

論 文

芦生研究林上谷流域における溪流の底生動物分布パターン

境 優*・夏原 由博**・加藤 真***

Distribution patterns of stream macroinvertebrates at Kamitani,
Ashiu Forest Research Station, Kyoto, Japan

Masaru SAKAI*, Yoshihiro NATUHARA**, Makoto KATO***

2008～2009年の芦生研究林上谷流域における11河川（針広混交林10、スギ人工林1）の底生動物群集構造を報告し、群集構造と森林環境との関係を考察した。その結果、底生動物群集は（1）シカ食害・排除区の2次谷河川、（2）シカ食害区の1次谷河川、（3）シカ排除区の1次谷河川、（4）シカ食害区のスギ人工林1次谷河川の4種類に類型化された。シカ食害区の1次谷河川の群集はスギ人工林1次谷河川を除く他河川より多様度が低く、細粒土砂に生息する底生動物に特徴づけられた。これらの結果は、シカ食害による土壤侵食を通じた河床細粒化に起因すると推察された。一方、2次谷河川の群集はシカ食害・排除区で類似し、刈取食者、捕食者に特徴づけられた。このことから、2次谷河川は1次谷河川よりも付着藻類、被食者が豊富な河川環境や、シカ食害による河床細粒化が起こりにくい強力な掃流力を有していると考えられた。また、スギ人工林1次谷河川の群集は破碎食者に特徴づけられた。上谷流域における底生動物群集は、河川サイズに応じて異なる河川物理環境や、森林—溪流生態系のつながりを通じた森林環境の影響を良く反映し、それぞれで異なった構造の底生動物群集が成立していることが判明した。

キーワード：水生昆虫、群集、摂食機能群、指標種

We reported the stream macroinvertebrate community structures in 2008-2009 in 11 streams (mixed forest: 10, Japanese cedar plantation: 1) belonging to Kamitani, Ashiu Research Forest, Kyoto, Japan, and discussed the relationships between the community structures and forest environments. Macroinvertebrate communities were classified into four groups; (1) second-order streams at deer-excluded and deer-grazed sites, (2) first-order streams at deer-grazed site, (3) first-order streams at deer-excluded site, and (4) first-order stream at cedar plantation with deer. Under deer overbrowsing, macroinvertebrate communities in first-order streams showed lower diversity than those in the other streams, and were characterized by a dominance of burrower taxa. These results might be attributed to fine sedimentation via soil erosion caused by deer overbrowsing. On the other hand, in second-order streams, macroinvertebrate community structure was similar between the deer-excluded and deer-grazed sites, and the community was characterized by dominance of grazer and predator taxa. These results suggest that second-order streams have abundant periphyton and prey items, and strong tractive force which might wash out fine particles more effectively compared to those of first-order streams. In cedar plantation, macroinvertebrate community in first-order stream was characterized by dominance of shredder taxa. In conclusion, macroinvertebrate communities in Kamitani showed different structure patterns in relation to physical environment (i.e., stream size), and forest environment through forest-stream ecosystem.

Key words: Aquatic insects, Community, Functional feeding group, Indicator species

1. はじめに

カゲロウ目、カワゲラ目、トビケラ目などの水生昆虫、ヨコエビ類、サワガニなどに代表される多様な底生動物が溪流には生息している。これらの底生動物は、様々な

生活型や摂食機能群を有しており、溪流内の多様な生息地および餌資源に適応している（竹門, 2005; Merritt et al., 2008）。このように多様な種が、あらゆる溪流内の生息地で息づくことで、底生動物は溪流の生物群集や生態系が維持される上で非常に重要な役割を果たしている（Voshell, 2002; Merritt et al., 2008）。例えば、代表的な

* 東京農工大学大学院 農学研究院国際環境農学専攻

** 名古屋大学大学院 環境学研究科

*** 京都大学大学院 地球環境学

* Department of International Environmental and Agricultural Science, Tokyo University of Agriculture and Technology

** Graduate School of Environmental Studies, Nagoya University

*** Graduate School of Global Environmental Studies, Kyoto University

役割の1つとしては、底生動物自体が、溪流の魚類・両生類群集を支える主要な被食者となっている点が挙げられる (Voshell, 2002). また、底生動物が溪流内の食物網の中で分解者・1次消費者・被食者などとして機能することで、その生態系内における有機物分解、物質循環の駆動にも大きく貢献している (Covich et al., 1999). さらに、底生動物の多くを構成する水生昆虫類は、羽化して陸域へ移動することによって、溪流から森林への栄養分輸送を担う架け橋的な存在として、森林生態系にも密接に関わっている (Nakano and Murakami, 2001).

一般に、底生動物は、魚類などと比べて移動能力が低く、周辺の生息地における環境変化に非常に敏感であることが知られている (波多野ら, 2005). 加えて、底生動物は比較的狭い面積から多種を得ることができるため、底生動物を用いた生物多様性評価は、簡便であり、有効性が高いとされている (波多野ら, 2005). そのため、底生動物は、河川の健全性を計るための有用な生物指標であると古くから認識されており (津田・菊池, 1975), 多くの研究がこれまでに底生動物を用いた河川環境評価を行ってきた (例えば, Robinson and Minshall, 1986; Zweig and Rabeni, 2001; Rainbow, 2002; Heino et al., 2003; Matthaei et al., 2006; Yoshimura, 2007).

河川生態系においては、リターなどの他生性有機物と、藻類などの自生性有機物の2つが食物連鎖の起源物質で

あると考えられる (Dodds, 2002). 前者は、河畔林から河川へと供給されるため、森林と溪流が近接しているような河川上流部で、特に底生動物を支える重要な餌資源となっている (Vannote et al., 1980). このような溪流を囲む河畔林は、溪流へのリター供給だけでなく、様々な過程を経て溪流生態系に影響を及ぼしている. 例えば、魚類の餌資源となる陸生動物を溪流へ供給したり (Nakano and Murakami, 2001), 複雑な根系を通して水質浄化をしたり (Peterjohn and Correll, 1984; Pinay and Decamps, 1988), 倒木によって溪流内に高低を生成し、複雑な生息地構造を形成したりすることが報告されている (Inoue and Nakano, 1998; Richardson and Danehy, 2007). そのため、森林生態系と溪流生態系は、栄養分輸送や物理的・化学的作用などを通じて、互いに密接な生態系であると考えられており、森林環境は溪流生態系に多大な影響を及ぼす (Polis et al., 2004).

