

令和 5 年 4 月 28 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2022

課題番号：18K05807

研究課題名(和文) サケ科魚類の河川流程分布を統合的に説明する環境指標の解明

研究課題名(英文) An integrated environmental index for explaining the longitudinal structuring of stream salmonids

研究代表者

森田 健太郎 (Morita, Kentaro)

東京大学・大気海洋研究所・教授

研究者番号：30373468

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：河川性サケ科魚類の2種系における流程分布とニッチ分割に関する優れた研究は多くあるが、2種系で観察されたパターンが3種以上の系で成立するかどうかはほとんど知られていない。3種のサケ科魚類(イワナ、オショロコマ、ヤマメ)の生息密度は環境勾配に沿って変化した。オショロコマは夏期最高水温が低く標高の高い区間で、ヤマメは流速の速い区間で、イワナは適度な流速で水温の高い区間で多く生息することが冗長性分析により明らかとなった。3種系の種間相互作用の結果、2種系とは異なる状態に陥る可能性が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

古典的なLotka-Volterraモデルによれば、2種系の場合は種間競争が強いと共存できないが、3種になると全ての種が共存し続けることが可能になることがある。そのため、種の多様性の維持を理解するためには、多様な競争ネットワーク構造から生じる共存メカニズムを探究することが求められる。サケ科魚類の流程分布とそれに関連した種間相互作用について多大な関心もたれてきたが、その多くは2種系のシステムを扱ったものがほとんどである。本研究では、これまで2種系で知られていた種間相互作用やハビタット分割が3種以上の系では必ずしも成立しないことを示し、ニッチが近い競争関係にある複数種の共存機構を提示した。

研究成果の概要(英文)：Many studies have reported longitudinal distribution and niche partitioning in streams containing two salmonid species, but whether these reported patterns occur also in streams containing three-or-more salmonid species is poorly known. We examined abiotic environmental variables and population densities of three salmonids. Dolly Varden were more abundant in reaches with lower maximum water temperature and higher elevation, masu salmon were more abundant in reaches with faster water velocity, and charr were more abundant in reaches with moderate water velocity with higher water temperature. In a two-species charr-and-salmon system, charr occur farther upstream than salmon, but in a three-species system that includes Dolly Varden upstream, salmon appeared farther upstream than charr. The consequences of interspecific interactions among three competing species may lead to deadlock conditions that differ from two-species systems, including the range of species coexistence.

研究分野：魚類生態学

キーワード：種間競争 サケ科魚類 流程分布

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

(1) 生物群集は緯度や標高といった環境勾配に沿って変遷する。河川は上流から下流へとさまざまな物理環境が連続的に変わるため、これまで多くの研究が河川魚類群集の縦断的構造について調べてきた。縦断的に変化する物理環境の中でも、特に水温を原因として種間競争の優劣や種の適応度が変化することを指摘した研究が多い。

(2) 古典的な Lotka-Volterra モデルによれば、2 種系の場合は種間競争が強いと共存できないが、3 種になると全ての種が共存し続けることが可能になることがある。そのため、種の多様性の維持を理解するためには、生態学者は多様な競争のネットワーク構造から生じる共存メカニズムを深く探究することが求められる。サケ科魚類の流程分布とそれに関連した種間相互作用について多大な関心もたれてきたが、その多くは2 種系のシステムを扱ったものがほとんどである。しかし、近年、外来種の侵入に加えて、移動障壁の回復によって種数が増えることが多く、3 種以上のシステムを理解することは重要である。

### 2. 研究の目的

(1) 河川に生息するサケ科魚類では、上流から下流という流程に沿って、優占する種が変化する事例が多く知られる。その主たる原因は標高傾度に沿った水温の違いと捉えられることが多い。しかし、種が置き換わる水温帯は河川によって異なるため、水温以外の環境要因も種組成に影響を及ぼしていることが想定される。綿密な野外調査を行うことによって、サケ科魚類の河川流程分布を統合的に説明することが可能な環境指標を解明する。

(2) 河川性サケ科魚類の2 種系における流程分布とニッチ分割に関する優れた研究は多くあるが、2 種系で観察されたパターンが3 種以上の系で成立するかどうかはほとんど知られていない。これまで2 種系で知られていた種間相互作用やハビタット分割が3 種以上の系でも成立するのかどうかを検証するとともに、ニッチが近い競争関係にある複数種の共存機構を探求する。

### 3. 研究の方法

(1) 生態的地位が近く競争関係にあると考えられるサケ科魚類(イワナ、ヤマメ、アマゴ、オショロコマ、ニジマス、ブラウトラウト)が生息する河川において、上流から下流までの区間に調査区を設け、それぞれの調査区において魚類の生息密度と物理環境を調べる。各調査区の物理環境は、水温、流量、流速、礫サイズ、勾配、カバー(隠れ場所)量を計測した。これらの野外調査で得られたデータを用いて、生息密度および種構成比率の流程分布を河川間においても統合的に説明できる環境指標の特定化を行った。

