京都大学防災研究所年報 第 58 号 B 平成 27 年 6 月
Annuals of Disas. Prev. Res. Inst., Kyoto Univ., No. 58 B, 2015

天竜川における底生無脊椎動物の生息場履歴に関する基礎的特性の把握

Basic Understanding of Shifting Habitat History on Macro-Invertebrates in the Tenryu River

兵藤誠・竹門康弘・角哲也・鳥居高明(1)・小林草平

Makoto HYODO, Yasuhiro TAKEMON, Tetsuya SUMI, Takaaki TORII(1) and Sohei KOBAYASHI

（1）いであ株式会社

(1) IDEA Consultants, Inc., Japan

Synopsis

We conducted a research to obtain basic understanding of shifting habitat history on macro-invertebrates in the Tenryu river. Firstly, we collected photo data taken every hour by interval-recording cameras, which had been installed at the transmission tower, to analyze shifting habitat effects and disturbance regimes by floods. Secondly, we selected several habitat units found in the photo data frames; sampled macro-invertebrates every two months; and analyzed their spatial and temporal distribution patterns. Results showed that habitat units and their compositions changed at a macro habitat scale by middle floods (2-year RP) and river configuration changed at a reach scale by larger floods (5-year RP). Analyses on selected 50 macro-invertebrates showed that most species were likely to migrate intermittently from principal habitats they lived to another habitat after the middle flood. This indicated various habitat types with different ages function to sustain biodiversity during and after the disturbances.

キーワード:生息場履歴，生息場齢，生息場寿命，底生無脊椎動物
Keywords: shifting habitat history, habitat age, habitat longevity, macro-invertebrate

1. はじめに

河床地形は，瀬や淵，たまり，ワンド等の生息場によって構成されており，洪水や土砂移動による撹乱環境の下で，その規模や発生頻度に応じて維持，創出，消失するもの等が存在し，立地条件や撹乱条件に応じた多様な生息場寿命を有していると考えられる．河川生物は，このような撹乱環境の下で，生息場の特徴に応じて生息場を棲み分けているものと考えられる（竹門，2005）．

河川環境を生態学的な知見に基づき評価する上では，時間的・空間的に変化する生息場と，生物の応答の関係を捉える必要がある．近年の研究により，生息場の時間的・空間的変化の中で，多様な生息場が存在することが生物多様性を最適化する可能性が示唆されている．生息場の変動履歴に関しては，例えばタリアメント川（北イタリア）の Shifting Habitat Steady State（Arscott et al, 2002）や生息場寿命（Tockner et al, 2010）に関する研究がある．しかしながら，それぞれの生息場に生息する生物の時間的・空間的な変化の特性を経時的に追跡し，定量的に明らかにした研究は殆どない．また，生物の生息場の棲み分けについて，空間分布特性から研究されたものはあるが，空間的な特性に時間的な分布特性を加えて，更に生息場履歴と生物の応答を定量的に分析したものは殆どない．

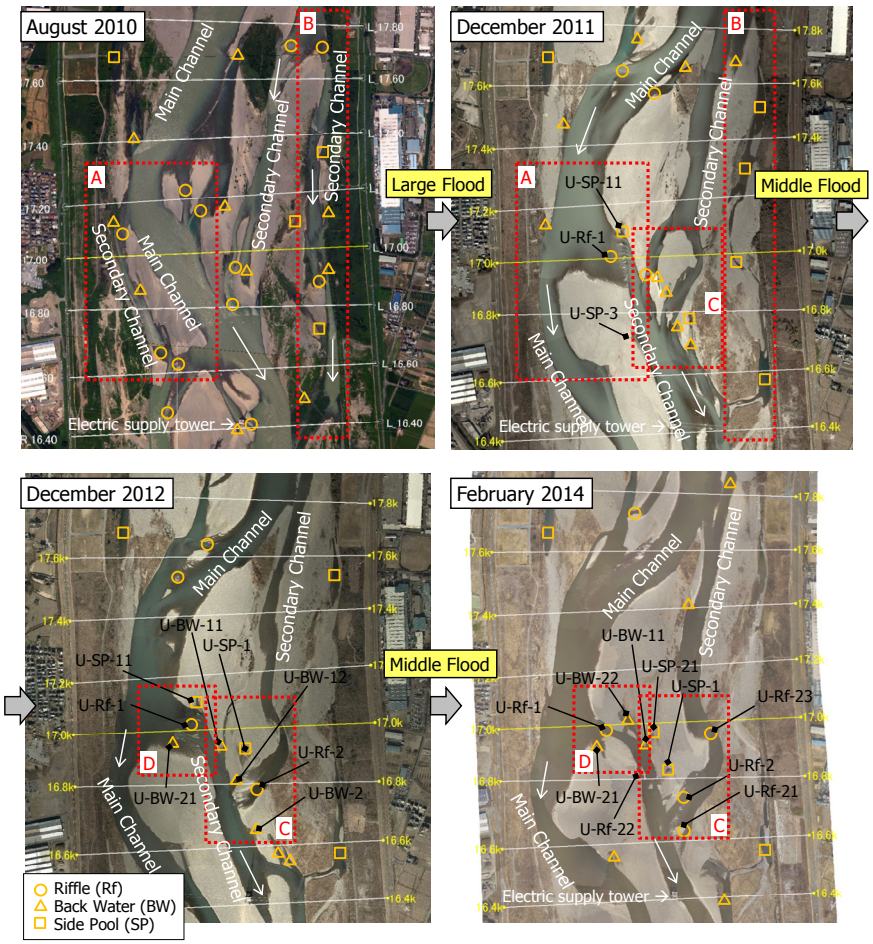


Fig. 1(a) Habitat distributions and changing patterns from the camera site (upstream).

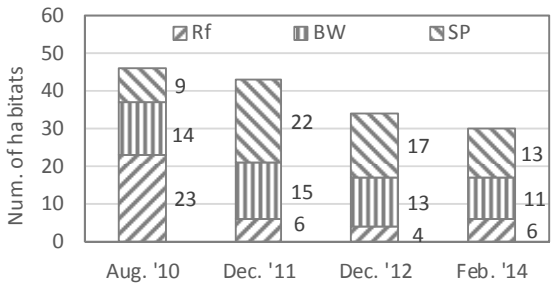


Fig. 2 Number of habitat units in the camera site.

そこで本研究は，洪水により河床地形が変化する天竜川を対象として，瀬，ワンド，たまりの生息場履歴，及び，応答する生物として底生無脊椎動物に着目し，その関係を時間的・空間的な変化の視点から分析し，生息場履歴に関する基礎的特性を把握することを目的として実施した．

なお，生息場については，上記以外に淵等もあるが，ここでは洪水により地形が変化し，これらの撹乱との関係を対比しやすいと考えられる瀬，ワンド，たまりを対象とした．また，本研究では生息場寿命と生息場齢という用語が出てくるが，生息場寿命とは，ある撹乱等により生息場として誕生し，その後の地形変化等により生息場が消失するまでの期間を示す．生息場齢とは，その寿命の内，ある時点のある撹乱（誕生を含む）からの生息場の年齢（何日）を示すものである．本論文は，全体の研究の一部として，中規模洪水に対する底生無脊椎動物の生息場の棲み分けに関する応答に着目して分析したものである．

2. 生息場齢・撹乱状況の把握

対象箇所の河道特性は，セグメント2-1，河床勾配は1/520～1/650程度，代表粒径（60%）は60～73mmである．本研究で着目する河床形態は中規模河床形態であり，対象箇所は概ね複列砂州～交互砂州に分類される．調査期間は，2012年8月～2014年2月末までの約1年半であり，2013年9月に中規模洪水（2年生起確率程度）が発生した．

対象箇所の河道中央にある送電鉄塔にインターバル撮影機能付カメラを設置し，鉄塔の上流側と下流側を1時間毎に撮影している．本撮影画像を用いて各生息場の時間的・空間的変化特性，及び撹乱規模や時期との関係を把握した．また，航空写真等を活用

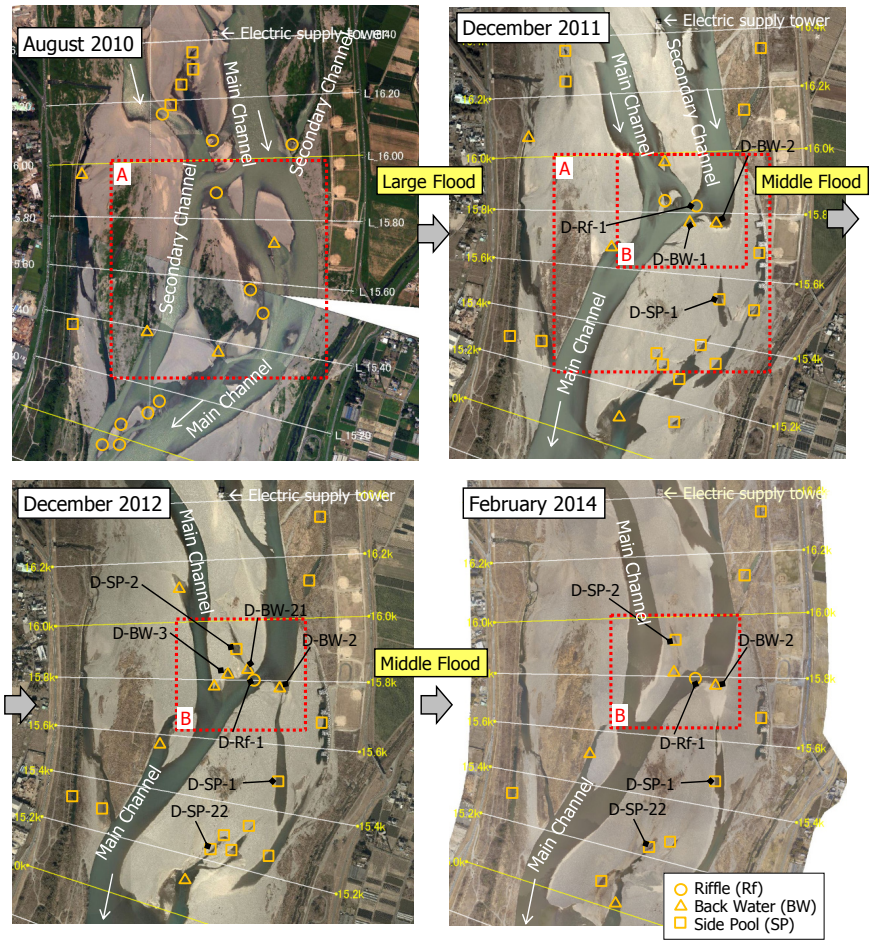


Fig. 1(b) Habitat distributions and changing patterns from the camera site (downstream).

