

土砂量と河床材粒径に着目した生息場評価

小林草平・竹門康弘

要 旨

河川における粒径と底生動物群集の関係を調べた国内外21の論文の整理から、自然河床では一般的に石 (cobble) や巨石 (boulder) が優占する河床で底生動物の個体数や分類群数が高く、砂, 砂利, 基岩 (sand, gravel, bedrock) では底生動物が少ないことが示された。粒径が大きいと、身を潜めるための隙間や定住に欠かせない基質の安定性が高まることで、底生動物の環境収容力が増すと考えられる。河床粒径 (粒径クラス) の違いを生息場の定量評価に組み入れることで、底生動物の多さをより具体的に評価することが可能になる。一方、粒径を人為的に揃えて設置する野外実験では、石よりも小さい礫 (pebble) で底生動物の個体数や分類群数が高かった。自然河床と野外実験の結果の違いは、単一の粒径より粒径の組み合わせを考えることがより適切な生息場評価につながることを示している。

キーワード: 河川, 河床粒径, 粒径クラス, 底生動物, 個体数, 分類群数

1. はじめに

河川において土砂が織り成す河床地形は、生物の生息場 (ハビタット) として機能し、生物の生産力や多様性に重要な役割を果たしている (竹門, 2007)。河川においてハビタットとは、流速や水深といった物理環境が似通った一定の空間の場 (瀬, 淵, ワンド, たまり等) を指す。過去の河道掘削や近年の上流からの土砂供給の減少などによって河床低下した河川は多い (末次, 2010)。土砂減少の結果、様々なハビタットが失われ、それによって生物多様性が低下することが懸念されている。河川生態系の回復や維持に、一定の土砂の供給や移動が重要であることが認識されつつある。

河川における土砂環境の変化は河床粒径にも現れる。土砂供給の減少に伴う河床の粗礫化や岩盤露出が度々報告されている (末次, 2010)。河床粒径は河床地形に作用するため、各ハビタットの形成頻度や面積に影響する。さらに、河床粒径は各ハビタットの質にも作用する。底生無脊椎動物 (以降、底生動物) や魚類の個体が特定の粒径の場に集中するなど (例えば、石田ら, 2005)、水生生物の分布と河床粒径の対応はよく報告される。しかし、そうした報告の多くは特定の種や生活史を対象としており、生物群集全体としての量的な多さや種数に対する粒径の影響は定かではない。砂から礫へ河床粒径が大

きいほど底生動物が多いと経験的にはよく言われるが、研究によって傾向が異なることが指摘されている (Minshall, 1984; Vinson and Hawkins, 1998)。粒径を踏まえた河川環境の評価を考えていく上で、粒径と生物の一般的な関係を明らかにする必要がある。

河川において河床粒径を考慮したハビタットの評価手法を検討することを目的として、本研究では河床粒径と底生動物群集の関係を扱った論文を収集し、底生動物が量的、種数的に多い粒径を明らかにした。底生動物は、魚類の食物として、また付着藻類や従属栄養微生物の摂食を通して水中一河床間の物質のやりとりに重要な役割を果たす (Wallace and Webster, 1996)。また、水生昆虫を中心に様々な種類がみられ河川の生物多様性に対する貢献度が大きい。

2. 方法

2.1 収集論文

国内外の学術雑誌を中心に、粒径と底生動物の関係を扱った研究を集めた。関連する研究の中でも、粒径として砂 (<2mm) から石 (>64mm) かそれ以上まで幅広く取り扱い、且つ、底生動物として全個体数、全現存量、全分類群数を数値として示している研究を対象とした。水質や水温など粒径以外の環境要因の影響が少ないと思われる研究 (同一蛇行区間内における研究など) を基本的な対象とし、流程を

単位として粒径と生物の関係を見ている研究は含まなかった。

粒径と底生動物の研究には、自然河床での採集調査に基づく研究と、人工河床を設置する実験型の研究が存在する。野外パターンの研究では、現地で採集点ごとに河床粒径を判断し、その場の底生動物が採集される。こうした研究では20-30cmを一辺とする方形枠を用いた定量採集が多い。実験型の研究では一辺が20-30cmのトレーやかごに一定の径の礫を敷き詰めて河床に設置し、1~4週間後に設置物に侵入定着した底生動物を採集する調査が多い。自然河床では採集点ごとに様々な粒径が含まれているのに対し、実験型の研究では設置した河床ごとに粒径が揃っているという違いがある。こうした違いが結果に影響する可能性があるため、これらを区別して結果を整理した。

2.2 データ処理及び解析内容

論文間での比較を可能とするため、まず各論文で扱われている粒径クラスの統一を行った。収集した論文の多くが、粒径値そのものではなく粒径クラス間の比較により底生動物の多さを調べていた。河川ではWentworthの粒径区分がよく用いられる(Minshall, 1984)。これを参考に本研究では6クラスを定義した;砂(sand:<2mm), 砂利(gravel:2-16mm), 礫(pebble:16-64mm), 石(cobble:64-256mm), 巨石(boulder:>256mm), 基岩(bedrock)。ほとんどの論文がこれに対応する粒径クラスを採用していたが、ずれる場合は範囲がもっとも重なるクラスを割り当てた。

