

淡水性サケ科魚類における種間競争と異種共存機構

中野 繁¹・谷口義則²

¹〒053 苫小牧市字高丘 北海道大学農学部附属苫小牧地方演習林

²〒060 札幌市北区北10西5 北海道大学大学院地球環境科学研究科

(1996年5月22日受付；1996年8月18日改訂；1996年9月5日受理)

キーワード：干渉型競争、資源分割、競争排除、接触異所性分布、条件特異型競争

魚類学雑誌

*Japanese Journal of
Ichthyology*

© The Ichthyological Society of Japan 1996

Shigeru Nakano* and Yoshinori Taniguchi. 1996. Interspecific competition and co-existence in freshwater-dwelling salmonids: a review. *Japan. J. Ichthyol.*, 43(2): 59–78.

*Corresponding author: Tomakomai Research Station, Hokkaido University Forests, Takaoka, Tomakomai 053, Japan (e-mail: nakano@a3.hines.hokudai.ac.jp)

種間競争は様々な生物の群集構造の決定過程において重要な役割を担うと考えられ、過去数十年の間に群集中における種の分布および資源の利用様式などを競争理論から説明しようとする多くの研究が行われてきた（例えば、Diamond, 1978; Connell, 1983; Schoener, 1983の総説参照）。特に、形態および生態学的な諸特性が類似する近縁種間における競争は、Gause (1932)が原生動物種間の「競争排除」を示して以来多くの研究者の関心を集めてきた（例えば、Hutchinson, 1957; MacArthur, 1958; MacArthur and Levins, 1967; Schoener, 1974; den Boer, 1980; Abrams, 1983）。淡水魚類についても、群集形成機構としての競争の重要性が古くはLarkin (1956)やKawanabe (1959)などによって指摘されており、現在に至るまで資源分割や競争排除に関わる多くの研究が行われてきている（後藤, 1978; Ross, 1986の総説参照）。

しかしながら、1970年代以降、実際の生物群集の種構成パターンがランダムモデル（帰無モデル）によって説明可能であるとする主張や(Caswell, 1976; Connor and Simberloff, 1979), 生物群集の各構成種の個体群レベルは環境の搅乱(CConnell, 1978, 1979, 1980), あるいはより高次の栄養段階の捕食者の影響(Paine, 1966)などによって資源に対する飽和密度よりも低く抑えられて非平衡の状態にあるとする説が提示され、特に1980年代には種間競

争を基軸とした群集理論の是非が論争的となつた(Abrams et al., 1986; den Boer, 1986; Wiens, 1989参照)。同様に、淡水魚類、特に河川性魚類についても群集構造の長期動態の解析が行われ、その解釈をめぐって群集構造が競争を中心とした生物間相互作用（すなわち、決定論的な過程）を通じて調節され平衡状態にあるとする立場と、むしろ洪水や渇水などの予測しえない環境の搅乱（確率論的な過程）の影響が大きく、群集は非平衡状態にあるとする説とが提示され、論争が展開された(Gorman and Karr, 1978; Moyle and Li, 1979; Grossman et al., 1982; Herbold, 1984; Rahel et al., 1984; Yant et al., 1984; Moyle and Vondracek, 1985; Ross et al., 1985)。

ただし、これらの論争の過程では、競争には時間的な変異性や断続性が存在することや(Wiens, 1977; Abrams, 1980; Connell, 1983), 群集構造の決定過程では競争とその他の要因が必ずしも互いに排他的ではないことが指摘されている(Menge and Southerland, 1976; Keough, 1984)。淡水魚類についても、実際には両方の過程が交互もしくは断続的に相互に作用しながら群集の構造を調整する役割を果たしていると考えられる(Schlosser, 1982, 1985, 1987; Strange et al., 1992)。群集の形成過程における競争の相対的な重要性は構成種の栄養段階(Schoener, 1986a), 進化過程における相互関係

(Gould and Lewontin, 1979; Connell, 1980)および生息場所の安定性など(CConnell, 1980; Wiens, 1989)によって大きく異なると考えられ、その役割に関する二者択一的な論議は困難であると考えられる。むしろ現時点では、Schoener (1986a, b)が指摘しているように、多様な生物群集の形成に関わる競争の重要性を共通の法則やモデルで説明しようとするのではなく、様々な生息場所、栄養段階および分類群ごとの個々の事例について整理を行うことにより、競争の影響が顕在化する条件を明らかにし、さらに競争の影響が検出された場合にはその具体的なメカニズムを明らかにしてゆくことが重要であると考えられる。

代表的な冷水性の遡河回遊魚であるサケ科魚類は、北極圏を取り巻く形で北半球の冷温帯以北全域にわたって分布する。サケ科魚類の生活史は変異性に富み、多くの種が淡水生活型個体群を持つ(前川・中野, 1994)。また、一部の種を除くと遡河回遊型個体群でもふ化後数年間を淡水で生活するものが多く、さらにこの中にも生涯を淡水域で過ごす淡水残留型の個体が出現する(以下、これらをまとめて淡水性サケ科魚類と呼ぶ)。これら淡水性サケ科魚類は、特に年間を通して水温の低い河川および湖沼では魚類群集の主要な構成要素となっている(Behnke, 1972; Scott and Crossman, 1973)。サケ科魚類を主な構成要素とする淡水魚類群集の形成過程では、時間的な断続性は認められるにせよ、競争を中心とした生物間相互作用に基づく密度依存的な調節過程が重要な役割を果たしていることが明らかとなっている(Moyle and Vondracek, 1985; Strange et al., 1992)。また、これらの淡水域では群集の構成種数が少なく、さらにサケ科魚類以外の共存種が少ない場合が多いため、自然状態における水域間の比較や操作実験および飼育下における実験の設定が比較的容易に行えることなどから、種間競争や資源分割機構などに関する研究が数多く行われてきている。また、淡水性サケ科魚類は個体群生態学や行動生態学の領域においても頻繁に研究対象となってきており、これらの研究成果を基盤とした競争メカニズムの解析も試みられてきている。本論文では、主として淡水域を生息場所とするサケ科魚類を対象として行われた種間競争と資源分割、そして競争排除のメカニズムに関する研究の現在の到達点を整理し、今後における研究の方向性について考察したい。