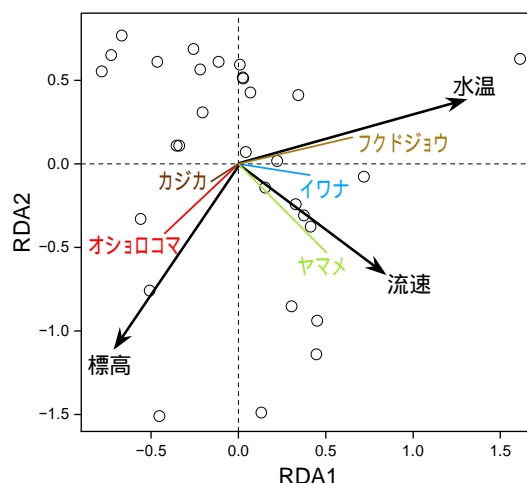
(2) 潜水目視観察によって各種の個体レベルでのマイクロハビタットの物理環境を計測した。マイクロハビタットの物理環境は、定位点における水深、定位点の底からの高さ、流速、礫サイズを計測した。また、一部の個体について標本を採集し、実験室に持ち帰り胃袋を摘出したあと、分類群ごとの個体数と湿重量を計測した。

### 4. 研究成果

(1) 在来サケ科魚類の生息密度は環境勾配に沿って変化した。オショロコマは夏期最高水温が低く標高の高い区間で、ヤマメは流速の速い区間で、イワナは適度な流速で水温の高い区間で多く生息した。

(2) イワナとヤマメの2 種系では、イワナはヤマメよりも上流に分布することが知られているが、上流にオショロコマがいる3 種系では、ヤマメがイワナよりも上流まで分布した。三つ巴の種間相互作用の結果、2 種系とは異なる状態に陥る可能性が考えられた。

(3) 潜水目視観察の結果、3 種のサケ科魚類の間でマイクロハビタットが異なることが確認された。イワナとオショロコマはヤマメよりも遅い流速環境を利用した。また、オショロコマはもっとも川底に近い場所に



冗長性分析 (RDA: Redundancy Analysis) に基づく物理環境と各魚種の生息密度の関係。環境パラメータ7個から FORWARD SELECTION で推定された最適 RDA を示す。

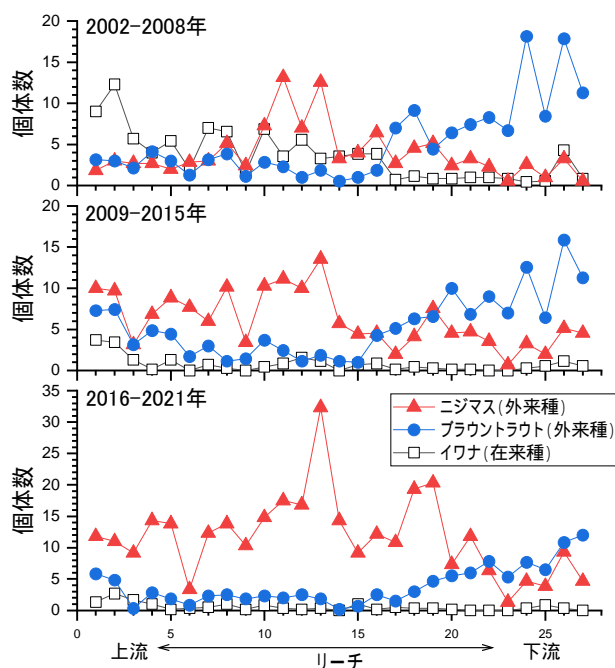
定位し、次にイワナ、そしてヤマメはもっとも川底から離れた位置で定位した。

(4) 胃内容物の観察から、サケ科魚類3種はいずれも陸生昆虫への依存度が高かったが、オシヨロコマは水生昆虫への依存度も比較的高かった。イワナとヤマメの2種系では、イワナはヤマメに比べて底生動物を利用することが知られているが、底生採餌に適応したオシヨロコマが存在する3種系では、イワナ-ヤマメ間で陸生昆虫の利用度合いに差はなかった。

(5) イワナとヤマメの競争関係が強い状況においては、ヤマメは表層の餌資源を利用し、イワナは底層の餌資源を利用するようにシフトすることで共存するが、底層が得意なオシヨロコマが存在する場合は、イワナが底層の餌資源に上手くシフトすることができないと考えられた。一方、川底からもっとも離れて定位するヤマメは、オシヨロコマとのマイクロハビタットの重複が少ないため、最上流域はオシヨロコマとヤマメの二種が優占したと考えられた。