本研究では底生動物群集の量的な多さや種多性の指標として、全個体数(個体数/m²), 全現存量(重量g/m²), 全分類群数(出現分類群数/サンプル)を扱った。これらの指標について、各論文において粒径クラスごとに代表値(ここでは平均値)を特定した。全底生動物の個体数や種数として直接の数値が示されていない場合、論文に示されている分類群の範囲で個体数や種数、また多さを示す指標値を合計し、全底生動物の値とした。論文によってこうした値の絶対値は大きく異なる。各論文において粒径クラス間で最も大きい数値を1として、残りの各粒径クラスの数値を、最大値との比率により0-1に換算した。

このようにして各論文から粒径クラスごとに数値(0-1)が得られる。収集した数値に粒径クラス間で違いがあるかを一元分散分析で検定した。本来なら論文の対応を考慮した検定(論文と粒径クラスを主要因とする二元分散分析など)をすべきだが、全粒径クラスの数値が揃う論文は少なかったため、その

ような検定は行えなかった。したがって本研究では個々の数値が独立していると仮定した場合の違いを検定した。粒径の影響が有意である場合、Tukey's testによる多重比較を行った。有意性の基準として $p=0.05$ を採用した。検定の前に数値は順位変換を行った。

底生動物の分類群ごとに好む粒径が異なることが予想される。多くの論文で目レベル(カゲロウ目, カワゲラ目など)で個体数を集計することは可能であったが、それぞれに様々な生態の種類が含まれるため集計できても結果を解釈するのが難しい。属や種レベルで集計するのが最も望ましいが、多くの論文に共通し出現する分類群は少ない。本研究では粒径に対する反応が異なることが予想され、且つ多数の論文から数値が集計できる下記の底生動物グループを設定した;それらは遊泳型カゲロウ(コカゲロウ科, フタオカゲロウ科など), 匍匐型カゲロウ(マダラカゲロウ科など), 滑行型カゲロウ(ヒラタカゲロウ科など), 大型肉食カワゲラ類(カワゲラ科, アミメカワゲラ科), 造網性トビケラ(シマトビケラ科など), 携巣性トビケラ(ヤマトビケラ科, ニンギョウトビケラ科など), 自由移動性トビケラ(ナガレトビケラ科など), 掘潜型の生活型を多く含まれると思われるユスリカとミミズ, である。グループ内に複数の分類群が含まれるときは、代表的な2-3の分類群の平均値をグループの代表値とした。先述の通り各粒径における多さを0-1に換算しそのグループの選好性とした。

3. 結果

3.1 収集論文の概要

底生動物群集を対象とした合計21の論文を収集した(Table 1)。収集した研究の半数は米国で行われたものであった。また、河川規模別に見ると、小溪流(small stream / creek, 河川次数が2-3以下)や山地河川(mountain river, 河川次数が3-4以上で山地を流れる)を対象とした研究が多かった(それぞれ10, 8例)。ただし、様々な規模の河川での調査結果を踏まえて粒径と底生動物の関係を評価した研究もあり(Gore et al. 2001, Jowett, 2003), その対象には平野や規模が大きい河川も含まれていた。自然河床から底生動物を調査した研究が12例, 人工河床による実験型の研究が9例であった。これ以外にも粒径と底生動物の関係を調べている論文を収集したが、対象とする粒径クラスまたは底生動物分類群が2-3であったり、粒径クラスごとの底生動物の数値の記載がなかったため、本研究では取り上げなかった。

自然河床を対象とした3つの論文で、流速がある程

Table 1 List of papers examined in this study

Study	Country	River type	Comments
Natural river bed			
Ward, 1975	USA	mountain river	reservoir in upstream
Pennak and van Gerpen, 1947	USA	mountain river	the same site with Ward, 1975
Jowett, 2003	NZ	various river sizes	sampling design of velocity × subsrate
Beauger et al., 2006	France	mountain river	
Quinn and Hickey, 1990	NZ	mountain river	sample from runs
Korte, 2010	Hymalayan region	mountain river	
Chakona et al., 2008	Zimbabwe	small stream / creek	
Gore et al., 2001	USA	various river sizes	evaluating suitability index
Kobayashi et al., 2011	Japan	mountain river	sample from riffles and runs
Valásquez and Miserendino, 2003	Argentina	small stream / creek	lakes in upstream
Thorp, 1992	USA	large rivers	mainly mud and sand beds
Fairchild and Holomuzki, 2002	USA	mountain river	study of caddisfly community
Colonization experiment using artificial bed			
Wise and Molles Jr., 1979	USA	small stream / creek	colonized for 19 days
Allan, 1975	USA	small stream / creek	for 10 days
Erman and Erman, 1984	USA	small stream / creek	for 7 days
Flecker and Allan, 1984	USA	small stream / creek	for 18 days
Minshall and Minshall, 1977	USA	small stream / creek	unclear
Williams and Mundie, 1978	Canada	mountain river	1 month
Khalaf and Tachet, 1980	France	small stream / creek	28 days
Rice, 1980	USA	small stream / creek	2 weeks
Barmuta, 1990	Australia	small stream / creek	30 days

