

河川の生息場所と底生動物群集

Stream Habitat and Benthic Animal Communities: Aspects from Diversity and Dynamics

谷田一三

Kazumi TANDIA

大阪府立大学総合科学部 (Laboratory of Ecology, Osaka Prefecture University)

1. はじめに

河川改修の名のもとに行われてきた、固い護岸、河道の直線化、落差工、ダムなどは、水質汚濁といった河川環境の第一課題がある程度改善された昨今、人為的なインパクトとして、管理者だけでなく市民からも大きな関心を集めている。野崎隆夫氏（神奈川県環境科学センター）は、これらを「水の汚れ」に加えて、「川の汚れ」と名づけた（谷田，1991）。「川の汚れ」は、景観だけでなく生態系へも大きなストレスを与え、痛めつけていることが多い。いっぽう、生き物にやさしい「多自然型河川」といった観点が強調され、その基礎研究も着実に進みつつはあるが、概して現場の施工の展開のほうが先行しているのが実状だろう。それらの工事の一部は、十分な生態的な展望や、生物技術の背景もなしに、やや拙速に実施されているようにも見える。「自然」の構成要素として、生物は極めて重要な位置を占めている。とすると、「多自然型川づくり」の大きな目標の1つは、生物の保全、とくに生物多様性が保全・回復されることにあり、また工法の適否を評価するうえでも、この多様性による評価は避けて通れない。

河川管理者や河川技術者が、ホタル・トンボやマス類の看板のもとで予算を獲得し、やみくもに工事を進めるだけでは真の「多自然」の川はできない。大きな石をはずして河川改修後、再配置する、いわゆる「抜き石」工法の石配置を見ても、かなり多くの例は非常に人為的で、周辺の河川景観ともマッチしていないし、生物の棲み場の創出にも貢献していない。ましてや、擬石を用いた護岸は、安物のコピー商品で、ときにはコンクリートの打ち放しのほうが、無駄な税金を使わないだけでもましかもしれない。これらの河川やその景観に、違和感を覚えない管理者や技術者は、今後の河川を考える人としてはまずは失格かもしれない。ある事例では、「蛇行を保全することが肝要と、蛇行点を固める工法を採用したが、出水で簡単に破壊された」という報告を聞いた。このような発想は、河川生態の研究者には想像さえできない。蛇行は自然に形成され、洪水などの自然的攪乱で破壊され、また更新されるものである。また、そのような動的なシステムが、生態系を保全する必須条件であると考えるのが自然ではないだろうか。これからは、自然に対するセンスや心配りが真剣に問われている（例えば、大阪府農林部耕地課，1994；安田，1997など）。

そのような河川管理や多自然型川づくりの基本的な考え方の基礎となる「生物の多様性」と、生物の棲み家を作る意味で重要な「生息場所」について、河川生態学の立場から紹介したい。もちろん、生態学の研究者のなかにも、まさに多様性の高い見方や考え方があり、本稿は現時点における私見に過ぎないことを、まずは断っておきたい。

2. 生物多様性をめぐって

2. 1. 多様性保全の意義

橘川（1995）は、多様性を保全する意義に関連して、「なぜ生命の多様性を保つことが重要なのか」という問いに、まともに答えようとしない学者が多いように思われる。その理由の一つは、世の中には自然の絶対的な権利を信じてその保護を唱える「環境派」といった人たちが増えて

きたため、それにくらべて一見説得力の弱い科学的な予測の話に耳を貸す人が減ってきたからだろう。「しかし実際には、多様性を失うことが何を意味するかを一番よく知っているのは生態学者である。特に私たちが恐れているのは種の多様性や遺伝子の多様性が自然界から失われていくことが、生態系の安定性と機能を失うことに繋がるのではという懸念である」と説いている。環境派（カタカナのエコロジスト）の影響力は、欧米ほどではないが日本にも浸透している。ヒステリックなエコロジストと、技術万能の河川管理者ではあまりに乖離が大きく、直接の会話は成立しがたいのは当然だろう。その乖離を埋めるためにも、慎重な物言いではあるが、日本の生態学者も発言をはじめている。

生物種が存在することの価値を、鷲谷と矢原（1996）は、次のようにまとめている。

直接的使用価値については、次の2つを区別している。

1) 消費的使用価値：市場を経ずに直接消費される生物資源で、食糧、燃料、薬品としての使用が主体となるもの。2) 生産的使用価値：市場を経て消費されるもの、都市住民の多くが利用する生物資源は、この区分に分類される。いずれにしても、これらの資源は、人間にとっての有用性が判断しやすく、市場価格に基づく経済的な評価も可能である。

間接的使用価値は以下の3つを区別している。

3) 非消費的使用価値：自然のなかの散歩、バードワッチングなど、利用によって概ね減耗を招くことない生物的資源。地球温暖化ガスの吸収・緩衝資源として熱帯林や珊瑚礁、あるいはミクロには河川の生物的浄化を担う生物達も、広義にはこの範疇に含めていいだろう。4) 予備的使用価値：未開発、潜在的利用の可能性などで、遺伝子資源の保全といった目的が設定されることの多い生物資源。5) 存在価値：これは倫理や文化などを背景にした価値で、その極端な延長線上に、いわゆる環境派の立論の根拠もある。

直接的消費価値の多くは経済的な評価が可能であり、一部の間接的消費価値についても、かなりの仮定をおけば一定程度は経済的な評価も可能であろう。非消費的使用価値についても存在価値を除けば、それ以外の生物資源、あるいは資産を保全する意義については、社会的な合意もまずは得られるだろう。

2. 2 生態ネットワークのなかで

橋川が指摘した生態学者の予測（推論）する生物の多様性保全の意義は、上記の使用価値のいずれとも違っている。生態システム保持のための生物の多様性、あるいは個々の生物種の存在が必要であるとの考えは、漠然とではあるが古くから生態学の研究者は持っていた。

この立場については、すでに多くの議論が生態学のコンテキストでなされている。「個々の種がそれぞれ独特な役割を果たすことで、（長期の）生態系の安定性は保たれており、1種でも欠落するとシステム崩壊につながるという極端な見方」や、もう少し柔軟な「リベット」説（生態系が飛行機、個々の種がリベットとする比喻で、一定以上のリベットが抜けると飛行機は墜落する）などがあるが、鷲谷と矢原（1995）はいずれの説とも少々違う立場で、種の間には生態系への寄与率にかなり大きな軽重があると考え、どちらかといえば指標的あるいは生態影響で選別された種の重要性を強調しているように思われる。

生態系ネットワークのなかでの影響の波及は、ときには生態学者の予測より、はるかに広範に及ぶことがある。とくに河川生態系では、「流れる水」によって、物質だけでなく生態影響も搬送・拡散され、影響の拡散規模と速度がは大きいのが普通である。

間接効果(indirect effect)が、生態学で主題となったのは、1970年代からのことである。しかし、食物連鎖の影響の拡がりについては、ダーウィンの「種の起源」のなかの指摘にまで遡る。古典的なPain (1966)の研究は、捕食者（ヒトデ）の存在が、被食者（ヒトデの餌）の間の競争

