原著 [Original article]

北海道千歳川水系におけるオオエゾヨコエビとトゲオヨコエビの分布

草野 晴美¹⁾・伊藤 富子²⁾

Distribution of freshwater amphipods, *Jesogammarus jesoensis* and *Eogammarus kygi*, in the Chitosegawa River system, Hokkaido, northern Japan

Harumi KUSANO¹⁾ and Tomiko ITO²⁾

Abstract

We studied the distribution of freshwater amphipods in the water system of the Chitosegawa River, showing that *Eogammarus kygi* (Derzhavin) inhabits the river itself, *Jesogammarus jesoensis* (Schellenberg) its tributaries, and *Sternomoera yezoensis* (Uéno) spring-fed brooks. In addition, an intensive study of *E. kygi* and *J. jesoensis* in the Naibetsugawa River, a tributary of the Chitosegawa, showed that (1) the distribution boundary of the two species was clear with little overlap, (2) there was a significant difference in the biomass of salmon carcasses between the waters upstream and downstream of the boundary, and (3) animal fragments, especially of amphipods, were observed more frequently in the gut of *E. kygi* than in that of *J. jesoensis*. Based on these facts, we discussed three probable explanations for the distribution of the two species, i.e., (1) *E. kygi* extended its distribution from the lower to the upper reach of the Chitosegawa previously inhabited by *J. jesoensis*, (2) *E. kygi*, which feeds more often on animal detritus, inhabits the area where salmon carcasses are available, driving *J. jesoensis* away to areas where they are not, and (3) each species inhabits its own exclusive area due to some direct interspecific interactions, such as predation.

Key words : Amphipod, freshwater, distribution, food habits, salmon carcasses, interspecific relation

摘 要

北海道千歳川水系における淡水性ヨコエビの分布を調べたところ、本流にはトゲオヨコエビ *Eogammarus kygi* (Derzhavin)、支流にはオオエゾヨコエビ *Jesogammarus jesoensis* (Schellenberg)、湧水源流付近にはエゾヨコエビ *Sternomoera yezoensis* (Uéno) が生息していることがわかった。また千歳川支流のひとつ、内別川におけるオオエゾヨコエビとトゲオヨコエビの調査から、(1) 2種の分布は、隣接するにも関わらず重複が少なく、分布境界が明瞭であること、(2) その分布境界の上流と下流で河川の物理的な環境に差異は見られないが、産卵後サケ死体の現存量に有意な差が認められること、(3) 2種とも消化管に植物質、動物質の餌を含むが、トゲオヨコエビの方がオオエゾヨコエビより動物質の餌、特にヨコエビ破片を含んでいる頻度が高いこと、が明らかになった。これらの結果から、オオエゾヨコエビとトゲオヨコエビの分布を決めている要因について、(1) トゲオヨコエビが千歳川下流から遡上することによってオオエゾヨコエビよりあとから上流域へ分布を広げた、(2) トゲオヨコエビは動物性の餌資源をより多く必要とするためサケ遡上区域（産卵後サケ死体の分布）と重複するように分布し、オオエゾヨコエビは貧栄養的な支流に追いやられている、(3) 2種間に捕食などの直接的な関係があることによって分布が排他的になっている、という3つの可能性を考察した。

キーワード：ヨコエビ、淡水、分布、食性、産卵後サケ死体、種間関係

(2004年3月12日受付；2004年9月1日受理)

¹⁾ 〒214-0001 川崎市多摩区菅4-9-26. 4-9-26 Suge, Tama-ku, Kawasaki, Kanagawa, 214-0001, Japan (E-mail: harumi.kusano@nifty.com)

²⁾ 北海道立水産孵化場 〒061-1433 北海道恵庭市北柏木町3-373. Hokkaido Fish Hatchery, Kitakashiwagi-cho, Eniwa, Hokkaido, 061-1433, Japan

はじめに

キタヨコエビ科 (Anisogammaridae) は、本州中部から北海道にかけて広く分布している淡水性ヨコエビの一分類群である。そのうち、オオエゾヨコエビ *Jesogammarus jesoensis* (Schellenberg) は本州中部から北海道にかけて、またトゲオヨコエビ *Eogammarus kygi* (Derzhavin) は本州北部から北海道にかけて広く分布し、どちらも河川から湖沼までさまざまな環境に生息している (Uéno, 1937; 森野・戸塚, 1999; 草野, 2001)。両種の地理的分布の重複は大きい、実際に混合して生息することはあまりない (例えば、草野・伊藤, 2003)。

