

河川基金助成事業

「千曲川の瀬ハビタットに優占分布する水生昆虫類の生物（現存）量動態：2019年台風19号による洪水インパクトによる影響評価」

助成番号：2020 - 5211 - 049

信州大学 学術研究院 理学系 生物科学領域
教授 東城幸治

2020年度

1. はじめに

生物における分布域決定要因は極めて複合的な要素によって決定される。当該種の系統・進化的な要因、生理・生態的特性と環境要因の関係性、移動・分散能力、他の生物種群との相互作用、地理・地形・地史的な要因、そして偶然性も大きな要因の一つである (Crosa and Buffagni, 2002; Hodkinson, 2005; McCain and Grytnes, 2010; Sundqvist et al., 2013; Saito and Tojo, 2016a; Tojo et al., 2017; Oike et al., 2017; Suzuki et al., 2019; Takenaka and Tojo, 2019; Takenaka et al., 2019; Yano et al., 2019; Okamoto and Tojo, 2021)。多様な生物種群の中でも、水生生物の分布域決定については、因果関係の追究において興味深い対象と言え、多くの研究がなされてきた。湖池沼などの止水域環境に生息する水生生物にとって、ハビタットそのものが連続的に配置されることは少なく、それぞれのハビタットが孤立・散在的に配置されることから、様々な環境要因との関連性追究には好適であるものの、止水域環境に適応した多くの水生生物は河川の氾濫原にも生息するものが多く、河川系も考慮して検討する必要がある。一方、流水環境に適応した水生生物にとっての主なハビタットは河川系であり、環境要因との関連性を議論する上では、河川生態系の理解には不可避である「攪乱」の考慮が重要となる。

まず、河川系に生息する生物にとって重要な要因として、移動や分散が「河道」に沿った「線」的な制約を受けることである (Tojo, 2010; Okamoto and Tojo, 2021)。陸生生物は「面」的な移動・分散が可能であることに対し、これは極めて強い制約と言える。また、河川系の特性としては、それぞれの水系が、多数の支川が合流を重ねることで徐々に大きな流れを構成するような明確な階層性をもつことや、水系内の上流部と下流部とではネットワークとしては連続的な関係にはあるものの、それらの環境間には大きな差異がみられることがあげられる (Vannote et al., 1980; Okamoto and Tojo, 2021)。水温や水質、流速や流量、川幅、河床の勾配や礫サイズ、河岸の植生や土地利用などの様々な要因が大きく異なることから、線的に接続された水系ネットワークではあっても、水系内の広域を利用できるような生物種はほとんどいない。加えて、洪水に代表されるような攪乱の影響も大きい。地域によっては乾季-雨季や融雪出水のような季節的な攪乱がある一方で、予測不可能な降雨による洪水は、河川に生息する水生生物にとって大きな影響を及ぼす。日本の河川において、梅雨時季の出水や夏季から秋季にかけての台風による出水は、河川に生息する生物に大きな影響を与えてきたと考えられる。「これらの出水が河川に生息する生物種群にどのような影響を及ぼしているのか？」については、河川生態学や河川管理における重要課題である。近年、融雪出水に対する底生動物の応答を詳細に追跡したような研究や (Sueyoshi et al., 2017)、洪水時にはより規模の小さな支流を避難地として利用しているとする、魚類の事例などが報告されている (Koizumi et al., 2013)。しかしながら、大規模な河川における大規模洪水が与えるような影響評価に関する研究事例は多くはない。洪水前に詳細にデータ取得が実施されている必要があるためである。

このような背景下、2019年10月中旬に、大型台風 (台風19号、英語名 Hagibis Typhoon) が東日本に上陸・通過し、大きな水害をもたらした (図1-2; この台風による降雨・洪水の詳細については後述する)。この台風による洪水では、本邦における最大規模の河川である千曲川流域でも大きな被害を受けた。千曲川では、河川生態学術研究・千曲川グループの調査研究により、長年に渡って生態学的な研究が実施されており、本研究の代表者も、

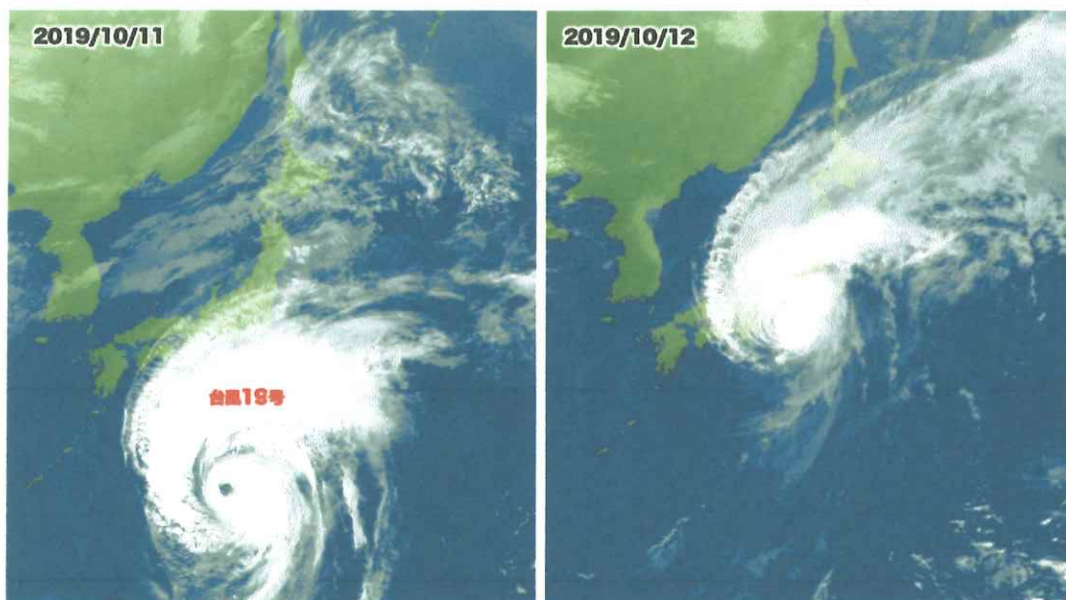


図1. 令和元年 東日本台風 (台風第19号, 英語名: ハギビス Hagibis) 2019年10月6日3時に南鳥島近海で発生し、12日に日本に上陸した。静岡県や関東地方、甲信越地方、東北地方などで記録的な大雨となり、甚大な被害をもたらした。この台風は当初、台風番号の基準に基づき令和元年台風第19号と呼ばれていたが、2018年(平成30年)に日本の気象庁が定めた「台風の名称を定める基準」において浸水家屋数が条件に相当する見込みとなったため、1977年(昭和52年)9月の沖永良部台風以来、42年1か月ぶりに命名される見直しとなり、2020年(令和2年)2月19日、気象庁はこの台風について「令和元年東日本台風」と命名した。

下流(新潟県域)の信濃川流域も含めた水系広域的な水生昆虫の集団構造や遺伝構造の調査研究を展開してきた。これらの洪水以前のデータを活用することで、2019年の台風19号による大規模洪水がもたらした水生昆虫類への影響評価(台風19号洪水の Before-After 比較)を試みることにした。日本最大規模の河川における大規模洪水前後での水生昆虫類の集団構造(現存量)の比較研究は希少かつ重要なものであると考えられる。さらに、千曲川の瀬ハビタットで優占するような代表種群のいくつかについては、集団遺伝解析も実施していたこともあり、洪水前後での集団構造(現存量)と遺伝構造(遺伝的多様性)を比較可能な希少な事例である(Saito and Tojo, 2016b)。