個体間における干渉型競争と採餌行動

種内順位の影響 不等能個体の分布に関するモデルは、資源がパッチ状に分布する環境下において個体間に干渉型競争がみられる場合、採餌者の空間分布には不均一化が起こり、競争能力の最も優れた個体が好適なパッチを独占的に利用し高い採餌成功を得ることを予測している(Sutherland, 1983; Parker and Sutherland, 1986)。実際に、競争能力の異なる個体間における直接干渉型の競争があるハビタット内における個体の空間分布や餌資源の利用様式に強く影響することが多くの脊椎動物で知られている(例えば、Goss-Custard et al., 1984; Whitefield, 1990; Holbrook and Schmitt, 1992)。本章では、淡水性サケ科魚類の種間競争のメカニズムを考える上で重要な基礎となる、同種および異種個体間の干渉行動と採餌行動について述べる。

河川の淵などといったあるローカルハビタット内に生息する淡水性サケ科魚類の同種個体間には、非繁殖期においても餌や空間資源の獲得をめぐる直接的な干渉行動(攻撃行動)がみられ、人工水路や水槽を用いた実験条件下(Chapman, 1962; Mason and Chapman, 1965; Noakes, 1980; Gibson, 1983; Fausch, 1984)および自然河川(Bachman, 1984; McNicol et al., 1985; Grant, 1990; Nakano, 1994, 1995a)において研究が行われてきた。稚魚期のごく初期を除くと(例えば、Huntingford et al., 1990; Metcalfe et al., 1992), この干渉型競争における個体の相対的な競争能力は一般に体サイズによって決定し、ローカルグループ内では体サイズに依存した順位が形成される(Jenkins, 1969; Bachman, 1984; Nakano, 1994, 1995a)。通常、順位関係は直線的であり、各個体間の社会的な条件付けもしくは個体認知に基づき、かなり長い期間安定することが自然河川でも確認されている(Bachman, 1984; Nakano, 1994, 1995a)。この結果、最優位個体はローカルハビタットの中で最も採餌成功が大きい場所を占有し、他の劣位個体はより報酬率の低い場所を利用する(Fausch, 1984; Gotceitas and Godin, 1992; Grant, 1990; Huntingford, 1993の総説参照)。

多くの場合、サケ科魚類は流れの中の一点に留まるように上流に向かって泳ぎながら(定位行動)周囲に流下する無脊椎動物を捕食する(流下動物採餌)。このため、各採餌場所(定位点)の価値は餌の供給源からの距離、餌の供給(通過)量、定

位行動のための遊泳コストおよび他個体との干渉の影響などの要因間の相互作用で決定されると考えられる。例えば、流水中の一点を通過する流下無脊椎動物の量は流速にはほぼ正比例して大きくなるが(Allan and Russek, 1985), 遊泳に伴うエネルギー消費は流速に伴い指数関数的に増大するため(Brett, 1979), 前者が大きく後者が小さい(差が大きい)採餌場所ほどより効率が高いと考えられる(Fausch, 1984; Hill and Grossman, 1993; Hughes and Dill, 1990)。Fausch(1984)は、実験水路において餌の供給量と遊泳行動に必要とされるエネルギー量の差から複数種のサケ科魚類の各個体の定位点の報酬率を算出し, 干渉型競争において優位な個体から順に価値の高い採餌場所を利用していることを示している。一般に自然河川の淵では、優位個体は餌の供給源である流れ込みにより近い場所に定位し, 不位個体が順位に沿って下流側に分布する場合が多い(Hughes, 1992a, b; Huntingford, 1993; Nakano, 1995a)。また, 水深が深く, 三次元的な空間利用が可能な淵では, 優位個体は餌供給量の大きな表層近くを利用するのに対し, 不位個体は底層付近を利用する場合もある(Nakano, 1995a)。報酬率の高い優位個体の定位点は, 実験的にこの個体が取り除かれるかもしれない理由で死亡, 分散した場合には, 短時間内により順位の高い不位個体によって占有される(Grant, 1990; Hughes, 1992a, b)。この干渉型競争に起因する採餌場所利用の個体差は, しばしば各個体の攻撃性や空間の占有行動にも影響し, 順位の高い個体は特定の定位点周辺をナワバリとして持続的に防衛するのに対し, 不位個体はこのような空間防衛を行わず頻繁に定位点を移動させる戦術を採用する(Puckett and Dill, 1985; Grant, 1990; Elliott, 1990; Nakano, 1995a)。

一方, 河川内では, 各餌資源は主にその供給経路の違いなどによって水中における垂直分布が不均一になることが知られている。例えば日本の山地河川での研究例では, 陸上から供給される陸生無脊椎動物がより表層近くを多く流下するのに対し, 水生昆虫などの底生動物はより河床近くを流れる(Furukawa-Tanaka, 1992)。また, 流下する餌生物の供給源により近くて流下密度の大きい上流側に定位する優位個体は, 流下する無脊椎動物の中からより利用効率の優れた大型の餌を選択的に利用する(Nakano, 1995a)。したがって, 種内順位によってもたらされるローカルハビタット内の空間利用の個体差は, 個体の利用する餌内容にも強く

影響する。例えば, 日本の山地河川では夏季には淵内において順位の高い個体ほどより高い割合で陸生無脊椎動物を利用することが知られている(Furukawa-Tanaka, 1985; 中野, 1991)。

