

モンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種における進化生態学的研究

2022 年 3 月

信州大学大学院総合医理工学研究科

総合理工学専攻 山岳環境科学分野

岡本 聖矢

諸言

第Ⅰ章 日本列島における近縁3種のモンカゲロウ類の分布特性と
ニッチ分化傾向: “Megadata” (河川水辺の国勢調査と研究室データベース)に基づく
各種のハビタット評価・分析・再考

I-1 | 背景・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 6

I-2 | 材料と方法・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 7

I-3 | 結果・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 12

I-4 | 考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 14

I-5 | 摘要・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 18

図表 | ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 19

第Ⅱ章 近縁3種のモンカゲロウ類におけるニッチ分化に基づいた
地理的ファインスケールでの分布特性とその決定要因の追究

II-1 | 背景・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 36

II-2 | 材料と方法・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 39

II-3 | 結果・考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 45

II-4 | 摘要・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 52

図表 | ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 53

第Ⅲ章 地理的ファインスケールの流域内での種間相互作用による
モンカゲロウ類の流程分布パターンの季節的変動

III-1 | 背景・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 68

III-2 | 材料と方法・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 70

III-3 | 結果・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 73

III-4 | 考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 74

III-5 | 摘要・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 78

図表 | ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 79

第IV章 流程分布する近縁3種のモンカゲロウ類における対照的な遺伝構造

IV-1 背景	88
IV-2 材料と方法	91
IV-3 結果	96
IV-4 考察	98
IV-5 摘要	101
図表	103
総合考察	117
引用文献	123
謝辞	141

緒言

地球上の様々な生態系において多様な生物種が進化し、現在までに約 200 万種が記載されている。しかし、学名が付けられている生物種は 1 割にも満たないとされ、実際には数千万種以上が棲息していると考えられている (Mora et al., 2011; Costello et al., 2013)。これらの生物種は、Levin (2000) が「種は生まれ、繁栄し、分布域を拡大するもの」と表現するように、種分化と絶滅を繰り返しながら、現在のような種多様性やそれぞれの種の分布パターンが構築されてきたと考えられる。このような生物種群の分布域の形成過程には、季節移動などを含めた個体レベルでの移動・分散から、数万・数十万年といった時間スケールでの系統レベルでの分布域の変動 (e.g., 氷期-間氷期サイクルでの気候変動に応じた分布域変遷)、さらに長期的な時間スケールとして地殻プレートの移動に伴う大陸移動や山岳形成、火山活動などに伴うような島嶼形成といった数百万年から数億年規模で起こる地史的イベントも生物種群の分布域形成には深く関係している (Toon et al., 2010; Kim and Farrell, 2015; Tojo et al., 2017; Schweizer and Liu, 2018; Yoshizawa et al., 2019)。

このように、「それぞれの生物種や系統がどの地域に棲息しているのか?」「どのような分布パターンをもつのか?」については、様々な要因が複雑に関係し合った総合的な結果であると考えられる。特定の種において新しい集団の形成を想定する時、その新規集団の形成の可否は、分散先の環境とその種の生理的・生態的特性との適合性 (繁殖可能性や生活史の維持など)、餌資源量や天敵、競争者の存在、共生・寄生関係の有無などといった生物間相互作用など、様々な面での順応力や適応力に左右されと考えられる。

1 つの生物系統を構成する複数の集団において、それぞれが異なる環境条件に適応することでニッチ分化が生じ、やがては種分化に至るような事例は数多く報告されてきた。このようなニッチ分化は種多様性の創生に直結するものであり、小さな地理的空間内で

こうした分化が生じるほど、空間スケール当たりの種多様性が高まることとなる。すなわち、ニッチ分化機構の究明は多種共存や種多様性創出に直結する重要な課題と言える。近縁種間で互いに少しずつ異なる環境へと適応し（ニッチ分化し）、近縁種全体として多様な環境への適応を果たすなどの多種共存の典型的事例としては、アメリカムシクイ類 Parulidae (MacArthur, 1958)、鳴禽類 Passeri (Mooers, 2014; Price et al., 2014)、直翅類 *Melanoplus* 属 (Behmer and Joern, 2008)、サラグモ科 Linyphiidae (Arnedo and Hormiga, 2020) など様々な生態系に属する生物種や生物種群が挙げられる。また、「プランクトンのパラドックス」で知られる Hutchinson (1959) による「なぜ（地球上には）これほど多くの種がいるのか？ Why are there so many kinds of animal?」との問いに対しては依然として明確な答えは出されていないが、生態学的に類似した種が広く共存しているという事例 (MacArthur, 1958; Hutchinson, 1959; Hardin, 1960) にとって、「ニッチ分化」という概念は大きな鍵の 1 つとなる。

種間でのニッチ分化はあらゆる生態系で普遍的に生じており、生物多様性や群集構造を理解する上で重要である (Schoener, 1974; Pianka, 1975)。生態系の中には多様な生物群が存在するが、地球上で最も大きな分類群を構成しているのが昆虫類である (Grimaldi and Engel, 2005)。分類学的な多様性（種多様性）はもちろんのこと、進化学的・生態学的にも多様性に富んでいる。昆虫類は世界中に 100 万種以上が棲息するとされ (Stork, 2018)、ほぼすべての生態的ニッチへと進出し、4 億年を超えるとされる長い歴史の中で様々な形態的・生態的特徴を進化させてきた (Grimaldi and Engel, 2005; Footitt and Adler, 2009; Tojo et al., 2017)。その高い種多様性は、絶滅率の低さ、重要な新規形質の獲得 (e.g., 翅の獲得による高い分散力の獲得、多様な変態様式の進化、宿主植物との共進化や複雑な生物種間の共生・寄生関係の成立など)、それらに因るさらなる新規ニッチの確立などが大きく寄与したものと考えられている (Farrell, 1998; Mayhew, 2007)。

昆虫類が棲息する多くの生態系の中でも、特に淡水生態系は、その淡水域が占める面

積に比べて極めて高い種多様性を有することが知られている (Dudgeon et al., 2006; Dijkstra et al., 2014). 淡水生態系の中でも河川生態系は極めてユニークな系であり、以下にあげる理由から種多様化に関する研究の優れたモデルとされている。まず、水系内の上流ー下流にかけての環境と生物相の変容が挙げられる。そして河川同士が「線」的に結びつくことで形成される樹状ネットワーク構造であるために、上流ー下流などの階層的な評価をする場合には、ネットワーク内の相対的位置づけを数量的に評価しやすく (Strahler, 1957; Schmera et al., 2018)、棲息場の傾向と種多様性の関係性、種内の集団構造・遺伝的多様性の理解に取り組みやすい特性がある (Hughes et al., 2009; Tojo, 2010; Altermatt, 2013; Hughes et al., 2013; Tonkin et al., 2018)。また基本的に、河道に沿った「線」的なネットワークである河川に棲息する生物は、陸上生物のように「面」的にあるいは「空間」的に移動・分散することができず、結果として、極めて限定的な移動・分散を強いられることも大きな特徴である。これらの特徴は種多様化の観点において重要な要素である。上述のような多種共存の観点では、河川生態系における今西錦司の「棲みわけ論 (競争などの局所的プロセスは考えられていない)」がまさに水生昆虫のヒラタカゲロウ類 (Heptageniidae) における観察に基づいて提唱されてきた (Imanishi, 1941; 可児, 1944)。その後も水生昆虫類の研究では、種のもつニッチと分布域の議論が盛んに実施されてきた。「棲みわけ的分布」は近縁種間での適応環境が異なることによって生じていると考えられ、そのような近縁種間での河川環境に対する適応戦略の実態と進化史の解明は、近縁種間の多種共存の理解に大きく貢献するものと期待される。

このような背景から、本研究では、流程に沿った「棲みわけ的分布」として、分布域が異なることが経験的・断片的に知られてきた種群である日本列島のモンカゲロウ属 3 種に着目した。時間・空間スケールに依存する多様な要因を研究デザインに取り入れることは、捉えるスケールを軸とした生物多様性維持機構に関する理解を深めることができる (門脇, 2016)。加えて、様々な地理的スケールを考慮した研究は種の分布に関する

重要な要因の特定にとって有効である (Heino et al., 2010; Stendera et al., 2012; Keck et al., 2018; Gomez et al., 2020).

そこで本研究では、近縁種間の種多様性の創出機構とその維持機構、すなわち多種共存機構を追究するための 3 つの枠組みを構築した (第I–III章). さらに、近縁種間で示されたニッチ分化を進化生態学的背景から理解するために、系統解析と集団遺伝学的解析も取り入れて究明した (第IV章). 第I章では、様々な気候帯を跨いで分布するモンカゲロウ属 3 種の日本列島全域スケールでの分布パターン・分布域特性を把握するため、3 種の分布範囲をほぼ網羅した大規模データセット (国土交通省による「河川水辺の国勢調査のメガデータ」) を用いて、3 種の分布域特性を分析・評価した. 第II章では、第I章の結果を踏まえて、1 つの水系内スケールで網羅的な定量調査を実施し、種の分布パターンとその形成に関わる要因 (非生物・生物要因) を解析し、ワイドスケールな要因 (地形的要因・河川規模) とファインスケールな要因 (e.g., 底質状況や有機物量) が種組成に与える相対的な寄与度も明らかにした. 第III章では、第II章で明らかとなった「流程分布パターンが時間スケールでどう変化するのか?」について究明した. 単一の河川内でマイクロハビタットスケールと時間スケールの双方を取り入れ、モンカゲロウ類の季節的な分布パターンの変化とそれに影響を及ぼす種間相互作用を検討した. 第IV章では、第I–III章の研究でやや異なる環境へ適応するようなニッチ分化がみられたモンカゲロウ属 3 種の流程分布パターンと遺伝構造を、3 種のもつ生態とその生態に関連する遺伝子流動スケールから議論した. 以上のように、本研究では「生物の分布域がどのように決定づけられるのか?」、そして「ある環境下に近縁の複数種が棲息する (=多種共存) メカニズムとはどのようなものか?」という問いに対して、可能な限り多角的なアプローチにより迫ることを目的としている. そして、ニッチ分化や多種共存とその結果としての種多様性創生の背景にある進化・生態学的意義についての議論の深化を目指すものである.

第 I 章

日本列島における近縁 3 種のモンカゲロウ類の

分布特性とニッチ分化傾向:

“Megadata”（河川水辺の国勢調査と研究室データベース）に基づく

各種のハビタット評価・分析・再考

I-1 | はじめに

種の分布範囲は、様々な要因が複雑に絡み合った結果、包括的に決定される。ニッチ分化は、種の多様性創出と多様性維持に寄与しており、近縁種間の多種共存にとっても重要な現象である (Behmer and Joern, 2008; Heino, 2009; Pramual et al., 2012; Dijkstra et al., 2014; Tojo et al., 2017)。これは生物多様性の観点からも重要なテーマである。種多様性は、対象となる種の系統、地理、地質・地史、気象などの環境要因と関連しており、種の分布形成に関わるパターンやプロセスについては多くの研究がなされ、議論されてきた (Crosa and Buffagni, 2002; Hodkinson, 2005; McCain and Grytnes, 2010; Sundqvist et al., 2013; Tojo et al., 2017; Oike et al., 2017; Suzuki et al., 2019; Takenaka and Tojo, 2019; Takenaka et al., 2019; Yano et al., 2019; Suzuki et al., 2021; Tojo et al., 2021)。種間のニッチ分化と分布域に関して蓄積された知見は、系統学、集団生物学、群集生態学、生物地理学、保全生物学の基盤となっている (Tojo, 2010; Saito and Tojo, 2016a, b; Tojo et al., 2017; Takenaka and Tojo, 2019; Takenaka et al., 2019)。地球上に多様な生態系が存在する中で、本研究では河川生態系を対象としている。これは、本流と支流が「線」的なネットワークで結ばれている河川生態系が、種のニッチ分化、分布範囲、多様性創出機構を研究するのに最も適した系の1つだからである。

本研究の目的は、日本列島内の河川に広域的に分布する近縁なカゲロウ属3種の分布域特性を、日本列島のほぼ全域を網羅する調査である「河川水辺の国勢調査 (国土交通省)」を基に構築した“Megadata”を用いて明らかにすることとした。本研究で対象としたモンカゲロウ *Ephemera* 属の3種 (フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis*) は、日本列島に広域分布するだけでなく、水生昆虫類の中でも比較的高い棲息密度を示す大型のカゲロウ類である。本種群は河川内における棲息個体数の多さから、しばしば「普通種」として扱われる。そのため本種群は、日本列島の河川生態系維持において、重要な水生

昆虫類である。様々な経験的なフィールドワークに基づく報告から、これらの3種は河川に沿って流域分布していると考えられる。すなわちフタスジモンカゲロウは上流域に、トウヨウモンカゲロウは下流域に、モンカゲロウはそれらの中間の流域に棲息しているものと一般的には理解されてきた（竹門, 1989; 水野・御勢, 1994）。しかし、これら3種の分布を扱った先行研究における分布傾向は、いずれも断片的なものにすぎない（黒田ほか, 1984; 渡辺, 1985; 鳥居ほか, 2012）。これらの研究では、特定の河川内におけるモンカゲロウ属3種の分布域が報告されているものがほとんどで、3種の分布を決定づける要因については十分に議論されていない。実際に、これら3種の分布域は明確に分かれておらず、混生していることが多いこともまた事実である。

本研究では、まず日本列島を網羅するような複数の水系で実施された調査結果が蓄積された“Megadata”を用いて、モンカゲロウ属3種のカゲロウ類の分布域を包括的に分析した。加えて、各種の分布域特性に関する環境要因を GIS（Geographic Information System 地理情報システム）を用いて調べた。具体的には、各種の分布と分布が記録されていた地点の地理・地形、河床勾配、河川規模、気候条件の関係性を追究した。その結果、モンカゲロウ属3種間では、緩やかなニッチ分化傾向がみられ、種ごとに棲息地の分化が認められる一方で、種間における分布域の重複も認められた。このように、ある地域に広域分布する「普通」種群に焦点を当て、分布域特性の決定要因を理解することは、今後の河川生態系の生物多様性の議論において、極めて重要である。

I -2 | 材料と方法

I -2-1 | 解析地点と対象種について

日本列島は、複数の気候帯とエコリージョンを縦断するように（Peel et al., 2007; Itsukushima et al., 2013; Tojo et al., 2017; Itsukushima, 2019）、南北に長く配置される複数の

島嶼として構成される。このため、日本列島内には複数の気候帯が存在し、その結果として、高い生物多様性が維持されている (Marchese, 2015; Tojo et al., 2017; Suzuki et al., 2019)。日本列島は 4 つの主な島 (北海道, 本州, 四国, 九州の島々) とその周辺の島々から構成され、本研究で対象とするモンカゲロウ *Ephemera* 属の 3 種 (フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis*) は、これら 4 つの島のすべてに棲息する (図I-1-2, S1, S2)。本研究では、国土交通省が「河川水辺の国勢調査」として蓄積したデータと研究室のモンカゲロウ類の分布に関するデータベースを“Megadata”として統合し、これらのデータセットを用いて包括的な解析を実施した。この「河川水辺の国勢調査」は、四半世紀 (25 年以上) に渡り、日本列島のほぼすべての水系を網羅して生物相の調査記録が蓄積されているものである。この全国的な調査は 1990 年から実施され、日本列島内の 109 水系を対象としている。このデータは、オープンリソースとして無償で利用することができる。この全国規模の国勢調査の方法は画一化されており、統一された手法で河川環境や河川の動植物相の調査がなされている (URL: <http://www.nilim.go.jp/lab/fbg/ksnkankyo/>)。これら「河川水辺の国勢調査」のデータに加え、我々が現地で入手したモンカゲロウ属 3 種の分布情報も利用した (定性的なサンプリングによる 119 地点が本研究のデータセットとして追加された)。研究室データベースに登録されている調査地については、表I-2 と図I-S2 に示した。これらの 3 種のカゲロウ類は、成虫期の形態形質だけでなく、幼虫期の形態形質においても、その種識別形質の明瞭さから種レベルでそれぞれのサンプルを容易に識別・同定することができる。通常、膨大な生物モニタリングのデータを利用する際には、分類学的な種同定のレベルが異なる多数の研究者によって収集・同定されたデータの信頼性には差があることが多い。そのような背景下、モンカゲロウ属 3 種のような種同定における明瞭な形態形質をもつ種は理想的である。したがって、モンカゲロウ属 3 種は本研究にとって理想的な対象である。

I -2-2 | モンカゲロウ属各種の分布域特性の解析のためのデータの統合と整理

モンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の分布域特性の解析には、国土交通省による「河川水辺の国勢調査」のデータを使用した。この調査には「河川編」と「ダム湖編」の 2 つのカテゴリーが設けられている。本研究では両方のデータセットを使用した（モンカゲロウ属各種の分布地点情報を合わせた 1,551 地点、表I-1; 図I-1-2, S1）。この「河川水辺の国勢調査」は、日本列島内の 109 水系を対象に幅広く実施されている。「河川水辺の国勢調査」は、国の一級河川の管轄地域で実施されているため源流域の調査までは及ばないことが多い。そこで、研究室で実施された全国のサンプリングで得られたモンカゲロウ属 3 種の棲息場所の地点データ（119 地点）も“Megadata”に加えて解析を実施した（合計 1,670 地点、表I-1; 図I-1, S1-S2 を参照）。研究室のサンプリングデータは、主に源流域や上流域を対象としている。つまり、「河川水辺の国勢調査」では、調査対象外となっていた高標高域のデータが追加され、各種の分布域の適切な検討が可能となった。2011-2015 年の「河川水辺の国勢調査」データに含まれるモンカゲロウ属 3 種の 1,577 の地点データの内、911 地点のデータを解析に使用した。本研究の解析データは、各地点での種の在/不在データである。

I -2-3 | 各地点の環境要因について

モンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種のハビタット選好性を評価するために、各種が記録された調査地点の標高、河川次数、集水域面積、河床勾配と 19 の気候要因（BIO1-19; 表I-3 参照）のデータセットを使用した：(1) **標高**：国土交通省が提供する国土数値情報から入手した 250 m メッシュの解像度のデジタル標高モデル [Digital Elevation Model (DEM), 参照元: 国土地理院] を基に、各種の棲息地の標高データを取得した (URL: <http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/>)。 (2) **河川次数**：各種の棲息地における河川規模を定義する指

標として、河川次数をそれぞれ算出した。また、これらの算出には ArcGIS ver. 10.3 と Spatial Analyst を用いた。DEM データを基に河川ネットワークを計算し、それを抽出した。Strahler (1957) と Shreve (1966) に基づく 2 つの計算方法でそれぞれの河川次数を計算した。**(3) 集水域面積のサイズ:** モンカゲロウ属各種が分布する地点の集水域面積のサイズは、ArcGIS ver. 10.3 と Spatial Analyst で算出した。流域間の境界は、DEM データから判別された。**(4) 年平均気温 (BIO1) :** WorldClim のデータベースから 30 秒の解像度のものを入手した後、各種の分布地点にあたる場所から気温データを抽出した (URL: <http://www.worldclim.org>; Hijmans, 2005)。**(5) 年間降水量 (BIO12) :** 年間降水量データについては、BIO1 と同様の方法で取得した。**(6) 河床勾配:** 「河川水辺の国勢調査」のデータベース内に河床勾配のデータが記載されている場合には、そのデータを使用した。一方、研究室のデータベースのサンプリング地点や「河川水辺の国勢調査」にデータが登録されていない場合には、Google Earth Pro (Google Inc., CA, USA) を用いて河床勾配を算出した。調査地を原点とし、標高の高低差が ± 5 m となる地点間の距離を基に河床勾配を算出した。各調査地点における環境要因 (1-5) のデータの取り出しの際には、GIS ソフトウェア (QGIS ver. 2.18, Quantum GIS Development Team, 2019; ArcGIS ver. 10.3, ESRI Redlands, CA, USA) を使用した。これらのデータセットをもとに (表 I-1), モンカゲロウ属 3 種の分布域特性が異なるかどうかを “Kruskal-Wallis test” を用いて検定した (R ソフトウェア ver. 3.6.1, R Core Team, 2020)。その後, “Steel-Dwass test” を実施した (図 I-3, “Steel-Dwass test”, *pSDCFlig* function in R package *NSM3*, Schneider et al., 2020)。“Kruskal-Wallis test” と “Steel-Dwass test” については, *P* 値を Holm 法によって補正した (Holm, 1979)。

I -2-4 | 生態ニッチモデリング (ENM) について

本研究では、生態ニッチモデリング [Ecological Niche Modeling (ENM)] を MAXENT

ver. 3.3.3 を用いて実施した (Phillips et al., 2008). モンカゲロウ属各種の現在の棲息適地と最終氷期 [the Last Glacial Maximum (LGM)], 地球温暖化シナリオの RCP8.5 によって予測される 2070 年における将来的な棲息適地を推定した. ENM の際には, 研究室のデータベースから可能な限り, 日本列島以外のモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の棲息地情報を追加した (表I-2; 図I-S2). モンカゲロウ属 3 種の分布範囲と分布域特性は, 気候条件と関連している結果が得られているため, これらの変数を用いて ENM を実施した. 解析の際に, ある地域に対象種の採集地が集中することが原因で空間的な偏りが生じ, 適切な解析結果を得ることができない可能性がある. そのため, 解析地点の空間的な偏り避けるため, “Megadata” 中の調査地点間の距離の半径 10 km 圏内に調査地点が複数存在した場合は, 半径 10 km 圏内に調査地点を 1 つと設定することで適宜調整を図った. 結果として, フタスジモンカゲロウ *E. japonica* は 197 地点, モンカゲロウ *E. strigata* は 194 地点, トウヨウモンカゲロウ *E. orientalis* は 130 地点の調査地データが ENM に用いられた. WorldClim のデータベースから取得した気温と降水量のデータ (BIO1–BIO19 変数) を基に, ENM 用に調整された分布情報と気候データを用いて, 各種の棲息適地を推定した. 最終氷期 (LGM) および 2070 年の予測 (RCP 8.5) における, 各種の棲息適地を推定するために, Community Climate System Model ver. 4 (CCSM4; Gent et al., 2011) および Model for Interdisciplinary Research on Climate (MIROC-ESM; Watanabe et al., 2011) の 2 つのモデルを使用した.

MAXENT ver. 3.3.3 での解析においては, 予測結果への影響力が高いと評価された以下の 4 つの変数を採用した: BIO2 (mean diurnal range), BIO5 (max temperature of the warmest month), BIO13 (precipitation of the wettest month), BIO14 (precipitation of the driest month). その後, 多重共線性を避けるため, 各変数間の Pearson の相関係数を確認した ($r > 0.7$, 表I-S2). “presence” データとの比較のため, ランダム配置された “Background point” をデフォルト値の 10,000 で設定した. ENM の結果の予測精度を検証するために,

AUC [Area Under the ROC (Receiver Operating Characteristics) Curve] を推定し, Swets (1988) に従って次の 5 段階で評価した: excellent ($AUC > 0.9$), good ($0.9 > AUC > 0.8$), fair ($0.8 > AUC > 0.7$), poor ($0.7 > AUC > 0.6$), fail ($0.6 > AUC > 0.5$).

I -3 | 結果

I -3-1 | モンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の棲息地と環境要因の関係性

本研究で対象としたモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の分布に寄与する要因を, 地理・地形や河川規模, 気候要因の組み合わせから検討した. これらモンカゲロウ属 3 種の分布範囲には重複があるものの, 種間でやや異なる流程分布傾向も確認できた (表I-1; 図I-2, 3, S1). 具体的には, 各種の分布域は標高, 河川次数, 集水域面積, 河床勾配などの要因と強い関係性が示唆された (図I-3-4). 河川次数と集水域面積については, DEM に基づいて仮想的に流向や流域界が定義されている. そのため, 特に河川次数については実際のものよりも過大評価される傾向にあったことについては注意が必要である.

モンカゲロウ属 3 種の内, フタスジモンカゲロウ *E. japonica* は, 上流域に関連付けられる環境要因, すなわち, 標高が高く, 河川次数・集水域面積が小さく, 河床勾配が急であり, 年平均気温が低いような地点に分布する傾向を示した (表I-1; 図I-3-4). 対照的に, トウヨウモンカゲロウ *E. orientalis* は, 下流域に関連付けられるような環境要因, すなわち, 標高が低く, 河川次数・集水域面積は大きく, 河床勾配が緩やかであり, 年平均気温が高いような地点に分布する傾向を示した (表I-1; 図I-3-4). そして, モンカゲロウ *E. strigata* の分布域は, フタスジモンカゲロウとトウヨウモンカゲロウの中間的な範囲であった (表I-1; 図I-3-4). 比較検討した 6 つの環境指標のうち, 年間降水量を除いた指標は, 3 種間で有意に異なると評価された (Kruskal-Wallis test, $P < 0.05$; 表I-3).

I -3-2 | 生態ニッチモデリング (ENM) で推定されたモンカゲロウ属各種の棲息適地

各種の分布情報と気候データに基づいて MAXENT ver. 3.3.3 によって、推定されたモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種のそれぞれの棲息適地を図I-5 に示した。2 つのモデル (CCSM4, MIROC) を用いた解析結果は、ほとんど同様の結果を示した (図I-5, S3)。ENM に対する気候要因の相対的な重要性の評価においては、BIO14 が最も重要であり (モンカゲロウ属 3 種のいずれでも最も高い値)、次いで BIO2 (フタスジモンカゲロウ *E. japonica* とモンカゲロウ *E. strigata*)、または BIO5 (トウヨウモンカゲロウ *E. orientalis*) と評価された (図I-S4)。各種のモデルにおける AUC の値は、MAXENT のモデルの性能が優れていることを示した (i.e., フタスジモンカゲロウ > 0.880 (good), モンカゲロウ > 0.895 (good), トウヨウモンカゲロウ > 0.920 (excellent) ; cf. Swets, 1988)。

モンカゲロウ属 3 種のそれぞれで推定された現在の棲息適地を図I-5a-c に示す。また、各種の最終氷期 (LGM) の棲息適地を推定した結果を図I-5d-f に、地球温暖化シナリオ (RCP8.5) を用いて推定した 2070 年における棲息適地を図I-5g-i に示す。フタスジモンカゲロウについては、日本列島の広域が現在の棲息適地として評価された。一方、トウヨウモンカゲロウでは、フタスジモンカゲロウと比較してより南方の地域が現在の棲息適地として評価された。特に北海道地域のトウヨウモンカゲロウの棲息適地の評価結果は、フタスジモンカゲロウのものよりもはるかに低い棲息確率となった (図I-5a vs c)。しかし、九州地域においては、トウヨウモンカゲロウはフタスジモンカゲロウよりも広域な棲息適地をもつ結果となり、北海道地域の場合とは逆の傾向がみられた。残るモンカゲロウの棲息適地は、フタスジモンカゲロウとトウヨウモンカゲロウの棲息適地の中間的な地域が棲息適地と推定された。

LGM においては、フタスジモンカゲロウの棲息適地は大幅に減少した。特に北海道

地域では、フタスジモンカゲロウの棲息適地は、一部の地域に限られると評価された。日本海側ではフタスジモンカゲロウの棲息適地が比較的連続して存在するものと評価されたが、太平洋側ではさらに限られた地域のみが棲息適地として評価された。四国と九州地域でも、フタスジモンカゲロウの棲息適地は限られていた。トウヨウモンカゲロウの棲息適地については、適切な地は日本列島全体でごく僅かな棲息適地しか残っていないと推定された。また、LGM におけるモンカゲロウの分布域は、フタスジモンカゲロウとトウヨウモンカゲロウの中間的な地域が棲息適地と推定された。

2070 年の RCP8.5 に基づく、温室効果ガスの排出シナリオにおける、モンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の棲息適地は、劇的に変化すると推定された。フタスジモンカゲロウの棲息適地は、東北地方でやや増加し、西南日本では減少すると評価された。一方で、モンカゲロウとトウヨウモンカゲロウの棲息適地は、日本列島の南西部で減少し、特に四国と九州では棲息適地が急激に減少すると推定された。将来的にはモンカゲロウとトウヨウモンカゲロウは、現在の棲息地よりも棲息適地が拡大すると推定された。

I -4 | 考察

I -4-1 | モンカゲロウ属 3 種のニッチ分化について

本研究において、モンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種は、日本列島に広域分布し、分布地域が重なっているにもかかわらず、河川環境に沿って比較的明確な流程分布を示した。すなわち、モンカゲロウ属 3 種は上流から下流にかけてフタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis* の順に、流程分布する傾向が認められた。この傾向は、日本列島内のどの地域でも同様にみられた傾向であった。モンカゲロウ属 3 種の流程分布パターンと統計的に関連づけられた環境要因は、標高、集水域面積、河川次数、河床勾配、年間平均気温（水

温)であった。これらの特徴はすべて、河川システムの上流ー下流のセグメントを特徴づけるものである。複数種が同所的に棲息する「重複域」も認められたが、これは3種が全く異なるようなハビタットを選好するような厳密なニッチ分化ではなく、選好するハビタットが重なり合うような緩やかなニッチ分化を示す傾向があるものと考えられる。

I -4-2 | モンカゲロウ属 3 種の流程分布パターンと例外的な分布

本研究で使用した“Megadata”の中には、モンカゲロウ *Ephemera* 属種間の分布重複域の他に、例外的な分布データが含まれていた。例えば、フタスジモンカゲロウ *E. japonica* は予想以上に下流域でも記録されていた。これらの結果は、偶然的に上流域から流下してきた個体が、下流域の瀬環境などで偶然的に分布しており、それらが採集された可能性がある。実際、「河川水辺の国勢調査」は、基本的に瀬環境での調査が実施されている（様々なマイクロハビタットでの定性採集も実施される）。

フタスジモンカゲロウの分布が記録された地点のおよそ 60%は、「ダム湖」版の調査からであった。日本では山間部にダムが建設されることが多いため、一般的に水系の上流域に棲息するフタスジモンカゲロウがダム湖版の調査で多く記録されたものと考えられる。また、標高 1000 m 以上のモニタリング地点からは、フタスジモンカゲロウのみが記録されている。一方、下流域を選好する傾向をもつトウヨウモンカゲロウ *E. orientalis* は、いくつかの水系の上流域で分布する事例があった。これらの例外的分布の要因を検討するために、調査地点を精査した結果、ほぼ全てがダム湖周辺であることが明らかとなった。一般に、ダムが建設されると、ダム湖も含めてダム周辺の森林も切り拓かれることにより、一帯の開空率は高くなり、加えて河床勾配も緩やかになると考えられる。また、湛水域（ダム湖）が創生されるため、止水域的な（lentic）環境が新たに形成される。こうしたダム湖周辺の環境は、トウヨウモンカゲロウが選好する環境と

一致している。トウヨウモンカゲロウが記録されたすべての地点の内、最も標高の高い地点は 700 m（長野県伊那市の三峰川の調査地点）であるが、これはダムの下流に相当する（この場合、ダムの上流からトウヨウモンカゲロウが流下するなどの偶発的な影響によるものと考えられる）。トウヨウモンカゲロウが記録された 2 番目と 3 番目に標高の高い地点もダム湖周辺の立地の近くであった。ダム湖の周辺環境とトウヨウモンカゲロウとの関係性は、先行研究でも指摘されており（渡辺, 1985）、本研究の第II章で注目する旭川水系の研究では、このような例外的分布をより詳細に説明することができた（Okamoto et al., 2022）。

I-4-3 | 生態ニッチモデリング (ENM) に基づいたモンカゲロウ属 3 種の分布可能域

モンカゲロウ *Ephemera* 属の各種の分布域は、水温（実際の分析には各調査地の気温データを使用）と強く関係していたため、各種ごとに解析地点の偏りが無いよう調整したデータセットを用いて、ソフトウェア MAXENT を用いた生態ニッチモデリング (ENM) を実施した。その結果、フタスジモンカゲロウ *E. japonica* は、日本列島広域に棲息が可能であると評価された（図I-5a）。一方のトウヨウモンカゲロウ *E. orientalis* は、より南方の地域が棲息適地と推定された（図I-5c）。モンカゲロウ *E. strigata* の棲息適地は、他の 2 種の中間的な地域と推定された（図I-5b）。現在、モンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種は日本列島広域に棲息しており、多くの調査地情報がデータベースに蓄積されている。加えて、緩やかなニッチ分化の傾向があり、温度（水温）またはそれに強く関連する要因が、各種の分布域の分化（流程分布）に関係があることは間違いない。こうしたモンカゲロウ属 3 種の分布域の特徴から、これら 3 種は将来的に深刻化すると懸念される「気候変動」をモニタリングするための重要な指標種と捉えることもできる（表I-3; 図I-3-4）。

本研究の解析結果は、WorldClim が提供する気温データと降水量データに基づいて推

定されたものであり、1日の気温の変動幅に比べると、モンカゲロウ属3種が棲息する河川の水温の変動幅は小さなものである。そのため、本解析結果の解釈には注意が必要である。今後は、実際の種の分布を決定している多様な非生物的要因(e.g., 水温, 地理・地形, 流量データ)や生物的要因(種間相互作用)などを考慮した詳細な解析を検討していく必要がある。

I-4-4 | モンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の流程分布パターンの形成メカニズム

本研究では、モンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の流程分布パターンとそれに関連する環境要因を明確にすることができた。これらモンカゲロウ属 3 種の分布パターンについては、いくつかの先行研究で議論されてきたが(渡辺, 1985; 竹門, 1989; 水野・御勢, 1994; 鳥居ほか, 2012), 本研究ではその傾向をまとめ、内容を網羅することができた。加えて各種の流程分布パターンが、北海道、本州、四国、九州の各地域で認められたことは重要である。本研究は、“Megadata”として瀬環境で主に定量調査が実施されている(様々なハビタットで定性採集も実施されている)「河川水辺の国勢調査」により蓄積されてきたデータを活用し、日本列島全域において近縁種間の分布傾向を解析したことに特徴づけられる。しかしながら実際には、これらのモンカゲロウ属は、緩流や止水域にも多く棲息しており、本研究からは各種の棲息密度などの量的な観点からは評価できていない。モンカゲロウ属 3 種間のニッチ分化と流程分布の形成プロセス、各種の分布域を決定づける環境要因、種内の集団構造について深く考察するためには、“Megadata”解析に基づいて、3種が高密度で採集できるいくつかの水系を対象とした調査をすることが重要である。この研究はそうした次の研究対象となる水系を絞り込む上でも大きな役割を果たしている。今後は、地理的「ワイドスケール」におけるモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の分布域と環境要因を対象とした“Megadata”解析と、地理的に「ファインスケール」でのモンカゲロウ属 3 種の分布域と環境要因を対象に解析した結果を有機的に組

み合わせることで、モンカゲロウ属3種の流程分布の形成のメカニズムに関する、より深い議論が可能になると期待される。

I-5 | 摘要

河川環境は標高や勾配により大きく変化し、このような流程による環境の変化は河川に棲息する生物種に多大な影響を与える。特に水生昆虫類については、河川の上流ー下流間で（流程により）近縁種が入れ替わりながら分布する傾向が知られている。このような「流程分布」傾向は、本研究で注目するモンカゲロウ *Ephemera* 属の3種についても示唆されてきた。このモンカゲロウ属3種の流程分布傾向をより明確化することを目的に、日本列島を網羅するような水系で展開されてきた「河川水辺の国勢調査」の“Megadata”を利用し、GIS（Geographic Information System）や利用可能な複数の環境要因データを用いて、モンカゲロウ属3種の棲息地情報を包括的に分析した。その結果、モンカゲロウ属3種の分布パターンには、やはり標高勾配に関わる環境要因が強く関係していることが確認された。モンカゲロウ属3種の棲息地に関する膨大なデータが得られたことから、第四紀の気候変動により各種の分布域がどのように変遷してきたのか、ソフトウェア MAXENT を用いたシミュレーションを実施し、最終氷期最寒冷期から現在、そして将来までの分布域変遷を推測した。これらの解析を通して、モンカゲロウ属3種のハビタット選好性や種間でのニッチ分化の傾向、そして流程分布との関係性が明らかとなった。実際には種間での重複もみられることから、モンカゲロウ属3種の分布パターンは標高勾配に伴う緩やかなニッチ分化によるものであることに加えて、ニッチの重複域では種間競争が生じている可能性も示唆された。

表 I -1 全 1,670 地点に及ぶモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の各種の棲息地情報(標高, 集水域面積, 河川次数, 河床勾配, 年間平均気温, 年間降水量)に基づく, 分布域特性

環境要因		フタスジモンカゲロウ <i>Ephemera japonica</i>	モンカゲロウ <i>Ephemera strigata</i>	トウヨウモンカゲロウ <i>Ephemera orientalis</i>
標高 (m)	N	617	655	398
	Mean \pm SD	322.2 \pm 285.8	180.0 \pm 172.5	121.0 \pm 128.9
	Median	248.9	137.3	72.1
集水域面積 (km ²)	N	534	550	307
	Mean \pm SD	423.7 \pm 796.8	543.9 \pm 948.4	724.3 \pm 1192.7
	Median	124.2	219.8	277.2
Strahler 河川次数	N	534	550	307
	Mean \pm SD	5.3 \pm 1.4	5.7 \pm 1.2	5.9 \pm 1.1
	Median	5.0	6.0	6.0
Shreve 河川次数	N	534	550	307
	Mean \pm SD	2522.1 \pm 5069.7	3260.2 \pm 5893.7	4101.8 \pm 6572.7
	Median	700.5	1279.5	1571.0
河床勾配 (%)	N	453	525	337
	Mean \pm SD	2.6 \pm 6.6	1.0 \pm 4.7	0.4 \pm 1.2
	Median	0.7	0.3	0.2
年間平均気温 (°C)	N	617	655	398
	Mean \pm SD	11.3 \pm 3.2	12.8 \pm 2.9	13.7 \pm 2.5
	Median	11.7	13.6	14.5
年間降水量 (mm)	N	617	655	398
	Mean \pm SD	1667.3 \pm 381	1669.0 \pm 365	1694.2 \pm 341
	Median	1645.0	1669.0	1733.5

N: 解析地点数

表 I -2 定性採集によって得られたモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の分布情報 (所属研究室の蓄積データより構築). 図 I -11 の分布と対応する

採集地点									
地点番号	地名, 県	国	緯度 (N)	経度 (E)	標高 (m)	フタスジ モンカゲロウ <i>Ephemera</i> <i>japonica</i>	モンカゲロウ <i>Ephemera</i> <i>strigata</i>	トウヨウ モンカゲロウ <i>Ephemera</i> <i>orientalis</i>	
1	Esashi, Hokkaido	Japan	44.84418	142.40045	80	+			
2	Bifuka, Hokkaido	Japan	44.60452	142.27748	77		+		
3	Obira, Hokkaido	Japan	44.12561	141.97299	166	+			
4	Shibetsu, Hokkaido	Japan	44.09159	142.76406	348	+			
5	Takinoue, Hokkaido	Japan	43.95243	142.94555	565	+			
6	Engaru, Hokkaido	Japan	44.02075	143.47798	112		+		
7	Kamikawa, Hokkaido	Japan	43.84163	142.70572	294		+		
8	Mashike, Hokkaido	Japan	43.74231	141.50683	850	+			
9	Yoichi, Hokkaido	Japan	43.16196	140.69351	166	+			
10	Niki, Hokkaido	Japan	43.12955	140.69084	109	+			
11	Kyowa, Hokkaido	Japan	43.05129	140.68151	316	+			
12	Kyowa, Hokkaido	Japan	43.03784	140.67838	198	+			
13	Rankoshi, Hokkaido	Japan	42.77471	140.50943	120	+			
14	Rankoshi, Hokkaido	Japan	42.79417	140.60083	46		+		
15	Toyako, Hokkaido	Japan	42.64649	140.83283	87	+			
16	Noboribetsu, Hokkaido	Japan	42.53642	141.10878	487	+			
17	Minami-Furano, Hokkaido	Japan	43.12166	142.33165	379	+			
18	Shimukappu, Hokkaido	Japan	42.94452	142.37003	297	+			
19	Mukawa, Hokkaido	Japan	42.89975	142.25913	205	+			
20	Biratori, Hokkaido	Japan	42.62376	142.44855	389	+			
21	Biratori, Hokkaido	Japan	42.70819	142.39027	310	+			
22	Niikappu, Hokkaido	Japan	42.42625	142.41478	41	+			
23	Noheji, Aomori	Japan	40.83904	141.06439	180	+			
24	Noheji, Aomori	Japan	40.84011	141.06143	197	+			
25	Semboku, Akita	Japan	39.80222	140.67083	333	+			
26	Hachimantai, Iwate	Japan	40.19034	140.95127	411	+			
27	Nishiwaga, Iwate	Japan	39.42551	140.70557	432	+			
28	Nishiwaga, Iwate	Japan	39.40937	140.70448	470	+			
29	Nishiwaga, Iwate	Japan	39.24899	140.85528	437	+			
30	Morioka, Iwate	Japan	39.69722	141.02611	204		+		
31	Shizukuishi, Iwate	Japan	39.57508	140.88926	332	+			
32	Ichinoseki, Iwate	Japan	38.99420	140.79279	772	+			
33	Miyako, Iwate	Japan	39.64623	141.83528	95	+			
34	Kesennuma, Miyagi	Japan	38.83821	141.51646	241	+			
35	Tome, Miyagi	Japan	38.64617	141.37021	91	+			
36	Sendai, Miyagi	Japan	38.36789	140.61756	453	+			
37	Kawasaki, Miyagi	Japan	38.21304	140.55184	344	+			
38	Kawasaki, Miyagi	Japan	38.21890	140.50814	575	+			
39	Tsuruoka, Yamagata	Japan	38.68728	139.74897	38		+		
40	Nishikawa, Yamagata	Japan	38.45114	140.05606	274	+			
41	Kita-Shiobara, Fukushima	Japan	37.75296	140.04842	884	+			
42	Nihonmatsu, Fukushima	Japan	37.63040	140.42138	292		+		
43	Kawauchi, Fukushima	Japan	37.36742	140.84887	692	+			
44	Iwaki, Fukushima	Japan	37.21256	140.85644	724	+			
45	Iwaki, Fukushima	Japan	37.00879	140.62313	540	+			
46	Mashiko, Tochigi	Japan	36.44731	140.14086	165		+		
47	Midori, Gunma	Japan	36.58938	139.35404	941	+			
48	Aga, Niigata	Japan	37.71837	139.31760	99	+			
49	Gosen, Niigata	Japan	37.64063	139.18956	128	+			
50	Kamo, Niigata	Japan	37.60384	139.10687	75		+		
51	Sado, Niigata	Japan	38.23182	138.38923	8	+			
52	Sado, Niigata	Japan	38.17078	138.46360	26	+			
53	Sado, Niigata	Japan	37.98657	138.38802	21	+			
54	Sado, Niigata	Japan	37.95712	138.40858	134	+			
55	Sado, Niigata	Japan	38.02172	138.49725	176	+			
56	Kijimadaira, Nagano	Japan	36.87217	138.46917	926	+			
57	Nagano, Nagano	Japan	36.73420	138.00318	1,169	+			
58	Matsumoto, Nagano	Japan	36.09151	137.68030	1,002	+			
59	Matsumoto, Nagano	Japan	36.03016	137.71638	1,443	+			
60	Kiso, Nagano	Japan	36.00757	137.73440	1,253	+			