京都府南丹市に位置する京都大学フィールド科学教育研究センター芦生研究林の上谷流域では、冷温帯針広混交林を主として、一部、スギ人工林が分布している (図1). まず、このような天然林と人工林といった林相の違いは、森林—溪流生態系のつながりを通じて、溪流生態系に影響を及ぼすことが予想され、実際に林相の違いは、底生動物群集に反映されることが先行研究によって報告されている (例えば, Hisabae et al., 2010; Sakai et al.,

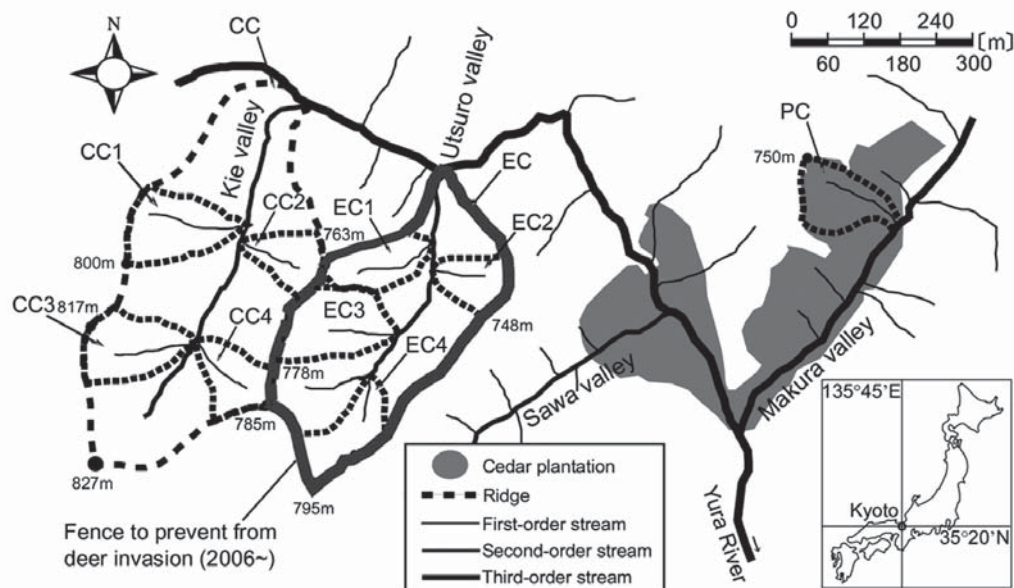


図1. 芦生研究林上谷流域における調査地概要. 針広混交林においてシカが排除された2次谷河川はEC, 1次谷河川はEC1~EC4, シカ食害の影響を受けている2次谷河川はCC, 1次谷河川はCC1~CC4, スギ人工林においてシカ食害の影響を受けている1次谷河川はPCとそれぞれ表記している.

Fig. 1. Study site at Kamitani in the Ashiu Forest Research Station, Kyoto, Japan. Second-order stream in mixed forest inside the deer enclosure is labeled as EC, and first-order streams are labeled as EC1~EC4. Second-order stream in mixed forest outside the deer enclosure is labeled as CC, and first-order streams are labeled as CC1~CC4. First-order stream in Japanese cedar plantation with deer is labeled as PC.

2012a). また、芦生研究林では、1990 年代後半から始まったと思われるニホンジカ (*Cervus nippon*; 以下、シカ) による下層植生の過採食が大きな問題となっており、下層植生の密度・多様性が劇的に低下している (Kato and Okuyama, 2004; 田中ら, 2008). このようなシカによる過剰な採食は、下層植生の消失を通じて、河畔林の構成、さらには河畔林の機能を改変し、森林—溪流生態系のつながりから溪流生態系に何らかの影響をもたらすことも危惧される (井上ら, 2008). その中で、2006 年に芦生生物相保全プロジェクトが始動し、芦生研究林上谷流域のウツロ谷集水域全体が、防鹿柵によって囲われた。防鹿柵内では、定期的に渓流水サンプルや底生動物サンプルが採集されており、柵内の下層植生回復に伴って窒素固定、土砂流出抑制機能が高まることで、渓流水質や、底生動物群集に影響を及ぼすことがわかりつつある (福島ら, 2010; Sakai et al., 2012b).

以上のように、林相の違い、下層植生の有無などといった森林環境の変化に敏感に応答し、森林—溪流生態系における重要な生態系機能を担う底生動物は、長期的な森林動態が溪流生態系とどのように相互作用するのかを理解する上では、極めて有用な動物であると考えられる。とりわけ、大学研究林のように長期的なモニタリングを可能とするフィールドは、上述の理解をもたらす適当な調査地であると思われる。また、教育活動の場として大学研究林を活用する際に、例えば底生動物を用いた指標生物学的な河川実習が実施されるならば、過去の底生動物群集に関する情報は、今後の教育活動にとっても非常に価値が高い情報となると考えられる。しかしながら、芦生研究林内でこれまでに行われてきた先行研究例には、底生動物群集情報を示すものはほとんどないのが現状である。

そこで本研究では、2008 年から 2009 年にかけて芦生研究林の上谷流域 11 河川において採集された底生動物サンプルをもとに、2000 年代後半における上谷流域の底生動物群集構造を報告し、それらの群集構造と現況の森林環境との関係性を考察する。

2. 材料と方法

2. 1. 調査地

本研究は、京都府南丹市に位置する京都大学フィールド科学教育研究センター芦生研究林内を流れる由良川上流部（上谷流域）を対象として行われた (図 1). 芦生研究林事務所における 1976 年から 2005 年までの年平均降水量と年平均気温はそれぞれ 2298 mm, 11.9℃である (京都大学フィールド科学教育研究センター, 2007). 調

査地は、中・古生層の丹波帯に属し、砂岩、泥岩からなる堆積岩が分布している。

調査地の大部分は、ブナ (*Fagus crenata*)、ミズナラ (*Quercus crispula*)、トチノキ (*Aesculus turbinata*)、サワグルミ (*Pterocarya rhoifolia*)、アシウスギ (*Cryptomeria japonica* var. *radicans*) に代表される冷温帯針広混交林が分布しており、一部は、スギ人工林となっている (図 1). 調査地では、1990 年代後半からシカによる下層植生の過採食が顕在化しており、下層植生の密度や多様性が劇的に減少している (Kato and Okuyama, 2004; 田中ら, 2008). 調査地における 2006 年から 2010 年までの 12 月に 2 日間かけて行われた区画法調査によって見積もられたシカ個体数密度は、 3.98 ± 0.71 頭 / km² となっている (高柳, 私信). 調査地域では、シカによる下層植生の過採食によって裸地化した森林斜面からの土壌侵食が確認されている (Sakai et al., 2012b).

