



陸の水

==== No.58 =====

日本陸水学会東海支部会

ニュースレター（2013年6月10日）

発行：日本陸水学会東海支部会

連絡先：〒501-6021 岐阜県各務原市

川島笠田町官有地無番地

（独）土木研究所 自然共生研究センター

森 照貴

Tel: 0586-89-6036、Fax: 0586-89-6039

E-mail: moriterutaka@yahoo.co.jp

日本陸水学会東海支部会第15回研究発表会を振り返って

（独）土木研究所・自然共生研究センター 森照貴

2013年2月9-10日の2日間、愛知県西尾市一色町の佐久島にある民宿「さざなみ」において、日本陸水学会東海支部会第15回研究発表会が開催されました（写真1）。参加者は延べ50名に上り、計25件の研究発表が行われました。今年度の研究発表会では、特別講演を開催しませんでした。例年よりも多くの発表が行われ、盛り上がった発表会となりました。

研究発表の半数以上が学生によるものでしたが、緊張した面持ちで懸命に発表する人もいれば、慣れた様子で発表する人もいたり、その姿は様々でした（写真2,3）。名古屋大学で先日開催された陸水学会では、湖沼を研究対象とした発表が多く感じられましたが、今回の東海支部会の発表は湖沼だけでなく、河川や湿地、ビオトープと幅広く、対象とする題材も水文学から水理学、生態学に教育学と非常に多岐にわたるもので、陸水学とは裾野の広い総合科学であることを、あらためて実感しました。

大きな学会ですと、自分の関心がある発表だけを聞きに行ってしまうがちですが、ひとつの部屋で全員が同じ発表を聞く形式のため、普段はあまり馴染みのない内容についても聞くことができ、多くの新しいことを学べたと感じました。

2日間に渡る発表では、終始、活発な意見交換が行われたわけですが、質問も数多く、質疑応答の時間内に収まらなかったことも多くありました。改めて、東海支部会の活発さを感じることができました。



写真1. 民宿「さざなみ」



写真2. 石田典子支部会長による開会のあいさつ



写真3. 発表会の様子

佐久島と言えば、「タコ」と「フグ」ということで、初日の夕飯では、フライや鍋の他に、てっさ（フグ刺し）やタコのボイルも登場し、「おお〜！」という参加者の感嘆の声とともに、あっという間にお腹の中に入りました。夕食後の懇親会は、夜遅くまで（am 2:00 ごろ？）まで続き、社会人、学生さん関係なく、楽しい交流の時間となりました（写真 4）。今回の発表会は、「島」ということで日帰りされる方も少なく、参加者の皆さんも佐久島の雰囲気同様に落ち着いた時間を過ごされたのではないのでしょうか。

東海支部会が活発なのは、多くの学生さんが参加し、発表会を盛り上げてくれるのと同時に、ボランティアとして数人の方が企画・運営に尽力して下さっているためだと思います。特に、今回の会場選びなどをしていただいた上野先生には、感謝しております。

みなさんの充実した笑顔からも伺えるかと思いますが（写真 5）、とても楽しい発表会でした。



写真 4. 懇親会の様子



写真 5. 集合写真（支部会会場「さざなみ」の前にて）

佐久島見学会（2013年2月10日 研究発表会後開催）

（独）土木研究所・自然共生研究センター 森照貴

日本陸水学会東海支部会第15回研究発表会の会場となった民宿「さざなみ」のご主人に案内して頂き、佐久島のきれいな海岸沿いを歩きつつ、「佐久島の良さ」そして「取り組み」に関するお話を伺うことができました（写真6）。佐久島はアートの島として有名ですが（写真7）、アートだけでなく、島民の方々が島の自然を大切にし、それを目当てに多くの観光客が訪れるそうです。



写真6. アマモ場について説明して下さる
民宿「さざなみ」のご主人

「佐久島の海をもっと豊かにしたい」という思いを持った島の中学生在が、アマモ場を再生する活動を始めたそうです。「海をもっと豊かにしたい」、その中学生は漁師になって魚をたくさん取りたいというのが動機だったそうです。ご存知の方も多いと思いますが、アマモが群生するアマモ場（藻場）は、たくさん稚魚やアサリなどを育む環境と言われています。この活動が始まったのが平成13年、その後、島の漁師やほかの子供たちなど島民全体を巻き込む活動となったそうです。そして、今やボランティアも募集しつつ、活動が続けられています（昨年度の参加人数 180人！）。

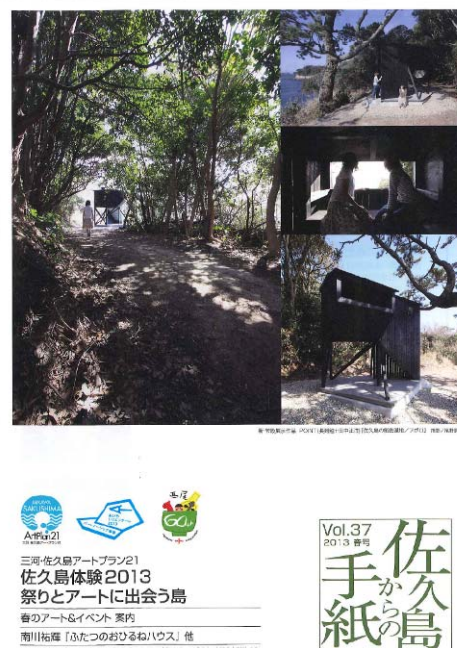


写真7. 佐久島に関する情報を定期的に紹介する「佐久島からの手紙」

もうひとつ、「さざなみ」のご主人が説明して下さったのが、育んだ海の幸を大切に取っているということでした。佐久島では潮干狩りに時間制限を設けて、さらに大潮の時だけに限定するそうです。こうすることで、乱獲ともなりかねない過剰な採集を防ぐことができます。こうして適正な資源管理のもと、環境の良い所で育った佐久島産のアサリは味も良く、人気だそうです。

環境を豊かにし、育まれた自然と上手く付き合う。簡単なようで、難しい取り組みが佐久島では実現されていました。佐久島を有名にしたアート、訪れた人にもう一度来たいなという思いを起こさせる豊かな自然、佐久島で実施されている地道な取り組みが評判を呼び(写真 8)、今となっては年間一万人ずつ、観光客が増加しているそうです。これは、あの大型テーマパークや温泉を有する長島に次ぐ成績だそうです。そして、**COP10**のエクスカージョンでも富士山、京都に並んで、佐久島は特に人気があったそうです。

佐久島を訪れる観光客には、リピーターが多く、何度来ても楽しめる島のようにです。確かに、もう一度来たいなという思いを私も持ちました。きっと、佐久島がもつ空気感に魅了されたのかもしれませんが。人気が出過ぎて、船が混雑して、なかなか渡れないのは辛い所ですが（GW などは一色漁港で数時間待ちになることもあるそうです）、見学会に参加された方々も、きっと佐久島を再訪するのではないのでしょうか。



写真 8. 佐久島の海岸（上）、
街並み（中）、アート（下）

第 22 回 東海陸水談話会のご案内

下記の日程で東海陸水談話会を開催いたします。非会員の方の参加も歓迎いたしますので、お誘い合わせの上奮ってご参加ください。なお、事前申し込み、参加費は必要ありません。

