

水工学シリーズ 08-A-4

河床，底質構造と
河川底生動物の生息場所との関係

東京大学大学院 農学生命科学研究科 助教

加賀谷 隆

土木学会
水工学委員会・海岸工学委員会

2008年8月

河床，底質構造と河川底生動物の生息場所との関係

Riverbed and substrate structure and macroinvertebrate habitats

加 賀 谷 隆

Takashi KAGAYA

1. はじめに

河川動物の中で、バイオマスが大きく種多様性の特に高い底生動物は、河川生物群集、そして物質の流れを含めた河川生態系のなかで、重要な役割を担っている。本稿では、河床や底質の構造と、底生動物の生息場所の関係を、実際の調査結果をまじえながら検討していく。最初に、河川生態系における底生動物の位置づけを概説し、生活様式による種の分類を紹介する(2節)。河床、底質構造の生息場所としての機能を考えるには、空間スケールを考慮した上で整理することがたいへん重要である。ここでは、セグメントのスケール(1~100 km オーダー)における底生動物の流程分布をまず概説し(3節)、次いで、底生動物の生息環境として最も直接的な微生息場所のスケール(<1 m オーダー)に下り、このスケールにおける底質構造の影響を詳細に検討する(4節)。その後、瀬淵ユニットのスケール(1~10 m オーダー)、リーチのスケール(10 m~1 km オーダー)へと上がり、これらの空間スケールに特有の河床構造の影響を、微生息場所のタイプ構成や空間配置の観点から検討していくことにする(5, 6節)。

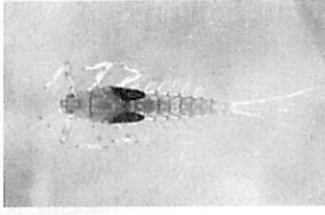
2. 河川生態系における底生動物

2-1. 河川底生動物とは

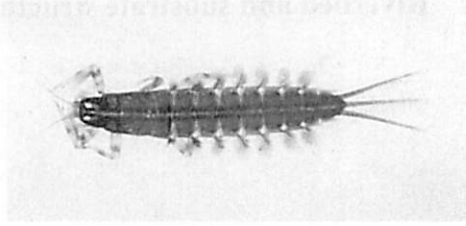
底生動物とは、河床に生息する無脊椎動物のうちで、肉眼でみることのできるものの総称である(図-1)。日本の河川の場合、底生動物群集は水生昆虫類が主体となるが、そのほかにも、カワニナなどの貝類や、エビ類やミズムシ、ヨコエビなどの甲殻類、ミミズ類、ウズムシ類、ヒル類などが底生動物群集を構成する。カジカなどの底生魚やオタマジャクシやサンショウウオなどを含める場合もあるが、脊椎動物は含めないほうが一般的である。水生昆虫類のなかでも、河川において種数や生息量が多いのは、カゲロウ目、カワゲラ目、トビケラ目、ハエ目(特にユスリカ科)の4グループである。トンボ目は、種数では池沼に棲むものが多いが、サナエトンボ科のように河川に多いものもある。他には、ヘビトンボ目のヘビトンボ類や、コウチュウ目のゲンゴロウ類の一部、ドロムシ類、ホタル類が代表的なものだろう。水生昆虫といっても、ゲンゴロウ類、ヒメドロムシ類などの一部のコウチュウ目を除き、成虫になると陸上で生活するものがほとんどであり、水中で生活するのはこれらの幼虫や蛹にほぼ限られるとよい。

河川の底生動物は、大きさが1~2 cmに満たない小さなものが多く、同じ動物でも魚類に比べるとあまり目立たない存在である。しかし、生息密度は魚類よりもはるかに大きく、場所によっては1 m²あたりで10,000個体を超えることも珍しくない。重量にもとづく現存量では、100 g m⁻²を越える場合すらある。底生動物は、河川生物群集の動物による二次生産を支える上で、非常に重要な要素であるといえる。さらに、1地点での1回の調査で100種以上が採集されることもあり、きわめて多様性の高い生物群でもある。こうした多様な種がそれぞれ固有の環境要求をもっていることから、底生動物群集は河川環境の指標としても有用であると考えられる。

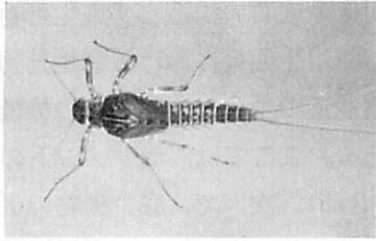
遊泳型のグレイザー：
シロハラコカゲロウ



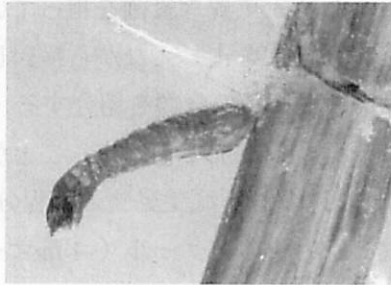
遊泳型のフィルタラー：
チラカゲロウ



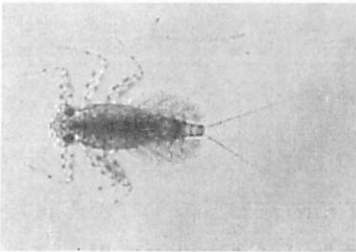
固着型のグレイザー：
フタバコカゲロウ



固着型のフィルタラー：
アシマダラブユ属



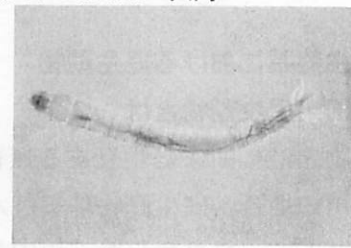
滑行型のグレイザー：
エルモンヒラタカゲロウ



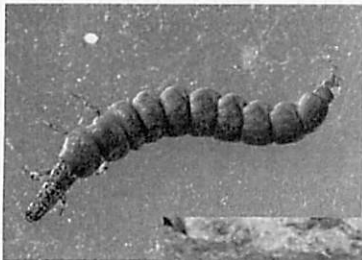
ヒラタドロムシ属



造網型のギャザラー：
ウスバガガンボ属



造網型のフィルタラー：
ヒゲナガカワトビケラ



ウルマーシマトビケラ

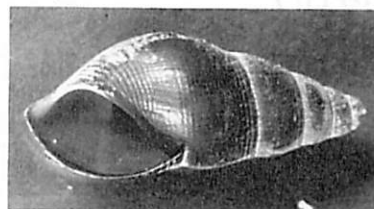


図-1 a) 様々な生活様式を示す底生動物.