北海道の河川・湖沼には、ヨコエビ類が連続的に分布している場所が多く残されており、千歳川水系もそのひとつである。また本水系にはオオエゾヨコエビとトゲオヨコエビの両方が分布していることから、両種の分布を

詳しく調べ、分布を決定している要因や種間関係について考察することができると考えた。本研究では、千歳川流域全体の分布調査に加えて、その調査により両種の分布境界のあることが明らかになった水域のひとつ、内別川下流域で、詳細な流程分布を行なうとともに、分布境界をめぐる種間関係を明確にするため両種の生活史および食性を調査した。

調査地の概況

千歳川水系の概況を Fig. 1 に示す。千歳川は、貧栄養のカルデラ湖である支笏湖 (湖表面積 78.6 km², 最大水深 363.0 m) (田中, 1992) および周辺約 1246 km² の流域から豊富な水を集め、千歳市内を経て江別市で石狩川へ合流する全長 108 km (支笏湖流出口から石狩川との合流点まで) の一級河川である。王子製紙第四発電所から千歳市

Fig. 1. Collection sites and amphipod species in the Chitosegawa River system. The sites are shown as follows: J1-2: streams flowing into Lake Shikotsu; L1-4: shore of Lake Shikotsu; C1-12: the Chitosegawa River, B1-S1-4-N1-3-A1-3-T1: tributary streams of the Chitosegawa. The species of amphipods collected at the respective sites are indicated by the following symbols, (E) *Jesogammarus jesoensis*, (J) *Eogammarus kygi*, and (S) *Sternomoera yezoensis*. No amphipods were collected at sites lacking amphipod symbols.

図1. 千歳川水系におけるヨコエビ採集地点と出現したヨコエビの種類。地点J1～2は支笏湖へ流入する河川、地点L1～4は支笏湖湖岸、地点C1～12は千歳川本流、地点B1, S1～4, N1～3, A1～3, T1は千歳川の支流に位置する。採集されたヨコエビの種類、オオエゾヨコエビ、トゲオヨコエビ、エゾヨコエビを、それぞれ(E), (J), (S)の記号で示す。ヨコエビの記号がない地点は、採集されなかった地点である。

街地を過ぎるまで (Fig. 1, S1付近からC10まで) の川幅は 25~50 m, 川床勾配は 0.2% であり, 山地から流下する河川としては勾配がゆるやかである。また本流支流ともに広葉樹林に囲まれ, 大小多数の湧水流が流れ込んでいる。一方下流からは, 日本海から遡上するサケが石狩川を経て千歳川中流 (Fig. 1, S1付近の王子製紙第四発電所ダム) まで遡上することが知られている (秋庭, 1980; 伊藤, 未発表)。

内別川は, 千歳川の支流のひとつであり, 全長約 3 km, 川幅 5~15 m の小河川である。多数の湧水流を合わせながら流れ下り, 秋には周囲の樹林から落葉が河床に供給される。千歳川合流点から 300 m 上流に, 高さ約 2 m の上水道用の堰堤があり, サケの遡上を阻んでいる。堰堤の上流側には, 200~250 m にわたって淵 (最大水深 2 m) が形成されているが, 淵以外の水深は, 最大 40 cm 程度である。

材料と方法

採集方法

ヨコエビの採集を試みた地点は, 支笏湖湖岸 (L1~4), 支笏湖に流入する河川 (美笛川 J1, 湧水流 J2), 千歳川本流 (C1~12), 千歳川の支流 (湧水流 S1~4, 紋別川 B1, 内別川 N1~3, ママチ川 A1~3, 長都川 T1) の合計 30 地点であり (Fig. 1), そのほとんどは底質が砂礫であった。

採集は 2000 年から 2004 年にかけて, メッシュサイズ約 1 mm の D フレームネット (幅 25 cm, 奥行き 20 cm) で砂礫, 落葉, アシ *Phragmites communis* などの植物根, バイカモ *Ranunculus yezoensis* などの沈水植物をランダムにすくいとり方法で行い, 30 分間調査をしても見つからない場合には, ヨコエビがいないものとみなした。また採集時に水温と電気伝導度を測定した。採取されたヨコエビは現場で生きたまま, あるいは 70% エタノールに固定して持ち帰り, 種の同定を行った。

