



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	山地小河川における底生昆虫群集の生息場所環境
Author(s)	布川, 雅典
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第5568号
Issue Date	2001-03-23
DOI	https://doi.org/10.11501/3182444
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/51507
Type	doctoral thesis
File Information	000000400033.pdf



山地小河川における
底生昆虫群集の生息場所環境

林学専攻 博士後期課程

布川 雅典

①

山地小河川における 底生昆虫群集の生息場所環境

林学専攻 博士後期課程

布川 雅典

目次

はじめに	1
第1章 研究方法	3
1 研究目的	3
2 河床の代表的な底生昆虫	5
3 研究対象流域の概況	8
第2章 河畔植生と底生昆虫群集との対応実態	15
1 底生昆虫の採取とデータ解析方法	15
1) 調査区間の設定と底生昆虫の採取	
2) データ解析	
2 河畔植生と底生昆虫群集	17
1) 底生昆虫群集の河畔植生タイプ間における比較	
2) 河畔植生タイプと底生昆虫群集タイプの対応	
3 農地化による河畔植生の消失と底生昆虫群集の諸特性変化	19
第3章 河道生息環境と底生昆虫群集の分布特性	26
1 現地調査とデータ解析方法	26
1) 調査区間の設定	
2) 河道生息場所特性の計測と底生昆虫の採取	
3) データ解析	
2 河道生息場所特性と底生昆虫分布の結果	32
1) 河川間および河川縦断方向における河道環境変量の違い	
2) 底生昆虫の季節および河川間の比較と河川縦断変化	
3) 底生昆虫と河道生息場所特性の関係	
3 河道生息環境と底生昆虫群集の関係	37
1) 河道物理環境の河川特性	
2) 餌環境の河川特性	
3) 河道生息場所特性と底生昆虫群集	

第4章 底生昆虫群集の微生物場所環境	60
1 サブユニットスケールでの調査とデータ解析方法	61
1) 微生物場所特性の計測と底生昆虫の採取	
2) データ解析	
2 微生物場所特性と群集タイプの解析結果	64
1) サブユニットスケールからみた群集タイプの分類	
2) 群集タイプの微生物場所特性	
3) 群集タイプと微生物場所特性との対応	
3 微生物場所環境と底生昆虫群集タイプ	66
1) 群集タイプによる微生物場所特性の違い	
2) 微生物場所環境と群集タイプの関係	
第5章 底生昆虫群集の生息河床環境と河川管理	76
1 底生昆虫の生息環境に対する有機物量と河床底質構造の重要性 ...	76
2 生態保全的河川管理と底生昆虫生息環境	77
おわりに	79
謝辞	81
摘要	82
引用文献	86

はじめに

いまや、「環境」が「売れる」時代になっているといっても過言ではない。19世紀～20世紀においては、人間の生活および生産活動が最優先され、それを行う上で脅威となる自然災害等から、生活および生産基盤を保全することが大きな課題であった。しかし、20世紀末においては、生活および生産活動が最優先された結果、気温上昇や広範囲に広がる有害物質の存在など人間が生息していく上で不可欠である「人間の生息環境」の悪化が叫ばれている。そのため、多くの人が地球規模での自然環境保護に関心を寄せるようになり、さらには「環境」が経済的付加価値として認められるまでになった。そして、きたる21世紀は、自然環境保護に配慮することは当然のこととして、悪化した「生息環境」の修復を行う世紀になるであろう。

1970年代に我が国の主な工業都市圏では大気汚染問題に続き、河川の水質汚濁が公害問題として取り上げられるようになった。そして、この水質汚濁は利水（上水）環境の悪化とともにより多くの水生生物の分布域を狭めてきた。

このような水質悪化は主に都市河川の下流部で問題になることが多く、河川上流部においては水生生物の分布域が狭められるほどの水質悪化はみられなかった。しかし、水質悪化をうけない上流部においても魚類をはじめとする水生生物の生息数減少がいわれ始めた。これには人間活動により引き起こされる様々な要因が考えられるが、そのなかで近年、水質よりも河道や河床環境の人為的な改変に由来する河川環境の悪化が指摘されてきている。

河川の構造や流況を人為的に改変してしまうことに、これまでに生産環境の基盤整備と地域社会環境保全のための治山・砂防事業も少なからず関係してきたのではないだろうか？このことは、とくに生活圏の存続を前提としたかつての社会的価値観から考えると当然であったのである。そして、現在では前述し

たような社会的価値観の変遷から「環境」を意識した、つまり、流域の生態系を保全するような流域管理が求められている。しかし、特に長期的生態系保全を前提とした流域環境管理に資することができる科学的知見は決して多くはない。ましてや、底生昆虫に関する知見は我が国においてはほとんど皆無と断言していいのが現状である。そこで、本研究は、底生昆虫を対象として、その生息環境の把握を行った。

第1章 研究方法

1 研究目的

流水に生息する水生昆虫は藻類や微生物を餌にし、またそれ自身が魚類に捕食されることから、これらの両者を結びつける働きを担っている (Cummins, 1992; Allan, 1995a)。また、水生昆虫は適度な世代交代の期間をもっている。すなわち、無脊椎動物よりもさらに小さな生物は、一世代がかなり短く、魚類になると長くなり、この中間の長さである無脊椎動物の世代期間は、1 季節や1 年で行う野外調査には適当な長さだといえる。さらに水生昆虫の体長も微生物に比べ、裸眼かまたは簡単な拡大鏡を用いれば観察できるような適度な大きさでもある。このような理由から、水生昆虫は流水中の生態系の研究に際し、研究対象として注目されてきた (Cummins, 1992 を参照)。

さらに、河畔域の土地利用が進むにつれて、人為的行為による河川環境の変化が顕著に認められるようになると、水生昆虫群集の生息場所環境から、河川環境の変化を把握するような研究が多くなされてきた。これらには、水生昆虫群集に対する水質変化の影響を調べた例 (Allan, 1995d を参照)、森林 (河畔林) 伐採の影響を調べた例 (Newbold et al., 1980; Murphy et al., 1981; Wallace & Gurtz, 1986; Carlson et al., 1990; Bilby & Bisson, 1992; Stout et al., 1993; Trayler & Davis, 1998)、農地化の影響を調べた例 (Dance & Hynes, 1980; Corkum, 1990; Richards & Host, 1993; Reed et al., 1994; Tait et al., 1994; Delong & Brusven, 1998; Harding et al., 1999; Belsky et al., 1999 の review も参照)、河川改修の影響を調べた例 (Moyle, 1976; Quinn et al., 1992; Nikolai et al., 1998; Vought et al., 1998)、河畔域の土地利用や植生の違いの影響を調べた例 (Dudgeon, 1988; Harding & Winterbourn, 1995; Clenaghan et al., 1998; Read & Barmuta, 1999) あるいは特定の影響だけではなくそ

の地域の総合的な環境を評価した例 (Barbour et al., 1996; Fore et al., 1996; Linke et al., 1999) などがあげられる。このように水生昆虫群集から、河川環境の変化を検討した例の多くは、欧米やオセアニア諸国で行われており、アジア諸国での研究例はほとんどない (Dudgeon, 1989; Suren, 1994)

我が国では、水生昆虫の分類に関する研究以外では、生態学的興味から、水生昆虫のある種あるいは群集の分布に関する研究が多く行われたきた。古くは、京都市内を流れる賀茂川における水生昆虫の分布を調べた可児 (1944) の研究があり、また、各地の河川の瀬や淵での水生昆虫の分布量を調べた例もある (津田, 1956; 大串他, 1957; 津田・渡辺, 1958; 西山, 1964; 津田・御所, 1964)。しかし、これらの多くは、その分布要因を明らかにするまで至っていない。その後、河川の水質悪化が問題視されるようになると、水質の評価に関する指標生物としての水生昆虫の研究が盛んに行われるようになった (森下, 1978)。

近年、水質が改善された河川や水質汚染と関係のない河川上流域においても、水生生物の減少が問題視されてきている。この要因を人為的河川構造の改変に求める動きもある (谷田, 1991)。しかしながら、我が国では水生昆虫群集の分布を制限する生息場所特性を特定する研究は始まったばかりであり、(長坂, 2000; 内田, 1996; 加賀谷, 1996)、分布の制限要因を追求できるほど我が国においてはその研究事例がない。現在基礎データの蓄積が待たれる段階である。そこで、本研究では底生昆虫群集の分布を制限する生息場所環境の特性を解明することを目的とした。

我が国においては、河畔植生の違いと底生昆虫群集との対応関係を明らかにした例は極めて少ない (笠原・天野, 1994; 中島, 1993)。このことから、先ず、河畔が森林で覆われた区間から牧草地になる区間へと流れる河川において、底生昆虫群集変化の実態を明らかにする。ここでは、調査対象区間の間には、餌資源の供給源となる河畔植生の違いがあるものの、物理環境には大きな違いが

認められなかった。さらに、これらの区間は、河畔林の消失程度が異なるだけでなく、河畔林が消失した区間には牧草地が介在する。つまり、河畔植生が変化する調査区間では、河畔林が消失した影響のみならず、牧草地による影響も底生昆虫群集に及ぶ可能性が考えられる。しかし、底生昆虫の比較のみを行うだけでは、これらの河畔林と牧草地の両方の影響を分離することは出来ない。従って次に、河畔林に囲まれた森林流域と、河畔林がほとんどみられないササ地流域のそれぞれの河川において、底生昆虫群集と河川環境との関係を検討し、群集変化に寄与する餌量と物理環境との複合的影響をあきらかにすることとした。そして、さらにサブユニットスケール（50×50cm 区画を調査単位）での解析により、河床物理環境と餌量との関係から決定づけられる、微生物場所特性を明らかにする。そして最後に、これらの結果に基づき、底生昆虫の生息場所特性を河床物理環境と餌量との複合的關係から検討することとした（Fig.1-1）。

2 河床の代表的な底生昆虫

流域・河川の環境指標生物として取り上げられる代表的な水生昆虫の生態について特記しておく。我が国に生息する水生昆虫の生態に関する基礎研究や分類学的研究は、欧米に比べ著しく遅れている。成虫が確認されているものの、その幼虫との対応関係が明らかにされていないものが全体の半数にもものぼっている状況（丸山・高井, 2000）からもわかるように、多くの種の生態情報は未知である。

なお、本研究において主な対象となる河川性水生昆虫の多くは、水中を自由に泳ぎ回るよりも、河床礫の間隙中を主な生息域として河床礫表面を移動するものが多いため(Hauer and Resh, 1996)、本研究で扱う水生昆虫のことを、底生昆虫とよぶこととした。

ここではこれらのなかで比較的生態情報が報告されているカゲロウ目(Ephemeroptera)、カワゲラ目(Plecoptera)、およびトビケラ目(Trichoptera)についてその生態を記述する。

カゲロウ目(Ephemeroptera)は蛹時期をもたない不完全変態である。ただし、幼虫は亜成虫というステージを経て成虫になる。このようなステージをもつのはカゲロウ目だけである。幼虫は河床礫や砂の間隙あるいは堆積落葉中に生息し、落葉や礫に付着した珪藻類を摂食するものがほとんどである（なかには肉食のものも存在する）。ふ化した幼虫は十数回あるいはそれ以上の脱皮を繰り返し終令幼虫になった後、水中、水面あるいは陸上で羽化して亜成虫になる。羽化時期は種や場所によって異なり、早春から晩秋まで続くものの、春に多くの種が羽化する。一度羽化した後、亜成虫のまま一生を終えるものもあるが、多くは亜成虫になった後、数時間から2~4日で再び脱皮し成虫になる。一般にカゲロウの成虫は短命だとされているように、ヒメカゲロウ科(Capnidae)やシロカゲロウ科(Polymitarcyidae)は羽化してから数時間で産卵を終え死んでしまう(渡辺, 1996)。しかし、中には成虫になってからも水分を取ることで、フタバカゲロウ(*Cloeon dipterum*)のように数週間生き続けるものもある(竹門・石綿, 1996; 石綿, 1997; 丸山・高井, 2000)。産卵行動は種によって異なり、飛翔しながら空中から卵塊を水中に産み落としたり、卵塊をつけた腹部を数回に分けて水面につけることで産卵するものや、あるいは岸や石づたいに水中に潜行していき1卵ずつ産卵させる種も知られている(竹門・石綿, 1996)。

カワゲラ目(Plecoptera)の幼虫は河床礫の下や落葉中に生息し、大型のカワゲラは他の底生昆虫を摂食する肉食であるが、小型のものは落葉や藻類を摂食する。幼虫は蛹の時期を経過せずに成虫になる、いわゆる不完全変態である。多くのカワゲラは1年あるいは2年で成虫になるが、中には3年以上かかって成虫になる種も確認されている(丸山・高井, 2000)。羽化は陸上(河岸の礫上、河畔

の樹幹上など）で行われるが、その場所、様式は種によって様々である。羽化した成虫の多くは退化した口器で水分のみを摂取するだけである。しかし、一部の種には採餌行動を行う種もあり、トワダカワゲラ科 (Scopuridae) の成虫は時として共食いすることもある。このようにカワゲラ目の成虫期間はカゲロウ目に比べ比較的長く、数週間になると思われる。成熟したカワゲラ成虫は産卵に際し、腹部を草木や石にたたきつける「ドラミング」といわれる行動（雄が交尾相手の雌を探す際に行われる。この「ドラミング」のリズムは種によって様々である）をとり (Hanada et al., 1994; 花田, 2000)、産卵は、雌の腹部につけられた卵塊を水際の礫や砂利から水面に放ったり、空中から川に落下させたりあるいは水面まで降下して何度か水中に放出したりすることにより行われる (川合・磯部, 1985; 清水, 1997; 丸山・高井, 2000)。

トビケラ目 (Trichoptera) は卵から始まり幼虫、蛹そして成虫と 4 段階の生活サイクルをもついわゆる、完全変態である。幼虫の生活様式は巣を作るものと作らないものの 2 つに大別される。さらに巣を作るものは、例えばシマトビケラ科 (Hydropsychidae) のように口器にある絹糸腺から吐き出した絹糸を用いて河床礫の隙間に網を張り、河床礫に砂粒や落葉落枝を固着させた固着巣をつくるものと、絹糸で砂粒や落葉落枝をつづり合わせて持ち運びが出来る可携巣（あるいは筒巣）を作るものとに分けられる (谷田, 1985)。幼虫はその種により藻類、落葉そして肉食と様々な食性をもっている。なかには、固着巣をもつものは河床礫の隙間に張った網にかかるあらゆる粒状の有機物を濃し取るように摂食するものもある (Merritt & Cummins, 1996b)。幼虫の多くが 5 齢期を経て蛹になり、終齢幼虫と蛹との間の前蛹期間に休眠するものもあるがほぼ 2~3 週間で羽化する。羽化は水中、水面あるいは陸上の礫や植物上で行われ、羽化した成虫は一般には短い期間に産卵を終えそして死ぬ。

3 研究対象流域の概況

北海道北部の天塩川水系に位置する問寒別川の 2 支流域（冷水沢、ヌポロマポロ川）と、問寒別川流域に隣接し天塩川に流れるパンケナイ川流域を調査対象流域とした（Fig.1-2）。パンケナイ川流域を含む問寒別川流域付近の潜在植生は、アカエゾマツ *Picea glehnii* 優占林やその他の針広混交林であったが（舘脇・五十嵐, 1971）、ヌポロマポロ川を含む流域の南西側は近年に数回起こった山火事による山火事跡地となっており、現在山火事跡地はササ地となっている（高岡・笹, 1996）。さらに、問寒別川流域においては各支流が問寒別川と合流する平坦部を中心として、森林やササ地の農地開発が行われ酪農地化されている（伊藤・笹, 1993）。

問寒別川流域付近の地質は、問寒別川をはさんで大きく異なり、西側は第 3 系の堆積岩からなるのに対し、東側は北部がジュラ・白亜系堆積岩から構成され、南部は蛇紋岩からなっている（舘脇・五十嵐, 1971）。流域内のこれらの地質は付近の地形の違いに大きく関係しており、さらに地形の異なる地域を流れる河川にはそれぞれ河川形態の違いが認められる。問寒別川西側には河床勾配が小さく、細粒河床礫の優占する小礫緩勾配河川（Inoue et al., 1997 では FPR; fine-substrate pool-riffle channel）がみられ、東側には粗粒礫(>64mm)も多く含むものの、河床勾配の小さな大礫緩勾配河川（Inoue et al., 1997 では CPR; coarse-substrate pool-riffle channel）や粗粒礫を含み河床勾配が大きく階段状河床形状（長谷川, 1988）により特徴づけられる大礫急勾配河川（Inoue et al., 1997 では CSP; coarse-substrate step-pool channel）がみられる。

冷水沢は問寒別川流域の北西部に位置し、その源流部はトドマツ *Abies sachalinensis*、ケヤマハンノキ *Alnus hirsuta*、およびヤナギ類 *Salix* spp.等の針広混交林帯にある。冷水沢はその源流部から下流に約 6.5km 流れたところで、問

寒別川の支流十四線川に合流する。その合流点付近は農地として利用されており、河畔域まで放牧地となっている(Figs.1-2 & 2-1)。この冷水沢は、「森林・草地流域」と位置づけられ、上流から下流まで砂州を伴い蛇行する大礫緩勾配小河川であり、その河川形態は可児(1944)の分類によると Bb 型、河床には直径 10 cm 程度の礫が優占している。

冷水沢における調査対象区域は、上流の森林区間から下流の草地区間になるにつれて、河床勾配は小さくなり、河川サイズ(水深、河幅)は増大し、水温も高くなっている。しかし、調査区域は全体で約 3 km と短いため、これらの河川縦断方向に沿った物理環境の変異は小さく、また、河川形態や底質構成にも大きな違いはない(Table1-1)。

パンケナイ川流域は問寒別川流域の南西部で隣接している。パンケナイ川は蛇紋岩地帯に広がるアカエゾマツ *Picea glehnii* およびハンノキ類 *Alnus* spp.を中心とする針広混交林帯の中を流れ、天塩川本流に合流する(Fig.1-2)。このように、パンケナイ川の河畔域には針広混交林が成立していることから、パンケナイ川は「森林流域」ということができる。一方、ヌポロマポロ川は問寒別川流域の南西部に位置し、この付近の地質を代表する蛇紋岩地帯を流下し問寒別川に合流する。またヌポロマポロ川流域においては、その多くの面積を山火事跡地に成立したササ地が占めているが、その他にわずかに問寒別川との合流点付近が造成草地となっている。このため、ヌポロマポロ川流域は河岸部までササ地化されている、「ササ地流域」といえる。

このように、これら 2 流域はその河畔植生に大きな違いが認められる。魚眼レンズを用いて全天写真を撮影し、樹冠による陰の全天空にしめる面積割合から、水表面の樹冠被覆を表す樹冠密度を計測すると、この河畔植生の違いのために樹冠密度に大きな違いがみられる。森林流域のパンケナイ川においては、樹冠密度は上流部で大きく、下流部では小さくなっている。一方、河岸に表面を

被覆するような河畔林が少ないササ地流域であるヌポロマポロ川では上流、下流部共に樹冠密度は小さく、ほぼ 0%を示している (Table 1-2)。

両河川それぞれの上流部において、平均河床勾配は 2%以上あり (Table 1-2)、その河川形態は巨礫や階段状河床形状に特徴づけられる大礫急勾配河川の様相を呈する (可児, 1944 の分類では Aa 型)。一方、両河川の下流部では平均河床勾配が 2%以下となり、砂州をともない蛇行し、細粒礫だけでなく粗粒礫も含む大礫緩勾配河川の様相を呈する (可児, 1944 の分類では Bb 型)。また、河川のサイズを示す平均川幅は、両河川ともに上流から下流へになるにつれ、増加する傾向があるが (平均水面幅; 4-6m)、その値や増加傾向については河川間におおきな違いはみられない。さらにそれぞれの流域面積は、パンケナイ川の 22km^2 に対し、ヌポロマポロ川が 24km^2 であり、ほぼ同様である。これらのことから、2流域は、河川規模はほぼ同様な河川であるが、河畔植生が大きく異なる流域環境と位置づけられる (Table 1-2)。

表 1-1 冷水沢における調査地概況

Table 1-1 General characteristics of the three reaches: forest, transitional and grassland. Variables, except for canopy density, altitude and temperature, were measured in three 50-m sections in each riparian type on 14-18 September 1994. The canopy density was measured at 12 sampling stations on 19 August 1994 with photographs using a fish-eye lens. Altitude data was obtained from a topographic map (1:25,000). Channel-unit type was classified according to Bisson *et al.* (1982). Substrate type, classified as bedrock, sand (dominant particle size: <2 mm), gravel (2-16 mm), pebbles (17-64 mm), cobbles (65-256 mm) and boulders (>256 mm), was recorded at five points on each of ten transects in each section. The maximum and minimum temperatures were measured every 10-14 days during 6 September to 10 October in 1994, and are expressed by means and SDs ($n = 3$).

	Forest	Transition	Grassland
Canopy density(%)	55-70	10-70	0-5
Altitude(m)	70-100	50-70	45-50
Gradient (%)	2.0(0.3)	1.2(0.2)	1.1(0.2)
Mean depth (cm)	16.2(0.8)	22.1(1.5)	23.0(2.9)
Mean wetted width (m)	2.8(0.2)	3.4(0.2)	3.9(0.4)
Temperature (°C)			
Max.	13.0(2.4)	13.7(2.1)	15.3(2.9)
Min.	9.7(1.2)	11.0(2.4)	10.7(1.2)
Channel-unit type (%)			
rifle	27.0(11.6)	31.6(8.9)	43.2(7.3)
glide	19.8(2.9)	20.9(9.0)	21.3(7.2)
pool	53.2(14.2)	47.5(14.1)	35.5(14.1)
Substrate type (%)			
bedrock	1.3(1.9)	2.0(2.8)	0.0(0.0)
sand	2.4(3.8)	1.4(1.9)	2.0(1.6)
gravel	2.7(1.9)	3.3(2.5)	6.0(7.1)
pebbles	28.3(11.3)	16.7(4.1)	23.3(7.7)
cobbles	59.3(11.1)	67.3(12.0)	62.7(13.9)
boulders	6.0(1.6)	9.3(6.8)	6.0(7.1)

表 1-2 パンケナイ川およびヌポロマポロ川流域の概要
Table 1-2 General descriptions of the two tributaries in the Nuporomaporo and Pankenai streams. Mean wetted width and depth are expressed as means and SDs (in parenthesis) for the five study reaches in each segment.

Variable	Pankenai stream		Nuporomaporo stream	
	Up segment	Down segment	Up segment	Down segment
Watershed area (km ²)	22		24	
Elevation (m)	155-65	55-30	115-40	35-25
Canopy density (%)	60-15	40-5	0-5	0-0
Gradient (%)	5.5-2.0	1.5-0.5	4.0-2.5	1.0-0.5
Mean wetted width (m)	3.8(0.8)	5.0(0.2)	3.7(0.4)	6.2(0.9)
Mean depth (cm)	17.8(2.1)	22.9(3.5)	16.8(2.3)	18.3(3.8)

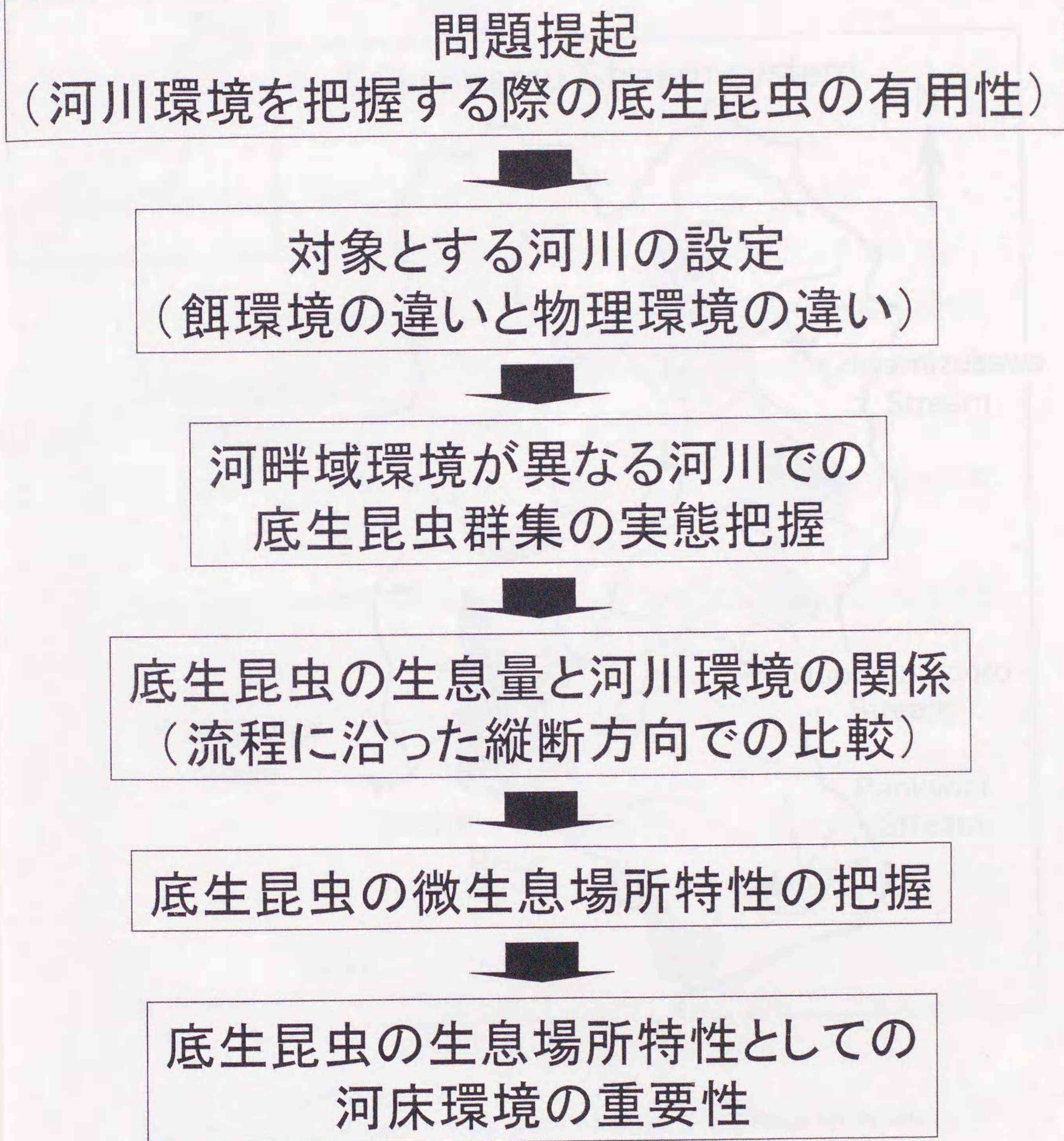


図1-1 研究の流れ

Fig.1-1 A flow chart illustrating the course of this study.