本研究では、洪水前の集団構造や遺伝構造のデータを取得していた水生昆虫類(チラカゲロウ *Isonychia japonica*、ヒラタカゲロウ類 *Heptageniidae*、マダラカゲロウ類 *Ephemerellidae*、ヒゲナガカワトビケラ *Stenopsyche marmorata*)を対象に、同じ地点において同一手法による定量的なサンプリングを実施し、現存量と遺伝構造の評価を試みた。2020年の野外調査に関しては、新型コロナウイルス感染症の感染拡大による調査研究活動の制限もあり、現地調査に着手できたのが秋季であったことや、千曲川-信濃川水系内に42地点を調査定点を設けて、対象種群ごとにやや異なる定量採集手法を採用していたこともあるため、本報告ではチラカゲロウを対象種を絞り込み、洪水前後における集団構造(現存量)と遺伝構造(遺伝的多様性)の比較解析を実施した。チラカゲロウについては、2011年秋季から2012年早春(2011-2012年の秋-春季間; 図3)の調査結果を得ており、この調査結果を大規模洪水前(Before)のデータとした。今回実施した、2020年秋季から2021年早春(2020-2021年の秋-春季間)の調査結果を2019年10月の大規模洪水後(After)のデータとして、洪水前後(Before-After)の比較解析を実施した。

キーワード: 千曲川、台風19号洪水、攪乱、チラカゲロウ、集団構造(個体群構造)、遺伝構造、現存量(バイオマス)、遺伝的多様性

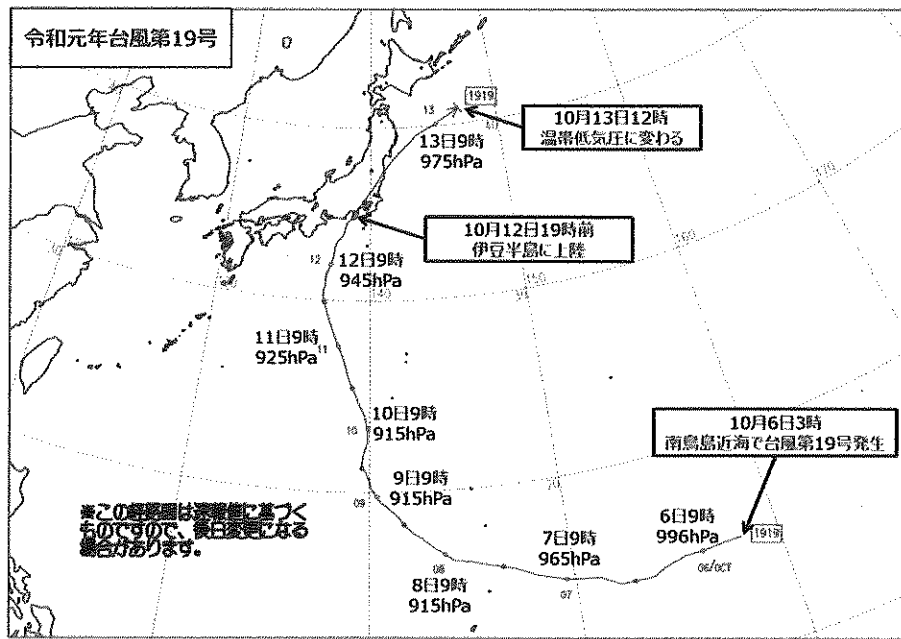


図2. 台風19号の経路

2. 2019年10月、台風19号による降雨・洪水状況（概要）

2.1 台風19号による降雨・洪水状況と過去70年の洪水状況

まず、2019年10月中旬に東日本に上陸し、大きな洪水被害をもたらした台風19号（英語名 Hagibis Typhoon; 図1-2）の経路や降水量の推移、洪水の状況について、その概要を整理する。10月6日に南鳥島近海で発生した台風19号は図2に示したルートで10月12日に伊豆半島に上陸した。その後、関東地方の太平洋側を北東方向へと進み、福島県沖へと再び太平洋上に戻り、10月13日には青森県の東沖合にて温帯低気圧となる。本州（伊豆半島）への上陸後、観測記録史上最大規模の降雨量を記録し、千曲川流域では10月12日深夜から13日にかけて、広域にわたり堤防決壊も含む甚大な被害をもたらした。図3には千曲川流域内での越水、堤防決壊、堤防欠損箇所を示している。また、長野市内の浸水地域の様子や北陸新幹線・駐機場での新幹線の浸水被害、上田市内では千曲川に架かる上田電鉄・別所線の鉄橋の倒壊などの様子を示した。

千曲川の上流域（長野県・群馬県境）での降水量が多く（図4）、この台風19号による約2日間における降雨が400 mmを超えたような地点も水系内にみられ（図5）、平年値における年間降水量の30%超（最大では40%超）となるような地域も観測された（図6）。また、10月に観測される平年降水量の300%超を観測した地域もみられ（図6）、千曲川流域高域が大雨警報（土砂災害・浸水害）や洪水警報の危険度分布も最高レベルであった（図7）。図8には千曲川の観測地点でもあり、大規模な洪水被害が生じた地域に最寄りの立ヶ花観測所（長野市）、および約80 km上流にあたる塩名田観測所（佐久市）での水位変動の結果を、それぞれの観測所に最寄りの気象観測地点における時間降水量/積算降水量のデータとともに示す（これらのデータは「消防防災の科学」（2020年, No. 141）に掲載された山口大学・山本晴彦教授の論文より引用）。千曲川河川事務所のHPで公開されている1950年（昭和25年）以降の立ヶ花観測所（長野市）における水位変動のグラフを図9に示すが、台風19号による同地点の最高水位は12.46 mで（計画高水位は10.75 m）、過去最高水位の11.13 m（1983年, 昭和58年）や第2位の10.68 m（2006年, 平成18年）や第3位の10.54 m（1982年,

