

報 告

温帯河川の魚類群集における資源利用と 種間のニッチ重複の日周変化—2007年度結果報告

中川 光¹⁾・山根秀征¹⁾・八杉公基¹⁾・藤田朝彦²⁾・横井謙一³⁾・足羽 寛¹⁾・
北田直樹³⁾・高野裕樹⁴⁾・鈴木規慈⁵⁾・岸本純平⁶⁾・前田 一⁶⁾・山野ひとみ³⁾・
伊藤毅彦³⁾・丸山弘明⁵⁾・富永浩史¹⁾・畠山絵美⁵⁾・後藤元保⁷⁾・高橋大輔⁸⁾

- | | |
|-----------------|-----------------------|
| 1) 京都大学大学院理学研究科 | 2) 財団法人ダム水資源地環境整備センター |
| 3) 近畿大学 | 4) 滋賀県立大学 |
| 5) 三重大学 | 6) 大阪教育大学 |
| 7) 京都大学農学部 | 8) 長野大学環境ツーリズム学部 |

Diel changes in resource use and diet overlap in temperate stream fishes. Hikaru Nakagawa, Hideyuki Yamane, Masaki Yasugi, Tomohiko Fujita, Kenichi Yokoi, Hiroshi Ashiwa, Naoki Kitada, Hiroki Takano, Noriyasu Suzuki, Junpei Kishimoto, Hajime Maeda, Hitomi Yamano, Takehiko Ito, Hiroaki Maruyama, Koji Tominaga, Emi Hatakeyama, Motoyasu Goto and Daisuke Takahashi.

要旨：京都府由良川の中流域において、夏と秋に日周を通した優占7魚種の生息場所の観察と胃内容物調査を行うことで、河川魚類群集における摂餌行動の日周変化についてその普遍性を評価し、共通の餌資源を利用する複数の魚種が、種ごとにその資源の利用時間帯を1日の中で使い分ける傾向を示すのかを検討した。その結果、各魚種はそれぞれ固有の食物および摂餌場所の利用傾向を示し、藻類専食者1種以外では、夏に昼夜で明瞭な摂餌行動の変化が観察された。しかし、特定の餌資源を複数の魚種が時間的に使い分ける傾向はなく、その資源が利用しやすいと予想される時間帯に集中する傾向を示した。そのため、今回観察された河川魚類群集における日周スケールのニッチ利用パターンの種間差は、他種との競争よりも、各魚種の摂餌における基本ニッチの違いと餌の利用可能性の日周パターンに制御されており、種間競争の抑制には寄与していないと推察された。

キーワード：時間ニッチ、日周変化、昼行性と夜行性、河川魚類群集、食物と生息場所

はじめに

日周スケールの時間的な種の住み分けは自然下の群集において普通に見られる現象であり (Elton, 1927; Hobson, 1991; Kronfeld-Schor & Dayan, 2003), 潜在的な競争者が異なる時間

に資源を利用することで多種共存を促進しうるとされる (MacArthur & Levins, 1967; Schoener, 1974; Kronfeld-Schor & Dayan, 2003)。しかし、構成種の日周的な住み分けが多種共存に果たす役割について、群集レベルの観察に基づいて検証した例は少ない (Kronfeld-Schor & Dayan, 2003)。

日周的な住み分けが種間競争の抑制機構として働くには、競争する種間で日周的な活動時間帯が異なるとともに、その時間帯ごとに利用できる資源が異なるまたは同一の資源が再供給される必要がある (MacArthur & Levins, 1967)。本研究の調査地である温帯河川中流域では、多様な形態や食性を示す魚種が複数共存し、それらの中には一般に昼行性や夜行性とされる種も含まれる (Wieser, 1991; Wootton, 1998)。さらに、川の流れによって餌となる陸生由来の資源や流下水生昆虫等が速やかに再供給されるという環境特性も存在する (Allan & Castillo, 2007)。そのため、河川群集では、日周スケールの時間ニッチが種間競争の軽減に寄与しうると予想される。

そこで本研究では、種間競争の軽減における日周スケールの時間ニッチの重要性を検証する出発点として、京都府由良川の中流域において、夏と秋に日周を通した優占 7 魚種の生息場所の観察と胃内容物調査を行うことで、(i) 河川魚類群集における摂餌行動の日周変化についてその普遍性を評価し、(ii) 共通の餌資源を利用する複数の魚種が、種ごとにその資源の利用時間帯を 1 日の中で使い分ける傾向を示すのかを検討する。

本研究の実施にあたり、京都大学動物生態学研究室の渡辺勝敏氏、堀道雄氏、曾田貞滋氏および構成員の方々から多くの価値あるコメントを頂いた。京都大学芦生研究林スタッフ、美山漁業協同組合職員および京都府南丹市芦生地区の住民の方々には調査実施にあたって多くの便宜を図って頂いた。これらの方々はこの場を借りて改めてお礼申し上げる。本研究は調査実施にあたり、関西自然保護機構 (KONC) 2007 年度研究助成および文部科学省グローバル COE プログラム A06「生物の多様性と進化研究のための拠点形成—ゲノムから生態系まで」の支援を受けて行った。なお、本研究の成果は、科学雑誌 *Ecological Research*

