

導入地域におけるオオクチバス当歳魚個体群の魚食への移行

安野 翔^{1*}, 菊地永祐²

¹ 仙台市役所 〒980-0803 宮城県仙台市青葉区国分町 3-7-1

E-mail plumosusssia@yahoo.co.jp

² 宮城教育大学環境教育実践研究センター 〒980-0845 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉 149

*責任著者

キーワード: 胃内容分析 食性変化 特定外来生物 *Micropterus salmoides*

2012 年 2 月 27 日受付 2012 年 5 月 11 日受理

要旨 オオクチバス *Micropterus salmoides* は、北アメリカ南東部原産の魚食性外来魚である。世界各地に導入されており、その強い捕食圧で在来魚類群集の種多様性や個体数を激減させている。オオクチバスは、体サイズが小さい時期には動物プランクトン等を捕食しているが、成長に伴い魚類を捕食するようになる。本稿では、原産地および導入地域における魚食へ移行するタイミング（魚食を開始する体サイズ）についてのデータを紹介した後、当歳で魚食に移行することの意義、個体群レベルでの魚食への移行状況について解説し、さらに魚食移行の可否の決定要因について論じた。本種が魚食を開始する体サイズは、地域間や水域間で大きく異なる。生後 1 年目で栄養価の高い魚類を捕食するようになれば、成長速度が上昇し、秋までに体サイズが大きくなるので、冬季の死亡率も低下する。そのため、当歳魚の魚食への移行の可否は、後の成魚個体群への加入に大きく影響する。原産地では生後 1 年目に魚食に移行できないケースもごく普通に見られる。そして、当歳魚個体群の中であっても、1 年目に魚食になれる個体となれない個体が混在することが多く、しばしば 2 山型の体サイズ分布を示す。一方導入地域では、個体群レベルでの魚食への移行についてはほとんど調べられていないが、日本においては 2 つの研究例があり、すべての当歳魚が魚食に移行する事例と魚食に移行できなかった個体が混在する事例が知られている。主に原産地での研究から、当歳魚個体群の魚食への移行の可否は、主に 3 つの要因、1) 魚食移行前の成長速度、2) 孵化日、3) 餌魚類との産卵時期の前後関係に影響を受けると考えられる。しかしながら、当歳魚の魚食移行の決定要因について、特に導入地域における知見は乏しいため、更なる知見の集積が望まれる。

はじめに

オオクチバス *Micropterus salmoides* は、北アメリカ南東部原産の魚食性魚類である (Heidinger 1975)。本種は、食用やスポーツフィッシングのために、世界各地に導入されている (Hickley et al.

1994, Maezono et al. 2005, Jang et al. 2006). 本種は在来魚に対して非常に強い捕食圧をかけることから、導入すると在来魚類群集の種多様性や個体数が激減することが知られている (Azuma & Motomura 1998, Whitter & Kincaid 1999, 高橋ほか 2001, Yonekura et al. 2003, Jang et al. 2006, 藤本ほか 2009). そのため、世界の侵略的外来種ワースト 100 (ISSG 2000), および日本の侵略的外来種ワースト 100 (村上・鷺谷 2002) の両方に選定されている. さらに、特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律 (外来生物法) により、特定外来生物に指定されている (環境省 2011).

オオクチバスは、最初から魚類を食べるわけではなく、成長に伴って餌の種類や大きさを変化させる. 体サイズの小さい時期には動物プランクトンを捕食しているが、体が大きくなるのに伴い水生昆虫や甲殻類などを捕食し、その後、魚類を捕食ようになる. あるいは、動物プランクトン食から直接魚食へと移行する (Keast & Eadie 1985, Phillips et al. 1995, Olson 1996). 「魚食」は、通常、魚類の専食を意味することが多い. しかし、本稿においては、魚類を餌として主に利用する個体と利用しない個体を区別するために、魚類を主な餌としていることを「魚食」とする.

オオクチバスは、通常は生まれた年の冬までには魚食となる (Keast 1985). 孵化後数週間で魚食を開始する例 (Keast 1980) もあるが、翌年まで動物プランクトンなどを食べ続ける場合もある (例えば Keast & Eadie 1985, Olson 1996). 魚食への食性変化のタイミングは、餌条件などにより大きく左右されるのである (Kramer & Smith 1962, Azuma & Motomura 1998).

原産地では、本種は水産上有用な魚種であるため、当歳魚の食性・魚食移行に着目した研究は多くなされてきた (例えば Shelton et al. 1979, Timmons et al. 1980). 一方、導入地域においては、本種の強い捕食圧による在来生態系への悪影響のため、その食性の研究が多くなされており (Maezono et al. 2005, Jang et al. 2006, 藤本ほか 2009), 当歳魚が在来魚の仔稚魚を捕食していることが明らかにされている (例えば Azuma & Motomura 1998, 高橋 2002).

本稿では、まず原産地および導入地域における魚食へ移行するタイミングについて紹介する. そして、当歳魚において魚食に移行することの意義、個体群レベルでの魚食への移行状況、魚食移行の可否の決定要因について解説する.

魚食への移行サイズ

原産地の北アメリカでは、オオクチバスは水産上有用な魚種であるため、当歳魚に関する知見が多数蓄積されている. オオクチバスは、体サイズの小さい時期 (通常は全長 100 mm 以下) には動物プランクトンなどを捕食しているが、成長に伴い魚類を捕食ようになる (Keast & Eadie 1985, Phillips et al. 1995, Olson 1996). 潜在能力的には、孵化後数週間で魚食を開始することができるが (Keast 1980), 水域ごとに餌や環境の条件が異なるため、魚食に移行する体サイズも水域ごとに異なる (Kramer & Smith 1962, Azuma & Motomura 1998).

魚食開始・移行の体サイズについて見てみると、アメリカ合衆国ノースカロライナ州の B. Everett Jordan 湖においては、7 月上旬に全長 76~100 mm の個体の約 95% が魚類を捕食していた (Phillips et al. 1995). ミシガン州の複数の溜池では、標準体長 20 mm で魚食を開始し、標準体長 50 mm で胃

内容物に占める魚類の割合が 60%まで上昇した(Olson 1996). また, Keast & Eadie (1985)は, カナダの Opinicon 湖において, 当歳魚の小型個体, 大型個体, および 1 歳魚の 3 グループについて食性を調査した. 当歳魚の大型個体(8 月で全長 50~60 mm 程度)では, 餌全体の体積に占める魚類の割合は, 26~30%に留まったが, 1 歳魚(全長 80~142 mm)では, 65~79%であり, 生後 2 年目で本格的に魚食に移行するとしている.