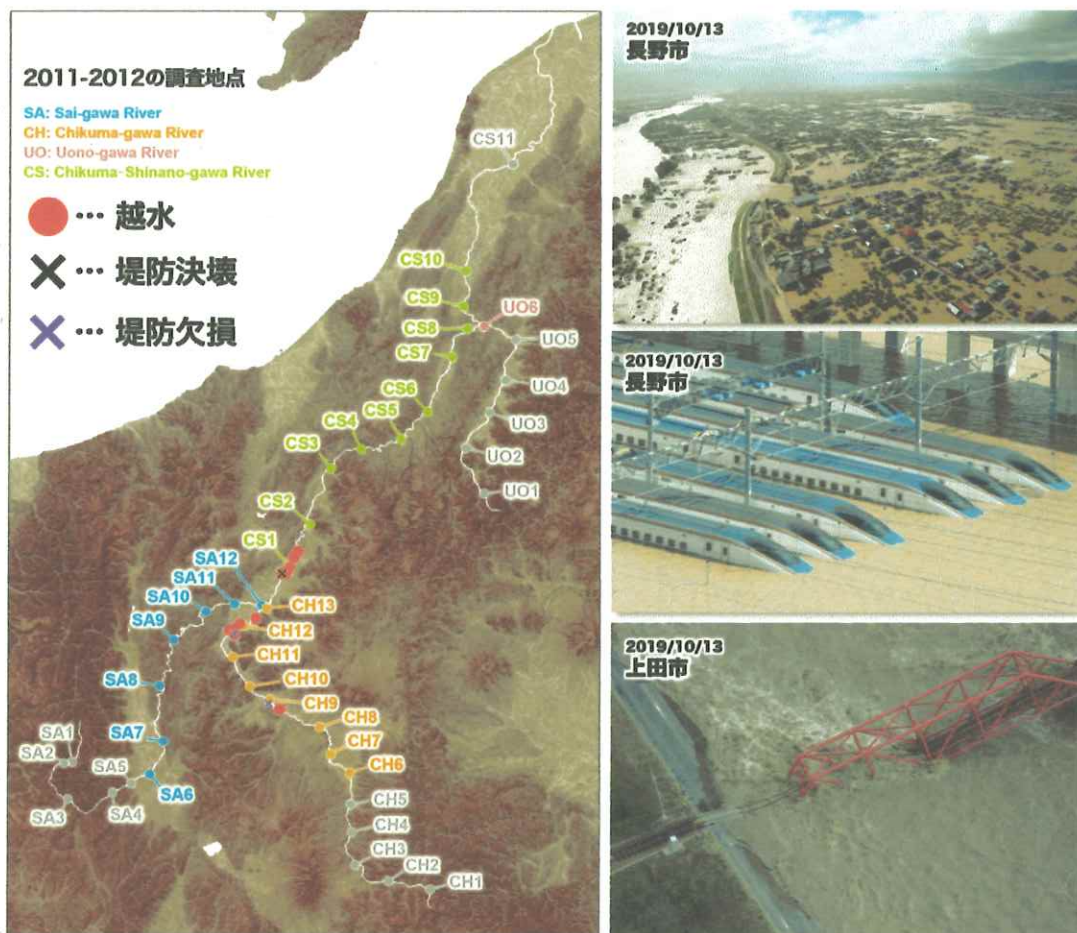


図3. 台風19号による千曲川での被害状況

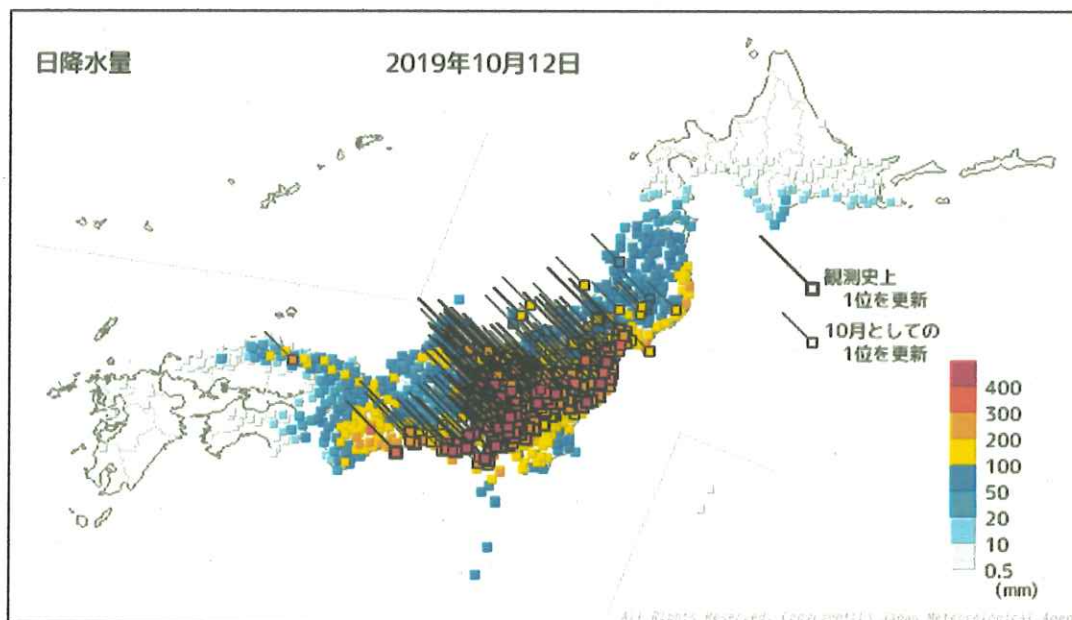


図4. 台風19号による降水量 (2019年10月12日の日降水量)

昭和57年)に比べてもさらに1 mもの高水位となっている。また、1950年以降の約70年間で、氾濫危険水位 9.60 mにまで達したのは合計6回で、数年から長くても20年程度、平均する

