

北海道南部山地溪流における流下昆虫の動態と

サクラマス幼魚 (*Oncorhynchus masu BREVOORT*) の摂餌生態

柳井清治*1・寺沢和彦*1・永田光博*2

Behavior of drifting invertebrates and feeding habit of Masu salmon
(*Oncorhynchus masou BREVOORT*) in a mountain stream of Southern
Hokkaido, Northern Japan.

Seiji YANAI*1 , Kazuhiko TERASAWA*1 and Mituhiro NAGATA*2

抄 録

河川環境がサクラマス (*Oncorhynchus masou BREVOORT*) の生態に及ぼす影響を明らかにするため、主要な食糧源である流下昆虫の季節・時間的变化とサクラマス幼魚の胃内容物の関係を調べた。流下昆虫の季節的变化に関しては、5月、7月とも陸生昆虫の占める割合が80%と極めて高く、10月では水生昆虫が多かった。流下昆虫の内容は5月はハエ目 (Diptera)、アリ目 (Hymenoptera)、7月ではカメムシ目 (Hemiptera) が大きな割合を占めた。流下密度は7月 (1~3mg/m³) が最も多く、最も低い10月 (0.04mg/m³) の25~75倍の量が流下した。サクラマスの摂餌内容は流下昆虫の組成をほぼ反映し、5、7月には陸生昆虫が80%近くを占め、その中でカメムシ (Hemiptera)、甲虫目 (Coleoptera) の占める割合が極めて高かった。しかし、10月には水生昆虫が60%を占め、とくにカゲロウ目 (Ephemeroptera、コカゲロウ科 Baetidae)、トビケラ目 (Trichoptera、ウルマーシマトビケラ *Hydropsyche orientalis*) 幼虫の2種が大部分を占めた。

次に流下昆虫の時間的变化を10月に24時間とおして調べたところ、流下昆虫は夜間 (0.5mg~0.9mg/m³) に多く流れ、昼間の流下量は夜間の1/3~1/10程度と少なかった。夜間を流下する昆虫は1/3程度がカゲロウ目昆虫で、明け方にはシマトビケラ科幼虫が多かった。サクラマスの胃内容物は昼間採取した個体から陸生、水生両方の昆虫類が認められたが、夜間採捕した個体からはカゲロウ、トビケラ、カワゲラ目などの水生昆虫類が殆どを占めた。以上から秋期には、サクラマス幼魚は夜間に多く水生昆虫類を摂食することがわかった。この理由として夏期は陸生昆虫が流下昆虫の中で大きな比重を占めるが秋以降低下するため、これに対応してサクラマス幼魚は採餌行動を変化させたと考えられた。

*1 北海道立林業試験場 Hokkaido Forestry Research Institute, Bibai, Hokkaido 079-01

*2 北海道立水産孵化場 Hokkaido Hatchery, Eniwa, Hokkaido 061-14

はじめに

サクラマス (*Oncorhynchus masou BREVOORT*) は北海道でもとくに資源的に重要なサケ科魚類の一つであるが、河川に強く依存した生活史をもつ魚として知られている (真山 1992)。孵化後降海するまで1年半以上河川生活を送るため、その資源量は河川周辺の環境によって大きく作用される。具体的な河川環境としては、溪流形態 (井上・中野 1995), rearing habitat, back water など (Nickelson et al. 1992), 流木の存在 (Ralph et al. 1993), 河畔林による被陰 (Wilzbach et al. 1986) および餌の供給 (田中 1985) などが重要とされている。河川流域の森林の取扱いはこの種の生存に深刻な影響を与えると考えられるが、魚類の保護を考慮した森林施業は行われていない。またこれらの環境要因とサクラマスの資源量に関する定量的調査は極めて少ない (JPF ユーラップ川グループ 1973)。

餌の供給に関しては、森林流域を流れる溪流に生息するサケ科魚類は水中を流れる流下昆虫を摂食することが知られている (田中 1985; 真山 1992)。とくに流下昆虫量は季節的あるいは時間的に大きく変化する (Reisen and Prins 1972) が、これを摂食するサクラマスの生態との関係はほとんど調べられていない。そこで今報告はサクラマスの生長と生残に大きく影響する流下昆虫に焦点を当て、流下昆虫類の動態とサクラマスの食性との関係を明かにしようと考えた。

調査地

調査地は、北海道南部渡島管内戸井町を流れる原木川を選定した。この川は、流域面積 1,308 ha, 主流路長 6km の小河川で、農水省指定の保護水面となっている。河口に集落が存在するが、それ以外は全く人家が存在しない自然河川である。調査地点は図-1 に示すとおり、支流との合流点上流部本流 (St. 1), 支流 (St. 2), さらに合流点から下流 (St. 3) の計3箇所で行った。調査地周辺の環境 (植生, 溪流形態) と流量は表-1 に示すとおりである。St. 1 の周辺にはミズナラ, イタヤカエデを中心とする広葉樹2次林が密生しており、流路面上は樹冠によって覆われている。St. 2 はヤナギ・ケヤマハンノキを主とする若齢林で、流路面はオープンであるが、枝によって部分的に流路が覆われる。St. 3 は、周辺がトドマツの人工林とケヤマハンノキなどの疎林となっている。調査した日の流量は、降雨の影響をほとんど受けない平水時であった。

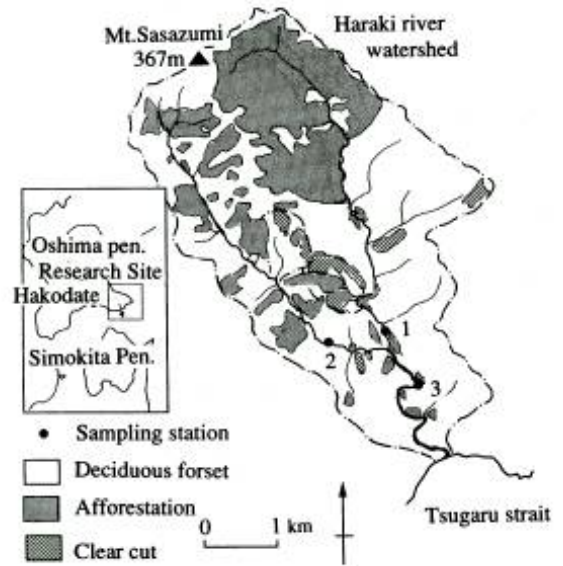


図-1 調査地点位置

Fig. 1. Location of research station at Haraki river, Southern Hokkaido.

Table. 1 Discharge and vegetational description of the study sites.