次頁へ続く

前頁の続き

61	Shiojiri, Nagano	Japan	35.88703	137.82736	1,177	+	
62	Anan, Nagano	Japan	35.25192	137.76199	780	+	
63	Tatsuno, Nagano	Japan	36.01359	137.93795	807	+	+
64	Chino, Nagano	Japan	35.94240	138.19737	868	+	+
65	Ueda, Nagano	Japan	36.29328	138.10532	841	+	
66	Ueda, Nagano	Japan	36.45245	138.35245	1,065	+	
67	Ueda, Nagano	Japan	36.45326	138.36463	1,035	+	
68	Ueda, Nagano	Japan	36.53436	138.35582	1,407	+	
69	Koshu, Yamanashi	Japan	35.83739	138.82204	1,321	+	
70	Hino, Tokyo	Japan	35.68342	139.38752	81		+
71	Sagamihara, Kanagawa	Japan	35.56431	139.25983	174		+
72	Kiyokawa, Kanagawa	Japan	35.49738	139.22235	317	+	
73	Izu, Shizuoka	Japan	34.91411	138.97291	270		+
74	Numazu, Shizuoka	Japan	35.10524	138.88760	11		+
75	Toei, Aichi	Japan	35.09742	137.66231	347		+
76	Nakatsugawa, Gifu	Japan	35.38271	137.50109	749	+	
77	Gujo, Gifu	Japan	35.66923	136.97707	225		+
78	Takayama, Gifu	Japan	36.04912	137.09006	944	+	
79	Takayama, Gifu	Japan	36.27080	137.36970	950	+	
80	Takayama, Gifu	Japan	36.28323	137.38211	536	+	
81	Tarui, Gifu	Japan	35.40716	136.51492	132		+
82	Minami-Echizen, Fukui	Japan	35.80903	136.33516	281	+	
83	Taiki, Mie	Japan	34.37041	136.47998	130	+	
84	Owase, Mie	Japan	34.02723	136.23137	204	+	
85	Owase, Mie	Japan	34.02803	136.17909	150	+	
86	Kumano, Mie	Japan	33.94472	136.09696	299		+
87	Kozagawa, Wakayama	Japan	33.52522	135.74364	56	+	
88	Aridagawa, Wakayama	Japan	34.05746	135.35348	129	+	
89	Totsukawa, Nara	Japan	34.02598	135.79640	210	+	
90	Gojo, Nara	Japan	34.28594	135.71650	277	+	
91	Asuka, Nara	Japan	34.45207	135.82509	185	+	
92	Asago, Hyogo	Japan	35.37702	134.89591	184		+
93	Himeji, Hyogo	Japan	34.93699	134.66382	100		+
94	Yabu, Hyogo	Japan	35.29038	134.60064	370	+	
95	Shobara, Hiroshima	Japan	35.05185	133.20686	750	+	
96	Nichinan, Tottori	Japan	35.08790	133.17996	553	+	
97	Takamatsu, Kagawa	Japan	34.23741	134.07746	44		+
98	Miyoshi, Tokushima	Japan	33.86672	134.08203	1,287	+	
99	Kami, Kochi	Japan	33.62100	133.73203	75		+
100	Shimanto, Kochi	Japan	33.31131	133.07859	272		+
101	Yame, Fukuoka	Japan	33.20105	130.56850	24		+
102	Kikuchi, Kumamoto	Japan	33.04177	130.84037	239	+	
103	Kikuchi, Kumamoto	Japan	32.97927	130.82285	53	+	
104	Misato, Kumamoto	Japan	32.60138	130.88813	293	+	
105	Mizukami, Kumamoto	Japan	32.32195	131.05667	425		+
106	Satsuma, Kagoshima	Japan	31.91714	130.58395	184		+
107	Satsuma, Kagoshima	Japan	31.91369	130.58696	193	+	
108	Minami-Satsuma, Kagoshima	Japan	31.47203	130.37235	259	+	
109	Kimotsuki, Kagoshima	Japan	31.21242	130.95445	233	+	
110	Mimata, Miyazaki	Japan	31.74495	131.24964	410	+	
111	Gokase, Miyazaki	Japan	32.66619	131.16030	535		+
112	Saiki, Oita	Japan	32.84388	131.60259	219		+
113	Bungo-Ono, Oita	Japan	33.04865	131.44910	549	+	+
114	Yufu, Oita	Japan	33.12627	131.30827	769	+	
115	Kusu, Oita	Japan	33.29689	131.16035	336		+
116	Tsushima, Nagasaki	Japan	34.22681	129.22239	13		+
117	Wonju, Gangwondo	Korea	37.28050	128.08635	443		+
118	Andong, Gyeongsangbukdo	Korea	36.32787	128.97710	177		+
119	Yeongcheon, Gyeongsangbukdo	Korea	36.10675	129.07308	165		+
120	Gwangyang, Jeollanamdo	Korea	34.99258	127.60355	13		+
121	Goheung, Jeollanamdo	Korea	34.60397	127.40830	8		+

表 I-3 モンカゲロウ属 *Ephemera* 3 種が棲息する地点の環境要因の評価に用いた全要因間の相関。右端の数値は Kruskal-Wallis 検定の結果 (太字は有意差を示す)

	緯度	経度	標高	集水域面積	Strahler の河川次数	Shreve の河川次数	河床勾配	BIO1 (Annual mean temperature)	BIO2 (Mean diurnal range)	BIO3 (Isothermality)	BIO4 (Temperature seasonality)	BIO5 (Max temperature of warmest month)	BIO6 (Min temperature of coldest month)	BIO7 (Temperature annual range)	BIO8 (Mean temperature of wettest quarter)	BIO9 (Mean temperature of driest quarter)	BIO10 (Mean temperature of warmest quarter)	BIO11 (Mean temperature of coldest quarter)	BIO12 (Annual precipitation)	BIO13 (Precipitation of wettest month)	BIO14 (Precipitation of driest month)	BIO15 (Precipitation seasonality)	BIO16 (Precipitation of wettest quarter)	BIO17 (Precipitation of driest quarter)	BIO18 (Precipitation of warmest quarter)	BIO19 (Precipitation of coldest quarter)	P value (Kruskal-Wallis test)
緯度	-																										
経度	0.85	-																									
標高	0.04	0.06	-																								
集水域面積	0.07	0.09	-0.26	-																							
Strahler 河川次数	0.01	0.02	-0.30	0.43	-																						
Shreve の 河川次数	0.07	0.09	-0.25	0.65	0.60	-																					
河床勾配	< 0.01	0.11	0.32	-0.12	-0.23	-0.12	-																				
BIO1 (Annual mean temperature)	-0.86	-0.75	-0.48	0.08	0.13	0.07	-0.19	-																			
BIO2 (Mean diurnal range)	-0.11	0.08	0.38	< 0.01	0.10	0.01	0.02	-0.08	-																		
BIO3 (Isothermality)	-0.68	-0.36	0.20	-0.03	0.06	-0.02	0.01	0.51	0.74	-																	
BIO4 (Temperature seasonality)	0.85	0.67	0.19	0.04	0.02	0.03	0.04	-0.85	0.14	-0.55	-																
BIO5 (Max temperature of warmest month)	-0.79	-0.67	-0.49	0.12	0.20	0.11	-0.23	0.97	0.08	0.56	-0.74	-															
BIO6 (Min temperature of coldest month)	-0.84	-0.73	-0.43	0.05	0.08	0.05	-0.15	0.98	-0.19	0.46	-0.92	0.92	-														
BIO7 (Temperature annual range)	0.71	0.63	0.27	0.05	0.08	0.05	0.03	-0.78	0.47	-0.25	0.93	-0.62	-0.88	-													
BIO8 (Mean temperature of wettest quarter)	-0.53	-0.43	-0.05	-0.04	0.06	0.02	-0.06	0.50	0.22	0.53	-0.51	0.49	0.49	-0.37	-												
BIO9 (Mean temperature of driest quarter)	-0.45	-0.49	-0.50	0.06	0.08	0.02	-0.13	0.72	-0.28	0.12	-0.53	0.70	0.71	-0.57	0.07	-											
BIO10 (Mean temperature of warmest quarter)	-0.77	-0.71	-0.54	0.11	0.17	0.10	-0.22	0.99	-0.07	0.46	-0.76	0.99	0.95	-0.69	0.47	0.74	-										
BIO11 (Mean temperature of coldest quarter)	-0.86	-0.74	-0.42	0.05	0.10	0.05	-0.16	0.99	-0.10	0.53	-0.91	0.95	0.99	-0.84	0.51	0.70	0.96	-									
BIO12 (Annual precipitation)	-0.70	-0.69	< 0.01	-0.06	-0.09	-0.09	0.04	0.56	-0.16	0.25	-0.55	0.48	0.58	-0.57	0.16	0.54	0.53	0.57	-								0.350
BIO13 (Precipitation of wettest month)	-0.78	-0.83	0.02	-0.06	-0.09	-0.09	0.03	0.62	-0.11	0.36	-0.64	0.52	0.62	-0.62	0.31	0.43	0.56	0.62	0.87	-							
BIO14 (Precipitation of driest month)	< 0.01	-0.09	-0.07	-0.05	-0.01	-0.06	0.02	-0.01	-0.15	-0.25	0.16	0.03	-0.02	0.08	-0.21	0.41	0.05	-0.03	0.46	0.08	-						
BIO15 (Precipitation seasonality)	-0.57	-0.52	0.12	-0.04	-0.06	-0.04	0.01	0.45	0.13	0.51	-0.58	0.37	0.46	-0.48	0.43	-0.03	0.36	0.47	0.22	0.62	-0.69	-					
BIO16 (Precipitation of wettest quarter)	-0.76	-0.78	0.08	-0.08	-0.12	-0.11	0.05	0.57	-0.10	0.35	-0.62	0.47	0.58	-0.60	0.29	0.39	0.51	0.58	0.89	0.99	0.11	0.59	-				
BIO17 (Precipitation of driest quarter)	-0.06	-0.15	-0.07	-0.04	< 0.01	-0.06	0.01	0.04	-0.15	-0.21	0.11	0.07	0.02	0.04	-0.20	0.42	0.10	0.02	0.52	0.14	0.99	-0.65	0.17	-			
BIO18 (Precipitation of warmest quarter)	-0.78	-0.72	0.18	-0.11	-0.12	-0.11	0.08	0.54	< 0.01	0.45	-0.64	0.45	0.57	-0.58	0.42	0.31	0.47	0.57	0.88	0.91	0.13	0.53	0.94	0.18	-		
BIO19 (Precipitation of coldest quarter)	-0.01	-0.07	0.15	-0.07	-0.30	-0.11	0.23	-0.13	-0.18	-0.23	0.12	-0.15	-0.11	0.03	-0.36	0.25	-0.12	-0.13	0.37	0.13	0.64	-0.42	0.15	0.63	0.12	-	

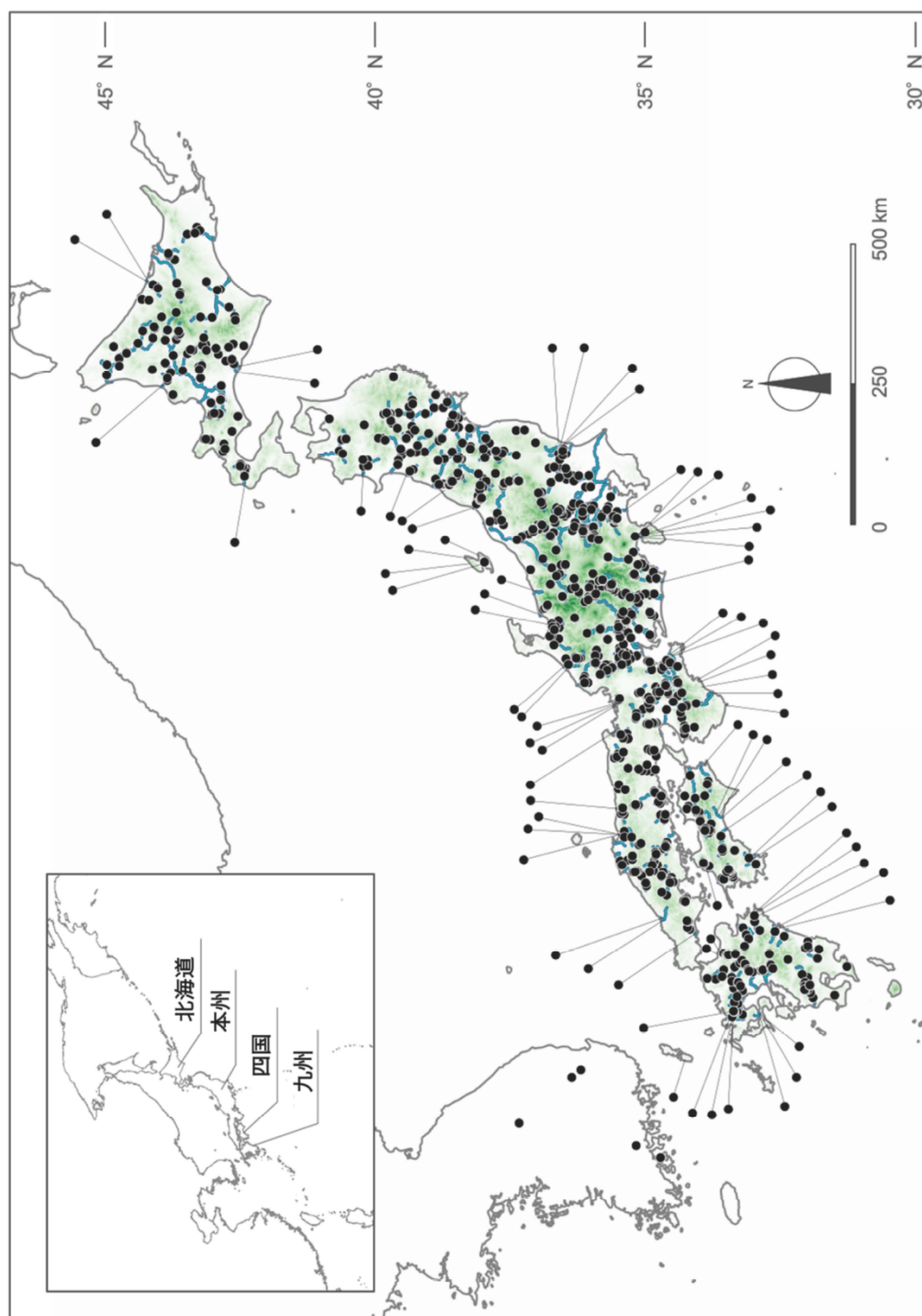


図 I-1 本研究において解析に用いたモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の分布が確認された地点. これらのプロットは, 日本列島の 109 水系を対象とした河川水辺の国勢調査「河川編」・「ダム湖編」(国土交通省によって実施) により記録された棲息地のデータと, 研究室の標本情報を基にした "Mega data" セットにおける 1,670 地点 (1,027 地点) のすべてを示している

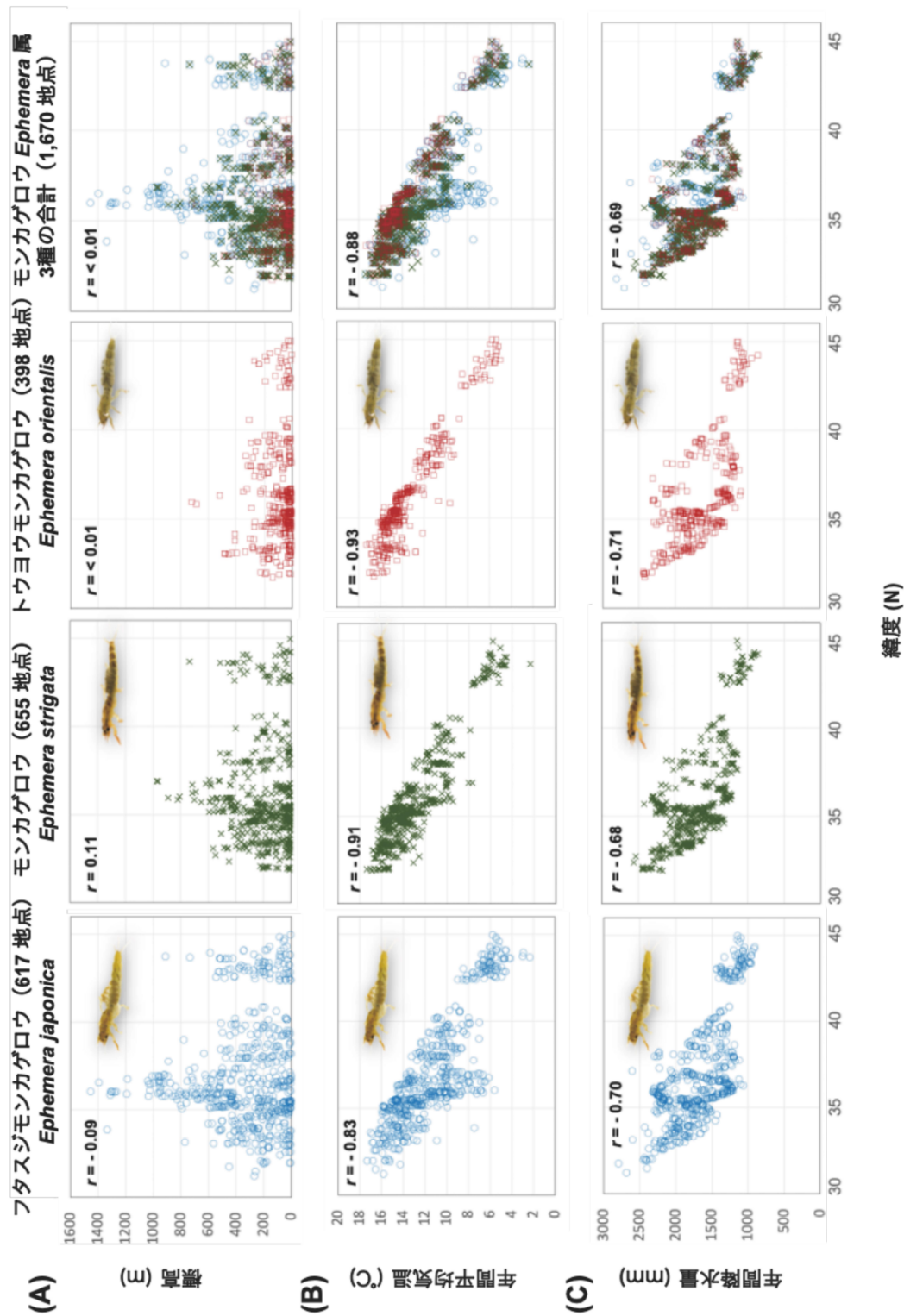


図 I-2 モンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種のそれぞれの棲息地点の環境間の解析結果. 緯度と高度の関係 (A) ; 緯度と年間平均気温の関係 (B) ; 緯度と年間降水量の関係 (C)

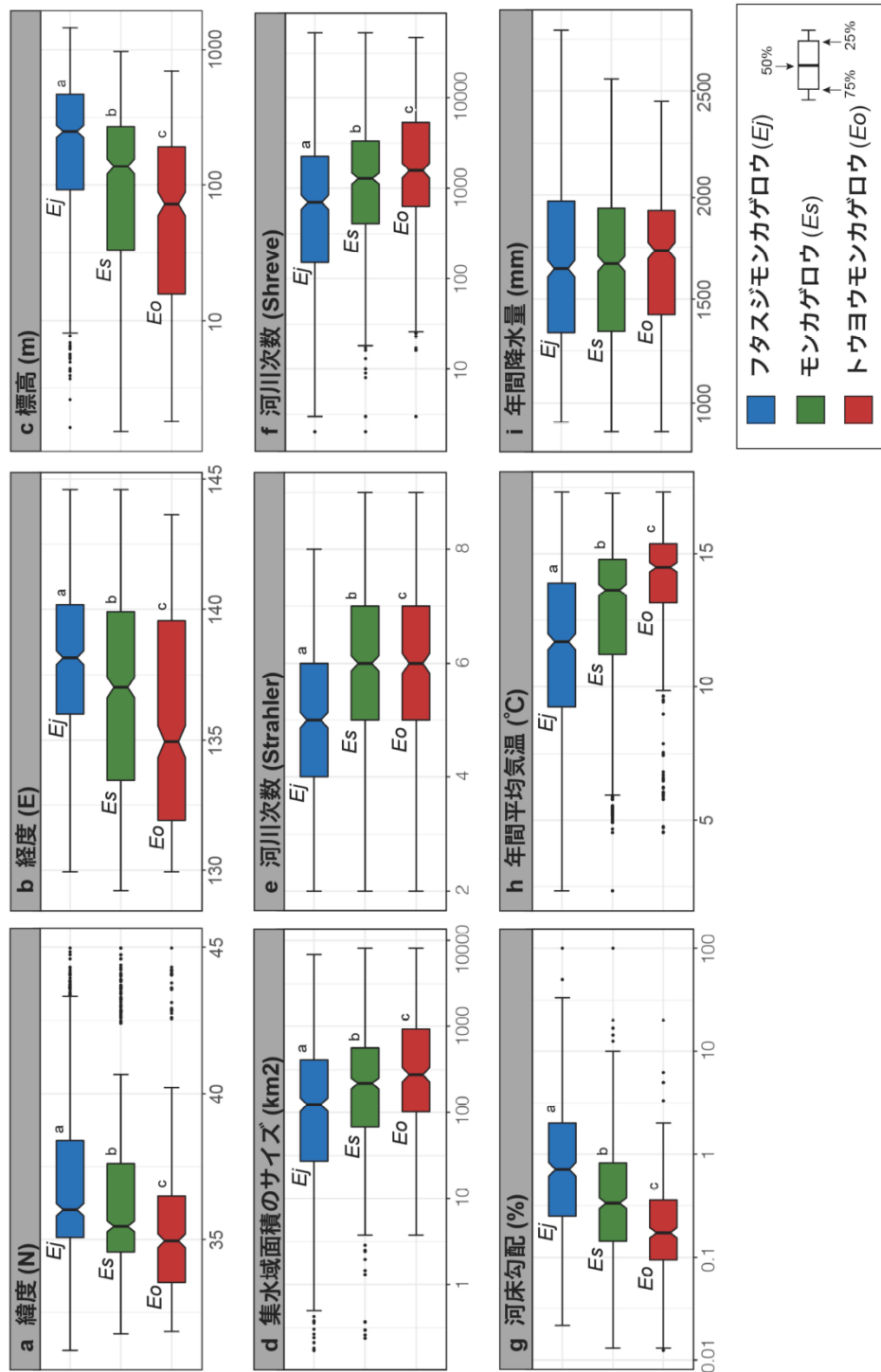


図 I-3 全 1,670 地点 (1,027 分布) の棲息地データを基に解析したモンカゲロウ属 3 種 (フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis*) の棲息環境の範囲の比較. 年平均気温データには "WorldClim BIO1" のデータセットを, 年降水量データには "WorldClim BIO12" のデータセットを用いた. 統計解析については, Kruskal-Wallis 検定 ($P < 0.05$) を行った後, Kruskal-Wallis 検定で有意な差を示したデータセットを対象に, Steel-Dwass 検定を行った. 異なるアルファベット (a, b, c) は, Steel-Dwass 検定による有意差を示す ($P < 0.05$). 年間降水量 (i) については, Kruskal-Wallis 検定で有意差が認められなかった

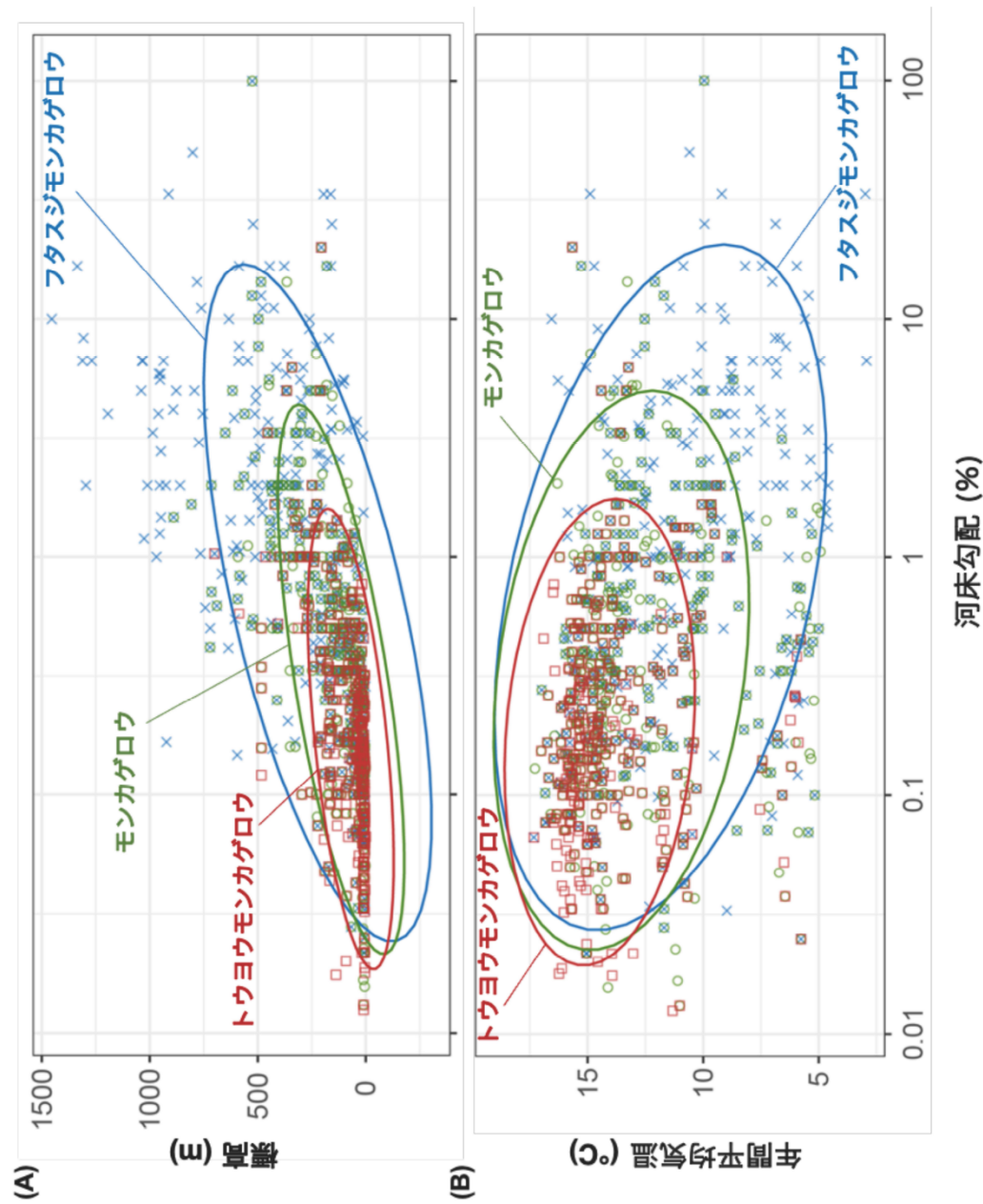


図 I-4 モンカゲロウ属各種 (フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis*) の棲息する地点と環境要因の関係性。河床勾配と標高の関係性 (A), 河床勾配と年間平均気温の関係性 (B), 図中の楕円は、各種の結果の 95% 信頼区間を示す

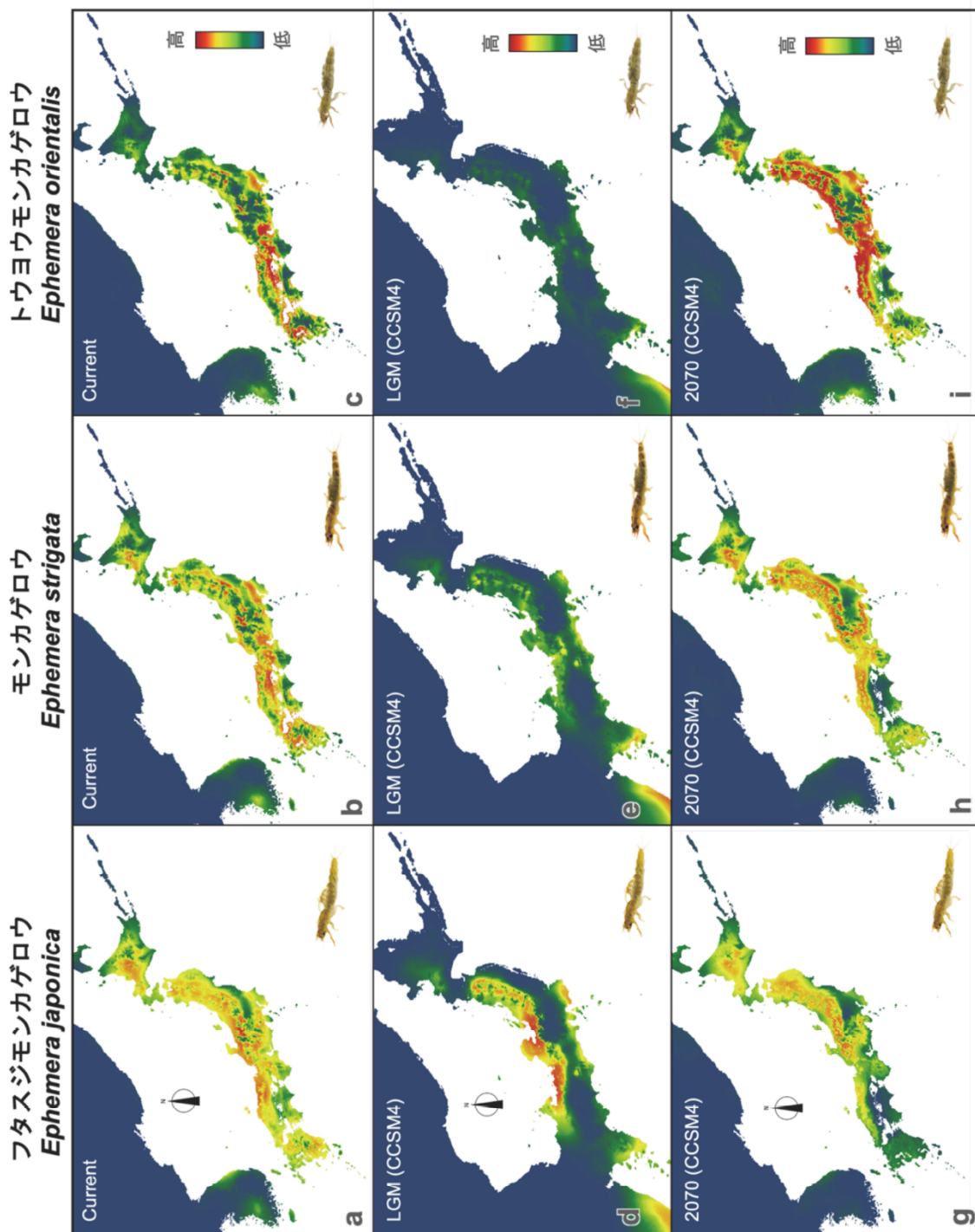


図 I-5 モンカゲロウ属各種（フタスジモンカゲロウ，モンカゲロウ，トウヨウモンカゲロウ）の潜在的な棲息適地を，ソフトウェア MAXENT を用いて，CCSM4 モデルに基づき，現在の棲息地情報から推定した現在の棲息適地（a-c），最終氷期最寒冷期（LGM，約 21ka; d-f），および 2070 年の将来予測（g-i）

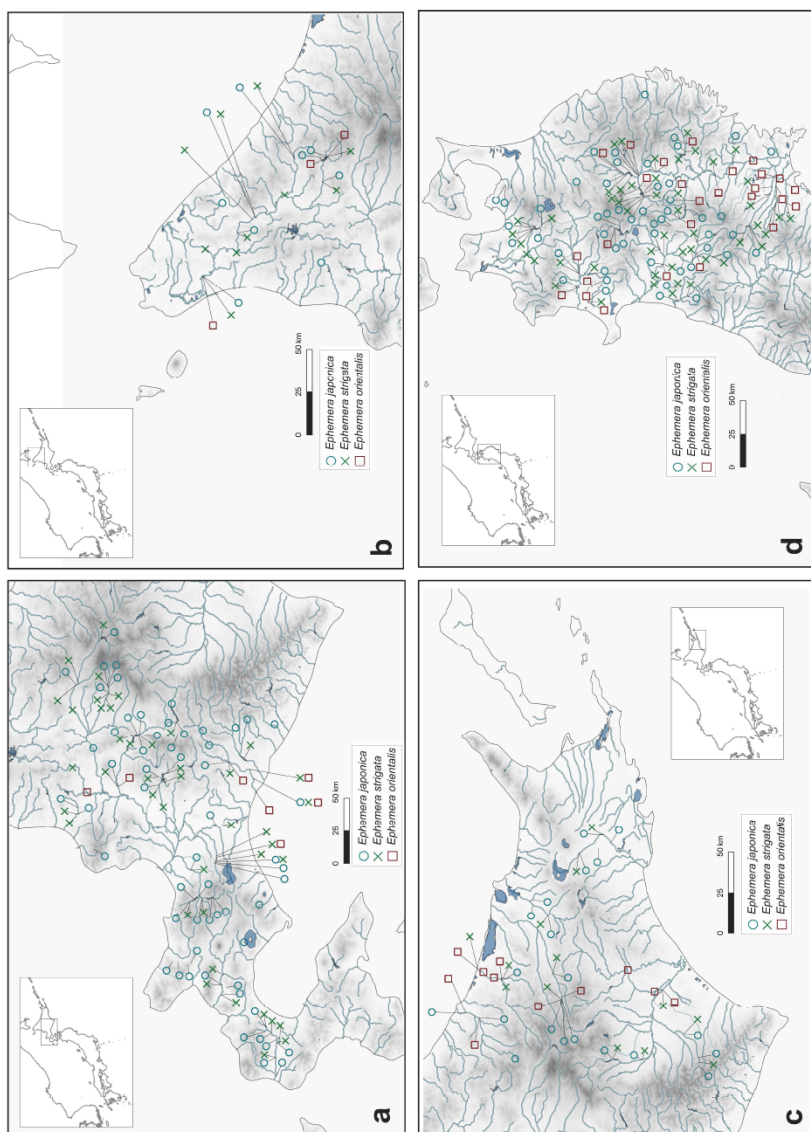


図 I-S1 (1/4) モンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種 (フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis*) の棲息地情報 (日本列島の地域ごとに詳細に示したプロットと地図) の a-c は北海道地域を分割して示し, d-k は本州を分割して示し, l は四国, m-n は九州地域を分割して示している

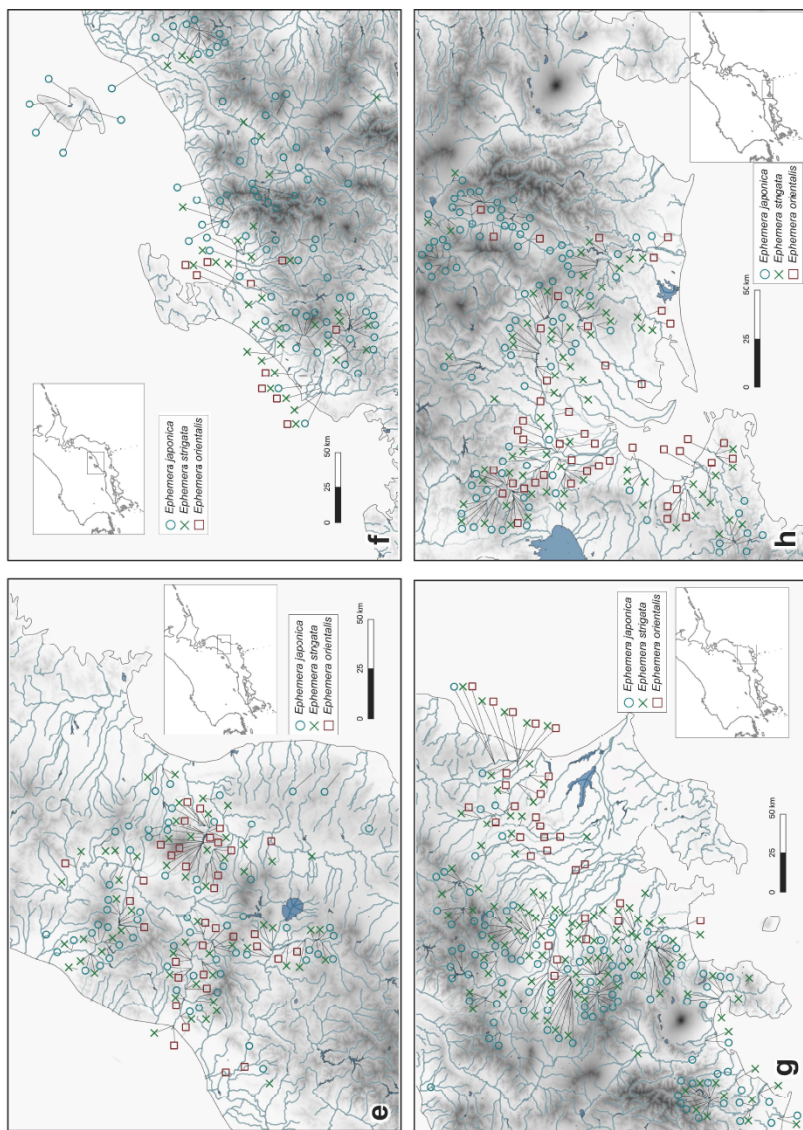


図 I-S1 (2/4) モンカゲロウ *Ephemerella* 属3種 (フタスジモンカゲロウ *Ephemerella japonica*, モンカゲロウ *Ephemerella strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemerella orientalis*) の棲息地情報 (日本列島の地域ごとに詳細に示したプロットと地図) の a-c は北海道地域を分割して示し, d-k は本州を分割して示し, l は四国, m-n は九州地域を分割して示している

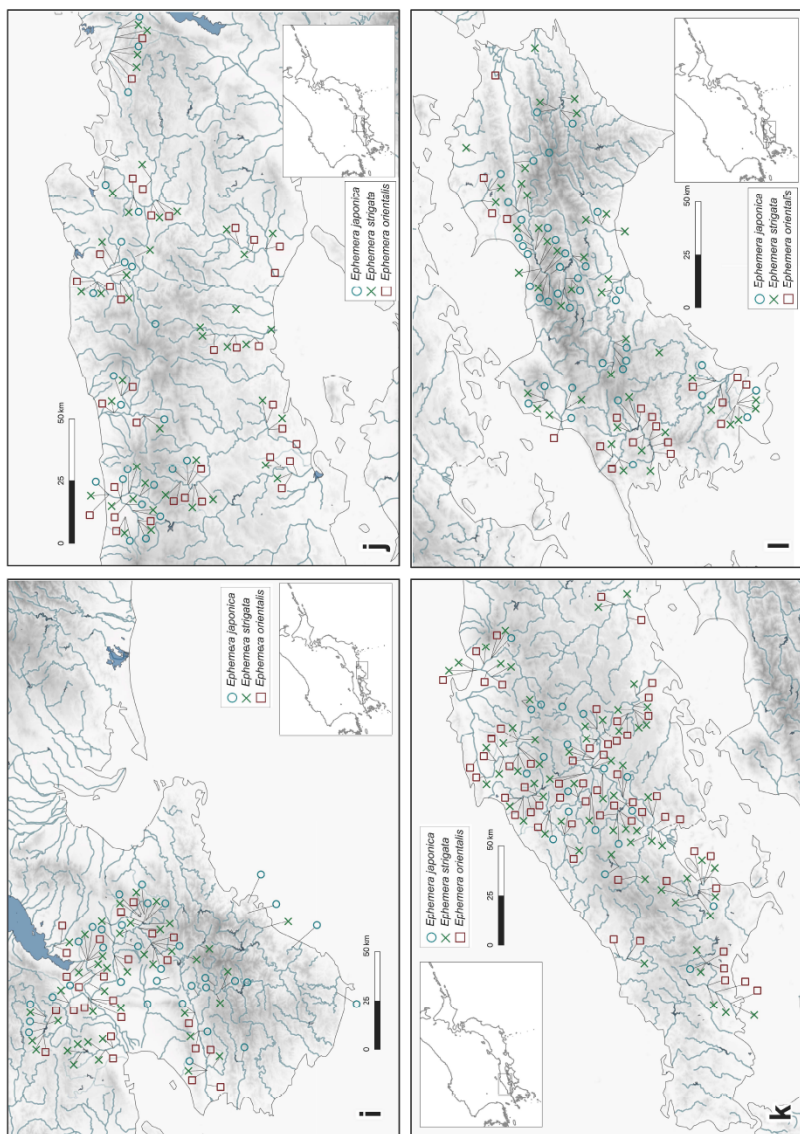


図 I-S1 (3/4) モンカゲロウ *Ephemera* 属3種 (フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis*) の棲息地情報 (日本列島の地域ごとに詳細に示したプロットと地図) の a-c は北海道地域を分割して示し, d-k は本州を分割して示し, l は四国, m-n は九州地域を分割して示している

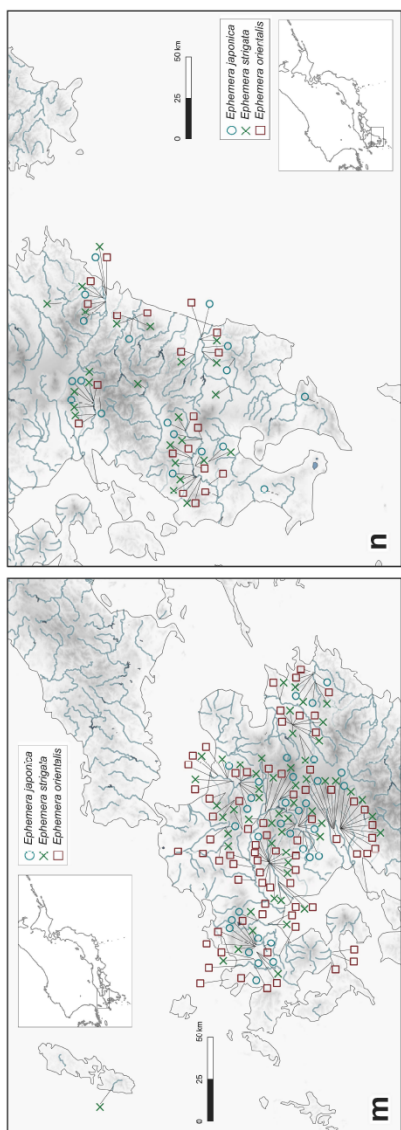


図 I-S1 (4/4) モンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種 (フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis*) の棲息地情報 (日本列島の地域ごとに詳細に示したプロットと地図) の a-c は北海道地域を分割して示し, d-k は本州を分割して示し, l は四国, m-n は九州地域を分割して示している

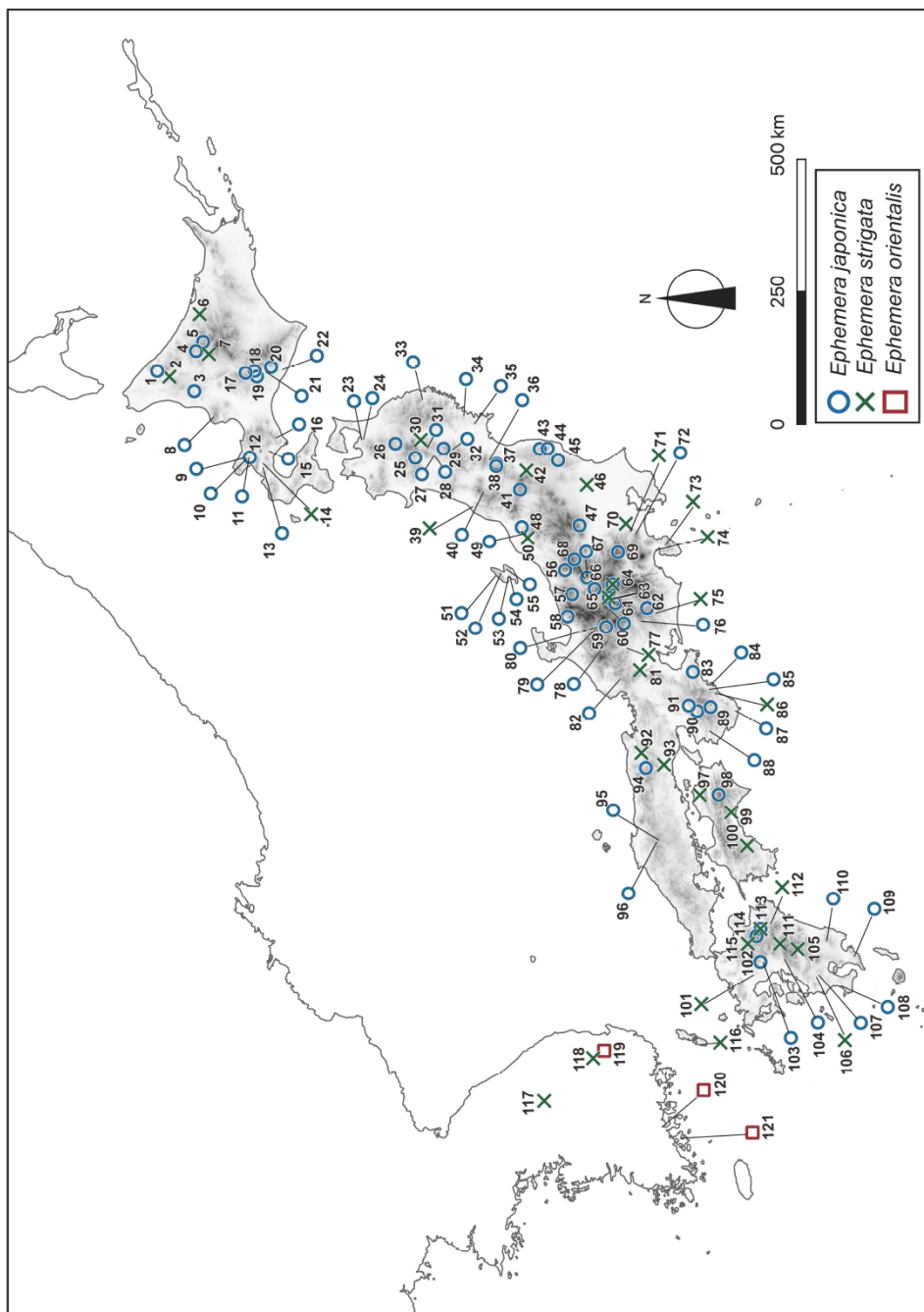


図 I -S2 本研究において解析に用いたモンカゲロウ属 *Ephemera* 3 種（フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis*) の棲息地点. これらのプロットは, 信州大学東城研究室の蓄積データに基づいた 121 (各種合わせて 124 地点のデータ) の採集地点の詳細な情報については, 表 I -2 に示した

