原 著 [Original article]

白樺湖における生物操作に伴う移入種オオクチバスの食性変化

河鎮龍^{1) 2)}, 伊澤智博¹⁾, 北野聡³⁾, 永田貴丸⁴⁾, 坂本正樹²⁾, 花里孝幸¹⁾

**Dietary changes in an introduced largemouth bass (*Micropterus salmoides*)
with biomanipulation in Lake Shirakaba**

Jin-Yong Ha^{1) 2)}, Tomohiro Izawa¹⁾, Satoshi Kitano³⁾, Takamaru Nagata⁴⁾, Masaki Sakamoto²⁾, Takayuki Hanazato¹⁾

Abstract

Many studies have reported feeding habits of the introduced largemouth bass, *Micropterus salmoides*, associating their presence with ecological impacts on native prey communities. However, few studies have been conducted on the dietary changes of the bass after exploitation of the native communities. In this study, we investigated the feeding habits of an introduced largemouth bass population in Lake Shirakaba, in which biomanipulation substantially depressed a planktivorous fish population and, in-turn, increased the meso-zooplankton density. Following the manipulation, the bass population shifted its diet from the planktivorous fish to the meso-zooplankton. Although the ontogenetic niche shift from planktivory to piscivory has been frequently reported in this species, few studies have reported that largemouth bass adults show strong reliance on zooplankton prey. A possible mechanism for dietary changes in this population is a flexible response to food availability in changing prey communities.

Keywords: *Micropterus salmoides*, *Daphnia galeata*, stomach contents, planktivory

和文摘要

外来種であるオオクチバスの食性は、在来の魚類やエビ類、水生昆虫に対する捕食影響と関連づけて報告されることが多い。しかし、これらの餌生物が減少した後のオオクチバスの食性変化に関する知見は少ない。長野県白樺湖では、2000年から水質浄化を目的とした生物操作（Biomanipulation）が実施され、それまでオオクチバスの主要な餌となっていた小型魚類（主にワカサギ）が激減した。2009年にオオクチバスの食性を再調査したところ、成魚の主餌が動物プランクトン（カブトムジンコやノロ）に変化していることが明らかとなった。個体成長に伴ってオオクチバスが動物プランクトンから魚類に食性をシフトすることはよく知られているが、成魚がプランクトン食に強い依存性を示すという報告は限定的で

¹⁾ 信州大学山岳科学総合研究所 〒392-0027 長野県諏訪市湖岸通り5-2-4 Institute of Mountain Science, Shinshu University, 5-2-4 Kogandori, Suwa, Nagano 392-0027, Japan

²⁾ 富山県立大学工学部環境工学科 〒939-0398 富山県射水市黒河5180 Department of Environmental Engineering, Toyama Prefectural University, 5180 Kurokawa, Imizu, Toyama 939-0398, Japan

³⁾ 長野県環境保全研究所 〒381-0075 長野県長野市北郷2054-120 Nagano Environmental Conservation Research Institute, 2054-120 Kitago, Nagano 380-0944, Japan

⁴⁾ 滋賀県琵琶湖環境科学研究センター 〒520-0022 滋賀県大津市柳が崎5-34 Lake Biwa Environmental Research Institute, 5-34 Yanagasaki, Otsu, Shiga 520-0022, Japan

ある。本湖における生物操作前後の比較から、オオクチバスはプランクトン食魚の減少とそれに伴う動物プランクトンの増加に柔軟に対応して食性を変更した可能性が示唆された。

キーワード：オオクチバス、カブトミジンコ、胃内容物、食性変化、プランクトン食

(2014年6月10日 受付：2015年2月5日 受理)

はじめに

外来生物の意図的・非意図的な導入によって、水界生態系の既存の生物群集が深刻な被害を受けていることがたびたび報告されている(川合ら, 1980; 松井, 2009)。中でも、オオクチバス (*Micropterus salmoides*) は新たに侵入・定着した際の被害程度が大きいことなどから、日本の侵略的外来種ワースト100に指定されている(村上・鷺谷, 2002)。オオクチバスは魚食魚として知られているが、その食性には柔軟性があり、日本ではヨシノボリ類やワカサギ (*Hypomesus nipponensis*) などの魚類に加え、エビ類、昆虫類など幅広い生物分類群への食害に関する報告がある(滋賀県水産試験場, 1989; 淀・木村, 1998; 長野県水産試験場, 2002; 淀・井口, 2004; 武居, 2006; 中村, 2009)。