度速い場（瀬）で採集を限定したり、流速クラスごとに各粒径クラスの採集を行うなど、流速の影響を考慮した調査が行われていた（Quinn and Hickey, 1990; Jowett, 2003; 小林, 2011）。実験型の研究では基本的に同じような流速の場所に設置するなど他の物理要因の影響が取り除かれるように設置が行われていた。人工河床の設置期間は1週間から1ヶ月間であった。実験型の研究では扱う粒径クラスの範囲は狭い一方で、粒径クラスが細かく区分されていた；砂利 (gravel: 2–16mm), 小礫 (small pebble: 16–32mm), 大礫 (large pebble: 32–64mm), 小石 (small cobble: 64–128mm)。

3.2 自然河床における粒径と底生動物

自然河床の研究においては、全底生動物個体数は石 (cobble) と大石 (boulder) で最も大きい傾向にあった (Fig. 1a)。各クラスにおける中央値において石と大石は砂や砂利の3～5倍であった。一元分散分析の結果、粒径クラスの影響は有意で ($F_{5,34} = 7.138$, $p < 0.001$)、石と大石の個体数は砂、砂利、基岩の個体数と有意に異なった。ただし、中には砂や砂利でも個体数の高い研究も見られた (Fig. 1における○, ●, ■の研究)。

個体数と同様に全底生動物現存量も石と大石で最も大きく、砂や岩で最も小さい傾向にあった (Fig. 1b)。全現存量については記載している論文数が限られていたため、検定は行わなかった。

全底生動物分類群数も石と大石で最も大きく、砂

や基岩で小さかった (Fig. 1c)。各クラスにおける中央値において石と大石は砂や基岩の2～4倍であった。一元分散分析の結果、粒径クラスの影響は有意で ($F_{5,36} = 7.716$, $p < 0.001$)、石と大石は砂や基岩より分類群数が有意に大きかった。

底生動物のグループによって粒径の選好パターンは異なったが、石は多くのグループで最も選好される粒径クラスであった (Fig. 2)。遊泳型のカゲロウ (swimmer mayflies) は石を最も好み、次いで大石や基岩を好んだ。自由行動型のトビケラ (free-living caddisflies) はこれに似たような選好パターンであった。匍匐型のカゲロウ (clinger mayflies) は砂利～石に対する選好が高かった。滑行型のカゲロウ (glider mayflies) と大型カワゲラ (Large-bodied stoneflies) は石に対する選好が強く、他の粒径に対する選好は低かった。造網性トビケラ (net-spinning caddisflies) は石とともに巨石に対する選好が高かった。ユスリカ (Midges) とミミズ (Worms) は研究によるばらつきが大きいものの、砂や砂利など細かい粒径に対する選好が高い傾向にあった。

3.3 野外実験における粒径と底生動物

野外実験では自然河床とは異なる傾向が見られた。全底生動物個体数は小礫 (small pebble) と大礫 (large pebble) で大きく、小礫は砂利や小石の2～3倍の個体数がみられた (Fig. 3a)。全ての研究を通して小石は小礫と大礫よりも全個体数が常に小さく、小礫と大礫は砂利と小石よりも全個体数が有意に大きかつ

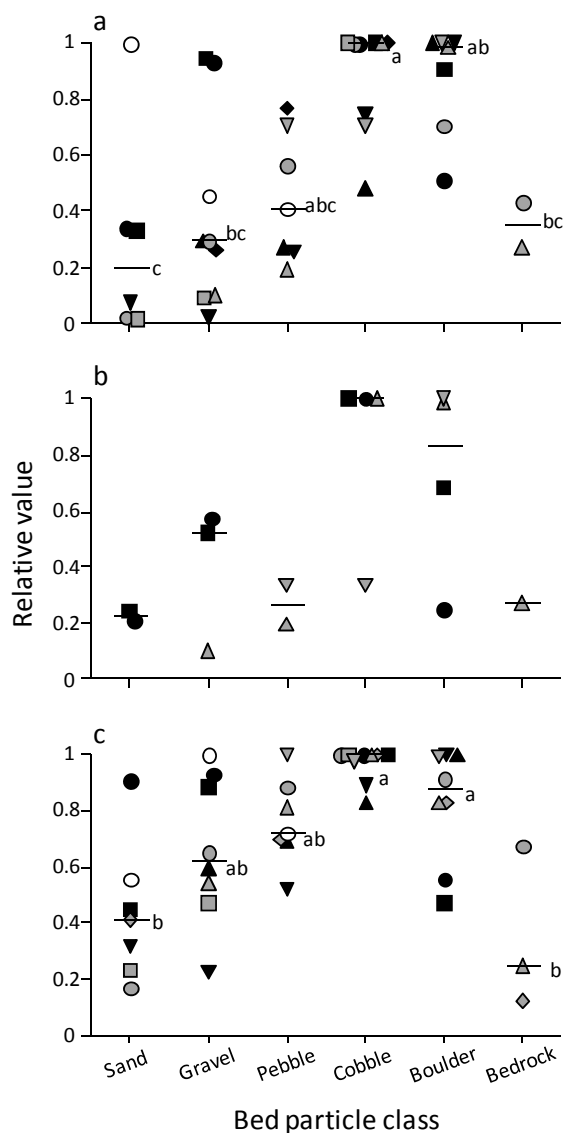


Fig. 1 Relationship between bed particle size and a) total invertebrate density, b) biomass, and c) taxonomic richness based on studies of natural river beds. Values are relative to the maximum value among classes for each study (shown by different symbols). Lines (—) are the median value among all studies for each particle class. Different letters (a,b,c) denotes significant difference in median value between the classes.

