関西自然保護機構会報 19(1)：11－23，1997

原　著

琵琶湖におけるブルーギルの生息地の構造と行動

― 沿岸域の人為的改変と外来魚による場所利用 ―

滋賀大学教育学部附属環境教育湖沼実習センター　服　部　昭　尚

HABITAT STRUCTURE AND BEHAVIOR OF THE BLUEGIL SUNFISH, *LEPOMIS MACROCHIRUS*, IN LAKE BIWA, JAPAN

Akihisa HATTORI　*Center for Environmental Education and Lake Science, Faculty of Liberal Arts and Education. Shiga University, 2-5-1, Hiratsu, Otsu, Shiga 520, Japan.*

はじめに

北米産の外来魚であるブルーギル *Lepomis macrochirus* が琵琶湖沿岸域で大発生し，琵琶湖生態系への深刻な影響が危惧されている（全国内水面漁業協同組合連合会，1992；鷲谷・森本，1993；角野・遊磨，1995）。大発生の原因として，本種の幅広い食性や手厚い卵の保護行動などが議論されているが（寺島，1980；全国内水面漁業協同組合連合会，1992），沿岸域の地形の改変も重要な原因の1つであろう。一般に陸上生態系では，人為的な地形の改変が特定の外来種の大発生をもたらすことはよく知られており（鷲谷・森本，1993；鷲谷・矢原，1996），水域生態系でも同様な現象がおこることが危惧されている(水野，1980；角野・遊磨，1995)。

ブルーギルの原産地である北米では，生息地の構造やその繁殖・摂餌生態について，すでに詳細に研究されている（Werner & Hall, 1974; Gross, 1982；Savino & Stein，1989；Wilson，1989；DeVries, 1990)。琵琶湖においても，分布や食性，成長パターンなど採集標本に基づく研究は少なくなく，琵琶湖への定着要因が考察されている（寺島，1980；全国内水面漁業協同組合連合会，1992)。しかし，ブルーギルの行動や生態を生息地の構造とともに野外で直接観察した例はない。本研究では，ブルーギルの生態と生息地の構造を，琵琶湖沿岸の地形が異なる2水域で比較観察し，沿岸域の人為的な改変とブルーギルの大発生との関係を明らかにすることを目的とする。

本研究を行うにあたり，京都大学の遊磨正秀・中西正巳・安部琢哉諸氏，滋賀大学の川嶋宗継・鈴木紀雄両氏には様々な助言や多大なご協力を頂き，ここにお礼申し上げます。また滋賀県立琵琶湖博物館の中井克樹氏には，潜水調査に適した場所や貴重な文献を紹介して頂き感謝いたします。なお，この調査は1994年に関西自然保護機構の研究助成を受け，主に京都大学生態学研究センターの設備を利用して行ったものである。

材料と方法

琵琶湖北湖の奥出湾沿岸（北緯35°29′；東経136°7′）で湖岸の地形が異なる2水域を選び，

1994年5月－12月にラインセンサスを行った。A水域は埋め立てられた人工湖岸であり，湖岸には消波ブロックが規則的に配置されている。B水域は，人工構造物のない自然な状態の湖岸である。A水域では水際から1.5m，B水域では2mの地点を原点とした50m沖合までのライン上で，約2週間毎に合計15回のSCUBA潜水による遊泳目視センサスを，沖合からラインに沿って左右約2mの範囲で行った（A水域：5月7日，22日；6月5日，19日；7月3日，18日；8月1日，24日；9月5日，21日；10月3日，19日；10月31日，11月21日；12月12日；B水域：5月7日，22日；6月5日，20日；7月4日，20日；8月12日，24日；9月5日，21日；10月3日，19日；10月31日，11月21日；12月12日）。全てのセンサスは13時30分－16時30分の間に行い，ブルーギルの個体数と水生植物群落の優占種，群落の高さをラインに沿って5m間隔で記録し，またブルーギルの全長を5cm単位で目測した。さらに，透明度が良くて少なくとも3分間同一個体を追跡できる場合，その摂餌行動を1個体につき3分間記録した。

各水域の水深は，1996年11月18日にラインに沿って5m間隔で測定した。測定日の水位は－24cmであり，1994年の6月がこの程度の水位であった。

1994年の繁殖期（6月と7月）に，繁殖コロニーの探索を両水域の周辺で13時30分－17時の間に13回行った（6月5日，19日，20日；7月3日，4日，8日，11日，12日，13日，14日，18日，19日，20日）。繁殖コロニーを見つけた場合，コロニー内の巣の数により，大型（20巣以上），中型（6－19巣），小型（5巣以下）に分けた。また，好奇心が強いことで知られるブルーギルに自然な行動をとらせるため，観察者は少なくとも30分間水中で静止姿勢を続け，その後に行動観察を開始した。この間に各個体の体長や巣内の卵数・発生段階（色で判断）を大まかにチェックし，なるべくコロニー内の平均的な個体を観察対象として選ぶようにした。行動観察は5分間を1単位とし，巣内の雄を対象として，その行動の種類と頻度，干渉相手の種類と体長等を記録した。体長は目測で，大型（全長20cm以上）と中型（11cm－19cm），小型（10cm以下）の3段階に分類した。1日1個体につき3単位の観察を連続して行った。さらに，1995年7月には，産卵現場の探索を行い，産卵行動を観察した。

結　果

調査地の地形と植生

埋め立て護岸のA水域は急深であり，沖合5mで水深3mを越すが，その後勾配が緩やかになり，沖合50mで5.7mであった（図1）。一方，自然湖岸のB水域は遠浅であり，沖合10mでも水深は3m未満であった。その後，徐々に水深を増し，沖合50mでは水深6.2mであった（図1）。

