

クサガメとアカミミガメの潜水行動：種間競争の観点からの比較

森 貴久

帝京科学大学大学生命環境学部アニマルサイエンス学科

Diving behaviour of the Reeve's pond turtle and the Common slider in relation to interspecies competition

Yoshihisa MORI

Key words：潜水時間、潜水効率、潜水頻度、体サイズ、pond turtles

I. 序 論

同じ資源を利用する2種が同所的に生息している場合、一般には資源を巡る競争が生じて、その結果、1種だけがその資源を利用することになり、もう1種は排除される¹⁾。これは外来種と在来種の関係でもみられることで、外来種の生物が在来種を競争によって駆逐する現象は珍しくない²⁾。その一方で、両者が共存する場合もある¹⁾。競争関係にある2種が共存するためには、「棲み分け」や「食い分け」などの、何らかの生態的な条件の隔離、資源の分割が必要であり¹⁾、それを実現する生理的・行動的な機構の解明は生態学的に興味深い問題である。

競争にどのような形質が関与するかは、その競争によりさまざまである。本研究では、競争が起きる利用空間としての水中とそこを利用する潜水行動に着目した。肺呼吸動物が潜水して水中を利用する場合、潜水中に消費する酸素は事前に水面で取り込んでおく必要がある。つまり、潜水準備のための水面時間は水中の活動時間（潜水時間）につよく影響する³⁾。したがって、どの程度の水面時間でどのくらいの潜水時間を確保するのが効率的なのかという問題は、水中を利用する肺呼吸動物にとっては重要な問題であるが⁴⁻⁸⁾、競争関係にある他個体がいるときでは、潜水行動が変化して効率が増減することが知られている⁹⁾。すると、同じ水中を利用する潜水動物の種間競争でも、潜水行動が変化することで水中資源の利用効率に差が生じ、そのために一方の種が他種を排除する可能性が考えられる。

本研究の目的は、同じ水中を生息環境とするミシシippアカミミガメとクサガメについて、単独のときと異種他個体がいるときの潜水行動を記録して種間競争を模して比較することで、これら2種がそれ

ぞれ異種他個体の存在下でどのように潜水行動が変わるのか、その変化は競争関係にどう影響するのかを解明することである。その目的で、予備的に少数個体を用いて行った実験について報告する。

II. 材料と方法

1. 材 料

本研究ではミシシippアカミミガメ (*Trachemys scripta*) とクサガメ (*Chinemys reevesii*) を用いて潜水行動を比較した。アカミミガメは北米原産の外来種で、外来生物法では特定外来生物に指定はされていないが、被害に係る一定の知見がある¹⁰⁾。遺棄や逸出による個体が野外で広く定着しており、在来種への競合等による影響が指摘されている¹⁰⁾。一方クサガメは日本国内の河川や湖沼、水田、水路などに生息している種で¹¹⁾、同じ雑食性であるアカミミガメとは水中の食物資源を巡る競争のほかに、日光浴や水中での休息場所などの利用空間を巡る競争が生じる可能性がある。クサガメは在来種ではなく、江戸時代以降に日本に導入されたカメであることが最近の研究¹²⁾ から明らかになっており、その意味では外来種ということになる。

実験に用いた個体は、2005年4月～9月および2006年6月～11月に山梨県上野原市内の桂川（鶴川との合流地点から約0.5km～1km下流）でもんどり網（710mm × 540mm × 400mm）を用いて捕獲した。捕獲したアカミミガメ7個体、クサガメ6個体のうち、アカミミガメ2個体とクサガメ2個体を室内での水槽実験に用いた。

2. 方 法

本研究では、両種の水中空間利用における競争関

係を解明する目的で水槽実験を行なった。水槽実験では、円柱状水槽（直径450mm × 高さ1300mm）に水深1150mm になるように水を入れ、底に餌としてボイルした鶏肉（15g）を置いた。鶏肉はカメの飼育中に時々与えており、餌として慣れていた。その水槽にカメを入れて22時間の潜水行動を記録した。記録はカメに装着した水深記録計（DST-centi、直径10mm × 長さ40mm、Star-Oddi 製）を用いて、水深と水温を2秒間隔で測定した。記録時間の22時間は、水深記録計の記録容量の最大値である。記録計はカメの甲にドリルで3mm ほどの穴をあけ、そこに糸を使って結ぶことで装着した。実験中の室温は27℃、水温は23-25℃に保たれていた。

