

由良川河口域における魚類群集と餌生物の季節変動

青木貴志^{1†}, 笠井亮秀², 富士泰期¹, 上野正博³, 山下 洋²

Seasonal variation in the fish community and their prey organisms in the Yura River estuary

Takashi AOKI^{1†}, Akihide KASAI², Taiki FUJI¹, Masahiro UENO³ and Yoh YAMASHITA²

To clarify spatial and temporal variations in the biomass of fishes and their prey organisms in the Yura River estuary, monthly surveys were conducted from April 2011 to March 2012. A total of 3121 fishes from 36 species, from 18 families, were collected. Fish diversity was high from spring to summer, while it was low from autumn to winter. Gobies were most abundant in the estuary, as in other estuaries in Japan. From gut content analyses, copepods, whose abundance was highest in summer, chironomids, amphipods and mysids were important prey items for fishes. Food consumption by fish, calculated from the amount of biomass and growth of fish, was larger in spring and summer than in autumn and winter. It is estimated that the consumption of copepods provisionally exceeds abundance in summer. These results suggest that the high production of zooplankton, such as copepods, contributes to fish growth in the Yura River estuary from spring to summer.

Key words: biomass, fish community, gut contents, prey organisms, Yura River estuary

はじめに

生態系を経済的価値に換算し「生態系サービス」を地球上の生態系ごとに算出したCostanza et al. (1998)によると、河口・内湾域、藻場などの浅海域の経済価値は、全生態系の中で最も高いと推定されている。中でも、淡水と海水の交わる河口域は、陸域からの物質供給やエスチュアリー循環に伴う下層から有光層への栄養塩供給によって、高い生物生産力を有している(鈴木ほか, 2007; Kasai et al., 2010)。このため、河口域は沿岸性魚類の成育場として、重要な役割を果たしている(Fuji et al., 2010)。しかし、流域の人口増加や都市開発により、河口域は世界各地で埋め立てられたり陸域からの過剰な負荷を受けたりして、その価値を失い続けてきた(Simpson and Sharples, 2012)。このような背景のもと、河口域における生物生産構造を把握し、その機

能を維持、向上させていくことが求められている。しかし、河口域の生物生産構造は河川流量や潮汐等の影響を受け、またこれらの環境条件は水域ごとに異なるため、物理・化学環境や低次生産構造は河川毎に大きく異なる。例えば、サンフランシスコ湾およびそれに連なるSacramento-San Joaquin Riverや有明海に注ぐ筑後川では、強い潮汐混合によって河口域に形成される高濁度水塊が仔稚魚に豊富な餌生物と捕食者からの逃避場を提供しており、魚類の初期生活史において非常に重要な役割を果たすと報告されている(Jassby et al., 1995; 小路ほか, 2006)。また、オーストラリア南東部の潟湖であるGippsland Lakesにおいては、発達した塩分躍層付近が水産重要種の産卵場になるとともに、一次生産および魚類の餌となるカイアシ類が増殖が促進される場所となる(Jenkins et al., 2010)。このような水域ごとの生産構造の違いを把握したうえで、その中に共通して見出される特徴を理解することは、河口域を保全していく上で必要不可欠である。

近年では、各河口域における魚類群集の種組成や食性およびそれらの時空間変動を明らかにし、魚類群集が河口域を利用する機構を解明しようという研究例が見られるようになった(Veiga et al., 2006; Faye et al., 2011; Susana et al., 2011; Okazaki et al., 2012)。例えば、仙台湾に注ぐ名取川河口域では、夏季に増大する動物プランクトンを、季節的に出現する魚種が利用することが報告されている(本田ほ

2012年10月10日受付, 2013年11月23日受理

¹ 京都大学大学院農学研究科

Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto, Kyoto 606-8502, Japan

² 京都大学フィールド科学教育研究センター

Field Science Education and Research Center, Kyoto University, Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto, Kyoto 606-8502, Japan

³ 京都大学フィールド科学教育研究センター

Field Science Education and Research Center, Kyoto University, Naga-hama, Maizuru, Kyoto 625-0086, Japan

† E-mail: aoki1103@kais.kyoto-u.ac.jp

か, 1997). また, Akin and Winemiller (2006) はメキシコ湾北西に位置する塩性湿地において, ベントスの密度が冬季から夏季にかけて約2倍に増加し, 特に夏季にベントス個体数の約50%を占めるヨコエビ類が多くの小型魚類の餌料となっていると報告している. しかし, 魚類群集と餌生物の相互関係に関する情報は未だに不足しており, 中でも魚類群集と餌生物間の捕食-被食関係に関する定量的な議論はほとんど行われていない.

本研究で対象とする由良川河口域は, 日本海に注ぐ典型的な弱混合型の河口域であり, 夏季に塩分躍層付近で植物プランクトン濃度が増加することが知られている (Kasai et al., 2010). この活発な基礎生産に伴い, ベントス群集は, 春季から夏季には増殖した植物プランクトンを利用する一方, 生産が小さく河川流量が増大する冬季には陸由来有機物を利用する傾向にある (Antonio et al., 2011). 魚類に目を移すと, 由良川河口域はスズキ *Lateolabrax japonicus* やヒラメ *Paralichthys olivaceus* といった水産有用種が成育場として, またアユ *Plecoglossus altivelis* 等の両側回遊魚が通過点として利用している (Fuji et al., 2010, 2011; 南, 1982). しかし, 由良川河口域における魚類群集と餌生物の関係については, これまで明らかにされていない. 一次生産が物理構造の変動に伴って明瞭な季節変動を示す一方で, 来遊魚も季節によって異なるため, 生態系構造も季節変化していると予想される. そこで本研究では, 由良川下流から河口域における魚類群集と餌生物の相互関係を明らかにすることを目的とし, まず魚類群集の種組成や食性と, それらの季節変化を調べた. さらに, 各魚種の成長と現存量から餌生物の被食量を求め, エネルギーフラックスの観点から魚類群集と餌生物との相互関係の季節変化に注目して考察を行った.

材料と方法

調査水域

京都府北部を流れる由良川は, 流域面積が1,880 km²で京都府下の約40%の面積を占め, 幹線流路延長が146 kmに及ぶ一級河川である (Fig. 1). 流域の年間降水量は1,400–2,200 mm程度, 由良川の平水流量は約34 m³・s⁻¹である (Kasai et al., 2010). また, 由良川が注ぎ込む若狭湾における潮汐は大潮時でも潮差が0.5 m前後と非常に小さく, 由良川河口域における塩分構造は日本海側に典型的な弱混合型を示す. その上, 河口から約20 km上流まで河床が海面よりも低いため, 最大で河口より15 km以上上流まで塩水が遡上するが, 塩水くさびの河川内での挙動は河川流量に大きく左右される (Kasai et al., 2010). 由良川流域は冬から早春にかけて融雪等により河川流量が増えるが, 夏から秋にかけては少なくなる (Fig. 2). そのため, 冬季から早春は河川内は淡水で満たされることが多い. 一方, 流量の少ない夏季から秋季にかけては海水がくさび状に遡上する

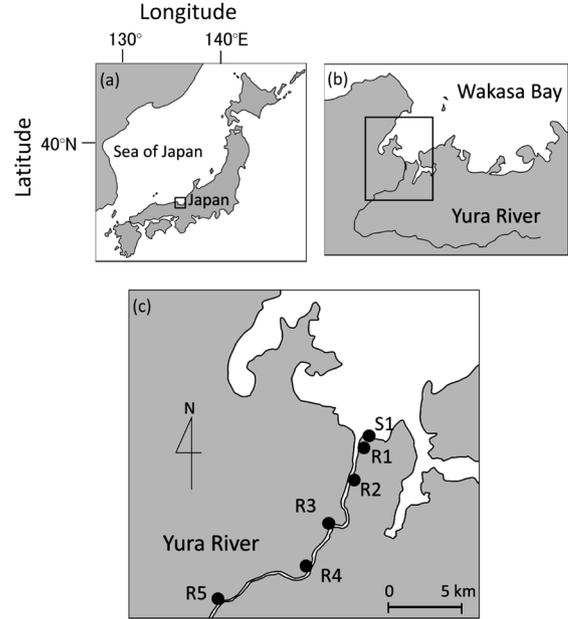


Figure 1. Sampling stations along the Yura River estuary.