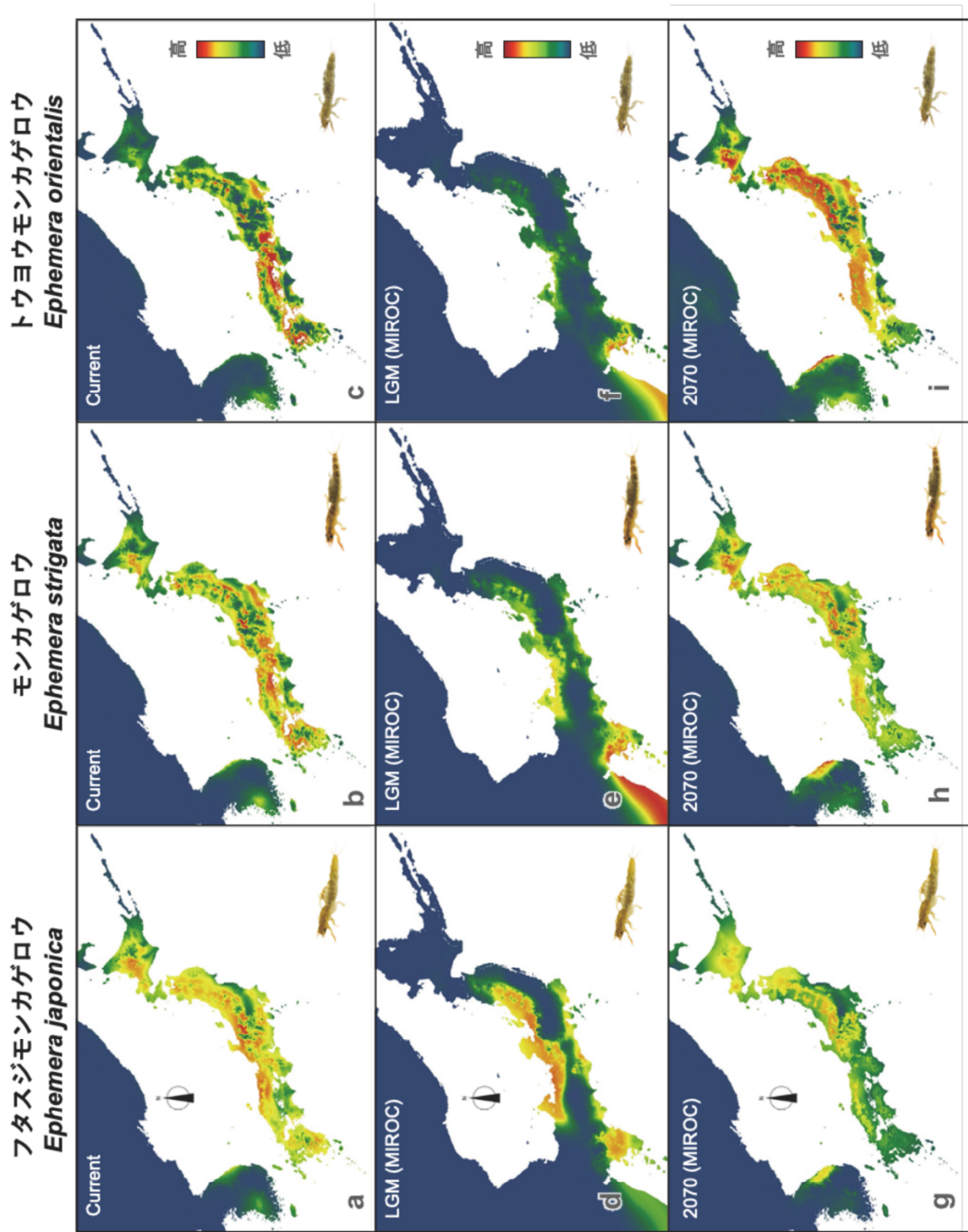


図 I-S3 モンカゲロウ属各種（フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis*）の潜在的な棲息適地、現在の棲息地情報に基づき、ソフトウェア MAXENT を用いて推定した結果（MIROC モデル）。現在の棲息適地（a-c）、最終氷期最寒冷期（LGM、約 21ka; d-f）、および 2070 年の将来予測（g-i）

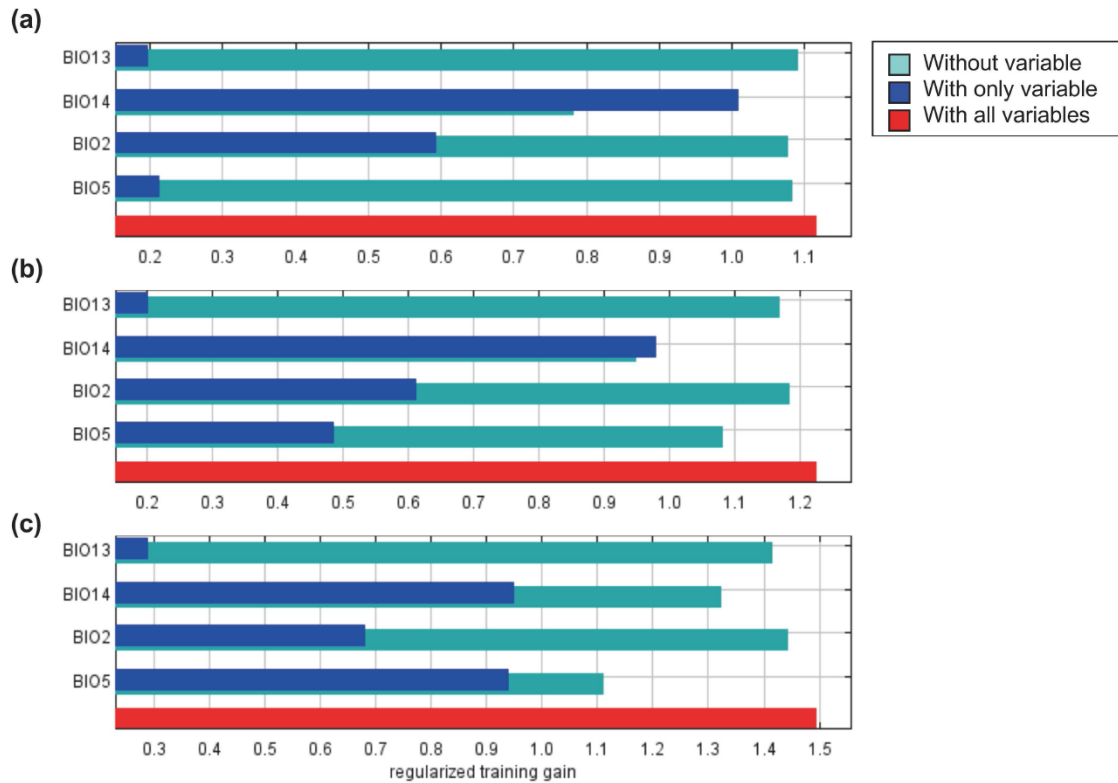


図 I -S4 MAXENT によるモデリングに用いた変数の重要性を Jackknife test で検定した結果。フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* (a), モンカゲロウ *Ephemera strigata* (b), トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis* の分布モデル (c)。補足: BIO2 は mean diurnal range, BIO5 は max temperature of warmest month, BIO13 は precipitation of wettest month, BIO14 は precipitation of driest month

第Ⅱ章

近縁 3 種のモンカゲロウ類におけるニッチ分化に基づいた
地理的ファインスケールでの分布特性とその決定要因の追究

II-1 | 背景

生物種の分布や種多様性は、対象となる生物の系統進化史や地域の地理・地形・地質、風条件、光条件、降水量、それらの季節的変動/年変動といった気象・気候条件、餌資源の質や量といった環境要因、捕食者や競争者の存在などの生物間相互作用、偶然性や自然災害、人間活動なども含めたあらゆる要素が複合的に作用し、決定される (Chuine and Beaubien, 2001; Heino, 2009; Chuine, 2010; Walters and Post, 2011; Wisz et al., 2013; Wardhaugh, 2014; Saito and Tojo, 2016a; Tojo et al., 2017; Nguyen et al., 2018; Monteles et al., 2021).

このように多くの要因が多様な地理的スケールで複雑に変化するため (e.g., 地質条件や気候条件), 生物種間の分布の境界が明らかとなったとしても, どのような要因が特定の生物種の分布に大きく寄与しているのかを追究することは困難である. しかし, 標高に応じた 1 つの山岳や河川などの小さな地理的スケール (地理的ファインスケール) の中で対象種を調べる場合, 対象種に作用する環境要因を比較的単純化することができる. なぜなら地史的要因や気象条件がある程度統一された地理的スケールの中で, 生物種の分布域決定に寄与する要因を議論できるからである. このような地理的ファインスケールにおいて, 標高に沿った近縁種間の分布域の違いを追究するアプローチは, それらの分布域特性を理解する上で極めて有効である.

このような背景下, 本研究では, 水生昆虫類で知られる単一水系内の流程に沿った分布現象に着目した. 水系内での上流ー下流にかけた生物種の分布パターンは, 流程分布パターンとして様々な種群において多くの研究が実施されてきた. 魚類をはじめ (Hasegawa and Maekawa, 2008; Morita et al., 2016), 貝類 (Atkinson et al., 2012; Chambers and Woolnough, 2018), 水生昆虫類 (Hildrew and Edington, 1979; Hawkins, 1984; Dominguez and Ballesteros Valdez, 1992; Prenda and Gallardo-Mayenco, 1999; Illéšová et al., 2008), 水生植物・付着藻類 (Rusanov and Khromov, 2016), 動物プランクトン (Le Coz et al., 2017)

に至るまで多様な生物種群で流程分布パターンが報告されてきた。このうち、水生昆虫類では種間のニッチ分化、群集構造や β 多様性の観点から、多様な生態学的な研究が行われてきた (Grubaugh et al., 1996; Crosa and Bufagni, 2002; Clarke et al., 2008; Ogitani et al., 2011; Lundquist et al., 2019; Serpa et al., 2020; Suzuki et al., 2021; Takenaka et al., 2021)。これまで「ニッチ」という概念は、多くの研究者によって様々な適用がなされてきたが、本研究では他種との関係性も議論するため、Elton の概念を重視している (Elton, 1927; Sales et al., 2021)。

水生昆虫類においては、単一の水系内に複数の近縁種が棲息することがよく知られており、マイクロハビタットレベルでのニッチ分化を理解する上で重要な分類群である。加えて、一般的に水生昆虫類の分布は、標高や水温に強く関連していると考えられている。しかしながら、本研究で着目するモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種 (フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis*) は、標高に関連した分布を示すものの (渡辺, 1985; Okamoto and Tojo, 2021), 先行研究では水温に依存しない可能性も示唆されており (渡辺, 1985; 竹門, 1989), 近縁種間のニッチ分化に関する新たな洞察が得られる可能性がある。これらのモンカゲロウ属 3 種は、日本列島に広域分布する普通種であり (石綿・竹門, 2005; Okamoto and Tojo, 2021), 比較的棲息密度も高く、体サイズが大きいため、底生生物中におけるバイオマスの大部分を占めることも多く、生態学的にも重要な種群である (石綿・竹門, 2005; Okamoto and Tojo, 2021)。これら 3 種の幼虫は、静水環境 (緩い流速や淀み環境) を好み、河床の砂やシルトなどの河床底に掘潜し、河川水中の粒状有機物を濾過摂食していることが知られている (石綿・竹門, 2005)。先行研究では分類学的特性や卵形態の違いも報告されてきた (黒田・渡辺, 1984; Tojo and Machida, 1998)。これら 3 種はいくつかの断片的・定性的な研究から、フタスジモンカゲロウ – モンカゲロウ – トウヨウモンカゲロウの順に、河川の上流 – 下流にかけて分布することが知られてきた (黒田ほか,

1984; 渡辺, 1985; 竹門, 1989; 水野・御勢, 1993; 鳥居ほか, 2012). さらに, 日本列島の河川を網羅的に調査し生物相のデータを蓄積した国土交通省が提供する “Megadata” (多くの底生動物種の分布に関わるデータが四半世紀にわたって蓄積されたデータ) を基に, モンカゲロウ属 3 種の分布パターンを分析した第 I 章の結果でも, 上流ー下流にかけての分布パターンを支持する結果が得られている (Okamoto and Tojo, 2021). しかしながら, これらの “Megadata” 解析のようなマクロスケールでの研究やその他の先行研究では, 地理的ファインスケールでの非生物的要因 (e.g., 底質の状況や有機物量の評価)・生物的要因 (種間相互作用) を詳しくフォローできていないために, 詳細に種間のニッチ分化を議論できなかった (明確にするには不十分だった).

そこで本研究では, 単一の水系内に複数の調査地点を設け, 水系内の流程に沿って詳細な定量調査と環境要因の計測を実施した. 特に環境要因については, 先行研究でモンカゲロウ類の分布決定要因としての関連性が示唆されてきた地形的要因 (ワイドスケール要因; e.g., 標高や河床勾配) に加えて, モンカゲロウ属 3 種の羽化や繁殖行動に関わるような要因 (ファインスケール要因; e.g., 底質状態や周辺植生, 有機物量) に着目して調査した. ニッチが重複する可能性の高い近縁種間の相互作用は, 種ごとの分布域を決定する上で重要な要因の 1 つと考えられるが (Wisz et al., 2013), そもそもカゲロウ類の種間相互作用を考慮した研究は極めて少ない. そこで, 本研究ではモンカゲロウ属 3 種の分布決定要因を議論する際に, 環境要因に加えて, 種間相互作用も併せて検討することとした. このような背景から, “Megadata” 解析のデータと事前の予備調査の結果を基に, モンカゲロウ属 3 種の棲息密度が高い岡山県旭川水系を好適なフィールドとして選定した.

Ⅱ-2 | 材料・方法

Ⅱ-2-1 | 調査地点について

岡山県旭川水系のモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種は、いずれの種も高い密度で棲息している。本研究では図Ⅱ-1 に示すように、水系内の旭川本流と大きな 3 本の支流（新庄川、目木川、宇甘川）に合計 29 の調査地点を設定した（表Ⅱ-1; 図Ⅱ-1, S1）。新庄川と目木川は、旭川本流・上・中流域に流入する支流である（図Ⅱ-1）。残る宇甘川は、旭川本流・下流域に流入する支流である（図Ⅱ-1）。旭川水系内に、基本的に約 10 km 間隔で調査地点を設定したが、一部の流域によってはダム湖の影響で河川へのアクセスそのものが困難であった。そのような場合には、地点の間隔を調整した。全ての調査地点の地理的な情報を表Ⅱ-1 に示した。本研究では、本流以外にも 3 本の支流を含めることで、各河川で分布パターンに関する再現性を検討することとした。このような研究デザインにより、モンカゲロウ属 3 種の流程分布パターンに関する理解の頑健性を確保することとした。

Ⅱ-2-2 | 対象種とサンプリング方法について

本研究では、モンカゲロウ *Ephemera* 属の 3 種（フタスジモンカゲロウ *E. japonica*, モンカゲロウ *E. strigata*, トウヨウモンカゲロウ *E. orientalis*）に着目した。モンカゲロウ属の 3 種は、日本列島広域（北海道、本州、四国、九州と周辺の離島）に分布する普通種である。フタスジモンカゲロウとモンカゲロウの生活史は、ともに年 1 化でそれぞれ春季と夏季に羽化するが（御勢, 1970; Takemon, 1990; 石綿・竹門, 2005）、東北地方や高標高地域など、低水温環境下では、複数年 1 化の可能性も示唆されている（東城, 未発表データ）。一方の、トウヨウモンカゲロウの生活史は、春と秋に羽化する年 2 化の可能性が示唆されている（黒田ほか, 1985; 渡辺, 1992）。最近発表された論文では、旭川下流域におけるトウヨウモンカゲロウの春季の繁殖行動に

ついて詳細に報告されているが (Miyatake et al., 2021), この旭川水系では夏季から秋季にかけての繁殖行動については明らかにされていない。

本研究では, これらのモンカゲロウ属 3 種の生活史を考慮し, 全 3 種の羽化期前にあたる春季 (4 月 2–14 日) に調査を実施した。旭川水系内に設定した各調査地点において, D フレーム型ハンドネット (間口 280 mm, メッシュサイズ 3 mm) を用いて, 定量採集 (3 分間×5 反復) を実施した。これらのサンプリングについては, すべて著者がひとりで実施した。採集は, 基本的に緩やかな流れの淵環境で実施された。ハンドネット内には河床材料 (e.g., 礫や落葉) も採集されるが, それらは対象種を確保する際に丁寧に取り除かれた。一定の時間で採集されたサンプルの中から, モンカゲロウ属 3 種のみを選択的に取り出し, 100% EtOH で固定した。全てのサンプルは, 実体顕微鏡下で石綿・竹門 (2005) に基づいて形態学的に種同定された。

II-2-3 | 各調査地点で計測された環境要因について

モンカゲロウ属各種に関連するハビタット特性を評価するため, 各調査地点にて以下に示すような環境要因を取得した。ほとんどの環境要因はフィールドにて取得されたが, 一部の要因は GIS やデータベース等を用いて取得された。環境要因として計測および解析した項目は以下に列記する通りである。(1) **源流からの距離**: 各調査地点から源流点までの距離を国土地理院が提供する GSI map を用いて計測した。(2) **標高**: GSI map を用いて標高データを取得した [基本的には, 5 m または 10 m のメッシュサイズの Digital Elevation Model (DEM, 参照元: 国土地理院) に基づくデータ]。(3) **Strahler の河川次数**: 国土数値情報 (国土交通省) から取得した 1/25,000 の地図をもとに, Strahler の河川次数 (Strahler, 1957) を算出した。(4) **河床勾配**: 河床勾配のデータは, 調査地点を基準点として, この基準点から ± 10 m の高低差がある地点間の距離から算出した。標高と距離の計測には, GSI map を用いた。ただし, 源流部付近の地点は川幅が狭いた

めに解析の精度が低い可能性がある。(5) **開空率**: 開空率は、全球型魚眼レンズ (EX-FR200, CASIO, Tokyo, Japan) によって各調査地点の中心位置で撮影し、ソフトウェア CanopOn2 (URL: <http://takenaka-akio.org/etc/canopon2/>) を用いて計算した。撮影した写真の辺縁部には、人工物 (e.g., 高層ビルや電柱など) が映り込む場合もあり、それらが河川上の開空率に対して与える影響はほとんどない。これらの「ノイズ」的データを極力除去するため、全ての写真の辺縁部の 10% に該当する情報を削除した上で、開空率を算出した。(6) **底質粗度**: 底質粗度は、上流ー下流といった水系内における調査地点の位置関係を知る指標として重要である。図II-S2 に示すように各調査地点で、流路に沿った 5 本のトランセクトラインと、流路を横断する 5 本のトランセクトラインをそれぞれ設定した (河岸ー流心まで)。これらトランセクトラインが交わる位置で礫サイズを測定した (i.e., 各調査地につき 25 データを取得)。河床における礫サイズを、砂 (<2 mm), 小礫 (2–16 mm), 中礫 (16–64 mm), 大礫 (64–256 mm), 巨礫 (> 256 mm) の 6 つのカテゴリーに区分し記録された (Bain et al., 1985; Saito and Tojo, 2016b)。底質粗度を以下の式により算出した。底質粗度 = 砂×1 + 小礫×2 + 中礫×3 + 大礫×4 + 巨礫×5 (各礫サイズ区分の被度 = 各区分の計測数/トランセクトラインの交差点数)。(7) **浮石率**: 調査地点における大礫以上の礫を対象に、浮石/はまり石を評価するため、ランダムに選定した 20 の大礫・巨礫を両手で持ち上げることで確認し、その割合を算出した。(8) **クロロフィル-a 量**: 付着藻類量の評価のため、調査地点の河床から大礫以上の大きさ (こぶし大以上) の礫を 3 つランダムに抽出し、その表面に 50×50 mm のコドラートを設置し市販の歯ブラシを用いて、コドラート内の付着物を全て擦りとり、白トレイ内に 100 ml の DW を用いて洗い入れた。そのようにして採取サンプルを、ガラス繊維濾紙 (GF/C フィルター) により濾過した上で濾紙を冷暗所 (およそ 4°C) で保管した。冷暗所 (およそ 4°C) で 99.9 % EtOH に 24 時間浸すことでクロロフィルを抽出した。抽出したクロロフィルは、紫外可視分光光度計 (V630 UV-VIS Spectrophotometer JASCO, 東京)

で計測し、ユネスコ法（西條・三田村, 2016）に準じてクロロフィル-*a* 量を算出した。

(9) 細粒状有機物 (FPOM: Fine Particulate Organic Matter) 量: 調査地点の代表的な平瀬で 5 L の河川水を採水し、プランクトンネット（メッシュサイズ 40 μm ）を用いて濾過した。濾過水（約 200 ml）を現地で乾燥済みのガラス繊維濾紙（GF/C フィルター）で再度濾過した。そのガラス繊維濾紙を、実験まで冷暗所（およそ 4°C）で保管した。ガラス繊維濾紙を、24 時間 105°C で乾燥後、マッフル電気炉を用いて 3 時間 550°C で灰化し、重量の差分から FPOM 重量を計測した。FPOM 重量から濾過水量を除することで FPOM 濃度を算出した。これらの環境要因を計測する意義は以下の通りである。河川内の砂礫中に棲息するモンカゲロウ類の棲息場所にとって底質環境は強く関連すると期待される（Hwang et al., 2013; Sun et al., 2016）。開空率は、周辺の樹木や植生が河川に張り出すような場合、その割合をおおよそ評価することができる。このような環境要素は、モンカゲロウ属 3 種の羽化様式や繁殖行動とも関連するものと予想される（竹門, 1989; Miyatake et al., 2021）。加えて、日射量にも関係することから、水温や藻類の一次生産量にも関わる要因である。細粒状有機物（FPOM）は、モンカゲロウ類の主要な餌資源であると考えられており（石綿・竹門, 2005）、棲息密度にとっても重要な要因であると考えられる。これらの環境要因は、水生昆虫類の棲息地特性を評価する際にしばしば用いられてきた要因でもある（Hauer and Lamberti, 2007; Heino, 2009; Mori et al., 2010; Beracko et al., 2021）。

II-2-4 | nMDS 解析について

モンカゲロウ属 3 種の分布調査における各調査地点で計測された環境要因（環境要因 1-9）の類似性を評価するため、nMDS（non-metric MultiDimensional Scaling）を用いて可視化した（nMDS, *metaMDS* function in R package *vegan*, Oksanen et al., 2019）。この類似性の尺度には、Bray-Curtis 距離を選択した。nMDS には全ての環境要因のデー

タを用いた。加えて、1–9 の環境要因を「ワイドスケール」(i.e., 水系スケール, 1–4 の要因) と「ファインスケール」(i.e., 局所スケール, 5–9 の要因) の 2 つに分類した上で評価した。

II-2-5 | DCA および RDA による評価について

除歪対応分析 Detrended Correspondence Analysis (DCA) は、標準化された分散尺度を用いて第 1 軸の長さを評価することで、環境勾配のデータが単峰性か線形性を調べることができる (Legendre and Legendre, 1998)。通常、DCA の第 1 軸が 3 よりも短い場合には、種データと環境勾配データの間に直線的な関係があることを示している (Legendre and Legendre, 1998)。本研究においての DCA では、第 1 軸が < 3 であることが確認された。そのため、冗長性分析 Redundancy Analysis (RDA) を実施し、環境要因とモンカゲロウ属 3 種の種組成の関係を調べた。ワイドスケールとファインスケールのそれぞれでのスケール内の環境要因の組み合わせにおいて、強い相関関係 ($r > 0.7$) が検出された場合には、多重共線性を回避するため、その環境要因の片方の要因は解析から除外した。これらの解析には、水系内の 29 箇所の調査地点で得られた各種の棲息密度 (i.e., 平均個体数) のデータと、環境要因のデータを用いて解析した。ワイドスケールの環境要因の解析には、標準化された環境要因の 2, 4 が用いられた。一方、ファインスケールの環境要因の解析には、標準化された環境要因の 5–9 が用いられた。これらの解析 (i.e., DCA と RDA) に *vegan* パッケージ (Oksanen et al., 2019) を用いた。環境要因については、variation partitioning approach を適用した。これによって、ワイドスケール (環境要因 2, 4) とファインスケール (環境要因 5–9) それぞれの要因を分割したものと、2 つのスケールの要因の重複部分から説明できる固有の寄与率を算出した。そして、モンカゲロウ類の種組成の分散をこれらの分割要素がどれほど説明可能なのかを算出した (Legendre and Legendre, 1998)。加えて、モンカゲロ

ウ類の種組成に対する環境要因の影響を Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) を用いて検証した (PERMANOVA; Bray-Curtis, 1,000 permutations; *adonis2* function in *vegan* package, Oksanen et al., 2019). これらの解析には, R ver. 4.0.1 を用いた (R Core Team, 2020).

II-2-6 | GLMM について

モンカゲロウ類各種の棲息密度に最も強く影響する要因を特定するため, ポアソン分布を仮定し, リンク関数を log とした一般化線形混合モデル [GLMM (Generalized Linear Mixed Model)] を適用した (*glmer* function in the *lme4* package; Bates et al., 2015). 応答変数には, 小数点以下を四捨五入し, 整数にした平均個体数 (棲息密度) を用いた. 説明変数には, 環境要因間で相関の高かった 2 つの説明変数 ($r > 0.7$) を削除した. その結果, 7 つの変数が解析に用いられた (表II-3). 地質学的影響が河川間で異なる可能性が示唆されたが, これらを正確に予測することはできないため, ランダム効果として各河川を設定した. モンカゲロウ類各種の棲息密度を応答変数としたときの変数の組み合わせは, R パッケージ *MuMIn* (Bartoń, 2020) の *dredge* 関数を用いて, 全通りの変数の組み合わせのモデルを検討することで決定した. 全通りの変数の組み合わせのモデルは, 赤池の情報量基準値 (AIC) に従って順位付けした. 環境要因の評価は, DCA および RDA で 2 つのスケールを用いたように, ワイドスケール (環境要因 2, 4) とファインスケール (環境要因 5–9) の 2 つに分けてそれぞれで実施した. また, GLMM では, モンカゲロウ属各種の棲息密度もファインスケール要因として追加し, 解析を実施した. これらの解析には, R ver. 4.0.1 を用いた (R Core Team, 2020).

Ⅱ-3 | 結果・考察

Ⅱ-3-1 | 旭川水系内のモンカゲロウ属 3 種の流程分布パターンと分布パターンに寄与する要因について

図Ⅱ-2 は、今回の旭川水系内の定量調査で採集したモンカゲロウ属 3 種の各調査地点での合計個体数と割合を示したものである。すべての調査地点で少なくとも 1 種のモンカゲロウ *Ephemera* 属が採集された。本流と 3 つの支流の最上流部 (A1, S1, M1, U1; 図Ⅱ-2, S3) では、フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* のみが採集された。旭川本流と 2 つの支流 (新庄川と目木川) では、2 番目に標高の高い地点でも、フタスジモンカゲロウのみが採集された (表Ⅱ-1; 図Ⅱ-2, S3), 一方、最も標高の低い地点 (A14 地点) では、トウヨウモンカゲロウのみが採集された。トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis* は、下流域の A12-14 地点で特に高密度で棲息していた (表Ⅱ-1; 図Ⅱ-2, S3)。残るモンカゲロウ *Ephemera strigata* は、フタスジモンカゲロウとトウヨウモンカゲロウの分布域の中間的な場所で最も多く採集された (表Ⅱ-1; 図Ⅱ-2, S3)。旭川水系の中流域 (A6-7, U2) ではモンカゲロウのみが採集された。本研究での調査の結果、旭川水系では上流から下流にかけてフタスジモンカゲロウ、モンカゲロウ、トウヨウモンカゲロウの順に流程分布する傾向がみられた。しかしながら、トウヨウモンカゲロウは、上流域であるにも関わらず旭川本流・上流域の 3 つの調査地点 (A3-5) で比較的多くの個体が採集された。本研究では、流程分布パターンの形成要因に迫るため、調査地点の環境要因 (e.g., 標高, 河床勾配, 開空率, 底質粗度, 浮石率, クロロフィル-*a* 量, FPOM 量) と、モンカゲロウ属 3 種の状況 (分布範囲と棲息密度) との関係を詳細に評価した。多変量解析の結果、フタスジモンカゲロウの分布域特性は、標高が高いこと、開空率が小さいこと、底質粗度が大きいことと強く関連していた (表Ⅱ-2; 図Ⅱ-S5, S6)。これらの環境条件は、一般的に河川の上流域でみられるものである。一方、トウヨウモンカゲロウの分布域特性は、河床勾配が小さいこ

と、樹冠の開空率が高いこと、底質粗度が小さいことと一般的に下流域でよくみられる特徴と強く関連していた（表II-2c, 4; 図II-S5, S6）。これらの結果は、フタスジモンカゲロウが溪流に多く棲息しているのに対し、トウヨウモンカゲロウは河川の氾濫原や自然湖、ダム湖などの止水環境に多く棲息しているという先行研究と一致している（石綿・竹門, 2005; Okamoto and Tojo, 2021）。加えて朝鮮半島では、トウヨウモンカゲロウが低地や泥・砂地の河川敷に棲息していることが報告されている（Lee et al., 2008; Hwang et al., 2013; Okamoto and Tojo, 2021）。残るモンカゲロウについては、フタスジモンカゲロウとトウヨウモンカゲロウの分布範囲の中間に位置する流域（A6, S4 地点; 図II-2, S3）に分布する特徴がみられたが、環境要因の面からも他 2 種の間間的な位置づけとなった。

旭川水系内のモンカゲロウ属 3 種の流程分布パターンは、日本列島全体でこれらの種を広範囲に調査した“Megadata”解析で確認された分布パターンと合致していた（表II-2; 図II-S5, S6, Okamoto and Tojo, 2021）。しかしながら、variation partitioning approach によってモンカゲロウ類の種構成の分散は、ワイドスケールの要因よりもファインスケール要因の方が、種構成に対する寄与率が大きいものであると評価された。具体的な数値は、ワイドスケールの要因が全体の変動の 11.4%，ファインスケールの要因が 20.7%を説明し、さらに 16.2%がそれらの組み合わせで説明された（図II-3）。モンカゲロウ属 3 種の組成は、いくつかの環境要因によって大きく変化した。ワイドスケール要因では、標高によってモンカゲロウ属 3 種の組成が有意に変化した（PERMANOVA, $P < 0.001$; 表II-4）、ファインスケールな要因では、開空率、底質粗度、緩い岩石や玉石の割合によって説明された（PERMANOVA, $P < 0.05$; 表II-4）。以上のように本研究では、特定の水系（旭川水系）に焦点を当て、地理的ファインスケールで詳細な解析を行った結果、3 種のモンカゲロウ類の分布域特性と環境要因との関係性をより詳細に議論することができた。

モンカゲロウ属各種の棲息密度に影響を与える要因を追究するために、モンカゲロウ属3種の各種の棲息密度を応答変数とし、2つのスケールの環境要因をそれぞれ説明変数として用いて解析する GLMM (Generalized Linear Mixed Model) 解析を実施した。GLMM 解析の結果、フタスジモンカゲロウの棲息密度を規定する要因としては、ワイドスケール要因では標高、ファインスケール要因では開空率、底質粗度、クロロフィル-*a* 量、FPOM 量、モンカゲロウの棲息密度から構築したモデルが最もよく適合し、すべての要因が統計的にも有意であった ($P < 0.05$; 表II-2a)。トウヨウモンカゲロウの棲息密度を決定づけると考えられるワイドスケール要因は、標高と河床傾斜度の両方を組み込んだモデルであったが、“singular fit” となったため、次に AIC ランキングが高く評価された河床勾配のみに基づくモデルを選択した。解析の結果、河床勾配はトウヨウモンカゲロウの棲息密度に影響を与えており、統計学的に有意であった ($P < 0.05$; 表II-2c)。ファインスケール要因では、開空率、底質粗度、クロロフィル-*a* 量、フタスジモンカゲロウの棲息密度、モンカゲロウの棲息密度が最も適合するモデルと評価された。ファインスケール要因のうち、クロロフィル-*a* 量を除くすべての要因は、トウヨウモンカゲロウの棲息密度に統計学的に有意に影響を与えている結果となった ($P < 0.05$; 表II-2c)。モンカゲロウの棲息密度に関しては、6つの環境要因(ワイドスケールでは標高、河床勾配、ファインスケールでは開空率、クロロフィル-*a* 量、フタスジモンカゲロウの棲息密度、トウヨウモンカゲロウの棲息密度)に基づくモデルが最も適合したモデルとして選択された。さらにワイドスケールでは河床勾配が、ファインスケールではクロロフィル-*a* 量とフタスジモンカゲロウの棲息密度が、それぞれ統計学的に有意にモンカゲロウの棲息密度に影響を与えていると評価された ($P < 0.05$; 表II-2b)。底質粗度については、フタスジモンカゲロウとトウヨウモンカゲロウでは逆の傾向を示した。この原因としては、フタスジモンカゲロウの羽化の際には川岸に露出した大礫・巨礫などの基質が必要であるためと考えられる。一方、ト

ウヨウモンカゲロウの棲息密度は、開空率と底質粗度と強い関係性を示した。これらの要因は下流域に特徴的なものであり、開空率はこの種が羽化をする際に行う水面羽化や Miyatake et al., (2021) 報告されたような繁殖行動と関係があるかもしれない。他の2種と異なり、モンカゲロウの棲息密度だけは底質粗度との関係を示さなかった。今回の GLMM では、統計学的に有意ではなかったもののモンカゲロウに最適なモデルとして、開空率が選択された。羽化後のモンカゲロウは、河川（水面）の上の広い空間を利用した群飛を行うため (Takemon, 1997)、この種の分布域には開空率が1つの重要な要素になっていると考えられる。FPOM 量とクロロフィル-*a* 量は、GLMM よりモンカゲロウ属3種の棲息密度に影響すると評価されたが、実際にはその差はそれほど顕著ではなく、3種の分布や棲息密度にどのように寄与しているかを掘り下げることは困難であった。

すでに触れたように、対象としたモンカゲロウ属の3種には、2型の著しく異なる羽化様式が知られている。フタスジモンカゲロウの幼虫は、川岸の大礫や巨礫、岩盤上を、少なくとも翅原基が水面よりも高くなるまで這うようにして登り（時には川岸の倒木に登ることもある）、地上で羽化する（竹門, 1989; 著者個人の観察）。一方、モンカゲロウやトウヨウモンカゲロウの幼虫は流れの緩やかな水面に浮かびながら、水面で羽化する（竹門, 1989; 著者個人の観察）。つまり、本研究で対象とするモンカゲロウ属3種の羽化様式は、それぞれの流程内の分布域や環境に適応している。

今回の調査では、1種のみが採集された地点が多くあった（フタスジモンカゲロウのみ: A1-2, S1-2, M1-2, U1; モンカゲロウのみ: A6-7, U2; トウヨウモンカゲロウのみ: A14; 図II-2, S3）。環境要因の分析結果からは、これらの調査地で複数の種が採集されていないことは不思議に思われるかもしれない（表II-1; 図II-2, S3）。しかし、合計29の調査地のうち11の調査地でモンカゲロウ3種のうち1種しか記録されなかったという事実は極めて興味深いものである。この状況には、単なる選好するニッチの種間差

だけでなく、種間相互作用も寄与しているものと考えられる。GLMM 解析の結果、フタスジモンカゲロウとモンカゲロウの棲息密度については、互いの棲息密度と負の関係性を示していた（表II-2a, b）。両種の分布域と環境要因との関係を精査した結果、2種の選好環境には緩いニッチ分化がみられるものの、実際にはニッチの重複が生じている可能性もある。一方で、トウヨウモンカゲロウの棲息密度は他2種の棲息密度と正の相関があると評価された（表II-2）。このことからマイクロハビタットレベルでの選好性の違いも示唆された。

II-3-2 | 例外的な分布ケースと旭川水系内におけるモンカゲロウ類の一般的な分布傾向からの逸脱を引き起こす要因について

旭川水系では、モンカゲロウ属3種が流程分布していることが明らかとなった（表II-1; 図II-2, S3）。しかしながら、興味深いことにいくつかの地点では例外的な分布が確認された（A3-5, S3 地点でのトウヨウモンカゲロウの分布や、U4 地点でのフタスジモンカゲロウの分布; 図II-2, S3）。旭川本流・上流域の A3-5 地点のトウヨウモンカゲロウの分布は、予想していた流程分布傾向とは大きく異なっていた。この例外的な分布パターンは、湯原ダムの上流と下流で生じていたことから、ダム建設に起因する人為的な影響によるものと考えられる（図II-2, S3）。これらの地点ではトウヨウモンカゲロウが多数採集されていることから、偶然的に分散が生じた結果、得られたサンプルである可能性は低いと考えられる。

各調査地点のファインスケール要因の類似性を nMDS（non-metric MultiDimensional Scaling）で可視化した結果、旭川本流・上流域の A4 地点と最下流域の A14 地点の環境は類似しているものされた（図II-4, S4、これらの2つの地点をアスタリスクで示す）。さらに、これら3つの調査地（A3-5）ではいずれも比較的河床勾配が緩く、開空率が高い、底質粗度が低いという下流域的な環境であることも明らかとなった（表

II-1). このようにダム建設により周辺環境が変化することに伴って、底生動物群集も変化することはよく知られている (Bunn and Arthington, 2002; Katano et al., 2009; Rehn, 2009).

ダムの影響による下流域的な環境が、水系内の上流域に創生されたことと、そのような環境にトウヨウモンカゲロウが分布していることについては、大きなダムのない3つの支流 (i.e., 新庄川, 目木川, 宇甘川) において, A3-5 地点と同様の標高の上流域地域ではトウヨウモンカゲロウは採集されなかったことから強く裏付けられた (ただし S3 地点を除く). 調査地点 S3 では, トウヨウモンカゲロウはわずかに採集されたが, この地点の周辺では人間活動が盛んで, 発電のための比較的大きな取水堰が複数建設されていることに原因があるものと考えられる (図II-2). 調査地点 S3 の環境要因を精査したところ, 湯原ダム周辺で観察されたものと同様の下流域的な特徴 (比較的緩い河床勾配, 高い開空率) を示していた (表II-1; 図II-S4). このようなトウヨウモンカゲロウの例外的分布の原因として, 下流域から離れた湯原ダムや堰 (取水堰) の存在が示唆された. このことは, トウヨウモンカゲロウが旭川水系内で広く移動・分散する能力をもっている可能性を示している. 残念ながら, この種の個体レベルでの移動能力に関する知見はない. しかし, トウヨウモンカゲロウは河川から離れた街灯でも頻繁に観察されることから, 高い移動能力をもっていることが考えられる.

