

博士論文（要約）

茨城県涸沼の塩性湿地における魚類群集の構造

金子 誠也

博士論文

茨城県涸沼の塩性湿地における魚類群集の構造

Fish assemblage structures in salt marshes in Lake Hinuma, Ibaraki
Prefecture, central Japan

2017

東京大学大学院農学生命科学研究科

生圏システム学専攻

水域保全学研究室

金子 誠也

Seiya Kaneko

指導教員

東京大学教授 佐野光彦

目次

第1章 緒言

1-1 背景と目的	1
1-2 調査地の概要	3
1-3 本論文の構成	5
図表	6

第2章 魚類の食性

2-1 はじめに	10
2-2 材料と方法	10
2-3 結果	12
2-3-1 成長に伴う食性の変化	12
2-3-2 食性グループの分類	14
2-3-3 重要な餌	16
2-4 考察	17
図表	20

第3章 魚類群集の構造

3-1 はじめに	24
3-2 材料と方法	25
3-2-1 調査地と調査期間	25
3-2-2 物理環境の調査	25
3-2-3 餌環境の調査	27
3-2-4 魚類の採集	28
3-2-5 統計解析	29
3-3 結果	31
3-3-1 塩性湿地と裸地の間での魚類群集構造の比較	31
3-3-1-1 物理環境	31
3-3-1-2 餌環境	32
3-3-1-3 魚類群集の構造	32

3-3-2 微小生息場所間での魚類群集構造の比較	35
3-3-2-1 物理環境	35
3-3-2-2 餌環境	36
3-3-2-3 魚類群集の構造	37
3-4 考察	40
3-4-1 塩性湿地と裸地の間での魚類群集構造の比較	40
3-4-1-1 物理環境と餌環境	40
3-4-1-2 魚類群集の構造	41
3-4-2 微小生息場所間での魚類群集構造の比較	44
3-4-2-1 物理環境と餌環境	44
3-4-2-2 魚類群集の構造	46
図表	51
第4章 捕食圧が魚類の分布に与える影響	
4-1 はじめに	73
4-2 材料と方法	74
4-3 結果	78
4-3-1 物理環境	78
4-3-2 捕食圧実験	78
4-3-3 魚食魚の分布	78
4-4 考察	79
図表	83
第5章 総合考察	
5-1 塩性湿地における魚類群集の構造	87
5-2 魚類の生息場所としての塩性湿地の機能	89
5-3 魚類の生息に配慮した塩性湿地の保全と再生	90
要約	94
謝辞	99
引用文献	101

第1章 緒言

1-1 背景と目的

塩性湿地とは塩分耐性を備えた抽水植物が生育する湿地のことであり，主に温帯の河口域や潟湖あるいは遠浅の海岸の潮間帯に形成される（Chapman, 1976; Kneib, 1997）．陸域と水域の移行帯に発達する塩性湿地は，沿岸域の浸食防止機能や水質浄化機能を果たすだけでなく，高い生物生産力を有し，独自の生態系を形成する（栗原, 1988; Adam, 1990; Kneib, 1997; Mitsch and Gosselink, 2015）．

塩性湿地は潮の干満に伴って冠水と干出を繰り返す特徴をもち，湿地内外の水の移動は湿地内に発達するクリークを通じて行われる（Chapman, 1960; Kneib, 1997; Mitsch and Gosselink, 2015）．すなわち，海水や汽水は，上げ潮時にはクリークを通じて湿地外から湿地内に流入し，満潮時には湿地の全体に広がるが，下げ潮時には水位の低下に伴いクリークを通じて湿地外へと流出する（図 1-1）．

北アメリカやヨーロッパ諸国では，古くから塩性湿地が水産有用種や絶滅危惧種を含む様々な魚類の生息場所や仔稚魚の成育場所となっていることが明らかにされてきた（Kneib, 1997; Cattrijsse and Hampel, 2006）．近年では，南アフリカ（Paterson and Whitfield, 2000a, b, 2003）やオーストラリア（Connolly et al., 1997; Thomas and Connolly, 2001），中国（Jin et al., 2007, 2010; Quan et al., 2009）でも研究が行われており，地域によって出現する魚種に違いはあるものの，北アメリカやヨーロッパ諸国と同様に，これらの地域の塩性湿地も様々な魚類の生息場所や成育場所として重要な役割を果たしていることが示されている．

一般的に，塩性湿地に様々な魚類が生息するのは，この場所が魚類にとって有効な餌場や捕食者からの避難場所として機能しているためであると考えられている（Boesch and Turner, 1984; Kneib, 1997; Cattrijsse and Hampel, 2006）．前者につ

いては、塩性湿地は、抽水植物などに由来するデトリタスが豊富に堆積する場所であり、それを餌とする無脊椎動物も多く生息することから、魚類の餌場として機能しているという説明がなされている (Morton et al., 1987; Barry et al., 1996; Kenib, 1997; Laffaille et al., 2001; Hampel and Cattirjsse, 2004; Cattirjsse and Hampel, 2006; Horinouchi et al., 2008). 後者については、潮間帯に発達する塩性湿地は、水深が浅く大型の魚食魚が少ない場所であり (Rozas and Hackney, 1984; Morton et al., 1987; Kneib, 1997; Mathieson et al., 2000; Paterson and Whitfield, 2000a; Banikas and Thompson, 2012), また、植物の根や茎からなる複雑な立体構造は魚食魚の行動を制限しうることから (Heck and Thoman, 1981; Savino and Stein, 1982; 中村ら, 2004), 捕食者からの避難場所となっていると言われている.

その一方で、日本の塩性湿地に生息する魚類については、定性的な調査に基づいた断片的な報告がいくつかあるものの (辻, 1980; 富室・秋吉, 2007; 高崎ら, 2008), 魚類群集の構造を定量的に調査した事例はほとんどない (Horinouchi et al., 2008). そのため、塩性湿地には、いつどのような魚類が出現するのかといった基礎的な情報さえ不足しているのが現状である. また、塩性湿地とその周辺の裸地との間、あるいは塩性湿地内に存在するクリークの上流部や下流部、湿地前縁部といった微小生息場所の間では、環境特性が異なる可能性があるが、そのような環境の違いが魚類群集の構造に及ぼす影響について調査した事例はまったくない. さらに、塩性湿地が魚類の餌場や捕食者からの避難場所として機能しているのかを調べた研究例もほとんどない (Horinouchi et al., 2008). したがって、塩性湿地における魚類群集の構造や、魚類の生息場所としての塩性湿地の機能はまだほとんどわかっていない.

近年、世界各地の塩性湿地は、干拓や護岸整備などの人為的な環境改変により減少している (Kneib, 1997; Kennish, 2001; Thomas and Connolly, 2001; Cattirjsse and

Hampel, 2006; Jin et al., 2007). 同様に、日本においても塩性湿地の減少は著しく、その環境に依存して生活する生物に負の影響を与えてきたと予想されており、その保全・再生が急務の課題と考えられている(平井, 1993; 和田ら, 1996; 木村・木村, 1999; 鎌田・小倉, 2006; 環境省自然環境局, 2007; Horinouchi et al., 2008; Sato, 2010; 辻井ら, 2012; 柚原ら, 2013, 2016). こうした状況を受けて、国内のいくつかの地域では、様々な動植物の生息・生育場所の確保を目的とした塩性湿地の保全・再生事業が行われている(渡辺ら, 2000, 2002; 国土交通省中国地方整備局, 2004; Natsuhara et al., 2005; 宇多ら, 2005, 2010; 辻井ら, 2012). しかしながら、先述したように、魚類に関しては基礎的な知見も不足していることから、魚類の生息に配慮した塩性湿地の保全・再生事業はほとんど行われていない(辻井ら, 2012). 今後、塩性湿地の適切な保全・再生方策を立案するうえで、魚類の生息状況を把握しておくことは不可欠であると言える.

そこで本研究では、茨城県涸沼の塩性湿地において魚類群集の構造を調べるとともに、塩性湿地が魚類の餌場や避難場所としてどのように機能しているのかを明らかにすることを目的とした。また、本研究をケーススタディとして、魚類の生息に配慮した塩性湿地の保全・再生方策を立案するうえで、考慮すべき点についても検討した。

1-2 調査地の概要

本研究では、茨城県の県央東部に位置する涸沼(36°17'N, 140°30'E)を調査地とした(図 1-2). 涸沼は関東地方に唯一残された天然の汽水湖であり、古くからニホンウナギ *Anguilla japonica* やシラウオ *Salangichthys microdon*, ヤマトシジミ *Corbicula japonica* などの豊かな漁業資源を有することで知られている(戸澤・中澤, 1955; 茨城町史編さん委員会, 1993, 1995; 根本, 2000). また、涸沼はスズ

ガモ *Aythya marila* やオオワシ *Haliaeetus pelagicus* などの越冬地であるとともに、絶滅危惧種のヒヌマイトトンボ *Mortonagrion hirosei* や太平洋側湖沼系群ニシン *Clupea pallasii* などの生息地として生物多様性保全の観点からも重要な水域となっており、ラムサール条約湿地に登録されている（Asahina, 1972; 石井・望月, 2001; 増子・浜田, 2001; 猿渡ら, 2006; 金子ら, 2011; 茨城県生活環境部環境政策課, 2016）。

涸沼の面積は 9.35 km²、平均水深は 2.1 m、最大水深は 6.5 m であり、湖水は主に上涸沼川から流入し、下涸沼川を通じて約 9 km 下流で那珂川と合流した後、太平洋に注ぐ（図 1-2）。国内では、霞ヶ浦や八郎潟をはじめとする汽水域が河口堰の設置により相次いで淡水化されてきたが、涸沼の下流側に水門や堰堤は設置されておらず、潮汐作用に伴う海域との自由な水交換が維持されている（高安, 2001; 猿渡ら, 2006）。その一方で、湖岸環境の変化は著しく、かつて湖岸に広がっていた塩性湿地は、干拓や護岸整備などに伴って減少し、現在では湖岸の 75% 以上がコンクリート護岸で築堤されている（茨城町史編さん委員会, 1993, 1995; 阿須間ら, 1998; 宇多ら, 2005; 井上・松川, 2006）。しかしながら、現在もなお、上涸沼川流入口付近（上石崎）と下涸沼川流出口付近（神山）には、主にヨシ *Phragmites australis* によって構成される大規模な塩性湿地が残されている。

そこで本研究では、上述した 2 地点の塩性湿地の前縁部を塩性湿地区とし、その対照区として、湖岸に抽水植物の生育していない 2 地点の裸地（親沢と広浦）を裸地区として設定した（図 1-2）。また、神山の塩性湿地区には内部にクリークが発達しており、その上流部と下流部、および湿地前縁部ではそれぞれ環境が異なっている可能性がある（図 1-3, 1-4）。このため、これら 3 地点を区分し、微小生息場所として扱った。クリークの流程にそった距離は、涸沼本湖との接続口から最上流部まで約 200 m で、幅は約 4~13 m である。涸沼における

平均潮汐差は約 30 cm で、クリークにおいては上げ潮時には接続口から上流側に、下げ潮時には上流側から接続口に向けて緩やかな流れが形成される。クリーク周辺の植物帯は、潮の干満に伴って冠水と干出を繰り返すが、干潮時であってもクリーク内の水位は維持され、完全に干出することはない。

1-3 本論文の構成

本論文は 5 章からなり、各章の内容は以下の通りである。まず、本章に続く第 2 章では塩性湿地の魚類群集がどのような食性グループの魚種によって構成されているのか、また、塩性湿地の魚類にとって重要な餌は何かを明らかにするために、塩性湿地で採集された魚類の食性を包括的に調べた。

第 3 章では、調査区間（塩性湿地区と裸地区）と微小生息場所間（クリークの上流部、下流部、湿地前縁部）で魚類の種数や個体数、種組成などを比較することで、塩性湿地の魚類群集の構造は、裸地と比べてどのような特徴をもつのか、また、微小生息場所間で違いがあるのかどうかを調べた。さらに、各調査区と各微小生息場所において物理環境と餌環境を調べることで、魚類群集の構造と環境との関係についても明らかにした。

第 4 章では、微小生息場所間における魚類群集構造の違いが捕食圧によるものかどうかを明らかにするために、優占種（ミナミメダカ *Oryzias latipes* とアシシロハゼ *Acanthogobius lactipes*）を対象として、各微小生息場所で捕食圧の野外実験（糸つなぎ実験）を行った。

第 5 章の総合考察では、各章で明らかになった結果をとりまとめ、茨城県涸沼の塩性湿地における魚類群集の構造や、餌場あるいは避難場所としての塩性湿地の機能について総合的に論じた。また、本研究をケーススタディとして、魚類の生息に配慮した塩性湿地の保全・再生方策についても検討した。