これらのことから, 優位個体は常にエネルギー効率の高い採餌を行い(Puckett and Dill, 1985; Metcalfe, 1986), より大きい成長量を獲得する(Chapman, 1962; Li and Brocksen, 1977; Fausch, 1984; Nakano et al., 1991; Nakano, 1995a)。このため, ローカルハビタット内では成長の依存作用が働き, 体サイズの個体差を拡張するために順位を一層長期的に安定させる結果となる(Bachman, 1984; Nakano, 1995a)。優位個体は特定のローカルハビタットに定住する傾向が高いのに対し, 個体間干渉によって成長が抑制される不位個体の中には移動分散を行うか(Mason and Chapman, 1965; Nakano et al., 1990; Nakano, 1995a), もしくは死亡するものが多いことが知られている(Elliott, 1986, 1994)。

種間順位の影響 サケ科魚類では, 以上みてきたような採餌場所をめぐる干渉型競争は, 同種個体のみならず異種個体間についてもみられ, 複数種が混生するローカルハビタット内では異種個体間に種がモザイク状に入り組んだ種間順位および種間ナワバリの形成が報告されている(Newman, 1956; Kalleberg, 1958; Jenkins, 1969; Fausch, 1984; Nakano and Furukawa-Tanaka, 1994; Nakano, 1995b)。一般に, 異種個体間の順位関係も基本的には体サイズの影響を強く受け, 相対的に大型の個体がより高い順位を占める(Nakano and Furukawa-Tanaka, 1994; Nakano, 1995b)。ただし, 異種個体の体サイズの差がある程度小さい場合には, 体サイズの大小と順位関係が逆転する場合もみられる(Gibson, 1981; Fausch, 1984; Nakano, 1995b)。例えば, 日本の山地河川に同所的に生息するイワナ *Salvelinus leucomaenoides* とヤマメ *Oncorhynchus masou* の場合, たとえイワナが大型であったとしても体重の差が20%未満の場合には常にヤマメが干渉型競争において優位となることが報告されている(Nakano, 1995b)。

さらに, サケ科魚類では, 異種個体間の順位関係が水温や流速などといった物理的な環境条件の変化によって逆転する条件特異型競争(Chesson, 1986; Dunson and Travis, 1991 参照)の例が報告されている。例えば, De Staso and Rahel(1994)は, カワマス *S. fontinalis* とカットスロートトラウト *O. clarkii* のそれぞれ3個体ずつの幼魚を用いた実験によって, 水温が体サイズの等しい異種個体間の順

位関係におよぼす影響を考察している。人工水路での実験の結果、10°Cでは両種の順位関係は互角であったのに対し、20°Cではカワマスがカットスロートラウトに対して優位となった。この水温条件に特異的な種間順位の変化は、他にカワマスとニジマス *O. mykiss* の組み合わせでも報告されている (Cunjak and Green, 1986)。さらに、生息場所の流速がこれら2種の順位関係に影響することも報告されており、流速が遅い場合にはカワマスは同サイズのニジマスよりも優位であったのに対し、速い場合には両種間に順位の差は認められなかつたという (Cunjak and Green, 1984)。

種内順位と同様に、種間順位もまたローカルグループ内の各個体の採餌行動に影響を与える (Newman, 1956; Fausch and White, 1986; De Staso and Rahel, 1994; Nakano and Furukawa-Tanaka, 1994; Nakano, 1995b)。サケ科魚類の採餌場所（定位点）の流速や水深などといった物理的な環境の選好性は基本的には自然状態で同所的に生息する種間では異なる場合が多い（下記参照）。しかしながら、個体の行動圏の大きさもしくは運動能力に比べ空間規模が小さく微生息場所の空間分化が不完全な（それぞれの種が選好する微生息場所が狭い範囲に隣接して存在する）小河川の淵などでは、この選好性の差異が完全な干渉型競争の回避につながる場合はむしろ希であると考えられる (Dolloff and Reeves, 1990 参照)。例えば、先に触れたイワナとヤマメの場合、イワナが主に流速の遅い淵の底層部に定位点を持ちヤマメが主に流速の大きな中層から表層にかけての部分を利用するものの、これら異種個体のナワバリは隣接しており、劣位個体の採餌場所は同種の優位個体からだけでなく異種の優位個体からの干渉の影響を強く受ける (Nakano, 1995b)。特に、同所的な2種で採餌場所の微環境に対する選好性の重複が大きい場合には、この種間順位は種内のものとほぼ同様な影響を個体の採餌場所利用に与えると考えられる (Furukawa-Tanaka, 1989; Nakano and Furukawa-Tanaka, 1994; Fausch and Nakano, unpublished data)。北海道の山地河川に同所的に生息するアメマス *S. leucomenis* とオショロコマ *S. malma* の場合、餌の流下量の大きい初夏には両種のほとんどの個体が流下動物採餌を行い、同一淵内に生息する両種は体サイズに依存する直線的な種間順位を形成する (Nakano and Furukawa-Tanaka, 1994)。また、これら2種の採餌場所の選好性にはほとんど差異が認められない。そのため、これら2種は種間順位に

おけるランクに応じて採餌場所を利用しており、種に関わりなく順位の高い個体ほど淵の流れ込み（淵頭）の近くを利用する。これらの淵において最優位個体から順に取り除き実験を行ったところ、この個体の定位点はすぐ次の順位の個体によって占有されたが、こうした定位点の循環利用に種の違いによる差異は観察されなかった (Fausch and Nakano, unpublished data)。すなわち、これら異種個体間の干渉型競争が個体の採餌場所利用に与える影響は、少なくとも短期的には同種内のものと何等変わらないことになる。