と10年に一度程度は氾濫危険水位に達するような洪水が生じてきたこととなる。

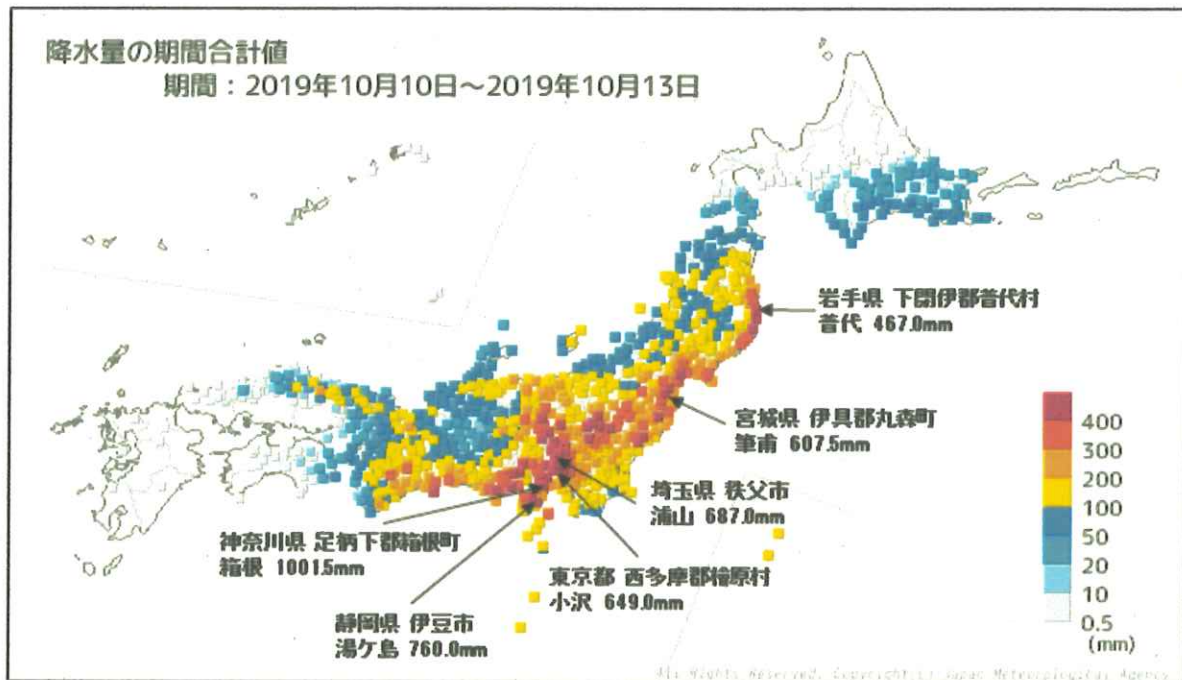


図5. 台風19号による10月10-13日の期間合計降水量

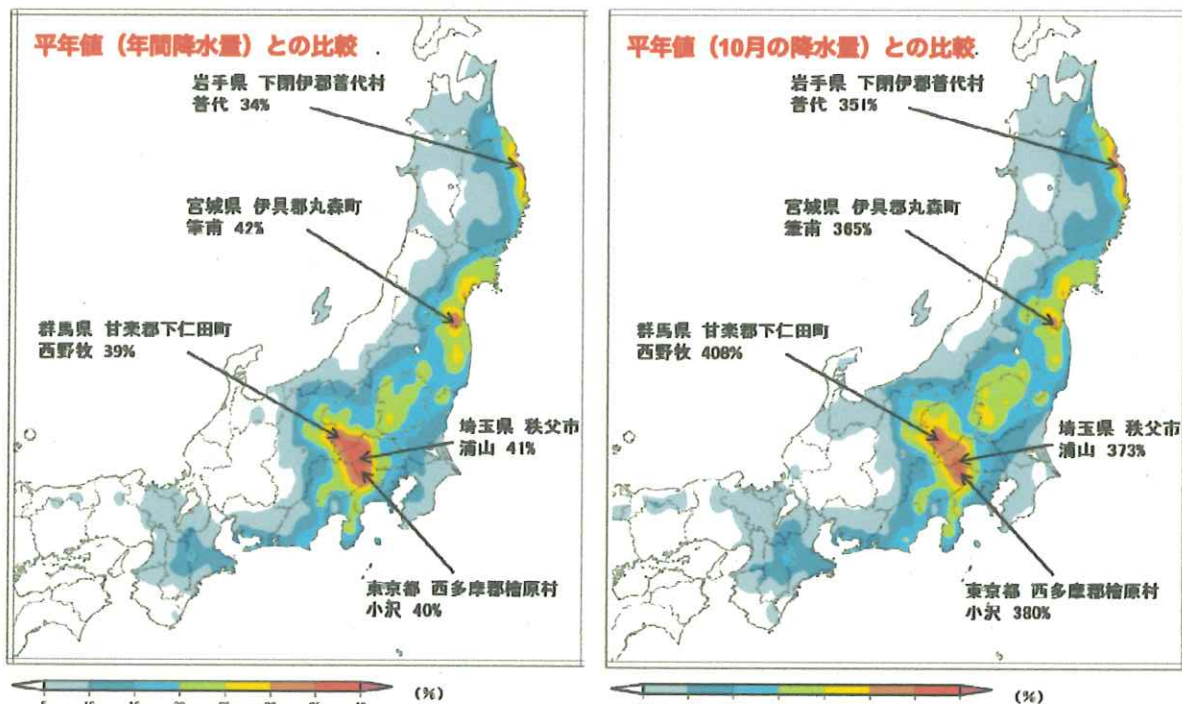


図6. 期間降水量（2019年10月10-13日）と平年値の比較図（気象庁「台風19号による大雨・暴風等」より）

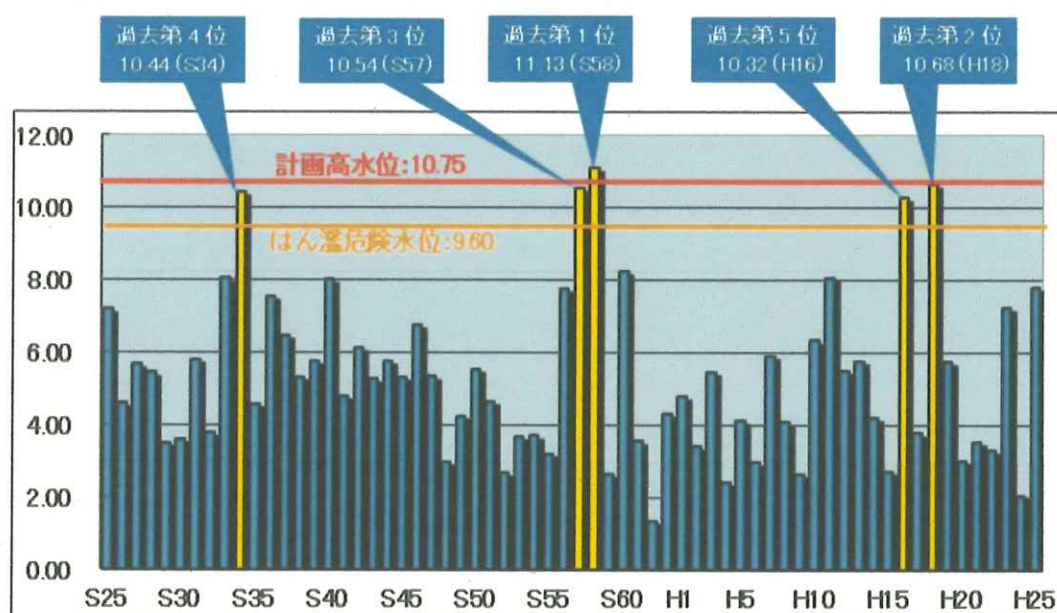


図9. 立ヶ花観測所の水位変動（1950年以降の年最大値）（千曲川河川事務所HPより）

2.2 過去の洪水攪乱および台風19号による洪水攪乱の前後でのチラカゲロウの集団構造と遺伝構造の比較の意義

本研究で注目するチラカゲロウの集団構造（現存量）や遺伝構造は、これらの過去の洪水の繰り返しのなかで構築されてきたものである。Saito and Tojo (2016b) では、千曲川-信濃川水系において、チラカゲロウが約300 kmにもおよぶ長い流程で生息が確認されていることや水系全体を通して遺伝的多様性が高く維持されていることが示されている。ソフトウェア Migrate-n による移動分散の方向性や強度の解析からは、長期的時間スケールでは水系広域的な移動・分散が生じていることも明らかとなっている。

このような背景下、観測史上最大規模となる台風19号による大洪水の前後での集団構造（現存額）と遺伝構造の比較検討を本研究の目的とする。

3. 材料と方法

3.1 調査時期・調査地点の設定

2011年秋季（晩秋）から2012年春季（早春）に実施された Saito and Tojo (2016b) の調査時期に合わせて、2020年秋季から2021年春季に現地調査を実施した。対象とするチラカゲロウ *Isonychia japonica* は年2化と考えられ、千曲川では5月頃から成虫の出現が観察され（第1波）、その後は夏から秋（10月頃）にかけて成虫の出現がほぼ途切れることなく継続する（9月-10月に出現する成虫は第2波であると考えられる）。5-10月にかけての期間は羽化に伴う河道からの消失が続くことから現存量の把握には不向きである。他のカゲロウ類の特徴と同じく、羽化後の亜成虫・成虫期間は短く、成虫への脱皮後に直ちに交尾・産卵

を済ませる。卵期間は約20℃でのインキュベートで8-10日程度であることから、秋季の成虫出現時期後、一定程度の時間が経過した11月後半（晩秋）以降、春の羽化が始まるまでの3月末（早春）までの期間に調査を実施した。2020年の降雪が早かったこともあり、大量の積雪により調査地点へのアプローチが困難であった（長野・新潟県境の）数地点のみ4月の調査を実施した。なお、4月の調査においては、まだチラカゲロウの羽化が始まっていないことを、羽化が始まっている場合にはその痕跡となる川岸の巨礫・大礫に付着することが多い羽化殻の有無をチェックすることで、確認した。

