

13.1 水生生物の生息環境の調査手法と生態的機能の解明に関する研究

研究予算：運営費交付金（治水）

研究期間：平 18～平 22

担当チーム：水環境研究グループ（河川生態）

研究担当者：三輪準二（上席）、矢島良紀、中西哲、中田和義、小林草平、赤松史一

【要旨】

生態系に配慮した河川づくり考える上で、生物生息場としての河川物理環境とそこに棲む生物の関係を適切に評価することは重要である。河川における瀬の物理特性と底生動物現存量の関係を理解するため、愛知県豊川において流程景観〔下流から上流へ平野部、峡谷部、山間部（谷が開けている）、山地部〕を区分し、瀬の物理特性と底生動物群集を調査した。河床礫は山間部や山地部の地点で大きかったが、年最大流量で動きうる礫径に対する実際の河床礫径の比は平野部の地点で大きかった。一方、平水時の平均流速は峡谷部と山間部の地点で大きい傾向にあった。全底生動物現存量は平野部で最も大きく、次いで山間部で大きかった。摂食機能群別の現存量では、付着物食者は平野部、濾過食者は平野部と山間部で大きい一方、捕食者は山間部と山地部で大きかった。底生動物を河床中の生息拠点と移動・固着性を基に河床生息型区分を行うと、平野部で多いのは礫面固着巢型や礫下砂固着巢型などいずれも安定した環境を好むグループ、一方、山間部と山地部で多いのは礫間固着巢型、礫間自由型など礫間の空隙を利用するグループであった。これらに基づき、底生動物現存量に貢献し群集を特徴づけている瀬の物理特性は、平野部では河床安定性、山間部では礫の大きさに伴う礫間の空隙量と考えられた。

キーワード：瀬、物理特性、底生動物、現存量、河床生息型

1. はじめに

自然環境の保全、復元に対する社会の関心が強まるなか、河川事業においても環境や生態に配慮した計画・設計を行うことが必要となっている。そのためには生物生息場としての河川物理環境とそこに棲む生物の関係を適切に評価し、瀬淵等河川構造の生態的機能を定量的に解明することで、環境や生態に配慮した保全・再生の技術提案が求められている。

河川において水生昆虫を主とする底生無脊椎動物（以下底生動物）は、食物網の基礎エネルギー（藻類、デトリタス）から高次消費者（魚類）へエネルギーを伝える役割を持ち、また底生動物による付着藻類や粒状有機物の摂食は、河床－水中間の栄養塩・有機物のやりとりに大きな影響力を持ちうる¹⁾。こうした底生動物の機能・影響の大きさを評価する場合、底生動物の現存量・生産量、また構成種の摂食等の機能を知ることが基本となる。底生動物現存量は、地点によって大きく異なり、また同地点においても季節や出水前後で変化する。河川における底生動物現存量は、国内では1950年代から数多く報告され、一般に早瀬で最も大きく、次いで平瀬、淵となる

こと²⁾³⁾、時期的には冬や初春に高く夏や秋に低いこと³⁾⁴⁾、出水によって大きく低下し、出水規模が大きい場合には回復に数年以上かかる場合があること⁵⁾⁶⁾などが分かっている。しかし、これらを踏まえて底生動物を採取する季節や場・条件を揃えても、底生動物現存量は流程や河川によって異なるのが普通である。流程や河川といった空間スケールにおける底生動物現存量の変異と環境要因とその変異との関係について十分な議論は行われていない。

河川において瀬は（特に早瀬は）、一般に底生動物が多く、浅くて容易に近づくことから、多くの地点で底生動物群集を評価する際の基本的な調査場となっている。瀬の底生動物現存量には様々な要因が影響しているが、水質・水温の範囲や変動が極端であるため生息が少数種に限定される場合（例えば汚濁河川、酸性河川、高温水など）を除けば、年間の現存量の大きさは、環境収容力を規定する場の物理特性や餌資源量に大きく左右されると考えられる。瀬において環境収容力を規定する物理特性としてまず流速や河床礫特性があげられる。水中を流れている粒状有機物を食物とする濾過食の底生動物は、

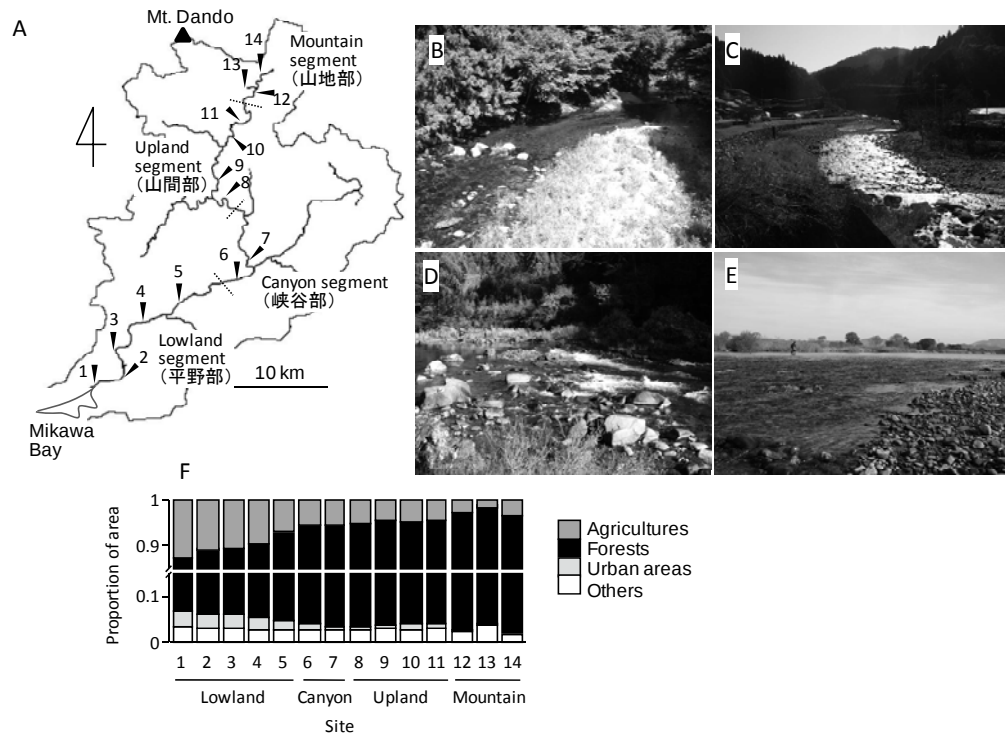


図-1 豊川における 14 調査地点の位置 (A), 山地部 (B), 山間部 (C), 峡谷部 (D), 平野部 (E) の瀬を含む景観と、各地点の集水域における土地利用面積割合 (F)

流速の大きい場所ほど餌供給が良く生息数が高いことは数多くの報告がある⁷⁾⁸⁾。また、河床礫の大きさや浮き・はまり状態も、底生動物にとって重要であることは広く認識されている⁹⁾¹⁰⁾。底生動物において礫間や砂・砂利の中を生息拠点とするグループは河床状態によって生息量が異なることは大いに予想されるが、河床状態と底生動物群集の特徴の関係を詳しく検討した研究はほとんど見られない。また、瀬で優占することが多い造網性トビケラ等の定住型の底生動物は、ダム下流など安定した環境下で生息数が高いことが度々報告されており¹¹⁾¹²⁾、河床が安定している瀬ほど現存量が大きいことも予想される。このように底生動物生息数や現存量に影響する物理特性の議論はあるものの、特定の地点や瀬内の微小空間スケールを対象としたものが多く、瀬ごとに物理特性を評価し底生動物の群集構造や現存量の違いを議論している研究は国内外を通して少ない。

瀬の物理特性は河川規模、河床勾配や河道幅、砂礫の量や粒径等の河道特性によって決まり、一河川において上・中・下流の流程スケールで異なる。上流から下流への瀬淵構造の変化は、可児籐吉による Aa 型、Bb 型、Bc 型の分類に見られるように¹³⁾、景観的には捉えられてきた。また、底生動物の生息場の観点から河川内の物理特性の流程変化について議論が行われている¹⁴⁾¹⁵⁾。しかし、

