

瀬切れの進行が河川生物群集に及ぼす影響

中野 裕¹・藤井 信慈²・井上 幹生³・三宅 洋⁴

¹学生会員 愛媛大学大学院 理工学研究科 (〒790-8577 愛媛県松山市文京町3番)

E-mail: nakano.hiroshi.04@cee.chime-u.ac.jp

²愛媛大学 工学部 (〒790-8577 愛媛県松山市文京町3番)

E-mail: fujii.shinji.05@cee.chime-u.ac.jp

⁴愛媛大学大学院 理工学研究科 准教授 (〒790-8577 愛媛県松山市文京町2番5号)

E-mail: inom@sci.chime-u.ac.jp

⁵正会員 愛媛大学大学院 理工学研究科 講師 (〒790-8577 愛媛県松山市文京町3番)

E-mail: miyake@dpc.chime-u.ac.jp

渇水に伴う河川流量の減少は、生息場所の減少や生息場所環境の改変を介して全ての栄養段階に属する河川生物に強い影響を及ぼす事が示唆されている。本研究では、渇水時に孤立する淵と、恒常的に表流水が存続する淵との間で河川生物群集の時間的な変化を比較し、瀬切れの進行が河川生物群集に及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。また、魚類の食性分析を行うことにより、瀬切れが捕食-被食関係に及ぼす影響を把握することも目的とした。本研究により、孤立した淵では、恒常的に表流水が見られる淵とは異なる河川生物群集が成立することが明らかになった。孤立化の影響は高次消費者である魚類において最も顕著であり、生息密度や生物体量のみならず食性にも変化が起こることが明らかになった。

Key Words : dry out, stomach content, periphyton, stream fish, stream invertebrates

1. はじめに

河川流量の減少に伴う瀬切れの発生は河川生態系の特性を決定する要因として注目されている^{1)・2)}。近年、利水などの人間活動により河川の流量が減少する例が報告されており、瀬切れ発生範囲の拡大や長期化を介して河川生態系に強い影響を及ぼすことが危惧されている^{3)・4)}。

瀬切れの発生に伴う生息場所の縮小や消失は、全ての栄養段階に属する河川生物に強い影響を及ぼす⁵⁾。生息場所の縮小は、栄養塩の増加や水温の上昇などを引き起こし、藻類の成長を促進させる⁶⁾。また、瀬切れの進行は底生動物の個体数の著しい減少を引き起こす⁶⁾。魚類の死亡率は流量の減少に伴い上昇し、結果として個体数や多様性が低下する⁷⁾。さらに、瀬切れに伴う生息場所の連続性の遮断も河川生物群集に強い影響を及ぼすと考えられる⁸⁾。底生動物は流下により上流から下流へ⁹⁾、または、匍匐や遊泳により下流から上流へ移動することが知られている⁹⁾。魚類も、より好適な採餌場所や産卵場所を求めて河川内を移動する^{10)・11)}。瀬切れ発生に伴

う河川の連続性の遮断は、このような移動を阻害し、河川生物の時空間的分布を改変する可能性がある。

河川中流域では藻類生産を基盤とする生食連鎖が卓越している¹²⁾。刈取食者の底生動物は河床の砂礫に付着する藻類を摂食し、魚類は藻類または底生動物、もしくはその双方を餌資源とする¹³⁾。上述の通り、藻類、底生動物および魚類は、それぞれ瀬切れの影響を受けるが、捕食-被食関係を介した間接的な影響を受ける可能性もある。例えば、Power et al. (2008) は長期的調査により、季節的に発生する渇水は付着藻類量の増加および底生動物の群集構造の変化をもたらし、この結果として魚類の摂食行動が変化することを明らかにした¹⁴⁾。ただし、瀬切れがこのような食物網に及ぼす影響についての研究は少なく、さらなる情報の蓄積が求められる。そこで本研究では、流量低下時に孤立する瀬切れ区間内の淵と、恒常的に表流水が存続する淵との間で河川生物群集の時間的な変化を比較し、瀬切れの進行が河川生物群集に及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。また、魚類の食性分析を行うことにより、瀬切れが捕食-被食関係に及ぼす影響を把握することも目的とした。

2. 方法

(1) 調査地概要

本研究は2008年9月24日から2008年11月6日にかけて愛媛県中予地方を流れる重信川の中流域で行った。重信川は東温市東三方ヶ森(標高1,232 m)に源流をもち、山間部を下った後、道後平野の中心を西流しながら瀬戸内海に注ぐ幹川流路延長36 km、流路面積約445 km²の一級河川である(図-1)。重信川流域は広く堆積岩で覆われており¹⁹⁾、山岳部には二次林や人工林が多く認められるが、中流の平野部は広く住宅地および水田などの農地で占められている。流域人口は約60万人である。

重信川流域は瀬戸内海式気候のため、台風や梅雨前線に伴う豪雨はあるものの、年間を通して降水量は少ない(約1,300 mm)。重信川は源流から河口までの距離が短くかつ急流であり、土砂生産量が多いため、瀬切れが頻繁に発生する。重信川の瀬切れ区間は、河口からの距離が18-22 kmの区間、10-16 kmの区間および5-8 kmの区間の3区間である。これらのうち、中流の瀬切れ区間では、最下流の出合水位観測所における流量が約5 m³ s⁻¹以下で瀬切れが発生することが知られている。水位-流量換算式によると、流量が5 m³ s⁻¹の時の水位は1.28 mである(国土交通省四国地方整備局松山河川国道事務所、未発表データ、図-2)。本研究では河口から10.4 kmおよび9.2 km上流に位置する地点に調査地を設けた。前者は中流域の瀬切れ区間に位置し、流量低下時に上下流の表流水が干上がり孤立化することがある(以後、孤立淵とする)。また、さらに流量低下が進行した場合には完全に表流水が消失する場合もある。一方、後者は恒常的に表流水が存在する区間に位置し、孤立化や消失が見られることはない(以後、永続淵とする)。

