

ビワマスの成長に伴う生息場所と食物の変化

藤岡康弘¹・上西実²

Changes in habitat and food with growth of biwa salmon

Yasuhiro Fujioka and Makoto Uenishi

We analyzed the stomach contents of 170 individuals of biwa salmon *Oncorhynchus masou* subsp. inhabited in the river and lake in order to elucidate the food change with growth and habitat. During inhabiting in the river, juvenile less than 4cm SL were eating chiefly *Chironominae*, *Orthocladiinae* (Diptera) and *Collembola* in April, and thereafter the larva of *Ephemeroptera* and *Trichoptera* with *Chironominae* and *Orthocladiinae* in 4-7cm SL from May and June. The fish descended to the lake, which were 5-12cm SL from July to September, were eating almost *Jesogammarus annandalei* (Amphipoda). From October to January, the 11-15cm individuals preyed fish in addition to the amphipoda, and more than 35cm adults were preyed on ayu fish mainly. The stomach content rate diminished markedly over 6cm SL coinciding with downstream migration to Lake Biwa. These results suggest that food animals of biwa salmon may be chosen by the swimming ability, their body size, and the size of the animals and the reduction of appetite in juvenile fish may be an adaptation to prey availability in the lake.

キーワード：ビワマス、食物、胃内容物、成長、生息場所

ビワマス *Oncorhynchus masou* subsp. は琵琶湖とその周辺河川にのみ生息する琵琶湖固有の魚類である。^{1,2)} その形態的遺伝的特徴については、近縁なサクラマス *O. masou masou* やアマゴ *O. masou macrostomus* との差異についていくつかの比較検討がなされてきた。³⁻⁵⁾ また、生理生態についてもその特異性が指摘されている。⁶⁻¹²⁾ ビワマスは約半年という比較的短期の河川生活のち琵琶湖へ降下し、3-5年余りの湖中生活を送る。体長（標準体長）約2.5cmで浮上した稚魚は幼魚期を経て体長約7cmで琵琶湖へ下り体長30-55cmに成長して成熟し、主に秋期に河川に遡上して産卵後死亡する。^{13,14)} ビワマスの食物については滋賀県水産試験場が稚魚から産卵期の成熟魚までの消化管内容物調査を実施しその概要が明らかにされている。¹⁵⁾ また加藤³⁾がアマゴとビワマスの食性の比較を行っている。ビワ

マスの成長に伴う生息場所の変化については、河川生活期においては体長4.5cm以下の稚魚期には流れの緩やかな岸辺や淵に生息しているが、体長4.5-7cmの幼魚前期には流心の瀬に分布するとともに活発な降河行動を示す。体長7-12cmの幼魚後期では琵琶湖沖合の深層域に生息することが明らかになっている。¹³⁾ このようなビワマスの成長に伴う生息場所の変化と利用される食物の関係についてはその詳細はほとんど判っていないのが現状である。現在、ビワマスは一部が天然親魚から人工採卵され、3月頃に稚魚が河川へ放流され増殖が図られている。ビワマスの生態を理解し増殖効果を発揮させるためには、減耗率の高い生活期初期の生態を詳細に把握することがきわめて重要である。そこで本研究は、稚魚期から幼魚期後期を中心にビワマスの胃内容物を解析することにより、ビワマスの成長に伴う餌生物

* 1 現所属；滋賀県農政水産部水産課 (Fisheries Management Division, Department of Agriculture and Fisheries, Agency of Shiga Prefecture, Kyoumachi 4-1-1, Otsu, Shiga 520-8577, Japan)

* 2 所属；龍谷大学 (Faculty of Science and Technology, Ryukoku University, Otsu, Shiga 520-2194, Japan)

Table 1. Number and standard length of biwa salmon used in the analysis of stomach contents

Date	Location	Number	Standard length (cm)		
			Max.	Min.	Mean \pm SE
1986 April 9	River	20	3.83	2.72	3.27 \pm 0.072
1986 April 21	River	20	4.58	3.24	3.96 \pm 0.077
1986 April 30	River	8	4.74	4.36	4.47 \pm 0.104
1986 May 9	River	20	5.75	4.02	4.99 \pm 0.113
1986 May 19	River	12	6.06	5.10	5.70 \pm 0.091
1986 May 30	River	15	7.45	5.78	6.47 \pm 0.152
1986 June 7	River	20	5.24	7.44	6.65 \pm 0.146
1986 July 9	Lake	2	8.94	7.95	8.47 \pm 0.515
1986 August 13	Lake	20	10.12	7.70	9.16 \pm 0.137
1986 September 29	Lake	10	12.68	10.53	11.33 \pm 0.208
1986 October 15	Lake	10	12.98	11.04	11.65 \pm 0.181
1987 January 20	Lake	11	11.72	15.24	13.26 \pm 0.318
1996 July 25	Lake	4	40.00	35.50	37.25 \pm 1.090

の変化を主に生息場所の変化などと関連させながら明らかにすることを目的に実施したものである。

材料および方法

琵琶湖北部に流入する塩津大川において 1986 年 4 月から 6 月にかけてほぼ 10 日毎にビワマスの生息状況を調査するとともに、毎回ほぼ 10 時から 13 時の間にタモ網や投網を用いて標本魚を探捕し 10 % ホルマリン溶液で固定した。なお、調査水域の概要についてはすでに藤岡¹³⁾が報告している通りである。また、同年の 7 月には琵琶湖沖合で刺し網により、8 月から翌年 1 月にかけては底曳網の 1 種である沖曳網において 5 時から 10 時の間に漁獲されたものをホルマリン固定して標本とした。さらに 1996 年 7 月 25 日に刺し網で漁獲された成魚も収集して標本とした (Table 1)。標本は標準体長を測定するとともに、調査に用いた 172 個体の内、9 月に琵琶湖で捕獲した空胃の 2 個体を除く 170 個体の胃内容物について、水分を濾紙で軽く除去したあと全体の重量を測定するとともに、実体顕微鏡下で種類を同定するとともに各種類の個体数を調べた。