表 1. オオクチバスの原産地と導入地域における魚食への移行サイズ

文献	国	水域	体サイズ
原産地			
Keast & Eadie (1985)	カナダ	Opinicon 湖	全 長 80~142 mm
Olson (1996)	アメリカ合衆国	ミシガン州の溜池	標準体長 40~50 mm
Phillips et al. (1995)	アメリカ合衆国	B. Everett Jordan 湖	全 長 76~100 mm
導入地域			
Bacheler et al. (2004)	プエルトリコ	溜 池	全 長 39~89 mm
Hickley et al. (1994)	ケニヤ	Naivasha 湖	尾叉長 260 mm
Garcia-Berthou (2002)	ス ペ イ ン	Banyoles 湖	尾叉長 100~150 mm
Jang et al. (2006)	韓 国	河 川	全 長 60~100 mm
Azuma & Motomura (1998)	日 本	川原大池	全 長 40 mm
舟橋ほか (2003)	日 本	皇居日比谷濠	体 長 45 mm
高橋 (2002)	日 本	伊豆沼	体 長 20 mm
須藤・高橋 (2004)	日 本	セツ森湖	全 長 20~50 mm

一方, 導入地域においては, 在来魚がオオクチバスの餌となるため, 餌魚類は原産地とは当然異なる. オオクチバスは, 潜在能力的には, 孵化後数週間で魚食を開始することができ(Keast 1980), 通常生後 1 年目で魚食へと移行することから, 淡水魚類の中でも魚食に特化した種類と言える(Keast 1985). 日本のように, オオクチバスほど魚食性の強い種類が生息していない地域にも導入されたため, どのくらいの体サイズで魚食へ移行するかに関心が集まり, その報告も多くなされてきた(表 1; 例えば Garcia-Berthou 2002, 高橋 2002). Bacheler et al. (2004)は, プエルトリコの溜池での調査で, 全長 39~89 mm の個体の胃内容物重量の 55.2%が魚類であったことを報告している. Hickley et al. (1994)は, ケニヤの Naivasha 湖において食性調査を行ない, かなり大きな体サイズになるまで, 水生昆虫や甲殻類を餌としていることを報告している. 尾叉長 260 mm 未満では, ミズムシ(半翅目)が 63%, ユスリカ幼虫と蛹で 18%と, 水生昆虫が主要な餌となっており, 魚類は全体の 3%以下であった. 尾叉長 260 mm 以上では, アメリカザリガニが 52%と主要な餌であり, 魚類は全体の 15%であった. この例では,

かなり大きな体サイズになっても、餌としての魚類の割合が増加せず、本格的には魚食への移行がなされていないことがわかる。Garcia-Berthou (2002)は、スペインの Banyoles 湖において食性を調査し、尾叉長 100~150 mm の個体では、夏季の胃内容物重量の約 70%が魚類であることを示した。また、それまでの導入地域における移行サイズについてメタ解析を行なった結果、導入地域では、原産地に比べて魚食への移行が遅れる傾向があるとしている。ただし、Garcia-Berthou (2002)の解析では、スペインでの事例と Hickley et al. (1994)のケニアの事例のみを対象としており、限定された地域しか扱っていない。Jang et al. (2006)の韓国の河川での調査では、全長 60~100 mm の個体の胃内容物に占める魚類の割合は、重量で約 20%であった。なお、オオクチバスの餌となっていた魚種は、オイカワ *Zacco platypus* やモツゴ *Pseudorasbora parva*, ヨシノボリ等、日本と共通の小型魚類であった。

これに対して、日本ではより小さな体サイズで魚食に移行する事例が報告されている(表 1)。Azuma & Motomura (1998)の研究では、長崎県川原大池において、全長 20 mm でチチブ *Tridentiger obscurus* を捕食しており、全長 40 mm で全体に占める割合は点数法で約 70%であった。宮城県伊豆沼では、体長 20 mm でコイ科魚類の仔魚を捕食しており、胃内容物全体の重量に占める割合は約 80%であった(高橋 2002)。須藤・高橋(2002)は、同じく宮城県の七ツ森湖(ダム湖)において、オオクチバス稚魚の胃内容物の個体数組成を調べた。全長 20~50 mm では、ミジンコが主要な餌となっており、魚類は数%に留まっていた。全長 50 mm 台の個体では、ミジンコを全く利用しておらず、ヨシノボリ *Rhinogobius* sp.のみが胃内容物として確認された。舟橋ほか(2003)の皇居日比谷濠での研究では、胃内容物として魚類が確認されたオオクチバスの最小サイズは、体長 30.6 mm であった。体長 40.0~44.9 mm では、魚類の胃内容物に占める割合は 27.9%であったが、45.0~49.9 mm では 89.3%に急増し、モツゴの稚魚を捕食していることを報告している。以上の事例では、コイ科やハゼ科の仔稚魚がオオクチバス当歳魚の餌となっていることで、小型サイズでの魚食への移行が可能となっているようである。

一方、日本国内において魚食への移行が遅れる事例も報告されている。鳥越・白岩(2010)は、長崎県五島列島の青方ダムにおいて調査を行なった。その結果、体長 100~300 mm のいずれの個体においても、甲殻類のミズムシ *Asellus hilgendorfi* の餌料重要度指数(IRI 値)が約 6,000~13,000 と主要な餌になっており、アメリカザリガニでは 6,000 未満、他の動物では 2,000 未満であった。胃内容物として確認された魚類は、4~7 月のオオクチバス稚魚だけであった。青方ダムの生物相は貧弱であり(鳥越・白岩 2010)、オオクチバス以外に魚類が生息していないようである。捕食対象となる魚類が生息していないために、大型サイズの個体もミズムシを餌として利用していると考えられる。中村(2009)の調査では、雨池という溜池の個体においては、水生昆虫と陸生昆虫が胃内容物の 80%を占め、魚類はわずか 10%未満であった。中村(2009)の調査では、体サイズと胃内容物との関係には言及していないが、魚類の餌としての割合が低いことから、魚食への移行サイズは比較的大きいと推測される。雨池の魚類相は、フナ類 *Carassius* spp., コイ *Cyprinus carpio*, ナマズ *Silurus asotus* といった大型の魚類で構成され、小魚はほとんど確認されなかったことから、オオクチバスの餌となり得る魚類が少ないと考えられる(中村 2009)。

