

# 河口域に堆積する落ち葉を起点とした食物連鎖の定量評価

櫻井 泉<sup>\*1</sup>, 柳井清治<sup>\*2</sup>, 伊藤絹子<sup>\*3</sup>, 金田友紀<sup>\*1</sup>

Quantitative evaluation of a food chain that originates from leaf litter in a river mouth

Izumi SAKURAI<sup>\*1</sup>, Seiji YANAI<sup>\*2</sup>, Kinuko ITO<sup>\*3</sup> and Tomonori KANETA<sup>\*1</sup>

In the mouth of the Gokibiru River on the west coast of Hokkaido, Japan, we have described a food chain that extended from an amphipod *Anisogammarus pugettensis* to young crest-head flounder *Pleuronectes schrenki* and was dependent on leaf litter piled on the bottom. This study examined annual production of the animals to evaluate the food chain in the river mouth in addition to population dynamics and food habit of *A. pugettensis*. Population of *A. pugettensis* had 2-3 cohorts throughout the year and the annual production was evaluated to be 2.1g-C/m<sup>2</sup>/yr. The amphipod preferred dead leaves of maple *Acer mono* and alder *Alnus hirsuta* to macro algae of *Ulva pertusa* and *Laminaria religiosa* as foods, and derived 31% of foods from leaf litter. The annual production of *P. schrenki* less than 1 year in age was 0.4g-C/m<sup>2</sup>/yr and the flounder derived 25% of foods from leaf litter through *A. pugettensis*. Therefore, the rate of leaf litter that contributed to the production of *A. pugettensis* and *P. schrenki* were estimated to be 0.008 and 0.0004% of the annual litter accumulation, respectively.

キーワード：河口域, 森・川・海, クロガシラガレイ, ヨコエビ, 落ち葉, 生物生産, 食物連鎖

## はじめに

近年, 森林が持つ「魚つき林」機能に関心が集まっている。魚つき林の機能には, 木陰の提供, 急激な出水や濁水の防止および栄養物質の供給などが挙げられ<sup>1)</sup>, 全国各地で魚を育む森づくり事業が進められている<sup>2)</sup>。また, 水産資源に配慮した森林の整備は, 海に面した狭義の魚つき林のみならず, 内陸部河岸の森林や源流部の水源林まで広げて行う必要があることが指摘されている<sup>3)</sup>。しかし, 魚を増やすためには何が必要なのか, どのような樹種をどのように造成すれば効果的なのか, そもそも森林を増やせば本当に魚が増えるのかといった疑問に答えるだけの知見の蓄積は十分ではない。

北米では, 1970年代から落葉広葉樹林帯を流れる森林溪流において水生動物群集による落ち葉の利用実態が研

究されており<sup>4)</sup>, その中で落ち葉が水生動物を支える重要なエネルギー源になっていることが明らかにされている。さらに, 落ち葉の影響は河口・沿岸域にまで及ぶことも示唆されているが<sup>5)</sup>, その実態については不明である。

こうした背景の中で, 著者等は, 北海道濃昼川の河口域に形成される落ち葉の堆積場(以下, 落ち葉だまりと表記)を対象として, 落ち葉が水生動物の生息に及ぼす影響を調査した<sup>6)</sup>。その結果, 落ち葉だまり内にはトンガリキタヨコエビ *Anisogammarus pugettensis* を主体とする端脚類群集が年間を通して認められ, これがクロガシラガレイ *Pleuronectes schrenki* の当歳魚の主要な餌になっていることを明らかにした。また, 本河口域に流入する落ち葉の年間堆積量を推定したが, そのうちのどの

報文番号 A413 (2007年2月16日受理)

\*1 北海道立中央水産試験場 (Hokkaido Central Fisheries Experiment Station, Yoichi, Hokkaido 046-8555, Japan)

\*2 北海道工業大学 (Hokkaido Institute of Technology, Teine, Sapporo, Hokkaido 006-8585, Japan)

\*3 東北大学大学院農学研究科 (Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University, Aoba, Sendai 981-8555, Japan)

くらいがトンガリキタヨコエビやクロガシラガレイの生物生産に寄与しているのかについては、検討しなかった。

トンガリキタヨコエビは、北米西海岸やカムチャッカ半島～サハリン沿岸の潮間帯～潮下帯にも広く分布する寒海性の端脚類であり<sup>7,9)</sup>、北米沿岸では本種がサケ科幼魚の重要な餌になっている<sup>10)</sup>。このため、本種の食性、生息至適塩分および成長速度が実験的に明らかにされてきたが<sup>11)</sup>、個体群動態や生物生産については不明な点が多く残されている。

一方、クロガシラガレイは、北海道～青森県、朝鮮半島東岸、沿海州、タタール海峡、サハリンおよび千島列島沿岸に広く分布するカレイ科の魚類であり<sup>12)</sup>、北海道では重要な漁業資源となっている。したがって、両種を主体とした落ち葉だまり内の食物連鎖を定量評価することは、水産資源に配慮した森林整備計画の策定に寄与するだけでなく、河口域での魚類保育場整備を検討する上でも有益と考えられる。

以上を踏まえ、本研究ではトンガリキタヨコエビの個体群動態や食性を調べるとともに、本種とクロガシラガレイの生物生産量を推定した。さらに、落ち葉からトンガリキタヨコエビを経てクロガシラガレイ当歳魚に移行する有機物量の割合を試算したので、その結果を報告する。

## 材料及び方法

### 1. 調査域の概要

調査対象とした濃昼川は、北海道石狩市厚田・浜益の両区境を流れる2級河川であり、その河口は日本海に面している (Fig.1)。河口の南側は砂浜とコンクリート護岸が300mほど続くが、その先は岩礁地帯に変わる。また、