本研究は、上谷流域に属する 1 次谷河川 (9 河川), 2 次谷河川 (2 河川) で行われた (図 1). 対象流域のうち、針広混交林が分布し、2 次谷河川が流れるウツロ谷 (10.5 ha) は、2006 年 6 月から冬期を除く期間中 (4 月から 12 月) は流域全体が防鹿柵によって囲まれており、シカの侵入が防がれている (図 1). 月毎に行われた柵沿いの食痕調査によると、本研究調査期間中は、ウツロ谷にはシカが侵入していないことがわかっている (高柳, 私信). ウツロ谷流域からは、2 次谷河川 (シカ排除流域, *Exclosure Catchment*; 以下, EC) と、EC 内を流れる 1 次谷河川 4 つ (EC1-EC4) を本研究の対象とした (図 1). また、EC と隣り合っており、同じく針広混交林が分布している 2 次谷河川が流れるキエ谷 (15.9 ha) も調査地として選定した (図 1). キエ谷流域からは、2 次谷河川対照流域 (対照流域, *Control Catchment*; 以下, CC) と、その流域内を流れる 1 次谷河川 4 つ (CC1-CC4) を調査地とした。EC にシカ柵が設置された当初、EC と CC における下層植生群集構造 (阪口ら, 2008) や、水質 (福島・徳地, 2008) は、よく類似していたが、その後、EC 内の下層植生はめざましく回復するとともに、渓流水の NO₃ 濃度は、CC よりも低くなってきている (福島ら, 2010).

また、上谷流域に属する枕谷の支流で、流域が 75 年生のスギ人工林で覆われている 1 次谷河川 (*Plantation Catchment*; 以下, PC) も調査地として選定し、EC, EC1-EC4, CC, CC1-CC4 と同様に調査を行なった。

2. 2. 底生動物

各調査地 (計 11 河川) それぞれの下流部において、恒常的に水流が存在する長さ 30 m の調査区間を設け、

調査区間内で底生動物の採集を行った。採集は、調査区間内で無作為に選んだ4地点でサーバーネット（25 × 25 cm, 長さ1 m, メッシュサイズ0.5 mm）を用いて方形区内の河床土砂をネットに掻き出す方法によって実施した。この採集方法によって得られたサンプルは、速やかに70%エタノールで保存して研究室に持ち帰り、肉眼下で、土砂と底生動物サンプルとに分離した。底生動物サンプルは、さらに双眼実体顕微鏡（Nikon, SMZ800）下で、川合・谷田（2005）、Merritt et al.（2008）を参考にして、できる限り細かい分類群まで同定した。また、竹門（2005）、Merritt et al.（2008）、境（未発表データ）を参考にして、同定された分類群にそれぞれに該当する摂食機能群（収集食者 Collectors, 濾過食者 Filterers, 刈取食者 Grazers, 捕食者 Predators, 破碎食者 Shredders）を割り当てるとともに、各底生動物サンプルの多様度指数（Shannon-Wiener index）も算定した。採集は、2008年11月、2009年4月、6月、8月の4季節で実施した。

2. 3. データ解析

各調査地の底生動物群集構造に違いがあるかどうかを明らかにするために、それぞれの調査地で得られた計16サンプル（4回×4季節）のデータをもとに、個体数密度、分類群数、多様度指数、各摂食機能群の個体数密度それぞれに対して、一元配置分散分析およびTukeyの多重比較を行った。個体数密度、各摂食機能群の個体数密度に関しては、等分散性を満たすために分析前に対数変換した。

次に、各調査地の底生動物群集を類型化するために、上位50分類群（全個体数のおよそ96.2%を占める）までの底生動物の個体数密度データをもとに、ユークリッド距離、Ward法を用いた階層的クラスター分析を行った。階層的クラスター分析によって75%未満の類似度で分離された各グループについては、さらにそれぞれのグループの底生動物群集を特徴づける指標種を抽出するために、Indicator Species Analysis（Dufrêne and Legendre, 1997）を行った。この分析では、モンテカルロ法（999回繰り返し）によってそれぞれのグループと指標種の対応関係との有意性を検討した。

一元配置分散分析およびTukeyの多重比較は、R2.13.1（R development core team, 2011）、階層的クラスター分析およびIndicator Species Analysisは、PC-ORD ver. 6（McCune and Mefford, 2011）を用いて実行した。

3. 結果

本研究では、128分類群、14755個体の底生動物が採集された。そのうち上位50分類群の各調査地における個体数は、表1にまとめて示した。オオカクツトビケラ（*Lepidostoma crassicorne*）、*Paralichas*属、ヤマトカワゲラ（*Nipponiella limbatella*）、ディクラノタ属 sp.1（*Dicranota* sp.1）は、1次谷河川で見られるものの、2次谷河川では、極端に個体数が少なく、反対に、マダラカゲロウ属（*Ephemerella* sp.）、トゲマダラカゲロウ属（*Drunella* sp.）は、2次谷河川で見られるものの、1次谷河川ではほとんど見られなかった（表1）。

底生動物の個体数密度に注目してみると、CC1-CC4、EC1-EC4と比べて、PC、EC、CCで多い傾向にあったが、その差は有意ではなかった（図2）。また、各調査地における底生動物の分類群数に注目すると、CC1-CC4が他の調査地と比べて有意に少なく、ECの底生動物の分類群数は、1次谷河川と比べて多い傾向を示していた（図2）。多様度指数に注目した場合は、CC1-CC4およびPCで、他の調査地よりも低い傾向を示している一方で、EC1-EC4およびEC、CCが比較的高い傾向を示していた。