調査は、2008年9月24日、10月21日および11月6日の計3回行った。重信川出合地点の水位データ、国土交通省四国地方整備局松山河川国道事務所の河川監視データ(未発表)および調査時における観察によると、7月1日から約3ヵ月間にわたって中流域で瀬切れが発生していた。その後、9月21日に前線に伴う豪雨により洪水が発生し瀬切れは解消したが、再び10月15日に孤立淵の上下流で瀬切れが発生した。1回目の調査は、洪水により瀬切れが解消した9月24日に行った。2回目の調査は孤立淵の上下流で瀬切れが発生した6日後の10月21日に行った。さらに水位が低下し瀬切れが進行した11月6日に3回目の調査を行った。調査時の計測では、水温、電気伝導度、溶存酸素量、pH、硝酸態窒素量およびリン酸態リン量について、調査地間で大きな差異は見られなかった(表-1)。なお、これらの計測は、全ての調査機会において午前7-8時の間に行った。また両調査

地の底質も類似しており、河床材料は主に大礫(64-256 mm)および中礫(16-64 mm)により構成されていたが、部分的に小礫(2-16 mm)および砂(< 2 mm)も見られた。

(2) 野外調査

付着藻類および底生動物の調査では、両調査地に15 mの調査区間を設置した。これらの調査区間に等間隔で6本の横断側線を設定し、最上流および最下流の2本を除いた4本の横断測線上の流心部で、Dフレームネット(開口部25×25 cm、ネット長40 cm、目合い0.5 mm、離合社)を用いて底生動物サンプルを採取した。採取したサンプル(計24サンプル)は分析を行うまで5%ホルマリン溶液で保存した。

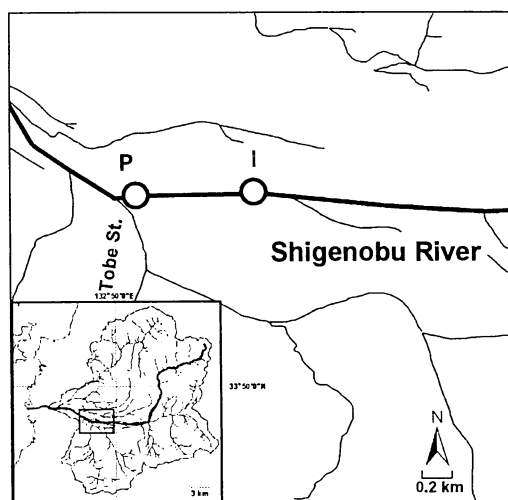


図-1 調査地図。図中の白丸は河川生物の調査地を示す(孤立淵:I, 永続淵:P)。

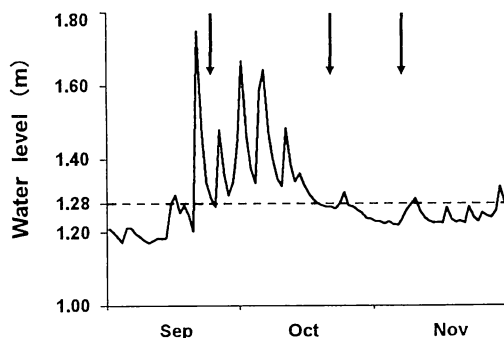


図-2 調査期間における重信川の出合地点における水位変動。図中の矢印は河川生物の調査日を、破線は重信川中流域で瀬切れが発生する基準の水位を示す。

表-1 調査地概要。各調査地で計測したデータの平均値と標準誤差を示す。

Site	Abbrev.	Location	Water temp. (°C)	Width (m)	EC (mS cm ⁻¹)	DO (mg l ⁻¹)	pH	NO ₃ -N (mg l ⁻¹)	PO ₄ -P (mg l ⁻¹)
Intermittent	I	N33°47'11" E132°48'09"	22.2 ± 2.3	7.12 ± 1.92	0.231 ± 0.009	7.97 ± 2.08	7.0 ± 0.4	1.757 ± 0.133	0.021 ± 0.002
Perennial	P	N33°47'05" E132°47'26"	19.7 ± 1.6	5.46 ± 0.89	0.227 ± 0.012	9.43 ± 1.71	6.9 ± 0.3	1.490 ± 0.290	0.025 ± 0.001

付着藻類量を測定するために、各底生動物サンプルに含まれる礫を無作為に1つ選び、ワイヤーブラシを用いて付着物を擦り落とすことにより礫付着物サンプルを採取した。採取したサンプルは1%ホルマリン溶液で保存した。

底生動物サンプルの採取後、各調査区間に設けた横断測線に沿って等間隔に設けた3地点で、河床直上における流速 (cm s⁻¹) をプロペラ式流速計 (モデル CR-11, コスモ理研¹⁶⁾) を用いて計測し、同時に水深 (cm) を計測した。また、各調査日に両調査地における流量 (m³ s⁻¹) を計測した。

魚類採捕の際に用いる電撃の底生動物への影響を避けるため、魚類調査は底生動物の調査後に行った。各調査地に表流水の水面形状に応じて11-35 mの調査区間を設けた。これらの調査区間において、2 m幅の調査範囲を設定し、エレクトロフィシャー (LR-24, Smith-Root, Inc.) を用いて魚類の採捕を行った。エレクトロフィシャーによる調査は、下流から上流に向かって行い、電撃により一時的に麻痺した魚類をタモ網で採捕した。採捕した魚類は現場で同定、計数し、尾叉長 (cm) を記録した。胃内容物分析のため優占する3種 (オイカワ、タカハヤ、シマヨシノボリ) をそれぞれ30個体ずつ10%ホルマリン溶液で保存し持ち帰った。30個体に数が満たなかった場合は採捕した全個体を持ち帰った。なお、これらの調査においては単位面積あたりの採捕努力量および採捕担当者を同じくした。

