

# 川虫から見た棲み場環境と棲みわけ —生物多様性を支える仕組み—

谷田一三

大阪府立大学大学院

理学系研究科 客員(名誉)教授

# 本日の内容

## 棲みわけとは

- 可児藤吉の河川構造論と棲みわけ
- 大棲みわけと小棲みわけ(生物系統との関連)

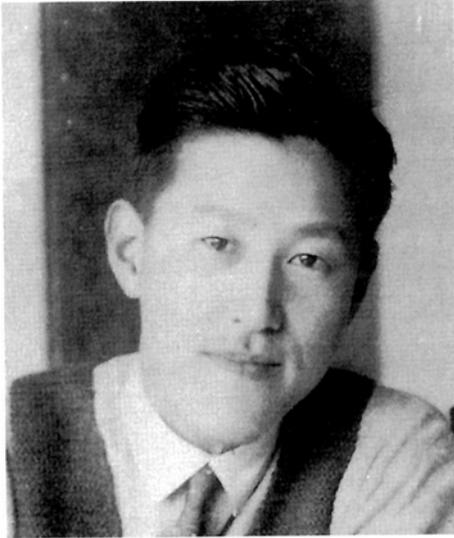
## 奈良県高見川(吉野川水系)のモニタリング調査から

- 動的構造と安定的構造
- 微生物場所の配置と利用
- 河床間隙の重要性
- 瀬の生物群集の中期的変動
- マダラカゲロウ科の棲みわけ分布

## エコトーンをめぐって

- 静的エコトーンと動的(ダイナミック)エコトーン
- 河川のダイナミックエコトーン 氾濫原、河原、河床間隙 洪水パルス仮説

# K. Imanishi



今西 錦司  
(1902-1992)

“Field Note, Kamogawa 1935”

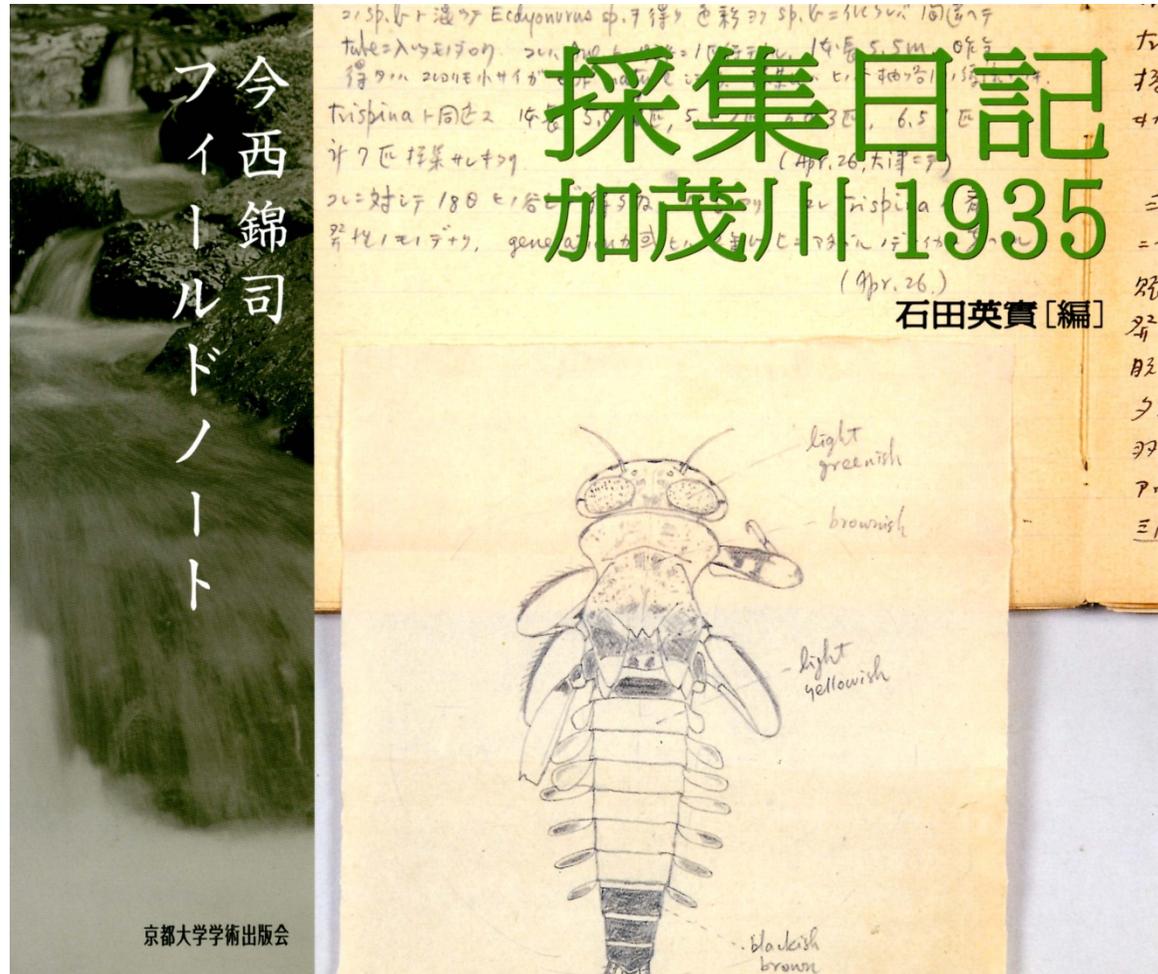
By Kinji Imanishi

自然学の提唱

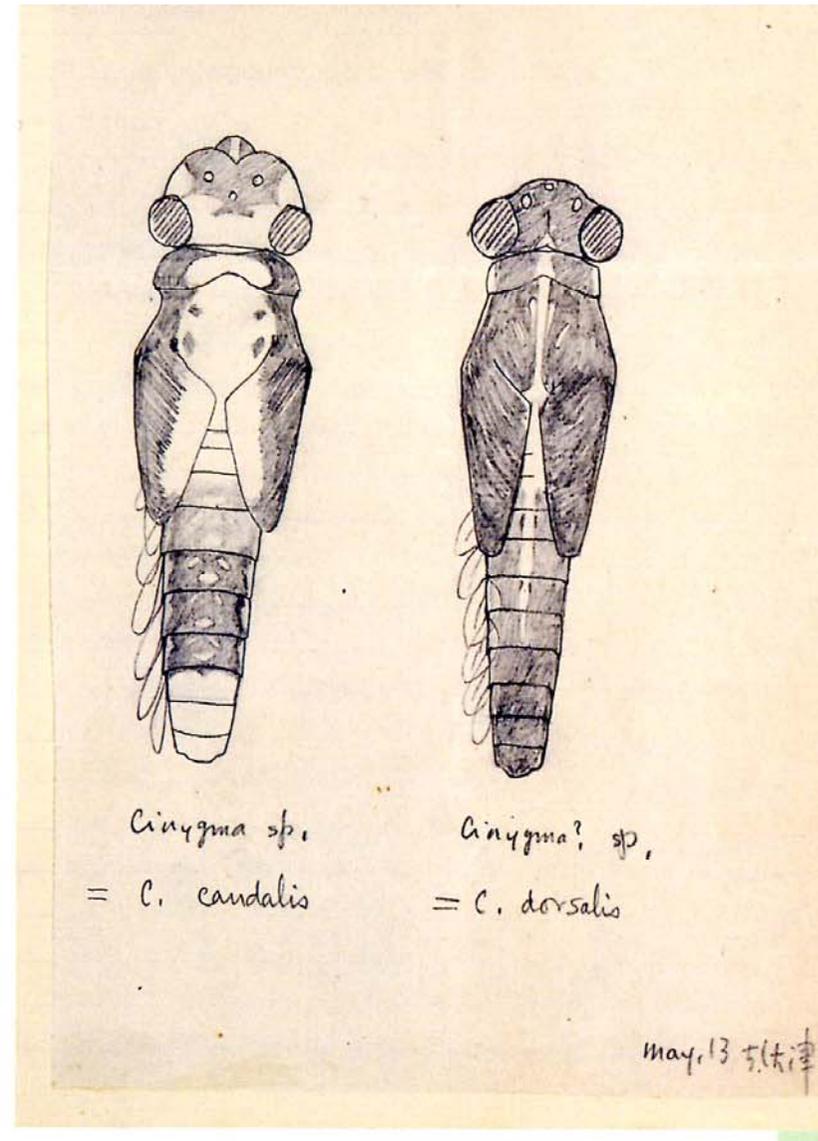
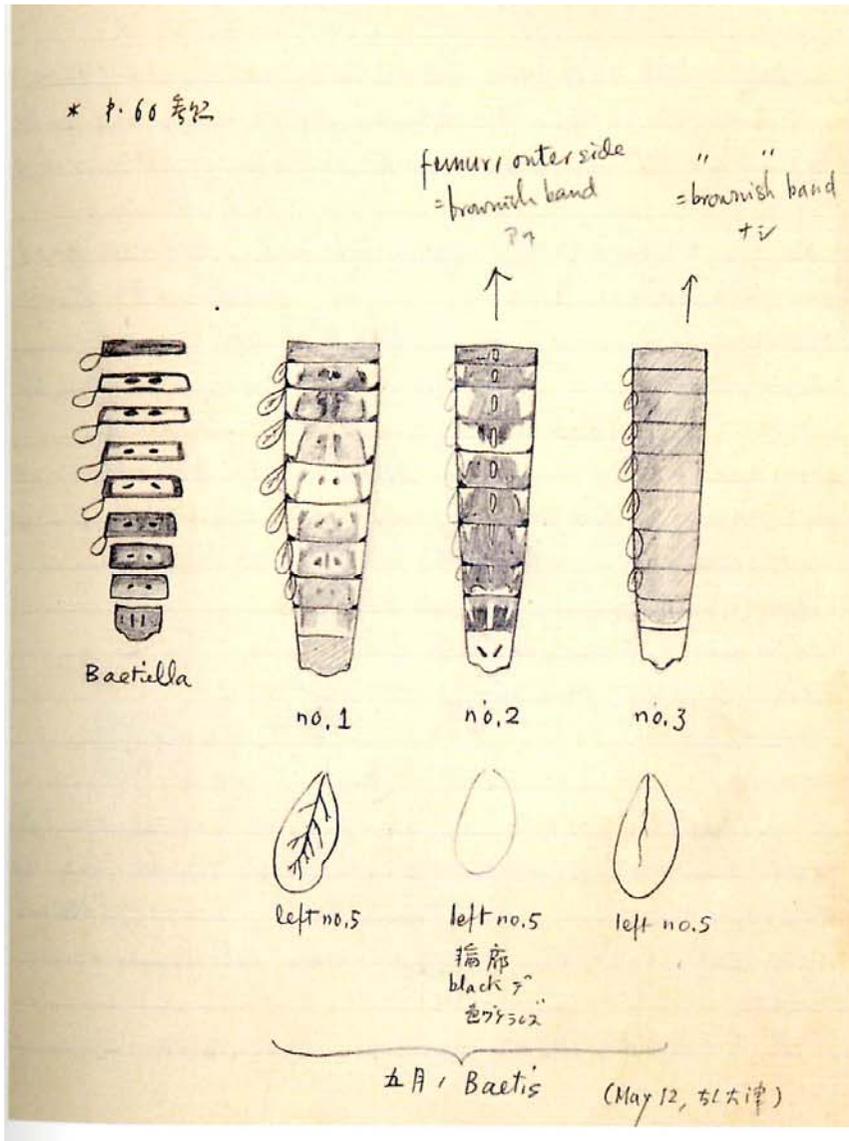
カゲロウの分類と生態

棲みわけの発見

探検と登山

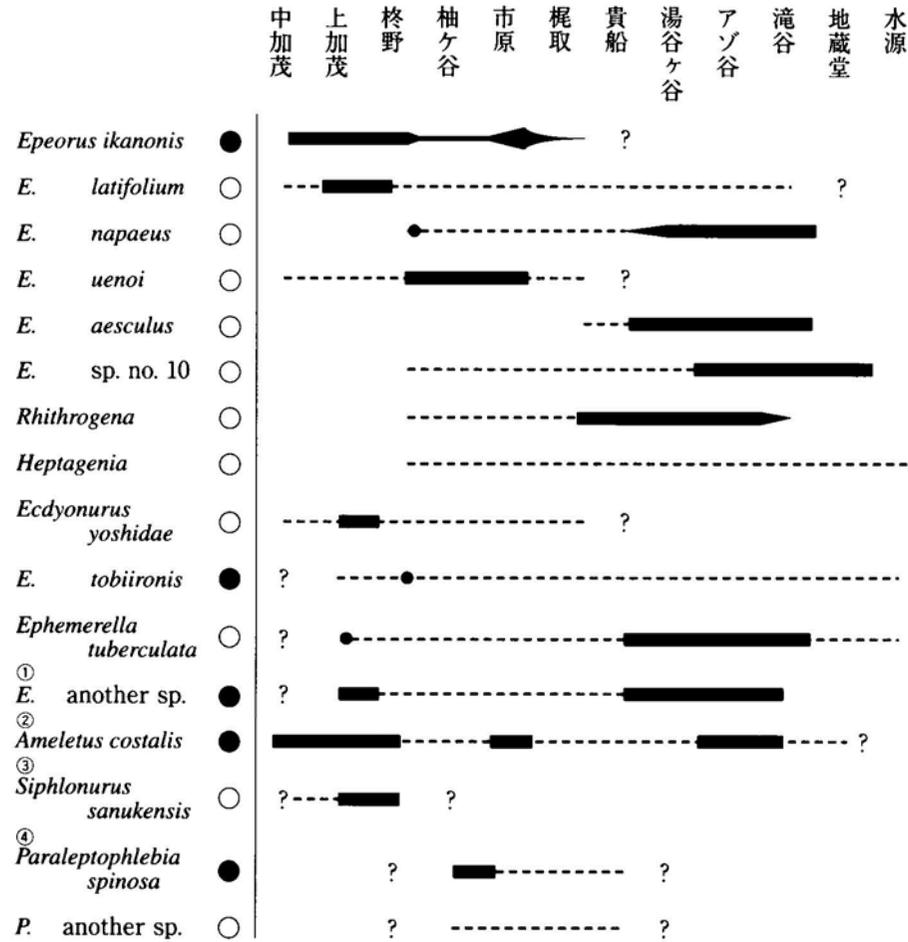


# Imanishi, 1935 今西錦司の分類ノート



# 賀茂川 下流

# 上流



以上16種の他に高*Baetis*、*Baetialla*、Ephemerellidaeのsmall spp.等あれど、indicatorとしては主要ならざれば之の分布は注意せざりき。