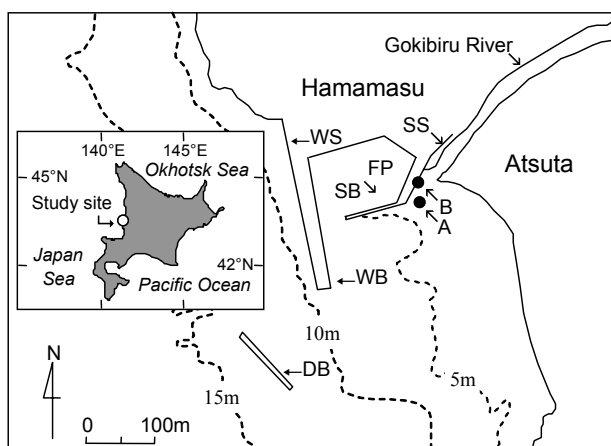


Fig. 1 The study area around the Gokibiru River mouth, on the west coast of Hokkaido, Japan. Solid circles indicate the sampling stations. DB: Detached breakwater, FP: Fishing port, SB: South breakwater, SS: South shore protection, WB: West breakwater, WS: West shore protection.



Fig. 2 Photograph of leaf litter that has accumulated at the mouth of the Gokibiru River.

河口の北側には総延長約330mの防波堤を持つ濃昼漁港が建設されているほか、河口沖の水深12～13mには総延長100mの外防波堤も造成されている。

河口域の海底勾配は比較的陰しく、汀線～水深15mまでの平均勾配は約1/25である。底質は概ね砂泥質で構成されるが、部分的に岩盤の露出が認められる。また、河口部から西防波堤までの範囲には、年間を通して4～200m<sup>2</sup>に及ぶ落ち葉だまりが認められる<sup>6)</sup> (Fig.2)。

### 2. ヨコエビの採集と生物生産量の推定

濃昼川河口域に生息するトンガリキタヨコエビの個体群動態を明らかにするため、2000年12月～2002年1月の間に計13回、落ち葉だまりが常在するSt.A (水深3.2m)において本種の定量採集を実施した。採集にはコアサンプラー (採集面積0.03m<sup>2</sup>) を使用し、SCUBA潜水により3～5回の採集を行った。採集物の中からトンガリキタヨコエビを選別した後、これを70%エタノールで固定し、後日、全個体数、抱卵個体数、体長および湿重量を計測した。体長と湿重量の計測数については100個体を上限とし、計測個体をサンプル中からランダムに抽出した。湿重量を計測したトンガリキタヨコエビを60℃の恒温器内で約1日乾燥させ、乾重量を求めた後、粉末状にすり潰し、炭素含有量を分析した。分析には元素分析計 (EA1112, ThermoFinnigan社) を用いた。なお、本種は1個体では上記分析の所要量 (約1mg) に満たないため、3～5個体を込みにして1試料とした。

次に、トンガリキタヨコエビの生物生産を明らかにするため、年間生産量P (g-C/m<sup>2</sup>/yr) および平均生物量B (g-C/m<sup>2</sup>) を体長組成の推移から推定された年級群ごとに算出した。算出には以下の式を用いた。

$$P = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n (N_i + N_{i-1}) (W_i - W_{i-1})$$

$$B = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n N_i W_i$$

ここで、 $N_i$ および $W_i$ はそれぞれ*i*回目の採集時の個体数密度 (/m<sup>3</sup>) および平均個体重量 (g-C),  $n$ は調査回数である。

さらに、生息場所の水温条件を把握するため、St.Aの近傍に沈設されている消波ブロック上 (St.B; 水深1.8m) に自記式水温計 (Stow Away Tidbit data logger) を取り付け、2001年4月~2002年3月の水温を1時間間隔で記録した。

### 3. ヨコエビの食性解析

トンガリキタヨコエビの食性を明らかにするため、炭素・窒素安定同位体比分析および摂食実験を行った。

安定同位体比分析には、元素分析計 (EA1110, CE Instrument社) と質量分析計 (DELTA plus, Finnigan MAT社) を使用し、前処理として60℃の恒温器内で約1日乾燥させ、粉末状にすり潰した後、1N塩酸を数滴加えて脱炭酸塩処理を施した試料を供した。なお、分析に必要な試料量 (約1mg) を確保するため、先述の炭素含有量分析と同様、3~5個体を込みにして1試料とした。

トンガリキタヨコエビの餌候補として、落ち葉および大型海藻類の炭素・窒素安定同位体比を上記と同様に分析した。これは、落ち葉だまりの構成物を事前に調べたところ、落ち葉を含む森林起源物質が湿重量比で95%以上を占め、残りをホソメコンブ *Laminaria religiosa* やアナアオサ *Ulva pertusa* といった大型海藻類の碎片が占めていたからである。分析には、トンガリキタヨコエビとともにコアサンプラーで採集された落ち葉、およびホソメコンブとアナアオサの碎片を使用し、トンガリキタヨコエビと同様の前処理を施した。

得られた安定同位体比については、標準物質 (炭素: Pee Dee Belemnite, 窒素: 大気中の窒素) からの千分偏差  $\delta^{13}\text{C}$  および  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) として、以下の式により算出した。

$$\delta^{13}\text{C}, \delta^{15}\text{N} = \left( \frac{R_{\text{STD}}}{R_{\text{sample}}} - 1 \right) \times 1000$$

ここで、 $R_{\text{STD}}$  および  $R_{\text{Sample}}$  は、それぞれ標準物質および試料の<sup>13</sup>C/<sup>12</sup>Cあるいは<sup>15</sup>N/<sup>14</sup>Nである。