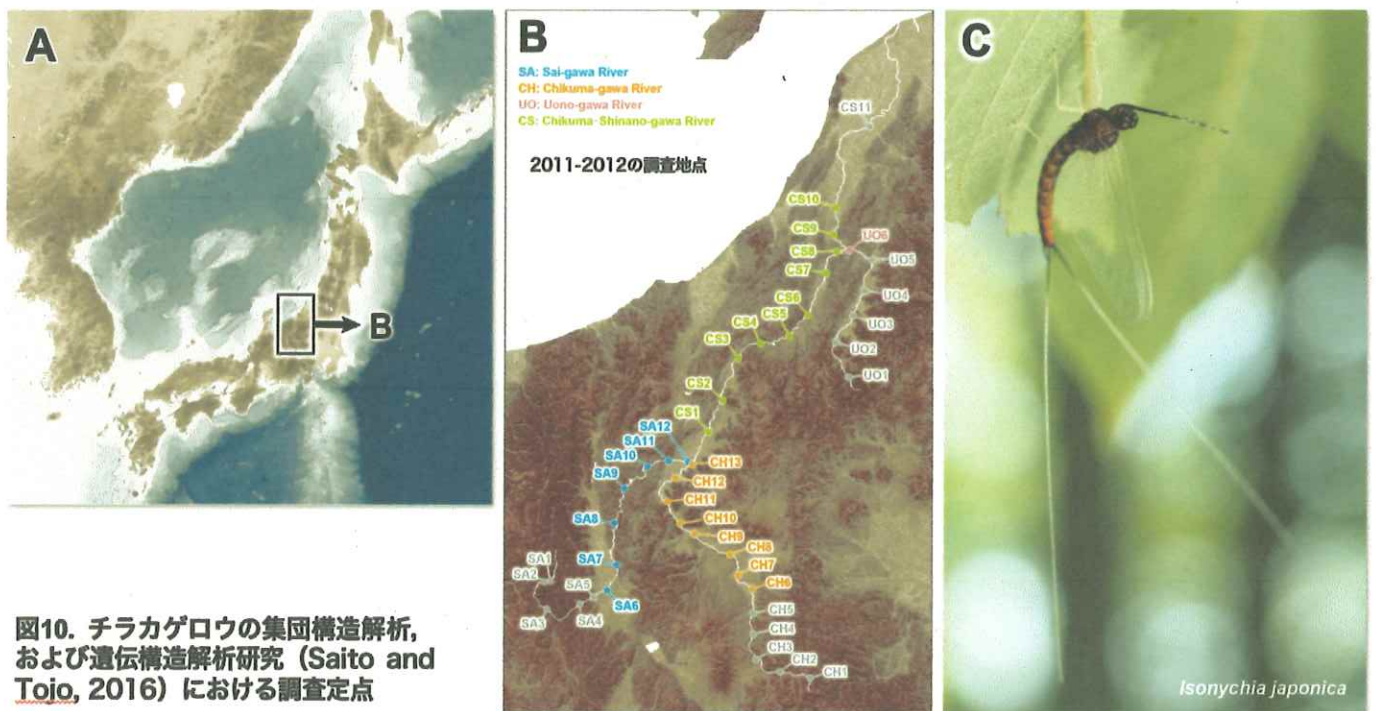


図10. チラカゲロウの集団構造解析、および遺伝構造解析研究 (Saito and Tojo, 2016) における調査地点

3.2 調査時期・調査地点の設定

2011-2012年に定量調査を実施した地点を、本研究においても調査地点とした（図10）。千曲川-信濃川の本流に24調査地点（CH1-13, CS1-11）、水系内の最大の支流である犀川-梓川支川に12調査地点（SA1-12）、水系内の比較的下流域に流下する大きな支川として魚野川に6調査地点（UO1-6）を設定した。これらの合計42地点を調査地点とした。ただし、洪水や関連する河川改修などにより瀬ハビタットそのものが消失してしまった地点については、現地調査の段階で対象外とした。また、ダムからの放流量の調整等の人為的な要因により瀬ハビタットが困難であった地点も調査対象外とした。しかしながら、2011-2012年の定量調査においてチラカゲロウが採取されていた全地点については、今回も定量調査を実施することができた。

最大支流である犀川との合流点（長野市落合地区）を境界に、千曲川本流の上流部をCH1-13、犀川合流部よりも下流部の千曲川と新潟県域の信濃川部分をCS1-11として便宜的に区分した。各調査地点における河川景観（写真）を図11として示す。

厚川水系…SA / 千曲川水系…CH / 千曲-信濃川水系…CS / 魚野川水系…UO



図11. 本研究におけるチラカゲロウの集団構造解析, および遺伝構造解析研究の調査定点の景観写真



図12. チラカゲロウの集団構造解析, および遺伝構造解析研究の現地調査の様子

3.3 調査方法

2011-2012年における調査方法に倣い、本研究においても各調査地点あたり、5分間あたり3反復の採集努力量を一定とするチラカゲロウの定量サンプリングを実施した。採取にはDフレーム型ハンドネット（間口 0.3 m、メッシュ径 1 mm）（図12）。現地にて、採取されたサンプル内の全てのチラカゲロウを抽出し、100% EtOHで固定した。固定試料を実験室内で計数するとともに、個体ごとに質重量を計測した。これらの計数・計量値をもとに、全調査地点におけるチラカゲロウの相対的な個体数密度と相対的な現存量（バイオマス）を算出した。この定量採集において、遺伝的多様性を評価する上で十分量のチラカゲロウを採取することができなかった場合には（1地点あたり20個体の遺伝子解析を目安とし、このサンプルサイズに満たなかった場合には）、追加の定性サンプリングを実施し（図12）、得られたチラカゲロウ試料を遺伝子解析試料として用いた。しかしながら、2011-2012年調査においても、今回の調査においても採取できなかった地点（非生息地）や、採取されるもののどうしても20個体には到達しないような低密度の地点もみられた。

なお、各調査地点における河床材料（底質粗度）の変化などについてもデータ取得し、集団構造の変化との関係性を分析したものの、洪水前後での大きな変化は認められず、一方で、河川改修工事の影響も大きいと考えられたため、本報告書では触れずにおくこととした。今後、千曲川河川事務所で測量している定点での横断測量や河床材料の粒度分析の結果などを参照しながら、再検討したい。

3.4 遺伝子解析

本研究では、千曲川-信濃川水系で採取されたチラカゲロウのうち、430個体の試料を対象に遺伝子解析を実施した。DNeasy Tissue and Blood Kit (QIAGEN) を用いてゲノムDNAを抽出・精製し、このゲノムDNAを鋳型に、ミトコンドリアDNA (mtDNA) cytochrome c oxidase subunit I (COI) 領域の部分配列を解析した。PCRにおける酵素には rTaq (東洋紡, 大阪)を用い、PCRには Program Temp Control System PC350サーマルサイクラー (Astec, 福岡) などを用いた。PCRプライマーとしては、Simon et al. (1994) と Prendini et al. (2005) に従い、C1-J-1718 (5'-GGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCC-3') と HCOoutout (5'-GTAAATATATGRTGDGCTC-3') のプライマーセットを用いた。このmtDNA COI領域のPCRにおいて、94°Cで1分間のプレヒート後、「94°Cで1分間の熱変性、50°Cで1分間のアニーリング、72°Cで1分30秒間の伸長」を1サイクルとする反応を35サイクル実施した後、72°Cで7分間の伸長反応を行い、4°Cで保存した。PCR産物の精製には、ExoStar (GE Healthcare, Buckinghamshire) を用い、シーケンス反応においては BigDye Terminator v1.1 Sequencing Kit (GE Healthcare, Buckingham shire) を用いて蛍光ラベリングをした。これらの反応には、Applied Biosystems 2720 Applied Biosystems California) を用いた。

この後、ABI 3130xl DNA Analyzer (Applied Biosystems, California) を用いて塩基配列を解析した。シーケンス後の塩基配列については、ソフトウェア CLC Genomics Workbench (Filgen, 名古屋)を用いて、アセンブリとアライメント作業を実施した。解析サンプル間の塩基配列のアライメントにはソフトウェア Clustal W (Thompson et al., 1994) およびソフトウェアMEGA ver. 5.02 (Tamura et al., 2011) を用いた。DnaSP v4.0 (Rozas et al., 2003) を

用いてハプロタイプを決定した。

4. 結果

4.1 チラカゲロウの現存量（バイオマス）の変動

2011-2012年の定量調査においてチラカゲロウが採集された22地点のすべてにおいて、台風19号による大規模洪水後である2020-2021年の定量調査においてもチラカゲロウが採集された（図13）。図13のグラフは、各調査地点における5分間3反復の定量調査において採集されたチラカゲロウの個体数と湿重量の平均値とばらつき（標準誤差）を示したものである。黒三角印（▶）左側のグラフは2011-2012年の定量調査、右側は2020-2021年の定量調査の結果となっており、それぞれ青色の棒グラフは採取されたチラカゲロウの個体数（平均値）、朱色の棒グラフは採取された全チラカゲロウの湿重量（g）（平均値）となっている。

4.2 チラカゲロウの遺伝的多様性の変動

2011-2012年の定量調査においてチラカゲロウが採集された22地点430個体について、Saito and Tojo (2016b) 同様にミトコンドリア遺伝子COI領域の塩基配列を解析した結果を図14に示す。ただし、積雪のため冬季のアプローチが困難であった地点（CS4）については、融雪後の4月に入ってから現地調査を実施したことから解析が済んでいない状況である（今後、追加予定）。円グラフの配色は、それぞれの調査地点において検出されたハプロタイプ（遺伝子型）の構成を示しており、色の違いは遺伝子型の違いを示している。また、2011-2012年と2020-2021年の解析において共通して検出された遺伝子型には共通した配色として扱っていることから、最も多くの地点から検出された黒色のH1ハプロタイプは洪水前後においてもその優占的な状態は共通している。

円グラフ右側に示している数値については、例えば図の左上の地点（SA12）における2011-2012年調査での「12Hp/16N」は、SA12の地点で採取されたチラカゲロウ16個体のミトコンドリアDNA COI領域の解析を実施し、合計12のハプロタイプ（Hp）が検出されたことを意味し、ハプロタイプ多様度（Hd）が0.942であることを意味する。このハプロタイプ多様度は、いわゆる遺伝的な多様性を示す指標であり、0-1の値を取り得る。16個体を解析したものの全16個体が共通する1つのハプロタイプだけをもつような場合、ハプロタイプ多様度は0となる。逆に、全16個体のハプロタイプがすべて異なるものである場合、ハプロタイプ多様度は1となる。このような意味において、地点SA12の2011-2012年調査におけるハプロタイプ多様度（Hd）0.942という値は極めて高い遺伝的多様性であると言える。そして、このSA12地点における2020-2021年調査における検出ハプロタイプ数は16Hp/18Nであり、ハプロタイプ多様度は0.987と極めて高い値を示した。また、洪水前よりも洪水後のハプロタイプ多様度が高まる方向に変化したことを示している。