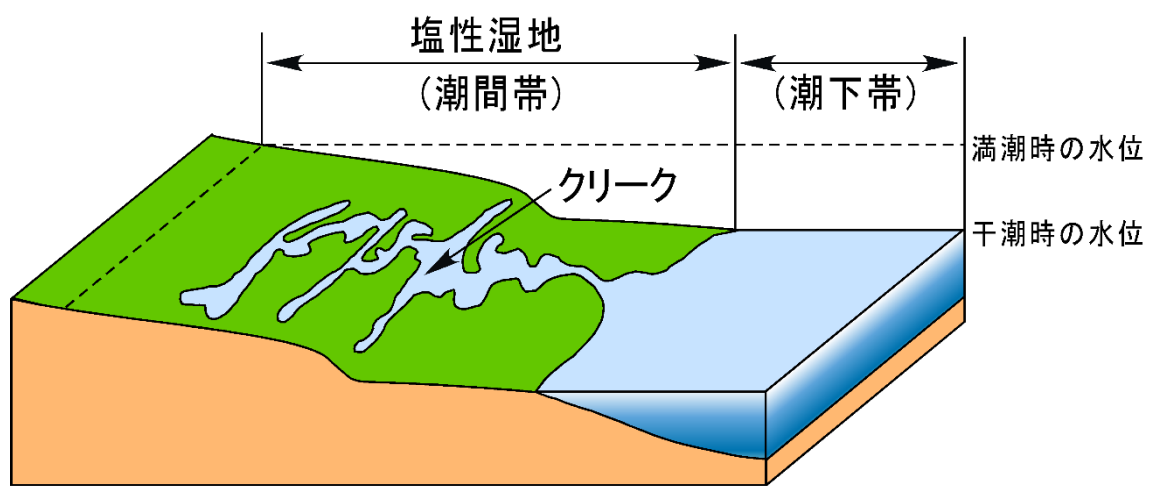


図 1-1. 塩性湿地の模式図

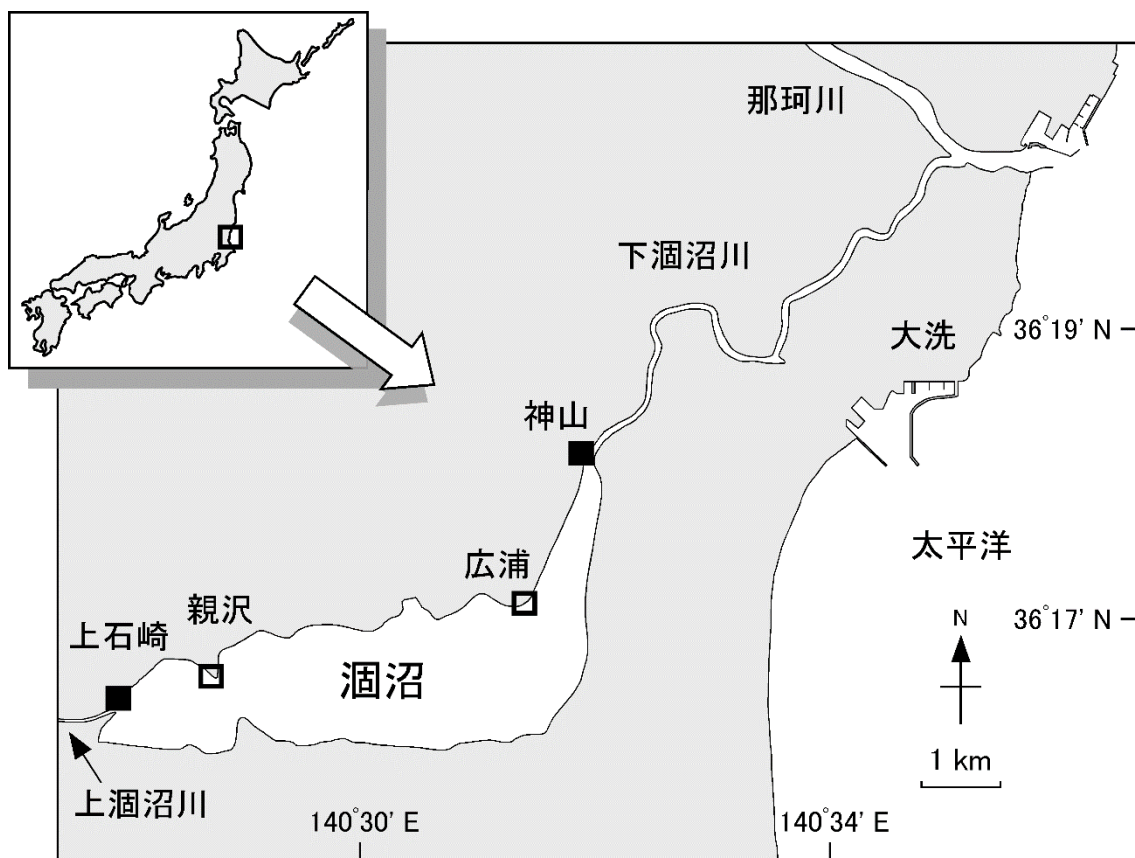


図 1-2. 調査地の瀬沼と調査区
塩性湿地区 (■), 裸地区 (□)

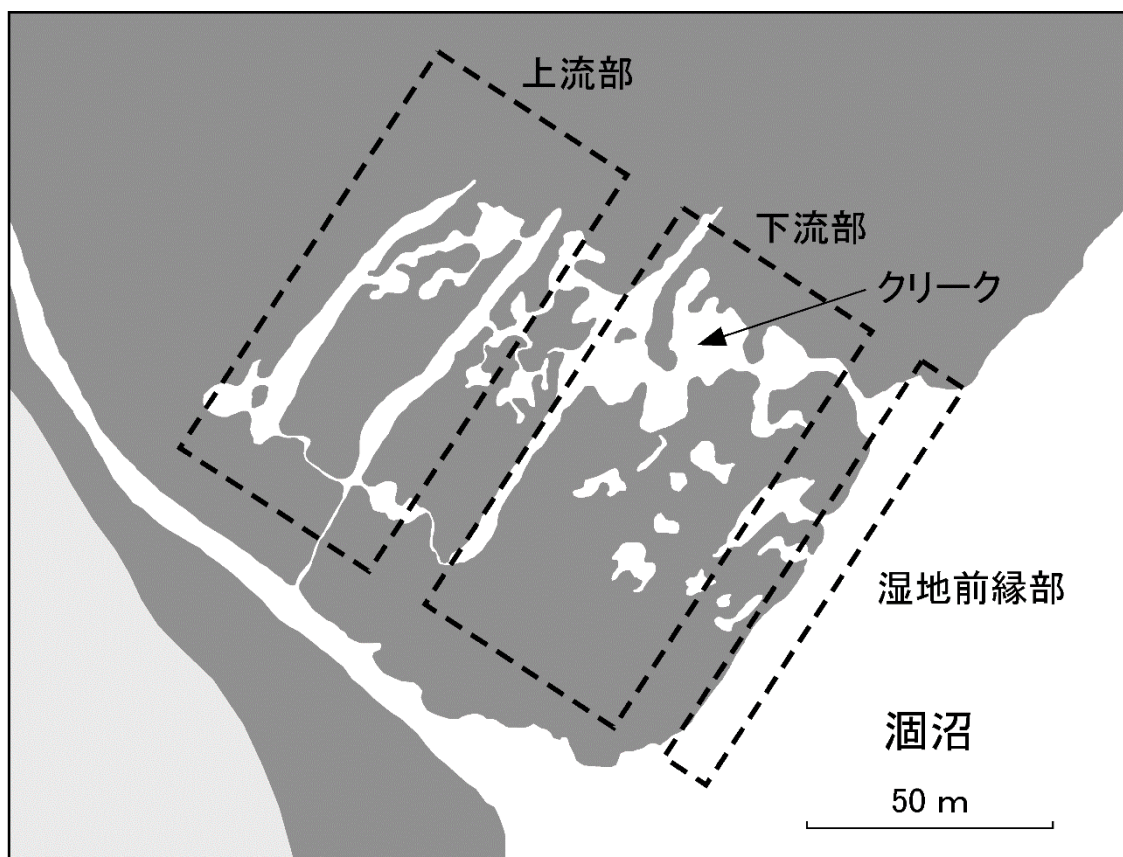


図 1-3. 神山の塩性湿地区における微小生息場所（クリークの上流部，下流部，湿地前縁部）

濃い灰色の範囲は植物帯を示す.

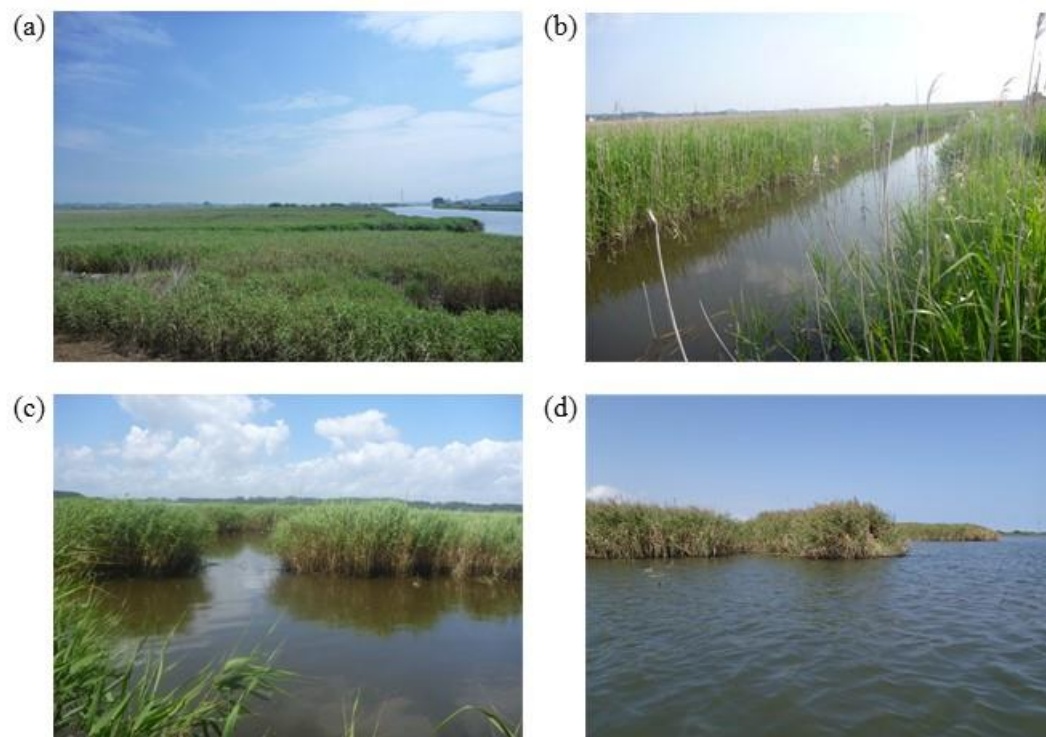


図 1－4. 調査を行った神山の塩性湿地
湿地全体の様子 (a), クリーク上流部 (b), クリーク下流部 (c),
湿地前縁部 (d)

第2章 魚類の食性

2-1 はじめに

塩性湿地には、抽水植物などに由来するデトリタスや無脊椎動物が豊富に存在し、魚類の餌となることから、塩性湿地は魚類の餌場として機能していると考えられてきた (Kenib, 1997; Cattrijsse and Hampel, 2006). しかしながら、魚類の食性については、これまでに水産有用種や優占種などの一部の魚種で明らかにされているものの (例えば, Kneib and Stiven, 1978; Kleypas and Dean, 1983; Morton et al., 1987; Laffaille et al., 2001; Hampel and Cattrijsse, 2004; McMahon et al., 2005; Hollingsworth and Connolly, 2006), 群集レベルで調査した事例は少ない (Barry et al., 1996; Le Quesne, 2000; Horinouchi et al., 2008; Green et al., 2009). 例えば日本を含むアジアでは、島根県宍道湖の塩性湿地前縁部で採集された 13 種の小型魚類の食性を調べた研究例があるのみで (Horinouchi et al., 2008), 塩性湿地の広い範囲 (湿地前縁部からクリークまで) にみられる魚類群集については、まだ調査されていない.

そこで本章では、涸沼の塩性湿地の前縁部からクリークにおいて採集されたすべての魚類の消化管内容物を精査することで、魚類群集がどのような食性グループによって構成されているのか、また、塩性湿地に生息する魚類にとって、何が重要な餌となっているのかを明らかにすることを目的とした.

なお、本章の内容についてはすでに *Fisheries Science* 誌において公表した (Kaneko et al., 2016).