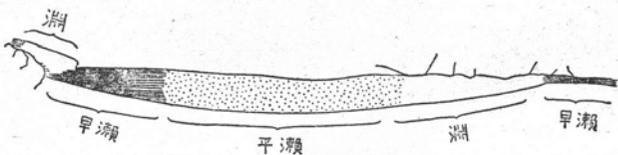
## 生活帯 ゾーンネーション 大棲みわけの1種



賀茂川中流域

石田編 今西錦司フィールドノートから

# 京都賀茂川 市原



第10圖 加茂川市原 (Bb型) 早瀬から淵まで

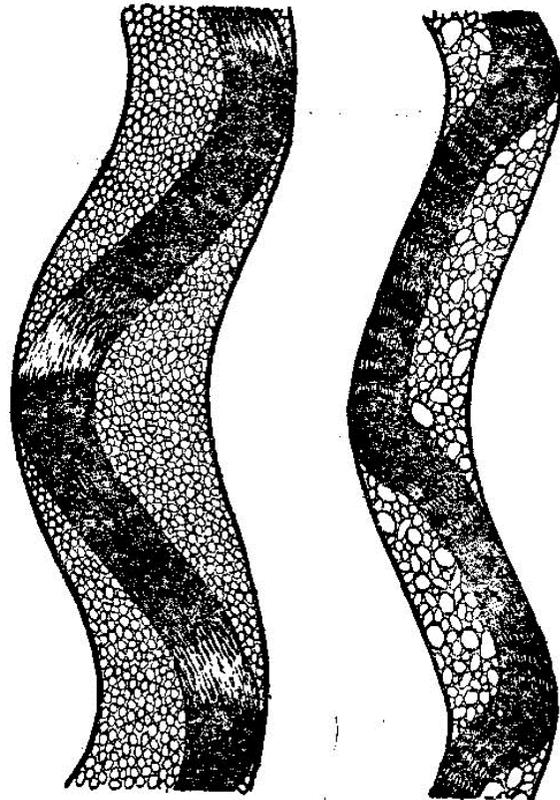
早瀬 平瀬 淵 単位形態



図6 可児藤吉 (1908~1944) 自画像  
(筆者所蔵)

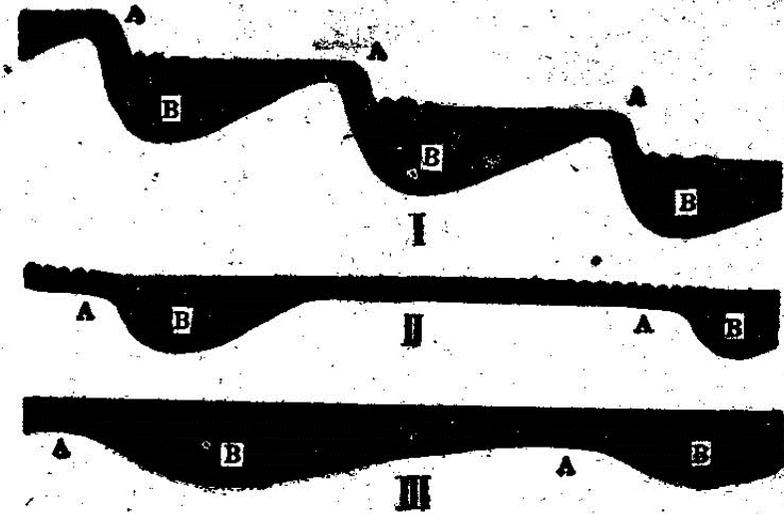
可児藤吉全集・日本産水生昆虫(川合・谷田編)より

# Riffle-pool or step- pool (Kani, 1944): 単位形態



第5圖 瀬及び淵の分布様式(I)

I A型 II B型  
 圖の白い部分が瀬, 水は圖の上から下にむかつて流れる



第4圖 瀬及び淵の形態模式圖

I a型 (落ちこみ型早瀬) II b型 III c型  
 A 瀬 B 淵 水は圖の左から右にむかつて流れる

す A の ト オ 法 は

可児藤吉全集より

# 地形単位 = 生物群集の単位

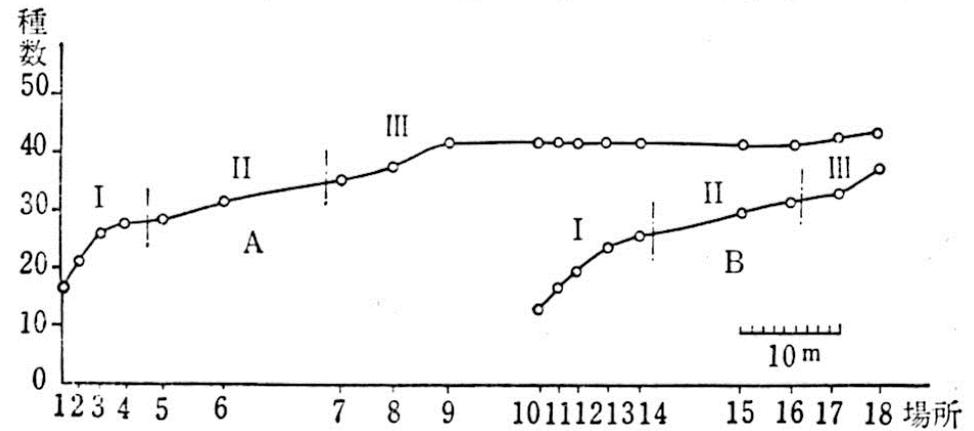
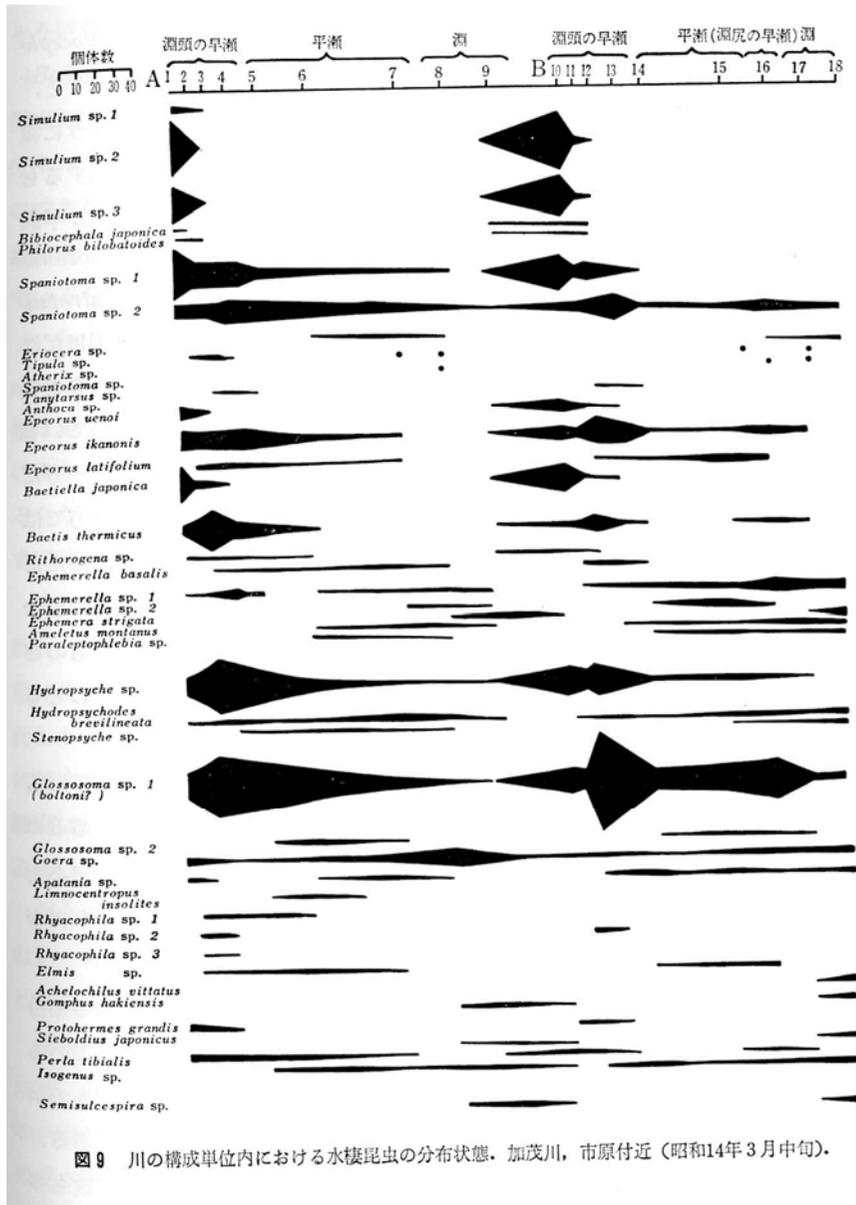


図10 種類-面積曲線 加茂川，市原付近（昭和14年3月中旬）。

可児1942から

可児藤吉全集より

# シマトビケラの 分類と棲みわけ 小棲みわけ (水平分布、鉛直分布)

谷田(1985)より

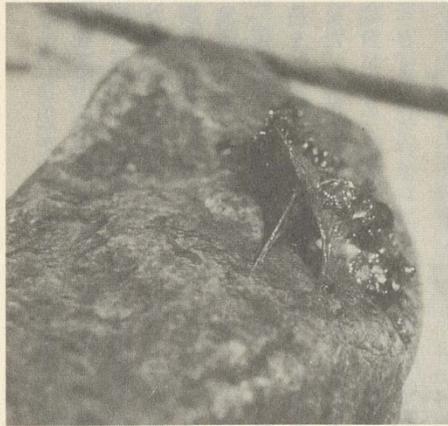


図3 シマトビケラ幼虫の巣と捕獲網(上), 同網目の拡大図(右)

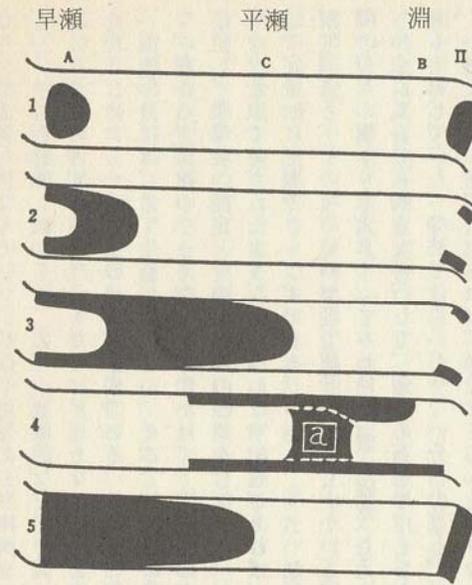


図4 ヒラタカゲロウ科若虫の占位状態の模式図。1. ウエノヒラタカゲロウ, 2. ユミモンヒラタカゲロウ, 3. エルモンヒラタカゲロウ, 4. シロタニガワカゲロウ, 5. ナミヒラタカゲロウ (可児, 1944より)。

シマトビケラ属についても、系統群と空間占拠様式とは、関連があるのであるか。その詳細は略すが、日本産の九種は、成虫および幼虫の形態から二系統群に分けられる。先のウルマーとオオヤマは、それぞれ異なる種群(AとB)に属する。さらに、貴船川を含む鴨川水系にみられる上流から下流への分布配置は、A種群に属する種がシロズールマー・ナカハラと、B種群に属する種はイカリモン・オオヤマ・ギフとの二系列が認められ、同一種群の間では流況分布の重なりが少なく、異なった種群の間では重なりが大きくなっている。まだ十分な情報が集まっているとはいえないが、A種群の種の営巣位置はウルマーと同様、石の上

