

博士論文

魚類の生息場所としてのヨシ帯の機能

2015

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

碓井 星二

Seiji Usui

指導教員

東京大学教授 佐野光彦

目次

第1章 緒言	1
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	6
第2章 ヨシ帯における魚類の分布様式	7
2-1 ヨシ帯前縁における分布様式	9
2-1-1 材料と方法	8
2-1-2 結果	12
2-1-3 考察	16
図表	22
2-2 ヨシ帯の内部における分布様式	29
2-2-1 材料と方法	29
2-2-2 結果	32
2-2-3 考察	35
図表	39
第3章 餌場としてのヨシ帯の機能	47
3-1 ヨシ帯での魚類の餌利用パターン	48
3-1-1 材料と方法	48
3-1-2 結果	51
3-1-3 考察	54
図表	56
3-2 ヨシ帯の有無での餌生物の現存量と魚類の成長	59
3-2-1 材料と方法	60
3-2-2 結果	63
3-2-3 考察	66
図表	68
第4章 捕食者からの避難場としてのヨシ帯の機能	78
4-1 材料と方法	79
4-2 結果	81
4-3 考察	82
図表	85

第5章	ヨシ帯における護岸造成が魚類群集に及ぼす影響	91
5-1	材料と方法	92
5-2	結果	95
5-3	考察	98
	図表	103
第6章	魚類の生息場としての造成ヨシ帯の評価	112
6-1	材料と方法	113
6-2	結果	118
6-3	考察	122
	図表	126
第7章	総合考察	135
7-1	魚類の出現様式	135
7-2	魚類の生息場所としてのヨシ帯の機能	136
7-3	ヨシ帯の保全	137
	要約	140
	謝辞	146
	引用文献	148

第1章 緒言

1-1 背景と目的

ヨシ *Phragmites australis* は世界各地の温帯から熱帯にかけての湿地に広く分布する抽水植物であり、湖沼や河川の岸際に形成される抽水植物群落の主要な構成種となっている (Ostendorp, 1989; 吉良, 1991; Mckee and Richards, 1996; Saltonstall, 2002). 本論文では、このような抽水植物群落をヨシ帯と呼ぶことにする.

ヨシ帯は湖岸の侵食防止や水質浄化に役立つほか (吉良, 1991; Wathugala et al., 1987; 桜井, 1990) 動植物プランクトンや底生無脊椎動物などによる生物生産の盛んな場であることが知られている (Dvořak and Best, 1982; 平井, 1993; Hargeby et al., 1994). また、ヨシ帯やその周辺水域は、古くから水産有用種を含む様々な魚類の生息場所や成育場となっていると考えられてきた (平井, 1970; 川前, 1991; 山本・遊磨, 1999, Okun et al., 2005, Horinouchi et al., 2008; 碓井ら, 2008; 藤原ら, 2011). このためヨシ帯の周辺では、定置網やうなぎ筒などを用いた漁業が頻繁に行われている.

このように、多くの魚類がヨシ帯周辺に出現することが知られており、この理由としては次の二つが考えられている. 1) ヨシ帯には餌生物が多く存在していることから魚類の餌場となっている, 2) ヨシの茎や根の複雑な構造が小型魚にとって捕食者からの避難場として機能している. しかしながら、これらの仮説について直接的な検証は行われておらず、実際にヨシ帯が魚類の生息場として、どのような機能を有しているのかについてはよくわかっていない. さ

らに言うならば、日本国内では、ヨシ帯に出現する魚類について、群集レベルで行った研究はほとんどなく、ヨシ帯に出現するごく一部の魚種の生態しか調べられていない。そのため、そもそもヨシ帯にどのような魚種がいつ、どのような個体数密度で出現するのかといった基礎的な知見でさえほとんどないのが現状である。

ヨシ帯が存在する平野部の湿地は、人間の経済活動や開発の影響を受けやすい場所であり、近年、農地拡大や都市化による干拓、埋立て、護岸整備、人為的な水位管理などによって、世界各地のヨシ帯は急速に消失しつつある (Ostendorp, 1989; Dugan, 1990; Crivelli et al., 1995; Shay et al., 1999; Lewin et al., 2004)。1960年代以降、日本各地のヨシ帯の面積も著しく縮小し続けており (Sakurai, 1990; 平井, 1993; 宮脇ら, 2004; 西野ら, 2005; Horinouchi et al., 2008)、このことが生物群集に多大な影響を及ぼしてきたと言われている (Ostendorp, 1989)。このような中で、現在、ヨシ帯を保全・再生する活動が行政や市民団体により盛んに行われているが、保全を実施するうえで、魚類の生息場所としてヨシ帯がどのような機能を果たしているのか、また、どのような魚類にとって重要な生息場であるのかといった基礎的なデータが不足しており、適切なヨシ帯の保全・再生計画の立案が難しい状態にある。

そこで本研究では、ヨシ帯の魚類群集構造を明らかにするとともに、ヨシ帯に魚類の餌場としての機能や、捕食者からの避難場としての機能があるかどうかについて検証を行った。そのうえで、魚類の生息場所としての、効果的なヨシ帯の保全・再生方策の提案を行うことを目的とした。

1-2 調査地の概要

本研究では、茨城県南東部から千葉県北東部に位置する霞ヶ浦を調査地とした。霞ヶ浦は、西浦、北浦、外浪逆浦、北利根川、鰯川、常陸利根川を合わせた水域の総称であり、その面積は 220 km^2 と琵琶湖に次いで国内第2位の湖である。水際線は約 252 km と琵琶湖 (235 km) よりも長く、また、平野部に位置するために流域面積は 2157 km^2 と広く、茨城県全体の約 35% を占める。平均水深は約 4 m 、最大水深は約 7 m である。霞ヶ浦の西浦と北浦を流れ出た水は、それぞれ北利根川と鰯川を経て外浪逆浦で合わさり、さらに下流で常陸利根川を通じて利根川と合流し、太平洋に注いでいる。

かつて霞ヶ浦は潮の干満の影響を受ける汽水湖であったが、1963年に治水や塩害防止を目的として建設された常陸川水門の完成によって淡水化され、現在では年間を通して塩分 0.5 未満の淡水（日本陸水学会編，2005）であり、また、潮位差も観察されない。さらに1971年から治水および利水を主目的として開発事業が進められ、現在は湖のほぼ全周が垂直に切り立ったコンクリート護岸で築堤されている。この工事に伴ってヨシやマコモ、ガマなどの多くの水生植物が埋められたり、また設置された護岸に衝突・反射した波浪が岸近くの湖底を洗掘して水生植物を倒壊させたり、底質を変遷させたりと、湖岸のコンクリート護岸化は生物群集に大きな影響を及ぼす要因となっている（浜田，2000）。1970年代以降は水質汚濁も慢性化しており、2012年度のCOD年間平均値は北浦では 8.3 mg/L 、西浦では 7.5 mg/L 、常陸利根川では 8.0 mg/L で、湖水は茶色がかかり透明度が著しく低い状態になっている（環境省，2013）。これらの人為的環境

改変の影響によって、霞ヶ浦において沈水植物帯や浮葉植物帯はごく限られた保護区や人工回復環境下などでしかみられなくなり、また、抽水植物帯も流入河川の河口付近や入り江の湾入部などの波浪の影響を受けにくい場所に生育するのみとなっている。

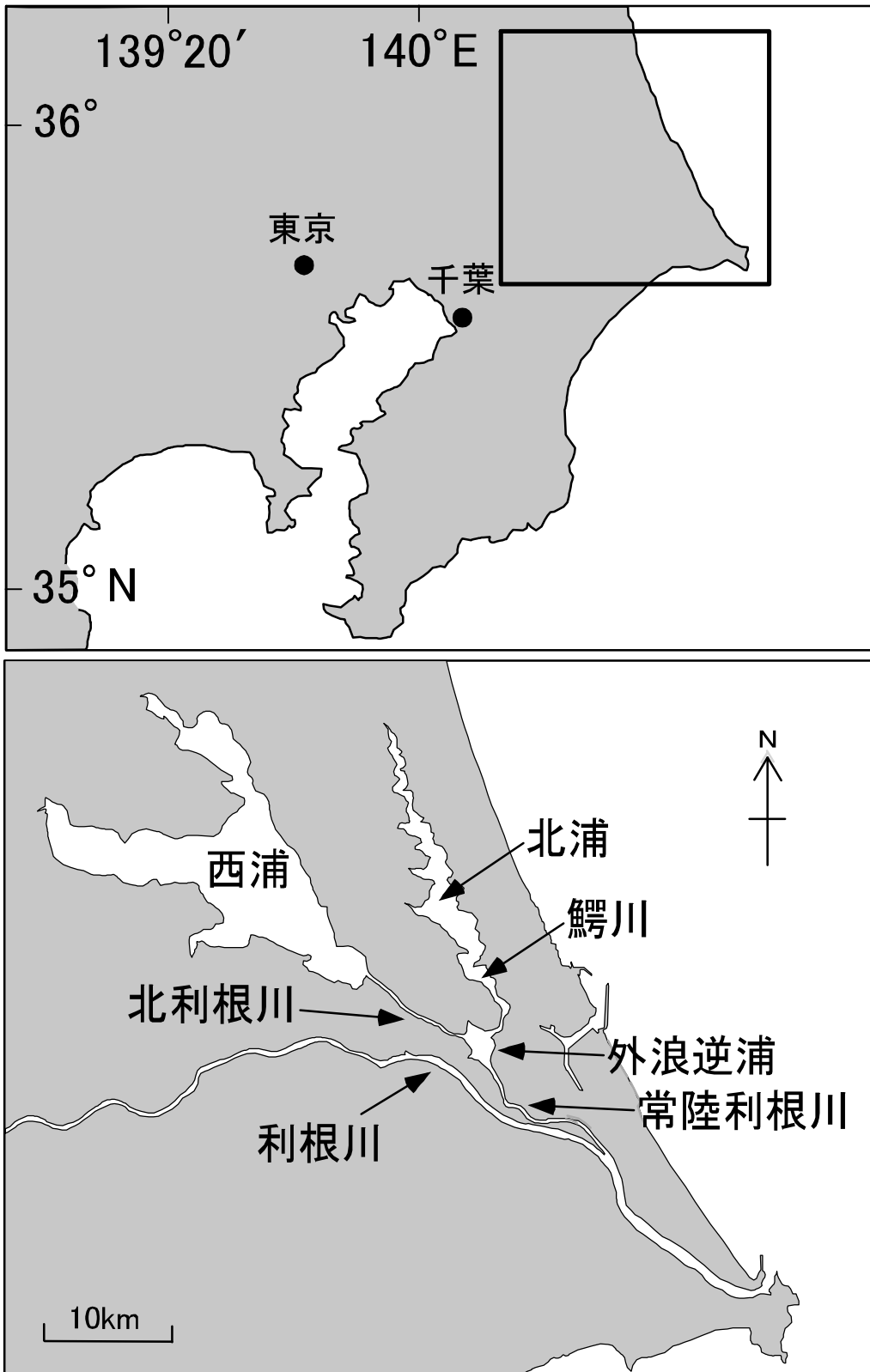


図 1-1. 調査地の霞ヶ浦

1-3 本論文の構成

本論文は 7 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、ヨシ帯の前縁と内部で魚類の採集を行い、どのような魚種がいつ、どのような個体数密度でヨシ帯に出現するのかについて明らかにした。

第 3 章では、魚類の餌場としてのヨシ帯の機能を明らかにするために、まず、ヨシ帯に出現する魚類の食性を調べ、魚類はどのような餌資源を利用しているかについて調べた。次いで、ヨシ帯の有無による餌資源量の違いを調べるとともに、ヨシ帯の存在が魚類の成長に及ぼす影響について、野外に設置したケージ内で魚類を飼育することによって調べた。

第 4 章では、捕食者からの避難場としてのヨシ帯の機能を明らかにするために、小型魚類への捕食圧がヨシの近傍とヨシのない開けた場所で異なるかどうかを野外実験により調べた。

第 5 章では、人為的環境改変がヨシ帯の魚類群集に及ぼす影響について、ヨシ帯と護岸帯での魚類群集構造の差異を調べることにより明らかにした。

第 6 章では、人工的に造成されたヨシ帯が魚類の生息場所として十分な機能を有しているかどうかを明らかにするために、造成ヨシ帯と自然ヨシ帯との間で魚類群集構造の比較を行った。群集構造に有意な差があった場合には、どのような環境の違いがその要因となっているのかを推定するために、ヨシ帯の傾斜、ヨシの密度、ヨシ帯の汀線の複雑さ、底質などを調べ、魚類の視点からみた場合の効果的なヨシ帯の造成手法について検討を行った。

第 7 章の総合考察においては、各章で明らかになった結果をとりまとめ、魚

類の生息場所としてのヨシ帯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、生物多様性保全や水産資源保護の観点から、湖沼ヨシ帯の保全・再生事業を進める際に留意すべき点について言及する。

第2章 ヨシ帯における魚類の分布様式

はじめに

湖沼や河川下流域の水生植物帯はさまざまな魚種の生息場や繁殖場になっており（平井, 1970）、また、仔稚魚が多く出現する場所でもある（Kneib and Stiven, 1978; Diehl, 1988, 1992, 1993; Jeppesen et al., 2006）。ヨーロッパ諸国の湖沼では、ヨシなどからなる抽水植物帯における魚類の行動研究がよく行われており、抽水植物帯は沈水植物帯よりも水中での構造的な複雑性が小さいものの、沈水植物帯と同じように魚類の餌場や捕食者からの避難場として機能していることが示唆されている（例えば, Lewin et al., 2004; Okun and Mehner, 2005a, b; Okun et al., 2005）。一方、日本国内の湖沼では、ヨシ帯がコイ *Cyprinus carpio* やフナ類、クルマサヨリ *Hyporhamphus intermedius* などの繁殖場や成育場になっていることが示されているものの（平井, 1970, 1971, 1972; 山本・遊磨, 1999; 西野・細谷, 2002; 西野・浜端, 2002; 鈴木ら, 2005; 碓井ら, 2010; 藤原ら, 2011a, b; 藤原・北田, 2011）、魚類によるヨシ帯の利用様式を群集レベルで定量的に調査した事例は、宍道湖やその周辺汽水域からわずかに報告されているにすぎない（富室・秋吉, 2007; Horinouchi et al., 2008）。そのため、湖沼のヨシ帯にどのような魚種が、生活史のどの段階で出現するのかといったことさえ、よくわかっていないのが実状である。

そこで本章では、ヨシ帯の前縁と内部において月ごとに魚類の定量採集を行い、出現する魚類の群集構造を明らかにした。

2-1 ヨシ帯の前縁における分布様式

はじめに

これまでの研究により，ヨシ帯の前縁部はコイやフナ類などの生息場となっていることが示されてきた (Lewin et al., 2004; Okun and Mehner, 2005a; 山本・遊磨, 1999; 西野・浜端, 2002; 碓井ら, 2010). しかしながら，魚類によるヨシ帯前縁の利用様式を群集レベルで調査した事例は非常に少なく，どのような魚類がヨシ帯前縁を生息場として利用しているのかについては，よくわかっていないのが実状である．そこで本節では，2009年4月から2011年3月の2年間に北浦のヨシ帯前縁において，小型地曳網による魚類の定量採集を行い，魚類の季節的出現の特徴を明らかにした．

2-1-1 材料と方法

調査地 本研究では，北浦の西岸に位置する宇崎^{うざき}で調査を実施した (図 2-1-1). 宇崎の調査地は入り江の湾入部に位置し，波浪の影響を受けにくい場所であり，湖岸線に沿って長さ 800 m 程度の大きなヨシ帯が存在している．また，水深は 1 m 以浅で，底質は砂泥であり，調査地点から 600 m の位置に小規模な河川 (雁通川) が流入している．

なお，本節ではヨシ群落近傍を遊泳する魚類についても調査対象としたため，ヨシ群落の際から沖に向けて 5 m までの水域をヨシ帯の前縁と定義した．

魚類の採集 ヨシ帯の前縁に出現する魚類の季節変化を明らかにするために，

2009年4月から2011年3月にかけて、宇崎のヨシ帯前縁（図2-1-1）において、毎月1回の頻度で日中に魚類の採集を行った。採集には小型地曳網（袖網長4 m、高さ1 m、目合2 mm × 2 mm；胴網部の長さ4 m、目合1 mm × 1 mm）を用い（Kanou et al., 2002）、Horinouch et al. (2008) によるヨシ帯での魚類定量採集法を参考にして曳網した。すなわち、袖網部の両端を2名が持って、網の開口幅を4 mにした状態で、水深1 m以浅の砂泥底表面をヨシ群落の前縁に沿って20 m、歩いて曳網した。各月の曳網回数は5回ずつとした。

採集物は現場でただちに10%ホルマリン溶液で固定し、研究室に持ち帰った。研究室では採集物から魚類のみを選別し、種の同定を行ったあと、個体数と標準体長（以下、体長）を計数・計測した。種の同定は主に沖山（2014）と中坊（2013）、百成ら（2012）に、また、魚種リストの科および種の配列、標準和名、学名は中坊（2013）に従った。ただし、従来、トウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR（明仁ら、2000）とされていた種については、中坊（2013）で分類が細分化されたが、霞ヶ浦で採集したものに該当する種は未記載であることから、本研究ではヨシノボリ属の一種 *Rhinogobius* sp.として扱った。体長の計測はデジタルノギスを用いて0.1 mmの精度で行った。仔稚魚の発育段階区分は原則としてKendall et al. (1984)に従い、仔魚（卵黄囊仔魚、上屈前仔魚、上屈中仔魚、上屈後仔魚）、稚魚、成魚に区分し、成魚期と稚魚期との境界は生殖腺の成熟の有無で判断した。

水質環境調査は、魚類採集の終了時に実施し、約4 m間隔で選定した5か所（水深50~80 cm）の中層（水底から30~40 cm）において、マルチ水質チェッ

カ U-52 (HORIBA 社製) を用いて水温と濁度, 溶存酸素量, 電気伝導度を測定し, その平均値を求めて代表値とした.

解析方法 ヨシ帯の前縁において, 小型地曳網により採集した魚類の種数と個体数は, 1 曳網 (80 m²) あたりの密度に換算した.

各年度において, 魚類の種数と総個体数に, 月間で違いがあるかどうかを一元配置分散分析で明らかにした (Zar, 2010). なお, 年度ごとに解析を行ったのは, 年変動が大きかったためである. 月間で有意な差が生じた場合には, 多重比較法 (Scheffé test) を用いてどの月の間に違いがあるかを調べた. なお, 魚類の総個体数のデータについては, 変量の等分散性および正規性を得るために対数変換 [$\log_{10}(x + 1)$] を行った.

魚類の種組成が月間でどの程度異なるのかを明らかにするため, 2009 年度と 2010 年度の各月において採集された各種の個体数に基づいて類似度を求め, クラスタ分析を行った. 類似度には Bray-Curtis 指数 (PS₂) を, クラスタ連結には群平均法を用いた (小林, 1993).

$$PS_2 = \sum \min (n_{iA}/N_A, n_{iB}/N_B) 100$$

ここでは, $N_A = \sum n_{iA}$, $N_B = \sum n_{iB}$ で, n_{iA} は A 月における種 i の出現個体数, n_{iB} は B 月における種 i の出現個体数を示し, 種組成が完全に異なる場合は PS₂ = 0, 全く同一の場合は PS₂ = 100 となる (小林, 1993). なお, 各月において採集された魚類の個体数は魚種によって大きく異なり, 類似度が個体数の多い種に影響されやすい. そこで, 分析の際には個体数の少ない種の貢献度を高めるために, 各データを対数変換 [$\log_{10}(x + 1)$] した. また, 種組成の類似性の程度を検討す

るために Analysis of similarity (ANOSIM) を行った。さらに、その種組成の違いに大きく寄与した種を評価するために Similarity percentage analysis (SIMPER 分析) を行った。すべての多変量解析には統計ソフト PRIMER ver. 5 を使用した。

2-1-2 結果

水質 水温は、4~7月にかけて約 20 °C から約 30 °C へと上昇したが、10月以降は徐々に下降し、11~2月には約 5~10 °C となった (図 2-1-2)。最高・最低水温はそれぞれ 2009 年 7 月の 29.1 °C と 2010 年 2 月の 5.3 °C であった。

電気伝導度は、水温と同じように夏季に高く、冬季に低くなる傾向がみられた (図 2-1-2)。電気伝導度の最大値は 2009 年 7 月の 0.33 mS / cm, 最小値は 2010 年 12 月の 0.18 mS / cm であった。

濁度は調査期間を通じて約 18~57 NTU の間で推移し、季節的な変動はほとんど見出せなかった (図 2-1-2)。最大値は 2009 年 4 月の 57.0 NTU, 最小値は 2009 年 12 月の 17.7 NTU であった。

溶存酸素量は調査期間を通じて 7.5~14.8 mg/L で変動し、季節的な変動は認められなかった (図 2-1-2)。溶存酸素量の最大値は 2009 年 12 月の 13.9 mg / L, 最小値は 2009 年 8 月の 7.5 mg / L であった。

ヨシ帯の前縁で出現した魚類相の概要 調査期間を通して採集された魚類は、9 科 22 種 13,892 個体であった (表 2-1-1)。科別の種数はコイ科が 9 種と最も多く、次いでハゼ科の 5 種で、残りの 7 科では 1 種もしくは 2 種のみであった。採集個体数では、ハゼ科が 8,873 個体と最も多く全体の 63.9 % を占め、次い

でサンフィッシュ科 (2,781 個体, 20.0 %), シラウオ科 (1,161 個体, 8.4 %) であった. 最も優占した種はヨシノボリ属の一種 *Rhinogobius* sp. で全採集個体数の 47.1% を占め, 次いでブルーギル *Lepomis macrochirus macrochirus* (19.8 %), ヌマチチブ *Tridentiger brevispinis* (12.5 %), シラウオ *Salangichthys microdon* (8.4 %), ウキゴリ *Gymnogobius urotaenia* (3.6 %), モツゴ *Pseudorasbora parva* (2.9 %), ワカサギ *Hypomesus nipponensis* (2.0 %), クルメサヨリ *Hyporhamphus intermedius* (1.4 %) であった (表 2-1-1). これらの 8 種で全採集個体数の 97.7 % を占めた.

採集された魚類の発育段階をみると, 仔魚または稚魚のみが出現したのはタナゴ *Acheilognathus melanogaster*, オオタナゴ *Acheilognathus macropterus*, ツチフキ *Abbottina rivularis*, アユ *Plecoglossus altivelis altivelis*, ブルーギル, ボラ *Mugil cephalus cephalus*, ウキゴリ, ジュズカケハゼ *Gymnogobius castaneus*, ヨシノボリ属の一種の 9 種, 成魚のみが出現したのはアカヒレタビラ *Acheilognathus tabira erythropterus* の 1 種であった. 一方, 仔魚から成魚, または稚魚から成魚までが出現したのはキンブナ *Carassius buergeri* subsp. 2, タイリクバラタナゴ *Rhodeus ocellatus ocellatus*, モツゴ, ビワヒガイ *Sarcocheilichthys variegatus microoculus*, タモロコ *Gnathopogon elongatus elongatus*, ワカサギ, シラウオ, ペヘレイ *Odontesthes bonariensis*, クルメサヨリ, オオクチバス *Micropterus salmoides*, アシシロハゼ *Acanthogobius lactipes*, ヌマチチブの 12 種であった (表 2-1-1).

出現期間が 1 か月ないし 2 か月しかなかった種は, タナゴ, アカヒレタビラ, オオタナゴ, ツチフキの 4 種, 3 か月から 5 か月であったのはキンブナ, ビワヒ

ガイ、アユ、ペヘレイ、クルメサヨリ、オオクチバス、ウキゴリ、ジュズカケハゼの 8 種であった。一方、出現期間が 6 か月以上であったのはタイリクバラタナゴ、モツゴ、タモロコ、ワカサギ、シラウオ、ブルーギル、ボラ、アシシロハゼ、ヨシノボリ属の一種、ヌマチチブの 10 種であった（表 2-1-1）。特に、モツゴ、ワカサギ、シラウオ、ブルーギル、アシシロハゼ、ヌマチチブの 6 種は、ほぼ周年出現していた。

種数と総個体数 各年に採集された魚類の種数は、2009 年度では 19 種、2010 年度では 20 種であった（表 2-1-1）。1 曳網（80 m²）あたりの種数は、2009 年では 4.7 種、2010 年度では 3.7 種であった。また、1 曳網あたりの総個体数は、2009 年度では 124.5 個体、2010 年度では 107.1 個体であった。このように、種数・総個体数ともに、2010 年度よりも 2009 年度でやや多い傾向がみられた。

1 曳網あたりの平均種数と平均総個体数の経月変化を図 2-1-3 に示した。種数について月を要因として一元配置分散分析を行った結果、2009 年度と 2010 年度ともに月間に有意な差が認められた（2009 年度、 $F = 17.1$, $P < 0.001$ ；2010 年度、 $F = 14.6$, $P < 0.001$ ）。2009 年度では 4～8 月にかけて 5.8～8.4 種と多く、12 月～3 月には 1.8～2.6 種と少なくなった（Scheffé test, $P < 0.05$ ）。2010 年度でも 4～9 月にかけて 3.8～7.6 種と多く、12～3 月には 1.0～1.8 種と少なくなった（Scheffé test, $P < 0.05$ ）。

次に、総個体数について月を要因として一元配置分散分析を行った結果、月間に有意な差が認められた（2009 年度、 $F = 31.3$, $P < 0.001$ ；2010 年度、 $F = 14.7$, $P < 0.001$ ）。2009 年度では 4～8 月に 70.0～589.6 個体と多く、12～3 月は 4.2～10.4

個体と少なくなった (Scheffé test, $P < 0.05$). 2010 年度では 6 月, 8 月にそれぞれ 199.2 個体, 906.4 個体と多く, 11~3 月には 3.8~15.2 個体と少なくなった (Scheffé test, $P < 0.05$).

4~6 月を春季, 7~9 月を夏季, 10~12 月を秋季, 1~3 月を冬季とした場合, 上述したように, 本調査地のヨシ帯前縁で採集された魚類の種数と総個体数は春季から夏季に多く, 秋季から冬季に少なくなるという特徴がみられた.

優占種の個体数と体長 優占種上位 8 種の個体数密度の経月変化を図 2-1-4 に示した. ヨシノボリ属の一種は春季から秋季にかけて採集され 6 月に出現のピークがみられたが, 11 月から 4 月にかけては 1 個体も採集されなかった. ウキゴリ, クルメサヨリの 2 種は主に春季から夏季の数か月間にのみ出現し, 5 月から 7 月にかけて個体数密度のピークがみられた. 一方, ブルーギル, ヌマチチブ, シラウオ, モツゴ, ワカサギの 5 種はほぼ周年にわたって出現し, 春季から夏季に個体数密度のピークがみられた. このような優占種の季節的な変動パターンは年間で大きな違いは認められなかった.

優占種 8 種の平均体長と体長範囲の経月変化についてみると, ブルーギル, ヌマチチブ, シラウオ, ウキゴリ, モツゴ, ワカサギ, クルメサヨリの 7 種については, 新たに仔稚魚が加入した時期以降, 平均体長が徐々に増加する傾向がみられたが, ヨシノボリ属の一種については, そのような傾向は明瞭ではなかった (図 2-1-4).

クラスター分析による群集の分類 年度ごとに各月の魚類群集に対してクラスター分析を行ったところ, 両年度ともに類似度 40 %で 2 つのグループ (2009

年度の A と B, 2010 年度の A' と B') に大きく分かれた (図 2-1-5). ANOSIM の結果においても, 各グループは相互に異なる種組成を示していることが明らかになった (2009 年度, Global R = 0.78, P < 0.01; 2009 年度, Global R = 0.87, P < 0.01). 以下, 各グループの特徴について記す.

2009 年度では, グループ A は 4~11 月で構成され, このグループの形成に大きく寄与した種はシラウオ, ヌマチチブ, モツゴ, ヨシノボリ属の一種, ブルーギル, タイリクバラタナゴであった (表 2-1-2). 一方, グループ B は, 12~3 月で構成され, アシシロハゼとシラウオがこのグループの形成に大きく寄与していた.

2010 年度では, グループ A は 5~10 月で構成され, このグループの形成に大きく寄与した種はヌマチチブ, モツゴ, ヨシノボリ属の一種, ブルーギル, ウキゴリであった (表 2-1-2). 一方, グループ B は 11~4 月で構成され, シラウオとアシシロハゼがこのグループの形成に大きく寄与していた.

2-1-3 考 察

ヨシ帯前縁の魚類相 本調査期間中に採集された魚類の種数と個体数は, それぞれコイ科とハゼ科で最も多かった. 湖沼ヨシ帯でのコイ科魚類の優占的な出現は, 滋賀県琵琶湖 (平井, 1970; 山本・遊磨, 1999; 鈴木ら, 2005; 藤原ら, 2011a, b; 藤原・北田, 2011), 霞ヶ浦 (西浦) (川前, 1991) など日本各地の湖沼のほか, ヨーロッパや北アメリカ (Okun and Mehner, 2005a; Winfield, 1986) などでも報告されている. また, ハゼ科魚類の優占的な出現は, 島根県宍道湖やその周辺水

域（富室・秋吉, 2007; Horinouchi et al., 2008）, 霞ヶ浦（西浦）（熊丸, 1999）などからも報告されており, 国内の海跡湖や汽水湖で見られる共通した特徴でもある.

本研究では, 近年, 霞ヶ浦で記録されている 56 魚種のうち（野内ら, 2008）, 22 種が確認された. このなかには, ワカサギやシラウオ, スマチチブなどの水産重要種のほか（工藤・水口, 1997; 熊丸, 1999; 野内・外岡, 2004）, オオクチバス, ブルーギル, 中国原産のオオタナゴやタイリクバラタナゴ, 南アメリカ原産のペヘレイといった国外外来魚, ツチフキ, ビワヒガイといった国内外来魚, さらには, 環境省版レッドリストで絶滅の恐れが指摘されているタナゴ, アカヒレタビラ, キンブナ, クルメサヨリ, ジュズカケハゼ広域分布種が含まれており（環境省, 2013）, 本調査地がこれらの種の生息場所となっていることがわかった.

季節間の違い 本研究では, 主に仔稚魚が採集された. 両年ともに種数と総個体数は春季から夏季に多く, 冬季には減少する傾向がみられた. 出現魚種の多くは主に春から夏にかけて繁殖し, 成長するものであり（川那部ら, 2001）, このような種数・総個体数の季節変化は, 水温が上昇する春から夏にかけて, 繁殖や成長のために多くの魚類がヨシ帯前縁やその近傍に来遊していることを反映したものと考えられる. このように, 春から夏にかけて魚類の種数や個体数が多くなる傾向は, ヨシ帯等の水生植物帯に限らず, 国内外の河川下流域や湖沼の沿岸帯でもみられる一般的な特徴である（例えば, 平井, 1970; Claridge et al., 1986; Hettler, 1989; Whitfield, 1988; Akin et al., 2005; Contente et al., 2011）.

また、種組成の季節変化についてみると、種組成は兩年ともに、月によって変化した（図 2-1-5）。春季から秋季にかけては、ヌマチチブ、シラウオ、モツゴ、ヨシノボリ属の一種、ブルーギル、ウキゴリ、タイリクバラタナゴなど多様な魚類がヨシ帯の前縁を利用していた（表 2-1-2）。一方、秋季から春季にかけては、出現個体数の大部分をシラウオとアシシロハゼが占めており、種の多様性は低かった。

ヨシ帯前縁の利用パターン 本調査期間中にヨシ帯前縁に出現した 22 種の発育段階についてみると、仔魚から稚魚、仔魚または稚魚から成魚というように複数の発育段階にわたって出現した種が 17 種にも及んだ。したがって、本調査地のヨシ帯前縁は多くの魚種によって一時的な成長の場あるいは定住の場として利用されている可能性が示唆された。

次に、優占種の季節的出現に着目すると、発育段階や出現期間の特徴によって、大きく次の 3 つの型に分けることができた。①周年滞在型：ヨシ帯前縁においてほぼ周年にわたって出現し、その場で仔魚から成魚までの生活史のほぼすべてを過ごすもの。②季節的滞在型：数か月から半年ほど季節的に出現し、その場に滞在しながら仔魚から稚魚あるいは稚魚から成魚まで成長するもの。③通過・遇来型：一時的に出現するが、滞在して成長する傾向がみられないもの。

このような季節的な出現パターンには、種ごとの繁殖生態や回遊などをはじめとした生活史の特徴も関連している可能性がある。そこで、以下では①～③の各型に属した優占種について、各種の生活史の特徴に関する既存知見を整理し、

ヨシ帯前縁の利用パターンを推定した。

①周年滞在型：このグループにはモツゴ、ワカサギ、シラウオ、ブルーギル、ヌマチチブが属した。これらの5種は、モツゴとブルーギルの厳冬期を除くと、ヨシ帯前縁においてほぼ周年出現し、仔魚から成魚まで連続的に成長する傾向がみられた。いずれの種も岸近くで産卵するが、産卵時期や産卵基質は種によって異なっており、モツゴは春季に植物体の枝や茎に、ブルーギルは夏季に礫底に掘ったすり鉢状の巣に、ワカサギとシラウオは冬季から早春に砂底に、ヌマチチブは春季から秋季に礫などの下に産卵することが知られている（川那部ら, 2001; 富永, 2009）。

モツゴやブルーギルの稚魚は水生植物や水中にある枯れ木の枝などの周辺に群れる習性があり、主要な餌は底生動物や付着藻類、動物プランクトンなどである（Crowder and Cooper, 1982; Gilinsky, 1984; 岩崎ら, 1999; Wolfram-Wais et al., 1999; 川那部ら, 2001; 西野・浜端, 2005; 片野ら, 2007）。また、ヌマチチブの底生期稚魚から成魚はヨシの根元付近に形成されるエグレ部分に多く生息し、底生動物や動物プランクトンなどをよく食べる（鈴木, 1980; 岩崎ら, 1999; 百成ら, 2012）。一方、ワカサギとシラウオについては、ヨシ等の水生植物や水中の枯れ木などの構造物に群れる習性はなく、産卵は冬季に沿岸の砂底で行う（富永, 2009）。この2種は、産卵期以外の時期には、湖岸から沖帯まで湖全体の表層から底層を遊泳し、主に動物プランクトンを摂食している（鈴木・位田, 1977; 久保田, 2000; 川那部ら, 2001; 浅見, 2004）。このため、ワカサギとシラウオは周年滞在型に分類されたものの、ヨシ帯への依存度はそれほど大きくないものと考え

えられる。

②季節的滞在型：クルマサヨリとウキゴリの2種が属した。これらの種は春季から夏季に出現し、ヨシ帯前縁に滞在しながら仔魚から稚魚へと成長する傾向がみられた。しかし、秋季にはまったく出現しなくなった。

クルマサヨリの産卵期は春季から夏季にかけてであり、抽水植物の茎などに産卵を行うことが知られている（碓井ら, 2010）。したがって、本種においては春季に産卵のために成魚がヨシ帯前縁に集まり、その後産まれた仔魚が、稚魚まで成育する場としてヨシ帯前縁を利用しているものと考えられる。一方、ウキゴリの成魚は、霞ヶ浦の周辺水域では流入河川に生息し、春期にそこで産卵を行う。孵化した仔魚は湖に流下し、稚魚まで成長した後に再び河川に遡上することが知られている（石井, 2004; 増子, 2007）。したがって、ウキゴリはヨシ帯の前縁を、河川に遡上するまでの成育の場として利用しているものと考えられる。

③通過・遇来型：ヨシノボリ属の一種のみが属した。本種は夏季（主に初夏）に仔稚魚が大量に出現したが、それらの体長増加は認められなかった。本種の成魚はウキゴリと同様に、流入河川に生息し、そこで産卵する。孵化した仔魚は流下して湖沼で浮遊生活を送った後、底生生活へ移行して稚魚となり、河川へと遡上する（Yuma et al., 2000; 増子, 2004）。したがって、採集された本種の仔稚魚は河川へ遡上する前の個体であり、ヨシ帯前縁を成育場としてではなく、単に移動経路の一つとして使っているものと考えられる。

以上のことから、本調査地のヨシ帯前縁は多くの魚種によって一時的な成長

の場、あるいは定住の場として利用されていることが明らかとなった。

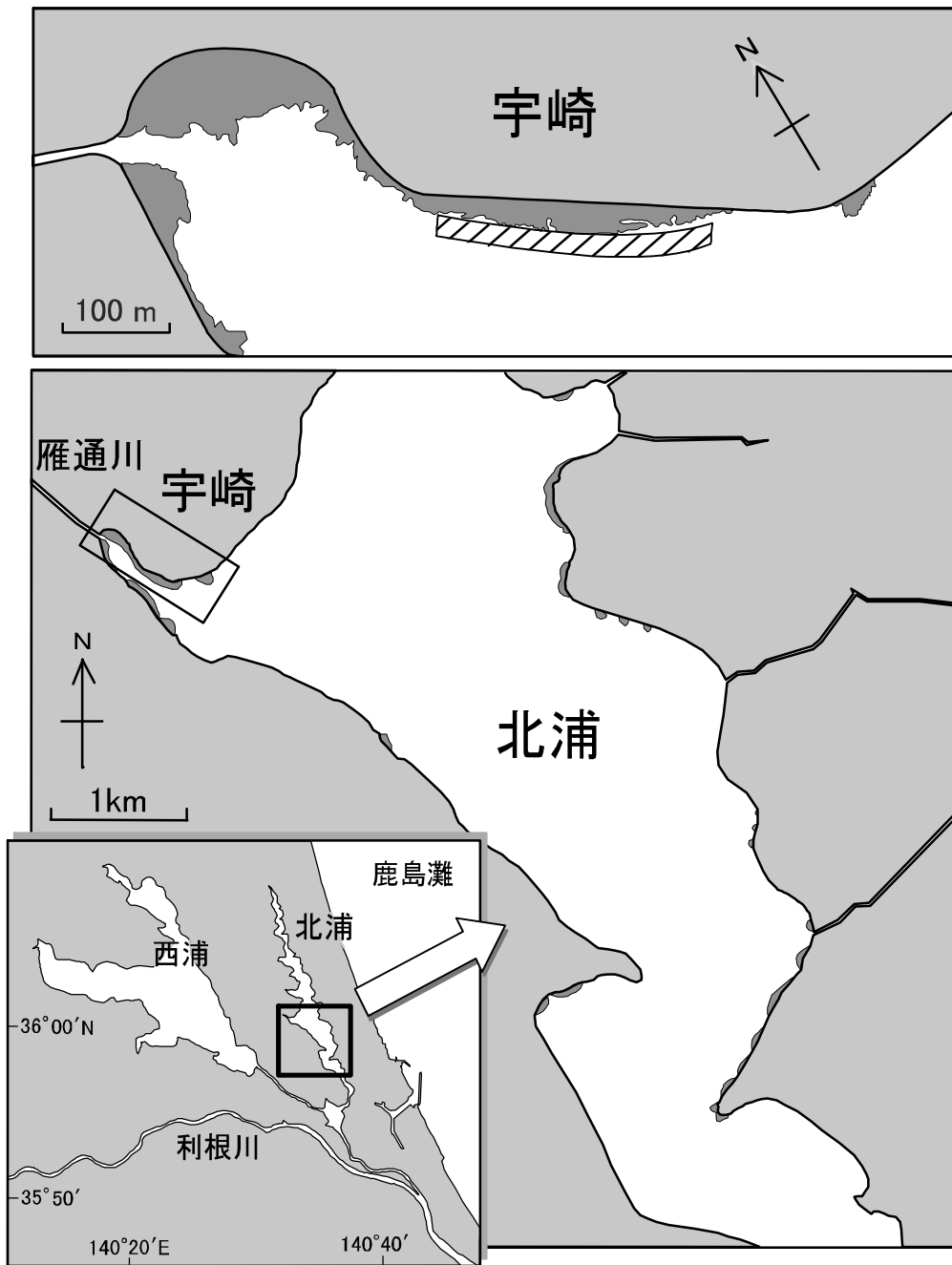


図 2-1-1. 北浦の宇崎地先に設定した調査地(▨)
濃い灰色の部分はヨシ帯を示す.