をコントロールし、ヒトデを除去することで、地域的絶滅につながる被食者のいることがエレガントに示している（図1）。すなわち、使用価値の皆無なヒトデ（これは人にとってだけでなく、多くの海の捕食者によっても同様）の存在が、使用価値の高い貝類の資源を保証することもあることを示している。オオカミや大型ネコ類などは、食糧や狩猟対象として人にとっての価値の高いシカ類を捕食することで、有害獣として駆除されることもある。しかし、やや長期的に見ると、これらの捕食者はシカ類の個体数を制御するという大きな機能を担っている。シカ類個体群の急激な増殖は、その場の植生の壊滅的な破壊と、餌不足によって起こるシカ個体群のクラッシュにつながり、その属する生態系に回復に時間のかかるインパクトを与える。捕食者による生態系の制御（トップダウン）の例は、種の有用性が直接価値だけでなく、生態効果も含めて、かなり慎重に判断されるべきものであることを明示している。

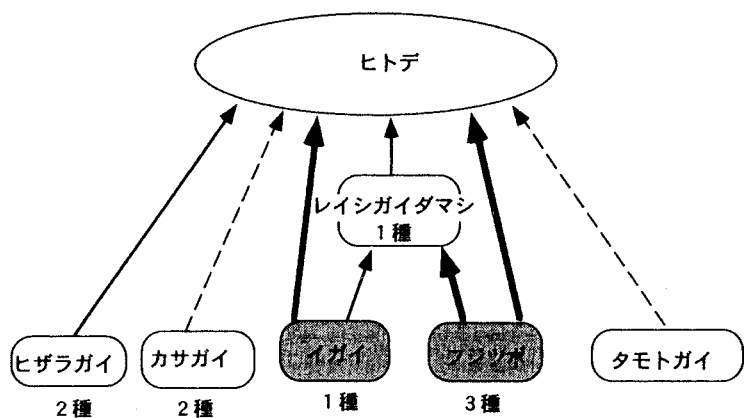


図1. 岩礁海岸における捕食者除去の影響（Pain, 1966 より作成）

ヒトデの除去によって、フジツボの1種とイガイが増加、他の餌動物は減少し、種多様性は低下した。また、海藻の密度も低下した。線の種類と太さは、摂食の強度を示す。

もちろん、直接的には使用価値はないものの、使用価値の高い生物の餌資源として、極めて重要な役割を果たす生物は非常に多い。河川生態システムでは、ユスリカ類やトビケラ類の餌資源と、捕食者のマス類などとの関係がその典型である。もちろん、食物連鎖は単鎖ではなく、2連、3連ときにはそれ以上に連鎖し錯綜しているのが極めて普通である（新名, 1995, 1996）。少なくとも簡単な食物連鎖図は書かないと、水域からのユスリカの駆除にも危険が伴う。

栄養段階で見れば同じ階層に位置し、資源をめぐる競争関係にある種類間の関係を考えて見よう。従来は問題にならなかった「名もなき種（微生物）」の役割は予想外に大きい。我々の健康に関係の深い感染症で考えてみても、抗生物質などの大量投与で、標的の病原微生物だけでなく、共生微生物まで殺すことで、おとなしいはずの微生物の増殖による発病を招くという菌交代症は、そのきわめて身近な例であろう。医学的には菌交代症の範疇には入れないが、生態学的に見れば、近年問題になっているMRSA（メチシリン耐性黄色ブドウ球菌）や緑膿菌による院内感染も、技術（薬剤）過信による細菌種の多様性破壊が、遠因になっている可能性がある。共生細菌と呼ばれる、人と平和に暮らしている細菌が、殺菌剤や抗生物質以上に、我々の健康を守っているのである。

2. 3 地球史的資産としての生物種

これは、さきに述べた「存在価値」に含まれるが、それを生態学あるいは進化生物学の観点から見直してみよう。

現世のすべての生物種は歴史（地球史）的産物であり、長い時間をかけて形成されたものであり、科学技術による再現は不能か、あるいは極めて困難と考えられる。各々の種の価値は、その種の生残した地史的時間を含めて判断されなければならないと考える生物学者もいる（矢原，1977）。ジュラシック・パークを作るよりは、まずは今も残っている、長い歴史をもつ生物種の保全が必要である。また、今日の前で生活している生物種は、将来的には生態系全体の適応の幅を広げる存在である。とくに人間活動による急激な環境変動に直面している現在、地球史レベルよりうんと短い時間の将来に、思いもかけなかった生物が重要な使用価値をもったり、生態的な要め種となる可能性は高くなっているだろう。

2. 4 日本列島淡水系の生物多様性の背景

生物、とくに生物種の多様性やその保全について、かなり一般的な議論をしてきたが、ここで日本列島の淡水システム（とくに河川）のもつ多様性とその意義について、若干考えて見たい。

従来から指摘されているように、日本列島を含む東アジア地域は、ユーラシア大陸の西岸側（欧州）と比べて、著しい生物多様性が見られる地域である。この原因のかかなりの部分は、氷期による地域的絶滅の影響を受けていないと説明されてきたし、その説明の適用される生物種も多い。東アジアの中でも日本列島は、大陸に比べて温暖な気候と一定程度隔離された島弧であり、氷河期の避難場所として重要な役割を果たしてきたことは確実である。詳細なデータはないが、水生昆虫のトビケラ類でも同じ規模や流域の河川を比べると、大陸より日本列島のほうが種類数が多くなると思われる。

しかし、第四紀（約2百万年前から始まる）の氷河期の避難場の存在と絶滅回避だけで、日本列島や東アジアの淡水生物の多様性は説明しきれないと、私は考えている。その1例は古代湖としての琵琶湖であり、その生物相の背景となっているのは、古琵琶湖やそれに先行する瀬戸内湖沼群あるいは日本地溝帯である。大陸の縁辺に大規模な地溝帯（リフトバレー）が形成されたのは、少なくとも2千万年(20 ma)以上前の第三紀中期には遡る。古瀬戸内湖沼群の形成と日本海の形成が1千500万年前(15 ma)、地溝（断層）湖としての最近の琵琶湖は、かなり新しく第四紀(0.3 ma)と、最近のプレートテクトニクスや魚類化石の研究者は説く（平，1990；中島，1994）。従来は、最後のステージで形成されたとされてきた琵琶湖の固有種も、最近の分子系統学的手法では、さらに時代を遡ると結論される例が多いようだ。

カンブリア紀の進化史的大爆発(evolutionary big ban)による多様な体制の動物群の形成や、ジュラ紀後期の恐竜の大絶滅（隕石の地球への衝突説が有力）に比べて注目されることが少ないが、第三紀の種多様性の加速度的で急激な増加は、現在の生物多様性に密接につながるイベントだけに、もっと注目されてよい（例えば、鷲谷と矢原，1996を参照）。これは、化石の保存性だけでは説明できないように見える。大陸地塊の分割と結合（アフリカ、マダガスカル、インド、ユーラシアなど）、それに伴う大きな地溝帯が各所に形成されたことと無関係ではないだろう。地溝帯の形成では、湖沼が注目されることが多かったが、その周辺やその場には河川も含めた豊かで多様な淡水系が形成されたと考えてよい。日本列島周辺における淡水生物の種多様性は、実はこの時代（第三紀）に起源する部分が多いのではないだろうか。そのような地溝帯の現世における例は、アフリカ大地溝帯の湖沼群、水系とこの地域の生物多様性に見ることができる。従来は、概して淡水生物については、陸地のなかの島である湖沼だけに注目されてきたが、河川の動物相も、同様な意味でもっと注目される必要がある。

