



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	The Interaction between agricultural land use and flood disturbance on aquatic insects : Approaches from community and population dynamics and genetic structure [an abstract of entire text]
Author(s)	末吉, 正尚
Description	この博士論文全文の閲覧方法については、以下のサイトをご参照ください。 https://www.lib.hokudai.ac.jp/dissertations/copy-guides/
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第11546号
Issue Date	2014-09-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/57280
Type	doctoral thesis
File Information	Masanao_Sueyoshi_summary.pdf



学 位 論 文 の 要 約

博士の専攻分野の名称 博 士（農学） 氏名 末 吉 正 尚

学 位 論 文 題 名

The interaction between agricultural land use and flood disturbance on aquatic insects
- Approaches from community and population dynamics and genetic structure -
(農地利用と洪水攪乱が水生昆虫に及ぼす相互作用効果
- 群集・個体群動態及び遺伝的構造からのアプローチ -)

1. General introduction and study flow

攪乱は生物の種多様性や群集構造を規定する最も重要な要因の一つである。河川生態系では、現在大きく異なる2タイプの攪乱が生じており、河川生物相を決定づけている。一つ目は、洪水や干ばつに代表される自然攪乱であり、二つ目はダムや農地利用などの人為攪乱である。個々の攪乱が河川生物に及ぼす影響は、膨大な既存研究によって明らかにされてきた。一方で、現在世界中のあらゆる河川は、何らかの人為攪乱を受けているため、自然攪乱と人為攪乱を切り離して評価することは難しく、異なる攪乱タイプの相互作用を明らかにすることが将来の種多様性変化を予測する上でも必要とされている。本学位論文では、河川水生昆虫を対象として代表的な自然攪乱である洪水と人為攪乱である農地利用に焦点をあて、その相互作用効果を明らかにし、森林・農地河川における将来の種多様性変化に資する知見を提供することを目的とした。

本学位論文は4つの個別の研究によって構成されている。2章では「自然攪乱である融雪洪水下での群集動態及び避難場環境の解明」、3章では「農地影響による水生昆虫群集の均質化」、4章では「森林・農地河川における洪水影響の評価」、5章では「トビケラ1種の遺伝構造を用いた森林農地河川間の移出入評価」をそれぞれ目的として研究を行った (Fig. 1)。これらの結果から、6章において森林農地景観における種多様性の将来予測及び保全策の提言を行った。

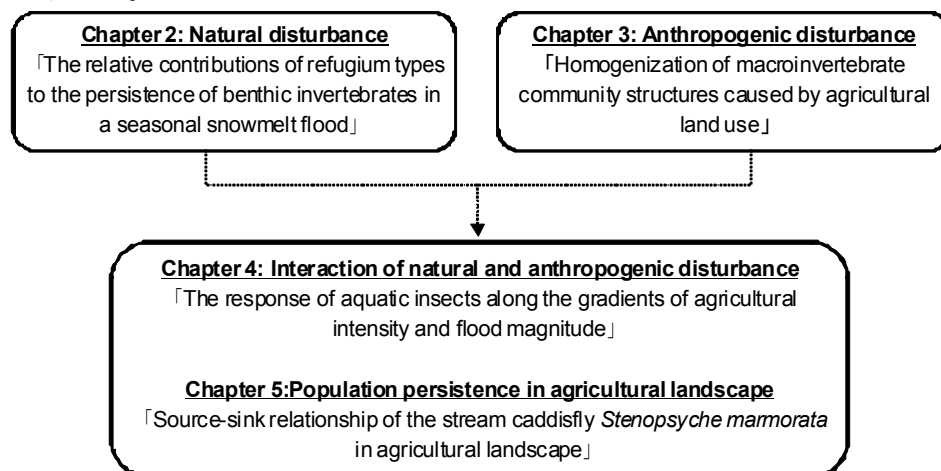


Figure 1 Study flows in this thesis

2. The relative contributions of refugium types to the persistence of benthic invertebrates in a seasonal snowmelt flood

洪水は河川において、最も一般的かつ頻繁に発生する攪乱である。水生昆虫にとっては、洪水による河床礫の移動は生息場を破壊し、死亡率を増加させる主要因となる。しかしながら、河川内には洪水時も安定的な避難場（refugia）が形成され、河川生物は避難場に逃げ込むことで個体群を維持していると考えられている。この避難場として河川内の大礫や倒木、よどみや河原などが報告されているが、異なる避難場を比較し、相対的な重要性を示した研究例は少ない。本研究では、季節的洪水である融雪洪水下で、北海道北部を流れるペンケニウプ川上流の一定区間（200m）の河川氾濫原の全水域を均質な環境ごとにタイプ分けし、洪水前（2009年3月）中（4月）後（5、6月）の水生昆虫群集の変化を調べた。