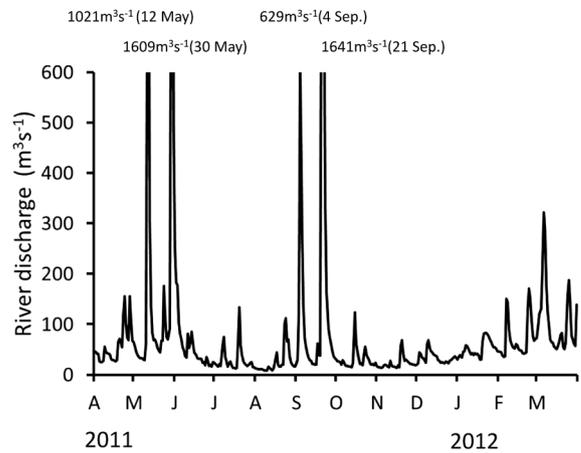


Figure 2. Daily changes in Yura River discharge. Data source: <http://www1.River.go.jp>

傾向にある (Funahashi et al., 2013).

調査内容

調査は2011年4月から2012年3月にかけて, 毎月1回, 日中に由良川河口域に設けた6定点 (S1, R1–R5, Fig. 1) において行った. 由良川下流から河口域は潮汐が小さく, 潮汐が流れや物理, 生物構造に与える影響は小さいため, 調査にあたり潮時は考慮していない. 高波や積雪の影響により, 2012年2月の全測点, および2011年11月, 2012年1月, 2012年3月のS1における調査は行っていない. S1は砂浜海岸の碎波帯であり, R1–R5は由良川河川内の川岸である. 魚類は地曳網 (高さ0.8 m, 幅11.2 m, コットエンド

の網目幅1.0 mm)を用いて採集した。各定点において2回ずつ、水深0.5–1.2 mの地点を岸に平行に3–4分間曳網した。採集した魚類は現場でドライアイスにより冷凍して持ち帰り、分析まで–30°Cの冷凍庫で保存した。

魚類の餌環境を明らかにするためにS1, R1, R2, R3, R5において、広田式ソリネット(幅0.6 m, 高さ0.4 m, 網目幅0.33 mm; 以下ソリネット, 広田ほか, 1989)を用いて餌生物の定量採集を行った。ソリネットは水深約1 mの地点の底泥直上において岸に平行に19 m曳網した。曳網時は長さが19 mのロープを用いることで、曳網距離を一定に保った。餌生物は布袋に入れた後、魚類と同様に分析まで冷凍保存した。なお、本研究水域における表層の餌生物密度は底層に比べて非常に小さいことを事前に確認した上で、ソリネットを曳網する底層のサンプルが現場の餌環境を十分に反映したものであると仮定している。

現場の水温と塩分は多項目水質計(YSI 556 MPS, YSI社製)により水深約1 mの地点の底泥直上において測定した。さらに表層水を採水し、クロロフィル分析に供した。

分析内容

採集された魚類は、種を同定したのち、標準体長(SL, mm)と湿重量(BW, g)を測定した。ただし2011年8月のR2のウキゴリ*Gymnogobius urotaenia*, 2012年R2のアシシロハゼ*Acanthogobius lactipes*, および2012年3月のR3のゴクラクハゼ*Rhinogobius giurinus*に関しては個体数が多かったため、個体数を数えた後に全個体から50個体を無作為に選び測定した。また、種の多様性を表す指数としてShannonの指数 H' (Shannon, 1948)を次式から算出した。

$$H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (1)$$

ここで、 P_i は魚種 i の個体数が全魚類の個体数に占める割合、 S は出現種数を示す。

また、各定点、各魚種から10個体を上限として胃内容物の分析を行った。胃内容物は実体顕微鏡下で観察を行い、可能なレベルまで同定した後に、分類群ごとに計数した。その際、カイアシ類に関してはカラヌス目とキクロプス目を浮遊性カイアシ、ハルバクチクス目を底生性カイアシとして分類した。また魚類の食性解析のため、各魚種の胃内容物からそれぞれの餌生物 i の餌生物重要度指数(Index of Relative Importance: IRI_i)を以下のように求めた。

$$IRI_i = (\%N_i + \%V_i) \times \%F_i \quad (2)$$

ここで $\%N_i$ は胃内容物分析の各餌生物分類群に基づいた個体数から算出した個体数組成百分率、 $\%V_i$ は各餌生物分類群の見かけの体積割合から算出した体積組成百分率、 $\%F_i$ は各魚種の胃内容物に見られた餌生物分類群の出現頻度の

百分率である。その上で、 $\%IRI_i$ を以下のように求めた。

$$\%IRI_i = \frac{IRI_i}{\sum_{i=1}^n IRI_i} \times 100 \quad (3)$$

ここで n は餌生物分類群の数を表す。

また主要魚種の各月、各測点における単位面積当たりの魚種ごとの個体数 D_f (ind. m⁻²)を以下の式から算出した。

$$D_f = \frac{N_f}{W_1 \times L_1} \quad (4)$$

ここで、 N_f は地曳網による採集個体数、 W_1 は地曳網の幅(11.2 m)、 L_1 は曳網距離を表す。さらに、後述する塩分を基準に、S1で採集された個体の密度をSurf zone、R1, R2で採集された個体の密度の平均をIntermediate、そしてR3, R4, R5で採集された個体の密度の平均をFreshwaterとして分類した。

ソリネットにより採集された餌生物は、生物分類群ごとに分け、個体数を計数し、単位面積当たりの個体数 D_p (ind. m⁻²)を以下の式から算出した。

$$D_p = \frac{N_p}{W_2 \times L_2} \quad (5)$$

ここで、 N_p はソリネットによる採集個体数、 W_2 はソリネットの幅(0.6 m)、 L_2 は曳網距離(19 m)を表す。

採水試料はガラス繊維濾紙(GF/F, Whatman社製)を用いて濾過した。フィルターに付着した懸濁態粒子の脂溶性色素を90%アセトンで12時間抽出した後、蛍光光度計(Triology, Turner Designs社製)を用いてクロロフィル a 濃度を測定した。

結果

物理環境

水温は4月に14°C前後を記録し、その後は夏季まで上昇を続け、8月から9月にかけて最高値となる28°C前後を示した(Fig. 3a)。10月以降は急激に低下し始め、1月には7°C前後を記録した。4月から5月はS1と河川内で水温の差は見られなかったが、6月から8月にかけて河川内の水温がS1より2°Cほど高くなり、9月以降は逆にS1の水温のほうが河川内より2°Cほど高かった。河川内での地点間による差は小さかった。

塩分はS1では安定して32前後を示した(Fig. 3b)。一方、河川内では6–11月に塩水遡上の影響が見られ、各地点で塩分が上昇した。特にR1, R2では夏季に30近くまで塩分が上昇することもあった。R3より上流側では海水の影響は大きくなく、夏季でも8以下であった。クロロフィル a 濃度は、S1で4月に27.2 $\mu\text{g l}^{-1}$ という高い値を記録したが、その後は5 $\mu\text{g l}^{-1}$ 以下の低い値で推移した(Fig. 3c)。河川

