

博士論文

琵琶湖水系固有の希少淡水魚スジシマドジョウ類 2 種間における

繁殖干渉によって引き起こされた個体群の衰退と

その知見を応用した保全手法

Reproductive interference between two endangered striated spined loaches
endemic to Lake Biwa riverine system as a mechanism driving to
extinction and the application to the species conservation

2022 年 1 月 11 日

滋賀県立大学大学院 環境科学研究科 環境動態学専攻 生物生産研究部門

高倉研究室

森井清仁

目次

第1章 序論.....	5
第2章 材料と方法.....	10
2.1. 対象種.....	10
2.2. 調査地と調査期間.....	10
2.3. DNA分析による稚魚の種同定と雑種の検出.....	11
2.3.1. Multiplex PCRによる稚魚の種同定.....	11
2.3.2. DNAシーケンスによる仔魚の判別.....	12
2.3.3. 核DNA識別プライマーを用いた雑種の検出.....	12
2.4. 体長分布からの年級群の推定.....	14
第3章 琵琶湖固有のスジシマドジョウ種群2種の種内・種間の繁殖行動.....	22
3.1. はじめに.....	22
3.2. 材料と方法.....	23
3.2.1. 野外における繁殖行動の観察.....	23
3.2.2. 野外ケージ内での種間求愛の観察.....	24
3.2.3. 統計解析.....	25
3.2.4. 数理モデルによる異種オス間の求愛が適応度を与える影響の検討.....	26
3.3. 結果.....	27
3.3.1. 野外での種内および種間の繁殖行動.....	27
3.3.2. 野外ケージでの繁殖行動.....	28
3.3.3. 数理モデルによる異種オス間の求愛が適応度を与える影響の検討.....	29
3.4. 考察.....	29
3.4.1. 種内の繁殖行動.....	29
3.4.2. 種間の繁殖行動.....	32
第4章 近縁種のない地域におけるビワコガタスジシマドジョウの繁殖生態.....	47
4.1. はじめに.....	47
4.2. 材料と方法.....	48
4.2.1. 調査地.....	48
4.2.2. 野外調査.....	48
4.2.3. 環境要因の測定.....	49
4.2.4. 統計解析.....	49
4.3. 結果.....	49
4.3.1. 排水路での時空間的動態.....	49
4.3.2. 水田での夜間観察.....	50
4.3.3. 環境要因が成魚の存在量を与える影響.....	50

4.4. 考察	50
4.4.1 ビワコガタスジシマドジョウ単独域での繁殖生態.....	51
4.2.1. 繁殖干渉がビワコガタスジシマドジョウの繁殖生態に与える影響.....	53
第5章 ビワコガタスジシマドジョウの姉妹亜種サンヨウコガタスジシマドジョウの繁殖生態.....	65
5.1. はじめに	65
5.2. 材料と方法	66
5.2.1. 調査地	66
5.2.2. 野外調査.....	66
5.2.3. 統計解析.....	67
5.3. 結果	67
5.3.1. 水路と水田における繁殖生態.....	67
5.3.2. 環境条件と成魚の存在量との関係	68
5.4. 考察	68
5.4.1. サンヨウコガタスジシマドジョウ単独域での繁殖生態.....	69
5.4.2. 繁殖干渉がサンヨウコガタスジシマドジョウ繁殖生態に与える影響	70
第6章 近縁な在来種の2次的な繁殖場所の共有と再分割を目指した保全策の評価.....	82
6.1. はじめに	82
6.2. 方法	83
6.2.1. 調査地	83
6.2.2. 野外調査.....	83
6.2.3. 環境要因の測定.....	84
6.2.4. 動物プランクトン調査.....	85
6.2.5. 統計解析.....	85
6.3. 結果	86
6.3.1. 採捕された成魚および稚魚の個体数.....	86
6.3.2. 成魚の体長分布と推定コホート数	86
6.3.3. 保全工事による環境条件と採捕稚魚数の変化	87
6.4. 考察	87
第7章 総合考察.....	109
7.1. 両種間に生じる繁殖干渉の実態.....	109
7.2. 繁殖干渉がコガタスジシマドジョウ种群の繁殖生態に与える影響.....	111
7.3. 繁殖干渉を考慮した保全策の有効性	114
謝辞.....	121
引用文献	122

第1章 序論

保全生態学（保全生物学）は1980代にアメリカ合衆国で誕生して以降（Primack, 1997）、世界中で発展し、種や生物多様性の保全に寄与してきた。保全生態学の文脈で従来一般的に用いられてきた手法として、個体群存続可能性分析（PVA）や最小存続可能個体数（MVP）の推定がある。これらは、絶滅危惧種の保全に寄与しうる有効な手法として考えられてきた（e.g. Kinnaird and O'Brien, 1991; Penn et al., 2000）。ここで、PVAとは、対象の個体群について個体群動態や絶滅リスクを推定する手法であり、MVPの推定とはある種の個体群が長期間存続するために必要な最小限の個体数の推定である。これらの手法は、対象種の乱獲など、その衰退要因が既に明らかであることを前提として考案されており、その場合においては有効に機能すると期待される。しかし、世界中の絶滅危惧種のうち、衰退要因が明らかになっているものはそれほど多くない。したがって、上記のPVAやMVP推定などの手法は、衰退要因が分からない多くの種に対して無力である。また、これらの手法には生命表などの膨大なデータが必要になるうえ、その分析結果を他種に適用したり同種でも他個体群に適用したりすることはできないことから、普遍的な知見が得られることは期待できない。一般に、絶滅危惧種を保全する際には、小個体群の動態を深く理解しなければならないとされる（Begon et al., 2013）。これは、上述のPVAを行うことやMVPを推定することなど、個体群生態学の知見や手法が保全に有効であることに基づいた指摘である。しかし、個体群の詳細な動態を明らかにしても、それだけで衰退要因の解明にはつながらないことが多いだろう。つまり、現実的には特定の絶滅危惧種の衰退要因を明らかにし、効果的な保全策を個別に考案せざるを得ない。

絶滅危惧種の衰退要因を明らかにするアプローチにはいくつか存在するが、環境条件との対応のみで衰退要因を解明することは難しい。日本において、環境省は多くの絶滅危惧種の衰退要因を環境条件の変化と推定している（e.g. 環境省自然環境局野生生物課希少種保全推進室, 2015）が、それらの衰退要因の推定について妥当性が評価されたことはほとんどない。また、衰退のパターンについて説明できない部分も多く、環境条件がほとんど変わらない地域個体群間で衰退の度合いが異なる場合もある。たとえば、ニッポンバラタナゴ *Rhodeus ocellatus kurumeus* Thompson et Jordan, 1914 は本州ではほぼ絶滅状態であるが（河村, 2015）、九州では分布域が縮小しているものの、福岡平野と筑紫平野を中心とした中北部に比較的広く分布している（Kawamura, 2005）。また、環境条件は微細に調べれば地域ごとに必ず違うため、単にある種の個体数と多様な環境条件を照らし合わせて衰退要因の解明を試みると、個体群の衰退と因果関係のない環境条件の効果を検出してしまう。環境条件との対応によって衰退要因を説明するためには、その他の要因を排除できるとする根拠と、環境条件が対象種の衰退に作用する機構の仮定が前提として必要である。つまり、合理的な前提条件を仮定せずに、多様な環境条件との対応により衰退要因を解明することは、方法論的に不可能である。しかし、これまで絶滅危惧種の保全を目指した研究は、地域間での環境条件

の単純比較に終始しているものが多い (e.g. Beger and Possingham, 2008; Fuentes-Montemayor et al., 2011)。

これら従来のアプローチと比較して、他種との関係に着目して絶滅危惧種の衰退要因の解明を目指すことは建設的なアプローチになり得る。絶滅危惧種は、しばしばごく限られたハビタットを利用していることや局所的な分布をしている (e.g. アユモドキ: 岩田, 2006; イタセンパラ: 小川, 2008)。保全を目指した研究では、対象種の生息環境を調べる調査が一般的に行われているが、ある種が限られたハビタットを利用している場合、そのハビタットを積極的な理由で利用していると考えるのは危険である。なぜなら、すべての生物が自由に移動して個体にとって理想的な分布をしているわけではなく、他種との競争関係などによって実際に利用しているハビタット、すなわち実現ニッチが狭められるからである (e.g. Abramsky and Sellah, 1982; Gray and Robinson, 2002)。これは種間相互作用が生物の分布や個体数を制限していることを示している。限られたハビタットを利用している絶滅危惧種には、種間相互作用によって実現ニッチが狭められ、分布や個体数が制限されている種も多いだろう。つまり、これらの絶滅危惧種の衰退プロセスにおいて、種間相互作用は大きな影響を与えうる。

保全生態学の文脈で議論の対象となる種間相互作用としては、捕食—被食関係 (e.g. 藤本ほか, 2009) や資源競争 (e.g. Krumholz et al., 1969)、繁殖干渉 (高倉ほか, 2012) などがある。これらのいずれの相互作用も少なくとも一方の種の適応度を低下させる効果を持つため、個体数を減らすメカニズムとして普遍的に生じているだろう。しかし、捕食—被食関係が、最終的に種の絶滅、あるいは地域個体群の絶滅をもたらすと考えることは、次の理由から困難である。被食者の個体数が減少した時には、捕食者がより個体数の多い餌種に捕食対象を切り替えるスイッチングにより、もとの餌種に対する捕食圧は低下するためである。言い換えれば、被食者が被る捕食圧は、自種の個体数が少なくなればなるほど徐々に低下する、いわゆる負のフィードバックを受けることになる。実際に、理論・実証研究ともに、スイッチングが多種の共存を促進する、言い換えると種の絶滅リスクを緩和する効果があると報告されている (Comins and Hassell, 1977; Ishii and Shimada, 2012; Roughgarden and Feldman, 1976)。そのため、捕食—被食関係から種の絶滅を説明できるのは、小規模な閉鎖環境に外来種が侵入したときなどに限られるだろう。また、資源競争の強さは、一般に種間よりも種内で強力である (e.g. Comita et al., 2010; Volkov et al., 2005)。その場合、たとえば Lotka-Volterra の競争方程式に代表されるような、資源競争の数理モデルは両種の共存を予測する (嶋田ほか, 2005)。つまり、資源競争で絶滅危惧種の絶滅や衰退を説明できるのは、特殊な例に限られるだろう。

一方、他種オスの繁殖行動によりメスの適応度が低下する種間相互作用である繁殖干渉は、その効果が正のフィードバックを伴うため (Kuno, 1992)、種間相互作用による種の絶滅を考えるうえで有力な仮説となりうる。実際に、繁殖干渉により外来種が在来種を駆逐する現象は広範な分類群で見られる (Dame and Petren, 2006; Konishi and Takata, 2004; Takakura

and Fuji, 2010)。しかし、繁殖干渉の重要性について認識され始めたのは比較的近年であるため、絶滅危惧種の衰退要因として見逃されていることは多分に考えられる。事実、保全生態学において繁殖干渉の知見が応用されることはほとんどなく（例外として、高倉ほか, 2012）、その理解は十分ではない。種の絶滅を防ぐことが大きな目的の一つである保全生態学にとって、強力な種間排除機構である繁殖干渉は考慮する必要がある相互作用であるといえる。

野外環境下において繁殖干渉が生じていることが実証的に示された例は、在来種—外来種間にほぼ限られる（例外として、Hettyey et al., 2014）。野外での在来種間の繁殖干渉の報告が少ないのは、在来種同士で進化的な背景を共有している場合、繁殖干渉が存在したとしても、いずれかの種が排除されることによりすみ分けや排他的分布がすでに成立しているため、現在は繁殖干渉を含めた相互作用の機会がないためと考えられる。このため、進化的背景を共有しない外来種—在来種間ではいくつも報告がある繁殖干渉が、在来種同種では（潜在的には繁殖干渉が生じうるうえ、過去には実際に生じた場合でも）観察されにくいだろう。しかし、これまで繁殖干渉が観察されていない系についても、人為的な環境改変などによって、これまでと異なった状況で繁殖を強いられ、その結果として複数種が繁殖場所を二次的に共有するなどした場合には、在来種間でも繁殖干渉が生じ、種の絶滅を駆動する可能性がある。実際に、在来種間の繁殖干渉を報告した例外的な研究では、人為的な環境改変の影響が大きい場所で強い繁殖干渉が生じることを指摘している（Hettyey et al., 2014）。この場合、繁殖場所の二次的な共有の原因を解消する、あるいは緩和することで、直接的な衰退要因である在来種間の繁殖干渉を解消し、絶滅に向かう在来種を保全できるかもしれない。そのような保全が成功すれば、前述した衰退要因を解明することが現実的な保全に貢献することの実証例になるだろう。在来種間の二次的な接触に起因する繁殖干渉は、人為的な環境変化による影響としては未知のものであり、自然条件下における在来種間の繁殖干渉とその生態学的帰結を明らかにすることの保全生態学的意義はきわめて大きい。

環境改変に起因する在来種間の繁殖干渉を実証するうえで、コイ目ドジョウ科シマドジョウ属 *Cobitis* の 1 グループであるスジシマドジョウ種群 *Cobitis striata* species complex はよい材料になりうる。シマドジョウ属 *Cobitis* spp. はユーラシア大陸や北西アフリカに広く分布する淡水魚である（Kottelat, 2012）。スジシマドジョウ種群は日本において 5 種 11 亜種が知られ、本州、九州、四国に分布する（中島・内山, 2017）。その全種が環境省レッドリストに記載されており（環境省自然環境局野生生物課希少種保全推進室, 2015）、絶滅が危惧される種群である。スジシマドジョウ種群には、人為的に作り出された環境である水路で繁殖する種や水田で繁殖する種が存在する。日本では圃場整備や用排分離型の水路の普及が進み、水路から水田に魚類が遡上できない構造になっていることが多い。この人為的な環境改変により、もともと水田で繁殖していた種が、水田に遡上できなくなったことで水路での繁殖を強いられ、もともと水路で繁殖していた同属近縁種と二次的に繁殖場所を共有する可能性がある。

また、本種群では、異種間での性的な相互作用が頻繁に生じていることが予想され、これも本種群が研究対象として優れていることの原因である。淡水魚では、本種群に限らない一般的な傾向として、人為的な環境改変により繁殖隔離機構が崩壊し、繁殖干渉とも関連する自然交雑の機会が増加することが指摘されてきた (Hubbs, 1955; Scribner et al., 2000)。Scribner et al. (2000) の総説は、淡水魚で生じている 163 例の交雑のうち約 50% が人為的な影響によるものであるとし、そのうち約 33% が人為的な生息地の消失や改変によるものであると述べている。

そのような淡水魚の中にあっても、特にシマドジョウ属 *Cobitis* では種間での性的相互作用が生じやすいことが、以下の研究によって示唆されている。まず、本種群のいくつかの種では、自然交雑が生じることが報告されている。例えば、韓国の *Cobitis lutheri* Rendahl, 1935 と *Cobitis tetralineata* Kim, Park et Nalbant, 1999 や、日本のチュウガタスジシマドジョウ *Cobitis striata striata* Ikeda, 1936 とサンヨウコガタスジシマドジョウ *Cobitis minamorii minamorii* Nakajima, 2012 では、同所的に存在した場合に自然交雑することが知られている (Kwan et al., 2014; Saitoh, 1990)。また、シマドジョウ属では進化的時間スケールにおいても頻繁に交雑が生じていると考えられている。いずれもヨーロッパに分布する *Cobitis elongatoides* Băcescu et Mayer, 1969 と *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758 の間や、*C. elongatoides* と *Cobitis tanaitica* Băcescu et Mayer, 1969 の間で過去に生じた交雑から無性生殖系統が発生し、各無性生殖系統が現在も識別可能な個体群の由来になったと考えられている (Bohlen and Ráb, 2001; Janko et al., 2007)。日本においても、オオガタスジシマドジョウ *Cobitis magnostriata* Nakajima, 2012 やタンゴスジシマドジョウ *Cobitis takenoi* Nakajima, 2016 などは、交雑由来の種であることが明らかになっている (Saitoh et al., 2010; 竹野ほか, 2010)。これらの事実から、シマドジョウ属の配偶における種認識能力は完全ではない場合が多いことと予測される。したがって、環境改変が繁殖干渉を引き起こすという仮説の検証に、シマドジョウ属のスジシマドジョウ種群を用いるのは妥当であると考えられる。

本研究では、スジシマドジョウ種群のオオガタスジシマドジョウとビワコガタスジシマドジョウ *C. minamorii oumiensis* Nakajima, 2012 を材料とし、在来種の繁殖場所の二次的な共有により繁殖干渉が生じ、その結果として一方の種が衰退したという仮説を検証することと、繁殖場所を再分割させることで繁殖干渉の影響を緩和させ、両種の同所的な保全を実現する保全策を開発することを目指した。繁殖干渉は種間の求愛行動の各段階で生じうる。そこで、両種間に生じる繁殖干渉の具体的なプロセスを明らかにするため、種内および種間の繁殖行動の観察・実験をおこなった (第 3 章)。近縁種が存在しない場所での繁殖実態を調べることは、近縁種と同所的に繁殖する場所の繁殖実態との比較を通じて、近縁種がもう一方の種の繁殖成功にあたる影響を評価するうえで重要な知見となる。そこで、ビワコガタスジシマドジョウが単独で繁殖する場所での繁殖生態を調査した (第 4 章)。ビワコガタスジシマドジョウと系統的に近縁なサンヨウコガタスジシマドジョウは、チュウガタスジシマドジョウと同所的に繁殖した場合に、繁殖場所を分割することが知られている (Saitoh,

1990)。一方で、サンヨウコガタスジシマドジョウ単独域での繁殖生態はこれまでに報告が見当たらない。この単独域における繁殖生態の知見は、サンヨウコガタスジシマドジョウとチュウガタスジシマドジョウの種間相互作用を議論する上で必要となるだけでなく、オオガタスジシマドジョウとビワコガタスジシマドジョウの種間関係との比較を通じて、本種群における種間相互作用の一般性を議論する上でも重要な意味をもつ。そこで、サンヨウコガタスジシマドジョウ単独域における繁殖生態を調査した（第5章）。さらに、オオガタスジシマドジョウとビワコガタスジシマドジョウが繁殖時期と繁殖場所を共有していることを確かめ、多数派のオオガタスジシマドジョウの頻度が増加することで、少数派のビワコガタスジシマドジョウの繁殖成功度が低下するかを調査し、繁殖干渉の理論に整合するか検証した（第6章）。また、両種の空間的な繁殖場所の分離を生じさせ、繁殖干渉の影響を緩和することで、ビワコガタスジシマドジョウの保全を目指した保全策の評価も行った。最後に、第3章から第6章の結果に基づいて、スジシマドジョウ種群の繁殖干渉とその影響、および保全に繁殖干渉の知見を応用することの重要性や問題点について議論した（第7章）。

第2章 材料と方法

2.1. 対象種

ともに琵琶湖水系の固有種であるオオガタスジシマドジョウ（以下、オオガタ）とビワコガタスジシマドジョウ（コガタ）を対象種とした（図 2-1）。両種は形態が酷似しているが（斉藤, 1984）、オオガタのほうが体長や卵サイズが大きい（Minamori, 1956）。オオガタは4倍体、コガタは2倍体であり（Saitoh et al., 1984）、人工交配実験によって、両種は不妊雑種を形成することが明らかになっている（Minamori, 1956）。

オオガタは琵琶湖内に生息しており、産卵のため5~6月に湖岸の用水路や細流に侵入し、周年水のある水域の泥底に産卵すると報告されていた（斉藤・松田, 1990）。一方で、コガタは琵琶湖内および琵琶湖岸の用水路に生息し、6~7月に用水路から付近の水田に遡上して水田内で産卵するとされていた（斉藤・松田, 1990）。しかし、近年の主要な繁殖地では両種が同所的に繁殖を行っているという報告もある（中野ほか, 2015）。

かつては両種とも琵琶湖岸全域に生息していたが、近年、両種の急減が報告されており、特にコガタは北湖西岸北部にほぼ限定されている（斉藤, 1993）。そのため、両種は滋賀県レッドデータブックで絶滅危惧種、環境省レッドリストで絶滅危惧IB類に選定されている（滋賀県生きもの総合調査委員会, 2021; 環境省自然環境局野生生物課希少種保全推進室, 2015）。

2.2. 調査地と調査期間

滋賀県高島市に造設されたビオトープを調査地とした（図 2-2）。なお、調査地の詳細な情報は、絶滅危惧種である両種の乱獲を防ぐために記載しない。本調査地は、2005年に面積約3000m²の休耕田内に総延長約230mの土掘りの水路を造成したものである（図 2-3a）。2017年12月に、コガタの保全を目的とした調査地の改変が行われた。この保全策は、調査地内に浅く水の滞留する水域を新たに造成し、水田に近い環境を作ること、斉藤・松田（1990）で報告されているようなコガタとオオガタの間での繁殖場所の分離を再現することを目標に実施された。新たな水域は、小型の油圧ショベル（バックホー）を用いて調査地の表土を削ることで造成された（図 2-3b）。

調査地の水路の底や壁面は舗装されておらず、一部にはヨシ *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.などの抽水植物が生育していた。水路の幅は約30~200cm、水深はおよそ15cmで、最深部で30cmほどであった。本調査地にオオガタとコガタの両種の成魚が出現することが以前から知られていた（中野ほか, 2015）。例年、5~7月ごろに、堰の高さを調節することで調査地内の水路に接続する外部水路の水位を高め、水路内に取水している。外部水路の水は地下水を汲み上げたものである。排水口には、魚類が遡上できるように魚道（落差6cm前後）が設けられていた。

調査地の通水期間は年ごとに数日から数週間異なっていた（表 2-1）。再引水を行った2016~2019年は、落水から再引水までの間、水路からポンプで揚水し、調査地に常に水がある

状態とした。

2.3. DNA 分析による稚魚の種同定と雑種の検出

2.3.1. Multiplex PCR による稚魚の種同定

両種の稚魚は形態での種判別が不可能であるため、分子生物学的方法を用いて稚魚の種判別をした。最初に、2種をポリメラーゼ連鎖反応（PCR）の有無によって識別するためのプライマーを、NCBI Genbank に登録されているミトコンドリア DNA の *ND4-ND5* 領域の塩基配列データ（アクセッション番号、オオガタ:AB054125, AB531149; シマドジョウ種群: AB531138, AB531139, AB531140, AB531141, AB531142, AB531143, AB531144, AB531145, AB531146, AB531147, AB531148; オオガタ以外のスジシマドジョウ種群: AP010782, AB531150, AB531150, AB531151, AB531152, AB531153, AB531154, AB531155, AB531156, AB531157, AB531158, AB531159, AB531160, AB531161, AB531162）をもとに設計した。前述のように、オオガタはシマドジョウ種群を母親種とする雑種起源であると考えられる（Saitoh et al., 2010）ことから、オオガタを識別するための特異配列として、シマドジョウ種群およびオオガタに共通する配列を探索した。また、コガタをオオガタから区別できる特異配列として、オオガタ以外のスジシマドジョウ種群に共通する配列を探索した。見つかった2種群の特異配列に3'末端がアニーリングするフォワードプライマーを設計し、NCBI BLAST による特異性の確認後、オオガタ用として5'-gcccttcattatcccagttta-3'、コガタ用として5'-attatatttgcttagccaacacccat-3'を得た。また、共通リバープライマーとして5'-ctcggtagtaaggggatttta-3'を得た。これら3種のプライマーを同時に用いる multiplex PCR により、オオガタ、コガタでそれぞれ140 bp、477 bp の増幅産物が得られると期待された。これらのプライマー対の有効性および特異性について成体の標本から抽出した DNA 溶液を用いて確認を行った（図2-4）後、次の分析に用いた。

99%エタノール浸標本からの DNA の抽出は、簡易 DNA 抽出キット ver.2（カネカ、大阪）を用いて、添付プロトコルに従って行った。抽出した DNA 溶液をテンプレートとして、EmeraldAmp PCR Master Mix（タカラバイオ、草津）を用い、添付プロトコルに従って1反応あたり15 µl で PCR を行った。1 サンプル分の PCR 反応液の組成は、EmeraldAmp PCR Master Mix を7.5 µl、上述の3種類のプライマーを各1.1 µM（終濃度）、テンプレートを1 µl 入れ、合計15 µl としたものとした。PCR の温度条件として、95°C で5分間の変性後に、98°C で10秒間（変性）、57°C で30秒間（アニーリング）、72°C で60秒間（伸長）の温度サイクルを35回繰り返し、最後に72°C で4分間の最終伸長時間を設けた。得られた PCR 産物15 µl のうち5 µl を1.5%アガロースゲル上で電気泳動し、エチウムブロマイドで染色することで増幅断片長の長さを確認し、両種を判別した。

2.3.2. DNA シーケンスによる仔魚の判別

Multiplex PCR で用いたプライマー対は、オオガタとコガタの繁殖地に出現する一部のドジョウ *Misgurnus anguillicaudatus* Cantor, 1842 にも反応した。また、体長 10 mm 未満の仔魚では、スジシマドジョウ類特有の縞模様が出現しておらず、ドジョウと識別することは難しい場合があった。その場合、DNA シーケンスによって得られたそれぞれの配列情報をもとに、仔魚がオオガタかコガタか、あるいはドジョウかを識別した。

DNA シーケンスを行うために、まず、NCBI Genbank に登録されているミトコンドリア DNA の *ND4-ND5* 領域の塩基配列データ（アクセッション番号、オオガタ: AB054125, AB531149; コガタ: AP010782, AB531150; その他のスジシマドジョウ: AB531151, AB531152; ドジョウ: AB531163, KC884745.1）をもとに、オオガタとコガタ、コガタと系統的に近縁なヨドコガタスジシマドジョウ *Cobitis minamorii yodoensis* Nakajima, 2012 およびドジョウに共通する配列を探索した。見つかった共通配列に 3'末端がアニーリングするプライマーを設計し、フォワードプライマーとして 5'-cacctattgcctctacgtaac-3'、リバープライマーとして 5'-gggcacaggtctgtaata-3'を得た。このプライマー対を用いた PCR により 612 bp の増幅産物が得られると期待された。成体の標本から抽出した DNA 溶液を用いて、このプライマー対の有効性を確認した後、PCR に用いた。PCR には、KAPA Taq PCR Kits (Kapa Biosystems, Woburn, MA) を用い、添付プロトコルに従って 1 反応当たり 15 μ l で行った。PCR の温度条件として、95°C で 5 分間の変性後に、94°C で 30 秒間（変性）、60°C で 30 秒間（アニーリング）、72°C で 60 秒間（伸長）の温度サイクルを 35 回繰り返し、最後に 72°C で 10 分間の最終伸長時間を設けた。得られた PCR 産物 15 μ l のうち 5 μ l を 1.5%アガロースゲル上で電気泳動し、エチウムブロマイドで染色することで DNA の増幅を確認した。PCR 産物を NucleoSpin Gel and PCR Clean-up キット (Macherey-Nagel GmbH & Co. KG, Düren) によって精製したのち、シーケンス解読サービスに依頼し塩基配列を決定した。得られた配列情報について、それぞれ BLAST 検索することでオオガタとコガタ、ドジョウを識別した。

2.3.3. 核 DNA 識別プライマーを用いた雑種の検出

Multiplex PCR および DNA シーケンスによってコガタと識別された稚魚について、核 DNA 識別プライマーを用いてオオガタのオスとコガタのメスの交雑個体を検出した。まず、NCBI Genbank に登録されている核 DNA の 2 領域 (*IRBP2*, *Rh*) の塩基配列（アクセッション番号、*IRBP2*, オオガタ: AB531281-3, AB531227-9; コガタ: AB531256-7, AB531258-9; ヨドコガタスジシマドジョウ: AB531223-4, AB531225-6; サンヨウコガタスジシマドジョウ; AB531244-5, AB531248-9; *Rh*, オオガタ: AB531386-7, AB531349-50; コガタ: AB531369, AB531370; ヨドコガタスジシマドジョウ: AB531347, AB531348; サンヨウコガタスジシマドジョウ; AB531359-60, AB531363) をもとに、オオガタとコガタを識別するプライマーを設計した。オオガタはシマドジョウ種群を母親種とする雑種起源であると考えられる (Saitoh

et al., 2010) ため、オオガタを識別する特異配列として、シマドジョウ種群とオオガタの両方に共通する配列を探索した。また、コガタを識別する特異配列として、コガタスジシマドジョウ 5 亜種 (サンヨウコガタスジシマドジョウ、トウカイコガタスジシマドジョウ *Cobitis minamorii tokaiensis* Nakajima, 2012、コガタ、ヨドコガタスジシマドジョウ *Cobitis minamorii yodoensis* Nakajima, 2012、サンインコガタスジシマドジョウ *Cobitis minamorii saninensis* Nakajima, 2012) に特異的な配列を探索した。その後、プライマー設計アプリケーション Primer3 (<http://bioinfo.ut.ee/primer3/>) を用いて、探索した標的配列がプライマーの 3'末端に位置するプライマー対を設計した。

その結果、オオガタ特異的プライマーとして *Rh* における 1 対とコガタ特異的プライマーとして *IRBP2* における 2 対のプライマーセットを得た (表 2-2)。これらのプライマー対の特異性を高めるため、3'末端の特異配列から 5'末端側に数えて 3 塩基目に敢えて mismatches を挿入したものを各プライマーとした。Mismatch を入れるための塩基の変更は、 $A \leftrightarrow C$ 、 $G \leftrightarrow T$ のルールに従って行った。なお、今回の PCR によって得られる増幅産物のサイズはすべて 150~260bp であった。各プライマー対の名称は便宜上核 DNA の領域名上から二文字と特異配列の存在する塩基の番号で表し、コガタ特異的プライマーの名称には頭に s を付した。成魚の標本から抽出した DNA 溶液を用いて、これらのプライマー対の有効性および特異性を確認した (図 2-5)。ただし、コガタ特異的プライマーである sIR276 と sIR321 を用いたコガタの成魚標本の PCR の結果、一方では増幅が見られるが、もう一方では見られないサンプルがあったため、本実験の核 DNA 分析には両プライマー対を用い、いずれかでバンドを観察できたときはコガタと識別した。また、両プライマー対を用いてもコガタと識別できない個体も 12 個体中 1 個体あり、コガタ特異的プライマーが全てのコガタを検出できるものではないことが確認された。また、コガタ特異的プライマーはオオガタでも薄いバンドが観察されることがあり、本実験では濃いバンドが観察された場合のみをコガタと識別した。

核 DNA プライマーを用いた雑種の検出には、上述の Multiplex PCR および DNA シーケンスによってコガタと識別された稚魚の DNA 溶液をテンプレートとして用いた。EmeraldAmp PCR Master Mix (タカラバイオ、草津) を用い、添付プロトコルに従って 1 反応あたり 15 μ l で PCR を行った。1 サンプル分の PCR 反応液は、EmeraldAmp PCR Master Mix を 7.5 μ l、20 μ M のフォワードプライマーおよびリバースプライマーを各 1.0 μ l、テンプレートを 0.5 μ l 入れ、合計 15 μ l としたものとした。PCR の温度条件として、95°C で 5 分間の変性後に、98°C で 10 秒間 (変性)、63.0°C (*Rh270*, sIR321) または 62.0°C (sIR276) で 30 秒間 (アニーリング)、72°C で 30 秒間 (伸長) の温度サイクルを 35 回繰り返し、最後に 72°C で 2 分間の最終伸長時間を設けた。得られた PCR 産物 15 μ l のうち 6 μ l を 2.0% アガロースゲル上で電気泳動し、エチウムブロマイドで染色することで増幅断片長の長さを確認し、両種の雑種を検出した。

2.4. 体長分布からの年級群の推定

成魚の体長分布における峰数は、年級群数とみなすことができる (Carlson et al., 2011)。この峰数を、混合正規分布への当てはめにより推定した。この推定には、調査で得られたスジシマドジョウ類の成魚の標準体長のデータを種と性ごとに分けたものを用いた。標準体長の頻度分布を、異なる正規分布の数を持つ混合正規分布モデルに当てはめた。同時に推定された各正規分布 (各コホート) の平均値を推定した。それぞれについてモデルの予測のよさを検討するため、各モデルへの当てはめで得られた AIC (赤池の情報量基準) の値を比較し、最も小さい AIC 値を伴うモデルをベストモデルとして選択した。また、この時のコホート数 k を、推定されたコホート数とした。この推定には R (ver. 4.0.5) の `mixtools` package を用いた。

表 2-1. 各調査年の引水日と落水日. 2015 年と 2020 年は再引水と再落水を行わなかった.

調査地での操作	2015年	2016年	2017年	2018年	2019年	2020年
引水	5月8日	5月10日	4月22日	5月7日	5月7日	5月7日
落水	7月4日	7月2日	6月30日	7月1日	7月6日	6月24日
再引水	-	7月5日	7月7日	7月2日	7月7日	-
再落水	-	7月27日	7月23日	7月25日	7月25日	-

表 2-2. 核 DNA を標的としたプライマーの配列. Rh270 はオオガタスジシマドジョウに特異的なプライマー, sIR276 と sIR321 はビワコガタスジシマドジョウに特異的なプライマーを示す. F と R はそれぞれフォワードとリバースのプライマーを示す.

プライマー対名称	Forward or Reverse	プライマー配列 (5'→3')
Rh270	F	5'-ctctgggtggtgaaatgggg-3'
Rh270	R	5'-catgagcactgcattccctc-3'
sIR276	F	5'-agatggctcagaaggttgg-3'
sIR276	R	5'-agttctggtgatgctgga-3'
sIR321	F	5'-gacaaagtcctccctaccgct-3'
sIR321	R	5'-agttctggtgatgctgga-3'



図 2-1. 研究対象種. a はオオガタスジシマドジョウ, b はビワコガタスジシマドジョウ.

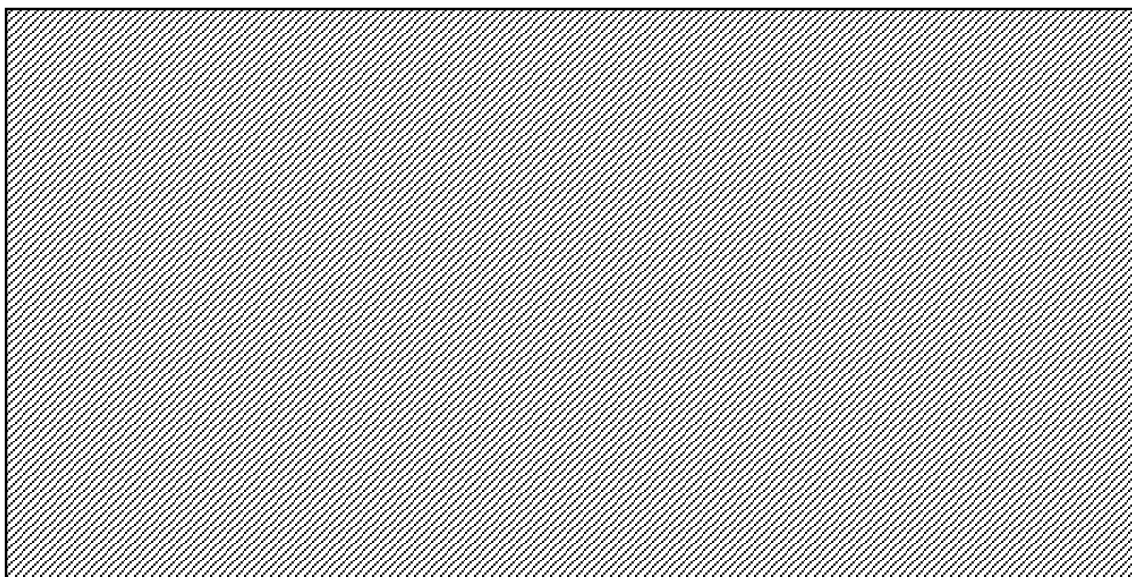


図 2-2. 調査地の位置. 保全上の観点から調査地の詳細な位置は示さない.