オオクチバスは、餌となる魚類を食いちぎったりせずに丸呑みするので、捕食可能な餌のサイズは、オオクチバスの口のサイズによって制限される(Katano et al. 2002)。そのため、ある時点でオオクチバスが魚食になれるかどうかは、捕食可能なサイズの餌魚類がどれだけ存在するかに影響される(Shelton et al. 1979, Keast & Eadie 1985)。オオクチバス当歳魚の捕食対象は、他魚種の仔稚魚ないし当歳魚で

あることが多い(例えば Olson 1996, 高橋 2002). ある時点でのオオクチバス当歳魚と餌魚類の体サイズは、産卵時期や孵化した後の成長速度の影響を受ける(Keast 1985, Olson 1996). 魚食への移行サイズは水域ごとに異なるが、移行サイズの決定要因については、これまでほとんど議論されてこなかった. オオクチバス導入地域での研究事例の多くは、オオクチバスの体サイズと食性に関するデータしか得ておらず、餌魚類の産卵時期や成長速度に関するデータが欠けている. 当歳魚の魚食への移行サイズの決定要因を明らかにするためには、上記の餌魚類に関するデータも合わせて得たうえで、地域間、水域間で比較する必要がある.

オオクチバス当歳魚における魚食への移行とその意義

オオクチバスは、成長に伴って動物プランクトンや水生昆虫、甲殻類などから、魚類を餌とするようになる(Keast & Eadie 1985, Phillips et al. 1995, Olson 1996). 魚類の単位重量当たりの栄養価は、動物プランクトンや水生昆虫等に比べて高い(Cummins & Wuycheck 1971). 魚食移行後は、魚食に移行する前(Olson 1996)や魚食に移行できなかった他の個体(Shelton et al. 1979, Keast & Eadie 1985)に比べて、成長速度が大幅に増加することが知られている. 一方で、魚食に移行できなかった場合は、相対的に栄養価の低い水生昆虫や動物プランクトンを食べ続けることになり、成長速度も魚食に移行した場合に比べて低くなる(Shelton et al. 1979, Keast & Eadie 1985).

オオクチバスの当歳魚個体群は、しばしば 2 山型の体サイズ分布を示す(Shelton et al. 1979, Timmons et al. 1980). これは、体サイズに依存した餌利用の違いを反映している(Olson 1996). オオクチバスは、餌となる魚類の体型にもよるが、その全長の 1/3~1/2 以下のサイズの魚類しか捕食できない(Shelton et al. 1979). そのため、小さなオオクチバスは捕食可能な餌魚類が少なくなる(Shelton et al. 1979). Timmons et al. (1980)および Keast & Eadie (1985)は餌魚類のサイズ組成を調べ、小型のオオクチバス当歳魚が捕食できるサイズの餌魚類が、ほとんどいないことを示した. Keast & Eadie (1985)は、当歳魚の大型個体と小型個体の胃内容物を分析し、それぞれの餌の栄養価を計算した. そして、大型個体は小型個体に比べてより多くの魚類を捕食しており、単位重量あたりの胃内容物の栄養価は、大型個体のほうが高いことを示した. 一般的に、採餌により得られるエネルギー純益は、餌から得たエネルギーから、餌の探索や処理といった採餌活動に費やしたエネルギーを差し引いた分になるが(佐原 1984), Keast & Eadie (1985)は捕食に要するエネルギーコストを調べていない. しかし、オオクチバスは魚類を捕食するのに適応した形態をしており、より小さなサイズの動物プランクトンや水生昆虫などを捕食することにあまり適応していないため(Olson 1996, Mittelbach & Persson 1998), 動物プランクトンや水生昆虫よりも魚類を捕食するほうが、より多くのエネルギーを獲得できると考えられる.

オオクチバス当歳魚が捕食する魚類は、他魚種の当歳魚であることが多い(例えば Olson 1996, 高橋 2002). オオクチバス当歳魚がこれらの餌魚類を食べ続けるためには、餌魚類を上回る速度で成長する必要がある(Olson 1996). 魚食に移行した場合は、成長が速く、魚食を続けることができる一方で、魚食に移行できなかった場合は、相対的に栄養価の低い動物プランクトン等を食べ続けなければならない(Shelton et al. 1979, Keast & Eadie 1985). そのため、秋には魚食に移行した大型個体とプランクトン食の小型個体の 2 山型のサイズ分布になる(Shelton et al. 1979). このように、魚食に移行できるかど

うかによって、その後の体サイズが大きく異なる。

オオクチバス属魚類の当歳魚では、特に体サイズによって越冬時の死亡率が大きく異なることが知られている。Oliver et al. (1979)は、コクチバス *Micropterus dolomieu* の当歳魚(全長 55 – 107 mm)を水温 2, 4, 6°C の 3 つの条件で飼育し、体サイズと冬季の死亡率の関係を調べた。そして、いずれの温度条件においても、大型個体よりも小型個体の死亡率が高いことを明らかにした。魚食移行後は、成長速度が上昇して、魚類を捕食しやすくなり、栄養価の高い魚類を捕食し続けることで秋までには体脂肪を蓄積でき、冬季の飢餓に耐えることができる(Ludsin & DeVries 1997)。一方、魚食に移行できないと、夏から秋にかけて栄養価の低い動物プランクトン等を食べ続けることになり、結果的に脂肪をあまり蓄積できず、冬季の飢餓で死亡しやすくなる(Ludsin & DeVries 1997)。以上のように、オオクチバス当歳魚は、早い魚食への移行によって、越冬の生存率を高め、親個体群への加入率を大きくすることが可能になる。

ただし、冬季の死亡率に関する知見は、原産地での研究に限られている。オオクチバスは、ケニアなどの温暖な地域にも導入されている(Hickley et al. 1994)。導入地域の気候が温暖であるために、冬季に死亡する可能性が低いのであれば、生後 1 年目で魚食に移行できなかったとしても、翌年の春まで大部分の個体が生き残る可能性も考えられる。そのため、導入地域においての冬季の死亡率に関する研究が待たれる。