(Nakagawa et al., 2012, 27, 417-426) にて公表済みである。

方法

調査地と優占魚種

調査は京都府北部の京都大学芦生研究林内を流れる由良川 (35°18'N, 135°43'E, 356 m a.s.l.) で行った。調査地の河川は明瞭な瀬淵構造を有する典型的な河川中流域上部の体をなし、川幅は 4–15 m (平均=11.3 m) で、平均河床勾配は 4.5%，筆者のこれまでの観察から 17 種の魚類が確認されている。調査対象とした優占魚種はコイ科のカワムツ (*Zacco temminckii*)、ウグイ (*Tribolodon hakonensis*)、タカハヤ (*Phoxinus oxycephalus*)、シマドジョウ科のアジメドジョウ (*Niwaella delicata*)、アカザ科のアカザ (*Liobagrus reinii*)、ハゼ科のカワヨシノボリ (*Rhinogobius flumineus*)、カジカ科のカジカ大卵型 (*Cottus pollux*) の 7 種でこれらの魚種で調査地における魚類の目視数の 95% 以上を占めていた。これらの魚種のうち、アジメドジョウは藻類食者、カワムツ、ウグイ、タカハヤ、カワヨシノボリは雑食者、アカザとカジカは肉食者であることが知られている (中村, 1969; 川那部・水野, 1989)。また、アカザとカジカは夜行性、コイ科魚種は一般に昼行性であることが過去の記載 (中村, 1969; 川那部・水野, 1989) から示唆されている。

水中目視観察

各魚種の生息場所利用の日周変化を明らかにするために、2006 年と 2007 年の夏 (8 月) と秋 (11 月) に水中目視による一日を通した魚類の観察を行った。調査地において、瀬淵一つずつを含む 70 m の範囲を固定調査区とし、瀬と淵それぞれに幅 1 m のライントランセクトを、川を横切る形で各

2本ずつ設置した。

シュノーケリングによる目視観察は、一日の中で薄明、朝、昼、薄暮、夜半前、夜半後の6回行った。各観察の間隔はおおよそ4時間となるようにしたが、薄明薄暮時の調査時間については、その季節の日の出日の入り時間に合わせて若干調節した。調査開始時には毎回水温を測定した。ライントランセクト法による魚類の目視観察は観察者と記録者の2人1組となって、次の手順で行った。まず、観察者が河道右岸側から静かに入水し、トランセクトの下流1mまで移動して10分間魚が観察者に慣れて通常の行動をとるようになるまで待機した。その後、トランセクトに沿って移動しながら魚類を観察し、トランセクト内に魚が観察された際には観察者が記録者に魚の魚種を知らせ、その魚がいた位置に鉛製の目印を置いた。夜間の観察は、水中用のハンドライトとヘッドライトを用いて行った。

魚類の観察後、各個体が目視された目印の位置で、それぞれ水深、流速（上・中・底層）、底質を測定した。流速の測定は流速計（コスモ理研、Model 3651）を用いた。底質の測定は、10×10 cmの小区画（全25区画）に区切られた50×50 cmコドラートを目印の位置に設置し、各小区画内で最も優占する礫の種類をWentworth（1922）に従って6種類（< 2 mm, 砂；2 - 4 mm, 小礫；5 - 64 mm, 中礫；65 - 256 mm, 大礫；> 256 mm, 巨礫；岩盤）に分類し、記録することで行った。なお、一部の魚種で食性および生息場所の変化が報告（中村, 1969）されている仔稚魚期の個体については、今回は観察対象としなかった。

サンプリングと胃内容物分析

生息場所利用調査終了後、魚類の食物利用の日周変化を調べるためのサンプリング（各魚種・各時間帯5個体ずつ）を目視観察と同じ時間設定で

行った。捕獲した魚は、直ちに10%ホルマリンで固定したのち、研究室に持ち帰った。

持ち帰った魚類はサンプルごとに標準体長（mm）と湿重量（g）を測定したのち、解剖して胃内容物重量（湿重量, g）を量った。各サンプルから得られた胃内容物の組成は、Hynes（1950）およびHori et al.（1993）に従いポイント法を用いて評価した。胃内容物から得られた水生動物は、基本的に目レベルまで同定した。ただし、水生動物の大部分を占めるカゲロウ目とトビケラ目の一部については科レベルまで同定した。藻類および落下昆虫についてはそれぞれ一つの餌品目として扱った。