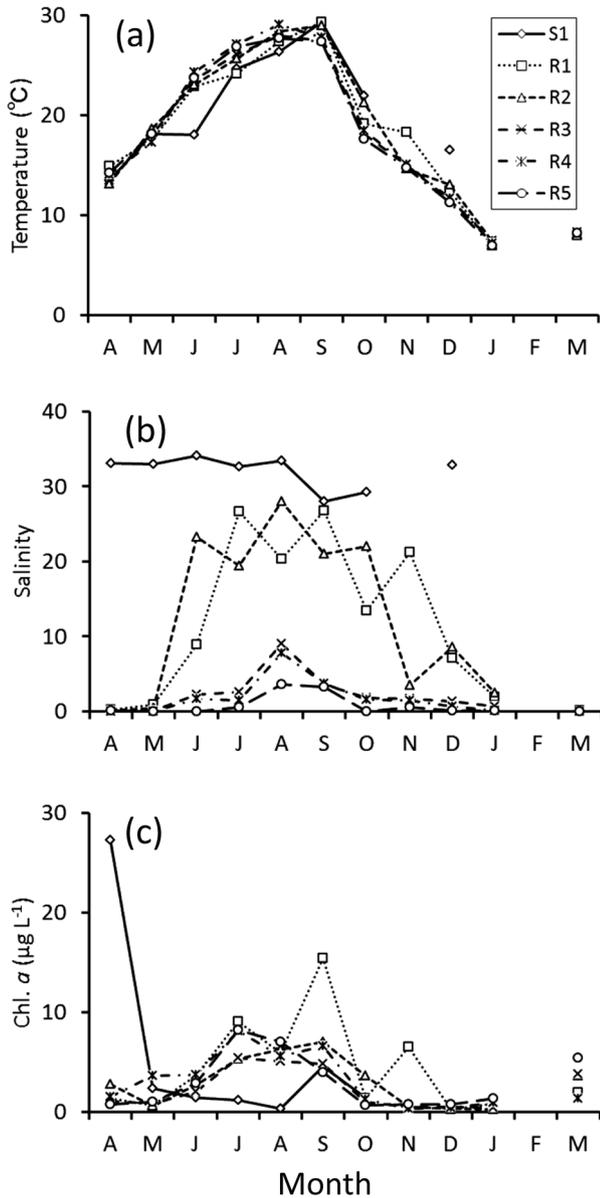


Figure 3. Monthly changes in temperature (a), salinity (b) and Chlorophyll a concentrations (c) at each sampling site.

内では夏場に $5-15 \mu\text{g L}^{-1}$ の高い値を記録した。

餌生物

ソリネットにより採集された餌生物は、どの定点においても浮遊性カイアシ類やアミ類の密度が高かった (Table 1)。それに加え高塩分であったS1ではヨコエビ類やターマ類、そしてほぼ淡水の期間が長かったR5ではユスリカ類の密度が比較的高かった。

浮遊性カイアシ類の密度は河川内とS1で大きく異なっていた。河川内の浮遊性カイアシ類の密度は全地点で夏季に高い値を示した。特に8月のR2で 397 ind. m^{-2} 、R1で 297 ind. m^{-2} という非常に高い値を示したが、測点によ

てピークの時期は異なり、R3では7月、R5では11月に浮遊性カイアシ類の密度が最も高くなった。一方、S1では9月に 173 ind. m^{-2} という高い値を示したが、それ以外の月では 50 ind. m^{-2} 以下であった。

ヨコエビ類の密度は7月のS1からR2で高く、特にS1では 757 ind. m^{-2} 、R1では 282 ind. m^{-2} という非常に高い値を示した。S1では4月と11月にもやや高い値を示したが、河川内の定点では7月以外で 20 ind. m^{-2} を超えた月はなかった。

アミ類の密度はS1では4月 (364 ind. m^{-2})、5月 (66 ind. m^{-2})、R2では8月 (97 ind. m^{-2})、11月 (214 ind. m^{-2})、R3では4月 (244 ind. m^{-2})、5月 (62 ind. m^{-2}) にピークを示し、その他の月はいずれの定点でも 50 ind. m^{-2} を下回った。また、S1ではアミ類の中でも *Archaeomysis* sp. が優占し、河川内では *Neomysis awatchensis* が優占した。

魚類

地曳網により採集された魚類は8目18科36種、合計3121個体であった (Table 2)。月ごとの種多様性指数 (H') は4-6月で2.0前後と高く、8月および11-3月は1.3以下と低かった。調査期間を通して採集個体数が最も多かったのはウキゴリ (33.4%) であり、次いでゴクラクハゼ (20.9%)、アシシロハゼ (18.9%)、スズキ (5.5%)、ウロハゼ *Glossogobius olivaceus* (4.3%)、コウライニゴイ *Hemibarbus labeo* (3.3%)、マハゼ *Acanthogobius flavimanus* (2.9%)、ヒメハゼ *Favonigobius gymnauchen* (2.6%)、アユ (1.9%) の順に多く採集された。これら9種で全体の約94%を占めた (Fig. 4)。重量割合ではスズキ (15.3%) が最も高く、ウキゴリ (15.1%)、ギンブナ *Carassius auratus langsdorfi* (13.1%)、マハゼ (10.5%) がこれに続いた。

主要魚種の採集個体数、体長、および食性

採集個体数が50を超えた魚種の特徴は以下の通りである (Fig. 5)。

ウキゴリ：6-8月にかけてR4をのぞく全定点、特にR2において20-35 mmの稚魚が多く採集されたが、9月以降はほとんど採集されなかった。胃内容物は主に浮遊性カイアシ類、ユスリカ類であった。

ゴクラクハゼ：春、秋、冬にR2-R5にて多く採集され、夏季にはほとんど採集されなかった。春から初夏は25-35 mm前後の個体が多く採集された一方、秋から冬には20 mm前後の小型の個体が多く採集された。胃内容物はカイアシ類、ユスリカ類、カイミジンコ類が中心であり、4月、6月、10月、1月、3月はカイアシ類の%IRIが高い一方、5月、11月、12月はカイミジンコ類の%IRIが高かった。

アシシロハゼ：春、秋、冬にR2-R5で多く採集された。春は30-50 mmの大型個体が多く採集されたのに対し、秋から冬は15-30 mmの小型個体が多く採集された。また浮遊性カイアシ類、ユスリカ類、カイミジンコ類を中心に摂餌し、特に10-3月にかけてカイアシ類やカイミジンコ類

Table 1. Density (ind. m⁻²) of prey items for fish collected by a sledge net. '—' indicates no data.

Station	Prey item	Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Jan.	Mar.
S1	Pelagic copepods	48	2	4	32	5	167	16	—	5	—	—
	Benthic copepods	0	0	0	0	1	6	0	—	1	—	—
	Mysids	364	66	29	21	14	14	0	—	2	—	—
	Amphipods	65	8	6	757	0	0	16	—	28	—	—
	Cumaceans	11	8	21	77	41	174	2	—	16	—	—
	Decapods	0	0	0	0	0	19	0	—	0	—	—
R1	Pelagic copepods	6	1	4	221	297	8	1	4	0	0	4
	Benthic copepods	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
	Mysids	2	23	42	26	13	4	14	12	0	0	0
	Amphipods	4	1	2	282	4	1	2	10	1	0	0
	Insects	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
	Cladocerans	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0
	Cumaceans	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
	Decapods	0	0	0	0	1	1	2	1	0	0	0
	Isopods	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
	Ostracods	0	0	0	0	0	0	0	10	0	5	0
R2	Pelagic copepods	12	5	2	101	395	57	95	13	5	12	8
	Benthic copepods	0	0	1	0	1	0	6	0	0	0	5
	Mysids	44	4	16	35	97	36	25	214	39	4	9
	Amphipods	2	0	12	29	14	1	0	0	2	4	7
	Chironomids	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0
	Tanaids	0	0	9	0	0	3	0	0	0	0	0
	Cladocerans	0	0	0	0	0	1	13	0	0	4	0
	Cumaceans	0	0	19	30	20	3	1	0	0	0	0
	Decapods	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
	Isopods	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
R3	Ostracods	0	0	0	0	0	16	0	14	166	4	7
	Pelagic copepods	11	57	18	194	132	21	6	6	3	4	11
	Benthic copepods	0	2	0	1	0	0	0	7	1	0	4
	Mysids	244	62	12	8	15	0	5	4	6	36	5
	Amphipods	1	0	1	2	1	16	3	6	2	5	0
	Chironomids	1	4	2	0	0	0	0	0	0	4	4
	Tanaids	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Cladocerans	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	7
	Cumaceans	0	0	0	1	5	0	0	0	0	0	0
	Decapods	0	0	0	0	0	5	1	0	0	0	0
R5	Ostracods	0	0	0	0	0	1	0	1	1	4	0
	Pelagic copepods	5	0	6	99	94	32	1	275	15	15	4
	Benthic copepods	1	0	0	0	1	0	0	4	16	21	20
	Mysids	4	1	2	3	9	10	0	17	3	4	0
	Amphipoda	0	0	0	2	1	1	10	2	1	4	0
	Chironomids	1	1	7	0	2	0	5	4	7	7	0
	Insects	0	1	2	0	0	2	4	1	1	0	8
	Cladocerans	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	5
	Decapods	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