このように河川性サケ科魚類では、異種個体間における干渉行動が各個体の採餌空間に強く影響を与えていると結論づけられる。この個体間干渉は、影響の強弱はあるにせよ種内の場合と同様の過程を通じて各個体の採餌成功、成長および分散などに関与すると考えられる。しかし、單一種のローカルグループでは干渉競争に起因する成長の依存作用によって、安定した順位関係が長期的に持続されるのに対し、異種間では種間の潜在的な成長率の差異による順位の逆転がしばしば観察される (Fausch and White, 1986; Nakano, 1995b)。上記のイワナとヤマメの例では、個体の成長速度はそれぞれの種内ではほぼ順位関係に依存するが、ヤマメはより劣位であったとしても優位なイワナよりも成長速度が大きく、一成長期内に異種個体間で順位の逆転がしばしば観察された。このような順位の逆転は、干渉行動が各個体に与える短期的な影響が種間で双方向的である場合でも、集団レベルでのより長期的な帰結はむしろ一方的になる場合があることを示唆している。ただし、サケ科魚類の種間順位を個体レベルに解体したうえで精細な検討を行った研究例は極めて少く、その機能を一般化して論じるには未だ十分な知見が得られているとは言えない。

資源分割と種間競争

湖沼性サケ科魚類における資源分割 形態学的および生態学的諸特性が類似した近縁種間における資源分割は、生物群集中における競争種の共存を可能にするメカニズムの一つとして古くから注目されてきた (Schoener, 1974; Diamond, 1978)。淡水性サケ科魚類においても、湖沼および河川の双方の生息場所において同所的に生息する複数の種間では餌や空間資源の利用が異なる例が数多く報告されており (Lister and Genoe, 1970; Nilsson and Northcote, 1981; Cunjak and Power, 1986; Bugert et

al., 1991; Nakano et al., 1992; Nakano and Kaeriyama, 1995), かつてはこの資源分割の存在自体が競争の影響を示す重要な証拠であるとも考えられてきた。ただし、これら過去に行われた研究の多くは単に同所的な生息域と単独生息域のそれぞれ一ヵ所ずつにおける資源の利用様式を比較した結果から競争の存在を論議したものであった。しかし、競争者の有無以外の環境要因が一連の生息場所間ですべて等しいという仮定は成り立たないことなどから、このような比較のみから競争の存在を示すのは困難であると考えられる。また、種間競争と資源重複との関係の解釈は、「利用資源の類似した種間では競争の影響が大きいが、強い競争は資源の分割をもたらす」などといった循環論に陥る場合もある(Holbrook and Schmitt, 1989参照)。したがって、野外において資源分割と競争との因果関係を明確に示すためには、群集構成種の排除などによる操作実験や多くの(統計学的に十分な)生息場所間の比較、もしくは精細なメカニズムの解析などといった手法が必要とされる。

北半球の高緯度地域の湖に同所的に生息するイワナ属 *Salvelinus* とサケ属 *Oncorhynchus* もしくはタイセイヨウサケ属 *Salmo* の種間には生息場所と餌の双方の資源軸に明瞭な分割がみられることが古くから知られている(Table 1)。スカンジナビア半島の湖のホッキョクイワナ *Salvelinus alpinus* とブラウントラウト *Salmo trutta* では、両種が異所的に生息する場合には、ブラウントラウトは沿岸域と沖合の表層を利用し、ホッキョクイワナは主に沿岸域と沖合いの深層を利用する(Langeland et al., 1991)。この場合、両種は互いに類似した餌資源の選好性を示し、端脚類、腹足類および水生昆虫類幼虫などの底生動物や湖面に落下した陸上性の無脊椎動物をその利用容易性に応じて利用する。これに対し、両種が同所的に生息する湖では、ブラウントラウトの資源利用が年間を通じて単独で生息する場合とほぼ同様であるのに対し、ホッキョクイワナの生息場所は夏季には沖合の底層に限られ、主な餌資源を動物プランクトンへと変化させる(Nilsson, 1955, 1957, 1960, 1963, 1965; Hegge et al., 1989; Dervo et al. 1991; Langeland et al., 1991)。ただし、暗く水温が低い晚秋から初春にかけてはこの分割が崩れ、ホッキョクイワナは沿岸域を含む生息場所を利用する(Langeland et al., 1991)。

これと極めて類似した資源分割の例が、北アメリカ北部の湖沼に同所的に生息するオショロコマとカットスロートトラウトの種間にも認められて

いる(Andrusak and Northcote, 1971; Hume and Northcote, 1985; Henderson and Northcote, 1985; Hindar et al., 1988; Table 1)。これらの研究によると、両種が同所的に生息する湖ではオショロコマがホッキョクイワナと、カットスロートトラウトがブラウントラウトとそれぞれ同様なニッチを占めると考えられる。Hume and Northcote(1985)およびHindar et al.(1988)は、種間競争に基づくこれら2種間の資源分割を大規模な移植実験によって検証している。自然状態で同所的に生息しているこれら2種を元々魚類が生息していなかった別の湖に移植放流したところ(Northcote et al., 1978参照)、移植8年後でもカットスロートトラウトが元の湖と同様の生息場所を利用していたのに対し、オショロコマは同所的な湖では利用しなかった沿岸域に生息するようになったという(Hindar et al., 1988)。Hindar et al.(1988)は、この実験結果を解釈する上で対立仮説となる他の環境特性などの要因に関しても精細な検討を行い、同所的な湖における資源分割の要因が競争にあることを示すことに成功している。