瀬を取り上げてその物理特性の流程変化を生息場の観点から検討した研究はほとんどない。本研究は瀬の物理特性と底生動物現存量の関係について理解を深めることを目標に、一河川において上・中・下流の異なる流程の地点で河床物理特性と底生動物の調査を行った。本研究では①上・中・下流の流程ごとの瀬の物理特性と底生動物現存量の大きさ、②各流程において現存量を支えているグループの特徴について摂食機能とともに河床利用の観点から明らかにし、これらを基に③各流程において底生動物群集を特徴付け、高い現存量を生じる瀬の物理特性について検討を行う。

2. 調査地と方法

2. 1. 調査地

愛知県東部の一級河川の豊川（流域面積：724km²、全長：77 km、最高峰：段戸山 1172 m）を対象とした（図-1）。豊川は全国一級河川のなかで比較的水質がよく、また山地から河口付近まで礫河床と瀬淵構造が続き、物理特性と底生動物の関連を調査するのに適している。豊川流域を中央構造線が北東から南西に向けて走り、北西側には花崗岩や変成岩を主体とする領家帯と、中心が火山岩で周辺が中新世の堆積岩である設楽群層が、南東部には三波川変成岩類が分布する。年間降水量は上流域で

表-2 豊川の名調査地点における特性

Sites	Distance from river mouth (km)	Elevation (m)	Watershed area (km ²)	Channel slope (%)	Mean channel width (m)	pH	Electric conductivity (mS cm ⁻¹)	NO ₃ ⁻ -N (mg L ⁻¹)	Mean water temperature (°C)	
									August	February
Lowland segment (平野部)										
1	11.8	1.0	660.0	0.05	145.7	7.4	10.3	1.16	*	7.5
2	14.2	1.7	625.6	0.11	178.0	7.4	10.1	1.11		
3	18.0	5.5	622.4	0.15	133.1	7.6	9.1	0.91	26.4	6.4
4	21.7	11	601.2	0.18	125.5	8.4	9.4	0.73		
5	27.0	18	536.5	0.09	98.5	8.1	7.4	0.56	25.3	6.3
Canyon segment (峡谷部)										
6	34.7	41	487.3	0.32	56.0	8.2	6.5	0.40		
7	36.9	51	306.2	0.68	53.5	7.7	5.3	0.34	24.0	4.4
Upland segment (山間部)										
8	46.5	108	247.2	0.38	49.1	7.6	4.7	0.34		
9	52.0	133	156.9	0.91	39.2	7.9	4.1	0.22	24.3	3.8
10	59.7	215	90.5	1.27	37.1	7.7	4.4	0.26		
11	62.7	249	79.8	0.75	32.4	7.6	4.5	0.28	*	3.2
Mountain segment (山地部)										
12	68.4	331	58.9	1.18	25.2	7.7	4.3	0.29		
13	70.3	388	18.0	2.33	25.1	7.6	3.0	0.30		
14	71.6	389	22.7	1.40	22.6	7.5	5.8	0.16	20.7	2.1

* No data

2400 mm, 下流域で1800 mmのレベルで、梅雨と台風の時期に降雨が集中する。豊川流域の人口は約58万で、その多くは下流部に集中し(豊橋市, 豊川市), 流域の多くは森林・原野で占められる(図-1)。豊川の河口11.8 km付近から河口へ放水路が直線的に伸び、出水時にのみゲートが開き流水のショートカットとなっている。豊川は河口から35 km付近で北に伸びる寒狭川(本川)と北東に伸びる宇連川に分かれる。河口25 km付近の牟呂松原頭首工, また寒狭川下流部の寒狭頭首工において取水が行われているが、それぞれ $5.0 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, $1.3 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ の放流量が確保されている。宇連川の最上流部に2つのダムが存在するが、寒狭川を含む豊川本川に大きなダムはない。豊川は下流においてもBODは通常 1 mg L^{-1} を下回り、降雨時以外に濁ることは少ない。

豊川本川沿いに14の調査地点を設定した(図-1)。最上流から最下流の地点の間に標高(1-389 m), 集水域面積(18-660 km²), 河床勾配(0.0005-0.023 m m⁻¹), 河道幅(22.6-178 m)は大きく変わる(表-1)。最下流は放水路分岐点の直上にあたり、感潮域よりも上流に位置する。本研究では下流から地点番号を付け、地形から4流程景觀に区分した: 平野部(地点1-5), 峡谷部(地点6-7), 山間部(地点8-11), 山地部(地点12-14)。地点4と5の間に牟呂松原頭首工が存在し, 地点6と7の間で宇連川が合流する。底生動物各調査時の水質測定では, pHは全地点を通じて中性からアルカリ性で(7.4-8.4), 電気伝導度(3.0 - 10.3 mS cm^{-1})やNO₃⁻-N濃度(0.16 - 1.16 mg L^{-1})は下流の地点ほど高い傾向にあった(表-1)。7地点(地点1, 3, 5, 7, 9, 11, 14)において水温の連続観測を行った結果, 最上流と最下流の地点で水温は5-6°C

違った(表-1)。

2. 2. 河道特性と河床物理環境

各地点において瀬は平水時に水面が波立つ場とした。各地点における瀬の物理特性のうち, 底生動物の生息量および群集構造に直接影響しうるものとして, 平水時の流速, 河床礫径, 河床礫の動きにくさを評価した。平水時の水深および流速は, 瀬の水面幅, 水面勾配, および平水時流量をもとに瀬の平均値を推定した。各地点で瀬の水面幅と水面勾配のレベル測量を行い(2-3 瀬淵にわたる縦断測量と3-4 側線における横断測量), また各地点における平水時流量は近隣の水位観測所(当古, 石田, 布里, 清崎, 大名倉, 八橋のうちの2箇所)での平水流量(1997-2006年度の流量データから年間の流況曲線における多い方から185日目の流量を特定)と集水域面積の関係から求め, これらをManning式に代入して平均流速を求めた。

$$Q = 1/n A R^{2/3} S^{1/2}$$

ここで Q は流量($\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$), n は粗度係数(礫河川で通常用いられる0.03を用いた), A は断面積(m^2), R は径深(m), S は河床勾配(m m^{-1})である。断面積 A は径深 R と瀬の水面幅の積とし, 河床勾配には瀬の水面勾配を用いた。径深 R を瀬の平均水深とし, 流量 Q から断面積 A を除して瀬の平均流速(m s^{-1})とした。

また, 各地点において瀬の河床の骨格をなす礫(主材料)の大きさの調査を行った。瀬の中の6-10点において, $0.5 \text{ m} \times 0.5 \text{ m}$ 方形枠をおき, その中で河床表面から水中に突き出ている礫について(周辺より高さが低い礫は骨格礫としない), 粒径の大きい上流では枠あたりおおよそ

表-2 底生動物の河床生息型の特徴、代表分類群、従来の生活型との対応

Bed-residence type		Features	Representative taxa	津田(1962)、竹門(2005)による生活型
Surface retreat	礫面-固着巣	Building anchored retreat on open part of stones	<i>Hydropsyche</i> , <i>Cheumatopsyche</i> , <i>Potamyia</i> , <i>Antocha</i>	造網型
Inter-stones retreat	礫間-固着巣	Building anchored retreat between stones	<i>Stenopsyche</i>	造網型
Interior retreat	礫下砂-固着巣	Building anchored retreat on embedded part of stones with fine materials	<i>Macrostemum radiatum</i>	造網型
Surface case	礫面-携帯巣	Moving and staying with carrying-case on open part of	<i>Glossosoma</i> , <i>Goera</i>	携帯型
Surface free	礫面-自由	Freely moving and staying on open part of stones	<i>Baetiella japonica</i> , <i>Baetis</i> , <i>Sumulium</i>	固着型、遊泳型
Inter-stones free	礫間-自由	Freely moving, requiring space between/under stones for	<i>Drunella</i> , <i>Epeorus</i> , <i>Kamimuria</i> , <i>Paragnetina</i> , <i>Protohermes</i>	匍匐型、滑行型
Interior free	礫下砂-潜入	Freely moving, having morphology (thin, flat, flexible) and behavior to occupy tight spaces with fine materials	<i>Onychogomphus viridicostus</i> , <i>Rhyacophila</i> , <i>Mataeopsephus japonicus</i> , <i>Gilardia</i>	匍匐型、掘潜型