上流域に棲息するフタスジモンカゲロウは, 水系内の比較的下流に位置する U4 地点 (標高 73 m) でも観察された. このような分布となった要因の1つとして, U4 地点の数 km 上流にある「宇甘溪谷」が供給源 (source) となっている可能性が考えられる. この溪谷は, 以下に述べるように景観的に上流域に近い環境であった. この宇甘溪谷の川幅は狭く, 両岸は急峻な崖となっている. 周囲にはカエデを中心とした広葉樹林がみられ, 河床には巨礫 (256 mm 以上の礫) が多く確認できた. そのため, U4 地点の周辺は, 水系全体としての位置関係では下流域に位置づけられるものの, フタ

スジモンカゲロウが棲息できる条件を満たしている可能性がある。さらに、支流のフタスジモンカゲロウが棲息する日山谷川は、広葉樹林帯を通して宇甘溪に合流している（共同研究者の定性調査の結果）。今回の場合、U4 地点で採集されたフタスジモンカゲロウの個体数が少数であることから、この地点のフタスジモンカゲロウは、上流域からの流下に起因する個体であると考えられる（図II-1-2）。

モンカゲロウについては、成虫の羽化量や繁殖行動が詳細に観察されており、複数の小規模なダムが本種の分布パターンに影響を与えることが、Takemon (1997) で示唆されている。多くの小規模なダムの建設によって、河床に砂礫の堆積が進んだことでモンカゲロウにとってより好適な場所が増え、分布が上流側に移動したことが報告されている（Takemon, 1997）。また最近の分子マーカーを使った研究でも移動分散の議論がなされており、少なくとも 0–4 km 程度が想定されている（Li et al., 2020）。日本列島全域のデータをもとにメガデータ解析を実施した第I章の研究では、上流域のダム周辺にはトウヨウモンカゲロウが、下流域の湧水環境にはフタスジモンカゲロウが棲息していたという記録もあった（Okamoto and Tojo, 2021, 図I-S1, 静岡県柿田川のフタスジモンカゲロウの分布）。つまり、ある種にとって適したマイクロハビタット（微棲息場所）が存在し、成虫の飛翔能力による分散が生じ得るような地理的スケールであれば、一般的な流程分布パターンからは逸脱した例外的な分布が生じる可能性があると考えられる。

本研究では、近縁種であるモンカゲロウ属 3 種がどのようなニッチに分化し、その結果として 3 種間でどのような流程分布パターンがみられるのかに着目した。モンカゲロウ属 3 種が高い棲息密度で分布する旭川水系を調査地として、地理的ファインスケールでの種ごとの分布域と各種の棲息密度、環境要因との関係性を追究した。その結果、モンカゲロウ属 3 種間にはニッチ分化を背景とした流程分布がみられることが明らかとなった。したがって、本研究は地理的ファインスケールで類似したニッチを

もつ複数種の共存と種多様性創出の理解を深化させるための重要な成果を提供するものである。

Ⅱ-4 | 摘要

生物種の分布域は様々な要因が複雑に絡まり合うことで決定づけられる。特定種の分布域特性を詳しく理解するためには小さな地理的スケールでの環境要因との関係性を徹底的に追究するような調査研究が有効である。水生昆虫類は河川の流路に沿って劇的に変化する多様な環境に適応してきたため、このような課題に最適な対象である。このような背景から本研究では、日本列島内に広く棲息するいわゆる「普通種」であるモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種に焦点を当て、そのニッチ分化と流程分布を追究した。モンカゲロウ属の棲息密度が高い旭川水系内に 29 の調査地点を設け、定量採集による各種の棲息密度と数多くの環境要因の関係性を調査した。その結果、上流から下流にかけて、フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* –モンカゲロウ *Ephemera strigata* –トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis* の順に流程分布するパターンが確認できた。RDA 解析や GLMM の結果、モンカゲロウ属 3 種の流程分布は水系内の環境勾配とよく合致していた。フタスジモンカゲロウは開空率が低く、大礫や巨礫の多い地点（上流的環境）に分布し、対照的にトウヨウモンカゲロウは、河床勾配が緩く、小礫や砂の多い地点（下流的環境）に分布していた。残るモンカゲロウは、両種の間間的な環境に分布していた。一部においては、ダム建設などの人為的な要因による不規則的にみえるような分布パターンもみられたものの、それらの環境要因を精査することで、ニッチ分化傾向との整合性も確認できた。これらの結果は、地理的ファインスケール内において複数種間できめ細かなニッチ分化をすることで互いの共存を可能とする多種共存メカニズムにも重要な知見を提供する。すなわち、種多様性創生メカニズムの追究においても重要な知見となる。

表Ⅱ-1 旭川水系における各調査地点の地理的情報と環境要因，各種の棲息密度（時間当たりの平均個体数）の測定結果

地点番号	緯度 (N)	経度 (E)	源流からの距離 (km)	標高 (m)	Strahler 河川次数	河床勾配 (%)	開空率 (%)	底質粗度	大礫・巨礫を対象とした浮石率 (%)	クロロフィル- <i>a</i> 量 (mg/m ² , 平均 ± SD)	FPOM (mg/L, 平均 ± SD)	モンカゲロウ <i>Ephemera</i> 属各種の棲息密度 (個体数/3 min, 平均 ± SD)		
												フタスジモンカゲロウ <i>Ephemera japonica</i> (平均 ± SD)	モンカゲロウ <i>Ephemera strigata</i> (平均 ± SD)	トウヨウモンカゲロウ <i>Ephemera orientalis</i> (平均 ± SD)
旭川本流														
A1	35.29049	133.58325	0	585	1	3.7	12	4.0	30	6.36 ± 3.9	0.37 ± 0.042	34.8 ± 5.4	0	0
A2	35.27746	133.60913	3	504	1	2.4	43	4.0	85	4.23 ± 2.1	0.39 ± 0.219	29.8 ± 13.7	0	0
A3	35.27744	133.65929	8	450	3	0.9	100	4.2	50	8.00 ± 2.7	0.25 ± 0.050	6.8 ± 1.8	6.0 ± 3.2	6.6 ± 3.4
A4	35.26986	133.72661	18	404	3	0.3	100	2.6	50	1.30 ± 0.6	0.31 ± 0.012	0	8.8 ± 2.9	26.2 ± 8.8
A5	35.16752	133.73363	37	303	4	0.7	100	3.4	20	5.80 ± 1.3	0.33 ± 0.013	0.2 ± 0.4	5.6 ± 2.3	1.8 ± 2.2
A6	35.12979	133.70950	43	240	4	1.5	72	3.6	70	8.05 ± 4.9	0.27 ± 0.023	0	4.6 ± 1.0	0
A7	35.07782	133.69297	54	161	5	0.6	98	2.8	25	6.11 ± 2.9	0.23 ± 0.090	0	4.4 ± 1.6	0
A8	35.07690	133.74731	59	141	5	0.4	100	3.7	50	13.40 ± 9.6	0.29 ± 0.012	0	2.2 ± 1.5	3.2 ± 1.5
A9	35.01992	133.75866	67	117	5	0.3	59	2.1	30	2.93 ± 3.0	0.28 ± 0.020	0	0.6 ± 0.5	2.8 ± 2.0
A10	34.88285	133.89971	96	58	5	0.2	96	3.8	35	4.44 ± 1.6	0.26 ± 0	0	4.0 ± 2.2	6.0 ± 2.8
A11	34.83977	133.92325	104	42	5	0.2	100	3.9	75	3.57 ± 2.3	0.29 ± 0.090	0	3.0 ± 2.6	8.0 ± 4.2
A12	34.76222	133.96917	120	17	5	0.1	99	3.1	60	6.27 ± 0.8	0.25 ± 0.012	0	2.0 ± 1.4	35.2 ± 17.5
A13	34.71375	133.96309	128	10	5	0.2	100	3.1	85	3.43 ± 1.3	0.31 ± 0.081	0	0.4 ± 0.8	18.2 ± 8.8
A14	34.68053	133.93367	132	5	5	0.1	100	3.0	90	1.59 ± 0.5	0.39 ± 0.031	0	0	18.6 ± 2.2
新庄川														
S1	35.22254	133.52486	0	709	1	6.6	14	4.7	15	3.05 ± 1.9	0.24 ± 1.600	19.2 ± 5.0	0	0
S2	35.20428	133.54854	4	566	2	4.5	33	4.8	45	2.81 ± 1.2	0.08 ± 0.020	1.6 ± 0.5	0	0
S3	35.15707	133.61323	14	414	3	0.9	100	3.7	55	9.41 ± 0.5	0.11 ± 0.031	3.0 ± 2.2	7.6 ± 2.4	0.2 ± 0.4
S4	35.10488	133.64753	25	275	3	2.3	28	4.0	45	12.00 ± 1.5	0.19 ± 0.064	1.8 ± 1.3	12.8 ± 5.6	0
S5	35.06459	133.65740	31	203	3	1.3	99	4.2	20	6.54 ± 1.3	0.21 ± 0.023	0.2 ± 0.4	7.4 ± 1.5	0
目木川														
M1	35.18375	133.83997	3	534	1	6.5	25	4.7	55	4.24 ± 3.1	0.38 ± 0.125	20.2 ± 7.3	0	0
M2	35.17346	133.83844	5	457	1	3.2	42	4.4	60	9.78 ± 11.8	0.33 ± 0.023	29.6 ± 11.9	0	0
M3	35.14773	133.83314	9	349	3	1.1	70	4.2	15	1.42 ± 1.0	0.31 ± 0.031	6.8 ± 3.0	1.8 ± 1.7	0
M4	35.10713	133.80237	18	206	3	1.3	79	4.3	25	5.36 ± 3.0	0.24 ± 0.040	2.4 ± 2.1	4.4 ± 2.1	0
M5	35.08215	133.78345	22	160	4	0.9	98	4.0	40	1.64 ± 0.7	0.18 ± 0.040	1.2 ± 1.0	9.2 ± 1.5	0
宇甘川														
U1	34.89806	133.71308	0	558	1	42.8	11	4.6	25	0.10 ± 0	0.53 ± 0.023	4.2 ± 2.6	0	0
U2	34.86515	133.70273	4	288	2	6.6	48	3.4	40	3.47 ± 1.1	0.38 ± 0.069	0	2.2 ± 0.7	0
U3	34.87019	133.78052	14	172	3	1.1	98	4.5	50	7.90 ± 1.3	0.35 ± 0.012	0	4.4 ± 1.4	3.6 ± 3.7
U4	34.82657	133.84166	28	73	4	0.5	100	3.9	25	7.62 ± 3.6	0.25 ± 0.031	0.2 ± 0.4	2.0 ± 1.1	0.2 ± 0.4
U5	34.80883	133.91092	36	39	4	0.6	100	3.8	80	12.40 ± 3.5	0.23 ± 0.031	0	7.4 ± 5.9	6.6 ± 5.5

表Ⅱ-2 AIC に基づいて選択されたモンカゲロウ属各種の棲息密度を応答変数に設定したときの GLMM での解析結果

2a	フタスジモンカゲロウ <i>Ephemera japonica</i>	Estimate	Std. Error	z value	P value
	ワイドスケール				
	AL + River				
	標高 (AL)	1.931	0.173	11.184	< 0.001 ***
	ファインスケール				
	SB + Chl- <i>a</i> + FPOM + Es + River				
	底質粗度 (SB)	0.865	0.327	2.645	0.008 **
	クロロフィル- <i>a</i> 量 (Chl- <i>a</i>)	0.551	0.138	3.985	< 0.001 ***
	FPOM量 (FPOM)	0.854	0.197	4.345	< 0.001 ***
	モンカゲロウの平均個体数 (Es)	-0.761	0.183	-4.166	< 0.001 ***
2b	モンカゲロウ <i>Ephemera strigata</i>	Estimate	Std. Error	z value	P value
	ワイドスケール				
	AL + RS + River				
	標高 (AL)	-0.504	0.221	-5.110	0.074
	河床勾配 (RS)	-1.460	0.495	-6.439	0.003 **
	ファインスケール				
	CO + Chl- <i>a</i> + Ej + Eo + River				
	開空率 (CO)	0.188	0.154	1.215	0.224
	クロロフィル- <i>a</i> 量 (Chl- <i>a</i>)	0.415	0.124	3.344	< 0.001 ***
	フタスジモンカゲロウの平均個体数 (Ej)	-1.441	0.429	-3.356	< 0.001 ***
	トウヨウモンカゲロウの平均個体数 (Eo)	0.199	0.129	1.542	0.123
2c	トウヨウモンカゲロウ <i>Ephemera orientalis</i>	Estimate	Std. Error	z value	P value
	ワイドスケール ^{*1}				
	RS + River				
	河床勾配 (RS)	-19.580	3.146	-6.224	< 0.001 ***
	ファインスケール				
	CO + SB + Chl- <i>a</i> + Ej + Es + River				
	開空率 (CO)	3.676	0.663	5.540	< 0.001 ***
	底質粗度 (SB)	-1.303	0.207	-6.291	< 0.001 ***
	クロロフィル- <i>a</i> 量 (Chl- <i>a</i>)	-0.175	0.121	-1.439	0.15
	フタスジモンカゲロウの平均個体数 (Ej)	1.061	0.236	0.236	< 0.001 ***
	モンカゲロウの平均個体数 (Es)	2.884	0.669	4.314	< 0.001 ***

統計的有意差について: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

*1 については, AIC に基づくベストモデルが Singular fits であったため, 次に AIC ランキングの高かったモデルを適用した

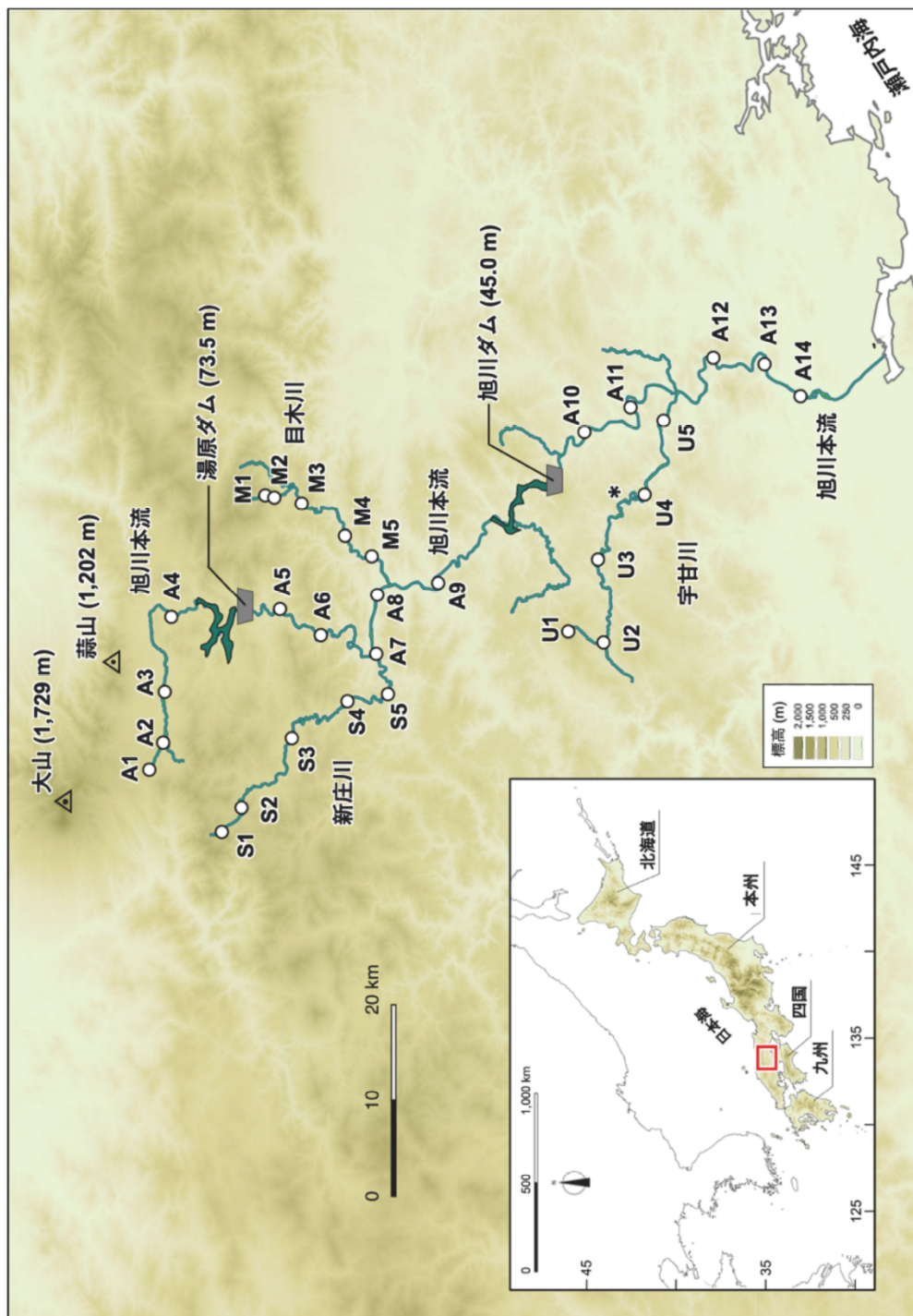
表Ⅱ-3 旭川水系における各調査地点から得られたすべての環境要因をそれぞれ組み合わせて算出した相関係数 (r)，および定量採集されたモンカゲクロウ属 *Ephemera* 3 種の平均個体数 (棲息密度) と各調査地点で測定された環境要因との相関係数を示す。太字の赤字部分は、相関係数が 0.7 以上であることを示す

	環境要因										モンカゲクロウ属各種の棲息密度 (個体数/3 min)		
	ワイドスケール			ファインスケール				FPOM量			モンカゲクロウ		
	源流からの距離 (km)	標高 (m)	Strahlerの 河川次数	河床勾配 (%)	開空率 (%)	底質粗度	浮石率 (%)	クロロフィル- <i>a</i> 量 (mg/m ³)	FPOM量 (mg/L)		フタスジ モンカゲクロウ	トウヨウ モンカゲクロウ	
源流からの距離 (km)	-												
標高 (m)	-0.78	-											
Strahlerの河川次数	0.82	-0.89	-										
河床勾配 (%)	-0.41	0.57	-0.61	-									
開空率 (%)	0.54	-0.75	0.79	-0.68	-								
底質粗度	-0.58	0.55	-0.66	0.48	-0.46	-							
浮石率 (%)	0.45	-0.30	0.20	-0.26	0.22	-0.19	-						
クロロフィル- <i>a</i> 量 (mg/m ³)	-0.07	-0.17	0.12	-0.29	0.19	0.09	0.17	-					
FPOM量 (mg/L)	-0.01	0.13	-0.28	0.50	-0.30	-0.03	0.10	-0.32	-				
フタスジモンカゲクロウ <i>Ephemera japonica</i>	-0.46	0.67	-0.74	0.28	-0.65	0.41	0.03	0.01	0.32	-			
モンカゲクロウ <i>Ephemera strigata</i>	-0.10	-0.22	0.25	-0.31	0.40	-0.11	-0.08	0.37	-0.48	-0.44			
トウヨウモンカゲクロウ <i>Ephemera orientalis</i>	0.65	-0.41	0.44	-0.28	0.43	-0.52	0.44	-0.16	0.07	-0.28	0.01		

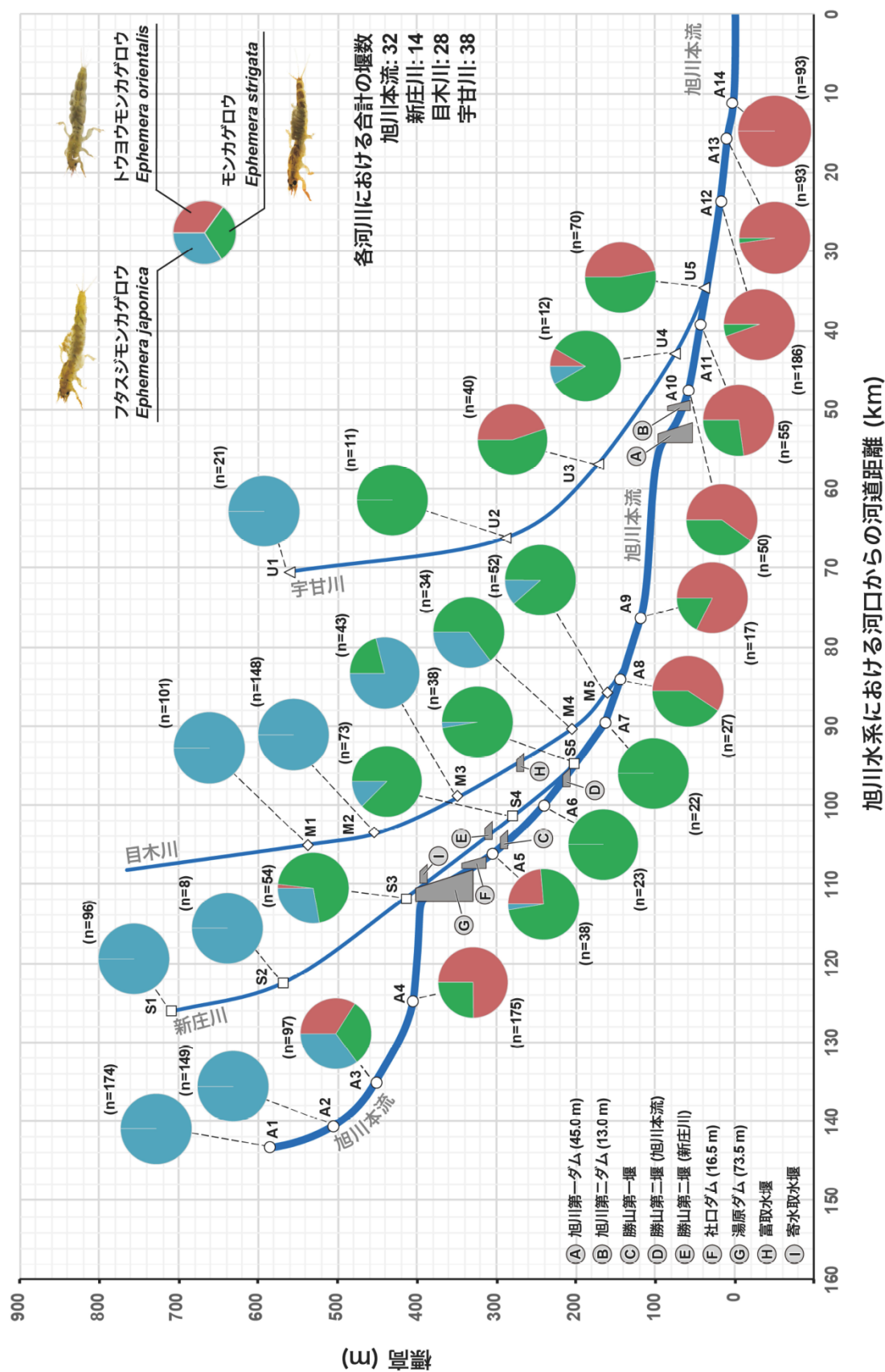
表 II -4 モンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の種構成に対する Non-parametric permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) の結果

環境要因	R^2	F	P
ワイドスケール			
標高	0.31	12.24	0.001
河床勾配	0.03	1.24	0.318
ファインスケール			
開空率	0.29	14.33	0.001
底質粗度	0.06	3.12	0.022
浮石率	0.09	4.15	0.004
クロロフィル- <i>a</i> 量	0.05	2.43	0.056
FPOM	0.03	1.49	0.192

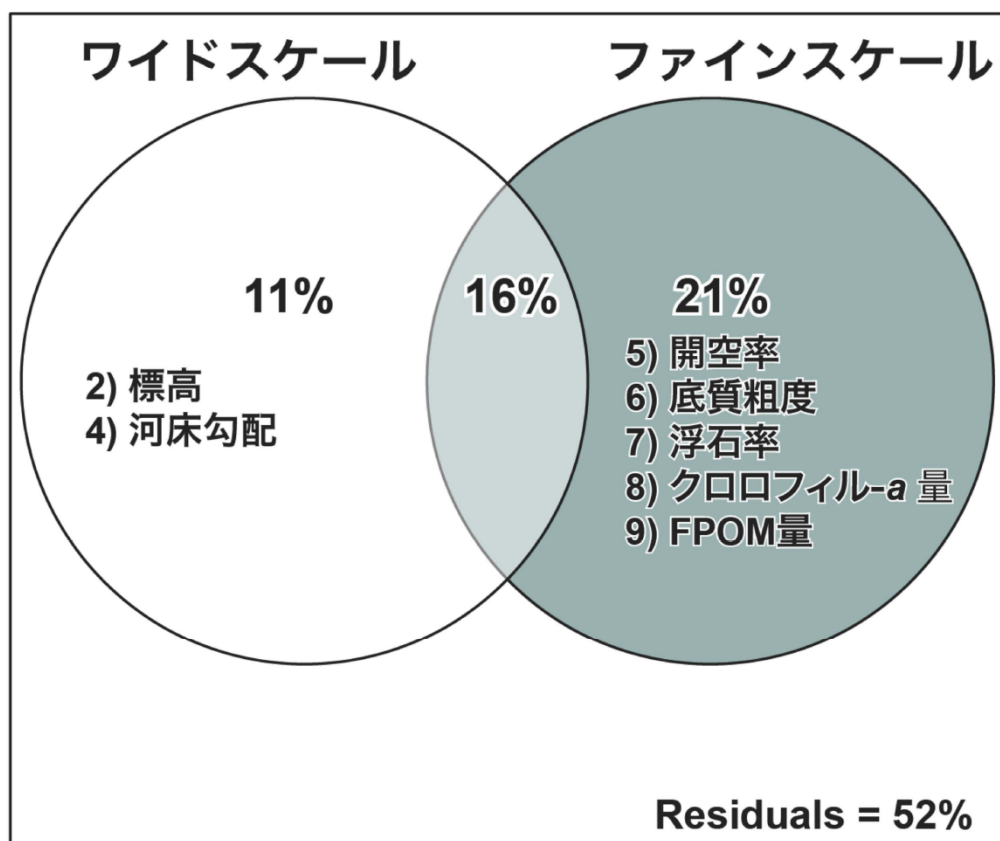
類似度指数の尺度として Bray-Curtis 距離が用いられた
 有意差が $P < 0.05$ を示したものは太字で示した



図Ⅱ-1 岡山県旭川水系における本流と支流の位置関係と水系内に設定した29の調査地点、調査地点の内訳は、旭川水系本流に14地点、新庄川に5地点：S1-5；目木川に5地点：M1-5；宇甘川に5地点：U1-5。この地図は QGIS ver.3.10 (URL: <http://www.qgis.org/>) とデジタル標高モデル (DEM, 250 m メッシュ, 原典資料: 国土地理院, URL: <http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/>) を用いて作成された。アスタリスクは、宇甘川の支流である日山谷川との合流点の位置を示す



図Ⅱ-2 調査地点ごとのモンカゲロウ *Ephemera* 属3種の種構成 (定量採集の結果). 円グラフは、各調査地点において定量採集 (3分×5反復) で採集されたモンカゲロウ属3種の割合を示している. また、円グラフの横には、採集されたモンカゲロウ属3種の合計個体数 (n) を示した. A-I のアルファベットは比較的大きなダムや取水堰の位置を示している.



図Ⅱ-3 モンカゲロウ属 *Ephemera* 3種の種構成の分散に関わる各環境要因の寄与率を示すベン図. 7つの環境要因を, ワイドスケール (=要因 2, 4) とファインスケール (=要因 5–9) のいずれかに分類し, 寄与率を計算した結果. 4つのワイドスケールファクターのうち, 1–3の要因は, 要因間の相関係数が高い ($r > 0.7$) ものと評価されたため, 本研究ではこれらの要因のうち1つのみを分析に使用することが適切と判断した

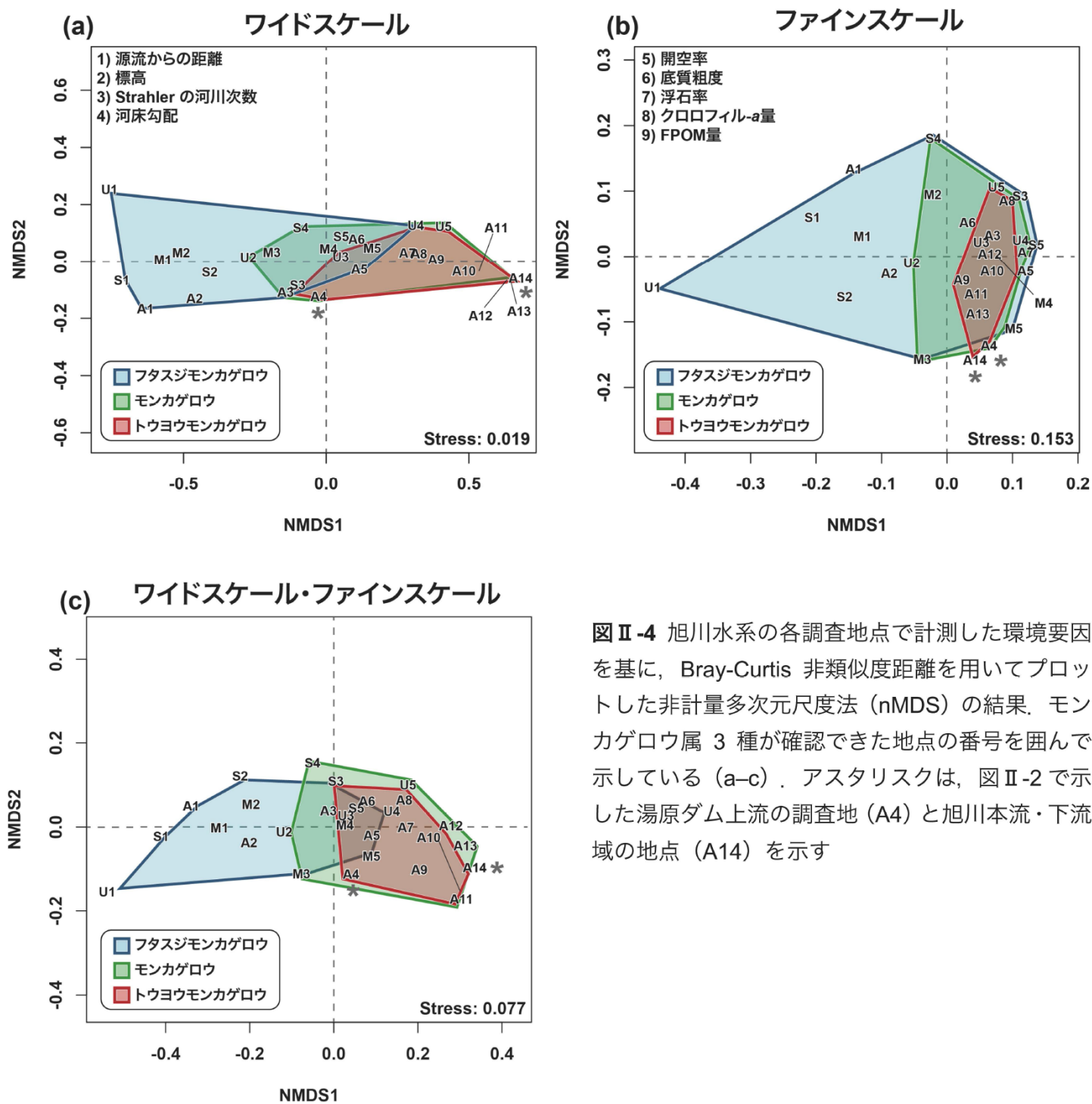


図 II-4 旭川水系の各調査地点で計測した環境要因を基に、Bray-Curtis 非類似度距離を用いてプロットした非計量多次元尺度法 (nMDS) の結果。モンカゲロウ属 3 種が確認できた地点の番号を囲んで示している (a-c)。アスタリスクは、図 II-2 で示した湯原ダム上流の調査地 (A4) と旭川本流・下流域の地点 (A14) を示す

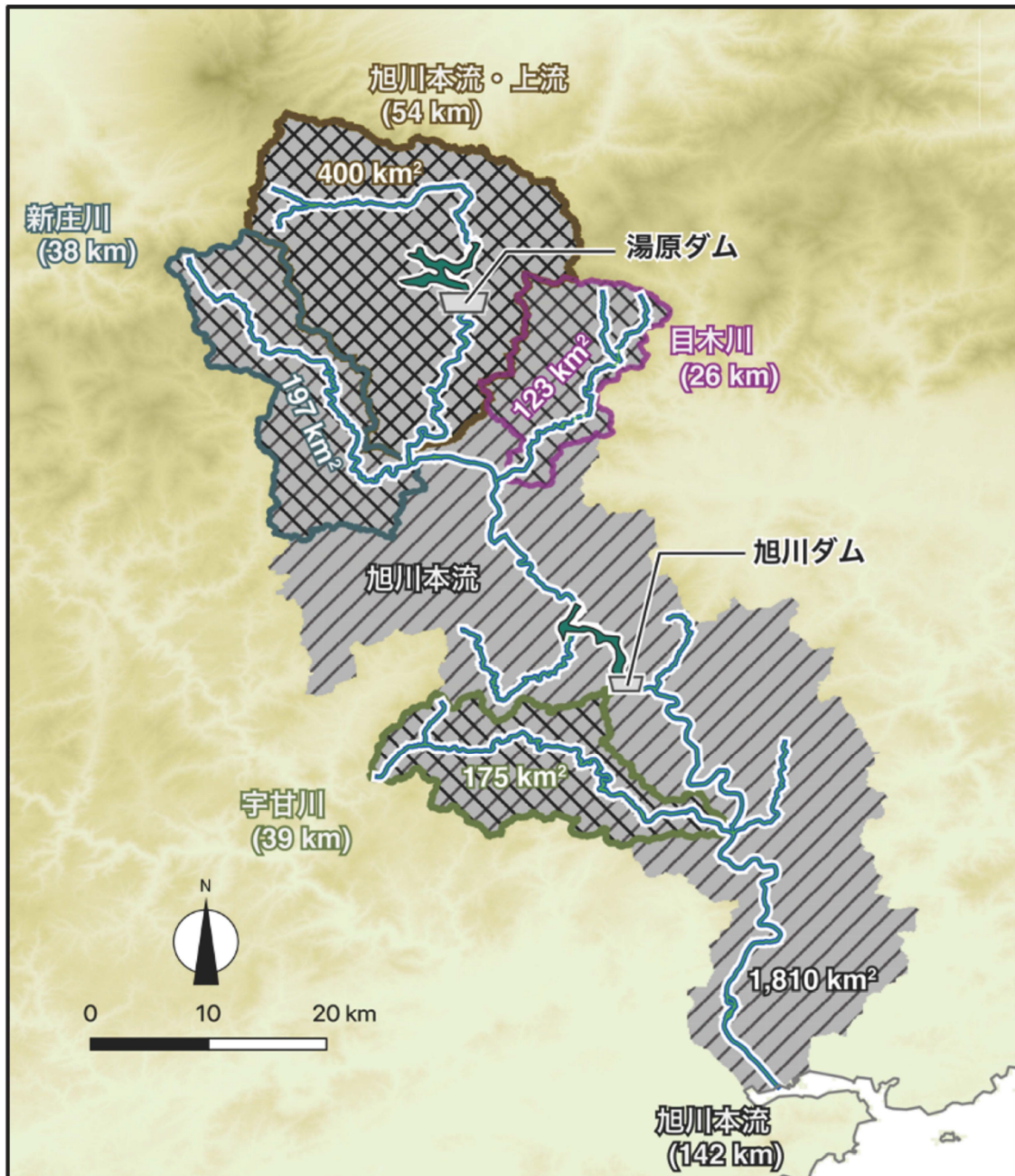
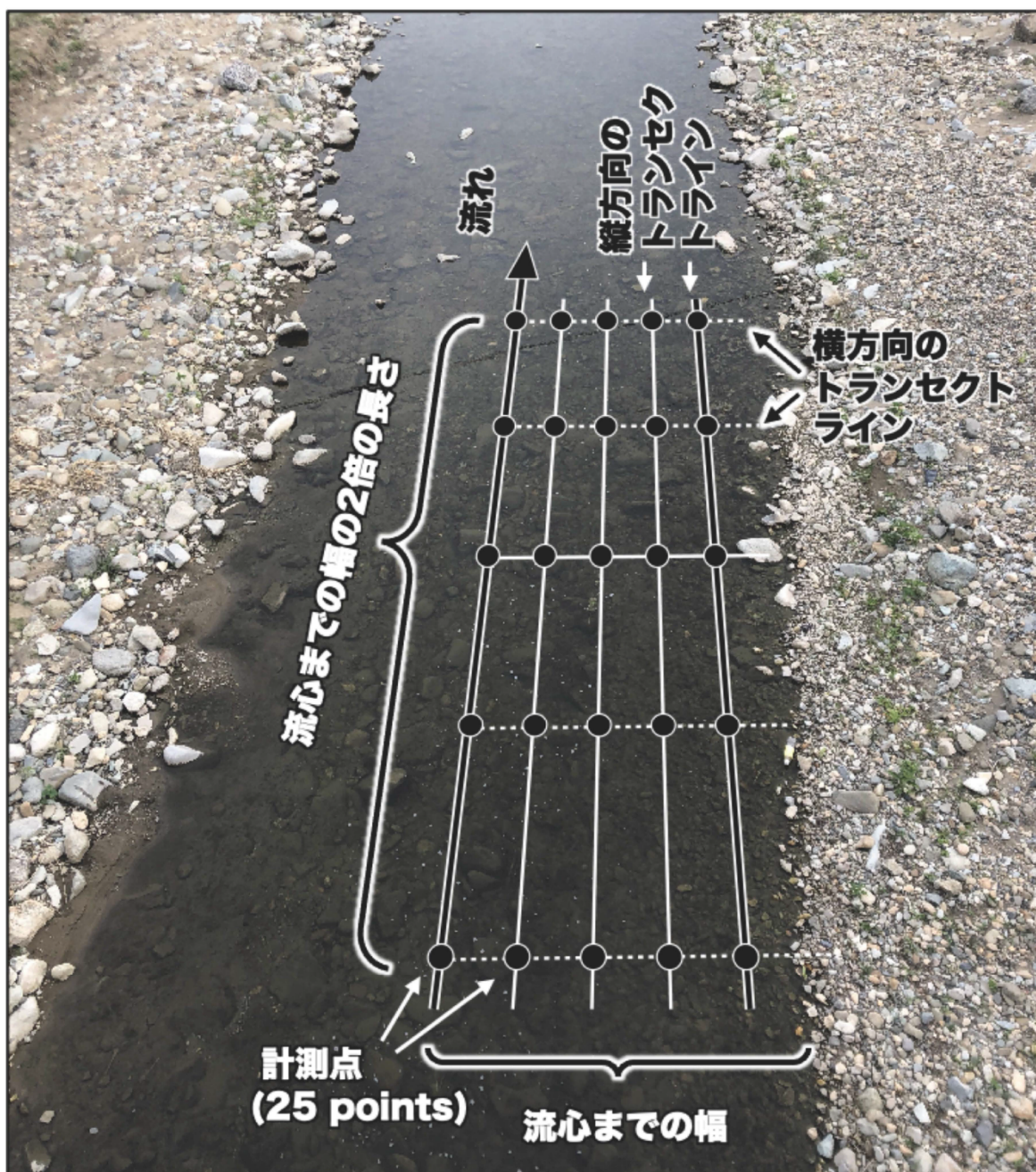
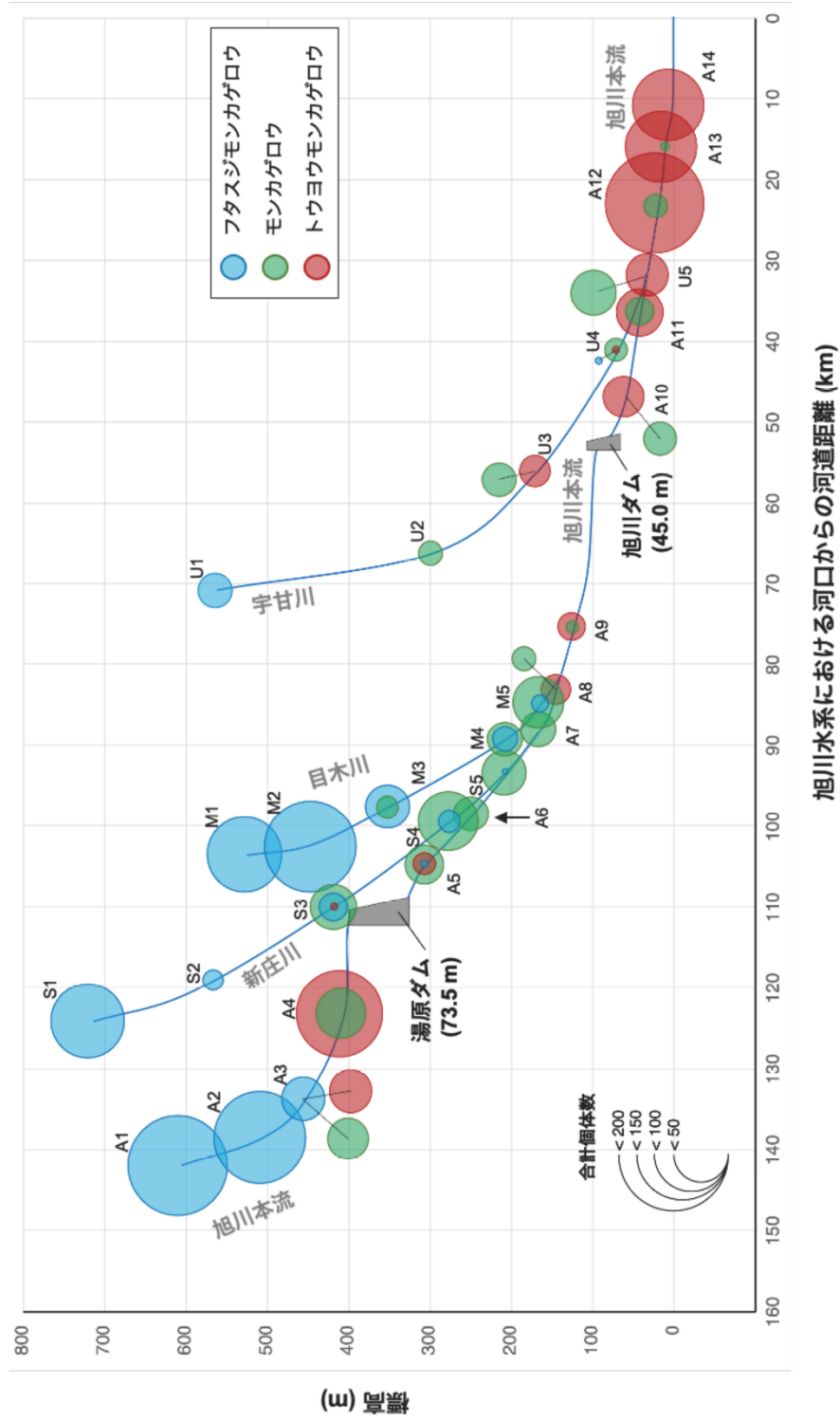


図 II -S1 旭川水系全域および、主要な3つの支流（i.e., 新庄川, 目黒川, 宇甘川）の河道距離と集水域面積。旭川本流については、3つの支流との比較を容易にするために、新庄川との合流点よりも上流川のための河道距離と集水域面積を算出した。これらのデータのうち、旭川水系全体の集水域を除くデータは、Spatial Analyst ArcGIS ver.10.3（ESRI, Redlands, CA, USA）を用いて算出した。流域界は、解像度 10 m ×10 m のデジタル標高モデル（国土交通省および国土地理院が提供する DEM, URL: <https://fgd.gsi.go.jp/download/menu.php>）を基に算出した。旭川水系全体の集水域の数値は、国土交通省のものを参考にした（URL: <http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/> and https://www.mlit.go.jp/river/toukei_chousa/kasen/jiten/nihon_kawa/0701_asahi/0701_asahi_00.html）



図Ⅱ-S2 底質粗度を算出するための礫サイズの計測点(2本のトランセクトラインの25交点)の設置例



図Ⅱ-S3 各調査地点で採集したモンカゲロウ *Ephemera* 属3種の合計個体数。各円のサイズはフタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis* の棲息密度の大きさに対応している

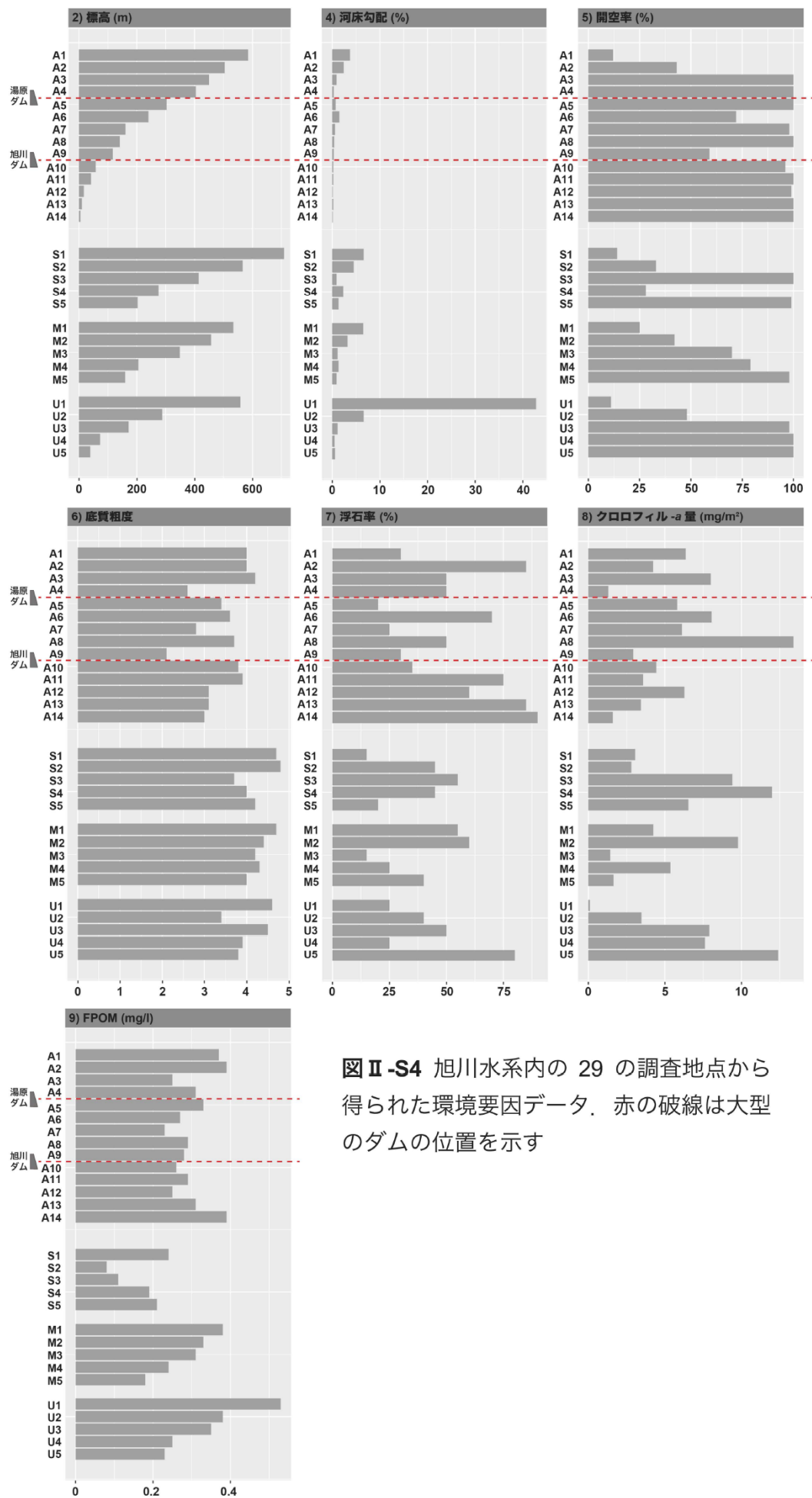


図 II -S4 旭川水系内の 29 の調査地点から得られた環境要因データ。赤の破線は大型のダムの位置を示す

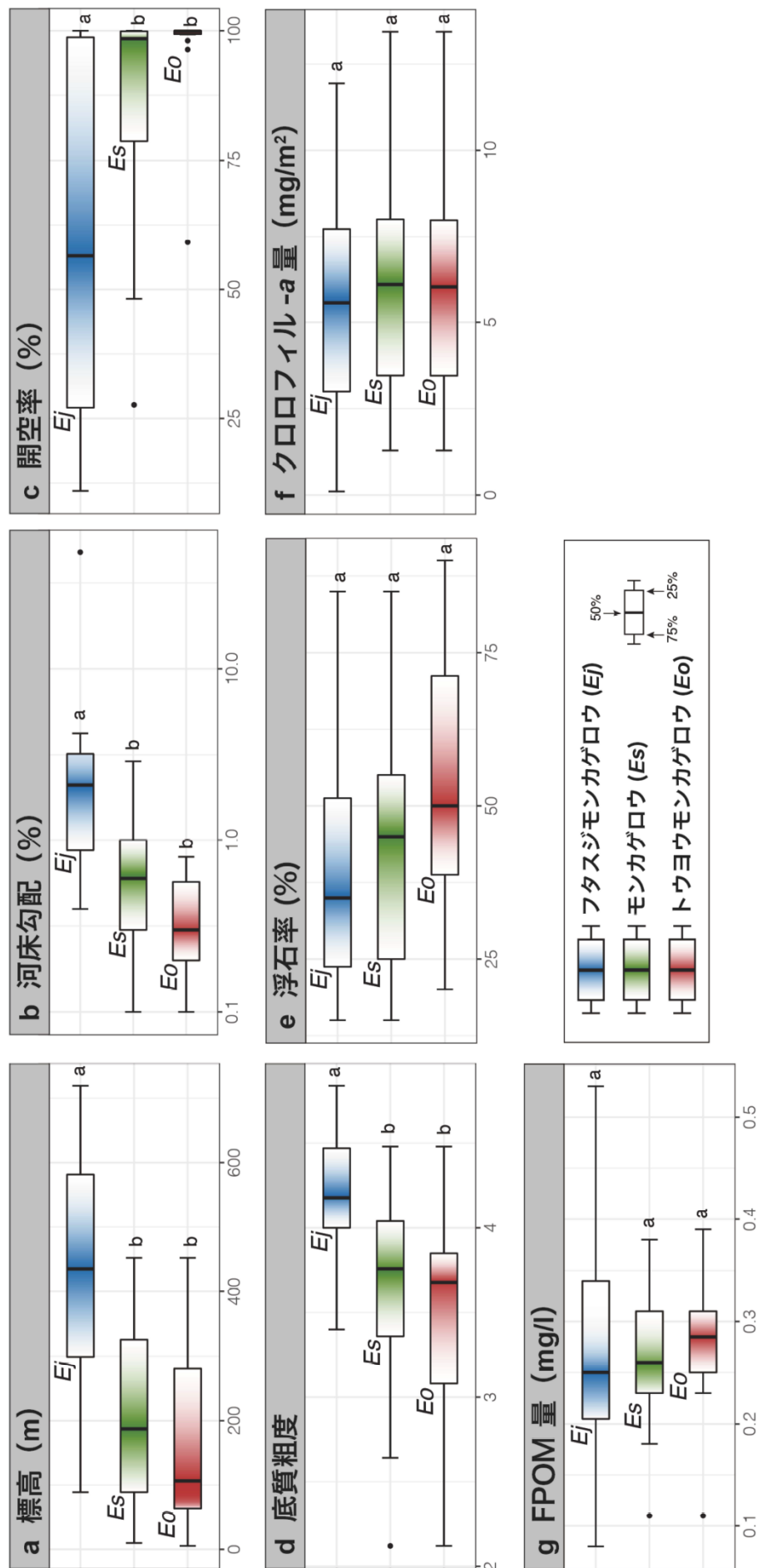
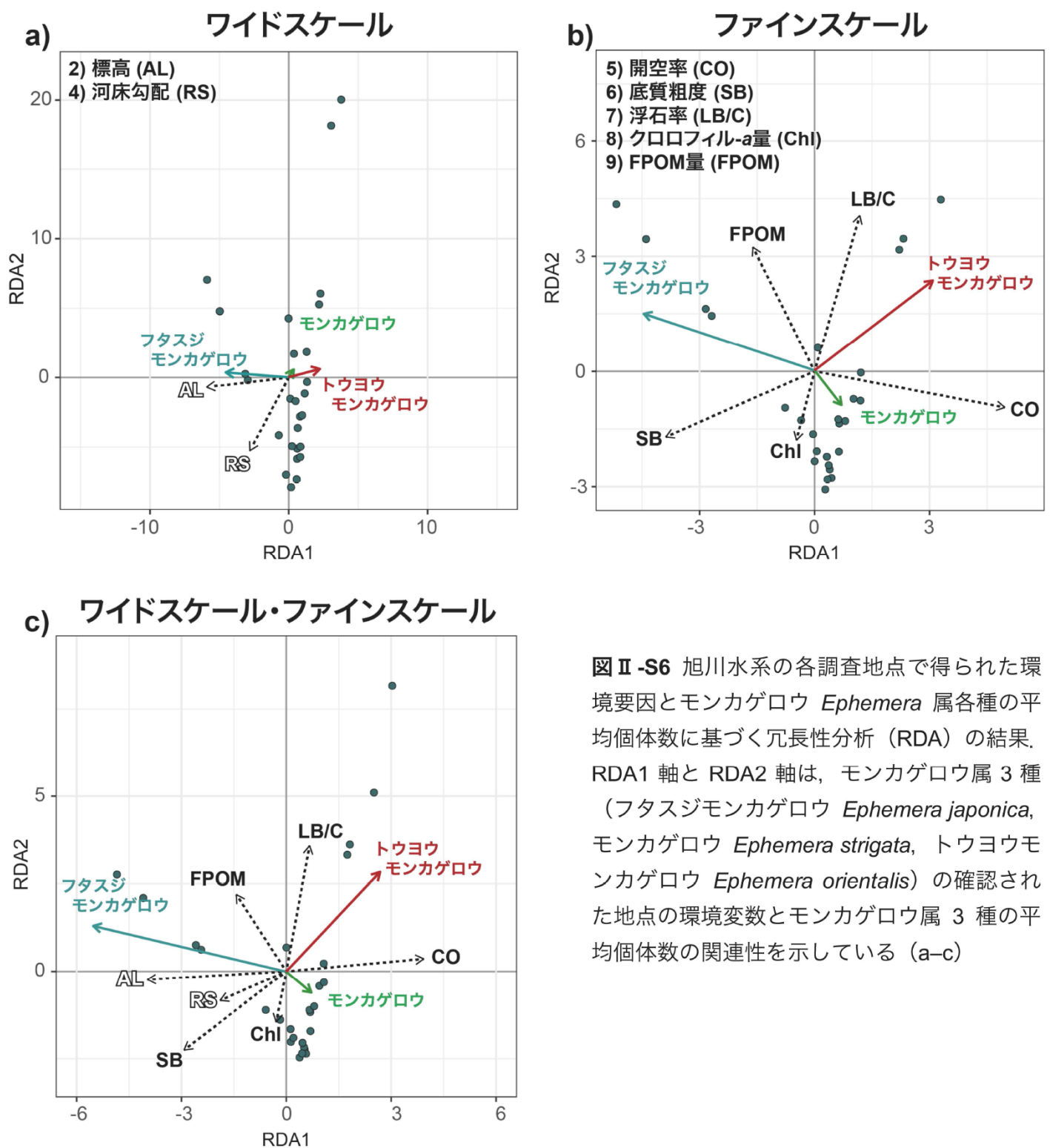


