

土砂堆積構造の階層的把握による
河川棲底生魚類の生息場評価

石田 裕子

目次

第1章 序論	1
1.1 はじめに	1
1.1.1 研究の背景	1
1.1.2 生息域適性度の定量的評価	3
1.1.3 攪乱による棲み場所構造の多様化	5
1.1.4 生活史段階による生息場の変化	6
1.2 研究の目的	7
1.3 研究方法	7
1.3.1 調査地	7
1.3.2 対象魚種	8
1.4 本論文の構成	9
引用文献	11
第2章 溪流の魚類群集における区間と瀬 - 淵スケールの生息場所選好性	16
2.1 はじめに	16
2.2 研究方法	16
2.2.1 調査地	16
2.2.2 生息環境測定および魚類採集	18
2.2.3 データ解析	19
2.3 結果	20
2.3.1 区間スケールでの比較	20
2.3.2 瀬 - 淵スケールでの比較	21
2.3.3 物理環境要因の影響	23
2.4 考察	23
引用文献	28
第3章 河川の侵食-堆積傾向と流量変動による底生魚の生息場所選好性の変化	30
3.1 はじめに	30
3.2 研究方法	31
3.2.1 調査地	31
3.2.2 調査期間および方法	33

3.2.3	選好性の算出	34
3.2.4	データ解析	35
3.3	結果	35
3.3.1	各区間の物理環境	35
3.3.2	各区間の分布様式	37
3.3.3	各物理環境要因に対する選好性	37
3.3.4	CSIによる生息場所の評価	39
3.4	考察	40
3.4.1	平水時における生息場所利用様式	40
3.4.2	増水時における生息場所利用様式	41
3.4.3	区間を超えた移動の可能性	42
引用文献		53
第4章 溪流におけるカワヨシノボリの産卵場所と生育場所の選好性比較		56
4.1	はじめに	56
4.2	研究方法	57
4.2.1	調査地	57
4.2.2	材料	58
4.2.3	現地調査	58
4.2.4	選好性の算出	58
4.2.5	データ解析	58
4.3	結果	59
4.3.1	繁殖期と産卵場所の環境特性	59
4.3.2	集中調査区間の物理環境	60
4.3.3	稚仔魚の生息に対する各要因の影響	61
4.3.4	稚仔魚の生息場所選好性	61
4.4	考察	62
4.4.1	産卵環境特性	62
4.4.2	稚仔魚の生息環境	63
4.4.3	産卵期における底生魚の生息場所選好性	64
引用文献		71
第5章 木津川下流域におけるカワヨシノボリの生息場所選好性		74
5.1	はじめに	74
5.2	研究方法	75
5.2.1	調査地	75
5.2.2	材料	76
5.2.3	現地調査	77
5.2.4	生息場所選好性(E)の算出	78
5.2.5	実験室での個体数の計測および消化管内容分析	79

5.2.6	データ解析	79
5.3	結果	79
5.3.1	2調査地における生息場所の差異	79
5.3.2	各環境要因に対するカワヨシノボリの生息場所選好性	80
5.3.3	堆積傾向区間におけるカワヨシノボリの生息場所特性	83
5.4	考察	91
5.4.1	生息場所選択性	91
5.4.2	生活史と季節による回遊の可能性	91
5.4.3	生息場所選択性と摂餌生態の関係	92
引用文献		94
第6章	淀川下流域の城北ワンド群におけるトウヨシノボリ縞鱗型の生息場所特性	98
6.1	はじめに	98
6.2	方法	99
6.2.1	調査地	99
6.2.2	材料	102
6.2.3	現地調査	102
6.2.4	形態の計測および消化管内容物分析	103
6.2.5	データ分析	103
6.3	結果	103
6.3.1	本川とワンド群の個体数密度	103
6.3.2	個体数密度と年級群の季節変化	103
6.3.3	繁殖期と稚魚期の生息場所利用	104
6.3.4	ワンドによる生息密度の差異	104
6.3.5	底質型による生息密度の差異	106
6.3.6	物理環境要因の影響	106
6.3.7	摂餌生態の特徴	108
6.4	考察	110
6.4.1	生息場所利用様式	110
6.4.2	生活史段階に応じたワンドの生息密度の変化	112
6.4.3	淀川水系におけるヨシノボリ類の分布状況と淀川大堰の影響	113
引用文献		114
第7章	結論	
~	土砂堆積構造の階層的把握による生物の生息場評価法~	117
7.1	各章の研究成果	117
7.2	土砂堆積構造の階層的把握による生物の生息場評価法 ~ 侵食 - 堆積構造による生息場評価法 Habitat Evaluation Method Based on Erosive-Depositional Structure (HEMBEDS: 侵食堆積法) の提案 ~	119

7.3	河川工学における本研究の意義	123
7.4	今後の課題と展望	124
	引用文献	125

第1章

序論

1.1 はじめに

1.1.1 研究の背景

近年，環境に対する関心が高まり，生態系保全の重要性が広く認識されるようになってきた．河川管理においても，1997年の河川法改正により「治水・利水」に加えて「河川環境の整備と保全」が管理目的に加えられ，河川生態系の保全や復元が大きな事業目的となってきた．その結果，河川管理における環境配慮のあり方についても，局所的な多自然型工法から，より上・下流域を含むコリドーといった視点へ移るなど，河川の連続性やセグメントごとの個性が重視されるようになった（辻本 2000^[1]）．さらに，自然再生法の施行にともない，河川の自然復元といった視点も加わり，生物にとっての生息場の観点から河川環境を評価する手法の開発が急務となっている（玉井 2004^[2]）．

河川の環境特性は一般的に，階層的な構造を示す複数の空間スケールによって捉えることができる（Frissell 1986^[3]；Fausch et al. 1994^[4]；Inoue et al. 1997^[5]など）．河川工学では，河川の階層性を主に土砂挙動の特性から「セグメント」「移動砂礫堆」「砂礫堆」として捉えてきた（山本 2004^[6]）．いっぽう，河川生態学では，河川の階層性を「流程」「河川単位（一蛇行区間）」「生息場所単位（瀬や淵など）」「微生息場所」に区分してきた（Frissell et al. 1986^[3]）．従来，両者はそれぞれ独立に考えられてきたが，河川生態系における物質循環の研究から，砂礫堆を単位とした有機物の滞留様式や無機栄養塩の状態変化様式が知られるようになってきている（Claret et al. 1997^[7]；Hlavacova et al. 2005^[8]；竹門ほか 2003^[9]；竹門 2005^[10]）．したがって，水循環，土砂挙動，物質循環，各種生物の生活様式の動態を統一的理解するためには，土砂動態による河川階層区分が有効であると考えられる．

さらに，これらの動態を統一的理解することは，治水・利水・水質浄化・景観形成・生物育成など流域生態系の果たす多面的なサービスを持続的に享受するための方策を検討する上でも重要な課題である．

魚類の分布や行動の制限要因は，空間スケールごとに異なることが知られている（井上・中野 1994^[11]；渡辺ほか 2001^[12]）．したがって，魚類の生息環境を検討する際には，河川構造の階層性と各スケール間の関連性に着目する必要がある．例えば，魚類の生態分布現象は，伝統的に流程に沿った水温と勾配の変化に対応付けて理解されてきた（丹羽 1967^[13]）．いっぽう，蛇行区間スケールでも，瀬や淵などの流路単位間では，生息する魚類の種構成や

生息密度が異なることが知られている(井上・中野 1994^[11]; 渡辺ほか 2001^[12])。また、魚種ごとの生息場所選好性や種間相互作用を表現する際には、流路単位よりさらに小規模で、流速・水深・底質などの環境要因に着目した微生息場所類型も有効である(竹門 1991^[14]; 井上・中野 1994^[11]; Nakano 1995^[15])。例えば、カジカ科などの底生性魚類では、産卵基質となる底質が生息場所条件として重要であり(Natsumeda 1998^[16], 1999^[17])、浮き石の少ない小粒径砂礫底(10cm)で生息密度が低いという報告がある(渡辺ら 2001^[12])。また、大礫や中礫が優占する底質よりも砂が優占する底質で、カジカ類の捕食効率がよいことも知られている(Brusven & Rose 1981^[18])。

また、底生生物群集についても複数の空間スケールを扱った研究が行われており、Graca et al. (2004^[19])は、流域スケールでは気温、底質最小粒径および pH が環境要因として底生生物に影響を与え、サンプリングユニットスケールでは河床の有機物量や優占する河床底質の粒径が底生生物の個体数やタクサ数と正の相関をもつことを示している。Miyake & Nakano (2002)^[20]は河床底質を侵食・堆積割合から捉え、生息場所パッチスケールでは底質よりも粒状有機物量が底生生物に与える影響が大きい、区間スケールにおいては中程度の堆積割合でタクサ(分類群:種と属、あるいは科の混ざったもの)の豊富度(taxon richness)と均一性(evenness)が高くなることを示しており、複数の空間スケールを関連させる重要性を述べている。

生態系の保全や復元を計画するためには、これらの空間スケールを含めた対象地域の生物相や群集組成とともに、物質循環や生息場所の物理構造が計画の対象として重要である。すなわち、水流、流砂、河道・河床地形、植生、生物相の相互作用系としての認識で、この系が、与えられた地質条件、気候条件下でそれに応じて変動する流量、土砂供給条件のもとでの動的なバランスでもって固有の特性を示している。これを「河相」といい、辻本(1998^[22])はさらに、この河相の相互作用系の調整によって、河川がさまざまな機能(治水、利水、親水、生態系保全)を担っている状況を「河川景観」と定義し、河川景観管理こそがこれからの河川管理であると考えている。

従来の生態学では、生物と物理環境の因果関係を目指してきたが、その基盤となる生息場所の物理構造そのものの形成維持過程までは研究対象としてこなかった。いっぽう、工学では、水や土砂の挙動を記述する科学を発達させてきたが、その対象として必ずしも生息場所の物理構造に着目はしてこなかった。河相がどのように治水、利水機能を支えているかの評価は従来の河川工学の課題であったが、生態系保全機能の評価は、河川工学・水理学と生態学の接点によって受け持たれるべき新しい課題といえる。

応用生態工学は、両分野の境界領域をカバーし、対象地域の生物相に対応した生息場所や物質循環の構造を認識し、各種インパクトに対する応答を予測する科学と位置づけられる。このため、応用生態工学は、生態系保全のための土木事業の適否を生態学的見地から調査研究し、その知見を土木事業に活用することに目標を絞っている。また、応用生態工学では、その枠組みとなる方法論として、実験的管理ないし順応的管理 adaptive management (Holling 1978^[23]) が強く推奨されている。これは、生態系の仕組みには未知である点が多いために、土木事業の環境影響には不確実性が高いという基本認識に基づいている。したがって、地域開発や生態系管理の計画を確定的に捉えずにまずは仮説とみなし、モニタリ

ング評価に基づく検証によって、計画や政策の見直しをくり返すという考え方である。現在、実験的管理に基づいた応用生態工学的な河川事業が各地で実験段階を迎えている。

土砂の生産量、滞留量、移動量については、1998年7月に河川審議会総合土砂管理小委員会が、流域の源頭部から海岸の漂砂域までを含む「流砂系」という概念を新たに導入し、流砂系を一貫した総合的な土砂管理の必要性について提言して以後、流域土砂挙動を予測する研究が活発化しつつある（中村 1999^[24]；藤田ほか 2005^[25]）。とくに、溪流は流域全体での土砂コントロールの場であり、防災対策の面でも中心となっている。いっぽう、生態系保全の面から見ても、溪流は流域の中でもきわめて多様・多面的かつ特徴的な機能を有している。また、河川生態系における物質循環の研究より、溪流に発達する砂礫堆を単位とした有機物の滞留様式や無機栄養塩の状態変化様式が知られるようになってきている（Claret et al. 1997^[7]；Hlavacova et al. 2005^[8]）。河川地形と生物生態を対応させた研究としては、砂礫堆構造の生息場所機能を評価する研究（竹門ほか 2005^[21]）などが行われてきている。したがって、魚類の生息環境を階層的に評価する際にも、土砂の侵食・堆積特性を考慮することが応用的観点から重要であると考えられる。そこで、本研究は河川地形を形成する土砂堆積様式に着目して、生息場構造を評価することを目的とした。

1.1.2 生息域適性度の定量的評価

河川水系・流域管理の視点において、河川生態系保全は大きな軸となっているが、現実的な施策をとるためには、生態系を工学的に認識し、様々なインパクトに対する変質を予測することが必須である。工学的視点による生態系認識の第1段階は、生息環境としての認識であり、評価である。

生息環境を把握し保全していくための、様々な定量的生息環境評価法が開発されてきた。これらの手法は、生物学的情報に基づいたもの、物理情報に基づいたもの、その両方を融合させたものとする、以下のように区分される（玉井 2004^[2]）。

1. 生態的手法：IBI, RIVPACS
2. 物理的手法：HQI
3. 融合的手法：PHABSHIM, HEP, HEA, BEST, HGM,

ここでは、それぞれの手法のなかで代表的なものを挙げ、手法の特徴を紹介することとする。

（1）生物的健全度指標（生態的手法）

IBI (Index of Biotic Integrity; Karr 1991^[26])

1970年代後期から1980年代初頭にかけてJames R. Karrによって開発された手法で、人間活動が生物相に及ぼす影響を定量化する目的に用いられる。基本的な考え方は、自然な良好な河川の生物群集と比較することによる評価である。この方法は川の生態系の適性度を診断する方法である。

RIVPACS (River invertebrate prediction and classification system; Wright et al. 1984^[27])

イギリスで開発された手法で、多変量解析によって底生生物群集による河川の分類を行うとともに、環境条件が変化した場合の群集変化の予測を行うものである。

(2) 生息域環境質評価指標法 (Habitat Quality Index Model; HQI 法, 物理的手法) (Binns & Eiserman 1979^[28])

マス類の生息する河川の現存量を予測する方法である。これは物理量を測定し、その量が生物の生息にどの程度適しているかを5段階に分けて評価するものである。

(3) 物理環境情報による生息域生態評価 (融合的手法)

HEP (Habitat Evaluation Procedure; U.S. Fish and Wildlife Service 1980^[29]) や IFIM (Instream Flow Incremental Methodology; Bovee et al. 1998^[30]) は、事業や開発による野生動物・生態系への影響を定量的に把握し、影響に対する代償措置や代替案の検討等、事業や開発の意志決定に用いられる手法である。物理的な情報と生態的な情報とを組み合わせた融合的手法である。

HEP では、保全対象とする野生生物を選定し、対象とする地域のハビタットとしての価値を、HU (Habitat Unit) という単位を使って評価する。HU は、ハビタットの質 (HSI: Habitat Suitability Index) とハビタットの量 (面積) を掛け合わせたものである。対象種の利用するカバータイプ (植生等によって分けられる均一な環境) が複数あれば、それぞれについて求めた HU を足し合わせたものを対象地域の生態系の価値とする。HSI は、あるカバータイプが、評価対象種のハビタットとしてどの程度の質 (適性) を持っているのかを表す指標である。0 (全く不適) から 1 (最適) までの値で表され、HSI モデルと呼ばれるモデルから算出される。HSI モデルを構築する際には、評価対象種に関し、そのハビタットの適否を決定づける環境要因 (繁殖条件や生存条件など) の中から適切なものを選定する。抽出した環境要因は、カバータイプごとに SI (Suitability Index) という指標に換算する。HSI は SI を結合することにより算出される。カバータイプごとに求めた HSI に面積を掛けて HU を算出する。これらの HU の合計値が調査区域全体のハビタットの定量的な指標となる。アメリカでは、鳥類、魚類および哺乳類といった狩猟や鶴の対象や毛皮獣である種が対象種として多く選定されている (久喜ほか 2003^[31])。いっぽう、日本においては希少性という視点が重視されており、トウキョウサンショウウオ (雨嶋ほか 2003^[32]) やアサリ (新保ほか 2000^[33]) などの HSI モデルの作成が進められている。

IFIM (Instream Flow Incremental Methodology) は、河道内流量を変化させて生息環境適性がどう変化するかを評価する手法全体を意味する。その枠組みの中で、様々な魚種について PHABSIM (Physical HABitat SIMulation model; Bovee et al. 1998^[30]) が提案されている。本手法は、魚類の生息域を水深、流速、底質といった各物理環境指標に対する魚類の適性基準を設け、流量の関数として定量的に評価できるという特徴がある。PHABSIM では、特定的水深、流速、底質を利用する生物の傾向を、生息場適性基準 (Habitat suitability criteria: HSC) を用いて定量化している。HSC はある区間内における、与えられた環境条件とその有効性の利用比率で表される (Heggenes 1991^[34])。ある環境条件に対する生物の選好曲線は、この環境条件の全範囲にわたる HSC の変動によって定義される (deGraaf and

Bain 1986^[35]; Heggenes 1996^[36]). 水深, 流速, 底質サイズに対する HSC 値を調べることで, 環境条件の組み合わせを用いて生物の傾向を評価できる. 生息適性指数 (habitat suitability index; HSI) は通常適性基準の組み合わせが使われ, 水深, 流速, 底質サイズに対する HSC の重み付け幾何学的プロダクト (the weighted geometric product) として計算される (Leclerc et al. 1996^[37]; Bovee et al. 1998^[30]; Guay et al. 2000^[38]). HSI 値は一般的に 0 (非生息場) から 1 (最適生息場) の範囲になる. 異なる流量において得られた HSI 値の比較は, 生物の生息場所に対する流量変動の効果を評価すると予測される.

HEP, IFIM/PHABSIM とともに, 対象種・群集についてしか評価できないため, 対象種の選択は非常に重要なプロセスである. 「注目種・群集」は, 環境影響評価法を施行していく技術開発の議論 (環境庁 1999^[39]) の中で導入された概念で (1) 食物連鎖の上位性 (2) 典型性 (物理景観に固有な種・群集) (3) 特殊性 (微視的な生息環境をもつ特殊な種・群集), (4) 移動性 (生活史において必要な移動), および (5) 学術的な貴重種が挙げられている. とくに, 河川域では, それぞれのセグメントで普通に見られる種や群集が生態系評価における着眼の一つとされている (辻本 2001^[40]).

また, HSI 値によって描かれる選好曲線は, PHABSIM において重要な要素であると考えられるが, 実際にモデルに適用する際には, 過去の文献や専門家の意見に基づいてつくられた第 1 種適性曲線や, ある河川内で観察された対象種の利用頻度分布に基づいてつくられた第 2 種適性曲線 (Bovee et al. 1998^[30]) を他の河川に適用する機会が多い (Booker et al. 2004^[41]; Maddock et al. 2004^[42]). 実際には (1) 種間・種内競争 (2) 生息場の利用可能性 (habitat availability) (3) 餌量等の条件の違いから, 同じ魚種でも河川ごとに異なる選好性を示す可能性があり (Glozier et al. 1997^[43]; Leftwich et al. 1997^[44]), 魚類の生息場所要求を十分に反映できていないという問題がある. このような問題点を解消するために, 国内外でさまざまな研究が行われている. オーストラリアでは地形の異なる 2 地点を同一河川内で選び, ペルキクティス科の *Gadopsis* 属について, 幼魚, 未成熟魚, 成魚の 3 段階に PHABSIM を適用している (Maddock et al. 2004^[42]). 国内では, 経年的な瀬・淵構造単位での生息域評価 (知花ら 2002^[45]) や生活形態ごとに行動特性を変化させる魚類の生息場の総合評価 (田代ほか 2002^[46]) が行われつつある.

1.1.3 攪乱による棲み場所構造の多様化

前節で述べた PHABSIM の課題は攪乱体制と密接に関わっている. 陸域・淡水域・海域のさまざまな生物群集において, ある程度の攪乱がある場合の方が種多様性が高まる例が報告されている. このような中程度の攪乱が種の多様性維持に結びつく過程として, これまで, 中度攪乱説 (intermediate disturbance hypothesis; Connell 1978^[47]) が有力視されてきた. この説は, 生物群集のなかで種間競争や捕食が起こりきった平衡状態 (equilibrium condition) が, 増水や嵐などの攪乱によって生物間相互作用がまだ反映しきっていない非平衡状態 (non-equilibrium condition) になることを前提としている. つまり, それまで優勢を誇っていた種が攪乱でダメージを受ける結果, 種間競争で劣る種も生存機会が増えるという考え方である. この仮説によれば, 攪乱が大きすぎたり多すぎたりすると絶滅する種が

多くなるため種多様性が減少するが、攪乱が小さすぎたり少なすぎたりするときにも、競争関係や捕食関係などの生物間相互作用によって、種多様性が減少することになる。

溪流の水生昆虫や底生動物群集について、中度攪乱説を支持する例も報告されている (Stanford & Ward 1983^[48]; Allan 1995^[49])。しかし、中程度の攪乱により最も種多様性が高まるという事実だけでは、この仮説を証明したことにはならない (竹門 1999^[50])。たとえば、中程度の攪乱が生息場所の多様性を維持するため種多様性が増大すると考えることもできる (Takemon 1997^[51])。多くの河川動物にとって重要な瀬・淵構造そのものも、石礫が移動する程度の攪乱や砂泥が移動する程度の攪乱の組み合わせによって形成維持されていると考えられる (竹門 1995^[52])。

このように、攪乱を通じた土砂供給・侵食・堆積の過程は生物の生息場所を形成する重要な要素であり、土砂挙動を生息場所構造と関連させて定量化することが必要である。生息場所の構造は複数の空間スケールにまたがっており、それぞれのスケールに対応して空間変動の現象規模が異なっている。しかも、対象生物ごとに考慮すべき生息場所条件の空間スケールが異なるので、生息場所構造の保全にはさまざまな空間スケールの構造を複眼的に考慮する必要がある (高橋・竹門 1999^[53])。

1.1.4 生活史段階による生息場の変化

ほとんどの動物は特定の環境のみを固定的に利用するのではなく、生活史段階に応じて生息場を変化させる。例えば、多くの河川棲魚類では、仔稚魚期は流れが緩やかで水際などの浅い場所に生息するが (水野ほか 1958^[54]; 中村 1969^[55]; 西島 1968^[56]; 中山 1975^[57])、成魚になるとより流れの速い場所や深い場所に生息場を変化させる (水野ほか 1958^[54]; 竹門ほか 2003^[58])。また、摂餌、急速、逃避産卵等の異なる行動状態をもつことが知られており (島谷ほか 1996^[59])、生息場もそれに依りて時々刻々と変化している。

水生昆虫について見ると、カワトンボの幼虫は、溪流の緩流部でとくに淵の落葉落枝の溜まったところ (リターパック) やツルヨシなどの抽水植物の根際などに生息し、晩春に羽化をする。羽化後1週間ほどは溪流から数百 m ~ 数 km も離れた林内に移動し、もっぱら陸生昆虫を採餌しながら成熟する (江口 1980^[60])。その後、性的に成熟した個体から徐々に川辺に移動して繁殖活動を行う。夜間のねぐらや卵が成熟していない雌の活動場所は溪畔林である (竹門 1999^[50])。

開発された当初の PHABSIM では、特定魚種を対象とした評価でさえ、生活史における時間的・空間的連続性を総合的に把握するまでに至っておらず、特定の成長ステージに限った評価をしているに過ぎなかった。このような問題を克服するために、オーストラリアでは地形の異なる2地点を同一河川内で選び、ペルキクティス科の *Gadopsis* 属について、幼魚、未成熟魚、成魚の3段階に PHABSIM を適用し、どちらの地点も流速が利用可能な生息場所を限定するが、一方の地点は増水すると生息場所が増加し、もう一方の地点は生息場所が減少することを示した (Maddock et al. 2004^[42])。また、Guay et al. (2003)^[61] は、HSI に代わる指標として、多重ロジスティック回帰を用いた HPI (Habitat Probabilistic Index) を開発し、カナダの河川のタイセイヨウサケに適用した結果、HSI よりも HPI で生息密度をよく予測できることを示している。楊ほか (1998)^[62] は魚類の異なる行動状態に着目し、

「行動モード」と定義付け、遊泳魚であるオイカワ *Zacco platypus* を用いた水路実験を行うことにより、各モード毎に流速、水深、遮蔽等の物理環境に対する選好性が異なることを示した。また、田代ほか(2002)^[46]は、普段定位する場を中心に、これらの行動モードに応じた生息場との空間的な「アクセス性」を評価し、対象魚種の成長段階を連続的に取り扱うことによって、「生息場の時空間構造モデル」を考案し、総合的な評価を試みている。知花ら(2002)^[45]は、瀬・淵構造内での相対的位置と瀬・淵自体の評価値を組み合わせた新手法を提案し、遊泳魚であるウグイ *Tribolodon hakonensis* が水深、流速の値だけでなく、周囲の環境との関係の中で、生息域を季節により変えていることを明らかにし、従来の水深、流速に基づく適性曲線に改良を加えることで、瀬・淵内でウグイの生息域に影響を与えると考えられる場の特徴を表現している。

以上のレビューから、河川の生息場の好適性について評価を行う上で、1) 河川構造の階層性と、2) 各スケールにおける侵食・堆積動態とを踏まえることが必要であると考えられる。

1.2 研究の目的

本研究では、1) 土砂の侵食・堆積様式と対応させ、河川構造の空間スケールの階層性と各スケール間の関連性に着目して、2) 生活史段階に応じた底生魚類の生息場所構造を評価することを目的とした。本研究では、流域、流程、区間、瀬・淵、微生物場所の各スケールを土砂堆積様式から把握することによって、従来の PHABSIM に新しい要素を加えることとした。また、それらの生息場所構造を形成・維持する土砂管理の在り方についても議論することを目的とした。

1.3 研究方法

1.3.1 調査地

本研究では、淀川流域を対象とし、鞍馬川、木津川、淀川を、流域スケールでの上流、中流、下流として捉えた(図 1.1)。河川の縦断形は、ほぼ同一勾配をもついくつかの区分に分かれているとみなせ、このような河床勾配がほぼ同一である区間は、河床材料や河道の種々の特性が似ており、これをセグメントと呼ぶ(山本 2004^[6])。山本(2004)^[6]によると、鞍馬川はセグメント M からセグメント 1 を、木津川はセグメント 1 からセグメント 2 を、淀川はセグメント 3 に相当する。淀川のような河川下流域は、河道の付け替えや堤防・護岸工事などにより人為的改変が最も激しい流程である。木津川は日本を代表する砂河川で、明瞭な交互砂州が形成されており、そのため、二次流路が発達している。健全な水や物質の循環が確保され、河川生態学術研究会の研究対象河川にもなっている。鞍馬川は、淀川や木津川に比べ、上流域の景観を表しているが、砂防堰堤があり、その直上流では堆積場が形成されている。これらの河川を、さらに流程、区間、瀬・淵、微生物場所の各スケールで生息場所構造の特性を明らかにした。

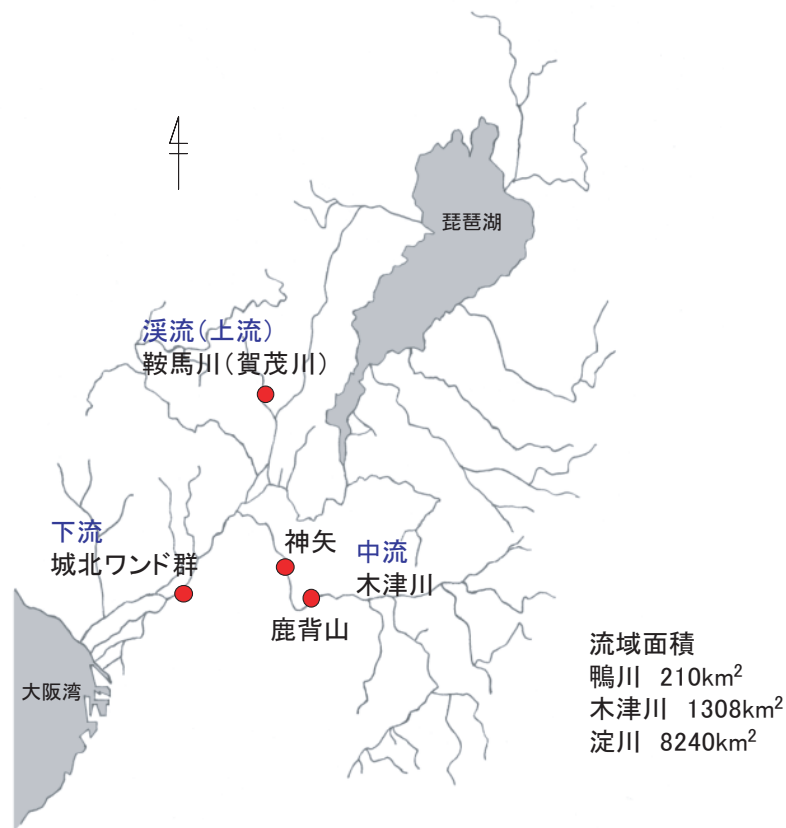


図 1.1 : 淀川流域図

1.3.2 対象魚種

本研究の対象とした底生魚類のカワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* (Mizuno 1960 ; 図 1.2) は、日本固有種で、富山県神通川付近および静岡県富士川以南の西南日本に広く分布する全長約 6cm のハゼ科魚類である。本種は孵化直後から底生生活に入り、海へは下らずに川の中だけで一生を送る河川陸封型の生活史をもつ。5~8月になかば砂に埋まった石の下面に大形の卵を1層に産みつけ、オスが保護する(水野 1989^[64])。また、ヒラタカゲロウ科やコカゲロウ科、エリユスリカ亜科など石の表面を這い回る匍匐型の水生昆虫を採餌し、砂底や礫底よりは石底に多く生息する(竹門ほか 2003^[58])。一定時間内の行動範囲が非常に狭く、1時間の行動圏が0.04m²以内という報告もある(近藤 1997^[65])。よって、遊泳魚に比べ、河川の物理環境と生物生態の関係を考察するには好適な材料であると考えられる。

淀川の調査地とした城北ワンド群には、ヨシノボリ属ではトウヨシノボリ縞鱗型 *Rhinogobius* sp. OR “ Shimahiregata ” (鈴木 1996^[66] ; 辻本ほか 2003^[67] ; 図 1.3) のみが生



図 1.2 : カワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus*. 上 : オス, 下 : メス



図 1.3 : トウヨシノボリ縞鱗型 *Rhinogobius* sp. OR "Shimahiregata" (オス)

息していたため、この種を対象とした。縞鱗型は、池などの止水域に生息することが知られている（鈴木 1996^[66]）。

また、この他に、鞍馬川では、遊泳魚のカワムツ *Zacco temmincki* , オイカワ *Zacco platypus* , タカハヤ *Phoxinus oxycephalus* , 底生魚のドンコ *Odontobutis obscura* , カマツカ *Pseudogobio (Pseudogobio) esocinus esocinus* という、生息する全ての魚種に対しても選好性を調べた (図 1.4) .

1.4 本論文の構成

以下に、本論文の構成について述べる。

第2章では、鞍馬川を対象にして、区間スケールと瀬 - 淵スケールで物理環境を明らかにし、各魚種の生息場所選好性の違い、および各魚種に必要な生息場構造について考察する。第3章では、鞍馬川において、侵食 - 堆積傾向の異なる区間で、異なる流量時の物理環境とカワヨシノボリの生息場所選好性の変化を明らかにし、成魚と未成魚の生息場所要求を示す。第4章では、とくに、カワヨシノボリの産卵場所と稚魚の生育場所に着目し、それぞれの環境特性を明らかにするとともに、選好性を示す。第5章では、木津川の侵食傾向区間と堆積傾向区間において、物理環境と選好性を明らかにする。とくに、堆積傾向区間では、本流 - 側流スケール、瀬 - 淵スケール、微生物場所スケールで、成魚と未成魚の生息場の使い分けについて考察する。第6章では、淀川の城北ワンド群において、トウヨシノボリ縞鱗型の生活史を通じた生息場所利用様式を明らかにする。第7章では、第2章



図 1.4：その他の対象魚種

から第6章までの結果を踏まえ、底生魚類の要求する生息場構造を整理し、これらの魚類に対する土砂挙動の在り方について考察する。次いで、これまでの生息場評価法では反映の困難であった土砂の侵食・堆積傾向や生活史による生息場所要求条件の変化を構造的に評価するための新しい生息場評価法を考察する。また、生息場所構造保全のための河川土砂管理の方法論について考察する。

引用文献

- 1) 辻本哲郎 (2000) : 生態系保全における河川工学・生態学の接点 . 河川技術に関する論文集 6,pp.7-12 .
- 2) 玉井信行 (2004) : 河川計画論 . 東京大学出版会 , 東京 .
- 3) Frissell, C. A., Liss, W. J., Warren, C. E. and Hurley, M. D. (1986): A hierarchical framework for stream habitat classification-Viewing streams in a watershed context. Environmental Management 10 (2),pp.199-214.
- 4) Fausch K.D., Nakano S. and Ishigaki K. (1994) : Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido Island, Japan: considering multiple factors across scales. Oecologia 100,pp.1-12 .
- 5) 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,pp.1331-1341 .
- 6) 山本晃一 (2004) : 構造沖積河川学 - その構造特性と動態 . 山海堂 , 東京 .
- 7) Claret, C., P. Marmonier, J. M. Boissier, D. Fontvieille and P. Blanc (1997): Nutrient transfer between parafluvial interstitial water and river water: influence of gravel bar heterogeneity. Freshwater Biology 37, pp.657-670.
- 8) Hlavacova, E., M. Rulik and L. Cap (2005): Anaerobic microbial metabolism in hyporheic sediment of a gravel bar in a small lowland stream. River Research and Applications 21, pp.1003-1011.
- 9) 竹門康弘・西ふき野・加藤智子・谷田一三 (2003) : 木津川砂州における堆積粒状有機物の分布動態 . 木津川の総合研究 - 京田辺地区を中心として - , pp.243-262. 河川生態学術研究会木津川研究グループ .
- 10) 竹門康弘 (2005) : 砂州の生態系機能と保全 . 流水・土砂の管理と河川環境の保全・復元に関する研究 (改訂版) , pp.102-113. 河川環境管理財団 , 東京 .
- 11) 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 . 日本生態学会誌 44,pp.151-160.

- 12) 渡辺恵三・中村太士・加村邦茂・山田浩之・渡辺康玄・土屋進 (2001): 河川改修が底生魚類の分布と生息場環境におよぼす影響 . 応用生態工学 4 (2) ,pp.133-146.
- 13) 丹羽彌 (1967): 木曾川の魚 . 河川魚相生態学中下流篇 . 木曾教育会 . 293pp.
- 14) 竹門康弘 (1991): 動物の眼から見た河川のあり方 . 関西自然保護機構会報, No.13,pp.5-18.
- 15) Nakano S. (1995): Competitive interactions for foraging microhabitats in a size-structured interspecific dominance hierarchy of two sympatric stream salmonids in a natural habitat. Canadian Journal of Zoology 73,pp.1845-1854.
- 16) Natsumeda T. (1998): Size-assortative nest choice by the Japanese fluvial sculpin in the presence of male-male competition. Journal of Fish Biology 53,pp.33-38.
- 17) Natsumeda T. (1999): Year-round local movements of the Japanese fluvial sculpin, *Cottus pollux* (large egg type), with special reference to the distribution of spawning nests. Ichthyological Research 46 (1) ,pp.43-48.
- 18) Brusven M.A. and Rose S.T. (1981): Influence of substrate composition and suspended sediment on insect predation by the torrent sculpin, *Cottus rhotheus*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 38,pp.1444-14448 .
- 19) Graca M.A.S., P. Pinto, R. Cortes, N. Coimbra, S. Oliveira, M. Morais, J. Carvalho and J. Malo (2004): Factors affecting macroinvertebrate richness and diversity in Portuguese streams: a two-scale analysis. International Review of Hydrobiology, 89(2), pp.151-164.
- 20) Miyake Y. and S. Nakano (2002): Effects of substratum stability on diversity of stream invertebrates during baseflow at two spatial scales. Freshwater Biology, 47, pp.219-230.
- 21) 竹門康弘・田中武志・山田浩之・池淵周一 (2005): 間隙動物の生息場所に適した砂州内環境の実験的研究 . 京都大学防災研究所年報第 48 号 B, pp.945-962.
- 22) 辻本哲郎 (1998): 河川景観の変質とその潜在自然への回復 , 第 4 回河道の水理と河川環境に関するシンポジウム論文集 , pp.147-152.
- 23) Holling, C. S. ed. (1978): Introduction environmental assessment and management. Wiley, London.
- 24) 中村太士 (1999): 流域の土砂動態 . 太田猛彦・高橋剛一郎 (編) 溪流生態砂防学 , pp.135-138 . 東京大学出版会 , 東京 .
- 25) 藤田正治・澤田豊明・志田正雄・伊藤元洋 (2005): 高原川流域における土砂生産特性 . 水工学論文集 49, pp.1075-1080.
- 26) Karr, J. R. (1991): Biological Integrity: A Long-Neglected Aspect of Water Resource Management. Ecological Applications 1(1),pp.66-84.

- 27) Wright, J.F., D. Moss, P.D. Armitage and M.T. Furse (1984): A preliminary classification of running-water sites in Great Britain based on macro-invertebrate species and the prediction of community type using environmental data. *Freshwater Biology* 14, pp.221-256.
- 28) Binns, N. A. and Eiserman, F. M. (1979) : Quantification of fluvial trout habitat in Wyoming. *Transaction of the American Fisheries Society* 108,pp.215-228.
- 29) U.S. Fish and Wildlife Service. (1980): Habitat as a basis for environmental assessment. *Ecological Services Manual* 101, Washington, D.C., USA.
- 30) Bovee, K. D., Lamb, B.L., Bartholow, J. M., Stalnaker, C. B., Taylor, J., and Henriksen, J. (1998): Stream habitat analysis using the instream flow incremental methodology. U.S. Geological Survey, Biological Resources Division Information and Technology Report USGS/BRD-1998-0004.
- 31) 久喜伸晃・吉沢麻衣子・田中章 (2003) : HSI モデルの傾向と今後の課題 . 環境アセスメント学会 2003 年度研究発表会要旨集,pp. 45-50.
- 32) 雨嶋克憲・小松裕幸・伴武彦・諸藤聡子・田中章 (2003) : トウキョウサンショウウオのハビタット適性指数 (HSI) モデル (案) の作成と HEP のケーススタディについて . 環境アセスメント学会誌 1 (2) ,pp.31-39 .
- 33) 新保裕美・田中昌宏・池谷毅・越川義功 (2000) : アサリを対象とした生物生息地適性評価モデル . 海岸工学論文集 47,pp.1111-1115 , 土木学会 .
- 34) Heggenes, J. (1991): Comparisons of habitat availability and habitat use by an allopatric cohort of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* under conditions of low competition in a Norwegian stream. *Holarctic ecology* 14,pp. 51-62.
- 35) deGraaf, D.A. and Bain, L. H. (1986) : Habitat use by and preference of juvenile Atlantic salmon in two Newfoundland rivers. *Transaction of the American fisheries society* 115,pp. 671-681.
- 36) Heggenes, J. (1996) : Habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) and young atlantic salmon (*S. salar*) in streams: static and dynamic hydraulic modelling. *Regulated rivers: Research & Management* 12,pp.155-169.
- 37) Leclerc, M., Boudreau, P., Bechara, J. A. and Belzile, L. (1996): Numerical method for modelling spawning habitat dynamics of landlocked salmon, *Salmo salar*. *Regulated rivers: Research & Management* 12,pp.273-285.
- 38) Guay, J. C., Boisclair, D., Rioux, M., Leclerc, M. and Legendre, P. (2000): Development and validation of numerical habitat models for juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences* 57,pp.2065-2075.
- 39) 環境庁環境影響評価技術検討委員会 (1999) : 自然環境のアセスメント技術 () 358p.

- 40) 辻本哲郎 (2001): 流水と生態系 その1 - 河川 . 河道砂州における伏流水流動の調査手法に関する研究 , pp.127-158. 平成 12 年度科学研究費補助金 (基盤研究 (B) (2) 研究成果報告書 .
- 41) Booker, D. J. and Dunbar, M.J. (2004): Application of physical habitat simulation (PHABSIM) modelling to modified urban river channels. *River Research and Applications* 20,pp.167-183.
- 42) Maddock, I., Thomas, M., Jonson, K., Dyer, F. and Lintermans, M. (2004): Identifying the influence of channel morphology on physical habitat availability for native fish: application to the two-spined blackfish (*Gadopsis bispinosus*) in the Cotter River, Australia. *Marine and Freshwater Research* 55,pp.173-184.
- 43) Glozier, N. E. and Culp, J. M. (1997): Transferability of habitat suitability curves for a benthic minnow, *Rhinichthys cataractae*. *Journal of freshwater ecology* 12 (3),pp.379-393.
- 44) Leftwich, K. N., Angermeier P. L. and Dolloff C.A. (1997): Factors influencing behavior and transferability of habitat models for a benthic stream fish. *Transactions of the American fisheries society* 126(5),pp.725-734.
- 45) 知花武佳・玉井信行 (2002) : 生息域の季節変動に着目した魚類生息域適性基準に関する研究 . 水工学論文集 46,pp.1145-1150.
- 46) 田代喬・伊藤壮志・辻本哲郎 (2002): 生活史における時間的連続性に着目した魚類生息場の評価 . 河川技術論文集 8,pp.277-282.
- 47) Connell, J. H. (1978): Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199,pp.1302-1310.
- 48) Stanford, J. A. and Ward, J. V. (1983): Insect species diversity as a function of environmental variability and disturbance in stream systems. *Stream Ecology-Application and testing of general ecological theory*. Barnes, J. R. and Minshall, G. W. (eds.),pp.265-278, Plenum Press.
- 49) Allan, J. D. (1995): *Stream ecology, structure and function of running waters*, Chapman & Hall.
- 50) 竹門康弘 (1999) : 水生昆虫の生活と溪流環境 . 太田猛彦・高橋剛一郎 (編) 溪流生態砂防学 , pp.65-89 . 東京大学出版会 , 東京 .
- 51) Takemon, Y. (1997): Management of biodiversity management in aquatic ecosystems-dynamic aspects of habitat complexity in stream ecosystems. Abe, T., Levin, S. A. and Higashi, M. (eds.), *Biodiversity. An ecological perspective*,pp.259-275, Springer.
- 52) 竹門康弘 (1995) : 第 1 章 水域の棲み場所を考える . 竹門康弘・谷田一三・玉置昭夫・向井宏・川端善一郎 (編) 棲み場所の生態学,pp.11-66. 平凡社 , 東京 .

- 53) 高橋剛一郎・竹門康弘 (1999): 溪流生態砂防の新しいパラダイム . 太田猛彦・高橋剛一郎 (編) 溪流生態砂防学 , pp. 117-130 . 東京大学出版会 , 東京 .
- 54) 水野信彦・川那部浩哉・宮地伝三郎・森主一・児玉浩憲・大串竜一・日下部有信・古屋八重子 (1958) 川の魚の生活 () . コイ科4種の生活史を中心にして . 京都大学理学部 , 生理生態学研究業績 81 : 1-48 .
- 55) 中村守純 (1969) 日本のコイ科魚類 - 日本産コイ科魚類の生活史に関する研究 . 資源科学研究所 , 東京 . pp.455.
- 56) 西島信昇 (1968): 沖縄産ヨシノボリの2型 . 動物学雑誌 77, pp.397-398.
- 57) 中山弘美 (1975): 沖縄の河川に生息するヨシノボリについて . 淡水魚 1, pp.113-115.
- 58) 竹門康弘・石田裕子・谷田一三 (2003): 淀川水系下流域におけるカワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* とトウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR 縞鱗型の生息場所選択と摂餌生態 . 木津川の総合研究 , pp.517-527 . 河川生態学術研究会木津川研究グループ .
- 59) 島谷幸宏・萱場祐一・渡辺昭彦 (1996): 水辺における生物生息空間創成技術及び生物保全工法に関する研究 . 環境保全研究成果集 , Vol.1995, No. Pt2, pp.83.1-83-10.
- 60) 江口元章 (1980): 一つの溪流に混棲する二種のカワトンボの個体群戦略 . 個体群生態学会会報 33, pp.10-19.
- 61) Guay, J.C., D. Boisclair, M. Leclerc, and M. Lapointe (2003): Assessment of the transferability of biological habitat models for Atlantic salmon parr (*Salmo salar*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 60, pp.1398-1408.
- 62) 楊継東・関根雅彦・今井崇史・川本泰生・浮田正夫 (1998): 多自然型河川改修効果予測のための魚の生息環境評価手法に関する研究 . 環境システム研究 26, pp.61-66.
- 63) Mizuno, N. (1960) : Study on a freshwater goby, *Rhinogobius similis* GILL, with a proposition on the relationships between landlocking and speciation of some freshwater gobies in Japan. Mem. Col. Sci. Univ. Kyoto, Ser., B27 : 97-115.
- 64) 水野信彦 (1989) : カワヨシノボリ . 川那部浩哉・水野信彦 (編) 日本の淡水魚 . 山と溪谷社 , pp.600-601.
- 65) 近藤晋司 (1997) : カワヨシノボリ (*Rhinogobius flumineus*) の餌選択性 - 特に微生物場所による差異について - . 奈良教育大学大学院修士論文 .
- 66) 鈴木寿之 (1996) : 兵庫県円山川で採集されたトウヨシノボリの1新型 . 兵庫陸水生物 47, pp.1-9.
- 67) 辻本始・向井貴彦・幸田正典 (2003) : トウヨシノボリ橙色型 , 縞鱗型およびピワヨシノボリ (仮称) の各型間での交配実験 . 関西自然保護機構会誌 25 (1) , pp.17-21.

第2章

溪流の魚類群集における区間と瀬 - 淵スケールの生息場所選好性

2.1 はじめに

河川の環境特性は、階層的な構造を示す複数の空間スケールによって捉えることができる (Frissell et al. 1986^[1])。魚類の分布や行動の制限要因は、このような空間スケールごとに異なることが知られている (Inoue et al. 1997^[2]; 渡辺ほか 2001^[3])。したがって、魚類の生息環境を検討する際には、河川構造の階層性と各スケール間の関連性に着目する必要がある。そこで、本研究では、溪流の区間スケールと瀬 - 淵スケールによる、魚類の生息場所選好性の差異を明らかにし、それぞれの魚種にとって必要な生息場所構造の配置を把握することを目的として野外調査を行った。調査にあたっては、土砂堆積様式の異なる河道地形に対する選好性を知るために、土砂の堆積している砂防堰堤の直上から、侵食傾向にある上流に向かって調査地を設定した。

2.2 研究方法

2.2.1 調査地

調査は京都市北部に位置する、淀川水系一級河川の鴨川の支流である鞍馬川約 2.8km 区間で行なった (北緯 35 度 5 分, 東経 135 度 45 分; 図 2.1)。芹生峠南麓に発する貴船川と、静市・大原境の江文峠に発する静原川を合わせた鞍馬川は南流し、叡山電鉄鞍馬線市原駅付近で向きを西に転じ、京都市左京区静原南西境の洛北発電所の下で賀茂川左岸に注ぐ。鞍馬川の最下流には砂防堰堤 (図 2.2) があり、賀茂川へ流下する表面水はほとんど見られない。この砂防堰堤の影響により、直上には背水波及域が広がっている。砂防堰堤から上流 113m のところから上流に向かって、連続した瀬 - 淵ユニットを 1 地点として、合計 12 地点を設け、調査を行った。地点と地点の間は、調査の影響を防ぐため、少なくとも 1 瀬 - 淵ユニットを挟んで連続しないように、調査地点を設定した。

京都市都市計画局の 2500 分の 1 の地形図から、各調査地点の標高を求めた。蛇行度は 2500 分の 1 の地形図上で、調査地点を含む 1 蛇行区間の上端から下端までの河道の距離を、上端から下端までの最短距離で除したものとして算出した。砂防堰堤からの各調査地点の距離と標高を表 3.1 および図 3.2 に示す。標高と蛇行度による調査地点の変異について主成分分析を行った (図 3.3)。その結果、第 1 主成分の軸は蛇行度が大きく、標高が低い

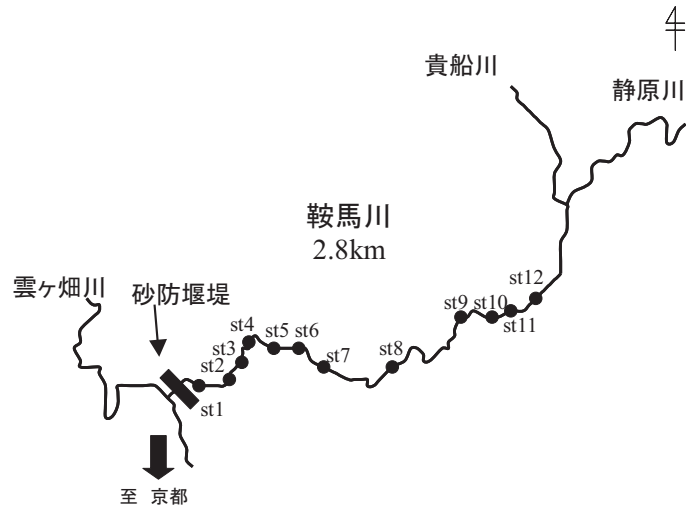


図 2.1 : 調査地図



図 2.2 : 砂防堰堤

ことを示し、第2主成分の軸は蛇行度が大きく、標高が高いことを示した。また、第1主成分の固有値は1.21、固有値ベクトルは蛇行度0.7071、標高-0.7071、寄与率は60.59%であり、第2主成分の固有値は0.79、固有値ベクトルは蛇行度0.7071、標高0.7071、寄与率は39.41%だった。下流側のst1からst4は標高が低く、蛇行度が大きいことを示し、上流側のst9からst12は標高が高く、蛇行度が小さいことを示した(図3.3)。また、標高では中間の値を示すst5は蛇行度が大きく、st6~st8は蛇行度が小さかった。よって、st1からst4を砂防堰堤の背水が波及し、土砂が堆積しやすい堆積傾向区間(堆積区)、st9からst12を背水の影響を全く受けず、土砂が堆積しにくい侵食傾向区間(侵食区)とし、その間のst5からst8を増水時のみ背水が波及する移行区間(移行区)と分類した。これ以降は、それぞれの区間を表す際に、堆積区、侵食区、移行区と表記することにする。

表 2.1 : 各調査地点の標高と蛇行度

調査地	堰堤からの距離 (m)	標高 (m)	蛇行度
st1	113	122.63	1.059
st2	208	123.58	1.088
st3	298	124.48	1.050
st4	385	125.35	1.073
st5	485	125.57	1.583
st6	605	125.78	1.182
st7	748	126.00	1.034
st8	1090	128.00	1.136
st9	1995	137.45	1.054
st10	2180	139.30	1.184
st11	2273	138.86	1.000
st12	2330	139.15	1.034

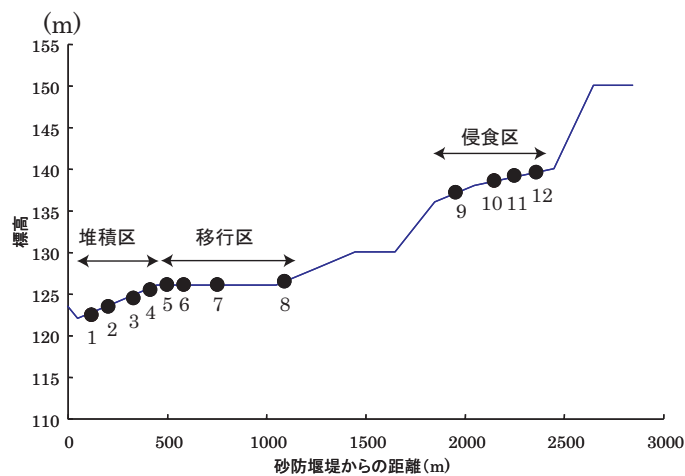


図 2.3 : 各調査地点の標高と砂防堰堤からの距離 . 図中の番号は調査地点を示す .