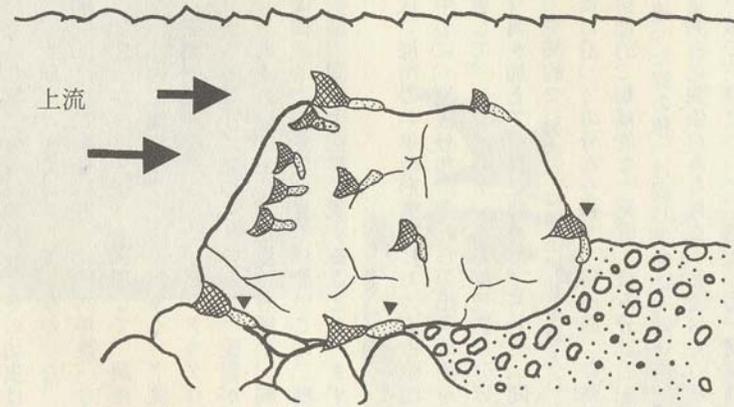


図5 シマトビケラ属幼虫の石礫の上での営巣状態の模式図(黒三角印はオオヤマシマトビケラ, 無印はウルマーシマトビケラ)。

# 進化系統と棲みわけ 谷田原図

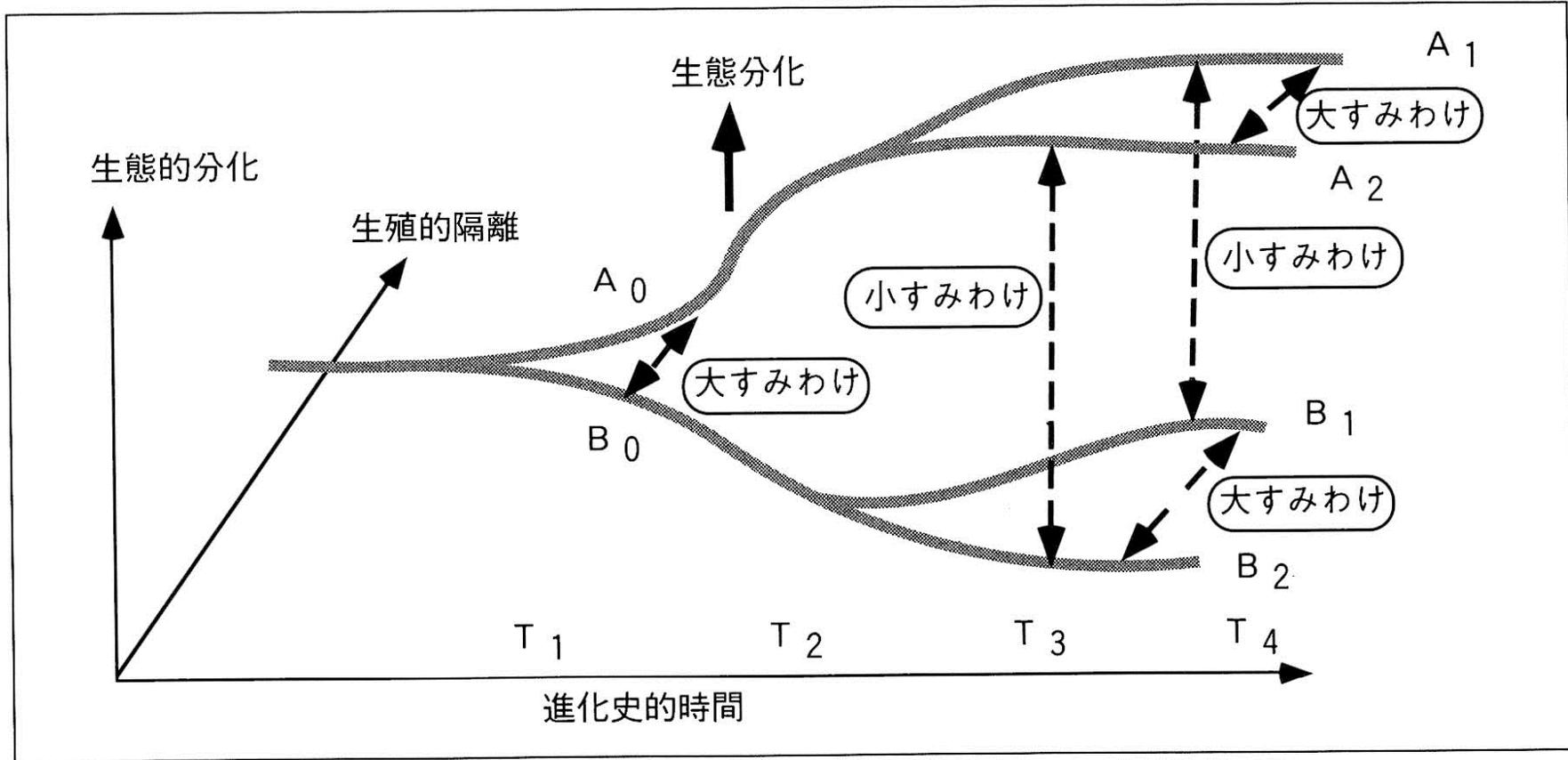


図1 「すみわけ」と種分化の関係を3次元的に見る

Three dimensional perspective on "Sumiwake" arrangement and speciation

祖先種が  $A_0$  と  $B_0$  の2種に分かれるときは、同一生態分化平面で生殖的隔離によって分化し、「大すみわけ」の関係にある ( $T_1$ )。その後何らかの理由で、生態的分化が起きる ( $T_2$ ) と、A系統とB系統は流速選択性といった「小すみわけ」の関係になり、別の生態次元平面で生殖隔離による種分化が起こり、それぞれ  $A_1$  と  $A_2$  あるいは  $B_1$  と  $B_2$  に分化する ( $T_3$ )。現時点 ( $T_4$ ) で、 $A_1$  と  $B_1$  などが同一群集の構成員になったときには、それらの間の関係は「小すみわけ」となる。

# 系統と棲みわけ (ヒラタカゲロウ科)

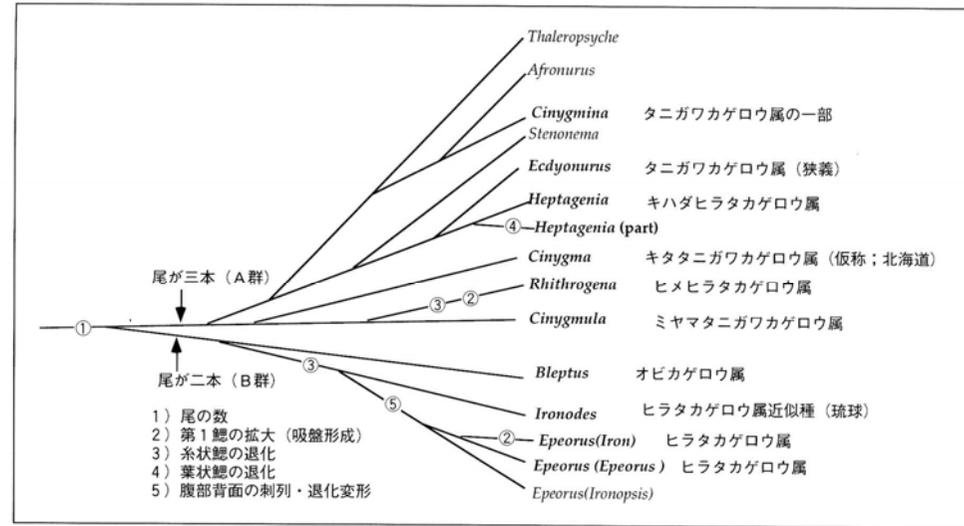


図2 ヒラタカゲロウ亜科(昆虫, カゲロウ目)の系統図

## Phylogeny of Heptageniinae (Ephemeroptera; Heptageniidae)

日本に分布する種類についてだけ和名を付した。原著にあった2, 3の未記載属については、この図からは省いた。Cinygmula, Ironodesの2属については、日本からは、正式には記録されていないが、前者については少なくともシロタニガワカゲロウ *Ecdyonurus yoshidae* は、Cinygmulaに移すのが妥当という竹門のコメント<sup>13)</sup>に従った。また、後者については、沖縄や台湾での採集・観察結果に基づいた。ミヤマタニガワカゲロウ属は、従来はCinygma属とされていたが、これも竹門のコメント<sup>13)</sup>に従って、Cinygmula属とした。なお、Cinygma(狭義)は日本では北海道だけから1種が記録され、このオオエゾカゲロウ *Cinygma lyriformis* については、最近生活史と生態分布の研究が公表された<sup>14)</sup>。

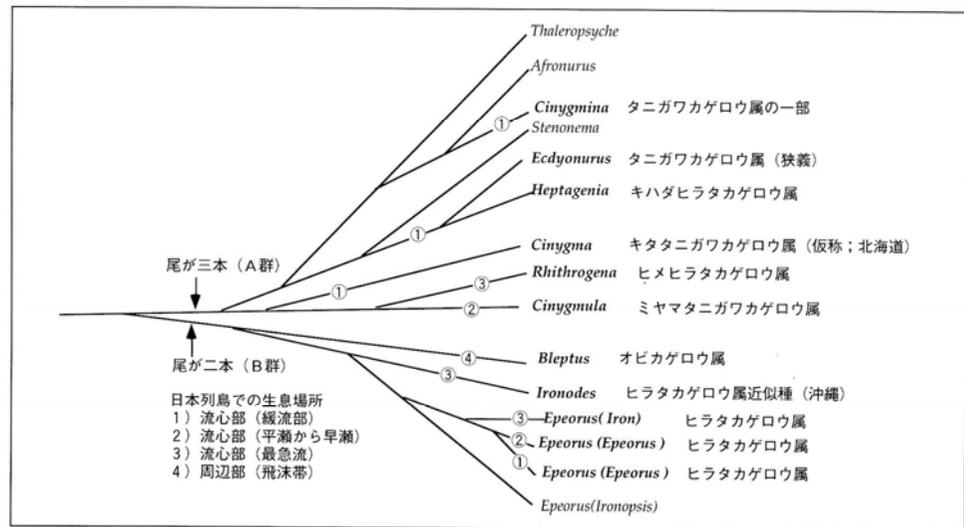


図3 ヒラタカゲロウ亜科の生態的分化図

## Ecological diversification of Heptageniinae (Ephemeroptera, Heptageniidae) in Japan

属あるいは亜属レベルの生息場所の分化(「小すみわけ」)を日本産の種類の見解を中心にまとめた。生息場所の分化だけでなく、口器形態の変化から見れば堆積デトリタス食、附着藻類食などの食性の分化もあると推察されるが、本稿では扱わないことにした。

谷田(1996)より

# 棲みわけ

habitat partitioning

habitat segregation

displacement

- 空間の分割利用
- 大空間(流程)や季節:大棲みわけ
- 小空間(水平空間、流速、棲み場、鉛直):小棲みわけ
  
- 系統が遠い:小棲みわけ(生態的分化)
- 系統が近い:大棲みわけ(地理的、流程分布、季節分布)
- 狭い空間に多くの生物種が共存できる仕組みの一つ

奈良県東吉野村の河川の中期的  
モニタリング  
1991年～2001年 +  
竹門康弘さんなどとの共同調査  
新人合宿

1998年

中央左岸中州

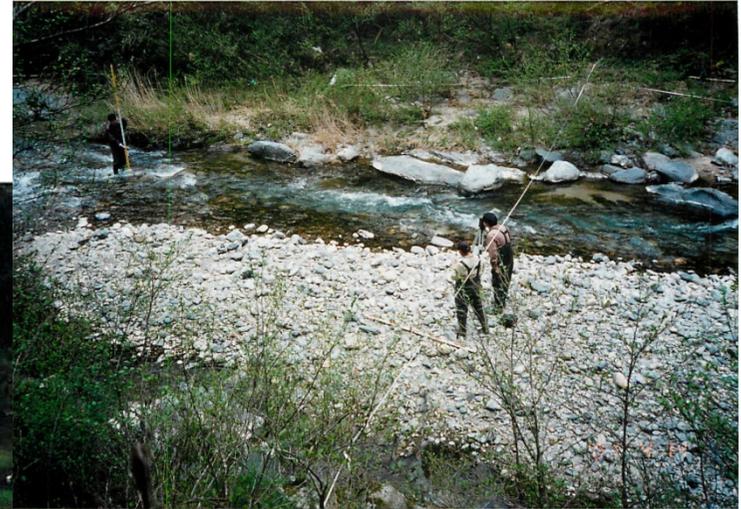


上流淵

下流深い淵  
の潜水調査  
(竹門さん)



2001年3月

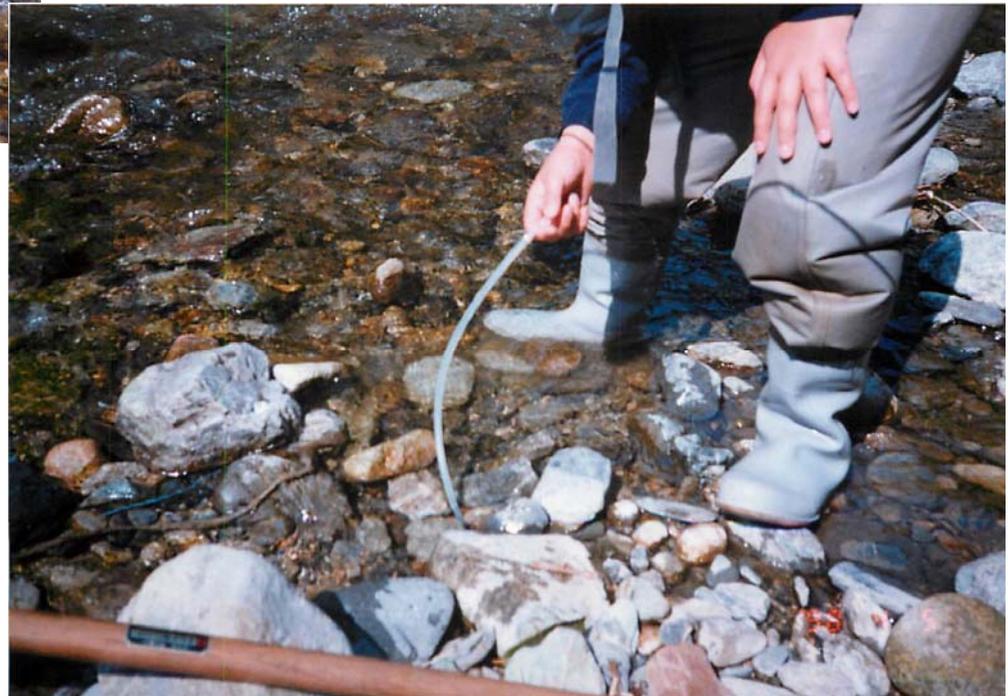


# 1998年 伏流水調査



井戸の掘削

パイプによる採水



# ハネカ幼虫の再発見

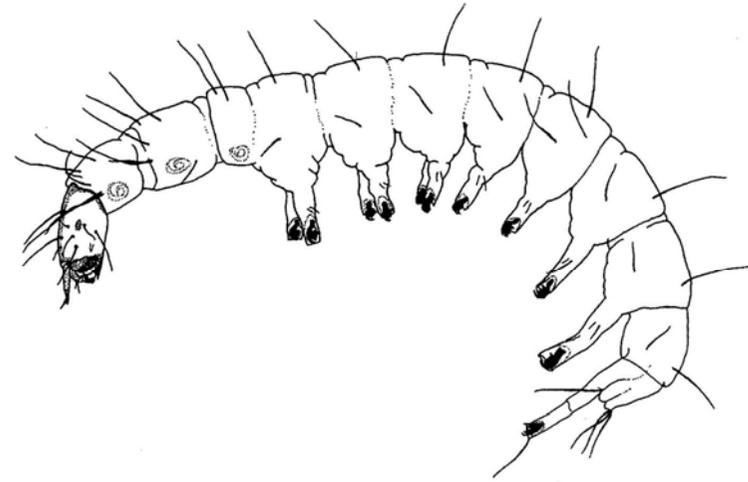
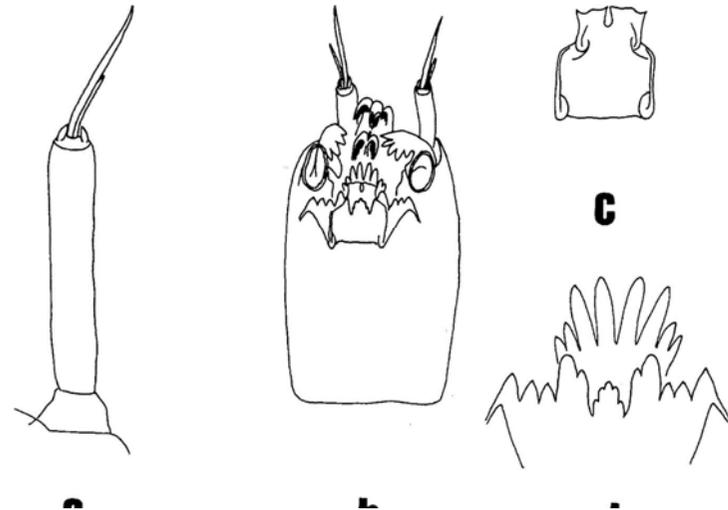


Fig. 1. A final instar larva of *Nymphomyia alba* Tokunaga collected at Takami Stream, Japan. Scale bar represents 1 mm. The apices of prolegs were not extended.