本研究で調査対象とした長野県白樺湖 (36 ha, 最大水深9.1 m) では、密放流によって1985年には既にその存在が確認されていた(長野県水産試験場, 2002)。白樺湖は1946年に農業用温水溜池として作られた人造湖であり、生息する魚類は公式・非公式を問わずほとんどが放流によって定着したものである。この湖では、2000年に湖水の透明度改善を目的とした生物操作 (Biomaniipulation) が行われ、その前後で生態系構造が大きく変化した (Ha et al., 2013)。具体的には、過剰に増えた植物プランクトンの増殖を抑制するため、大型ミジンコ種のカブトミジンコ (*Daphnia galeata*, 体長1.5 mm程度) を放流した。また、生物操作以前に数多く生息していたワカサギがカブトミジンコの増殖を抑制することから、ワカサギの捕食者としてニジマス (*Oncorhynchus mykiss*) の稚魚5000-8000尾を2000年から2003年まで毎春1回、放流した。白樺湖の透明度は生物操作実施当初、平均2 m程度だったが、2005年には平均3 mを越えるようになった (Ha et al., 2013)。一方で、沿岸帯では透明度の上昇に伴い、コカナダモ (*Elodea nuttallii*) を中心とする水草帯が広がった。

白樺湖では、生物操作の実施によって、湖の食物網構

造が大きく変化した。特に、オオクチバス成魚の主要な餌となる小型魚類 (特にワカサギ) の現存量は激減したが、オオクチバスの現存量は現在もなお高いまま維持されている。オオクチバスが利用可能な小型魚類が少ない環境では、個体成長に伴う魚食へのニッチシフトが遅れることや、成魚が大型甲殻類 (エビやザリガニ) などに依存することがある (García-Berthou, 2002)。また、米国ミシガン州アッパー半島のピーター湖とポール湖では、オオクチバス成魚がミジンコ類を捕食しており、プランクトンへの餌選択性はオオクチバスの個体群密度が高いときに強くなることが報告されている (Hodgson and Kitchell, 1987)。したがって、白樺湖においても、オオクチバスが動物プランクトンや水生昆虫などを捕食することで、個体群を維持している可能性がある。

日本ではオオクチバスが侵入・定着した多くの水域で駆除が試みられているが、成功例は多くない (全国内水面漁業協同組合連合会, 2008)。その理由として、駆除に費やす人員や資金の不足、地形等の条件による漁法の制限、多魚種の混獲の多さが挙げられる一方、環境変動に応じた食性の柔軟性など本種の生態的要因の可能性も指摘されている (淀・井口, 2004)。したがって、オオクチバスの摂餌生態を明らかにすることは、侵略的外来種の適応戦略の解明にもつながり、湖沼生態系保全の面でも重要な意味を持つ。本研究では、生物操作によってオオクチバスの食性がどのように変化したのか調べるため、生物操作前後 (1999-2000年と2009年) における本魚の食性を比較した。

方 法

調査地点とオオクチバスの餌環境

1999-2000年と2009年に白樺湖内の2地点 (St.1, St.2) において調査を行った (Fig.1)。St.1は比較的浅い沖帯 (水深3 m)、St.2は最も深い地点 (水深7.5 m) である。調査時、各地点では水温と透明度の計測が行われた。また、オオクチバスの餌となりうる湖水中の動物プランクトン種組

Fig. 1. The map of Lake Shirakaba. Meshed areas indicate submerged plant coverage in 2009.

図1. 長野県白樺湖の調査地図。2009年に沈水植物帯が被覆する水面をメッシュで示す。

成と季節動態を調べた。動物プランクトンは湖底から水面までプランクトンネット（口径30 cm, 目合200 μ m）を鉛直曳きして定量的に採集した。採集した動物プランクトンは4%ショ糖ホルマリン（Haney and Hall, 1973）で固定した後、顕微鏡下で可能な限り下位の分類群まで同定し、分類群毎に密度を算出した。動物プランクトン以外の餌生物については定量採集を行わなかった。