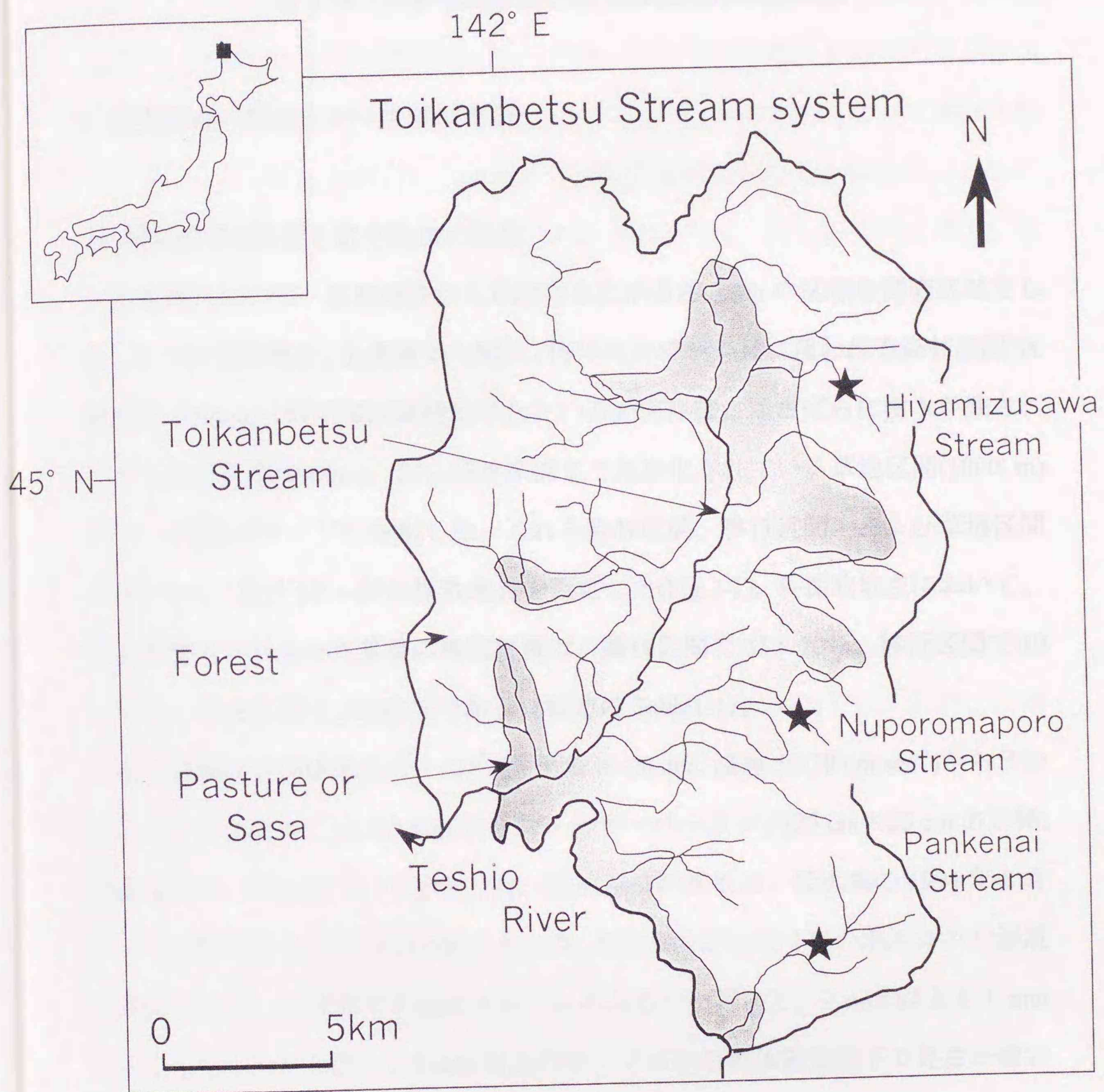


図1-2 調査流域概要図

Fig.1-2 Location of study streams in the Toikanbetsu and Pankenai stream systems in northern Japan.

第2章 河畔植生と底生昆虫群集との対応実態

1 底生昆虫の採取とデータ解析方法

1) 調査区間の設定と底生昆虫の採取

冷水沢において、森林地帯から草地にまたがる約3 kmの区域を調査区域とした。この調査区域を、上流側から順に、河川周辺域が森林に覆われる森林区間(区間長は1000m)、周辺域は草地化されているが河岸部にはまばらに樹木が残されている移行区間(1000m)、および河岸部まで草地化されている草地区間(1000 m)の3つの河畔タイプに分割した。これら森林区間、移行区間、および草地区間に各々4つ、合計12ヶ所の採取地点を設定した(Fig.2-1)。各採取地点において、全天写真により求めた夏季の樹冠密度は、森林区間で55~70%、移行区間で10~70%、草地区間で5%以下である(前述のTable1-1)。

底生昆虫は各採取地点の一つの瀬(水深10-20 cm、流速50-70 cm sec⁻¹)からランダムに3サンプルずつ、0.3 mmメッシュのサーバーネット(25 cm×25 cm 方形枠: Merritt et al., 1996)を用いて採取した。底生昆虫の採取は、低水期の1994年8月4~6日(夏季)と10月1日(秋季)に行った。採取サンプルは5%のホルマリン溶液で固定した後、研究室で1 mmメッシュのふるいを用いて、1 mm以上と1 mmより小さなものに分割し、1 mm以上のサンプルから実体顕微鏡下で昆虫を拾い上げた。1 mmより小さな底生昆虫の同定が困難であったため、ここではこの中の1 mm以上の昆虫を研究対象とした。昆虫はできる限り属まで同定した後、個体数を数え、サンプル毎の密度(個体数/625 cm²)を求めた。同定に際しては、日本産水生昆虫検索図説(川合禎次編, 1985)を参考にした。また、後述の和名の一部は石綿(1989)に従った。

底生昆虫は、破碎食者(shredder)、堆積物収集者(collector-gatherer)、濾過食者

(collector-filterer), はぎ採り者(scraper), および捕食者(predator)の5種類の摂食機能群に分類した。これら摂食機能群への割り当ては, 北アメリカで利用されている資料(Merritt & Cummins, 1996a)をもとにして行った。ただし, 日本産底生昆虫の中にはこの摂食機能群への帰属が不明な種属もあることから(竹門, 1997), 底生昆虫の口器や胃内容物を観察した情報(新名, 1996; 加賀谷, 私信; 竹門, 私信)も利用して割り当てを行った。多くのタクサは, 単一の摂食機能群に分類されるが, 2種類の摂食機能群に分類されるものもある。2種類の摂食機能群に分類されたタクサは, その生息密度を2等分した値を2種類の摂食機能群にそれぞれ割り当てた(Hawkins et al., 1982)。

2) データ解析

河畔タイプによる底生昆虫群集の特性の違いを検討するために、総生息密度、タクサ数、および各摂食機能群毎の生息密度に対して、季節(夏季、秋季)、河畔タイプ(森林区間、移行区間、草地区間)、および採取地点(12地点)の3つを要因とし、採取地点が季節および河畔タイプにネストした分散分析を行った。この分散分析によって、河畔タイプの影響が認められた場合には、Scheffeの方法による事後比較を行った。ただし、河畔タイプの影響と同時に、季節と河畔タイプとの交互作用による影響が認められた場合には、事後比較は6群間(2季節×3河畔タイプ)で、交互作用が認められなかった場合には季節をまとめた3河畔タイプ間で行った。

また、各採取地点のサンプルを、各タクサの生息密度を分類変数としたクラスター分析によりいくつかの群集タイプに分類し、これらの群集タイプと河畔タイプとの対応関係を検討した。この分析に際し、総生息密度に対して1%以下の生息密度しかもたないタクサは分析から除外し、残りのタクサ(25タクサ)の生息密度を分類変数として用いた。サンプル間の類似性を表す測度には平方ユーク

クリッド距離を、クラスターの結合方法としては Ward 法を用いた。さらに、前述の 25 タクサの生息密度を用いた判別分析により、各群集タイプを判別する判別関数を抽出し、これによって群集タイプを特徴づけた。

なお、以上の統計手法においては、データの正規性を仮定するために生息密度に対して対数変換を行った(Sokal & Rohlf, 1983)。

2 河畔植生と底生昆虫群集

1) 底生昆虫群集の河畔植生タイプ間における比較

底生昆虫の総生息密度に対する分散分析の結果、季節と河畔タイプの双方による影響が認められ(Table 2-1)、季節間では夏季より秋季で大きかった。一方、河畔タイプ間では、森林区間より移行区間および草地区間で大きかった(Fig.2-2)。

タクサ数には季節、河畔タイプ、およびこれら両要因による交互作用の影響が認められ、季節間では夏季より秋季で大きかった。また、河畔タイプ間では、夏季と秋季でその傾向は異なり、夏季では森林区間より移行および草地区間で大きかったのに対して、秋季では河畔タイプ間での違いは認められなかった(Fig.2-2)。

次に、各摂食機能群の総生息密度に対する分散分析を行った結果、破碎食者(shredder)の生息密度には、季節、河畔タイプの影響、およびこれら両要因による交互作用の影響が認められた(Table 2-1)。季節間では夏季より秋季で大きく、河畔タイプ間で比較すると、秋季では草地区間よりも森林および移行区間で大きかった。しかし、夏季では河畔タイプ間での差異はみられなかった(Fig. 2-2)。堆積物収集者(collector-gatherer)および濾過食者(collector-filterer)の生息密度には、季節と河畔タイプの双方による影響が認められた。どちらも夏季より秋季で大きく、森林区間よりも移行および草地区間で大きかった。はぎ採り者(scraper)の

生息密度には、季節と河畔タイプの双方による影響が認められた。季節間では夏季よりも秋季で大きく、河畔タイプ間で比較すると移行区間で他の 2 つの河畔タイプよりも大きくなる傾向が認められた。捕食者(predator)の生息密度には、季節と河畔タイプの双方による影響が認められ、夏季よりも秋季で大きく、森林区間よりも移行および草地区間で大きかった。また、破碎食者、堆積物収集者、はぎ採り者、および捕食者の生息密度には、採取地点による有意な影響が認められた(Table 2-1)。

河畔林の有無が底生昆虫群集に及ぼす影響を検討したこれまでの報告では、総生息密度(または総現存量)、はぎ採り者の生息密度(または現存量)が河畔林の存在しない河川で高く、破碎食者の生息密度(または現存量)は河畔林の存在しない河川で低くなる傾向が概して認められている(Newbold et al., 1980; Hawkins et al., 1982; Dudgeon, 1989; Ormerod et al. 1993; Reed et al., 1994)。今回の結果は、これら既存の報告とほぼ一致する。

2) 河畔植生タイプと底生昆虫群集タイプの対応

クラスター分析の結果、各サンプルは夏季のみに出現した S1 および S2、秋季のみに出現した F1、F2、および F3 の 5 つのタイプにグループ化された(Fig. 2-3)。これら 5 タイプを判別する判別分析で抽出された第 1 および第 2 判別軸によって、全体のばらつきの 78.0 %が説明された(Table 2-2)。第 1 判別関数は、主にトウヨウマダラカゲロウ属 *Cincticostella* の生息密度と正の相関およびトゲマダラカゲロウ属 *Drunella* の生息密度との負の相関によって特徴付けられ(Table 2-2)、夏季に出現した群集タイプ(S1, S2)と秋季に出現した群集タイプ(F1, F2, F3)を分離する軸であった(Fig. 2-3)。第 2 判別関数は、主にニンギョウトビケラ属 *Goera* およびトビイロカゲロウ属 *Paraleptophlebia* の生息密度との正の相関とミドリカワゲラ科 Chloroperlidae およびオナシカワゲラ属 *Nemoura* の生息密度との負の相

関とによって特徴付けられ(Table 2-2)、夏秋それぞれの季節内で各群集タイプを分離する軸であった。

これらによって特徴づけられた各群集タイプは、河畔タイプに対応した出現パターンを示した(Fig. 2-3)。すなわち、夏季では、森林区間でタイプ S1 のみが出現し、移行および草地区間では S2 が加わり、かつ優占した。秋季では、森林区間において群集タイプ F1 のみが出現した。移行区間ではタイプ F1 にタイプ F2 が加わった。さらに、草地区間においてタイプ F3 が加わり、F2 および F3 が優占した。

3 農地化による河畔植生の消失と底生昆虫群集の諸特性変化

以上のように、総生息密度、タクサ数、各摂食機能群の生息密度、および群集タイプといった底生昆虫群集の諸特性には森林、移行、および草地区間の 3 河畔タイプに対応した変化が認められた(Figs. 2-2, 2-3)。ただし、本調査地設定においては、河畔タイプは上流から森林、移行、草地区間の順に配置されており、河畔タイプと底生昆虫群集との対応には河川縦断方向に沿った河川環境の変化が関連している可能性もある。しかしながら、3 つの河畔タイプは 3 km の間で隣接しており、河川縦断方向に沿った河川物理環境の変化もさほど大きくなかったことから(Table 2-1)、河畔タイプと底生昆虫群集との対応には河畔植生の違いに関連した要因が強く関与していると考えられる。

既存の研究では、河畔林の消失による底生昆虫の総生息密度(または現存量)の増加や摂食機能群構成の変化は、樹冠疎開による一次生産量の増加や粗粒状有機物量の減少といったエサの量や質との関連で説明されている(Newbold et al., 1980; Hawkins et al., 1982; Dudgeon, 1989; Ormerod et al., 1993; Reed et al., 1994)。本河川において認められた河畔タイプと底生昆虫群集の対応も、このようなエサ

の質や量を介した河畔林樹冠の影響によるものかもしれない。しかし、本調査河川の移行区間から草地区間にかけては、牧草地として利用されており、河畔林の有無による影響のみならず、水質等を介した土地利用の影響も考えられる。例えば、移行および草地区間では森林区間に比べ栄養塩濃度が高かった可能性もある(Tuchman and King, 1993; Young et al., 1994)。

本章の限られたデータのみからは、河畔植生の違いがいかなるプロセスを経て底生昆虫群集の諸特性の変化を引き起こしたかは明らかにし得ないものの、本章で認められた河畔タイプと底生昆虫群集との対応は、河畔林の消失または農地化が水生生物の生息環境に影響を及ぼしていることを示唆するものである。さらに、底生昆虫の生息場所特性の把握には、河床底質環境特性と底生昆虫群集との対応関係の解明が課題でありそれについては次章で検討する。

表 2-1 階層的二元配置分散分析の結果

Table 2-1 Results of nested ANOVA. Summary of nested ANOVA. Testing for the effects of season, riparian type, and sampling station nesting into season and riparian type on benthic insect assemblages (total density, number of taxa and each functional feeding group density). SH = shredders; CG = collector-gatherers; CF = collector-filterers; SC = scrapers; PR = predators. n.s. = not significant at $p = 0.05$.

	Season		Riparian type		Season × riparian type		Site (season × riparian type)	
	F	p	F	p	F	p	F	p
	(df=1, 18)		(df=2, 18)		(df=2, 18)		(df=18, 48)	
Total density	46.70	<0.01	5.18	<0.01	1.36	n.s.	1.80	n.s.
Number of taxa	83.36	<0.01	10.11	<0.01	4.13	<0.05	1.57	n.s.
SH density	53.39	<0.01	4.37	<0.05	3.70	<0.05	3.35	<0.01
CG density	91.76	<0.01	30.12	<0.01	2.75	n.s.	2.22	<0.05
CF density	11.74	<0.01	9.49	<0.01	0.88	n.s.	0.92	n.s.
SC density	11.79	<0.01	3.98	<0.05	0.61	n.s.	1.89	<0.05
PR density	33.05	<0.01	6.07	<0.01	0.98	n.s.	1.83	<0.05

表 2-2 各タクサの生息密度と判別関数との相関係数

Table2-2 Standardized canonical discriminant function coefficients of each taxon.

Taxon	Discriminant function	
	I	II
<i>Cincticostella</i>	0.70	-0.08
<i>Stavsolus</i>	0.46	0.37
<i>Pseudocloeon</i>	0.44	0.29
Orthoclaadiinae	0.38	-0.05
<i>Kamimuria</i>	0.34	0.15
<i>Paraleptophlebia</i>	0.33	0.50
<i>Ephemera</i>	0.31	0.23
<i>Hydropsyche</i>	0.30	0.49
<i>Antocha</i>	0.10	0.40
<i>Serratella</i>	0.09	0.35
<i>Rhyacophyla</i>	0.08	-0.17
<i>Brachycentrus</i>	0.07	0.00
Chloroperlidae	0.05	-0.58
Elminae	-0.02	-0.19
<i>Epeorus</i>	-0.04	-0.15
<i>Goera</i>	-0.06	0.52
<i>Stenopsyche</i>	-0.06	-0.14
<i>Cinygmula</i>	-0.11	-0.12
<i>Goerodes</i>	-0.12	-0.20
<i>Amphinemura</i>	-0.22	0.06
<i>Isoperla</i>	-0.25	-0.24
<i>Baetis</i>	-0.30	-0.28
<i>Nemoura</i>	-0.39	-0.51
<i>Neophylax</i>	-0.39	0.15
<i>Drunella</i>	-0.51	0.36
Variance explained (%)	47.0	31.0

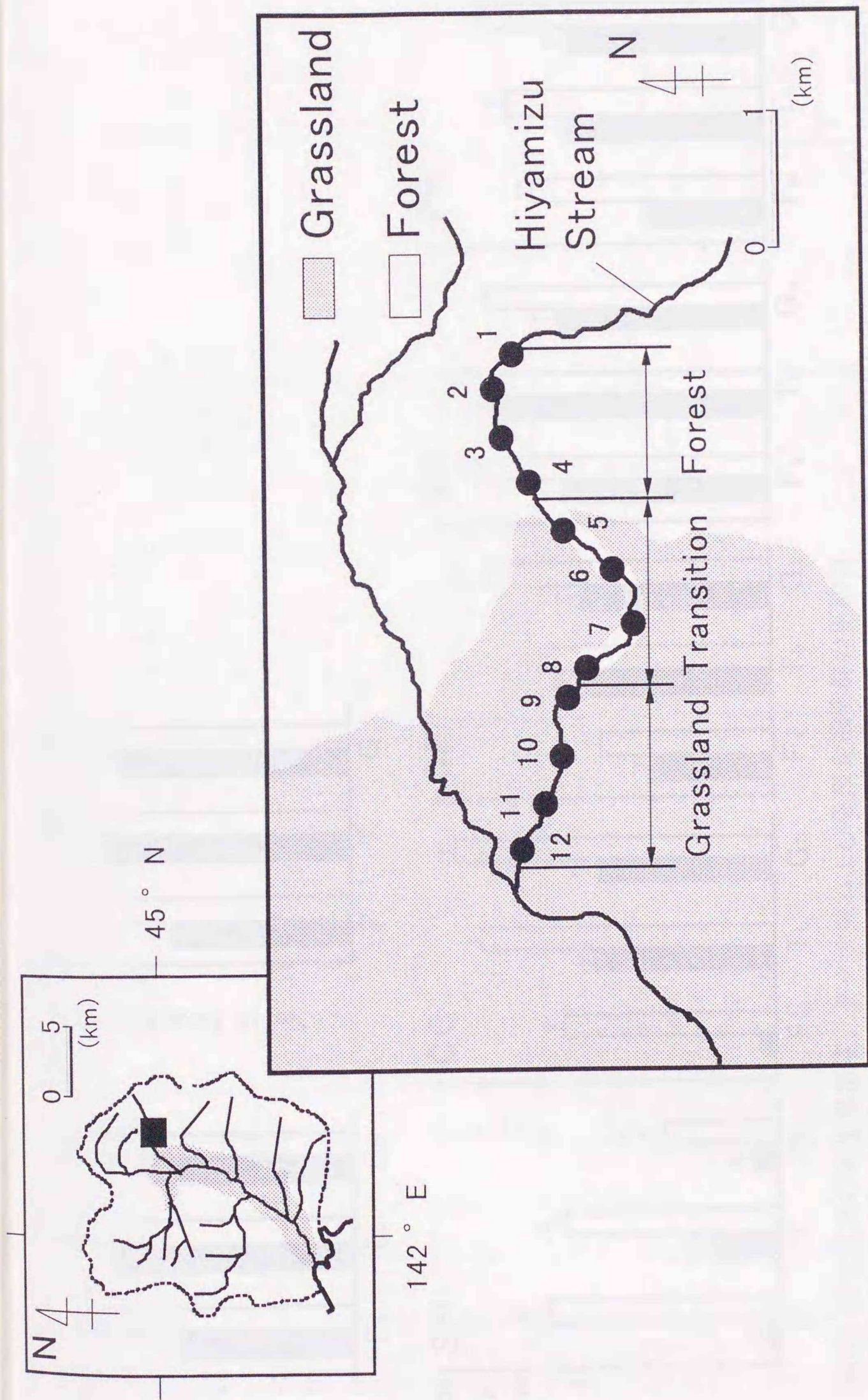


図 2-1 調査地概要

Fig. 2-1 Map of the Toikanbetsu River watershed and Hiyamizu Stream. Solid circles indicate sampling stations in each riparian type: forest, transitional, and grassland.

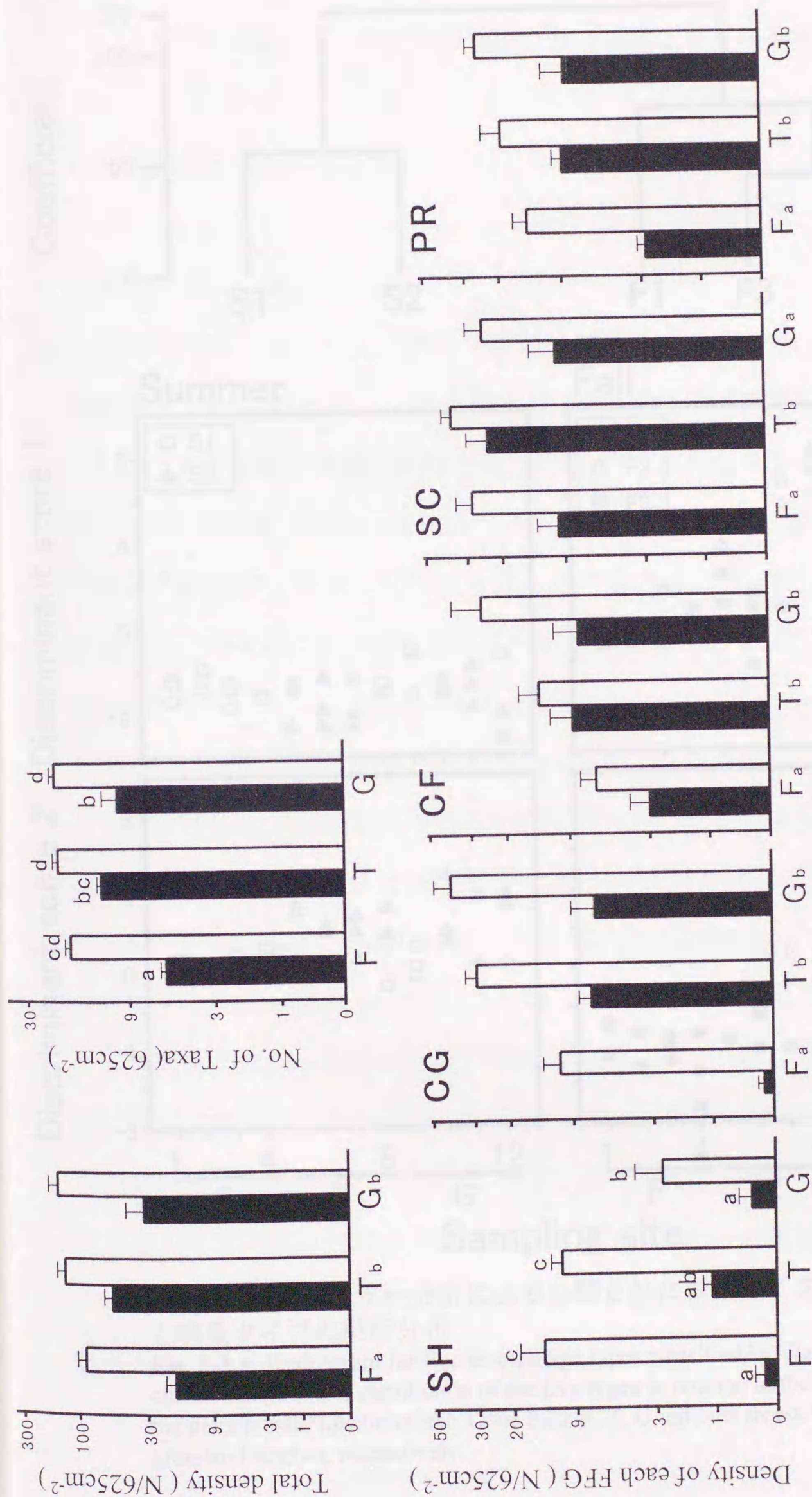


図2-2 底生昆虫の総生息密度、タクサ数および各摂食機能群の平均値

Fig. 2-2 Means and standard errors of total density, number of taxa and each functional feeding group (FFG) density in forest (F), transitional (T) and grassland (G) reaches ($n = 12$ for each reach) in summer (solid bars) and fall (open bars). SH = shredders; CG = collector-filterers; CF = collector-gatherers; PR = predators. Letters accompanying columns or the abbreviations for riparian types (F, T, and G) indicate results of Scheffe's test for the effect of riparian types. For the variables on which the season $\times$ riparian-type interaction effect was significant (number of taxa and SH density; see Table 2), Scheffe's test was used to examine all the combinations of 6 groups (2 seasons $\times$ 3 riparian types), and the statistical significance was denoted by the letters with columns. For the variables on which the interaction effect was insignificant, Scheffe's test examined all the combinations of the three riparian types regardless of seasons, and the statistical significance was denoted by the letters with the abbreviations. Columns or abbreviations with the same letter are not significantly different ($p > 0.05$).

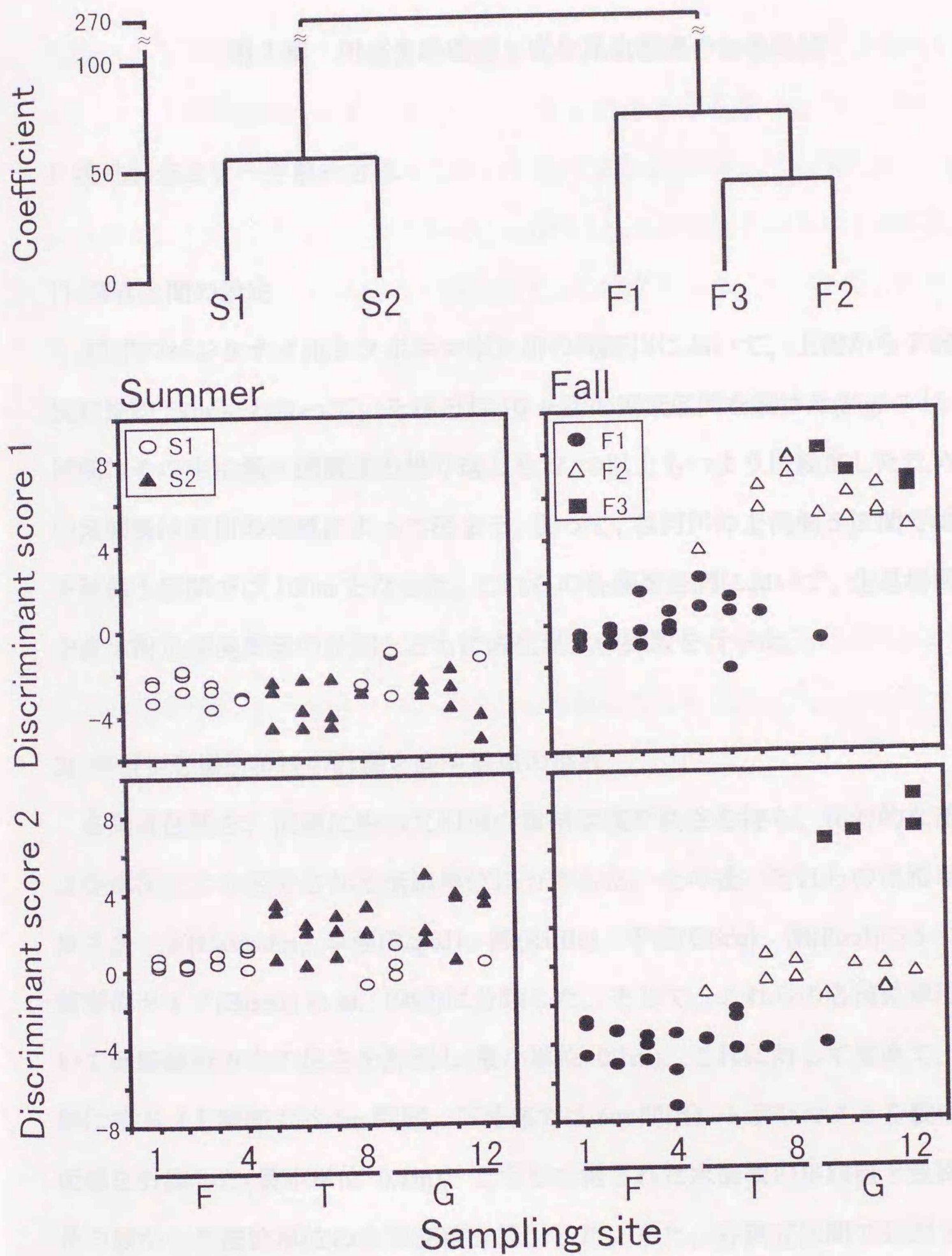


図2-3 階層クラスター分析により分類された群集タイプのデンドログラムと群集タイプの縦断分布

Fig. 2-3 A dendrogram for five assemblage types classified by Ward's hierarchical cluster analysis, and distribution of the five types in relation to the sampling stations and the discriminant functions (see Table 2-2). F, T, G indicate forest, transitional, and grassland reaches, respectively.