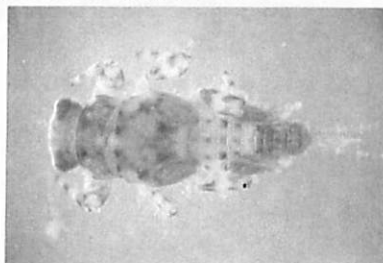
匍匐型のシュレッダー：
クロカワゲラ科



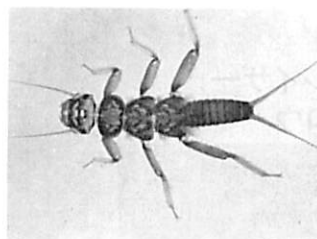
匍匐型のグレイザー：
カワニナ



匍匐型のギャザラー：
エラブタマダラカゲロウ



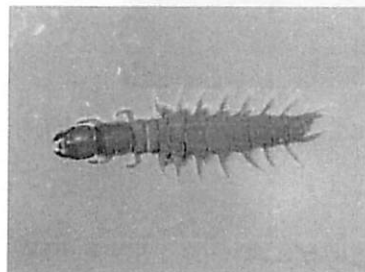
匍匐型のプレデター：
ナミカワゲラ



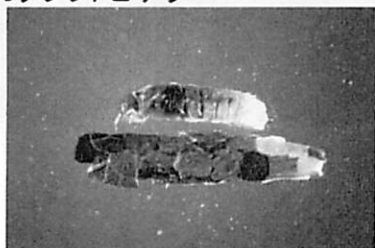
ヒロアタマナガレトビケラ



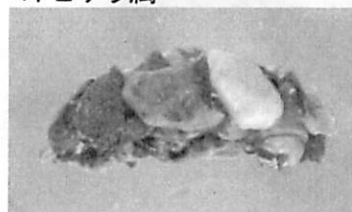
ヘビトンボ



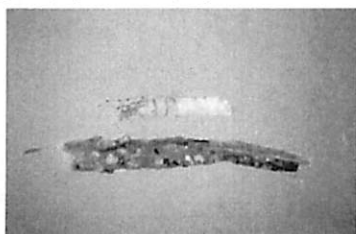
携巢型のシュレッダー：
コカクツツビケラ



携巢型のグレイザー：
ヤマトビケラ属



携巢型のギャザラー？：
アオヒゲナガトビケラ



携巢型のプレデター：
ムラサキトビケラ

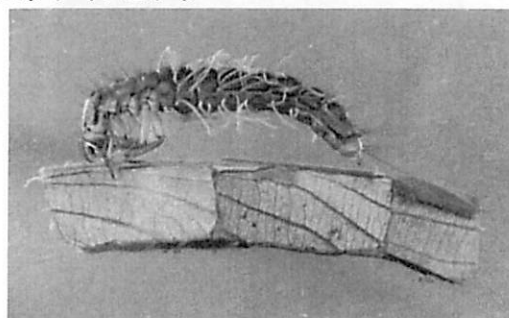
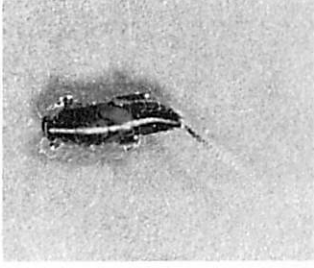
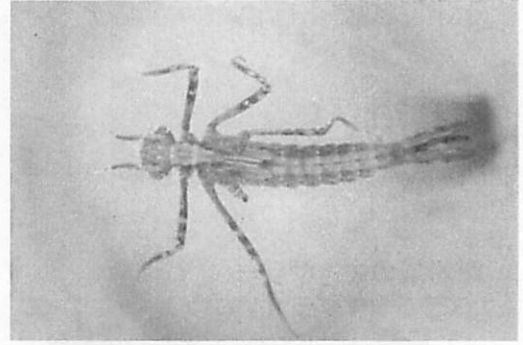


図-1 b) 様々な生活様式を示す底生動物.

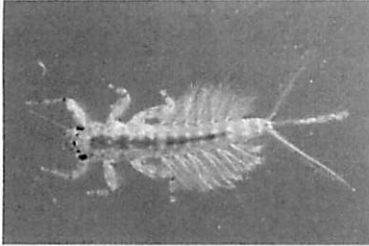
登攀型のギャザラー：
クロマダラカゲロウ



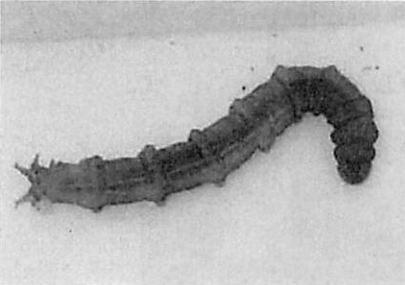
登攀型のプレデター：
ニシカワトンボ



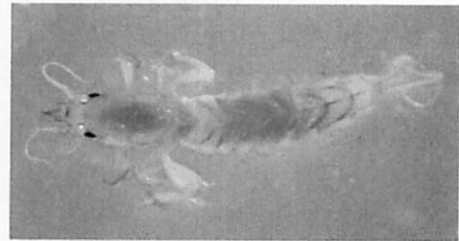
滑行掘潜型のグレイザー：
キイロカワカゲロウ



掘潜型のシュレッダー：
ガガンボ属



掘潜型のギャザラー：
フタスジモンカゲロウ



掘潜型のプレデター：
サナエトンボ

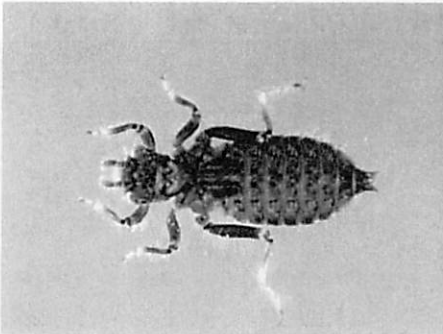


図-1 c) 様々な生活様式を示す底生動物.

河川底生動物は、昆虫の幼虫に相当することがほとんどであることから、種レベルの同定が不可能か、そうでなくてもきわめて困難な場合が多い。そのため、以下では、種よりも分類学的に上位の階層である属や科のレベルで話を進めることがあるのをお断りしておきたい。同じ属や科に含まれる種でも、生態や環境要求は微妙に異なるのは確かであるが、少なくとも属のレベルでは、食性や習性などに何らかの共通性があるので、種よりも上位の分類レベルで生息場所構造を考えることは十分意味がある。

2-2. 河川食物網のなかでの位置づけ

生物群集は、食物とそれを食べる種の間を結ぶ食物連鎖が網の目状につながって構成されており、これを食物網という。底生動物は、河川食物網のなかでどのような位置づけにあるのだろうか。まとめてみると、附着藻類を主とする基礎生産者、および樹木の落葉リターを主とする外来性の有機物やその分解産物であるデトリタス、というふたつの基盤エネルギーと、魚類や鳥類などの高次捕食者をつなぐ位置にあるといえるだろう。底生動物の食物は、種によって異なるのだが、それはカゲロウ目、トビケラ目といった分類群のおおまかなくくりとは必ずしも対応していない。また、草食性、肉食性、腐食性といった陸上の動物でよく使われる食性分類はあまり有用ではなく、基本的には雑食性である。そのため、一次消費者、二次消費者、...といった、食物段階における位置づけはあいまいなものが多い。ここでは、Cummins (1973) が提案した、食性や食物獲得法に基づく摂食機能群による区分を紹介しておこう。

- A. シュレッダー (shredders, 破碎摂食者) : 落葉枝などの大きな有機物 (>1 mm) (CPOM: coarse particulate organic matter) を主に摂食する植物遺体分解者。オナシカワゲラ科, カクツツトビケラ科, ガガンボ科の一部など。
- B. コレクター (collectors, 収集食者) : 細かい有機物 (<1 mm) (FPOM: fine particulate organic matter) を摂食する。これらはさらに、ギャザラーとフィルタラーに分類される。
 - B 1. ギャザラー (gatherers, 堆積物収集食者) : デトリタスを中心とする河床に堆積した細かい有機物 (<1 mm) を摂食する。カゲロウ目の一部, ユスリカ科の一部, イトミミズ科など。
 - B 2. フィルタラー (filterers, 濾過摂食者) : 捕獲網や特殊化した体の器官を用いて, 水中をただよふ細かい有機物 (剥離した藻類, 微細デトリタス, 小動物など) を摂食する。造網型のトビケラ類, チラカゲロウ科, ブユ科など。中下流域の礫底河川では, 現存量の優占的グループとなることが多い。
- C. グレイザー (grazers, 別称スクレイパー, scrapers, 刈取摂食者) : 石面附着物 (藻類・細かい有機物・細菌類などからなる) をこそげとって食べる。ヒラタカゲロウ科, 携巢性トビケラ類の一部, ドロムシ科など。
- D. プレデター (肉食捕食者) : 小動物を食べる。カワゲラ科, ヘビトンボ科, トンボ類など。

ただし、この区分は種によって固定したものではなく、季節や場所、発育段階によって、同じ種、同じ個体でも食性や摂食様式は変化する場合が多いことには注意する必要がある。

底生動物を餌とする代表的な動物は魚類である。上流域では、イワナ、ヤマメ、アマゴといった肉食性のサケ科が、陸上由来の小動物とともに底生動物を餌にする。中下流域では、肉食のカジカやヨシノボリ類が底生動物を餌とするが、ウグイ、オイカワ、カワムツといったコイ科の雑食性のものも、底生動物の捕食者として重要である。底生動物の餌としての役割は、河川の中だけにとどまらない。羽化した水生昆虫の成虫は陸上の捕食者の餌となる。河畔に棲むドヨウグモ類を中心とした造網性のクモ類は、カゲロウ類やユスリカ類の成虫を主な餌とする。セキレイ類、チドリ類、ツバメなどの鳥類も、春の繁殖期には、集中的に羽化したばかりの水生昆虫成虫を採餌する。羽化昆虫だけでなく、水中にいる底生動物も、イタチ類やカワガラ

