

学 位 論 文 題 名

Experimental study on competitive interactions
in stream insect grazers

（河川性藻類食昆虫の種間競争に関する実験的研究）

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しばしば重要な役割を果たす。しかし様々な環境条件によって種間競争の帰結は変化する。例えば生息場所の攪乱は群集構成員の密度の低下をもたらす、種間競争を軽減する。また、競争の帰結が生息場所の物理環境に依って逆転する例が報告されている。さらに、捕食者の選択的な捕食は優位種の密度を抑制し、競争種の共存をもたらすことがある。これらのことから種間競争の群集形成への影響は環境条件によって変化すると思われる。

本論文は河川底生動物群集における環境条件の種間競争への影響、さらに群集形成への影響を明らかにすることを目的とした。なかでも種間競争の報告例が多い藻類食昆虫を対象とし、自然河川における操作実験および室内水槽実験を行った。第1章で様々な環境要因が競争関係に変化をもたらす研究例を概説した後、第2章では攪乱後の藻類食昆虫群集の遷移過程における競争排除を示し、攪乱の強度が競争排除に及ぼす影響を論じた。第3章では流速に依存した競争者の影響の変化を示した。第4章で捕食者の存在は藻類食昆虫の採餌行動を抑制することを示した後、第5章では捕食者の存在下で種間競争の帰結が変化するを明らかにした。最後に第6章ではこれらの実験結果をふまえ、環境条件が藻類食昆虫の種間競争ひいては群集形成に及ぼす影響を議論した。

攪乱後の遷移における競争排除

洪水による攪乱は藻類食昆虫を水流によって押し流す一方で、一部の場所では付着藻類もはぎ取り、餌資源量を空間的に不均一にする。したがって攪乱後の藻類食昆虫群集の遷移は藻類のある場所とない場所で起こる。定着過程において餌資源量が競争排除の生じ方にどう影響を及ぼすかを明らかにするために野外実験を行った。

藻類現存量の異なる2つの区画（藻類非除去区、藻類除去区）を人為的に作り、藻類食昆虫を除去した。その後32日間の昆虫群集回復過程を調査した。藻類非除去区では藻類食昆虫の種数と総個体数は時間とともに増加し、その後ほぼ一定に達したが、種ごとにその時間的変化パターンは異なっていた。シロハラコカゲロウとヤマトビケラは最後まで増加し続けたのに対して、エルモンヒラタカゲロウとヒメフタオカゲロウは初期に増加した後、減少に転じた。このことは藻類量の減少に伴い資源消費型の競争排除が生じたことを示す。一方、藻類除去区では藻類食昆虫の種数、総個体数は調査期間を通して増加し続け、どの種も密度が減少することとはなかった。また餌資源量の減少も見られなかった。以上のことから藻類食昆虫群集の遷移において競争排除が生じるが、低餌資源下では昆虫の定着が遅いため、競争排除の作用が遅れることが示唆された。

流水による競争影響の変化

流速に対する底生動物の生理的な反応は種により様々である。ヤマトビケラは多くの河川で優占し、他の藻類食昆虫の密度を下げ、成長速度を抑える。ヤマトビケラの採餌効率は流速が速い場所で低下するため、ヤマトビケラ他種藻類食昆虫への競争影響は流速が速い場所で弱いと予想された。

高流速区(流速63.6cm/s, 水深22.3cm)と低流速区(流速50.9 cm/s, 水深10.5 cm)をもうけ、各々でヤマトビケラ密度を自然密度(133個体/m²)と低密度(11個体/m²)に操作し、20日後に定着していた藻類食昆虫および付着藻類量を調査した。付着藻類量はヤマトビケラ低密度区で多かったが、流速には影響を受けなかった。コカゲロウの密度は流速に依らずヤマトビケラ低密度区で高く、ヤマトビケラから負の影響を受けていることが示された。一方、トビイロカゲロウとミヤマタニガワカゲロウの密度も同様にヤマトビケラ低密度区で高く、ヤマトビケラから負の影響を受けていたが、その程度は予測とは逆に高流速区で大きかった。ヤマトビケラの採餌に伴う付着藻類層の構造の変化が流速によって異なり、それがひいてはカゲロウへの影響の差となっている可能性を議論した。

捕食者による採餌行動の抑制

一般に動物は捕食者が存在すると直接的な被食に加え、被食回避のため行動を抑制することでも負の影響を受ける。様々な餌(付着藻類)条件下での捕食者(ハナカジカ)によるヤマトビケラの採餌活動への影響を確かめるため、流水水槽を用いた室内実験を行った。

ヤマトビケラの採餌面積の指標として単位時間あたり移動距離を朝、午後、夜、深夜に測定した結果、全ての時間帯において付着藻類量との間に負の相関が検出された。単位面積あたりのヤマトビケラの採餌量は餌資源量が少なくなるほど低下すると予測され、それを補償するよう採餌面積を増加させたと考えられた。一方、捕食者の影響は午後と夜、深夜には見られなかったが、朝には移動距離がハナカジカの存在下で非存在下の77%に低下した。また、消化管に含まれていた藻類量も捕食者が存在すると減少した。夜間はハナカジカの行動は活発であったが、視覚に依存した捕食は行えない。また午後はハナカジカはほとんど活動しなかった。そのためこれらの時間帯にはヤマトビケラの移動による被食危険性の増加はほとんどないと考えられた。一方、朝にはハナカジカは視覚を用いた餌探索を活発に行っているため、ヤマトビケラの移動は被食危険性の増加をもたらすであろう。これらのことからヤマトビケラは危険性の高い時間帯(朝)にのみ、被食回避のため採餌行動を抑制したと考えられた。

