

論文

琵琶湖において同所的に生息するナリタヨコエビ (*Jesogammarus naritai*) とフロリダマミズヨコエビ (*Crangonyx floridanus*) に対するブルーギル (*Lepomis macrochirus*) による捕食圧の違い

石川 俊之¹、木下 智晴²、山本 賢樹³

The difference in predation pressure upon two sympatric amphipods (*Jesogammarus naritai* and *Crangonyx floridanus*) from bluegills (*Lepomis macrochirus*)

Toshiyuki ISHIKAWA¹, Tomoharu KINOSHITA², Kenju YAMAMOTO³

1. Faculty of Education, Shiga University

2. Saito no oka Elementary School, Mino City

3. Ritto High School, Shiga Prefecture

An invasive amphipod (*Crangonyx floridanus*), found in 2007 in Lake Biwa, is an emerging environmental issue in the lake. There is a sympatric amphipod (*Jesogammarus naritai*) which is an endemic species to Lake Biwa, and it is thought to be affected by the existence of *C. floridanus*.

In this study, we analyzed predation pressure upon the two amphipods from bluegills (*Lepomis macrochirus*), which are widely distributed in the littoral zone of the lake.

The stomach contents of *L. macrochirus* revealed that both amphipod species were eaten. In addition, *J. naritai* was eaten more than *C. floridanus*, though *C. floridanus* was more abundant than *J. naritai* in the study site. This suggests *L. macrochirus* prefers *J. naritai* to *C. floridanus*. This preference can be explained by the difference of body size between the two amphipods.

Keywords: Lake Biwa, amphipod, *Jesogammarus naritai*, *Crangonyx floridanus*, *Lepomis macrochirus*, selective feeding, invasive species, endemic species

1. はじめに

琵琶湖は、400 万年を超える歴史がたどれる古代湖である。現在の琵琶湖が形成されたのは数十万年前と考えられ、日本列島における人類の歴史よりも現在の琵琶湖は古く存在する湖である。このような長い歴史を持つ琵琶湖には、約 60 種といわれる固有種を含む多数の生物種が発見され

ており、日本の淡水域における生物多様性を考えるうえで非常に重要な湖である。

琵琶湖では、人間活動にともないさまざまな環境問題が生じてきた。1970 年代に顕在化した富栄養化は、その後の様々な対策で改善の兆しはみられるものの（早川ほか 2012）、1940 年代以前の高い透明度を誇る湖にはまだ戻っ

¹ 滋賀大学教育学部 ² 箕面市立彩都の丘小学校 ³ 滋賀県立栗東高等学校

ていない。また、琵琶湖総合開発に象徴される湖岸の開発は、湖岸周辺の生態系を大きく変え、また、人為的な水位操作とも複雑に絡み合い、さまざまな生物に影響を与えていると指摘されている（例：中島 1997）。

1990年代から2000年代にかけては、外来生物であるオオクチバスやブルーギルの増加が環境問題としてクローズアップされ、固有種を含む在来生物への影響が指摘されてきた（例：中井 2002）。外来生物によって引き起こされる問題は魚だけにとどまらず、外来の水生植物の繁茂がみられ、古くは1960年代のコカナダモなどの沈水植物の増殖（生嶋 1965）、ホテイアオイやボタンウキクサといった浮標植物の増殖（芳賀 & 琵琶湖博物館フィールドレポーター 2010）もみられ、近年では、オオバナミズキンバイやナガエツルノゲイトウといった水際からツル状の茎や根を伸ばす水陸両生植物の増殖が問題視されている（環境省ほか 2015）。

外来生物の増殖が顕在化しやすいのは、比較的大型で、釣りなどによって人間活動との接点が必要な生物である場合であろう。一方、比較的小さく人間活動との接点が少ない生物においては、外来生物の増殖はなかなか認識されにくいと考えられる。本研究で注目するヨコエビ類は体長が1cm弱の甲殻類であり、漁獲対象生物ではないことから、外来のヨコエビ類が増殖してもなかなか認識されにくいと考えられる。