スの重要な餌である。

2-3. 生活型による区分

底生動物各種の生息場所を底質や河床の構造から考える上で、摂食機能群による区分だけでは必ずしも十分とはいえない。それぞれの機能群が食物とする落葉枝、堆積 FPOM、流下 FPOM、石面付着物、小動物の量の分布は、河床や底質の構造に大きく支配されるものの、ひとつの要因で決まっているわけではないからである。例えば、いずれの機能群にも、瀬を主な生息場所にする種と淵を主な生息場所にする種の両方が存在する。河床や底質の構造と種の分布との対応を考えるには、底生動物の形状や移動様式、習性を考慮した生活型区分を合わせて考えるほうがよい。ここでは、河床や底質の構造と生息場所との関係を浮き立たせられるように、津田 (1962)、竹門 (2005)、Merritt et al. (2008) の分類に、変更を加えて整理してみる。

- A. 遊泳型：体形が流線形で、頻繁に遊泳によって移動する。コカゲロウ属、フタオカゲロウ科、チラカゲロウ科など。
- B. 固着型：移動頻度が少なく定住性が高い。体に固着器官をもっている種や、巣を造って底質に固着する種が多い。ブユ科、アミカ科、フタバコカゲロウ属、キタガミトビケラ科、カクスイトビケラ属、ナガレユスリカ属など。
- C. 造網型：固着性の巣と様々な形状の網を造り、固着型よりもさらに定住性が高い。ヒゲナガカワトビケラ科、シマトビケラ科、ウスバガガンボ属など。
- D. 滑行型：上下に扁平な体形をもち、石礫面を滑らかに匍匐移動する。ヒラタカゲロウ科、ヒラタドロマシ科など。
- E. 匍匐型：発達した脚によって歩行移動するか、粘液を出してゆっくりと匍匐移動する。トゲマダラカゲロウ属、ヒメカゲロウ科、カワゲラ目の多く、ヘビトンボ科、ナガレトビケラ科、モンユスリカ亜科、ウズムシ類、巻貝類、ミズムシなど。
- F. 携巣型：トビケラ類には、砂粒や落葉枝を用いて造った、ミノムシのような可携巣をもつグループがあり、ここから頭と脚を出して歩行移動するもの。ヤマトビケラ科、エグリトビケラ科、カクツツトビケラ科など。
- F. 登攀型：水草などの垂直な茎状の構造にしがみついて移動する。ヤンマ科、クロマダラカゲロウ属、ヒゲナガトビケラ科の一部など。
- G. 滑行掘潜型：はまり石や載り石と砂底との隙間に棲む。トビイロカゲロウ科、カワカゲロウ科など。
- H. 掘潜型：砂泥底中を移動、あるいは砂泥底に巣をつくって定住する。モンカゲロウ科、サナエトンボ科、ミドリカワゲラ科、イワトビケラ科、ガガンボ科の一部、ヒゲナガユスリカ属、二枚貝類など。

3. 底生動物の流程分布：セグメントスケールにおける分布

河川は、上流から流下するにしたがって、瀬淵構造、底質のサイズ構成、流速や水深の大きさや分布といった物理環境とともに、水温、水質、食物資源の種類や量、河畔の環境が変化する。このため、ある底生動物種の生息要求をみたす範囲は、源流から河口までの中の一部に限られる。ある種が河川の流程の中で示す分布、すなわちセグメントスケール (1~100 km) での分布範囲を流程分布という。

流域と河川のつながり、上流域と下流域のつながりを考慮に入れた、河川生態系と河川生物群集の特性を理解する枠組みである河川連続体仮説 (River Continuum Concept, RCC) (Vannote et al. 1980) によると、底生動物群集の摂食機能群組成は次のように変化するものととらえられている。上流域では、河畔林が発達し河道が樹冠で覆われるため、藻類による一次生産力は小さいが、河畔林から落葉枝などの粗大有機物が大量に供給される。このため上流域では、シュレッダーが多くグレイザーは少ない。中流域では、川幅が広がり河

床の日射量が高まるため、グレイザーが多くなりシュレッダーは少なくなる。また、上流域で落葉枝が分解されて生じた FPOM が流送されてくるため、コレクターも多い。下流域では、水深の増加によって河川水の透明度が低下し、藻類の一次生産は再び低下する。ここでは、上流由来の FPOM が主な有機物となるため、コレクターが最も多い。日本の河川では、河川連続体仮説によるこのような予測はきちんと検証されているわけではないが、おおまかにはこの傾向にあてはまるとみてよい。

同じ摂食機能群に属する種の間でも、流程分布範囲は様々であり、同じ属に含まれる種間でも、流程分布は異なる場合が多い。このような種間の分布の違いは、食物資源の分布や、生息場所として要求される河床、底質構造の流程による違いに原因のすべてが帰着されるわけではなく、水温や汚濁に対する耐性が関わっている場合が多い。

4. 微生物場所スケールにおける底質構造と底生動物の生息場所の関係

微生物場所スケール (1 m² 以下) は、底質構造が底生動物の生息環境に最も直接の影響を及ぼす空間スケールだろう。この節では、底質構造に関わる底質のサイズや配置、流速、水深といった様々な微環境要素が、底生動物の生息要求にどのように関係してくるかを整理した上で、われわれが多摩川中流で行った調査結果を示すことにする。ただし、これらの微環境要素は、実際の生息場所では相互に関連していることが多い。例えば、流速の大きな場所には、ふつうはサイズの大きな石礫が優占する。したがって、これらの微環境要素の組み合わせによって、生息場所の構造ができていると捉えるのがほんとうは正しく、それぞれの影響は必ずしも明確に分離できるわけではない。

4-1. 砂礫の粒径

ここでは、巨礫 (>256 mm)、大礫 (128~256 mm)、小礫 (64~128 mm)、大砂利 (16~64 mm)、小砂利 (2~16 mm)、砂 (<2 mm)、という粒径区分を用いることにする。

一般に河川の藻類は、大きな砂礫ほどバイオマスは大きい。これは、主に出水時における砂礫の安定性に関係していて、藻類相の発達には基質がどれだけ長く安定して存在するかによるからである。そのため、石面附着物を摂食するグレイザーの中でも藻類への依存度が高い種は、小礫以上の大きさの底質が優占する場所に分布の中心をもつ。落葉枝などの CPOM は、瀬では大礫の上流側の面に引っ掛かって堆積することが多い。そのため、溶存酸素要求が高く、大きな流速を必要とするシュレッダー種 (ミジカオカワゲラ科やオナシカワゲラ科の一部など) は、礫底を生息場所とすることになる。一方、淵で CPOM が堆積するのは、河床が凹んだ部分であることが多い。そのため、溶存酸素の供給をもたらす水流をさほど必要としないシュレッダー種 (カクツツトビケラ科などの携巢型トビケラ) は、砂底が生息場所の中心となる。

優占底質となる砂礫の大きさは、砂礫の間のできる隙間の量や大きさを支配する。他の条件を一定にし、砂礫の大きさのみを変えて河川に底質を設置した実験では、FPOM の堆積量やギャザラーの定着密度が大きくなるのは、大砂利程度の大きさの底質である場合が多く、これは隙間の量に関係するものと解釈されている。造網型のフィルターのうち、現存量が非常に大きくなることのあるヒゲナガカワトビケラ科は、礫と礫の隙間に網を張るので、そのための空間が必要となる。ヒゲナガカワトビケラ科は、小礫から大礫程度の大きさの底質が優占する場所に多く、流下 FPOM の量や、造網に適した礫間の隙間の量やサイズが生息場所の好適性に影響していると考えられる。大型の捕食者であるカワゲラ類やヘビトンボ科は、巨礫や大礫の下のできる大きな隙間が生息場所として必要になる。