統計解析

生息場所と食物利用の日周変化

夏と秋それぞれで、各魚種の食性および微生息場所の利用傾向について、日周変化の有無を多変量分散分析（MANOVA）によって検討した。微生息場所利用の検討において、アジメドジョウとアカザ、カジカは秋の目視観察では発見されなかったため、夏のみ検討した。食性の解析において、アジメドジョウは秋には捕獲されなかったもので、夏のみ検討した。2006年と2007年のデータはプールして扱い、今回は年ごとの違いは検討しなかった。

微生息場所利用データは各時間帯・季節・種のデータを一度全てプールして、各魚種の観察地点における水深、流速（上・中・底層）および底質特性（底質の大きさと複雑さ）に基づいて主成分分析（principal component analysis, PCA）を行った。底質のデータは、コドラート内の各小区画で記録された底質分類を6段階の順序変数として扱い、その平均値を底質サイズ、標準偏差を底質の複雑さの指標とした。主成分分析によって得

られた魚類各個体に対応する主成分得点の、第三主成分までを応答変数、各個体が観察された時間帯を説明変数として用いて、MANOVAによって微生物場所の時間帯による利用傾向の違いの有無を各魚種で検討した。また、各魚種をプールした上で第1－3主成分を応答変数、時間帯と魚種を説明変数としてMANOVAを行い、調整F値の比較により、微生物場所の魚種間の違いと時間帯による違いの相対的な寄与率の大きさを検討した。

胃内容物分析から得られた餌組成のデータを応答変数、時間帯を説明変数として、食物利用の日周変化についてMANOVAによる検討を行った。胃内容物分析より得られた各餌品目のポイントは、正規性を確保するため、対数変換したうえで統計解析を行った。

食物利用における種間ニッチ重複の日周変化

種間の食物ニッチ重複の日周変化の有無を検討するため、各季節の各時間帯において各種間で胃内容物のデータをもとに以下の式を用いてPiankaの類似度指数(α')を計算した。

$$\alpha' = \sum p_{ik} p_{2k} / (\sum p_{1k}^2 \sum p_{2k}^2)^{1/2} \quad (\text{Pianka, 1973})$$

ここで、 p_{ik} は種*i*の胃内容物中に占める餌品目*k*の割合を示す。 α' は0から1の値をとり、 α' が大きいほど種間の資源利用の傾向が似ていることを示す。この類似度指数を用いて、各摂餌ギルド間および全魚種間でのニッチ重複の大きさの日周変化をTukey's HSD検定により検討した。

結果

魚類種組成

調査地の水温は、夏は22.6－25.6℃、秋は10.4－15.0℃だった。全ての観察期間を通じて、のべ1,037個体の魚類が記録された。藻類食者（アジメドジョウ）と雑食者（カワムツ、ウグイ、タカハヤ、カワヨシノボリ）は夏の間一日を通して観察された（図1）。一方で、肉食者（アカザ、カジカ）はほぼ夜間（薄暮－深夜）のみ観察された。肉食者は昼の間（薄明－昼）は主として大礫以上の河床礫の下に潜んでいた（中川, 未発表データ）。雑食者は秋もほぼ日周を通して観察されたが、藻

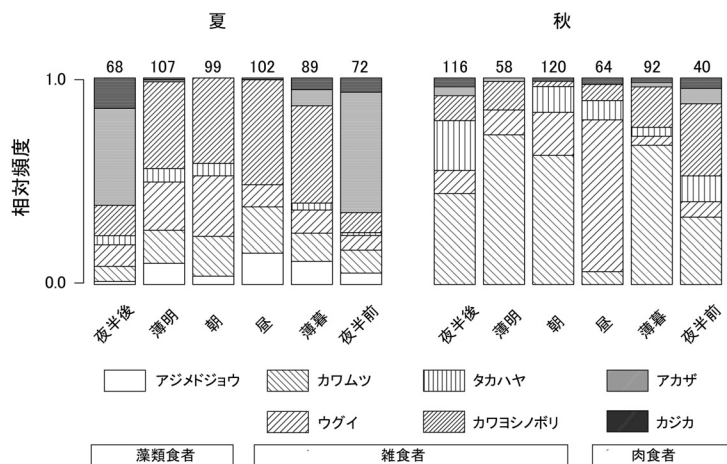


図1. 夏と秋の主要な魚種の種組成の日周変化。各時間帯のバーの上の数字はその時間に目視された魚類の総個体数を示す。

類食者と肉食者は秋には昼夜ともに観察できなかった（図1）。この季節、肉食者は一日を通して主に大型の礫の下に居るのが確認できたが、藻類食者は河道内では捕獲できなかった（中川、未発表データ）。

生息場所利用

微生物生息場所の環境データをもとに行ったPCAでは、第1－3主成分で全分散の83.7%を説明できた（表1）。第1－3主成分は、主に流速、底質サイズ、水深にそれぞれ対応していた。

図2は各魚種の夏と秋での第1および第2主成分軸に沿った分布を示している。各魚種の分布は、一日の時間帯によってある程度変化するものの、種間の相対的な位置関係は変わらなかった。また、魚種をプールして行った統計解析において、魚種の違いに対応する調整F値は、夏秋共に時間帯に