ホッキョクイワナやオショロコマは、それぞれブラウントラウトやカットスロートトラウトよりも低水温、低照度下における活動性や採餌効率が高い(Filipsson and Svardson, 1976; Henderson and Northcote, 1985; Jorgensen and Jobling, 1990)。後者2種は前者のイワナ属魚類よりも攻撃性が強く干渉型競争における競争能力が高い(Brett, 1956; Nilsson, 1963; Schutz and Northcote, 1972)。そのため、ブラウントラウトやカットスロートトラウトは、夏季には採餌場所として好適な沿岸域からイワナ属の魚種を排除し、種間に資源分割が生じるが、冬季にはこの干渉型競争の影響が低下し資源の重複が起こると考えられている。すなわち、これらの湖沼性サケ科魚類2種の資源分割は、物理環境に対する生理的な制約の種間差と、生息環境の時空間的な変異性によってその帰結が変化する条件特異型競争によるものであると解釈される(Hindar et al., 1988; Langeland et al., 1991)。ただし、空間規模が大きい湖では主に手法上の限界から、多くの研究者が資源分割における干渉型競争の重要性を指摘しているにも拘わらずその具体的な過程を野外で明らかにすることが困難であり、これら資源の分割機構に関する著者らの説明は予測の域を出るものではない。

河川性サケ科魚類における資源分割 河川においても同所的に生息するサケ科魚類の種間で資源

の利用様式が明瞭に異なる例が数多く報告されている (Table 1)。しかしながら、この異なる資源利用様式が競争に起因するものであり、異種共存のメカニズムとして重要な役割を果たしていることを示した研究は少ない。例えば、サケ属のギンザケ *O. kisutch* とスチールヘッドトラウト *O. mykiss* の2種が同所的に生息する北アメリカの西岸地域の河川では、これら2種の生息場所が河川の地形ユニットである淵と瀬に明瞭に分割する現象が知られている (Hartman, 1965)。また、同様な生息場所の分割例は、ギンザケとカットスロートトラウトの間でも報告されている (Glova, 1984, 1986)。いずれの種の組み合わせにおいても、自然状態とは異なり、それぞれの種を単独で人工水路に放した場合では、両種は共に類似した生息場所を選好する。したがって、この生息場所の分割は単にそれぞれの種に特異的な環境の選好性に起因するのではなく、種間競争による何等かの影響を受けていくことになる。これら同所的に生息する種間には攻撃行動が認められ、ギンザケが淵でより攻撃的であったのに対し、スチールヘッドトラウトあるいはカットスロートトラウトはむしろ瀬において攻撃性が高い。これらのことから、自然河川でみられるこれらの種間の生息場所の分割利用は主に空間資源をめぐる干渉競争によるものであると考えられ、異なった環境における攻撃性の種間差が分割の方向性を規定しているものと解釈される (Hartman, 1965; Glova, 1986)。これらの研究は、資源分割による異種共存機構を実験的に示したものであり、分割の要因として現時点における競争が重要な役割を果たすことを示している。また、先に述べた湖の例と同様に、淵や瀬といった生息場所の環境因子の差異によって、種間競争に起因する排除の方向性が逆転すると解釈できる。換言すれば、空間資源の分割機構として条件特異型競争が関与していると言える。ただし、生息場所による攻撃性の種間差の要因についての著者らの考察は推論の域に留まっていると考えられ、今後より行動生態学的な側面からの研究が必要であろう。

湖などの空間規模の大きな止水域と比べ、餌資源の分布様式がより単純であると予想される河川においても、同所的な種間における餌資源の分割利用が報告されている (Table 1)。例えば、山地河川の単独生息域のイワナの夏季における主な餌は陸上性の昆虫類であるが、ヤマメと共に生息する場合にはその利用率が低下し、代わりにカゲロウ目やトビケラ目などの水生昆虫幼虫の利用率が高くな

る (田中, 1988; Miyasaka and Nakano, in preparation)。同所的な生息域において両種は主に淵を利用し流下動物採餌を行うが、採餌場所の選好性は種間で異なる (Nakano, 1995b)。そして、より表層近くに定位点を持つヤマメが表層を流れる陸生昆虫 (Furukawa-Tanaka, 1992) を優先的に利用することにより、このような資源分割が生じると考えられる (Miyasaka and Nakano, in preparation)。このように、複数種が同様な採餌行動を行う場合でも、採餌場所の選択性の違いによって結果的に餌組成が種間で異なる現象は、他のサケ科魚類の組み合わせでも報告されている (Nakano et al., 1992; Nakano and Kaeriyama, 1995)。これらの例は、種特異的な生息場所の選好性の差異と空間をめぐる競争が間接的に餌資源の分割をもたらしたものと解釈される。

一方、複数種のサケ科魚類が共存する河川において、一方の種が大きく採餌行動を変化させることによって起こる資源分割の例が少数ながら報告されている (Table 1)。北海道の河川に生息するアメマスとオショロコマの場合、異所的に生息する場合には双方の種が陸生昆虫やカゲロウ目の幼虫などの流下動物を主に利用するのに対し、同所的に生息する場合には前者が流下動物を、後者がヨコエビ類やトビケラ目幼虫などの流下しにくい底生動物を利用するが報告されている (石城, 1969, 1984)。また、石城 (1969, 1984) は、水槽内における干渉行動の観察結果を基に、この餌資源の分割には2種間の干渉競争が影響することを指摘している。Nakano and Furukawa-Tanaka (1994) は、これら2種が同所的に生息する河川において石城 (1969) の報告と同様な餌資源分割を観察し、個体の行動を基盤にそのメカニズムを考察している。同一淵内に生息する両種の個体には、主に流下動物採餌を行い同種のみならず異種に対しても攻撃的な個体 (流下動物採餌者) と、河床付近を徘徊し底生動物を直接捕食する非攻撃的な個体 (底生動物採餌者) の異なる採餌戦術をとる2つのタイプが認められる。ただし、この混生域ではアメマスのほとんどが前者であるのに対し、オショロコマの多くが後者の戦術を採用するために、結果的に種間に明瞭な資源分割が認められることになる。しかしながら、各個体の採餌戦術は可塑的であり、それぞれの戦術をとる個体の割合は餌の流下量の時間変化によって短期的に変動することがその後の調査で明らかになっている。すなわち、餌の供給量が大きい初夏には両種のほとんどの個

Table 1. Representative patterns of resource partitioning and possible competitive mechanisms among native salmonid and non-salmonid species pairs in lentic and lotic habitats

