

## アユをめぐる栄養カスケード

片野修

私が上田庁舎でアユと生物群集について研究したのは、水産研究所において種苗放流の効果と生態系に及ぼす影響について注目され、プロジェクト研究が立ち上げられたのがきっかけだった。このプロジェクト研究では、ヒラメやアワビとともにアユが取り上げられ、私はアユと生態系について調べることになった。

この研究では、河川での調査も行なった。新潟県上越地方の3か所の小河川に遡上するアユについては、堰堤上下の魚類群集とアユの生態について調査した。アユは海から遡上し、堰堤の下流にだけ分布していたが、2年経過したのちに、そのアユを堰堤上流に放流して、生態系の変化を調べた。上田市の千曲川の支流にあたる浦野川にアユは生息していなかったが、そこに人工のアユを1万尾放流して、その生態系への影響を追跡した。ただし、河川での放流実験では、放流したアユが分散したために、十分な成果はえられなかった。

このほかに、上田庁舎の人工池を利用して、直径1.8mの円形プールを加工して、人工河川とし、そこにアユや他魚種の個体密度を変えながら放流する実験を行った。プールの外側は水路になっており、そこからポンプで水を送り込むことによって、プールには藻類や水生昆虫が供給され、十分な流れも作り出された。プールの底部にはカワラを置いて、藻類や水生昆虫類が自然に増える生態系をつくったのである。



この実験系をつくるまでは、さまざまな試行錯誤を繰り返した。1本の水路を網で区切る方法は、それぞれの実験区が完全に独立ではないという難点があった。上田庁舎にある長さが30mほどの水路に石を並べる方法だと、多くても4～6本の実験区しか設定できず、解析できるファクターや繰り返し数が、統計テストはできたとしても十分ではなく、結論が説得的ではないという批判を受けた。河川の中に、網で区切った実験区をランダムに設置する方法は一般的だが、落ち葉などの流下物をこまめに掃除するのが手間であるほか、増水によって実験区が壊される危険がある。その点で、プールを使う方法はうまくいったが、同様の小さな実験池が多数あれば、実験のたびにプールを用意する必要はなかったと考えられる。

アユが他魚種の成長に与える影響は、それまでほとんど研究されていなかったが、実験プールにアユを0～8尾放流することによって、オイカワ、ウグイ、カマツカ、スミウキゴリの成長を低下させることが明らかになった (Katano and Aonuma, 2001; Katano ほか, 2003; Katano ほか, 2008)。それでは、他魚種はアユにどのような影響を与えるのか？ 次にこの問題に取り組んだ。

まず、ウグイに焦点をあてて、ウグイがいると底生の無脊椎動物が著しく減少する一方で、底生藻類は増加することを確かめた (Katano ほか, 2003)。これは典型的な栄養カスケードである。ウグイは雑食性で動物も植物も食べるのだが、ふつうは動物食の方が強く、藻類を食べる場合でも大型の緑藻を摂食することが多い。無脊椎動物としては、カゲロウなどの水生昆虫のほか、藻食性の巻貝なども捕食する。

そこで、次にウグイとともにアユを放流した。ウグイの1プールあたりの個体数は0、3、6、アユの個体数は5として、それぞれ6プールずつ、合計18プールの実験を42日間×2期間繰り返した。その結果、ウグイが多いと底生動物は減少し、アユの成長率は著しく高まることが明らかになった (Katano ほか, 2003)。

この段階で国際誌に投稿したところ、レフェリーから「藻類が増加したのはウグイの排泄物や呼吸のせいではないか？」という疑問が付き、これに答えるために、さらに1年かけて追加実験を行った。すなわち、プールの中央に円筒形の金網を置き、その中にウグイを収容したうえで、毎日ウグイが食べられる最大量の餌 (ペレットと大型のトビケラ) を与えてみた。この結果、ウグイの排泄物だけでは藻類は増加しないことが明らかになり、栄養カスケードの実験全体の正当性が確かめられた。