2. 5 琵琶湖と琉球列島

このような地史的な背景、さらには現在の淡水生物とくにトビケラ類の地理的分布を配慮すると、日本には世界的に見ても緊急の保護の必要な水域（自然保護のホットスポット）が少なくとも、2ヶ所は存在する。その1つは琵琶湖である。これは日本列島では格段の歴史を持つ湖で、魚類や貝類については多くの固有種が生息していることがすでに知られている。もちろん、バイカル湖やタンガニイカ湖といった世界的な古代湖と比べると歴史は浅いが、大陸ではなく縁辺の島嶼に存在する湖としては、世界的にも屈指の地史を持っていることになる。そのような湖でありながら、じつは自然史学（ナチュラリヒストリー）の研究は非常に遅れていた。琵琶湖研究所の西野麻知子さんが編集した「琵琶湖の底生動物」とそれに関連した論文（トビケラについては、谷田と西野、1992）が刊行される以前は、沿岸帯の動物についての分類や基礎的な生態に関する研究は、格段に遅れていた。この事実、琵琶湖の生物学の研究者にさえ、数年前まではほとんど理解されていなかった。トビケラについての研究がなかったわけではなく、分類学的・生物地理学的には、数々の誤解があり、固有性の議論にも多くの誤りがあった。

過去の研究は、琵琶湖のトビケラ相の人為影響による劇的な変化も示唆している。当時（1940年代）大津市内の南湖の湖岸にあった京都帝国大学大津臨湖実験所では、森主一と松谷幸司（1953）によって、トビケラ成虫の群飛サイトの分割利用の調査がなされた（図2）。この調査は世界のトビケラの教科書にも引用されている有名な研究だが、9種の湖沼性のトビケラが2本の灌木のまわりを群飛し、そのサイトにははっきりとした「すみわけ」があった。この分割利用自体も興味深いのだが、このように当時はごく普通に生息していた種類のなかに、すでに琵琶湖から絶滅したと思われる種類がある。ピワアシエダトビケラ *Georgium japonicum* はまず絶滅したし、ピワセトトビケラ *Setodes biwae* もいなくなった可能性が高い。私どもが（谷

田と西野、1992など）確認した種類のなかでも、著しく個体数が減少した種もある。また、分類学との関連では、原論文にある種名（学名）は、1種を除いて訂正が必要である。

このような過去には記録があって現在は絶滅あるいは絶滅危機の種類とは逆に、最近になって発見された琵琶湖固有種もある。幼虫については簡単な記録があり、おそらく成虫も採集されていたと思われるが、無視されて続けてきた種が、北湖の岩礁湖岸に生息するのがピワコエグリトビケラ *Apatania biwaensis* Nishimoto である。この種は大阪府立大学の大学院生だった西本（Nishimoto, 1994）によって記載された。本州などの河川に広く分布するヒラタコエグリトビケラ *A. aberrans* Martynov が、湖内に進出して種分化した種類であることは、どうも間違いはない。また、北湖の中でも北

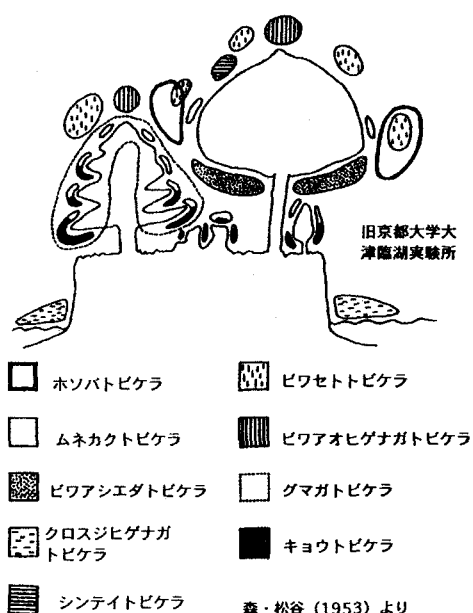


図2. 琵琶湖南湖の大津市内にあった京都大学大津臨湖実験所でのトビケラ成虫の群飛の観察。群飛の場所が種によって異なり、繁殖場所すみわけが見られる。このなかで、琵琶湖から絶滅した種類でかつ絶滅の恐れのある種類としては、ピワアシエダトビケラがある。また、南湖においては、ホソバトビケラ、ピワセトトビケラ、キョウトビケラの密度は著しく減少した。

部と中部では、雄の生殖器に微細な形態差異があり、さらに種分化が進行中だと考えらる。コエグリトビケラ属は、ヨーロッパなどでも河川から湖の沿岸帯に進出することは知られているが、種分化の確認されたのは琵琶湖だけである。ただし、バイカル湖では、この属の含まれるコエグリトビケラ科の固有属や固有種が多数分布している。

もう1つの淡水域保全のホットスポットは、琉球列島の河川である。私自身が最近になって、古いサンプルも含めて資料を再検討したところ(Tanida, 1997)、全部で44種のトビケラ類が確認でき、そのうちの固有種は実に90%近くになった。同じ水生昆虫のトンボ類では、75種のうち固有種が15種で、その固有率よりも格段に高い。トビケラにとっては琉球列島の河川は、固有種だけ見てもかけがえのない水域である。大洋島であるガラパゴス諸島やハワイ群島には河川昆虫はほとんどいないので、河川生態システムについて見れば、琉球列島はガラパゴスやハワイより貴重な場となる。また、琉球列島は、古典的生物地理学の旧北区と東洋区の境界にあたること、また、島が飛び石状に配置され島単位の種分化の研究に絶好のフィールドでもある。その意味でも非常に重要な地域だと私は考えている。

2. 6 本州河川の底生動物

種レベルのタクソンによる評価(種多様性 species richness)は、日本の水生昆虫類について考えても、徐々に克服されつつあるがまだまだ困難が多い。トビケラ類については、現在日本から記録されている種類が300種あまり、しかし実際には恐らくこれの倍の種類は分布するだろう。いっぽう、現在記載されている種類についても、分類学的な問題点が多い。他のアジア地域の現状は、これよりはるかに悲惨である。これを解決するためには、まずは分類研究者の数を増やすこと(そもそも動物分類学の学生を育てる研究室は日本では非常に少なくなった)と、研究情報のネットワークの整備が肝要である。

