

氏 名	山 本 敦 也
学位(専攻分野の名称)	博 士 (生物産業学)
学 位 記 番 号	乙 第 923 号
学 位 授 与 の 日 付	平成 29 年 3 月 17 日
学 位 論 文 題 目	知床半島におけるオショロコマの食性に関する生態学的研究
論 文 審 査 委 員	主査 教 授・博士(水産科学) 千 葉 晋 教 授・水産学博士 塩 本 明 弘 教 授・博士(獣医学) 小 林 万 里 博士(学術) 金 岩 稔*

## 論文内容の要旨

### 1. 緒 論

河川生態系は流域全体を含む景観の構成要素であり、隣接する生態系およびその変化から強い影響を受けることが知られている。特に、人間活動に起因した河川生態系の改変はしばしば陸域生態系との連環にも影響し、その結果、希少生物の減少あるいは絶滅を誘発する。換言すると、河川生態系の状態を把握することはその流域全体の環境状態を推測する上で有効な手段となりえることから、近年はその生態系の理解に注目が向けられている。

知床半島は 2005 年に豊かでかつ特異な生態系が評価され世界自然遺産へ登録された。登録推薦理由の主要部は、海域－陸域生態系間の物質輸送などの相互作用が顕著なことで、両生態系の生物多様性の豊かさであった。このような豊かでかつ特異な生態系の主要な構成要素の一つとして知床半島の流域があり、海と森を繋ぐ知床の河川生態系の理解は知床の生態系の理解に大きく貢献するはずである。

亜寒帯の河川生態系において捕食－被食の観点から最も重要な動物はサケ科魚類である。サケ科イワナ属のオショロコマは、知床半島で唯一常時広範囲に生息する淡水魚である。本種は降海することなく常に河川内に留まることから、海と森を繋ぐ河川生態系の中心的な役割を担っており、知床半島を代表する淡水魚と考えられる。例えば、本種は知床半島の河川生態系の食物網においてシマフクロウ等の主要な餌となる等重要な役割も果たしている。また、オショロコマの産卵環境は上流域に限られるなど生息地面積要求性が高いアンブレラ種であると推測され、本種の生態を理解することは知床の環境保全を考える上で重要な知見をもたらす得る。しかしながら、オショロコマの生息環境、生態、およびそれらに関

する問題についての情報は断片的であり、十分に理解されているとは言えない状況にある。

そこで本研究では、河川性のサケ科魚類としてオショロコマが単独で生息する知床の河川において、本種の詳細な食性を解明した(第2章)。次に、オショロコマの個体群内の順位関係と食性との関係を解明することを目的とし、本種の食性と天然餌料に対する選択性を調べた(第3章)。さらに、個体群内の順位関係と栄養状態との関係を解明するために形態学的、組織学的、生理学的な観点からの栄養状態と個体群内順位との関係を調べた(第4章)。最後に、第4章までの結果から食性と個体群内順位の成立過程について総合的に考察し、知床半島の景観的な観点からの河川の環境状況について論じた(第5章)。

### 2. 生態、特に食性の季節的变化

オショロコマ本来の食性を知るために、知床半島内の河川において単独で生息するオショロコマについて、食性を中心とした生態の季節変化を明らかにし、本種の基礎的な生態的知見を得ることを目的に季節的な食性および生態を調査した。

2000 年 6 月から 10 月の間に各月 1 回、知床半島基部に位置する斜里川水系幾品川と忠類川の上流域に設けた調査区間で釣りによって得たサンプルを使用した。消化管内容物の観察から、餌生物として 18 目 43 科のうち 25 種類が同定可能であった。食性は両河川通じて 6 月、7 月は Ephemeroptera 幼虫、Trichoptera 幼虫、8 月、9 月は主に陸生昆虫、10 月は Plecoptera 成虫、Diptera 幼虫であった。このことから同属のイワナ(アメマス)と同様にオショロコマは選択的な採餌を行わず、季節的な餌の存在状態によって摂餌対象種を変えていると思わ

\* 三重大学 准教授

れた。また、幾品川においては、8月の陸生昆虫の消化管内内容物中に占める割合が高かったことから、同河川は河畔林が豊かであると推測された。忠類川においては、8月のDiamesinae（ヤマユスリカ亜科）幼虫の割合が高かったことから、幾品川に比べ、流れが緩やかでよりユスリカの生育に適した環境であると考えられた。さらに、オショロコマはその形態的特徴などから、主に底生生物を摂餌していると考えられてきたが、調査期間を通じて陸生昆虫の占める割合が高かったことから、知床半島では常時河川に生息するサケ科魚類が本種のみであるためヤマメやアメマス等に摂餌を阻害されることがなく陸生昆虫を多く摂餌していたものと思われた。