一方、摂食実験には、2001年11月にSt.Aで採集されたトンガリキタヨコエビを用いた。また、餌には、濃昼川源流域で採集したイタヤカエデ *Acer mono* とケヤマハンノキ *Alnus hirsuta* の落ち葉、およびSt.A周辺で採集したホソメコンブ (1年目) とアナアオサを使用した。供試個体を採集時の水温条件 (約15℃) に調温した13Lスチロール水槽内に無給餌で2週間飼育した後、以下の手

順で実験を行った。まず、500mLスチロール容器3個に15℃の濾過海水を満たし、この中に落ち葉と海藻の小片 (2cm×2cm) を各種1枚ずつ入れた後、供試個体を3個体ずつ投入した。そして、これらの容器を15℃に保持した恒温培養器に安置し、2~3日間隔で小片を取り出して、これをデジタルカメラで撮影後、その画像をパーソナルコンピュータに取り込んで小片の面積を推定し、実験開始時に対する小片の残存率を算出した。なお、小片の面積推定には、LIA32 for Windows 95 ver. 0.371 beta 1 (フリーソフト) を用いた。また、実験中は、3~5日間隔で飼育水の交換を行った。

### 4. クロガシラガレイの生物生産量の推定

著者等は、2001年6月~2002年5月にSt.Aの落ち葉だまりにおいて、クロガシラガレイの当歳~1歳魚が採集されたことを報告した<sup>6)</sup>。本研究では、これらの標本を用いてクロガシラガレイの生物生産量を推定するため、トンガリキタヨコエビの摂食が確認された2001年11月~2002年5月の標本について、胃内容物を摘出した個体を60℃の恒温器内で約1日乾燥させ、乾重量を求めた。そして、有眼側中央部から体側筋を摘出し、これを粉末状にすり潰した後、炭素含有量を前述の元素分析計により分析し、先述の式を用いて年間生産量  $P$  (g-C/m<sup>3</sup>/yr) および平均生物量  $B$  (g-C/m<sup>3</sup>) を算出した。

## 結果

### 1. ヨコエビの個体群動態と食性

2000年12月~2002年1月に本河口域で採集されたトンガリキタヨコエビについて、抱卵個体の割合の月別変化をFig.3に示した。抱卵個体は、2000年12月~2001年1月、2001年6月~9月中旬および2001年11月~2002年1月には10%以下であったが、2001年5月および9月下旬~10月にはそれぞれ57.1%および45.5~54.5%に上昇した。

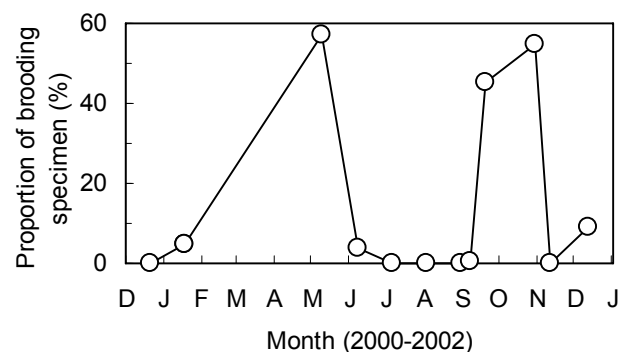


Fig. 3 Monthly changes in proportion of brooding *Anisogammarus pugettensis* between December 2000 and January 2002. Specimens include male and female.

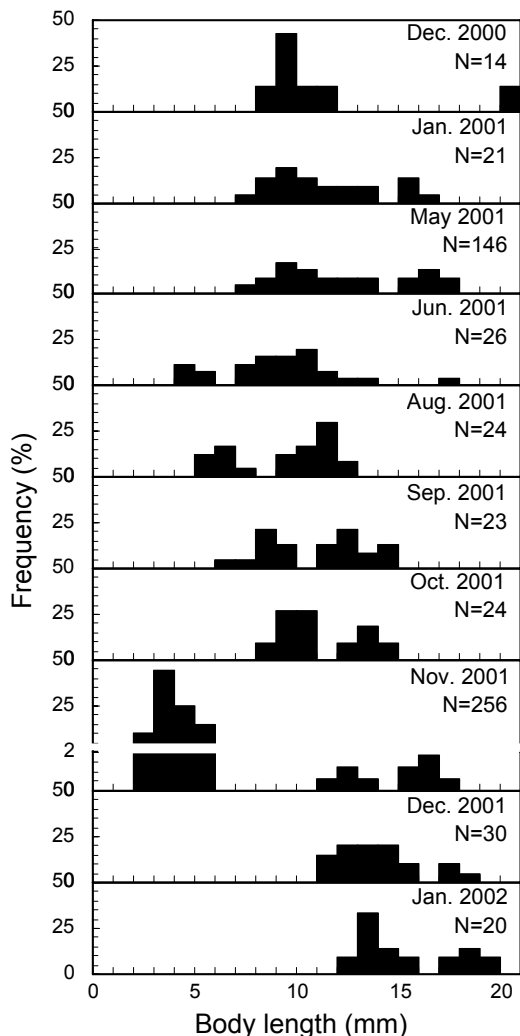


Fig. 4 Body length distributions of *Anisogammarus pugettensis* collected between December 2000 and January 2002. N represents number of specimen.