第3章 河道生息環境と底生昆虫群集の分布特性

1 現地調査とデータ解析方法

1) 調査区間の設定

前述のパンケナイ川とヌポロマポロ川の両河川において、上流から下流部の流路長約 5km にわたって、それぞれ 10 ヶ所の調査区間を設けた(Fig. 3-1)。調査区間はその中に瀬・淵構造の繰り返しを 2 つ以上もつように設定したため、その区間長は河川の規模によって決まる。よって、各河川の上流側 5 区間では 60m、下流側 5 区間では 100m となった。これらの各調査区間において、生息場所特性を表す河道環境要素の計測とともに底生昆虫の採取を行った。

2) 河道生息場所特性の計測と底生昆虫の採取

各調査区間を、流路に沿って川幅の数倍規模の長さを持ち、相対的な流速および水深により区分される流路単位に分割した。その後、それらの流路単位をカスケード(Cascade)、早瀬(Rapid)、瀬(Riffle)、平瀬(Glide)、淵(Pool)の 5 つの流路単位タイプ(Bisson et al., 1982)に分類した。そして、これらの各流路単位について流路縦断方向の長さを計測し(最小単位 0.1m)、これに対して垂直で、等間隔に並ぶ(上流部では 4m 間隔、下流部では 6m 間隔)トランセクトを設けて水面幅を計測した(最小単位 0.1m)。こうして得られた水面幅の平均値と流路単位長の積から各流路単位の水表面積を算出した。また、各調査区間で計測されたすべての水面幅の平均値を調査区間の平均水面幅とし、この区間平均水面幅と区間長から各調査区間の水表面積を算出した。

さらに、各トランセクト上に等間隔に並ぶ 5 点を取り、各点が中心になるように 50cm×50cm の方形枠を設定し、その中で水深、流速、底質を計測した。

水深は各方形枠の頂点と中心点の5点において計測した（最小単位1cm）。流速はプロペラ式流速計(Tanida et al. 1985)を用い、方形枠の各頂点と中心点の5点において、それぞれ河床付近、水表面から河床方向にむかって5割の深さに当たる点および水表面付近の3点において計測した。各方形枠をさらに10cm間隔で区切ることで、10cm×10cmの小方形枠を25個設定した。その小方形枠内の底質構造をBain et al. (1985)を参考に岩盤(Bedrock)、砂(Sand: <2mm)、小礫(Gravel: 2-16mm)、中礫(Pebble: 17-64mm)、大礫(Cobble: 65-200mm)、巨礫(Boulder: >200mm)の6タイプに分類して評価した。なお、パンケナイ川の水深および流速の計測と底質構造の評価は1995年9月に、ヌポロマポロ川のこれらの計測と評価は1996年6月の平水時にそれぞれ行った。

さらに、1996年6月、1995年10月の調査期間中に、各調査区間内に最高最低水温計を設置し、10日から2週間ごとに最高水温を記録した。1996年6月の水温を春季水温、1995年10月の水温を秋季水温とした。

堆積有機物の採取は、各調査区間において、調査区間内に出現する全ての流路単位タイプを含むような10ヶ所から0.3mmメッシュのサーバーネット(25cm×25cm方形枠) (Merritt et al., 1996を参照)を用いて行った。採取した有機物を10%ホルマリンで固定して研究室に持ち帰り、粒径1mm以下の細粒有機物(FPOM: Fine Particulate Organic Matter; Allan, 1995b)と粒径が1mmより大きな粗粒有機物に(CPOM: Coarse Particulate Organic Matter; Allan, 1995b)分類した。分類した有機物それぞれを55°Cで24時間乾燥して重量を秤量し、さらに電子炉で550°C、3時間加熱した後秤量した。両者の重量の差である強熱損量(AFDM: Ash-free Dry Mass; Steinman & Lamberti, 1996)を有機物量とした。なお、堆積有機物の採取は、春季(1996年6月)と秋季(1995年10月)の平水時におこなった。

流下粒状有機物の採取には、20×20cmの方形枠に0.3mmメッシュの捕虫網を

取り付けたドリフトネット(Merritt et al., 1996)を用いた。このドリフトネットを各調査区間の瀬に3基ずつ10-20分間設置し、ネットに捕捉された有機物を回収した。回収した粒状有機物を5%ホルマリンで固定したのちに研究室に持ち帰り、堆積有機物と同様に細粒有機物、粗粒有機物に分類し、強熱損量を求めた。また、ドリフトネットを通過した濾水量を算出するために、ドリフトネットの設置時に設置時間、流速、水面からドリフトネットの下辺までの深さを計測した。付着藻類と流下粒状有機物の採取は、春季の平水時に2回(1996年6月)、秋季の平水時に2回(1995年10月)合計4回行った。

付着藻類は、各調査区間の瀬から径10-20cm石を9個拾い上げ、5×5cmの方形枠内を金ブラシでこすって採取した。採取した付着藻類は5%ホルマリンで固定し、研究室に持ち帰った。持ち帰った付着藻類はガラスフィルター(GF/C、Whatman社製)に吸引濾過した後、堆積有機物と同様に強熱損量を計測し、付着藻類量とした。

底生昆虫の採取は、堆積有機物の採取と同時に各調査区間の10ヶ所においてサーバーネットを用いて行った。採取した底生昆虫は前章と同様に1mm以上のものについて、できるかぎり属まで同定し、同定したタクサごとに個体数を数えた。

3) データ解析

各調査区間において、平均水深、平均流速、各底質タイプ構成、春季および秋季最高水温、おもみ付けされた堆積細粒有機物量、おもみ付けされた堆積粗粒有機物量、流下細粒有機物量(以下流下FPOM量とよぶ)、流下粗粒有機物量(流下CPOM量とよぶ)および付着藻類量を、生息場所特性を表す環境変量として算出した。

平均水深および平均流速は、各調査区間のすべての計測点で計測された値の

平均値を用いた。各底質タイプ構成は、各調査区間内のすべての方径枠で得られた底質データにおける、巨礫、大礫、中礫、小礫、砂および岩盤の割合 (%) として表した(Percent boulder, Percent cobble, Percent pebble, Percent gravel, Percent sand, Percent bedrock)。春季および秋季最高水温は、春季および秋季のそれぞれの調査期間に計測された2つのデータの平均値を用いた。

各調査区間において各流路単位のしめる割合 (%) を、区間水表面積に対する各流路単位の水表面積から算出した。各調査区間において様々な流路単位タイプから採取した堆積 FPOM および CPOM を、この流路単位割合によりおもみ付けすることで、各調査区間毎のおもみ付けした堆積 FPOM 量およびおもみ付けした堆積 CPOM 量を算出した。たとえば、区間水表面積に対する淵、平瀬、瀬、早瀬およびカスケードの面積割合がそれぞれ 15%、20%、25%、20% および 20% だとすると、おもみ付けした堆積 FPOM 量 ($FBOM_{biomass}$) は次式で表される (Huryn & Wallace, 1987, Whohl et al., 1995, Grubaugh et al., 1996)。

$$FBOM_{biomass} = (0.15 \times P_{biomass}) + (0.20 \times G_{biomass}) + (0.25 \times Ri_{biomass}) + (0.20 \times Ra_{biomass}) + (0.20 \times C_{biomass})$$

ここで、 $P_{biomass}$ 、 $G_{biomass}$ 、 $Ri_{biomass}$ 、 $Ra_{biomass}$ および $C_{biomass}$ はそれぞれ、淵、平瀬、瀬、早瀬およびカスケードにおけるサンプルの平均値である。以下、このようにおもみ付けした堆積 FPOM 量およびおもみ付けした堆積 CPOM 量をそれぞれ堆積 FPOM 量、堆積 CPOM 量と呼ぶ。

流下 FPOM 量、CPOM 量および付着藻類量は、春季および秋季のそれぞれの調査期間でえられた2回のデータを、それぞれ季節毎に平均することにより、春季および秋季の平均値を用いた。これらのうち、流下 FPOM 量および CPOM 量は、濾水量 1ℓあたりの値に換算した。

各調査区間において採取した底生昆虫の個体数から、サンプル毎の生息密度（個体数/625cm²）およびタクサ数（タクサ数/625cm²）を算出した。さらに、これらの算出された変量それぞれについて、おもみ付けした堆積有機物量の算出と同様に、区間水表面積に対する各流路単位タイプの面積割合を用いて、おもみ付け総生息密度およびおもみ付けタクサ数を算出した（以下、総生息密度およびタクサ数と呼ぶ）。

河川と季節による生息場所特性の違いを明らかにするために、t検定と二元配置分散分析を用いて検討した。平均水深、平均流速、各底質タイプ構成割合、春季最高水温および秋季最高水温といった生息場所の物理環境を表す物理環境変量に対しては、t検定を用いて河川間（パンケナイ川、ヌポロマポロ川）の比較を行った(Norusis, 1993)。また、堆積 FPOM 量、堆積 CPOM 量、流下 FPOM 量、流下 CPOM 量および付着藻類量といった底生昆虫の餌環境を表す餌環境変量に関しては、河川（パンケナイ川、ヌポロマポロ川）と季節（春季、秋季）を要因とする二元配置分散分析をおこなうとともに、河川と季節との交互作用が認められた場合は Tukey の有意差法による事後比較をおこなった (Norusis, 1993)。

河川と季節による底生昆虫群集の特性の違いを二元配置分散分析と事後比較を用いて検討した。総生息密度およびタクサ数を変量とし、河川と季節を要因とする二元配置分散分析を行った。また、河川と季節との交互作用が認められた場合は Tukey の有意差法による事後比較を行った (Norusis, 1993)。

餌環境変量（堆積 FPOM 量、堆積 CPOM 量、流下 FPOM 量、CPOM 量および付着藻類量）および底生昆虫群集に関する変量（総生息密度およびタクサ数）に関して、河川の流程に沿った縦断方向での変化を検討するために、各変量と各河川が本流と合流する地点からの距離との間で Spearman の順位相関分析 (Barnard et al., 1995) を行った。

また、堆積有機物量（堆積 FPOM 量、堆積 CPOM 量）と物理変量（平均水深、平均流速、および各底質タイプ割合 (Percent boulder, Percent cobble, Percent pebble, Percent gravel, Percent sand, Percent bedrock)）との関係を検討するために、堆積粒状有機物量に関する変量と物理変量との間で、単相関分析を行った。

底生昆虫の群集組成を調べるために、各季節ごとの全 20 調査区間を対象にし、調査区間毎に出現した各タクサの生息密度を変数として主成分分析を行い、底生昆虫の群集組成を表す主成分を抽出した。ただし、総生息密度からみて非常に少ない生息密度 ($\leq 1\%$) をもつタクサはこの分析から除外して、残りのタクサの生息密度を用いて分析を行った。

また、底生昆虫群集に影響を及ぼす生息場所特性を調べるため、各季節ごとの全 20 調査区間を対象に、底生昆虫の総生息密度およびタクサ数と各環境変量（平均水深、平均流速、各底質タイプ構成、最高水温、堆積有機物量、流下有機物量、および付着藻類量）とのそれぞれの間で単相関分析を行った。さらに、底生昆虫群集にもっとも影響を及ぼす環境変量の組み合わせを抽出するために、各季節および各河川毎に底生昆虫の総生息密度およびタクサ数を目的変量、環境変量を説明変量とした変数選択法（ステップワイズ法）による重回帰分析を行った (Norusis, 1993)。ただし、この重回帰分析においては、多重共線性を避けるためお互いに強い相関関係 ($r > 0.80$) が認められた説明変数は、そのうち一方（目的変量と相関係数が小さい方）を分析から除外した。

t 検定、分散分析、主成分分析および重回帰分析において、変数の正規性と等分散性を仮定するために、平均水深、平均流速、最高水温、堆積 CPOM 量、堆積 FPOM 量、流下 CPOM 量、流下 FPOM 量、付着藻類量、総生息密度、タクサ数および各タクサの生息密度には対数変換を、各底質タイプ構成には逆正弦変換を行った (Sokal & Rohlf, 1983)

2 河道生息場所特性と底生昆虫分布の結果

1) 河川間および河川縦断方向における河道環境変量の違い

平均水深を河川間で比較すると、両河川の間で違いは認められなかった(t検定, $t_{18}=1.826, p>0.05$)。一方、各河川における平均水深の縦断変化をみると、ヌポロマポロ川においては上流から下流にかけて水深に変化は認められなかったのに対し、パンケナイ川では下流へいくにつれ深くなる傾向が認められた(Spearman 相関分析, $r_s=-0.73, p<0.05$; Fig. 3-2)。平均流速については、両河川ともに上流から下流の縦断方向に対する変化は認められないが(Fig. 3-2)、パンケナイ川ではヌポロマポロ川よりも流速は大きかった(t検定, $t_{18}=7.52, p<0.01$)。

春季および秋季ともに最高水温は、ヌポロマポロ川で大きかった(t検定, 春季: $t_{18}=-2.648, p<0.05$; 秋季: $t_{18}=-4.228, p<0.01$)。両河川とも春季最高水温は、下流にいくにつれ増加傾向が認められた(Spearman 相関分析, パンケナイ川: $r_s=-0.99, p<0.01$, ヌポロマポロ川: $r_s=-0.81, p<0.01$, Fig. 3-2)。ヌポロマポロ川では上流の区間 1,2 において水温が低く、その他の区間では、ほぼ一定した(約 22°C)高い水温だった。秋季の最高水温はどちらの川も下流にいくにつれ増加傾向が認められたが(Spearman 相関分析, パンケナイ川: $r_s=-0.97, p<0.01$, ヌポロマポロ川: $r_s=-0.67, p<0.05$, Fig. 3-2)、ヌポロマポロ川では春季にみられたような下流部における高い水温はみられなかった。

各底質タイプの割合を河川間で比べると、砂(sand)割合(t検定, $t_{18}=3.188, p<0.01$)や小礫(gravel)割合(t検定, $t_{18}=4.870, p<0.01$)がパンケナイ川で高く、その他の底質割合は河川間に違いは認められなかった。しかし、両河川での底質構成の縦断変化には大きな違いが認められた。パンケナイ川では下流になるにつれ、巨礫(boulder)割合が小さくなり、一方で、砂割合は大きくなる傾向が認められたものの、中礫(gravel)および大礫(pebble)割合は、どの調査区間においてもほ

とんどその値に違いがなく、それぞれほぼ 20-35%であった(Fig.3-3)。一方、ヌポロマポロ川では区間 1 から区間 5 までは巨礫割合が大きく、区間 6 より下流では中礫割合が大きくなる。大礫はどの区間においてもみられたが、岩盤、砂および小礫はほとんど認められなかった(Fig.3-3)。

二元配置分散分析の結果、堆積 FPOM 量および流下 CPOM 量は、季節の影響が認められ (Table3-1)、春季より秋季で多かった (Fig.3-4)。また、いずれの変量も秋季のパンケナイ川で特に有機物量が多かったことを反映して、季節と河川間の交互作用も認められた (Table3-1)。堆積 CPOM 量および流下 FPOM 量には、季節と河川の両方の影響が認められた (Table3-1)。堆積 CPOM 量は、春季よりも秋季で多かったのに対し、流下 FPOM 量は春季の方が多く (Fig.3-4)、また、どちらも、ヌポロマポロ川よりパンケナイ川で多かった (Fig.3-4)。付着藻類量には、季節の影響のみが認められ (Table3-1)、春季よりも秋季で多かった (Fig.3-4)。

これらの各変量について各河川の流程に沿った縦断変化をみると、春季のパンケナイ川では流下 FPOM 量および付着藻類量、ヌポロマポロ川では堆積 FPOM 量、秋季のパンケナイ川では堆積 CPOM 量および流下 FPOM 量が上流から下流になるにつれ増加していた (Fig.3-5, Table 3-2)。一方、秋季のヌポロマポロ川における堆積 CPOM 量および流下 CPOM 量は、下流になるにつれて減少していた (Fig.3-5, Table 3-2)。

堆積有機物量と物理変量との単相関分析の結果、春季では、ヌポロマポロ川において、堆積 FPOM 量と中礫割合との間に正の相関、巨礫割合との間に負の相関が認められ、堆積 CPOM 量と基岩割合との間に正の相関が認められた。秋季では、パンケナイ川において堆積 FPOM 量と平均水深および砂割合との間に正の相関が、小礫割合の間に負の相関が認められた (Table3-3)。

2) 底生昆虫の季節および河川間の比較と河川縦断変化

主成分分析の結果、季節毎に出現した底生昆虫の群集組成を表す主成分が抽出された。春季では第1主成分と第2主成分軸によって群集全体のばらつきのうち、57.0%が説明された。第1主成分軸は、主にフサオナシカワゲラ属 *Amphinemura*、ウスバヒメガガンボ属 *Antocha*、コカゲロウ属 *Baetis*、ヤマトアミカ属 *Agathon*、エリユスリカ亜科 *Orthoclaadiinae*、フタバコカゲロウ属 *Pseudocloeon* の生息密度と正の相関および、ヒメドロムシ亜科 *Elminae* の生息密度との負の相関によって特徴づけられ (Table 3-4)、パンケナイ川とヌポロマポロ川との群集を分離する軸であった (Fig.3-6)。第2主成分軸は、主にヒメヒラタカゲロウ属 *Rhithrogena*、ユスリカ亜科 *Chironominae*、シマトビケラ属 *Hydropsyche*、トゲマダラカゲロウ属 *Drunella*、ミヤマタニガワカゲロウ属 *Cinygmula*、の生息密度と正の相関および、コカゲロウ属の生息密度との負の相関によって特徴づけられ (Table 3-4)、河川縦断方向での群集変化を表す軸であった (Fig.3-6)。

秋季では、第1主成分と第2主成分軸によって群集全体のばらつきのうち、69.4%が説明された。第1主成分軸は、主にフサオナシカワゲラ属、エリユスリカ亜科 *Orthoclaadiinae*、クロカワゲラ科 *Capniidae*、ウスバヒメガガンボ属、ナガラレトビケラ属 *Rhyacophila*、ユビオナシカワゲラ属 *Protonemura*、アミメカワゲラモドキ属 *Stavsolus* の生息密度と正の相関および、チビマルハナノミ属 *Cyphon* の生息密度との負の相関によって特徴づけられ (Table 3-4)、パンケナイ川とヌポロマポロ川との群集を分離する軸であった (Fig.3-6)。第2主成分軸は、主にヒラタカゲロウ属 *Epeorus*、ヒメヒラタカゲロウ属、シマトビケラ属の生息密度と正の相関および、コカゲロウ属、フタバコカゲロウ属、シタカワゲラ科 *Taeniopterygidae* の生息密度との負の相関によって特徴づけられ (Table 3-4)、河川縦断方向での群集変化を表す軸であった (Fig.3-6)。

両季節、両河川ともに各調査区間の群集組成は、第 2 主成分軸に沿って変化していた。つまり、季節および河川に関わりなく、各調査区間の群集組成は河川縦断方向によって変化していると解釈できた。

二元配置分散分析の結果、総生息密度およびタクサ数には河川の影響が認められたものの、季節と河川の交互作用の影響も認められた (Table 3-1)。総生息密度に関して、それぞれの河川について季節間の違いをみると、パンケナイ川には違いが認められたものの、ヌポロマポロ川には認められなかった。パンケナイ川では春季より秋季で生息密度が多かった (Tukey の HSD 法, $p < 0.05$)。また、河川間の違いは、秋季にのみ認められ、春季には認められなかった。秋季にはヌポロマポロ川よりもパンケナイ川で総生息密度が大きかった (Tukey の HSD 法, $p < 0.05$)。タクサ数に関して、それぞれの河川について季節間の違いをみると、季節間の違いはどちらの河川にも認められなかった。また、河川間の違いは、総生息密度と同様に、秋季にのみ認められ、ヌポロマポロ川よりもパンケナイ川で大きかった (Tukey の HSD 法, $p < 0.05$)。

各河川における縦断分布は、総生息密度およびタクサ数ともに春季のヌポロマポロ川でのみ認められ、秋季には認められなかった。双方の変量ともに、上流から下流にいくにつれて増加する傾向が認められた (Table 3-2, Fig. 3-7)。

3) 底生昆虫と河道生息場所特性の関係

季節および河川毎に底生昆虫に関する変量と物理および餌環境変量との関係を相関分析と重回帰分析を用いて検討した (Tables 3-5, 3-6)。春季、秋季ともにヌポロマポロ川において、総生息密度およびタクサ数と環境変量との間に相関関係が比較的多く認められた。一方、パンケナイ川では、底生昆虫に関する変量と相関関係が認められた環境変量は少なかった (Table 3-5)。

春季パンケナイ川では、総生息密度と流下 CPOM 量、タクサ数と小礫割合と

の間にいずれも正の相関関係が認められた(Table 3-5)。さらに、総生息密度の各調査区間間での違いを、流下 CPOM 量および堆積 CPOM 量とを説明変数とする重回帰式により最もよく説明された (Table 3-6)。この式から、流下 CPOM が多い調査区間では底生昆虫の生息密度が高くなり、かつ堆積 CPOM が多い区間ほど低くなると解釈できた (Fig.3-8)。また、タクサ数の調査区間間の違いは、小礫割合を説明変数とする重回帰式により最もよく説明され、河床に小礫が多い場所ではタクサ数が多い傾向が認められた (Table 3-6, Fig.3-8)。

春季ヌポロマポロ川では、総生息密度と堆積 FPOM 量との間には正の相関関係が、流下 CPOM 量との間には負の相関関係が認められた。また、タクサ数には、堆積 FPOM 量および中礫割合が正の相関関係を、流下 CPOM 量には負の相関関係が認められた (Table 3-5)。さらに、総生息密度およびタクサ数の調査区間の違いは、双方ともに、堆積 FPOM 量を説明変数とする重回帰式で最もよく説明され、堆積 FPOM の多い場所で生息密度やタクサ数の大きいことがわかった (Table 3-6, Fig.3-9)。

秋季のパンケナイ川においては、総生息密度およびタクサ数の双方ともに、いずれの環境変数とも有意な相関関係をもたず (Table 3-5)、同じく重回帰分析でも有意な回帰式は得られなかった (Table 3-6)。

秋季のヌポロマポロ川では、総生息密度と平均流速との間と、タクサ数と付着藻類量および平均流速との間に、正の相関関係が認められた (Table 3-5)。さらに、総生息密度の調査区間間の違いは、平均流速を説明変数とする重回帰式により最もよく説明され、流速が速い場所では底生昆虫が多くなることがわかった (Table 3-6)。一方、タクサ数の区間間の違いを最もよく説明する環境変量の組み合わせはとして、付着藻類量、平均流速および大礫割合が選択されたものの、大礫割合の重回帰式に対する寄与率は、他の 2 変量に比べ低かった (Table 3-6)。また、タクサ数と大礫との単相関係数は非常に小さかった (Table 3-5)。

よって、これらのことから、付着藻類量と流速がタクサ数に最も強く関係し、付着藻類が多くかつ流速が速い場所でタクサ数が多く、かつそのような場所では、河床に大礫が少ない調査区間ほど多かったと解釈される。

3 河道生息環境と底生昆虫群集の関係

1) 河道物理環境の河川特性

前述したように、本調査河川間で樹冠密度に大きな違いがみられたものの、河川規模および河床勾配（第1章; Table1-2）に違いはなかった。しかしながら、底質構成にあつては、流程に沿った縦断変化が大きく異なっていた（Fig.3-2）。ヌポロマポロ川では上流部に径の大きな礫が、下流部に小さな礫が優占していた。一方、底質構成の流程に沿った縦断変化はパンケナイ川においては認められなかった。河川間においてそれぞれ河川規模や河床勾配に大きな違いはみられなかったものの、下流側（区間5より下流）において、河川形状に河川間での違いをみることができる（布川未発表）。ヌポロマポロ川は、下流側に氾濫原が広がり、その中を河川が蛇行を繰り返しながら流下している。すなわち、下流側に潜在的な土砂堆積場所が多く存在しているといえるだろう。一方、パンケナイ川では、下流側においても大きな氾濫原は存在していない。また、両河川ともに水面幅はさほど違いはないものの（第1章; Table1-2）、平均的な谷幅でみるとパンケナイ川はヌポロマポロ川に比べ狭く（布川、未発表）、パンケナイ川はヌポロマポロ川に比べ、大量の土砂が堆積できる場所が潜在的に少ないといえる。このことから、パンケナイ川では、下流部に、局所的に土砂が堆積することなく、河道内に分散して堆積していることが予想される。これに対し、ヌポロマポロ川においては、下流側の氾濫原の河床勾配は上流側に比べ小さく（第1章; Table1-2）、径の小さな礫が堆積しやすいのではないかと予想され、実

際に礫径の小さな土砂の割合が多かった (Fig.3-3)。このような河川形状の違いから、底質構成の縦断変化がパンケナイ川とヌポロマポロ川とで異なっていたものと思われた。

春季および秋季最高水温は、河川間で顕著な差が認められ、どちらの変量もヌポロマポロ川で高かった。河川水温は、河畔植生による影響だけではなく、その測定地点における標高や河川サイズも影響する。本調査区間における標高や平均水面幅には、それぞれの河川で流程に沿った縦断変化が認められたものの、河川間においては、水温の違いに影響するほど大きな差はなかったと思われる。よって、河川間でみられた最高水温の差は河畔植生の違い (Brown & Krygier, 1970; Barton & Talor, 1985; 中村・百海, 1989; Sugimoto et al., 1997) によるものだと考えられた。

2) 餌環境の河川特性

堆積粒状有機物量や流下粒状有機物量に河川の影響が認められ、多くの変量で、ササ地を流れるヌポロマポロ川よりも森林を流れるパンケナイ川でのAFDM量が多かった (Fig.3-4)。さらに、春季よりも秋季でいくつかの粒状有機物量が多かった。これらのことから、パンケナイ川とヌポロマポロ川との間にみられた粒状有機物量の違いは、河畔植生の違いに起因していると考えられた。河畔林が河川内の粒状有機物量に対し影響を及ぼすことはよく知られている。河川水表面を被覆するような河畔林樹冠は、落葉落枝の河川への供給源となっているため、森林を流れる河川では、伐採地や草地あるいは農地を流れる河川よりも河床に堆積する粒状有機物量が多くなるといわれている (Campbell et al., 1992; Sweeney, 1993)。

流程に沿った縦断方向における有機物量の変化は、いくつかの変量で認められた (Table 3-2, Fig.3-5)。堆積FPOM量は、春季のヌポロマポロ川でのみ流程に