A水域では水際から約2mの地点（水深約1.5m）まで，B水域では水際から約3.5mの地点（水深約1m）まで，湖岸に沿って砂礫帯が帯状に存在した。両水域とも，その沖合いには，北米産の外来種であるコカナダモ *Elodea nuttallii* の優占する沈水植物帯（以後水草帯と呼ぶ）が広がっていた。最大水深の浅いA水域では，沖合70m（水深約6m）まで水草帯がほぼ連続的に分布していたが，B水域では沖合60m付近（水深約7m）で水草帯のない泥底となった。B水域の水深1m－2mのところでは，ネジレモ *Vallisneria biwaensis*，エビモ *Potamogeton crispus*，センニンモ *Potamogeton maackianus* などの在来の沈水植物が見られたが，A水域では在来種はほとんど見られなかった。

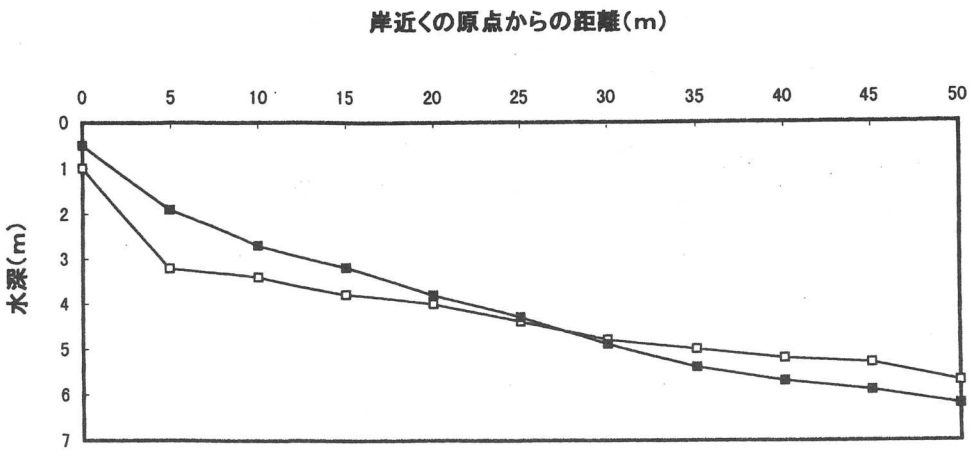


図1　調査地のA水域（□）とB水域（■）の地形断面図.
A水域は消波ブロックによる埋め立て護岸（人工護岸）で,
B地点は埋め立てのない湖岸（自然湖岸）である.

調査地の沈水植物帯の立体構造

水草帯の高さは季節的に大きく変化した（図2）。5月上旬には最高1.3m程度（水深約4m地点）であったが，7月上旬には4m，すなわち水面に達し，さらに沖合に向かって数m伸びていた。琵琶湖のコカナダモは最長でも2mであり，この高さを越える個体は根が湖底から離れて他のコカナダモにからみついた浮遊状態にある（浜端, 1991; 浜端，私信）。本調査水域においても，2mを越すコカナダモはこの状態にあった。8月下旬以降は浮遊状態のコカナダモは見られなくなり，流れ藻として湖岸に打ち上げられたり，湖底で枯れたりしていた。この結果，泥底の露出した湖底が見られた。9月下旬から水草帯の回復が始まり，その後露出した泥底面が徐々に狭くなった。12月上旬には，露出した泥底はほとんどない状態になった。また，枯れたコカナダモも湖底で見られなくなった。

A水域の水草帯はつねにB水域よりも良く発達し，2水域間で水草帯の水中景観に違いが見られた（図2）。5月－6月の間，水草帯の高さはA水域では沖合50mまでほぼ一定であったのに対し，B水域では沖側と岸側で減少する傾向を示した。また，7月－8月上旬の間，浮遊状態のコカナダモは，A水域では沖合5m－50m付近にかけての広い範囲に存在したが，B水域では特定の地点に限定されていた。さらに，8月下旬の水草帯衰退時の泥底の露出は，A水域の方が小さく，9月下旬－12月上旬までの回復もA水域の方が順調であった。

ブルーギルの生息空間

センサス中のブルーギルの目撃は，5月上旬－11月下旬に限られていた（図2）。しかし，12月には，両水域のセンサス前後に，水草帯内部の湖底近くで数個体が目撃された。

5月上旬－11月下旬にかけては，センサス中に目撃されたブルーギルのほとんどが，水草帯上部の開けた場所に存在していた。しかし，特に8月以降には，水草帯内部でもしばしば小型個体の魚影が確認できた。