*スジシマドジョウ類の過剰な採集を防ぐため、調査地点は非公開とした。適切な理由がある場合に公開要求に応じる。

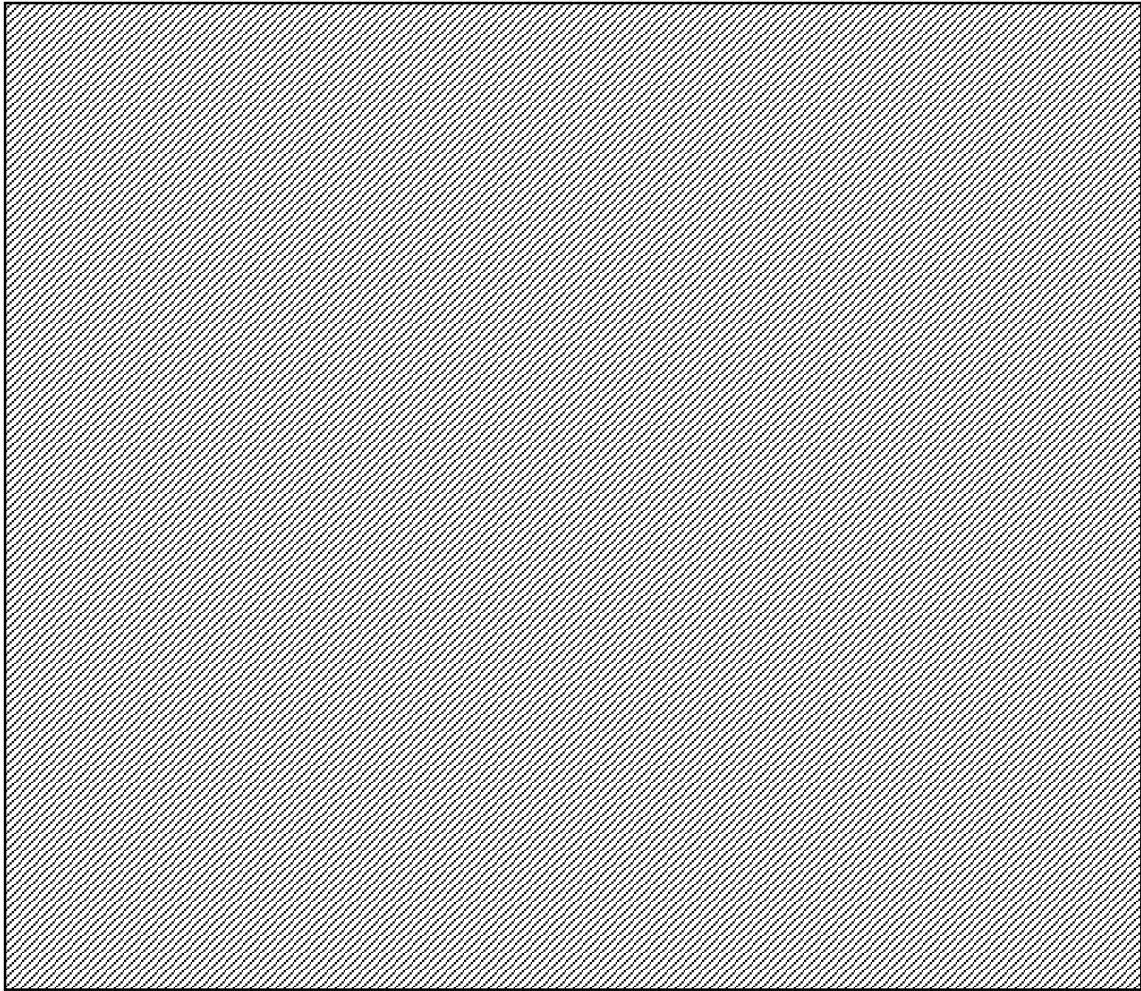


図 2-3. 保全策実施前 (a) と実施後 (b) の調査地の鳥観図. 線で囲まれた水域は, ビワコガ
タスジシマドジョウの保全を目指して新しく造設した水域を示す.

*スジシマドジョウ類の過剰な採集を防ぐため、鳥瞰図は非公開とした。適切な理由がある
場合に公開要求に応じる。

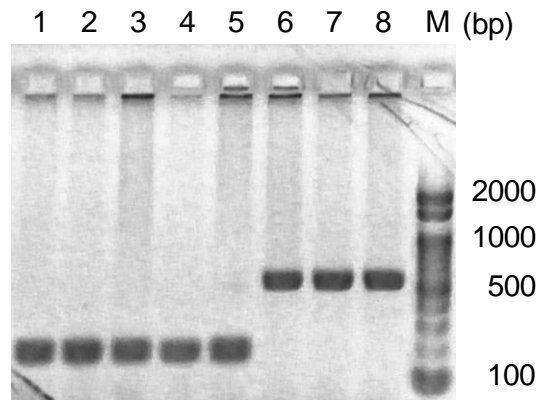


図2-4. ミトコンドリア DNA を標的とした Multiplex PCR によるオオガタスジシマドジョウとビワコガタスジシマドジョウの種判別の結果を示した電気泳動像. 1~5 の列はオオガタスジシマドジョウを, 6~8 の列はビワコガタスジシマドジョウを示す. M の列はラダーマーカー (Gene Ladder 100; 株式会社ニッポンジーン, 東京) を示す.

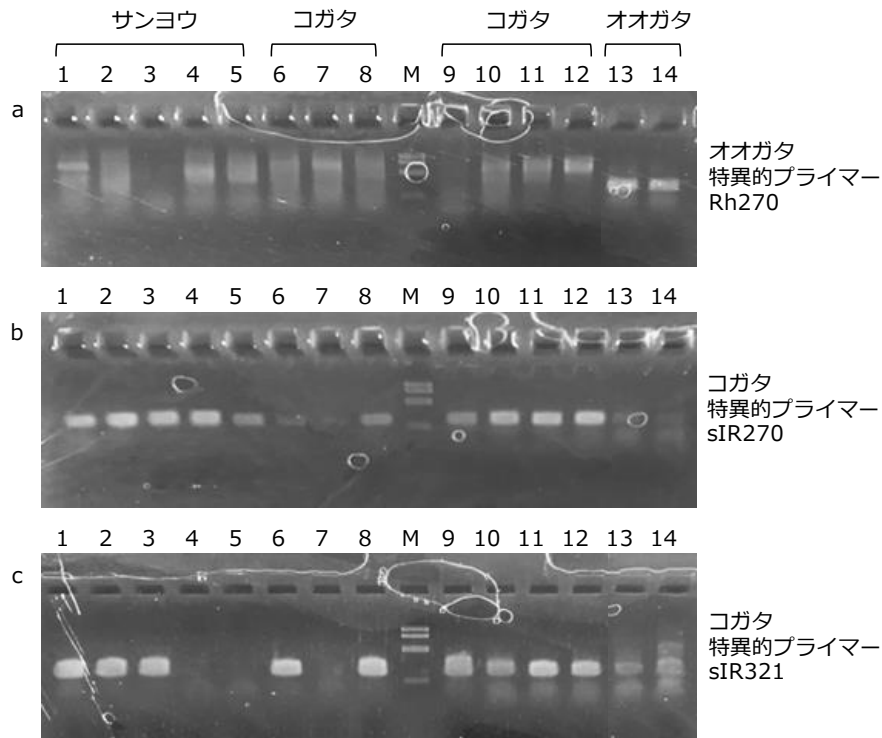


図 2-5. 核 DNA を標的とした PCR によるオオガタスジシマドジョウとビワコガタスジシマドジョウの種判別の結果を示した電気泳動像. オオガタ、コガタ、サンヨウはそれぞれオオガタスジシマドジョウ、ビワコガタスジシマドジョウ、サンヨウコガタスジシマドジョウを示す. プライマーの特異性を確かめるために、ビワコガタスジシマドジョウの姉妹亜種であるサンヨウコガタスジシマドジョウについても PCR を行った. M はラダーマーカー (Gene Ladder fast 1; 株式会社ニッポンジーン, 東京) を示す. 各パネルは、オオガタスジシマドジョウ特異的プライマー-Rh270 で増幅した際の泳動像 (a), コガタ特異的プライマー-sIR276 で増幅した際の泳動像 (b), コガタ特異的プライマー-sIR321 で増幅した際の泳動像 (c) を示す. 網野可菜氏卒業論文 (滋賀県立大学環境科学部、2019 年度) より改変.

第3章 琵琶湖固有のスジシマドジョウ種群2種の種内・種間の繁殖行動

3.1. はじめに

繁殖干渉は多様な分類群で広くみられる現象であり、それゆえに繁殖干渉を引き起こす至近要因は極めて多様である (Gröning and Hochkirch, 2008)。これは繁殖干渉が繁殖行動のあらゆる段階で生じることや (本間ほか, 2012)、繁殖干渉をもたらす形質が雌雄間の性的対立によって個体群や種ごとに様々な方向へ進化する (Arnqvist and Rowe, 2005) ことに起因すると考えられる。そのため、個別の繁殖干渉について、至近要因を明らかにするためには、まず種内および種間の繁殖行動を明らかにする必要がある。

しかし、本研究で材料としているオオガタとコガタについて、繁殖行動に関する知見はない。両種と同属の近縁種の繁殖行動の知見は、繁殖干渉の至近要因を明らかにするうえで参考になるが、以下の理由により、十分ではない。まず、前述のとおり、繁殖干渉の至近要因は個別性が高いため、オオガタとコガタに特有の繁殖行動が繁殖干渉の至近要因である可能性を否定できない。次に、両種が属するシマドジョウ属の繁殖行動はいくつかの種で記述されている (Bohlen, 1999; Lodi and Malacarne 1990) が、水槽環境下における観察に限られており、野外での繁殖行動に関する知見は見当たらないことが挙げられる。水槽環境下における繁殖行動の観察は、定量的なデータを多く得ることができるため有益であるが、その環境条件は野外とはことなるため、必ずしも野外での繁殖行動を反映しているとは限らない。一方で、野外環境下での観察は直接的に繁殖行動を明らかにできるが、多くの事例を観察することが難しいため、定量的なデータを得ることは難しい。野外で生じている繁殖干渉の至近要因を明らかにするためには、水槽環境下と野外環境下での知見を合わせて考慮する必要があるだろう。

シマドジョウ属の *Cobitis taenia* や本属と同じくドジョウ科である *Sabanejewia vallahica* Nalbant, 1957 では、オス間で追尾行動を行うことが、水槽環境下における繁殖行動の研究で記述されている (Bohlen, 2008; Lodi and Malacarne, 1991)。これまで、多くの繁殖干渉の研究は、他種オスからメスへの種間求愛によって、メスの適応度が低下する現象を想定して進められてきた (Gröning and Hochkirch, 2008; 本間ほか, 2012)。一方で、オス間の性的な種間相互作用は繁殖干渉の文脈で議論されてこなかった。しかし、オスが他種オスに誤って求愛する現象は、同種のメスへの求愛機会の喪失を通じて、両性の適応度を低下させる可能性がある。オオガタとコガタについて、前述の種のようにオス間での追尾行動が種間でも生じる場合、他種オスに誤って求愛することで、メスへの求愛機会の喪失による繁殖干渉が引き起こされるかもしれない。この仮説の検証は、これまで繁殖干渉の文脈で考慮されてこなかった異種オス間の性的な相互作用の影響を検討するうえでも、生態学的価値が高い。

シマドジョウ属や同じ科であるドジョウ属 *Misgurnus* の一部の種では、オスの胸鰭の基部に骨質盤 (lamina circularis) と呼ばれるプレート状の形質が現れる (Kottelat and Freyhof, 2007, 中島・内山, 2017)。この骨質盤はオスにのみ存在することから、繁殖行動において何らかの

役割を果たしていると考えられるが、詳細は不明である（中島・内山, 2017）。骨質盤は種ごとに形が異なり、分類にも用いられている（Nakajima, 2012）。種特異的で特徴的な性的二型である骨質盤は、種間求愛時に他種のメスの適応度に大きな影響を与えるかもしれない。骨質盤の適応的な意義を明らかにすることができれば、オオガタとコガタにおける繁殖干渉の至近要因を明らかにする手掛かりになる可能性がある。

本研究では、オオガタとコガタ間の繁殖干渉の至近要因を明らかにするため、野外および野外ケージ内での繁殖行動の観察からオオガタとコガタの種内・種間の繁殖行動を調査した。また、観察された種間求愛が繁殖干渉を引き起こし、一方の種の適応度を低下させるプロセスと、オスの繁殖形質である骨質盤の適応的意義について議論した。

3.2. 材料と方法

3.2.1. 野外における繁殖行動の観察

オオガタとコガタの繁殖行動の観察は、2020年の調査地（第2章）の引水期間中である5月から6月の夜間に行った。両種の成魚は、日中、泥に潜って動かないことが多いため、目視で観察することは難しい。そのため、日中は行動観察を行わなかった。過去の調査によって、両種の産卵の多くは5月に行われることが示唆されている。そこで、本研究では、5月に週3回から4回、6月に週1回から2回の頻度で調査を行った。調査時間は2時間から7.5時間とした（表3-1）。種内および種間の繁殖行動を観察するため、水際からヘッドランプ（ZX-S240; Fuji-Toki Co., Ltd., Osaka, Japan）で水面を照らして成魚を探索した。繁殖行動は、可能であればカメラ（TG-6; OM Digital Solutions Corp., Tokyo, Japan）で動画（30 fps）を撮影した。撮影が難しい場合、繁殖行動に参加した個体数とその行動、および種と性の組み合わせを記録した。また、目視で発見したオオガタとコガタの性ごとの個体数を記録した。ただし、1調査日に20個体を超える場合には、10個体単位で（例: 40個体以上50個体未満）記録した。

野外における種内の繁殖行動を詳細に記述するため、撮影した動画を解析した。まず、繁殖行動を独立したフェーズに分け、動画から各フェーズに要した時間を記録した。ただし、本研究では繁殖行動が観察されてから撮影を開始したため、最初のフェーズについては時間を記録しなかった。オスにおいて、あるフェーズから次のフェーズに移行した個体数をフェーズ間の移行数、移行しなかった個体数をフェーズ間の中断数とし、フェーズ間の移行数をフェーズ間の移行数と中断数を加算した値で除したものをフェーズ間の移行率とした。すべてのフェーズ間の移行率を乗算したものをオスの求愛成功率とした。さらに、野外での繁殖行動の動画のうち、オオガタおよびコガタのオスの胸鰭に現れる性的二型である骨質盤を観察できる動画を詳細に分析し、雌雄の体の位置関係やオスの胸鰭の位置などに注目して、オスの胸鰭がどのように使われていたかを記録した。

オオガタのオスは水中の振動をキューにメスを探しているかを確かめるため、水中に人

差し指を入れて小さく振動させた際のオオガタのオスの反応を記録した。ヨーロッパに分布するシマドジョウ属の一種 *C. taenia* のオスは、水槽内においてメスの動きに合わせてメスを追いかけることが報告されている (Lodi and Malacarne, 1991)。また、*C. taenia* は視覚が制限される夜間に繁殖する (Bohlen, 1999)。そのため、シマドジョウ属のオスはメスの起こした水中の振動を手掛かりにメスを追いかけている可能性がある。本実験は2020年の5月17日と22日の夜間に行った。まず、オオガタから約20 cm離れた水中に人差し指を入れ、指による振動を与えた。振動は5~15 Hzとし、0.2~2.0秒間与えた。振動は断続的に与え、振動と振動との間隔は0.2~5.0秒とした。この実験は、近くにメスがいない岸際のオオガタのオスを対象に行った。なお、コガタは個体数が少なく、実験できなかった。

シマドジョウ属のいくつかの種では、一時的な水域で産卵することが知られている (三内, 2018; Saitoh, 1990) ため、オオガタの種内での繁殖行動の観察回数と琵琶湖の水位との関係を調べた。調査地は琵琶湖岸に近い場所に位置するため、琵琶湖の水位の変化は調査地の水位の変化の指標となる。琵琶湖の水位のデータは、国土交通省によって公開されている滋賀県高島市勝野 (35°17'37"N, 136°00'47"E) の24:00の水位を使用した。なお、コガタの種内での繁殖行動は1回しか観察されなかった (結果を参照) ため、琵琶湖の水位との関係は調べなかった。

3.2.2. 野外ケージ内での種間求愛の観察

種間の繁殖行動について調べるため、調査地に設置したケージ (縦40 cm, 横60 cm, 高さ40 cm) 内にオオガタのオス1個体とコガタ1ペアを入れる実験区と、コガタのオス2個体とメス1個体を入れる対照区を設けた。実験区は10反復、対照区は6反復とし、すべてのケージにID (1~16) を振り分けた。実験は、2021年5月11日、13日、14日、18日、19日、25日、6月1日、9日、10日、15日に行った。行動を記録するため、20時から22時の間、ドライブレコーダー (TH-2, Shenzhen Yingji Industrial Co., Ltd., Shenzhen) の暗視モードでケージ内を録画 (30 fps) した。録画した映像から、両種間および種内の繁殖行動について、繁殖行動を行った個体と受けた個体の種と性を記録した。繁殖行動の回数は、前述の種内における繁殖行動の各フェーズに分けて記録した。対照区のケージ内にはコガタのオスが2個体存在し、コガタのオスを含む組み合わせにおける繁殖行動の頻度が他のケージの2倍になると期待されるため、観察された繁殖行動の回数を2で割った値を分析に用いた。

実験に使用したオオガタは、調査地または調査地に接続する水路内で採集した個体を用いた。コガタは野外での個体数が少なく、野生個体で実験を行うのが難しかったため、滋賀県立大学内の圃場で飼育し性成熟した成魚を調査地まで持っていき使用した。このコガタは、2018年に調査地で採集した成魚2ペアをもとに業者 (有限会社生物工学研, 静岡県焼津市) が採卵し、20 mm程度まで成長させた稚魚を、滋賀県立大学内のライシメーターで成魚まで成長させたものがある。

3.2.3. 統計解析

メスが求愛を受け入れる確率が、求愛に参加したオスの個体数によって変化するかを調べるため、同じメスを追いかけているオスの個体数 (1~5 個体) ごとのメスの求愛受け入れ率 (産卵の成功例数/繁殖行動の観察例数) を計算した。求愛の受け入れが二項分布に従うと仮定し、それらの 95%信頼区間を求めた。また、メスの産卵成功に対して、追いかけているオスの個体数が与える影響を調べるため、二項分布を仮定した一般化線形モデル (GLM) を用いて解析した。産卵の成否 (0 or 1) と追いかけているオスの個体数をそれぞれ応答変数と説明変数とした。加えて、オスの求愛に対するメスの求愛拒否率 (求愛を拒否したメスの個体数/求愛を受けたメスの個体数) を計算した。さらに、野外での繁殖行動について、産卵の成否に各フェーズにかかる時間が与える影響を調べるため、二項分布を仮定した一般化線形モデル (GLM) を用いて解析した。産卵の成否 (0 or 1) と各フェーズにかかる時間をそれぞれ応答変数と説明変数とした。これらの解析には R (ver. 4.0.5) の base package を使用した。

野外ケージ内において、コガタのオスは自種のメスとオオガタのオスに対して、どの程度間違えて求愛を行うかを調べるために、追尾行動の定義を他個体の動きに反応してその方向に泳ぎ、接触または 1-2 cm 以内に接近する行動とし、追尾行動の回数のデータを用いて解析を行った。解析にはポアソン分布を仮定したベイジアン一般化線形混合モデル (Baysian GLMM) を用いた。野外ケージ内で観察された繁殖行動は追尾行動のみであったため (結果を参照)、2 時間当たりのコガタのオスの追尾行動の回数を応答変数とした。本実験において、コガタのオスが追尾行動を行う対象は、コガタのメスとオオガタのオス、およびコガタのオスである。このうち、コガタのオス間の追尾行動は、偶然生じた行動と考えられる。そこで、モデルの切片をコガタのオス間の追尾行動とすることで、偶然生じた行動の影響を排除した上で、追いかけられた個体がコガタのメスかどうか (0 or 1) と、追いかけられた個体がオオガタのオスかどうか (0 or 1) を説明変数とした。実験区と対照区の追尾行動の回数を同じモデルで解析するため、オフセット項として、コガタのオスの個体数 (実験区では 1、対照区では 2) を用いた。このオフセット項をモデルに組み込んだのは、対照区にコガタのオスが 2 個体存在することで、追尾行動を行う個体と受ける個体の組み合わせが 2 倍になると期待されるためである。さらに、ケージの ID をランダム効果としてモデルに組み込んだ。MCMC (Markov chain Monte Carlo) アルゴリズムによるパラメータの推定では、50000 回の MCMC ステップを互いに独立に 3 回計算し、初期値の影響を排除するために最初の 20000 ステップを取り除いたうえで、自己相関の影響を緩和するために 3 ステップに 1 回のサンプリングを行った。収束の判定基準として \hat{R} 値 (Gelman et al., 2004) を計算し、 \hat{R} 値が 1.1 未満になった場合に、パラメータが収束したと判断した。これらの解析は R (ver. 4.0.5) 上で、rstan package (ver. 2.21.2) と brms package (ver. 2.8.0) を用いて計算された。

上述の Baysian GLMM において、コガタのオスに追いかけられた個体がコガタのメスであるかどうかを示す説明変数の係数を β_1 、オオガタのオスであるかどうかを示す説明変数

の係数を β_2 とし、それぞれの平均値 $\bar{\beta}_1$ と $\bar{\beta}_2$ を用いて

$$p = \frac{\exp(\bar{\beta}_2)}{\exp(\bar{\beta}_1)} \quad (1)$$

とすると、オオガタのオスはコガタのメスよりも p 倍追いかけられると予想できる。そこで、この p をオオガタのオスの追いかけられやすさの指標として計算した。

3.2.4. 数理モデルによる異種オス間の求愛が適応度に与える影響の検討

オオガタおよびコガタと同属の *C. taenia* は、オス同士で追尾行動を行う (Lodi and Malacarne, 1991)。この行動がオオガタとコガタでも生じた場合、少数派の種では同種のオスからの求愛機会の損失を通じてメスの適応度が低下し、繁殖干渉が生じる可能性がある。しかし、オス間の性的な種間相互作用は繁殖干渉の文脈でこれまで注目されておらず、その影響を評価した研究は見当たらない。そこで、オス間の誤った求愛が繁殖干渉を引き起こす条件を整理するために、オオガタとコガタについて、本研究を通じて得られた種間および種内の繁殖行動のデータを基盤に、数理モデルを設計した。

本モデルでは、調査地において少数派であるコガタのオスが自種のメスと間違えてオオガタのオスにも求愛してしまう状況を想定した。ある個体群におけるコガタのオスが自種のメスに行う求愛回数 C_S の総数は式

$$C_S = S_m C \frac{S_f}{S_f + pL_m} \quad (2)$$

で表される。ここで、 S_m 、 S_f 、 L_m はそれぞれコガタのオスの個体数、コガタのメスの個体数、オオガタのオスの個体数を表す。 C はコガタのオス1個体があるシーズンに行う平均求愛回数を表す。 p は(式1)と同じもので、オオガタのオスがコガタのオスから求愛を受ける頻度を、コガタのメスがシーズン中に受ける求愛回数を基準に(1として)表した値である。これから、コガタのメス1個体がシーズン中に受ける求愛の回数 C_S/S_f は、

$$\frac{C_S}{S_f} = \frac{S_m C}{S_f + pL_m} \quad (2)$$

となる。

他種の影響がない場合の、コガタのメスの個体あたりの産卵回数を E 、繁殖に成功するまでに必要な求愛の回数(言い換えると、オスの求愛成功率の逆数)を v とすると、オスの求愛のうち成功した回数 C/v とメスの産卵回数 E は等しくなることから、次が成り立つ。

$$C = vE \quad (3)$$

これを(式2)に代入して、次式を得る。

$$\frac{C_S}{S_f} = \frac{vES_m}{S_f + pL_m} \quad (4)$$

ところで、あるシーズンにおけるメスの繁殖成功度は、一般的にはシーズン中の産卵回数 E により制約を受けるが、その E よりも、正しく同種オスに求愛された回数(式4)が少ない

場合には、後者により制約を受ける。そのため、コガタのメス 1 個体あたりの適応度 F_s は次式で表される。

$$F_s = \min\left(E, \frac{vES_m}{S_f + pL_m}\right) \quad (5)$$

ただし、野外においては絶対値としての個体数は評価しづらいことから、コガタのオス個体数を基準としてコガタのメスとオオガタのオスの相対的な個体数をそれぞれ、 $S_f^*(= S_f/S_m)$ 、 $L_m^*(= L_m/S_m)$ とすると次式のように変形される。

$$\frac{F_s}{E} = \min\left(1, \frac{v}{S_f^* + pL_m^*}\right) \quad (6)$$

このことから、

$$1 > \frac{v}{S_f^* + pL_m^*} \quad (7)$$

となる場合に、コガタのオスがオオガタのオスに対して誤った求愛を行うことによって、コガタのメスへの求愛回数が低下し、結果的にコガタのメスの繁殖成功度を低下させると予想される。

式(7)に含まれるパラメータのうち、 p は前述の野外ケージを用いた実験から推定された値を当てはめることができる。 p に対する推定値の当てはめを行ったうえで、 L_m^* と v を変化させた場合の、式(7)の右辺を計算した。ただし、 S_f^* にはコガタの性が1:1であることを仮定して $S_f^* = 1$ とした場合と、前述の野外調査で観察されたコガタのオスとメスの個体数から計算された S_f の値を使用した場合の両方について計算した。作図には R (ver. 4.0.5) の base package を使用した。

3.3. 結果

3.3.1. 野外での種内および種間の繁殖行動

調査を通じて、225 例のオオガタの雌雄間の繁殖行動を観察し記録した。そのうち、156 例は動画の撮影に成功した。一方、コガタの雌雄間の繁殖行動が観察されたのは、2020 年 5 月 17 日の 1 例のみであった。種間の繁殖行動は、コガタのオスがオオガタのオスを追いかけていた例が 3 例、コガタのオスがオオガタのメスを追いかけていた例が 1 例、それぞれ観察された。調査期間を通じて、目視で発見されたオオガタのオスとメスの個体数は、それぞれ 320 個体以上と 60 個体以上であった。一方で、コガタのオスとメスの個体数は、それぞれ 9 個体と 2 個体であった。なお、採餌行動は 5 月 29 日にオオガタのオス 1 個体のみで観察され、それ以外の個体は採餌行動を行っていなかった。

オオガタの雌雄間の繁殖行動は以下の 4 つのフェーズに分けることができた；フェーズ 1: オスがメスを追いかける (図 3-1a)、フェーズ 2: オスがメスに体を添わせて泳ぐ (図 3-1b)、フェーズ 3: オスがメスの背びれの後に巻き付き (抱接)、停止する (図 3-1c)、フェ

ーズ 4: オスがメスの背びれ付近で締め付けを強くし、メスが振動し産卵する (図 3-1d)。コガタの種内での繁殖行動は 1 例しか観察されなかったが、その 1 例はオオガタの繁殖行動のシーケンスと同様であった。コガタの繁殖行動の観察例が乏しいため、以降の繁殖行動の解析結果は、オオガタの繁殖行動について示す。

オオガタについて、フェーズ 1 からフェーズ 2 に移る段階で多くのオスが求愛に失敗していた (図 3-2)。次に多くのオスが求愛に失敗していたのはフェーズ 3 からフェーズ 4 に移る段階だった。求愛開始 (フェーズ 1) から産卵行動 (フェーズ 4) までのオスの求愛の成功率は 27.7% だった。1 個体から 5 個体のオスが 1 個体のメスを追いかけていた。追いかけているオスの個体数が多くなってもメスの求愛受け入れ率はほとんど一定で、0.5 付近で推移した (図 3-3; GLM; coefficient \pm SE = -0.006 ± 0.152 , Wald test, $P = 0.969$)。また、少なくとも 1 個体以上のオスから求愛を受けたメス 161 個体のうち、求愛を拒否した個体の率は 45.9% だった。一度の産卵で排出した卵数はわからなかったが、抱卵により大きくなっていったメスの腹部は産卵後も膨らんだままであった。また、同じメス個体が同じ場所で連続して産卵した例が 5 月 17 日と 5 月 19 日に 1 例ずつ観察された。

オオガタのフェーズ 2 の開始からフェーズ 4 の終了までに要した時間は、平均 3.46 秒だった。フェーズ 2 は平均 0.96 秒、フェーズ 3 の抱接は平均 0.30 秒、フェーズ 3 の停止は平均 1.13 秒、フェーズ 4 は平均 1.07 秒で行われた。フェーズ 3 の抱接は最短 0.13 秒で行われた (図 3-4)。求愛成功率に対する、オスがフェーズ 2 に要した時間の効果は、負だったが有意ではなかった (GLM; coefficient \pm SE = -0.578 ± 0.428 , Wald test, $P = 0.177$, 図 3-5a)。求愛成功率に対する、オスがフェーズ 3 の抱接に要した時間の効果は、負だったが有意ではなかった (GLM; coefficient \pm SE = -1.116 ± 2.208 , Wald test, $P = 0.613$, 図 3-5b)。求愛行動がフェーズ 3 の停止の段階にまで進んだ 55 例のうち、産卵に至らなかったのは 3 例しかなかったため、解析しなかった。

オオガタのオスの胸鰭がはっきりと見える動画は 2 例あった。その 2 例ともフェーズ 3 のオスがメスに抱接した状態でオスの胸鰭が観察された。その時のオスの胸鰭はメスの腹部に当てられていた (図 3-6)。

雌雄間の繁殖行動とは別に、オオガタのオス間で見られた繁殖行動様の行動が 20 例観察された。その内、13 例はフェーズ 1 の追尾行動であった (図 3-7)。

水中の振動する人差し指に対して、オオガタのオスは 16 個体中 11 個体が接近し、その 11 個体中 9 個体は人差し指に接触した (図 3-8)。これらの行動は、オオガタの繁殖行動のフェーズ 1 と同様のものではなかった。

オオガタの繁殖行動は水位が最も高いときと調査地に入水した直後に多く観察された (図 3-9)。

3.3.2. 野外ケージでの繁殖行動

期間を通じて、観察された繁殖行動は追尾行動 (図 3-1a を参照) のみであった。以下に

示す追尾行動の回数は2時間当たりのものとした。オオガタのオス1個体とコガタ1ペアを入れた実験区において、コガタのオスは同種のメスとオオガタのオスに対して、それぞれ平均7.90回と平均6.00回の追尾行動を行った(図3-10)。コガタのオス2個体とメス1個体を入れた対照区では、コガタのオスは同種のオスとメスに対して、それぞれ平均2.00回と平均7.92回の追尾行動を行った。実験区において、コガタのメスは同種のオスとオオガタのオスに対して、それぞれ平均1.40回と平均1.70回の追尾行動を行った。対照区では平均1.58回の追尾行動を行った。オオガタのオスはコガタのオスとメスに対して、それぞれ平均1.80回と平均4.10回の追尾行動を行った。

Baysian GLMM を用いて解析したところ、すべてのパラメータについて $\hat{R} < 1.1$ であり、収束したと判断された。解析で得られたパラメータの推定値(表3-2)から、コガタのオスは、オオガタのオスに対する追尾行動の生じやすさは、コガタのメスに対する追尾行動の約0.76倍であると推定された。

3.3.3. 数理モデルによる異種オス間の求愛が適応度を与える影響の検討

コガタのオスの個体数を基準としたオオガタのオスの個体数の比(L_m^*)が大きい領域では、コガタのメスの適応度が同種オスの求愛回数の不足により制限された(図3-11a, b)。また、コガタのオス1個体がコガタのメス1個体の産卵回数の何倍求愛するかを示す値(v)が大きい領域では、同種オスの求愛回数の不足は生じず、メスの産卵回数によってその適応度が制限された。これらの分析では、前述の野外ケージの実験から $p = 0.76$ と仮定した。コガタのオスの個体数に対するコガタのメスの個体数(S_f^*)に実測値を当てはめる場合、2020年の野外観察でコガタのオスとメスはそれぞれ9個体と2個体が観察されたため、 $S_f^* = 0.2$ とし、オオガタのオスは320個体以上が観察されたため、 $L_m^* = 35$ 以上であるとした。オスとメスの比を1:1と仮定した場合(図3-11a)と、実測値を当てはめた場合(図3-11b)とで、傾向に大きな違いは見られなかったが、前者の条件下でオスの求愛の不足がより強くメスの繁殖成功度を制限した

3.4. 考察

本研究では、オオガタとコガタの種内および種間の繁殖行動を明らかにし、異種オス間の誤った求愛が同種メスへの正しい求愛の機会を奪い、その結果としてメスの適応度を減少させることを示した。また、野外でのシマドジョウ属の繁殖行動を記述した研究は他に見当たらず、本研究が初めての報告となる。

3.4.1. 種内の繁殖行動

野外におけるオオガタの繁殖行動は、過去の水槽環境下における研究で報告されたオスがメスを追いかけて巻き付くという他のシマドジョウ属の繁殖行動とおおよそ一致した(Bohlen, 2000; Lodi and Malacarne, 1990; 永江ほか, 2021)。また、他のシマドジョウ属の報

告 (Bohlen, 1999) と同様に、オオガタも多回産卵していた。これまでの水槽環境下における繁殖行動の報告は野外での実態を反映しているのだろう。野外におけるコガタの繁殖行動は 1 例しか観察されなかったものの、オオガタの繁殖行動と同様のシーケンスで行われた。これらのことから、オオガタとコガタを含むシマドジョウ属の多くの種では、共通した繁殖行動を行うと考えられる。

オオガタのメスがオスの求愛を受け入れるかどうかは、オスの魅力の違いに依存しないかもしれない。メスが好ましい形質を持つオスをパートナーに選ぶのであれば、好ましい形質を持つオスが少なくとも 1 個体以上存在する確率は、求愛に参加するオスの数が多いほど高くなるため、雌の求愛受け入れ率は高くなると期待される。しかし、オスの求愛を受け入れたメスの割合は、求愛に参加したオスの数が増加しても上がらなかった。さらに、フェーズ 2 とフェーズ 3 に要した時間は、産卵成功に有意な影響を及ぼさなかった。Bohlen (2000) は *Cobitis* spp. の繁殖行動について報告しているが、本属の female choice については記述していない。Lodi and Malacarne (1991) は、水槽で飼育されている *C. taenia* のメスは配偶者を選ぶ行動をとらないと報告している。同様に、本研究においても、オオガタにそのような行動は見られなかった。日本のナマズ *Silurus asotus* Linnaeus, 1758 は、オオガタやコガタと同様に、水田や溝などの浅い水域で夜間に産卵し (片野ほか, 1988; Machata, 2002)、オスがメスに巻き付いて産卵・放精する。この繁殖行動はシマドジョウ属と似ている。ナマズでは求愛に参加するオスの数と巻き付き行動の頻度には有意な相関がないことが報告されている (片野ほか, 1988)。夜間に産卵する魚類では、視覚情報によってオスの価値を評価できないため、オスの求愛に対する female choice が難しいのかもしれない。

オオガタのメスは、一晩に何度も求愛される。この求愛の中には、メスの望まない求愛も含まれている可能性がある。実際に、何度も産卵を繰り返した結果、疲れ果てて動けなくなったメスもいた (森井, 私見)。実際には、メスはオスの価値を見極めることができないので、求愛の受け入れが偶然に決まっているのかもしれない。しかし、もしメスの受け入れ率が一定なのであれば、配偶者を探している個体が大きさ n のサンプルから最適な相手を選ぶ best-of- n strategy (Janetos, 1980; Real, 1990) によって、受け入れ率がほぼ一定であることが説明できる可能性がある。これらの仮説を検証するには、さらなる研究が必要になる。