結果

成長および生息場所 成長および生息場所の変化については、すでに藤岡¹³⁾で報告したとおりであるが、再度その概要を述べる。4 月の上旬から中旬に

かけてビワマスは河川の流れの緩やかな岸辺や淵に生息して、水面を突つつくような行動が観察された。この時期の体長（標準体長）は 2.5-3.5cm である。4 月下旬から 5 月にかけて生息場所は河川の瀬の流心や瀬が淵に落ち込む淵頭に変化しており、流下する餌を活発に摂食するようすが見られた。また、5 月下旬から 6 月にかけて流れのある深みに 10 ~ 30 尾程度の群れを形成しているのが観察され、降雨による河川流量の増加にあわせて活発な降下行動が見られた。この時期の体長は 4.5-7cm に達する。体色の銀白化が 5 月中旬から 6 月にかけて認められるのもこの時期である。体長 6-7cm の個体を中心に、体長 4.5-8cm でほとんどの個体が琵琶湖へ降下し、8 月から 2 月にかけて北湖沖合の水深 40m から 90m の深層域で沖曳網により漁獲された。また、5 月から 8 月には刺し網により水深 20m から 30 m においてビワマスの成魚が漁獲された。

食性の変化 ビワマスの胃内容物と各種の生物のそれらが見いだされたビワマス個体数を一覧にして Appendix 1 に示した。先ず胃内容物として出現した生物の概要を述べると、4 月から 6 月までの体長 2.7-7.5cm の河川生息期のビワマスの胃からは節足動物門 Arthropoda の昆虫綱 Insecta と甲殻綱 Crustacea の生物が主に出現した。昆虫綱では 9 目の生物が見られ、種数の多い目としてはトビケラ目 Trichoptera (38 種以上)、カゲロウ目 Ephemeroptera (23 種以上)、ハエ目 Diptera (16 種以上) および甲虫目 Coleoptera (13 種以上) であった。また、ト

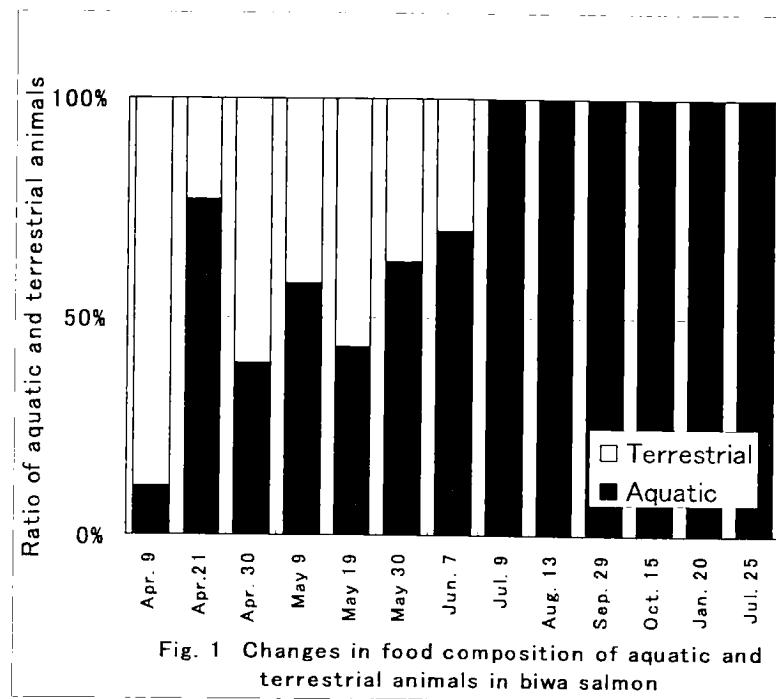


Fig. 1 Changes in food composition of aquatic and terrestrial animals in biwa salmon

ビムシ目 Collembola も比較的多く出現した。甲殻綱では河川生活期初期に一時的にカイアシ目 Copepoda が多く出現した。これらの他に、クモ綱 Arachnida、線虫綱 Nematoda、マキガイ綱 Gastropoda、ミミズ綱 Oligochata およびヤツデ綱 Diplopoda が出現するとともに、鱗、植物片や種子、砂などが見られた。一方、体長 7.9-40cm の湖中生活期のビワマスの胃からは甲殻綱、硬骨魚綱 Osteichthyes および線虫綱が出現し、種類が大幅に減少していた。

胃内容物について、水生と陸生のものに分け、出現した個体数の割合の変化を Fig. 1 に示した。なお、Appendix 1 に示すように、トビムシ目や真正クモ目 Aranea など水面上に出現する動物は陸生の食物に分類している。また、水生昆虫の脱皮殻も見いだされているが、それらは含めていない。4月9日に河川の岸辺で採捕された平均体長約 3.3cm の個体では、89%が陸生の動物で占められていたが、その後は陸生動物が徐々に減少して6月7日に河川で捕獲された平均 6.7cm の個体では 30%であった。湖中で採捕された個体は、全て水生動物で占められていた (Fig. 1)。