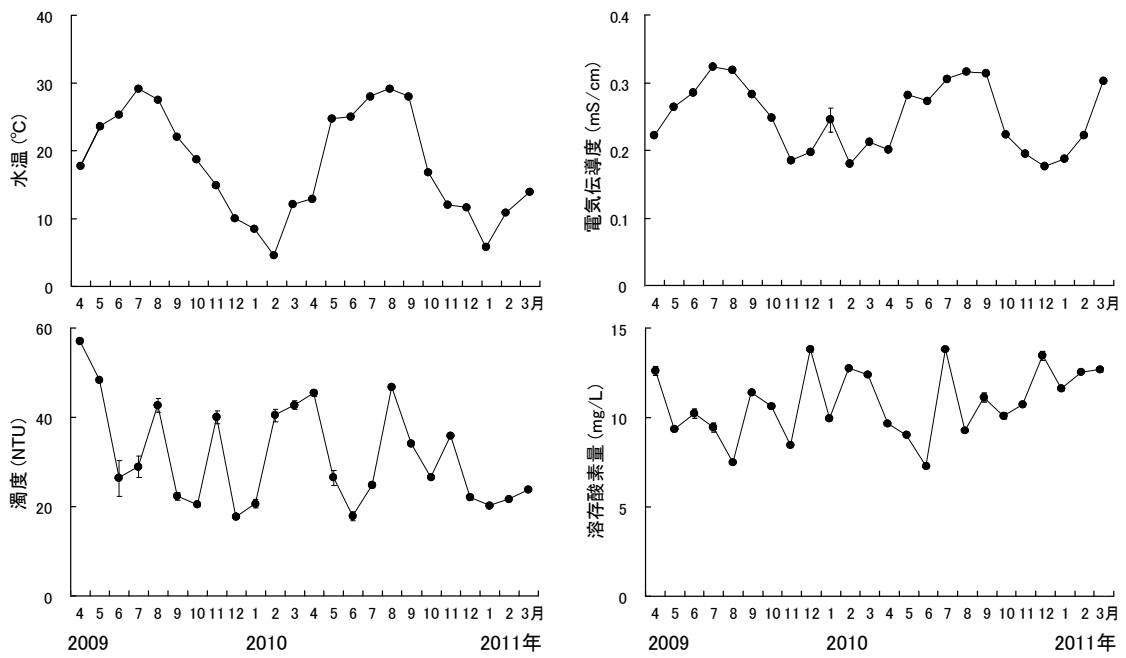


図 2-1-2. 北浦のヨシ帯前縁における水温と電気伝導率, 濁度, 溶存酸素量の
 平均値の経月変化
 エラーバーは標準誤差を示す(n = 5).

表 2-1-1 2009 年 4 月から 2011 年 3 月に北浦のヨシ帯前縁で採集された各魚種の個体数と体長範囲および発育段階

科名および種名	個体数			出現した月	体長 (mm)	発育段階*
	2009年	2010年	合計			
コイ科 Cyprinidae						
キンブナ <i>Carassius buergeri</i> subsp. 2	1	1	2	6, 7	10-25	J, A
タナゴ <i>Acheilognathus melanogaster</i>		2	2	6	15-18	J
アカヒレタビラ <i>Acheilognathus tabira erythropterus</i>		3	3	6	58-68	A
タイリクバラタナゴ <i>Rhodeus ocellatus ocellatus</i>	89	3	92	5-11	7-43	L-A
オオタナゴ <i>Acheilognathus macropterus</i>	2		2	5, 6	8-36	L, J
モツゴ <i>Pseudorasbora parva</i>	145	257	402	3-12	13-73	L-A
ビワヒガイ <i>Sarcocheilichthys variegatus microoculus</i>	1	2	3	4-6	64-88	J, A
タモロコ <i>Gnathopogon elongatus elongatus</i>	5	8	13	4, 5, 7-10	14-76	J, A
ツチフキ <i>Abbottina rivularis</i>	1	1	2	6	25-34	J
キュウリウオ科 Osmeridae						
ワカサギ <i>Hypomesus nipponensis</i>	271	10	281	2, 4, 5, 7-10	12-111	L-A
アユ科 Plecoglossidae						
アユ <i>Plecoglossus altivelis altivelis</i>		2	2	3	34-44	J
シラウオ科 Salangidae						
シラウオ <i>Salangichthys microdon</i>	750	411	1161	1-12	7-88	L-A
トウゴロウイワシ科 Atherinidae						
ペヘレイ <i>Odontesthes bonariensis</i>	49	12	61	4-6, 9	4-240	L-A
サヨリ科 Hemiramphidae						
クルマサヨリ <i>Hyporhamphus intermedius</i>	109	89	198	5-8	6-127	L-A
サンフィッシュ科 Centrarchidae						
ブルーギル <i>Lepomis macrochirus macrochirus</i>	2677	79	2756	1, 3, 5-12	6-51	L, J
オオクチバス <i>Micropterus salmoides</i>	19	6	25	3, 6, 7	10-307	L-A
ボラ科 Mugilidae						
ボラ <i>Mugil cephalus cephalus</i>	4	10	14	2-5, 12	22-177	J
ハゼ科 Gobiidae						
ウキゴリ <i>Gymnogobius urotaenia</i>	410	88	498	4-8	4-52	L, J
ジュズカケハゼ <i>Gymnogobius castaneus</i>	8		8	4	7-10	L, J
アシシロハゼ <i>Acanthogobius lactipes</i>	63	25	88	1-9, 11, 12	10-40	L-A
ヨシノボリ属の一種 <i>Rhinogobius</i> sp.	1939	4609	6548	5-10	10-26	L, J
ヌマチチブ <i>Tridentiger brevispinis</i>	926	805	1731	1-12	8-55	L-A
	7469	6423	13892			

* A, 成魚; J, 稚魚; L, 仔魚

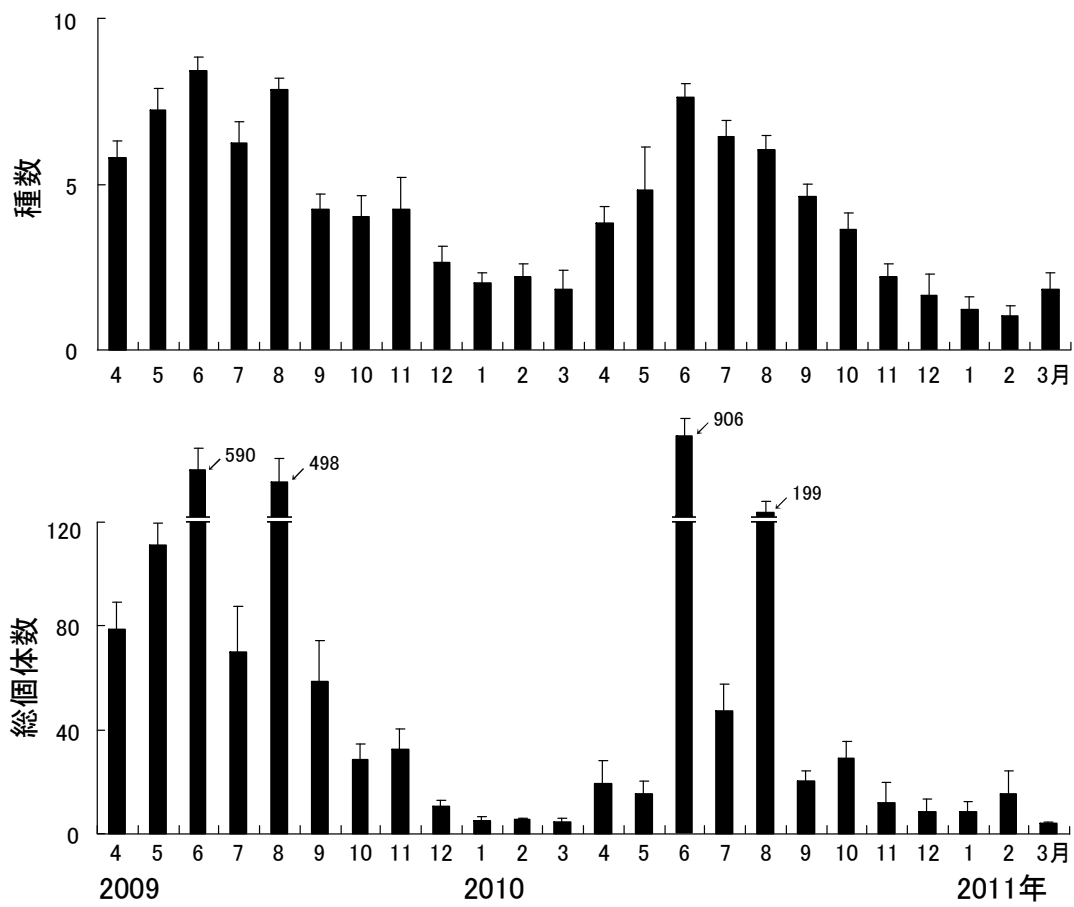


図 2-1-3. 北浦のヨシ帯前縁で採集された魚類の、地曳網 1 曳網(80m²)あたりの平均種数および平均総個体数の経月変化
エラーバーは標準誤差を示す(n = 5).

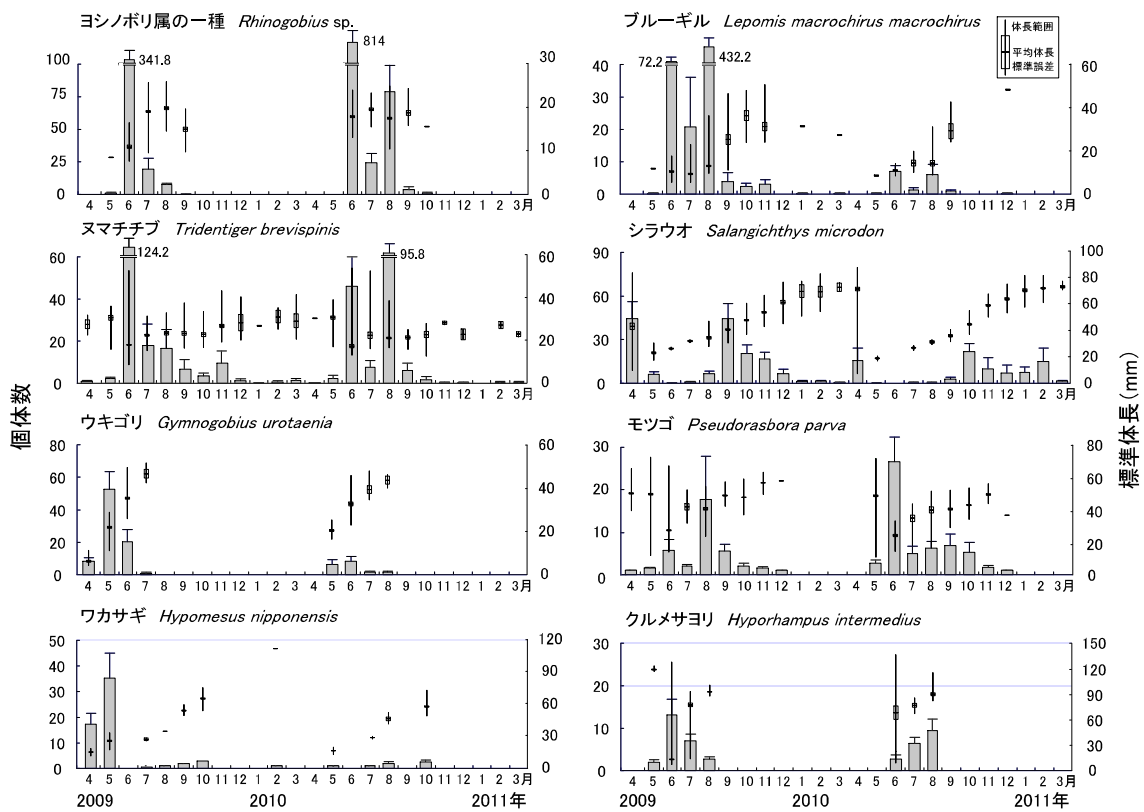


図 2-1-4. 北浦のヨシ帯前縁において採集された優占魚種上位 8 種の個体数密度 (□, / 80 m²) と体長の経月変化
 個体数密度のエラーバーは標準誤差を示す (n = 5).

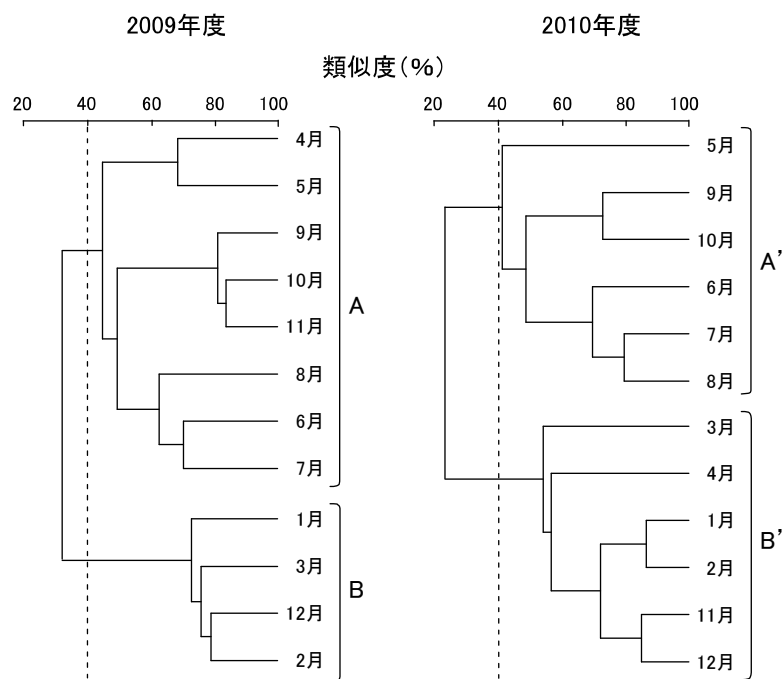


図 2-1-5. 2009 年度と 2010 年度の各月における各魚種の個体数データに基づく
 クラスタ分析によって得られたデンドログラム
 月間の類似度は群平均法で連結した。魚類群集はそれぞれの年において類似度 40 % (破線) で
 2 つのグループ (A, B および A', B') に分かれた。

表 2-1-2 SIMPER 分析によって得られた各グループの重要な魚種について、その平均個体数密度(/ 80 m²)と寄与率

種	平均個体数密度	寄与率 (%)
2009年度		
グループA		
シラウオ <i>Salangichthys microdon</i>	87.4	21.9
ヌマチチブ <i>Tridentiger brevispinis</i>	113.6	21.3
ブルーギル <i>Lepomis macrochirus macrochirus</i>	334.4	13.8
モツゴ <i>Pseudorasbora parva</i>	18.0	12.6
ヨシノボリ属の一種 <i>Rhinogobius</i> sp.	242.4	6.5
タイリクバラタナゴ <i>Rhodeus ocellatus ocellatus</i>	11.1	6.2
グループB		
アシシロハゼ <i>Acanthogobius lactipes</i>	12.0	46.6
シラウオ <i>Salangichthys microdon</i>	12.8	27.5
2010年度		
グループA'		
ヌマチチブ <i>Tridentiger brevispinis</i>	133.0	25.9
モツゴ <i>Pseudorasbora parva</i>	41.8	25.8
ヨシノボリ属の一種 <i>Rhinogobius</i> sp.	768.2	16.8
ブルーギル <i>Lepomis macrochirus macrochirus</i>	13.0	8.2
ウキゴリ <i>Gymnogobius urotaenia</i>	14.7	7.0
グループB'		
シラウオ <i>Salangichthys microdon</i>	47.5	72.8
アシシロハゼ <i>Acanthogobius lactipes</i>	3.7	19.1

2-2 ヨシ帯の内部における分布様式

はじめに

ヨシ帯の内部は、ニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* をはじめとするコイ科の魚類が、生活史の初期に出現することが報告されている（藤原ら, 2011a）。しかしながら、ヨシ帯の内部は密生するヨシのために、地曳網や投網などを用いた採集が困難であり、これまで定量的な採集調査は行われてこなかった。このため、どのような魚種がどれほどの個体数密度で生息しているかといったことはよくわかっていない。

そこで本節ではヨシ帯の内部に出現する魚類を定量的に採集し、ヨシ帯内部における魚類の生息状況を明らかにすることを目的とした。

2-2-2 材料と方法

調査地 北浦の西岸に位置する宇崎で調査を実施した（図 2-2-1）。宇崎には湖岸線に沿って長さ 800 m 程度の大きなヨシ帯が存在しており、一部にはその前縁部から内部に向かって約 20 m の幅で浸水している箇所がみられる。本節では、ヨシ群落の際から約 10 m の内側水域をヨシ帯の内部と定義した。

なお、霞ヶ浦では下流に設置された常陸利根川水門によって水位管理がなされていることから、大雨後の増水時を除き、年間を通しての水位差は 15 cm 程度と安定している。また、潮汐による潮位差も生じないため、調査地におけるヨシ帯の浸水部の面積や水深には大きな経時的変化は認められなかった。

魚類の採集 2013年4月から2014年3月にかけて、宇崎のヨシ帯内部において（図2-2-1）、毎月1回の頻度で日中に魚類の採集を行った。採集には落とし杵（縦50 cm、横50 cm、高さ60 cm）を用いた（図2-2-2）。落とし杵は、設置時の作業や採集者の接近による魚類への影響を避けるため、採集の30分以上前に設置し、10 m離れた場所から紐を引っ張ることによって杵を水中に落下させ、魚類を採集した。杵内に入った魚類は、目合い1 mmの手網ですべてすくい取った。ヨシが密生し手網による採集が困難な場合は、剪定鋏でヨシを根元から切断除去したあとに手網で採集した。各月における落とし杵の設置数は8とし、それぞれ10 m以上離れた水深30~40 cm地点に設置した。

採集した魚類は現場でただちに10%ホルマリン溶液で固定し、研究室に持ち帰った。研究室では種の同定を行ったあと、個体数と標準体長（以下、体長）を計数・計測した。種の同定は主に沖山（2014）と中坊（2013）、百成ら（2012）に、また、魚種リストの科および種の配列、標準和名、学名は中坊（2013）に従った。ただし、従来、トウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR（明仁ら、2000）とされていた種については、本研究ではヨシノボリ属の一種 *Rhinogobius* sp.として扱った。体長の計測はデジタルノギスを用いて0.1 mmの精度で行った。仔稚魚の発育段階区分は原則としてKendall et al.（1984）に従い、仔魚（卵黄嚢仔魚、上屈前仔魚、上屈中仔魚、上屈後仔魚）、稚魚、成魚に区分し、成魚期と稚魚期との境界は生殖腺の成熟の有無で判断した。

水質環境調査は魚類採集の終了時に実施し、約4 m間隔で選定した5か所の中層において、マルチ水質チェッカ U-52（HORIBA社製）を用いて水温と濁度、

溶存酸素量，電気伝導度を測定し，その平均値を求めて代表値とした。

解析方法 ヨシ帯の内部において，落とし枠により採集した魚類の種数と個体数は，1 枠 (0.25 m²) あたりの密度で示した。

魚類の種数と総個体数に，月間で違いがあるかどうかを一元配置分散分析で明らかにした (Zar, 2010)。月間で有意な差が生じた場合には，多重比較法 (Scheffé test) を用いてどの月の間に違いがあるかを調べた。なお，魚類の総個体数のデータについては，変量の等分散性および正規性を得るために対数変換 [$\log_{10}(x + 1)$] を行った。

魚類の種組成が月間でどの程度異なるのかを明らかにするため，各月において採集された各種の個体数に基づいて類似度を求め，クラスター分析を行った。類似度には Bray-Curtis 指数 (PS₂) を，クラスター連結には群平均法を用いた (小林, 1993)。

$$PS_2 = \sum \min (n_{iA}/N_A, n_{iB}/N_B) 100$$

ここでは， $N_A = \sum n_{iA}$ ， $N_B = \sum n_{iB}$ で， n_{iA} は A 月における種 i の出現個体数， n_{iB} は B 月における種 i の出現個体数を示し，種組成が完全に異なる場合は $PS_2 = 0$ ，全く同一の場合は $PS_2 = 100$ となる (小林, 1993)。なお，各月において採集された魚類の個体数は魚種によって大きく異なり，類似度が個体数の多い種に影響されやすい。そこで，分析の際には個体数の少ない種の貢献度を高めるために，各データを対数変換 [$\log_{10}(x + 1)$] した。また，種組成の類似性の程度を検討するために Analysis of similarity (ANOSIM) を行った。さらに，その種組成の違いに大きく寄与した種を評価するために Similarity percentage analysis (SIMPER

分析)を行った.すべての多変量解析には統計ソフト PRIMER ver. 5 を使用した.

2-2-2 結果

水質 水温は, 4~7月にかけて約 10 °C から約 30 °C へと上昇したが, 8月以降は徐々に下降し, 12~2月には約 5~10 °C となった(図 2-2-3). 最高・最低水温はそれぞれ7月の 30.1°C と 12月の 4.4 °C であった.

電気伝導度は, 水温と同じように夏季に高く, 冬季に低くなる傾向がみられた(図 2-2-3). 最大値は7月の 0.40 mS / cm, 最小値は12月の 0.17 mS / cm であった.

濁度は調査期間を通じて約 2~23 NTU の間で推移し, 季節的な変動は明瞭ではなかったが, 夏季に高く, 冬季に低くなるという傾向がみられた(図 2-2-3). 最大値は7月の 23.0 NTU, 最小値は3月の 2.4 NTU であった.

溶存酸素量は 5~9月にかけて 3 mg / L 以下と著しく低くなったが, 10月以降は徐々に上昇した(図 2-2-3). 最大値は1月の 13.4 mg / L, 最小値は6月の 0.7 mg/L であった.

ヨシ帯の内部で出現した魚類の概要 調査期間を通して採集された魚類は, 6科 12種 150 個体であった(表 2-2-1). 科別の種数はコイ科が 7種と最も多く, 残りの 5科は 1種のみであった. 採集個体数では, コイ科が 97 個体と最も多く全体の 64.7%を占め, 次いでメダカ科 (37 個体, 26.0%), ハゼ科 (9 個体, 6.0%) であった. 最も優占した種はモツゴで全採集個体数の 39.3%を占め, ミナミメダカ *Oryzias latipes* (26.0%), ギンブナ *Carassius sp.* (17.4%), ヌマチチ

ブ (6.0%), キンブナ (4.7%) の順で少なくなった (表 2-2-1)。これらの 5 種で全採集個体数の 91.3% を占めた。

採集された魚類の発育段階をみると、仔魚または稚魚のみが出現したのはゲンゴロウブナ *Carassius cuvieri*, ギンブナ, キンブナ, タイリクバラタナゴ, カルムチー *Channa argus*, ブルーギル, ヌマチチブの 7 種, 成魚のみが出現したのはコイとツチフキの 2 種であった。一方, 仔魚から成魚, または稚魚から成魚までが出現したのはモツゴ, ドジョウ *Misgurnus anguillicaudatus*, ミナミメダカの 3 種であった (表 2-2-1)。

出現期間が 1 か月ないし 2 か月しかなかった種は, コイ, ゲンゴロウブナ, タイリクバラタナゴ, ツチフキ, ドジョウ, カルムチー, ブルーギルの 7 種, 3 か月から 5 か月であったのはギンブナ, キンブナ, ミナミメダカ, ヌマチチブの 4 種であった。一方, 出現期間が 6 か月以上であったのはモツゴのみであった (表 2-2-1)。

種数と総個体数 1 落とし枠あたりの平均種数と平均総個体数の経月変化を図 2-2-4 に示した。種数について月を要因として一元配置分散分析を行った結果, 有意な差が認められた ($F = 11.5, P < 0.001$)。7 月には 2.6 種と最も多く, 次いで 5 月の 1.4 種が多かった。一方, 4, 6, 8~3 月は 0.1~0.9 種と少なかった (Scheffé test, $P < 0.05$)。なお, 1 月においてはまったく採集されなかった。

次に, 総個体数についても一元配置分散分析を行ったところ, 月間に有意な差が認められた ($F = 17.9, P < 0.001$)。種数と同様に, 7 月は 8.5 個体と最も多く, 次いで 5 月の 2.8 個体, 9 月の 2.5 個体であった。3, 6, 8, 10 月は 0.9~1.4

個体，11～1月は0.2個体以下と少なかった（Scheffé test, $P < 0.05$ ）。

本調査地のヨシ帯内部で採集された魚類の種数と総個体数は，7月に多くなるという特徴がみられた。

優占種の個体数と体長 優占種上位5種の個体数密度の経月変化を図2-2-5に示した。モツゴは7月に1枠あたり6.4個体と出現のピークがみられ，その後3月まで出現したが，その個体数は0.4以下と少なかった。ミナミメダカは5月から9月にかけて出現したが，10月以降は1個体も採集されなかった。ギンブナとキンブナは5月から7月にかけて出現したが，他の月では1個体も出現しなかった。ヌマチチブは8月から3月にかけて採集されたが，その個体数は1枠あたり0.4個体以下と少なかった。

優占種5種の平均体長と体長範囲の経月変化についてみると，モツゴ，ギンブナ，キンブナ3種については，新たに仔稚魚が加入した時期以降，平均体長が徐々に増加する傾向がみられた。しかし，ミナミメダカとヌマチチブについては，そのような傾向は明瞭ではなかった（図2-2-5）。

クラスター分析による群集の分類 魚類がまったく採集されなかった1月を除いて，各月の魚類群集に対してクラスター分析を行ったところ，類似度30%で3つのグループ（A～C）に分かれた（図2-2-6）。ANOSIMの結果においても，各グループは相互に異なる種組成を示していることが明らかになった（Global $R = 0.86$, $P < 0.01$ ）。以下，各グループの特徴について記す。

グループAは5～9月で構成され，このグループの形成に大きく寄与した種はミナミメダカとギンブナであった（表2-2-2）。グループBは，10～12月およ

び2月と3月で構成され、ヌマチチブとモツゴがこのグループの形成に大きく寄与していた。グループCは4月のみで構成され、出現した種はコイの1個体のみであった。

2-2-3 考 察

ヨシ帯内部の魚類相 ヨシ帯の内部で採集された魚類の種数と個体数は、コイ科で最も多かった。同様の結果は滋賀県琵琶湖からも報告されている（平井, 1970, 1971, 1972; 藤原ら, 2011a, b; 藤原・北田, 2011）。

本調査期間中にヨシ帯内部に出現した魚類は12種であり、前節のヨシ帯前縁で認められた22種と比較して少なかった。また、種組成も若干異なった。ヨシ帯内部で優占種となっていたミナミメダカとギンブナは、ヨシ帯前縁では1個体も採集されなかった。さらにヨシ帯内部には、環境省版レッドリストで絶滅の恐れが指摘されているギンブナとミナミメダカが多数生息しており（環境省, 2013）、ヨシ帯内部はこれらの種の重要な生息場所となっていることがわかった。

季節間の違い 種組成は季節変化を示し、4月のグループ、5～9月のグループ、および10～3月のグループに分けられた（図2-2-6）。4月に出現したのはコイの成魚であり、調査中に複数個体の産卵行動を目撃していることから、産卵のためヨシ帯内部に侵入していたものと思われる。一方、5月から9月にヨシ帯内部を利用していたのはコイ科魚類の仔稚魚やミナミメダカであり、出現種数と総個体数はこの期間に多い傾向にあった（図2-2-4, 2-2-5）。これらの魚類は春季から夏季に繁殖することから（川前, 1991; 川那部ら, 2001）、ヨシ

帯内部を産卵や仔稚魚の成育の場として利用しているものと考えられる。しかし、5月から9月のヨシ帯内部では、溶存酸素量が0.7~2.4 mg/Lと著しく低くなっていた。一般的に低い溶存酸素量は魚類の生息には不向きであり、5 mg/L程度になると多くの魚類は貧酸素水域から逃避することが知られている（山元, 1988）。その一方で、ヨシ帯内部に出現したようなコイ科魚類には貧酸素環境に耐性があり（山元, 1991）、ニゴロブナの仔稚魚ではヨシ帯内部の貧酸素水域を積極的に利用し、捕食者からの回避を行っていることが報告されている（藤原ら, 2011b）。本研究のヨシ帯内部において5月から9月に出現したコイ科魚類の仔稚魚やミナミメダカも、低酸素水域を積極的に利用していた可能性がある。

一方、貧酸素化が解消された10月以降は、ヌマチチブやモツゴに加えブルーギルやタイリクバラタナゴなどが出現した。しかし、それまで生息していたフナ属やミナミメダカがいなくなったため、出現種数や総個体数は少ない傾向にあった（図2-2-4）。

ヨシ帯内部の利用パターン 本調査期間中にヨシ帯内部に出現した12種の発育段階についてみると、成魚が出現した種はコイ、モツゴ、ツチフキ、ドジョウ、ミナミメダカの5種のみであり、他の種はすべて仔稚魚であった（表2-2-1）。また、成魚が出現した種でも、ミナミメダカを除き、成魚の出現個体数は3個体以下であり、総個体数に占める成魚の割合は低かった（表2-2-1, 図2-2-5）。したがって、本調査地のヨシ帯内部は主に仔稚魚の一時的な成長の場として利用されていることが示唆された。

次に、優占種の季節的出現に着目すると、ヨシ帯内部の利用様式は種により

異なっていた（図 2-2-5）。まずモツゴは、7月に多くの仔稚魚が集中的にヨシ帯内部に出現したが、8月にはすべていなくなった。しかし、9月からは数個体が出現し、成長していた。霞ヶ浦でのモツゴの産卵期は6月から7月頃であり、ヨシ帯前縁部のヨシ茎や岩、沈杭などへ産卵する（川那部ら, 2001）。本研究において、7月のみに多くの仔稚魚がヨシ帯内部に出現したことから、モツゴは孵化直後のごく短い期間に集中的にヨシ帯内部に生息し、そこを成育場として利用している可能性が示唆された。また、9月以降、数個体がヨシ帯内部に出現したのは、ヨシ帯前縁に周期的に存在する個体（前節）が時折、内部にも入ってくるためであると推察される。

ギンブナとキンブナはともに溶存酸素量の低い5月から7月にかけて出現し、体長 30 mm 程度まで成長したあとにヨシ帯内部からいなくなった。このことから、両種はヨシ帯内部を生活史の初期に利用し、その後生息場所を変えることが示唆された。このような行動は琵琶湖のニゴロブナでも観察されており、体長 16 mm まではヨシ帯内部の貧酸素水域に高密度で蟄集するが、それ以降、成長して遊泳力が向上すると、ヨシ帯の外に出て徐々に分布を拡大するという（藤原ら, 2011b）。

ミナミメダカでは、仔魚から成魚までの個体が5月から9月にかけてヨシ帯内部に出現した。また、体長の経月増加は認められず、逆に小型化する傾向がみられた。本種の産卵は4月から10月まで断続的に行われ（川那部ら, 2001）、ヨシ帯内部で採集された成魚の雌はしばしば成熟卵をもっていた（碓井, 私信）。よって、ミナミメダカは5月から9月にかけてヨシ帯内部を繁殖や成育の場と

して利用していることが示唆された。また、本種がヨシ帯内部に出現したのは溶存酸素量が 3 mg/L 以下に低下する時期のみであり、溶存酸素量が上昇するとなくなった。このことから、ミナミメダカもフナ属と同様に、溶存酸素量が低下する時期にヨシ帯内部を利用するのではないかと考えられた。

前節において、ヌマチチブはヨシ帯前縁に周年的に出現し、特に春季から夏季にかけて高密度で分布することがわかった。しかし、ヨシ帯内部ではこの時期にほとんど出現せず、溶存酸素量が上昇し始める秋季から冬季にかけて出現するようになった。したがって、ヌマチチブは他の優占種とは異なり、ヨシ帯内部の貧酸素環境を忌避している可能性が示唆された。

以上のことから、ヨシ帯内部では溶存酸素量が著しく低下することがあり、一般的には魚類にとって住みやすい環境ではないため、出現する魚種はヨシ帯前縁よりも少ないことがわかった。しかしながら、低い溶存酸素量に耐えることのできるコイ科魚類やミナミメダカといった特定の魚種に対しては、ヨシ帯内部は生活史の初期成育場や繁殖場として重要な場所となっていることが示唆された。

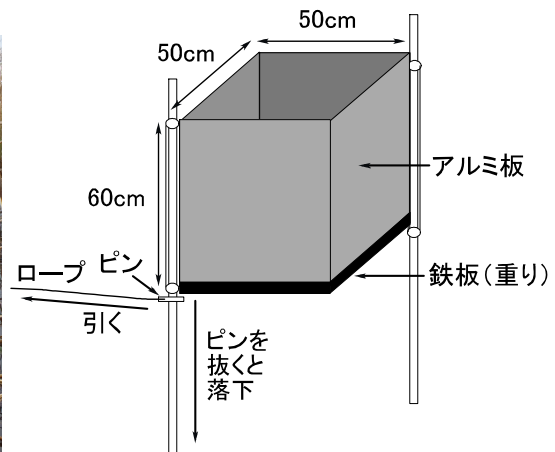


図 2-2-2. 採集に用いた落とし枠

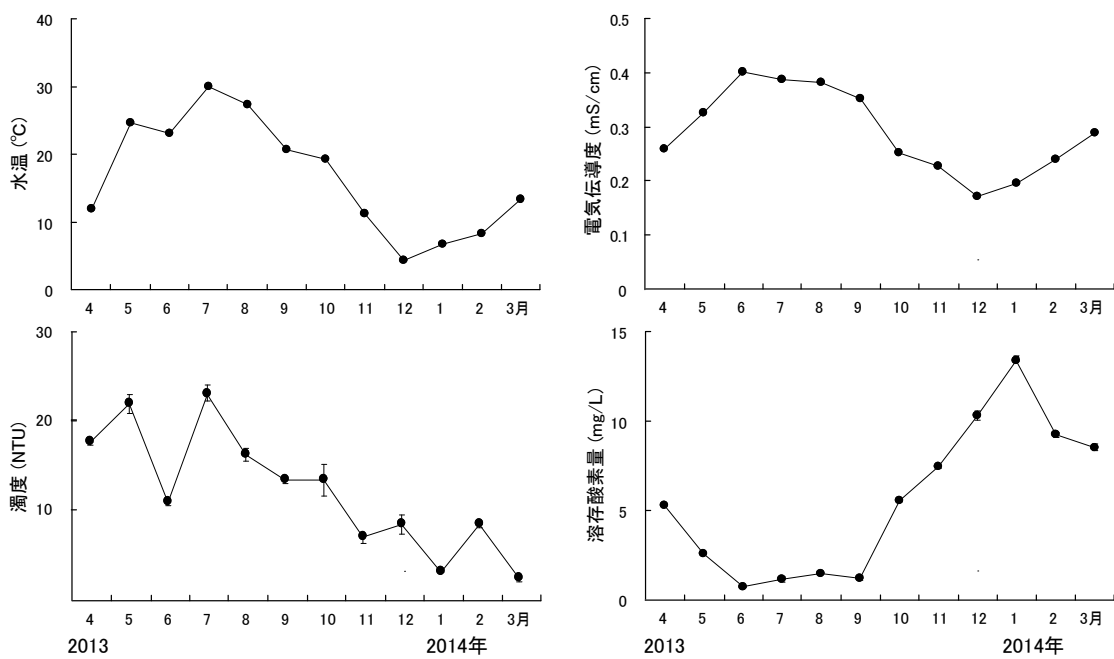


図 2-2-3. 北浦のヨシ帯内部における水温と電気伝導率, 濁度, 溶存酸素量の
 平均値の経月変化
 エラーバーは標準誤差を示す (n = 5).

表 2-2-1 2013 年 4 月から 2014 年 3 月に北浦のヨシ帯内部で採集された各魚種の個体数と体長範囲および発育段階

科名および種名	個体数	出現した月	体長(mm)	発育段階*
コイ科 Cyprinidae				
コイ <i>Cyprinus carpio</i>	1	4	299	A
ゲンゴロウブナ <i>Carassius cuvieri</i>	5	6, 7, 9	25-27	J
ギンブナ <i>Carassius</i> sp.	22	5-7	16-34	L, J
キンブナ <i>Carassius buergeri</i> subsp. 2	7	5-7	10-24	L, J
タイリクバラタナゴ <i>Rhodeus ocellatus ocellatus</i>	2	3	21-24	J
モツゴ <i>Pseudorasbora parva</i>	59	2, 3, 7, 9, 10, 12	16-48	L-A
ツチフキ <i>Abbottina rivularis</i>	1	3	97	A
ドジョウ科 Cobitidae				
ドジョウ <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	3	3, 5	41-81	J, A
メダカ科 Adrianichthyidae				
ミナミメダカ <i>Oryzias latipes</i>	39	5-9	11-31	L-A
タイワンドジョウ科 Channoidae				
カルムチー <i>Channa argus</i>	1	8	52	J
サンフィッシュ科 Centrarchidae				
ブルーギル <i>Lepomis macrochirus macrochirus</i>	1	10	51	J
ハゼ科 Gobiidae				
ヌマチチブ <i>Tridentiger brevispinis</i>	9	3, 8, 10-12	17-34	J
合計	150			

* A, 成魚; J, 稚魚; L, 仔魚

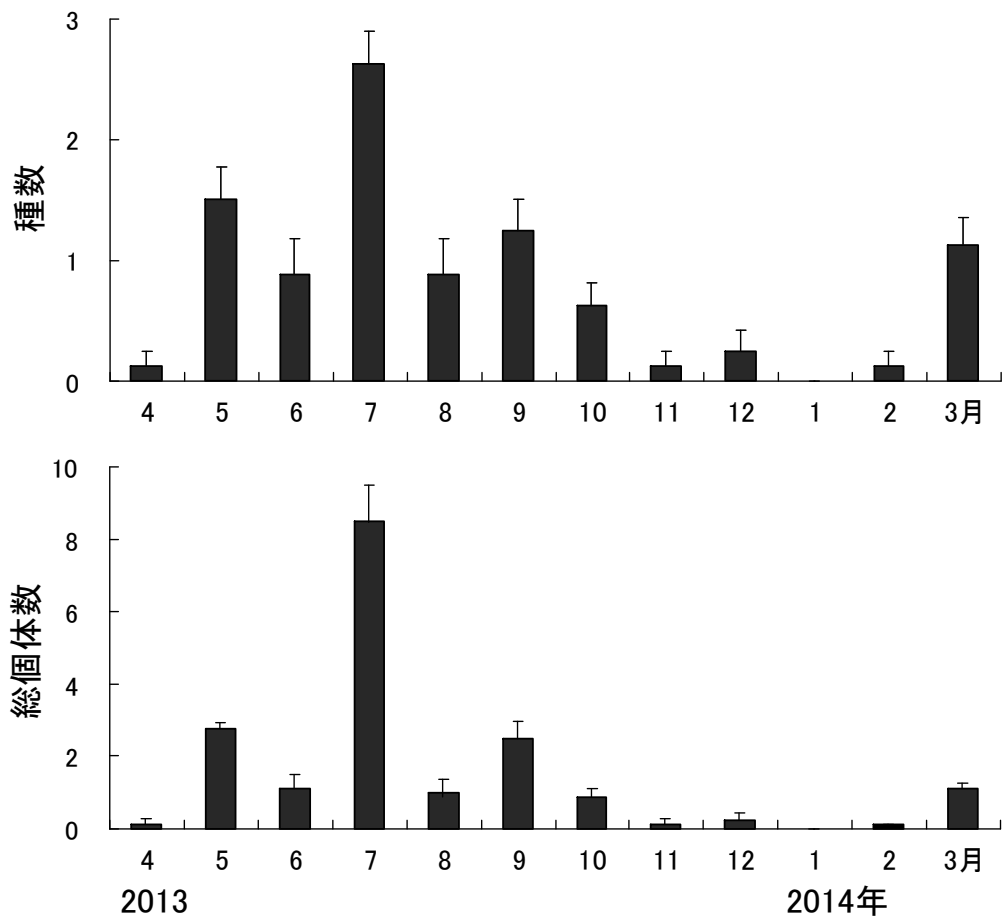


図 2-2-4. 北浦のヨシ帯内部で採集された魚類の、1 落とし枠 (0.25 m²) あたりの平均種数および平均総個体数の経月変化
エラーバーは標準誤差を示す (n = 8).