Takemon and Tanida (1994) より

矢印は流れ方向

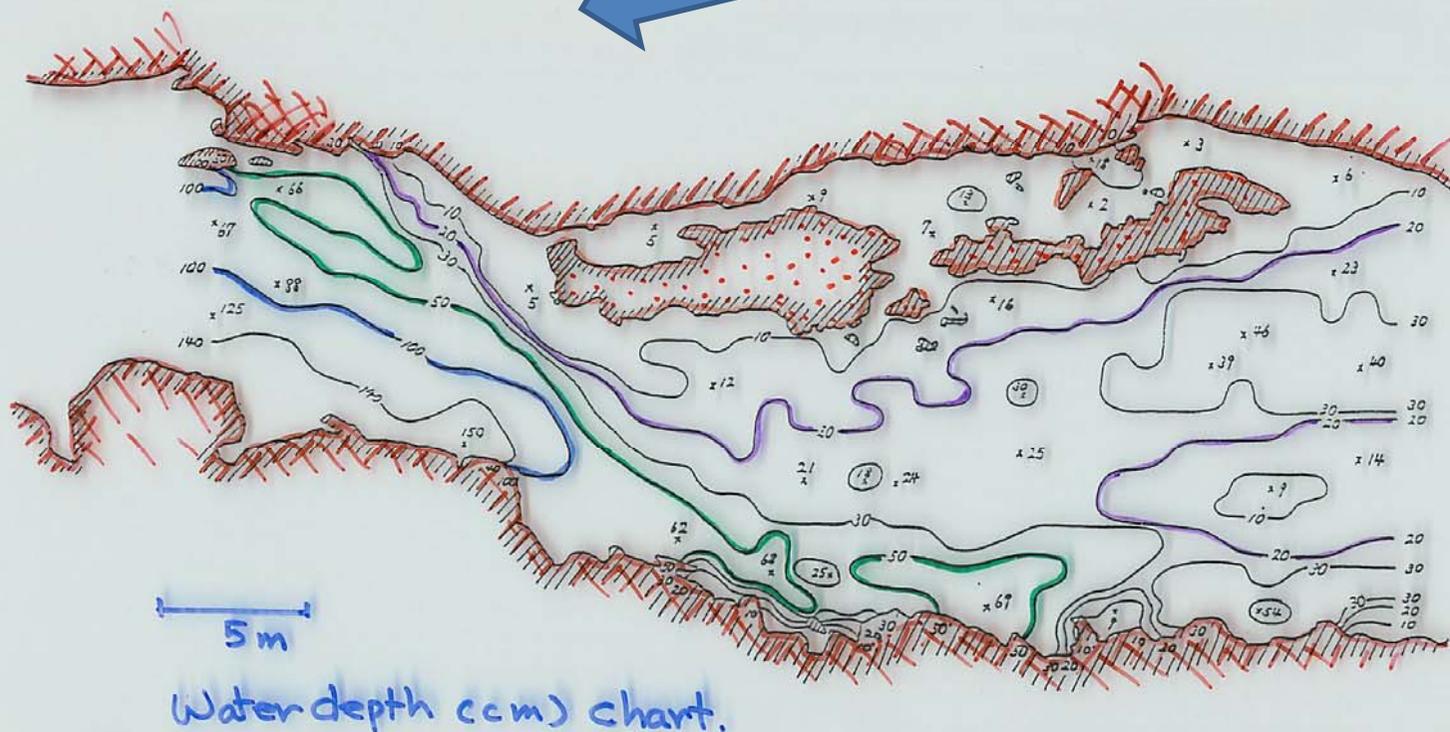


図3. 調査地点等水深線図(1991年3月12日測定)。水深の単位はcm。斜線部は、陸上ならびに水面から突き出た大きな石を表す。浅い場所には同様の石が多くあったが、小さいものは省略した。縮尺は、図2と同一。

動的構造: Dynamic Structure  
安定的構造: Stable Structure

調査地点の基本構造(水深) 1991年

矢印は流れ方向

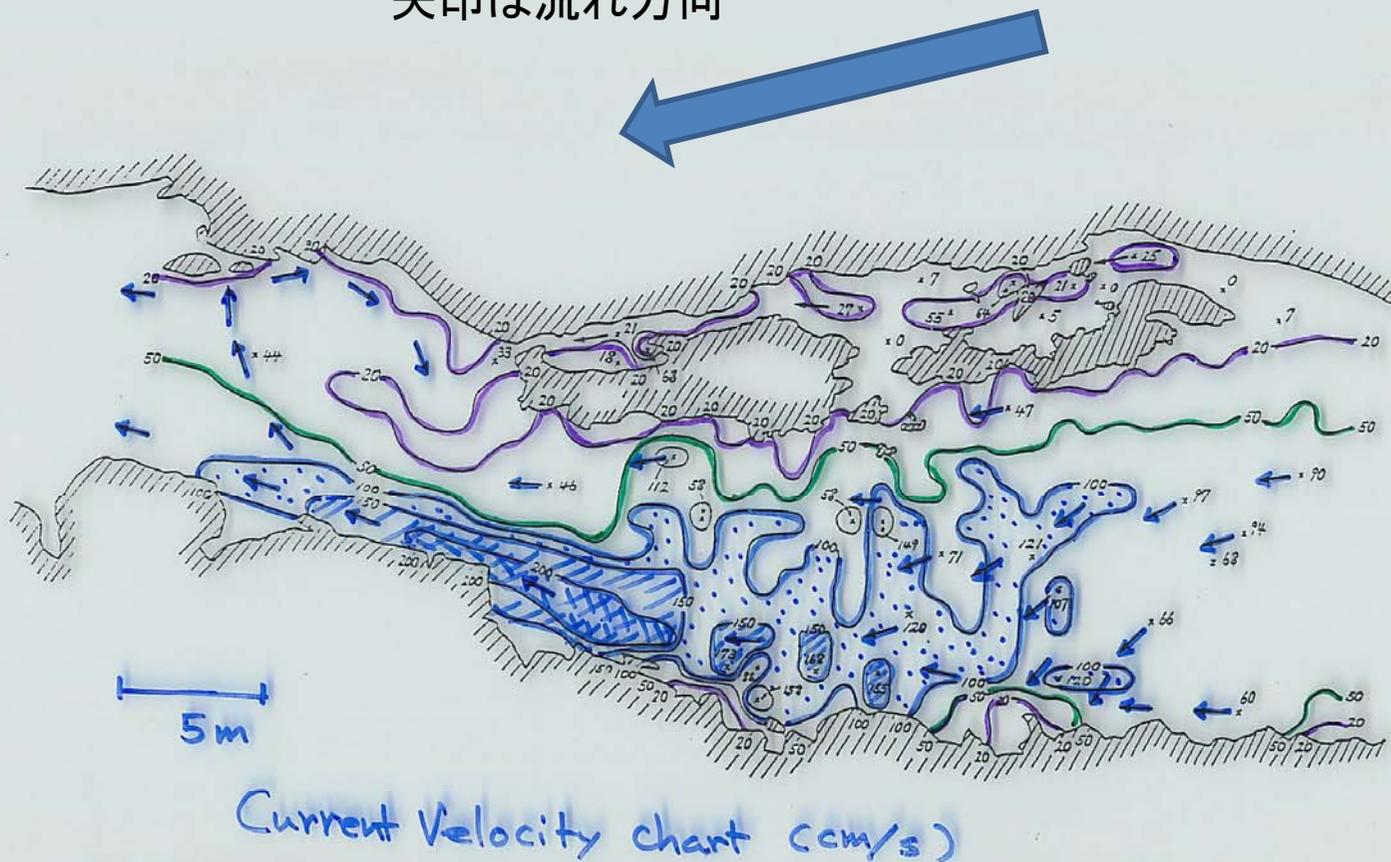


図4. 調査地点等流速線図(1991年3月12日測定)。流速の単位はcm/sec。矢印は、水流方向を示す。縮尺は、図2と同一。

## 流速分布(1991年)



1992年

右岸砂州の消滅

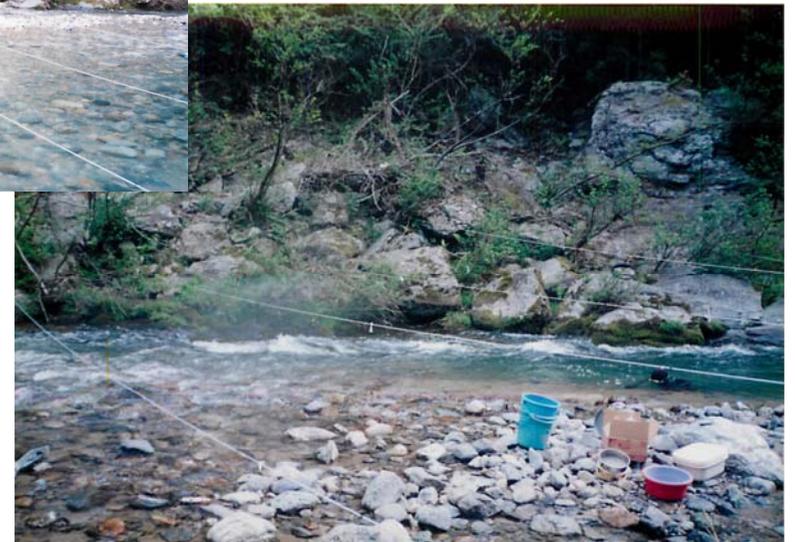
早瀬から荒瀬

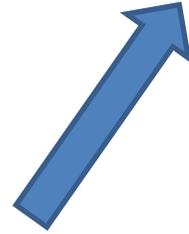
上流



下流

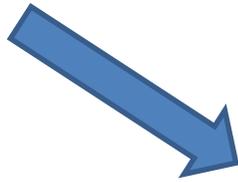
矢印は流れ方向





1996年

左岸砂州の発達



矢印は流れ方向



1996年



砂の堆積と左岸砂州(寄り州)の拡大

矢印は流れ方向

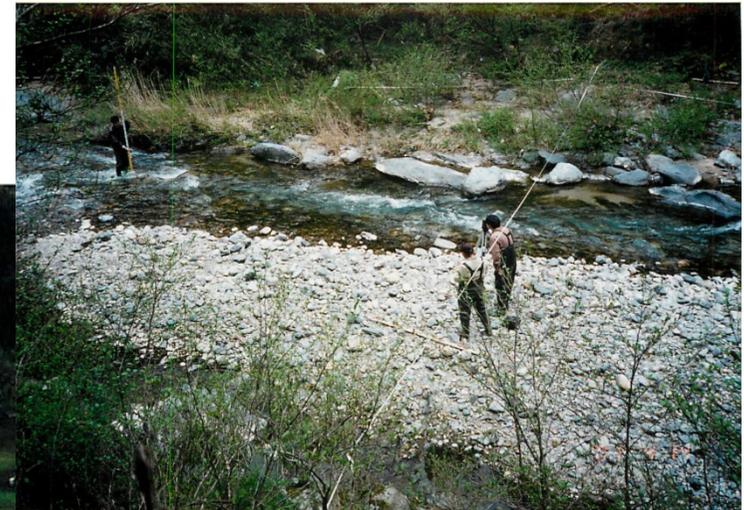
2000年3月



中州の形成

2001年3月

矢印は流れ方向



# Habitat in Yoshino stream (1991)

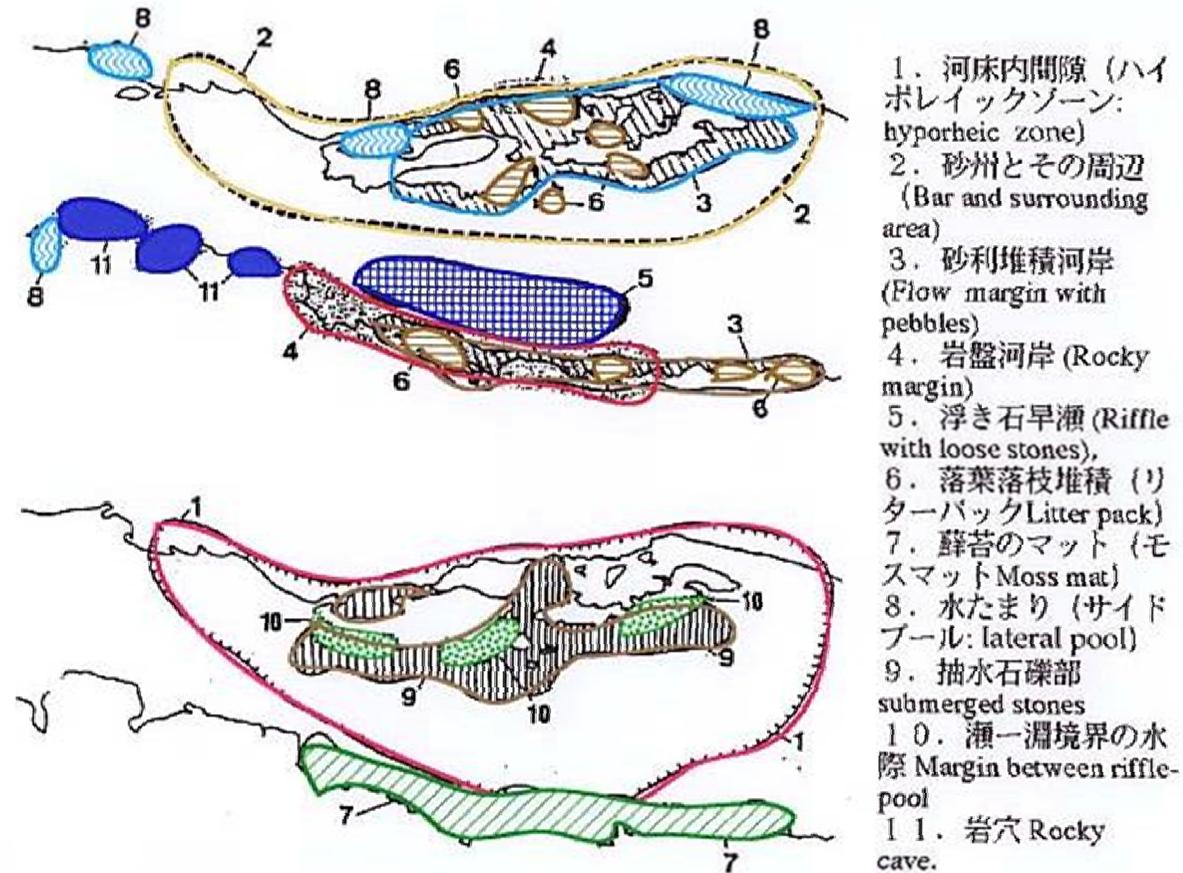


図 山地溪流における生息場所の類型と配置  
 Habitat types and arrangements in a mountain stream in Japan  
 (Takemon and Tanida, 1993)