St.no.	Discharge(l/s)			Stream morphology	Vegetation and canopy
	May.22	Jul.26	Oct.3		
St.1	163.1	647.8	—	Riffle and pool	Deciduous tree(closed)
St.2	76.7	334.1	—	Riffle and pool	Willow (open)
St.3	—	—	334	Riffle and pool	Grass and shrub(open)

調査方法

1 サクラマス幼魚に関する調査

(1)季節調査

季節による食性の変化を明らかにするため、春（5月22日）、夏（7月26日）、秋（10月3日）別にサクラマス幼魚を6～20匹採取して、尾叉長、体重を計測後、胃を摘出した。採取は投網で行い、調査淵すべての幼魚*1を取りつくした。この採取は昼間、9時～13時に行った。摘出した胃はエチルアルコールで固定し、実験室内で水に戻した後内容重（湿重）を計測し、さらに可能な限り胃内容物の同定を行った。

(2)時間調査

サクラマス食性の時間変化はSt. 3の2つの淵で行った（図-2）。上流の淵をP1、下流の淵をP2とした。P1の大きさは幅10m、長さ16m、水深1.5m、P2は幅9m、長さ15m、水深1.2m程度である。P1の上流、P1とP2の間は流れの早い瀬となっている。採捕は13時から始めて翌日の13時まで4時間ごと7回行った。1回の採捕尾数はランダムに10尾ずつで、1～5回目まではP1で採捕を行いすべてを取り尽くした後、6、7回目はP2で採捕した。採捕はすべて投網で行い、特に夜間での採取は、サーチライトを使用した。採取したサクラマス幼魚の胃内容物は同様にエチルアルコールで固定し、実験室内で同定を行った。

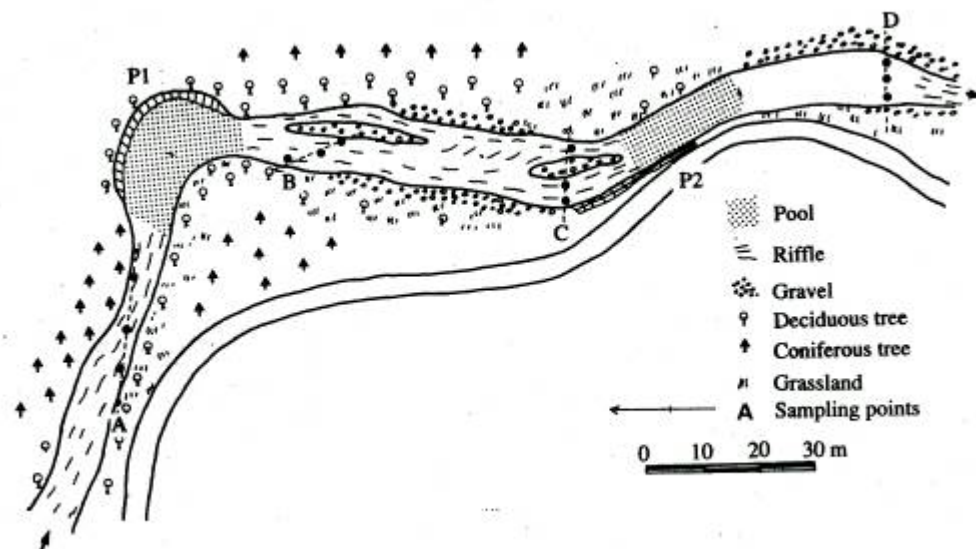


図-2 定点3における観測点と淵の分布

Fig.2. Map showing the observation points and fish captured pools st.3.

2 流下昆虫調査

(1)季節調査

各時期で流下昆虫のサクラマスへの利用率を明らかにするため、サクラマス採取前と採取後にサバー

*1 サクラマスは9月上旬に流水中の河床礫中に産卵し、水温8℃で約60日間で孵化する。孵化した稚魚は河床の礫間で卵黄を吸収し終わるまで過ごし、その後河床表面に泳ぎでる。これを浮上という。浮上した幼魚は翌年春（5月くらい）まで河川に溜まるが、体長約10cm前後の全てのオスとメスは銀毛（スマルト）化して海に下り、体長12cm以上のオスは河川に残留する。浮上後1年未満の幼魚は0+幼魚、1年以上の幼魚は1+と呼ばれている。

ネットにより流水に含まれる昆虫量を測定した。使用したネットは方形枠 25×25cm(0.3mm メッシュ、側長 90cm)であり、同時にネット内の流速を測定開始時と終了時に測定して平均して、水深を乗じて濾過水量を算出した。サバーネットはサクラマス調査を行った各 St. 淵の上流と下流それぞれ 3 箇所設置した。それぞれのネットに捕獲されたサンプルは実験室に持ち帰り、流下昆虫を選定して分類しその湿重量を計量した。そして、この重量を濾過水量で割り、単位流量(m³)あたりの密度を算出した。

(2)時間調査

10月3日に St. 3において、流下昆虫量を 24 時間にわたって連続的に測定した。設置時間はサクラマス採捕後から次の採捕までの 3 時間で、1 時間の中断を挟んで 1 昼夜 7 回のサンプリングを行った。設置場所は図-2 に示すとおり A~D の 4 地点で、各地点に 3 個ずつサバーネットを設置した。調査地周辺の植生は、A 周辺がトドマツ林、B がケヤマハンノキ等広葉樹の疎林、C, D はススキなどが生育する河原と草地となっている。流下量は設置同時に流速と水深を計測して、濾過量から算出した。採取した昆虫はエチルアルコールで固定して、実験室内に持ち帰り、水に戻した後可能な限り目、科の同定と計量を行った。

以上の調査から得られた胃内容物、流下昆虫の中にはクモ、ワラジムシなど昆虫以外の動物も少数含まれるが、ここでは一括して陸生昆虫の範疇に含めた。またヨコエビは水生昆虫の範疇に含めて、陸生、水生昆虫の量的比較を行った。

結果と考察

1 サクラマス幼魚食性の季節的变化

(1)サクラマスの生長過程と胃内容物指数の変化

捕獲されたサクラマス幼魚は、5 月には 0+, 1+, 7 月には 0+, 1+, そして 10 月は 0+ のみであった。5 月から 10 月まで捕獲したサクラマス幼魚 0+, 1+ の平均体重および標準偏差を図-3 に示す。5 月には 0+ は 1 g 前後であるが、7 月で 5~8g, 10 月で 12 g 前後に生長する。7 月の St. 1 と St. 2 には平均体重に違いが見られるが、これは生息密度が影響しているとみられる。1+ では 5 月には 20 g 前後、7 月には 40 g 前後になり最高 80 g の個体も表れ、個体差および St 間の差が著しくなる。

次に調査時における胃内容物指数平均値をみると 0+ では 5 月は 1.8~2.5% 前後であり、St. 毎にもそれほど差は見られない。7 月には St. 1, 2 とも 2.2% まで上昇し摂餌が盛んに行われていた。10 月になると胃内容物指数は低下し、1.2% となる。1+ は 0+ に比べて 5 月には St. 1 で 1.1%, St. 2 では 0.8% と相対的に低かった。7 月になると急激に上昇し 2.5% になった。

(2)胃内容物の組成

5 月から 10 月までの平均胃内容物重と陸生、水

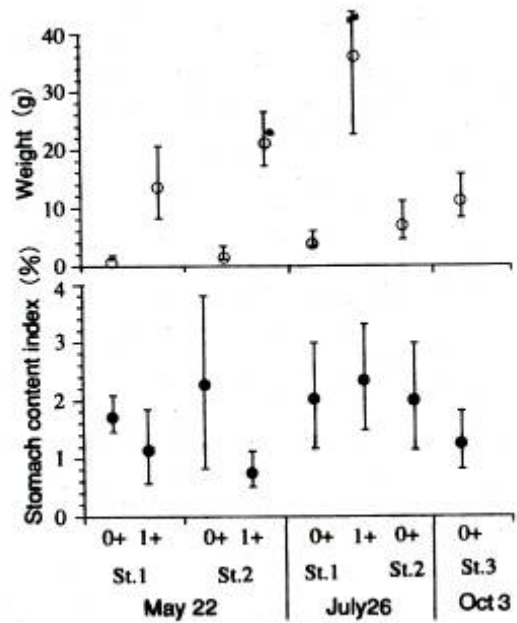


図-3 捕獲されたサクラマス幼魚の生重と胃内容物指数
Fig.3. Wet mass and stomach content indexes in the captured juvenile masu salmon. The vertical bars indicate standard deviations.