オオガタの繁殖行動の各フェーズに要した時間は、ほとんどの場合で 2 秒以内と短かった。特に、フェーズ 3 では平均 0.30 秒という短い時間で行われた。過去のシマドジョウ属の繁殖行動の研究 (Bohlen, 1999; Bohlen, 2000; Lodi and Malacarne, 1990) で行われた目視観察では、このような素早い行動を詳細に記録することは不可能である。本研究の結果は、オオガタを含むシマドジョウ属の繁殖行動の定量的な記述を行ううえで、動画解析を行うことが必要不可欠であることを示している。

オオガタのオスの胸鰭に現れる性的二型である骨質盤は、オスがメスに巻き付く際にメスの腹部に当てることで機能を発揮するのかもしれない。オオガタを含む多くのシマドジョウ属やドジョウ属のオスは、胸鰭の第 1 分枝軟条上片が大きくなり、胸鰭の付け根に骨質

盤と呼ばれるプレート状の形質が現れる（中島・内山, 2017）。本研究では、繁殖行動のフェーズ 3 において、オスの胸鰭がメスの腹部の底側に接触していた。これは、フェーズ 3 からフェーズ 4 のオスがメスに巻き付いている際に、オスの胸鰭が使用されていることを示している。オスの胸鰭は、より強くメスに巻き付くことで、1 回の産卵数を増加させる機能を持っているのかもしれない。シマドジョウ属のイシドジョウ *Cobitis takatsuensis* Mizuno, 1970 や本属に近縁な属に分類されるアジメドジョウ *Niwaella delicata* Niwa, 1937 といった地下で繁殖すると考えられる種（本荘・田口, 1974; 清水, 2002）は、骨質盤をもたない。また、シマドジョウ属に近縁な *S. vallaichica* は、オスがメスを V 字型に挟む繁殖行動を行い、本種にも骨質盤は現れない（Bohlen, 2008）。一方で、オオガタやコガタと同じように、オスがメスに巻き付く繁殖生態を持つナマズは、オスの胸鰭に特徴的な形質を持つ（前畑, 2014）。これらの事実は、オスがメスに巻き付く行動において、骨質盤が機能していることを示しており、本研究の結果とも一致する。しかし、依然として、骨質盤を含むオスの胸鰭を使用するプロセスは不明であり、骨質盤の詳細な構造の研究などが必要になるだろう。

多くのオオガタのオスは人間の指で作った水中の振動に反応して接近し、中には指に接触する個体もいた。この行動は、繁殖行動のフェーズ 1 に酷似していた。一方で、その後のフェーズには移行しなかった。本種は夜間に産卵するため、オスはメスを探す際に視覚を頼りにしていないと考えられる。そのため、本種にとって、水中の振動は有効な手掛かりになるのかもしれない。また、オオガタは調査期間中、ほとんど採餌行動を行っていなかった。加えて、本種の口は小さく、ユスリカ科の幼虫などの小さな生物しか捕食できないだろう。以上のことから、オオガタのオスは、水中の振動を手掛かりに、餌ではなく、メスを探していると考えられる。

このオスの習性は、オス同士の追尾行動が生じるメカニズムを説明できる。水中の振動という非特異的な手掛かりを利用する本種にとっては、振動を発生させた個体がオスであるかメスであるかを見分けることが難しい。そのため、オスは同じ性の個体にも追尾行動を行うと考えられる。このようなオス間の性的な相互作用は、同じドジョウ科の他の種の *C. taenia* (Lodi and Malacarne, 1991) や *S. vallaichica* (Bohlen, 2008) でも報告されている。そのため、オス間の誤った求愛はドジョウ科に広く存在する可能性がある。

オオガタのオスが他個体のオスに対して追尾行動を行うことは、単に誤って求愛しているだけでなく、適応的な行動である可能性がある。オオガタのオスにとって、繁殖場所で動いている他個体のオスは、すでにメスに求愛している可能性がある。この場合、他個体のオスの振動は、メスを見つけるための手掛かりとなる。この手掛かりを利用することで、オスは単独の場合よりも、より広い範囲でメスを検出できるようになるだろう。したがって、オスが水中の振動に反応して接近することは、その発信源がメスからであれ、オスからであれ、適応的であると考えられる。性を正確に見分けずに求愛することは、多様な分類群の生物で報告されており（Bailey and Zuk, 2009）、適応的な形質であることが理論研究から示唆されている（Lerch and Servedio, 2021）。ドジョウ科に見られるオス間の求愛も、自然選択によっ

て形作られた適応的な形質なのかもしれない。

オオガタの繁殖行動は水位がもっとも高いときと、調査地に入水した直後に、多く観察された。オオガタは恒久的な水域で繁殖することが報告されていた（斉藤・松田, 1990）。しかし、本研究では水位が高いときと調査地への入水直後という一時的な水域が生じるようなタイミングで繁殖行動が多く観察された。そのため、利用可能である場合には、本種は一時的な水域を積極的に利用すると考えられた。また、オオガタの繁殖期は4月から6月あるいは5月から6月とされてきた（斉藤・松田, 1990, 中島・内山, 2017）。しかし、実際に繁殖を行うのは繁殖期中のごく限られた数日のみであった。こうした限られた繁殖のタイミングを逃せば、本種はその年の繁殖に失敗してしまう。そのため、本種の保全を考えるうえで、水位管理は重要であると考えられる。

3.4.2. 種間の繁殖行動

野外ケージ内において、コガタのオスは同種のメスだけでなくオオガタのオスも追いかけて、求愛を行った。この行動は、野外でも観察された。一方で、コガタのメスは同種のオスもオオガタのオスもほとんど追いかけていなかった。コガタのオスとオオガタのオス間に生じる性的な種間相互作用の存在は、コガタのオスもオオガタのオスと同様に、水中の振動という種非特異的な手掛かりを利用してメスを探していることを強く示唆する。つまり、種内ではよく機能する習性が、種間の誤った求愛を引き起こしている可能性がある。

このコガタの誤った求愛は、同種のメスへの求愛機会の喪失を通じて、同種のメスの適応度を低下させている可能性が高い。本研究で観察されたオオガタのオスの個体数は、コガタのオスの個体数の35倍以上 ($L_m^* > 35$) であった。また、コガタのメスもオオガタのメスや他のシマドジョウ属と同様に、一度の産卵で少量の卵を産み、一晩に何度も産卵する可能性が高い。コガタのオスがコガタのメスの最大産卵回数の何倍求愛するかについて、オオガタと同様であると仮定すると、オオガタのオスの求愛成功率が27.7%であることから、メスの最大産卵回数の約4倍程度 ($v = 4$)、コガタのオスは求愛すると考えられる。本研究で観察されたコガタのメスの個体数は、オスの約0.2倍 ($S_f^* = 0.2$) であった。これらの知見をもとに、本研究で導出した数理モデルに当てはめると、コガタの適応度は大きく低下すると考えられる。この結論は、コガタのメスの個体数がオスと同数であった場合 ($S_f^* = 1.0$) でも変わらない。ここまでの議論から、調査地においてコガタのメスは十分な求愛機会を得られておらず、本来産卵するはずの卵を産まずに繁殖期を終えることが予想される。

繁殖干渉のメカニズムを整理した総説（たとえば Gröning and Hochkirch, 2008）においても、オス間の求愛行動は注目されてこなかった。しかし、繁殖干渉の一般的な定義である“種間の性的相互作用がメスの繁殖成功度を低下させる現象”に当てはまることから、コガタとオオガタのオス同士の求愛も、やや特殊ではあるものの、繁殖干渉の一つとして議論することは妥当性が高いと考えられる。

オスが他種オスに対して求愛を行うことで繁殖干渉が生じることを報告した研究は見当

たらない。強力な繁殖干渉が存在した場合、長い時間スケールを共有する種では、一方の種が排除されるため、野外では観察されなくなる。しかし、前述のとおり、オス間での求愛は幅広い分類群で報告されている (Bailey and Zuk, 2009)。これは、オスが他種オスに対して求愛することは、繁殖場所の分割などにより、多くの在来種間で観察されにくくなっているだけで、潜在的にはそれほど珍しくないことを示しているのかもしれない。本調査地では、もともと異所的に繁殖していたオオガタとコガタが、人為的な環境改変によって同所的に繁殖したため、繁殖干渉を引き起こす性的な種間相互作用が観察されたと考えられる。

ここまで、オオガタによるコガタのメスへの作用としてオス間の求愛行動に着目してきたが、その他にもコガタのメスはオオガタのオスから直接的なハラスメントを受け、適応度を低下させている可能性もある。野外ケージを用いた実験では、オオガタのオスはコガタのオスよりもコガタのメスをよく追いかけた。オオガタのオスからの不要な求愛から逃れるため、コガタのメスのエネルギーが浪費されることや、泥中や草などの構造物に隠れることで同種からの求愛を受ける機会が失われる可能性がある。この種間求愛を避ける行動が存在した場合、コガタのオスがオオガタのオスを追いかける行動の影響を強めるだろう。また、両種の雑種は不妊雑種となる (Minamori, 1956) ため、雑種形成を行った場合、オオガタのオスはコガタのメスの適応度を低下させるだろう。このうち、雑種形成の有無は、調査地で得られた稚魚について、分子生物学的手法を用いることで検証できる。

本研究では、オオガタとコガタの種内および種間の繁殖行動の知見から、両種間の繁殖干渉のプロセスを具体的に示した。本研究で示した異種オス間の性的な相互作用による影響は、これまで繁殖干渉の文脈で議論されることが無かった現象であり、学術的な新規性が高い。さらに、琵琶湖固有の希少淡水魚であるオオガタとコガタの繁殖行動をはじめて記述した点において、自然史的価値も高いと考えられる。

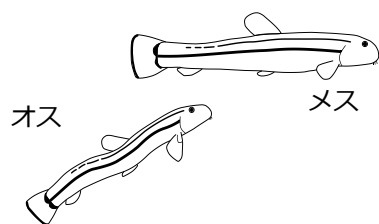
表 3-1. 2020 年に野外での繁殖行動の観察を行った調査日と調査時間.

調査日	調査時間 (h)
5/8	5.0
5/11	5.0
5/13	6.0
5/14	4.0
5/17	7.5
5/19	6.0
5/21	4.0
5/22	6.0
5/24	5.0
5/26	3.0
5/27	4.0
5/28	5.0
5/29	5.0
5/31	5.0
6/2	4.0
6/4	4.5
6/8	4.5
6/13	2.5
6/17	2.0
6/19	2.0
6/21	2.0

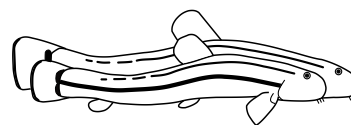
表 3-2. コガタのオスの追尾行動の生起回数に対する，追いかける個体がコガタのメス (β_1) である場合とオオガタのオス (β_2) である場合の効果. 係数は MCMC によって推定された各パラメータの平均値, SE は標準誤差を示す. 95%CI は 95%ベイズ信用区間を示す. Rhat は \hat{R} 値を示し, $\hat{R} < 1.1$ で MCMC サンプルが収束していると判断できる.

	係数	SE	95%CI	Rhat
切片	0.54	0.27	-0.10~1.06	1.00
β_1	1.39	0.23	0.96~1.86	1.00
β_2	1.12	0.28	0.58~1.68	1.00

フェーズ1：接近・追尾



フェーズ2：並泳



フェーズ3：抱接・停止



フェーズ4：振動（放精・放卵）

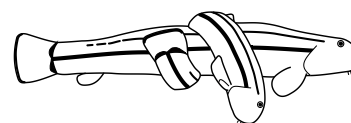


図3-1. オオガタスジシマドジョウとビワコガタスジシマドジョウの繁殖行動. フェーズ1, オスがメスに近づき, 追いかける; フェーズ2, オスがメスに体を添わせて泳ぐ; フェーズ3, オスがメスの背びれの後に巻き付き (抱接), 停止する; フェーズ4, オスがメスの背びれ付近で締め付けを強くし, メスが振動して産卵する.

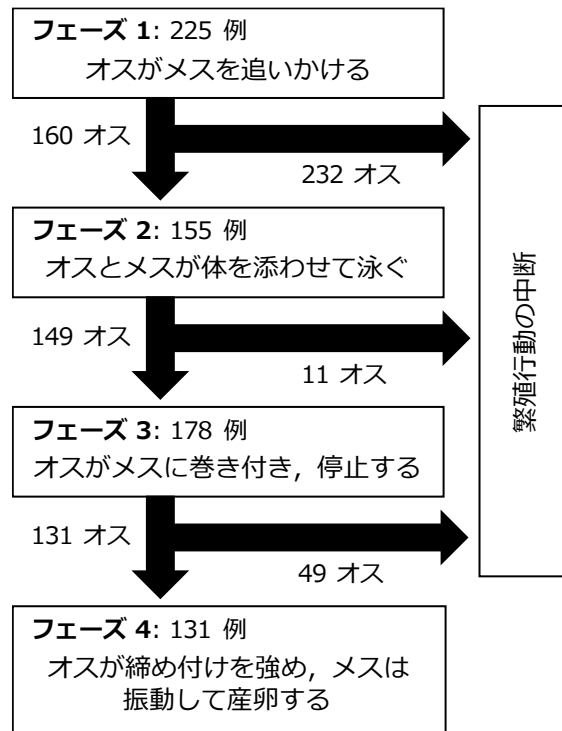


図 3-2. オオガタスジシマドジョウの繁殖行動のダイアグラム。矢印の横の数字はオスの個体数を示す。各ボックス内の数字は繁殖行動の観察例数を示す。1 回の観察例には複数のオスが繁殖行動に参加している場合があるため、各フェーズのオスの個体数と観察例数は必ずしも一致しない。また、繁殖行動の途中から観察した例があるため、あるフェーズの観察例数は後のフェーズの例数よりも少なくならない場合がある。繁殖行動の各フェーズの詳細は図 3-1. に示す。

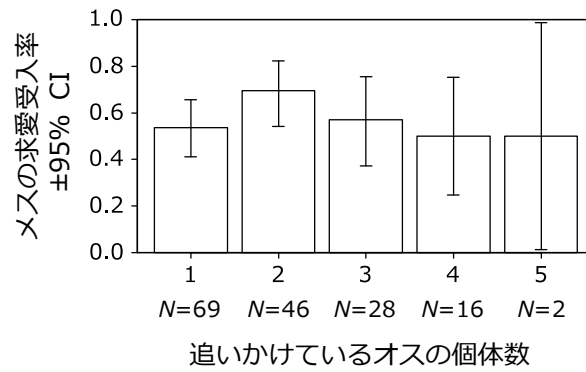


図 3-3. オオガタスジシマドジョウのメス 1 個体を追いかけているオオガタスジシマドジョウのオスの個体数ごとのメスの求愛受入率. エラーバーは二項分布に従った 95% 信頼区間を示す. N はサンプル数を示す.

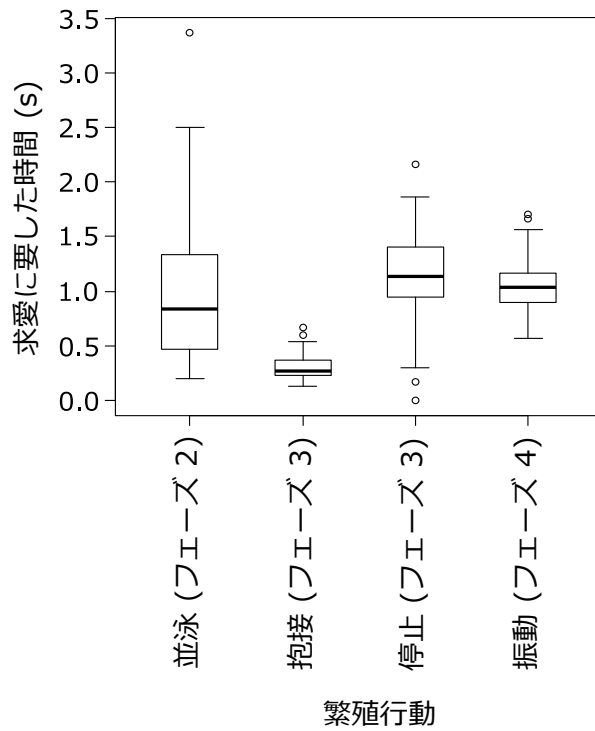


図 3-4. オオガタスジシマドジョウの繁殖行動の各フェーズに要した時間. 括弧内のフェーズは図 3-1 に対応する. ただし, フェーズ 3 は二つのサブフェーズに分けた (抱接と停止). 箱の両端は第 1 四分位点から第 3 四分位点の範囲 (IQR) を示す. 太線は中央値を示す. ひげは IQR の 1.5 倍以内の最大値と最小値を示す. プロットは外れ値を示す.

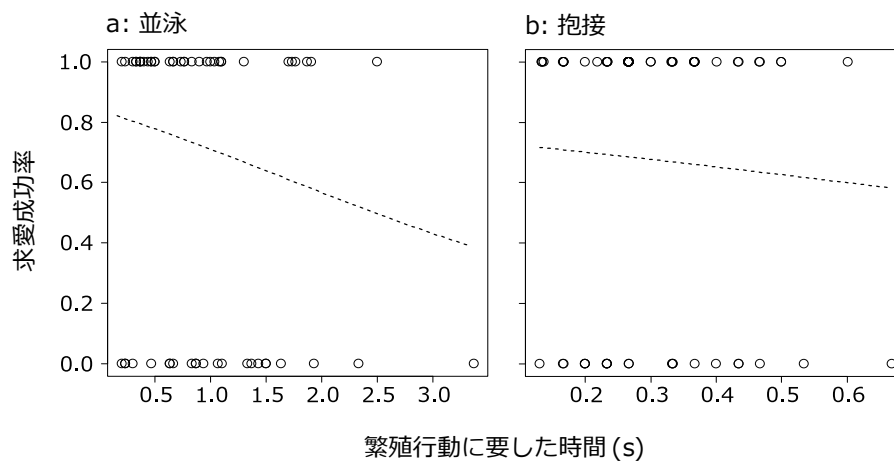


図 3-5. オオガタスジシマドジョウのオスがフェーズ 2 の並泳に要した時間と求愛成功率(a) およびフェーズ 3 の抱接に要した時間と求愛成功率の関係 (b). 繁殖行動の詳細は図 3-1 に示す. 点線は GLM により推定されたロジスティクス回帰曲線を示す.



図3-6. 抱接行動（フェーズ 1; 図3-1）時のオオガタスジシマドジョウのペア。左のパネルはオスがメスに巻き付いた（抱接した）状態を示す。オスの左胸ビレ（円の中）がメスの腹部の底面に充てられている。右のパネルはペアの状態を模式的に示している。メスの後ろに隠れているオスの体は点線で示した。

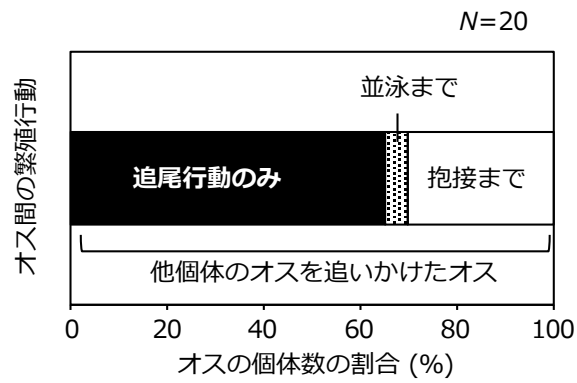


図 3-7. オオガタスジシマドジョウのオス間の求愛において、繁殖行動の各段階に移行したケースの割合。黒色のバー、ドットのバー、白色のバーはそれぞれ追尾、並泳、抱接まで繁殖行動が進んだケースを示す。各繁殖行動の詳細は図 3-1 に示す。N はサンプル数を示す。

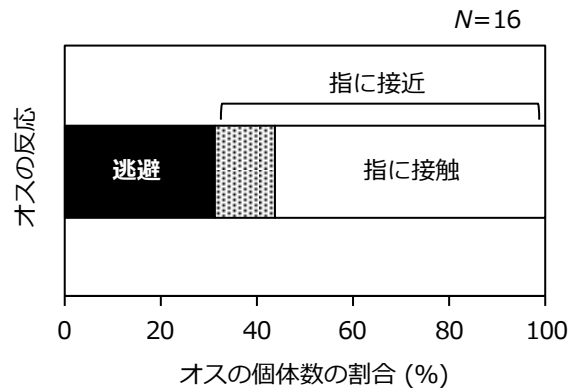


図 3-8. 振動する人間の指に対するオオガタスジシマドジョウのオスの反応の割合. 黒色のバーはオスが指から逃げた例を示す. ドットのバーはオスが指に接近したが接触しなかった例を示す. 白色のバーは指に接近し, 接触した例を示す. N はサンプル数を示す.

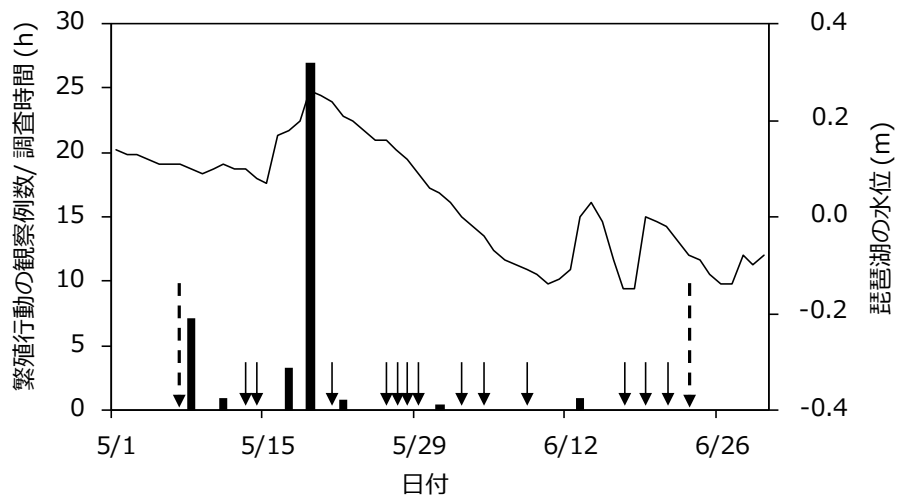


図 3-9. オオガタスジシマドジョウの繁殖行動の観察例数（黒いバー）と 5 月から 6 月の琵琶湖の水位の変化（実線）. 点線の矢印は調査地に入水した日（左）と調査地から落水した日（右）を示す. 実線の矢印は繁殖行動が観察されなかった調査日を示す.

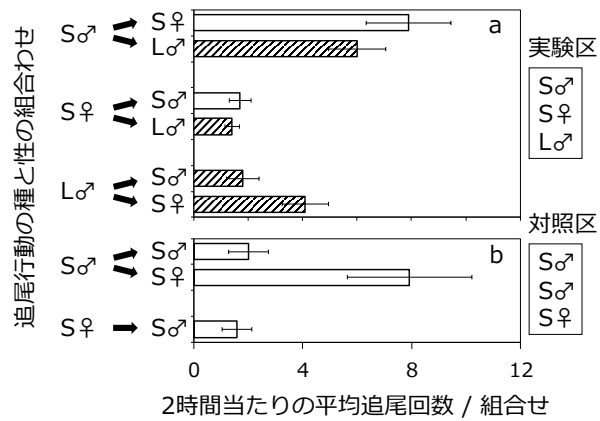


図 3-10. 野外ケージ内におけるピワコガタスジシマドジョウ (S) に雌雄およびオオガタスジシマドジョウ (L) のオスの 2 時間当たりの平均追尾回数. 矢印は追尾行動の組み合わせを示す. 上のパネル (a) は実験区の結果を, 下のパネル (b) は対照区の結果を示す. 右端の囲いの中は, それぞれのケージ内に入れられた種と性を示す. 実験区の追尾行動の組み合わせは 1 である. 一方, 対照区ではピワコガタスジシマドジョウのオスが 2 個体存在するため, 追尾行動の組み合わせは 2 となる. エラーバーは標準誤差を示す.

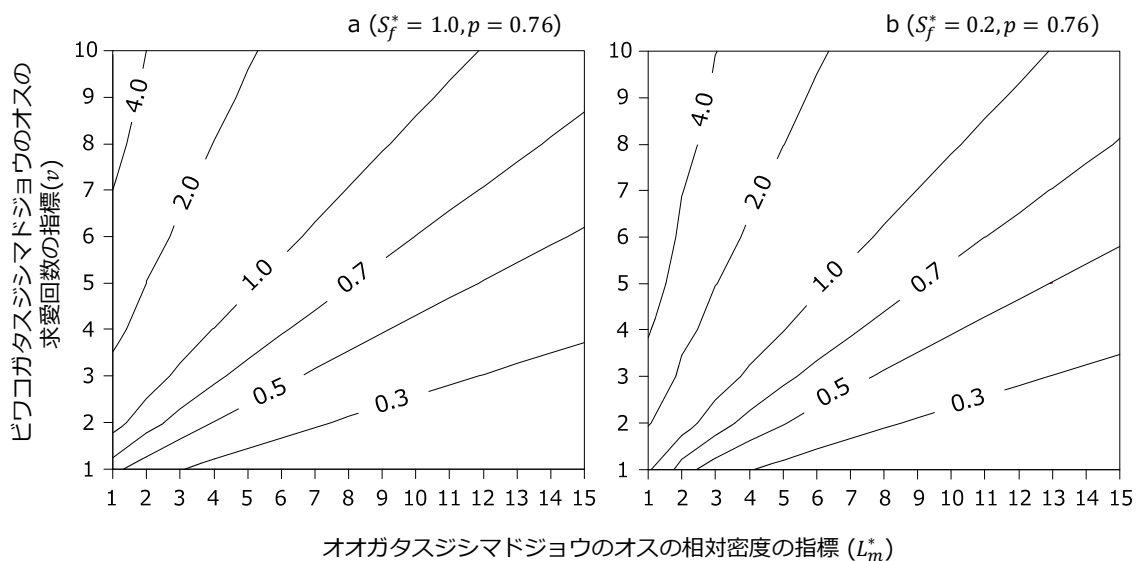


図 3-11. ビワコガタスジシマドジョウのオスがオオガタスジシマドジョウのオスに誤って求愛した場合の、ビワコガタスジシマドジョウのメスが同種のオスから受ける求愛機会の等高線図。求愛機会が 1.0 未満の場合に、ビワコガタスジシマドジョウのメスの適応度が低下する。ビワコガタスジシマドジョウのオスの求愛回数の指標である v は、同種のメスの最大産卵回数の何倍の求愛を行うかを示す。繁殖集団内におけるオオガタスジシマドジョウのオスの相対密度の指標である L_m^* は、オオガタスジシマドジョウのオスがビワコガタスジシマドジョウのオスの何倍存在するかを示す。ビワコガタスジシマドジョウのオスがオオガタスジシマドジョウのオスを同種のメスと間違える確率 (p) は 0.76 とした (結果を参照)。ビワコガタスジシマドジョウのメスが同種のオスの何倍存在するかは S_f^* で示される。左のパネル (a) は、ビワコガタスジシマドジョウのメスの個体数がオスと同じであると ($S_f^* = 1.0$) 仮定した場合の結果を示す。右のパネル (b) は、2020 年の野外観察で記録されたビワコガタスジシマドジョウのオスとメスの個体数から計算された値 ($S_f^* = 0.2$) を数理モデルに当てはめた場合の結果を示す。

第4章 近縁種のいない地域におけるビワコガタスジシマドジョウの繁殖生態

4.1. はじめに

種内および種間の相互作用の結果によりある生物の実現ニッチが制限されることは、現代生態学の出発点ともいえるアイデアである。特に、ニッチを共有しやすい近縁種間の相互作用が、生物の分布やアバンダンスを決定する要因として注目されてきた (e.g. Connell, 1961; Taniguchi and Nakano, 2000)。このような種間相互作用の1つである繁殖干渉は、種間排除を通じて生息場所や繁殖場所の分割をもたらす場合がある (Takakura and Fujii, 2010; Noriyuki et al., 2012; Kitano et al., 2018)。そのため、繁殖干渉が繁殖場所利用に与える影響を明らかにすることは、特定の種の実現ニッチの予測を可能にするため、特に希少種の保全や有害生物の管理にとって重要である。

しかし、繁殖干渉の影響は、希少種のハビタット調査などでは、見落とされやすいだろう。繁殖干渉など近縁種間の相互作用が繁殖場所利用などの生活史特性 (形質) に与える影響を直接的に検出するためには、少なくとも、近縁種と同所的に生息する個体群と近縁種不在の (単独の) 個体群の両方についての調査が必要である。しかし、すでに分布域が狭くなっている希少種では、近縁種と同所的に生息する個体群と単独の個体群のどちらか一方でしかハビタット調査ができない場合がある (e.g. トウカイコガタスジシマドジョウ: 河村ほか, 2015、スイゲンゼニタナゴ: 中田ほか, 2017)。つまり、希少種のハビタットの調査は、近縁種間の相互作用が検出されない方法で行われやすく、そのために現在観察される限定されたニッチ利用をもたらしている要因を見落とすことになりやすい。これは、希少種の保全を考える上で問題となる。この問題を解決するために、各調査対象種について、近縁種の有無の条件が異なる地域での繁殖場所利用の知見を積み重ねる必要がある。

琵琶湖固有の希少淡水魚であるコガタは、近縁種のオオガタとの繁殖干渉によって、繁殖場所が制限される可能性が示唆されている。かつて、コガタとオオガタはそれぞれ水田と水路で繁殖を行い、空間的な繁殖場所の分割が生じていたことが報告されている (斉藤・松田, 1990)。一方で、現在ではコガタの繁殖地は局限されており、主要な繁殖地では両種が同所的に繁殖を行っている可能性が示唆されている (中野ほか, 2015)。また、第3章では、両種間に性的な種間相互作用が生じていることを示した。これらの知見は、オオガタからの繁殖干渉がコガタの繁殖生態に影響を与えていることを示唆する。繁殖干渉が繁殖場所利用などの生活史特性 (形質) に与える影響を直接的に検出するためには、少なくとも、近縁種と同所的に生息する個体群と単独の個体群についての調査が必要である。この2つの個体群でコガタの実現ニッチが異なっていれば、近縁種との種間相互作用によってコガタの実現ニッチが変化しうることを支持する知見となる。しかし、オオガタの存在しない条件でのコガタの繁殖生態を報告した研究はない。コガタの単独域での繁殖生態を明らかにできれば、本種の保全を目指した工事や再導入にとって重要な知見を得られると期待される。

そこで、本研究では、オオガタが出現しない排水路と水田を調査地とし、コガタ単独域の

繁殖生態を明らかにした。具体的には、成魚、卵、稚魚について、出現場所と出現時期を調査することで、コガタがいつどこで繁殖しているかを示した。また、得られた知見から、オオガタからの繁殖干渉がコガタの繁殖生態に与える影響を議論した。

4.2. 材料と方法

4.2.1. 調査地

調査地は滋賀県高島市の琵琶湖岸域にある約 300 m の排水路（図 4-1, C1~C4, CB1）と魚類が排水路から遡上可能な水田（図 4-1, PA1）とした。排水路は下流から上流にかけて、おおよそ等間隔に 4 つの調査地点（C1~C4）を設けた。加えて、排水路と琵琶湖の接続部にある集水柵（CB1）も調査地点とした。これらの排水路と集水柵は、コンクリートで底面と側面を舗装されていたが、底面には泥や礫が堆積していた。また、少なくとも調査期間中には、排水路内に植物はほとんど生育していなかった。水田 PA1 は、調査を行った排水路に隣接する水田のうち、魚類が遡上可能な唯一の水田であった。ただし、この水田の構造上、排水は隣接する畔の一部の土を排除することによって行われ、この排水時にのみ排水路から魚類が遡上できると考えられた。また、水田への用水は琵琶湖からのポンプによる取水によって行われていた。

4.2.2. 野外調査

排水路と集水柵の各調査地点において、2020 年の 6 月から 7 月の間、および 2021 年 5 月から 7 月の間、1 週間に 1 度の頻度で、タモ網（38×38 cm, 目合い 1 mm）によるすくい取り調査を行った。各調査日において、1 地点につき約 1 m の範囲を 15 回すくい取ることで採捕されたコガタまたはオオガタの成魚、卵、稚魚の個体数を記録した。成魚の性別は胸鰭の形態に基づいて識別した（Nakajima, 2012）。採捕した成魚は種同定と性の識別、標準体長の測定（最小単位 1 mm）を行ったのちに放流した。採捕した成魚のメスについて、腹部の膨らみから抱卵の有無（0 or 1）を記録した。スジシマドジョウ類のメスの腹部は、繁殖期に成熟卵によって明確に膨らみ、オスとの識別が簡単になる（中島, 2017a）。そのため、メスの抱卵の有無は、腹部がオスよりも膨らんでいるかを基準に識別した。採捕した稚魚は、種同定のために 99%エタノール標本として滋賀県立大学に持ち帰り、標準体長を計測したのちに、multiplex PCR による種同定（第 2 章を参照）を行った。

また、水田 PA1 で、2021 年の 5 月から 6 月の間、任意の日（表 4-1）の 23 時から 26 時に水田を 1 周して夜間観察を行い、水田内に水があるかどうかと魚類が遡上可能かどうか、および水田内で発見したコガタ成魚の個体数を記録した。水田の排水口の水深が 5 mm 以上の場合に、水田内に水があると判断した。水田内に水がある場合、稚魚ネット（12.8×15.2 cm, AQ-18; 株式会社マルカン, 大阪市）を使って約 1 m の範囲を 10 回すくい取り、卵と稚魚の個体数を記録した。また、水田でスジシマドジョウ類の稚魚が発見できた場合、稚魚ネット

を使ってすくい取った。得られた稚魚は、99%エタノール標本とし、上述の稚魚と同様に、標準体長の測定と種同定を行った。

4.2.3. 環境要因の測定

2021年の野外調査を行ったのと同じ日に、排水路とマスの各調査地点において環境条件（水温、水深、泥深）を測定した。水温の測定には、デジタル温度計（SK-250WP II-N; 株式会社佐藤計量器製作所, 千代田区）を使用し、排水路の底から約3 cmの水温を記録した。水深と泥深の計測には、折尺（78605; シンワ測定株式会社, 三条市）を用いた。各月の水温、水深、泥深の平均を計算し、後述の解析に使用した。また、2021年の各野外調査日に、各調査地点の主要な堆積物を目視で識別し、底質を記録した。加えて、各調査月の下旬に調査地点ごとの流速を測定した。流速は電磁流速計（VE30/VET-200-10PIII; 株式会社ケネック, 昭島市）を用いて10秒間の計測を行い、平均値（cm/s）を記録した。さらに、水路幅を最初の調査日に測定した。

4.2.4. 統計解析

成魚の体長頻度分布から年級群数を推定した（第2章を参照）。成魚の性ごとの標準体長の分布を、異なる正規分布の数（コホート数, $k=1\sim 4$ ）を持つ混合正規分布モデルにそれぞれ当てはめた。各モデルへの当てはめで得られたAIC（赤池の情報量基準）の値を比較し、最も小さいAIC値を伴うモデルをベストモデルとして選択した。

各月に排水路および集水柵で採捕されたコガタの成魚の採捕個体数と排水路の環境要因の関係について、ポアソン分布を仮定した一般化線形混合モデル（GLMM）を用いて解析した。環境要因には、各月の平均水温と平均水深、平均泥深、平均流速を含めた。水路幅と底質はC1～C4の各地点でほとんど変わらなかったため、モデルには含めなかった（表4-3）。成魚の採捕個体数を目的変数、環境要因を説明変数、調査月をランダム効果とした。また、各月の調査回数をオフセット項としてモデルに組み込んだ。この解析にはR（ver. 4.0.5）のglmmML packageを使用した。

4.3. 結果

4.3.1. 排水路での時空間的動態

2020年と2021年のすくい取り調査を通じて、コガタのオスとメスはそれぞれ89個体と155個体が採捕された。また、その間オオガタの成魚とシマドジョウ属の卵は採捕されなかった。2021年5月から6月上旬の間、コガタの成魚はオスとメスを合わせて10個体以上採捕された（図4-2）。一方で、6月の中旬以降はコガタの成魚の個体数は減少し、7月の下旬には1個体も採捕されなくなった。6月から7月にかけて、コガタの成魚の個体数が減少する傾向は2020年と2021年ともに同様であった。さらに、両年ともコガタの稚魚は6月の