講演タイトル：「原発事故の生物影響調査：チェルノブイリとフクシマの比較」

Tim ムソー教授（サウスカロライナ大学）

※講演には通訳がつきます

- ・日時：平成 25 年 7 月 27 日（土） 13：30～16：00
（講演の終了時刻について、変更する場合があります）

- ・場所：中部大学名古屋キャンパス

- ・住所：〒460-0012 名古屋市中区千代田 5-14-22

「JR 中央本線「鶴舞」駅名大病院口（北口）下車すぐ」もしくは

「地下鉄「鶴舞」駅下車北へ約 100m」

HP：<http://www.chubu.ac.jp/organization/facilities/nagoya/>

ティモシー・ムソー (Timothy Mousseau) 教授は、1991 年、アメリカ合衆国サウスカロライナ大学 (University of South Carolina) の教職に就き、現在は教養学部生物学科 (College of Arts and Sciences, Department of Biology) の教授。研究テーマは放射性物質の周辺地域の生物群集に対する影響などについての研究とのことです。ムソー (Timothy Mousseau) 教授は、東京・大阪等においてチェルノブイリ原発事故と福島原発事故について生物への影響を比較調査・研究した知見を講演することを目的に、7 月に来日されます。このようなテーマは、陸水学の中心的課題である流域、集水域における影響にも関係するという観点から、今回談話会として講演を企画いたします。皆様 是非ご参加くださいますようお願い申し上げます。

※ 談話会に関するお問い合わせは陸水学会東海支部会の事務局の森 (mori55@pwri.go.jp) までご連絡ください。

「陸の水」論文集 2013 年の発行と「陸の水」論文集 2014 年の予告

2011 年より、原則として年 1 回の定期刊行となった「陸の水」論文集ですが、2013 年の編集がほぼ終了し、間もなく出版される予定です。支部会員の皆様には無料で配布されます。今回は論文 4 本、資料 4 本、意見 2 本が掲載されます（2013 年 2 月 14 日現在の状況です。今後、追加があります。）。会員以外には、2,000 円/冊で販売いたします。この価格は、年会費と同額なので、論文集に興味を持たれた方が身近におられましたら入会をお勧め下さい。

論文集 2014 年は、引き続き、野崎が編集委員長を務めさせて頂くことが総会で承認されました。石田典子支部会長より委嘱された時点から編集を開始いたします。次々号の「陸の水」（次号は論文集 2013 年になります）にて締切期日等を連絡いたします。投稿規程・執筆要領は「陸の水」論文集 2013 年の巻末に掲載されます。編集体制は以下の通りです。

石田典子（名古屋女子大学文学部）内田臣一（愛知工業大学）宗宮弘明（中部大学応用生物学部）田代喬（名古屋大学工学研究科）谷口智雅（三重大学人文学部）谷口義則（名城大学理工学部）寺井久慈（名古屋大学博物館）戸田三津夫（静岡大学工学部）松本嘉孝（豊橋技術科学大学）村上哲生（名古屋女子大学家政学部）村瀬潤（名古屋大学生命農学研究科）森照貴（自然共生研究センター）八木明彦（愛知工業大学）山本敏哉（豊田市矢作川研究所）萱場祐一（土木研究所）野崎健太郎（椙山女学園大学教育学部、編集委員長）

なお、投稿規定に従い、「陸の水」論文集 2012 年に掲載された論文の PDF ファイルを順次、著者に配布いたします。合わせて支部会 web site にて公開する予定です。紙媒体の「陸の水」論文集の発行部数はわずか 100 部程度です。ぜひインターネット上で論文内容を広めていただきたいと思います。

会員の皆様の投稿をお待ちしております。

野崎健太郎（編集委員長，椙山女学園大学教育学部）

椙山女学園大学教育学部

〒464-8662 名古屋市千種区

星が丘元町 17-3

E-mail : ken@sugiyama-u.ac.jp

2012 年度日本陸水学会東海支部会の活動報告

第 16 回となる総会が、2 月 9 日研究発表会 1 日目の夕刻に開催されました。
担当者から事業・会計等について説明があり、審議・承認されました。

・事業実施報告

昨年度の第 15 回総会において承認された事業内容（「当初計画」）と今年度の事業実施状況を次の表にて報告いたします。

活動項目	当初計画	実施状況
ニュースレター発行	年間 4 号	4 月（No.53）、6 月（No.55）、12 月（No.56）、1 月（No.57）に発行。電子版でも発行。 ※ No.54 は論文集
論文集発行	年間 1 号	陸の水論文集 2012（陸の水 No.54 に該当）を 4 月に発行
サマースクール	陸水学会名古屋大会エクスカーション 3 コースにて代替	9/15（土）陸水学会名古屋大会エクスカーション 3 コース (1) <u>内田“カワゲラ”臣一（愛知工業大学）と行く矢作川水利用の旅</u> (2) <u>富田“湧水と湿地”啓介（名古屋大学）と行く東海丘陵湧水湿地の旅</u> (3) <u>村上“河口堰”哲生（名古屋女子大学）と行く長良川河口堰開門の旅</u> 陸の水 56 号に報告記事掲載。
談話会	春の回は陸水学会講演会（名古屋大学博物館）として開催。 秋 1 回実施。	春：第 20 回談話会（学会と連携開催） ① 9/17（月・祝） 13：00～15：00 「西條八束と日本陸水学の流れ」 寺井久慈 氏（名古屋大学博物館研究協力者） 「水面下の現象に魅せられた西條先生の横顔」 中本信忠 氏（信州大学名誉教授） ② 10/6（土） 14：00～15：30 「西條八束さんの陸水学と私」 川那部浩哉 氏 （京都大学名誉教授、前滋賀県琵琶湖博物館館長） ③ 10/20（土） 14：00～15：30 「西條八束さんとお父上の西條八十さん」 諏訪兼位 氏 （名古屋大学名誉教授、前日本福祉大学学長）

		秋：第 21 回談話会 12/9（金） 15：00～16：00 「世界のメダカ館の紹介」と「側溝張の水路にメダカが群れる街」 水野展敏 氏 （名古屋市東山動物園・世界のメダカ館）
見学会	冬に実施	2013 年 2 月 10 日に実地。佐久島アマモ場見学
助成金	総額 5 万円で 1 件以上採択	応募なし。
学会公式 HP		http://island.geocities.jp/limno_tokai/index.html に開設。活動状況・予定など随時更新中。
総会・研究発表会	2 月に実施	2012 年 2 月 9, 10 日に実施（愛知県佐久島）。
教科書販売： 身近な水の環境科学		・ 1 冊定価 2,600 円(税別) のところ、2,300 円 （著者割引相当）で販売。 ・ 陸水学会要旨集、東海の淡水魚シール販売

・ 予算決算書

本年度の収支の状況を以下の通り、ご報告いたします。

【収入】

費目	予算	決算	備考
前年度繰り越し金	599,659	599,659	
会費収入	201,000	142,000	一般 67、学生 4、団体 1
	183,000	110,000	過年度分会費収入（2009-2011 年度分）
雑収入	150,000	339,266	論文集別刷代 191,700、教科書印税 93,600、教科書 7 冊、総会残金
寄付金	0	1,400	
利息	0	8	
総計	1,133,659	1,192,333	