オオクチバス当歳魚の個体群全体として見た魚食への移行

前述のとおり、地域によって魚食へ移行する体サイズは大きく異なる。“移行サイズ”の多くは、一部の個体が魚食に移行するタイミングを反映しているにすぎない。オオクチバス当歳魚を個体群として見れば、早期に魚食に移行する個体がいたとしても、生後 1 年目で魚食に移行できない個体がいることもある(Keast & Eadie 1985, Olson 1996)。したがって、当歳魚の魚食移行に関しては、個体群全体として越冬前の秋まで食性を調べる必要がある。

1) 原産地における当歳魚個体群の魚食への移行

Shelton et al. (1979) および Timmons et al. (1980) は、アメリカ合衆国のアラバマ州とジョージア州の間に位置する West Point Reservoir において、当歳魚の体サイズ分布の変化を調査した。6 月の段階では、1 つの山型の分布を示していたが、7 月以降では徐々に 2 山型の分布となり、秋には大型個体と小型個体の集団にサイズが分離して 2 山型の分布へと変化した。Keast & Eadie (1985) は、平均全長を境に大型個体と小型個体に分け、それぞれの胃内容物を調査した。大型個体は、小型個体よりも魚類を多く捕食していた。Olson (1996) は、複数の湖沼で当歳魚の成長と食性について調査を行なったところ、魚食に移行した後に成長速度の上昇を確認した。しかし、湖沼や調査年によっては、成長速度の上昇が見られないことから、魚食に移行できていないケースがあることがわかった。以上のように、原産地においては、当歳魚が魚食に移行できないケースは、普通の現象である。

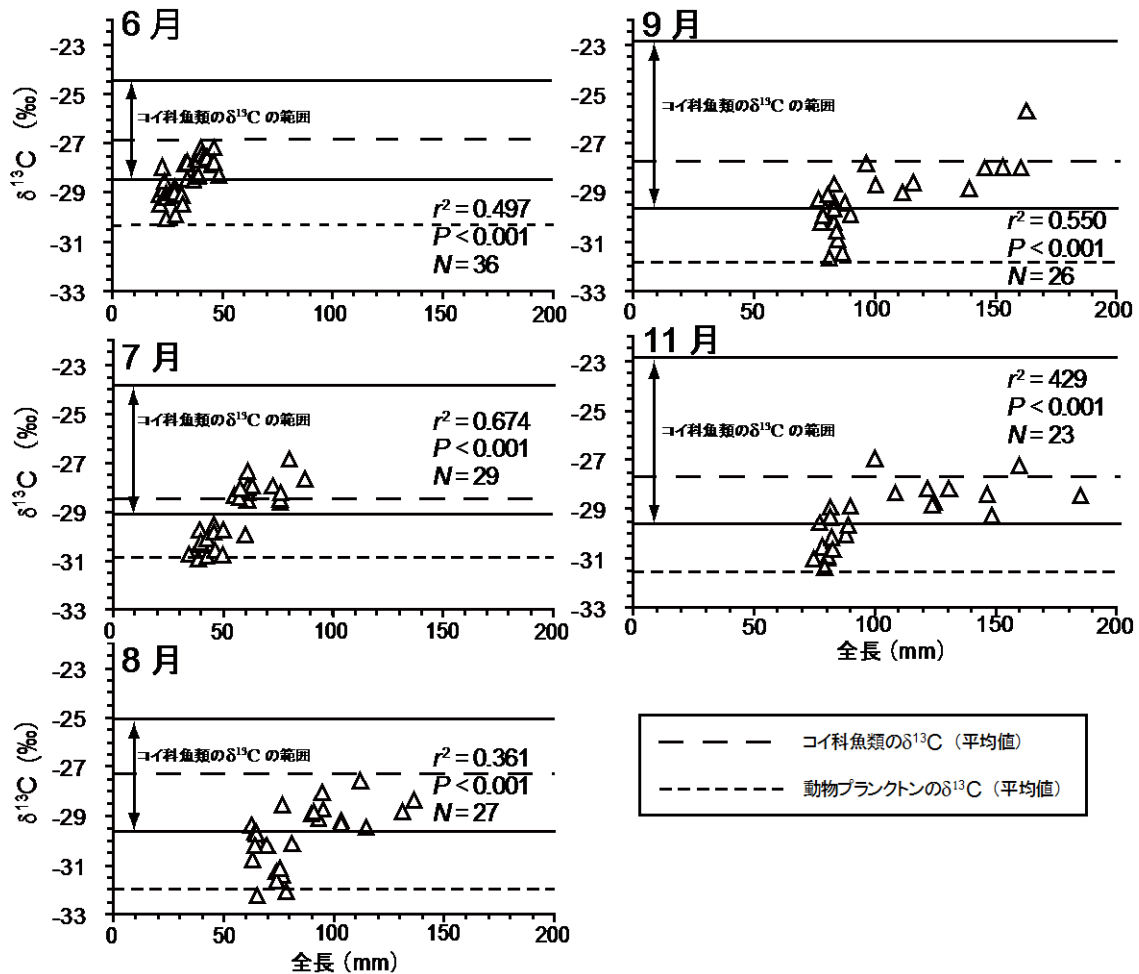


図 1. オオクチバス当歳魚の全長と $\delta^{13}\text{C}$ の関係 (Yasuno et al. 2012 を改変). 2006 年 6~9 月及び 11 月、いずれの月においても、全長と $\delta^{13}\text{C}$ の間に有意な正の相関が認められた. プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ はコイ科魚類よりも低いので、オオクチバス当歳魚の $\delta^{13}\text{C}$ からどちらを食べているのかを推定できる. いずれの月においても、サイズの小さい個体はコイ科魚類の $\delta^{13}\text{C}$ の範囲よりも低い $\delta^{13}\text{C}$ をもち、プランクトン食であることがわかる.

2) 導入地域における当歳魚個体群の魚食への移行

一方、導入地域における当歳魚個体群の研究は極端に少ない. Azuma & Motomura (1998)は、長崎県川原大池において、オオクチバス当歳魚の体サイズの分布と胃内容物を秋まで調査した. 川原大池では、ハゼ科魚類であるゴクラクハゼ *Rhinogobius giurinus* とチチブが主な餌となっており、オオクチバス当歳魚は高い魚食率(胃内容物全体に占める割合は、重量で 30~100%)を示した. 秋には当歳魚が全長 160 mm 以上に達しており、個体群全体として完全に魚食へと移行していた.