### 3. 餌の選択性

前章でオショロコマの胃内容物の季節変化からその餌生物に対する選択性が低い可能性を指摘したが、環境中の餌生物の分布密度を除外したために推測にとどまった。よって本章では、胃内容物採取と同時に流下、底生動物を定量的に採取し、選択指数の適用について検討した。また、本種の食性を知る上では異なる環境下への選択指数の適用も必要となるため、知床半島内の2河川について調査を行い選択指数の適用を試みた。

2000年7月28日、2002年7月27日に知床半島内の幾品川、忠類川において、釣りにより採取したオショロコマの胃内容物と、流下動物として流下ネットを朝、昼、夕にそれぞれ6ネットを1時間しかけ、平均濾水量から算出したものを用い、底生動物として早瀬、平瀬、淵にてコドラート付きサーバーネットを用いて25×25cmの採集を各2回行い、調査区域内の早瀬、平瀬、淵の分布状況から平均密度を求めたものを用いた。選択指数にはIvlev (1955)、Jacobs (1974)、Strauss (1979)、Chesson (1978)の各式を用い、胃内容物、流下動物、底生動物各目の分類群に対し適用した。

オショロコマの胃内容物から餌生物として11目32科のうち11種、流下動物として19目36科のうち36種、底生動物として5目20科のうち22種が種まで同定された。選択指数について、Ivlev、Jacobs、及びStraussの式では環境中の餌生物の構成比が変化すると、ある種の餌生物のとり得る選択指数が相対的に制限を受けることから、流下動物と底生動物、調査地点間及び、季節等の差異によって、比較が不適切であると考えられた。Ivlev及びJacobsの式では、餌生物が環境中には存在したが胃内容物中に存在しなかった場合とその逆の場合では指数が極端な値（-1または1）を示し、Chessonの式では0であった。一方、Strauss及びChessonの

式を併用した結果、個体数、重量において明らかな選択性を示したのは幾品川の底生Ephemeropteraに対する負の値と忠類川の底生Tricopteraに対する正の値であった。よって、オショロコマは流下動物に対しては選択性を示さず、ランダム摂餌を行っているが、底生動物に対して選択性を示すと考えられた。前章では、オショロコマが季節変化に合わせてその季節に個体数が多く摂餌しやすい餌生物を摂餌していたことから、餌生物に対する選択性が低いことを予測したが、流下動物に対しては今回の結果からも同様の結論が得られた。

今回の研究では、選択指数の適用を分類上、餌生物の目の段階までにとどめたが、より正確なオショロコマの摂餌環境を知るには、餌生物の種によって好む環境が異なるため、より細かい分類レベルへ適用するのが望ましいと考えられた。なお、マス類では種内、異種間の順位関係から胃内容物に差が生じるとの報告があり、体サイズ、年齢別に比較検討することが必要と思われた。

### 4. 個体群内順位と栄養状態

河川性のサケ科魚類は個体群内で順位関係が生じ、食性に違いがあることが知られている。また、体サイズと個体群内の順位との間に密接な関係があることも知られている。更に、前章で知床半島の河川に生息するオショロコマにも食性に違いがあることがわかった。このことから個体群内の順位が栄養状態に影響を与えていると考えられた。そこで本章では、オショロコマの栄養状態を形態学的、組織学的、生理学的な観点から調べ、体サイズの違いが栄養状態に与える影響を知ることを目的とした。

2004年5月から10月の各月1回、ベレケ川において電気漁具を用いて捕獲、氷冷して持ち帰り分析まで-85℃で保存した。形態学的な栄養状態の指標として肥満度、肝重指数、腸長/標準体長比、組織学的な指標として腸壁の円柱上皮細胞長、生理学的な指標として肝臓の脂質含有率（トリグリセライド、リン脂質）と核酸量、タンパク質量を使用した。標準体長、体重、肝重量、消化管内内容物重量、腸長から肥満度、胃充満度、肝重指数、腸長/体長比を算出した。腸の前部と後部について通常のパラフィン包埋法により連続組織切片を作成し、ヘマトキシリン、エオシン2重染色を施し、光学顕微鏡下で円柱上皮細胞長を計測した。脂質の定量には市販の試薬キットを使用し、核酸の定量には中野（1985）によるSTS変法、タンパク質の測定にはLowry法（Lowry et al. 1951）を用いた。