【支出】

費目	予算	決算	備考
郵送料	40,000	12,810	陸の水論文集
ニュースレター 発行費	40,000	1,248	封筒、切手代など
要旨印刷費	48,000	40,592	第 15 回研究発表会要旨集印刷代（130 部）
事業費	150,000	0	談話会の講師謝礼など
論文集発行費	268,000	306,558	陸の水第二論文集発行、陸の水第二論文集 別刷代

雑費	10,000	940	振り込み手数料
予備費	577,659	0	
総計	1,133,659	362,158	次年度繰越金 830,175

・次年度事業計画

2012年度は、例年に準じた支部会活動に加えて、日本陸水学会名古屋大会への積極的な参加を予定しております。詳細は、幹事会で議論して決定した後、随時会員に報告します。予算については以下の通りです。

【収入】

費目	予算	備考
前年度繰り越し金	830,175	
当年度会費収入	214,000	会員 112 名 (特別会員 1、一般会員 100、家族 3、学生 7、団体 1)
過年度分会費収入	115,000	前年度(2012年 66,000 円)、前々度(2011年 49,000 円)の会費徴収
雑収入	150,000	論文集販売(50,000 円)、別刷り代(100,000 円)
寄付金	0	
利息	0	
総計	1,309,175	

【支出】

費目	予算	備考
郵送料	15,000	陸の水 4 回、総会案内等
ニュースレター発行費	3,000	陸の水 4 回、総会案内等印刷代
要旨印刷費	48,000	第 14 回研究発表会要旨集印刷代
事業費	150,000	総会等補助、研究助成、談話会等の講師謝礼
論文集発行費	330,000	論文集印刷代
雑費	10,000	振込み手数料など
予備費	753,175	
総計	1,309,175	

- ・次年度役員体制（任期 2 年間）

2013 年度は、新たに 1 名の幹事が就任します（*：新役員）。

会長： 石田典子（名古屋女子大学）

幹事： 石川雅量（たんさいぼうの会）・広報（HP 管理）

幹事： 上野薫（中部大学）

幹事： 内田朝子（矢作川研究所）・会計

幹事： *小野田幸生（土木研究所自然共生研究センター）・ニュースレター編集

幹事： 戸田三津夫（静岡大学）・庶務

幹事： 水野展敏（東山動物園）

会計監査：岡田直己（中部大学）

（※ 幹事は五十音順）

退任幹事のご挨拶

3 月限りで任期をむかえた幹事による挨拶を掲載させていただきます。

（独）土木研究所 自然共生研究センター 森 照貴

私が本支部会に入ったのは、自然共生研究センターで研究員をされていた佐川志朗さんに誘われて、談話会でお話しさせて頂いたのがきっかけでした。その縁もあり、佐川さんの後を引き継ぐ形で、幹事までやらせていただきました。佐川さんが担当されていたニュースレターをそのまま引き継ぐことになったのですが、その時、当時の宗宮会長からの提案もあって、「陸水での群集生態学」を連載させて頂きました。最初は、連載なんて大変そうなものが自分にできるのかという思いもありましたが、なんとか今号をもって最終回を迎えることができました。私の編集が遅く、たびたびニュースレターの発行が遅くなってしまったことを、この場を借りてお詫び申し上げます。今後は、支部会に携わる一人の会員として、何らかの形でお役に立てればと思っています。会員の皆様、今後どうぞよろしくお願いいたします。

会費納入のお願い

現在、徴収方法は下記ゆうちょ銀行への振込、もしくは談話会や研究発表会などでの直接のお支払いも受け付けております。ゆうちょ口座から通帳かカードで ATM 振込だと手数料無料となります！会費納入状況が不明な場合は事務局までご照会ください。2 年度分の会費が未納の方は、規約に従い、翌年度には自動的に退会となりますのでご承知おきください。その際も、未納会費 2 年分のお支払いをお願いしております。

振込先が変わりましたので、ご注意ください！

年会費：一般 2,000 円、学生（大学生以上）1,000 円、高校生以下は無料、
団体 4,000 円、家族 3,000 円

＜ゆうちょ銀行からお振込みの場合＞

記号：12120-2 番号：73385891

名前：日本陸水学会東海支部会

＜他の金融機関からお振込みの場合＞

銀行名：ゆうちょ銀行

店名：二一八（読み ニイチハチ） 店番：2 1 8

預金種目：普通預金 口座番号：7338589

カナ氏名（受取人名）：ニホンリクスイガツカイトウカイシブカイ

（カナ氏名は、システム上小文字を大文字にする等、一部変換して表示してあります。）

サマースクールについて（速報）

今年のサマースクールは、福井県敦賀市にある中池見湿地を予定しています。ラムサール条約にも登録されており、様々な生物が観察されています。さらに、地形レッドデータブックにも記載されているように、地形面からも珍しい場所です。8 月下旬に開催を予定していますが、詳細については、7 月の陸の水（No59）でご案内する予定ですので、もうしばらくお待ちください！

陸水での群集生態学 (8)

— 中程度攪乱仮説 (2) —

(独) 土木研究所・自然共生研究センター

森照貴

今回で8回目を迎える「陸水での群集生態学」は、最終回となります。幹事としての任期の間に、支部会の皆様に何か有用な情報を提供できないものかと始めた企画でしたが、色々な方に目を通して頂いているようで、私としても嬉しいと思います。最終回となる今回は、自分が学生時代から興味を持って取り組んできた「攪乱と生物多様性」との関係性について、ご紹介したいと思います。

「攪乱とは何か？」については、前号で説明させて頂きました。では、攪乱は生物多様性にどのような影響を及ぼすのでしょうか？攪乱と生物多様性の関係について扱った研究の最も有名なものとして、“中程度攪乱仮説”が挙げられます。中程度攪乱仮説は、1978年に Joseph H. Connell によって発表された内容ですが (Connell 1978)、今となっては発表されてから30年以上もの月日が経過しています。この間、生態学は大きく発展したわけですが、今でも“中程度攪乱仮説”は、教科書で紹介されている内容です。しかし、“中程度攪乱仮説”に関して、Connell (1978) の研究が紹介されていても、それ以上のことがあまり詳しく書かれていません。生態学の発展から、“中程度攪乱仮説”は取り残されてしまったのでしょうか？答えは、もちろん「No」です。理論と実証の両面から、研究は進み、少しずつ深い理解へと至る途中にあります。今回、少しボリュームが多いですが、これまでにわかっていること、わかっていないこと、そして、将来に向けての宿題について、私が取り組んできた内容を交えつつ、攪乱—生物多様性の関係性についてご紹介したいと思います。

【中程度攪乱仮説とは？】

Connell (1978)によって名づけられた中程度攪乱仮説もしくは中規模攪乱仮説 (Intermediate disturbance hypothesis) とは、ある範囲内に含まれる生物群集(つまり、局所群集)の多様性と攪乱との関係性を図示したとき、中程度の攪乱レベルで多様性が最大となる現象を指す(図1)。Connell (1978)の論文では、多様性と種数は多くの場合に相関があるとの理由から、多様性≒種数として扱われている。そして、この関係性が成り立つと想定した生物群集は、基本的に樹木やサンゴ礁のような定着性のものであり、空間(場