Yasuno et al. (2012)は、安定同位体比を用いて、伊豆沼のオオクチバス当歳魚個体群の食性を追跡した. 動物の炭素安定同位体比($\delta^{13}\text{C}$)は、食べた餌の $\delta^{13}\text{C}$ とほぼ同じ値を示すことが知られている(餌に対して+ 0~2‰; Fry & Sherr 1984). 餌となる動物プランクトンとコイ科魚類の同位体比には違い

があるので、オオクチバス各個体の $\delta^{13}\text{C}$ を調べることで、それぞれどちらの餌を食べているのかを判定できる。2006年の6月～9月および11月に当歳魚の全長と $\delta^{13}\text{C}$ の関係を調べたところ、いずれの月においても体サイズが大きくなると $\delta^{13}\text{C}$ が高くなった(図 1)。つまり、小型個体は $\delta^{13}\text{C}$ の低い動物プランクトンを捕食し、大型個体は $\delta^{13}\text{C}$ の高いコイ科魚類を捕食していたことになる。また、6月から11月まで同様の状況が続いていることから、魚食に移行できず動物プランクトンを食べ続ける個体が、秋まで存在していたことになる。

オオクチバス当歳魚の体サイズ分布を見ると、中央よりも左側にピークがあり、右側に尾を引いたような分布をしている(図 2)。そこで、この分布の中で、左側のピークを小型の動物プランクトン食個体が正規分布を示したものとみなして解析を行なった。推定した動物プランクトン食個体の分布が図 2 に示した曲線である。当歳魚全体に対する動物プランクトン食個体の割合を計算すると、7月で75.7%、8月で77.6%、9月で59.0%、11月で36.4%であった。したがって、伊豆沼においては、1年目で魚食に移行できず動物プランクトン食に留まる個体が、かなりの割合で存在していたということになる。

魚食移行の可否の決定要因

1) 魚食移行前の成長速度

餌を丸呑みにする魚食魚は餌魚類よりも大きいことが要求されるので、当歳魚が魚食に移行する前の餌条件が成長速度を介して、魚食移行の可否に大きく影響することが知られている(Olson 1996)。Persson & Brönmark (2002)は、魚食性魚類であるパイクパーチ *Stizostedion lucioperca* の魚食移行について飼育実験を行ない、動物プランクトンの密度

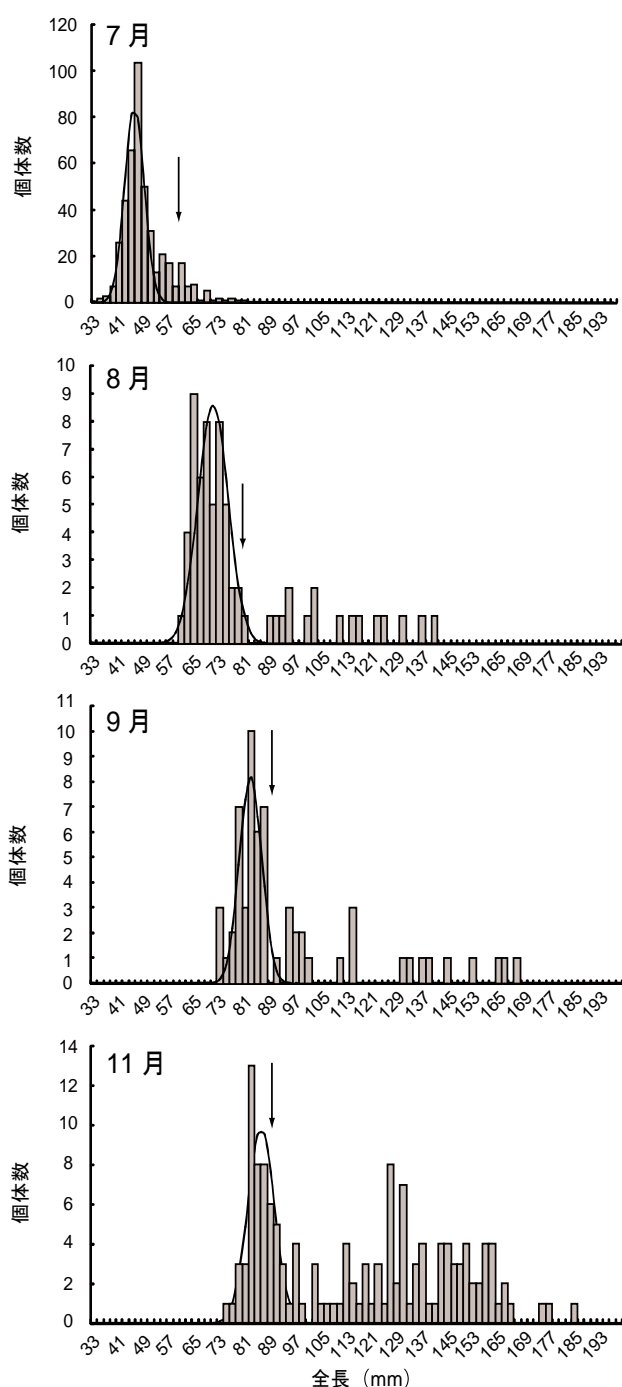


図 2. オオクチバス当歳魚の全長組成(Yasuno et al. 2012 を改変)。曲線は、小型の動物プランクトン食個体のサイズ分布を表す。矢印は、炭素安定同位体比から推定された魚食と動物プランクトン食の境界となる体サイズを表す。曲線の分布が、概ね境界サイズより小さいサイズの動物プランクトン食個体で占められていることがわかる。

が大きいほどパイクパーチの摂食効率が上がり、成長速度が上昇するため、魚食に移行しやすくなることを明らかにした。Olson (1996)は、複数の湖沼において、オオクチバス当歳魚の食性を2年間にわたり調査した。その結果、例年よりも低水温であった年では、魚食になる前の成長速度が小さくなったため、魚食に移行できなかった。ただし、餌条件は調べられていなかったため、水温による直接的な影響によるものなのか、低水温が当歳魚の餌となる無脊椎動物の密度を減らしたためなのかは不明である。