た ($F_{3,21} = 21.381$, $p < 0.001$)。

全底生動物分類群数も小礫と大礫で最も大きかった (Fig. 3b)。全ての研究を通して小石は他のクラスよりも分類群数は常に小さく、小礫と大礫は砂利と小石より全分類群数が有意に大きかった ($F_{3,19} = 10.699$, $p < 0.001$)。

4. 考察

4.1 底生動物が量・種数的に多い粒径

自然河床における粒径と底生動物の関係から、様々な国や地域の河川において一般的に、底生動物は量的にも種数的にも石 (64-256mm) あるいは大石 (>256mm) に多いことが示された。砂から石へ河床粒径が大きいほど底生動物が多くなることは経験的には言われてきたことである。本研究では様々な研究を収集した上で、もちろん研究間での傾向の違いは当然のごとく存在するが、様々な河川を通して石や大石で底生動物が多いことを統計的に示した。

各研究において同一河川区間内で底生動物の比較を行っているため、粒径と底生動物の関係性に水質や水温等の影響はなかったものと思われる。通常、自然河床で粒径を選ぼうとすると、細かい粒径は流速の遅い場所、粗い粒径は流速の速い場所に偏りがちとなる。本研究で収集した論文の多くは流速の影響を踏まえたデザインで採集を行っているかどうか分からなかった。しかし、流速の影響を考慮して調査した論文 (Quin and Hickey, 1990; Jowett, 2003; 小林ら, 2011) においては、石や大石における底生動物の多さがより顕著であった。このことから、流速の影響が排除されれば粒径と底生動物の関係がより明確になる可能性があり、少なくとも本研究で示した粒径と底生動物の関係は流速など他の物理要因によって生じたものではないと考えられる。

4.2 底生動物に対する大きい粒径の意義

河床粒径が大きくなると、河床材料間の隙間 (すきま) が大きくなり、底生動物が潜める空間が維持されると考えられる。このことは、底生動物の中でも比較的体サイズが大きい、滑行型カゲロウ、大型カワゲラ、自由移動型トビケラにおいて石に対する選好性が強いことに表れている。これらは全て礫と礫の間に身を潜めるグループである。これらのグループの巨石や基岩への選好性が低いのは、隙間が大きすぎると底生動物にとっての隙間とはならないためと考えられる (小林ら, 2011)。一方、河床の表面に生息し特に隙間を必要としない遊泳型カゲロウや携巢性トビケラでは、石に対する選好は高いものの、選好の高い粒径の幅は比較的広がった。

底生動物のグループによって求める隙間の大きさは異なるため選好する粒径も異なる。匍匐型カゲロウなど砂や砂利に潜り込むグループでは比較的細かい粒径に対しても選好性は高かった。また、多くの種類が泥や砂に掘潜することが知られているユスリカやミミズ類は、砂や砂利に対する選好が高い傾向にあった。