1999-2000年の魚類採集とオオクチバスの胃内容解析

魚類採集はSt.1, およびその周囲を中心に1999年8月と2000年6, 8, 9月に計4回行われた。このうち、2000年9月の調査はオオクチバス幼魚の食性調査を目的としたため、全長10 cm以下の個体のみを捕獲対象とした。採集は、タモ網（目合3.0 mm）、投網（目合5 mm, 12 mm）、刺網（目合7 mm, 38 mm）、小型曳網（目合8 mm, 口径80 cm, 返付袋網3層5 m, 袖網6 m）、大型曳網（目合36 mm, 網丈3 m, 網幅50 m）、ならびに、釣りを併用した。オオクチバスの胃内容物の解析には魚体の損傷が少ない131個体を用いた。全長20 cm以上の個体については、50%ホルマリン水溶液を腹腔内に注入した後、10%ホルマリン水溶液で固定した。全長20 cm未満の個体は直接10%ホルマリン水溶液につけ固定した。その後、これらの個体を実験室で解剖し、胃内容物を取りだして顕微鏡下で観察した。胃内の餌生物を動物プランクトン、水生昆虫、ワカサギ（*Hypomesus nipponensis*）、モツゴ（*Pseudorasbora parva*）に分け、空胃率（VI）と餌生物

ごとの餌料出現率（%F）を以下のように算出した。

$$VI = \frac{\text{空胃個体数}}{\text{全個体数}} \times 100$$

$$\%F = \frac{\text{ある生物を捕食していた個体数}}{\text{総個体数} - \text{空胃個体数}} \times 100$$

2009年の魚類採集とオオクチバスの胃内容解析

魚類採集と食性の調査はSt.1, St.2の2地点において、2009年5月から10月にかけて隔週で行われた。それぞれの地点において、ボート上から10回、投網（目合3.1-5.0 mm）を投げて魚類を捕獲した。捕獲した魚類はその場で氷水に漬けて研究室に持ち帰った。オオクチバスについては全長（TL, cm）、標準体長（SL, cm）、湿重量（BW, g）を測定し、肥満度（ $BW / TL^3 \times 1000$ ）を計算した。測定したサンプルは胃内容物の解析に用いるまで冷凍保存した。オオクチバスを解凍後、解剖して胃内容物を取り出し、実態顕微鏡下で餌生物の同定、計数、体サイズの測定を行った。同定は可能な限り下位の分類群まで行ったが、最終的に6つ（カブトミジンコ、ノロ（*Leptodora kindtii*）、ユスリカ類、その他水生昆虫、陸生昆虫、魚類）の分類群に分けた。胃内容物の観察結果をもとに、空胃率（VI）と餌生物ごとの餌料出現率（%F）を算出した。

また、餌料個体数比（%N）、餌料重量比（%W）をそれぞれ以下の式で算出した。

$$\%N = \frac{\text{ある生物の胃中での個体数}}{\text{胃中の生物総個体数}} \times 100$$

$$\%W = \frac{\text{ある生物の胃中での重量}}{\text{胃中の生物総重量}} \times 100$$

魚類以外の餌生物の乾燥重量は、白樺湖で別途採集した一定数のサンプルの乾燥重量をもとに個体あたり平均重量を算出した（Table 1）。魚類については、消化が進み乾燥重量の測定が不可能だったため、別の池で採集した潜在的餌種であるモツゴ14個体（体長3.7 cmから10.2 cm）の体長と乾燥重量の回帰式を用い、オオクチバス胃内の餌魚の体長から計算した値を用いた。

生殖腺重量指数を基に求めた白樺湖のオオクチバスの成熟サイズは、オスが13.5 cm、メスは15.5 cmであることが、前年度（2008年度）に実施された駆除調査から明らかになっている（長野県水産試験場諏訪支場・川之

Table 1. Average individual masses of food items and overall diet composition in terms of frequency of occurrence (%F), numerical composition (%N), and weight composition (%W) for the largemouth bass population of Lake Shirakaba in 2009.

表1. 各生物の個体あたり平均重量 ($\mu\text{g inds.}^{-1}$) と2009年における白樺湖のオオクチバス個体群の餌料出現率 (%F), 餌料個体数比 (%N), 餌料重量比 (%W) および餌料重要度指数 (IRI).

Food type	Average mass ($\mu\text{g inds.}^{-1}$)	%F	%N	%W	IRI
<i>Daphnia galeata</i>	14.0	83.7	88.1	45.2	11149.8
<i>Leptodora kindtii</i>	57.5	50.0	8.6	18.1	1332.7
Chironomids	242	91.8	2.9	8.9	1085.4
Aquatic insects	200	48.0	0.3	3.4	176.5
Terrestrial insects	1000	20.4	0.1	3.7	77.2
Fish	1.8-193.1	3.1	< 0.1	20.8	63.7

