

## 学位論文題名

河川性サケ科魚類の種内・種間における  
個体間関係と資源分割

## 学位論文内容の要旨

種間競争は生物群集の形成過程において重要な役割を担うと考えられ、現在までに群集中における種多様性、分布様式および資源の利用様式などに関して競争理論に基づく多くの仮説が提起されている。これら群集生態学上の理論を検証するためには、自然条件下における種間の競争関係の実態を具体的に把握してゆくことが不可欠である。しかしながら、自然条件下における種間競争の実態解明の試みは未だ不十分であり、そのメカニズムに関する精細な研究が望まれてきた。

同所的に生息するサケ科魚類の近縁種間には、餌や生息空間などといった資源の分割利用、また、河川流程に沿った分布域の置き換わりがみられることが知られており、これらの要因としての種間における干渉競争の重要性が指摘されている。しかしながら、サケ科魚類種間における干渉競争の過程とその役割を精細に検討した研究は今日に至るまでほとんど行われていない。また、サケ科魚類種間における干渉競争のメカニズムを解明する際に、従来行われてきた様に種を均質な競争能力をもった個体の集団としてとらえて優位-劣位種といった単純な対比を行うことは種間関係の実体の把握を誤らせるおそれがある。本研究は、本邦産の河川性サケ科魚類3種を材料とし、近縁種間における干渉競争の具体的な過程を自然条件下における異種個体間の関係からとらえることによって明らかにすることを中心的な目的としており、以下の内容から構成されている。1、河川性サケ科魚類の個体間関係の基礎的知見を得るため、本州の紀伊半島基部の溪流においてアマゴ (*Oncorhynchus masou rhodurus*) 種内での個体間関係と各個体の資源利用様式、成長および移動との関係についての調査を行った。同一淵内のアマゴ個体間には個体認知に基づく直線的な順位関係が認められた。これらの個体は順位の高いものから順に採餌にとって好適であると考えられる流心部表層の上流側を利用した。順位の高い個体は、定位点周辺になわばりを形成したが、劣位個体の行動圏は互いに大きく重複しておりなわばりの形成は認められなかった。ただし順位の高い個体ほど表層近くで採餌を行い、大型の陸生昆虫を選択的に利用する

傾向が認められた。1日当りの成長量は順位の高い個体ほど大きかった。また、優位個体は特定の淵に定住する傾向が強いが、劣位個体の中には移動するものが認められた。これらの観察結果から、アマゴ個体間の順位関係は密度依存的な個体数の調節に強く影響するものと考えられた。

2、イワナ (*Salvelinus leucomaenis*) とヤマメ (*O. masou masou*) の河川の流程に沿った分布域の形成機構を明らかにするため、中部山岳地域の溪流において両種の流程分布様式、流程に沿った生息環境の変異、両種の生息場所の選好性および混生域における干渉競争についての調査を行った。これら2種の流程分布に関して、源流域にはイワナの単独生息域、その下流部にはヤマメの優占する両種の混生域もしくはヤマメの単独域がみられるという基本的なパターンが認められた。イワナとヤマメが同一の淵に生息する場合には、体サイズに基づいて両種個体がモザイク状に入り込んだ直線的な順位関係が認められた。また淵内における両種の利用水深は異なっており、イワナが主に流れの緩やかな底層付近を利用するのに対し、ヤマメは流速の大きな中層から表層にかけてを利用した。しかしながら、各個体の流れに沿った行動圏の配置は順位と密接に関連しており、種間順位においてより優位な個体は流心分のより上流側を占め、同種のみならず異種の劣位個体をも排除する種間なわばりを形成した。順位と採餌行動の頻度との間には明瞭な関係は認められなかったが、ヤマメの採餌行動の頻度はイワナの約2倍であった。それぞれの種内では順位の高い個体ほど成長量が大きかったが、ヤマメはたとえ劣位個体であってもその成長量が優位なイワナよりも大きく、その結果イワナ優位個体とヤマメ劣位個体の間で順位の逆転が起こった。しかしながら、この成長の種間差は流程に沿った餌の流下密度の変化と関連しており流程上のある地点で逆転することが示唆された。以上の結果から、両種の流程分布のずれは単に河川の流程に沿った環境傾斜とそれぞれの種の微生息環境への生理的な要求の差異のみによるものではなく、流程上のある地点において競争関係の優劣に逆転が起こるために生じるものであると考えられる。