次に、水生生物と陸生生物毎にどのような分類群の生物が主に胃内容物として出現するのか Table 2 および 3 に示した。先ず水生生物では、4月9日では、捕食されていた 98 個体のうち 79% がハエ目のユスリカ幼虫などを食べており、残りはカゲロウ目

とカイアシ目であった。4月21日では、カイアシ目が水生生物 1148 個体中 67% を占め、その他にはハエ目とカゲロウ目が 27% と 4% を示した。4月30日では、ハエ目が半数 (49%) を占めているが、カゲロウ目とトビケラ目がそれぞれ 29% および 17% と大幅に増加した。その後 5月9日から 6月7日までの 4 回の調査でもこれら 3 目の生物で 80% 以上を占めていた。7月以降 9 月までに湖中で採捕されたビワマス幼魚の胃からは、ヨコエビ目 Amphipoda の琵琶湖固有種であるアンデールヨコエビが 99% 以上の割合で出現した。10月および 1 月でも 9 割をアンデールヨコエビが占めていたが、小型の魚類も出現するようになった。7月に採捕されたビワマス成魚 (SL 35-40cm) では、カイアシ目およびヨコエビ目が小数見られたが、多くは魚類のアユで占められていた。一方、陸生生物では、4月の 3 回の調査ではユスリカを中心としたハエ目が主要な出現種であり、それ以外にはトビムシ目が多く、アリなどのハチ目 Hymenoptera と甲虫目、真正クモ目も見られた。5月から 6月にはハエ目が半数程度に減少し、残りはハチ目やトビケラ目、カゲロウ目、甲虫目などが占めるようになっていった。

以上の結果について、胃内容生物の個体当たりの種数、個体数および内容重量の体重に占める割合 (%) の時期的变化をそれぞれ Fig. 2 から Fig. 4 に示した。先ず、捕食された生物の種数は、4月から

Table 2. Aquatic food animals of biwa salmon (% number).

	Apr. 9	Apr. 21	Apr. 30	May. 9	May. 19	May. 30	Jun. 7	Jul. 9	Aug. 13	Sep. 29	Oct. 15	Jan. 20	Jul. 25
Insecta													
Ephemeroptera	6.12	3.56	28.57	24.38	12.24	46.54	30.41	-	-	-	-	-	-
Plecoptera	1.02	0.44	-	1.92	0.51	0.38	0.64	-	-	-	-	-	-
Hemiptera	-	0.09	-	0.55	0.51	-	1.50	-	-	-	-	-	-
Trichoptera	3.06	0.80	17.14	15.07	34.69	12.69	17.77	-	-	-	-	-	-
Lepidoptera	-	0.09	2.86	0.27	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Coleoptera	-	0.53	-	0.55	-	0.38	0.21	-	-	-	-	-	-
Hymenoptera	-	-	-	3.01	-	0.38	-	-	-	-	-	-	-
Diptera	78.57	26.87	48.57	50.68	36.22	38.08	49.04	-	-	-	-	-	-
Crustacea													
Copepoda	6.12	66.81	1.43	-	-	1.15	0.21	-	-	-	-	-	4.35
Isopoda	2.04	0.09	-	0.82	0.51	-	-	-	-	-	-	-	-
Amphipoda	1.02	0.09	-	-	-	-	-	100.00	99.24	100.00	93.48	88.33	4.35
Decapoda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.17	-
Arachnida	Acarina	2.04	0.62	1.43	2.47	1.53	0.38	0.21	-	-	-	-	-
Diplopoda	-	-	-	-	-	0.51	-	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	-	-	-	-	-	13.28	-	-	-	-	-	-	-
Gastropoda	-	-	-	0.27	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Osteichthyes	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.35	11.67	91.30

Table 3. Terrestrial food animals of biwa salmon (% number).

	Apr. 9	Apr. 21	Apr. 30	May. 9	May. 19	May. 30	Jun. 7	Jul. 9	Aug. 13	Sep. 29	Oct. 15	Jan. 20	Jul. 25
Insecta													
Ephemeroptera	0.90	0.30	-	0.38	4.02	-	-	-	-	-	-	-	-
Plecoptera	-	-	-	0.38	15.18	0.65	0.50	-	-	-	-	-	-
Hemiptera	-	-	-	2.26	6.25	6.49	9.00	-	-	-	-	-	-
Trichoptera	0.13	-	1.89	9.06	11.16	6.49	25.50	-	-	-	-	-	-
Coleoptera	0.26	4.18	1.89	4.53	4.02	7.79	3.00	-	-	-	-	-	-
Hymenoptera	0.13	5.37	1.89	12.08	7.14	18.83	7.00	-	-	-	-	-	-
Diptera	93.42	64.18	83.96	60.75	47.77	56.49	52.50	-	-	-	-	-	-
Collembola	4.90	24.18	7.55	7.55	1.34	-	2.50	-	-	-	-	-	-
Arachnida	Aranea	0.26	1.79	2.83	3.02	3.13	3.25	-	-	-	-	-	-

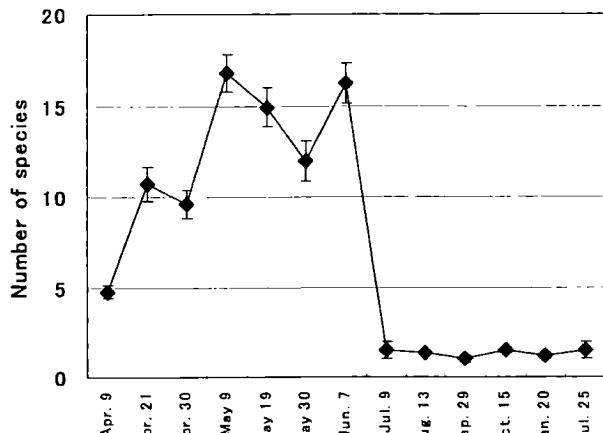


Fig. 2 Changes in the number of species of food animals in biwa salmon
Vertical bars represent standard errors.