トンガリキタヨコエビの体長組成の月別変化をFig.4に示した。また、本種の平均体長BLを発生群ごとに計算したのがFig.5である。2000年12月に採集された9mmにモードを持つ8~11mm群(II群と表記, BL=9.3mm)は、2001年1月から6月まではモードの変化がなく、8~13mm群として認められたが、その後は明瞭なモードの移行がみられ、8月には9~12mm群(BL=10.5mm)、9月には11~14mm群(BL=12.4mm)、10月には12~14mm群(BL=13.0mm)、11月には15~17mm群(BL=15.8mm)、12月には17~18mm群(BL=17.3mm)および2002年1月には17~19mm群(BL=17.8mm)に成長した。2001年6月には5mmにモードを持つ5~6mm群(III群と表記, BL=4.4mm)が新たに出現し、この群は8月には6~8mm(BL=5.8mm)、9月には6~9mm(BL=8.0mm)、10月には8~10mm(BL=9.3mm)、11月には11~13mm(BL=12.1mm)、12月には11~15mm

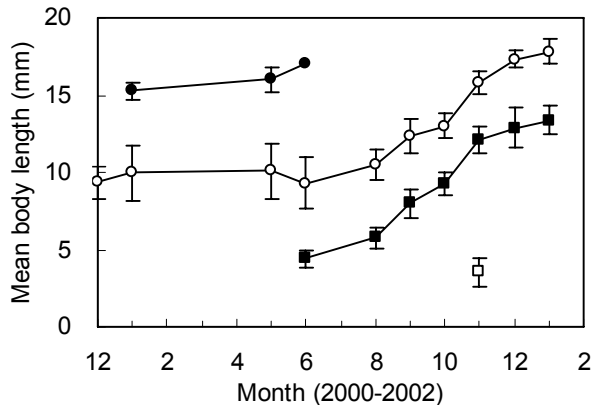


Fig. 5 Monthly changes in body length of *Anisogammarus pugettensis* collected between December 2000 and January 2002. Each value denotes the mean with standard deviation indicated by a vertical bar. ●, ○, ■ and □ represent cohort I, II, III and IV, respectively.

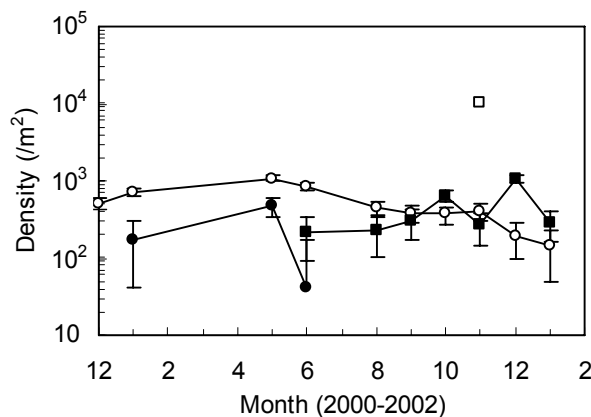


Fig. 6 Monthly changes in density of *Anisogammarus pugettensis* collected between December 2000 and January 2002. Each value denotes the mean with standard deviation indicated by a vertical bar. ●, ○, ■ and □ represent cohort I, II, III and IV, respectively.

(BL=12.9mm) および2002年1月には12~15mm (BL=13.4mm) に成長した。なお、2001年1月には15mmにモードを持つ15~16mm群(I群と表記, BL=15.3mm)が採集され、5月には15~17mm群(BL=16.0mm)、6月には17mm群(BL=17.0mm)として認められたが、8月以降は採集されなかった。また、2001年11月には3mmにモードを持つ2~5mm群(IV群と表記, BL=3.6mm)が高い頻度で出現したが、12月以降は採集されなかった。

トンガリキタヨコエビの生息密度を発生群別に示した(Fig.6)。I群では5月~6月に顕著な密度低下が認められた。II群では5月~8月と11月~12月に密度の低下がみられたが、III群では12月に一時的な密度の上昇が認められた。

トンガリキタヨコエビの  $\delta^{13}\text{C}$  および  $\delta^{15}\text{N}$  を落ち葉および海藻碎片の値と併せて Table 1 に示した。本種の  $\delta^{13}\text{C}$  は落ち葉より高く、海藻碎片より低い値を示した。また、本種の  $\delta^{15}\text{N}$  は、落ち葉および海藻碎片に比較して高い値を示した。

トンガリキタヨコエビによるイタヤカエデ、ケヤマハンノキ、アナアオサおよびホソメコンブの摂食状況を、実験開始から10日後の各小片の残存率として Fig. 7 に示した。イタヤカエデとケヤマハンノキが最も速く摂食され、残存率は平均10%を示した。アナアオサも比較的速く消費され、残存率は平均33%を示したが、ホソメコンブはほとんど摂食されなかった。

## 2. ヨコエビとカレイの生物生産量

II 群および III 群のトンガリキタヨコエビを対象として、年間生産量、平均生物量および回転率 (P/B) を算

Table 1 Summary of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of *Anisogammarus pugettensis* and components of litter pile.

Item	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
<i>Anisogammarus pugettensis</i>	$-19.5 \pm 1.0$	$7.1 \pm 1.6$
Leaf litter	$-27.1 \pm 2.2$	$2.5 \pm 1.9$
Macro algae	$-14.2 \pm 0.0$	$6.8 \pm 2.7$

Each value represents mean  $\pm$  standard deviation.

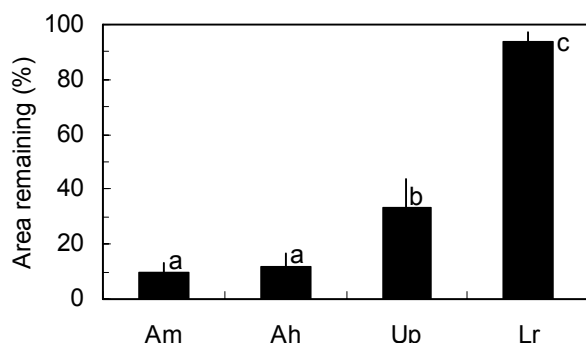


Fig. 7 Comparison of percentage of leaf and algal area remaining by feeding of *Anisogammarus pugettensis*. Am and Ah represent dead leaves of maple *Acer mono* and alder *Alnus hirsuta*, respectively. Up and Lr represent macro algae *Ulva pertusa* and *Laminaria religiosa*, respectively. Each bar shows mean value after 10 days of feeding. Vertical lines extending from the top of each bar indicate standard deviation. Values identified with the same roman letter are not significantly different (Tukey's HSD test:  $P < 0.05$ ).