内別川の流程分布調査は, 2002 年 3 月 9 日に行った。調査地点を Fig. 1 および Fig. 2 に示す。合流点 (地点 p) から内別川の上流に向かって川を 20~30 m おきに区切った 16 地点 (地点 a~p) で, 下流側から順に調査した。地点 d は堰堤直下に位置するが, 堰堤の直上には水深 2 m ほどの淵が形成されているため, 地点 c より上流の調査は, 淵の影響のない堰堤上約 500 m の場所で行った。地点 a と n は, それぞれ Fig. 1 の N2 と N3 に相当する。各地点における採集は, それぞれ右岸, 中央, 左岸の 3 点で上記と同様の方法で行い, 同時にヨコエビが付着していた基質, 水深, および表層の流速を観測した。

生活史を調べるための採集は, オオエゾヨコエビについては地点 a~c で 1989 年および 2002~2003 年にかけて, トゲオヨコエビについては地点 m~n で 1989~1990 年にかけて行った。採集は上記と同様の方法で行った。

Fig. 2. Occurrence of *J. jesoensis* and *E. kygi* in the lower Naibetsugawa River on 9 March 2002. Site p denotes the confluence with the Chitosegawa. Sites a and n correspond to N2 and N3 in Fig. 1, respectively.

図2. 内別川下流域におけるオオエゾヨコエビとトゲオヨコエビの出現状況 (2002年3月9日調査). 地点 p は千歳川との合流点, 地点 a と n はそれぞれ図1の N2 と N3 に対応する。

産卵後サケ死体の現存量

内別川の堰堤直下から千歳川との合流点までの区間において、ヨコエビの流程分布を調査する2002年3月に先立ち、2001年8月24日から2002年3月7日までの約半年間、10月第1週を除く毎週1回、区間全域を踏査してサケ死体の現存量を調べた（総踏査回数30回）。サケ死体は、バネ秤（カモシタ株式会社、最小メモリ0.5 kg）で湿重量を計り、測定後は元の場所に静置するとともに、その位置を記録した。下流の千歳川への流出、鳥や哺乳類による陸への引き上げ、水生生物による分解などによってサケ死体が調査区間から消失するまで、毎週繰り返し測定し、その現在位置を記録した。調査日ごとに、分布調査の地点d～jの区間（面積145 m²）と地点k～pの区間（面積82 m²）に分けてサケ死体の総湿重量を求め、1 m²当りの現存量を算出した。

計 測

室内に持ち帰ったヨコエビは、実体顕微鏡下で同定した。また生活史調査においては、体長（体をのばした時の第一触角基部から尾節板基部までの長さ）を0.1 mmの精度で測定した。性別と成熟を識別する基準は、次のとおりである。成熟した雄は発達した生殖突起と第二触角のカルセオライcalceoliをもつ、未成熟な雄は生殖突起が未発達でカルセオライをもたない、成熟した雌は左右の覆卵葉が発達し十分重なり合う、未成熟な雌は覆卵葉が未発達である。幼体は生殖突起も覆卵葉のいずれも持たないので、性別不明とした。

消化管内容物

消化管内容物の観察は、オオエゾヨコエビについては内別川の地点a～cで2001年4月14日に、および地点d～eで2001年3月31日に採集したものを、またトゲオヨコエビについては地点m～nで2001年4月3日に採集したものをを用いた。採集方法は上記と同様である。観察に用いた標本は、どの群も幼体から成体まで含む48個体とした。これらを実体顕微鏡下で解剖し、分離した消化管内容物をマウントメディア（和光純薬株式会社）で包埋したのち、植物細胞が含まれる植物破片、昆虫やヨコエビなどの外骨格が含まれる動物破片の有無について観察した。

結 果

千歳川水系におけるヨコエビの分布

各地点での採集結果をTable 1およびFig. 1にまとめる。

千歳川本流では、C3～C12のすべての地点でトゲオヨコエビが見られた。またC7, C9, C11では、トゲオヨコエビのほかにオオエゾヨコエビも出現した。一方、支流に多く出現したのはオオエゾヨコエビであり（湧水流S2～4, 内別川N1～2, ママチ川A1～2, 長都川T1）、トゲオヨコエビが見られたのは長都川T1および内別川とママチ川の千歳川合流点に近いN3, A3だけだった。支流にはアゴナガヨコエビ科（Pontogeneiidae）のエゾヨコエビ *Sternomoera yezoensis* (Uéno) も出現したが、オオエゾヨコエビに比べると、源流に近い場所に限られていた（S1～4, N1, A1）。調査時の水温は、千歳川が4.0～13.0℃、支流が8.0～14.2℃であり、電気伝導度は千歳川が9.5～18.5 mS m⁻¹、支流が3.7～12.9 mS m⁻¹であった。

