

陸上植物からサクラマス幼魚への物質移動経路

下田和孝^{1,5}・中島美由紀¹・柳井清治²・河内香織³・伊藤絹子⁴

¹〒061-1433 北海道恵庭市北柏木町3-373 北海道立水産孵化場

²〒006-8585 札幌市手稲区前田7条15-4-1 北海道工業大学工学部環境デザイン学科

³〒113-8657 東京都文京区弥生1-1-1 東京大学大学院農学生命科学研究科

⁴〒981-8555 仙台市青葉区堤通雨宮町1 東北大学大学院農学研究科

⁵現住所 〒097-0001 北海道稚内市末広4-5-15 北海道立稚内水産試験場

(2003年11月4日受付；2004年7月1日改訂；2004年7月14日受理)

キーワード：サクラマス，安定同位体比，同化率，陸上植物，河川性藻類

魚類学雑誌

Japanese Journal of
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2004

Kazutaka Shimoda*, Miyuki Nakajima, Seiji Yanai, Kaori Kochi and Kinuko Ito.
2004. Matter flow from terrestrial plants to juvenile masu salmon. *Japan. J. Ichthyol.*, 51(2): 123–134

Abstract The matter flow from terrestrial plants and aquatic algae to juvenile masu salmon was estimated in the Gokibiro River, Hokkaido, Japan. The stomach contents of masu salmon, stable isotope rate of invertebrates and plants, and assimilatory rate between masu salmon and invertebrates were analyzed. The weight composition of masu salmon stomach contents was converted into assimilation composition following a rearing experiment. The contribution of terrestrial plant matter in invertebrate diets was estimated by stable isotope analysis. The total contribution of terrestrial plant material to diets of juvenile masu salmon was 42.2–78.1%. The main mediators between juvenile masu salmon and terrestrial plants were aquatic invertebrates (e.g., Gammaridea and Heptageniidae) in summer, autumn and winter, and terrestrial insects (e.g., Lepidoptera larva) in spring.

*Corresponding author: Hokkaido Wakkai Fisheries Experimental Station,
4-5-15 Suehiro, Wakkai, Hokkaido 097-0001, Japan (e-mail: shimodak@fish-exp.pref.hokkaido.jp)

森林地帯を流れる河川の生態系が、陸上の生態系からの有機物や生物の供給を受けていることはよく知られている (Mason and MacDonald, 1982; Garman, 1991; Allan, 1995; Wallace et al., 1997; Wipfli, 1997). 河川に生息するサケ科魚類は水生・陸生の無脊椎動物を捕食する (真山, 1992; 北野ほか, 1993; Wipfli, 1997; Nakano et al., 1999). これらの餌料生物の餌資源は水生の藻類と陸上植物起源の有機物に由来することから、河川性サケ科魚類の餌資源の一部は陸上植物が生産した有機物に由来すると推測できる。しかしながら、河川性サケ科魚類の餌資源がどの程度陸上植物に由来するか、定量的に明らかにする試みはほとんど行われていない。

河川性サケ科魚類の餌資源の履歴を辿るには、サケ科魚類の直接の餌料生物に加えて、餌料生物の餌資源を明らかにする必要がある。従来から、サケ科魚類の餌料生物は胃内容物分析によって調査してきた (例えば、北野ほか, 1993; Nakano et al., 1999). この方法は種を特定でき、その重量組成を明らかにできる。ただし、餌料生物と魚類の間での物質移動を定量的に示すには、捕食重量を同化量に換算する必要がある。本研究では山地渓流に生息するサクラマス *Oncorhynchus masou* の幼魚を材料に、その胃内容物を検索することによって餌料生物の重量組成の解析を行った。加えて、飼育実験により、サクラマス幼魚の餌料生物に対する同化率を求め、これに基づいて捕食重量

を同化量に換算した。さらに、サクラマス幼魚が餌とする生物の餌資源として、河川性藻類と陸上植物を取り上げ、それぞれの利用率を安定同位体比から推定した。本報告では、以上の結果から、食物網上における、陸上植物起源の有機物とサクラマス幼魚の量的な繋がりを明らかにすることを目的とする。

材料と方法

調査地域 調査は、北海道中部日本海に注ぐ濃畠川（河口の位置、 $43^{\circ}28'N$, $141^{\circ}23'E$; 流域面積、 19.9 km^2 ; 流程、 5.7 km ; 平均勾配、6.8%）で行った。濃畠川は河口から約0.5 km上流までの河畔は草地または畑地で、その上流は落葉広葉樹林となっている。調査地点（河口から約1.3 km）付近は、基底流量時期の川幅が3.5 mから5.9 m、最大水深が0.8 mで（2001年8月31日測定）、山地渓流の河川形態を示す。調査地周辺には、サクラマスのほかに、シマウキゴリ *Gymnogobius* sp. 2 とカンキヨウカジカ *Cottus hangiongensis* も生息するが、それらの個体数は少ない（下田ほか、2004）。

サクラマスの胃内容物査定 2001年の3月から12月までの毎月末期、午前10時から14時までの時間帯に、サクラマスの幼魚10個体をエレクトリックショッカー（Model 12, Smith-Root社）で採集した。調査期間の季節区分はサクラマスの発育段階（久保、1980）と対応させ、稚魚期（年齢 0^+ ）の6月末から8月末を夏季、幼魚期（年齢 0^+ ）の9月末から10月末を秋季、続く幼魚期（年齢 0^+ ）の11月末から3月末を冬季、スマolt期（年齢 1^+ ）の4月末から5月末を春季とした。採集した標本（尾叉長3.7–13.0 cm）を直ちに10%中性ホルマリン水溶液で固定し、実体顕微鏡を用いた胃内容物査定に供した。通常の最小分類群単位については、水生無脊椎動物では科、陸生無脊椎動物では目とした。ただし、カワゲラ目 Plecoptera およびヨコエビ類 Gammaridea は科の同定が困難であったため、最小分類群単位をそれぞれ目および亜目とした。また、ミミズ類 Oligochaeta は目の同定が困難であったため最小分類群単位を綱とした。分類群ごとの湿重量（最小0.01 mg）の測定は、表面の水分を濾紙で10秒間吸い取った後に実施した。この方法による測定誤差は±6%とされている（Kawaguchi and Nakano, 2001）。サクラマスの体重について、胃の摘出前の湿重量から胃内容物の総重量を差し引いた値を用いた。13分類群について湿重量と乾燥重量（60°Cで24時間乾燥）の回帰