2.2.2 生息環境測定および魚類採集

調査は2003年10月21-30日の合計7日間に行なった。環境測定は魚類を採集する前に行なった。ライントランセクト法により、瀬と淵をそれぞれ縦断方向に5等分、横断方向に3等分し、勾配、水深、流速、水温、溶存酸素濃度 (mg/l)、pH、電気伝導度をそれぞれ測定した。

底質については、岩盤 (B)、巨石 (R, $\phi > 250\text{mm}$)、浮き石 (石が積み重なり石と石の隙間が空いた状態の石: U, $\phi > 50\text{mm}$)、はまり石 (石の下方が泥や砂のなかに埋もれており石の表面 (上・側面) だけが水中に出ている状態の石: H, $\phi > 50\text{mm}$)、砂利 (G, $\phi = 4 \sim 50\text{mm}$)、砂 (S, $\phi > 4\text{mm}$)、泥 (M) を目視で判定し、 $50 \times 50\text{cm}$ の範囲内で被覆面積の多い順に上位3つを記録した。太田ら (2002) ^[4] に基づいて、記録した第1位から第3位の底質をそれぞれ3, 2, 1点として、さらに各底質のスコア (B, 7; R, 6; U, 5; H, 4; G, 3; S, 2; M, 1) を掛け合わせた値の合計値を各地点における底質指数 (Substrate Index) とした。底質スコアは、河床材料の粒径に応じて大きなものから小さなものまで7点から1点の間で与えられている。底質指数は6~42の数値となり、数値が高いほど土砂や有機物が侵食を受ける傾向にあり、数値が低いほどこれらが堆積傾向にあると解釈できる。各地点の環境の測定

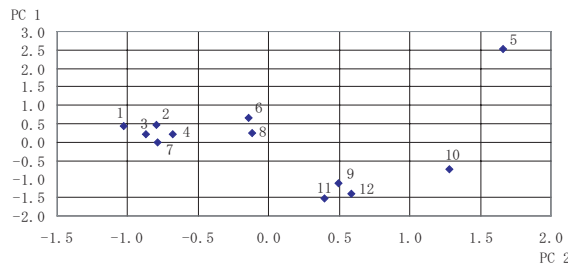


図 2.4 : 主成分分析に基づく調査地点の分類

値 (平均値) を表 2.2 に示す。

表 2.2 : 各調査地点の物理環境条件 (各要因の数値はすべて平均値を示す)。

	堆積区				移行区				侵食区			
	st1	st2	st3	st4	st5	st6	st7	st8	st9	st10	st11	st12
瀬の長さ (m)	22.0	6.0	5.9	21.0	23.0	14.0	26.0	8.0	12.0	27.8	22.0	11.4
淵の長さ (m)	13.0	22.0	25.0	30.0	12.0	48.0	33.0	11.0	30.0	24.0	4.0	20.3
面積 (m ²)	249.0	160.7	164.1	246.2	184.9	288.5	375.6	66.5	190.9	380.9	108.4	146.3
勾配	-0.001	-0.001	0.002	0.004	0.008	0.017	0.009	0.013	0.010	0.014	0.024	0.006
水深 (cm)	43.0	22.9	27.4	28.1	8.5	25.3	22.9	15.7	23.3	19.2	26.3	40.8
60%水深流速 (m/sec)	0.070	0.183	0.086	0.085	0.078	0.052	0.065	0.306	0.431	0.204	0.377	0.242
底面流速 (m/sec)	0.043	0.243	0.226	0.030	0.036	0.051	0.114	0.265	0.292	0.128	0.168	0.246
底質指数	21.5	19.6	20.1	20.1	21.5	23.8	22.3	25.9	23.4	27.6	30.4	20.9
水温 (°C)	15.8	15.8	15.8	15.1	14.4	14.3	14.8	15.6	14.4	13.7	14.3	14.3
溶存酸素濃度 (mg/l)	10.3	11.3	11.0	10.4	11.0	11.1	12.0	11.8	11.9	12.1	11.8	11.1
pH	6.8	7.3	7.2	7.1	7.3	7.5	7.6	7.3	7.4	7.5	7.3	7.4
電気伝導度 (μS)	108.3	103.6	117.1	124.0	120.7	128.9	104.4	109.5	123.5	93.6	115.2	113.3

環境測定後、各地点内の瀬ユニットと淵ユニットの上端および下端を刺網で仕切り、魚類の移動を防いだ後、タモ網 (メッシュサイズ 1mm, 間口 40cm), およびふるろ網 (メッシュサイズ 1-3cm) を用いてユニット内のすべての魚類を採集した。採集した魚類は現場で種の同定を行ない、個体数を数え、全長および標準体長を計測し記録した。採集個体は死亡した個体と各魚種数個体ずつを 10%ホルマリンで固定し持ち帰った。残りの個体については現場で再放流した。

2.2.3 データ解析

本研究の分析項目については、 $\log(n+1)$ 変換を行った上でも正規性が得られなかったためノンパラメトリック検定を行った。2群間の差の検定については Mann-Whitney の U 検定を、3群以上の差の検定については Kruskal-Wallis 検定を行った。2要因の差の検定については繰り返しのあるデータを使用するため、 $\log(x+1)$ 変換を行った後、二元分散分析を行った。通常、ノンパラメトリック検定の多重比較は Steel-Dwass 検定が使われるが、この方法は大標本近似に基づいているため、サンプルサイズが小さいと分布の近似精度に問題がある (永田ら 1997^[5])。本研究では、各群の標本数が少ない場合には、ノンパラメトリックにも適用できる Scheffe 検定を行った。環境要因データと各魚種の個体数密度データとの関連性を評価するために、CCA (Canonical Correspondence Analysis: 正準対応分析) を用いた。CCA は、ter Braak^[7] が CA (直接相関) の拡張として導入したものであり、環境要因と種とが直接相関されるため、魚類に対する主要な環境要因を明らかにする上で有効な手段である。CCA では、序列図に調査地点スコアと種スコアがプロットされ、環境要因は図中で種・調

査地点スコアに沿ったベクトルによって表される。ベクトルの長さは、環境要因の重要性を示し、方向はさまざまな種組成軸との相関の強さを示している。ベクトル間の角度は環境要因間の相関を示す。また、ベクトルへの相対的な種スコアの位置はそれぞれの種の環境的な指向性を示す。反対に、中心に近いものは環境要因に左右されていないことから、全調査地点においていずれにも多く見られる代表的な種であるといえる。

以上の検定は統計ソフト Statcel および CANOCO4.5 を用いて行った。なお、本論文では、統計値の表示の際に（平均値 ± 標準偏差）の形で示した。

各調査地点における種の豊かさと均等度を考慮した多様性を評価するために、多様性指数（Shannon-Wiener 指数；Shannon & Weaver 1949^[6]）を次式により算出した。

$$H' = - \sum_{i=1}^S \frac{x_i}{N} \ln \frac{x_i}{N} \quad (2.1)$$

S : サンプル中の総種類数

x_i : 種 i の個体数

N : 総個体数

この指数は、全ての個体数に差が少なくなるほど高くなり、全ての個体数は等しくなった時、 $\ln S$ をとる。つまりこの指標は、種の多さと個体数の均等性を示すものである。

2.3 結果

2.3.1 区間スケールでの比較

環境要因の区間比較

それぞれの環境要因について、区間による違いを分析した結果、勾配、底質指数、水温、pH で違いが見られた。勾配は堆積区 (0.0011 ± 0.0023) よりも侵食区 (0.0133 ± 0.0079) で有意に高かった (Scheffe's F test, $F=6.33$, $df=2$, $P<0.05$)。底質指数は堆積区 (20.3 ± 0.8) で小さく、侵食区 (25.6 ± 18.0) になるにつれて大きくなった (Kruskal-Wallis test, $H_{adj}=6.58$, $df=2$, $P<0.05$)。水温は侵食区 (14.2 ± 0.3) より堆積区 (15.6 ± 0.3) で高かった (Scheffe's F test, $F=11.29$, $P<0.01$)。pH は移行区 (7.4 ± 0.2) より堆積区 (7.1 ± 0.2) で低かった (Scheffe's F test, $F=6.04$, $df=2$, $P<0.05$)。

魚類群集の区間比較

鞍馬川で採集された魚類は、カワムツ 3260 個体、カワヨシノボリ 1171 個体、ドンコ 160 個体、タカハヤ 46 個体、カマツカ 42 個体、オイカワ 3 個体の合計 6 種 4682 個体であった。各調査地点の個体数密度、種数、およびシャノンの多様性指数を表 2.3 に示す。

種数、総個体数密度、シャノンの多様性指数について、区間による違いを分析した結果、違いは見られなかった (それぞれ N.S., Kruskal-Wallis test)。次に、魚種別に区間の個体数密度を比較した。その結果、鞍馬川の優占種であるカワムツはどの区間にも一様に多く分布していた (N.S., Kruskal-Wallis test)。カワヨシノボリは侵食区 ($0.150 \pm 0.045/m^2$) よりも移行区 ($0.694 \pm 0.357/m^2$) に有意に多く生息していた (Scheffe's F test, $F=5.99$, $df=2$, $P<0.05$)。堆積区 ($0.603 \pm 0.201/m^2$) にも比較的多く生息していた。ドンコは有意差はなかったものの、

表 2.3 : 各調査地点で採集された魚類 .

	堆積区				移行区				侵食区			
	st1	st2	st3	st4	st5	st6	st7	st8	st9	st10	st11	st12
出現種数	5	5	6	4	4	5	4	3	6	4	3	4
多様度 (H')	1.065	0.893	0.798	0.738	0.837	0.619	0.785	0.789	0.457	0.878	0.874	0.409
総個体数密度 (/m ²)	1.289	1.911	4.364	1.718	2.077	3.507	0.660	0.842	3.762	0.499	0.286	1.886
個体数密度 (/m ²)												
カワムツ <i>Zacco termminki</i>	0.630	1.108	3.218	1.239	0.773	2.776	0.264	0.241	3.374	0.339	0.157	1.661
カワヨシノボリ <i>Rhinogobius flumineus</i>	0.482	0.672	0.853	0.406	1.206	0.631	0.381	0.556	0.168	0.116	0.111	0.205
ドンコ <i>Odontobutis obscura</i>	0.149	0.118	0.140	0.024	0.092	0.069	0.013	0.045	0.084	0.026	0.018	0.014
タカハヤ <i>Phoxinus oxycephalus</i>	0.016	0.006	0.030	0.000	0.000	0.014	0.003	0.000	0.121	0.018	0.000	0.007
カマツカ <i>Pseudogobio esocinus</i>	0.012	0.006	0.110	0.049	0.005	0.017	0.000	0.000	0.010	0.000	0.000	0.000
オイカワ <i>Zacco platypus</i>	0.000	0.000	0.012	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.000	0.000	0.000

上流に位置する侵食区 (0.036±0.033/m²) から下流の堆積区 (0.108±0.057/m²) になるにしたがって、個体数密度が高くなった (Kruskal-Wallis test, $H_{adj}=3.73$, $df=2$, $P=0.15$) . タカハヤも有意差はなかったものの、堆積区 (0.013±0.013/m²) および移行区 (0.004±0.007/m²) よりも侵食区 (0.036±0.057/m²) で高い傾向があった (Kruskal-Wallis test, $H_{adj}=2.00$, $df=2$, $P=0.37$) . カマツカは侵食区 (0.003±0.005/m²) および移行区 (0.006±0.008/m²) よりも堆積区 (0.044±0.048/m²) で高い傾向があった (Kruskal-Wallis test, $H_{adj}=5.5$, $df=2$, $P=0.06$) . オイカワは堆積区の st3 と侵食区の st9 にのみ生息していた .

2.3.2 瀬 - 淵スケールでの比較

環境要因の瀬 - 淵間比較

各調査地点の瀬淵別の環境の測定値 (平均値) を表 2.4 に示す . それぞれの環境要因について、区間と瀬 - 淵による違いを分析した結果、勾配、水深、底質指数、60 % 水深流速、水温、pH で違いが見られた (図 2.5) . 勾配は淵 (0.0159±0.0139) よりも瀬 (0.0043±0.0063) で有意に高かった (Scheffe's F test, $F=11.66$, $df=1$, $P<0.01$) . とくに、侵食区と移行区の瀬 (侵食区: 0.0173±0.0063, 移行区: 0.0268±0.0170) で高かった . 水深は瀬 (11.62±3.71cm) より淵 (39.00±17.25cm) で大きかった (Scheffe's F test, $F=55.90$, $P<0.001$) . 底質指数は瀬と淵による違いは見られず、堆積区 (20.4±2.03) よりも侵食区 (25.6±4.4) で高かった (Scheffe's F test, $F=9.10$, $P<0.01$) . 60 % 水深流速は淵 (0.134±0.125m/sec) よりも瀬 (0.230±0.149m/sec) で高かった (Scheffe's F test, $F=5.34$, $P<0.05$) . 瀬では堆積区 (0.151±0.057m/sec) よりも侵食区 (0.373±0.121m/sec) で高く (Scheffe's F test, $F=11.92$, $P<0.05$) , 淵でも堆積区よりも侵食区で高かった (Scheffe's F test, $F=9.38$, $P<0.05$) . 水温は瀬 - 淵による違いは見られず、侵食区 (14.2±0.30) や移行区 (14.7±0.54) より堆積区 (15.6±0.32) で高かった (Scheffe's F test, $F=22.21$, $P<0.001$) . pH は侵食区 (7.4±0.2) や移行区 (7.4±0.2) より堆積区 (7.1±0.3) で低かった (Scheffe's F test, $F=8.10$, $P<0.05$) .

魚類群集の瀬 - 淵間比較

各調査地点の瀬淵別の個体数密度、種数、およびシャノンの多様性指数を表 2.5 に示す . 種数、総個体数密度、Shannon の多様性指数について、区間と瀬淵間による違いを分析した . 種数は区間による違いは見られず、瀬 (2.92±1.00 種) よりも淵 (4.33±0.98 種) で多かった (Scheffe's F test, $F=11.31$, $P<0.01$; 図 2.6 (a)) . 総個体数密度と多様性指数は区

表 2.4 : 各調査地点の瀬淵別物理環境条件 (各要因の数値はすべて平均値を示す) .

堆積区	st1 瀬	淵	st2 瀬	淵	st3 瀬	淵	st4 瀬	淵
長さ (m)	22.0	13.0	6.0	22.0	5.9	25.0	21.0	30.0
面積 (m^2)	173.8	82.6	40.8	103.1	28.2	145.7	69.6	196.1
勾配	-0.0004	-0.0009	0.0004	-0.0015	0.0059	0.0012	0.0091	0.0004
水深 (cm)	18.7	72.1	11.2	34.5	12.0	42.8	16.7	39.5
60 % 流速 (m/sec)	0.080	0.059	0.218	0.149	0.151	0.022	0.156	0.014
底面流速 (m/sec)	0.043	0.043	0.302	0.183	0.192	0.261	0.051	0.009
底質指数	20.6	22.5	20.8	18.5	22.3	17.9	22.4	17.9
水温 ()	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.7	15.3	15.0
溶存酸素濃度 (mg/l)	10.3	10.3	11.4	11.2	11.9	10.2	10.2	10.5
pH	7.0	6.6	7.5	7.1	7.1	7.2	7.0	7.1
電気伝導度 (μS)	111.9	104.6	95.6	111.7	111.8	122.5	123.7	124.3
移行区	st5 瀬	淵	st6 瀬	淵	st7 瀬	淵	st8 瀬	淵
長さ (m)	23.0	12.0	14.0	48.0	26.0	33.0	8.0	11.0
面積 (m^2)	107.4	70.7	59.7	265.0	139.3	257.6	30.4	36.8
勾配	0.0113	0.0028	0.0497	0.0069	0.0169	0.0020	0.0291	0.0014
水深 (cm)	5.8	11.3	10.8	39.7	6.1	39.6	12.6	18.7
60 % 流速 (m/sec)	0.107	0.049	0.076	0.028	0.093	0.036	0.389	0.223
底面流速 (m/sec)	0.051	0.022	0.050	0.052	0.056	0.172	0.354	0.176
底質指数	21.9	21.1	22.7	24.9	23.1	21.5	26.4	25.3
水温 ()	14.4	14.4	14.3	14.3	14.7	14.7	15.6	15.6
溶存酸素濃度 (mg/l)	11.0	11.0	11.1	11.1	12.0	12.1	11.8	11.8
pH	7.3	7.3	7.4	7.5	7.7	7.5	7.4	7.3
電気伝導度 (μS)	120.2	121.2	127.4	130.3	94.7	114.1	109.3	109.6
侵食区	st9 瀬	淵	st10 瀬	淵	st11 瀬	淵	st12 瀬	淵
長さ (m)	12.0	30.0	27.8	24.0	22.0	4.0	11.4	20.3
面積 (m^2)	48.3	145.7	234.3	150.5	80.8	18.9	22.5	137.8
勾配	0.0154	0.0075	0.0197	0.0071	0.0243	0.0219	0.0096	0.0024
水深 (cm)	10.7	35.9	11.3	27.0	13.5	39.1	9.8	67.6
60 % 流速 (m/sec)	0.431	0.431	0.242	0.166	0.511	0.243	0.308	0.186
底面流速 (m/sec)	0.310	0.273	0.150	0.107	0.247	0.089	0.318	0.184
底質指数	25.7	21.0	29.9	25.3	29.9	30.8	23.4	18.7
水温 ()	14.4	14.4	13.7	13.7	14.3	14.4	14.3	14.3
溶存酸素濃度 (mg/l)	11.6	12.1	11.9	12.2	11.5	12.0	11.2	11.0
pH	7.5	7.2	7.4	7.6	7.4	7.2	7.6	7.3
電気伝導度 (μS)	123.6	123.4	97.3	89.8	114.3	116.1	112.2	114.4

間および瀬淵間による違いは見られなかった (それぞれ N.S., Two-way ANOVA ; 図 2.6 (b), (c)) . 次に, 魚種別に個体数密度を比較した . その結果, カワムツは区間による違いは見られず, 瀬 ($0.231 \pm 0.289/m^2$) よりも淵 ($1.725 \pm 1.292/m^2$) に多く生息していた (Scheffe's F test, $F=23.09$, $P<0.001$; 図 2.6 (d)) . カワヨシノボリは堆積区 ($1.058 \pm 1.422/m^2$) から侵食区 ($0.249 \pm 0.237/m^2$) になるにつれ減少し (Two-way ANOVA, $F=3.73$, $P<0.05$), 淵 ($0.221 \pm 0.184/m^2$) よりも瀬 ($1.255 \pm 1.251/m^2$) に多かった (Scheffe's F test, $F=17.16$, $P<0.001$; 図 2.6 (e)) . ドンコは瀬 - 淵による個体数密度の違いは見られなかったが (N.S., Two-way ANOVA), 堆積区から侵食区になるにつれ減少した (Two-way ANOVA, $F=2.91$, $P=0.08$; 図 2.6 (f)) . タカハヤは有意差は見られないものの, 侵食区の淵のみ個体数密度が高かった (図 2.6 (g)) . カマツカは, 瀬 ($0.003 \pm 0.010/m^2$) よりも淵 ($0.023 \pm 0.035/m^2$) で多く (Scheffe's F test, $F=5.64$, $P<0.05$), とくに堆積区の淵に多く生息していた (淵: One-way ANOVA, $F=4.69$, $P<0.05$; 図 2.6 (h)) . オイカワは有意差は見られなかったが, 堆積区と侵食区の淵でのみ生息していた (図 2.6 (i)) .

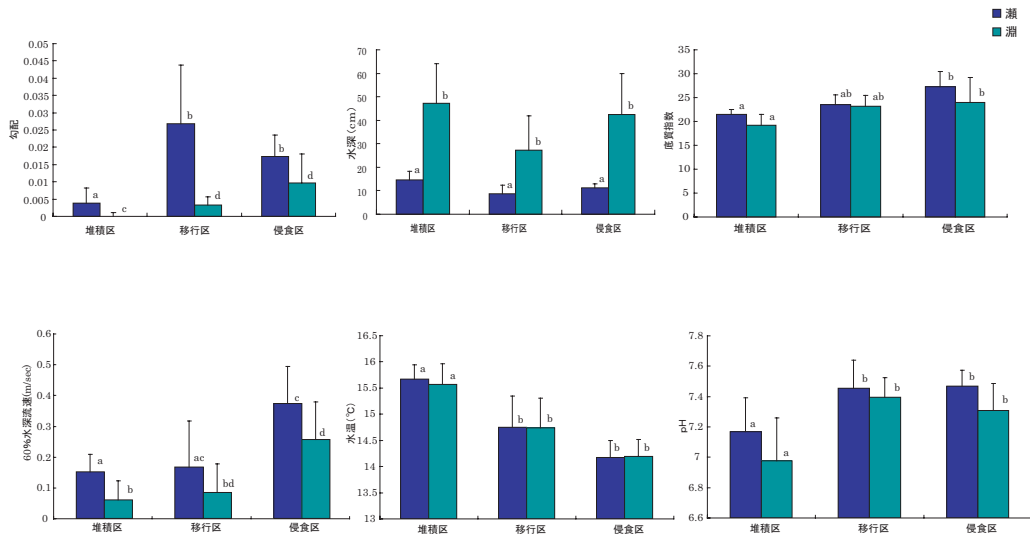


図 2.5 : 各区間における瀬 - 淵による物理環境の差異．棒グラフは平均値を，bar は標準偏差を示す．異なる character は $P < 0.05$ で有意差のあることを示す．

2.3.3 物理環境要因の影響

CCA を用い，各環境要因と各魚種の個体数密度の対応から，物理環境要因の魚類への影響を分析した．

各魚種の個体数密度を種スコアとし，環境要因としてユニットの長さ (m)，平均河道幅 (m)，水深 (cm)，60 % 水深流速 (m/sec)，底質指数，水温 ()，溶存酸素濃度 (mg/l)，pH，EC (μS) の 9 要因を用いた．図 2.7 によると，侵食区は，堆積区や移行区よりも水深，流速，底質が大きいことがわかった．カワヨシノボリは水深，流速が小さい移行区に生息していた．ドンコは底質の大きいところに多かった．カマツカは底質の小さいところに生息していた．タカハヤは流速や底質の大きい侵食区に多かった．カワムツは最も中心近くに位置しているため，どの区間にも多く生息している種であるといえる．オイカワもカワムツと同様の環境に生息していた．

次に，瀬と淵に分けて CCA により環境要因と各魚種の個体数密度を分析した結果，環境要因は概ね瀬と淵に分かれた (図 2.8) ．また，瀬の中では堆積区より移行区や侵食区で流速が高く底質が大きかった．淵では区間による環境の違いは見られなかった．カワヨシノボリとドンコは浅い瀬に生息する傾向が見られた．とくに，カワヨシノボリは底質の大きい瀬に生息していた．遊泳魚のカワムツ，オイカワ，タカハヤと底生魚のカマツカは，底質が小さく，深い淵に生息していた．

2.4 考察

本研究の結果，カワヨシノボリ，ドンコ，カマツカといった底生魚は堆積傾向の区間に多く生息していた．カマツカは土砂が堆積しやすい区間の中でも，砂底の多い淵を生息場所として利用していた．カマツカは河川中・下流域の淵に多く生息することが知られている (片野ほか 2004^[8]) ．微生物場所としては砂底や砂礫底に生息する (Hosoya 1986^[9]) ．区間

表 2.5 : 各調査地点で採集された魚類 (瀬淵別)

堆積区	st1		st2		st3		st4	
	瀬	淵	瀬	淵	瀬	淵	瀬	淵
出現種数	4	4	3	5	4	6	3	4
多様度 (H')	1.0210.979	0.630	0.695	0.540	0.471	0.712	0.541	
総個体数密度 (/m ²)	1.2371.283	1.936	2.212	5.135	3.919	1.767	1.530	
個体数密度 (/m ²)								
カワムツ	0.5120.823	0.123	1.678	0.531	3.521	0.690	1.311	
カワヨシノボリ	0.5810.230	1.544	0.437	4.356	0.117	1.063	0.133	
ドンコ	0.1210.194	0.270	0.078	0.212	0.117	0.014	0.026	
タカハヤ	0.0230.000	0.000	0.010	0.000	0.034	0.000	0.000	
カマツカ	0.0000.036	0.000	0.010	0.035	0.117	0.000	0.061	
オイカワ	0.0000.000	0.000	0.000	0.000	0.014	0.000	0.000	
移行区	st5		st6		st7		st8	
	瀬	淵	瀬	淵	瀬	淵	瀬	淵
出現種数	3	4	4	5	2	4	2	3
多様度 (H')	0.2700.699	0.726	0.165	0.113	0.777	0.403	0.975	
総個体数密度 (/m ²)	1.7502.772	3.869	2.947	0.603	0.637	1.184	0.544	
個体数密度 (/m ²)								
カワムツ	0.0092.008	0.704	2.864	0.000	0.384	0.164	0.299	
カワヨシノボリ	1.6290.679	2.915	0.030	0.589	0.237	1.020	0.163	
ドンコ	0.1120.071	0.218	0.026	0.014	0.012	0.000	0.082	
タカハヤ	0.0000.000	0.034	0.008	0.000	0.004	0.000	0.000	
カマツカ	0.0000.014	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	
オイカワ	0.0000.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
侵食区	st9		st10		st11		st12	
	瀬	淵	瀬	淵	瀬	淵	瀬	淵
出現種数	2	6	4	4	3	3	1	4
多様度 (H')	0.4830.303	0.820	0.752	0.849	0.756	0.000	0.289	
総個体数密度 (/m ²)	0.6634.708	0.115	1.083	0.111	1.163	0.667	1.895	
個体数密度 (/m ²)								
カワムツ	0.0004.420	0.017	0.830	0.025	0.793	0.000	1.764	
カワヨシノボリ	0.5390.041	0.085	0.159	0.074	0.317	0.667	0.109	
ドンコ	0.1240.069	0.004	0.060	0.012	0.053	0.000	0.015	
タカハヤ	0.0000.158	0.009	0.033	0.000	0.000	0.000	0.007	
カマツカ	0.0000.014	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
オイカワ	0.0000.007	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	

スケール, ユニットスケール, 微生物場所スケールのいずれにおいても, 堆積卓越場が生息場として好まれると考えられ, 本研究からもこのことが示唆された. ただし, 統計的には有意ではなかったものの, 堆積区間では瀬の生息密度が増加する傾向が見られた. これは, 底質が砂質であれば瀬の環境にも生息できることを示しているのかもしれない.

いっぽう, カワヨシノボリやドンコは堆積傾向区間や移行区間の中でも瀬に多く生息していた. とくに, カワヨシノボリはユニットスケールでの分析の結果から, 勾配が高く底質の大きい瀬が生息するのに好適であると考えられた. この2種は瀬の石礫底に生息し, 産卵基質として石礫を利用することが知られている (Mizuno 1960^[10]; 道津・塚原 1964^[12]). また, 採餌場所や隠れ場所としても, 石礫底の存在が重要であり (道津・塚原 1964^[12]; 近藤 1997^[13]; Sone et al. 2001^[14]), これらのことから微生物場所条件として河床の底質, すなわち石礫底という侵食卓越場が必要であると考えられる.

カワヨシノボリの生息場所要求について, 区間スケールによる変異に関しては, これまで議論されてこなかった. 本研究では, 侵食傾向の区間よりも堆積傾向の区間に多く生息しており, 中でも移行区間の st5, 6, 8 で個体数密度が高かった. ヨシノボリ属は, 産卵期

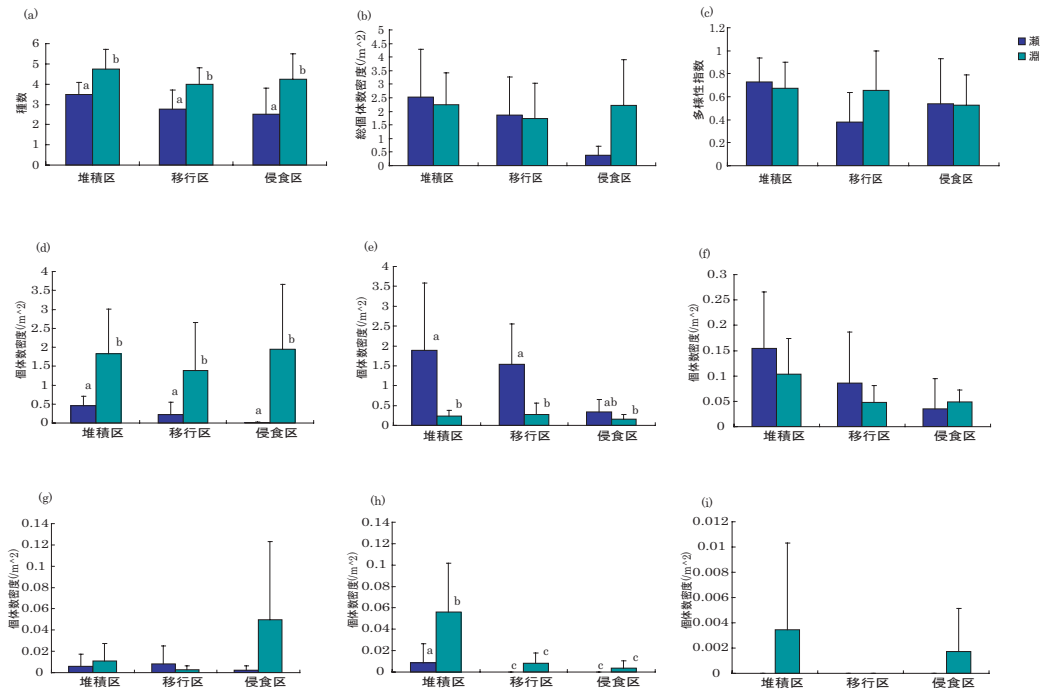


図 2.6：各区間における瀬 - 淵による種数，多様性指数および個体数密度の差異．棒グラフは平均値を，bar は標準偏差を示す．異なる character は $P < 0.05$ で有意差のあることを示す．(a) 種数，(b) 総個体数密度，(c) 多様性指数，(d) カマツカ，(e) カワヨシノボリ，(f) ドンコ，(g) タカハヤ，(h) カマツカ，(i) オイカワ．

には沈み石の多い平瀬にどの型も集まる傾向が見られる（水野 1981^[15]）ことが知られており，土砂が堆積しやすい区間に形成される沈み石や浮き石底が生息場所条件として重要であると考えられる．

遊泳魚のタカハヤは侵食傾向の淵に生息していた．タカハヤは流速が高く，水温の低い環境を選好することが示された（図 2.7）．タカハヤは河川の上流域から中流域に生息し，カワムツと同じ河川にすむ場合は上流側に分布することが知られている（板井 1980^[16]）．よって，土砂の堆積様式というよりは，溪流環境の場所を好むという可能性もある．カワムツとオイカワは，どの区間でも淵に生息していた．カワムツは河川の上・中流域に一般的に見られ，流れの緩やかな淵に多く生息している（片野 1989^[17]）．オイカワは瀬と淵の両方に生息する（水野ほか 1958^[18]）．河川上流域である鞍馬川では区間による選好性は表れず，それよりも淵を選好すると考えられた．

本研究より，底生魚類では，これまで知られていた砂底や石礫底といった底質の選好性（Hosoya 1986^[9]；Mizuno 1960^[10]；道津・塚原 1964^[12]）が，区間スケールの侵食・堆積傾向によって変化することがわかった．また，それらの配置様式を分析した結果，堆積傾向区間にある侵食卓越底や堆積卓越底という配置が生息場構造として重要であることが示唆された．生息場所を複数の空間スケールから評価する方法は近年行われており，アメリカのヤツメウナギ *Lampetra tridentata* の幼魚の例では，大スケール（1-10km）では幼魚の量は水深と開空度と正の相関を示すが，小スケールで（1-10m）では流速の遅さと淵の生息場の環境と相関が高いことが知られている（Torgersen & Close 2004^[19]）．

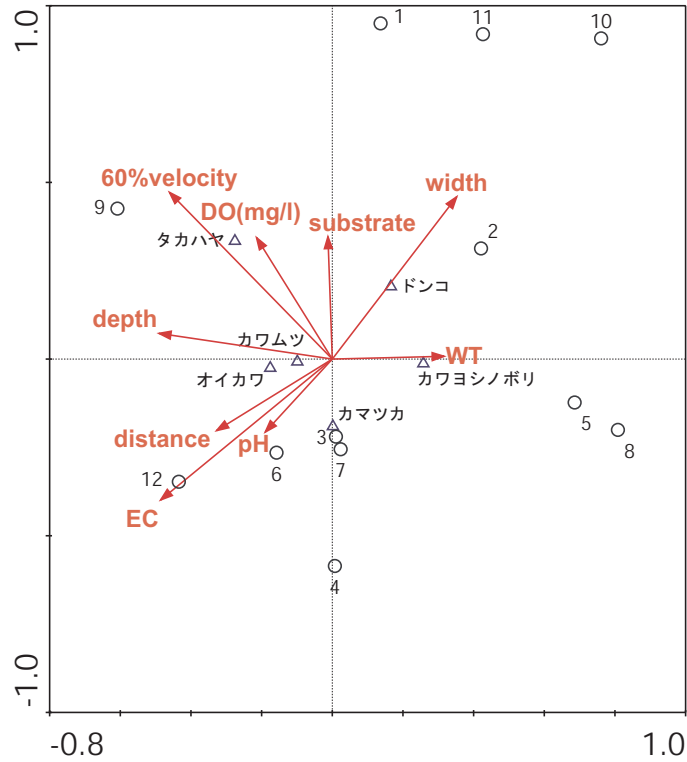


図 2.7 : CCA によるオーディネーションダイアグラム . 数字は地点番号を表す .

砂防堰堤が造られる以前の鞍馬川は流程を通して侵食が卓越する区間であったと考えられる . 砂防堰堤が建設されたことによって直上の河道に土砂が堆積し , カマツカが生息しやすい環境が創出された . カワヨシノボリやドンコにとっても , 沈み石や浮き石の生息環境が形成されるような土砂堆積が有効であったと考えられる . よって , これらの魚種の生息場を保全する際には , 堆積傾向区間の中に砂底や石礫底が形成されるような土砂供給管理が必要であるといえる .

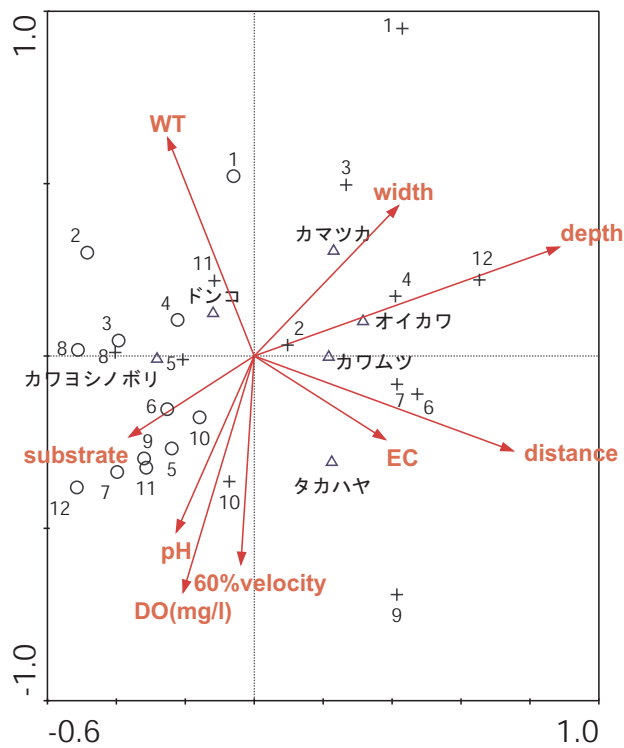


図 2.8 : CCA によるオーディネーションダイアグラム . 数字は地点番号を, ○は瀬を, +は淵を表す .

引用文献

- 1) Frissell, C. A., Liss, W. J., Warren, C. E. and Hurley, M. D. (1986): A hierarchical framework for stream habitat classification-Viewing streams in a watershed context. *Environmental Management* 10 (2),pp.199-214.
- 2) 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,pp.1331-1341.
- 3) 渡辺恵三・中村太士・加村邦茂・山田浩之・渡辺康玄・土屋進 (2001): 河川改修が底生魚類の分布と生息場環境におよぼす影響 . *応用生態工学* 4 (2) ,pp.133-146.
- 4) 太田太一・池淵周一・竹門康弘 (2002): 河道における物理的環境と底生動物の挙動との関係 . *京都大学防災研究所年報* 第 45 号,pp.719-733 .
- 5) 永田靖・吉田道弘 (1997): 統計的多重比較法の基礎 . *サイエンティスト社* , 東京 .
- 6) Shannon C. E. and Weaver W. (1949): *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Illinois.
- 7) ter Braak C. J. F. (1986): Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67, pp.1167-1179.
- 8) 片野修・中村智幸・山本祥一郎・阿部信一郎 (2004): 長野県浦野川における魚類の種組成と食物関係 . *日本水産学会誌* 70 (6) ,pp.902-909.
細谷和海 (1989): カマツカ . *川那部浩哉・水野信彦 (編) 日本の淡水魚* . 山と溪谷社 , pp.314-315.
- 9) Hosoya K. (1986): Interrelationships of the Gobioninae (Cyprinidae). In Uyeno, T., R. Arai, T. Taniuchi and K. Matsuur, eds. *Indo-Pacific Fish Biology*, pp.484-501, Prpceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes, The Ichthyological Society of Japan, Tokyo.
水野信彦 (1989): カワヨシノボリ . *川那部浩哉・水野信彦 (編) 日本の淡水魚* . 山と溪谷社 , pp.600-601.
- 10) Mizuno, N. (1960) : Study on a freshwater goby, *Rhinogobius similis* GILL, with a proposition on the relationships between landlocking and speciation of some freshwater gobies in Japan. *Mem. Col. Sci. Univ. Kyoto, Ser.*, B27 : 97-115.

- 11) 岩田明久 (1989): ドンコ . 川那部浩哉・水野信彦 (編) 日本の淡水魚 . 山と溪谷社 , pp.557-559.
- 12) 道津喜衛・塚原博 (1964): ドンコの生活史 . 日本水産学会誌 30 (4) , pp.335-342.
- 13) 近藤晋司 (1997) カワヨシノボリ (*Rhinogobius flumineus*) の餌選択性 - 特に微生物場所による差異について - . 奈良教育大学大学院修士論文 .
- 14) Sone S., Inoue M. and Yanagisawa Y. (2001): Habitat use and diet of two stream gobies of the genus *Rhinogobius* in south-western Shikoku Japan. *Ecological Research* 16, pp. 205-219.
- 15) 水野信彦 (1981): ヨシノボリ学入門 . 淡水魚 7 , pp.7-13. 淡水魚保護協会, 大阪.
板井隆彦 (1989): タカハヤ . 川那部浩哉・水野信彦 (編) 日本の淡水魚 . 山と溪谷社 , pp.274 .
- 16) 板井隆彦 (1980): アブラハヤとタカハヤの形態と生態 . 淡水魚 6, pp.76-84. 淡水魚保護協会, 大阪.
- 17) 片野修 (1989): カワムツ . 川那部浩哉・水野信彦 (編) 日本の淡水魚 . 山と溪谷社 , pp.239-243.
森誠一・名越誠 (1989): オイカワ . 川那部浩哉・水野信彦 (編) 日本の淡水魚 . 山と溪谷社 , pp.244-249.
- 18) 水野信彦・川那部浩哉・宮地伝三郎・森主一・児玉浩憲・大串竜一・日下部有信・古屋八重子 (1958) 川の魚の生活 () . コイ科4種の生活史を中心にして . 京都大学理学部 , 生理生態学研究業績 81 : 1-48 .
- 19) Torgersen, C.E. and D.A. Close (2004): Influence of habitat heterogeneity on the distribution of larval Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) at two spatial scales. *Freshwater Biology* 49, pp.614-630.

第3章

河川の侵食-堆積傾向と流量変動による底生魚の生息場所選好性の変化

3.1 はじめに

鞍馬川に生息する6種の魚類の生息場所選好性を調べた結果、底生魚類では同じ堆積傾向の区間でも、カマツカは砂底の淵に、カワヨシノボリおよびドンコは浮き石や沈み石などの侵食卓越底の瀬に生息していることがわかった(第2章)。これらの事実は、魚類が必要とする生息場所条件が、瀬・淵や底質の条件が独立ではなく、区間の侵食・堆積傾向に依存していることを示している。

河川における魚類の定量的な生息場評価法として、IFIM(Instream Flow Incremental Methodology)が実用化され、その枠組みの中で、様々な魚種についてPHABSIM(Physical HABitAt SIMulation model)(Bovee et al. 1998^[1])が提案されている。PHABSIMでは、特定の水深、流速、底質などを利用する生物の傾向を、生息場適性基準(Habitat suitability criteria: HSC)を用いて定量化している。HSCはある区間内における、与えられた環境条件とその有効性の利用比率で表される(Heggenes 1991^[2])。水深、流速、底質などの物理環境条件に対するHSC値を調べることによって、環境条件の組み合わせを用いて生物の傾向を評価できる。生息適性指数(habitat suitability index; HSI)は通常適性基準の組み合わせが使われ、水深、流速、底質サイズに対するHSCの重み付け幾何学的プロダクト(the weighted geometric product)として計算される(Leclerc et al. 1996^[3]; Bovee et al. 1998^[1]; Guay et al. 2000^[4])。HSIは0(非生息場)から1(最適生息場)の範囲の値となる。異なる流量において得られたHSI値の比較は、生物の生息場所に対する流量変動の効果を評価すると予測される。ある環境条件に対する生物の選好曲線は、この環境条件の全範囲にわたるHSCの変動によって定義される(deGraaf & Bain 1986^[5]; Heggenes 1996^[6])。しかし、個々の環境因子を単独かつ対等に取り扱っている点、ある一時期の(たとえば成魚の定位場所の)選好曲線をすべての時期に適用している点、ある堆積過程を示す河道区間の選好曲線を他の区間にも適用している点など、魚類の生息場所要求を十分に反映できていないという問題がある。こういった問題点を解消するために、経年的な瀬・淵構造単位での生息域評価(知花ら 2002^[7])や生活形態ごとに行動特性を変化させる魚類の生息場の総合的評価(田代ら 2002^[8])が行われつつある。

河川的环境特性は、階層的な構造を示す複数の空間スケールによって捉えることができる(Fausch et al. 1994^[9]; Inoue et al. 1997^[10]など)。魚類の分布や生息環境を制限する要因

は、このような空間スケールによって異なることが知られている（井上・中野 1994^[11]；渡辺ら 2001^[12]）。また、攪乱による土砂供給・侵食・堆積の過程は生物の生息場所を形成する重要な要素であり、土砂挙動を生息場所構造と関連させて定量化することが必要である。生息場所の構造は複数の空間スケールにまたがっており、それぞれのスケールに対応して空間変動の現象規模が異なっている。しかも、対象生物ごとに考慮すべき生息場所条件の空間スケールが異なるので、生息場所構造の保全にはさまざまな空間スケールの構造を複眼的に考慮する必要がある（高橋・竹門 1999^[13]）。したがって、河川に魚類の生息場所を維持管理する視点からは、土砂の侵食-堆積過程と対応させ、河川構造の空間スケールの階層性と各スケール間の関連性に着目して行うことが有効であると考えられる。そこで本研究は、侵食-堆積傾向の違う砂防堰堤の上流域を調査地を選び、区間や流量の違いによるカワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* (Mizuno 1960^[14]) の成魚と未成魚の各環境条件に対する生息場所選好性を比較分析した。

本研究の対象とした底生魚類のカワヨシノボリは、日本固有種で、富山県神通川付近および静岡県富士川以南の西南日本に広く分布する全長約 6cm のハゼ科魚類である。本種は孵化直後から底生生活に入り、海へは下らずに川の中だけで一生を送る河川陸封型の生活史をもつ。5-8 月になかば砂に埋まった石の下面に大形の卵を 1 層に産みつけ、オスが保護する（水野 1989^[15]）。また、ヒラタカゲロウ科やコカゲロウ科、エリユスリカ亜科など石の表面を這い回る匍匐型の水生昆虫を採餌し、砂底や礫底よりは石底に多く生息する（竹門ら 2003^[16]）。一定時間内の行動範囲が非常に狭く、1 時間の行動圏が 0.04m² 以内という報告もある（近藤 1997^[17]）。よって、遊泳魚に比べ、河川の物理環境と生物生態の関係を考察するには好適な材料であると考えられる。

3.2 研究方法

3.2.1 調査地

調査は京都市北部に位置する、淀川水系一級河川の鴨川の支流である鞍馬川約 2.8km 区間で行なった（北緯 35 度 5 分，東経 135 度 45 分；図 3.1）。芹生峠南麓に発する貴船川と、静市・大原境の江文峠に発する静原川を合わせた鞍馬川は南流し、叡山電鉄鞍馬線市原駅付近で向きを西に転じ、京都市左京区静原南西境の洛北発電所の下で賀茂川左岸に注ぐ。鞍馬川の最下流には砂防堰堤があり、賀茂川へ流下する表面水はほとんど見られない。この砂防堰堤の影響により、直上には背水波及域が広がっている。合計 12 地点を設けた。地点と地点の間は、調査の影響を防ぐため、少なくとも 1 瀬 - 淵ユニットを挟んで連続しないように、調査地点を設定した。

京都市都市計画局の 2500 分の 1 の地形図から、各調査地点の標高を求めた。蛇行度は 2500 分の 1 の地形図上で、調査地点を含む 1 蛇行区間の上端から下端までの河道の距離を、上端から下端までの最短距離で除したものととして算出した。砂防堰堤からの各調査地点の距離と標高を表 3.1 および図 3.2 に示す。標高と蛇行度による調査地点の変異について主成分分析を行った（図 3.3）。その結果、第 1 主成分の軸は蛇行度が大きく、標高が低いことを示し、第 2 主成分の軸は蛇行度が大きく、標高が高いことを示した。また、第 1 主成分の固有値は 1.21、固有値ベクトルは蛇行度 0.7071、標高 -0.7071、寄与率は 60.59 % であり、

第2主成分の固有値は0.79，固有値ベクトルは蛇行度0.7071，標高0.7071，寄与率は39.41%だった。下流側のst1からst4は標高が低く，蛇行度が大きいことを示し，上流側のst9からst12は標高が高く，蛇行度が小さいことを示した(図3.3)。また，標高では中間の値を示すst5は蛇行度が大きく，st6~st8は蛇行度が小さかった。よって，st1からst4を砂防堰堤の背水が波及し，土砂が堆積しやすい堆積傾向区間(堆積区)，st9からst12を背水の影響を全く受けず，土砂が堆積しにくい侵食傾向区間(侵食区)とし，その間のst5からst8を増水時のみ背水が波及する移行区間(移行区)と分類した。これ以降は，それぞれの区間を表す際に，堆積区，侵食区，移行区と表記することにする。それぞれの区間を代表する景観を持つ調査地点を集中調査区間とした。その結果，堆積区はst1(平均勾配1/100；図3.4(a))，移行区はst6(勾配12/100；図3.4(b))，侵食区はst10(勾配13/100；図3.4(c))を集中区間として調査した。

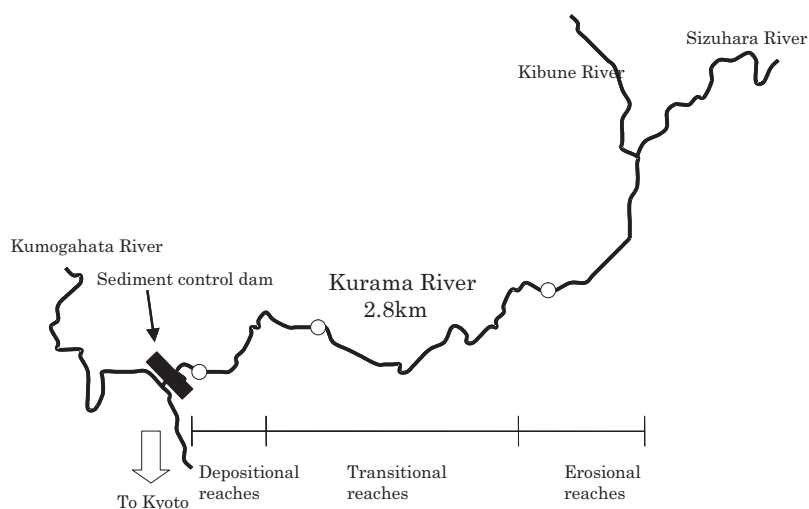


図 3.1 : 調査地図

表 3.1 : 各調査地点の標高と蛇行度

調査地	堰堤からの距離 (m)	標高 (m)	蛇行度
st1	113	122.63	1.059
st2	208	123.58	1.088
st3	298	124.48	1.050
st4	385	125.35	1.073
st5	485	125.57	1.583
st6	605	125.78	1.182
st7	748	126.00	1.034
st8	1090	128.00	1.136
st9	1995	137.45	1.054
st10	2180	139.30	1.184
st11	2273	138.86	1.000
st12	2330	139.15	1.034

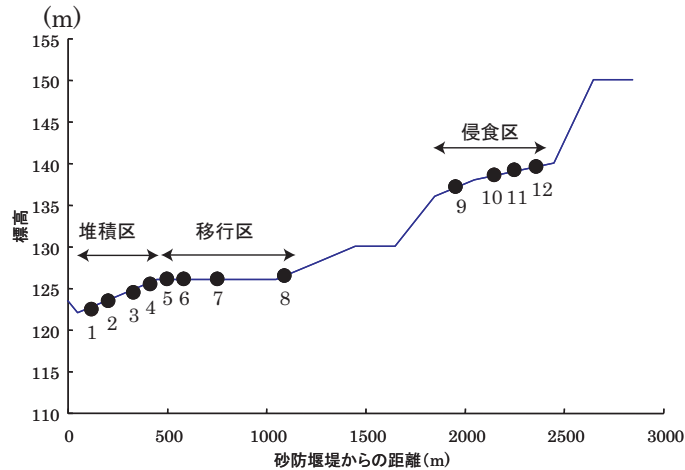


図 3.2 : 各調査地点の標高と砂防堰堤からの距離 . 図中の番号は調査地点 (第 2 章参照) を示す .