次に、摂食機能群ごとに底生動物の個体数密度に注目してみると、収集食者は、ばらつきが大きく、全体的に似通った個体数密度であったが、CC3で他の調査地よりも有意に少なかった。また、濾過食者は、どの調査地の個体数密度も似通っており、明瞭な違いは確認されなかった。一方で、刈取食者、捕食者に関しては、明瞭に2次谷河川（EC、CC）で1次谷河川よりも多く、それとは反対に、破碎食者は、1次谷河川で有意に多いことが判明した。中でも、PCの破碎食者の個体数密度は他の1次谷河川よりも高い傾向にあった（図2）。

階層的クラスター分析によって、調査地の底生動物群集は、はじめに1次谷河川と2次谷河川とで分けられ、1次谷河川のグループ内では、概ね、シカが排除されている針広混交林、シカ食害の影響を受けているスギ人工林、シカ食害の影響を受けている針広混交林の3種類にグループ分けされた（図3）。以上の4種類のグループに対して、指標種の抽出を行なってみたところ、2次谷河川グループでは、コカゲロウ属（*Baetis* sp.）、トゲマダラカゲロウ属、マダラカゲロウ属、ヒメミドリカワゲラ属（*Haploperla* sp.）、クサカワゲラ属（*Isoperla* sp.）、ナガカワゲラ属（*Kiotina* sp.）、*Limnophila* sp.、サツマモンナガレアブ（*Suragina satsumana*）、アブ科（*Tabanidae* gen. spp.）が底生動物群集を特徴付ける指標種として選定された。また、シカが排除されている針広混交林内の

表 1. 各調査地で採集された上位 50 分類群の底生動物の総個体数とそれぞれの摂食機能群.

Table 1. Total number of individuals of the 50 most abundant taxa, and assigned their functional feeding groups in each study stream.

Taxa	Scientific name	Functional feeding group	CC1	CC2	CC3	CC4	EC1	EC2	EC3	EC4	PC	CC	EC
オナシカワゲラ属	<i>Nemoura</i> spp.	Shredder	118	148	131	378	92	185	62	127	187	35	42
エリユスリカ亜科	Orthocladiinae spp.	Collector	248	189	43	215	44	29	92	142	159	71	47
ニッポンヨコエビ	<i>Gammarus nipponensis</i>	Shredder	6	1	130	65	55	143	154	177	378	13	1
フタスジモンカゲロウ	<i>Ephemera japonica</i>	Collector	120	90	80	26	74	118	86	105	86	113	200
ナミトビイロカゲロウ	<i>Paraleptophlebia japonica</i>	Collector	93	56	41	23	72	149	90	104	92	105	196
トラタニガワカゲロウ	<i>Ecdyonurus tigris</i>	Grazer	30	45	40	32	28	106	41	56	96	78	155
モンユスリカ亜科	Tanypodinae spp.	Predator	69	54	20	52	18	38	44	64	37	88	58
コカゲロウ属	<i>Baetis</i> sp.	Grazer	69	27	24	17	11	8	27	36	48	141	105
フサオナシカワゲラ属	<i>Amphinemura</i> spp.	Shredder	24	38	42	37	29	25	49	61	86	24	60
ヒメミドリカワゲラ属	<i>Haploperla</i> sp.	Predator	7	2	14	5	19	14	9	5	4	184	205
オオカクツツビケラ	<i>Lepidostoma crassicorne</i>	Shredder	9	37	39	58	9	61	31	29	72	1	1
貧毛綱	Oligochaeta	Collector	57	22	13	28	63	22	20	12	35	9	59
フタスジキソトビケラ	<i>Psilotreta kisoensis</i>	Collector	53	15	4	3	3	42	98	31		27	44
サワガニ	<i>Geothelphusa dehaani</i>	Collector	9	16	7	9	61	42	25	34	56	25	31
キベリトウゴウカワゲラ	<i>Togoperla limbata</i>	Predator	17	29	23	31	47	28	53	43	22	7	4
エダオカワゲラ	<i>Caroperla pacifica</i>	Predator	66	66	46	25	40	54	41	32	66	6	16
エラノリユスリカ属	<i>Epoicocladus</i> sp.	Collector	30	8	34	5	36	12	27	15	24	23	48
ナガレトビケラ属	<i>Rhyacophila</i> sp.	Predator	12	8	7	21	16	6	10	18	44	35	52
ユスリカ亜科	Chironominae spp.	Collector	78	17	29	7	10	8	30	6	20	13	11
シマトビケラ属	<i>Hydropsyche</i> sp.	Filterer	8	33	17	9	31	31	20	26	10	31	10
ヌカカ科	Ceratopogonidae gen. spp.	?	34	27	27	25	8	3	23	10	19	9	6
Paralichas 属	<i>Paralichas</i> sp.	Shredder	17	33	14	21	43	5	9	5	13		2
マダラカゲロウ属	<i>Ephemerella</i> sp.	Grazer	1			7	2		1	1		40	109
ヨツメトビケラ	<i>Perisoneura paradoxa</i>	Collector	28	13	17	13	7	23	29	12	10	2	7
マルヒラタドロムシ属	<i>Eubrianax</i> sp.	Grazer	5	6	19	14	12	24	6	43	7	4	2
タニガワトビケラ属 sp.DB	<i>Dolophilodes</i> sp.DB	Filterer	14	23	10	9	23	22	8	8	5	5	2
ガガンボ属	<i>Tipula</i> sp.	Shredder	7	9	5	16	6	11	10	19	5	16	12
ホソカワゲラ科	Leuctridae gen. spp.	Shredder	10	13	6	4	29	5	7	10	1	6	18
トゲマダラカゲロウ属	<i>Drunella</i> sp.	Predator							3		2	51	48
ミヤマタニガワカゲロウ属	<i>Cinygmula</i> sp.	Grazer		6	21	14				2	2	35	6
アブ科	Tabanidae gen. spp.	Predator	30	5	3		9	2	12	5		8	7
Limnophila 属 sp.1	<i>Limnophila</i> sp.1	Predator	8	5	8	7	9	4	18	5	5	4	2
ヤマトカワゲラ	<i>Niponiella limbatella</i>	Predator	4	5	10	9	6	23	8	3	5		
ヒラタカゲロウ属	<i>Epeorus</i> sp.	Grazer			2	3			4			45	18
Limnophila 属 sp.2	<i>Limnophila</i> sp.2	Predator	1	1			17	14	6	3		3	17
セスジミドリカワゲラ属	<i>Sweltsa</i> sp.	Predator	4	2	5		6	9	4	3	2	6	18
ダビドサナエ属	<i>Davidius</i> sp.	Predator	11	2	4	14	2	2	3	7	9	4	1
ホソカ属	<i>Dixa</i> sp.	Filterer	2	9	4	13	3	2	3	7	11	2	2
サツマモンナガレアブ	<i>Suragina satsumana</i>	Predator	1	3			1	3	8	3		2	35
スナツツトビケラ	<i>Lepidostoma robustum</i>	Shredder		22	5	12	2	7		2	4		2
クサカワゲラ属	<i>Isoptera</i> sp.	Predator	1	3			2	2		1		14	28
コカクツツトビケラ	<i>Lepidostoma japonicum</i>	Shredder	1		2	16		7	5			11	6
ヒメガガンボ亜科	Limoniinae sp.	Shredder		5	11	4	2	1	4		2	15	4
ミルンヤンマ	<i>Planaeschna milnei</i>	Predator	2	9	3	2	7	5	5	6	5	1	
ガガンボカゲロウ	<i>Dipteromimus tipliformis</i>	Collector					4	8		3	2	17	5
ディクラノタ属 sp.1	<i>Dicranota</i> sp.1	Predator	6	3	5	4	4	6	3		7		
ナガカワゲラ属	<i>Kiotina</i> sp.	Predator		1				2	1			18	16
ヤマトクロスジヘビトンボ	<i>Parachauliodes japonicus</i>	Predator	1		1		8	7	3	8	6	2	1
ディクラノタ属 sp.2	<i>Dicranota</i> sp.2	Predator	1	3	5	3	8	3	6	1	5	1	
ヒメクロサナエ属	<i>Lanthus</i> sp.	Predator		4		3		2	5		14	3	4