支笏湖では、湖岸 L1, L2 にオオエゾヨコエビが、流入する湧水流 J2 にエゾヨコエビが見られた。

内別川下流域におけるオオエゾヨコエビとトゲオヨコエビの分布境界

内別川下流域の各地点におけるオオエゾヨコエビとトゲオヨコエビの出現状況をFig. 2に示す。地点a～iにはオオエゾヨコエビだけが出現し、地点k～pにはトゲオヨコエビだけが出現した。2種両方とも出現したのは地点jの左岸だけであった。したがって両種の分布境界は合流点から約100 mの地点jの付近にあり、互いの分布はほとんど重複しないことがわかった。

内別川下流域における環境条件

調査した2002年3月9日の水温と電気伝導度は、地点aが9.1℃, 6.9 mS m⁻¹、地点hが7.0℃, 7.4 mS m⁻¹であった。地点aと地点hで見られたこれらの差異は、堰堤直上に形成された淵の影響と考えられる。ヨコエビが付着していた主な基質は、いずれの区間も砂礫であった。地点a～cでは、9地点中7地点が砂礫で、うち6地点にヨコエビが付着、地点d～jでは21地点中19地点が砂礫で、うち14地点にヨコエビが付着、地点k～pでは18地点中13地点が砂礫で、そのすべてにヨコエビが付着していた。その他バイカモが繁茂している地点（c, f, g, i, k）ではバイカモに、また河床に落葉が堆積している地点（d, e, f, k, l, p）では落葉に付着していた。その他の環境条件を、地点a～c, 地点d～j, 地点k～pの区間ごとにTable 2にまとめる。水深や流速は地点により異なったが、3区間の間で有意な差は認められなかった。

サケ死体は、堰堤の下流（地点d～p）のみで確認された。合計30回の調査のうち、地点d～pの区間のどこかで

千歳川水系におけるヨコエビの分布

Table 1. Environmental conditions of collection sites in the Chitosegawa River system (WT: water temperature, EC: electoric conductivity). The species of plants and amphipods are shown as follows: Ps: *Potamogeton* sp.; Pc: *Phragmites communis*; Ra: *Ranunculus yezoensis*; S: *Sternomoera yezoensis*; J: *Jesogammarus jesoensis*; E: *Eogammarus kygi*. The number of collected amphipods is denoted in parentheses.

表1. 千歳川水系の調査地点における環境条件および採集されたヨコエビの種類 (WT: 水温, EC: 電気伝導度, Ps: エビモ, Pc: アシ, Ra: エゾバイカモ, S: エゾヨコエビ, J: オオエゾヨコエビ, E: トゲオヨコエビ). 採取したヨコエビの個体数を()内に示す.