(3) 室内作業

付着藻類の現存量の指標として、礫付着サンプルから付着藻類量を強熱減量 (Ash free dry mass, AFDM) により求めた。ろ紙 (GF/C, Whatman) を用いてサンプルをろ過し、65°Cで24時間以上乾燥した後、乾燥重量を秤量した。さらに550°Cで2時間灼熱し、再び秤量した。これらの差から付着藻類量 (mg) を算出した。付着藻類量を採取した礫を単位面積あたりの重量が既知のアルミホイルで包み、この重量を計測することにより礫の表面積 (m²) を求めた。これらの値から単位礫面積あたりの付着藻類量 (AFDMmgm⁻²) を算出した。

底生動物は実体顕微鏡で可能な限り下位の分類群まで同定を行い、計数した。その後、1個体ごとに絶対重量

を秤量し、これを生物体量 (mg) とした。ただし、個体数が30個体を越える分類群については、湿重量を独立変数、絶対重量を従属変数とする回帰式を作成し、以後、湿重量のみを秤量して絶対重量を算出した。底生動物の調査で採取された各底生動物サンプルに含まれる堆積粒状有機物量 (AFDMg m⁻²) を、付着藻類量と同様に強熱減量により求めた。

魚類の食性を明らかにするために胃内容物分析を行った。分析用の魚類サンプルの胃を摘出し、内容物を取り出した。これを実体顕微鏡下で観察し、藻類、河川性底生動物、デトリタス、陸生無脊椎動物に分類した後、65°Cで24時間以上乾燥させてそれぞれ絶対重量 (mg) を測定した。魚類サンプルについては尾叉長を計測した後、同様に絶対重量を秤量し、これを生物体量 (DW g) とした。胃内容物量は、魚類重量あたりの重量 (mg g⁻¹) で表した。尾叉長を説明変数、絶対重量を応答変数とする回帰式を種ごとに作成し、持ち帰っていない個体については現地で測定した尾叉長から絶対重量を算出した。

(4) データ処理および統計処理

各淵の川幅 (m) の平均値および全長 (m) の積を近似的に淵の表面積 (m²) とした。各調査地に生息する底生動物および魚類の量を表すために、生息密度 (N m⁻²) および単位面積あたりの生物体量 (DW mg m⁻²) を算出した。

調査日および調査地の違いが底生動物の生息場所環境および底生動物群集に及ぼす影響を明らかにするために、調査日および調査地を固定要因、流速、水深、付着藻類量、底生動物の生息密度および生物体量を従属変数とする二元配置分散分析を行った。調査日または調査地において有意差が見られた変数についてSidakの方法を用いて事後比較を行った¹⁷⁾。また、交互作用の見られた変数については単純主効果分析を行い、両調査地における各調査日間および各調査日における両調査地間の差の有無を検定した。全ての解析は統計解析ソフトSPSS 11.5J (SPSS Japan Inc.) を用いて行った。なお、流量、淵の表面積、魚類の個体数、生物体量および胃内容物については、各調査日の各調査地について反復が得られない変数であるため、統計解析を行わず、値の大小によりその傾

向を把握した。

3. 結果

(1) 生息場所環境

両調査地の生息場所環境は、時間の経過に伴い著しく変化していた。二元配置分散分析の結果、流速は調査日および調査地について有意な差が見られ（調査日： $F_{2,108}=26.01$, $P<0.001$, 調査地： $F_{1,108}=112.37$, $P<0.001$, 図-

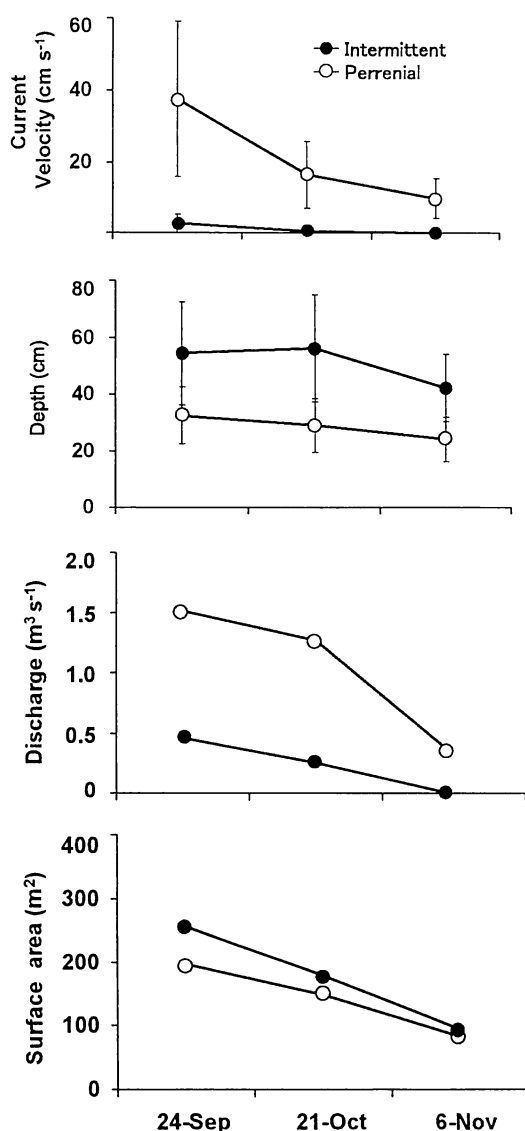


図-3 各調査時期および各調査地における流速、水深、流量および淵の表面積の変化。流速および水深については平均値と標準誤差を示す。

3), 交互作用も有意だった ($F_{2,108}=20.09$, $P<0.001$)。単純主効果分析により、永続淵において各調査日間に有意な差が見られ（いずれも $P<0.002$ ），全調査日において両調査地間に有意な差が見られた（いずれも $P<0.026$ ）。流速は両調査地で瀬切れの進行とともに減少し、永続淵では孤立淵よりも常に流速が大きく、時間の経過に伴う減少率も大きかった。水深は調査地について有意な差が見られたが ($F_{1,108}=25.11$, $P<0.001$)，調査日については有意な差が見られず ($F_{2,108}=2.13$, $P<0.123$)，交互作用も有意ではなかった ($F_{2,108}=0.32$, $P=0.723$)。水深は常に孤立淵の方が永続淵よりも大きかった。流量は両調査地で減少する傾向が見られ、永続淵に比べて孤立淵では常に小さな値を示した。淵の表面積は孤立淵では永続淵に比べて常に大きい値を示し、両調査地において9月24日から11月6日にかけて大きく減少した。