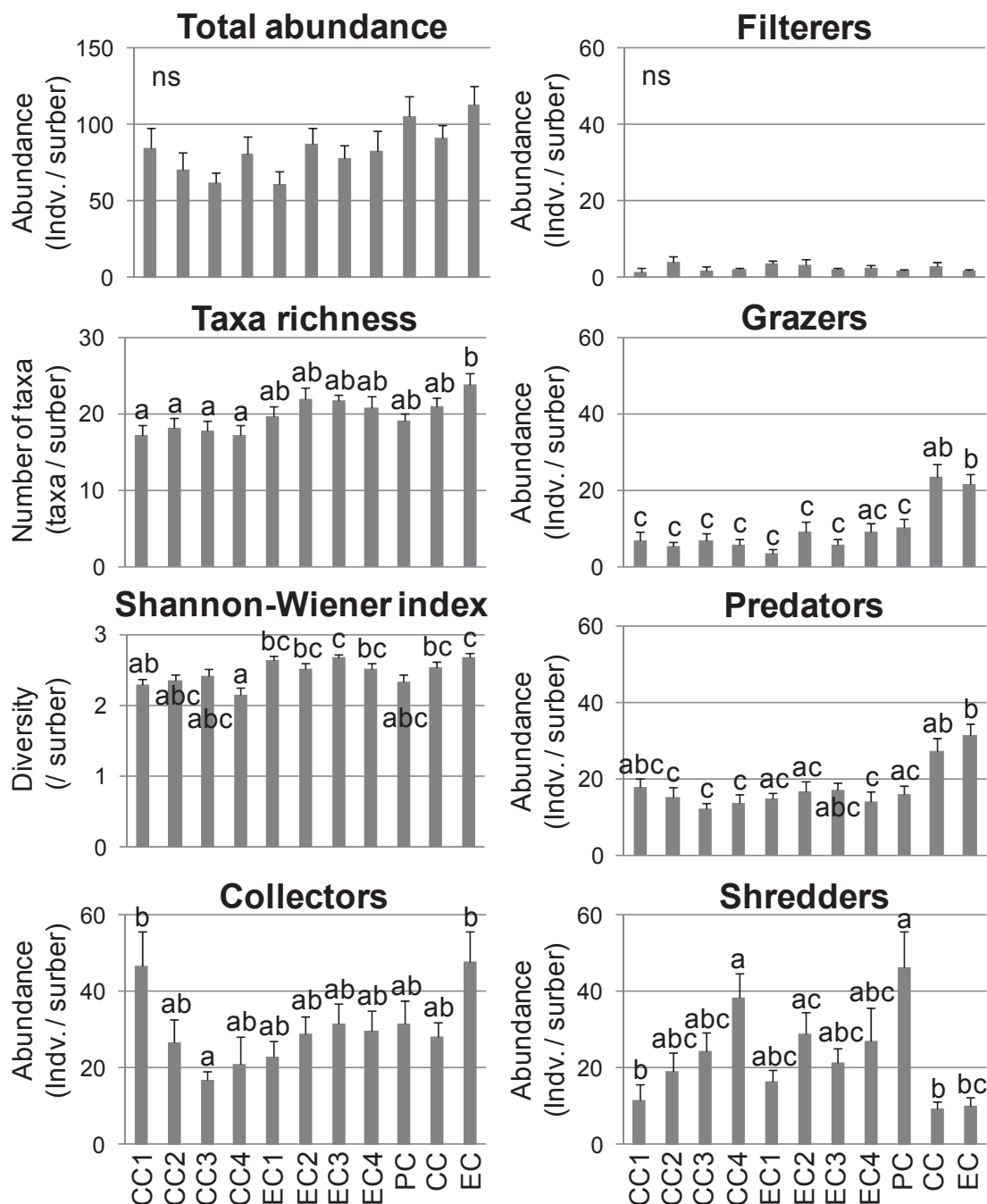


図2. 各調査地における底生動物の個体数密度, 分類群数, 多様度指数, 各摂食機能群の個体数密度. 異なるアルファベットは, 統計学的有意差を示している (Tukey の多重比較, $p < 0.05$).