することで，カメラを設置する前に生じた大規模洪水（2011年10月:5年生起確率程度）による変化等も把握できるようにした．

カメラの画角内にある生息場について，長期的な分布状況と変化パターンをとりまとめたものをFig. 1に示す．鉄塔に対して上流側がFig. 1 (a)，下流側がFig. 1 (b)であり，大規模洪水（large flood）を5年生起確率程度，中規模洪水（middle flood）を2年生起確率程度と定義した．大規模洪水による変化をみると，Fig. 1 (a)と(b)のA部では，主流路の位置の変化，及び，B部では副流路に土砂が堆積し，規模の大きいたまり（Side Pool: SP）に変化しており，河床形態が変化する程の大規模な変化が発生した．一方，中規模洪水による変化を見ると，C部では河岸の浸食により副流路が拡大し，D部では土砂堆積により瀬が縮小し，生息場スケールで創出や消失が発生している状況を把握した．

また，Fig. 2は生息場数（上下流）の合計値の推移を示したものであるが，研究箇所の特性として，リーチスケールの地形変化の中で，瀬が減少し，たまりが増加し，堆積が卓越する場となっている．

生息場の履歴と洪水規模の関係を整理した結果をFig. 3に示す．Fig. 1で説明した変化状況と同様に，大規模洪水時（large flood）では，河床形態（channel configuration）が変わり生息場環境が一新するような大規模な地形変化が生じた．中規模洪水時（middle flood）では，ハビタット規模で生息場の創出や消失（habitat changes）が生じることが分かった．このことから，中規模洪水以上の規模の撹乱が生物の応答に影響を与えている可能性があるため，この点に着目して生息場寿命を見ることが重要である．

3. 底生無脊椎動物の時間的・空間的分布特性の把握

カメラの画角内にある生息場の内，瀬（Riffle: Rf）を6ユニット，ワンド（Back Water: BW）を10ユニット，たまり（Side Pool: SP）を8ユニット抽出し，概ね2ヶ月の間隔で，底生無脊椎動物（Macro invertebrates）の採取調査を行った．採取にあたっては，各生息場内のマイクロハビタット（砂，砂利，小枝等の底質）を網羅し，努力量を10分間/1箇所/1人に統一することで他の時点や生息場を定量的に比較できるようにした．底生動物の採取調査の実施時

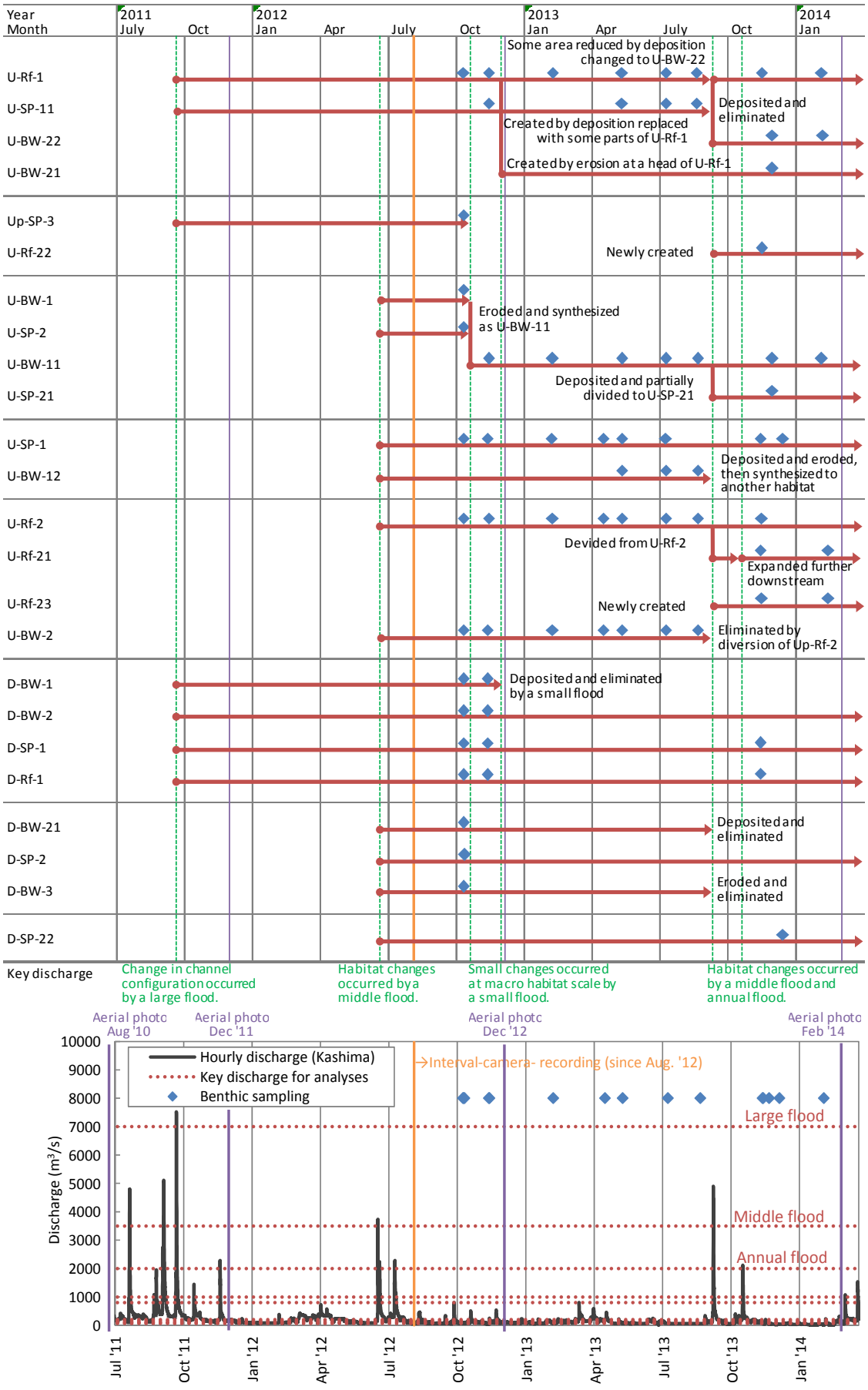


Fig. 3 Habitat changing patterns, hydrograph, and sampling of macro invertebrate.

Table 1 Selected list of species for analysis of this research.

No.	Class	Order	Family	Species name	Life Type categolization by:		
					Merrit & Cummins (1996)	Takemon (2005)	
1	Turbellaria	Tricladida	Dugesiidae	*Dugesia japonica*	Creepers	Crawlers	Creepers
2	Enopla	Hoplonemertea	Tetrastemmatidae	*Prostoma* sp.	Creepers	Crawlers	Creepers
3	Gastropoda	Basommatophora	Physidae	*Physa acuta*	Creepers	Crawlers	Creepers
4	Bivalvia	Mytiloida	Mytilidae	*Limnoperna fortunei*	Attachers	Attachers	Case builders
5	Oligochaeta	Tubificida	Naididae	*Nais bretscheri*	Burrowers	Burrowers	Free burrowers
6	Oligochaeta	Tubificida	Naididae	*Slavina appendiculata*	Burrowers	Burrowers	Free burrowers
7	Arachnida	Acarina	Lebertiidae	*Lebertia* sp.	Creepers	Crawlers	Crawlers
8	Arachnida	Acarina	Spercontidae	*Sperchon* sp.	Creepers	Crawlers	Crawlers
9	Arachnida	Acarina	Hygrobatidae	*Atractides* sp.	Creepers	Crawlers	Crawlers
10	Arachnida	Acarina	Hygrobatidae	*Hygrobates* sp.	Creepers	Crawlers	Crawlers
11	Malacostraca	Isopoda	Asellidae	*Asellus hilgendorfi*	Creepers	Crawlers	Crawlers
12	Malacostraca	Decapoda	Atyidae	*Paratya improvisa*	Swimmers	Swimmers	Swimmers
13	Insecta	Ephemeroptera	Baetidae	*Baetiella japonica*	Swimmers*	Attachers	Exposed attachers
14	Insecta	Ephemeroptera	Baetidae	*Baetis taiwanensis*	Swimmers	Swimmers	Swimmers
15	Insecta	Ephemeroptera	Baetidae	*Tenuibaetis flexifemora*	Swimmers	Swimmers	Swimmers
16	Insecta	Ephemeroptera	Heptageniidae	*Ecdyonurus* sp.	Creepers	Crawlers	Gliders
17	Insecta	Ephemeroptera	Heptageniidae	*Rhithrogena* sp.	Creepers	Crawlers	Gliders
18	Insecta	Ephemeroptera	Isonychiidae	*Isonychia japonica*	Swimmers	Swimmers	Swimmers
19	Insecta	Ephemeroptera	Ephemeridae	*Ephemera orientalis*	Burrowers	Burrowers	Free burrowers
20	Insecta	Ephemeroptera	Potamanthidae	*Potamanthus formosus*	Burrowers	Burrowers	Gliding burrowers
21	Insecta	Ephemeroptera	Ephemerellidae	*Torleya japonica*	Creepers	Crawlers	Crawlers
22	Insecta	Ephemeroptera	Ephemerellidae	*Uracanthella punctisetae*	Creepers	Crawlers	Crawlers
23	Insecta	Ephemeroptera	Caenidae	*Caenis* sp.	Creepers	Crawlers	Crawlers
24	Insecta	Odonata	Gomphidae	*Sinogomphus flavolimbatus*	Burrowers	Burrowers	Free burrowers
25	Insecta	Plecoptera	Perlidae	*Neoperla* sp.	Creepers	Crawlers	Crawlers
26	Insecta	Hemiptera	Corixidae	*Micronecta* sp.	Swimmers	Swimmers	Swimmers
27	Insecta	Trichoptera	Hydropsychidae	*Cheumatopsyche brevilineata*	Net-spinners	Attachers	Net-spinners
28	Insecta	Trichoptera	Hydropsychidae	*Cheumatopsyche infascia*	Net-spinners	Attachers	Net-spinners
29	Insecta	Trichoptera	Hydropsychidae	*Hydropsyche orientalis*	Net-spinners	Attachers	Net-spinners
30	Insecta	Trichoptera	Stenopsychidae	*Stenopsyche marmorata*	Net-spinners	Attachers	Net-spinners
31	Insecta	Trichoptera	Hydroptilidae	*Hydroptila* sp.	Case-bearers	Crawlers	Case-bearers
32	Insecta	Trichoptera	Rhyacophilidae	*Rhyacophila nigrocephala*	Creepers	Crawlers	Crawlers
33	Insecta	Trichoptera	Leptoceridae	*Mystacides* sp.	Case-bearers	Crawlers	Case-bearers
34	Insecta	Coleoptera	Hydrophilidae	*Laccobius* sp.	Creepers	Crawlers	Crawlers
35	Insecta	Coleoptera	Elmidae	*Zaitzevia* sp.	Creepers	Crawlers	Crawlers
36	Insecta	Coleoptera	Elmidae	*Zaitzeviaria* sp.	Creepers	Crawlers	Crawlers
37	Insecta	Diptera	Tipulidae	*Tipula* sp.	Burrowers	Burrowers	Free burrowers
38	Insecta	Diptera	Tipulidae	*Antocha* sp.	Attachers	Attachers	Net-spinners
39	Insecta	Diptera	Tipulidae	*Hexatoma* sp.	Burrowers	Burrowers	Free burrowers
40	Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	Ceratopogonidae	Burrowers	Burrowers	Free burrowers
41	Insecta	Diptera	Chironomidae	Tanypodinae	Creepers	Crawlers	Crawlers
42	Insecta	Diptera	Chironomidae	*Cardiocladius* sp.	Burrowers	Burrowers	Free burrowers
43	Insecta	Diptera	Chironomidae	*Cricotopus* sp.	Burrowers	Burrowers	Free burrowers
44	Insecta	Diptera	Chironomidae	*Orthocladius* sp.	Burrowers	Burrowers	Free burrowers
45	Insecta	Diptera	Chironomidae	*Cryptochironomus* sp.	Burrowers	Burrowers	Free burrowers
46	Insecta	Diptera	Chironomidae	*Dicrotendipes* sp.	Burrowers	Burrowers	Free burrowers
47	Insecta	Diptera	Chironomidae	*Stictochironomus* sp.	Burrowers	Burrowers	Free burrowers
48	Insecta	Diptera	Chironomidae	*Tanytarsus* sp.	Burrowers	Burrowers	Tube burrowers
49	Insecta	Diptera	Dolichopodidae	Dolichopodidae	Burrowers	Burrowers	Free burrowers
50	Insecta	Diptera	Empididae	Empididae	Burrowers	Burrowers	Free burrowers

Note: Asterisk (*) is marked at the life type of *Baetiella japonica* (Ephemeroptera, Baetidae: No. 13), which is categorized as 'swimmers' according to Merrit & Cummins (1996). However, this species are not able to swim under lotic systems in Japan. Therefore, for *Baetiella japonica*, the life type of 'exposed attachers' or 'attachers' categorized by Takeomon (2005) are adopted throughout this article.