River / Lake	Site	Width m	Gradient* %	Microhabitat	Date	WT °C	EC mS m ⁻¹	Amphipod
Streams flowing into Lake Shikotsu	J1	5	19	Gravel	26 Aug.2002	—	—	—
	J2	1	26	Gravel, Leaf litter	26 Aug.2002	11.9	8.5	S (13)
Shore of Lake Shikotsu	L1	—	—	Gravel	26 Aug.2002	18.8	19.2	J (2)
	L2	—	—	Gravel	20 Jul.2000	—	—	J (3)
	L3	—	—	Gravel, Ps	26 Aug.2002	—	—	—
	L4	—	—	Gravel	26-27 Aug.2002	—	—	—
Chitosegawa River	C1	35		Gravel, Leaf litter, Roots of grass	26 Aug.2002	—	—	—
	C2	40	0.2	Gravel, Leaf litter, Roots of Pc	20 Sep.2002	—	—	—
	C3	30	0.2	Gravel, Leaf litter	10 Mar.2002	4.0	17.1	—
				Gravel, Leaf litter, Roots of grass	20 Sep.2002	10.9	9.5	E (36)
	C4	30	0.2	Roots of Pc	19 May 2002	10.3	18.5	E (29)
	C5	40	0.2	Leaf litter, Roots of Pc	10 Mar.2002	—	—	E**
	C6	40	0.2	Leaf litter	10 Mar.2002	5.5	15.1	E**
	C7	25	0.2	Leaf litter	10 Mar.2002	—	—	E**
				Leaf litter, Roots of Pc	9 Jun.2002	13.5	15.4	J (24)
	C8	30	0.2	Leaf litter	10 Mar.2002	—	—	E**
	C9	25	0.2	Leaf litter	10 Mar.2002	5.4	16.8	E**
					14 Mar.2002	—	—	J (3)
Monbetsugawa River	C10	50	0.2	Leaf litter	10 Mar.2002	6.9	15.7	E**
					16 Jun.2002	13.0	15.3	E (38)
	C11	>100	<0.1	Roots of grass	25 Aug.2002	—	—	J (4)
					26 Aug.2002	—	—	E (3), J (2)
	C12	>100	<0.1	Roots of grass	20 Sep.2002	—	—	E (1)
Non-named Small streams	S1	1.5		Pebbles, Liverwort	11 Feb.2004	7.8	6.7	S (16)
	S2	2.5		Pebbles, Liverwort	9 Jun.2002	8.2	7.1	J (7), S (32)
	S3	1		Gravel, Leaf litter	20 Sep.2002	8.0	5.5	J (1), S (29)
	S4	4		Pebbles, Liverwort	9 Jun.2002	9.2	7.3	J (19), S (8)
					26 Aug.2002			J (10)
Naibetsugawa River	N1	1.5		Small gravel	17 Aug.2003	8.5	9.5	J***, S***
	N2	10	0.5	Gravel, Leaf litter, Ra	9 Mar. 2002	9.1	6.9	J***
	N3	10	0.5	Gravel, Leaf litter, Ra	9 Mar. 2002	7.0	7.4	E***
Mamachigawa River	A1	4	0.5	Gravel, Leaf litter	27 Aug.2002	9.8	7.0	J (15)
					9 Jun.2002	9.6	3.7	J (32), S (1)
	A2	7	0.5	Gravel, Roots of grass	9 Jun.2002	10.9	7.4	J (6)
	A3	8	0.5	Sand &, Gravel	27 Aug.2002	14.2	7.6	E (36)
				Roots of Pc				
Osatsugawa River	T1	6	<0.1	Roots of grass	14 Oct. 2002	10.3	14.0	J (6), E (1)
					1 Jan.2004	6.0	12.9	J (9), E (1)

* Gradient was measured from the map of 1/25000 for J1 and J2, and from the map of 1/50000 for other sites.

** Species was identified for live specimens, which were released.

*** A large number of individuals (>100) were collected.

サケ死体が確認されたのは、2001年9月24日から12月7日、および12月28日から2002年1月31日の合計17回であった。そのうち地点d~jでは11回、地点k~pでは15回確認され、頻度に有意な差は認められなかった（Fisherの正確確率検定、 $p=0.132$ ）。しかしこの17回の調査でのサケ死体の平均現存量は、地点d~jでは 34.3 g m^{-2} 、地点k~pでは 115.9 g m^{-2} であり、2区間に有意な差が認められた（Table 2）。

内別川下流域におけるオオエゾヨコエビとトゲオヨコエビの生活史と食性

オオエゾヨコエビとトゲオヨコエビの体長の頻度分布をFig. 3に示す。両種とも周年、抱卵雌が出現し、また幼体から成体までさまざまな大きさの個体が出現していることから、周年繁殖型の生活史をもつとみられる。またどちらの種も孵化直後の幼体は体長1.3 mmほどであり、6 mm前後で性的な特徴を生じるが、成熟個体の大きさはトゲオヨコエビ（♂: $n=303$, $\text{mean}=14.8$, $\text{SD}=2.2$, ♀: $n=254$, $\text{mean}=11.9$, $\text{SD}=1.1$ ）の方がオオエゾヨコエビ（♂: $n=390$, $\text{mean}=9.2$, $\text{SD}=1.1$, ♀: $n=468$, $\text{mean}=7.6$, $\text{SD}=0.8$ ）よりかなり大きく、平均値には有意な差が認められた（Studentのt検定、♂♀いずれも $p<0.001$ ）。

次に、オオエゾヨコエビとトゲオヨコエビの食性について述べる。消化管内容物の観察に用いたヨコエビの生重量は、オオエゾヨコエビ地点a~cが $1.8 \sim 27.4 \text{ mg}$ （ $n=48$, $\text{mean}=9.24$, $\text{SD}=6.53$ ）、地点d~eが $1.7 \sim 23.3 \text{ mg}$ （ $n=48$, $\text{mean}=9.77$, $\text{SD}=6.73$ ）、トゲオヨコエビ地点m~n