Fig. 2. Total abundance, taxa richness, diversity of macroinvertebrate communities, and abundance of each functional feeding group in each study stream. Different alphabetical letters show statistical significance (Tukey' s honestly significant difference test, $p < 0.05$).

1 次谷河川グループでは, キベリトウゴウカワゲラ (*Togoperla limbata*), シカ食害の影響を受けているスギ人工林内の 1 次谷河川グループでは, ニッポンヨコエビ (*Gammarus nipponensis*), サワガニ (*Geothelphusa dehaani*), オオカクツトビケラ, シカ食害の影響を受

けている針広混交林内の 1 次谷河川グループでは, *Paralichas* 属 sp. が群集を特徴付ける指標種として選定された (図3).

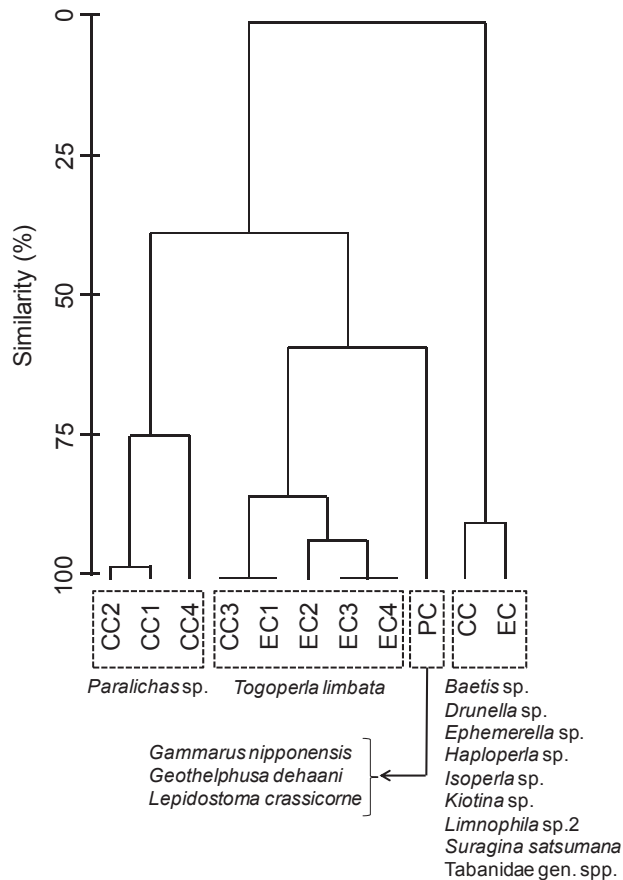


図3. 上位50分類群の個体数密度データにもとづく階層的クラスター分析およびIndicator species analysisの結果。破線で囲まれた調査地グループの下にそれぞれのグループの指標種を示している。

Fig. 3. Results of the hierarchical cluster analysis and indicator species analysis based on the abundance of the 50 most abundant taxa. Each indicator species of study stream groups is shown under the study stream groups enclosed in dashed square.

4. 考察

Allan and Castillo (2007)によると、溪流サイズが大きくなるにしたがって、空間サイズや生息地の多様性が大きくなり、大きな溪流には、小さな溪流と比べて個体数密度が高く、種数の多い生物群集が成立する。本研究でも、統計学的な有意差は認められないものの、この理論を指示するように2次谷河川では1次谷河川よりも、比較的高い個体数密度で、多分類群の底生動が分布する傾向が見られた。また、オオカクツツトビケラ、*Paralichas* 属、ヤマトカワゲラは1次谷河川、マダラカゲロウ属、トゲマダラカゲロウ属、ディクラノタ属 sp.1は2次谷河川を主な生息場所としているものと考えられた。また、2次谷河川では、1次谷河川よりも刈取食者、捕食者が有意に多く、破碎食者が有意に少なかった。さらに、2次谷河川の底生動物群集を特徴付ける指標種は、

いずれも刈取食者(コカゲロウ属、マダラカゲロウ属)と、捕食者(トゲマダラカゲロウ属、ヒメミドリカワゲラ属、クサカワゲラ属、ナガカワゲラ属、*Limnophila* 属 sp.2、サツモンナガレアブ、アブ科)であったこともあわせると、2次谷河川には、1次谷河川よりも刈取食者を支える付着藻類や、捕食者を支える被食者の量が多い河川環境が存在していることが考えられた。溪流の一次生産性は、河床上空の光環境を制限する林冠の開空度、渓流水の濁度、細粒堆積物の被覆などによって大きく規定される (Van Nieuwenhuysse and LaPerriere, 1986; Yamada and Nakamura, 2002)。しかし、本研究の針広混交林調査地の2次谷河川における林冠の開空度は、1次谷河川と比べて夏期・冬期で違いがないため(境、未発表)、2次谷河川における一次生産性の高さは、後者の制限要因のような濁水や細粒堆積物の滞留時間が1次谷河川よりも短いことによると推察された。また、2次谷河川で捕食者密度が高かったことは、比較的底生動物の個体数密度が高かったことによる被食者密度の増加に起因していると考えられた。

一方、1次谷河川間では、シカが排除されている針広混交林とシカ食害の影響を受けている針広混交林とで、底生動物群集構造が異なることが判明した。Sakai et al. (2012b)によると、シカの過採食によって下層植生が消失すると、裸地化した森林斜面から多量の地表流が流出し、それに伴う表土流出が河床堆積物を細粒化させ、礫環境に適応した底生動物群の個体数を減少させることで底生動物群集の多様性の低下が引き起こされることが報告されている。本研究においても、この結果と一致してシカの有無によって底生動物群集構造に違いが見られた。また、指標種に注目した場合でも、シカが排除されている針広混交林では、源流域の細流の礫間隙を主な生息地とするキベリトウゴウカワゲラ(川合・谷田, 2005)、シカ食害の影響を受けている針広混交林では、細粒堆積物中に堀潜して生息している *Paralichas* 属 (Merritt et al., 2008) が指標種となったことから、シカ食害の有無で河床構造が異なり、その結果、底生動物群集構造の違いが顕在化していると考えられた。一方、2次谷河川においては、シカ排除区と食害区間とでシカの過採食が引き起こす表土流出によるこのような河床および底生動物群集構造の違いが観察されなかったことは、1次谷河川よりも流量の大きい2次谷河川における強力な掃流力によって細粒堆積物が速やかに押し流されることに起因すると推察された。