2-2 材料と方法

魚類の採集は、2011 年 4 月から 2012 年 3 月の日中の高潮時に、毎月 1 回の頻

度で、神山の塩性湿地（クリークの上流部、下流部、湿地前縁部）において（図 1-3）、小型地曳網（袖網長 4 m、高さ 1 m、目合 2 mm；袋網部の長さ 4 m、目合 1 mm）を用いて行った（Kanou et al., 2002）。小型地曳網は、袖網の各先端に結ばれたロープを 2 名が持って、網の開口幅を 4 m に保った状態で、植物帯の際に沿って 10 m、歩いて曳網した。各月の曳網回数は 15 回ずつとした。採集された魚類は、一部の絶滅危惧種を除いて、その場でただちに 10%ホルマリン溶液を用いて固定し、研究室に持ち帰った。研究室では、中坊（2013）と沖山（2014）に従って種を同定したあと、種ごとに食性解析に用いる個体を任意に抽出し、各個体の標準体長（standard length, 以下 SL）を 0.1 mm の精度で計測した。

塩性湿地に出現する魚類がどのような餌を利用しているのか、また、各餌項目のうち何が重要な餌となっているのかを明らかにするために、採集された 17 科 39 種 1,064 個体（表 2-1）の消化管内容物を以下の方法で精査した。まず、各個体の消化管内容物を取り出し、実体顕微鏡下で可能な限り下位の分類群まで同定したあと、各餌項目を 1 mm × 1 mm のグリッドパターンが入ったスライドガラス上で厚さ 0.2~1 mm にそろえて体積を求めた（Horinouchi and Sano, 2000; Kanou et al., 2004b）。つぎに、各個体の各餌項目の体積が消化管内容物全体に占める割合を算出し、ある餌項目について種ごとにその合計値を求め、解析した個体数（空胃個体は除く）で割ることで、各餌項目の平均体積百分率（以下、%V）を求めた（Hobson, 1974; Sano et al., 1984）。

先行研究によって、塩性湿地に生息する魚類の中には、成長に伴って食性が変化する種が存在することが報告されている（Le Quesne, 2000; Laffaille et al., 2001; Horinouchi et al., 2008; Green et al., 2009）。そこで、様々な体長の個体が採集された種については、いくつかの体長階級に区分し、各体長階級間で主要な餌項目の %V に違いがあるかどうかを Kruskal-Wallis test または Mann-Whitney U-test に

より検定した (Nanjo et al., 2008; Nakane et al., 2011). 有意な差が認められた場合には, 各体長階級間で食性は異なると判断し, 以降の解析においては, それぞれを別々のユニットとして扱った.

このようにして明らかにした各種の食性から, 塩性湿地の魚類群集がどのような食性グループから構成されているのかを明らかにするために, 各種間で食性の類似度を求め, クラスター分析を行った (Horinouchi and Sano, 2000; Kanou et al., 2004b). 食性の類似度には Bray-Curtis 指数 (PS_2) を用いた (小林, 1995).

$$PS_2 = \sum \min (P_{ij}, P_{ik})$$

ここで, P_{ij} と P_{ik} はそれぞれ種 j と種 k における餌 i の %V を表しており, 種間で餌項目の組成が完全に異なる場合には $PS_2 = 0$, まったく同じ場合には $PS_2 = 100$ となる. なお, 類似度を算出する際には, あらかじめ各餌項目をより大きな区分 (動物プランクトン, 小型底生・半底生甲殻類, 大型底生甲殻類, 多毛類, デトリタス, 植物, 水生昆虫, 陸生昆虫, その他) にまとめ (表 2-2), それらの %V を用いた (Kanou et al., 2004b). クラスターの連結には群平均法を用い (小林, 1995), 類似度 45 で分かれた各クラスターを食性が類似したグループとした.

2-3 結果

2-3-1 成長に伴う食性の変化

解析を行った全種の食性を図 2-1 に示した. このうち, ワカサギ *Hypomesus nipponensis*, クロダイ *Acanthopagrus schlegelii*, アシシロハゼ, シモフリシマハゼ *Tridentiger bifasciatus*, ジュズカケハゼ *Gymnogobius castaneus*, ボラ *Mugil cephalus cephalus* の 6 種において成長に伴う食性の変化が認められた. 以下に,

各種の体長階級別の食性を記す.

ワカサギ

小型個体 (15–28 mm SL) はカラヌス・キクロプス類を主に摂餌していたが, その割合は大型個体 (29–46 mm SL) では減少した (Mann-Whitney U -test, $Z = 3.70$, $P < 0.001$). 一方, 大型個体 (29–46 mm SL) はアミ類を主に利用するようになった (Mann-Whitney U -test, $Z = 5.56$, $P < 0.001$).

クロダイ

小型個体 (9–11 mm SL) はカラヌス・キクロプス類を主に利用していたが, 大型個体 (12–41 mm SL) はアミ類を主要な餌としており, 各餌項目の%V には体長階級間で有意な差が認められた (Mann-Whitney U -test, カラヌス・キクロプス類とアミ類ともに $U = 117$, $P < 0.001$).

アシシロハゼ

本種の主要な餌は, カラヌス・キクロプス類, ヨコエビ類, アミ類であったが, それらの%V には, 3 つの体長階級間 (8–13, 15–36, 37–61 mm SL) で有意な差が認められた (Kruskal-Wallis test, カラヌス・キクロプス類では $\chi^2 = 49.2$, $P < 0.001$; ヨコエビ類では $\chi^2 = 16.2$, $P < 0.001$; アミ類では $\chi^2 = 34.6$, $P < 0.001$). 浮遊期の仔稚魚 (8–13 mm SL) はカラヌス・キクロプス類を主に摂餌していたが, 着底期から底生期の稚魚 (15–36 mm SL) では, ヨコエビ類を主に利用していた (Mann-Whitney U -test, カラヌス・キクロプス類では $Z = 3.32$, $P < 0.001$; ヨコエビ類では $Z = 3.23$, $P < 0.005$). さらに, 成魚 (37–61 mm SL) まで成長すると, ヨコエビ類に代わりアミ類を主に利用するようになった (Mann-Whitney U -test, Z

$= 5.71, P < 0.001$).

シモフリシマハゼ

小型個体 (13–27 mm SL) ではヨコエビ類が主要な餌となっていたが、大型個体 (31–62 mm SL) ではその割合は減少傾向にあり、アミ類が多くを占めるようになった (Mann-Whitney *U*-test, $U = 116, P < 0.005$).

ジュズカケハゼ

小型個体 (7–12 mm SL) では、消化管内容物のほとんどがカラヌス・キクロプス類によって占められていたが、大型個体 (15–49 mm SL) はユスリカ類幼虫を主に利用していた (Mann-Whitney *U*-test, カラヌス・キクロプス類では $Z = 6.31, P < 0.001$; ユスリカ類幼虫では $Z = 5.33, P < 0.001$).

ボラ

小型個体 (19–28 mm SL) はカラヌス・キクロプス類を主に摂餌していたのに対し、大型個体 (29–134 mm SL) はデトリタスのみを利用していた (Mann-Whitney *U*-test, カラヌス・キクロプス類では $Z = 8.85, P < 0.001$; デトリタスでは $Z = 9.06, P < 0.001$).

2–3–2 食性グループの分類

上述したとおり、採集された 39 種のうち 6 種では成長に伴う食性の変化が認められた。そこで、39 種からなる計 46 ユニットについて、食性の類似度に基づいてクラスター分析を行った。その結果、各種は類似度 45 で小型底生・半底生甲殻類食、多毛類食、水生昆虫食、動物プランクトン食、陸生昆虫食、植物食、

デトリタス食の 7 つのグループに分けられた (図 2-1 : グループ A~G). 以下に, 各食性グループについて記す.

小型底生・半底生甲殻類食 (グループ A)

このグループは, イケカツオ *Scomberoides lysan* やイセゴイ *Megalops cyprinoides*, ギンガメアジ *Caranx sexfasciatus* など 23 種 (ユニット) (全ユニット数の 50.0%を占める) から構成され, すべてのグループの中で最も種数が多かった. このグループに属する種はアミ類とヨコエビ類を主に摂餌しており, 特にアミ類はすべての種が利用していた. ただし, アベハゼ *Mugilogobius abei* はユスリカ類幼虫も多く摂餌していた.

多毛類食 (グループ B)

このグループはニホンウナギとイシガレイ *Kareius bicoloratus* の 2 種 (4.3%) のみで構成されており, 両種はゴカイ科とイトゴカイ科の表在性・埋在性多毛類を主に摂餌していた.

水生昆虫食 (グループ C)

このグループはギンブナ *Carassius* sp.やキンブナ *Carassius buergeri* subsp., コイ *Cyprinus carpio* など 6 種 (13.0%) から構成されており, 主にユスリカ類幼虫を摂餌していた. また, いくつかの種では, ヨコエビ類とデトリタスも利用していた.

動物プランクトン食 (グループ D)

このグループはシラウオやイシカワシラウオ *Salangichthys ishikawae*, ワカサ

ギの小型個体（15–28 mm SL）など 11 種（23.9%）から構成されており，主にカラヌス・キクロプス類を摂餌していた．

陸生昆虫食（グループ E）

このグループにはクルメサヨリ *Hyporhamphus intermedius* のみ（2.2%）が属しており，主要な餌はユスリカ類の成虫とカラヌス・キクロプス類であった．

植物食（グループ F）

このグループはカネヒラ *Acheilognathus rhombeus* とミナミメダカの 2 種（4.3%）のみで構成されており，カネヒラは付着藻類を，ミナミメダカは珪藻類を主に摂餌していた．

デトリタス食魚（グループ G）

このグループにはボラの大型個体（29–134 mm SL）のみ（2.2%）が属しており，デトリタスを専食していた．

2-3-3 重要な餌

各餌項目において，各種の %V を合計した値（以下，%V 合計値）と各餌項目を利用していた種数の全種（ユニット）に対する割合（以下，%U）を表 2-3 に示した．すべての餌項目のなかで，%V 合計値が最も高かったのはアミ類であった．また，アミ類のほかに，カラヌス・キクロプス類やユスリカ類幼虫，ヨコエビ類，デトリタスも多く種の利用されており（%U は 46~76%），それらの %V 合計値も高かった．

2-4 考察

涸沼の塩性湿地に生息する各魚種の食性は、宍道湖における研究結果と概ね類似していたが (Horinouchi et al., 2008), いくつかの種では、宍道湖を除く国内他地域との間で、主要な餌項目に違いが認められた. 例えば, Kanou et al. (2004b) は、東京湾の干潟域に生息するアシシロハゼ (14–60 mm SL) がハルパクチクス類や多毛類、稚魚を主に摂餌していたことを報告している. しかし、本調査地ではアミ類とヨコエビ類が主要な餌であった. また、東京湾の多摩川河口干潟のマハゼ *Acanthogobius flavimanus* (22–41 mm SL) は主に多毛類を食べていたが (Kanou et al., 2005), 本調査地ではアミ類であった. このような食性の違いは、地域 (東京湾と涸沼) や生息場所 (干潟と塩性湿地) の餌環境の違いによって生じたものと考えられる (Kanou et al., 2004b; Horinouchi et al., 2008).

本調査の結果、水産有用種のワカサギとクロダイを含む 6 種で成長に伴う食性の変化が認められた. これら 6 種をみると、仔稚魚期にはカラヌス・キクロプス類などの動物プランクトンを主に摂餌していたが、成長とともにアミ類やヨコエビ類、ユスリカ類幼虫、デトリタスなどを利用するようになった. 成長に伴い食性の変化することは、国内外の他の塩性湿地に生息する魚類からも報告されており (Le Quesne, 2000; Laffaille et al., 2001; Horinouchi et al., 2008; Green et al., 2009), 塩性湿地は魚類が餌生物を転換する場として重要な役割を果たしていると考えられる. 同様な結果は干潟域 (Kanou et al., 2004b, 2005) や砂浜 (Inoue et al., 2005; Nakane et al., 2011), マングローブ域 (Nanjo et al., 2008), アマモ場 (Horinouchi and Sano, 2000; Nakamura et al., 2003; Horinouchi et al., 2012) からも報告されている.