平水時は、本流内の生息場4タイプ（早瀬：RI、平瀬：RU、淵：LP、よどみ：BW）と氾濫原の生息場2タイプ（長さ約20mの湧水支流：TRと水たまり：AP）の計6タイプが確認された。洪水時はこの6タイプに加え、陸域に浸水することで新たな水域が形成された。横方向に浸水した水域の内、緩やかな環境を“緩流浸水域：SI”、速い環境を“早瀬浸水域：FI”とし、本流から分流して下流で合流する流路を“二次流路：SC”とした計9タイプが確認された。調査の結果、早瀬、平瀬、淵では洪水中に個体数、種数の有意な減少が確認された（Fig. 2）。一方でよどみでは減少がみられず支流では個体数の増加が確認された。加えて、陸域であった浸水域にも個体の移入が確認され、中でも緩流浸水域は多くの種に避難場として利用されていた。避難場を利用し、洪水後も個体数が維持されていた種群の中には、流量増加が緩やかかつ予測可能な融雪洪水に適応した避難行動も確認された。より重要性の高い避難場の環境特性は、本流に空間的に近いこと、洪水中も非常に緩やかな流れを保つことが共通点としてみられた。

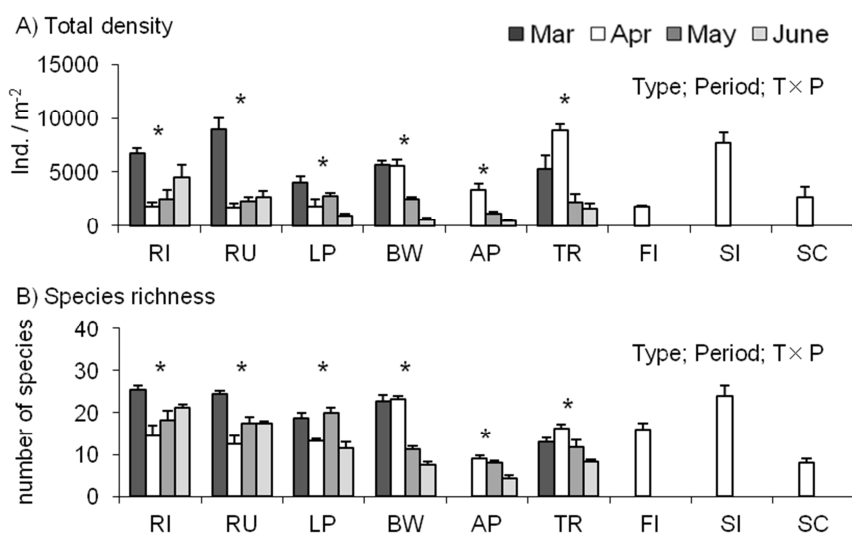


Figure 2 Temporal changes in (A) total density and (B) species richness of benthic invertebrates. Values are expressed as the means $\pm$ SE. ‘Type’, ‘Date’ and ‘T $\times$ D’ indicated significant effects of unit types, dates and an interaction effect, respectively ($P < 0.05$). An asterisk * denotes a unit type that is significant affected by dates.

3. Homogenization of macroinvertebrate community structures caused by agricultural land use

河川生態系への農地影響に関する評価は多くの既存研究によって行われてきた。水生昆虫の種多様性を低下させる主な間接的要因として、肥料や土砂流入による水質悪化、細流土砂沈殿による河床の細粒化、水路化（直線化）による河川構造の単調化が報告されている。また個々の影響だけでなく、これらの要因の相互作用効果も検証され始めており、種多様性と農地影響の関係性は明確になりつつある。一方で、陸域生態系を中心に近年注目されている農地影響として、生息場の単調化による生物群集の均質化がある。群集の違い（ β ）は地域の種多様性を構成する重要な要素であり、従来の単純な種多様性（ α ）だけでなく、 β 多様性も保全上重要な指標として用いられている。しかしながら、農地利用と β 多様性との関係性は、河川生態系ではほとんど分かっておらず、検証が必要とされている。本研究では、北海道の北見幌別川水系内に農地影響の異なる 27 地点を設定し、農地利用がどのような経路をたどって β 多様性に影響を及ぼしているのかを明らかにした。