また、1次谷河川のグループ内では、シカ食害の影響を受けているスギ人工林が、シカが排除されている針広混交林とは底生動物群集構造が異なっていることが判明

した。本研究で対象とした針広混交林の大部分を占めるブナ、ミズナラ、サワグルミ、トチノキなどの落葉広葉樹の落葉リターと比べて、落枝として供給されるスギリターは、供給期間が長く、質量が大きいために分散性が低く、さらに難分解性であるために、林床や河床に長期間貯留されることが知られている (Hisabae et al., 2010; Kanasashi and Hattori, 2011)。そのため、シカの過採食によって下層植生が消失しても、スギ人工林の林床はスギリターに被覆され、表土流出が効果的に抑制されることが報告されている (Miura et al., 2002; Sakai et al., 2012a)。その結果、シカ食害の影響を受けている針広混交林で顕在化している河床の細粒化は、シカ食害の影響を受けているスギ人工林では起こっていないことが推察された。この点では、シカ食害の影響を受けているスギ人工林は、シカが排除されている針広混交林と類似していることがうかがえる。しかしながら、林床だけでなく、河床にもスギリターが厚く堆積したスギ人工林では、スギリターが破碎食者にとっての格好の餌資源となっており (Sakai et al., 2012a)、底生動物群集を特徴付ける指標種は、実際に破碎食者であるニッポンヨコエビ、オオカクツツトビケラであった。特に、ニッポンヨコエビについては、スギリターが河床に絡み合って構造物を創出する点と、破碎食者への餌資源提供をする点から、スギ人工林に高密度で分布することが他地域からも報告されている (Hisabae et al., 2010)。このように、スギ人工林では、スギリターの広葉樹リターとは大きく異なる特性が、溪流環境に深く関わり、独特な底生動物群集を成立させる重要な要因となっていることが推察された。

以上のことから、本研究で2008年から2009年にかけて芦生研究林上谷流域で調査された底生動物群集構造は、(1) 2次谷河川、(2) シカが排除されている針広混交林を流れる1次谷河川、(3) シカ食害の影響を受けている針広混交林を流れる1次谷河川、(4) シカ食害の影響を受けているスギ人工林を流れる1次谷河川の4タイプに、類型化することができた。これらの結果は、これまでに先行研究が示してきたような河川サイズに応じて異なる河川物理環境や、森林—溪流生態系のつながりを通じて森林環境が溪流生態系に及ぼす影響を良く反映した結果と考えられる (例えば、Vannote et al., 1980; Allan and Castillo, 2007; Sakai et al., 2012a, 2012b)。今後もウツロ谷では継続的に防鹿柵が設置される予定となっていることを考えると、現時点で観察されなかった2次谷河川における底生動物群集に及ぼされるシカ食害の影響は、今後のモニタリングを継続することで、追跡可能かもしれない。また、これに付随して、2次谷河川においては1次谷河川と異なり、タカハヤ (*Phoxinus oxycephalus*),

ヤマメ (*Oncorhynchus masou masou*), カジカ属 (*Cottus*) などの複数種の魚類が生息していることから、底生動物群集だけでなく魚類を含めた溪流生態系に対してシカが及ぼす影響を検証できることが見込める。また、人工林においては、林齢に伴って底生動物群集構造が変化することが報告されており (Kobayashi et al., 2010)、上谷流域における森林遷移に関連して今後の底生動物群集がどう変化していくかを追跡する際には、本研究の調査結果が、今後の調査に有用な知見をもたらすことが期待される。

謝辞

本研究を実施するにあたり、前・現芦生研究林技術職員の境慎二郎氏、藤井弘明氏、浅野善和氏、平井岳志氏、細見純嗣氏、荒井亮氏、太田健一氏、小嶋宏和氏、西岡裕平氏、林大輔氏の各氏、および京都大学大学院地球環境学堂・学舎、農学研究科をはじめとする学生の皆様に多大なご協力をいただきました。底生動物の同定の際には、京都大学防災研究所の竹門康弘准教授よりご指導いただきました。また、本研究は、財団法人日本自然保護協会および財団法人自然保護助成基金によるProNaturaFundと、独立行政法人日本学術振興会の特別研究員奨励費から経済的な支援を受けました。ここに記してご協力いただいた方々すべてに感謝の意を表します。

引用文献

- 1) Allan, J. D. and Castillo, M. M. (2007) Stream ecology: structure and function of running waters. 2nd edn. 452 pp. Springer.
- 2) Covich, D. R., Palmer, M. A. and Crowl, T. A. (1999) The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. *BioScience* 49: 119-127.
- 3) Dodds, W. K. (2002) Freshwater ecology: Concepts and environmental applications. 569 pp, Academic Press.
- 4) Dufrêne, M. and Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67: 345-366.
- 5) 福島慶太郎・徳地直子 (2008) シカの食害が森林生態系の物質循環に与える影響：溪流水質の予備調査から。森林研究 77: 77-87.
- 6) 福島慶太郎・井上みずき・阪口翔太・藤木大介・山崎理正・境 優・齊藤星耕・中島皇・高柳敦 (2010) ニホンジカによる過採食が芦生の冷温帯天然林の生物多様性と生態系機能に及ぼす影響の解明。プロ・ナトゥーラ・ファンド第20期助成成果報告書 181-199.
- 7) 波多野圭亮・竹門康弘・池淵周一 (2005) 貯水ダム下流の環境変化と底生動物群集の様式。京都大学防災研究所年報