捕食者の存在による種間競争の緩和

捕食者への反応が異なる種間の競争は、捕食者の存否により変化することが予測される。強い被食回避を示すことが知られているコカゲロウと、前章で限られた時間帯にのみ被食回避を行うことが示されたヤマトビケラの種間競争に及ぼす捕食者(ハナカジカ)の効果を明らかにするために、流水水槽を用いた室内実験を行った。あわせて自然河川での両昆虫の分布調査を行った。

河川における両種の密度には負の相関が検出され、競争関係にあることが示唆された。水槽実験の結果、捕食者の非存在下では両種ともに19日間における成長量は競争者の密度が増加すると減少し、種間競争の影響が検出された。しかし、捕食者の存在下では両種ともに競争者の密度に依らず成長量は一定であり、種間競争は検出されなかった。すなわち捕食者の存在により種間競争が緩和された。これは両種間における被食回避行動の違いに起因しており、捕食者の存在は両種の共存を促進していると考えられた。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 諏 訪 正 明

副 査 教 授 齋 藤 裕

副 査 助教授 秋 元 信 一

学 位 論 文 題 名

Experimental study on competitive interactions in stream insect grazers

(河川性藻類食昆虫の種間競争に関する実験的研究)

本論文は、図19、表7を含む総頁数103の英文論文であり、他に参考文献12編が添えられている。

近年、環境破壊に伴う生物多様性の消失が大きな問題になっている中、その維持機構としての生物間相互作用の重要性が注目されている。本研究は、河川生物群集の主要な構成要素であり河川生態系の中で一次消費者として重要な役割を担っている藻類食水生昆虫を対象として、種間競争が群集構造決定に及ぼす影響を実験的手法により評価することを目的としている。本論文は6章より構成されており、成果の概要は以下の通りである。

第1章では群集形成における種間競争の役割に対する評価の変遷を述べ、様々な生態系でなされた競争関係に及ぼす環境要因の研究を概説している。

第2章では野外実験により藻類食昆虫群集の遷移過程における競争の影響を示している。北海道大学苫小牧演習林を流れる河川において藻類のある区画とない区画をつくり、各々から藻類食昆虫を除去した後、昆虫群集遷移過程を調査した。その結果、藻類のある区画においてはシロハラコカゲロウとヤマトビケラは最後まで増加し続けたのに対して、エルモンヒラタカゲロウとヒメフタオカゲロウは初期に増加した後、減少に転じた。一方、藻類を除去した区画ではどの種も密度が減少することはなかった。以上のことから藻類食昆虫群集の遷移において資源消費型の競争排除が生じるが、低餌資源下ではその作用は遅れることが明らかになった。これは河川性藻類食昆虫群集の遷移における競争排除を明瞭に示した初めての例である。

第3章では流速が藻類食昆虫の種間競争に及ぼす影響を野外実験により検討している。河川に高流速区と低流速区をもうけ、優占する藻類食昆虫であるヤマトビケラの密度を自然密度と低密度に操作し、その後定着した藻類食昆虫を調査した。その結果、シロハラコカゲロウの密度は流速に依らずヤマトビケラから負の影響を受けていたが、トビイロカゲロウとミヤマタニガワカゲロウの

密度は高流速区でより強くヤマトビケラから負の影響を受けていた。河川の物理環境が藻類食昆虫の種間競争の帰結に及ぼす影響を始めて明らかにしたものであり、注目に値する。

第4章では捕食者の存在と餌資源量が藻類食昆虫の採餌行動に及ぼす影響を室内実験により検討している。捕食者の存在下、非存在下の各々で様々な餌条件をつくり、ヤマトビケラの採餌活動を朝、午後、夜、深夜に測定した。午後と夜、深夜には採餌活動は捕食者の存否に影響を受けなかったが、朝には餌資源量にかかわらず捕食者の存在下で採餌活動が低下した。また、消化管に含まれていた藻類量も捕食者が存在すると減少した。ハナカジカが視覚に依存した捕食活動を活発に行っている朝は、ヤマトビケラにとって被食危険性の高い時間帯であることから、採餌活動を抑制したと考察している。過去に同様の研究が移動能力の優れた種を対象に行われているが、本研究では移動能力の低い携巢性トビケラにおいても捕食者の存在下で行動を抑制することを緻密な実験により初めて明らかにした。従来考えられていたよりも捕食者の群集構造への影響が大きいことを示唆する研究として評価される。

第5章では捕食者による藻類食昆虫の行動の抑制が種間競争に及ぼす影響を室内実験により明らかにしている。捕食者の非存在下では競争者の密度が増加するとヤマトビケラとシロハラコカゲロウの成長量はともに減少し、種間競争が検出された。しかし、捕食者の存在下では両種ともに競争者の密度にかかわらず成長量は一定であり、種間競争は検出されなかった。すなわち捕食者の存在下で種間競争が緩和されたことになる。両種間における被食回避行動の違いが、捕食者存在下における種間競争の緩和をもたらし、両種の共存を促進している可能性を議論している。

以上の実験結果をふまえ第6章では、環境条件が藻類食昆虫の種間競争、ひいては群集形成に及ぼす影響を議論している。

以上のように本研究は、様々な面から河川生物群集に及ぼす種間競争の役割を評価するとともに、環境条件の変化が種間競争の帰結を左右することによって群集構造に作用することを示しており、学術的・応用的に高く評価される。よって審査員一同は、久原直利氏が博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと認めた。