

学位論文題名

Condition-specific competition in stream fishes : its consequences on demography and community patterns

(河川性魚類における条件特異型競争：デモグラフィと群集パターンにおけるその帰結)

学位論文内容の要旨

標高に沿った環境傾度上で近縁な動物の分布域が分離する現象（接触異所性分布）が、多くの分類群で報告されている。これらの動物の生息域は、移動の妨げとなる物理的障害や急激な環境変化が分布境界付近に存在しない場合でも、狭い重複域を挟んで明瞭に分離することが多い。そのため、種の置き換わりには温度などといった物理環境の変化のみならず、種間の競争関係が関与することが指摘されてきた。このような生息域の分離は、河川性魚類においても報告例が多い。近年、河川性魚類の垂直分布の決定要因として、水温条件によって競争の帰結が変化または逆転する条件特異型競争が注目されている。しかしながら、水温の差異が干渉行動や資源利用に与える影響について十分な実証資料は得られていない。また、水温に依存した行動特性の変化が、個体群の調節過程を通じて分布域の決定に到るメカニズムについては未だに明らかにされていない。本研究は、北米のロッキー山脈地域の河川に生息する3種、および北海道の河川の2種の淡水魚類を材料とし、1) 水温条件がこれら種間の干渉行動と資源利用に与える影響を示し、さらに、2) 接触異所性分布の形成機構を、競争による個体群の調節過程を検討することによって明らかにすることを目的とした。

ロッキー山麓の諸河川では、優占種が上流からサケ科のカワマス、ブラウントラウト、およびコイ科のクリークチャブの順に置き換わることが知られている。しかしながら、水温がこれら3種の干渉行動および採餌行動に与える影響については未だ研究例がない。そこで、1) 水温の上昇に伴い、カワマス、ブラウントラウトおよびクリークチャブの順に干渉行動での優位性が変化する、2) 各温度環境下で優位な競争種は最も多くの餌を獲得する、さらに、3) 優位個体の除去によって劣位個体の採餌量が増加する、という3つの作業仮説を立て、流水槽を用いた実験を行った。

体サイズの等しい幼魚を各種1個体ずつ用いた実験の結果、1) 24℃以下（3-24℃）ではカワマスとブラウントラウトの攻撃頻度は同程度であったが、26℃ではブラウントラウトが最も多くの攻撃行動を示した。一方、クリークチャブの攻撃頻度はいずれの水温でもはるかに小さかった。2) 20℃以下では各種の採餌量はおおむね攻撃行動の差異を反映しており、カワマスとブラウントラウトの間では採餌量に差は認められず、両種はクリークチャブよりも多くの餌を獲得した。しかし、22℃以上では採餌量に攻撃行動の影響は認められなかった。22℃および24℃では3種の採餌量は等しく、26℃ではクリークチャブが最も多くの餌を獲得した。さらに、3) 優位個体を除去した結果、カワマスでは22℃以下で、ブラウントラウトでは24℃以下で、残された劣位個体の採餌量が増加したのに対し、より高温では採餌量の増加が認められなかった。クリークチャブではすべての温度条件下で、優位個体の除去による採餌量の増加が認められた。すなわち、カワマスでは22℃以下、ブラウントラウトでは

24℃以下で主に干渉行動によって、またこれ以上の水温では主に生理的なストレスによって劣位個体の採餌が制限されていたことになる。一方、クリークチャブではすべての水温下で干渉行動により採餌量が制限されていたと解釈された。予想された水温に依存した競争能力の逆転は、カワマスとクリークチャブ、およびブラントラウトとクリークチャブの間のみ起こり、カワマスとブラントラウトの間では認められなかった。この研究では、接触異所性分布を形成する魚種間に条件特異型競争が部分的ではあるが認められたといえる。ただし、この実験結果から分布形成機構を説明するのは困難である。そのためには、行動特性の種間差と個体の成長、分散および死亡との関連についての検討が必要とされるからである。そこで、北海道の河川において接触異所性分布を形成するイワナ属魚類の近縁種である、オショロコマ（主に上流域に分布）とアメマス（下流域に分布）を材料に、異なる水温条件下における行動様式、採餌量、および競争による個体群の調節過程を検討し、両種の分布形成機構の解明を試みた。