水草帯が衰退する8月下旬以降は，ブルーギル

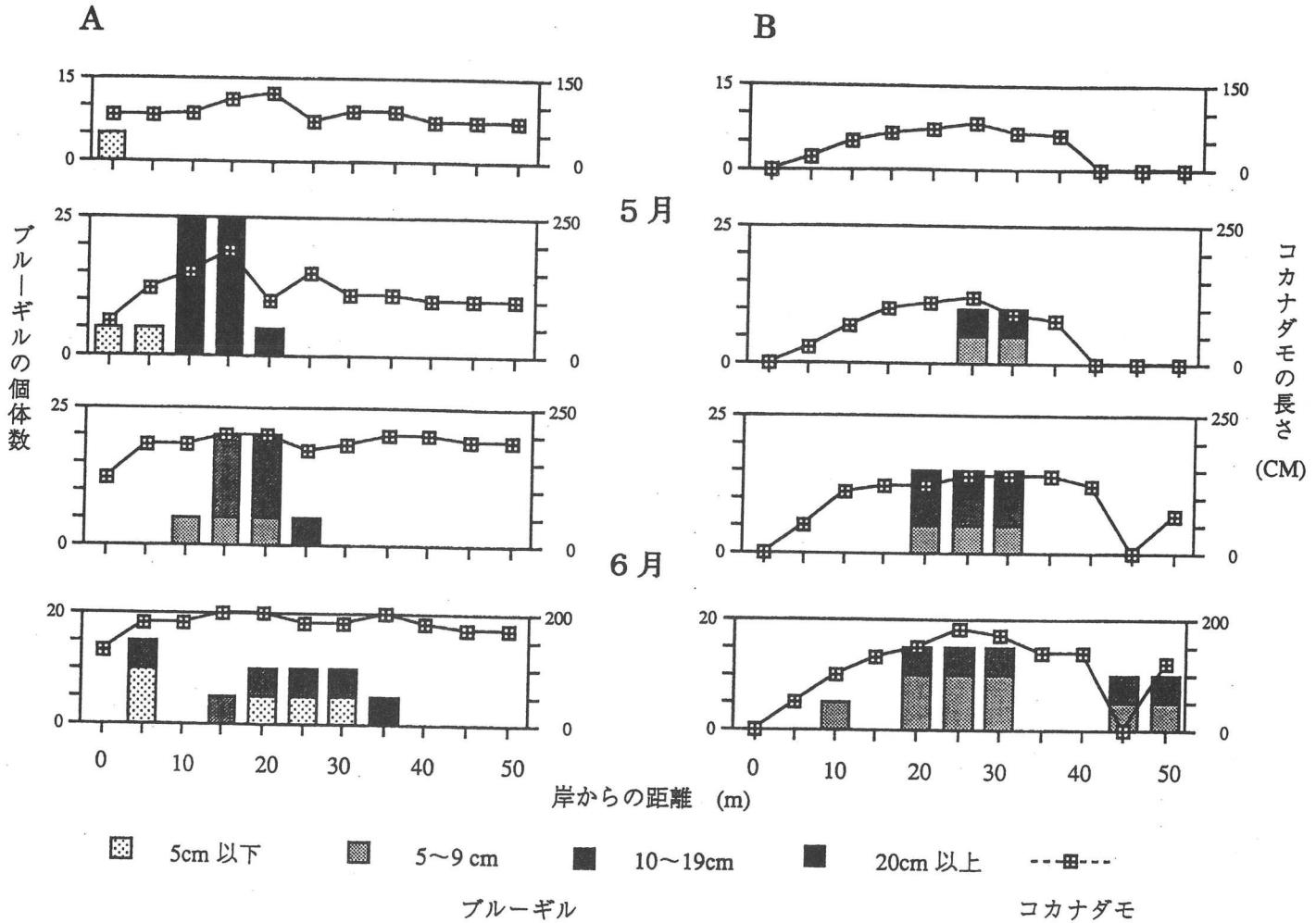
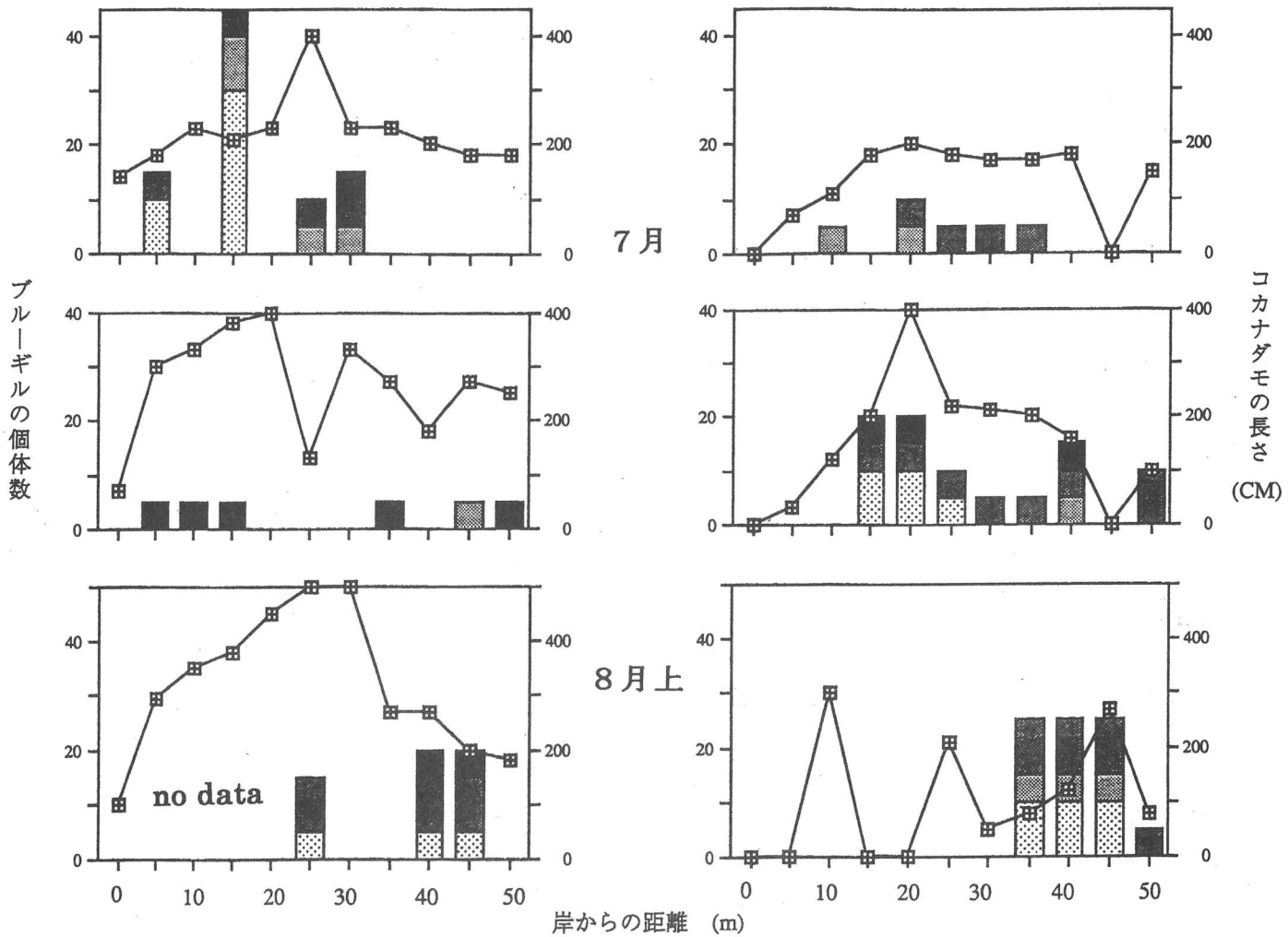