実際の河川の生物群集の種レベルの多様性の評価は、それほど絶望的ではない。まずは、全種類のうち非常に頻繁に出現する種類は、比較的数が限られている。水中から羽化してくる成虫によって調べた1つの水系(京都府・鴨川水系・貴船川など)のトビケラ類の種類数は、38属約80種であった(Tanida and Takemon, 1993)。このレベルのトビケラの種類数は、他の河川水系でも、あるいは他の灯火採集による調査などでも確認されている。特殊な水体や、生息場所を別にすれば、上流域だけを見ると100種弱。単一の河川の水系全体に見られるトビケラは、100~150種前後と考えてよい(谷田, 1992)。多摩川の調査(Kagaya et al., 1993; 加賀谷, 1996)は、様々な生息場所を種々の調査方法でカバーしたもので、合計135種が確認されている。この調査は、水系単位のトビケラ相については、もっとも信頼性の高いものである。最近になって、北海道南部の溪流で、比較的ランダムに種類の採集のできるマレーズトラップを用いて、トビケラ成虫の周年調査が始められた(中島ほか, 1997; 伊藤ほか, 1997)。1つのトラップで確認されている種類は、30~60種弱であり、調査方法の違いを勘案すると、北海道南部地域は、本州中部よりややトビケラ類の種多様性は低いとの印象も受ける。

カワゲラ類については、多摩川水系での調査資料がある(内田, 1987, 1996)。標高で75mから1860mにわたり、合計218地点での採集であり、やはり様々な調査方法を採用している。すなわち、先の貴船川のカワゲラ類の羽化調査より幅の広い範囲を調べているが、ここでは87種を確認している。この値は、オナシカワゲラ類 Nemouridae などの小型の種類の分類同定がなされれば、かなり増加するとはいえ、私どもの理解の範囲である。恐らく100種前後の値が単一水系のカワゲラの多様性の目安であろう。

それでは、河川の1つの地点におけるすべての底生動物の種類数はどのレベルにあるのだろうか。この検証に耐える資料は意外に少ない。私どもの奈良吉野川水系の1991年春の調査で

確認された種類数は、1つの地点、単一の季節で、ユスリカ類を除いて概ね150種であった（竹門と谷田、未発表）。恐らくユスリカ類を加えると、約200種程度の底生動物は自然度の高い山地溪流では出現すると思われる。もちろん、年間を通じての調査を行うと、さらに多くの種類が発見される。もっとも、冬から早春にかけての時期は、ベントス調査ではもっとも多くの水生昆虫の種類数の発見できる時期ではある。いずれにしても、このレベルの種類数は、上記以外の調査（谷田と竹門、1995）からも納得のできる値である。このレベルの生物種の多様性 (species richness) が、日本の自然度の高い山地溪流における底生動物群集の1つの規範と考えてよいだろう。

3. 生息場所をめぐる

3. 1 河川の生物多様性と生息場所

生物多様性は、『生物多様性条約』においては、「すべての生物（陸上生態系、海洋その他の水界生態系、それらが複合した生態系その他生息又は生育の場のいかんを問わない。）の間の変異性をいうものとし、種内の多様性、種間の多様性及び生態系の多様性を含む。」と規定される。種内の遺伝子レベルの多様性、種レベルの多様性、生物の相互関係レベルの多様性と、3つのレベルが明確に指摘されている。

「条約」では3つのレベルの多様性が主要課題とされているが、具体的に河川生態系の保全や回復を考えるとときには、当面次の3つのレベルに注目するのが妥当だと私は考えている（谷田、1996、1997）（図3）。種多様性とその上部の構造である生態系の多様性は、「条約」とほぼ同義に考えてよいが、河川環境の保全や回復（restoration）、あるいは河川工学の立場にたってみると、この2つの多様性を支える下部構造、あるいは容れ物として、生息場所の多様性が極めて重要になる。生息場所の多様性に変えて、景観を広義に理解してその多様性に注目する立場もあるが（鷺谷と矢原、1995）、生態システムや種個体群とより直接的な関連があり、かつ生態学では古くから使われてきた生息場所（habitat）に、私はこだわって考えたい。

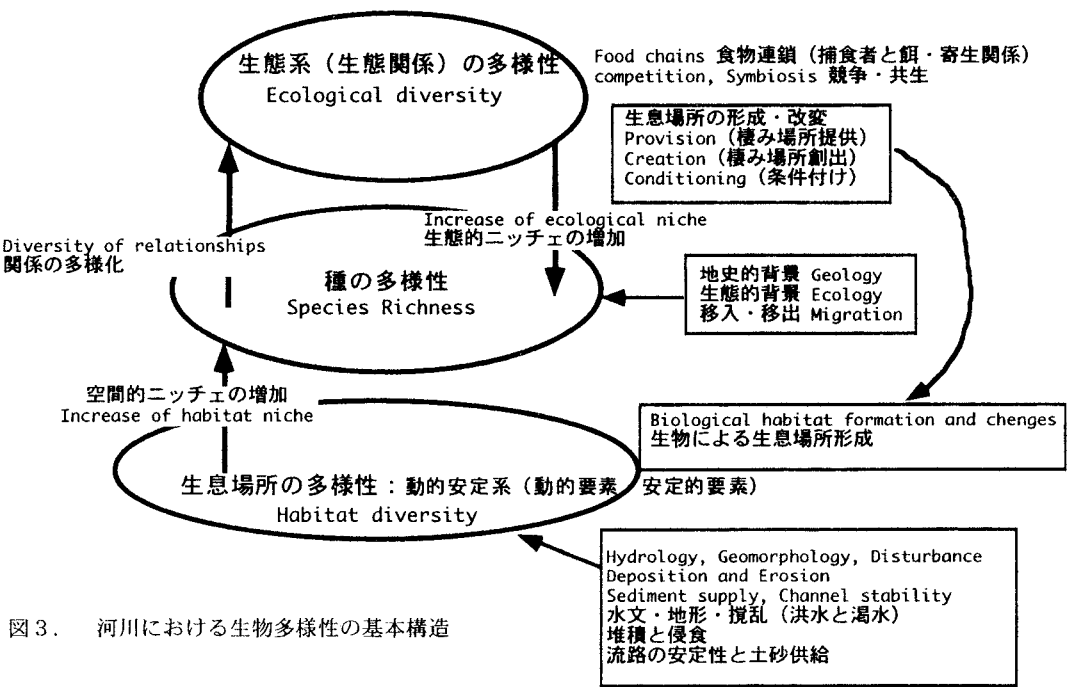


図3. 河川における生物多様性の基本構造

3. 2 生息場所の理解と把握へ

生息場所（棲み場所、ハビタット）は、多義的な用語であり、大きくは地理的分布をさすこともあり、種の生息場所としては、ニッチェ（生態的地位）に近い使われ方や、生活史を通じて利用する場とすることもある。あるいは「生物個体あるいは個体群の棲み場」といった、位置的・空間的な意味合いで考える場合も多い。これらのどの立場を採用するかで、実際の野外での調査方法も、生息場所保全の考え方も変わってくる。地理的分布や生態的地位については、生息場所よりの確かな述語が確立されているので、最初の2つは除いて、後の立場について考えてみる。

第一は、やや古典的なもので、種の生活の貫徹される場としての生息場所（生物学辞典）(species habitat) とする立場。このように生息場所を限定して考える人は最近では減ったようだ。しかし、この定義を採用しないまでも、この考え方そのものは河川の保全生態学でも決定的に重要である。餌資源の中核をなし、ときにはそれ自身が保全・保護の重要なターゲットになる水生昆虫類の多くは、水中と陸上という質的にまったく異なる場を利用するからである（例えば、谷田と竹門監修, 1991）。水生昆虫だけでなく、発育段階に応じてミクロあるいはマクロに場を使い分ける例は淡水魚などでも、極めて普通の現象である。以下のいずれの生息場所の考え方を採用するにしても、生活史を貫徹できるセットあるいはシリーズとして生息場所の保全を考えることは、極めて重要な視点である。