辺, 私信)。そのため, この値を基準に3つのサイズ階級(階級1: $TL < 12\text{ cm}$, 階級2: $12.0 \leq TL < 16\text{ cm}$, 階級3: $16.0\text{ cm} \leq TL$)に分けた。オオクチバスのサイズ階級と各餌生物への依存度の関係を調べるために, 餌料重要度指数 (IRI) を以下の式で求めた (Pinkas et al., 1971)。

$$IRI = (\%N + \%W) \times \%F$$

各餌生物について算出したIRIを用い, それぞれの相対値 (%IRI) を次式で計算した (Cortes, 1977)。

$$\%IRI = \frac{\text{ある生物のIRI}}{\text{胃中の生物の総IRI}} \times 100$$

結 果

環境要因と動物プランクトン群集

1999年から2000年の湖水の透明度は春から秋の期間

において130 cmから345 cmの間で変動した (平均値 $\pm$ 標準誤差 = $212 \pm 13\text{ cm}$)。動物プランクトン群集においては, ハネウデワムシ (*Polyarthra* spp.) やネズミワムシ (*Trichocerca* spp.) に代表されるワムシ類が優占しており, 枝角類では小型種のゾウミジンコ (*Bosmina longirostris*) と中型種のコロミジンコ (*Holopedium gibberum*) が優占していた。また, 体長10 mmほどの捕食性動物プランクトンであるノロが生息し, 6月をピークに個体群を形成していた (Table 2)。

2009年の透明度は200 cmから535 cmの間で変動し, 平均値 $\pm$ 標準誤差は $324 \pm 36\text{ cm}$ であった。動物プランクトン調査ではSt. 1, St. 2ともにカブトミジンコが年間を通じて優占しており, 特に春から夏期にかけて個体群が増大した (Fig. 2a)。密度はケンミジンコ類がカブトミジンコに次いで高かった。これらの他にゾウミジンコや, ハネウデワムシに代表されるワムシ類も見られた。また, ノロは2000年と同様に6月に密度が増加した。

Table 2. Seasonal changes in the zooplankton density in Lake Shirakaba during 1999-2000.

表2. 1999-2000年における白樺湖の動物プランクトン密度の季節変化。

Zooplankton (10^3 inds. m^{-2})	Date 1999		Date 2000					
	3-Aug	17-Aug	14-Jun	28-Jun	8-Aug	23-Aug	6-Sep	2-Sep
<i>B. longirostris</i>	286.4	13.3	0	0	485.0	25.5	58.0	79.0
<i>H. gibberum</i>	0	0	7.5	65.42	0	0	0	0
<i>L. kindtii</i>	0	0.8	3.7	0.2	0	0.4	0.6	0
Calanoida *	4.4	9.5	4.6	2.5	0	0	3.5	0
Cyclopoida *	30.4	3.3	7.5	0	83.0	6.0	12.5	8.5
Copepod nauplii	98.5	53.7	171.7	22.9	133.0	38.5	41.5	18.5
<i>Polyarthra</i> spp.	4563.3	569.6	384.6	103.3	5398.5	1834.0	1121.5	1772.0
<i>Keratella</i> spp.	646.3	431.7	191.3	8.8	298.5	1975.0	483.0	395.0
<i>Trichocerca</i> spp.	1103.3	230.4	217.5	14.2	2426.0	809.0	86.5	182.5

* adults and copepodid stage

白樺湖における生物操作に伴う移入種オオクチバスの食性変化

Fig. 2. Seasonal changes in (a) the population density of *D. galeata* and *L. kindtii* as the primary food source for the largemouth bass population of Lake Shirakaba and (b) the numerical composition (%W) in 2009. Food items were classified into six taxonomic groups: *D. galeata*, *L. kindtii*, chironomid larvae, other aquatic insects, terrestrial insects, and fishes.

図2. 2009年における白樺湖のオオクチバス個体群の (a) 主要餌品目であるカブトミジンコとノロの個体群密度と (b) 餌料重量比 (%W) の季節変動。餌品目は6つの分類群 (カブトミジンコ, ノロ, ユスリカ幼生, その他の水生昆虫, 陸生昆虫, 魚類) に類別された。

採集魚類の種組成とオオクチバスの食性

1999-2000年の4回の漁獲調査では、全長10 cmを越える魚類が合計156個体捕獲された。そのうち80.1%がオオクチバスで、次いでゲンゴロウブナ (*Carassius cuvieri*) が5.8%, コイ (*Cyprinus carpio*) が3.8%, ウグイ (*Tribolodon hakonensis*) が3.8%, ニジマスが2.3%, イwana (*Salvelinus leucomaenis*) が1.9%, アマゴ (*Oncorhynchus masou ishikawae*) が1.3%, シナノユキマス (*Coregonus lavaretus maraena*) が0.6%となっていた。一方、全長が10 cm以下の魚類547個体では、80.4%がワカサギで、オオクチバスが12.4%, モツゴが6.8%, ヨ