Table 2 Annual production (P), biomass (B) and turn over ratio (P/B) of *Anisogammarus pugettensis* and *Pleuronectes schrenki*.

Species	P (g-C/m <sup>2</sup> /yr)	B (g-C/m <sup>2</sup> )	P/B
<i>Anisogammarus pugettensis</i> (II)	1.24	0.80	1.56
<i>Anisogammarus pugettensis</i> (III)	0.87	0.57	1.53
<i>Pleuronectes schrenki</i>	0.42	0.22	1.92

出した (Table 2)。年間生産量および平均生物量とも II 群のほうが III 群に比べて高い値を示したが、回転率は両群ともほぼ同値となった。

2001年11月~2002年5月に落ち葉だまり内で採集されたクロガシラガレイ当歳魚の年間生産量および平均生物量は、それぞれ0.4g-C/m<sup>2</sup>/yrおよび0.2g-C/m<sup>2</sup>と算出された (Table 2)。

## 考 察

### 1. ヨコエビの個体群動態

北アメリカのクレセント海岸に生息するトンガリキタヨコエビでは、性比がほぼ1:1と報告されている<sup>11)</sup>。また、当海岸では周年にわたってトンガリキタヨコエビの抱卵個体が認められており、年間を通して繁殖活動が行われている可能性が示唆されている<sup>11)</sup>。

本研究ではトンガリキタヨコエビの雌雄を判別しなかったが、上記個体群と同様に性比を1:1と考えれば、5月と10月には雌の全個体が抱卵していることになる。このことから、濃昼川河口域における本種の繁殖期は5月と10月の年2回と推察される。

なお、本河口域のトンガリキタヨコエビがクレセント海岸の個体群のように周年繁殖していなかった理由については不明であるが、海産無脊椎動物の繁殖期間を決める要因として、一般には親個体群の成熟に影響を及ぼす水温や餌条件が考えられ、これらの差が両海域にはあるのかもしれない。

トンガリキタヨコエビの個体群構造を体長組成に基づいて検討した結果、本個体群には年間を通して常に2~3の発生群が認められ、これらをI~IVの4発生群に区分することができた。このうち、III群は2001年6月、IV群は同年11月に初めて出現したことから、それぞれ2001年5月および10月の繁殖期に親個体群へ加入した発生群と推定される。III群より1世代前のII群は、2001年1月にはすでに平均体長が9mmに達しており、本種の成長が12月~5月に停滞することを考慮すると、2000年10月に加入した発生群とは考え難い。また、III群では加入から8か月後(2002年1月)には平均体長13mmに達していることから、II群は2000年5月に加入した発生群と考えるのが妥当である。さらに、I群は2001年1月の平均体長が15mmであること、および2002年1月のII群およびIII群の平均体長がそれぞれ18mmおよび13mmであることから、1999年5月あるいは10月に加入した発生群である可能性が高い。

ところで、2001年10月産のIV群は、加入後2か月目以降には採集されなかった。また、上述の発生群推定では、2000年10月産の発生群も存在する可能性の低いことが示

唆されたことから、本河口域のトンガリキタヨコエビ個体群では産出された仔虫が必ずしも親個体群への加入に成功するとは限らず、その傾向は10月産の発生群で強いことが推察される。

このように親個体群への加入の成否が発生群によって異なる事例は他の端脚類でも観察されており、例えばドロクダムシの一種 *Corophium volutator* ではゴカイ類による捕食<sup>13,14</sup> や攪乱<sup>15</sup> および寄生虫の感染<sup>16</sup>、*Dyopetos monacanthus* では底生魚類による捕食や親個体による保育期間の長さ<sup>17</sup> が加入の成否を決定付ける要因とされている。

本研究では加入の成否に影響を及ぼす要因について検討しなかったが、トンガリキタヨコエビの生息域は波当たりの弱い静穏域に形成されることを考えると<sup>8</sup>、本河口域を含む北海道日本海沿岸では11月から2月にかけて北西風が強く、高波浪に曝されることから<sup>18</sup>、物理的な海底攪乱の増加が加入後間もない発生群の死亡に影響を及ぼしたと考えられる。また、本河口域のトンガリキタヨコエビは11月から6月にかけてクロガシラガレイ当歳魚に捕食されることから<sup>6</sup>、10月産の発生群は5月産に比べて長期間にわたる捕食圧に曝されていると考えられる。カレイ類による捕食が底生動物の年間生産量のほぼ半分を消費し、沿岸や内湾における底生動物の群集構造を劇的に変える事例<sup>19,20</sup> も報告されていることから、クロガシラガレイによる捕食も10月産の発生群の加入を阻害したのかもしれない。

ところで、本河口域のトンガリキタヨコエビでは、各発生群の成長が12月～5月に停滞し、6月～11月に顕著となる傾向がみられた。水温によるトンガリキタヨコエビの成長効率（摂食した餌重量に対する体増重量の百分率）の差を比較した飼育実験によると、10℃では19～24%であるのに対して、20℃では31～34%になることが示されており<sup>11</sup>、本種の成長は水温に依存していること

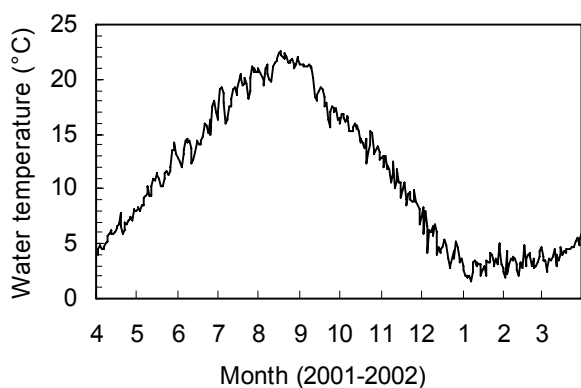


Fig. 8 Monthly changes in daily mean water-temperature in the vicinity of litter pile between April 2001 and March 2002.