琵琶湖やその周辺に生息するヨコエビには *Jesogammarus naritai*（ナリタヨコエビ）、*Jesogammarus annandalei*（アナンデールヨコエビ）、*Kamaka biwae*（ビワカマカ）の3種のヨコエビの固有種が報告されているほか、琵琶湖流入河川には *Gammarus nipponensis*（ニッポンヨコエビ）や *Jesogammarus fluvilais*（ヒメアナンデールヨコエビ）の採集例もみられ（広木 1981、草野 2009）、琵琶湖とその集水域には少なくとも5種の在来のヨコエビが生息している。これらのヨコエビ類は生息場所の重複がこれまでは見られていないことも（例：Narita 1976、草野 2009）琵琶湖周辺のヨコエビ類の分布上、興味深い点である。

しかし、2007年に北米原産の *Crangonyx florindanus*（フロリダミズヨコエビ）が西の湖で発見されたのち、琵琶湖内での発見が相次ぎ、南湖の膳所公園ではそれまでいた在来種のナリタヨコエビよりも多く採集されるようになった（金子ほか 2011）。その後、滋賀県では条例による指定外来種としてフロリダミズヨコエビが2014年よりリストに追加された。

外来種であるフロリダミズヨコエビと在来種のナリタヨコエビの間には、生息場所や餌の重複が少なからず存在すると予想され、二種の間には競争関係が成立すると考えられる。生息場所や餌といった資源のみを巡って競争がおきるのであれば、Lotka-Volterraの競争モデルのように、資源の枯渇に弱い種が絶滅するであろうという予測が成り立つ。一方、競争する二種に対して捕食圧がかかる場合、二種の生息密度が高くないため、資源の枯渇がおこらずに共存できるという予測も成り立つ。ところが、捕食者が競争する二種の片方のみを選択的に捕食する場合は、捕食を受けやすい種が非常に低い個体数に保たれ、場合によっては絶滅するという予測も成り立つ。

つまり、外来種の侵入によって生じた新たな競争関係を考えるうえでは、競争する二種にかかる捕食圧の違いの有無を明らかにすることが、競争の結果を予測するうえで欠かすことができない。

琵琶湖では、ヨコエビ類の捕食者について明らかになっている例は少なく、特定の種に対する捕食者として認識されているのは、魚類のビワマスやイサザがアナンデールヨコエビの捕食者とされる例に限られる（Ishikawa et al. 2004）。一方、琵琶湖沿岸域で多数生息するブルーギル（*Lepomis macrochirus*）の食性についての研究では、胃内容物に“ヨコエビ類”として記録されている例が存在する（Yonekura et al. 2002、杉浦&田口 2012）。ブルーギルの原産地である北米においてもその水域に生息するヨコエビ類を捕食している例が文献上でもよく見つかる。このため、ブルーギルはフロリダミズヨコエビとナリタヨコエビの潜在的な捕食者であると考えてよいだろう。

そこで、本研究では、フロリダミズヨコエビとナリタヨコエビに対するブルーギルの捕食圧について明らかにするために、2種が同所的に出現する膳所公園においてブルーギルの採集を行い、その胃内容物を解析した。

方法

ブルーギルの食性調査は、琵琶湖南湖の流出河川である瀬田川に近い膳所公園において実施した。調査は2016年8月30日と9月30日の2回実施した。

食性調査では、釣りや投網によって採集したブルーギルに対して吐き戻し法（Kalmer & Pope 2001）によって胃内容物を得た。吐き戻し法による注入物は蒸留水を用い、吐瀉物がなくなるまで繰り返し吐き戻しを行った。なお、ブルーギル特定外来生物であるため、採集後すみやかに胃

内容物を得て、標準体長を測定したのち滋賀県の設置した外来魚回収BOXに廃棄した。

得られた胃内容物は70%エタノールで固定し、実験室に持ち帰ったのち、実体顕微鏡下で胃内容物の同定を行った。ヨコエビ類の同定は富川と森野(2012)にしたがい同定し、他の生物については、種までは同定せず綱や目、科レベルにとどめた。

同定したヨコエビ類は、体を伸ばした状態で実体顕微鏡の接眼マイクロメーターを映しこむ形でデジタルカメラを用いて撮影し、写真上のマイクロメーターの目盛りを読むことで体長のデータを得た。