式を求め（傾きの範囲；0.164–0.572, n ; 10–17, r ; 0.63–0.99, それぞれ $P < 0.01$ ），実測した湿重量を乾燥重量へと換算した。

一次生産者および無脊椎動物の安定同位体比2000年6月から2003年2月にかけて、調査地点とその周辺の河畔林において、河川性の藻類、陸上植物の生葉、河床に堆積した落葉およびサクラマス幼魚の餌料生物である無脊椎動物を採集し、安定同位体比測定用の試料とした。ただし、陸生無脊椎動物については採集が困難な時期を避けて、6月から9月までの間に採集された試料を用いた。無脊椎動物は、採集後24時間を無給餌で放置して消化管内容物を排出させ、その後60°Cで24時間乾燥させた。各分類群の乾燥試料については、3個体から50個体を乳鉢で粉碎しながら混合した。藻類については、重量およそ1 kgの石3個の表面上側から、真鍮製ワイヤーブラシを用いて採取し、60°Cで24時間乾燥させた。陸上植物の試料として、ヤナギ属 *Salix* sp., ヤチダモ *Fraxinus mandshurica* var. *japonica*, イタヤカエデ *Acer mono*, オオイタドリ *Polygonum sachalinense* およびササ属 *Sasa* sp. の生葉を供した。60°Cで24時間乾燥させた各種3枚の葉片について、それぞれ100 mg分を乳鉢で粉碎しながら混合した。河床に堆積した落葉について、断片およそ10 g分を採取し、60°Cで24時間乾燥した後、乳鉢で粉碎した。

安定同位体比の測定は元素分析計（EA1112, ThermoFinnigan社）と質量分析計（DELTA plus, Finnigan mat社）を直結したガス化導入装置を用いて行った。南川（1997）に従って、安定同位体比は標準物質に対する千分偏差として示した。

サクラマスの餌料同化率の測定 摂食重量当たりの同化量（以下、同化率）を飼育実験により測定した。実験には濃畠川の中流域で採集したサクラマス（尾叉長4.3–8.8 cm）を用いた。容積1.5 Lの水槽に1個体ずつ入れ、毎時3 Lの割合で飼育水を注水した（Fig. 1）。飼育水にはスポンジフィルター（PII Filter, Tetra社）で濾過した河川水を用い、サクラマスの餌となるものを除去しておいた。餌として、双翅目 Diptera 幼虫、カゲロウ目 Ephemeroptera 幼虫、トビケラ目 Trichoptera 幼虫、膜翅目 Hymenoptera 成虫、半翅目 Hemiptera、甲虫目 Coleoptera 成虫、鱗翅目 Lepidoptera 幼虫、ヨコエビ類、クモ類 Araneae およびミミズ類の10分類群を与えた。一つの餌アイテムに対する供試魚数は10個体とした。また、無給餌状態での体重減少率を測定するために、20個体のサクラマスか

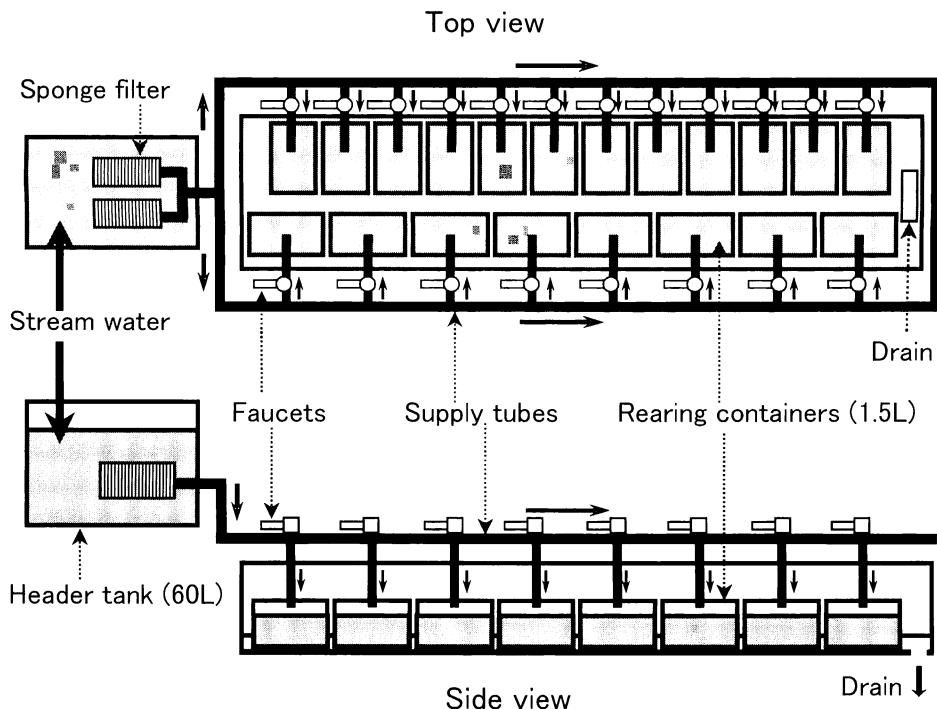


Fig. 1. Rearing system used for assimilation rate experiments for juvenile masu salmon. Arrows represent direction of water flow.

らなる無給餌区を設けた。

実験開始1日目に、2-フェノキシエタノール水溶液中に入れて麻酔した供試魚の湿重量を測定した。給餌は実験開始2日目から行った。1回の給餌量は魚体重（湿重）の5%から10%とした。給餌から24時間以内に摂食されなかった残餌は回収した。60°Cで24時間乾燥した残餌の重量を測定した。給餌は48時間おきとし、実験開始14日目に最後の給餌を行った。15日目に残餌を回収し、16日目を無給餌として消化管内容物を排出させ、17日目に供試魚の湿重量を測定した。下式(1)を用いて同化率(AR)を求めた。

$$AR(\%) = 100(BW_2 - BW_1 \cdot a) / (FW_1 - FW_2) \quad (1)$$

$$a' = BW_2' / BW_1' \quad (2)$$

ここで、 BW_1 は実験開始時の魚体重、 BW_2 は実験終了時の魚体重、 FW_1 は総給餌重量、 FW_2 は総残餌重量である。 a は無給餌区における体重減少率で、式(2)によって個体ごとに求めた a' の平均値0.884 ($n=20$, SE=0.010) が与えられた。ただし、 BW_1' は無給餌区における実験開始時の魚体重、 BW_2' は実験終了時の魚体重である。式(1)において BW_1 に a を乗じるのは、基礎代謝量を考慮した