沿った縦断変化が認められ、上流から下流になるにつれ、増加していた。また、ヌポロマポロ川の底質は下流になるほど礫径が小さくなり、河床面に対する中礫(Pebble)の占める割合が高くなっていた (Fig.3-3)。さらに、中礫割合と堆積 FPOM 量との関係は、高い正の相関関係が得られている (Table3-3)。ヌポロマポロ川下流部における底質状態は、中礫割合が多だけでなく、砂割合が非常に低かった (Fig.3-3)。つまり、下流部の河床は、砂に埋没した中礫が優占しているのではなく、中礫が積み重なっている状態であったと考えられる。この中礫の堆積により多くの間隙空間が創出され、この間隙空間が FPOM の堆積場所となっていたのかもしれない。また、ヌポロマポロ川上流部における底質は巨礫が優占している状態であった (Fig.3-3) ことに加え、この巨礫の多くが互いに接して、河床に埋没しているいわゆる「はまり石」(可児, 1944) であった。このような場所は下流部で見られるような間隙空間が少なく、FPOM は堆積しにくい底質状態であると思われる。礫径が小さくなるにつれて、FPOM 量が多くなる例はこれまでも報告されている (Huryn & Wallace, 1987; Whohl et al., 1995)。一方、パンケナイ川においては、底質構成に大きな変化がみられなかったため、ヌポロマポロ川でみられたような中礫が優占する区間はみられなかった。この底質構成の変化が小さかったことから、パンケナイ川では、流程に沿った堆積 FPOM 量の変化が認められなかったのかもしれない。秋季ではヌポロマポロ川において、堆積 CPOM 量および流下 CPOM 量に縦断変化が認められ、流程に沿って減少していた (Fig.3-5)。ヌポロマポロ川においては特に上流部で堆積あるいは流下 CPOM が多かったために、このような縦断変化がみられたと解釈できる。ヌポロマポロ川のほとんどの河畔はササでおおわれているものの、上流部の一部には、単木的に樹木が生育しており、これらからの落葉が上流部での CPOM 量に寄与したと思われる。しかし、ヌポロマポロ川における河畔樹木はこのほかにはほとんど存在せず、これらの樹木による落葉量はわずかだと考え

られた。

本調査地の付着藻類量に河川間での違いは認められず、流程に沿った増加傾向がみられたのは春季でのパンケナイ川だけであった (Table 3-1, Figs. 3-4, 5)。一般に河畔林の樹冠は、水表面を被覆し、河川への直達日射を遮ることによって河床の付着藻類量を制限することが知られており (Vannote et al., 1980)、森林を流れる河川や区間の付着藻類量は、草地や伐採地の河川や区間よりも小さくなる (Lyford & Gregory, 1975; Behmer & Hawkins, 1986; Murphy et al., 1981; Hawkins et al., 1982; Feminella et al., 1989)。しかし、この樹冠による日射遮断効果は、河川規模が大きくなるにつれて、つまり、河道幅が大きくなるにつれて、弱くなることも知られている (Vannote et al., 1980)。パンケナイ川においても河道幅は下流に行くにつれ大きくなっており、春季に流程に沿った付着藻類量の増加が認められたのはこのためだと考えられる。さらに、春季において河川間での付着藻類量に差がなかったことにもこのパンケナイ川下流での増加が寄与していたと思われる。一方、秋季においては、河川間に違いがなく、両河川ともに縦断変化も認められなかった。秋季のサンプリング時期には樹冠にほとんど葉がなかったために、河畔林樹冠が藻類量を制限しなかったと考えられる。よって、河川間や縦断方向による違いがなかったのだと思われる。

以上のことから、本調査地における餌環境の特徴は以下の 2 点あげられる。河畔林の影響が、付着藻類量の制限要因としてよりも、秋季における落葉有機物の供給源として働いたこと、さらに、底質構成が、有機物量の少ない時期の FPOM 量分布に大きく関与していること、以上が本調査地の餌環境の特徴である。

3) 河道生息場所特性と底生昆虫群集

春季のパンケナイ川においては、総生息密度およびタクサ数ともに河川の流

程に沿った縦断変化は示さなかったものの (Fig.3-7)、総生息密度やタクサ数を目的変数とする重回帰式ではいくつかの有意な説明変量を取り込まれた。これらの重回帰式のうち、総生息密度と流下 CPOM 量および堆積 CPOM 量との間にそれぞれ正および負の回帰関係が認められた (Table 3-6, Fig 3-8)。

河畔林から供給される落葉落枝が河床に堆積した堆積 CPOM は、これを直接摂食できるだけでなく、FPOM を集積させることによって、多くの底生昆虫に餌を供給している (Short & Maslin, 1977; Richardson, 1991; Richardson & Neill, 1991)。さらには堆積 CPOM 上には多くの藻類が生息することから藻類食者の餌をも提供している (竹門, 1998)。また、堆積 CPOM は、落葉中で底生昆虫が強い流れから回避できたり、定着する空間を提供することにより、餌だけではなく生息場所としての機能ももつと思われる (Richardson, 1992)。しかし、このように堆積 CPOM が餌の供給や生息場所空間の創出により、底生昆虫に対して有利に働く一方で、底生昆虫に利用される以上に多くの堆積有機物量が河川内に存在する場合には、底生昆虫とそれらとの関係が不明瞭になることもある

(Angradi, 1996)。本論における、総生息密度と堆積 CPOM 量との関係 (Fig.3-9) は、この報告とよく似ている。春季におけるパンケナイ川での総生息密度と堆積 CPOM 量との関係は、堆積 CPOM 量が中程度で生息密度が最大になり、堆積 CPOM 量が多くなると減少する。総生息密度は、ある量 (200AFDMmg/sample 程度) までは、CPOM 量と線形増加傾向が認められるものの、それ以上になるとこの関係は不明瞭であった。このような、関係があったために総生息密度と堆積 CPOM 量とは負の回帰関係がみられたと思われる。

春季のヌポロマポロ川においてのみ、総生息密度およびタクサ数と合流点からの距離との間に負の相関関係が認められ、総生息密度およびタクサ数は、上流から下流に行くにつれて増加していた (Table 3-2, Fig 3-7)。重回帰分析の結果、総生息密度に最も関与していた生息場所変量は、堆積 FPOM 量であった。タク

サ数を目的変数とする重回帰式にも堆積 FPOM 量を取り込まれたが、単回帰分析では中礫割合とタクサ数の間にも有意な相関関係が認められた。さらに、堆積 FPOM 量と中礫割合との間には強い相関関係が認められていたことから (Table 3-3)、タクサ数に関する重回帰分析ではタクサ数と相関係数が大きい堆積 FPOM 量の方が優先的に説明変量として取り込まれたと解釈できる。よって、タクサ数には中礫割合も強く関与していると考えられた。

堆積 FPOM 量の多いところで底生昆虫群集の総生息密度は大きかった。この FPOM は底生昆虫の餌として重要なものの一つである (Wallace & Grubaugh, 1996)。特に、底生昆虫の中でも collector-gatherer (Merritt & Cummins, 1996b) と呼ばれる、堆積 FPOM を集めて摂食する分類群がこの堆積 FPOM を利用する。一般にカゲロウ類、トビケラ類、ガガンボ類及びユスリカ類といった多くの底生昆虫がこの collector-gatherer に分類されるが、本調査流域においても多くの底生昆虫がこの collector-gatherer に分類されている。

一方、堆積 FPOM 量と中礫割合が多いところで、タクサ数が多かった。一般にタクサ数は礫径が大きく不均一な底質の場所で多くなることが知られている (Ward, 1975; Allan, 1995c)。この中礫が多い場所は、前述したように中礫が砂で埋塞している底質ではないことから、微生物場所環境が不均一な状態にあったものとみられる。

総生息密度およびタクサ数の上流から下流に沿った変化パターンと比較して、主成分軸で示される群集組成の流程上の変化パターンはそれらと少し異なっていた。総生息密度およびタクサ数は春季のササ地河川においてのみ縦断変化をみせたのに対し、群集組成はすべての季節および河川において縦断的に変化していた (Fig. 3-6)。生息環境の変化に伴って、群集を構成するタクサが他のタクサに置き換わったとしても、置き換わったタクサの個体数やタクサ数が変化しなければ、総生息密度やタクサ数の変化は起こらないと考えられる。しかし、タ

クサとそれぞれの個体数で決定される群集組成は、これを構成するタクサが他のタクサに置き換わった場合にも変化するため、総生息密度やタクサ数が変化しないような環境変化にも敏感に反応と考えられる。よって、群集組成の変化には、総生息密度やタクサ数では反応できない環境要因や機構が関与している可能性が示唆される。

底生昆虫群集に河畔林が影響を及ぼす研究は、伐採あるいは農地化に伴って生じる河畔林消失が底生昆虫へおよぼす影響を検討する形で行われている (Newbold, et al., 1980; Hawkins et al., 1982; Tait et al., 1994)。これらの報告によると、河畔林の消滅による日射量増加や農地化による栄養塩類の増加は、藻類等の一次生産量を増加させ、さらにこれに伴って、底生昆虫の餌となる有機物量も多くなり、結果として底生昆虫の生息密度または現存量が増加する。

以上のような研究は、河畔林が十分に日光を遮断することができるような条件や、河畔林の消失した河川で栄養塩類量が多いような条件下で行われている可能性が高い。つまり、河畔林の樹冠密度が高い場合や (Newbold, et al., 1980: 樹冠密度: ほぼ 80%, Hawkins et al., 1982: 樹冠密度: 75-85%)、河畔域が農地として利用されている場合 (Tait et al., 1994) などである。このような場合には、森林の河川よりも河畔林の消失した河川では、日射量が相対的に多くなることに加え、窒素やリン等の栄養塩も多いことが考えられる。しかしながら、本調査河川の河道幅は樹冠幅に対して大きいためか、森林河川のパンケナイ川において日射遮断効果が少なかったこと (樹冠密度: 5-60%)、これに加え、ササ地河川のヌポロマポロ川における河畔域の農地利用はわずかであり、栄養塩類の河川への流入はほとんどなかったと思われる。これらのことから、河川間での一次生産量の違いがみられず、故に付着藻類が底生昆虫の餌として大きく関与しなかったのであろう。

底生昆虫の縦断変化については、河川次数 (Strahler, 1964) でいうと 1 次から

7次河川までの河川において、総現存量の流程に沿った縦断変化を調べた例がある (Grubaugh et al., 1996)。この報告によると、総現存量の縦断変化は、サイズの大きな高次河川（この報告では6次以上）において顕著に認められ、5次以下の低次の河川においては、大きな変化は起っていない。これは、低次の河川では、餌・物理環境といった生息場所環境の縦断変化が、総現存量の変化が起きるほど大きくはないためと考えられている。

しかしヌポロマポロ川の全調査区間長は約5 kmであり、上記の報告の調査河川に比べ非常に短いものの、総生息密度に流程に沿った縦断変化が認められた。ヌポロマポロ川では、底質構成が縦断方向において大きく変化し、それとともに底生昆虫の餌量が増加していた。このように、底質構成の変化に伴って餌量が増加したことが生息密度の変化の要因だと考えられた。

先に述べたように、餌環境には河畔植生存在と底質構成の違いが大きく関与していたことが明らかになったが、さらに底生昆虫の生息場所環境としても、河川内の餌量と底質構成の変化が極めて重要であることが示唆された。

表 3-1 二元配置分散分析の結果.

Table 3-1 Results of two way ANOVA. Testing for the effects of season and stream on benthic and drifting particulate organic matter biomass (AFDM), periphyton biomass (AFDM), total density and number of taxa. N.S.= not significant at $p > 0.05$.

Variable	Season		Stream		Season × Stream	
	$df=1, 36$		$df=1, 36$		$df=1, 36$	
	F	p	F	p	F	p
Benthic FPOM	33.6	<0.01	6.1	<0.05	5.0	<0.05
Benthic CPOM	18.2	<0.01	5.1	<0.05	2.4	N.S.
Drift FPOM	5.6	<0.05	33.1	<0.01	1.9	N.S.
Drift CPOM	17.3	<0.01	27.8	<0.01	5.9	<0.05
Periphyton	23.1	<0.01	2.2	N.S.	0.1	N.S.
Total density	0.2	N.S.	49.6	<0.01	12.8	<0.01
Number of taxa	0.9	N.S.	12.7	<0.01	5.5	<0.05

表 3-2 合流点からの距離と生息環境変量および底生昆虫群集に関する変量との関係

Table 3-2 Results of a Spearman's rank correlation analysis that correlated the habitat variables and the variables related to the community of macro-invertebrates with the distance from the mouth of the stream. The numbers in the columns are the correlation coefficients (r) and probabilities (p) respectively. ($n = 10$).

Variable	Spring						Fall					
	Pankenai			Nuporomaporo			Pankenai			Nuporomaporo		
	r	p		r	p		r	p		r	p	
Benthic FPOM	0.01	0.91		-0.87	0.00		-0.15	0.68		-0.39	0.26	
Benthic CPOM	-0.53	0.12		0.37	0.29		-0.71	0.02		0.83	0.00	
Drifting FPOM	-0.72	0.02		0.30	0.41		-0.88	0.00		0.50	0.14	
Drifting CPOM	-0.54	0.11		0.42	0.23		0.13	0.73		0.79	0.00	
Periphyton	-0.79	0.00		-0.27	0.45		0.37	0.29		-0.13	0.73	
Total density	-0.26	0.47		-0.66	0.04		-0.52	0.13		-0.22	0.53	
No. of Taxa	0.06	0.88		-0.65	0.04		0.14	0.70		-0.35	0.33	

表 3-3 堆積粒状有機物量と各底質タイプ割合との関係

Table 3-3 Results of a Pearson's correlation analysis that correlated the benthic organic matter biomass with the habitat variables and with the percent of each substrate type. The numbers in the columns are the correlation coefficients (r). (n = 10) FPOM: fine particulate organic matter, CPOM: coarse particulate organic matter, PN: Pankenai stream, NM: Nuporomaporo stream, **: <0.01, *: <0.05.

Variable	Spring						Fall					
	FPOM			CPOM			FPOM			CPOM		
	PN	NM		PN	NM		PN	NM		PN	NM	
Mean Depth	0.19	0.39		-0.01	-0.33		0.74*	-0.29		0.47	0.11	
Mean Velocity	0.59	0.53		-0.35	0.18		-0.59	0.12		-0.20	-0.60	
Percent bedrock	0.49	-0.21		-0.42	0.79**		-0.09	-0.52		-0.41	-0.05	
Percent sand	-0.06	0.35		0.53	-0.37		0.90**	-0.16		0.25	0.35	
Percent gravel	0.06	0.05		-0.12	-0.56		-0.70*	0.34		0.20	0.09	
Percent pebble	-0.22	0.88**		0.14	-0.32		-0.09	0.18		0.08	-0.40	
Percent cobble	-0.17	-0.08		0.02	0.06		0.27	0.37		0.48	-0.20	
Percent boulder	-0.12	-0.91**		-0.11	0.34		-0.41	-0.40		-0.37	0.50	

表 3-4 季節毎の各タクサの生息密度と主成分軸との相関係数

Table 3-4 Correlation coefficients between principal components (PC) 1 and 2 and the density of each taxon.

A: Spring, B: Fall

A	Taxon	Principal component	
		Spring	PC2
	<i>Amphinemura</i>	0.87	-0.08
	<i>Antocha</i>	0.82	-0.03
	<i>Baetis</i>	0.77	-0.45
	<i>Agathon</i>	0.77	-0.26
	<i>Orthocladiinae</i>	0.74	0.27
	<i>Pseudocloeon</i>	0.74	0.13
	<i>Chloroperlidae</i>	0.68	-0.23
	<i>Epeorus</i>	0.65	0.40
	<i>Drunella</i>	0.63	0.62
	<i>Hydropsyche</i>	0.59	0.64
	<i>Simulium</i>	0.58	0.20
	<i>Cinygmula</i>	0.32	0.59
	<i>Rhithrogena</i>	0.16	0.84
	<i>Paraleptophlebia</i>	0.09	0.53
	<i>Dicranota</i>	-0.19	0.36
	<i>Tanyptodinae</i>	-0.27	0.19
	<i>Chironominae</i>	-0.33	0.71
	<i>Hydraena</i>	-0.59	0.42
	<i>Elminae</i>	-0.72	0.58
	Variance explained (%)	36.3	20.7

B	Taxon	Principal component	
		Fall	PC2
	<i>Amphinemura</i>	0.95	0.12
	<i>Orthocladiinae</i>	0.93	0.22
	<i>Capniidae</i>	0.88	0.02
	<i>Antocha</i>	0.88	0.33
	<i>Rhyacophila</i>	0.86	0.16
	<i>Protonemura</i>	0.81	-0.26
	<i>Stavsolus</i>	0.80	0.33
	<i>Taeniopterygidae</i>	0.76	-0.57
	<i>Hydropsyche</i>	0.66	0.54
	<i>Baetis</i>	0.56	-0.75
	<i>Pseudocloeon</i>	0.34	-0.63
	<i>Chloroperlidae</i>	0.32	-0.40
	<i>Epeorus</i>	0.25	0.80
	<i>Rhithrogena</i>	-0.24	0.71
	<i>Elminae</i>	-0.27	0.26
	<i>Cyphon</i>	-0.84	-0.08
	Variance explained (%)	48.7	20.7

表 3-5 底生昆虫の総生息密度およびタクサ数と各環境変量間との相関係数

Table 3-5 Pearson's correlation coefficients of environmental variables correlated significantly with macroinvertebrate total density and with taxon richness across the 10 reaches for each of the seasons and streams (*P < 0.05, **P < 0.01; n = 10). FPOM: fine particulate organic matter; CPOM: coarse particulate organic matter.

Variable	Spring		Fall	
	Total density	Taxon richness	Total density	Taxon richness
Pankenai stream				
Benthic FPOM	0.518	0.456	0.132	-0.123
Benthic CPOM	-0.441	-0.571	0.587	0.407
Drifting FPOM	0.583	0.257	0.397	-0.216
Drifting CPOM	0.681*	0.239	0.246	0.117
Periphyton	0.523	0.156	0.074	0.410
Mean depth	0.045	-0.194	0.630	0.053
Flow velocity	0.423	0.549	-0.063	0.014
Max. temperature	0.184	-0.075	0.394	-0.404
Percent bedrock	-0.133	0.150	-0.364	-0.171
Percent sand	-0.406	-0.541	0.159	-0.310
Percent gravel	0.553	0.671*	0.093	0.241
Percent pebble	-0.179	-0.002	-0.243	-0.381
Percent cobble	0.085	-0.272	0.422	0.058
Percent boulder	0.182	0.153	-0.048	0.436
Nuporomaporo stream				
Benthic FPOM	0.679*	0.801**	0.352	0.596
Benthic CPOM	-0.100	-0.085	-0.550	-0.509
Drifting FPOM	-0.368	-0.491	0.064	0.217
Drifting CPOM	-0.675*	-0.728*	-0.419	-0.321
Periphyton	-0.086	0.076	0.407	0.662*
Mean depth	0.122	0.214	-0.027	-0.205
Flow velocity	0.337	0.339	0.667*	0.642*
Max. temperature	0.361	0.488	-0.264	-0.118
Percent bedrock	-0.357	-0.223	-0.254	-0.409
Percent sand	0.036	0.129	-0.423	-0.437
Percent gravel	0.338	0.393	-0.183	-0.044
Percent pebble	0.542	0.654*	0.515	0.412
Percent cobble	0.153	0.123	-0.178	0.057

表 3-6 重回帰分析の結果

Table3-6 Results of a multiple regression for each of the seasons and streams (Pankenai and Nuporomaporo). The independent variables are benthic fine particulate organic matter (benthic FPOM), benthic coarse particulate organic matter (benthic CPOM), drifting CPOM, drifting FPOM, periphyton, mean depth, mean flow velocity, substrate percentage. NS= not significant at $p > 0.05$. $N=10$ for each.

Community Variable	Independent variable	Standard regression coefficient	Model r^2	F	p
Spring					
Pankenai	Total density	0.758	0.76	10.9	0.007
	Drifting CPOM	-0.547			
	Benthic CPOM	0.671	0.45	6.5	0.034
Nuporomaporo	Taxon Richness				
	Total density	0.679	0.46	6.8	0.031
	Taxon Richness	0.801	0.64	14.3	0.005
Fall					
Pankenai	Total density	—	—	—	NS
	Taxon Richness	—	—	—	NS
Nuporomaporo	Total density	0.667	0.45	6.4	0.035
	Taxon Richness	0.769	0.89	15.6	0.003
	Mean velocity	0.626			
	Periphyton	-0.432			

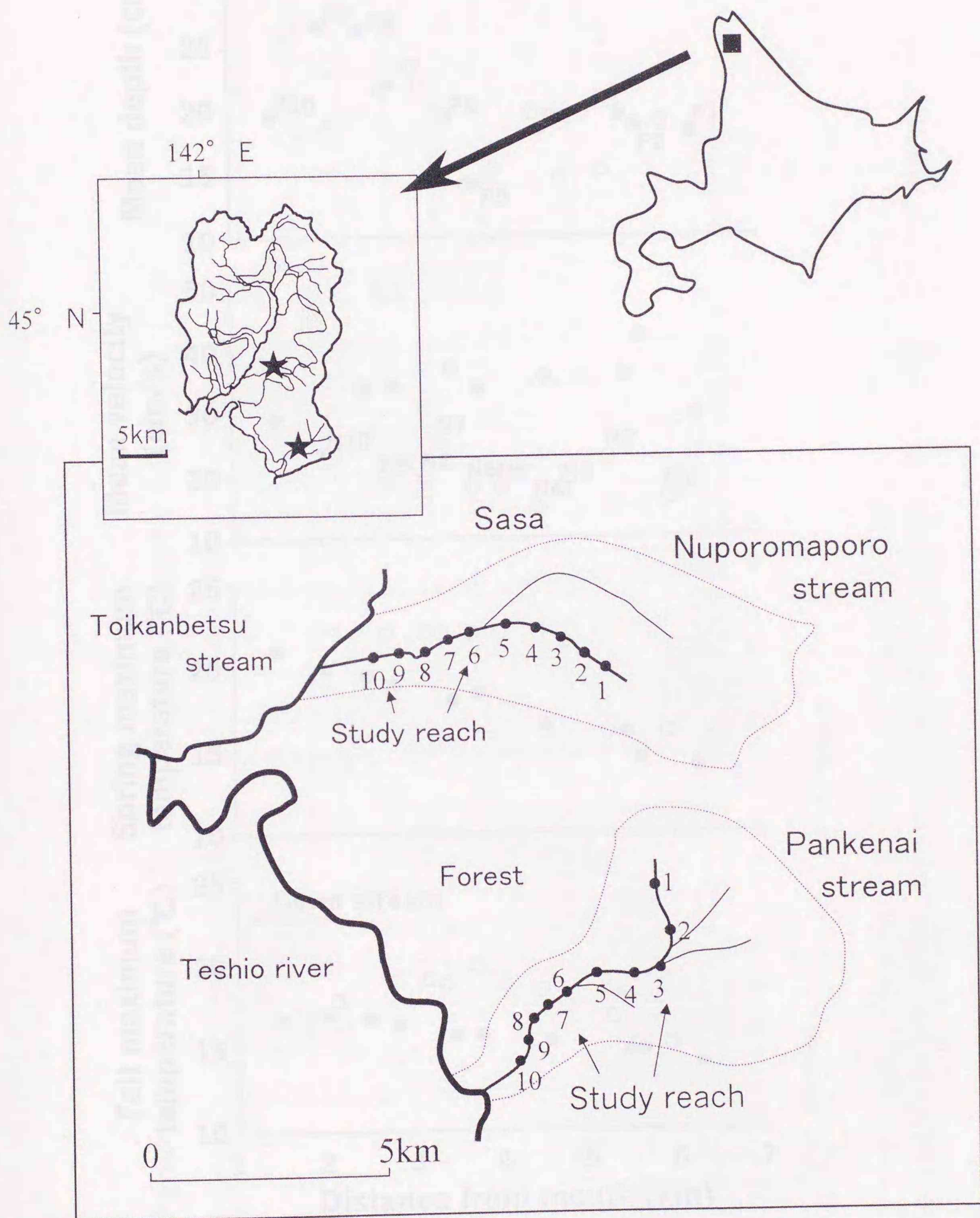


図3-1 調査地位置図

Fig.3-1 Location of study reaches in the Pankenai and Nuporomaporo Streams.
Solid circles indicate the study reaches.

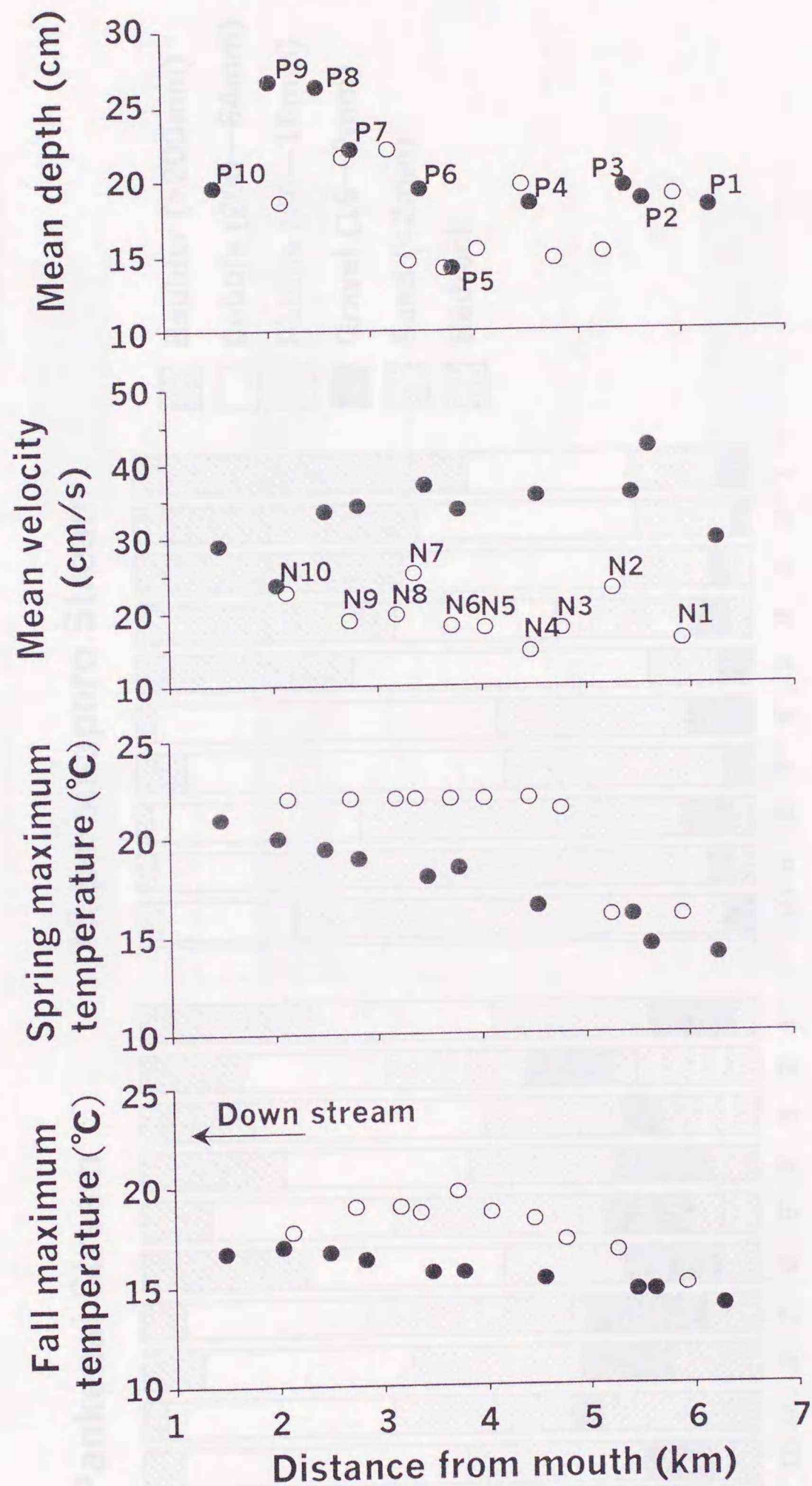


図 3-2 各河川における物理環境変量の縦断分布

Fig.3-2 Longitudinal changes in the channel features (mean velocity and mean depth) and the maximum water temperature (spring and fall) in the Pankenai and Nuporomaporo streams. Closed and open circles represent the Pankenai and Nuporomaporo streams respectively. The letter shown with each value represents the location (P: Pankenai stream, N: Nuporomaporo stream) and the number represents the reach (1-10).

