の全水深に正の相関が認められた ($r = 0.57, P < 0.05, n = 16$) (Fig. 5)。一方で、観察者とアマゴの距離とアマゴの水面・水底からの定位水深、定位点流速、およびアマゴの全長との間には相関は認められなかった (それぞれ $r = 0.45, P = 0.07; r = 0.26, P = 0.37; r = -0.20, P = 0.46; r = 0.05, P = 0.85; n = 16$)。観察時間 5 分間に摂餌を行った個体と行わなかった個体との間で、アマゴの逃げ始めた時の位置から観察者までの距離を比較すると、有意な差が認められた (Mann-Whitney's U test, $U = 12, P < 0.05$) (Fig. 6)。すなわち、定位している場所の全水深が深く、摂餌行動が観察されなかった個体ほど観察者が近づくことが困難であった。

空腹度と定位位置の関係

空腹時の総定位時間の平均は 344.9 秒 (範囲 60-591 秒, n = 10) であり、摂餌後は平均 457.6 秒 (190-600 秒, n = 10) であった。定位グリッド数は空腹時で平均 4ヶ所 (1-8ヶ所)、摂餌後平均 4.8ヶ所 (1-10ヶ所) であり、定位水深 (水底からの距離) は、空腹時で平均 6.5 cm (5.0-10.0 cm)、摂餌後で平均 5.1 cm (5.0-6.0 cm) であった。また定位点流速は空腹時で平均 0.112 m/s (0.083-0.156 m/s)、摂餌後で平均 0.131 m/s (0.085-0.158 m/s) であった。なお、グループ II において 1 個体が流速計測不可のグリッドを使用したため、その個体は流速の比較には用いなかった。

グループ I と II は、実験日や絶食期間が異なるため本来ならば、個々に検定を行わなければならないが、例数が少ないため今回は両グループをプールして解析を行った。空腹時と摂餌後の総定位時間、定位したグリッド数(移動後同じグリッドを使用した場合も 1 個と記録)、定位したグリッドの流速、平均定位水深の比較を行ったところ平均定位水深と定位したグリッドの平均流速において有意差は認められなかったが、やや異なる傾向が認められた (Wilcoxon signed-ranks test それぞれ $T=0.0$, $P=0.06$, $n=5$; $T=7.0$, $P=0.07$, $n=9$ (Fig. 7)). 総定位時間、定位したグリッド数には差は認められなかった (それぞれ $T=12.0$, $P=0.13$, $n=10$; $T=19.5$, $P=0.77$, $n=9$). このように、空腹時に比べ摂餌後には、アマゴは水深が深く流速の速いグリッドに定位する傾向がみられた。