形態学的な栄養状態として、肥満度と肝重指数は5月

から肥満度は7月、肝重指数は8月にかけてそれぞれ徐々に減少し9月に最高値を示した後、10月には再び減少した。生殖腺指数は5月、6月に低い値を示した後、8月、9月に高い値を示し10月に減少した。腸長／標準体長比は5月から10月まで徐々に減少した。これらのうち標準体長との間に有意な正の相関が認められたのは7月、8月の生殖腺指数、5月、6月の肝重指数、7月の腸長／標準体長比だけであった。生殖腺指数の変化からオショロコマの産卵時期の最盛期は9月中であったことが考えられた。また、肥満度および肝重指数が生殖腺指数の変化と似た傾向を示したことから、これらの指標は成熟と強く関係していることが考えられた。組織学的な栄養状態としては、腸前部と腸後部の円柱上皮細胞長は6月に最高値、8月に最低値を示した腸前部に対し、腸後部はそれとは逆に6月に最低値、9月に最高値を示した。腸後部の円柱上皮細胞長の変化が形態学的な栄養状態の指標と似た傾向を示したことから、腸後部が栄養状態の良い指標になると考えられた。組織1gあたりのトリグリセライド（以下TG）、リン脂質（PL）含有率はともに5月から7月まで徐々に減少し、9月に最高値を示し10月に急激に減少した。肥満度、比肝重値、腸長／体長比とTG、PL含有率との間に相関は見られなかった。体サイズとTG、PL含有率の間にも相関は見られなかった。両脂質に関して、生殖腺の発達の影響を強く受ける形態学的な栄養状態の指標と似た季節変化の傾向を示したことから、脂質含有率も成熟の影響を受けることが考えられた。組織1gあたりのDNA量に大きな変化は見られず、タンパク質/DNA比は5月から8月まで増加し、9月、10月と低い値を示した。また、RNA/DNA比は9月を除き5月から10月にかけて減少した。これらの値と尾叉長の間には相関関係が認められなかったことから、相対的な細胞の大きさやタンパク質合成の活発さから表される栄養状態と個体群内の優劣順位とに関係なく、主に産卵などによって変動すると考えられた。

各栄養状態の指標とされるものと体サイズの間に明らかな相関がみられるものはなかった。このことと、ほとんどの指標が生殖腺指数と似た傾向を示したことから、栄養状態は成熟に強く影響を受けることが推測された。優位な個体はより栄養価の高い餌を食し栄養状態が良好であると考えられたが、今回の結果は体サイズとそれぞれの指標との間に明らかな傾向は見られなかった。このことから、優位個体はより栄養価の高い餌をとるために必然的に定位場所の流速は早くなることが考えられ、消費エネルギーも多くなる。一方劣位個体は群れをなして

淵内を回遊するため消費エネルギーは少ないことが予想され、結果的に優位個体と劣位個体でエネルギー収支の差がなくなると考えられた。また、余剰なエネルギーを体内に蓄えるのではなく、成長に使用していることが考えられた。摂餌をする際に最終的には体長が決定的な要因となることが多い。特に今回の結果でトリグリセライド含有率が6月から9月にかけて非常に狭い範囲に集中した。このことから体内に蓄えるエネルギーは個体群内の順位に関係なく一定であり、それ以上に摂取したエネルギーは成長に使われていることが考えられた。

## 5. 総合考察

本研究では、知床におけるオショロコマを対象にして河川環境を評価すること、河川生態系と森林生態系の連環を探ること、さらに本種の保全方法の提言を最終的な目標とし、オショロコマの食性に関する生態学的研究を行った。

幾品川と忠類川に生息する河川残留型のサケ科魚類はオショロコマ1種であり、稀にサクラマス幼魚が混生する程度と考えられた。よって、本調査区域では、他のサケ科魚類とオショロコマの間に競合が生じることはなく、オショロコマ本来の食性を示しているものと考えられた。

本種の食性は胃内容物中の優占種が6月の Ephemeroptera nymph から10月の Diptera larva へシフトするといった季節的な変動から、ある時期において、個体数が多く摂餌しやすいものを摂餌していることが推測され、選択性の調査から Trichoptera larva に正の選択性があり、他の水生昆虫には負の選択性を示すことがわかった。このことからオショロコマの食性は、春期には生息量、羽化量が多い、Ephemeroptera nymph 等の水生昆虫を主に摂餌し、夏期には流量が多い陸生昆虫を主に摂餌し、秋期には他の水生昆虫の生息量が羽化により低くなるため1年中生息量の変わらない Chironomidae（ユスリカ科）を主に摂餌するというように変動することがわかった。選択性の結果は、7月のサンプルを使用したことから水生昆虫である Trichoptera larva に正の選択性を示したと考えられた。しかし、マイクロハビタット内の個体順位を考えると今回の結果に見られる選択性は、社会的に劣位な個体が Trichoptera larva を選択的に摂餌していた結果とも考えられる。そのため、より詳細なオショロコマの食性を把握するためには、本種においても体サイズ等による解析が必要と考えられた。また、本研究では餌の選択性を示すために、餌の選択指数の式として代表的な Ivlev (1961), Jacobs