期については，Fig. 3で生息場の変化パターン及び時刻流量ハイドロと合わせて示している．地形や流量の変化によりアクセス可能な箇所が限定される状況であったが，概ね2ヶ月に1度程度の頻度で調査を実施した．

4. 結果と考察

4. 1　分析に用いる種の抽出

底生無脊椎動物採取は，のべ数で瀬を24回，ワンドを28回，たまりを19回実施し，24目，91科，263種（属等を含む）を分類した．本研究では，底生無脊椎動物の空間的な特性に加えて，時間的な変化特性も把握する必要があることから，これらの全種のリストから季節的な影響を排除するため，春夏秋冬のいずれの時期にも出現する種（全50種）を抽出した（Table 1）．なお，ここに春は4～6月，夏は7～9月，秋は10月～12月，冬は1～3月とした．これらの50種から，瀬（Rf），ワンド（BW），たまり（SP）の時間的・空間的な分布状況の変化と底生無脊椎動物の応答について定量的に把握した．

4. 2　中規模洪水に着目した底生無脊椎動物の分布特性の把握

4.1で選定した50種を対象に，瀬（Rfs），ワンド（BWs），たまり（SPs）に生息する種の個体数の経年的な変化を示したものをFig. 4に示す．瀬は常に流水環境であり，澪筋であるため洪水時には更に大きな撹乱が生じる箇所である．ワンドは平常時に止水環境であるが，ある洪水規模の時から流水環境になる箇所であり，たまりも同様であるがワンドと比較すると洪水の規模によるが，基本的には洪水時の撹乱は最も低い箇所である．そのため，撹乱環境としては，大きい順に瀬，ワンド，たまりになるものと考えられる．このような生息場の特性を踏まえて，底生無脊椎動物の調査を行った期間に発生した2013年9月の中規模洪水前後に着目して，生息場の利用状況や底生無脊椎動物の分布状況について分析した．以下に，選定した50種の変化状況と特徴を整理した．Table 1に示すNo.は，Fig. 4の（ ）及び4.2節内の見出しの（ ），後述のTable 2の分類の番号と対応しており，参照しやすいように表記した．また，底生無脊椎動物の調査を開始したのは2012年10月であるが，2012年6月に中規模洪水が生じているため，2012年10月の調査結果は，中規模洪水発生から4ヶ月後の分布状況となる．

また，各種の説明の中で，生活型については竹門（2005）やMerrit & Cummins（1996）等があるが，論じる上ではMerrit & Cummins（1996）の分類を用

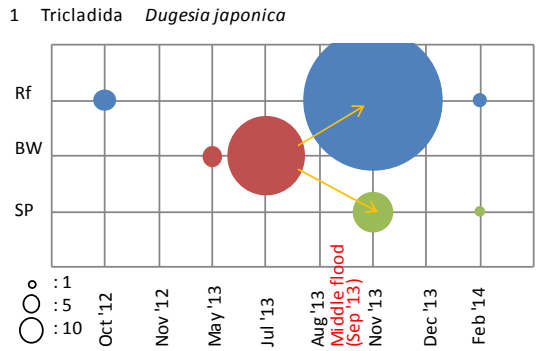


Fig. 4 (1) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

いるが，Table 1に示すように竹門（2005）の分類も併記することで，対比して確認できるように工夫した．但し，*Baetiella japonica*（Ephemeroptera, Baetidae : No. 13）は，遊泳型の特徴を有していないため，竹門（2005）の露出固着型（Exposed attachers）又は，固着型（Attachers）として取り扱うものとした．また，主な生息場（Principal habitats）という表現については，各生息場の全8回の調査の内，50%以上の割合で確認された，又は，各生息場に対して1回の調査で確認された個体数が全8回全生息場の個体数の合計値の50%以上の割合を示す場合に用いることとした．

(1)　ナミウズムシ（三岐腸目サンカクアタマウズムシ科）

Dugesia japonica（Tricladida, Dugesiidae）：生活型は匍匐型（Creepers）であり，主な生息場は瀬（Rfs）である．中規模洪水後に瀬及びたまりで個体数が急増しており，ワンドから瀬とたまりに移動した可能性がある．

(2)　ミミズヒモムシ属（ハリヒモムシ目マミズヒモムシ科）

Prostoma sp.（Hoplonemertea, Tetrastemmatidae）：生活型は匍匐型（Creepers）であるが，掘潜型

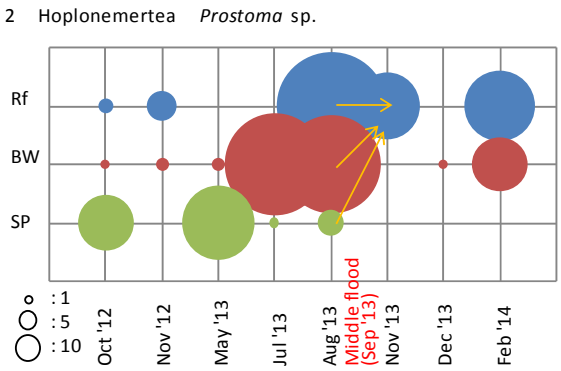
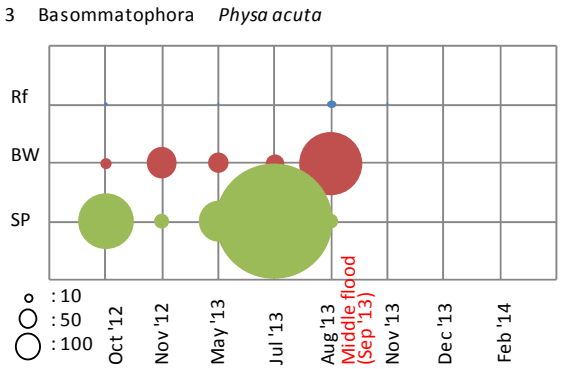


Fig. 4 (2) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.



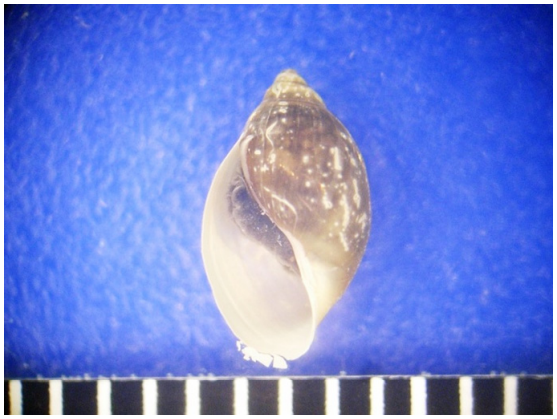
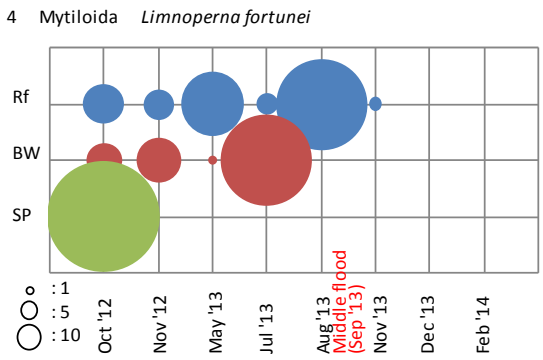


Fig. 4 (3) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

（Burrowers）に近い性質である．主な生息場は瀬（Rfs），ワンド（BWs），たまり（SPs）である．中規模洪水後にワンドとたまりで消失し，一方で瀬では個体数が微減したのみである．遊泳能力は低いことから，河床間隙深くに掘潜した可能性がある．

(3) サカマキガイ（基眼目サカマキガイ科）

Physa acuta（Basommatophora, Physidae）：生活型は匍匐型（Creepers）である．主な生息場は瀬（Rfs），ワンド（BWs），たまり（SPs）であるが，瀬の確認個体数は，ワンドやたまりと比較して非常に少ない．



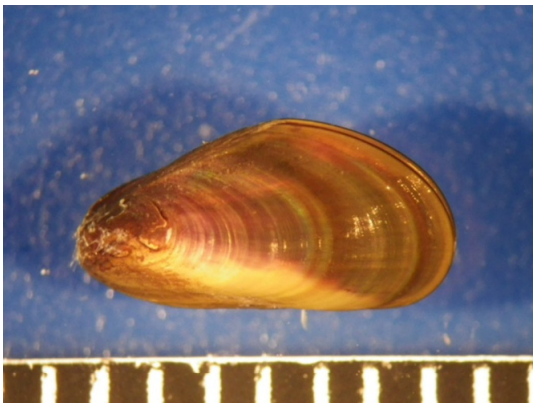
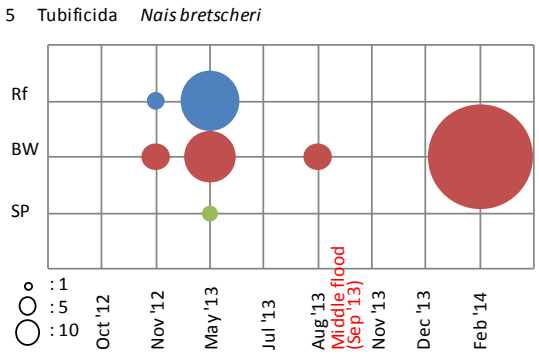


Fig. 4 (4) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.



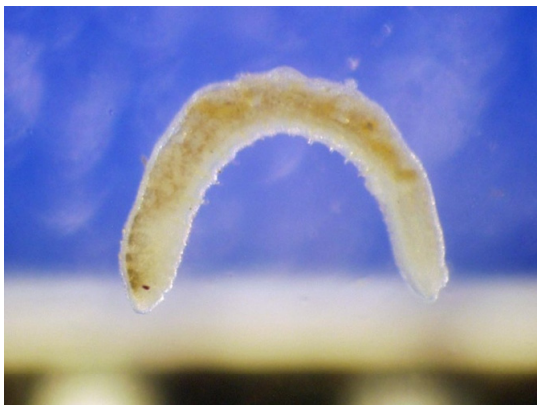


Fig. 4 (5) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

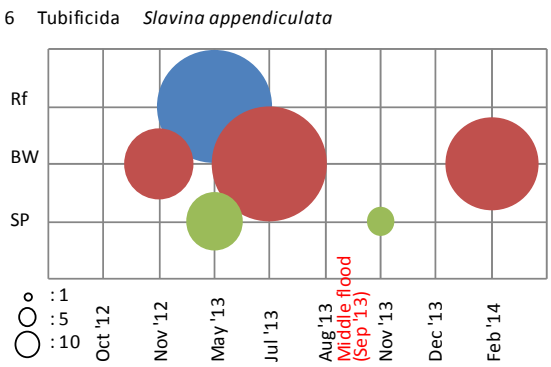


Fig. 4 (6) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

移動能力が低いため，中規模洪水後に消失している．撹乱に弱い種であると考えられる．

(4) カワヒバリガイ（イガイ目イガイ科）

Limnoperna fortunei（Mytiloida, Mytilidae）：生活型は固着型（Attachers）であり，主な生息場は瀬（Rfs），とワンド（BWs）である．水温が低いと生息することができない．古い瀬に生息する傾向があり，徐々に個体数を増やすが中規模洪水後に個体数が大きく減少し，その後の生息は確認できていない．

(5) ミツゲミズミミズ（イトミミズ目ミズミミズ科）

Nais bretscheri（Tubificida, Naididae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であるが，匍匐型（Creepers）に近い性質である．主な生息場はワンド（BWs）である．移動能力が低い．中規模洪水後に一時的にワンドから個体が消失している．

(6) ヨゴレミズミミズ（イトミミズ目ミズミミズ科）

Slavina appendiculata（Tubificida, Naididae）：生活型は掘潜型（Burrowers）である．主な生息場は今回の指標では示すことができないが，瀬（Rf），ワンド（BWs），たまり（SPs）に点在しているようにみえる．中規模洪水前後での比較においても，洪水直前の2013年8月にはいずれの生息場でも確認されておらず，明確な傾向や特性を示すことができなかった．