生昆虫の占める割合を示したのが、表-2である。10月のデータは、第1回のサンプリングデータを用いた。5月のサンプルは1+のみであり、2つのSt.の陸生昆虫の割合が66%前後と等しく、その残りが水生昆虫起源となっていた。7月に捕獲された0+, 1+は5月と同様に陸生昆虫が胃内容物の大部分を占め、0+は70%前後、1+は90%と極めて高い割合で陸生昆虫を摂食していた。これは、1+の大きい個体が淵の中で優位な位置を占め、流下する豊富な陸生昆虫を積極的に摂食するためと考えられる。10月のサンプルは全て0+のものである。この時期になると、水生昆虫起源が58%と摂食割合が逆転した。

表-2 サクラマス幼魚の胃内容物組成
 Tabl 2. Percentage wet weight dietary composition of drifting invertebrates from May to October in 1991.

1+stomach content	May 22				July 26	
	St.1		St.2		St.2	
	Weight(g)	(%)	Weight(g)	(%)	Weight(g)	(%)
Terrestrial invertebrates	0.0976	67.4	0.0872	65.6	0.4585	90.8
Aquatic invertebrates	0.0451	31.1	0.0454	34.1	0.0405	8.0
Unidentify	0.0022	1.5	0.0004	0.3	0.0058	1.1
Total	0.1449		0.1330		0.5048	

0+stomach content	May 22	July 26				October 3	
		St.1		St.2		St.3	
		Weight(g)	(%)	Weight(g)	(%)	Weight(g)	(%)
Terrestrial invertebrates	—	0.0784	69.1	0.0478	75.8	0.0301	34.3
Aquatic invertebrates	—	0.0313	27.6	0.0141	22.3	0.0512	58.4
Unidentify	—	0.0041	3.6	0.0012	1.9	0.0062	7.1
Total		0.1134		0.0631		0.0876	

次に陸生昆虫の組成に関してみると、ハチ (Diptera), アリ (Hymenoptera), カメムシ (Hemiptera), 甲虫 (Coleoptera), および陸生動物のクモ (Araneae) 目が常に胃のなかで観察され、陸生昆虫起源の破片を含めて6つに大別し、これらの時期的な変化を見ると、5月から7月にかけては各目ともほぼ10~20%前後の割合で摂食されていた (図-4)。0+と1+の間にもそれほど顕著な差はなく、1+が甲虫類をやや多く摂食する傾向がみられる。10月にはカメムシ目の占める割合が高くなるが、他のオーダーも10%前後出現した。

水生昆虫に関してはカゲロウ, カワゲラ, トビケラ, ハエ目幼虫が主として出現し、その他の小動物 (ザリガニ *Cambaroides japonicus* の幼体やヨコエビ *Gammaridea* など) および水生昆虫起源の破片を含めて6つに分類した (図-4)。破片の中にはカゲロウ類の殻が多く含まれていたが、分類が困難であった。5月では消化物が占める割合が50%前後占めるが、その他はカゲロウ目特にコカゲロウ科

(Baetidae) とヒラタカゲロウ科 (Heptageniidae) の占める割合が大きい。この他シマトビケラ, ユスリカ幼虫などが僅かに出現する。7月になるとその他の動物, とくにヨコエビの割合が高まり, カゲロウを含めて昆虫類の摂食率が低くなる。10月でも水生昆虫起源の破片が半分近くを占め, これ以外ではカゲロウ目 (特にコカゲロウ科) が比較的多く, トビケラ, カワゲラなどは少なかった。

(3) 流下昆虫量の季節変化とその組成

St. ごとの時期別の流下昆虫量を表-3に示した。St. 1では, 5月の流下量は0.2mg/m³, 7月には1.7mg/m³と8倍に増加し, その中でとくに陸生昆虫は58~89%以上と高い割合であった。St. 2では5月は0.7mg/m³, 7月には0.9mg/m³と微増し, 陸生の占める割合は70~95%と同様に陸生昆虫の割合が大きかった。陸生昆虫の増加は, 5月後半以降の開葉による陸生昆虫の出現と対応しており, とくに河畔林の密なSt. 1にその増加傾向が顕著に表れた。10月には5月の1/5程度の0.05mg/m³となるが陸生昆虫の割合は77%と依然高かった。

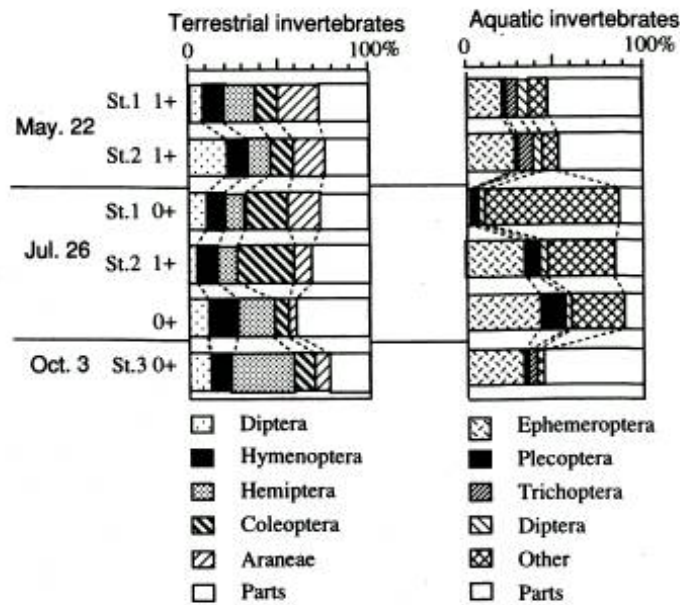


図-4 捕獲されたサクラマス幼魚の胃内容物組成

Fig. 4. Composition of the stomach contents captured juvenile masu salmon.

表-3 流下昆虫組成の分類

Table 3. Percentege wet weight dietary composition of drifting invertebrates from May to October in 1991.