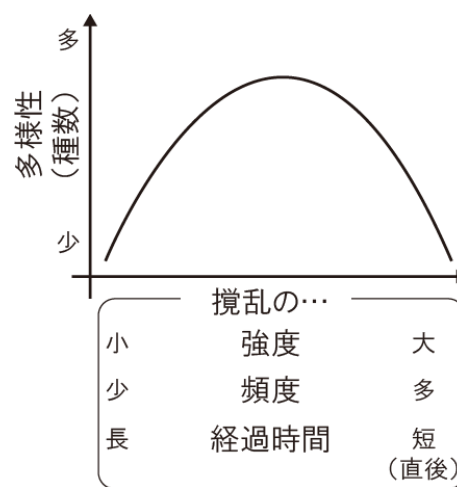


図1 中程度攪乱仮説で示される一般的なパターン

所)を巡っての競争がある生物種群である。変な表現であるが、樹木が重なって生育することができないように、限られた範囲内には、限られた本数の樹木しか生育できない (Hubbell 2001)。そのため、動物が採食することで餌という有限な資源が減少していくように、定着性の生物にとって空間とは有限な資源であり、他個体が占有することで減少するものである。このような定着性の生物群集に対して、攪乱というものは空きスペースを作り出すことになる。たとえば、「台風などの強風によって樹木が倒れる」もしくは「高波によってサンゴ礁が破壊される」といった現象は、攪乱によって空きスペースが作り出されたことを意味し、空いたス

ペースに新しい個体に移入・定着できるわけである (図 2)。図 2 に示した例では、緑丸の種 C が攪乱によって消失し、空いたスペースに白丸の種 A が移入・定着している。一方、攪乱によって空きスペースが作られる以外にも、競争排除によって新しい個体に移入・定着できる場合がある (図 2)。競争劣位種 (劣位個体) が競争優位種 (優位個体) にスペースを奪われることでも、ある場所に生息していた種 (個体) が他の種 (個体) に置き換わることがある。図 2 に示した例では、白丸の種 A が競争劣位種に該当し、赤丸の種 D が競争優位種に該当する。このように、群集の変化は攪乱か競争のどちらかによってもたらされると Connell (1978) は整理し、攪乱と多様性との関係性について説明しようとしたわけである。

それでは、話を戻して、なぜ中程度の攪乱で多様性が最大となるのか? について、攪乱と競争をキーワードに Connell (1978) が考えたことを説明する (図 3)。Connell (1978) は、「強い攪乱もしくは頻繁に生じる攪乱によって大きく空いたスペースは、移入・定着能力に優れた種によって大部分が占められるだろう。一方、弱い攪乱もしくは稀にしか生じない攪乱ではスペースがあまり空くことはなく、競争排除によって競争劣位種から競争優位種に置き換わりが生じるだろう。そして、中程度の強さの攪乱もしくは時折生じる攪乱では、適度に空いたスペースに移入・定着能力に優れた種が定着し、他のスペースに競争能力に優れた種が定着するだろう」と考えたのである。そして、移入・定着能力に優れ、競争能力も優れた種というものは存在せず、この二つの能力がトレードオフ関係 (片方が優れていれば、もう片方は劣る) にあると仮定することで (図 3 左)、中程度の攪乱では移入・定着能力に優れた種と競争に優れた種の両者が共存し、種数が最も多くなると説明したのである (図 3 右)。Connell (1978) は、サンゴ礁群集のデータを示し、波の当たり方を攪乱軸として図示し、中程度の攪乱で種数が最大となることを実際に示すことで、自身が提示した中程度攪乱仮説の妥当性について主張している。

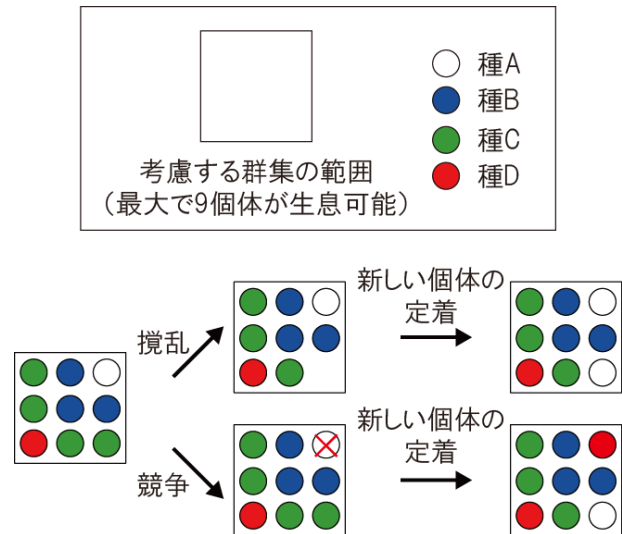


図 2 中程度攪乱仮説で想定される
群集が変化する 2 つのパターン

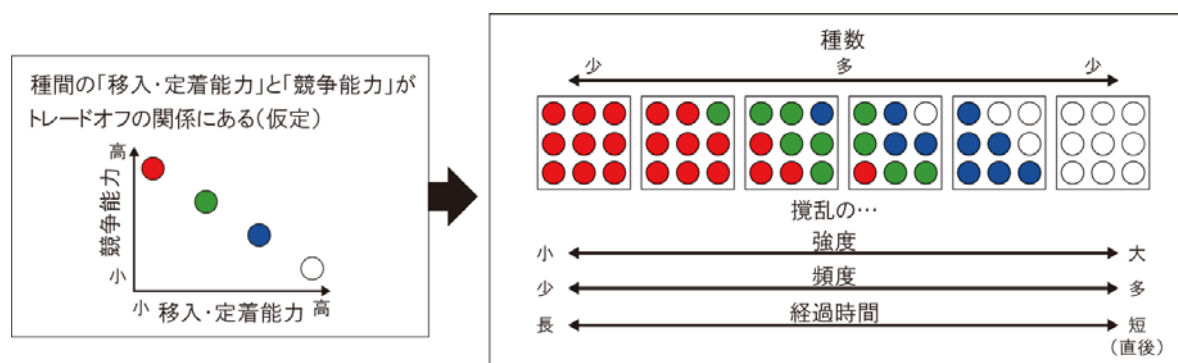


図 3 Connell (1978)によって提案された、種間にある競争能力と移入・定着能力のトレードオフ関係（左）と、このトレードオフ関係に基づくことで導かれる攪乱と群集構造（種数や各種の在・不在）との関係

Connell (1978)の発表以降、多くの研究者により、定着性生物の種数が中程度の攪乱で最大となることが示され (e.g., Hiura 1995, Molino & Sabatier 2001)、さらに移動性の生物の種数に関しても同様のパターンとなりえることが示されている (e.g., Mackey & Currie 2001)。もちろん、その中には河川性生物の研究も含まれている (e.g., Townsend et al 1997, Miyake et al 2002)。ただし、攪乱との関係性を把握しやすい底生動物 (e.g., Townsend et al 1997, Miyake et al 2002) や付着藻類 (Cardinale et al 2006) に比べて、河川性魚類についての研究は少ない。このように、攪乱と種数の関係性が描くパターンは多くの研究者を魅了し、中程度攪乱仮説を支持するようなパターンが数多く報告されたことから、生態学におけるサクセスストーリーと称されたこともあったほどである (Rosenzweig 1995)。