(2) 付着藻類

付着藻類量には調査地間で変異が見られた。二元配置分散分析の結果、付着藻類量は調査地について有意な差が見られたが ($F_{2,24}=10.32$, $P=0.005$, 図-4)，調査日については有意な差が見られず ($F_{2,24}=1.32$, $P=0.292$)，交互作用も有意ではなかった ($F_{2,24}=0.96$, $P=0.403$)。付着藻類量の平均値は孤立淵より永続淵で常に大きかった。

(3) 底生動物

全サンプルを通して900個体、33分類群の底生動物が採取された。優占的に見られた分類群（相対密度5.0%以上）はエリユスリカ亜科（Orthocladinae, 相対密度32.6%）で、以下、ケンゲンゴロウ亜科（Hydroptorinae, 19.8%），ゴマダラチビゲンゴロウ成虫（*Neonectes natric* Sharp, 11.3%），ユスリカ亜科（Chironominae, 9.8%），サホコカゲロウ（*Baetis schoensis* Gose, 5.8%），ヒメトビイロカゲロウ（*Choroterpes altioculus* Kluge, 5.2%）の順であった。これら6分類群で総個体数の81%を占めていた。

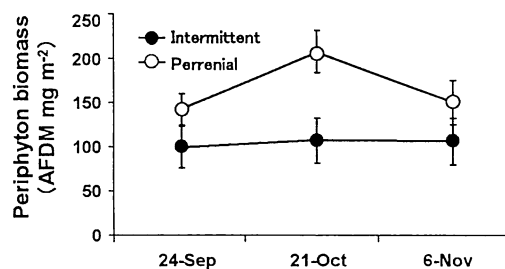


図-4 各調査時期および各調査地における付着藻類量および堆積粒状有機物量の時間的変化。平均値および標準誤差を示す。

底生動物の群集構造は時間の経過に伴い変化していた。二元配置分散分析の結果、生息密度は調査日について有意な差が見られたが ($F_{2,24}=11.85$, $P<0.001$)、調査地については有意な差が見られず ($F_{1,24}=1.59$, $P=0.223$)、交互作用も有意ではなかった ($F_{2,24}=0.35$, $P=0.706$)。

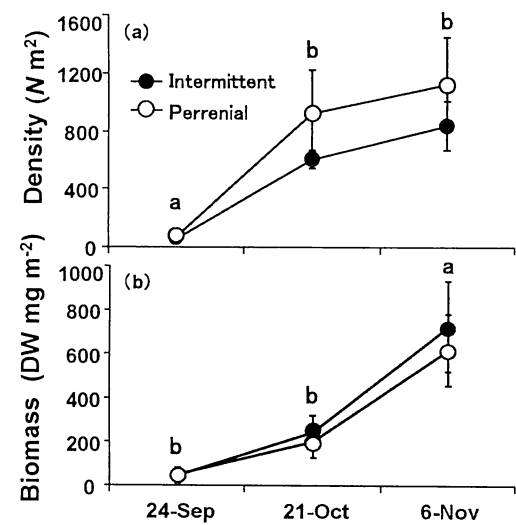


図-5 各調査時期および各調査地における底生動物の (a) 生息密度および (b) 生物体量の変化。平均値および標準誤差を示す。グラフ上の文字は Sidak の方法による事後検定の結果であり、共通の文字が付された水準間に有意差が無いことを表す。

事後比較により、9月24日と10月21日 ($P=0.001$) および11月6日 ($P=0.007$) との間に有意な差が見られた。底生動物の生息密度は両調査地で洪水により瀬切れが解消された9月24日から瀬切れが進行した11月6日にかけて増加した (図-5)。生物体量も調査日について有意な差が見られたが ($F_{2,24}=15.26$, $P<0.001$)、調査地については有意な差が見られず ($F_{1,24}=0.25$, $P=0.618$)、交互作用も有意ではなかった ($F_{2,24}=0.11$, $P=0.894$)。事後比較により、11月6日と9月24日 ($P<0.001$) および10月21日 ($P=0.003$) との間に有意な差が見られた。両調査地ともに、底生動物の生物体量は時間の経過とともに増加した (図-5)。

(4) 魚類

全調査を通して1,275個体、10種の魚類が採捕された (表-2)。優占的に見られた種はオイカワ (*Zacco platypus* Temminck, 相対密度56.6%)、タカハヤ (*Phoxinus oxycephalus* Jouyi, 16.1%) およびシマヨシノボリ (*Rhinogobius* sp. CB, 12.4%) であった。これら優占種の平均尾叉長は、オイカワは 7.56 ± 0.65 cm (平均値±標準誤差, $N=722$)、タカハヤは 4.94 ± 0.94 cm ($N=205$)、シマヨシノボリは 5.37 ± 0.23 cm ($N=158$) であった。

魚類は孤立淵と永続淵の両調査地で時間の経過に伴い量的に増加した。生息密度は孤立淵より永続淵で常に高く、両調査地で9月24日から11月6日にかけて増加した (図-6)。孤立淵では常にタカハヤが、永続淵では常にオイカワが優占していた。なお、シマヨシノボリに関しては永続淵のみで確認された。生物体量についても孤

表-2 本研究で採捕された魚種の種と総生息密度 ($N/100 \text{ m}^2$)