実験条件として、1つの水槽に1個体を入れて記録をとる「単独条件」と、1つの水槽にアカミミガメ1個体とクサガメ1個体の計2個体を入れて記録をとる「競争条件」の2種類を設定した。また、アカミミガメとクサガメについては、それぞれ甲長の異なる大小2個体を使用した。各個体について単独条件と競争条件について実験し、256-826回の潜水記録を得た（表1）。「競争条件」では大型個体同士と小型個体同士の組み合わせで行った。

解析では、記録された水深が200mm 以浅のときを水面滞在、水深1000mm 以深のときを底滞在とした。これは記録計の装着位置がカメの後肢の付け根あたりの甲になったことと、記録計の測定精度の問題による。水面滞在時間は休息時間と次の潜水の準備のための酸素補給時間と考えられるが、アカミミガメも含めた数種のヌマガメを対象にした研究から^{13, 14)}、水面滞在中の酸素蓄積速度は潜水中の酸素消費速度の4倍から15倍と推定されるので、数分あれば潜水の準備（酸素の補給）は完了すると考えられる。そのため本研究では180秒以上連続した水面滞在は潜水準備のためのものではないとして、解析からは除外した。実際に82-98%の潜水が180秒以内の潜水間隔で生じていて、潜水間隔として解析

したのは210-811回だった（表1）。そのうえで潜水時間、潜水間隔（水面滞在時間）、水槽底滞在時間を算出し、それらを用いて、潜水効率（潜水時間 / [潜水時間 + 水面滞在時間]）、底滞在効率（底滞在時間 / [潜水時間 + 水面滞在時間]）を計算した。平均値の比較にはt検定を用いた。

Ⅲ. 結 果

1. 潜水時間

単独条件下での平均潜水時間は、クサガメでは小型個体のほうが大型個体よりも有意に長かった（251秒と50秒、 $t = 5.83$, $p < 0.0001$ ）（図1a）。アカミミガメでは、小型個体よりも大型個体のほうが有意に長かった（78秒と164秒、 $t = -6.06$, $p < 0.0001$ ）（図1b）。

競争条件下では、大きいクサガメは単独にいるとき（50秒）よりもアカミミガメといるとき（216秒）のほうが有意に長く潜った（ $t = -7.66$, $p < 0.0001$ ）のに対して、アカミミガメは単独にいるとき（164秒）よりも、クサガメといるとき（130秒）のほうが、潜水時間が有意に短くなった（ $t = 2.79$, $p < 0.01$ ）（図1）。

小型個体同士が競争条件下にある場合の平均潜水時間は、両種において、単独条件のときの平均潜水時間と有意差はなかった（クサガメ：競争条件下で232秒、 $t = 0.47$, $p > 0.5$ ；アカミミガメ：競争条件下で70秒、 $t = 0.66$, $p > 0.5$ ）。

2. 潜水間隔（水面滞在時間）

単独条件下でのクサガメの平均潜水間隔は、小型個体が44秒、大型個体が81秒で、大型個体の潜水時間のほうが有意に長かった（ $t = 4.40$, $p < 0.0001$ ）（図2a）。またアカミミガメの単独条件下での平均潜水間隔は、小型個体が68秒、大型個体が38秒で、小型個体のほうが有意に長かった（ $t = 8.05$, $p < 0.0001$ ）（図2b）。

表1 実験に用いた個体と解析に供したサンプル数

種	甲長(mm)	体重(g)	潜水回数（潜水間隔数）	
			単独条件	競争条件
アカミミガメ	168	801	703 (692)	826 (811)
アカミミガメ	98	182	833 (806)	448 (410)
クサガメ	170	713	342 (304)	399 (370)
クサガメ	98	141	174 (142)	256 (210)