シノボリ類 (*Rhinogobius* spp.) が0.4%であった。4回の漁獲調査におけるオオクチバスの平均全長 ± 標準誤差 (標本数) は、1999年8月に16.4 ± 5.3 cm (n = 39), 2000年6月に13.7 ± 0.3 cm (n = 29), 8月は22.3 ± 5.5 cm (n = 17) であった。全長10 cm以下のオオクチバス幼魚のみを対象とした9月は、6.5 ± 1.2 cm (n = 38) であった。調査期間全体を通じて胃内容物には、魚類 (ワカサギ, モツゴ), 水生昆虫 (イトトンボ類幼虫, カワゲラ幼虫, ユスリカ幼虫), 動物プランクトン (ノロ, シダ (*Sida crystallina*)) が観察された。餌料出現率 (%F) は高い順にワカサギ (71.4%), 水生昆虫 (37.3%), モ

ツゴ (4.0%), 動物プランクトン (2.4%) であった。ただし、胃内容物組成は季節やオオクチバスの体サイズによって異なり、2000年6月の採集個体や全長10 cm以下の個体では水生昆虫の割合が比較的高かった。

2009年の漁獲調査では、合計100個体が捕獲された。そのうちの99個体がオオクチバスで、残りの1個体は全長22.5 cmのフナ類であった。それらの個体はすべてSt. 1で採集されたものである。St. 2ではオオクチバスを眼で確認することはできたが、水深が深く投網では捕獲できなかった。オオクチバス捕獲数は日によってばらつきがあるが、捕獲期間を通じて全長7.8-26.0 cmの個体が得られた。各月の平均全長 ± 標準誤差 (標本数) は、5月に15.8 ± 1.4 cm (n = 13), 6月に15.2 ± 1.0 cm (n = 14), 7月に14.6 ± 0.6 cm (n = 28), 8月に11.3 ± 0.4 cm (n = 6), 9月に12.4 ± 0.2 cm (n = 27), 10月は12.5 ± 0.5 cm (n = 11) であった。全標本の平均湿重量 ± 標準誤差は40.0 ± 3.0 gであった。これらに基づいて算出した肥満度は、個体間で14.9から30.4まで変異し、平均 ± 標準誤差は20.8 ± 0.3だった。総捕獲個体数99のうち、空胃個体は7月10日に捕獲した1個体のみだった。胃中の餌生物は同定可能な状態のものが多かったが、餌種数は多くなかった。主に捕食されていた餌生物はカブトミジンコとノロで、その他には水生昆虫 (ユスリカの幼虫と蛹, トンボ幼虫, ミズムシ) や陸生昆虫 (ハエやアブなど) が観察された。しかし、カブトミジンコとノロ以

外の動物プランクトン (ケンミジンコ類, ゴウミジンコ, ワムシ類など) は全く観察されなかった。魚類は胃内から合計3個体観察されたが、そのうちの1個体は体長が10 cm程度の消化が進んだオオクチバス幼魚で、他の2個体については同定できなかった (体長1-3 cmの細身の魚)。餌料出現率 (%F) が特に高かったのはユスリカ (幼虫と蛹) の91.8%とカブトミジンコの83.7%で、ノロ (50.0%) や水生昆虫 (48.0%, ユスリカを除いた値) も比較的高かったが、魚類は3.1%と低い値を示した (Table 1)。

各生物群の餌料重量比 (%W) は季節ごとに変動しており、6月から9月にはノロやイトトンボ幼虫が頻繁に観察された (Fig. 2b)。ユスリカとカブトミジンコは全採集期間を通じて胃内容物中に確認できた。特に、7月以降は%Wの60%以上を動物プランクトン (カブトミジンコとノロ) が占めていた。

2009年に捕獲した全オオクチバスの胃内容物中では、餌料個体数比 (%N), 餌料重量比 (%W) とともにカブトミジンコの値が最も高かった (Table 1)。これに次いで餌料重量比 (%W) が高かったのは魚類 (20.8%) とノロ (18.1%) だった。2009年におけるオオクチバスの餌料重要度指数 (IRI) はカブトミジンコが最も高い値 (11149.8) を示した。オオクチバスのサイズ階級別に%IRIを算出したところ、階級1と2でカブトミジンコが80%以上と高い値を示し、階級3ではノロの値が48%と

Fig. 3. Percent index of relative importance (%IRI) for each food item at three size classes (class 1: TL < 12 cm, class 2: 12.0 ≤ TL < 16 cm, class 3: 16.0 cm ≤ TL) of the largemouth bass population of Lake Shirakaba in 2009.