各種の食性の類似度に基づきクラスター分析を行ったところ、魚類群集は大きく 7 つの食性グループに分かれた. これらのうち、種数が最も多かったグル

ープは、アミ類とヨコエビ類を主に利用する小型底生・半底生甲殻類食（23 種）であった。また、アミ類とヨコエビ類の%V 合計値もそれぞれ高く、これらは涸沼の塩性湿地に生息する魚類の重要な餌であることが明らかとなった。小型底生・半底生甲殻類が魚類の主要な餌となっていることは、国内外の他の塩性湿地からも報告されている（Morton et al., 1987; Barry et al., 1996; Kneib, 1997; Laffaille et al., 2001; Hampel and Cattijisse, 2004; Horinouchi et al., 2008）。本調査期間中、ヨシの根や茎の周辺で多くのアミ類とヨコエビ類が観察されたことから、これらは魚類にとって利用しやすい餌であったものと考えられる（Hampel and Cattijisse, 2004; Horinouchi et al., 2008）。

小型底生・半底生甲殻類食に次いで種数が多かったのは動物プランクトン食（11 種）であった。このグループに属する種はカラヌス・キクロプス類を主に摂餌しており、その%V 合計値も 2 番目に高かった。このように動物プランクトンが多く魚類の餌となっていることは、国内外の他の研究でも報告されており（Barry et al., 1996; Le Quesne, 2000; Horinouchi et al., 2008; Green et al., 2009）、動物プランクトンは塩性湿地の魚類にとって重要な餌であると考えられる。ただし、宍道湖からも報告されているように、このグループに属する種の大半は発育段階初期の仔稚魚であり、成魚は少なかった（Horinouchi et al., 2008）。

本調査地では、ユスリカ類幼虫を主に利用する水生昆虫食の種数が 6 種と多く、その%V 合計値は 3 番目に高かった。そのため、水生昆虫も重要な餌であると考えられる。しかし、宍道湖で行われた研究では、水生昆虫を主に利用する種は確認されておらず、地域によって違いがあることがわかった（Horinouchi et al., 2008）。原田ら（1997）によると、宍道湖の塩性湿地に生息するユスリカ類幼虫の個体数密度は 323 個体/m²/季節であった。一方、本調査地では 1927 個体/m²/季節であり（第 3 章参照）、宍道湖に比べて著しく多かった。したがって、本研究

で水生昆虫食魚が多かったのは、餌となるユスリカ類幼虫が豊富に存在していたためであると考えられる。

デトリタスと多毛類は干潟域に生息する魚類の重要な餌であると言われているが (Kanou et al., 2004b), 本調査地の塩性湿地では、これらを主に利用する種は少なかった。同様の結果は宍道湖からも報告されており (Horinouchi et al., 2008), デトリタスと多毛類は塩性湿地の魚類の餌としてはそれほど重要ではないことが示唆された。

表2-1. 食性解析に用いた魚類の標本数(*n*)と標準体長(SL)

科名	種名	学名	<i>n</i>	SL (mm)
イセゴイ科	イセゴイ	<i>Megalops cyprinoides</i>	1	45
ウナギ科	ニホンウナギ	<i>Anguilla japonica</i>	9	53-147
ニシン科	コノシロ	<i>Konosirus punctatus</i>	2	18, 19
コイ科	コイ	<i>Cyprinus carpio</i>	9	13-146
	ギンブナ	<i>Carassius</i> sp.	26	16-61
	キンブナ	<i>C. buergeri</i> subsp.	2	45
	カネヒラ	<i>Acheilognathus rhombeus</i>	1	52
	オイカワ	<i>Opsariichthys platypus</i>	33	20-41
	マルタ	<i>Tribolodon brandtii</i>	79	13-93
	モツゴ	<i>Pseudorasbora parva</i>	11	17-52
キュウリウオ科	ワカサギ	<i>Hypomesus nipponensis</i>	85	15-46
	アユ	<i>Plecoglossus altivelis altivelis</i>	2	54, 56
シラウオ科	シラウオ	<i>Salangichthys microdon</i>	87	11-79
	イシカワシラウオ	<i>S. ishikawae</i>	28	25-46
サケ科	サケ	<i>Oncorhynchus keta</i>	45	29-49
ボラ科	ボラ	<i>Mugil cephalus cephalus</i>	92	19-134
	メナダ属の一種	<i>Chelon</i> sp.	6	13-17
メダカ科	ミナミメダカ	<i>Oryzias latipes</i>	50	9-27
サヨリ科	クルマサヨリ	<i>Hyporhamphus intermedius</i>	5	12-33
アジ科	イケカツオ	<i>Scomberoides lysan</i>	1	29
	ギンガメアジ	<i>Caranx sexfasciatus</i>	1	39
ヒイラギ科	ヒイラギ	<i>Nuchequula nuchalis</i>	2	20, 23
タイ科	クロダイ	<i>Acanthopagrus schlegelii</i>	22	9-41
シマイサキ科	コトヒキ	<i>Terapon jarbua</i>	25	11-18
	シマイサキ	<i>Rhynchopelates oxyrhynchus</i>	13	10-28
カジカ科	ウツセミカジカ	<i>Cottus reinii</i>	2	15, 16
ハゼ科	ヒモハゼ	<i>Eutaeniichthys gilli</i>	2	17, 25
	マハゼ	<i>Acanthogobius flavimanus</i>	32	22-110
	アシシロハゼ	<i>A. lactipes</i>	148	8-61
	アベハゼ	<i>Mugilogobius abei</i>	29	11-41
	シモフリシマハゼ	<i>Tridentiger bifasciatus</i>	25	13-62
	ヌマチチブ	<i>T. brevispinis</i>	13	18-54
	チチブ	<i>T. obscurus</i>	6	31-52
	ヨシノボリ属の一種	<i>Rhinogobius</i> sp.	3	15-17
	ヒメハゼ	<i>Favonigobius gymnauchen</i>	8	49-66
	ウキゴリ	<i>Gymnogobius urotaenia</i>	41	17-39
	ジュズカケハゼ	<i>G. castaneus</i>	61	7-49
	エドハゼ	<i>G. macrognathos</i>	50	18-38
カレイ科	イシガレイ	<i>Kareius bicoloratus</i>	7	26-31
総個体数			1064	
種数			39	

表2-2. 採集した魚類の胃内容物中にみられた餌項目

餌区分	餌項目 (略記号*)
動物プランクトン	フジツボ類幼生 (Bl), カラヌス・キクロプス類 (Cc), カニ類幼生 (Cz), 仔魚 (Fl), 腹足類幼生 (Gl), ワムシ類 (Ro), エビ類幼生 (Sl)
小型底生・半底生甲殻類	クーマ類 (Cu), ヨコエビ類 (Gm), ハルパクチクス類 (Hc), 等脚類 (Is), アミ類 (My), 貝虫類 (Os), タナイス類 (Ta)
大型底生甲殻類	エビ類 (Sh)
多毛類	多毛類 (Po)
デトリタス	デトリタス (Dt)
植物	珪藻類 (Di), 付着藻類 (Fa)
水生昆虫	ユスリカ類幼虫 (Cl), ミズムシ類 (Co)
陸生昆虫	アリ類 (An), ユスリカ類成虫 (Ca), クモ類 (Sp)
その他	魚卵 (Fe), 無脊椎動物の卵 (Ie), 線虫類 (Ne), 腹足類 (Ga), 不明無脊椎動物 (Ui)

*図2-1において各餌項目を表すために使用した.

表2-3. 各餌項目の平均体積百分率（%V）を合計した値（%V合計値）と各餌項目を利用していた種数の全種（ユニット）に占める割合（%U）

餌項目	%V 合計値	%U
アミ類	1370	67
カラヌス・キクロプス類	1092	76
ユスリカ類幼虫	626	46
ヨコエビ類	431	52
デトリタス	242	48
多毛類	237	37
付着藻類	143	17
ユスリカ類成虫	79	11
珪藻類	76	2
ハルパクチクス類	47	39

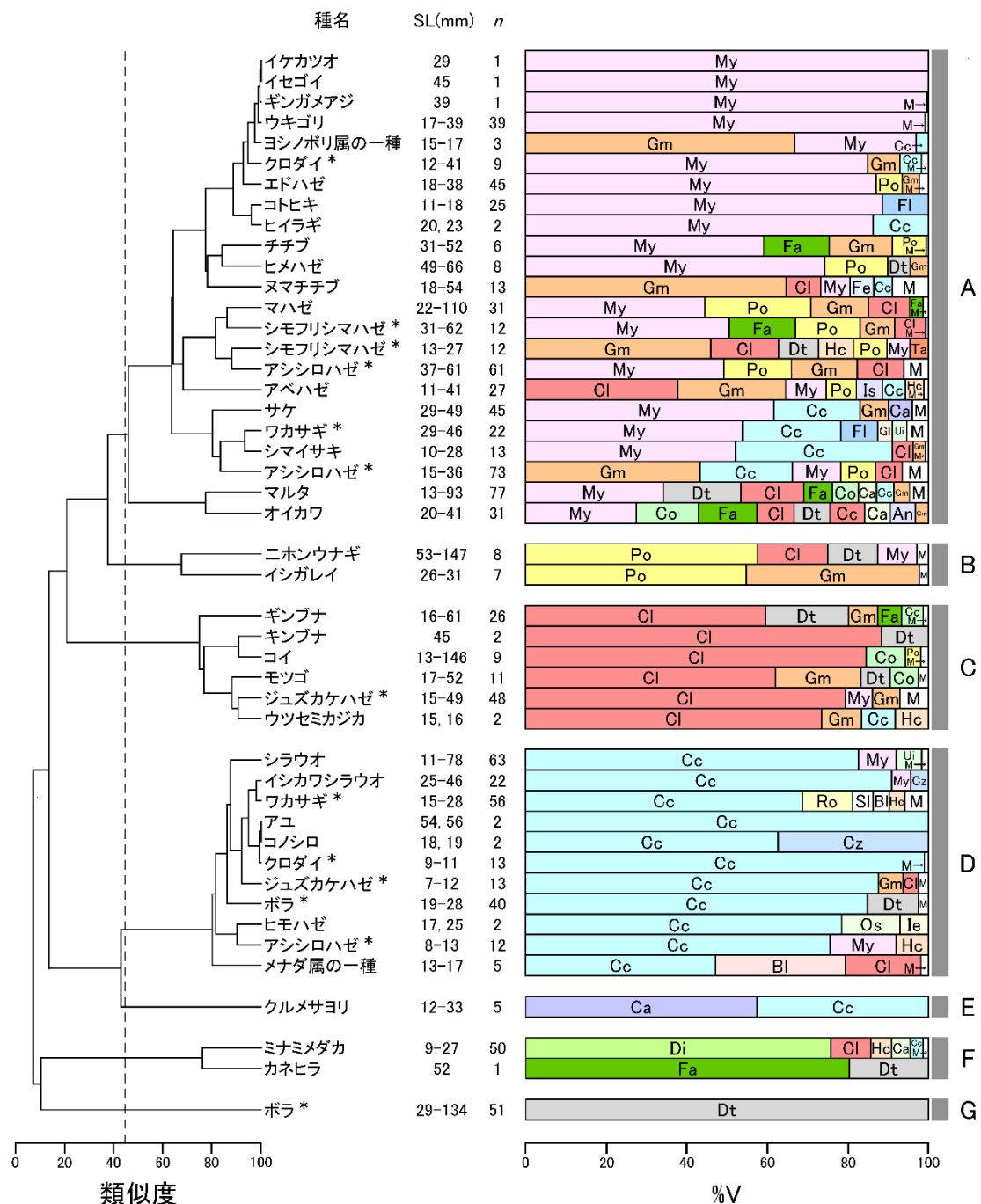


図 2-1. 各種の消化管内容物中に占める各餌項目の平均体積百分率 (%V) の類似度に基づくクラスター分析の結果. 図中の略記号は表 2-2 を参照. * は成長に伴う食性の変化が認められた種を表す. 各餌項目のうち %V が 3% 未満であったものは, その他 (M) と表示した. SL は標準体長, n は解析に用いた個体数 (空胃個体は除く) を示す. 各種は類似度 45 によって 7 つのグループ (A, 小型底生・半底生甲殻類食; B, 多毛類食; C, 水生昆虫食; D, 動物プランクトン食; E, 陸生昆虫食; F, 植物食; G, デトリタス食) に分類された.