Species	Intermittent			Perennial		
	Sep	Oct	Nov	Sep	Oct	Nov
	24	21	6	24	21	6
Anguillidae ウナギ科						
<i>Anguilla japonica</i> ウナギ					4.8	
Cyprinidae コイ科						
<i>Zacco platypus</i> オイカワ	43.3	90.0	73.3	476.7	711.5	1677.3
<i>Phoxinus oxycephalus</i> タカハヤ	150.0	80.0	150.0	163.3	57.7	136.4
<i>Carassius</i> sp. ギンブナ	3.3	6.7	10.0			
Cobitidae ドジョウ科						
<i>Cobitis biwae</i> シマドジョウ		3.3	10.0	196.7	182.7	209.1
<i>Cobitis shikokuensis</i> ヒナイシドジョウ		23.3		10.0	4.8	9.1
Siluridae ナマズ科						
<i>Silurus asotus</i> ナマズ				3.3		
Centrarchidae サンフィッシュ科						
<i>Lepomis macrochirus</i> ブルーギル			3.3			
Gobiidae ハゼ科						
<i>Rhinogobius</i> sp. CB シマヨシノボリ				103.3	341.3	254.5
<i>Tridentiger brevispinis</i> スマチチブ			3.3	36.7	14.4	27.3

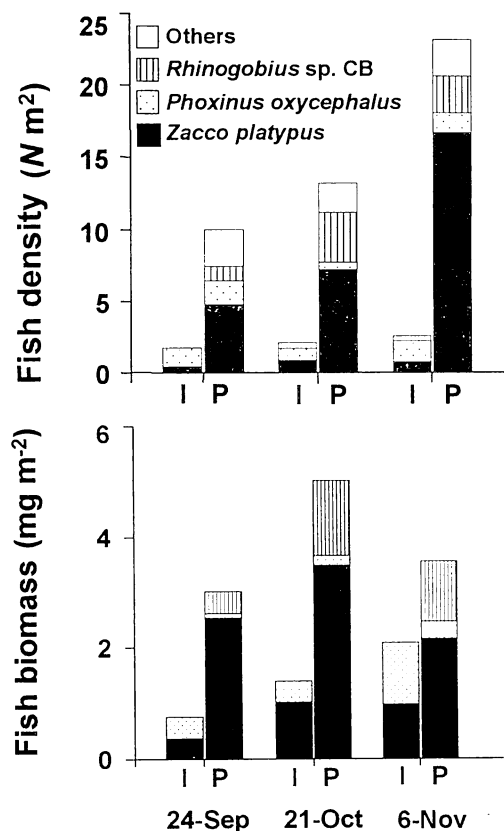


図-6 各調査日および調査地（孤立淵：I，永統淵：P）における魚類の生息密度および単位面積あたりの生物体量とその構成。生物体量については優先していた3分類群のみを示す。

立淵より永統淵で常に多かった。孤立淵の生物体量は、9月24日から11月6日にかけて大きく増加した（図-6）。一方、永統淵では9月24日から10月21日にかけて増加したが、その後11月6日にかけて減少した。両調査地において調査期間を通してオイカワの生物体量が多かったが、11月6日には孤立淵でタカハヤの生物体量が大きく増加した。

魚類の胃内容物は調査地および調査日により大きく変動した。オイカワの胃内容物量は、両調査地ともに9月24日から11月6日にかけて減少した。また、オイカワの胃内容物は調査期間を通して藻類が多くを占めていた（図-7）。タカハヤの胃内容物量は、孤立淵において9月24日から11月6日にかけて増加したが、永統淵では9月24日から11月6日にかけて大きく減少した。また、タカハヤの胃内容物は9月24日には両調査地ともに藻類の割合が高かったが、10月21日以降は底生動物の割合が高かった（図-7）。永統淵におけるシマヨシノボリの胃内容物量は9月24日から10月21日にかけて大きく

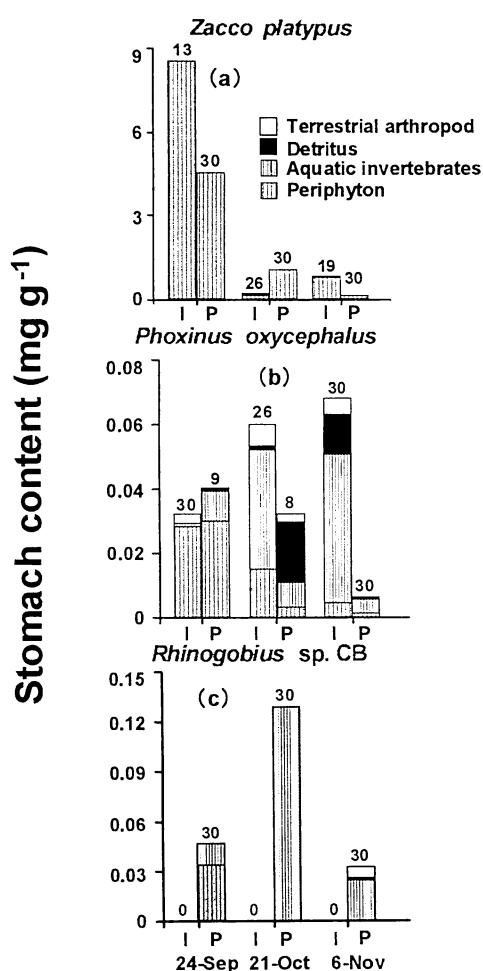


図-7 各調査日および調査地（孤立淵：I，永統淵：P）における（a）オイカワ，（b）タカハヤおよび（c）シマヨシノボリの個体あたりの平均胃内容物量とその構成。グラフ上の数値は分析に用いた個体数を示す。

増加し、その後11月6日にかけて減少した。シマヨシノボリの胃内容物は9月24日には藻類の割合が高かったが、10月21日および11月6日には底生動物の割合が高かった（図-7）。

4. 考察

本研究は、瀬切れ区間内の淵と恒常的に表流水が存在する淵との間で比較することにより、瀬切れの進行が河川生物群集に及ぼす影響を明らかにした。付着藻類量、魚類の生息密度、生物体量および胃内容物には両調査地