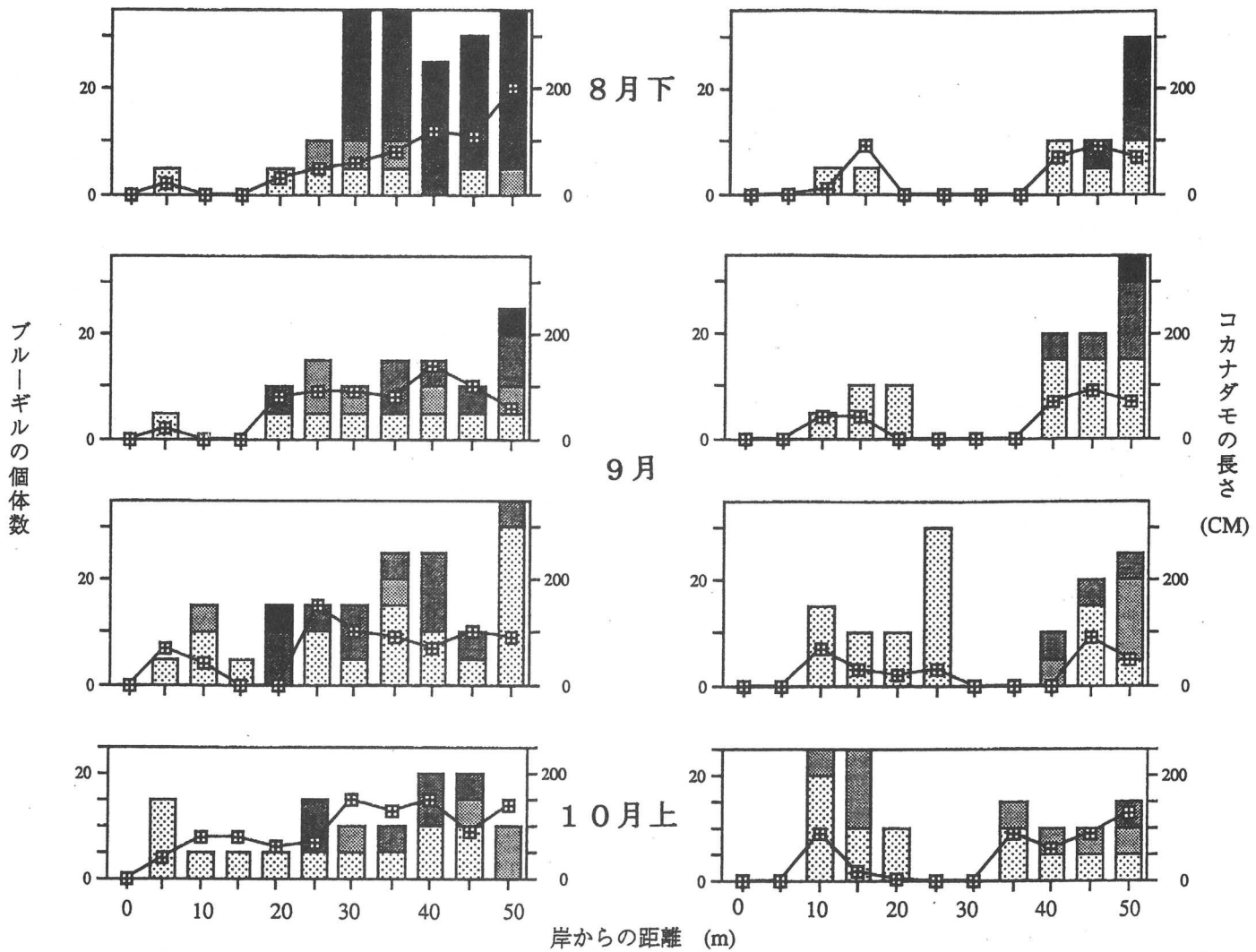
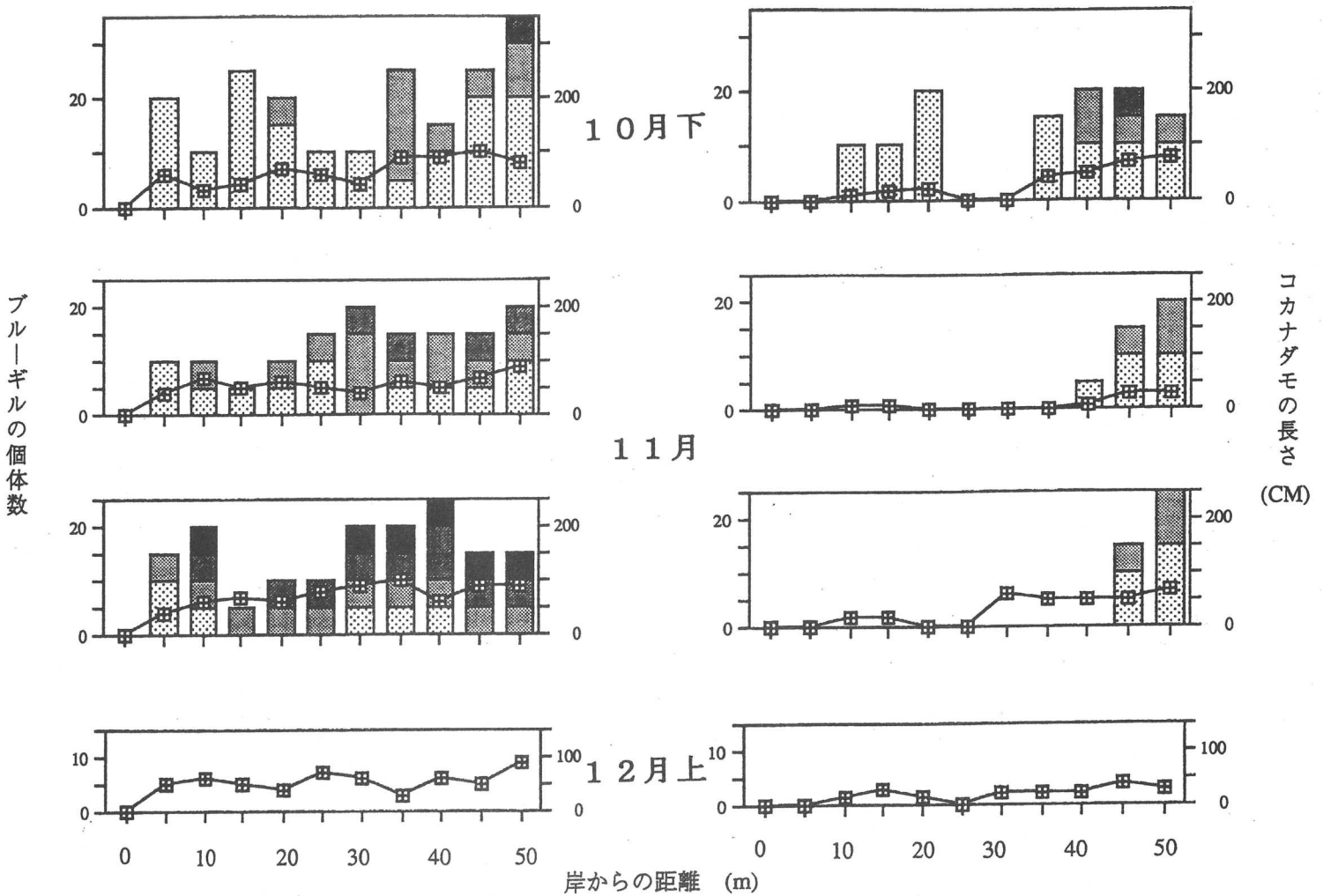