【中程度の攪乱で最大となるのは種数だけ？】

Connell (1978)では、多様性の指標として種数について議論をしているが、多様性をあらわす指標には均等度 (evenness) も挙げられる (宮下・野田 2003, Olszewski 2004)。多様性を考えるうえで、各種の個体数バランスも重要であり、相対個体数が種間で等しい群集ほど均等度は高いと考えられる。Connell (1978)の概念モデルに基づけば、均等度についても種数と同様に、中程度の攪乱レベルで高くなるはずである。種数に比べれば、攪乱と均等度の関係性についての研究例は少ないものの、均等度についても種数と同様に中程度の攪乱で最大となることが報告されている (Mackey & Currie 2001)。そして、河川性底生動物群集の種数に関して言えば、中程度攪乱仮説を支持する結果を提示していた Miyake et al (2002)は、均等度についても中程度の攪乱レベルで最大となることを示している。その一方で、同様に底生動物群集を用いて中程度の攪乱レベルで種数が最大となることを示していた Townsend et al (1997)は、攪乱が強くなるほど均等性が低下することを示している。

【中程度の攪乱で種数が最大となる複数のメカニズム】

中程度攪乱仮説を発表した Connell (1978)は、上述したように種間での移入・分散能力と競争能力のトレードオフ関係によって、中程度の攪乱で多様性が最大となる現象を説明できるとした (図 3)。これまで、中程度の攪乱レベルで種数や均等度などの多様性が最大となることが、多く報告され

ている(e.g., Townsend et al 1997)。しかし、Connell (1978)が提示したメカニズムについては、あまり検証されていないのが現状である。そればかりか、Connell (1978)が考えた、競争能力と分散能力のトレードオフだけでなく、他のメカニズムによっても中程度の攪乱で最大となるパターンが説明できることが示されている(宮下ほか 2012)。

Connell (1978)で示された中程度攪乱仮説に関する“メカニズム”は、概念的なものであったが、よりわかりやすい形でモデル化したのがHuston (1979)による動態平衡モデルと呼ばれるものである(図 4)。彼は Lotka-Volterra の競争方程式を用いて(宮下・野田 2003)、内的自然増加率や競争係数(競争能力)の異なる 6 種の生物の個体群動態を記述したのである(図 4)。この時、「内的自然増加率が高い種は競争能力が低く、内的自然増加率が低い種は競争能力が高い」といった仮定を置いている。そのため、攪乱がない状態では、絶滅寸前な種(内的自然増加率が高いものの競争能力が低い)がいる一方で、個体数が非常に大きい種(内的自然増加率が低いものの競争能力が高い)も存在する(図 4c)。6 種すべてに対して、周期的に個体数を半減させる攪乱を加えると、極端に個体数の少ない種や多い種はみられなくなる(図 4b)。しかし、さらに攪乱の頻度を高くすると、ふたたび絶滅しそうな種(内的自然増加率が低いものの競争能力が高い)と個体数が非常に多い種(内的自然増加率が高いものの競争能力が低い)が見られることになる(図 4a)。この結果は、Connell (1978)が示した中程度の攪乱で種数が最大となるパターンと一致するものである。しかし、Connell (1978)が考えたように種間で移動・分散能力と競争能力のトレードオフを仮定に置いているのではなく、Huston (1979)は内的自然増加率と競争能力のトレードオフを仮定にモデルを作成したのである。

他にもストレージ効果(Chesson & Warner 1981)と呼ばれる「環境の良しあしに応じた個体数密度の調整の程度」が種間によって異なる場合でも、中程度の攪乱レベルで種数が最大となるパターンが説明できる(宮下 ほか 2012)。さらに、中立説と呼ばれる種間で形質や特性(たとえば、競争能力や移動・分散能力など)に

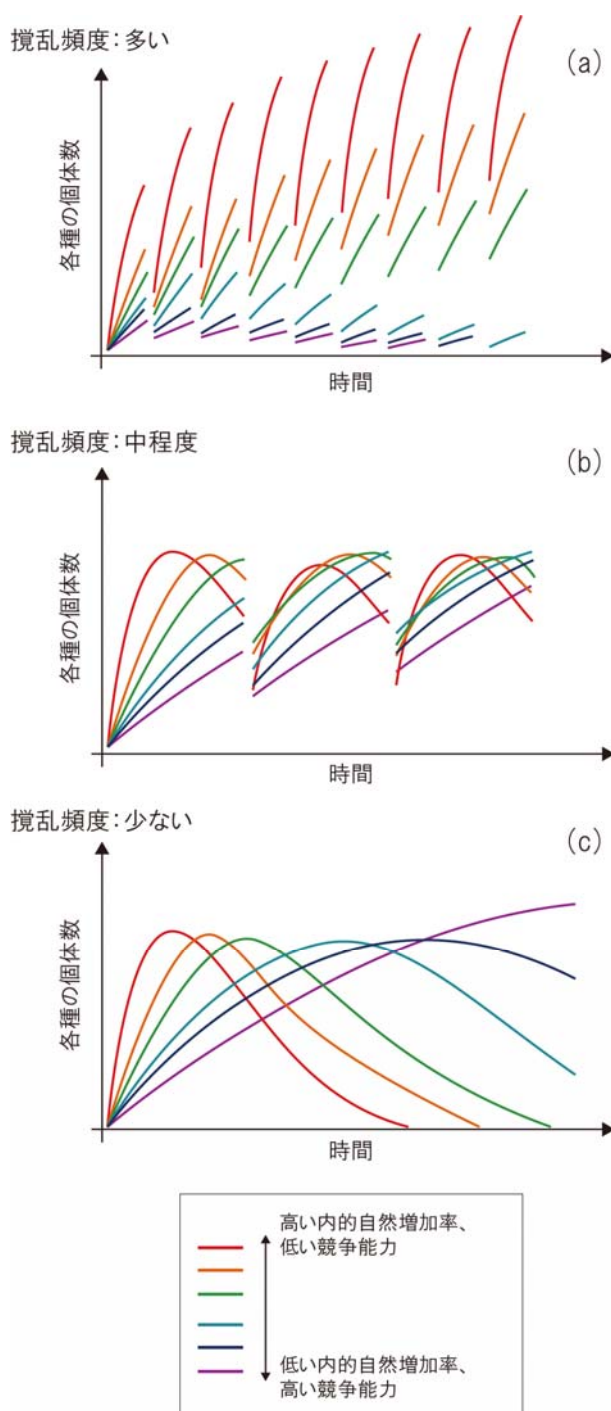


図 4 Huston (1979)による動態平衡仮説。
攪乱頻度が多すぎると、個体群を維持できない種(紫や青)が存在するが、攪乱頻度が少なすぎても個体群を維持できない種(赤や黄)が存在する。