図3. 2009年における白樺湖のオオクチバス個体群の3つの体サイズ階級 (階級1: TL < 12 cm, 階級2: 12.0 ≤ TL < 16 cm, 階級3: 16.0 cm ≤ TL) が利用する各種餌品目の餌料重要度指数 (%IRI)。

Fig. 4. Ontogenetic pattern of zooplanktivory for the largemouth bass population of Lake Shirakaba in 2009.

図4. 2009年における白樺湖のオオクチバスの個体成長に伴う動物プランクトン食性（餌料重量比で表示）のパターン。

最も高かったが、ユスリカ(22%)とカブトミジンコ(17%)も比較的高い値を示した (Fig 3)。オオクチバスの全長と動物プランクトン（カブトミジンコとノロを合算）の %Wをみると、値が高いのは20 cm未満の個体だった (Fig. 4)。一方で、全長が20 cm以上の個体は動物プランクトンを捕食していなかった。

考 察

白樺湖では、肉食魚であるニジマスの移入によるワカサギ個体数の減少と中型動物プランクトンの増加に伴い、オオクチバスの主な餌生物がワカサギからカブトミジンコやノロに変化した。生物操作実施前の1999-2000年に捕獲したオオクチバスの胃内容物中の餌料出現率はワカサギの71.4%が最も高く、動物プランクトンは2.4%と非常に低い値を示した。この結果は、これまでによく知られているオオクチバスの食性と一致しており、白樺湖の下流に位置する諏訪湖でも同様の魚食傾向がみられた (武居, 2006)。一方、生物操作実施後の2009年に餌料出現率の値が高かったのはユスリカやカブトミジンコだった (Table 1)。餌料重量比は5月に魚類の値が約80%と高くなったが (Fig. 2b)、これはその日に捕獲したオオクチバス13個体中の1個体（全長26 cm）が10 cm (193.1 mg)の魚を捕食していたため、餌料重量比を底上げた効果によるものである。

サイズ階級別に %IRI を指標として各種餌料の重要度をみると階級1と2でカブトミジンコ、階級3ではノロ

の値が最も高かった (Fig 3)。動物プランクトンに偏った食性は体長18.7cmの大型個体からも認められた (Fig. 4)。一般的なオオクチバスの成熟サイズはメスが全長24 cm前後とされ (滋賀県水産試験場, 1989)、白樺湖近傍の女神湖では全長17 cmと報告されている (河野, 2008)。しかし、白樺湖では、オオクチバスの成熟サイズがオスは13.5 cm、メスは15.5 cmである (長野県水産試験場諏訪支場・川之辺, 私信)。このことから、白樺湖には成熟後も動物プランクトンに依存している個体が多いことがわかる。

Hodgson and Kitchell (1987) は、オオクチバスが移入された米国ミシガン州アッパー半島のピーター湖とポール湖で成魚（全長11.5-32.9 cm）がミジンコ類を捕食していることを報告している。しかし、他の多くの湖沼では、プランクトン食は幼魚のみで観察されている。ケニアのナイバシャ湖で動物プランクトンを主な餌とするのは尾叉長が8 cm未満の個体で、8-26 cmの個体はミズムシやユスリカなどの水生昆虫、26 cm以上の個体でザリガニを選択的に捕食していることが報告されている (Hickley et al., 1994)。同様に、スペインのパニユラス湖では、尾叉長が2.5 cm未満の個体がミジンコ類などの動物プランクトンを主な餌としている (García-Berthou, 2002)。日本では、舟橋ら (2003) が皇居日比谷濠における調査結果から、オオクチバスのプランクトン食は体長6 cm以下の幼魚に限られると報告している。また、琵琶湖では体長3 cm以上の個体の胃内からは動物プランクトンが確認されない (滋賀県水産試験場, 1989)。このように、