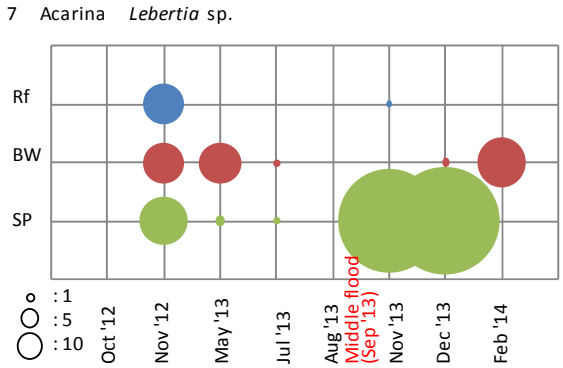


Fig. 4 (7) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

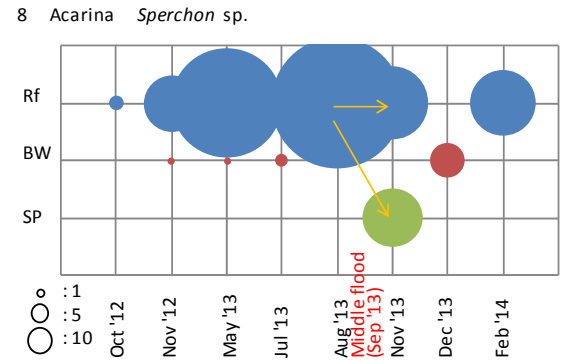


Fig. 4 (8) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

(7) アオイダニ属（ダニ目アオイダニ科）

Lebertia sp.（Acarina, Lebertiidae）：生活型は匍匐型（Creepers）であり，主な生息場はワンド（BWs）とたまり（SPs）である．中規模洪水直前の2013年8月にはいずれの生息場でも確認されておらず，洪水後にはたまりで個体数が大きく増加している．上流

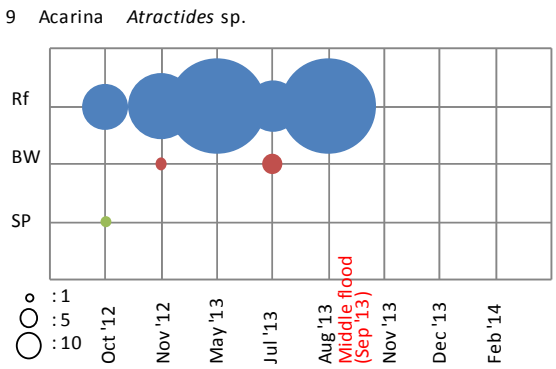


Fig. 4 (9) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

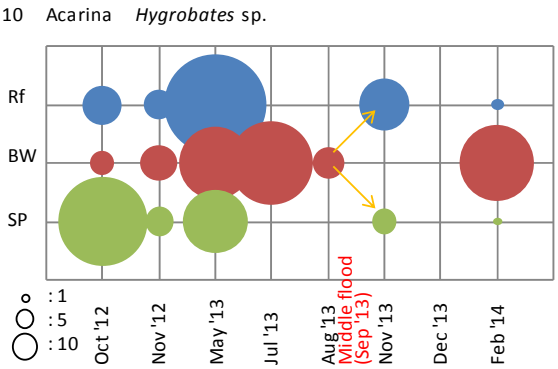


Fig. 4 (10) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

域から流され，ワンドやたまりにたどり着いたものと考えられる．

(8) ナガレダニ属（ダニ目ナガレダニ科）

Sperchon sp.（Acarina, Spercontidae）：生活型は匍匐型（Creepers）であり，主な生息場は瀬（Rfs）とワンド（BWs）であるが，瀬に較べてワンドの個体数は少ない．底質の間に生息し，遊泳能力はなく，ミズミミズ科（Naididae）やユスリカ科（Chironomidae）を食べている．中規模洪水後に瀬の個体数が洪水前と比較して減少しているため，底

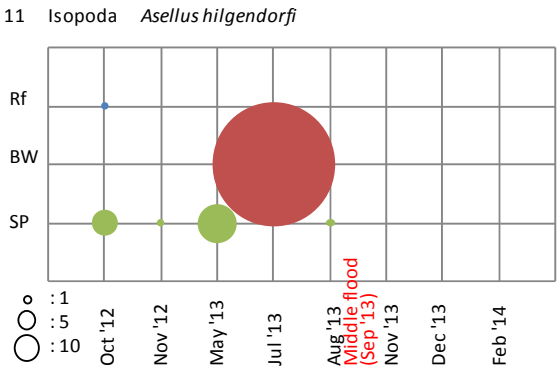


Fig. 4 (11) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

質の間に留まれた個体のみが瀬に残り，その他の個体は流されたものと考えられる．洪水後にたまりでも確認されているが，その他の時点では確認されていないため，運よく辿りついたが最終的に消失したものと考えられる．

(9) マガリアシダニ属（ダニ目オヨギダニ科）

Atractides sp.（Acarina, Hygrobatidae）：生活型は匍匐型（Creepers）である．主な生息場は瀬であるが，移動能力が低いために中規模洪水後に消失している．

(10) オヨギダニ属（ダニ目オヨギダニ科）

Hygrobates sp.（Acarina, Hygrobatidae）：生活型は匍匐型（Creepers）であり，主な生息場は瀬（Rfs），ワンド（BWs），たまり（SPs）である．遊泳能力が高いことから，中規模洪水では，一時的にワンドで消失し，瀬とたまりで増加している．その後は再びワンドでも確認されている．

(11) ミズムシ（ワラジムシ目ミズムシ科）

Asellus hilgendorfi（Isopoda, Asellidae）：生活型は掘潜型（Creepers）であり，主な生息場はワンド（BWs）とたまり（SPs）であり，地下水環境にも生息する．移動能力が低く，しがみつく能力（固着力）が低いため，中規模洪水で流されたものと考えられる．

(12) ヌカエビ（エビ目ヌマエビ科）

Paratya improvisa（Decapoda, Atyidae）：生活型は遊泳型（Swimmers）であり，主な生息場はワンド（BWs）やたまり（SPs）の止水環境である．遊泳能力はあるが，比重が小さいため洪水時には流されやすい．中規模洪水の前まではワンドに多いが，洪水後にはたまりで確認されており，洪水減衰期等に比較的撹乱の小さいたまりにたどり着いた可能性がある．

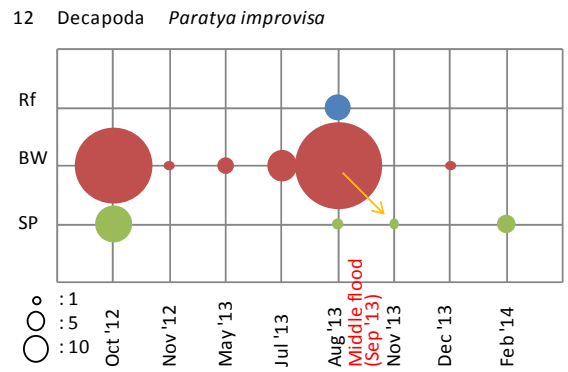
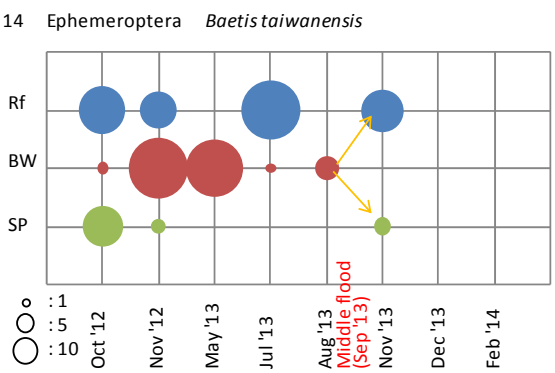


Fig. 4 (12) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.



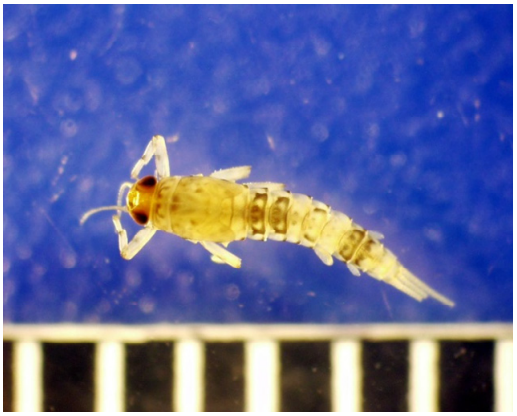


Fig. 4 (14) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

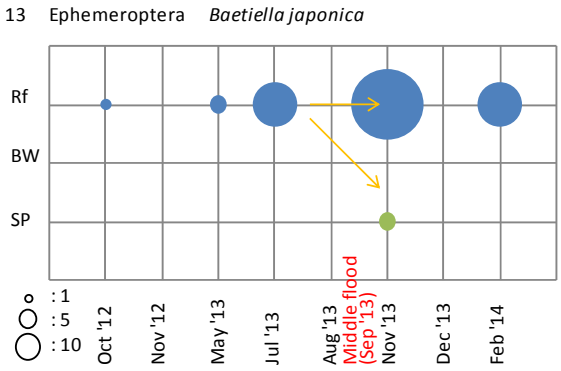


Fig. 4 (13) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

(13) フタバコカゲロウ（カゲロウ目コカゲロウ科）

Baetiella japonica（Ephemeroptera, Baetidae）：生活型は露出固着型（Exposed attachers：竹門, 2005）である．主な生息場は瀬（Rfs）であり，早瀬の礫表面に生息する．4月～5月に羽化する．爪が発達しており，しがみつく力が強い．中規模洪水後には瀬で多く残っており，撹乱に対する耐力のある代表的な種である．中規模洪水後の1時点において，一部，たまりで確認されているが，遊泳能力はないので，流された個体がたまりにたどり着いたものと考えられる．

(14) フタモンコカゲロウ（カゲロウ目コカゲロウ科）

Baetis taiwanensis（Ephemeroptera, Baetidae）：生活型は遊泳型（Swimmers）であり，主な生息場は瀬（Rfs）とワンド（BWs）である．中規模洪水後には，ワンドで消失し，瀬やたまりで増加しているが，その後の2013年12月，2014年2月の両方で，いずれの生息場においても確認されていない．

(15) ウデマガリコカゲロウ（カゲロウ目コカゲロウ科）

Tenuibaetis flexifemora（Ephemeroptera, Baetidae）：

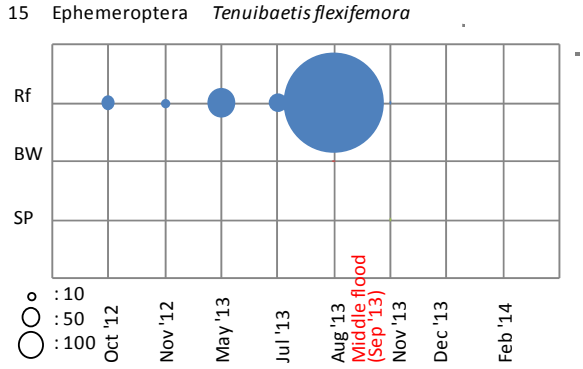


Fig. 4 (15) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

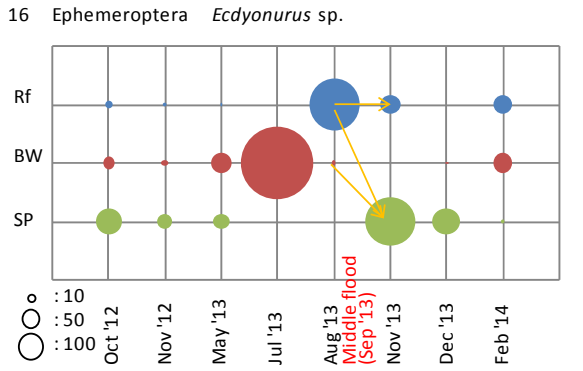


Fig. 4 (16) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

生活型は遊泳型（Swimmers）であり，主な生息場は瀬（Rfs）である．中規模洪水後に消失しているが，遊泳能力は高いために撹乱に対応できなかった訳ではない．秋に羽化するため，2013年11月に確認されなかったのは，羽化によるものと考えられ，他の種の分布特性とは異なる要因による消失である．