砂礫の大きさは、底質の安定性と密接な関係がある。定住性の高い種にとって、生息場所の安定性は重要である。造網型の種は、卵から孵化してから成虫になるまで、ひとつの固着巣にとどまるわけではなく、何度も造巣場所を変え、網を張り替える。しかし、網を造るのはたいへんコストがかかり、固着型に比べても定住性はずっと高い。礫と礫の間に網を張るヒゲナガカワトビケラ類は、隙間が必要という縛りがあるため、

生息場所の底質は大きければよいというものではない。しかし、礫の表面に巣と網を造るシマトビケラ類やウスバガガンボ属は、安定性の高い巨礫や岩盤底は好適な生息場所となる。特に岩盤底では、これらの種の生息密度が非常に高くなることがある。

巨礫の表面や岩盤は、広い面積の滑らかな面と小さい水深のため、河床近傍に層流が形成されやすい。シマトビケラ類やウスバガガンボ属に加え、ブユ科やカクスイトビケラ科などのフィルタラーも、巨礫や岩盤底において非常に高密度で生息していることがあり、流下FPOMの供給に水流パターンによるが関連していると考えられる。滑行型の種は、移動にある程度の面積の滑らかな面が必要となる。そのため、巨礫や岩盤底はこれらの生息場所としても適しているようである。しかし、同じ滑行型でも種によって移動速度は異なるため、大きな底質の好適性は一概にはいえないかもしれない。

掘潜型の種は、底質に潜り込むため、砂泥底や小砂利底が生息場所となる。細かい底質は、流れのゆるい淵やよどみ、岸際に多いが、瀬においても礫の下面や下流側に狭い範囲ではあるが存在する。モンカゲロウ科は淵に多いが、若齢幼虫は瀬の礫底にも生息している。同じ砂泥底でも、掘潜行動にはエネルギーコストがかかるため、掘潜型の選好する底質サイズは種によって決まっていると考えられている。掘潜型には、淵のリターパッチも生息場所として利用する種が多い。携巣型のトビケラ類や、固着性の巣をつくるトビケラ類やユスリカ類は、程度の差はあるものの、種や齢期によって巣の材料はおおよそ決まっている。そのため、生息には巣材が得られる場が必要である。落葉枝を巣材とする種の多くはシュレッダーであり、食物と巣材のある場所はおおよそ一致しているといえるが、砂粒を巣材としてグレイザーであるヤマトビケラ科などは、摂食のためには径の大きな礫が好適であるため、礫と砂の両方が得られる場所が重要となる。

4-2. 底質の不均質性と鉛直配置

微生物場所のスケールで、同じサイズの砂礫で底質が構成される状況は、砂泥底や砂利底の場合に多く、礫底では、多かれ少なかれ、様々なサイズの砂礫が混合している。底質の不均質性は、微生物場所のスケールより細かいスケールにおける生息場所の多様性と相関があり、不均質な場所ほど多様な種が生息する傾向がある。また、サイズが多様で構造が複雑な底質は、瀬においても局所的に水流のない場所を形成することで、有機物の滞留を促進する機能や、魚類などの捕食者からの隠れ場を提供する機能もある。

礫は、その鉛直方向の配置状態に関して、浮き石、載り石、はまり石の3つが区別できる。浮き石は、礫どうしが重なり合い、剪断力や揚力が加わると容易に動く状態のもの、載り石は、砂泥底の上に礫が載っている状態のもの、はまり石は、砂泥底に礫がはまっていて容易に動かない状態のものをさす。載り石は浮き石に比べ、また、はまり石は浮き石や載り石に比べ、砂礫の間の隙間が少ない。そのため、隙間を生息場所とする種、例えば、ヒゲナガカワトビケラ科、カワゲラ科、マダラカゲロウ科の一部などには、はまり石は生息に不適な底質といえる。また、有機物が滞留できる空間も少ないため、ギャザラーの種にとっても不適である場合が多い。礫表面を生息場所とするグレイザーのヒラタカゲロウ科やコカゲロウ属にとっても、はまり石は不適な面がある。これらが礫を利用するのは藻類が豊富な上面だけではなく、特に夜間は、捕食者からの逃避として礫下面に潜んでいることが多いからである。

はまり石は、すべての底生動物種にとって不適であるわけではなく、むしろ、よい生息場所となることもある。まず、砂底に一部が埋まっているはまり石は、ちょっとした増水では動くことがなく安定しているため、礫表面に巣を造る定住性の高い造網型のウスバガガンボ属などにとっては好適な生息場所である。また、造網型ほどではないが定住性を示す固着型のフィルタラーであるブユ科も、はまり石で高密度に生息することがある。砂礫間の隙間に棲むが、ブユ科を主な餌とするトゲマダラカゲロウ属やナガレトビケラ科の一部は、完全にはまっているわけではないが、浮き石ともいえないような微妙な状態の礫を好む。さらに、トビイロカゲロウ科の一部やカワカゲロウ科のような滑行掘潜型の種は、はまり石や載り石と砂底との隙間という特殊な場所に多くの個体が生息する。ヒラタドロムシ科の一部の種は、はまり石の砂泥底に埋まった部分

の、ごくわずかな隙間に昼間は潜んでいることが多い。

4-3. 底質の表面形状

礫は、その由来となる母材や履歴によって様々な表面形状を示す。表面の割れ目や凹部は、シマトビケラ科の造巣場所や、様々なトビケラ類の蛹化場所を提供する。凹凸の少ない滑らかな表面は、ヒラタカゲロウ科にとっては好適である可能性がある。グレイザーには、ヒラタカゲロウ科のように、ブラシ状の口器を用いて石面付着物をはぎとるタイプと、コカゲロウ科のように、口器を礫に打ちつけて固着性の強い珪藻類まで摘み取るようにして食べるタイプがある。礫表面の凹部に生息する珪藻類は、後者のタイプには利用できても、前者のタイプにはアクセスできないかもしれない。ただし、凹凸のスケールが大きい花崗岩の礫と、比較的表面が滑らかな砂岩の礫を設置して、定着する底生動物の個体数を比較したわれわれの実験結果からは、礫タイプ間で定着数に顕著な差を示すものは認められなかった。

礫の表面には蘚苔類や糸状緑藻が繁茂することがある。これらを食物として直接利用できる底生動物は、ごく一部の種に限られている（蘚類を破碎摂食するカクスイトビケラ科の一部や、糸状緑藻の細胞に穴を空けて細胞液を吸汁するヒメトビケラ科の一部など）。しかし、これらは礫の表面に複雑な構造をつくりだすことで、有機物を捕捉したり、自身は食物とならなくても、その表面に珪藻類を付着させたりすることで、ギャザラーやグレイザーの食物を提供する。また、造巣性のトビケラ類やユスリカ類にとっては、豊富な営巣場所が提供されるため、これらが高密度で生息する場合も多い。

岸際の砂底に生えるヨシなどの水草も、食物として直接に利用できる底生動物種はわずかであるが、垂直の構造体を提供することで、トンボ類などの登攀型の種や、エビ類などの生息場所となる。また、トビイロトビケラ属の一部の種は、水草の表面に付着した藻類を主な食物としているようだ。水草帯は、希少な種の生息が確認されることも多い。砂礫底の表面に堆積するリターパッチには、落葉枝の分解産物である FPOM や上流から捕捉された FPOM が豊富である。そのためリターパッチは、シュレッターのみならず、モンカゲロウ科や一部のユスリカ科などのギャザラーの生息場所ともなる。また、サナエトンボ科や一部のカワゲラ類などのプレデターも、淵のリターパッチに高密度で生息する。

4-4. 水流

河床や底質の構造は、様々な水の流れのパターンをつくりだす。底生動物は、特定的水流パターンに対してそれぞれの種が特異的な生理的、形態的、行動的な適応を示す。河川の底生動物は、気管や体表面で呼吸を行うのが基本で、一部は気管鰓や肛門鰓を併用して呼吸する。酸素要求の高い種は、一般には溶存酸素供給速度が大きい流れの速い場所に生息する。ただし、巣をもつトビケラ類や、モンカゲロウ科のように砂底に巣管をつくるものは、その中で蠕動運動をして水流を生じさせることができ、緩流部に生息しながら酸素要求をみたしている。ヒラタカゲロウ科、コカゲロウ科、カワゲラ科などで知られているように、近縁な種間でも選好する流速範囲は異なる場合がある。