が推察される。2001年4月～2002年3月における落ち葉だまり近傍の日平均水温をみると (Fig.8), 5月～10月は10℃以上にあるが、11月中旬には10℃, 12月上旬には5℃を下回り、以後4月までは3～5℃を推移している。トンガリキタヨコエビは、水温5℃以下になると成長が停滞するものと考えられる。

## 2. ヨコエビの食性

トンガリキタヨコエビは、パルプ工場付近の小枝、樹皮および木片が堆積する場所に大量にみられ、これらの堆積物を付着基質や餌として利用している可能性が示唆されている<sup>8</sup>。また、本種は、底生珪藻類、緑藻類、紅藻類および魚肉なども摂食する雑食者と見なされているが<sup>11</sup>、海藻類よりも落ち葉を好んで摂食することが今回の実験で判明した。これらのことから、本河口域において本種が落ち葉だまりに生息しているのは、落ち葉を餌としているためと考えられる。

生物体内の安定同位体比は個体の生息環境に関連する様々な情報を反映しており、この特性を利用した食物網の解析が数多く行われている<sup>21-23</sup>。このうち、炭素安定同位体比は栄養段階が1つ上がっても値の上昇は1%程度である場合が多く<sup>22-25</sup>、窒素安定同位体比は栄養段階が1つ上がるごとに約3%の上昇が認められる<sup>21,26</sup>。

本研究では、この性質を利用し、落ち葉だまりに生息するトンガリキタヨコエビの食性を推定した。その結果、本種は、窒素安定同位体比の値が落ち葉や海藻碎片より高く、炭素安定同位体比の値が落ち葉と海藻碎片の中間に位置したことから、落ち葉と海藻碎片の両方を摂食している可能性が示唆された。また、トンガリキタヨコエビによる摂食が報告されている底生珪藻類については、安定同位体比を分析しなかったものの、落ち葉だまり直下の底質上や落ち葉表面に繁茂していることが十分推察される。

そこで、トンガリキタヨコエビは、炭素および窒素安定同位体比が自身の値よりそれぞれ1および3%低い同位体比を持つ落ち葉、海藻碎片および底生珪藻類の混合物を摂食しているものと仮定し、次式により各々の餌に対する摂食比率（それぞれ $f_1$ ,  $f_2$ および $f_3$ ）を推定した。

$$C = f_1 C_1 + f_2 C_2 + f_3 C_3 + 1$$

$$N = f_1 N_1 + f_2 N_2 + f_3 N_3 + 3$$

ここでCおよびNはヨコエビ、 $C_1$ および $N_1$ は落ち葉、 $C_2$ および $N_2$ は海藻碎片、 $C_3$ および $N_3$ は底生珪藻類のそれぞれ $\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$ であり、 $f_1 + f_2 + f_3 = 1$ とする。底生珪藻類の安定同位体比については、既往の分析値 ( $\delta^{13}\text{C} = -16.85$ ,  $\delta^{15}\text{N} = 4.45$ )<sup>27</sup> を引用した。

計算の結果、トンガリキタヨコエビは底生珪藻類の利用率が最も高く、海藻碎片の利用率も加算すれば、餌の69%が海起源の有機物であると推定された (Table 3)。しかし、残りの31%については落ち葉から得ていると考えられ、本種は餌の大部分を海起源の有機物に依存しているものの、陸起源の有機物からも栄養の一部を得ていることが示唆された。なお、落ち葉の利用率が海藻碎片よりも高かったことは、前述の摂食実験の結果とも一致している。

ところで、陸上植物にはリグニンやセルロースなど海産動物にとって分解しにくい有機物が多く含まれており、これらは河口域に生息する動物の栄養源にはなっていないとする見解が示されている<sup>28-30)</sup>。しかし、河床に堆積した落ち葉は、タンニンなどの有機化合物が溶出し、細菌類や真菌類が表面を覆った後、水生昆虫類や端脚類などの破碎食者に摂食されることが報告されている<sup>31,32)</sup>。河口域に堆積した落ち葉も、類似の過程を通して端脚類に摂食されているものと推察される。

ただし、河床に生息する破碎食者は、栄養分のほとんどを落ち葉自体ではなく、その表面を被覆している微生物から得ていることが報告されている<sup>33,34)</sup>。トンガリキタヨコエビについても、落ち葉表面に付着する底生珪藻類や微生物から栄養分を得るために、落ち葉を摂食しているものと考えられる。

Table 3 Food utilization rate of *Anisogammarus pugettensis* to leaf litter, fragment of macro algae and benthic diatom.

Item	Food utilization rate
Leaf litter	0.31
Macro algae	0.09
Benthic diatom	0.60

### 3. 年間生産量と有機物の流れ

トンガリキタヨコエビの年間生産量は、Ⅱ群では1.2g-C/m<sup>2</sup>/yr、Ⅲ群では0.9g-C/m<sup>2</sup>/yrと推定された。このように発生群によって生産量に差がみられたのは、Ⅱ群のほうがⅢ群よりも生息密度が高かったためであり、年間生産量を平均生物量で除した回転率は両群ともほぼ同じ値となった。また、本種の寿命は、1999年5月あるいは10月に加入した可能性の高いⅠ群が2001年6月を最後に採集されなくなったことから、20~25月と推定される。

先述のように、濃昼川河口域の本種個体群には年間を通して2~3の発生群が出現し、特に6月と11月を除く月は2つの発生群に限定された。したがって、Ⅱ群とⅢ群の年間生産量を合計した値2.1g-C/m<sup>2</sup>/yrが本河口域に