(16) タニガワカゲロウ属（カゲロウ目ヒラタカゲロウ科）

Ecdyonurus sp.（Ephemeroptera, Heptageniidae）：生活型は匍匐型（Creepers）であり，主な生息場は瀬

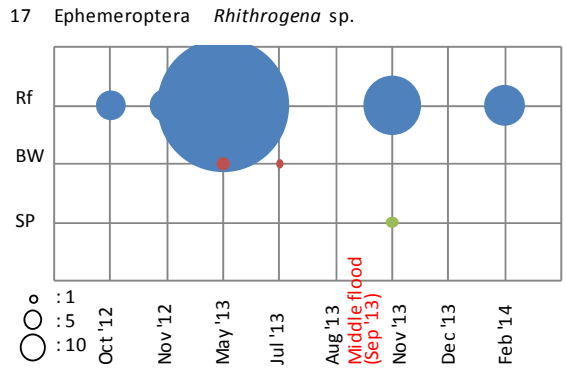


Fig. 4 (17) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

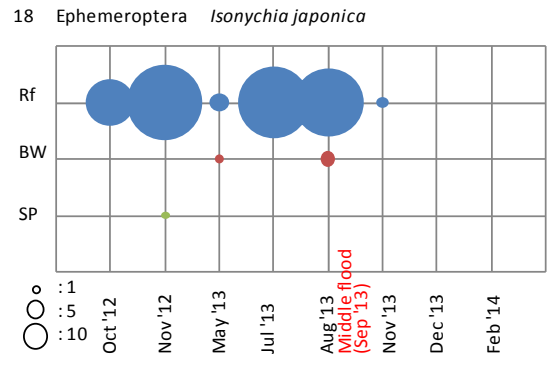


Fig. 4 (18) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

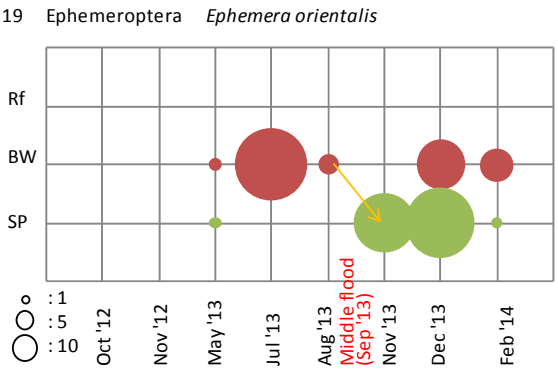


Fig. 4 (19) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

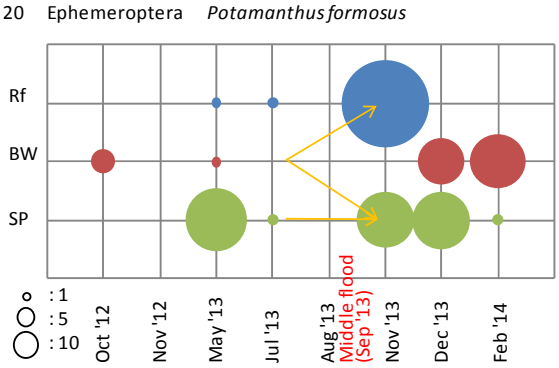
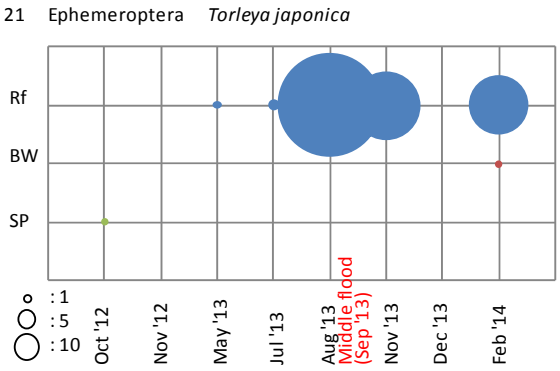


Fig. 4 (20) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.



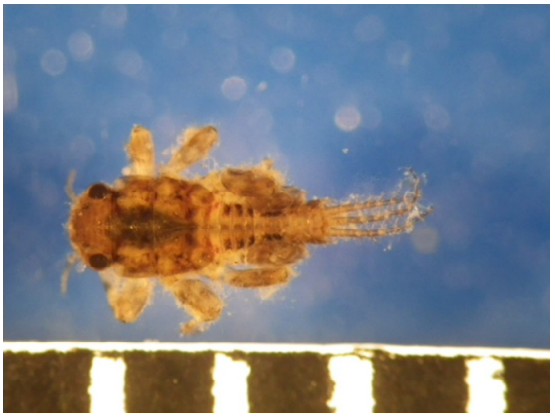


Fig. 4 (21) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

（Rfs），ワンド（BWs），たまり（SPs）である．中規模洪水後では，瀬で減少，ワンドで一時的に消失，たまりで増加していることから，撹乱の比較的小さい生息場に移動したものと考えられる．

(17) ヒメヒラタカゲロウ属（カゲロウ目ヒラタカゲロウ科）

Rhithrogena sp.（Ephemeroptera, Heptageniidae）：生活型は匍匐型（Creepers）であり，主な生息場は瀬（Rfs）である．比較的粒径の小さい礫に生息するので洪水時に流されやすい．遊泳能力がないため，礫が移動しない場合には留まり，移動する場合には流されることになる．中規模洪水後には前と比較して個体数が半減しているが，一定程度の個体数が留まったものと考えられる．

(18) チラカゲロウ（カゲロウ目チラカゲロウ科）

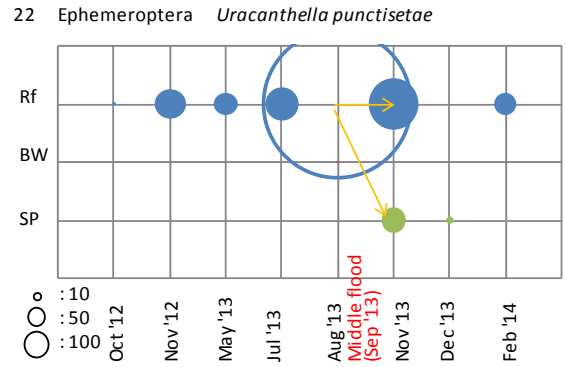
Isonychia japonica（Ephemeroptera, Isonychiidae）：生活型は遊泳型（Swimmers）であり，主な生息場は瀬（Rfs）である．中規模洪水後に瀬において個体数が大きく減少しており，更にその後は確認されていないことから洪水により流されたものと考えられる．

(19) トウヨウモンカゲロウ（カゲロウ目モンカゲロウ科）

Ephemera orientalis（Ephemeroptera, Ephemeridae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であるが遊泳が得意であり，主な生息場はワンド（BWs）とたまり（SPs）の止水環境である．砂底に生息する．体を丸めることができ，体の大きさに比べて抵抗が小さいため，洪水時に自身の沈降速度を高めることができる．このため，中規模洪水後にも確認されている．その特徴として，中規模洪水前にはワンドに多く生息しているが，洪水直後には撹乱環境のより低いたまりで確認個体数が増えており，洪水時に生息場を一時的に移動していることが考えられる．

(20) キイロカワカゲロウ（カゲロウ目カワカゲロウ科）

Potamanthus formosus（Ephemeroptera, Potamanthidae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であり，主な生息場はワンド（BWs）とたまり（SPs）の止水環境で確認されている．中規模洪水後に瀬とたまりで確認個体数が増加しており，その後は再びワンドとたまりで確認され，瀬では確認されていない．中規模洪水後，本来の主な生息環境である河川緩流域や止水域に移動したものと考えられる．



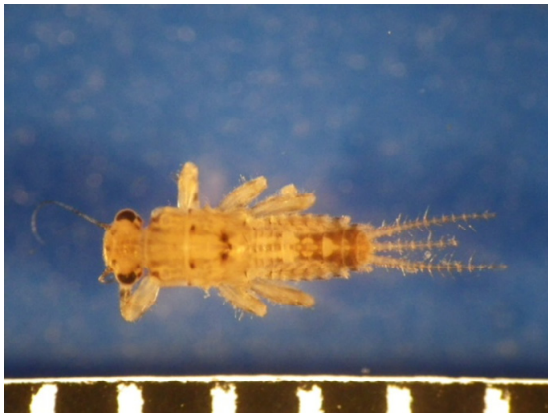


Fig. 4 (22) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

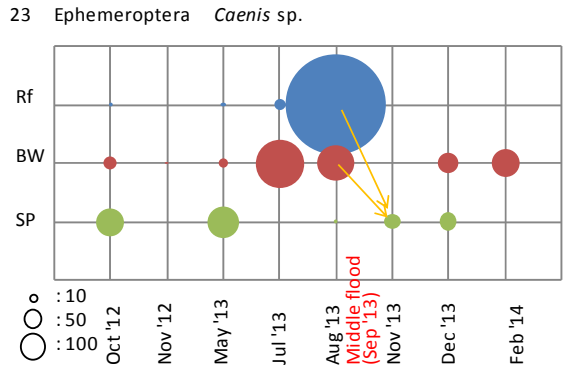


Fig. 4 (23) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

(21) エラブタマダラカゲロウ（カゲロウ目マダラカゲロウ科）

Torleya japonica（Ephemeroptera, Ephemerellidae）：生活型は匍匐型（Creepers）であるが，掘潜型（Burrowers）に近い性質である．主な生息場は瀬（Rfs）であり，移動能力は小さいが礫の下に潜り込む特性がある．瀬において，中規模洪水後にもある程度の個体数が確認されていることから，礫の下に潜り込み流されなかったことが考えられる．

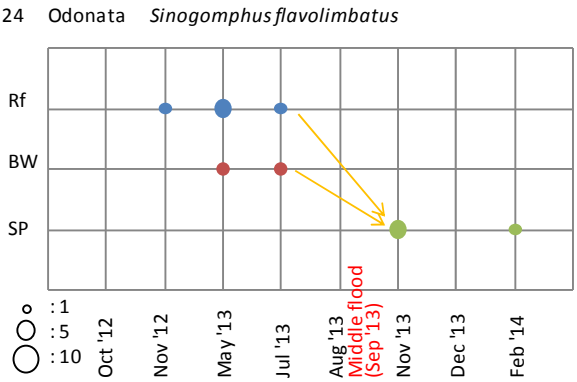


Fig. 4 (24) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

(22) アカマダラカゲロウ（カゲロウ目マダラカゲロウ科）

Uracanthella punctisetae（Ephemeroptera, Ephemerellidae）：生活型は匍匐型（Creepers）であり，主な生息場は瀬（Rfs）である．撹乱に対して礫にしがみつく程度の力はあるが，礫の移動に弱い．中規模洪水前に個体数が最も大きくなり，洪水後に多く減少している．また，洪水後にたまりで生息が確認されているが，これは，一部の個体は洪水により流されて，より撹乱の小さいたまりにたどり着いたものと考えられる．

(23) ヒメシロカゲロウ属（カゲロウ目ヒメシロカゲロウ科）

Caenis sp.（Ephemeroptera, Caenidae）：生活型は匍匐型（Creepers）であり，主な生息場は瀬（Rfs），ワンド（BWs），たまり（SPs）である．遊泳能力は無いため，洪水による撹乱があると流されてしまうため，中規模洪水後の瀬（Rfs）やワンド（BWs）では消失している．しかし，中規模洪水後にたまり（SPs）で一部見られるのは，体表面積当たりの比重が大きく水中における沈降速度が大きいため，洪水の減衰期等に撹乱が比較的小さいたまりにたどり着いているものと考えられる．