表1. 第1－3主成分（PC1－3）における各環境要因の主成分負荷量、固有値および累積寄与率。

		PC1	PC2	PC3
主成分負荷量	水深	-0.27	-0.27	0.92
	流速(上層)	-0.96	-0.06	-0.1
	流速(中層)	-0.97	-0.08	-0.06
	流速(底層)	-0.93	-0.07	-0.16
	礫サイズ(平均)	-0.5	0.62	0.13
	底質の複雑さ(標準偏差)	0.04	0.87	0.16
固有値		3.07	1.24	0.94
累積寄与率(%)		51.1	71.7	87.3

表2. 魚類の微生物生息場所利用パターンに対する魚種および一日の中での時間帯の影響を検討した多変量分散分析（MANOVA）の結果。

	夏				秋			
	自由度	ウィルックスのλ	調整F値	P値	自由度	ウィルックスのλ	調整F値	P値
時間	5	0.96	1.51	0.09	5	0.49	24.90	<0.001
種	6	0.71	10.44	<0.001	5	0.41	32.56	<0.001
時間×種	26	0.79	1.59	<0.005	21	0.49	5.81	<0.001
残差	509				458			

対応する調整F値よりも大きかった（表2）。

微生物生息場所利用において、夏には雑食者3種（カワムツ、ウグイ、タカハヤ）、秋には雑食者全て（カワムツ、ウグイ、タカハヤ、カワヨシノボリ）で時間帯による有意な変化が検出され、藻類食および肉食者では夏秋共に検出されなかった（MANOVA, $p < 0.05$; 表3）。しかし、時間帯による微生物生息場所利用の変化には、雑食者の間で共通した傾向は見られなかった。

胃内容物

藻類食者（アジメドジョウ）の胃内容物は、97%が藻類で占められていた。雑食者（カワムツ、ウグイ、タカハヤ、カワヨシノボリ）は藻類、底生動物、落下動物（陸生昆虫と水生昆虫の羽化幼虫）を利用しており、全胃内容物に占める落下昆虫の割合は種によって異なっていた（カワムツ、62%；タカハヤ、16%；ウグイ、カワヨシノボリ、<3%）。肉食者（アカザ、カジカ）の胃内容物はほぼ底生動物のみで占められていた（>99%）。また、秋にはカジカの胃内容物からはしばしばカワヨシノボリやヘビトンボの幼虫（Megaropteraans）、サワガニ（*Geothelphusa dehaani*）といった大型の水生動物が観察された。カワムツとタカハヤは秋に落下無脊椎動物（主に直翅目とクモ類）を多く利用していた。