流域スケール要因として、標高 (Altitude)、勾配 (Slope)、集水域内の農地率 (% Pasture) を算出し、局所スケール要因として水質、物理環境、環境異質性に関する 14 項目を計測し、主成分分析によって 3 つの統合指標を作成した。水質指標 (PC1_{wq}) はより低温で低い電気伝導度を示し、物理指標 (PC1_{phy}) は河床の砂の増加、礫の減少、流速の低下を示し、異質性指標 (PC1_{cv}) は流速、水深、河床材料、川幅の異質性の高さを示した。種多様性指標として各地点内 12 コドラートの総種数 (γ_{reach}) と平均種数 (α_{micro}) を算出し、地点内の群集の違いである β_{micro} ($\gamma - \alpha$) を算出した。Structural equation modelling を用いて、各要因の直接、間接的影響を評価した。農地利用は既存研究と同様に、水質の悪化、細粒土砂の増加、異質性の低下を引き起こしており、 β 多様性は異質性と水質に影響を受けていた (Fig. 3)。特に環境の均質化はより強く β 多様性の低下を引き起こしており、農地影響は河川においても、 β 多様性の低下を引き起こしていることが示唆された。

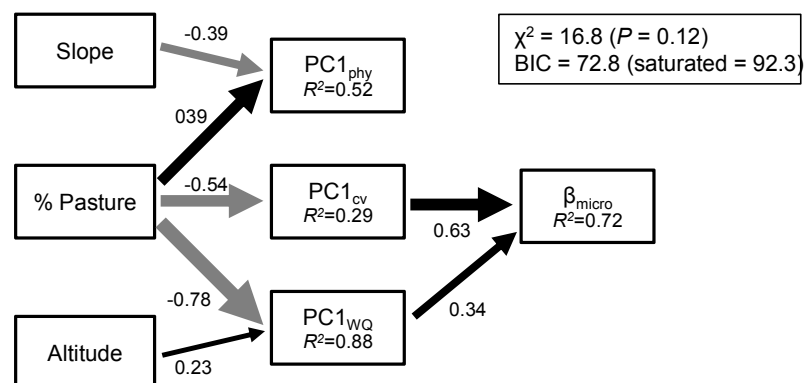


Figure 3 The best SEM models of β diversity at the microhabitat scale. The number associated with each arrow is the standardised path coefficients. All path coefficients were significant in the lowest BIC model ($P < 0.05$). Black arrows indicate positive relationships, and grey arrows indicate negative relationships. Line thickness indicates the strength of the relationships.

4. The response of aquatic insects along the gradients of agricultural intensity and flood magnitude

農地影響によって河川では、環境の均質化、河床の細粒化が引き起こされていることが分かった。多くの避難場は河川構造の複雑さや大礫などによって形成されているため、農地影響を強く受けた河川では、避難場が消失している可能性が高い。過去に農地（直線）河川での洪水の影響を調べた研究においては、避難場消失による水生昆虫やザリガニの個体数減少が示唆されている。一方で、他の研究においては自然河川と農地河川で洪水の影響が変わらない報告もされている。これらの研究の問題点として、地点数の少なさと洪水強度を考慮していないことが挙げられる。そこで本研究では、北見幌別川の 27 地点において、農地利用強度と洪水攪乱強度に沿った水生昆虫の応答を明らかにした。

農地利用強度は集水域内の農地率、洪水攪乱強度は平水時と洪水時の河床掃流力の比を用いた。また、洪水前（2011 年 3 月）と洪水後（5 月）の水生昆虫データから、洪水への抵抗性（Resistance index）を洪水前個体数 or 種数 ÷ 洪水後個体数 or 種数から算出した。この抵抗性を全水生昆虫の個体数、種数と優占 31 分類群の個体数から算出し、抵抗性を応答変数とした一般化線形混合モデルによって農地利用強度と洪水攪乱強度の影響を検証した。全水生昆虫を用いた解析の結果、種数は農地利用強度のみ、個体数は両強度と負の関係が確認された。種数は個体数が 0 にならない限り減少しないため、洪水強度の影響を受けにくかったと考えられる。優占分類群で最も多く確認されたのは、全水生昆虫と同様に両攪乱強度に同程度の負の影響を示したものであり、次に多く確認された傾向は農地利用強度がより強い負の影響を示したものである。この結果は、洪水強度自体に強い抵抗性をもつ分類群も農地影響によって個体群を維持できなくなることを示している。