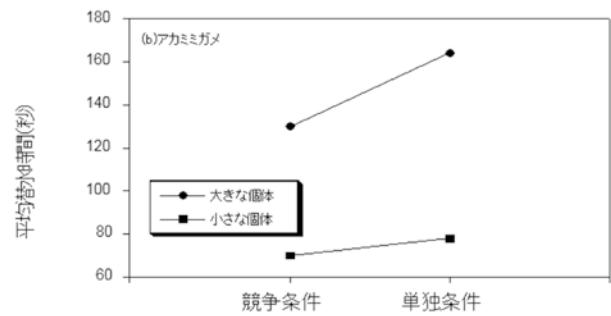
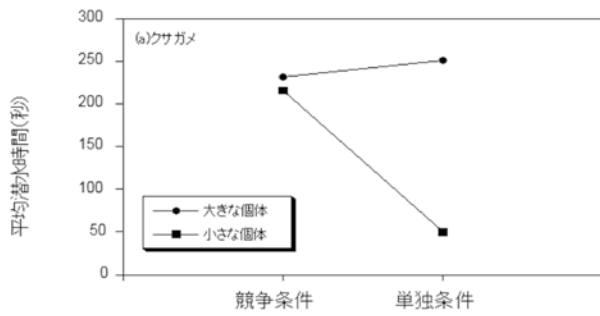


図1. 平均潜水時間。(a) クサガメ、(b) アカミミガメ。

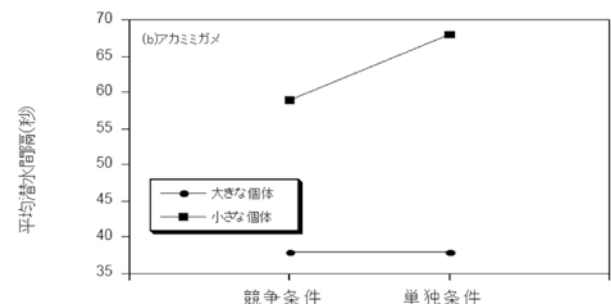
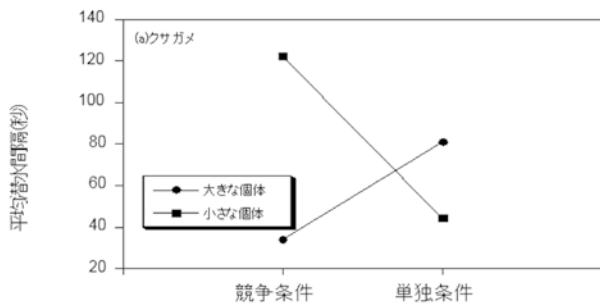


図2. 平均潜水間隔。(a) クサガメ、(b) アカミミガメ。

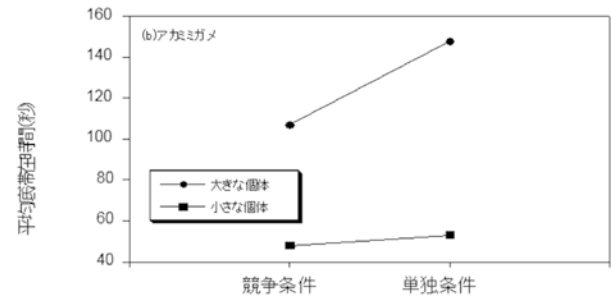
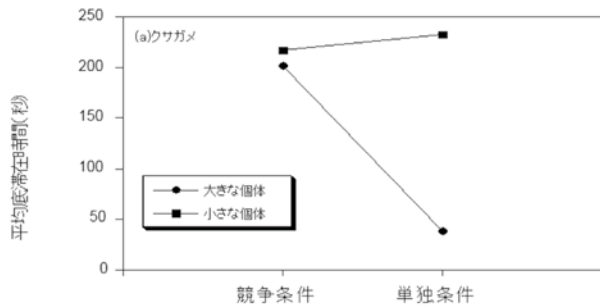