(1974), Chesson (1978), Strauss (1979) の 4 つの指数を用いた。これらの式は優れている点もあるが、欠点も存在する。今後、さらにオショロコマの食性、餌の選択性に関する研究を続けていくためには、これらの式の改良または新たな関係式を考案することが必要であると思われた。

個体群内の順位と栄養状態に関する調査は異なる河川で行ったが、産卵時期に関しては同様の結果が得られた。また、消化管内容物に関して、Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera の 3 目の摂餌率が低かった。このことと、9 月の消化管内容物からカラフトマスの産卵状況を考慮するとベレケ川の底生動物相の多様性が低いことが推測された。底生動物量の調査並びに底生動物相の多様性の調査を行う必要があると思われた。

形態学的栄養状態の指標の肥満度と肝重指数、組織学的指標の腸壁の円柱上皮細胞長、生理学的指標のトリグリセライド、リン脂質含有率から、おおむね 5 月から徐々に減少し、7 月か 8 月に最低値を示した後、9 月に最高値を示し 10 月に再び減少するといった傾向が見られたが、これらの間に相関がみられたものは少なかった。特に腸長／標準体長比は 5 月から 10 月にかけ減少傾向を示すなどその他の栄養状態の指標が示した季節的な変動を示さず、異なる傾向を示した。

形態学的な栄養状態の指標として肥満度、肝重指数、腸長／標準体長比、組織学的な指標として腸壁の円柱上皮細胞長、生理学的な指標として脂質含量と標準体長、年齢の間に有意な相関がみられることは少なかった。優位な個体はより栄養価の高い餌を食することが考えられたが、本研究では標準体長や年齢とそれぞれの指標との間に明らかな傾向は見られなかった。しかし、現実に大型個体はほとんどが優位な個体であると考えられ、このこ

とは今回使用した指標が主にエネルギーの蓄積量を表す指標であることが要因であると考えられた。体内に蓄えるエネルギーは個体群内の順位に関係なく一定であり、それ以上接種したエネルギーは成長に使用していることが考えられた。

以上のことから、多くのオショロコマは淵に多く生息する Trichoptera を好むが、季節に応じてその他の水生昆虫はもとより陸生昆虫やカラフトマス卵等様々な種類の餌生物が必要であることがわかった。これらの餌生物の供給が可能な環境を考えると、急流箇所を好む Ephemeroptera や流速の遅い箇所を好む Trichoptera が必要とする河川内の瀬と淵の連続構造だけでなく、クモやアリ等の陸生無脊椎動物が河川内に落下するために河畔林が発達し河道を覆い、オショロコマの主な生息箇所である上流域までカラフトマスが遡上な環境であり、河川生態系の保全だけでは収まらず景観的な観点での保全が必要と思われる。この観点から見ると本研究を行った知床半島の河川のオショロコマの生息環境は良好であると考えられる。しかしながら、約 40% の知床半島の河川には人工構造物が存在し、そのうちの 18 箇所の構造物について改良が施されているが、未だに多くの未改修の構造物が存在することから、早急の改修が望まれる。また、特に世界自然遺産区域外の知床半島の河川では多くの場合、道路が河川を横断している。橋架のため橋の前後には数十 m に渡り護岸が必要となり河畔からの陸生無脊椎動物の供給量が減少すると考えられる以外に、河川内へのアプローチのしやすさから釣り人による乱獲も懸念されている。世界自然遺産内の河川だけでなく、遺産外の知床半島の河川への配慮も必要と考えられる。

## 審査報告概要

知床半島の保全を考える際に異なる生態系を繋ぐ河川生態系機能の理解は不可欠であるが、十分な研究はなされていなかった。本研究では、本地域の河川生態系を考える上で特に重要な魚類であるオショロコマの食性を通して、森林生態系および海域生態系との連環の解明、河川環境の評価、および河川管理への提言を主目的とした。本研究の結果から、オショロコマは生息河川の生物多様性に強く依存した生態特性を有し、ゆえに本種の食性は河川環境の指標となること、さらに、本種個体群の

保全には河川ごとの異質性の確保が重要であることを示した。本研究の成果は知床半島の多様な生態系保全へ寄与するばかりでなく、絶滅危惧 II 類に分類されるオショロコマ局所個体群の保全手法、並びに亜寒帯生態系の山地溪流環境の評価および管理方策への寄与も期待される。これら成果の学術的および社会的意義は高く、審査員一同は博士（生物産業学）の学位を授与する価値があると判断した。