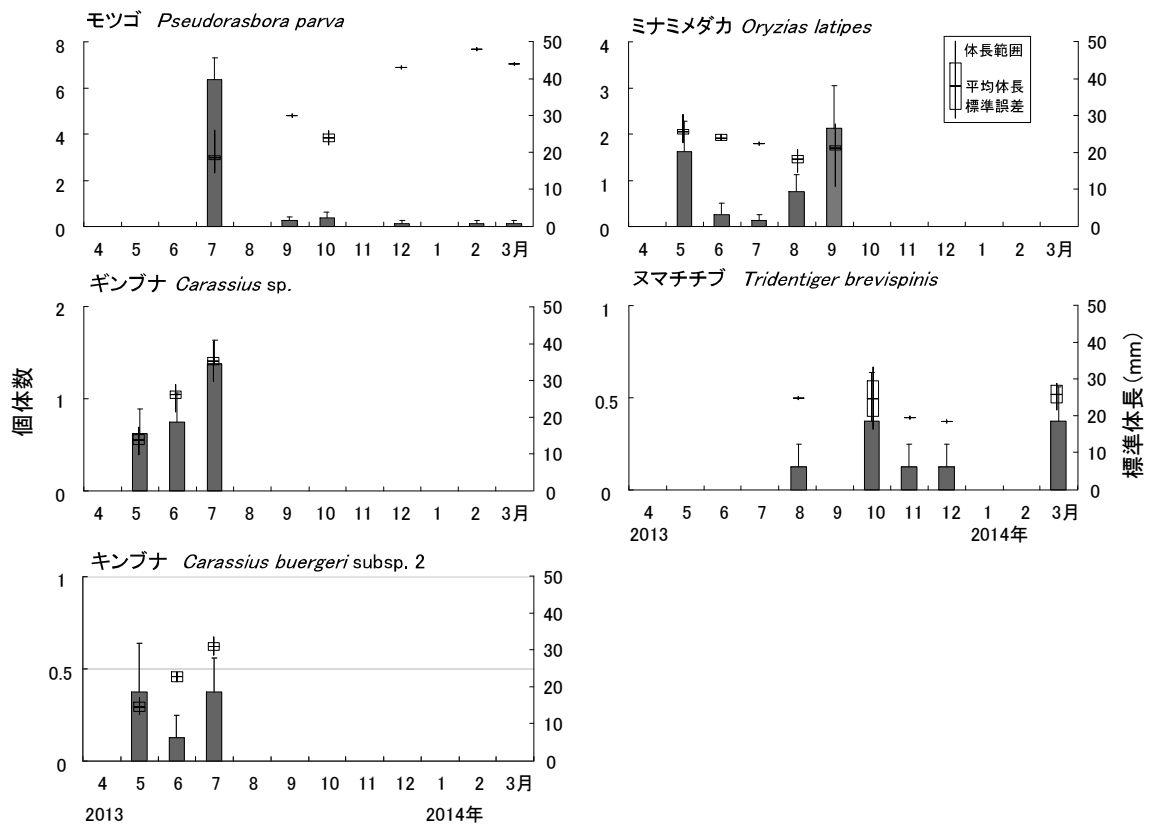


図 2-2-5. 北浦のヨシ帯内部において採集された優占魚種上位 5 種の個体数密度 (□, / 0.25 m²) と体長の経月変化
 個体数密度のエラーバーは標準誤差を示す (n = 8).

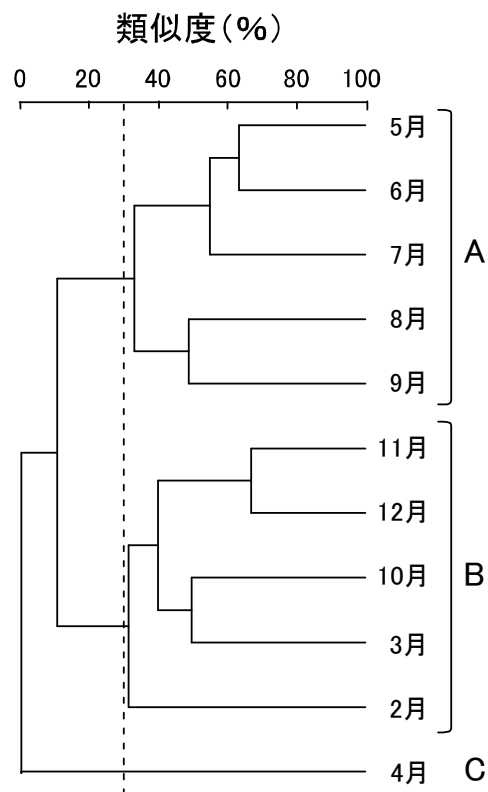


図 2-2-6. 各月における各魚種の個体数データに基づくクラスター分析によって得られたデンドログラム

月間の類似度は群平均法で連結した。魚類群集は類似度 30 % (破線) で 3 つのグループ (A, B, C) に分かれた。なお、1 月は 1 種も採集されなかったため、この分析から除いた。

表 2-2-2 SIMPER 分析によって得られた各グループの重要な魚種について, その平均個体数密度(/ 0.25 m²)と寄与率

種	平均個体数密度	寄与率(%)
グループA		
ミナミメダカ <i>Oryzias latipes</i>	7.8	69.0
ギンブナ <i>Carassius</i> sp.	4.4	19.5
グループB		
ヌマチチブ <i>Tridentiger brevispinis</i>	1.6	53.5
モツゴ <i>Pseudorasbora parva</i>	1.2	46.5
グループC		
コイ <i>Cyprinus carpio</i>	0.1	100

第3章 餌場としてのヨシ帯の機能

はじめに

ヨシ帯に多くの魚類が生息する理由の1つとして、餌量の豊富さ、すなわち餌場としての機能が考えられてきた (Okun and Mehner, 2005a, b). しかしながら、ヨシ帯において餌生物の密度について実際に調査した事例は少ない (Lewin et al., 2004; Okun and Mehner, 2005a). また、ヨシ帯において魚類がどのような餌生物を摂食しているのかについては、ローチ *Rutilus rutilus* やヨーロッパパーチ *Perca fluviatilis*, フナ属など、いくつかの種で調べられているものの (Simonian et al., 1995; Okun and Mehner, 2005a, b; 藤原ら, 2011a), 網羅的な研究はほとんどなく (Horinouchi et al., 2008), 多くの魚類の食性はまだよくわかっていない. したがって、ヨシ帯が魚類にとって重要な餌場となっているかということについては、まだ十分に検証されていないのが現状である.

そこで、本章では、魚類の餌場としてのヨシ帯の機能を明らかにするために、まず、ヨシ帯に出現する魚類の食性を調べ、魚類がどのような餌を利用しているかを明らかにした. 次に、餌の現存量がヨシ帯の有無によりどの程度異なるのかを調べるとともに、その違いが魚類の成長に及ぼす影響を野外飼育実験で明らかにした.

3-1 ヨシ帯での魚類の餌利用パターン

はじめに

魚類の餌場としてのヨシ帯の機能を明らかにするためには、まず、ヨシ帯で採集した多くの魚種の食性を調べ、どのような餌が摂食されているかを明らかにする必要がある。そこで本節では、消化管内容物を詳細に調べ、ヨシ帯における魚類の餌利用パターンを明らかにした。

2-1-1 材料と方法

食性解析には、2009年から2013年の6月から9月に、宇崎のヨシ帯前縁（2章参照）で網羅的に採集した魚類を用いた。採集には小型地曳網と投網（目合6 mm × 6 mm, 直径3.9 m, 裾回り12.3 m, 網丈長2.76 m, 重量4.3 g）およびタモ網（目合3 mm × 3 mm）を用いた。採集した魚類は現場でただちに10%ホルマリン溶液で固定した。大型の魚類は現場で氷冷麻酔を施し、腹腔内へホルマリン原液を注入した後に10%ホルマリン溶液で固定した。

研究室では、採集した魚類から食性解析に用いる各種10個体程度を任意に抽出し、標準体長（以下、体長）をそれぞれ0.1 mmの精度で計測した。種内で体長が大きく異なる個体が採集されたコイ、ニゴイ、チャネルキャットフィッシュ *Ictalurus punctatus*、ペヘレイ、クルメサヨリ、ボラ、ブルーギル、オオクチバスの8種については、大型個体と小型個体の2つのユニットに分けて別々に解析した（表3-1-1）。また、採集個体数が10個体未満であった種やユニッ

トについては、すべての個体を解析に用いた。

消化管内容物の調査では、有胃魚については胃内容物を、無胃魚については食道から消化管前半部までの内容物を取りだし、精査した。消化管内には、糸状藻類やデトライタスなどの不定形のものがしばしば出現したため、内容物の分析には体積分析法を用いた (Hyslop, 1980)。また、餌利用パターンは平均体積百分率 (%) と空消化管率 (%) によって示した。

平均体積百分率は次のようにして求めた。まず種またはユニットごとに、各個体の消化管内容物を実体顕微鏡下で観察して餌の同定を行い、次に、餌項目ごとの体積を 1 mm × 1 mm のグリッドパターンの入ったスライド上で厚さ 0.2 ~ 1.0 mm にそろえて調べた。そして、特定の餌項目の体積が消化管内容物の全体積に占める割合を個体ごとに求め、調査した個体のうち空胃でなかった個体の平均値をその餌項目の平均体積百分率とした。また、空消化管率は、全調査個体数に占める空消化管個体数の割合とした (Molinero and Flos, 1992)。

なお本節では、各餌項目を次のようにとりまとめた。

1. 糸状藻類：ヨシ茎などに付着する糸状性の藻類。
2. 珪藻類：浮遊性。
3. ヨシ屑：枯れたヨシの葉や茎の破片。
4. カイアシ類：カラヌス目とキプロスク目。幼生を含む。
5. 枝角類：ゾウミジンコ属、オナガミジンコ属、ミジンコ属。ミジンコ属の休眠耐久卵を含む。
6. ワムシ類：主にツボワムシ属とフクロワムシ属。

7. アミ類：イサザアミ *Neomysis intermedia*.
8. エビ類：スジエビ *Palaemon paucidens* とテナガエビ *Macrobrachium nipponense*.
9. ヨコエビ類：ニッポンドロソコエビ *Grandidierella japonica*.
10. 巻貝類：サカマキガイ *Physa acuta* とヒメタニシ *Sinotaia quadrata histrica*.
11. ユスリカ類幼虫：ツヤユスリカの一種 *Cricotopus* sp., メスグロユスリカ *Dicrotendipes pelochloris*, ハイイロユスリカ *Glyptotendipes tokunagai* など, ヨシの茎や根に付着するユスリカ類の幼虫.
12. 陸上昆虫類：主に羽アリ類とユスリカ類の成虫.
13. 稚魚：モツゴやヌマチチブなどの小型魚類の稚魚.
14. 魚卵：ヨシの茎などに産卵される付着卵
15. 不明

これらの各餌項目がヨシ帯魚類の全体にとってどの程度重要であるかを明らかにするために、それぞれの餌項目において各魚種および各ユニットの平均体積百分率を合計し、その値をすべての種・ユニット数で除することによって、全種・全ユニットにわたる平均体積百分率を求めた。

さらに、餌利用パターンが魚種によってどの程度異なるのかを明らかにするために、各魚種あるいは各ユニットの平均体積百分率に基づいて類似度を求め、クラスター分析を行った。類似度には Bray-Curtis 指数 (PS₂) を、クラスター連結には群平均法を用いた (小林, 1993)。

$$PS_2 = \sum \min (n_{iA}, n_{iB})$$

ここでは、 n_{iA} は A 種 (ユニット) における餌項目 i の平均体積百分率、 n_{iB} は B 種 (ユニット) における餌項目 i の平均体積百分率を示し、餌組成が完全に異なる場合は $PS_2=0$ 、全く同一の場合は $PS_2=100$ となる (小林, 1993)。また、食性グループの類似性の程度を検討するために Analysis of similarity (ANOSIM) を行った。

各種および各ユニットの餌利用パターンがスペシャリストかジェネラリストかを調べるために、シャノン・ウィーナーの多様度指数 (H') を用いて解析を行った (Krebs, 1998)。

$$H' = -\sum P_i \log_2 P_i$$

ここでは、 P_i はそれぞれの種 (ユニット) における餌項目 i の全消化管内容物に占める割合を示す。多様度指数が 0 に近いほどスペシャリスト、1.0 以上はジェネラリストであることを示す (Sano, 1989)。

すべての多変量解析には統計ソフト PRIMER ver. 5 を使用した。

3-1-2 結果

11 科 31 種 502 個体の魚類を食性解析に供した (表 3-1-1)。空消化管率はいずれの魚種やユニットでも低く、最も高い値はシラウオの 35.0%であった。

各種および各ユニットの餌利用パターンは図 3-1-1 に示した。全魚種の消化管内容物では、枝角類が最も多く、全体の 23.8%を占めていた。次に割合が多かったのはカイアシ類 (17.0%) であり、続いて珪藻類 (10.8%)、稚魚 (10.7%)、ユスリカ類幼虫 (9.6%)、ヨシ屑 (8.4%)、糸状藻類 (7.0%)、陸上昆虫類 (5.2%)、

ヨコエビ類 (3.3%), エビ類 (3.0%) であった (表 3-1-2)。これらはヨシ帯魚類の重要な餌項目であることがわかった。

食性グループの分類 餌利用パターンから食性グループを明らかにするために、各魚種やユニットが利用していた餌項目の平均体積百分率に対してクラスター分析を行ったところ、類似度 40% で 6 つのグループ (A~F) に分かれた (図 3-1-1)。ANOSIM の結果においても、各グループは相互に異なる組成を示していることが明らかになった (Global R = 0.81, P < 0.001)。

以下、各グループの特徴について記す。

グループ A : 珪藻食

珪藻類を主に餌としていたグループで、ドジョウ、大型のボラ、ミナミメダカの 3 種・ユニット (全体の 7.7%) がこのグループに属した。

グループ B : 糸状藻類食

ヨシの茎などに付着する糸状藻類を主に利用していたグループで、このほかにヨシ屑や珪藻類などの植物質の餌を利用していた。タナゴ、アカヒレタビラ、タイリクバラタナゴ、オオタナゴといったタナゴ属や、大型のコイ、モツゴといったコイ科の 6 種・ユニット (15.4%) が含まれた。

グループ C : 動物プランクトン食

主に枝角類とカイアシ類を摂餌していたグループで、オイカワ *Zacco platypus*, タモロコ, ワカサギ, シラウオ, 小型のペヘレイ, 小型のクルメサヨリ, 小型

のボラ、トウヨシノボリ属の一種、小型のコイ、ゲンゴロウブナ、ギンブナ、キンブナ、マルタ *Tribolodon brandtii*、ツチフキ、小型のブルーギルの15種・ユニット（38.5%）が属した。

グループD：陸上昆虫類食

陸上昆虫類である羽アリ類やユスリカ類の成虫などを多く利用していたグループで、大型のペヘレイと大型のクルマサヨリの2ユニット（5.1%）が分類された。

グループE：底生無脊椎動物食

ユスリカ類幼虫やヨコエビ類といった底生無脊椎動物を主に餌としていたグループで、このほかに枝角類やカイアシ類も利用していた。ビワヒガイや小型のニゴイ *Hemibarbus barbus*、小型のチャネルキャットフィッシュのほか、ハゼ科のウキゴリ、ジュズカケハゼ、アシシロハゼ、ヌマチチブの7種・ユニット（17.9%）が含まれた。

グループF：魚食

ヌマチチブやモツゴといった小型魚類の稚魚を主に捕食するとともに、スジエビやテナガエビなどのエビ類も餌とするグループ。ハス *Nelumbo nucifera*、大型のニゴイ、大型のチャネルキャットフィッシュ、大型のブルーギル、大型と小型のオオクチバスの6種・ユニット（15.4%）が属した。

餌利用の多様度 各種および各ユニットにおける消化管内容物の多様度を調べたところ、29種・ユニット（全体の74.4%）で指数が1.0以上となり、高かった（図3-1-1）。一方、1.0未満であったのは10種・ユニット（25.6%）であり、このうち4種・ユニット（10.3%）は1に近く（0.85～0.99）、残りの6種・ユニット（15.4%）は0～0.47と低かった。

3-1-3 考 察

ヨシ帯で採集した魚類の空消化管率はすべての種で低かった。したがって、多くの魚類はヨシ帯において摂餌を行っていることが示唆された。

採集した39種・ユニットの魚類は餌利用パターンにより、動物プランクトン食（15種・ユニット、38.5%）、底生無脊椎動物食（7種・ユニット、17.9%）、糸状藻類食（6種・ユニット、15.4%）、魚食（6種・ユニット、15.4%）、珪藻食（3種・ユニット、7.7%）、陸上昆虫食（2ユニット、5.1%）の6グループにわけられた。これらのなかで、カイアシ類や枝角類といった動物プランクトンを主に摂餌するグループの魚種が最も多かった。また、全魚種の消化管内容物をみても、枝角類とカイアシ類が多くを占めており（表3-1-2）、動物プランクトンはヨシ帯において魚類の重要な餌資源となっていることが明らかとなった。同様な結果は汽水湖である島根県宍道湖のヨシ帯や（Horinouchi et al., 2008）、浅海海草藻場などの他の生息場からも報告されている（Horinouchi and Sano, 2000; West et al., 2003）。

このように、動物プランクトンはヨシ帯魚類の重要な餌であったが、多くの

魚種 (29 種・ユニット, 74.4 %) は多様な餌項目を利用するジェネラリスト (多様度指数が 1.0 以上) であることもわかった. 同様の結果は, ハンガリーのバラントン湖や宍道湖のヨシ帯からも報告されている (Simonian et al., 1995; Horinouchi et al., 2008). また, 本研究において各魚種の消化管内容物をみても, 多くの種 (29 種・ユニット, 74.4 %) は, ヨシの茎や根の上に生息するユスリカ類幼虫, ヨコエビ類, 付着性の糸状藻類, ヨシ由来のデトリタスなど, ヨシ帯が供給源であると考えられる餌項目を摂食していた (図 3-1-1). このように, 多くの魚類はヨシ帯に存在する多様な餌を広範囲に利用しており, 本調査地のヨシ帯は魚類の餌場として一定の機能を有していることが示唆された.

表 3-1-1 食性解析に用いた各魚種・ユニット(大, 小)の個体数と標準体長, および空消化管率

科名および種名	個体数	空消化管率(%)	体長(mm)
コイ科 Cyprinidae			
コイ <i>Cyprinus carpio</i> 大	12 (1)	8.3	108-324
コイ 小	13	0	39-49
ゲンゴロウブナ <i>Carassius cuvieri</i>	10	0	25-232
ギンブナ <i>Carassius</i> sp.	12 (1)	8.3	24-161
キンブナ <i>Carassius buergeri</i> subsp. 2	10	0	22-100
タナゴ <i>Acheilognathus melanogaster</i>	2	0	15-18
アカヒレタビラ <i>Acheilognathus tabira erythropterus</i>	5	0	47-68
タイリクバラタナゴ <i>Rhodeus ocellatus ocellatus</i>	11(1)	9.1	20-49
オオタナゴ <i>Acheilognathus macropterus</i>	10	0	17-91
オイカワ <i>Zacco platypus</i>	5	0	31-74
ハス <i>Nelumbo nucifera</i>	6	0	77-92
マルタ <i>Tribolodon brandtii</i>	10	0	29-35
モツゴ <i>Pseudorasbora parva</i>	25 (3)	12.0	32-46
ビワヒガイ <i>Sarcocheilichthys variegatus microoculus</i>	4	0	41-46
タモロコ <i>Gnathopogon elongatus elongatus</i>	18	0	47-60
ツチフキ <i>Abbottina rivularis</i>	10 (2)	20.0	30-83
ニゴイ <i>Hemibarbus barbuis</i> 大	14 (4)	28.6	177-199
ニゴイ 小	10	0	57-85
ドジョウ科 Cobitidae			
ドジョウ <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	3	0	32-82
アメリカナマズ科 Ictaluridae			
チャンネルキャットフィッシュ <i>Ictalurus punctatus</i> 大	23 (5)	21.7	128-253
チャンネルキャットフィッシュ 小	17 (2)	11.8	27-40
キュウリウオ科 Osmeridae			
ワカサギ <i>Hypomesus nipponensis</i>	21 (3)	9.5	41-54
シラウオ科 Salangidae			
シラウオ <i>Salangichthys microdon</i>	20 (7)	35.0	30-61
トウゴロウイワシ科 Atherinidae			
ペヘレイ <i>Odontesthes bonariensis</i> 大	12 (1)	8.3	157-180
ペヘレイ 小	10	0	18-28
メダカ科 Adrianichthyidae			
ミナミメダカ <i>Oryzias latipes</i>	12	0	22-28
サヨリ科 Hemiramphidae			
クルマサヨリ <i>Hyporhamphus intermedius</i> 大	17 (3)	17.6	86-133
クルマサヨリ 小	20 (2)	10.0	11-22
サンフィッシュ科 Centrarchidae			
ブルーギル <i>Lepomis macrochirus macrochirus</i> 大	13 (1)	7.7	61-109
ブルーギル 小	20 (3)	15.0	10-38
オオクチバス <i>Micropterus salmoides</i> 大	11 (2)	18.2	120-215
オオクチバス 小	18 (2)	11.1	28-69
ボラ科 Mugilidae			
ボラ <i>Mugil cephalus cephalus</i> 大	10	0	89-158
ボラ 小	10	0	25-29
ハゼ科 Gobiidae			
ウキゴリ <i>Gymnogobius urotaenia</i>	16 (3)	18.8	33-50
ジュズカケハゼ <i>Gymnogobius castaneus</i>	11 (2)	18.2	28-32
アシシロハゼ <i>Acanthogobius lactipes</i>	10	0	26-52
ヨシノボリ属の一種 <i>Rhinogobius</i> sp.	21 (5)	23.8	15-24
又マチチブ <i>Tridentiger brevispinis</i>	20 (2)	10.0	16-34

()は空胃であった個体数.

大, 大型個体; 小, 小型個体.

表 3-1-2 各餌項目における全種・全ユニットにわたる平均体積百分率

種項目	体積百分率
枝角類 Cladocerans (Cl)	23.8
カイアシ類 Copepods (Co)	17.0
珪藻類 Diatoms (Di)	10.8
稚魚 Juvenile fish (Jf)	10.7
ユスリカ類幼虫 Chironomid larvae (Ci)	9.63
ヨシ屑 Detritus (Dt)	8.39
糸状藻類 Filamentous algae (Fi)	7.04
陸上昆虫類 Terrestrial insects (Ti)	5.20
ヨコエビ類 Gammaridean amphipods (Gm)	3.25
エビ類 Shrimps (Sh)	2.99
ワムシ類 Rotiferans (Ro)	0.44
アミ類 Mysids (My)	0.28
巻貝類 Gastropods	0.11
魚卵 Fish eggs	0.07
不明 Unidentified (Un)	0.23

()内の略記号は図 3-1-1 の各餌項目を示す。

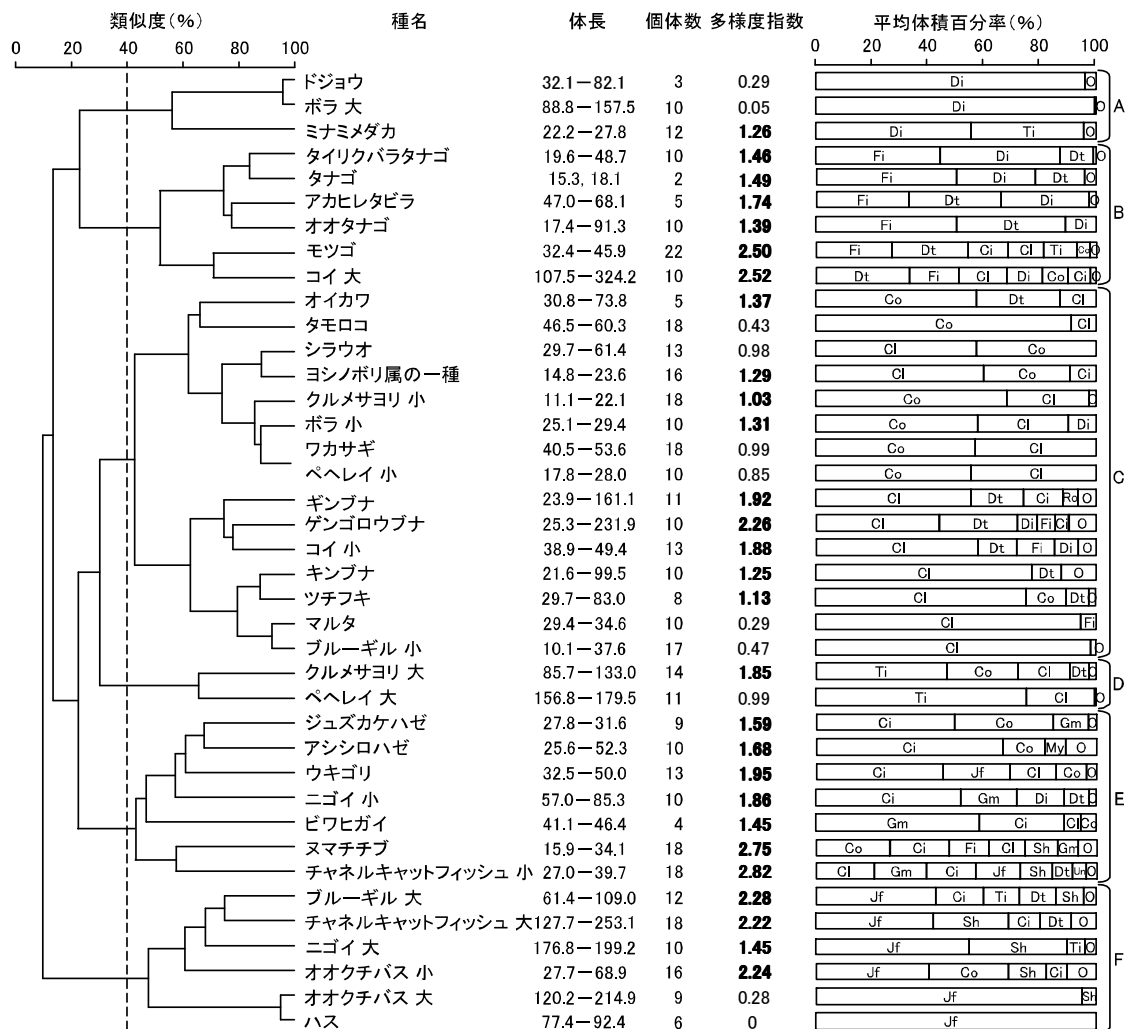


図 3-1-1. 各魚種・ユニットが利用していた餌項目の平均体積百分率に基づくクラスタ分析によって得られたデンドログラム

魚種間の類似度は群平均法で連結した。類似度 40 % (破線) で 6 つのグループ (A~F) に分かれた。A, 植物プランクトン食; B, 糸状藻類食; C, 動物プランクトン食; D, 陸上昆虫食; E, 底生無脊椎動物食; F, 魚食。

餌項目の略記号は表 3-1-2 を参照。O はその他を示す。

大, 大型個体; 小, 小型個体。

多様度指数の太字は 1.0 以上のものを示す。

3-2 ヨシ帯の有無での餌生物の現存量と魚類の成長

はじめに

水生植物帯に多くの魚類が集まる理由のひとつとして、餌となる底生無脊椎動物や動物プランクトンが豊富なためであると考えられている (Crowder and Cooper, 1982; Okun and Mehner, 2005a). 実際、過去の多くの研究では、大型無脊椎動物は水生植物帯において多いことが報告されている (Dvořák and Bestz, 1982; Gilinsky, 1984; Eklöv and Diehl, 1994; Diehl, 1992; Hargeby et al., 1994;). しかし、その一方で、動物プランクトンは水生植物帯で豊富であるという知見はあるものの (Brock, 1979; Timms and Moss, 1984; Manatunge et al., 2000; Sagrario and Balseiro, 2003), 捕食者の密度が高い場合は、プランクトンの密度は必ずしも多くないことが報告されている (Okun and Mehner, 2005a). また、これらの研究の多くが沈水植物帯で行われたものであり、抽水植物であるヨシ帯での知見は少ない (Lauridsen and Buenk, 1996; Lewin et al., 2004; Okun and Mehner, 2005a). このため、ヨシ帯では魚類の餌となる生物が本当に多いのかどうかは、まだよくわかっていない.

また、植物による複雑な立体構造は、小型魚類の被食圧を下げるのと同様に、魚類による餌生物の捕食効率を下げることから (Winfield, 1986; Diehl, 1988; Savino and Stein, 1989; Diehl, 1993; Schriver et al., 1995), ヨシ帯で餌生物の密度が高かったとしても、実際に魚類にとって効果的な餌場となっているかについては、一概には判断することができない (Okun and Mehner, 2005a).

そこで本節では、まず、ヨシ帯の有無によって魚類の主要な餌生物の現存量がどのように異なるのかを調べた。そのうえで、実際にヨシ帯が魚類の有効な餌場となっているかを明らかにするために、ヨシ際とヨシのない開放的な場所に設置したケージ内で魚類を飼育し、ヨシ帯の有無により成長量がどのような差が生じるかについて、検討を行った。

3-2-1 材料と方法

餌生物の現存量調査 2012年の6月から9月にかけて毎月1回の頻度で、宇崎のヨシ帯前縁部とヨシ帯から10m沖側にある開放水域において、魚類の主要な餌となっている以下の無脊椎動物と藻類(前節参照)の生息密度調査を行った。

動物プランクトン 各月において、濾水計を取り付けたプランクトンネット(口径45cm, 側長180cm, 目合い0.1mm)を用い、それぞれの場所(ヨシ帯前縁部と開放水域)で岸と平行に10mずつ5回曳網して動物プランクトンを採集した。採集物は現場にて5%ホルマリン溶液で固定し、実験室に持ち帰った。実験室では、採集物を300mlに希釈し、これを2mlずつ5回に分けて実体顕微鏡下で動物プランクトンの個体数を計数した。採集物は網から科レベルで同定を行い、濾水量から各分類群の1m³あたりの個体数を求めた。

表在性無脊椎動物 小型地曳網(袖網長4m, 高さ1m, 目合2mm×2mm; 胴網部の長さ4m, 目合1mm×1mm)を用い、各場所の湖底表面に生息している無脊椎動物を採集した。地曳網は開口幅を4mにした状態で、20m曳網した。各月の曳網回数は5回ずつとした。採集物は10%のホルマリン水溶液で固定し、

実験室に持ち帰った。その後、種同定を行い、種組成と各種の 1 m^2 あたりの湿重量を求めた。

埋在性無脊椎動物 口径 5 cm のコア管を用いて深さ 10 cm までの底泥を採取し、これを現場にて 0.3 mm メッシュでふるい、残留物を氷冷して持ち帰った。これを各月のそれぞれの場所で 5 回ずつ行った。持ち帰った残留物から埋在性無脊椎動物を取り出し、綱から科レベルで同定を行った後、各分類群の 1 m^2 あたりの湿重量を求めた。

付着性無脊椎動物 ヨシ帯前縁部において、ヨシ茎に付着している無脊椎動物を採集した。まず、各月にヨシを任意に 8 本選択し、剪定鋏を用いてヨシ茎の水没部を根元から静かに切断し、氷冷して持ち帰った。また、このときに 5 箇所で 1 m^2 あたりのヨシ密度を調べ、平均値を求めた。持ち帰ったヨシ茎はサンプル管内で攪拌し、 0.3 mm メッシュで濾す作業を 10 回程度繰り返すことによって無脊椎動物を遊離させた。その後、綱から科レベルで同定を行い、各分類群における茎 1 本あたりの湿重量を求め、ヨシの密度からヨシ帯 1 m^2 あたりの湿重量を算出した。

付着性藻類 ヨシ帯前縁部において、付着性無脊椎動物と同様の方法でヨシ茎に付着する藻類の茎 1 本あたりの湿重量を調べ、ヨシの密度からヨシ帯 1 m^2 あたりの湿重量を求めた。

成長比較実験 2012 年の 7 月から 8 月にかけて、宇崎のヨシ帯前縁と開放水域で、食性が異なる 2 種の魚類（糸状藻類食のモツゴと動物プランクトン食のワカサギ、前節参照）を閉鎖的なケージ内で飼育し、ヨシ帯の有無による各種の

成長量の差を比較した。実験に用いたこれらの魚類はいずれもヨシ帯の優占種であった（2章1節参照）。

実験には、目合い3 mm、底面積1 m²、高さ100 cmの円形ケージを用い、これをヨシ帯前縁と開放水域にそれぞれ2つ設置した（図3-2-1）。各魚種においてほぼ同じ体長の8個体を用意し、それぞれの標準体長と体重（湿重量）を測定した後（モツゴでは体長23.9~31.7 mm、体重0.19~0.52 g、ワカサギでは体長51.7~56.7 mm、体重1.11~1.71 g）、ヨシ帯前縁と開放水域のそれぞれ1ケージに同種4個体ずつを投入した。投入後、7日間飼育し、生残個体のすべてを取り出した。飼育期間中の体長と体重および肥満度（体重/体長³）の変化（成長量）を明らかにするために、生残個体の体長と体重を測定した。この実験を、異なった個体を用いて各種3回ずつ繰り返し、全生残個体における成長量の平均値を求めた。なお、同時に投入する個体は、異なる色の色素タグ（アクリル系水性ペンキ）を皮下注射することで識別した。

解析方法 各餌生物の個体数もしくは湿重量に、場所間（ヨシ帯と開放水域）と月間（6~9月）で違いがあるかどうかを二元配置分散分析で明らかにした（Zar, 2010）。月間で有意な差が生じた場合には、多重比較法（Scheffé test）を用いてどの月の間に違いがあるかを調べた。二元配置分散分析において交互作用が生じた場合には、各月における場所間の差と各場所における月間の差をそれぞれ一元配置分散分析によって検討し、有意な差があった場合はScheffé testを用いた。また、付着性無脊椎動物と付着性藻類はヨシ帯前縁でのみ調査したため、一元配置分散分析によって月間の差を検討し、有意な差があった場合はScheffé

testにより、どの月の間に違いがあるかを調べた。これらの解析では等分散性および変量の正規性を得るために、データはすべて対数変換[$\log_{10}(x+1)$]を行った。

また、成長比較実験において各魚種の成長量（体長と体重および肥満度の変化）に場所間での差があるかどうかを調べるため、Student's t-testを行った。なお、ワカサギについてはケージ投入後の生存率が非常に低く、統計解析を行うのに十分な個体数が得られなかったため、t検定は行わず、平均値を単に比較するだけにとどめた。

3-2-2 結果

餌生物の現存量 動物プランクトン 各月の各場所で採集した動物プランクトンの個体数（/ m^3 ）を図 3-2-2 に示した。個体数が場所間と月間で異なるのかをどうかを二元配置分散分析で調べたところ、双方において有意な差が認められ、交互作用も存在した（表 3-2-1）。そこで各月における場所間の差と、各場所における月間の差を、一元配置分散分析と多重比較法（Scheffé test）によって調べた。まず場所間の比較についてみてみると、6月から8月は開放水域で多く、ヨシ帯前縁で少なかった（Scheffé test, $P < 0.05$ ）。9月では統計上の有意差はみられなかったが、開放水域で多い傾向にあった。月間の差においては、ヨシ帯前縁では6月と8月では少なく、次いで7月、9月の順に多くなった。開放水域では6月と8月に少なく、7月と9月に多くなった。

ヨシ帯前縁と開放水域の間では分類群の組成に差はなく、カイアシ類、枝角類、ワムシ類が採集された。また、どの場所でもカイアシ類と枝角類は6月か

ら 8 月に、ワムシ類は 9 月に多かった。

表在性無脊椎動物 各月の各場所で採集した表在性無脊椎動物の湿重量 (g / m²) を図 3-2-3 に示した。二元配置分散分析の結果、場所間および月間で有意な差が認められ、交互作用も存在した (表 3-2-2)。そこで各月における場所間の差と、各場所における月間の差を一元配置分散分析と多重比較法によって調べた。まず場所間の比較についてみると、すべての月においてヨシ帯前縁で多く、開放水域では少なかった (Scheffé test, P < 0.05)。月間では、ヨシ帯前縁において 8 月に他の月よりも多く、開放水域では 7 月と 8 月が 6 月よりも多かった。

採集された表在无脊椎動物は、ヨシ帯前縁、開放水域ともにスジエビとテナガエビの 2 種のみであった。どの場所も 6 月と 7 月にはスジエビが多かったが、8、9 月になると反対にテナガエビが多くなった。

埋在性無脊椎動物 各月の各場所で採集した埋在性無脊椎動物の湿重量 (g / m²) を図 3-2-4 に示した。二元配置分散分析の結果、場所間および月間で有意な差が認められ、交互作用は存在しなかった (表 3-2-3)。場所間では開放水域よりもヨシ帯前縁で多く、月間では 9 月において他の月よりも少なかった (Scheffé test, P < 0.05)。

採集された埋在无脊椎動物は、ヨシ帯前縁、開放水域ともにユスリカ類幼虫と貧毛類で、どの場所のどの月においてもユスリカ類幼虫の占める割合が多かった。

付着性無脊椎動物 各月にヨシ帯前縁で採集した付着性無脊椎動物の湿重量

(g/m²) を図 3-2-5 に示した。開放水域には付着基質がないため、付着性無脊椎動物は生息していなかった。一方、ヨシ帯前縁においては、どの月でも 1 g/m² 以上の付着性無脊椎動物が採集された。月間の差について一元配置分散分析で調べたところ、有意な差が認められ (F = 5.99, P < 0.01), 7月は9月よりも多かった (Scheffé test, P < 0.05)。

採集された付着性動物はユスリカ類幼虫と貧毛類で、どの月においてもユスリカ類幼虫が多かった。

付着性藻類 各月にヨシ帯前縁で採集した付着性藻類の湿重量 (g/m²) を図 3-2-6 に示した。ヨシ帯前縁ではどの月においても多量 (100 g/m² 以上) の付着性藻類が採集されたが、開放水域では付着性無脊椎動物と同様に、付着性藻類は存在していなかった。ヨシ帯前縁における月間の差を一元配置分散分析で調べたところ、有意な差は認められなかった (F = 0.60, P = 0.62)。

採集された付着性藻類の大部分は、どの月においても糸状の緑藻類や藍藻類であった。

成長比較実験 ヨシ帯前縁と開放水域で飼育した各種の実験結果を図 3-2-7 に示した。モツゴでは飼育終了日 (7日後) まですべての個体 (24 個体) が生残り、成長していたが、ワカサギでは 19 個体が途中で死亡し、最後まで生き残っていたのは 5 個体 (ヨシ帯前縁で 2 個体, 開放水域で 3 個体) のみであった。

糸状藻類食のモツゴでは、体長と体重の増加量においてヨシ帯前縁と開放水域の間に有意な差が認められ、ヨシ帯前縁で大きかった (t 検定, 体長 P = 0.038,

体重 $P = 0.047$). また, 肥満度の増加量においても有意差がみられ (t 検定, 肥満度 $P = 0.097$), ヨシ帯前縁で大きい傾向が認められた. 一方, 動物プランクトン食のワカサギでは, 統計解析を行うのに十分な個体数を得ることができなかったものの, 平均値を単に比較してみると, 体長, 体重, 肥満度はどれも開放水域で大きいことがわかった.

