

学 位 論 文 題 名

Diversity patterns and their mechanisms in stream
invertebrate assemblages: focusing on effects of
disturbance through community-level density dependence

(河川底生動物群集における多様性のパターンおよびメカニズムに関する
研究：群集レベルでの密度依存性を介した攪乱の影響に注目して)

学位論文内容の要旨

群集生態学における大きな課題は、多様性のパターンの検出とそれが創出されるメカニズムを解明することである。これまでに様々な多様性のパターンが報告され、そのメカニズムに関して数多くの仮説が提唱されてきた。しかし、報告されるパターンが多様であり、複数の要因の効果を個別に分析することが難しいといった理由から、多くのパターンやメカニズムに関して十分な検討が行われていないのが現状である。本論文では北海道における河川底生動物群集を調査し、北海道という空間スケールが持つ利点と河川底生動物群集の特性に着目することで、多様性のパターンの検出とメカニズムの解明に取り組んだ。

第1章においては、本論文で取り扱う多様性のパターンおよび仮説を整理し、既存研究の問題点を総括した。

第2章においては、河川底生動物群集の緯度パターンを記述し、進化的な要因の影響がなくとも、環境要因によって緯度パターンがもたらされることを明らかにした。緯度に沿って多様性が変化するパターンは様々な生態系から検出されており、これを説明するために数多くの仮説が提示されてきた。しかし、複数の要因が緯度に沿って同時に変化するためにそれぞれの効果を分離することが難しく、主要な要因の抽出が大きな課題となっていた。本章では、種分化など進化的な背景が共通していると考えられる北海道の30河川において底生動物群集を調査した。その結果、多様性(種数)と個体数は北に向かうほど高くなるという緯度パターンが検出され、このパターンに対して進化的な要因はほとんど影響しないことが確認された。北海道を流れる河川は南から北に向かうほど、降水に伴う洪水攪乱が少なくなる傾向にあり、降水量が多い河川ほど個体数密度と多様性が低くなる結果が得られた。これらの結果から、緯度に沿って変化する洪水の強弱が河川底生動物群集の個体数密度に影響を及ぼし、その結果として多様性のパターンがもたらされていると考えられた。

第3章においては、ギルドによって緯度パターンが異なり、ギルド間の相互作用が緯度パターンの検出にとって重要であることを明らかにした。緯度パターンに関する仮説の多くは対象となるギルド間の相互作用などに十分な注意を払わず、実証研究の多くは複数のギルドを合わせた群集や分類群を対象に緯度パターンを報告してきた。食う-食われるなどギルド間の相互作用は多くの生態系で一般的に存在するため、特定のギルドが緯度パターンを持てば、ギルド間の作用によって他のギルドにも緯度パターンがもた

らされる可能性がある。本章では第2章でみられた緯度パターンを藻類食者・腐植食者・捕食者の三つのギルドに分けて分析することで、ギルド間での緯度パターンの違いと、ギルド間の相互作用の効果を解析した。腐植食者と捕食者は北に向かうほど多様性が高まるというパターンを示したが、藻類食者は緯度に沿って単調な変化を示さなかった。そして、捕食者の緯度パターンは、腐植食者のボトムアップ効果によってもたらされることが示された。腐植食者の豊富な群集密度と分類群数は、捕食者に対して豊富な餌資源を提供すると同時に、様々なニッチの提供によって、捕食者の多様性を高める効果があると考えられた。つまり、腐植食者は他のギルドに関係なく緯度パターンを示すが、捕食者は腐植食者からのギルド間相互作用なしでは、緯度パターンを示さないことが明らかとなった。

第4章においては、多様性と攪乱の関係性が群集レベルでの密度依存的な競争の有無によって変化することを明らかにした。攪乱は多様性に影響を及ぼす重要な要因とされてきた。しかし、攪乱と多様性の関係性は様々であり、主に単峰形（中程度の攪乱で多様性が最大）と負（攪乱が大きいほど多様性が低下）のパターンが報告されてきた。これまでの理論研究から、群集が飽和するか否か（つまり、競争が顕在化するか否か）によってパターンが変化することが予想されてきたが、実証的に示されてこなかった。そこで、本章では弱い攪乱下における群集全体の密度（群集密度）が競争を顕在化するレベルに達しているかどうか注目し、群集レベルでの密度依存的な競争によって、攪乱と多様性の関係における単峰形と負のパターンを統一的に説明できることを実証的に示した。強い攪乱下では群集密度が低いため、多様性も低くなる。一方、弱い攪乱下で競争があれば多様性は低下するため単峰形のパターンとなるが、競争がなければ多様性は低下しないため負のパターンになると考えられる。本章では、藻類食者・腐植食者・捕食者ギルドにおいて多様性と攪乱の関係性を分析したところ、藻類食者は単峰形を示し、腐植食者と捕食者は負のパターンを示した。いずれのギルドも群集密度は攪乱が弱くなるほど上昇する傾向が見られたが、藻類食者群集においてのみ弱い攪乱下における高い群集密度レベルで多様性が低下していた。一方、腐植食者と捕食者群集は弱い攪乱下における高い群集密度レベルでも多様性は低下していなかった。これらの結果から、腐植食者と捕食者は、どの群集密度レベルにおいても競争が顕在化していないため、攪乱と多様性が負のパターンを示したと考えられた。一方、藻類食者は強い攪乱下では群集密度が低く抑えられているため、競争が顕在化していなかったが、弱い攪乱下では、競争が顕在化するほどの群集密度に達した結果、攪乱と多様性が単峰形のパターンを示したと考えられた。ただし、群集を構成する各種の攪乱に対する反応は既存の理論研究の予測と異なっており、優占種は攪乱によって変化しないが、希少種のみが攪乱によって変化した結果、単峰形のパターンが得られたことが明らかになった。