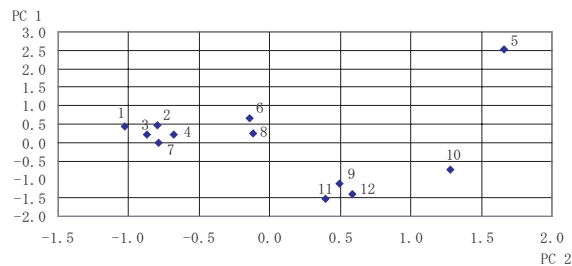


図 3.3 : 主成分分析に基づく調査地点の分類

3.2.2 調査期間および方法

調査は 2004 年の平水時 (初夏 (6 月): $0.15\text{m}^3/\text{sec}$, 夏 (7-8 月): $0.10\text{m}^3/\text{sec}$) と増水時 (秋 (10-11 月): $0.41\text{m}^3/\text{sec}$) に実施した. 移行区における水位変動と調査期を図 3.5 に示す. 河道内の地形, 60% 水深流速 (m/sec), 底面流速 (m/sec), 水深 (cm), 底質, 水温, 水質を測定した.

底質を岩盤 (B), 巨石 (R, $>250\text{mm}$), 浮き石 (石が積み重なり石と石の隙間が空いた状態の石: U, $>50\text{mm}$), はまり石 (石の下方が泥や砂のなかに埋もれており石の表面 (上・側面) だけが水中に出ている状態の石: H, $>50\text{mm}$), 砂利 (G, $=4\sim 50\text{mm}$), 砂 (S, $>4\text{mm}$), 泥 (M) を目視で判定し, $50 \times 50\text{cm}$ の範囲内で被覆面積の多い順に上位 3 つを記録した. 太田ほか (2002) ^[18] に基づいて, 記録した第 1 位から第 3 位の底質をそれぞれ 3, 2, 1 点として, さらに各底質のスコア (B, 7; R, 6; U, 5; H, 4; G, 3; S, 2; M, 1) を掛け合わせた値の合計値を各地点における底質指数 (Substrate Index) とした. 底質スコアは, 河床材料の粒径に応じて大きなものから小さなものまで 6 点から 1 点の間で与えられている. 底質指数は 6~42 の数値となり, 数値が高いほど土砂が侵食を受ける傾向にあり, 数値が低いほど堆積傾向にあると解釈できる. 各地点の底質を砂優占底 (SI ≤ 12 : 以下砂底と記す), 砂利優占底 ($12 < \text{Substrate Index} \leq 18$: 以下砂利底と記す), はまり石優占底

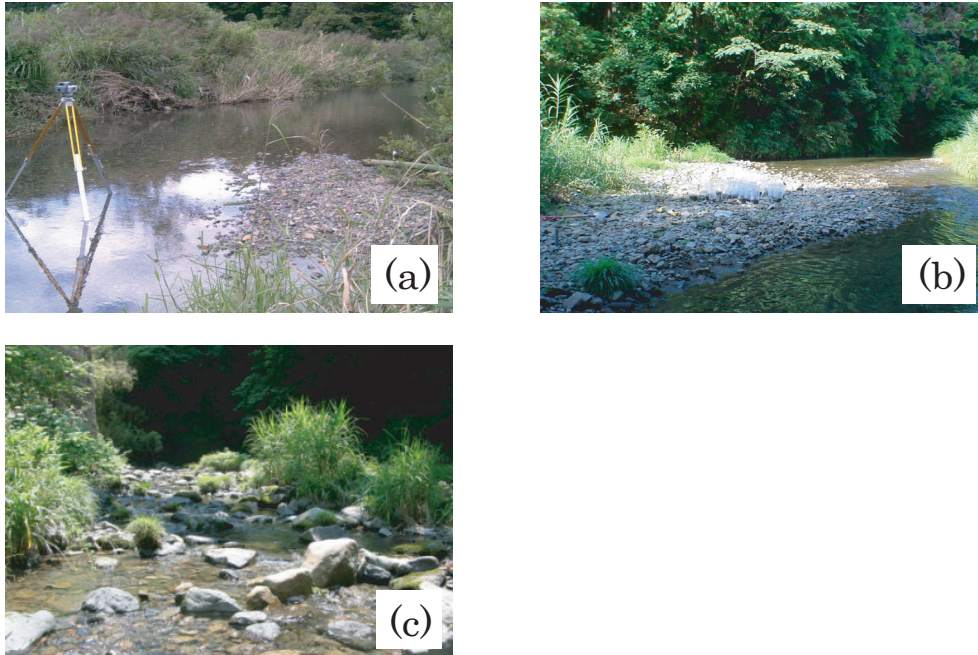


図 3.4 : 各調査区間の概観.(a) 堆積区, (b) 移行区, (c) 侵食区

($18 < \text{Substrate Index} \leq 24$: 以下はまり石底と記す), 浮き石優占底 ($24 < \text{Substrate Index} \leq 30$: 以下浮き石底と記す), 巨石優占底 ($30 < \text{Substrate Index} \leq 36$: 以下巨石底と記す), 岩盤優占底 ($36 < \text{Substrate Index}$: 以下岩盤底と記す) の 6 つに類型化した。

目視観察により確認されたカワヨシノボリを全長 3.0cm 以上のものを成魚, それより小さいものを未成魚と分類した. 各個体の確認された地点を地図上にプロットし, 河道と同様に環境測定を実施した.

3.2.3 選好性の算出

選好性 (Suitability Index : SI) については, まず対象とする河道区間を平面的に区切ってセルを設定し, 各セルの環境を測定する. 区間内の水深, 底質, 流速など物理環境指標の全データ数に対する一定の値のセル数を B_i とする. 次に, 成魚と未成魚に区別した上で, B_i と同じ値の魚の生息場所数を S_i とし, $SI = S_i / B_i$ として求めた. 最大の SI を 1 とすることで基準化し, SI を 0~1 の間で算出した. 各指標への選好性は独立ではないが, 個別に考慮することによって様々な指標の組み合わせの条件での生息特性を合理的に評価できるのがポイントである. また, SI をグラフ化したものを選好曲線とよぶ.

各セルの SI を掛け合わせたものを合成適性値 (composite suitability index : CSI) として算出し, $CSI = 1$ (最適), $1 > CSI > 0$ (利用可能), $CSI = 0$ (不適) とランク分けした. この CSI が高いほどその場所が生息に適していると判定される. 今回は, PHABSIM で一般的に用いられる水深, 底質, 60% 水深流速について選好性をそれぞれ算出し, CSI を求めた.

各河道区間における CSI の平面分布図の作成および面積の算出には, ArcView GIS Ver.3.2a (Environmental Systems Research Institute Inc. 1996^[19]) を用いた.

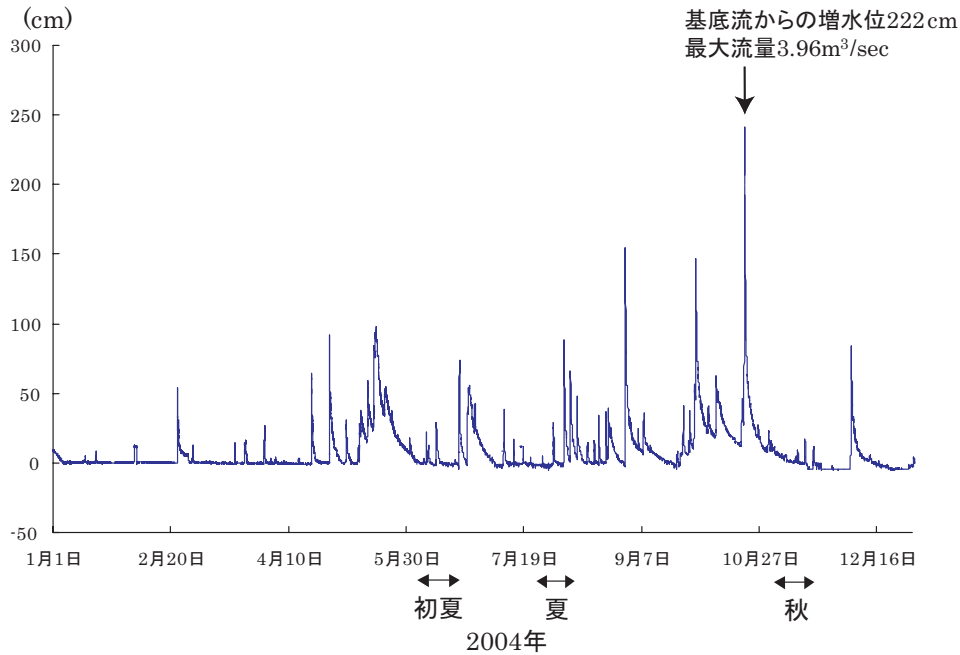


図 3.5 : 移行区における水位変動と調査期 .

3.2.4 データ解析

本研究の分析項目については， $\log(n+1)$ 変換を行った上でも正規性が得られなかったためノンパラメトリック検定を行った．2群間の差の検定についてはMann-WhitneyのU検定を，2要因の差の検定についてはFriedman検定を行った．通常，ノンパラメトリック検定の多重比較はSteel-Dwass検定が使われるが，この方法は大量近似に基づいているため，サンプルサイズが小さいと分布の近似精度に問題がある（永田ら 1997^[20]）．本研究では，各群の標本数が少ない場合には，ノンパラメトリックにも適用できるScheffe検定を行った．有意差の見られた場合には，Scheffeの多重比較を行った．なお，本稿では，統計値の表示の際に（平均値±標準偏差）の形で示した．

3.3 結果

3.3.1 各区間の物理環境

各時期における各区間の物理環境を表 5.1 に示す．このうち底質指数，60%水深流速，水温，pH，ECで有意差が見られた（表 3.3）．底質指数は侵食区から堆積区になるにつれ小さくなった（侵食区と移行区，侵食区と堆積区，移行区と堆積区： $P < 0.01$ ，Scheffe's F test，図 3.6 (a)）．60%水深流速 (cm/sec) は堆積区より移行区で高かった（ $P < 0.05$ ，Scheffe's F test，図 3.6 (b)）．水温 () は初夏や夏より秋に低かった（初夏と秋，夏と秋： $P < 0.01$ ，Scheffe's F test，図 3.6 (c)）．pHは侵食区から堆積区になるにつれ低くなり（侵食区と移行区，移行区と堆積区： $P < 0.05$ ，侵食区と堆積区： $P < 0.01$ ，Scheffe's F test，図 3.6 (d)），初夏より夏に高かった（初夏と秋： $P < 0.05$ ，Scheffe's F test，図 3.6 (e)）．

表 3.2 : 各調査期における各調査区間の物理環境.

		侵食区	移行区	堆積区
初夏	水深 (cm)	12.1±11.6	20.0±21.8	27.5±24.4
	底質指数	28.8±5.7	24.3±3.7	19.7±4.7
	60 % 水深流速 (m/sec)	0.17±0.23	0.22±0.25	0.14±0.19
	底面流速 (cm/sec)	0.10±0.13	0.17±0.18	0.09±0.11
	水温 ()	18.80±0.38	20.68±0.32	20.52±0.55
	DO(mg/l)	8.70±0.82	8.70±0.38	8.09±0.86
	pH	7.66±0.06	7.56±0.11	7.41±0.11
	EC(μS)	110.70±5.21	122.84±4.14	120.03±6.15
夏	水深 (cm)	12.2±11.4	18.4±20.0	27.9±23.9
	底質指数	28.7±5.7	24.2±3.7	19.8±4.8
	60 % 水深流速 (m/sec)	0.17±0.22	0.18±0.23	0.15±0.21
	底面流速 (m/sec)	0.10±0.13	0.13±0.15	0.08±0.12
	水温 ()	19.42±1.28	23.20±2.35	21.06±0.86
	DO(mg/l)	8.79±0.80	7.83±0.93	8.29±0.94
	pH	7.68±0.10	7.58±0.20	7.45±0.22
	EC(μS)	114.30±9.03	127.75±6.39	115.27±9.43
秋	水深 (cm)	28.6±18.1	27.2±27.0	38.4±21.6
	底質指数	27.4±6.6	22.4±4.2	19.7±4.1
	60 % 水深流速 (m/sec)	0.19±0.17	0.21±0.24	0.15±0.16
	底面流速 (m/sec)	0.13±0.12	0.11±0.12	0.11±0.14
	水温 ()	12.92±0.04	13.10±0.92	14.95±0.85
	DO(mg/l)	14.25±0.13	12.20±1.56	10.32±2.77
	pH	7.79±0.02	7.62±0.12	7.56±0.06
	EC(μS)	89.98±0.89	91.51±4.92	91.21±2.86

表 3.3 : 各物理環境要因の区間間・季節間の差異 (Friedman 検定) .

		d.f.	χ^2_{adj}	P
水深 (cm)	季節	2	4.67	0.097
	区間	2	4.67	0.097
底質指数	季節	2	4.67	0.097
	区間	2	6.00	<0.05
60 % 水深流速 (m/sec)	季節	2	2.67	0.264
	区間	2	6.00	<0.05
底面流速 (m/sec)	季節	2	0.67	0.717
	区間	2	4.67	0.097
水温 ()	季節	2	6.00	<0.05
	区間	2	4.67	0.097
DO(mg/l)	季節	2	4.67	0.097
	区間	2	2.67	0.264
pH	季節	2	6.00	<0.05
	区間	2	6.00	<0.05
EC(μS)	季節	2	4.67	0.097
	区間	2	6.00	<0.05

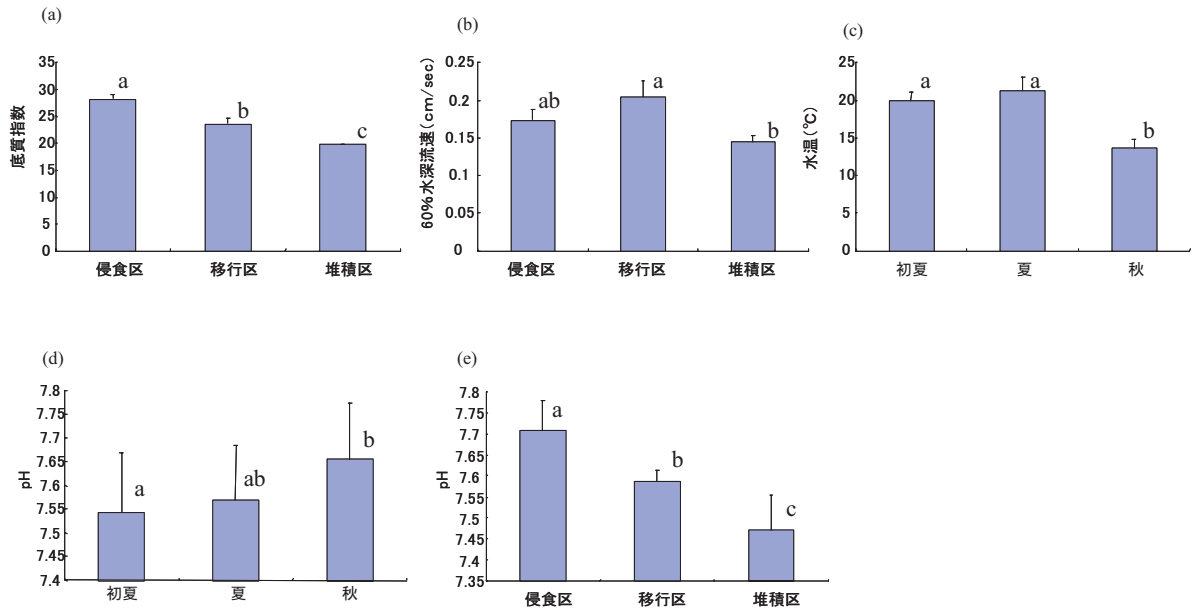


図 3.6：各種環境要因の区間や季節による変動。棒グラフは平均値，bar は標準偏差を示す。(a)底質指数，(b)60%水深流速(m/sec)，(c)水温(°C)，(d)pH(季節)，(e)pH(区間)。Scheffeの多重比較の結果。異なる記号間で有意差のあることを示す(P<0.05)。

3.3.2 各区間の分布様式

各時期における各区間の成魚の生息密度(/m²)はそれぞれ，初夏：侵食区 0.028，移行区 0.047，堆積区 0.022；夏：侵食区 0.049，移行区 0.084，堆積区 0.017；秋：侵食区 0.000，移行区 0.033，堆積区 0.045であった。また，未成魚の生息密度はそれぞれ，初夏：侵食区 0.000，移行区 0.052，堆積区 0.036；夏：侵食区 0.031，移行区 0.064，堆積区 0.050；秋：侵食区 0.000，移行区 0.042，堆積区 0.047であった。各時期および各区間の生息密度は成魚では違いは見られなかったが，未成魚は侵食区よりも移行区や堆積区に多く生息していた(侵食区と移行区：P<0.01，侵食区と堆積区：P<0.05，Scheffe's F test；図 3.7)。

3.3.3 各物理環境要因に対する選好性

水深に対する選好性

堆積区，移行区および侵食区の水深，成魚と未成魚の分布を図 3.8，図 3.9，図 3.10 にそれぞれ示す。また，各区間の水深の分布と，それに対する成魚と未成魚の選好性を図 3.11 に示す。

平水期には，侵食区は他の2区間に比べて全体的に浅い環境だった。この時期，未成魚はいずれの区間においても浅いところを選好していた。侵食区には生息していなかった。いっぽう，堆積区と移行区の成魚は，浅いところと深いところに生息するという，二極化の傾向がみられた。とくに，移行区の「淵尻の瀬頭」と呼ばれる浅いところに生息しているのは繁殖に参加すると見られる成熟魚であった(図 3.12)。侵食区の成魚は浅場を選好していた。

増水期になると，いずれの区間も浅場が減少した。この時期は，未成魚は深場へ，成魚は

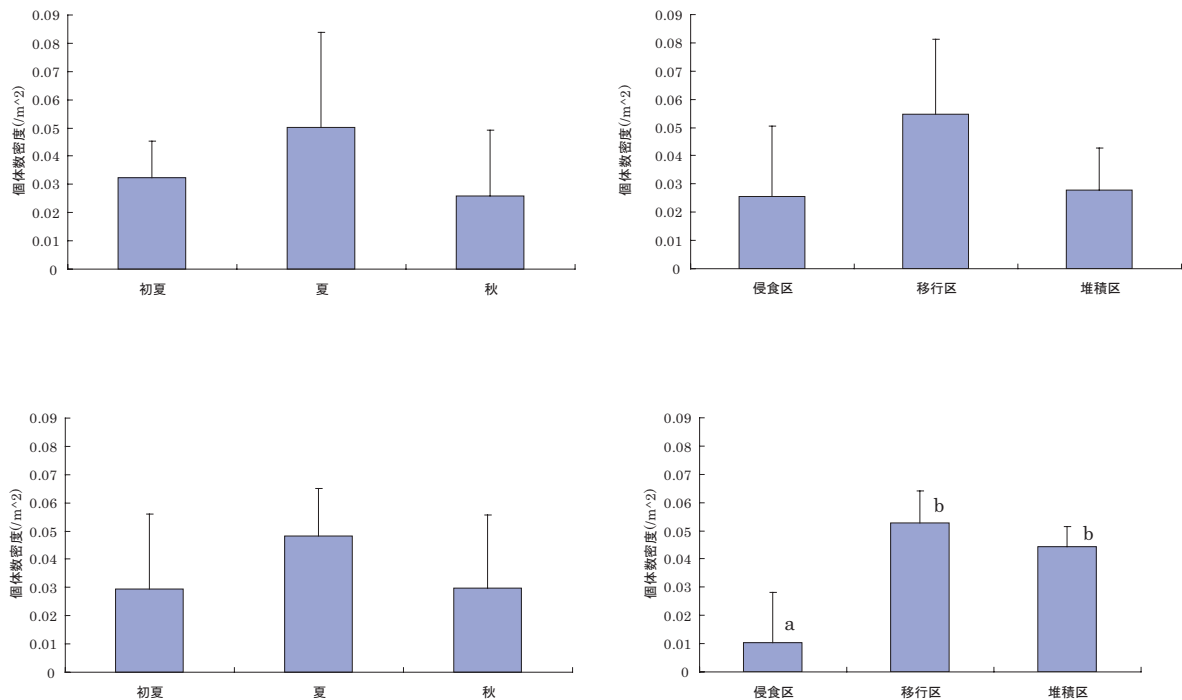


図 3.7：各区間における成魚（上段）と未成魚（下段）の生息密度の差異．棒グラフは平均値，bar は標準偏差を示す．異なる記号間で有意差のあることを示す（ $P < 0.05$ ）．

浅場へと生息場所を移動させた．また，成魚，未成魚ともに侵食区からは逸出した．

底質に対する選好性

堆積区，移行区および侵食区の底質，成魚と未成魚の分布を図 3.13，図 3.14，図 3.15 にそれぞれ示す．また，各区間の底質の分布と，それに対する成魚と未成魚の選好性を図 3.16 に示す．

平水期には，堆積区では砂利底やハマリ石底が，移行区と侵食区では浮き石底やハマリ石底が優占して分布していた．この時期は，未成魚は堆積区ではハマリ石底や砂利底を愛好し，移行区や侵食区では浮き石底やハマリ石底を愛好していた．生息に適した浮き石や砂利の底質があるにも関わらず，初夏の侵食区に未成魚は見られなかった．成魚は主に浮き石底やハマリ石底を愛好し，侵食区では巨石も利用していた．しかし，堆積区において，生息に適した石がない場合には岩盤も利用していた．

増水期には，侵食区や移行区でも砂利などの細かい底質が多く出現した．未成魚は平水期と同様の砂利やハマリ石底に生息していたが，成魚も細かい底質に生息するようになった．

流速に対する選好性

堆積区，移行区および侵食区の 60% 水深流速，成魚と未成魚の分布を図 3.17，図 3.18，図 3.19 にそれぞれ示す．また，各区間の流速の分布と，それに対する成魚と未成魚の選好性を図 3.20 に示す．

平水期，増水期に関わらず，いずれの区間も 0.23m/sec 以下の緩やかな流速の場所が広く分布していた。平水期には，未成魚は比較的流れの早い場所を選好していたが，増水期になると緩やかな場所へ移動した。成魚は未成魚よりも流れの緩やかな場所を選好していたが，増水期にはより流れの緩やかな場所に移動した。

3.3.4 CSIによる生息場所の評価

堆積区

堆積区の成魚と未成魚の分布，およびそれぞれの CSI により判定された生息適地の分布図を図 3.21 と図 3.22 に示す。

平水期には，成魚にとって生息に適した場所があまり存在せず，成魚は利用可能な場所（CSI=0-0.25）や生息不適（CSI=0）と判定された場所に生息していた。未成魚は，初夏には利用可能と判定された場所（CSI=0-0.25）に生息していた。夏になると，CSI=0-0.25 の場所が広がり，未成魚の分布も広がった。

増水期になると，区間内の利用可能な空間は広がった。成魚と未成魚の分布域も広がり，とくに成魚は CSI の高い場所とその周辺に生息していた。

移行区

移行区の成魚と未成魚の分布，およびそれぞれの CSI により判定された生息適地の分布図を図 3.23 と図 3.24 に示す。

平水期には，利用可能な場所と判定された場所は瀬に多く，成魚，未成魚ともに瀬を中心とした場所に生息していた。とくに，初夏の成熟個体は「淵尻の瀬頭」とよばれる礫の浅場に営巣していた。

増水期になると，成魚の CSI の高い場所は少なくなったが，CSI が低いながらも利用可能な場所は広がった。未成魚の CSI の高い場所は淵の方にも分布するようになった。この時期は成魚，未成魚ともに平水期に比べて広い範囲に分布するようになった。その中でも，未成魚と瀬の成魚は岸際に多く生息していた。

侵食区

侵食区の成魚と未成魚の分布，およびそれぞれの CSI により判定された生息適地の分布図を図 3.25 に示す。侵食区では，平水期の初夏には未成魚が，増水期の秋には成魚と未成魚の両方が確認されなかったため，ここでは初夏の成魚と夏の成魚，未成魚についての分布図を示した。

初夏，夏ともに区間内における生息適地は広く分布し，成魚と未成魚のどちらも広い範囲に生息していた。

侵食区が生息環境の評価

初夏の侵食区には，未成魚が生息していなかった。この時期の堆積区と移行区の未成魚の CSI を用いて侵食区が生息適地を判定した結果，分布に違いは見られたものの，利用可能な場所は存在した（図 3.26）。

また，増水後の秋には侵食区には成魚，未成魚ともに生息していなかった．平水時である初夏と夏の成魚および夏の未成魚のCSIにより秋の侵食区の環境を判定した．初夏には侵食区に未成魚が生息していなかったため，初夏の未成魚のCSIによる判定は行っていない．その結果，初夏の成魚のCSIでは生息不適な場所が多かった（図 3.27 (a)）．夏の成魚のCSIでは利用可能な場所が多かった（図 3.27 (b)）．夏の未成魚のCSIについても，成魚ほどではないものの利用可能な場所が分布していた（図 3.27 (c)）．

3.4 考察

流量変動による3つの区間のカワヨシノボリの生息場所選好性を調べた結果は表 3.4 に
なり，これらをまとめると以下のように生活史ステージと流量により選好性が変化した．

- 増水時：成魚・未成魚 流れの緩やかな深場の礫底や砂利底（堆積区・移行区）
- 平水時：未成魚 流れのある浅場の砂利・礫底（堆積区・移行区）
- 平水時：成魚 瀬の礫底（侵食区・移行区）と淵の岩盤（堆積区）

表 3.4：各環境要因に対する選好性

		未成魚			成魚		
		初夏	夏	秋	初夏	夏	秋
流量 (m ³ /sec)		0.15	0.10	0.41	0.15	0.10	0.41
侵食区	水深	n=0	n=10 11±3cm	n=0	n=9 11±3cm	n=16 13±6cm	n=0
	底質	-	礫，一部巨礫	-	礫	礫，一部砂利や巨礫	-
	流速 (m/sec)	-	0.2±0.1	-	0.3±0.2	0.2±0.2	-
移行区	水深	n=21 13±5cm	n=26 10±5cm	n=23 23±16cm	n=19 19±20cm	n=34 17±13cm	n=18 28±19cm
	底質	礫や砂利	礫や砂利	砂利や礫，一部砂	礫	砂利～巨礫	礫，一部泥や砂
	流速 (m/sec)	0.3±0.3	0.2±0.2	0.1±0.1	0.3±0.1	0.1±0.1	0.2±0.1
堆積区	水深	n=13 11±3cm	n=18 21±10cm	n=20 37±12cm	n=8 37±33cm	n=6 36±20cm	n=19 41±12cm
	底質	砂利	砂利や礫，一部泥	礫や砂利，一部砂	主に礫，巨礫	礫や砂利，岩盤	礫や砂利
	流速 (m/sec)	0.3±0.1	0.4±0.2	0.1±0.1	0.2±0.1	0.3±0.1	0.1±0.1

3.4.1 平水時における生息場所利用様式

調査地での繁殖期の直前である初夏には，成熟した個体は水深が小さい（侵食区：n=4，9.95 ± 3.19cm，移行区：n=5，29.44 ± 28.25cm）石礫底に営巢していた．とくに，移行区では，砂礫堆上流端に位置する「淵尻の瀬頭」とよばれる淵から瀬への移行部に成熟個体がいた．一般的に，イワナやアマゴなどのサケ科魚類でも淵尻の瀬頭に産卵することが知られている（e.g. Kitano & Shimazaki 1995^[21]）．魚類だけでなく，カゲロウ目やカワゲラ目，トンボ目など多くの水生昆虫でも，瀬の上流端で産卵する現象が認められる（竹門 1997^[22]）．とくに，調査を行った移行区の淵尻の瀬頭では，砂礫堆内の間隙水の流速が大きく，溶存酸素濃度が高く，モンカゲロウ *Ephemera strigata* が多数産卵していた（竹門ほか 2005^[23]）．カワヨシノボリは礫の裏側に卵を産み付け，オスが胸鰭をホバリングさせることによって卵に酸素を供給し，孵化まで保護するという産卵生態をとる．溶存酸素濃度が高いと，ホバリングの労力が減り，オスが卵を保護しやすいということもあるかもしれない．

いっぽう、この時期、堆積区にも成魚は生息していたが、成熟個体は確認されなかった。堆積区の生息適地（図 3.21 (a)）を見ると、成魚にとって利用可能な場所はごく一部にしか存在しなかった。この区間は砂利や砂などの細かい底質が多く、産卵に適した浮き石がほとんどなかった。そのため、成魚は生息できたとしても、堆積区では繁殖は不可能であると思われる。

侵食区や移行区と違って、堆積区の成魚は岩盤にも生息していた。堆積区には浮き石がほとんどなかったため、浮き石に生息できなかった成魚はやむを得ず岩盤も利用したと考えられる。底生性のハナカジカでは、河床に存在する巨礫や浮き石によって創出された空隙が、産卵環境としてだけでなく、捕食者や強い水流からの避難場所として利用可能なカバー機能をもつと考えられる（渡辺ら 2001^[12]）。カワヨシノボリにとっても、浮き石は産卵場や餌生物の生息場（竹門ら 2003^[16]）であるだけでなく、捕食者を回避するシェルターとしての役割ももっていると考えられ、通常岩盤に生息するとは考えにくい。今回カワヨシノボリが生息していた岩盤はいずれも 80cm 以深であり、本調査地での捕食者と考えられるサギ類などの鳥類からは、浮き石の影に隠れずともカワヨシノボリは身を守れると思われる。

未成魚は成魚に比べて、瀬に生息する傾向が強かった。そして、はまり石底や砂利底に生息していた。この時期の未成魚は全長 1.0~1.5cm であり、3cm ほどの砂利の隙間にも隠れることができる。よって、砂利底も未成魚にとっては生息するのに不利なことはないと思われる。

3.4.2 増水時における生息場所利用様式

増水時には、成魚、未成魚ともに平水時とは異なる選好性を示した。水深について見ると、いずれの区間でも浅い場所が減少し、カワヨシノボリは浅場から深場までの広い範囲に生息していた（堆積区：39.4 ± 11.9cm，移行区：25.0 ± 17.2cm）。秋調査を行う前の 2004 年 10 月 20 日には台風 23 号による豪雨のため砂礫堆が水没するほどの大きな増水（基底流からの増水位 222cm，最大流量 3.69m³/sec；図 3.5）があり、河道内の土砂が大きく動いた。これにより平水時に比べて、いずれの区間でも細かい底質の割合が増えた。未成魚だけでなく成魚の底質に対する選好性が砂利にも表れた理由としては、河道区間全体の河床材の小粒化が考えられる。未成魚は平水時と増水時で生息している流速が異なり（Mann-Whitney's U test, 堆積区：Us=132, P<0.001；移行区：Us=367, P<0.05），増水時に、より流れの緩やかな場所へと生息場所をシフトさせた。成魚も有意差は見られないものの、平水時に比べて増水時に緩流部に移動する傾向が見られた。つまり、成魚と未成魚のどちらも平水時に比べて、淵のほうに生息場を広げた（図 3.23 (c) および図 3.24 (c)）。

いっぽう、侵食区ではカワヨシノボリの生息が確認されなかった。平水時である初夏と夏の侵食区の CSI を用いて増水時の侵食区の環境を判定した結果、分布は異なるものの利用可能な場所は存在していた（図 3.27）。つまり、この区間の水深、底質、流速の各環境は生息できないものとは考えにくい。侵食区は 3 つの区間の中で最上流に位置し、ステッププール構造（長谷川 1988^[24]）をもつ典型的な溪流の景観をあらわしている。ピーク流量時に比べると、調査時においては流量は減少していたが、おそらくカワヨシノボリはピーク流量時にその流速に耐え切れなくなって下流の移行区や堆積区に流されたのではないだろうか。やがて平水位になると、下流からカワヨシノボリが遡上し、また侵食区に生息すると

考えられる。初夏の侵食区で未成魚が生息していなかった理由としては、物理環境が問題というよりは、秋の増水時に流された後、遡上してくるのに時間がかかったと思われる。

3.4.3 区間を超えた移動の可能性

カワヨシノボリは、同時期の各区間で選好する生息場所条件が異なった。また、同区間でも流量によって選好性が変化した。すなわち、繁殖期には産卵場として移行区の淵尻の瀬頭を利用し、その後孵化した未成魚が堆積区や移行区の浅い砂利底を成育場所として利用する。また、侵食区は通常の生息場所としては利用できるが、増水時には堆積区や移行区の、より流れが緩い場所を避難場所とし、同一区間内だけで生活史を完結するのではなく、土砂堆積過程の異なる区間をまたがって移動していると考えられる。

従来のPHABSIMに用いられる選好曲線は、実際にモデルに適用する際には、過去の文献や専門家の意見に基づいてつくられた第1種適性曲線や、ある河川内で観察された対象種の利用頻度分布に基づいてつくられた第2種適性曲線(Bovee et al. 1998^[1])を他の河川に適用する機会が多かった(Booker et al. 2004^[25]; Maddock et al. 2004^[26])。特定魚種を対象とした評価でさえ、生活史における時間的・空間的連続性を総合的に把握するまでに至っておらず、特定の成長ステージに限った評価をしているに過ぎなかった。このような問題を克服するために、楊ほか(1998)^[27]は魚類の異なる行動状態に着目し、「行動モード」と定義付け、遊泳魚であるオイカワ *Zacco platypus* を用いた水路実験を行うことにより、各モード毎に流速、水深、遮蔽等の物理環境に対する選好性が異なることを示した。また、田代ほか(2002)^[29]は、普段定位する場を中心に、これらの行動モードに応じた生息場との空間的な「アクセス性」を評価し、対象魚種の成長段階を連続的に取り扱うことによって、「生息場の時空間構造モデル」を考案し、総合的な評価を試みている。知花ら(2002)^[28]は、瀬・淵構造内での相対的位置と瀬、淵自体の評価値を組み合わせた新手法を提案し、遊泳魚であるウグイ *Tribolodon hakonensis* が水深、流速の値だけでなく、周囲の環境との関係の中で、生息域を季節により変えていることを明らかにし、従来の水深、流速に基づく適性曲線に改良を加えることで、瀬・淵内でウグイの生息域に影響を与えられられる場の特徴を表現している。本研究の結果からも、まずカワヨシノボリの成魚と未成魚という異なる生活史ステージにより、同一区間でも選好性が異なることが明らかとなった。また、流量が変動したときにもそれぞれ選好性が変化した。よって、同一の生物種であっても、各生活史ステージや生息している河道区間ごとに選好曲線を作成し適用することが必要であることが明らかとなった。

さらに、移行区が繁殖場所として、堆積区が未成魚の成育場所として利用されており、異なる土砂堆積様式をもつ区間をまたがって生活していると考えられた。つまり、移動可能な範囲内に各生活史ステージに必要な土砂堆積様式をもつ場の配置様式が重要であることが示された。河川環境の維持管理を考える際には、単にある区間だけを保全するのではなく、生物の生活史を完結するのに十分な連続した空間構造を対象とする必要があるだろう。

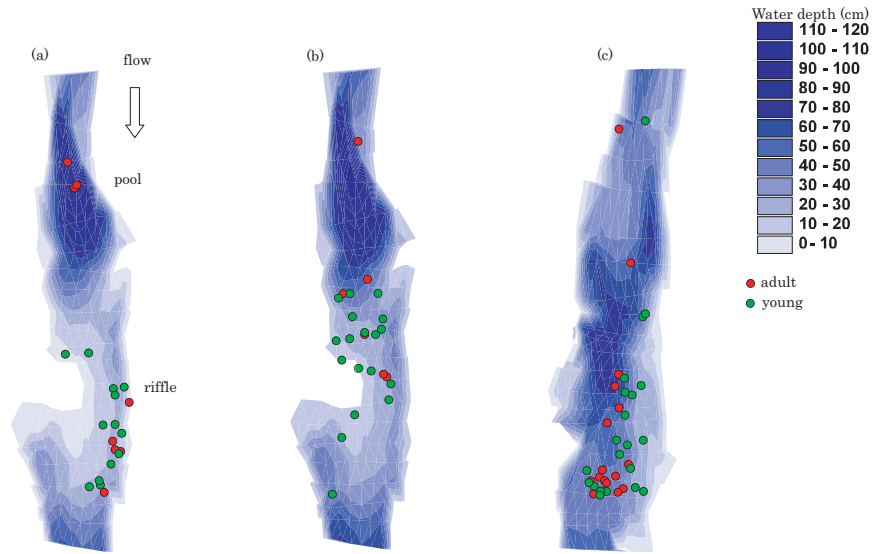


図 3.8 : 堆積区における水深，成魚および未成魚の分布．(a) 初夏，(b) 夏，(c) 秋．

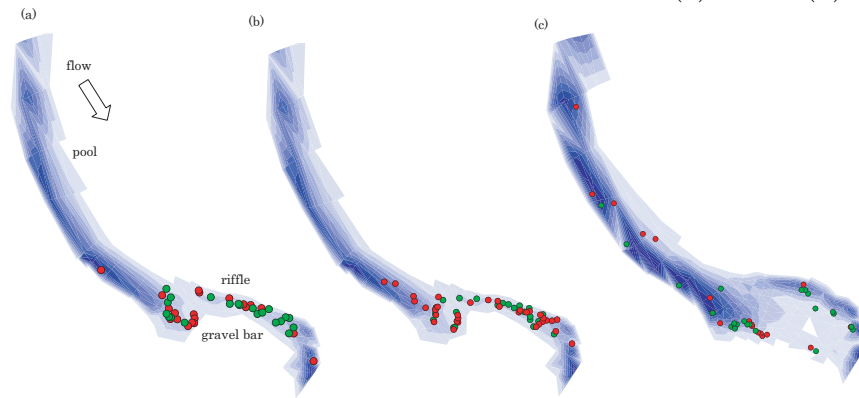


図 3.9 : 移行区における水深，成魚および未成魚の分布．(a) 初夏，(b) 夏，(c) 秋．

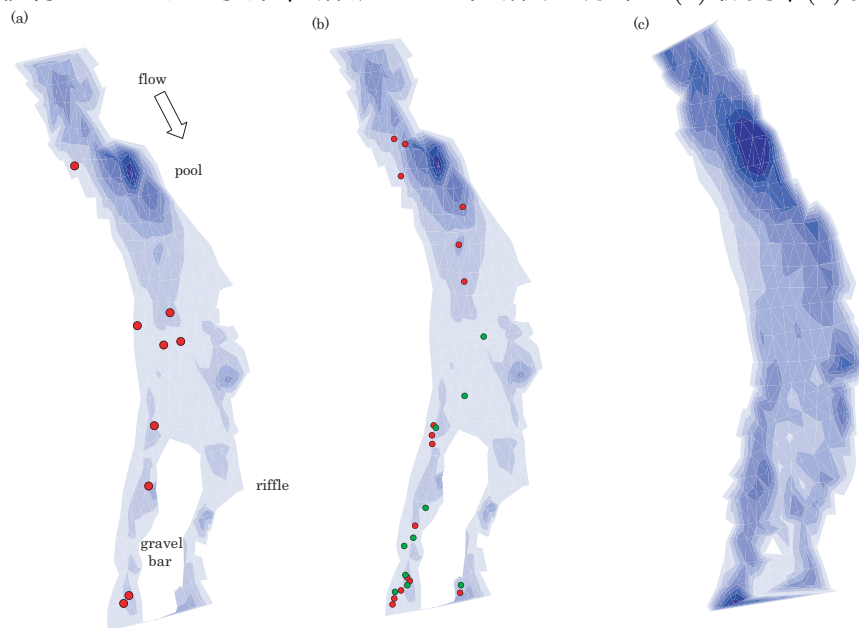


図 3.10 : 侵食区における水深，成魚および未成魚の分布．(a) 初夏，(b) 夏，(c) 秋．

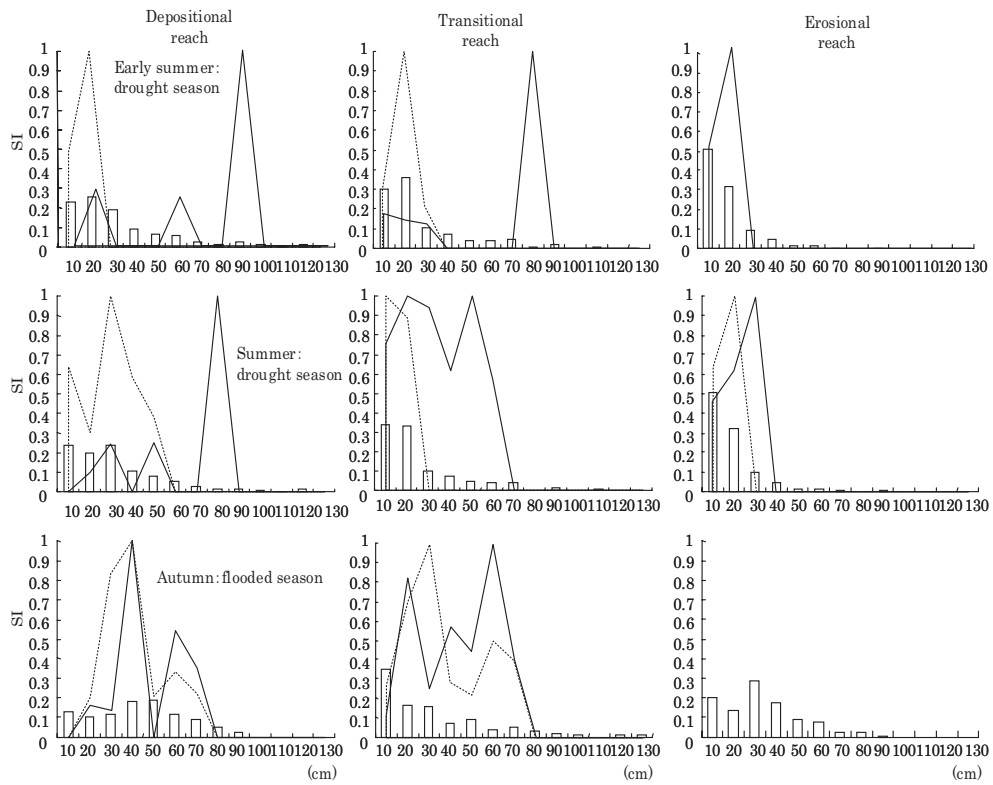


図 3.11 : 水深に対する成魚と未成魚の選好性. 棒グラフは河道全体の環境に対する出現率. 実線は成魚, 破線は未成魚の選好性を示す.

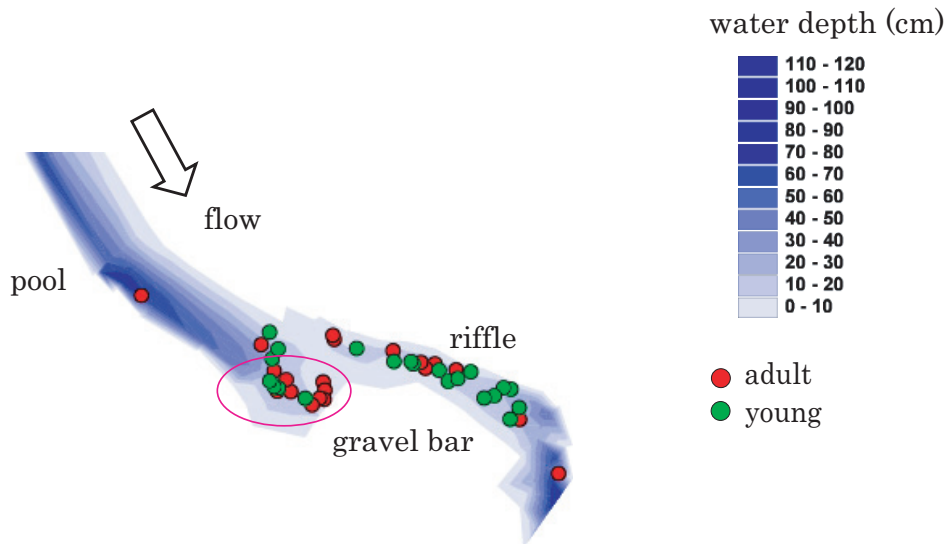


図 3.12 : 初夏の移行区における水深とカワヨシノボリの分布. 成熟魚は円で囲った「淵尻の瀬頭」に生息していた.

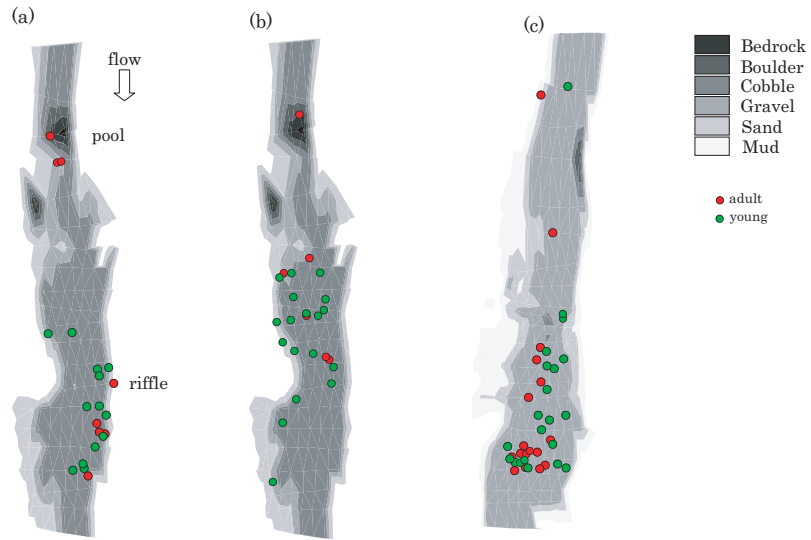


図 3.13 : 堆積区における底質，成魚および未成魚の分布。(a) 初夏，(b) 夏，(c) 秋。

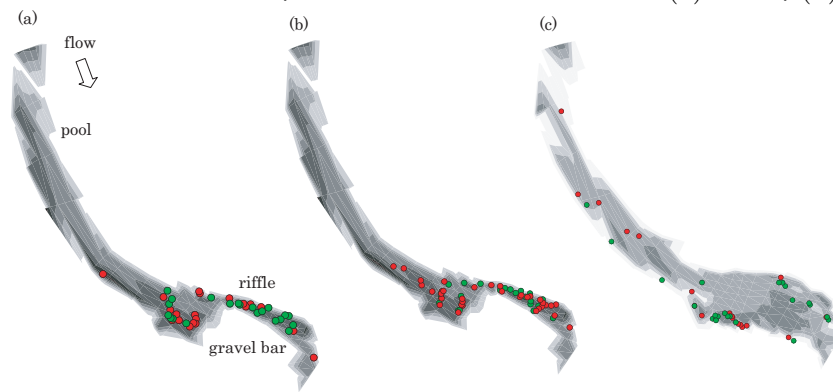


図 3.14 : 移行区における底質，成魚および未成魚の分布。(a) 初夏，(b) 夏，(c) 秋。

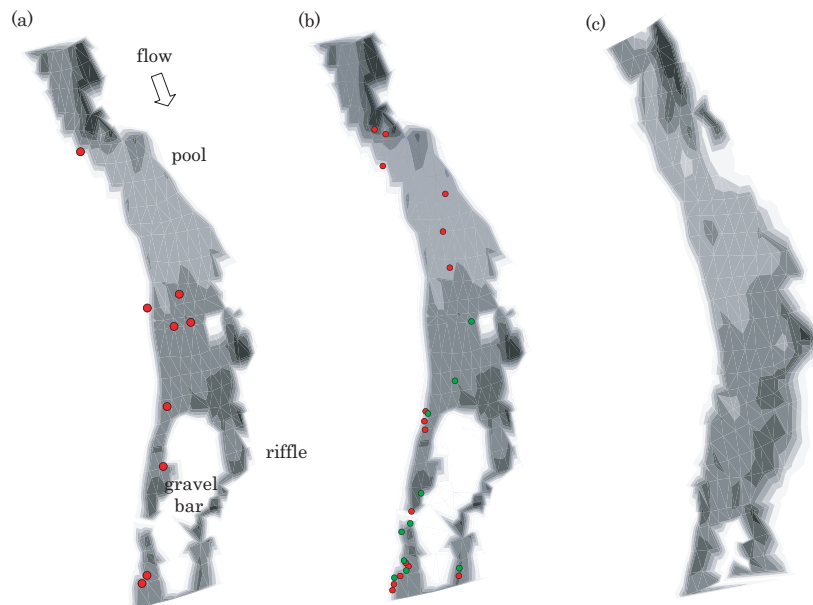


図 3.15 : 侵食区における底質，成魚および未成魚の分布。(a) 初夏，(b) 夏，(c) 秋。

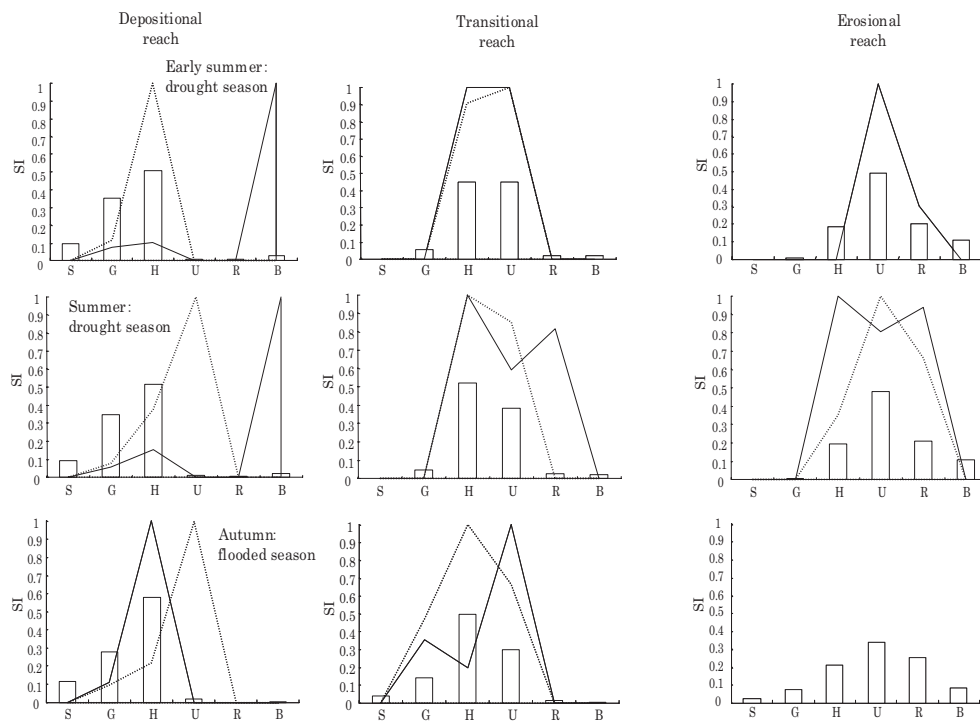


図 3.16 : 底質に対する成魚と未成魚の選好性. 棒グラフは河道全体の環境に対する出現率. 実線は成魚, 破線は未成魚の選好性を示す. S, 砂; G, 砂利; H, はまり石; U, 浮き石; R, 巨石; B, 岩盤

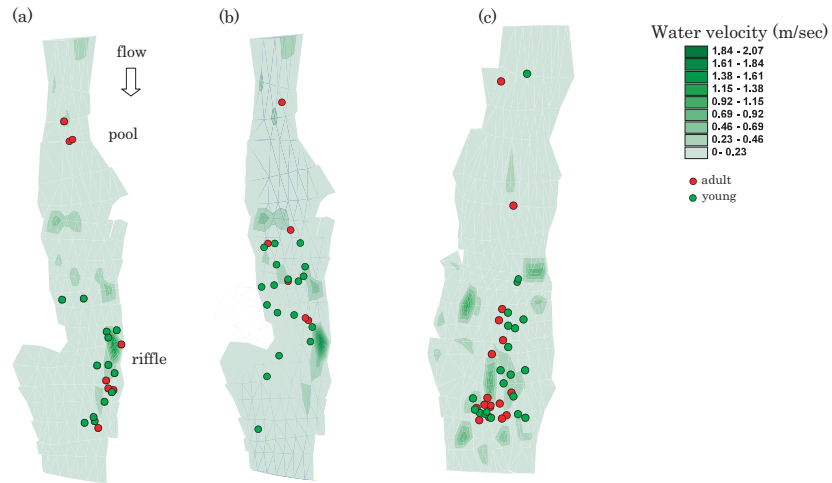


図 3.17 : 堆積区における 60 % 水深流速 , 成魚および未成魚の分布 . (a) 初夏 , (b) 夏 , (c) 秋 .