図 2　センサスライン上のコカナダモの高さ（長さ）とブルーギルの個体数の季節変動.
AはA水域（人工湖岸），BはB水域（自然湖岸）を示す．調査日については，本文を参照のこと.


7月
8月上
no data
ブルーギルの個体数
コカナダモの長さ
(CM)
岸からの距離 (m)
0
10
20
30
40
50
200
400


8月下
9月
10月上
ブルーギルの個体数
コカナダモの長さ
(CM)
岸からの距離 (m)
0
10
20
30
40
50
200


ブルーギルの個体数
コカナダモの長さ
(CM)
１０月下
１１月
１２月上
岸からの距離 (m)
0
10
20
30
40
50
100
200

の多くがA水域で見られた（図2）。さらに，ブルーギルの少なかったB水域では，背の高いコカナダモにブルーギルは集中していた。

10月下旬には，B水域の露出した泥底付近の高さ50cm程度の水草帯で，ブルーギルの幼魚（全長3－4cm）23個体の摂餌行動が観察できた。摂餌様式には遊泳タイプ，すなわち水草帯上部から泥底にかけての開けた場所で小刻みなダッシュをくり返して動物プランクトンを捕食するタイプ（13個体）と，静止タイプ，すなわち水草帯内部をゆるやかに移動して時々コカナダモの表面をつつくタイプ（10個体）が確認された。1個体の総静止時間（3分間，秒単位）には，両タイプの間に有意な差が見られなかった（平均値±標準偏差：65±41 vs. 62±10；Mann－Whitney のU検定：$z=0.09$，$p>0.9$）。しかし，遊泳タイプの個体はダッシュ後に一瞬静止するために1秒以下の静止行動がほとんどであり，静止タイプの個体は水草をつつく前後に静止しダッシュをしないので，1秒以上の静止行動がしばしば見られた（図3）。1秒未満，1秒以上2秒未満および2秒以上3秒未満の静止行動の頻度には，2タイプ間で有意な差が認められた（Mann－Whitney のU検定：1秒未満，$z=3.5$，$p=0.0004$；2秒未満，$z=4.0$，$p<0.0001$；3秒未満，$z=4.1$，$p<0.0001$）。

ブルーギルの繁殖行動

1994年と1995年の7月に，それぞれ1回づつ計11単位の産卵行動が観察できた。いずれの場合も，繁殖コロニー内で巣内のなわばり雄と侵入した雌によるペア産卵が基本であり，同じペアが少なくとも1時間以上産卵行動を繰り返していた。しか