5 個, 粒径の小さい下流では 10 個について, 中径を cm 単位で測定した。各地点における全礫(各地点 50 個以上)の平均を代表礫径とした。

各地点における河床礫の動きにくさを, 出水中に河床に作用する摩擦速度(それにより可動な礫径)に対する現存する礫径の比として評価した。河床礫の動態を正確に把握するには, 現地での礫追跡調査, または河床地形等の詳細な調査をもとに過去の出水中の流速分布を各地点で正確に推測する必要があり多大な労力を要する。本研究では, 河床礫の動態履歴ではなく, ある出水で発生する摩擦速度に対する河床礫の大きさを各地点の特性として評価した。河床形状に影響力のある一年回帰の流量時に発生する摩擦速度を以下の式より求めた。

$$u_*^2 = g h i$$

ここで u_* は摩擦速度 (m s^{-1}), g は重力加速度 (9.8 m s^{-2}), h は平均水深 (m), i はエネルギー勾配 (m m^{-1}) である。平均水深は上記 Manning 式に一年回帰の流量, 現地でのレベル測量または地形図から読みとった平均河床勾配, 平均河道幅を代入して求め, またエネルギー勾配は平均河床勾配を用いた。なお, 各地点の一年回帰の流量は上記の 6 水位観測所の時間流量データをもとに特定した。ある摩擦速度で動きうる最大礫径は岩垣の公式を用いて計算した。

$$U_{*c}^2 = 80.9 d$$

ここで U_{*c} は出水時に河床に働く摩擦速度 (cm s^{-1}), d は礫径 (cm) である。現存の礫径を岩垣式より求められた可動礫径で除したものを礫の動きにくさの指標とした。すなわち, 1 より大きければ, 一年回帰の出水で生じる力よりも礫の方が大きいため潜在的に動きにくいことを示している。

2. 3. 底生動物群集

2007 年 3 月, 8 月, 11 月, 2008 年 2 月に底生動物の採集を行った。どの調査時も平水もしくはそれに近い状態であった。各地点, 早瀬(平水時に水深が小さく白波が立っている場)において採集場所を 3 つ選定した。選定において川岸近辺の流速の緩い場所や, 流速や水深や河床礫が周りとかげ離れて大きい場所は避けた。各採集場所において 30cm×30cm 方形金属枠を河床におき, サーバーネット (0.25 mm メッシュ) を構え, コドラート内の河床をおおよそ 10 cm 掘り返し, 底生動物をネットに洗い流した。3 箇所からの採集物は 1 つにまとめホルマリン 5%液で固定した。このとき同時に採集されるく 16 mm の砂・砂利は全て持ち帰った。

採取したサンプルは室内で 1 mm と 0.25 mm のフルイ上で洗浄し, 1 mm 以上のものについて底生動物を選別し, 0.25-1 mm のものは再びホルマリン 5%液で保存した。選別後の底生動物は可能な限り同定した後, 基本的に属ごと 48 時間 60℃で乾燥後に重量を測定した。ユスリカ科については属までの同定は行ったが, 個体数も重量も少なかったため, 亜科ごとに重量を計測した。乾燥重量は採集面積 (0.27 m^2) で除して現存量 (g m^{-2}) で表した。各属は¹⁶⁾¹⁷⁾を参考に摂食機能群の区分を行った(付着物食者, 濾過食者, 堆積物食者, 捕食者のいずれか)。さらに摂食機能群ごとに河床生息型の区分を行った。従来の生活型の分類からは, どのような流れ・河床状態を必要とする分類群が多いかを十分に検討できないため, 移動性(固着巣や携帯巣の有無)と生息拠点(休息場)となる河床位置(水中に面した礫面, 礫と礫の間または礫下の空隙, 砂・砂利に面した礫下または砂・砂利中)を考慮した河床生息型を新たに区分した(表-2)。固着巣型のグループは従来の分類の造網型にあたり, ここでは礫の

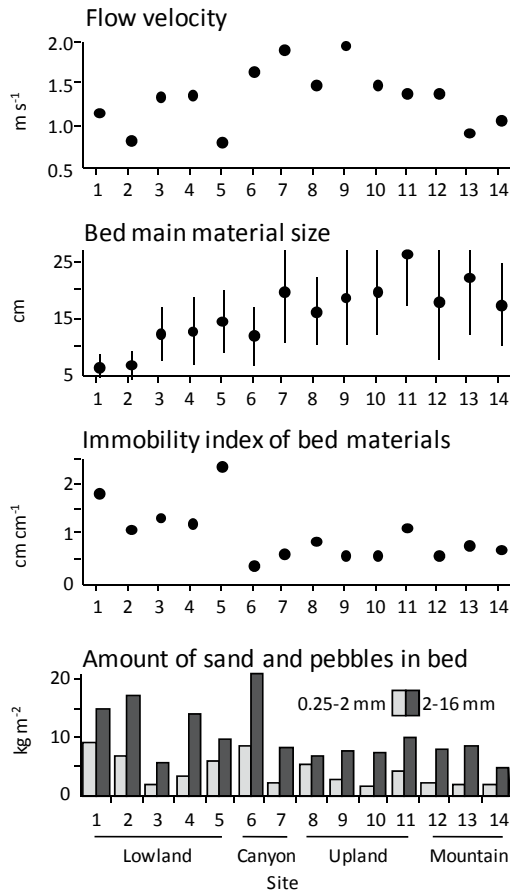


図-2 各地点における物理特性（流速、河床主材料の大きさ、礫の動きにくさ、砂・砂利量）

水中に面する部分に巣を張る礫面-固着巣型、礫間に巣を張る礫間-固着巣型、礫下の砂・砂利面に巣を張る礫下砂-固着巣型に区分した。携帯巣型のグループは、本研究では礫表面に滞在する礫面-携帯巣型のみで、全て従来の携帯巣型にあたる。巣を持たないものは、水中に面した礫上を生息拠点とする礫面-自由型（従来の固着型と遊泳型）、礫間・裏を生息拠点とする礫間-自由型（従来の匍匐型の一部と滑行型）、はまり石下の締まった空間や砂・砂利の中に潜り込むことが可能な体型（細身、扁平、伸縮性）を有する礫下砂-潜入型（従来の匍匐型の一部と掘潜型）に区分した。これらの区分は礫が優占する瀬では可能であるが、堆積リターや草・木本が存在する淵や川縁などの環境での適用は難しいと思われる。

底生動物の採集時に河川水懸濁有機物と礫付着藻類の採取も行った。懸濁有機物は早瀬においてプランクトンネット（口径：20 cm、メッシュサイズ：100 μ m）を数分間設置し採集し、同時にネット直上で流速を測定した。付着藻類については、底生動物の採取箇所付近から礫を3つ選び、それぞれから礫表面 25 cm^2 の付着物をブラ

シでそぎ落としボトルに採取した。サンプルは直ちに暗所冷蔵保管した。室内において懸濁有機物は濾過食者の食物となりうる細粒区画（FPOM: <1 mm）について、48時間 60°C で乾燥後に重量を測定し、現地でのネットの濾過水量で除して濃度を算出した。付着藻類サンプルは濾紙（Whatman GF/C）で濾過し、濾紙を 99.5% エタノールに浸し暗所 4°C 下で 24 時間静置したのち、抽出したクロロフィルを分光光度計（UV-2200A、島津製作所、京都）で計測した。クロロフィル a 濃度はユネスコ法に準じて算出し、付着採集面積（75 cm^2 ）で除して単位面積あたりクロロフィル a 量を求めた。

3. 結果

3. 1. 瀬の物理特性

流量、水面幅と水面勾配から推測した瀬の平均流速は 0.8–1.9 m s^{-1} の範囲をとり、流程の中間にあたる峡谷部や山間部の地点で大きく、平野部や山地部の地点で小さい傾向にあった（図-2）。平野部の地点では（特に地点 2 と 5 において）瀬の水面勾配が小さいこと、一方、山地部の地点では水面幅に対して流量が少ないことが小さい流速値に関係している。

瀬の礫径は、平野部と峡谷部では上流の地点ほど大きくなる傾向にあった（図-2）。地点 1 と 2 の礫径は 6 cm 程度で、礫径が 12 cm を超える地点 3 とは開きがあり、また峡谷部の地点 6 では前後の地点と比べて礫径が小さかった。一方、山間部と山地部ではどの地点も 16 cm 以上で、地点間のばらつきがあり上下流の明瞭な傾向は見られなかった。最大は山間部の地点 11 の 26.7 cm であった。なお、底生動物定量調査時に（河床約 10 cm の掘り起こしによって）回収した砂・砂利の量は、各地点で主材料の礫の間を埋める砂・砂利の量をおおよそ反映するものであるが、調査で回収した砂・砂利量は下流ほど多く（図-2）、特に平野部や峡谷部では主材料の礫と礫の間に砂・砂利が多いことを示している。