第3章 魚類群集の構造

本章の内容は、学術雑誌に投稿予定であるため、公開を差し控えさせていただきます。5年以内に公開予定。

第4章 捕食圧が魚類の分布に与える影響

本章の内容は、学術雑誌に投稿予定であるため、公開を差し控えさせていただきます。5年以内に公開予定。

第5章 総合考察

ここでは、各章で明らかになった知見をとりまとめ、茨城県涸沼の塩性湿地における魚類群集構造の特徴を概説するとともに、魚類の餌場や避難場所としての塩性湿地の機能について総合的に論じた。また、本研究をケーススタディとして、魚類の生息に配慮した塩性湿地の保全・再生事業を進めるうえで、考慮すべき点についても検討した。

5-1 塩性湿地における魚類群集の構造

本研究では、塩性湿地における魚類群集構造を把握するために、塩性湿地前縁部と裸地の間、および塩性湿地内の微小生息場所間（湿地内に存在するクリークの上流部、下流部、湿地前縁部）で魚類の種数や個体数、種組成に違いがあるのかを調べた。まず、塩性湿地と裸地の間で比較したところ、前者では魚類の総種数が多いことが明らかになった。これは、絶滅危惧種のニホンウナギやクルマサヨリ、ジュズカケハゼなどを含む10種が、塩性湿地のみで出現したためであった。しかし、多くの魚種（20種）は塩性湿地と裸地に共通して出現し、塩性湿地のみでみられた10種の個体数は限られていたことから、月ごとにみた平均種数と平均総個体数には大きな違いは認められなかった。その一方で、優占種については、塩性湿地と裸地の間で個体数に顕著な差が認められ、アシシロハゼは塩性湿地に、シラウオとワカサギは裸地に多く分布していた。その結果、種組成は塩性湿地と裸地の間で異なっており、塩性湿地では独自の魚類群集が形成されていることが示された。また、塩性湿地には多くの仔稚魚が生息していた。

次に、塩性湿地内の微小生息場所間で群集構造に違いがあるのかを調べたところ、サッパやコノシロ、ニゴイ、ワカサギなど14種は湿地前縁部のみで出現

し、総種数と平均種数はともに湿地前縁部で多かった。また、種数と同様に、平均総個体数も湿地前縁部で多い傾向がみられた。これは優占種のシラウオとマルタが湿地前縁部に、アシシロハゼが湿地前縁部とクリーク下流部に多く分布していたためであった。その一方で、これらの魚種とは対照的に、ミナミメダカは調査期間を通じて、ボラは 7 月においてクリーク上流部に多く出現した。また、優占種には含まれないものの、ジュズカケハゼもクリーク上流部に局所的に分布していた。このように、種によって微小生息場所間での分布に大きな偏りがあったことから、種組成はクリーク上流部からなるグループとクリーク下流部・湿地前縁部からなるグループの 2 つに明確に分かれた。

諸外国では、これまで、塩性湿地が絶滅危惧種や水産有用種を含む様々な魚類の生息場所や成育場所となっていることや、塩性湿地と裸地の間あるいは微小生息場所間で、魚類の種数や個体数、種組成などが異なることが指摘されてきた (Zimmerman and Minello, 1984; Ayvazian et al., 1992; Halpin, 1997; Rozas and Minello, 1998; Paterson and Whitfield, 2000a, b; Salgado et al., 2004; Quan et al., 2009; Cormann and Roman, 2011; Verdiell-Cubedo et al., 2012)。その一方で、日本においては、塩性湿地における魚類の生態研究は遅れており、どのような魚類がどの程度の個体数密度で出現するのか、また魚類群集は他の生息場所と比較してどのような特徴をもつのかなどの基礎的な知見さえも不足している状況にあった。しかし、本研究によって、涸沼の塩性湿地が、ミナミメダカやジュズカケハゼなどの絶滅危惧種のほか、水産有用種であるシラウオやワカサギを含む様々な魚類の生息場所や成育場所として利用されていることが明らかになった。さらに、ハゼ科やボラ科魚類が優占することや、塩性湿地と裸地の間あるいは湿地内の微小生息場所間で群集構造が異なることなど、諸外国での知見と類似した特徴が認められた。ただし、諸外国では、異なる河川の河口域に発達する塩性湿地間で

優占する魚種が変化することなど、塩性湿地の立地条件や環境特性の違いによって群集構造に差が生じることが報告されている (Kneib, 1997; Mathieson et al., 2000; Green et al., 2009). そのため、我が国の塩性湿地における魚類群集の特徴を明らかにするためには、今後、涸沼以外の様々な地域におけるケーススタディの積み重ねが不可欠である.

5-2 魚類の生息場所としての塩性湿地の機能

本研究において、塩性湿地で採集した魚類の消化管内容物を包括的に調べたところ、各魚種は、アミ類やカラヌス・キクロプス類、ユスリカ類幼虫、ヨコエビ類、デトリタスなど塩性湿地に存在する様々な生物と物質を摂餌し、塩性湿地を餌場として利用していることが明らかになった. また、餌資源のなかでもヨコエビ類やユスリカ類幼虫、デトリタスについては、裸地に比べて塩性湿地で多かったため、これらを餌とする魚類にとって、塩性湿地は有効な餌場として機能している可能性が示唆された.

次に、微小生息場所間における捕食圧の違いを明らかにするために、遊泳魚のミナミメダカと底生魚のアシシロハゼを対象とした野外実験と魚食魚の分布調査を行ったところ、ミナミメダカの生残率はクリークの上流部、下流部、湿地前縁部の順に高かった. 魚食魚については、湿地前縁部で多く、クリーク下流部と上流部では少ないか、あるいはまったく採集されなかった. したがって、ミナミメダカにとって、クリーク（特に上流部）は捕食者からの有効な避難場所として機能しているものと考えられた. その一方で、アシシロハゼについては、どの微小生息場所においても生残率は高く、本種にとってクリークは必ずしも避難場所にはなっていないこともわかった.

以上のように、本研究によって涸沼の塩性湿地が、これまで諸外国で言われて

きたように、魚類の餌場や避難場所として機能していることが明らかとなった。しかし、課題も残されている。例えば、塩性湿地では裸地に比べて餌が多いことで、実際に魚類の成長率が高くなるのか、あるいは、抽水植物の構造の有無や茎の密度により捕食圧に差が生じるのかといった点については、まだ検証できていない。近年、マングローブ域では、植物の形状を模した人工的な構造物を利用した野外実験が実施され、構造物の有無やその密度の違いによって捕食圧や魚類の分布に差が生じることが報告されている (Nanjo et al., 2014)。塩性湿地においても、こうした野外実験を実施する必要があると考える。

5-3 魚類の生息に配慮した塩性湿地の保全と再生

近年、世界各地の塩性湿地は、干拓や護岸整備などの人為的な環境変化により減少し、危機的な状況にある (Kneib, 1997; Kennish, 2001; Thomas and Connolly, 2001; Cattrijsse and Hampel, 2006; Jin et al., 2007)。同様に、日本においても塩性湿地の減少は著しく、そこに生育する植物やその環境に依存して生活する動物に負の影響を与え続けてきたと考えられている (和田ら, 1996; 木村・木村, 1999; Natsuhara et al., 2005; 環境省自然環境局, 2007; Sato, 2010; 柚原ら, 2013, 2016)。こうした状況を受けて、国内のいくつかの地域では、塩性湿地の再生事業が行われ始めている (渡辺ら, 2000, 2002; 国土交通省中国地方整備局, 2004; Natsuhara et al., 2005; 辻井ら, 2012)。潟沼でも、茨城町中石崎宮前地区において、様々な動植物の生息・生育場所の確保を目的とした塩性湿地の再生事業が実施されている (宇多ら, 2005, 2010)。

しかしながら、魚類に関しては、基礎的な知見が不足していることもあり、塩性湿地の劣化・消失が、実際にどのような魚類に影響を及ぼす恐れがあるのかはよくわかっておらず、魚類の生息に配慮した塩性湿地の保全・再生方策は、これ

まで立案することも難しい状況にあった。本研究により、涸沼の塩性湿地は魚類の餌場や避難場所として機能しており、水産有用種や絶滅危惧種を含む様々な魚類の生息場所や成育場所となっていることが明らかになった。また、塩性湿地では裸地とは異なる独自の魚類群集が形成されていることもわかった。したがって、塩性湿地の劣化・消失は、これらの多くの魚類から生息場所を直接的に奪うことになり、個体群の大幅な減少や消滅が懸念される。現在、涸沼の湖岸の75%以上は、すでにコンクリート護岸で築堤されており（阿須間ら, 1998; 井上・松川, 2006）、大規模な塩性湿地が残されているのは、本調査地を含め、わずかな（宇多ら, 2005）。そのため、涸沼において魚類の種多様性を守るためには、残存する塩性湿地の保全は最も優先すべき課題であると言える。

さらに、本研究では、魚類がクリークの上流部、下流部、湿地前縁部という微小生息場所を使い分けており、クリークの存在とそれに起因する環境傾斜が、塩性湿地全体の種多様性の維持に大きく貢献していることが明らかになった。特に、上流部に多く分布していたミナミメダカとジュズカケハゼは絶滅危惧種にも指定されていることから、今後、魚類の生息に配慮した塩性湿地の保全を行う場合には、クリークを含む多様な環境を良好に維持することが特に重要であると考えられる。

諸外国では、魚類の生息場所としてのクリークの重要性は広く認識されており（Morton et al, 1987; Kneib, 1997; Paterson and Whitfield, 2000a, b, 2003; Cattrijsse and Hampel, 2006; Jin et al., 2007, 2010）、また、人為的に掘削したクリークが天然のクリークと同様に、魚類の生息場所として一定の役割を果たすことも報告されている（Minello et al., 1994; Williams and Zedler, 1999; Able et al., 2000; Talley, 2000; Nemerson and Able, 2005; Kimball and Able, 2007）。近年、我が国でもこうした微地形の造成には関心が寄せられている（国土交通省湾港局, 2003; 中島ら,

2008; 辻井ら, 2010, 2012; 竹山ら, 2013). 例えば, 東京湾最奥部に位置する千葉県市川市の行徳鳥獣保護区では, アメリカザリガニ *Procambarus clarkii* やウシガエル *Rana catesbeiana* などの外来種が優占する淡水性湿地に, 海域と接続するクリークを造成することで海水を導入し, 塩性湿地を創出する試みを実施されている(辻井ら, 2012). この事業では, その後のモニタリング調査により, 優占していた外来種が減少するとともに, ハゼ科やボラ科魚類がクリークを通じて海域から移入し, 塩性湿地の魚類群集の再生に効果があることが示されている. 今後, 塩性湿地の再生にあたっては, 本研究で明らかになった知見を参考にして, クリークをあらかじめ設計することで多様な生息空間を確保し, 魚類の種多様性を促進させることなども視野に入れて行うべきかもしれない. ただし, 辻井ら(2012)が指摘しているように, 塩性湿地の再生はあくまで対象地における原風景の再生であると考えられる. そのため, 対象地の選定に際しては, 古地図や写真などを用いて, かつてその場所に塩性湿地が存在していたのかどうかを調べる必要がある. また, 現存する塩性湿地における魚類の生息状況や環境条件を事前に把握し, どのような魚類群集を再生したいのかという目標を明確にすることも不可欠である. したがって, 今後, 塩性湿地の再生を有効なものとするためには, 各地域で基礎的な知見を集積することが求められる.

涸沼は古くからニホンウナギやシラウオ, ヤマトシジミなどの良好な漁場であると同時に, スズガモやオオワシなどの越冬地として, また, 絶滅危惧種のヒメイトトンボや湖沼系群ニシンなどの生息地として生物多様性保全の観点からも重要な水域と認識されてきた(戸澤・中澤, 1955; Asahina, 1972; 茨城町史編さん委員会, 1993, 1995; 石井・望月, 2001; 猿渡ら, 2006; 金子ら, 2011; 茨城県生活環境部環境政策課, 2016). さらに, 2015年には, ラムサール条約湿地に登録されたことで, 様々なシンポジウムが開催されるなど, 涸沼の環境保全には現在,

これまで以上に高い関心が集まっている。本研究では、塩性湿地における魚類群集の構造や魚類の生息場所としての機能の一端を明らかにすることができた。近い将来、本研究で得られた知見が潤沼の湿地生態系の保全・再生に少しでも役立てられることを切に願っている。

要約

塩性湿地とは塩分耐性を備えた抽水植物が生育する湿地のことであり、主に温帯の河口域や潟湖あるいは遠浅の海岸の潮間帯に形成される。しかしながら、近年、世界各地の塩性湿地は、護岸整備や干拓などの人為的な環境改変によって著しく減少している。このような状況を受け、諸外国では塩性湿地の環境と魚類の分布などに関する研究が盛んに行われるようになっており、塩性湿地は魚類の餌場や捕食者からの避難場所として機能し、様々な魚類の重要な生息場所であることが指摘されている。

その一方で、我が国では、塩性湿地に生息する魚類について、定性的な調査に基づいた断片的な報告がいくつかあるものの、魚類群集の構造を定量的に調査した事例はほとんどない。そのため、塩性湿地には、いつどのような魚類が出現するのか、また、魚類群集は他の生息場所と比較してどのような特徴をもつのかといった基礎的な情報さえも不足している状況にある。したがって、塩性湿地における魚類群集の構造や、魚類の生息場所としての機能はまだほとんどわかっていない。今後、塩性湿地の適切な保全・再生方策を立案するうえで、魚類の生息状況を把握しておくことは不可欠である。