図3. 平均底滞在時間。(a) クサガメ、(b) アカミミガメ。

競争条件下では、大きいクサガメは単独でいるとき (81秒) よりもアカミミガメといるとき (34秒) のほうが潜水間隔は有意に短くなった ($t = 6.07$, $p < 0.0001$) のに対して、アカミミガメは単独でいるとき (38秒) とクサガメといるとき (38秒) とでは有意差はなかった ($t = 0.21$, $p > 0.8$) (図2)。

小型個体同士が競争条件下にある場合の平均潜水間隔は、アカミミガメは、単独条件のときの平均潜水時間と有意差はなかった (競争条件下で59秒、 $t = 1.82$, $p > 0.7$) が、クサガメは単独条件のときと比較して有意に長くなった (競争条件下で122秒、 $t = -6.71$, $p < 0.0001$) (図2)。

3. 底滞在時間

単独条件下でのクサガメの平均底滞在時間は、小型個体が233秒、大型個体が38秒で、小型個体の底滞在時間のほうが有意に長かった ($t = 6.27$, $p < 0.0001$) (図3a)。アカミミガメの単独条件下での平均底滞在時間は、小型個体が53秒、大型個体が148秒で、大型個体のほうが有意に長かった ($t = -6.76$, $p < 0.0001$) (図3b)。

競争条件下では、大きいクサガメの平均底滞在時間は、単独条件下のとき (38秒) よりもアカミミガメがいるとき (202秒) のほうが、有意に長くなった ($t = -7.90$, $p < 0.0001$) (図3a)。一方アカミミガメの底滞在時間は、単独でいるとき (148秒) より

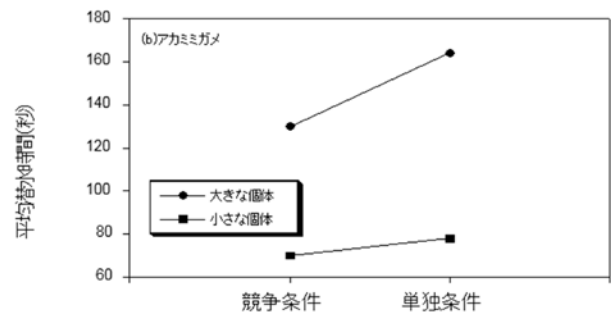
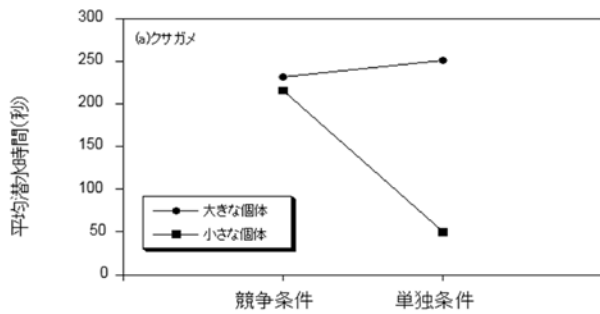


図4. 平均潜水効率。(a) クサガメ、(b) アカミミガメ。

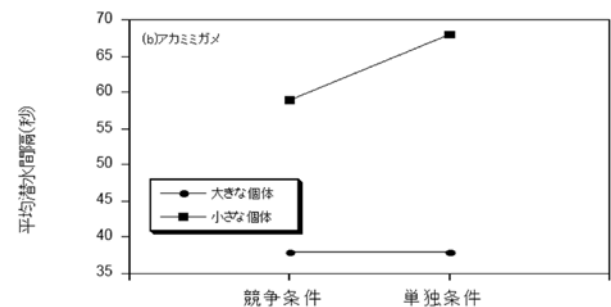
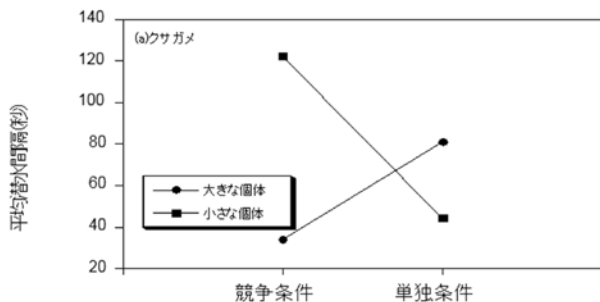