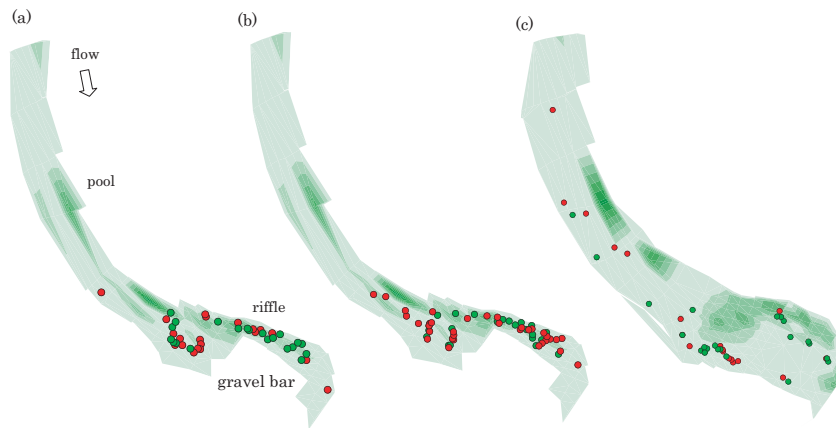


図 3.18 : 移行区における 60 % 水深流速 , 成魚および未成魚の分布 . (a) 初夏 , (b) 夏 , (c) 秋 .

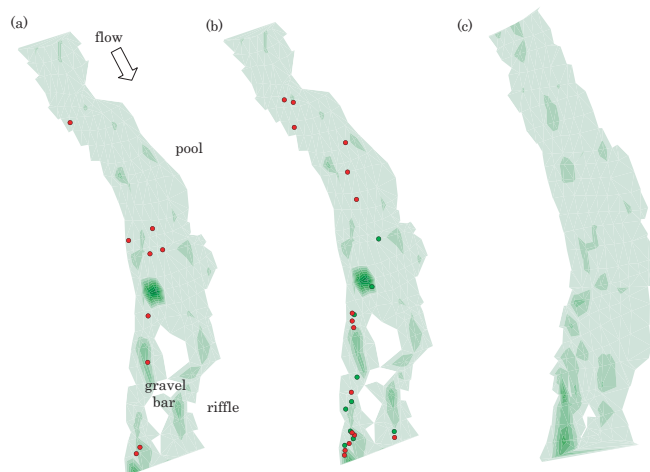


図 3.19 : 侵食区における 60 % 水深流速 , 成魚および未成魚の分布 . (a) 初夏 , (b) 夏 , (c) 秋 .

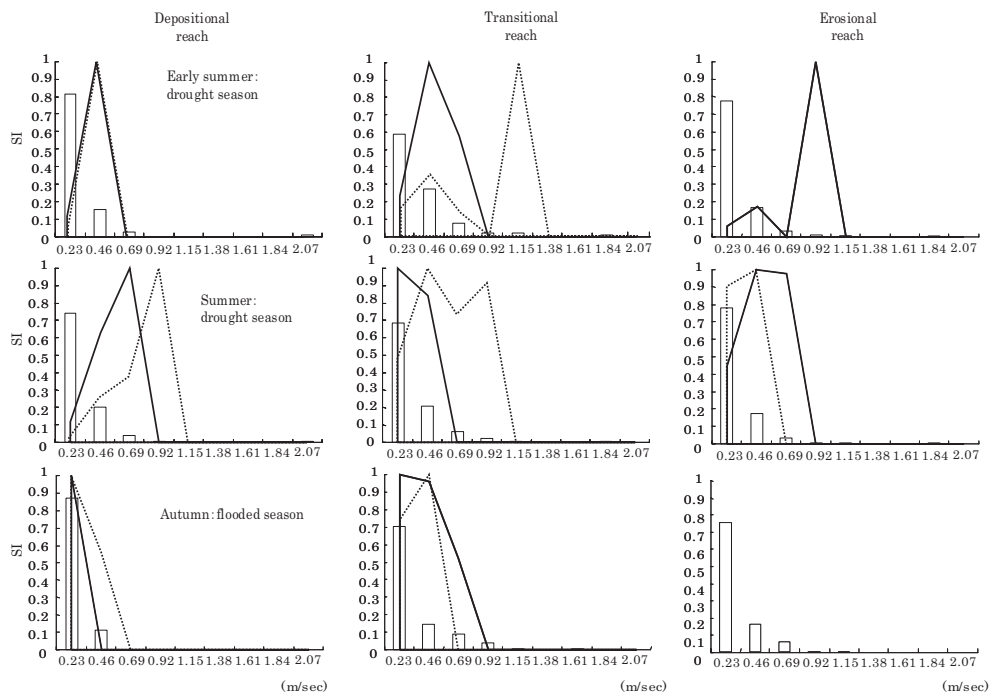


図 3.20 : 60 %水深流速に対する成魚と未成魚の選好性. 棒グラフは河道全体の環境に対する出現率. 実線は成魚, 破線は未成魚の選好性を示す.

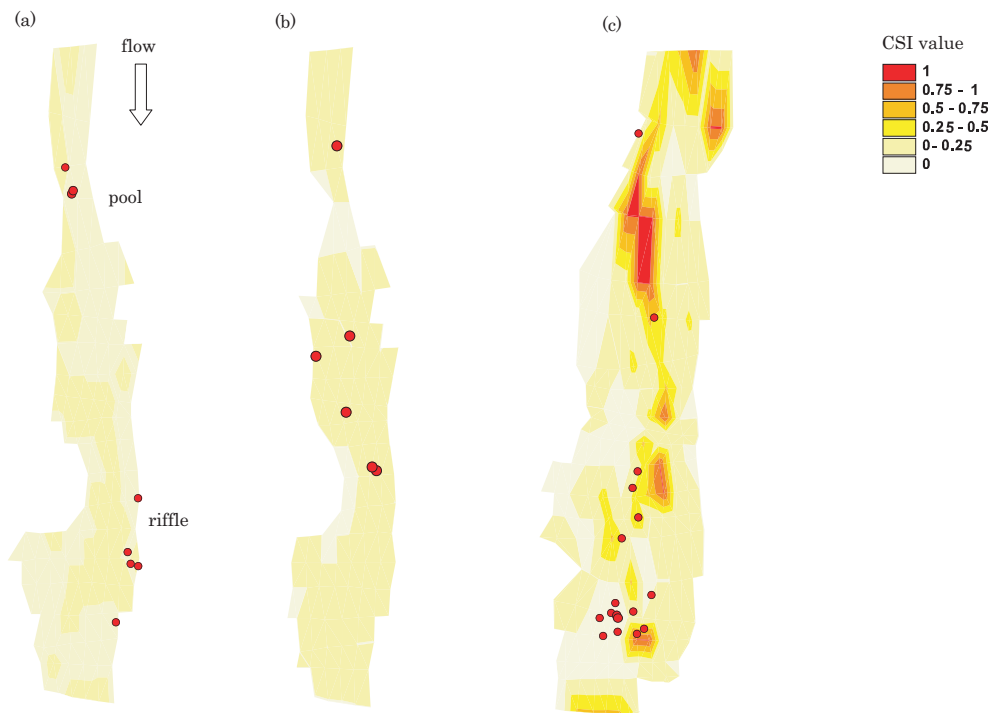


図 3.21 : 堆積区の各調査期におけるカワヨシノボリの成魚と生息適地の分布.(a) 初夏,(b) 夏,(c) 秋 .



図 3.22 : 堆積区の各調査期におけるカワヨシノボリの未成魚と生息適地の分布.(a) 初夏,(b) 夏,(c) 秋 .

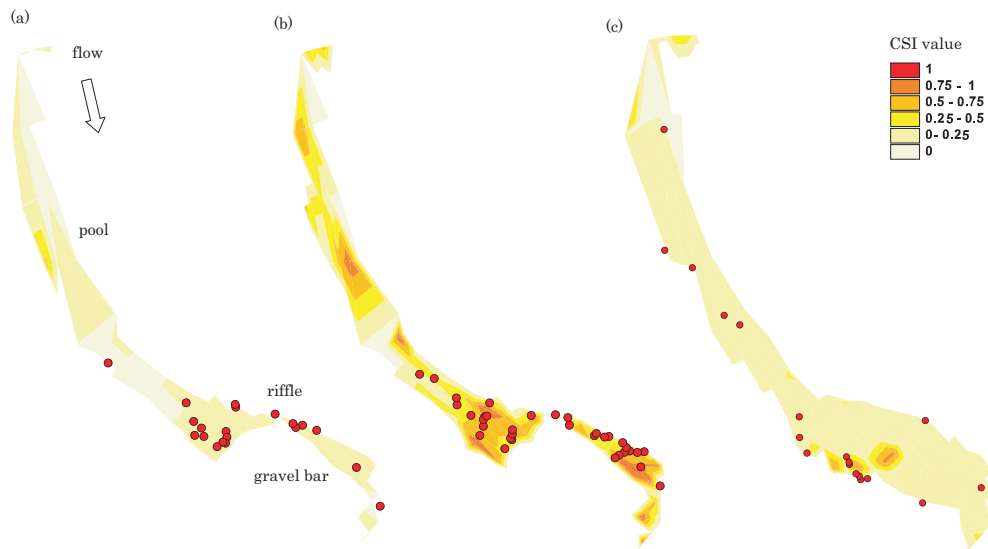


図 3.23 : 移行区の各調査期におけるカワヨシノボリの成魚と生息適地の分布.(a) 初夏,(b) 夏,(c) 秋 .

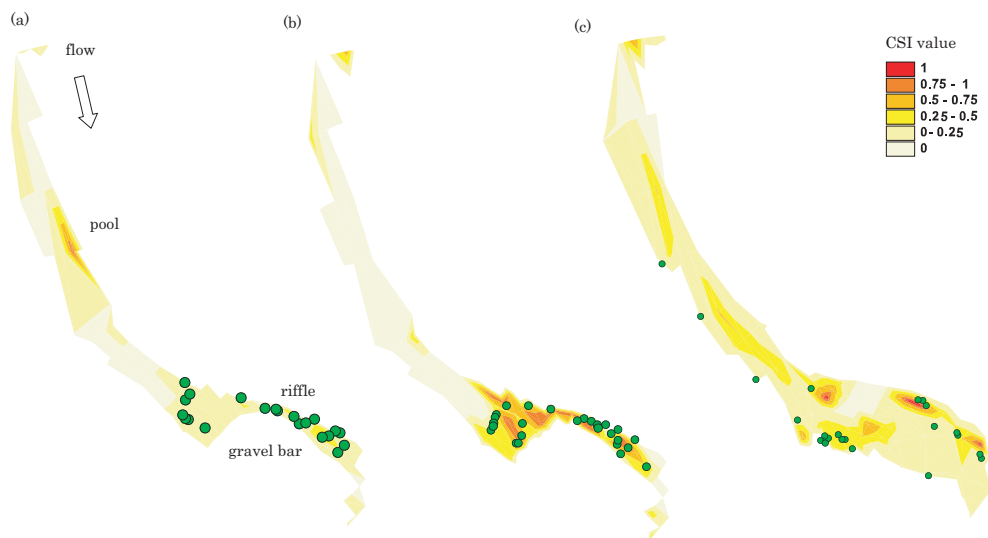


図 3.24 : 移行区の各調査期におけるカワヨシノボリの未成魚と生息適地の分布.(a) 初夏,(b) 夏,(c) 秋 .

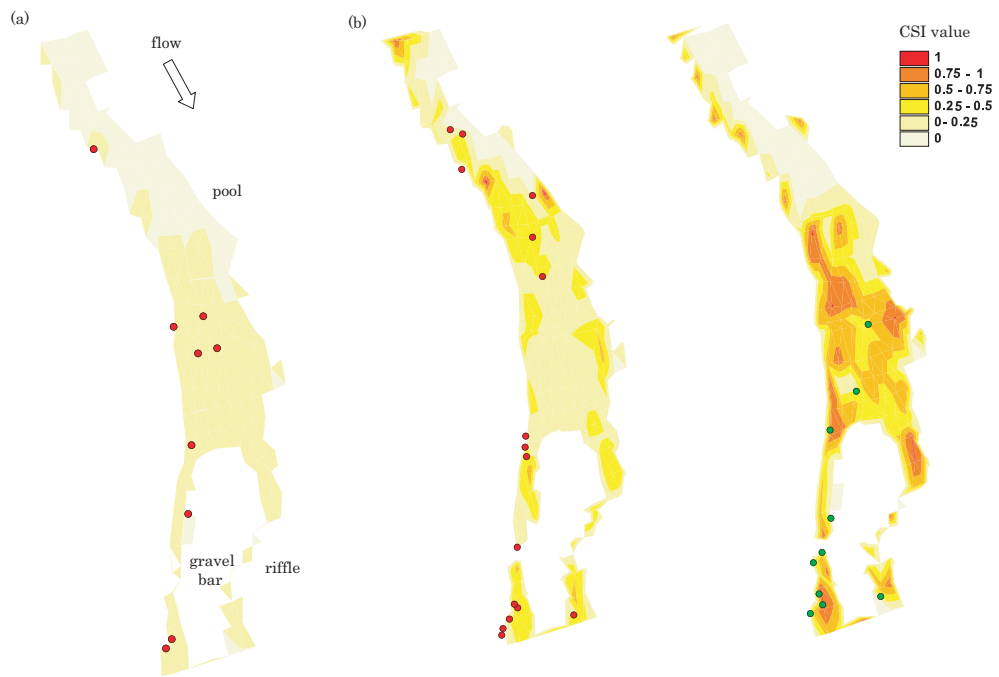


図 3.25 : 侵食区の各調査期におけるカワヨシノボリと生息適地の分布.(a) 初夏,(b) 夏 .



図 3.26 : 移行区と堆積区の未成魚の CSI から作成された初夏における侵食区の生息適地の分布.(a) 移行区の CSI によるもの,(b) 堆積区の CSI によるもの.

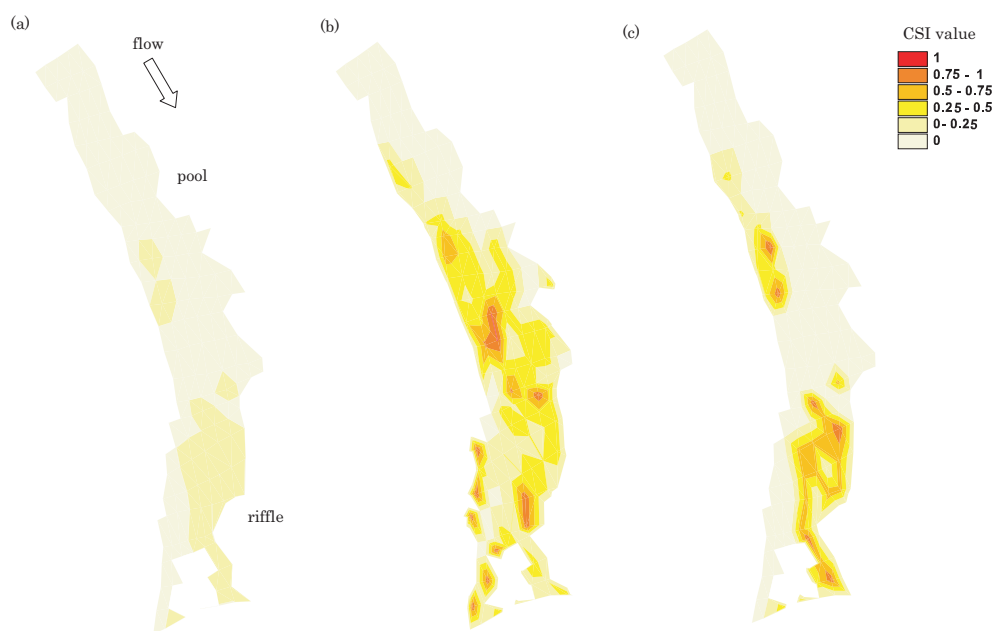


図 3.27 : 平水時の CSI から作成された増水時における侵食区の生息適地の分布.

(a) 初夏の成魚の CSI によるもの、(b) 夏の成魚の CSI によるもの、(c) 夏の未成魚の CSI によるもの.

引用文献

- 1) Bovee, K. D., Lamb, B.L., Bartholow, J. M., Stalnaker, C. B., Taylor, J., and Henriksen, J. (1998) Stream habitat analysis using the instream flow incremental methodology. U.S. Geological Survey, Biological Resources Division Information and Technology Report USGS/BRD-1998-0004.
小出水規行・藪木昭彦・中村俊六 (2000): IFIM/PHABSIMによる河川魚類生息環境評価-豊川を例にして-. 河川技術に関する論文集6, pp.155-160.
- 2) Heggenes, J. (1991): Comparisons of habitat availability and habitat use by an allopatric cohort of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* under conditions of low competition in a Norwegian stream. Holarctic ecology 14,pp. 51-62.
- 3) Leclerc, M., Boudreau, P., Bechara, J. A. and Belzile, L. (1996): Numerical method for modelling spawning habitat dynamics of landlocked salmon, *Salmo salar*. Regulated rivers: Research & Management 12,pp.273-285.
- 4) Guay, J. C., Boisclair, D., Rioux, M., Leclerc, M. and Legendre, P. (2000): Development and validation of numerical habitat models for juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar*). Canadian journal of fisheries and aquatic sciences 57,pp.2065-2075.
- 5) deGraaf, D.A. and Bain, L. H. (1986) : Habitat use by and preference of juvenile Atlantic salmon in two Newfoundland rivers. Transaction of the American fisheries society 115,pp. 671-681.
- 6) Heggenes, J. (1996) : Habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) and young atlantic salmon (*S. salar*) in streams: static and dynamic hydraulic modelling. Regulated rivers: Research & Management 12,pp.155-169.
- 7) 知花武佳・玉井信行 (2002): 生息域の季節変動に着目した魚類生息域適性基準に関する研究 . 水工学論文集 46 , pp.1145-1150.
- 8) 田代喬・伊藤壮志・辻本哲郎 (2002): 生活史における時間的連続性に着目した魚類生息場の評価 . 河川技術論文集 8 , pp.277-282.
- 9) Fausch K.D., Nakano S. and Ishigaki K. (1994) : Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido Island, Japan: considering multiple factors across scales. Oecologia 100,pp.1-12 .

- 10) 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, pp.1331-1341 .
- 11) 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 . *日本生態学会誌* 44 , pp.151-160.
- 12) 渡辺恵三・中村太士・加村邦茂・山田浩之・渡辺康玄・土屋進 (2001) : 河川改修が底生魚類の分布と生息場環境におよぼす影響. *応用生態工学* 4 (2) , pp.133-146.
- 13) 高橋剛一郎・竹門康弘 (1999) : 溪流生態砂防の新しいパラダイム . 太田猛彦・高橋剛一郎 (編) *溪流生態砂防学* , pp. 117-130 . 東京大学出版会 , 東京 .
- 14) Mizuno N. (1960) : Study on a freshwater goby, *Rhinogobius similis* GILL, with a proposition on the relationships between landlocking and speciation of some freshwater gobies in Japan. *Mem. Col. Sci. Univ. Kyoto, Ser.*, B27 , pp.97-115.
- 15) 水野信彦 (1989) : カワヨシノボリ . 川那部浩哉・水野信彦 (編) *日本の淡水魚 . 山と溪谷社* , pp.600-601.
- 16) 竹門康弘・石田裕子・谷田一三 (2003) : 淀川水系下流域におけるカワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* とトウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR 縞鱗型の生息場所選択と摂餌生態 . 木津川の総合研究 , pp.517-527 . 河川生態学術研究会木津川研究グループ .
- 17) 近藤晋司 (1997) : カワヨシノボリ (*Rhinogobius flumineus*) の餌選択性-特に微生息場所による差異について- . 奈良教育大学大学院修士論文 .
- 18) 太田太一・池淵周一・竹門康弘 (2002) : 河道における物理的環境と底生動物の挙動との関係 . *京都大学防災研究所年報* 第 45 号, pp.719-733 .
- 19) Environmental Systems Research Institute, Inc. (1996) : ArcView GIS Ver.3.2a. Environmental Systems Research Institute, Inc., California, USA.
- 20) 永田靖・吉田道弘 (1997) : 統計的多重比較法の基礎 . サイエンティスト社 , 東京 .
- 21) Kitano, S. and Shimazaki, K. (1995) : Spawning habitat and nest depth of female Dolly Varden *Salvelinus malma* of different body size. *Fisheries Sciences*, 61, pp.776-779.
- 22) 竹門康弘 (1997) : 溪流における水生昆虫のすみ場所保全 . *砂防学会誌* , 50 , pp.52-60 .
- 23) 竹門康弘・田中武志・山田浩之・池淵周一 (2005) : 間隙動物の生息場所に適した砂州内環境の実験的研究 . *京都大学防災研究所年報* 第 48 号 B, pp.945-962.
- 24) 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 .
- 25) Booker, D. J. and Dunbar, M.J. (2004) : Application of physical habitat simulation (PHAB-SIM) modelling to modified urban river channels. *River Research and Applications* 20, pp.167-183.

- 26) Maddock, I., Thomas, M., Jonson, K., Dyer, F. and Lintermans, M. (2004): Identifying the influence of channel morphology on physical habitat availability for native fish: application to the two-spined blackfish (*Gadopsis bispinosus*) in the Cotter River, Australia. *Marine and Freshwater Research* 55,pp.173-184.
- 27) 楊繼東・関根雅彦・今井崇史・川本泰生・浮田正夫 (1998): 多自然型河川改修効果予測のための魚の生息環境評価手法に関する研究 . 環境システム研究 26, pp.61-66.
- 28) 知花武佳・玉井信行 (2002): 生息域の季節変動に着目した魚類生息域適性基準に関する研究 . 水工学論文集 46,pp.1145-1150.
- 29) 田代喬・伊藤壮志・辻本哲郎 (2002): 生活史における時間的連続性に着目した魚類生息場の評価 . 河川技術論文集 8,pp.277-282.

第4章

溪流におけるカワヨシノボリの産卵場所と生育場所の選好性比較

4.1 はじめに

カワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* は、堆積傾向の区間では未成魚が礫から砂利へと選好性を変化させること、成熟した個体は浅いところを、未成熟の成魚は深いところを選好すること等がわかった（本論文第3章）。これらの事実は、生活史段階や流量、河川の侵食・堆積傾向に応じてカワヨシノボリの生息場所選好性が変化することを示している。このことから、従来の PHABSIM で、ある一時期の（たとえば成魚の定位場所の）選好曲線をすべての時期に適用しているという点、ある堆積過程を示す河道区間の選好曲線を他の区間にも適用している点が、実際の生息場所条件にそぐわず、生活史段階ごとに PHABSIM を適用する必要があると考えられる。さらに、生活史を通じた選好性の違いを明らかにするためには、産卵時や稚仔魚の成育期の選好性を調べる必要がある。

ヨシノボリ属魚類を含めたハゼ科魚類は一般的に、オスが巣をつくり、卵を孵化まで保護するという産卵生態をとる（Thresher 1984^[10]）。カワヨシノボリは5~8月になかば砂に埋まった石の下面に大形の卵を1層に産みつけ、オスが保護することが知られている（水野 1989^[64]）。同じ河川陸封型のキバラヨシノボリや両側回遊型のクロヨシノボリでは換水率が高いと考えられる早瀬の礫底に産卵することが知られている（四宮ら 2005^[3], Takahashi & Yanagisawa 1999^[4]）。また、同所的に生息する両側回遊型のヨシノボリ類ではそれぞれ早瀬、淵頭、平瀬、淵にすみわけていることが知られているが（水野 1976^[5]; 水野ら 1979^[6]; 上原 1980^[7]; 1996^[8]）、基本的には流速や河床型（石礫のある早瀬）に対する選好性は似ている。これらの同所的に生息する両側回遊型ヨシノボリ類についても、産卵期には沈み石の多い平瀬にどの型も集まる傾向が見られる（水野 1981^[9]）。

カジカ科などの底生魚類でも、産卵基質となる底質が生息場所条件として重要であり（Natsumeda 1998^[12], 1999^[13]）、浮き石の少ない小粒径砂礫底（10cm）で生息密度が低いという報告がある（渡辺ら 2001^[14]）。また、大礫や中礫が優占する底質よりも砂が優占する底質で、カジカ類の捕食効率がよいことも知られている（Brusven & Rose 1981^[15]）。

以上のように、微生物場所スケールでの繁殖場所条件として、ヨシノボリ類やイサザでは沈み石やはまり石が、カジカ類では浮き石が重要であるといえる。しかしながら、これらの微生物場所が、それよりも大きな空間スケールの中でどのように配置しているかについては研究されていない。性的に成熟した成魚の生息場所選好性から、カワヨシノボリの

繁殖場所は移行区の淵尻の瀬頭にあることが示唆された（本論文第3章）。そこで，本研究では，第3章と同じ鞍馬川の流程において，侵食 - 堆積傾向の違いがカワヨシノボリの産卵場所と稚仔魚の成育場所の選好性に与える影響を調べるために，PHABSIMを用い環境特性と生息場所選好性を調査し比較分析した。

4.2 研究方法

4.2.1 調査地

調査は京都市北部に位置する，淀川水系一級河川の鴨川の支流である鞍馬川約 2.8km 区間で行なった（北緯 35 度 5 分，東経 135 度 45 分；図 4.1）。芹生峠南麓に発する貴船川と，静市・大原境の江文峠に発する静原川を合わせた鞍馬川は南流し，叡山電鉄鞍馬線市原駅付近で向きを西に転じ，京都市左京区静原南西境の洛北発電所の下で賀茂川左岸に注ぐ。鞍馬川の最下流には砂防堰堤があり，賀茂川へ流下する表面水はほとんど見られない。この砂防堰堤の影響により，直上には背水波及域が広がっている。砂防堰堤から上流 113m のところから上流に向かって，瀬 - 淵ユニットを 1 地点として，合計 12 地点を設け，調査を行った。地点と地点の間は，調査の影響を防ぐため，少なくとも 1 瀬 - 淵ユニットを挟んで連続しないように，調査地点を設定した。また，本論文第 2 章より調査区間を，砂防堰堤の直上流の堆積卓越区間（平均勾配 100 分の 1），背水が増水時にのみ波及する移行区間（勾配 100 分の 12），背水の影響がない侵食卓越区間（勾配 100 分の 13）の 3 区間に分け，各区間に瀬・淵を 1 セットとする集中調査区間を設け調査を行った。堆積区，移行区，侵食区の集中調査区間はそれぞれ，本論文第 2 章の st1，st6，st10 に相当し，本論文第 3 章の集中調査区間に相当する。

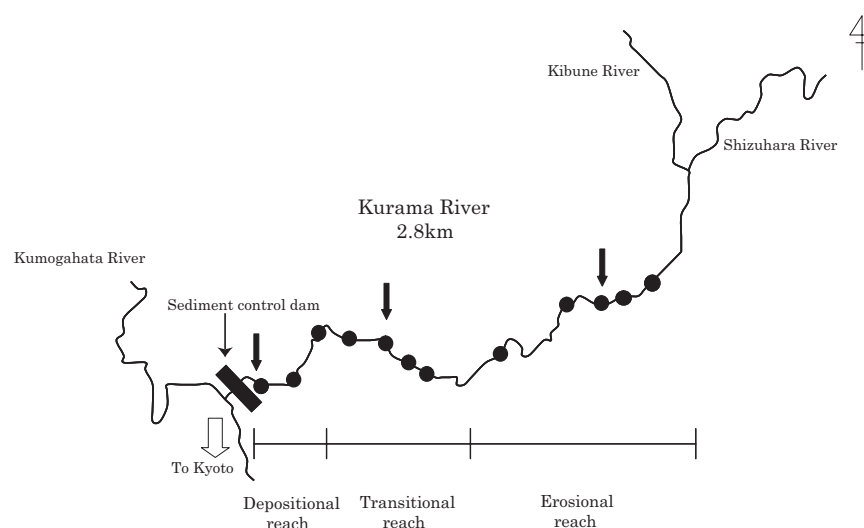


図 4.1：調査地図。黒太矢印は稚仔魚の集中調査区間を示す。

4.2.2 材料

本研究の対象とした底生魚類のカワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* (Mizuno 1960^[2]) は、日本固有種で、富山県神通川付近および静岡県富士川以南の西南日本に広く分布する全長約6cmのハゼ科魚類である。本種は孵化直後から底生生活に入り、海へは下らずに川の中だけで一生を送る河川陸封型の生活史をもつ。5~8月になかば砂に埋まった石の下面に大形の卵を1層に産みつけ、オスが保護する(水野 1989^[1])。また、ヒラタカゲロウ科やコカゲロウ科、エリユスリカ亜科など石の表面を這い回る匍匐型の水生昆虫を採餌し、砂底や礫底よりは石底に多く生息する(竹門ほか 2003^[17])。一定時間内の行動範囲が非常に狭く、1時間の行動圏が0.04m²以内という報告もある(近藤 1997^[18])。よって、遊泳魚に比べ、河川の物理環境と生物生態の関係を考察するには好適な材料であると考えられる。カワヨシノボリの孵化仔魚の全長は約7.5mmである(宮地ほか 1976^[19])ことから、2cm未滿を稚仔魚として扱った。

4.2.3 現地調査

産卵場所の流程分布調査を2005年6月3日~8月31日の間に合計20日間実施した。河床の石礫をランダムにひっくり返し(各地点100個以上)、産卵床が発見された礫については、位置を地図上にプロットし、保護オスの有無、オスの全長、礫の長径、短径および卵塊面積を計測し、水深、底質粗度(Bain et al. 1985^[20]を改変)、60%水深および底面流速、水温、水質を測定した。

また、集中調査区間では、稚仔魚の生息場所調査を、侵食区2005年8月5日、30日(流量0.58m³/sec)に、移行区8月5日、31日、9月1日(0.56m³/sec)に、堆積区8月11日、9月3日(0.53m³/sec)に行った。河川縦断方向4mの区間を縦・横断方向0.5mに区切り、それぞれ河道内の地形、水深、60%水深および底面流速、底質粗度、浮き石/はまり石割合を測定した。目視観察によって確認された稚仔魚の各個体を地図上にプロットし、魚類の生息していた地点の環境条件を河道と同様に測定した。

4.2.4 選好性の算出

選好性(Suitability Index: SI)については、まず対象とする河道区間を平面的に区切ってセルを設定し、各セルの環境を測定する。区間内の水深、底質、流速など物理環境指標の全データ数に対する一定の値のセル数をBiとする。次に、Biと同じ値の魚の生息場所数をSiとし、 $SI=Si/Bi$ として求めた。最大のSIを1とすることで基準化し、SIを0~1の間で算出し、選好曲線のグラフをつくった。

4.2.5 データ解析

本研究の分析項目については、 $\log(n+1)$ 変換を行った上でも正規性が得られなかったためノンパラメトリック検定を行った。3群以上の差の検定についてはKruskal-Wallis検定を、相関分析についてはスピアマンの順位相関係数検定を行った。多重比較についてはSteel-Dwass検定およびScheffe検定を行った。重回帰分析については変数減少法を行った。また、仔稚

魚の各物理環境要因に対する選好性を明らかにするためにロジスティック回帰分析を行った。なお、本稿では、統計値の表示の際に（平均値±標準偏差）の形で示した。

4.3 結果

4.3.1 繁殖期と産卵場所の環境特性

調査期間のうち、産卵床は7月15日に初めて確認され、7月後半になるにつれ増加し、8月12日まで見られた。8月15日には侵食区や移行区の集中区間ではもう産卵が見られなかった。カワヨシノボリの産卵床は調査期間内に64個確認された。このうち、保護オスが確認された産卵床は59個であり、全長は $5.63 \pm 1.07\text{cm}$ （範囲5-8cm）であった。卵塊面積は $7.25 \pm 3.91\text{cm}^2$ （1.5-21.0 cm^2 ）であった。

産卵床は、どの区間でも確認されたが、その分布は同一区間内でも特定の瀬・淵ユニットに位置していた。有意差は見られないものの堆積区や移行区よりも侵食区で数が減少した（ $P=0.48$, $d.f.=2$, $H_{adj}=1.52$, Kruskal-Wallis test; 図 4.2）。産卵床の流程分布は堆積区上部と移行区下部に集中する傾向があった。

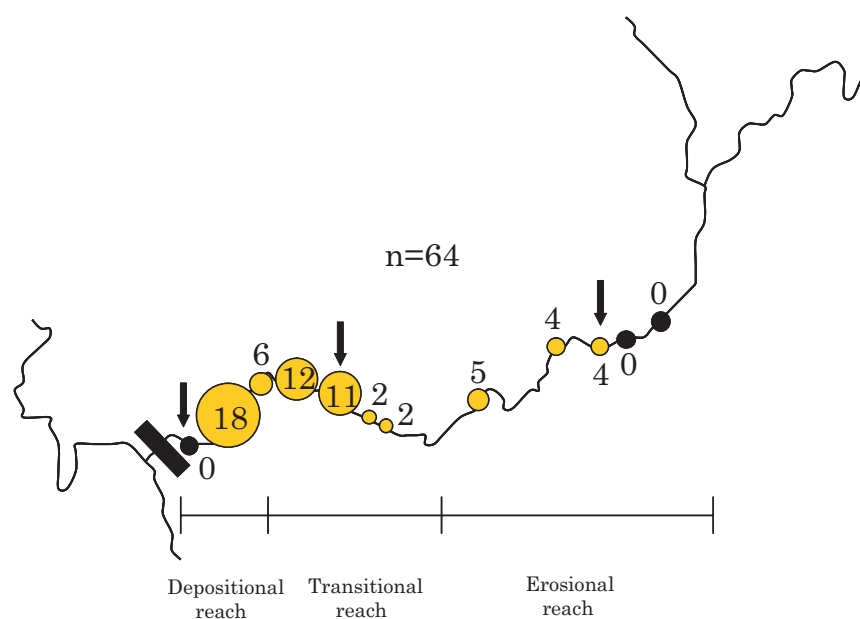


図 4.2：卵塊の確認された産卵床の流程分布。黒矢印は稚仔魚の集中調査区間を示す。

集中区間で確認された産卵床とその後出現した稚仔魚の分布図を図 4.3 に示す。産卵床が確認された場所は一部の区間を除いて、砂礫堆上流端に位置する淵尻の瀬頭であった（図 4.3 (b)）。各産卵床の形成場所の水深は平均 $21.53 \pm 13.19\text{cm}$ （ $n=64$, $\text{range}=4.8\text{-}53.6\text{cm}$ ）であった。産卵床として使用された礫は、大礫（6.5-25.6cm）であり、長径 $12.48 \pm 2.57\text{cm}$ （8-22cm）、短径 $8.87 \pm 2.18\text{cm}$ （5-14cm）であった。また、60%水深流速 $12.72 \pm 8.94\text{cm/sec}$ （0.38-36.54 cm/sec ）、底面流速 $6.65 \pm 4.60\text{cm/sec}$ （0.37-20.69 cm/sec ）、底質粗度 4.17 ± 0.34

(2.96-4.17) であった。

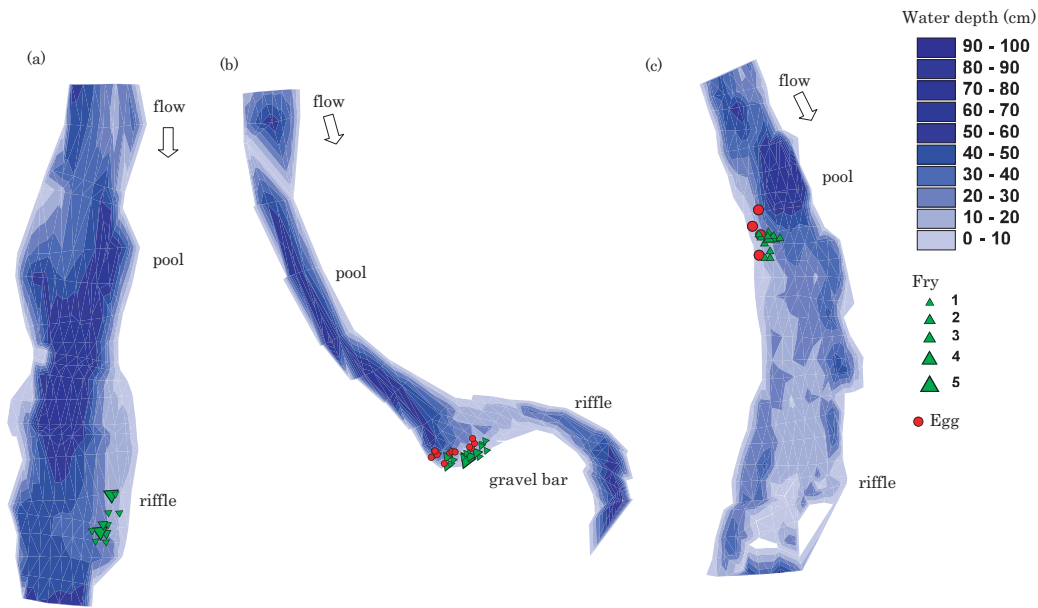


図 4.3：集中区間における産卵床と稚仔魚の分布。(a) 堆積区，(b) 移行区，(c) 侵食区。

堆積区の集中区間では産卵床が確認されなかった。侵食区と移行区の集中区間における産卵床の各物理環境条件に対する選好性を図 4.4 および図 4.5 に示す。侵食区では浅くて流れの緩やかな砂・砂利底にある大礫（長径 8-12cm）に産卵していた（ $n=4$ ）。移行区では侵食区よりも浅い環境が多いにも関わらず、産卵床は水深 40-50cm の深くて流れの緩やかな石礫底の大礫（長径 10-20cm）で確認された（ $n=11$ ）。

オスの全長と卵塊面積，水深には正の相関が（卵塊面積： $r_s=0.43$ ， $P<0.05$ ，水深： $r_s=0.56$ ， $P<0.001$ ），流速には負の相関が（ $r_s=-0.15$ ， $P<0.01$ ）それぞれ見られた。卵塊面積は礫の長径とも相関が見られた（ $r_s=0.54$ ， $P<0.001$ ）。

重回帰分析により卵塊面積に対する各要因の影響を分析した結果，長径，水深，勾配で有意差が見られた（表 4.1）。すなわち，深い場所のサイズが大きい石ほど卵塊面積が大きかった。

4.3.2 集中調査区間の物理環境

集中調査区間の物理環境の差異を分析した結果，いずれの要因でも有意差が見られた（Kruskal-Wallis test， $d.f.=2$ ，いずれも $P<0.001$ ；図 4.6）。水深は堆積区で大きく，移行区で小さかった（Steel-Dwass's test，侵食区と移行区： $W=3.71$ ，侵食区と堆積区： $W=3.96$ ，移行区と堆積区： $W=8.30$ ，ともに $P<0.05$ ）。60% 水深流速は移行区で大きく，堆積区で小さかった（Steel-Dwass's test，侵食区と移行区： $W=-4.73$ ，侵食区と堆積区： $W=9.68$ ，移行区と堆積区： $W=10.41$ ，ともに $P<0.05$ ）。底面流速も移行区で大きく，堆積区で小さかった（Steel-Dwass's test，侵食区と移行区： $W=-3.89$ ，侵食区と堆積区： $W=9.60$ ，移行区と堆積区： $W=9.86$ ，ともに $P<0.05$ ）。底質粗度は移行区で高く，堆積区で低かった（Steel-Dwass's test，侵食区と移行区： $W=-7.52$ ，侵食区と堆積区： $W=6.82$ ，移行区と堆積区： $W=13.17$ ，ともに

表 4.1 : 卵塊面積に対する各要因の影響.

	R=0.65	R ² =0.42	P<0.01
	回帰係数		P 値
長径		0.68	P<0.001
底質粗度		-1.62	0.71
底質変異		-3.41	0.53
水深		0.13	P<0.01
60%流速 (cm/sec)		-0.09	0.10
浮き石割合		3.35	0.64
はまり石割合		1.44	0.91
勾配		-40.70	P<0.01
DO(mg/l)		-0.08	0.86
水温		-0.92	0.11
pH		0.55	0.78
EC(μS)		0.02	0.41

P<0.05). 浮き石割合は移行区で高く (Sceffe's F test, 侵食区と移行区, 移行区と堆積区: P<0.001), はまり石割合は堆積区で低かった (Sceffe's F test, 侵食区と堆積区, 移行区と堆積区: P<0.001).

4.3.3 稚仔魚の生息に対する各要因の影響

稚仔魚の生息に対する各要因の影響を調べるために, ロジスティック回帰分析を行った. その結果, いずれの区間でも, 底質よりは水深や流速が影響していた (表 4.2). 堆積区では浅いところに生息していた. 移行区では流れの緩いところに, 侵食区では浅くて底面流速の小さいところに生息していた.

4.3.4 稚仔魚の生息場所選好性

各調査区で確認された稚仔魚の個体数はそれぞれ, 侵食区 14 個体, 移行区 30 個体, 堆積区 20 個体であった. それぞれの集中区間の水深と稚仔魚の分布様式を図 4.3 に示す. 移行区では稚仔魚は産卵床のあった位置よりもさらに浅い場所に分布していた (図 4.3 (b)). 堆積区でも浅い場所に分布していた (図 4.3 (a)) 侵食区では, 産卵床よりも深い場所に分布していた (図 4.3 (c)).

また, 各区間における稚仔魚の分布と 60%水深流速と底質の分布を図 4.7 および図 4.8 に示す. 各調査区における稚仔魚の生息場所の環境はそれぞれ, 侵食区: 水深 $14.79 \pm 6.72\text{cm}$ (範囲 6.8-27.2cm), 60%水深流速 $15.34 \pm 3.60\text{cm/sec}$ (8.06-24.11cm/sec), 底面流速 $9.02 \pm 2.95\text{cm/sec}$ (5.34-17.57cm/sec), 底質粗度 4.10 ± 0.12 (4.0-4.4), 移行区: 水深 $15.01 \pm 8.52\text{cm}$ (2.6-33.8cm), 60%水深流速 $6.73 \pm 4.12\text{cm/sec}$ (0.47-15.83cm/sec), 底面流速 $4.87 \pm 5.24\text{cm/sec}$ (0.43-26.56cm/sec), 底質粗度 4.50 ± 0.13 (4.16-4.72), 堆積区: 水深 $20.93 \pm 4.60\text{cm}$ (12.6-29.2cm), 60%水深流速 $5.58 \pm 1.98\text{cm/sec}$ (2.38-11.49cm/sec), 底面流速 $3.05 \pm 0.90\text{cm/sec}$ (1.47-4.60cm/sec), 底質粗度 3.87 ± 0.31 (2.64-4.08) であった.

水深に対する稚仔魚の生息場所選好性と河道区間内の環境分布を図 4.9 に示す. 堆積区は侵食区や移行区に比べ, 30~50cm の水深が分布していた. 侵食区や移行区では水深 20cm 以下で選好性が高く, 堆積区では 20~30cm で高かった.

表 4.2 : ロジスティック回帰分析による稚仔魚の生息に対する各要因の影響.