流速の小さな場所では、礫表面にシルトや細砂が堆積しやすいため、藻類が主体となる石面付着物は、流速の大きな場所に形成される場合が多い。そのため、藻類に依存性の高いグレイザーは、流れの速い場所に生息する傾向がある。また、フィルターも多くは、水流によって運ばれる FPOM を食物とするため、やはり流速の大きな場所に多い。CPOM や FPOM は、流れの速い瀬にも遅い淵にも堆積するため、それぞれに固有なシュレッター種、ギャザラー種が存在する。

多摩川中流域において、30 cm×30 cm 方形枠中の底生動物の生息個体数と、その範囲の様々な水流環境測定値との対応を検討したところ、河床近傍の測定値よりも、6 割水深流速や表面流速のほうが高い相関を示す種がほとんどであった。この空間スケールでは、河床近傍の流速はばらつきが大きいため、総体的に底生動物の生息環境を表すのは、むしろ平均的な挙動を表す測定値であると考えられる。微生息場所の空間スケ

ールでは、フルード数が底生動物の分布とよい対応を示すことがたいたび報告されているが、フルード数そのものが底生動物の生息環境をうまく表せるという生態学的な理由づけは与えられていない。おそらくは、平均的な流速と水深の影響、そしてそれらと相関する底質構造の影響が組み合わさることにより、たまたまフルード数との相関がよくなるものと思われる。

4-5. 水深

水深は藻類生産に影響を及ぼすため、藻類への依存性が高いグレイザーの種は、浅い場所を選好する。河川水に濁りがある場合は、その影響は顕著となる。

4-6. 底質、流速、水深と底生動物の生息密度との関係：多摩川中流域での調査結果

1997年5月に多摩川中流の、2か所の早瀬、2か所の平瀬、1か所の淵において、34個の30 cm×30 cm 方形枠を様々な底質構造を示す場所に設置し、底生動物の採集調査とともに、各方形枠内の6割水深流速、水深、底質構成、底質の鉛直配置（浮き石、載り石、はまり石の区別）の測定、評価を行い、各種の生息密度とこれらの物理環境との対応を検討した結果を紹介しよう。本地点では、調査時点において大きな出水攪乱がしばらくなく、底生動物現存量はたいへん高い値を示していた。代表的ないくつかの種について、表層底質の平均粒径や流速と、生息密度との関係を図-2、図-3に示す。表層底質の平均粒径は、底質指数という指標で表してあり、おおよそ、平均粒径が巨礫 (>256 mm) 程度の場合に8、大礫 (128~256 mm) 程度の場合に7、小礫 (64~128 mm) 程度の場合に6、大砂利 (16~64 mm) 程度の場合に5、小砂利 (2~16 mm) 程度の場合に4、砂 (<2 mm) 程度の場合に3となるように、定義されている。

チラカゲロウ（フィルター／遊泳型）、エルモンヒラタカゲロウ（グレイザー／滑行型）、フタバコカゲロウ（グレイザー／固着型）、ヒゲナガカワトビケラ（フィルター／造網型）、ウルマーシマトビケラ（フィルター／造網型）、ヒロアタマナガレトビケラ（プレデター／匍匐型）は、平均底質サイズが大きい場所に多く、底質指数がおおよそ6.5以上、つまり、表層底質の平均粒径が12 cm程度よりも大きい場合に生息密度のピークがあった。ウスバガガンボ属（ギャザラー／造網型）も、平均底質サイズが大きい場所に多かったが、生息密度のピークは底質指数が5以上、つまり、表層底質の平均粒径が3 cm程度であれば一様に多く出現した。一方、エラブタマダラカゲロウ（ギャザラー／匍匐型）、キイロカワカゲロウ（ギャザラー／滑行掘潜型）は、平均底質サイズが大きいと逆に生息密度は減少し、前者は底質指数が5（平均粒径が3 cm程度）以下、後者は底質指数が3（平均粒径が2 mm以下）でピークを示した。

流速との関係を見ると、大きな底質サイズの場所に多かった7種は、流速と生息密度に正の関係を示した。ウスバガガンボ属を除いて、今回の調査でみられた流速範囲（0~110 cm s⁻¹）では、流速の増加に対して生息密度は頭打ちになっておらず、生息限界をおおよそ示すと考えられる下限流速が認められた。小さな底質サイズの場所に多かった2種は、流速と生息密度に負の関係を示し、いずれも流速30~40 cm s⁻¹以下の場所に多かった。

重回帰分析を用いて、様々な底質構造を示す変数の生息密度に対する影響を同時に解析した結果、60%の種において、浮き石や載り石に対してはまり石が負の影響を示すことが検出された。上にあげた種の中では、チラカゲロウ、エルモンヒラタカゲロウ、ヒゲナガカワトビケラ、ヒロアタマナガレトビケラは、他の条件が同じなら、はまり石の場合に生息密度は低下していた。他にも、河床の凹凸の大きさが正の影響を示す種が存在した。

これらの結果は、各種について知られている生活様式を考えると、おおよそ納得のいくものである。ただし、底生動物の生活様式についての既往知見は、ごく一部の種で得られているにすぎない。むしろ、このような調査結果は、理解の進んでいない底生動物種の生活や、知見の多い種の知られざる側面を明らかにするという点で、意味があるのかもしれない。