間で違いが見られ、瀬切れがこの違いをもたらしていることが示唆された。Power et al. (2008) は、季節的に調査を行うことにより、流量低下が河川生物群集およびその食物網構造に及ぼす影響を明らかにした¹⁴⁾。これに対し、本研究の結果は、瀬切れの進行に伴う短期間のうちに、河川生物の群集構造が変化することを示唆するものであり、さらには、魚類の食性も変化することを明らかにした。このような小さな時間的スケールで見られる河川生物群集の変動パターンの把握は、より大きな時間的スケールでみられるパターンの発生過程の解明を可能にし、最終的には瀬切れが河川生物群集に及ぼす影響の全容の把握に繋がるものと思われる。

(1) 生息場所環境

瀬切れの進行が生息場所環境に影響を及ぼすことが示唆された。流速および流量は両調査地で同様の変動パターンを示しており、9月24日から11月6日にかけて減少していた。いずれも孤立淵では永続淵に比べると小さい値を示した。瀬切れ発生前の9月24日に既に両淵の流速に差があり、その後の両調査地間の流速の違いが瀬切れによる影響なのかは不明瞭だが、孤立淵における著しい減少については、瀬切れにより上下流との表流水の直接的な移動が制限されたためと考えられる。なお、孤立淵において上下流で瀬切れが発生した後の10月21日に流量が計測されたのは、伏流水の影響によるものと考えられる。水深および淵の表面積はいずれも両調査地で9月24日から11月6日にかけて減少していた。両変数ともに孤立淵では永続淵に比べて大きい値となっていたが、この差は淵固有の特性によるものと考えられる。

(2) 付着藻類

調査地間で付着藻類量に違いが見られた。永続淵では孤立淵より常に付着藻類量が多かった。Homer et al. (2006) は適度な流速は藻類量を増加させることを報告している¹⁸⁾。孤立淵では調査期間を通じて流速が著しく小さかったため、藻類の増加が制限されたと考えられる。また、永続淵は、孤立淵と比べて一貫して水深が小さかったことから、河床に光が届きやすく藻類が成長しやすい環境であったとも考えられる。さらに、孤立淵では調査期間中に上下流との連続性が失われたため、藻類の移入が制限された可能性も考えられる。両調査地において、付着藻類量には時間的変動が見られなかった。洪水による物理的排除により藻類は減少することが知られている¹⁹⁾。9月24日は洪水攪乱直後であるため、付着藻類量は減少した状態にあったものと思われる。実際に、9月24日の付着藻類量は、流量安定時に重信川中流部で見られる平均的な量の約40%程度であった²⁰⁾。洪水攪乱後は時間とともに付着藻類量は増加することが知られ

ているが²¹⁾、本研究ではそのようなパターンは見られなかった。洪水後の流量減少にともない、底生動物量、魚類の生物体量ともに急激に増加していることから、付着藻類量の増加が抑制された原因としては、底生動物および魚類の摂食の影響が可能性として考えられる。

(3) 底生動物

調査地間で底生動物量の時間的変動に明瞭な違いは見られなかった。底生動物の生息密度および生物体量は、両調査地ともに時間の経過に伴い増加した。出水により瀬切れが解消した9月24日には増水に伴う物理的攪乱により底生動物の生息密度は低下していたと考えられる²²⁾。それ以降、永続淵では再移入により底生動物量が増加したものと思われる。既存の研究においても、底生動物は物理的攪乱後に再び移入することが報告されている²¹⁾。一方、孤立淵では10月21日には淵の上下流で干上がりが発生していたため、それ以降の同調査地における底生動物量の増加は周辺からの移入によるものとは考えづらい。Magoulick & Kobza (2003) は流量減少による生息場所の縮小にともない底生動物が集中し、生息密度が上昇することを報告している²³⁾。本研究でも、同様の過程による生息密度の増加と、それに伴う単位面積あたりの生物体量の増加が起こったものと考えられる。淵面積の減少は孤立淵のみならず永続淵でも観察されたが、永続淵では減少速度が小さかったことから、その影響は孤立淵におけるものよりも小さかったと考えられる。また、孤立淵と永続淵との間で付着藻類量に差が見られたにも関わらず底生動物には差が見られなかったことから、餌資源量が底生動物量に及ぼす影響は小さかったものと思われる。底生動物の生息密度と生物体量との間には増加パターンに違いが見られた。双方とも時間の経過とともに増加する傾向にあったが、生息密度は9月24日と10月21日の間に、生物体量は10月21日と11月6日の間に急激に増加した。この結果は、10月21日と11月6日の間に永続淵において大型の個体が移入したこと、そして両調査地において同期間に底生動物の成長が起こったことを示唆するものである。

(4) 魚類

調査地間で魚類の時間的変動に明瞭な違いが確認された。両調査地における魚類の生息密度は時間の経過とともに増加した。Bravo et al. 2001 は増水による生息場所面積の増大は魚類の生息密度を低下させることを報告している²⁴⁾。本研究においても出水により瀬切れが解消した9月24日には、瀬切れが進行した11月6日の両調査地の面積と比較しても2倍程度大きいことから生息場所面積の拡大により生息密度は低下していたと考えられる。また、増水による物理的攪乱により生息密度が低下して