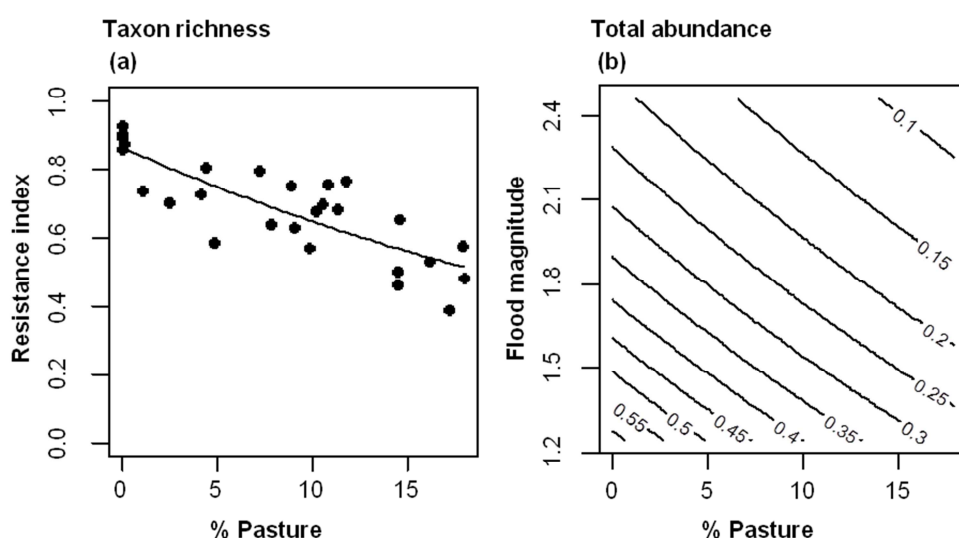


Figure 4 Relationships between resistance index and % pasture or flood magnitude for taxon richness (a) and total abundance (b). Plots indicate observed resistance indices and solid lines in (a & b) and values in (b) indicate estimated values of resistance index.

5. Source-sink relationship of the stream caddisfly *Stenopsyche marmorata* in agricultural landscape

これまでの研究により、対象とした北見幌別川水系内には、農地影響の傾度に沿って、洪水に対して安定的な個体群と不安定な個体群が形成されることが分かった。河川では、個体群間で個体が移動することで河川全体の個体群が維持されている。この際、個体を供給する側（ソース）は個体群維持において必要不可欠である。このソース個体群は時間的に安定的な個体群がなりやすいことが報告されており、本研究においては、農地影響の小さい森林河川が農地河川（シンク）へのソースとして機能している可能性がある。しかし、野外で個体を追うことは非常に難しく、ソースの特定は困難である。そこで遺伝子流動から個体の移動を推定し、森林農地河川間でのソースシンクの関係性を明らかにした。

4 章より農地影響強度に強い負の影響を受けていたトビケラの 1 種であるヒゲナガカワトビケラ *Stenopsyche marmorata* を対象種とし、7 つの microsatellite 座の遺伝子情報から遺伝子流動を推定した。調査対象地点は北見幌別川の 3 つの支流の上・下流の計 6 地点であり、農地の影響は小 2 地点（0-1%）、中 2 地点（9-11%）、大 2 地点（17-18%）である。解析に用いたプログラム MIGRATE はソースシンクの関係性を明らかにする上で重要な移入率の方向性を算出することが可能である。また、遺伝子流動だけでなく、各地点の遺伝的多様性と固有の対立遺伝子頻度も算出し、比較した。推定された個体の移動は主に、農地影響のより小さい地点から一方向的に生じており、農地影響の大きい地点からはほとんど生じていなかった。この結果から、農地影響の小さい自然河川が水系全体の個体群のソースとして機能している可能性が示された。加えて、遺伝的多様性は各地点で違いは見られなかったが、固有の対立遺伝子は農地影響の小さい地点がより多く有する傾向を示した（Table. 1）。このことは、農地影響の小さい森林河川が農地河川への回復のソースとしてだけでなく、水系全体の遺伝的多様性においても重要な役割を持つことが示している。