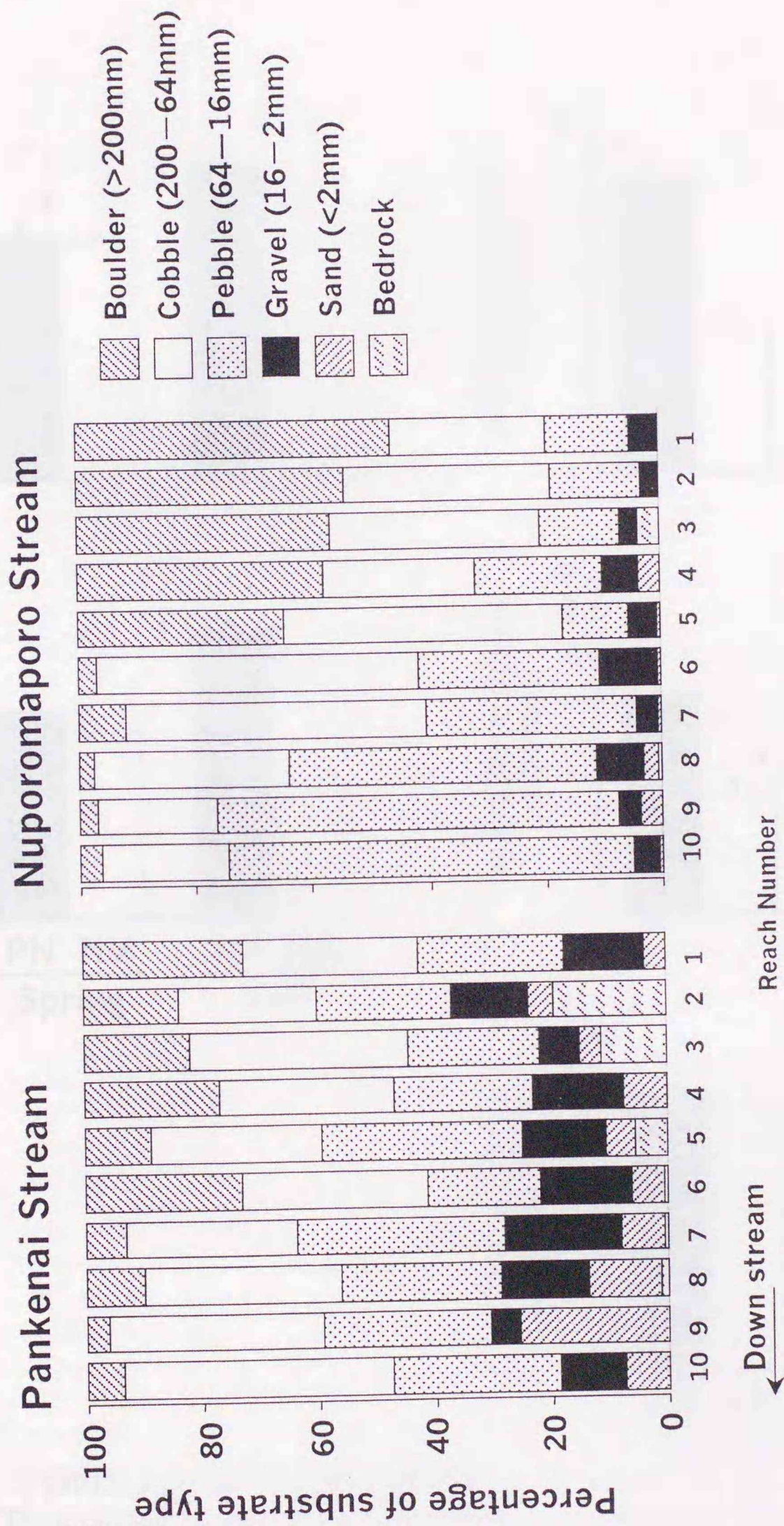


図 3-3 パンケナイ川およびヌポロマポロ川における底質構成の縦断分布
 Fig.3-3 Longitudinal patterns showing the percentage of substrate types along the Pankenai and Nuporomaporo streams.

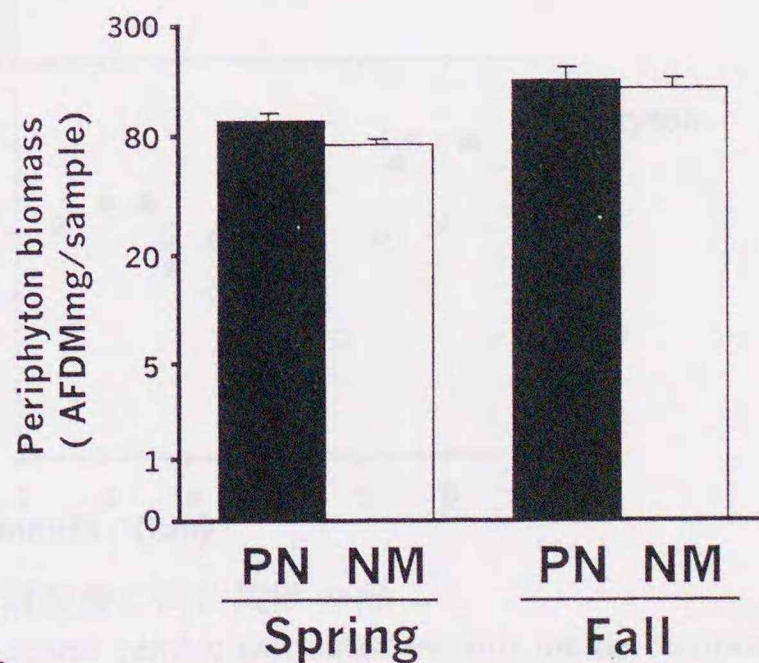
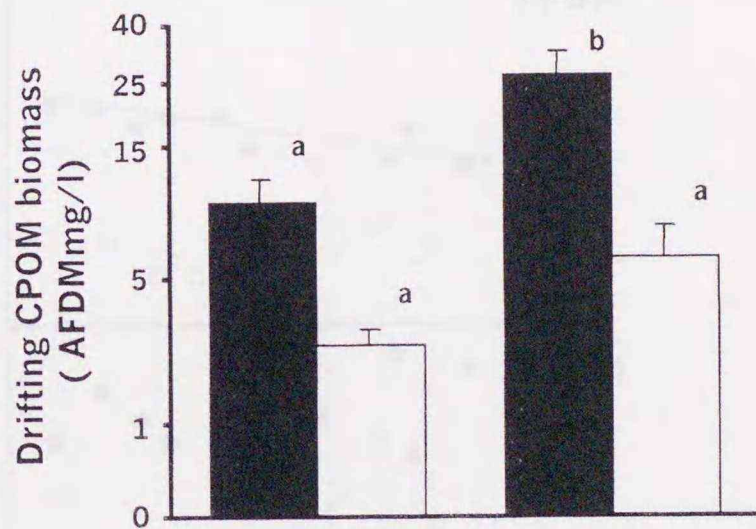
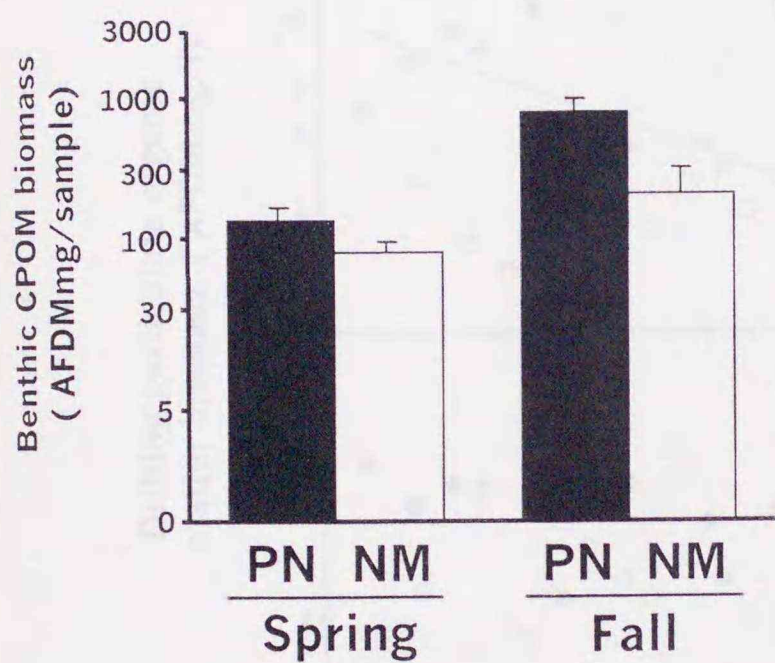
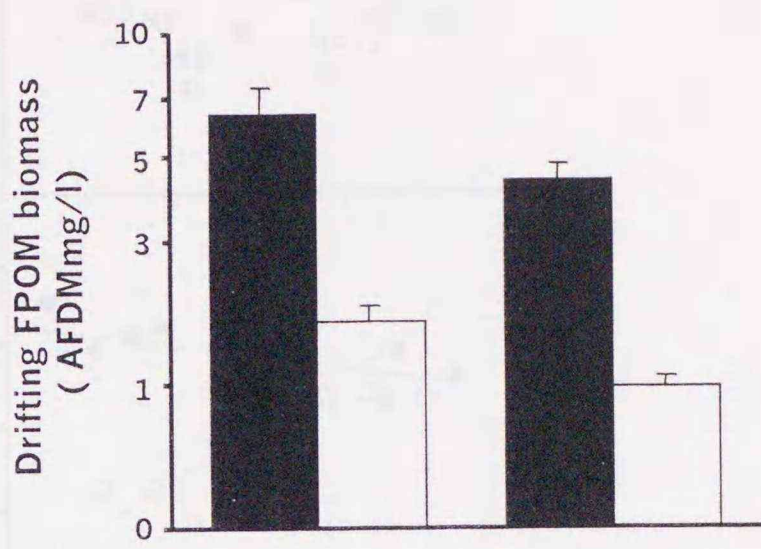
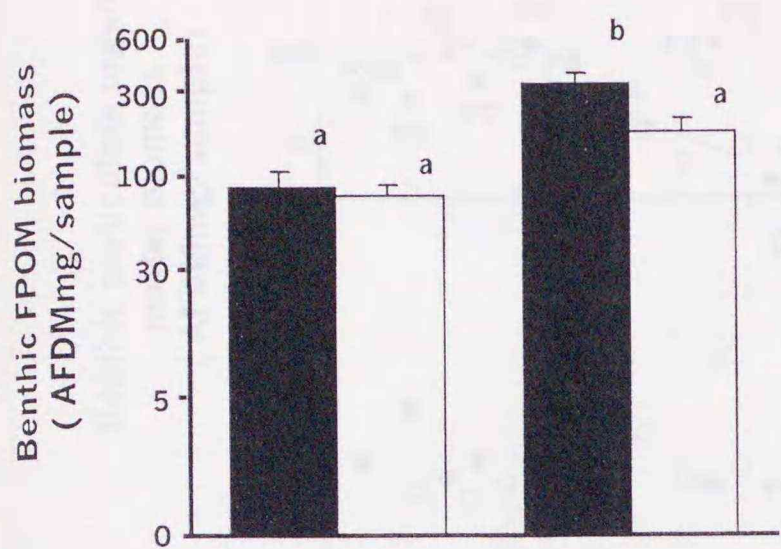


図 3-4 季節間および河川間における餌変量

Fig.3-4 The mean and SE (bar) of food variables for each season and the streams (N=10 for each). PN: Pankenai stream. NM: Nuporomaporo stream. Columns with the same letter are not significantly different ($p>0.05$) according to a post hoc test (Tukey-HSD test).

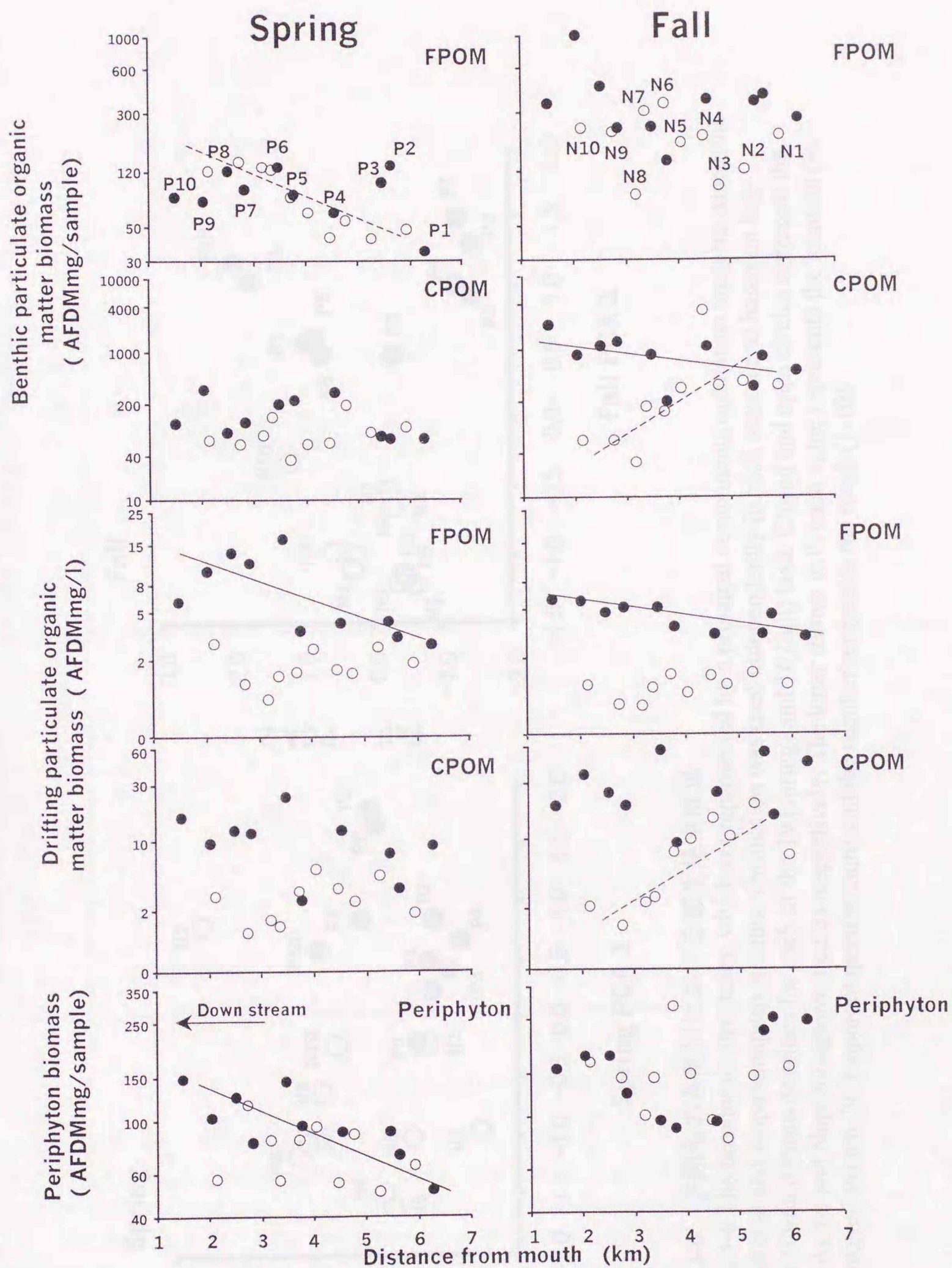


図 3-5 パンケナイ川およびヌポロマポロ川における餌変量の河川縦断分布

Fig.3-5 Longitudinal changes of food variables (fine and coarse benthic particulate organic matter biomass, drifting fine and coarse particulate organic matter biomass and periphyton biomass) in the Pankenai and Nuporomaporo streams found in the spring and fall samples. The number represents with each value the reach (1-10). The regression lines indicate a significant correlation (see Table 3-2). ●, —, P: Pankenai stream, ○, ----, N: Nuporomaporo stream.

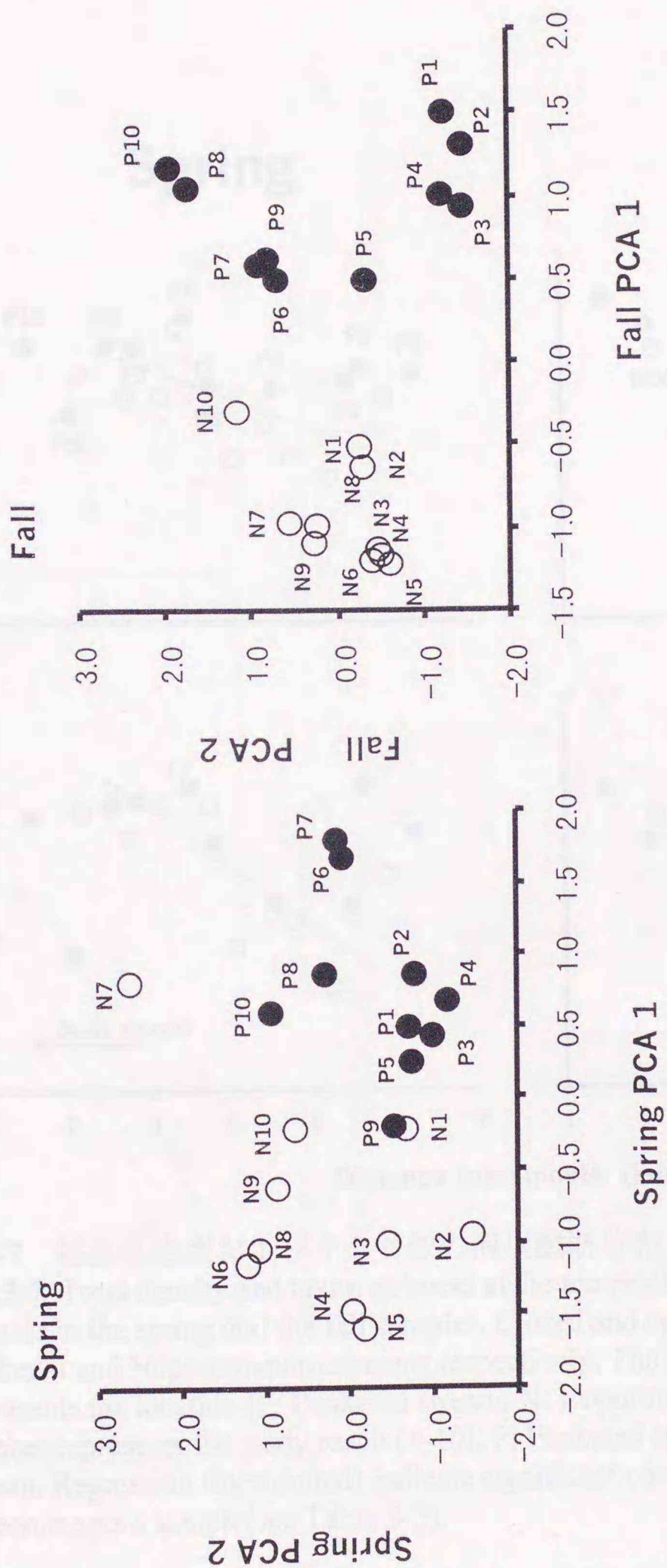


図 3-6 季節毎の各河川における底生昆虫群集

Fig.3-6 The taxonomic structures, which are represented by a principal components ordination analysis, along the Pankenai and Nuporomaporo streams. Ordination was used independently in each season and based on log-transformed mean densities for each of the 19 (spring) and 16 (fall) taxa. Closed and open circles represent the Pankenai and Nuporomaporo streams respectively. The letter shown with each value represents the location (P: Pankenai stream, N: Nuporomaporo stream) and the number represents the reach (1-10).

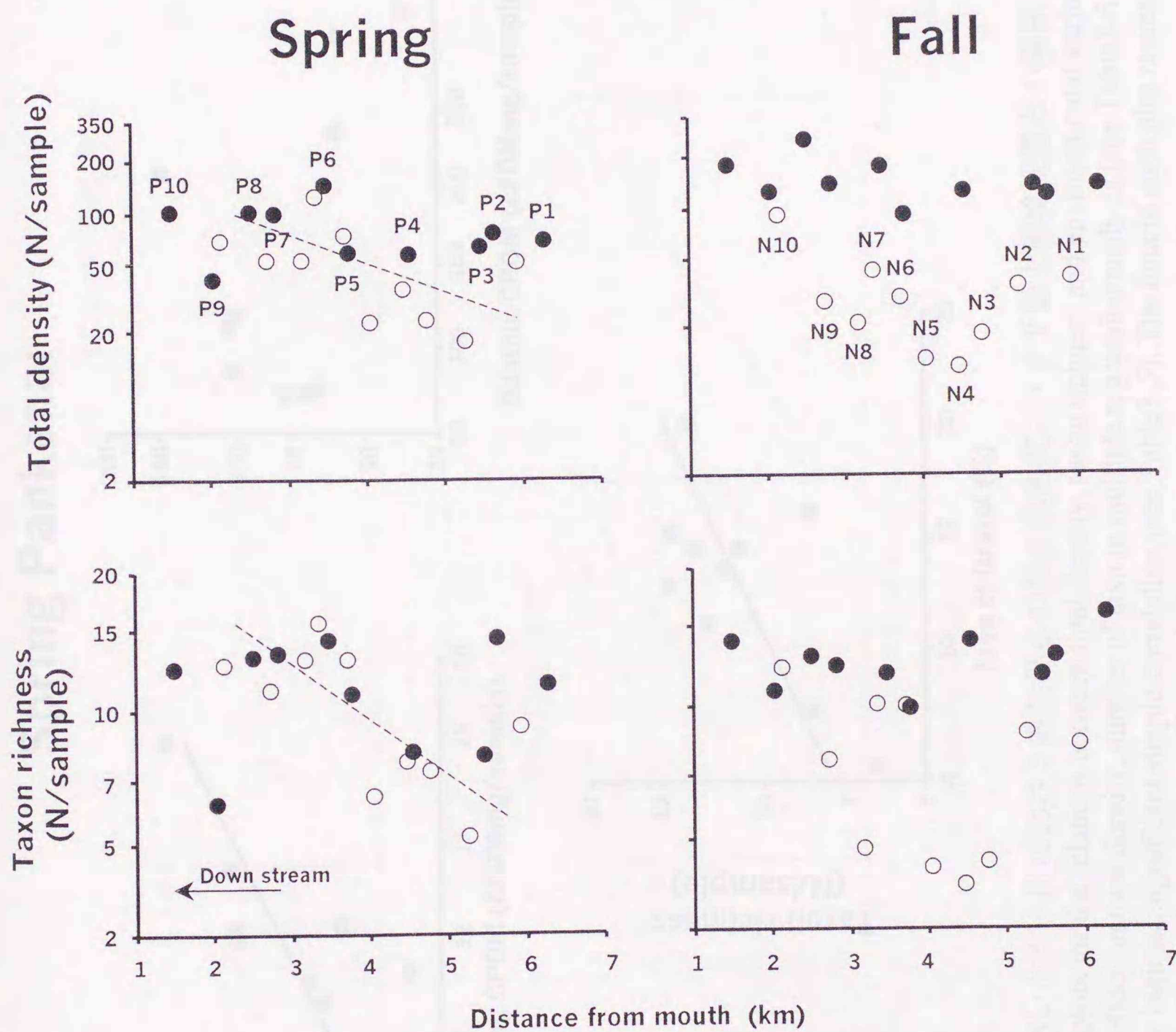


図3-7 総生息密度およびタクサ数の河川縦断分布

Fig.3-7 Total density and taxon richness at the ten reaches along each of the streams in the spring and the fall samples. Closed and open circles present the Pankenai and Nuporomaporo streams respectively. The letter shown with each value represents the location (P: Pankenai stream, N: Nuporomaporo stream) and the number represents the study reach (1-10), P: Pankenai stream, N: Nuporomaporo stream. Regression lines(dotted) indicate significant correlation in the Nuporomaporo sample(see Table 3-2).