おけるトンガリキタヨコエビ個体群の生産量を表すものと考えられる。さらに、落ち葉に対するトンガリキタヨコエビの摂食比率は31%と推定されたことから、本種は0.7g-C/m<sup>2</sup>/yrの生産量を落ち葉に依存していると推察される。

トンガリキタヨコエビの年間生産量を河口域に生息する他の端脚類と比較すると、ハマトビムシの一種 *Pseudorchestoidea brasiliensis* では0.3g-乾重/m<sup>2</sup>/yr<sup>35)</sup>、モバヨコエビの一種 *Ampithoe valida* では0.43g-乾重/m<sup>2</sup>/yr<sup>36)</sup>と報告されており、濃昼川河口域におけるトンガリキタヨコエビの生物生産が極めて高いことが理解できる。また、*P. brasiliensis* では回転率が2.16~2.30で寿命が12~21月<sup>35)</sup>、*A. valida* では回転率が5.98~12.41で寿命が7~9月<sup>36)</sup>と推定されており、いずれもトンガリキタヨコエビより高回転率で短命である。一般に、高回転率で短命な個体群ほど生産量は高くなるが、本河口域におけるトンガリキタヨコエビの高い生物生産は、落ち葉を含む豊富な餌料環境によって支えられているのかもしれない。

濃昼川河口域におけるクロガシラガレイ当歳魚の年間生産量は、0.4g-C/m<sup>2</sup>/yrと試算された。また、本河口域においてクロガシラガレイ当歳魚の胃内容物中におけるトンガリキタヨコエビの湿重量組成は、平均82%と推定されている<sup>6)</sup>。そこで、これを摂食比率と仮定すると、本河口域のクロガシラガレイ当歳魚は0.3g-C/m<sup>2</sup>/yrの生産量をトンガリキタヨコエビに依存していることになる。また、トンガリキタヨコエビの落ち葉に対する摂食比率は31%と推定されたことから、当歳魚の年間生産量の25%に相当する0.1g-C/m<sup>2</sup>/yrが落ち葉に由来するものと推定される。さらに、本河口域に流入する落ち葉の堆積量は25.8kg-C/m<sup>2</sup>/yrと推定されていることから<sup>6)</sup>、落ち葉に依存したトンガリキタヨコエビおよびクロガシラガレイの年間生産量は、本河口域に流出・堆積した落ち葉の量のそれぞれ0.008%および0.0004%に相当するものと試算される。

ただし、カレイの消化吸収率は餌の種類によって異なると考えられるので、胃内容物組成は厳密には餌の摂食比率を反映しているとはいえない。今後は、炭素・窒素安定同位体比を分析することによって、今回用いた摂食比率の検証を行う必要がある。

本研究により、河口域に流出・堆積する落ち葉がトンガリキタヨコエビを経てクロガシラガレイ当歳魚の生物生産に至る有機物の流れを定量的に示すことができた。これより、森林、とりわけ溪畔林は、溪流を通じて落ち葉を河口域に供給することによって沿岸域の二次生産の一部を支えているものと考えられた。

## 要 約

北海道濃屋川河口域の落ち葉だまりに生息するトンガリキタヨコエビの個体群動態および食性を調べ、本種とクロガシラガレイ当歳魚の生物生産量を推定するとともに、落ち葉からヨコエビを経て当歳魚に移行する有機物量の割合を試算した。得られた結果は、以下のとおりである。

1. トンガリキタヨコエビの繁殖期は5月と10月の年2回であり、個体群は2～3の発生群で構成されるほか、成長は6月～11月に顕著となり、12月～5月に停滞する傾向がみられた。
2. トンガリキタヨコエビは、海藻類よりも落ち葉を好んで摂食するとともに、餌の31%を落ち葉に依存していることが示唆された。
3. トンガリキタヨコエビの生物生産量は $2.1\text{g-C}/\text{m}^2/\text{yr}$ と推定され、その31%に当たる $0.7\text{g-C}/\text{m}^2/\text{yr}$ を落ち葉に依存していることが示された。
4. クロガシラガレイ当歳魚の生物生産量は $0.4\text{g-C}/\text{m}^2/\text{yr}$ と推定され、その25%に当たる $0.1\text{g-C}/\text{m}^2/\text{yr}$ を落ち葉に依存していることが示された。
5. トンガリキタヨコエビおよびクロガシラガレイ当歳魚の生物生産に寄与する落ち葉の割合は、それぞれ0.008%および0.0004%と試算された。

## 謝 辞

本研究を進めるにあたり、茨城大学理学部地球生命環境科学科の森野浩博士にはヨコエビ類の同定をご教示いただきました。また、北海道立林業試験場の長坂晶子博士には溪流内の貯留有機物の動態に加え、本研究全般にわたって有益なご助言をいただきました。ここに記して深くお礼申し上げます。