差がないことを仮定しても (Hubbell 2001)、シミュレーション研究で同様のパターンが示されている (Kadmon & Benjamini 2006)。つまり、Connell (1978)が提示したメカニズムだけでなく、他にもさまざまなメカニズムによって中程度の攪乱で多様性が最大となるパターンは説明できるし、驚くべきことに種間差があっても (Connell 1978, Huston 1979, Chesson & Warner 1981)、なくても (Kadmon & Benjamini 2006)、パターンが出現するのである。

【攪乱—多様性関係のバラツキ】

ここまで見てきたように、中程度攪乱仮説は非常に多くの研究者によって取り上げられ、中程度の攪乱で多様性が最大となるパターンが多く示されてきた (e.g., Townsend et al 1997)。しかし、そのメカニズムについては様々な説明が提案されている (e.g., Huston 1979)。では、一般性が高いメカニズムはどれであろうか？そもそも、そのようなメカニズムは存在するのであるか？これに対する解答を得るためには、もうひとつ根本的な問題についても考える必要が出てくる。それは、「そもそも、多様性は“常に”中程度の攪乱レベルで最大となるのだろうか？」である。つまり、メカニズムが複数あっただけでなく、パターンも複数あるのである (Mackey & Currie 2001, Hughes et al 2007)。

攪乱と多様性との関係性についてレビューした 2 つの論文があり (Mackey & Currie 2001, Hughes et al 2007)、どちらの論文も示している結果は、中程度の攪乱レベルで種数が最大となるパターンは普遍的ではないということである (Mackey & Currie 2001, Hughes et al 2007)。攪乱と多様性の関係性が正 (攪乱が強いほど多様性が増える) であったり、負 (攪乱が強いほど多様性が減る) であった、関係性が見られない場合も多く見られるのである。これはある意味で当たり前のことかもしれない。中程度で最大となるパターンの中には、正の関係が見出される範囲もあれば、負の関係が見出される範囲もあるのである。つまり、研究対象としての攪乱の範囲が何を意味するものなのかについて言及する必要があるだろう。そして、Huston (1994)が指摘しているように、中程度とはいったい何を示しており、何を意味するものなのか、定量的な説明ができない限りは、実りのある議論には発展しないのかもしれない。

では、なぜ中程度の攪乱レベルで種数が最大とならない場合があるのだろうか？その理由が幾つかの研究者によって示されている。上記で触れた攪乱の範囲の他にも、例えば、一次生産者では中程度攪乱が成り立ったとしても、高次消費者では成立しにくいことを Wootton (1998) は示している。つまり、資源と消費者が相互作用して変動する場合には、単純な関係にはならないということである (定着性の生物にとって空間という資源は、定着 (消費) したとしても変動しない)。他にも、Death & Zimmermann (2005) は、河川底生動物群集を対象に攪乱と種数との関係性について報告しているが、攪乱は直接的な影響だけでなく、餌資源 (付着藻類) の除去を介しても影響することを示し、単純な攪乱の関数とはならないことを示している。

実際にレビュー研究で示されたように、攪乱と種数との関係性にバリエーションがあることは事実である。しかし、バリエーションがあるからといって、攪乱—種数の関係性が適当に決まっているわけではない。攪乱—種数の関係性のバリエーションに対して、生産性の大小に注目して明確な説明を加えたのが Huston (1994)である。Huston (1994)は Lotka-Volterra の競争方程式を拡張することで説明を試みたが、より明確な数理モデルを導いたのが Kondoh (2001)による研究である。これら 2 つの研究から得られる結論は同様であり、生産性の大小に応じて攪乱と種数の関係性が変化することである (図 5)。Huston (1994)は自らの研究 (Huston 1979)で示した内的自然増加率と競争能力のトレードオフ関係に関して、生産性が高まるほど内的自然増加率が高くなると考えたのである。

つまり、生産性が高いほど、内的自然増加率が高まることから、群集内での競争が生じやすく、より攪乱が強くないと多種が共存できないというわけである。逆に、生産性が低ければ、内的自然増加率が低いいため、群集内での競争はほとんどなく、より攪乱が少ない方が、多種が共存できるというわけである。この理論研究は、見事に攪乱と多様性の関係性のバラツキについて説明を加えているが、現在までのところ検証された例は非常に少ない。Death &

Winterbourn (1995)は河川底生動物群集

を対象に、Huston (1994)や Kondoh (2001)のアイデアを検証したが、得られたパターンは必ずしも一致しないというものであった。一方、付着藻類を対象に検証を行った Cardinale et al (2006)は、生産性—攪乱—種数の関係性に、Huston (1994)や Kondoh (2001)で示されたパターン(図 5)と類似のパターンが実際に見られたことを報告している。

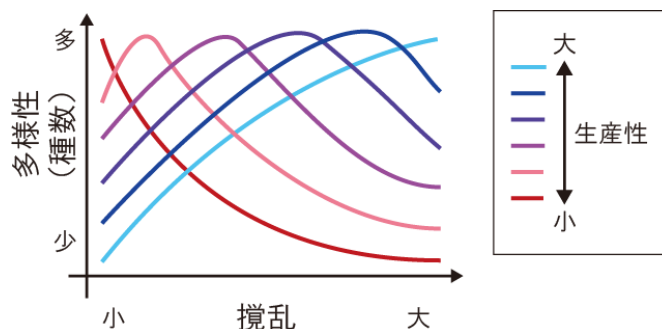


図 5 生産性の大小に応じて変化する
攪乱と種数の関係性

「中程度の攪乱で種数が最大となる複数のメカニズム」のところで少しだけ触れたが、Kadmon & Benjamini (2006)は Kondoh (2001)が考えたような内的自然増加率と競争能力の種間差がなくとも(ただし、どの種も攪乱が大きいほど除去される個体数は多くなり、生産性が大きくなるほど新規個体を生み出す数が多くなる)、生産性の大小に応じて、攪乱—多様性の関係性が変化することをシミュレーション研究から示している。その他にも対象とする群集のスケールに応じて攪乱と種数の関係性が変化したり(Cadotte 2007)、同じスケールだとしても、もともとの環境条件に応じて関係性が変化することも報告されている(Sasaki et al 2009)。

【攪乱—多様性関係のさらなる理解に向けて】

ここまで中程度攪乱仮説をきっかけに、攪乱と種数の関係性に関する研究が、どのように進められてきたかについてまとめてきた。攪乱と種数の間には様々なパターンがあり、そのパターンがもたらされるメカニズムについても、様々な仮説が提示されているわけである。それでは、攪乱—多様性の関係性について、さらなる理解を目指すためにはどうすれば良いのか？ここからは筆者の考えをもとに、筆者自身が行った研究について少しだけ紹介する。