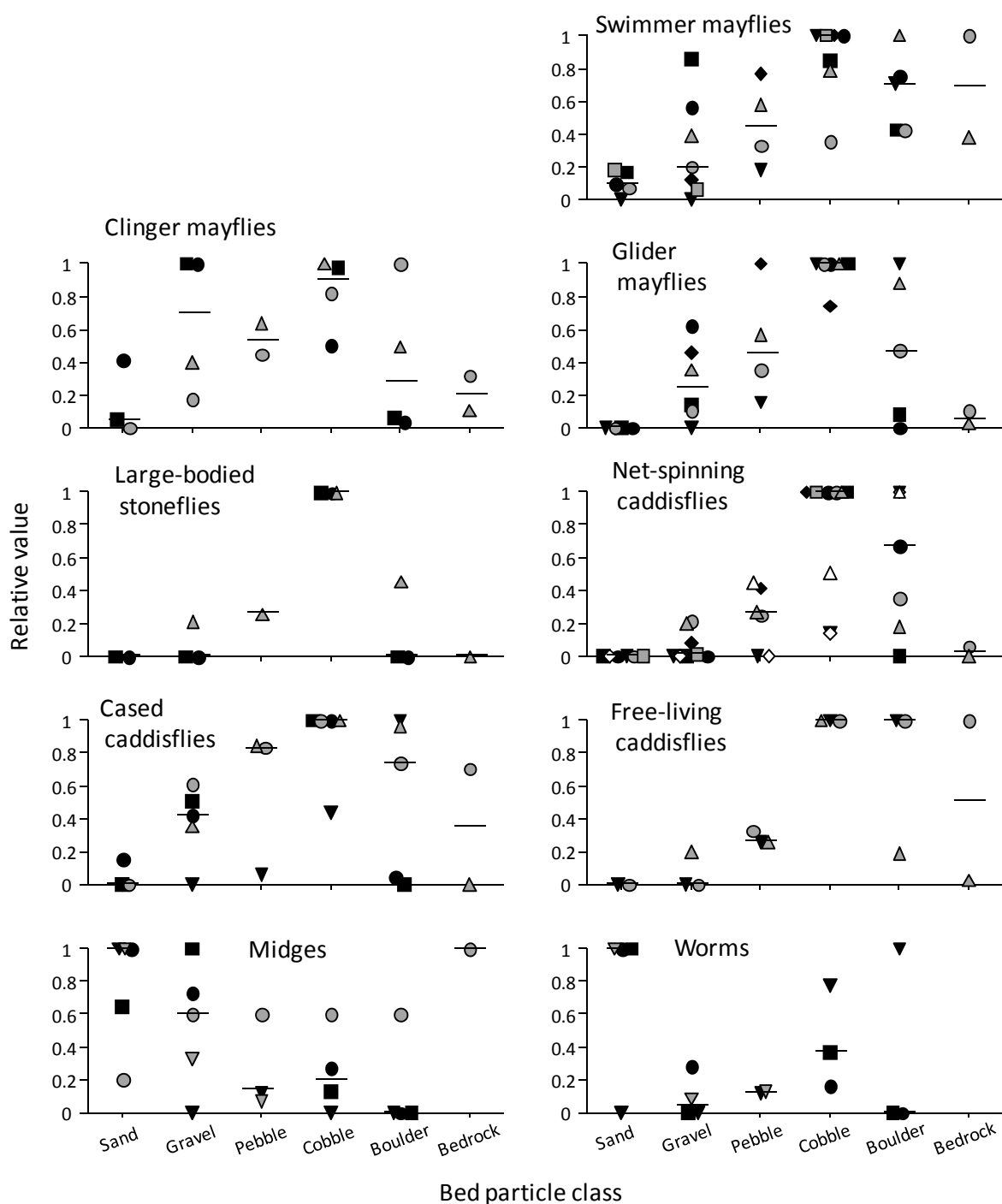


Fig. 2 Relationship between bed particle size and density of various invertebrate groups based on studies of natural river beds. Values are relative to the maximum value among classes for each study (shown by different symbols). Lines (—) are the median value among all studies for each particle class.

また、河床粒径が大きくなると、住処としての安定性が高まり、特に巣を張るなど基質に固着した生活を送る底生動物の生息が可能になる（小林ら，2010）。石の表面や裏側、石と石の間に巣を張って生活をしている造網性トビケラは、石や巨石に対する選好性が他の粒径よりも圧倒的に高かった。固着した生活でなくても、多くの底生動物の生息にはある程度の安定性が必要である。例えば、多くのカゲ

ロウやトビケラの仲間が食物とする付着藻類が成長するためには、付着している基質が一定の期間攪乱を受けずに安定して存在する必要がある。また、食物を得るために移動はせずに基質表面に縄張りを構えるものもいる（例えば、本研究における滑行型カゲロウ）。そうした底生動物が個体数多く生息するにも基質の安定性が不可欠である。

以上より、底生動物グループごとの違いはあるも

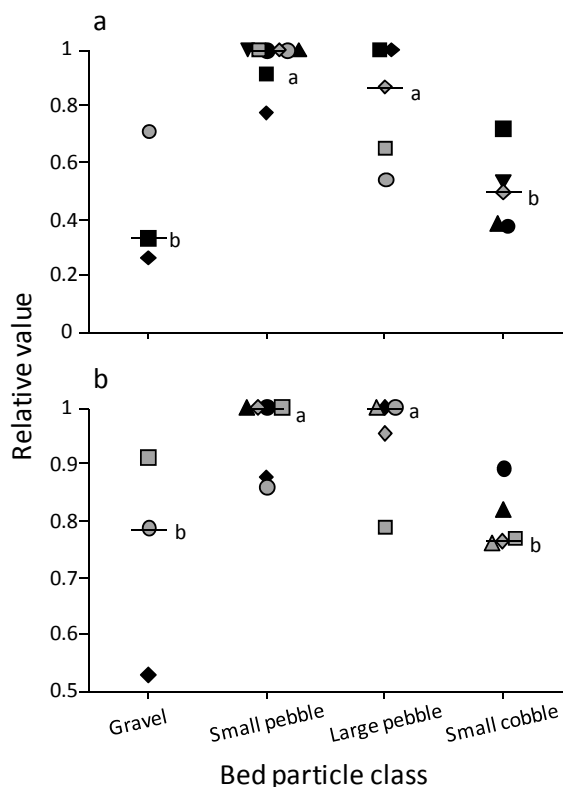


Fig. 3 Relationship between bed particle size and a) total invertebrate density, b) taxonomic richness based on experiment studies using artificial beds. Values are relative to the maximum value among classes for each study (shown by different symbols). Lines (—) are the median value among all studies for each particle class. Different letters (a,b,c) denotes significant difference in median value between the grain sizes.

の、砂から石へと粒径が大きくなることは、隙間を必要とする底生動物の生息を可能にし、また基質の安定性が増すため、底生動物の環境収容力（潜在的な個体数、現存量、種数など）が高まることを意味する。しかし、材料が石からさらに大きくなると、隙間の好適性が低下し、底生動物の環境収容力は低下する。また、過度な安定性は付着膜の過剰な発達や隙間の目詰まりを招き、やはり底生動物の環境収容力を下げる方向に作用すると考えられる。

4.3 自然河床と人工河床の違い

自然河床とは異なり、人工河床を用いた実験型の研究では小石（64-128mm）よりも小礫（16-32mm）や大礫（32-64mm）で底生動物が多かった（Fig. 4）。これまでも研究によって粒径と底生動物の関係が食い違うことが指摘されてきたが（Minshall, 1984；Vinson and Hawkins, 1998），こうした食い違いの一部は、自然河床と人工河床の違いに起因していることを本研究は示している。