の%IRIは、ゴクラクハゼの値の特性とよく類似していた。
 スズキ：春から夏にかけて全測点で幅広く採集された。
 他の主要魚種とは異なり、アミ類を多く摂餌していた。4月や5月のように体長が30 mm未満のときはアミ類の他に浮遊性カイアシ類も摂餌していたが、6月以降体長が

40 mmを超えると餌はアミ類やヨコエビ類へと置き代わった。

ウロハゼ：8月と9月にR2で10–15 mmの小型個体が多く採集されており、これらの個体の多くがほとんど浮遊性カイアシ類のみを摂餌していた。

Table 2. Number of fish collected by a seine net and their diversity index (H') in each month. 'Others' indicates the total number of fish, which accounted for less than 0.01% of the total.

Species	Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Jan.	Mar.	Total	%
<i>Carassius auratus langsdorfii</i>		15		2	1	2	1					21	0.7
<i>Zacco platypus</i>	5	6	1	1	2				4	1	1	21	0.7
<i>Tribolodon hakonensis</i>	1	5		3								9	0.3
<i>Hemibarbus labeo</i>		29	8	16	5	33	3	1		7	1	103	3.3
<i>Plecoglossus altivelis</i>	14	1						43				58	1.9
<i>Salangichthys microdon</i>	14	1										15	0.5
<i>Oncorhynchus keta</i>											22	22	0.7
<i>Cottus kazika</i>	4											4	0.1
<i>Lateolabrax japonicus</i>	17	28	20	98	5	3						171	5.5
<i>Lepomis macrochirus</i>		2				4					1	7	0.2
<i>Nuchequula nuchalis</i>		3		3	1	2						9	0.3
<i>Acanthopagrus schlegelii</i>			1	3								4	0.1
<i>Eutaeniichthys gilli</i>		11	2				3					16	0.5
<i>Gymnogobius petschiliensis</i>	1	3	4									8	0.3
<i>Gymnogobius urotaenia</i>			4	16	1020		1	1				1042	33.6
<i>Gymnogobius breunigii</i>		1	1						4	5	5	16	0.5
<i>Glossogobius olivaceus</i>			1		55	77						133	4.3
<i>Acanthogobius flavimanus</i>		22	17	13	6	14	9	3	1	3	4	92	3.0
<i>Acanthogobius lactipes</i>	6	20		1	1	30	10	12	14	80	416	590	19.0
<i>Favonigobius gymnauchen</i>				1	1	1	0	57	3	10	7	80	2.6
<i>Rhinogobius giurinus</i>	39	60	2	2	1	1	7	125	59	65	292	653	21.1
<i>Tridentiger brevispinis</i>	11	1					1	1		2	7	23	0.7
Unidentified						1						1	<0.01
Others	5	6	3	2	0	0	3	0	2	1	1	23	0.7
Total	117	214	64	161	1098	168	38	243	87	174	757	3121	
Diversity (H')	2.05	2.28	1.99	1.45	0.34	1.52	1.67	1.26	1.11	1.30	0.98		

コウライニゴイ：5-9月に最上流地点であるR5において20-50 mmの稚魚が多く採集されたが、10月以降は個体数が激減した。胃内容物はユスリカ類、浮遊性カイアシ類が中心であり、泥や砂も多く含まれていた。

マハゼ：5月、6月は主にR2, R3において15-30 mmの小型個体と60 mm以上の比較的大型の個体が同時に採集

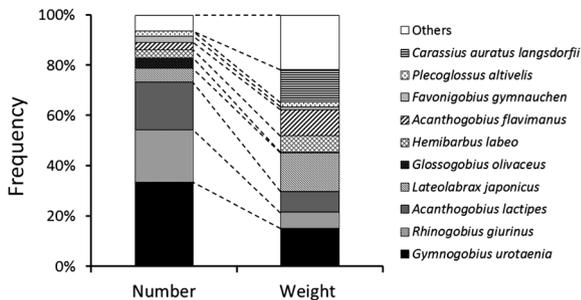


Figure 4. Fish species compositions as a percentage of the number of individuals and the weight percentage for major species caught in the Yura River estuary.

され、7-10月は主にR5において30-50 mmの個体が多く採集された。胃内容物組成は明瞭な季節変化を示した。5月、6月は浮遊性カイアシ類、底生性カイアシ類を中心に摂餌していたが、体長が30 mmを超える7-9月になるとユスリカ類の%IRIが上昇した。また10月、11月はカイミジンコ類をよく摂餌し、12-3月は多毛類やアミ類をよく摂餌していた。

ヒメハゼ：11-3月にR1とR2で15-40 mmの個体が多く採集された。この時期の食物組成は多毛類が中心であったが、7-9月に少数ながら採集された個体は浮遊性カイアシ類や底生性カイアシ類、ヨコエビ類を摂餌していた。

アユ：4月はS1で40 mm前後の個体が、河川内にて50-70 mmの個体が多く採集され、11月にはR1で15 mm前後の小型の個体が多く採集された。春のS1および秋に採集された個体は浮遊性カイアシ類を主に摂餌していたが、春に河川内で採集された個体の胃内容物からは藻類が多く見られた。