図 II -S5 旭川水系内の29の調査地点から得られた環境要因データを基に、モンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis* の棲息範囲 (箱ひげ図) の比較. 等分散を仮定した場合, 一元配置分散分析 (ANOVA, $P < 0.05$) および Tukey-Kramer 検定 ($P < 0.05$) により, モンカゲロウ属3種間での棲息環境の特徴を比較した. 等分散を仮定しなかった場合には, Kruskal-Wallis 検定 ($P < 0.05$) と Steel-Dwass 検定 ($P < 0.05$) により, モンカゲロウ属3種間での棲息環境の特徴を比較した



図Ⅱ-S6 旭川水系の各調査地点で得られた環境要因とモンカゲロウ *Ephemera* 属各種の平均個体数に基づく冗長性分析 (RDA) の結果. RDA1 軸と RDA2 軸は、モンカゲロウ属 3 種 (フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis*) の確認された地点の環境変数とモンカゲロウ属 3 種の平均個体数の関連性を示している (a-c)

第Ⅲ章

地理的ファインスケールの流域内における種間相互作用による
モンカゲロウ類の流程分布パターンの季節的変動

Ⅲ-1 | はじめに

「ニッチ分化」は生物多様性を生み出す重要な要因の1つである (Leibold and McPeck, 2006; Takenaka et al., 2021). マイクロハビタットスケールにおける種単位でのきめ細かなニッチ分化が生じれば、その空間あたりの生物多様性種多様性が増大する (Whittaker, 1965; Kovalenko et al., 2012; Maltseva et al., 2021). そのため、種間・種内系統間のきめ細かな「ニッチ分化」と、その結果としての「棲み場所の分化」は、種の多様化の主要なメカニズムであり (Cádiz et al., 2013; Pavlek and Mammola, 2021), 進化生態学における重要な事項である. そのような種のニッチ分化と多種共存の関係性を理解する上で、上流から下流にかけて徐々に環境の変容がみられる河川系は重要な調査フィールドとなる. 実際に、近縁種間を含む種間・種内系統間で生じる流程分布は環境要因が主たる要因であることが知られている (e.g., 魚類: Morita et al., 2016; 水生昆虫: Hildrew and Edington, 1979; Ogitali et al., 2011; Saito and Tojo, 2016a; Saito et al., 2018; 貝類: Atkinson et al., 2012). 加えて河川系を対象とすることで、河床勾配、流速、水深、水質、水温、河床の礫サイズ、有機物量や付着藻類量および空間的隔離の程度など、河川に棲息する生物のニッチ分化に深く関わる様々な環境要因を容易にかつ数量的に評価できる利点がある (Okamoto et al., 2022). このような背景の下、河川棲生物種のマイクロハビタット・スケールでの詳細な流程分布パターンが頻繁に議論されている (Costa and Melo, 2008; Ogitali et al., 2011; Morita et al., 2016; Saito and Tojo, 2016; Vilenica et al., 2018; Brecko et al., 2019; Okamoto et al., 2022).

淡水棲底生生物の分布と関連する要因としては、非生物要因（環境要因）が取り上げられることが多いが (e.g., Heino, 2009; Serpa et al., 2020; Okamoto et al., 2022), 局所的な要因として生物間相互作用も重要視されてきた. 例えば、アミカ類 *Blepharicera micheneri* とブユ類 *Simulium virgatum* (Dudley et al., 1990), ヤマトビケラ類 *Glossosoma nigrior* とナガレユスリカ *Rheotanytarsus* とアミカ科 *Blephariceridae* (Kohler, 1997) に

よる棲み場所を巡る競争; アミメカワゲラ科 Perlodidae とコカゲロウ属 *Baetis* による捕食－被食の関係 (Peckarsky et al., 1993); 線虫類 Nematoda のトビケラ類への寄生 (Lancaster, 2017); 微胞子虫 microsporidians の カゲロウ類への寄生 (Grabner, 2017); 種間の正の相互作用として、ウルマーシマトビケラ *Hydropsyche orientalis* の営巣による流速の緩和がもたらすクシゲマダラカゲロウ *Ephemerella setigera* の棲息密度の増加 (Nakano et al., 2005) などが報告されている。

流程分布傾向がみられるような河川棲の動物を対象とした研究においては、多くの研究で種や系統の分布域と環境要因との関係性が重要視されてきた (Helson et al., 2006; Illésová et al., 2008; Lehotský et al., 2016)。これは対象種のハビタット選好性や生活史が分布域を決定づけているという仮定の下で調査されているのがほとんどのためであり、生態学的ニッチに基づいた分布域の季節的な変化と、近縁種間の相互作用が果たす役割を詳細に追究した研究は希少である。そこで我々は、日本列島内での分布域特性が詳細に調べられており (Okamoto and Tojo, 2021)、水系内できめ細かなニッチ分化の傾向が究明されているモンカゲロウ *Ephemera* 属を対象に (Okamoto et al., 2022)、季節的な棲み場所の分化や近縁種間の相互作用が、流程分布に寄与しているのかどうかを検討することとした。対象種の生活史を考慮した上で、対象種のハビタット選好性の季節変化やその結果としての分布域の季節的な変化を捉えることは極めて重要である。本研究では特に、繁殖時期や羽化様式の知見の蓄積があり、水系内の上流域でしばしば分布が重複するフタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* と モンカゲロウ *Ephemera strigata* の2種に注目した。

モンカゲロウ属 3 種の分布は単一の種が分布する地点と重複する地点とが存在することが明らかになっている (Okamoto and Tojo, 2021; Okamoto et al., 2022)。加えて先行研究の結果から (御勢, 1979; 竹門, 1989; Takemon, 1990; 石綿・竹門, 2005)、2 種間の繁殖時期は大きく異なることが予想され、河川内に単一の種が分布する状況が生じると

考えられる。これら 2 種は、系統的にも近縁であり (Tojo and Machida, 1998) , 同じ共通祖先をもつ姉妹種であると考えられている。姉妹種が異なるニッチへと適応 (ニッチ分化) した結果は、現在の流程分布パターンにも現れていると考えられる。

本研究の目的は、これら 2 種の流程分布に環境要因と種間相互作用がどのように寄与しているのかを明らかにすることである。本研究では 1) これら 2 種のモンカゲロウ類の流程分布パターンに季節的な変化は認められるか? 2) この 2 種の分布域決定には、環境要因 (非生物的要因) だけでなく、種間相互作用も影響しているのか? という 2 つの課題を詳細に検討するため、厳密な時空間的な調査を行った。

Ⅲ-2 | 材料・方法

Ⅲ-2-1 | 対象種群と調査地について

調査河川である女鳥羽川は、日本で最大の水系の 1 つである信濃川水系の上流部に位置する規模の小さな支流である (流路長約 15 km, 集水域約 53 km²)。この女鳥羽川には、フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* とモンカゲロウ *Ephemera strigata* の両種がそれぞれ高い密度で棲息することが、予備調査から分かっている。加えて、女鳥羽川は研究室に隣接するため毎日の羽化量の調査を実施できる点や、河川規模が適度であるため河川内のマイクロハビタットを厳格に設定した上での定量調査が可能である点も好適である。本研究では、女鳥羽川におけるフタスジモンカゲロウ、モンカゲロウを対象として、予備的に調査したフタスジモンカゲロウのみが分布する上流地点と、モンカゲロウのみが分布する下流地点を含めた 15 調査地点を設定した (図Ⅲ-1)。加えて、両種の羽化時期を詳細に把握するため、それぞれの棲息密度が高い流域に羽化量調査の調査定点 (フタスジモンカゲロウでは St. 4, モンカゲロウでは St. 11) を設定した。

Ⅲ-2-2 | モンカゲロウ類幼虫 2 種の棲息密度・バイオマスの季節変動を検討するための サンプリングデザイン

モンカゲロウ類 2 種の棲息密度や現存量の季節変動を評価するため、2019 年の 4 月下旬–9 月中旬までの期間に定量調査を実施した（本来は、10 月以降の調査も計画していたが、2019 年 10 月の観測史上最大規模の洪水が生じたため、9 月までの調査データで議論することとした）。具体的には、2018 年の予備調査のデータを基に、2 種の幼虫が河川に棲息する 4 月下旬と、モンカゲロウが羽化することにより河川内にはフタスジモンカゲロウの幼虫のみが棲息すると予想される 6 月初旬と下旬に調査を実施した。加えて、フタスジモンカゲロウの羽化時期や羽化後の時期と考えられる 8 月と 9 月の中旬も調査を実施した。女鳥羽川に設置した 15 の調査地点のそれぞれにおいて、瀬環境と、淵などの緩流環境にそれぞれ 5 つのコドラート（ 0.3×0.3 m）を設置し（1 地点に 10 コドラート）、定量採集した（i.e., 全 15 地点に設置したコドラートの総計は 150; 図 III-1）。これらのコドラートを、互いに 1 m 以上離して設置した。各コドラートの位置は河床に打ち込んだペグと GPS、河川構造物や木本類につけたマーク（蛍光のタグ）によって正確に記録した。この作業により、4–9 月の全調査期間を通して、厳格に固定されたコドラートでの調査が可能となった。各地点において採集したモンカゲロウ類の個体数とバイオマスは、各地点の 10 コドラートそれぞれで算出した後、評価した。

4 月下旬（Period A）、6 月上旬（Period B）、6 月下旬（Period C）のデータセットを基に、モンカゲロウ類 2 種それぞれの棲息密度とバイオマスに季節的な差があるかどうかを統計学的に検定した。季節ごとのデータで多重比較 Steel-Dwass 検定を行い、種ごとにどの季節の組み合わせにおいて有意差を示すかを調べた（“Steel-Dwass test”, *pSDCFlig* function, R パッケージ *NSM3*, Schneider et al., 2020; R software ver. 3.6.1, R Core Team, 2020）。

降水量データは、長野県松本市の気象台（URL: <http://www.jma.go.jp/jma/menu/menureport.html>）から取得した。女鳥羽川におけるモンカゲロウ類の棲息環境がどの程度重複しているのかを調べるため、GIS を用いて Okamoto et al. (2022) と同様の方法で標高と河床勾配を評価した。加えて、底質粗度も Okamoto et al. (2022) と同様の方法で評価した。開空率については各地点において、特にモンカゲロウ類が多く採集されたコドラートの位置で魚眼レンズを装着したカメラによって 5 枚の写真を撮影した。それぞれの写真に CanopOn2 software (URL: <http://takenaka-akio.org/etc/canopon2/>) を用いて画像解析した後に平均化した。Okamoto et al. (2022) に倣い、この画像解析の際には、人工物の影響を極力排除するため、画像辺縁部の 10% を除去した。全てのコドラート内での定量サンプリングの前に、コドラート内の流速・水深を計測（5 反復）した。

Ⅲ-2-3 | モンカゲロウ属 2 種の羽化状況の評価方法について

女鳥羽川でフタスジモンカゲロウ *E. japonica*, モンカゲロウ *E. strigata* の 2 種の羽化時期を詳細に把握するため、それぞれの種の羽化様式に応じた羽化殻の定量採集を実施した（図Ⅲ-2）。フタスジモンカゲロウは陸上羽化し、モンカゲロウは水面羽化することが知られている（竹門, 1989; 石綿・竹門, 2005; Okamoto et al., 2022）。そのため、川岸の礫に這い上がって羽化するフタスジモンカゲロウの羽化殻の定量採取については、川岸に沿って、水際部分の礫に付着した羽化殻を採取するためのトランセクトライン（約 50 m）を St. 4 に設置し（Ⅲ-2A）、6 月 7 日–9 月 1 日の期間の毎日トランセクトラインに沿ってゆっくりと歩行し、観察された全ての羽化殻を採集した（Ⅲ-2A–C）。一方、水面で羽化するモンカゲロウの羽化殻の定量採取については、流路を横切るような流下物トラップ（流路に対して横断するように網幅 3 m とし、流路に沿った縦方向（上–下流方向）の網の長さは 0.8 m、網の高さ（水深方向）は 0.5 m、メッシュサイズは 5 mm を使用）を河川内に水面から常にネット上部が露出するように St. 11 に設置し

た（図III-2D-E）。このトラップによる調査を、女鳥羽川におけるモンカゲロウの羽化が始まる前の4月30日から羽化が完全に終息してから13日後の6月7日まで実施した。採取された羽化殻を毎日回収し、羽化殻数を計数した。これらの羽化調査は2018年におけるモンカゲロウ類の成虫と幼虫の予備調査の結果を基に計画された。5月20-21日、7月4日、16日については、増水によりサンプルの回収ができなかった。

III-3 | 結果

女鳥羽川で実施したコドラートを用いた定量サンプリングにおいて、4月（Period A）の調査では、フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* は St. 1-10 で採集され、モンカゲロウ *Ephemera strigata* は St. 3-12 で採集された。つまりこの2種は、St. 3-10 で分布が重複していた。この時、フタスジモンカゲロウが単一で分布していた地点は、St. 1-2 であった。モンカゲロウが単一で分布していた地点は、St. 11-12 であった。

モンカゲロウ幼虫は、6月初旬（Period B）と下旬（Period C）の調査ではほとんど採集されなくなり、8月と9月の調査で再確認されるようになった（図III-3）。一方、フタスジモンカゲロウ幼虫は全ての調査期間を通して採集できた（図III-3）。また、フタスジモンカゲロウ幼虫はモンカゲロウ幼虫が採集されなくなった6月下旬（Period C）には広い流域にわたり（4月には確認できなかった St. 11 や St. 12 においても）採集された。St. 12 では8月にも採集された。調査期間全体を通して、フタスジモンカゲロウ幼虫は St. 1-12、モンカゲロウ幼虫は St. 3-12 において採集された（図III-3）。つまり2種の分布範囲は St. 3-12 において重複していた。St. 13-15 では、モンカゲロウ類の分布が確認できなかった（図III-3、ただし、予備調査や St. 13-15 の定性的サンプリング時には、モンカゲロウ幼虫のみが少数採集された）。各調査地点におけるモンカゲロウ類幼虫の棲息密度とバイオマスの季節的変動を図III-4B-C に示した。Period A（4月27日-4月30

日)においてモンカゲロウ幼虫の棲息密度とバイオマスが最も高くなったのは St. 8 で、個体数とバイオマスはそれぞれ 108.9 (No./m²), 8.4 (g/m², 湿重量) であった (図III-4B-C). Period B (6 月 3 日-6 月 4 日) と Period C (6 月 26 日-6 月 27 日) の時期において、モンカゲロウは St. 11 を除いては採集されなかった (図III-3, 4B-C). 一方 Period A (4 月 27 日-4 月 30 日) におけるフタスジモンカゲロウ幼虫の個体数・バイオマスが最も高くなったのは、それぞれ St. 1 の 140.0 (No./m²) と St. 3 の 3.1 (g/m², 湿重量) であった (図III-3, 4B-C). Period B (6 月 3 日-6 月 4 日) においては、St. 1 で 148.9 (No./m²), St. 3 で 6.4 (g/m², 湿重量) であった (図III-3, 4B-C). Period C (6 月 26 日-6 月 27 日) では、St. 4 で 260.0 (No./m²), St. 4 で 15.4 (g/m², 湿重量) であった (図III-3, 4B-C). 2 種が確認された標高、河床勾配、開空率、底質粗度のそれぞれの範囲については、表 III-1 に示した.

モンカゲロウ属 2 種の繁殖時期の特定を目的とした羽化期間の評価の結果、モンカゲロウでは 5 月 8 日-5 月 24 日 (16 日間) まで羽化殻が確認され、5 月 17 日に採取羽化殻数が最大となった (図III-4A). 一方、フタスジモンカゲロウでは、6 月 8 日-8 月 17 日 (ca. 70 日) まで羽化殻が確認され、7 月 9 日に採取羽化殻数が最大となった (図III-4A). 加えて、7 月 31 日以降の採取羽化殻数が 10 を超えることはなかった. 以上より、女鳥羽川における 2 種の繁殖時期は約ひと月の大きな差異が認められた (図III-4A).

III-4 | 考察

III-4-1 | 女鳥羽川におけるモンカゲロウ幼虫 2 種のファインスケールでの流程分布について

女鳥羽川において、フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* がモンカゲロウ *Ephemera strigata* より上流側に棲息するものの、両種が混生するエリアも広く認められ

た（図III-3, 4B-C）。このようなモンカゲロウ属 2 種の流程分布パターンは、先行研究で報告されている傾向にも合致している（渡辺, 1985; 竹門, 1989; 水野・御勢, 1994; Okamoto and Tojo, 2021; Okamoto et al., 2022; 図III-3, 4B-C）。標高や温度は水生昆虫類にとって分布パターンに関連する重要な要因であり（Hildrew and Edington, 1979）、それらに加えてモンカゲロウ類の分布には、河床勾配も関連することが示されている（渡辺, 1985; Okamoto and Tojo, 2021; Okamoto et al., 2022）。この研究において両種が確認された地点の環境要因に関する計測結果（表III-1）を第I章の河川水辺の国勢調査における環境要因の分析結果（Okamoto and Tojo, 2021）、および第II章の旭川水系における環境要因の分析結果（Okamoto et al., 2022）と比較した場合、これらの先行研究における両種の分布傾向の範囲内にほぼ収まる結果となった（図III-S2）。フタスジモンカゲロウ幼虫の棲息地点における開空率は、Okamoto et al. (2022) と同様に基本的には低い値であった（表III-1; 図III-S2）が、女鳥羽川の調査では 50–86% 程の比較的上空が開けた地点（樹冠に覆われないような地点）でもフタスジモンカゲロウ幼虫の棲息が確認できた。これは、女鳥羽川は水系内の最上流域の支流であるが、流域に比較的大きな都市（松本市）が発達し、河畔林が人為的に伐採されているためである（環境要因に関するほかの項目の計測値については、上流域の特徴が認められている; 表III-1）。

III-4-2 | モンカゲロウ属 2 種の分布の時空間的変動

水生昆虫類の棲息域が、増水などの攪乱により一時的にシフトすることはよく知られているが（Poff et al., 2018）、今回の調査期間（2019 年 4–9 月）中に生じた程度の増水では場をシフトさせるほどのものではなかった（図III-4A）。しかし、この直後（2019 年 10 月）に生じた大規模洪水の影響は甚大であり、調査のための定点地点の環境も著しく変化したため、それ以降の季節的変動を追跡することはできなかった。2 種の羽化期より

も前である Period A (4 月) において、2 種の幼虫の分布域は大きく重複していた (図 III-3, 4)。コドラートごとの種構成と種ごとのバイオマスを詳細にみると、両種の棲息密度とバイオマスが高かったコドラート (e.g., Period A, St. 4 の Q1, Q2; St. 5 の Q2, st. 6 の Q4; 図III-S1) と、一方の種しか採集されなかったコドラートが確認された (e.g., Period A, St. 4 の Q5; St. 5 の Q4, St. 6 の Q5; 図III-S1)。この結果は、2 種が極めて小さなスケールにおいて同様の空間を利用できることを示している。

Period B と Period C (6 月 3–4 日と 6 月 26–27 日) においては、モンカゲロウ *E. strigata* 幼虫はほとんど確認できなかった、この時期はモンカゲロウの繁殖時期の直後であり、モンカゲロウは卵や若齢幼虫期であり、本研究における定量採集では確認できなかった (図III-4A)。モンカゲロウの羽化により大型の幼虫が不在となった Period B, C における、空白となった空間 (マイクロハビタット) をすぐさまフタスジモンカゲロウが埋めていることも明らかとなった (図III-3, 4B, C, S1)。4 月下旬 (Period A)、6 月上旬 (Period B)、6 月下旬 (Period C) におけるモンカゲロウ属 2 種それぞれの棲息密度とバイオマスのデータセットを基に、季節的な差があるかどうかを検定したが、統計学的な有意差は認められなかった (Steel-Dwass test, $P > 0.05$)。しかしながら、モンカゲロウの羽化前 (i.e., Period A) では、St. 11 と St. 12 からフタスジモンカゲロウ幼虫を採集することができなかったが、モンカゲロウの羽化後 (i.e., Period B, C) では、St. 11 と St. 12 からフタスジモンカゲロウ幼虫を採集できたことが重要であると考えられる (図III-3, 4)。以上の結果から、モンカゲロウの羽化に伴い、フタスジモンカゲロウ幼虫は新たな利用可能な棲息場所 (i.e., 新たな空きニッチ) に分布拡大したことは明らかである (図III-4)。モンカゲロウの繁殖期には、交尾したモンカゲロウの雌成虫は産卵のために上流側へと飛翔し、瀬を好んで産卵することが知られている (Takemon, 1997; 田中ほか, 2003)。一方、フタスジモンカゲロウは上流に向かって飛翔しながら、複数の淵に少しずつ分割しながら産卵する (東城, 未発表データ)。また、本研究では体サイズの小さいモンカゲロ

ウ（若齢幼虫）だけが、比較的流速の速いハビタットにしていることも明らかとなった（図III-5）。この傾向は、上述のモンカゲロウの産卵行動と関係があると考えられる。また、大型のモンカゲロウ幼虫の分布範囲が繁殖期の前に、下流側へ移動していることは、フタスジモンカゲロウとの種間相互作用が影響しているのではないかと考えられる。従来、これら2種はハビタット選好性が異なると考えられ、そのようなハビタット分化（ニッチ分化）により棲息場の棲み分けが成立していると考えられてきたが（Okamoto and Tojo, 2020; Okamoto et al., 2022）、今回の結果は、2種間での種間相互作用も少なからず機能していることを示している。経時的なデータではないものの、別の水系（旭川水系）において、モンカゲロウ類の流程分布を扱った第II章の研究では、フタスジモンカゲロウとモンカゲロウ間では、お互いの棲息密度が負の効果をもつことも少なからず示唆されており（Okamoto et al., 2022）、この先行研究での傾向とも矛盾していない。

このような棲息場をめぐる地理的ファインスケールでのせめぎあい、水生昆虫類の同じ摂食機能群内での報告は少ないものの、シマトビケラ属 *Hydropsyche* とブユ科 Simuliidae 間での空間をめぐるせめぎ合い（Hemphill, 1988）、や近縁種間であるヒゲナガカワトビケラ *Stenopsyche marmorata* とチャバネヒゲネガカワトビケラ *Stenopsyche sauteri* の営巣場所を巡る競争（Funakoshi, 2005）などが報告されている。女鳥羽川における研究の成果も、同一摂食機能群で、かつ近縁種間を対象とした貴重な成果である。

今回の結果から、近縁種間の分布重複域では、相手種による季節的な空間の占有により、分布の制限がある可能性が示唆された。局所的なスケールでの生物間相互作用はより大きなスケールにも影響を与える可能性が高いことが報告されていることから（Witz et al., 2013）、水生昆虫の分布パターン形成には、このような近縁種間の相互作用が果たす役割は小さなものではないかもしれない。河川棲であり、移動・分散の制限が大きい水生昆虫類の分布パターン形成において（Tojo et al., 2017; Takenaka and Tojo, 2019;

Takenana et al., 2019), このような近縁種間のマイクロハビタットスケールでの種間相互作用の役割は, これまで推測されてきたよりも大きい可能性がある. この結果は, 河川生態系における種の分布形成に関わる新たな知見を提供するものと考えられる.

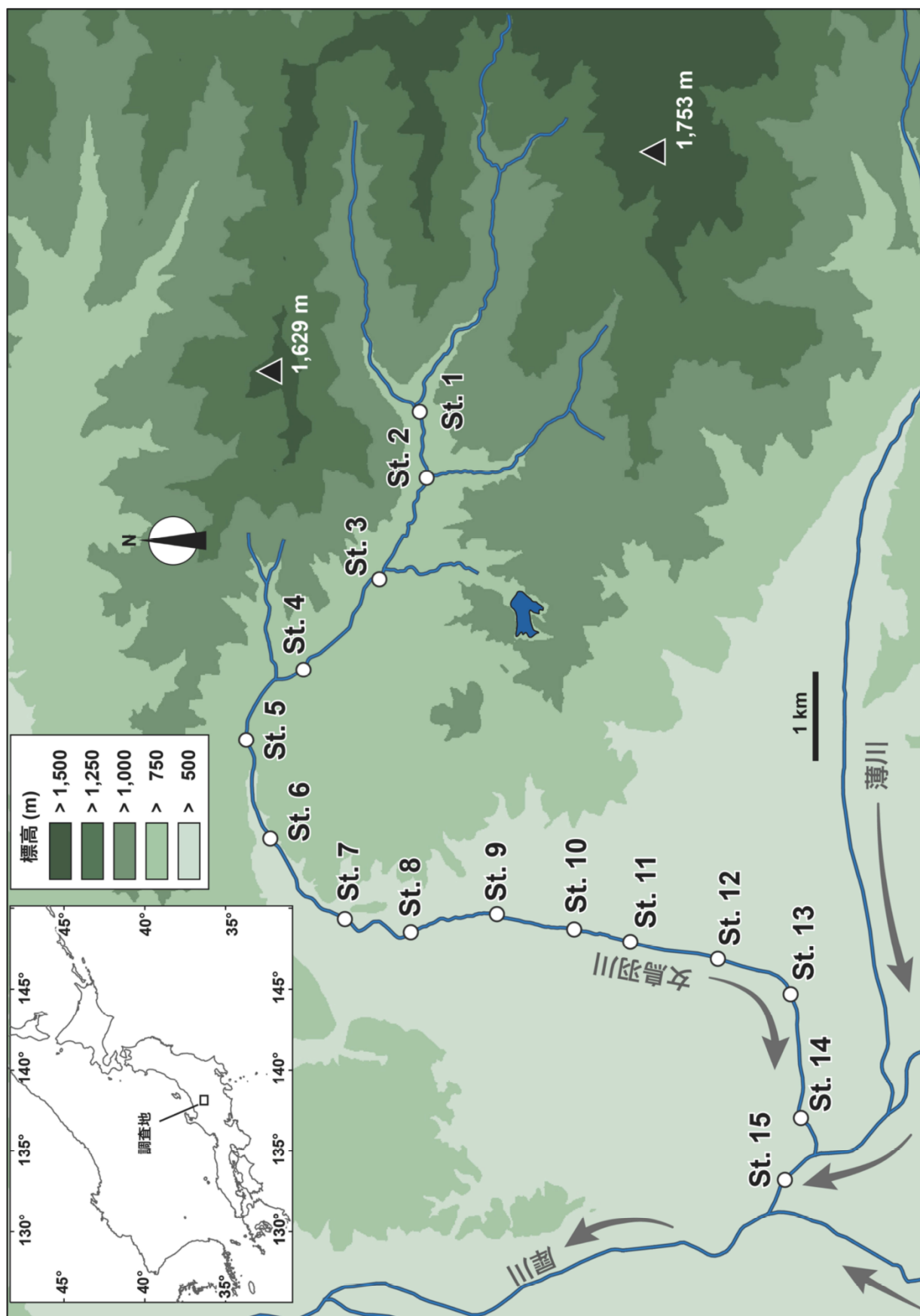
Ⅲ-5 | 摘要

同一河川内に複数のモンカゲロウ属の種が分布する時, それぞれの種のハビタット選好性によりニッチ分化が生じ, その結果として顕著な流程分布パターンがみられると考えられてきた (Okamoto and Tojo, 2021; Okamoto et al., 2022). これはニッチ分化に伴う流程分布の典型的な機構であると考えられるが, 本研究で得られた成果は, モンカゲロウ *Ephemera* 属内の近縁種間での流程分布がそれほど単純に決まっているわけではなく, 種間でのハビタット選好性が重複するエリアでは, マイクロハビタットスケールでの種間相互作用も実在しており, 予想以上に大きいものである可能性が示唆された.

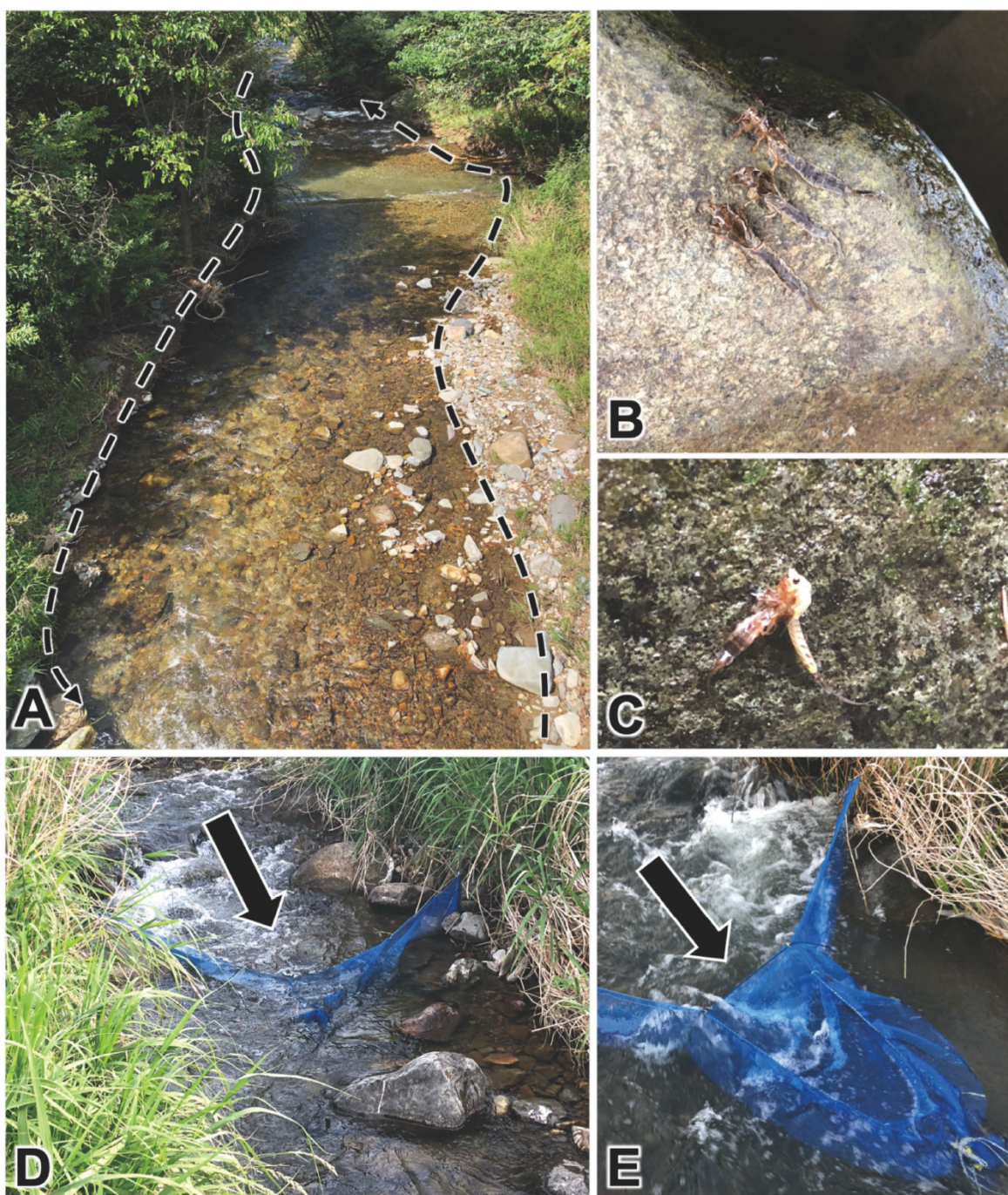
表Ⅲ-1 女鳥羽川の各調査地点において計測された地理的情報と環境要因

地点番号	緯度 (N)	経度 (E)	標高 (m)	河床勾配 (%)	底質粗度	開空率 (%)	平均流速 (m/s, 最大値-最小値)		平均水深 (m/s, 最大値-最小値)	
							フタスジモンゲロウ <i>Ephemera japonica</i>	モンカゲロウ <i>Ephemera strigata</i>	フタスジモンゲロウ <i>Ephemera japonica</i>	モンカゲロウ <i>Ephemera strigata</i>
St. 1	36.27293	138.03573	925	5.3	4.0	24.5	0.052 (0.00.2-0.157)	-	0.16 (0.06-0.30)	-
St. 2	36.27223	138.02904	881	6.4	3.8	41.7	0.054 (0.00.8-0.143)	-	0.19 (0.07-0.34)	-
St. 3	36.27704	138.01874	837	4.7	3.4	42.6	0.074 (0.00.2-0.281)	0.010	0.21 (0.06-0.42)	0.24
St. 4	36.28475	138.00954	795	3.3	4.0	37.6	0.057 (0.009-0.176)	0.091 (0.009-0.434)	0.26 (0.10-0.47)	0.27 (0.12-0.42)
St. 5	36.29057	138.00240	762	3.4	4.2	68.8	0.050 (0.002-0.328)	0.068 (0.002-0.153)	0.35 (0.15-0.54)	0.34 (0.12-0.52)
St. 6	36.28812	137.99237	733	2.7	4.0	51.9	0.035 (0.006-0.139)	0.099 (0.006-0.334)	0.19 (0.12-0.35)	0.28 (0.08-0.44)
St. 7	36.28054	137.98419	704	2.7	3.8	56.1	0.041 (0.008-0.188)	0.091 (0.008-0.224)	0.20 (0.03-0.35)	0.22 (0.14-0.31)
St. 8	36.27384	137.98286	682	3.0	3.3	85.8	0.054 (0.009-0.140)	0.134 (0.003-0.661)	0.33 (0.11-0.45)	0.28 (0.09-0.52)
St. 9	36.26509	137.98469	658	2.8	2.7	84.0	0.039 (0.005-0.072)	0.180 (0.005-0.682)	0.40 (0.31-0.48)	0.31 (0.11-0.58)
St. 10	36.25724	137.98314	638	2.3	3.8	82.3	0.048 (0.016-0.126)	0.099 (0.004-0.741)	0.18 (0.12-0.22)	0.25 (0.12-0.41)
St. 11	36.25153	137.98187	624	2.5	3.7	81.2	0.025 (0.005-0.060)	0.079 (0.008-0.225)	0.12 (0.06-0.14)	0.19 (0.11-0.32)
St. 12	36.24263	137.98014	605	1.9	2.6	82.2	0.023	0.056 (0.007-0.176)	0.28	0.29 (0.16-0.33)
St. 13	36.23524	137.97656	590	0.7	3.0	76.8*	-	-	-	-
St. 14	36.23419	137.96398	582	0.9	3.2	63.1*	-	-	-	-
St. 15	36.23582	137.95770	578	0.5	3.0	69.3*	-	-	-	-

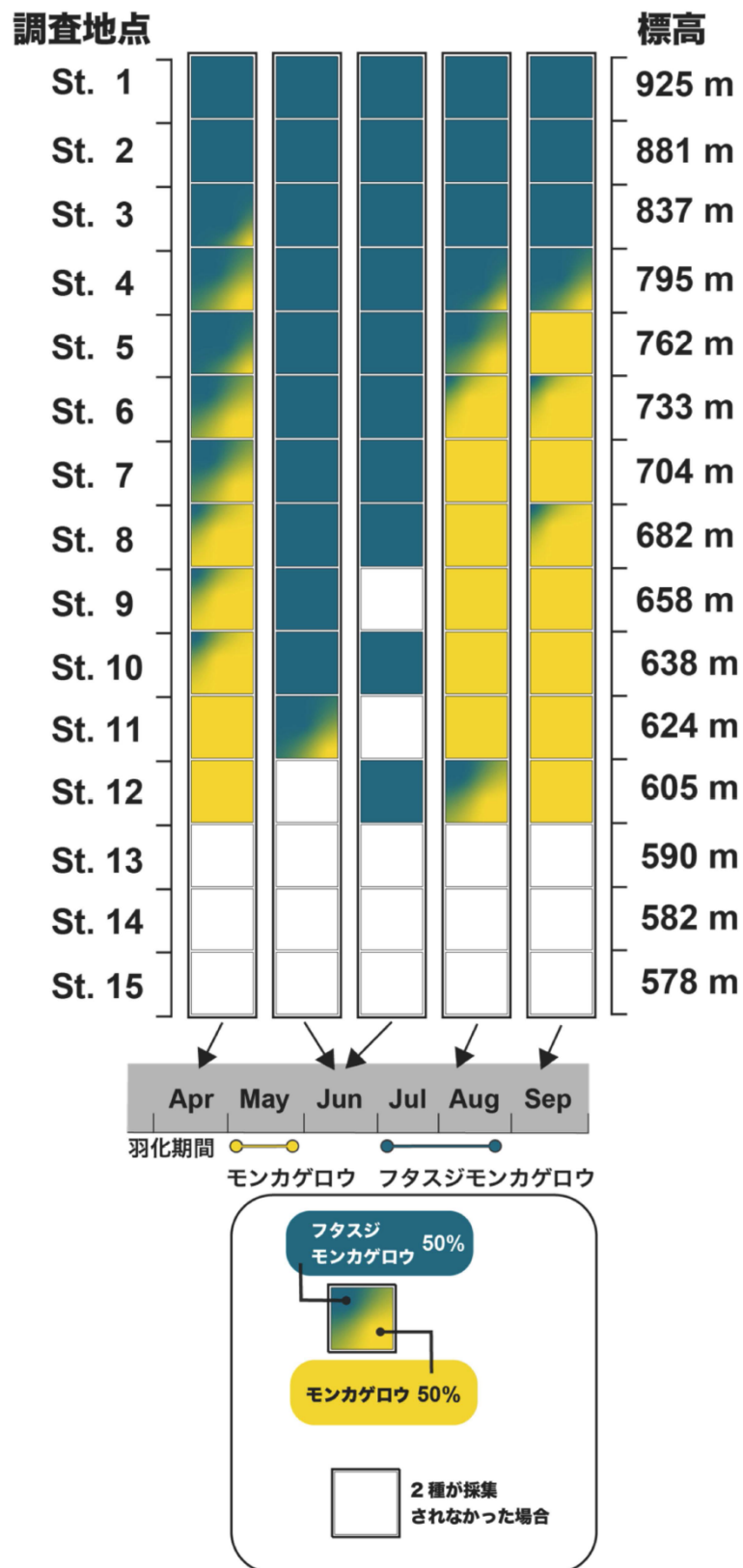
アスタリスク（*）は、市街地の人工物が入り込んだことが原因で開空率が低くなっている地点