	%Pasture	<i>N</i>	<i>Na</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>Paf</i>	<i>Fis</i>
AU	0	32.00	6.29	0.75	0.68	0.013	-0.12
BU	1	30.00	6.71	0.68	0.68	0.017	-0.02
CU	10.2	24.00	4.86	0.67	0.60	0.007	-0.15
AD	17.9	23.00	5.43	0.65	0.66	0.000	-0.01
BD	11.7	29.00	7.14	0.69	0.67	0.007	-0.03
CD	17.9	25.00	5.86	0.66	0.67	0.006	0.00

Table 1 Agricultural intensity and genotypic data of six populations. %Pasture, pasture cover within the catchment area; *N*, number of samples for genotyping; *Na*, averaged number of alleles at each loci; *Ho*, observed heterozygosity; *He*, expected heterozygosity; *Paf*, private allele frequency (number of private alleles / number of all alleles); *Fis*, fixation index.

6. Summary and implication

4つの個別研究により、以下のことが解明された。(1) 自然河川では、避難場の存在により洪水に対して高い抵抗性を有する (2) 農地利用は水質悪化、細粒化、均質化を通して種多様性の低下を引き起こす (3) 農地による改変は洪水の影響を増加させる (4) 農地河川の個体群は自然河川からの個体の移入によって維持されている可能性が高い (Fig. 5A)。一方、本研究対象河川では、農地利用は約 100 年前からされ始めており、毎年発生する洪水による減少と移入による回復は何度も繰り返されてきたと考えられる (Fig. 5A の(3'、4'))。そのため、現在の種多様性や生物相は減少・回復の反復により平衡状態に達した状態であるだろう。仮に、流域内に回復のソースとなる安定的な個体群がなくなった場合(全流域が農地利用された場合)洪水後の回復が行われなくなり、農地河川の個体群は洪水の度に減少し、最悪の場合は絶滅に至ることも予想される (Fig. 5B)。