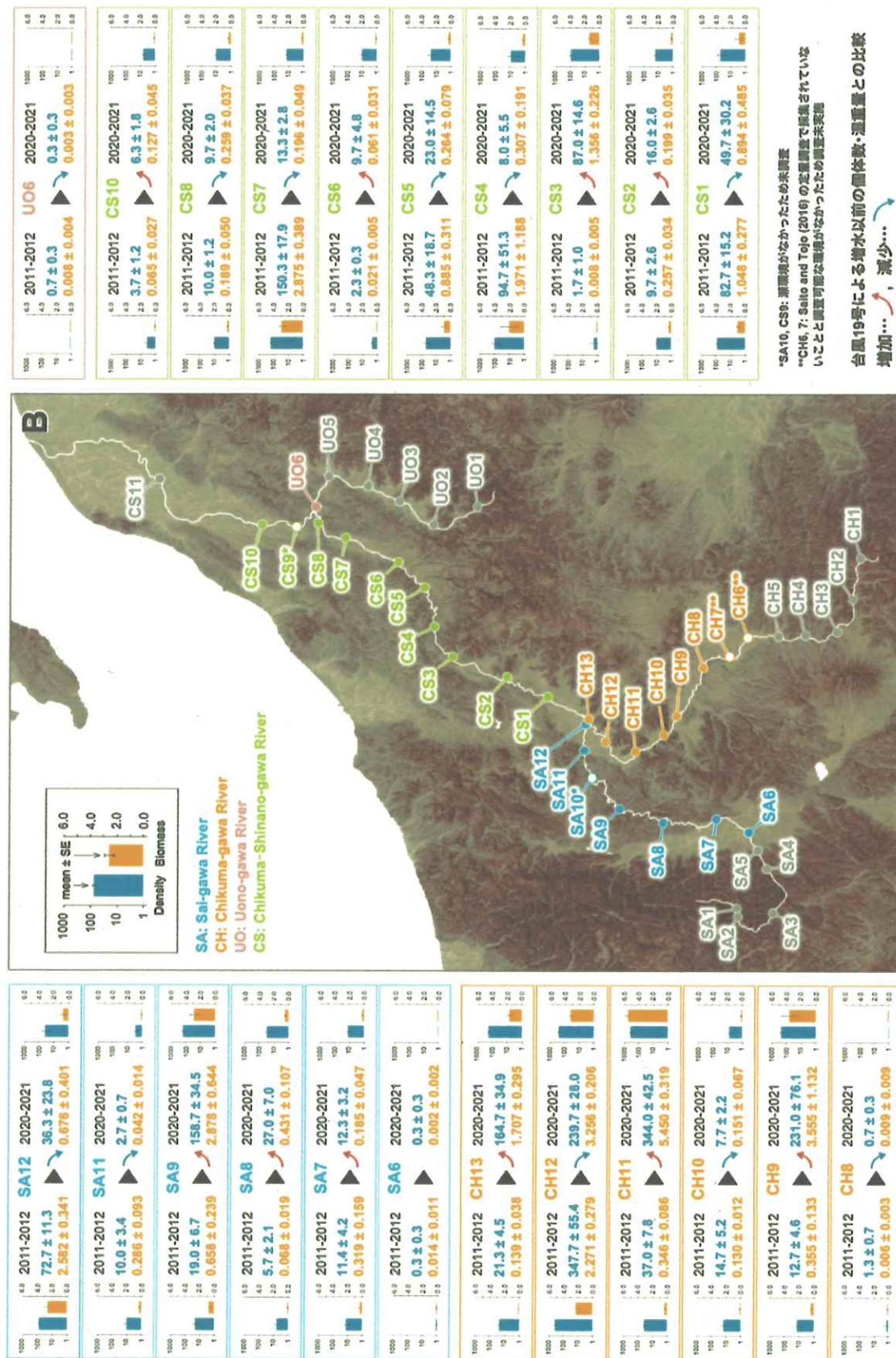


図13. 千曲川水系におけるチラカゲロウの集団構造解析：個体数密度と現存量（バイオマス）

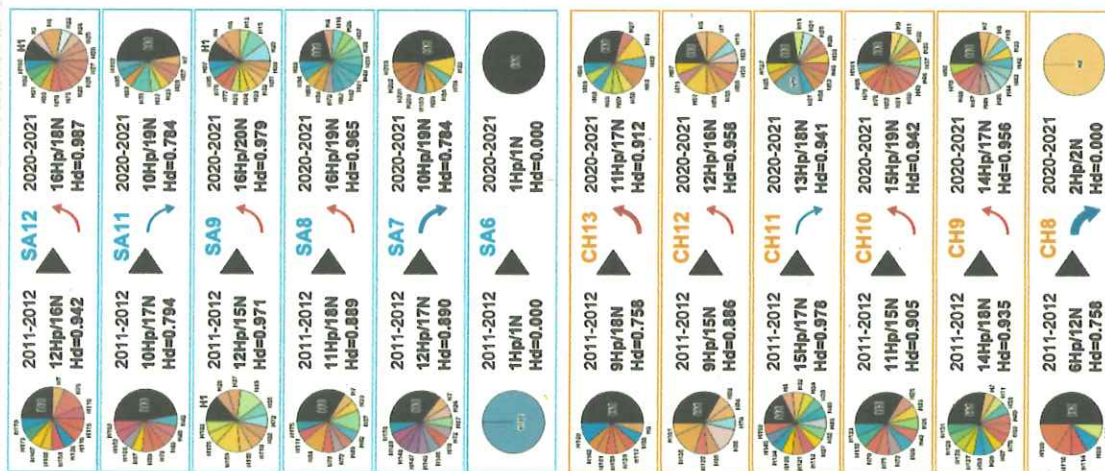


図14. 千曲川水系におけるチラカゲロウの遺伝構造解析: mtDNA COI領域ハプロタイプ構成

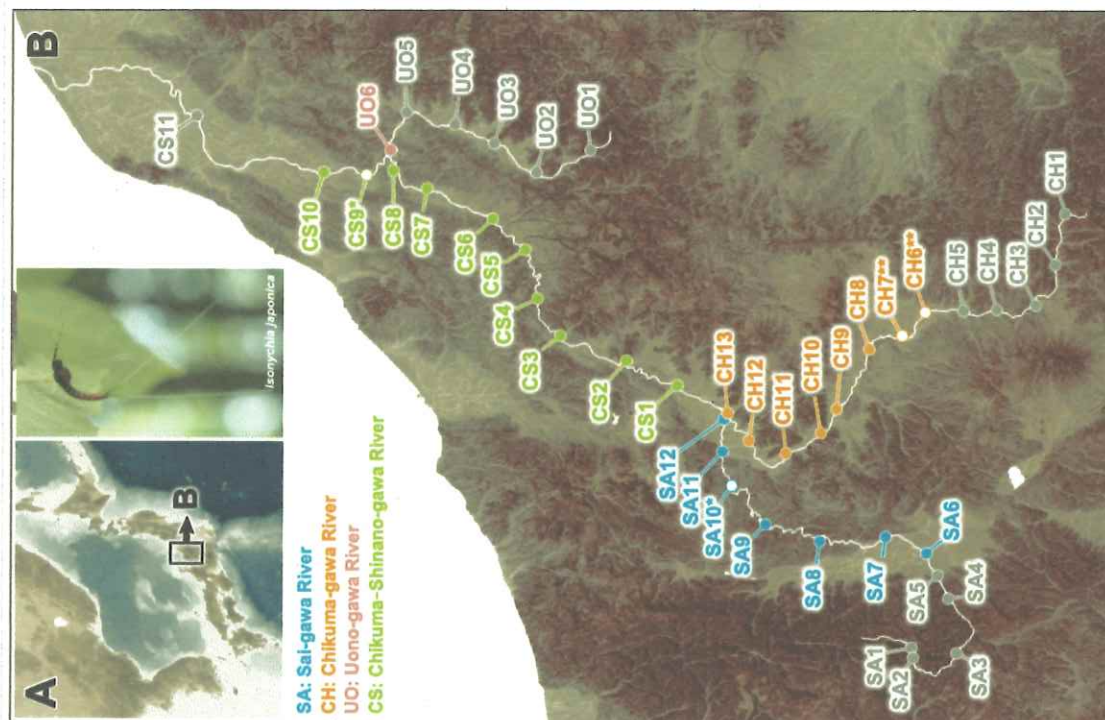


図14. 千曲川水系におけるチラカゲロウの遺伝構造解析: mtDNA COI領域ハプロタイプ構成

5. 考察

5.1 チラカゲロウの現存量（バイオマス）の変動

2019年10月中旬の台風19号による大規模洪水は千曲川水系内に甚大な洪水被害をもたらした。氾濫危険水位や計画高水位を超えるまでに水位が上昇し、千曲川中流域においては長い流程にわたって越水や堤防の決壊や欠損が生じた。当然ながら、これらの洪水による甚大な河川環境の攪乱は、千曲川に生息する水生昆虫種群にとっても大きな影響をもたらしたと考えられる。洪水被害が生じた季節的には、2019年の第2世代のチラカゲロウの成虫期間の終盤であることから、早めの羽化・繁殖を済ませたチラカゲロウにとっては、卵として胚発生ステージであったか、早いものでは孵化も終えて若齢幼虫として生活していたようなステージであったと想像される。10月後半に羽化・繁殖を行うような、やや遅れて成長していたチラカゲロウも、羽化直前の終齢幼虫として僅かには河道内に見られたと思われる。遊泳型のライフスタイルをもつチラカゲロウは、瀬ハビタット内の巨礫や大礫の下部（はまり石よりは浮石的状态にあるような巨礫・大礫環境が好適）に多く見られるが、台風19号のような大規模洪水による強い攪乱条件下においては、チラカゲロウの終齢幼虫も掃流されてしまった可能性が示唆される。既に孵化していた若齢幼虫にとっても極めて厳しい攪乱であったと考えられる。一方、孵化前の卵については、卵表層（卵殻 chorion 表層）には卵が砂礫等にしっかりと固着するための、吸盤状の付着装置（adhesive structures）が存在するため、幼虫ほど下流域へと掃流されずに済んだ可能性もあり得る。

元来、千曲川-信濃川本流において、チラカゲロウは長い流程に渡って生息していたことが判明しているので、中流域では甚大なスケールの洪水ではあったとしても、上流側の広い生息地からの供給（自然流下）されることも考えられる。加えて、チラカゲロウの場合には、支流や、さらにその支流などといった階層的ネットワークの中でも、しばしば広い流域において優占的な存在となってきた。すなわち、支流が避難地として機能した可能性も伺える。

図13のグラフからは、犀川との合流地点よりも上流部の千曲川では、最上流域の地点であるCH8地点では、洪水前後での現存量（バイオマス）にはほとんど影響が見られず、より下流域のCH9-13については個体数における減少は認められるものの、現存量ではいずれの地点においても上昇が確認された。犀川-梓川の支流域については、個体数や現存量が上昇した地点と降下した地点がそれぞれ半数程度であった。千曲川との合流地点に近い犀川の最下流部に相当する2地点（SA11-12）は、個体数・現存量ともに低下が認められた。このような傾向は、犀川・千曲川の合流地点よりも下流域（CS1）でも似通った傾向（個体数・現存量も低い）がみられた。より下流域となるCS2-10は洪水被害も甚大であったエリアでもあるが、基本的には密度や現存量が上昇した地点と下降した地点がちょうど同程度の割合であった。また、チラカゲロウの密度や現存量が低下した地点においては、本調査中にも進行していた河川改修工事の影響も寄与しているのかもしれない。もう一つの支流である魚野川については、チラカゲロウが採取されたのが信濃川への合流直上の地点であり、洪水前後での密度や現存量の差異は僅かであった。