オオクチバス当歳魚の魚食移行前の成長速度と魚食移行の可否との関係には餌魚類との競争も重要な因子となる可能性がある。オオクチバス当歳魚は、魚食移行前は動物プランクトンや水生昆虫等を捕食し、将来餌となる魚類と同じ餌資源を巡る競争が生ずる(Olson et al. 1995)。Olson et al. (1995)は、オオクチバスとブルーギル *Lepomis macrochirus* 当歳魚の実験池における成長速度を、1種のみまたは両種を混合して個体数密度を幾通りかに変えて飼育し、餌動物の密度及びそのサイズと関連付けて調べた。オオクチバスの成長速度は、オオクチバス、ブルーギルいずれの個体数密度が増えても低下したが、ブルーギルの成長速度は、異種のオオクチバスの個体数密度が増加してもあまり低下せず、主に同種ブルーギルの個体数密度が増加したときに低下した。そのため、ブルーギルはオオクチバスに対して強い競争効果を持っていると言える(Olson et al. 1995)。ブルーギルの個体数密度が高い場合、両者の餌となる動物プランクトンおよび無脊椎動物(ユスリカ等)の個体数密度ならびに体サイズが減少した。これらの餌動物は、大型サイズのほうが餌としての質が高い。したがって、ブルーギルは、オオクチバスと共通の餌を摂食することで餌条件を変化させ、結果的にオオクチバスの成長速度を低下させたと考えられる(Olson et al. 1995)。Olson et al. (1995)は、ブルーギルがオオクチバスよりも強い競争効果を有する理由を以下のように説明している。ブルーギルは、自身の体サイズよりもずっと小さい無脊椎動物を摂食するのに適応している。一方、オオクチバスは、生活史の大部分において、より大きな餌である魚類を捕食するので、それに適応した体型をしている。そのため、動物プランクトンや水生昆虫といった無脊椎動物を捕食するにはあまり適応していない。結果として、同じ餌資源を巡る競争では、ブルーギルのほうが高い競争効果を示した。

導入地域においては、オオクチバスと在来魚の競争に関する知見はまだない。しかし、動物プランクトンや水生昆虫といったオオクチバス当歳魚と同じ餌を摂食する魚類は、導入地域各地にごく普通に生息していると思われる。オオクチバス当歳魚と将来餌となる在来魚との間に同様の競争関係が生じる可能性が考えられる。

以上のように、魚食移行前の餌条件がオオクチバス当歳魚の成長速度に影響することで、魚食移行の可否に影響するものと考えられる。将来の餌魚類を含め動物プランクトン食の魚類の存在は、餌の競争を通してオオクチバス当歳魚の魚食移行前の成長速度を低下させ、魚食移行を妨げる可能性がある。

2) 孵化日

オオクチバスの産卵時期は、2箇月間にも及ぶ(Phillips et al. 1995)。そのため、同じ当歳魚であっても、孵化日が1~2箇月も開くため、早生まれと遅生まれの個体間で魚食に移行できる可能性も異なってくる。

Phillips et al. (1995)は、孵化日に2箇月以上の開きがある個体について、体サイズと食性を生後180日まで追跡した。早生まれの個体は、調査期間内に魚食に移行したが、遅生まれの個体では、初めのうちは魚類を捕食していたものの、季節が進むにつれて魚食率は低下していった。

Ludsin & DeVries (1997)は、全体で2箇月続く孵化期間のうち、前半と後半に孵化した個体の成長を比較した。季節が進むにつれて水温が上昇するので、孵化後5週間の成長速度は、後半に孵化した個体で高かったにも関わらず、7月に採集された個体の体サイズは、早期に孵化した個体のほうが大きかった。したがって、早期に孵化することで、魚食へ移行できる可能性が高まるとしている。

Post(2003)は、オオクチバス以外の魚類が生息していない溜池において、当歳魚が魚食へ移行(共食い)するための条件について調べている。個体ごとに窒素安定同位体比($\delta^{15}\text{N}$)の測定と耳石による日齢の推定を行なった。当歳魚が夏季までに魚食に移行するためには、早期に孵化することに加え、孵化後の成長速度が平均よりも高い必要があることを明らかにした。

以上のように、より早くに孵化した個体ほど、魚食に移行できる可能性が高まると考えられる。しかしながら、これらの研究では、仔稚魚期における死亡率を考慮していない。*Alosa sapidissima*という魚種では、水温が低い場合のほうが、孵化後間もない時期の死亡率が高いことが知られている(Crecco & Savoy 1985)。オオクチバスにおいても、低水温の早い時期に孵化する場合は、死亡率が高い可能性がある。そのため、産卵・孵化時期の前後に関して、魚食へ移行できる可能性と孵化後の死亡率とは、トレード・オフの関係にあるのかもしれない。

3) 餌魚類の産卵時期

餌魚類の産卵時期も、当歳魚の魚食移行の可否に影響すると考えられる。オオクチバス当歳魚の餌となるのは、他魚種の仔稚魚や当歳魚であることが多い。そのため、餌となる魚種よりも早期に産卵が行なわれれば、その分早く成長を開始でき、魚食に移行しやすくなると考えられる。実際に原産地の北アメリカでは、餌となるブルーギルなどの魚類よりも早い時期に産卵を行なう(Keast 1985)。ただし、ブルーギルの体高は高く、オオクチバスにとって捕食しづらい体型をしているため、1年目ですべてのオオクチバス当歳魚が魚食に移行できる訳ではない(例えば Olson 1996)。Adams & DeAngelis (1987)は、individual-based modelを用いて、産卵時期と魚食への移行との関係を調べており、オオクチバスと餌魚類のニシン科の複数種 *Drosoma* spp.の産卵時期が離れている時に、より多くの餌魚類を捕食できるとしている。

このように、オオクチバスと餌魚類との相対的な産卵時期が、オオクチバス当歳魚の魚食移行の可否に影響しているようである。そのため、導入地域において、オオクチバスと在来魚種の相対的な産卵時期によって、魚食になれる個体の割合がどう影響されるのかは興味深い。しかしながら、導入地域における知見はごく一部の地域に限られる。

前述した Azuma & Motomura (1998)の研究では、チチブとゴクラクハゼがオオクチバスの餌となっており、魚食に移行できなかった小型の当歳魚は確認されていない。この2種のハゼは、主に夏季に産卵を行なう種類であり、オオクチバスよりも産卵時期が遅い(Azuma & Motomura 1998, 東 2002)。そのため、オオクチバス当歳魚の魚食への移行が容易になっていると考えられる。一方、Yasuno et al. (2012)の伊豆沼での研究では、主な餌魚類は、モツゴ、タモロコ *Gnathopogon elongatus*、ゼゼラ *Biwia zezera*、カネヒラ *Acheilognathus rhombeus*であった。モツゴ、タモロコ、ゼゼラの産卵時期は、オオクチバスよりも早いか、ほぼ同時期である(中村 1969)。カネヒラは、秋にイシガイ科二枚貝に産卵し、翌年の春に仔魚が浮出する(中村 1969)。カネヒラ以外の3種は、チチブやゴクラクハゼと同様、細身の小型魚類であり、オオクチバスにとって捕食しやすい体型である。それにも関わらず、魚食に移行できな