図5. 平均底滞在効率。(a) クサガメ、(b) アカミミガメ。

もクサガメといるとき（107秒）のほうが有意に短くなった ($t = 3.41, p < 0.001$) (図3b)。

小型個体同士が競争条件下にあった場合、クサガメは単独でいるとき（233秒）よりもアカミミガメといるとき（217秒）に、平均底滞在時間が優位に短くなったが ($t = -2.38, p < 0.05$) (図3a)、アカミミガメは単独でいるとき（53秒）とクサガメといるとき（48秒）とで、有意差はなかった ($t = 0.42, p > 0.6$) (図3b)。

4. 潜水効率と底滞在効率

単独条件下でのクサガメの平均潜水効率は、小型個体が0.663、大型個体が0.499で、小型個体のほうが有意に高かった ($t = 5.39, p < 0.0001$) (図4a)。アカミミガメでは、小型個体が0.447だったのに対して大型個体が0.699で、大型個体のほうが有意に高かった ($t = -17.7, p < 0.0001$) (図4b)。

競争条件下では、大型個体の場合、クサガメは単独でいるとき（0.499）よりもアカミミガメといるとき（0.717）のほうが、潜水効率が有意に高かった ($t = -9.63, p < 0.0001$) (図4a)。アカミミガメは、単独でいるとき（0.699）とクサガメといるとき（0.716）とで有意差はなかった ($t = -1.43, p > 0.1$) (図4b)。

小型個体同士が競争条件下にある場合、クサガメは単独でいるとき（0.663）よりもアカミミガメといるとき（0.513）のほうが、潜水効率が有意に低くなった ($t = 4.15, p < 0.0001$) (図4a) が、アカミミガメは単独でいるとき（0.447）よりもクサガメといるとき（0.507）のほうが、有意に高い潜水効率を示した ($t = -3.03, p < 0.01$) (図4b)。

単独条件下での平均底滞在効率は、クサガメでは小型個体が0.451、大型個体が0.276で、有意差はなかった ($t = 1.31, p > 0.1$) (図5a) が、アカミミガメでは小型個体が0.101、大型個体が0.529で、小型個体のほうが有意に高かった ($t = -30.9, p < 0.0001$) (図5b)。

競争条件下では、大型個体の場合、クサガメは単独でいるとき（0.276）よりもアカミミガメといるとき（0.464）のほうが、平均底滞在効率は有意に高くなった ($t = -7.42, p < 0.0001$) (図5a) のに対して、アカミミガメでは、単独でいるとき（0.529）よりもクサガメといるとき（0.436）のほうが有意に低くなった ($t = 6.07, p < 0.0001$) (図5b)。

小型個体同士が競争条件下にある場合、クサガメは単独でいるとき（0.451）とアカミミガメといるとき（0.371）とで、平均底滞在効率に有意差はな

かった ($t=1.15$, $p > 0.2$) (図5a) が、アカミミガメは、単独でいるとき (0.101) よりもクサガメといるとき (0.165) のほうが、平均底滞在効率が有意に高くなった ($t = -2.17$, $p < 0.05$) (図5b)。

IV. 考 察

本研究での実験供試個体数は少なく、そのために個体差と種間差を明確に区別できていない可能性があるが、本稿では今後の展開のための予備的な議論として、種間比較の観点から以下に結果を考察する。

1. 種内のサイズ間比較

単独条件下での大型個体と小型個体の結果の比較は、成長段階における潜水能力や水域利用の差異を示していると考えられる。単独条件下では、クサガメの場合、大型個体は小型個体に比べて、短い潜水時間の潜水を長い潜水間隔で繰り返す傾向を示しており、これに関連して、大型個体の潜水効率と底滞在効率が小さかった。これらのことは、クサガメでは成長段階が進むと、あまり潜水しなくなり、水中利用頻度が減少することを示唆している。それに対してアカミミガメでは逆の傾向を示し、大型個体のほうが長い潜水を短い間隔で繰り返しており、潜水効率と底滞在効率ともに大型個体のほうが高かった。これらのことは、アカミミガメではクサガメとは対照的に、成長段階が進んだほうがよく潜水し、水中利用頻度が増加することを示唆している。