そこで本研究では、関東地方に唯一残された天然の汽水湖である茨城県涸沼を調査地として、塩性湿地における魚類群集の構造を調べるとともに、塩性湿地が魚類の餌場や避難場所としてどのように機能しているのかを明らかにした。また、本研究をケーススタディとして、魚類の生息に配慮した塩性湿地の保全・再生方策を立案するうえで、考慮すべき点についても検討した。

魚類の食性

塩性湿地の魚類群集がどのような食性グループの魚種によって構成されているのか、また、魚類にとっての重要な餌は何かということを明らかにするために、17 科 39 種 1,064 個体の魚類を採集して消化管内容物を包括的に精査した。その結果、各魚種は小型底生・半底生甲殻類食、多毛類食、水生昆虫食、動物プランクトン食、陸生昆虫食、植物食、デトリタス食の 7 つの食性グループに分けられた。このうち、種数が多かったのは小型底生・半底生甲殻類食（23 種）と動物プランクトン食（11 種）であった。また、最も重要な餌となっていたのはアミ類であり、このほか、カラヌス・キクロプス類やユスリカ類幼虫、ヨコエビ類、デトリタスも多く種の利用されていた。なお、ワカサギ、クロダイ、アシシロハゼ、ジュズカケハゼ、シモフリシマハゼ、ボラの 6 種では、成長に伴う食性の変化が認められた。これらの種は、仔稚魚期にはカラヌス・キクロプス類などの動物プランクトンを主に摂餌していたが、成長とともにアミ類やヨコエビ類、ユスリカ類幼虫、デトリタスなどを利用するようになった。

魚類群集の構造

塩性湿地の魚類群集の構造は、抽水植物が生育しない裸地と比べてどのような特徴をもつのか、また、塩性湿地内に存在するクリークの上流部や下流部、湿地前縁部といった微小生息場所の間で群集構造に違いがあるのかどうかを明らかにするために、塩性湿地と裸地、および各微小生息場所において魚類の定量採集を行った。さらに、物理環境と餌環境も調べることで、魚類群集の構造と環境との関係についても検討した。

塩性湿地と裸地の間では、魚類の種数と総個体数に大きな違いは認められなかった。しかし、優占種の個体数を種ごとにみると、塩性湿地ではアシシロハゼ

が、裸地ではシラウオとワカサギが多く、これらの出現パターンの違いによって、種組成は塩性湿地と裸地の間で異なっていた。物理環境と餌環境を調べたところ、塩性湿地では抽水植物が生育することによって、裸地よりも底質中の泥分と有機物量が高く、アシシロハゼの主要な餌のひとつであるヨコエビ類の個体数が多かった。したがって、アシシロハゼが塩性湿地で多かった理由のひとつは、この場所が本種の餌場として機能していたためであると考えられる。一方、シラウオとワカサギは主にカラヌス・キクロプス類やアミ類を摂餌しており、これらの餌は必ずしも裸地で多いということではなかった。シラウオとワカサギが裸地で多かった理由については、本研究で明らかにすることはできなかった。

次に、微小生息場所間で比較したところ、種数と総個体数はともに湿地前縁部で多く、クリークの上流部と下流部では少なかった。また、優占種ごとにみると、シラウオとマルタは湿地前縁部に、アシシロハゼは湿地前縁部とクリーク下流部に多かった。その一方で、これらの魚種とは対照的に、ミナミメダカはクリーク上流部に局所的に分布していた。その結果、種組成はクリーク上流部からなるグループとクリーク下流部・湿地前縁部からなるグループの2つに明確に分かれた。したがって、塩性湿地内に形成されるクリークは、湿地前縁部に比べて出現する魚類の種数や個体数は少ないものの、一部の種の主要な生息場所となっており、特に上流部においてはミナミメダカに特徴づけられる独自の魚類群集が形成されていることが明らかになった。微小生息場所間で物理環境と餌環境を比較したところ、湿地前縁部からクリーク上流部に向かうほど、水深と溶存酸素量が低くなる傾向が認められた。また、魚類の主要な餌となっている小型無脊椎動物の個体数密度は、ユスリカ類幼虫を除けば、どれもクリーク上流部で多いということではなかった。魚類において、水深が浅く、かつ溶存酸素量が低い環境に生息できる種は限られていると言われている。したがって、魚類の種数と総個

体数がクリーク上流部で少なかったのは、このためであると考えられる。一方、クリーク上流部に多かったミナミメダカは、小型で表層を遊泳する種であることから、水深が浅く、低酸素量の環境でも生息できるものと推察される。このため、本種は、静穏であるクリーク上流部を、波浪による攪乱や捕食者からの避難場所として利用している可能性が示唆された。

捕食圧が魚類の分布に与える影響

微小生息場所間（クリークの上流部、下流部、湿地前縁部）における魚類の分布パターンの違いが捕食圧によるものかどうかを明らかにするために、優占種のミナミメダカとアシシロハゼを用いて野外実験を行った。また、魚食魚の個体数が微小生息場所間で異なるのかも調査した。その結果、クリーク上流部に多く分布しているミナミメダカの生残率は、クリークの上流部、下流部、湿地前縁部の順に高かった。また、魚食魚は湿地前縁部で多く、クリークの下流部と上流部では少ないか、あるいはまったく採集されなかった。したがって、ミナミメダカにとってクリーク（特に上流部）は捕食者からの有効な避難場所として機能しており、本種の分布は捕食圧の違いによって規定されている可能性が示唆された。

その一方で、クリーク下流部と湿地前縁部に多く分布するアシシロハゼでは、どの微小生息場所においても生残率は高く、その分布には捕食圧があまり関係していないことも示唆された。これは、両種の遊泳行動の違いが影響したものと考えられる。ミナミメダカは表層を遊泳する小型魚であることから、魚食魚に発見されやすく、捕食の影響を大きく受けるものと予想される。一方、アシシロハゼは底生魚で底質の色に似た体色（隠蔽色）をもつため、魚食魚に発見されにくく、捕食を回避することが可能であると推察される。

魚類の生息に配慮した塩性湿地の保全と再生

近年、涸沼を含め、国内の塩性湿地は護岸整備や干拓などの人為的な環境改変がすすみ、一部の地域では様々な動植物の生息・生育場所の確保を目的とした塩性湿地の再生活動が行われはじめている。しかし、魚類に関しては基礎的な知見も不足していたことから、適切な保全・再生方策は、これまで立案することも難しい状況にあった。本研究により、涸沼の塩性湿地は魚類の餌場や避難場所として機能しており、様々な魚類の生息場所となっていることが明らかになった。また、塩性湿地では裸地とは異なる独自の魚類群集が形成されていることもわかった。したがって、塩性湿地の劣化・消失は、これらの多くの魚類から生息場所を直接的に奪うことになり、個体群の大幅な減少や消滅が懸念される。そのため、残存する塩性湿地の保全は最も優先すべき課題であると言える。さらに、本研究では、魚類がクリークの上流部、下流部、湿地前縁部という微小生息場所を使い分けており、クリークの存在とそれに起因する環境傾斜が、塩性湿地全体の種多様性の維持に大きく貢献していることが判明した。したがって、今後、魚類の生息に配慮した塩性湿地の保全を行う場合には、クリークを含む多様な環境を良好に維持することが特に重要であると思われる。また、塩性湿地の再生方策を立案する際には、クリークをあらかじめ設計することで多様な生息空間を確保し、魚類の種多様性を促進させることなども考慮する必要がある。

謝辞

本研究を行う機会を与えていただくとともに、研究計画から博士論文の作成に至るまで終始徹底した御検討と丁寧な御指導を賜りました東京大学大学院農学生命科学研究科生圏システム学専攻水域保全学研究室の佐野光彦教授に心より御礼申し上げます。茨城大学広域水圏環境科学教育研究センターの加納光樹准教授には、常日頃から、研究にとどまらず様々な面で御指導をいただきました。水域保全学研究室の岡本 研准教授と青木 茂助教には研究を進めるうえで、大変貴重な御指摘を賜りました。同研究科水圏生物科学専攻水産資源学研究室の大竹二雄教授と山川 卓准教授には本論文の御校閲をしていただきました。ここに、厚く御礼申し上げます。

本研究を実施するにあたり、茨城大学広域水圏環境科学教育研究センターの施設と様々な設備を利用させていただきました。同センターの中里亮治准教授、山口直文助教、荻部甚一助教には、研究上の様々な便宜をはかっていただくとともに、数々の御助言を賜りました。また同センター事務職員の坂本京子氏と塩入優子氏には、施設の利用に際して御支援をいただきました。皆様に心から御礼申し上げます。

茨城大学理学部の森野 浩名誉教授、東京大学大気海洋研究所海洋生物資源部門の猿渡敏郎助教、ふじのくに地球環境史ミュージアムの渋谷浩一博士、茨城県漁政課の荒山和則博士、財団法人自然環境研究センターの諸澤崇裕博士、東邦大学理学部東京湾生態系研究センターの中山聖子氏、ミュージアムパーク茨城県自然博物館の増子勝男氏、茨城県水産試験場内水面支場の根本隆夫氏、南相馬市博物館の稲葉 修氏には、研究を進めるうえで貴重な御助言を賜りました。皆様に厚く御礼申し上げます。

本研究を行うにあたり、大湊沼漁業協同組合と茨城県漁政課の方々には、採集調査の許可を快諾していただきました。また、調査を温かく見守って下さった地元漁業関係者の方々に心より感謝いたします。

野外調査を行う際には、水域保全学研究室の碓井星二博士と百成 渉氏、茨城大学広域水圏環境科学教育研究センターの柴田真生氏、井垣勇太氏、遠藤友樹氏、瀬谷将宣氏、小沼亮介氏、豊田大晃氏、平山拓弥氏に多大な御協力をいただきました。

東京大学大学院農学生命科学研究科水圏生物科学専攻水族生理学研究室の進士淳平博士、水域保全学研究室の碓井星二博士、金井貴弘博士、田中裕一博士、川井田 俊氏、上野真太郎氏、青木友寛氏、青山 光氏、小山楓太氏、山本正岳氏、柳原和彦氏、片岡優理氏、丸山智朗氏をはじめ、研究室に在籍する皆様には、常日頃から数多くの御助言や励ましの御言葉をいただきました。皆様に深く感謝いたします。

最後に、長年にわたる学生生活を支えてくれた家族に感謝いたします。

引用文献

- Able KW, Nemerson DM, Light PR, Bush RO. Initial response of fishes to marsh restoration at former salt hay farm bordering Delaware Bay. In: Weinstein MP, Kreeger DA (eds). *Concepts and controversies in tidal marsh ecology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 2000; 749–773.
- Adam P. *Saltmarsh ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 1990.
- Aronson RB, Heck, KL. Tethering experiments and hypothesis testing in ecology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995; **121**: 307–309.
- Asahina S. *Mortonagrion hirosei*, the last new dragonfly from Japan? *Kontyu* 1972; **40**: 11–16.
- 阿須間幸男, 堀江美紀, 石井 亮, 三浦啓吾, 大嶋和雄. 茨城県涸沼の環境資源. 茨城大学地域総合研究所年報 1998; **31**: 1–21.
- Awaji M, Hanyu I. Annual reproductive cycle of the wild type medaka. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1987; **53**: 959–965.
- Ayvazian SG, Deegan LA, Finn JT. Comparison of habitat use by estuarine fish assemblages in the Acadian and Virginian zoogeographic provinces. *Estuaries* 1992; **15**: 368–383.
- Baker R, Sheaves M. Shallow-water refuge paradigm: conflicting evidence from tethering experiments in a tropical estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2007; **349**: 13–22.
- Banikas EM, Thompson JS. Predation risk experienced by mummichog, *Fundulus heteroclitus*, in intertidal and subtidal salt marsh habitats. *Estuaries Coasts* 2012; **35**: 1346–1352.
- Barry JP, Yoklavich MM, Cailliet GM, Ambrose DA, Antrim BS. Trophic ecology of the

- dominant fishes in Elkhorn Slough, California, 1974–1980. *Estuaries* 1996; **19**: 115–138.
- Boesch DF, Turner RE. Dependence of fishery species on salt marshes: the role of food and refuge. *Estuaries* 1984; **7**: 460–468.
- Bretsch K, Allen, DM. Tidal migrations of nekton in salt marsh intertidal creeks. *Estuaries Coasts* 2006; **29**: 474–486.
- Cattrijsse A, Hampel H. European intertidal marshes: a review of their habitat functioning and value for aquatic organisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2006; **324**: 293–307.
- Chapman VJ. *Salt marshes and salt deserts of the world*. Lenoard Hill, London. 1960.
- Chapman VJ. *Coastal vegetation*, 2nd edn. Pergamon Press, Oxford. 1976.
- Connolly RM, Dalton A, Bass DA. Fish use of an inundated saltmarsh flat in a temperate Australian estuary. *Aust. J. Ecol.* 1997; **22**: 222–226.
- Corman SS, Roman CT. Comparison of salt marsh creeks and ditches as habitat for nekton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2011; **434**: 57–66.
- Craig JK, Crowder LB. Factors influencing habitat selection in fishes with a review of marsh ecosystems. In: Weinstein MP, Kreeger DA (eds). *Concepts and controversies in tidal marsh ecology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 2000; 241–266.
- Desmond JS, Zedler JB, Williams GD. Fish use of tidal creek habitats in two southern California salt marshes. *Ecol. Eng.* 2000; **14**: 233–252.
- 道津喜衛. アシシロハゼの生態・生活史. 長崎大学水産学部研究報告 1959; **8**: 196–201.
- Green BC, Smith DJ, Earley SE, Hepburn LJ, Underwood GJC. Seasonal changes in community composition and trophic structure of fish populations of five salt marshes along the Essex coastline, United Kingdom. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2009; **85**: 247–

256.