主要魚種のうち、スズキ、マハゼ、アユは成長に伴った食性の変化が確認された。一方ゴクラクハゼ、アシシロハ

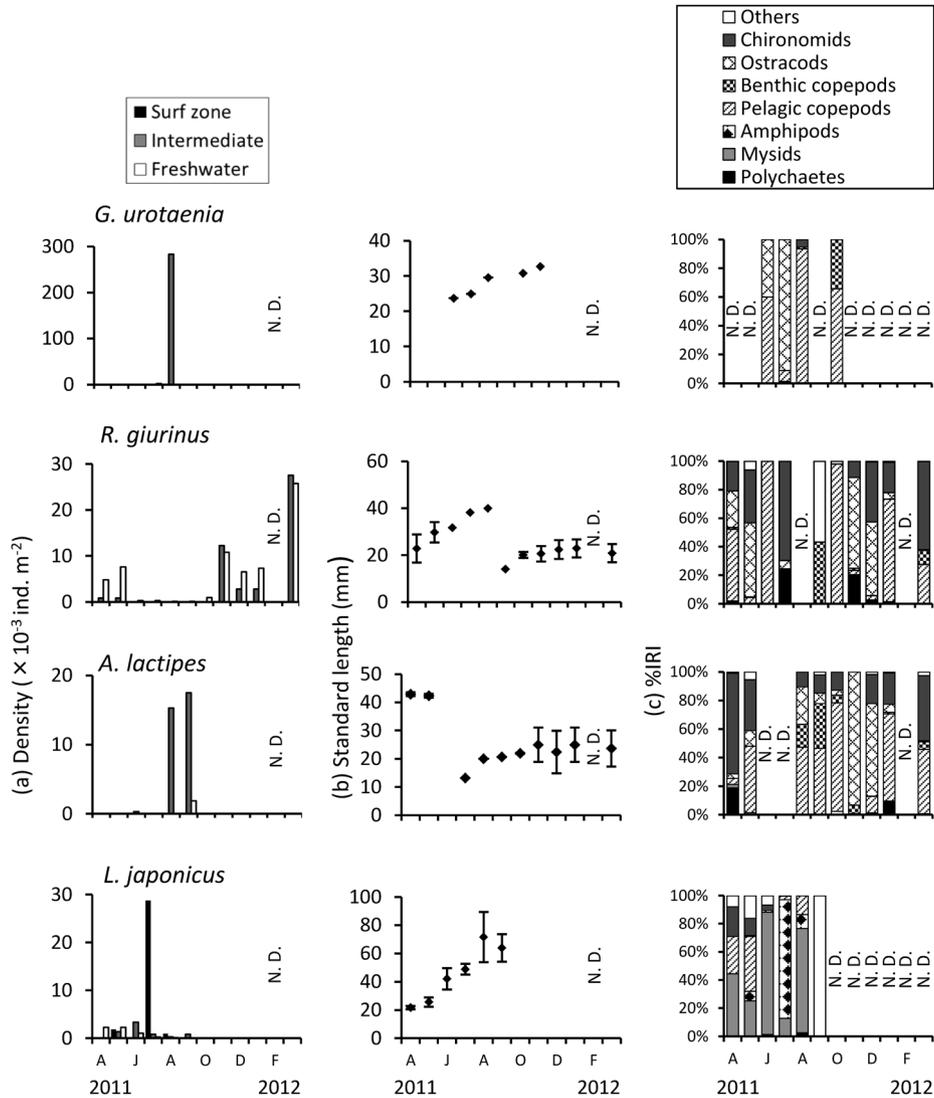


Figure 5. Monthly changes in the density of major fishes (a), average standard lengths (b), and percentage of index of relative importance (c) for major fish species. Error bars in (b) indicate one standard deviation. N. D. indicates no data.

ゼは、浮遊性カイアシ類の密度が大きい春から夏、およびカイミジンコの密度が大きくなる秋から冬で食性が変化するなど、餌生物の密度の変化に伴った食性の変化が確認された。

考察

魚類の種組成と成長

弱混合型である本研究水域では、調査期間を通じてマハゼや、ゴクラクハゼ、アシシロハゼのようなハゼ科魚類が優占した (Table 2, Fig. 4)。太平洋岸に位置し、緩混合型である仙台湾に注ぐ名取川の河口域においては、マハゼとアシシロハゼの採集個体数が採集された全魚類の中の約半数を占めていた (本田ほか, 1997)。また潮流が強く強混合型である筑後川河口域においても、ハゼ科 *Acanthogobius*

hasta などのハゼ科魚類が優占していた (Islam et al., 2007)。これらの結果と本研究結果を照らし合わせると、ハゼ科魚類が優占することは、潮流の強弱やそれに伴う混合形態によらず、日本の河口域における共通の特徴かもしれない。

本研究水域における魚類の種数は春から夏季にかけて多く、冬季は非常に少なかった (Table 2)。種多様性指数 H' も同様に春から夏季にかけて大きく、中でも4-6月に高い値を示した。これはこの水域を稚魚の成育場として利用するスズキ (Fuji et al., 2010, 2011)、産卵場として利用するシロウオ *Leucopsarion petersii* やシラウオ *Salangichthys microdon* (松井, 1986; 桑村, 1993)、遡上のためにこの水域を通過するアユやアユカケ *Cottus kazika* (原田ほか, 1999) のような毎年決まった季節に河口域を利用する魚種が主に

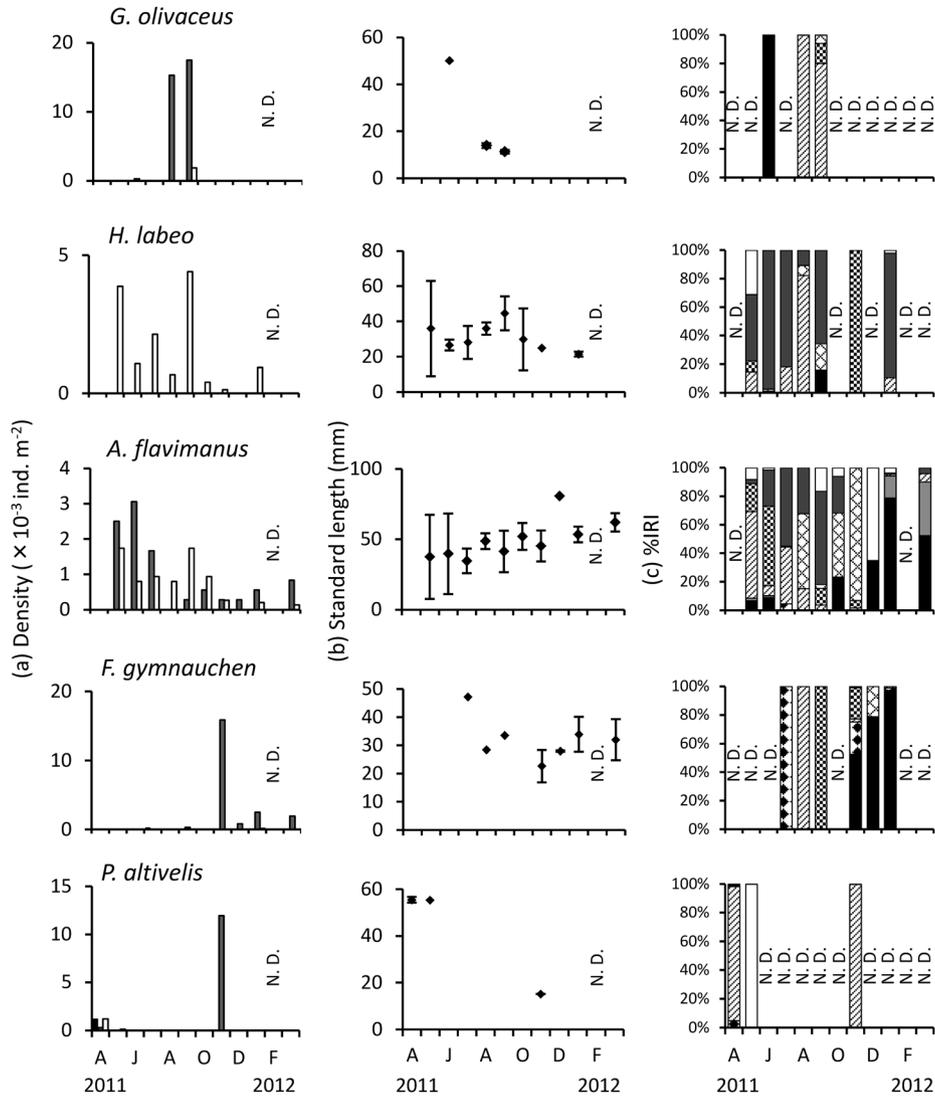


Figure 5. Continued.