Species pairs	Segregated resources		Possible mechanisms		References
	Habitat	Food	Competition	Other factors	
lentic habitat					
brown trout/Arctic char	littoral/pelagic	benthic and terrestrial invertebrates/plankton	condition-specific (light intensity, temperature)	physiological constraints (light intensity, temperature)	Nilsson, 1955, 1960, 1963; Dervo et al. 1991; Langeland et al., 1991
cutthroat trout/Dolly Varden	littoral/pelagic	benthic and terrestrial invertebrates/plankton	condition-specific (light intensity, temperature)	physiological constraints (light intensity, temperature)	Andrusak and Northcote, 1971; Henderson and Northcote, 1985; Hume and Northcote, 1985; Hindar et al., 1988
brook trout/creek chub	pelagic/littoral	zooplankton/benthic invertebrates	exploitative, character displacement	—	Magnan and FitzGerald, 1982, 1984; Magnan, 1988
brook trout/white sucker	pelagic/littoral	zooplankton/benthic invertebrates	exploitative	—	Tremblay and Magnan, 1991
lotic habitat					
coho salmon/steelhead trout	pool/riffle	—	condition-specific (water velocity)	—	Hartman, 1965
coho salmon/cutthroat trout	pool/riffle	—	condition-specific (water velocity)	—	Glova, 1986
masu salmon/white-spotted charr	surface/bottom	terrestrial invertebrates/aquatic invertebrates	dominance hierarchy and territoriality	difference in microhabitat	Tanaka, 1988; Miyasaka and Nakano, in prep.; Nakano, 1995b
white-spotted charr/Dolly Varden	surface/bottom	terrestrial invertebrates/aquatic invertebrates	dominance hierarchy and territoriality	difference in foraging mode	Ishigaki, 1969, 1984; Nakano and Furukawa-Tanaka, 1994; Fausch et al., in press
cutthroat trout/bull trout	surface/bottom	terrestrial invertebrates/aquatic invertebrates	not detected	difference in foraging mode and microhabitat	Nakano et al., 1992, in press a
coho salmon/Dolly Varden	surface/bottom	—	not detected	difference in microhabitat	Dollof and Reeves, 1990
chinook salmon/steelhead trout	riffle/pool	—	not detected	difference in microhabitat (due body size difference)	Everest and Chapman, 1972
chinook salmon/coho salmon	midstream/marginal	—	not detected	difference in microhabitat (due body size difference)	Lister and Genoe, 1970
rainbow trout/Sacramento sucker	surface/bottom	—	not detected	difference in microhabitat	Baltz and Moyle, 1984

体が流下動物採餌を行うのに対し、餌の減少する盛夏にはより多くのオショロコマが底生動物採餌者となった (Nakano and Fausch, unpublished data)。この結果、両種間における餌資源の分割の程度には連続的な時間変異がもたらされる。流下する餌量に対する反応の種間差には、種間における形態上の差異が関与し、上顎に対して下顎長が短いなど底生動物採餌により適した形態を持つオショロコマは (Skulason and Smith, 1995 参照), アメマスと比較して流下量がより高いレベルで採餌戦術を変化させると考えられる。また、この採餌戦術の転換には淵内の個体間における干渉型競争が影響しており、実験的に流下動物の量を減少させた場合でも、種間順位の中でより優位なオショロコマの採餌行動はほとんど影響を受けないのに対し、劣位個体は流下動物採餌から底生動物採餌に戦術を変化させることが多く観察されている (Fausch et al., in press)。

形質置換 競争種が同所的に生息する場合に形態が変化しニッチの分化を生じさせる形質置換 (例えば, Lack, 1947; Fenchel, 1975) は、種間競争が生物の進化的過程に与える影響の直接的な証拠とされ、近年他の分類群の魚種などでもあらためて注目を集めている (Schluter, 1992; Schluter and McPhail, 1993 参照)。ただし、形質置換を検出しようとする場合にも、資源分割に関わる競争の影響の検出と同様、比較する個体群間で競争者の有無以外の環境条件が同じであるとする仮定は成り立たないため、多数の個体群間での比較が必要となる。さらには、資源利用とは異なり実験的に競争者を取り除いたとしても短期的に形態の変化を捉えることはほぼ不可能である。そのため、サケ科魚類において形質置換の存在を証明した研究例は未だほとんどない。唯一、北アメリカ東岸の湖においてカワマスがコイ科の一種であるクリークチャブ *Semotilus atromaculatus* およびホワイトサッカー *Catostomus commersoni* と同所的に生息する場合には、主な餌資源を底生動物からプランクトンへと変化させること (Magnan and FitzGerald, 1982, 1984; Magnan, 1988; Tremblay and Magnan, 1991), そしてカワマスにはプランクトン食への適応と解釈される鰓耙長の伸長、すなわち形質置換が起こっていることが多くの個体群の比較分析によって明らかにされている (Magnan, 1988; Table 1)。おそらく、今後この現象に注目した研究が進めば、他のサケ科魚類においても形質置換の例が報告される可能性があると思われる。

競争を伴わない資源分割 以上の研究とは異なり、同所的に生息するサケ科魚類種間の資源分割に少なくとも現時点における競争がほとんど関与していないとする研究例もみられる (Lister and Genoe, 1970; Everest and Chapman, 1972; Stein et al., 1972; Baltz and Moyle, 1984; Dolloff and Reeves, 1990; Table 1)。北アメリカの河川に同所的に生息するマスノスケ *O. tshawytscha* とスチールヘッドトラウト幼魚は底質、流速および水深などの環境特性が異なる微生息場所をそれぞれ選好し、実験的に一方の種を取り除いてもこの微生息場所利用は変化しない (Everest and Chapman, 1972)。これら両種は成長に伴ってより深く流れの速い場所を利用するようになり、体サイズに対応した生息場所利用は種間で大きく重複する。しかし、実際にはこれらの種間では産卵期が大きく異なるため同時期における体サイズが大きく異なり、種間に競争が起こらない。すなわち、両種の生活史の時間軸のずれが競争の回避に寄与していることになる。また、北アメリカの自然河川に広く同所的に生息するギンザケ幼魚とオショロコマの微生息場所の選好性はかなり異なっており、ギンザケを実験的に取り除いてもオショロコマの微生息場所や採餌行動はほとんど変化しないという (Dolloff and Reeves, 1990)。ただし、これらの資源の分割利用は、Connell (1980)が指摘しているように、進化史上の過去における競争の結果であるとも解釈できるが、これを直接検証することは困難である。