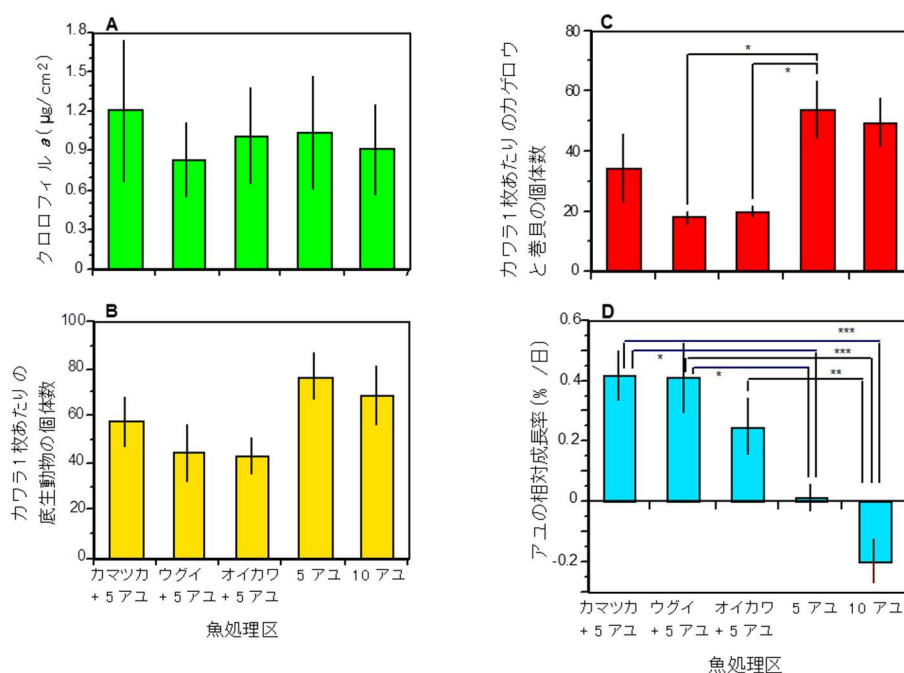
この結果は、栄養カスケードが藻類を多く摂食するアユにまで及んだ点で重要であると考え、私はさらに多くの実験を行った。

初めに私は、ウグイを収容するプールのほかに、オイカワあるいはカマツカを5尾ずつ加える実験を行った (Katano ほか, 2006)。アユを含めてその食性を検討すると、カマツカは動物食であったが、他の魚種は雑食性であり、動物食の傾向はウグイ、オイカワ、アユの順に高かった。そして、アユの成長を高める効果は、カマツカとウグイで大きく、ついでオイカワでも効果があった。一方、アユの成長は、アユが5尾だけの実験区では低く、アユを10尾放流した実験区では著しいマイナスになった (Katano ほか, 2006)。この時点では、他魚

のアユに与える正の影響は、その食性しだいであると考えられた。

他魚がアユの成長を高める効果は、他魚が多くなると弱くなるかもしれない。とくに雑食性のウグイやオイカワは藻類も摂食するので、食物が不足すると藻類を減らす恐れがあった。そこで次に、1プールに放流するウグイの個体数を0、5、10、20尾としたほか、円筒形の金網にウグイを20尾収容する区もつくって調べたところ、ウグイは多ければ多いほど藻食性の無脊椎動物を減らし、藻類を増加させることが明らかになった(Katano ほか, 2007)。しかも藻類の増加はウグイの排出物には影響されなかった。