水温の異なる（6℃と12℃）実験流水槽に、各種稚魚の単独区（50個体）と両種の混生区（各種25個体で合計50個体）を各2区ずつ設け、1）両種の干渉行動、2）採餌行動、および3）成長を72日間、さらに4）生残を191日間にわたって記録した。実験はオショロコマ稚魚が6℃、アメマスが12℃でそれぞれより高い競争能力を示すという作業仮説のもとで行った。実験の結果、1）同種および異種個体双方の組み合わせにおいて、大型個体ほど勝率が高かった。6℃では両種の勝率がほぼ等しかったのに対し、12℃ではアメマスが優位になった。その結果、2）6℃では両種は餌流入地点から同等の距離にある採餌場所を利用し、両種の採餌量には差が認められなかった。これに対し、12℃ではアメマスがオショロコマよりも餌流入点により近い場所を占め、より多くの餌を獲得した。さらに、3）両水温でアメマスの成長率はオショロコマよりも大きかった。しかし、4）6℃ではアメマスの死亡率がオショロコマよりも高かったのに対し、12℃ではオショロコマがより高い死亡率を示し、実験開始後84日ですべての個体が死亡した。この過程では、死亡個体の体サイズが生残個体に比べて有意に小さかった。高水温条件下では干渉行動において優位なアメマスがより高い成長率を示し、劣位であるオショロコマにより高い死亡率をもたらすことにより、群集において優位種となった。しかし、低水温条件下では干渉行動における種間の優劣関係が拮抗したにもかかわらず、アメマスがより高い成長率を示し、さらに生残個体数では逆にオショロコマが優占種となった。よって、両種の分布形成機構には条件特異型競争のみならず餌資源のレベル、種特異的な飢餓耐性などの要因が複合的に関与していると予測された。

本研究は、水温環境の差異が魚類種間の干渉行動や資源利用に差異をもたらし、これらがさらに個体群調節過程を通じて種レベルでの競争排除の方向性を変化させることを明らかにしており、河川性魚類群集における接触異所性分布の形成機構を部分的に解明するものである。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 岩 熊 敏 夫

副 査 教 授 東 正 剛

副 査 教 授 甲 山 隆 司

副 査 助 教 授 中 野 繁 (農学部附属苫小牧演習林)

学 位 論 文 題 名

## Condition-specific competition in stream fishes : its consequences on demography and community patterns

(河川性魚類における条件特異型競争：デモグラフィと群集パターンにおけるその帰結)

標高に沿った環境傾度上で近縁な動物の分布域が分離する現象（接触異所性分布）は、多くの分類群にわたって報告されている。これらの動物の生息域は、分布境界付近に移動の妨げとなる物理的障害や急激な環境変化が存在しない場合でも、狭い重複域をはさんで明瞭に分離していることが多い。そのため、種の置き換わりには、温度等の物理環境の変化のみならず、種間の競争関係が関与することが指摘されてきた。このような近縁種の生息域の分離は、河川性魚類においても報告されているが、近年、その標高分布の決定要因として、水温条件によって競争の帰結が変化または逆転する条件特異型競争が注目されてきている。しかしながら、水温の差異が個体間の干渉行動や資源利用に与える影響についての十分な実証資料は得られておらず、また、水温に依存した行動特性の変化が、個体群の調節過程を通じて分布域の決定に到る機構については未解明である。そこで本研究は、北米のロッキー山脈地域の河川に生息する3種、および北海道の河川の2種の淡水魚類を材料とし、1) 水温条件がこれら種間の干渉行動と資源利用に与える影響と、2) 接触異所性分布の形成機構を、競争による個体群の調節過程を明らかにすることを目的として行われた。