競争排除と分布域の置き換わり

移入種による在来種の排除 ある特定地域に成立する生物群集への新たな種の侵入と定着、およびこれに伴う在来種の排除といった一連の過程は、群集形成過程における競争や捕食などの生物間相互作用の影響を示す最も直接的な証拠の一つとして注目されてきた (Moulton and Pimm, 1983; Rummel and Roughgarden, 1985; Moulton, 1986; Losos et al., 1993)。しかし、自然条件下においてこの競争排除の具体的な過程を追跡することは、その時間スケール上困難である場合が多い。ただし、人為的な要因による種の移入は、しばしば現時点において進行中の群集の動態と形成過程に関する研究の機会を提供してきた。

一般に、本来の分布域が地理的に隔離されている近縁種が人為的な要因によって同所的に生息させられた場合、強い競争関係が派生することが指摘されている (Moulton, 1986)。淡水性サケ科魚類

の多くの種では、過去100年間以上にわたる移植放流が行われてきており、現在世界中の多くの水域でそれらの定着および繁殖が確認されている (Fausch, 1988; Krueger and May, 1991)。この移植放流の結果、同所的に生息するサケ科移入種と在来種の組み合わせは計算上78通りにも及ぶという (Fausch, 1988)。中でも、北アメリカ東部の様々な水域における同西岸地域から移植放流されたニジマス、およびヨーロッパから移植されたブラウントラウトによる在来種のカワマスの排除 (Fausch and White, 1981; Larson and Moore 1985; Lohr and West, 1992)、五大湖に移入されたギンザケによる各流入河川でのカワマスの減少 (Fausch and White, 1986)、逆に東岸地域から西岸に移植されたカワマスによるカットスロートトラウトやブルトラウト *Salvelinus confluentus*などの数種の在来種の排除 (Griffith, 1988; Ratliff and Howell, 1992; Rieman and McIntyre, 1993)、さらにレイクトラウト *Salvelinus namaycush*の定着に伴うブルトラウト個体群の減少 (Donald and Alger, 1993)などは歴史的な記録からも明らかであり、これらの種間の相互作用に関しては多くの研究が行われている。例えば、在來のサケ科魚類としてはカワマスのみが生息していたミネソタ州の1河川にブラウントラウトとニジマスを移植したところ、15年後にはカワマスの生物量の70%がブルトラウトに、さらに17%がニジマスに置き換わったという (Waters, 1983)。また、アメリカ合衆国ア巴拉チア山脈に在來のカワマスについては、1900年頃から始まったニジマスおよびブルトラウトの移植によって、その分布域が河川の上流方向に狭められていったと報告されている (King, 1943; Larson and Moore 1985)。これらの同所的な河川から5年間にわたってこれら移入種を取り除いた結果、ある河川ではカワマスの生物量が10倍近くにまで飛躍的に増大したのに対し、異所的に分布していたカワマス個体群においては同時期においても特に生物量に経時変化が見られなかったという。すなわち、このことは移入種の競争的な影響およびその捕食が同地域におけるカワマス個体群の排除に関与していたことを示唆する (Moore et al., 1981, 1983)。

これら移入種と在来種間の競争の具体的メカニズムについても、様々な視点からの研究が行われている (Rose, 1986; Fausch and White, 1981, 1986; Lohr and West, 1992; Wang and White, 1994; Nakano et al., in press b)。北アメリカ東部の河川に放流されたニジマスと在来種のカワマスが同所的に生息

する場合、両種の採餌場所の物理的な微環境や餌は春季から盛夏にかけてはほぼ同様であり、遅れて浮出するニジマスの影響によって先に浮出したカワマスの成長阻害が起こる (Rose, 1986)。また、同地域のカワマスとヨーロッパからの移入種のブラウントラウトの場合、同所的な河川からブラウントラウトを実験的に取り除くと、カワマスは旗下動物採餌にとって好適な流速の変異性が大きい微生息場所を占めることが観察されている (Fausch and White, 1981)。

自然条件下で共存する種間にもみられるように、あるローカルハビタット内ではこれら移入種と在来種の異種個体間にも種間順位が認められ、異種個体は干渉競争を通して互いに影響を及ぼしあっている (Fausch and White, 1986; Nakano et al., in press b)。例えば、カワマス、ギンザケおよびブルトラウトの3種は、実験水路内で種間順位を形成するが、同サイズの個体間ではギンザケが最も優位であり、次いでカワマスおよびブルトラウトの順であった (Fausch and White, 1986)。優位な種は水路内で報酬率の高い採餌場所を利用して高い成長率を獲得したが、この種の取り除き後には劣位種がより好適な場所を利用するようになった。また、Nakano et al. (in press a)は、北アメリカ中西部の河川において、自然状態で共存する在来種のブルトラウトとカットスロートトラウト、および移入種のカワマスの3種の個体間には体サイズに基づく直線的な順位関係が成立すること、そしてブルトラウトはカットスロートトラウトの取り除きの影響をほとんど受けないのに対し、カワマスの除去後には採餌頻度と採餌圏の大きさが増加し、倒木の下や岩陰などといった隠れ場所の利用率が低下したことを報告している。