(6) イワナとオシヨロコマの2種系では、水温 12 以上ではイワナが優位になると指摘されているが、水温は 12 以上であったにも関わらず、イワナよりもオシヨロコマが多い地点が幾つもあった。これは、ヤマメがオシヨロコマにとって強い競争相手であるイワナを追いやることで、オシヨロコマの分布を可能にしたと考えられた。すなわち、オシヨロコマがイワナとヤマメの種間競争に影響を及ぼし、ヤマメがイワナとオシヨロコマの種間競争に影響を及ぼすためであると考えられた。

(7) 外来種のニジマスとブラントラウト及び在来種のイワナの3種間で侵入直後は流程に沿った生息地分割が確認されていた。しかし、侵入後20年間で流程分布は安定しておらず、環境勾配に沿った共存機構は在来種と外来種の種間には存在しないと考えられた。



北海道戸切地川における外来種ニジマスとブラントラウト及び在来種イワナの流程分布の経年変化 (Morita 2022 を改変)

< 引用文献 >

Morita, K. (2022). Ups and downs of non-native and native stream-dwelling salmonids: Lessons from two contrasting rivers. *Ecological Research*, 37(2), 188–196.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Kentaro Morita	4. 巻 37
2. 論文標題 Ups and downs of non-native and native stream-dwelling salmonids: Lessons from two contrasting rivers	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 188-196
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/1440-1703.12288	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Jun ichi Tsuboi, Kentaro Morita, Yusuke Koseki, Shinsuke Endo, Genki Sahashi, Daisuke Kishi, Takeshi Kikko, Daisuke Ishizaki, Masanori Nunokawa, Yoichiro Kanno	4. 巻 129
2. 論文標題 Spatial covariation of fish population vital rates in a stream network	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Oikos	6. 最初と最後の頁 924-937
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/oik.07169	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Hiroki Namba, Yuichi Iwasaki, Kentaro Morita, Tagiru Ogino, Hiroyuki Mano, Naohide Shinohara, Tetsuo Yasutaka, Hiroyuki Matsuda, Masashi Kamo	4. 巻 9
2. 論文標題 Comparing impacts of metal contamination on macroinvertebrate and fish assemblages in a northern Japanese river	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 PeerJ	6. 最初と最後の頁 e10808
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.7717/peerj.10808	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Tsuboi Jun ichi, Morita Kentaro, Koseki Yusuke, Endo Shinsuke, Sahashi Genki, Kishi Daisuke, Kikko Takeshi, Ishizaki Daisuke, Nunokawa Masanori, Kanno Yoichiro	4. 巻 59
2. 論文標題 Small giants: Tributaries rescue spatially structured populations from extirpation in a highly fragmented stream	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Applied Ecology	6. 最初と最後の頁 1997~2009
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/1365-2664.14200	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Dauwalter Daniel C., Duchi Antonino, Epifanio John, Gandolfi Andrea, Gresswell Robert, Juanes Francis, Kershner Jeffrey, Lob?n Cervi? Javier, McGinnity Philip, Meraner Andreas, Mikheev Pavel, Morita Kentaro, Muhlfeld Clint C., Pinter Kurt, Post John R., Unfer G?nther, V?llestad Leif Asbj?rn, Williams Jack E.	4. 巻 29
2. 論文標題 A call for global action to conserve native trout in the 21st century and beyond	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ecology of Freshwater Fish	6. 最初と最後の頁 429 ~ 432
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/eff.12538	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計4件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 2件)

1. 発表者名 Hiroki MIZUMOTO, Takeshi KIKKO, Takashi KANBE, Jun-ichi TSUBOI, Kentaro MORITA, Hitoshi ARAKI
2. 発表標題 Applicability of an eDNA technique for haplotype analysis on nagaremon-charr
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 森田 健太郎
2. 発表標題 Trout and Charr of Japan
3. 学会等名 Advances in the Population Ecology of Stream Salmonids V (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 森田 健太郎
2. 発表標題 サケ科魚類のフィールド研究：長期モニタリングを楽しむ術
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Kentaro Morita, Jun-ichi Tsuboi, Genki Sahashi, Ryo Futamura, Kazutoshi Ueda, Mari Kuroki
2. 発表標題 Longitudinal structuring of stream-fish assemblages: Implications for niche partitioning among three salmonids
3. 学会等名 The 10th International Charr Symposium (国際学会)
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	坪井 潤一 (Tsuboi Jun-ichi)  (80524694)	国立研究開発法人水産研究・教育機構・水産技術研究所・主任研究員  (82708)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関