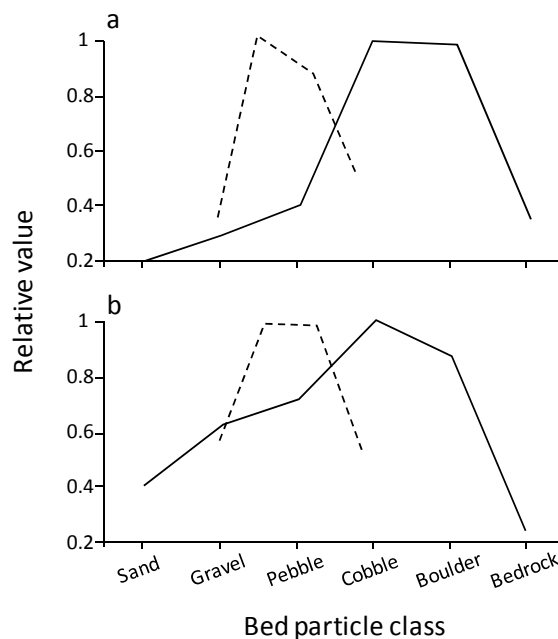


Fig. 4 Comparisons of particle-invertebrate relation curve between studies of natural (solid line) and artificial (dashed line) beds. Curves are created by connecting median values of a) total invertebrate density, b) taxonomic richness in Fig. 2 and Fig. 3.

自然河床と人工河床とは様々な条件の違いがあるが、底生動物にとって最も重要な違いは粒度分布と考えられる。例えば、粒径クラスとして同じ石（cobble）であっても、自然河床の場合は石の周辺に砂や砂利があるのが普通であるが、人工河床では粒径を揃えるため単一の粒径しかない。石は砂や砂利と同所的に存在することで底生動物に適した隙間を提供するが、石のみからなる隙間は底生動物にとって大きすぎ、単一粒径の場合では礫（pebble）の方が底生動物にとってより適した隙間を提供するものと思われる。自然河床と人工河床の違いは（Fig. 4），適切な生息場評価においては、代表粒径とともに粒度分布や粒径の組み合わせが重要であることを示している。

人工河床の研究は実験期間が1週間から1ヶ月間であるため、定着するまでに時間がかかると思われる底生動物（特に先述した安定性を求める底生動物）の反応はうまく捉えられていない可能性がある。

4.4 粒径と底生動物の関係が適用できる河川

本研究による統計値の結果と、粒径と底生動物の関係をもたらす機構の議論を踏まえ、石という河床材料で底生動物の環境収容力が高まることは、多くの河川で一般的に通じる事象と思われる。ただし、砂や砂利に底生動物が多い河川が存在することも事

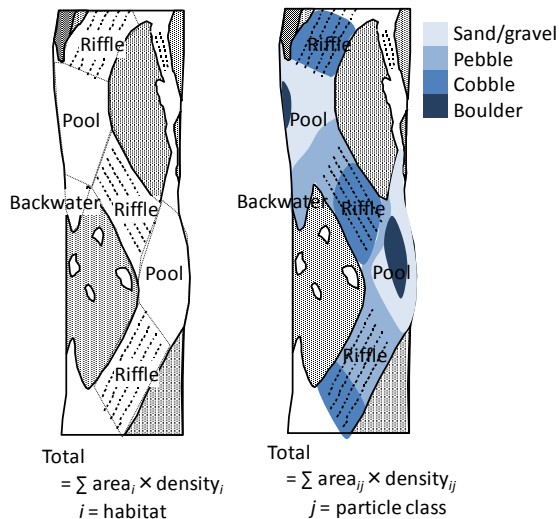


Fig. 5 An image of quantitative evaluation of habitat in rivers (left: previous surveys, right: recommended from this study).

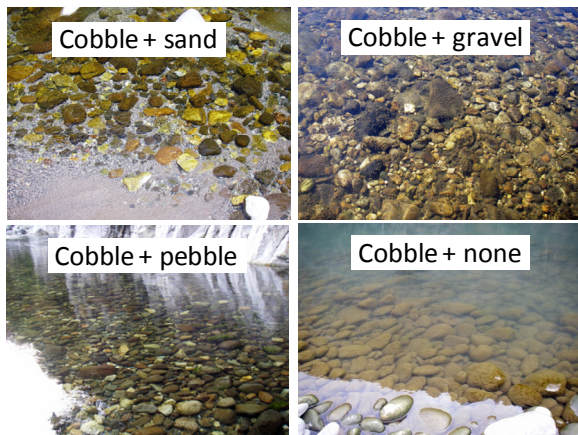
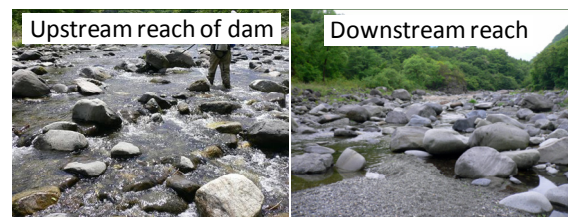


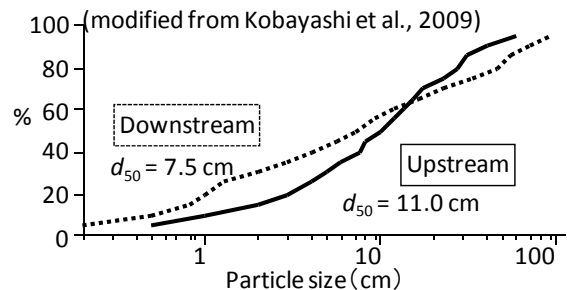
Fig. 6 Different status among cobble-dominated beds.