春から夏に出現するためである。特に4-6月はこれらの魚種の多くが本研究水域に出現したため、種多様性も高くなった。一方、冬季は年間を通じて河口域に生息する種が優占し、種多様性が低下した。このような魚類出現種数の季節変動は、ポルトガル南部の塩性湿地でも報告されている (Veiga et al., 2006)。

主要魚種の中でも、ウロハゼ、ヒメハゼ、アユの3種は採集された月が少なく、明瞭な体長組成の変化が見られなかったが、それ以外の主要魚種6種はいずれも一定期間の間に明確な成長を示した (Fig. 5)。これら6種の中で、ゴクラクハゼやアシシロハゼは夏季にほぼ淡水に近い地点で産卵を行うことが報告されている (Inui et al., 2010)。一方、マハゼとスズキは冬から春季に海域で孵化したのちに本研究域を成育場として利用し、成長したものと考えられる (道津・水戸, 1955; Fuji et al., 2010, 2011)。またウキゴリ

は冬春季に河川内で孵化したのちに海域で20 mm前後まで成長し、その後河川に遡上することが報告されており (道津, 1955)、本研究において採集された個体は海域から河川へ遡上してきた個体群であると考えられる。コウライニゴイに関しては、生態に関する知見がほとんど存在しないが、近縁種であるニゴイ *Hemibarbus barbus* は筑後川において4月に産卵を行うことが報告されている (竹下・木村, 1991, 1995)。本研究において5、6月に多く採集された25 mm前後のコウライニゴイは春季に孵化した個体群だと考えられる。このように、魚種ごとに産卵場所や産卵時期が異なるため、本研究水域を成育場として利用する時期にずれはあるものの、主要な6魚種はいずれも春から夏季にかけてよく成長しており、冬季に明確な成長が確認された種は存在しなかった。

カイアシ類を中心とした餌生物の生産構造

餌生物の中で、本研究における主要魚種が主に摂餌していたのは浮遊性カイアシ類とユスリカ類であり、中でも浮遊性カイアシ類は季節によって明瞭な密度および現存量の変化を示した (Table 1, Fig. 5c).

夏季の河川内におけるクロロフィル *a* 濃度は S1 よりも高い値を示した (Fig. 3c). これは水温が高く、塩水くさびが発達する夏季の由良川下流域において、植物プランクトンの濃度が増加するという報告と一致する (Kasai et al., 2010). これに伴って、河川内の浮遊性カイアシ類の密度も 7-9 月にかけて上昇しており、S1 よりも高密度となった (Table 1). これは浮遊性カイアシ類がこの時期に増殖した植物プランクトンを餌として増殖したためと考えられる.

また、S1 の 11 月、1 月、2 月、3 月のデータが欠測となってしまったため海域と河川内との比較は難しいが、10-3 月の河川内におけるクロロフィル *a* 濃度および浮遊性カイアシ類の密度は非常に低かった。由良川河口域においては冬季から春季にかけて安定して河川流量が多く (Fig. 2), 河口域内での植物プランクトンの現存量および栄養塩の消費量が小さいために沿岸域で植物プランクトンが増殖すると考えられる。これらのことから夏季の海域は基礎生産が低く、植物プランクトンを餌料とする浮遊性カイアシ類を始めとした動物プランクトンの密度が河川内よりも小さくなっている可能性がある。これに加え、由良川河口域では春季から夏季に向けて、水温は海域よりも河川内で高くなる傾向にあり (Fig. 3a), この高水温が魚類の成長を促進している可能性がある。そのため、年間を通して本研究水域に出現するゴクラクハゼやアシシロハゼだけでなく、限られた時期のみ河口域を利用するスズキやウキゴリのような魚種も、春季から夏季にかけて由良川河口域に來遊し、この時期の高生産および高水温を利用しながら成長していると考えられる。

魚類-餌生物間のエネルギーフラックス

生物の増殖や成熟が早く、短期間で世代交代が行われる水域の生態系を理解するためには、各種生物の現存量だけでなく被食-捕食を通じたエネルギーフラックスを求めることが重要である。本研究では、由良川河口域における魚類と餌生物の調査結果をもとに、両者のエネルギーフラックスを推定した。まず主要魚種の出現時期 (Fig. 5) を考慮に入れ、調査期間を春 (4-5 月), 夏 (6-8 月), 秋 (9-11 月), 冬 (12-3 月) の 4 期間に区分した。その上で、この 4 期間における単位面積当たりの魚類と餌生物の現存量、さらに魚類の成長および胃内容物から、魚類による餌生物の摂餌量を求めた。以下にその求め方を示す。

各魚種の 1 個体あたりの炭素重量 $C_{j,ind.}$ (mg) は以下の式から見積もった。

$$C_{j,ind.} = Wt \times DW_s / Wt_s \times C/DW \quad (6)$$

ここで、 Wt は主要魚種各個体の湿重量 (mg) である。また、主要魚種各 10 個体の湿重量 (Wt_s) を測定した後に、60°C オープンで 24 時間乾燥させ、乾重量 (DW_s) を測定し、 DW_s / Wt_s の値を算出した。その後、乾燥させた魚体をホモジナイズして粉末状にし、粉末の一部の乾重量 DW (mg) を計量した後、元素分析計 (EA-Conflo-IV, Thermo Fisher Scientific 社製) を用いて炭素重量 C (mgC) を求め、 C/DW を算出した。さらに各餌生物の 1 個体当たりの炭素重量 $C_{p,ind.}$ (mgC) は以下の式から見積もった。

$$C_{p,ind.} = DW_p \times C_{py} / DW_{py} \quad (7)$$

ここで DW_p は Fujii et al. (2010) における餌生物 1 個体当たりの乾重量 (mg), C_{py} / DW_{py} は魚類と同様の方法で測定した餌生物の炭素重量/乾重量の値を用いて算出した。

また、 n 月における由良川河口域全体における各魚種の密度 D_{n_j} (ind. m^{-2}), および各餌生物の密度 $D_{n_{py}}$ (ind. m^{-2}) を以下の式から見積もった。

$$D_{n_j} = \sum_{j=1}^5 (D_{n_j R_j} \times L_{R_j} / L) \quad (8)$$

$$D_{n_{py}} = \sum_{j=1}^5 (D_{n_{py} R_j} \times L_{R_j} / L) \quad (9)$$

なお、各測点間の距離が異なるため測点ごとの個体密度の重みづけを行った。ここで、 $D_{n_j R_j}$ および $D_{n_{py} R_j}$ はそれぞれ各魚種と各餌生物の測点 R_j における個体密度である。また、 L_{R1} は {S1-R2 間の距離 (m)} / 2, L_{R2} は {R1-R3 間の距離 (m)} / 2, L_{R3} は {R2-R4 間の距離 (m)} / 2, L_{R4} は {R3-R5 間の距離 (m)} / 2, L_{R5} は {R4-R5 間の距離 (m)} / 2, L は河川内における本研究水域全体の距離 {S1 と R1 の中間地点から R5 までの距離 (m)} である。

また、 n 月の由良川河口域全体における各魚種および各餌生物の単位面積当たりの炭素重量 $C_{n,sp.}$ (mg m^{-2}) を以下の式から見積もった。

$$C_{n,sp.} = \sum_{j=1}^5 (C_{n R_j} \times L_{R_j} / L) \quad (10)$$

ここで $C_{n R_j}$ は測点 R_j において n 月に採集された各魚種および各餌生物の $C_{n,ind.}$ (mgC) のそれぞれの総和と曳網面積から求めた各魚種および各餌生物の n 月の測点 R_j における単位面積当たりの炭素重量 (mgC m^{-2}) である。

次に各魚種の 1 期間における単位面積当たりの成長量 G (mgC m^{-2}) を以下の式から見積もった。

$$G = (C_{n,sp.} / N_n - C_{n-k,sp.} / N_{n-k}) \times \sum_{m=0}^k D_{n-m} / (k+1) \quad (11)$$

ここで N_n は n 月 (各期間における最終月) における各魚種の採集個体数、 k はずらした月間 (各期間における最初

の月から最後の月までの月間)であり, C_{n_p} と N_n から各魚種1個体当たりの1期間における成長量を求めた. また, 各期間の平均個体密度を求め, 各魚種1個体当たりの成長量との積を求めることで, 単位面積当たりの成長量を見積もった.