すなわち、2019年の大規模洪水の影響は、2020年秋季-2021年春季までの約1年間でほとんど検出されないレベルとなっていることが明らかとなった。今回の調査は、2020年の春世代と2020年秋世代を経験した後の2021年春季に羽化予定であった個体の調査に相当する

が、想像していた以上に早期的な回復であると思われる。

5.2 チラカゲロウの遺伝構造の変動

大きな自然撓乱は、多くの生物の集団にとって大きなダメージとなり、一時的に集団サイズが縮小するようなことはよく知られ、元々が頑健な集団であるような場合には、時間の経過とともに集団サイズは回復するものと考えられる。しかしながら、このような場合においても一時的な集団サイズの低下は遺伝的多様性を低下させてしまう可能性も予想される。このような観点から、千曲川-信濃川水系内におけるチラカゲロウの遺伝的多様性の評価を実施した（図14）。21地点430個体のチラカゲロウからゲノムDNAを抽出・精製し、昆虫類ではDNAバーコーディングの対象となる遺伝子領域（ミトコンドリアDNA COI領域）の解析を実施した。実際には、DNAバーコーディング（658-bp）を包含する、より長い領域のDNA断片をPCRにより増幅することで解析した。

千曲川本流の上流部（犀川合流点よりも上流部）では、最上流部のCH8地点では河川改修の影響もありチラカゲロウ自体が採取困難で、洪水前からハプロタイプ多様度の低下が見られた。しかしながら、他の地点のハプロタイプ多様度はいずれも上昇していたか、ほぼ変わらない値であった。CH8の地点は洪水前の調査においても密度・現存量が低かった地点であり、この辺りが千曲川におけるチラカゲロウ分布の上流側の限界エリアであろうと考えられる。犀川-梓川支流でも、いずれも地点においても高いハプロタイプ多様性が示され、洪水前とほぼ同程度かより高く評価された。また、犀川合流点よりも下流川の千曲川-信濃川流域においてもハプロタイプ多様度は全体的に高く、洪水前と同程度であるか、より高く評価された。魚野川では洪水前後ともに1サンプルだけが解析できただけであった。

以上の結果から、2019年の台風19号による大規模撓乱が、チラカゲロウの遺伝構造に影響を与えるようなものではなかったと考えられる。

5.2 大規模洪水前後でのチラカゲロウの集団構造と遺伝構造の比較検討の総括

2019年10月中旬の台風19号による大規模洪水は、千曲川の河川生態に大きな撓乱をもたらしたものと考えられる。このような観点から、本研究では大規模撓乱前後の水生昆虫の集団動態や遺伝構造の動態を精査することを目的とした。瀬ハビタットに生息し、遊泳型の種であるチラカゲロウを第一の対象と位置づけ、洪水により掃流されやすく、洪水撓乱により大きなダメージを受けやすい種であると予測しての取り組みであった。

しかしながら、実際の調査研究の結果は予想に反するものであり、定量サンプリングによる個体数密度や現存量（バイオマス）、そして遺伝的多様性のいずれにおいても洪水前後での顕著な違いは認められなかった。2019年秋の洪水から2020年秋の調査開始まで、丸々1年間の時間が経過しており、この間にチラカゲロウでは2つの世代が交代していると考えられ、洪水によるダメージを受けながらも1年間（2世代）の時間経過により回復できたのかもしれない。観測史上最大規模の洪水であったため、集団スケールでも流域スケールでもダメージの小ささに驚きもあるが、氾濫危険水位を超えるようなレベルの大規模洪水は過去70年間で6回記録されている。すなわち、数年から長くても20年程度の時間スケールでは度々繰り返されてきたような撓乱とも言える。おそらく、こういった自然の撓乱現象を、さらに長期的な地史スケールで経験してきたはずであり、当然の結果でもあるのかもしれ