3、さらに同属のアメマス (*S. leucomaenis*) とオショロコマ (*S. malma*) が同所的に生息する場合の干渉競争の実態と資源分割による共存機構を明らかにする目的で、北海道日高山脈の溪流において両種の個体間関係、採餌行動および食性に関する調査を行った。混生域のアメマスとオショロコマの各個体はその攻撃性と採餌行動の特徴から、攻撃的で主に流れに定位しながら流下物採餌を行うもの(ADタイプ)と非攻撃的で淵底を泳ぎ回りながら底生採餌を行うもの(NBタイプ)の2つのタイプに分けられた。ADタイプの個体は比較的狭い行動圏を持ち定位点周辺をなわばりとして防衛した。また、これらの個体間には異種個体がモザイク状に入り込んだ種間順位が形成され、各個体の利用場所は優位個体の影響を強く受けていると考えられた。

これに対し、NBタイプの個体の行動圏は広く、互いに重複しており、個体間には社会的な干渉行動は見られなかった。両タイプの個体の胃内容物を比較したところ、前者は主に陸上生の落下昆虫を利用していたのに対し後者は底生昆虫を利用しており、両者の食性には明瞭な差異が認められた。調査水域全域から採捕したアメマスとオショロコマ両種の胃内容物の解析結果から推定すると、後者におけるNBタイプの個体の割合は前者の約100倍に及ぶと考えられた。これらの観察結果から、ADタイプの個体が競争的であるのに対しNBタイプの個体は競争を回避するよう振る舞っているものとみなされた。いずれの種も単独生息域においては多くの個体がADタイプであると考えられることから、両種混生域ではより多くのオショロコマが行動様式を変化させることによって種間の資源分割による共存が実現されていると考えられる。

なお、本研究では比較的短い時間断面におけるローカルグループ内の異種個体間の干渉競争の現状と種間競争の帰結の方向性とは必ずしも一致しない事例も認められたことから、種間競争のメカニズムを単一の時間空間的な規模の研究結果からのみ理解するのは困難であることが示唆された。

一方、本研究で得られた3種のサケ科魚類の種間関係に関する調査結果とこれらの魚種について現在までに報告された研究成果とを比較検討した結果、同所的に生息する種間にみられる資源の分割形態は同じ種の組合せでも河川によって異なり、かなりの可塑性を持つことが示唆された。その要因については不明な部分が多いが、異種との共存の歴史性の差が各地域における各種の個体群の遺伝的な特性に差異をもたらすならば、同じ種間競争の圧迫下においても種の個体の行動は地域によって異なり、種間関係に可塑性をもたらす要因の一つになっている可能性があると考えた。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 石 城 謙 吉  
副 査 教 授 森 樊 須  
副 査 教 授 藤 原 滉一郎  
副 査 助 教 授 阿 部 永

この論文は、表18、図43、引用文献329を含む総ページ数242の和文論文で5章に分けて論述されている。また、別に参考論文12編が添えられている。

近縁種の種間競争は生物群集の形成過程に重要な役割を担うと考えられ、群集生態学の分野から競争理論に基づく多くの仮説が提起されている。しかし、自然条件下での調査に基づいて種間の競争関係の実態を具体的に把握し、そのメカニズムと群集内における役割を解明しようとした試みはまだきわめて少ない。本研究は、本邦産の河川性サケ科魚類3種を対象に近縁種間における競争、特に干渉競争の過程を自然条件下での個体関係からとらえたものである。