5月に4.8種/個体から16.8種/個体に急激に増加し、その後12種/個体以上で推移するが、7月以降湖中生活に移行して後はしばらくアンデールヨコエビ単独となりその後それにアユなどの魚類が加わる1種/個体あるいは2種/個体程度となった。また、個体数は4月中旬には74個体を示したが、5月から6月では30から42個体で推移し、8月以降の湖中のビワマスでは5個体前後と大幅に低下した。胃内容指数では、5月中旬まで3.0から3.9で推移したが、その後急激に低下して2前後となり、8月以降では1以下となった。

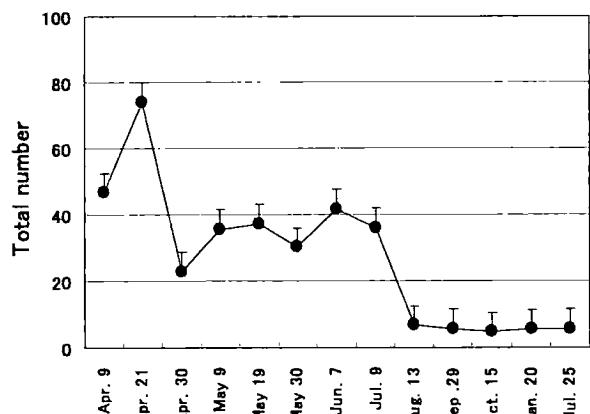


Fig. 3 Changes in total number of food animals in each fish
Vertical bars represent standard errors.

考 察

本研究の結果から、ビワマスの成長と食性の関係についてまとめると以下のようになる。河川生活期のビワマスは、4月上旬の体長4cm以下の時期に

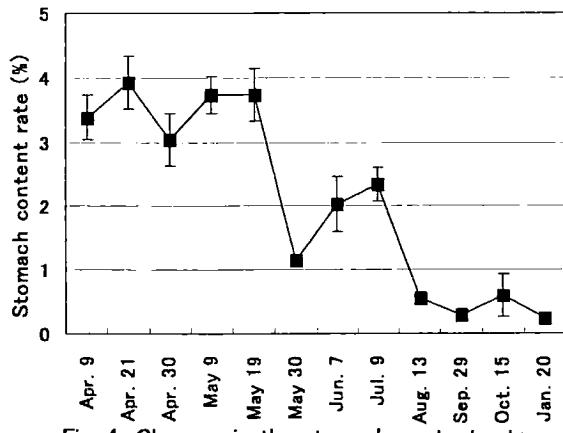


Fig. 4 Changes in the stomach content rate of biwa salmon
Vertical bars represent standard errors.

はハエ目のユスリカ成虫やその蛹、あるいはマルトリムシなどを主な餌とし、陸生の動物が約9割を占めていた。その後5月から6月には陸生昆虫が徐々に減少しユスリカ幼虫などのハエ目に加えカゲロウ目やトビケラ目などの水生動物の幼虫の割合が増加していった。また、4月21日の標本からはカイアシ目が67%も見出されたが、これは水田などで発生したものが一時的に河川に流入し、これをビワマス稚魚が捕食したのではないかと考えられた。藤岡¹³⁾は、ビワマスの生活史初期においてその成長や外部形態の発達から生育段階を（標準）体長4.5cm以下の稚魚期、体長4.5cmから7cmまでの幼魚前期、体長7cmから12cmまでの幼魚後期に区分し、稚魚期のビワマスが流れの緩やかな岸や淵に生息していることを報告している。この稚魚期のビワマスはまだ遊泳力が弱く、ユスリカ成虫やトビムシなど水面に浮遊する生物を摂餌していることが分かる。一方、5月から6月には、餌生物の種類は10種以上に増加して餌生物の範囲が大幅に広がっている。この間にビワマスは体長5cmから7cmの幼魚前期に成長しており、遊泳力が増し瀬に出て活発に摂餌行動を行うようすが観察されている。河川から琵琶湖へ降下直後と考えられる7月から9月の体長5.2cmから12.7cmのビワマスの胃からはアンデールヨコエビ以外の生物はほとんど見られなかった。また、10月および1月の11.1cmから15.2cmのビワマスについても、個体数ではアンデールヨコエビが9割を占め、それ以外に魚類が見出されるようになった。7月に捕獲された体長35cmから40cmの成魚では若

干のアンデールヨコエビ以外はほとんどが魚類でアユが捕食されていた。また、カイアシ類が見られたが、これは捕食されていたアユが食べていたものがビワマスの胃内にこぼれ出たのではないかと考えられる。これらのことから、ビワマスは幼魚後期には琵琶湖へ降下してアンデールヨコエビを主な餌として成長し、その後期からはアユなどの魚類も餌として利用し始め、成魚では専らアユ等の魚類を食べていることが判明した。なお、線虫類が河川で採捕された個体を中心に胃内から見出されたが、これらは捕食されたものではなく寄生性のものと考えられる。