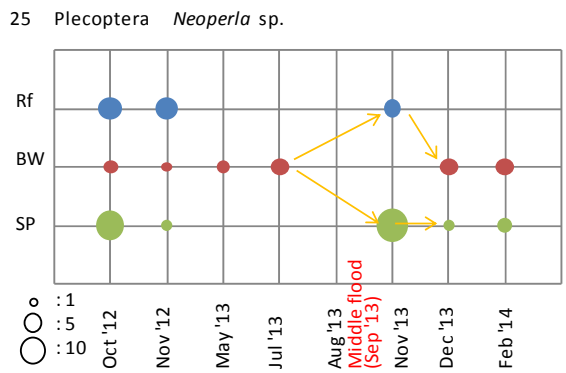


Fig. 4 (25) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

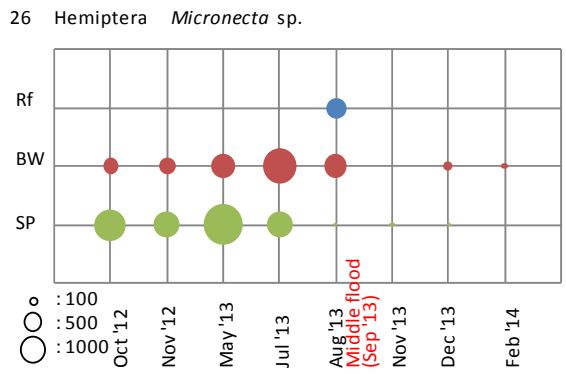


Fig. 4 (26) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

(24) ヒメサナエ（トンボ目サナエトンボ科）

Sinogomphus flavolimbatus（Odonata, Gomphidae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であるが，本研究における評価指標では，主な生息場について把握することはできなかった．中規模洪水の前には瀬とワンドで主に確認され，洪水後には主にたまりで確認されたことから，洪水により比較的撹乱が小さいたまりに移動したものと考えられる．

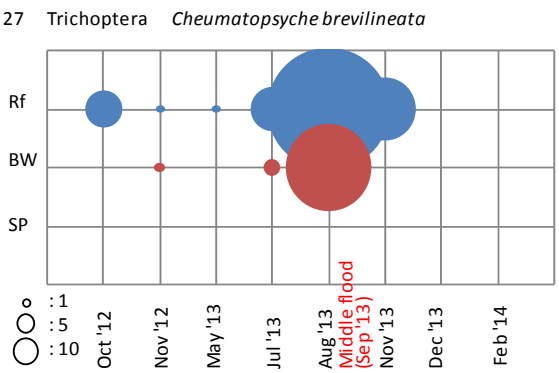


Fig. 4 (27) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

(25) フタツメカワゲラ属（カワゲラ目カワゲラ科）

Neoperla sp.（Plecoptera, Perlidae）：生活型は匍匐型（Creepers）であり，主な生息場はワンド（BWs）とたまり（SPs）の止水環境である．中規模洪水の前はワンドで多く確認され，洪水後は一時的に瀬とたまりで確認されている．その後は，ワンドとたまりの止水環境で確認された．

(26) チビミズムシ属（カメムシ目ミズムシ科）

Micronecta sp.（Hemiptera, Corixidae）：生活型は遊泳型（Swimmers）であり，主な生息場はワンド（BWs）やたまり（SPs）の止水環境である．遊泳能力はあるが，しがみつく力がないため，中規模洪水直後にはワンドで消失した．たまりでは直前から個体数が減少しているため，明確な特性を把握することはできなかった．ワンドではその後再び生息が確認されていることから，洪水後に平常時の流況に戻った時に，流下してきたもしくは飛翔して移動してきた個体が元の生息場に遊泳してきたものと考えられる．一度，侵入すると増加するのが早く，成長も早いため，世代交代が早い種である．

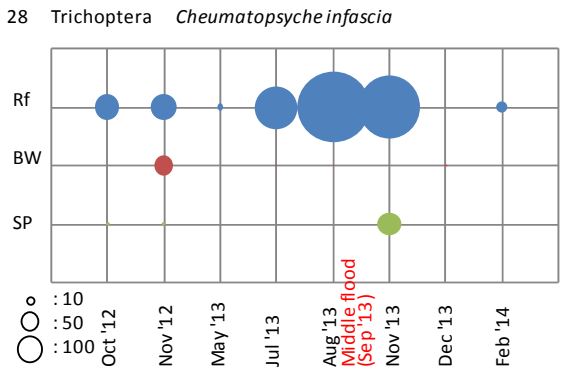


Fig. 4 (28) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

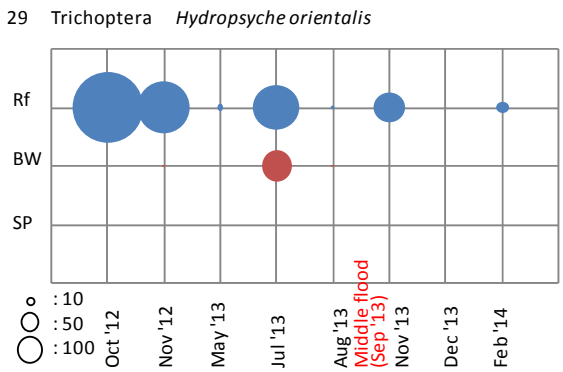


Fig. 4 (29) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

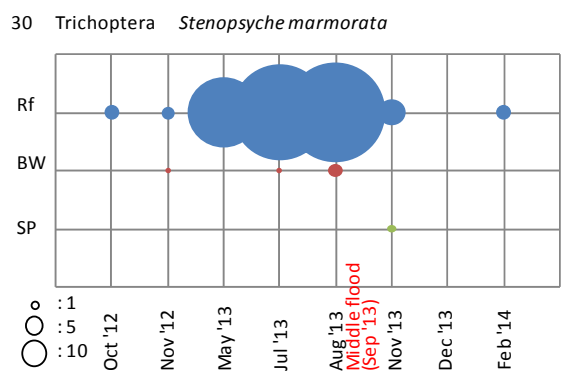


Fig. 4 (30) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

(27) コガタシマトビケラ（トビケラ目シマトビケラ科）

Cheumatopsyche brevilineata（Trichoptera, Hydropsychidae）：生活型は造網型（Net-spinners）であり，主な生息場は瀬（Rfs）である．固着力が大きいため，中規模洪水後では，瀬で個体数が減少したが，撹乱に耐えた個体も見られた．その他のものは流出したと考えられる．一部で確認されたワンドでは洪水後は全て流出した．その後はいずれの生息場でも確認されなかった．

(28) ナミコガタシマトビケラ（トビケラ目シマトビケラ科）

Cheumatopsyche infascia（Trichoptera, Hydropsychidae）：生活型は造網型（Net-spinners）であり，主な生息場は瀬（Rfs）とワンド（BWs）である．固着力が大きいため，中規模洪水後も流出せずに耐えることができていると考えられる．

(29) ウルマーシマトビケラ（トビケラ目シマトビケラ科）

Hydropsyche orientalis（Trichoptera, Hydropsychidae）：生活型は造網型（Net-spinners）であり，主な生息場は瀬（Rfs）である．固着力が大き

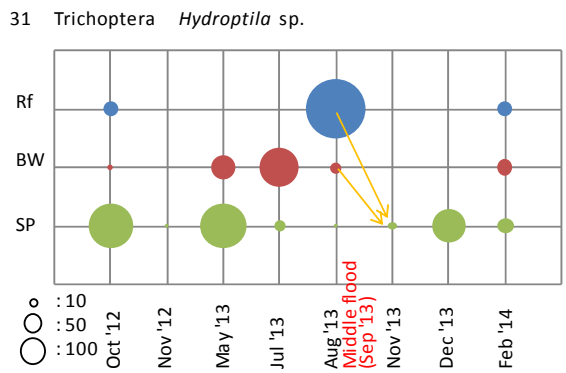


Fig. 4 (31) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

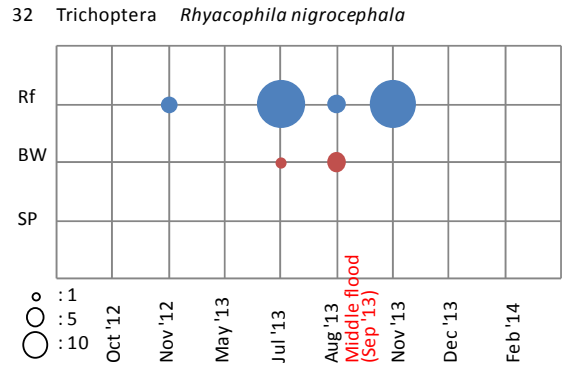


Fig. 4 (32) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

いため，中規模洪水後も流出せずに耐えることができていると考えられる．

(30) ヒゲナガカワトビケラ（トビケラ目ヒゲナガカワトビケラ科）

Stenopsyche marmorata（Trichoptera, Stenopsychidae）：生活型は造網型（Net spinners）であり，主な生息場は瀬（Rfs）である．固着力は大きいが，礫の隙間で生活し，礫が動く程度以上の撹乱には弱い．他方，この対比として，50種に選定されていないが，シマトビケラ属（トビケラ目シマトビケラ科：*Hydropsyche* sp.（Trichoptera, Hydropsychidae））は礫に固着しているため大きくは流れない．中規模洪水では礫が掃流される規模の撹乱であるため，洪水後に瀬で個体数を減少させているが，一部，個体が確認されている．これは，瀬が小規模洪水を多く受けると河床が硬化することが確認されており（Hyodo et al, 2014），硬化して動きにくくなった礫間で流されずに残ったものと考えられる．

(31) ヒメトビケラ属（トビケラ目ヒメトビケラ科）

Hydroptila sp.（Trichoptera, Hydroptilidae）：生活型は携巣型（Case-bearers）であり，主な生息場はワンド（BWs）とたまり（SPs）の止水環境である．中規模洪水後では，一部見られた瀬やワンドで消失し，たまりで確認されている．遊泳能力は低いことから，比較的撹乱頻度の低い生息場にたどり着いたものと考えられる．

(32) ムナグロナガレトビケラ（トビケラ目ナガレトビケラ科）

Rhyacophila nigrocephala（Trichoptera, Rhyacophilidae）：生活型は匍匐型（Creepers）であるが，掘潜型（Burrowers）に近い性質である．主な生息場は瀬（Rfs）である．匍匐型であるが掘潜することができるため，中規模洪水時も流出せずに耐えることができていると考えられる．但し，その後は確認されていない．

(33) アオヒゲナガトビケラ属（トビケラ目ヒゲナガトビケラ科）

Mystacides sp.（Trichoptera, Leptoceridae）：生活型は携巣型（Case-bearers）であり，主な生息場はワンド（BWs）である．遊泳能力は低いため，中規模洪水後ではワンドで消失し，比較的撹乱の小さいたまりに流れ着いたものと考えられる．