同化率とするためである。なお、式(1)および(2)においては、湿重をもとにして回帰式から得られる乾重が適用された。各群の供試魚の平均湿重量(g, ±SE)は 0.93 ± 0.23 から 4.98 ± 0.37 の範囲にあり、群間で有意差が認められた（一元配置分散分析、 $F_{9,77}=132.3$, $P<0.001$ ）。ただし、予備実験によると、この体サイズの範囲において、魚体重と同化率との間には有意な相関関係は見出せなかつた($r=0.313$, $n=10$, $P=0.378$)。したがって、供試魚の魚体重は同化率に影響を及ぼさないものと判断した。なお、甲虫目成虫を給餌された個体のうちの7個体と膜翅目成虫を給餌された個体のうちの6個体は、実験期間を通じて摂食しなかつたため、これらの個体の値は結果に含めなかつた。

データ解析 飼育実験によって求めた同化率を用いて、濃尾川のサクラマスの胃内容物重量を同化量に換算した。胃内の総同化量に対する各餌生物分類群の同化量の割合をそれぞれ百分率で表した。ただし、同一の大分類群に属する科レベルの小分類群はすべて同一の同化率をもつと仮定した。また、カワゲラ目幼虫および双翅目成虫の同化率は測定しなかつたため、これらの同化率には全分類群の同化率の平均値19.07% (SE=1.40) を適用し

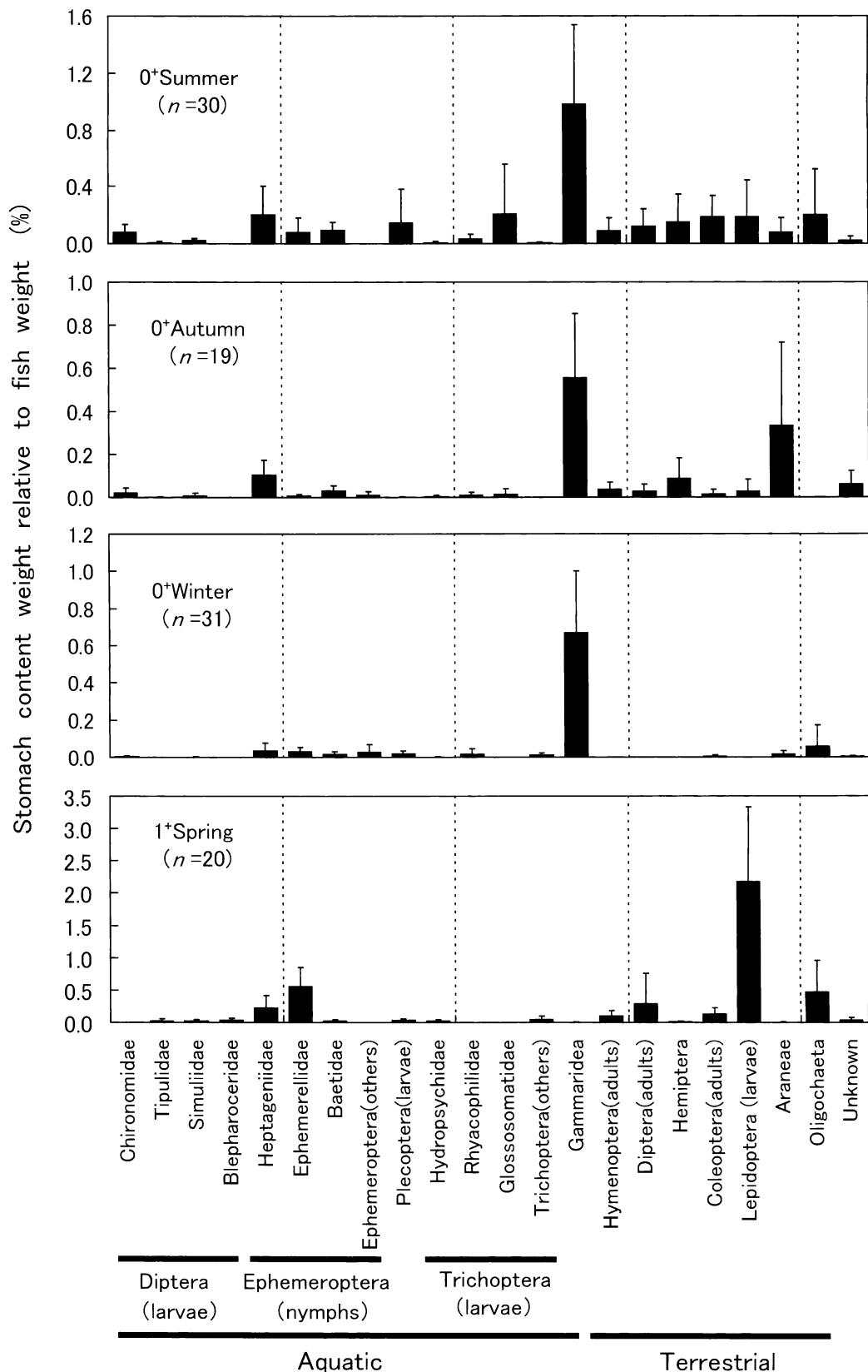


Fig. 2. Dietary composition (mean with SE) in stomach contents of juvenile masu salmon from the Gokibiru River.

た。分類群が特定できなかった胃内容物についても、同様に処理した。

窒素安定同位体比を用いて無脊椎動物の栄養段階を推定した。窒素安定同位体比は栄養段階が1段階上がるごとに $3.4\% \pm 1.1\text{SE}$ 上昇することから(Minagawa and Wada, 1984), 一次生産者との隔差が 4.5% 未満の無脊椎動物を植食者, 4.5% 以上の無脊椎動物を捕食者とした。この際、関連する一次生産者の窒素安定同位体比として、陸生無脊椎動物には陸上植物の値を用いたのに対し、水生無脊椎動物では水生の藻類だけでなく落葉等陸上植物起源の有機物も利用する(Allan, 1995)ため、両者から得た値の平均値を用いた。