		回帰係数	χ^2 検定統計量	オッズ比	P 値
堆積区	底質粗度	0.260	0.107	1.297	0.743
	底質変異	-0.106	0.005	0.899	0.941
	浮き石割合	0.025	0.000	1.025	0.999
	はまり石割合	0.175	0.000	1.191	0.993
	水深	-0.145	9.598	0.865	P<0.01
	60 % 流速 (cm/sec)	0.075	0.487	1.078	0.485
	底面流速 (cm/sec)	0.233	1.716	1.262	0.190
	定数	-0.671	0.042	0.511	0.837
移行区	底質粗度	-0.853	0.004	0.426	0.948
	底質変異	6.666	1.300	785.626	0.254
	浮き石割合	4.746	0.138	115.104	0.710
	はまり石割合	4.754	0.140	116.103	0.709
	水深	0.013	0.139	1.013	0.710
	60 % 流速 (cm/sec)	-0.222	8.564	0.801	P<0.01
	底面流速 (cm/sec)	0.061	1.392	1.063	0.238
	定数	-0.255	0.000	0.775	0.996
侵食区	底質粗度	0.098	0.009	1.104	0.926
	底質変異	-0.193	0.010	0.824	0.920
	浮き石割合	5.291	0.181	198.476	0.671
	はまり石割合	-5.837	0.700	0.003	0.403
	水深	-0.138	10.166	0.871	P<0.01
	60 % 流速 (cm/sec)	-0.061	0.810	0.941	0.368
	底面流速 (cm/sec)	0.225	4.048	1.252	P<0.05
	定数	0.124	0.001	1.132	0.976

60%流速に対する稚仔魚の生息場所選好性と河道区間内の環境分布を図 4.10 に示す。侵食区や堆積区では 20cm/sec 以下の場所が多かったのに対して、移行区では流れの緩やかな場所から速い場所まで多様な流速環境が存在していた。それにも関わらず、移行区の選好性は堆積区と同様に、20cm/sec 以下（とくに 10cm/sec 以下）にしか表れなかった。いっぽう、侵食区では他の 2 区間に比べ、10~20cm/sec の環境が多く、選好性もその場所で高かった。

底質に対する稚仔魚の生息場所選好性と河道区間内の環境分布を図 4.11 に示す。いずれの区間も砂利底が多く、侵食区では砂利底にのみ選好性を示した。移行区では砂利底よりも礫底を選好していた。堆積区では砂利底のほかにも砂底にも一部生息していた。

4.4 考察

4.4.1 産卵環境特性

カワヨシノボリの産卵期は通常 5~8 月とされている（宮地ほか 1976^[19]）が、賀茂川と同じく京都市内を流れる高野川の大原において 2005 年 6 月 11 日にカワヨシノボリの産卵床が確認された（竹門 私信）ため、6 月や 7 月前半にも調査を行ったが、産卵場所は確認されなかった。7 月 15 日に産卵床を確認して後、7 月後半にピークが表れ、8 月前半まで産卵が続いた。侵食区や移行区の集中調査区間では、8 月 15 日にはもう産卵床が確認されなかった。よって、賀茂川のカワヨシノボリの産卵期は 7~8 月であると考えられる。

流程で見ると、侵食区よりも堆積区や移行区に産卵床が多く見られた。カワヨシノボリはなかば砂に埋まった石の下面に大形の卵を 1 層に産みつけ、オスが保護する（水野 1989^[1]）

ことが知られている。侵食区は堆積区や移行区に比べて全体的に岩盤や巨礫が多く分布しているため、産卵に適した場所があまりなかったと考えられる。これまで知られているカワヨシノボリの具体的な産卵環境についての情報は少ないが、同じ河川陸封型のキバラヨシノボリや両側回遊型のクロヨシノボリでは早瀬の礫底に産卵することが知られている(四宮ら 2005^[3], Takahashi & Yanagisawa 1999^[4])。こういった場所は換水率が高いと考えられている。

ところが、本研究のカワヨシノボリは一部を除いて、砂礫堆上流端に位置する淵尻の瀬頭の流れの緩やかな水深 10-40cm の礫底(長径 $12.48 \pm 2.57\text{cm}$)に産卵していた。これはキバラヨシノボリやクロヨシノボリが強い流れに耐えて移動しにくい大きさの大礫や巨礫(キバラヨシノボリ:長径 $27.0 \pm 5.4\text{cm}$ ^[3], クロヨシノボリ: $31.4 \pm 10.6\text{cm}$ ^[4])に産卵するのと対照的であった。

一般的に、淵尻の瀬頭ではサケ科やコイ科の魚類や多くの水生昆虫が産卵することが知られている(丸山 1981^[21]; Fukushima 1994^[22]; Kitano & Shimazaki 1995^[23], Katano 1990^[24], 竹門 1997^[25])。とくに、移行区の集中調査区間であった淵尻の瀬頭付近では、砂礫堆内の間隙水の動水勾配と流速が大きく、結果として溶存酸素濃度が高いことが知られている(図 4.12; 竹門ほか 2005^[26])。この場所はモンカゲロウ *Ephemera strigata* の産卵場所として利用されていた(竹門ほか 2005^[26])。礫の裏に卵を産みつけ、卵が孵化するまで酸素を供給し保護するカワヨシノボリのオスにとっても、溶存酸素濃度が高いと、ホバリングの労力が減り、保護しやすいということもあるかもしれない。

砂礫堆内の間隙水の動水勾配と流速が大きく、溶存酸素濃度が高い場所は傾斜のある淵尻の瀬頭に存在し、この場所には微生物場所スケールとしてはまり石が多く分布していた。本論文第 2 章および第 3 章の結果から、侵食区は堆積区や移行区に比べて巨礫や岩盤が多く分布しており、はまり石は堆積区や移行区に多く分布していた。有意差はないものの、図 4.2 のように堆積区や移行区で産卵床が多く見られたということは、これらの区間スケール内にあるはまり石底が産卵場所として重要であると考えられる。繁殖場所の空間分布が、傾斜のある淵尻の瀬頭という場所に限定されている事実は、保全すべき生息場所の条件として、個々の環境要因だけでは表現できない生息場の配置も含めた空間構造が重要であることを示している。

4.4.2 稚仔魚の生息環境

石田ほか(2005)^[31]によると、カワヨシノボリの未成魚は堆積傾向区間の浅場の砂利や礫底を成育場所として利用している。さらに、本研究では稚仔魚は産卵床のあった周辺で見られ、とくに水深 20cm 以下で 60%流速が 10cm/sec 以下の砂利や礫底を選好していた。これは稚魚が流れの緩やかな河岸寄りの場所で成長するという報告(Mizuno 1960^[2])と一致している。キバラヨシノボリの稚仔魚は、水深 40cm 未満、流速 5cm/sec 以下の場所に多く生息することが知られている(四宮ら 2005^[3])。オイカワ、ウグイ、カワムツ、アブラハヤなどのコイ科魚類の後期仔魚も、岸辺の石や植物の間隙に形成される水際や流速 2cm/sec 未満の緩流部に出現する(水野ほか 1958^[28]; 中村 1969^[29])。これらは淵や平瀬、河床基質周囲の緩流部に分布することで流下による減耗を防いでいると考えられる。カワヨシノボリは他のヨシノボリ属魚類と異なり、鰭条数は定数に達した後期仔魚に近い形で孵化し、孵

化直後から底生生活に入るが(水野 1961^[27])、本種も平瀬の緩流部に生息することによって流下を防いでいるものと思われる。成魚が大礫に生息するのに対し、主に砂利底に生息するのは、体サイズが小さいため砂利の間隙も隠れ場として利用できるためと考えられる。

小型の淡水魚は捕食者が存在する時、より浅い場所に移動する場合がある(Harvey & Stewart 1991^[30])。本調査河川で考えられるカワヨシノボリの捕食者はドンコである。ドンコによる捕食回避の点からも、稚仔魚は浅い場所を選好したと考えられる。また、イギリスのグレートウーズ川では、コイ科魚類5種の仔魚がいずれも捕食回避以外にも、餌となるワムシを求めて河岸近くに集まることが知られており(Garner 1996^[33])、カワヨシノボリの稚魚も餌のために水際に集まる可能性も考えられる。

4.4.3 産卵期における底生魚の生息場所選好性

同所的に生息する両側回遊型4種では、るり型(ルリヨシノボリ)が早瀬に、黒色大型(オオヨシノボリ)が淵頭に、横斑型(シマヨシノボリ)が平瀬に、黒色型(クロヨシノボリ)が淵にすみわけていることが知られている(水野 1976^[5];水野ら 1979^[6];上原 1980^[7];1996^[8])。ある1型が欠けている場所では、他の型の生息域が広がるが、すみわけが見られることに変わりはなく、相互作用が働いている(水野ら 1979^[6];水野 1981^[9];水野ら 1982^[16])。また、シマヨシノボリとオオヨシノボリでは異所的に生息している場合にはそれぞれ大きい石礫の底質のある早瀬に生息するが、同所的に生息する場合にはすみわけが見られ、オオヨシノボリが大きい石礫の底質の早瀬に生息し、シマヨシノボリは比較的流れの緩やかな細かい底質の方へ追いやられる(Sone et al. 2001^[32])。このように、ヨシノボリ類は同所的に生息する2種の間ではどちらかの種がその生活様式をシフトさせるが、基本的には流速や河床型(石礫のある早瀬)に対する選好性は似ている。これらの同所的に生息する両側回遊型ヨシノボリ類についても、産卵期には沈み石の多い平瀬にどの型も集まる傾向が見られる(水野 1981^[9])。琵琶湖固有種であるウキゴリ属のイサザ *Gymnogobius isaza* も石礫の裏に産卵する(Hidaka & Takahashi 1987^[11])。ヨシノボリ属を含めたハゼ科魚類は一般的に、オスが石の下を掘って巣をつくり、卵を孵化まで保護するという産卵生態をとる(Thresher 1984^[10])。オスが外敵となる他のオスから卵を守るためには、侵入を防ぎやすいはまり石が浮き石よりも都合がよいと考えられる。

本章の結果、産卵場所として淵尻の瀬頭の流れの緩やかな礫底に、稚仔魚の成育場所として比較的浅い平瀬の緩流部にそれぞれ選好性を示した。よって、カワヨシノボリは同一区間内だけで生活史を完結するのではなく、土砂堆積様式の異なる区間をまたがって移動していると考えられた。とくに、移行区や堆積区は産卵場所や成育場所として重要であったことから、河川環境の維持管理を考える際には、単にある区間だけを保全するのではなく、生物の生活史を完結するのに十分な生息場の連続した空間構造を対象とする必要性が示された。

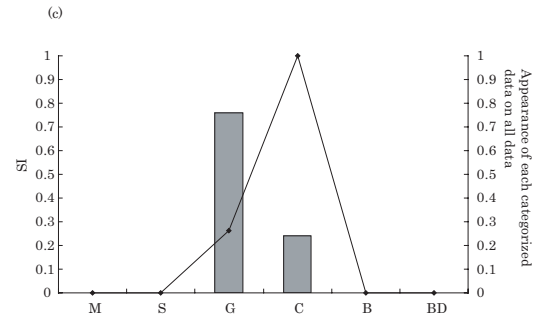
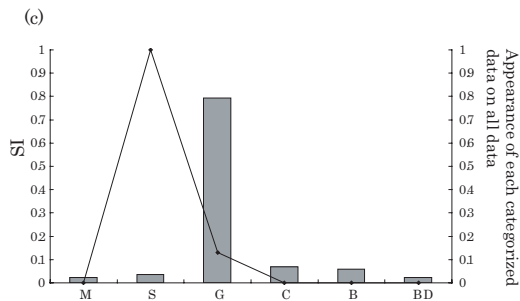
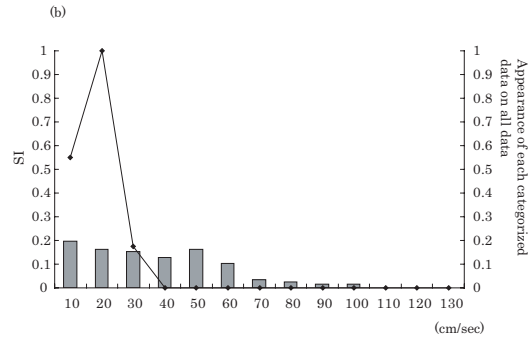
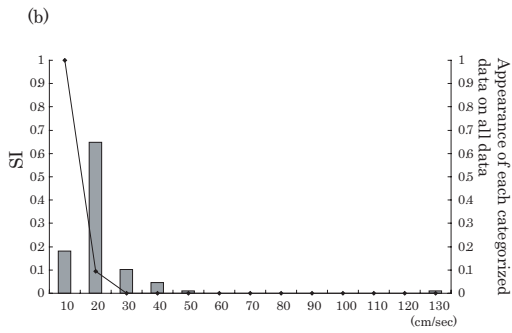
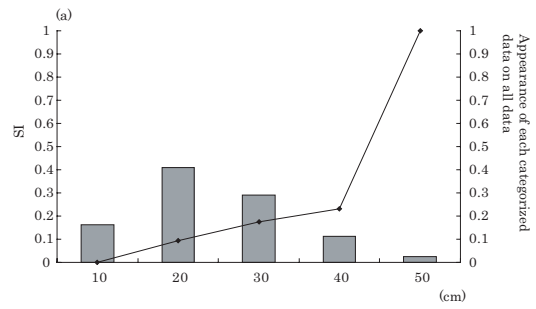
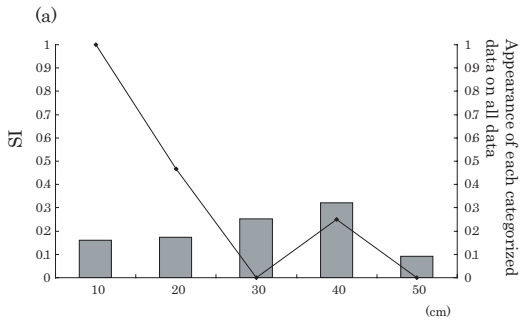


図 4.4：侵食区における産卵床の生息場所選好性（折れ線）と河道内の環境分布（棒グラフ）。(a) 水深 (b) 60%水深流速 (c) 底質。M：泥，S：砂，G：砂利，C：礫，B：巨礫，BD：岩盤。

図 4.5：移行区における産卵床の生息場所選好性（折れ線）と河道内の環境分布（棒グラフ）。(a) 水深 (b) 60%水深流速 (c) 底質。M：泥，S：砂，G：砂利，C：礫，B：巨礫，BD：岩盤。

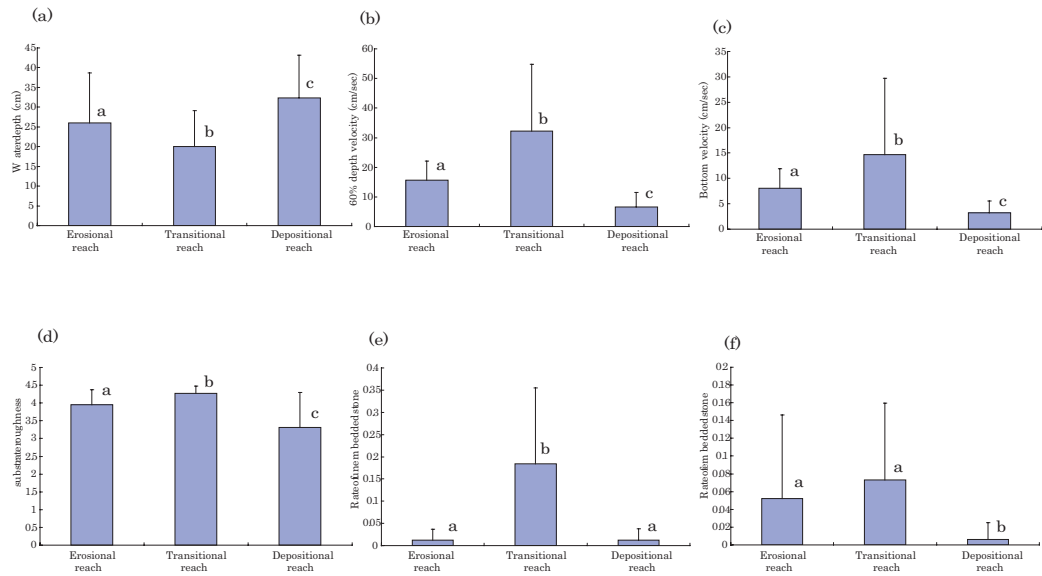


図 4.6 : 各物理環境要因の区間による差異 . (a) 水深 , (b)60 % 水深流速 , (c) 底面流速 , (d) 底質粗度 , (e) 浮き石割合 , (f) はまり石割合 . 異なる character は $P < 0.05$ で有意差のあることを示す . 棒グラフは平均値 , bar は標準偏差を示す .

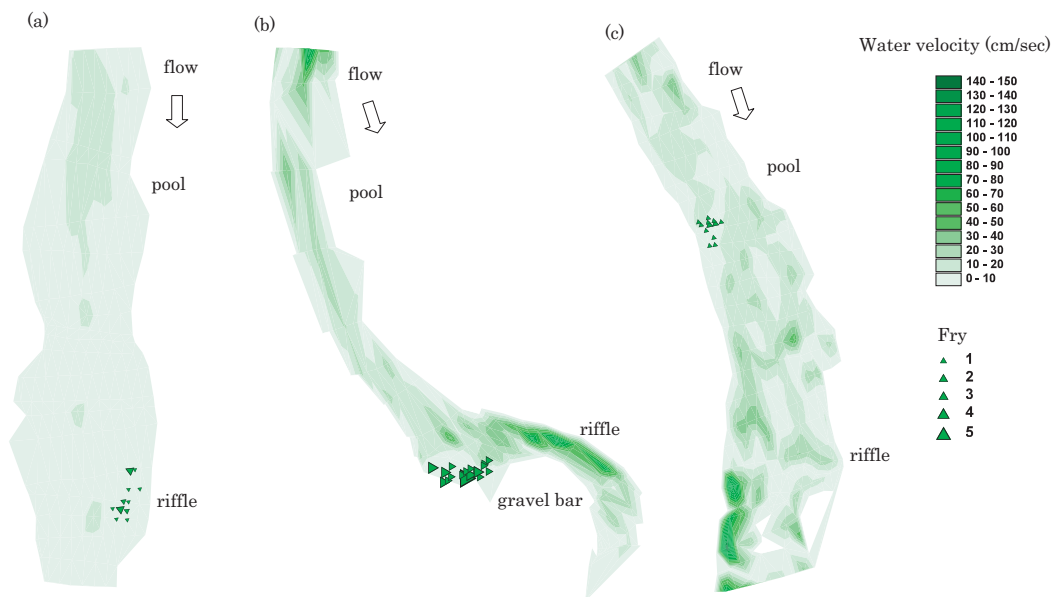


図 4.7 : 集中区間における 60% 水深流速分布 . (a) 堆積区 , (b) 移行区 , (c) 侵食区 .

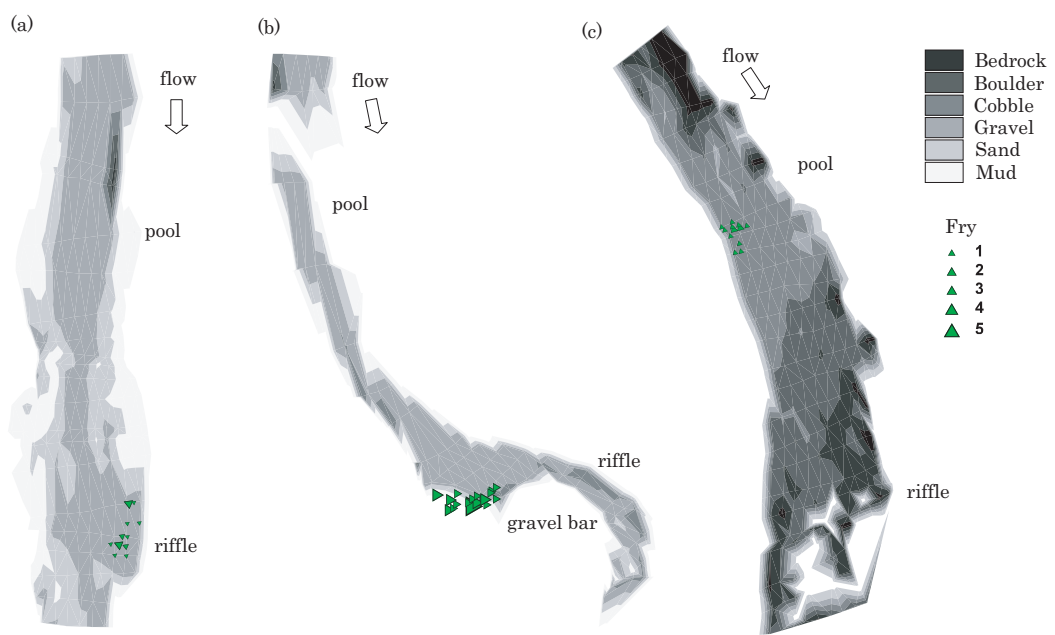


图 4.8 : 集中区間における底質分布 . (a) 堆積区 , (b) 移行区 , (c) 侵食区 .

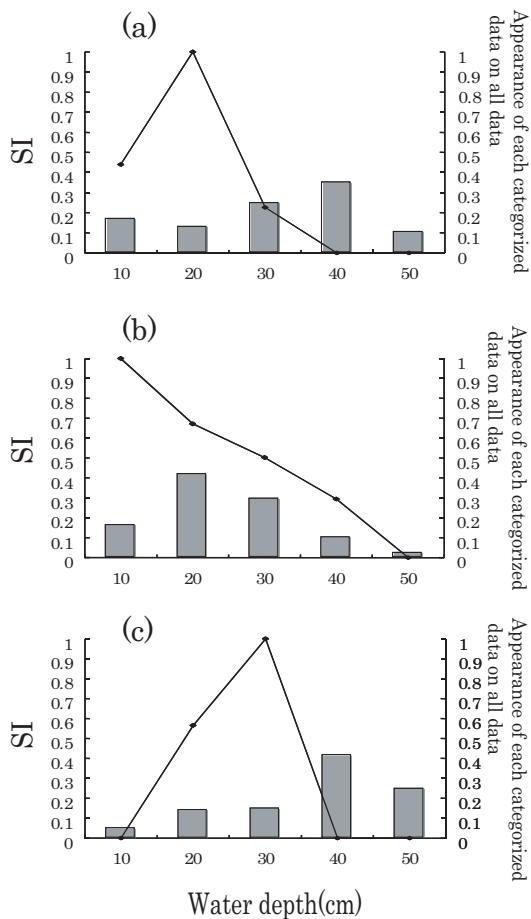


図 4.9 : 水深に対する稚仔魚の生息場所選好性 (折れ線) と河道内の環境分布 (棒グラフ) (a) 侵食区 (b) 移行区 (c) 堆積区

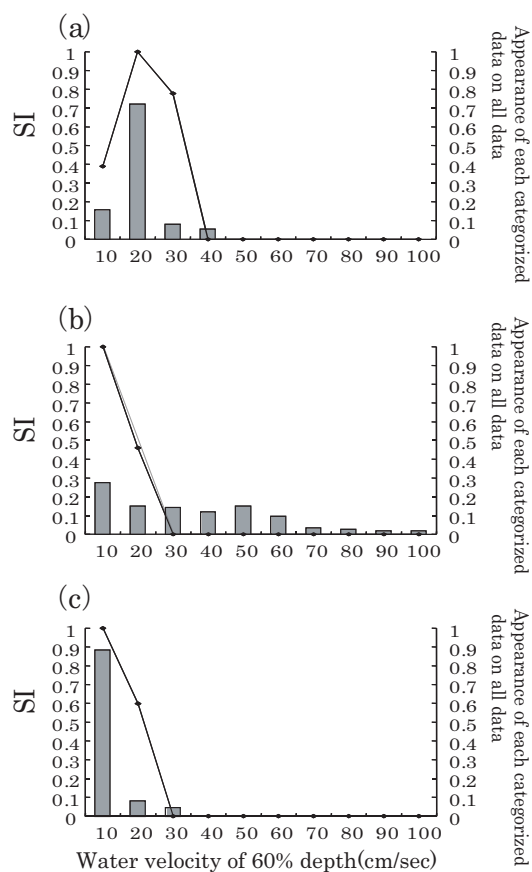


図 4.10 : 60%流速に対する稚仔魚の生息場所選好性 (折れ線) と河道内の環境分布 (棒グラフ) (a) 侵食区 (b) 移行区 (c) 堆積区

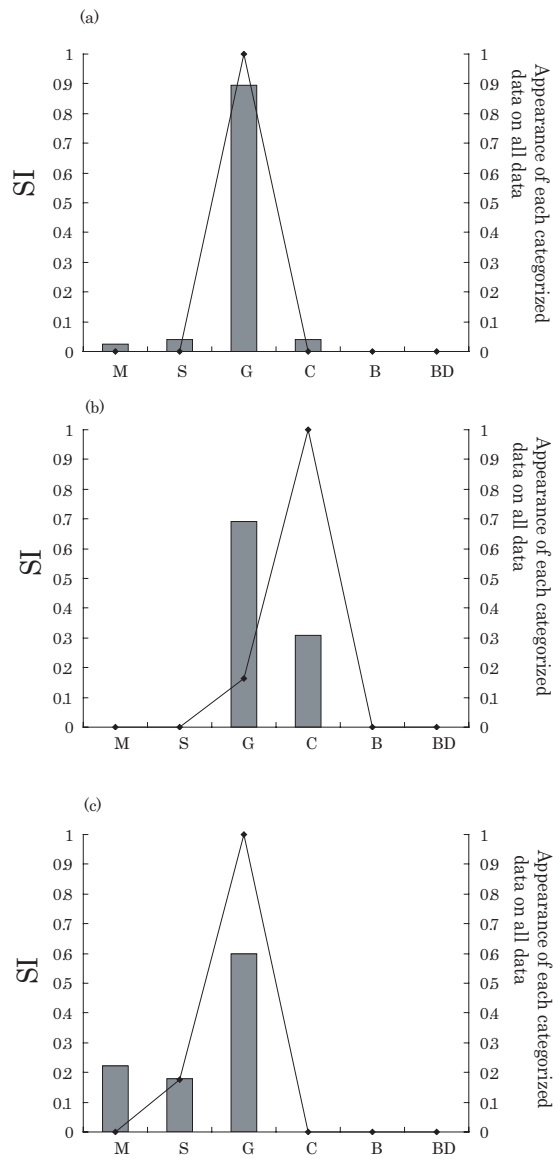


図 4.11 : 底質に対する稚仔魚の生息場所選好性 (折れ線) と河道内の環境分布 (棒グラフ) (a) 侵食区 (b) 移行区 (c) 堆積区 . M: 泥, S: 砂, G: 砂利, C: 礫, B: 巨礫, BD: 岩盤 .

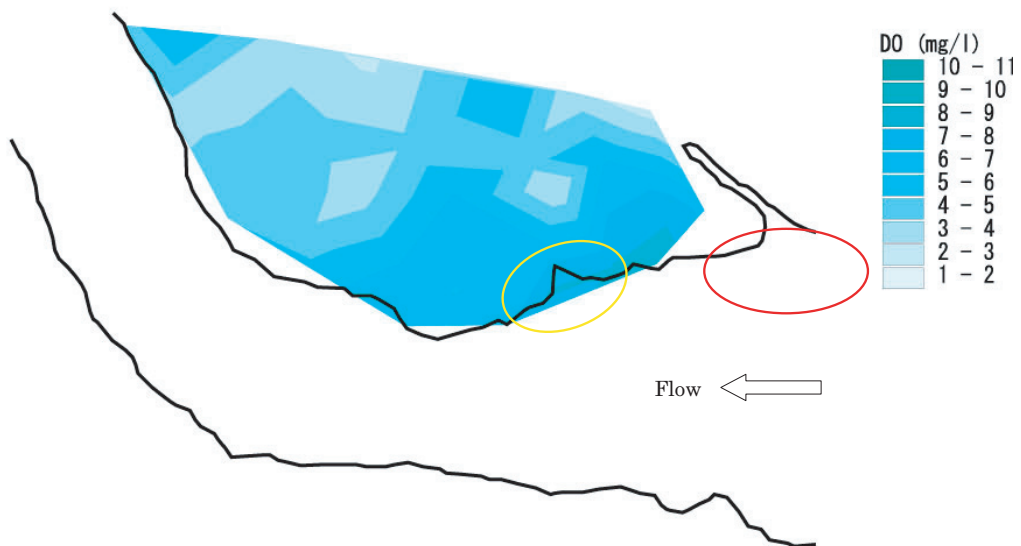


図 4.12：移行区間砂礫堆内間隙水域における溶存酸素濃度 (mg/l) の分布．データは2003年5月4日，5月24日，6月7日，6月22日，7月9日の平均値で示してある．赤枠で囲んだ部分は本研究でカワヨシノボリが産卵していた場所を示し，黄枠で囲んだ部分はモンカゲロウの産卵場所を示す．竹門ほか (2005) を改変．

引用文献

- 1) 水野信彦 (1989): カワヨシノボリ. 川那部浩哉・水野信彦 (編) 日本の淡水魚. 山と溪谷社, pp.600-601.
- 2) Mizuno N. (1960): Study on a freshwater goby, *Rhinogobius similis* GILL, with a proposition on the relationships between landlocking and speciation of some freshwater gobies in Japan. Mem. Col. Sci. Univ. Kyoto, Ser., B27, pp.97-115.
- 3) 四宮明彦・笹邊幸藏・櫻井真・岸野底 (2005) 奄美大島住用川におけるキバラヨシノボリ孵化仔魚の形態と仔稚魚の出現場所. 魚類学雑誌 52 (1): 1-8.
- 4) Takahashi, D. and Y. Yanagisawa (1999): Breeding ecology of an amphidromous goby of the genus *Rhinogobius*. Ichthyological Research., 46: 185-191.
- 5) 水野信彦 (1976): ヨシノボリの研究. 四国と九州での4型の分布. 生理生態, 17, pp.373-381.
- 6) 水野信彦・上原伸一・牧倫郎 (1979): ヨシノボリの研究. 4型共存河川でのすみわけ. 日本生態学会誌, 29, pp.137-147.
- 7) 上原伸一 (1980): 房総半島におけるヨシノボリの5色斑型の分布. Science report of the Yokosuka city museum, 27, pp.19-35.
- 8) 上原伸一 (1996): 伊勢湾沿岸地域におけるヨシノボリ属6種の分布. 魚類学雑誌, 43(2), pp.89-99.
- 9) 水野信彦 (1981): ヨシノボリ学入門. 淡水魚, (7), pp.7-13. 淡水魚保護協会, 大阪.
- 10) Thresher R.E. (1984): Reproduction in reef fishes. TFH Publications, New Jersey.
- 11) Hidaka T, Takahashi S (1987): Reproductive strategy and interspecific competition in the lake-living gobiid fish *Isaza*, *Chaenogobius isaza*. Journal of Ethology, 5, pp.185-196.
- 12) Natsumeda T. (1998): Size-assortative nest choice by the Japanese fluvial sculpin in the presence of male-male competition. Journal of Fish Biology, 53, pp.33-38.
- 13) Natsumeda T. (1999): Year-round local movements of the Japanese fluvial sculpin, *Cottus pollux* (large egg type), with special reference to the distribution of spawning nests. Ichthyological Research, 46(1), pp.43-48.

- 14) 渡辺恵三・中村太士・加村邦茂・山田浩之・渡辺康玄・土屋進 (2001): 河川改修が底生魚類の分布と生息場環境におよぼす影響 . 応用生態工学, 4 (2), pp.133-146.
- 15) Brusven M.A. and Rose S.T. (1981): Influence of substrate composition and suspended sediment on insect predation by the torrent sculpin, *Cottus rhotheus*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 38, pp.1444-14448.
- 16) 水野信彦・大北祐治 (1982): ヨシノボリの研究 . 4 型の地理的分布と相互作用 . 淡水魚, 8, pp.27-39 . 淡水魚保護協会, 大阪.
- 17) 竹門康弘・石田裕子・谷田一三 (2003): 淀川水系下流域におけるカワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* とトウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR 縞鱗型の生息場所選択と摂餌生態 . 木津川の総合研究 , pp.517-527 . 河川生態学術研究会木津川研究グループ .
- 18) 近藤晋司 (1997): カワヨシノボリ (*Rhinogobius flumineus*) の餌選択性-特に微生物場所による差異について- . 奈良教育大学大学院修士論文 .
- 19) 宮地伝三郎・川那部浩哉・水野信彦 (1976) カワヨシノボリ . 原色日本淡水魚類図鑑 , pp.355-357 . 保育社 .
- 20) Bain, M.B., J.T. Finn and H.E. Booke. (1985) Quantifying stream substrate for habitat analysis studies. N. Am. J. Fish. Manage., 5:499-506.
- 21) 丸山隆 (1981): ヤマメ *Salmo (Oncorhynchus) masou* (BREVOORT) とイワナ *Salvelinus leucomaenis* (PALLAS) の比較生態学的研究 . 由良川上谷における産卵床の形状と立地条件 . 日本生態学会誌, 31 , pp.269-284.
- 22) Fukushima M. (1994): Spawning migration and redd construction of Sakhalin taimen, *Hucho oerry* (Salmonidae) on northern Hokkaido Island. Journal of Freshwater Biology, 44, pp.877-888.
- 23) Kitano S. and K. Shimazaki (1995): Spawning habitat and nest depth of female Dolly Varden *Salvelinus malma* of different body size. Fisheries Science, 61(5), pp.776-779.
- 24) Katano O. (1990): Dynamic relationships between the dominance of male dark chub, *Zacco temmincki*, and their acquisition of females. Animal Behaviour, 40, pp.1018-1034.
- 25) 竹門康弘 (1997) 溪流における水生昆虫のすみ場所保全 . 砂防学会誌 50 : 52-60 .
- 26) 竹門康弘・田中武志・山田浩之・池淵周一 (2005): 間隙動物の生息場所に適した砂州内環境の実験的研究 . 京都大学防災研究所年報第 48 号 B, pp.945-962.
- 27) 水野信彦 (1961) ヨシノボリの研究 - . 生活史の比較 . 日本水産学会誌 27 : 6-11 .
- 28) 水野信彦・川那部浩哉・宮地伝三郎・森主一・児玉浩憲・大串竜一・日下部有信・古屋八重子 (1958) 川の魚の生活 . . コイ科 4 種の生活史を中心にして . 京都大学理学部 , 生理生態学研究業績 81 : 1-48 .

- 29) 中村守純 (1969) 日本のコイ科魚類 - 日本産コイ科魚類の生活史に関する研究 . 資源科学研究所 , 東京 . pp.455.
- 30) Harvey, B.C. and A.J. Stewart(1991): Fish size and habitat depth relationships in headwater streams. *Oecologia*87: 336-342.
- 31) 石田裕子・竹門康弘・池淵周一 (2005) 河川の侵食-堆積傾向と流量変動による底生魚の生息場所選好性の変化 . 京都大学防災研究所年報第 48 号 B:935-943.
- 32) Sone S, Inoue M. and Yanagisawa Y. (2001): Habitat use and diet of two stream gobies of the genus *Rhinogobius* in south-western Shikoku Japan. *Ecological Research*, 16, pp.205-219.
- 33) Garner P. (1996): Microhabitat use and diet of 0+ cyprinid fishes in a lentic, regulated reach of the River Great Ouse, England. *Journal of Fish Biology* 48, pp.367-382.

第5章

木津川下流域におけるカワヨシノボリの生息場所選好性

5.1 はじめに

近年，河川に生息する生物の生息環境に配慮した河川管理が進められるようになってきたが，生息環境をどのように把握し，どのように保全していくかについては，多くの課題が残されている．このような背景のもとで，河川における魚類の定量的な生息場評価法として，IFIM(Instream Flow Incremental Methodology)が実用化され，その枠組みの中で，様々な魚種についてPHABSIM(Physical HABitat SIMulation model) (Bovee et al. 1998^[1])が提案されている．本手法は，魚類の生息域を水深，流速，底質といった各物理環境指標に対する魚類の適性基準を設け，流量に応じて定量的に評価できるという特徴がある．このモデルは，魚類だけでなく，水生昆虫 (Gore et al. 1998^[2], 2001^[3]) や大型植物 (Hearne et al. 1994^[4]) にも用いられている．PHABSIMでは，特定の水深，流速，底質を利用する生物の傾向を，生息場適性基準 (Habitat suitability criteria: HSC; ranging from 0 to 1) を用いて定量化している．HSCはある区間内における，与えられた環境条件とその有効性の利用率で表される (Heggenes 1991^[5]) ．ある環境条件に対する生物の選好曲線は，この環境条件の全範囲にわたるHSCの変動によって定義される (deGraaf and Bain 1986^[6]; Heggenes 1996^[7]) ．水深，流速，底質サイズに対するHSC値を調べることによって，環境条件の組み合わせを用いて生物の傾向は評価できる．生息適性指数 (habitat suitability index; HSI) は通常適性基準の組み合わせが使われ，水深，流速，底質サイズに対するHSCの重み付け幾何学的プロダクト (the weighted geometric product) として計算される (Leclerc et al. 1996^[8]; Bovee et al. 1998^[1]; Guay et al. 2000^[9]) ．HSI値は一般的に0 (非生息場) から1 (最適生息場) の範囲になる．異なる流量において得られたHSI値の比較は，生物の生息場所に対する流量変動の効果を評価すると予測される．

このように，HSI値によって描かれる選好曲線は，PHABSIMにおいて重要な要素であると考えられるが，実際にモデルに適用する際には，過去の文献や専門家の意見に基づいてつくられた第1種適性曲線や，ある河川内で観察された対象種の利用頻度分布に基づいてつくられた第2種適性曲線 (Bovee et al. 1998^[1]) を他の河川に適用する機会が多い (Booker et al. 2004^[10]; Maddock et al. 2004^[11]) ．実際には (1) 種間・種内競争 (2) 生息場の利用可能性 (habitat availability) (3) 餌量の違いから，同じ魚種でも河川ごとに異なる選好性を示す可能性がある (Glozier et al. 1997^[12]; Leftwich et al. 1997^[13]) ．このような問題点を解

消するために、経年的な瀬・淵構造単位での生息域評価（知花ら 2002^[14]）や生活形態ごとに行動特性を変化させる魚類の生息場の総合評価（田代ほか 2002^[15]）が行われつつある。

生物多様性の維持機構として、攪乱の果たす役割は重要である。多くの河川動物にとって重要な瀬・淵構造そのものも、石礫が移動する程度の攪乱や砂泥が移動する程度の攪乱の組み合わせによって形成維持されていると考えられる（竹門 1995^[16]）。攪乱を通じた土砂供給・侵食・堆積の過程は生物の生息場所を形成する重要な要素であり、土砂挙動を生息場所構造と関連させて定量化することが必要である。生息場所の構造は階層的な複数の空間スケールにまたがっており、その保全にはさまざまな空間スケールの構造を複眼的に考慮する必要がある（高橋・竹門 1999^[17]）。本論文第 2・3・4 章では、山地溪流のセグメントにおけるカワヨシノボリの生息場所選好性を明らかにした。

そこで、本章では、木津川下流域において、長さ 1km 程度の交互砂洲が発達した土砂堆積様式の異なる 2 区間の本流と側流を調査地として設定し、カワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* (Mizuno 1960^[18]) の各物理環境条件に対する HSI 値を求め、選好曲線を示すことによって、各区間におけるカワヨシノボリの生息場所選好性を比較検討することを目的とした。また、そのうち 1 つの区間では、区間スケール（本流 - 側流間比較）、流路単位スケール（瀬・淵間比較）、微生物場所スケール（底質間比較）の 3 スケールで生息場所選択性を検討した。また、年齢や繁殖時期による差異や摂餌生態の季節変化を調べることによって、生活史を通じた生息場所利用の様式を明らかにした。

5.2 研究方法

5.2.1 調査地

調査は淀川水系の木津川で行った（図 5.1）。木津川は鈴鹿山脈に源を発し、上野盆地において柘植川、服部川を合流して木津川となり、西へ流れて岩倉峠を通る。さらに布引山脈に源を発し、名張盆地を流れる名張川を合流して笠置溪谷に至り、山城町泉大橋において山付区間から沖積地河川の性状へと変わり、約 20km 北上し、宇治川および桂川と合流して淀川となる。流域面積は約 1596km² であり、支川名張川の流域面積は約 600km² である。奈良県、三重県、京都府にまたがり、奈良、三重が共に約 600km² である。また、大半が山地であり、平地は約 180km² で 1 割強を占めるに過ぎない。都市域は 20km より下流の平地（京田辺市、城陽市、八幡市など）と、上野盆地（上野市、名張市など）とに、ほぼすべてが集中している。

現存する最新のデータである、国土交通省近畿地方整備局淀川河川事務所による平成 12 年 3 月の縦横断面図の平均河床高より、下流 0km 地点から 37km 地点までの勾配を算出した。その結果、5km ごとの勾配は 20km 地点を境に大きく変わった（図 5.2）。辻本ら（2003）^[19]によると、20km 地点付近を境に河床勾配が上流で 1/950、下流で 1/1130 と変化する。さらに、江頭ら（1998）^[20]の調査では澇筋の平均粒径がその地点を境に急激に変化している。これらのことから、0km から 20km を 1 つのセグメントと見ることができる。この区間では 18 個の明瞭な交互砂洲が形成されており、砂洲上に植生域の発達が見られる。

以上のことから、調査は、12km 地点の京都府京田辺市の神矢地区（北緯 34 度 49 分東経 135 度 47 分）と、22km 地点の鹿背山地区（北緯 34 度 44 分東経 135 度 50 分）で行った（図

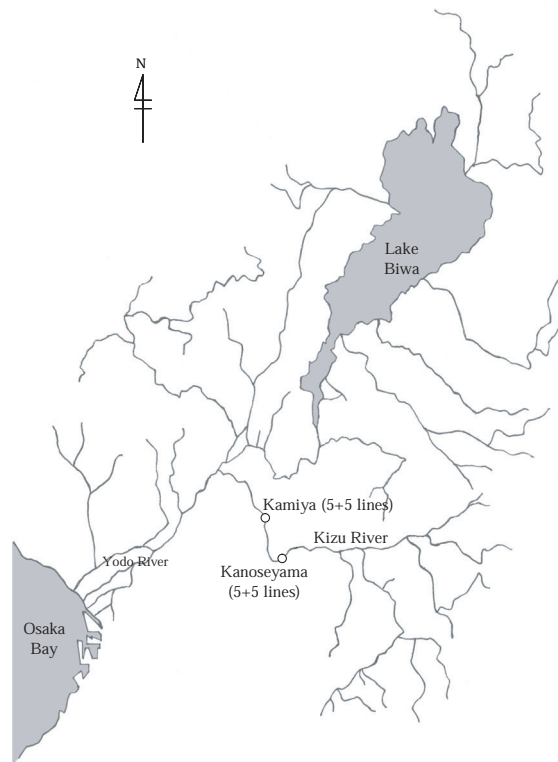


図 5.1 : 調査地図

5.1) . 神矢地区は砂洲が発達する木津川においても，とくに砂の堆積の大きな場所であり，流路に沿って砂洲が形成されている．砂底が卓越し，小～中礫からなる河床は侵食部の早瀬にだけ見られる．いっぽう，鹿背山地区は，河床は中小礫が卓越し，砂底は淵や流れの緩やかな水際に限られている．それぞれの地区で，本流と側流で調査を行った．

なお，神矢地区は河川生態学術研究会木津川研究グループの調査地にもなっており，この地区では，複数の空間スケールによる生活史を通じた生息場所利用の様式についても調査を行った．

5.2.2 材料

本研究の対象としたカワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* は，西南日本に広く分布する全長約 6cm のハゼ科の淡水魚類である．本種は孵化直後から底生生活に入り，海へは下らずに川の中だけで一生を送る河川陸封型の生活史をもつ．5～8月になかば砂に埋まった石の下面に大形の卵を1層に産みつけ，オスが保護する（水野 1989^[21]）．また，ヒラタカゲロウ科やコカゲロウ科，エリユスリカ亜科など石の表面を這い回る匍匐型の水生昆虫を採餌し，砂底や礫底よりは石底に多く生息する（竹門ほか 2003^[22]）．一定時間内の行動範囲が

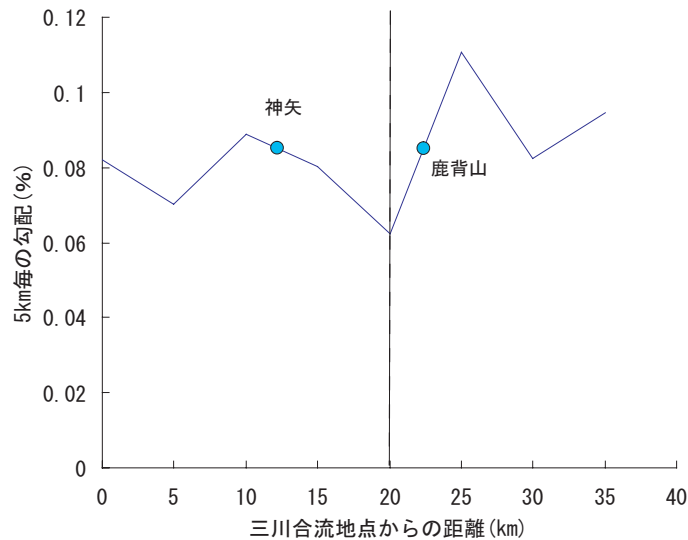


図 5.2：木津川流程の平均河床勾配

非常に狭く，1時間の行動圏が $0.04m^2$ 以内という報告もある（近藤 私信）．よって，遊泳魚に比べ，河川の物理環境と生物生態の関係を考察するには好適な材料であると考えられる．

木津川では，タマりにトウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR の生息することが報告されているが（長田 私信），木津川本川から採集されるヨシノボリ類は年間を通じてカワヨシノボリだけであった（竹門ほか 2003^[22]）．よって，本研究では，対象をカワヨシノボリとした．

5.2.3 現地調査

調査は，2002年7月24日-8月10日の間に各サイト2-3日間行った．まず河道内の河川横断方向にランダムにラインを5本（本流・副流路合計10本）設定し，1mおきに水深，60%水深の流速を計測し， $50 \times 50cm^2$ の範囲内の底質，最大礫径，握りこぶし大（約6-7cm）以上の石礫の個数を目視で判定し記録した．

底質は浮き石（石が積み重なり石と石の隙間が空いた状態の石：U， $>50mm$ ），はまり石（石の下方が泥や砂のなかに埋もれており石の表面（上・側面）だけが水中に出ている状態の石：H， $>50mm$ ），砂利（G， $=4 \sim 50mm$ ），砂（S， $>4mm$ ），泥（M）を目視で判定し，被覆面積の多い順に上位3つを記録した．太田ら（2002）^[23]に従って，記録した第1位から第3位の底質をそれぞれ3，2，1点として，さらに各底質のスコア（U，5；H，4；G，3；S，2；M，1）を掛け合わせた値の合計値を各地点における底質指数（Substrate Index）とした．底質スコアは，河床材料の粒径に応じて大きなものから小さなものまで5点から1点の間で与えられている．底質指数は6~30の数値となり，数値が高いほど土砂や有機物が侵食を受ける傾向にあり，数値が低いほどこれらが堆積傾向にあると解釈できる．各地点の底質を砂優占底（SI ≤ 12 ：以下砂底と記す），砂利優占底（ $12 < SI \leq 18$ ：以下砂利底と記す），はまり石優占底（ $18 < SI \leq 24$ ：以下はまり石底と記す），浮き石優占底（ $24 < SI$ ：以下

浮き石底と記す)の4つに類型化した。

その後、タモ網(メッシュサイズ1mm, 間口35cm)を用いてランダムに採集を行い、カワヨシノボリが採集された地点で同様の環境測定をそれぞれ行った。

さらに、神矢地区では、2001年7月31日-8月15日, 9月25-28日, 11月19-20日, 2002年2月12-20日, 6月5-7日の計5シーズンに調査を実施した。本流と側流でそれぞれ瀬の礫部, 瀬の砂部, 淵の礫部, 淵の砂部を分け, 合計8地点で採集を行った(図5.3)。ヨシノボリ用サーバネット(メッシュサイズ最大径0.1cm, 間口0.6×0.6m², 採集面積0.36m²)とチリトリ型ネット(メッシュサイズ最大径0.1cm, 間口0.6m, 採集面積0.6m²)を用い, 各調査地点で網入れを30回行い, 各回の採集個体数を記録した。また, 網入れ3回ごとに採集場所の水深, 流速を5回計測し, 底質を記録した。水深は鋼尺を用いて最小計測単位1cmで計測した。流速はプロペラ回転数カウント式流速計(コスモ理研CR-7型)を用いて60%水深で計測した。底質については, 太田ら(2002^[23])に従って底質指数を算出した。底質指数に基づいて, 採集地点の底質を, 砂優占底(12<SI), 礫優占底(12<SI<18), 石優占底(18<SI)に類型化した上で, 各種分析を行った。

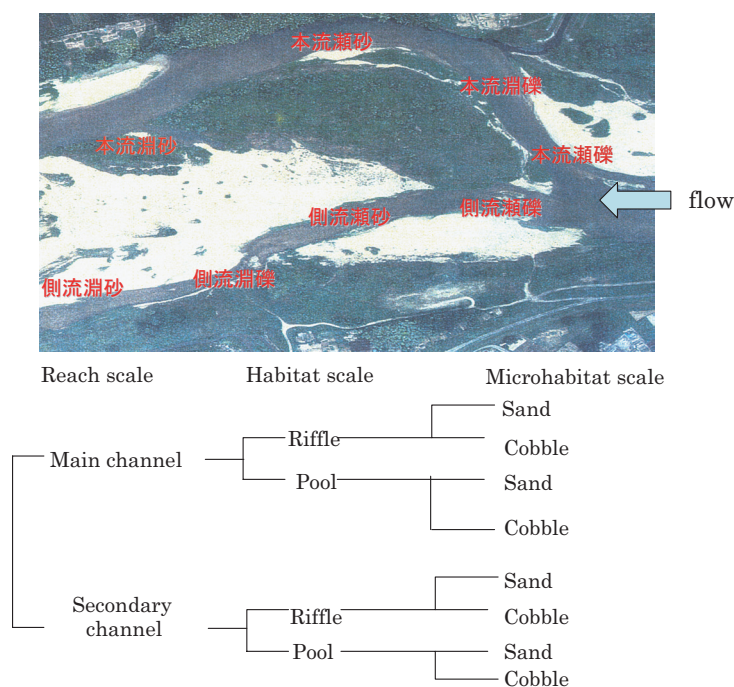


図 5.3 : 神矢における各空間スケールの類型

5.2.4 生息場所選好性 (E) の算出

Bovee et al. (1998)^[1]によると、「選択度」あるいは「選好曲線」は通常, 供給可能な割合に対する利用されている割合の関係から求められる(供給可能な場所には利用されている場所も利用されていない場所も含まれる)。生息適性基準として最もよく使われている計算式は次式である。

$$E=U/A$$

ここに，Eは選択度，Uはある物理量の範囲（例えば水深1～1.5m）の利用度，Aは同じ物理量範囲の供給度である．このEを最小値0，最大値1の値を持つように正規化した．選好曲線はこのEの値から作成された．

5.2.5 実験室での個体数の計測および消化管内容分析

採集したカワヨシノボリは，現場で10%ホルマリンを用いて固定した後，研究室に持ち帰り，全長，標準体長（SL：standard length，以下体長という），体高および湿重量を測定した．

神矢地区の各採集期のカワヨシノボリを水野・宮城（1968）^[24]の各年級群の体長範囲に基づいて，0歳魚と1歳魚以上の2齢に類型化した．その結果，7-8月期，11月期，2月期および6月期においては，標準体長（SL：吻端から尾鰭基底までの長さ）33mm以上を1歳魚以上とし，9月期においては31mmSL以上を1歳魚以上とした．

神矢地区の全採集個体について解剖を行い，生殖腺湿重量および消化管内容物湿重量を測定した．消化管内容物については，大きいものはシャーレに開け，実体顕微鏡を用いて種の同定を行った．小さいものについてはプレパラート標本にし，光学顕微鏡を用いて同定を行った．動物については川合編（1985）^[25]，水野・高橋（1991）^[26]，Wiederholm（1983）^[27]，Merritt & Cummins（eds.）（1996）^[28]に，植物については水野（1964）^[29]に基づいて同定を行い，個体数もしくは細胞数を記録した．

5.2.6 データ解析

本研究の分析項目については， $\log(n+1)$ 変換を行った上でも正規性が得られなかったためノンパラメトリック検定を行った．2群の差の検定についてはMann-WhitneyのU検定を行った．相関分析についてはスピアマンの順位相関係数検定を行った．繰り返しのある2要因の差の検定については $\log(n+1)$ 変換を行った後，二元配置分散分析を行った．主成分分析を行う際にもデータを標準化したのちを行った．なお，本稿では，統計値の表示の際に（平均値±標準偏差）の形で示した．

5.3 結果

5.3.1 2調査地における生息場所の差異

環境調査の結果，神矢（ $n=107$ ）では水深 $25.6 \pm 17.1\text{cm}$ ，流速 $45.7 \pm 30.7\text{cm/sec}$ ，底質指数 17.8 ± 5.4 ，最大礫径 $5.4 \pm 5.6\text{cm}$ ，握りこぶし大以上の石礫の個数 3.3 ± 3.8 個であった．鹿背山（ $n=131$ ）では水深 $21.6 \pm 15.2\text{cm}$ ，流速 $38.3 \pm 31.2\text{cm/sec}$ ，底質指数 21.9 ± 5.0 ，最大礫径 $11.0 \pm 6.9\text{cm}$ ，握りこぶし大以上の石礫の個数 6.2 ± 4.8 個であった．これらの環境要因について，それぞれ2サイト間で比較したところ，水深および流速は異ならなかったが（Mann-Whitney's U test，水深： $U_S=7942$ ， $P=0.06$ ；流速： $U_S=7883$ ， $P=0.07$ ；表 5.1），その他の3要因については神矢よりも鹿背山で有意に高かった（底質指数： $U_S=4564$ ；最大礫径： $U_S=3867$ ；石礫の個数： $U_S=4426$ ，いずれも $P<0.001$ ）．つまり，鹿背山では神矢に比べて礫質の河床が分布していた．カワヨシノボリの発見ポイントについての各環境要因の主

表 5.1 : 区間による環境の差異.

	神矢 (n=107)	鹿背山 (n=131)	U_s value	P
水深 (cm)	25.6±17.1	21.6±15.2	7942	0.077
60 % 水深流速 (cm/sec)	45.7±30.7	38.3±31.2	7883	0.097
底質指数	17.8±5.4	21.9±5.0	4029	$P<0.001$
最大礫径 (cm)	5.5±5.6	11.0±6.9	3867	$P<0.001$
長径 6cm 以上の石の個数	3.3±3.8	6.2±4.8	4425.5	$P<0.001$

表 5.2 : 環境要因の主成分分析結果.

		PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
鹿背山 (n=125)	固有値ベクトル					
	底質指数	0.5706	-0.0691	-0.6081	-0.3014	0.4571
	長径 6cm 以上の石の個数	0.1968	-0.6671	-0.3177	0.3081	-0.5660
	最大礫径	0.1716	-0.6470	0.6126	-0.2129	0.3624
	水深	0.5488	0.2732	0.2999	-0.4773	-0.5770
	60 % 水深流速	0.5522	0.2387	0.2532	0.7382	0.1074
	固有値	2.37	1.75	0.42	0.27	0.19
	寄与率 (%)	47.39	35.09	8.50	5.31	3.71
	累積寄与率 (%)	47.39	82.48	90.98	96.29	100.00
	神矢 (n=58)	固有値ベクトル				
底質指数		0.3809	0.4122	0.7104	-0.4140	0.0943
長径 6cm 以上の石の個数		0.6295	0.0500	-0.1808	0.1504	-0.7389
最大礫径		0.6005	0.0934	-0.2419	0.3794	0.6544
水深		-0.2965	0.5930	0.2386	0.6977	-0.1288
60 % 水深流速		-0.1006	0.6835	-0.5892	-0.4185	0.0195
固有値		2.29	1.39	0.66	0.56	0.10
寄与率 (%)		45.87	27.78	13.28	11.11	1.96
累積寄与率 (%)		45.87	73.65	86.94	98.04	100.00

成分分析の結果を表 5.2 に示す。いずれのサイトでも、第 2 主成分までの累積寄与率が 73 % に達している。鹿背山では、第 1 主成分の軸は水深、流速、底質ともに大きいことを示し、第 2 主成分の軸は水深、流速が大きく、底質が細かいことを示した。いっぽう、神矢では、第 1 主成分の軸は底質が大きく、水深、流速が小さいことを示し、第 2 主成分の軸は水深、流速、底質ともに大きいことを示した。

5.3.2 各環境要因に対するカワヨシノボリの生息場所選好性

鹿背山で採集されたカワヨシノボリは全 125 個体であった。各環境要因に対するカワヨシノボリの選好性を求めた (図 5.4 (a)-(e))。まず、水深に対する選好性は、対象域全体の水深の分布傾向と同様の傾向を示し、水深 40cm を超えるところには生息していなかった (図 5.4 (a))。河道内の流速は幅広い分布を示し、選好性も 20~100cm/sec の範囲で高かった (図 5.4 (b))。底質では、浮き石やあまり石が多く分布しており、とくに浮き石に対する選好性が高かった (図 5.4 (c))。最大礫径は対象域全体の分布傾向と同様の傾向を示し、25cm まではカワヨシノボリが生息していた (図 5.4 (d))。石礫の個数も対象域全体の分布傾向と同様の傾向を示した (図 5.4 (e))。

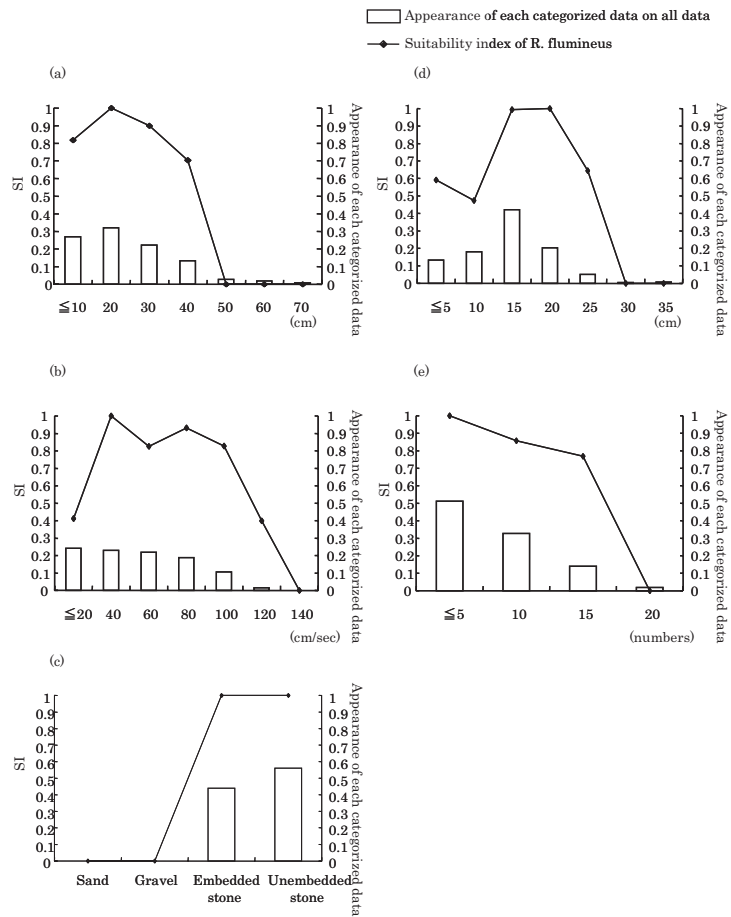


図 5.4 : 鹿背山における各要因に対するカワヨシノボリの選好性 . (a) 水深 , (b)60%水深流速 , (c) 底質指数 , (d) 最大礫径 , (e) 長径 6cm 以上の石の個数 .

神矢で採集されたカワヨシノボリは全58個体であった。河道内の水深の分布は幅広い値を示し、水深に対する選好性も0~50cmまでの間で高かった(図5.5(a))。流速に対する選好性は、対象域全体の流速の分布傾向とほぼ同様の傾向を示し、20~120cm/secの範囲で高かった(図5.5(b))。底質は、鹿背山サイトに比べて浮き石割合が低く、砂利底と浮き石底に選好性が分かれた(図5.5(c))。最大礫径に対する選好性は対象域全体の分布傾向とは異なり、数が少なかった15~20cmで高かった(図5.5(d))。石礫の個数に対する選好性は対象域全体の分布傾向と同様の傾向を示した(図5.5(e))。

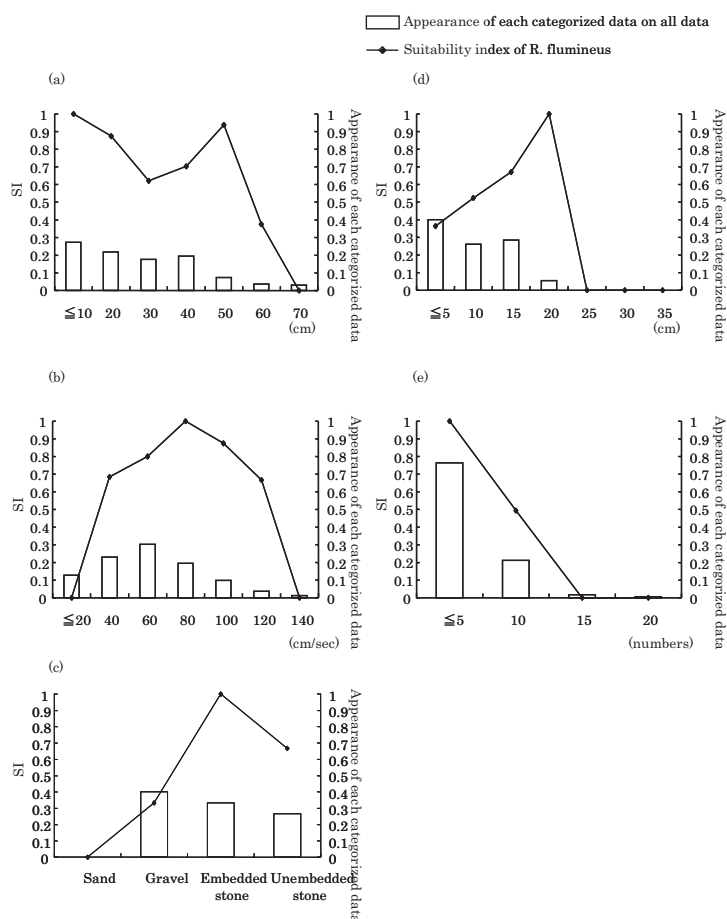


図 5.5 : 神矢における各要因に対するカワヨシノボリの選好性。(a) 水深, (b)60%水深流速, (c) 底質指数, (d) 最大礫径, (e) 長径6cm以上の石の個数。

各環境要因に対する選好性の2サイト間での比較を行った。その結果、水深に対する選好性は2サイト間で異ならなかったが(Mann-Whitney's U test, $U_S=3826$, $P=0.53$)、他の要因ではそれぞれ有意に異なっていた。流速は神矢よりも鹿背山で、より緩い流れを選好していた($U_S=4402.5$, $P < 0.05$)。底質は神矢よりも鹿背山で、より浮き石を選好していた($U_S=2661$, $P < 0.001$)。最大礫径は鹿背山ではいろいろなサイズの礫を選好し、神矢では10cm以下のサイズを選好していた($U_S=2197.5$, $P < 0.001$)。握りこぶし大以上の石礫の個数は神矢では鹿背山に比べて少ない場所に多く生息していた($U_S=2444$, $P < 0.001$)。

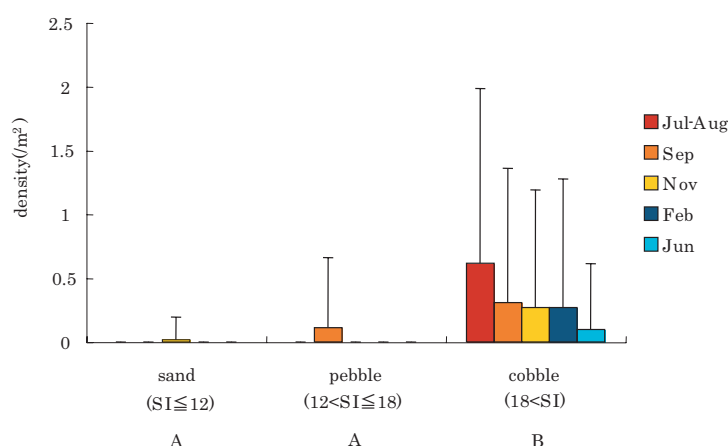


図 5.6 : 個体数密度に対する底質要因の影響 . 棒グラフは平均値を , bar は標準偏差を表す . 異なる character は $P < 0.05$ で有意差のあることを示す . SI : 底質指数 .

5.3.3 堆積傾向区間におけるカワヨシノボリの生息場所特性

個体数密度の季節変化

個体数密度の季節変化を分析したところ , 季節によって密度の違いは見られなかった (N.S. , Kruskal-Wallis test) . また , 各採集期の 0 歳魚と 1 歳魚以上の割合は , 7-8 月期では 2.2 : 1 , 9 月期では 1.7 : 1 , 11 月期では 0.29 : 1 , 2 月期では 1.25 : 1 であり , 6 月期では全て 1 歳魚以上であった .

個体数密度に対する底質要因の影響

採集地点の底質を , 底質指数 (SI) に基づいて , 砂底 ($SI \leq 12$)、礫底 ($12 < SI \leq 18$)、石底 ($18 < SI$) の 3 段階に分けて , それぞれの底質におけるカワヨシノボリの平均個体数密度 ($1m^2$ あたりの平均値 \pm SD) を計算した結果 , 7-8 月期ではそれぞれ 0 , 0 , 0.62 ± 1.40 , 9 月期ではそれぞれ 0 , 0.11 ± 0.55 , 0.31 ± 1.05 , 11 月期ではそれぞれ 0.02 ± 0.18 , 0 , 0.27 ± 0.09 , 2 月期ではそれぞれ 0 , 0 , 0.27 ± 1.01 , 6 月期ではそれぞれ 0 , 0 , 0.10 ± 0.29 であった .

個体数密度の変動に対する季節要因と底質要因の影響を分析したところ , 季節要因と底質要因が有意であり , 2 要因の交互作用が認められた (季節要因 : $P < 0.05$, 底質要因 : $P < 0.01$, 交互作用 : $P < 0.01$, Two-way ANOVA) . また , 多重比較検定の結果 , いずれの季節間にも有意差はなく , 石底で個体数密度が有意に高かった ($P < 0.01$, Scheffe's F test ; 図 5.6) . 砂底で採集された個体は 11 月期の採集個体の中で 2 番目に小さかった (30.8mmSL) . また , 礫底で採集された 9 月期の 3 個体のうち 1 個体は最小個体 (19.1mmSL) で , 他の 2 個体も 0 歳魚の中では比較的小さい個体であった (共に 24.2mmSL) .

次に , 底質指数ごとの全調査期の採集個体を散布図に表した結果 , 相関は見られないものの , 底質指数が 18 より大きい石底で個体数が多かった (N.S. , Spearman's correlation coefficient ; 図 5.7) . これらの結果は , カワヨシノボリが季節の変化に関わらず石底を好むことを示している .

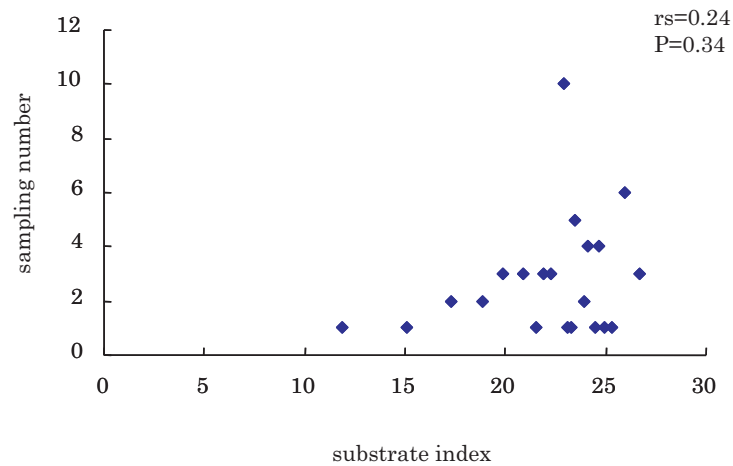


図 5.7 : 全調査期における採集地点の各底質指数と捕獲個体数の関係 .

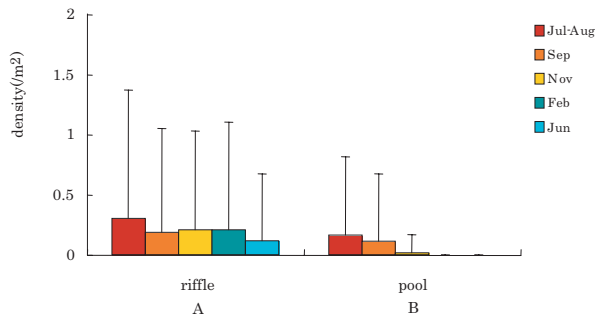


図 5.8 : 個体数密度の瀬 - 淵間比較 . 棒グラフは平均値を , bar は標準偏差を示す . 異なる character は $P < 0.05$ で有意差のあることを示す .

個体数密度の瀬 - 淵間比較

個体数密度の変動に対する季節要因と瀬・淵要因の影響を分析したところ , 瀬・淵要因のみが有意であり ($P < 0.01$, Two-way ANOVA) , 季節要因との交互作用は認められなかった . また , 多重比較検定の結果 , いずれの季節間にも有意差はなく , 瀬で個体数密度が有意に高かった ($P < 0.01$, Scheffe's F test ; 図 5.8) .

個体数密度の本流 - 側流間比較

個体数密度の変動に対する季節要因と本流・側流要因の影響を分析したところ , 各要因ともに有意ではなかったが , 両要因間には強い交互作用が認められた (交互作用 : $P < 0.01$, Two-way ANOVA ; 図 5.9) . カワヨシノボリの個体数密度は , 本流では夏から冬にかけて増加したが , 側流では反対に減少し , 2 月期には全く採集されなくなった .

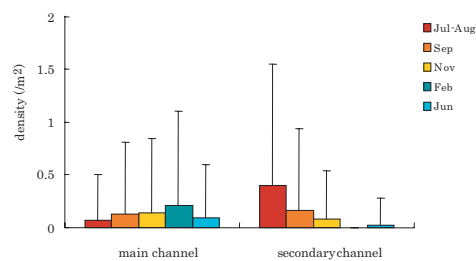


図 5.9 : 個体数密度の本流 - 側流間比較 . 棒グラフは平均値を , bar は標準偏差を示す .

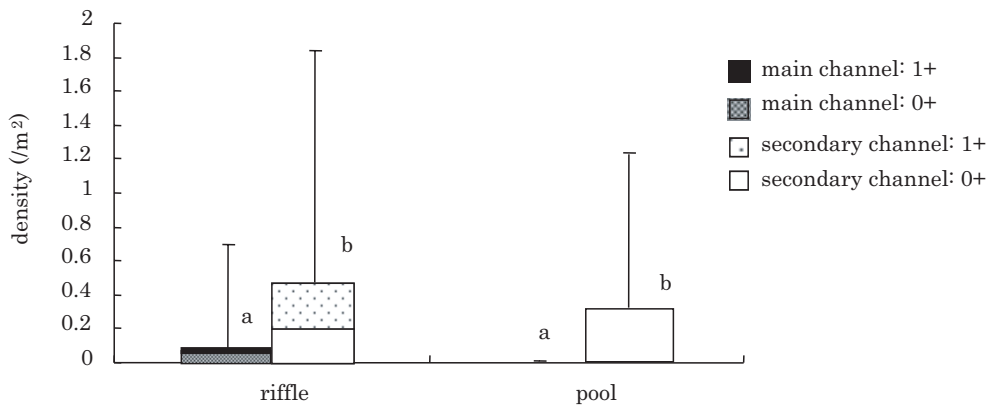


図 5.10 : 7-8 月期における個体数密度の瀬・淵間・本流・側流間比較。棒グラフは平均値を，bar は標準偏差を示す。異なる character は $P < 0.05$ で有意差のあることを示す。

以上の結果をまとめると，木津川のカワヨシノボリは，1) 季節にかかわらず石底に多いものの，その傾向は瀬で顕著であり，淵では砂底や礫底にいることもある，2) 季節にかかわらず淵より瀬に多いが，とくに冬には瀬に偏る，3) 本流-側流間ではどちらに多いとは言い切れないが，側流では冬に個体数密度が低下し本流に分布が偏ることがわかった。

個体数密度の各期における瀬・淵間・本流・側流間比較

各期別に個体数密度の変動に対する瀬・淵要因と本流・側流要因の影響を分析した。ただし，2月期は本流の瀬にのみ，6月期は本流および側流の瀬にのみ生息していたので，分析は行っていない。7-8月期においては，本流・側流要因についてのみ有意差が見られ，本流よりも側流に多く生息していた ($P < 0.01$, Two-way ANOVA, Scheffe's F test; 図 5.10)。9月期においては，どちらの要因についても有意差見られなかった (N.S., Two-way ANOVA; 図 5.11)。11月期においては，瀬・淵要因について有意差が見られ，淵よりも瀬に多く生息していた ($P < 0.05$, Two-way ANOVA, Scheffe's F test; 図 5.12)。

発育に伴う分布傾向の変化

各期別に年齢の違いによる個体の分布傾向を分析した。ただし，2月期は0歳魚，1歳魚以上ともに本流の瀬にのみ生息していた。また，6月期に採集された個体はすべて1歳魚以上であった。よって，2月期と6月期については分析は行っていない。7-8月期において，0歳魚と1歳魚以上の瀬・淵要因について分析した結果有意差が見られた ($P < 0.05$, $\chi^2 = 4.0473$, 2×2 contingency table; 図 5.13 (a))。9月期において，0歳魚と1歳魚以上の瀬・淵要因について分析した結果，有意差は見られなかった (N.S., $\chi^2 = 1.0667$, 2×2 contingency table; 図 5.13 (b))。11月期において0歳魚と1歳魚以上の瀬・淵要因について分析した結果有意差が見られた ($P < 0.05$, $\chi^2 = 3.9375$, 2×2 contingency table; 図 5.13 (c))。

なお，本流・側流要因についてはどの季節も有意な差は見られなかった。

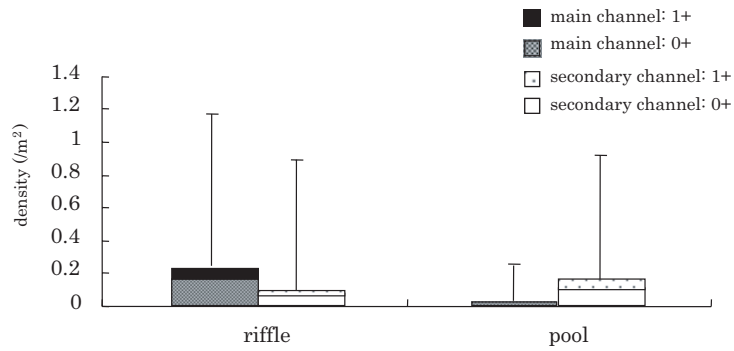


図 5.11 : 9月期における個体数密度の瀬 - 淵間・本流 - 側流間比較 . 棒グラフは平均値を , bar は標準偏差を示す .

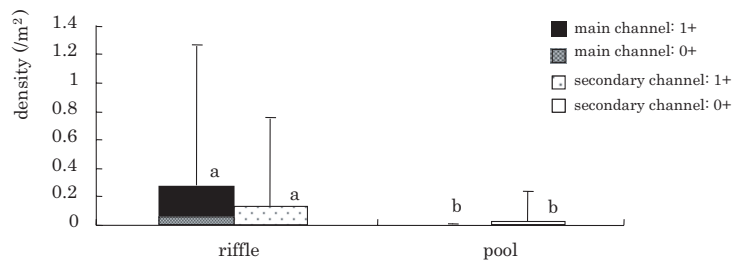


図 5.12 : 11月期における個体数密度の瀬 - 淵間・本流 - 側流間比較 . 棒グラフは平均値を , bar は標準偏差を示す . 異なる character は $P < 0.05$ で有意差のあることを示す .

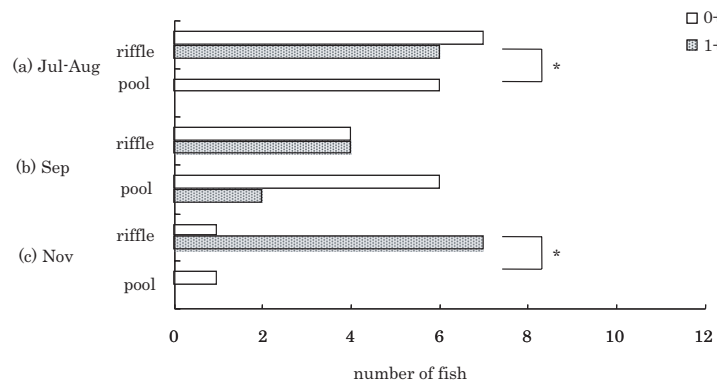


図 5.13 : 各月ごとの瀬と淵による発育に伴う分布傾向の変化 (*; $P < 0.05$, 2×2 contingency table) .

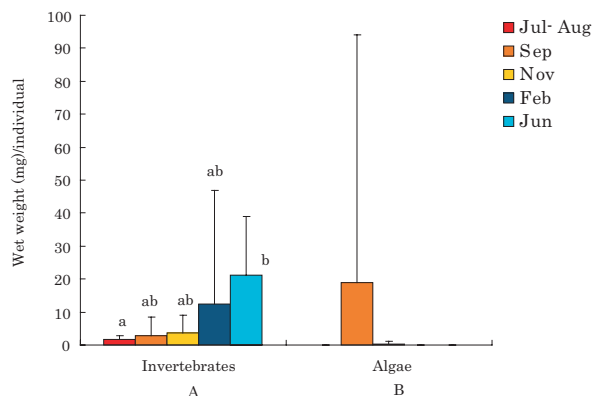


図 5.14 : カワヨシノボリ 1 個体あたりの消化管内容物湿重量の季節変化. 棒グラフは平均値を, bar は標準偏差を示す. 異なる character は $P < 0.05$ で有意差のあることを示す.

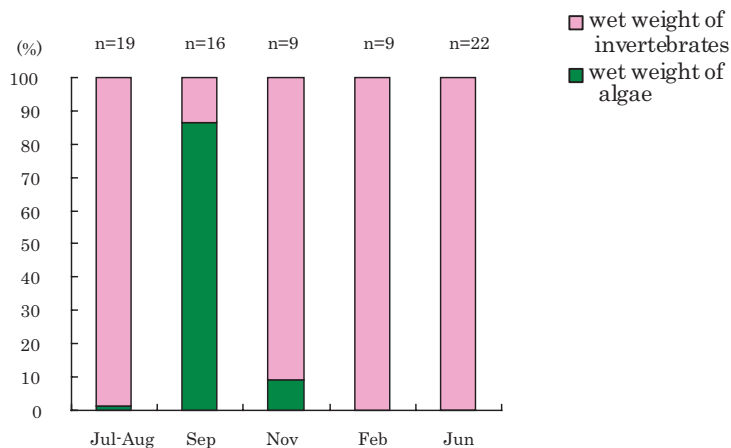


図 5.15 : カワヨシノボリの消化管内容物湿重量と餌品目割合の季節変化.

消化管内容物分析結果

消化管内容物については, 動物は渡辺 (2002) ^[30] と本調査の資料を元にして, 個体数から湿重量を求めた. 植物については, 水野 (1964) ^[29] の資料を用いて比重を 1 として重量換算し, 湿重量を計算した. 1 個体あたりの消化管内容物の動植物湿重量の季節変化を比較したところ, 季節要因と動植物要因で有意差が見られ, 交互作用が見られた (季節要因, 動植物要因, 交互作用: $P < 0.01$, Two-way ANOVA; 図 5.14). また, 多重比較の結果, 7-8 月期より 6 月期で有意に高く, 植物湿重量よりも動物湿重量が高かった ($P < 0.01$, Scheffe's F test).

カワヨシノボリ 1 個体の体重あたりの消化管内容物湿重量の割合を示した (図 5.15). 9 月期は糸状藻緑藻などの藻類を主に摂餌していたが, 他の季節は水性昆虫を主に摂餌していた.

7-8 月期において, 瀬と淵の動植物湿重量を比較した結果, 有意な差は見られなかった (N.S., $\chi^2 = 0.0322$, 2×2 contingency table). また, 本流と側流の動植物湿重量を比較した



図 5.16：7-8 月期における瀬と淵の消化管内容物重量割合（種別）。

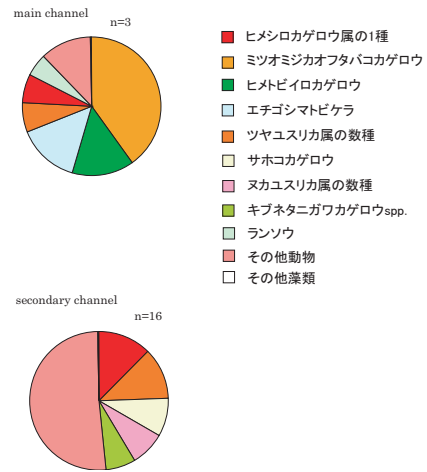


図 5.17：7-8 月期における本流と側流の消化管内容物重量割合（種別）。

結果，有意な差は見られなかった（N.S.， $\chi^2=0.0013$ ， 2×2 contingency table）．9 月期において，瀬と淵の動植物湿重量を比較した結果，植物湿重量が高かった（ $P<0.001$ ， $\chi^2=15.8320$ ， 2×2 contingency table）．また，本流と側流の動植物湿重量を比較した結果，植物湿重量が高かった（ $P<0.001$ ， $\chi^2=54.0027$ ， 2×2 contingency table）．11 月期において，瀬と淵の動植物湿重量を比較した結果，有意な差は見られなかった（N.S.， $\chi^2=0.0590$ ， 2×2 contingency table）．また，本流と側流の動植物湿重量を比較した結果，有意な差は見られなかった（N.S.， $\chi^2=0.1273$ ， 2×2 contingency table）．6 月期において，本流と側流の動植物湿重量を比較した結果，有意な差は見られなかった（N.S.， $\chi^2=0.0006$ ， 2×2 contingency table）．なお，2 月期は本流の瀬のみ，6 月期は瀬のみで採集されたので，これらの分析は行っていない．

次に，各期別に瀬・淵，本流・側流に分けて消化管内容物の湿重量を表した．7-8 月期の瀬ではカゲロウ目やトビケラ目，ユスリカの成虫や蛹などを餌としていたが，淵ではユスリカ幼虫を多く摂餌していた（図 5.16）．本流と側流では目立った違いはなく，いろいろな種を摂餌していた（図 5.17）．9 月期は瀬で緑藻を多く摂餌していたが，淵では水生昆虫を摂餌していた（図 5.18）．本流では水生昆虫を多く食べていたのに対し，側流では緑藻を多く食べていた（図 5.19）．つまり，側流の瀬では藻類を主に摂餌していた．11 月期は瀬，淵ともにユスリカ幼虫を主に摂餌していたが，瀬では緑藻も摂餌していた（図 5.20）．本流，側流もユスリカ幼虫が多かったが，緑藻も見られた（図 5.21）．2 月期はオドリバエの幼虫やカゲロウ目などの水生昆虫のみを摂餌しており，藻類は全く摂餌していなかった（図 5.22）．6 月期の瀬ではカゲロウ目が多く摂餌されていた（図 5.23）．本流と側流でも同様の傾向だった（図 5.24）．

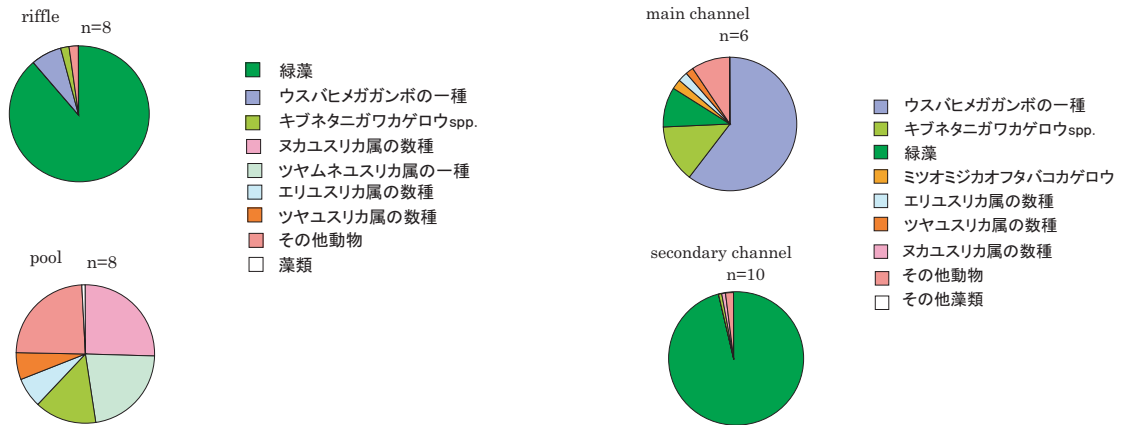


図 5.18 : 9月期における瀬と淵の消化管内内容物重量割合 (種別) .

図 5.19 : 9月期における本流と側流の消化管内内容物重量割合 (種別) .

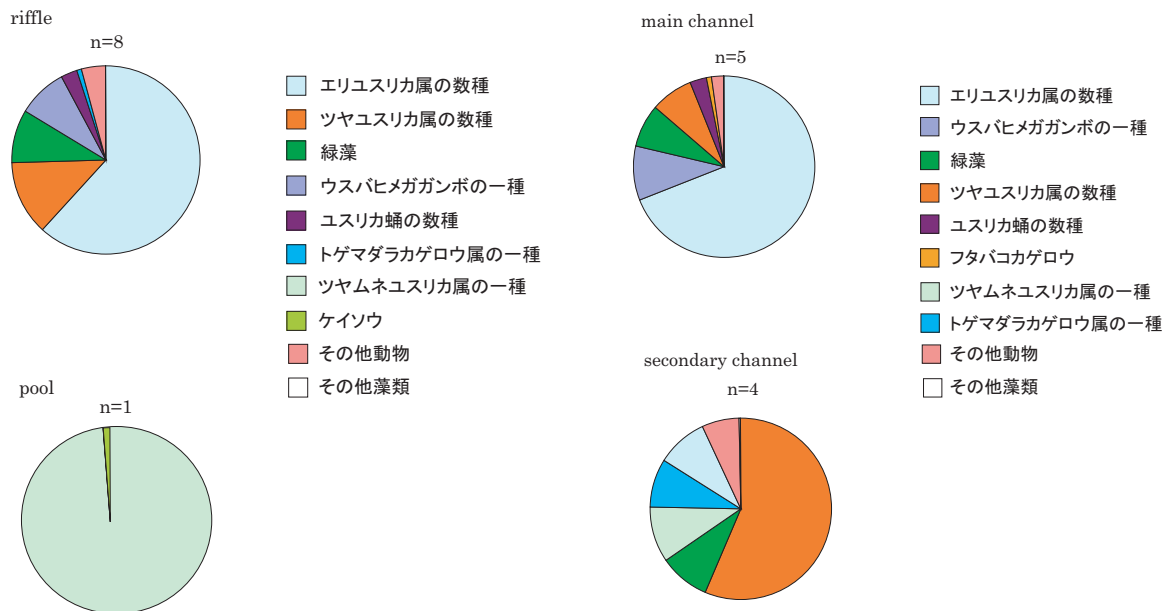


図 5.20 : 11月期における瀬と淵の消化管内内容物重量割合 (種別) .

図 5.21 : 11月期における本流と側流の消化管内内容物重量割合 (種別) .

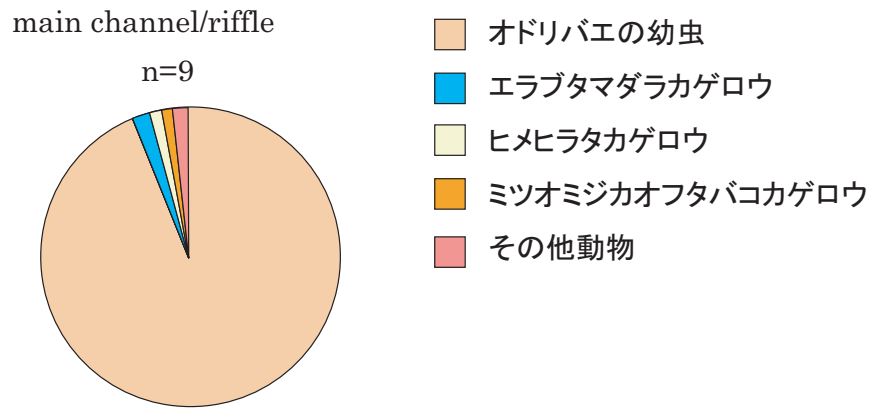


図 5.22 : 2 月期における本流瀬の消化管内容物重量割合 (種別) .

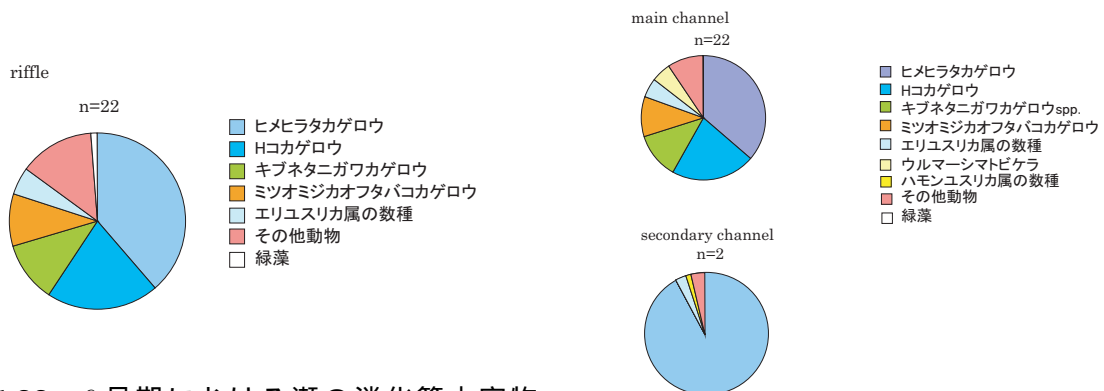


図 5.23 : 6 月期における瀬の消化管内容物重量割合 (種別) .

図 5.24 : 6 月期における本流と側流の消化管内容物重量割合 (種別) .

5.4 考察

5.4.1 生息場所選択性

底質間の個体数密度比較の結果、木津川のカワヨシノボリは、砂底よりも石底（18<SI）を微生息場所として選択していた。鹿背山サイトには石礫の底質が卓越し、カワヨシノボリは比較的まんべんなく生息していた。いっぽう、神矢サイトは砂洲が発達した河川で、他の流程（鹿背山サイト）の河床よりも砂質が卓越している。鹿背山サイトに比べ河床に石礫が分布している範囲が少ないものの、その中で特に10cm以上の石で構成される底質を選択して生息していたと言える。ヨシノボリ類は底生性であり、河床のはまり石の裏に産卵することが知られている（水野 1989a^[31]）。同所的に生息する両側回遊型ヨシノボリ類についても、産卵期には沈み石の多い平瀬にどの型も集まる傾向が見られる（水野 1981^[32]）。このため、繁殖時期における分布の偏りは、産卵基質の選択の結果かもしれない。しかし、本研究では、非繁殖期である秋や冬においても、砂底よりも石底を選択することがわかった。ハナカジカでは河床に存在する巨礫や浮き石によって創出された空隙が産卵環境としてだけでなく、捕食者や強い水流からの避難場所として利用可能なカバー機能（Shirvell 1990^[33]）を持ち、重要な生息環境となるという（渡辺ら 2001^[34]）。カワヨシノボリでもそのような機能としての浮き石の存在が必要であると思われる。

5.4.2 生活史と季節による回遊の可能性

ヨシノボリ類は、もともと1種 *Rhinogobius similis* として扱われていたが、Mizuno (1960)^[18]によって、まずカワヨシノボリ（陸封型）が区別された。その後、両側回遊型の体色変異の研究によって、種ないし亜種に該当する多くの類型が認められ（水岡 1974^[35]；1976^[36]）、各種の分布やすみわけに関する研究が盛んに行われてきた（水野 1976^[37]；水野ら 1979^[38]；上原 1980^[39]；1996^[40]；Sone et al. 2001^[41]）。例えば、中流域の瀬 - 淵構造の利用については、同所的に生息する両側回遊型4種では、るり型（ルリヨシノボリ）が早瀬に、黒色大型（オオヨシノボリ）が淵頭に、横斑型（シマヨシノボリ）が平瀬に、黒色型（クロヨシノボリ）が淵にすみわけていることが知られている。ある1型が欠けている場所では、他の型の生息域が広がるが、すみわけが見られることに変わりはなく、相互作用が働いている（水野ら 1979^[38]；水野 1981^[32]；水野ら 1982^[42]）。また、シマヨシノボリとオオヨシノボリでは異所的に生息している場合にはそれぞれ大きい石礫の底質のある早瀬に生息するが、同所的に生息する場合にはすみわけが見られ、オオヨシノボリが大きい石礫の底質の早瀬に生息し、シマヨシノボリは比較的流れの緩やかな細かい底質の方へ追いやられる（Sone et al. 2001^[41]）。このように、ヨシノボリ類は同所的に生息する2種の間ではどちらかの種がその生活様式をシフトさせるが、基本的には流速や河床型（石礫のある早瀬）に対する選好性は似ている。

カワヨシノボリについての瀬-淵の流路単位スケールの生息場所選択性について見ると、シマヨシノボリやオオヨシノボリと共存する地点では、カワヨシノボリの方が流れのゆるい方にすみわけ（水野ら 1979^[38]）、一般的にこの種は淵の周囲から平瀬にかけての流れの緩やかなところに生息することが知られている（水野 1989^[21]）。しかし、本研究の調査地では他の種と同所的に生息しておらず、成魚は流れのある早瀬（最大流速80cm/秒以上）に

主に生息し、0歳魚である小さい個体は流れの緩やかな淵を生育場としていた。これは稚魚が流れの緩やかな河岸寄りの場所で成長するという報告 (Mizuno 1960^[18]) と一致している。カワヨシノボリは一定時間内の行動範囲が非常に狭く、1時間の行動圏が $0.04m^2$ 以内という報告もある (近藤 私信)。したがって、カワヨシノボリでは、アユなどのように瀬と淵を昼夜で使い分けることは考えにくく、それぞれの年齢で使い分けている可能性が高い。以上のことから、カワヨシノボリの生活史にとって、一流程内に瀬・淵がセットで存在することが重要であることを示していると考えられる。

さらに本流・側流の区間スケールについて、カワヨシノボリの選択性を年齢別に見ると、1歳以上の成魚はどちらの瀬にも多くいたが、0歳魚は夏期に側流の淵に多く、全体として季節が進むにつれ、本流の瀬で多くなる傾向が認められた。採集された10mmSL台の小さい個体はすべて淵にいた。7-8月期 (18.5-32.5mmSL) と9月期 (19.1-30.7mmSL) に対して、11月期の0歳魚の個体の体サイズ (30.7-30.8mmSL) は大きかった。これらの11月期の0歳魚の2個体はそれぞれ本流の瀬 (石底) と側流の淵 (砂底) に生息していた。以上の結果をまとめると、春に生まれた仔魚が側流の流れの緩やかな淵を生育場とし、成長するに従って流れのある本流の瀬に移動したと考えられる。仔魚期にワムシなどの動物プランクトンを求めてワンドや側流などの緩流域を利用する例は多くの淡水魚で知られている (水野・御勢 1972^[43])。カワヨシノボリでも、そのような生活史を送ると考えられる。

第3・4章から、溪流セグメントに生息するカワヨシノボリは生活史に応じて、成魚は侵食卓越底を、産卵期には堆積傾向区間のはまり石底を、稚魚や増水時は堆積傾向区間の流れの緩い浅場を使い分けていることが示された。本章の結果においても、稚魚は側流の流れの緩やかな淵を利用しており、成長するにしたがって、本流の流れのある早瀬に生息場を移すという生息場の使い分けが見られた。以上より、カワヨシノボリにとって移動可能な範囲内に、生息に必要な侵食・堆積場が配置されていることが重要であるといえる。

5.4.3 生息場所選択性と摂餌生態の関係

9月期にはカゲロウや緑藻類を食べ、緑藻類の減少する11月期にカワヨシノボリが側流から本流へ移動する過程には、餌条件が起因している可能性が考えられる。2月期は水生昆虫の羽化期が近く、餌生物が大型化したと考えられる。

河川に生息する魚類の生息場所選択要因として、餌の量や摂餌効率が強く寄与していることが知られている (Petty & Grossman 1996^[44]; Sone et al. 2001^[41])。近年、餌となる底生生物の量がカジカ類の生息場所選択に最も重要であることが知られている (Petty & Grossman, 1996^[44])。しかし、Sone et al. (2001)^[41]は、両側回遊型ヨシノボリについては餌の全重量も水生昆虫の重量も生息場所選択には寄与しておらず、摂餌効率や利用可能な餌供給率が大きく関係していると報告している。利用可能な餌供給率は底生生物群集の割合に寄与しており、その群集の割合と流速には正の相関があることが知られている (Townsend & Hildrew 1976^[45])。よって、ヨシノボリ類が早瀬を選択する理由として、利用可能な餌供給率が高いことが考えられる。また、コカゲロウ類を多く摂餌していた両側回遊型ヨシノボリは、石の陰に隠れて餌生物が流下してくるのを待つ、待ち伏せ型の摂餌生態をとっていた (Sone et al. 2001^[41])。これらの水生昆虫は流速が高いところで増加し (Allan & Russek 1985^[46])、粗い河床底質は流速を減少させ、昆虫をトラップする (Sone et

al. 2001^[41]) . このため , 両側回遊型ヨシノボリ類は , 石礫の河床底質で流速の高い早瀬を選択して生息している .

以上のことを踏まえて , カワヨシノボリの餌生物の種組成を見ると , ヒラタカゲロウ科やコカゲロウ科 (ミツオミジカオフタバコカゲロウやHコカゲロウ) , エリユスリカ亜科など石の表面を這い回る匍匐型の水生昆虫が多く見出された . カワヨシノボリにとっても , これらの種を摂餌するためには石礫が卓越した早瀬が最適であり , そこを生息場所として選択していたと考えられる .

引用文献

- 1) Bovee, K. D., Lamb, B.L., Bartholow, J. M., Stalnaker, C. B., Taylor, J., and Henriksen, J. (1998): Stream habitat analysis using the instream flow incremental methodology. U.S. Geological Survey, Biological Resources Division Information and Technology Report USGS/BRD-1998-0004.
- 2) Gore, J.A., Crawford, D.J., and Addison, D.S. (1998): An analysis of artificial riffles and enhancement of benthic community diversity by physical habitat simulation (PHABSIM) and direct observation. *Regulated Rivers: Research and Management*, 14, pp.69-77.
- 3) Gore, J.A., Layzer, J.B., and Mead, J. (2001): Macroinvertebrate instream flow studies after 20 years: a role in stream management and restoration. *Regulated Rivers: Research and Management*, 17, pp.527-542.
- 4) Hearne, J., Johnson, I.W. and Armitage, P.D. (1994): Determination of ecologically acceptable flows in rivers with seasonal changes in the density of macrophyte. *Regulated Rivers: Research and Management*, 9, pp.177-184.
- 5) Heggenes, J. (1991): Comparisons of habitat availability and habitat use by an allopatric cohort of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* under conditions of low competition in a Norwegian stream. *Holarctic ecology* 14, pp.51-62.
- 6) deGraaf, D.A. and Bain, L. H. (1986) : Habitat use by and preference of juvenile Atlantic salmon in two Newfoundland rivers. *Transaction of the American fisheries society* 115, pp.671-681.
- 7) Heggenes, J. (1996) : Habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) and young atlantic salmon (*S. salar*) in streams: static and dynamic hydraulic modelling. *Regulated rivers: Research & Management* 12, pp.155-169.
- 8) Leclerc, M., Boudreau, P., Bechara, J. A. and Belzile, L. (1996): Numerical method for modelling spawning habitat dynamics of landlocked salmon, *Salmo salar*. *Regulated rivers: Research & Management* 12, pp.273-285.
- 9) Guay, J. C., Boisclair, D., Rioux, M., Leclerc, M. and Legendre, P. (2000): Development and validation of numerical habitat models for juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences* 57, pp.2065-2075.

- 10) Booker, D. J. and Dunbar, M.J. (2004): Application of physical habitat simulation (PHABSIM) modelling to modified urban river channels. *River Research and Applications*, 20, pp.167-183.
- 11) Maddock, I., Thomas, M., Jonson, K., Dyer, F. and Lintermans, M. (2004): Identifying the influence of channel morphology on physical habitat availability for native fish: application to the two-spined blackfish (*Gadopsis bispinosus*) in the Cotter River, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 55, pp.173-184.
- 12) Glozier, N. E. and Culp, J. M. (1997): Transferability of habitat suitability curves for a benthic minnow, *Rhinichthys cataractae*. *Journal of freshwater ecology*, 12(3), pp.379-393.
- 13) Leftwich, K. N., Angermeier P. L. and Dolloff C.A. (1997): Factors influencing behavior and transferability of habitat models for a benthic stream fish. *Transactions of the American fisheries society*, 126(5), pp.725-734.
- 14) 知花武佳・玉井信行 (2002) : 生息域の季節変動に着目した魚類生息域適性基準に関する研究 . 水工学論文集 46, pp.1145-1150.
- 15) 田代喬・伊藤壮志・辻本哲郎 (2002): 生活史における時間的連続性に着目した魚類生息場の評価 . 河川技術論文集 8, pp.277-282.
- 16) 竹門康弘 (1995) : 第 1 章 水域の棲み場所を考える . 竹門康弘・谷田一三・玉置昭夫・向井宏・川端善一郎 (編) 棲み場所の生態学, pp.11-66. 平凡社, 東京 .
- 17) 高橋剛一郎・竹門康弘 (1999) : 溪流生態砂防の新しいパラダイム . 太田猛彦・高橋剛一郎 (編) 溪流生態砂防学 , pp. 117-130 . 東京大学出版会 , 東京 .
- 18) Mizuno, N. (1960) : Study on a freshwater goby, *Rhinogobius similis* GILL, with a proposition on the relationships between landlocking and speciation of some freshwater gobies in Japan. *Mem. Col. Sci. Univ. Kyoto, Ser.*, B27, pp.97-115.
- 19) 辻本哲郎・鷲見哲也 (2003): 流域・セグメントの概要 . 木津川の総合研究 , pp.5-7. 河川生態学術研究会木津川研究グループ .
- 20) 江頭進治ら (立命館大学理工学部土木工学科水工研究室) (1998): 木津川河床材料の粒度分布調査データ集 , pp.2-3.
- 21) 水野信彦 (1989): カワヨシノボリ . 川那部浩哉・水野信彦 (編) 日本の淡水魚 , pp.600-601. 山と溪谷社, 東京 .
- 22) 竹門康弘・石田裕子・谷田一三 (2003) : 淀川水系下流域におけるカワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* とトウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR 縞鱗型の生息場所選択と摂餌生態 . 木津川の総合研究 , pp.517-527 . 河川生態学術研究会木津川研究グループ .
- 23) 太田太一・池淵周一・竹門康弘 (2002): 河道における物理的環境と底生動物の挙動との関係 . 京都大学防災研究所年報, 第 45 号, pp.719-733 .

- 24) 水野信彦・宮城正義 (1968): カワヨシノボリの生長 . 大阪府の川と魚の生態 , pp.178-182 . 大阪府水産林務課 .
- 25) 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 .
- 26) 水野寿彦・高橋永治編 (1991): 日本淡水動物プランクトン検索図説 . 東海大学出版会 , 東京 .
- 27) Wiederholm T. (1983): Chironomidae of the holarctic region. Keys and diagnoses. Part1. Larvae. Entomologica Scandinavica. Supplement No.19.
- 28) Merritt R.W. and Cummins K.W. (eds.) (1996): An introduction to the aquatic insects of north America. Kendall-Hunt Publishing Company, USA.
- 29) 水野寿彦 (1964): 日本淡水プランクトン図鑑 . 保育社 , 東京 .
- 30) 渡辺香名子 (2002): 木津川平瀬の底生動物群集に及ぼすメッシュサイズの影響 . 2001 年度大阪府立大学卒業論文 .
- 31) 水野信彦 (1989): ヨシノボリ属 . 川那部浩哉・水野信彦 (編) 日本の淡水魚 , pp.584-593. 山と溪谷社 , 東京 .
- 32) 水野信彦 (1981): ヨシノボリ学入門. 淡水魚, (7), pp.7-13. 淡水魚保護協会, 大阪.
- 33) Shirvell C.S. (1990): Role of instream rootwads as juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*O. mykiss*) cover habitat under varying streamflows. Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences, 47, pp.852-861 .
- 34) 渡辺恵三・中村太士・加村邦茂・山田浩之・渡辺康玄・土屋進 (2001): 河川改修が底生魚類の分布と生息場環境におよぼす影響 . 応用生態工学, 4 (2) , pp.133-146.
- 35) 水岡繁登 (1974): ヨシノボリ *Rhinogobius brunneus* (Temminck et Schlegel) の変異に関する研究 . 広島大学教育学部紀要, 23(3), pp.31-40.
- 36) 水岡繁登 (1976): ヨシノボリの流れに沿う変異の研究 . 斑紋型および胸びれのひれ条数について . 広島大学教育学部紀要, 3 (17) , pp.43-49 .
- 37) 水野信彦 (1976): ヨシノボリの研究 . 四国と九州での 4 型の分布 . 生理生態 , 17 , pp.373-381.
- 38) 水野信彦・上原伸一・牧倫郎 (1979): ヨシノボリの研究 . 4 型共存河川でのすみわけ . 日本生態学会誌 , 29, pp.137-147 .
- 39) 上原伸一 (1980): 房総半島におけるヨシノボリの 5 色斑型の分布 . Science report of the Yokosuka city museum , 27, pp.19-35 .
- 40) 上原伸一 (1996): 伊勢湾沿岸地域におけるヨシノボリ属 6 種の分布. 魚類学雑誌, 43(2), pp.89-99.