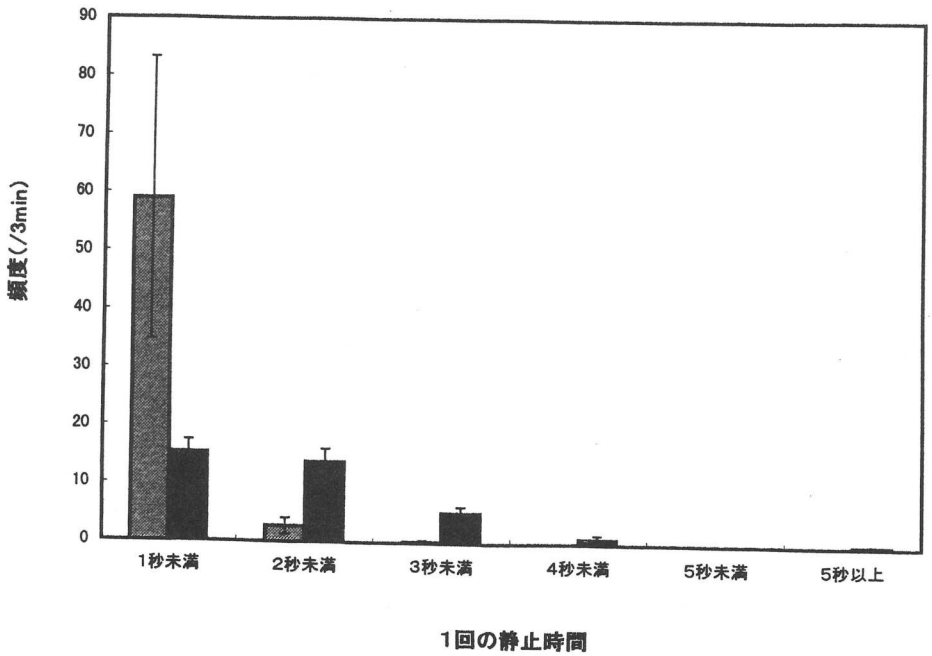


図3　ブルーギル幼魚による摂餌行動時の静止行動のパターン．
遊泳タイプの個体（N＝13，灰色）と静止タイプの個体（N＝10，黒）の3分間観察における各静止時間の平均頻度と95％信頼区間を示す．

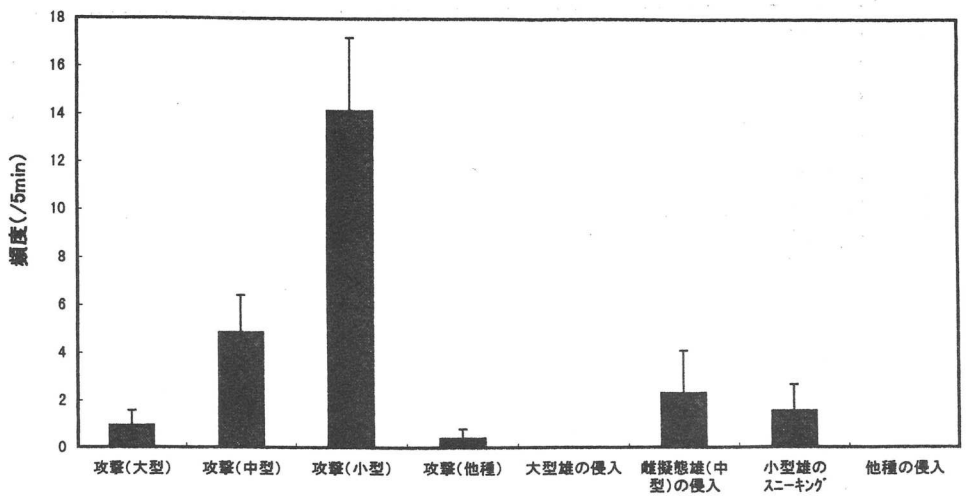


図4　ブルーギルの繁殖中の雄（巣の所有者）と他個体との相互作用.
5分間観察における各種行動の平均頻度（N＝11）と95%信頼区間を示す.

し，ペア産卵中に，小型雄のスニーキング行動や中型雄の雌擬態行動など，北米で報告されている‘代替戦術’（Gross, 1982）も頻繁に目撃された（図4）。なわばり雄は，これら代替戦術に対抗するかのように，周辺の小型個体や中型個体を頻繁に攻撃していた。特に巣の周辺にある水草帯を隠れ場所として活動している小型個体への攻撃が多く見られた（図4）。

ブルーギル雄の子育て行動

1994年7月に6日間（4日，8日，11日，12日，13日，14日），A水域のセンサスラインから5m－50m離れた消波ブロック前の水深1.5m以浅の砂礫底で，6つのコロニー（大型3，中型1，小型2）が見られた。巣内の卵の発生段階（色）は，同じコロニー内では同程度だったが，コロニー間では明らかに異なっていた。

雄の子育て行動は，北米での報告と同様であった（Gross, 1982；全国内水面漁業協同組合連合会，1992）。すなわち，すり鉢状の巣の縁上をぐるりと1周りする回転行動や，巣上で頭を上にして体をくねらせ尾鰭で巣内の砂を掘り出す頭振り行動，巣から数10cm離れて雌に近寄る近接行動，巣に近づく同種他個体や他種個体を追い払う攻撃行動が観察された（図5）。特に他種への攻撃は多く，その対象のほとんどは巣内の卵をねらうトウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. ORであった。上記の行動の他，じっとして動かなくなる静止行動も頻繁に観察された（図5）。静止行動や回転行動は，卵捕食者を警戒するための行動であろう。