水生無脊椎動物の餌資源利用率は炭素安定同位体比を用いた2資源モデル(南川, 1997)に基づいて推定した。この際、河川性の藻類および陸上植物の葉を餌資源として扱い、次式により利用率を求めた。

$$f_a = (\delta_f - \delta_r)/(\delta_a - \delta_r), \quad f_r = 1 - f_a$$

ここで、 δ_f は無脊椎動物の餌の炭素安定同位体比で、動物の炭素安定同位体比が餌のそれに比べて約 1% 上昇するため(Fry, 1988), 植食者の場合は自身の炭素安定同位体比から1を減じた値とし、捕食者の場合は2を減じた値とした。 δ_a は河川性藻類の炭素安定同位体比で季節ごとに測定した。 δ_r は陸上植物の葉の炭素安定同位体比で、春季から秋季は生葉の値を、冬季は河床に堆積した落葉の値を用いた。 f_a および f_r は、それぞれ河川性藻類および陸上植物の葉の利用率である。なお、陸生無脊椎動物は、陸上植物を餌資源として100%利用すると仮定した。最後に、それぞれの無脊椎動物について、陸上植物利用率とサクラマスの同化量組成を掛け合わせ、この値をもってサクラマスがその無脊椎動物を経由して陸上植物から獲得した同化量とした。

結果

サクラマスの胃内容物 サクラマスの季節ごとの胃内容物を、それぞれの餌生物が占める重量のサクラマスの体重に対する割合としてFig. 2に示した。夏季にはヨコエビ類が占める割合が最も大きかった。これに次いで、ヒラタカゲロウ科 Heptageniidae 幼虫、カワゲラ目幼虫、ヤマトビケラ科 Glossosomatidae 幼虫などの水生昆虫、半翅目、甲虫目成虫、鱗翅目幼虫などの陸生昆虫およびミミズ類の重量比が高かった。秋季にはミミズ類が出

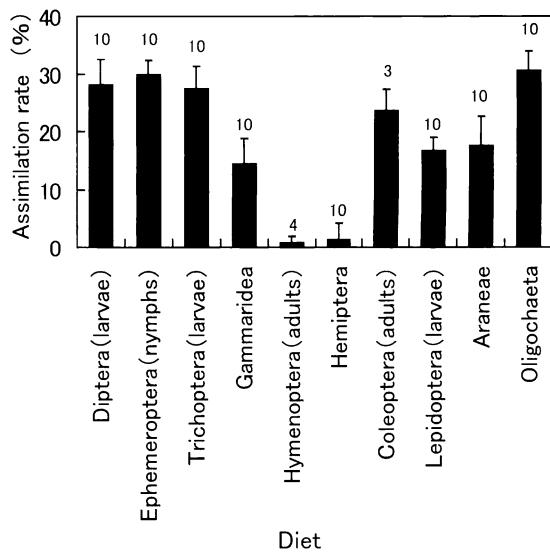


Fig. 3. Mean assimilation rate of invertebrates (with SE) by juvenile masu salmon. Figures above bars indicate sample size.

現しなくなる一方で、クモ類が占める割合が大きくなかった。また、ヨコエビ類の重量比は全分類群中で最も高かった。冬季には陸生生物の出現が少なくなり、胃内容物重量の70%以上がヨコエビ類で占められた。春季になるとヨコエビ類に代わって、鱗翅目幼虫の重量比が顕著に高くなった。これに次いで、双翅目成虫、甲虫目成虫、ミミズ類、ヒラタカゲロウ科幼虫およびマダラカゲロウ科幼虫 Ephemerellidae が占める割合が高かった。

サクラマスの餌料生物同化率 サクラマスが餌料とした生物の同化率を検討すると(Fig. 3), 双翅目幼虫、カゲロウ目幼虫、トビケラ目幼虫、甲虫目成虫およびミミズ類で20%以上、ヨコエビ類、鱗翅目幼虫およびクモ類では15%前後、膜翅目成虫と半翅目では2%未満であった。これに基づき、サクラマスの胃内容物重量を同化量に換算した(Fig. 4)。夏季のサクラマスの総同化量に占めるヨコエビ類の同化量は25.6%であった。このほか、ヒラタカゲロウ科幼虫、ヤマトビケラ科幼虫およびミミズ類が全体のおよそ10%ずつを占めた。秋季のサクラマスでは、総同化量のおよそ35%をヨコエビ類が占め、また、クモ類およびヒラタカゲロウ科幼虫から多くの同化量を得ていた。冬季には、総同化量のおよそ60%をヨコエビ類が占めていた。春季には、鱗翅目幼虫の同化量が総同化量のおよそ40%を占め、また、ヒラタカゲロウ科幼虫、マダラカゲロウ科幼虫およびミミズ類から