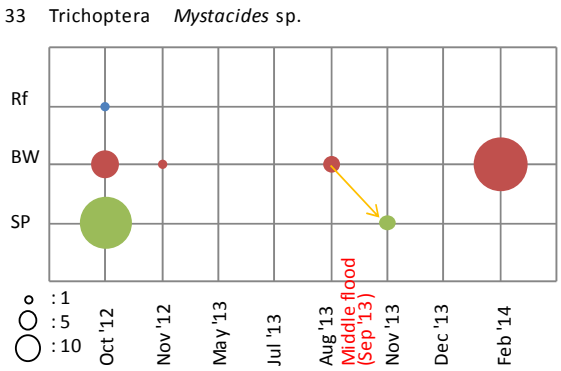


Fig. 4 (33) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

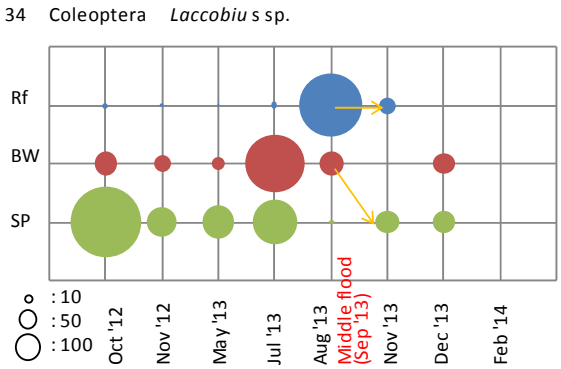


Fig. 4 (34) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

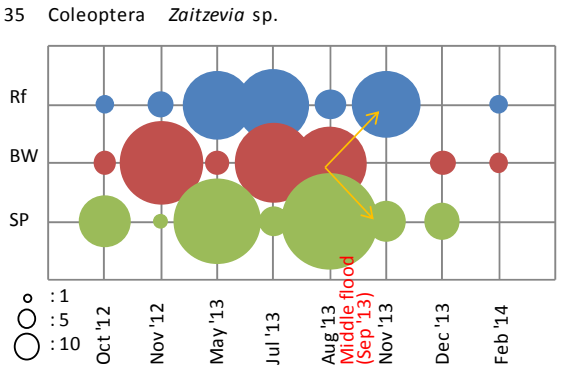


Fig. 4 (35) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

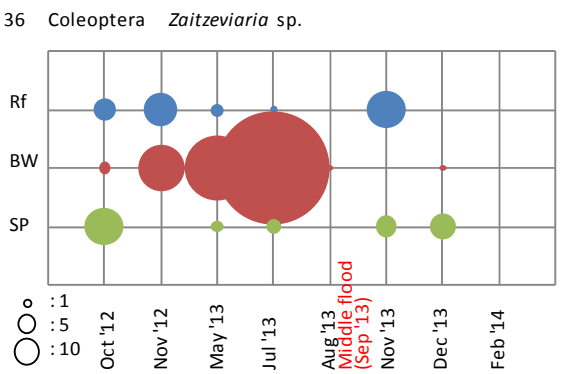


Fig. 4 (36) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

(34) シジミガムシ属（コウチュウ目ガムシ科）

Laccobius sp.（Coleoptera, Hydrophilidae）：生活型は匍匐型（Creepers）であるが，掘潜型（Burrowers）に近い性質である．主な生息場は瀬（Rfs），ワンド（BWs），たまり（SPs）である．水際の緩流部を好むことから，個体数を見ても，瀬よりもワンドとたまりで多く確認されている．中規模洪水後では，瀬では個体数が減少するが一部は耐えており，ワンドでは一時的に消失して，比較的撹乱の小さいたまりに移動しているものと考えられる．

(35) ツヤドロムシ属（コウチュウ目ヒメドロムシ科）

Zaitzevia sp.（Coleoptera, Elmidae）：生活型は匍匐型（Creepers）であるが，掘潜型（Burrowers）に近い性質である．主な生息場は瀬（Rfs），ワンド（BWs），たまり（SPs）である．

(36) ヒメツヤドロムシ属（コウチュウ目ヒメドロムシ科）

Zaitzeviaria sp.（Coleoptera, Elmidae）：生活型は匍匐型（Creepers）であるが，掘潜型（Burrowers）に

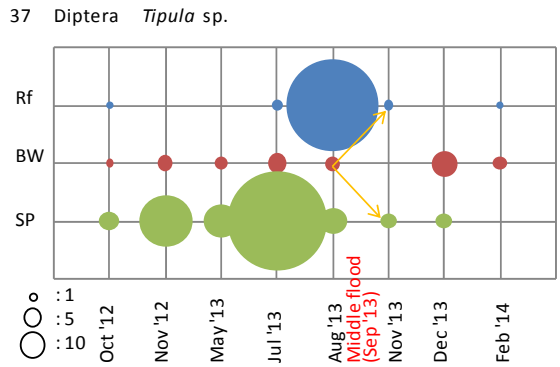


Fig. 4 (37) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

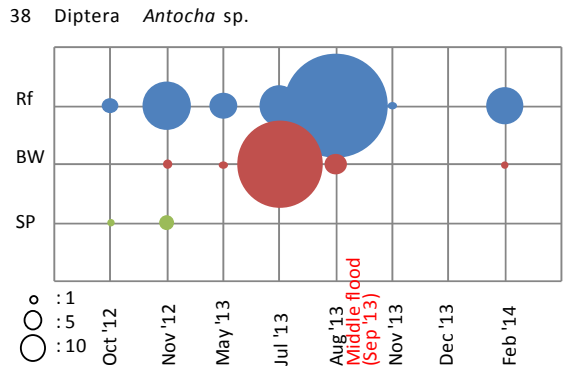


Fig. 4 (38) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

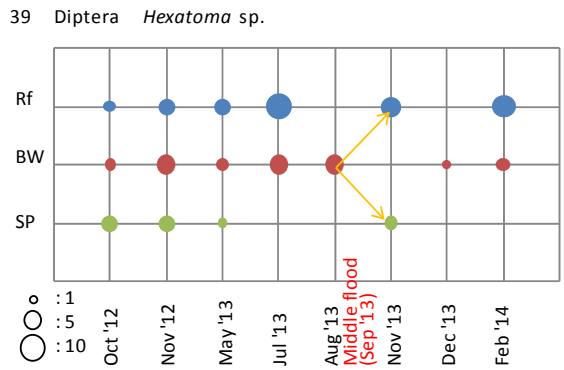


Fig. 4 (39) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

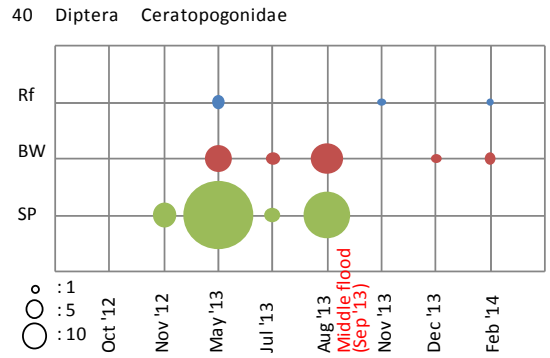
近い性質である．主な生息場は瀬（Rfs），ワンド（BWs），たまり（SPs）である．中規模洪水後には一時的にワンドで消失するが，瀬やたまりでは確認されている．

(37) ガガンボ属（ハエ目ガガンボ科）

Tipula sp.（Diptera, Tipulidae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であり，主な生息場は瀬（Rfs），ワンド（BWs），たまり（SPs）であり，瀬だけでなくて止水環境にもよくみられる．中規模洪水後には一時的にワンドで消失するが，瀬やたまりでは確認されている．

(38) ウスバガガンボ属（ハエ目ガガンボ科）

Antocha sp.（Diptera, Tipulidae）：生活型は固着型（Attachers）であり，主な生息場は瀬（Rfs）とワンド（BWs）であり，瀬だけでなくて伏流水が湧出するような止水環境にもみられる．中規模洪水後では，一時的に瀬で個体数が大きく減少し，ワンドでは消失している．その後，個体数は瀬とワンドで再び確認されている．



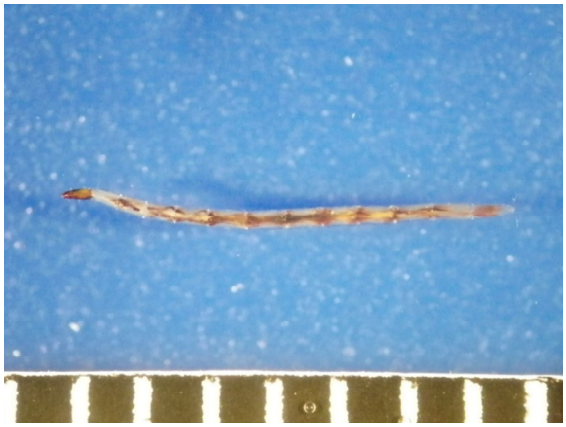


Fig. 4 (40) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

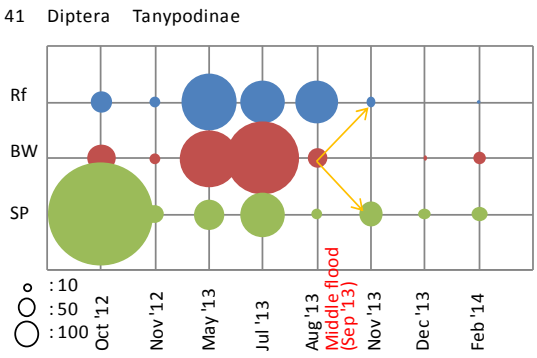


Fig. 4 (41) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

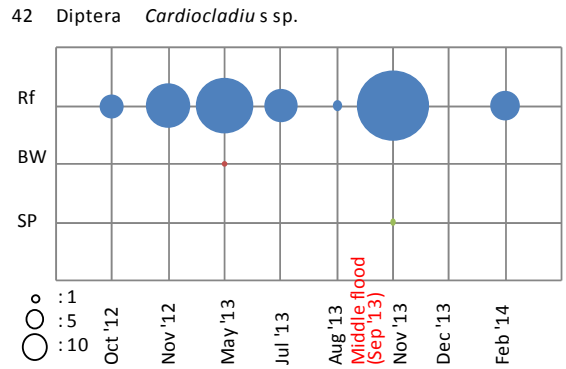


Fig. 4 (42) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

(39) ヒゲナガガガンボ属（ハエ目ガガンボ科）

Hexatoma sp.（Diptera, Tipulidae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であり，主な生息場は瀬（Rfs），ワンド（BWs），たまり（SPs）であり，瀬だけでなくて伏流水が湧出するような止水環境にもよくみられる．中規模洪水後には一時的にワンドで消失するが，瀬やたまりでは確認されている．

(40) ヌカカ科（ハエ目ヌカカ科）

Ceratopogonidae（Diptera, Ceratopogonidae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であり，主な生息場はワンド（BWs）とたまり（SPs）である．泳ぐことができない種が多い（Bezziaを除く）．そのため，中規模洪水時にも流れの緩い場所のたまりに存続した．洪水後に瀬（Rfs）で確認された個体は掘潜することで残存したと考えられる．

(41) モンユスリカ亜科（ハエ目ユスリカ科）

Tanypodinae（Diptera, Chironomidae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であり，主な生息場は瀬（Rfs），ワンド（BWs），たまり（SPs）である．中規模洪水後には一時的にワンドで消失したが，瀬やたまりでは確認されている．

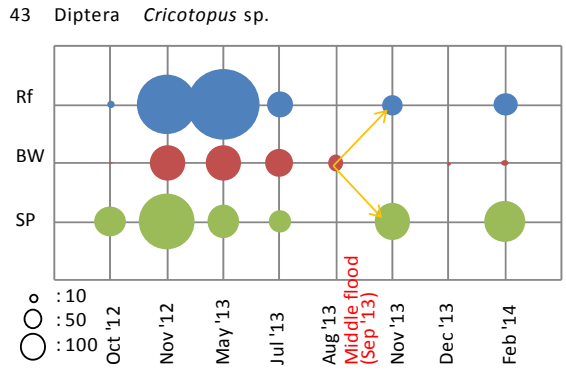


Fig. 4 (43) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

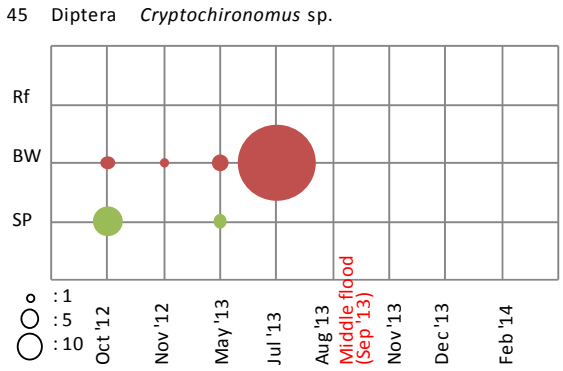


Fig. 4 (45) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

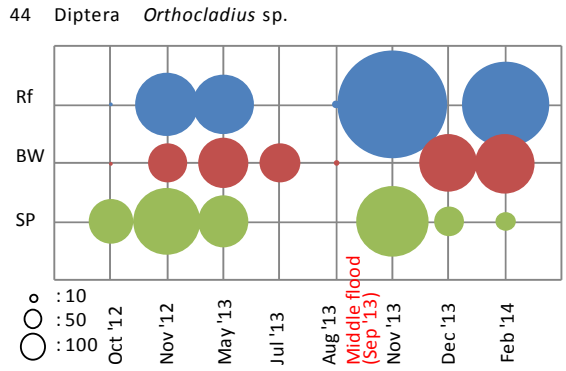


Fig. 4 (44) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

(42) ハダカユスリカ属（ハエ目ユスリカ科）

Cardiocladius sp.（Diptera, Chironomidae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であり，主な生息場は瀬（Rfs）である．中規模洪水後にも個体数が多く確認されているが，これは礫の表面に滑らかな（抵抗の少ない）巣を形成するため，中規模洪水による撹乱に対する耐力があるものと考えられる．洪水による撹乱に耐えることができる代表的な種であると考えられる．