が $3.7 \sim 75.5 \text{ mg}$ （ $n=48$, $\text{mean}=24.46$, $\text{SD}=18.83$ ）であり、オオエゾヨコエビ2群に有意な差は認められなかったが、オオエゾヨコエビとトゲオヨコエビには有意な差が認められた（ANOVA, $F_{2,143}=24.269$, $p<0.001$, Tukeyの方法による多重比較、オオエゾヨコエビ地点a~cと地点d~e, $p>0.05$, オオエゾヨコエビ地点a~cとトゲオヨコエビ地点m~nおよびオオエゾヨコエビ地点d~eとトゲオヨコエビ地点m~n, $p<0.01$ ）。また、消化管内容物は、個体によって植物破片と動物破片の両方を含むものから何も含まない空腹状態のものまで見られたが、ここでは植物破片、動物破片それぞれの項目について消化管に含んでいた個体の頻度を比較した（Fig. 4）。オオエゾヨコエビ地点a~cと地点d~eでは、どちらの項目にも有意な差が認められなかった（Fisherの正確確率検定、いずれも $p>0.05$ ）。しかし堰堤下のオオエゾヨコエビ地点d~eとトゲオヨコエビ地点m~nでは、植物破片の頻度については有意な差が認められなかったが（Fisherの正確確率検定、 $p=0.069$ ）、動物破片については有意な差が認められた（ $p<0.001$ ）。さらに動物破片に含まれるヨコエビ破片だけに着目して比較した場合にも、有意な差が検出された（ $p<0.001$ ）。またトゲオヨコエビ地点m~nについて、オオエゾヨコエビ生重量の上限以下の個体（生重量23 mg以下、 $n=27$, $\text{mean}=11.0$, $\text{SD}=5.685$, Studentのt検定によるオオエゾヨコエビ地点d~eとの比較: $t=0.788$, $df=73$, $p=0.433$ ）を用いて比較した場合も、同様の結果が得られた（Fisherの正確確率検定、植物破片: $p=0.658$, 動物破片: $p<0.005$, ヨコエビ破片: $p<0.001$ ）。これらの結果は、ト

Table 2. Environmental conditions (mean $\pm$ SD) in the lower Naibetsugawa River. Water depth and water velocity were measured on 9 March 2002 at the locations where amphipods were surveyed. Biomass of salmon carcasses was calculated from the data of 17 surveys from 24 September 2001 to 31 January 2002.

表2. 内別川下流域の環境条件（平均値 $\pm$ 標準偏差）。水深と流速は2002年3月9日にヨコエビを調査した地点で測定し、サケ死体現存量は、2001年9月24日から2002年1月31日の間の17回の調査から計算した。

Environmental factor	Sites a-c	Sites d-j	Sites k-p	Statistical tests
Water depth (cm)	n=9 18.9 $\pm$ 7.4	n=24 18.8 $\pm$ 7.8	n=15 18.7 $\pm$ 6.2	ANOVA $F=0.125$, $df=47$, $p=0.883$
Water velocity (cm s ⁻¹)	n=9 47.6 $\pm$ 22.2	n=24 32.4 $\pm$ 22.1	n=15 32.4 $\pm$ 20.0	ANOVA $F=1.923$, $df=47$, $p=0.158$
Biomass of salmon carcasses (g m ⁻²)		n=17 34.3 $\pm$ 39.5	n=17 115.9 $\pm$ 128.3	Welch's test $t=2.506$, $df=19$, $p<0.05$

Fig. 3. Seasonal changes in the size distribution of *J. jesoensis* and *E. kygi* in the Naibetsugawa River.

図3. 内別川におけるオオエゾヨコエビとトゲオヨコエビの体長組成の季節変化。

Fig. 4. Ratio of the number of individuals with plant-, animal-, and amphipod-fragments in the gut, to the total number of individuals ($n=48$). Star indicates a significant difference between *J. jesoensis* (d-e) and *E. kygi* (m-n) below the dam (Fisher's exact test, $p < 0.001$).

図4. 植物破片、動物破片、ヨコエビ破片を消化管に含んでいたヨコエビ個体の全個体数（いずれも $n=48$ ）に占める割合。*印は、堰堤下のオオエゾヨコエビ（地点d～e）とトゲオヨコエビ（地点m～n）の間に有意差が検出されたことを示す（Fisherの正確確率検定、 $p < 0.001$ ）。

ゲオヨコエビがオオエゾヨコエビより動物質の餌を摂食する傾向が強いこと、その食性のちがいは2種の体サイズの差異に起因するものではなく、餌の嗜好性の差異によるものであることを示している。