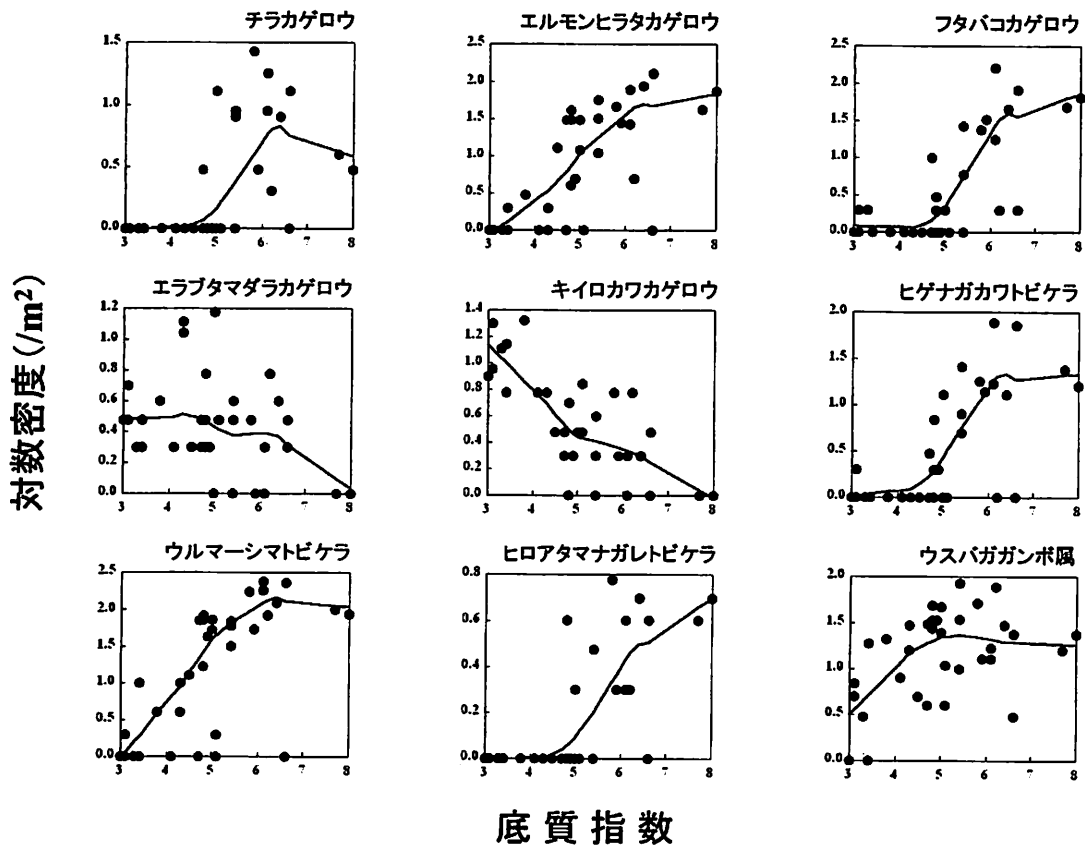


図-2 底質指数（底質の平均粒径の指標）と生息密度の常用対数値との関係。
 曲線は加重回帰曲線（スムージング係数=70%）。

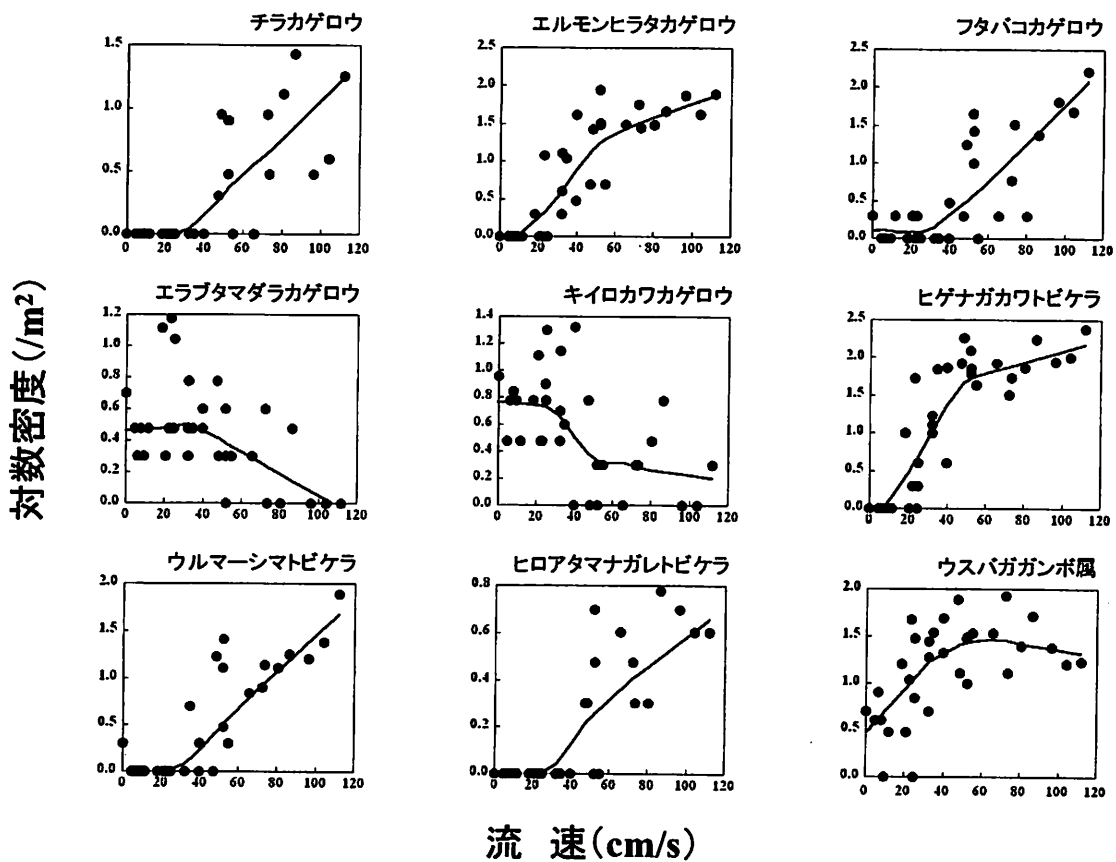


図-3 6割水深流速と生息密度の常用対数値との関係。
 曲線は加重回帰曲線（スムージング係数=70%）。

5. 瀬・淵スケールにおける河床、底質構造と底生動物の生息場所の関係

5-1. 早瀬, 平瀬, 淵間の比較

早瀬, 平瀬, 淵の物理環境をおおまかに比較すると, 平均底質サイズや平均流速は, 早瀬, 平瀬, 淵の順に小さくなり, 逆に水深は淵で最も大きくなる。底生動物の瀬・淵スケールでの分布は, 微生物場所スケールでの生息場所構造の好適性を反映して, 大きな底質や流速を好む種は早瀬, ついで平瀬に多く, 小さな底質や流速, 大きな水深を好む種は淵に多いのが一般的である。しかし, 微生物場所スケールにおける生息場所構造の好適性をただ足し合わせただけで, 瀬・淵スケールの生息場所の好適性が決まるわけではない。瀬や淵は, 微生物場所というユニットの単なる総和ではなく, それらが組み合わさったものである。底生動物は, 微生物場所という狭い空間で日々の生活を送るわけではなく, 移動性の高い種はもちろん, 移動性の低い固着型や造網型のものでも, 種や状況によって様々ではあるものの, 日から月単位で固着位置を変える。また, これらの生息環境は, 周囲の微生物場所の環境にも影響を受ける。瀬や淵の中におかれた場合, ある微生物場所の好適性は, その周囲を含めて評価しなければならないのである。したがって, 瀬・淵スケールの生息場所の好適性を考えるには, 微生物場所の構成や空間配置を考慮する必要がある。

多摩川中流における調査結果に基づいて, 底生動物各種について, 微生物場所スケールのみで評価した好適性が同じと考えられる微生物場所が, 早瀬と平瀬の両方にあつた場合, 生息密度がそれらの間で違いがあるかどうかを検討したところ, 65%の種で有意な違いが検出された。これはすべて, 早瀬に多い種は, 同じ好適性をもった微生物場所なら, 早瀬にあるほうが生息密度は高いという結果であつた。このことは, ある微生物場所が不適な微生物場所に囲まれている場合には, 好適な微生物場所に囲まれている場合よりも, 底生動物がそこを利用する頻度は低下することを意味する。

5-2. 早瀬タイプの影響

このような関係は, 早瀬と平瀬のように, 微生物場所の構成が顕著に異なる瀬・淵ユニット間のみで認められるわけではない。微生物場所の構成は大きく変わらなくても, それらの空間配置や連結状態が異なる場合も, 瀬・淵スケールにおける生息場所の好適性に影響を及ぼすことがある。

早瀬は形状から次の3タイプに分類される(本テキストの「瀬—淵の地形特性とその底質構造」(知花)の3. 1. 早瀬のタイプ分け, および図3.1を参照);

- ①平行横長型: 形状は長方形で, 流下方向の距離は短く, 横断方向に長い。
- ②平行縦長型: 形状は長方形で, 横断方向に比べて流下方向の距離が長い。
- ③狭窄型: 下流ほど水面幅が狭く台形。

多摩川中流の早瀬のうち, それぞれの形状タイプに相当するものをひとつずつ選定し, 物理環境と底生動物の調査を行った。底生動物は, 6割水深流速が50 cm以上の場所にある長径20~30 cmの浮き石から, 礫ごとに採集した。採取した礫サンプルの物理環境は, 早瀬間で有意な違いは認められず, ほぼ同様の範囲にあつた(図-4)。それにもかかわらず, 39%の種で早瀬間に生息個体数の有意差が検出された。そのいくつかの例を図-5に示す。固着性の強い珪藻類を摘み取るようにして食べるタイプのグレイザーであるフタバコカゲロウとシロハラコカゲロウは, 平行横長型, 平行縦長型の早瀬よりも, 狭窄型の早瀬で多かった。それに対し, 造網型のウルマーシマトビケラ, ナカハラシマトビケラ, ウスバガガンボ属は, 狭窄型の早瀬で少なかった。狭窄型の早瀬では, 全体として傾斜が急な砂州の掘削部(狭窄域を形成している部分)がある。砂州の掘削部の形状は時間的な変動が激しく, そこでの礫の安定性は, 狭窄型の早瀬における他の部分や他の早瀬タイプのそれと比較してたいへん小さい。定住性の高い造網型の種にとって, 礫の安定性は生息に非常に重要である。それに対してコカゲロウ類は, 攪乱直後の遷移初期に出現する藻類をすばやく利用できる出水攪乱に強いグループであり, 礫が不安定であることがむしろメリットとなりうる。狭窄型の早瀬では, 流速が大きく浮き石の多い微生物場所が連続して配置されていることによって, これらの種の瀬・淵スケール