中旬に排水路に出現し、7月の中旬以降に採捕されなくなった(図4-3)。コガタのオスとメス、および稚魚はいずれも排水路のC2で最も多く採捕された(図4-4)。コガタの稚魚は、C2の次に集水榭(CB1)で多く採捕された。抱卵したコガタのメスは5月に最も多く、以降減少した(図4-5)。

コガタのオスとメスの最大-最小の標準体長は、それぞれ42-61 mmと50-81 mmであった(図4-6)。モデル選択の結果、オスとメスはそれぞれ $k=2$ と $k=3$ のモデルが選択された(表4-2)。オスのベストモデルで推定された2つのコホートの平均値は、それぞれ45.0 mmと50.8 mmであった。メスのベストモデルで推定された3つのコホートの平均値は、それぞれ57.0 mm、70.8 mm、79.2 mmであった。

コガタの稚魚は6月下旬から7月上旬にかけて、標準体長20 mm程度に成長した(図4-7)。

4.3.2. 水田での夜間観察

水田PA1における夜間観察の結果、コガタのオスとメスはそれぞれ12個体と2個体が2021年5月25日に発見された(表4-1)。また、それ以外の調査日にはコガタの成魚は発見されなかった。稚魚ネットを使用した10回のすくい取りでは、コガタの成魚、卵、稚魚は採捕されなかった。一方、稚魚ネットを使用した見つけ採りでは、コガタの稚魚は2021年6月10日にのみ14個体が採捕された。見つけ採りで採捕した稚魚の平均体長は約10.3 mmであった。6月9日にもシマドジョウ属の稚魚が観察されたが、採捕できなかったため、種判別および個体数の記録はできなかった。2021年5月中旬から下旬(5月17日、25日、27日)に調査を行った際、畦の土が除去されており、魚類が排水路から水田に遡上できる状態であった。水田内に水があったのは、2021年5月中旬から6月中旬であった。ただし、2021年5月17日には水田内に水があったものの、18日には水田内に水が無かった。連続して水田内に水があったと考えられる調査日は、2021年5月25日から6月10日の間であった。

4.3.3. 環境要因が成魚の存在量に与える影響

水路幅は排水路間でほとんど違いが無かった(表4-3)。また、排水路の底質は、泥と砂礫であった。集水榭(CB1)の底質は泥であった。環境要因がコガタの成魚の採捕個体数に与える影響を解析した結果、平均水温、平均水深、平均泥深は有意なパラメータとして推定されなかったが、平均流速は有意な正の効果を与えると推定された(表4-4)。

4.4. 考察

本研究のシマドジョウ類を対象にした調査において、コガタの成魚と稚魚のみが採捕され、オオガタは採捕されなかった。そのため、調査した排水路と水田には、オオガタは全く存在しないか、またはほとんど存在しない場所であると考えられた。以下の考察では、本章の調査地をコガタの単独区とし議論を進める。

4.4.1 ビワコガタスジシマドジョウ単独域での繁殖生態

本研究は、排水路と水田におけるコガタの成魚と稚魚について、その動態と空間分布を示した。排水路におけるコガタの成魚は5月から6月上旬に多く、稚魚は6月中旬から7月上旬に多かった。また、6月9日の排水路では稚魚は採集されなかったが、6月10日には水田で体長の小さい稚魚が採集された。2021年において、魚類が水田に遡上可能になったのが5月25日ごろであったことを考えると、コガタは水田で5月下旬から6月上旬の約1週間の期間に産卵したと考えられる。斉藤・松田(1990)はコガタが6~7月に産卵すると記述しており、本研究の結果と一部異なる。これは、水田への引水時期の違いに起因する可能性がある。しかし、先行研究での水田の管理についての情報がないため、比較することはできない。

本種は、繁殖に適した状況が現れたときに集中して産卵するのだろう。コガタの繁殖期は5~7月(中島・内山,2017)、または6~7月(斉藤・松田,1990)と記されている。しかし、本研究の結果では約1週間の期間に集中して産卵したことが示された。水田が存在する以前には、本種が産卵する一時的水域は、降雨や河川の氾濫によって出現したと考えられる。そのため、本種が一時的水域で繁殖可能になるタイミングや回数は予測できない。出現回数予測ができない繁殖地を利用する場合、短期間に集中して産卵するという繁殖生態は適応的になるかもしれない。その結果、コガタという種を単位とする過去の記述(中島・内山,2017; 斉藤・松田,1990)より、個体群を単位として行った本研究では繁殖期がより短くなったのだろう。

一方、コガタと同様に水田でも産卵を行うフナ類 *Carassius* spp.やナマズでは、個体群単位で見ても、2ヶ月から3か月程度の長い期間に産卵することが報告されている(金澤,1998; 舟尾・沢田,2013)。これは、フナ類やナマズが水田だけでなく、水路でも繁殖できる(金澤,1998; 舟尾・沢田,2013)ことに起因するのかもしれない。一時的水域以外にも、恒久的な水域である水路などで産卵できる場合、一時的水域の出現に合わせてすべての繁殖努力を投資しない方が適応的となる可能性がある。逆に言えば、コガタは水路で繁殖できないゆえに、一時的水域で短期間に集中して産卵している可能性があるといえる。

コガタの成魚は、魚類が遡上可能な水田と接続する排水路の調査地点(C2)で最も多く採捕された。これは、水田で繁殖しようとした成魚が集まった結果かもしれない。しかし、排水路から水田への遡上が可能であった期間は約1週間であり、それ以外の時期は水田から排水路へはほとんど水が流されていなかった。また、遡上可能な水田以外の水田からも、排水用のパイプを通じて、水田の水が排水路C1~C4に流されている。この状況で、コガタが遡上可能な水田を識別し、その付近に集合した至近メカニズムは謎である。

コガタの稚魚は集水榭(CB1)と排水路のC2で多くの個体が採捕された。このうち、排水路のC2の稚魚については、水田からの流下稚魚が排水路内で成長を続けていたものだろう。一方、集水榭の稚魚については、C2から移動し、流速の小さい集水榭で成長を続け

ていた個体かもしれない。また、コガタの稚魚は6月中旬から7月上旬に20 mm程度に成長していた。コガタの稚魚の採捕個体数が7月中旬以上に少なくなることを考えると、コガタは水田や水路で20 mm程度に成長したのちに、琵琶湖へ移動すると考えられた。

2021年のコガタのメスの抱卵個体数は5月に最も多く、7月に最も少なくなった。これは、繁殖を終えた成魚が琵琶湖に移動するか死亡したためであろう。一方で、水田に遡上できる期間を過ぎた6月にも多くの抱卵個体が存在した。2021年のコガタのメスの成魚の採捕個体数は、6月中旬以降に10個体以下となった。また2021年6月17日の調査では、排水路内で標準体長10 mmの小さな稚魚が4個体採捕されている。これらの事実から、2021年6月に抱卵していたメスは6月上旬に水路内で産卵していた可能性がある。しかし、水田に遡上できなかったメスが、繁殖を諦め琵琶湖に移動した可能性を否定することはできないため、この議論にはさらなる調査が必要になる。なお、本研究で調査した排水路には、C2とC3の間に暗渠があり、流れが弱く、浅い水域が形成されている。この暗渠内を調査することは難しいが、水田のように浅く流れの弱い環境の暗渠はコガタの排水路内での繁殖地として機能している可能性がある。

コガタのオスとメスの最小最大の標準体長は43–62 mmと50–81 mmであった。また、標準体長の頻度分布から推定された混合正規分布は、オスとメスでそれぞれ二峰分布と三峰分布であった。この峰数は、繁殖集団における年級群数と考えられる (Carlson et al., 2011; Frost, 1945)。そのため、本研究で扱った繁殖集団について、コガタのオスは2つの年級群を、メスは3つの年級群を持つと考えられた。コガタの姉妹種であるサンヨウコガタスジシマドジョウは、環境の悪化などにより産卵できなくなると大型化し、しだいに個体群が消滅することが報告されている (斉藤, 2005)。本研究で推定された年級群数と、繁殖に失敗しているコガタの繁殖集団における年級群数を比較することで、サンヨウコガタスジシマドジョウで報告された大型化の現象が、コガタにも生じるのかを明らかにできるだろう。ただし、オスで推定された2つの正規分布の平均値は、それぞれ45.0 mmと50.8 mmと近接しており、この二つの正規分布が異なる年級群を反映しているとは考えにくい。そのため、実際には繁殖集団のオスは単一の年級群で構成されている可能性がある。

コガタの成魚は流速の大きい地点で多く出現することがGLMMを用いた解析から予想された。しかし、コガタを含めたコガタスジシマドジョウ種群 *Cobitis minamorii* species complexの全5種は、いずれも水田、水路、ワンドなど流れの弱い環境で繁殖する (中島・内山, 2017)。そのため、繁殖期のコガタの成魚が流速の大きい環境を好むとは考えにくい。実際に、コガタの成魚が最も多く採捕された調査地点 (C2) よりも流速の大きい環境 (例5月と6月のC3, 7月のC1) はあったが、コガタの成魚が移動することはなかった。一方で、本調査地の平均流速が10 cm/s以下の地点は集水柵 (CB1) と排水路の上流端のみであった。これらの調査地点は水田に遡上できる調査地点 (C2) から遠く、コガタの成魚の個体数が少ない。以上の理由から、コガタの成魚が特定の調査地点 (C2) に多く分布した結果、流速の小さい水路端部でのコガタの成魚の個体数が少なくなったと考えられた。解析結果はこれを反映し

たものであり、本種が流速の大きな場所を好むわけではないと考えるのが妥当であろう。

4.2.1. 繁殖干渉がピワコガタスジシマドジョウの繁殖生態に与える影響

水田で採捕されたコガタの稚魚は、排水路で採集された稚魚よりも体長が小さく、採捕の時期も早かったことから、コガタは本章の調査地のうち水田で繁殖したことが明らかになった。この結果は、オオガタとコガタで繁殖地を分割していることを報告した斉藤・松田(1990)と同様であった。本章の調査地ではオオガタは採捕されず、コガタ単独で繁殖していたと考えられる。本研究の結果と過去の知見(斉藤・松田, 1990)を合わせて考えると、オオガタの有無にかかわらず、コガタは水田で産卵することが示唆される。本章の調査地において、コガタが水田を主に利用していた理由は、以下の3つの仮説それぞれで説明が可能である。そのため、オオガタとコガタが同所的に生息する地域とコガタが単独で生息する地域の繁殖生態について比較する際に、その解釈に慎重になる必要がある。

一つ目の仮説は、オオガタとの種間相互作用に関係なく、コガタが水田などの一時的水域を繁殖場所として利用し、適応した結果、それ以外の水域で繁殖する能力を持たないというものである。つまり、コガタの繁殖場所利用は進化の袋小路に陥っているという仮説である。この仮説は、コガタが水田以外の環境で繁殖した場合に反証される。本章の調査地以外でのコガタの繁殖生態や、コガタの近縁種の繁殖生態については、それぞれ第6章と第5章で説明するため、この議論は総合考察で行う。

二つ目の仮説は、オオガタからの繁殖干渉によって水路などで繁殖するコガタが非適応的な状態となり、その相互作用が進化的な時間スケールで生じた結果、両種で繁殖場所を分割した現在でも水田などの一時的水域でしか繁殖していないというものである。この仮説は、オオガタが存在しない場所でコガタの繁殖場所利用が拡大した場合に反証される。一見、本研究の結果は、この仮説でうまく説明できるように見える。しかし、この議論には、種間競争の影響を議論する際に過去に起こった競争(過去の競争の亡霊)を持ち出すことに対してConnell(1980)が批判したのと同様の問題がある。具体的には、過去に生じたオオガタとの相互作用によって、現在もコガタがその影響を受けていることを示す証拠が絶対に得られないことが問題となる。

三つ目の仮説は、この排水路がコガタを含むスジシマドジョウ類の繁殖場所として適していないため、コガタの繁殖集団にとって、水田以外で繁殖する選択肢がないというものである。この仮説は、本章の調査地においてオオガタが存在しなかったことも説明する。実際に、オオガタが繁殖する水路では、本章で調査した排水路よりも流速が遅く見える(森井, 私見)。オオガタやコガタ、およびコガタの近縁種について繁殖地での流速を、本調査地の流速と比較することでこの仮説は補強されるだろう。これら3つの仮説の妥当性については、各章を横断した議論が必要となるため、総合考察で議論を行う。

表 4-1. 2021 年の水田の夜間観察で発見したビワコガタスジシマドジョウの個体数と水田内の水の有無および水路から水田への遡上の可否. 水田の水深が 5 mm 以上の場合に水田内に水があると判断した. 調査した水田は図 4-1 に示す.

調査日	個体数			水田の状態	水路からの遡上
	オス	メス	稚魚		
5/8	1 ¹	-	-	水無し	不可
5/10	-	-	-	水無し	不可
5/11	-	-	-	水無し	不可
5/17	0	0	0	水有り	可
5/18	-	-	-	水無し	不可
5/19	-	-	-	水無し	不可
5/25	12	2	0	水有り	可
5/27	0	0	0	水有り	可
5/28	0	0	0	水有り	不可
6/1	0	0	0	水有り	不可
6/9	0	0	NA ²	水有り	不可
6/10	0	0	14	水有り	不可
6/15	-	-	-	水無し	不可

¹ 水田に水が無かったため、個体数の調査を行っていない.

² シマドジョウ属の稚魚を発見したが、採集して DNA 分析を行えなかったため、稚魚の個体数と種が不明であった.

表 4-2. 混合正規分布を仮定した各コホート数 ($k = 1-4$) 間のモデル選択の結果. 各推定は雌雄別のビワコガタスジシマドジョウの体長頻度分布をもとに行った. 4 つのモデルについて, k は (含まれる正規分布の数) を, AIC は赤池情報量基準を, Δ AIC は AIC が最小のモデルと比較した際の AIC の差を示す.

性					
オス			メス		
k	AIC	Δ AIC	k	AIC	Δ AIC
2	856.55	-	3	604.34	-
3	857.46	0.91	2	604.54	0.20
1	857.59	1.04	4	612.50	8.16
4	861.91	5.36	1	634.39	30.05

表 4-3. 2021 年の各調査地点における各月の環境条件. 各調査地点は図 4-1 に対応している.

調査地点	環境要因												水路幅(cm)	底質
	平均水温(°C)			平均水深(cm)			平均泥深(cm)			平均流速(cm/s)				
	5月	6月	7月	5月	6月	7月	5月	6月	7月	5月	6月	7月		
CB1	20.8	23.1	26.5	47.0	25.4	18.2	6.5	4.1	8.5	0.3	2.1	3.6	250	泥
C1	21.6	25.1	26.1	33.3	14.4	17.6	5.3	4.4	4.2	17.8	13.3	31.5	60	泥、砂礫
C2	21.8	24.9	26.1	14.0	10.3	14.6	5.0	4.8	6.0	24.4	20	25.7	60	泥、砂礫
C3	21.7	25.2	26.2	7.5	6.5	7.7	5.3	3.7	4.1	34.4	25.2	10.7	55	泥、砂礫
C4	20.8	25.8	25.6	17.0	12.0	10.8	6.8	5.8	7.4	24.2	7.1	4.2	55	泥、砂礫

表 4-4. ビワコガタスジシマドジョウの成魚の採捕個体数に対して環境要因の与える影響.
 各環境要因は平均水温, 平均水深, 平均水深, 平均泥深, 平均流速である. 係数は最尤法によって推定された各パラメータの平均値, SE は標準誤差を示す. P は係数の有意確率 (Wald test) を示す.

	係数	SE	P
切片	-6.59	5.31	0.22
水温	0.26	0.20	0.21
水深	0.0058	0.015	0.69
泥深	0.035	0.11	0.76
流速	0.056	0.016	< 0.001

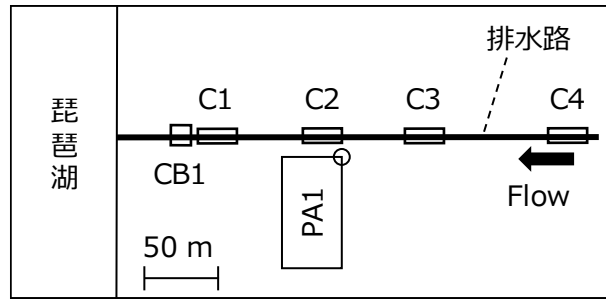


図 4-1. 各調査地点の位置関係・接続性を模式的に示した位相図。保全のため詳細な位置は示さない。太線は排水路を示す。C1～C4 は排水路内の各調査地点を示す。CB1 は調査した集水柵を示す。PA1 は調査した水田を示す。この水田は調査した排水路から魚類が遡上可能な唯一の水田であった。サークルは魚類が遡上可能な排水口の位置を示す。

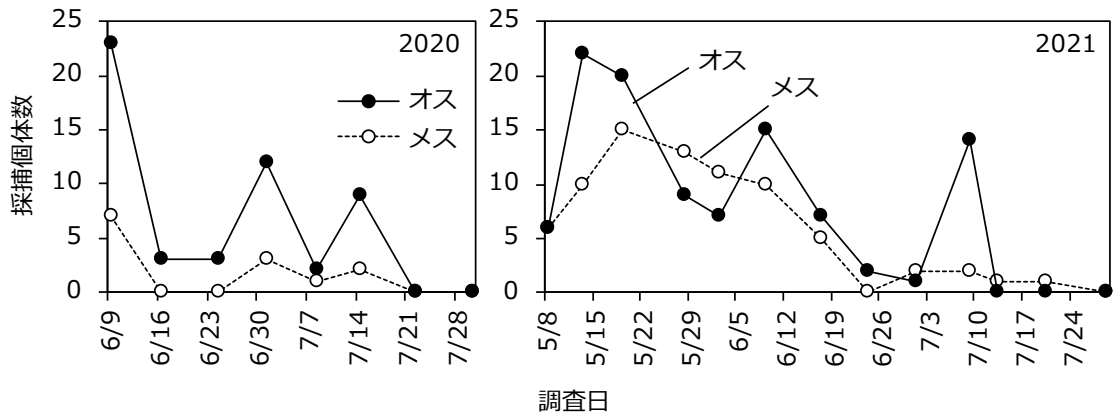


図 4-2. 2020 年と 2021 年のビワコガタスジシマドジョウの雌雄別の成魚の採捕個体数. 個体数は水路と集水柵でのすくい取り調査で採捕された個体数を合計したものである. 実線と点線はそれぞれオスとメスの個体数を示す.

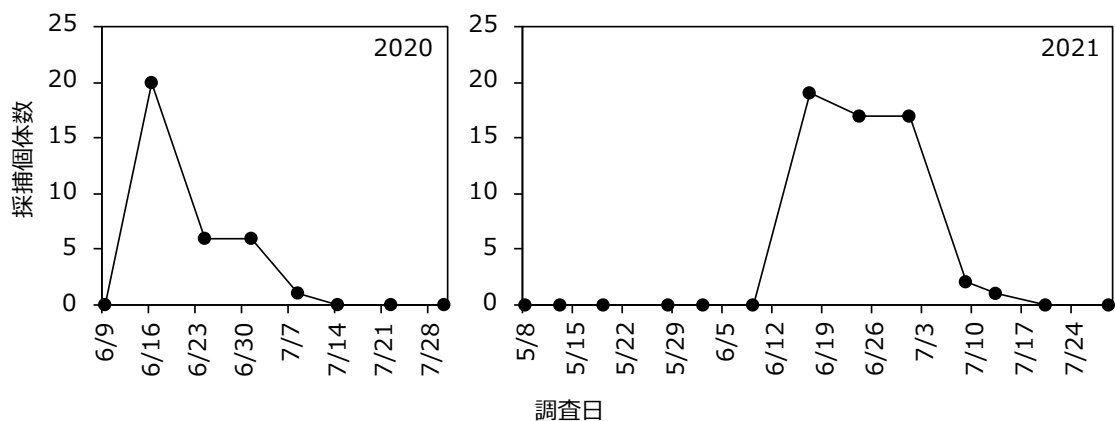


図 4-3. 2020 年と 2021 年のビワコガタスジシマドジョウの稚魚の採捕個体数. 個体数は水路と集水桝でのすくい取り調査で採捕された個体数を合計したものである.

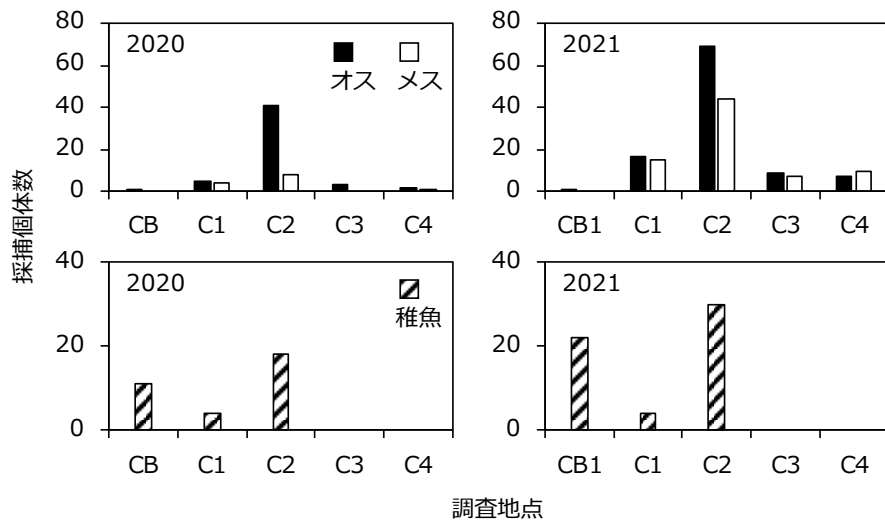


図 4-4. 各調査地点におけるビワコガタスジシマドジョウの採捕個体数. 左の 2 つのパネルは 2020 年の, 右の 2 つのパネルは 2021 年の結果を示す. 上の 2 つのパネルの黒色のバーと白色のバーはそれぞれオスとメスの成魚の採捕個体数を示す. 下の 2 つのパネルの斜線のバーは稚魚の採捕個体数を示す. 各調査地点の詳細は図 4-1 に示す.

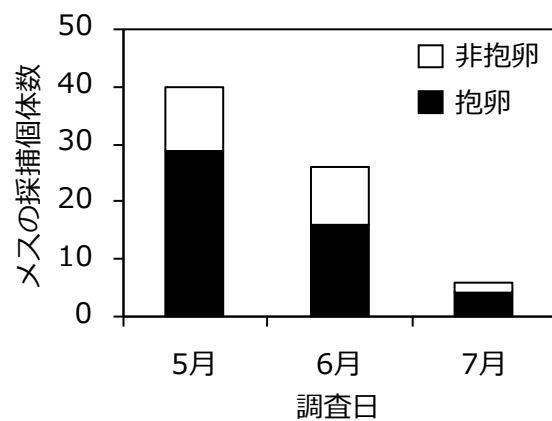


図 4-5. 2021 年の各調査月のメスの採捕個体数. 白色のバーと黒色のバーはそれぞれ非抱卵個体と抱卵個体を示す.

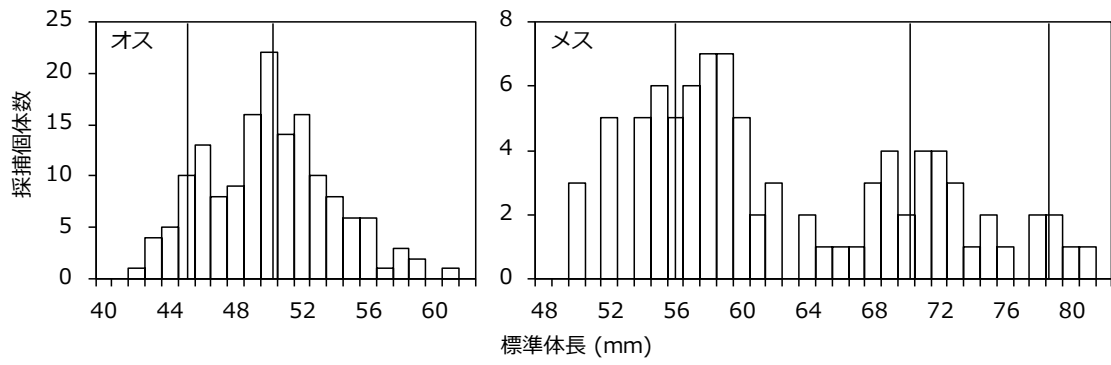


図 4-6. ビワコガタスジシマドジョウの雌雄別の体長頻度分布. 垂直の実線は推定されたコホートの平均値を示す.

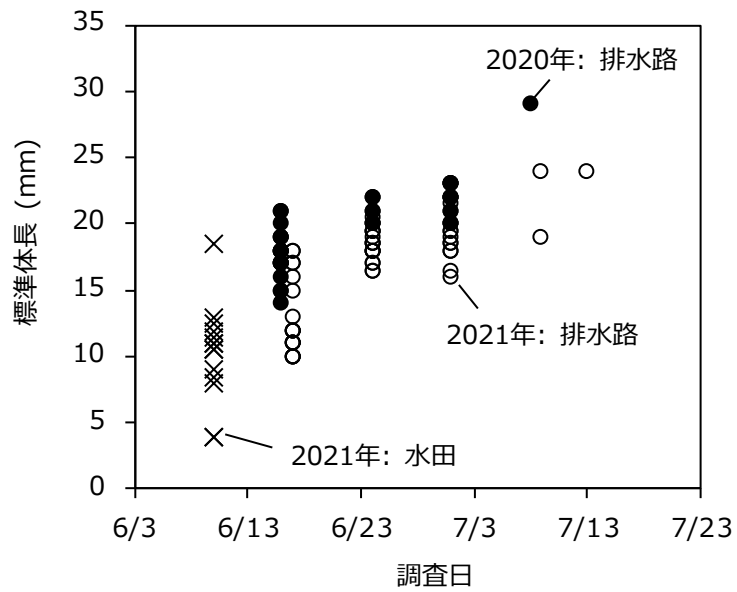


図 4-7. 5 月から 7 月のビワコガタスジシマドジョウの稚魚の体長の変化. 黒色のサークルは 2020 年に排水路で採捕された稚魚を, 白色のサークルは 2021 年に排水路で採捕された稚魚を, バツ印は 2021 年の水田で採捕された稚魚を示す.

第5章 ビワコガタスジシマドジョウの姉妹亜種サンヨウコガタスジシマドジョウの繁殖生態

5.1. はじめに

特定の分類群や機能群における種間比較は、進化の傾向や生活史特性（形質）の一般性などを理解する上で、重要な役割を果たしてきた（Davies et al., 2015）。例えば、カモメ類を対象とした比較研究では、捕食圧による繁殖形質の進化について示した（Cullen, 1957）。霊長類を対象とした比較研究では、配偶システムの違いによる精巣のサイズの進化を示した（Harcoert et al., 1981）。これらの比較研究は、対象とした分類群だけでなく、幅広い生物に適用可能な仮説を提供した点や、進化的な時間スケールで生じる現象のため直接的に実験することが不可能な仮説の検証を可能にした点で、行動生態学を中心に大きな成果を挙げた（Davis et al., 2015）。

比較研究を通じて、特定の分類群内に働くルールを発見するためには、比較したい形質について、各種のパターンを記述することが必要となる。例えば、体サイズ（体重）が食物と社会構造に大きな影響を与えていることを見いだした比較研究では、アフリカの有蹄類 74 種についての生活史特性（形質）を照らし合わせている（Jarman, 1974）。このような比較研究の実現において、各種の生態的特徴のパターンを把握することは必要不可欠である。そのパターンから、異なる種で似た形質が検出された場合や、一貫した傾向がみられた場合に、現象の一般性について説得力のある議論が可能になるだろう。

コイ目ドジョウ科シマドジョウ属の純淡水魚であり、コガタと遺伝的に近縁な姉妹亜種であるサンヨウコガタスジシマドジョウ（以下、サンヨウ）とチュウガタスジシマドジョウ（チュウガタ）が同所的に生息する場合に、サンヨウは水田で、チュウガタは水路で繁殖すること、つまり繁殖場所の分割が生じることが知られている（Saitoh, 1990）。この繁殖場所の分割と類似した現象は、コガタとオオガタにおいても知られている（斉藤・松田, 1990）。一方、サンヨウと同じくコガタの亜種であり、近縁なスジシマドジョウ種群と異所的に分布しているトウカイコガタスジシマドジョウは、繁殖に水田を積極的に利用する可能性があるものの（皆川ほか, 2013）、水田に遡上できない水路内でも繁殖が可能である（河村ほか, 2015）。これらの知見は、スジシマドジョウ種群において、近縁種の存在がコガタ種群の繁殖場所利用を制限していることを示唆している。そのため、スジシマドジョウ種群の種間比較は、近縁種間の相互作用が繁殖場所に与える影響を明らかにするうえで重要な知見を与えうる。この比較を可能にするためには、それぞれの種について、基礎的な繁殖生態の知見を集める必要がある。

第3章で示したようなコガタとオオガタ間の性的な種間相互作用がサンヨウとチュウガタの間にも生じていた場合、繁殖干渉によって本種群の繁殖場所の分割が引き起こされる可能性がある。もし、繁殖干渉を含むチュウガタからサンヨウへの種間相互作用が繁殖場所利用を制限しているのであれば、サンヨウ単独の繁殖地での繁殖場所利用は拡大する可能

性がある。そのため、チュウガタが存在しない地域でのサンヨウの繁殖生態を明らかにすることは、この仮説を検証する上で重要な知見をもたらす。また、絶滅危惧 IA 類 (CR) に指定される (環境省 2015) サンヨウは、その衰退要因として水田などの一時的な水域にサンヨウが移動できなくなったことが指摘されている (斉藤, 1993; 斉藤, 2005)。この指摘は、サンヨウとその近縁種であるチュウガタが同所的に生息している地域で両種の繁殖生態を調査した過去の研究 (Saitoh, 1990) をもとに、サンヨウが水田や湿地でしか繁殖できないことを根拠としている。一方で、サンヨウ単独域での繁殖生態に関する研究は見当たらない。もし、サンヨウ単独域で繁殖場所が変化する場合、その繁殖生態の知見は、本種の保全にとっても有意義なものになるだろう。

そこで、本研究では、近縁種チュウガタのいない地域におけるサンヨウの繁殖生態を調査した。具体的には、成魚の繁殖時期と出現場所、稚魚および卵の出現場所を調査することで、サンヨウがいつどこで繁殖しているかを明らかにした。また、本研究で得られた繁殖生態の知見と、過去の知見を照らし合わせ、本種の繁殖場所利用を決定する要因について議論した。

5.2. 材料と方法

5.2.1. 調査地

岡山県岡山市の吉井川水系の水路と水路に隣接する水田 (図 5-1) を調査地とした。本章の調査地はチュウガタが存在せず、サンヨウが単独で繁殖している地域である (市川憲平, 私信)。水路は側面と底面をコンクリートで舗装されているが、底面には泥や砂利が存在した。また、水路内に植物はほとんど存在しなかった。本章の調査地では、灌漑期の 6 月から 7 月に、堰板を用いて水路の水位を水田と同じ高さに調整していた。そのため、灌漑期の間、魚類は水路から水田に移動できた。2018 年 6 月 27 日と 28 日に本章の調査地で稲作を行う農家を対象に行った聞き取り調査によると、水田への灌漑は、6 月 25 日ごろに開始された。なお、調査地の詳細な情報は保全上の観点から示さない。

5.2.2. 野外調査

水路でのすくい取り調査は 2018 年 5 月 28 日と 29 日、6 月 27 日と 28 日、7 月 17 日と 18 日に行われた。本章の調査地に 1 地点 30 m の調査地点を 15 か所 (P1~P15) 任意に設定した。調査地点ごとに 10 人・分 (調査者が 1 人の場合は 10 分間、調査者が 2 人の場合は 5 分間) の努力量ですくい取り調査を行った。ただし、P1 と P9 では、6 月と 7 月に水路の水位が上昇し (>2.0 m) 水路に入れなかったため、調査を実施しなかった。シマドジョウ属の成魚、卵、稚魚を採捕するため、タモ網 (38×38 cm, 目合 1 mm) を用いてすくい取りを行った。各調査地点の水路幅と水深は、折尺 (78605; シンワ測定株式会社, 三条市) を用いて計測した。各調査地点の水温はデジタル温度計 (SK-250WP II-N; 株式会社佐藤計量器製作所, 千代田区) を用いて、水面から約 3 cm 下で計測した。また、各調査地点の流速を調べるた

め、調査地点の近くで任意に採取した植物片（約 2 cm²）を水面に浮かべ、3 秒間に動いた距離（最小単位 1 cm）を測定した。この測定は、各調査月に各調査地点で 3 回行った。平均流速には 3 回の測定の平均を 1 秒あたりの流速に変換した値を用いた。

水田でのすくい取り調査は、灌漑期である 2018 年 6 月 27 日と 28 日、7 月 18 日と 19 日に行われた。この調査は、調査した水路に隣接する水田（図 5-1b）のうち、入排水口付近の水深が 5 mm 以上ある水田を対象に行われた。すくい取り調査を行った水田の数は 6 月と 7 月で、それぞれ 65 筆と 59 筆であった（表 5-1）。調査は水田 1 筆につきタモ網で 10 回のすくい取りを行い、シマドジョウ属の成魚、卵、稚魚を採捕した。この際、タモ網で約 1 m をスイーピングすることを 1 回のすくい取りとした。

水路および水田の調査で採捕した成魚と卵は外部形態に基づいて種同定を行った（中島, 2017a）。ただし、スジシマドジョウ類の稚魚は外部形態による種同定ができない。採捕した成魚は、標準体長と性別を記録した。標準体長の計測にはステンレス製の定規（H-101A; シンワ測定株式会社, 三条市）を用いた。第 4 章と同様に、成魚の性別は胸鰭の形態に基づいて識別し（Nakajima, 2012）、そのうちのメスについては、腹部の膨らみから抱卵の有無（0 or 1）を記録した。各月に採捕された抱卵個体数を全メス個体数で除したものを抱卵率とした。すべての調査で採捕された成魚、卵、稚魚は、保全のために調査地に放流された。

5.2.3. 統計解析

成魚の体長頻度分布から年級群数を推定した（第 2 章を参照）。成魚の性ごとの標準体長の分布を、異なる正規分布の数（コホート数, $k=1\sim 4$ ）を持つ混合正規分布モデルにそれぞれ当てはめた。各モデルへの当てはめで得られた AIC（赤池の情報量基準）の値を比較し、最も小さい AIC 値を伴うモデルをベストモデルとして選択した。

5 月に採捕されたメスの抱卵率と体長の関係について、二項分布を仮定した一般化線形モデル（GLM）で解析した。抱卵個体数と非抱卵個体数を目的変数、体長を説明変数とした。なお、すでに産卵した個体が存在する可能性がある 6 月と 7 月に採捕された個体は、この解析に用いなかった。この解析には R（ver. 3.5.1）の base package を使用した。

成魚の個体数と水路の環境要因の関係について、ポアソン分布を仮定した一般化線形混合モデル（GLMM）を用いて解析した。環境要因には、水路幅と水深、水温を含めた。流速は多くの調査地点で観測限界未満となったため、モデルには含めなかった（結果を参照）。成魚の個体数を目的変数、環境要因を説明変数、採捕月をランダム効果とした。この解析には R（ver. 3.5.1）の glmmML package を使用した。