ここまで様々な研究を紹介してきたが、攪乱—種数の関係性について「さらなる理解に到達するためのキーワード」は、「競争の存在」ではないかと筆者は考えている。

まず、攪乱が大きくなるほど種数が増加する理由と減少する理由について、整理してみよう。上記で述べてきたように、攪乱が大きいほど種数が減少する理由は、基本的に攪乱による直接的な除去だと考えてよいだろう(Connell 1978, Huston 1979)。ただし、移動性の消費者については、餌資源を介した間接的な影響についても考慮する必要があるだろう(Wootton 1998)。一方、攪乱が小さい所で種数が減少する際、このパターンは通常、競争排除によって説明されてきた(Connell 1978, Huston 1979, Kondoh 2001)。もちろん、競争排除を仮定しない研究例もあるが(Kadoman & Benjamini 2006)、これほど多くの研究者が競争について議論しているにも関わらず、実際に競争の影響について明確に示した例はほとんどない。

定着性の樹木やサンゴ礁、岩礁潮間帯を別にして、数多くの攪乱—種数の研究が行われている河川底生動物群集では、種間競争が群集構造の決定要因として、あまり重要ではないと考えられている(Resh et al 1988, Vinson & Hawkins 1998)。河川は攪乱が頻繁に発生する不安定なシステムであるため、競争が激しくなる前に攪乱が生じる可能性が高い。そのため、湧水性河川のような非常に安定した流況を有する河川を除いて、競争が群集全体の構造に影響を

及ぼすことはまれであると考えられているのである(Poff & Ward 1989, 三宅 2013)。しかし、実際に、底生動物群集を対象に、中程度の攪乱レベルで種数が最大となる単峰形のパターンは観察されているし(Townsend et al 1997, Miyake et al 2001)、底生動物群集のなかでも藻類食者に限って言えば、種間競争が検出されている(Kuhara et al 1999, Kohler & Wiley 1997)。ただし、他の分類群と同様に、河川底生動物群集を対象に、攪乱レベルが低い所での種数の減少が競争に起因していることを示した研究例は、ほとんどない(三宅 2013)。

では、攪乱が小さくなるほど種数が低下するのは競争排除がメカニズムではないのだろうか？この問いに対して、ひとつの解答を提供しようとしたのが筆者の博士論文である(Mori 2010)。河川底生動物は、有機物を餌とする種もいれば、付着藻類を餌とする種もあり、捕食性の種もいる。このように、餌資源が異なる複数のギルドを含む群集では、競争排除の効果が顕在化しにくいことが示されている(Wootton 1998)。その一方で、種間競争を検出した研究例は、ギルドを限定して検証を行っている(Kuhara et al 1999, Kohler & Wiley 1997)。つまり、河川底生動物群集についても、ギルドごとに検証を行うべきである(Boyer et al 2011, Mori et al 2010)。

そこで、筆者は北海道沿岸域を流れる河川にて、底生動物群集の調査を行い、ギルドごとに攪乱と種数(分類群数)との関係性を整理した(Mori 2010)。すると、有機物食性や捕食性のギルドでは、攪乱が大きくなるほど種数が低下していたが、藻類食性のギルドについては中程度の攪乱で種数が最大となっていたのである。この藻類食者ギルドに注目して、さらにデータ解析を進めると、攪乱が小さくなるほど種数が減少する理由として、競争の存在を示唆する結果が見られた。しかし、Connell (1978)や Huston (1979, 1994)、Kondoh (2001)が考えていたような種間でのトレードオフ関係に基づいた競争排除とは、違っていたのである。従来の研究では、競争能力に優れたものは、攪乱が小さい環境で優占するものの、攪乱が大きい環境には生息できないとされていた。しかし、筆者が対象としている河川底生動物群集では、エルモンヒラタカゲロウなどの数種が、攪乱が大きい環境でも、小さな環境でも優占していたのである(図7の白丸がこの優占種に該当する)。一方で、個体数が少なく、どこでも優占することはないような数種が、攪乱の小さい所のみで生息しており(図7の赤丸や緑丸が該当)、それとはまた異なる個体数の少ない数種が、攪乱の大きい所のみで生息していたのである(図7の黄丸や紫丸が該当)。そして、攪乱が小さい所で存在できない種は、優占種からの競争排除の影響を受けている可能性が示唆されたのである(つまり、図7の白丸が、紫丸や黄丸、青丸を競争排除する)。中程度の攪乱環境では、どこでも優占していた種(白丸)に加えて、個

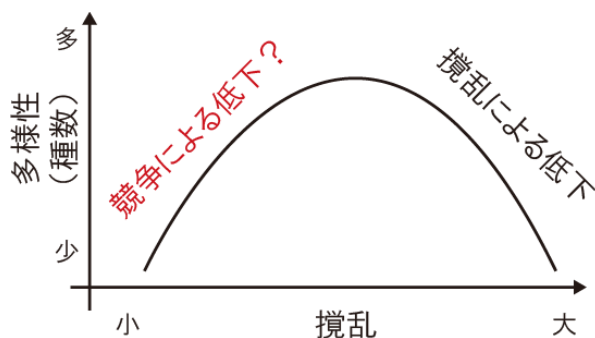


図6 攪乱の大小における種数の低下をもたらす要因

体数の少ない種が数多く生息していたことから、攪乱—種数の間に単峰形のパターンが観察されたのである。以上が、筆者が取り組んだ研究のダイジェストであるが、詳細については Mori (2010)を読んでいただくか、今後、出版されるであろう論文(準備中…)を読んでいただければ幸いである。

Mori (2010)により競争の存在による多様性(種数)の低下が示唆されたわけだが、河川底生動物群集で観察されたからと言って、他の分類群でも同様かと言われれば、さらなる検証を進めるしかないであろう。ただし、河川底生動物群集に限らず、優占種は一般的に、どこでも優占していることが多い(e.g., Gaston et al 2000)。そのため、攪乱—種数のパターンは、ギルド別に捉えることに加え、個体数の多い優占的な種と個体数の少ない種とで分けて考えることで、さらなる理解に達することができるかもしれない。

攪乱と種数の関係性については、まだまだ検証すべき課題が山積である。スケールによってパターンが異なるのか？生産性に応じて、パターンが異なるのか？分類群によってパターンの傾向が異なるのはなぜか？パターンを説明するメカニズムとして、移動・分散能力の方が重要なのか、内的自然増加率の方が重要なのか？そもそも、種間差を考える必要があるのか(中立説で説明できるのか)？