# Habitat in a mountain stream

Takemon and Tanida (1993) より

Habitat types	Organisms
Hyporheic zone over entire bar:河床間隙	Young nymphs of mayflies : 若齡のカゲロウ
Hyporheic zone along the edge of point bar : 州の間隙	Elmid beetles, tipulids, Gibosia, Naididae : ヒメドロムシ、ガガンボ、ミズミミズ、カワゲラ類
Shore of accumulated gravels : 浮石堆積	Mature nymphs of leptophlebid mayflies : トビイロトビケラ(成熟)
Shore of rocky substrata : 岩盤岸辺	Peltoperlid stonefly nymphs : ヒロムネカワゲラ
Accumulated stones in high riffle : 荒瀬の浮石	Epeorus, Blepharoceridae : ヒラタカゲロウ、アミカ
Litter-packs : 落葉堆積	Elmid beetles, Odonata : ヒメドロムシ、トンボ類
Moss-mat on bedrock : 基岩上のモスマット	Micraema (caddis larvae), Hydropsychidae : マルツツトビケラ、シマトビケラ類
Lateral pools : タマリ	Gomphidae, Ephmera, young Zacco fish : サナエトンボ、モンカゲロウ、コイ科幼魚
Submerged stones : 水面上の石礫	Frogs, wagtails : カジカ、セキレイ
Pool-riffle transition : 淵と瀬の移行部	Ephemerid mayfly (oviposition) : モンカゲロウ産卵場
Rock caves : 岩穴	Minnow, dace (refuge of adults) : ウグイなど

Habitat types in mountain streams 山地溪流の生息場 谷田(1996)より

		基盤 Bed rock	湿潤帯 Hygropetric area	石礫堆積 Accumulated stones	はまり石 Embedded stones	砂利 Gravels	枕水植物 Submerged plants	植物根 Roots of plants	蘚苔マット Moss mat	砂底 Sand bottom	タ Litter pack (deposited) 堆積リ	トラップリター Litter pack (trapped)	Hyporheic Zone 河床間隙
Center 中央	Step ステップ	++							+				
	Rapids 早瀬	+		++	+							+	+
	Runs 平瀬	+		+	++								+
	Pool 淵	+		+	+					++	+		+
Marginal 周辺	step	+	++						++				
	rapids	+	+	++	+	+	+	+	++	+		+	+
	runs	+	+	+	++	++	+	+	+	+	+	+	+
	pools	+	+	+	+	+	+	+	+	++	++		+
	Lateral pools タ マリ	+		+	+	+	+			++	++		+

# Types of micro-habitat in mountain streams

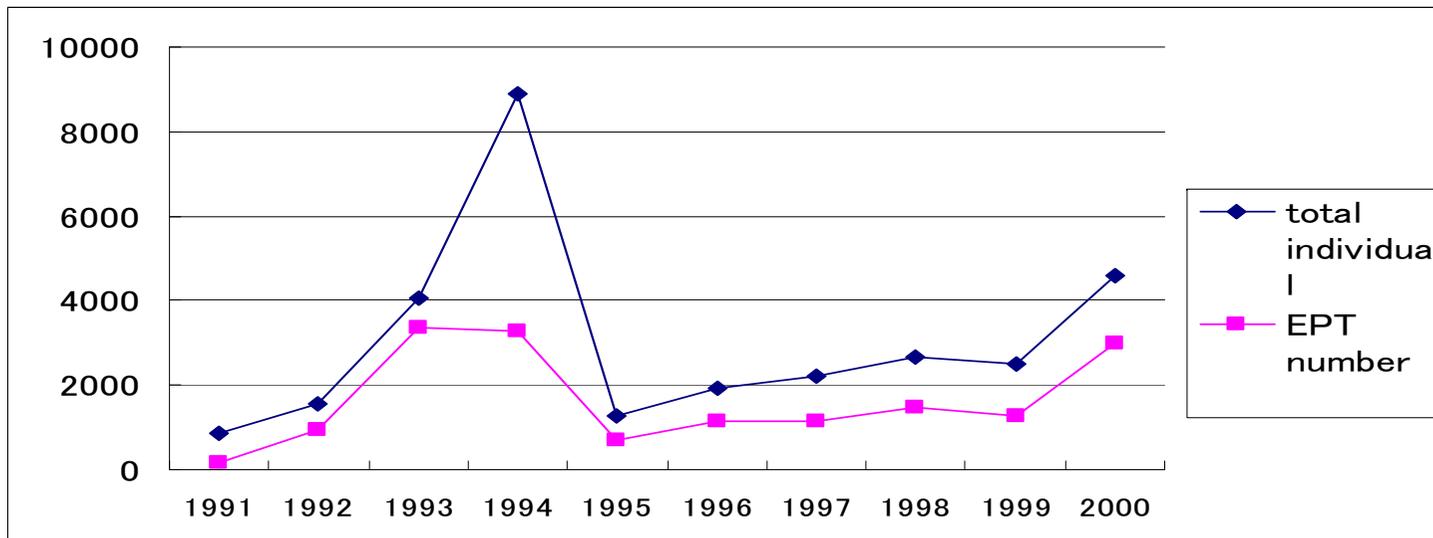
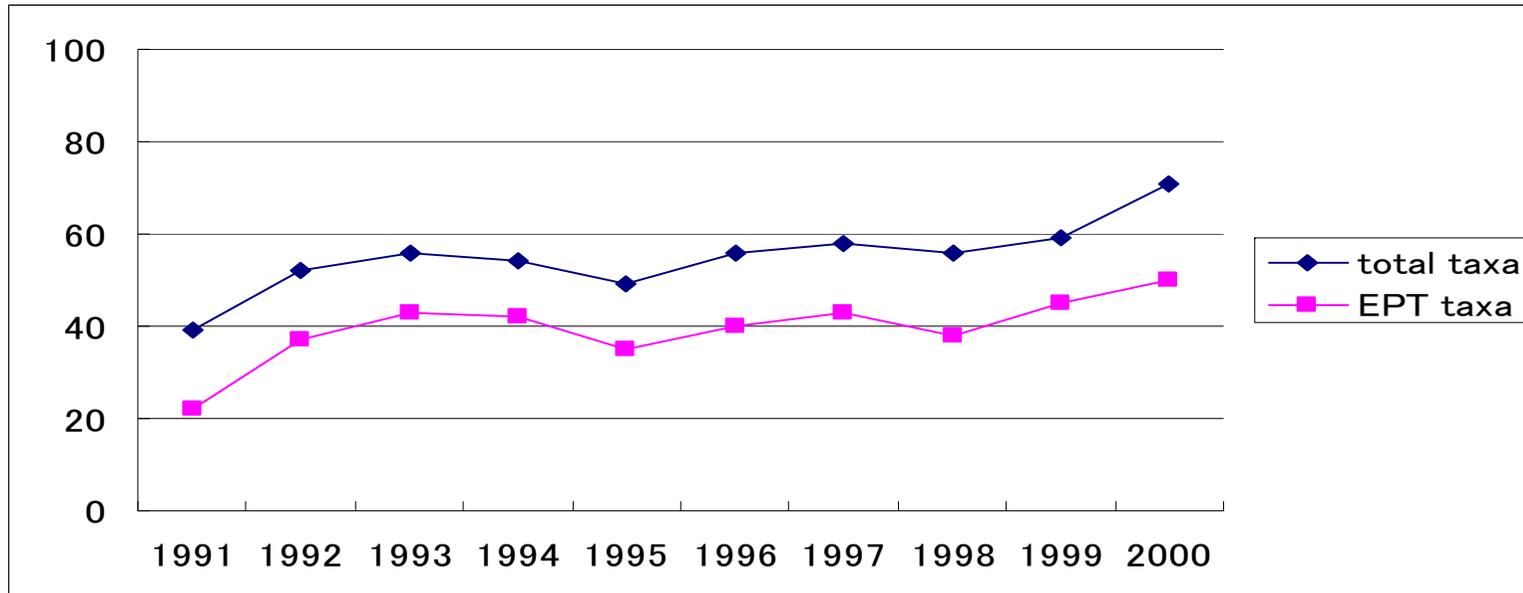
## 山地溪流の微生物息場 安定的構造と動的構造

Bed rock 基盤岩・巨岩	erosional	stable	
Hygropetric area 飛沫帯	erosional	stable	Peculiar 固有性大
Accumulated stones 浮き石	erosional	dynamic	Diverse 多様性大
Embedded stones はまり石	depositional	dynamic	
Gravels 砂利	depositional	dynamic	
Submerged plants 沈水植物	biological	temporal	diverse and peculiar 固有・多様
Roots of plants 植物の根	biological	temporal	
Moss mat 蘚苔マット	biological	dynamic	diverse and peculiar 固有・多様
Sand bottom 砂底	depositional	dynamic	
Litter pack (deposited)リターパック	biological	temporal	Diverse and peculiar 固有・多様
Litter pack (trapped)リターパック	biological	temporal	Diverse 多様性大
Hyporheic zone 河床間隙	depositional	Stable/synamic	Peculiar 固有性大

## 早瀬のベントス群集の時間的変動

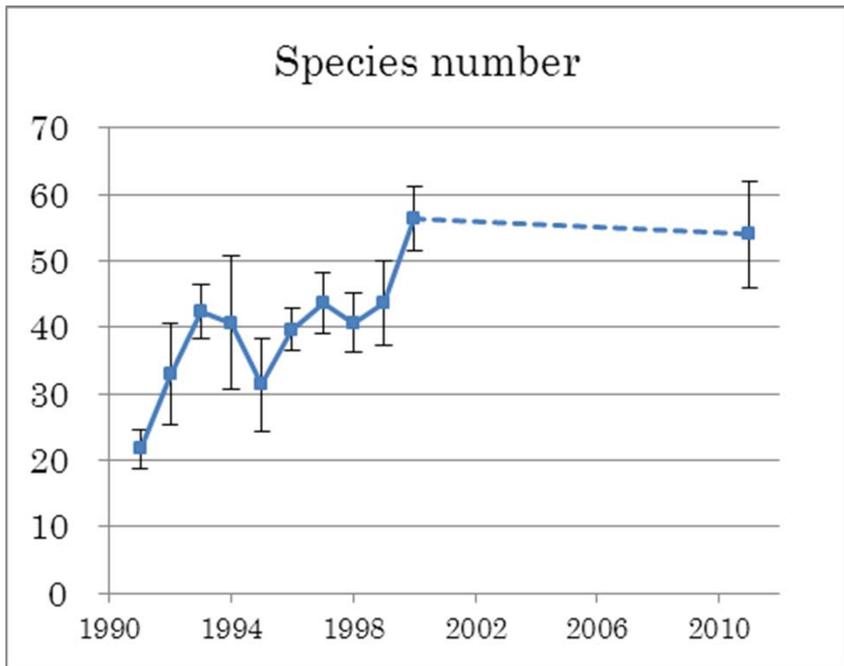
(谷田、竹門、Rodnie、未発表:河川整備基金による)

- 各年40以上の定量ベントスサンプル(30cm方形枠)を採取(各種の生息場所)
- 瀬のサンプル(3コードラート)のデータを解析
  
- 個体数密度
- 主要種や生活型の変動
  
- 瀬のベントスの遷移仮説と造網性指数
- EPT(カゲロウ、カワゲラ、トビケラ)指数:清冽性の指数
- BMWPスコア、平均スコア



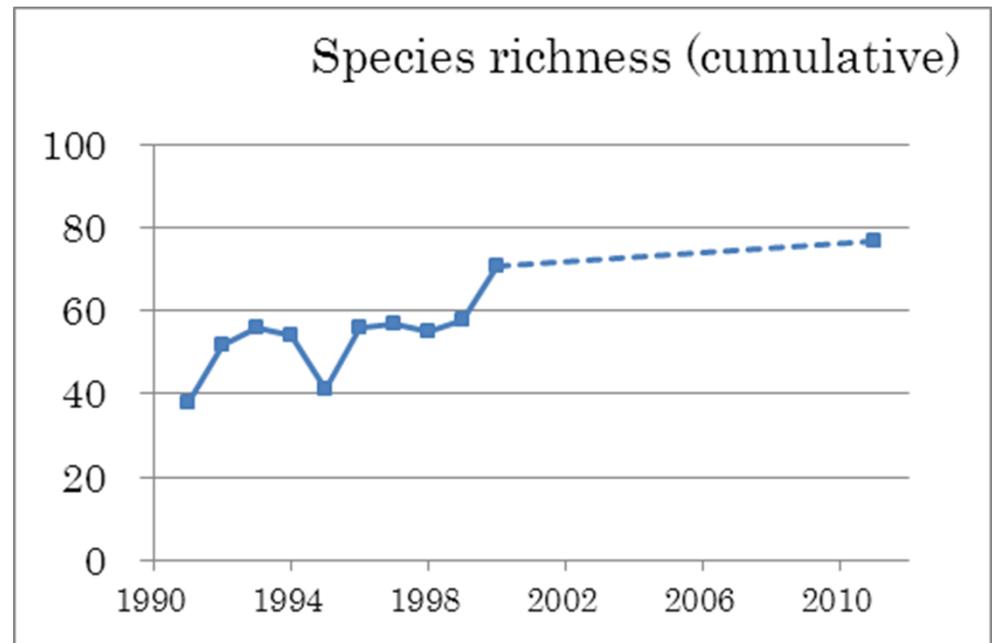
## 種類数と個体数の変動 EPT(カゲロウ、カワゲラ、トビケラ)