したがって、アカミミガメとクサガメで水中利用の競争がおきるとすると、その大きさと影響は、それぞれの種における成長段階で異なることが予想される。また、競争がつよくなるとすれば、それは成長したアカミミガメと小さなクサガメの間での競争でみられると予想され、大きなクサガメにとってのアカミミガメの影響は、小さいときに比べると軽減されると予想される。

2. クサガメとアカミミガメの種間競争

競争条件下での結果を単独条件下での結果と比較すると、どちらの種についても「他種の存在で潜水行動が影響される」ことが示された。また、どのように影響されるかについては、カメの大きさすなわち成長段階に依存することが示唆された。

小型個体同士の場合、クサガメはアカミミガメといると、単独条件下のときと比べて、潜水時間は変わらないものの底滞在時間が短くなって潜水間隔が

長くなり、潜水効率、底滞在効率ともに低下した。このことは、小さいクサガメはアカミミガメの存在で水中利用が抑制される可能性を示唆している。対照的にアカミミガメは競争条件下でも潜水時間や潜水間隔、底滞在時間をほとんど変化させず、有意ではないものの、潜水時間と底滞在時間を若干長くし、潜水間隔を短くすることで、潜水効率と底滞在効率を競争条件下で増加させた。このことは、小さいアカミミガメはクサガメの存在下でも水中利用は抑制されず、むしろ促進される可能性を示唆している。これらの結果は、成長段階がはやいときのクサガメとアカミミガメの競争では、クサガメのほうが競争力は弱いことを示唆しており、場合によっては排除される可能性を示している。

一方、大きな個体同士での競争条件下での結果は、それとは異なる様相を示している。大きなクサガメはアカミミガメといると、潜水時間と底滞在時間を長くし、潜水間隔を短くして、潜水効率と底滞在効率を上昇させた。このことは、クサガメはアカミミガメの存在下で、水中利用が促進されたことを示している。それに対してアカミミガメは、大きなクサガメがいると、潜水時間と底滞在時間が短くなり、潜水間隔が長くなり、潜水効率と底滞在効率が低下した。このことは、大きなクサガメとは対照的に、大きなアカミミガメがクサガメの存在下で水中利用を抑制されたことを示している。つまり、成長段階が進んだ場合、水中利用をめぐる競争では、アカミミガメはクサガメに対してつよくない、あるいはクサガメのほうがアカミミガメよりも競争力がつよく、排除されるとしたらアカミミガメが排除される可能性を示唆している。

3. クサガメとアカミミガメの競争の機構と共存の可能性

本研究から示唆されるクサガメとアカミミガメの競争関係はつぎのようなものである。成長段階でいえば、クサガメは小さいときのほうがより水中を利用するのにに対して、アカミミガメは大きくなってからのほうがよく水中を利用する。体の大きさが異なれば、利用する資源が種間で異なることが期待されるから、成長段階による水中利用の隔離が両種間の競争を緩和する可能性が示唆される。しかし、同じような資源を要求すると考えられる同じサイズ（成長段階）同士での種間競争において、生活史のなかで水中利用の頻度が高い時期の小さいクサガメは、アカミミガメがいることで、水中利用頻度を減少さ

せることが予想される。このことは、クサガメの成長にとって悪影響を与える可能性を示している。

これはクサガメの成長段階の初期に起こる競争についての考察であり、成長して大きくなったクサガメの場合、もともと水中利用頻度が低下するだけでなく、アカミミガメがいても水中利用頻度を減少させずにむしろ増加させる。このことは、資源利用について、成長したクサガメはアカミミガメの影響を排除できる可能性を示している。したがって、アカミミガメのクサガメへの影響は、成長段階の初期において問題となると考えられる。