5.3. 結果

5.3.1. 水路と水田における繁殖生態

2018 年 5 月から 7 月の水路の調査を通して採捕されたサンヨウの成魚のオスとメスは、

それぞれ 170 個体と 129 個体であった。その間、チュウガタは採捕されなかった。成魚の個体数は両性とも 5 月に最も多かった (図 5-2)。成魚の体長頻度分布は、オスで一峰型、メスで二峰型であった (図 5-3)。モデル選択の結果、オスとメスはそれぞれ $k=1$ と $k=2$ のモデルが選択された (表 5-2)。オスのベストモデルで推定されたコホートの平均値は 41.0 mm であった。メスのベストモデルで推定された 2 つのコホートの平均値はそれぞれ 46.8 mm と 58.4 mm であった。

メスの抱卵率は、6 月にピークを迎え、7 月には 0 になった (図 5-4)。5 月と 7 月に抱卵していないメスが採捕されたのは、それぞれ 10 地点と 5 地点であった (図 5-5a)。5 月に抱卵したメスが採捕されたのは、8 地点であった (図 5-5b)。一方で、6 月の調査では、メスは P12 や P14 といった水路の端部で集中して採捕された。この傾向は、抱卵しているメスでも抱卵していないメスでも、共通していた。シマドジョウ属の稚魚は 7 月にのみ採捕された (図 5-5c)。調査を通じて 827 個体の稚魚が採捕され、そのほとんどが P11 と P12 で採捕された。5 月のメスの抱卵率は、体長が大きい個体ほど高かった (図 5-6)。GLM による解析の結果、体長は抱卵率に有意な正の影響を与えていた (GLM; coefficient \pm SE = 0.323 \pm 0.086, Wald test, $P = 0.0002$)。水路の調査を通じて、サンヨウの卵は 3 個と 1 個がそれぞれ P13 と P14 で 6 月に採捕された。

水田の調査を通じて、6 月にサンヨウのオス 1 個体とメス 1 個体が、それぞれ A1 と A4 で採捕された (図 5-1b)。さらに、サンヨウの卵は 6 月に A1 の水田でのみ 3 個採捕された。7 月には、シマドジョウ属の稚魚 2 個体が A5 で採捕された。

5.3.2. 環境条件と成魚の存在量との関係

各調査地点の環境条件を表 5-3 に示す。水路幅は 40–350 cm で、水深は 11–128 cm であった (表 5-3)。水温の範囲は、5 月、6 月、7 月でそれぞれ 22.0–23.7°C、24.5–28.5°C、29.7–38.2°C であった。稚魚が最も多く採捕された 7 月の P12 の水温は 36.0°C だった。P3 や P13、P15 を除き、6 月から 7 月の間、水路の平均流速は 1 cm/s 以下で、定量的に計測することができなかった。環境要因がサンヨウの成魚の採捕個体数に与える影響を解析した結果、水路幅は有意な負の効果を与えると推定されたが、水深と水温は有意なパラメータとして推定されなかった (表 5-4)。

5.4. 考察

本研究は、サンヨウの成魚、卵、稚魚について、繁殖期の時空間的動態と分布を示した。チュウガタが本調査地に存在しないという予測は、今回の調査でチュウガタの成魚と卵が発見されなかったことから裏付けられた。一連の調査で発見されたシマドジョウ属成魚と卵はすべてサンヨウのみであったことから、本調査で採捕されたシマドジョウ属の稚魚はサンヨウの稚魚であると推察された。したがって、以下の考察では、捕獲した稚魚はすべてサンヨウであると仮定した。

5.4.1. サンヨウコガタスジシマドジョウ単独域での繁殖生態

本研究は、サンヨウの繁殖生態における特徴をいくつか示した。サンヨウが6月の下旬に産卵したという本研究の結果は、本種が主に6月に産卵することを示した先行研究 (Saitoh, 1990) の結果と一致する。しかし、本調査地における灌漑は、2018年6月25日前後に開始されており、灌漑の時期が変われば本種の産卵時期も変化する可能性がある。また、中島・内山 (2017) や齊藤 (2015) ではサンヨウの繁殖期は6月から7月と記されている。しかし、本調査や Saitoh (1990) で産卵が行われた期間は、より限定されていた。個体群単位で見ると、本種の産卵は短い期間に行われているのだろう。

成魚の体長は、オスでは一峰型の、メスでは体長の大きな個体が少ない二峰型の頻度分布を示した。この2つの峰はそれぞれ、はじめて繁殖した個体と、その翌年に2回目の繁殖を行った個体からなると考えられた。このうち後者の個体数はより少なく、このことは繁殖後の成魚の大部分が死亡していることを示唆していると考えられる。もし、繁殖後もほとんどの個体が生存し、次の年の繁殖を行うのであれば、体長頻度分布は同程度の個体数で構成される複数のコホートの存在を示すと予想されるためである。野外でのサンヨウは短命である (Saitoh, 1990) との報告も、この考えを支持する。また、環境の悪化などにより産卵できなくなると、サンヨウは大型化し、個体群がしだいに縮小し、最終的に消滅することが報告されている (齊藤, 2005)。本研究の結果はこの報告 (齊藤, 2005) とは異なっており、本調査地でのサンヨウ個体群では世代の更新が健全に進んでいると考えられる。

サンヨウの成魚は水路幅が狭い水路で多く出現することが、GLMの解析から示された。この結果は、本種が産卵期に一時的な水域に移動する (Saitoh, 1990) ことを反映した結果と考えられる。一時的な水域は、河川が氾濫した時、その端部に形成されるだろう。そのため、繁殖期のメスは生息する水域の端部に移動する可能性があり、これは、多くのメスが水路の端部で採捕された理由の一部を説明できる。一方で、水域の幅が狭い環境は、通常、一時的な水域や水域の端部で成立しやすいだろう。そのため、解析で示された環境要因が成魚の個体数に与える影響は、疑似的な相関とみなすべきかもしれない。以上のことから、本研究の解析で検出された傾向は、繁殖期の成魚が水路の端部に移動するという生活史特性と水路の端部の環境条件との間の、見かけ上の相関関係にすぎない可能性がある。

本研究の調査範囲は1km四方に収まるほど狭いが、その狭い範囲においても、産卵期と非産卵期のサンヨウの空間分布は細かいスケールで異なっていた。6月の抱卵したメスや、7月の稚魚は水路の端部に集中的に分布していたが、5月の抱卵しているメスや5月から7月の抱卵していないメスは比較的広く分布していた。この空間分布の違いは、本種の産卵期が短いため、見逃されやすいだろう。しかし、本種の保全を考慮する上で、産卵期の空間分布の知見は重要になると考えられる。本種の保全策の実施を検討する際には、調査で得られた空間分布のデータが産卵期のものであるかを注意する必要がある。

産卵期以前の5月に採捕したメスの体長と抱卵率の関係を解析した結果、体長が大きい

メスほど抱卵率が高く、より早い時期から産卵可能な状態にあることが示された。この体長による繁殖の準備の違いは、一時的水域での産卵に対する適応かもしれない。水田が氾濫原などの一時的水域の代替湿地として機能していることは、古くから指摘されてきた（日鷹, 1998; 前畑, 2004）。サンヨウも水田が存在する以前は、河川の氾濫原など天然の一時的水域を繁殖に利用していただろう。一時的水域の出現は河川の氾濫に依存するため、その出現時期の予測は不可能である。そのため、より早く産卵の準備を行うことは、サンヨウのメスにとって適応的であったであろう。栄養に余裕のある大きなメスだけが、小さいメスよりも早く一時的水域の出現に備えることができるのかもしれない。

5.4.2. 繁殖干渉がサンヨウコガタスジシマドジョウ繁殖生態に与える影響

サンヨウの卵と稚魚は水路と水田の両方で採集されたことから、サンヨウが両環境で産卵していたことが明らかになった。一方、チュウガタと共存するサンヨウを対象に行われた過去の調査では、水田や湿地のみで卵が採集され、水路では卵が採集されなかった（Saitoh, 1990）。また、水田や湿地で多くの稚魚が採集されていた。しかし、チュウガタのいない水域で調査を行った本研究では、サンヨウは水田と水路の両方で産卵し、水路で多くの稚魚が出現していた。これらの知見から、チュウガタとの種間相互作用から解放された結果、サンヨウは水田だけでなく水路でも繁殖ができた可能性がある。

サンヨウとチュウガタは自然交雑する（Saitoh, 1990）ため、両種が同所的に生息する水域では両種間に性的な相互作用が生じる。また、両種は不妊雑種を形成する（Minamori, 1950）。したがって、繁殖期のサンヨウのメスがチュウガタのオスと同所的に繁殖した場合、メスは不妊の子供を産む危険や無駄な求愛を拒否するコストが生じる。繁殖干渉は、近縁種間の排他的な分布や資源分割をもたらす（Nishida et al., 2015）。上述の通り、チュウガタと共存するサンヨウはチュウガタの利用しない水田で繁殖する（Saitoh, 1990）。一方、チュウガタはサンヨウの有無にかかわらず水路で繁殖する（斉藤ほか, 1988; Saitoh, 1990）ことから、両種間の繁殖干渉はチュウガタからサンヨウへ一方的に影響を与える可能性がある。さらに、サンヨウとチュウガタのように、水田と水路で繁殖場所を分割しているコガタとオオガタでは性的な種間相互作用が生じることが指摘されている（第3章を参照）。これらの知見は、両種が同所的に繁殖する場合、サンヨウがチュウガタからの繁殖干渉により水田での繁殖を強いられることを示唆している。

ただし、サンヨウとチュウガタが同所的に繁殖する場所で行われた過去の研究（Saitoh, 1990）の調査地と、本研究の調査地は環境条件も異なる。たとえば、Saitoh（1990）の調査地では、水路に植物が存在したが、本調査地には植物はほとんど存在しなかった。Saitoh（1990）はサンヨウが水田の泥底に産卵すると報告しているため、植物の有無が水路での産卵に影響したとは考えにくい。それでも、当然ながら両調査地の環境条件が様々な点で異なっているに違いないため、環境条件の影響によって本調査地においてサンヨウが水路でも繁殖した可能性を否定することはできない。

本研究は、絶滅危惧種であるサンヨウの繁殖生態にかかわる基礎的な知見を明らかにした。その中でも重要な点は、過去の報告と異なり、近縁種が存在しない地域での繁殖生態を調査したことである。このような基礎的な知見は、スジシマドジョウ種群における比較研究を行ううえで必要不可欠なものになる。これらの知見が積み重なり、各種の生態が明らかになれば、繁殖場所利用に繁殖干渉をはじめとした近縁種間の相互作用が与える影響を明らかにできると期待される。サンヨウについて得られた知見とコガタやオオガタについて得られた知見を合わせた議論は各章の横断的な議論となるため、第7章の総合考察で行う。

表 5-1. 2018 年 6 月と 7 月に調査した水田の筆数.

調査エリア ¹	水田の筆数		
	合計 ²	調査した水田 (%) ³	
		6月	7月
A1	18	17 (94.4)	18 (100)
A2	12	11 (91.7)	9 (75.5)
A3	11	11 (100.0)	10 (90.9)
A4	23	17 (73.9)	13 (56.5)
A5	6	6 (100.0)	6 (100.0)
A6	3	3 (100.0)	3 (100.0)
合計	73	65 (89.0)	59 (80.8)

¹ 調査エリア (A1-A6) は図 5-1b に対応している.

² 各調査エリアの水田の合計筆数.

³ 括弧内は調査した水田の割合を示す.

表 5-2. サンヨウコガタスジシマドジョウ雌雄の体長頻度分布を混合正規分布と仮定してコホート数 ($k = 1-4$) を推定するモデル選択を行った結果. 各推定は雌雄別に行った. 4つのモデルについて, k は含まれる正規分布の数を, AIC は赤池情報量基準を, ΔAIC は AIC が最小のモデルと比較した際の AIC の差を示す.

性					
オス			メス		
k	AIC	ΔAIC	k	AIC	ΔAIC
1	812.18	-	2	803.70	-
2	815.48	3.30	1	807.19	3.49
3	817.17	4.99	3	808.03	4.33
4	823.21	11.03	4	812.12	8.42

表 5-3. 各調査地点の環境条件. 各調査地点は図 5-1 に対応している. 平均流速について,
-は観測限界 (<1.0 cm/s) 以下であったことを示す.

調査区画	環境要因/調査月(2018)									
	水路幅 (cm)	水深 (cm)			水温 (°C)			平均流速 (cm/s)		
	5月-7月	5月	6月	7月	5月	6月	7月	5月	6月	7月
P1	350	32	NM ¹	NM	22.6	NM	NM	13.1	NM	NM
P2	160	15	110	110	22.4	27.1	32.5	-	-	-
P3	220	51	112	128	23.0	28.4	36.1	5.3	0.4	1.1
P4	100	37	98	106	23.0	25.8	38.2	-	-	-
P5	120	27	95	92	23.4	28.4	36.1	8.6	-	0.6
P6	90	11	67	75	23.7	26.1	30.2	7.4	-	-
P7	40	12	74	82	23.1	24.5	29.7	0.4	-	-
P8	120	30	92	93	23.3	28.5	31.8	-	-	-
P9	360	65	NM	NM	22.0	NM	NM	5.6	NM	NM
P10	160	48	108	102	22.2	27.8	31.2	6.4	0.9	-
P11	120	15	46	79	21.0	27.1	35.6	4.3	-	0.4
P12	80	25	38	34	22.2	27.3	36.0	9.7	-	-
P13	120	30	85	93	22.3	27.1	34.8	6.6	3.1	1.4
P14	80	24	83	88	21.6	26.2	34.0	-	-	-
P15	200	28	64	89	22.3	27.3	33.4	13.3	1.9	0.9

¹NM (not measured) はその調査地点の水深が深かった (>2.0 m) ため, 水深, 水温, 平均流速の計測を行わなかったことを示す.

表 5-4. サンヨウコガタスジシマドジョウの成魚の採捕個体数に対して環境要因の与える影響。係数は最尤法によって推定された各パラメータの平均値，SE は係数の標準誤差を示す。P は係数の有意確率（Wald test）を示す。

	係数	SE	P
切片	0.40	1.49	0.79
水路幅	-0.0028	0.0010	<0.01
水深	-0.0065	0.0038	0.085
水温	0.079	0.050	0.11

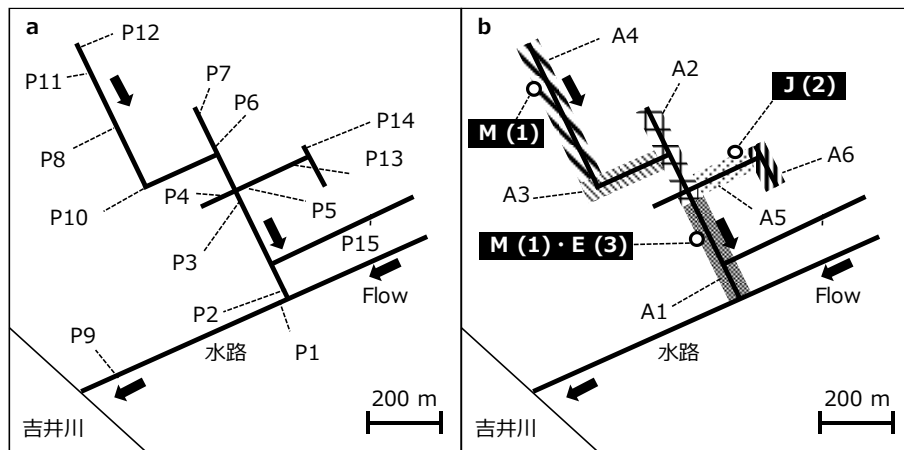


図 5-1. 各調査地点・範囲の位置関係・接続性を模式的に示した位相図。保全のため、詳細な地図は示さないが、調査地点間のトポロジー（接続の順序）と距離を表す。左のパネル (a) の P1-P15 は水路の各調査地点を示す。右のパネル (b) の A1-A6 の網掛け部分は、調査した水田を示す。白色のサークルは、サンヨウコガタスジシマドジョウの成魚、卵、稚魚のいずれかが採捕された場所を示す。M(n), E(n), J(n)はそれぞれ採捕された成魚 (M), 卵 (E), 稚魚 (J) の個体数 (n) を示す。

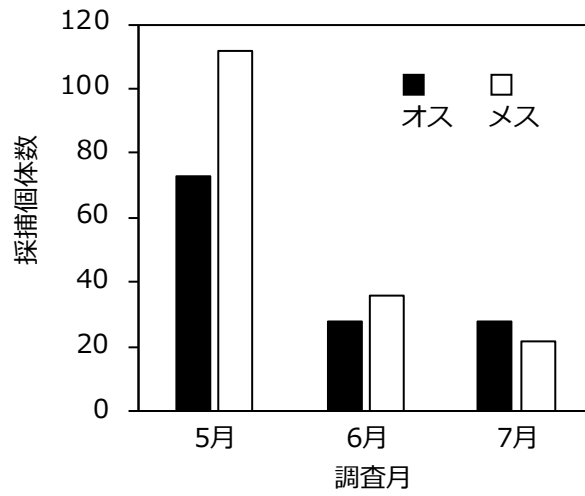


図 5-2. 各調査月の水路で採捕されたサンヨウコガタスジシマドジョウの成魚の個体数. 調査は 2018 年 5 月 28 日と 29 日, 6 月 27 日と 28 日, 7 月 17 日と 18 日に行われた. 黒色のバーと白色のバーはそれぞれオスとメスの個体数を示す.

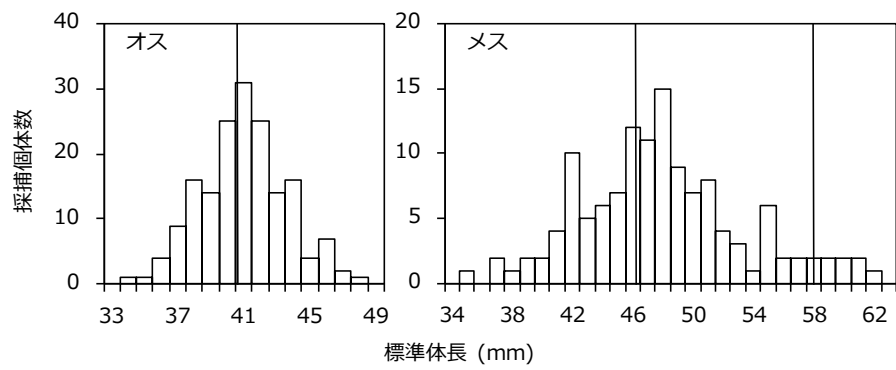


図 5-3. サンヨウコガタスジシマドジョウの雌雄別の体長頻度分布. 垂直の実線は推定されたコホートの平均体長を示す.

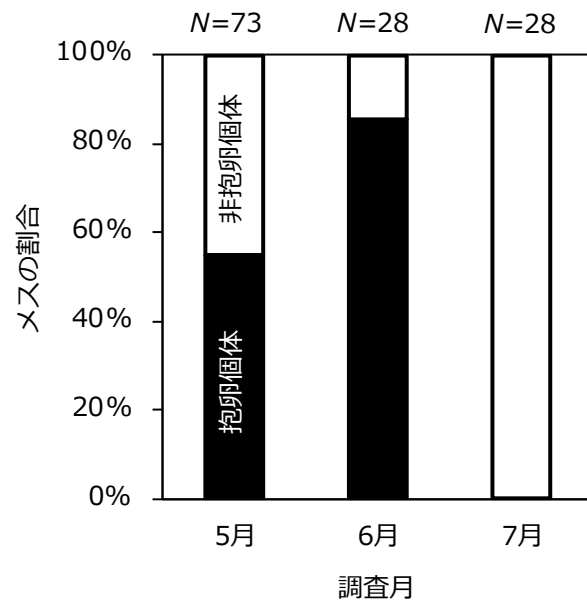


図 5-4. 各調査月の水路で採捕されたサンヨウコガタスジシマドジョウのメスの抱卵・非抱卵個体の比率. 黒色のバーと白色のバーはそれぞれ抱卵個体と非抱卵個体を示す. N はサンプルサイズを示す.

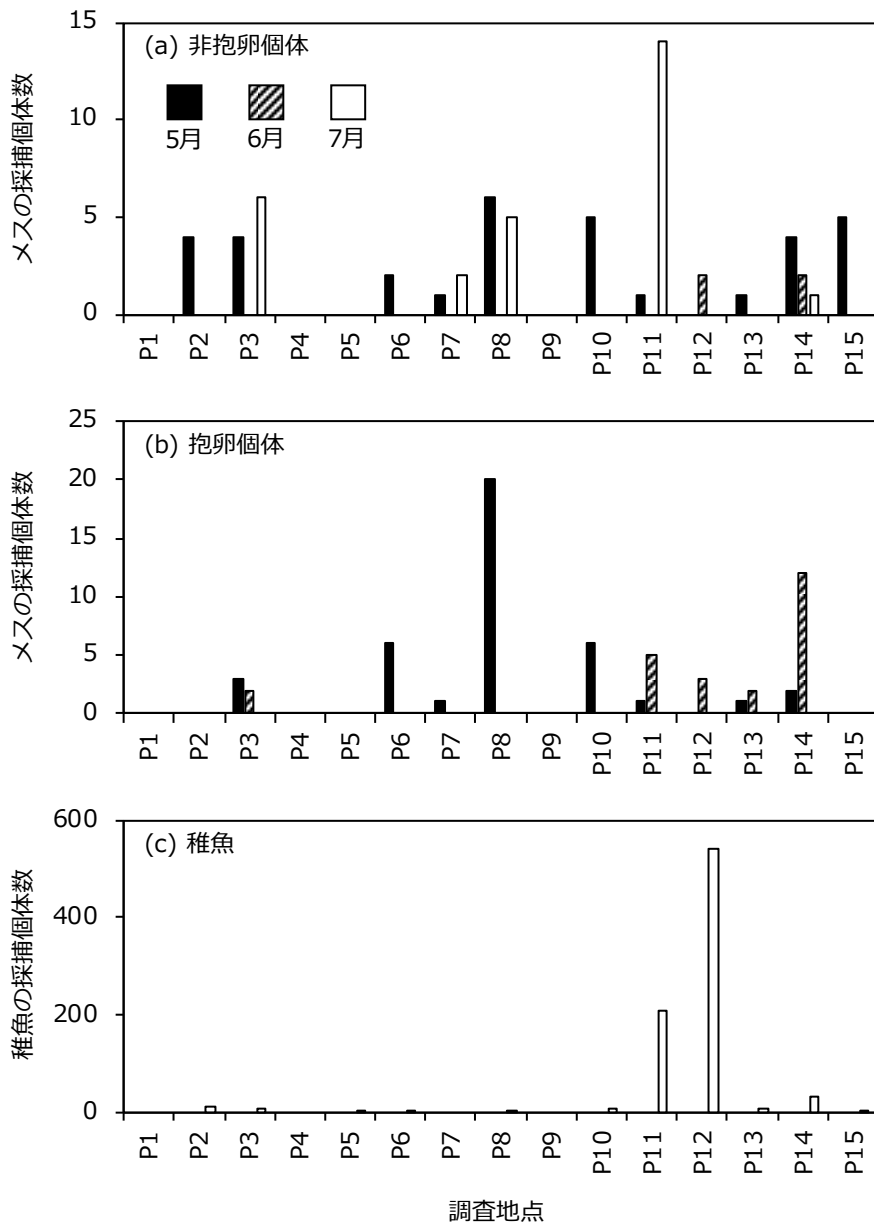


図 5-5. 各調査月と各調査地点のサンヨウコガタスジシマドジョウの非抱卵個体 (a), 抱卵個体 (b), 稚魚 (c)の採捕個体数. 黒色のバー, 斜線のバー, 白色のバーはそれぞれ5月, 6月, 7月に採捕された個体数を示す. 抱卵個体は5月と6月にのみ採捕され, 稚魚は7月にのみ採捕された.

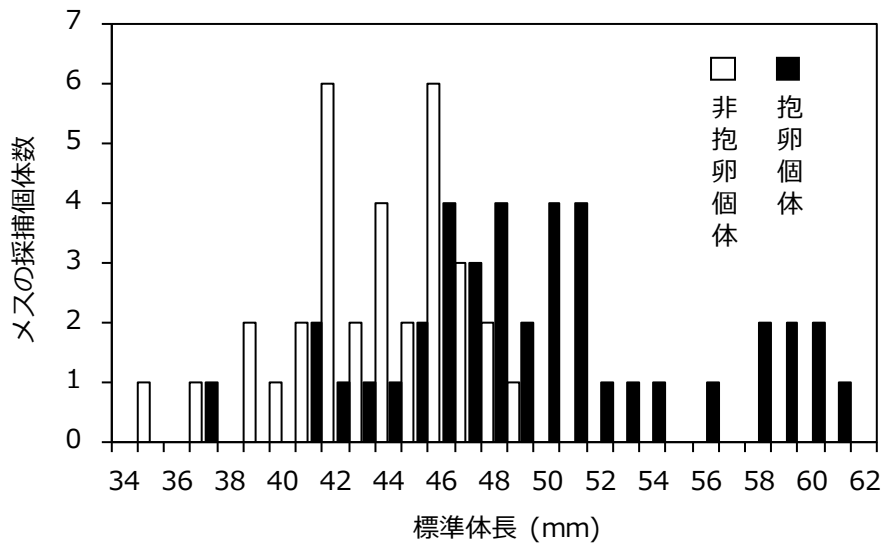


図 5-6. 5 月のサンヨウコガタスジシマドジョウのメスの体長頻度分布. 白色のバーと黒色のバーはそれぞれ非抱卵個体と抱卵個体を示す.

第6章 近縁な在来種の二次的な繁殖場所の共有と再分割を目指した保全策の評価

6.1. はじめに

近年、他種オスの繁殖行動によりメスの適応度が低下する種間相互作用である繁殖干渉が、近縁間の分布や置き換わりを決定づける上で重要である可能性が指摘されている (Gröning and Hochkirch, 2008)。これまで、繁殖干渉に関する多くの実証研究が増えてきているが、野外での繁殖干渉に関する研究は外来種—在来種間にほぼ限られる (e.g. 昆虫 Sun et al., 2014; 魚類 Konishi and Takata, 2004; 爬虫類 Dame and Petren, 2006; 植物 Takakura and Fujii, 2010; ただし例外として Hettyey et al., 2014 がある)。進化的な背景を共有する在来種同士は、種間に繁殖干渉を含めた強力な負の作用が存在する場合、一方の種の絶滅やすみ分けがすでに完了している、そのため、在来種間に潜在的な繁殖干渉の可能性があったとしても、現在では観察されないだろう。しかし、人為的な環境改変などによって、これまでと異なった状況で繁殖を強いられた場合、近縁種間の二次的な繁殖場所の共有が生じ、在来種間でも繁殖干渉による種の絶滅や進化を駆動する可能性がある。この仮説は、これまで指摘されてこなかった人為的な環境変化による生物への影響を示しており、絶滅危惧種の衰退要因を解明する上で有力な仮説となりうる。

また、二次的な繁殖場所の共有に起因する繁殖干渉によって衰退している種について、再び繁殖場所の分割をもたらすことができれば、その種の保全に大きく貢献できるだろう。そのため、繁殖干渉の実態を解明することは、効果的な保全策の考案につながる。さらに、繁殖場所の再分割を目指した保全策の効果を評価することができれば、衰退要因の検証と保全が同時に実行できる可能性もある。しかし、人為的な環境改変に起因する繁殖干渉に着目した研究はほとんどなく (例外として Hettyey et al., 2014)、繁殖干渉の知見を、実際に保全へ応用した研究は見当たらない。これは繁殖干渉の重要性が指摘されたのが比較的近年であるためだろう。以上の理由から、人為的な環境変化に起因する繁殖干渉の解明と、その知見の保全への応用は、保全生態学にとって大きな意義をもつ。

かつて、オオガタとコガタはそれぞれ水路と水田で繁殖を行い、空間的な繁殖場所の分離が成立していた (斉藤・松田, 1990)。しかし、近年では圃場整備や用排分離型水路の普及に伴い、水路と水田の連続性が失われたことで、水田に魚類が遡上できなくなり、水田は魚類が利用可能なハビタットではなくなっていった (市川, 2018)。これはオオガタとコガタの空間的な繁殖場所の分離を難しくしたと考えられる。事実、近年の両種の主要な繁殖地では両種が同所的に繁殖を行っているという報告がある (中野ほか, 2015)。これにより、繁殖期の両種の空間分布が変わったことで、これまで顕在化していなかった繁殖干渉が生じている可能性が高い。実際に、第3章の行動実験は、オオガタからコガタへの繁殖干渉が生じることを示した。また、現在のコガタの繁殖場所は、本調査地と第4章の調査地しか報告が無い。しかし、オオガタとコガタの稚魚の外部形態による種同定は不可能であるため、これまで両種が同所的に繁殖する場所での繁殖実態について明らかにした研究はない。

オオガタとコガタ間に繁殖干渉が生じ、コガタが衰退している可能性が高いことを受け、コガタ個体群を保全することを目指して、2017年12月に調査地の新たな水域の造成が行われた。この保全工事は、調査地内に浅く水の滞留する水域を新たに造成し水田に近い環境を作ることで、斉藤・松田(1990)で報告されているようなコガタとオオガタの間での繁殖場所の分離を再現することを目標にした。また、30°C以上の高水温環境で、オオガタの仔魚の生残率が低い(皆森, 1954)、浅く水の滞留する水域は、オオガタが積極的に利用しない水域となることを期待して造成された。

本研究では、野外でオオガタとコガタの繁殖が同時・同所的に行われていることを明らかにし、両種の繁殖実態を解明した。また、保全策を実施する以前の2015年から2017年と、実施後の2018年から2020年の繁殖実態を比較することで、保全策の評価を行った。これらの結果にもとづき、コガタの衰退プロセスとそれを踏まえた保全策の効果について議論した。

6.2. 方法

6.2.1. 調査地

調査地は第2章で説明した場所と同じである。ただし、2017年12月にオオガタとコガタの繁殖場所の分割を目指した保全策を実施したため、2015年から2017年と2018年以降で調査地の状況が異なる(図2-3を参照)。具体的には、コガタの保全を目指した工事を小型の油圧ショベル(バックホー)を用いて表土を削ることで、調査地に浅く水のたまる水域を造成した。先述のとおり、新たに造成した水域は、オオガタの生残率が低下する高水温環境を作り出すことで、オオガタが侵入しにくい環境になり、オオガタからコガタへの繁殖干渉が弱まることを期待して作られた。なお、新たな水域を造成する際に、水深が10cm程度になることを目指した。新たに造成した水域には、以前からあった水域と同様にヨシなどの抽水植物が生育し、底質は泥であった。また、新たに造成した水域と保全工事以前から存在する水路の地形を把握するため、2019年4月4日にトータルステーション(Leica FlexLine TS09 plus; ライカジオシステムズ株式会社, 東京)を使用して測量を行った。その結果、水路よりも浅い、または水路と同等の深さの水域が形成されていることを確かめた(図6-1)。

6.2.2. 野外調査

本研究では、調査地内の成魚と稚魚を対象としたすくい取り調査、小型定置網を用いて調査地に遡上する成魚を対象としたトラップ調査、および取水口と排水口に設置したウケを用いて調査地から流下する成魚と稚魚を対象にした落水トラップ調査の3種類の野外調査を行った。

両種の成魚・稚魚のすくい取り調査は、調査地に通水している期間に1週間に1度または2週間に2度の頻度で行った。採捕はタモ網(38×38 cm, 目合1 mm)を用いて1名で行った。調査地を13(2015年から2017年, 図6-2a)および17(2018年から2020年, 図6-2b)

の区画に分け、それぞれの区画を S1～S13 および S1～S17 とした。それぞれの区画のおおよその面積に合わせて規定回数(S4 で 2 回、S1 と S10 (2015 年から 2017 年) で各 3 回、S3、S8、S9 で各 4 回、それ以外の地点で各 5 回、S15、S16 で各 6 回)すくい取りを行った。ただし、S10 (2015 年から 2017 年) と S10 (2018 年から 2020 年) は位置関係が重なるが、保全工事によって環境が変化したため、別の調査区画とした。トラップ調査ではすくい取り調査前日の 18 時から 19 時に調査地の取水口と排水口付近に小型定置網(目合 4 mm)を水路からの遡上個体を採捕できるように設置し、翌日の 8 時から 9 時に採集された両種の成魚と稚魚を回収し記録した。定置網を設置する際、ナマズの成魚が小型定置網に入り中の魚類を捕食してしまわないように、粗い網目のネットを取水口と排水口に設置した。これら 2 つの調査の目的は、各時点に調査地内にいた成魚と稚魚のアバンダンスを把握することである。

さらに、落水トラップ調査は、調査地から水がなくなり実質的な繁殖期が終了する際の両種の成魚の性比と個体数、および稚魚の個体数を明らかにするため行った。各調査年の落水(第 2 章を参照)に合わせて、取水口と排水口に小型定置網(目合 1 mm)を利用してウケを作り、落水が終わるまでの間、2 時間ごとにウケに入った個体を回収し、個体数を記録した。その際、両種のメスについては、第 4 章と同様に腹部の膨らみから抱卵の有無を識別し記録した。落水時の稚魚の個体数が 100 個体を超える場合には採集された全個体の 1/4 あるいは 1/8 を後述のエタノール浸標本とした。

いずれの調査においても、成魚は標準体長と性を記録した。成魚の標準体長は、採捕した個体を目盛り付きのアクリルケース(AK-1, 三谷釣漁具, 鴻巣)に入れ、1 mm 単位で記録した。第 4 章と同様に両種の性は胸びれ形状(中島, 2017a)から判別した。目視で種の同定が可能な場合はその場で同定を行った後放流し、同定が不可能な場合はミトコンドリア DNA を標的とした DNA 分析(第 2 章を参照)のために尻ビレの一部を切り取り 99%エタノール浸標本とした後、放流した。稚魚の目視での種の同定は極めて困難であることから、個体ごとに 99%エタノール浸標本にして滋賀県立大学に持ち帰り約 4°C で冷蔵保存した。その後、これらのサンプルについて、ミトコンドリア DNA を標的とした DNA 分析により、種同定を行った(第 2 章を参照)。この DNA 分析でコガタと識別されたサンプルについては、核 DNA を標的とした DNA 分析によって、雑種判別を行った(第 2 章を参照)。この分析によって、雑種の母系と父系が明らかにできる。また、2015 年から 2017 年の稚魚のサンプルについては、ステンレス製の定規(H-101A; シンワ測定株式会社, 三条市)を用いて標準体長を測定した。

6.2.3. 環境要因の測定

新たに造成した水域の水温が他の区画に比べて高くなっていることを確かめるため、各区画と入水口・排水口の水温を 2018 年から 2020 年のすくい取り調査の後に毎回測定した。また、新たに水域を造設したことによる調査地の水温の変化を比較するため、2017 年のすくい取り調査時に、S2、S7、S10 と入水口・排水口の水温を毎回測定した。ただし、両年と

も入水直後の調査では各区画による水温の差が表れにくいため、水温を測定しなかった。水温の測定にはデジタル温度計 (SK-250WP II-N, 株式会社佐藤計量器製作所, 千代田区) を用いた。加えて、2021 年の 5 月と 6 月に各調査区画の流速を調べた。流速は電磁流速計 (VE30/VET-200-10PIII; 株式会社ケネック, 昭島市) を用いて 10 秒間の計測を行い、平均値 (cm/s) を記録した。

6.2.4. 動物プランクトン調査

両種の餌資源としての動物プランクトンの存在量と季節消長を知るために、プランクトン調査を行った。ドジョウの稚魚の餌資源としては、ワムシ類・タマミジンコ類が重要であることが既存研究(鈴木, 1971)から明らかにされている。オオガタおよびコガタにおいても、ドジョウと同じく水田や水路で繁殖を行うことから、やはりこれらの動物プランクトンが稚魚の餌資源として重要であると考えられる。そこで、2016 年 5 月から 7 月の間、月に 1 度の頻度でプランクトン調査を行った。調査は S1, S2, S7, S12 の 4 区画で行い、各区画で 2 回ずつ採水しサンプリングを行った。内径 40 mm の塩化ビニルの筒を各調査区内の任意に選んだ 2 点の水底に垂直に立て、筒内の水を懸濁した後に採取し、目開き 40 μ m のメッシュ (ステンレスふるい; 株式会社サンポー, 足立区) でこしとった動物プランクトンを 3% ホルマリンで固定した。固定したサンプルは、研究室に持ち帰り、双眼実体顕微鏡を用いて分類群を同定した。