河床礫の動きにくさ（一年回帰の出水で動きうる礫径に対する現存する礫径の比）は、平野部とそれ以外で大きく異なった（図-2）。平野部の地点は全て 1 以上で最大は地点 5 の 2.4 であったのに対し、峡谷部、山間部、山地部では礫径が最大の地点 11 を除き 0.4–0.9 の範囲であった。このことは一年回帰の規模の出水で、峡谷部、山間部、山地部の多くの地点で河床礫が動いても、平野部の地点では動かない可能性を示している。平野部の地点では礫径が小さく流量は大きいものの、それに比して河床勾配の小ささに加えて河道幅が格段に大きいことが、

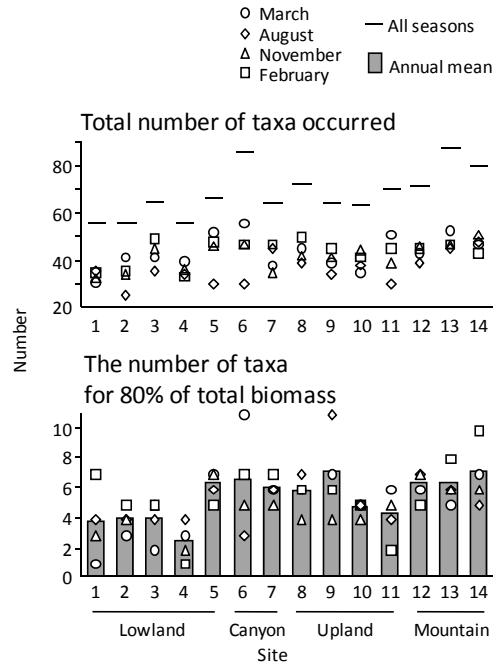


図-3 各地点の出現分類群数と、全現存量の80%に要する分類群数

礫の動きにくさを高める方向に働いている。

3. 2. 底生動物の現存量、摂食機能群、河床生息型

全調査全地点を通じて158分類群(属または科)が出現した。各地点では全季節を通じて55-88分類群が出現し、平野部の地点で少ない傾向にあった(図-3)。各地点において各季節の出現属数はおおよそ30から50であったが、やはり平野部の地点で少ない傾向にあった。平野部の地点では全底生動物現存量が少数分類群で占められていた；平野部の地点1-4では全現存量の80%に要する属数が1-3の場合が多かった(図-3)。

各地点において全底生動物現存量は夏に最小、春または冬に最大であった(図-4)。全底生動物現存量は同一の流程の地点間で大きく異なる場合が多かったが、それでもなお流程景観による違いが見られるものがあつた。全底生動物現存量を4流程景観で比べると、平野部と山間部は峡谷部と山地部に比べて年間の平均で1.7-2.5倍大きく、年間を通して平野部は峡谷部と山地部に対して有意に大きかった(図-4、表-3)。下流端と上流端の数地点を除く各地点において摂食機能群では濾過食者が最も多く、次いで付着物食者、捕食者の順となり、ほとんどの地点でこれら3つの摂食機能群が全現存量の95%以上を占めた。いずれも現存量は夏に最小、春または冬に最大であった(図-4)。付着物食者現存量は、年間の平均で

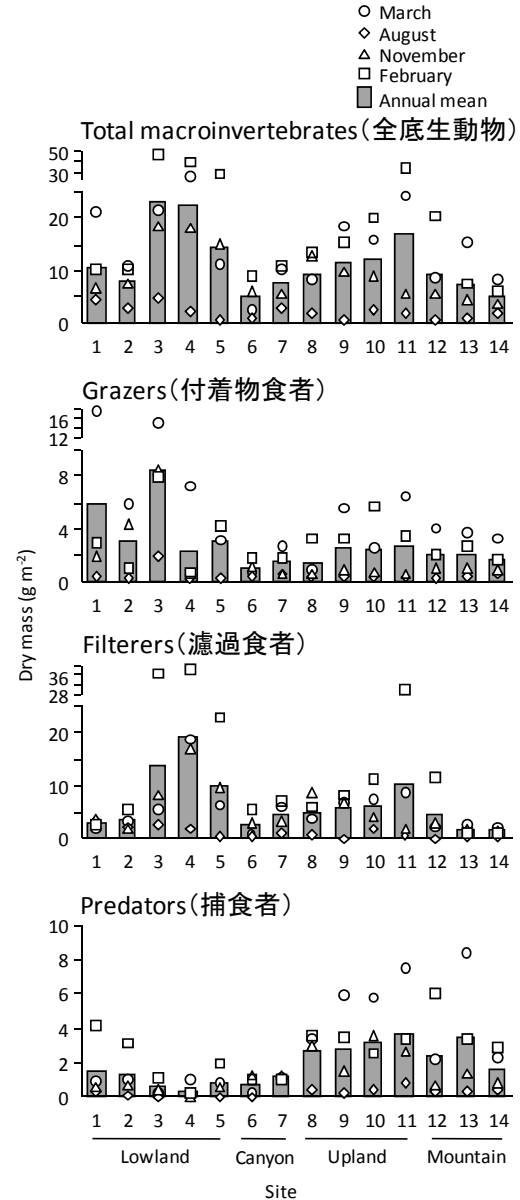


図-4 各地点の全底生動物と摂食機能群ごとの現存量
地点1と3が最も大きく、平野部は他の流程景観に比べて1.9-3.3倍大きかったが、流程景観内の地点間のばらつきが大きく、流程景観間で有意な違いは認められなかった(図-4、表-3)。濾過食者現存量は、地点3, 4, 5, 11が最も大きく、平野部と山間部は峡谷部と山地部に比べて1.8-3.8倍大きく、また平野部と山間部は山地部に対して有意に大きかった(図-4、表-3)。捕食者現存量は、山間部は平野部と峡谷部に比べて2.6-3.2倍大きく、山間部は平野部と峡谷部に比べて、また山地部は平野部に比べて有意に大きかった(図-4、表-3)。

各摂食機能群を構成する河床生息型は流程によって大きく異なつた(図-5)。付着物食者では、平野部の地点は礫下砂-潜入型(主にヒラタドロムシ)が全体現存量の

表-3 各流程景観における年間平均現存量と、流程景観と季節を因子とした一般線形混合モデルの検定結果

		Mean annual biomass (g m ⁻²)				Segment		Site (Segment)		Season	
		Lowland	Canyon	Upland	Mountain	F value	P	F value	P	F value	P
Total macroinvertebrates	全底生動物	15.83 ^a	6.26 ^b	12.49 ^{ab}	7.22 ^b	5.456	0.018	1.554	0.169	44.058	<0.001
Grazers	付着物食者	4.54	1.36	2.31	1.92	1.593	0.252	3.725	0.002	40.159	<0.001
Filterers	濾過食者	9.98 ^a	3.64 ^{ab}	6.83 ^a	2.60 ^b	5.098	0.021	1.52	0.181	21.145	<0.001
Predators	捕食者	0.95 ^c	0.96 ^{bc}	3.08 ^a	2.53 ^{ab}	8.879	0.004	2.206	0.046	28.075	<0.001
Grazers	付着物食者										
Surface retreat	礫面-固着巣	0.43 ^a	0.14 ^{bc}	0.11 ^b	0.05 ^c	19.124	<0.001	0.424	0.923	5.23	0.005
Surface case	礫面-携帯巣	0.38 ^a	0.25 ^a	0.12 ^{ab}	0.04 ^b	2.833	0.092	1.737	0.118	3.625	0.024
Surface free	礫面-自由	0.05 ^b	0.15 ^a	0.28 ^a	0.21 ^a	6.976	0.008	3.681	0.003	5.105	0.006
Inter-stones free	礫間-自由	0.31 ^b	0.56 ^{ab}	1.76 ^a	1.61 ^a	6.843	0.009	5.748	<0.001	39.244	<0.001
Interior free	礫下砂-潜入	3.37 ^a	0.25 ^a	0.05 ^b	0.01 ^b	15.835	<0.001	7.334	<0.001	3.511	0.027
Filterers	濾過食者										
Surface retreat	礫面-固着巣	4.60	1.45	1.66	0.91	1.555	0.261	3.036	0.009	23.994	<0.001
Inter-stones retreat	礫間-固着巣	2.49	1.90	3.15	1.51	2.151	0.157	1.31	0.27	13.561	<0.001
Interior retreat	礫下砂-固着巣	2.41 ^a	0.00 ^b	0.02 ^b	0.00 ^b	22.988	<0.001	3.909	0.002	0.401	0.754
Surface free	礫面-自由	0.48	0.29	1.99	0.19	0.212	0.886	2.726	0.016	13.029	<0.001
Predators	捕食者										
Surface free	礫面-自由	0.013 ^a	0.003 ^b	0.006 ^b	0.002 ^b	8.168	0.005	0.788	0.64	8.874	<0.001
Inter-stones free	礫間-自由	0.17 ^c	0.51 ^b	2.56 ^a	2.22 ^{ab}	22.121	<0.001	1.851	0.094	12.41	<0.001
Interior free	礫下砂-潜入	0.76	0.44	0.51	0.31	0.81	0.517	2.328	0.036	10.165	<0.001