Drift	May 22				July 26				October 3	
	St.1 Weight(g) (mg/m ³)	(%)	St.2 Weight(g) (mg/m ³)	(%)	St.1 Weight(g) (mg/m ³)	(%)	St.2 Weight(g) (mg/m ³)	(%)	St.3 Weight(g) (mg/m ³)	(%)
Terrestrial invertebrates	0.119	57.6	0.392	56.9	1.473	88.8	0.855	95.1	0.036	76.6
Aquatic invertebrates	0.087	42.4	0.297	43.1	0.190	11.4	0.044	4.9	0.011	23.4
Total	0.206		0.689		1.663		0.899		0.047	

次に陸生, 水生昆虫ごとにその目組成変化を示したのが図-5である。陸生昆虫は5月には小型の

アリ科昆虫が 30~50%を占め、次に甲虫類、オドリバエと続きこれらは全体の 80%以上を占めた。7月は St. 1 にカメムシ目（とくにカメムシ類、アワフキなど大型の半翅目昆虫）が多く出現し、小型のオドリバエ、アリも 10~30%と普遍的に見られた。10月には陸生昆虫が著しく減少するが、その中ではアリが多く、全体の 80%以上を占めていた。

水生昆虫は 3 シーズンとも流下量が極めて少ないため、傾向が明瞭ではない。おもな出現昆虫は、トビケラ目であり、ついでカゲロウ（コカゲロウ科、ヒラタカゲロウ科）等が 10~20%出現した。7月の St. 2 のみはカゲロウが 70%を占めた。10月においてもトビケラが多く、とくに大型のトビケラ（トビモンエグリトビケラ科 Hydatophlax）の出現がみられた。

(4) 幼魚の嗜好性と流下昆虫の利用度

サクラマス幼魚の胃内容物と流下昆虫組成を比較すると共通する taxa が多く、これまで述べられているような典型的な流下食者（西村 1991）であることが裏付けられる。しかし流下昆虫に含まれる昆虫の種類に関しては、今回のように陸生昆虫が大部分を占める場合（JPF ユーラップグループ 1973 ; Johnson and Ringler 1980 ; 田中 1985 ; 名越ほか 1988）と、出現しても割合が低い場合がある（真山 1992 ; 北野ほか 1993）。こうした調査地点による流下昆虫組成の違いに関しては、河川周辺の森林環境が大きく影響していると考えら、川幅の狭い溪流部では陸生昆虫の供給が多く（田中 1985）、開けた明るい河川では水生昆虫、とくにユスリカ、カゲロウ、トビケラが多い（真山 1992）。したがって、今回見られた陸生昆虫の多さはこうした山地溪流の特徴を示すものといえよう。

こうした流下昆虫の選択性に関して、胃内容物に出現頻度の高い目別に Ivelve の選択指数を用いて検定した。陸生昆虫に関しては図-6に示すとおり、ハエ、アリ、カメムシ、甲虫そしてクモの 5 目で指数を示す。クモ目では高い正の相関があり、甲虫でも値が高く選択的に食べられていた。カメムシは 5 月、10 月に選択的に食べられているが、7 月ではマイナス値となった。ハエは全体的に正の選択がみられるが逆にアリでは負が多く、積極的には食べられていないという結果となった。水生昆虫

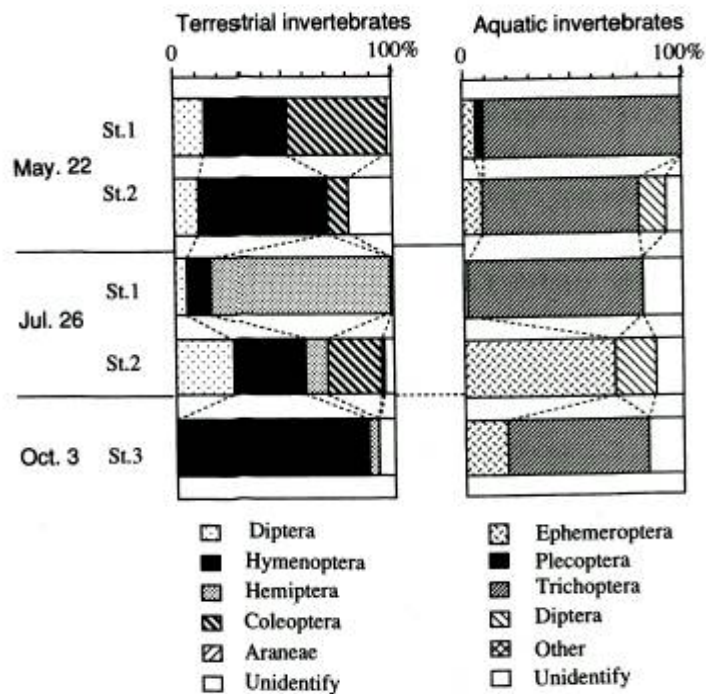


図-5 流下昆虫の季節的組成の変化

Fig.5. Seasonal change of the composition on the drifting invertebrates.

に関しては、出現頻度が極めて高いカゲロウ目とトビケラ目の2目で検討した。カゲロウはほぼ0.6以上であり、他の報告（JPF ユーラップグループ 1973；真山 1992）と同様に高い選択性があることが裏付けられた。また、トビケラは7月の St. 2 を除き全て負で、非選択性が高い。これはトビモンエグリトビケラのような大型携巢性昆虫が多く、積極的に食べられないためと考えられた。このような魚の嗜好性には時期や年齢によっても変化する（名越ほか 1988）ことから、成長段階毎の細かい調査が必要である。

この他サクラマスを捕獲した淵の下流部でも同様に流下昆虫量を測定し、サクラマスを取り尽くす

前後の流下量変化を比較した（表-4）。測定したのは St. 1（5月22日）、St. 2（5月22日、7月26日）である。St. 1とSt. 2では異なった傾向がみられ、St. 1では除去前は淵流大量に比べて流出量が $0.42\text{mg}/\text{m}^3$ 増加したが、除去後は $0.49\text{mg}/\text{m}^3$ 減少した。一方 St. 2 では除去前は淵流大量に比べて流出量が $0.5\text{mg}/\text{m}^3$ 、減少したが、除去後は $0.4\text{mg}/\text{m}^3$ の増加がみられた。7月の St. 2 においては魚除去後に減少し、魚除去の効果が明瞭に現れなかった。魚除去の効果が現れた St. 2 の5月の例では、総流大量に対する魚の利用率は約80%と推定された。このように3回の測定で傾向が全く異なる結果となった。JPF ユーラップグループ（1973）は同様な調査により利用率を70%前後を推定しており、ほぼ今回の結果に近い値となっている。一方、Allan（1982）はサケ科魚類の除去が流下昆虫量に全く影響を与えないと報告し、その理由として流下昆虫の一部しか利用していないと推定した。今回著しくばらつく原因としては時期的にほとんど昆虫を利用していない場合があることや昆虫の移動が時間や場所によりバラツキが存在する可能性があり（Allan and Russek 1984）、流下昆虫量をコントロールした詳しい実験が必要と見られる。