3-2-3 考 察

エビ類やユスリカ類幼虫などの表在性, 埋在性, 付着性の底生無脊椎動物の現存量は開放水域よりもヨシ帯前縁で明瞭に多かった. 同様な結果はドイツの湖沼においても報告されている (Lewin et al., 2004; Okun and Mehner, 2005a, b). これは, ヨシの茎や根といった複雑な立体構造が小型底生無脊椎動物の隠れ場や捕食者からの避難場となっていることに起因しているものと考えられる (Dvořaki and Bestz, 1982; Gilinsky, 1984; Hargeby et al., 1994). また, ヨシ帯前縁にはヨシ茎からなる付着基質が多量に存在するが, 開放水域ではそれがいないため, 付着性糸状藻類の現存量はヨシ帯前縁で著しく多かった.

一方, 動物プランクトン量は底生無脊椎動物や糸状藻類と異なり, 9月を除いたすべての月において開放水域で多かった. この結果はこれまでの研究結果とは異なった. 沈水植物のような複雑な立体構造をもつ場所では, そうでない場所と比べて動物プランクトン量が多くなることが報告されている (Brock, 1979; Timms and Moss, 1984; Manatunge et al., 2000; Sagrario and Balseiro, 2003). しかし, Okun and Mehner (2005a) は, 複雑な構造の植物帯でも魚類による捕食圧が高い

場合は、必ずしも動物プランクトン量は多くないと報告している。本研究の調査地では、ヨシ帯前縁に動物プランクトン食魚が多く生息することから（前節参照）、動物プランクトン量が少なくなっていたものと推測される。

このように、本研究の調査地では小型底生無脊椎動物や付着性糸状藻類はヨシ帯前縁に多く、動物プランクトンは開放水域で多いことが明らかとなった。したがって、ヨシ帯の前縁部は、底生無脊椎動物食魚や糸状藻類食魚にとって餌場として重要であることが示唆された。一方、動物プランクトン食魚にとっては、ヨシ帯前縁は必ずしも有効な餌場となっていないことが示唆された。

この推察は、ヨシ帯前縁と開放水域で行った野外実験においても支持された。糸状藻類食のモツゴでは、体長、体重、肥満度の増加量はどれもヨシ帯前縁で大きい傾向を示した。モツゴは主に糸状藻類を食べるが、ユスリカ類幼虫も摂餌する。これらの餌の現存量は開放水域よりもヨシ帯前縁で明瞭に多かった。したがって、モツゴにとって、ヨシ帯は有効な餌場となっていることが証明された。一方、動物プランクトン食のワカサギでは、どの成長量も動物プランクトン量の多い開放水域で高くなる傾向がみられた。したがって、本調査地においては、餌生物量の多寡は魚類の成長量に影響を与えることが判明した。

本研究では、野外実験においてモツゴとワカサギの 2 種しか調べることができなかった。今後は、底生無脊椎動物食魚や陸生昆虫食魚などについても同様の実験を行い、ヨシ帯の餌場としての有効性についてさらなる検討を行なう必要がある。

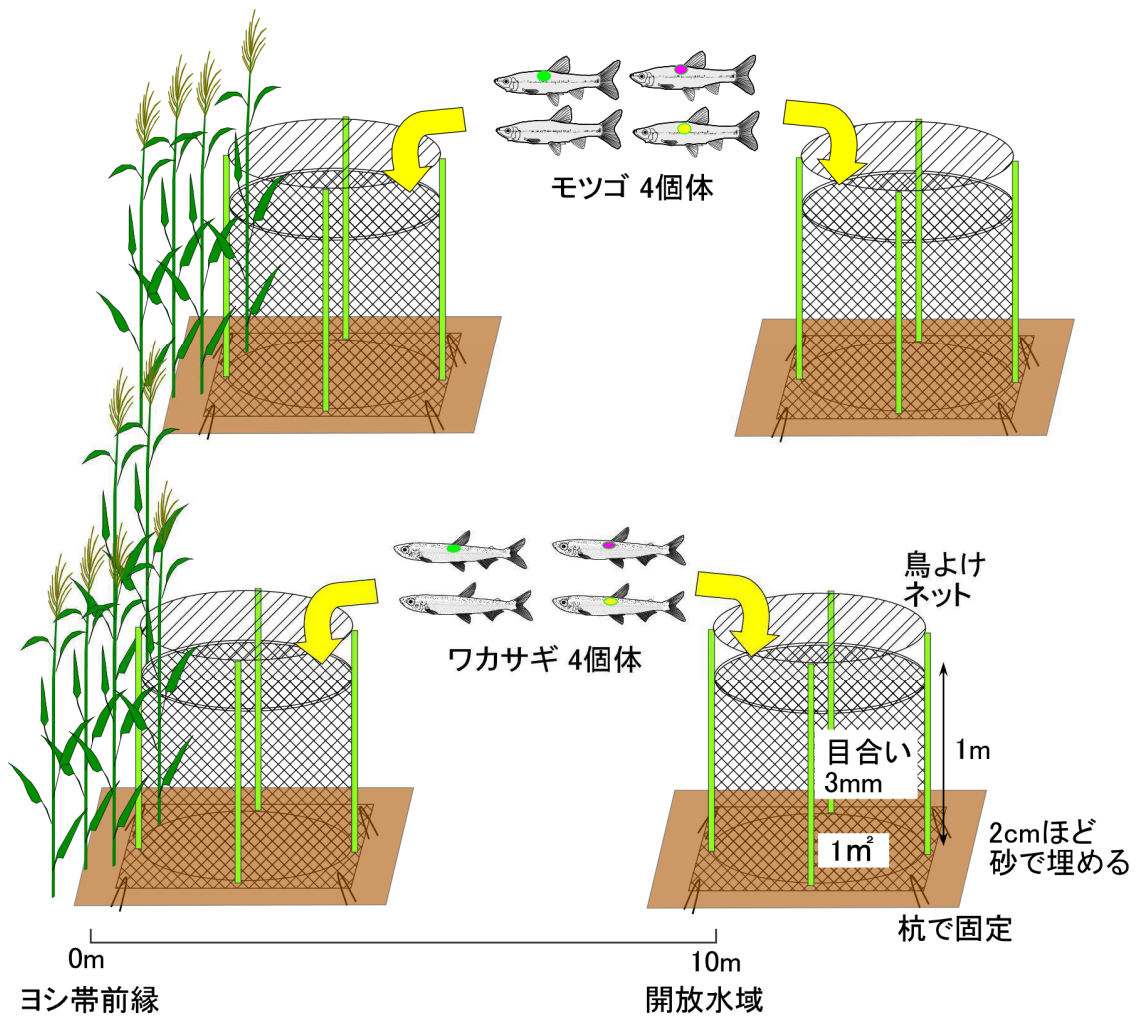


図 3-2-1. 成長比較実験に用いたケージと実験方法

ヨシ帯前縁部と開放水域のそれぞれ 1 ケージに、ほぼ同じ体長の同種 4 個体を投入し、7 日間飼育してから取り出した。これを各種で 3 回繰り返した。各個体は、異なる色の色素タグで識別した。

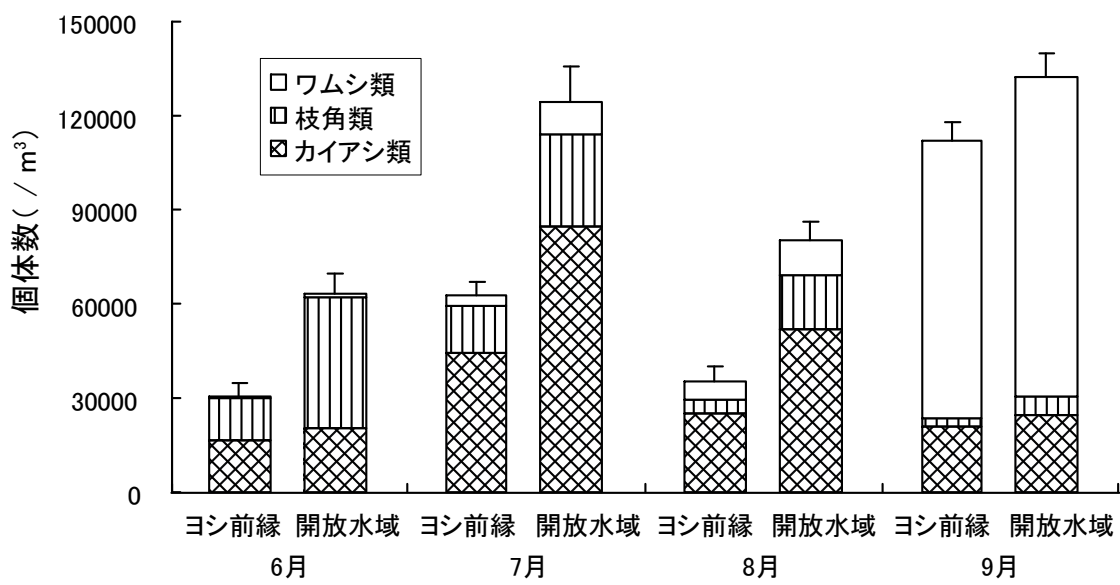


図 3-2-2. 各月のヨシ帯前縁と開放水域で採集された動物プランクトンの 1 m³あたりの平均個体数
エラーバーは標準誤差を示す (n = 5).

表 3-2-1 動物プランクトンの個体数について場所(ヨシ帯前縁と開放水域)と月(6~9月)を変動要因として二元配置分散分析を行った結果

	自由度	平均平方	F値	P値	Scheffé test
場所	1	0.69	68.3	< 0.001	
月	3	0.45	44.0	< 0.001	
場所×月	3	0.05	4.99	< 0.01	
誤差変動	32	0.01			
6月の場所間	1	0.27	14.4	< 0.01	ヨシ帯前縁 < 開放水域
7月の場所間	1	0.22	33.8	< 0.001	ヨシ帯前縁 < 開放水域
8月の場所間	1	0.34	27.6	< 0.001	ヨシ帯前縁 < 開放水域
9月の場所間	1	0.01	2.78	0.13	
ヨシ帯前縁の月間	3	0.38	26.6	< 0.001	6月 = 8月 < 7月 < 9月
開放水域の月間	3	0.12	19.7	< 0.001	6月 = 8月 < 7月 = 9月

個体数データは対数変換 $[\log_{10}(x+1)]$ した。

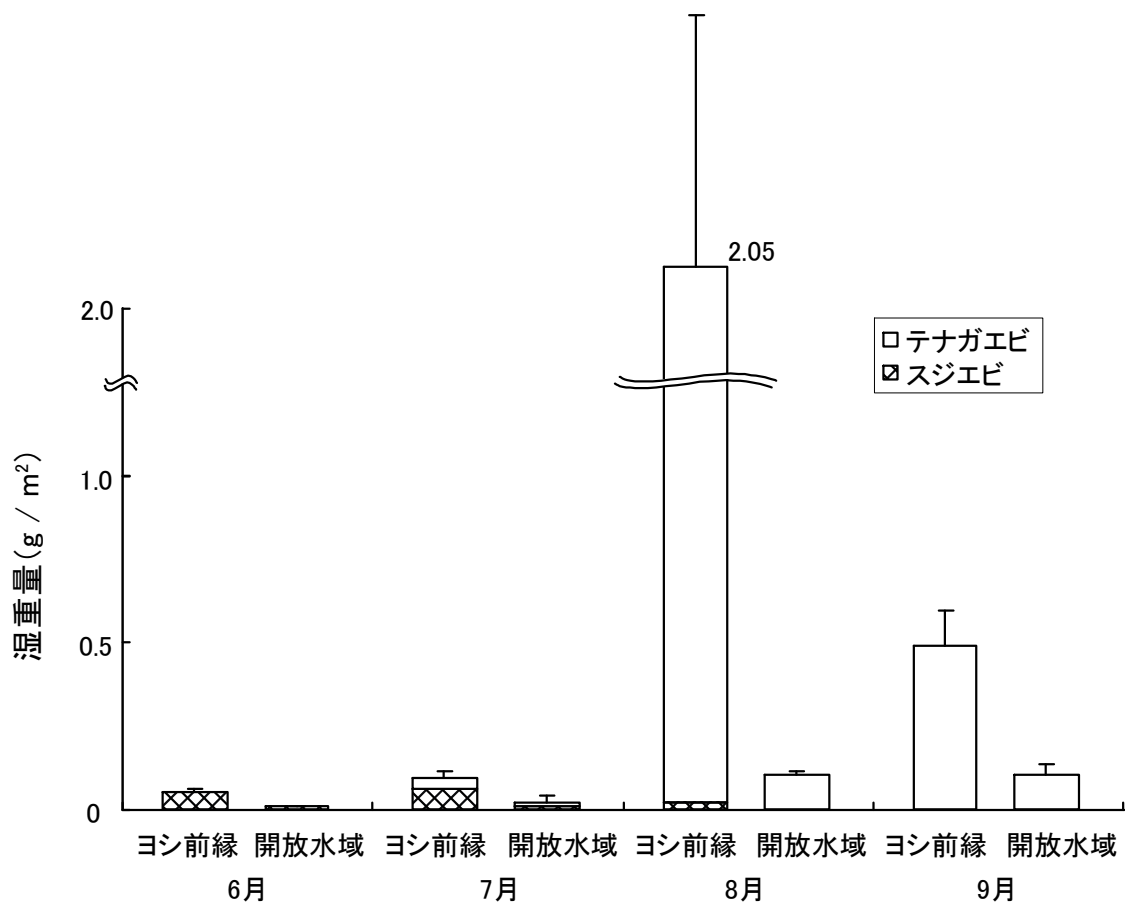


図 3-2-3. 各月のヨシ帯前縁と開放水域で採集された表在性無脊椎動物の 1 m²あたりの平均湿重量(g / m²)
エラーバーは標準誤差を示す(n = 5).

表 3-2-2 表在性無脊椎動物の湿重量について場所(ヨシ帯前縁と開放水域)と月(6~9月)を変動要因として二元配置分散分析を行った結果

	自由度	平均平方	F値	P値	Scheffé test
場所	1	0.21	38.5	< 0.001	
月	3	0.11	21.0	< 0.001	
場所 × 月	3	0.08	15.0	< 0.001	
誤差変動	32	0.01			
6月の場所間	1	0.00	26.6	< 0.001	開放水域 < ヨシ帯前縁
7月の場所間	1	0.00	6.52	< 0.05	開放水域 < ヨシ帯前縁
8月の場所間	1	0.41	21.9	< 0.01	開放水域 < ヨシ帯前縁
9月の場所間	1	0.04	15.5	< 0.001	開放水域 < ヨシ帯前縁
ヨシ帯前縁の月間	3	0.19	18.4	< 0.001	6月 = 7月 = 9月 < 8月
開放水域の月間	3	0.00	6.33	< 0.01	6月 = 8月 < 9月

湿重量データは対数変換 $[\log_{10}(x+1)]$ した。

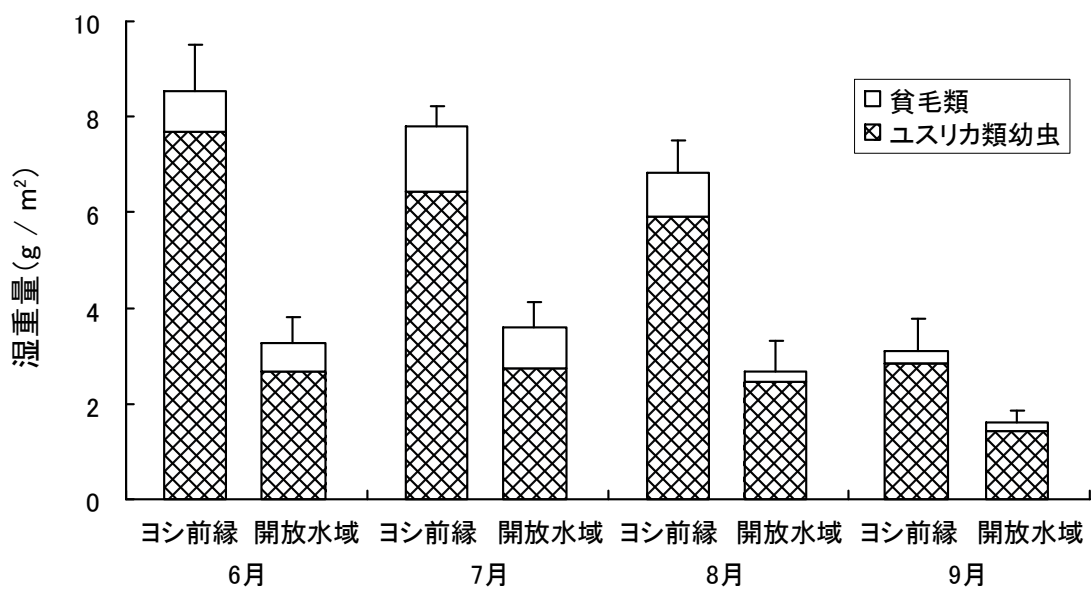


図 3-2-4. 各月のヨシ帯前縁と開放水域で採集された埋在性無脊椎動物の 1 m²あたりの平均湿重量(g / m²)
エラーバーは標準誤差を示す(n = 5).

表 3-2-3 埋在性無脊椎動物の湿重量について場所(ヨシ帯前縁と開放水域)と月(6~9月)を変動要因として二元配置分散分析を行った結果

	自由度	平均平方	F値	P値	Scheffé test
場所	1	0.86	59.1	<0.001	開放水域 <ヨシ帯前縁
月	3	0.20	13.4	<0.001	9月 < 6月 = 7月 = 8月
場所×月	3	0.02	1.10	0.36	
誤差変動	32	0.01			

湿重量データは対数変換 $[\log_{10}(x+1)]$ した.

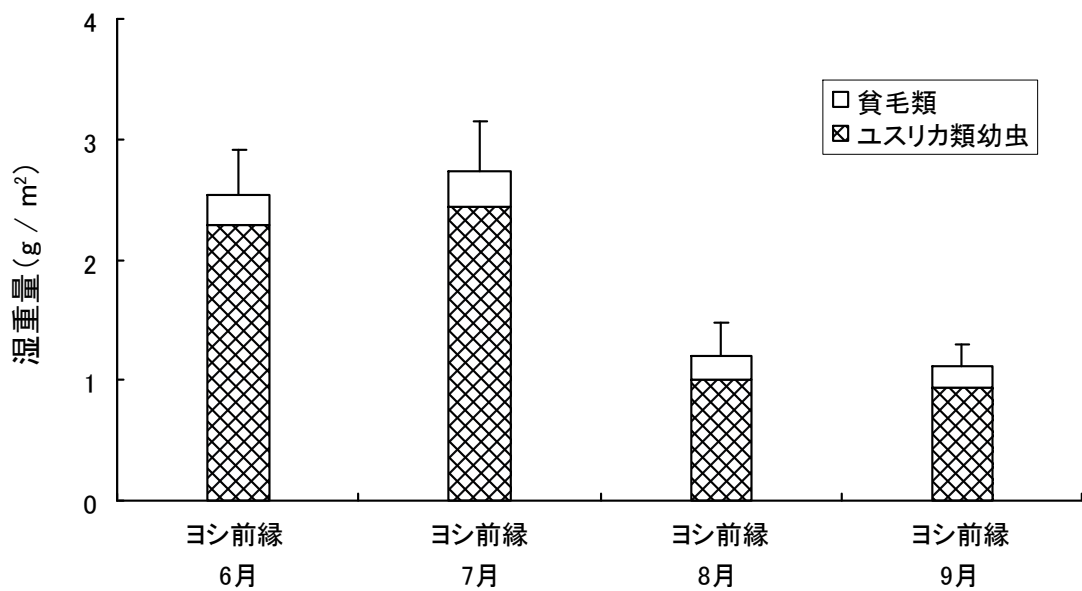


図 3-2-5. 各月のヨシ帯前縁で採集された付着性無脊椎動物の 1 m²あたりの平均湿重量 (g / m²)
 エラーバーは標準誤差を示す (n = 8).

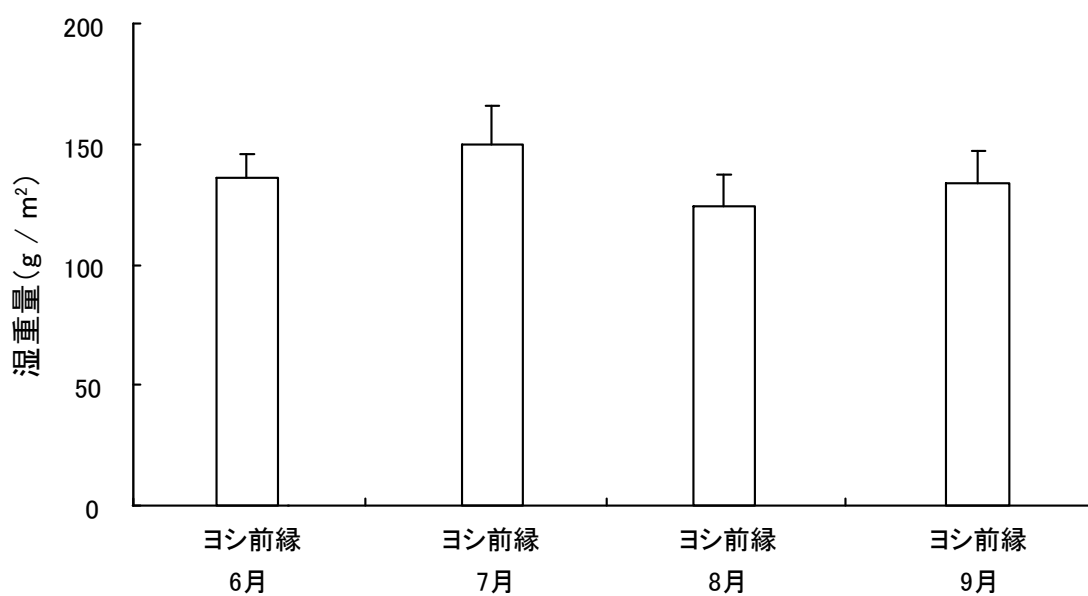


図 3-2-6. 各月のヨシ帯前縁で採集された付着性藻類の 1 m²あたりの平均湿重量 (g / m²)
 エラーバーは標準誤差を示す (n = 8).

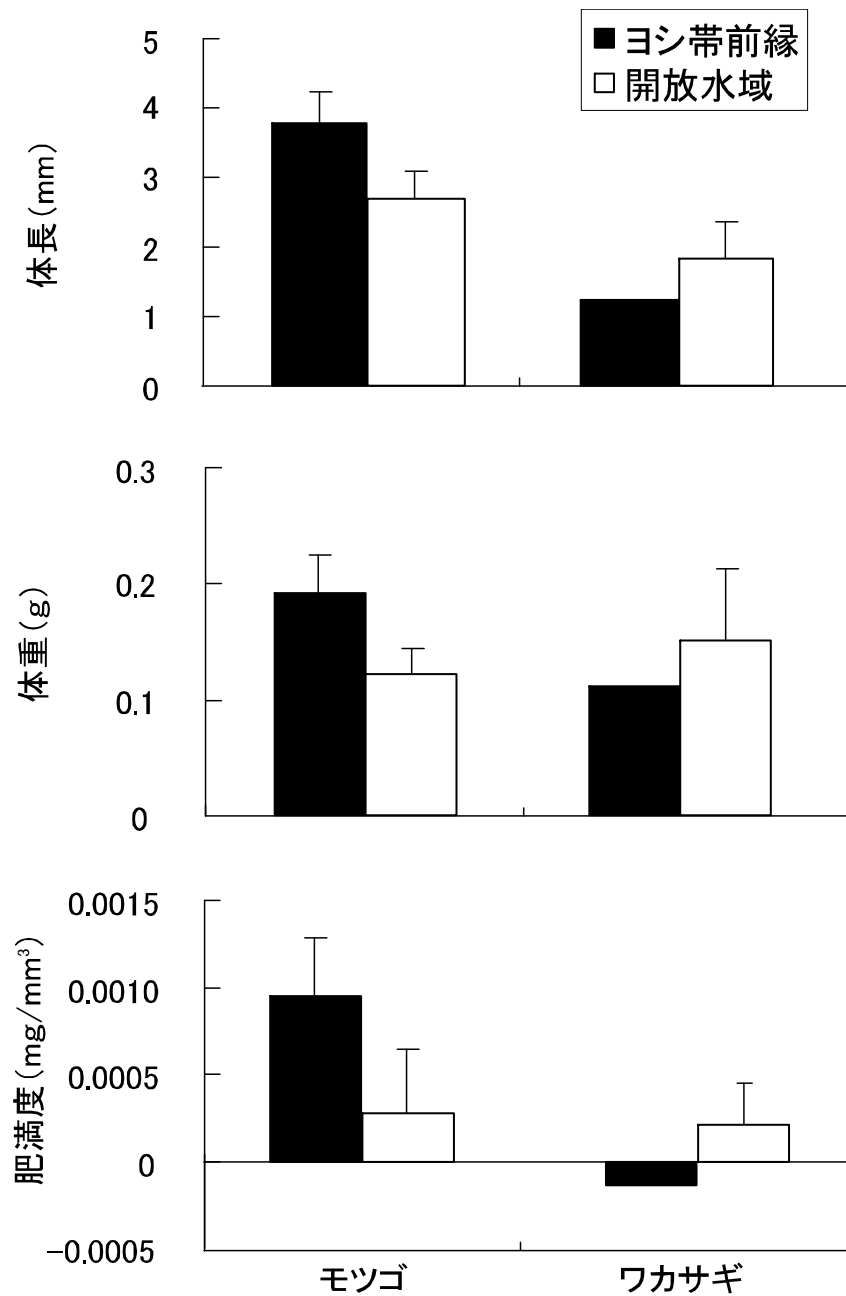


図 3-2-7. ヨシ帯前縁と開放水域に設置したケージ内で7日間飼育したモツゴとワカサギにおける体長, 体重, 肥満度の1個体あたりの平均増加量
 エラーバーは標準誤差を示す(モツゴのヨシ帯前縁 n = 12, 開放水域 n = 12, ワカサギのヨシ帯前縁 n = 2, 開放水域 n = 3).

第4章 捕食者からの避難場としてのヨシ帯の機能

はじめに

ヨシ帯に魚類が多く生息する理由としては、餌場のほかに、ヨシ帯が捕食者からの避難場として機能するためであると、これまで考えられてきた（中村ら, 2004; 西野・細谷, 2004; Okun and Mehner, 2005a). 沈水植物帯での研究では、茎や葉の構造的な複雑さが小型魚類や仔稚魚に対する捕食圧を下げることが報告されている（Christensen and Persson, 1993; Bean and Winfield, 1995; Jacobsen and Perrow, 1998). このため、ヨシ帯においても同様に、茎や根によってもたらされる複雑な構造は捕食者からの避難場として機能すると言われてきた（Lewin et al., 2004; Okun and Mehner, 2005a). しかしながら、これらは単にヨシ帯において小型魚類が多く出現したことなどから間接的に推察されたものであり、ヨシ帯における魚類の捕食圧を調べた研究はほとんどない（中村ら, 2004). したがって、実際にヨシ帯が魚類の避難場として機能しているのかどうかについての十分な証拠は、まだ示されていないのが現状である.

そこで本章では、小型稚魚の捕食死亡率がヨシ帯の有無によりどの程度異なるのかを、野外実験により検討した. なお、湖沼のヨシ帯周辺には昼行性と夜行性の捕食者がともに存在していることから、小型稚魚の捕食圧は昼夜ともに大きい可能性がある（Okun and Mehner, 2005a). したがって、本研究では日中と夜間の両方において捕食死亡率を調べた.

4-1 材料と方法

実験地および実験期間 野外実験は2013年の7月から8月にかけて、宇崎のヨシ帯前縁部とヨシ帯から10 m 沖側にある開放水域で行った(図 4-1)。実験の時間帯は日中では10時から16時、夜間では21時から3時とした。

実験対象魚種 実験には中層定住魚のモツゴ(糸状藻類食)、中層遊泳魚のワカサギ(動物プランクトン食)、および底生定住魚のヌマチチブ(底生無脊椎動物食)の3種の稚魚を用いた。これらの魚類はいずれもヨシ帯の優占種であった(2章1節参照)。なお、モツゴとヌマチチブは主に水生植物やヨシの茎や根元付近に生息する習性を持っているのに対し(岩崎ら, 1999; Wolfram-Wais et al., 1999; 川那部ら, 2001; 百成ら, 2012)、ワカサギはヨシ等の水生植物付近には群れる習性はなく、湖岸から沖帯まで湖全体の中層を主に遊泳する種である(富永, 2009)。

実験方法 3種の稚魚は、実験地から2 km ほど離れたヨシ帯周辺において小型地曳網(袖網長4 m, 高さ1 m, 目合2 mm × 2 mm; 胴網部の長さ4 m, 目合1 mm × 1 mm)で採集した。稚魚の体長による捕食死亡率(以下、死亡率)への影響をなくすために、できる限り同じサイズの稚魚(標準体長30 ~ 40 mm)を用いた。採集した稚魚は実験地に運び、袖針3.5号、ハリス0.6号(直径約0.13 mm)を用いてヨシ際と開放水域のそれぞれに係留した(図 4-1)。各稚魚に係留する際には、釣り針を第一背鰭の前部に背掛けし、支柱に取り付けた竹竿に道糸のもう一端を結びつけた(図 4-2)。竹竿はすべて岸側に向けて設置し、稚魚がヨシの茎や根元に移動したり、その付近を自由に動き回ったりすることがで

きるようにした。なお、本実験で竹竿を用いたのは、道糸が支柱に絡まらないようにするためと、稚魚が大型魚に捕食された際に、竹竿が支柱を起点として回転することによって、遠方から捕食の有無を確認できるようにするためである。係留地点の水深は、ヨシ際と開放水域ともに 70~80 cm とした。

実験は日中と夜間に行った。各種において、糸につないだ 10 個体をヨシ際と開放水域にそれぞれ 10 m 以上離して係留し、30 分後に釣り針からなくなった個体の数を記録した。これを各種について場所をずらしながら、5 回ずつ繰り返した。

また、捕食以外の要因で、稚魚が針からはずれないことを確かめるために、捕食者を排除した円形ケージ（目合い 3 mm，底面積 1 m²，高さ 100 cm）を開放水域に 3 つ設置し、針でつないだ稚魚を 1 ケージに 1 種 1 個体ずつ投入した。30 分後、針からはずれている個体がいるかどうかを確かめた。これを、異なった個体を用いて各種 20 回ずつ繰り返した。この結果、どの種においても、針からはずれている個体は確認されなかった。したがって、実験中に消失した個体はすべて捕食されたものと判断した。

捕食者の特定 捕食者が針にかかった場合にはその時点で仕掛けを回収し、捕食者の種名と体長を記録した。一方、捕食者が針にかからなかった場合は、以下の方法で捕食者を推定した。まず、捕食者によって糸が切断されたり、竹竿が回転したりした場合は、魚類により捕食されたものとした。また、竹竿の回転がみられないまま、稚魚が消失または部分的に捕食されていた場合は、エビ類により捕食されたものとした。これは、竹竿の回転がみられない状態で、

エビ類が稚魚を捕食しているのをしばしば観察したためである。なお、本研究の調査地である北浦には、稚魚を噛み切ることのできる歯を持つ魚食魚は存在しない。

解析方法 各種稚魚の捕食死亡率は以下の方法で求めた。まず、ヨシ際と開放水域のそれぞれにおいて、同時に係留した10個体のうち、糸から消失した個体の割合を計算した(例えば10個体のうち5個体が消失した場合、死亡率は50%となる)。そして、5回の繰り返しから算出した平均値をそれぞれの場所(ヨシ際と開放水域)における各種の平均死亡率とした。

各種の死亡率に場所間と昼夜間で違いがあるかどうかを二元配置分散分析で明らかにした(Zar, 2010)。交互作用が生じた場合には、昼および夜における場所間の差と各場所における昼夜間の差をそれぞれ一元配置分散分析によって検討した。これらの解析では、データはすべて逆正弦変換($\arcsin\sqrt{x}$)した。

4-2 結果

実験に用いた各種稚魚の昼夜での捕食死亡率を図4-3に示した。各種の死亡率が場所間(ヨシ際と開放水域)と昼夜間で異なるかどうかを二元配置分散分析で調べたところ、モツゴでは場所と昼夜の間に交互作用が存在したため、日中と夜間における場所間の差と、各場所における昼夜間の差をそれぞれ一元配置分散分析で調べた(表4-1)。まず、モツゴにおいて場所間での差をみると、死亡率は夜間においてヨシ際よりも開放水域で有意に高かったが、日中では場所間で差があるとは言えなかった。昼夜間の差においては、開放水域で夜間に

高かったが、ヨシ際では差があるとは言えなかった。一方、ヌマチチブとワカサギでは、場所と昼夜の交互作用はみられず、場所間および昼夜間でそれぞれ差が認められた（表 4-1）。昼夜間の比較では、死亡率は両種ともに夜間で高かった。しかし、場所間においては両種で反対の結果が得られた。ヌマチチブでは開放水域よりもヨシ際で高かったが、ワカサギではその逆であった。

本実験において針にかかっていた捕食者はニゴイ（体長 169～231 mm）、チャネルキャットフィッシュ（体長 173～428 mm）、ブルーギル（体長 113～131 mm）、およびテナガエビ（体長 51～89 mm）の 4 種であった（表 4-2）。この中で、チャネルキャットフィッシュとテナガエビの占める割合が特に高かった。稚魚のそれぞれの種における捕食者の割合は、モツゴとワカサギでは全体的に魚類が多く（モツゴ 73.4 %、ワカサギ 73.2 %）、ヌマチチブではエビ類が多かった（76.5 %）（表 4-2）。

捕食死亡率が高かった夜間において、各種稚魚が魚類およびエビ類に捕食された個体数を図 4-4 に示した。ヨシ際での死亡率が低かったモツゴとワカサギでは（図 4-3）、魚類による捕食が開放水域よりもヨシ際で少ない傾向にあった。一方、ヨシ際での死亡率が高かったヌマチチブでは（図 4-3）、エビ類による捕食がヨシ際で多い傾向にあった。

4-3 考 察

野外実験の結果、稚魚の捕食死亡率は日中よりも夜間で高いことが明らかとなった。また、捕食者となっていた種はチャネルキャットフィッシュ、ブルー

ギル、ニゴイ、およびテナガエビであった。これらの捕食者のうち、ブルーギルを除く3種は夜行性であることが知られている (Brown et al., 1970; 川那部, 2001; 富永, 2008; 荒山, 2010)。夜行性の魚食者は昼間でも小型魚類を食べるが (表 4-2)、特に夜間には活発に捕食する (荒山, 2010)。よって、本調査地のヨシ帯周辺では、昼行性の捕食者よりも夜行性の捕食者が多く、これらが夜間に活発に摂餌するために、稚魚への捕食圧が昼間よりも夜間で高くなったものと考えられた。

ヨシ際と開放水域の間で死亡率を比較すると、モツゴの夜間とワカサギの昼・夜間ではヨシ際で有意に低く、逆にヌマチチブの昼・夜間ではヨシ際で有意に高かった。このことから、ヨシ帯はモツゴとワカサギの避難場や隠れ場として機能することがわかった (ただし、モツゴでは夜間のみ)。一方、ヌマチチブに対しては、ヨシ帯が避難場とはなっていない可能性が示された。

本研究において、モツゴとワカサギの主要な捕食者となっていたのはチャネルキャットフィッシュやニゴイなど、中層を泳ぎ回る魚類 (中層遊泳魚食魚) であった。モツゴとワカサギは主に中層にいるため、このような魚食魚による捕食が多かったものと考えられる。沈水植物帯においては、中層遊泳魚食魚が近寄ってくると、稚魚や小型魚類は沈水植物の中に逃げ込むことが観察されており (Christensen and Persson, 1993; Bean and Winfield, 1995)、魚食魚の摂餌効率は開放水域に比べて沈水植物帯で低いことが報告されている (Eklöv and Diehl, 1994; Jacobsen and Perrow, 1998)。沈水植物帯におけるこのような避難場としての効果は、植物体の茎や葉による複雑な立体構造によるもので、構造的な複雑さ

が高いほどその効果は大きいと言われている (Winfield, 1986; Diehl, 1988; Savino and Stein, 1989; Diehl, 1993. Schriver et al., 1995). 本研究においてモツゴとワカサギの死亡率が開放水域よりもヨシ際で低かったのも、同様な理由であると考えられる。ただし、昼間のモツゴにおいて、死亡率がヨシ際と開放水域で同じであった理由については不明である。

一方、ヌマチチブの主要な捕食者はテナガエビなどの底生エビ類であった。このようなエビ類は開放水域よりもヨシ際に多く生息し (3章2節参照)、夜になると活発に動き回ることが知られている (冨永, 2008)。ヌマチチブは底生定住生活を送るため、エビ類に捕食されやすいのかもしれない。また、エビ類はヨシの茎や根の周辺を自由に移動することができるため、構造的に複雑なヨシ際でも捕食効率は低下しないものと推測される。ヌマチチブの死亡率が開放水域よりもヨシ際で高かったのは、このような理由によると考えられる。

以上、総括すると、ヨシの構造的な複雑さは、中層で生活するモツゴやワカサギに対して、チャンネルキャットフィッシュのような中層遊泳魚食魚による捕食を低減することがわかった。しかし、底生定住魚のヌマチチブに対しては、ヨシ際に多く生息する底生エビ類の捕食のために、ヨシ帯は必ずしも有効な避難場とはなっていない可能性が示された。また、ヨシ帯においてエビ類による稚魚への捕食圧が比較的大きかったことから、今後、稚魚や小型魚類の避難場や隠れ場としてのヨシ帯の機能について検討する場合には、魚食魚に加え、エビ類による捕食についても考慮する必要がある。