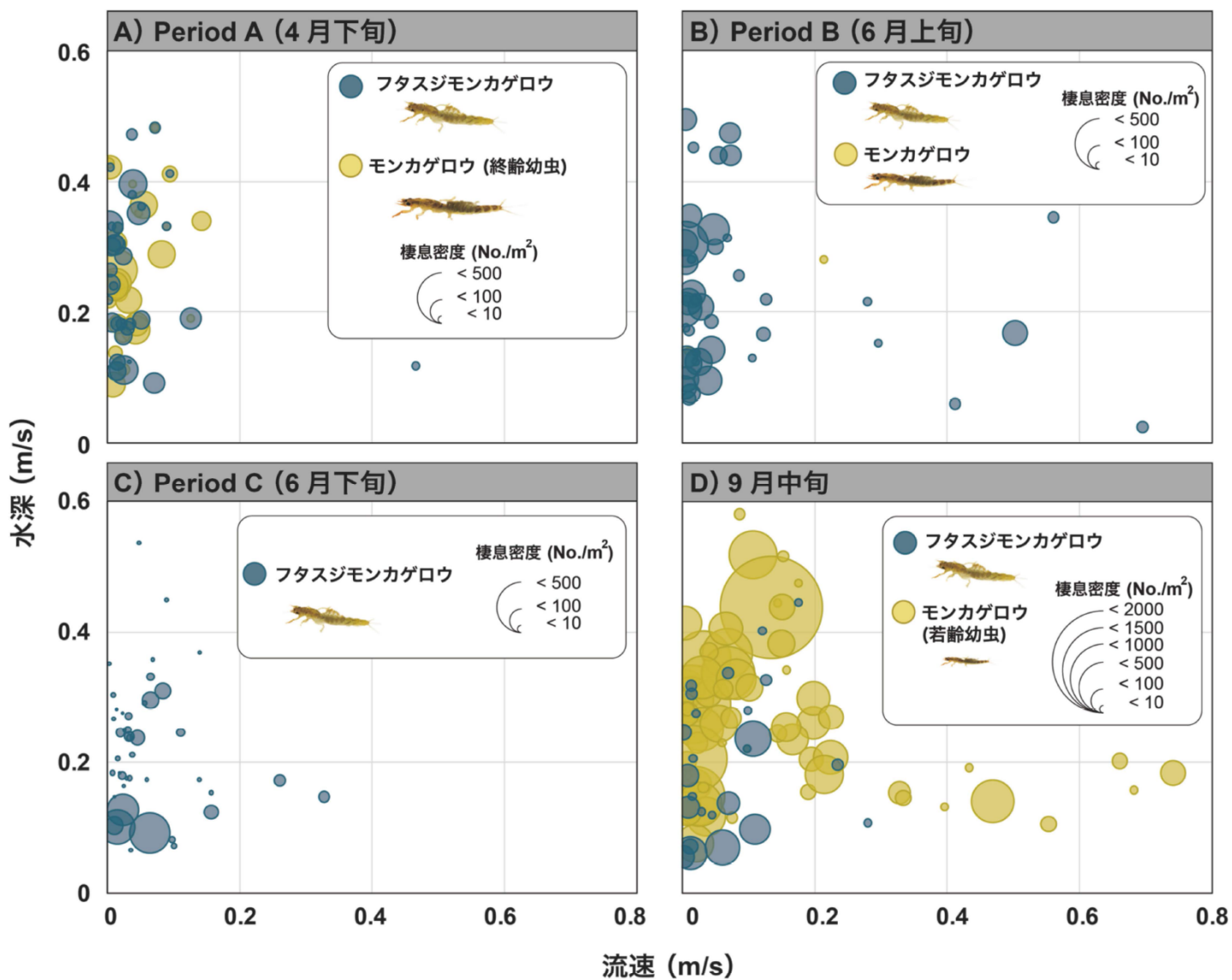
図Ⅲ-1 本研究における女鳥羽川内に設置した15の調査定点



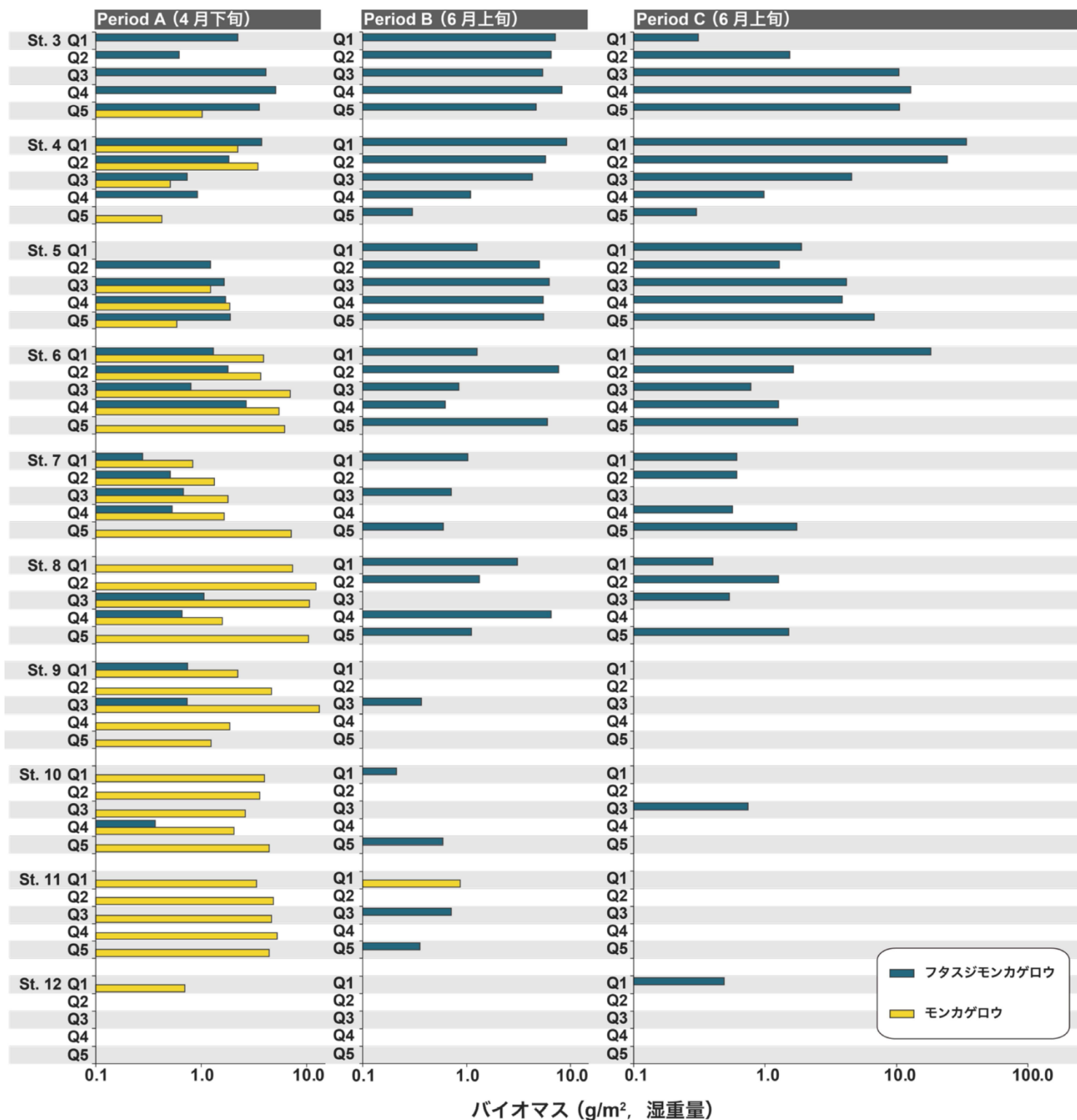
図Ⅲ-2 フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* とモンカゲロウ *Ephemera strigata* の羽化殻の定量方法（全長 50 m）．毎日このラインを歩行しながら，すべての羽化殻を採取した．B: 巨礫の上で羽化したフタスジモンカゲロウの羽化殻．C: 羽化途中のフタスジモンカゲロウ．D: モンカゲロウの羽化殻を採取するための流路横断型の流下物トラップ（流路を横断するように 3 m の幅で，流路に沿った網の縦方向の長さは 0.8 m，網の高さは 0.5 m，メッシュサイズは 5 mm）．この流下物トラップはネット上部が常に水面から露出するように設置された．矢印は流れの方向を示す．E: ネット部分の拡大



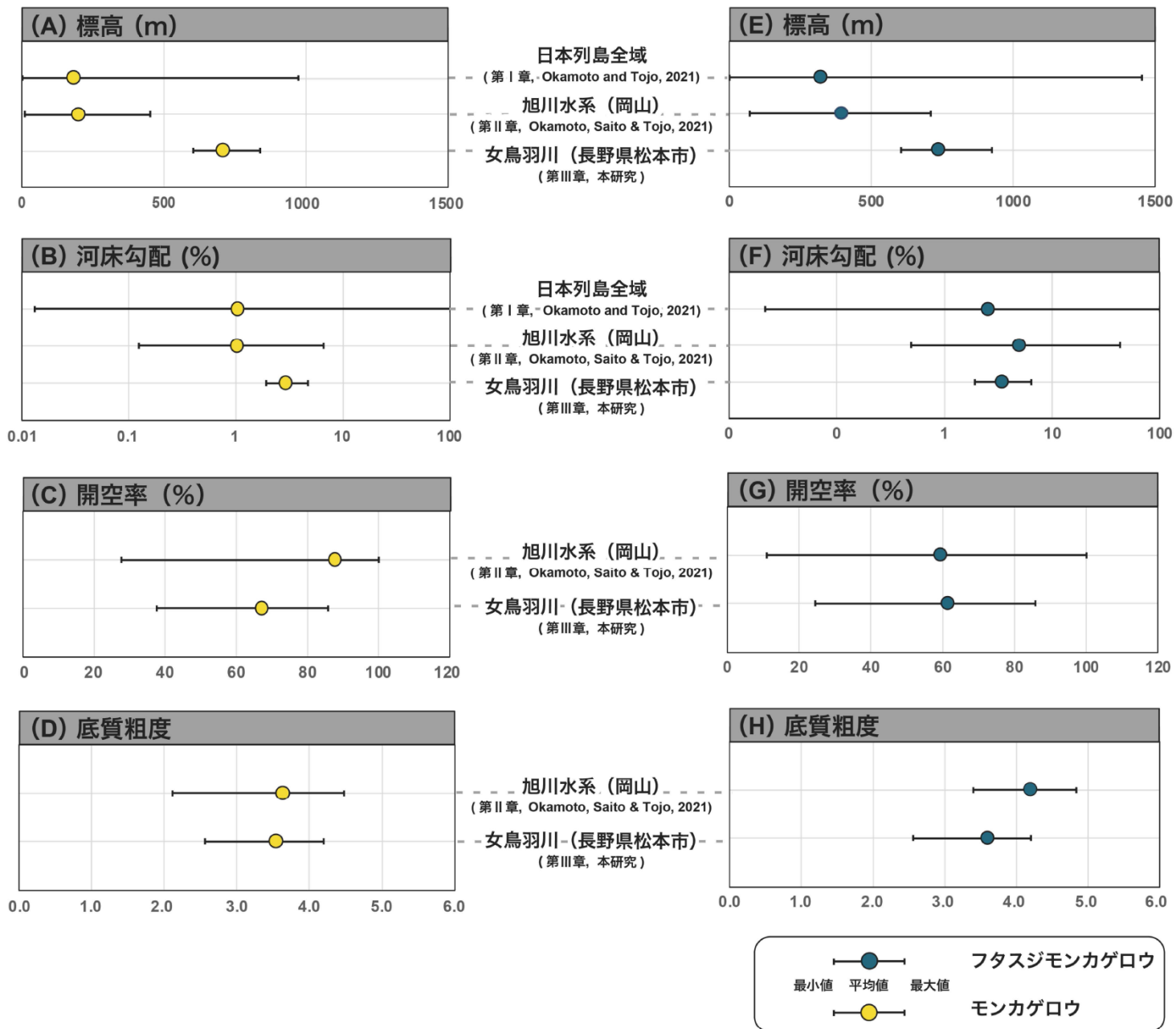
図Ⅲ-3 女鳥羽川に設置された 15 調査地点におけるフタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* とモンカゲロウ *Ephemera strigata* 2 種（幼虫）の棲息割合とその季節的変動. St. 1–15 の地点（各 10 コドラート/地点）ごとに採集された両種の割合（個体数による相対値）



図Ⅲ-5 マイクロハビタットスケールでの定量サンプリングにより採集されたフタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* とモンカゲロウ *Ephemera strigata* 幼虫それぞれの棲息密度



図Ⅲ-S1 調査地点 St. 3-12 でのコドラート内で確認された2種（フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* とモンカゲロウ *Ephemera strigata*）のバイオマス。各調査地点内の淵環境に固定された5つのコドラート内における2種それぞれのバイオマスが示されている



図III-S2 モンカゲロウ *Ephemera* 属2種の棲息地特性（標高，河床勾配，開空率，底質粗度）の本研究と先行研究における比較. A–D: *Ephemera strigata* の棲息地特性に関わる環境要因, E–H: *Ephemera japonica* の棲息地特性に関わる環境要因

第IV章

流程分布する近縁3種のモンカゲロウ類における 対照的な遺伝構造

IV-1 | はじめに

小さな地理的空間内に複数の近縁種が分布しているような事例は、ニッチ分化や多種共存、種の多様性創出の要因究明に好適である。通常、近縁種はニッチが類似しているために同所的な分布が困難であると考えられる。しかし、共存がみられる場合は、近縁種同士であっても種間でニッチ分化が生じており、異なるハビタット選好性を示すため、複数種が狭い空間内に同時的にみられることもある。近縁種間でハビタット選好性が異なる場合、遺伝子流動スケールにも影響する可能性が高く、近縁種間で異なる遺伝構造を示すことが多い (Baggiano et al., 2011; Takenaka et al., 2021)。そのため、現在の分布パターンを形成した進化的意義や生態的意義を理解する上では種間の分布パターンとその生態、遺伝構造を比較する研究が有効である。

地球上に数多く存在する生態系のなかで河川生態系は、面積の割合は小さいものの、種の多様性が極めて高いことが知られる系である (Dudgeon et al., 2006; Dijkstra et al., 2014)。これは、河川内の様々な環境のそれぞれに多様な種が適応してきた結果であり、河川生態系のユニークな特徴に基づくものと考えられる。河川生態系の特徴は、河川同士が「線」的に結びつくことで、水系全体としては樹状のネットワークを構成していることが挙げられる。加えて階層的なネットワーク構造であることと (Altermatt, 2013; Campbell and McIntosh, 2013; Miyazono and Taylor, 2013; Tonkin et al., 2018)、源流から河口までの流程に沿って景観と生物相が徐々に変化するような特性をもつ (Vannote et al., 1989; Campbell and McIntosh, 2013)。これらの河川生態系の特性は「河川連続体仮説 River Continuum Concept (RCC)」としてよく知られている (Vannote et al., 1989; Doretto et al., 2020)。このような河川生態系を構成する生物種のもつ生活史や移動・分散能力は、その種の分布範囲や遺伝子流動スケールに深く関与し (Saito and Tojo, 2016a, b)、集団間の接続性と関連づけて議論されてきた (Hughes et al., 2009; 2013)、源流域の環境に適応した生物にとって、適したハビタットは不連続的に (パッチ状に) 配置されがちであ

り、集団間の移動・分散は強く制限されやすい (Yamamoto et al, 2004; Usio, 2007; Takenaka and Tojo, 2019; Takenaka et al., 2019; Tojo et al., 2017, 2021)。結果的に、源流域に棲息する生物種では、地理的に小さなスケールでさえも遺伝的分化が促進されがちであり、地域性のある遺伝的構造を示すことが多い (Takenaka et al., 2019)。一方、下流域の平野部に棲息する種群では、同じような質のハビタットが連続的に配置されることから、分散の妨げとなる障壁が少なく、より広域スケールでの遺伝子流動が生じやすい。また、氾濫原を介して隣接する水系との洪水時の接続や、海水面低下時の水系そのものの接続なども起こりやすく、流域を跨いだとしても地理的な遺伝的分化がみられないことも多い (Monaghan et al., 2002; Baggiano et al., 2011; Saito and Tojo, 2016b)。加えて一般に、「ジェネラリスト種」や「コスモポリタン種」と呼ばれるような広域分布種群は、多様な環境への高い適応力をもつために広域分布を成し遂げていると考えられ、同じ遺伝子型が広域で共有されていることが多い (Saito and Tojo, 2016a; Yano et al., 2019)。結果として、地理的な遺伝構造は検出されにくいことが多い。

このような背景下、多様かつ複雑性からなる河川生態系の特徴と、それらに関連する河川に棲息する生物の種多様性やそれぞれの種における遺伝的多様性、分布域特性、生態学的特徴などを理解するため、河川生態系を様々な空間的スケールに区分する試みが展開されてきた。例えば、「水系」スケール、「河川（本流や支流）スケール」、1つの河川内の上流や下流といった比較的マクロなスケール、「セグメント」スケール、「リーチ」スケール、「マイクロハビタット」スケールなどが挙げられる (Hawkins et al., 1993; Takemon, 1997; Okamoto et al., 2022)。単一河川内の上流域から下流域といった比較的マクロなスケールにおいて、流程に沿って生物の種組成が変わるような「流程分布」パターンを示す事例は、様々な生物群において多く報告されてきた (Hildrew and Edington, 1979; Hasegawa and Maekawa, 2008; Atkinson et al., 2012)。このような河川棲種における流程分布は、近縁種のそれぞれが多様な河川環境に適応していく結果として、それぞれ

の種レベルで選好するハビタットに差異が生じるようになったものと考えられる。特に水生昆虫類は、地理的ファインスケールにおける近縁種間でのニッチ分化が顕著であるとして注目されてきた (Kölsch and Kubiak, 2011; Ogitani et al., 2011; Saito and Tojo, 2016b; Serpa et al., 2020; Okamoto et al., 2022)。

ここまで述べてきたように、河川生態系のユニークな特徴は種多様性創出の駆動因子として働いている可能性が高い。そのような要因の究明に際して生物多様性のホットスポットは、種多様性創出のメカニズムを究明し新たな洞察を得るためのフィールドとして重要である。北米や、ヨーロッパの河川は、大きな大陸内に長い流路をもつことから、1つの河川でさえも複数の気候帯を跨ぎながら流下することもあり、仮に、このような大陸域の大河川の上流域と下流域間で生物相が大きく異なっていたとしても、その要因として考慮すべき事項は多岐に渡ることから、追究することは困難である。一方、日本列島の場合、小さな地理的スケール（ファインスケール）内でも河川環境が劇的に変容することもあり、このようなファインスケール内のさらに1水系のみを対象として流程による生物相を評価するような場合、気候帯やエコリージョンの影響を考慮する必要性は低く、流程による環境要因の影響を単純化して検討することができる。上記の理由から、生物多様性のホットスポットである日本列島で河川生態系を研究することは、種多様性創出のメカニズムの理解をより一層深化させることができると期待される。

このような背景から、本研究では流程分布パターンとニッチ分化の関係性を詳しく追究することを目的に、モンカゲロウ *Ephemera* 属3種(フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis*)に焦点を当てた。モンカゲロウ *Ephemera* 属の3種はいずれも日本列島に広域分布し、一般的には上流からフタスジモンカゲロウ、モンカゲロウ、トウヨウモンカゲロウの順に流程分布するとされてきた (黒田ほか, 1984; 渡邊, 1985; Takemon, 1989; Mizuno and Gose, 1993)。しかしながら、これら3種の流程分布について、科学的なデータに基づい

て評価した研究はほとんどなく、第I章で取り組んだ河川水辺の国勢調査の“Megadata”解析を実施することで、これらの流程分布傾向を可視化した (Okamoto and Tojo, 2021). 続く第II章では、3 種の流程分布に関連する要因として、上流一下流域といったマクロなスケール (ワイドスケール) では標高や河床勾配が重要な要素として評価され、ファインスケールでは開空率や底質環境といった環境要因との強い関係性を示唆した (Okamoto et al., 2022). 加えて、姉妹種間では地理的ファインスケールで種間相互作用も示唆されている興味深い種群である (Okamoto et al., Accepted). 本研究の目的は、きめ細かな流程分布が示されたモンカゲロウ属 3 種を対象に、流程に対する種ごとの遺伝構造を詳細に調べ、地理的ファインスケールにおける種間で異なる環境への適応、異なる繁殖戦略、姉妹種間の生物間相互作用を通じたハビタット選好性の分化に伴う進化の証拠を示すことである.

IV-2 | 材料と方法

IV-2-1 | 調査地点とサンプルの採集方法

第II章における研究では、岡山県旭川水系においてモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種が流程分布傾向を示した. このことから、これら 3 種の遺伝構造を比較する本章においても旭川水系をフィールドに選定し、第II章における各調査地点での定量サンプリングで得られたサンプルに、遺伝子解析のための定性的なサンプルを追加した. この定性サンプリングには D フレーム型ハンドネット (間口 280 mm, メッシュ径 0.1 mm) を用いた (表IV-1). 定量サンプリングに加えて、図IV-1 に示す流域の区分ごとに遺伝子解析数が 20 サンプルを超えるように定性サンプリングを実施した. 調査で採集したサンプルは、100 % EtOH で固定した.

IV-2-2 | 遺伝子解析

岡山県旭川水系内の 23 地点で採集された合計 339 サンプル（フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* 118 サンプル，モンカゲロウ *Ephemera strigata* 114 サンプル，トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis* 107 サンプル）を遺伝子解析に用いた。各地点 10 サンプル以上の解析を基本とし，流域内では 20 サンプルを超える解析を目的としたが，棲息密度が低く定量サンプリングと定性サンプリングを併せても 10 サンプルに満たない地点については，供試できるだけのサンプルを用いて解析を実施した。

採集・固定されたサンプルを実体顕微鏡下で解剖し，胸部あるいは脚部筋肉の一部を摘出し，全ゲノム DNA の抽出・精製に用いた。このゲノム DNA の抽出・精製に関しては，DNeasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN, Hilden) を用い，その製品のプロトコルに準じて実施した。抽出・精製したゲノム DNA を鋳型として，ミトコンドリア DNA (mtDNA) cytochrome c oxidase subunit I (COI) 領域のバーコード領域 (658-bp) を含む部分配列を解析した。COI 領域の DNA コピーの PCR 増幅には Folmer (1994) および Prendini et al. (2005) に従い，LCO1490 (5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3') と HCOoutout (5'-GTAAATATATGRTGDGCTC-3') のプライマーセットと，モンカゲロウ *Ephemera* 属を対象に設計されたプライマーセットである Ephe-uniF (5'-CAACAAACCAYAAGGACATTGG-3') と Ephe-outout (5'-CAACTGTAAATATRTGATGGGC-3') のプライマーセットを用いた (Takenaka et al., in prep.). PCR の酵素には rTaq DNA Polymerase (TOYOBO, 大阪) を用い，MiniAmp サーマルサイクラー (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA) を用いて PCR 増幅を行った。

mtDNA COI 領域における PCR では，94℃ 1 分間のプレヒート後に，「94℃で 1 分間の熱変性，45℃で 2 分間のアニーリング，72℃で 1 分間の伸長反応」を 1 サイクルとする反応を 35 サイクル実施した後，72℃で 7 分間の伸長反応を行い 4℃で保存した (Suzuki et al., 2021; Tojo et al., 2021)。PCR 産物の精製には，ExoStar (GE Healthcare,

Buckinghamshire) を使用し、ダイレクトシーケンス法により、塩基配列を決定した。この際のシーケンス反応では、BigDye Terminator v1.1 Sequencing Kit (GE Healthcare, Buckinghamshire) を用いて蛍光ラベリングを実施した。この反応では、MiniAmp サーマルサイクラー (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA), あるいは Applied Biosystems 2720 サーマルサイクラー [Applied Biosystems (ABI), CA] を用いた。シーケンシングには、ABI 3130xl DNA Analyzer (ABI) を用いた。シーケンスにより得られた塩基配列情報については、ソフトウェア CLC Genomics Workbench (Filgen, 名古屋) を用いてアセンブリした。偽遺伝子 pseudogene の塩基配列情報を含めて遺伝子解析してしまう可能性を排除するため、Yano et al. (2020) に従い終始コドンの有無を確認した。

系統解析のため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. 7.0 (Kumar et al., 2016) を用いた。整列した塩基配列データを基に、ソフトウェア DnaSP ver. 4.0 (Rozas et al., 2003) を用いてハプロタイプの評価を実施した。

IV-2-3 | 分子系統解析

旭川水系内のモンカゲロウ属 3 種それぞれの遺伝構造を比較し、議論するため、その前段階として旭川水系のモンカゲロウ類が、それぞれの種内において、あるいは種間においてどのような系統的位置づけにあるのかを確認しておくこととした。Takenaka et al. (in prep.) で GenBank に登録予定であるアジア地域のモンカゲロウ類を広く対象とした mtDNA COI 領域の塩基配列データに本研究の解析データを加えて、分子系統解析を実施した。外群には、オオシロカゲロウ *Ephoron shigae* (Polymitaarcyidae) の mtDNA COI 領域の塩基配列データセットを系統解析に用いた (Takenaka et al., in prep.).

アライメントしたモンカゲロウ類の塩基配列データをもとに、最尤法 (ML) 法 (Felsenstein, 1981) により分子系統樹を作成した。これらの解析には、ソフトウェア

MEGA ver. 7.0 (Kumar et al., 2016) を用いた。系統樹の各ノード（分岐点）における信頼性を評価するため、1,000 回反復のブートストラップ解析を実施した。

IV-2-4 | ハプロタイプ多様度・塩基多様度の算出とハプロタイプネットワーク

ハプロタイプ多様度 (h_d ; Nei, 1987) および塩基多様度（ヌクレオチド多様度, π ; Nei and Li, 1979）については、ソフトウェア DnaSP ver. 4.0. (Rozas et al., 2003) を用いて算出した。ハプロタイプネットワークの作成は、PopArt ver. 3.0 (PopART, URL: [エラー! ハイパーリンクの参照に誤りがあります。](#)) を用いて TCS プログラムで作成した。

IV-2-5 | 地理的距離と遺伝的距離の相関解析 (ペアワイズ空間遺伝解析)

mtDNA COI 領域の塩基配列データに基づき、モンカゲロウ属 3 種それぞれの採集地点間の地理的距離と遺伝的距離 (p -distance) の関係性について、ソフトウェア AIS を用いて解析した (Miller, 2005)。地理・地形がハビタットの連続性や分断に影響を与え、その結果として遺伝構造にも影響を与える例はよく知られてきた (Tojo and Matsukawa, 2003; 東城, 2005; Tojo, 2010; Alp et al., 2012)。本研究で注目するような水生昆虫は飛翔能力を有するが、それは生活史の中の限られた期間である。さらに、成虫が産卵のための遡上飛翔を行うような種においても、その飛翔のルートは河道に沿ったものであるため、集団内の地理的距離の検討においては、採集地点間の直線的な距離ではなく、河道に沿った「河道距離」と深く関連した遺伝構造が検出される可能性も示唆される。そのため、モンカゲロウ属 3 種それぞれの採集地点間の直線的距離に加えて、河道距離と遺伝的距離 (p -distance) との関係性についても検討した。河道距離については、国土地理院が提供する GSI map 上で河川内の採集地点を確認し、地点間の河道距離を計測した。

IV-2-6 | 非計量多次元尺度法 (nMDS)・階層クラスター分析

モンカゲロウ属 3 種のいずれかが採集された全 23 地点を対象に、各地点において検出されたハプロタイプ構成のデータに基づき、地点間の遺伝構造の類似性について、それぞれの種ごとに評価した。この類似性の尺度には、ユークリッド距離を選択し、nMDS (non-metric MultiDimensional Scaling) と階層的クラスター分析を実施した。多変量解析のための *vegan* パッケージ (Oksanen et al., 2019) を利用し、それぞれ *metaMDS* 関数と *cluster* 関数を使用して分析した。また階層的クラスター分析については、クラスタリング手法として Ward 法を用いた。これらの解析にはソフトウェア R ver. 3.5.1 を用いた (R Core Team, 2020)。

IV-2-7 | 分子分散分析 (AMOVA)

旭川水系内におけるモンカゲロウ類の遺伝的分化の程度や分化スケールを評価するため、ソフトウェア Arlequin ver. 3.5 (Excoffier and Lischer, 2010) を用いた分子分散分析 [Analysis of molecular variance (AMOVA)] を実施した。比較対象として設定した階層については、各調査地点をそれぞれの「集団」として扱い、旭川本流・上流域 (新庄川合流点より上流)、旭川本流・中流域 (宇甘川合流点より上流域)、旭川本流・下流域 (宇甘川合流点より下流域)、および旭川の 3 つの支流 (新庄川、目木川、宇甘川) それぞれを 1 つの流域として捉え (Fig. 1)、これら 6 つの区分をそれぞれの「グループ」として扱うことで解析した。

IV-2-8 | 水系内の移動・分散の方向性とその強度について

各集団 (前項の AMOVA で区分した「グループ」) レベルでのモンカゲロウ属 3 種それぞれの移動・分散について検討した。すなわち、AMOVA と同様に旭川本流を 3 つの「グループ」に区分し、各支流 (新庄川、目木川、宇甘川) もそれぞれを 1 つの「グル

ープ」と区分して扱った。このグループ間における遺伝子流動の方向性と頻度を評価・推定するため、ソフトウェア MIGRATE-n ver. 3.6.11 (Beerli, 2010) を用いて解析した。解析は最尤法で実施し、設定は“10 short chains”を 500 ステップで、20 世代ごとのサンプリングとした。また、“3 long chains”は 5,000 ステップで、100 世代ごとのサンプリングとした。最初の 10,000 世代までは定常状態に達していない世代と仮定して、解析から除いた。“heating schem”の設定については 4 段階で、1.0, 1.5, 3.0, 10,000 とした (Beerli, 2010)。

IV-3 | 結果

IV-3-1 | モンカゲロウ属 3 種の分布と集団構造

旭川水系におけるモンカゲロウ属 3 種の流程分布パターン (定量採集による集団構造の評価) については、II 章で詳述している。フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* は源流域・上流域に多く、旭川本流・上流域に加えて、新庄川や目木川、宇甘川の合計 4 流域で採集された (図IV-1)。一方、トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis* は旭川本流で多くみられ、旭川本流の上流域・中流域・下流域を通して広く採集されたほか、宇甘川も含めた 4 流域で採集された (図IV-1)。残るモンカゲロウ *Ephemera strigata* は、唯一全ての流域から採集された (図IV-1)。

IV-3-2 | モンカゲロウ属 3 種の遺伝構造

旭川水系内の 23 地点から採集されたモンカゲロウ類 339 サンプル (フタスジモンカゲロウ 118 サンプル、モンカゲロウ 114 サンプル、トウヨウモンカゲロウ 107 サンプル) の mtDNA COI 領域について解析した (表IV-1)。本研究では、1 塩基以上の置換が認められた場合には、別ハプロタイプとして区別して扱った。その結果、水系全体で検

出されたハプロタイプ数は、フタスジモンカゲロウで 34, モンカゲロウで 35, トウヨウモンカゲロウで 28 であった。ハプロタイプ多様度 (h_d)・塩基多様度 (π) は、フタスジモンカゲロウが最も高く 0.89 ± 0.123 (h_d), 0.0108 ± 0.0070 (π) で、トウヨウモンカゲロウが最も低い 0.77 ± 0.132 (h_d), 0.0022 ± 0.0011 (π) であった。モンカゲロウでは、それぞれ 0.87 ± 0.0927 (h_d), 0.0029 ± 0.0007 (π) で、いずれも両種の間であった。流域ごと、および地点ごとの結果の詳細は表のIV-2 に示した。

モンカゲロウ属 3 種の mtDNA COI 領域の塩基配列情報において、種ごとに検出された全てのハプロタイプの関係性をネットワーク図として示した (図IV-2)。その結果、3 種間のハプロタイプネットワークは対照的な形状を示した (図IV-2)。各種ともに優占度が著しい最優占ハプロタイプの存在が認められた。その優占ハプロタイプが水系全体から検出されたハプロタイプに占める割合は、フタスジモンカゲロウとモンカゲロウではともに 31%であったのに対し、トウヨウモンカゲロウでは 47%を占める結果となった。加えて、フタスジモンカゲロウについては、最大 46 塩基置換におよぶ大きな遺伝的分化が検出された (図IV-2A, 6)。この遺伝的分化が検出された集団は目木川集団であった。

全国のモンカゲロウ属 3 種の塩基配列データと旭川水系内のサンプルの塩基配列データを用いて系統解析したところ、遺伝的に分化していた目木川集団は、旭川水系からしてより東側の水系に多くみられるクレード (ハプログループ) 内に位置することが明らかとなった (図IV-3, S1)。

AMOVA と nMDS, クラスタ解析および MIGRATE-n では、いずれの種においても水系内を 6 区分して「グループ」として扱い解析したが、そのグループ間 (旭川本流の上流域・中流域・下流域, 新庄川, 目木川, 宇甘川) における遺伝的分化は、基本的には認められなかった (表IV-3; 図IV-7)。ただし AMOVA の結果から、唯一フタスジモンカゲロウでは「グループ」間での遺伝的分化の傾向が認められた (表IV-3)。加えて各種

の「集団」内に、多様な遺伝子型がみられるものと評価された。

IV-4 | 考察

IV-4 | 旭川水系内のモンカゲロウ属 3 種の遺伝構造について

本研究では、旭川水系内に広く分布する近縁種群であるモンカゲロウ属 3 種（23 地点，339 個体）を対象に，それぞれの集団構造と遺伝構造の関係性や環境要因との関係性を詳細に検討した。旭川水系から採集されたモンカゲロウ属 3 種における mtDNA COI 領域の遺伝的多様度（ハプロタイプ多様度・ヌクレオチド多様度）を，種間比較したところ，フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* がいずれも最も高く，次いでモンカゲロウ *Ephemera strigata*，トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis* の順に低い値となった（表IV-1）。加えて，各種の遺伝構造を詳しく比較するため，ハプロタイプネットワーク図の作成，nMDS 解析，クラスター解析を実施し，種間での流れ分布の傾向と遺伝構造の関係性を比較した。その結果，モンカゲロウ属 3 種間で遺伝構造は以下に詳述するような傾向にあった。

図IV-2A に示すように，主に上流域に棲息するフタスジモンカゲロウは，3 種の中で最も複雑なネットワークが検出された。このネットワークにおいて新庄川流域の集団（6 塩基置換）や目木川流域集団（20 塩基置換）は，大きく遺伝的分化した個体を含んでいた（図IV-3A, 8A）。また，宇甘川流域の集団の場合は，集団内を固有ハプロタイプが約半数を占めていた。一般に源流域の環境に適応した種は，集団が分化されやすく，それぞれの集団サイズが小さくなりやすい。小さな集団サイズであるほど，遺伝子型が固定化されやすい傾向にある。遺伝的固定化の際，非コード領域や第 3 コドンの塩基置換では遺伝的浮動の影響を受けやすくなる。実際に，源流域に棲息する種群における地域集団レベルでの遺伝的分化は，多くの種群（e.g., 魚類，甲殻類，水生昆虫類）で確認され

ている (e.g., Tojo and Matsukawa, 2003; 東城, 2005; Koizumi et al., 2006; Usio, 2007; Baggiano et al., 2011; Kato et al., 2013; Takenaka and Tojo, 2019; Takenaka et al., 2019; Tojo et al., 2021). フタスジモンカゲロウの場合は, 特定のハプロタイプが水系内広域から検出されているが (e.g., EJ1, EJ2, EJ4; 図IV-2A, 3), これは成虫期間の分散能力が関係していると考えられる. それでも, フタスジモンカゲロウが他 2 種と比べて比較的大きな遺伝的分化を示した理由としては, 以下に示すように本種がより上流域に適応していることが大きく関わっていると考えられる (Okamoto et al., 2022). また, 第III章で議論したように, 姉妹種であるモンカゲロウとの種間相互作用も検出されており, 分布域の拡大が制限されていることも要因の 1 つであるのかもしれない.

前述のように, フタスジモンカゲロウにおける目木川流域集団内には, 遺伝的に大きく分化した集団が検出されたが (表IV-1; 図IV-2, 3, 6), Takenaka et al. (in prep.) のデータと本研究のデータを併せて系統解析したところ, この遺伝的に大きく分化した目木川流域から検出されたハプロタイプは, 目木川よりも東側の水系にみられるようなハプロタイプグループ (クレード) 内に位置づけられた (図IV-9). すなわち, 目木川のフタスジモンカゲロウにおいては, 旭川水系内の他の流域との間での遺伝的交流よりも, むしろ目木川よりも東側に隣接する水系の集団との遺伝的交流の結果を反映しているものと示唆された. このような結果は, 調査・解析によって特定の種の選好環境を重視するだけではなく, 対象とする動植物種の生活史や, 移動・分散様式に対応した周辺環境の評価も重要であり, また, 種の遺伝構造や遺伝的多様性の維持機構の理解においても重要であることを示唆している. 加えて, ある特定地域内の遺伝構造や遺伝的多様性を評価するような場合であっても, 対象地域内のみに目を向けるのではなく, 当該種の全体的な遺伝構造を把握しておくことの重要性を示すものである.

一方, より下流域の環境を選好するトウヨウモンカゲロウでは, 図IV-2C に示すように, 中核的な 1 つの優占ハプロタイプとそれを中心とした一塩基置換の関係にあるハプ

ロタイプが多く存在し、「一斉放散型」のネットワークが検出された。ハプロタイプ多様度・塩基多様度は 3 種の中では最も低く（表IV-1）、中核的なハプロタイプをもつ祖先系統から比較的新しい時代に派生したものが水系内に広くしている可能性が示唆された（図IV-5）。加えて、水系内に共有されるハプロタイプやサンプル数も多い傾向にあった（EO1, EO2, EO3; 図IV-2C, 5）。つまり、トウヨウモンカゲロウが選好するような下流域的な環境が、比較的広域かつ連続的に配置されているため、他 2 種に比べて水系内の広域的な遺伝子流動が生じていると考えられる。実際にトウヨウモンカゲロウは、低標高、緩い河床勾配、高い開空率や砂礫・シルトが多い下流域的なハビタットを選好することが明らかになっている（Okamoto et al., 2022）。加えてトウヨウモンカゲロウは、「水面羽化」型の羽化様式であり、樹冠に覆われていないような開けた場所を選好する傾向にある（Okamoto et al., 2022）。第II章の結果では、旭川水系の上流部に位置する湯原ダム上流域から十分な個体数のトウヨウモンカゲロウが採集されることが確認されている。このことに加えて、ダム湖直上の地点は河床勾配が緩やかで、開空率も大きなハビタットが形成されていることから、この例外的な分布は、環境要因から説明された（Okamoto et al., 2022）。

最後に、モンカゲロウは 2 種の間間的な分布域特性を示し、遺伝構造も 2 種の間間的な結果を示した（図IV-2B）。この種は旭川水系内の 6 つに区分された全ての流域から採集され、流域間でいくつかのハプロタイプを共有していた（e.g., ES1, ES2, ES3; 図IV-2B, 4）。全国 109 水系を対象としたモンカゲロウ属 3 種の分布特性を分析した Okamoto and Tojo（2021）の研究、そして旭川水系内のモンカゲロウ属 3 種の集団構造を詳細に調べた Okamoto et al.（2022）の研究のいずれにおいても、3 種の中で分布地点数は最多であり、最も広い分布域をもつことがわかっている。また、モンカゲロウのハプロタイプ多様度はフタスジモンカゲロウのハプロタイプ多様度と比べてわずかに低い程度であった。このように水系内に広く分布するモンカゲロウは、ハプロタイプ数が最も多く検出

できた種でもある。河川系の「樹状」的ネットワーク構造は、生物の遺伝構造にも大きな影響を与えることが様々な研究から示されており (Tonkin et al., 2018; Chiu et al., 2020)。その樹状ネットワークにおける流域ごとに変異を蓄積させてきたことも予想される。

モンカゲロウ属 3 種は街灯に飛来することもよく知られているが、なかでもモンカゲロウ、トウヨウモンカゲロウの 2 種は河川から数キロ離れた場所などでもよく観察されるため、河川を跨いだ分散能力を有しているものと考えられる。

本研究で対象としたモンカゲロウ属の 3 種は、Worthington Wilmer (2008) や Krosch et al. (2011) が対象とした水生昆虫類のように、河川間での明瞭な遺伝的分化はみられず、Hughes et al. (2013) が提唱する SHM (SStream Hierarchy Model) に該当することはなかった。しかし、わずかに流域間で遺伝的分化の傾向を示したフタスジモンカゲロウがこのモデルに近いかもしれない。

対照的な傾向であった他 2 種は広域な遺伝子流動を仮定したモデル (Panmixia Model) となる可能性が高い。また、モンカゲロウとトウヨウモンカゲロウの 2 種は、それぞれの種内における優占ハプロタイプ (e.g., EO1, EO2, ES1, ES2) が広い共有性を示したことや、相関がみられなかったペアワイズ空間遺伝図の結果、グループ間で遺伝的分化のみられなかった AMOVA の結果から、Saito et al. (2016b) でチラカゲロウ *Isonychia japonica* (= *Isonychia valida*) を用いて示されたように水系内全体でメタ集団 (Metapopulation) を形成していると考えられる。今後、高解像度の分子マーカー [Simple Sequences Repeat (SSR) や (Single Nucleotide Polymorphism) SNP] を使用した遺伝子流動の評価が期待される。

IV-5 | 摘要

本章で得られた結果と、我々の一連の研究成果を整理する。①モンカゲロウ属 3 種は

種ごとにやや異なる環境を選好したニッチ分化の傾向が示された。これら3種の緩やかなニッチ分化は、流程分布パターンにも反映されている (Okamoto and Tojo, 2021; Okamoto et al., 2022)。②上流域的な環境を選好するフタスジモンカゲロウは、複数の支流に分断的に分布することになり、遺伝子流動のスケールは小さくなる。一方、下流域は似通った環境が連続かつ広域的に配置されるため、下流域的な環境を選好するトウヨウモンカゲロウは比較的大きくまとまった集団が形成され、遺伝子流動のスケールもより広範になると考えられる。実際にこれら2種の遺伝構造は対照的なものであった。これら両種の間間的な環境を選好し、旭川水系の中流域に棲息するモンカゲロウは、両種の間間的な遺伝構造が検出されたものと考えられる。

本研究の結果は、近縁3種のモンカゲロウ類において、3種の流程分布パターンと河川環境・集団構造・遺伝構造そして遺伝子流動スケールを評価したが、それぞれが互いによく対応している結果が得られた。すなわち、ハビタット選好性と遺伝子流動スケールそして、複数の近縁種の共存におけるモデル的な事例を示した進化生態学的に極めて重要な研究成果と考えられる。

表IV-1 旭川水系における各地点のモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の解析個体数と遺伝構造 (mtDNA COI 領域)

調査地点	フタスジモンカゲロウ (mtDNA COI 747-bp) <i>Ephemera japonica</i>				モンカゲロウ (mtDNA COI 730-bp) <i>Ephemera strigata</i>				トウヨウモンカゲロウ (mtDNA COI 738-bp) <i>Ephemera orientalis</i>			
	n	h	Hd	π	n	h	Hd	π	n	h	Hd	π
旭川本流・上流域												
A1	11	5	0.71	0.0044	-	-	-	-	-	-	-	-
A2	11	7	0.89	0.0071	-	-	-	-	-	-	-	-
A3	11	5	0.62	0.0037	6	5	0.93	0.0030	1	-	-	-
A4	-	-	-	-	10	7	0.91	0.0035	17	8	0.86	0.0028
A5	-	-	-	-	12	7	0.91	0.0029	8	4	0.64	0.0022
上流域全体	33	12	0.76	0.0052	28	13	0.90	0.0031	26	10	0.88	0.0027
旭川本川・中流域												
A6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A8	-	-	-	-	10	6	0.84	0.0025	10	5	0.67	0.0018
A9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A10	-	-	-	-	10	5	0.67	0.0016	7	4	0.81	0.0023
A11	-	-	-	-	3	2	0.67	0.0018	11	9	0.93	0.0050
中流域全体	-	-	-	-	23	9	0.72	0.0021	28	14	0.90	0.0035
旭川本川・下流域												
A12	-	-	-	-	2	2	1.00	0.0014	9	3	0.64	0.0011
A13	-	-	-	-	-	-	-	-	8	6	0.89	0.0027
A14	-	-	-	-	-	-	-	-	16	8	0.70	0.0020
下流域全体	-	-	-	-	2	2	1.00	0.0014	33	15	0.85	0.0025
新庄川												
S1	10	7	0.91	0.0072	-	-	-	-	-	-	-	-
S2	12	9	0.91	0.0087	-	-	-	-	-	-	-	-
S3	9	5	0.81	0.0064	10	7	0.91	0.0030	-	-	-	-
S4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S5	1	-	-	-	7	5	0.86	0.0024	-	-	-	-
新庄川全体	32	14	0.86	0.0072	17	11	0.90	0.0028	-	-	-	-
目木川												
M1	10	8	0.96	0.0077	-	-	-	-	-	-	-	-
M2	12	10	0.97	0.0191	-	-	-	-	-	-	-	-
M3	10	8	0.96	0.0256	4	3	0.83	0.0030	-	-	-	-
M4	-	-	-	-	9	5	0.89	0.0032	-	-	-	-
M5	-	-	-	-	6	4	0.87	0.0030	-	-	-	-
目木川全体	32	21	0.96	0.0188	19	10	0.92	0.0032	-	-	-	-
宇甘川												
U1	20	6	0.73	0.0072	-	-	-	-	-	-	-	-
U2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
U3	-	-	-	-	12	9	0.91	0.0034	10	6	0.84	0.0034
U4	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
U5	-	-	-	-	13	9	0.87	0.0033	10	4	0.53	0.0014
宇甘川全体	21	7	0.75	0.0075	25	15	0.87	0.0034	20	8	0.70	0.0021
水系全体	118	34	0.89	0.0108	114	35	0.87	0.0029	107	28	0.77	0.0022

n: サンプル数, h: ハプロタイプ数, Hd: ハプロタイプ多様度, π : ヌクレオチド多様度

表Ⅳ-2 旭川水系において採集されたモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の階層的遺伝構造に関する分子分散分析 (AMOVA) の結果