Higgs et. al.^[16]はサケ科魚類の餌の選択要因として、(1)体や口の大きさと餌のサイズの関係、(2)特定の餌に対する事前の接触や経験、(3)餌の量的な変化、(4)餌の色などのコントラストの違い、(5)口触りや科学的なきっかけ、餌の成分、(6)種類、(7)餌の捕食し難さの程度、(8)飢餓に対する相対的な捕食リスクの程度、の8項目をあげ、この中のいくつかの項目に基づいて行われていると述べている。上記で明らかになったビワマスの餌の種類と成長、生育、生息場所との関係を見ると、河川生活期の体長約7 cmまでの稚魚期や幼魚前期には遊泳力が制限要因として強く働いていると考えられた。これに加えて口の大きさ、餌生物の大きさや量、水面に浮遊しているのか水中を流下しているのか、といった餌の存在様式が関係しているものと推察される。一方、琵琶湖へ降下した幼魚後期のビワマスでは、ほぼアンデールヨコエビのみを餌にしている状態であり、このことは加藤^[17]も指摘している。琵琶湖にはヨコエビ類がアンデールヨコエビとナリタヨコエビ *Jesogammarus naritai* およびビワカマカ *Kamaka biwae* の3種が生息しており、^[17,18]今回ビワマスの胃から出現したヨコエビ類について慎重に観察したが、全てアンデールヨコエビ1種であった。アンデールヨコエビは夏から秋に沖合の深湖底に生息するが、ナリタヨコエビとビワカマカは周年にわたり沿岸部に見られる。このことからビワマスの生息域である沖合の深層域に量的にも多く分布しているアンデールヨコエビを餌にしているものと考えられる。しかし、秋期から冬季のこの水域にはエビ目のスジエビ *Palaemon paucidens* も多く生息しているが、それはビワマスの胃内からはほとんど

見出されなかった。餌の選択には餌生物のサイズと体の大きさが重要な要因であることが指摘されているが、^[19,20] アンデールヨコエビは産卵期が秋であり体長 15mm 以下の様々なサイズのものが生息している。^[17]一方、スジエビは成体の体長が 40mm 程度であり、4月から9月に産卵し、秋から冬は沖合深底部で過ごす。このため体長 40mm までのさまざまなサイズのスジエビに遭遇する機会があると推測されるが、ビワマスがスジエビを選択せずアンデールヨコエビだけを摂餌している原因が何によるものかは不明であり、ビワマスの摂餌選択性を解明する上で興味がもたれる。ビワマスは体長 12cm を越える 10 月以降に魚類を捕食するようになり、少なくとも体長 35cm 以上では魚類を主な餌料としていた。ビワマスの成魚がアユやイサザを食べていることはすでに知られており、以前はアユやイサザを餌として延縄漁業が行われていた。^[21] このようなビワマスの甲殻類から魚類への餌の転換は、捕食器としての口の大きさと捕食から逃れようとする魚に優る遊泳能力の発達との関係で見ることができるものと考えられる。餌としての魚類の種類については、今回の調査ではアユがほとんどでイサザは見られなかった。これは琵琶湖においてイサザ資源が大幅に減少し、逆にアユ資源が多くなっていることを反映しているものと考えられる。^[22]

次にビワマスの食性を他のサケ科魚類と比較してみたい。Higgs et. al.^[16]は太平洋に生息するサケ属魚類7種の食性をまとめ比較しているが、これによればビワマスと同様にギンザケ *O. Kisutch*、ベニザケ *O. nerka*、マスノスケ *O. tshawytscha*、サケ *O. keta* およびカラフトマス *O. gorbuscha* では孵化後の河川生活期の稚魚の主要な餌料はハエ目の昆虫で、特にユスリカが重要な餌となっていることを明らかにしている。また、降海初期にはギンザケやマスノスケではヨコエビを最も多く利用しており、成魚期に魚食性に変化する点で生活史を通してビワマスと類似した食性を示している。一方、ベニザケは降海後の未成魚や成魚はコペポーダやオキアミ類などプランクトン性の小型動物を主に食べており、ビワマスとは大きく異なる食性を示していた。ビワマスに近縁なアマゴやサクラマスの食性について見ると、名越ら^[23,24]は河川上流部に周年生息しているアマゴでは、小型魚ではカゲロウ目昆虫が主要な餌で、

大型個体ではトビケラ目やカワゲラ目昆虫の割合が増加し、サイズによる違いが認められることを明らかにしている。また、スマルト化して海へ降下した個体ではシラウオやマコガレイなどの魚類が主要な餌となっていることが報告されている。²⁵⁾ サクラマスでは、河川生活期の稚魚や幼魚ではユスリカ類を主体としたハエ目やカゲロウ目、トビケラ目昆虫が餌となっており、降海後の個体では魚類が卓越した食物となっていることが知られている。²⁶⁾ ところで、アマゴの降海型であるスマルトは体長 12cm 以上で出現する。^{6,27)} サクラマスにおいてもスマルトはほぼ同様なサイズで出現する。²⁸⁾ 今回の調査でビワマスの魚食性は体長約 12cm となった 10 月以降から認められるようになった。これらの結果から、少なくともサクラマス群の魚では体長約 11cm から 12cm から遊泳力や捕食するための口のサイズなど餌生物をプランクトン性の動物から魚類へ転換することができるものと考えられる。