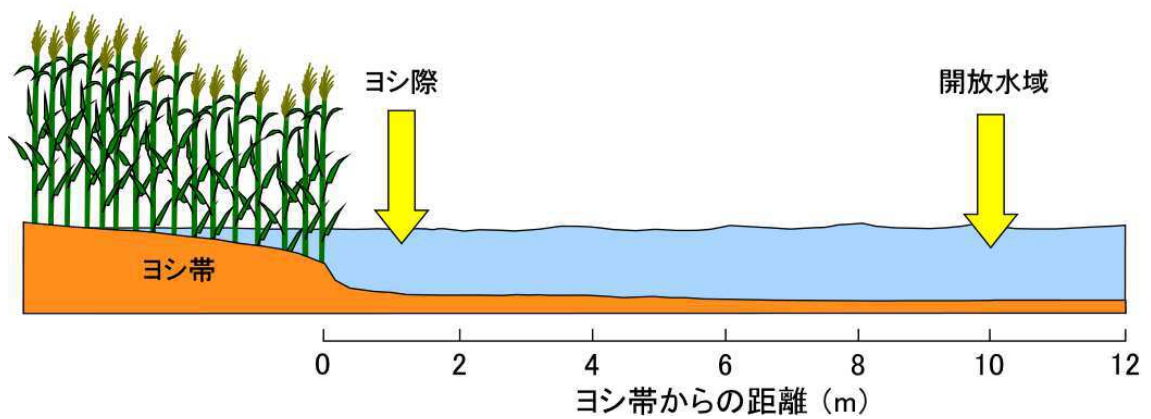


図 4-1. 捕食圧実験を行ったヨシ際(ヨシ帯前縁部)と開放水域, および実験の様子

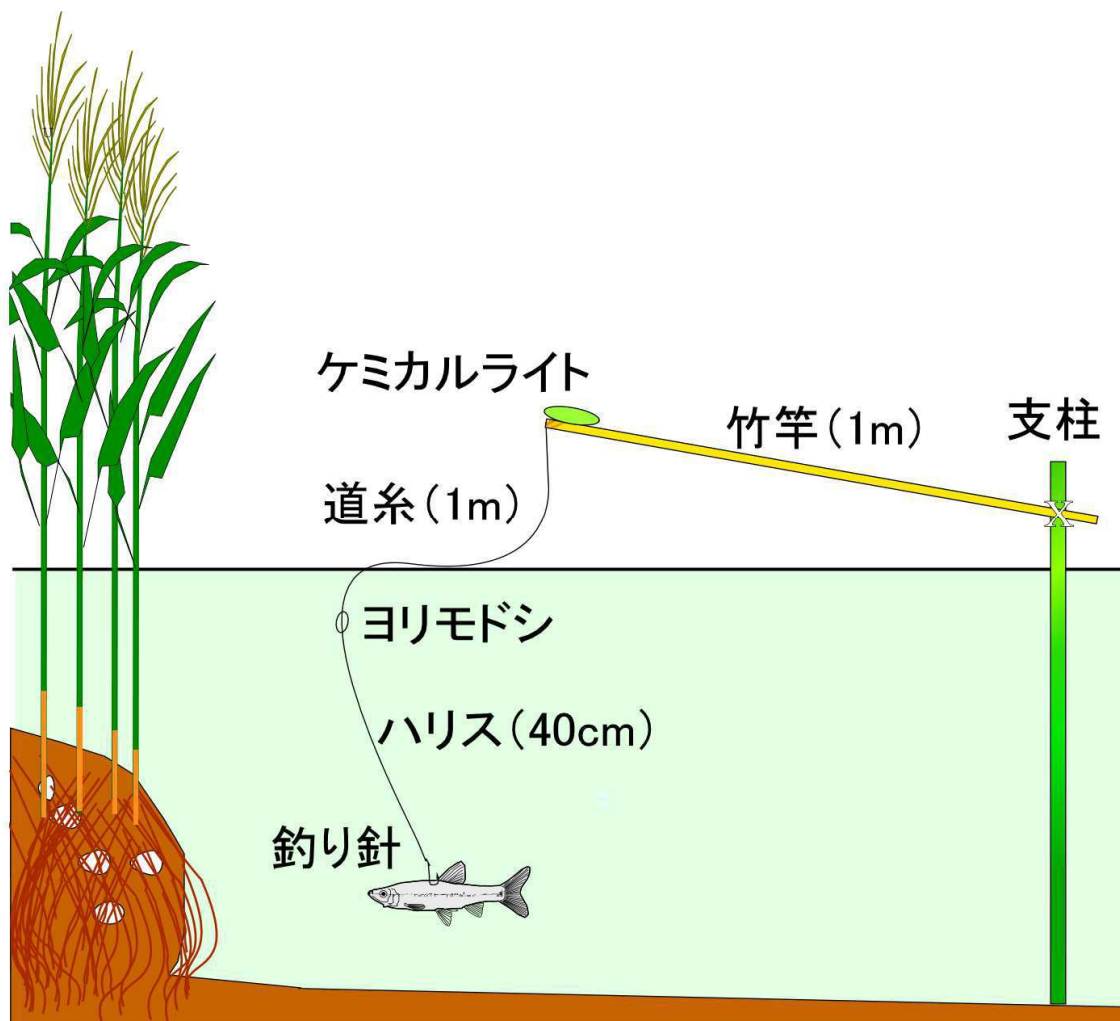


図 4-2. 捕食圧実験の仕掛け

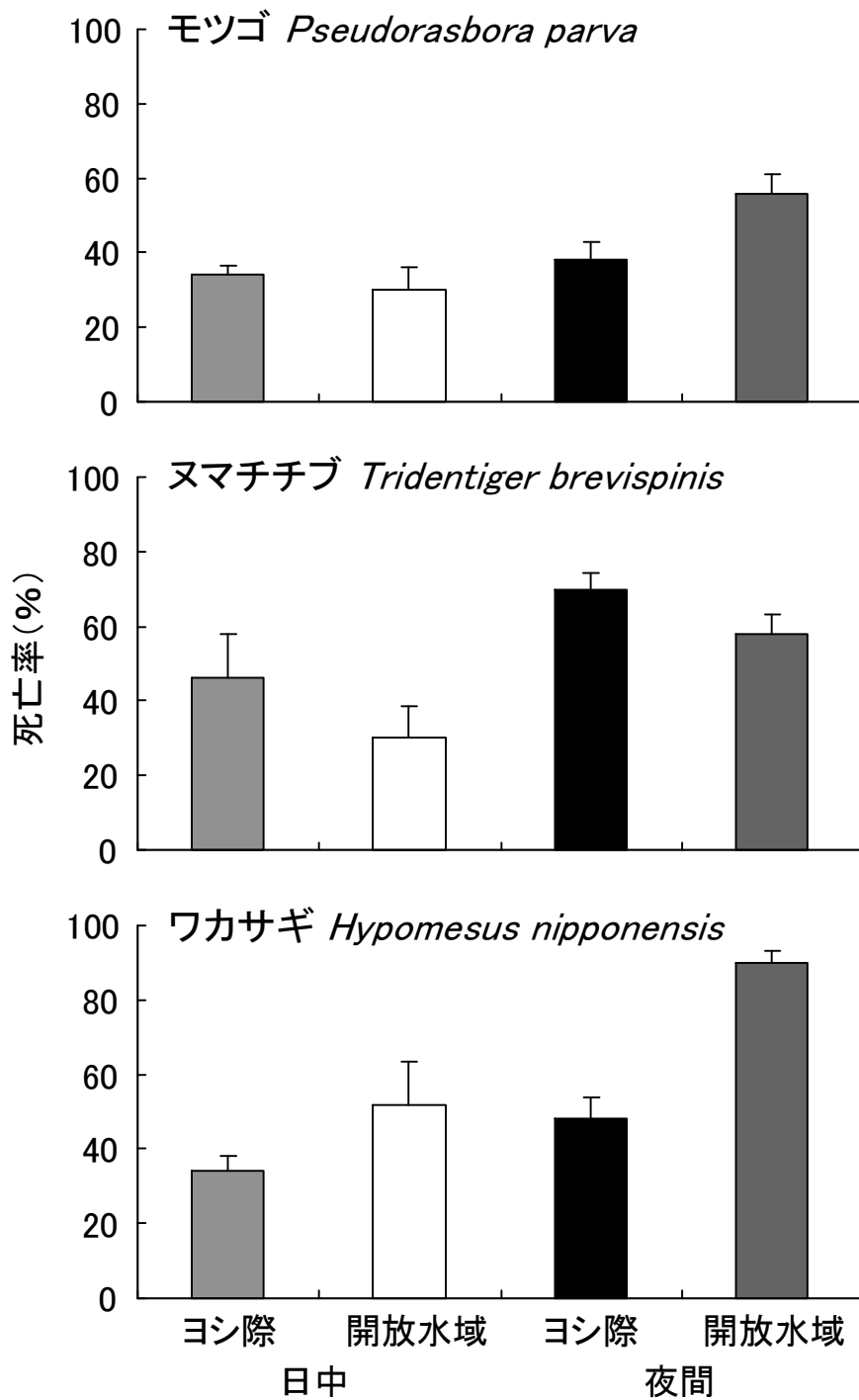


図 4-3. ヨシ際と開放水域における各種稚魚の日中と夜間の捕食死亡率
エラーバーは標準誤差を示す (n = 5).

表 4-1 各種稚魚の捕食死亡率について場所(ヨシ際と開放水域)と昼夜を変動要因として行った二元配置分散分析の結果

種名	変動要因	自由度	平均平方	F値	P値	
モツゴ	場所	1	403.2	9.1	<0.01	
	昼夜	1	76.6	1.7	0.208	
	場所×昼夜	1	227.6	5.1	0.038	
	誤差変動	16	44.5			
	ヨシ際の昼夜間	1	12.5	0.4	0.527	
	開放水域の昼夜間	1	618.3	10.2	0.013	夜間>日中
	日中の場所間	1	20.1	0.5	0.517	
	夜間の場所間	1	284.1	6.3	0.036	開放水域>ヨシ際
ヌマチチブ	場所	1	1061.5	10.0	<0.01	ヨシ際>開放水域
	昼夜	1	490.6	4.6	0.047	夜間>日中
	場所×昼夜	1	35.3	0.3	0.573	
	誤差変動	16	106.4			
ワカサギ	場所	1	1593.1	14.9	<0.01	開放水域>ヨシ際
	昼夜	1	2041.7	19.1	<0.001	夜間>日中
	場所×昼夜	1	463.0	4.3	0.054	
	誤差変動	16	107.0			

データは逆正弦変換($\arcsin\sqrt{x}$)した。

表 4-2 日中と夜間において、各種の稚魚を食べた捕食者の種類と個体数

		捕食者						魚類の割合	エビ類の割合
		ニゴイ	チャネルキャットフィッシュ	ブルーギル	魚類不明*	テナガエビ	エビ類不明**	(%)	(%)
モツゴ	日中	0	11	1	12	2	6	75.7	24.3
	夜間	2	18	0	14	2	11	71.7	28.3
	合計	2	29	1	26	4	17	73.4	26.6
ヌマチチブ	日中	0	4	1	6	12	15	33.2	66.8
	夜間	1	9	0	3	26	25	19.4	79.4
	合計	1	13	1	9	38	40	23.5	76.5
ワカサギ	日中	0	17	1	12	10	3	62.8	37.2
	夜間	0	29	0	23	13	4	68.5	31.5
	合計	0	46	1	35	23	7	73.2	26.8

ニゴイ、チャネルキャットフィッシュ、ブルーギル、テナガエビは針にかかっていた。

*, 捕食者は針にかかっていたが、糸の切断や竹竿の回転などから魚類による捕食とした。

**, 捕食者は針にかかっていたが、竹竿の回転がみられなかったことなどから、エビ類による捕食とした。

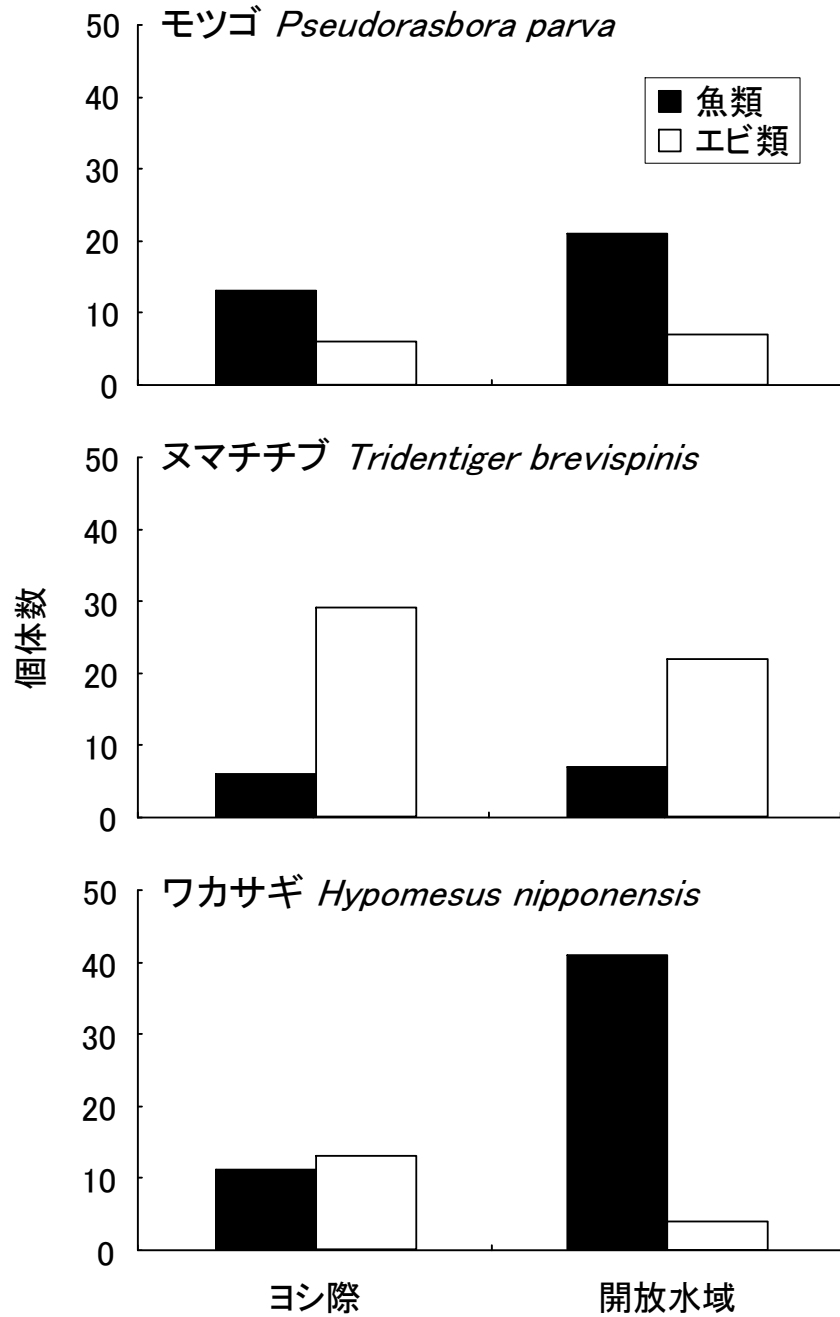


図 4-4. ヨシ際と開放水域の夜間において、各種稚魚が魚類およびエビ類に捕食された個体数

第5章 ヨシ帯における護岸造成が魚類群集に及ぼす影響

はじめに

ヨシ帯が存在する平野部の湿地は人間の経済活動や開発の影響を受けやすい場所であり、農地拡大や都市化による干拓、埋立て、護岸整備、人為的な水位管理などによって、世界各地のヨシ帯は急速に消失しつつある (Ostendorp, 1989; Dugan, 1990; Crivelli et al., 1995; Shay et al., 1999; Lewin et al., 2004). 1960年代以降、日本各地のヨシ帯の面積も著しく縮小し続けており (平井, 1993; Sakurai, 1990; 宮脇ら, 2004; 西野ら, 2005; Horinouchi et al., 2008), このことが生物群集に多大な影響を及ぼしてきたと言われている (Ostendorp, 1989). しかし、ヨシ帯の消失が魚類群集に及ぼす影響については、まだほとんど調べられていないのが実状である.

かつて霞ヶ浦の湖岸の全域には広大なヨシ帯がみられたが、1971年から治水および利水を主目的に進められた霞ヶ浦総合開発事業の干拓や埋立てにより、ヨシ帯が直接的に破壊されるとともに、湖岸線の大半はコンクリートの垂直護岸で築堤された。さらに、垂直護岸に衝突・反射した波浪が周辺のヨシを倒壊し、ヨシ帯の劣化や消失が続いている (宮脇ら, 2004). 現在、霞ヶ浦のヨシ帯は流入河川の河口付近や入り江の湾入部など、波浪の影響を受けにくい場所にわずかに存在するのみとなっている。このような中で、ヨシ帯が垂直護岸に置き換わった場所 (以下、護岸帯と呼ぶ) では、魚類群集への影響が懸念されているが (浜田, 2000), 具体的な影響についてはまだ明らかにされていない。

そこで本章では、霞ヶ浦（北浦）に残存する典型的な 2 つのヨシ帯（波浪の影響を受けやすい地点と受けにくい地点）とそれらに隣接する護岸帯との間で、魚類の種数、個体数、種組成などを比較することによって、垂直護岸化によるヨシ帯の消失が魚類群集構造にどのような影響を及ぼす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日本水産学会誌において公表した（碓井ら, 2014）。

5-1 材料と方法

調査地 本研究では、北浦の西岸に位置する宇崎と、東岸に位置する爪木^{つまぎ}の 2 地点で調査を実施した（図 5-1）。それぞれの地点には、湖岸線に沿って長さ 180 m 以上の大きなヨシ帯と、長さ 150 m 以上の護岸帯が隣接して共存している。かつて両地点の護岸帯の前縁にはヨシ帯が形成されていたが、1990 年代までには波浪の影響などで完全に消失した。両地点ともに水深は 1 m 以浅で、底質は砂泥であり、400 m 以内に小規模な河川（雁通川と水神川）が流入している。ただし、宇崎の調査地は入り江の湾入部に位置し、波浪の影響を受けにくいのに対して、爪木はより開放的で、波浪の影響を受けやすいという違いがある。実際、ここ数年間だけでも、爪木のヨシ群落は波浪の影響で陸側に向けて一年間に 1~2 m ほどの速度で削られている。

なお、本章では 2 章 1 節と同様に、ヨシ群落近傍を遊泳する魚類についても調査対象としたため、ヨシ群落とその際から沖に向けて 5 m までの水域をヨシ帯と定義した。また、護岸帯はコンクリート護岸から沖に向けて 5 m までの水

域とした。

魚類の採集 2009年と2010年において、魚類の出現量が多い春季から夏季(4, 6, 8月)の日中に(2章1節参照),各調査地点のヨシ帯と護岸帯で魚類採集を行った。採集には小型地曳網(袖網長4m,高さ1m,目合2mm×2mm;胴網部の長さ4m,目合1mm×1mm)を用いた(Kanou et al., 2002)。小型地曳網による採集は,Horinouch et al. (2008)によるヨシ帯での魚類定量採集法を参考にした。袖網部の両端を2名が持って,網の開口幅を4mにした状態で,水深1m以浅の砂泥底表面を,ヨシ群落または護岸の前縁に沿って20m,歩いて曳網した。各地点のヨシ帯と護岸帯での曳網回数は5回ずつとした。

採集物は現場でただちに10%ホルマリン溶液で固定し,研究室に持ち帰った。研究室では採集物から魚類のみを選別し,種の同定を行ったあと,個体数と標準体長を計数・計測した。種の同定は主に沖山(2014)と中坊(2013),百成ら(2012)に,また,魚種リストの科および種の配列,標準和名,学名は中坊(2013)に従った。ただし,従来,トウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR (明仁ら, 2000)とされていた種については,本研究ではヨシノボリ属の一種 *Rhinogobius* sp. として扱った。体長の計測はデジタルノギスを用いて0.1mmの精度で行った。また,各魚種の食性に基づいて,採集された魚類を底生無脊椎動物食魚,魚食魚,珪藻食魚,糸状藻類食魚,陸生昆虫食魚,動物プランクトン食魚に分類した。各種の食性については,3章1節および川那部ら(2001)に従った。

水質環境調査は,魚類採集の終了時に実施した。各地点のヨシ帯と護岸帯に約4m間隔で選定した5か所(水深50~80cm)の中層(水底から30~40cm)

において、マルチ水質チェッカ U-52 (HORIBA 社製) を用いて水温と濁度、溶解酸素量、電気伝導度を測定し、その平均値を求めて代表値とした。

解析方法 各調査地点で採集した魚類の種数と個体数は、1 曳網 (80 m²) あたりの平均値で示した。

各年の各地点において、魚類の種数と総個体数および優占種の個体数に、場所間 (ヨシ帯と護岸帯) と月間 (4, 6, 8 月) で違いがあるかどうかを二元配置分散分析で明らかにした (Zar, 2010)。なお、年ごとに解析を行ったのは、年変動が大きかったためである。月間で有意な差が生じた場合には、多重比較法 (Scheffé test) を用いてどの月の間に違いがあるかを調べた。二元配置分散分析において交互作用が生じた場合には、各月における場所間の差と各場所における月間の差をそれぞれ一元配置分散分析によって検討し、有意な差があった場合は Scheffé test を用いた。なお、魚類の種数、総個体数、優占種の個体数のデータについては、変量の等分散性および正規性を得るために対数変換 [$\log_{10}(x + 1)$]を行った。

魚類の種組成が場所間や月間、地点間でどの程度異なるのかを明らかにするため、2009 年と 2010 年の各月、各地点、各場所において採集された各種の個体数に基づいて類似度を求め、クラスター分析を行った。類似度には Bray-Curtis 指数 (PS₂) を、クラスター連結には群平均法を用いた (小林, 1995)。

$$PS_2 = \sum \min (n_{iA}/N_A, n_{iB}/N_B) 100$$

ここでは、 $N_A = \sum n_{iA}$, $N_B = \sum n_{iB}$ で、 n_{iA} は各月の各地点の場所 A における種 i の出現個体数、 n_{iB} は各月の各地点の場所 B における種 i の出現個体数を示

し、群集構造が完全に異なる場合は $PS_2 = 0$ 、全く同一の場合は $PS_2 = 100$ となる（小林, 1995）。なお、各月の各地点で採集された魚類の個体数は魚種によって大きく異なり、類似度が個体数の多い種に影響されやすい。そこで、分析の際には個体数の少ない種の貢献度を高めるために、各データを対数変換[$\log_{10}(x + 1)$]した。

5-2 結果

水質 各調査地点（宇崎と爪木）のヨシ帯と護岸帯で測定した水温、電気伝導率、濁度、溶存酸素量を図 5-2 に示した。水温と電気伝導率の平均値は4月から8月にかけて上昇したが、地点間および場所間（ヨシ帯と護岸帯）で異なる傾向はみられなかった。濁度と溶存酸素量の平均値は、調査期間中それぞれ 26.4–57.7 NTU と 7.0–13.6 mg/L の範囲で変動した。これらの水質項目においては、地点間で季節変動のパターンに若干の違いがみられたものの、各地点の場所間では明瞭な差を見出すことができなかった。このように、本研究で測定した水質項目については、どの地点においてもヨシ帯と護岸帯での明瞭な違いは認められなかった。

出現魚種の概要 宇崎と爪木のヨシ帯と護岸帯において、調査期間中に採集された魚類は、稚魚から成魚を中心とした合計 10 科 24 種であった（表 5-1）。両地点のヨシ帯で採集された魚類の種数は、2009 年が 21 種（宇崎 19 種、爪木 17 種）、2010 年は 19 種（宇崎 18 種、爪木 13 種）であった。これに対し、護岸帯では 2009 年が 18 種（宇崎 13 種、爪木 15 種）、2010 年は 16 種（宇崎 13 種、

爪木 13 種) と、ヨシ帯よりも少なかった (表 5-1)。このうち、ヨシ帯と護岸帯の両方で採集されたのは 19 種 (全体の 79.2 %) であった。一方、ヨシ帯のみで採集されたのはギンブナ、タイリクバラタナゴ、ビワヒガイ、ツチフキであり、逆に護岸帯のみで採集されたのはマルタだけであった (表 5-1)。

両地点のヨシ帯で採集された魚類の総個体数は、2009 年が 6579 個体 (宇崎 5831 個体, 爪木 748 個体), 2010 年は 6,111 個体 (宇崎 5,625 個体, 爪木 486 個体) であった。これに対し、護岸帯では 2009 年が 2,822 個体 (宇崎 2,128 個体, 爪木 694 個体), 2010 年は 3,714 個体 (宇崎 3483 個体, 爪木 231 個体) と、ヨシ帯の半数程度であった (表 5-1)。

2009 年のヨシ帯において、両地点の合計個体数で優占した上位 6 種はブルーギル (38.5 %), ヨシノボリ属の一種 (28.1 %), ヌマチチブ (14.7 %), ウキゴリ (4.7 %), シラウオ (4.5 %), クルメサヨリ (2.4 %) であった。また、2010 年のヨシ帯ではヨシノボリ属の一種 (74.6 %), ヌマチチブ (12.7 %), クルメサヨリ (3.5 %), モツゴ (3.2 %), シラウオ (2.0 %), ブルーギル (1.8 %) が優占した。一方、2009 年の護岸帯ではヨシノボリ属の一種 (36.0 %), シラウオ (29.0 %), ブルーギル (20.7 %), ウキゴリ (4.6 %), ワカサギ (3.9 %), ヌマチチブ (3.8 %), 2010 年の護岸帯ではヨシノボリ属の一種 (59.8 %), ブルーギル (23.7 %), ヌマチチブ (7.1 %), シラウオ (3.6 %), クルメサヨリ (1.9 %), モツゴ (1.8 %) が優占した。このように、ヨシ帯と護岸帯で優占した魚種はほぼ同様であり、モツゴ, ワカサギ, シラウオ, クルメサヨリ, ブルーギル, ウキゴリ, ヨシノボリ属の一種, ヌマチチブの 8 種が両域で優占して出現した (表 5-1)。

種数と総個体数 各月、各地点のヨシ帯と護岸帯における1 曳網 (80 m²) あたりの平均種数と平均総個体数を図 5-3 に示した。各年の各地点において、種数と総個体数が場所間と月間で異なるかどうかを二元配置分散分析で調べたところ、種数においては 2010 年の宇崎で、総個体数においては 2009 年の宇崎で場所と月の間に交互作用が存在した (表 5-2)。そのため、これらのみ各月における場所間の差と、各場所における月間の差をそれぞれ一元配置分散分析で調べた。

分散分析と Scheffé test の結果、種数では 2010 年 6 月と 8 月の宇崎において場所間で有意な差が認められなかったものの、他のすべてにおいては護岸帯よりもヨシ帯で有意に多かった (図 5-3, 表 5-2)。月間では、どの比較においても有意な差がみられ、種数は 4 月に少なく、6 月と 8 月に多くなった。総個体数では、2009 年 4 月の宇崎と 2009 年の爪木において場所間で有意な差はなかったが、それ以外ではヨシ帯で有意に多かった (図 5-3, 表 5-2)。月間ではすべてにおいて有意な差が認められ、種数と同様に 4 月に少なく、6 月と 8 月に多くなった。

優占種の個体数 各月、各地点のヨシ帯と護岸帯において、優占して出現した各種の 1 曳網 (80 m²) あたりの平均個体数を図 5-4 に示した。各年の各地点において、それぞれの優占種の個体数が場所間と月間で異なるかどうかを二元配置分散分析で調べた (表 5-3, 5-4)。2009 年の宇崎では、ヨシノボリ属の一種、ヌマチチブ、ウキゴリがヨシ帯で有意に多く、ブルーギルもヨシ帯で多い傾向にあった。しかし、シラウオは反対に護岸帯で多い傾向にあり、ワカサギ

では場所間に有意な差はみられなかった。2010年の宇崎では、ヨシノボリ属の一種、ヌマチチブ、クルメサヨリがヨシ帯で有意に多く、モツゴもヨシ帯で多い傾向にあったが、シラウオとブルーギルは護岸帯で多かった。2009年の爪木では、ウキゴリがヨシ帯で有意に多く、ヌマチチブとクルメサヨリもヨシ帯で多い傾向にあった。しかし、シラウオとヨシノボリ属の一種は護岸帯で多い傾向にあり、ワカサギでは場所間に有意な差はなかった。2010年の爪木では、クルメサヨリ、ヨシノボリ属の一種、ウキゴリ、ブルーギルがヨシ帯で有意に多かったが、シラウオとヌマチチブでは場所間に有意な差はみられなかった。以上のことから、宇崎と爪木の両地点においてモツゴ、クルメサヨリ、ウキゴリ、ヨシノボリ属の一種、ヌマチチブはヨシ帯で多い傾向にあり、逆にシラウオは護岸帯で多い傾向にあることがわかった。また、ワカサギではヨシ帯と護岸帯でほとんど差がないことが明らかとなった。

月間の有意差はほとんどの種で認められた。しかし、どの月で多く出現するかは、魚種により異なった（表 5-3, 5-4）。

種組成の類似度 各月、各地点のヨシ帯と護岸帯における魚類群集に対してクラスタ分析を行ったところ、類似度 30% で月によってまとまる 2 つのグループに分けられた（図 5-5）。すなわち、主に 4 月の各地点のヨシ帯と護岸帯の魚類群集（グループ I）と、6, 8 月の各地点のヨシ帯と護岸帯の魚類群集（グループ II）であり、種組成はヨシ帯と護岸帯では異ならなかった。

5-3 考 察

宇崎（入り江の湾入部）と爪木（開放的な地点）のそれぞれにおいて、水温、電気伝導率、濁度、溶存酸素量にはヨシ帯と護岸帯の間で明瞭な差は認められなかった。したがって、これらの水質環境は、ヨシ帯が護岸帯に置き換わってもほとんど変化しないものと考えられた。

ヨシ帯と護岸帯で魚類の種数を比較したところ、宇崎と爪木の両地点において、ほぼすべての月でヨシ帯のほうが有意に多かった。これは、ヨシ帯において個体数の少なかった種の多くが護岸帯で出現しなかったためである（表 5-1）。総個体数についても、種数と同様に、両地点において多くの月でヨシ帯のほうが有意に多かった。このことから、北浦においては湖岸の地形、すなわち入り江か、開放的な場所かにかかわらず、護岸化によるヨシ帯の消失は、魚類の種多様性と総個体数の低下をもたらすことが明らかとなった。

ヨシ帯の護岸化が魚類群集の構造に及ぼす影響については、これまで国内外において研究は行われていないが、マングローブ水域では護岸化により本研究と同様な現象が起こることが報告されている。立松ら（2013）は、沖縄県西表島においてマングローブが伐採され、コンクリートの垂直護岸が造成されると、魚類の種数と総個体数が著しく減少することを明らかにした。これは、マングローブの消失によって魚類の餌場や捕食者からの避難場がなくなるためであると考えられている（Nanjo et al., 2011, 2014）。ヨシもマングローブの支柱根や気根と同様に、茎による複雑な立体構造を形成する。このような物理構造は、4章で示したように、多くの稚魚や小型魚類にとっての避難場や隠れ場になると考

えられる。また、ヨシ茎の表面やヨシ帯の基底には、魚類の重要な餌となる小型底生無脊椎動物や糸状藻類などが豊富に存在する（3章2節参照）。したがって、護岸化によりヨシ帯が消失して生息環境が単調になると、そこでは餌生物量の減少や避難場としての機能の低下が起こるために、魚類の種数と総個体数が減少するのではないかと推察される。

さらに、優占種についてしてみると、これらはヨシ帯と護岸帯でほぼ共通して出現していたものの、個体数がヨシ帯で多い傾向にあったのはモツゴ、クルメサヨリ、ウキゴリ、ヨシノボリ属の一種、ヌマチチブの5種であった。一方、護岸帯で多かったのはシラウオの1種のみであった。また、ワカサギはヨシ帯と護岸帯でほとんど差はみられなかった。総個体数がヨシ帯で多かったのは、このような優占種の個体数の差異に起因していたと考えられる（表5-1、図5-4）。

ヨシ帯に多く出現した優占種の食性についてみると、モツゴは糸状藻類食、ウキゴリとヌマチチブは底生無脊椎動物食、クルメサヨリは陸上昆虫食、ヨシノボリ属の一種は動物プランクトン食であった（表5-1）。ヨシ帯には底生無脊椎動物や糸状藻類などが豊富に存在するとともに（3章2節参照）、ユスリカ類（成虫）などの昆虫も多いことから（平林・中本, 2000）、ウキゴリ、ヌマチチブ、モツゴ、クルメサヨリの4種はヨシ帯を餌場としているために、護岸帯よりもヨシ帯に多かったと考えられる。また、4章の野外実験で明らかとなったように、中層を泳ぐモツゴの死亡率は解放水域よりもヨシ帯で低く、底生生活をするヌマチチブの死亡率はエビ類による捕食のためにヨシ帯で高かった。

このことから、中層を泳ぐモツゴ、クルマサヨリ、ウキゴリはヨシ帯を餌場のほかに捕食者からの避難場としても利用するため、個体数密度がヨシ帯で多かったと推測される。一方、動物プランクトン量は底生無脊椎動物や糸状藻類などと異なり、必ずしもヨシ帯で多くないことが報告されている（3章2節参照；Okun and Mehner, 2005a）。実際、本研究の調査地でも2009年と2010年の6月に動物プランクトンの採集を行ったところ、個体数密度はヨシ帯よりも護岸帯で高かった（2009年のヨシ帯では 3.2×10^5 個体/ m^3 、護岸帯では 3.9×10^5 個体/ m^3 、2010年のヨシ帯では 2.1×10^5 個体/ m^3 、護岸帯では 5.6×10^5 個体/ m^3 ）（碓井，未発表）。したがって、動物プランクトン食で、底生生活を送るヨシノボリ属の一種の個体数密度が、少ない餌量と底生エビ類による高い捕食圧のヨシ帯で多い理由については、現段階では十分に説明することができない。しかし、湖沼に生息するヨシノボリ類の仔稚魚は、水生植物帯のような波の静かな場所に多く集まることが知られている（平井，1970）。本研究の護岸帯では波浪が強く、ヨシ帯は静穏であった。したがって、本種は餌量や捕食圧とは関係なく、単に静穏なヨシ帯周辺を嗜好して分布するのかもしれない。

他の優占種の食性を調べてみると、ヨシ帯よりも護岸帯で多く出現したシラウオは動物プランクトン食であった（表 5-1）。動物プランクトン量は上述したように護岸帯が多いために、本種は護岸帯で多かったものと考えられる。一方、ワカサギも動物プランクトン食であったが、その個体数密度はヨシ帯と護岸帯でほぼ同じであった。本種は捕食者からの避難場としてヨシ帯を利用することが、4章の野外実験で明らかとなっている。したがって、ワカサギは餌場と

しての護岸帯と避難場としてのヨシ帯の双方から利益を得ているため、個体数密度がヨシ帯と護岸帯で異ならなかったと考えられる。

本研究では、ヨシ帯の護岸化は魚類の種数と総個体数を減少させることがわかったが、その一方で種組成には影響を及ぼさないことが示唆された。類似度に基づいて魚類群集を分類したところ、月間では明瞭に区別されたが、ヨシ帯と護岸帯との間では区別されなかった。これは、優占種の 8 種がヨシ帯と護岸帯の双方にほぼ共通して出現したためであった (図 5-5)。

以上、本研究の結果より、垂直護岸化によるヨシ帯の劣化・消失は、魚類の種多様性の低下と、総個体数や多くの優占種の個体数の減少を引き起こし、魚類群集に大きな影響をもたらすことが明らかとなった。その一方で、当地域の重要な水産資源であり、優占種にもなっているワカサギやシラウオへの影響はそれほど大きくない可能性も示された。このように、護岸化による影響は魚種によって異なることもわかった。

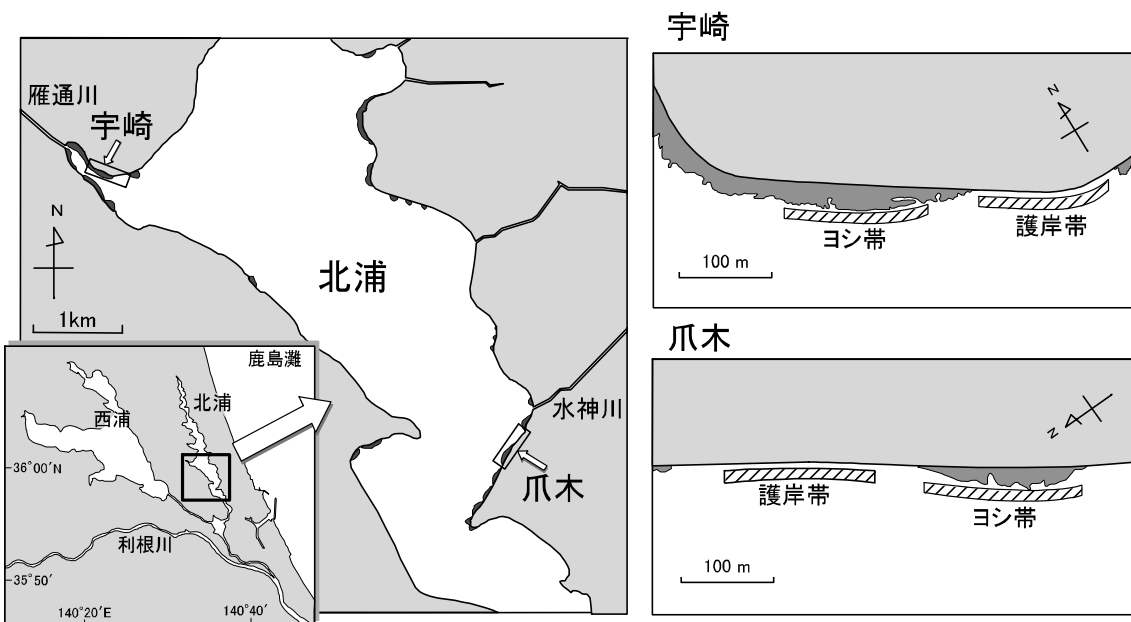


図 5-1. 北浦の宇崎と爪木地先に設定した調査地のヨシ帯と護岸帯 (▨)
濃い灰色の部分はヨシ帯を示す.

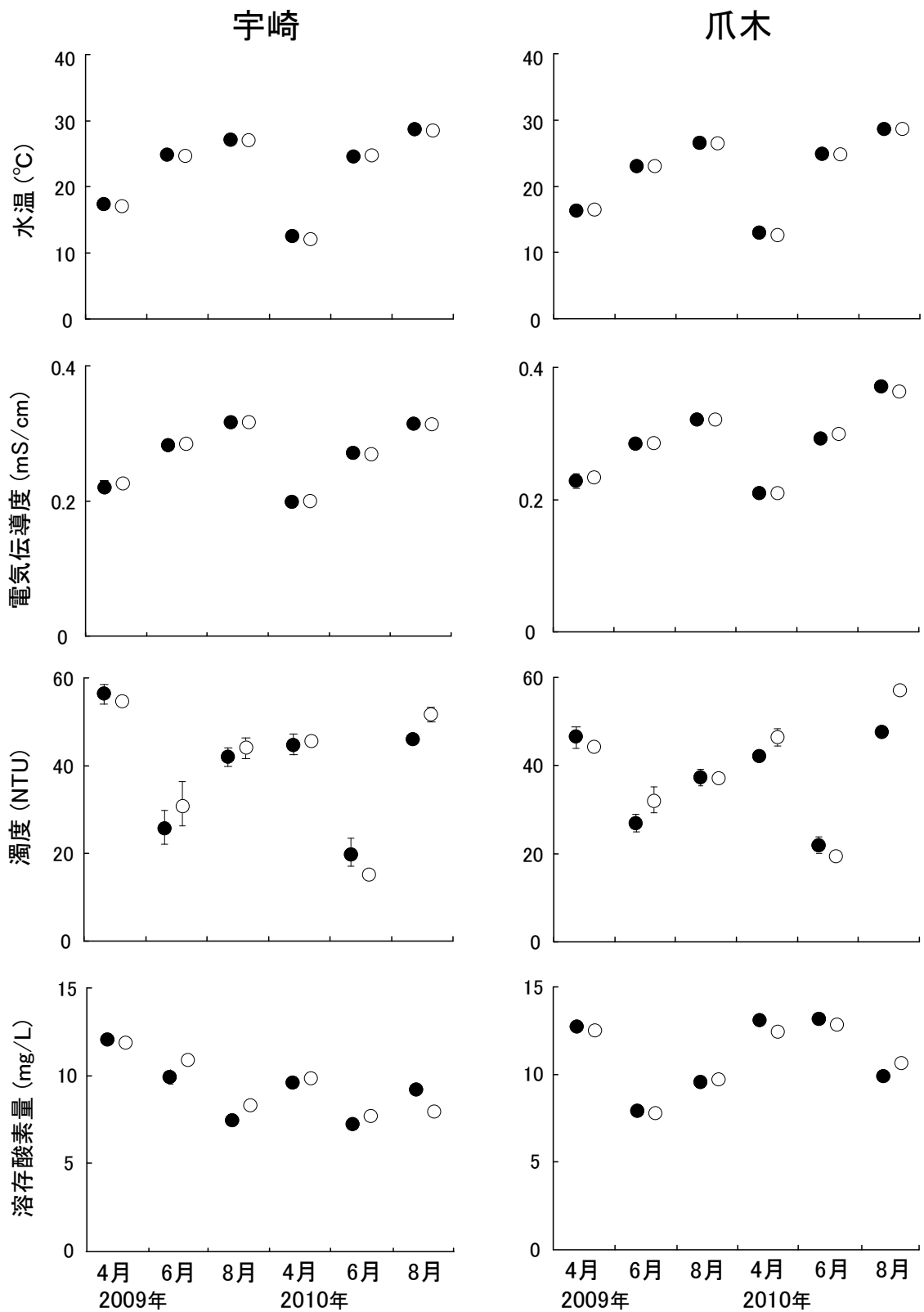


図 5-2. 宇崎と爪木のヨシ帯(●)と護岸帯(○)における水温と電気伝導率, 濁度, 溶存酸素量の平均値の経月変化
エラーバーは標準誤差を示す(n = 5).

