

学 位 論 文 題 名

Predatory fish impacts on drift dispersal
and competition of stream invertebrates

（河川性無脊椎動物の流下分散と競争に及ぼす捕食性魚類の影響）

学位論文内容の要旨

捕食は、生物群集の形成過程において重要な役割を果たすことが知られている。捕食者の効果はその機構の違いから、直接的な捕食による致死的效果と被食者の回避反応による非致死的效果の2に分けられるが、過去の研究では、捕食による被食者個体群への直接的な影響のみが注目されていた。しかし、むしろ最近では被食者の捕食回避行動に起因する非致死的效果が個体数変動や分布に及ぼす間接的な影響の重要性が指摘されている。捕食者の非致死的效果は被食者の形態、行動および生活史形質を変化させる。さらに、この変化は被食者の生物間相互作用にまで波及する。例えば、被食者のギルド内における種間競争において、競争優位種が劣位種を排除する負の効果は、しばしば捕食者という第3者の介入により緩和される。経験および理論的研究は競争関係にある被食者の共存において捕食が重要な役割を持つこと、この捕食による共存の促進が被食者ギルド内の種多様性を増加できることを提示してきた。しかしながら、これらの現象の機構は捕食者の致死のおよび非致死的效果が被食者の競争関係に様々な経路で複雑に影響を及ぼしているため、自然条件下において捕食者の競争緩和による被食者の共存機構を具体的に明らかにした研究はない。

本論文では、河川生物群集の形成過程における捕食者の役割を明らかにすることを中心的な研究課題としてきた。河川の捕食性魚類と餌となる藻類食水生昆虫間の相互作用に関して、以下の3つの研究テーマを設定し研究を行ってきた。特に、これらの研究では、捕食者の存在が被食者に及ぼす非致死的效果に注目した。捕食性魚類の存在は餌生物である水生昆虫の流下行動および採餌行動を変化させることが知られている。流下行動は水生昆虫の主要な移動手段であり、捕食の危険性が高い生息場所からの離脱の機能を持つ。第1章では、流下行動を発現させる被食者の捕食者認識機構を室内実験により検討し、第2章では、この流下行動の日周期性や種類の異なる捕食者に対する可塑性を野外実験で確かめた。第3章では捕食者が被食者の種間競争に及ぼす影響を野外実験で示し、競争モデルを用いた理論から非致死のおよび致死的效果が競争にどのように関わっているか検討した。第3章では、非致死的效果として流下行動による移出の増加と採餌行動の減少の2つの捕食回避反応を含む。

第1章 捕食性魚類の採餌様式に応じたコカゲロウの捕食者認識機構に関する室内実験

餌生物にとって捕食者を効率的に検出することは、捕食の危険性を回避する上で非常に重要な意味を持つ。したがって、最適な検出方法は、対象とする捕食者の行動様式により異なると予想される。室内の流水水槽を用いて、採餌様式の異なる2種の捕食者（ハナカジカおよびサクラマス）の3つの刺激（視覚、臭いおよび動き刺激）の存在を操作して、コカゲロウ幼虫（藻類食カゲロウの1種）の捕食回避反応（流下行動）を測定した。昼間活発に遊泳するサクラマスの視覚刺激の存在によりコカゲロウの夜間の流下が増加したのに対し、夜行性のハナカジカでは、臭い刺激のみが流下を増加させた。これはコカゲロウが捕食者の活動の日周期性と行動様式に応じて、異なる刺激を用いて捕食者を検知していることを示唆する。

第2章 採餌様式の異なる2種の捕食性魚類がカゲロウ類の流下（捕食回避）行動に与える影響の差異検出のための野外操作実験

水生昆虫の流下行動は、昼間よりも夜間に顕著であり、明瞭な日周期性を示す。この夜行性は、昼間に流下動物を視覚で発見し採餌する魚類に対する捕食回避によって説明されてきた。しかし、自然河川には流下動物採餌魚類のみならず底生動物採餌魚類など、採餌の日周活動が異なる様々な捕食者が生息する。自然河川において、夜行性の底生動物採餌魚類であるハナカジカおよび昼行性の流下動物採餌魚類であるニジマスの存否をエクスクロージャーによって操作し、カゲロウ類幼虫の流下行動に与える影響の差異を検討した。設定した3つの処理区（ハナカジカ区、ニジマス区および魚なし区）全てで、夜間にピークをもつ流下行動の日周期性が認められた。しかし、ハナカジカ区では2種のカゲロウの夜間の流下が他の処理区より増加したのに対し、ニジマス区と魚なし区の間では差はなかった。この実験から、ニジマスよりもハナカジカの方がカゲロウ幼虫の夜間の流下に大きな影響を与えていることが明らかとなった。被食者の流下に与える影響は、捕食者の行動様式によって大きく異なることを示した。

第3章 水生昆虫の種間競争に対する捕食性魚類の影響に関する野外操作実験と理論的解析

捕食性魚類が藻類を共通の餌資源とする4種の水生昆虫（カゲロウ類3種およびヤマトビケラ1種）の競争の帰結に及ぼす影響を野外操作実験で検討した。水生昆虫の代表的な捕食者であるハナカジカと他の藻類食水生昆虫に対して強い競争的影響を与えることが知られているヤマトビケラの存否を実験的に操作し、これらの組み合わせによって4つの処理区（カジカあり・ヤマトビケラなし、カジカなし・ヤマトビケラあり、両者ありおよび両者なし）を設定した。藻類を繁茂させたタイルを、4つの処理区に配置し藻類食カゲロウ類3種の密度を比較した。実験の結果、競争者と捕食者の双方が存在する場合には藻類食カゲロウ類の密度は競争者のみが存在する場合と比較して減少せず、一方ヤマトビケラは捕食者の存在にも関わらず密度が増加した。捕食者が存在するとき、競争関係にある2タイプの被食者の密度は、捕食者が存在しないときと比較して双方とも増加した。