ロッキー山麓の諸河川では、優占種が上流からサケ科のカワマス、ブラウントラウト、およびコイ科のクリークチャブの順に置き換わる。そこで水温が3種の干渉行動および採餌行動に与える影響について、体サイズの等しい幼魚を各種1個体ずつ水槽に入れ実験的に検討した。1) 水温変化に伴う3種間の干渉行動での優位性の変化については、3~24℃ではカワマスとブラウントラウトの攻撃頻度は同程度であったが、26℃ではブラウントラウトが最も多くの攻撃行動を示した。一方、クリークチャブの攻撃頻度はいずれの水温でもはるかに小さかった。2) 優位な競争種は最も多くの餌を獲得するかについては、20℃以下では各種の採餌量はおおむね攻撃行動の差異を反映しており、カワマスとブラウントラウト同程度の採餌量を示し、クリークチャブよりも多くの餌を獲得した。水温上昇とともにクリークチャブの採餌量は増加し、26℃では3種中で最も多くの餌を獲得し

た。3) 優位個体の除去によって劣位個体の採餌量が増加するかについては、優位個体除去によりカワマスとブラントラウトは22~24℃以下で、残された劣位個体の採餌量が増加したのに対し、より高温では採餌量の増加が認められなかった。クリークチャブではすべての温度条件下で、優位個体の除去による採餌量の増加が認められた。この実験から、接触異所性分布を形成する3種の魚類の間で条件特異型競争が起こることが示された。すなわちカワマスとクリークチャブ、およびブラントラウトとクリークチャブの間で水温に依存した競争能力の逆転が確認された。しかしながらカワマスとブラントラウトの間ではこの逆転は認められなかった。

北海道の河川において接触異所性分布を形成するイワナ属魚類の近縁2種、オショロコマとアメマスは、前者が主に上流域に、後者が主に下流域に分布する。そのため低温下ではオショロコマが、より高温下ではアメマスがより高い競争能力を示すことが予測される。この2種を材料に、実験流水槽を用いて異なる水温条件下(6℃と12℃)における干渉行動、採餌行動・量、成長及び生残を調べ、両種の分布形成機構の解明を行った。水温の異なる実験流水槽に、各種稚魚の単独区(50個体)と両種の混生区(各種25個体で合計50個体)を各2区ずつ設け、72日間(生残については191日間)にわたり、各種パラメータを記録した。1) 同種および異種個体双方の組み合わせにおいては大型個体ほど勝率が高かった。6℃では両種の勝率がほぼ等しかったのに対し、12℃ではアメマスが優位になった。その結果、2) 6℃では両種は餌流入地点から同等の距離にある採餌場所を利用し、両種の採餌量には差が認められなかったが、12℃ではアメマスがオショロコマよりも餌流入点により近い場所を占め、より多くの餌を獲得した。3) 両水温でアメマスの成長率はオショロコマよりも高かった。しかし、4) 6℃ではアメマスの死亡率がオショロコマよりも高かったのに対し、12℃ではオショロコマがより高い死亡率を示した。またこの過程では、死亡個体の体サイズが生残個体に比べて有意に小さかった。

高温条件下においては、干渉行動において優位なアメマスが高い成長率を示し、劣位であるオショロコマに高い死亡率をもたらすことにより、群集において優位種となった。低温条件下では、干渉行動における種間の優劣関係が拮抗していたが、アメマスがより高い成長率を示す一方でオショロコマが生残個体数では優っていた。よって、両種の分布形成機構には条件特異型競争のみならず、餌資源のレベル、種特異的な飢餓耐性などの要因が複合的に関与していると考えられた。

申請者の研究は、水温環境の差異が魚類種間の干渉行動や資源利用に差異をもたらし、これらがさらに個体群調節過程を通じて種レベルでの競争排除の方向性を変化させることを、実験的に初めて明らかにしたものである。野外の観察に基づき緻密な仮説をたて、それを検証するための実験装置を組み立て、短期間に集中して所定の成果を上げた点は、実験生態学に新たな展開をもたらすものとして高く評価できる。またこの成果は、現在問題になっている地球環境変化について、温暖化の陸水環境への影響を評価する上で活用できるものである。申請者の研究内容は、既に2編の参考論文が学会誌に掲載され、学位論文の一部は国際誌に受理されている。申請者の、独立した研究者としての今後の発展性は高いものと考えられる。審査員一同は、申請者が博士(地球環境科学)の学位に相当する十分な資格を有すると判断した。