考　察

ブルーギルの生息地とコカナダモ帯

1970年代には，琵琶湖沿岸で南米産のオオカナダモ *Egeria densa* が優占し（生嶋，1980；浜端，

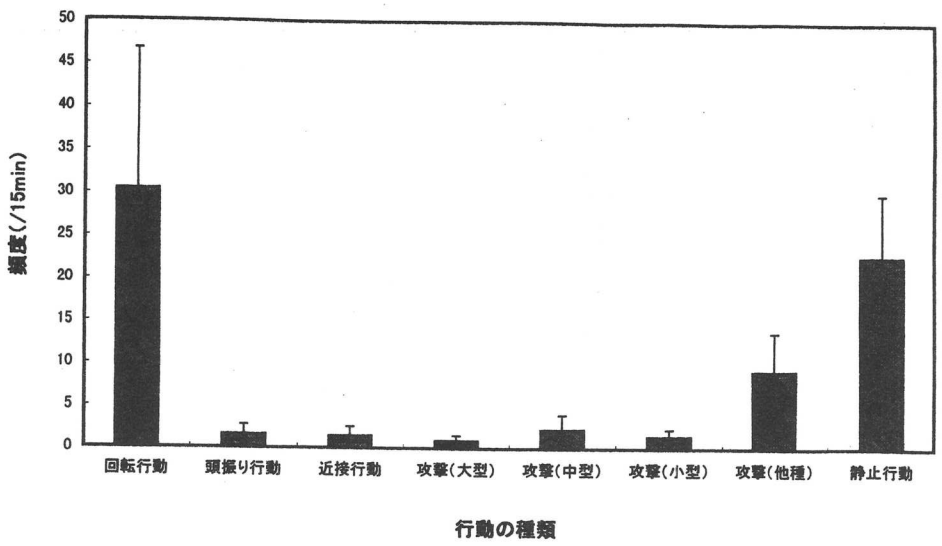


図5 ブルーギルのなわばり雄（巣の所有者）による卵保護行動と他個体との相互作用.
15分間観察における各種行動の平均頻度（N＝17）と95%信頼区間を示す.

1991)，そこにブルーギルが生息したことが報告されている（寺島，1980)。当時ブルーギルの個体数は多くなく，その琵琶湖への定着がオオカナダモとの関連から論じられている（寺島，1980)。すなわち，オオカナダモの増加にともない付着藻類を餌とする在来のエビ類も増加したが，これを有効に利用できる在来魚がなく，ブルーギルが空いた生態的地位を獲得して琵琶湖に定着したと推測されている。しかし，本研究の調査水域では，オオカナダモは発見されなかった。また，6月にはコカナダモ帯でエビ類が豊富に見られたが，秋から冬にかけては全く確認されなかった。琵琶湖におけるブルーギルの増加には，オオカナダモやエビ類の増加以外にも関与する要因があると推察される。

ブルーギルの生息地の多くは，止水域の沈水植物帯であるが，河川の護岸や人工構造物の隙間など幅広く生息することが知られている（寺島，1980；全国内水面漁業協同組合連合会，1993)。しかし，本研究では，繁殖期間外にはコカナダモ帯の周辺に分布が限られており，特にコカナダモ帯が発達したA水域に多かった。さらに，コカナダモが衰退する8月以降には，ブルーギルは消失地点では目撃されず，背の高いコカナダモに偏って分布した。これらの結果は，ブルーギルの増加が，コカナダモ帯の発達と密接に関連していることを示している。

ブルーギルによるコカナダモ帯の利用

オオクチバス *Micropterus salmoides* などの魚食魚が存在する水域では，ブルーギルはコカナダモ帯のような密生した水草帯を好むと言われている（Savino・Stein，1989；DeVries，1990)。しかし，琵琶湖のオオクチバスは，ブルーギル以外の魚類やエビ類を捕食していることが知られている（前畑，1989；全国内水面漁業協同組合連合会，

1993；鈴木，1997)。本研究でも，ブルーギルはしばしばオオクチバスと混泳していた。したがって，ブルーギルがコカナダモ帯を捕食者回避の隠れ場所として利用している可能性は低く，他の機能を考える必要がある。例えば，12月にはコカナダモ帯の内部でのみブルーギルが観察されたので，コカナダモ帯が冬季の休息場所として機能している可能性がある。また，Azuma（1992）は，長崎県の自然池を調査し，ブルーギルがコカナダモ以外の沈水植物帯内部を，捕食者回避のためではなく，摂餌場所（エビ類以外の無脊椎動物が主な餌）として積極的に利用していることを明らかにした。琵琶湖のコカナダモ帯も同様な機能を持つのかもしれない。

琵琶湖のコカナダモは，夏に一部が浮遊状態になり，栄養生殖によって分散・定着することがよく知られている（生嶋，1980；浜端，1991)。夏に浮遊状態になる結果，コカナダモ帯が優占する沿岸域は夏季に大きな攪乱を受けることになる。また，琵琶湖のオオカナダモでも同様な現象が知られている(生嶋，1980)。これに対して，琵琶湖在来の沈水植物の多くは夏に浮遊したり枯れたりすることがない(浜端，1991)。おそらく，沈水植物帯を本来の生息地とする琵琶湖在来の魚類は，夏に衰退するオオカナダモ帯やコカナダモ帯を有効に利用できないのであろう。実際に，本研究でも，ブルーギルの他にはコカナダモ帯内部を利用する魚類は確認されなかった。おそらく，コカナダモ帯やオオカナダモ帯を生息地として利用することが，琵琶湖のブルーギルにとって空いていた生態的地位を獲得することになろう。

ブルーギルは，琵琶湖の在来魚と比較すると，食性の幅が特に広いことで知られている（寺島，1980；全国内水面漁業協同組合連合会，1992)。本研究では，コカナダモが減少していた10月に，ブルーギル幼魚の摂餌行動に2つのタイプが見られた。現時点では不明な点が多いが，少なくとも水草の少ない時期に，水草帯の内部と外部で摂餌できる個体の存在することが分かった。すでに北米では，同様なブルーギルの摂餌行動の2型が知られている（Wilson，1989)。生息地として，立体構造の変化が激しいコカナダモ帯を利用するには，おそらく食性の柔軟性が不可欠である。