表 5-1 2009 年と 2010 年の 4, 6, 8 月に宇崎と爪木のヨシ帯と護岸帯で採集された各魚種の個体数と体長範囲および食性

科名および種名(略記号*)	食性	宇崎				爪木				合計	体長(mm)
		2009		2010		2009		2010			
		ヨシ帯	護岸帯	ヨシ帯	護岸帯	ヨシ帯	護岸帯	ヨシ帯	護岸帯		
コイ科 Cyprinidae											
ギンブナ <i>Carassius</i> sp.	Z	1								1	10
オオタナゴ <i>Acheilognathus macropterus</i> (Am)	A	2				42	1	3		48	8-36
タナゴ <i>Acheilognathus melanogaster</i>	A			2			1			3	15-18
アカヒレタビラ <i>Acheilognathus tabira erythropterus</i> (At)	A			3				3		6	58-68
タイリクバラタナゴ <i>Rhodeus ocellatus ocellatus</i>	A	67		3		7		5		82	7-43
マルタ <i>Tribolodon brandtii</i>	B				1					1	284
モンゴ <i>Pseudorasbora parva</i> (Pp)	A	114	4	163	52	18	10	32	14	407	13-73
ビワヒガイ <i>Sarcocheilichthys variegatus microoculus</i>	B	1		1						2	64, 88
タモロコ <i>Gnathopogon elongatus elongatus</i> (Ge)	Z	5	1	2		4		4	2	18	14-76
ツチフキ <i>Abbottina rivularis</i>	Z	1		1						2	25, 34
キュウリウオ科 Osmeridae											
ワカサギ <i>Hypomesus nipponensis</i> (Hn)	Z	89	94	4	3	27	17	11	14	259	12-116
アユ科 Plecoglossidae											
アユ <i>Plecoglossus altivelis altivelis</i>	Z					1	2			3	34-44
シラウオ科 Salangidae											
シラウオ <i>Salangichthys microdon</i> (Sm)	Z	256	488	79	87	41	329	46	46	1372	7-88
トウゴロウイワシ科 Atherinidae											
ベヘレイ <i>Odontesthes bonariensis</i> (Ob)	L, Z	38	12	4		8	3	3	1	69	4-240
メダカ科 Adrianichthyidae											
ミナミメダカ <i>Oryzias latipes</i> (Ol)	P				1	10	1		2	14	17-24
サヨリ科 Hemiramphidae											
クルマサヨリ <i>Hyporhamphus intermedius</i> (Hi)	L, Z	77	11	57	18	81	5	159	54	462	10-127
サンフィッシュ科 Centrarchidae											
ブルーギル <i>Lepomis macrochirus macrochirus</i> (Lm)	B, Z	2522	579	65	874	10	5	44	6	4105	6-51
オオクチバス <i>Micropterus salmoides</i>	F	10	3	3	4	1				21	10-307
ボラ科 Mugilidae											
ボラ <i>Mugil cephalus cephalus</i> (Mc)	P	1		2	26	1	1		2	33	22-177
ハゼ科 Gobiidae											
ウキゴリ <i>Gymnogobius urotaenia</i> (Gu)	B	144	57	49	11	164	73	16	7	521	4-48
ジユズカケハゼ <i>Gymnogobius castaneus</i>	B	8	1				1			10	7-10
アジノハゼ <i>Acanthogobius lactipes</i> (Al)	B	5	1	12	1	9		3		31	10-40
ヨシノボリ属の一種 <i>Rhinogobius</i> sp. (Rh)	Z	1782	825	4465	2188	64	191	96	32	9643	10-26
ヌマチチブ <i>Tridentiger brevispinis</i> (Tb)	B	708	52	710	217	260	54	64	48	2113	8-55
合計		5831	2128	5625	3483	748	694	486	231	19226	

()内の略記号は図 5-5bの各魚種を示す。

各種の食性は 3 章 1 節と川那部ら (2001) に従った。

A, 糸状藻類食; B, 底生無脊椎動物食; F, 魚食; L, 陸上昆虫食; P, 植物プランクトン食; Z, 動物プランクトン食

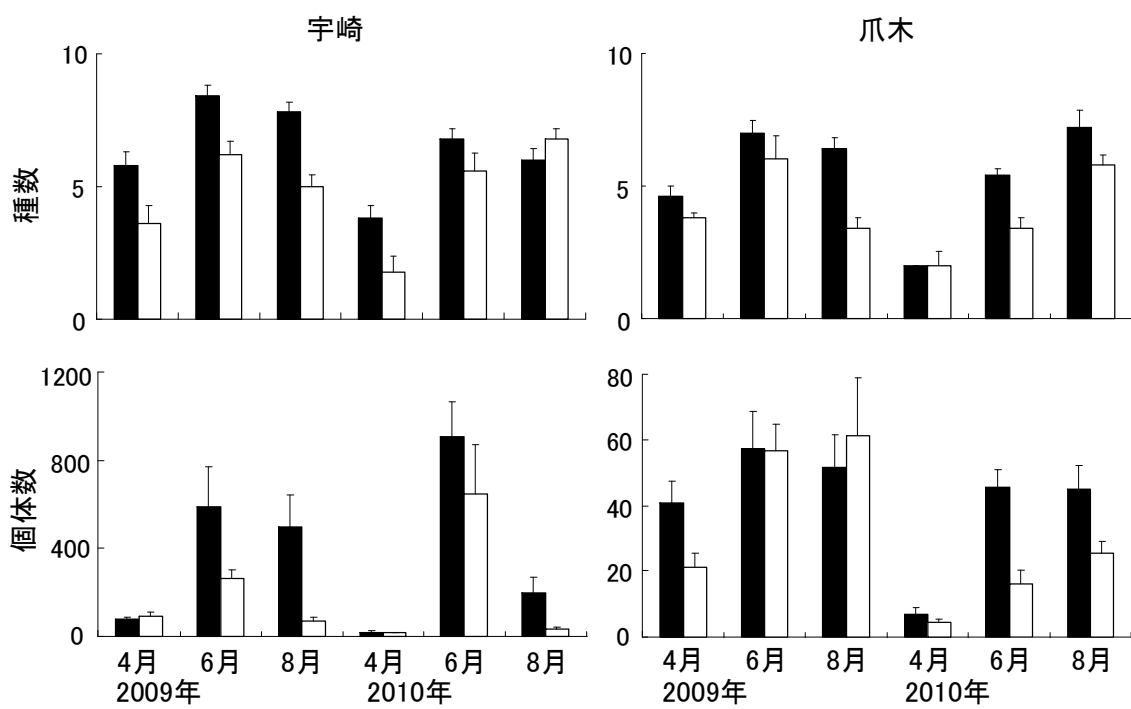


図 5-3. 宇崎と爪木のヨシ帯(■)と護岸帯(□)で採集された魚類の、地曳網 1 曳網(80 m²)あたりの平均種数および平均総個体数の経月変化
エラーバーは標準誤差を示す(n = 5).

表 5-2 2009 年と 2010 年の宇崎と爪木で採集された魚類の種数と総個体数について場所(ヨシ帯と護岸帯)と月(4, 6, 8 月)を変動要因として行った二元配置分散分析の結果

	自由度	平均平方	F値	P値	Scheffé test
種数					
宇崎 2009年					
場所	1	43.20	36.00	<0.001	ヨシ帯 > 護岸帯
月	2	17.43	14.53	<0.001	4月 < 6月 = 8月
場所 × 月	2	0.30	0.25	0.78	
誤差変動	24	1.20			
宇崎 2010年					
場所	1	4.80	3.79	0.06	
月	2	40.93	32.32	<0.001	
場所 × 月	2	5.20	4.11	<0.05	
誤差変動	24	1.27			
4月の場所間	1	10.00	6.90	<0.05	ヨシ帯 > 護岸帯
6月の場所間	1	3.60	2.40	0.16	
8月の場所間	1	1.60	1.88	0.21	
ヨシ帯での月間	2	12.07	12.48	<0.01	4月 < 6月 = 8月
護岸帯での月間	2	34.07	21.74	<0.001	4月 < 6月 = 8月
爪木 2009年					
場所	1	19.20	15.16	<0.001	ヨシ帯 > 護岸帯
月	2	13.90	10.97	<0.001	4月 < 6月, 8月 < 6月
場所 × 月	2	3.70	2.92	0.07	
誤差変動	24	1.27			
爪木 2010年					
場所	1	9.63	10.51	<0.01	ヨシ帯 > 護岸帯
月	2	50.70	55.31	<0.001	4月 < 8月 < 6月
場所 × 月	2	2.63	2.87	0.08	
誤差変動	24	0.92			
個体数					
宇崎 2009年					
場所	1	0.98	19.10	<0.01	
月	2	1.03	20.05	<0.001	
場所 × 月	2	0.49	9.54	<0.01	
誤差変動	24	0.05			
4月の場所間	1	0.01	0.61	0.46	
6月の場所間	1	0.29	7.12	<0.05	ヨシ帯 > 護岸帯
8月の場所間	1	1.66	17.92	<0.01	ヨシ帯 > 護岸帯
ヨシ帯での月間	2	0.92	9.18	<0.01	4月 < 6月 = 8月
護岸帯での月間	2	0.49	12.06	<0.01	4月 < 6月, 8月 < 6月
宇崎 2010年					
場所	1	0.78	7.53	<0.05	ヨシ帯 > 護岸帯
月	2	6.61	64.19	<0.001	4月 < 8月 < 6月
場所 × 月	2	0.31	3.01	0.07	
誤差変動	24	0.10			
爪木 2009年					
場所	1	0.06	1.62	0.22	
月	2	0.22	6.28	<0.01	4月 < 6月 = 8月
場所 × 月	2	0.09	2.53	0.10	
誤差変動	24	0.03			
爪木 2010年					
場所	1	0.57	17.94	<0.001	ヨシ帯 > 護岸帯
月	2	1.64	51.20	<0.001	4月 < 6月 = 8月
場所 × 月	2	0.07	2.27	0.13	
誤差変動	24	0.03			

データは対数変換 [$\log_{10}(x + 1)$]した。

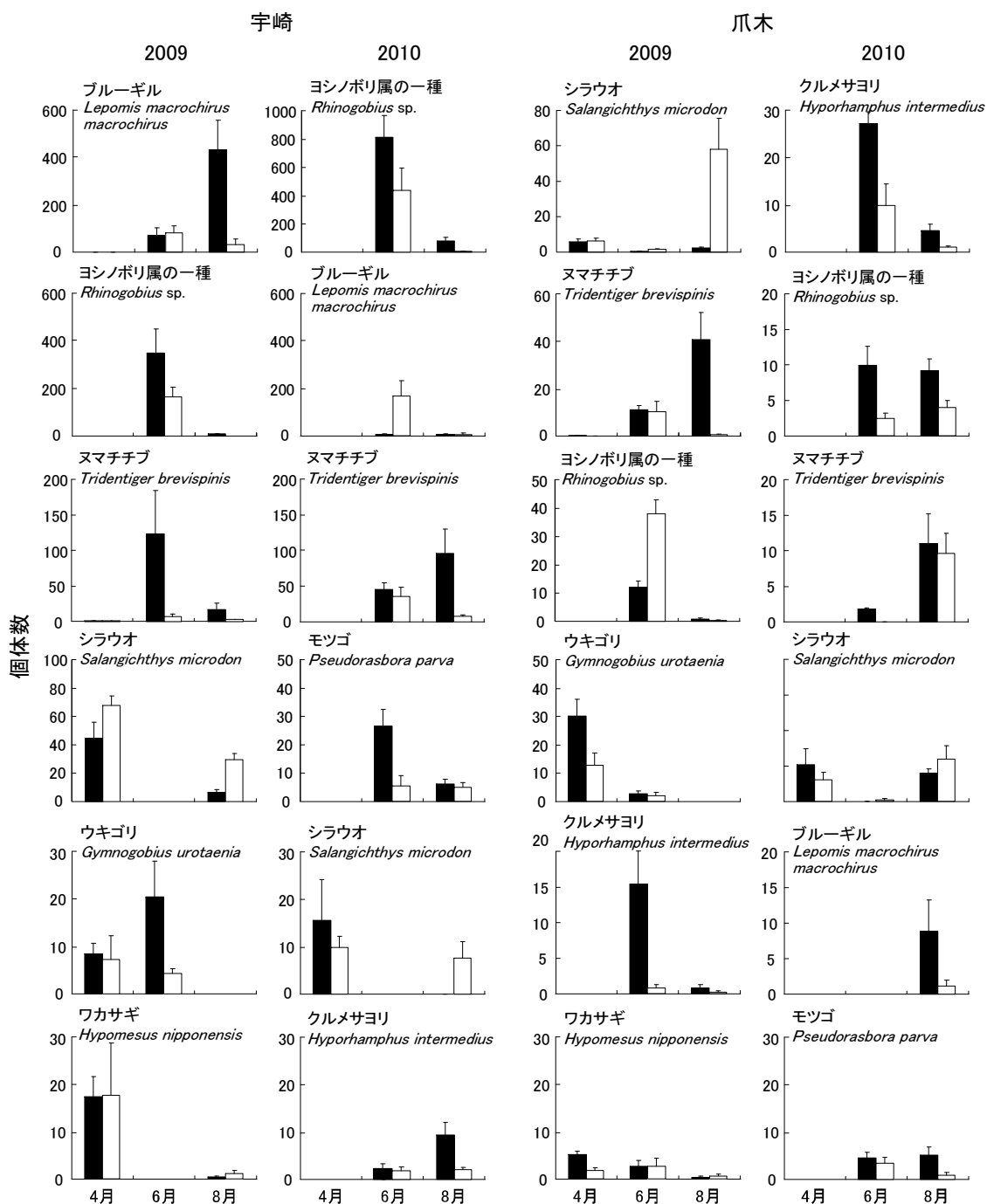


図 5-4. 宇崎と爪木のヨシ帯(■)と護岸帯(□)において採集された優占魚種上位 6 種の個体数密度(/80 m²)の経月変化
 個体数密度のエラーバーは標準誤差を示す(n = 5).

表 5-3 2009 年と 2010 年の宇崎で採集された優占魚種の個体数について場所(ヨシ帯と護岸帯)と月(4, 6, 8 月)を変動要因として行った二元配置分散分析の結果

	自由度	平均平方	F値	P値	Scheffé test
2009年					
ブルーギル <i>Lepomis macrochirus macrochirus</i>					
場所	1	3.39	7.16	< 0.05	
月	1	0.11	0.23	0.64	
場所 × 月	1	2.52	5.33	< 0.05	
誤差変動	16	0.47			
6月の場所間	1	0.03	0.06	0.81	
8月の場所間	1	5.88	13.97	< 0.01	ヨシ帯 > 護岸帯
ヨシ帯での月間	1	1.84	10.38	< 0.05	6月 < 8月
護岸帯での月間	1	0.79	1.03	0.34	
ヨシノボリ属の一種 <i>Rhinogobius</i> sp.					
場所	1	1.41	36.49	< 0.01	ヨシ帯 > 護岸帯
月	1	15.87	410.86	< 0.001	8月 < 6月
場所 × 月	1	0.13	3.26	0.09	
誤差変動	16	0.04			
ヌマチチブ <i>Tridentiger brevispinis</i>					
場所	1	2.83	10.25	< 0.01	ヨシ帯 > 護岸帯
月	1	1.04	3.76	0.07	
場所 × 月	1	0.34	1.24	0.28	
誤差変動	16	0.28			
シラウオ <i>Salangichthys microdon</i>					
場所	1	0.98	24.32	< 0.001	
月	1	1.62	40.18	< 0.001	
場所 × 月	1	0.22	5.39	< 0.05	
誤差変動	16	0.04			
4月の場所間	1	0.14	3.62	0.09	
8月の場所間	1	1.06	24.82	< 0.01	ヨシ帯 < 護岸帯
ヨシ帯での月間	1	1.51	22.08	< 0.01	4月 < 8月
護岸帯での月間	1	0.32	26.77	< 0.001	4月 < 8月
ウキゴリ <i>Gymnogobius urotaenia</i>					
場所	1	1.10	6.97	< 0.05	ヨシ帯 > 護岸帯
月	1	0.23	1.49	0.24	
場所 × 月	1	0.04	0.27	0.61	
誤差変動	16	0.16			
ワカサギ <i>Hypomesus nipponensis</i>					
場所	1	0.02	0.13	0.73	
月	1	3.90	27.25	< 0.001	4月 < 8月
場所 × 月	1	0.23	1.62	0.22	
誤差変動	16	0.14			
2010年					
ヨシノボリ属の一種 <i>Rhinogobius</i> sp.					
場所	1	3.21	16.24	< 0.01	ヨシ帯 > 護岸帯
月	1	9.45	47.86	< 0.001	8月 < 6月
場所 × 月	1	0.41	2.06	0.17	
誤差変動	16	0.20			
ブルーギル <i>Lepomis macrochirus macrochirus</i>					
場所	1	2.44	17.86	< 0.001	
月	1	3.25	23.76	< 0.001	
場所 × 月	1	1.72	12.56	< 0.01	
誤差変動	16	0.14			
6月の場所間	1	4.13	57.23	< 0.001	ヨシ帯 < 護岸帯
8月の場所間	1	0.03	0.16	0.70	
ヨシ帯での月間	1	0.12	0.76	0.41	
護岸帯での月間	1	4.85	42.64	< 0.001	8月 < 6月
ヌマチチブ <i>Tridentiger brevispinis</i>					
生息場所	1	1.95	15.64	< 0.01	ヨシ帯 > 護岸帯
月	1	0.02	0.17	0.69	
生息場所 × 月	1	0.53	4.21	0.06	
誤差変動	16	0.12			
モソゴ <i>Pseudorasbora parva</i>					
生息場所	1	1.03	8.88	< 0.01	
月	1	0.28	2.40	0.14	
生息場所 × 月	1	0.65	5.61	0.03	
誤差変動	16	0.12			
6月の場所間	1	1.65	11.59	< 0.01	ヨシ帯 > 護岸帯
8月の場所間	1	0.02	0.24	0.64	
ヨシ帯での月間	1	0.89	12.24	< 0.01	6月 < 8月
護岸帯での月間	1	0.04	0.24	0.63	
シラウオ <i>Salangichthys microdon</i>					
場所	1	0.75	4.98	< 0.05	ヨシ帯 < 護岸帯
月	1	1.83	12.24	< 0.01	8月 < 4月
場所 × 月	1	0.64	4.29	0.05	
誤差変動	16	0.15			
クルマサヨリ <i>Hyporhamphus intermedius</i>					
生息場所	1	0.37	4.61	< 0.05	ヨシ帯 > 護岸帯
月	1	0.55	6.88	< 0.05	8月 < 4月
生息場所 × 月	1	0.21	2.65	0.12	
誤差変動	16	0.08			

データは対数変換[$\log_{10}(x + 1)$]した。

表 5-4 2009 年と 2010 年の爪木で採集された優占魚種の個体数について場所(ヨシ帯と護岸帯)と月(4, 6, 8 月)を変動要因として行った二元配置分散分析の結果

	自由度	平均平方	F値	P値	Scheffé test
2009年					
シラウオ <i>Salangichthys microdon</i>					
場所	1	1.95	44.90	< 0.001	
月	2	2.07	47.67	< 0.001	
場所 × 月	2	0.94	21.79	< 0.001	
誤差変動	24	0.04			
4月の場所間	1	0.01	0.14	0.71	
6月の場所間	1	0.19	5.47	0.047	ヨシ帯 < 護岸帯
8月の場所間	1	3.64	61.65	< 0.001	ヨシ帯 < 護岸帯
ヨシ帯での月間	2	0.68	23.29	< 0.001	6月 < 4月 < 8月
護岸帯での月間	2	2.34	40.49	< 0.001	6月 < 4月 < 9月
ヌマチチブ <i>Tridentiger brevispinis</i>					
場所	1	2.79	39.26	< 0.001	
月	1	0.10	1.42	0.25	
場所 × 月	1	1.82	25.51	< 0.001	
誤差変動					
6月の場所間	1	0.05	0.71	0.42	
8月の場所間	1	4.56	66.95	< 0.001	ヨシ帯 > 護岸帯
ヨシ帯での月間	1	0.53	8.40	0.02	6月 < 8月
護岸帯での月間	1	1.39	17.50	< 0.01	8月 < 6月
ヨシノボリ属の一種 <i>Rhinogobius</i> sp.					
場所	1	0.14	5.27	0.04	
月	1	7.14	273.90	< 0.001	
場所 × 月	1	0.52	19.80	< 0.001	
誤差変動	16	0.03			
6月の場所間	1	0.59	28.11	< 0.001	ヨシ帯 < 護岸帯
8月の場所間	1	0.04	1.60	0.24	
ヨシ帯での月間	1	1.91	54.19	< 0.001	8月 < 6月
護岸帯での月間	1	5.75	339.75	< 0.001	8月 < 6月
ウキゴリ <i>Gymnogobius urotaenia</i>					
場所	1	0.43	5.50	0.03	ヨシ帯 > 護岸帯
月	1	3.51	44.64	< 0.001	6月 < 4月
場所 × 月	1	0.10	1.22	0.29	
誤差変動	16	0.08			
クルマサヨリ <i>Hyporhamphus intermedius</i>					
場所	1	0.16	4.94	0.04	
月	1	7.29	226.81	< 0.001	
場所 × 月	1	0.48	14.83	< 0.01	
誤差変動	16	0.03			
6月の場所間	1	2.36	40.81	< 0.001	ヨシ帯 > 護岸帯
8月の場所間	1	0.07	1.65	0.24	
ヨシ帯での月間	1	2.36	40.81	< 0.001	8月 < 6月
護岸帯での月間	1	0.04	0.99	0.35	8月 < 6月
ワカサギ <i>Hypomesus nipponensis</i>					
場所	1	0.17	2.61	0.13	
月	1	0.08	1.18	0.29	
場所 × 月	1	0.09	1.45	0.25	
誤差変動	16	0.06			
2010年					
クルマサヨリ <i>Hyporhamphus intermedius</i>					
生息場所	1	1.39	14.43	< 0.01	ヨシ帯 > 護岸帯
月	1	2.06	21.41	< 0.001	8月 < 6月
生息場所 × 月	1	0.05	0.53	0.48	
誤差変動	16	0.10			
ヨシノボリ属の一種 <i>Rhinogobius</i> sp.					
生息場所	1	0.91	19.96	< 0.001	ヨシ帯 > 護岸帯
月	1	0.04	0.91	0.36	
生息場所 × 月	1	0.06	1.30	0.27	
誤差変動	16	0.05			
ヌマチチブ <i>Tridentiger brevispinis</i>					
生息場所	1	0.22	3.23	0.09	
月	1	2.63	38.63	< 0.001	6月 < 8月
生息場所 × 月	1	0.27	3.96	0.06	
誤差変動	16	0.07			
シラウオ <i>Salangichthys microdon</i>					
生息場所	1	0.00	0.09	0.77	
月	1	0.06	1.26	0.28	
生息場所 × 月	1	0.10	1.88	0.19	
誤差変動	16	0.05			
ブルーギル <i>Lepomis macrochirus macrochirus</i>					
生息場所	1	0.88	8.10	0.02	ヨシ帯 > 護岸帯
誤差変動	8	0.11			
モツゴ <i>Pseudorasbora parva</i>					
生息場所	1	0.30	5.67	0.03	ヨシ帯 > 護岸帯
月	1	0.16	3.10	0.10	
生息場所 × 月	1	0.12	2.30	0.15	
誤差変動	16	0.05			

データは対数変換 $[\log_{10}(x + 1)]$ した。

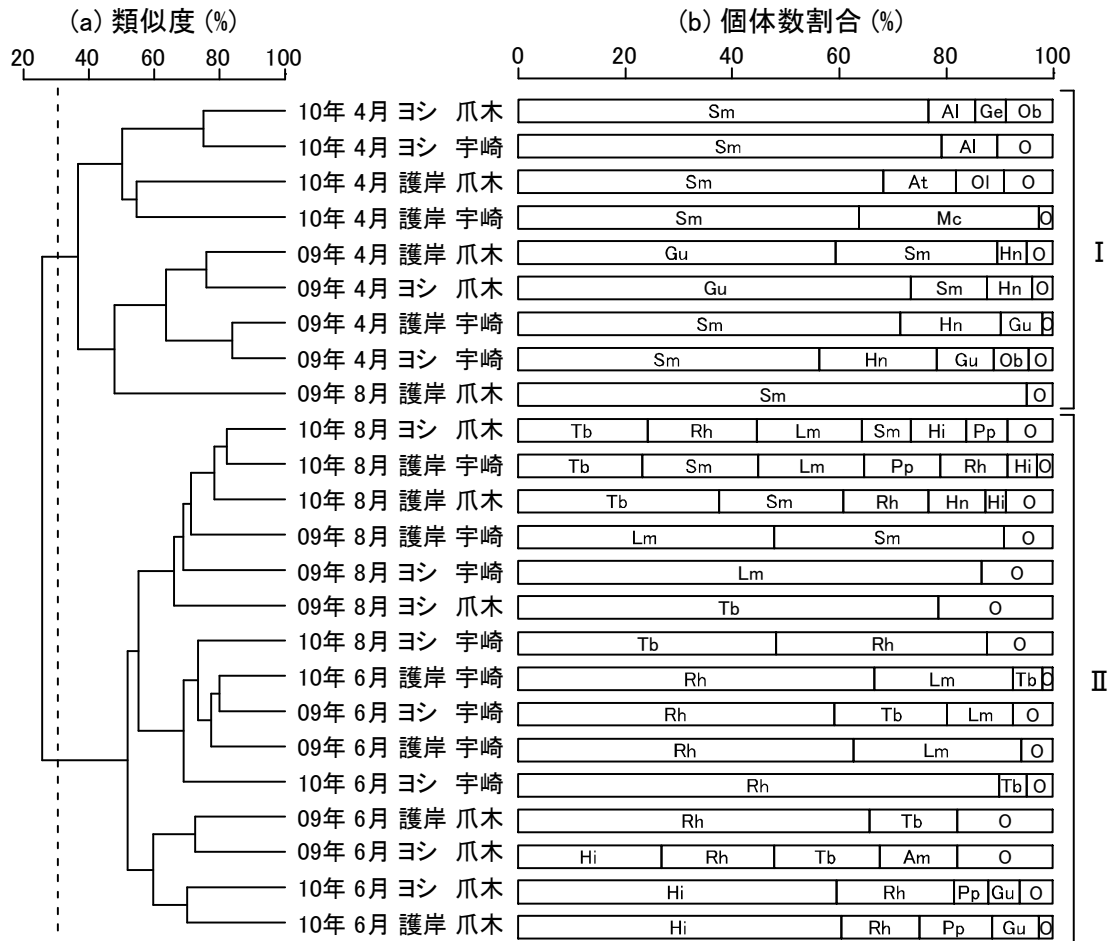


図 5-5. a 2009 年と 2010 年の 4, 6, 8 月に宇崎と爪木のヨシ帯と護岸帯に出現した各魚種の個体数データに基づくクラスター分析のデンドログラム
月間の類似度は群平均法で連結した。魚類群集は類似度 30 % (破線) で 2 つのグループ (I, II) に分かれた。

b 各魚種の個体数割合

各魚種の略記号は表 5-1 を参照。O はその他を示す。

第6章 魚類の生息場としての造成ヨシ帯の評価

はじめに

世界各地のヨシ帯は農地拡大や都市化による干拓、埋立て、護岸整備、人為的な水位管理などによって、急速に消失しつつある (Ostendorp, 1989; Dugan, 1990; 平井, 1994; Crivelli et al., 1995; Shay et al., 1999; Lewin et al., 2004; 西野ら, 2005; Horinouchi et al., 2008). このような中で、漁業資源の保護や生物多様性保全の観点から、ヨシ帯を保全・再生する活動が行政や市民団体により盛んに行われている。

本研究の調査地である霞ヶ浦でもヨシ帯の減少が深刻となっており (Sakurai, 1990; 宮脇ら, 2004), このためヨシ帯の人工造成が盛んに行われ、霞ヶ浦全体では約 50 地点にヨシ帯が造成された。これらの造成ヨシ帯では、浅瀬を波よけで囲ってその内側にヨシを植えつけたものや、突堤の間に埋土種子を含む浚渫土を投入し、ヨシを繁茂させたものなどさまざまな工法がみられる (西廣ら, 2007; 中村・天野, 2008). しかしながら、このように造られたヨシ帯がどのような魚類の生息場所となっているのか、さらには造成ヨシ帯が魚類の生息場所として十分に機能しているのかといったことは、まだよくわかっていない。

そこで本章では、人工的に造成されたヨシ帯が魚類の生息場所として十分な機能を有しているのかどうかを、自然のヨシ帯と比較することによって明らかにした。さらに、造成ヨシ帯のどのような物理・生物環境が魚類群集の形成に影響を及ぼしているのかを調べ、効果的なヨシ帯の造成手法について検討を行

った。

6-1 材料と方法

調査地 本研究では、霞ヶ浦の西浦と北浦に分布する自然ヨシ帯 12 地点と造成ヨシ帯 46 地点の合計 58 地点で調査を実施した (図 6-1)。造成ヨシ帯には工法の違いによっていくつかのタイプがあるが、本研究では多地点で広く用いられている以下の 3 タイプを選択した (図 6-2)。まず 1 つ目は、岩や木杭により突堤を築き、その間に埋土種子を含む浚渫土を盛り土し、ヨシを繁茂させるタイプである。施工者である水資源機構の事業名から、本研究ではこのタイプを「前浜式造成ヨシ帯 (以下、前浜式と略す)」と呼ぶことにする。2 つ目は国土交通省が用いたタイプで、岩や木杭による突堤の間に土砂を投入し、沖側に粗朶の消波帯や杭柵を、汀線際には捨石帯を設置したもので、「養浜式造成ヨシ帯 (以下、養浜式)」と呼ぶ。3 つ目は茨城県によって用いられたタイプで、盛り土をした周囲に鉄板や木柵を巡らせて波浪による浸食を弱め、その内側にヨシを植え付けたもので、「囲い式造成ヨシ帯 (以下、囲い式)」と呼ぶ。それぞれの調査地点数は、前浜式が 25 地点、養浜式が 10 地点、囲い式が 11 地点であり、いずれの地点も水深が 1 m 以浅であり、底質は砂泥であった。また、西浦と北浦は北利根川によって繋がっており、ともに平均水深が約 4 m の浅い富栄養湖で、水質や生息する魚類に大きな差はみられないことがわかっている (熊丸, 1999; 野内ら, 2008)。

魚類の採集 2014 年において、多くの魚類が出現する 8 月の日中に (2 章 1

節参照), 各調査地点で魚類採集を行った。採集には小型地曳網 (袖網長 4 m, 高さ 1 m, 目合 2 mm × 2 mm ; 胴網部の長さ 4 m, 目合 1 mm × 1 mm) を用いた (Kanou et al., 2002)。曳網方法については, Horinouch et al. (2008) によるヨシ帯での魚類定量採集法を参考にした。袖網部の両端を 2 名が持って, 網の開口幅を 4 m にした状態で, 水深 1 m 以浅の砂泥底表面を, ヨシ帯の前縁に沿って 30 m 歩いて曳網した。各調査地点での曳網回数は 1 回とした。

採集物は現場でただちに 10%ホルマリン溶液で固定し, 研究室に持ち帰った。研究室では採集物から魚類のみを選別し, 種の同定を行ったあと, 個体数と標準体長を計数・計測した。種の同定は主に沖山 (2014) と中坊 (2013), 百成ら (2012) に, また, 魚種リストの科および種の配列, 標準和名, 学名は中坊 (2013) に従った。ただし, 従来, トウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR (明仁ら, 2000) とされていた種については, 本研究ではヨシノボリ属の一種 *Rhinogobius* sp. として扱った。体長の計測はデジタルノギスを用いて 0.1 mm の精度で行った。また, 各魚種の食性に基づいて, 採集された魚類を底生無脊椎動物食魚, 魚食魚, 珪藻食魚, 糸状藻類食魚, 陸生昆虫食魚, 動物プランクトン食魚に分類した。各種の食性については, 3 章 1 節および川那部ら (2001) に従った。

餌生物の採集 魚類を採集した直後に, 各調査地点のヨシ帯前縁において魚類の主要な餌となっている以下の無脊椎動物と藻類 (3 章 1 節参照) の生息密度調査を行った。

動物プランクトン 濾水計を取り付けたプランクトンネット (口径 30 cm, 側長 75 cm, 目合い 0.1 mm) を用い, 各調査地点のヨシ帯前縁で岸と平行に 10 m

曳網して動物プランクトンを採集した。曳網回数は各地点 1 回とした。採集物は現場にて 5%ホルマリン溶液で固定し、実験室に持ち帰った。実験室では、採集した動物プランクトンを沈殿させ、その体積を $1\text{ cm}^3 = 1\text{ g}$ として湿重量に換算した。その後、濾水量から 1 m^3 あたりの湿重量を求めた。

表在性無脊椎動物 小型地曳網（袖網長 4 m、高さ 1 m、目合 $2\text{ mm} \times 2\text{ mm}$ ；胴網部の長さ 4 m、目合 $1\text{ mm} \times 1\text{ mm}$ ）を用い、ヨシ帯前縁の湖底表面に生息している無脊椎動物を採集した。地曳網は開口幅を 4 m にした状態で、ヨシ帯前縁に沿って 30 m 曳網した。各調査地点での曳網回数は 1 回とした。採集物は 10%のホルマリン水溶液で固定し、実験室に持ち帰った。その後、種同定を行い、種組成と各種の 1 m^2 あたりの湿重量を求めた。

埋在性無脊椎動物 口径 5 cm のコア管を用いて、ヨシ帯前縁の底泥を深さ 10 cm まで採取し、これを現場にて 0.3 mm メッシュでふるい、残留物を氷冷して持ち帰った。これを各調査地点で 3 回ずつ行った。持ち帰った残留物から埋在性無脊椎動物を取り出し、綱から科レベルで同定を行った後、各分類群の 1 m^2 あたりの湿重量を求めた。

付着性無脊椎動物 各調査地点において、ヨシ茎に付着している無脊椎動物を採集した。まず、ヨシを任意に 5 本選択し、剪定鋏を用いてヨシ茎の水没部を根元から静かに切断し、氷冷して持ち帰った。また、このときに 3 箇所 1 m^2 あたりのヨシ密度を調べ、平均値を求めた。持ち帰ったヨシ茎はサンプル管内で攪拌し、0.3 mm メッシュで濾す作業を 10 回程度繰り返すことによって無脊椎動物を遊離させた。その後、綱から科レベルで同定を行い、各分類群における

茎 1 本あたりの湿重量を求め、ヨシの生育密度からヨシ帯 1 m²あたりの湿重量を算出した。

付着性藻類 各調査地点において、付着性無脊椎動物と同様の方法でヨシ茎に付着する藻類の茎 1 本あたりの湿重量を調べ、ヨシの生育密度からヨシ帯 1 m²あたりの湿重量を求めた。

物理環境調査 水温、溶存酸素量、濁度、波高、ヨシの生育密度、ヨシ帯の浸水部奥行き、ヨシ帯前縁の複雑さ（岸沖方向の凸凹度）、水深、底面の傾斜、底土の中央粒径値の 10 項目を各調査地点で調べた。底土の中央粒径値以外の項目では、各地点において約 10 m 間隔で選定した 3 箇所を計測・計数し、平均値を求めてその地点の代表値とした。

水温、濁度、溶存酸素量は、ヨシ帯前縁から沖側に 2 m 離れた中層において、マルチ水質チェッカ U-52（HORIBA 社製）を用いて測定した。また、その場所において計測棒を用い、波高と水深も調べた。波高は波の谷から山までの垂直距離とし、5 つの波の平均値を算出した。

ヨシの生育密度は、浸水しているヨシ帯前縁部に 1 m × 1 m のコドラートを設置し、その中に存在するヨシ茎を計数することで求めた。ヨシ帯の浸水部奥行きは、ヨシ帯が浸水している区間の奥行きとし、湖岸に対する垂直距離で示した。ヨシ帯前縁の複雑さは、直線距離 5 m 内にあるヨシ帯縁辺の長さを測定し、その値を 5 m で除して求めた。この比率が大きいほど、ヨシ帯前縁における岸沖方向の凸凹が顕著となる。底面の傾斜は、ヨシ帯前縁と沖側に 4 m 離れた場所の 2 箇所の水深を計測し、以下の式から得た。

底面の傾斜 (%) =

$$100 \times [\text{沖側の水深} - \text{ヨシ帯前縁の水深 (m)}] / \text{水平距離 (4 m)}$$

底土の中央粒径値は次の手順で求めた。まず、各調査地点の 1 箇所において、底土の表層 2 cm から約 50 g の試料を採取した。この試料を 500 mL の容器に入れ、30 %過酸化水素水を加えて有機物を分解し、上澄みを取り除くことで有機物を除去した。これを乾燥させたものを、ふるいわけ法によって分析した。ふるいわけには目合 2000, 1000, 500, 250, 125, 63 μm のステンレスふるいを用い、電磁式ふるい振とう機 AS200 basic (Retch 社製) でふるった。ふるいわけ後、それぞれのふるいに残留した試料の重量を電子天秤で 0.001g まで秤量し、これらの値から累積重量曲線を求めることで、中央粒径値を得た。

解析方法 自然ヨシ帯と造成ヨシ帯から採集した魚類の種数と個体数は、1 曳網 (120 m²) あたりの平均値で示した。

魚類の種数と総個体数、各餌生物の密度、および各物理環境項目に、ヨシ帯のタイプ間 (自然ヨシ帯、前浜式、養浜式、囲い式) で違いがあるかどうかを一元配置分散分析で明らかにした (Zar, 2010)。有意な差がみられた場合には、多重比較法 (Scheffé test) を用いてどのタイプ間に違いがあるかを調べた。なお、変量の等分散性および正規性を得るために、底面の傾斜においては逆正弦変換 ($\arcsin\sqrt{x}$) を、またそれ以外については対数変換 [$\log_{10}(x + 1)$] を行った。

魚類の種組成がヨシ帯のタイプ間でどの程度異なるのかを明らかにするため、各調査地点において採集された各種の個体数に基づいて類似度を求め、クラスター分析を行った。類似度には Bray-Curtis 指数 (PS₂) を、クラスター連結には

群平均法を用いた (小林, 1993).

$$PS_2 = \sum \min (n_{iA}/N_A, n_{iB}/N_B) 100$$

ここでは, $N_A = \sum n_{iA}$, $N_B = \sum n_{iB}$ で, n_{iA} は A 地点における種 i の出現個体数, n_{iB} は B 地点における種 i の出現個体数を示し, 種組成が完全に異なる場合は $PS_2 = 0$, 全く同一の場合は $PS_2 = 100$ となる (小林, 1993). なお, 各地点において採集された魚類の個体数は魚種によって大きく異なり, 類似度が個体数の多い種に影響されやすい. そこで, 分析の際には個体数の少ない種の貢献度を高めるために, 各データを対数変換 $[\log_{10}(x+1)]$ した. また, 種組成の類似性の程度を検討するために Analysis of similarity (ANOSIM) を行った. さらに, その種組成の違いに大きく寄与した種を評価するために Similarity percentage analysis (SIMPER 分析) を行った. これらの解析には統計ソフト PRIMER ver. 5 を使用した.