成熟個体が魚類やエビ類でなく動物プランクトンに依存するという例は極めて珍しい。

2009年の標本では、胃内容物中における魚類の出現頻度は3%で、他の多くの湖沼（琵琶湖 %F = 58%: 滋賀県水産試験場, 1989; 青蓮寺湖 %F = 82%, 西の湖 %F = 48%: 淀・木村, 1998; 榛名湖 1997年 %F = 48-67%: 久下ら, 2004）と比較して著しく低かった。白樺湖においてオオクチバスの魚食への依存性が低い原因として、この湖の魚類組成が関係していると考えられる。2008年に外来魚駆除の目的で行われた調査では、オオクチバスの他にニジマス、シナノユキマス、ウグイ、フナ類が認められたが、ワカサギは全く捕獲されなかった（川之辺・細江, 2010）。成長に伴うオオクチバスの魚食へのニッチシフトの有無や時期は、生息環境において利用可能なサイズの魚類を得られるか否かに依存する（McCammon et al., 1964; Azuma and Motomura, 1998; García-Berthou, 2002）。1999-2000年において白樺湖のオオクチバスの主要餌種であったワカサギが2009年時点でほとんど生息せず、魚食へのニッチシフトが起こらなかったと考えられる。カブトミジンコは2000年に生物操作の一環で導入され、2003年以降は動物プランクトン群集内の優占種となった（Ha et al., 2013）。オオクチバスは環境中に豊富に存在するカブトミジンコを捕食していたが、夏季にはよりサイズの大きいノロやトンボ幼生も多く捕食していた（Fig. 2b）。ピーター湖とボール湖では、オオクチバスの成魚密度が高い1980年にミジンコ食への依存度が高かったが、冬季減耗（winter-kill）で成魚個体群密度が半減した1981年には、よりサイズの大きな水生昆虫やオオクチバス幼魚を選択するようになった（Hodgson and Kitchell, 1987）。つまり、オオクチバス成魚は種内競争によって最適な餌が不足した環境下でミジンコ類を代替的な餌として利用するようになったと考えられる。また、ミジンコ食に依存していた1980年よりも、他の餌を多く捕食していた1981年の方が成魚の成長速度が高くなっていたことから、ミジンコ類を積極的に選択していたとは考えにくい。

白樺湖のオオクチバスにとって、体の小さな動物プランクトンが捕食しやすい餌なのかは不明である。白樺湖のオオクチバスの肥満度（平均± SE）は20.8 ± 0.3で、魚類を主な餌とする山梨県精進湖の個体群（魚類の%IRIが30.5-93.3%）の肥満度（7.6-29.7；角田ら, 2010）と比較して必ずしも低いとはいえない。しかし、白樺湖のオオクチバスの成熟サイズ（オスが全長13.5 cm, メスは15.5 cm）が魚類の餌料出現率が高い湖（例：琵琶

湖ではメスの成熟サイズが24 cm前後、滋賀県水産試験場, 1989）よりも小さいことから、プランクトン食が成熟個体の小型化の一因となっている可能性は捨てきれない。白樺湖の上流に位置する女神湖においてもメスの成熟サイズが全長17 cmと小さいが、白樺湖と同様に餌となる小型魚類が少ない（河野, 2008）。女神湖や白樺湖の下流に位置する諏訪湖については、成熟サイズが明らかになっていないが、高い生殖腺重量指数を示すオスは標準体長20 cm以上の個体である（武居, 2006）。白樺湖では、動物プランクトンの種組成や密度に変動はあるものの、年間を通じて湖内全域に分布しているため、安定的に存在する餌資源となりうる（Table 2, Fig. 2a）。実際、2009年に捕獲した全99個体の空胃率は1.0%で、ワカサギの生息数が多かった1999-2000年の11.3-29.1%よりも著しく低かった。また、一般的な湖沼で空胃率が上昇する秋期においてさえ（吉沢ら, 1979; 舟橋ら, 2003; 中村, 2009）、白樺湖のオオクチバスでは空胃率が低かった。低い空胃率は、動物プランクトンを安定的に利用していたことによる。

白樺湖において、生物操作の実施は水質改善に大きく貢献した（Ha et al., 2013）。植物プランクトンを減少させることを目的とした生物操作では、その過程でプランクトン食魚を減らす必要がある。しかし、本研究から明らかになったように、オオクチバスは柔軟に食性を変える能力を有していた。白樺湖では、プランクトン食魚が減ったことで空いたニッチをオオクチバスが埋めていた。生物操作を目的として導入したカブトミジンコに対する捕食圧が高すぎれば、水質への影響も懸念される。今後、カブトミジンコの個体群動態に及ぼすオオクチバスの捕食影響を定量的に評価する必要があるだろう。

謝 辞

白樺湖のオオクチバスの調査に関し、データの提供を頂いた川之辺素一氏、築坂正美氏（長野県水産試験場）の各氏に深く感謝いたします。また、調査にあたり白樺湖観光センターの方々には多くの協力を頂きました。

文 献

Azuma, M. and Y. Motomura (1998): Feeding habits of largemouth bass in a non-native environment: the case of a small lake with bluegill in Japan. *Environmental Biology of Fishes*. 52: 379-389.