そして見積もられた各期間における成長量 G を用いて, 各魚種が1ヶ月間に摂餌した全餌生物の炭素量を以下の式から見積もった.

$$\Delta C = G/kE \quad (12)$$

ここで, E は魚類と餌生物間のエネルギー転送効率 (0.15) である (Ryther, 1969).

最後に各魚種が摂餌したそれぞれの餌生物の炭素量 ΔCi ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2}$) を以下の式から見積もった.

$$\Delta Ci = \Delta C \times \%Vi \quad (13)$$

餌生物の中で, 浮遊性カイアシ類, ユスリカ類の被食量が大きかったのに対し, アミ類やヨコエビ類の被食量は比較的小さかった (Table 3, Fig. 6). この要因として, カイアシ類やユスリカ類を主な餌料とするハゼ科魚類が由良川河口域にて優占すること (Table 2, Fig. 4), そして環境中のヨコエビ類の密度が高いS1にて主要魚種があまり採集されなかったことが挙げられる (Fig. 5a). また, アミ類を主な餌料とする比較的大型で遊泳力を備えた魚類が地曳網ではあまり採集できなかった可能性もある.

魚類の中では, 秋から冬季に成長量の小さかったハゼ科魚類が春から夏季に急速に成長し, 成長したゴクラクハゼやアシシロハゼは夏季に調査水域から上流側あるいはサンプリングポイント以外の産卵場へ移出した. 代わりに春季から新規個体群が出現し始めたマハゼやスズキ, あるいは

夏の一時期だけ出現したウキゴリが夏季に調査水域にて成長するという構造が見られた. これらの魚種のほとんどは浮遊性カイアシ類を利用していたが, ほぼ浮遊性カイアシ類のみを摂餌して成長していたのはウキゴリのみであり, 他の魚種はユスリカ類やアミ類, ヨコエビ類といった餌生物も同時に利用していた.

これらのことをまとめると, 由良川河口域において, 秋から冬季は魚類, 餌生物ともに現存量および生産量は小さい. 春季になると現存量および生産量が増大し始めた浮遊性カイアシ類を初めとする餌生物を, 主にゴクラクハゼやアシシロハゼといった魚種が利用して成長する. そして夏になり, 生産量, 現存量ともに最高に達した浮遊性カイアシ類をマハゼやコウライニゴイなどの周年出現種とウキゴリなどの季節的出現種が分け合って利用する. そしてアミを主な餌とするスズキのような魚種と共存しながら成長するという生態系構造が形成されていると考えられる.

本田ほか (1997) は仙台湾に注ぐ名取川河口域において魚類と餌生物の関係を調べた. 名取川河口域では周年安定して存在する多毛類などのベントスをハゼ科魚類を中心とした周年出現種が利用する一方, 夏季に増大する動物プランクトンをスズキのような季節的出現種が利用するという生態系構造が形成されている. そのため, 夏季に魚類の種数や個体数が増加しても食物組成の違いから共存が可能になるとされている. これは本研究において, 春から夏季に多くの魚類が増殖した浮遊性カイアシ類を利用するという結果と類似している. 本研究では, 魚類と餌生物間のエネルギーフラックスから, 春から夏季に由良川河口域に出現する多様な魚種が餌生物に対し, 時にその現存量を上回るほどの捕食圧を与えている可能性が示された. このことは同時に, 春から夏季にかけてカイアシ類を始めとする餌生

Table 3. Biomass of fish and prey organisms in each month. (A) is the amount of biomass and (B) is the amount consumed by fish.

Fish species and prey items	Spring		Summer		Autumn		Winter	
	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)
Pelagic copepods	0.03	0.09	0.21	0.94	0.08	0.02	0.01	0
Benthic copepods	<0.01	0.01	<0.01	0.09	<0.01	0.01	0.01	0
Mysids	13.30	0.10	3.63	0.25	4.54	0	2.01	0
Amphipods	0.03	0.02	0.73	0.21	0.26	<0.01	0.12	0
Chironomids	0.02	0.16	0.03	0.86	0.02	0.02	0.05	0
<i>Acanthogobius flavimanus</i>	0.34	—	0.30	—	0.19	—	0.14	—
<i>Rhinogobius giurinus</i>	0.20	—	0.01	—	0.05	—	0.19	—
<i>Acanthogobius lactipes</i>	0.22	—	<0.01	—	0.03	—	0.45	—
<i>Hemibarbus labeo</i>	0.41	—	0.05	—	0.20	—	0.00	—
<i>Favonigobius gymnauchen</i>	0	—	<0.01	—	0.04	—	0.04	—
<i>Lateolabrax japonicus</i>	0.05	—	0.18	—	0.04	—	0	—
<i>Gymnogobius urotaenia</i>	0	—	1.10	—	<0.01	—	0	—
<i>Plecoglossus altivelis</i>	0.21	—	0	—	<0.01	—	0	—

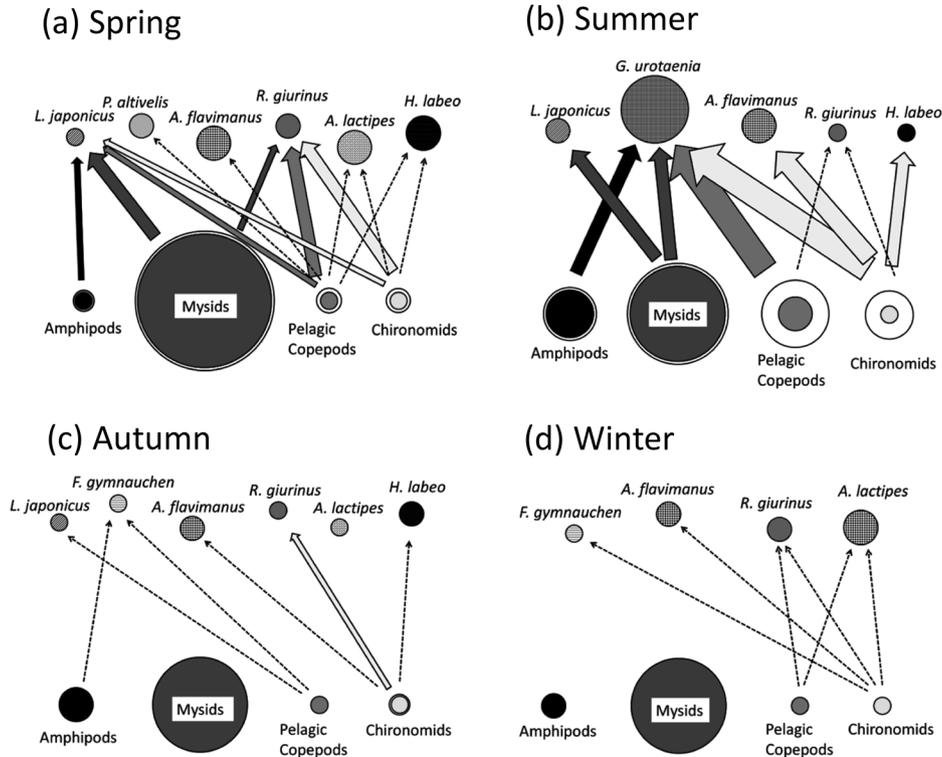


Figure 6. Seasonal changes in the biomass of fish and their prey organisms, and carbon flux. Circle and arrow size indicate the amount of biomass and feeding by fish, respectively. In double circles, larger and smaller circles indicate the total amount of biomass and feeding by fish, respectively. Dotted arrows were not estimated from fish growth, but from stomach content analyses.