6-2 結果

物理環境 各調査地点で測定した物理環境項目 (水温, 溶存酸素量, 濁度, 波高, ヨシの生育密度, ヨシ帯の浸水部奥行き, ヨシ帯前縁の複雑さ, 水深, 底面の傾斜, 底土の中央粒径値) の結果をヨシ帯のタイプ (自然ヨシ帯, 前浜式, 養浜式, 囲い式) ごとに図 6-3 に示した.

水温と濁度は調査地点によりばらつきがみられたものの (水温の最小値は 23.8°C , 最大値は 29.4°C , 濁度の最小値は 6.7 NTU , 最大値は 103.0 NTU), ヨシ帯のタイプ間で有意な差は認められなかった (一元配置分散分析, 水温, $F = 1.32$, $P = 0.28$; 濁度, $F = 1.78$, $P = 0.16$). 一方, これら以外の項目ではタイプ間で有

意な差が認められた。溶存酸素量は囲い式（平均値 5.6 mg/L）よりも自然ヨシ帯（7.1 mg/L）と前浜式（7.4 mg/L）で有意に高く、養浜式（6.1 mg/L）は囲い式と自然ヨシ帯の間であった（一元配置分散分析, $F = 4.80$, $P < 0.01$; Scheffé test, $P < 0.05$ ）。波高は養浜式（1.3 cm）と囲い式（0.3 cm）で低く、自然ヨシ帯（7.2 cm）と前浜式（6.2 cm）で高かった（一元配置分散分析, $F = 11.1$, $P < 0.001$; Scheffé test, $P < 0.001$ ）。

ヨシの生育密度は前浜式（117.2 本/ m^2 ）で最も低かったが、他の3地点間（自然ヨシ帯 202.9 本/ m^2 , 養浜式 239.1 本/ m^2 , 囲い式 265.1 本/ m^2 ）では有意な差があるとは言えなかった（一元配置分散分析, $F = 7.76$, $P < 0.01$; Scheffé test, $P < 0.05$ ）。ヨシ帯の浸水部奥行きは前浜式（0.6 m）で最も短く、囲い式（8.0 m）で最も長かった。自然ヨシ帯（1.6m）と養浜式（3.7 m）はこれらの中間的な値を示した（一元配置分散分析, $F = 19.4$, $P < 0.001$; Scheffé test, $P < 0.05$ ）。ヨシ帯前縁の複雑さは前浜式（1.1）よりも自然ヨシ帯（1.5）と囲い式（1.6）で有意に大きく、養浜式（1.2）はそれらの間であった（一元配置分散分析, $F = 15.3$, $P < 0.001$; Scheffé test, $P < 0.01$ ）。

水深は自然ヨシ帯（57.2 cm）で最も深かったが、他の3地点間（前浜式 39.6 cm, 養浜式 46.3 cm, 囲い式 44.8 cm）では有意な差があるとは言えなかった（一元配置分散分析, $F = 15.6$, $P < 0.001$; Scheffé test, $P < 0.05$ ）。底面の傾斜は囲い式（4.1 %）よりも自然ヨシ帯（8.5 %）と前浜式（9.2 %）において有意に急で、養浜型（5.1 %）はそれらの中間的な値を示した（一元配置分散分析, $F = 11.9$, $P < 0.001$; Scheffé test, $P < 0.05$ ）。底土の中央粒径値は自然ヨシ帯（216.4 μm ）と囲

い式 (243.6 μm) で小さく、養浜式 (平均 406.8 μm) で最も大きかった。前浜式 (301.3 μm) は中程度の大きさであった (一元配置分散分析, $F = 5.67, P < 0.01$; Scheffé test, $P < 0.05$)。

餌生物量 各調査地点で採集した餌生物 (動物プランクトン, 表在性無脊椎動物, 埋在性無脊椎動物, 付着性無脊椎動物, 付着性藻類) の密度をヨシ帯のタイプごとに図 6-4 に示した。密度は, どの餌生物においてもヨシ帯のタイプ間で有意な差が認められた。

動物プランクトンの密度は囲い式 (平均値 1.9 g/m^3) よりも前浜式 (6.3 g/m^3) と養浜式 (6.9 g/m^3) で有意に多く, 自然ヨシ帯 (4.7 g/m^3) はこれらのものであった (一元配置分散分析, $F = 5.78, P < 0.01$; Scheffé test, $P < 0.05$)。表在性無脊椎動物については, テナガエビとスジエビの 2 種が採集された (表 6-1)。これらの合計密度は前浜式 (0.13 g/m^2) で最も少なく, 囲い式 (0.60 g/m^2) で最も多かった。自然ヨシ帯 (0.25 g/m^2) と養浜式 (0.37 g/m^2) はこれらの中間的な値を示した (一元配置分散分析, $F = 3.32, P < 0.05$; Scheffé test, $P < 0.001$)。埋在性無脊椎動物では, 採集された大部分はユスリカ類幼虫であったが, 貧毛類もわずかに採集された (表 6-1)。これらの合計密度は前浜式 (2.6 g/m^2) で最も少なかったが, 他の 3 地点間 (自然ヨシ帯 7.2 g/m^2 , 養浜式 13.7 g/m^2 , 囲い式 15.6 g/m^2) では有意な差があるとは言えなかった (一元配置分散分析, $F = 14.4, P < 0.001$; Scheffé test, $P < 0.05$)。付着性無脊椎動物は, 埋在性無脊椎動物と同様に大部分はユスリカ類幼虫であった。しかし, トビケラ類幼虫, コツブムシ類, 貧毛類もわずかに採集された (表 6-1)。これらの合計密度は前浜式 (0.08 g/m^2)

よりも自然ヨシ帯 (0.31 g/m^2) と囲い式 (0.24 g/m^2) で有意に多く、養浜式 (0.13 g/m^2) はそれらの中間的な値を示した (一元配置分散分析, $F = 6.06$, $P < 0.01$; Scheffé test, $P < 0.05$). 同様な結果は付着性藻類でもみられ、前浜式 (18.6 g/m^2) で少なく、自然ヨシ帯 (37.9 g/m^2) と囲い式 (55.6 g/m^2) で多かった。養浜式 (28.0 g/m^2) はそれらの中間であった (一元配置分散分析, $F = 5.85$, $P < 0.01$; Scheffé test, $P < 0.05$).

出現魚類の概要 すべての調査地点において調査期間中に採集された魚類は、稚魚を中心とした合計 8 科 20 種 6532 個体であった (表 6-2).

ヨシ帯のタイプごとに個体数で優占した上位 5 種をみると、自然ヨシ帯ではヌマチチブ (総個体数の 27.1%), シラウオ (25.6%), タイリクバラタナゴ (10.1%), ヨシノボリ属の一種 (9.3%) ワカサギ (8.1%) であった (表 6-2). 一方、前浜式ではヌマチチブ (27.5%), シラウオ (16.7%), ワカサギ (14.9%), タモロコ (12.9%), タイリクバラタナゴ (10.8%), 養浜式ではヨシノボリ属の一種 (40.1%), ヌマチチブ (30.2%), モツゴ (9.3%), タイリクバラタナゴ (7.9%), シラウオ (5.4%), 囲い式ではヌマチチブ (48.9%), タイリクバラタナゴ (29.0%), ヨシノボリ属の一種 (13.1%), ツチフキ (2.4%), ブルーギル (2.1%) が優占した (表 6-2). このように、優占魚種はヨシ帯のタイプ間で重複がみられたが、その個体数割合はヨシ帯のタイプによって異なった。

種数と総個体数 自然ヨシ帯および各造成ヨシ帯における 1 曳網 (120 m^2) あたりの平均種数と平均総個体数を図 6-5 に示した。種数と総個体数がヨシ帯のタイプ間で異なるかどうかを一元配置分散分析で調べたところ、双方において

有意に異なることがわかった（種数, $F = 9.29$, $P < 0.001$; 個体数, $F = 23.8$, $P < 0.001$). 種数は前浜式（1 曳網あたり平均 4.5 種）で最も少なく, 他の 3 地点間（自然ヨシ帯 6.2 種, 養浜式 7.5 種, 囲い式 7.1 種）では有意な差があるとは言えなかった（Scheffé test, $P < 0.05$). 個体数は自然ヨシ帯（56.3 個体）と前浜式（24.6 個体）で少なく, 養浜式（160.7 個体）と囲い式（331.4 個体）で多かった（Scheffé test, $P < 0.05$ ）.

種組成の類似度 調査地点間での種組成の類似度に基づいてクラスター分析を行ったところ, 類似度 30% で 2 つのグループ（A と B）に分けられた（図 6-6）. ANOSIM の結果においても, 各グループは相互に異なる種組成を示していることが明らかになった（Global $R = 0.54$, $P < 0.01$). 以下, 各グループの特徴について記す.

グループ A は主に自然ヨシ帯と前浜式で構成され, このグループの形成に大きく寄与した種はヌマチチブ, ワカサギ, シラウオ, ヨシノボリ属の一種, クルメサヨリであった（表 6-3）. 一方, グループ B は, 主に養浜式と囲い式で構成され, ヌマチチブ, ヨシノボリ属の一種, タイリクバラタナゴ, モツゴがこのグループの形成に大きく寄与していた.

6-3 考 察

自然ヨシ帯と各造成ヨシ帯で魚類の種数, 総個体数, 種組成を比較したところ, 自然ヨシ帯と前浜式の間および養浜式と囲い式の間で類似する傾向がみられた（図 6-5, 6-6）.

自然ヨシ帯と前浜式の間では、出現種数が前浜式で少なかったものの、総個体数と種組成には差があるとは言えなかった。このことから、自然ヨシ帯と前浜式では魚類群集構造はほぼ同じであると考えられた。両者の沖側には消波帯などの構造物が設置されておらず、ヨシ帯の前縁部はともに開放的な環境となっていた。また前浜式での人工的な構造物も突堤のみであり、自然ヨシ帯と近い外観を持っていた。実際、本研究で調査した環境項目において、ヨシ関連を除いた多くの項目で自然ヨシ帯と前浜式はほぼ同じであった(図6-3)。したがって、このような近似した環境のため、両ヨシ帯の魚類群集構造も類似していたものと考えられる。

しかし、前浜式では自然ヨシ帯と比べ、ヨシの生育密度が低く、ヨシ帯前縁の複雑さも小さいことから、ヨシ帯の立体的な構造はやや単調であった(図6-3)。またヨシの生育密度が低いため、ヨシ茎の表面やヨシ帯の基底に生息する小型底生無脊椎動物や糸状藻類など、魚類の餌生物量もやや少なかった(図6-4)。したがって、前浜式の出現種数が自然ヨシ帯よりも少なかったのは、このようなヨシの生育状況に起因しているのかもしれない。

一方、養浜式と囲い式では、種数、総個体数および種組成のすべてにおいて有意な差はみられず、魚類群集構造は類似していた。これらの造成ヨシ帯ではともに沖側に消波帯が囲い込むように設置されていることから(図6-2)、波高は極端に低く、水の停滞が起りやすい閉鎖的な環境になっていた(図6-3)。このような環境のため、養浜式と囲い式の魚類群集構造は類似していたと考えられる。

しかし、これらの群集構造は自然ヨシ帯とは異なっていた。総個体数は養浜式と囲い式で著しく多く、種組成にも差が認められた。また、個体数が養浜式と囲い式で顕著に多かった種はタイリクバラタナゴ、モツゴ、ヨシノボリ属の一種、ヌマチチブであった（表 6-2）。これらの 4 種は、クラスター分析においてもグループ B を構成する主要種であったことから、養浜式と囲い式における特徴的な種であると考えられる。上述したように、養浜式と囲い式は波の影響の少ない閉鎖的な環境であった。タイリクバラタナゴ、モツゴ、ヨシノボリ属の一種、ヌマチチブの 4 種は、いずれも静穏な止水環境を好む魚類であることが知られている（平井, 1970; 川那部ら, 2001）。また、タイリクバラタナゴは波の静かな場所に生息する二枚貝に産卵する習性をもっている（川那部ら, 2001）。したがって、養浜式と囲い式の静穏な環境はこれら 4 種の生息に適しており、このため個体数が自然ヨシ帯よりも多かったと推察される。なお、タイリクバラタナゴは、生態系へ及ぼす影響が懸念されている要注意外来生物に指定されている（日本魚類学会自然保護委員会, 2002; 野内ら, 2008）。また、特定外来生物のブルーギルとオオクチバスも養浜式と囲い式での出現がみられた（表 6-2）。しかしながら、養浜式と囲い式の造成ヨシ帯では、当該水域における水産有用種である、ヌマチチブやヨシノボリ属の一種のほか、絶滅の恐れが指摘されている、キンブナやミナミメダカ、ジュズカケハゼなどの生息場所にもなっていることが示された（表 6-2）。

以上、本研究の結果より、養浜式と囲い式の造成ヨシ帯では、特定の魚種の個体数が顕著に多く、現在の霞ヶ浦でみられる自然ヨシ帯とは異なった魚類群

集がみられること、また、前浜式では種数が少ないものの、自然ヨシ帯とほぼ同様の魚類群集が形成されることが明らかとなった。したがって、現在の霞ヶ浦でみられるヨシ帯の魚類群集を保全・再生するためには、現状では前浜式がよいと言える。一方、養浜式や囲い式の造成ヨシ帯は、自然ヨシ帯とは魚類群集が異なるものの、水産有用種のはぜ科魚類や絶滅危惧種の生息場所の確保においては、有効であると考えられた。今後、ヨシ帯を造成する場合は、消波帯や杭柵などの構造物に着目し、ヨシ帯の開放的度を調整することによって、目的とする魚類群集の形成が可能であると考えられる。中村・天野（2008）は、造成ヨシ帯における構造物の消波効果や静穏度の指標として閉塞度を用いている。今後は、この閉塞度と魚類群集の関係を調べ、有効な閉塞度について検討する必要がある。

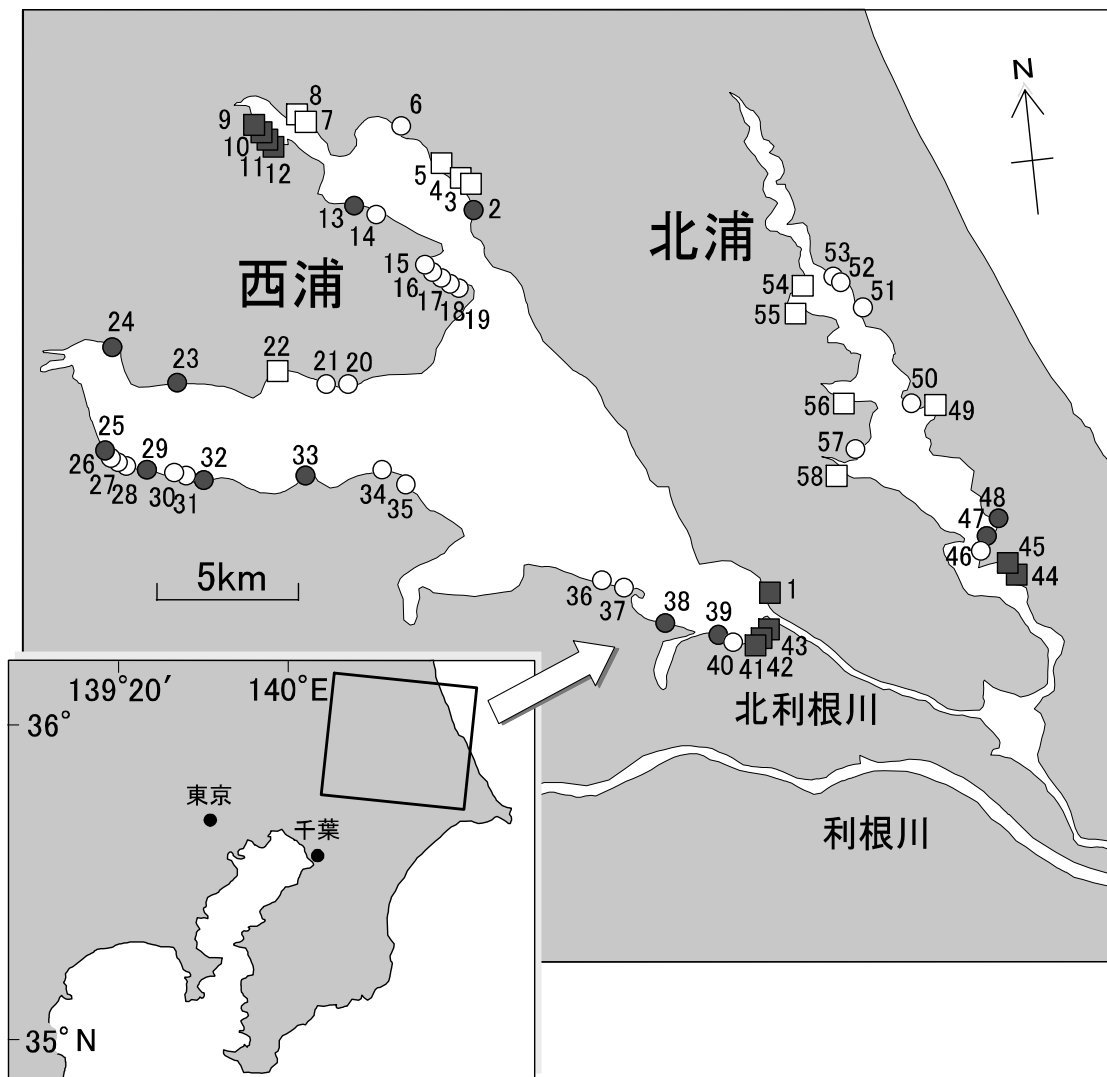
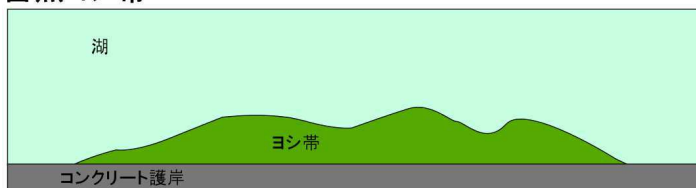


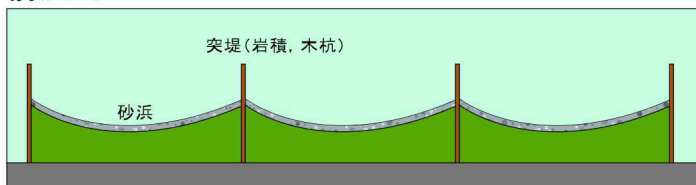
図 6-1. 霞ヶ浦の西浦と北浦に設定した調査地

●, 自然ヨシ帯; ○, 前浜式造成ヨシ帯; ■, 養浜式造成ヨシ帯; □, 囲い式造成ヨシ帯.
 数字は自然ヨシ帯および各造成ヨシ帯の地点番号を示す.

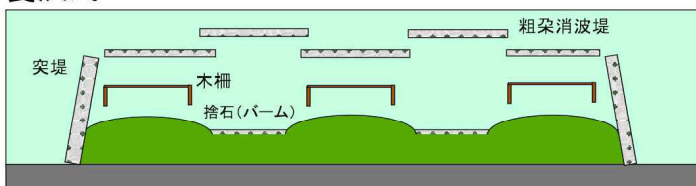
自然ヨシ帯



前浜式



養浜式



囲い式

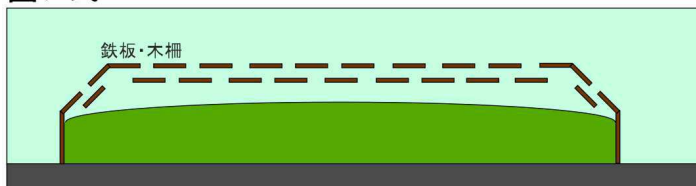


図 6-2. 自然ヨシ帯および工法が異なる 3 種類の造成ヨシ帯(前浜式, 養浜式, 囲い式)

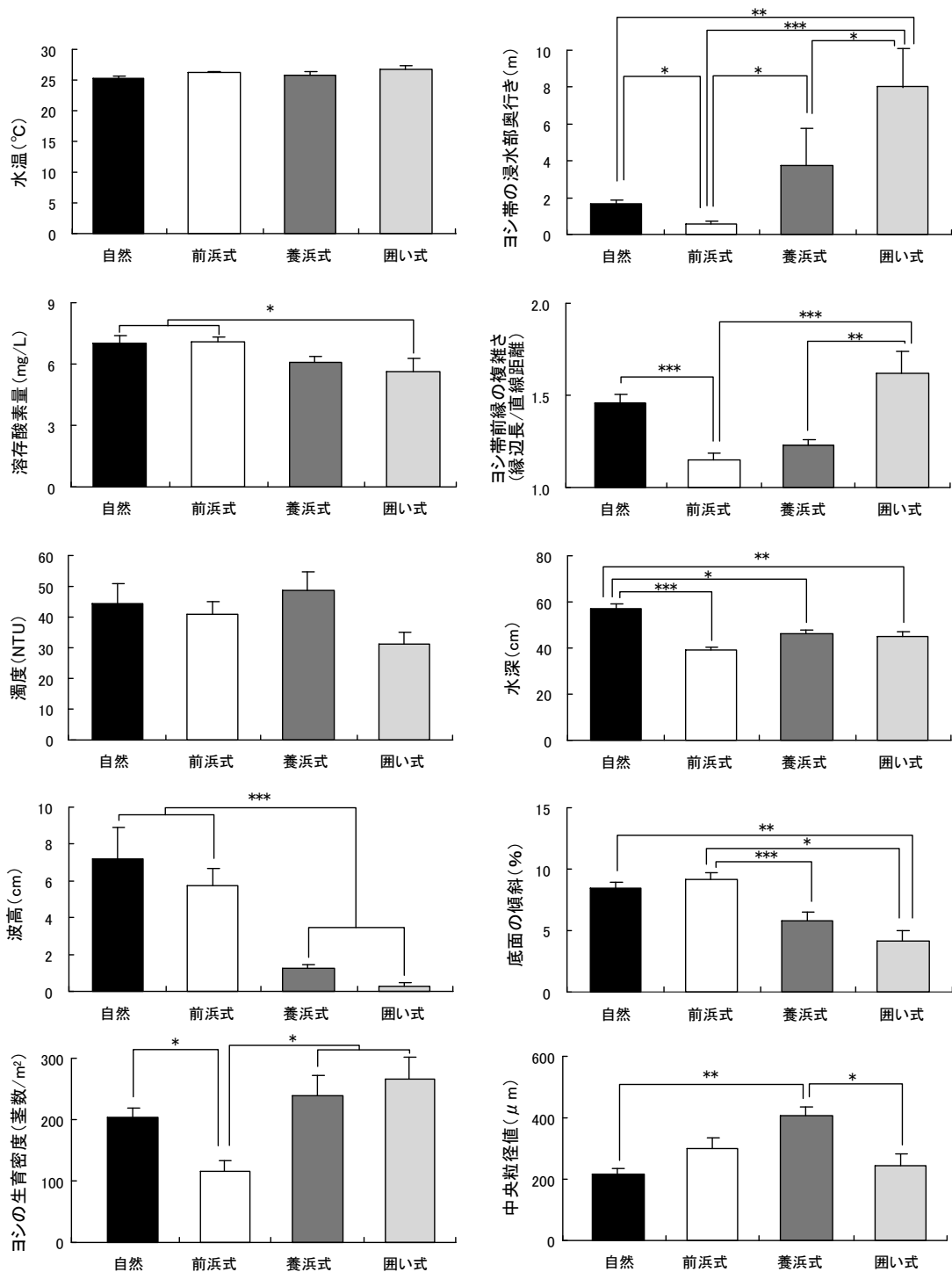


図 6-3. 自然ヨシ帯および各造成ヨシ帯(前浜式, 養浜式, 囲い式)における水温, 溶存酸素量, 濁度, 波高, ヨシの生育密度, ヨシ帯の浸水部奥行き, ヨシ帯前縁の複雑さ, 水深, 底面の傾斜, 底土の中央粒径値の平均値
 エラーバーは標準誤差を示す(自然 n = 12, 前浜式 n = 25, 養浜式 n = 10, 囲い式 n = 11).
 *(P < 0.05), **(P < 0.01), *** (P < 0.001)はヨシ帯のタイプ間で有意な差があることを示す (Scheffé test).

表 6-1 自然ヨシ帯および各造成ヨシ帯(前浜式, 養浜式, 囲い式)で採集された表在性, 埋在性および付着性無脊椎動物の 1 m²あたりの平均湿重量

分類群名	自然 (g) (n = 12)	前浜式 (g) (n = 25)	養浜式 (g) (n = 10)	囲い式 (g) (n = 11)
表在性無脊椎動物				
テナガエビ	0.07	0.07	0.04	0.29
スジエビ	0.18	0.07	0.30	0.31
埋在性無脊椎動物				
ユスリカ類幼虫	6.4	1.8	12.0	13.8
貧毛類	0.8	0.7	1.6	1.8
付着性無脊椎動物				
ユスリカ類幼虫	0.22	0.06	0.12	0.20
トビケラ類幼虫	0.01			0.01
コツブムシ類	0.03			0.01
貧毛類	0.05	0.01	0.01	0.03

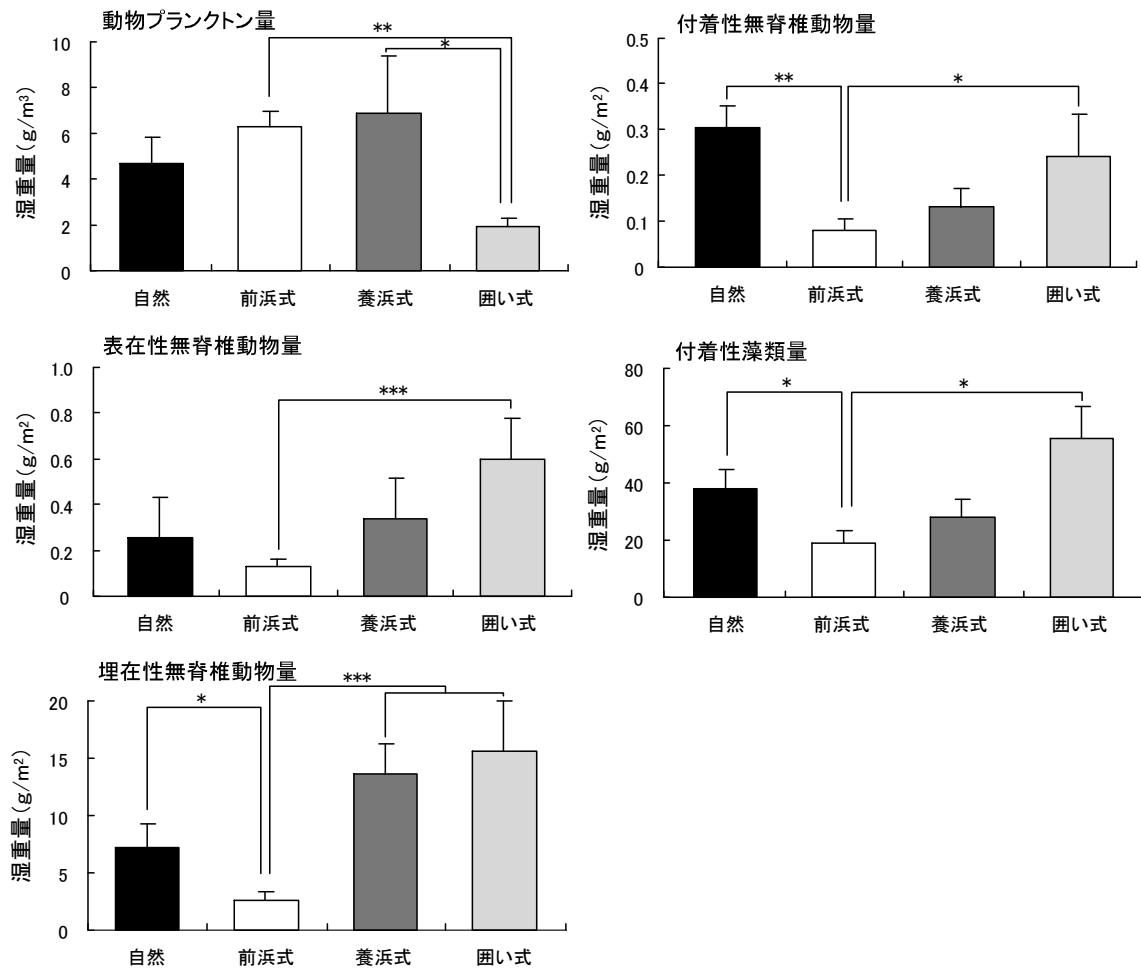


図 6-4. 自然ヨシ帯および各造成ヨシ帯(前浜式, 養浜式, 囲い式)で採集された動物プランクトンの 1 m³ あたりの平均湿重量と, 表在性無脊椎動物, 埋在性無脊椎動物, 付着性無脊椎動物および付着性藻類の 1 m² あたりの平均湿重量
 エラーバーは標準誤差を示す(自然, n = 12; 前浜式, n = 25; 養浜式, n = 10; 囲い式, n = 11).
 *(P < 0.05), **(P < 0.01), *** (P < 0.001)はヨシ帯のタイプ間で有意な差があることを示す (Scheffé test).

表 6-2 自然ヨシ帯および各造成ヨシ帯(前浜式, 養浜式, 囲い式)で採集された各魚種の 1 曳網(120 m²)あたりの個体数, 体長範囲, 発育段階および食性

科名および種名	平均個体数				体長(mm)	発育段階*	食性**
	自然 (n=12)	前浜式 (n=25)	養浜式 (n=10)	囲い式 (n=11)			
コイ科 Cyprinidae							
キンブナ <i>Carassius buergeri</i> subsp. 2				0.1 (0.1)	33	J	Z
ヤリタナゴ <i>Tanaka lanceolata</i>		0.04 (0.04)			39	A	AI
タイリクバラタナゴ <i>Rhodeus ocellatus ocellatus</i>	5.7 (5.2)	2.6(2.2)	12.7 (7.4)	96.1 (78.1)	6 - 53	L-A	AI
ハス <i>Opsariiichthys uncirostris uncirostris</i>		0.2 (0.2)			49 - 73	J	F
オイカワ <i>Opsariichthys platypus</i>	3.7 (2.8)	0.3 (0.1)	0.6 (0.5)	0.6 (0.6)	11 - 89	J	AI
マルタ <i>Tribolodon brandtii</i>	0.1 (0.1)		0.2 (0.1)	0.1 (0.1)	61 - 164	J	B
モツゴ <i>Pseudorasbora parva</i>	0.7 (0.4)	0.7 (0.2)	15.0 (8.5)	6.6 (3.4)	15 - 59	J-A	AI
タモロコ <i>Gnathopogon elongatus elongatus</i>	1.9 (0.9)	3.1 (1.9)	1.9 (1.2)	0.7 (0.5)	34 - 77	J-A	Z
ツチフキ <i>Abbottina rivularis</i>	0.2 (0.2)		0.3 (0.2)	8.0 (4.3)	30 - 63	J-A	Z
アメリカナマズ科 Ictaluridae							
チャネルキャットフィンク <i>Ictalurus punctatus</i>	0.2 (0.2)		0.1 (0.1)		43 - 419	J-A	F
キュウリウオ科 Osmeridae							
ワカサギ <i>Hypomesus nipponensis</i>	4.6 (1.9)	3.6 (1.2)	2.9 (1.1)		37 - 66	J	Z
シラウオ科 Salangidae							
シラウオ <i>Salangichthys microdon</i>	14.4 (7.9)	4.0 (2.6)	7.5 (6.6)	0.2 (0.1)	26 - 48	J	Z
メダカ科 Adrianichthyidae							
ミナミメダカ <i>Oryzias latipes</i>			2.5 (1.7)		11 - 25	J-A	P
サヨリ科 Hemiramphidae							
クルマサヨリ <i>Hyporhamphus intermedius</i>	1.8 (0.6)	1.0 (0.3)	1.9 (1.1)	0.6 (0.5)	83 - 116	J	L, Z
サンフィッシュ 科 Centrarchidae							
ブルーギル <i>Lepomis macrochirus macrochirus</i>	2.5 (2.2)	0.2 (0.1)	1.4 (0.7)	6.8 (4.8)	12 - 117	J-A	B, Z
オオクチバス <i>Micropterus salmoides</i>			0.1 (0.1)	1.1 (0.5)	69 - 152	J	F
ハゼ科 Gobiidae							
ウキゴリ <i>Gymnogobius urotaenia</i>	0.1 (0.1)	3.0 (0.1)	0.5 (0.3)	4.5 (2.0)	33 - 59	J-A	B
ジュズカケハゼ <i>Gymnogobius castaneus</i>	0.3 (0.3)		0.2 (0.2)	0.6 (0.3)	24 - 36	J-A	B
ヨシノボリ属の一種 <i>Rhinogobius</i> sp.	5.3 (2.9)	3.0 (0.6)	64.4 (15.6)	43.5 (11.6)	10 - 28	J	Z
ヌマチチブ <i>Tridentiger brevispinis</i>	15.3 (10.2)	6.6 (2.1)	48.5 (19.1)	162.0 (48.9)	10 - 45	J-A	B
合計	56.4	28.5	160.7	331.3			

()内は標準誤差を示す.

* A, 成魚; J, 稚魚; L, 仔魚.

**各種の食性は 3 章 1 節と川那部ら (2001) に従った.

AI, 糸状藻類食; B, 底生無脊椎動物食; F, 魚食; L, 陸上昆虫食; P, 植物プランクトン食; Z, 動物プランクトン食.

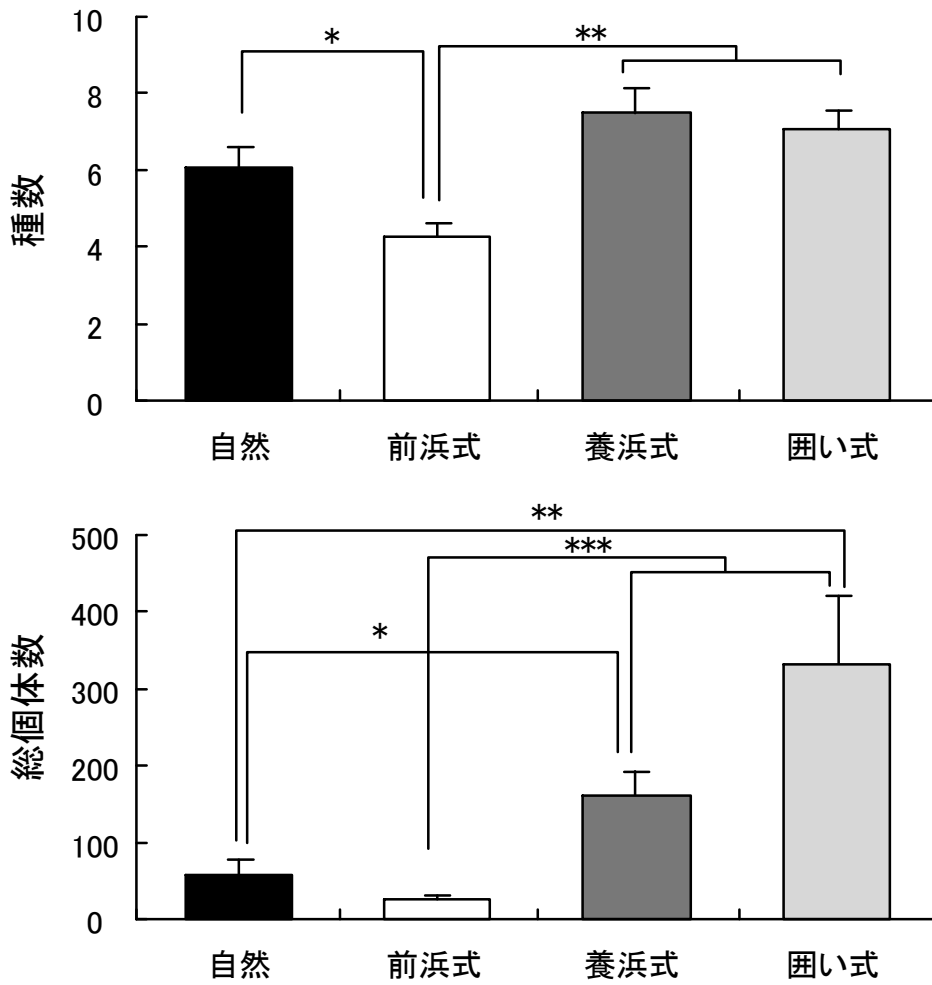


図 6-5. 自然ヨシ帯および各造成ヨシ帯(前浜式, 養浜式, 囲い式)で採集された魚類の, 地曳網 1 曳網(120m²)あたりの平均種数および平均総個体数
 エラーバーは標準誤差を示す(自然 n = 12, 前浜式 n = 25, 養浜式 n = 10, 囲い式 n = 11).
 *(P < 0.05), **(P < 0.01), *** (P < 0.001)はヨシ帯のタイプ間で有意な差があることを示す (Scheffé test).