Hackney CT, Burbank WD, Hackney OP. Biological and physical dynamics of a Georgia tidal creek. *Chesapeake Sci.* 1976; **17**: 271–280.

Halpin PM. Habitat use patterns of mummichog, *Fundulus heteroclitus*, in New England. *Estuaries* 1997; **20**: 618–625.

Halpin PM. Habitat use by an intertidal salt-marsh fish: tradeoffs between predation and growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2000; **198**: 203–214.

Hampel H, Cattijisse A. Temporal variation in feeding rhythms in a tidal marsh population of the common goby *Pomatoschistus microps* (Kroyer, 1838). *Aquat. Sci.* 2004; **66**: 315–326.

原田茂樹, 中村幹雄, 國井秀伸. 宍道湖のヨシ帯におけるマクロベントス群集多様性の季節変化. 汽水域研究 1997; **4**: 11–18.

原田慈雄. ハゼ類—ウキゴリ属の多様な生活史と個体発生の進化. 「稚魚学—多様な生理生態を探る」(田中 克, 田川正朋, 中山耕至編) 生物研究社, 東京. 2008; 43–51.

Harvey BC, Stewart AJ. Fish size and habitat depth relationships in headwater streams. *Oecologia* 1991; **87**: 336–342.

Hecht T, van der Lingen CD. Turbidity-induced changes in feeding strategies of fish in estuaries. *S. Afr. J. Zool.* 1992; **27**: 95–107.

Heck KL, Thoman TA. Experiments on predator-prey interactions in vegetated aquatic habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1981; **53**: 125–134.

平井幸弘. 海跡湖の湖岸低地および沿岸帯における環境変化. 地質学論集 1993; **39**: 117–128.

Hobson ES. Feeding relationships of teleostean fishes on coral reefs in Kona, Hawaii. *Fish.*

- Bull.* 1974; **72**: 915–1031.
- Hollingsworth A, Connolly RM. Feeding by fish visiting inundated subtropical salt marsh. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2006; **336**: 88–98.
- Horinouchi M. Distribution patterns of benthic juvenile gobies in and around seagrass habitats: effectiveness of seagrass shelter against predators. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2007; **72**: 657–664.
- Horinouchi M, Kume G, Yamaguchi A, Toda K, Kurata K. Food habits of small fishes in a common reed *Phragmites australis* belt in Lake Shinji, Shimane, Japan. *Ichthyol. Res.* 2008; **55**: 207–217.
- Horinouchi M, Sano M. Food habits of fishes in a *Zostera marina* bed at Aburatsubo, central Japan. *Ichthyol. Res.* 2000; **47**: 163–173.
- Horinouchi M, Tongnunui P, Furumitsu K, Nakamura Y, Kanou K, Yamaguchi A, Okamoto K, Sano M. Food habits of small fishes in seagrass habitats in Trang, southern Thailand. *Fish. Sci.* 2012; **78**: 577–587.
- 百成 渉, 柴田真生, 加納光樹, 碓井星二, 金子誠也, 佐野光彦. 茨城県北浦の沖帯から沿岸帯におけるヌマチチブ仔稚魚の生息場所利用と食性. 日本水産学会誌 2016; **82**: 2–11.
- 茨城県生活環境部環境政策課. 「茨城県版レッドデータブックー茨城における絶滅のおそれのある野生生物（動物編）」茨城県生活環境部環境政策課, 水戸. 2016.
- 茨城町史編さん委員会. 「茨城町史ー地誌編」茨城町, 茨城. 1993.
- 茨城町史編さん委員会. 「茨城町史ー通史編」茨城町, 茨城. 1995.
- 猪狩健太, 遠藤友樹, 金子誠也, 碓井星二, 加納光樹. 茨城県北浦のヨシ帯において小型定置網で採集された魚類の季節変動. 日本生物地理学会会報 2015; **70**:

113–122.

井上友美, 松川 寛. 瀬沼の水質に関する研究 (1) —湖岸部における汚染について—. 茨城大学教育学部紀要 (自然科学) 2006; **55**: 75–87.

Inoue T, Suda Y, Sano M. Food habits of fishes in the surf zone of a sandy beach at Sanrimatsubara, Fukuoka Prefecture, Japan. *Ichthyol. Res.* 2005; **52**: 9–14.

石井省三, 望月和男. 瀬沼の鳥類. 茨城県自然博物館第2次総合調査報告書 2001; 279–290.

Jin B, Fu C, Zhong J, Li B, Chen J, Wu J. Fish utilization of a salt marsh intertidal creek in the Yangtze River estuary, China. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2007; **73**: 844–852.

Jin B, Qin H, Xu W, Wu J, Zhong J, Lei G, Chen J, Fu C. Nekton use of intertidal creek edges in low salinity salt marshes of the Yangtze River estuary along a stream-order gradient. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2010; **88**: 419–428.

鎌田磨人, 小倉洋平. 那賀川汽水域における塩性湿地植物群落のハビタット評価. 応用生態工学 2006; **8**: 245–261.

Kaneko S, Kanou K, Sano M. Food habits of salt marsh fishes in Lake Hinuma, Ibaraki Prefecture, central Japan. *Fish. Sci.* 2016; **82**: 631–637.

金子誠也, 碓井星二, 百成 渉, 加納光樹, 増子勝男, 鎌田洸一. 標本記録に基づく 1960 年代の茨城県瀬沼の魚類相. 日本生物地理学会会報 2011; **66**: 173–182.

環境省自然環境局. 第7回自然環境保全基礎調査. 浅海域生態系 (干潟調査) 業務報告書 2007.

環境省自然環境局. 「レッドデータブック 2014—日本の絶滅のおそれのある野生生物—4 汽水・淡水魚類」ぎょうせい, 東京. 2015.

Kanou K, Kohno H, Tongnunui P, Kurokura H. Larvae and juveniles of two engraulid species, *Thryssa setirostris* and *Thryssa hamiltonii*, occurring in the surf zone at Trang,

- southern Thailand. *Ichthyol. Res.* 2002; **49**: 401–405.
- 加納光樹, 小池 哲, 河野 博. 東京湾内湾の干潟域の魚類相とその多様性. 魚類学雑誌 2000; **47**: 115–129.
- Kanou K, Sano M, Kohno H. A net design for estimating the vertical distribution of larval and juvenile fishes on a tidal mudflat. *Fish. Sci.* 2004a; **70**: 713–715.
- Kanou K, Sano M, Kohno H. Food habits of fishes on unvegetated tidal mudflats in Tokyo Bay, central, Japan. *Fish. Sci.* 2004b; **70**: 978–987.
- Kanou K, Sano M, Kohno H. Ontogenetic diet shift, feeding rhythm, and daily ration of juvenile yellowfin goby *Acanthogobius flavimanus* on a tidal mudflat in the Tama River estuary, central Japan. *Ichthyol. Res.* 2005; **52**: 319–324.
- 加瀬林成夫, 中野 勇. 霞ヶ浦におけるワカサギの漁業生物学的研究－VI. 茨城県霞ヶ浦北浦水産振興場調査研究報告 1960; **6**: 1–48.
- 川那部浩哉, 水野信彦, 細谷和海. 「日本の淡水魚(改訂版)」山と溪谷社, 東京. 2001.
- Kennish MJ. Coastal salt marsh systems in the U. S.: a review of anthropogenic impacts. *J. Coast. Res.* 2001; **17**: 731–748.
- Kimball ME, Able KW. Tidal utilization of nekton in Delaware Bay restored and reference intertidal salt marsh creeks. *Estuaries Coasts* 2007; **30**: 1075–1087.
- 木村昭一, 木村妙子. 三河湾および伊勢湾河口域におけるアシ原湿地の腹足類相. 日本ベントス学会誌 1999; **54**: 44–56.
- 吉良竜夫. ヨシの生態おぼえがき. 琵琶湖研究所所報 1991; **9**: 29–37.
- Kleypas J, Dean JM. Migration and feeding of the predatory fish, *Bairdiella chrysura* Lacepede, in an intertidal creek. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1983; **72**: 199–209.
- Kneib RT. The role of tidal marshes in the ecology of estuarine nekton. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 1997; **35**: 163–220.

- Kneib RT, Stiven AE. Growth, reproduction, and feeding of *Fundulus heteroclitus* (L.) on a North Carolina salt marsh. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1978; **31**: 121–140.
- 小林四朗. 「生物群集の多変量解析」 蒼樹書房, 東京. 1995.
- 国土交通省湾港局. 海の自然再生ハンドブックーその計画・技術・実践ー第 2 巻 干潟編. ぎょうせい, 東京. 2003.
- 国土交通省中国地方整備局. 宍道湖西岸のヨシ原再生. 国土交通省中国地方整備局, 出雲. 2004.
- 栗原 康. 「河口・沿岸域の生態学とエコテクノロジー」 東海大学出版会, 秦野. 1988.
- Laffaille P, Feunteun E, Lefeuvre JC. Composition of fish communities in a European macrotidal salt marsh (the Mont Saint-Michel Bay, France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2000; **51**: 429–438.
- Laffaille P, Lefeuvre JC, Schricke MT, Feunteun E. Feeding ecology of 0-group sea bass, *Dicentrarchus labrax*, in salt marshes of Mont Saint Michel Bay (France). *Estuaries* 2001; **24**: 116–125.
- Le Quesne, WJF. Nekton utilization of intertidal estuarine marshes in the Knysna estuary. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.* 2000; **55**: 205–214.
- Manderson JP, Pessutti J, Hilbert JG, Juanes F. Shallow water predation risk for a juvenile flatfish (winter flounder; *Pseudopleuronectes americanus*, Walbaum) in a northwest Atlantic estuary. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2004; **304**: 137–157.
- 丸茂恵右, 横田瑞郎. 貧酸素水塊の形成および貧酸素の生物影響に関する文献調査. 海洋生物環境研究所研究報告 2012; **15**: 1–21.
- 増子勝男, 浜田篤信. 瀬沼および瀬沼川の魚類. 茨城県自然博物館第 2 次総合調査報告書 2001; 291–302.
- Mathieson S, Cattrijsse A, Costa MJ, Drake P, Elliott M, Gardner J, Marchand J. Fish

- assemblages of European tidal marshes: a comparison based on species, families and functional guilds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2000; **204**: 225–242.
- McIvor CC, Odum WE. Food, predation risk, and microhabitat selection in a marsh fish assemblage. *Ecology*. 1988; **69**: 1341–1351.
- McMahon EW, Johnson BJ, Ambrose WG. Diet and movement of the killfish, *Fundulus heteroclitus*, in a marine salt marsh assessed using gut contents and stable isotope analyses. *Estuaries* 2005; **28**: 966–973.
- Minello TJ, Zimmerman RJ, Medina R. The importance of edge for natant macrofauna in a created salt marsh. *Wetlands* 1994; **14**: 184–198.
- Mitsch WJ, Gosselink JG. *Wetlands*, 5th edn. John Wiley and Sons, Inc., Hoboken. 2015.
- Morton RM, Pollock BR, Beumer JP. The occurrence and diet of fishes in a tidal inlet to a salt marsh in southern Moreton Bay, Queensland. *Aust. J. Ecol.* 1987; **12**: 217–237.
- 中坊徹次. 「日本産魚類検索-全種の同定 (第三版)」 東海大学出版会, 秦野. 2013.
- 中村 誠. ジュズカケハゼの生態に関する研究－1 ジュズカケハゼの初期発生. 茨城県内水面水産試験場調査研究報告 1986; **23**: 287–291.
- Nakamura Y, Horinouchi M, Nakai T, Sano M. Food habits of fishes in a seagrass bed on a fringing coral reef at Iriomote Island, southern Japan. *Ichthyol. Res.* 2003; **50**: 15–22.
- 中村智幸, 片野 修, 山本祥一朗. コクチバスによる在来魚への捕食圧を軽減する水草帯の効果. 水産増殖 2004; **52**: 287–291.
- Nakamura Y, Sano M. Is there really lower predation risk for juvenile fishes in a seagrass bed compared with an adjacent coral area? *Bull. Mar. Sci.* 2004; **74**: 477–482.
- Nakane Y, Suda Y, Hayakawa Y, Ohtomi J, Sano M. Predation pressure for a juvenile fish on an exposed sandy beach: comparison among beach types using tethering