この結果を競争モデルを使った理論より検討した。理論解析を行う際に、捕食者の影響を致死と非

致死的效果に分けた。直接捕食と流下行動による分散によってタイルから消失した個体を致死的效果と扱い、を致死的效果、またタイル上での捕食回避反応（採餌活動の低下）を非致死的效果とした。理論解析の結果、致死的效果だけでは実験結果を説明できず、非致死的效果が加わったとき、競争関係にある被食者双方の密度が増加傾向を示すという実験結果を説明できた。具体的な捕食による競争緩和の過程は、捕食危険による被食者の採餌行動の低下が、資源搾取の減少を招き、その結果、競争関係の緩和が起こっていると考ええる。捕食者存在下のカゲロウ類の採餌活動は大いに減少するが、ヤマトビケラのそれは僅かに変化を示した。この競争者間での非致死的效果の程度の違いは競争の帰結を変えることが示唆された。

第1、2章では、自然条件下において、捕食性魚類の非致死的效果が被食者群集に及ぼす影響の機構を実験的手法を用いて検討した。第3章では、捕食性魚類の非致死的效果は被食者である藻類食水生昆虫の流下行動や採餌行動の変化を導き、このような変化は被食者の種間競争の帰結を変えることを示した。過去の研究では、捕食による競争緩和は片方の被食者だけが正の効果を得るという結果がほとんどであったが、今回の実験では、競争者双方が競争緩和により正の効果を得て、密度が増加傾向を示すことを示した。この競争関係にある被食者双方の密度の増加は、理論解析の結果、捕食者の非致死的效果は被食者ギルド内の種多様性を促進する重要な要素となることを示唆した。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 戸 田 正 憲

副 査 教 授 岩 熊 敏 夫

副 査 助教授 中 野 繁 (京大大学生態学研究センター)

学 位 論 文 題 名

Predatory fish impacts on drift dispersal and competition of stream invertebrates

(河川性無脊椎動物の流下分散と競争に及ぼす捕食性魚類の影響)

近年、環境破壊にともなう生物多様性の消失が大きな問題となっているなか、その維持機構としての生物間の相互作用の重要性が注目されている。申請論文は、河川生態系の主要な構成要素である、魚類と藻類食水生昆虫の捕食-被食関係の実態を様々な手法により解明することを目的としている。

本論文は、三章より構成されている。まず緒言で、様々な生態系における捕食-被食関係に関する研究を概説し、最近の研究において捕食者の役割は直接捕食による致死的効果だけではなく、捕食回避行動などによる非致死的効果もあり、自然条件下における被食者群集に対する捕食者の影響は複雑な経路をもつことを述べている。第一章では、水生昆虫の顕著な捕食回避反応のひとつである流下行動に注目し、その流下行動を発現させる被食者の捕食者認識機構を室内の実験水槽を用いて検討している。その結果、昼行性採餌魚類のサクラマスに対しては視覚刺激により回避行動が引き起こされ、夜行性のハナカジカに対しては臭覚情報を用いていることを明らかにしている。捕食者の採餌行動や日周期性の差異に応じて最適な刺激を用いて捕食者を検知しているという結果は、この行動が捕食回避として有効な機能を果たしていることを示した点で注目に値する。ここでは、得られた結果のみならず、精密な実験系を巧みに組み立てる力量も高く評価できる。第二章では、大規模野外操作実験により、種類の異なる捕食者に対する流下行動の違いを検討している。その結果、被食者である水生昆虫の流下に与える影響は、捕食者の行動様式によって大きく異なることを、過去の同様の研究のうちで最も大きなスケールで明らかにしたことが注目に値する。また、そのような影響を明らかにするために、実験が最も困難であるといわれてきた河川において、操作実験を組み上げる能力も高く評価される。第三章では、捕食性魚類が水生昆虫の種間競争に及ぼす影響を野外実験により

検討し、同時に、捕食者の非致命的効果である被食者の捕食回避反応が、被食者間の種間競争を緩和することを競争モデルを用いた理論解析より明らかにしている。特に、捕食者の影響は競争に対して付加的に作用するのではなく、競争緩和により競争者双方の密度に対して正の効果を持ち得るという結果は、捕食者による競争緩和はある競争者の密度の減少が一方の競争者の密度を増加するという従来の結果と異なり、重要な知見である。さらに、このような結果を導いた機構を理論解析により一般化したことを高く評価する。

以上のように本論文は、河川生態系において様々な相互作用を明らかにし、その中でも、特に捕食者の非致命的効果が被食者間の相互作用を決定する重要な要因の一つであることを示し、河川生態学、ひいては群集生態学における貢献は非常に大きいと考える。

審査員一同は、上記のように申請論文をいずれも一流の国際誌に発表された4編の参考論文と合わせて評価し、また大学院課程において意欲的に勉学、研究を進めるとともに、後進大学院生へ適切な助言を行ってきたことから、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ものと判断する。