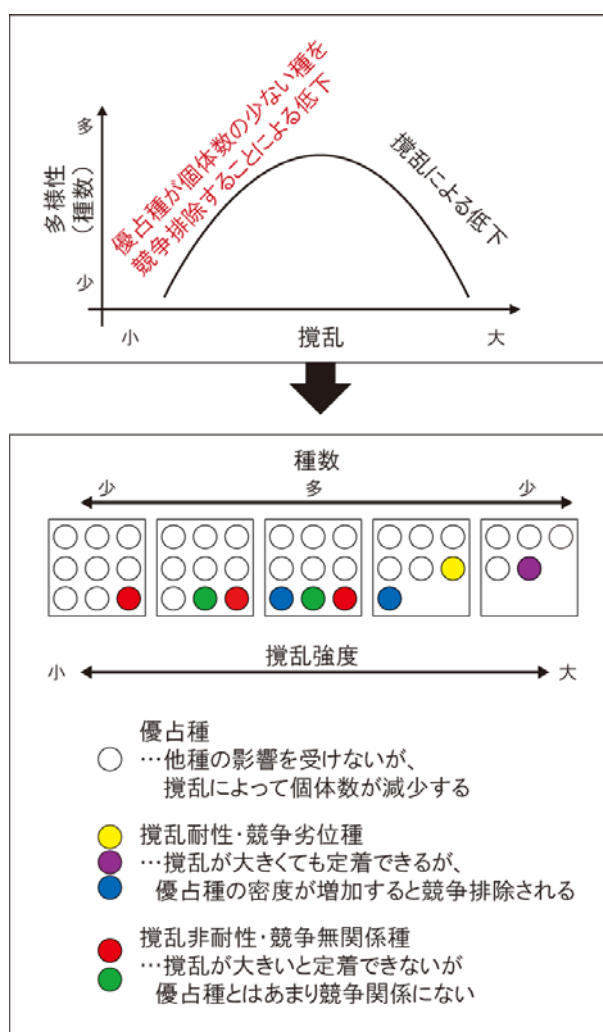


図 7 Mori (2010)で示された
パターンの模式図

攪乱—種数関係については、理論研究や実験的アプローチからの研究に比べて、実証研究がやや遅れている感がある。ここで紹介したことは、検証すべき課題の一例を示したに過ぎないだろう。しかし、このレビューをきっかけに、ほんの少しでも攪乱—多様性との関係性について、研究が進むことを願って、筆をおきたいと思う。

引用文献

- Boyer, L., R. G. Pearson, D. Dudgeon, M. A. S. Graca, M. O. Gessner, R. J. Albarino, V. Ferreira, C. M. Yule, A. J. Boulton, M. Arunachalam, M. Callisto, E. Chauvet, A. Ramirez, J. Chara, M. S. Moretti, J. F. Goncalves, J. E. Helson, A. M. Chara-Serna, A. C. Encalada, J. N. Davies, S. Lamothe, A. Cornejo, A. O. Y. Li, L. M. Buria, V. D. Villanueva, M. C. Zuniga, and C. M. Pringle. 2011. Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. *Ecology* 92:1839–1848.

- Cadotte, M. W. 2007. Competition-colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales. *Ecology* 88:823–829.
- Cardinale, B. J., H. Hillebrand, and D. F. Charles. 2006. Geographic patterns of diversity in streams are predicted by a multivariate model of disturbance and productivity. *Journal of Ecology* 94:609–618.
- Chesson, P. L., and R. R. Warner, 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American naturalist* 117:923–943.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302–1310.
- Death, R. G., and E. M. Zimmermann. 2005. Interaction between disturbance and primary productivity in determining stream invertebrate diversity. *Oikos* 111:392–402.
- Death, R. G., and M. J. Winterbourn. 1995. Diversity Patterns in Stream Benthic Invertebrate Communities - the Influence of Habitat Stability. *Ecology* 76:1446–1460.
- Gaston, K. J., T. M. Blackburn, J. J. D. Greenwood, R. D. Gregory, R. M. Quinn, and J. H. Lawton. 2000. Abundance-occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology* 37:39–59.
- Hiura, T. 1995. Gap formation and species-diversity in Japanese beech forests- a test of the intermediate disturbance hypothesis on a geographic scale. *Oecologia* 104:265–271.
- Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Hughes, A. R., J. E. Byrnes, D. L. Kimbro, and J. J. Stachowicz. 2007. Reciprocal relationships and potential feedbacks between biodiversity and disturbance. *Ecology Letters* 10:849–864.
- Huston M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113:81–101
- Huston, M.A. 1994. Biological Diversity: the Co-Existence of Species on Changing Landscapes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kadmon, R., and Y. Benjamini. 2006. Effects of productivity and disturbance on species richness: a neutral model. *American Naturalist* 167:939–946.
- Kohler, S. L. and M. J. Wiley. 1997. Pathogen outbreaks reveal large-scale effects of competition in stream communities. *Ecology* 78:2164–2176.
- Kondoh, M. 2001. Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268:269–271.
- Kuhara, N., S. Nakano, and H. Miyasaka. 1999. Interspecific competition between two stream insect grazers mediated by non-feeding predatory fish. *Oikos* 87:27–35.
- Mackey, R. L. and D. J. Currie. 2001. The diversity-disturbance relationship: Is it generally strong and peaked? *Ecology* 82:3479–3492.
- Miyake, Y. and S. Nakano. 2002. Effects of substratum stability on diversity of stream invertebrates during baseflow at two spatial scales. *Freshwater Biology* 47:219–230.
- 三宅洋. 2013. 流量変動・攪乱の重要性（川那部 浩哉，水野 信彦 監修），河川生態学，pp169–191. 講談社，東京.
- 宮下直，野田隆史. 2003. 群集生態学，東京大学出版会.
- 宮下直，井鷲裕司，千葉聡. 2012. 生物多様性と生態学，朝倉書店.

- Molino, J. F. and D. Sabatier. 2001. Tree diversity in tropical rain forests: A validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294:1702–1704.
- Mori, T. 2010. Diversity patterns and their mechanisms in stream invertebrate assemblages: focusing on effects of disturbance through community-level density dependence. Doctor thesis, Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University.
- Olszewski, T. D. 2004. A unified mathematical framework for the measurement of richness and evenness within and among multiple communities. *Oikos* 104:377–387.
- Poff, N. L. and J. V. Ward. 1989. Implications of streamflow variability and predictability for lotic community structure- a regional-analysis of streamflow patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46:1805–1818.
- Resh, V. H., A. V. Brown, A. P. Covich, M. E. Gurtz, H. W. Li, G. W. Minshall, S. R. Reice, A. L. Sheldon, J. B. Wallace, and R. C. Wissmar. 1988. The Role of Disturbance in Stream Ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 7:433–455.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sasaki, T., S. Okubo, T. Okayasu, U. Jamsran, T. Ohkuro, and K. Takeuchi. 2009. Management applicability of the intermediate disturbance hypothesis across Mongolian rangeland ecosystems. *Ecological Applications* 19:423–432.
- Townsend, C. R., M. R. Scarsbrook, and S. Doleddec. 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography* 42:938–949.
- Vinson, M. R. and C. P. Hawkins. 1998. Biodiversity of stream insects: Variation at local, basin, and regional scales. *Annual Review of Entomology* 43:271–293.
- Wootton, J. T. 1998. Effects of disturbance on species diversity: a multitrophic perspective. *American Naturalist* 152: 803–825.

(編集後記)

「陸水での群集生態学」も無事に最終回となりました。最後に書くのは、攪乱と多様性の関係でしょと自分の研究経歴（学位論文の主題なので）から決めていたのですが、わかりやすく読んでもらうためには、どうしたら良いのか、色々と悩みました。少しでも、会員の方に有用で読みやすい文章となっていれば良いのですが…。今回の連載をもとに、論文を書こうと思っていますので（いつか本も書いてみたい）、いつ出るのかわかりませんが…、そちらも楽しみにして頂ければ幸いです。二年間もの長い間、お付き合いいただきまして、ありがとうございました（陸の水 編集担当、森照貴）



写真 修士・博士とお世話になった北海道を流れる愛すべき溪流。今号の「陸水での群集生態学(8)」で紹介した Mori (2010)の研究舞台である。