- 41) Sone S, Inoue M. and Yanagisawa Y. (2001): Habitat use and diet of two stream gobies of the genus *Rhinogobius* in south-western Shikoku Japan. *Ecological Research*, 16, pp.205-219.
- 42) 水野信彦・大北祐治 (1982): ヨシノボリの研究 . 4 型の地理的分布と相互作用 . 淡水魚, 8, pp.27-39 . 淡水魚保護協会, 大阪.
- 43) 水野信彦・御勢久右衛門 (1972): 河川の生態学 . 246pp. 築地書館 , 東京 .
- 44) Petty J.T. and Grossman G.D. (1996): Patch selection by mottled sculpin (Pisces : Cottidae) in a southern Appalacian stream. *Freshwater Biology*, 35, pp.261-276 .
- 45) Townsend C.R. and Hildrew A.G. (1976): Field experiments on the drifting, colonization and continuous redistribution of stream benthos. *Journal of Animal Ecology*, 45, pp.759-772.
- 46) Allan J.D. and Russek E. (1985): The quantification of stream drift. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42, pp.210-215 .

第6章

淀川下流域の城北ワンド群におけるトウヨシノボリ縞鱮型の生息場所特性

6.1 はじめに

河川的环境特性は、階層的な構造を示す複数の空間スケールによって捉えることができる (Fausch et al. 1994^[1]; Inoue et al. 1997^[2]など)。魚類の分布や行動の制限要因は、このような空間スケールごとに異なることが知られている (井上・中野 1994^[3]; 渡辺ほか 2001^[4])。したがって、魚類の生息環境を検討する際には、河川構造の階層性と各スケール間の関連性に着目する必要がある。例えば、魚類の生態分布現象は、伝統的に流程に沿った水温と勾配の変化に対応付けて理解されてきた (丹羽 1967^[5])。いっぽう、蛇行区間スケールでも、瀬や淵などの流路単位間では、生息する魚類の種構成や生息密度が異なることが知られている (井上・中野 1994^[3]; 渡辺ほか 2001^[4])。また、魚種ごとの生息場所選好性や種間相互作用を表現する際には、流路単位よりさらに小規模で、流速・水深・底質などの環境要因に着目した微生息場所類型も有効である (竹門 1991^[6]; 井上・中野 1994^[3]; Nakano 1995^[7])。例えば、カジカ科などの底生性魚類では、産卵基質となる底質が生息場所条件として重要であり (Natsumeda 1998^[8], 1999^[9])、浮き石の少ない小粒径砂礫底 (10cm) で生息密度が低いという報告がある (渡辺ら 2001^[4])。また、大礫や中礫が優占する底質よりも砂が優占する底質で、カジカ類の捕食効率がよいことも知られている (Brusven & Rose 1981^[10])。

ただし、魚類の生息場所利用と河川形態に関する研究は、可児 (1944)^[11]の河床型では Aa 型や Bb 型に該当する上・中流域で行われており、河川下流域での研究は、イタセンパラなど特定の魚種の情報に限られている (小川・長田 1999^[12])。一般に、河川下流域では 1 流路単位の面積が大きく、地形と生物現象を対応させた調査に労力がかかるため、階層構造を扱った研究が少ないと考えられる。しかし、河川下流域は河道の付け替えや堤防・護岸工事などにより人為的改変が最も激しい流程である。このため、その生態系保全や復元を考える上で、河川下流域の環境構造と生物の生息場所利用様式との関係を示すことが急務となっている。

淀川水系の流域スケールにおいて、本論文第 2-4 章では渓流域で、第 5 章では中流域でそれぞれカワヨシノボリの生息場所選好性を示し、生活史段階ごとに侵食・堆積場に対応した生息場を使い分けていることが示された。さらに、下流域についても同様に調べることによって、第 2-5 章で示された事実が一般化できると考えられる。

そこで、本章では淀川下流域に特徴的なワンド環境に注目して、ヨシノボリ属魚類の生

息条件を複数の空間スケールで分析した。本来なら、淀川下流域にも蛇行区間スケールに対応した瀬・淵等の生息場所類型が存在するはずである。しかし、淀川には河口から10km地点にある淀川大堰によって、堰上流に背水波及域が広がっているため、瀬・淵の環境構造が不明瞭になっている。ただし、淀川下流域の河口から12~13km地点には、大堰の建設以前に形成された城北ワンド群が保全されており、比較的多様な環境構造が存続している。本研究では、城北地区の各ワンドを生息場所スケールの1単位として捉えた。ワンドとは、「水制工に囲まれ流水部に開口部を有する河道内の止水域」と定義され、開口部を持たないタマリと区別されている(森脇 1999^[13])。

城北ワンド群に生息するヨシノボリ類は、池などの止水域に生息するトウヨシノボリ縞鱭型 *Rhinogobius* sp. OR "Shimahiregata" (鈴木 1996^[14]; 辻本ほか 2003^[15])のみであったため、縞鱭型を研究対象とした。ヨシノボリ属は底生生活を送るため、河床の底質が生息場所条件として重要である(水野ほか 1979^[16])。したがって、河床構造と生息場所利用様式との関係を考察するには好適な研究材料と考えられる。

本研究の目的は、城北ワンド群に生息するトウヨシノボリ縞鱭型について、生息場所スケール(ワンド間比較)と微生息場所スケール(底質型間比較)における分布様式を示すことにある。次に、年級群や季節による生息場所の差異や摂餌生態の季節変化を調べることによって、生活史を通じた生息場所利用様式を明らかにすることを目的とした。また、これらの成果に基づいて、ヨシノボリ属魚類からみた河川下流域の生息場所条件を示すとともに、淀川下流域の河川環境の現状についても考察した。

6.2 方法

6.2.1 調査地

調査は、大阪市旭区の淀川下流域の城北ワンド群(河口より12~13km)で行った。現存する淀川のワンドは全102個であり、1971-75年の航空写真に基づき、左岸1-51、右岸52-102の通し番号がつけられている。以下本文では各ワンドを番号で呼ぶ。2001年はワンド番号29, 30, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39の合計9地点(8月は番号29, 30, 34, 36, 37の合計5地点、綾 1999^[17]; 図 6.1)で行い、2002年の調査は、2001年に淀川河川事務所が自然環境復元のために低水敷に創設した2つの「新設ワンド」(34番新設(34NC)と35番新設(35NC))を加え合計11地点で行った。ワンドに隣接する淀川本川では、8月と6月に上流部(A)と下流部(B)の岸際で調査を行った。

大水ほか(2001)^[18]および河川環境管理財団大阪研究所(2002)^[19]によれば、ワンド29, 33, 39は本川と連結している開放型ワンド、ワンド30, 34, 35, 36, 37, 38は本川と連結していない半閉鎖型ワンドに対応する。各ワンドの環境特性を表 6.1に示す。物理環境(面積, 最大水深, 底質の最大値, 平均値および標準偏差)によるワンドの変異については主成分分析を行った(図 6.2)。その結果、第1主成分の軸は面積, 水深, 底質ともに大きいことを示し、第2主成分の軸は面積, 水深が大きいことを示した。また、第1主成分の固有値は2.80, 固有値ベクトルは面積0.51, 水深0.50, 底質の最大値0.39, 平均値0.53, 標準偏差0.25, 寄与率は56.06%であり、第2主成分の固有値は1.25, 固有値ベクトルは面積0.36, 水深0.43, 底質の最大値-0.19, 平均値-0.25, 標準偏差-0.77, 寄与率は24.95%だった。新設ワ

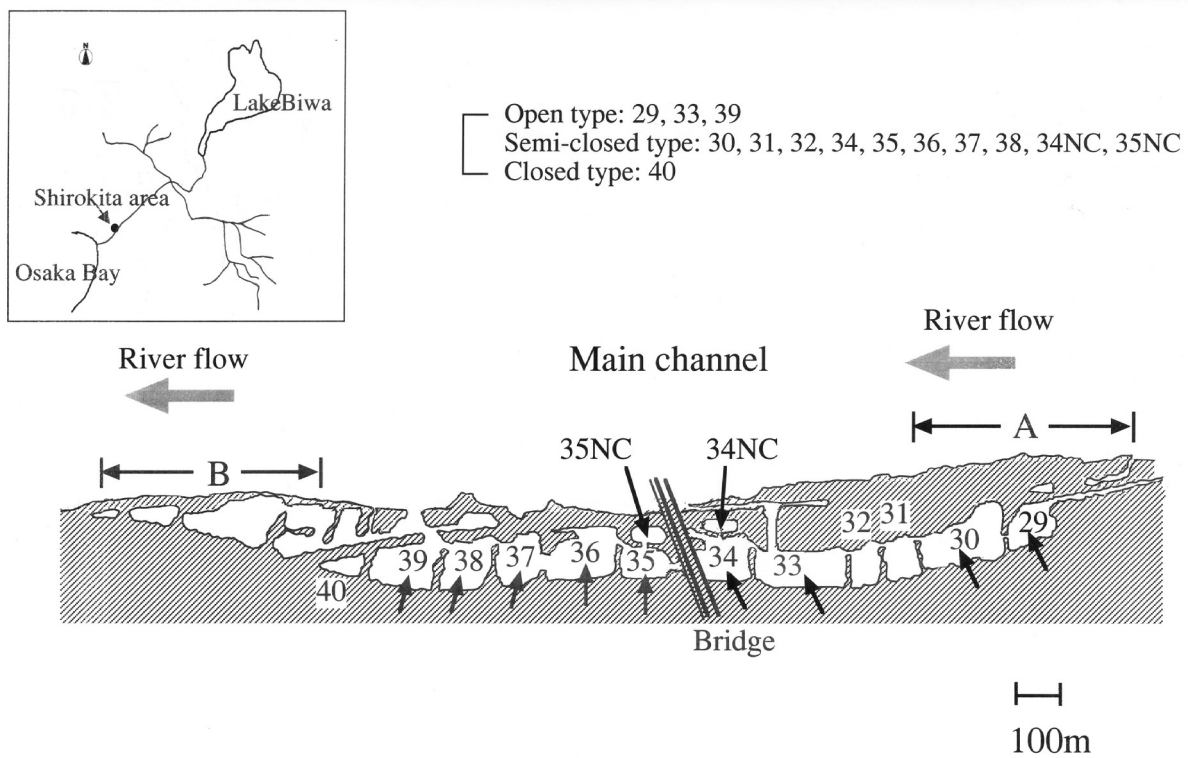


図 6.1 : 調査地図 . 矢印は調査を行ったワンドを示す .

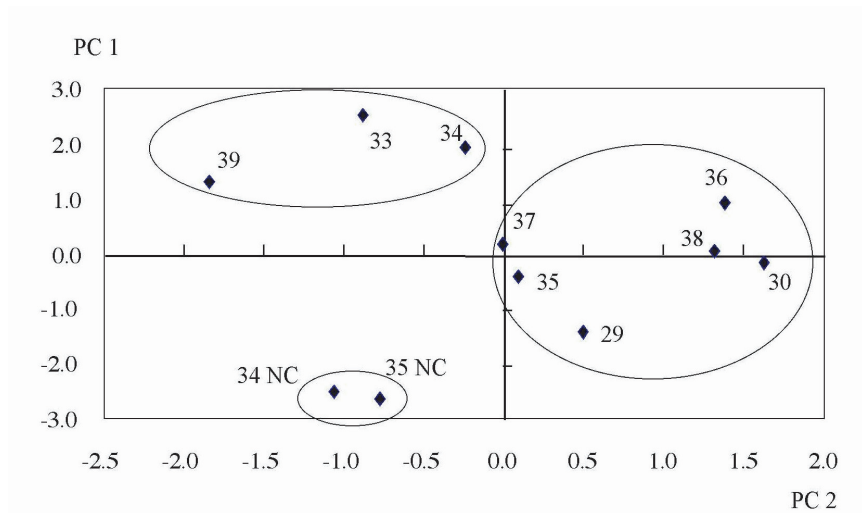


図 6.2 : 環境要因の主成分分析によるワンドの類型 .

表 6.1: 城北地区における各ワンドの環境条件. サイト番号については図 6.1 を参照のこと.

Site	Wando no.										Main channel		
	29	30	33	34	35	36	37	38	39	34NC	35NC	A	B
Wando type ¹⁾	open	semi-closed	open	semi-closed	semi-closed	semi-closed	semi-closed	semi-closed	open	semi-closed	semi-closed	A	B
Area(m ²) ²⁾	5269	9233	7911	8304	4873	8720	5960	5925	7519	1200	1000	-	-
Max depth(m) ²⁾	1.69	2.20	2.67	2.22	1.82	2.39	2.15	2.40	1.72	1.00	1.00	-	-
Substrate (%)													
R	0.79	0.39	34.13	31.22	10.09	5.14	8.71	1.52	33.54	0.00	0.00	0.00	0.00
U	8.58	12.10	0.53	9.55	4.74	11.01	1.36	3.23	2.92	14.81	12.47	0.00	0.00
H	6.14	8.44	14.49	6.22	11.62	16.67	13.40	23.33	9.17	4.44	10.99	0.00	2.33
G	24.42	25.05	6.31	28.72	0.00	12.25	2.52	5.35	0.00	0.00	0.00	0.00	31.33
S	3.89	6.87	2.84	4.94	0.00	0.80	0.20	2.02	7.92	0.00	0.00	0.00	28.67
M	24.95	14.00	5.78	4.17	56.91	24.86	13.74	32.53	21.56	78.89	76.54	94.77	37.67
L	31.22	33.16	35.91	15.19	16.63	29.28	60.07	32.02	24.90	1.85	0.00	5.23	0.00
Substrate Index													
mean	12.56	14.03	21.79	22.60	12.96	15.03	12.21	12.46	18.86	10.28	10.95	6.00	11.90
SD	7.33	6.58	10.98	8.58	7.33	6.14	8.61	5.84	11.83	7.76	8.31	0.00	3.94
maximum	26	26	36	36	36	36	36	36	36	30	30	6	18
minimum	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
Max depth of silt layer(m) ²⁾	2.2	1.3	0.8	1.2	1.1	1.6	1.2	0.8	0.6	-	-	-	-
Coastal features													
slope	gentle	gentle	gentle	gentle	gentle	gentle	gentle	gentle	gentle	gentle	gentle	gentle	gentle
steep	steep	steep	steep	steep	steep	steep	steep	steep	steep	steep	steep	steep	steep
reed ⁵⁾	reed	reed	reed	reed	reed	reed	reed	reed	reed	reed	reed	reed	reed
water	water	water	water	water	water	water	water	water	water	water	water	water	water
lettuce ⁴⁾	lettuce	lettuce	lettuce	lettuce	lettuce	lettuce	lettuce	lettuce	lettuce	lettuce	lettuce	lettuce	lettuce
			amur		amur		tall	tall	goldenrod				
			silvergrass ⁵⁾		silvergrass		goldenrod ⁷⁾	goldenrod	joyweed				
						rush ⁶⁾	sweet	sessile	joyweed ⁸⁾				
						willow	hyacinth ⁹⁾	willow	willow				

1) after Omizu et al. (2001), 2) after Foundation of river and watershed environment management (2000), 3) *Phragmites australis*, 4) *Pistia stratiotes*, 5) *Miscanthus sacchariflorus*, 6) *Iris pseudacorus*, 7) *Solidago altissima*, 8) *Alternanthera* spp., 9) *Eichhornia crassipes*

ンドは小さく浅い形状で底質が細かく，ワンド33，34および39は大きく深い形状で底質が粗く，その他のワンドは面積，水深が大きく，底質は比較的小さい傾向を示した（図6.2）。

6.2.2 材料

淀川下流域では，これまでカワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* (Mizuno 1960) と，ヨシノボリ類 *Rhinogobius* sp. およびトウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR が記録されている（長田 1975^[20]；紀平 1997^[21]；矢田 1999^[22]）が，ワンドのヨシノボリ類については必ずしも分類学的検討はされてこなかった（長田 私信）．本研究で採集されたヨシノボリ類の標本は，胸鰭鰭条数が17~21であることからカワヨシノボリとは区別された．次に，オスの第1背鰭が伸長しない，オスの第2背鰭が大きくない，雌雄ともに第2背鰭の下半部に2~3本の紫色縦線，尾鰭中央に4~5本の紫色の横帯があるなどの点から，淀川水系に生息するピロヨシノボリ（仮称）*Rhinogobius* sp. BW (Takahashi & Okuda 2002^[23]) ではなく，トウヨシノボリ縞鰭型（鈴木 1996^[14]）と同定された．縞鰭型は，池などの止水域に生息することが知られている（鈴木 1996^[14]）．

6.2.3 現地調査

調査は，2001年8月27-28日，10月15-20日，11月30日-12月10日，2002年4月19-26日5月20-21日，6月21-28日の計6期にそれぞれ2-3日間実施した．タモ網（メッシュサイズ1mm，間口35cm）を用いて1ワンドにつき90回スイーピング（sweeping：底面を掃き拵うように採集する方法）を行い，3回を1セットとして合計30セットの採集を行った．スイーピング1回ごとに採集した個体数および環境条件として，底質およびスイーピングした場所に隣接する水際植生を記録した．個体数密度と環境条件は1セットの平均値を求め，その値を解析に用いた．

採集地点の底質を巨石（ブロックや捨て石：R， $>250\text{mm}$ ），浮き石（石が積み重なり石と石の隙間が空いた状態の石：U， $>50\text{mm}$ ），はまり石（石の下方が泥や砂のなかに埋もれており石の表面（上・側面）だけが水中に出ている状態の石：H， $>50\text{mm}$ ），砂利（G， $=4\sim 50\text{mm}$ ），砂（S， $>4\text{mm}$ ），泥（M），落葉落枝（L）を目視で判定し， $50\times 50\text{cm}$ の範囲内で被覆面積の多い順に上位3つを記録した．また，岸際環境条件についても現場で記録した（Table1）．太田ほか（2002）^[24]に基づいて，記録した第1位から第3位の底質をそれぞれ3，2，1点として，さらに各底質のスコア（R，6；U，5；H，4；G，3；S，2；M・L，1）を掛け合わせた値の合計値を各地点における底質指数（SI：Substrate Index）とした．底質スコアは，河床材料の粒径に応じて大きなものから小さなものまで6点から1点の間で与えられている．底質指数は6~36の数値となり，数値が高いほど土砂や有機物が侵食を受ける傾向にあり，数値が低いほどこれらが堆積傾向にあると解釈できる．泥と落葉落枝の粒径は等しくないが，堆積過程が似ていると考えて同じスコアを与えた．採集地点の底質を泥・落葉優占底（ $SI\leq 12$ ：以下泥落葉底と記す），礫優占底（ $12<SI\leq 25$ ：以下礫底と記す），ブロック優占底（ $25<SI$ ：以下ブロック底と記す）の3つに類型化した上で，ヨシノボリの個体数密度との関係を分析した．コンクリートブロックの底質指数については，その大きさからRと同じスコアを与えた．

6.2.4 形態の計測および消化管内容物分析

採集したトウヨシノボリ縞鱈型は、現場で10%ホルマリンを用いて固定した後、研究室に持ち帰り、標準体長(SL: standard length, 以下体長という)と湿重量を測定した。また、全採集個体について解剖を行い、生殖腺湿重量および消化管内容物湿重量を測定した。各採集期の個体の体長と体重の分散図から回帰直線を求め、回帰直線上の平均値との残差を肥満度と定義した。また、体重に対する消化管内容物湿重量の割合を充満度、体重に対する生殖腺湿重量の割合を生殖腺指数(GSI: gonadosomatic index)として、それぞれ各個体について算出した。

トウヨシノボリ縞鱈型は、他のヨシノボリ類と違って雄の第1背鰭が伸張せず、全体的に他のヨシノボリ類に比べて体サイズが小さい。以上の理由から、外部形態で年級群を分けることが困難だった。そこで、各時期のサンプルについて、体長分析を用いたコホート分析(Cassie 1954^[25])の結果とGSIの値を組み合わせることで年級群の区分を行った。

消化管内容物については、実体顕微鏡および光学顕微鏡を用い、底生動物については川合編(1985)^[26]、近藤ほか(2001)^[27]、Merritt & Cummins (eds.) (1996)^[28]、Niitsuma (1995)^[29]、Wiederholm (1983)^[30]に、プランクトンについては水野(1964)^[31]および水野・高橋(1991)^[32]に基づいて種または属の同定を行い、個体数を記録した。

6.2.5 データ分析

本研究の分析項目については、 $\log(n+1)$ 変換を行った上でも正規性が得られなかったためノンパラメトリック検定を行った。2群の差の検定についてはMann-WhitneyのU検定を、3群以上の差の検定についてはKruskal-Wallis検定を、2要因での差の検定についてはFriedman検定を、多重比較についてはSteel-Dwass検定を、相関分析についてはスピアマンの順位相関係数検定を行った。また、年級群による分布型の比較をするために、 χ^2 検定を行った。なお、本稿では、統計値の表示の際に(平均値±標準偏差)の形で示した。

6.3 結果

6.3.1 本川とワンド群の個体数密度

淀川本川の調査地では、少なくとも調査を行った6月と8月にはヨシノボリ類は採集されなかった。しかし、城北ワンド群ではいずれの季節もトウヨシノボリ縞鱈型が採集された。年6回の調査におけるトウヨシノボリ縞鱈型の全11ワンドの年間平均個体数密度(/ m^2)は 0.47 ± 1.43 であった。

6.3.2 個体数密度と年級群の季節変化

各季節の平均個体数密度(/ m^2)は、8月: 0.62 ± 1.43 、10月: 0.17 ± 1.22 、11-12月: 0.14 ± 0.67 、4月: 0.23 ± 0.95 、5月: 0.49 ± 1.44 、6月: 1.10 ± 2.28 であった(Table 2)。季節間の比較の結果、6月の個体数密度が有意に高かった(Steel-Dwass's test, 8月と10月($W=4.25$), 8月と11-12月($W=3.69$), 8月と4月($W=3.14$), 10月と5月($W=-3.37$), 10月と6月($W=-7.33$), 11-12月と5月($W=-3.30$), 11-12月と6月($W=-7.11$), 4月と6月($W=-7.20$), 5月と6月($W=-5.11$), いずれも $P<0.05$)。

採集個体をコホート分析により、年級群を0歳魚（以下0⁺と記す）と1歳以上魚（以下1⁺と記す）に分けた。採集された0⁺個体は縞鱗型の特徴である背鱗の縞が1本であったが、尾部基底の暗色班が「く」の字形であったことから縞鱗型と同定された。また、4月に繁殖していた縞鱗型成魚がいた閉鎖的なワンドで、5月にかけて同所的に稚魚が見られたこと、コホート分析において稚魚の成長過程で異なる繁殖期と見られる個体はならず、季節的な成長が見られたことから、採集されたヨシノボリ類の稚魚を縞鱗型として扱った。

2歳魚以上については、1⁺以上の捕獲個体数が少なかったため、コホート分析による区別が困難だった。縞鱗型と同様にヨシノボリ属のうち小型種とされているカワヨシノボリでは39mmSL以上の満2歳魚があり（水野・宮城 1968^[33]）、回遊性の *Rhinogobius brunneus* (cross-band type; 現在のシマヨシノボリ *Rhinogobius* sp. CR) でも33mmSL以上の2歳魚が出現することが報告されている（Sawara 1968^[34]）。そこで、本研究では2歳魚の可能性のある30mmSL以上の個体についても、1⁺に含めた。その結果、8月は22.00mmSL以上、10月は24.75mmSL以上、11-12月は26.55mmSL以上、5月は、27.40mmSL以上、6月は23.00mmSL以上が1⁺に判定された。4月は、すべて1⁺であった。各季節の1⁺に対する0⁺の割合は、8月では0.63、10月では10.00、11-12月では1.00、4月では0.00、5月では7.56、6月では1.76であった。

6.3.3 繁殖期と稚魚期の生息場所利用

2002年4月15日には、35番新設ワンドの開口部で浮き石の下に産卵床が4つ確認された。卵塊は石の下面に1層に産みつけられていた。そのうちの2つの石の長径は16cmと21cmであり、卵塊面積はそれぞれ24cm²と36cm²であった。卵塊の一部を研究室に持ち帰って計測したところ、発眼卵の長径は2.3-2.9mmだった。5月には2つの新設ワンドや29番ワンドのヨシ陰で0⁺が多く出現した。その後、6月には全体的に0⁺が多くなった。その結果、4月を繁殖期、稚魚が出現した5、6月を稚魚期、8月から12月を非繁殖期と分類し分析に用いた。

6.3.4 ワンドによる生息密度の差異

非繁殖期にはワンド間で生息密度に差異が見られた（Kruskal-Wallis test, $H_{adj}=23.33$, $df=8$, $P<0.01$ ）。このうち33番と38番ワンドで個体数が0であり、その他のワンドでは34番、36番、37番が比較的個体数密度が高かった（図 6.3 (a)）。また、開放型ワンド（ $\bar{m}=0.04$, $n=3$ ）よりも半閉鎖型ワンド（ $\bar{m}=0.27$, $n=6$ ）で密度が高かった（Mann-Whitney's U test, $U_S=30939$, $P<0.05$ ）。

繁殖期もワンド間で生息密度に差異が見られ（ $H_{adj}=68.67$, $df=10$, $P<0.001$ ）、35番新設ワンドの個体数密度がいずれのワンドよりも高かった（図 6.3 (b)）。開放型ワンド（ $\bar{m}=0.08$, $n=3$ ）と半閉鎖型ワンド（ $\bar{m}=0.29$, $n=9$ ）で生息密度の違いは見られなかった（ $U_S=11307$, $P=0.13$ ）。ただし、新設ワンドについては、隣接する半閉鎖型ワンドに開口部が向いており本川とは連結していないことから、半閉鎖型ワンドに含めて分析を行った。

稚魚期もまたワンド間で生息密度に差異があり（ $H_{adj}=28.49$, $df=10$, $P<0.01$ ）、35番新設ワンドで高く、33番ワンドで低かった（図 6.3 (c)）。しかし、開放型ワンド（ $\bar{m}=0.52$, $n=3$ ）と半閉鎖型ワンド（ $\bar{m}=0.87$, $n=9$ ）で生息密度の違いは見られなかった（ $U_S=40314.5$,

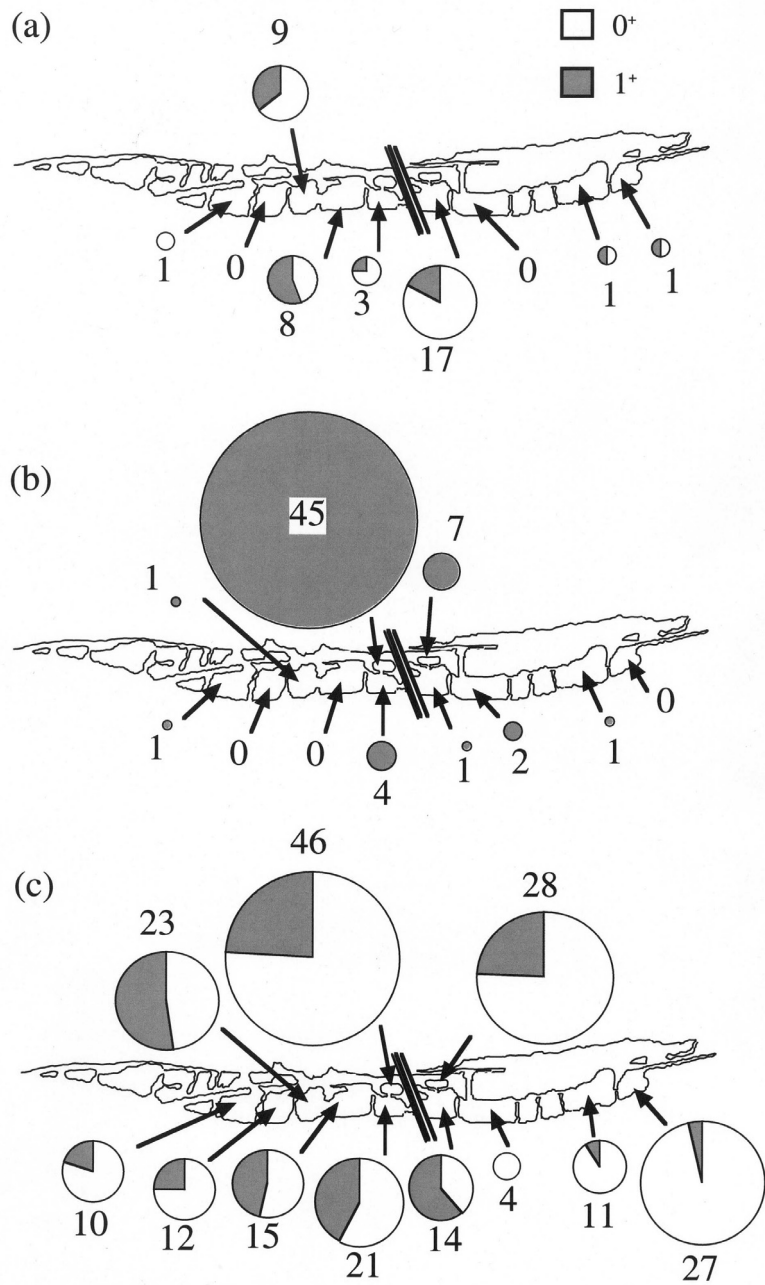


図 6.3 : 城北ワンド群におけるトウヨシノボリ縞鱈型の分布 .
 (a) 非繁殖期 , (b) 繁殖期 , (c) 稚魚の生育期 . 数字は採集個体数を表す . 地形は図 6.1 に対応している .

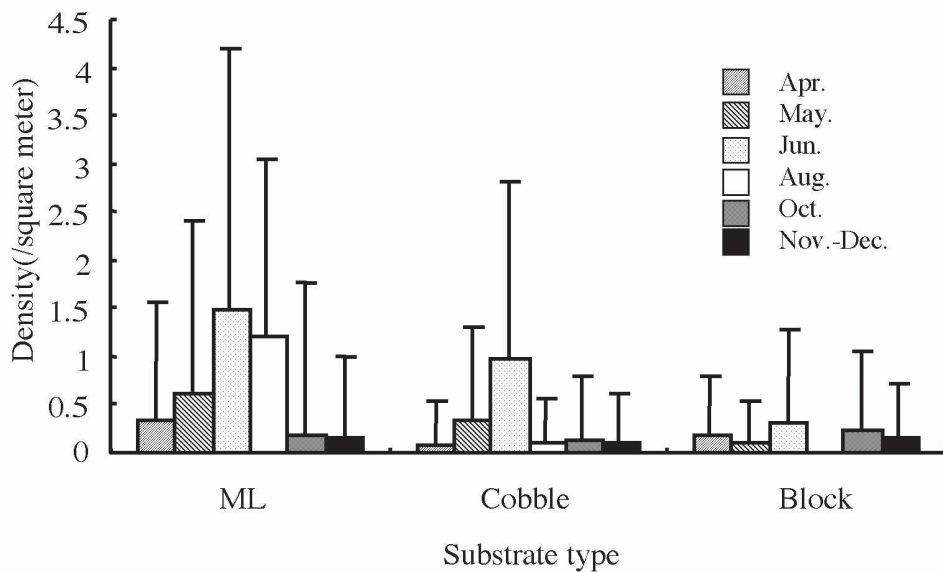


図 6.4：各底質型におけるトウヨシノボリ縞鱚型の生息密度の季節変化。

$P=0.05$)。

また，非繁殖期，稚魚期のいずれの時期についても 0^+ と 1^+ の分布傾向に違いは見られなかった（非繁殖期： $\chi^2=31$, $df=26$, $P=0.23$ ；稚魚期： $\chi^2=50$, $df=48$, $P=0.39$ ）。繁殖期は 1^+ のみが分布していた。

6.3.5 底質型による生息密度の差異

各底質型におけるトウヨシノボリ縞鱚型の年間平均個体数密度は底質型によって異なり，泥落葉底 (0.10 ± 0.25) が礫底 (0.06 ± 0.18) やブロック底 (0.04 ± 0.15) よりも有意に高かった（Steel-Dwass's test, 泥落葉底と礫底： $W=3.03$, 泥落葉底とブロック底： $W=3.49$, とともに $P < 0.05$ ）。季節要因の影響を調べたところ，季節によって分布の違いは見られなかった（Friedman test, 季節要因； $\chi^2_{adj}=7.76$, $df=5$, $P=0.17$ ；図 6.4）。また，非繁殖期と稚魚期のいずれの時期でも年級群による分布傾向の違いは見られず， 0^+ , 1^+ とともに泥落葉底に多く生息していた（非繁殖期： $\chi^2=18$, $df=14$, $P=0.21$ ；稚魚期： $\chi^2=18$, $df=16$, $P=0.32$ ；図 6.5）。

6.3.6 物理環境要因の影響

現存する最新の物理環境データ（1997年分：河川環境管理財団大阪研究所 2000^[35]）に基づいて，各ワンドの面積，最深部の水深および最大堆積層厚（潜水によって鉄棒をワンド底に突き刺し，測定した堆積層の厚さ）と個体数密度の相関を調べた。なお，97年には新設ワンドが設置されていなかったため，分析からは除外した。その結果，5月の個体数密度は面積が大きくなるにつれ減少し（Spearman's correlation coefficient, $df=8$, $r=-0.55$, $P=0.11$ ；図 6.6 (a)），最大堆積層厚が大きくなるにつれ増加する傾向があった（Spearman's correlation coefficient, $df=8$, $r=0.64$, $P=0.07$ ；図 6.6 (b)）。

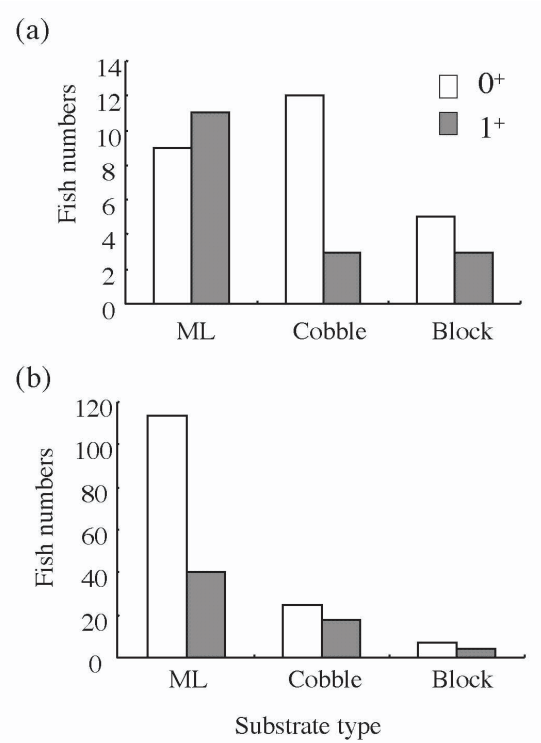


図 6.5 : 各底質における 0 歳魚と 1 歳魚の分布パターン . (a) 非繁殖期 , (b) 稚魚の生育期 .

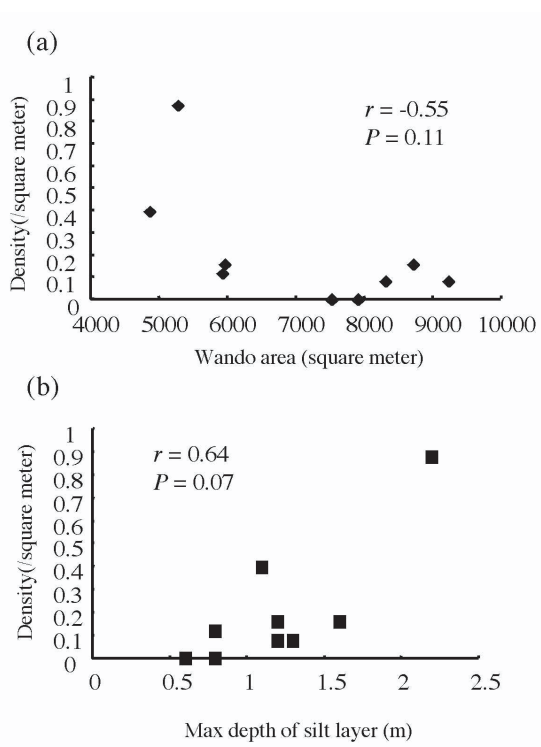


図 6.6 : 5 月におけるワンド面積 (a) と最大堆積層厚 , (b) に対する生息密度 .

6.3.7 摂餌生態の特徴

肥満度

肥満度の季節変化を分析した結果，どの季節が肥満度が高いということはなかった ($\bar{m}=4.33E-15$, $H_{adj}=1.23$, $df=5$, $P=0.94$) . 年級群による違いも見られなかった ($\bar{m}=1.68E-09$, $U_S=11422$, $P=0.17$) . 生息場所および微生息場所による違いも見られなかった (生息場所要因: $\bar{m}=1.54E-09$, $H_{adj}=11.50$, $df=10$, $P=0.24$; 微生息場所要因: $\bar{m}=-0.0001$, $H_{adj}=1.35$, $df=2$, $P=0.51$; 表 6.2) .

表 6.2: トウヨシノボリ縞鰭型の生息密度, 肥満度および充満度の季節変化. 生息密度 ($/m^2$) は合計 90 回の定量採集から求めた. サンプルサイズは各期における採集された個体数の合計を示す. 肥満度と充満度については本文を参照のこと .

		Aug.	Oct.	Nov.-Dec.	Apr.	May	jun.
Density	n	13	22	14	62	60	152
	mean	0.62	0.17	0.14	0.23	0.49	1.10
	SD	1.43	1.22	0.67	0.95	1.44	2.28
	maximum	7.14	16.67	7.14	7.14	9.52	11.90
	minimum	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Obesity	mean	4E-08	-2E-09	9E-17	6E-17	-1E-17	2E-15
	SD	0.23	0.04	0.03	0.05	0.06	0.05
	maximum	0.65	0.06	0.05	0.09	0.26	0.09
	minimum	-0.27	-0.08	-0.08	-0.16	-0.12	-0.29
Gut fullness	mean	0.03	0.07	0.05	0.05	0.10	0.04
	SD	0.02	0.06	0.04	0.04	0.08	0.03
	maximum	0.58	0.23	0.16	0.19	0.47	0.16
	minimum	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00

充満度

充満度の季節変化を分析した結果，5月 (0.04 ± 0.03) は8月 (0.01 ± 0.01) , 4月 (0.02 ± 0.02) , 6月 (0.02 ± 0.01) に比べて有意に高かった (Steel-Dwass's test, 8月と5月: $W=-3.55$, 4月と5月: $W=-3.55$, 5月と6月: $W=6.08$, いずれも $P<0.05$; Table2) . また, 年級群要因の影響を調べたところ, 0^+ は5月 (0.11 ± 0.09) に充満度が高かった (Steel-Dwass's test, 5月と6月: $W=6.55$, $P<0.05$; 図 6.7 (a)) が, 1^+ では4月 (0.05 ± 0.04) に充満度が高かった (Steel-Dwass's test, 4月と6月: $W=4.09$, $P<0.05$; 図 6.7 (b)) . ただし, 1^+ の分析では, 10月の採集個体数が2個体のため分析から除外した .

非繁殖期と繁殖期ではワンド間で充満度に違いは見られなかった (非繁殖期: $\bar{m}=0.06$, $H_{adj}=1.47$, $df=3$, $P=0.69$; 繁殖期: $\bar{m}=0.05$, $H_{adj}=4.90$, $df=2$, $P=0.09$) . ただし, 非繁殖期の採集個体数は29番, 30番, 39番ワンドでそれぞれ1個体, 繁殖期の採集個体数は30番, 34番, 37番, 39番ワンドでそれぞれ1個体と33番ワンドで2個体のため分析から除外した . 稚魚期の 0^+ の充満度は比較的個体数密度の高い新設ワンド (34NC: 0.09 ± 0.02 , 35NC: 0.08 ± 0.05) と29番ワンド (0.14 ± 0.08) で高かった (Steel-Dwass's test, 29と35: $W=3.55$, 29と37: $W=3.82$, 29と38: $W=3.65$, 29と39: $W=3.39$, 37と35NC: $W=-3.30$, いずれも $P<0.05$; 図 6.8) . 1^+ ではワンド間で違いは見られなかった ($\bar{m}=0.03$, $H_{adj}=12.26$, $df=7$, $P=0.09$) .

底質要因による違いは見られなかった (Friedman test, 底質要因: $\chi^2_{adj}=0.67$, $df=2$, $P=0.71$) .

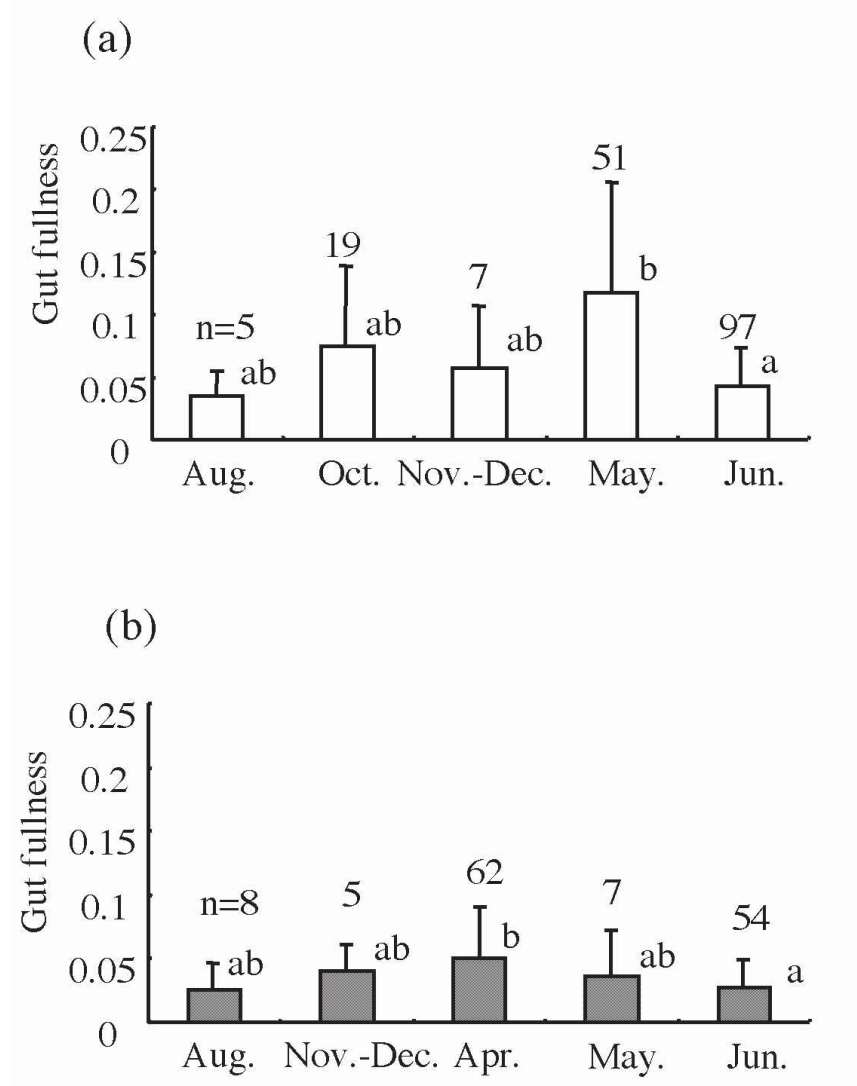


図 6.7 : 充満度の季節変化 . (a)1 歳魚 , (b)0 歳魚 . 同じ character は Steel-Dwass 検定で有意差がないことを示す .

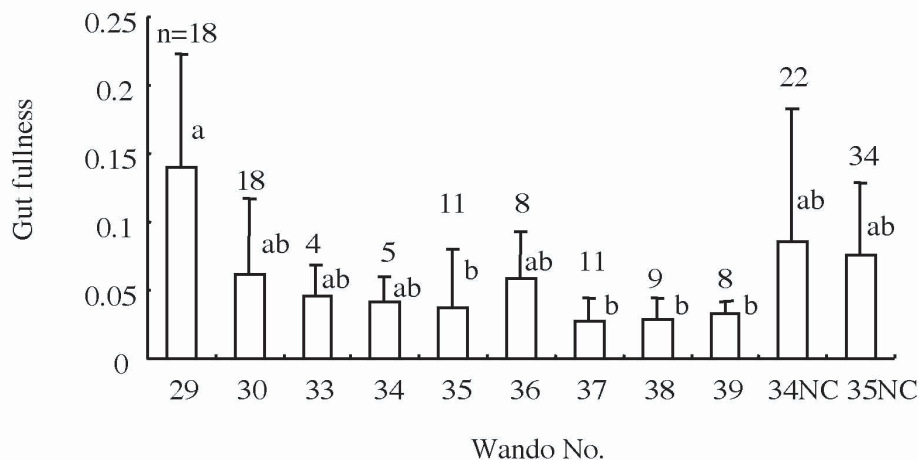


図 6.8 : 5-6 月期の各ワンドにおける 0 歳魚の充満度 .