実である。こうした傾向を持つ河川は、比較的流量等が安定した河川や有機物供給の多い下流の河川である (Ward, 1975; Thorp, 1992)。下流の有機汚濁の進んだ河川ではユスリカやミミズが多く、それらが好む泥や砂で底生動物個体数が高まることが報告されている (Bourassa and Morin, 1995; Solimini et al., 2001)。流量が安定した河川では、粒径によって安定性が高まる利点が薄まり、また有機汚濁が進むと酸素要求の高い底生動物が少なくなり (特に石や巨石を好む種類)、その結果泥や砂で相対的に底生動物の生息が高まることは容易に想像がつく。したがって、本研究で示した粒径と底生動物の関係を特定の河川に当てはめるとき、河川の安定性や有機汚濁等の状況に気をつける必要がある。

4.5 河床粒径を踏まえた生息場評価



Size distribution of bed materials



Combination of bed materials

(an expected example)

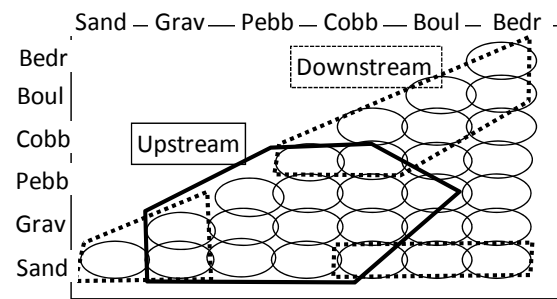


Fig. 7 Possible methods to demonstrate difference in bed characteristics between river reaches.

ある河川区間全体の生物量を評価するには、生息場の適切な区分とそれらの定量評価が欠かせない。瀬や淵の河床面積を測った調査は数多く行われている。しかし、こうした定量調査を区間全体の生物量にまで話をつなげる研究は少ない。生物量につなげるには、Fig. 5のように各ヒタットにおいて河床粒径を適切に区分していくことが重要である。小林ら (2011) は鬼怒川においてダム上流に比べてダム下流において早瀬が少なく、また石が少なく礫や基岩が多い現状を明らかにし、各生息場の占める割合や、各生息場において各粒径が占める割合を基に、ダム下流における底生動物の現存量がダム上流の1/6～1/2であることを推定している。

また、生息場の質を表す際、代表粒径などの単一の粒径よりも、粒径分布や粒径の組み合わせを考慮することを検討していく必要がある。代表粒径や平均粒径では大きな違いは見られないが、粒度分布や底生動物群集が明らかに異なる状況はある (Fig. 6)。例えば、ダムの前後で河床の骨格をなす粒径に大きな違いがなくてもその間を埋める砂や砂利の量が異

なる場合がよくある。小林ら（2009）の研究において、ダムの上流と下流で d_{50} ではなく粒径分布を見ることで河床材料の違いがより明確であった（Fig. 7）。実際に現地で河床材料を見ると、粒径分布から予想される以上に河床材料の違いを感じる。これは、ダム上流と下流では各粒径の空間分布（集中度など）にも違いがあることが関係している。こうした違いは、同所的に存在する粒径の組み合わせを考えると評価できる可能性がある（Fig. 7）。

実際の河床粒径分布を数値で表し生息場区分に用いるためには、粒径と生物の関係の更なる検証とともに、様々にありえる粒径の組み合わせについて、生物に意味のあるかたちで適度な数のタイプに区分していく必要である。こうした必要性を踏まえ、底生動物に意味のある隙間や安定性の観点から、河床材料、粒径分布を捉える研究が進むことが期待される。