Spring Pankenai

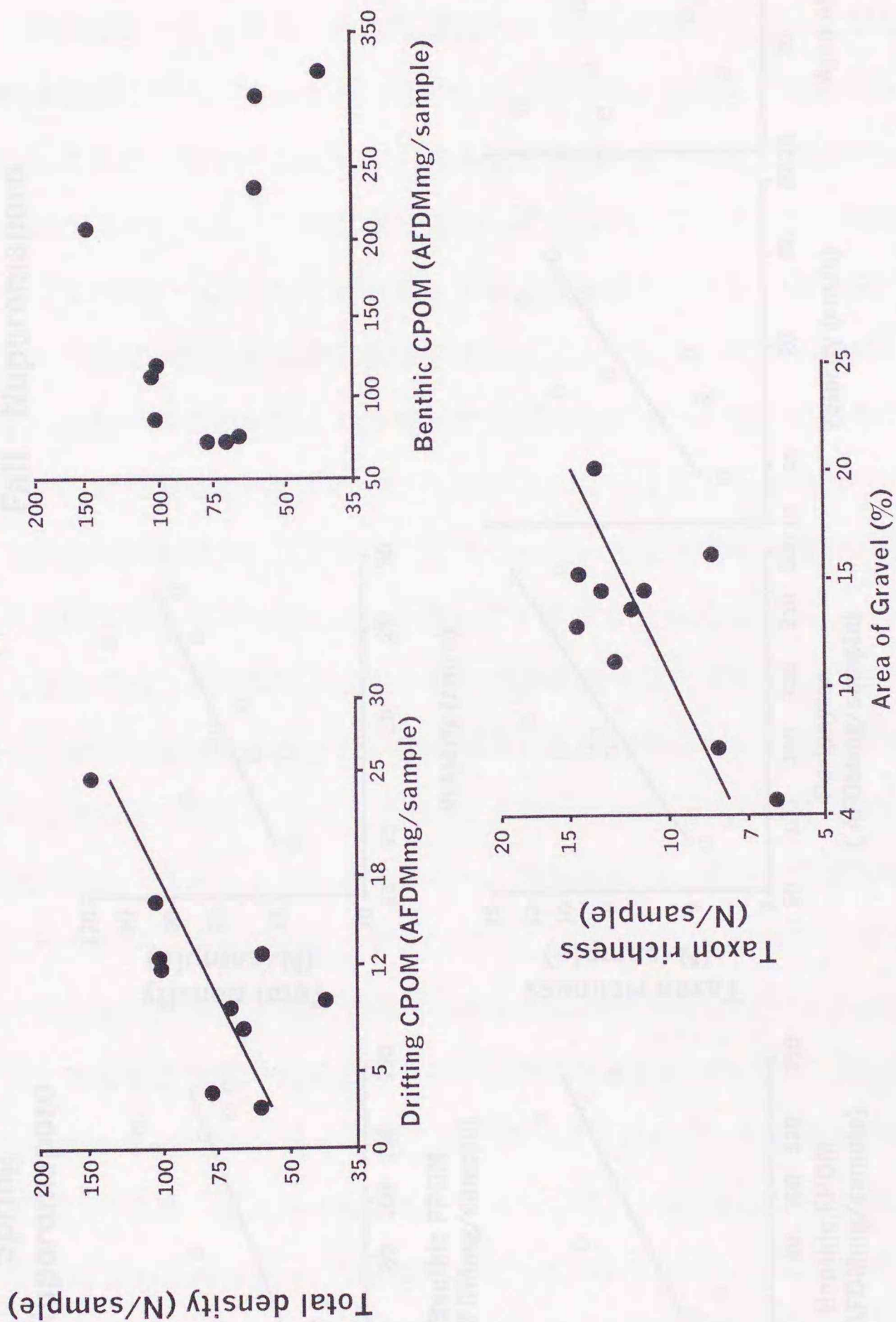
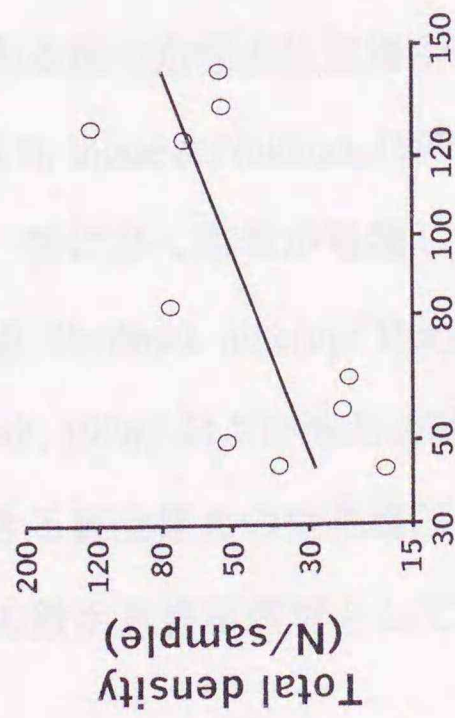
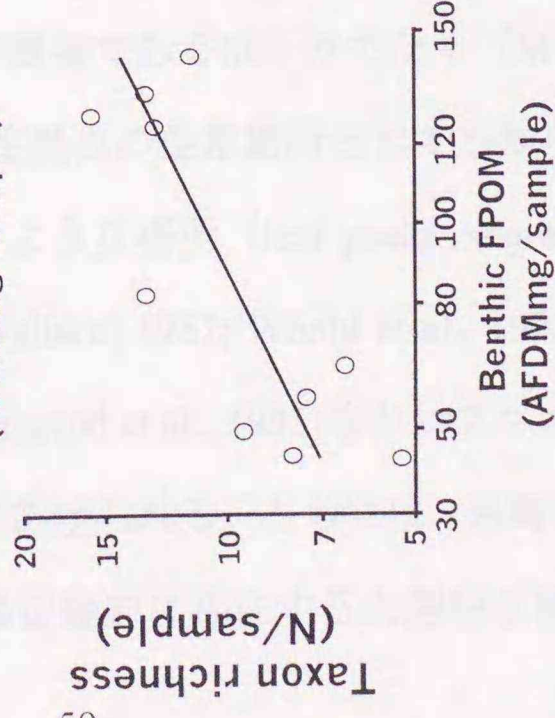


図 3-8 春季パンケナイ川における底生昆虫の総生息密度、タクサ数と環境変量との関係
Fig.3-8 Scatter plots for the relations between total density, taxon richness and environmental variables that had significant effect on total density, number of taxa in multiple regression analysis (see Table3-6). Regression lines indicate significant correlation (see Table3-5). The data in each plot represents the Pankenai stream during the spring sampling period.

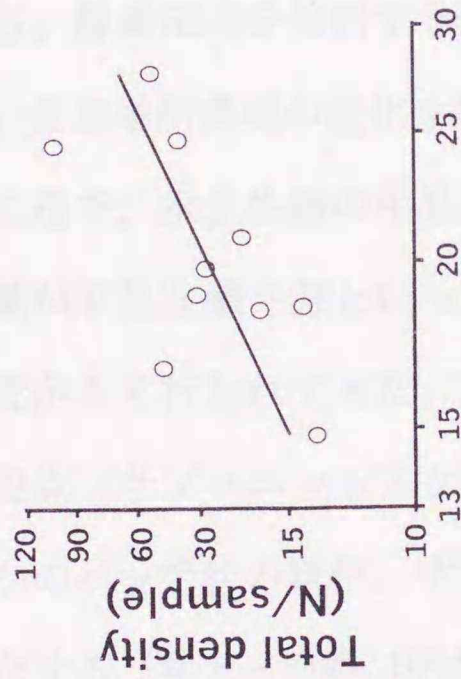
Spring Nuporomaporo



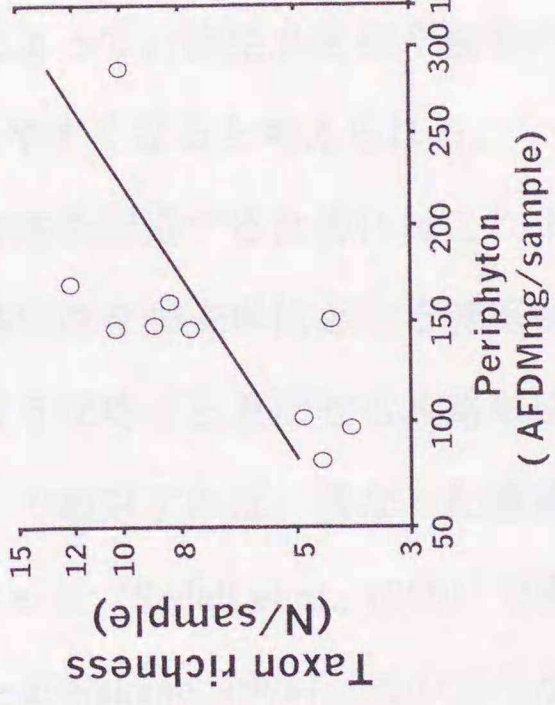
Benthic FPOM (AFDMmg/sample)



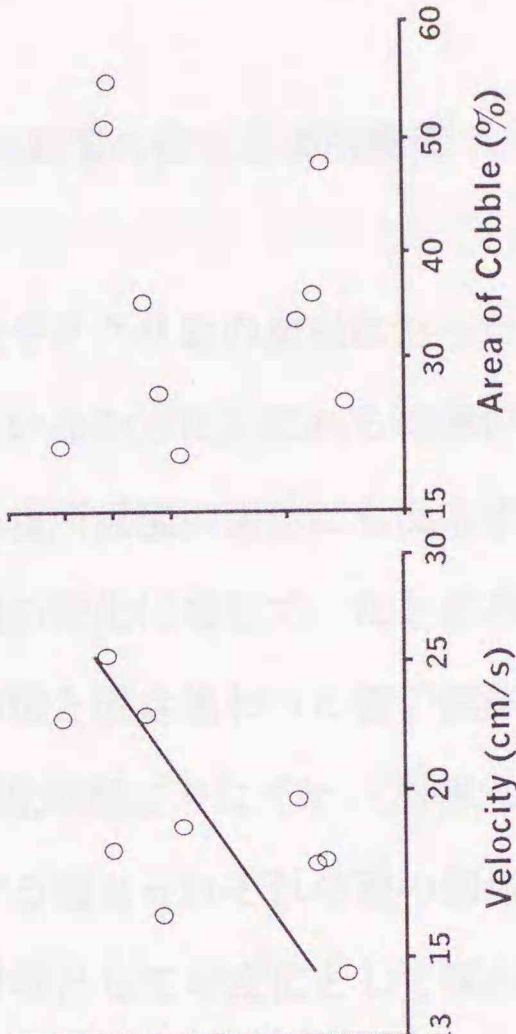
Fall Nuporomaporo



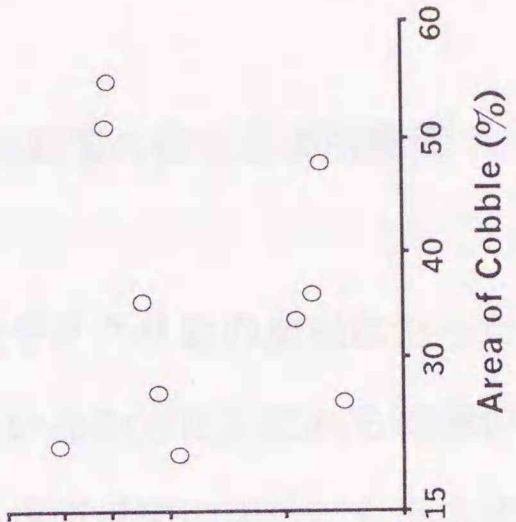
Velocity (cm/s)



Periphyton (AFDMmg/sample)



Velocity (cm/s)



Area of Cobble (%)

図 3-9 春季および秋季のヌポロマポロ川における底生昆虫の総生息密度、タクサ数と環境変量との関係
Fig.3-9 Scatter plots showing the relationship of total density and taxon richness on environmental variables that had a significant effect on the total density and the number of taxa in multiple regression analysis (see Table 3-6). The regression lines indicate a significant correlation (see Table3-5). The data in each plot represents the Nuporomaporo stream during the spring and fall sampling periods.

第4章 底生昆虫群集の微生物場所環境

前章で述べたように、総生息密度やタクサ数の流程に沿った変化のパターンと群集組成の変化パターンとは一致していなかった。これらの違いは、群集組成が総生息密度や種数の反応しない生息場所環境の変化にも反応することができるためだと考えられた。生息場所環境の変化に対して、たとえある種が異なる種へと置き換わったとしても、もとの種と置き換わった種の個体数や種数が変化しなければ、総生息密度や種数の変化は起こりにくい（加藤, 2000）。これに対し、一般に群集組成はそれを構成する種とそれぞれの種の個体数で決定されるため、構成種が変化しただけでも群集としての変化として現れやすい。このことから、群集組成を検討することによって、総生息密度や種数の変化が起こりにくい生息場所環境の変化を把握しやすくなると考えられる。

ところで、水生生物の生息場所特性を把握するためにはこれまで、視覚的にも分類が平易な瀬や淵といった流路単位を調査単位とする流路単位スケールでの研究がよく行われてきた。このような均一と見なせる流路単位も、さらに微視的視点（サブユニットスケール）で観察すれば、異なった環境特性を持ついくつかのパッチ状の単位、サブユニット（Sedell et al., 1990）で構成されていると見なせる（井上・中野, 1994; Inoue & Nakano, 1999）。このようなサブユニットは、ある種の魚類の生息場所として重要であるばかりでなく（Moore & Gregory, 1988a, b; Inoue & Nakano, 1999）、底生昆虫の生息場所としても知られている。例えば、特に多く落葉が堆積しているような場所（leaf pack: Angradi, 1996）や、岩盤面（bedrock outcrop: Huryn & Wallace, 1987; Whohl et al., 1995; bedrock face: Angradi, 1996）および流路辺縁部（Ormerod et al., 1993）等がサブユニットとして認識できる底生昆虫の生息場所としてあげられる。さらには、岩崎ら（1997）はある群集の微生物場所環境として、流路辺縁部に存在する大型抽水植物の重要性を

示唆している。また、内田（1996）はカワゲラのある属には微生物場所環境の選好性があることを明らかにし、それをサブユニットスケールで計測した流速で説明した。

以上のように、タクサごとあるいはそれらで構成される群集の微生物場所環境の把握には、サブユニットスケールでの河床環境調査が重要となる。

そこで、本章では、まず、本調査地における底生昆虫の群集組成を把握する。そして、群集の微生物場所環境をサブユニットスケールでの解析を行うことにより明らかにし、さらに群集組成と微生物場所特性との関係を把握することを目的とした。

1 サブユニットスケールでの調査とデータ解析方法

1) 微生物場所特性の計測と底生昆虫の採取

本章の調査区間は、パンケナイ川の流程に沿って設定された10ヶ所を調査区間とする(前章: Fig.3-1)。さらにそれぞれの各調査区間内において10ヶ所から底生昆虫を採取し、この採取地点において生息場所特性を表す環境要素を計測した。

本章で扱う環境変量は、堆積細粒有機物量（堆積 FPOM 量）、堆積粗粒有機物量（堆積 CPOM 量）、これらを採取した場所の平均水深、平均流速、および底質に関する変量である。採取時期は、春季と秋季（それぞれ、1996 年 6 月と 1995 年 10 月）である。

有機物の採取は、各調査区間において出現する瀬淵といった流路単位タイプをすべて含むよう10ヶ所において行った。さらに、それぞれの流路単位には、前述した leaf pack、岩盤面および流路辺縁部の他に、淵のなかでの位置で決定される淵頭や淵尻（西村, 1958）および早瀬の急流により白波が立っている部分と

いった様々なサブユニットがパッチ状に存在していた。これらをできるだけ定性的に識別し、なるべく多くの種類のサブユニットにおいて採取するようにした。採取は、サーバーネット（前章 1-2）参考）を用いて行い、採取した有機物は粒径 1mm を基準に細粒有機物と粗粒有機物に分画し、強熱損量（AFDM）を秤量した。

堆積有機物の採取を行う前に、採取場所が中心となるように、50cm×50cm の方形枠を設定し、その中で水深、流速、底質を計測した。水深は各方形枠の頂点と中心点の 5 点において計測した（最小単位 1cm）。流速は、プロペラ式流速計を用いて、水深の計測点のそれぞれにおいて、河床付近、水表面付近、およびこれらの 5 割深の 3 点において計測した。さらに、この各方形枠内に 10cm×10cm の小方形枠 25 個設定し、その小方形枠内の底質状態を岩盤(Bedrock)、砂(Sand : <2mm)、小礫(Gravel : 2-16mm)、中礫(Pebble : 17-64mm)、大礫(Cobble : 65-200mm)、巨礫 (Boulder : >200mm) のうちのいずれかで評価した。なお、パンケナイ川の水深および流速の計測と底質状態の評価は底生昆虫の採取に伴って、春季と秋季（それぞれ、1996 年 6 月と 1995 年 10 月）の平水時に行った。

底生昆虫の採取は、春季と秋季（それぞれ、1996 年 6 月と 1995 年 10 月）の平水時、堆積有機物の採取と同時に、各調査区間内の 10 ヶ所において行った。また、採取後の底生昆虫の取り扱いについては前章に述べたように、できるかぎり属まで同定した後、タクサごとに個体数を数えた。

2) データ解析

底生昆虫の採取場所の微生息場所特性を表す環境変量である堆積 FPOM 量、堆積 CPOM 量、平均水深、平均流速、および各底質タイプ構成を算出した。

堆積 FPOM 量および堆積 CPOM 量は、方形枠内で得られた有機物量を AFDM 量で表したものをを用いた。平均水深および平均流速は各方形枠内のすべての計

測点で計測された値の平均値を用いた。各底質タイプ構成は、各方形枠に設定したすべての小方形枠で得られた底質データにおける、巨礫、大礫、中礫、小礫、砂、および岩盤の割合 (%) として表した。

得られた底生昆虫のサンプル (各季節 100 サンプル) を、各季節毎にその群集組成の類似性からグループ化し、それらのグループごとの群集特性を検討するために、2 元指標種分析 (小林, 1995; TWINSpan: Two Way Indicator Species Analysis; Hill, 1979) を用いた。TWINSpan の計算には出現した各タクサの生息密度 (個体数/625cm²) を用い、pseudospecies cut level は 0、2、5、10、および 20 の 5 段階に設定した。この TWINSpan でグループ化された、類似性の高い群集組成をもつグループ (以下群集タイプとよぶ) の群集特性は各群集タイプに優占するタクサの生息密度の割合を比較することで検討した。

群集タイプ毎の微生息場所特性の違いをあきらかにするために、一元配置分散分析と Tukey の有意差法 (Norusis, 1993) を用いて、平均水深、平均流速、各底質タイプ構成、堆積 FPOM 量および堆積 CPOM 量を群集タイプ間で比較した。分析はすべての群集タイプを用いてそれぞれの変量について、各季節毎に分けて行ったが、春季には基岩はほとんど出現しなかったためこの分析からは除外した。

群集タイプ種組成と生息場所環境との間の対応関係を検討するために、堆積 FPOM 量、堆積 CPOM 量、平均水深、平均流速、および各底質タイプ割合を分類変量とする判別分析を行い、各群集タイプを判別する判別関数を抽出した。

なお、分散分析とその後の事後比較を行う際には、変数の正規性と等分散性を仮定するために平均水深、平均流速、堆積 FPOM 量、および CPOM 量には対数変換を各底質タイプ割合には逆正弦変換を行った (Sokal & Rohlf, 1983)。

2 微生物場所特性と群集タイプの解析結果

1) サブユニットスケールからみた群集タイプの分類

TWINSPAN の結果、各サンプルは、春季においては Sp1、Sp2、Sp3 および Sp4、秋季においては Fall1、Fall2、Fall3 および Fall4 の各季節毎にそれぞれ 4 つずつ計 8 つの解釈しやすい群集タイプにグループ化された。

各季節毎のそれぞれの群集タイプについて、タクサの生息密度をもとにして優占する 9 タクサの割合を算出した結果、春季では群集タイプ Sp1 と Sp2 はよく似た組成をしているものの、Sp1 と Sp4 は大きく異なっており、Sp3 は Sp1 および Sp2 と Sp4 との両方に類似するような組成をしていることが認められた。エリユスリカ亜科 Orthoclaadiinae はどの群集タイプにも共通して出現し、それぞれの群集タイプにおいて高い優占割合を示していた (Table4-1)。トゲマダラカゲロウ属 *Drunella* もすべての群集タイプに出現した。コカゲロウ属 *Baetis*、ウスバヒメガガンボ属 *Antocha* およびヒラタカゲロウ属 *Epeorus* は群集タイプ Sp1、Sp2 および Sp3 に共通して出現し、どの群集タイプでも優占割合が大きかった。フタバコカゲロウ属 *Pseudocloeon* およびヤマトアミカ属 *Agathon* は Sp1 にのみに、ミヤマタニガワカゲロウ属 *Cinygmula* は Sp2 のみに、トビイロカゲロウ属 *Paraleptophlebia* は Sp3 のみに、モンユスリカ属 *Tanypodinae* およびコカクツツトビケラ属 *Goerodes* は Sp4 のみに出現した。

秋季に出現した群集タイプの Fall1 と Fall2 とはよく似た組成をしているものの、Fall1 と Fall4 とは大きく異なっており、Fall3 は他の 3 つの群集タイプと類似するような組成をしていたことが認められた。ウスバヒメガガンボ属はどの群集タイプには共通して出現し、そのタイプにおいても最も優占するタクサであった (Table4-1)。エリユスリカ亜科およびフサオナシカワゲラ属はすべての群集タイプに出現し、それらの優占割合はほとんどのタイプで大きかった。ユ

ビオナシカワゲラ属 *Protonemura* およびフタバコカゲロウ属は Fall1 および Fall2 に共通して出現した。オナシカワゲラ属 *Nemoura* は Fall1 にのみ、シタカワゲラ科 Taeniopterygidae は Fall2 のみに出現し、一方、コカクツツトビケラ属、モンユスリカ亜科およびクロカワゲラ科 Capniidae は Fall4 にのみ出現した。

2) 群集タイプの微生物場所特性

一元配置分散分析の結果、春季では平均水深、平均流速、砂割合、小礫割合、中礫割合、大礫割合、巨礫割合、堆積 FPOM 量および堆積 CPOM 量のどの生息場所変量も 4 つの群集タイプの生息場所間で異なった ($P<0.05$)。その後の事後比較の結果から、各群集タイプ間においてそれぞれの生息場所変量の違いを検討した。多くの変量で Sp4 と Sp1 および Sp2 との間に違いが認められた。Sp1 および Sp2 に比べ Sp4 で大きな変量は平均水深、砂割合、小礫割合、堆積 FPOM 量および堆積 CPOM 量であったものの、平均水深は Sp4 と Sp2 との間に、堆積 FPOM 量および堆積 CPOM 量は Sp4 と Sp1 との間に違いはみとめられなかった (Table4-2)。また、Sp1 および Sp2 に比べ Sp4 で小さな変量は平均流速、中礫割合、大礫割合および巨礫割合であった。

秋季では一元配置分散分析の結果、平均水深、平均流速、砂割合、小礫割合、大礫割合、巨礫割合および堆積 FPOM 量が 4 つの群集タイプの生息場所間で異なった ($P<0.05$)。その後の事後比較の結果から、各群集タイプ間においてそれぞれの生息場所変量の違いを検討した。多くの変量で Fall4 と Fall1 および Fall2 との間に違いが認められた。Fall1 および Fall2 に比べ Fall4 で大きな変量は平均水深、砂割合、小礫割合および堆積 FPOM 量であったものの、平均水深は Fall4 と Fall2 との間に違いはみとめられなかった (Table4-3)。また、Fall1 および Fall2 に比べ Fall4 で小さな変量は平均流速、大礫割合および巨礫割合であった。巨礫割合は Fall4 と Fall2 との間に違いはみとめられなかった (Table4-3)。

3) 群集タイプと微生物場所特性との対応

群集タイプの違いを判別する判別分析の結果、春季では第 1 (Spring DFA1) および第 2 判別関数 (Spring DFA2) によって全体のばらつきの 94.6%が説明された (Table4-4)。第 1 判別関数は主に砂割合および小礫割合との正の相関および平均流速との負の相関によって特徴づけられ (Table4-4)、おもに Sp1 および Sp2 と Sp4 を分離する軸であった。第 2 判別関数は、平均流速、砂割合、堆積 FPOM 量および堆積 CPOM 量と正の相関によって特徴づけられ (Table4-4)、Sp1、4 と Sp2、3 を分離する軸であった (Fig.4-1)。

秋季では、第 1 および第 2 判別関数によって群集全体のばらつきのうち、98.8%が説明された。第 1 判別関数は平均水深、小礫割合および砂割合との正の相関および平均流速との負の相関によって特徴づけられ (Table4-4)、Fall1 および Fall2 と Fall4 を分離する軸であった (Fig.4-1)。第 2 判別関数は、中礫割合、平均水深および砂割合と正の相関によって特徴づけられたものの (Table4-4)、寄与率が低く (8.5%) この軸で明確に分離される群集タイプは認められなかった (Fig.4-1)。

3 微生物場所環境と底生昆虫群集タイプ

1) 群集タイプによる微生物場所特性の違い

本調査地に出現した底生昆虫の群集タイプの生息場所は、水深、流速および底質の礫構成から、平水時に堆積傾向が卓越する場所と洗掘傾向の卓越する場所とに大きく二分された。堆積傾向の卓越する場所とは流路単位で言い換えれば淵にちかく、相対的に水深が深く穏やかな流速を呈し、径の小さな礫が河床を構成する場所である。春季では Sp4 が、秋季では Fall4 が出現した生息場所が

これにあたる。一方、洗掘傾向が卓越する場所とは流路単位で言い換えるならば、瀬や早瀬にちかく、相対的に水深が浅く速い流速を呈して礫径が大きな場所である。春季では Sp1 および Sp2 の、秋季でいえば Fall1 および Fall2 の生息場所がこれにあたる。さらに、生息場所による堆積有機物量の違いが認められ、春季の Sp4 および秋季の Fall4 が他のタイプの生息場所よりも FPOM 量や CPOM 量が多かった (Table4-2, 4-3)。これらの群集タイプが出現した生息場所は、どちらも堆積傾向が卓越する場所であり、遅い流速を呈していることから、平水時に流送される細粒砂の堆積だけでなく、粒状有機物も堆積しやすいのであろう。ところで、一般的に粒状有機物の堆積場所としては、緩流域が考えられるが、このほかに、河床に存在する大礫や倒流木といった障害物が創出する空間も、それらがもつ捕捉効果やそれらの直下流に形成される局所的な緩流部により有機物の堆積場所として機能することが知られている (Speaker et al., 1984; Webster et al., 1994)。本調査地においては、流速が速い洗掘の卓越する場所であるにもかかわらず、Sp1 の出現した生息場所における春季の有機物量は、堆積傾向の卓越する場所である Sp4 の生息場所のそれと同じであった (Table4-2)。この Sp1 の生息場所は、水深が浅く、大礫や巨礫の存在により底質粗度が大きい場所であった。流下中の有機物は、水深が浅くなるほど障害物に遭遇しやすくなるため (Webster et al., 1994)、水深が浅くかつ大礫の多い瀬の方が礫による捕捉効果は高くなることが報告されている (Speaker et al., 1984; Prochazka et al., 1991)。本調査河川は河畔林に覆われた河川ではあるものの、本調査区間の倒流木量は少なく (布川, 未発表)、また、調査地と同じ流域において魚類の生息場所環境を調べた事例によると、この地域の河道内に存在する倒流木は、北アメリカ西北部の老齢針葉樹林地帯において報告されているような巨大なサイズ (Lienkaemper & Swanson, 1987; Nakamura & Swanson, 1994) の倒流木ではない (Inoue et al., 1997; Inoue & Nakano, 1998)。以上のことより、Sp1 の生息場所は

洗掘の卓越する場所であるにもかかわらず、この場所で堆積有機物が多かったことは、巨礫および大礫による有機物の捕捉効果が関与していた可能性が示唆された。

2) 微生物場所環境と群集タイプの関係

TWINSPAN で分類された群集タイプの群集組成の違いと微生物場所特性の関係について判別分析を用いて検討した。その結果、各群集タイプの違いは、微生物場所特性を表す変量により説明できることが明らかになった。また、群集タイプの違いを説明する変量の組み合わせは季節間で若干異なっていた。

春季の4つの群集タイプは群集組成が異なり、特に Sp1 と Sp4 が大きく異なっていた。さらに、底質割合と流速が関与する判別軸（判別軸 DF1: Fig.4-1）により、Sp1 と Sp4 が分離された。Sp1 は砂、小礫の割合が小さく、流速が速い場所に出現した。また、Sp1 にはこの群集タイプにのみ出現するタクサがいたが、その他にも Sp2 あるいは Sp3 と共通して出現するタクサも存在する。Sp1 にのみ出現するタクサや、Sp2 あるいは Sp3 と共通して出現するタクサのうち、コカゲロウ属、ミヤマタニガワカゲロウ属、ヒラタカゲロウ属、フタバコカゲロウ属およびヤマトアミカ属はおもに、Merritt & Cummins (1996)の機能群の分類によると、礫上に生息する藻類を摂食する Scraper といわれる底生昆虫である。これらの底生昆虫の中には体の一部が吸盤状になっているものや扁平な体型をしているタクサもあり、速い流速に適応した形態をしている。また、Sp1 で最も優先していたコカゲロウ属は生息場所として大礫を選好するといわれている (Hughes, 1966; Corkum & Pointing, 1979)。

また、第2判別関数は Sp1, 4 と Sp2, 3 を分離する軸であり、それには堆積 FPOM および CPOM 量が関与しており、よって Sp1 および Sp4 は有機物量が多いところに出現していたことがわかる。この Sp1 および Sp4 には、落葉リター

を摂食する機能群(Merritt & Cummins, 1996)であるフサオナシカワゲラ属が共通して出現した。ところで、この Sp1 が出現した生息場所は洗掘が卓越した場所であった。このような場所であったにもかかわらず、Sp1 にフサオナシカワゲラ属が存在するのは、やはり流速の速い洗掘卓越場所であっても、礫が有機物を捕捉することでフサオナシカワゲラ属が選好するような生息場所を創出しているためであろう。このように、礫の捕捉効果により堆積有機物量が多い場所において shredder の現存量が多いことはこれまでも知られている (Speaker et al., 1984)。

Sp4 は砂および小礫割合が多く流速の遅い場所に出現していた。Sp4 で優占していたタクサのうち、コカクツツトビケラ属、フサオナシカワゲラ属、ミドリカワゲラ属 Chloroperlidae といったタクサは主に、堆積物を集めて摂食する collector-gatherer や shredder と呼ばれる底生昆虫である。本研究のように有機物量の多い堆積傾向の生息場所において collector-gatherer や shredder が優占することは、よく報告されている (Huryn & Wallace, 1987; Whohl et al., 1995; Angradi, 1996)。

春季の底生昆虫群集は、Fall1 および Fall2 と Fall4 とは異なっていた (Fig.4-1)。また、これらの群集タイプの生息場所も群集タイプの違いと同様に Fall1 および Fall2 と Fall4 が異なっていた (Fig.4-1)。Fall1 および Fall2 は、コカゲロウ属、ユビオナシカワゲラ属、フタバコカゲロウ属およびシマトビケラ属により特徴づけられる群集であった (Table4-1)。一方、Fall4 はミドリカワゲラ科、コカクツツトビケラ属、クロカワゲラ科で特徴づけられた。

また、これらの群集を分離する環境変量は水深、底質および流速であった。Fall4 は水深が深く、小礫と砂が多く、流速が遅い場所に出現する群集であり、Fall1 および Fall2 は Fall4 とは逆に水深が浅く、小礫と砂が少なく、流速が速い場所に出現した。Fall1 および Fall2 に共通して出現したタクサのうち、シマトビ

ケラ属は礫上または礫間に巣を作り、そこで流下する有機物を捕らえて摂食する底生昆虫であるために (Rossiter, 1989)、砂泥上には生息できない。Fall4 に優占するタクサの多くは collector-gatherer および shredder であった。前述したようにこれらの機能群は、堆積傾向が卓越した生息場所を選好することが知られている。このように、出現した群集タイプとその生息場所特性との関係は、それぞれの群集タイプに所属する底生昆虫の生態情報からみても妥当な関係だと見なされた。

春季と秋季とでは群集組成の違いに寄与する変量が明らかになったが、それらには季節毎に若干の違いがあった。両季節ともに群集タイプ違いに関与したおもな変量は、底質と流速であったが、春季ではこれらに加えて、有機物量も関与していた。春季では河床に堆積している有機物量が少なかったためか、生息場所により有機物量の違いが認められた (Table4-2)。この違いが群集タイプの違いに関係していたのかもしれない。有機物供給の多い秋季では、どの生息場所にも有機物が存在していた (Table4-3)。このために、春季のように有機物量の違いが群集タイプの違いに寄与しなかったと考えられる。

前項では、各群集タイプの生息場所特性として、流速や底質の違いがあげられ、さらには有機物供給量の少ない時期の微生息場所特性として、河床粗度の大きな底質構造により創出される、有機物滞留場所が重要になってくることが示された。本項では、さらにこのような微生息場所特性の違いが群集組成の違いを発現させる要因であると考えられた。

本章では、サブユニットスケールで計測した微生息場所特性により群集組成の違いを説明することができた。その違いには河床底質構造と流速が主に寄与していたこと、特に堆積有機物量が少ない時期には、粗度の大きな河床底質構造が創出する有機物の堆積場所の存在が重要であることが示唆された。

表 4-1 群集タイプごとの優占するタクサの割合 (%)

Table 4-1 Percentages of the most abundant taxa, by community type, for each season.