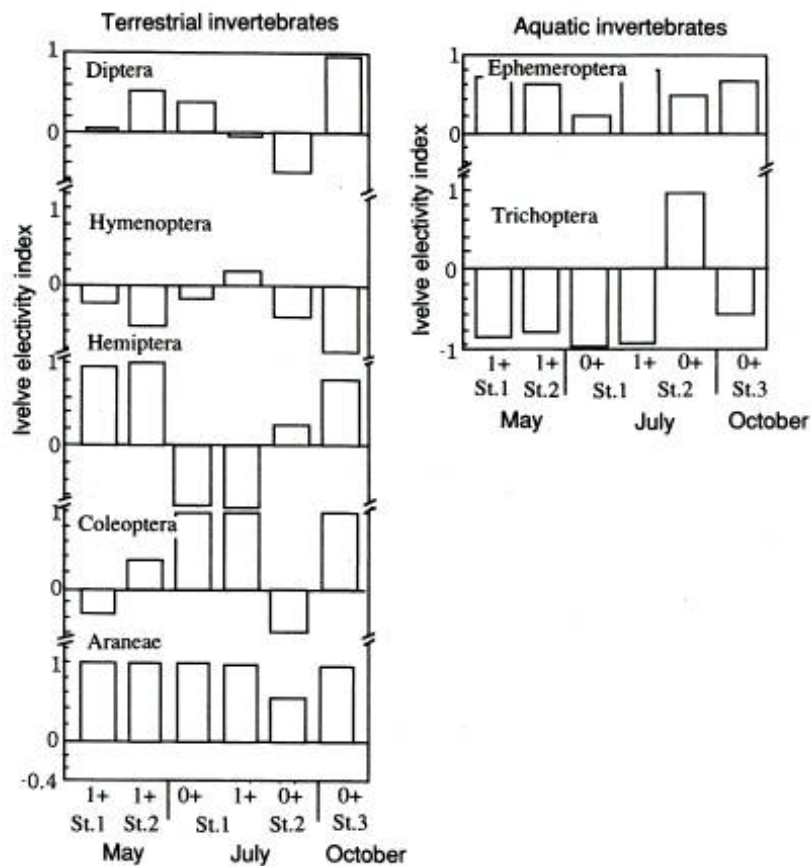


図-6 Ivelve 指数によるサクラマスの食物嗜好性の検定

Fig.6. Food preference of masu salmons represented by the Ivelve's electivity indexes.

表-4 サクラマス除去前後における流下昆虫出量の変化

Table 4. Influence of the removal of masu salmons on the budget of drift invertebrates in the pools of St. 1 and St. 3.

Sampling date and site	Fish removal	Terrestrial invertebrates		Aquatic invertebrates		Total		
		Before	After	Before	After	Before	After	
May 22	St.1	Upstream(mg/m ³)	0.119	0.681	0.087	0.056	0.206	0.737
		Downstream(mg/m ³)	0.203	0.082	0.416	0.168	0.619	0.250
		Differences(mg/m ³)	0.085	-0.599	0.328	0.112	0.423	-0.487
	St.2	Upstream(mg/m ³)	0.392	0.403	0.297	0.226	0.689	0.629
		Downstream(mg/m ³)	0.080	0.603	0.100	0.417	0.180	1.02
		Differences(mg/m ³)	-0.312	0.2	-0.197	0.191	-0.509	0.391
July 26	St.2	Upstream(mg/m ³)	0.855	0.711	0.044	0.014	0.899	0.725
		Downstream(mg/m ³)	1.250	0.345	0.073	0.107	1.323	0.452
		Differences(mg/m ³)	0.40	-0.37	0.03	0.09	0.42	-0.27

2 サクラマス食性の時間変化

(1) サクラマス幼魚の大きさと胃内容物指数の時間変化

10月3日の13時から捕獲された、10個体平均の生重量および胃内容物指数の平均と標準偏差を図-7に示す。生重量は、平均10~15g、最高で20g、最低で6gである。採取時間に対しては21時、1時に採取したものがやや小さいほかはほぼ等しく、時間ごとの差はほとんどなかった。次にこれらの個体の採取時間別の胃内容物指数は、13時採取時で平均1.3から徐々に低下し21時で0.6と最低となった。しかしこれ以降翌日の5時まで0.7と横這いで、朝になって1.0、昼には1.2まで回復した。

(2) 胃内容物組成の時間変化

胃内容物の時間的変化を示したのが図-8である。陸生、水生昆虫量を比べると、13、17時までは水生昆虫が40~50mgに対して陸生昆虫も20~30mgと比較的多いが、日没とともに陸生昆虫量が減少し、ほぼ10mg以下となる。この量は翌日になっても増えなかった。水生昆虫では1時採取時点で、30mgと最低になるがそれ以降再び50mgと回復する。

摂食内容を目別に細かくみてゆくと、陸生昆虫では最も量的に多いのがカメムシ（とくに小型のヨコバイ(Deltocephalidae)など)と甲虫類(コメツキ Elateridae, ゴミムシ Harpalidaeなど)で、夜間(21時から5時まで)でも出現する。その他アリやクモは量は少ないが、ほとんどのサンプル中にみることができた。一方水生昆虫では、カゲロウ目(特にフ

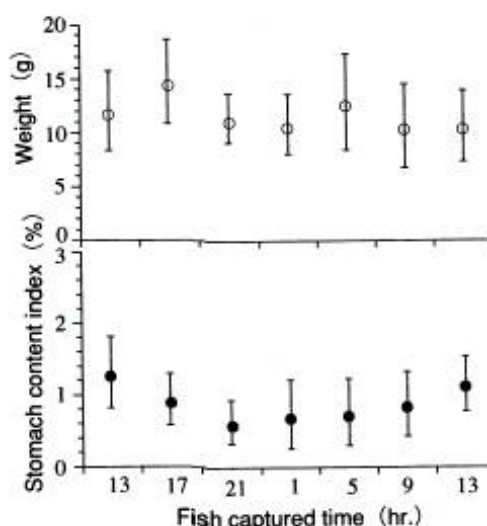


図-7 St.3で捕獲されたサクラマス幼魚の生重と胃内容物指数の時間変化

Fig.7. Diel change of the wet mass and stomach contents index of the masu salmons captured at St.3. The vertical bars indicate standard deviations.

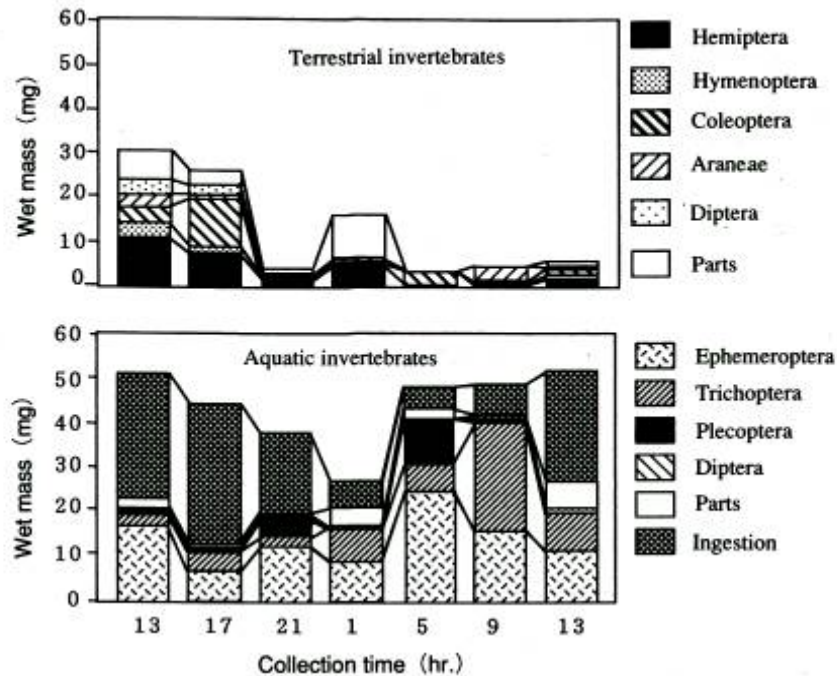


図-8 St. 3におけるサクラマス幼魚胃内容物の生重と組成の時間変化
 Fig.8 .Diel change of the weight and composition of masu salmon captured at St. 3.