考 察

ヨコエビのマクロな分布とサケ死体の関係について

千歳川上流域には、エゾヨコエビ、オオエゾヨコエビ、トゲオヨコエビの3種のヨコエビが生息し、全体としてトゲオヨコエビは千歳川本流に、オオエゾヨコエビはその支流に、エゾヨコエビは湧水源流域に分布する、という傾向が認められた (Fig. 1)。この分布パターンは、千歳川の北に位置する恵庭市漁川水系および島松川水系での結果 (草野・伊藤, 2003) と一致している。

オオエゾヨコエビは、湖沼、河川、湧水源などさまざまなタイプの生息場所に生息しており、水温変動が大きく富栄養的な湖沼では今回のトゲオヨコエビと同じくらいの体サイズに達することもある (草野, 2000)。このような性質を考えると、水温や水質、その他の物理的な環境要因によって、トゲオヨコエビと分布域を隔てているとは考えにくい。一方のトゲオヨコエビも、生息場所は変化に富んでいる (草野, 2001)。ただひとつオオエゾヨコエビと異なる点は、トゲオヨコエビは汽水域にも出現することである (Uéno, 1937)。トゲオヨコエビが河川を遡上して分布を広げた可能性については、十和田湖の研究 (森野・戸塚, 1999) でも考察されているが、千歳川においても、オオエゾヨコエビが源流域まで生息しているのに対し、トゲオヨコエビはS1付近の第四発電所ダムより上流や内別川堰堤の上流にまったく見られず (Fig. 1)、トゲオヨコエビと海のつながり、あるいはトゲオヨコエビがオオエゾヨコエビよりかなりあとになって下流から上流に分布を拡大した可能性を示唆している。

次に食性について、2種を比較してみたい。今回の調査では、トゲオヨコエビの方がオオエゾヨコエビより、消化管内容物に動物質を含む割合が高かった (Fig. 4)。Ito (2003a, b) は、オオエゾヨコエビとトゲオヨコエビの幼体の成長に及ぼすサケ死体の影響を調べ、両種ともサケ死体の存在によって成長が促進されること、しかし促進するメカニズムは2種で異なることを明らかにした。すなわち、トゲオヨコエビはサケ死体を主に直接摂食することにより、一方オオエゾヨコエビは主に腐葉に付着している微生物膜の栄養価が高められることにより、成長が促進される。今回の内別川における流程分布の調査で

は、サケ遡上区域内にこれら2種の分布境界があったが、オオエゾヨコエビが生息する区域とトゲオヨコエビが生息する区域ではサケ死体の量に有意な差が認められ、トゲオヨコエビが生息するためには一定量以上の死体が必要であることが推測された。サケ死体の量は、季節や年によるサケ遡上量の変動、流下や大型捕食者などによる消失、分解による減少など、変動の大きい要因であるため、トゲオヨコエビの生息に必要な死体量を推定することはむずかしい。また同じ地点でオオエゾヨコエビとトゲオヨコエビが異なる時期に採集された地点があったことから、分布境界が季節的に移動している可能性もある。しかしながら内別川のトゲオヨコエビ分布域における秋から冬のサケ死体平均現存量約100 g m⁻²という値は、トゲオヨコエビの生息環境を考えると一つの目安になるのではないだろうか。

以上の結果に加えて、千歳川におけるトゲオヨコエビの分布がサケの遡上区域 (秋庭, 1980; 伊藤, 未発表) と概ね一致し、実際、サケ死体に多数のトゲオヨコエビが付着していること (Nakajima and Ito, 2002) を考え合わせると、サケ由来の豊富な餌資源がトゲオヨコエビとオオエゾヨコエビの種間競争の帰結に強い影響を与えているという2つ目の可能性が示唆される。

オオエゾヨコエビとトゲオヨコエビの種間関係

内別川での流程分布調査は、さらにもうひとつの事実を示している。すなわち、オオエゾヨコエビとトゲオヨコエビの分布は隣接するにも関わらず、分布境界での重複がほとんどなかったことである (Fig. 2)。2種が出現したほかの地点でも、C7, C9地点では異なる調査日にそれぞれの種が単独で採集されており、2種が同時に混ざって採集されたのは、千歳川C11と長都川T1の2地点のみであった (Table 1)。生活史は2種ともに周年繁殖型で体サイズの重複も大きく (Fig. 3)、出現する微小環境もほとんど同じである。もしもこの2種がサケ死体などの餌資源量に応じて分布しているだけであるならば、餌資源量の変化に応じてトゲオヨコエビとオオエゾヨコエビの生息数が次第に変化するというような分布の重複域が生じられると思われる。しかし実際にはほとんど重複域のない分布境界ができていた。このことは上記2つの可能性では説明できず、互いに排他的になるような別の理由があることを予想させる。たとえば、アイランドとその周辺の島では移入された *Gammarus pulex* が河川下流域から *G. duebeni* を排除して置き換わったことが知られており、*G. duebeni* は上流域で個体群を維持しているが、下流の