胃内容物は、いずれの種でも一日を通して確認された（図3a-n）。雑食者と肉食者の胃内容物

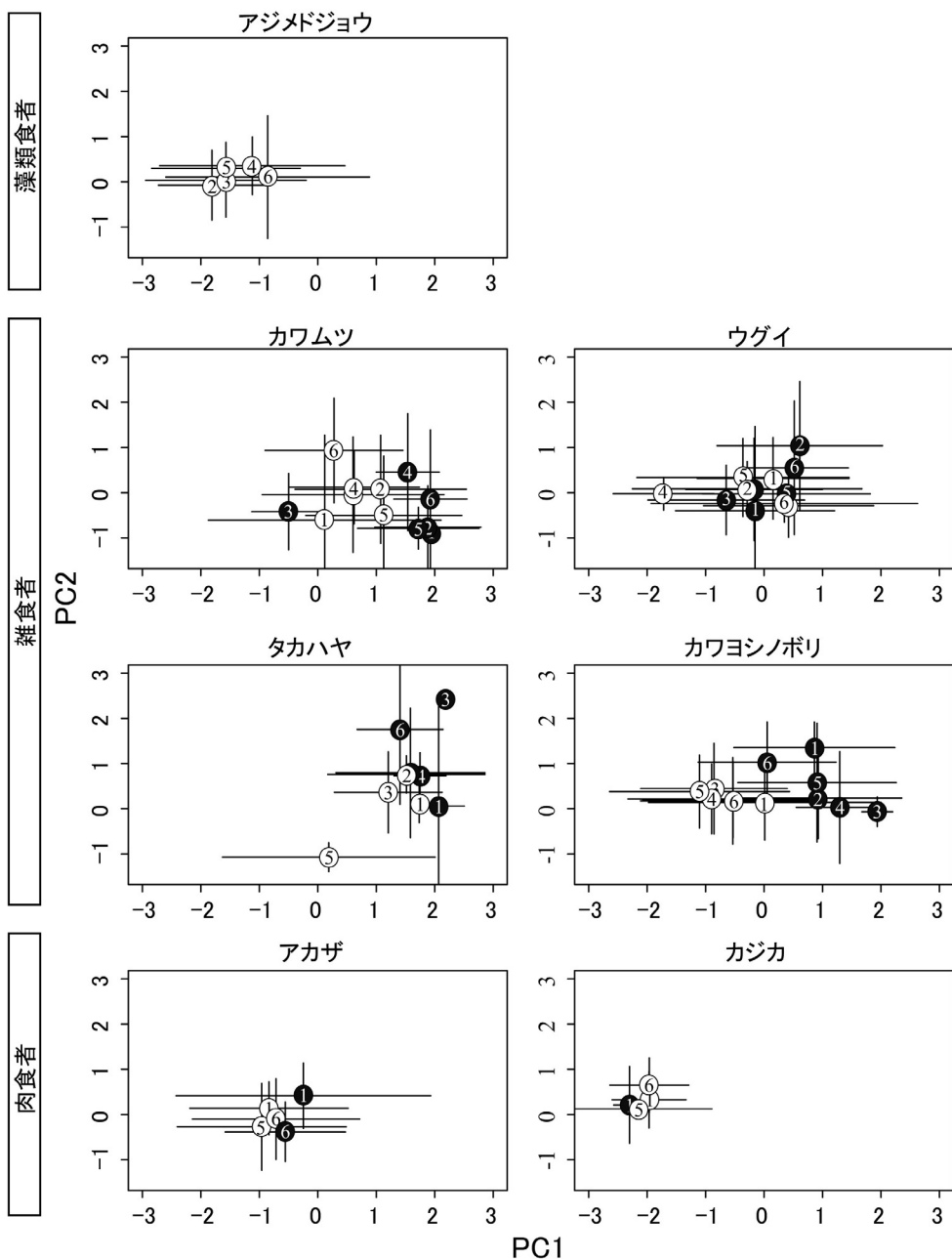


図2. 微生物場所の環境データに基づく、第1・第2主成分軸（PC1・PC2）に沿った各魚種の分布。各魚種はそれぞれ別パネルに示す。目視個体数が2個体よりも小さい時間帯のデータは省略した。各プロットは各時間帯の分布の平均を、棒は標準偏差を示す。白いプロットは夏、黒いプロットは秋を示す。プロット内の数字は、時間帯（1、夜半後；2、薄明；3、朝；4、昼；5、薄暮；6、夜半前）を示す。