第1章では、魚類群集の形成過程における競争の役割について、サケ科魚類における近縁種間の種間関係を中心に既往の研究を概説し、さらにこれらを基に種間関係の研究において干渉競争の過程を個体レベルで解析することの必要性を指摘して本論への序論としている。

第2章では、サケ科近縁種間の個体間関係を解析するための基礎的な知見を得るために、紀伊半島の溪流アマゴ (*Oncorhynchus masou rhodurus*) を対象に同種個体間の社会的関係と各個体の資源利用様式、成長および移動との関係について調べ、同一淵内のアマゴ個体間には個体認知に基づく直線的な順位関係が成立することを明らかにし、この順位関係が各個体の生息空間、餌資源の利用様式、成長および移動に与える影響を解明している。そして、順位関係が個体数の密度依存的調節に強く影響するものと結論づけている。

第3章では、本州の中部山岳地域の溪流におけるイワナ (*Salvelinus leucomaenis* の本州タイプ) とヤマメ (*O. masou masou*) の河川の流程に沿った相補的な分布関係の形成機構について述べている。まず源流域にはイワナの単独生息域、その下流部にはヤマメの優占する両種の混生域もしくはヤマメの単独域が存在するという基本的なパターンがあることを認め、その形成メカニズムを流程に沿った生息環境の傾斜、微生息環境への選好性の種間差および異種個体間の干渉競争の3つの要因を基に検討している。両種の混生域では異種個体がモザイク状に入り込んだ、体サイズに基づく直線的な順位関係がみられたが、それぞれの種内では順位の高い個体ほど

成長量が大きいが両種を比較するとヤマメは劣位個体であってもその成長量は優位なイワナよりも大きかった。そのためイワナ優位個体とヤマメ劣位個体の間でしばしば順位の逆転がみられた。しかし、この成長の種間差は流程に沿った餌生物の変化と関連しており、流程上のある地点で関係が逆転することが示唆された。こうしたことから、両種の流程分布のずれは単に流程に沿った環境傾斜と微生物環境への種特異的な要求の差異のみによるものではなく、流程上のある地点における優劣関係の逆転から生じると結論づけている。

第4章では同属内の種間関係をとりあげ、アメマス (*S. leucomaenis*) とオショロコマ (*S. malma*) の北海道日高山脈の溪流での個体間関係、採餌行動および食性に関する調査結果から干渉競争の実態と資源分割による共存機構を検討している。混生域のアメマスとオショロコマには、攻撃的で順位に基づくなわばりを形成して流れに定位しながら流下物採餌を行う個体 (ADタイプ) と非攻撃的で淵底を泳ぎ回りながら底生採餌を行う個体 (NBタイプ) の2つのタイプがあることを認め、前者は主に陸生落下昆虫を、後者は底生昆虫を利用していることを明らかにしている。そして、オショロコマにおけるNBタイプの個体の割合はアメマスの約100倍に及ぶことから、混生域ではオショロコマの多くが競争を回避して種間の資源分割をすすめる行動様式となり、共存が実現されているとしている。

第5章の総合考察では、異種個体間の優劣関係と種間のそれとは必ずしも一致しない過程があること、また種間関係は環境条件に応じて変化すること等の意味について上記の結果をふまえて論じ、種間関係の推移の解明には時間的、空間的に多様なスケールでの解析とそれらの集積が必要であると指摘して結んでいる。

本論文は河川性サケ科魚類の種間関係を、個体間の社会関係を精細に解析してそれを資源分割の機構に結びつけることによって解明しており、その新しい視点と研究方法は動物群集の生態学的研究の発展に大きく貢献するものと評価される。また、本論文の成果は資源の減少が憂慮される北海道の河川性サケ科魚類の保護・管理対策の確立に対してもきわめて重要な知見を提供するものである。

よって審査員一同は、別に行った学力確認試験及び試問の結果と合わせて、本論文提出者の中野繁は博士 (農学) の学位を受けるに十分な資格あるものと認定した。