3. 3 分割型生息場所 (partitioned habitat あるいは spatial habitat)

大景観から生息場所要素への分割（空間的ユニットとしての生息場所: spatial habitat）。

個々の生物種の微細分布についての知見が少ない場合や、生物学の研究者でない場合、あるいは対象河川に生息する生物の基本情報が少ない場合には、種の生息場所として生息場所を把握するのはもちろんのこと、次に述べる生物分布にもとづいて場の分割を行うことも困難である。簡単な方法は、景観（広義）的に場を分割・編成することで、生息場所を把握することになる。この方法は一定程度の生物・生態学のセンスと常識があれば、それなりに有効な方法ではあるし、客観的な生息場所多様性評価へもつながる可能性はある。この方法を山地溪流に適用した例（谷田, 1996, 1997）は、表1と図4に示した。

この例では、河川の横断方向について流心と岸よりをまず2分し、さらにそれを瀬一淵構造に対応してさらに景観的に分割している。ただし、可児（1944）の基本区分に加えて、早瀬を階段状（可児のa型（原著では落ち込み型, step）と非階段状（同b型）を分けた。また、岸よりについては横断方向に掘削されて形成されることの多いサイドプール（lateral scour pool）を加えた。山地溪流においては、可児のa型とb型は、微地形に対応して混在することが多いことを配慮して、2つのタイプを並列してある。これらの景観レベルの次元に加えて、水生昆虫を中心としたベントスの生活や分布に関係の深い微細空間を、生息場所要素と名づけ、第3の次元として加えてある。

さらに表の下には、それぞれ生息場所要素について、起源、時間的な安定性、さらに全体としての種多様性（species richness）と各々の要素における固有なタクサ（taxa: 種などの分類単位）の数と比率を考慮して示した。例えば、浮き石要素は、シマトビケラ属 *Hydropsyche*、ヒゲナガカワトビケラ属 *Stenopsyche* などの造網性トビケラをはじめ、多くの種類が分布し、ここに分布中心をもつ種類も多いが、生態分布の広い種類が多く、固有率はそれほど高くはない。抽水植物の根の部分は、コカゲロウ属 *Baetis* の一部（Gタイプ）、カワトンボ *Calopterygidae*、トビロトビケラ類 *Nothopsyche* など、ここにだけ生息するタクサが多く固有

表 1. 山地溪流の生息場所区分

景観的区分	微生息場所要素										
	岩盤	湿潤区	浮き石	はまり石	砂利	抽水植物	植物根	モスマット	砂地 (堆積型)	リターバック (ダム型)	河床内の間隙
流れの中央部											
滝状の瀬	◎								○		
早瀬	○		◎	○						○	○
平瀬	○		○	◎	○						○
淵	○		○	○	○				◎	○	○
水中の岸辺											
滝状の瀬	○	◎						◎			
早瀬	○	○	◎	○	○	○	○	◎	○		○
平瀬	○	○	○	◎	◎	○	○	○	○	○	○
淵	○	○	○	○	○	○	○	○	◎	◎	○
サイドプール			○	○	○	○			◎	◎	○
起源	侵食		侵食	堆積	堆積	生物	生物	生物	堆積	生物	生物
安定性	◎	○									◎
多様性レベル	—		◎		—	◎		◎	—	◎	◎
固有性レベル	○	◎		—		◎		◎		○	○

○はよく見られる
◎は重要な生息場所
竹門 (1991)、Takemon and Tanida (1993)に基づいて作成. 谷田(1996)を一部改変

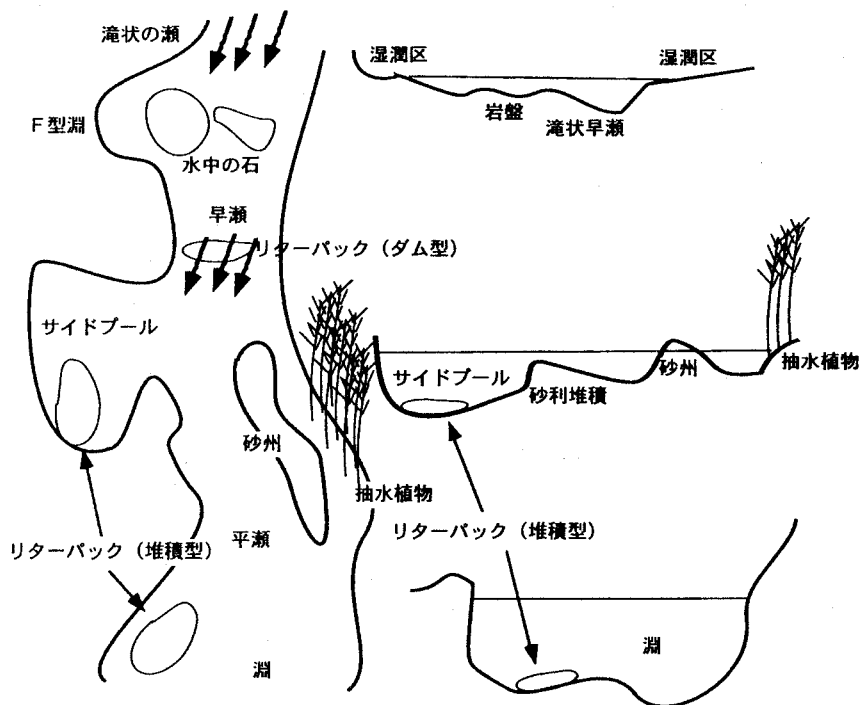


図 4. 溪流の生息場所模式図

率が高くなり、かつ瀬や平瀬に生息するタクサも分布することも多いので、全体の種多様性も高くなるのがふつうである。湿潤区（飛沫帯: hygropetric zone）は、マルツツトビケラ属 *Micrasema*、ヒロムネカワゲラ類 *Peltoperlidae* など、ここだけに生息する種類があり固有率は高いが、この特異な要素を利用できる川虫のタクサは多くはなく、全体の種多様性は低くなる。

河川の場合の保全には、多様性そのものの高い部分の保全と創出とともに、このような固有率の高い場に着目することも肝要で、この両者はバーターの関係にあるものでもない。もちろん、竹門（1997）が指摘しているように、「瀬・淵構造にもさまざまな個性があり、河川形態の多様性が生物的多様性に結び付いていることを考えると、すべての河川単位にが表のような微生物場所を持つ必要はない。また、微生物場所そのものを箱庭のように人為的に造成するための青写真と考えるてはならない。むしろ自然のプロセスにより表に代表されるような棲み場所構造が形成されることが大切である」。けだし、当然である。

3. 4 生物分布による生息場所 (distributional habitat)