(A) フタスジモンカゲロウ <i>Ephemera japonica</i> (mtDNA COI 747-bp)						
	d.f.	偏差平方和	分散	%	固定指数	
グループ間	3	53.9	0.411	9.9	0.049	(<i>F_{ct}</i>)
グループ内の集団間	8	40.8	0.184	4.4	0.143	(<i>F_{sc}</i>)
集団内	106	377.2	3.559	85.7	0.099	(<i>F_{st}</i>)

(B) モンカゲロウ <i>Ephemera strigata</i> (mtDNA COI 730-bp)						
	d.f.	偏差平方和	分散	%	固定指数	
グループ間	5	4.8	-0.015	-1.5	0.021	(<i>F_{ct}</i>)
グループ内の集団間	8	9.9	0.023	2.1	0.007	(<i>F_{sc}</i>)
集団内	100	105.4	1.054	99.3	-0.014	(<i>F_{st}</i>)

(C) トウヨウモンカゲロウ <i>Ephemera orientalis</i> (mtDNA COI 738-bp)						
	d.f.	偏差平方和	分散	%	固定指数	
グループ間	3	3.0	-0.019	-1.9	0.042	(<i>F_{ct}</i>)
グループ内の集団間	7	9.7	0.044	4.3	0.024	(<i>F_{sc}</i>)
集団内	96	95.8	0.998	97.6	-0.019	(<i>F_{st}</i>)

AMOVA におけるグループ区分 (図Ⅳ-1 を参照) : 旭川水系本流の上流域・中流域・下流域, 支流の新庄川・目木川・宇甘川の計 6 区分

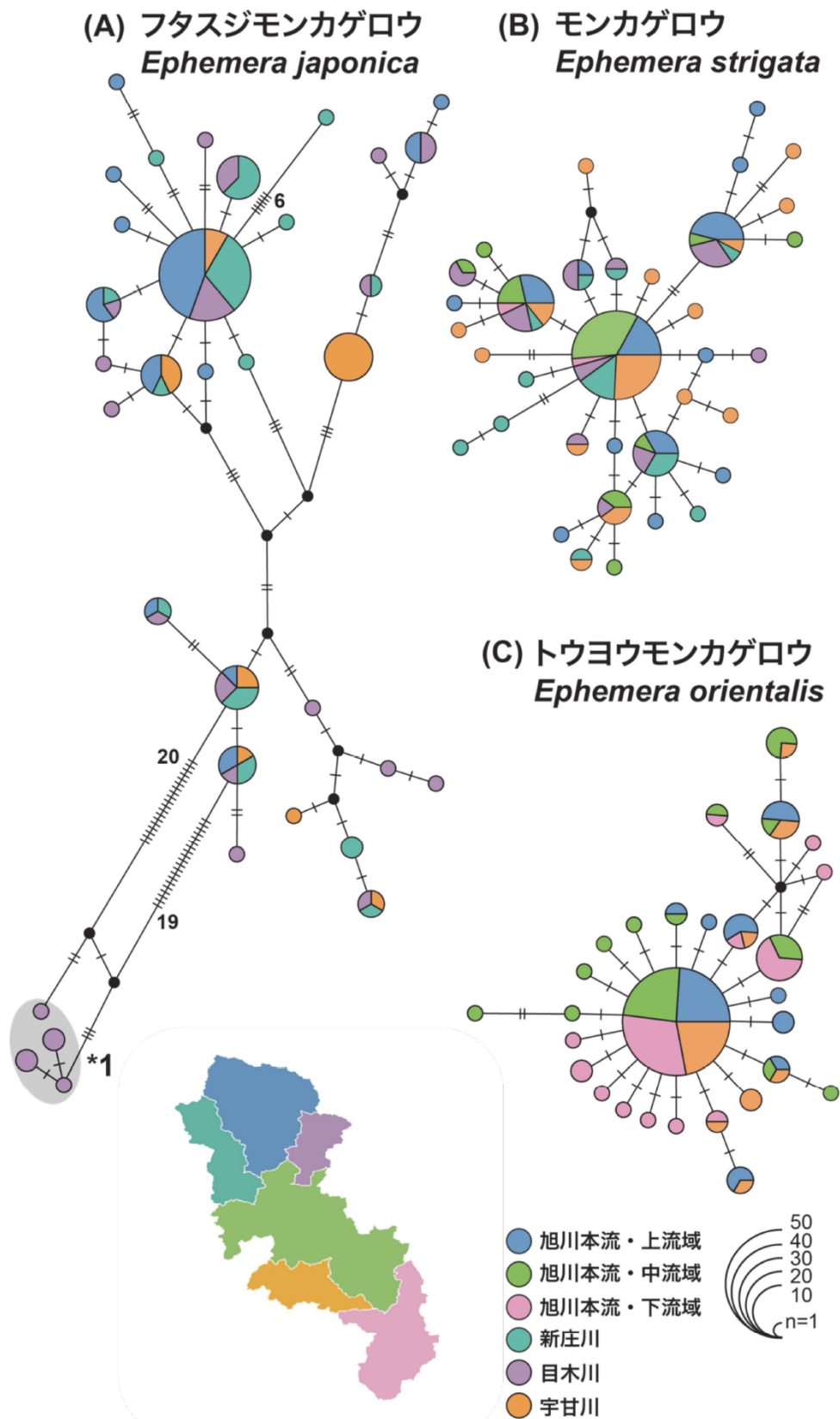
表IV-3 ソフトウェア Migrate-n での mtDNA COI データセットによる旭川水系内の
のモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の移動分散の方向性とスケールの評価結果

(A) フタスジモンカゲロウ <i>Ephemera japonica</i>	5%	50%	95%
M: Mutation-scaled immigration rates			
Migration AU → SH	1,180	1,440	1,730
Migration SH → AU	33,200	41,200	50,300
Migration AU → ME	526	657	809
Migration ME → AU	13,800	17,800	22,400
Migration AU → UK	244	381	560
Migration UK → AU	13,400	19,100	26,200
Migration SH → ME	308	482	622
Migration ME → SH	5,910	7,880	10,500
Migration ME → UK	9,910	13,100	16,700
Migration UK → ME	581	732	917
Migration SH → UK	283	466	717
Migration UK → SH	466	814	1,370
(B) モンカゲロウ <i>Ephemera strigata</i>	5%	50%	95%
M: Mutation-scaled immigration rates			
Migration AU → AM	39,000	49,300	61,200
Migration AM → AU	2,760	3,450	4,270
Migration AU → SH	3,010	4,390	6,120
Migration SH → AU	629	936	1,330
Migration AU → ME	692	1,140	1,750
Migration ME → AU	1,510	2,210	3,100
Migration AU → UK	1,480	1,900	2,400
Migration UK → AU	88,200	111,000	137,000
Migration AM → SH	3,190	3,860	4,620
Migration SH → AM	92,300	116,000	143,000
Migration AM → ME	645	1,020	1,510
Migration ME → AM	1,810	2,860	4,240
Migration AM → UK	762	1,050	1,400
Migration UK → AM	2,970	4,440	6,200
Migration SH → ME	1,300	1,780	2,350
Migration ME → SH	8,450	11,500	15,100
Migration ME → UK	236	421	680
Migration UK → ME	572	1,030	1,700
Migration SH → UK	238	414	659
Migration UK → SH	1,300	2,050	3,030
(C) トウヨウモンカゲロウ <i>Ephemera orientalis</i>	5%	50%	95%
M: Mutation-scaled immigration rates			
Migration AU → AM	123	260	472
Migration AM → AU	3,580	5,950	9,180
Migration AU → AD	137,000	177,000	223,000
Migration AD → AU	903	1,200	1,560
Migration AM → AD	33,900	49,200	68,500
Migration AD → AM	164	290	468
Migration AU → UK	5,080	8,180	12,400
Migration UK → AU	576	933	1,420
Migration AM → UK	162,000	215,000	281,000
Migration UK → AM	1,300	1,740	2,260
Migration AD → UK	18,500	27,600	39,300
Migration UK → AD	499	723	1,010

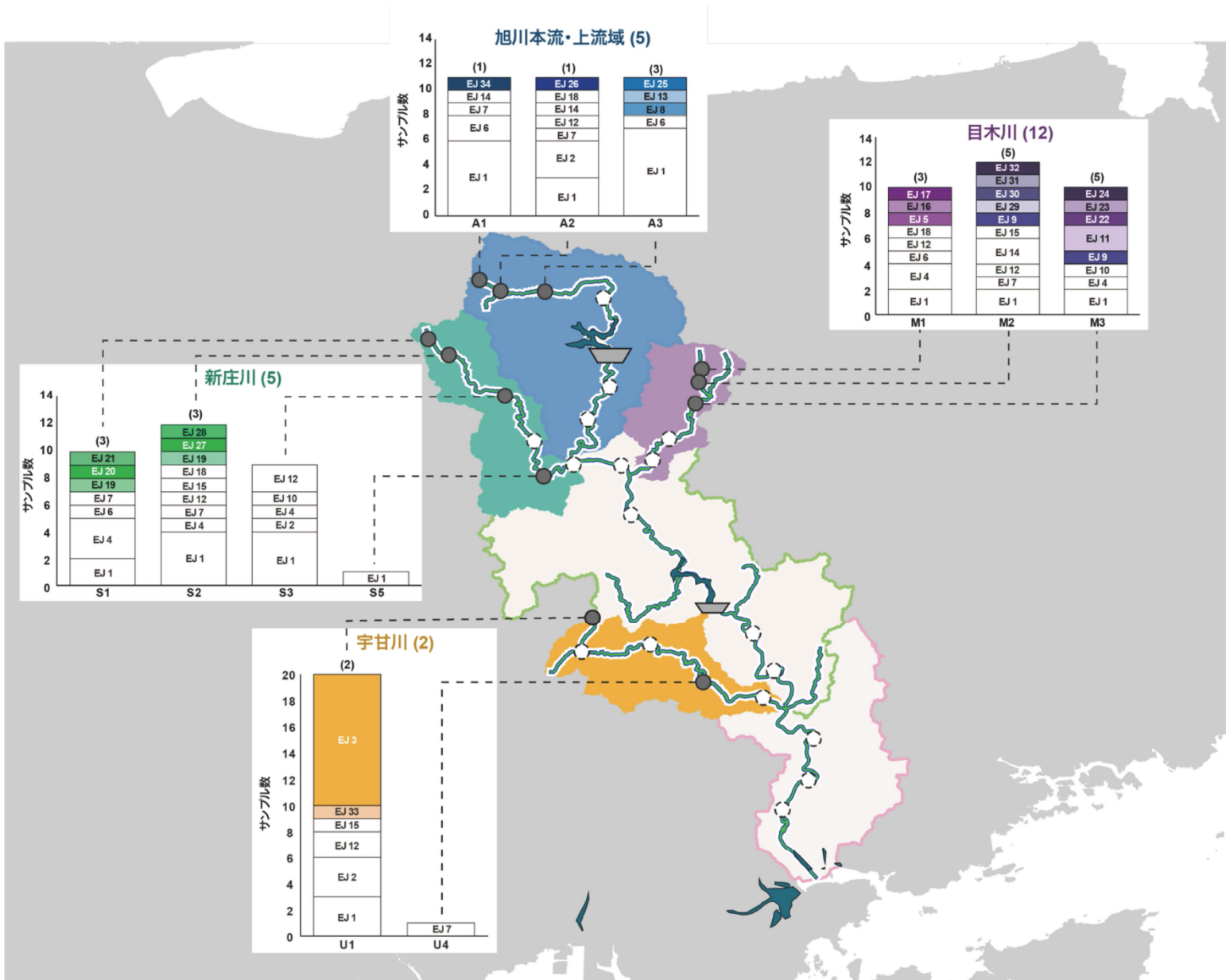
AU: 旭川本流・上流域, AM: 旭川本流・中流域, AD: 旭川本流・下流域,
SH: 新庄川, ME: 目木川, UK: 宇甘川



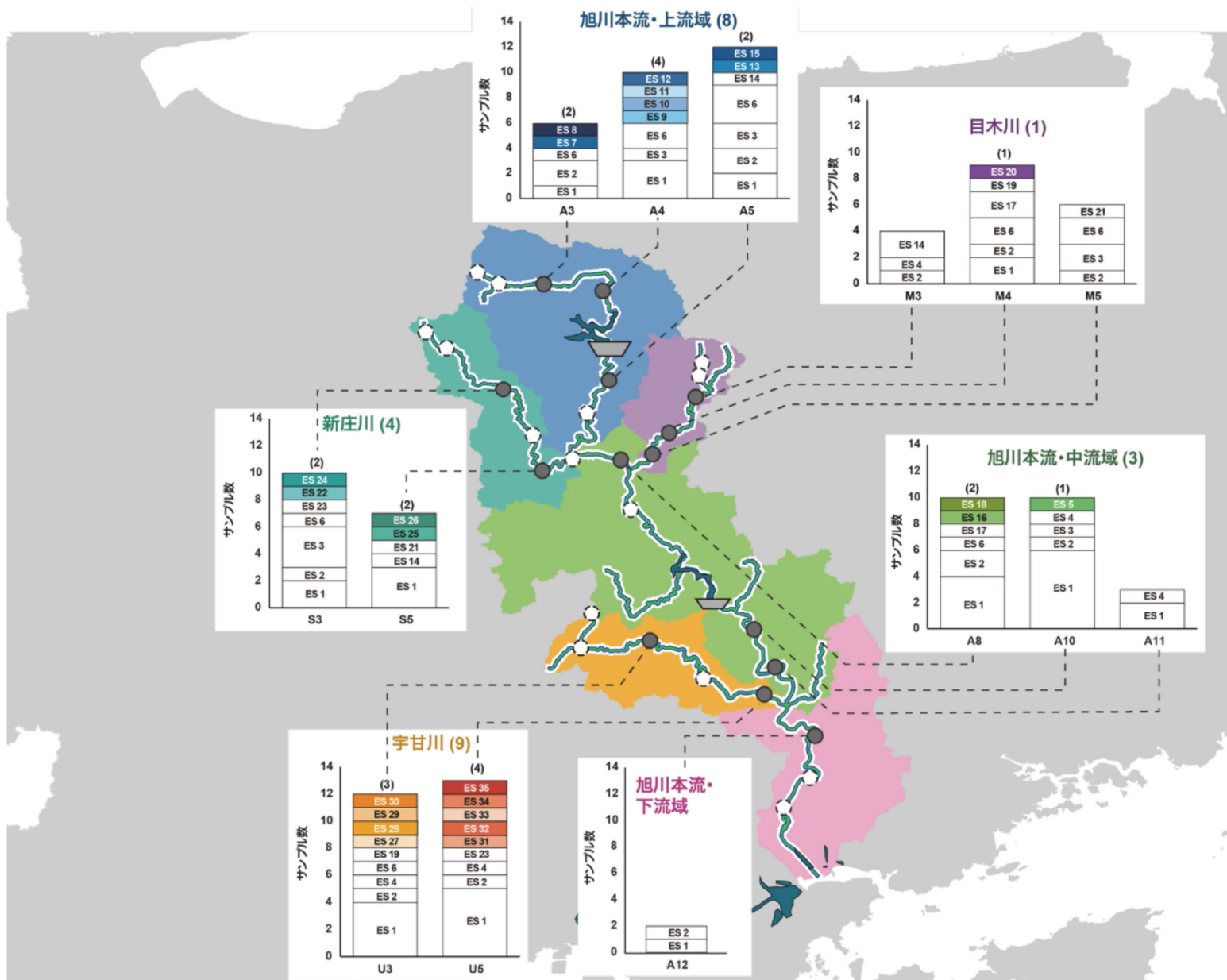
図IV-1 旭川水系におけるモンカゲロウ属 *Ephemera* 3 種の遺伝子解析のために用いた採集地点。水系内の配色は、本研究で 6 区分した流域（集水域）に対応している。区分については、3つの支流との合流点が基準となっている。解析に用いたサンプルの採集地点を灰色の丸で示し、使用しなかった地点を白丸で示した



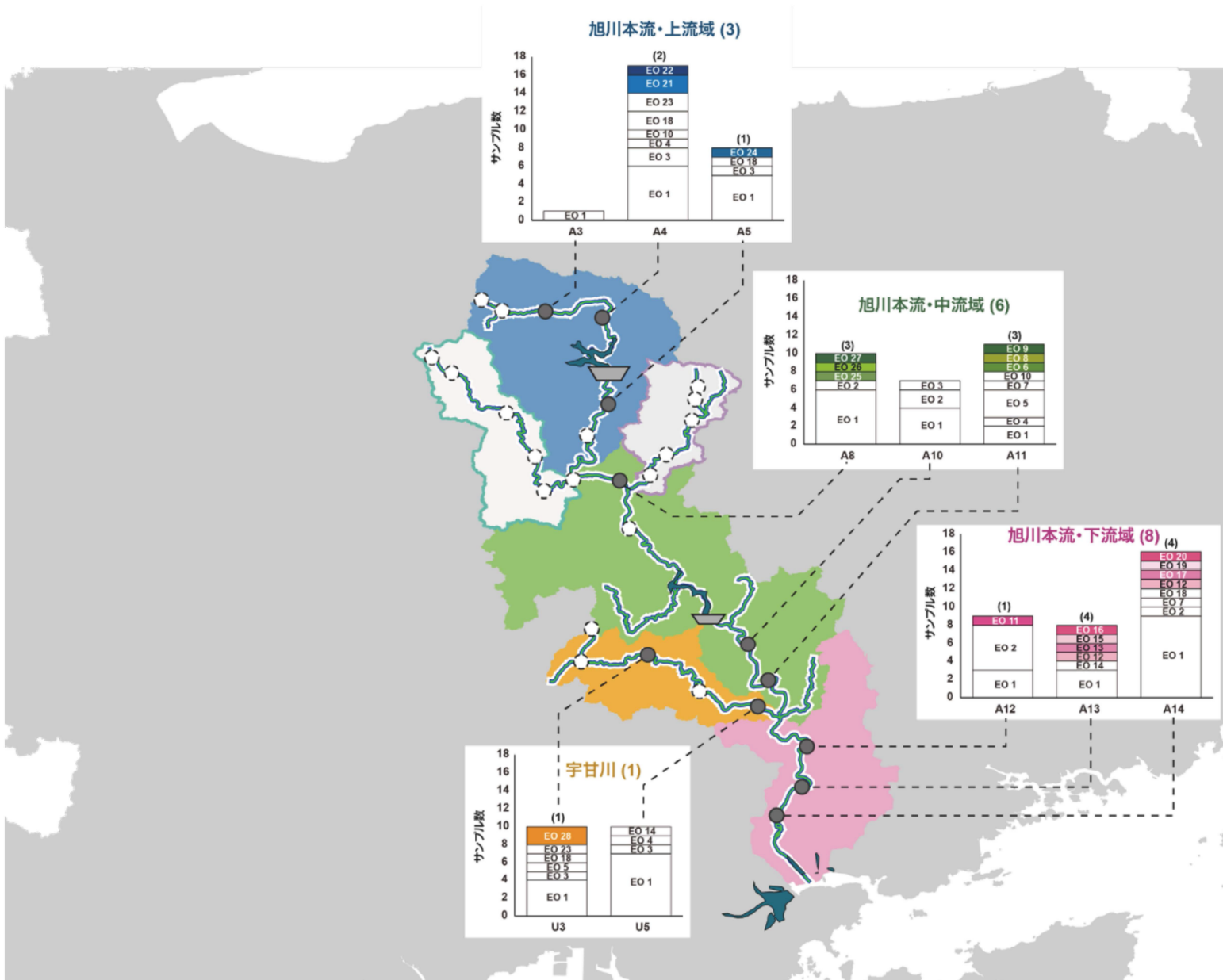
図IV-2 旭川水系内で採集されたモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の mtDNA COI 領域の塩基配列データを基に作成されたハプロタイプ・ネットワーク図。フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* のハプロタイプ・ネットワーク図 (A)、モンカゲロウ *Ephemera strigata* のハプロタイプ・ネットワーク図 (B)、トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis* のハプロタイプ・ネットワーク図 (C)、ハプロタイプ・ネットワーク内の配色は、検出された流域に対応している。流域の区分は図IV-1を参照)。*1については、図IV-S1を参照



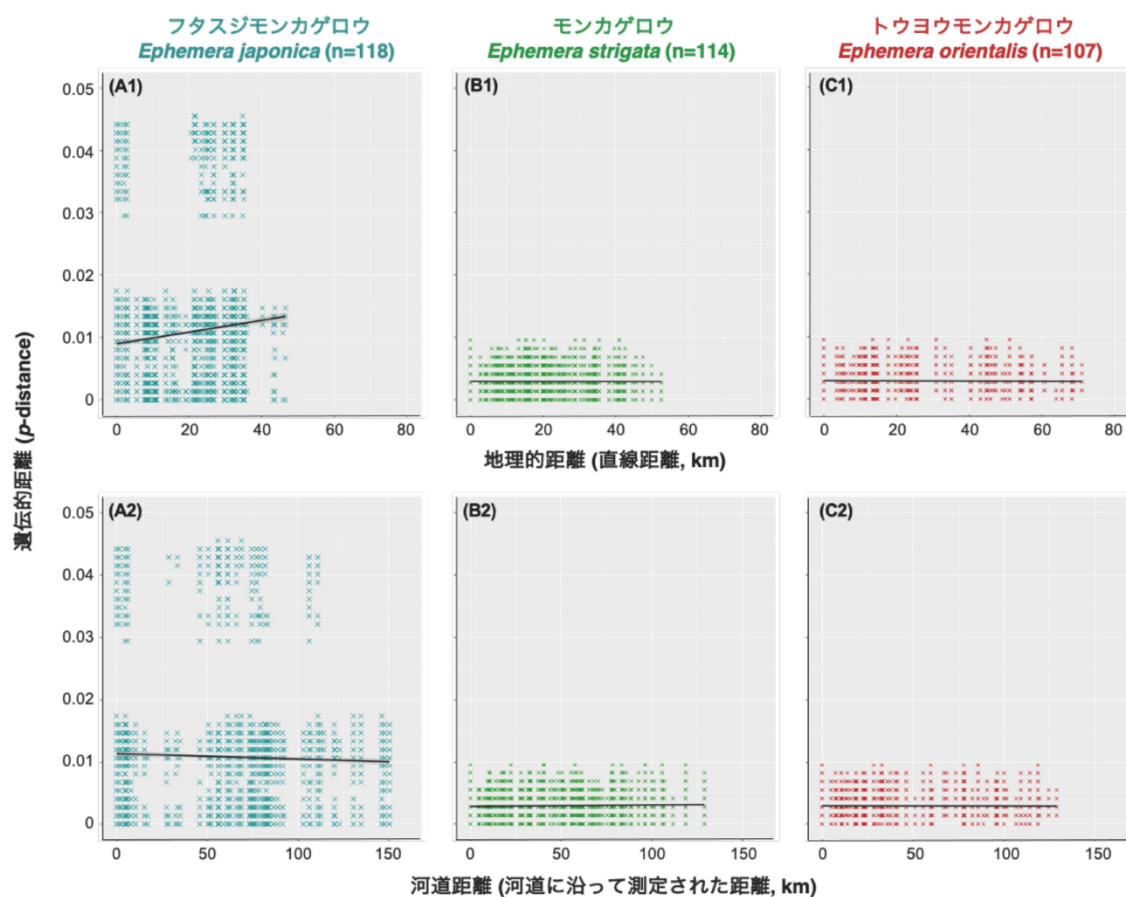
図IV-3 旭川水系における各調査地点のフタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* の mtDNA COI 領域における遺伝構造（各地点で検出されたハプロタイプとその頻度）。流域間で共有されるハプロタイプは白色で示し、流域に固有のハプロタイプをカラーで示した。（ ）内の数値は、流域の固有ハプロタイプ数を示す



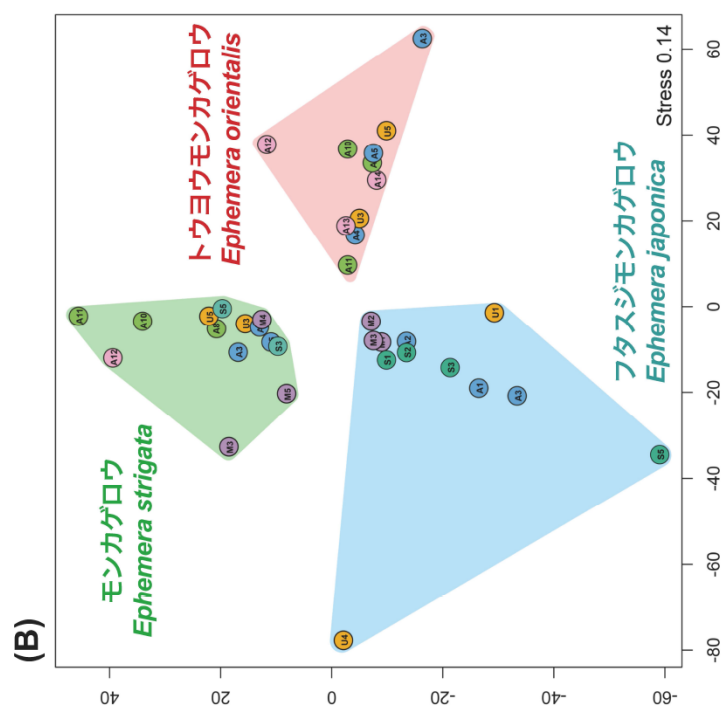
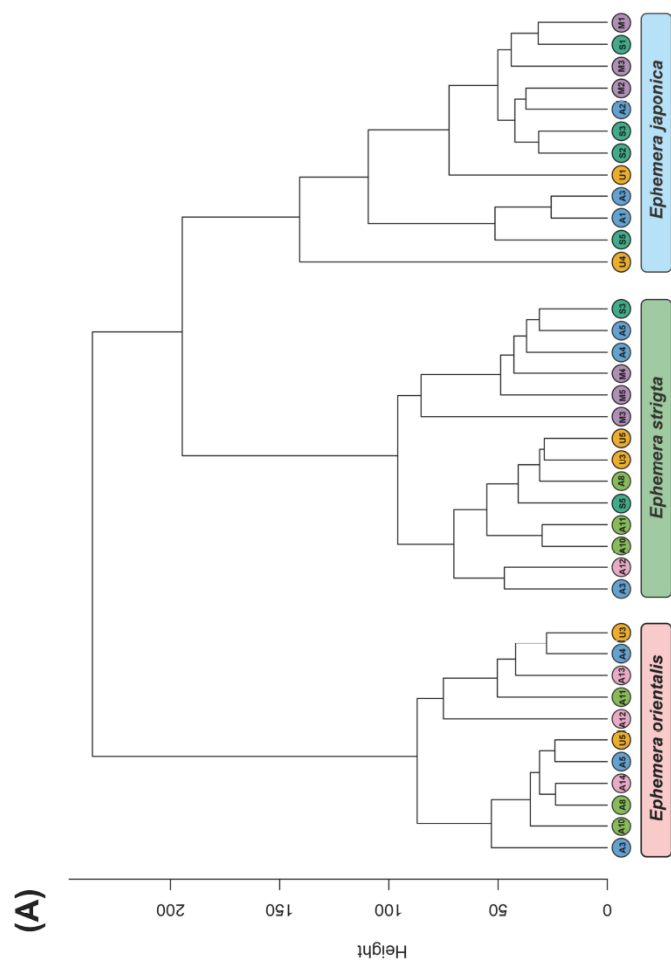
図IV-4 旭川水系における各調査地点のモンカゲロウ *Ephemera strigata* の mtDNA COI 領域における遺伝構造 (各地点で検出されたハプロタイプとその頻度)。流域間で共有されるハプロタイプは白色で示し、流域に固有のハプロタイプをカラーで示した。() 内の数値は、流域の固有ハプロタイプ数を示す



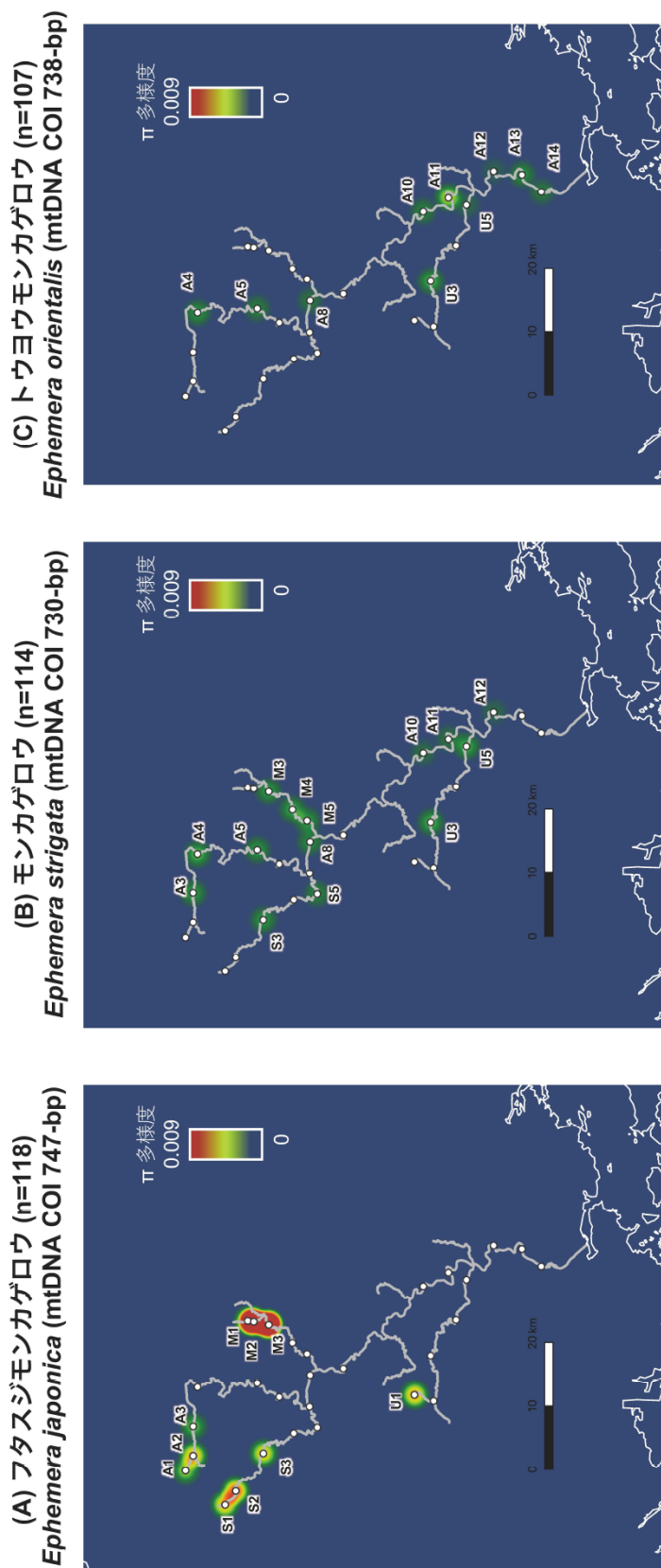
図IV-5 旭川水系における各調査地点のトウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis* の mtDNA COI 領域における遺伝構造（各地点で検出されたハプロタイプとその頻度）。流域間で共有されるハプロタイプは白色で示し、流域に固有のハプロタイプをカラーで示した。（ ）内の数値は、流域の固有ハプロタイプ数を示す



図IV-6 各種内の全ての解析サンプル間の mtDNA COI 領域における遺伝的距離 (p -distance) と採集地点間の地理的距離 (直線距離) または河道距離 (河道に沿って測定された距離) の関係 (ペアワイズ空間遺伝図)。フタスジモンカゲロウ *Ephemerella japonica* の遺伝的距離と地理的距離および河道距離との相関図 (A1-2)。モンカゲロウ *Ephemerella strigata* の遺伝的距離と地理的距離および河道距離との相関図 (B1-2)。トウヨウモンカゲロウ *Ephemerella orientalis* の遺伝的距離と地理的距離および河道距離との相関図 (C1-2)

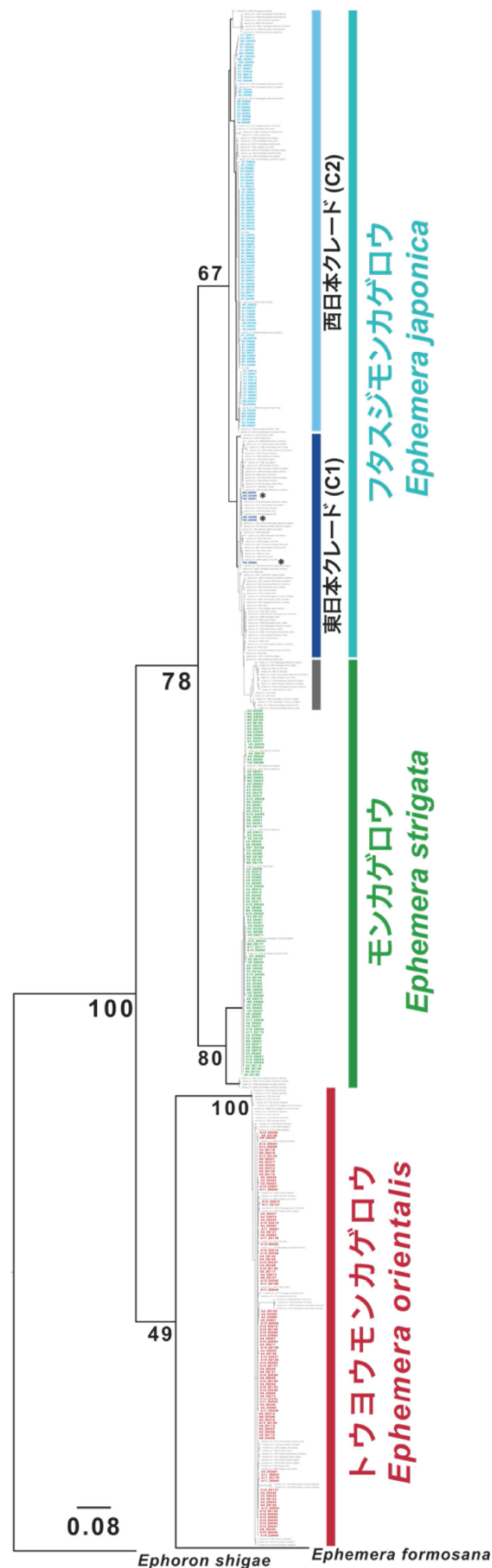


図IV-7 旭川水系内の各地点において検出されたモンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の mtDNA COI 領域におけるハプロタイプ構成のデータセットに基づくクラスター解析 (Ward 法) の結果 (A) と非計量多次元尺度法 (nMDS) の結果 (B). どちらもユークリッド距離を尺度として計算された. プロットの配色は図IV-1 に対応している

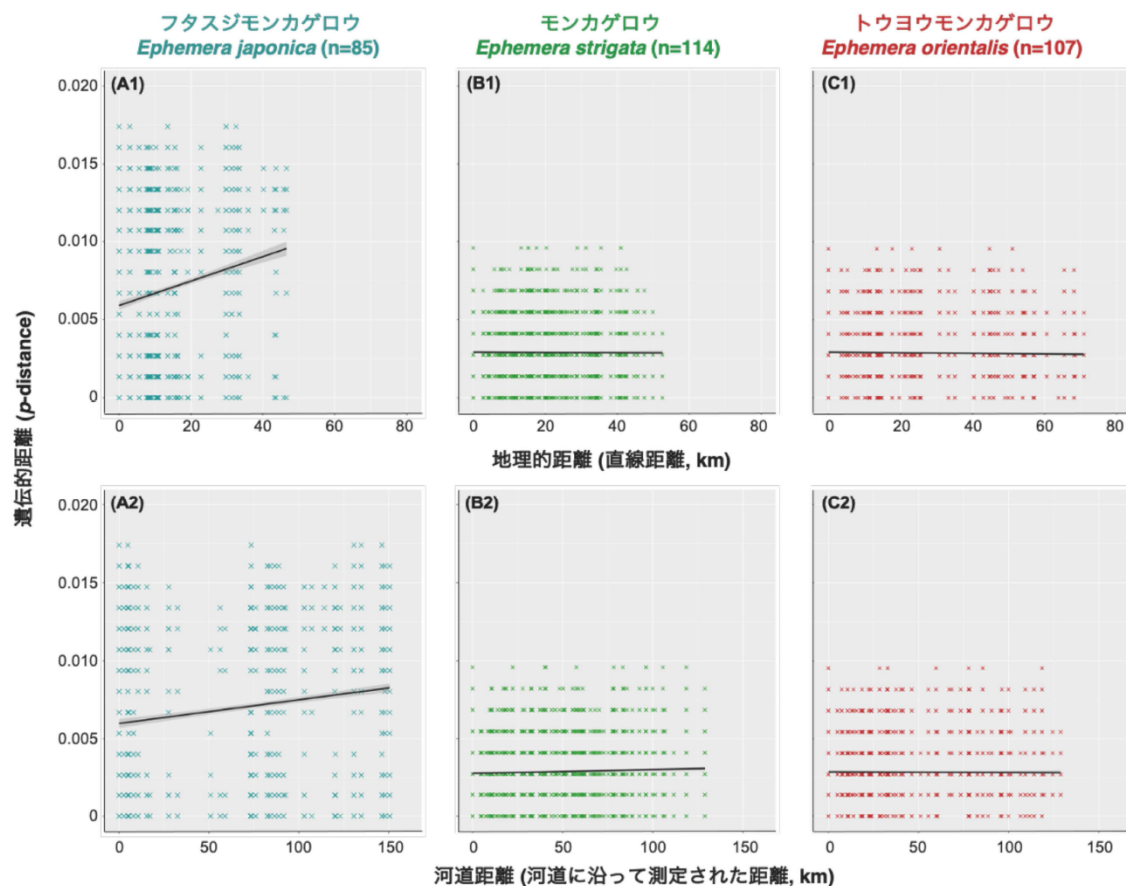


図IV-8 モンカゲロウ *Ephemera* 属 3 種の mtDNA COI 領域の塩基配列データを基に計算した地点あたりのヌクレオチド多様度の比較. 種ごとに各地点で計算されたヌクレオチド多様度を基に QGIS を用いて作成したヒートマップ図. 解析に用いた地点のみ地点名を付した. フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* 118 サンプル (747-bp) のヒートマップ図

(A). モンカゲロウ *Ephemera strigata* 114 サンプル (730-bp) のヒートマップ図 (B). トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis* 107 サンプル (738-bp) のヒートマップ図 (C)

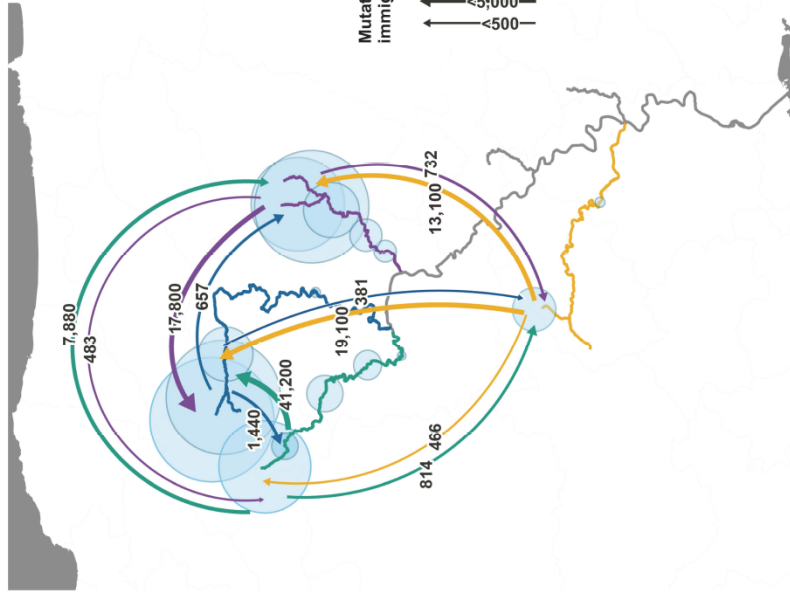


図IV-S1 mtDNA COI 領域（730-bp）において検出された各ハプロタイプ間の類縁関係を示す ML 樹。本研究において岡山県旭川水系のモンカゲロウ *Ephemerella* 属 3 種のサンプルから得られた塩基配列データと Takenaka et al. (in prep.) で用いられた塩基配列データとを併せて解析した系統樹を示す。色付きの文字は本研究において解析したサンプルを示している。アスタリスク（*）は、旭川水系から検出されたハプロタイプであるが、系統的にはより東側地域の水系に多くみられるようなハプロタイプを示す。灰色のバーは、Takenaka et al. (in prep.) で浸透交雑が示唆されたサンプルを示す

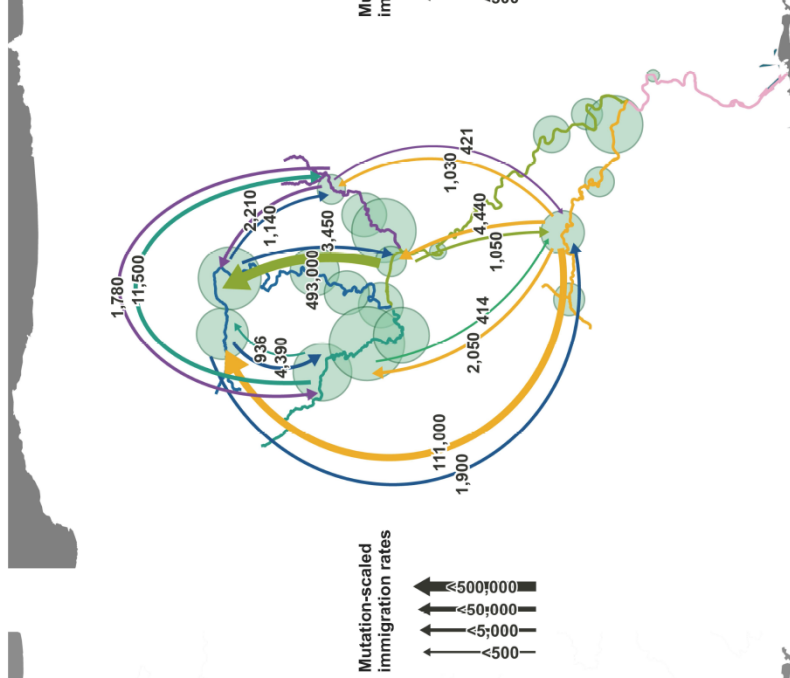


図IV-S2 目木川で検出されたフタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* の大きく遺伝的に分化したハプロタイプ群 (図IV-2 の*1) を除外したデータセットにより解析したサンプル間の mtDNA COI 領域における遺伝的距離 (p -distance) と採集地点間の地理的距離 (直線距離) または河道距離 (河道に沿って測定された距離) の関係 (ペアワイズ空間遺伝図). フタスジモンカゲロウの遺伝的距離と地理的距離および河道距離との相関図 (A1-2). モンカゲロウ *Ephemera strigata* の遺伝的距離と地理的距離および河道距離との相関図 (B1-2). トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis* の遺伝的距離と地理的距離および河道距離との相関図 (C1-2)