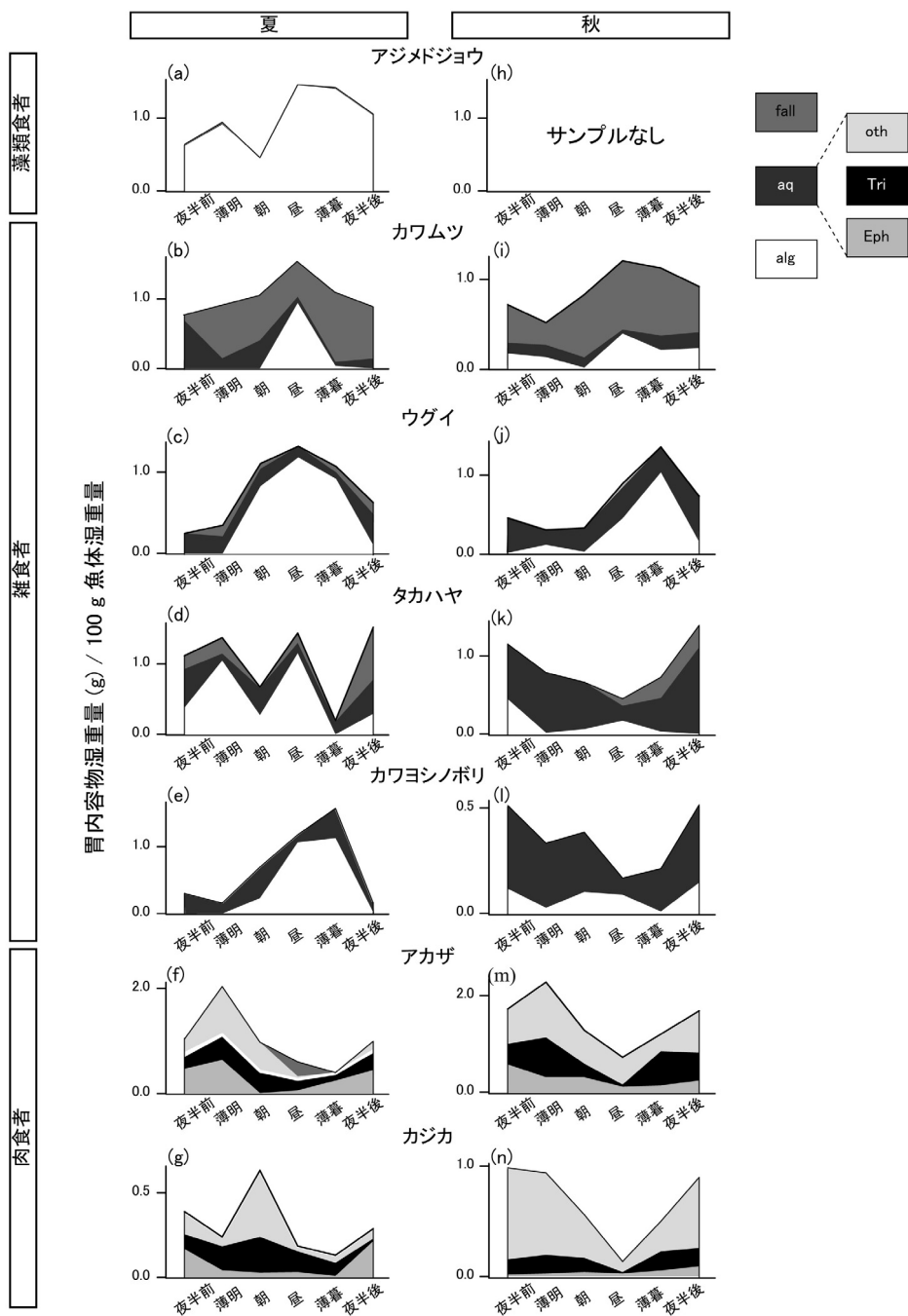


図 3. 各魚種の胃内容物組成の日周変化. 餌の頻度組成はポイント法により評価した (材料と方法参照). alg, 藻類; fall, 落下無脊椎動物; aq, 底生動物. 肉食者については, 底生動物は次の 3 つの分類に細分した. Eph, カゲロウ目; Tri, 造網性トビケラ類 (Stenopsychidae and Hydropsychidae); oth, その他の底生動物.

の構成は、夏にはタカハヤを除いていずれも有意に時間帯によって変化しており (MANOVA, $p < 0.05$, 表 3), その変化傾向は摂餌ギルドごとに一貫していた。雑食者は, ウグイを除いて, 昼に夜半前, 夜半後よりも藻類を多く利用していた (Tukey's test, $p < 0.05$, 図 3 b-e)。一方で, 底生動物の摂餌量 (魚体重100gあたりの胃内容物量) は昼間 (薄明-昼) よりも夜間 (薄暮-夜半後) の方が多かった。肉食者は, 薄暮から薄明時にかけてカゲロウ目を, 朝から昼にかけて造網性トビケラ類 (i.e. *Stenopsyche* spp. & *Hydropsyche* spp.) を多く利用していた (図 3 f-g)。造網性のトビケラ類は, 肉食者以外の摂餌ギルドにはほとんど利用されていなかった (全胃内容物に占める割合: 肉食者, 26-32%; 雑食者, 2-10%; 藻類食者, 0%)。藻類食者は一日を通して藻類を利用しており, 有意な時間帯による胃内容物の変化は見られなかった (図 3 a, 表 3)。秋には, 肉食者 1 種 (アカザ) のみで時間帯による胃内容物構成の有意な変化が検出された (MANOVA,

$p < 0.05$, 表 3)。

食物におけるニッチ重複

雑食者と肉食者の種のペアでの食物のニッチ重複パターンは夏には昼に比べて夜半前と夜半後に有意に大きくなる傾向が観察された (Tukey's test, $p < 0.05$; 図 4 a)。それ以外のギルド間または種間のペアでの検討では, 有意な傾向は検出されなかった。藻類食者と雑食者のペアでは, サンプル数 ($N = 4$) が小さいため有意ではなかったが, 食物のニッチ重複は昼に特に大きかった (図 4 a)。雑食者と藻類食者, 雑食者と肉食者のペアではニッチ重複が大きくなる時間が異なり, 前者は朝から薄暮, 後者は夜半前から夜半後にかけて食物ニッチの重複が大きかった。秋には, いずれの種間, ギルド間のペアでもニッチ重複の大きさは日周を通しておよそ一定だった (Tukey's test, $p > 0.05$; 図 4 b)。