また、食性調査を行った同じ日に、ハンドネットを用いて水際に生息するヨコエビ類の採集を行った。採集ではヨコエビ類のサイズ組成を明らかにするため、100匹強をめどに定性採集を行った。採集に用いたネットの網目は500マイクロメートルである。また、水際に生えている水草類を容器内で洗い、脱落したヨコエビを採集する方法も併用した。水草類を容器内で洗う方法をとった際には、目視でヨコエビを回収したが、ハンドネットを用いて回収の漏れがないことを随時確認した。このようにして採集したヨコエビ類は胃内容物と同様に70%エタノールで保管し、実体顕微鏡下で同定、体長の計測を行った。

結果

二回の胃内容物調査では、合計116匹のブルーギルとその胃内容物のサンプルを得ることができた。なお、このうち3匹はサイズが小さく吐き戻し法ができなかったため、以下では113匹のブルーギルから得られた胃内容物のデータを示す。

胃内容物のサンプルから同定できた動物は221匹であり、その内訳はナリタヨコエビが91匹、ユスリカ科幼虫が62匹、貝類が47匹、フロリダマミズヨコエビが10匹、ユスリカ科以外の昆虫とクモ類があわせて5匹、十脚目(エビ目)が4匹であった(図1)。なお、貝類は47匹中44匹がサカマキガイであった。2回の調査のうち、9割以上のヨコエビは8月に採集されたブルーギルから得られた。一方、9月はヨコエビ以外の餌が大半であり、胃内容物に同定できるものが含まれない(空胃)のものも含まれた。

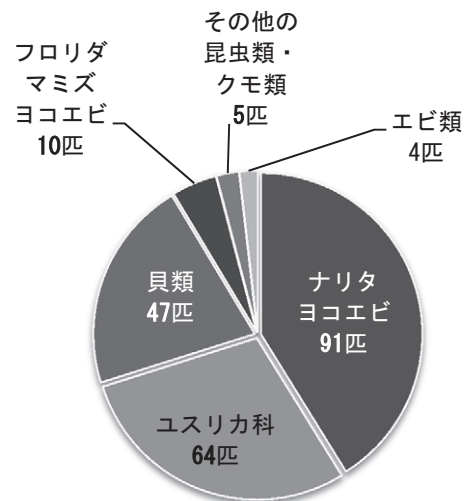


図1 膳所公園で採取されたブルーギル113個体から得られた胃内容物中の餌生物の匹数

胃内容物として出現したヨコエビ類の体長を測定したところ、3.0mmから3.5mmの間にピークがみられる一山形の分布が得られた(図2A)。

一方、胃内容物にヨコエビが多く出現した8月に現地では採集されたヨコエビはフロリダマミズヨコエビとナリタヨコエビの2種であり、全185個体中フロリダマミズヨコエビは95%以上を占めた(図2B)。現地では採集されたヨコエビの体長を測定したところ、2.0mmから2.5mmの間にピークがみられる一山形の分布がみられたが、このピークは主にフロリダマミズヨコエビによるものであり、ナリタヨコエビはほとんど2.5mm以上であった(図2B)。

考察

膳所公園はフロリダマミズヨコエビとナリタヨコエビが同時に出現する水域であることはすでに知られていたが(金子ほか2011)、本研究においてブルーギルが二種に共通の捕食者であることが確認できた。また、これまでの琵琶湖やその周辺の水域におけるブルーギルの食性に関する報告では、ヨコエビ類は個体数で上位に挙げられる餌生物ではなかったが、今回の調査では、相対的に高い個体数のヨコエビ類がブルーギルに捕食されていることが確認された。なお、8月と9月に二回の調査のうち、ヨコエビ類が胃内容物から見られたのは8月に集中していたが、これは9月の調査日(9月30日)の数日前にまとまった雨量があり、琵琶湖の水位が短期間に上昇していたことから、瀬田川の放流量の増加によりブルーギルの摂食活動が8月とは異なっていた可能性がある。