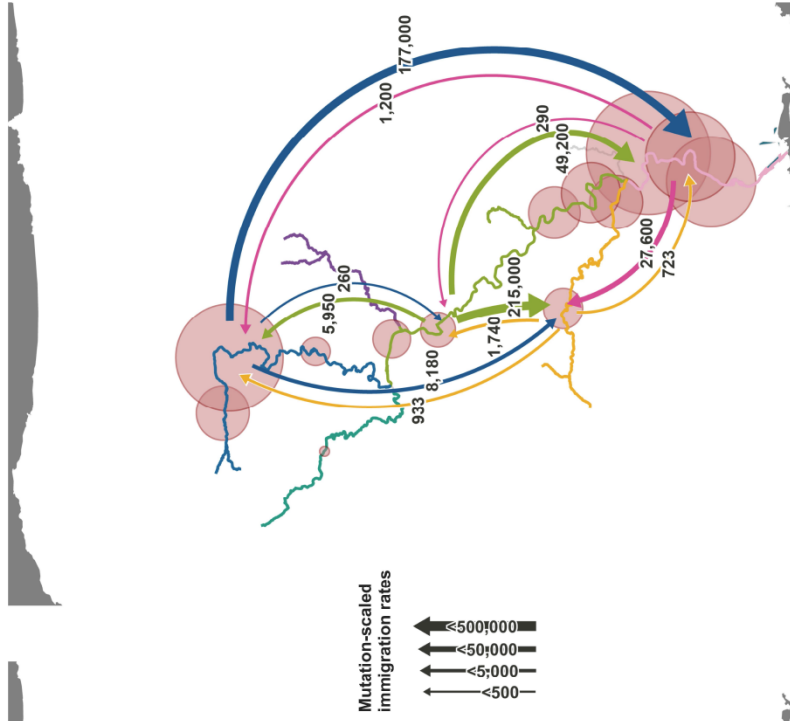
(A) フタスジモンカゲロウ (n=118)
Ephemera japonica



(B) モンカゲロウ (n=114)
Ephemera strigata



(C) トウヨウモンカゲロウ (n=107)
Ephemera orientalis



図IV-S3 ソフトウェア Migrate-n での mtDNA COI データセットによる旭川水系内のモンカゲロウ *Ephemera* 属3種の移動分散の方向性とスケールの評価結果. 図の結果は種間で共通する流域間の移動分散を示した. これらの結果は, 表IV-3に対応する. 流域の区分は図IV-1と対応しており, 図中の各種の分布情報は図II-2, IV-S3と対応する

総合考察

総合考察

緒言で述べた通り、種の分布域は、対象となる生物種がもつ系統的要因、生理生態学的要因、そして地理・地形や地史的要因、気象・気候的要因、種間相互作用、偶然性なども含む多様な要因が複雑に関係しあった結果として決定される。そして、近縁種間で棲息域が分化するようなニッチ分化は、種の多様性創出機構に必須ともいえるメカニズムであり、多種共存を可能にするための重要な鍵となる。このような進化生態学的における魅力的な課題は多くの観点で注目されてきた。本研究では、「棲みわけ」的な分布を示すモンカゲロウ属 3 種間のニッチ分化に着目し、これらの種の進化生態学的背景を以下のように追究した。

本研究の第I章では、日本列島内の全域において近縁種間の分布パターンを網羅的に把握するため、日本列島を網羅するような全国 109 水系の河川を対象とする「河川水辺の国勢調査」と研究室の標本データベースを統合することで、“Megadata”を構築し、モンカゲロウ属 3 種の分布記録（1,670 地点）と環境要因の関連性を GIS（Geographic Information System 地理情報システム）を用いて解析した。その結果、基本的にどの地域でも上流ー下流にかけてフタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* –モンカゲロウ *Ephemera strigata* –トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis* の「流程分布」傾向が明らかになった。またそれらの分布は、標高や河床勾配、河川規模（河川次数・集水域面積）と関連することを見出した（Okamoto and Tojo, 2021）。

続く第II章では、第I章で明らかになったモンカゲロウ属 3 種の流程分布パターンの決定要因と形成要因を詳細に究明するため、特定的水系内（岡山県旭川水系）における詳細な調査を実施した。この調査対象の水系については、第I章の成果を基に 3 種全ての棲息密度が高い旭川水系を選定した。より詳細な地理的スケール（地理的ファインスケール）で近縁種間の分布決定要因を徹底追究した結果、3 種の流程分布パターンとハビタット選好性を明確化することができた。第I章における全国スケールでの解析で関与

が評価された標高や河床勾配、河川規模（ワイドスケール要因）とモンカゲロウ属 3 種の「流程分布」パターンの関連性は旭川水系で実施したファインスケールでの調査においても合致しており、環境要因の調査項目をより詳細に設定したことで、3 種間の「流程分布」パターンに寄与する要因を詳細に究明することができた。興味深いことに、3 種間の種構成に対する相対的な寄与率はファインスケール要因 (e.g., 底質状態, 周辺植生) の方が、ワイドスケール要因よりも高いという結果が得られた。また、旭川水系では、3 種の流程分布の傾向に反するような例外的な分布パターンも認められたが、そのような例外的分布パターンの成立についてもファインスケール要因から説明することができ、これらの結果を裏付けることができた。以上の 2 つの研究（第 I-II 章）は、モンカゲロウ類の種間でのニッチ分化と流程分布パターンの関係を明らかにした成果である。これらの成果を踏まえ、第 III 章では空間的スケールに時間的スケールも加えて、「近縁 3 種間の流程分布パターンには、種間相互作用が生じているのか？その結果として季節的变化があるか？」について徹底的に追究した。この研究では、水系内の上流域において種の分布域が重複しており、種間のニッチの重複も大きいと予想された姉妹種（フタスジモンカゲロウとモンカゲロウ）に注目した。女鳥羽川（長野県松本市）において各種の幼虫と成虫に対する高頻度での時空間的な定量調査の結果、それぞれの種間の分布形成には、両種間相互作用（棲み場所を巡るせめぎあい）も示唆した (Okamoto et al., Accepted)。第 I-III 章までの一連の成果により、近縁種間の「流程分布」のパターン形成に関与する要因を詳細に評価することができた。この第 III 章における成果は、「ハビタット選好性により近縁種間での流程分布パターンが成立する」という従来の水生昆虫の分布パターン形成の知見に新たな洞察を提供するものである。

第 IV 章では、近縁種間のニッチ分化の背景が反映された「流程分布」パターンをもつモンカゲロウ類では、そのようなパターンに応じて種ごとに遺伝子流動スケールや遺伝構造大きく異なると予想されたため、第 IV 章ではこれらモンカゲロウ属 3 種間での遺

伝構造を詳細に究明した。モンカゲロウ属各種に対する mtDNA COI 領域における解析の結果、モンカゲロウ属 3 種の中で上流域に棲息するフタスジモンカゲロウは、最も複雑なハプロタイプネットワークが検出され、遺伝子流動のモデルは SHM (Stream Hierarchy Model) および HWM (Head Water Model) に近いものとなった。一方の、トウヨウモンカゲロウでは、一斉放散型のハプロタイプネットワークが検出され、モンカゲロウでは、フタスジモンカゲロウとトウヨウモンカゲロウの 2 種の間間的なハプロタイプネットワークが検出された。遺伝子流動のモデルは、広範囲な遺伝子流動を仮定するモデル (Panmixia Model) に近いものとなった。この結果、各種の遺伝構造は I-III 章で明らかになった各種のもつニッチをよく反映したものであることが明らかになった。

一連の研究 (I-IV 章) から、種の多様化シナリオの鍵となるのがニッチ分化であることは間違いない。河川生態系のもつユニークな特徴: (1) 本流と支流とが樹状に接続した階層的構造, (2) 上流一下流にかけた劇的な環境勾配, (3) 河道に沿った「線」的な移動・分散制限は、種間のニッチ分化を通した「棲みわけ」的分布を呈する上での重要な要因であり、これらの特徴は河川生態系の種の多様化プロセスを駆動している主要因であるとも考えられる。しかしながら、種間でニッチ分化に至り、「棲みわけ」的分布を呈するまでのプロセスは様々な要因が考えられ、本研究だけでは絶対的な答えを出すことはできない。

第 III 章の結果は、姉妹種間 (フタスジモンカゲロウとモンカゲロウ) で種間相互作用が考えられたことから、ニッチ分化の要因となったものの 1 つに種間のせめぎ合いが考えられる。今回、他の種間の組み合わせでは実施できなかったが、種間相互作用の面を 1 つ取り上げてそのプロセスの解明は簡単ではない。例えば、現状での競争関係は検出されない場合であっても過去の競争が影響している可能性も考えられる (i.e., “Ghost of competition past”; Connell, 1980)。過去の競争の影響として、(1) 他種との競争を直前で回避し、他種とは異なる場所を選ぶような性質が自然淘汰の上で有利となった可能性、

(2) 過去にニッチが大きく重複していた近縁種同士はニッチ重複域では種間競争による絶滅や種間交雑による交雑系統の適応度低下などを経験したことにより、現在残っている互いの系統は異なるハビタット選好性を示している状況も考えられる。Webb (2000) や Webb et al. (2002) は、系統的に近縁である種が類似した場所に棲息する理由の1つを、近縁であるために類似した生態をもつためと仮定している。このことを踏まえて、モンカゲロウ属3種の系統関係と各種のニッチを考えれば、姉妹種間であるフタスジモンカゲロウとモンカゲロウの種間相互作用は理解されやすい結果である。また、現在において、種間で競争が生じているかについては、除去実験的な処理も必要と考えられる。

種間競争を伴わない、またはわずかに影響している可能性のある別のプロセスとして、以下のようなことも考えられる。種間において「ニッチ分化」へと至るまでには、別の環境への適応が必要であると考えられる。集団が異なる環境へ適応していく過程において、源流や上流的な環境へと適応する集団と下流域に適応する集団を考える。長い時間スケールでみると、河川流程に沿った地形と環境勾配の劇的な変化は集団を隔離する力が十分にあると考えられる。集団が流程に沿った環境勾配へ適応していく中で、源流・上流の環境は集団の分布域が断片的に配置されることが多く、分集団間の交流の機会は少なくなる。一方、中流一下流の環境は相対的に似た環境が連続的に配置されやすいため比較的大きな集団構造を形成しやすく、かつ集団内の広域的な交流頻度が高くなる。流程に応じた集団間の地理的ファインスケールでの(異所的)種分化ともいえる状況を生み出すことも可能だったのではないかと考えている。

本研究は、水生昆虫類の「棲みわけ」的分布の実態を明らかにし、近縁種間のニッチ分化に関する基盤を確立したモデル的位置づけの重要な成果である。かつての「棲みわけ」的分布の原点であるヒラタカゲロウ類 (Imanishi, 1938; 柴谷・谷田, 1989)、その季節的な棲みわけ機構 (Ogitani et al., 2011) や河川の川幅を横断するように複数の近縁種が置き換わるように分布するマダラカゲロウ類、南半球での顕著な適応放散が確認され

ているトビイロカゲロウ類 (Monjardim et al., 2019), 上流から下流への流程に伴って複数の遺伝系統がニッチ分化するチラカゲロウ類 (Saito and Tojo 2016a, b) など, 水生昆虫の中でもカゲロウ類は, 特に河川生態系における種の多様化プロセスを追究するためのこのうえない適材であることは疑いない. 本研究は, 「流程分布種」といっても過言ではないモデル的位置づけのモンカゲロウ種群を用いて, 「棲みわけ」的分布の実態をニッチ分化の側面から徹底追究したものである. 本研究で対象としたモンカゲロウ属 3 種は, 河川生態系における種の多様化プロセスを検討する上での基盤的な種群となることが期待される.

引用文献

- Alp M, Keller I, Westram AM, Robinson CT (2012) How river structure and biological traits influence gene flow: a population genetic study of two stream invertebrates with differing dispersal abilities. *Freshw Biol* 57:969–981
- Altermatt F (2013) Diversity in riverine metacommunities: a network perspective. *Aquat Ecol* 47:365–377
- Arnedo MA, Hormiga G (2021) Repeated colonization, adaptive radiation and convergent evolution in the sheet-weaving spiders (Linyphiidae) of the south Pacific Archipelago of Juan Fernandez. *Cladistics* 37:317–342
- Atkinson CL, Julian JP, Vaughn CC (2012) Scale-dependent longitudinal patterns in mussel communities. *Freshw Biol* 57:2272–2284
- Baggiano O, Schmidt DJ, Sheldon F, Hughes JM (2011) The role of altitude and associated habitat stability in determining patterns of population genetic structure in two species of *Atalophlebia* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *Freshw Biol* 56:230–249
- Bain MB, Finn JT, Boone HE (1985) Quantifying stream substrate for habitat analysis studies. *N Am J Fish Manage* 5:499–506
- Bartoń K (2020) MuMIn: multi-model inference. R package 1.43.17. <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html> Accessed 29 Dec 2021.
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J Stat Softw* 67:1–48
- Beerli P, Palczewski M (2010) Unified framework to evaluate panmixia and migration direction among multiple sampling locations. *Genetics* 185:313–326
- Hydrobiol 21:164–176

- Behmer ST, Joern A (2008) Coexisting generalist herbivores occupy unique nutritional feeding niches. *Proc Natl Acad Sci* 105:1977–1982
- Beracko P, Krno I, Lánčzos T (2021) Key environmental drivers structuring stonefly assemblages in the mid-sized streams on the southern slope of the Western Carpathians. *Ecohydrol Hydrobiol* 21:164–176
- Bunn SE, Arthington AH (2002) Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environ Manage* 30:492–507
- Cádiz A, Nagata N, Katabuchi M, Diaz LM, Echenique-Diaz LM, Akashi HD, Makino T, Kawata M (2013) Relative importance of habitat use, range expansion, and speciation in local species diversity of *Anolis* lizards in Cuba. *Ecosphere* 4:1–33
- Campbell RE, McIntosh AR (2013) Do isolation and local habitat jointly limit the structure of stream invertebrate assemblages? *Fresh Biol* 58:128–141
- Chambers AJ, Woolnough DA (2018) Discrete longitudinal variation in freshwater mussel assemblages within two rivers of central Michigan, USA. *Hydrobiologia* 810:351–366
- Chiu MC, Nukazawa K, Carvajal T, Resh VH, Li B, Watanabe K (2020) Simulation modeling reveals the evolutionary role of landscape shape and species dispersal on genetic variation within a metapopulation. *Ecography* 43:1891–1901
- Chaine I (2010) Why does phenology drive species distribution? *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 365:3149–3160
- Chaine I, Beaubien EG (2001) Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecol Lett* 4:500–510
- Clarke AR, Mac Nally R, Bond N, Lake PS (2008) Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshw Biol* 53:1707–1721
- Connell JH (1980) Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35:131–138

- Costa SS, Melo AS (2008) Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. *Hydrobiologia* 598:131–138
- Costello MJ, May RM, Stork NE (2013) Can We Name Earth's Species Before They Go Extinct? *Science* 339:413–416
- 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
- Development Team (2019) QGIS Geographic Information System; Open Source Geospatial Foundation Project. Retrieved from: <http://www.qgis.org>
- Dijkstra KDB, Monaghan MT, Pauls SU (2014) Freshwater biodiversity and aquatic insect diversification. *Annu Rev Entomol* 59:143–163
- Dominguez E, Ballesteros Valdez JM (1992) Altitudinal replacement of Ephemeroptera in a subtropical river. *Hydrobiologia* 246:83–88
- Doretto A, Piano E, Larson CE (2020) The River Continuum Concept: Lessons from the past and perspectives for the future. *Can J Fish Aquat Sci* 77:1853–1864
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata Z, Knowler DJ, Lévêque C, Naiman RJ, Prieur-Richard A, Soto D, Stiassny MLJ, Sullivan CA (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev Camb Philos Soc* 81:163–182
- Dudley TL, D'Antonio CM, Cooper SD (1990) Mechanisms and consequences of interspecific competition between two stream insects. *J Anim Ecol* 59: 849–866
- Elton C (1927) *The Animal Community. Animal Ecology.* The Macmillan Company, New York pp 239–256

- Excoffier L, Lischer HEL (2010) Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol Ecol Res* 10:564–567
- Farrell BD (1998) “Inordinate Fondness” Explained: Why Are There So Many Beetles? *Science* 281:555–559
- Felsenstein J (1981) Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *J Mol Evol* 17:368–376
- Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, Vrijenhoek R (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol Mar Biol Biotechnol* 3:294–299
- Footitt FG, Adler PH (eds) (2009) *Insect Biodiversity: Science and Society*. Wiley-Blackwell Publishing, Hoboken, New Jersey
- Funakoshi S (2005) Intraspecific and interspecific competition for larval nests of the caddisflies *Stenopsyche marmorata* and *Stenopsyche sauteri*. *Entomol Sci* 8:339–345
- Gent PR, Danabasoglu G, Donner LJ, Holland MM, Hunke EC, Jayne SR, Lawrence DM, Neale RB, Rasch PJ, Vertenstein M, Worley PH, Yang ZL, Zhang M (2011) The Community Climate System Model version 4. *J Climate* 24:4973–4991
- 御勢久右衛門 (1970) モンカゲロウの生活史と生産速度. *陸水学雑誌* 31:21–26
- Grabner DS (2017) Hidden diversity: parasites of stream arthropods. *Freshw Biol* 62:52–64
- Grimaldi D, Engel MS (2005), *Evolution of the Insects*. (Cambridge Univ. Press, Cambridge
- Grubaugh JW, Wallace JB, Houston ES (1996) Longitudinal changes of macroinvertebrate communities along an Appalachian stream continuum. *Can J Fish Aquat Sci* 53:896–909
- Hardin G (1960) The competitive exclusion principle. *Science* 131:1292–1297

- Hasegawa K, Maekawa K (2008) Different longitudinal distribution patterns of native white-spotted charr and non-native brown trout in Monbetsu stream, Hokkaido, northern Japan. *Ecol Freshw Fish* 17:189–192
- Hauer FR, Lamberti GA (2007) *Methods in Stream Ecology*, 2nd edn. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Hawkins CP (1984) Substrate associations and longitudinal distributions in species of Ephemerellidae (Ephemeroptera: Insecta) from western Oregon. *Freshw Invertebr Biol* 3:181–188
- Hawkins CP, Kershner JL, Bisson PA, Bryant MD, Decker LM, Gregory SV, McCullough DA, Overton CK, Reeves GH, Steedman RJ, Young MK (1993) A hierarchical approach to classifying stream habitat features. *Fisheries* 18:3–12
- Heino J (2009) Biodiversity of aquatic insects: Spatial gradients and environmental correlates of assemblage level measures at large scales. *Freshw Rev* 2:1–29
- Heino J, Bini LM, Karjalainen SM, Mykrä H, Soininen J, Vieira LCG, Diniz-Filho JAF (2010) Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? *Oecologia* 119:129–137
- Helson JE, Williams DD, Turner D (2006) Larval chironomid community organization in four tropical rivers: human impacts and longitudinal zonation. *Hydrobiologia* 559:413–431
- Hemphill N (1988) *Hydropsyche oslari* and *Simulium virgatum*. *Oecologia* 77:73–80
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25: 1965–1978
- Hildrew AG, Edington JM (1979) Factors facilitating the coexistence of hydropsychid caddis larvae (Trichoptera) in the same river system. *J Anim Ecol* 48:557–576
- Hodkinson ID (2005) Terrestrial insects along elevation gradients: Species and community

- responses to altitude. *Biol Rev* 80:489–513
- Holm S (1979) A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scand J Stat* 6:65–70
- Hughes JM, Huey JA, Schmidt DJ (2013) Is realised connectivity among populations of aquatic fauna predictable from potential connectivity? *Freshw Biol* 58:951–966
- Hughes JM, Schmidt DJ, Finn DS (2009) Genes in Streams: Using DNA to Understand the Movement of Freshwater Fauna and Their Riverine Habitat. *Bioscience* 59:573–583
- Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Am Nat* 93:145–159
- Hwang JM, Yoon TJ, Suh KI, Bae YJ (2013) Molecular phylogeny evidence of altitudinal distribution and habitat adaptation in Korean *Ephemera* species (Ephemeroptera: Ephemeridae). *Entomol Res* 43:40–46
- Illéšová D, Halgoš J, Krno I (2008) Blackfly assemblages (Diptera, Simuliidae) of the Carpathian river: habitat characteristics, longitudinal zonation and eutrophication. *Hydrobiologia* 598:163–174
- Imanishi (1938) Mayflies from Japanese Torrents. IX. Life Forms and Life Zones of Mayfly Nymphs. I. Introduction. *Annot zool Jap*, 17:23–36
- Imanishi (1941) Mayflies from Japanese Torrents. X. Life Forms and Life Zones of Mayfly Nymphs. II. Ecological Structure Illustrated by Life Zone Arrangement. *Mem Coll Sci, Kyoto Imp Univ Ser (B)*16:1–35
- 石綿進一・竹門康弘 (2005) カゲロウ目 Ephemeroptera. 川合禎次・谷田一三 (共編) 日本産水生昆虫 一科・属・種への検索— 東海大学出版会, 秦野. pp 48–51
- Itsukushima R (2019) Study of aquatic ecological regions using fish fauna and geographic archipelago factors. *Ecol Indic* 96:69–80
- Itsukushima R, Shimatani Y, Kawaguchi Y (2013) The effectiveness of delineating ecoregions in the Kyushu region of Japan to establish environmental indicators. *Landsc Ecol Eng*

9:27–46

門脇浩明 (2016) パッチ状環境における生物多様性の維持機構. 日本生態学会誌 66:1–

23

可児藤吉 (1944) 溪流棲昆虫の生態 (古川春男編). 日本生物誌. 昆虫 (上). 研究社, 東京. pp 171–317

Katano I, Negishi JN, Minagawa T, Doi H, Kawaguchi Y, Kayaba Y (2009) Longitudinal macroinvertebrate organization over contrasting discontinuities: Effects of a dam and a tributary. J N Am Benthol Soc 28:331–351

Kato Y, Morii Y, Tojo K (2013) Molecular phylogeographic analysis of East Asian cryptoperlan stoneflies (Insecta: Plecoptera, Peltoperlidae). Limnology 14:179–194

Keck F, Franc A, Kahlert M (2018) Disentangling the processes driving the biogeography of freshwater diatoms: A multiscale approach. J Biogeogr 45:1582–1592

Kim SI, Farrell BD (2015) Phylogeny of world stag beetles (Coleoptera: Lucanidae) reveals a Gondwanan origin of Darwin's stag beetle. Mol Phylogenet Evol 86:35–48

Kohler S (1990) Competition and the Structure of a Benthic Stream Community. Ecol Monogr 62:165–188

Koizumi I, Yamamoto S, Maekawa K (2006) Decomposed pairwise regression analysis of genetic and geographic distances reveals a metapopulation structure of stream-dwelling Dolly Varden charr. Mol Ecol 15:3175–3189

Kölsch G, Kubiak M (2011) The aquatic leaf beetle species *Macrolea mutica* and *M. appendiculata* (Coleoptera, Chrysomelidae, Donaciinae) differ in their use of *Myriophyllum spicatum* as host plant. Aquat Insects 33:13–26

Kovalenko KE, Thomaz SM, Warfe, DM (2012) Habitat complexity: Approaches and future directions. Hydrobiologia 685:1–17

- Krosch, MN, Baker AM, Mather PB, Cranston PS (2011) Spatial population genetic structure reveals strong natal site fidelity in *Echinocladius martini* (Diptera: Chironomidae) in northeast Queensland, Australia. *Freshw Biol* 56:1328–1341
- Kumar S, Stecher G, Tamura K (2016) MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Mol Biol Evol* 33:870–874
- 黒田珠美・藤本薫子・渡辺直 (1984) 葛谷川 (香川県) におけるモンカゲロウ (*Ephemera*) 属 3 種の分布と生活環. *香川生物* 12:15–21
- 黒田珠美・渡辺直 (1984) モンカゲロウ (*Ephemera*) 属 3 種の斑紋および形態の比較. *香川生物* 12:23–27
- Lancaster J, Bovill WD (2017) Species-specific prevalence of mermithid parasites in populations of six congeneric host caddisflies of *Ecnomus* McLachlan, 1864 (Trichoptera: Ecnomidae) *Aquat Insects* 38:67–78
- Le Coz M, Chambord S, Meire P, Maris T, Azémar F, Ovaert J, Tackx M (2017) Test of some ecological concepts on the longitudinal distribution of zooplankton along a lowland water course. *Hydrobiologia* 802:175–198
- Lee SJ, Hwang JM, Bae YJ (2008) Life history of a lowland burrowing mayfly, *Ephemera orientalis* (Ephemeroptera: Ephemeridae), in a Korean stream. *Hydrobiologia* 596:279–288
- Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology, 2nd English edn. Elsevier, Amsterdam
- Lehotský M, Pastuchová Z, Bulánková E, Kokavec I (2016) Testing for longitudinal zonation of macroinvertebrate fauna along a small upland headwater stream in two seasons. *Biologia* 71:574–582
- Leibold, MA, McPeck MA (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87:1399–1410
- Levin DA (2000) The Origin, Expansion, and Demise of Plant Species. Oxford University Press

- Li B, Yaegashi S, Carvajal TM, Gamboa M, Chiu MC, Ren Z, Watanabe K (2020) Machine-learning-based detection of adaptive divergence of the stream mayfly *Ephemera strigata* populations. *Ecol Evol* 10:6677–6687
- Lundquist MJ, Zhu W (2019) Aquatic insect diversity in streams across a rural–urban land-use discontinuum. *Hydrobiologia* 837:15–30
- MacArthur RH (1958) Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39:599–619
- Maltseva AL, Varfolomeeva MA, Ayanka RV, Gafarova ER, Repkin EA, Pavlova PA, Shavarda AL, Mikhailova NA, Granovitch, AI (2021) Linking ecology, morphology, and metabolism: Niche differentiation in sympatric populations of closely related species of the genus *Littorina* (*Neritrema*). *Ecol Evol* 11:11134–11154
- Marchese C (2015) Biodiversity hotspots: a shortcut for a more complicated concept. *Glob Ecol Conserv* 3:297–309
- Mayhew PJ (2007) Why are there so many insect species? Perspectives from fossils and phylogenies. *Biol Rev Camb Philos Soc* 82:425–454
- McCain CM, Grytnes JA (2010) Elevational gradients in species richness. In: *Encyclopedia of Life Science*. John Wiley, New York.
- Miller MP (2005) Alleles In Space (AIS): Computer software for the joint analysis of Interindividual spatial and genetic information. *J Heredity* 96:722–724
- Miyatake T, Suge T, Suzaki S, Tanabe S, Ishihara R, Matsumura K (2021) Swarming and mating behavior in *Ephemera orientalis* Mclachlan, 1875 (Ephemeroptera: Ephemeridae) with morphological analyses. *J Asia Pac Entmol* 24:376–382
- Miyazono S, Taylor CM (2013) Effects of habitat size and isolation on species immigration–extinction dynamics and community nestedness in a desert river system. *Freshw Biol*

58:1303–1312

水野信彦・御勢久右衛門 (1993) 河川生態学, 第 2 版. 築地書店, 東京.

Monaghan MTM, Spaak P, Obinson CTR (2002) Population genetic structure of 3 alpine stream insects: influences of gene flow, demographics, and habitat fragmentation. *J North Am Benthol Soc* 21:114–131

Monjardim M, Paresque R, Salles FF (2020) Phylogeny and classification of Leptophlebiidae (Ephemeroptera) with an emphasis on Neotropical fauna. *Syst Entomol* 45:415–429

Monteles JS, Gerhard P, Ferreira A, Sonoda KC (2021) Agriculture impacts benthic insects on multiple scales in the Eastern Amazon. *Biol Conserv* 255:108998

Mooers AO (2014) Biodiversity: Supply and demand. *Nature* 509:171–172

Mori T, Mukakami M, Saitoh T (2010) Latitudinal gradients in stream invertebrate assemblages at a regional scale on Hokkaido Island Japan. *Freshw Biol* 55:1520–1532

Morita K, Sahashi G, Tsuboi J (2016) Altitudinal niche partitioning between white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) and masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in a Japanese river. *Hydrobiologia* 783:93–103

Mora C, Tittensor DP, Adl S, Simpson AGB, Worm B (2011) How many species are there on earth and in the ocean? *PLoS Biol* 9: e1001127

Nakano D, Yamamoto M, Okino T (2005) Ecosystem engineering by larvae of net-spinning stream caddisflies creates a habitat on the upper surface of stones for mayfly nymphs with a low resistance to flows. *Freshw Biol* 50:1492–149

Nei M (1987) *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.

Nei M, Li WH (1979) Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proc Natl Acad Sci* 76:5269–5273

Nguyen T, Forio M, Boets P, Lock K, Damanik Ambarita M, Suhareva N, Everaert G, Van der

- Heyden C, Dominguez-Granda L, Hoang T, Goethals P (2018) Threshold responses of macroinvertebrate communities to stream velocity in relation to hydropower dam: a case study from the Guayas River Basin (Ecuador). *Water* 10:1195
- Ogitani M, Sekiné K, Tojo K (2011) Habitat segregation and genetic relationship of two heptageniid mayflies, *Epeorus latifolium* and *Epeorus l-nigrus*, in the Shinano-gawa River basin. *Limnology* 12:117–125
- Oike A, Watanabe K, Min MS, Tojo K, Kumagai M, Kimoto Y, Yamashiro T, Matsuo T, Kodama M, Nakamura Y, Notsu M, Tochimoto T, Fujita H, Ota M, Ito E, Yasumasu S, Nakamura M (2017) Origin of sex chromosomes in six groups of *Rana rugosa* frogs inferred from a sex-linked DNA marker. *J Exp Zool* 327:444–452
- Okamoto S, Tojo K (2021) Distribution patterns and niche segregation of three closely related Japanese ephemeropterid mayflies: a re-examination of each species' habitat from “megadata” held in the “National Census on River Environments”. *Limnology* 22:227–287
- Okamoto S, Saito T, Tojo K (2022) Geographical fine-scaled distributional differentiation caused by niche differentiation in three closely related mayflies. *Limnology* 23: 89–101
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly K, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szöcs E, Wagner H (2019) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>, Accessed 29 Dec 2021.
- Pavlek M, Mammola S (2021) Niche-based processes explaining the distributions of closely related subterranean spiders. *J Biogeogr* 48:118–133
- Peckarsky BL, Cowan CA, Penton MA, Anderson C (1993) Sublethal consequences of stream-dwelling predator stoneflies on mayfly growth and fecundity. *Ecology* 74:1836–1846
- Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA (2007) Updated world map of the Köppen Geiger climate classification. *Hydrol Earth Syst Sci* 11:1633–1644

- Phillips SJ, Dudík M (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161–175
- Pianka, ER (1975) Niche relations of desert lizards. In Diamond, J.M. and Cody, M.L. (eds) *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Poff NL, Larson EI, Salerno PE, Morton SG, Kondratieff BC, Flecker AS, Zamudio KR, Chris Funk W (2018) *Ecol Let* 21:525–535
- Pramual P, Kuvangkadilok C, Jitklang S, Tangkawanit U, Adler PH (2012) Geographical versus ecological isolation of closely related black flies (Diptera: Simuliidae) inferred from phylogeny, geography, and ecology. *Org Divers Evol* 12:183–195
- Prenda J, Gallardo-Mayenco A (1999) Distribution patterns, species assemblages and habitat selection of the stoneflies (Plecoptera) from two Mediterranean river basins in southern Spain. *Int Rev Hydrobiol* 84:595–608
- 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. *Org Divers Evol* 5:203–236
- Price TD, Hooper DM, Buchanan CD, Johansson US, Tietze DT, Alström P, Olsson U, Ghosh-Harihar M, Ishtiaq F, Gupta SK, Martens J, Harr B, Singh P, Mohan D (2014) Niche filling slows the diversification of Himalayan songbirds. *Nature* 509:222–5
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Rehn AC (2009) Benthic macroinvertebrates as indicators of biological condition below hydropower dams on west slope Sierra Nevada streams, California, USA. *River Res Appl* 25:208–228

- Rozas J, Sánchez-DelBarrio JC, Messeguer X, Rozas R (2003) DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics* 19:2496–2497
- Rusanov AG, Khromov VM (2016) Longitudinal distribution of periphyton algae in the Moskva river under eutrophication. *Water Res* 43:513–521
- Sáez-Gómez P, Ramos-Merchante A, Prenda J (2020) Multiscale effects on freshwater fish distribution in a highly disturbed Mediterranean-type basin: Community-level and species-level responses. *Aquat Ecol* 54:869–887
- 西條八束・三田村緒佐武 (2016) 新編湖沼調査法第2版. 講談社, 東京.
- 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 riverine landscape of the Chikuma-Shinano River Basin. *Freshw Sci* 35:724–737
- Saito R, Kato S, Kuranishi RB, Nozaki T, Fujino T, Tojo K (2018) Phylogeographic analyses of the *Stenopsyche* caddisflies (Trichoptera: Stenopsychidae) of the Asian Region. *Freshw Sci* 37: 562–572
- Sales LP, Hayward MW, Loyola R (2021) What do you mean by “niche”? Modern ecological theories are not coherent on rhetoric about the niche concept. *Acta Oecol* 110:103701
- Schmera D, Árvai D, Boda P, Bódis E, Bolgovics Á, Borics G, Cserecsa A, Deák C, Krasznai EÁ, Lukács BA, Mauchart P, Móra A, Sály P, Specziár A, Süveges K, Szivák I, Takács P, Tóth M, Várbíró G, Vojtkó AE, Erős T (2018) Does isolation influence the relative role of environmental and dispersal-related processes in stream networks? An empirical test

- of the network position hypothesis using multiple taxa. *Freshw Biol* 63:74–85
- Schneider G, Chicken E, Becvarik R (2020) package ‘NSM3’. <https://CRAN.Rproject.org/package=NSM3>, Accessed 22 Sep 2020.
- Schoener TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27–39
- Schweizer M, Liu Y (2018) Avian diversity and distributions and their evolution through space and time. In: Tietze D (eds) *Bird Species*. Springer, pp 129–145
- Serpa KV, Kiffer Jr WP, Borelli MF, Ferraz MA, Moretti MS (2020) Niche breadth of invertebrate shredders in tropical forest streams: which taxa have restricted habitat preferences? *Hydrobiologia* 847:1739–1752
- 柴谷篤弘・谷田一三 (編)(1989) 日本の水生昆虫 種分化とすみわけをめぐって. 東海大学出版会, 東京.
- Shreve RL (1966) Statistical law of stream numbers. *J Geol* 74:17–37
- Stendera S, Adrian R, Bonada N, Cañedo-Argüelles M, Hugueny B, Januschke K, Pletterbauer F, Hering D (2012) Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across different ecosystems and scales: a review. *Hydrobiologia* 696:1–28
- Stork NE (2018) How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on earth? *Annu Rev Entomol* 63:31–45
- Strahler AN (1957) Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Trans Am Geophys Union* 38:913–920
- Sun JZ, Luo JY, Zhou CF (2016) The nymph, habitat, and status of *Eatonigenia* in China (Ephemeroptera: Ephemeridae). *ZOOTAXA* 4193:381–389
- 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
- Suzuki T, Yano K, Ohba S, Kawano K, Sekiné K, Bae YJ, Tojo K (2021) Genome-wide molecular phylogenetic analyses and mating experiments which reveal the evolutionary history and an intermediate stage of speciation of a giant water bug. Mol Ecol 30:5179–5195
- Swets JA (1988) Measuring the accuracy of diagnostic systems. Science 240:1285–1293
- 竹門康弘 (1989) モンカゲロウ属の羽化・繁殖様式と流程分布. 柴谷篤弘・谷田一 (編) 東海大学出版会, 東京. pp 29–41
- Takemon Y (1990) Timing and synchronicity of the emergence of *Ephemera strigata*. In Mayflies and Stoneflies. In: Campbell IC (eds) Mayflies and Stoneflies: Life Histories and Biology. Kluwer Academic Publ., Dordrecht. pp 61–70
- Takemon Y (1997) Management of biodiversity in aquatic ecosystem: dynamic aspects of habitat complexity in stream ecosystems. In: Abe T, Levin SA, Higashi M (eds) Biodiversity an ecological perspective. Springer, New York. pp 259–275
- 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
- Takenaka M, Shibata S, Ito T, Shimura N, Tojo K (2021) Phylogeography of the northernmost distributed *Anisocentropus* caddisflies and their comparative genetic structures based on habitat preferences. Ecol Evol 11:4957–4971
- 田中武志, 竹門康弘, 山田浩之, 池淵周一 (2003) 河床間隙水域の物理化学的特性とモ

ンカゲロウの産卵場所選択. 京都大学防災研究所年報 46(B):867–873

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. *Nucleic Acids Res* 22:4673–4680

Tonkin JD, Altermatt F, Finn DS, Heino J, Olden JD, Pauls SU, Lytle DA (2018) The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Freshw Biol* 63:141–163

Toon A, Pérez-Lozada M, Schweitzer CE, Feldman RM, Carlson M, Crandall KA (2010) Gondwanan radiation of the Southern Hemisphere crayfishes (Decapoda: Parastacidae): evidence from fossils and molecules. *J Biogeogr* 37:2275–90

東城幸治 (2005) 河川源流域に棲息する水生昆虫類の遺伝的特性 —ガガンボカゲロウ (昆虫綱・カゲロウ目)におけるミトコンドリア 16S rRNA 遺伝子配列の変異を例に— *応用生態工学* 7:119–127

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, Machida R (1998) Egg Structures of Japanese Ephemerid Species (Ephemeroptera). *Entomol Sci* 1:157–161

Tojo K, Matsukawa K (2003) A Description of the Second species of the Family Dipteromimidae (Insecta, Ephemeroptera), and Genetic Relationship of Two Dipteromimid Mayflies Inferred from Mitochondrial 16S rRNA Gene Sequences. *Zool Sci* 20:1249–1259

Tojo K, Miyairi K, Kato Y, Sakano A, Suzuki T (2021) A description of the second species of the genus *Bleptus* Eaton, 1885 (Ephemeroptera: Heptageniidae) from Japan, and phylogenetic relationships of two *Bleptus* mayflies inferred from mitochondrial and

- nuclear gene sequences. *Zootaxa* 4974:333–360
- Tojo K, Sekiné K, Takenaka M, Isaka Y, Komaki S, Suzuki T, Schoville SD (2017) Species diversity of insects in Japan: their origins and diversification processes. *Entomol Sci* 20:357–381
- 鳥居高明・斎藤和久・山西陽子 (2012) 相模川水系・酒匂川水系における水生昆虫 3 属の流程分布. *陸水生物学報* 27:49–62
- Usio N (2007) Endangered crayfish in northern Japan: Distribution, abundance and microhabitat specificity in relation to stream and riparian environment. *Biol Conserv* 134:517–526
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE (1980) The river continuum concept. *Can J Fish Aquat Sci* 37:130–137
- Walters AW, Post DM (2011) How low can you go? Impacts of a low-flow disturbance on aquatic insect communities. *Ecol Appl* 21:163–174
- Wardhaugh CW (2014) The spatial and temporal distributions of arthropods in forest canopies: uniting disparate patterns with hypotheses for specialisation. *Biol Rev* 89:1021–1041
- 渡辺直 (1985) 香川県内河川におけるモンカゲロウ属 3 種の分布—とくに標高・勾配との関係について—. *香川生物* 13:1–7
- 渡辺直 (1992) 葛谷川（香川県）におけるトウヨウモンカゲロウの生活環. *香川生物* 19:105–109
- Watanabe S, Hajima T, Sudo K, Nagashima T, Takemura T, Okajima H, Nozawa T, Kawase H, Abe M, Yokohata T, Ise T, Sato H, Kato E, Takata K, Emori S, Kawamiya M (2011) MIROC-ESM 2010: model description and basic results of CMIP5-20c3m experiments. *Geosci Model Dev* 4:845–872
- Webb CO (2000) Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *Am Nat* 156:145–155

- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and Community Ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 33:475–505
- Whittaker RH (1965) Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147:250–260
- Wisn MS, Pottier J, Kissling WD, Pellissier L, Lenoir J, Damgaard CF, Dormann CF, Forchhammer MC, Grytnes JA, Guisan A, Heikkinen RK, Høye TT, Kühn I, Luoto M, Maiorano L, Nilsson M C, Normand S, Öckinger E, Schmidt NM, Termansen M, Timmermann A, Wardle DA, Aastrup P, Svenning JC (2013) The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biol Rev* 88:15–30
- Worthington Wilmer J, Elkin C, Wilcox C, Murray L, Niejalke D, Possingham H (2008) The influence of multiple dispersal mechanisms and landscape structure on population clustering and connectivity in fragmented artesian spring snail populations. *Mol Ecol* 17:3733–3751
- Yamamoto S, Morita K, Koizumi I, Maekawa K (2004) Genetic Differentiation of White-Spotted Charr (*Salvelinus leucomaenis*) Populations After Habitat Fragmentation: Spatial–Temporal Changes in Gene Frequencies. *Conserv Genet* 5:529–538
- Yano K, Takenaka M, Mitamura T, Tojo K (2020) Identifying a “pseudogene for the mitochondrial DNA COI region of the corixid aquatic insect, *Hesperocorixa distanti* (Heteroptera, Corixidae). *Limnology* 21:319–325
- 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
- Yoshizawa K, Lienhard C, Yao I, Ferreira RL (2019) Cave insects with sex-reversed genitalia had their most recent common ancestor in West Gondwana (Psocodea: Prionoglarididae: Speleketorinae). *Entomol Sci* 22:334–338

謝辞

本研究は、たくさんの方のご指導とご協力のもとに成り立ち、そして遂行するに至りました。皆様には心から感謝申し上げます。本研究を進めるにあたり、信州大学学術研究院理学系の東城幸治教授には、研究活動の全過程を通じて多大なご協力をいただきました。先生には楽しみながら生物を研究することを学ばせていただきました。そして、私自身の研究に関わるフィールドワークをはじめ、学外での観察会や実習、学外の関係者への実験指導など多岐にわたる経験をさせていただきました。学会・研究会の場では、積極的に発表の機会をいただきました。論文執筆については徹頭徹尾、親身に相談に乗っていただきながらも執筆を指導していただきました。ここでは書ききれないほどの様々な成長の機会を与えてくださったことに、心より感謝しております。信州大学学術研究院理学系の市野隆雄教授、高橋耕一教授、松本卓也助教には、博士論文を取りまとめるにあたりご助言・ご協力をいただきました。そして、信州大学学術研究院理学系の朴虎東教授、その研究室の研究員の二木博士、村越直美教授には、河川環境の様々な要因に関する計測を目的とした機器の扱いに関してご助言・ご協力をいただきました。信州大学学術研究院理学系の榊原厚一助教には、地理情報システムに関してのご助言をいただきました。榊原厚一助教には、研究活動を進める上でのアドバイスもいただきました。英国 Birmingham 大学（信州大学兼任）の Prof. A. M. Millner と Dr. C. Docherty、立正大学の関根一希准教授、京都大学の鈴木智也特定研究員、筑波大学の竹中將起特任助教、基礎生物学研究所の谷野宏樹博士、福井県立大学生物資源学研究科の山崎遙氏、研究室の OB・OG である斎藤梨絵博士、Jo Jaelck 氏、小河原寛明氏、小池花苗氏、尾崎貴久氏、河内理子氏、百瀬加奈子氏、井上恵輔氏、富澤亮太氏には、実験手法や解析手法、サンプリングについてご指導・ご助力いただきました。信州大学東城研究室の上木岳氏、鈴木啓久氏、内田脩太氏、村上実氏、佐藤隆人氏、櫻井大和氏、Sabelo Sibande 氏、池田真来氏、井上岳氏、田頭春乃氏、深草彩子氏、吉田匠氏には、日々の研究活動を行う

上でご協力・ご助力いただきました。信州大学医学部の井坂友一助教には研究遂行に関してご助言をいただきました。

岡山理科大学齋藤達昭教授には学部生から修士課程までご指導いただきました。その後も研究活動に関して多くのご助言やご協力を惜しまず行ってくれたことに感謝申し上げます。岡山理科大学齋藤研究室の所属時のメンバーである湯本啓太氏、藤原大河氏、中野宏亮氏、多鹿ちひろ氏、弘瀬温識氏、福井夕貴氏、福本真也氏、向井雅之氏、寺口静香氏、切明誠貴氏、藤下直紀氏、米澤翼氏には当時の研究活動を支えていただきました。岡山理科大学理学部基礎理学科の杉山裕子准教授、藤木利之准教授、岡山理科大学生物地球学部生物地球学科の中村圭司教授には、研究遂行にあたり特にご指導・ご協力いただきました。岡山理科大学理学部基礎理学科の伊代野淳教授、理学研究科の山口一裕准教授、理学部動物学科岡本弥彦教授には、本研究について貴重なご意見をいただきました。岡山野生生物調査会の吉鷹一郎氏、岩城孝志氏、宮内伸弥氏には学部生の頃から水生昆虫採集に関してご指導・ご協力をいただきました。福島大学理工学群共生システム理工学類の塘忠顕教授には、惜しめない資料の提供とご助言をいただきました。また、私が学部4年生の頃から現在まで、モンカゲロウ類の研究について温かくご助言をしてくださった水生昆虫研究会の皆様には厚く感謝致します。両親をはじめとした家族には、不自由なく生活するために多大な支援をしていただきました。心よりお礼申し上げます。最後に、8年間以上をともに過ごし犠牲となった、たくさんのフタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica*, モンカゲロウ *Ephemera strigata*, トウヨウモンカゲロウ *Ephemera orientalis* へ感謝の意を示します。