

## アユは雑食性

片野修

アユは日本の河川において生態系に多大な影響を与えるだけでなく、水産的にも重要な魚である。その生態については古くから研究されてきたものの、初期の研究には誤りが多く、近年の研究は一般によく知られていない。その結果、アユの生態について、何がどこまでわかっているのか、まだ明らかにされていないことは何か、といった点について整理する必要が生じている。今回はその1回目として、アユの摂餌行動と食性について取り上げてみたい。

### アユの食性

アユという魚は、河川で石や岩に付着した藻類を摂食するイメージが強いこともあって、藻食魚であると思っている人が多い。私自身、かつて公表した論文で「藻食性のアユ」と表現したこともある。古い文献の中には、アユの胃内容物をしらべた結果として、藻類が100%だったと報告したものもある。しかし、その著者はおそらく胃内容物をくわしくしらべなかったか、胃の中に含まれていた小さな昆虫類を見逃した、と私は思っている。

アユは三重の意味で雑食性である。第一に、稚魚の時期には海や湖で動物プランクトンを捕食する。底生藻類を食べるのは、発育段階が進んでからであり、川や湖岸で藻食をはじめめる。河川でもっぱら底生藻類を食べるようになっても、アユの胃の中には水生昆虫が含まれている。ユスリカの幼虫が多いが、ごく小さなカゲロウやトビケラが見つかることもある。これは、アユが石の表面の藻をこすりとるときに、石の表面に棲んでいる小型の水生昆虫を巻き込んで食べることによる。その割合は多くの場合、5%に満たないが、アユが雑食性であることにはちがいない。

このほか、注目したいのはアユが直接、川を流下する水生昆虫を捕食することである。一等地に縄張りをつくるアユは、もっぱら藻食行動を示すけれども、縄張りの質が悪かったり、縄張りをもてなかったりするアユは、川の中で定位して、流れてくる流下物や水面に落ちてくる落下昆虫に飛びついて食べる。食べるものは、縄張りアユが摂食したときに剥がれた藻類の場合もあれば、水生昆虫の場合もあり、空中を飛んでいる陸生昆虫の場合もある。

この点について、私が発表した論文から資料を示すことにしよう。私が魚の胃内容物を調べる場合には、内容物を細かい格子の入ったシャーレに広げ、実体顕微鏡下でそれぞれの食物が占める体積を求めるとともに、藻類については顕微鏡によって珪藻、緑藻、藍藻に大別した。

アユが昆虫などの無脊椎動物を食べる割合は、琵琶湖産のアユでは小さいが、海から遡上してくるアユでは大きいと言われている。私が海産アユの遡上する新潟県の3河川で6月と8月に胃内容物を調べた例では、川と時期によってばらつきはあったが、多数個体の平均値として、3~27%の割合でアユは昆虫類を摂食していた (Katano ほか, 2010)。また新潟県

と山形県の日本海にそそぐ6河川に遡上したアユの食性を調べた結果でも、平均して胃内容物の27%は昆虫類で占められていた(片野ほか, 2015)。これらの調査では、アユは電気ショッカーを用いて採集され、そのために川が増水して濁った条件は避けられた。

それでは琵琶湖産のアユではどうだろうか。私が琵琶湖の業者から仕入れたアユを、4種類の実験を行って調べたところ、アユが昆虫類を捕食していた割合は2~31%であった(Katano and Aonuma, 2001 など)。動物食の割合はウグイなどの他魚がいる場合に低かった(Katano ほか, 2003)。やはりアユはどここの産地でも条件によっては昆虫類をかなりの割合で捕食すると考えられる。多く捕食されていたのは、水面に落下する昆虫のほか、ユスリカとカゲロウの幼虫であった。

アユは藻食においては、川底の藻をこそげとるように食むけれども、昆虫を捕食する場合には、主に「待ち伏せ型」の摂食行動、すなわち流れの中に定位して流れてくる餌を食べる行動をとる(Katano ほか, 2000)。待ち伏せ型は主に縄張りをもてない群れアユが示す行動であり、縄張りの下流では、縄張りアユがはぎ取った藻の一部が流下することも多く、それを狙うアユがいると考えられる。

次の節で紹介するように、縄張りアユでも、目の前にカゲロウなどの水生昆虫が流れてきたら、それを捕食すると考えられる。カゲロウなどの水生昆虫は、藻類を取り合う点でアユにとって強力なライバルであり、しかも藻類に比べて栄養価が高いからである。

アユが昆虫類を多く捕食することは、アユを友釣りではなく、毛ばりや餌を用いて釣ることができ、それが文化として定着していることからもうかがえる。昆虫食は河川が大増水して、底生藻類がほとんど利用できない状況では、強くあらわれる。また、海産アユでは、個体数の年変動が著しく大きく、1 m<sup>2</sup>あたりの個体密度が5尾を超えることもある。そのような状況では、藻食だけでは多数のアユが死滅してしまうことになるので、昆虫食が発達したと考えられる。

## 昆虫食の影響

海産アユが多くの昆虫類を捕食することは、アユにとっても生態系にとっても、大きな意味をもつ。アユが縄張りをつくるのは、その中の藻類を独占するためであり、そのために一定の面積の河床を占有する。一方、流下物や落下物を摂食するのであれば、必ずしも縄張りを防衛する必要はない。このことから、昆虫類を捕食する傾向の強い海産アユは縄張りをつくりにくいと推察され、とくにアユが小型であったり、その個体密度が高かったりする場合には、縄張りを形成する個体の割合は小さくなるであろう。この傾向は、海産アユにおいて、遡上初期には友釣りで釣りにくく、毛ばりや餌でよく釣れることと符合する。もっとも、個体密度が高い場合の昆虫食はアユの死亡率を低めることには役立つが、縄張りアユで見られるような高い成長率を、群れアユにもたらすわけではない。アユの個体数が多ければ多いほど、また他魚の個体数が多ければ多いほど、一尾のアユが捕食することができる水生昆虫