藤岡^{6,29)} はビワマスの摂餌活動が 6 月頃の体長 7cm 付近から急激に低下することを報告している。ビワマスとアマゴの飼育実験から体長 5cm から 12.5cm の間において、アマゴでは体重に対する飽食した時の胃内の餌の量の割合（飽食率）に変化はないが、ビワマスでは体長 7cm から 11cm では飽食率が大幅に低下することが判明している。²⁹⁾ ビワマスにおいてこのサイズは湖中の生活初期にあたる時期である。¹³⁾ この時期にビワマスは琵琶湖固有種のアンデールヨコエビのみを餌としている。このヨコエビの生息密度は生殖周期の関係から 8 月から 9 月に大幅に低下することが報告されている。³⁰⁾ すなわちこの時期に成体は繁殖して死滅し、代わってその幼生が出現する。視覚的に餌生物を選択捕食するとされるサケ科魚類では、餌のサイズも選択される大きな要因となっているものと考えられるが、この時期に湖中沖合に生息するビワマスにとって、アユが主要な餌として利用しているミジンコ類の資源量は多いものの、³¹⁾ 大型の動物プランクトンはヨコエビ以外には利用できる生物がほとんどない。このように考えると夏季の湖はビワマスにとって餌料環境は決して十分なものではないと推察できる。真山³²⁾ や木曾²⁶⁾ は、サクラマスの幼魚の摂餌活動が 8 月から 9 月に極めて不活発になることを報告している。この原因については、この時期に餌生

物である水生昆虫の流下量が減少することと併せて夏季の高水温による摂餌活動の低下であるとしている。ビワマスに認められる降湖期における摂餌活性の低下（食欲の低下）は、大西洋サケでも指摘されている餌料環境の悪化に適応した生理的なリズムが基本的に関与しているものと考えられる。³³⁾ 真山³²⁾ はサクラマスにおいて 8 月期に餌生物の流下量が増えている年があるにもかかわらず摂餌活性が低下していることを報告しており、サクラマスにおいてもビワマスに認められるような季節的な食欲のリズムが存在し、夏季には食欲が低下するのではないかと考えられる。

最後に、ビワマス稚魚の成長は河川の陸性および水生の昆虫を捕食することにより賄われており、成長に伴う餌の要求などが餌生物の発生量や水温などの環境と微妙に一致するような適応的な進化を遂げているものと考えられる。現在ビワマスの増殖は主に秋に河川に産卵遡上した親魚から人工採卵し地下水のもとで人工孵化、養成した稚魚が 3 月に河川放流されているが、今後生残率など改善していくためには放流時の成長段階と河川の餌などの環境がうまく一致しているのかどうかなどについても検討する必要があろう。

謝 詞

ビワマス研究の機会を与えていただいた元醒ヶ井養鱒場長の伏木省三博士に心から感謝します。

摘要

ビワマスの利用している餌生物を調査するため、河川および琵琶湖で捕獲したビワマス 170 個体の胃内容物の分析を実施し、成長および生息場所の変化に伴う食性変化を検討した。

河川生息期のビワマスは、4 月の体長 4cm 以下ではユスリカやマルトビムシなどを主に食べていたが、5 月から 6 月の体長 4-7 cm の個体では、ユスリカなどに加えカゲロウ目やトビケラ目の幼虫を食べ、水生昆虫の割合が増加していった。7 月から 9 月の体長 5-12cm の琵琶湖へ降下した個体では、ほとんどヨコエビのアンデールヨコエビのみを食

べていた。10月から1月の11-15cmの琵琶湖沖合に生息する個体では、ヨコエビに加え魚類も捕食するようになっていた。また7月の35cm以上の個体では、魚類のアユをおもに捕食していた。以上の結果から、ビワマスは遊泳力と体のサイズおよび生息場所に存在する餌生物のサイズを主な制限条件として摂餌選択しているものと考えられる。また、河川から湖への降下期に見られる捕食量の低下は、その時期における餌生物の不足に適応した現象であるのではないかと推測される。