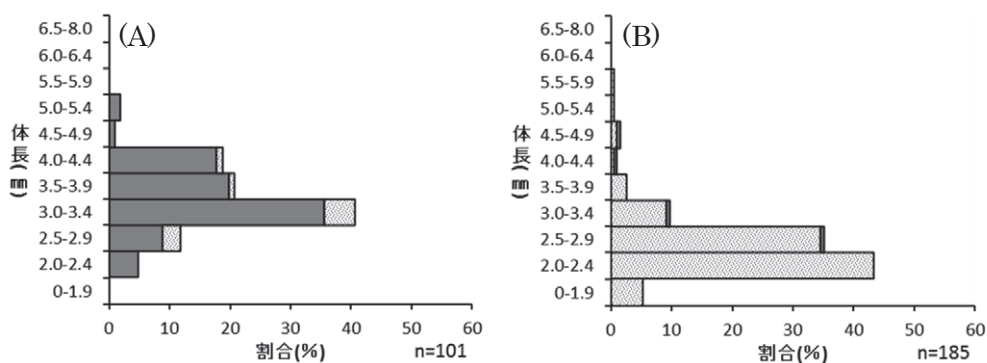


図2 膳所公園で採取されたブルーギルから得られた胃内容物中のヨコエビの体長組成 (A) と、現地で採集されたヨコエビの体長組成 (B). 濃色はナリタヨコエビを表し、淡色はフロリダヨコエビを示す。

8月にブルーギルが捕食していたヨコエビ類は湖岸域で採集されたヨコエビ類の体長に比べて明らかに大きかった(図2A、図2B)が、これはブルーギルの捕食におけるサイズ選択性との関係が考えられる。ブルーギルの餌選択はよく研究されており、視界内で距離の影響も含め、大きく見える餌に対して摂餌行動をとることが知られている(O'Brien et al. 1976)。

このブルーギルによるサイズ選択性は、二種のヨコエビにかかる捕食圧の違いを起す一因であると考えられる。図2に示したように8月はフロリダヨコエビとナリタヨコエビでは、体長が大きいのはナリタヨコエビである。この傾向は膳所公園においては8月に限らず繁殖期の世代交替の時期を除いて継続する(山本、未発表)。つまり、ブルーギルがサイズの大きさをもとにヨコエビ類を選んで食べているのであれば、ナリタヨコエビに対して継続的に大きな捕食圧がかかると考えられる。

さらに、二種のヨコエビに対する捕食圧の違いは生息場所のわずかな違いによってもたらされている可能性も考えられる。フロリダヨコエビは原産地では半地下性のヨコエビであるとされ(Holsinger 1994)、水草群落内にも分布する(金田ほか2007)。一方、ナリタヨコエビは泥質の湖底で採集された例や(Narita 1976)砂礫底で採取されており(山本未発表)、本研究で行った調査のように水草群落内でも採集されるものの、開けた湖底にも分布しているものと考えられる。さらに、広木(1981)に示されているようにナリタヨコエビはよく泳ぎながら移動する。なお、広木(1981)はナリタヨコエビがアナンデルヨコエビと別種とされる以前の論文であるため、便宜上アナンデルヨコエビとしているとの注釈がある。

これらの習性を考えると、フロリダヨコエビは水草に隠れたり湖底堆積物中に潜ったりしていると考えられ

るのに対し、ナリタヨコエビは水草に隠れる個体もいるが、開けた湖底の近くを比較的に見つけやすい状態で存在している個体も少なからずいると考えられ、捕食者であるブルーギルにとっては、大きくて魅力的な餌であると同時に、見つけやすくつかまえやすい餌であると考えられる。

一方、二種のヨコエビの生息環境が少し異なるということは、本研究での現場のヨコエビのデータが不十分であることを意味するかもしれない。つまり、現場で得られたヨコエビの体長や二種の相対的な生息数の違いは湖岸の水草周辺における試料を元にしてしているが、実際にはやや深いところにナリタヨコエビがフロリダヨコエビに比べて豊富に生息している可能性である。この場合、ブルーギルはランダムに餌を食べても胃内容物にナリタヨコエビが多く含まれることになる。

しかしながら、調査を行った水域では岸から離れた場所でも沈水植物が多く存在しており、沈水植物帯中にフロリダヨコエビも多数生息しているものと思われる。実際、山本(未発表)によれば、琵琶湖南湖の湖底50か所を調査したところ、ヨコエビ類が10か所で採集されたが、10か所すべてにおいてフロリダヨコエビが確認されている。このことから、現地でヨコエビを採集したとき、フロリダヨコエビの生息密度が過大評価されている可能性は低いと考えてよい。