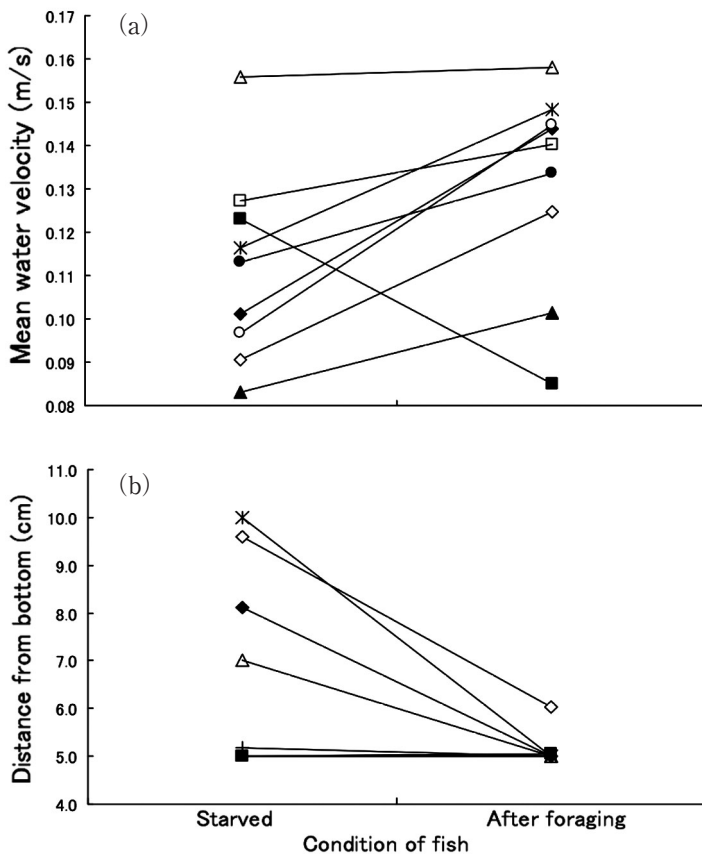


Fig. 7 Mean water velocity at focal point (a) and distance from bottom (b) when fish were starved or after foraging. Five of 9 individuals didn't change the height at focal point after foraging.

考 察

流下生物個体数は、堰堤直下の淵の St. 3 および St. 4 において天然の淵の St. 1 より多く、ほとんどが水生昆虫であった。一般に、瀬の方が淵よりも昆虫量が多い(津田, 1962)ことから、淵のすぐ上流の瀬を比較すると St. 1 上流の瀬の方が水深が深く幅が狭く、流速・水深が変化に富み、面積が狭かった。水生昆虫の生物量は、川底の付着藻類(Feminella, 1989)や底質(津田, 1962)などと関係しており、堰堤上流の瀬の方が水生昆虫の生息場所としてより良い条件が整っていたため、水生昆虫が多く生息し流下したと考えられる。

落下生物個体数もまた天然の淵近傍より堰堤直下の淵の近傍の方が多かった。河川への落下生物量は、河畔植生が大きく影響する(Mason and MacDonald, 1982)。堰堤の設置により植生が変化し、落下生物に影響を与えるのかもしれないが、植生とその変化の調査が必要である。

流下生物も落下生物も、どの月においても堰堤の淵の方が個体数が上回っており、堰堤直下の淵の方が供給される餌が多いと考えることができる。仮に堰堤直下の淵と天然の淵に同じ量の餌が流れ込むなら餌の分散によって、堰堤直下の淵の各摂餌場所の価値は天然の淵に比べ小さくなるかもしれない。しかし、堰堤直下の淵では流下・落下生物ともに多く採取されたことから、流入口の拡大によって餌が分散し摂餌場所が増加しても、豊富な餌量により、堰堤の直下の淵と天然の淵間で摂餌回数に有意な差は認められなかったものと考えられる。

採餌場所(定位点)の価値は餌の供給源からの距離、餌の供給(通過)量、定位行動のための遊泳コスト、および他個体との干渉の影響などの要因間の相互作用で決定され(中野・谷口1996)、その結果、小型の当歳魚は底近く、大型の高齢魚は表層近くに分布する(Nakano, 1995)。表層付近は採餌場としての価値は高く、表層をめぐる争いが起こり、上位の個体が表層付近に

定位できると考えられる。本研究では、堰堤直下の淵の方が天然の淵に比べ、アマゴの定位場所が表層に近かった。これは餌供給量が多い堰堤直下の淵では、堰堤の形状のために餌は広く分散し、餌を独占しにくい状態となり、小型のアマゴが消費型の競争を行うために、捕食の危険があっても表層近くに上昇し、少しでも多くの餌を得ようとする。一方、天然の淵では、供給される餌の総量は少ないかもしれないが、流れ込みの位置にそれらが集中するため、干渉型競争に勝つような(大型の)アマゴにとって独占しやすく、攻撃によって他個体を排除しながら、危険な表層より底近くに定位して餌を得ることができるのであろう。つまり、堰堤の建設はアマゴのサイズヒエラルキーに依存した社会構造と競争のあり方を変化させることが示唆された。

野外実験では、全水深の深いところにいたアマゴほど観察者が近づくことが難しかった。全水深の深い場所のほうが浅い場所に比べ、空間的な広がりが大きく、逃げ場所が多くなり逃避が容易にできるため警戒心の強いアマゴはたとえ摂餌のために定位水深は浅くなくても、より安全な全水深の深い場所に定位したのでないだろうか。また観察者は摂餌しない個体に比べて摂餌した個体より近づくことができたことから、摂餌意欲が高い個体は注意が散漫になり、観察者の接近を許したと考えられる。