(43) ツヤユスリカ属（ハエ目ユスリカ科）

Cricotopus sp.（Diptera, Chironomidae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であり，主な生息場は瀬（Rfs），ワンド（BWs），たまり（SPs）である．中規模洪水後には一時的にワンドで消失するが，瀬やたまりでは確認されている．

(44) エリユスリカ属（ハエ目ユスリカ科）

Orthocladius sp.（Diptera, Chironomidae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であり，主な生息場は瀬（Rfs），ワンド（BWs），たまり（SPs）である．中規模洪水後には一時的にワンドで消失するが，瀬やたまりでは，個体数が大きく増加している．

(45) カマガタユスリカ属（ハエ目ユスリカ科）

Cryptochironomus sp.（Diptera, Chironomidae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であり，主な生息場はワンド（BWs），砂地（細砂）である．遊泳能力は無いため，中規模洪水により消失している．撹乱により流されやすい種である．

(46) ホソミユスリカ属（ハエ目ユスリカ科）

Dicrotendipes sp.（Diptera, Chironomidae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であり，主な生息場は瀬（Rfs），ワンド（BWs），たまり（SPs）である．中規模洪水では，瀬で消失し，比較的撹乱の小さいたまりに流

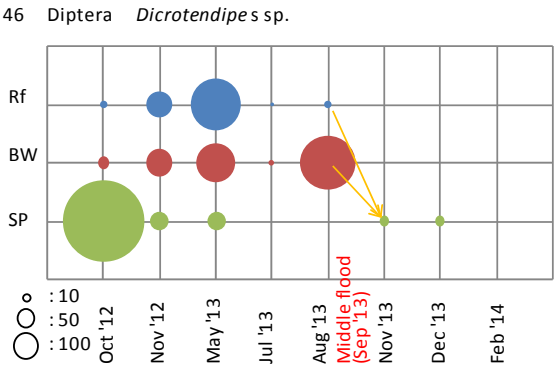


Fig. 4 (46) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

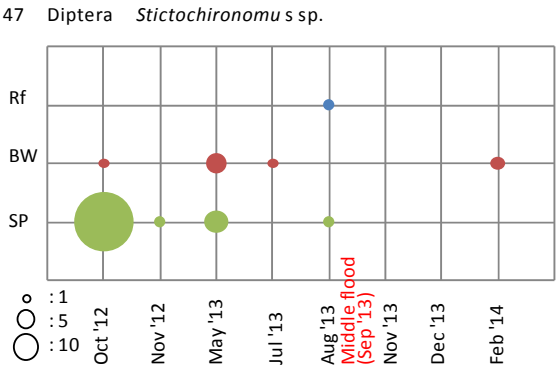


Fig. 4 (47) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

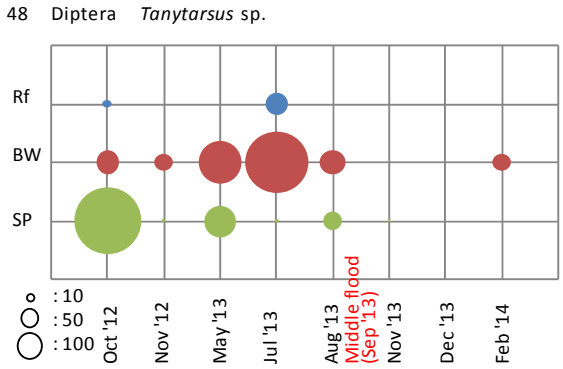


Fig. 4 (48) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

れ着いたものと考えられる．

(47) アシマダラユスリカ属（ハエ目ユスリカ科）

Stictochironomus sp.（Diptera, Chironomidae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であり，主な生息場はワンド（BWs）とたまり（SPs）の止水環境であり砂地に生息する．遊泳能力が無いことから，中規模洪水により消失したものと考えられる．

(48) ヒゲユスリカ属（ハエ目ユスリカ科）

Tanytarsus sp.（Diptera, Chironomidae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であり，主な生息場はワンド（BWs）とたまり（SPs）の止水環境である．本来，砂や石の表面に筒巣を作り，50種の中では，より細分化された竹門（2005）による分類における唯一の造巣掘潜型（Tube builders）である．遊泳能力はあるが流されやすく，浮き上がることはできるが行きたい方向に進むことはできない．中規模洪水後には，たまりでわずかな個体が確認されているが，ワンドとたまり共に流されて消失したものと考えられる．

(49) アシナガバエ科（ハエ目アシナガバエ科）

Dolichopodidae（Diptera, Dolichopodidae）：生活型

Table 2 Classification of response of macro invertebrates to a middle flood.

Response of species to a middle flood				Life type					
Classification		Principal habitat	Habitat after the middle flood	Net-spinners	Attachers	Creepers	Case-bearers	Swimmers	Burrowers
(a)	Disappearing	Rfs		30		9		18	
		Rfs & BWs			4, 38				
		Rfs, BWs, & SPs				3			
		BWs							5, 45
		BWs & SPs				11			40, 47, 48
(b)	Migrating to habitats of lower disturbance regimes	Rfs	Rfs & SPs			22			
		Rfs & BWs	Rfs & SPs			8			
		Rfs, BWs, & SPs	SPs			23			46
		BWs & SPs	BWs & SPs			7			
		BWs & SPs	SPs				31	12	19, 49
		BWs	SPs				33		
(c)	Migrating to habitats of higher disturbance regimes	Rfs, BWs, & SPs	Rfs			2			
(d)	Migrating to habitats of both lower and higher disturbance regimes	Rfs	Rfs & SPs			1			
		Rfs & BWs	Rfs & SPs					14	
		Rfs, BWs, & SPs	Rfs& SPs			10, 16, 25, 34, 35, 36, 41			37, 39, 43, 44
		BWs & SPs	Rfs & SPs						20
(e)	Disturbance-tolerant	Rfs	Rfs	27, 28, 29	13	17, 21, 32			42
(f)	Others							15, 26	6, 24, 50

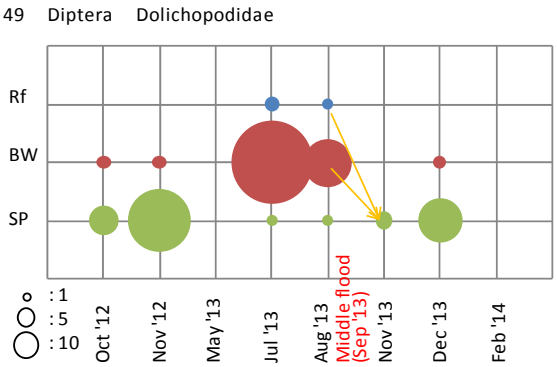


Fig. 4 (49) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

は掘潜型（Burrowers）であり，主な生息場はワンド（BWs）とたまり（SPs）の止水環境である．泥（シルト）の底質を好む．中規模洪水では，瀬で消失し，

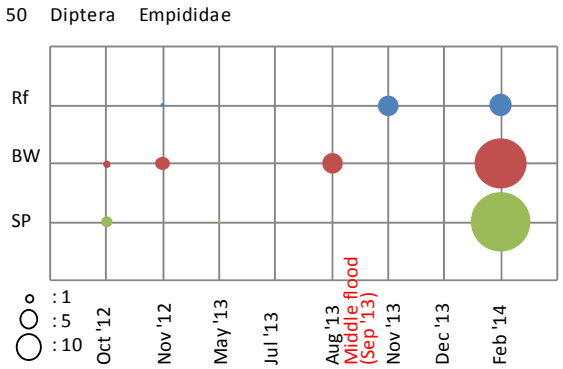


Fig. 4 (50) Spatiotemporal distributions of macro-invertebrates.

比較的撹乱の小さいたまりに流れ着いたものと考えられる．

(50) オドリバエ科（ハエ目オドリバエ科）

Empididae（Diptera, Empididae）：生活型は掘潜型（Burrowers）であり，主な生息場はワンド（BWs）である．中規模洪水後では，ワンドで消失し，瀬で確認された．その後は瀬，ワンドとたまりで確認された．

4.3 底生無脊椎動物の類型化に関する考察

4.2の結果を基に，50種の分布状況を分類した結果をTable 2に示す．底生無脊椎動物の中規模洪水による応答は，(a)～(f)のタイプに分類され，(a) 消失す

る個体, (b) 撹乱の比較的低い生息場に移動する個体, (c) 撹乱の比較的高い生息場に移動する個体，(d) 撹乱の比較的高い及び低い両方の生息場に移動する個体，(e) 瀬に特有で耐える個体が見られた．(f) は明確な類型ができなかった個体である．多くの底生無脊椎動物は，中規模洪水により分布特性が変化しているが，生活型（Life type）や個々の生物の特性により，多様な時間的・空間的分布特性を有していることが分かった．これは，生息場を評価する上で，洪水等による撹乱が生物多様性や分布特性を規定することを示す重要な手がかりとなる．本論文では，中規模洪水にのみ着目して，底生無脊椎動物の分布特性を考察したが，撹乱の規模や頻度により変化の特性が異なる可能性がある．また，ある撹乱が生じた後の時間的な経過（生息場齢）や生息場が形成されてから消失するまでの期間（生息場寿命）等，生息場の時間的な変化と生物多様性の関係を分析することで，生息場維持機構を解明できる可能性が示唆された．

5. おわりに

多くの生物は中規模洪水で撹乱を受けて分布特性が変化しているが，瀬では一部，洪水による撹乱に耐えられる造網型（Net-spinners）や固着型（Attachers）並びに一部の匍匐型（Creepers）や掘潜型（Burrowers）が見られた．しかし，大方の種は，中規模洪水により，通常生息する生息場から，一時的に異なる生息場に避難するように利用していた．このことから，洪水後にも瀬で確認された遊泳型（Swimmers）についても，洪水時に同所で耐えていたのではなく，一度緩流部に避難してから再度瀬に定着した可能性が考えられる．本研究の結果，多くの底生無脊椎動物は，洪水時の撹乱に対応するために，常時に生息する場とは異なる多くの他の生息場を利用していることが分かった．これらの事実から，洪水時に異なる水理条件となる生息場が多様に存在することの重要性が示唆された．

謝　辞

本研究にあたり国土交通省浜松河川国道事務所からデータを提供して頂きました．また，調査の実施にあたり，中部電力掛川電力所，天竜川天然資源再生連絡会，シーテック浜松支店，いであ株式会社建設統括本部水圏事業部に協力を頂きました．ここに感謝の意を表します．

参考文献

竹門康弘（2005）：底生動物の生活型と摂食機能群による河川生態系評価，日本生態学会誌55，pp.189-197.

Arscott, D.B., Tockner, K., Nat, D. and Ward, J.V. (2002): Aquatic Habitat dynamics along a Braided Alpine River Ecosystem (Tagliament River, Northeast Italy), Ecosystems 5, pp.802-814.

Hyodo, M, Takemon, Y, and Sumi, T.（2014）: Spatiotemporal patterns of geomorphological processes determine characteristics of riverine habitat heterogeneity, River Flow 2014 – Schleiss et al. (Eds), pp. 2339-2346.

Merritt, R.W. and Cummins, K.W. (eds) (1996): An introduction to the aquatic insects of North America (3rd ed.), Kendall/ Hunt, Dubuque Iowa.

Tockner, K., Lorang, M.S. and Stanford, J.A. (2010): River flood plains are model ecosystems to test general hydrogeomorphic and ecological concepts, River research and applications 26, pp.76-86.

（論文受理日：2015年6月11日）