文 献

- 1) 川那部浩哉・水野信彦(1989): ビワマス, 日本の淡水魚, 山と渓谷社, 東京.
- 2) 琵琶湖自然史研究会(1994): 琵琶湖, 琵琶湖の自然史, 琵琶湖自然史編集会編, 八坂書房, 東京.
- 3) 加藤文男(1987): 琵琶湖水系に生息するアマゴとビワマスについて, 魚類学雑誌, 25(3), 197-204.
- 4) 藤岡康弘(1988): ビワマスとアマゴの成長ならびにパー・スマルト変態に伴う外部形態の変化, 日本国水産学会誌, 54(1), 77-86.
- 5) Oohara I. and T. Okazaki (1996): Genetic relationship among three subspecies of *Oncorhynchus masou* determined by mitochondrial DNA sequence analysis, Zoological science, 13, 189-198.
- 6) 藤岡康弘(1987): ビワマスのパー・スマルト変態, 日本国水産学会誌, 53(2), 253-260.
- 7) 藤岡康弘・伏木省三(1988): ビワマス幼魚の降河と銀毛化, 日水誌, 54(11), 1889-1897.
- 8) Fujioka Y. and S. Fushiki (1989): Seasonal changes in hypoosmoregulatory ability of biwa salmon *Oncorhynchus rhodurus* and amago salmon *O. rhodurus*, Nippon Suisan Gakkaishi, 55(11), 1885-1892.
- 9) Fujioka Y. and S. Fushiki (1989): Physiological studies on parr-smolt transformation in biwa salmon, Physiol. Ecol. Japan, Spec. Vol. 1, 489-496.
- 10) Fujioka Y., S. Fushiki, M. Tagawa, T. Ogasawara and T. Hirano (1990): Seasonal changes in plasma thyroxine levels in biwa and amago salmon reared in the pond, Nippon Suisan Gakkaishi, 56(2), 249-254.
- 11) Fujioka Y., S. Fushiki, M. Tagawa, T. Ogasawara and T. Hirano (1990): Downstream migratory behavior and plasma thyroxine levels of biwa salmon *Oncorhynchus rhodurus*, Nippon Suisan Gakkaishi, 56(11), 1773-1779.
- 12) Fujioka Y., T. Katoh, S. Fushiki and H. Nakagawa (1991): Changes in fatty acid composition associated with body silverying in biwa salmon *Oncorhynchus rhodurus* and amago salmon *O. rhodurus*, Nippon Suisan Gakkaishi, 57(12), 2313-2320.
- 13) 藤岡康弘(1987): ビワマスの形態ならびに生理・生態に関する研究, 滋賀県醒井養鱒場研報, 3, 1-112.
- 14) 藤岡康弘(1990): ビワマス一湖に生きるサケー, 魚と卵, 159, 25-38.
- 15) 滋賀県水産試験場(1941): 琵琶湖重要魚族天然餌料調査報告, 滋賀県水産試験場, 1-80.
- 16) Higgs, D.A., J.S. Macdonald, C.D. Levings and B.S. Dosanjh (1995): Nutrition and feeding habits in relation to life history stage, Physiological Ecology of Pacific Salmon, ed by C. Groot, L. Margolis & W.C. Clarke, UBC Press, Vancouver, 101-158.
- 17) Narita T. (1976): Occurrence of two ecological forms of *Anisogammarus annandalei* (Tattersall) (Crustacea: amphipoda) in lake biwa, Physiol. Ecol. Japan, 17, 551-556.
- 18) Morino H. (1985): Revisional studies on *Jesogammarus-annanogammarus* group (amphipoda: gammaroidea) with description of four new species from Japan, Publ. Itako Hydrobiol. Stn., 2(1), 9-55.
- 19) Okada S. and A. Taniguchi (1971): Size relationship between salmon juveniles in shore waters and their prey animals, Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 22(1), 30-36.
- 20) 入江隆彦(1990): 海洋生活初期のサケ稚魚の回遊に関する生態学的研究, 西水研報, 68, 1-142.
- 21) 川端重五郎(1931): ます, 琵琶湖産魚介類, 田口長治郎発行, 46-57.
- 22) 滋賀県(2005): 滋賀の水産, 滋賀県発行, 1-3.
- 23) 名越誠・酒井寿之(1980): 三重県平倉川におけるアマゴ *Oncorhynchus rhodurus* の体の大きさと食物の関係, 魚類学雑誌, 26(4), 342-350.
- 24) 名越誠・中野繁・徳田幸憲(1988): 溪流域におけるアマゴの成長に伴う生息場所および食物利用の変化, 日本国水産学会, 54(1), 33-38.
- 25) 加藤文男(1973): 伊勢湾へ降海するアマゴ

- (*Oncorhynchus rhodurus*)の生態について、魚類学雑誌, 20(4), 225-234.
- 26)木曾克裕 (1995): 本州北部太平洋岸の河川を母川とするサクラマスの生活史の研究、中央水産研究所研報, 7, 1-188.
- 27)藤岡康弘(2002): アマゴのスモルトおよび早熟個体の出現時期および体型、滋賀水試研報, 49, 51-55.
- 28)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・ますふ化場研報, 34, 1-95.
- 29)藤岡康弘(2006): ビワマスとアマゴ幼魚の成長と摂餌の関係について、滋賀水試研報, 51, 00-00.
- 30)Ishikawa T. and J. Urabe (2001): Biomass and secondary production of *Jesogammarus annandalei*, an endemic amphipod, in pelagic zone of Lake Biwa, Japan, The Shiga-Michigan Joint Symposium 2001 proceeding, ps-9-11.
- 31)Kawabata K., T. Narita, M. Nagoshi, and M. Nishino (2002): Stomach contents of the landlocked dwarf ayu in Lake Biwa, Japan, Limnology, 3(3), 135-142.
- 32)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・ますふ化場研報, 46, 1-156.
- 33)Simpson, A.L. and J.E.Thorpe (1997): Evidence for adaptive matching of appetite in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) with regular seasonal rhythms of food availability, Aquaculture, 151, 411-414.