いた可能性も考えられる。それ以降の生息密度の上昇は、底生動物と同様に、再移入と生息場所の縮小によるものと考えられる。しかしながら、生息場所縮小の程度と魚類量増加の程度を考慮すると、攪乱後の再移入よりも、生息場所の縮小の方が生息密度の上昇に強く影響していた可能性が考えられる。ただし、魚類の生息密度は一貫して永統淵で高かった。9月24日については、永統淵は恒常的に表流水が存在する河川区間に位置していたため、洪水以前から多くの魚類が生息しており、これにより洪水後の残存数が多かったことが原因の一つとして挙げられる。また10月21日には孤立淵周辺で瀬切れが発生し、魚類の移入が不可能であったため、孤立淵の魚類密度は低く抑えられていたものと思われる。当該河川区間では、出水時に魚類が上流に移動することが知られているため²⁰⁾、移入源となる恒常的水域からの距離が大きい孤立淵では移入個体数が少なかったことも原因として考えられる。さらに、永統淵では、孤立淵よりも流速は一貫して大きく、水深も一貫して小さく、藻類量も多かったことから、このような生息場所環境の違いが瀬切れ発生以前の移入個体数に影響したことも考えられる。とりわけ、永統淵では魚類の餌資源となりうる藻類量が多かったため、これが魚類の移入を促進した可能性がある¹⁰⁾。魚類の種組成は孤立淵と永統淵とで異なっていた。永統淵ではオイカワおよびシマヨシノボリが優占していたが、孤立淵ではタカハヤが優占していた。タカハヤは止水的な環境を選好することが知られており²⁰⁾、本研究においても流速の小さな孤立淵はタカハヤにとってより好適な生息場所であったと考えられる。一方、魚類の生物体量についても一貫して孤立淵よりも永統淵で多かったが、その差は生息密度よりも小さかった。このことから個体サイズは永統淵よりも孤立淵で大きかったことがわかる。特に、10月21日から11月6日にかけて孤立淵でタカハヤの生物体量が増加しており、瀬切れにより縮小する淵においてタカハヤが成長している様子が見てとれる。このことから、孤立淵はタカハヤにとってより好適な生息場所であったことがわかる。これとは対照的に、10月21日から11月6日にかけて永統淵で魚類の生物体量が減少し、特にオイカワにおける減少が顕著であった。この原因としては、生息場所環境の変化に伴う大型個体の移出と小型個体の移入、または資源の枯渇に伴う種内競争の激化による個体サイズの著しい小型化が考えられる。ただし、これらの調査日の間は2週間程度と短く、著しい体サイズの小型化が起こるとは考えにくい。永統淵への個体の移出入が主な原因として考えられる。移出による個体サイズの小型化の原因としては、オイカワが主な餌資源とする付着藻類の個体あたりの利用可能性が低下したことが考えられる。一方、孤立淵ではオイカワの生息密度および生物体量は同調して変動しており、

永統淵で見られたような小型化は起こっていないと解釈できる。この原因としては、孤立淵におけるオイカワの生息密度および生物体量が一貫して低いため資源の枯渇が起こらなかったこと、さらに瀬切れにより移出入が起こりにくかったことが考えられる。以上のように、孤立淵と永統淵との間で見られた魚類量およびその増加パターンの違いは多様な要因により引き起こされている可能性があるものの、いずれの要因についても瀬切れと関連が示唆されるため、瀬切れは魚類分布に支配的な影響を及ぼす要因であった可能性が考えられる。

魚類食性の瀬切れ進行に伴う時間的変化には調査地間で明瞭な違いが見られた。最優占分類群であるオイカワの胃内容物は一貫して藻類が高い割合を占めていたことから、オイカワは餌資源として藻類を選好することが明らかになった。ただし、両調査地においてオイカワの採餌量は時間の経過とともに減少していた。両調査地において時間の経過に伴い水温が低下していることから水温の低下が摂食量の減少の原因と考えられる。また、付着藻類量は調査期間を通して低く抑えられていたことから、オイカワの密度上昇に伴う種内競争の激化も採餌量の減少の原因となっていた可能性がある²⁰⁾。一方、タカハヤの食性は時間とともに変化していた。9月24日には両調査地で藻類の割合が高かったが、それ以降は河川性底生動物の割合が高くなった。このことから、タカハヤは本来底生動物を餌資源として選好しているが9月24日には底生動物量が少なかったため、代替の餌資源として付着藻類を摂食していたものと考えられる。タカハヤの採餌量は孤立淵では時間の経過とともに増加したが永統淵では減少していた。孤立淵では一貫して魚類の生息密度が低かったため餌資源である底生動物の増加に伴いタカハヤの採餌量も増加し、その結果として生物体量も増加していたものと思われる。一方、永統淵では魚類の生息密度が高かったために個体あたりの餌資源の利用可能性が低下し、タカハヤの採餌量が減少した可能性が考えられる²⁰⁾。永統淵におけるシマヨシノボリの食性についてもタカハヤと同様の理由で付着藻類から底生動物にシフトし、その後の魚類密度の上昇に伴い採餌量が減少したものと思われる。以上より、瀬切れによる孤立化が起こる淵で魚類の生息密度が抑制されている場合、その環境を選好する特定の種について採餌量の増加が見られることが明らかになった。

(5) まとめおよび今後の課題

本研究により、孤立した瀬切れ区間内の淵では、恒常的に表流水が見られる淵とは異なる河川生物群集が成立することが示唆された。孤立化の影響は高次消費者である魚類において最も顕著であり、生息密度や生物体量のみならず食性にも変化が起こることが明らかになった。

このような差異は瀬切れ発生に伴う移動の阻害および生息場所環境の変化により引き起こされることが示唆された。本研究において、移動阻害は瀬切れで特徴的に見られる現象であるため、移動阻害によりある差異が生じていると考えられる場合については、瀬切れの影響があったと推測することは妥当であると考えられる。一方、淵間の生物群集の違いが生息場所環境の変化により生じていると考えられる場合には、淵固有の特性に起因する可能性も排除できないため、瀬切れの影響があったと特定することは難しい。よって、今後は様々な特性を持つ複数の淵を対象として孤立淵-永続淵間で比較研究を行うことによってより一般性の高いデータを採取し、瀬切れの影響を特定していく必要があると思われる。さらに、本研究は瀬切れ区間内外の淵において見られる変動パターンを比較したものであり、このパターンの違いを引き起こす機構については推測の域を出ない。今後は野外操作実験を行い、本研究によって推測された機構の妥当性を検証していく必要がある。現在、利水や地球規模の環境変動などの要因により多くの河川で瀬切れが激化しており、これに伴う河川生態系の健全性の低下が心配されている³⁾。本研究を基点として今後も瀬切れが河川生態系に及ぼす影響に関する研究を推進することにより、瀬切れ発生河川における生態系保全を考える際に有用な情報が蓄積されていくものと考えられる。