(谷田、竹門、Rodnie、未発表:河川整備基金による)



各年の方形枠(コードラート)  
平均種類数

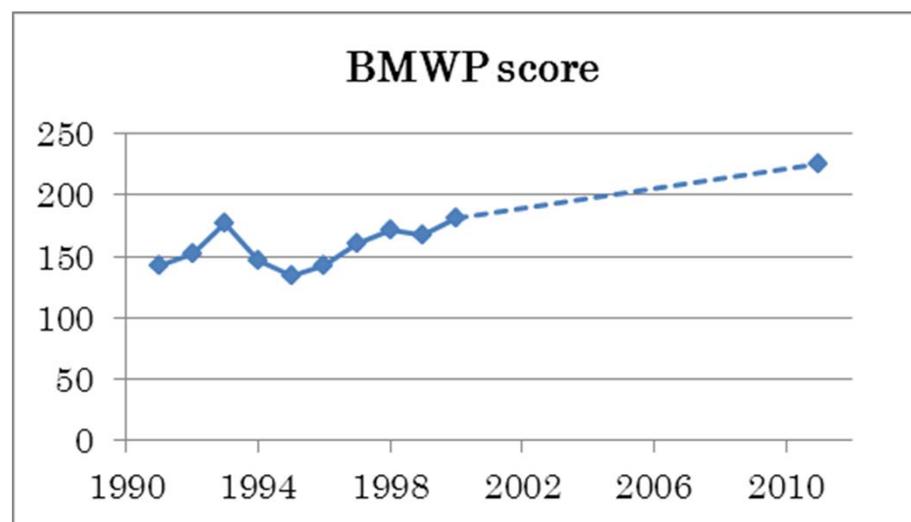
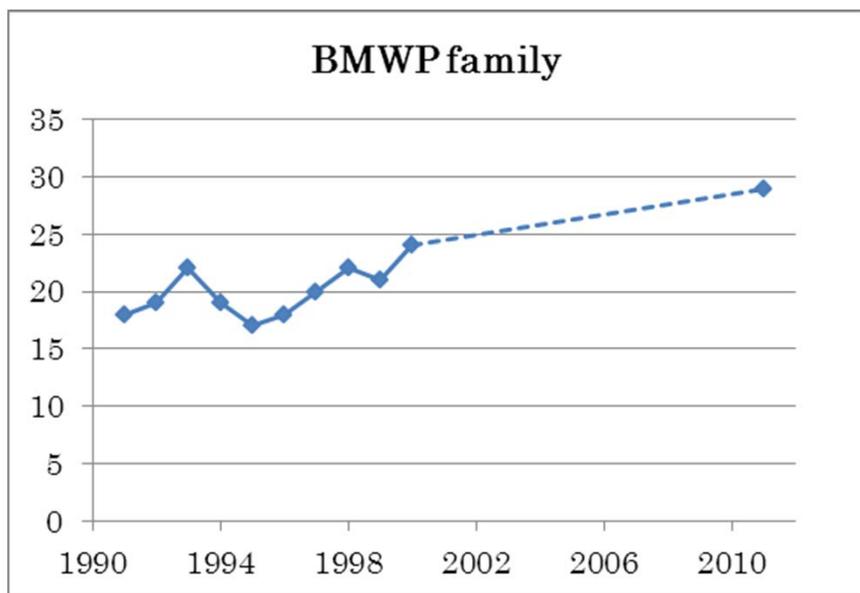
合計種類数(3標本の合計)



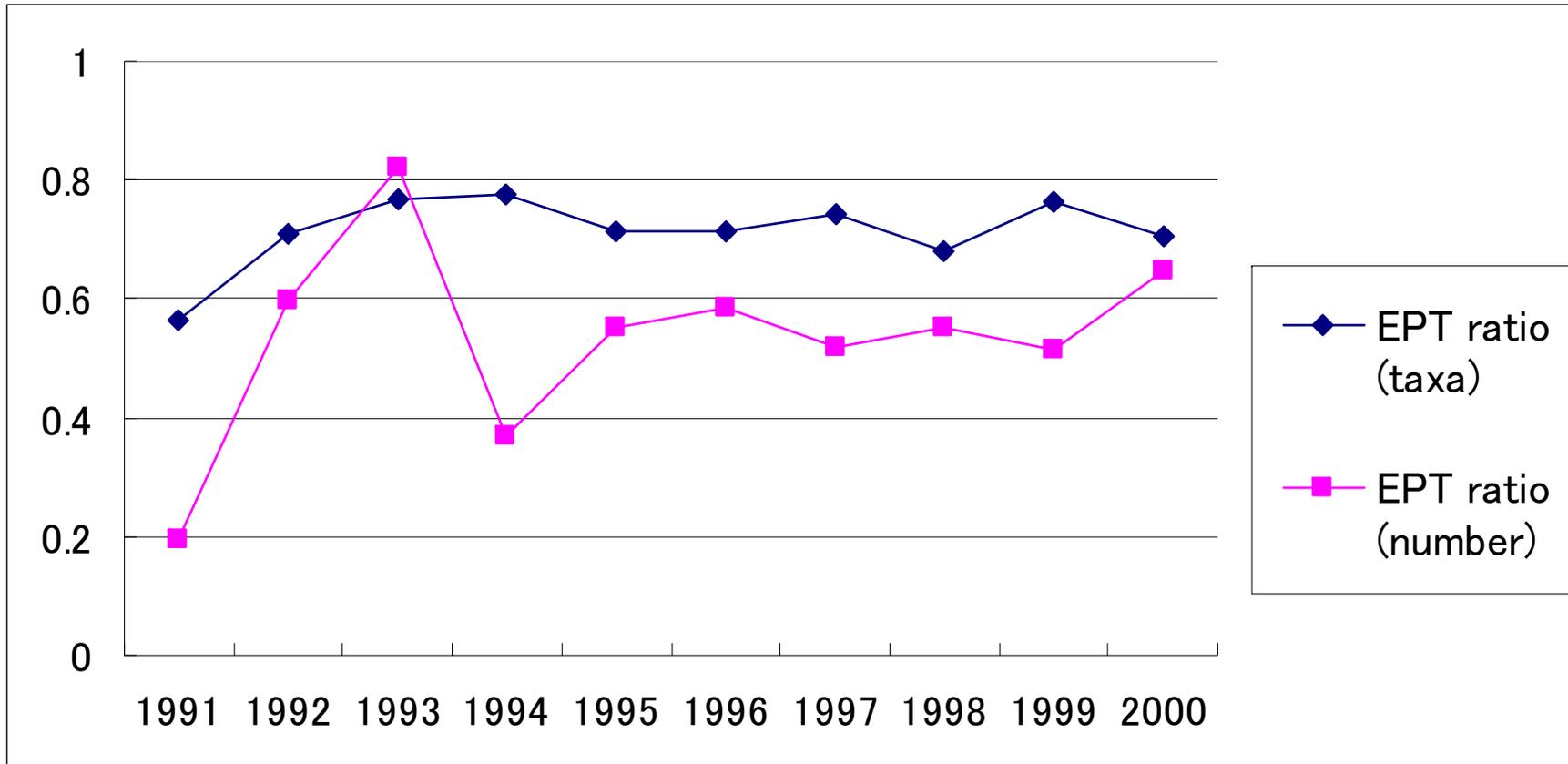
## メトリクス: 全種類数の年次変化 (ユスリカ類は単一の種類とした)

(谷田、竹門、Rodnie、未発表: 河川整備基金による)

# メトリクス:スコア付き科数の年次変化 (群集多様性の評価)

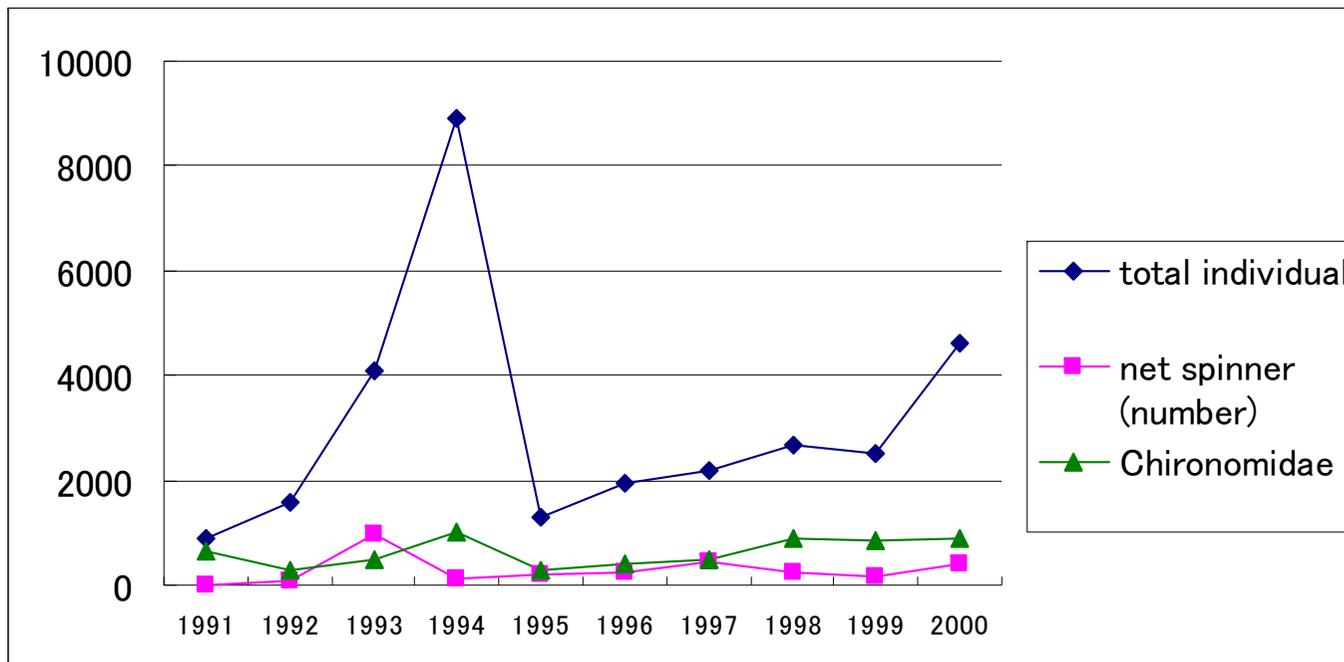


科数と科レベル合計スコア (BMWP スコア) の年次変化 (群集多様性の評価)

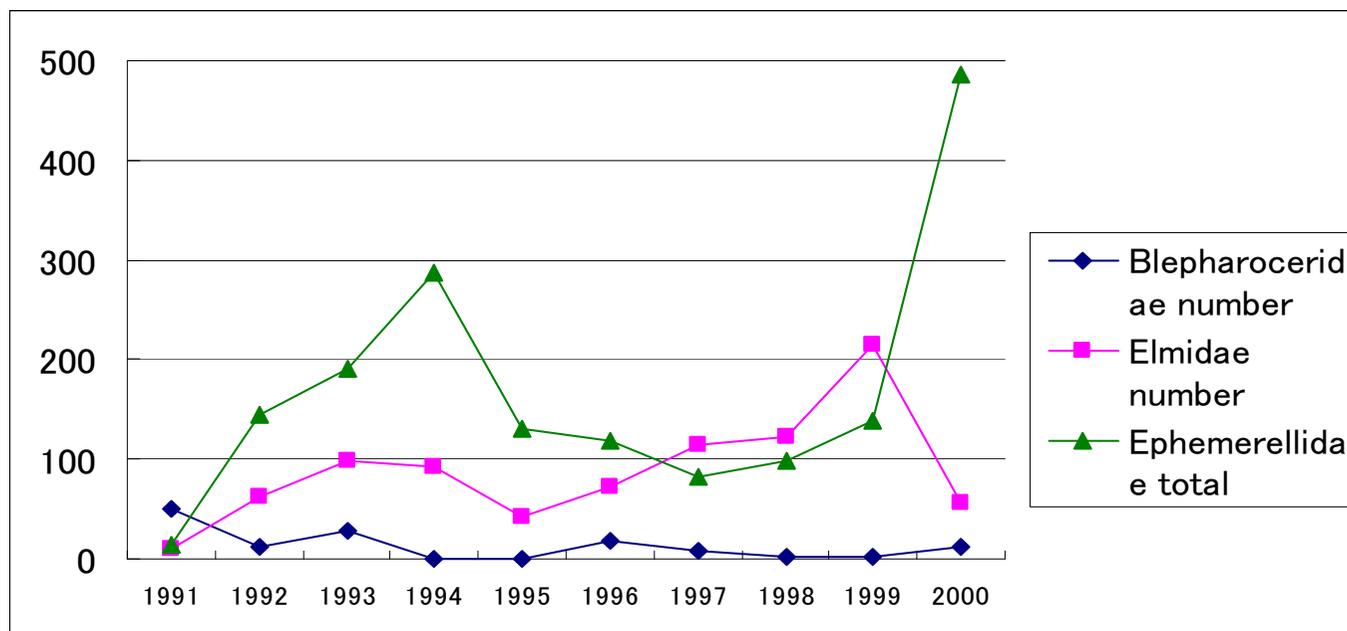


## EPT 比率(種類数、個体数)

(谷田、竹門、Rodnie、未発表:河川整備基金による)



造網性トビケラ  
ユスリカ科



アミカ科  
ヒメドロムシ科  
マダラカゲロウ科

主要底生ベントス群の変動

## マダラカゲロウ科の微細分布

- 科のなかの属レベルの空間分布とすみわけ
- 小すみわけ: 系統関係の遠い種間の微細空間レベルでのすみわけ
- 大すみわけ: 系統関係の近い種間の大空間あるいは季節的なすみわけ
- マダラカゲロウ科: 多様な属と生活様式
- トゲマダラカゲロウ属、トウヨウマダラカゲロウ属、アカマダラカゲロウ属、エラブタマダラカゲロウ属