Spring community type							
Sp 1				Sp 2		Sp 3	
Baetis	22	Orthocladiinae	20	Orthocladiinae	18	Tanypodinae	21
Orthocladiinae	21	Antocha	20	Drunella	16	Orthocladiinae	18
Cinygmula	7	Drunella	11	Chloroperlidae	13	Goerodes	11
Antocha	7	Baetis	10	Baetis	8	Chironominae	8
Epeorus	6	Epeorus	10	Paraleptophlebia	6	Amphinemura	8
Pseudocloeon	6	Cinygmula	8	Antocha	5	Chloroperlidae	8
Agathon	6	Hydropsyche	3	Epeorus	5	Dicranota	5
Drunella	5	Neophylax	3	Amphinemura	4	Drunella	4
Amphinemura	4	Rhithrogena	3	Dicranota	4	Gibosia	3
Cumulative %	83		86		80		87
Fall community type							
Fall 1				Fall 2		Fall 3	
Antocha	13	Antocha	30	Antocha	63	Antocha	44
Baetis	12	Baetis	14	Hydropsyche	9	Orthocladiinae	11
Orthocladiinae	10	Hydropsyche	9	Orthocladiinae	7	Chloroperlidae	8
Protonemura	9	Amphinemura	8	Amphinemura	5	Goerodes	6
Amphinemura	9	Protonemura	7	Epeorus	2	Tanypodinae	6
Pseudocloeon	8	Pseudocloeon	5	Rhithrogena	2	Capniidae	5
Hydropsyche	7	Orthocladiinae	5	Rhyacophila	2	Amphinemura	4
Nemoura	5	Taeniopterygidae	4	Chloroperlidae	2	Baetis	3
Simulium	5	Chloroperlidae	3	Stavsolus	1	Rhyacophila	3
Cumulative %	77		86		92		90

表 4-2 春季の生息場所変量に対する群集タイプを要因とした一元配置の分散分析の結果

Table 4-2 Results of one-way ANOVA, testing for the differences in habitat variables among community types in spring. FPOM: Fine particulate organic matter, Coarse particulate organic matter. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$. Data is shown as the mean and SE. The bedrock percentage was excluded from the analysis. Values with the same letter are not significantly different ($p > 0.05$).

Variables	Sp 1 n=26	Sp 2 n=50	Sp 3 n=18	Sp 4 n=6	F	P
Mean Depth (cm)	22.7 ± 1.4a	31.0 ± 2.3ab	40.0 ± 4.6b	39.3 ± 6.4b	7.7	**
Mean Velocity (cm/s)	64.5 ± 3.6a	41.7 ± 2.3b	23.8 ± 2.9c	9.9 ± 1.5d	45.8	**
Bedrock percent	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.9 ± 0.9	0.0 ± 0.0	—	—
Sand percent	0.0 ± 0.0a	0.1 ± 0.1a	11.8 ± 6.4a	64.0 ± 15.2b	36.6	**
Gravel percent	0.6 ± 0.4a	3.6 ± 1.1a	30.0 ± 7.5b	24.0 ± 10.1b	15.5	**
Pebble percent	26.0 ± 4.4a	28.4 ± 2.9a	27.6 ± 6.5a	4.0 ± 2.4b	3.23	*
Cobble percent	48.5 ± 4.2a	49.8 ± 2.7a	21.6 ± 5.7b	4.0 ± 3.3c	22.3	**
Boulder percent	24.9 ± 5.2a	18.1 ± 3.0a	8.2 ± 4.4b	4.0 ± 2.5b	3.5	*
Benthic FPOM (mgAFDM)	130 ± 15ab	85 ± 8.0a	98 ± 12a	181 ± 42b	5.6	**
Benthic CPOM (mgAFDM)	310 ± 108ab	94 ± 13a	63 ± 12a	655 ± 491b	6.4	**

表 4-3 秋季の生息場所変量に対する群集タイプを要因とした一元配置の分散分析の結果

Table 4-3 Results of one-way ANOVA, testing for the differences in habitat variables among community types in the fall. FPOM: Fine particulate organic matter, Coarse particulate organic matter. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$. Data is shown as the mean and SE. Values with the same letter are not significantly different ($p > 0.05$).

Variables	Fall 1 n=9	Fall 2 n=14	Fall 3 n=47	Fall 4 n=30	F	P
Mean Depth (cm)	22.6 ± 1.8a	23.5 ± 2.1ab	34.1 ± 2.4ab	35.2 ± 3.9b	4.3	**
Mean Velocity (cm/s)	54.5 ± 6.2a	58.6 ± 5.2a	53.2 ± 2.9a	25.2 ± 2.5b	22.5	**
Bedrock percent	0.4 ± 0.4	0.3 ± 0.3	1.6 ± 1.5	2.1 ± 1.5	0.1	n.s.
Sand percent	0.0 ± 0.0a	1.4 ± 1.4a	0.3 ± 0.2a	26.9 ± 7.8b	8.5	**
Gravel percent	0.4 ± 0.4a	1.1 ± 1.1a	4.6 ± 1.4a	23.9 ± 5.7b	7.8	**
Pebble percent	32.9 ± 6.5	25.7 ± 3.6	37.9 ± 2.8	27.9 ± 6.1	2.5	n.s.
Cobble percent	58.7 ± 4.4a	59.1 ± 5.3a	48.9 ± 2.7a	17.5 ± 4.2b	26.7	**
Boulder percent	7.6 ± 4.9ab	12.3 ± 5.1b	6.6 ± 1.7ab	1.7 ± 1.0a	3.1	*
Benthic FPOM (mgAFDM)	241 ± 38a	258 ± 68a	226 ± 33a	914 ± 290b	5.3	**
Benthic CPOM (mgAFDM)	1336 ± 414	909 ± 238	734 ± 188	1799 ± 768	0.9	n.s.

表 4-4 各季節ごとの正準判別関数係数

Table 4-4 Standardized canonical function coefficients for each environmental variable.

A: Spring, B: Fall.

Variable	Discriminant function	
	Spring	Fall
Sand percent	0.79	0.81
Gravel percent	0.68	0.62
Mean Depth	0.34	0.57
Pebble percent	0.22	0.16
Cobble percent	0.07	0.15
Bedrock percent	-0.02	0.06
Benthic CPOM	-0.07	-0.12
Benthic FPOM	-0.28	-0.25
Mean Velocity	-0.49	-0.43
Variance explain(%)	75.2	90.3
	0.49	8.5

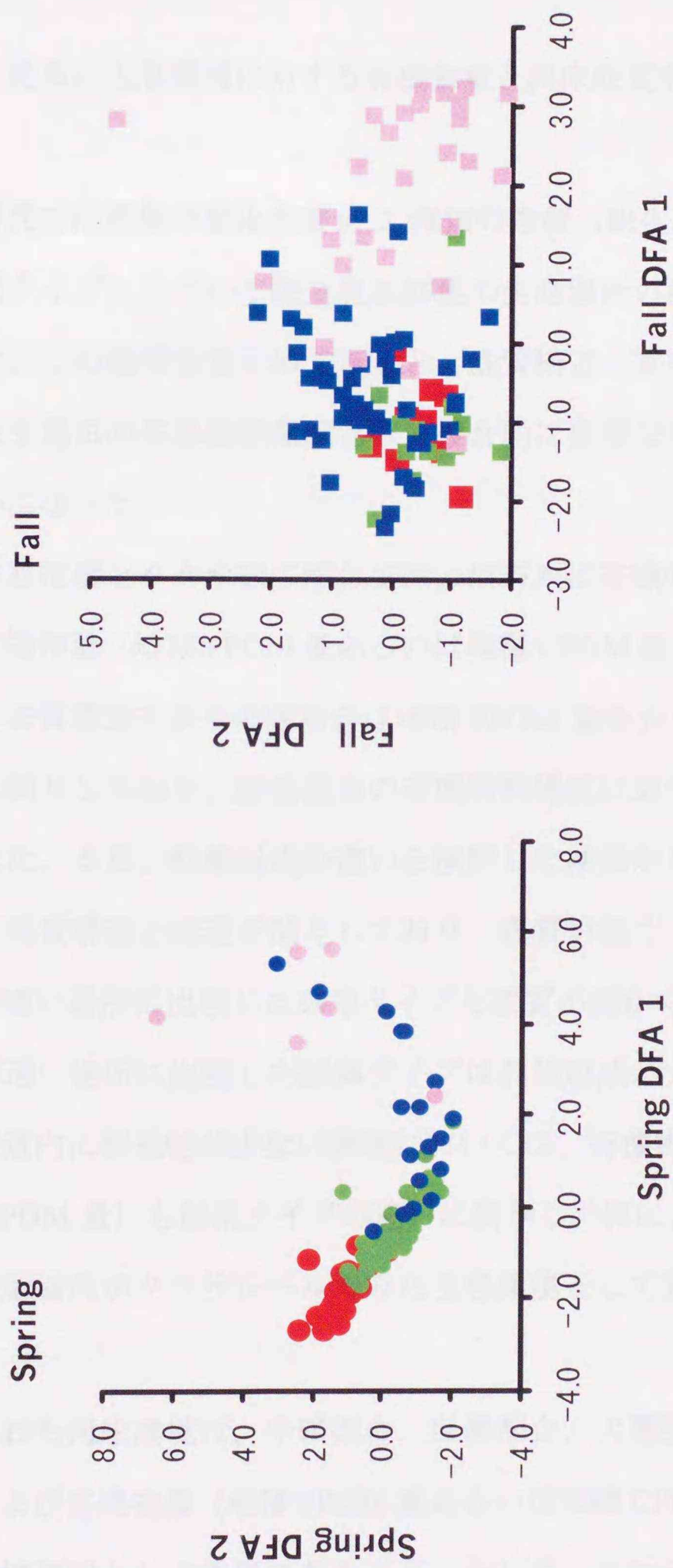


図4-1 判別分析を用いた季節毎の群集タイプの環境変量との関係

Fig.4-1 Plots of first vs. second discriminant functions among TWINSpan groups. Ordination was used independently in each season and based on the 9 environmental variables. The closed circle and squares represent the spring and fall samples respectively. Red, green, blue, and pink closed circles represent Sp1, Sp2, Sp3, and Sp4 respectively. Red, green, blue, and pink closed squares represent F1, F2, F3, and F4 respectively.

第5章 底生昆虫群集の生息河床環境と河川管理

1 底生昆虫の生息環境に対する有機物量と河床底質構造の重要性

本研究では群集の変化を表す 2 種類の指標（総生息密度およびタクサ数と群集組成タイプ）を用いて底生昆虫群集の生息場所の観点から河床環境の解析を行った。この結果をまとめてみると、底質構造と有機物に関連した河床環境要素が底生昆虫の生息場所環境として複合的に重要な役割を果たしていたことが明らかになった。

総生息密度とタクサ数に関しては、河道内に有機物が少ない春季において、堆積有機物量（堆積 FPOM 量あるいは堆積 CPOM 量）が制限要因となっていた。特に、底質構造を表す中礫割合は堆積 FPOM 量を介して総生息密度およびタクサ数に関与しており、底生昆虫の有機物利用度に対する底質構造の重要性が示唆された。また、群集組成の違いを検討した結果からは、群集組成の違いにはおもに底質構造と流速が関与しており、底質が粗く（巨礫および大礫が優占）流速が速い場所に出現した群集タイプと底質が細かく（砂および小礫が優占）、流速が遅い場所に出現した群集タイプは群集組成が大きく異なっていた。さらに、河道内に有機物が少ない春季においては、有機物量（堆積 FPOM 量および堆積 CPOM 量）も群集タイプの違いに関与し、特に、底質構造が創出する有機物の滞留場所がタクサレベルでみた生息環境として重要であることが示唆された。

すなわち河床環境は、中礫割合、巨礫割合、大礫割合、小礫割合、砂割合、流速および有機物量（堆積 FPOM 量あるいは堆積 CPOM 量）が底生昆虫群集の生息環境要因として重要であること、そして、これらの河床環境変量は各群集指標毎に異なる組み合わせで複合的に関与していることが明らかにされた。こ

のことは、従来、物理環境の視点でのみ理解されてきた河床（としての河床面）の構造に、河床面に堆積する流下有機物の視点を加えることが河川生態環境評価の面から重要であることを示唆している。

2 生態保全的河川管理と底生昆虫生息環境

第4章から、礫径の違いに対応して群集タイプが異なっていたことがあきらかになり、さらには、粗度の大きな底質により捕捉されたと推測される粒状有機物も群集タイプの違いに関与していた。もし、河川内に様々な群集タイプが存在することを、つまり底生昆虫の種多様性を生態保全的河川管理の目的の一つとするならば、河川内の不均一な底質構造が、底生昆虫の生息場所環境に直接的および間接的に重要であることが考えられた。

このような不均一な底質構造が維持されるには、数年に一度の洪水による河道の攪乱が必要だと考える。さらにいえば、このような洪水時に底質の攪乱が許されるような河道状況でなければならないだろう。つまり、土砂移動をはじめとする河川の動的環境が維持される状況が必要であろう。

これまでの治山治水（治山・砂防）を主とする防災計画においては、土砂流出防止および溪岸浸食防止を実施することにより、下流氾濫域での災害防止を至上の目的としてきた。一方で、山地河川の治山・砂防施設や電力・水資源施設と河川の治水・農業利水施設が土砂をはじめ、有機物や栄養塩類の流下を阻止する構造物だという批判が高まっている。本論で明らかになった、底生昆虫の生息環境といった視点からも、これらの施設には問題点が多いことが指摘される。しかし、治山・治水施設は本来、土砂等の一時的な大量流下を防ぐ目的で作られるものであり、一方で、生態保全的河川管理は河川の動的環境を望むものである。よって、相反する命題を解決するのは既存の河川管理計画では至難

の業だといえるだろう。

1998 年の河川審議会では土砂を流すことを含めた流域土砂管理の方向性が指摘され、この視点の一つに、生態保全的河川管理の推進もあり、これをうけて、近年、新たな事業が展開され始めている。それは、既存の不透過型砂防ダムのスリットダムへの改良、排砂施設型ダム（スリットダム・排砂ゲート付きダム）を建設していることである（中村, 2000）。こうすることにより、大洪水時にあっては大規模土砂流出による河川環境の激変と土砂氾濫の被害を低減がされるとともに、平常時または小洪水時には物質の流下を妨げないことが期待されている。これらの新たな流域管理の取り組みは、まだ端緒的なものであって、様々な問題点は残されている。さらには、出水時の土砂移動に伴って発生する河床変動に対して、流域管理に生態保全的な視点を取り入れるならば、従来までの利水および治水上の障害であるとの認識でとらえるだけではなく、この変動を魚類生息環境の視点に加えて、底生昆虫の生息環境といった視点を盛り込んだかたちでの新たな取り組みが必要だと思われる。

おわりに

本論は底生昆虫群集の河床生息環境を餌資源としての有機物量と物理環境に分け、河床の底質構造に注目して検討してきた。我が国においては生態保全的流域管理に即応的に利用できる様な水生生物に関する研究は、ほとんどないということは前にものべた。しかし、ここでも強調したいことは、社会は非常に「環境」あるいは「環境保全」に関する情報を欲している状態であるということである。ということは、我々研究者の立場からいえば、社会の要請に対して未だほとんど十分な情報を提供していないのである。

水生昆虫はその種類が多く、またそれらは観察するのに適度な大きさであること（実態視境でみられるというレベルにおいてだが）かつ適度な長さの生活環をもっていることなどから、陸水生態系を調査する際には非常に役立つといわれている。しかし、著者が本研究を進める上で感じたことは、水生昆虫に関する基礎情報の欠如である。つまり、我が国においては分類研究の遅れにより、多くの種を決定できないのである。さらに加えて、それら個々の種の生態情報が非常に少ないこともあげられる。これらは、おもに水生昆虫の多くが幼虫であることから種の判別が困難であるということや我が国の水生昆虫相の豊富さに由来すると思われるが、その他にもやはり、これらの研究に従事する人間の絶対数が少ないことも大きな要因であろう。

一方、北アメリカでは、ある程度まで種の分類が進み、個々の水生昆虫の生態情報のみならず、流域管理に即応的な研究の蓄積もなされている。我が国でも即応的な知見を得るためには、博物学的研究の重要性を認識し、研究者を増加させることによって、分類と基礎生態情報の蓄積が急務であることはまちがいない。しかし、これらの情報の十分な蓄積を待っていては、即応的研究は一向に進まないだろうし、時代の流れはこの情報を待ってくれるほどゆっくりし

たものではないだろう。よって、社会の要請に対して有用な情報を提供していくには、基礎情報の蓄積とともに、即応的な研究を同時進行で進める以外に解決策はないように思われる。

基礎情報が不足した状態ではまだまだ即応的な研究を進める段階ではないという意見もあるが、著者は以上のような考えをもって本研究を進めてきた。本研究で得られた知見が、これら同時進行で進む片軸の一端を担うことができ得るならば、非常に幸せである。

謝辞

本研究を行うにあたり、非常に多くの方々に励ましやご協力いただいた。北海道大学大学院農学研究科の新谷融教授、前川光司教授および中村太士教授には本論文を校閲していただくとともに有意義なご指摘とご助言をいただいた。京都大学生態研センター故中野繁助教授には有益なご指摘をいただいた。また、北海道大学農学研究科の清水収助手（現宮崎大学助教授）、菊池俊一助手には研究初期段階からお世話になった。特に、愛媛大学理学部の井上幹生助手には研究の計画段階から最終段階まで様々な数え切れないご助言とご指摘さらには絶え間ない叱咤激励を下さった。北海道大学農学研究科の秋元信一助教授には統計手法についてご教授下さった。東京大学農学研究科の加賀谷隆助手には統計手法や底生昆虫の分類に関する資料を提供していただいた。北海道サケマスふ化場の伊藤富子氏、北海道大学農学研究科の大原昌宏助教授、倶知安町博物館の岡崎克則氏、北海道大学農学研究科の大川あゆ子氏、久原直利氏、清水高男氏、および大阪府立大学の竹門助教授には底生昆虫の同定に関する情報を提供していただいた。現地調査に際しては、阿部俊夫氏、伊藤（旧姓）晶子氏、根岸順二郎氏、庄子康氏、上島奈美子氏、杉本幸穂氏、島村氏、薄井伯征氏、有賀誠氏および当時砂防学講座だった学生の方々各氏には暖かい励ましとともにご協力いただいた。斉田綾氏、清沢道雄氏には底生昆虫のソーティング時にご協力いただいた。また、調査器具の作成に際しては小国（旧姓）有紀氏にご協力いただいた。秋山克氏、道広絢氏および水垣滋氏には事前審査会の直前に図表制作を手伝っていただくとともに、日々の研究生活を送りにあたり継続的な励ましや、楽しさを与えてもらった。さらに、北海道大学農学部天塩地方演習林および中川演習林の林長はじめとして職員の皆様には現地での長期間の調査や生活に関して極めて多くの便宜を払っていただき、非常にお世話になった。これらの方々他にお世話になった多くの方々をも含め、すべての方に心より御礼申し上げます。

摘要

21 世紀を迎えた現在は、地球環境の長期的保全の必要性が叫ばれ、さらにはその「環境」が「売れる」時代でもあるといっても過言ではない。1970 年代からは、社会生産基盤の保全のためにおこなわれた人為的な河道・河床環境の改変により、水生生物の減少が指摘されていた。そのため今日では、前述したような社会的価値観により、生態保全的流域管理が求められている。ところが、生態保全的流域管理に資する科学的知見は、我が国においては少なく、ましてや底生昆虫に関するそれらはほとんどない。そこで、本研究は、北海道北部の山地小河川に生息する底生昆虫を対象として、その生息環境の把握を試みたものである。

第 1 章では、河川環境評価にかかわる底生昆虫の研究事例とともに、研究対象河川の選定について述べた。底生昆虫は多様な種が様々な場所に生息するためか、水質のみならず、様々な河川環境変化の評価あるいは総合的な河川環境の評価指標として利用されてきた。しかし、我が国においてはその評価法に関する研究は始まったばかりである。本研究では、北海道北部天塩川水系における 2 河川流域（問寒別川流域冷水沢、およびヌポロマポロ川、パンケナイ川）を併せて研究対象河川とした。冷水沢は、森林から牧草地へと流れる小河川で、流域植生が流程に沿って大きく変化しながらも、河川物理環境（例えば、河床勾配、川幅、底質構成等）に大きな違いはなかった。一方、パンケナイ川とヌポロマポロ川は流域の地質や河川規模はほぼ同様であったが、前者の河畔域は河畔林であるのに対して後者のそれはササ地であった。

第 2 章では、森林と草地といった河畔植生の違いが顕著な冷水沢において、河畔植生の違いで区別される植生タイプと底生昆虫群集との対応実態について明らかにした。3 つの植生タイプ（森林、移行、および草地区間）の調査区ごと

で河川物理環境に大きな違いはない。一方で、各調査区間の樹冠密度は森林区間から草地区間になるにつれて小さくなっている。この調査区間において底生昆虫の総生息密度、タクサ数、各摂食機能群、および構成するタクサの類似性から決定される群集タイプの違いを検討した。その結果、総生息密度は夏季、秋季ともに森林区間よりも移行、草地区間において高かった。また、夏季のタクサ数も森林区間よりも移行、草地区間で高かった。さらに、秋季の落葉を餌とする破碎食者 (Shredder) の生息密度は、森林、移行区間よりも草地区間で低かったが、細粒有機物を餌とする収集食者 (collector-gatherer) や濾過食者 (collector-filterer)、および捕食者 (predator) の生息密度は夏季、秋季ともに森林区間よりも移行区間、草地区間において高かった。また、群集タイプは区間に対応した出現様式を示した。

第3章では、河畔林に囲まれた森林性河川 (パンケナイ川) とササ地河川 (ヌポロマポロ川) において、底生昆虫群集の上流から下流への流程に沿った縦断分布の把握とその分布の制限要因となる河川環境について検討した。両河川に、10 調査区間を設定し、各調査区間において、河道生息場所特性を表す物理環境要素 (例えば物理変量として、水深、流速、底質タイプ構成等) と、春季および秋季の餌環境要素 (餌変量として、例えば、粒状有機物量、付着藻類量等) を計測あるいは採取した。さらに、各調査区間において春季および秋季に底生昆虫を採取し、総生息密度およびタクサ数を算出するとともに、群集組成を主成分軸により評価した。そして、各生息場所変量、総生息密度、タクサ数、および群集組成のそれぞれについて、河川の流程に沿った縦断方向において比較するとともに、各生息場所変量と、総生息密度およびタクサ数との関係について検討した。この結果、季節および河川に関係なく、群集組成は流程に沿った縦断変化を示した。この群集組成の縦断変化はすべての河川において認められたのに対し、総生息密度およびタクサ数の縦断変化は春季ササ地河川でのみ認

められた。よって、群集組成の縦断変化と、総生息密度およびタクサ数の変化とでは関与する要因や機構が異なっている可能性が推測された。また、春季のササ地川において、総生息密度およびタクサ数が流程に沿って増加していたものの、パンケナイ川や秋季のいずれの河川においてもこの傾向は認められなかった。このような底生昆虫の縦断変化は餌となる堆積細粒有機物量で説明された。さらに、この細粒有機物量は河床を構成する礫のうち中礫（礫径 16-64mm）割合と強い正の相関関係が認められた。このことから、中礫からなる間隙が、細粒有機物量の増加を介して生息密度やタクサ数の違いに影響を与えたものと推測された。

第 4 章では、サブユニットスケール解析により、物理環境と餌環境との視点から底生昆虫の微生息場所特性を検討した。森林河川（パンケナイ川）の流程に沿って設定した 10 調査区間において、それぞれの区間内の 10 地点から、春季および秋季に底生昆虫を採取した。さらに、それぞれの地点において微環境要素を（例えば微生息場所変量として、底質割合、流速、堆積細粒有機物量等）計測あるいは採取した。得られた底生昆虫の生息密度をもとに、2 元指標種分析（TWINSPAN）を用いて、採取したサンプルを類似性の高い群集タイプにグループ化した。そして、グループ化された各群集タイプと微生息場所変量とについてその関係を検討した結果、群集タイプの違いには微環境要素のなかでも河床底質構造と流速が主に寄与していたこと、特に堆積有機物が少ない春季には、粗度の大きな河床底質構造が重要な要因であることが示唆された。

第 5 章では、前章までの結果を踏まえ、底生昆虫の生息場所として重要な河川環境要因について総合的な考察を加え、生態保全的流域管理のあり方について論じた。河川環境のなかでも河床物理環境要因である河床底質構造と、これに依存した堆積有機物量が底生昆虫生息の河床環境として複合的に重要であることが明らかになった。このことから、従来、流域管理の際に物理環境として

の視点のみでとらえられてきた河床構造に、生態的流域管理の際には、河床底質構造とともに堆積有機物との関係を考慮すべきであると提起した。

さらに、底生昆虫の生息環境には底質構造が、直接的あるいは有機物の堆積場の創出により間接的に重要であることが示されたが、この関係は河床の底質構造の不均一性が保証されて初めて発現するものであると考えられた。この不均一な底質構造の維持には、適度な河床攪乱の必要性が考えられるものの、このような河川の動的環境の維持は、従来の防災計画の目的とはときに矛盾する面もあり、既存の河川管理計画では限界がある。したがって、土砂を下流に流すことを含めた流域土砂管理の方向性や、小降水時には物質の流下を妨げない排砂施設型ダムはじめとする新たな技術展開の必要性が指摘される。生態保全的な流域管理手法の構築には、このような河川の動的環境を維持できる技術開発が必要であり、その開発にあたっては底生昆虫の生息環境といった視点が不可欠であることを指摘した。

引用文献

- Allan, J. D. (1995a) Stream Ecology, Structure and function of running waters. pp.388. Chapman & Hall.
- Allan, J. D. (1995b) Heterotrophic energy sources. In *Stream Ecology, Structure and function of running waters*. pp.109-129. Chapman & Hall.
- Allan, J. David (1995c) Physical factors of importance to the biota. In *Stream ecology. Structure and function of running waters*. pp.45-82: Chapman & Hall
- Allan, J. David (1995d) Streamwater chemistry. In *Stream ecology. Structure and function of running waters*. pp.23-43: Chapman & Hall
- Angradi, T. R. (1996) Intrar-habitat variation in benthic community structure, function, and organic matter storage in 3 Appalachian headwater streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 15: 42-63.
- Bain, M. B., J. T. Finn, & H. E. Booke (1985) Quantifying stream substrate for habitat analysis studies. *North American Journal of Fisheries Management*. 5: 499-506.
- Barbour, M. T., J. Gerristen, G. E. Griffith, R. Frydenborg, E. McCarron, J. S. White and M. L. Bastian (1996) A framework for biological criteria for Florida streams using benthic macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, 15: 185-211.
- Barnard, C. J., F. S. Gilbrt & P. K. McGregor (1995) Asking questions in Biology: Design, Analysis and Presentation in Practical Work. (近藤修訳「生物学の考える技術－発想のポイントと基礎テクニ

ック」講談社, 245pp., 東京.)