Tukey 法による多重比較の結果、平均値が有意に異なる流程景観を異なる記号 (a, b, c, d) で示す。

60%以上を占め、次いで礫面-携帯巣型 (ニンギョウトビケラ属, ヤマトビケラ属等) や礫面-固着巣型 (クダトビケラ属, ウスバガガンボ属等) が多かったが、山間部と山地部の地点では礫間-自由型 (ヒラタカゲロウ属, トゲマダラカゲロウ属等; 後者は捕食者と捉えられる場合もあるが本研究では胃内容の観察に基づき付着物食者とする) が60%以上を占め、次いで礫面-自由型 (フタバコカゲロウ, コカゲロウ属等) が多かった。現存量の絶対量でも流程景観間で異なる河床生息型が見られた。礫下砂-潜入型は、平野部に現存量が大きく偏っていた (表-3)。また、礫面-固着巣型、礫面-携帯巣型も、平野部は山間部と山地部の3.2-11.6倍あり、年間を通して有意な違いが認められた (表-3)。一方、礫間-自由型や礫面-自由型は、山間部と山地部は平野部の4.2-5.6倍あり、年間を通して有意な違いが認められた。

濾過食者では、平野部の地点の多くは礫面-固着巣型 (主にシマトビケラ属, コガタシマトビケラ属等) と礫下砂-固着巣型 (オオシマトビケラ) が全現存量の50%以上を占めたが、峡谷部, 山間部, 山地部の地点では礫間-固着巣型 (ヒゲナガカワトビケラ属) と礫面-自由型 (チラカゲロウ, ブユ属等) が50%以上を占めた (図-4)。このうち礫面-固着巣型は、平野部は他の流程景観の2.8-5.0倍であったが、地点間のばらつきが大きく、流程景観間で有意な違いは認められなかった (表-3)。一方、礫下砂-固着巣型は平野部に現存量が大きく偏っていた。礫間-固着巣型、礫面-自由型は、山間部で最も大きかった

が、流程景観による有意な違いは認められなかった (表-3)。

捕食者では、平野部の地点では礫下砂-潜入型 (アメリカナミウズムシ属, オナガサナエ, ナガレトビケラ属等) が全現存量の60%以上を占めたが、山間部と山地部の地点では礫間-自由型 (カミムラカワゲラ属, クラカケカワゲラ属, オオヤマカワゲラ属, ヘビトンボ等) が70%以上を占めた (図-5)。これらのうち礫間-自由型は、山間部と山地部で平野部や峡谷部の4.3-15倍あり、年間を通して有意な違いが認められた (表-3)。礫下砂-潜入型は平野部で最も現存量が大きかったが、地点間のばらつきが大きく流程景観間の有意な違いは認められなかった。

河川水 FPOM 濃度は多くの地点で、夏に最も高く、次いで春, 冬, 秋の順に低かった (図-6)。FPOM 濃度は、流程景観内の地点間のばらつきが大きいものの、年間を通して平野部は山間部と山地部に対して、また峡谷部と山間部は山地部に対して高かった。一方、付着クロロフィル a 量は2地点を除き冬に最も高かった (図-6)。季節を通して平野部や峡谷部では付着クロロフィル a 量が低い地点が多かったが、流程景観間の明瞭な違いはなかった。

3. 3. 物理要因と底生動物現存量の関係

底生動物現存量の物理特性による重回帰分析の結果、14 地点における全底生動物および各摂食機能群の現存量は、3 物理特性 (流速, 礫径, 礫の動きにくさ) によって回帰され、全底生動物, 付着物食者, 濾過食者では

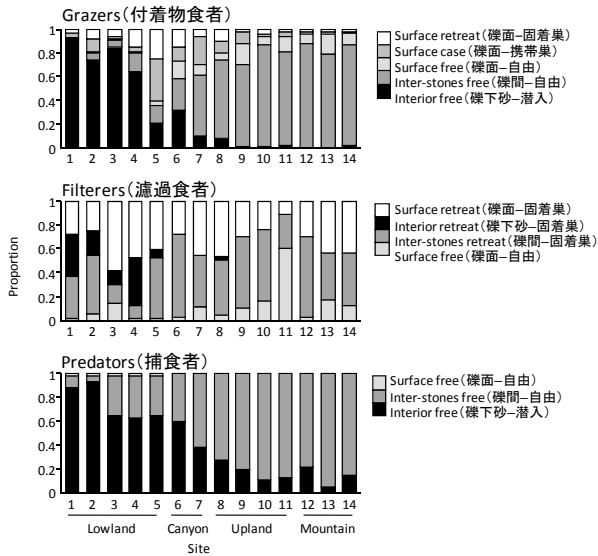


図-5 各地点の摂食機能群ごとの河床生息型構成。

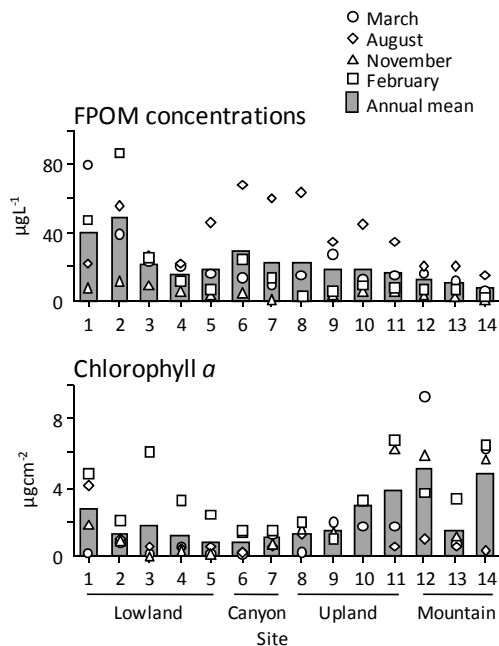


図-6 各地点の河川水 FPOM 濃度と河床礫クロロフィル a 量。

礫の動きにくさが、捕食者では礫径が現存量に対して特に強い正の関係を持つことが示された(表-4, 図-7)。濾過食者の現存量は、礫の動きにくさに次いで流速と強い正の関係を示した。

各河床生息型の現存量においても、礫径または礫の動きにくさと特に強い正の関係を持つものがみられた。附着物食者の礫面-固着巣型、礫面-携帯巣型、礫下砂-潜入型、濾過食者の礫面-固着巣型、礫下砂-固着巣型の現存量は礫の動きにくさと特に強い正の関係を示し、また回

帰が有意なものが多かった(表-4)。ただし、附着物食者の礫下砂-潜入型など一部は、礫径と強い負の関係も見られた。一方、附着物食者の礫面-自由型、礫間-自由型、濾過食者の礫面-自由型、捕食者の礫間-自由型の現存量は、礫径と特に強い正の関係を示し、回帰の有意性も高かった(表-4, 図-7)。濾過食者の礫面-固着巣型の現存量は、礫の動きにくさに次いで流速と強い正の関係を示した。

全底生動物および各摂食機能群の現存量について、河川水 FPOM 濃度、クロロフィル a 量を説明変数とする直線回帰も行ったが、いずれも関係に有意性は見られなかった($R: -0.22 \sim 0.45$, $P: >0.14$)。