消化管内容物

トウヨシノボリ縞鱈型の消化管内容物は、いずれの季節もケンミジンコ科 Cyclopidae gen. spp. やシカクミジンコ属 *Alona* spp. など底生生活型の種を含むプランクトンが多かった。各月における採集個体の消化管内容物の個体数割合の内訳を、ワンドごとに示した(図 6.9)。とくに、8 月から 12 月にかけて、トウヨシノボリ縞鱈型はプランクトンを多く摂餌していた(図 6.9 (a)-(c))。4 月はプランクトンよりもユスリカ科(主にコガタユスリカ属 *Microchironomus* sp. やホソミユスリカ属の一種 *Dicrotendipes nigrocephalicus*, エリユスリカ属 *Orthocladius* spp.)が多かった(図 6.9 (d))。35 番新設ワンドで孵化仔魚を摂餌していたのは 2 個体のみで、他の個体はプランクトンやユスリカ類を摂餌していた。34 番ワンドの個体はミズダニ Hydrachnellae 幼体を、37 番ワンドの個体はミズダニやオカメミジンコ属 *Simocephalus* spp. などのプランクトンも摂餌していた。5 月は個体数密度の高かった新設ワンドでは、チビミズムシ属の一種 *Micronecta* sp. やケンミジンコ科が多く摂餌されていた。34 番ワンドではミズムシ *Asellus hilgendorfi* しか摂餌していなかった(図 6.9 (e))。6 月は再びケンミジンコ科やマルミジンコ属 *Chydorus* spp. などの動物プランクトンを多く摂餌するようになったが、新設ワンドでは多様な餌組成を示した(図 6.9 (f))。

6.4 考察

6.4.1 生息場所利用様式

城北ワンド群に接する淀川本川の岸際で 8 月と 6 月に調査を行ったが、トウヨシノボリ縞鱈型は採集されず、ワンド内でのみ採集された。また、2002 年 9 月 18-20 日にも本川を調査したがヨシノボリ類は 1 個体も採集されなかった(石田 未発表)。このことから、縞鱈型はワンド内で生活するものと考えられる。ただし、ワンド内の個体数密度が低かった冬期については本川での調査は行っておらず、この時期に縞鱈型が本川に移動するという可能性

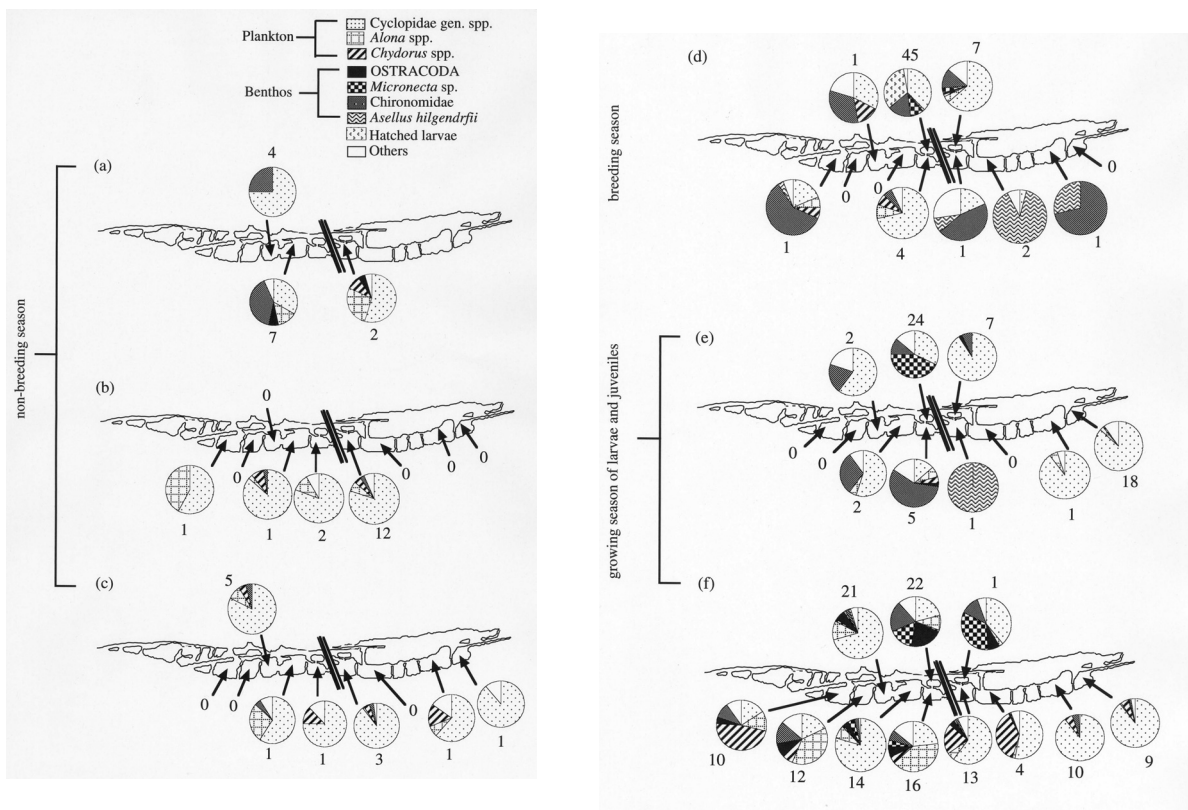


図 6.9 : 消化管内容物の季節変化 . (a) 8月 , (b) 10月 , (c) 11-12月 , (d)4月 , (e)5月 , (f)6月

は否定できない。

主成分分析の結果、ワンドは小型で底質の細かい新設ワンド、大型で底質の粗い33, 34, 39番ワンド、大型で底質が比較的小さい29, 30, 35, 36, 37, 38番ワンドに分けられた(図6.2)。城北ワンド群では、従来、ワンドは水の交換のよい開放型ワンドと水位変化に応じて表面流の流出入が変化する半閉鎖型ワンドに分けられてきた(大水ほか 2001^[18]; 図6.2)。本研究の結果、開放型の33, 39番ワンドは半閉鎖型ワンドと異なる環境を示した。しかしながら、開放型の29番ワンドの環境はむしろ半閉鎖型ワンドに近いと考えられた。すなわち、このワンドと本川をつなぐ水路は増水時にしか連結せず、稚魚期はほとんど水が通っていないため、他の奥まったワンドと同様の環境条件が生じたのかもしれない。これらの事実は、縞鱗型が閉鎖的で止水的な環境を好むことを示唆している。

トウヨシノボリ縞鱗型の生息密度が高かったのは、泥落葉底の多い新設ワンドおよび半閉鎖型のワンドだった。とくに、5月において、ワンド面積が小さくなるにつれて個体数密度が高くなり、最大堆積層厚が厚くなるにつれて個体数密度が高くなっている(図6.6)ことから、縞鱗型は小さくて泥の堆積量が多いワンドに多く棲むと考えられる。この時期に多くなる0⁺は、特に泥場をよく利用すると考えられる。29番ワンドも半閉鎖型ワンドと同様の環境だったため生息密度が高い傾向を示した(図3(c))。ただし、増水時に本川と連結すると、29番ワンドは他の開放型ワンドに似た環境になるかもしれない。

上記のようなトウヨシノボリ縞鱗型の生息場所特性は、河川陸封型のカワヨシノボリが淵よりは瀬に、砂底や礫底よりは石底に多く生息する(竹門ほか 2003^[36])ことと合わせて対照的である(本論文第2-5章参照)。もともと両側回遊型トウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. ORは他のヨシノボリ類と同様、早瀬の礫底を生息場所としているが、流れのない泥質の水域にも生息し、泥の塊に産卵できることが知られている(越川 1989^[37])。また、縞鱗型については、主に河川敷の池など止水ないし緩流域に生息しているという(鈴木 1996^[14])。したがって、縞鱗型は他のヨシノボリ類より止水に適應しているタイプであると考えられる。ただし、本研究では4月に新設ワンドの長径16cm~21cmの比較的大きな礫の下面に産卵床が4つ確認された。このため、繁殖期以外は泥落葉底に生息しても、産卵基質としては他のヨシノボリ類と同じく浮き石が適していると考えられる。

6.4.2 生活史段階に応じたワンドの生息密度の変化

今回調査した11個のワンド間では、トウヨシノボリ縞鱗型は全ワンドから採集されたが、奥まった新設ワンドの個体数密度が高かった。新設ワンドは既存のワンド(最深部の水深300cm)に比べて平均水深が30cm以下と浅く、隣接したワンドとの連結部分に大型の浮き石が密集しているが、泥や落葉が優占する底質が広く分布している。4月に産卵床が観察されてから、5月には同じ新設ワンドの泥落葉底やヨシの陰に稚魚が生息しているのが認められた。

以上のことから、トウヨシノボリ縞鱗型は、非繁殖期の成魚は泥底のワンド環境に、繁殖期の成魚は新設ワンドに生じたような侵食が卓越した大礫底のあるワンド環境に集中し、成育段階にある稚魚は餌場としての泥や落葉が堆積した環境に生息場所を変化させると考えられる。したがって、前節で述べたように、冬期に本川へ出る可能性は残るものの、縞鱗型は基本的にはピワヨシノボリのように繁殖や成長を止水域だけで完結するタイプで

あると考えられる。トウヨシノボリ縞鱗型は、第2-5章で示したカワヨシノボリとは選好する生息場が異なるものの、侵食・堆積場を生活史段階に応じて使い分けているという点では同じであり、流域スケールや生物種が異なってもこのような場の使い分けは一般的であるといえる。

6.4.3 淀川水系におけるヨシノボリ類の分布状況と淀川大堰の影響

河川陸封型のカワヨシノボリと両側回遊型ヨシノボリが同一河川に生息する場合には、中・上流域にカワヨシノボリが、中・下流域にその他のヨシノボリ類が生息することが知られており、中流域では両型のオーバーラップが見られるという(Mizuoka 1962^[38]; 水野 1963^[39])。ところが、淀川の上流にあたる木津川本川にはカワヨシノボリが単独で分布しており、他のヨシノボリ類と同所的に生息していない(竹門ほか 2003^[36])。また、城北ワンド群においても両側回遊型のヨシノボリ類は一切採集されなかったことから、城北ワンド群に生息するヨシノボリ類は、トウヨシノボリ縞鱗型に限られると考えられる。本研究の調査期間中、淀川本川の鳥飼大橋直下(河口から17km地点)と樟葉(同33km地点)でトウヨシノボリ橙色型が採集された(石田 未発表)。この型も陸封されることが知られており(越川 1989^[37])、必ずしも両側回遊型の生活史をしているとは限らない。淀川流域には、かつて回遊型ヨシノボリ類が生息していたと考えられている(矢田 1999^[22])。紀平(私信)・長田(私信)によると、淀川大堰が完成した1984年以降、ヨシノボリ類の生息個体数が減少したという。大阪市都市環境局の2001年度の魚類調査では、大堰下流ではヨシノボリ類は採集されていない。以上の事実や推論を照らし合わせると、少なくとも現在の淀川本川では両側回遊型の生活史を送るヨシノボリ類はいない可能性も考えられる。

いっぽう、本研究によって、トウヨシノボリ縞鱗型は1)泥や落葉の底質に主に生息する、2)より閉鎖的な環境を好む、3)動物プランクトン食であるなどの点で、他のヨシノボリ類に比べてきわめてユニークな生活要求を持つことが明らかとなった。このことから、ワンドの形成や淀川大堰の水位安定化の運用が、トウヨシノボリ縞鱗型個体群にとってプラスに働いたと考えられる。

とくに、淀川大堰が完成した1984年以降、水位を安定的に高める運用が続けられており、増水時の攪乱は大幅に減少した(綾 2001^[40]; 河合 2001^[41])。その結果、砂や石の底質が減少し、泥底が増えたと考えられる。河合(2003)^[42]は1969年に比べワンド全体の水深が50~60cm増大したと述べている。淀川大堰の水位の安定化運用に伴うワンド環境の止水化が、トウヨシノボリ縞鱗型が生息するのに都合がよかったと考えられる。

ただし、今後も現状のような高めの水位が安定的に維持され続けると、城北ワンド群の環境はますます泥底の止水環境に変化することが予測される。この場合、産卵適地が減少することによってトウヨシノボリ縞鱗型ですら個体群維持が困難となる可能性もある。これを回避するためには、新設ワンドに造成した礫底のような底質環境が自然に形成される過程を回復するための工夫が必要と考えられる。

引用文献

- 1) Fausch K.D., Nakano S. and Ishigaki K. (1994): Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido Island, Japan: considering multiple factors across scales. *Oecologia*, 100, pp.1-12 .
- 2) 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, pp.1331-1341.
- 3) 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 . 日本生態学会誌, 44, pp.151-160.
- 4) 渡辺恵三・中村太士・加村邦茂・山田浩之・渡辺康玄・土屋進 (2001): 河川改修が底生魚類の分布と生息場環境におよぼす影響 . 応用生態工学, 4 (2) , pp.133-146.
- 5) 丹羽彌 (1967) 木曾川の魚 . 河川魚相生態学中下流篇 . 木曾教育会 . 293pp.
- 6) 竹門康弘 (1991) 動物の眼から見た河川のあり方 . 関西自然保護機構会報, No.13, pp.5-18.
- 7) Nakano S. (1995): Competitive interactions for foraging microhabitats in a size-structured interspecific dominance hierarchy of two sympatric stream salmonids in a natural habitat. *Canadian Journal of Zoology*, 73, pp.1845-1854.
- 8) Natsumeda T. (1998): Size-assortative nest choice by the Japanese fluvial sculpin in the presence of male-male competition. *Journal of Fish Biology*, 53, pp.33-38.
- 9) Natsumeda T. (1999): Year-round local movements of the Japanese fluvial sculpin, *Cottus pollux* (large egg type), with special reference to the distribution of spawning nests. *Ichthyological Research*, 46(1), pp.43-48.
- 10) Brusven M.A. and Rose S.T. (1981): Influence of substrate composition and suspended sediment on insect predation by the torrent sculpin, *Cottus rhotheus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38, pp.1444-14448.
- 11) 可児藤吉 (1944): 溪流棲昆虫の生態 . 古川晴男 (編) 「 昆虫 , 上 」 , pp.117-317 . 研究社 , 東京 .
- 12) 小川力也・長田芳和 (1999): イタセンパラの生息環境から見た淀川水系とその保全・復元に向けて . 森誠一編著 . 淡水生物の保全生態学?復元生態学に向けて , pp.223-239 . 信山社サイテック , 東京 .

- 13) 森脇榮一 (1999): 「わんど」とは、わんどの機能と保全・創造～豊かな河川環境を目指して～, pp.31-39. 河川環境管理財団大阪研究所.
- 14) 鈴木寿之 (1996): 兵庫県円山川で採集されたトウヨシノボリの1新型. 兵庫陸水生物, 47, pp.1-9.
- 15) 辻本始・向井貴彦・幸田正典 (2003): トウヨシノボリ橙色型, 縞鱗型およびピワヨシノボリ (仮称) の各型間での交配実験. 関西自然保護機構会誌, 25(1), pp.17-21.
- 16) 水野信彦・上原伸一・牧倫郎 (1979): ヨシノボリの研究. 4型共存河川でのすみわけ. 日本生態学会誌, 29, pp.137-147.
- 17) 綾史郎 (1999): 淀川のワンドの形成と変遷. わんどの機能と保全・創造～豊かな河川環境を目指して～, pp.41-77. 河川環境管理財団大阪研究所.
- 18) 大水菜津子・中谷貴史・綾史郎 (2001): 城北ワンド群の水理環境に関する研究. 河川技術論文集, 第7巻, pp.345-350.
- 19) 河川環境管理財団大阪研究所 (2002): 平成14年度わんどの水環境改善に関するとりまとめ作業.
- 20) 長田芳和 (1975): 淀川の魚. 淡水魚, 1, pp.7-15.
- 21) 紀平肇 (1997): 淀川大堰魚道の魚類. 魚類自然史研究会会報「ボテジャコ」, 1, pp.1-4.
- 22) 矢田敏晃 (1999): 淀川における魚類相及び本流とワンドの生物のかかわり合い. わんどの機能と保全・創造～豊かな河川環境を目指して, pp.95-103. 河川環境管理財団大阪研究所.
- 23) Takahashi S. and Okuda T. (2002): A new lentic form of the "yoshinobori" species complex, *Rhinogobius* spp. from Lake Biwa, Japan, compared with lake-river migrating *Rhinogobius* sp. OR. Ichthyological Research, 49, pp.333-339.
- 24) 太田太一・池淵周一・竹門康弘 (2002): 河道における物理的環境と底生動物の挙動との関係. 京都大学防災研究所年報, 第45号, pp.719-733.
- 25) Cassie R.M. (1954): Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 5, pp.513-522.
- 26) 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.
- 27) 近藤繁生・平林公男・岩熊敏夫・上野隆平共編 (2001): ユスリカの世界. 培風館, 東京.
- 28) Merritt R.W. and Cummins K.W. (eds.) (1996): An introduction to the aquatic insects of north America. Kendall-Hunt Publishing Company, USA.
- 29) Niitsuma H. (1995): Three species of the genus *Dicrotendipes* (Diptera, Chironomidae) from Japan. Japanese Journal of Entomology, 63(2), pp.433-449.

- 30) Wiederholm T. (1983): Chironomidae of the holarctic region. Keys and diagnoses. Part1. Larvae. Entomologica Scandinavica. Supplement No.19.
- 31) 水野寿彦 (1964): 日本淡水プランクトン図鑑 . 保育社 , 東京 .
- 32) 水野寿彦・高橋永治編 (1991): 日本淡水動物プランクトン検索図説 . 東海大学出版会 , 東京 .
- 33) 水野信彦・宮城正義 (1968): カワヨシノボリの生長 . 大阪府の川と魚の生態 , pp.178-182 . 大阪府水産林務課 .
- 34) Sawara Y. (1978): Ecological studies on the common freshwater goby, *Rhinogobius brunneus*, especially on the growth, food habits and feeding activity. Journal of the faculty of the science, the university of Tokyo, 14(2), pp.201-236.
- 35) 河川環境管理財団大阪研究所 (2000): 平成 11 年度淀川生態環境調査検討業務報告書 .
- 36) 竹門康弘・石田裕子・谷田一三 (2003): 淀川水系下流域におけるカワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* とトウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR 縞鱗型の生息場所選択と摂餌生態 . 木津川の総合研究 , pp.517-527 . 河川生態学術研究会木津川研究グループ .
- 37) 越川敏樹 (1989): トウヨシノボリ . 川那部浩哉・水野信彦 (編) 日本の淡水魚 , pp.594-597 . 山と溪谷社 , 東京 .
- 38) Mizuoka S. (1962): Studies on fluvial variations in the gobioid fishes, "Yoshinobori" . Two types in the Ota river. Educational studies Hiroshima University , 2(10), pp.71-95 .
- 39) 水野信彦 (1963): ヨシノボリとカワヨシノボリの分布 - . 湖と池の付近について . 日本生態学会誌 , 13(6), pp.242-247 .
- 40) 綾史郎 (2001): 河川の流量・水位の年間および経年変化と生態環境 . 魚類自然史研究会会報「ポテジャコ」, 5, pp.1-10.
- 41) 河合典彦 (2001): 景観にみる城北ワンド群の変貌 - 水位の安定化がもたらしたもの - . 魚類自然史研究会会報「ポテジャコ」, 5, pp.11-19.
- 42) 河合典彦 (2003): 大規模河川改修が淀川の水環境にもたらした功罪 - 淀川下流の城北ワンド群を中心に - . 海洋と生物, 25(6), pp.467-475.

第7章

結論

～土砂堆積構造の階層的把握による生物の生息場評価法～

7.1 各章の研究成果

本論文を取りまとめるに当たり、各章で得られた成果を以下に示す。

第1章では、河川生態系保全と生息場所評価法に関する研究の現状をまとめ、河川階層構造の連続性の重要性を述べた。さらに、これまでに提案された生息場の現状を評価する手法を整理し、それぞれの特徴、適用性を考察した上で、本論文で取り扱う手法およびその考え方について記述した。そして、本論文の方向性と目的をまとめた。

第2章では、砂防堰堤によって多様な土砂堆積様式が創出された渓流域の鞍馬川を対象として、土砂堆積様式に基づいて区間スケールを分類し、そこに生息する遊泳魚と底生魚の生息場所選好性を明らかにした。その結果、遊泳魚は鞍馬川の流程スケールでは区間の違いによる選好性は見られず、淵を選好することがわかった。いっぽう、底生魚ではどの種も堆積が卓越する区間に生息していたが、カマツカはさらに砂底の淵に、カワヨシノボリやドンコはその中でも浮き石底や沈み石底が生息場として好適であることが示された。堆積が卓越する区間の中に侵食傾向の底質が形成される場所は本調査地では移行区に多く、この区間でカワヨシノボリの生息密度が高かった。移行区間の勾配がこういった生息場の配置を形成するのに適していたと考えられる。これらの魚種の生息場構造を形成・維持するには、カマツカに対しては区間スケール、微生物場所スケールともに土砂の堆積を促し、カワヨシノボリ・ドンコに対しては区間スケールとしては土砂が堆積し、微生物場所スケールとしては石礫底が形成されるような土砂供給管理が求められる。本章で行った土砂堆積構造の階層的把握法を用いることによって、他の河川や生物の生息場の現状を評価し、適切な河川の土砂管理計画を行うことができる。

第3章では、魚類の生活史段階に応じた生息場所の変化を表せていないというPHABSIMの問題点を挙げ、第2章で得られた結果をもとに、土砂堆積様式の異なる区間で流量変動によるカワヨシノボリの成魚と未成魚の生息場所選好性の変化を示した。すなわち、1) 平水時の成魚は堆積傾向区間の浅い石底を選好し、未成魚は礫底から砂利底へ選好性を変化させること、2) 増水時には成魚・未成魚ともに流れの緩い水際の深場へ移動することが明らかになった。また、初夏には、移行区の「淵尻の瀬頭」と呼ばれる砂礫堆上流端に位置す

る淵から瀬への移行部に、成熟個体が営巣していたことから、この場が産卵場所として利用されていることが示唆された。その後孵化した稚魚や未成魚が堆積区や移行区の浅い砂利底を成育場所として利用していた。また、侵食区は通常の生息場所としては利用できるが、増水時には堆積区や移行区の、より流れが緩い場所を避難場所とすることが示された。

第4章では、具体的な産卵場所条件と稚魚の成育場所条件を明らかにした。すなわち、1) 産卵場所としては、堆積傾向区間の、砂礫堆上流端の水際のはまり石底を利用すること、2) 稚魚の生育場としては、さらに水際の砂利・礫底を利用することがわかった。繁殖場所の空間分布が、傾斜のある淵尻の瀬頭という場所に限定されている事実は、保全すべき生息場所の条件として、個々の環境要因だけでは表現できない生息場の配置も含めた空間構造が重要であることを示している。

第3章と第4章より、カワヨシノボリは同一区間内だけで生活史を完結するのではなく、土砂堆積様式の異なる区間をまたがって移動していると考えられた。とくに、移行区や堆積区は産卵場所や成育場所として重要であったことから、河川環境の維持管理を考える際には、単にある区間だけを保全するのではなく、生物の生活史を完結するのに十分な生息場の連続した空間構造を対象とする必要が示された。

第5章では、淀川水系の中流域である木津川において、侵食傾向区間と堆積傾向区間のカワヨシノボリの生息場所選好性を明らかにした。その結果、どちらの区間においても浮き石底に対する選好性が高かった。とくに、堆積傾向区間では、浮き石底が早瀬にのみ分布していたため、生息場への集中性が高まったと考えられた。また、堆積傾向区間では、成魚はどの季節も本流と側流の瀬に生息していたが、夏期の0歳魚は側流の流れの緩い淵の砂利底を利用し、季節が進むにつれ、本流の瀬で多くなる傾向が認められた。つまり、春に生まれた仔魚が側流の流れの緩やかな淵を生育場とし、成長するに従って流れのある本流の瀬の石底に移動したと考えられる。以上の結果から、木津川のカワヨシノボリにとって、一流程内に瀬・淵、本流・側流がセットで存在することが重要であることが示された。

第6章では、淀川水系の下流域である城北ワンド群のトウヨシノボリ縞鱗型の生息場所選好性を明らかにした。縞鱗型はカワヨシノボリと異なり、本川には生息せず、泥・落葉が堆積したワンドという止水域に生息していた。しかしながら、繁殖期にはワンドの中でも水深30cm以浅の新設ワンドの長径16~21cmの大きな石の下面に産卵し、その後同じ新設ワンドの泥落葉底やヨシの陰に稚魚が生息しているのが認められた。したがって、縞鱗型は繁殖や成長を止水域だけで完結するタイプであるが、餌場としての泥や落葉が堆積した止水域の成育場所と、産卵場としての侵食が卓越した石底のある生息場所が必要なことが示唆された。

本論文から、カワヨシノボリ、トウヨシノボリ縞鱗型ともに、区間スケールで見れば堆積傾向の場を好むが、成魚の生息場所や、とくに産卵場所としては、瀬・淵、および微生息場所スケールで見れば侵食傾向の場が必要であり、しかも生息場所要求条件の幅が狭く、限定的な場所を利用することが明らかとなった。また、産卵場所や成育場所などの生活史段階や、増水時・平水時の生息場所の使い分けが見られたことから、これらの底生魚類が移動可能な堆積卓越場と侵食卓越場の連続構造が必要であることがわかった。本研究から、土砂の堆積様式を空間的に把握することによって、生息場として堆積傾向区間の中でも浮き石やはまり石が重要であり、これらの環境が形成されるように、必要に応じて土砂を供

給・抑制する管理の方法が考えられる。

7.2 土砂堆積構造の階層的把握による生物の生息場評価法 ～ 侵食 - 堆積構造による生息場評価法

Habitat Evaluation Method Based on Erosive-Depositional Structure (HEMBEDS : 侵食堆積法) の提案～

従来の生態学では、河床としての土砂と生物の対応関係の研究は多くなされてきた。土砂は底生生物などの生息場所として考えられ (Armitage et al. 1995^[1])、土砂中の餌の質がいいほどユスリカ属の *Chironomus riparius* の成長率がよくなることが報告されている (De Haas et al. 2006^[2])。土砂ではないが河床底質としては、リターパック (落葉落枝) は落葉を餌とする破砕食者はもちろんのこと、落葉そのものを餌としない FPOM 食の底生動物 (濾過食者や堆積物収集者などのデトリタス食者)、藻類を食べるグレイザー (掃き採り食者や喰み採り食者)、さらにはそれらを捕食する捕食者なども集まってくる結果、他の底質よりも底生動物の密度や現存量が高くなることが多い (Reice 1980^[3])。また、リターパックが魚類による捕食の危険から逃れるためのレフュージ (避難場所: refuge) 効果を持つことも知られている (Reice 1991^[4])。このように生物と物理環境の対応関係は解明されてきたが、基盤となる生息場所の物理構造そのものの形成維持過程の研究は不足していた。

いっぽう、工学では、水や土砂の挙動を記述する科学を発達させてきた。溪流の構造についてみれば、河床形態の基本的な性質を明らかにする研究 (田中ほか 2001^[5]) や、瀬・淵構造の形成の研究 (長谷川 1988^[6]) が行われてきた。藤田・道上 (1996)^[7] は環境整備時における瀬・淵の配置の際の、淵の規模および形状の重要性を指摘し、河川上流部の淵の河床材料の分布に対応する魚類の生息状況を明らかにし、また階段状河床形態上の淵は、形成流量が約 5 年確率に相当するとしている。さらに、瀬・淵構造や河床の配置を生物の生息場構造という観点から捉えるために、本研究は生態学と工学の間を埋めるものとして位置づけられ、生息場を形成する土砂堆積様式からその特性を把握した。

本研究より得られた鞍馬川の各空間スケールにおける土砂の侵食 - 堆積様式と、カワヨシノボリの生活史段階別の利用様式を図 7.1 に示す。また、木津川のカワヨシノボリと城北ワンド群のトウヨシノボリ縞鱗型についても同様に、各スケールの堆積様式と生息場利用様式を図 7.2 および図 7.3 に示した。いずれの場合においても、単一の空間スケールを見るだけでは必要な生息場構造が明確にならず、各スケールの関連性を考慮することによって始めて、生活史を完結するのに必要な生息場構造の条件が示された。従来の PHABSIM では、一流量時の一河道区間における、ある生物の一生活史段階の生息場所条件しか表現することができなかった。本研究で行ったように、空間スケールの階層性を土砂堆積様式と関連させ、生息場構造の配置を明らかにすることによって、より現場の状態を表した PHABSIM がつくられると考えられる。

摂餌、産卵、越冬などの理由により、河川内を移動することは多くの魚類で知られている (サケ科, Nakano et al. 1990^[8]; コイ科, Fang et al. 1993^[9]; アユ, Kawanabe 1970^[10])。このような移動は安定した系よりも変わりやすい不安定な系においてより起こりやすい (Gowan et al. 1994^[11])。一般的に、洪水や濁水などによる攪乱が、流量、河床形態などの環境条件を不安定にし、その結果河川内の魚類群集構造に影響を与えることが知られている

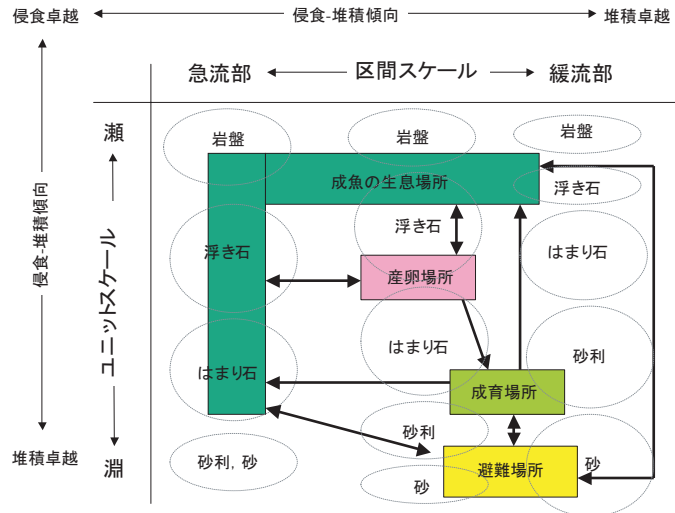


図 7.1 : 鞍馬川の土砂堆積様式とカワヨシノボリの生息場利用様式

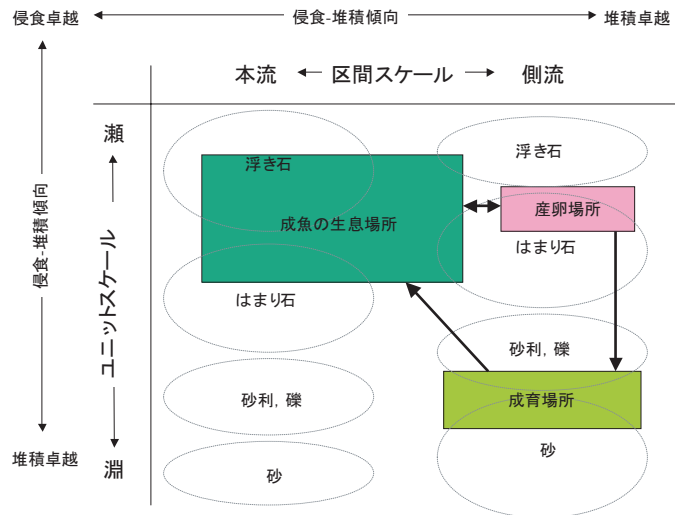


図 7.2 : 木津川の土砂堆積様式とカワヨシノボリの生息場利用様式

(Schlosser 1982^[12]; Nishikawa & Nakano 1998^[13])。また、底生生物群集の多様性も河床の移動による生息場所の攪乱により起こる (Sousa 1984^[14])。河床の移動は侵食 - 堆積様式と密接に関わっている。堆積様式の空間分布の違いなどから、底生生物群集に対する増水時の土砂堆積の重要性が近年強調されてきている (Matthaei & Townsend 2000^[15])。地形と生態学的過程の多様性は河川の空間スケールに依存しているが (Crowl & Schnell 1990^[17]; Poff & Ward 1990^[18])、これまでの研究は単一の空間スケールで河床の移動が河川の底生生物に与える影響を調べている例が多かった (Cobb et al. 1992^[19]; Death & Winterbourn 1995^[20])。河川の生息場所は空間スケールの階層性として捉えられ (Frissell et al. 1986^[16])、複数の空間スケールを扱った研究は最近になって行われるようになってきた (Miyake & Nakano 2002^[21]; Graca et al. 2004^[22]; Kilbane & Holomuzuki 2004^[23])。とくに、Miyake & Nakano (2002)^[21]は河床底質を侵食 - 堆積割合から捉え、生息場所パッチスケールでは底質よりも粒状有機物量が底生生物に与える影響が大きいが、区間スケールにおいては中程度の堆積

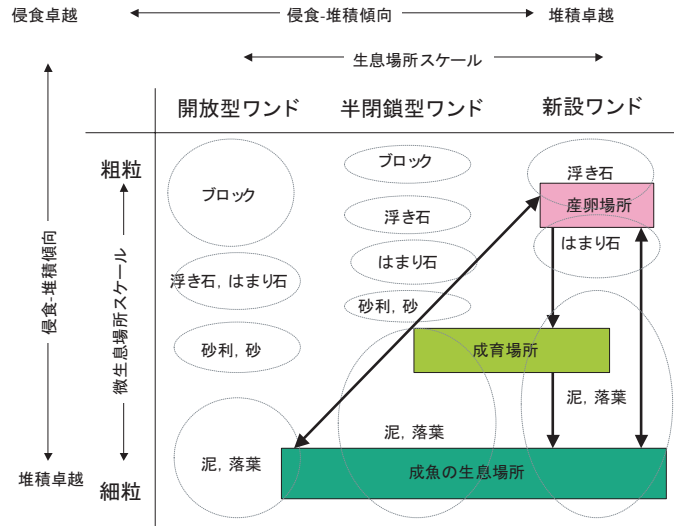


図 7.3：城北ワンド群の土砂堆積様式とトウヨシノボリ縞鱸型の生息場利用様式

割合でタクサ（分類群：種と属，あるいは科の混ざったもの）の豊富度（taxon richness）と均一性（evenness）が高くなることを示しており，複数の空間スケールを関連させる重要性を述べている．

このように，既往の研究や本論文から，生物の生息場構造を土砂の堆積様式から把握することは，生物群集の多様な空間分布の解明や，生息場構造を維持する土砂管理にとって有効であると考えられる．とくに，本論文では土砂の侵食 - 堆積様式から生息場の構造的特性を示した．この手法はヨシノボリ類だけでなく，他の生物種についても同様に生息場構造を把握できると考えられる．よって，本手法を「侵食 - 堆積構造による生息場評価法 Habitat Evaluation Method Based on Erosive-Depositional Structure（HEMBEDS：侵食堆積法）」と名付け，生息域生態評価法の一つとして提案する．以下，河川に生息する代表的な動物種についてHEMBEDSの適用例を示す．

鞍馬川に多く生息しているカワムツは河川の上・中流を中心にふつうに見られる魚類である（片野 1989^[24]）．産卵場所は淵尻から平瀬にかけての浅場であり（Katano 1990^[25]），産卵床は砂，砂礫，もしくは小石からなり，ふつう直径5～40cmの円形もしくは楕円形をしている（片野 1999^[26]）．成魚の生息場所は，流速は大きい白波が立つほどではなく，川底の石が川床に沈んでいる平瀬や，流れがゆるやかで，川底に砂や小石が多い淵である．仔稚魚は植物や大石の陰や淵に生息し，未成魚期以後はやや流れが強い場所に出ていくようになるが，やはり岸边に植物が繁茂しているような場所や淵に生息する（図 7.4）．カワムツにとっては，流程スケールや区間スケールとしては侵食傾向の場所構造が必要であり，ユニットスケールとしては淵や平瀬を，微生息場所スケールとしては生活史段階に応じて砂や礫を選好するため，これらの底質環境が形成される土砂供給が必要とされる．

モンカゲロウなどのカゲロウ類では砂礫堆上流端に位置する淵尻の瀬頭（淵から瀬への移行部）に集中的に産卵する行動が知られている（Takemon 2000^[27]；田中ほか 2003^[28]）．このような産卵行動は，卵や孵化した若齢幼虫が砂礫堆内間隙水域に入れるように産卵場所を選好していると解釈されている（竹門 1997^[29]）．鞍馬川のモンカゲロウは，植生に覆われていない砂礫堆上流端の瀬水際に産卵しており，本論文の移行区のカワヨシノボリの

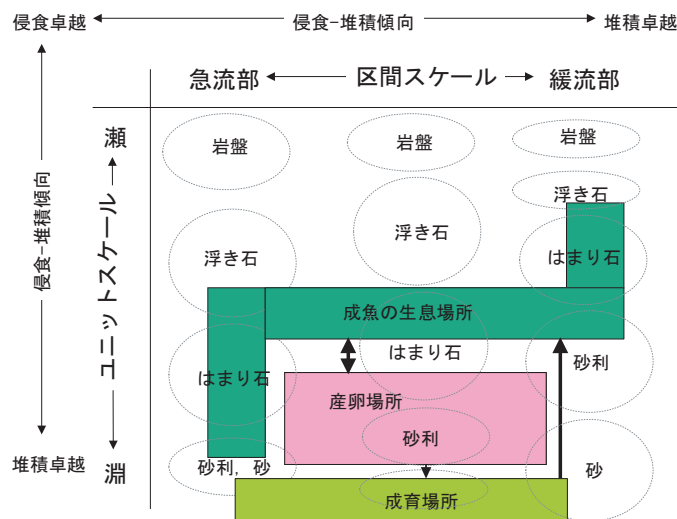


図 7.4 : カワムツの生息場利用様式

産卵場所とほぼ重なっていた（第4章図 4.12）。この場所は動水勾配が高く維持され、河床間隙水流速が大きく、結果として溶存酸素濃度が高かった（竹門ほか 2005^[30]）。孵化後一旦間隙水域に入るが、その後幼虫は淵の砂泥底に生息し水面から羽化する（竹門 1989^[31]；図 7.5）。モンカゲロウの産卵場所としては、本研究で明らかになったカワヨシノボリと同様に、区間スケールとしては堆積傾向であるものの、はまり石が形成されるような土砂供給が必要である。カワヨシノボリやモンカゲロウの産卵場所となっていた「淵尻の瀬頭」という環境構造は、イワナやアマゴなどのサケ科魚類（丸山 1981^[32]；Fukushima 1994^[33]；Kitano & Shimazaki 1995^[34]）や他の水生昆虫（竹門 1997^[29]）にも産卵場所として利用されているため、こういった場所を形成・維持する土砂管理は河川生態系の保全にとって重要であると考えられる。

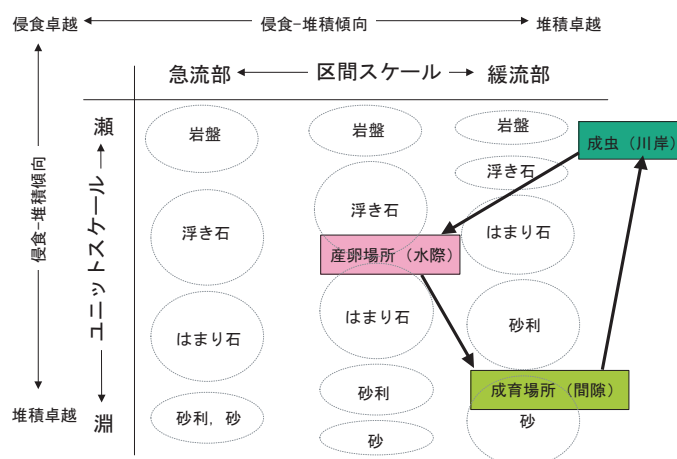


図 7.5 : モンカゲロウの生息場利用様式

HEMBEDS（侵食堆積法）は河川だけでなく、他の水域にも有効であると考えられる。タンガニカ湖に生息するシクリッドの一種 *Neolamprologus mondabu*（モンダブ）は、沿岸域の砂礫底になわばりをつくって定住することが知られている（Hori 1983^[35]；Yuma 1993^[36]，

1994^[37]) . メスは砂にはまった石の下や横を掘り下げてかまぐらのような巣を造り、穴の中に露出した石の表面に産卵する (竹門 1995^[38] ; Takemon & Nakanishi 1998^[39]) . 砂底や石表面に棲むユスリカ幼虫を中心としたベントスを餌とするが、採餌場所は巣穴周辺に限られており、もっぱらなわばり内の餌だけで生活している . 孵化した仔魚も数日で親と同じように砂の表面をつつく採餌方法を示し、2ヶ月近く親のなわばり内で生活する . したがって、本種にとっての棲み場所の必要条件は餌場、配偶場所、産卵場所、隠れ家などが、行動圏の中に配置されていることであると考えられる . 実際にモンダブがなわばりを形成している場所は、砂底にはまり石の下を掘ると下層に積み重なっている石が露出してくる場所である . このような場所は、礫底と砂底の境界に位置し、これは礫と砂が堆積しやすい場所であると考えられる .

このように、生息場の条件として単に底質の状態だけが重要なのではなく、各底質がどのような配置で分布しているかが重要であることがわかる . 土砂挙動の点から HEMBEDS (侵食堆積法) を用いて保全対象とする生物の生息場を把握することは、必要とされる河川の土砂管理の方針決定にも役立つと考えられる .

7.3 河川工学における本研究の意義

これまでの河川工学では、河川の階層性を主に土砂挙動の特性から、「セグメント」、「移動砂礫堆」、「砂礫堆」として捉えてきた (山本 2004^[40]) . 小さなスケールで溪流の構造に注目すれば、急勾配溪流では小さな落ち込みが連続する階段状の溪床が形成される (長谷川 1988^[6]) . このような形態はステップ - プールと呼ばれ、土砂が一定の短い波長をもって堆積する小規模河床波の一種である . ここでは、落ち込み (落差の小さな滝状の流れ) と小規模な淵が交互に連続する流れの構造が生じている . 扇状地やそれほど急勾配でない峡谷部では、中規模河床波と呼ばれる規則的な河床形態が現れる (玉井 2004^[42]) . ここでは、土砂は河床全断面に平均的に堆積することはなく、河の兩岸に交互に砂州 (砂礫堆) を形成しながら堆積する . 瀬 - 淵構造についてみれば、上流では小規模河床波に分類されるステップ - プール、下流では中規模河床波 (砂礫堆) と呼ばれる瀬 - 淵構造が存在する .

これらの構造の形態の分類や形成過程の研究はこれまで多くなされてきた (cf. 長谷川 2005^[41]) . しかしながら、これらの構造を生物の生息場構造と対応させた研究例はまだ少ない (竹門ほか 2005^[30]) . 本研究より、生物の生息場が土砂堆積構造によって形成されることが明らかとなり、各階層空間内での土砂堆積様式の配置が重要であることが示された .

これまで河川環境管理の意思決定として利用されている IFIM に使用される PHABSIM は、個々の環境因子を単独かつ対等に取り扱っている点、ある一時期の (たとえば成魚の定位場所の) 選好曲線をすべての時期に適用している点から、生息場の好適性を十分に評価できていないという問題があった . 本研究では、生息場を蛇行区間スケール、本流 - 側流スケール、瀬 - 淵ユニットスケール、微生息場所スケールを階層的に捉え、各生活史段階の生息場を土砂堆積様式から生物の生息場選好性を求めることによって、より実際の生息場所要求条件を表した PHABSIM を適用し、構造的に評価する手法を提案した . これによって、生活史を完結するための環境条件を定式化した . この方法は、生息場形成・維持のための土砂管理方針を決定する上で有効であると考えられる . カワヨシノボリを例に考えると、区間スケールとしては堆積傾向であるものの、淵尻から瀬頭にかけては浮き石やは

まり石といった侵食傾向の底質が形成されるような土砂供給・抑制が必要であるといえる。土砂の堆積様式を空間スケール内での配置を含めて把握することが、今後河川工学や土砂水理学においても新しい課題となるといえる。

7.4 今後の課題と展望

生息場の侵食・堆積傾向を生息場評価の視軸とする HEMBEDS (侵食堆積法) の考え方は、今後河川の生息場を動的に把握・評価するための基本的な考え方を提供するものである。本論文から、土砂の堆積様式を空間的に把握することによって、カワヨシノボリの生息場構造として堆積傾向区間の中でも浮き石やまり石が重要であり、これらの環境が形成されるように、必要に応じて土砂を供給・抑制する管理の方法が考えられた。このように、保全対象とする生物の生息場を土砂挙動の点から評価することによって、対象河川に必要な土砂管理方法が明らかにできると期待される。これを実現するためには、さらに対象生物にとって必要な階層構造を適切に選択することが重要となる。また、本研究で用いた底質指数のような底質状態を客観的に把握する方法の開発も、HEMBEDS (侵食堆積法) にとって要素の1つになる。

本論文では、異なる流量条件におけるカワヨシノボリの生息場所選好性の変化を野外調査によって示した。これらの結果をより一般化するには、流量変動に対する河床変動の数値シミュレーションや、実験水路を用いての水理実験などによって、いろいろな流量に対する生息場の変化を明らかにし、どの程度の出水や土砂供給によって生息場構造を形成・維持できるのかを解明することが課題となる。本論文によって定式化されたカワヨシノボリの選好曲線の変化様式と生息場所の空間把握方式は、今後河川の生息場を動的に把握・評価するための基本的な考え方を提供するものである。

引用文献

- 1) Armitage, P.D., P.S. Cranston and L.C.V. Pinder (1995): The Chironomidae: Biology and Ecology of Non-Biting Midges. Chapman & Hall, London.
- 2) De Haas, E.M., C. Wagner, A.A. Koelmans, M.H.S. Kraak and W. Admiraal(2006): Habitat selection by chironomid larvae: fast growth requires fast food. Journal of Animal Ecology, 75, pp.148-155.
- 3) Reice S. R. (1980): The role of substratum in benthic macroinvertebrate microdistribution and litter decomposition in a woodland stream. Ecology, 61(3), pp.580-590.
- 4) Reice S. R. (1991): Effects of detritus loading and fish predation on leafpack breakdown and benthic macroinvertebrates in a woodland stream. Journal of the North American Benthological Society, 10(1), pp.42-56.
- 5) 田中航太・竜澤宏昌・長谷川和義 (2001): 最大径礫移動限界を超える流量による大波高礫列・礫段の形成 . 水工学論文集 , 第 45 巻 , pp.745-750.
- 6) 長谷川和義 (1988): 山地河川の形態と流れ . 水工学シリーズ 97-A-9 , 土木学会水理委員会 , pp.1-20.
- 7) 藤田正治・道上正規 (1996): 千代川における淵の構造と魚類の生息環境 . 水工学論文集 , 第 40 巻 , pp.181-186.
- 8) Nakano S., T. Kachi and M. Nagoshi (1990): Restricted movement of the fluvial form of red-spotted masu salmon, *Oncorhynchus masou rhodurus*, in a mountain stream, central Japan. Japan, J. Ichthyol., 38, pp.1-5.
- 9) Fang L.-s., I.-s. Chen, C.-h. Yang, J.-j. Li, J.-t. Wang and M.-c. Liu (1993): The fish community of a high mountain stream in Taiwan and its relation to dam design. Environmental Biology of Fishes, 38, pp.321-330.
- 10) Kawanabe H. (1970): Social behavior and production of ayu fish in the River Ukawa between 1955 and 1969, with reference to the stability of its territoriality. Japan. J. Ecol., 20, pp.144-151.
- 11) Gowan C., M.K. Young, K.D. Fausch and S.C. Riley. (1994): Restricted movement in resident stream salmonids: a paradigm lost? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 51, pp.2626-2637.

- 12) Schlosser I.J. (1982): Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs*, 52(4), pp.395-414.
- 13) Nishikawa U. and S. Nakano (1998): Temporal variation in foraging group structure of a size-structured stream fish community. *Environmental Biology of Fishes*, 52, pp.357-370.
- 14) Sousa W.P. (1984): The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, pp.353-391.
- 15) Matthaei C.D. and C.R. Townsend (2000): Long-term effects of local disturbance history on mobile stream invertebrates. *Oecologia*, 125, pp.119-126.
- 16) Frissell C.A., W.J., Liss, Warren, C.E. and M.D. Hurley (1986): A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*, 10, pp.199-214.
- 17) Crowl T.A. and G.D. Schnell (1990): Factors determining population density and size distribution of a freshwater snail in streams: effect of spatial scale. *Oikos*, 59, pp.359-367.
- 18) Poff N.L. and J.V. Ward (1990): Physical habitat template of lotic systems: recovery in the context of historical pattern of spatiotemporal heterogeneity. *Environmental Management*, 14, pp.629-625.
- 19) 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, pp.1788-1795.
- 20) Death R.G. and M.J. Winterbourn (1995): Diversity patterns in stream benthic invertebrate communities: the influence of habitat stability. *Ecology*, 76, pp.1446-1460.
- 21) Miyake Y. and S. Nakano (2002): Effects of substratum stability on diversity of stream invertebrates during baseflow at two spatial scales. *Freshwater Biology*, 47, pp.219-230.
- 22) Graca M.A.S., P. Pinto, R. Cortes, N. Coimbra, S. Oliveira, M. Morais, J. Carvalho and J. Malo (2004): Factors affecting macroinvertebrate richness and diversity in Portuguese streams: a two-scale analysis. *International Review of Hydrobiology*, 89(2), pp.151-164.
- 23) Kilbane G.M. and J.R. Holomuzuki (2004): Spatial attributes, scale, and species traits determine caddisfly distributional responses to flooding. *Journal of the North American Benthological Society*, 23(3), pp.480-493.
- 24) 片野修 (1989): カワムツ. 川那部浩哉・水野信彦 (編) 日本の淡水魚, pp.239-243. 山と溪谷社, 東京.
- 25) Katano O. (1990): Dynamic relationships between the dominance of male dark chub, *Zacco temmincki*, and their acquisition of females. *Animal Behavior*, 40, pp.1018-1034.

- 26) 片野修 (1999): カワムツの夏 - ある雑魚の生態 . 京都大学出版会 , 京都 .
- 27) Takemon Y. (2000): Reproductive behavior and morphology of *Paraleptophlebia spinosa* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae): implications of variation in copula duration. *Limnology*, 1, pp.47-56.
- 28) 田中武志・竹門康弘・山田浩之・池淵周一 (2003): 河床間隙水域の物理化学的特性とモンカゲロウの産卵場所選択 . 京都大学防災研究所年報第 46 号 B, pp.867-873.
- 29) 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 (1) , pp.52-60.
- 30) 竹門康弘・田中武志・山田浩之・池淵周一 (2005): 間隙動物の生息場所に適した砂州内環境の実験的研究 . 京都大学防災研究所年報第 48 号 B, pp.945-962.
- 31) 竹門康弘 (1989): モンカゲロウ属の羽化・繁殖様式と流程分布 . 柴谷篤弘・谷田一三 (編) 日本の水生昆虫 , pp.29-41 . 東海大学出版会 , 東京 .
- 32) 丸山隆 (1981): ヤマメ *Salmo (Oncorhynchus) masou* (BREVOORT) とイワナ *Salvelinus leucomaenis* (PALLAS) の比較生態学的研究 . 由良川上谷における産卵床の形状と立地条件 . 日本生態学会誌, 31 , pp.269-284.
- 33) Fukushima M. (1994): Spawning migration and redd construction of Sakhalin taimen, *Hucho oerry* (Salmonidae) on northern Hokkaido Island. *Journal of Freshwater Biology*, 44, pp.877-888.
- 34) Kitano S. and K. Shimazaki (1995): Spawning habitat and nest depth of female Dolly Varden *Salvelinus malma* of different body size. *Fisheries Science*, 61(5), pp.776-779.
- 35) Hori M. (1983): Feeding ecology of thirteen species of *Lamprologus* (Teleostei: Cichlidae) coexisting at a rocky shore of Lake Tanganyika. *Physiol. Ecol. Japan*, 20, pp.129-149.
- 36) Yuma M. (1993): Competitive and co-operative interactions in Tanganyika fish communities. pp.213-227. In: H. Kawanabe, J. F. Cohen & K. Iwasaki (ed.) *Mutualism and Community Organization-Behavioural, Theoretical, and Food-web Approaches*, Oxford University Press, Oxford.
- 37) Yuma M. (1994): Food habits and toraging behaviour of benthivorous cichlid fishes in Lake Tanganyika. *Environmental biology of fishes*, 39, pp.173-182.
- 38) 竹門康弘 (1995): 第 1 章 水域の棲み場所を考える . 竹門康弘・谷田一三・玉置昭夫・向井宏・川端善一郎 (編) 棲み場所の生態学 , pp.11-66. 平凡社 , 東京 .
- 39) Takemon Y. and K. Nakanishi (1998): Reproductive success in female *Neolamprologus mondabu* (Cichlidae): influence of substrate types. *Environmental biology of fishes*, 52, pp.261-269.
- 40) 山本晃一 (2004): 構造沖積河川学 - その構造特性と動態 - . 山海堂 , 東京 .
- 41) 長谷川和義 (2005): 河床上流域の河道地形 . ながれ , 24 , pp.15-26.

42) 玉井信行 (2004): 河川計画論 - 潜在自然概念の展開 . 東京大学出版会 , 東京 .

謝辞

本研究を進めるにあたり、終始ご指導、ご鞭撻を賜りました京都大学防災研究所水資源環境研究センター池淵周一教授、竹門康弘助教授、田中賢治助手に衷心より感謝申し上げますとともに、ここに厚く御礼申し上げます。また、北海道大学大学院農学研究科農地環境情報学研究室の山田浩之助手には、研究計画の段階から親身の助言をいただき深く感謝いたします。そして、とくに、竹門康弘助教授には大阪府立大学大学院での修士1年のときから、今日に至るまでの5年間、研究のすべての面におきまして親身のご指導、助言をいただき、研究者としてあるべき姿勢を教えてください、心から感謝する次第であります。

また、池淵周一教授ならびに京都大学防災研究所流域災害研究センターの藤田正治教授には本論文の副査をしていただき有益なご助言を承りました。多謝いたします。

雨の日も雪の日も過酷な天候条件の中で調査の手伝いをしてくださった2003~2005年度の池淵研究室のみなさま、2001~2002年度大阪府立大学大学院理学系研究科生態学研究室のみなさまには心から感謝の意を表します。みなさまのご協力なくしては、本研究のデータを得ることができませんでした。また、研究室生活についても、みなさまの支えがあったおかげで快適に過ごせ、研究に打ち込むことができました。

そして、適切な助言と援助を頂いた京都大学防災研究所水資源環境研究センター小尻利治教授、友杉邦雄助教授、浜口俊雄助手、萩原良己教授、気象・水象災害研究部門水文気象災害研究分野の中北英一教授、城戸由能助教授に深く感謝する次第であります。さらに、永田敏治技官、松川園美秘書をはじめとする京都大学防災研究所水資源環境研究センターの方々、ならびに小尻研究室、萩原研究室、中北研究室のみなさまには何かとお世話になりました。

近畿大学農学部の細谷和海教授には学部4年生で研究室に配属されたときから、卒業してもなお気にかけていただき、魚類学全般に渡る知識を授けていただきました。大阪府立大学大学院理学系研究科の谷田一三教授には修士1年のときより論文完成までの間懇切丁寧にご指導いただきました。このお2人に心より感謝申し上げます。

また、兵庫県立尼崎北高校の鈴木寿之氏にはトウヨシノボリ縞鱸型の同定をしていただいた上、文献や生態の情報をご教示いただきました。大阪工業大学の綾史郎教授には城北ワンド群の情報をいただくとともに、調査の便宜をはかっていただきました。また、環境科学(株)の山本優氏にはユスリカ科幼虫の同定についてご指導いただきました。大阪教育大学の長田芳和博士、清風高校の紀平肇氏、京都大学大学院アジア・アフリカ地域研究研究科の岩田明久博士には有益なご助言をいただきました。国土交通省近畿地方整備局淀川工事事務所にはワンドの物理データをいただきました。大阪府立食とみどりの総合技術センターみどり環境部水生生物センターの平松和也氏には卒業研究時から有益なご助言をいただき、文献情報をいただきました。近畿大学の玉井理恵氏には現地調査を手伝っていただきました。以上の方々に、深謝の意を表します。

最後に、わたしの色々な我がままを聞き届けてくれ、温かく見守ってくれた両親に心より感謝します。

なお、本論文第5章および第6章は、河川生態学術研究会木津川研究グループの調査研究の一環として実施されました。また、その他の章については、文部科学省科学研究費基盤研究A2(No.15206058)の一環として実施されました。