い当歳魚が一定の割合で存在したということは、餌魚類の産卵時期による影響が考えられる。前述の Post (2003) の調査池に生息する魚類はオオクチバスのみなので、餌魚類も同種(オオクチバス当歳魚)となり、オオクチバスと餌魚類の産卵時期が伊豆沼の場合と同様、同時期に重なる関係になる。その調査結果をみると、当歳魚の体サイズ分布は、伊豆沼と同様に中央よりも左側(小型個体側)にピークがあり、右側(大型個体側)に尾を引いたような分布をしていた。1 年目に魚食に移行できたのは、一部の大型個体のみであった点は伊豆沼の事例と共通しており、餌魚類の産卵時期による影響が示唆される。

おわりに

オオクチバス当歳魚の 1 年目での魚食への移行は、冬季の死亡率に影響することで、成魚個体群への加入率に大きく影響する(Ludsin & DeVries 1997)。成魚個体群への加入増加は、成魚による在来魚への捕食圧に影響すると考えられる。そのため、導入地域での魚食性外来魚による在来生態系への影響を明らかにしていくうえで、当歳魚個体群の魚食への移行とその決定要因を明らかにすることは、非常に重要である。上述のとおり、オオクチバス当歳魚の魚食への移行の可否は、動物プランクトンや水生昆虫の個体密度などの孵化後初期の餌条件や孵化の時期、餌魚類の産卵時期、導入地域の気候など、様々な要因に影響されると考えられる。しかしながら、これらに関する知見はまだ不足しており、特に導入地域における知見は乏しいのが現状である。それぞれの地域や池条件にあったオオクチバスの駆除法を確立する上でも、オオクチバス当歳魚個体群の生態に関する更なる研究が望まれる。

引用文献

- Adams, S. M. & DeAngelis, D. L. 1987. Indirect effects of early bass-shad interactions on predator population structure and foodweb dynamics. In: Kerfoot WC, Sih A (eds) Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. pp. 103-117. University Press of New England, Hanover.
- 東 幹夫. 2002. ブルーギルとブラックバスと在来種の種間関係-川原大池を例に. 日本魚類学会自然保護委員会(編). 川と湖沼の侵略者ブラックバス. pp. 69-86. 恒星社厚生閣, 東京.
- Azuma, M. & Motomura, Y. 1998. Feeding habits of largemouth bass in a non-native environment: the case of a small lake with bluegill in Japan. Env. Biol. Fish. 52: 379-389.
- Bacheler, N. M., Neal, J. W. & Noble, R. L. 2004. Diet overlap between bigmouth sleepers (*Gobiomorus dormitor*) and introduced predatory fishes in a Puerto Rico reservoir. Ecol. Freshw. Fish 13: 111-118.
- Crecco, V. A. & Savoy, T. F. 1985. Effects of biotic and abiotic factors on growth and relative survival of young American shad, *Alosa sapidissima*, in the Connecticut River. Can. J. Aquat. Sci. 42: 1640-1648.
- Cummins, K. W. & Wuycheck, J. C. 1971. Calorific equivalents for investigations in ecological

- energetics. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh. 18: 1-158.
- Fry, B. & Sherr, E. B. 1984. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicator of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. Contrib. Mar. Sci. 27: 13-47.
- 藤本泰文・星 美幸・神宮字寛. 2009. 侵入直後のオオクチバス *Micropterus salmoides* が短期間のうちに溜め池の生物群集に及ぼした影響. 伊豆沼・内沼研究報告 3: 81-90.
- 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仔稚魚の食性と形態の変化. 東京水産大学研究報告 90: 1-11.
- Garcia-Berthou, E. 2002. Ontogenetic diet shifts and interrupted piscivory in introduced largemouth bass (*Micropterus salmoides*). Int. Rev. Hydrobiol. 87: 353-363.
- Heidinger, R. C. 1975. Life history and biology of the largemouth bass. - In: Stroud, R. H., Clepper, H. (eds). Black bass biology and management. pp. 11-20. Sport Fishing Institute, Washington, D. C.
- Hickley, P., North, R., Muchiri, S. M. & Harper, D. M. 1994. The diet of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in lake Naivasha, Kenya. J. Fish. Biol. 44: 607-619.
- ISSG (Invasive Species Specialist Group) 2000. 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database. IUCN (the world conservation union) - SSC (Species Survival Commission). pp. 11. [<http://www.issg.org/booklet.pdf>].
- Jang, M. H., Joo, G. J. & Lucas, M. C. 2006. Diet of introduced largemouth bass in Korean rivers and potential interactions with native fishes. Ecol. Freshw. Fish 15: 315-320.
- 環境省. 2011. 特定外来生物等一覧. <http://www.env.go.jp/nature/intro/1outline/list/index.html#-gyo>.
- Katano, O., Yamamoto, S. & Nakamura, T. 2002. Predation of Japanese dace, *Tribolodon hakonensis*, by largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in experimental aquaria. Ichtyol. Res. 49: 392-396.
- Keast, A. . 1980. Food and feeding relationships of young fish in the first weeks after the beginning of exogenous feeding in Lake Opinicon, Ontario. Env. Biol. Fish. 5: 305-313.
- Keast, A. 1985. The piscivore guild of fishes in small freshwater ecosystems. Env. Biol. Fish. 12: 119-129.
- Keast, A. & Eadie, J. M. 1985. Growth dispensation in year-0 largemouth bass: the influence of diet. Trans. Am. Fish. Soc. 114: 204-213.
- Kramer, R. H. & Smith, Jr., L. L. 1962. Formation of year classes in largemouth bass. Trans. Am. Fish. Soc. 91: 29-41.
- Ludsin, S. M. & DeVries, D. R. 1997. First-year recruitment of largemouth bass: the interdependency of early life stages. Ecol. Appl. 7: 1024-1038.
- Maezono, Y., Kobayashi, R., Kusahara, R. & Miyashita, T. 2005. Direct and indirect effect of exotic bass and bluegill on exotic and native organisms in farm ponds. Ecol. Appl. 15: 638-650.
- Mittelbach, G. G. & Persson, L. 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological