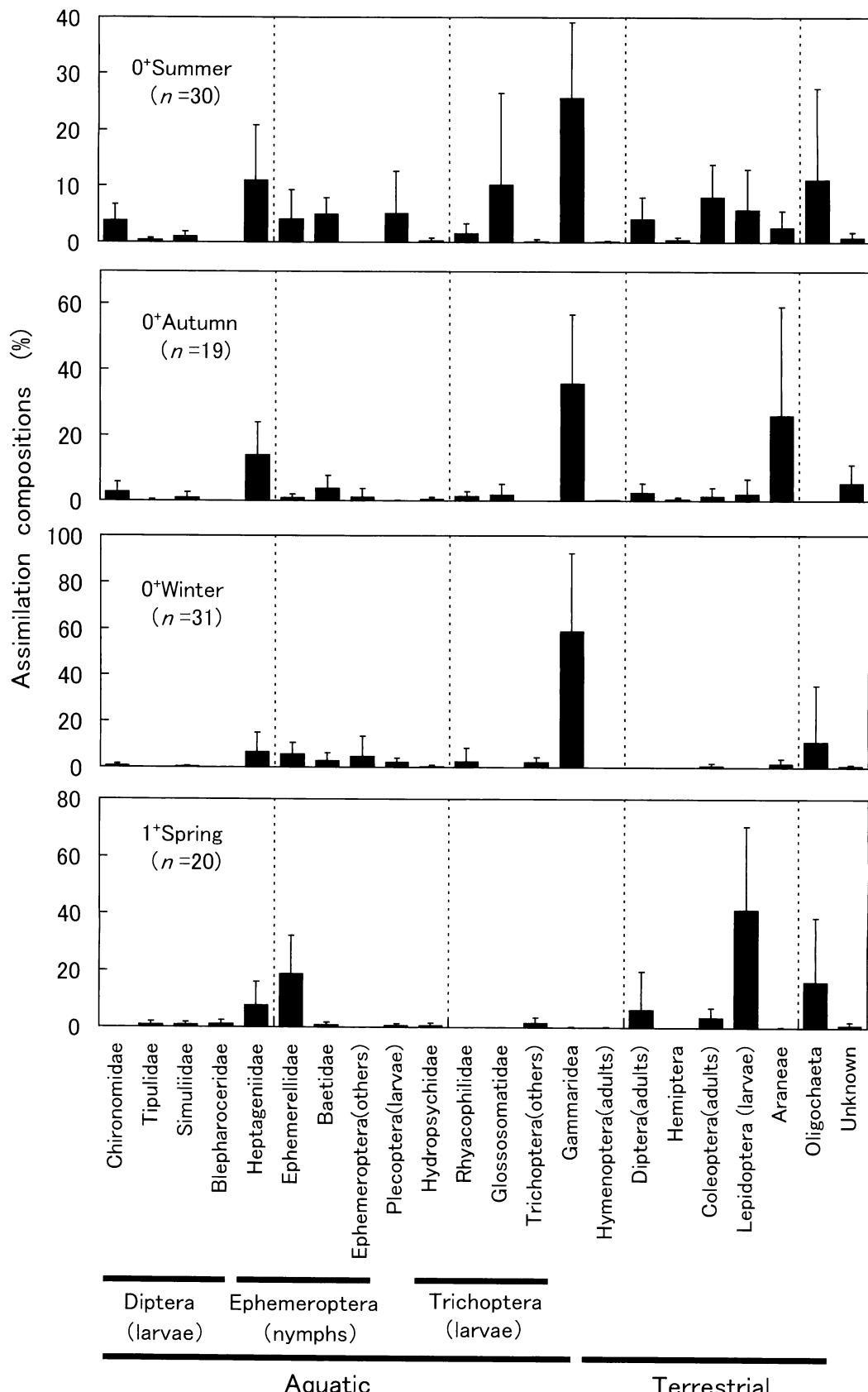


Fig. 4. Assimilation composition (mean and SE) of juvenile masu salmon in the Gokibiro River.

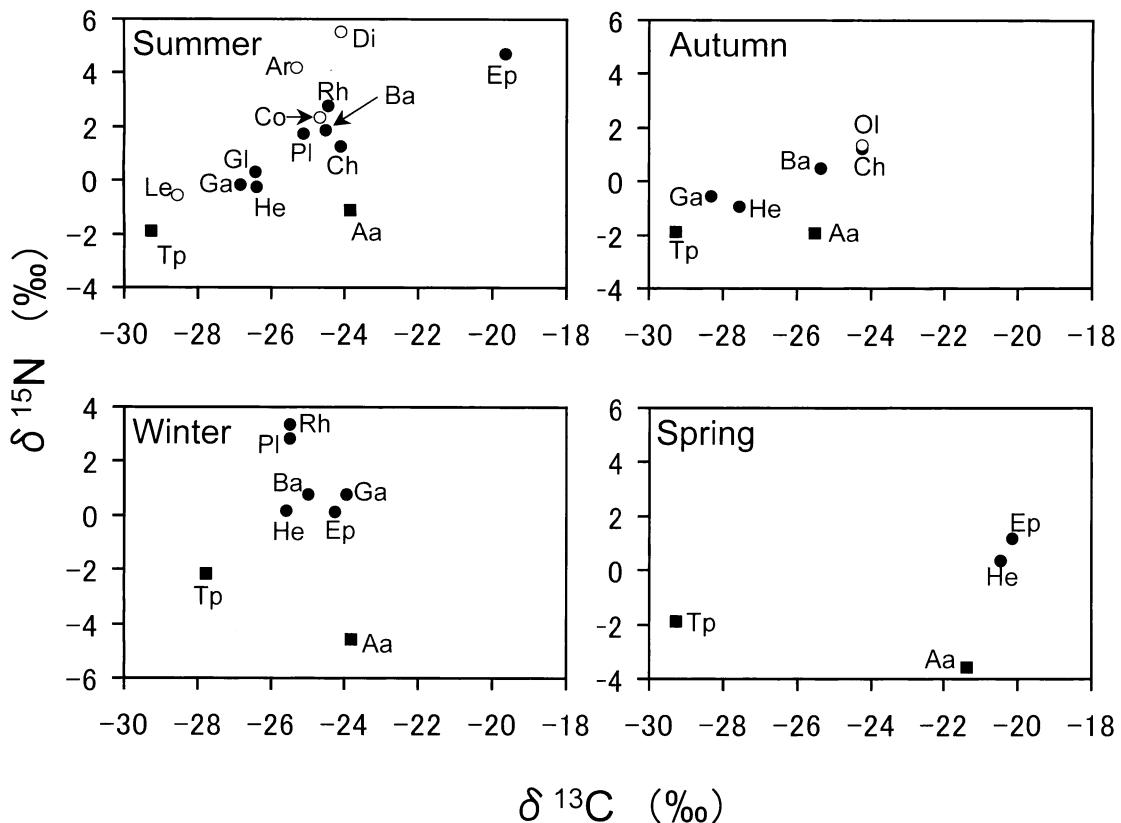


Fig. 5. Dual isotope plot of terrestrial invertebrates (○), aquatic invertebrates (●) and plants (■) collected in the Gokibiru River and adjacent riparian forest. Abbreviations are: Ch, Chironomidae larvae; He, Heptageniidae nymphs; Ep, Ephemeraliidae nymphs; Ba, Baetidae nymphs; Pl, Plecoptera larvae; Rh, Rhyacophilidae larvae; Gl, Glossosomatidae larvae; Ga, Gammaridea; Di, Diptera adults; Co, Coleoptera adults; Le, Lepidoptera larvae; Ar, Araneae; Ol, Oligochaeta; Tp, terrestrial plants; Aa, aquatic algae. Tipulidae, Simuliidae, Blepharoceridae, Hydropsychidae, Hymenoptera adults and Hemiptera not included in figure owing to assimilation compositions in masu salmon being <1% throughout the year.