6.2.5. 統計解析

成魚の体長頻度分布から年級群数を推定した (第 2 章を参照)。成魚の性ごとの標準体長の分布を、異なる正規分布の数(コホート数, $k = 1 \sim 7$)を持つ混合正規分布モデルにそれぞれ当てはめた。各モデルへの当てはめで得られた AIC (赤池の情報量基準) の値を比較し、最も小さい AIC 値を伴うモデルをベストモデルとして選択した。

オオガタおよびコガタの稚魚の空間的相関を定量化するため、2 種の分布相関を示す指数である R_D 指数(Morisita, 1959)を調査年ごとに計算した。この解析には、各調査区で採捕された稚魚の個体数のデータを使用した。ただし、2017 年はコガタの稚魚が 1 個体しか採捕されなかったため、2017 年のデータは解析しなかった。相関の分析に一般的に用いられる Pearson の相関係数などでは、2 種間が排他的な分布をしていない場合であっても、両種ともあるいは一方の種の密度が低い場合に相関係数が負の値にバイアスしやすい。 R_D 指数はこれを補正したものである。また、ブートストラップ法を用いて、2 種の稚魚の分布が独立であるとの帰無仮説に基づいた R_D 指数の確率密度分布を推定した。このブートストラップ法では、それぞれの種について稚魚の採集個体数を調査区画間でランダムに並べ替えたのち R_D 指数を計算した。この計算を 10000 回繰り返すことで、 R_D 指数の確率密度分布を推定した。観測データの R_D 指数を帰無仮説に基づいた確率密度分布と比較し、 R_D 指数の統計的有意性を判断した。

コガタの保全を目指した保全工事が水温に与える影響を確かめるため、線形混合モデル (LMM) を用いて解析した。この解析には保全工事を行った後の 2018 年から 2020 年のデータを用いた。各調査区画の平均水温を説明変数、保全工事を行った区画がどうかを目的変数とし、調査年をランダム効果とした。この解析には R (ver. 4.0.5) の lmerTest package を使用した。さらに、保全工事を行った区画で工事以前から存在した区画に比べてコガタの稚魚が多く出現するかを調べるため、ポアソン分布を仮定した一般化線形混合モデル (GLMM) を用いて解析した。この解析には保全工事を行った後の 2018 年から 2020 年のデータを用いた。各調査区画で採捕されたコガタの稚魚の個体数を説明変数、保全工事を行った区画がどうかを目的変数とし、調査年をランダム効果とした。また、各調査区画の合計すくい取り回数 (既定のすくい取り回数×各年の調査日数) をオフセット項としてモデルに組み込んだ。この解析には R (ver. 4.0.5) の glmmML package を使用した。

6.3. 結果

6.3.1. 採捕された成魚および稚魚の個体数

2015 年から 2020 年の調査を通じて、オオガタの成魚と稚魚はそれぞれ 1525 個体と 4239 個体採捕された (表 6-1)。コガタの成魚と稚魚はそれぞれ 303 個体と 74 個体採捕された。調査期間中、各調査年ともに多くの調査日でオオガタの成魚がコガタの成魚よりも多く採捕された (図 6-3)。また、2017 年を除き、7 月には両種の成魚がほとんど採捕されなくなった。

調査期間中、オオガタの稚魚はコガタの稚魚よりも多くの個体が採捕された (図 6-4)。各調査年ともオオガタの稚魚の採捕個体数は 6 月にもっとも多くなった。PCR による雑種判別の結果、オオガタのオスとコガタのメスの雑種は、2015 年に 2 個体、2019 年に 1 個体、2020 年に 3 個体が検出された (図 6-5)。ただし、2020 年に検出された雑種のうち、1 個体は落水トラップ調査で採捕されたものであった。2015 年から 2017 年の間、オオガタの稚魚とコガタの稚魚は 5 月から 7 月にかけて調査地内で成長していた (図 6-6)。両種の稚魚は 6 月から 7 月に 20 mm 程度に成長していた。2016 年の調査地で採捕された動物プランクトンのうち、もっとも多く採捕されたのはノープリウス幼生であった (表 6-2)。ワムシ綱は 5 月から 7 月にかけて採捕個体数が増加した。

落水トラップ調査で採捕された両種の成魚のうち、オオガタのオスが最も多く採捕された (表 6-3)。落水時に採捕された両種のメスは多くの個体が抱卵していたが、抱卵した個体はコガタのメスのほうが常に多かった。

6.3.2. 成魚の体長分布と推定コホート数

オオガタの成魚のオスとメスの標準体長は、それぞれ 54~94 mm と 65~118 mm であった (図 6-7)。コガタの成魚のオスとメスの標準体長は、それぞれ 38~78 mm と 51~99 mm

であった(図 6-8)。モデル選択の結果、オオガタのオスとメスはそれぞれ $k = 3$ と $k = 1$ のモデルが選択された(表 6-4)。コガタのオスとメスはそれぞれ $k = 2$ と $k = 5$ のモデルが選択された。

6.3.3. 保全工事による環境条件と採捕稚魚数の変化

保全工事の実施前である 2015 年から 2017 年において、オオガタの稚魚は S2 や S7 で多く採捕され、コガタの稚魚は S2、S7、S10 で多く採捕された(図 6-9)。一方、保全工事の実施後である 2018 年から 2020 年において、オオガタの稚魚は S12 や新たに増設された S15、S16 で多く採捕され、コガタの稚魚は新たに増設された S10、S14、S15、S17 で多く採捕された。2018 年の R_{δ} 値は負の値が計算されたが(図 6-10; $P > 0.05$)、その他の年では有意でない正の値が算出された($P > 0.05$)。保全工事实施前の R_{δ} 値と実施後の R_{δ} 値を比較した結果、2018 年と 2019 年は保全工事实施前よりも低い値を示し、2020 年は 2015 年と同等の値を示した。

2018 年から 2020 年の間、高水温になることを期待して保全工事を行った調査区画は、他の調査区画に比べて平均水温が高かった(表 6-5; 図 6-11)。保全工事は平均水温に有意な正の効果を与えていた(LMM, coefficient \pm SE = 3.43 ± 0.67 , $t = 5.15$, $df = 47$, $P < 0.0001$)。2021 年の各調査地点の平均流速は、多くの地点で 10 cm/s 以下であった(表 6-6)。また、保全工事を行った調査区画は、その他の調査区画に比べてコガタの稚魚の採捕個体数が多かった(図 6-12)。保全のための工事を行ったことはコガタ稚魚の採捕個体数に有意な正の効果を与えていた(GLMM, coefficient \pm SE = 0.98 ± 0.35 , Wald test, $P = 0.0051$)。

6.4. 考察

本研究では、もともと異なる環境で繁殖すると報告されていた(斉藤・松田, 1990) オオガタとコガタについて、現在の主要な繁殖地の一つでは両種が同所的に繁殖していることを確かめ、少数派のコガタは繁殖に失敗しているメス成魚が多いことを明らかにした。また、オオガタとコガタの繁殖場所を再び分割させ、両種間の繁殖干渉を緩和することでコガタの保全を目指した保全策を実施し、その保全効果を確認した。

6 年間の調査を通じて、すべての年でオオガタとコガタの成魚と稚魚が採捕された。オオガタの成魚と稚魚は 5 月から 6 月に多く採捕され、落水時に抱卵したメスが少なかったことから、オオガタのメスは 5 月から 6 月に繁殖をほぼ終了させていると考えられた。6 月下旬以降に体長の小さいオオガタの稚魚が採捕されないことも、6 月以前にオオガタの繁殖が終了していることを示唆している。ただし、4 月から入水が始めた 2017 年は、7 月にも多くのオオガタが採捕された。第 3 章で示したように、オオガタは調査地の入水直後などの一時的な水域が形成されるタイミングに繁殖行動を活発に行う。2017 年の入水の時期が例年よりも早かったことにより、オオガタのメス成魚の一部は、まだ繁殖の準備ができておらず、そのために調査地への入水直後に産卵できなかつたと考えられる。そのようなメス成魚は、繁

殖の準備ができたのちに逐次調査地に入り、7月まで残っていたものもいたのかもしれない。また、メス成魚が調査地内に残存したことから、同様に残存するオス成魚もこの年は多くなつたかもしれない。2017年7月に多くのオオガタ成魚が採捕された経緯は、以上のようなものであった可能性が考えられる。

コガタの成魚と稚魚も、2017年を除き、5月から6月に多く採捕された。例外的に2017年の7月にコガタの成魚が多く採捕された理由は、上述のオオガタの成魚と同じ理由であろう。一方、2015～2017年の落水時には10個体以上のメスが採捕され、その多くが抱卵していた。この点はオオガタと大きく異なる。オオガタとコガタの稚魚は本調査地の周辺の水路や水生植物帯でまったく採捕されない（中野ほか, 2015）ことから、本調査地以外に産卵に適したハビタットがあるとは考えにくい。そのため、本調査地における落水は実質的な繁殖終了を意味している。つまり、落水時にコガタの抱卵個体が多く採捕された2015年から2017年は、多くのコガタが繁殖に失敗していたことを示している。一方で、コガタの保全策を実施した2018年以降は、落水時に採捕されるコガタのメスの個体数が8個体以下となった。これは、保全策を実施したことで、産卵に成功したコガタのメスが増加したことを示唆している。

次に、コガタの繁殖失敗の要因として、オオガタとコガタ間の繁殖干渉が重要であった可能性について議論する。両種間には性的な種間相互作用が存在することが、本章でオオガタのオスとコガタのメスの雑種が検出されたことと、第3章の結果（異種オス間の求愛）により示されている。保全策の実施前に最も多くのコガタの稚魚が採捕されたのは、2015年であり、その年の成魚のオオガタ/コガタ比（表6-1: コガタ成魚の採捕個体数1個体あたりのオオガタの成魚の採捕個体数）は最も小さかった。一方で、コガタの稚魚の採捕個体数が少なかった2016年と2017年には、成魚のオオガタ/コガタ比は2015年より大きかった。繁殖干渉の影響の大きさは頻度依存的に決まることが、理論研究（Kuno, 1992）および実証研究（Kishi et al., 2009; Takakura et al., 2009）から示されている。これらのことから、2016年と2017年にはオオガタの成魚の頻度が増加したことにより、オオガタのオスからコガタのメスへの繁殖干渉が強まった結果、多くのコガタが繁殖に失敗した可能性がある。コガタの稚魚が特に少なかった2017年の落水時のオオガタのオスの個体数は、2016年に比べて約5倍だった。2017年にコガタがほとんど繁殖しなかったのは、上述の入水時期の違いによりオオガタのオスが長く繁殖地に留まり、コガタの繁殖期に繁殖地内のオオガタのオスの頻度が高まったことに起因するかもしれない。

保全策の実施後である2018年から2020年の成魚のオオガタ/コガタ比は2015年より大きい。特に、2020年には、本研究期間中で最大の値を示している。しかし、コガタの稚魚は2016年や2017年に比べて多く採捕されており、稚魚のオオガタ/コガタ比も両年に比べて小さくなっている。つまり、保全策の実施後には、成魚のオオガタ/コガタ比が高かったにもかかわらず、繁殖に成功したコガタのメスが増加したと考えられる。これは、両種間での繁殖場所の分割が保全策によって促進されたことを示唆する。本研究で産出された R_{δ} 値は

保全策実施後に低くなったことと、保全工事を行った区画でより高水温になったこと、そしてより多くのコガタの稚魚が採捕されたことを考えると、両種の同所的な繁殖による繁殖干渉が保全策によって緩和されたと考えられる。これは、本研究で実施した保全策が有効に機能したことを示している。ただし、依然としてオオガタの仔魚の生残率がコガタの仔魚よりも低下する 30°C 以上の水温になっていない日が多く、 R_0 値は正の値（同所的な分布）を示しているため、オオガタとコガタの完全な繁殖場所の分割ができていないと考えられる。

オオガタとコガタ間の繁殖干渉は、産卵行動や交雑ではなく産卵行動前の追尾などによる種間の繁殖行動によってもたらされる可能性がある。少数ではあるものの、毎年コガタの成魚と稚魚が採捕され、5月から7月にかけて、コガタの稚魚は成長を続けていることから、調査地の非生物的環境がコガタの産卵に適していないとは考えにくい。しかし、繁殖期が実質的に終了する落水時に、抱卵したまま調査地を出るメス成魚が存在していた。これらは、コガタのメス成魚は、産卵できる状態で繁殖地に侵入したものの、産卵できずに落水を迎えてしまったことを示唆する。また、オオガタのオスとコガタのメスの雑種は6個体しか検出されておらず、両種間の交雑の頻度は低い。そのため、オオガタとコガタ間の繁殖干渉は、産卵以前の種間求愛や、コガタのメスが同種のオスから受ける求愛機会の減少により、コガタは産卵できずに繁殖期を終えてしまうと考えられる。なお、オオガタやコガタと繁殖生態や稚魚の育成環境が似ているドジョウの初期成長の餌として重要であると指摘されている（鈴木, 1971; 内海, 2009）ワムシ類は5月から7月にかけて増加しており、コガタの仔魚の初期成長に必要な餌が無いことでコガタのメスの産卵が制限されるとは考えにくい。

コガタのメスは、繁殖に失敗したことで、複数年にわたり産卵場所へ遡上している可能性がある。このことは、本研究で採捕されたメス成魚は、5つの年級群数を持つと推定されたことから示されている。コガタの個体群がまだ健全であった1950年代に本種の体長等について記載した Minamori (1956) は、本種の体長の頻度分布は単峰型であることを報告している。これは、かつてコガタが繁殖のため複数年にわたって遡上していなかったことを示唆している。また、コガタと近縁な姉妹亜種のサンヨウコガタスジシマドジョウは、繁殖に失敗した場合、翌年に大型化することが報告されている（斉藤, 2005）。これは、産卵後の死亡が無くなり、卵を再吸収して成長を続けるためであろう。これらの知見から、本調査地のコガタのメスは頻繁に繁殖に失敗し、複数年にわたり遡上を繰り返しているため、多くの年級群数を持つ繁殖集団が形成されていたと考えられる。

近縁在来種は、2種の分布が隣り合って別になっている場合や、繁殖場所や寄主を別にしている場合が多い（e.g. Pereira and Wake, 2009; Saitoh, 1990; Noriyuki et al., 2012）。繁殖場所の選好性など、上記のような近縁種間での排他的な関係をもたらす形質は、繁殖干渉による排除の結果、進化した可能性がある。人為的な環境変化によって繁殖前隔離ができなくなった場合、本研究で示唆されたように繁殖干渉による種の衰退が生じる可能性がある。人為的な環境変化や気候変動によって生物の分布やハビタット利用が変化する例は散見される

(Warren et al., 2001; Perry et al., 2005)。また、淡水魚類では、人為的な環境改変により繁殖隔離機構が崩壊し、自然交雑が増加することが指摘されている (Hubbs, 1955; Scribner et al., 2000)。かつて空間的あるいは時間的にすみ分けることで性的な種間相互作用が弱かった近縁な在来種は、繁殖場所や繁殖時期を二次的に共有することで繁殖干渉が生じ、種の絶滅が起きるかもしれない。人為的な環境改変によって変化した環境を元通り復元することは、資金や労力の面からみて現実的ではないことが多いと考えられる。この場合でも、本研究で実施したように、繁殖場所を再び分割させることを目指して保全策を考案・実施することは、絶滅に向かう種の効果的な保全を実現可能にするだろう。

表 6-1. 各調査年のオオガタスジシマドジョウとビワコガタスジシマドジョウの成魚と稚魚の総採捕個体数. 数値はすくい取り調査, 遡上トラップ調査, 落水トラップ調査で採捕された個体数を合計した値を記している. なお雑種は含めなかった.

種名	調査年/採捕個体数						総計
	2015	2016	2017	2018	2019	2020	
成魚							
オオガタスジシマドジョウ	115	169	326	418	227	270	1525
ビワコガタスジシマドジョウ	39	27	82	87	38	30	303
オオガタ/コガタ比 ¹	2.95	6.26	3.98	4.80	5.97	9.00	-
稚魚							
オオガタスジシマドジョウ	189	736	559	994	674	1087	4239
ビワコガタスジシマドジョウ	19	8	1	12	15	16	71
オオガタ/コガタ比	9.95	92.00	559.00	82.83	44.93	67.94	-

¹ オオガタ/コガタ比は各調査年のオオガタスジシマドジョウの採捕個体数をビワコガタスジシマドジョウの採捕個体数で除した値.

表 6-2. 2016 年の各月に採捕された動物プランクトンの個体数

分類群	調査月 (2016 年)			総計
	5 月	6 月	7 月	
節足動物門甲殻亜門				
貝虫綱カイミジンコ目	15	7	18	40
六幼生綱カイアシ亜綱				
種不明				
ノープリウス幼生	220	21	54	295
コペポデイト幼生	180	21	39	240
成体	2	2	0	4
鰓脚綱異脚目				
ミジンコ科				
アオムキミジンコ族	21	0	1	22
ゾウミジンコ科				
ゾウミジンコ属	3	0	0	3
タマミジンコ科				
タマミジンコ属	9	5	2	16
マルミジンコ科				
マルミジンコ属	2	20	9	31
その他不明種	2	0	2	4
輪形動物門ワムシ綱	13	28	32	73
総計	467	104	157	728

表 6-3. 2015 年から 2020 年の落水時に採捕されたオオガタスジシマドジョウとビワコガタスジシマドジョウの個体数. 未成魚は稚魚として記載した. なお雑種は含めなかった. 括弧内の数字は抱卵個体数を示している.

種	性	調査年 / 落水日										
		2015		2016		2017		2018		2019		2020
		7/4	7/2	7/27	6/30	7/23	7/1	7/25	7/6	7/25	6/24	
オオガタスジシマドジョウ	オス	40	28	0	140	29	19	0	7	3	1	
	メス	5 (0)	0	0	20 (14)	3 (3)	4 (3)	0	5 (1)	1 (0)	3 (2)	
	稚魚	11	453	38	279	4	211	0	78	25	555	
ビワコガタスジシマドジョウ	オス	7	4	0	15	7	10	0	0	0	0	
	メス	14 (>5*)	13 (8)	0	26 (25)	5 (5)	8 (8)	0	3 (3)	0	1 (1)	
	稚魚	1	0	1	0	0	3	0	1	0	5	

*2015 年はビワコガタスジシマドジョウの一部の個体のみ抱卵の有無を調査した.

表 6-4. オオガタスジシマドジョウとビワコガタスジシマドジョウの雌雄の体長頻度分布を混合正規分布と仮定してコホート数 ($k = 1-7$) を推定するモデル選択を行った結果. データには 2015 年から 2020 年の野外調査で得られたすべての個体を用いた. 各推定は雌雄別に行った. 4 つのモデルについて, k は含まれる正規分布の数を, AIC は赤池情報量基準を, ΔAIC は AIC が最小のモデルと比較した際の AIC の差を示す. 収束したモデルが 4 つ以下であった場合, 収束したモデルのみを記した.

オオガタスジシマドジョウ						ビワコガタスジシマドジョウ					
オス			メス			オス			メス		
k	AIC	ΔAIC	k	AIC	ΔAIC	k	AIC	ΔAIC	k	AIC	ΔAIC
3	6659.95	0.00	1	3262.44	0.00	2	1100.17	0.00	5	1195.98	0.00
-	-	-	2	3272.69	10.25	3	1102.24	2.07	6	1197.86	1.88
-	-	-	-	-	-	4	1104.21	4.04	4	1199.07	3.10
-	-	-	-	-	-	1	1121.97	21.79	3	1201.37	5.39

表 6-5. 2017 年から 2020 年の各調査区画および調査地の入排水口の平均水温. ただし, 2017 年は一部の調査区画のみ水温を計測した. 各調査区画の並びはおよその位置関係を示す. 黒く塗られた区画は新たに造設した水域を示す.

調査区画	各調査年の平均水温 (°C)			
	2017	2018	2019	2020
S1	18.9	22.7	20.6	21.1
S2	18.6	22.6	20.3	20.8
S14	-	25.6	24.6	26.4
S3	-	23.4	20.9	21.8
S4	-	23.6	21.8	23.8
S5	-	23.0	20.5	21.1
S6	-	22.3	20.0	20.5
S7	19.1	22.5	21.0	22.0
S8	-	22.0	19.6	20.2
S9	-	22.0	19.4	20.1
S10	22.6	27.7	26.3	27.9
S17	-	26.9	26.4	28.9
S11	-	21.4	19.1	20.0
S12	-	20.9	18.4	19.3
S15	-	20.8	23.0	21.2
S16	-	19.6	19.3	20.1
S13	-	18.8	17.3	18.0
入水口	17.0	18.6	17.2	17.5
排水口	-	19.3	17.5	18.4

表 6-6. 2021 年の各調査地点の平均流速. 各調査区画の並びはおよその位置関係を示す. 黒く塗られた区画は新たに造設した水域を示す.

調査区画	調査月 (2021) / 流速 (cm/s)	
	5月	6月
S1	11.2	4.7
S2	8.8	1.8
S14	1	0.6
S3	3.6	3.8
S4	0.5	0.2
S5	4.2	1.9
S6	7.5	2.6
S7	0.2	0.8
S8	13.4	4.3
S9	7.8	4.7
S10	0.5	0.2
S17	-0.3	0
S11	9.5	2.5
S12	14.3	6.4
S15	2.7	0.1
S16	0.4	1.1
S13	18.8	8.7

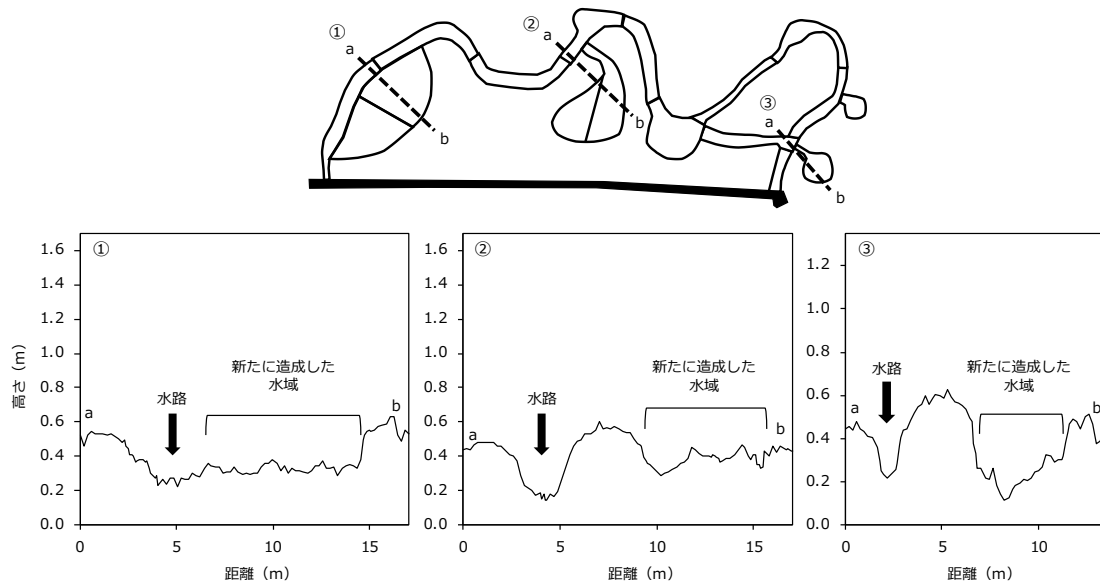


図 6-1. ビワコガタスジシマドジョウの保全のために新たに造成した水域と保全工事以前から存在する水路の地形. 上の図（調査地の概図; 詳細は図 6-2 に示す）の点線部の断面図を下図に示した. 点線の横にある丸に囲まれた数字は下のパネル内の丸に囲まれた数字に対応している. 縦軸は横軸の 10 倍に拡大している.

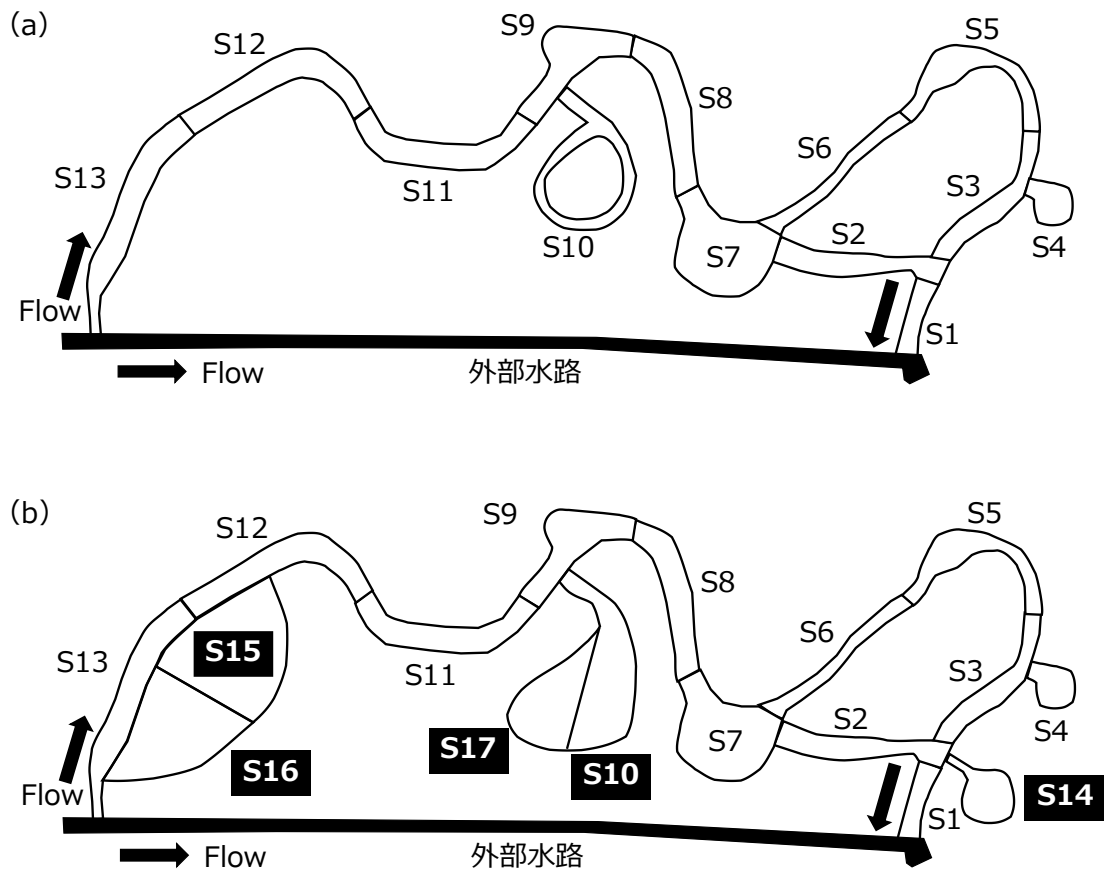


図 6-2. 保全工事の実施前 (a) と実施後 (b) の調査地の概図. 保全工事の実施前 (2015 年から 2017 年) は調査地を S1~S13 の区画に分けた. 保全工事の実施後 (2018 年から 2020 年) は調査地を S1~S17 の区画に分けた. 白色の文字で示された調査区画は保全工事によって新たに造設された水域を示す.

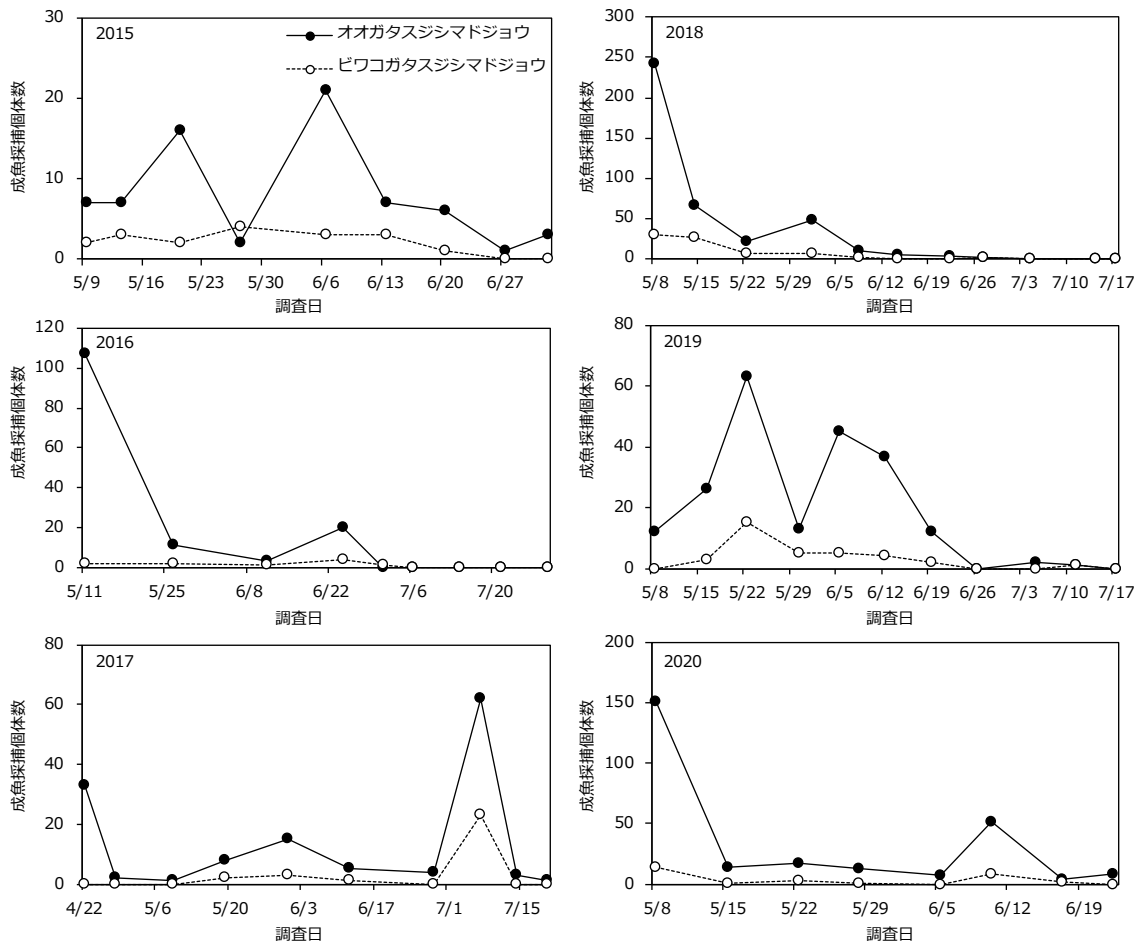


図 6-3. 2015 年から 2020 年のオオガタスジシマドジョウとビワコガタスジシマドジョウの成魚の採捕個体数. 個体数はすくい取り調査と遡上トラップ調査で採捕された個体数を合計したものである. 実線と点線はそれぞれオオガタスジシマドジョウとビワコガタスジシマドジョウの個体数を示す.

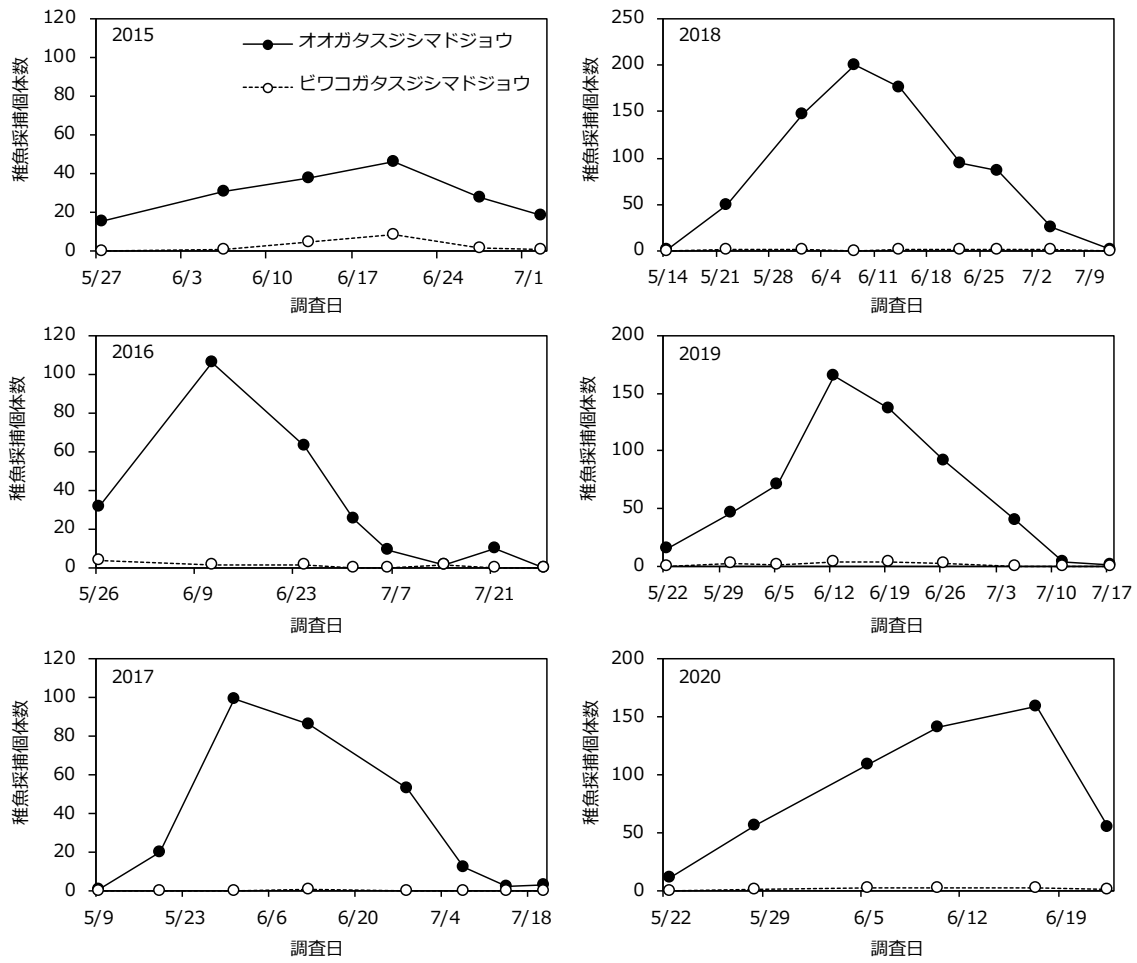


図 6-4. 2015 年から 2020 年のオオガタスジシマドジョウとビワコガタスジシマドジョウの稚魚の採捕個体数。個体数はすくい取り調査で採捕された個体数を示す。なお、雑種は含めなかった。実線と点線はそれぞれオオガタスジシマドジョウとビワコガタスジシマドジョウの稚魚の個体数を示す。なお、雑種は含めなかった。

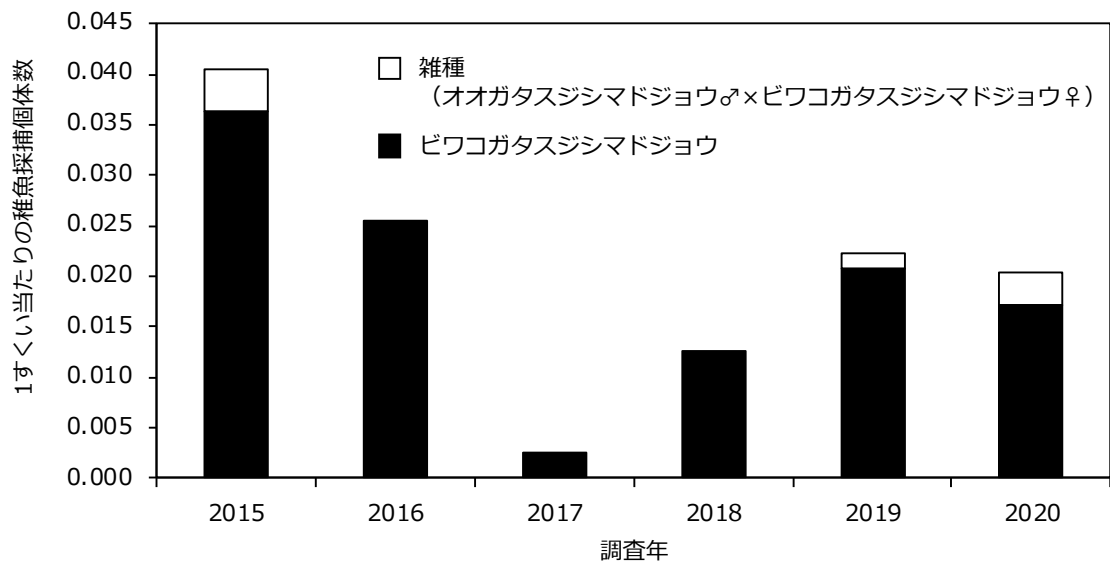


図 6-5. 2015 年から 2020 年のビワコガタスジシマドジョウと雑種（オオガタスジシマドジョウのオスとビワコガタスジシマドジョウのメス）の稚魚の 1 すくい当たりの採捕個体数.