表 3. 各魚種の微生物場所および食物利用パターンに対する一日の中での時間帯に影響を検討した多変量分散分析 (MANOVA) の結果。

		微生物場所									
		夏					秋				
		自由度	残差自由度	ウィルスのλ	調整F値	P値	自由度	残差自由度	ウィルスのλ	調整F値	P値
藻類食者	アジメドジョウ	5	41	0.62	1.36	0.18					
雑食者	カワムツ	5	80	0.66	2.36	<0.01	5	241	0.25	29.11	<0.01
	ウグイ	5	82	0.62	2.84	<0.01	5	93	0.64	2.94	<0.01
	タカハヤ	4	15	0.18	2.61	0.01	4	53	0.44	4.11	<0.01
	カワヨシノボリ	5	196	0.92	1.02	0.43	5	56	0.51	2.78	<0.01
肉食者	アカザ	3	78	0.92	0.70	0.71					
	カジカ	4	17	0.55	0.84	0.61					
		食物									
		夏					秋				
		自由度	残差自由度	ウィルスのλ	調整F値	P値	自由度	残差自由度	ウィルスのλ	調整F値	P値
藻類食者	アジメドジョウ	5	54	0.67	1.50	0.11					
雑食者	カワムツ	5	50	0.35	2.27	<0.01	5	55	0.60	1.14	0.30
	ウグイ	5	53	0.46	1.38	0.10	5	60	0.47	1.27	0.15
	タカハヤ	5	51	0.27	2.39	<0.01	5	54	0.38	0.99	0.49
	カワヨシノボリ	5	54	0.17	1.95	<0.01	5	54	0.29	1.30	0.11
肉食者	アカザ	5	54	0.11	2.05	<0.01	5	44	0.18	1.47	0.04
	カジカ	5	52	0.22	1.59	0.01	5	53	0.36	0.91	0.65

考察

調査地において、河川魚類の食性と微生物場所は藻類食者を除き明瞭に一日の中で変化していた。調査地における2種の肉食者（カジカとアカザ）は一般に夜行性とされ、コイ科の雑食者（カワムツ、ウグイ、タカハヤ）は昼行性とされる（中村, 1969; 川那部・水野, 1989; Natsumeda, 1998）。しかし、本調査地において、それらの魚種は昼夜ともに摂餌を行っていると推察され、単純な昼行性、夜行性といった区別は出来なかった。

夏秋共に、同一の摂餌ギルド内では一日を通して共通した摂餌パターンが観察された。一方で、夏には、雑食者と肉食者および雑食者と藻類食者の種のペアでは、食物の類似度は一日の中で大きく変化していた。ギルド間の食物利用の重複が大きい時間帯には、各魚種は摂餌ギルドに関係なく同じ資源に集中する傾向が見られた。雑食者と藻類食者のペアで食物の重複が小さい夜間（夜から薄明）には、雑食者は藻類食者がそもそも利用しない底生動物を主に利用していた。雑食者と肉食

者のペアで食物の重複が小さい昼には、肉食者は雑食者がほとんど利用していなかった造網性トビケラ類を主に食べていた。即ち、一日の中で見られた食物のニッチ重複の小さい時間帯は、一方の摂餌ギルドが他方のギルドにとって潜在的に利用可能な餌資源でないものを食べることによって生じていた。

河川において、魚類の餌資源は水生昆虫の分散行動すなわち、流下や羽化、摂餌のための移動や陸生資源の流入によって継続的に再供給される（Allan & Castillo, 2007）。このような状況下において各魚種が共有する資源を異なる時間に利用する場合には、時間ニッチは魚種間の競争を軽減する効果を持ちうる（MacArthur & Levins, 1967）。しかしながら、本研究では、各魚種の摂餌行動は単純に夜行性と昼行性には区別できず、各魚種間で共有する資源の利用時間帯を日周的に使い分ける傾向は観察できなかった。そのため、日周スケールの時間ニッチ分割が、魚種間の競争を減らす効果は無いものと推察された。

河川魚類の日周的な時間ニッチ利用の種間差は、

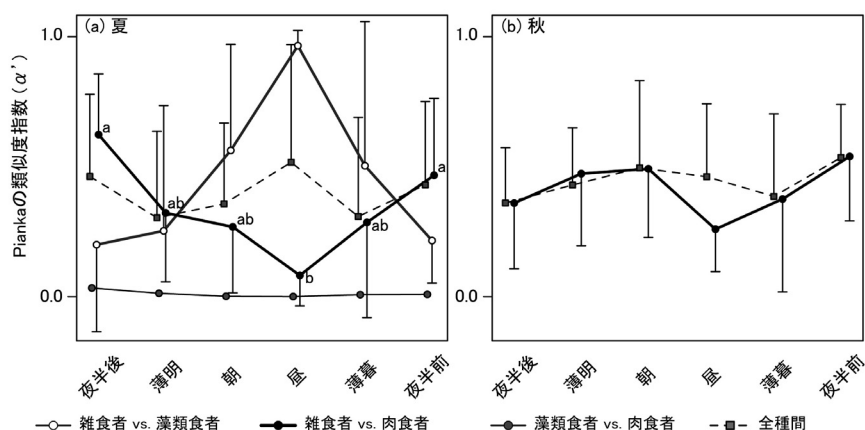


図4. ギルド間および全魚種間における夏と秋の食性の類似度の日周変化。各時間帯の値は平均と標準偏差を示す。プロット右上の文字の違いは時間帯ごとの対比較における有意差の有無を示す (Tukey's test, $p < 0.05$)。