は減ってしまうからである。このために、季節が進みアユが大きくなるにつれて、海産アユは縄張りをつくりやすくなる。

オイカワ、ウグイなどのコイ科魚類は、いずれも藻類と無脊椎動物の両方を摂食する雑食性であるが、アユがいる場合には藻食を減らし、昆虫類を多く食べる傾向にある。ところが、海産アユが昆虫類を多く食べ、しかもその個体密度がきわめて高いと、在来のコイ科魚類が受ける負の影響は著しく大きくなる (Katano and Anuma, 2001)。このことから、アユが大量に遡上する河川では、ウグイやオイカワは少なくなると予想される。

私が共同研究者と新潟県の小河川で調べた例では、河口から魚の遡上を妨げる高い堰堤までの区間で、アユの個体密度とウグイの個体密度は反比例していた (Katano ほか, 2010)。しかも、個体識別を施したウグイが近くの別の河川に、海を経由して移動することも確認された。ウグイはアユが多い夏季に、海に降下したり、アユが少ない別の河川に移ったりすると考えられる。

私は琵琶湖産のアユを用いた実験で、ウグイやオイカワは雑食性という点で、アユと競争関係にあると考えられてきたが、実際にはアユと共存する場合に、アユの成長を高めることを明らかにした (Katano ほか, 2003, 2006)。その理由は、ウグイやオイカワが底生藻類を主に摂食するカゲロウなどの無脊椎動物を大きく減らすことによって、藻類を増加させ、これがアユの成長を間接的に促進させたからである。

それでは、もし海産アユを用いたら、実験結果はどうなるであろうか。直観的には、海産アユは昆虫類を多く摂食するので、ウグイやオイカワがいなくても、アユ自身の捕食によって、底生藻類を増加させると推察される。しかし、流下する水生昆虫を捕食する能力という点では、やはりアユよりもウグイやオイカワの方が優れている。一方、群れアユはしばしばアユの縄張りに侵入して、藻類を盗み食いしようとする。張りアユは侵入する群れアユを攻撃して追い払おうとするが、そのためにコストがかかる。したがって、海産アユだけを高密度で収容した場合には、やはりウグイやオイカワがいる場合と比べて、アユの成長は低いままであると予想される。

## これからの河川管理と生態系研究

かつてはウグイなどの他魚がいなければ、アユはもっと多く生き残り、その成長も高まるという考えのもとで、ウグイの駆除が行われたことがあった。同じように、生態系の中で、水産的に重要な魚種だけを増やす試みが河川湖沼でも海洋でも行われてきた。特定の種苗だけを大量に放流する事業は、その典型例である。これに対して、生物群集を視野に入れて生態系管理を行うべきだということを私は主張してきた。生態学では、生物が直接的な関係だけではなく、間接的な関係を含めたネットワークの中で影響しあって生活しているというのは常識になっている。しかし、そもそも養殖のための生理学、資源管理、遺伝学が中心の水産学では、生態学の専門家は少なく、生物間のネットワーク研究の重要性は十分に理解

されないまま現在に至っている。急に日本海でイワシが増えても、イワシと他の生物との直接・間接のネットワークがわかっていないので、手を上げるばかりである。養殖した種苗を海に放流しても、その生残率を高める方策はわからない。

内水面では、長野県の上田庁舎を中心に、アユ、コイ科魚類、底生魚、水生昆虫、藻類などの専門家がそろい、アユを中心にした生物群集の動態について、多くの成果が公表され、その重要性が、研究者だけでなく、漁協関係者や釣り人を含めた一般に広く認識されるようになってきた。しかし、その後上田庁舎は廃庁され、その他の水産研究所や水産試験場も予算や職員の縮小に悩まされている。大学の研究者も予算獲得のために、短期的に成果が出やすい研究に重点を置くようになっており、生物群集の研究は進んでいない。

このような状況では、とりあえず我々は、生物群集や生態系について貧弱な知識しか持ち合わせていないことを十分に認識し、まちがった対策をしないように留意するべきである。まちがったというのは、たとえばアユを増やすためにウグイを駆除するといったことである。あるいは、ある対策をした場合には、その結果を注意深くモニタリングし、間違っていればすぐにその対策を撤回することが必要である。

## 引用文献

Katano O and Aonuma Y (2001) Negative effects of ayu on the growth of omnivorous pale chub in experimental pools. J Fish Biol 58: 1371-1382

Katano O ほか (2000) Interspecific interactions between ayu, *Plecoglossus altivelis* and pale chub, *Zacco platypus*, in artificial streams. Fisheries Sci 66: 452-459

Katano O ほか (2003) Indirect contramensalism through trophic cascades between two omnivorous fishes. Ecology 84: 1311-1323

Katano O ほか (2006) Intraguild indirect effects through trophic cascades between stream-dwelling fishes. J Anima Ecol 75: 167-175

Katano O ほか (2010) Population density, growth and migration via the sea to different streams of Japanese dace *Tribolodon hakonensis* in lower reaches of small streams. Ichthyol Res 57: 1-9

片野修 ほか (2015) 移入河川におけるオイカワの豊富さと藻食に対するアユの影響。魚類学雑誌 62: 99-106