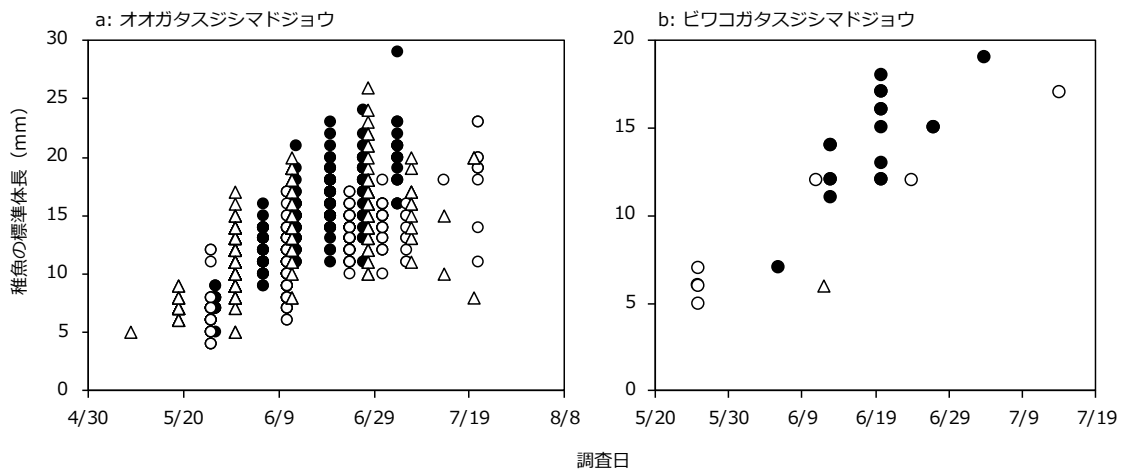


図 6-6. 2015 年から 2017 年のオオガタスジシマドジョウ (a) とビワコガタスジシマドジョウ (b) の体長の変化. 黒いサークル, 白いサークル, 白い三角型は, それぞれ 2015 年, 2016 年, 2017 年の稚魚を示す.

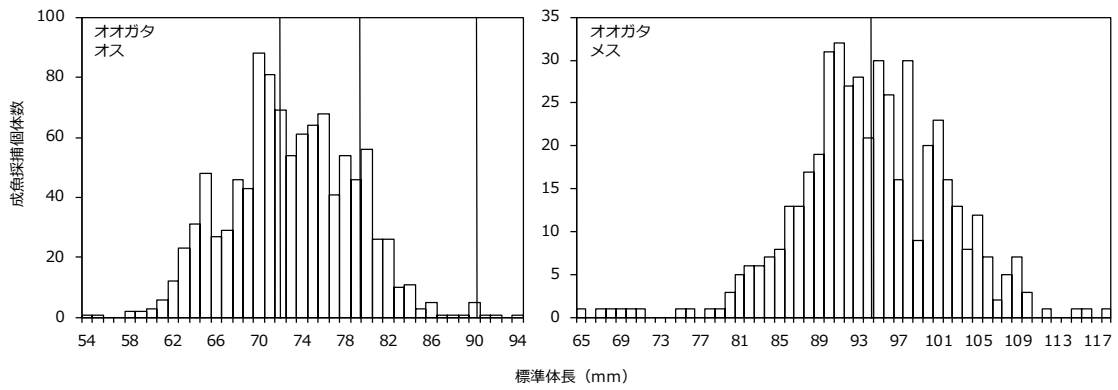


図 6-7. オオガタスジシマドジョウの雌雄別の体長頻度分布. 垂直の実線は推定されたコホートの平均標準体長を示す. ヒストグラムの作成には, 2015 年から 2020 年に採捕されたすべての成魚の標準体長のデータを使用した.

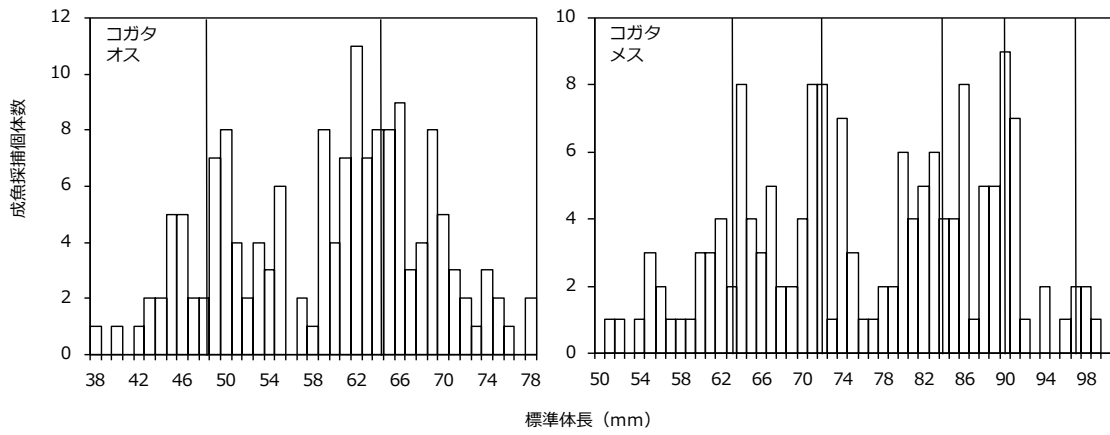


図 6-8. ビワコガタスジシマドジョウの雌雄別の体長頻度分布. 垂直の実線は推定されたコホートの平均標準体長を示す. ヒストグラムの作成には, 2015 年から 2020 年に採捕されたすべての成魚の標準体長のデータを使用した.

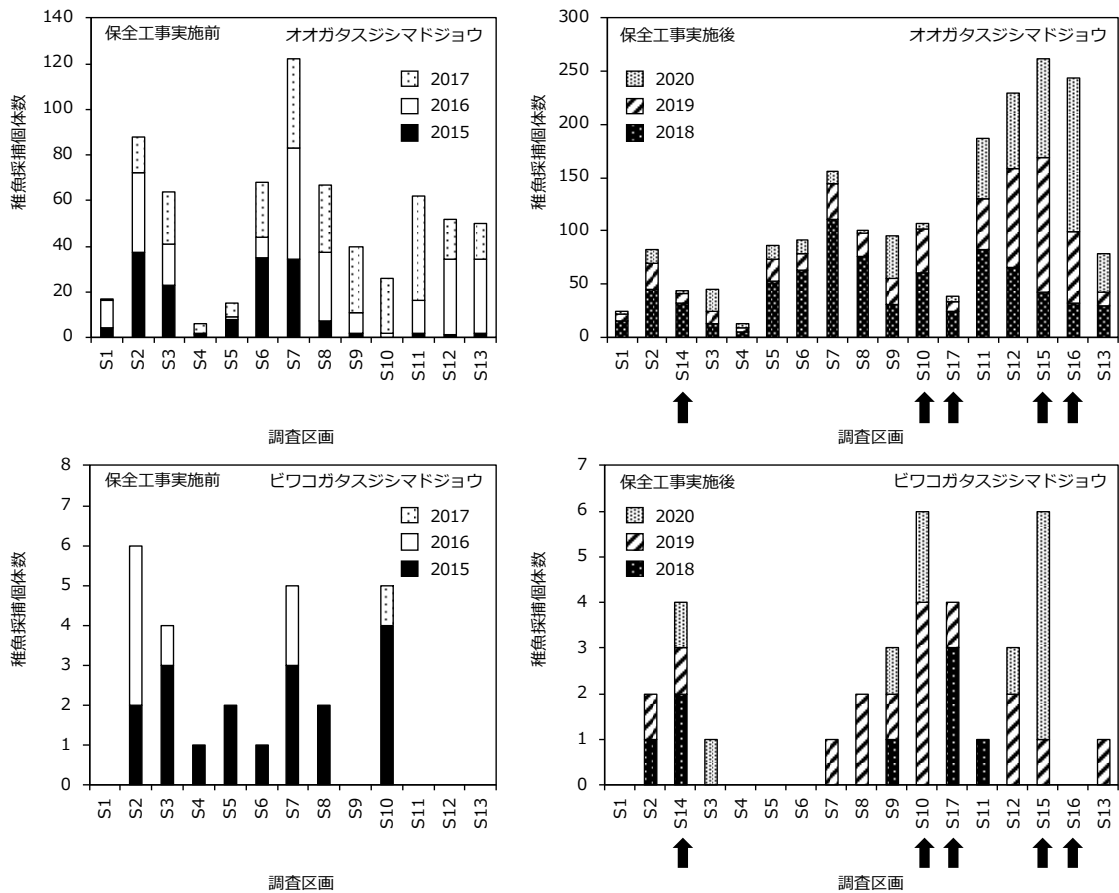


図 6-9. 各調査区画におけるオオガタスジシマドジョウ（上段）とビワコガタスジシマドジョウ（下段）の稚魚の採捕個体数. 左側のパネルはビワコガタスジシマドジョウの保全を目指した工事の実施前（2015～2017年）を、右側のパネルは工事の実施後（2018～2020年）の結果を示す. 矢印を付した調査区画は保全工事で新たに造設した水域を示す. 各調査区画の並びはおよその位置関係を示す. 調査区画の詳細は図 6-2 に示す. なお、雑種は含めなかった.

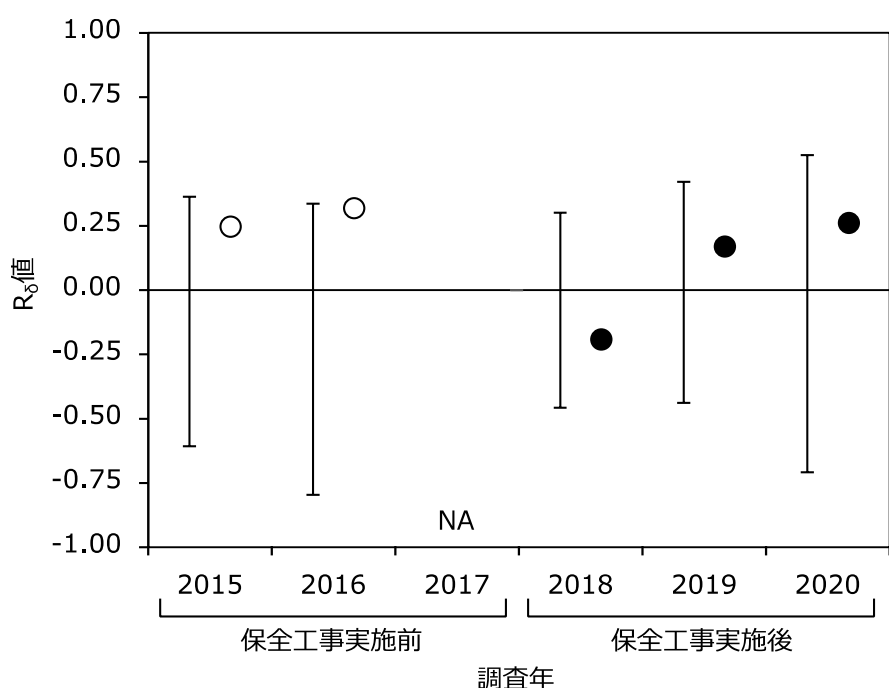


図 6-10. ビワコガタスジシマドジョウの保全を目指した工事の実施前（黒いサークル, 2015～2016 年）と実施後（白いサークル, 2018～2020 年）におけるオオガタスジシマドジョウとビワコガタスジシマドジョウの稚魚の分布相関を示す R_{δ} 指数の値. R_{δ} は, 2 種の分布が同所的なほど 1.0 に, 排他的なほど -1.0 に近づく (詳細は本文を参照). バーは 2 種の分布が独立であった場合 (帰無仮説) の R_{δ} 値の 95% 信頼区間 (ブートストラップ法, 繰り返し数=10000) を示す. ただし, 2017 年はビワコガタスジシマドジョウの稚魚が 1 個体しか採捕されなかったため, R_{δ} 値を算出できず, 図に含めなかった.

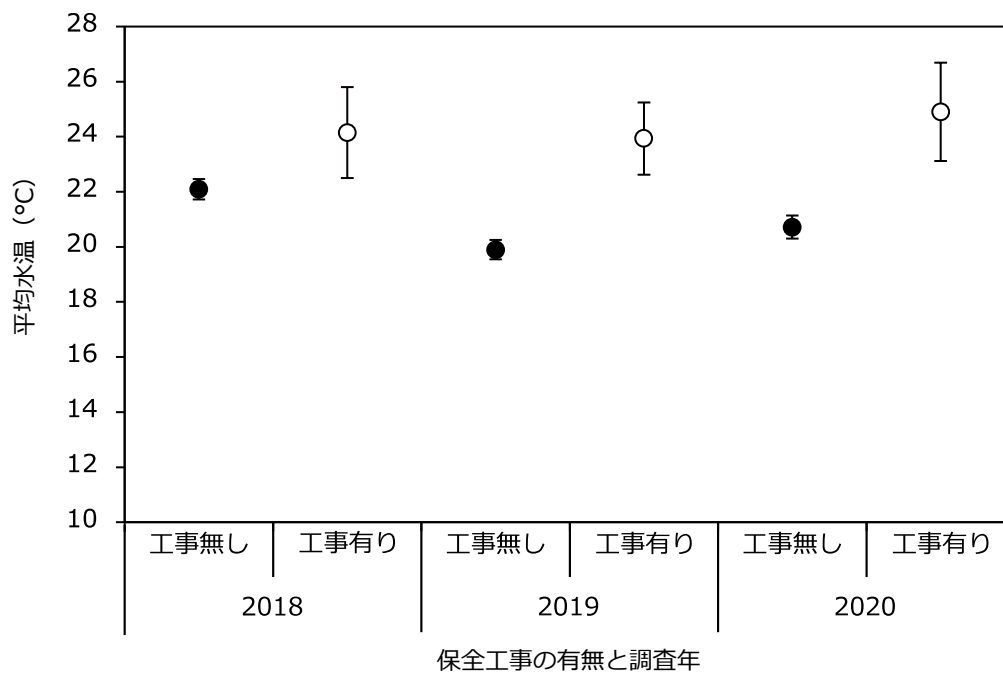


図 6-11. 2018 年から 2020 年のビワコガタスジシマドジョウの保全を目指した工事を行った調査区画 (S10, S14, S15, S16, S17) とそれ以外の調査区画の平均水温. エラーバーは標準誤差を示す.

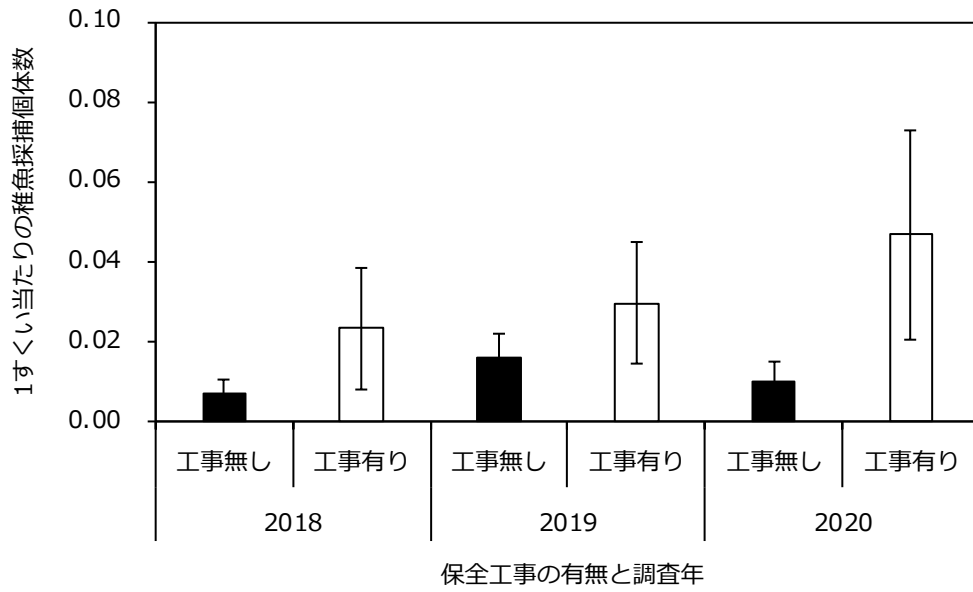


図 6-12. 2018 年から 2020 年のビワコガタスジシマドジョウの保全を目指した工事を行った調査区画 (S10, S14, S15, S16, S17) とそれ以外の調査区画の 1 すくい当たりのビワコガタスジシマドジョウの稚魚の採捕個体数. エラーバーは標準誤差を示す.

第7章 総合考察

本研究は、いずれも絶滅が危惧される琵琶湖水系固有種および亜種であるオオガタとコガタを対象とし、繁殖干渉によるコガタの衰退メカニズムの解明と、繁殖干渉を緩和する保全策の実施・評価を行った（第3章、第6章）。また、近縁種が存在しない場合に繁殖場所利用などの実現ニッチが拡大するかを調べるために、コガタおよびコガタの姉妹亜種であるサンヨウ単独域における繁殖生態を調査した（第4章、第5章）。これらの研究をまとめることで、繁殖干渉がコガタの衰退や繁殖生態に与える影響について、多角的にとらえることができる。本章では、これまでの章で得られた知見を統合しながら、オオガタとコガタに生じた繁殖干渉の実態やコガタの保全策の効果、および他の分類群を含めた現象の一般性について議論していく。

7.1. 両種間に生じる繁殖干渉の実態

第3章の行動観察からコガタのオスはオオガタのオスに対しても求愛を行うことを明らかにし、繁殖地のオオガタのオスの頻度が高い場合にコガタのオスからコガタのメスへの求愛機会の損失を通じて繁殖干渉が生じうることを、数理モデルから予測した。この異種オス間の求愛によってコガタの繁殖が失敗している場合、コガタのメスは産卵せずに繁殖期を終えるだろう。第6章の野外調査では、繁殖期間終了時に多くの抱卵したコガタのメスが採捕された。これは、異種オス間の求愛がコガタの適応度を低下させているという仮説を支持する。

第3章では、導出した数理モデルに対し、2020年の野外観察のみによって得られたパラメータを代入したうえでの評価を行った。主なパラメータは、コガタのオスを基準とした相対的なオオガタのオス個体数とコガタのメス個体数であるが、これらは第6章の野外調査で実測値が得られている。ここでは、この数理モデルと野外調査の結果を組み合わせ、現在の野外により近い条件で、第3章の数理モデルを再評価することにする。

2015年から2020年のオオガタのオスとコガタの雌雄の採捕個体数と、それらから得られた各年におけるパラメータ S_f^* と L_m^* の値を、表7-1に示す。これらの値は、2015年から2020年の一度目の落水までにすくい取り調査と遡上トラップ調査で得られた成魚のデータを用いて計算したものである。 S_f^* はコガタのメスがコガタのオスの何倍存在するかを示す。また、各年の S_f^* の中央値を用い、 $S_f^* = 0.59$ とした。コガタのオスはオオガタのオスを同種のメスと間違える確率 p は、第3章で算出された値と同じく $p = 0.76$ とした。これらのパラメータ値を用いて、コガタのメス成魚の適応度が低下するかを調べた。

その結果、多くのコガタの稚魚が出現した2015年を除き、メス成魚の適応度が10%以上低下した（図7-1）。この解析から、保全工事の実施前である2016年と2017年にコガタの適応度が大きく低下していたと考えられた。また、保全工事の実施後である2018年から2020年の適応度は、2016年と2017年によりも高くなっていたと考えられた。しかし、いずれの

年でも程度の差こそあれ、異種オス間の誤った求愛によってコガタの適応度が低下したことが考えられる。つまり、マイクロハビタットの分割などによって繁殖地内のさらに小さな範囲でコガタの頻度が局所的に高まることがなければ、繁殖干渉が顕在化する可能性が高い。

コガタのオスがオオガタのオスに対して追尾行動を行うことは、オオガタのオスとコガタのメスの体長が似ていることに起因する可能性がある。オオガタのオスの標準体長の範囲は 54~94 mm であった (第 6 章)。一方、コガタのメスの標準体長の範囲は、第 4 章と第 6 章でそれぞれ 50~81 mm と 51~99 mm であった。つまり、オオガタのオスとコガタのメスの標準体長の範囲は大部分で重複していた。また、オオガタのオスは水中の振動を手掛かりに同種のメスを探す (第 3 章)。体長の似ているオオガタのオスとコガタのメスから発せられる水中の振動は似ているだろう。コガタのオスもオオガタと同様の手掛かりを利用している場合、似た水中の振動を起こすオオガタのオスとコガタのメスを見分けることができない可能性がある。

また、第 6 章の稚魚を対象にした雑種判別の結果から、オオガタのオスとコガタのメスが自然交雑していることが明らかになった。両種の雑種は不妊雑種となるため (Minamori, 1956)、オオガタのオスとの交雑はコガタのメスの適応度を直接的に低下させるだろう。さらに、両種間の交雑以前にも、追尾などの種間求愛が生じている可能性が高い。実際に、第 3 章の野外ケージ実験ではオオガタのオスはコガタのオスよりもコガタのメスをよく追いかけており、このような種間追尾行動が野外でも生じている可能性が高い。両種の求愛行動は 4 つのフェーズに分かれており、交雑が生じるのは求愛行動の最後のフェーズである。そのため、求愛行動の最初のフェーズである追尾行動など、放卵・放精以前の種間の求愛行動は交雑よりも多く生じているはずである。オオガタのオスからの求愛を避けた結果、コガタのメスの産卵機会が失われるなど、交雑以前にもコガタの適応度が低下する場合、不妊雑種の形成よりも強い影響を持つ可能性がある。第 3 章で示したように、オオガタは繁殖期間中のうち一時的な水域が形成された直後の数日に集中して産卵する。また、コガタの単独区やコガタの姉妹亜種であるサンヨウ単独区の繁殖生態の調査から、コガタやサンヨウも短い期間に集中して産卵すると考えられる。したがって、オオガタからの種間求愛を拒否することによってコガタのメスが産卵の機会を逃し、コガタの適応度が低下する可能性は十分にある。実際に、オオガタとコガタの同所的な繁殖地での両種の雑種の頻度が低く、繁殖終了時に多くの抱卵したコガタのメスが採捕されることは、この仮説を支持する。

これらの知見をまとめると、コガタのメスにおいて、同種のオスからの求愛機会の損失と、オオガタのオスからの雑種形成を含む種間求愛の 2 つの至近要因によって繁殖干渉が生じていると結論付けられる (図 7-2)。この 2 つの至近要因は、同時に生じることで、より強い繁殖干渉をもたらす可能性がある。たとえば、コガタのオスからの求愛機会が減少したコガタのメスは、オオガタのオスからの求愛を受け入れやすくなるかもしれない。また、オオガタのオスがコガタのメスに求愛を行うことで、オオガタのオスの分布がコガタのメスの

周辺に集中し、コガタのオスがオオガタのオスに誤って求愛する頻度が上がる可能性も考えられる。これらの仮説は、直接検証することが難しいものの、現実的な仮説としてコガタの衰退要因として考慮する必要があるだろう。

コガタが圃場整備などにより水田に遡上できなくなってから、すでに数十年が経過しているだろう。また、2005年に滋賀県高島市に調査地が造設されて以降、コガタは調査地で繁殖を繰り返してきた。つまり、調査地のコガタ個体群は少なくとも10年以上水田ではない水路などの環境で自然選択を受けてきた。また、重要な事実として、コガタは少数ながらも毎年調査地で産卵していた。もし、コガタの繁殖集団の一部に繁殖干渉を避ける形質が存在するならば、その形質は自然選択によって集団内に広まり、繁殖干渉の影響は弱くなるはずである。しかし、コガタの保全策の実施前である2015年から2017年の間、コガタの稚魚数は減少し続けていた。これは、オオガタからの繁殖干渉を避ける代替戦略がコガタの個体群に存在しなかったことを示唆している。両種の同所的な繁殖地において、コガタは異種オス間の求愛とオオガタのオスからコガタのメスへの求愛によって繁殖干渉を受けている。コガタのオスがオオガタのオスへの求愛を避ける形質は、コガタのオスが水中の振動を手掛かりに同種のメスを探している場合には、進化しにくいと考えられる。これは、他種オスに求愛しないことが同種のメスにも求愛しないことになるためである。また、コガタのメスがオオガタのオスからの求愛を避ける形質も、進化しにくいだろう。これは、コガタのメスにとってはオオガタのオスからの求愛をコントロールできず、オオガタのオスにとっては繁殖地において少数派であるコガタのメスに求愛することはほとんどコストにならないと考えられるためである。つまり、繁殖地において少数派であるコガタは、オオガタと同所的に繁殖する限り、繁殖干渉によって適応度の低下を受け続けると考えられる。

7.2. 繁殖干渉がコガタスジシマドジョウ種群の繁殖生態に与える影響

コガタの単独域での繁殖生態を調査した第4章では、オオガタが存在しない状況でもコガタは水路ではなく水田で繁殖していた。この理由として、3つの仮説が提示された。一つ目の仮説は、オオガタの存在に関係なく、コガタが水田などの浅く水のたまる水域を繁殖場所として利用し、適応した結果、水路などの他の水域で繁殖できなくなったというものである。二つ目の仮説は、オオガタからの繁殖干渉によって水田などの浅く水のたまる水域での繁殖を強いられる状態が進化的な時間スケールで生じた結果、現在でも水田などの浅く水のたまる水域でしか繁殖しないというものである。これらの仮説は、コガタの姉妹亜種であるサンヨウが水路でも繁殖したことと（第5章）、オオガタとコガタの同所的な繁殖場所において、少数とはいえコガタが土掘りの水路内で繁殖したこと（第6章）から否定される。

三つ目の仮説は、第4章の調査地の排水路の流速が速いため、コガタの繁殖場所として適していないため、水田以外で繁殖するという選択肢がないというものである。実際に、第4章でコガタが多く採捕された調査地点では、流速は20 cm/s以上であったが（表4-3）、サンヨウの繁殖地の水路やオオガタとコガタの同所的な繁殖地の流速は、10 cm/s以下の地点が

多かった（表 5-3; 表 6-6）。これらの結果は、3 つ目の仮説を補強する。また、第 4 章の排水路の流速が速いことでスジシマドジョウ類の繁殖に適していないという仮説は、調査地にオオガタが出現しなかったこととも整合する。したがって、第 4 章でコガタが水田以外で繁殖しなかったことは、調査地にコガタの繁殖環境の基本ニッチが水田しか存在しなかったためであると考えられる。

オオガタからの繁殖干渉によるコガタの繁殖失敗は、コガタのメスの年級群数の増加、いわば高齢化をもたらす可能性がある。コガタの単独域で調査した第 4 章では、コガタのメスは 3 つの年級群を持つと推定された。一方、両種の繁殖地で調査した第 6 章において、コガタのメスは 5 つの年級群を持つと推定された。また、第 4 章ではコガタのメスは標準体長 70 mm 以下の小さな個体が多かったが、第 6 章では標準体長 70 mm 以上の大きな個体が多かった。加えて、コガタの姉妹亜種であるサンヨウのメスは 2 つの年級群を持つと推定された（第 5 章）。これらの結果は、オオガタと同所的に繁殖したコガタの個体群では年級群数が増加し、体長が大きくなることを示唆している。この現象は、オオガタからの繁殖干渉によりコガタのメスが繁殖に失敗した結果、繁殖に配分されるはずだったエネルギーが体サイズの増大に再配分され、その結果体サイズが大きくなることで生じると考えられる。繁殖に失敗したコガタ個体群で見られた繁殖集団の年級群数の増加、すなわち高齢化は、繁殖干渉の副次的効果であり、同時に本種の絶滅が迫っていることを示すものと解釈するのが妥当であろう。

このような繁殖の失敗に起因する集団の高齢化と絶滅リスクの増大については、サンヨウでも指摘されたことがある。本研究の対象とは別のサンヨウの個体群で研究を行った斉藤（2005）は、成魚の体サイズが大型化し、その後に個体群が消滅したことを、定性的ではあるものの指摘している。また、この体サイズの大型化は、水路と水田の連続性が失われたことでサンヨウの繁殖が失敗したことに起因すると考察している。つまり、サンヨウは水田でしか産卵できないため、水路から繁殖地の水田に遡上できなくなったことが産卵の失敗をもたらしたと考えた。しかし、本研究の第 5 章で示したように、サンヨウは水路でも産卵が可能である。サンヨウにおける繁殖失敗による高齢化とコガタの高齢化を統一的に説明する仮説は、サンヨウも同所的に分布している近縁種のチュウガタに繁殖干渉を受けるというものである。サンヨウとチュウガタは自然交雑をする（Saitoh, 1990）ことから、両種間に性的な相互作用が存在することは確実である。サンヨウとチュウガタの間にも、コガタとオオガタのように繁殖干渉が生じていた場合、水田に遡上できなくなったサンヨウは水路でチュウガタから繁殖干渉を受けて繁殖に失敗し、産卵できずに繁殖期を終えるかもしれない。その結果、サンヨウの個体群が高齢化・大型化し、絶滅すると考えれば、上述のコガタとオオガタの関係と同様に解釈できる。

オオガタとコガタ間に見られた繁殖干渉は、コガタスジシマドジョウ種群における繁殖場所選択も統一的に説明できる。現在知られる繁殖環境が、近縁種との同所的な繁殖を避けた結果選択されたと考えることで、コガタスジシマドジョウ種群を構成する種のほとんど

の繁殖場所選択の成立過程を説明できるだろう。コガタスジシマドジョウ種群には、サンヨウ、サンインコガタスジシマドジョウ（サンイン）、ヨドコガタスジシマドジョウ（ヨド）、コガタ、トウカイコガタスジシマドジョウ（トウカイ）の5亜種が知られる。このうち、サンインとトウカイは近縁種（他のスジシマドジョウ種群）と分布が重ならない。そのため、繁殖場所として多様な環境を利用すると予測される。実際に、この2種は水田以外の環境でも繁殖する可能性が高い（河村, 2015; 中島・内山, 2017; 中島, 2017）。一方、サンヨウとヨドはチュウガタと、コガタはオオガタと分布域が重なるため、これらの種はより限定された環境でのみ産卵すると予測される。実際に、これらの種の繁殖場所は、水位が年間を通じて安定しない水域（一時的水域）に限られることが知られている。具体的には、サンヨウとコガタは水田を繁殖場所としており（Saitoh, 1990; 斉藤・松田, 1990）、ヨドは増水時にできる浅い水たまりを繁殖場所としていたとされる（斉藤, 2005）。ただし、このうちヨドは、1996年に京都府宇治川で採集されて以降、採集記録がなく、絶滅した可能性が高いと考えられている（中島, 2017）。繁殖環境等に関する詳細な研究は残されていないため、推測に頼らざるを得ないが、コガタやサンヨウと同様に、本種も近縁種からの繁殖干渉によって一時的水域である浅い水たまりを産卵環境として利用していた可能性がある。

このように、コガタスジシマドジョウ種群がスジシマドジョウ類の他の種と分布域が重なった場合に、繁殖環境の縮小などの影響を受けるのは、本種群が繁殖干渉において劣位であることを示唆する。この仮説は、コガタスジシマドジョウ種群の複数の亜種において、必ずしも卵生存率が高くなる環境で産卵しているわけではないことから支持される。皆森（1954）はオオガタ、チュウガタ、コガタ、サンヨウ、サンインについて、20°Cから36°Cの水温における卵の生存率を調べた。その結果、種によって異なるものの、いずれの種も水温が30°Cを超えると生存率が低下した。水田などの浅く水の滞留する環境では水温が上がりやすい。実際に、水田では水温が30°C以上になることは珍しくない（e.g. 亀甲ほか, 2013; 西田ほか, 2017）。つまり、近縁種と分布域が重なるコガタスジシマドジョウ種群は、自らの卵の生存率が低下しやすい場所を繁殖場所として選択するという、非適応的な行動をとっていることになる。一方で、同所的に存在する近縁種の影響を考慮することでコガタスジシマドジョウ種群の繁殖場所利用を合理的に説明できる。具体的には、近縁種との繁殖干渉において劣位であるコガタスジシマドジョウ種群にとって、産卵環境として質が低い環境は、繁殖干渉を逃れることができるという点において、好適な産卵環境になる。これは、産卵環境の質が低いゆえに、繁殖干渉を及ぼす近縁種が利用しないためである。以上の議論から、近縁種との繁殖干渉において劣位であるコガタ種群の産卵環境は、近縁種の存在により左右されやすいと考えられる。

コガタスジシマドジョウ種群が繁殖干渉において劣位にあることは、それぞれの亜種の衰退の状況とも符合する。つまり、繁殖干渉を及ぼしうる近縁種と分布域が重なる亜種では、衰退が著しく、亜種によっては既に絶滅している可能性がある。斉藤（2005）はスジシマドジョウ種群のなかでもコガタ、サンヨウ、ヨドが特に減少していることを指摘している。実

際に、コガタは本研究で調査した2地点しか近年の繁殖の報告が存在せず、サンヨウとヨドは絶滅危惧IA類(CR)に指定されている(環境省自然環境局野生生物課希少種保全推進室, 2015; 環境省自然環境局野生生物課希少種保全推進室, 2017)。特に、ヨドはすでに絶滅したと考えられている。上述の通り、これらの亜種はいずれも他の近縁なスジシマドジョウ種群と分布域が重なる点で共通している。一方で、サンインとトウカイの分布域には、他のスジシマドジョウ種群は分布しない。これら2種は現在でも比較的広い分布域を持っている(中島, 2017)。それぞれの分布域で圃場整備や河川改修の程度や時期が大きく違うとは考えにくく、これらの衰退の程度の違いは近縁種からの繁殖干渉の有無を考慮することで説明可能である。

本研究では、日本に分布するコガタとサンヨウを対象として、それらの衰退を説明する仮説として繁殖干渉が有効であることを示したが、同じ議論の枠組みはヨーロッパも含めたシマドジョウ属分布域全般について各種の分布を説明する仮説としても有力であると考えられる。ヨーロッパの広い範囲において、*C. taenia* と *C. elongatoides* は排他的な分布をしている(Bohlen and Ráb, 2001)。しかし、これら2種の交雑に由来する無性生殖系統は、それぞれの種と同所的に分布する(Bohlen and Ráb, 2001)。これは、過去に2種が同所的に分布していた期間があり、その同所的分布域では現在までに一方の種が絶滅したことを意味している。交雑由来の系統が存在することから、両種間に性的な相互作用が存在したことは明らかである。また、そのかつての同所的分布域において一方の種が絶滅した要因として、繁殖干渉は有力な仮説であろう。