全体の10%から20%の同化量を得ていた。

無脊椎動物および一次生産者の安定同位体比無脊椎動物および一次生産者の季節ごとの安定同位体比をFig. 5に示した。栄養段階を判定すると、夏季はマダラカゲロウ科幼虫、双翅目成虫およびクモ類が捕食者で、これ以外の無脊椎動物は植食者、秋季は測定したすべての無脊椎動物が植食者、冬季はカワゲラ目幼虫とナガレトビケラ科幼虫が捕食者で、これ以外の無脊椎動物は植食者、春季は測定したすべての無脊椎動物が植食者となった。

炭素安定同位体比を用いた2資源モデルに基づいて、水生無脊椎動物の餌資源利用率を求めた(Table 1)。夏季の植食者では、ユスリカ科 Chironomidae 幼虫、コカゲロウ科 Baetidae 幼虫およびナガレトビケラ科 Rhyacophilidae 幼虫に比べ、ヒラタカゲロウ科幼虫、ヤマトビケラ科幼虫およ

びヨコエビ類の陸上植物利用率はいずれも高く、60%を超えていた。秋季においては、ヨコエビ類とヒラタカゲロウ科幼虫の陸上植物利用率が80%以上と高かったのに対して、ユスリカ科幼虫とコカゲロウ科幼虫では河川性藻類の利用率が75%以上と高かった。冬季になると、ヨコエビ類の陸上植物利用率は28.6%に低下した。また、ヒラタカゲロウ科幼虫の陸上植物利用率も前季と比べると低下した。春季のヒラタカゲロウ科幼虫およびマダラカゲロウ科幼虫ではともに、餌資源の99%以上が河川性藻類で占められた。

サクラマスへの物質移動経路 一次生産者からサクラマスへの物質移動経路を推定した(Fig. 6)。夏季のサクラマス(年齢0+)は、全同化量の25.6%をヨコエビ類から得ており(Fig. 4)、また、この時期のヨコエビ類の陸上植物利用率は73.3%

であることから(Table 1), 夏季のサクラマスの餌資源に占めるヨコエビ類を介した陸上植物の比率は18.8% (25.6×0.733)と算出される。他の餌料生物についても求めた陸上植物の比率を合計すると、夏季のサクラマス餌資源に占める陸上植物に由来する有機物の寄与率は68.7%であった。同様に、秋季の寄与率は78.1%, 冬期では42.2%となり、いずれの季節においてもヨコエビ類経由の比率が最も高かった(Fig. 6)。一方、春季におけるサクラマス(年齢 1^+)は、総同化量の41.2%を陸上植物だけを利用する鱗翅目幼虫から得ていた(Fig. 4)。春季における水生餌料生物ではマダラカゲロウ科幼虫とヒラタカゲロウ科幼虫の同化量割合が高く、これらの餌資源は99%以上が河川性藻類であった(Table 1)。したがって、この時期、サクラマスは陸上植物に由来する有機物を水生餌料生物経由ではほとんど取り込んでいないと考えられる。春季の

サクラマスの餌資源に占める陸上植物由来の有機物の寄与率は66.9%であった。

考 察

濃尾川中流に生息するサクラマス幼魚の総同化量のうち42.2%から78.1%は陸上植物の生産した有機物に由来することが明らかになった。このことは、本河川に生息するサクラマスの餌資源の一次生産源として、河川内の一次生産と同等に、陸上植物の一次生産が重要であることを示している。サクラマスの餌生物組成や、水生餌生物の陸上植物利用率の影響を受けて、陸上植物からサクラマスへと至る物質移動の経路は、季節的に変化した。

夏季から冬季にかけて、サクラマス幼魚が摂食する餌資源としてヨコエビ類が重要であった。河川性のヨコエビ類は河床に堆積した陸上植物の葉

Table 1. Results of two-source mixing model for calculating contributions of terrestrial plant production and aquatic algae to diets of aquatic invertebrates.

Season	Trophic level	Taxa	Contribution (%)	
			Terrestrial plant	Aquatic algae
Summer	Herbivore	Chironomidae	22.8	77.2
		Heptageniidae	65.3	34.7
		Baetidae	30.7	69.3
		Glossosomatidae	65.8	34.2
		Plecoptera	41.9	58.1
		Rhyacophilidae	29.2	70.8
		Gammaridea	73.3	26.7
Autumn	Predator	Ephemerellidae	0*	100**
		Chironomidae	0*	100**
		Heptageniidae	81.1	18.9
		Baetidae	22.4	77.6
		Gammaridea	100**	0*
Winter	Herbivore	Heptageniidae	69.9	30.1
		Ephemerellidae	36.5	63.5
		Baetidae	54.4	45.6
		Gammaridea	28.6	71.4
		Plecoptera	93.2	6.8
Spring	Predator	Rhyacophilidae	93.2	6.8
		Heptageniidae	0.9	99.1
		Ephemerellidae	0*	100**

* Values under 0% were considered as 0%. ** Values over 100% were considered as 100%.