ブルーギルの繁殖行動

ブルーギルの産卵行動と子育て行動は，細かい点まで北米で報告されている行動（Gross，1982；全国内水面漁業協同組合連合会，1992）と同様であった。これらの現象は，琵琶湖博物館の中井（私信）によって，ビデオカメラに収められている。スニーキングや雌擬態行動など雄の代替戦術の出現には，産卵場所の微地形が関与することが知られている（Gross，1982)。本研究の結果は，琵琶湖での産卵環境が好適であることを示唆している。

沿岸域の地形とブルーギルの生息地

浜端（1991）は，波浪に弱いコカナダモは，冬の北西風にさらされやすい琵琶湖東岸や，波浪の影響を受けやすい3m以浅の遠浅地帯にはあまり分布しないことを明らかにした。本研究でも，コカナダモ帯は急深のA水域でよく発達していた。言い換えれば，A水域の方がコカナダモの生育に適していることになる。一方，相対的に遠浅であるB水域では，コカナダモ帯の背丈が低く，夏季の衰退も大きく，その後の回復も小さかった。B水域でコカナダモの発達が悪いのは，おそらく，湖岸の傾斜が緩やかで波浪の影響を受ける面積が大きいためであろう。さらに，B水域では，在来種に適した3m未満の浅水域（浜端，1991）も相対的に広かった。水野（1980）や角野・遊磨（1995)，鈴木（1997）が指摘しているように，埋め立てに

よる沿岸域の地形の改変が，外来種の繁栄と密接に関係しているのであろう。

摘　要

1．ブルーギルの生態と生息地の構造を，琵琶湖沿岸の2水域（急深水域と遠浅水域）で比較観察し，沿岸域の地形の改変と外来種の繁栄の関係を検討した。

2．1994年に遠浅と急深の水域を選び，沖合50mまで，SCUBA潜水によるライセンサスを2週間毎に行い，ブルーギルの個体数や繁殖・摂餌行動，水草帯の構造や優占種などを記録した。

3．両水域ともコカナダモが優占したが，その高さは季節的に大きく変化した。特に7月には4mに達したが，その多くは泥底からはく離した状態であり，水草帯は一時衰退した。特に遠浅水域で消失が大きく，その後の回復も小さかった。

4．波浪に弱いコカナダモは急深水域でよく発達し，ブルーギルは急深水域に集中していた。

5．繁殖コロニーでは，ペア産卵の他，雌擬態行動やスニーキングなど，代替戦術が確認された。

6．埋め立て護岸が作られて沿岸が急深になると波浪に弱いコカナダモの生育に有利な地形が提供され，その結果としてブルーギルには好適な生息地が提供されると推察される。

7．おそらく，沿岸域の地形の改変が，外来種の繁栄と密接に関係している。

引用文献

Azuma, M. 1992. Ecological release in feeding behaviour : the case of bluegills in Japan. Hydrobiologia, 243／244 : 269－276.

DeVries, D. R. 1990. Habitat use by bluegill in laboratory pools : where is the refuge when macrophytes are sparse and alternative prey are present ?. Env. Biol. Fish., 29 : 27－37.

Gross, M. R. 1982. Sneakers, satellites and parentals : polymorphic mating strategies in North American sunfishes. Z. Tierpshchologie, 60 : 1－26.

浜端悦治. 1991. 琵琶湖の沈水植物群落に関する研究 (1) 潜水調査による種組成と分布. 日生態会誌, 41 : 125－139.

生嶋　功. 1980. コカナダモ・オオカナダモ—割り込みと割り込まれ. 「日本の淡水生物—侵略と攪乱の生態学—」（川合禎次・川那部浩哉・水野信彦編), 56－62, 東海大学出版会, 東京.

角野康郎・遊磨正秀. 1995. ウェットランドの自然. 198pp. 保育社, 東京.

前畑政善. 1989. オオクチバス.「日本の淡水魚」（川那部浩哉・水野信彦編), 506－511, 山と渓谷社, 東京.

水野信彦. 1980. 分布の拡大.「日本の淡水生物—侵略と攪乱の生態学—」（川合禎次・川那部浩哉・水野信彦編), 172－182, 東海大学出版会, 東京.

Savino, J. F. & Stein, R. A., 1989. Behavior of fish predators and their prey : habitat choice between open water and dense vegetation. Env. Biol. Fish., 24 : 287－293.

鈴木紀雄. 1997. 生態系の変化がブラックバスの増殖をもたらした！その問題点と対策—環境学の視点—. 関西自然保護機構会報, 18(2) : 95－106

寺島　彰. 1980. ブルーギル—琵琶湖にも空いていた生態的地位—.「日本の淡水生物—侵略と攪乱の生態学—」（川合禎次・川那部浩哉・水野信彦編), 63－70, 東海大学出版会, 東京.

鷲谷いづみ・森本信生. 1993. 日本の帰化生物. 191pp. 保育社, 東京.

————・矢原徹一. 1996. 保全生態学入門—遺伝子から景観まで—. 270pp. 文一総合出版, 東京.

Werner, E. E. & Hall, D. J. 1988. Ontogenetic habitat shifts in bluegill : the foraging rate —predation risk on habitat use in fish. Ecology, 69 : 1352－1366.

Wilson, D. S. 1989. The diversification of single gene pools by density － and frequency － dependent selection. "Speciation and its consequences" (eds. Otte, D. & Endler, J. A.), 366－385, Sinauer Associates.

全国内水面漁業協同組合連合会. 1992. ブラックバスとブルーギルのすべて—外来魚対策検討委託事業報告書—. 221pp. 水産庁, 東京.