- consequences. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55: 1454-1465.
- 村上興正・鷺谷いつみ. 2002. 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京.
- 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* の食性. 上越教育大学研究紀要 28: 219-226.
- 中村守純. 1969. 日本のコイ科魚類. 資源科学研究所, 東京.
- Oliver, J. D., Holeton, G. F. & Chua, K. E. 1979. Over winter mortality of fingerling smallmouth bass in relation to size, relative energy stores, and environmental temperature. Trans. Am. Fish. Soc. 108: 130-136.
- Olson, M. H. 1996. Ontogenetic niche shift in largemouth bass: variability and consequence for first-year growth. Ecology 77: 179-190.
- Olson, M. H., Mittelbach, G. G. & Osenberg, C. W. 1995. Competition between predator and prey: resource-based mechanisms and implications for stage-structured dynamics. Ecology 76: 1758-1771.
- Persson, A. & Brönmark, C. 2002. Foraging capacity and resource synchronization in an ontogenetic diet switcher, pikeperch (*Stizostedion lucioperca*). Ecology 83: 3014-3022.
- Phillips, J. M., Jackson, J. R. & Noble, R.L. 1995. Hatching date influence on age-specific diet and growth of age-0 largemouth bass. Trans. Am. Fish. Soc. 124: 370-379.
- Post, D. M. 2003. Individual variation in the timing of ontogenetic niche shifts in largemouth bass. Ecology 84: 1298-1310.
- 佐原雄二. 1987. 魚の採餌行動. 東京大学出版会, 東京.
- Shelton, W. L., Davies, W. D., Kling, T. A. & Timmons, T. J. 1979. Variations in the growth of the initial year class of largemouth bass in West-Point-Reservoir, Alabama and Georgia. Trans. Am. Fish. Soc. 108: 142-149.
- 須藤篤史・高橋清孝. 2004. 七つ森湖におけるオオクチバス, コクチバスの分布, 繁殖および食性. 宮城県水産研究報告 4: 13-22.
- 高橋清孝. 2002. オオクチバスによる魚類群集への影響-伊豆沼・内沼を例に. 日本魚類学会自然保護委員会(編). 川と湖沼の侵略者ブラックバス. pp. 47-59. 恒星社厚生閣, 東京.
- 高橋清孝・小野寺毅・熊谷 明. 2001. 伊豆沼・内沼におけるオオクチバスの出現と定置網魚種組成の変化. 宮城県水産研究報告 1: 111-118.
- Timmons, T. J., Shelton, W. L. & Davies, W. D. 1980. Differential growth of largemouth bass in West Point Reservoir, Alabama-Georgia. Trans. Am. Fish. Soc. 109: 176-186.
- 鳥越兼治・白岩豊和. 2010. 五島列島中通島におけるオオクチバスの生態学的研究. 広島大学大学院教育学研究科紀要 59: 1-7.
- Whitter, T. R. & Kincaid, T. M. 1999. Introduced fish in northeastern USA lakes: Regional extent, dominance, and effect on native species richness. Trans. Am. Fish. Soc. 128: 769-783.
- Yasuno, N., Chiba, Y., Shindo, K., Fujimoto, Y., Shimada, T., Shikano, S. & Kikuchi, E. 2012. Size-dependent ontogenetic diet shifts to piscivory documented from stable isotope analyses

in an introduced population of largemouth bass. *Env. Biol. Fish.* 93: 255-266.

Yonekura, R., Kita, M. & Yuma, Y. 2003. Species diversity in native fish community in Japan: comparison between non-invaded and invaded ponds by exotic fish. *Ichthyol. Res.* 51: 176-179.

Ontogenetic diet shift to piscivory in introduced 0+ largemouth bass populations

Natsuru Yasuno^{1*} & Eisuke Kikuchi²

¹ Sendai City Hall, 3-7-1 Kokubun-cho, Aoba-ku, Sendai, Miyagi 980-0803, Japan
E-mail plumosussia@yahoo.co.jp

² Environmental Education Center, Miyagi University of Education,
149 Aramaki Aza Aoba, Aoba-ku, Sendai 980-0845, Japan

* Corresponding author

Abstract Largemouth bass, *Micropterus salmoides*, is a piscivorous fish species native to North America. This species has been introduced into many regions outside its native range for sport fishing and food. Due to predation, introduced largemouth bass have altered native fish communities, lowering both the species richness and abundance of native fish species. The diet of largemouth bass changes as they grow. Largemouth bass either move directly from zooplanktivory to piscivory, or they may include a period of insectivory. In this review, we first examined studies discussing the timing of the switch to piscivory in native and introduced areas with the minimum size of individuals being used as an indicator of timing. Then we discuss the significance of ontogenetic shift to piscivory of largemouth bass, the dietary switch at the population level during the first year and the factors affecting the shift to piscivory. The minimum body size at the onset of the shift to piscivory is variable among regions and water systems. After the switch to piscivory, the growth rates of bass increase significantly due to the higher energy content of prey fish, resulting in large body size in autumn. Since over winter mortality is size-dependent, an early shift to piscivory increases the recruitment of 0+ largemouth bass to the future adult population. In their native range, 0+ bass often fail to shift to piscivory during their first year. Such a phenomenon could divide the 0+ population into large piscivorous and small zooplanktivorous individuals, resulting in bimodal body size distribution. In introduced areas, to our knowledge, there has been no investigation on the ontogenetic shift to piscivory at the population level except for 2 studies in Japan. One of these studies shows that all 0+ individuals can become piscivorous during their first year; another shows that some individuals can become piscivorous, but others cannot. Based mainly on investigations in their native range, the success of 0+ bass to switch to piscivory is considered to be influenced by the following factors; 1) growth rate

before the shift to piscivory, 2) hatching date, and 3) the relative timing of spawning season in reference to those of prey fishes. However, few studies have examined the effects of the above 3 factors on the diet shift to piscivory in introduced areas. Further studies are required to enhance a more complete understanding of the factors affecting the shift of 0+ bass to piscivory especially in introduced areas.

Keywords: invasive alien species, *Micropterus salmoides*, ontogenetic diet shift, stomach contents analysis

Received: February 27, 2012 / Accepted: May 11, 2012