ない。

また、既に先行研究でも議論していたことではあるが、千曲川-信濃川水系におけるチラカゲロウの集団構造は、本流では約300 kmにも及ぶ長大な流路に沿って生息域が広がり（図13-14）、途中の河川狭窄部やダム湖など、瀬ハビタットが存在しないような流域では生息できないものの、洪水時の流下や成虫の遡上飛翔により、長期的スケールでは、水系内の大規模スケールでの移動・分散、そして遺伝子流動が生じていると考えられる（Saito and Tojo, 2016b）。このような水系全体的なメタ集団構造の健全性が、大規模洪水においても集団構造や遺伝構造を頑健なままに維持できている要因ではないかと考えられる。

一方で、同時にサンプリングを実施したヒゲナガカワトビケラ *Stenopsyche marmorata* に関しては、集団構造の精査や遺伝子解析は現在解析中ではあるものの、2019年10月の台風19号によるダメージがチラカゲロウよりはやや強く検出されそうである。ヒゲナガカワトビケラも千曲川中流域を代表する優占的種であり、密度や現存量も大きな生態的重要種である。おそらく、巨礫や大礫を核としてその周辺の礫の間に巣を張って流下有機物を捕捉・採餌するような造網型の生活種であることから、河床環境が安定したような環境下では極めて強く優占するが、大きな攪乱からの回復の面ではチラカゲロウよりも遅れる傾向にあるものと考えている。また、2019年の大規模洪水では河床の巨礫・大礫も相当に流され・転倒したのと考えられ、洪水後には表面が水流で洗われて付着藻類などが一掃された巨礫・大礫が多く観察された。結果として浮石率が高まり、浮石の下部（河床との空間）を棲み場所として利用するチラカゲロウにとっては、より好適な環境が新たに創生された可能性も示唆される。

加えて、この大規模洪水では、千曲川中流域に定着・増殖していた外来種のコクチバス *Micropterus dolomieu* が大きなダメージを受けたとされる（河川生態学術研究会・千曲川グループ・北野聡氏私信）。小型のコクチバスは、遊泳型の水生昆虫を餌として選好していることも、コクチバスの胃内容物調査から明らかにされており（同・北野氏私信）、チラカゲロウにとっては洪水による攪乱がプラスに機能した可能性も考えられる。

近年の地球スケールでの気候変動により、地域集中的な降雨も多くなりつつある。今後も、従来の想定を超えるような降雨や出水の頻度が高まるものと考えられることから、2019年の台風19号洪水前後での水生昆虫の影響評価を実施できたことは重要な成果であると考えている。今後の河川管理における利活用の観点から、千曲川中流域で優占的な代表的水生昆虫を対象に、その集団構造（バイオマス）や遺伝構造から、千曲川-信濃川水系内の重要流域（ホットスポット）を可視化することも本研究の目的の一つとしていた。とくに、遺伝子解析の結果から、移動分散における「供給源（Source）」となるような流域や「移動・分散先（Sink）」の評価を、大きな攪乱によるダメージを受けたであろう洪水前後の比較から浮き彫りにする計画であったが、結局は「どの流域が重要（ホットスポット）であるのか？」ということ以前に、千曲川-信濃川水系内のチラカゲロウにおいては、どの流域でも遺伝的多様性が高く維持されている重要地域として評価された。今後は、ヒゲナガカワトビケラやマダラカゲロウ類などの知見を蓄積しながら、総合的に検討していくことが重要であると考えられる。

6. 謝辞

本調査研究に取り組むに際し、河川財団・河川基金には全面的にご支援をいただいた。また、千曲川河川事務所や河川生態学術研究会・千曲川グループの皆さんには、日頃から調査研究に関する議論をいただいた。現地調査には、以下に列記する信州大学・理学系・東城研究室の博士研究院や大学院生・学部生にご協力をいただいた。博士研究員の鈴木智也氏、大学院生の谷野宏樹氏、岡本聖矢氏、上木岳氏、井上恵輔氏、富澤亮太氏、井上岳氏、池田真来氏、田頭春乃氏、深草彩子氏、吉田匠氏。この場を借りて感謝申し上げます。

7. 引用文献

- Crosa G, Buffagni A (2002) Spatial and temporal niche overlap of two mayfly species (Ephemeroptera): the role of substratum roughness and body size. *Hydrobiologia* **474**: 107–115.
- Hodkinson ID (2005) Terrestrial insects along elevation gradients: Species and community responses to altitude. *Biol Rev* **80**: 489–513.
- Koizumi I, Kanazawa Y, Tanaka Y (2013) The fishermen were right: Experimental evidence for tributary refuge hypothesis during floods. *Zool Sci* **30**: 375–379.
- McCain CM, Grytnes JA (2010) Elevational gradients in species richness. In: *Encyclopedia of Life Science*. John Wiley, New York.
- Okamoto S, Tojo K (2021) Distribution patterns and niche segregation of three closely related Japanese ephemerid mayflies: a re-examination of each species' habitat from “megadata” held in the “National Census on River Environments”. *Limnology* (in press).
- Prendini L, Weygoldt P, Wheeler WC (2005) Systematics of the *Damon variegatus* group of African whip spiders (Chelicerata: Amblypygi): evidence from behaviour, morphology and DNA. *Organisms Diversity and Evolution* **5**: 203–236.
- Rozas J, Sánchez-DelBarrio JC, Messeguer X, Rozas R (2003) DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics* **19**: 2496–2497.
- Saito R, Tojo K (2016a) Complex geographic- and habitat-based niche partitioning of an East Asian habitat generalist mayfly *Isonychia japonica* (Ephemeroptera: Isonychiidae), with reference to differences in genetic structure. *Freshw Sci* **35**: 712–723.
- Saito R, Tojo K (2016b) Comparing spatial patterns of population density, biomass, and genetic diversity patterns of the habitat generalist mayfly *Isonychia japonica* Ulmer (Ephemeroptera: Isonychiidae) in the Chikuma–Shinano River basin. *Freshw Sci* **35**: 724–737.
- Simon C, Frati F, Beckenbach A, Crespi B, Liu BH, Flook P (1994) Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America* **87**: 651–701.
- Sueyoshi M, Tojo K, Ishiyama N, Nakamura F (2017) Response of aquatic insects along gradients of agricultural development and flood magnitude in northern Japanese streams. *Aquat Sci*

79: 985–994.

- Sundqvist MK, Sanders NJ, Wardle DA (2013) Responses to elevational gradients: processes, mechanisms, and insights for global change. *Annu Rev Ecol Evol Syst* **44**: 261–280.
- Suzuki T, Suzuki N, Tojo K (2019) Parallel evolution of an alpine type ecomorph in a scorpionfly: independent adaptation to high-altitude environments in multiple mountain locations. *Mol Ecol* **28**: 3225–3240.
- Takenaka M, Tojo K (2019) Ancient origin of a dipteromimid mayfly family endemic to the Japanese Islands and its genetic differentiation across tectonic faults. *Biol J Linn Soc* **126**: 555–573.
- Takenaka M, Tokiwa T, Tojo K (2019) Concordance between molecular biogeography of *Dipteromimus tipuliformis* and geological history in the local fine scale (Ephemeroptera, Dipteromimidae). *Mol Phylogenet Evol* **139**: 106547.
- Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucl Acids Res* **22**: 4673–4680.
- Tojo K (2010) The current distribution of aquatic insects inhabiting river systems, with respect to their population and genetic structure. In: Harris EL, Davies NE (eds) *Insect habitats: characteristics, diversity and management*. Nova Science Inc, New York, pp 157–161.
- Tojo K, Sekiné K, Takenaka M, Isaka Y, Komaki S, Suzuki T, Scho- ville SD (2017) Species diversity of insects in Japan: their origins and diversification processes. *Entomol Sci* **20**: 357–381.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Gushing CE (1980) The river continuum concept. *Can J Fish Aquat Sci* **37**: 130–137.
- Yano K, Takenaka M, Tojo K (2019) Genealogical position of Japanese populations of the globally distributed mayfly *Cloeon dipterum* and related species (Ephemeroptera, Baetidae): a molecular phylogeographic analysis. *Zool Sci* **36**: 479–489.