Barton D. R., W. D. Taylor (1985) Dimensions of riparian buffer strips required to maintain trout habitat in southern Ontario streams.

North American Journal of Fisheries Management, 5:364-378.

Behmer, D. J. & C. P. Hawkins (1986) Effects of overhead canopy on macroinvertebrate production in a Utah stream. Freshwater Biology, 16:278-300.

Belsky, A. J., A. Matzke & Uselman (1999) Survey of livestock influences on stream and riparian ecosystems in the western United States. J. Soil. and Water Cons., 54: 419-431.

Bilby, R. E. & P. A. Bisson (1992) Allochthonous versus autochthonous organic matter contributions to the trophic support of fish population in clear-cut and old-growth forest streams. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49: 540-551.

Bisson, P. A., J. L. Nielsen, R. A. Palmason and L. E. Grove (1982) A system of naming habitat types in small streams, with examples of habitat utilization by salmonids during low streamflow. In *Acquisition and utilization of aquatic habitat inventory information*, N. B. Armantrout (ed.), pp.62-73. American Fisheries Society, Western Division, Bethesda, MD.

Brown, G. W. and J. T. Krygier (1970) Effects of clear-cutting on stream temperature. Water Resources Research. 6: 1133-1139.

Campbell, I. C., K. R. James, B. T. Hart & A. Devereaux (1992) Allochthonous coarse particulate organic material in forest and pasture reaches of two southeastern Australian streams. I .

- Litter accession. *Freshwater Biology*, 27: 341-352
- Carlson, J. Y., C. W. Andrus and H. A. Froehlich (1990) Woody debris, channel features, and macroinvertebrates of streams with logged and undisturbed riparian timber in northeastern Oregon, U.S.A. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 47: 1103-1111.
- Clenaghan, C, P. S. Giller & R. Hernan (1998) Stream macroinvertebrate communities in a conifer-afforested catchment in Ireland: relationships to physico-chemical and biotic factors. *Freshwater Biology*, 40: 175-193.
- Corkum, L. D. & P. J. Pointing (1979) Nymphal development of *Baetis vagans* McDounnough (Ephemeroptera: Baetidae) and drift habitats of large nymphs. *Canadian Journal of Zoology*. 57: 2348-2354.
- Corkum, L. D. (1990) Intra-biome distributional patterns of lotic macroinvertebrate assemblages. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 2147-2157.
- Cummins, K.W. (1992) Invertebrates, In *River handbook Volume 2*. pp.234-250. Peter, C. & G. E. Petts (Ed), Blackwell science publications, London.
- Dance, K. W. & H. B. N. Hynes (1980) Some effects of agricultural land use on stream insect communities. *Environmental Pollution*, 22: 19-28.
- Delong, M. D. & M. A. Brusven (1998) Macroinvertebrate community structure along the longitudinal gradient of an agriculturally impact stream. *Environmental Management*, 22: 445-457.
- Dudgeon, D. (1988) The influence of riparian vegetation on

- macroinvertebrate community structure in four Hong Kong streams.
J. Zool., Lond. 216: 609-627.
- Dudgeon, D. (1989) The influence of riparian vegetation on the functional organization of four Hong Kong stream communities.
Hydrobiologia, 179: 183-194.
- Feminella, J. W., M. E. Power, & V. W. Resh (1989) Periphyton responses to invertebrate grazing and riparian canopy in three northern California coastal streams. Freshwater Biology. 22: 445-457.
- Fore, L. S., J. R. Karr and R. W. Wisseman (1996) Assessing invertebrate responses to human activities: evaluating alternative approaches.
Journal of the North American Benthological Society, 15: 212-231.
- Grubaugh, J. W., J. B. Wallace & E. S. Houston (1996) Longitudinal changes of macroinvertebrate communities along an Appalachian stream continuum. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 896-909.
- 長谷川和義(1988)山地河川の形態と流れ. 水工学シリーズ 88-A-8. 土木学会水理委員会.
- 花田聡子(2000)カワゲラのドラミング行動. インセクタリウム, 37: 4-9.
- Hanada, S., Y. Isobe, K. Wada & M. Nagoshi(1994)Drumming behavior of two stonefly species, *Microperla brevicauda* Kawai (Peltoperlidae) and *Kamimuria tibialis* (Pictet) (Perlidae), in relation to other behaviors. Aquatic Insects. 16: 75-89.
- Harding, J. S. & M. J. Winterbourn (1995)Effects of contrasting land use on physico-chemical conditions and benthic assemblages of streams in a Canterbury (South Island, New Zealand) river system. New

- Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 29: 479-492.
- Harding, J. S., R.G. Young, J. W. Hayes, K. A. Shearer & J. D. Stark
(1999) Changes in agricultural intensity and river health along a
river continuum. *Freshwater Biology*, 42: 345-357.
- Hauer, F. R. and V. H. Resh (1996) Benthic macroinvertebrates. In *Methods
in Stream Ecology*, Hauer, F. R. and G. A. Lamberti (eds). pp.339-
369, Academic Press, San Die
- Hawkins, C. P., M. L. Murphy and N. H. Anderson (1982) Effects of
canopy, substrate composition, and gradient on the structure of
macroinvertebrate communities in Cascade Range streams of
Oregon. *Ecology*, 63 : 1840-1856.
- Hill, M. O. (1979) TWINSpan, a FORTRAN program for arranging
multivariate data in an ordered two-way table by classification of
the individuals and attributes. *Ecology and Systematics*, Cornell
University, Ithaca, New York.
- Hughes, D. A. (1966) The role of responses to light in the selection and
maintenance of microhabitat by the nymphs of two species of
mayfly. *Animal Behavior*, 14:14-33.
- Huryn, A. D. & J. B. Wallace (1987) Local geomorphology as a determinant
of macrofaunal production in a mountain stream. *Ecology*, 68(6):
1932-1942.
- Inoue M., Nakano S., and Nakamura F. (1997) Juvenile masu salmon
(*Oncorhynchus masou*) abundance and stream habitat relationships
in northern Japan. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic
Sciences* 54: 1331-1341.

Inoue, M. & S. Nakano (1998) Effects of woody debris in the habitat of juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in northern Japanese streams. *Freshwater Biology*, 40: 1-16.

Inoue, M. & S. Nakano (1999) Habitat structure along channel-unit sequences for juvenile salmon: a subunit-based analysis of in-stream landscapes. *Freshwater Biology*, 42: 597-608.

井上幹生・中野繁 (1994) 小河川の物理的環境構造と魚類の微生息場所. *日生態会誌*, 44: 151-160.

石綿新一 (1997) カゲロウ目. 相模川水系の水生動物—川の生態系を構成するいきものたち—, 石綿進一・野崎隆夫 (編): pp.9-15. 神奈川県環境部水質保全課, 神奈川.

石綿進一 (1989): マダラカゲロウ—系統的分化と小生息場所の分割利用. *日本の水生昆虫*, 柴谷篤弘・谷田一三(編) pp.42-52. 東海大学出版会, 東京.

伊藤晶子・笹賀一郎 (1993) 土地利用と保全事業の歴史的経過と今後の方向性—北海道北部・問寒別川流域の事例から—. *水利科学*, 37: 64-81.

岩崎敬二・大塚泰介・中山耕至 (1997) 賀茂川中流域の川岸植物群落内の中・大型水生動物群集. *陸水学雑誌*, 56: 277-291.

加賀谷 隆 (1996) 多摩川の水生昆虫—トビケラ類の流程分布—, *海洋と生物*, 107: 447-452.

可児藤吉 (1944) 溪流棲昆虫の生態. *日本生物誌*, 「昆虫, 上」, 古川晴男(編): pp.171-317. (思索社版全集 1970 による)

笠原祥一・天野 洋 (1994) 荒川水系高麗川上流部における水生昆虫相に与える溪畔植生の影響の解析—CUMMINS の機能群分類

法を用いて－. 千葉大園学報, 48: 25-30.

加藤和弘 (2000) 生物群集の種組成に基づく環境評価. 河川生態環境
評価法－潜在自然概念を軸として. 玉井信行・奥田重俊・中
村俊六 (編). 東京大学出版会, pp.183-216, 東京.

川合禎次(編) (1985) 日本産水生昆虫検索図説. 東海大学出版会, 東京.

川合禎次・磯部ゆう (1985) せき翅目 (カワゲラ目). 日本産水生昆虫
検索図説. 川合禎次(編), pp.125-148 東海大学出版会, 東京.

小林四郎 (1995) 生物群集の多変量解析, 蒼樹書房. 東京.

Lienkaemper, G. A. & F. J. Swanson (1987) Dynamics of large woody
debris in streams in old-growth Douglas-fir forests. Canadian
Journal of Forest Research, 17:150-156.

Linke, S., R. C. Robert & J. Schwindt (1999) Temporal variability of stream
bioassessments using benthic macroinvertebrates. Freshwater
Biology, 42:575-584.

Lyford, J. H. & S. V. Gregory (1975) The dynamics and structure of
periphyton communities in three Cascade Mountain streams.
Vehandlungen der Internationalen Vereinigung fur Theoretische
und Angewandte Limnologie 19: 1610-1616

丸山博紀・高井幹夫(2000) 原色川虫図鑑. 谷田一三(監) 244pp., 全
国農村教育協会, 東京

Merritt, R. W., & K. W. Cummins (1996a) An introduction to the aquatic
insects of North America, Third Edition. Kendall-Hunt, 862pp.,
Dubuque, IA

Merritt, R. W., & K. W. Cummins (1996b) Ecology and distribution of
aquatic insects. In *An introduction to the aquatic insects of North*

- America*, Third Edition, R. W. Merritt & K. W. Cummins (eds), pp.74-86, Kendall-Hunt, Dubuque, IA
- Merritt, R. W., V. H. Resh & K. W. Cummins (1996) Design of aquatic insect studies : Collecting, sampling and rearing methods. In *An introduction to the aquatic insects of North America*, Third Edition, R. W. Merritt & K. W. Cummins (eds), pp.12-28. Kendall-Hunt, Dubuque, IA
- Moore, K. M., & S. V. Gregory (1988a) Summer habitat utilization and ecology of cutthroat trout fly (*Salmo clarki*) in Cascade Mountain stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45:1921-1930.
- Moore, K. M., & S. V. Gregory (1988b) Response of young-of-year cutthroat trout to manipulation of habitat structure in a small stream. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 117: 162-170.
- 森下郁子 (1978) 生物学からみた日本の河川. 山海堂, 東京.
- Moyle, P. B. (1976) Some effects of channelization on the fishes and invertebrates of Rush Creek, Modoc County, California, California Fish and Game, 62: 179-186.
- Murphy, M. L., C. P. Hawkins, & N. H. Anderson (1981) Effects of canopy modification and accumulated sediment on stream communities. *Transaction of American Fisheries Society*, 110: 469-478.
- 長坂晶子・中島美由紀・柳井清治・長坂 有 (2000) 河床の砂礫構成が底生動物の生息環境に及ぼす影響ー森林および畑地河川の比較ー, 応用生態工学, 3: 243-254.
- 中島美由紀 (1993) 厚田川の底生動物群集. サケマス保護水面管理事業調査実績. 北海道立水産ふ化場.

Nakamura, F. & F. J. Swanson (1994) Distribution of coarse woody debris in a mountain stream western Cascade Range, Oregon. *Canadian Journal of Forest Research*, 24:2395-2403.

中村太士 (2000) 物質・生物の移動を確保する砂防への転換, フロント 2000 年 11 月号: 64-67. リバーフロント整備センター

中村太士・百海琢司 (1989) 河畔林の河川水温への影響に関する熱収支的考察. *日本林学会誌*, 71:387-394.

Newbold, J. D., D. C. Erman & K. B. Roby (1980) Effects of logging on macroinvertebrates in streams with and without buffer strips. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1076-1085

Nikolai F., B. Kronvang, H. O. Hansen & L. M. Svendsen (1998) Long-term, habitat-specific response of a macroinvertebrate community to river restoration, *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 8: 87-99.

西山 登 (1958) 丸山川水系 (兵庫県) の水生生物群集 II, 八木川の淵の底生昆虫. *日本生態学会誌*, 8: 136-142.

西山 登 (1964) 淵の底の昆虫群集の変動 I. 季節変動一丸山川の例. *生理生態*, 12: 238-242.

Norusiss, M. J. (1993) SPSS for Windows; Base system; Professional statistics; Advanced statistics user's guide, Release 6.0J (日本語版). エス・ピー・エス・エス株式会社

Ormerod, S. J., S. D. Rundle, E. C. Lloyd & A. A. Douglas (1993) The influence of riparian management on habitat structure and macroinvertebrate communities of upland streams draining plantation forests. *Journal of Applied Ecology*, 30: 13-24.

大串竜一・西村 登・吉沢八重子 (1957)淵のそのの昆虫群集とその
現存量(I). 生態昆虫, 6: 87-99.

Prochazka, B. K., B. A. Stewart & B. R. Davies (1991) Leaf litter retention
and its implications for shredder distribution in two headwater
streams. Arch. Hydrobiol., 120: 315-325.

Quinn J. M., R. B. Williamson, R. K. Smith & M. L. Vickers (1992) Effects
of riparian grazing and channelization on streams in Southland,
New Zealand. 2. Benthic invertebrates. New Zealand Journal of
Marine and Freshwater Research, 26: 259-273.

Read, M. G. & L. A. Barmuta (1999) Comparisons of benthic communities
adjacent to riparian native eucalypt and introduced willow
vegetation. Freshwater biology, 42: 359-374.

Reed, J. L., I .C. Campbell & P. C. E. Bailey (1994) The relationship
between invertebrate assemblages and available food at forest and
pasture sites in three southeastern Australian streams. Freshwater
Biology, 32: 641-650.

Richards, C. & G, E. Host (1993) Identification of predominant
environmental factors structuring stream macroinvertebrate
communities within a large agricultural catchment. Freshwater
Biology, 29: 285-295.

Richardson, J. S. (1991) Seasonal food limitation of detritivores in a
montane stream: an experimental test. Ecology, 72: 873-887.

Richardson, J. S. (1992) Food, microhabitat, or both? Macroinvertebrate use
of leaf accumulations in a montane stream. Freshwater Biology, 27:
169-176.

- Richardson, J. S. & W. E. Neill (1991) Indirect effects of detritus manipulations in a montane stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 776-783.
- Rossiter, A. (1989) シマトビケラ科幼虫の生態的分化 (総説). 日本の水生昆虫, 柴谷篤弘・谷田一三 (編), pp.130-140. 東海大学出版会, 東京
- Sedell, J. R., G. H. Reeves, F. R. Hauer, J. A. Stanford & C. P. Hawkins (1990) Role of refugia in recovery from disturbances: modern fragmented and disconnected river systems. *Environ. Manage.*, 14: 711-724.
- 清水高男 (1997) カワゲラ目. 相模川水系の水生動物—川の生態系を構成するいきものたち—, 石綿進一・野崎隆夫 (編), pp.20-25. 神奈川県環境部水質保全課, 神奈川.
- 新名史典 (1996) 河川昆虫群集の食物網, 多様性と動態. *海洋と生物*, 18: 434-440.
- Short, R. A. & P. E. Maslin (1977) Processing of leaf litter by a stream detritivore: effect on nutrient availability to collector. *Ecology*, 58: 935-938.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf (1983) *Introduction to Biostatistics*. Freeman.
(藤井宏一訳「生物統計学」499pp., 共立出版. 東京.)
- Speaker, R., K. Moore & S. Gregory (1984) Analysis of process of retention of organic matter in stream ecosystems. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 1835-1841.
- Steinman, A. D. & G. A. Lamberti (1996) Biomass and pigments of benthic algae. In *Methods in Stream Ecology*, R. Hauer & G. A. Lamberti

(eds), pp.295-313. Academic Press, San Diego.

Stout III, B. M., E. F. Benfield & J. R. Webster (1993) Effects of forest disturbance on shredder production in southern Appalachian headwater streams. *Freshwater Biology*, 29: 59-69.

Strahler, A. N. (1964) Quantitative geomorphology of drainage basins and channel networks; section 4-2, in *Handbook of Applied Hydrology*, (ed. Ven te Chow), McGraw-Hill, New York.

Sugimoto, S., F. Nakamura and A. Ito (1997) Heat budget and statistical analysis of the relationship between stream temperature and riparian forest in the Toikanbetsu River basin, northern Japan. *Journal of Forest Research*, 2: 103-107.

Suren, A. M. (1994) Macroinvertebrate communities of streams in western Nepal: effects of altitude and land use. *Freshwater Biology*, 32: 323-336.

Sweeney, B. W. (1993) Effects of streamside vegetation on macroinvertebrate communities of White Clay Creek in eastern North America. *Proceedings of The Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 144: 291-340.

Tait, C. K., J. L. Li, G. A. Lamberti, T. N. Pearsons, & H. W. Li (1994) Relationships between riparian cover and the community structure of high desert streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 13: 45-56.

高岡貞夫・笹賀一郎 (1996) 北海道北部, 間寒別川流域における明治後期以降の林野火災史の復元. *北大演習林研報* 53: 245-268.

竹門康弘・石綿進一 (1996) カゲロウ類. *日本動物大百科* 第8巻 昆虫 I. 石井実・大谷 剛・常喜豊 (編), pp.63-65. 平凡社. 東

京.

竹門康弘 (1997) 溪流における水生昆虫の棲み場所保全. 砂防学会誌, 50: 52-60.

竹門康弘 (1998) 森が水生昆虫をはぐくみ川を豊かにする. 山林, 1998 年 9 月号: 2-11.

谷田一三(1985) 毛翅目 (トビケラ目). 日本産水生昆虫検索図説. 川合禎次(編), pp.167-215 東海大学出版会, 東京.

Tanida K., Yamashita K., & A. Rossiter (1985) A portable current meter for field use. *Jpn. J. Limnol.*, 46(3): 219-221.

谷田一三 (1991) 「水の汚れ」から「川の汚れ」へ, 関西自然保護機構会報 13:19-21.

舘脇操・五十嵐恒夫 (1971) 北大天塩・中川演習林の森林植生. 北大演研報 28: 1-192.

Trayler, K. M. & J. A. Davis (1998) Forestry impacts and the vertical distribution of stream invertebrates in south-western Australia. *Freshwater biology*, 40: 331-342.

津田松苗 (1956) 川の石礫底動物群集と砂底動物群集. 日本生態学会誌, 6: 76-79.

津田松苗・御所久右衛門 (1964) 川の瀬における水生昆虫の遷移. 生理生態, 12: 234-251.

津田松苗・渡辺仁治 (1958) 奈良県月瀬村五月川における藻類と水棲昆虫の生態学的研究. 日本生態学会誌, 8: 43-50.

Tuchman, N. C. and R. H. King (1993) Changes in mechanisms of summer detritus processing between wooded and agricultural sites in a Michigan headwater stream. *Hydrobiologia*, 268: 115-127.

内田臣一 (1996) 多摩川水系によるカワゲラ類の微生息場所、流程分布、垂直分布. 海洋と生物, 107:441-446

Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell, & C. E.

Cushing (1980) The river continuum concept. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37:130-137.

Vought, L. B.-M., A. Kullberg & R.C. Petersen (1998) Effect of riparian structure, temperature and channel morphometry on detritus processing in channelized and natural woodland streams in southern Sweden, Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 8: 273-285.

Wallace, J. B. & M. E. Gurtz (1986) Response of baetis mayflies (Ephemeroptera) to catchment logging. The American midland naturalist, 115: 25-41.

Wallace, J. B., & J. W. Grubaugh (1996) Transport and storage of FPOM. In *Methods in Stream Ecology*, R. Hauer & G. A. Lamberti (eds): 191-215. Academic Press, San Diego.

Ward, J. V. (1975) Bottom fauna-substrate relationships in a Northern Colorado trout stream: 1945 and 1974. Ecology, 56: 1479-1484.

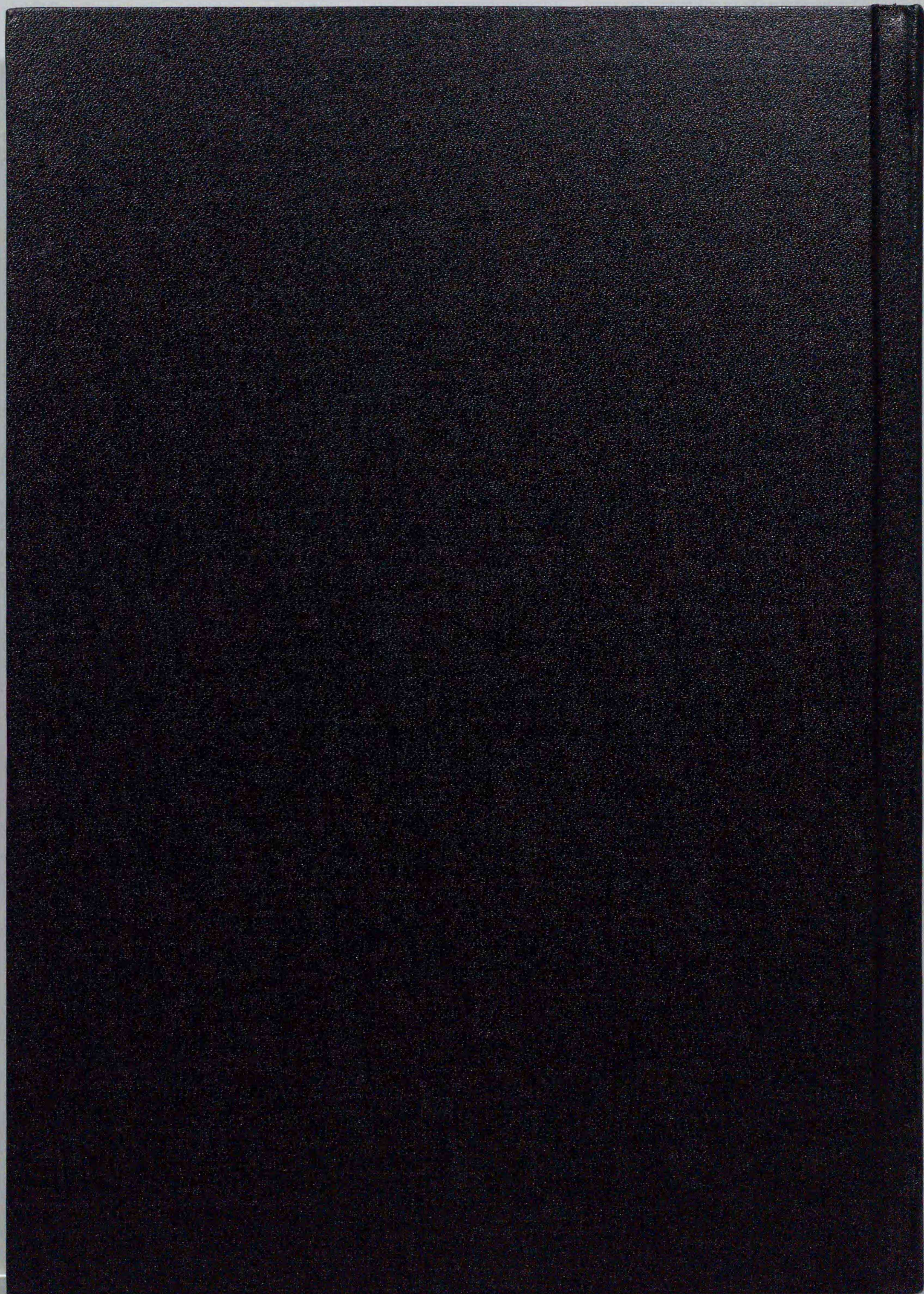
渡辺 直 (1996) 大発生するカゲロウ. 海洋と生物, 107: 424-429.

Webster, J. R., A. P. Covich, J. L. Tank & T. V. Crockett (1994) Retention of coarse organic particles in streams in the southern Appalachian Mountain. J. N. Am. Benthol. Soc., 13:140-150.

Wohl, D. R., J. B. Wallace & J. L. Meyer (1995) Benthic macroinvertebrate community structure, function and production with respect to habitat type, reach and drainage basin in the southern

Appalachians (U.S.A.) *Freshwater Biology*, 34:447-464.

Young, R. G., A. D. Huryn and C.R. Townsend (1994) Effects of agricultural development on processing of tussock leaf litter in high country New Zealand streams. *Freshwater Biology*, 32: 413-427.

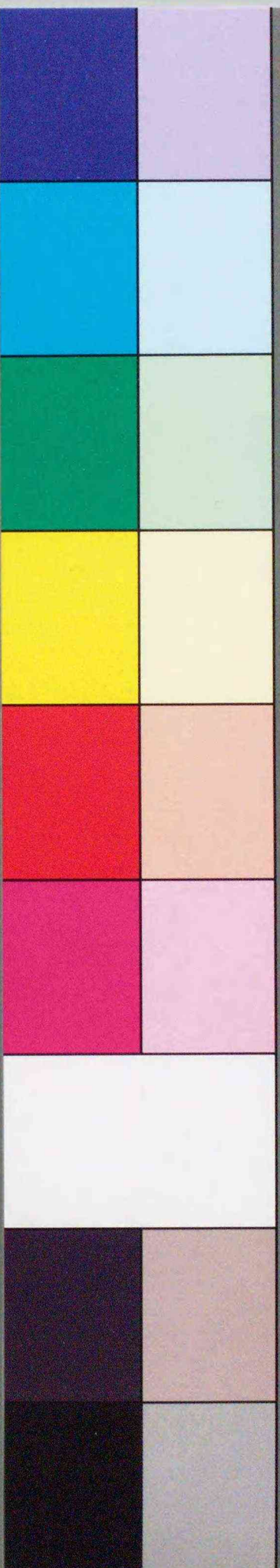


inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black



Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19