第5章においては、北海道における河川底生動物群集の詳細な調査から得られた各章の知見を統合することにより、多様性のパターンをもたらし要因とそのパターンをもたらしメカニズムについて包括的な説明が可能なことを示した。

以上のように、本論文は、北海道における河川底生動物群集の野外調査に基づき、多様性の緯度に対するパターンと攪乱に対するパターンを詳細に分析することによって、それらが創出されるメカニズムを明らかにした。これまで実証的に検証されてこなかった群集密度の効果に着目し、既存の理論研究では説明できない点を優占種と希少種の違いに注目することで説明可能であることを示した。本研究で得られた知見は、攪乱と多様性の関係における単峰形と負のパターンを統一的に説明できるより包括的なものである。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 齊 藤 隆

副 査 教 授 日 浦 勉

副 査 教 授 仲 岡 雅 裕

副 査 准教授 野 田 隆 史

副 査 講 師 三 宅 洋 (愛媛大学大学院

理工学研究科)

学 位 論 文 題 名

Diversity patterns and their mechanisms in stream invertebrate assemblages: focusing on effects of disturbance through community-level density dependence

(河川底生動物群集における多様性のパターンおよびメカニズムに関する
研究：群集レベルでの密度依存性を介した攪乱の影響に注目して)

群集生態学における大きな課題は、多様性のパターンの検出とそれが創出されるメカニズムを解明することである。これまでに様々な多様性のパターンが報告され、そのメカニズムに関して数多くの仮説が提唱されてきたが、報告されるパターンが多様であり、複数の要因の効果を個別に分析することが難しいことから、要因やメカニズムはこれまで十分に検討されてこなかった。本論文は北海道における河川底生動物群集を調査し、北海道という空間スケールが持つ利点と河川底生動物群集の特性に着目することで、多様性のパターンの検出とメカニズムの解明に取り組んだ。

申請者は、種分化など進化的な背景が共通していると考えられる北海道の30河川において底生動物群集を調査した。その結果、多様性(種数)と個体数は北に向かうほど高くなるという緯度パターンが検出し、このパターンは緯度に沿って変化する洪水の強弱が河川底生動物群集の個体数(群集密度)に影響を及ぼし、その結果として多様性のパターンがもたらされていることを明らかにした。また、この緯度パターンを藻類食者・腐植食者・捕食者の三つのギルドに分けて分析することによって、ギルド間での緯度パターンの違いと、ギルド間の相互作用の効果を解析した。腐植食者と捕食者は北に向かうほど多様性が高まるというパターンを示したが、藻類食者は緯度に沿って明確なパターンを示さなかった。また、捕食者の緯度パターンは、腐植食者のボトムアップ効果によってもたらされることが示された。これは、腐植食者の豊富な群集密度と分類群数は、捕食者に対して豊富な餌資源とニッチとなり、捕食者の多様性を高める効果を持つためであると考えられた。つまり、腐植食者は他のギルドに関係なく多様性の緯度パターンを示すが、捕食者は腐植食者からのギルド間相互作用なしでは、緯度パターンを示さないことが明らかとなった。これまでの研究の多くは、ギルド

間の相互作用などに十分な注意を払わず、複数のギルドを合わせた群集や分類群を対象に緯度パターンを報告してきた。このため、焦点をあてるべき分類群やパターンに関わる要因の把握が曖昧で、仮説の検証が進まない原因となっていた。この研究は緯度パターンの実体に迫るものであり、検証研究を促進させるものとして高く評価できる。

申請者はさらに多様性と攪乱の関係性が群集レベルでの密度依存的な競争の有無によって変化することを明らかにした。藻類食者・腐植食者・捕食者ギルドにおいて多様性と攪乱の関係性を分析したところ、藻類食者は単峰形を示し、腐植食者は負のパターンを示した。いずれのギルドも群集密度は攪乱が弱くなるほど上昇する傾向が見られたが、藻類食者群集においてのみ弱い攪乱下における高い群集密度レベルで多様性が低下していた。また、この高い群集密度下での多様性の低下は競争によって起こることを構成分類群の出現パターンの違いを比較することによって明らかにした。これらの結果から、腐植食者はどの群集密度レベルにおいても競争が顕在化していないため、攪乱と多様性が負の関係を示したと考えられ、藻類食者は強い攪乱下では群集密度が低く抑えられているため、競争が顕在化していなかったが、弱い攪乱下では、競争が顕在化するほどの群集密度に達したために多様性が低下し、攪乱と多様性が単峰形のパターンを示したと考えられた。

以上のように、申請者は、北海道における河川底生動物群集の野外調査に基づき、緯度と攪乱に対する多様性のパターンを詳細に分析にすることによって、それらが創出されるメカニズムを明らかにした。本研究で得られた知見は、群集生態学の大きな課題に答える画期的な成果につながるものと評価できる。

審査委員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院博士課程における研鑽や修得単位などもあわせ、申請者が博士（環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。