生物分布に基づく区分（生物分布単位としての生息場所）

生物分布、とくに指標あるいは特徴的な種に着目して、河川の生息場所を見だし、区分していく方法は、すでに私どもが実施している奈良県吉野川水系高見川のモニタリング定点の調査について適用したことがある（Takemon and Tanida, 1993; 谷田と竹門, 1995）（図6）。高見川における生物の分布や場所利用のパターンも含めて表 1 に示した。また、河川動物の各々の種の、发育段階に対応したさらに微細な生息場所の使い分けについては、文献資料も含めて、竹門（1991）が一部をまとめている。しかし、いずれにしても多くの河川の動物のごく一部の、しかも限られた发育段階・場所利用様式しか判明していないのが現状である。このような状態では、既存資料と簡単なサンプリングですべての生息場所要素を数え上げることは困難で、この方法を採用するときには、河川環境の詳細な観察・測定と、かなりコストをかけたサンプリングで、各々の生物種の微細分布を明らかにする必要があるだろう。

3. 5 生物群と生息場所のレベル

生物分布からのアプローチは、生態学的な生息場所区分としてかなりの合理性をもつが、この方法にも問題点や留意点がある。

第一は、各々の生物のサイズや行動圏、あるいは生活環のダイナミクスが、生息場所の規模やレベルを規定することである。河川について考えると、サケマス類など淡水魚は、微環境（流速など）や餌資源の状態を判別して、微細に区別して場を利用するとはいうものの（Tanida et al., 1989; Furukawa-Tanaka, 1992; Nakano and Furukawa-Tanaka, 1994; 井上と中野, 1994）、水生昆虫類などのように生息場所を細かく区分する必要はなさそうである。また、魚の分布状態だけに限って生息場所を見れば、モスマットや湿潤区といった、魚がまずは利用しない生息場所要素は見過ごされてしまう。

マクロベントスより小さな付着藻類や細菌類、あるいは原生生物は、生息空間が微視的で、よりミクロな空間の把握に適しているように思われ、確かに石面上の細かな位置や付着藻類群落そのものの作りだす微細空間に対応した「すみわけ」も見られる。しかし、その分割単位は非常に小さく、河川単位のなかでの各々の繰り返し数も格段に多い。保全の対象として、直接に創出したり、現場で確認することも困難である。逆説的ではあるが、これらのミクロ生物群は、水質や河床の状態といった、肉眼的底生動物よりさらにマクロな環境をうまく指標するケースも多い。

対象とする生物のサイズ、さらに分布解析に使える種類数などを勘案すると、水生昆虫を中

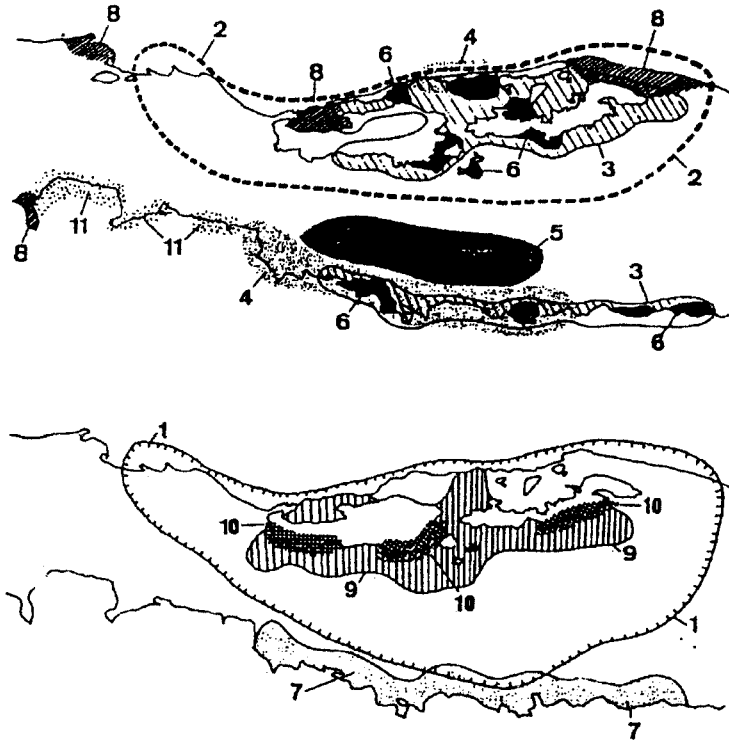


図6. 奈良県吉野川水系高見川における生息場所要素（説明は本文と下記を参照）

1. 河床内間隙（砂礫堆積全体）: Hyporheic zone over the entire bar; ナミトビロカゲロウ・ヨシノマダラカゲロウなどの若齢幼虫
2. 河床内間隙（砂州とその周辺）: Hyporheic zone along the point bar edge; ヒメドロムシ類, クロヒメガガンボ属, コガタフタツメカワゲラ属, ミズミズ類
3. 砂利堆積河岸: Shore areas of accumulated gravel; ヒメフタオカゲロウ属・トゲトビロカゲロウの成熟幼虫
4. 岩盤河岸: Shore areas of rocky substrata; ノギカワゲラ
5. 浮き石早瀬: Accumulated stones in a riffle of high flow; ウエノヒラタカゲロウ, アミカ類, ヤマユスリカ類
6. 落葉落枝堆積（リターパック）: Litter-pack; ヒメドロムシ（特定種）, クロマダラカゲロウ
7. 藓苔のマット（モスマット）（基盤岩上）: Moss-mat on the surface of bedrock; ウルマーシマトビケラ, MCマルツツトビケラ, ハナセマルツツトビケラ, クロマダラカゲロウ
8. 水たまり（サイドプール）: Side pools (Lateral pool); モンカゲロウ, サナエトンボ類, カワムツ・ウグイ幼魚
9. 抽水石礫部: Submerged stones; カジカ, キセキレイ（採餌場）
10. 瀬一淵境界の水際: Pool-riffle transition; モンカゲロウ（産卵場）,
11. 岩穴（大型淵）: Rock caves in a pool; ウグイ, アマゴ（隠れ場）

心とした肉眼的な底生動物は、地点（サイト）や区間といった、工学的保全や環境創出の単位となることが多い河川レベル（1 蛇行区間から km 以下）の、河川環境の判定や、工事効果のモニタリングには、最も適しているように思われる。

3. 6 採集方法の問題

生息場所区分を行う場合は、サンプルの単位サイズが情報の最小単位を規定してしまう。もちろん、サンプリングと並行して、ベントスなどの行動や分布を、潜水などで直接に観察することで、多少は単位による規制を免れることはできる。淡水魚については、潜水観察による直接観察による場の利用調査は、可能な場所では不可決の方法である。

河川でもっとも一般的なベントス採集法は、方形枠（一辺が10cmぐらいから50cmまでが多い）を使用する場合である。砂地などでは、コアによるサンプリングもよく用いられる。このような採集法で、見過ごされる生息場所要素は、鉛直的に存在する河床の表面と河床内間隙の区分である。河床内間隙は、固有タクサが多いだけでなく、卵や若齢幼虫の棲み場（保育所：nursery）としても小型ベントス（メイオベントスや若齢ベントス）の捕食者や環境変化からの避難場（refuge）としての役割があり、極めて重要な場である（詳しい説明については、谷田, 1997; 竹門, 1997を参照）。表流水に直接曝されている河床表面部分と、それより下層（できるだけ深く）を区別してサンプリングすることで、特別なサンプリング方法を採用しなくとも、河床内間隙の底生動物についても、ある程度の情報を得ることができる。