タバコカゲロウ *Pseudocloeon*, エルモンヒラタカゲロウ *Epeorus latifolium* が多く、判別しうる昆虫類の約半分以上を占める。ついで多いのがウルマーシマトビケラである。これは13時から21時にかけて10%以下と少ないが、1時以降増加し朝9時には60%と最も割合が高くなった。カワゲラ目（オナシカワゲラ科 *Nemouridae*）も21時及び5時に部分的に多く摂食されていた。この他に、水生昆虫起源の消化物（コカゲロウ、ヒラタカゲロウの殻を多く含む）が昼間のサンプルの半分近くを占めていたが、夜になるにしたがい減少して再び翌日になって増加した。一般的に餌の消化時間は24時間程度とされており（JPF ユーラップ川 1973, Nagata 1989）、前日摂食されたものが胃のなかに留まっていると考えられるが、夜中及び明け方にみられた昆虫類の増加は夜中でも摂食している可能性を示すものである。また朝9時に採取した胃にはシマトビケラ類が多く含まれていた。

(3) 流下昆虫の時間変化

A～Dまでの調査地点における、流下昆虫量の組成を図-9に示す。ここでは、陸生昆虫が占める割合が低いので、陸生昆虫として一括して示した。全流下量はいずれの地点においても昼間は $0.1\text{mg}/\text{m}^3$ 以下で低いが、夜間のサンプルはいずれも $0.3\text{mg}/\text{m}^3$ 以上の密度を示し、とりわけDでは、 $0.8\text{mg}/\text{m}^3$ と比較的高い密度を示した。夜間の高い値は、日中の10～20倍に達する。最も流下量が低かったのが早朝6～9時の間で、全ての地点で $0.05\text{mg}/\text{m}^3$ 以下であった。これ以降やや増加して $0.1\sim 0.2\text{mg}/\text{m}^3$ 程度となる。

次に流下昆虫の組成変化を検討すると、これまで述べたように昼間では陸生の占める割合が高い。夜間になるとカゲロウ、トビケラの2目が急増し、これらが全体の2/3を占めるようになる。とくに

B, Cでは22~5時にトビケラ(シマトビケラ)の流下量が0.1~0.2 mg/m³に増加する。その他, Dではヨコエビが18時から5時まで著しく多く採取されたが, 夜があけるとこれらはほとんど捕獲されなくなった。

図-9に示すように流下昆虫の日変動傾向は各調査地点で共通しているが, 量的には地点によって違いがみられる。この違いは, 部分的に淵を通過した時の摂食のためや, 水生昆虫が途中で添加されるためと考えられる。そこで, A-Dまでの区間と生産された昆虫の密度変化との関係を示したのが図-10である。

陸生昆虫ではBにピークが多く(14-17, 18-21, 10-13時), 必ずしもサクラマスがいる淵を通過しても減少するとは限らなかった。逆にB-C間の瀬では流下量は減少しており, 瀬が流下昆虫の供給源となっていないかった。これはこの周辺に陸生昆虫の供給

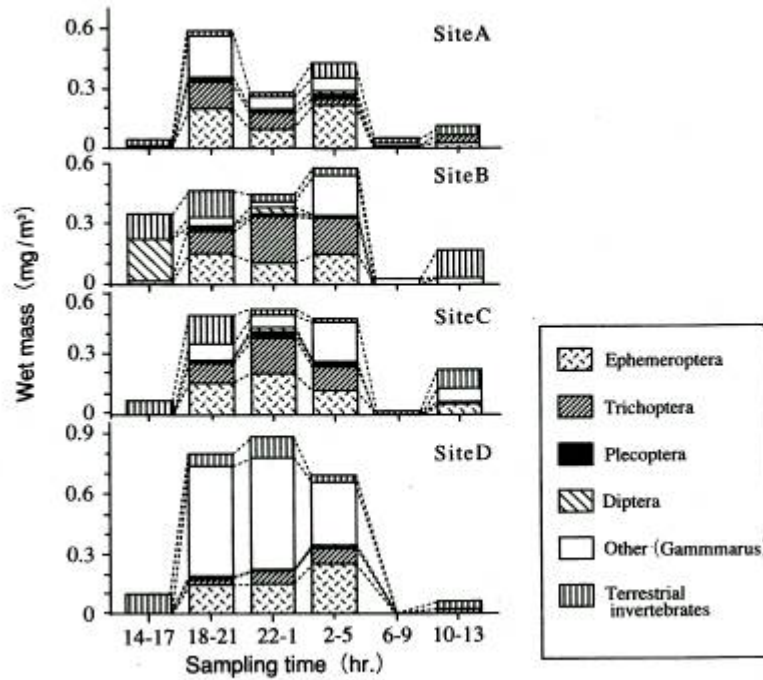


図-9 St.3における流下昆虫の量と組成の時間的变化

Fig. 9. Diel fluctuation of weight and composition of drifting invertebrates collected at St. 3

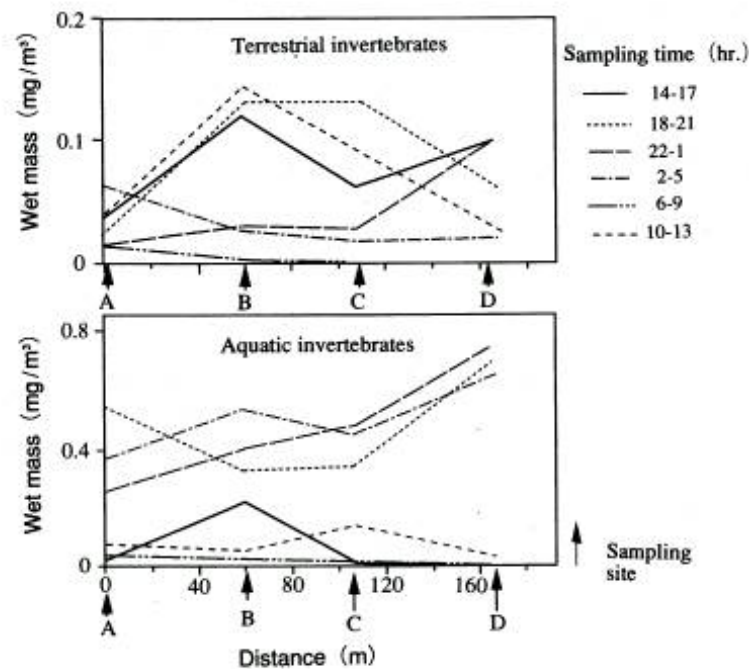


図-10 St.3における流下昆虫量の地点別変化

Fig.10. Diel change of drift invertebrates at each collection sections.