7.3. 繁殖干渉を考慮した保全策の有効性

本研究で実施した繁殖時の空間分布を変化させ繁殖干渉を緩和する保全策は、在来種間の繁殖干渉に対して大きな成果をもたらすと期待できる。もともと共存していた在来種間では、潜在的に繁殖干渉が生じるとしても、繁殖場所や繁殖時期の分割が実現していたために共存していたと考えられる。つまり、在来種2種間では、繁殖場所や繁殖時期は、もともとある程度分離している傾向が強く、人為的に分離を実現することも容易である場合が多いと考えられる。加えて、進化的な時間スケールで共存してきた在来種2種の間には、繁殖干渉の相互作用の強さにそれほど大きな優劣はない可能性が高い。仮に圧倒的な優劣関係があった場合、どちらか一方が既に絶滅していると考えられるためである。以上の理由から、在来種間の繁殖干渉は、人為的な方法により影響を緩和できる可能性が高く、保全策が有効に作用しやすいと考えられる。

一方、繁殖干渉を緩和する保全策は、在来種と外来種間の繁殖干渉に対して、有効な打開策にならない場合もあると考えられる。外来種の個体数は侵入時に必ず少ないので、それでも個体群を形成し侵入に成功したということは、在来種からの繁殖干渉を受けない場合が多いだろう。仮に在来種との間に繁殖干渉が存在すれば、外来種は在来種から影響をほとんど受けず、逆に在来種に一方的に影響を及ぼす場合が多いと考えられる。この場合、外来種

を何らかの方法で減少させたり、空間的に在来種から分離したりしても、少数でも外来種個体の残存や再移入があれば、繁殖干渉により在来種が排除されてしまい、保全の効果は現れにくい。また、外来種と在来種の間では、上述の在来種間での繁殖干渉とは異なり、2種の繁殖場所や繁殖時期が分離している理由はない。そのため、外来種と在来種間の繁殖干渉は、そのメカニズムなどについて詳細に明らかにされたとしても、それらの知見を、2種を空間的にあるいは時間的に分割することに応用することが難しい場合があると考えられる。つまり、外来種と在来種の間での繁殖干渉の場合、本研究で行ったような繁殖場所の分割を促す保全策は機能しない危険がある。この危険を回避するために、保全対象種に生じている繁殖干渉の具体的なメカニズムを明らかにし、保全策の有効性を事前に検討することが必要になるだろう。以上の議論から、これまでに多く研究されてきた外来種と在来種間の繁殖干渉（e.g. Sun et al., 2014; Konishi and Takata, 2004; Takakura and Fujii, 2010）よりも、本研究で対象としたような在来種間の繁殖干渉のほうが、繁殖干渉を緩和する保全策の効果が表れやすい可能性がある。

ここまで、繁殖干渉を緩和し絶滅危惧種を保全する手段として、繁殖の空間的な分割について議論してきたが、時間的な分割は有効に機能するだろうか。繁殖干渉が生じる2種について、繁殖の時期や時間が異なれば両種間の性的な種間相互作用はなくなり、繁殖干渉が緩和されるはずである。本研究で材料としたオオガタとコガタは繁殖時期にも違いがあるとされ、7月はコガタのみの繁殖期であると報告されている（斉藤・松田, 1990）。しかし、第6章では7月にもオオガタのオスが繁殖地にとどまっており、コガタの繁殖も行われていないことが明らかになった。つまり、時間的な分割によりオオガタとコガタ間の繁殖干渉を緩和することはできないと考えられる。繁殖干渉が繁殖時期や時間に与える影響は不明な点が多く、時間的な分割による保全がオオガタとコガタ以外の種についても不可能であるかは分からない。時間的な分割による繁殖干渉の緩和を目指した保全策の有効性は、さらなる検討が必要になるだろう。

本研究により実施された保全策は、繁殖干渉の知見を保全に応用した事例として国内外で初めてのものであり、保全生態学における新たな仮説の検証としても初めてのものである。第1章でも述べたように、人為的環境改変が淡水魚の自然交雑を増加させる例はいくつも存在する。しかし、これらの研究では繁殖干渉によって個体群が消滅する可能性は考慮されていなかった。この理由は、人為的環境改変に起因する在来種間の繁殖干渉が野外で生じていたとしても、野外で個体群の動態やハビタット利用について調べているだけでは、下記の理由により、繁殖干渉が衰退要因であると気が付きにくいことによるだろう。ここでは、一方の種が人為的環境改変によりもともとの繁殖場所を利用できなくなった場合を考える。複数の在来種について、潜在的に繁殖干渉が生じるにもかかわらず、重なった分布域をもつ場合、繁殖場所を分割していると予測される。これらの種の繁殖場所が人為的環境改変にさらされたことにより、ある種の繁殖場所が利用できなくなり、近縁種と二次的な繁殖場所を共有するようになることが生じうる。この結果、繁殖干渉が生じ、一方の種が絶滅・衰退す

る可能性がある。このような状況は、本研究で示したオオガタとコガタの関係と同様である。しかし、野外で観測される事実は、ある人為的環境改変によって、もともとの繁殖場所を利用できなくなった種が絶滅あるいは衰退したことだけである。この現象を観測した者は、絶滅した種は人為的環境改変が起きた場所以外で繁殖できないために絶滅した、あるいは環境が変わったことで同所的に生息することになった近縁種との資源競争によって絶滅したと考えるだろう。

実際に、人為的な環境改変によって近縁種と同所的に繁殖した結果、資源競争によって一方の種が絶滅したと考えられている例がある（桃下, 2007; 佐藤, 2008）。この例では、1997年に完成した潮受堤防によって長崎県の諫早湾の干潟の環境が変化したことで、1999年にヨドシロヘリハンミョウ *Callytron inspecularis* W.Horn, 1904 とエリザハンミョウ *Cicindela elisae elisae* Motschulsky, 1959 が同所的に多数出現し、2001年にはヨドシロヘリハンミョウは全く見つからなくなったこと（桃下, 2002）と、両種の大顎のサイズが似ていること（佐藤, 2008）を根拠に資源競争による排除を指摘している。しかし、わずか2年で排除が起きるほどの資源競争が生じるのかについては疑問が残る。また、環境が改変されたあとの1999年にもヨドシロヘリハンミョウが多数出現したことから、本種の繁殖は環境改変後の条件でも可能であったと考えられる。種間求愛によって、ヨドシロヘリハンミョウの適応度が低下するかを調べる必要があるが、この2種についても、本研究のオオガタとコガタのように、人為的な環境改変に起因する同所的な繁殖によって繁殖干渉が生じ、一方の種が排除された可能性がある。

直接的に絶滅をもたらした繁殖干渉を発見することは、予め繁殖干渉の存在を考慮していない限り難しい。ここでは繁殖場所について議論したが、これを繁殖時期に置き換えても同様の議論が成立する。加えて、繁殖干渉による排除は速やかに生じるため、繁殖干渉が強力に作用していればいるほど、野外で繁殖干渉を観察することができなくなるのも早くなる。このような状況では、どれほど詳細に観察したところで、人為的環境改変と繁殖干渉による絶滅の間にある因果関係に気が付くことはできないだろう。本研究のオオガタとコガタでは、両種がもともと別の繁殖場所を利用していたことを示す過去の研究が存在していたことから、あらかじめ繁殖干渉が生じている可能性を考慮して研究を行うことができた。もし繁殖干渉について予め考慮することができなかったとしたら、コガタの保全には、すでに失われたかつての繁殖環境が必要であると結論づけられ、第6章で示したような早急な保全策の実施は不可能であっただろう。実施した保全策が今後も順調に奏功すれば、本研究は衰退要因の解明が保全に直接貢献した重要な例になると考えられる。

淡水魚類に限らず、絶滅が危惧される種は多くの分類群で増え続けており、日本だけでも3700種を超える（環境省, 2020）。そして、その衰退要因が明らかでない種は多く、それらの中には衰退要因における種間相互作用の役割が考慮されていない種も多い。それらの種の衰退要因の解明においては、繁殖干渉に着目し、衰退要因を再検討する必要がある例もあるだろう。本研究の成果は、絶滅危惧種の衰退要因を解明し、その結果に基づく保全策を実

施することの重要性を明示している。保全生態学において、絶滅危惧種の生活史や行動、種間相互作用に関する基礎研究と、それらの知見の保全への応用が、今後一層発展することを期待する。

表 7-1. 2015 年から 2020 年のオオガタスジシマドジョウ（オオガタ）のオスとビワコガタスジシマドジョウ（コガタ）の雌雄の採捕個体数, およびそれらから得られた各年におけるパラメータ L_m^* と S_f^* の値. 採捕個体数はすくい取り調査と遡上トラップ調査で 1 度目の落水までに採捕された個体数を合計したものである. パラメータを含む数理モデルの詳細については第 3 章で述べた.

種と性/パラメータ	調査年					
	2015 年	2016 年	2017 年	2018 年	2019 年	2020 年
オオガタ (オス)	61	102	48	231	121	196
コガタ (オス)	13	2	4	42	22	19
コガタ (メス)	5	8	2	27	12	17
L_m^*	4.69	51.00	12.00	5.50	5.50	10.32
S_f^*	0.38	4.00	0.50	0.64	0.55	0.89

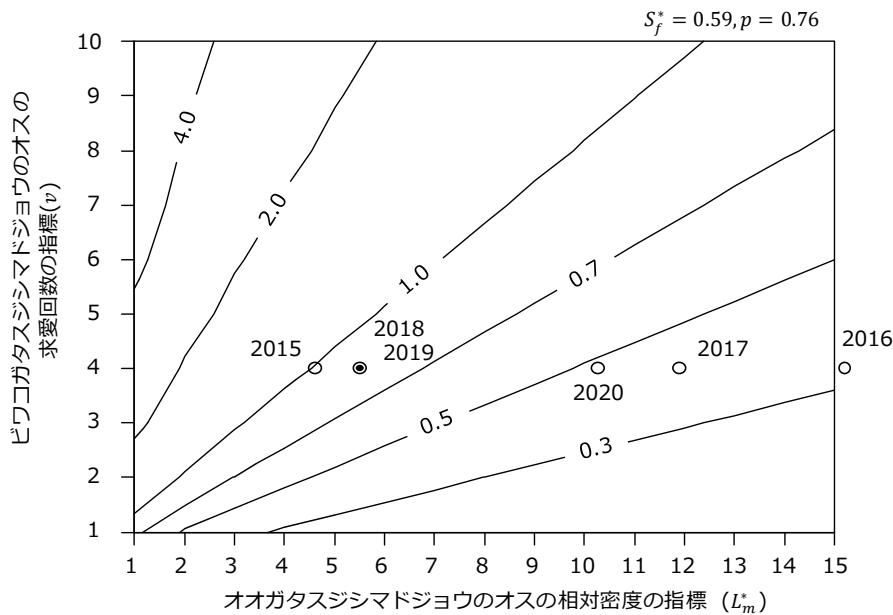


図 7-1. ビワコガタスジシマドジョウのオスがオオガタスジシマドジョウのオスに誤って求愛した場合の、ビワコガタスジシマドジョウのメスが同種のオスから受ける求愛機会の等高線図。求愛機会が 1.0 未満の場合に、ビワコガタスジシマドジョウのメスの適応度が低下する。数理モデルの詳細については第 3 章で述べた。ビワコガタスジシマドジョウのオスの求愛回数の指標である v は、同種のメスの最大産卵回数の何倍の求愛を行うかを示す。ビワコガタスジシマドジョウのオスが同種のメスの産卵回数の何倍求愛するかについて、オオガタスジシマドジョウと同様であると仮定したうえで、第 3 章でのオオガタスジシマドジョウのオスの求愛成功率が 27.7% であることから、本解析では、ビワコガタスジシマドジョウのオスはメスの産卵回数の約 4 倍程度 ($v = 4$) 求愛すると仮定した。本解析では、繁殖集団内におけるオオガタスジシマドジョウのオスの相対密度の指標である L_m^* は、オオガタスジシマドジョウのオスがビワコガタスジシマドジョウのオスの何倍存在するかを示す。ビワコガタスジシマドジョウのメスが同種のオスの何倍存在するかは S_f^* で示される。一度目の落水までにするくい取り調査と遡上トラップ調査で採捕された個体数をもとに 2015 年から 2020 年の S_f^* を計算し、その中央値 ($S_f^* = 0.59$) を本解析に用いた。ビワコガタスジシマドジョウのオスがオオガタスジシマドジョウのオスを同種のメスと間違える確率 (p) は、第 3 章での実測にもとづき 0.76 とした。白いサークルは、各調査年の L_m^* およびビワコガタスジシマドジョウのメスの適応度を示す。白いサークルの横の数字は、各調査年を示す。ただし、2018 年と 2019 年の L_m^* の値は同じであったため、二重のサークルで示している。

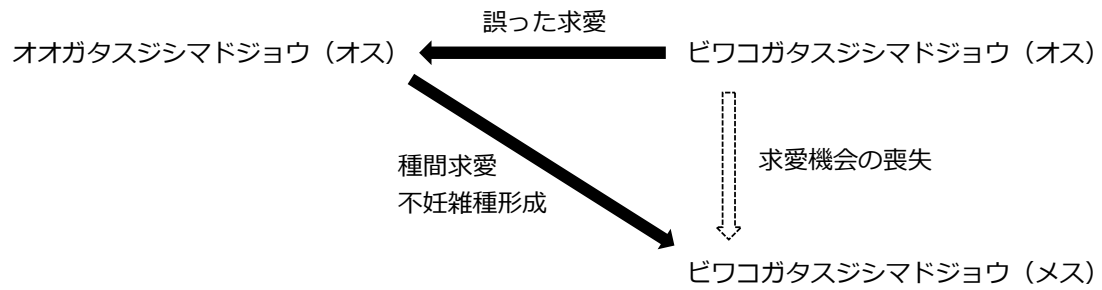


図 7-2. オオガタスジシマドジョウとビワコガタスジシマドジョウの間に生じる性的な種間相互作用. オオガタスジシマドジョウはビワコガタスジシマドジョウの両性との性的な種間相互作用により繁殖干渉を引き起こす.

謝辞

本研究を行うにあたり、研究計画から本論文の執筆まで、研究全体にわたり手厚いご教示と暖かい励ましを賜った滋賀県立大学環境科学部生物資源管理学科の高倉耕一准教授に心より感謝の意を表したい。高倉耕一准教授との日ごろからの議論は私の生態学者としての思考を形成するうえで最も重要であったと考えている。滋賀県立大学環境科学部環境生態学科の西田隆義教授と名古屋大学大学院環境科学研究科の西田佐知子准教授には生態学や科学一般について多くのご助言をいただいた。また、研究にもかかわる様々な機会を与えていただいたことにも深く感謝したい。西田隆義教授には、本論文の副指導教員としてもご教授いただいた。同じく副指導教員としてもご教授いただいた滋賀県立大学環境科学部生物資源管理学科の皆川明子准教授には、本論文だけでなく、投稿論文を執筆する際にもご助言いただいた。また、調査器具も貸していただいた。合わせて感謝申し上げたい。

新旭町針江地区の阿南健次氏、阿南妙子氏、新旭土地改良区の上原和男氏には調査の便宜を図っていただいたことに御礼申し上げたい。特に、上原氏には、保全のための工事の際にご助力いただくなど、研究を遂行する上で非常に多くの支援をいただいた。南九州大学の中野光議博士、国立研究開発法人国立環境研究所の中西康介博士、元滋賀県立大学大学院の舟尾俊範博士、国立研究開発法人土木研究所の田和康太博士、沖縄県病害虫防除技術センターの本間淳博士には、本研究や研究への取り組みに関して多くのご助言をいただいたことに感謝したい。高倉研究室セミナーの出席者の皆様、特に北野大輔氏、遠藤耕平氏、大見智之氏、久岡知輝氏には本研究に関して有益なご意見をいただいた。沖縄県病害虫防除技術センターの本間淳博士、元滋賀県立大学の金井亮介氏、北野大輔氏、杉山悠生理氏、岡田歩氏、西平幸生氏、滋賀県立大学の久岡知輝氏、岩澤美穂氏、西野大輝氏、京都大学の福家悠介氏、鈴木紗也華氏には野外調査を手伝っていただいた。元滋賀県立大学の北野大輔氏、網野可菜氏、原可那恵氏、松下未香氏、石川晶子氏、坂口雅実氏、滋賀県立大学の久岡知輝氏、岩澤美穂氏、佐々木謙昌氏、橋啓輔氏にはスジシマドジョウ類のDNA実験を手伝っていただいた。

福岡県保健環境研究所の中島淳博士にはシマドジョウ属の生態について多くのご助言をいただいた。元姫路水族館の市川憲平博士にはサンヨウコガタスジシマドジョウの繁殖地について教えていただいた。元水産研究・教育機構 水産資源研究所の斉藤憲治博士には、かつてのビワコガタスジシマドジョウの分布状況について教えていただいた。滋賀県立大学環境科学部生物資源管理学科の岩間憲治准教授には調査器具を貸していただいた。

最後に、研究者としての道を歩むことを理解し、物心両面で助けてくれた父雅人、母満寿美に深く感謝する。以上の方々のご支援により、本稿を完成させることができた。ここに記して深く御礼申し上げます。

引用文献

- Abramsky Z. and Sellah C. (1982) Competition and the role of habitat selection in *Gerbillus allenbyi* and *Meriones tristrami*: a removal experiment. *Ecology* 63: 1242-1247.
- Arnqvist G. and Rowe L. (2005) *Sexual Conflict*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Bailey N.W. and Zuk M. (2009) Same-sex sexual behavior and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 439-446.
- Beger M. and Possingham P. H. (2008) Environmental factors that influence the distribution of coral reef fishes: modeling occurrence data for broad-scale conservation and management. *Marine Ecology* 361: 1-13.
- Begon M., Harper L. J. and Townsend R. C. (2013) 生態学, pp. 285. 京都大学学术出版, 京都.
- Bohlen J (1999) Reproduction of spined loach, *Cobitis taenia*, (Cypriniformes; Cobitidae) under laboratory conditions. *Journal of Applied Ichthyology* 15: 49-53.
- Bohlen J. (2000) Similarities and differences in the reproductive biology of loaches (*Cobitis* and *Sabanejewia*) under laboratory conditions. *Folia Zoologica* 49(Suppl. 1): 179-186.
- Bohlen J. (2008) First report on the spawning behaviour of a golden spined loach, *Sabanejewia vallahica* (Teleostei: Cobitidae). *Folia Zoologica* 57:139-146.
- Bohlen J. and Ráb P. (2001) Species and hybrid richness in spined loaches of the genus *Cobitis* (Teleostei: Cobitidae), with a checklist of European forms and suggestions for conservation. *Journal of Fish Biology* 59: 75-89.
- Carlson M. S., Quinn T. P. and Hendry A.P. (2011) Eco-evolutionary dynamics in Pacific salmon. *Heredity* 106: 438-447.
- Comins N. H. and Hassell P. M. (1977) Predation in multi-prey communities. *Journal of Theoretical Biology* 62: 93-114.

- Comita S. L., Muller-Landau C. H., Aguilar S. and Hubbell P. S. (2010) Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science* 329: 330-332.
- Connell J. H. (1961) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42: 710-723.
- Connell J. H. (1980) Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.
- Cullen E. (1957) Adaptations in the kittiwake to cliff nesting. *Ibis* 99: 275-302.
- Dame A. E. and Petren K. (2006) Behavioural mechanisms of invasion and displacement in Pacific island geckos (*Hemidactylus*). *Animal Behaviour* 71: 1165-1173.
- Davies N. B., Krebs J. R. and West S. A. (2015) 行動生態学 原著第4版. 共立出版株式会社, 東京.
- Frost W. E. (1945) The age and growth of eels (*Anguilla anguilla*) from the Windermere catchment area. *Journal of Animal Ecology* 14: 106-124.
- Fuentes-Montemayor E., Goulson D. and Park J. K. (2011) The effectiveness of agri-environment schemes for the conservation of farmland moths: assessing the importance of a landscape-scale management approach. *Journal of Applied Ecology* 48: 532-542.
- 藤本泰文・星 美幸・神宮字寛 (2009) 侵入直後のオオクチバス *Micropterus salmoides* が短期間のうちに溜め池の生物群集に及ぼした影響. 伊豆沼・内沼研究報告 3: 81-90.
- 舟尾俊範・沢田裕一 (2013) 水田地帯の小河川へのナマズ *Silurus asotus* の侵入および繁殖について. 魚類学雑誌 60: 43-48.
- Gelman A., Carlin J. B., Stern H. S. and Rubin D. B. (2004) Bayesian data analysis, 2nd ed. Chapman and Hall, Boca Raton.
- Gray S. M. and Robinson B. W. (2002) Experimental evidence that competition between stickleback species favours adaptive character divergence. *Ecology Letters* 5: 264-272.

- Gröning J. and Hochkirch A. (2008) Reproductive interference between animal species. *Quarterly Review of Biology* 83: 257-282.
- Harcourt A. H., Harvey P. H. Larson S. G. and Short R. V. (1981) Testis weight, body weight and breeding system in primates. *Nature* 293: 55-57.
- Hettyey A., Vági B., Kovács T., Ujszegi J., Katona P., Szederkényi M., Pearman P. B., Griggio M. and Hoi H. (2014) Reproductive interference between *Rana dalmatina* and *Rana temporaria* affects reproductive success in natural populations. *Oecologia* 176: 457-464.
- 日鷹一雅 (1998) 水田における生物多様性とその修復. 「水辺環境の保全 - 生物群集の視点から -」江崎保男・田中哲夫(編), pp. 125-151. 朝倉書店, 東京.
- 本間 淳・岸 茂樹・鈴木紀之・京極大助 (2012) 特集にあたって : 繁殖干渉の歴史的な位置づけと行動生態学的な背景(<特集 2>いま種間競争を問いなおす : 繁殖干渉による挑戦). *日本生態学会誌* 62: 217-224.
- 本莊鉄夫・田口錠次 (1974) アジメドジョウの増殖に関する研究-1, 産卵ふ化と仔稚魚の飼育について. *岐阜県水産試験場研究報告* 19: 1-7.
- Hubbs L. C. (1955) Hybridization between fish species in nature. *Systematic Biology* 4: 1-20.
- 市川憲平 (2018) 水田・水路の魚たち—田んぼの魚の多様性復活に向けて. *日本の科学者* 53: 212-217.
- Ishii Y. and Shimada M. (2012) Learning predator promotes coexistence of prey species in host-parasitoid systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 5116-4120.
- 岩田明久 (2006) アユモドキの生存条件に付いて水田農業の持つ意味. *保全生態学研究* 11: 133-144.
- Janetos A. C. (1980) Strategies of female mate choice: a theoretical analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7:107-112.

- Janko K., Flajšhans M., Choleva L., Bohlen J., Šlechtová V., Rábová M., Lajbner Z., Šlechta V., Ivanova P., Dobrovolov I., Culling M., Persat H., Kotusz J. and Ráb P. (2007) Diversity of European spined loaches (genus *Cobitis* L.): an update of the geographic distribution of the *Cobitis taenia* hybrid complex with a description of new molecular tools for species and hybrid determination. *Journal of Fish Biology* 71: 387-408.
- Jarman P. J. (1974) The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48: 215-267.
- Jenkins M. (2003) Prospects for biodiversity. *Science* 302: 1175-1177.
- 金澤 光 (1998) 護岸水域に設置した人工魚巢へのフナ類の自然産卵と稚魚の生残率について. 埼玉県水産試験場研究報告 56: 1-7.
- 環境省 (2020) 環境省レッドリスト 2020 の公表について. 2020 年 3 月 27 日発表.
<https://www.env.go.jp/press/107905.html>. 2022 年 1 月 6 日確認.
- 環境省自然環境局野生生物課希少種保全推進室 (2015) レッドデータブック 2014—日本の絶滅のおそれのある野生生物—4 汽水・淡水魚類. ぎょうせい, 東京.
- 環境省自然環境局野生生物課希少種保全推進室 (2017) 環境省レッドリスト 2017 補遺資料.
環境省自然環境局野生生物課希少種保全推進室, 発行.
- 片野 修・斉藤憲治・小泉顕雄 (1988) ナマズ *Silurus asotus* のばらまき型産卵行動. 魚類学雑誌 35: 203-211.
- Kawamura K. (2005) Low genetic variation and inbreeding depression in small isolated populations of the Japanese rosy bitterling, *Rhodeus ocellatus kurumeus*. *Zoological Science* 22: 517-524.
- 河村功一 (2015) ニッポンバラタナゴ. 環境省自然環境局野生生物課希少種保全推進室 (編) レッドデータブック 2014—日本の絶滅のおそれのある野生生物—4 汽水・淡水魚類. ぎょうせい, 東京. pp29.
- 河村年広・鈴木正二・宇佐美公規・小室正人・河合成昭・渡部 勉・横井久善 (2015) 農業

- 用排水路におけるトウカイコガタスジシマドジョウの生息環境. 愛知県農業総合試験場研究報告 47; 115-118.
- 亀甲武志・根本守仁・伴 修平・三枝 仁・澤田宣雄・石崎大介・中橋富久・寺本憲之・藤岡康弘 (2013) 稲作水田におけるホンモロコ *Gnathopogon caeruleus* 仔稚魚の育成. 水産増殖 61: 303-309.
- Kishi S., Nishida T. and Tsubaki Y. (2009) Reproductive interference determines persistence and exclusion in species interactions. *Journal of Animal Ecology* 78: 1043-1049.
- Kitano D., Fujii N., Sujiono, Yamaue S., Kitamura T., Honma A., Tsukada M., Nishida T., Sawada H. and Takakura K-I. (2018) Reproductive interference between two serious pests, oriental fruit flies *Bactrocera carambolae* and *B. dorsalis* (Diptera: Tephritidae), with very wide but partially overlapping host ranges. *Applied Entomology and Zoology* 53: 525-533.
- Kinnaird M. F. and O'Brien T. G. (1991) Viable populations for an endangered forest primate, the tana river crested mangabey (*Cercocebus galeritus galeritus*). *Conservation Biology* 5: 203-213.
- Krumholz A. L., Bingham L. R. and Meyer R.E. (1969) A survey of the commercially valuable mussels of the Wabash and White Rivers of Indiana. *Indiana Academy of Science* 79: 205-226.
- Konishi M. and Takata K. (2004) Impact of asymmetrical hybridization followed by sterile F1 hybrids on species replacement in *Pseudorasbora*. *Conservation Genetics* 5: 463-474.
- Kottelat M. (2012) *Conspectus cobitidum: an inventory of the loaches of the world (Teleostei: Cypriniformes: Cobitoidei)*. *The Raffles Bulletin Zoology, Supplement* 26: 23-30.
- Kottelat M. and Freyhof J. (2007) *Handbook of European freshwater fishes*, pp. 646. Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin, Germany.
- Kuno E. (1992) Competitive exclusion through reproductive interference. *Researches on Population Ecology* 34: 275-284.
- Kwan Y. S., Ko M. H. and Won Y. J. (2014) Genomic replacement of native *Cobitis lutheri* with

- introduced *C. tetralineata* through a hybrid swarm following the artificial connection of river systems. *Ecology and Evolution* 24: 1451-1465.
- Lerch B. A. and Servedio M. R. (2021) Same-sex sexual behaviour and selection for indiscriminate mating. *Nature Ecology & Evolution* 5: 135-141.
- Lodi E. and Malacarne G. (1990) Reproductive behavior of the spined loach *Cobitis taenia* L. (Pisces Cobitidae). *Annales des Sciences Naturelles Zoologie et Biologie Animale* 11: 107-111.
- Lodi E. and Malacarne G. (1991) Differences in sexual behaviour between two phenotypic states of the spined loach, *Cobitis taenia* L.. *Journal of Fish Biology* 38: 321-323.
- Maehata M. (2002) Stereotyped sequence of mating behavior in the Far Eastern catfish, *Silurus asotus*, from Lake Biwa. *Ichthyological Research* 49: 202-205.
- 前畑政善 (2004) 琵琶湖の水辺移行帯—魚にとっての水田の役割—. *水*, 46: 26-36.
- 前畑政善 (2014) 田んぼの生きものたち—ナマズ, pp. 13. 一般社団法人農山漁村文化協会, 東京.
- 皆川明子・田和康太・北村淳一 (2013) 三重県の用排兼用水路における灌漑開始直後の魚類の分布の変化. *魚類学雑誌* 60: 163-170.
- Minamori S. (1950) Isolating mechanisms in the striated spinous loach, *Cobistes taenia striata*. *Journal of Science of the Hiroshima University series B-1 Zoology* 11: 55-59.
- 皆森寿美夫 (1954) スジシマドジョウの地方種族における温度適応. *日本生態学会誌* 4: 66-68.
- Minamori S. (1956) Physiological isolation in Cobitidae. IV. Speciation of two sympatric races of Lake Biwa of the striated spinous loach. *Japanese Journal of Zoology* 12: 89-104.
- 三内悠吾 (2018) 河川におけるヒガシシマドジョウの産卵環境. *伊豆沼・内沼研究報告* 12: 73-78.
- 桃下 大 (2002) 本明川におけるハンミョウ科昆虫の遷移について. *長崎県生物学会誌*

54: 73-74.

桃下 大 (2007) 昆虫と自然—海浜性ハンミョウの謎に満ちた生態を探る. 諫早の自然 28: 1-6.

Morisita, M. (1959) Measureing of interspecific association and similarity between communities. Memies of the Faculty of Science, Kyushu University series E (Bilogy) 3: 65-80.

永江栞奈・高橋弘明・遠藤広光 (2021) トサシマドジョウの繁殖行動と初期発育. 魚類学雑誌 68: 143-150.

Nakajima J. (2012) Taxonomic study of the *Cobitis striata* complex (Cypriniformes, Cobitidae) in Japan. Zootaxa 3586: 103-130.

中島 淳 (2017) 日本産スジシマドジョウ類の現状とその保全の展望. 魚類学雑誌 64: 69-76.

中島 淳・内山りゅう (2017) 日本のドジョウ. 山と溪谷社. 東京.

中野光議・上原和男・浦部美佐子 (2015) 琵琶湖北西部の沿岸域におけるスジシマドジョウ種群の繁殖期と繁殖場所. 保全生態学研究 20: 49-58.

中田和義・宮武優太・川井健太・小林蒼菜・成南・齋藤 稔・青江 洋 (2017) 岡山県南部の農業水路におけるスイゲンゼニタナゴの選好環境. 応用生態工学 19: 117-130.

西田和弘・光安麻里恵・吉田修一郎・塩沢 昌 (2017) 水稻の登熟期の水田水深と水田水温・地温との関係. 農業農村工学会論文集 85: I_253-I_263.

Nishida T., Takakura K-I (2015) Host specialization by reproductive interference between closely related herbivorous insects. Population Ecology 57: 273-281.

Noriyuki S., Osawa N. and Nishida T. (2012) Asymmetric reproductive interference between specialist and generalist predatory ladybirds. Journal of Animal Ecology 81: 1077-1085.

小川力也 (2008) イタセンパラ: 河川氾濫原の水理環境の保全と再生に向けて. 魚類学雑誌 55: 144-148.

- Penn A. M., Sherwin W. B., Gordon G., Lunney D., Melzer A. and Lacy R. C. (2000) Demographic forecasting in koala conservation. *Conservation Biology* 14: 629-638.
- Pereira J. R. and Wake B. D. (2009) Genetic leakage after adaptive and nonadaptive divergence in the *Ensatina eschscholtzii* ring species. *Evolution* 63: 2288-2301.
- Perry L. A., Low J. P., Ellis R. J. and Reynolds D. J. (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308: 1912-1915.
- Primack B. R. (1997) 保全生物学のすすめ. 奥村武 (訳), pp. 4. 文一総合出版, 東京.
- Real L. (1990) Search theory and mate choice. I. Models of single-sex discrimination. *American Naturalist* 136:376-404.
- Roughgarden J. and Feldman M. (1976) Species packing and predation pressure. *Ecology* 56: 489-492.
- 齊藤憲治 (1984) スジシマドジョウの地方種族. *遺伝* 38: 31-37.
- 齊藤憲治 (1993) スジシマドジョウ小型種と大型種の急減. *魚類学雑誌* 40: 394-397.
- Saitoh K. (1990) Reproductive and habitat isolation between two populations of the striated spined loach. *Environmental Biology of Fishes* 28: 237-248.
- 齊藤憲治 (2005) スジシマドジョウ種群—高密度なのに, 実は希少種—. 片野修・森誠一(編) 希少淡水魚の現状と未来, pp. 186-192. 信山社, 東京.
- 齊藤憲治・松田征也 (1990) 琵琶湖水系に分布するシマドジョウ類. 滋賀県立琵琶湖文化館研究紀要 8: 19-23.
- Saitoh K., Takai A. and Ojima Y. (1984) Chromosomal study on the three local races of the striated spined loach (*Cobitis taenia striata*). *Proceedings of the Japan Academy, series B: Physical and Biological Sciences* 60: 187-190.
- 齊藤憲治・片野 修・小泉顕雄 (1988) 淡水魚の水田周辺における一時的水域への侵入と産卵. *日本生態学会誌* 38: 35-47.

- Saitoh K., Chen W-J. and Mayden L. R. (2010) Extensive hybridization and tetraploidy in spined loach fish. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 1001-1010.
- Scribner T. K., Page S. K. and Bartron L. M. (2000) Hybridization in freshwater fishes: a review of case studies and cytonuclear methods of biological inference. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10: 293-323.
- 佐藤 綾 (2008) 海辺のハンミョウ (コウチュウ目ハンミョウ科) の現状と保全. 保全生態学研究 13: 103-110.
- 嶋田正和・山村則男・粕谷英一・伊藤嘉昭 (2005) 動物生態学 新版. 海游舎, 東京.
- 清水孝昭 (2002) 愛媛県の2河川におけるインドジョウの生活史. 魚類学雑誌 49: 33-40.
- Sun D-B., Li J., Liu Y-Q., Crowder W. D. and Liu S-S. (2014) Effects of reproductive interference on the competitive displacement between two invasive whiteflies. *Bulletin of Entomological Research* 104: 334-346.
- 滋賀県生きもの総合委員会 (2021) 滋賀県で大切にすべき野生生物—滋賀県レッドデータブック 2020年版—. 滋賀県自然環境保全課, 大津.
- 鈴木三世 (1971) ドジョウ稚魚飼育試験. 新潟県内水面水産試験場調査研究報告 1: 1-4.
- Takakura K-I. and Fujii S. (2010) Reproductive interference and salinity tolerance differentiate habitat use between two alien cockleburs: *Xanthium occidentale* and *X. italicum* (Compositae). *Plant Ecology* 206: 309-319.
- Takakura K-I., Nishida T., Matsumoto T. and Nishida S. (2009) Alien dandelion reduces the seed-set of a native congener through frequency-dependent and one-sided effects. *Biological Invasions* 11: 973-981.
- 高倉耕一・松本 崇・西田佐知子・西田隆義 (2012) 個体ベースモデルを用いた在来-外来タンポポ間繁殖干渉の解析. 日本生態学会誌 62: 255-265.
- 竹野誠人・柏木祥平・北川忠生 (2010) 京都府丹後地方から得られたシマドジョウ属の新たな

な 4 倍体性集団. 魚類学会誌 57: 105-112.

Taniguchi Y. and Nakano S. (2000) Condition-specific competition: implications for the altitudinal distribution of stream fishes. *Ecology* 81: 2027-2039.

内海訓弘 (2009) ドジョウ養殖技術開発事業 養殖技術普及. 大分県水試事業報告 平成 21 年度: 263-264.

Volkov I., Banavar R. J., He F., Hubbell P. S. and Maritan A. (2005) Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature* 438: 658-661.

Warren S. M., Hill K. J., Thomas A. J., Asher J., Fox R., Huntley B., Roy B., Telfer G. M., Jeffcoate S., Harding P., Jeffcoate G., Willis G. S., Greatorex-Davis N. J., Moss D. and Thomas D. C. (2001) Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* 414: 65-69.