4. 考察

本研究は礫河川である愛知県豊川において、山地から河口付近にいたる異なる流程景観の瀬で底生動物の現存量と群集構造を調査した。底生動物現存量は平野部で最も大きく次いで山間部で大きく、現存量を支える河床生息型は流程によって大きく異なった。以下では主に、各流程景観における物理特性と河床生息型の対応関係に注目し、流程景観ごとに群集を特徴付け現存量に影響している物理特性について考察する。

なお、これまでに報告されている底生動物現存量値と比べると、豊川の瀬の底生動物現存量は高いレベルと思われる。多数の河川・地点における底生動物現存量値を報告している^{3) 11)}では(これらは湿重データであるため、湿重・乾重比を6とし乾重を算定)、9割近くの地点で現存量は 8 g m^{-2} 以下で、3割近くは 1 g m^{-2} 以下であった。これらは1950年代から60年代に採取されたデータであり、採取方法や保存手法が異なり、また乾重・湿重比も一様ではないため直接的な比較は難しいが、豊川の結果が高いレベルであることは間違いないであろう。近年のデータでは、多摩川の春季における $13.6 \sim 27.0 \text{ g m}^{-2}$ 、千曲川の冬季における 22.7 g m^{-2} という報告があり、豊川での春と冬の現存量はこれらに匹敵し、上回る場合もあった。

4. 1. 平野部の底生動物現存量

豊川において瀬の全底生動物現存量は、平野部で最も高かった。瀬の流速と河床礫がさほど大きくない平野部において、底生動物現存量を潜在的に高めている要因の1つに河床礫の動きにくさが考えられる。豊川の平野部では、河床礫は比較的小さいものの、一年回帰の出水で動きうる礫径に対して河床礫が大きいことが示された。

表-4 物理特性（流速、河床礫サイズ、礫の動きにくさ）を説明変数、現存量を従属変数とする強制投入法による重回帰分析（ $n = 14$ ）における決定係数（ R^2 ）、 P 値、偏回帰係数

		R^2	P	Partial regression coefficient		
				Flow velocity	Bed material size	Immobility index
Total macroinvertebrates	全底生動物	0.55	0.039	0.51	0.22	1.00
Grazers	付着物食者	0.51	0.059	-0.10	0.01	0.65
Filterers	濾過食者	0.50	0.067	0.67	0.24	0.93
Predators	捕食者	0.55	0.039	-0.16	0.73	-0.13
Grazers						
Surface retreat	礫面-固着巢	0.69	0.006	0.28	-0.57	0.59
Surface case	礫面-携帶巢	0.38	0.178	0.42	-0.35	0.57
Surface free	礫面-自由	0.69	0.007	-0.01	0.62	-0.38
Inter-stones free	礫間-自由	0.84	<0.001	0.06	0.87	-0.07
Interior free	礫下砂-潛入	0.87	<0.001	0.32	-0.68	0.62
Filterers						
Surface retreat	礫面-固着巢	0.45	0.098	0.74	0.02	0.85
Inter-stones retreat	礫間-固着巢	0.21	0.483	0.47	0.27	0.37
Interior retreat	礫下砂-固着巢	0.85	<0.001	0.15	-0.52	0.69
Surface free	礫面-自由	0.54	0.045	0.33	0.72	0.44
Predators						
Surface free	礫面-自由	0.81	<0.001	0.19	-0.41	0.78
Inter-stones free	礫間-自由	0.82	<0.001	-0.02	0.87	-0.10
Interior free	礫下砂-潛入	0.29	0.307	0.38	-0.43	0.36

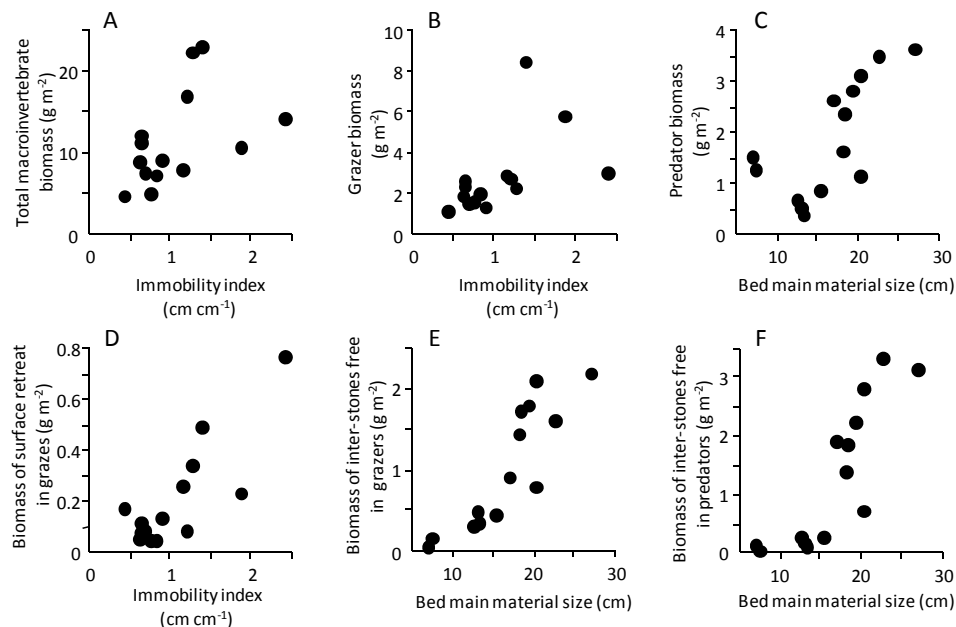


図-7 瀬の物理特性と底生動物現存量の関係の例。(A) 礫動きにくさと全底生動物, (B) 礫動きにくさと付着物食者, (C) 礫径と捕食者, (D) 礫動きにくさと付着物食者の礫面-固着巣型, (E) 礫径と付着物食者の礫間-自由型, (F) 礫径と捕食者の礫間-自由型。

これは平野部では河床礫が動く頻度が上流よりも少ないことを意味している。河床礫の動く頻度が少なければ、より多くの底生動物が侵入定着して成長し、底生動物現存量が高いレベルに到達する可能性が高まる。河床の安定性と底生動物量の関係は古くから認識されている¹¹⁾。河床の安定性として、礫が動く頻度とともに、礫が最後に動いてからの経過時間も重要であるが、各地点におい

て経過時点を特定するのは困難であり本研究では明らかではない。上下流の流程で河床礫の動きにくさを比較した研究は見つけられていないが、中流の流程で河床単位面積あたりの stream power が最大となることや、河床安定性が最小になることはモデルや概念として示されており¹⁵⁾、下流の区間において相対的に河床礫が動きにくくなることは特別なパターンではないであろう。

平野部に多い河床生息型に共通する特徴の1つに、生息場として安定した環境を好むことが挙げられる。平野部では付着物食者と濾過食者の現存量が特に大きかったが、いずれも特定の河床生息型に偏っていた。平野部で多いのは、付着物食者ではクダトビケラ属やウスバガガンボ属に代表される礫面-固着巣型、ヤマトビケラ属やニンギョウトビケラ属に代表される礫面-携帯巣型、ヒラタドロムシに代表される礫下-潜入型、濾過食者ではシマトビケラ属やコガタシマトビケラ属に代表される礫面-固着巣型とオオシマトビケラからなる礫下-固着巣型であった。また、捕食者で多いのはアメリカナミウズムシ属に代表される礫下-潜入型であった。これらの河床生息型の多くは、現存量が礫の動きにくさと関係していた。固着巣型の種類が安定した環境を好むことはよく知られている。例えば、シマトビケラ属やオオシマトビケラは極相種として知られており¹¹⁾、ダム下流や導水路など安定した環境で高密度の生息が確認されることが多い^{12) 18)}。クダトビケラ属やウスバガガンボ属は岩盤や巨石上で多いことがよく観察されている^{12) 19)}。本研究で礫面-携帯巣型としたいわゆる携巣トビケラは、固着巣型のような定住性はないものの、個体の移動分散能力は小さくなく、水位変動が抑えられたダム下流や湧水の河川など比較的安定した環境において生息数が高まることが知られている^{20) 21)}。河床に潜入するタイプの底生動物（本研究の礫下砂-潜入型）は、行動範囲が小さく移動分散能力も比較的低い。また、礫下砂-潜入型の代表であるヒラタドロムシとアメリカナミウズムシ属は、浮き石よりも砂・砂利にややまっただの裏面に多く見られ、ヒラタドロムシやウズムシの仲間が砂・砂利の多い場所の礫の裏面に多いことは海外の河川からも報告されている^{22) 23)}。また、はまり石が礫移動の少ない環境に多いことを考慮すると、こうした礫下砂-潜入型の底生動物は、分散能力も踏まえて、安定した環境を好むことは十分に考えられる。