Appendix I Number of fish found each animal

Family	Species	Japanese name	Habitat	Stage	Apr.9	Apr.21	Apr.30	May.9	May.30	Jun.7	Jul.9	Aug.13	Sep.29	Oct.15	Jan.20	Jul.25
INSECTA (昆虫綱)	Ephemeroptera (カヘロウ目)	<i>Isonychia japonica</i>	チラカヘロウ	L	A	3	4	7	1	1	1	1	7			
	<i>Baetis</i> sp.	コカゲロウ属		L	A	1	1	1	1	1	1	1	10			
	<i>Baetis</i> sp.	コカゲロウ属		E	A	2	5	2	1	1	1	1	14	12		
	<i>Baetidae</i> Gen. et sp.	コカゲロウ科		L	A	1	1	2	2	2	2	2	4			
	<i>Baetilla japonica</i>	コカゲロウ科		E	A	1	1	1	1	1	1	1	2	2		
	<i>Acentrella sibirica</i>	フタバコカゲロウ		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Baetilla</i> sp.	ミジカオフタバコカゲロウ		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Paraleptophlebia simpsoni</i>	トゲトビイロカゲロウ		L	A	1	1	3	1	1	1	1	1	1		
	<i>Paraleptophlebia simpsoni</i>	トゲトビイロカゲロウ		E	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Paraleptophlebia</i> sp.	トゲトビイロカゲロウ属		SW	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Paraleptophlebia</i> sp.	トゲトビイロカゲロウ属		L	A	1	1	2	2	2	2	2	2	2		
	<i>Heptageniidae</i> Gen. et al.	トゲトビイロカゲロウ属		E	A	1	1	3	3	3	3	3	3	3		
	<i>Heptageniidae</i> Gen. et al.	ヒラタカゲロウ科		S	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Epeorus nipponicus</i>	ヒラタカゲロウ科		L	A	1	1	2	2	2	2	2	2	2		
	<i>Epeorus nipponicus</i>	ユミモンヒラタカゲロウ		E	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Epeorus latifolium</i>	ユミモンヒラタカゲロウ		L	A	1	1	2	2	2	2	2	2	2		
	<i>Potamanthus formosus</i>	エルモンヒラタカゲロウ		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Cincticostella okumai</i>	オオクママダラカゲロウ		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Cincticostella nigra</i>	クロマダラカゲロウ		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Cincticostella</i> sp.	トウヨウマダラカゲロウ属		S	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Cincticostella</i> sp.	トウヨウマダラカゲロウ属		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Drunella sachariniensis</i>	トウヨウマダラカゲロウ属		E	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Drunella sachariniensis</i>	トウヨウマダラカゲロウ属		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Drunella sachariniensis</i>	トウヨウマダラカゲロウ属		S	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Drunella ishiyamana</i>	トウヨウマダラカゲロウ属		E	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Drunella trispina</i>	ヨシノマダラカゲロウ		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Drunella</i> sp.	ヨシノマダラカゲロウ		E	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Torleya japonica</i>	ミツゲマダラカゲロウ		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Uracanthella punctata</i>	トゲマダラカゲロウ属		S	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Ephemerellidae</i> Gen. et sp.	マダラカゲロウ科		SW	A	3	3	3	3	3	3	3	3	4		
	<i>Ephemerellidae</i> Gen. et sp.	マダラカゲロウ科		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	6		
	<i>Ephemerellidae</i> Gen. et sp.	マダラカゲロウ科		E	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Ephemerella setigera</i>	フタスジモンカゲロウ		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Ephemerella</i> sp.	モジガロウ属		A	T	5	1	2	2	2	2	2	2	2		
	<i>Gen. et spp.</i>	アカマダラカゲロウ		A	T	5	1	2	2	2	2	2	2	2		
	<i>Gen. et spp.</i>	マダラカゲロウ属		S	A	3	3	3	3	3	3	3	3	4		
	<i>Gen. et spp.</i>	マダラカゲロウ属		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	6		
	<i>Gen. et spp.</i>	フタスジモンカゲロウ		E	Mas	A	2	2	2	2	2	2	2	2		
	<i>Cryptoptera japonica</i>	モジガロウ属		Egg	Mas	A	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Nemoura</i> sp.	ノギカワゲラ		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Nemouridae</i> Gen. et sp.	オナシカワゲラ属		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Perlide</i> Gen. et sp.	オナシカワゲラ科		A	T	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Perlide</i> Gen. et sp.	カワゲラ科		A	T	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Gen. et sp.</i>	カワゲラ科		A	T	2	2	2	2	2	2	2	2	2		
	<i>Gen. et sp.</i>	カワゲラ科		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	<i>Plecoptera</i> (カワゲラ目)	カワゲラ科		L	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1		

Stratiomyidae Gen. et sp.		ミズアブ科	L	A	1				
Tabanidae Gen. et sp.		アブ科	L	A	1				
Psychodidae Gen. et sp.		チヨウハバエ科	P	A					
Trichoceridae Gen. et sp.		ガカンボダマシ科	A	T	2				
Athericidae Gen. et sp.		ナガレアブ科	L	A					
Gen. et spp.			A	T	1	6	3	8	1
Gen. et spp.			P	A	3	1		7	1
Gen. et spp.			E	A	2		1	1	6
Gen. et spp.			L	A	1	2	2	2	1
Arthropoena Cen. et sp.		トビムシ類	A	SW or T	11	3	6	2	
Symplyleona Gen. et sp.		マルトビムシ類	A	SW or T	3	5	8	1	2
Collembola (トビムシ目)			L	T	1	3	1	1	1
Unidentified insects				T	2	6	3	5	2
ARCHNIDA(真正クモ綱)		クモ類		A	2	5	1	6	1
ACARINA(ダニ目)		ミズダニ類		A	2	1	2	3	2
ISOPODA		ミズムシ		A	2		1		
AMPHIPODA				A	1	1			
DIPLOPODA		ヨコエビ科	A or L	A	1	1			
COPEPODA		アナンデールヨコエビ		A					
NEMATODA				A					
Gen. et sp.		ヤスデ類					2	18	9
Gen. et sp.		ヤカリムシ類					2		9
Erigasilus sp.		ケンミシジンコ類	A						7
Gen. et sp.		線虫類	L or A	A	3	10	1	2	1
Gen. et sp.		線虫類	A	A	6	1	2	6	1
Gen. et sp.		条虫	A	A	2		1	6	4
Gen. et sp.		ハリガネムシ							1
Oligochaeta Gen. et sp.		寶毛類							
Gyrinus chinensis		ヒラマキミズマイマイ							
Pisces Gen. et sp.		魚類の鱗							
Biwa salmon's organ?		ビワマス組織片							
Plecoglossus altivelis		アユ							
plant materials		植物片							
plant seed		種子							
Sand		砂							
Unidentified materials		未同定及び残さ							
									1

Stage: L: Larva, A: Adult (imago), E: Exuvium, S: Subimago, P: Pupa, C: Cocoon, LC: Larval case
Habitat: A: Aquatic, SW: Surface of Water, T: Terrestrial