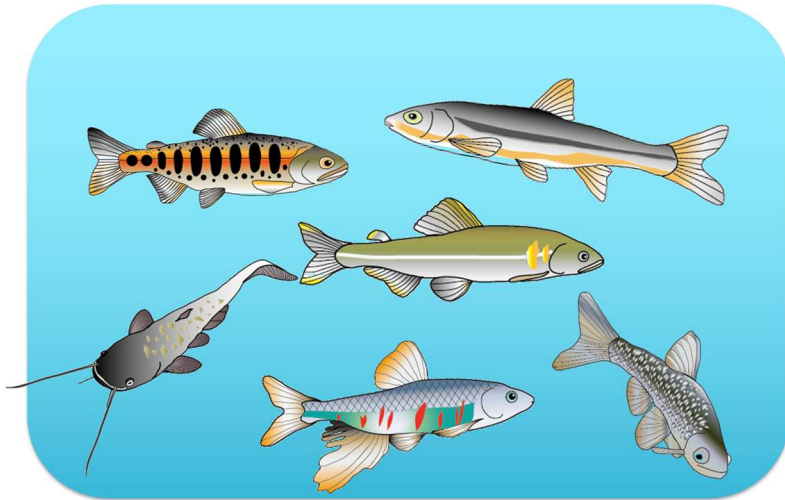
## アユ5尾を加えた場合の影響



なお、この実験を、20日ではなく8日間に限定して、その結果を比べてみたところ、藻類が増加する栄養カスケードは8日間では認められなかった。無脊椎動物はウグイのいる区で減少する傾向が認められたが、そのうち藻食性の無脊椎動物が十分に減少しなかったことが原因だった。

最後に、実験期間を20日にして、ウグイの個体数を0、5、10、20尾としたうえで、アユを5尾ずつ放流して、その成長を調べてみた。その結果、ウグイが多ければ多いほどアユの成長は高まることが明らかになった(Katano ほか, 2007)。

私はさらに多くの魚種で実験した。まず初めに、カマツカとヤマメによる効果を比較したところ、いずれも藻食性の無脊椎動物を減らし藻類を増加させる栄養カスケードが認められたが、その効果はカマツカによるものの方が大きかった(Katano ほか, 2013)。次に、ウ



グイとカジカによる効果を比べると、ウグイによる効果が大きく、カジカによる藻類の増加は認められなかった。さらに、ドジョウ、ナマズ、ギンブナによる効果を魚のいない対照区と比較したところ、藻類の増加はフナによってだけ認められ、ドジョウやナマズでは明らかでなかった。これらの結果から、流下物を主に捕食するヤマメよりも、底生動物も捕食するカマツカ、ウグイ、フナが強いカスケード効果をもつと考えられた (Katano ほか, 2013)。

カジカ、ドジョウ、ナマズによる栄養カスケードは認められなかったが、これらの魚種はカゲロウなどの水生昆虫を多く捕食しており、その成長も悪くなかった。カジカとウグイの効果をしらべた実験では、カジカの成長率の方がウグイのそれより高かった。ドジョウ、ナマズ、ギンブナによる効果をしらべた実験では、その日間成長率はそれぞれ 1.4%、0.9%、2.4%だった。したがって、これらの魚種が実験プールでまったく活動しなかったわけではない。

実験では、隠れ家に依存する性質が強い魚種に配慮して、円筒状の隠れ家を個体数と同数、設置した。昼と夜に隠れ家の外で活動した個体の割合を観察したところ、昼間のウグイとギンブナではそれぞれ 80.1%と 71.3%、夜間では 19.0%と 51.3%だった。一方、カジカ、ドジョウ、ナマズの昼間の割合はそれぞれ 0.8%、8.7%、2.0%であり、夜間には 40.1%、35.3%、30.7%だった。カジカ、ドジョウ、ナマズは昼間にはほとんど活動せず、夜間にも常に活動するわけではなかった。捕食者が近くにいると、カゲロウなどの水生昆虫類は脅威を感じて、活動を低下させるかもしれない。その点で、昼間にはほとんど活動せず、夜間にも隠れ家の中にいることが多いカジカ、ドジョウ、ナマズは大きな脅威にはならず、藻食性の無脊椎動物の個体数や活動量を大きく減らさなかったのかもしれない。

なお、これらの実験を行うにあたって、実験魚の調達はむずかしい問題だった。アユと他魚種の間を調べる場合には、両者の体重をほぼ等しくする必要があった。他魚の間でも、体重が異ならないようにした。このうちアユは琵琶湖産の種苗を購入して、上田庁舎内でし