謝辞：本研究を遂行するにあたり、水質測定でご協力をいただいた沿岸環境科学研究センターの大西秀次郎氏には深くお礼を申し上げる。また、重信川の瀬切れの状態のデータを提供して下さい、調査の便宜を図って頂いた国土交通省四国地方整備局松山河川国道事務所に感謝したい。末筆になったが、本研究の野外調査で手伝っていただいた保全生態学研究室の昌子優里氏、杉原達也氏、二神真介氏、中島健吾氏に心よりお礼を申し上げる。

参考文献

- Poff N. L., Allan J. D., Bain M. B., Karr J. R., Prestegard K. L., Richter B. D., Sparks R. E. & Stromberg J. C. : The natural flow regime: paradigm for river conservation and restoration, *BioScience*, Vol. 47, pp. 769-784, 1997.
- Boulton A. J. : Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages, *Freshwater Biology*, Vol. 48, pp. 1173-1185, 2003.
- Sheldon F. & Thoms M. C. : Relationships between flow variability and macroinvertebrate assemblage composition : Data from four Australian dryland rivers, *River Research and Applications*, Vol. 22, pp. 219-238, 2006.
- Xenopoulos M. A. & Lodge D. M. : Going with the flow : Using species-discharge relationships to forecast losses in fish biodiversity, *Ecology*, Vol. 87, pp. 1907-1914, 2006.
- Lake P. S. : Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters, *Freshwater Biology*, Vol. 48, pp. 1161-1172, 2003.
- Ladle M. & Bass J. A. B. : The ecology of a small chalk stream and its responses to drying during drought conditions, *Archiv für Hydrobiologie*, Vol. 90, pp. 448-466, 1981.
- Closs G. P. & Lake P. S. : Drought, differential mortality and the coexistence of a native and an introduced fish species in a south east Australian intermittent stream, *Environmental Biology of Fishes*, Vol. 47, pp. 17-26, 1996.
- Brittain J. E. & Eikeland T. J. : Invertebrate drift - A review, *Hydrobiologia*, Vol. 166, pp. 77-93, 1988.
- Elliott J. M. : Upstream movements of benthic invertebrates in a lake district stream, *The Journal of Animal Ecology*, Vol. 40, pp. 235-252, 1971.
- Funk J. L. : Movement of stream fishes in Missouri, *Transactions of the American Fisheries Society*, Vol. 85, pp. 39-57, 1957.
- Hogen D. M. & Seameochia D. L. : Distinct fluvial and adfluvial migration patterns of a relict charr, *Salvelinus confluentus*, stock in a mountainous watershed, Idaho, USA, *Ecology of Freshwater Fish*, Vol. 15, pp. 376-387, 2006.
- Power M. E. & Dietrich W. E. : Food webs in river networks, *Ecological Research*, Vol. 17, pp. 451-471, 2002.
- Power M. E. : Effects of Fish in River Food Webs, *Science*, Vol. 250, pp. 811-814, 1990.
- Power M. E., Parker S. M. & Dietrich W. E. : Seasonal reassembly of a river food web floods, droughts, and impacts of fish, *Ecological Monographs*, Vol. 78, pp. 263-282, 2008.
- 四国地方土木地質図編纂委員会編：四国地方土木地質図解説書，国土開発技術研究センター，1998。
- Tanida K. Yamashita K. & Rossiter A. : A portable current meter for field use, *Japanese Journal of Limnology*, Vol. 46, pp. 219-221, 1985.
- Sokal R. R. & Rossiter A. : Biometry third edition. *W. H. Freeman and Company*, 1997.
- Homer R. R., Welch E. B., Seeley M. R. & Jacoby J. M. : Responses of periphyton to changes in current velocity, suspended sediment and phosphorus concentration, *Freshwater Biology*, Vol. 24, pp. 215-232, 2006.
- Biggs B. J. F. : The contribution of flood disturbance, catchment geology and land use to the habitat template of periphyton in stream ecosystems, *Freshwater Biology*, Vol. 33, pp. 419-438, 1995.
- 中野裕・土肥唱吾・峰松勇二・井上幹生・三宅洋：瀬切れ区間における河川動物群集の時間的変動，環境システム論文集 Vol. 36, pp. 445-455, 2008.
- Miyake Y., Hiura T., Kurhara N. & Nakano S. : Succession in a stream invertebrate community: a transition in species dominance through colonization, *Ecological Research*, Vol. 18, pp. 493-501, 2003.
- Miyake Y., Hiura T. & Nakano S. : Effects of frequent streambed disturbance on the diversity of stream invertebrates, *Archiv für*

- Hydrobiologie*, Vol. 162, pp. 465-480, 2005.
- 23) Magoulick D. D. & Kobza R. M. : The role of refugia for fishes during drought: a review and synthesis, *Freshwater Biology*, Vol. 48, pp. 1186-1198, 2003.
- 24) Bravo R, Soriguer M. C., Villar N. & Hemando J. A. : The dynamics of fish populations in the Palancar stream, a small tributary of the River Guadalquivir, Spain, *Acta Oecologica*, Vol. 22, pp. 9-20, 2001.
- 25) 川那部浩哉, 水野信彦, 細谷和海 : 日本の淡水魚, 山と溪谷社, 2001.
- 26) Magalhaes M. F. : Feeding of an Iberian stream cyprinid assemblage: seasonality of resource use in a highly variable environment, *Oecologia*, Vol. 96, pp. 253-260, 1993.

INFLUENCE OF LOW FLOW ON LOTIC COMMUNITY IN AN INTERMITTENT RIVER Hiroshi NAKANO, Shinji FUJII, Mikio INOUE and Yo MIYAKE

Low flow is suggested to have strong influences on lotic organisms by contracting habitat area and by altering habitat quality. In this study, we compared temporal changes in fish, invertebrates and periphyton assemblages between an isolated pool within an intermittent reach and a perennial pool, in order to elucidate the influence of low flow on lotic community. Additionally, we investigated feeding habit of fish to reveal food web effects induced by low flow. We showed that distinctive community was established in the isolated pool compared with the perennial pool. Low flow particularly altered the density, biomass and feeding habits of fish, suggesting that the effect of low flow was strongest for the top consumer.