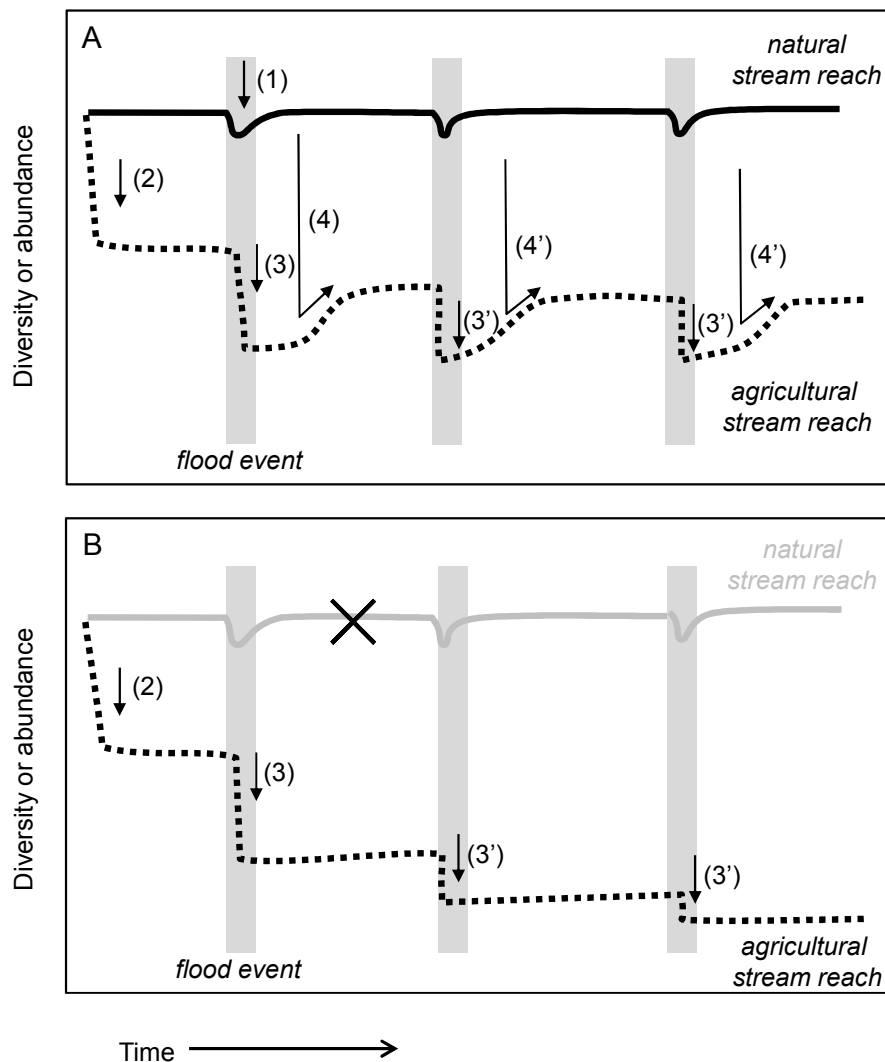


Figure 5 The mechanism of biodiversity or population persistence in an agricultural landscape with mixed forests and agricultural lands (A) and without forests (B).

次に、実際の河川における現状に対する保全策を本研究の結果から提言する。農地利用が行われるのは多くの場合、中下流域である。その結果、多くの河川では上流域が森林に覆われた保護地域となりやすく、中下流域は開発の影響下にあるという土地利用の二極化が生じている。ここで問題となるのは、多くの水生昆虫の移動距離に限界があるということである。攪乱の発生後、ソースとなる個体群は上流の森林域に偏るため、中下流への個体の移入による回復は一定距離までにとどまると予想される (Fig. 6A)。加えて河川の上流は樹形の末端に位置し、間には山塊が存在することが多いため、上流同士は遺伝的にも孤立する傾向がある。一方で、仮に中下流にもソースとなる環境が維持されていれば、移入による回復はより広範囲で行われ、上流も中下流を通して個体群間の交流が行われ、遺伝的な多様性が維持される可能性がある (Fig. 6B)。中下流で保全を行うことは難しいが、例えば河畔林の植樹や河川の再蛇行化などは世界中で行われ始めており、リーチ単位での種多様性の増加に成功している。このように、河川全体での個体群維持、そして上下流のつながりを考慮することが森林農地景観における河川管理に重要になると考えられる。

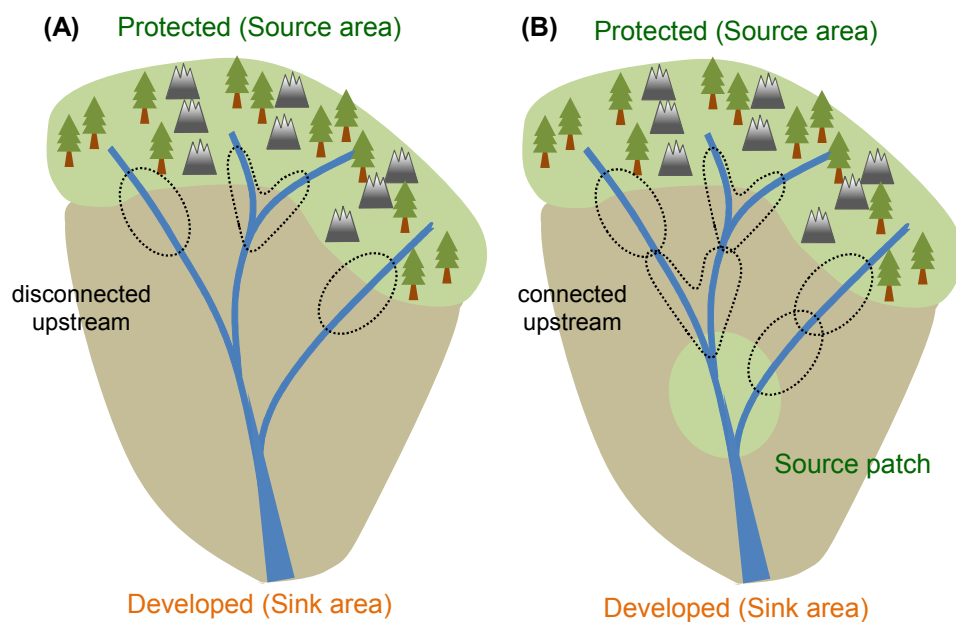


Figure 6 Setting source area within a catchment. (A) Setting the upstream area as source and downstream area as sink. Here, source effect (colonization from source area; dashed line in figure) is limited and each upstream area are disconnected each other. (B) Setting the source patch within downstream area. Here, source effects expands from up and downstream source, thereby connecting each upstream areas throughout the downstream source patch.