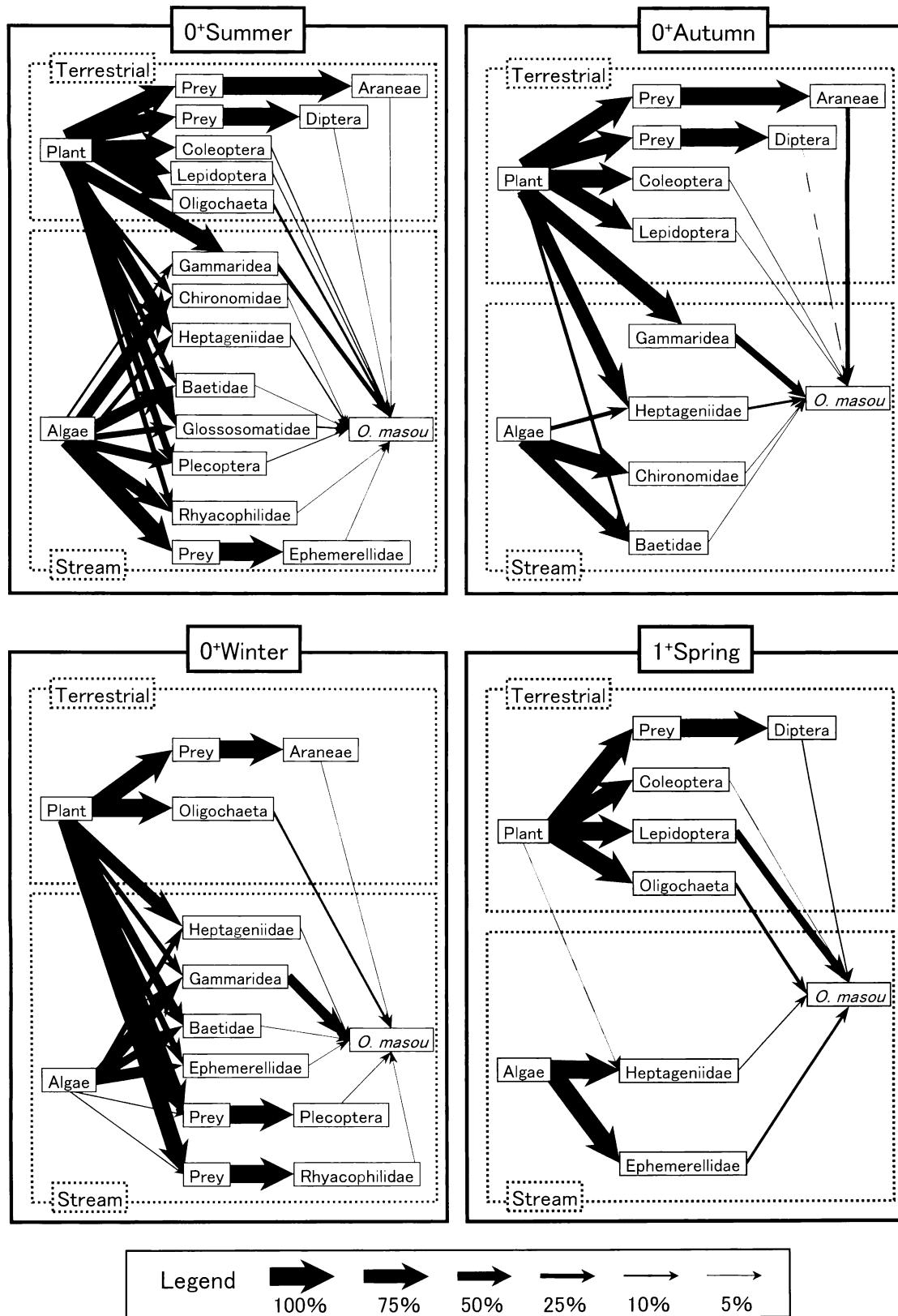


Fig. 6. Food web diagrams of matter flow from terrestrial plants and aquatic algae to juvenile masu salmon. Thickness of arrows represent strength of trophic connections.

や河床の藻類を食べることから (Friberg and Jacobsen, 1994), 摂餌機能による分類では破碎食者 (シュレッダー) に属する (Cummins, 1973). 濃昼川では10月に河畔林からの有機物供給量が最大となり, その量は1ヶ月当たり乾燥重量約250 g/1 m² に達する (Kochi et al., 2004). 夏季には生葉が落葉し, 1ヶ月当たり乾燥重量7 gから13 g/1 m²程度が河川に供給される (Kochi et al., 2004). こうした落葉はヨコエビ類にとって重要な餌資源となることから, サクラマス幼魚の餌資源に占める陸上植物の寄与率を高めると考えられる.

冬季のヨコエビ類は河川性藻類をよく利用していた. 濃昼川河床の粗粒有機物貯留量は10月に最大値を示すが, 12月末以降の厳冬季にはきわめて少なくなる (長坂ほか, 2003). このことは秋季に多量に供給された落葉がシュレッダーによって短期間のうちに細粒化されることを示すと同時に, 冬季においては陸上植物由来の有機物をシュレッダー自身が利用しにくくなることを示唆している. 一方, 中島 (2003) は濃昼川中流の河床の一次生産量は冬季に最も高くなると報告している. 冬季のヨコエビ類による藻類利用率が高まることにより, サクラマス幼魚の餌資源に占める陸上植物の寄与率が下がると考えられる.

ヨコエビ類に次いで, ヒラタカゲロウ科幼虫がサクラマスの重要な水生餌料生物であった. ヒラタカゲロウ科幼虫はグレーザーに属し, 石の表面に付着した有機物 (特に藻類) をはぎ取って食べると考えられている (Cummins, 1973). 一方, 新名 (1996) はヒラタカゲロウ科幼虫の消化管内容物組成を調べ, 藻類に加えデトリタスも食べることを示している. 河川のデトリタスは陸上植物と河川性藻類の双方に由来することが報告されており (安田ほか, 1989), 今回の安定同位体解析は, ヒラタカゲロウ科幼虫のデトリタス食を支持するものである. ただし, 本研究では安定同位体比の濃縮係数が生物間で一定であり, また, 食物の安定同位体比が体組織の値に反映されるターンオーバータイムは小型の無脊椎動物においては無視できるほど短いことを前提としたが, これらの仮定が常に成立するわけではないことも指摘されている (例えば, 松原, 1997; 山田・吉岡, 1999). 今後の安定同位体比に関する知見の集積を待って, 新たな展開を期待したい.

多くの研究において, 陸域から供給される無脊椎動物は河川性魚類にとって直接利用可能な餌資源として重要であることが示されている (例えば,

Mason and MacDonald, 1982; Garman, 1991). 濃昼川では5月から6月にかけて, 河畔林から1ヶ月当たり乾燥重量0.13から0.51 g/1 m²の陸生無脊椎動物が供給される (Kochi et al., 2004). しかし, この量は河畔から河川に供給される有機物総量全体からみると2%以下にすぎず, 有機物の大半は陸上植物の葉や種子で占められる. 一方, 春季には, サクラマスの総同化量に占める陸上植物由来の有機物の割合は66.9%となり, このほとんどは陸生無脊椎動物経由でもたらされていた. サクラマスは河畔から供給された陸生無脊椎動物を直接捕食することによって, 陸上植物由来の有機物を効率よく同化していると考えられる.

謝 辞

野外調査にあたり, 北海道立林業試験場の長坂晶子研究職員および佐藤弘和研究職員, 北海道立水産孵化場の鷹見達也研究職員, 藤原 真研究職員, 渡辺智治研究職員, 伊藤富子研究主査, 故鈴木研一研究職員および札幌市豊平川さけ科学館の有賀 望学芸員にご協力いただいた. 北海道大学大学院農学研究科の佐野正和氏には餌料生物の査定にご協力いただいた. 安定同位体比分析用サンプルの前処理は北海道立水産孵化場の寺西哲夫調査科長にご指導いただいた. ここに記して感謝の意を表する.

引 用 文 献

- Allan, D. J. 1995. Stream ecology: structure and function of running waters. Chapman and Hall, London. 388 pp.
- Cummins, K. W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. Ann. Rev. Entomol., 18: 183–206.
- Friberg, N. and D. Jacobsen. 1994. Feeding plasticity of two detritivore shredders. Freshw. Biol., 32: 133–142.
- Fry, B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. Limnol. Oceanogr., 33: 1182–1190.
- Garman, G. C. 1991. Use of terrestrial arthropod prey by a stream-dwelling cyprinid fish. Env. Biol. Fish., 30: 325–331.
- Kawaguchi, Y. and S. Nakano. 2001. Contribution of terrestrial invertebrates to the annual resource budget for salmonids in forest and grassland reaches of a headwater stream. Freshw. Biol., 46: 303–316.
- 北野 聰・中野 繁・井上幹生・下田和孝・山本祥一郎. 1993. 北海道幌内川において自然繁殖したニジマスの採餌および繁殖生態. 日本国水学会誌, 59: 1837–1843.
- Kochi, K., S. Yanai and A. Nagasaka. 2004. Energy input from a riparian forest into a headwater stream in Hokkaido, Japan. Arch. Hydrobiol., 160: 231–246.