餌資源供給の日周変化によって説明できるかもしれない。水生昆虫の摂餌や流下行動は一般に夜間に活発化する (Allan & Castillo, 2007, ただし, 捕食者の影響については Flecker, 1992 も参照)。実際, 調査地における流下ネットを用いたサンプリングでは, 水生昆虫は昼間よりも夜間に数多く採集された (中川, 未発表データ)。雑食者と肉食者は, 礫下などの避難場所から摂餌等のためにオープンな場所へ這い出てきた水生昆虫を餌として利用すると考えられるため, 水生昆虫の日周活動性は魚類の食物の利用可能性に影響すると推察される (Elliot, 1970 ; Cadwallader, 1975)。特に雑食者にとっては, おそらく水生昆虫は藻類などと比べても重要な窒素源であり (Pandian & Vivekanandan, 1985 ; Hofer, 1991), 水生昆虫が隠れ場所から出てくる夜間のみ利用できると考えれば, 今回雑食者で見られた夜間の底生動物の利用量の増加が説明できる。一方で, 同じく水生昆虫を主な餌資源とする肉食者は, 雑食者と異なり礫の下に隠れた底生動物もある程度利用できると考えられる (川那部・水野, 1989 ; 中川, 未発表データ), そのため, 底生動物の利用効率が低い昼間に, もう一つの摂餌場所である礫下の環境を利用していたと考えれば, 今回観察された餌組成の変化と夜間のみ目視観察できたことが説明できる。日周スケールの時間ニッチ利用の種間差は, このような摂餌ギルドごとに固有の利用可能な餌および摂餌場所の違いとそれらの日周的な利用可能性の変化によってもたらされたのかもしれない。

本研究では, 温帯河川における優占 7 魚種の微生息場所と食物利用の日周変化を記載し, 魚類群集における摂餌行動の日周変化の普遍性と日周的な時間ニッチ軸に沿った共有する餌資源の種間分割の有無を検討した。しかしながら, 魚類は摂餌において種間で時間軸に沿って住み分ける傾向は示さず, むしろ一日の特定の時間帯には共通の資

源に集中する傾向を示した。そのため, 著者らは, 今回観察された河川魚類群集における日周スケールのニッチ利用パターンの種間差は, 他種との競争よりも, 各魚種の摂餌における基本ニッチの違いと餌の利用可能性の日周パターンに制御されていると結論した。

引用文献

- Allan, J. D. & M. M. Castillo. 2007. Stream ecology (2nd ed.). 436pp. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Cadwallader, P. L. 1975. Feeding habits of two fish species in relation to invertebrate drift in a New Zealand river. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 9 : 11-26.
- Elliot, J. M. 1970. Diel changes in invertebrate drift and the food of trout *Salmo trutta* L.. *Journal of Fish Biology*, 2 : 161-165.
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. 207pp. Sidgwick and Jackson, Ltd, London.
- Flecker, A. S. 1992. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams. *Ecology*, 73 : 438-448.
- Hobson, E. S. 1991. Trophic relationships of fishes specialized to feed on zooplankters above coral reefs. In: *The ecology of fishes on coral reefs*. (eds. Sale, P. F.), pp. 69-95. Academic Press, San Diego.
- Hofer, R. 1991. Digestion. In: *Cyprinid fishes - systematics, biology and exploitation*. (eds. Winfield, I.J. & J. S. Nelson), pp. 426-450. Chapman and Hall, London.

- Hori, M., M. M. Gashagaza, M. Nshombo & H. Kawanabe. 1993. Littoral fish communities in Lake Tanganyika: irreplaceable diversity supported by intricate interactions among species. *Conservation Biology*, 7 : 657-666.
- Hynes, H. B. N. 1950. The Food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journal of Animal Ecology*, 19 : 36-58.
- 川那部浩哉・水野信彦. 1989. 日本の淡水魚. 719pp. 山と溪谷社, 東京.
- Kronfeld-Schor, N. & T. Dayan. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34 : 153-181.
- MacArthur, R. H. & R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101 : 377-385.
- 中村守純. 1969. 日本のコイ科魚類・資源科学シリーズ 4. 455pp. 財団法人資源科学研究所, 東京.
- Natsumeda, T. 1998. Home range of Japanese fluvial sculpine, *Cottus pollux*, in relation to nocturnal activity patterns. *Environmental Biology of Fishes*, 53 : 295-301.
- Pandian, T. J. & E. Vivekanandan. 1985. Energetics of feeding and digestion. In: *Fish energetics: new perspectives*. (eds. Tytler, P. & P. Calow), pp. 99-124. Croom Helm Ltd, London.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4 : 53-74.
- Schoener, T. W. 1974. The competition hypothesis and temporal resource partitioning. *Proceedings of National Academy of Science USA*, 71 : 4169-4172.
- Wentworth, C. K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The Journal of Geology*, 30 : 377-392.
- Wieser, W. 1991. Physiological energetics and ecophysiology. In: *Cyprinid fishes — systematics, biology and exploitation*. (eds. Winfield, I.J. & J. S. Nelson), pp. 426-450. Chapman and Hall, London.
- Wootton, R. J. 1998. *Ecology of teleost fishes* (2nd ed.). 386pp. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