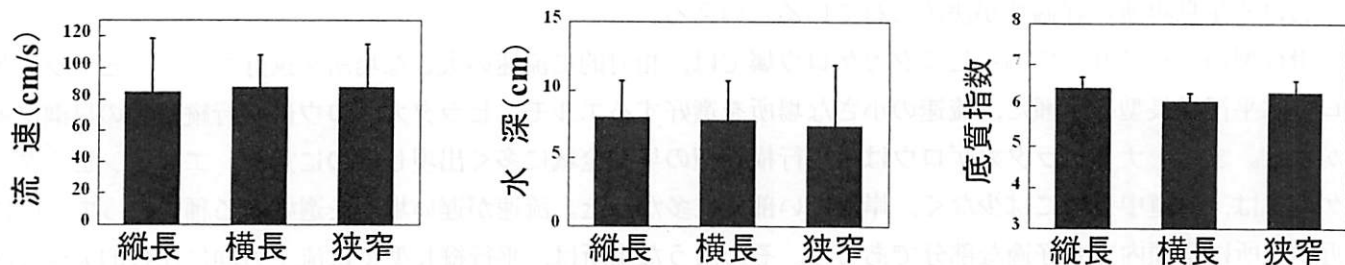


図-4 平行縦長型，平行横長型，狭窄型の早瀬における採取礫サンプルの物理環境の比較。
 平均値と標準誤差を示す (N = 10).

個体数対数値

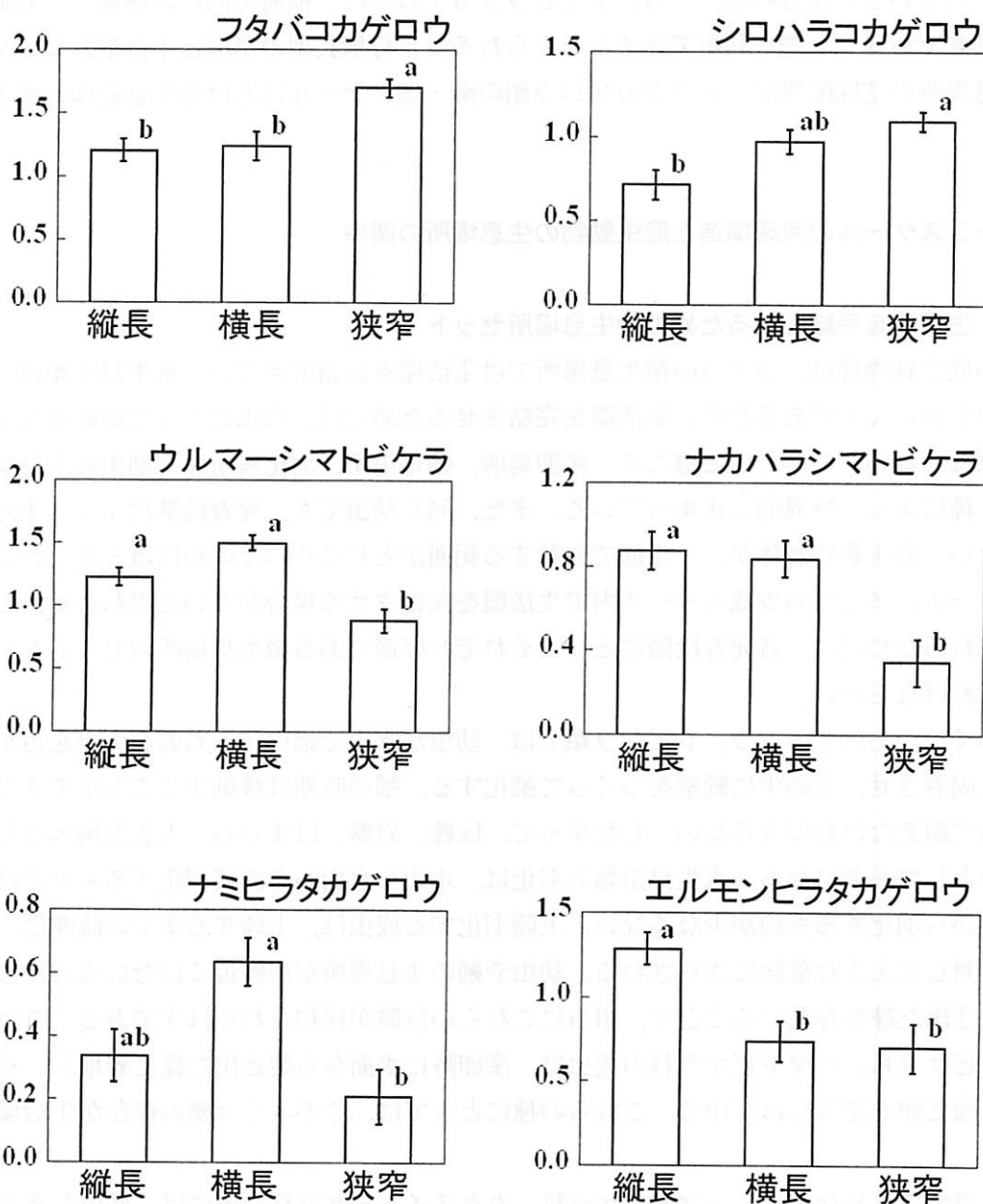


図-5 平行縦長型，平行横長型，狭窄型の早瀬における礫あたり底生動物個体数の比較。
 平均値と標準誤差を示す。同一のアルファベットは有意差 (a = 0.05) のないことを示す (N = 10)。

における生息場所の好適性が決められているといえる。

滑行型のグレイザーであるヒラタカゲロウ属では、相対的に流速の大きな場所を選好するナミヒラタカゲロウは平行横長型の早瀬に、流速の小さな場所を選好するエルモンヒラタカゲロウは平行縦長型の早瀬に多かった。また、ナミヒラタカゲロウは、平行横長型の早瀬全域に多く出現したのに対し、エルモンヒラタカゲロウは、河道中央部には少なく、岸に近い部分に多かった。流速が遅い場所を選好する種にとって、岸に近い場所は早瀬内でも好適な部分であろう。そのような場所は、平行縦長型では流下方向に比較的大きな面積で存在するのに対し、平行横長型の早瀬では、占める面積割合が小さい。水流に対して横断方向に移動するコストは、水理力に対する抵抗力の弱いエルモンヒラタカゲロウでは、抵抗力の強いナミヒラタカゲロウに比べて大きいと考えられる。一方、ナミヒラタカゲロウは、横断方向への移動により適しており、平行横長型の早瀬でも様々な礫を利用できると考えられる。平行横長型の早瀬と平行縦長型の早瀬では、流速の遅い微生息場所の空間配置が、ヒラタカゲロウ類の瀬・淵スケールにおける生息密度に影響している可能性がある。

6. リーチスケールの河床構造と底生動物の生息場所の関係

6-1. 生活環を完結させるための微生息場所セット

河川の底生動物種は、ひとつの微生息場所では生活環を完結できない。水生昆虫類は、成虫は陸上生活を送るものがほとんどであるため、生活環を完結させるためには、成虫にとっての好適な生息場所が陸上にもなければならない。それだけではなく、産卵場所、蛹化場所、羽化場所は、幼虫の生息場所とは異なることが多く、種によって特異的に決まっている。また、同じ幼虫でも、発育段階によって生息場所を変える例は少なくない。底生動物個体が、一生涯で移動する範囲がどれくらいなのかはほとんどわかっていないが、ひとつのリーチ、多くても少数のリーチ内で生活環を完結させる場合が多いと思われる。したがって、個体群が維持されるためには、各発育段階にとってそれぞれ好適である微生息場所のセットがリーチ内に用意されていなければならない。