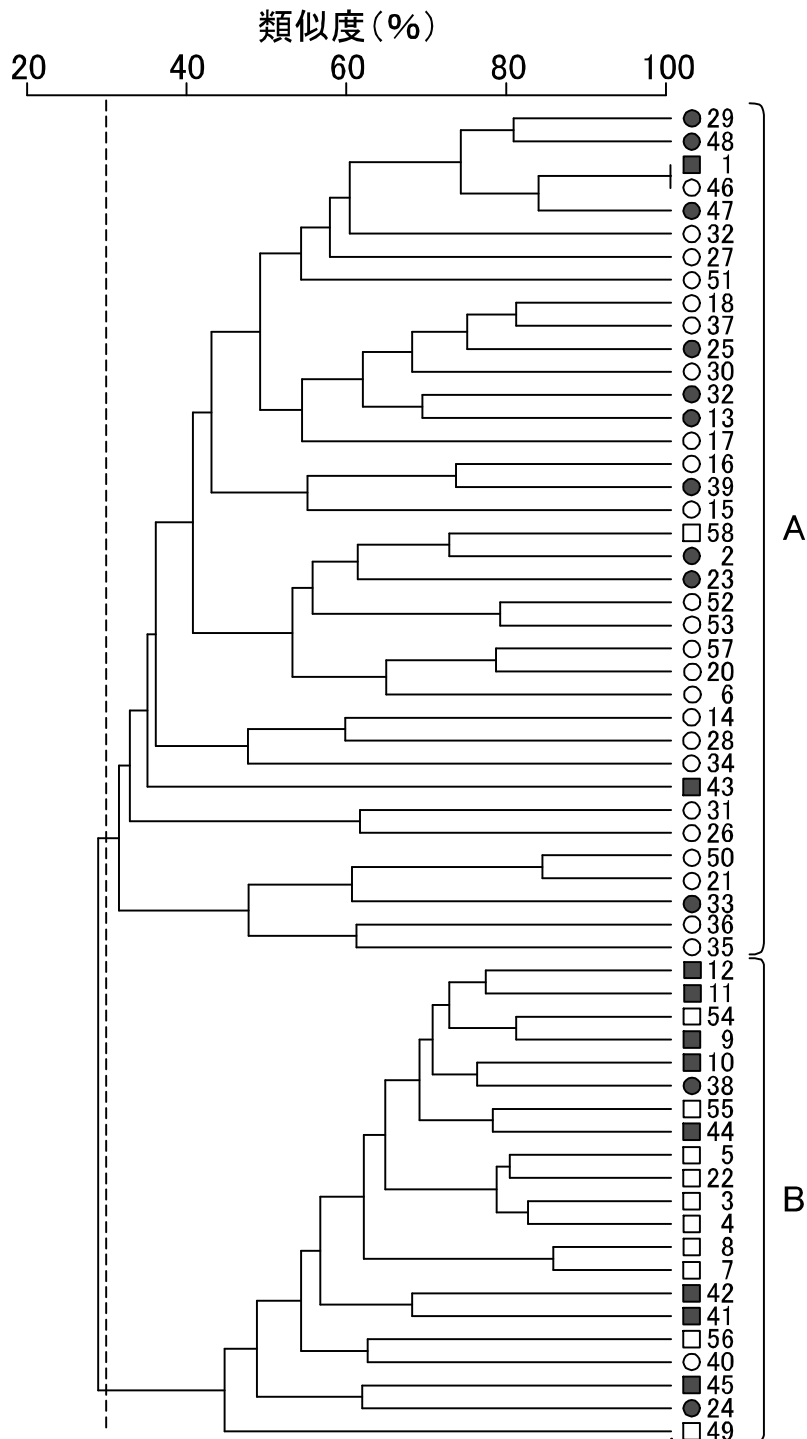


図 6-6. 各地点における各魚種の個体数データに基づくクラスター分析のデンドログラム

地点間の類似度は群平均法で連結した。魚類群集は類似度 30 % (破線) で 2 つのグループ (A, B) に分かれた。

●, 自然ヨシ帯; ○, 前浜式造成ヨシ帯; ■, 養浜式造成ヨシ帯; □, 囲い式造成ヨシ帯。

数字は自然ヨシ帯および各造成ヨシ帯の地点番号を示す (図 6-1 参照)。

表 6-3 SIMPER 分析によって得られた各グループの重要な魚種について、その平均個体数密度(/ 120m²)と寄与率

種	平均個体数密度	寄与率(%)
グループA		
ヌマチチブ <i>Tridentiger brevispinis</i>	6.5	36.4
ワカサギ <i>Hypomesus nipponensis</i>	4.4	17.7
シラウオ <i>Salangichthys microdon</i>	9.1	15.6
ヨシノボリ属の一種 <i>Rhinogobius</i> sp.	2.1	10.2
クルマサヨリ <i>Hyporhamphus intermedius</i>	1.4	9.6
グループB		
ヌマチチブ <i>Tridentiger brevispinis</i>	113.3	33.4
ヨシノボリ属の一種 <i>Rhinogobius</i> sp.	54.6	26.7
タイリクバラタナゴ <i>Rhodeus ocellatus ocellatus</i>	62.2	19.6
モツゴ <i>Pseudorasbora parva</i>	11.0	8.5

第7章 総合考察

ここでは本研究で得られた知見をもとに、ヨシ帯における魚類の出現様式をとりまとめるとともに、ヨシ帯が魚類の生息場所としてどのように機能しているのかについて総合的に考察した。さらに、ヨシ帯の消失が魚類に及ぼす影響や、人工的に造成されたヨシ帯での魚類群集構造について整理し、魚類の生息場所としての視点から効果的なヨシ帯の保全・再生方策についても論じた。

7-1 魚類の出現様式

霞ヶ浦のヨシ帯では、コイ科やハゼ科の魚類をはじめとする多種多様な魚類が出現するとともに、ワカサギやシラウオ、ヌマチチブなどの水産重要種のほか、絶滅の恐れが指摘されているミナミメダカ、クルマサヨリ、ジュズカケハゼなども多く生息していた。このことから、ヨシ帯は以前から漠然と言われていたように、魚類にとって重要な生息場所であることが確かめられた（平井, 1970; 川前, 1991; 山本・遊磨, 1999; Okun et al., 2005）。また、ヨシ帯における魚類の出現・利用様式は魚種によって異なり、生活史のほぼすべてをヨシ帯で過ごす周年滞在型の種や、仔魚から稚魚、あるいは稚魚から成魚までの数か月間を過ごす季節的滞在型の種、また夏季に貧酸素状態となるヨシ帯内部を初期成育場とするフナ属やミナミメダカといった種など、ヨシ帯は多くの魚類によって複雑に利用されていた。ヨシ帯で魚類の種多様性が高い理由のひとつは、このような生息場所の時空間的な分配利用によるためであると考えられる（Smith

and Hindell, 2004; 藤原ら, 2011b).

以上, 本研究によって霞ヶ浦のヨシ帯における魚類の出現様式や群集構造を明らかにすることができたが, 我が国の他の地域の湖沼ヨシ帯については, 島根県宍道湖からの報告を除けば (Horinouchi et al., 2008), まだ調査がなされていないのが現状である. また海外においても, ヨシ帯に出現する魚類を群集レベルで明らかにした研究は皆無である. したがって, 本研究と同様な結果が他の地域からも得られるのかどうか, 今後のさらなる調査が必要である.

7-2 魚類の生息場所としてのヨシ帯の機能

本調査地のヨシ帯には, ヨシのない開放水域と比べて底生無脊椎動物や付着性糸状藻類が多く, これらを餌とする魚類の成長率はヨシ帯で高くなることが示された. 一方, 動物プランクトンは開放水域で多く, ヨシ帯では動物プランクトン食魚の成長率は低くなる傾向にあった. このことから, ヨシ帯は, 動物プランクトン食魚に対しては餌場となっていない可能性があるものの, 底生無脊椎動物食魚や付着性藻類食魚に対しては餌場として機能していることがわかった.

また, ヨシ帯は中層で生活するモツゴやワカサギなどの小型魚に対して, 魚食魚による捕食を低減する避難場であることも明らかとなった. しかし, ヌマチチブなどの底生小型魚に対しては, ヨシ帯に多く生息する底生エビ類の捕食のために, ヨシ帯は必ずしも有効な避難場とはなっていない.

このように, ヨシ帯には餌場としての機能と, 捕食者からの避難場としての

機能の 2 つが存在することが、本研究によって実証された。また、これらの両機能がどの魚種に対しても同等に重要であるのではなく、利用する餌の種類や遊泳層といった各魚種の生態的な特徴によって、重要度が相対的に異なることもわかった。例えば、底生無脊椎動物食で底生定住魚のヌマチチブでは、避難場よりも餌場としての機能のほうが重要であり、一方、動物プランクトン食で中層遊泳魚のワカサギでは、避難場のほうが重要であった。また、藻類食の中層定住魚であるモツゴでは、餌場と避難場の双方が重要となっていた。同様の結果は、国内外の沈水植物帯やヨシ以外の抽水植物帯からも報告されている (Christensen and Persson, 1993; Bean and Winfield, 1995; 中村ら, 2004)。しかし、そのような相対的な重要度は植物の茎や葉による構造的な複雑さや、捕食者の種類および個体数密度などによって変化することが知られている (Diehl 1993; Eklöv and Diehl, 1994; Jacobsen and Perrow, 1998; Schriver et al., 1995; Okun and Mehner, 2005a)。したがって、今後は他の地域での同様の調査や、本研究では用いなかった魚種での野外実験などを行い、魚類の生息場所としてのヨシ帯の機能について、さらなる検討が必要であろう。

7-3 ヨシ帯の保全

本研究の結果から、護岸化によるヨシ帯の劣化・消失は魚類の種多様性の低下や個体数の減少を引き起こし、魚類群集に大きな影響をもたらすことが明らかになった。また、護岸化の影響はヨシ帯を餌場や避難場として利用しているモツゴ、クルマサヨリ、ウキゴリなどの魚類に顕著に表れることが判明した。

世界各地のヨシ帯は、過去 40 年ほどの間に治水や利水のための開発によって大きく減少してきた (Ostendorp, 1989). 霞ヶ浦においても同様に、1970 年代からの開発により、現在は、湖岸線のほぼ全周がコンクリート護岸により築堤されており、ヨシ帯をはじめとする自然湖岸は 5 %程度しか残っていない (平井, 1993; 松原ら, 1995; 山本ら, 2002). 本研究においても、波浪によってヨシ帯が陸側に年間で 2 m ほど削られている場所がいくつかみられ、今なお、ヨシ帯の消失とそれによる魚類群集の変化は続いている. したがって、残存するヨシ帯の保全は水産資源の持続的利用や生物多様性保全の観点から重要であり、喫緊の課題であると言える.

このような中で、近年、失われたヨシ帯の再生や湖岸保全を目指して、さまざまな工法によるヨシ帯の人工造成が世界各地の湖沼で盛んに行われている (Okun et al., 2005; 西廣ら, 2007; 中村・天野, 2008). しかしながら、このように造成されたヨシ帯が魚類の生息場所として機能しているのかについては、これまで検討が行なわれてこなかった. 本研究の結果では、工法の違いにより造成ヨシ帯の環境は大きく異なり、魚類群集の構造にも影響を及ぼすことが判明した. 沖側に消波帯が囲い込むように設置されている閉鎖的な構造の造成ヨシ帯 (養浜式や囲い式) では、魚類の出現種数と総個体数が多く、水産有用種のハゼ科魚類や絶滅危惧種も多く出現したことから、良好な造成手法であるように思えたが、外来種を含む特定の魚種の個体数が顕著に多くなり、自然ヨシ帯とは異なった魚類群集が形成されていた. 本研究で調査した造成ヨシ帯のなかで、魚類群集が自然ヨシ帯と最も類似していたのは、突堤のみを配した比較的

開放的な環境をもつ前浜式であった。したがって、ヨシ帯を造成し、現在の霞ヶ浦でみられるヨシ帯の魚類群集を保全・再生させるためには、現状では前浜式がよいと言える。一方、閉鎖的な環境をもつ養浜式や囲い式の造成ヨシ帯は、水産有用種のはぜ科魚類や絶滅危惧種の生息場所の確保においては、有効であると考えられた。今後、魚類の生息場所としての視点から効果的なヨシ帯造成を行うためには、目的とする魚類群集の形成のために、どの程度の開放的（あるいは閉鎖的）な環境を創出すればよいかということをはっきりさせる必要がある。そのための野外実験や工法のさらなる改良、また造成したヨシ帯の効果についての精確な評価が今後の課題となるであろう。

要約

ヨシ *Phragmites australis* は世界各地の温帯から熱帯にかけての湿地に広く分布する抽水植物であり、湖沼や河川の岸際において大規模な植物群落であるヨシ帯を形成している。これまで、ヨシ帯やその周辺水域は、水産有用種を含む様々な魚類の重要な生息場所であると言われてきた。この理由としては、次の二つが考えられている。1) ヨシ帯には餌生物が豊富に存在するため、魚類の餌場となっている。2) ヨシの茎や根の複雑な構造が小型魚にとって、捕食者からの避難場として機能している。しかし、これらの仮説について直接的な検証は行われておらず、実際にヨシ帯が魚類の生息場所として、どのような機能を有しているのかについてはまだよくわかっていない。さらに言うならば、日本国内では、ヨシ帯に出現する魚類について群集レベルで行った研究はほとんどなく、ヨシ帯に出現するごく一部の魚種の生態しか調べられていない。そのため、そもそもヨシ帯にはどのような魚種がいつ、どのような個体数密度で出現するのかといった基礎的な知見でさえほとんどないのが現状である。

近年、世界各地のヨシ帯は人間の経済活動や開発の影響を受け、急速に消失しつつある。1960年代以降、日本各地のヨシ帯の面積も著しく縮小し続けており、このことが魚類を含めた生物群集に多大な影響を及ぼしてきたと言われている。このため、現在、ヨシ帯を保全・再生する活動が行政や市民団体により盛んに行われている。しかし、ヨシ帯の魚類群集や生息場所としての機能に関する基礎的な知見が不足しているため、適切なヨシ帯の保全・再生計画の立案が

難しい状態にある。

そこで本研究では、霞ヶ浦においてヨシ帯の魚類群集構造を明らかにするとともに、ヨシ帯に魚類の餌場としての機能や、捕食者からの避難場としての機能があるかどうかについて検証を行った。また、ヨシ帯が護岸化により消失した際の影響や、新たに造成されたヨシ帯が魚類の生息場所として十分に機能しているかどうかについても明らかにし、効果的なヨシ帯の保全・再生方策の提案を行うことを目的とした。

ヨシ帯における魚類の分布様式

ヨシ帯の前縁（ヨシ群落の際から沖に向けて 5 m までの水域）と内部において、それぞれ 2 年間と 1 年間、魚類を毎月採集し、群集構造を明らかにした。

ヨシ帯前縁では、調査期間を通して 9 科 22 種 13,892 個体が採集され、春季から夏季にかけて多くの魚類が採集された。このうち、優占して出現した種はヨシノボリ属の一種、ブルーギル、ヌマチチブ、シラウオ、ウキゴリ、モツゴ、ワカサギ、クルマサヨリであった。採集された 22 種の発育段階についてみると、仔魚から稚魚、仔魚または稚魚から成魚というように複数の発育段階にわたって出現した種が 17 種にも及んだ。また、優占種の出現パターンは周年滞在型が最も多く（5 種）、次いで季節的滞在型（2 種）、通過・遇来型（1 種）であった。したがって、ヨシ帯前縁は多くの魚種によって定住の場、あるいは一時的な成長の場として利用されていることが明らかとなった。

一方、ヨシ帯内部においては 6 科 12 種 150 個体が採集され、このうちモツゴ、

ミナミメダカ、ギンブナなどが優占していた。ヨシ帯内部では、5月から9月にかけて溶存酸素量が 2.4 mg/L 以下の低い環境となっており、この時期にはフナ属やミナミメダカといった貧酸素耐性のある魚種の仔稚魚が多く出現した。このように、ヨシ帯内部は溶存酸素量が著しく低下する時期があり、多くの魚類にとっては棲みやすい環境ではないことがわかった。しかし、貧酸素状態に耐えることのできる一部の魚種に対しては、ヨシ帯内部は生活史の初期成育場として重要な場所となっていることが示唆された。

餌場としてのヨシ帯の機能

魚類の餌場としてのヨシ帯の機能を明らかにするために、まず、ヨシ帯に出現した魚類（31 種 502 個体）の消化管内容物に基づいて食性を調べたところ、それらは珪藻食、糸状藻類食、動物プランクトン食、陸上昆虫類食、底生無脊椎動物食、魚食の 6 群に分けることができた。

次に、ヨシ帯と、ヨシ帯から 10 m 離れた開放水域で餌生物量を比較した。ヨシ帯では埋在性や表在性の底生無脊椎動物、ヨシ茎に付着する無脊椎動物や糸状藻類が多かったが、動物プランクトンは開放水域が多かった。このような餌生物量の多寡が魚類の成長率に影響を及ぼすかどうかを検証するため、ヨシ帯前縁と開放水域にそれぞれ網ケージを設置し、その中で糸状藻類食のモツゴと動物プランクトン食のワカサギを 7 日間飼育して成長率を比較した。その結果、モツゴはヨシ帯で、ワカサギは開放水域で体長増加が大きい傾向にあることがわかった。したがって、付着糸状藻類や底生・付着無脊椎動物を餌とする魚類

に対して、ヨシ帯は餌場として機能していると考えられた。一方、動物プランクトン食魚にとってはそうでない可能性が示された。

捕食者からの避難場としてのヨシ帯の機能

ヨシ帯が捕食者からの避難場となっているかどうかを明らかにするために、ヨシ際と開放水域において中層定住魚のモツゴと中層遊泳魚のワカサギ、および底生定住魚のヌマチチブに糸を繋ぎ、日中と夜間の捕食死亡率を調べた。その結果、死亡率はモツゴでは夜間に、ワカサギでは日中と夜間にヨシ際で有意に低いことがわかった。一方、ヌマチチブでは反対の結果が得られ、死亡率は日中と夜間の双方においてヨシ際で有意に高かった。また、モツゴとワカサギの主要な捕食者は、チャンネルキャットフィッシュなどの中層を泳ぎ回る魚食魚であり、ヌマチチブはテナガエビなどの底生エビ類であった。このことから、ヨシ帯の複雑な構造は、モツゴやワカサギといった中層で生活する小型魚に対して、魚食魚による捕食を低減することが明らかとなった。しかし、底生定住魚のヌマチチブに対しては、ヨシ帯に多く生息する底生エビ類の捕食のために、ヨシ帯は必ずしも有効な避難場とはなっていない可能性が示された。

ヨシ帯における護岸造成が魚類群集に及ぼす影響

残存するヨシ帯と隣接して存在する垂直護岸帯において魚類を採集し、群集構造を比較することによって、護岸化によるヨシ帯の消失が魚類群集にどのような影響を及ぼすのかを明らかにした。魚類の種組成はヨシ帯と護岸帯で異な

らなかったが、種数と総個体数はヨシ帯の方が多かった。このことから、護岸化によるヨシ帯の劣化・消失は、魚類の種多様性の低下や個体数の減少を引き起こし、魚類群集に大きな影響をもたらすことがわかった。ただし、優占種を種ごとにみると、ヨシ帯を餌場や隠れ場として利用しているモツゴ、クルマサヨリ、ウキゴリなどはヨシ帯で多く出現したが、ヨシ帯への依存度が低いと考えられるシラウオは護岸帯で多かった。このように、護岸化による影響は魚種によって異なることも明らかとなった。

魚類の生息場としての造成ヨシ帯の評価

霞ヶ浦ではヨシ帯が多く場所で造成されており、これらのヨシ帯は、突堤の間に盛土をした前浜式や、突堤の間に土砂を投入し、さらに沖側に消波帯や杭柵を設置した養浜式、浅瀬を波よけで囲ってその内側にヨシを植えた囲い式など、さまざまな工法によって造られている。しかし、このような造成ヨシ帯が魚類の生息場所として十分に機能しているのかどうかについては、よくわかっていない。そこで、自然のヨシ帯と造成ヨシ帯の間で魚類群集構造を比較し、両者に違いがあるかどうかを検討した。その結果、前浜式の造成ヨシ帯では種数が少ないものの、自然ヨシ帯とほぼ同様の魚類群集が形成されることが明らかとなった。一方、沖側に消波帯が囲い込むように設置されている養浜式と囲い式の造成ヨシ帯では、水産有用種のはぜ科魚類や絶滅危惧種が多くみられたものの、特定の魚種の個体数が顕著に多く、自然ヨシ帯とは異なった魚類群集がみられた。これは、自然ヨシ帯の前方が開放的な環境であるのに対し、

養浜式と囲い式では波の影響の少ない閉鎖的な環境であったためと考えられる。したがって、ヨシ帯を造成し、現在の霞ヶ浦でみられるヨシ帯の魚類群集を保全・再生させるためには、開放的な環境をもつ前浜式がよいと言える。一方、養浜式や囲い式の造成ヨシ帯は、自然ヨシ帯とは魚類群集が異なるものの、水産有用種のはぜ科魚類や絶滅危惧種の生息場所の確保においては、有効であると考えられた。今後、魚類の生息場所としての視点から効果的なヨシ帯造成を行うためには、目的とする魚類群集の形成のために、どの程度の開放的（あるいは閉鎖的）な環境を創出すればよいかということをも明らかにする必要がある。

以上、本研究の結果より、ヨシ帯は水産有用種を含む多くの魚類によって餌場や捕食者からの避難場として利用されており、魚類の重要な生息場所であることが明らかとなった。このため、護岸化などによるヨシ帯の消失は魚類群集に大きな影響をもたらす。したがって、残存するヨシ帯の保全は水産資源の持続的利用や生物多様性保全の観点から重要であり、喫緊の課題である。

近年、失われたヨシ帯の再生や湖岸保全を目指して、さまざまな工法によるヨシ帯の人工造成が盛んに行われている。しかし、工法の違いにより造成ヨシ帯の環境は大きく異なり、魚類群集の構造にも影響を及ぼすことがわかった。今後、魚類の生息場所としての視点からヨシ帯造成を行うためには、工法のさらなる改良と効果の評価が必要であると考えられる。

謝辞

本研究を行うに際し、調査計画から論文の作成に至るまで、終始徹底した御検討と丁寧なご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、様々な御助言や惜しめない協力を賜りました。ここに厚く御礼申し上げます。

水域保全学研究室の岡本研准教授には多大なご助言をいただくとともに、本論文の御校閲をしていただきました。研究について様々な御助言をいただいた同研究室の青木茂助教に深く感謝いたします。また、本論文の御校閲をしていただいた、同研究科生圏システム学専攻保全生態学研究室の鷺谷いづみ教授、同研究科水圏生物科学専攻水産資源学研究室の山川卓准教授に心より感謝いたします。

本研究を行うにあたり、茨城県漁政課、国土交通省霞ヶ浦河川事務所、独立行政法人水資源機構、麻生町漁業協同組合、霞ヶ浦漁業協同組合、きたうら広域漁業協同組合、および潮来漁業協同組合の方々には、採集調査の許可を快諾していただきました。また、調査の際に温かく見守ってくださった地元漁業関係者の方々に心より御礼申し上げます。

霞ヶ浦での調査を行うにあたり、茨城大学広域水圏環境科学教育研究センター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、種々の御教示とご協力をいただきました。また、同センタ

一の坂本京子氏には施設の利用に際し様々な便宜をはかっていただきました。

茨城県内水面水産試験場（現茨城県農林水産部漁政課）の荒山和則博士，島根大学汽水域研究センターの堀之内正博准教授，東京大学大気海洋研究所海洋生物資源部門資源生態分野の南條楠土博士，杉原奈央子博士には，研究を進めるうえで貴重な御助言をいただきました。

野外調査を行うにあたり，水域保全学研究室の金子誠也氏と百成渉氏，茨城大学大学院生の遠藤友樹氏，猪狩健太氏，東京海洋大学大学院生の亀井涼平氏に多大なご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金井貴弘氏，田中裕一氏をはじめ，研究室に在籍する皆様には，多くの御助言や励ましのお言葉をいただきました。皆様に心より感謝いたします。

最後に，長年にわたる学生生活を支えてくれた家族に心より感謝いたします。

引用文献

- 明仁, 坂本勝一, 池田祐二, 岩田明久. ハゼ亜目. 「日本産魚類検索: 全種の同定第二版」(中坊徹次編) 東海大学出版会, 東京. 2000; 1139–1310, 1606–1628.
- Akin S, Buhan E, Winemiller KO, Yilmaz, H. Fish assemblage structure of Koycegiz Lagoon–Estuary, Turkey: spatial and temporal distribution patterns in relation to environmental variation. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2005; **64**: 671–684.
- 荒山和則. 特定外来生物チャネルキャットフィッシュに捕食される魚類. 日本水産学会誌 2010; **71**: 68–70.
- 浅見大樹. 網走湖産ワカサギの初期生活に関する生態学的研究. 北海道立水産試験場研究報告 2004; **67**: 1–79.
- Bean C, Winfield I. Habitat use and activity patterns of roach (*Rutilus rutilus* (L.)), rudd (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)), perch (*Perca fluviatilis* L.) and pike (*Esox lucius* L.) in the laboratory: the role of predation threat and structural complexity. *Ecol. Freshw. Fish.* 1995; **4**: 37–46.
- Brock RE. An experimental study on the effects of grazing by parrotfishes and role of refuges in benthic community structure. *Mar. Biol.* 1979; **51**: 381–388.
- Brown BE, Inman I, Jearld Jr A. Schooling and shelter seeking tendencies in fingerling channel catfish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1970; **99**: 540–545.
- Burks RL, Jeppesen E, Lodge DM. Littoral zone structures as *Daphnia* refugia against fish predators. *Limnol. Oceanogr.* 2001; **46**: 230–237.
- Christensen B, Persson L. Species-specific antipredatory behaviours: effects on prey choice in different habitats. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1993; **32**: 1–9.

- Claridge PN, Potter IC, Hardisty MW. Seasonal changes in movements, abundance, size composition and diversity of the fish fauna of the Severn Estuary. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 1986; **66**: 229–258.
- Contente RF, Stefanoni MF, Spach HL. Fish assemblage structure in an estuary of the Atlantic Forest biodiversity hotspot (southern Brazil). *Ichthyol. Res.* 2011; **58**: 38–50.
- Crivelli AJ, Grillas P, Lacaze B. Responses of vegetation to a rise in water level at Kerkini Reservoir (1982–1991), a Ramsar site in northern Greece. *Environ. Manage.* 1995; **19**: 417–430.
- Crowder LB, Cooper WE. Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology* 1982; **63**: 1802–1813.
- Diehl S. Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. *Oikos* 1988; **53**: 207–214.
- Diehl S. Fish predation and benthic community structure: the role of omnivory and habitat complexity. *Ecology* 1992; **73**: 1646–1661.
- Diehl S. Effects of habitat structure on resource availability, diet and growth of benthivorous perch, *perca fluviatilis*. *Oikos* 1993; **67**: 403–414.
- Dugan PJ. *Wetland conservation: a review of current issues and required action*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland. 1990.
- Dvořák J, Best EPH. Macro-invertebrate communities associated with the macrophytes of Lake Vechten: structural and functional relationships. *Hydrobiologia* 1982; **95**: 115–126.
- Eklöv P, Diehl S. Piscivore efficiency and refuging prey: the importance of predator

search mode. *Oecologia* 1994; **98**: 344–353.

藤原公一, 北田修一. ニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* 仔魚が琵琶湖の発達したヨシ帯付近へ蟻集する要因. 日本水産学会誌 2011; **77**: 853–861.

藤原公一, 臼杵崇広, 根本守仁, 北田修一. 琵琶湖沿岸のヨシ帯におけるニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* の初期生態とその環境への適応. 日本水産学会誌 2011b; **77**: 387–401.

藤原公一, 臼杵崇広, 根本守仁, 松尾雅也, 松岡昇一郎, 田内 満, 北田修一. 琵琶湖におけるニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* 種苗の放流水域としてのヨシ帯の重要性と放流事業の課題. 日本水産学会誌 2011a; **77**: 822–833.

Gilinsky E. The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community. *Ecology* 1984; **65**: 455–468.

浜田篤信. 外来魚類による生態影響: 霞ヶ浦はなぜ外来魚に占拠されたか. 生物学 2000; **52**: 7–16.

半澤浩美, 久保田次郎, 堀 直. 霞ヶ浦におけるペヘレイ (*Odonthestes bonariensis*) の生活史. 茨城内水試調査研究報告 2004; **39**: 42–51.

Hargeby A, Andersson G, Blindow I, Johansson S. Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submerged macrophytes. *Hydrobiologia* 1994; **279/280**: 83–90.

Hettler WF, Jr. Nekton use of regularly-flooded salt-marsh cordgrass habitat in North Carolina, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1989; **56**: 111–118.

平林公男, 中本信忠. 富栄養湖周辺域におけるユスリカ成虫の休息場所として

の沿岸植生の役割. 水環境学会誌 2000; **23**: 572–578.

平井賢一. びわ湖内湾の水生植物帯における仔稚魚の生態: I 仔稚魚の生活場所
について. 金沢大学教育学部紀要 自然科学編 1970; **19**: 93–105.

平井賢一. びわ湖内湾の水生植物帯における仔稚魚の生態 : II 水生植物帯にす
む仔稚魚の食性について. 金沢大学教育学部紀要 自然科学編 1971; **20**:
59–71.

平井賢一. びわ湖内湾の水生植物帯における仔稚魚の生態 : III ニゴロブナ仔稚
魚の食性と生息域の関係. 日本生態学会誌 1972; **22**: 69–93.

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.

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.* 2008; **47**: 163–173.

百成 涉, 碓井星二, 加納光樹, 荒山和則. 茨城県北浦のヨシ帯で採集されたハ
ゼ科 2 種の仔稚魚の形態と季節的出現. 日本生物地理学会会報 2012; **67**:
121–131.

Hyslop, EJ. Stomach contents analysis: a review of methods and their application *J.*
Fish Biol. 1980; **17**: 411–429.

石井康夫. 霞ヶ浦のウキゴリをめぐる考察. 社団法人霞ヶ浦市民協会年報
2004; **15**: 17–24.

- 岩崎 順, 外岡健夫, 石川弘毅. 霞ヶ浦湖岸域における水生植物帯の生物環境.
茨城内水試調査研究報告 1999; **35**: 11–24.
- Jacobsen L, Perrow MR. Predation risk from piscivorous fish influencing the diel use of macrophytes by planktivorous fish in experimental ponds. *Ecol. Freshw. Fish* 1998; **2**: 78–86.
- Jeppesen E, Pekcan-Hekim Z, Lauridsen TL, Sondergaard M, Jensen JP. Habitat distribution of fish in late summer: changes along a nutrient gradient in Danish lakes. *Ecol. Freshw. Fish* 2006; **15**: 180–190.
- 環境省. 平成 24 年度公共用水域水質測定結果. 環境省ホームページ 2012.
<http://www.env.go.jp/water/suiiki/h24/full.pdf> (参照 2015.2.1)
- 環境省. レッドリスト, 汽水・淡水魚. 環境省ホームページ 2013.
http://www.biodic.go.jp/rdb/rl2012/redList2012_tansuigyorui.csv (参照 2014.9.1)
- 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.
- 川前政幸. フナ, コイの産卵場としての水生植物帯の機能について. 茨城内水試調査研究報告 1991; **27**: 135–166.
- 川那部浩哉, 水野信彦, 細谷和海 (編). 「日本の淡水魚」山と溪谷社, 東京. 2001.
- Kendall AWJr, Ahlstrom EH, Moser HG. Early life history stages of fishes and their characters. in Moser HG, Richards WJ, Cohen DM, Fahay MP, Kendall AWJr, Richardson SL. eds. Ontogeny and systematics of fishes. *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ.* **1**; 1984: 11–22
- 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.

- 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.
- Krebs CJ. *Ecological methodology, 2nd edn.* Benjamin Cummings, Menlo Park, California. 1998.
- 工藤貴史, 水口憲哉. 霞ヶ浦田伏地区曳網漁家の漁法と漁獲物組成による類型化とその歴史的変遷に関する研究. 東京水産大学研究報告 1997; **83**: 53–64.
- 熊丸敦郎. 霞ヶ浦北浦における過去 20 年間の水産有用資源減少要因に関する考察. 茨城県内水面水産試験場研究報告, 1999; **35**: 25–41.
- 小林四郎. 「生物群集の多変量解析」蒼樹書房, 東京. 1995.
- 久保田次郎. 霞ヶ浦北浦におけるワカサギ・シラウオの資源動向について. 茨城県内水面水産試験場研究報告 2002; **37**: 1–28.
- Lauridsen LT, Buenk I. Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. *Arch. Hydrobiol.* 1996; **137**: 161–176.
- Lewin WC, Okun N, Mehner T. Determinants of the distribution of juvenile fish in the littoral area of a shallow lake. *Freshw. Biol.* 2004; **49**: 410–424.
- Manatunge J, Asaeda T, Priyadarshana T. The influence of structural complexity on fish–zooplankton interactions: a study using artificial submerged macrophytes. *Environ. Biol. Fish.* 2000; **58**: 425–438.
- 増子勝男. ハゼ類. 「新・霞ヶ浦の魚たち」(萩原富司, 熊谷正裕編) 社団法人霞ヶ浦市民協会, 土浦. 2007; 93–101.
- 松原尚人, 外岡健夫, 佐々木道也. 霞ヶ浦・北浦における水生植物帯の現状について. 茨城内水試調査研究報告 1995; **31**: 36–48.

- Mckee J, Richards AJ. Variation in seed production and germinability in common reed (*Phragmites australis*) in Britain and France with respect to climate. *New Phytol.* 1996; **133**: 233–243.
- 宮脇成生, 西廣 淳, 中村圭吾, 藤原宣夫. 霞ヶ浦湖岸植生帯の衰退とその地点間変動要因. 保全生態学研究 2004; **9**: 45–55.
- Moliero A, Flos R. Influence of season on the feeding habits of the common sole *Solea solea*. *Mar. Biol.* 1992; **113**: 499–507.
- 中坊徹次 (編). 「日本産魚類検索: 全種の同定 第三版」東海大学出版会, 東京. 2013.
- 中村圭吾, 天野邦彦. 霞ヶ浦における湖岸保全対策の評価. 応用生態工学 2008; **11**: 81–88.
- 中村智幸, 片野 修, 山本祥一郎. 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.
- Nanjo K, Kohno H, Nakamura Y, Horinouchi M, Sano M. Differences in fish assemblage structure between vegetated and unvegetated microhabitats in relation to food abundance patterns in a mangrove creek. *Fish. Sci.* 2014; **80**: 21–41.
- 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.
- 西廣 淳, 西口有紀, 西廣美穂, 鷺谷いづみ. 湿地再生における外来植物対策: 霞ヶ浦の湖岸植生帯再生地における市民参加型管理の試み. 地球環境 2007; **12**: 65–80.
- 西野麻知子, 浜端悦治. 「内湖からのメッセージ」 サンライズ出版, 彦根. 2005.

- 西野麻知子, 濱端悦治, 金子有子, 福田大輔, 細谷和海, 井鷲祐司. 貴重植物, ヨシおよび在来魚からみた内湖の生物多様性. 滋賀県琵琶湖・環境科学研究センター 試験研究報告 2005; **1**: 89–106.
- 西野麻知子, 細谷和海. 琵琶湖周辺内湖における外来魚仔稚魚と在来魚仔稚魚の関係. 滋賀県琵琶湖研究所所報 2004; **21**: 17–27.
- 野内孝則, 荒山和則, 富永 敦. 霞ヶ浦北浦で確認された外来魚の導入経緯. 茨城内水試調査研究報告 2008; **41**: 47–54.
- 野内孝則, 外岡健夫. 透明度から見た霞ヶ浦北浦の環境変動. 茨城内水試調査研究報告 2004; **39**: 24–41.
- 日本陸水学会 (編). 「陸水の事典」講談社, 東京. 2005.
- 日本魚類学会自然保護委員会 (編). 「川と湖沼の侵略者ブラックバス」恒星社厚生閣, 東京. 2002.
- 沖山宗雄 (編). 「日本産稚魚図鑑 第二版」東海大学出版会, 東京. 2014.
- Okun N, Lewin WC, Mehner T. Top-down and bottom-up impacts of juvenile fish in a littoral reed stand. *Freshw. Biol.* 2005; **50**: 798–812.
- Okun N, Mehner T. Distribution and feeding of juvenile fish on invertebrates in littoral reed (*Phragmites*) stands. *Ecol. Freshw. Fish* 2005a; **14**: 139–149.
- Okun N, Mehner T. Interactions between juvenile roach or perch and their invertebrate prey in littoral reed versus open water enclosures. *Ecol. Freshw. Fish* 2005b; **14**: 150–160.
- Ostendorp W. “Die-back” of reeds in Europe: a critical review of literature. *Aquat. Bot.* 1989; **35**: 5–26.

- Sagrario MA, Balseiro E. Indirect enhancement of large zooplankton by consumption of predacious macroinvertebrates by littoral fish. *Arch. Hydrobiol.* 2003; **158**: 551–574.
- 桜井善雄. 湖岸・河岸の自然環境の保全と復元. 信州大学環境科学論文集 1990; **12** (別冊) : 104–111.
- Sakurai Y. Decrease in vegetation area, standing biomass and species diversity of aquatic macrophytes in Lake Kasumigaura (Nishiura) in recent years. *Jpn. J. Limol.* 1990; **51**: 45–48.
- Sano M. Feeding habits of Japanese butterflyfishes (Chaetodontidae). *Environ. Biol. Fish.* 1989; **25**: 195–20.
- Saltonstall K. Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2002; **99**: 2445–2449.
- Savino JF, Stein RA. Behavioural interactions between fish predators and their prey: effects of plant density. *Anim. Behav.* 1989; **37**: 311–321.
- Schriver P, Bogestrand J, Jeppesen E, Sondergaard M. Impact of submerged macrophytes on fish–zooplankton interactions: large–scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. *Freshw. Biol.* 1995; **33**: 255–270.
- Shay JM, de Geus PMJ, Kapinga MRM. Changes in shoreline vegetation over a 50-year period in the Delta Marsh, Manitoba in response to water levels. *Wetlands* 1999; **19**: 413–425.
- Simonian A, Tátrai I, Bíró P, Paulovits G, Tóth LG, Lakatos G. Biomass of planktonic crustaceans and the food of young cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton. *Hydrobiologia* 1995; **303**: 39–48.

Smith TM, Hindell JS. Assessing effects of diel period, gear selectivity and predation on patterns of microhabitat use by fish in a mangrove dominated system in SE Australia. *Mar.Ecol. Prog. Ser.* 2005; **294**: 257–270.

鈴木健二. 霞ヶ浦における漁業資源の生産構造に関する研究-II ハゼ類の食性について. 茨城県内水面水産試験場研究報告 1980; **17**: 27–32.

鈴木健二, 位田俊臣. 霞ヶ浦における漁業資源の生産構造に関する研究: 食物連鎖におけるワカサギの地位. 茨城県内水面水産試験場研究報告 1977; **17**: 1–10.

鈴木誉士, 永野 元, 小林 徹, 上野紘一. RAPD 分析による琵琶湖産フナ属魚類の種・亜種判別およびヨシ帯に出現するフナ仔稚魚の季節変化. 日本水産学会誌 2005; **71**: 10–15.

立松沙織, 南條楠土, 河野裕美, 佐野光彦. マングローブ域における護岸造成が魚類群集構造に与える影響. 沖縄生物学会誌 2013; **51**: 27–40.

Timms RM, Moss B. Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 1984; **29**: 472–486.

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. 霞ヶ浦におけるテナガエビの夜間遊泳行動. 茨城県内水面水産試験場研究報告 2008; **41**: 9–14.

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.

碓井星二, 加納光樹, 荒山和則, 中里亮治. 北浦の沿岸帯におけるクルマサヨリ
仔稚魚の生息場所利用パターン. 日本生物地理学会会報 2010; **65**: 29–38.

碓井星二, 加納光樹, 佐野光彦. 茨城県北浦のヨシ帯と護岸帯での魚類群集構造
の比較. 日本水産学会誌 2014; **80**: 741–752.

Wathugala AG, Suzuki T, Kurihara Y. Removal of nitrogen, phosphorus and COD from
waste water using sand filtration system with *Phragmites australis*. *Wat. Res.*
1987; **21**: 1217–1224.

West JM, Williams GD, Madon SP, Zedler JB. Integrating spatial and temporal
variability into the analysis of fish food web linkages in Tijuana Estuary. *Environ.*
Biol. Fish. 2003; **67**: 297–309.

Winfield IJ. The influence of simulated aquatic macrophytes on the zooplankton
consumption rate of juvenile roach, *Rutilus rutilus*, rudd, *Scardinius*
erythrophthalmus, and perch, *Perca fluviatilis*. *J. Fish Biol.* 1986; **29**: 37–48.

Wolfram-Wais A, Wolfram G, Auer B, Mikschi E, Hain A. Feeding habits of two
introduced fish species (*Lepomis gibbosus*, *Pseudorasbora parva*) in Neusiedler
See (Austria), with special reference to chironomid larvae (Diptera:
Chironomidae). *Hydrobiologia* 1999; **408/409**: 123–129.

山元憲一. コイ科魚類 6 種の低酸素下における逃避反応. 水産増殖 1991; **39**:
129–132.

山元憲一, 平野 修, 原 洋一, 三代健造. 淡水産魚類 11 種の低酸素下における鼻
上げおよび窒息死. 水産増殖 1988; **36**: 49–52.

山本晃一, 戸谷英雄, 福田健一, 坂口喜久二. 霞ヶ浦における湖岸植生回復の検討について. 河川環境総合研究所報告 2002; **8**: 34–51.

山本敏哉, 遊磨正秀. 琵琶湖におけるコイ科仔魚の初期生態: 水位調節に翻弄された生息環境. 「淡水生物の保全生態学: 復元生態学に向けて」(森 誠一編) 信山社サイテック, 東京. 1999; 193–203.

Yuma M, Maruyama A, Rusuwa B. Behavior and distribution of upstream-migrating juvenile *Rhinogobius* sp. (the orange form). *Ichthyol. Res.* 2000; **47**: 379–384.

Zar, JH. *Biostatistical analysis. 5th edn.* Prentice Hall, New Jersey. 2010.