安定性を好む全ての底生動物が平野部で多かったわけではない。礫間-固着巣型であるヒゲナガカワトビケラ属は、安定した環境を好むことが予想されるが、平野部で特に多いわけではなかった。ヒゲナガカワトビケラ属の現存量には河床の安定性ととも後に述べる礫間の空隙の存在など他の要因が関係していることが考えられる。平野部に多い底生動物の共通点は、安定した環境を好むが礫間の空隙を特に必要としていないことである。

安定性とは別に、平野部の底生動物群集の一部を特徴づけている物理特性として、砂・砂利の多さが考えられる。底生動物の採取時に回収した砂・砂利量から、平野

部では礫と礫の間を埋める砂・砂利が多いことは明白である。上述通り、平野部におけるヒラタドロムシやアメリカナミウズムシ属は、砂・砂利にはまっただの石に多い。また、礫下砂-固着巣型のオオシマトビケラも礫と砂の接地面に、砂を主材料とする巣を作る。礫面-携帯巣型も巣の材料に砂は欠かせない。

以上、瀬の物理特性と底生動物現存量に貢献する河床生息型より、平野部において底生動物群集を特徴づけ、また高い現存量を可能にしている物理特性は河床の安定性と推察される。平野部の群集構造の別の特徴として、少数の分類群が全体を大きく優占し、かつ地点間で優占分類群が異なることが挙げられる。平野部では上流の流程に比べて瀬内の物理環境が単調で、多くの種類が共存しにくい状況となっている可能性がある。例えば、平野部では上流の流程に比べて河床に存在する礫のサイズの範囲が狭い。また、河床礫は小さいものの水深は大きい。ため、瀬内の流れはより均一になりやすい。さらに、礫の小ささと砂・砂利の多さによって礫間の空隙が少ないと考えられる。こうした状況は生息可能な種を限定するとともに、特定の物理環境を得意とする競争的優位種の優占を促しうる。河川では安定しすぎる環境で分類群数が低いことが報告されている²⁴⁾。

4. 2. 山間部の底生動物現存量

平野部に次いで山間部で現存量が高かった。山間部の瀬において現存量を潜在的に高め、また群集構造を特徴づけている主な物理特性として礫の大きさが考えられる。豊川では平野部から上流へ典型的に河床の骨格をなす礫の径が大きくなり、山間部は山地部と並び礫径が最も大きかった。河床礫が大きくなることで、礫と礫の間の空隙の大きさと量が増し、空隙を利用する底生動物がより多く侵入定着することが可能になる。山間部では礫径に加えて、その間を埋める砂・砂利の量が相対的に少ないことも、河床の空隙量を高める方向に働いている。

平野部と同様に山間部でも付着物食者と濾過食者が優占していたが、平野部とは異なる河床生息型が多く見られた。山間部で多かったのは、付着物食者ではヒラタカゲロウ属やトゲマダラカゲロウ属に代表される礫間-自由型、コカゲロウ属やフタバコカゲロウ属に代表される礫面-自由型、捕食者ではカミムラカワゲラ属、クラカケカワゲラ属、オオヤマカワゲラ属、ヘビトンボに代表される礫間-自由型であった。これらの河床生息型の現存量は礫径と強い正の関係にあり、山間部とともに山地部で多かった。また、濾過食者では礫間-固着巣型であるヒゲ

ナガカワトビケラ属またはブユ属に代表される礫面-自由型が、現存量の流程による違いは明瞭ではないものの、優占した。ヒラタカゲロウの仲間は浮き石状の河床に多く、身を潜める場所として礫間の空隙が重要と考えられている²⁵⁾。カワゲラやヘビトンボの仲間など大型の捕食者も大きな礫の周辺に身を潜めていることが多く、やはり空隙を必要としていると考えられている^{26) 27)}。ヒゲナガカワトビケラ属は礫間に巣を張る唯一の造網性トビケラであると言われ、河床礫が浮き石状態である場で生息密度が高いことが知られている²⁸⁾。このように山間部で現存量を優占する河床生息型の多くは、礫間の空隙を必要とするグループである。山間部において底生動物群集を特徴付け、また高い現存量の維持に貢献している物理特性は、礫径と砂・砂利量に関係する空隙量であることを示唆している。

山間部ではコカゲロウ属やブユ属に代表される礫面-自由型も多かった。これらは礫間の空隙を利用するグループではなく、礫径との直接的な関係は不明である。一方、コカゲロウ属やブユ属は移動分散能力が高く、河床攪乱後の初期侵入者として知られ²⁹⁾、安定した環境では他種との競争によって少なくなることもしばしば報告されている⁷⁾。先述の議論から、平野部の瀬がより安定した環境であるならば、山間部や山地部の瀬の方がより開いたスペースが多くこれらの底生動物にとって好適である可能性がある。

山間部は山地部に比べて濾過食者の現存量が大きかった。シマトビケラ属やブユ属などの濾過食者は、流速が大きく流れによって食物供給の多い場所を好むことはよく知られており⁷⁾、流速の観点から山間部は山地部より濾過食者にとって好適な生息場と言える。濾過食者およびシマトビケラ属が含まれる礫面-固着巣型の現存量は、礫の動きにくさに次いで流速と強い正の関係があり、山間部における現存量の大きさの一部には流速も関わる可能性を示している。

4. 3. まとめと課題

本研究では瀬の物理特性の評価と底生動物の定量調査を基に、一河川の異なる流程景観による瀬の物理的・生物的特徴の変化を明らかにした。またその中で、物理特性と底生動物の河床生息型の対応から、底生動物現存量の大きさを支えている要因として、河床安定性と河床空隙量の可能性を示した。流程によって物理特性以外に様々な要因が同時に変化しており、底生動物に対する物理特性の影響を明確に抽出することは今後の課題である。

本研究で評価した河床安定性は、河床材料や河道地形が変化しない限り各地点が持ち続ける特性であり、流程スケールで物理環境と群集構造の対応を捉える一特性として用いた。河床礫の大きさと年最大流量の掃流力の比を基にしており、比較的簡便に求められ大きさの意味も分かりやすい。こうした一方で、実際の河床礫の動きの頻度や規模を捉えるのには限界があり、特に一年未満の短期的な生物群集の挙動を議論する場合この指標はあまり有効ではない。河床が影響を受けた時期や範囲をより具体的に特定する場合は、過去の出水履歴や礫の粒度分布や河床地形を考慮した安定性の評価^{20) 30)}や、標識礫の追跡や複数の河床測量など現地詳細調査に基づく評価³¹⁾が求められるであろう。河川において対象とする状況に合った攪乱の評価が行えるように、安定性指標が今後さらに発展していくことが望まれる。

今回、生息拠点と移動性の観点から河床生息型区分を試み、底生動物群集と特定の物理特性との対応がいくつか見られた。従来の生活型区分では、砂場もしくは礫床への対応、流れや淀んだ環境に対する対応、または基質の滑らかさへの対応などは議論できるものの、どこでも礫が優占する瀬の河床状態と底生動物の対応を議論するには不十分である。河床における生息拠点も考慮した機能分類をより発展させていくことで、底生動物の観点から河床や流れの環境を有意義に議論することが可能になるであろう。

河床の安定性が高いほど、また空隙量が多いほど底生動物量が多いことは普通に考えられてきた。本研究は流程スケールでこれらを支持する一例を示したが、河床安定性と定住性のグループの関係、また礫径と空隙を利用するグループの関係がどの状況で通じることなのか、場やスケールを変えて確かめていく必要がある。また、本研究では底生動物に対する物理特性の単調的な影響を考えたが、中規模攪乱仮説の考え方のように、過度な河床安定性や礫径は逆に現存量を下げる方向に働く可能性があることも考慮していくべき点である。

瀬の物理特性は河川規模、河床勾配や河道幅等の河道特性、周辺からの砂礫の供給パターンによって決まっている。豊川では平野部での河床安定性が底生動物現存量の大きさに重要と考えられたが、河川によって流量、河床勾配、礫径等が異なれば、河床安定性や底生動物現存量の流程パターンは異なるものであっても不思議ではない。瀬の物理特性と底生動物現存量の関係とともに、河道特性と瀬の物理特性の関係についても知見を増やすことによって、より大きな空間スケールでの底生動物現存