ばらく馴致させてから用いた。他魚種のうち、オイカワ、カマツカ、ドジョウは、主に上田庁舎内の水路で採集したものをを用いたが、ウグイについては千曲川で採卵されてから養殖されたものを、ナマズ、ギンブナ、ヤマメについては他所で人工的に作成されたものをを用いた。養殖魚と天然魚で行動にちがいが生じた可能性もあるが、この点は十分にコントロールできなかった。

このほか、プール内のカワラ下部の溝を操作したり、途中でカワラの表面をふきとったりして、空間の異質性と攪乱が栄養カスケードの強さに影響するか否かをしらべる実験も行ったが、操作した程度では無脊椎動物は十分に減らず、栄養カスケードも打ち消されなかった。はじめの仮説は証明されなかったが、論文自体は公表した (Katano 2013)。

ここで私の栄養カスケードについての実験は終わったのだが、他魚によるアユへの効果については、さらに多くの魚で検証するべきだと思っている。しかし、ウグイだけでなく、多くの他魚種が藻類を増加させる栄養カスケード効果をもつということは確かめられたと思っている。ウグイが多ければ多いほど、アユの成長は高まることと合わせて考えると、河川において多様な魚が多く生息していることが、アユにとって重要なことには、疑いの余地はない。なお、私の一連の実験を進めるにあたって、上田庁舎に藻類研究を専門とする阿部信一郎がいたことは大きかった。阿部は、アユが藻類に及ぼす影響について、既存の常識をくつがえす発見をただけでなく、栄養カスケードにおける藻類の増加について多くの助言をしてくれた。

間接効果は生物群集において、さまざまな意味をもっている。その解析にあたっては、行動上の関係にとどまらずに、個体の成長や生存率そして個体数の増減が他種によってどう影響されるかを定量的にしらべる必要がある。アユはしばしばウグイを攻撃するけれども、両種は単純な競争関係にあるわけではなく、アユはウグイの存在によって間接的に大きなプラスの影響を受けていた。このような影響を明らかにするためには、操作実験が必要であり、体重や生存率の変化を計測できるシステムが欠かせない。魚類については、一見、共生関係にあると思われる関係が多く報告されているけれども、成長や生存率の変化まで解析した研究は少なく、行動上で協調的なものがほんとうに+、+なのかはわかっていない。このように考えると、魚類における間接効果の立証については、水深のある湖沼や海洋よりも河川や池を対象にするのが適している。

研究を始めるきっかけとなったプロジェクトにおいても、水産的に重要な生物にかかわる直接・間接ネットワークを解析し、重要生物に及ぼす他種の影響を明らかにするべきだと主張したが、海洋生物を対象にした他の研究者の反応は鈍かった。水産分野ではそもそも生態学者は少なく、生物間関係は近海の磯場を除けば、ほとんど解析されていない。アジとイワシの関係は？と問うても、誰も答えられない。ある魚種が減っても、その原因は水温、潮流、魚の獲りすぎに求め、最近ではほとんど地球温暖化のせいにしていく。結局、海面については、いつになっても適切な資源管理はできないと考えられるが、内水面では生物群集の全体像や重要な種間関係が多くの魚種で解明されつつある。

## 引用文献

- Katano O (2013) The trophic cascade from fish to benthic algae: manipulation of habitat heterogeneity and disturbance in experimental flow-through pools. *Fish Sci* 79:221-230
- Katano O, 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 ほか (2003) Indirect contramensalism through trophic cascades between two omnivorous fishes. *Ecology* 84:1311-1323
- Katano O ほか (2006) Intraguild indirect effects through trophic cascades between stream-dwelling fishes. *J Anim Ecol* 75:167-175
- Katano O ほか (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 ほか (2008) Indirect effects of the algivorous fish *Plecoglossus altivelis* on the growth of two insectivorous benthic fish. *Freshwater Biol* 53:1345-1358
- Katano O ほか (2013) Diurnal bottom feeding of predator fish strengthens trophic cascades to benthic algae in experimental flow-through pools. *Ecol Res* 28:907-918