- Cortes, E. (1977): A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 726-738.
- 舟橋信行・鈴木緑・内田直樹・河野博・茂木正人・邑井徳子・今井仁・久保田正秀 (2003): 皇居日比谷濠におけるオオクチバス稚魚幼魚の食性と形態の変化, *Journal of Tokyo University of Fisheries*, 90: 1-11.
- García-Berthou, E. (2002): Ontogenetic diet shifts and interrupted piscivory in introduced largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *International Review of Hydrobiology*, 87: 353-363.
- Ha, J. Y., M. Saneyoshi, H. D. Park, H. Toda, S. Kitano, T. Homma, T. Shiina, Y. Moriyama, K. H. Chang and T. Hanazato (2013): Lake restoration by biomanipulation using piscivore and *Daphnia* stocking; results of the biomanipulation in Japan. *Limnology*, 14: 19-30.
- Haney, F. J. and D. J. Hall (1973): Sugar-coated *Daphnia*: a Preservation Technique for Cladocera. *Limnology and Oceanography*, 18: 331-333.
- Hickley, P., R. North, Muchiri S. M. and D. M. Happer (1994): The diet of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in Lake Naivasha, Kenya. *Journal of Fish Biology*, 44: 607-619.
- 久下敏宏・信澤邦宏・舞田正志 (2004): 群馬県榛名湖におけるオオクチバスの生息尾数推定と食性. 水産増殖, 52: 73-80.
- Hodgson, J. R. and J. F. Kitchell (1987): Opportunistic foraging by largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *American Midland Naturalist*, 118: 323-336.
- 角田裕志・満尾世志人・大平充・千賀裕太郎 (2010): 山梨県精進湖内の異なる生息環境間におけるオオクチバスの食性比較. 環境情報科学論文集, 24: 405-410.
- 川合禎次・川那部浩哉・水野信彦 (1980): 日本の淡水生物「侵略と攪乱の生態学」, 東海大学出版会, 東京.
- 川之辺素一・細江昭 (2010): 白樺湖における外来魚駆除. 長野県水産試験場事業報告 平成20年度: 14.
- 河野成美 (2008): 外来魚駆除湖沼 (女神湖) におけるオオクチバスの産卵実態. 長野県水産試験場研究報告, 10: 44.
- 松井正文 (2009): 外来生物クライシス. 小学館, 東京.
- McCammon, G. W., D. LaFauce and C. M. Seeley (1964): Observations on the food of fingerling largemouth bass in Clear lake, Lake County, California. *California Fish and Game*, 50: 158-169.
- 村上興正・鷺谷いづみ (2002): 日本の侵略的外来種ワースト100. 外来種ハンドブック, 日本生態学会編, 362-363. 地人書館, 東京.
- 長野県水産試験場 (2002): ブラックバス問題を考える～ブラックバス等の湖沼河川への影響調査報告書～. 長野県.
- 中村雅彦 (2009): 上越教育大学構内の池に生息するオオクチバス *Micropterus salmoides* 食性. 上越教育大学研究紀要, 28: 219-225.
- Pinkas, L., M. S. Oliphant and I. L. K. Iverson (1971): Food habitats of albacore, bluefin tuna, and bonito in California water. *California Department of Fish and Game, Fish Bulletin*, 152: 1-105.
- 滋賀県水産試験場 (1989): 昭和60-62年度オオクチバス対策総合調査研究報告. 滋賀県水産試験場報告, 40: 1-92.
- 武居薫 (2006): 諏訪湖のオオクチバスの定着初期における生態. 長野県水産試験場研究報告, 8: 22-30.
- 淀太我・木村清志 (1998) 三重県青蓮寺湖と滋賀県西の湖におけるオオクチバスの食性. 日本水産学会誌, 64: 26-38.
- 淀太我・井口恵一朗 (2004): バス問題の経緯と背景. 水研センター研報, 12: 10-24.
- 吉沢和俱・堀賢平・茂木実・高柳芳夫・小林茂・手島千里・信沢邦宏・佐藤敦彦 (1979): 温水性魚食魚 (オオクチバス) の資源生態学的研究 - I 大塩貯水池, 神流川におけるオオクチバス (*Micropterus salmoides* (Lacepede)) の食性を中心とした生態について (第一報) (昭和53年度淡水水族委託調査事業), 群馬県水産試験場報告, 28: 41-64.
- 全国内水面漁業協同組合連合会 (2008): 外来魚駆除の取り組み 全国内水面漁業協同組合連合会しらべ (平成20年度緊急・広域外来魚等対策事業).