- 久保達郎. 1980. 北海道のサクラマスの生活史に関する研究. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, 34: 1-95.
- Mason, C. F. and S. M. MacDonald. 1982. The input of terrestrial invertebrates from tree canopies to a stream. Freshw. Biol., 12: 305-311.
- 松原健司. 1997. 動物の食性解析における安定同位体の有効性と問題点. 月刊海洋, 29: 425-429.
- 真山 紘. 1992. サクラマス *Oncorhynchus masou* (Brevoort) の淡水域の生活および資源培養に関する研究. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, 46: 1-156.
- 南川雅男. 1997. 安定同位体による海洋食物網研究. 月刊海洋, 29: 391-398.
- Minagawa, M. and E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of $\delta^{15}\text{N}$ along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. Geochim. Cosmochim. Acta, 48: 1135-1140.
- 長坂晶子・柳井清治・河内香織. 2003. 海岸山地小溪流における渓床貯留有機物の量的・質的季節変化. 北海道立林業試験場・北海道立中央水産試験場・北海道立水産孵化場 (編), pp. 42-50. 平成12~14年度重点領域特別研究報告書「森林が河口域の水産資源に及ぼす影響の評価」, 北海道.
- Nakano, S., H. Miyasaka and N. Kuhara. 1999. Terrestrial-aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web. Ecology, 80: 2435-2441.
- 中島美由紀. 2003. 濃尾川の底生動物群集と一次生産量. 北海道立林業試験場・北海道立中央水産試験場・北海道立水産孵化場 (編), pp. 78-87. 平成12~14年度重点領域特別研究報告書「森林が河口域の水産資源に及ぼす影響の評価」, 北海道.
- 下田和孝・中島美由紀・伊藤富子. 2004. 北海道石狩北部濃尾川の魚類相と砂防ダムとの関係. 北海道立水産孵化場研究報告, 58: 53-58.
- 新名史典. 1996. 河川昆虫群集の食物網, 多様性と動態. 海洋と生物, 107: 434-440.
- Wallace, J. B., S. L. Eggert, J. L. Meyer and J. R. Webster. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter input. Science, 277: 102-104.
- Wipfler, M. S. 1997. Terrestrial invertebrates as salmonid prey and nitrogen sources in streams: contrasting old-growth and young-growth riparian forests in southeastern Alaska, U.S.A. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 54: 1259-1269.
- 安田卓哉・市川秀夫・小倉紀雄. 1989. 裏高尾の山地溪流における有機物収支. 陸水学雑誌, 50: 227-234.
- 山田佳裕・吉岡崇仁. 1999. 水域生態系における安定同位体解析. 日本生態学会誌, 49: 39-45.

Appendix 1. Stable carbon and nitrogen values (‰) for invertebrates and plants considered in this study.

Taxa	Date	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
		Mean	SE (n)	Mean	SE (n)
Chironomidae (larvae)	30, Aug., 2001	-24.08	(1)	1.26	(1)
Chironomidae (larvae)	18, Sep., 2001	-24.25	(1)	1.20	(1)
Heptageniidae (nymphs)	30, June, 2000–11, July, 2000	-26.39	0.99 (4)	-0.27	0.59 (5)
Heptageniidae (nymphs)	22, Sep., 2000–7, Nov. 2000	-27.57	0.51 (2)	-0.92	0.10 (2)
Heptageniidae (nymphs)	8, Jan., 2003	-25.58	(1)	0.15	(1)
Heptageniidae (nymphs)	22, May, 2002	-20.45	(1)	0.34	(1)
Ephemerellidae (nymphs)	30, Aug., 2001	-19.66	(1)	4.71	(1)
Ephemerellidae (nymphs)	3, Feb., 2003	-24.26	(1)	0.10	(1)
Ephemerellidae (nymphs)	22, May, 2002	-20.13	(1)	1.18	(1)
Baetidae (nymphs)	Aug., 2000	-24.51	(1)	1.86	(1)
Baetidae (nymphs)	18, Sep., 2001	-25.37	(1)	0.49	(1)
Baetidae (nymphs)	3, Feb., 2003	-24.97	(1)	0.76	(1)
Plecoptera (larvae)	30, Aug., 2001	-25.12	(1)	1.75	(1)
Plecoptera (larvae)	8, Jan., 2003	-25.50	(1)	2.83	(1)
Rhyacophilidae (larvae)	Aug., 2000	-24.43	(1)	2.78	(1)
Rhyacophilidae (larvae)	3, Feb., 2003	-25.50	(1)	3.37	(1)
Glossosomatidae (larvae)	30, Aug., 2001	-26.42	(1)	0.30	(1)
Gammaridea	30, June, 2000–22, Aug., 2000	-26.83	0.71 (3)	-0.15	1.07 (3)
Gammaridea	22, Sep., 2000–7, Nov. 2000	-28.32	1.07 (5)	-0.56	1.85 (5)
Gammaridea	8, Jan., 2003	-23.95	(1)	0.78	(1)
Diptera (adults)	30, Aug., 2001	-25.09	(1)	5.54	(1)
Coleoptera (adults)	June, 2000	-24.66	(1)	2.35	(1)
Lepidoptera (larvae)	June, 2000	-28.54	(1)	-0.55	(1)
Araneae	30, Aug., 2001	-25.30	(1)	4.17	(1)
Oligochaeta	3, Sep., 2002	-23.30	0.42 (2)	1.36	1.62 (2)
Aquatic algae	25, June, 2002–22, Aug. 2002	-23.84	2.38 (5)	-1.11	0.57 (2)
Aquatic algae	16, Oct., 2002	-25.53	2.37 (3)	-1.92	0.57 (2)
Aquatic algae	8, Jan., 2003	-23.82	0.53 (3)	-4.56	(1)
Aquatic algae	22, May, 2002	-21.38	1.14 (3)	-3.58	0.41 (2)
Terrestrial plants (fresh)	May, 2002–Sep., 2002	-29.28	0.87 (3)	-1.87	0.95 (3)
Terrestrial plants (senescent)	8, Jan., 2003	-27.77	(1)	-2.15	(1)