これらの例にみられるように、サケ科魚類の移入種と在来種の間における種間関係は、前節で検討した在来種間のものといくぶん異なる場合が多い。先に述べたように、自然状態で広く共存する種間では競争を回避もしくは緩和する餌や空間などの資源の分割利用が明瞭に認められる場合が多くあった。これに対し、在来種と移入種の間では、一部の例外的な事例を除いて (例えば、Cunjak and Green, 1983)、競争を回避するほどの明瞭な資源分割はむしろ希である (Fausch and White, 1986)。この要因としては、(1) 共存の歴史が浅いこれらの種間では、競争を回避するためのニッチの分化が十分でないこと、および(2) 未だ競争排除の途上にあるため、資源分割が認められない場合でも

競争種が同所的に生息していることなどがあげられる。しかしながら、淡水性サケ科魚類を対象として、これらのことと具体的に検討した研究は未だない。

接触異所性分布 標高に沿った環境傾斜の中で複数の近縁種の分布域が明瞭に分離する現象が多くの脊椎動物群集で知られている (Hairston, 1949; Diamond, 1970; Schluter, 1982)。種の分布域の置き換わりはしばしば狭い重複域を挟んで急激に起こり、一方の種がいない場合には他方の種の分布域が拡大することから、このような分布様式には種間競争が関与すると指摘されてきた (Terborgh and Weske, 1975; Diamond, 1978)。

河川の縦断勾配に沿って上流から下流方向に魚類群集を構成する種の追加や分布域の置換が起こることは数多く報告されている (Sheldon, 1968; Moyle and Nichols, 1973; Stevenson et al., 1974; Hughes and Gammon, 1987; Rahel and Hubert, 1991)。この流程に沿った種の分布域の置き換わりは、サケ科魚類についても広く知られており、日本の本州以北の河川におけるイワナとヤマメの分布様式はその代表的な例といえる (今西, 1951; 中野, 1991)。このような流程分布を決定する非生物学的要因としては、魚類の移動を妨げる物理的障害物、水温、河床勾配、水深や河川規模などがあげられ (Chapman and Bjorner, 1969; Kozel et al., 1989)，特に狭温性の変温動物である魚類にとっては標高と河川規模そのものの変化に伴う水温環境の傾斜が特に重要であることが指摘されている (Moyle and Nichols, 1973; Rahel and Hubert, 1991)。すなわち、流程分布は水温環境に対する種に特異的な生理特性の差異 (サケ科魚類については、Coutant, 1977; Peterson et al., 1979 参照) を強く反映していると考えられている (Brett, 1956; Vincent and Miller, 1969; Elliott, 1981; 北野ほか, 1995; Nakano et al., in press a)。しかしながら、実際には実験条件下で得られた各魚種についての生理的限界水温と自然河川の分布域での水温の実測値は一致せず、各種の分布範囲は種に特異的な生理限界水温よりもかなり狭い値によって制約されることが指摘されている (Eaton et al., 1995)。

特にサケ科魚類の場合、河川流程上での種の分布域の置き換わりは比較的短い重複域を挟んで急激に起こること (接触異所性分布, Smith, 1955) が日本や北アメリカなどの地域で報告されてきた (今西, 1951; 石城, 1969, 1984; Vincent and Miller, 1969; Gard and Flittner, 1974; 前川・後藤, 1982;

Larson and Moore, 1985; Fausch, 1988, 1989; 中野, 1991; Fausch et al., 1994)。近年、Bull (1991) は接触異所性分布を示す種間の分布域の重複を妨げている要因として、エコトーンの急激な変化 (非生物学的要因)、種間競争、捕食、寄生、病気および再生産干渉 (近縁種間の交配による不妊の交雑個体が分布の重複域でバリヤーの役割を果たす) の5つをあげている。近年では、これらの要因が単独で分布様式を決定していると考えるのは困難であり、様々な要因が複合的かつ相乗的に関連しあって影響を与えているものと考えられている (Fausch 1989; Dunson and Travis, 1991)。サケ科魚類の接触異所性分布においては、一方の種が分布しない地域では他方の種の生息域の限界が垂直方向に拡大する場合が多い。例えば今西 (1951) は、近畿地方のイワナとヤマメの流程分布について、通常夏期の最高水温が13–15°Cにあたる付近が両種の分布境界になるが、上流部にイワナが生息しない河川ではヤマメの生息域は源流部に及ぶに對し、滝や伏流区間などの物理的障害によってヤマメの侵入が妨げられている河川ではイワナの生息域の下限が拡張されることを報告している。そして、この現象からこれら両種の分布境界の決定には種間の相互作用が関与することを指摘した。また、北海道の河川に生息するオショロコマとアメマスの種間にもこれと同様の分布関係が認められ、類似した競争の関与が指摘されている (石城, 1969, 1984)。いずれの場合についても、2種が共存する分布境界付近においては種間競争の存在が明らかにされている (田中, 1988; Furukawa-Tanaka, 1989; 中野, 1991; Nakano and Furukawa-Tanaka, 1994; Nakano, 1995b)。しかし、これらの研究は流程に沿って変化する水温などの非生物学的要因を一切考慮しておらず、分布域の形成に關する具体的な過程を予測するには至っていない。近年、Fausch et al. (1994) は、北海道におけるオショロコマとアメマスの分布域の形成過程に關する要因は分析の対象とする空間スケールによって異なり、例えば島レベルでは水温が、また河川内の個々の淵といったレベルでは競争がそれぞれ決定要因になることを示唆し、両要因間の相互作用を理解することの重要性を指摘している。

一方、先にも述べたように、北アメリカでは大陸の東西の各水域からの頻繁なサケ科魚類の移植放流に伴い、中下流域から在来種が排除された結果、複数の種間で接触異所性分布が形成されたとする報告が多くみられる (Fausch, 1988, 1989 の総