G. pulex といっしょに混ざって出現することはあまりない (Hynes, 1954)。この置換のメカニズムについて, Dick et al. (1993) は, 水質などの物理的環境要因, 餌資源の嗜好性あるいは競争, 種間交雑などによるものではなく, *G. pulex* の方が *G. duebeni* より種内の共食いが少なく, かつ異種のヨコエビを選んで捕食する能力が高いためであるということを実験的に示したが, この説は 2 種の分布域がほとんど重複しないこともうまく説明している。今回のオオエゾヨコエビとトゲオヨコエビに見られた明瞭な分布境界 (Fig. 2) と, トゲオヨコエビの消化管内にヨコエビ破片が高頻度に見られたこと (Fig. 4) は, 2 種間でヨコエビ自体を捕食する頻度が異なるなど, 共存を妨げるような直接的な関係が存在するという 3 つ目の可能性を示唆しているのではないだろうか。消化管内のヨコエビが共食いによるものか異種を捕食したものかは解明されていないが, トゲオヨコエビがサケ死体の少ない分布境界でヨコエビを含むほかの動物を摂食し, 動物質の餌嗜好性の低いオオエゾヨコエビを排除している可能性が考えられる。この点については, 今後さらに詳細な研究が必要である。

謝 辞

本研究を報告するにあたり, 採集に協力して下さった栗林恵子氏 (北海道水生生物研究所), 大川あゆ子氏 (東京大学北海道演習林), 解析について助言をして下さった草野 保氏 (東京都立大学), 河川勾配についてご教示下さった布川雅典氏 (専修大学北海道短期大学) に, 深く感謝する。また多くの示唆を与えて下さった編集委員その他の方々にも, 深く感謝する。

文 献

- 秋庭鉄之 (1980): 千歳, さけますふ化事業創設の記録. 北海道さけ・ます友の会, 札幌.
- Hynes, H. B. N. (1954): The ecology of *Gammarus duebeni* Lilljeborg and its occurrence in fresh water in western Britain. *Journal of Animal Ecology*, 23: 38-84.
- Dick, J. T. A., I. Montgomery and R. W. Elwood (1993): Replacement of the indigenous amphipod *Gammarus duebeni* celticus by the introduced *G. pulex*: differential cannibalism and mutual predation. *Journal of Animal Ecology*, 62: 79-88.
- Ito, T. (2003a): Indirect effect of salmon carcasses on growth of a freshwater amphipod, *Jesogammarus jesoensis* (Gammaridea): an experimental study. *Ecological Research*, 18: 81-89.
- Ito, T. (2003b): Effect of salmon carcasses on growth of a freshwater amphipod, *Eogammarus kygi*: an experimental study. *Scientific Report of Hokkaido Fish Hatchery*, 57: 19-27.
- Ito, T., M. Nakajima and K. Shimoda (2004): Abundance of salmon carcasses at upper reach of a fish trap. *Ecological Research*, 21: (in press).
- 草野晴美 (2000): オオエゾヨコエビにおける生活史と繁殖形質の種内変異. *陸水学雑誌*, 61: 259-266.
- 草野晴美 (2001): 淡水性ヨコエビの生息環境. *月刊海洋*, 26: 244-248.
- 草野晴美・伊藤富子 (2003): 北海道恵庭市における淡水性ヨコエビの生息分布. *陸水学報*, 18: 7-14.
- 森野 浩・戸塚利明 (1999): 十和田湖におけるトゲオヨコエビ (*Eogammarus kygi*) の分類・分布および繁殖活動. 国立環境研究所研究報告第146号: 87-94.
- Nakajima, M. and T. Ito (2003): Aquatic animal colonization of chum salmon carcasses in Hokkaido, northern Japan. In *Nutrients in Salmonid Ecosystems: Sustaining Production and Biodiversity*, J. S. Stockner (ed.): 89-97. *American Fisheries Society Symposium* 34, Maryland.
- 田中正明 (1992): 日本湖沼史. 名古屋大学出版会, 名古屋.
- Ueno, M. (1937): Bottom fauna of Lake Abashiri and the neighbouring waters in Hokkaido. *Transactions of the Sapporo Natural History Society*, 15: 140-167.