- experiments. *La Mer* 2009; **46**: 109–115.
- Nakane Y, Suda Y, Sano M. Food habits of fishes on an exposed sandy beach at Fukiagehama, South-West Kyushu Island, Japan. *Helgol. Mar. Res.* 2011; **65**: 123–131.
- 中島 淳, 江口勝久, 乾 隆帝, 西田高志, 中谷裕也, 鬼倉徳雄, 及川 信. 宮崎県北川の河川感潮域に造成した人工ワンドにおける魚類, カニ類, 甲虫類の定着状況. *応用生態工学* 2008; **11**: 183–193.
- Nanami A, Saito H, Akita T, Motomatsu K, Kuwahara H. Spatial distribution and assemblage structure of microbenthic invertebrates in a brackish lake in relation to environmental variables. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2005; **63**: 167–176.
- Nanjo K, Kohno H, Nakamura Y, Horinouchi M, Sano M. Effects of mangrove structure on fish distribution patterns and predation risks. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2014; **461**: 216–225.
- Nanjo K, Kohno H, Sano M. Food habits of fishes in the mangrove estuary of Urauchi River, Iriomote Island, southern Japan. *Fish. Sci.* 2008; **74**: 1024–1033.
- Nanjo K, Nakamura Y, Horinouchi M, Kohno H, Sano M. Predation risks for juvenile fishes in a mangrove estuary: a comparison of vegetated and unvegetated microhabitats by tethering experiments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2011; **405**: 53–58.
- Natuhara Y, Kitano M, Goto K, Tsuchinaga T, Imai C, Tsuruho K, Takada H. Creation and adaptive management of a wild bird habitat on reclaimed land in Osaka Port. *Landsc. Urban. Plan.* 2005; **70**: 283–290.
- Nemerson DM, Able KW. Juvenile sciaenid fishes respond favorably to Delaware Bay marsh restoration. *Ecol. Eng.* 2005; **25**: 260–274.
- 根本 孝. 瀬沼川におけるワカサギ産卵場の形成時期の推定—河川構築物の下流域における産卵動向—. 茨城県内水面水産試験場研究報告 2012; **45**: 9–14.

- 根本隆夫. シジミ漁業の概要：涸沼. 「日本のシジミ漁業 その現状と問題点」（中村幹雄編）たたら書房, 安来. 2000; 113–127.
- 沖山宗雄. 「日本産稚魚図鑑（第二版）」東海大学出版会, 秦野. 2014.
- Paterson AW, Whitfield AK. Do shallow-water habitats function as refugia for juvenile fishes? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2000a; **51**: 359–364.
- Paterson AW, Whitfield AK. The ichthyofauna associated with an intertidal creek and adjacent eelgrass beds in the Kariega Estuary, South Africa. *Env. Biol. Fish.* 2000b; **58**: 145–156.
- Paterson AW, Whitfield AK. The fishes associated with three intertidal salt marsh creeks in a temperate southern African estuary. *Wetl. Ecol. Manag.* 2003; **11**: 305–315.
- Peterson CH, Black R. An experimentalist's challenge: when artifacts of intervention interact with treatment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1994; **111**: 289–297.
- Quan W, Ni Y, Shi L, Chen Y. Composition of fish communities in an intertidal salt marsh creek in the Changjiang River estuary, China. *Chin. J. Oceanol. Limnol.* 2009; **27**: 806–815.
- Rozas LP, Hackney CT. Use of oligohaline marshes by fishes and macrofaunal crustaceans in North Carolina. *Estuaries* 1984; **7**: 213–224.
- Rozas LP, Minello TJ. Nekton use of salt marsh, seagrass, and nonvegetated habitats in a south Texas (USA) estuary. *Bull. Mar. Sci.* 1998; **63**: 481–501.
- Rozas LP, Odum WE. Use of tidal freshwater marshes by fishes and macrofaunal crustaceans along a marsh stream-order gradient. *Estuaries* 1987; **10**: 36–43.
- Ruiz GM, Hines AH, Posey MH. Shallow water as a refuge habitat for fish and crustaceans in non-vegetated estuaries: an example from Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1993; **99**: 1–16.

Rypel AL, Layman CA, Arrington DA. Water depth modifies relative predation risk for a motile fish taxon in Bahamian tidal creeks. *Estuaries Coasts* 2007; **30**: 518–525.

坂本陽一, 國井秀伸, 中村幹雄. 宍道湖のヨシ帯とマクロベントス. 汽水湖研究 1995; **4**: 68–72.

Salgado J, Costa MJ, Cabral H, Deegan L. Comparison of the fish assemblages in tidal salt marsh creeks and in adjoining mudflat areas in the Tejo estuary (Portugal). *Cah. Biol. Mar.* 2004; **45**: 213–224.

Sano M, Shimizu M, Nose Y. Feeding relationships of teleostean reef fishes in Okinawa Island, southern Japan. *Univ. Mus. Univ. Tokyo Bull.* 1984; **25**: 1–128.

猿渡敏郎. シラウオー汽水域のしたたかな放浪者. 「川と海を回遊する淡水魚ー生活史と進化ー」(後藤 晃, 塚本勝巳, 前川光司編) 東海大学出版会, 秦野. 1994; 74–85.

猿渡敏郎, 小藤一弥, 田中宏典, 金高卓二, 齋藤伸輔. 魚類の生息環境としての汽水湖ー茨城県涸沼を例に. 「魚類環境生態学入門ー溪流から深海まで, 魚と棲みかのインターアクションー」(猿渡敏郎編) 東海大学出版会, 秦野. 2006; 74–102.

佐々木直井, 伊東鎮雄. 海棲メダカの研究 I 野外観察. 動物学雑誌 1961a; **70**: 188–191.

佐々木直井, 伊東鎮雄. 海棲メダカの研究 II 淡水メダカの海水適応. 動物学雑誌 1961b; **70**: 192–195.

Sato M. Anthropogenic decline of the peculiar fauna of estuarine mudflats in Japan. *Plankton Benthos Res.* 2010; **5**: 202–213.

Savino JF, Stein RA. Predator-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1982; **111**: 255–

- 佐原雄二, 細見正明. 「現代日本生物誌 10 メダカとヨシ」 岩波書店, 東京. 2003.
- Smith KJ, Able KW. Dissolved oxygen dynamics in salt marsh pools and its potential impacts on fish assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2003; **258**: 223–232.
- 高崎文世, 伊藤 亮, 向井貴彦, 古屋康則. 揖斐川下流域のヨシ群落周辺干潟における魚類相. 伊豆沼・内沼研究報告 2008; **2**: 35–50.
- 高安克己. 「汽水域の科学 中海・宍道湖を例として」 たたら書房, 米子. 2001.
- 竹山佳奈, 木村賢史, 上村了美, 吉田 潤, 中瀬浩太, 古川恵太, 鎌田弘行. 運河域の干潟上に造成したタイドプールの生物生息効果. 土木学会論文集 2013; **69**: 1030–1035.
- Talley DM. Ichthyofaunal utilization of newly-created versus natural salt marsh creeks in Mission Bay, California. *Wetl. Ecol. Manag.* 2000; **8**: 117–132.
- 寺尾 修. 野生メダカの生態. 遺伝 1985; **39**: 47–50.
- Thomas BE, Connolly RM. Fish use of subtropical saltmarshes in Queensland, Australia: relationships with vegetation, water depth and distance onto the marsh. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2001; **209**: 275–288.
- Thompson JS. Size-selective foraging of adult mummichog, *Fundulus heteroclitus*, intertidal and subtidal habitats. *Estuaries Coasts* 2015; **38**: 1535–1544.
- 富室孝仁, 秋吉英雄. 斐伊川河口域のヨシ帯における幼魚（仔魚・稚魚・若魚）の出現種と季節変化について. ホシザキグリーン財団研究報告 2007; **10**: 289–297.
- 富永 敦. 北浦潮来地先における 1980 年頃と 2007 年のワカサギとシラウオ産卵状況の比較. 茨城県内水面水産試験場研究報告 2009; **42**: 15–19.
- 戸澤秀壽, 中澤悦三. 涸沼に於ける魚類相. 茨城大学文理学部紀要（自然科学）

1955; **5**: 28–34.

辻 幸一. 小櫃川河口干潟の魚類－特に河口干潟の利用と生活について. 千葉県木更津市小櫃川河口干潟の研究 I, 東邦大学理学部海洋生物学的研究室・千葉県生物学会, 東京. 1980; 1–42.

辻井達一, 加納光樹, 中山聖子, 飯島明子, 今 孝悦, 小林 光, 佐々木美貴. 人工淡水池への海水導入による湿地生物群集の再生: 東京湾岸埋立地でのケーススタディ. 平成 23 年度河川整備基金助成事業報告書 2012.

辻井達一, 加納光樹, 中山聖子, 多留聖典, 飯島明子, 小林 光, 佐々木美貴. 底生生物の生息基盤となる干潟微小環境の修復法の開発に関する研究. 平成 21 年度河川整備基金助成事業報告書 2010.

宇多高明, 平田 正, 櫻井 隆, 竹廣 学, 今村史子, 城野裕介. 涸沼における湖岸植生帯再生のモニタリング調査. 水工学論文集 2010; **54**: 1507–1512.

宇多高明, 照沼孝雄, 見澤正勝, 熊谷明子, 新沢 丘, 内田 肇. 湖岸植生帯の新しい再生手法－茨城県涸沼の例－. 河川技術論文集 2005; **11**: 511–516.

Veiga P, Vieira L, Bexiga C, Sá L, Erzini K. Structure and temporal variations of fish assemblages of the Castro Marim salt marsh, southern Portugal. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2006; **70**: 27–38.

Verdiell-Cubedo D, Torralva M, Andreu-Soler A, Oliva-Paterna FJ. Effects of shoreline urban modification on habitat structure and fish community in littoral areas of a Mediterranean coastal lagoon (Mar Menor, Spain). *Wetlands* 2012; **32**:631–641.

和田恵次, 西平守孝, 風呂田利夫, 野島 哲, 山西良平, 西川輝昭, 五嶋聖治, 鈴木孝男, 加藤 真, 島村賢正, 福田 宏. 日本の干潟海岸とそこに生息する底生動物の現状. *WWF Japan Science Report* 1996; **3**: 1–182.

渡辺 彰, 柴田規夫, 林 豊, 二見肇彦, 鈴木 光, 水島澄夫, 有賀 度, 工藤孝

浩, 勝野武彦. 横浜市野島水路におけるヨシ原復元実験について (II). 日本緑化工学会誌 2002; **28**: 236–239.

渡辺 彰, 鈴木 光, 柴田規夫, 林 豊, 水島澄夫, 二見肇彦, 工藤孝浩, 勝野武彦. 横浜市野島水路におけるヨシ原復元実験について. 日本緑化工学会誌 2000; **25**: 461–464.

Williams GD, Zedler JB. Fish assemblage composition in constructed and natural tidal marshes of San Diego Bay: relative influence of channel morphology and restoration history. *Estuaries* 1999; **22**: 702–716.

山崎幸夫. 天然魚の成育場「汽水湖潤沼」に放流した人工種苗の放流効果. 「スズキと生物多様性–水産資源生物学の新展開」(田中 克, 木下 泉編) 恒星社厚生閣, 東京. 2002; 32–43.

柚原 剛, 高木 俊, 風呂田利夫. 東京湾における塩性湿地依存性の絶滅危惧種ベントスの分布特性. 日本ベントス学会誌 2016; **70**: 50–64.

柚原 剛, 多留聖典, 風呂田利夫. 東京湾における干潟ベントスの分布と希少種を含む生物多様性保全における人工水路の重要性. 日本ベントス学会誌 2013; **68**: 16–27.

Zimmerman RJ, Minello TJ. Densities of *Penaeus aztecus*, *Penaeus setiferus*, and other natant macrofauna in a Texas salt marsh. *Estuaries* 1984; **7**: 421–433.