例をいくつかあげてみよう。トビケラ類では、幼虫が水中で蛹化するものが大半を占め、すべての種が巣を底質に固着させ、その中に蛹室をつくって蛹化する。蛹の時期は移動することができないため、増水時も同じ場所で耐えなければならない。したがって、巨礫、岩盤、はまり石、大きな倒木などの安定した底質が蛹化場所として必要になる。水生昆虫類の羽化は、水中や水面から直接羽化するもののほかに、川岸や礫に上陸してから羽化するものが少なくない。上陸羽化する成虫は、上陸するまでの時間に、強い流れや魚類の捕食者に対して大きな危険にさらされる。幼虫や蛹の生息場所が岸際近くにない場合には、河道中央部に水面から突き出た礫が存在することで、相当にこれらの危険が緩和されるはずである。コカゲロウ科やヒゲナガカワトビケラ科、シマトビケラ科の成虫は、産卵時に水面から突き出た礫に着地し、そこから水中に潜って礫の下面に卵を産みつけてゆく。これらの種にとっては、このような礫の存在が生活環の完結に必須となる。

ヒゲナガカワトビケラ科、シマトビケラ科、カクスイトビケラ科などには、幼虫が流下しながら発育し、成虫が遡上飛行を行うコロニゼーション・サイクルと呼ばれる生活環を送る種が知られている。これらの種では、生活環を完結させるための微生息場所セットが、セグメントスケールで存在しなければならないことになる。成虫が遡上飛行を行うマルツツトビケラは、陸上に突き出た巨礫の、オーバーハングした下流側の面の浸水していない部分に卵を産みつける。幼虫に好適な微生息場所が下流にいくらあっても、このような産卵場所が上流になければ個体群は存続できない。

6-2. リーチ内待避場

河川の自然攪乱のなかで代表的なものは出水攪乱である。出水時には、底生動物は平水時と同じ微生物息場所にとどまることはできなくなる場合がほとんどである。出水時に待避でき、増水がおさまったあとにそこから通常の微生物息場所に再定着できるような場所を、リーチ内待避場という。水生昆虫類には、予測性の高い自然攪乱に対しては、その時期に一斉に成虫となって陸上生活を送るなど、生活環をそれに合わせるような適応を示したり、予測性の低い自然攪乱に対しては、逆に子孫の出現を同調しないものにするすることで、リスクを分散させる適応を示したりするものがある。また、出水時にリーチの個体群が破壊された場合でも、影響を受けなかったリーチや支流があれば、そこから流下や飛翔分散によって再定着が生じ、個体群は回復することが可能である。しかし、これらの仕組みでは、回復にある程度の時間が必要となる。出水攪乱を受けても底生動物種の個体群がある程度持続的に維持されるためには、平水時の微生物息場所を形成する河床、底質構造だけでなく、このような待避場がリーチ内に存在することが重要である。

これまでにリーチ内待避場と考えられてきた場所は、いくつかある。河原、高水敷、ワンド、岸際のヨシなどの水草生育域、河床構造の複雑な大きな底質からなる瀬、巨礫の下流側や下面、はまり石、MBC(microform bed cluster)、河床深層間隙域、リターパッチ、倒流木堆積、礫表面の蘚苔類などがそうである。ただし、実際に待避場として機能していることが確認されている例は少ない。

平水時は水のない氾濫原や、河原の水たまり、分流などに、増水時に底生動物が侵入することを観察した例はいくつかある。しかし、これらがリーチ内待避場として機能するには、増水がおさまったあとに本流河道に戻れるかどうかは鍵となる。水位の低下が急速に起こるなら、底生動物は氾濫原や礫河原にとりのこされてしまうからである。また、氾濫原や河原では水位が徐々に低下するとしても、本流河道において十分に減水していなければ戻れない。氾濫原や河原が待避場として機能するためには、出水時にできる水体を、本流河道との接続があるかたちである程度の期間は保てるような構造であることが必要である。

河床に大きな粗度要素があると、そのすぐ下流側には、流速の小さな後流域が形成される。巨礫はこうした粗度要素の代表的なものであり、出水時の待避場として機能する可能性がある。ただし、巨礫が水没してしまうような出水時には、巨礫の後流域には逆に激しい乱流が形成されるため、巨礫が待避場として機能するのは大きな出水を除いた場合に限られると思われる。浮き石の巨礫では、礫の下面に停水域が生じうる。多摩川本流で、出水ピーク後にも増水が長期的に継続していたとき、巨礫よりも小さい粒径の底質では底生動物がほとんど確認できなかった。しかし、岸際にある浮き石の巨礫の下面には、大型のカワゲラ類やヘビトンボが多数生息しているのが観察された。

はまり石は、浮き石に比べて安定性が高いため、出水時に待避場として機能しうる。浮き石では出水直後にほとんどの種が減少したのに対し、出水で移動しなかったはまり石では、出水直後に生息個体数が増加した種が多かった例が報告されている。しかし、はまり石は浮き石に比べて砂礫間の隙間が少ないため、多くの種にとっては不適な微生物息場所であり、一時しのぎ的な役割しかもてないと思われる。増水が長引くようだと、待避場として機能できないだろう。「巨礫などの大きな河床材料に規則性をもって重なっている玉石の集団」をMBC(Microform bed cluster)と称し、近年の土砂流送研究では、特に安定な河床パッチであると考えられている。MBCは、単一の巨礫や岩盤と異なり、砂礫間の隙間が豊富なため、底生動物の生息場所としても適している。さらに、MBC周囲の流速や乱流の多様性は、底生動物生息種の多様性を維持する上でも重要であると考えられる。したがって、MBCは、底生動物にとって、出水時のリーチ内待避場として重要と思われる。

底生動物が出水直後に、河床表層(深さ0~10 cm程度)では減少するのに対し、深層(深さ20~50 cm程度)ではほとんど変化が見られなかったり、多くの個体が分布していたりする例が、いくつか観察されている。これらは、河床深層の間隙域が、待避場として利用されていることを示唆している。しかし、その一方で、このような間隙域が待避場として機能していないことを示す研究例も多い。また、ヨコエビ類や微小なマイオベントスが、流量や剪断応力が急激に変化するとすぐに間隙空間に移動することが示されているのを

除き、底生動物が出水時に能動的あるいは受動的に間隙域に移動することを、実際に確認した例はほとんどない。砂州下流側に位置する、不安定な砂利からなる間隙水吸込域（downwelling zone）は、小～中出水後には待避場として機能しているようであるが、大出水時には底質が動いてしまうため、待避場としての役割を果たさなかったという報告がある。河床間隙域のリーチ内待避場としての重要性は、河床や底質の構造によってかなり異なることが予想され、今後の詳細な研究が期待される。

リターパッチは、平水時の底生動物の微生息場所として重要であるが、特に落枝からなるパッチは、リーチ内待避場として機能することが示唆されている。リターパッチは、一般に不安定なハビタットであり、規模の大きい出水時には、パッチ自体が消滅してしまうことが多い。しかし、倒流木堆積の上流側や淵尻のリターパッチは、小規模出水時には比較的安定であると考えられるため、待避場として機能する可能性がある。倒流木堆積自体も、出水時に待避場となる可能性があるが、これまでの研究結果から待避場としての機能がきちんと確認されているのは、倒流木堆積の近辺に形成される砂泥底の部分のみである。

7. おわりに

本稿では、空間スケールごとに、底質、河床構造と底生動物の生息場所との関係を整理してきた。底生動物は、種によって生活様式が非常に多様であり、極論すれば、種ごとの生息場所要求は完全にばらばらといってよい。本稿では、生活様式を可能な限りグルーピングした上で、底質や河床構造と生息場所の関係を検討したものの、それでもそこにおさまらない例外も多い。狭い範囲にこれだけ多様な生活様式をもつ動物が出現する場合は、河川以外にないであろう。それは、時間的、空間的に変動が大きい、厳しく構造の複雑な河川という環境を、底生動物が長い進化史のなかでいかに認知し、苦勞して搾取してきたかという結果である。ここで試みた整理が、河川生物や生態系の保全、河川管理のための情報として役立つことを望んではいないが、個々の情報には、河川の底質や河床の構造そのものの見方について、底生動物から「教えてもらう」メリットもあるのではないかと考えている。