物が強い捕食圧に耐えうるほどの速さで増殖していることを示唆している。これらのことから、この時期の餌生物の高い生産力が多くの魚類の摂餌を支えていると推察される。一方、Maes et al. (2005) によれば、北海に注ぎ込む Zeeschelde estuary では、カイアシ類のバイオマスが秋から冬季に小さく、春から夏季に大きいという本研究と類似した結果を報告している。その要因として、個体数、バイオマス共に魚類の中で優占するニシン科魚類が秋から冬季に河口域に出現し、河口域の浮遊性カイアシ類に対して強いトップダウン効果を与えることが指摘されている。これは秋から冬季にかけて魚類のバイオマスが小さく、成長も低い由良川下流域における生態系構造とは大きく異なるものである。また、由良川下流から河口域では優占種が季節や場所によって異っており、多様な魚種が浮遊性カイアシ類を始めとする餌生物を利用し成長するという点で、Zeeschelde estuary とは異っている。しかし、動物プランクトンの現存量が生産量とは必ずしも対応しておらず、魚類等の捕食者の現存量や成長に大きく影響を受けるという点は両河口域で共通している。河口域の生物生産構造、および河川から海域に至る生物生産における河口域の役割を理解するためには、今後もこのような水域間での生産構造の類似点や相違点を検証し、その要因を究明していく必要がある。

謝辞

和歌山県農林水産総合技術センター水産試験場原田慈雄博士には、魚類の同定についてご教授いただいた。記して感謝の意を表す。本研究の一部は国家基幹研究開発推進事業 海洋資源利用促進技術開発プログラム 海洋生物資源確保技術高度化「沿岸海域複合生態系の変動機構に基づく生物資源生産力の再生・保全と持続的利用に関する研究」によって行われた。

引用文献

- Akin, S. and K. O. Winemiller (2006) Seasonal variation in food web composition and structure in a temperate tidal estuary. *Estuar. Coasts*, **29**, 552–567.
- Antonio, E. S., A. Kasai, M. Ueno, Y. Ishihi, H. Yokoyama and Y. Yamashita (2011) Spatial-temporal feeding dynamics of benthic communities in an estuary-marine gradient. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **95**, 52–58.
- Costanza, R., R. Arge, R. Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R. V. Oneill, J. Paruelo, P. G. Raskin, P. Sutton and M. Belt (1998) The value of the world's ecosystem service and natural capital. *Ecol. Econ.*, **25**, 3–15.
- 道津喜衛 (1955) ウキゴリの生活史. 九州大学農学部学芸雑誌, **15**, 367–374.
- 道津喜衛・水戸 敏 (1955) マハゼの産卵習性および仔、稚魚について. 魚類学雑誌, **4**, 153–161.

- Faye, D., L. T. Morais, J. Raffray, O. Sabio, O. T. Thiaw and F. L. Loch (2011) Structure and seasonal variability of fish food webs in an estuarine tropical marine protected area (Senegal): Evidence from stable isotope analysis. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **92**, 607–617.
- Fuji, T., A. Kasai, K. W. Suzuki, M. Ueno and Y. Yamashita (2010) Freshwater migration and feeding habits of juvenile temperate seabass *Lateolabrax japonicus* in the stratified Yura River estuary, the Sea of Japan. *Fish. Sci.*, **76**, 643–652.
- Fuji, T., A. Kasai, K. W. Suzuki, M. Ueno and Y. Yamashita (2011) Migration ecology of juvenile temperate seabass *Lateolabrax japonicus*: A carbon stable-isotope approach. *J. Fish Biol.*, **78**, 2010–2025.
- Funahashi, T., A. Kasai, M. Ueno and Y. Yamashita (2013) Effect of short time variation in the river discharge on the salt wedge intrusion in the Yura estuary, a micro tidal estuary, Japan. *J. Water Resour. Protect.*, **5**, 343–348.
- 原田慈雄・木下 泉・大美博昭・田中 克 (1999) 由良川河口域周辺におけるカマキリ *Cottus kazika* 仔稚魚の分布および移動. *魚類学会誌*, **46**, 91–99.
- 本田 仁・片山知史・伊藤絹子・千田良雄・大森迪夫・大方昭弘 (1997) 河口汽水域における魚類集団の生産構造と機能. *沿岸海洋研究*, **35**, 57–68.
- Inui, R., N. Onikura, M. Kawagishi, M. Nakatani, Y. Tomiyama and S. Oikawa (2010) Selection of spawning habitat by several gobiid fishes in the subtidal zone of a small temperate estuary. *Fish. Sci.*, **76**, 83–91.
- Islam, M. S., M. Hibino and M. Tanaka (2007) Tidal and diurnal variations in larval fish abundance in an estuarine inlet in Ariake bay, Japan: implication for selective tidal stream transport. *Ecol. Res.*, **22**, 165–171.
- Jassby, A. D., W. J. Kimmere, S. G. Monismith, C. Armor, J. E. Cloern, T. M. Powell, J. R. Schubel and T. J. Vendlinski (1995) Isohaline position as a habitat indicator for estuarine populations. *Ecol. Appl.*, **5**, 272–289.
- Jenkins, G. P., S. D. Conron and A. K. Morison (2010) Highly variable recruitment in an estuarine fish is determined by salinity stratification and freshwater flow: Implications of a changing climate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **417**, 249–261.
- Kasai, A., Y. Kurikawa, M. Ueno, D. Robert and Y. Yamashita (2010) Salt-wedge intrusion of seawater and its implication for phytoplankton dynamics in the Yura Estuary, Japan. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **86**, 408–414.
- 桑村勝志 (1993) 由良川河口域に出現するシラウオの生活史. *京都大学農学部附属水産実験所報告*, **2**, 24–29.
- Maes, J., M. Tackx and K. Soetaert (2005) The Predation impact of juvenile herring *Clupea harengus* and sprat *Sprattus sprattus* on estuarine zooplankton. *Hydrobiologia*, **540**, 225–235.
- 松井誠一 (1986) シラウオの生態と増殖に関する研究. *九州大学農学部学芸雑誌*, **40**, 135–174.
- 南 卓志 (1982) ヒラメの初期生活史. *日本生態学会誌*, **48**, 1581–1588.
- Okazaki, D., T. Yokoo, K. Kanou and H. Kohno (2012) Seasonal dynamics of fishes in tidepools on tidal mudflats in the Tama River estuary, central Honshu, Japan. *Ichthyol. Res.*, **59**, 63–69.
- Ryther, J. H. (1969) Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, **166**, 72–76.
- Shannon, C. E. (1948) A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.*, **27**, 379–423.
- 小路 淳・鈴木啓太・田中 克 (2006) 2005年春期の筑後川河口域高濁度水塊における物理・生物環境に対する潮汐および河川流量の影響—スズキ成育場としての評価. *水産海洋研究*, **70**, 31–38.
- Simpson, J. H. and J. Sharples (2012) Introduction to the physical and biological oceanography of shelf seas. Cambridge University Press, Cambridge, 424 pp.
- Susana, F., M. J. Costa and H. N. Cabral (2011) Inter- and intra-estuarine fish assemblage variability patterns along the Portuguese coast. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **91**, 262–271.
- 鈴木啓太・杉本 亮・笠井亮秀・小路 淳・中山耕史・田中 克 (2007) 春季の有明海の高濁度汽水域における粒状有機物の動態. *水産海洋研究*, **71**, 190–198.
- 竹下直彦・木村清朗 (1991) 筑後川におけるニゴイの年齢と成長. *日本水産学会誌*, **57**, 29–34.
- 竹下直彦・木村清朗 (1995) 筑後川におけるニゴイの食性. *日本水産学会誌*, **61**, 860–867.
- Veiga, P., L. Vieira, C. Bexiga, R. Sa and K. Erzini (2006) Structure and temporal variations of fish assemblages of the Castro Marim salt marsh, southern Portugal. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **70**, 27–38.