方形枠などの適用できない場所については、「すくい取り（Sweeping）」や「はぎ取り（Scraping）」などの定性的あるいは半定量的な方法を併用して、生物分布を把握することも不可欠である。また、方形枠を用いた定量採集にけるサンプリング・コストが十分にない場合には、定性的な採集によって、種多様性（species richness）を把握することや、個体数の少ない標徴種や指標種を確認することも必要である。

方形枠やコアの単位より小さなユニットを見る必要がある場合には、石単位採集法（谷田, 1989）やあるいは石面区別サンプリング（シマトビケラの営巣位置調査の例は、Tanida, 1984; 谷田, 1989に詳しい）なども積極的に導入する必要がある。

3. 7 河川生息場所の特異性と普遍性

河川の生息場所には、他の多くの生態システムとは少々違った特性がある。河川の生態系の顕著な特性である一方向へ流れる水という媒体に成立している観点はもちろん重要であり（竹門, 1997）、かなりルーズで移入の卓越する開放系（とくに上流域では周辺の森林との関係が重要にある）といった特性（cummins, 1974）も、常に視野に入れて河川の生態研究やその保全を行う必要がある。ここでは、河川の生息場所特性として際立っている、次の2点について検討してみる1）繰り返されるパッチ的構造

「川の川たる性格は「流れる水」という点にある」とした可児（1944）は、続けて「（川の大きい区分）にとどまらないで、さらに細分できないものだろうか、その細分はどこまでも続くものか、それともある限界があるのだろうか、いいかえれば、川をばらばらに解きほぐした場合、それ以上は分離できない単位、河流構成単位というべきものがありはしないか」と自問し、「瀬と淵が河流構成要素で」でそれが構成単位をなすことを、地形的にも生物分布（底生動物）の様相からも確認した。これは、逆に考えれば生息場所が繰り返してパッチ状に存在することでもある。瀬一淵そのものだけではなく、本稿で取り上げた生息場所要素レベルの場も、さらに小さなパッチとして繰り返し配置が見られる。限られた場を利用する生物の分布は、この繰り返しパッチの配置を見事に対応している（Takemon, 1997; 竹門, 1997）。それらの構成や分布様式は、個々の単位形態（河流構成単位）で個性をもちながらも、上流から下流へ一定の傾向と勾配をもって変化していくのが（例えば Vannote et al., 1982）、河川という空間の特性である。

このような構造特性によって、個々の生息場所あるいはその要素は、陸上生態システムの多くとは比較にならないほど、細かく分割配置（fine partitioning）され、多くの繰り返しが見ら

れることになる。生息場所の創出や管理にかかわる管理・技術者にとって、これは少々やっかいな特性である。ゾーニングやきれいに区分するという従来の欧米の造園的発想や、机や設計図のうえだけでの作業では、このようなファインな配置が扱い難いだろう。もちろん、個々の生息場所要素を創出しようという発想は論外であるが、個々の単位形態（1リーチ）ごとぐらいには、現地の河川とその周辺の個性（特性）や上下の連関性を把握したうえで、河川の施工や管理計画を考える必要がある。

生物種の保全の面では、これは一定程度は利点にもなる。工事の対象区間だけに特異的な種や群集、あるいは生息場所がある場合は別にすれば、短い区間に分けたくて時間をかけて施工し、工事影響を上下流や周辺に及ぼさないようにするならば、あえて生物種の移植といったコストとリスクの必要な手段を採用しなくとも、時間が経てば周辺（おもに上流側）からの移入によって、個体群や群集が回復する可能性が高いということになるだろう。

2) 動的安定系（振り子モデル）

ここでもう1つの河川生息場所の特性を考えてみる。異論はあるものの河川という場合は、他の陸域の生態システムに比べて、攪乱頻度が非常に高い場である。また逆に一定以上、あるいは様々なレベルの攪乱がないと維持されない生息場所も多い。攪乱、あるいは侵食と堆積の問題については、例えば竹門ら（1995）のまとめを参照されたい。

具体的な資料は講演で紹介する予定だが、私どもが1991年春から実施している奈良県吉野川水系の高見川の定点の河川環境と生物群集のモニタリング調査では、砂州、早瀬といった場合は、ダイナミックに位置を変え、いっぽう屈曲点の大型淵、岸の岩盤などは、この程度の時間（1年から10年レベル）では位置や規模は変化しなかった。すなわち、生息場所要素あるいはそれよりやや大きな構造（瀬一淵）には、動的要素と安定的要素とがかなりはっきりと区別できた。しかし、調査域全体（単一リーチ）としてみれば、規模の変化はあるものの、大部分の生息場所要素は、生物的な要素も含めて、いずれの調査年でも存在していた。このような状態をみると、河川の生息場所は振り子に例えることができるかもしれない。すなわち、振り子の先端のように一定の範囲をふれながらも常に存在する部分と、振り子の支点のようにかなり固定された部分が存在する。これを、仮に動的安定系と名づけたい。もちろん、このような振動系のように見えるのは、視点を1つのリーチ（地点）に固定して見ているからであり、土砂の移動の観点でセグメント以上のスケールを見れば、波動の様相とそれに伴う生息場所要素の分布・変化様式も見えてくるはずである。

河川の管理や施工においても、このようなソフトな動的安定系が保証されるような工法が採用される必要がある。とすれば、自然の山地河川で多くの構造や生息場所要素を生み出している、かなり大きなサイズの岩の固定的な配置、流れを大きく包むような河道の改修などは、それなりに適合性を持つ場合もあるが、蛇行そのものを作ったり、本来生成されないような場所に淵を造成したりするような工法は、ほとんど意味がないことになる。我々のモニタリング調査で、もっともダイナミックに空間配置を変化させたのは、砂州や早瀬を含む砂礫堆であったし、ここは生物多様性（種と生態関係の意味で）のもっとも高い空間でもあった。このような場の保全は、流域レベルあるいはセグメント単位の土砂のコントロールによってしか行い難いだろう。また、土砂の流出抑制が進んだり、流量のコントロールが行きすぎると、失われてしまう場合も多い。これらの動的な生息場所は、河道内の蛇行と同様に、人の力で直接に制御することもかなり難しい。

4. 謝辞

この議論をまとめる契機は、当研究室の同僚の竹門康弘博士をはじめとする学内外のスタッ

フ、学生の方々との共同研究や討論、さらに(財)ダム水源環境整備センター、(財)リバーフロント整備センター、(社)日本水環境学会関西支部、(社)日本水環境学会、(社)日本水産工学会の主催されたシンポジウムやセミナーなどに負うところが多いことも、付記しておく。