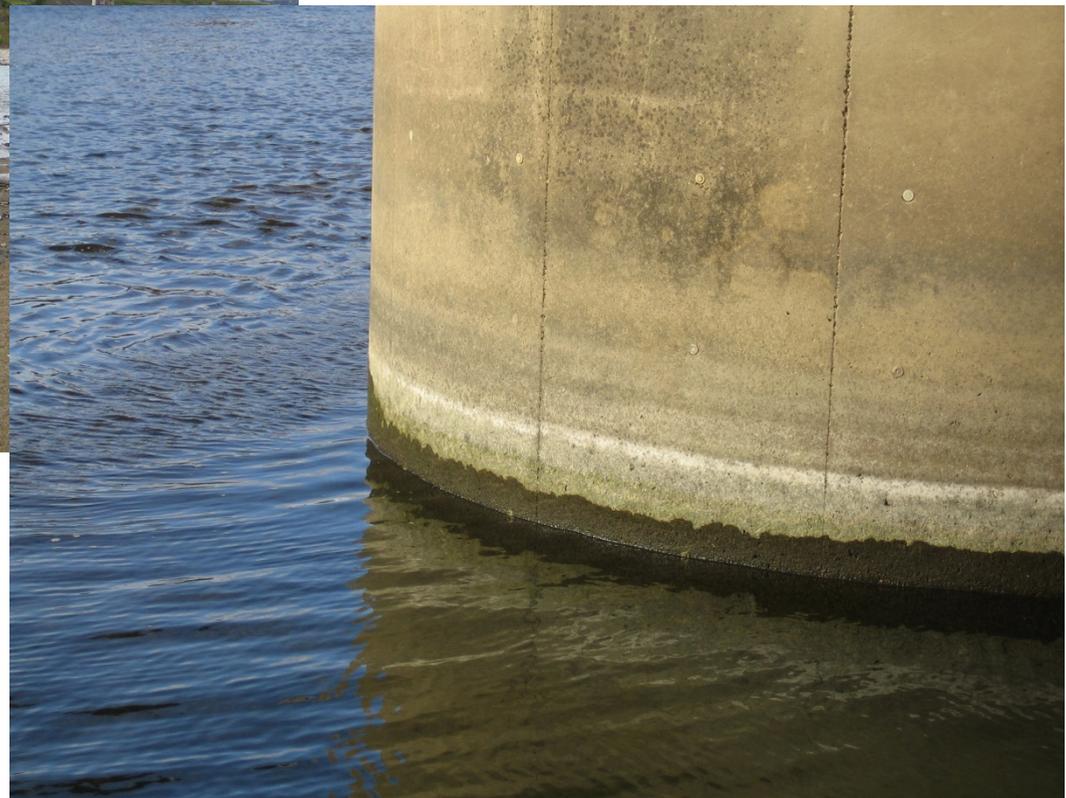
## バスタブ(洋式風呂桶)のリング

- 生物多様性はエコトーンで実現される(とくに水陸移行帯:ATTZ)
- 海洋——沿岸、干潟、岩礁、砂浜(潮間帯)
- 湖沼——湖岸、
- 河川——岸辺、水際

## 河川生態系の基本特性2(エコトーン)

- 陸上との健全な連関性: 粒状有機物(POM) 落葉, 落下昆虫 栄養塩(窒素, リン) 溶存有機物
- 陸上のゴミは河川や沿岸の栄養(過剰でなければ)
- 河川はエコトーンの密度が高い(参照: 海洋沿岸, 湖沼湖岸)
- バスタブリングはエコトーン(ATTZ: 水陸移行帯)に作られる.

# 河川のバスタブリング1



## 河川のバスタブリング2



# ダイナミック・エコトーン

- 境界が変動するエコトーン
- 変動の周期と予測性と生態系
- 潮間帯（潮汐周期：日レベル、高い予測性）
- 河川周辺部（洪水と渇水：年レベル、中程度の予測性）
- ダム湖エコトーン（水位操作、水利用：月から季節レベル、やや高い予測性）

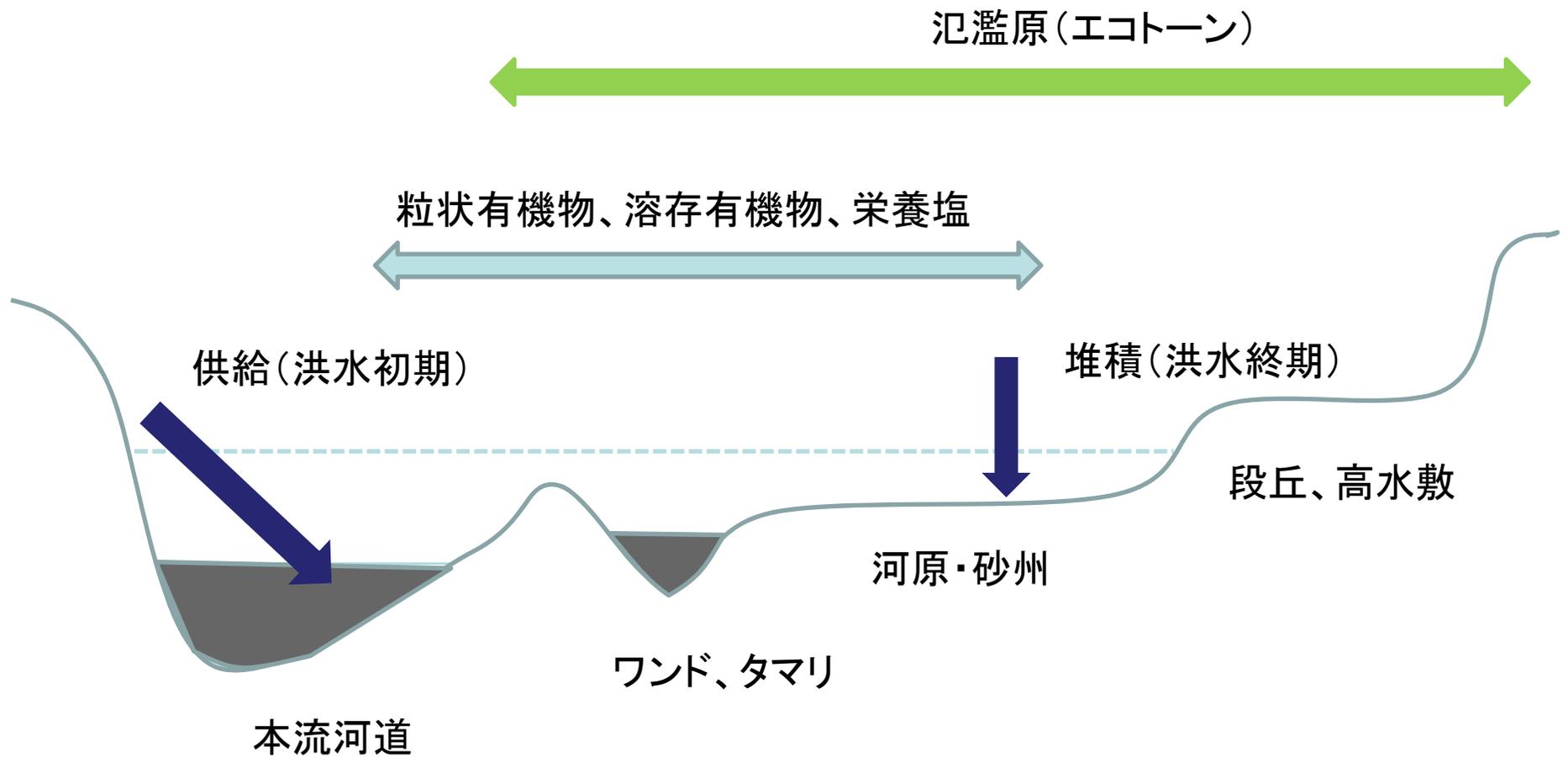
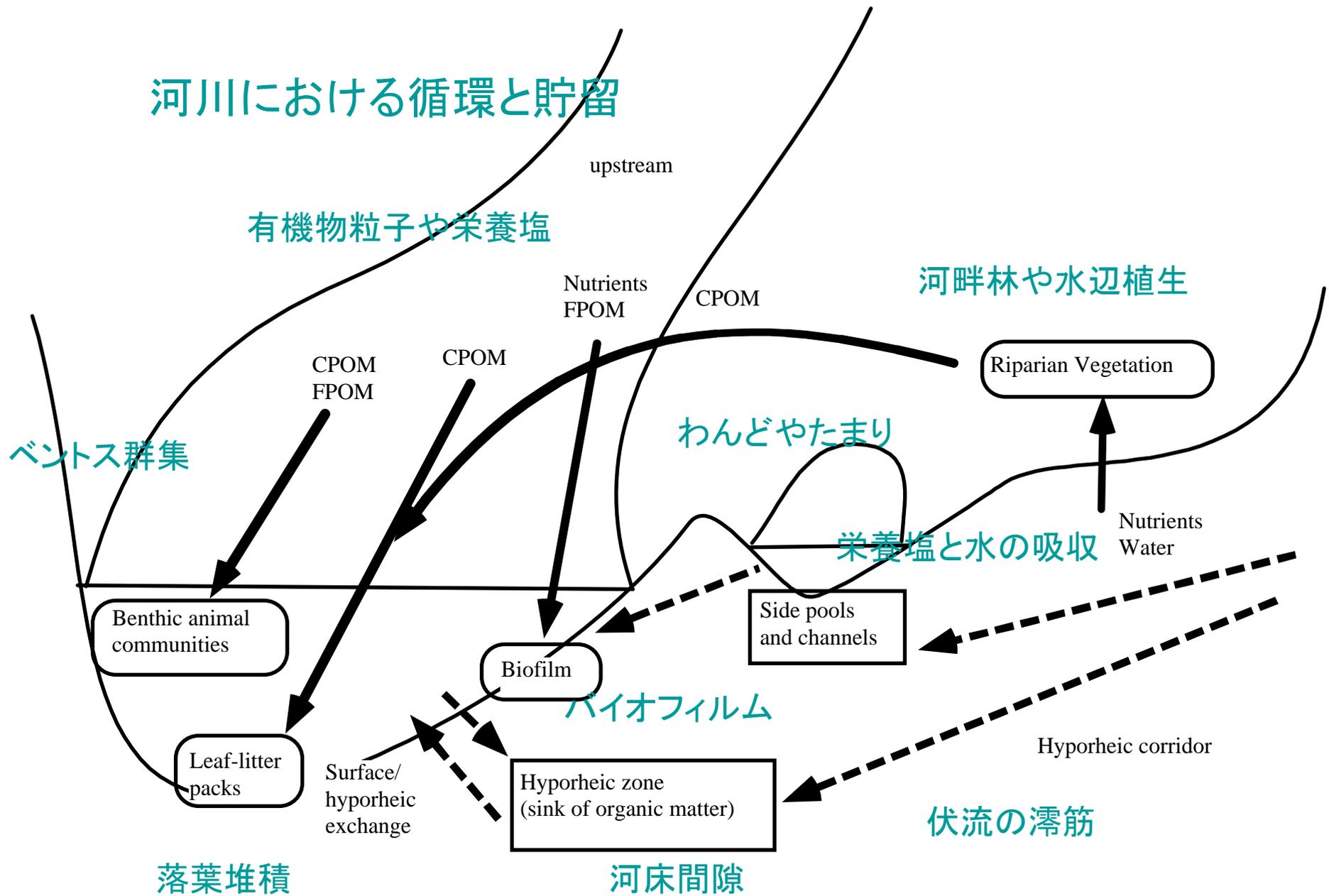