参考文献

- 石田裕子・竹門康弘・池淵周一（2005）：河川の土砂堆積様式に基づく底生魚類の生息場評価，京都大学防災研究所年報，第49号B，pp. 661-675.
- 小林草平・中西 哲・天野邦彦（2011）：山地河川の小規模ダム下流における砂礫の減少と底生動物群集，陸水学雑誌，Vol.72，pp.1-18.
- 小林草平・中西 哲・藤原正季・矢島良紀・赤松史一・天野邦彦（2009）：山地河道のダム下流における河床露盤化と河床材料特性，河川技術論文集，Vol. 15，pp. 453-458.
- 小林草平・中西 哲・尾嶋百合香・天野邦彦（2010）：愛知県豊川における瀬の物理特性と底生動物現存量，陸水学会誌，Vol. 71，pp. 147-164
- 末次忠司（2010）：河川技術ハンドブック：総合河川学から見た治水・環境，鹿島出版会，東京。
- 竹門康弘（2007）：砂州の生息場機能，土と基礎の生態学，講座，土と基礎，Vol. 55，No. 2，pp.37-45.
- Allan, J.D. (1975): The distributional ecology and diversity of benthic insects in Cement Creek, Colorado. Ecology, Vol. 56, pp. 1040-1053.
- Barmuta, L.A. (1990): Interaction between the effects of substratum, velocity and location on stream benthos: and experiment. Austral Journal of Marine and Freshwater Research, Vol. 41, pp. 557-573.
- Beauger, A., Lair, N., Reyes-Marchant, P. and Peiry, J.-L. (2006): The distribution of macroinvertebrate assemblages in a reach of the River Allier (France), in relation to riverbed characteristics. Hydrobiologia, Vol. 571, pp. 63-76.
- Bourassa, N. and Morin, A. (1995): Relationship between size structure of invertebrate assemblages and trophy and substrate composition in streams. J. N. Am. Benthol. Soc, Vol. 14, pp. 393-403.
- Chakona, A., Phiri, C., Magadza, C.H.D. and Brendonck, L. (2008): The influence of habitat structure and flow permanence on macroinvertebrate assemblages in temporary rivers in northwestern Zimbabwe. Hydrobiologia, Vol. 607, pp. 199-209.
- Erman, D.C. and Erman, N.A. (1984): The response of stream macroinvertebrates to substrate size and heterogeneity. Hydrobiologia Vol. 108, pp. 75-82.
- Fairchild, M.P. and Holomuzki, J.R. (2002): Spatial variability and assemblage structure of stream hydropsychid caddisflies. Journal of the North American Benthological Society, Vol. 21, pp. 576-588.
- Flecker, A.S. and Allan, J.D. (1984): The importance of predation, substrate and spatial refugia in determining lotic insect distribution. Oecologia, Vol. 64, pp. 306-313.
- 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 & Applications, Vol. 17, pp. 527-542.
- Jowett, I.G. (2003) Hydraulic constraints on habitat suitability for benthic invertebrates in gravel-bed rivers. River Research and Applications, Vol. 19, pp. 495-507.
- Khalaf, G. and Tachet, H. (1980): Colonization of artificial substrate by macro-invertebrates in a stream and variations according to stone size. Freshwater Biology, Vol. 10, pp. 475-482.
- Korte, T. (2010): Current and substrate preferences of benthic invertebrates in the rivers of the Hindu Kush-Himalayan region as indicators of hydromorphological degradation. Hydrobiologia, Vol. 651, pp. 77-91.
- Minshall, G.W. (1984): Aquatic insect-substratum relationships. In The Ecology of aquatic insects, Resh VH, Rosenberg DM (eds). Praeger Publishers, New York, pp. 358-400.
- Minshall, G.W. and Minshall, J.N. (1977): Microdistribution of benthic invertebrates in a Rocky Mountain (U.S.A.) stream. Hydrobiologia, Vol. 55, pp. 231-249.
- Pennak, R.W. and van Gerpen, E.D. (1947): Bottom fauna production and physical nature of the substrate in a northern Colorado trout stream. Ecology, Vol. 28, No. 1, pp. 42-48.
- Quinn, J.M. and Hickey, C.W. (1990): Magnitude of

- effects of substrate particle size, recent flooding, and catchment development on benthic invertebrates in 88 New Zealand rivers. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, Vol. 24, pp. 411-427.
- Reice, S.R. (1980): The role of substratum in benthic macroinvertebrate microdistribution and litter decomposition in a woodland stream. *Ecology*, Vol. 61, No. 3, pp. 580-590.
- Solimini, A.G., Benvenuti, A., D'Olimpio, R., De Cicco, M. and Carchini, G. (2001): Size structure of benthic invertebrate assemblages in a Mediterranean river. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, Vol. 20, No. 3, pp. 421-431.
- Thorp, J.H. (1992): Linkage between islands and benthos in the Ohio River, with implications for riverine management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Vol. 49, pp. 1873-1882.
- Vinson, M.R. and Hawkins, C.P. (1998): Biodiversity of stream insects: variation at local, basin, and regional scales. *Annual reviews of Entomology*, Vol. 43, pp.271-293.
- Valásquez, S.M. and Miserendino, S.M. (2003): Habitat type and macroinvertebrate assemblages in low order Patagonian streams. *Archiv für Hydrobiologie*, Vol. 158, No. 4, pp.461-483.
- Wallace, J.B. and Webster J.R. (1996): The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual review of Entomology*, 41: 115-139.
- Ward, J.V. (1975): Bottom fauna-substrate relationships in a northern Colorado trout stream: 1945 and 1974. *Ecology*, Vol. 56, pp. 1429-1434.
- Williams, D.D. and Mundie, J.H. (1978): Substrate size selection by stream invertebrates and the influence of sand. *Limnology and Oceanography*, Vol. 23, No. 5, pp. 1030-1033.
- Wise, D.H. and Molles Jr., M.C. (1979): Colonization of artificial substrate by stream insects: influence of substrate size and diversity. *Hydrobiologia*, Vol. 65, pp. 69-74.

(論文受理日：2012年6月7日)

River Habitat Evaluation Using Sediment Load and Grain Size Distribution

Sohei KOBAYASHI and Yasuhiro TAKEMON

Synopsis

We reviewed the previous studies on substrate-invertebrate relationship to understand the important grain size for river ecosystem and to incorporate grain size in habitat evaluation. The peak of invertebrate abundance and taxonomic richness was most frequently reported for cobble-beds followed by boulder- and pebble-beds in swift-flowing environments. Since available space for invertebrates to colonize is largely determined by the amount of interstices, which are associated with grain size distribution, habitat evaluation based on the combination of grain sizes rather than a single representative grain size would be more appropriate.

Keywords: river, bed material size, benthic invertebrates, abundance, taxonomic richness