水槽実験においては摂餌前の方が浅く流速の遅いグリッドを利用した。絶食のためアマゴのエネルギーが減っており、遊泳によるエネルギーの消費を抑えるため流速の速い場所を避けたのではないか。つまり空腹度が大きくない場合は、餌の多いとされる流速が速い場所に定位するのに対し、本実験では4日以上絶食のため、エネルギーの節約が必要条件となり流速の遅いグリッドに定位したと考えられる。さらに狭い水槽内で水流の方向も複雑となり、自然界とは異なる条件を付加してしまった可能性もある。

堰堤直下の淵では、エサの増加・分散にともなう価値の高い定位場所の増加によって、干渉型競争が減り消費型競争のためにアマゴはより表層近くに定位することが示唆された。堰堤の存在はより多くの個体に摂餌機会を与えるが、その一方で定位場所が表層に近いため、より強い捕食圧に晒される危険がある。また定位点が表層に近い空腹時の摂餌は注意が散漫になるので、捕食リスクが高くなるだろう。よって生息環境の

構造に加え、餌資源が減少した場合、特に堰堤直下の淵での捕食リスクは天然の淵に比べ、著しく高くなる可能性がある。

謝 辞

本研究を行うにあたり、気田川漁協および天竜川漁協の皆様には多くの助言と励ましを頂いた。また東海大学海洋学部卒業生の星野広大氏、杉山啓氏、内田悠介氏には、調査に関するさまざまなアドバイスを頂いた。ニュージーランドのNgunguruのG. S. Hardy博士には英文を校閲して頂いた。この場を借りて厚く御礼を申し上げる。

引用文献

- Allan, J. D. and E. Russek (1985): The quantification of stream drift. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**, 210-215.
- Fausch, K. D. (1984): Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain. *Can. J. Zool.*, **62**, 441-451.
- Feminella, J. W., M. E. Power and V. H. Resh (1989): Periphyton responses to invertebrate grazing and riparian canopy in three northern California coastal streams. *Freshw. Biol.*, **22**, 445-457.
- Furukawa-Tanaka, T. (1992): Optimal feeding position for stream fishes in relation to invertebrate drift. *Humans and Nature*, **1**, 63-81.
- Magnhagen, C. (1986): Activity differences influencing food selection in the marine fish *Pomatoschistus microps*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 223-227.
- Magnhagen, C. (1988): Predation risk and foraging in juvenile pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**, 592-596.
- Mason, C. F. and S. M. MacDonald (1982): The input of terrestrial invertebrate from tree canopies to a stream. *Freshw. Biol.*, **12**, 305-311.
- 森田健太郎・山本祥一郎 (2004): ダム構築による河川分断がもたらすもの～川は森と海をつなぐ道～. 281-312. 前川光司編, サケ・マスの生態と進化. 文一総合出版, 東京.

- 名越 誠・中野 繁・徳田幸徳 (1988) : 溪流におけるアマゴの成長に伴う生息場所及び食物利用の変化. 日本水産学会誌, **54**, 33-38.
- Nakano, S. (1994) : Variation in agonistic encounters in a dominance hierarchy of freely interacting red-spotted masu salmon (*Oncorhynchus masou ishikawae*). Ecol. Freshw. Fish., **3**, 153-158.
- Nakano, S. (1995) : Individual differences in resource use, growth and emigration under the influence of a dominance hierarchy in fluvial red-spotted masou salmon in a natural habitat. J. Anim. Ecol., **64**, 75-84.
- 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. 魚類学会誌, **43**, 59-78.
- Power, M. E. (1984) : Depth distribution of armored catfish: predator-induced resource avoidance? Ecology, **65**, 523-528.
- 佐原雄二 (1993) : 捕食リスクのもとでの採餌行動 - 魚類の場合 -. 生物科学, **45**, 87-95.
- 津田松苗 (1962) : 水生昆虫の生態学. 225-258. 津田松苗編, 水生昆虫学. 北隆館, 東京.
- Sih, A. (1980) : Optimal behavior: can foragers balance two conflict demands? Science, **210**, 1041-1042.
- Urabe, J. and T. Maruyama (1986) : Prey Selectivity of two Cyprinid Fishes in Ogochi Reservoir. Nippon Suisan Gakkaishi, **52**, 2045-2054.