図. 洪水パルス仮説 概念図  
 氾濫原は、洪水や低水に伴うダイナミック・エコトーン

# 河川における循環と貯留



谷田(1999) と谷田(2003)「土木工学ハンドブック、水系を軸とした生態系」から  
谷田 Fig. 1

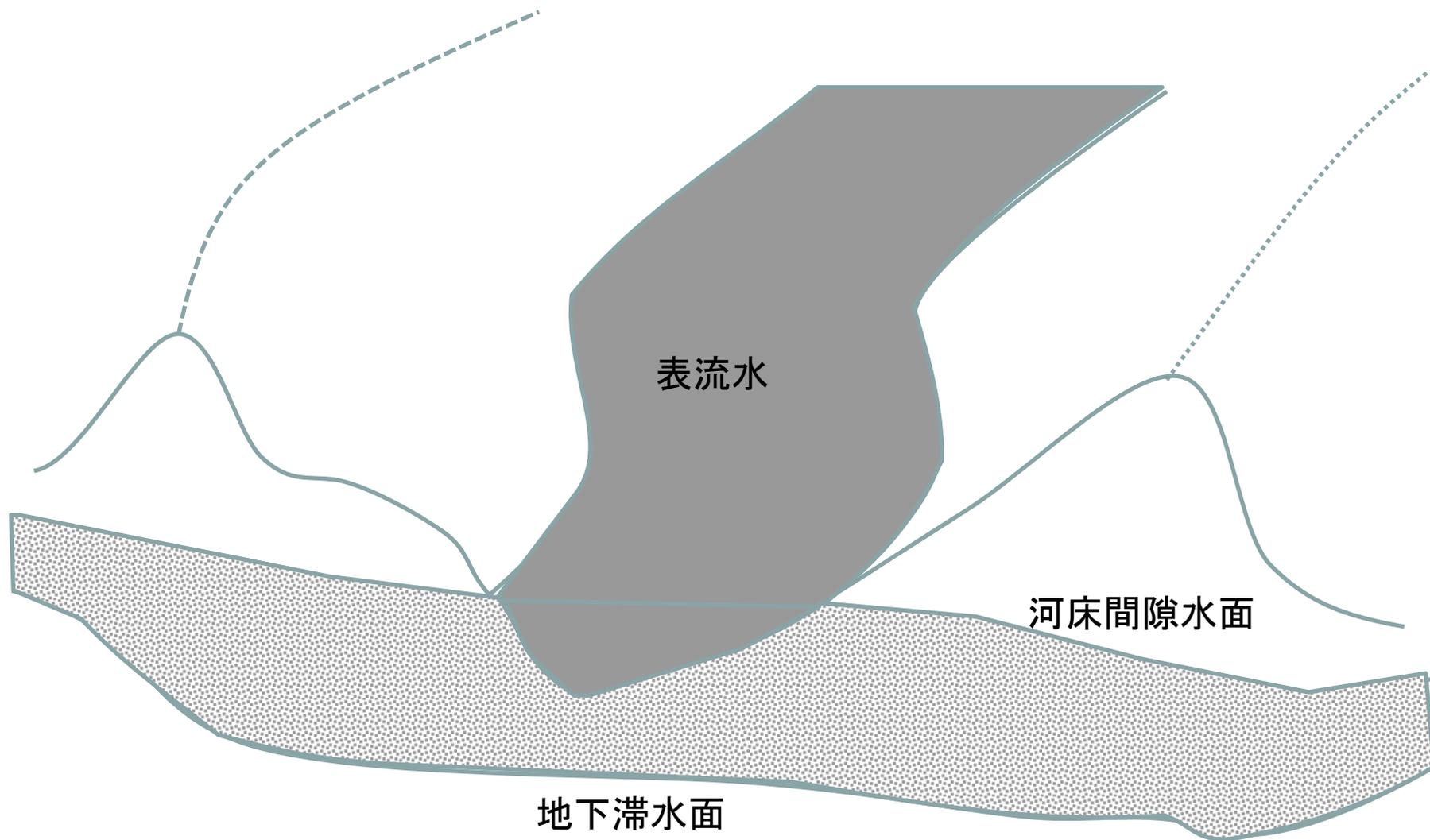
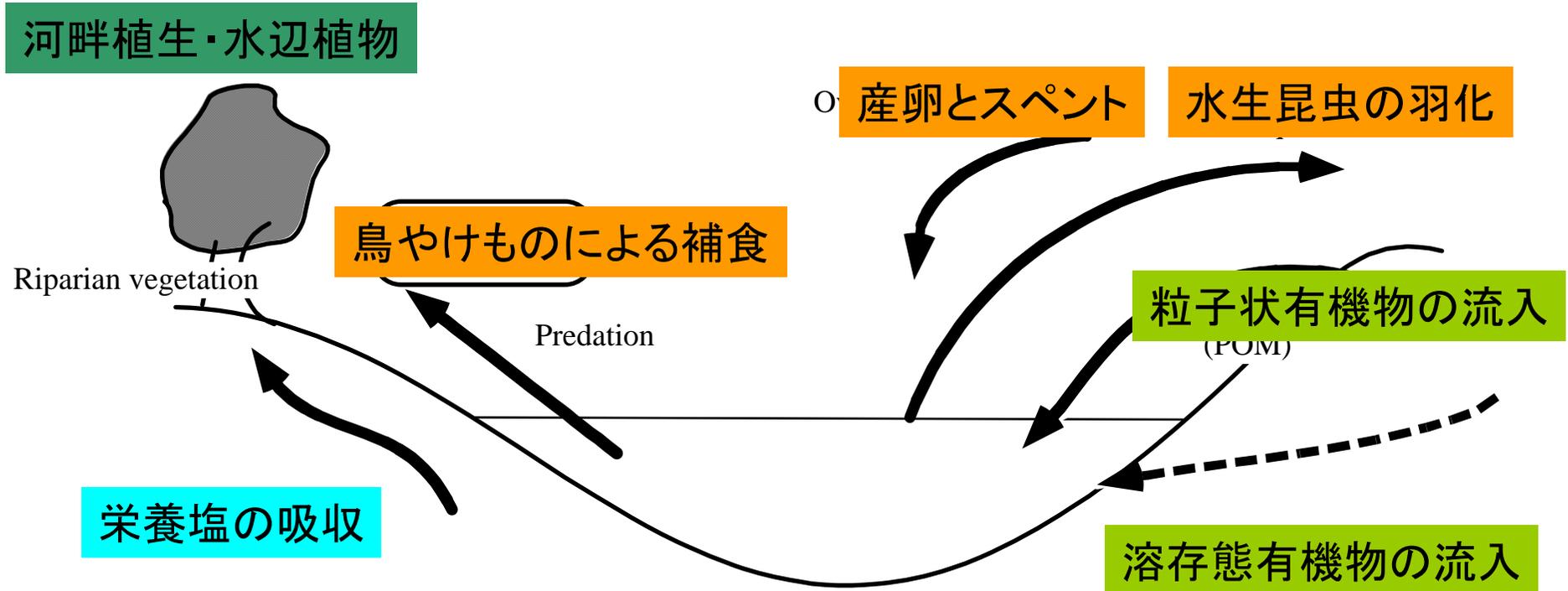


図. 河床間隙(エコトーン)とその水面など  
洪水による間接影響を受けるダイナミックエコトーン  
(笠原、2013を改変)

# 平水時の横断的交換



谷田(2003)「土木工学ハンドブック、水系を軸とした生態系」から

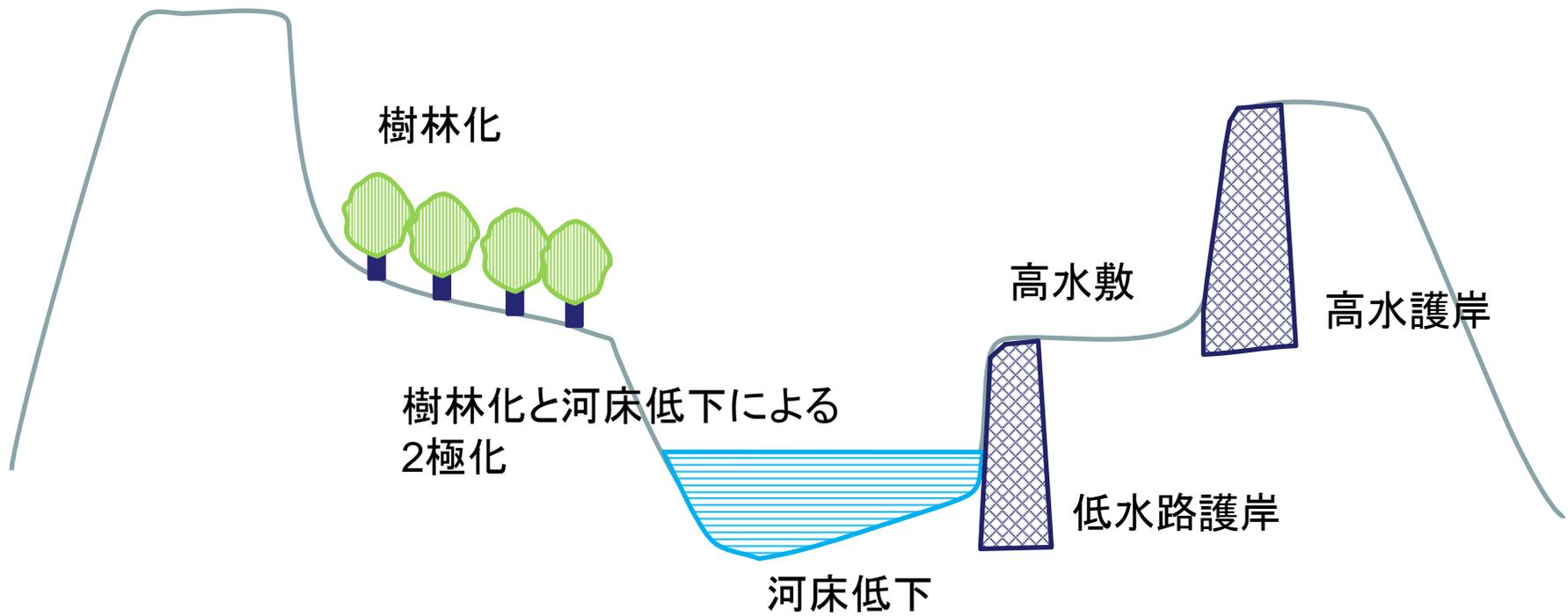
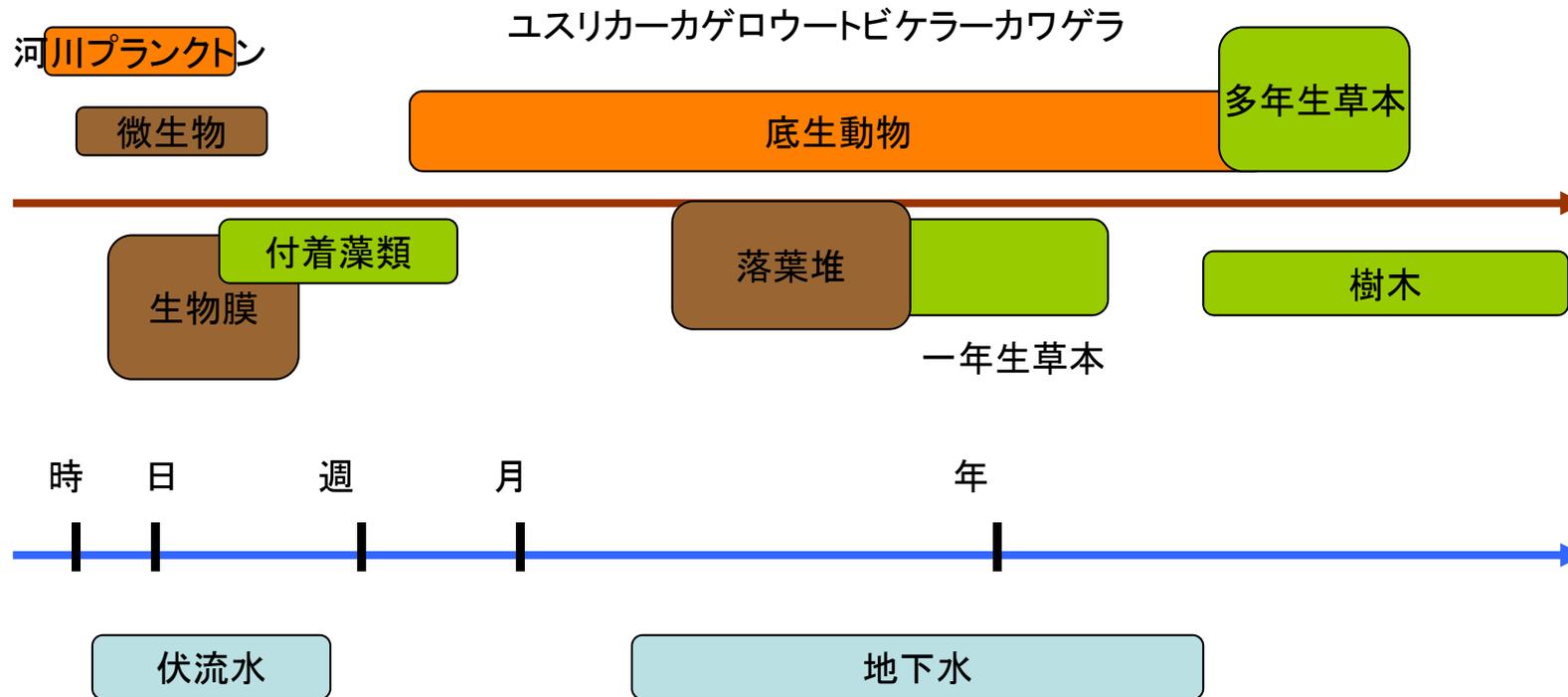


図 河川における横断方向のエコトーンの断絶

# 生物的な貯留装置(時間的／空間的多様性)



谷田(2003)「土木工学ハンドブック、水系を軸とした生態系」から

## まとめ(講演に追加)

- 棲みわけは生物多様性を促進する
- 小(空間)棲みわけは系統的遠く、大(空間、季節)棲みわけは系統的に近い種間に見られる
- 河川単位は生物群集でも単位になる。河川に見られる繰り返し構造
- 山地溪流には安定的構造(岩盤、巨石、蛇行部の淵など)と動的構造(砂州、瀬、小淵)がある
- 微生物場は、流れ、土砂、そして生物が作る
- 瀬を中心にした群集は、少なくとも中期的(10年程度)には比較的安定している
- 河川生態系ではエコトーン、とくに境界が変動するダイナミックエコトーンが重要。河川のゴミが作るバスタブリングは、生態系の栄養源
- 洪水パルスがエコトーン(氾濫原、河原)の維持に重要
- 河川生態系には、水理的(地下水、伏流水、表流水、生息場)にも生物的にも多様なライフスパンを持つものが存在する

## 主要参考文献

- 可児藤吉 1944 溪流棲昆虫の生態. 日本生物誌, 昆虫, 上, 研究社
- 笠原玉青 2013 河川間隙水域. 中村太士(編), 河川生態学. pp198-205講談社
- 今西錦司・谷田一三 ほか 石田英実(編)2002 採集日記加茂川1935 今西錦司フィールドノート京都大学学術出版会.
- Takemon, Y. 1997 Biodiversity management in aquatic ecosystems: Dynamic aspect of habitat complexity in stream ecosystems. Abe, T., S. A. Levin and M. Higashi, (eds.) Ecological Perspective of Biodiversity. Pp.259-275. Springer., New York.
- Takemon, Y. and K. Tanida 1994 New data on *Nymphomyia alba* (Diptera: Nymphomyiidae) from Japan. Aquatic Insects, 16:119-124.
- Takemon, Y. and K. Tanida 1993 Environmental elements for recovery and conservation of riverine nature. Proc. international. Symposium. Univ. Osaka Prefecture. on Global Amenity (ISGA Osaka '92), pp. 349- 356.
- 谷田一三 1985 溪流の生態—すみわけ論の原点. 科学サロン, 9 (4): 7-15.
- 谷田一三 1996 「すみわけ」と種分化, 歴史生態学の枠組みへ. 海洋と生物, 18: 457-461.
- 谷田一三 1996 川虫で河川水辺の自然度を調べる. 昆虫ウオッチング(日本自然保護協会編集), pp. 260-266平凡社.
- 谷田一三 2003 水系を軸とした生態系. 土木工学ハンドブック(池田駿介ほか編), pp. 103-113(株)朝倉書店
- 谷田一三・江崎保男・一柳英隆(共編著) 2014 ダムと環境の科学 III. エコトーンと環境創出. 京都大学学術出版会.