これらのことをまとめると、フロリダヨコエビとナリタヨコエビが同所的に出現する本研究の調査水域ではブルーギルが2種のヨコエビの捕食者であることが示された上、特にナリタヨコエビを選択的に捕食している可能性が高く、これはブルーギルのサイズ選択によるものと考えられた。

フロリダヨコエビは在来のヨコエビ類と競争関係になることが危惧され、滋賀県の条例では指定外来種と

なっている。現在判明している限り、琵琶湖内ではフロリダマミズヨコエビと同所的に出現する在来のヨコエビはナリタヨコエビである。膳所公園でみられたナリタヨコエビとフロリダマミズヨコエビへの捕食圧の違いが他の水域でも見られる可能性は十分考えられるため、サイズ組成の周年変化や捕食者の食性など、この二種のヨコエビの生息密度を変化させる要因をさらに明らかにしていく必要がある。

引用文献

- 生嶋功. (1965) 琵琶湖に野生化したコカナダモ. 植物研究雑誌, 40: 57-64.
- Ishikawa T., Narita T., Urabe K (2004) Long-term changes in the abundance of *Jesogammarus annandalei* (Tattersall) in Lake Biwa. *Limnology & Oceanography* 49:1840-1847.
- O'Brien W. J., Slade N. A., Vinyard G. L. (1976) Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 57:1304-1310.
- 金子有子, 東善広, 佐々木寧, 辰己勝, 橋本啓史, 須川恒, 石川可奈子, 芳賀裕樹, 井上栄壮, 西野麻知子 (2011) 湖岸地形と生物からみた琵琶湖岸の現状と変遷および保全の方向性 琵琶湖環境科学研究センター研究報告書 7 : 113-149
- 金田彰二, 倉西良一, 石綿進一, 東城幸治, 清水高男, 平良裕之, 佐竹 潔 (2007) 日本における外来種フロリダマミズヨコエビ (*Crangonyx floridanus* Bousfield) の分布の現状 陸水学雑誌 68:449-460.
- Kamler J. F., Pope K. L. (2001) Nonlethal methods of examining fish stomach contents. *Reviews in Fisheries Science* 9:1-11.
- 環境省, 農林水産省, 国土交通省 (2015) 外来種被害防止行動計画. 環境省ホームページ. <https://www.env.go.jp/nature/intro/1outline/actionplan/actionplan.pdf> (参照: 2016年1月11日).
- 草野晴美 (2009) 湧水性端脚類ヒメアナンデルヨコエビ *Jesogammarus fluviialis* Morino の地理的分布と生息環境 陸水学雑誌 69:223-236
- 杉浦省三, 田口貴史 (2012) 琵琶湖野田沼周辺におけるオオクチバスとブルーギルの胃内容物と糞中 DNA による摂餌生態の推定 日本水産学会誌 78:43-53.
- 富川光, 森野浩 (2012) 日本産淡水ヨコエビ類の分類と見分け方 日本動物分類学会誌 32: 39-51
- 中井克樹 (2002) 琵琶湖における外来魚問題の経緯と現状 遺伝 56 35-41.
- 中島拓男 (1997) 琵琶湖の生態と景観 環境技術 8 : 490-494.
- Narita T (1976) Occurrence of two ecological forms of *Anisogammarus annandalei* (Tattersall) (Crustacea : Amphipoda) in Lake Biwa. *Physiol. Ecol. Japan*, 17 : 551-556.
- 芳賀裕樹, 琵琶湖博物館フィールドレポーター (2010) 2007年～2008年の滋賀県内のボタンウキクサの分布と越冬について 陸水学雑誌 71 : 53-60
- 早川和秀, 辻村茂男, 石川俊之, 芳賀裕樹, 岡本高弘, 焦春萌, 石川可奈子, 熊谷道夫 (2012) 複数の定期調査データを用いた統合的な解析による琵琶湖における全リン, 硝酸態窒素濃度およびいくつかの水質項目の長期変化, 水環境学会誌 35 (6) : 89-100.
- 広木正紀 (1981) 止水棲および流水棲ヨコエビの移動行動の比較 日本生態学会誌 31:285-294
- Holsinger J. R. (1994) Pattern and process in the biogeography of subterranean amphipods. *Hydrobiologia* 287:131-145.
- Yonekura R, Nakai K, Yuma M (2002) Trophic polymorphism in introduced bluegill in Japan. *Ecological Research* 17:49-57.