本研究の一部には、下記のファンドなどを使用した。文部省の科学研究費補助金、谷田一三を代表とする一般研究(C)(平成5,6年度:河川性水生昆虫類の分類・生態基礎情報の統合的研究)、萌芽的研究(平成8,9年度:河川の堆積物挙動と生物群集の動態)、竹門康弘に対する奨励研究(A)(平成5年度:カゲロウ類の配偶産卵行動の比較研究、6年度:トビイロカゲロウ属の繁殖行動と機械的精子置換)、日本学術振興会国際共同研究(極東地域の河川生態系の構造と機能に関する研究-代表:田中晋、極東地域河川の生物的多様性に関する生態学的研究-代表:谷田一三)による研究助成、(財)河川環境管理財団の河川整備基金による研究助成(「河川動物群集における生息場所・種・種間関係の多様性の統合的研究」代表者:谷田一三、ほか)、(財)日本生命財団の研究助成「河川水辺における生息場所と生物多様性の評価手法の確立とモデル河川の分析」(平成8~年度、代表者:谷田一三)大阪府大学の先端技術研究設備充実費、京都大学防災研究所水資源研究センターのプロジェクト研究(代表:渡辺直、代表:竹門康弘)及び特定共同研究(代表:谷田一三)。

5. 引用文献

- Cummins, K.W. (1974) Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience*, 24: 631-641.
- Furukawa-Tanaka, T. (1992) Optimal feeding position for stream fishes in relation to invertebrate drift. *Humana and Nature*, 1: 63-81.
- 井上幹生, 中野 繁 (1994) 小河川の物理的環境構造と魚類の生息場所. *日本生態会誌*, 44: 151-160.
- 加賀谷 隆 (1996) 多摩川の水生昆虫トビケラ類の流程分布. *海洋と生物*, 18: 447-452
- Kagaya, T., T. Nozaki and R. B. Kuranishi (1993) Fauna and distribution of Trichoptera in the Tama-river system, central Japan, *Proc. 7th int. Symp. Trichoptera* (C. Otto ed.), 1992, 73-77.
- 可児藤吉 (1944) 溪流棲昆虫の生態, "日本生物誌, 昆虫, 上", 研究社, 東京.
- 橘川次郎 (1995) なぜたくさんの生物がいるのか?, 148+8 pp, 岩波書店, 東京.
- 森 主一, 松谷幸司 (1953) トビケラ類の日周期活動とすみわけ. *動物学雑誌*, 62: 191-198.
- Nakano, S. and T. Furukawa-Tanaka (1994) Intra- and interspecific dominance hierarchies and variation in foraging tactics of two species of stream dwelling charrs. *Ecological Research*, 9: 9-20.
- Nishimoto, H (1994) A new species of *Apatania* (Trichoptera, Limnephilidae) from lake Biwa, with notes on its morphological variation within the lake Japanese journal of Entomology, 62: 775-785.
- Pain, R.T. (1966) Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 100: 65-75.
- 新名史典 (1995) 河川底生動物群集の食物網の実態とその動的側面, "河川性水生昆虫類の分類・生態基礎情報の統合的研究(文部省科学研究費補助金報告書)(谷田一三編)", 60-69.
- 新名 史典 (1996) 河川昆虫群集の食物網, 多様性と動態. *海洋と生物*, 18: 434-440.
- 竹門康弘 (1991) 動物の眼から見た河川のあり方, 関西自然保護機構会誌, 13, 5-18.
- 竹門康弘 (1997) 溪流における水生昆虫の棲み場所保全. *砂防学会誌*, 50: 52-60.
- Takemon, Y. (1997) Management of biodiversity in aquatic ecosystems: dynamic aspects of habitat complexity in stream ecosystems. *Biodiversity, an ecological perspective* (Abe, T., S.A. Levin and M. Higashi eds.), 259-275. Springer.
- Takemon, Y. and K. Tanida (1993) Environmental elements for recovery and conservation of riverine nature. *Proc. int. Symp. Univ. Osaka Pref. on Global Amenity (ISGA Osaka '92)*:349-356.
- 竹門康弘, 谷田一三, 玉置昭夫, 向井宏, 川端善一郎 (1995) 棲み場所の生態学. 平凡社, 東京 279pp.
- Tanida, K. (1984) Larval microlocation on stone faces of three *Hydropsyche* species (*Insecta: Trichoptera*), with a

- general consideration on the relation of systematic groupings to the ecological and geographical distribution among the Japanese *Hydropsyche* species, *Physiol. Ecol. Japan*, 21: 115-130.
- 谷田一三 (1989) シマトビケラ属幼虫の生態－営巣位置の『すみわけ』をめぐって.” 日本の水生昆虫”, 118-129, 東海大学出版会, 東京.
- 谷田一三 (1991) 「水の汚れ」から「川の汚れ」へ. 関西自然保護機構会報, 13: 19-21.
- 谷田一三 (1992) 白山の河川と水生昆虫,” 白山－自然と文化－(白山総合学術書編集委員会編)”, 218-239, 北国新聞社, 東京.
- 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)”, 260-266, 平凡社, 東京.
- 谷田一三 (1996) 生息場所・種・生態関係の多様性から「多自然の川作り」を考える. 水処理技術, 37: 443-451.
- 谷田一三 (1997) 河川環境の生態学. クリーン関西(関西環境管理技術センター), 85: 1-16.
- Tanida, K. (1997) Trichoptera Fauna of the Ryukyu Islands: Taxonomic and Ecological Prospects. *Proc. 8th int. Symp. Trichoptera* (1995, Minnesota) (eds. R. Holtzenthal and O.S. Flint Jr.) (in press)
- Tanida, K. T. Maruyama and Y. Saito (1989) Feeding ecology of Japanese charr (*Salvelinus leucomaenis*) in a high moor and adjacent streams in central Japan. *Physiology Ecology Japan, Spec. Vol. 1*: 279-294
- 谷田一三, 西野麻知子 (1992) トビケラ目. 琵琶湖の底生動物, 2 水生昆虫編: 28-48. 滋賀県琵琶湖研究所.
- 谷田一三, 竹門康弘(監修) (1991) 滋賀の水生昆虫・図解ハンドブック. 滋賀県小中学校教育研究会理科部会(編集), 56pp. 新学社, 京都.
- Tanida, K. and Y. Takemon (1993) Trichoptera emergence from streams in Kyoto, central Japan, *Proc. 7th Int. Symp. Trichoptera* (C. Otto ed.), 239-249.
- 谷田一三・竹門康弘 (1995) 日本の2, 3の山地溪流における微生息場所構造と底生動物群集, *Ecosec'95: International Conference on Ecological System Enhancement Technology for Aquatic Environments*: 95-100.
- 内田臣一 (1987) 多摩川水系におけるカワゲラの分布,” 多摩川水系及びその流域における低移動性動物群の分布状態の解析” 21-78, とうきゅう環境浄化財団
- 内田臣一 (1996) 多摩川水系におけるカワゲラ類の微生息場所, 流程分布, 垂直分布. 海洋と生物, 18: 441-446.
- Vannote, R.L., G.W. Minshall, K.W. Cummins, J.R. Sedell and C.E. Cushing (1980) The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 37: 130-137.
- 鷺谷いずみ・矢原徹一 (1996) 保全生態学入門－遺伝子から景観まで, 270pp, 文一総合出版.
- 矢原徹一 (1997) 種の多様性と生物多様性. 生物の科学, 遺伝, 別冊, 9: 13-21.
- 安田 実 (1997) 施工のことも考えよう. 多自然研究, 21: 3-7.