- B.
- 8) Heino, J., Muotka, T., Mykka, H., Paavola, R., Hamalainen, H. and Koskenniemi, E. (2003) Defining macroinvertebrate assemblage types of headwater streams: implications for bioassessment and conservation. *Ecol. Appl.* 13: 842-852.
 - 9) Hisabae, M., Sone, S. and Inoue, M. (2010) Breakdown and macroinvertebrate colonization of needle and leaf litter in conifer plantation streams in Shikoku, southwestern Japan. *J. For. Res.* 16: 108-115.
 - 10) 井上みずき・合田禄・阪口翔太・藤木大介・山崎理正・高柳敦・藤崎憲治 (2008) 「ニホンジカの森林生態系へのインパクトー芦生研究林」企画趣旨. 森林研究 77: 1-4.
 - 11) Inoue, M. and Nakano, S. (1998) Effects of woody debris on the habitat of juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in northern Japanese streams. *Freshw. Biol.* 40: 1-16.
 - 12) Kanasashi, T. and Hattori, S. (2011) Seasonal variation in leaf litter input and leaf dispersal distances to streams: the effects of converting broadleaf riparian zones to conifer plantations in central Japan. *Hydrobiologia* 661: 145-161.
 - 13) Kato, M. and Okuyama, Y. (2004) Changes in the biodiversity of a deciduous forest ecosystem caused by an increase in the sika deer population at Ashiu, Japan. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.* 29: 433-444.
 - 14) 川合禎二・谷田一三 (2005) 日本産水生昆虫一科・属・種への検索. 1342 pp, 東海大学出版会, 神奈川.
 - 15) Kobayashi, S., Gomi, T., Sidle, R. C. and Takemon, Y. (2010) Disturbances structuring macroinvertebrate communities in steep headwater streams: relative importance of forest clearcutting and debris flow occurrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 67: 427-444.
 - 16) 京都大学フィールド科学教育研究センター (2007) 芦生研究林観測所. 第14回演習林気象報告, 63pp, 17-23.
 - 17) Matthaei, C. D., Weller, F., Kelly, D. W. and Townsend, C. R. (2006) Impacts of fine sediment addition to tussock, pasture, and deer farming streams in New Zealand. *Freshw. Biol.* 51: 2154-2172.
 - 18) McCune, B. and Mefford, M. J. (2011) PC-ORD: Multivariate analysis of ecological data Version 6. MjM software, Gleneden Beach, Oregon.
 - 19) Merritt, R. W., Cummins, K. W. and Berg, M. B. (2008) An introduction to the aquatic insects of North America. 4th edn. 1214 pp, Kendall/Hunt Publishing Company, Iowa.
 - 20) Miura, S., Hirai, K. and Yamada, T. (2002) Transport rates of surface materials on steep forested slopes induced by raindrop splash erosion. *J. For. Res.* 7: 201-211.
 - 21) Nakano, S. and Murakami, M. (2001) Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 166-170.
 - 22) Peterjohn W. T. and Correll, D. L. (1984) Nutrient dynamics in an agricultural watershed: observations on the role of a riparian forest. *Ecology* 65: 1466-1475.
 - 23) Pinay, G. and Decamps, H. (1988) The role of riparian woods in regulation nitrogen fluxes between the alluvial aquifer and surface water: a conceptual model. *Regul. Riv. Res. Manage.* 2: 507-516.
 - 24) Polis, G. A., Power, M. E. and Huxel, G. R. (2004) Food webs at the landscape level. The University of Chicago Press, Chicago and London.
 - 25) Rainbow, P. S. (2002) Trace metal concentrations in aquatic invertebrates: why and so what? *Environ. Pollut.* 120: 497-507.
 - 26) R Development Core Team (2011) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
 - 27) Richardson, J. S. and Danehy, R. J. (2007) A synthesis of the ecology of headwater streams and their riparian zones in temperate forests. *For. Sci.* 54: 131-147.
 - 28) Robinson, C. T. and Minshall, G. W. (1986) Effects of disturbance frequency on stream benthic community structure in relation to canopy cover and season. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 5: 237-248.
 - 29) 阪口翔太・藤木大介・井上みずき・高柳敦 (2008) 芦生上谷流域の植物多様性と群集構造ートランセクトネットワークによる植物群集と希少植物の検出ー. 森林研究 77: 43-61.
 - 30) Sakai, M., Natuhara, Y., Fukushima, K., Imanishi, A., Imai, K. and Kato, M. (2012a) Ecological functions of persistent Japanese cedar litter in structuring stream macroinvertebrate assemblages. *J. For. Res.* DOI: 10.1007/s10310-012-0339-0.
 - 31) Sakai, M., Natuhara, Y., Imanishi, A., Imai, K. and Kato, M. (2012b) Indirect effects of excessive deer browsing through understory vegetation on stream insect assemblages. *Popul. Ecol.* 54: 65-74.
 - 32) 竹門康弘 (2005) 底生動物の生活型と摂食機能群による河川生態系評価. 日本生態学会誌 55: 189-197.
 - 33) 田中由紀・高槻成紀・高柳敦 (2008) 芦生研究林におけるニホンジカ (*Cervus nippon*) の採食によるチマキザサ (*Sasa palmata*) 群落の衰退について. 森林研究 77: 13-23.
 - 34) 津田松苗・菊池泰二 (1975) 環境と指標生物 2ー水界編ー. 310 pp. 共立出版, 東京.
 - 35) Van Nieuwenhuysse, E. E. and LaPerriere, J. D. (1986) Effects of placer gold mining on primary production in subarctic streams of Alaska. *Water Resource Bull.* 22: 91-99.
 - 36) Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R. and Cushing, C. E. (1980) The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130-137.
 - 37) Voshell, J. R. Jr. (2002) A guide to common freshwater invertebrates of North America. 442 pp. The McDonald & Woodward Publishing Company Granville, Ohio.
 - 38) Yamada, H. and Nakamura, F. (2002) Effects of fine sediment deposition and channel works on periphyton biomass in the Makomanai River, northern Japan. *Riv. Res. Appl.* 18: 481-493.
 - 39) Yoshimura, M. (2007) Comparison of stream benthic invertebrate assemblages among forest types in the temperate region of Japan. *Biodivers. Conserv.* 16: 2137-2148.
 - 40) Zweig, L. D. and Rabení, C. F. (2001) Biomonitoring for deposited sediment using benthic invertebrates: a test on 4 Missouri streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 20: 643-657.

(2012年6月20日受理)