本実験で使用した円柱状水槽（直径450mm × 高さ1300mm）は、2匹のカメが同時に餌のある底を利用することは不可能ではないが、その場合はかなり窮屈になる。したがって本実験では餌をめぐる競争がかなり強いという条件でなされたと考えられるが、この条件は野外での競争条件と比較しても強い可能性がある。実際問題としては、少なくとも河川においては連続した広い水域が両種に提供されているので、局所的な競争排除があったとしても、河川全体として競争排除を実現することは不可能だろう。クサガメが生息できる環境を備えた比較的大きな河川であれば、アカミミガメとの競争があっても、上記のような機構による競争排除への対抗と避難場所の確保によって、クサガメの完全な排除は起こらないだろう。里山のため池のように、不連続な水域が点在する環境では河川に比較してよりつよく競争排除がみられると予想される。

まとめると、クサガメとアカミミガメは、成長段階によって利用水域が隔離されていて、それによって共存できる可能性がある。また、水中利用において競争が生じる場合、その影響は成長段階初期のクサガメに大きく現れる可能性がある。初期の成長段階での競争における不利は、後期の成長段階における優越があっても、個体群の維持の点では不利であり、長期的には個体数減衰が懸念される。今後は多くの個体数を用いた実験と野外観察を行うことで、これらカメの競争関係を深く理解することができるだろう。

V. 引用文献

1. M. Begon and J. Fowler : Ecology: From Individuals to Ecosystems, John Wiley & Sons, New Jersey, 2011.
2. 鷺谷いづみ・矢原徹一：保全生態学入門，文一総合出版，東京，1996，pp. 195-210.

3. G. L. Kooyman : Diverse Divers: Physiology and behavior, Springer-Verlag, Berlin, 1989.
4. Y. Mori : The optimal allocation of time and respiratory metabolism over the dive cycle. Behavs. Ecol. 10: 155-160, 1999.
5. Y. Mori : Optimal diving behaviour for foraging in relation to body size. J. Evol. Biol. 15: 269-276, 2002.
6. Y. Mori, A. Takahashi, F. Mehlum and Y. Watanuki : An application of optimal diving models to diving behaviour of Bruenich's guillemots. Anim. Behav. 64: 737-743, 2002.
7. Y. Mori and I. L. Boyd : The behavioral basis for non-linear functional responses and optimum foraging in Antarctic fur seals. Ecology 85: 398-410, 2002.
8. Y. Mori, Y. Watanabe, Y. Mitani, K. Sato, M. F. Cameron and Y. Naito : Prey richness estimates for Weddell seals using diving profiles and image data. Mar. Ecol. Progr. Ser. 295: 257-263, 2005.
9. Y. Mori and I. L. Boyd : Segregation of foraging between two sympatric penguin species: does rate maximization make the difference? Mar. Ecol. Progr. Ser. 275: 241-249, 2004.
10. 亀崎直樹：日本の淡水ガメ，特にミシシッピアカミミガメに関する問題について，爬虫両棲類学会報2015: 123-133, 2015.
11. R. Aoki : Freshwater turtles of Japan. Natural History of Japan 4: 60-65, 1990.
12. D. Suzuki, H. Ota, H.-S. Oh and T. Hikida : Origin of Japanese populations of the Reeves' pond turtle, *Mauremys reevesii* (Reptilia: Geoemydidae), as inferred by a molecular approach. Chelonian Conserv. Biol. 10: 237-249, 2011.
13. B. Bagatto and R.P. Henry : Exercise and forced submergence in the pond slider (*Trachemys scripta*) and softshell turtle (*Apalone ferox*): influence on bimodal gas exchange, diving behaviour and blood acid-base status. J. Exp. Biol. 202: 267-278, 1999.
14. R.E. Gatten, Jr. : Aerial and aquatic oxygen uptake by freely-diving snapping turtles (*Chelydra serpentina*). Oecologia 46: 266-271, 1980.

謝 辞

本研究にあたっては、野村邦夫、山本和哉、藤澤ちはる、後藤臣平、小島歩、河相由香の各氏に野外での調査や行動実験に多大な協力をいただいた。また、中央水産研究所上田庁舎の箱山洋博士ならびに内田和男博士には、実験のための水槽使用について多大な便宜を図っていただいた。ここに厚く御礼申し上げます。