源である樹木が貧弱なためと考えられる。水生昆虫では、昼と夜での流下傾向が明瞭に異なり、昼間はBないしCで弱いピークがみられる。これに対して、18時から5時までの調査では、一貫してDにピークが見られ、BからCで若干減少するにしても上流からDまで流されていると推定された。

(4) サクラマスによる利用率の推定

各淵での流入量、流出量をもとにサクラマスによる利用率を推定した。表-5 は時間ごとの各淵に流入、流出した昆虫量の収支を陸生、水生ごとに示したものである。P1では陸生、水生昆虫とも昼間は+、-と様々であり、淵におけるサクラマス摂食の影響、および淵の個体をすべて捕獲した以降の影響が明瞭に表れてこない。夜間においても傾向は明瞭でなく、密度が減少する場合(18-21時)もあり、夜間においてはサクラマスが摂食を停止した影響は全くわからない。P2においてはやや傾向は明瞭で、水生で夜間に増加、昼間は減少する傾向はうかがえる。P1とP2間の瀬においては、陸生昆虫の場合下流で減少するケースが多く、瀬が供給源となっていないことがわかる。これは前述のとおり、周辺に植生が乏しいことによるためと考えられる。水生では+、-ともあり明瞭な傾向は認められない。いずれにしても、淵の上下に設定したサバーネットによる流下昆虫量の推定にはバラツキが多く、この方法による正確な利用率の推定は困難であることがわかった。

表-5 流下昆虫量収支の時間的变化

Table 5. Diel budgetary change of drift invertebrates among each sections at St. 3.

Sampling time (hr.)		14-17	18-21	22-1	2-5	6-9	10-13
Pool 1 (A-B)	Terrestrial invertebrates (mg/m ³)	0.27	0.34	0.05	-0.12	-0.04	0.35
	Aquatic invertebrates (mg/m ³)	0.72	-0.76	0.49	0.60	0.00	-0.09
Riffle (B-C)	Terrestrial invertebrates (mg/m ³)	-0.20	0.02	-0.01	-0.03	-0.01	-0.17
	Aquatic invertebrates (mg/m ³)	-0.74	0.08	0.25	-0.30	-0.07	0.32
Pool 2 (C-D)	Terrestrial invertebrates (mg/m ³)	0.12	-0.24	0.24	0.01	0.00	-0.22
	Aquatic invertebrates (mg/m ³)	-0.02	1.26	0.97	0.68	-0.04	-0.39

(5) サクラマスの採餌活動の変化

夜間における胃内容物の検討から、サクラマスが夜間において採餌している可能性が示された。この点に関して、さらにサクラマスの胃内容物がどの時間帯の流下昆虫と組成が類似するかを、Spearmanの順位相関係数を用いて検討した。図-11上はP1における捕獲サクラマスと時間ごとの流下昆虫組成を示したものである。日中に捕獲されたサクラマスは順位相関係数0.5~-0.6と明瞭な傾向は認められない。しかし、21時と5時に捕獲された魚の胃内容物は、18~21時、22~1時そして2~5時、すなわち夜中に採取した流下昆虫の組成と極めて相関が高かった(p<0.01)。

また、P2で10月4日の朝9時、昼13時に捕獲されたサクラマスの胃内容物の順位相関係数を示したのが図-11下である。朝9時に捕獲された魚の胃内容物は18-21、22-1時の流下昆虫と相関が非常に高い(p<0.01)。一方昼に捕獲された個体からは、6-9、10-13時の流下昆虫の組成と相関

が高い ($p < 0.01$)。これらのことから夜と朝 (21~9時) に捕獲された個体は、夜 (18時から5時まで) に流下してくる昆虫類を摂食していることが裏付けられ、胃に留る時間は朝9時のサンプルから推定して多くとも12時間以上であると推定される。また昼に捕獲された個体は、早朝から午前中にかけて流下する昆虫類を積極的に摂食していることが明らかになった。

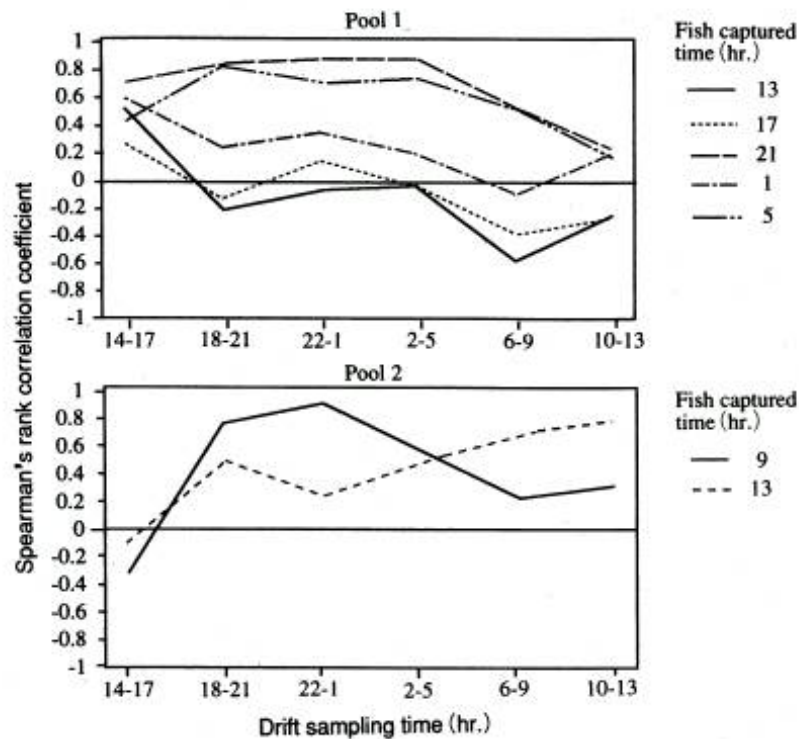


図-11 Spearman の順位相関係数による時間帯による胃内容物と流下昆虫組成の比較

Fig. 11. Similarity analysis between stomach contents and drift invertebrates on each diel times tested by the spearman's rank coefficient.

調査の結果、流下昆虫は日変動として、夜間に多く

流れ、その大部分はカゲロウ、トビケラを主とする水生昆虫類であることがわかった。この結果は従来の報告 (Reisen and Prins 1972 ; JPC ユーラップ川グループ 1973 ; 真山ほか 1983) とよく一致している。胃内容物との対応では日中は水生昆虫と陸生昆虫を摂食し、夜間になると水生昆虫がほとんどを占めるようになる。とくにカゲロウ、トビケラ類の占める割合が増加し、これらは流下昆虫の増加傾向とよく対応することから、夜間においても摂食していると結論づけられた。もともと水生昆虫が夜間に多く流れる性質は魚の捕食から逃れるために進化した (Flecher 1992) と考えられており、魚も通常日没前と早朝に摂餌し、日没後はほとんど摂餌しなのが一般的と考えられてきた (JPF ユーラップ川グループ 1973)。しかし Jenkins et al . (1970) は、ニジマスが夜間でも摂食していることを報告しており、真山 (1992) も同様な事例を報告している。今回調査した原木川で夜間に摂食が旺盛であった理由として、以下の2点が考えられる。

一点目は、採取に際して夜間のライト照明や投網などの影響によりサクラマス魚類の摂食が促進された可能性がある。しかし、照明を行わなかったP2のサンプルに朝9時に採ったサンプル中にトビケラ類が多く含まれていることから、必ずしも、照明の影響だけとは考えられない。二点目は、日中の流下昆虫量は夏季に比べて秋期は非常に少ない。とくに、夏季の主要な餌である陸生昆虫量は極めて少ないため、水生昆虫に依存せざるをえない。朝に捕獲された個体はトビケラ (シマトビケラ類) を多く摂食しており、これらは夏の胃内容物にはあまり認められず、秋期以降の餌として重要な意味をもつと考えられる。夜摂食が行われないとする報告はいずれも流下昆虫が豊富な夏季の事例であり (田中 1985 ; Furukawa-Tanaka 1992), 真山 (1992) は夏季の0+は夜間の摂食は行っていない