量の分布を理解することが可能と考える。

参考文献

- ¹⁾Wallace, J. B. and J. R. Webster (1996) : The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual review of Entomology*, 41: 115-139.
- ²⁾西村登・谷口正・今井一郎・田中稔 (1962) : 鳥取県千代川水系における底生昆虫の分布概要. *日本生態学雑誌*, 12: 146-152.
- ³⁾西村登・信本励・三橋弘宗 (2001) : 山陰・北陸・近畿地方 16 河川における底生動物の現存量とそれに関連する要因. *ホシザキグリーン財団研究報告*, 5: 161-206.
- ⁴⁾小松典 (1975) : 溪流の瀬における極相の底生動物群集の季節変動および年次変動. *日本生態学会誌*, 25: 160-172.
- ⁵⁾津田松苗・御勢久右衛門 (1964) : 川の瀬における水生昆虫の遷移. *生理生態*, 12: 242-251.
- ⁶⁾御勢久右衛門 (1968) : 大和吉野川における瀬の底生動物群集の遷移. *日本生態学会誌*, 18: 147-157.
- ⁷⁾Hemphill, N. (1988) : Competition between two stream dwelling filter-feeders, *Hydropsyche oslari* and *Simulium virgatum*. *Oecologia*, 77: 73-80.
- ⁸⁾Mérigoux, S., N. Lamouroux, J. Olivier and S. Dolédec (2009) : Invertebrate hydraulic preferences and predicted impacts of changes in discharge in a large river. *Freshwater Biology*, 54: 1343-1356.
- ⁹⁾Minshall, G. W. (1984) : Aquatic insect - substratum relationships. In: *The Ecology of Aquatic Insects*, Resh, V. H. and D. M. Rosenberg (eds.): pp. 358-400. Praeger, New York.
- ¹⁰⁾竹門康弘 (1995) : 水域の棲み場所を考える. 棲み場所の生態学, 竹門康弘・谷田一三・玉置昭夫・向井宏・川端善一郎: 11-66. 平凡社, 東京.
- ¹¹⁾津田松苗 (1959) : 川の底棲動物の現存量をめぐる諸問題特に造網型昆虫の重要性について. *陸水学雑誌*, 20: 86-91.
- ¹²⁾谷田一三 (1995) : 河川ベントスの棲み込み関係, キースピーシスとしてのトビケラ. 棲み場所の生態学, 竹門康弘・谷田一三・玉置昭夫・向井宏・川端善一郎: 95-128. 平凡社, 東京.
- ¹³⁾可児籐吉 (1944) : 溪流棲昆虫の生態. *日本生物誌* (昆虫上巻) : 117-317, 研究社, 東京.
- ¹⁴⁾Statzner, B., J. A. Gore, and V. H. Resh (1988) : Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of the North American Benthological Society*, 7: 307-360.
- ¹⁵⁾Ward, J. B. and J. A. Stanford (1983) : The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In: *Dynamics of Lotic Ecosystems*. T. D. Fontaine and S. M. Bartell (eds.): pp. 29-42. Ann Arbor Science Publishers, Michigan.
- ¹⁶⁾Merritt, R. W. and K. W. Cummins (eds.) (1996) : An introduction to the aquatic insects of North America, 3rd edn. Kendall/Hunt, Dubuque, IA.
- ¹⁷⁾竹門康弘 (2005) : 底生動物の生活型と摂食機能群による河川生態系評価. *日本生態学会誌*, 55: 189-197.
- ¹⁸⁾古屋八重子 (1998) : 吉野川における造網性トビケラの流程分布と密度の年次変化, とくにオオシマトビケラ (昆虫, 毛翅目) の生息域拡大と密度増加について. *陸水学雑誌*, 59: 429-441.
- ¹⁹⁾川合禎次・谷田一三 (2005) : 日本産水生昆虫検索図説一科・属・種への検索. 東海大学出版会, 東京.
- ²⁰⁾Cobb, D. G., T. D. Galloway and J. F. Flannagan (1992) : Effects of discharge and substrate stability on density and species composition of stream insects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 1788-1795.
- ²¹⁾Wootton, J. T., M. S. Parker and M. E. Power (1996) : Effects of disturbance on river food webs. *Science*, 273: 1558-1561.
- ²²⁾Murvosh, C. M. (1971) : Ecology of the water penny beetle *Psephenus herricki* (DeKay). *Ecological Monographs*, 41: 79-96.
- ²³⁾Wright, J. F. (1972) : The distribution of stream-dwelling triclads (Platyhelminthes) in North Wales. *Freshwater Biology*, 2: 57-64.
- ²⁴⁾Townsend, C. R., M. R. Scarsbrook and S. Dolédec (1997) : The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography*, 42: 938-949.
- ²⁵⁾Minshall, J. N. (1967) : Life history and ecology of *Epeorus pleuralis* (Banks) (Ephemeroptera: Heptageniidae). *The American Midland Naturalist*, 78: 369-388.

- ²⁶⁾Feltmate, B. W. and P. J. Pointing (1986) : Effects of habitable space on substrate selection by *Paragnetina media* (Walker) (Plecoptera: Perlidae). *Hydrobiologia*, 131: 277-279.
- ²⁷⁾Peckarsky, B. L. (1991) : Habitat selection by stream-dwelling predatory stoneflies. *Canadian Journal of the Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 1069-1076.
- ²⁸⁾西村登 (1987) : 日本の昆虫⑨ヒゲナガカワトビケラ, 文一総合出版, 東京.
- ²⁹⁾Mackay, R. (1992) : Colonization by lotic macroinvertebrates: a review of processes and patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 617-628.
- ³⁰⁾Duncan, M. J., A. M. Suren and S. L. R. Brown (1999) : Assessment of streambed stability in steep, bouldery streams: development of a new analytical technique. *The North American Benthological Society*, 18: 445-456.
- ³¹⁾Matthaei, C. D., K. A. Peacock and C. R. Townsend (1999) : Patchy surface stone movement during disturbance in a New Zealand stream and its potential significance for the fauna. *Limnology and Oceanography*, 44: 1091-1102.

METHODOLOGY FOR EVALUATION OF HABITAT CONDITIONS OF AQUATIC ORGANISMS AND CLARIFICATION OF ECOSYSTEM FUNCTIONS

Budget: Grant for operating expenses
General account

Research Period: FY2006-2010

Research Team: Water Environment Research Group
(River Restoration Research)

Author: MIWA Junji
YAJIMA Yoshinori
NAKANISHI Satoru
NAKATA Kazuyoshi
KOBAYASHI Sohei
AKAMATSU Fumikazu

Abstract : To understand relationships between physical characteristics and macroinvertebrate biomass of riffles, macroinvertebrate communities were surveyed at 14 sites along the Toyo River in Aichi Prefecture for four seasons and comparisons were made among different river segments (lowland, canyon, upland, mountain). Bed main material was larger in the upland and mountain segments, whereas immobility index of bed materials (the ratio of main material size to movable material size during annual flood) was greater in the lowland segment. Mean flow velocity at baseflow tended to be greater in the canyon and upland segments. Mean total macroinvertebrate biomass was greatest in the lowland segment, 1.7–2.5 greater than in the canyon and mountain segments, followed by the upland segments. At most sites, total macroinvertebrate biomass was largely dominated by grazers and filterers, and biomass of these groups tended to be greater in the lowland segment. On the other hand, biomass of predators was greater in the upland and mountain segments than the lowland segment. Macroinvertebrates were further classified into bed-residence types according to the requirements or ability to utilize interstices of stones/sand and mobility (free living or holding retreats/cases). In the lowland segment, dominant types were, for instance, surface retreat type, interior retreat type, and interior free type, which are assumed to prefer stable environment. On the other hand, dominant types in the upland segment were inter-stones retreat type and inter-stones free type, which are assumed to require moderated size and abundance of interstices between stones. Based on the correspondences between physical characteristics and dominant bed-residence types in these riffles, the main physical characteristic that contributed to higher levels of macroinvertebrate biomass appears to be streambed stability in the lowland segment, whereas it appears to be abundance of interstices associated with larger bed materials in the upland segment.

Key words : riffle, riverbed characteristics, macroinvertebrates, biomass, bed-residence type