## 文 献

- 1) 飯塚 肇: 魚附林の研究. 東京, 日本林業技術協会, 1951, 132p.
- 2) 柳沼武彦: 森はすべて魚つき林. 東京, 北斗出版, 1999, 246p.
- 3) 長崎福三: システムとしての森-川-海. 人間選書 218, 農村漁村文化協会, 1998, 224p.
- 4) Bisson, B.A. and Bilby, R. E.: Organic matter and trophic dynamics. In, Naiman, R.J. and Bilby, R.E. (eds.), River ecology and management, New York, Springer-Verlag, 1998, 373-392.
- 5) Maser, C. and Sedell, J. R.: From the forest to the sea: The ecology of wood in streams, rivers, estuaries, and oceans, Florida, St. Lucie Press, 1994, 200p.
- 6) Sakurai, I. and Yanai, S.: Ecological significance of leaf litter that accumulates in a river mouth as a feeding spot for young cresthead flounder (*Pleuronectes schrenki*). *Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr.*, 70, 105-113 (2006)
- 7) Bousfield, E. L.: Ecological investigations on shore invertebrates of the Pacific Coast of Canada, 1955. *Natl. Mus. Can. Bull.*, 147, 104-115 (1957)
- 8) Waldichuck, M. and Bousfield, E. L.: Amphipods in low-oxygen marine waters adjacent to a sulphite pulp mill. *J. Fish. Res. Board Can.*, 19, 1163-1165 (1962)
- 9) Kussakin, O. G., Sobolevskii, Y. I. and Blokhin, S. A.: A review of benthos investigations on the shelf of the northeastern Sakhalin. Vladivostok, Sakhalin Energy Investment Company, 2001, 91p.
- 10) Levings, C. D.: Intertidal benthos of the Squamish estuary. *Fish. Res. Board Can. MS Rep.*, 1218, 60 (1973)
- 11) Chang, B. D. and Parsons, T. R.: Metabolic studies on the amphipod *Anisogammarus pugettensis* in relation to its trophic position in the food web of young salmonids. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32, 243-247 (1975)
- 12) 西内修一: クロガシラガレイ 漁業生物図鑑 北のさかなたち (長澤和也, 鳥澤 雅編), 札幌, 北日本海洋センター, 1991, 206-207.
- 13) Ronn, C., Bonsdorff, E. and Nelson, W. G.: Predation as a mechanism of interference within infauna in shallow brackish water soft bottoms; experiments with an infauna predator, *Nereis diversicolor* O. F. Muller. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 116, 143-157 (1988)
- 14) Jensen, K. T. and Andre, C.: Field and laboratory experiments on interactions among an infaunal polychaete, *Nereis diversicolor*, and two amphipods, *Corophium volutator* & *C. arenarium*: effects on survival, recruitment and migration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 168, 259-278 (1993)
- 15) Olafsson, E. B. and Persson, L. E.: The interaction between *Nereis diversicolor* O. F. Muller and *Corophium volutator* Pallas as a structuring force in a shallow brackish sediment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 103, 103-117 (1986)
- 16) Meisner, K. and Bick, A.: Population dynamics and ecoparasitological surveys of *Corophium volutator* in coastal waters in the Bay of Mecklenburg (southern Baltic Sea). *Dis. Aquat. Org.*, 29, 169-179 (1997)
- 17) Thiel, M.: Population biology of *Dyopedomonacanthus* (Crustacea: Amphipoda) on estuarine soft-bottoms: importance of extended parental care and



- pelagic movements. *Mar. Biol.*, 132, 209-221 (1998)
- 18) 櫻井 泉, 林 浩之, 桑原久実: 北海道島牧村沿岸のバカガイ漁場における底質環境とマクロベントス群集. *日本水産学会誌*, 67, 687-695 (2001)
  - 19) MacKinnon, J. C.: Analysis of energy flow and production in an unexploited marine flatfish population. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 30, 1717-1728 (1973)
  - 20) Levings, C. D.: Analyses of temporal variations in the structure of a shallow-water benthic community in Nova Scotia. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 60, 449-470 (1975)
  - 21) Minagawa, M. and Wada, E.: Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48, 1135-1140 (1984)
  - 22) Hains, E. B. and Montague, C. L.: Food source of estuarine invertebrates analyzed using  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios. *Ecology*, 60, 48-56 (1979)
  - 23) Rau, G. H., Mearns, A. J., Young, D. R., Olson, R. J., Schafer, H. A. and Kaplan, I. R.: Animal  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  correlates with trophic level in pelagic food webs. *Ecology*, 64, 1314-1318 (1983)
  - 24) Hains, E. B.: Stable carbon isotope ratios in the biota, soils and tidal water of a Georgia Salt Marsh. *Estuarine and Coastal Shelf Science*, 4, 609-616 (1976)
  - 25) Fry, B. and Parker, P. L.: Animal diet in Texas seagrass meadows:  $\delta^{13}\text{C}$  evidence for the importance of benthic plants. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 8, 499-509 (1979)
  - 26) Schoeninger, M. J. and DeNiro, M. J.: Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48, 625-639 (1984)
  - 27) 水産庁研究部研究課, 全国沿岸漁業振興開発協会: 沿岸浅海域生産構造評価高度化事業報告書(平成8年度). 134-158(1997)
  - 28) Simenstad, C. A. and Wissmar, R. C.:  $\delta^{13}\text{C}$  evidence of the origins and fates of organic carbon in estuarine and nearshore food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 22, 141-152 (1985)
  - 29) Deegan, L. A. and Garritt, R. H.: Evidence for spatial variability in estuarine food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 147, 31-47 (1997)
  - 30) Cividanes, S., Incera, M. and Lopez, J.: Temporal variability in the biochemical composition of sedimentary organic matter in an intertidal flat of the Galician coast (NW Spain). *Oceanol. Acta*, 25, 1-12 (2002)
  - 31) Petersen, R. C. and Cummins, K. W.: Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology*, 4, 343-368 (1974)
  - 32) Subercropp, K. F., Godshalk, G. L. and Klug, M. J.: Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. *Ecology*, 57, 720-727 (1976)
  - 33) Anderson, N. H. and Sedell, J. R.: Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Annual Review of Entomology*, 24, 351-377 (1979)
  - 34) Fenchel, T.: Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass *Thalassia testidium*. *Limnol. Oceanogr.*, 15, 14-20 (1970)
  - 35) Cardoso, R. S. and Veloso, V. G.: Population biology and secondary production of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda: Talitridae) at Prainha Beach, Brazil. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 142, 111-119 (1996)
  - 36) Pardal, M. A., Marques, J. C., Metelo, I., Lillebo, A. I. and Flindt, M. R.: Impact of eutrophication on the life cycle, population dynamics and production of *Ampithoe valida* (Amphipoda) along an estuarine spatial gradient (Mondego estuary, Portugal). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 196, 207-219 (2000)