いが、春のスマルトはその傾向が見られたことを報告している。このように陸生昆虫が減少する秋から春にかけては、資源量の変化に対応してその摂餌生態を変化させてきた可能性がある。サケ科魚種では夜間採餌はまだエピソード的にしか知られていない（佐原 1987）が、魚の採餌日周期を餌量と採餌効率の面から検討を行う必要がある。

ま と め

サクラマス摂餌環境（流下昆虫）と摂餌内容（胃内容物）を季節的、時間的に検討した。この結果、以下のことが明らかになった。

1 季節的变化

1) 流下昆虫に関しては、5月、7月とも、陸生昆虫の占める割合が80%と極めて高く、10月では水生昆虫が多い。5月ではハエ目、アリ目、7月ではカメムシ目が大きな割合を占める。流下量は7月が最も多く（1~3 mg³）、10月（0.04 mg³）の100倍以上の量が流下する。

2) 摂餌内容については、流下昆虫の組成をほぼ反映している。春期、夏期では陸生昆虫が80%近くを占め、その中でカメムシ、甲虫目の占める割合が極めて高い。しかし、秋期になると水生昆虫が60%を占めるようになる。秋期の摂餌源としては、カゲロウ（コカゲロウ）、トビケラ（ウルマーシマトビケラ）の2種がとくに重要であった。

3) 淵に流入する流下昆虫の利用率は、5月では80%前後の結果が得られた。しかし、魚除去後に流下量が減少する場合もあり、単純に流入昆虫の減少が摂食によるものと判定できない場合も多い。

2 時間変化

1) 流下昆虫は夜間（0.5mg~0.9 mg³）に多く流れる。昼間の流下量（0.1~0.2mg）は夜間の1/3~1/10程度と少ない。とくに早朝の流下量は極めて少ない（>0.1mg）。夜間を流下する昆虫は1/3程度がフタバコカゲロウ、エルモンヒラタカゲロウ、ミヤマタニガワカゲロウで、明け方近くにウルマーシマトビケラが多くなる。また、昼間は陸生昆虫（とくにカメムシ、アリ目）が半分近くを占める。

2) 胃内容物としては昼間採取した個体から陸生、水生の両方の昆虫類が認められる。しかし、夜間のサンプルはカゲロウ、トビケラ、カワゲラなど水生昆虫類がほとんどを占める。流下昆虫組成からみて、サクラマスは夜間に多く水生昆虫類を摂食することがわかった。

3) サクラマス幼魚は秋期には夏期の豊富な陸生昆虫の減少を補うため、豊富な夜間の水生昆虫を採餌対象とするようになったと考えられる。

文 献

- ALLAN, J. D 1982 The effect of reduction in trout density on the invertebrate community of a mountain stream. *Ecology* 63 : 1444-1445
- ALLAN, J. D. and Russek E. 1984 The quantification of stream drift. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42 : 210-215
- FLECKER, S. A. 1992 Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity : Evidence from neotropical stream *Ecology* 73 : 438-448
- FURUKAWA-TANAKA, T. 1992 Optimal feeding position for stream fishes in relation to invertebrate drift. *Human and nature* 1 : 63-81
- 井上幹生・中野繁 1994 小河川の物理構造と魚類の微生息場所. *日生態会誌* 44 : 151-160
- JENKINS, T. M , FELDMETH, C.R. and ELLIOT, G.V. 1970 Feeding of rainbow trout in relation to

abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. J. fish. Res. Bd. Canada 27 : 2356-2361

JOHNSON, J. H. and RINGLER, N. H. 1980 Diets of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*) relative to prey availability. Can. J. Zool. 58 : 553-558

JPF ユーラップ川グループ 1973 ユーラップ川の生物群集の生産力に関する研究, 49 P.

北野聡・中野繁・井上幹生・下田和孝・山本祥一郎 1993 北海道幌内川において自然繁殖したニジマスの採餌および繁殖生態. Nippon Suisan Gakkaishi 59 : 1837-1843

真山 紘 1992 サクラマス *Oncorhynchus kisutch* (BREVOORT) の淡水域の生活および資源培養に関する研究 北海道さけます孵化場研究報告 46 : 1-156

名越誠・中野繁・徳田幸憲 1988 渓流域におけるアマゴの生長にともなう生息場所および食物利用の変化. Nippon Suisan Gakkaishi. 54 : 33-38

NAGATA, M. 1989 Satin and Gastric evacuation in juvenile Masu Salmon. Nippon Suisan Gakkaishi 55 : 1523-1528

NICKELSON, T. E. RODGER, J. D., JOHNSON, S. L. and SOLAZZI, M. F. 1992 Seasonal changes in

habitat use by juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Oregon coastal streams.

Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49 : 783-789

西村昌彦 1991 流れがもたらす動物の動きと分布様式. 生物科学 43 : 63-70

RALPH, S. C., POOLE, G. C., CONQUEST, L. L. and NAIMAN, R. J. 1993 Stream channel morphology and woody debris in logged and unlogged basins of western Washington. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51 : 37-51

REISEN, W. K. and Prins R. 1972 Some ecological relationships of the invertebrate drift in Prater Creek, Pickens Country, South Carolina Ecology 53 : 876-884

佐原雄二 1987 魚の採餌行動. 東大出版会東京, 121 pp .

田中哲夫 1985 The ecology of Salmonid fished in Japanese mountain streams. Food condition and feeding habit of Japanese Charr, *Salvelinus leucomaenis*. 日生態会誌 35 : 481-504

WIZBACH, M. A., CUMMINS, K. W. and all J. D. 1986 Influence of habitat manipulations on interactions between cutthroat trout and invertebrate drift. Ecology 67 : 898-911

Summary

Behavior of drifting invertebrates and feeding habitat of juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou* BREVOORT), in a mountain stream of southern Hokkaido, Northern Japan. YANAI Seiji, TERAZAWA Kazuhiro and NAGATA Mituhiro. The seasonal and diel drifting invertebrates and diet of masu salmon (*Oncorhynchus kisutch* BREVOORT) was studied in a forested mountain stream of southern Hokkaido. The density of invertebrates was the highest in July (1.3mg/3) and the lowest in October (0.3mg/3). The larger ratio of terrestria invertebrates, which include Diptera, Hymenoptera and Hemipteran insects, were collected in the drift of May and July, whereas aquatic invertebrates including Ephemeropteran and Trichopteran larvae dominated in October. The diet of juvenile masu salmon was closely associated with these drifting invertebrates composition. These fishes mainly fed the terrestria invertebrates in May

and July, and changed to the aquatic invertebrates in October. The diel collection of drift invertebrates in October revealed that the aquatic invertebrates which mainly composed of Baetidae and Hydropsyche larvae prone to drift in the nighttime. The highest amount of drift (0.5~0.9mg/3) was collected during meadnight, which was ten times higher than daytime drift. The higher rate of aquatic invertebrates (Hydropsyche and Baetidae larvae) were found in the stomach of morning captured masu salmon. Based on the close relationship between drift and dietary composition, we conclude that the juvenile masu salmon tend to feed the nocturnal drift in autumn because of lack of terrestrial fallen invertebrates.