

## 重信川の瀬切れが河川性動物の分布に及ぼす影響

### Effect of Drought on Distribution of Stream Fauna in Shigenobu River

土肥唱吾\*・三谷哲史\*\*・峰松勇二\*・木村沙織\*\*・井上幹生\*・三宅洋\*

Shogo Dohi\*・Satoshi Mitani\*\*・Minematsu Yuji\*・Saori Kimura\*\*  
Mikio Inoue\*・Yo Miyake\*

Abstract; Fragmentation of lotic habitat by a drought is assumed to intercept the longitudinal movement of organisms and alter the community structure of them. In this study, we compared the community structure of freshwater animals between upstream and downstream of intermittent reach caused by human activities, in order to reveal the impacts of drought on spatial distribution of stream fish and invertebrates. We also aimed to describe fauna established in intermittent reaches of Shigenobu River. Obvious influence of droughts was not observed for the community structure of fish and invertebrates. In contrast, spatial distribution of some dominant invertebrate taxa was seemed to be altered by droughts. However, there remains a possibility that effects of physicochemical habitat condition were more important than influence of a drought on invertebrates.

*Key words: human impact, community structure, habitat condition, stream fish, stream invertebrates*

#### 1. はじめに

渇水に伴う河川流量の減少は、瀬切れを発生させることにより河川生態系に強い影響を及ぼすことが指摘されている。瀬切れに伴う河川性動物の生息場所の消失や減少は、利用可能な生息場所面積を減少させ、残存する動物の密度や死亡率の増大を引き起こすことが報告されている<sup>[1]</sup>。また、流量の減少に伴う流速の低下は、堆積物の河床への沈殿を促進し、河床の礫間を埋めることにより河川性動物の生息場所環境を改変することが知られている<sup>[2]</sup>。さらに、瀬切れの発生は、水塊を不連続にし、河川性動物の移動を阻害することにより、河川性動物の時間的・空間的な分布に変化をもたらすと考えられている<sup>[3]</sup>。近年、利水などの人間活動による河川流量の減少が報告されており、河川生態系に強い影響を及ぼすことが危惧されている。

瀬切れは様々な経路を介して河川性魚類に影響を及ぼすと考えられている。一般的に、利用可能な生息場所の量は魚類の生息密度を決定する重要な要因であることが知られており<sup>[4]</sup>、瀬切れによる生息場所の減少や消失は、魚類の生息密度を変化させると考えられる。例えば、流量の減少は、瀬の消失などの生息場所の減少を引き起こし、そこを生息場所として利用する魚類の死亡率を増加させ、密度や多様性を低下させると考えられている<sup>[5]</sup>。また、瀬が消失した場合、魚類は淵に移動

---

\* 愛媛大学大学院理工学研究科

\*\* 愛媛大学工学部

\* Graduate School of Science and Engineering, Ehime University

\*\* Faculty of Engineering, Ehime University

平成 19 年 8 月 31 日 受付, 平成 19 年 10 月 10 日 受理

し、その生息密度は増加すると予想される<sup>[6]</sup>。瀬切れに伴う生息場所環境の改変は、成長の阻害や耐病性の低下<sup>[7]</sup>、河川内の光環境および底質の変化による餌資源環境の悪化<sup>[8]</sup>、産卵場所の質の低下<sup>[9]</sup>など様々な影響を河川性魚類に及ぼすことが報告されている。このように、河川流量の減少は、生息場所環境の改変に伴う成長の阻害や餌資源環境の悪化を引き起こすことによって、河川性魚類の群集構造を改変すると考えられている。

河川の流量変動は、物理的攪乱として河川性底生動物の群集構造に強い影響を及ぼすと考えられている<sup>[10],[11]</sup>。流量の増加を引き起こす洪水攪乱については多くの研究が行われてきたが<sup>[12]</sup>、近年、瀬切れが底生動物の生息場所の消失や減少を引き起こすことに注目が集まっている<sup>[13]</sup>。生息場所の消失や減少は、個体数の著しい減少を引き起こすと考えられている<sup>[1]</sup>。また、瀬切れは河床における有機物や無機物の沈殿を促進し、底生動物の個体数や多様性を減少させることが報告されている<sup>[14]</sup>。このように、瀬切れは生息場所の減少や生息場所環境の改変を引き起こし、河川性底生動物の空間的分布を改変することが予想されている。

さらに、瀬切れに伴う生息場所の連続性の遮断も河川性動物に強い影響を及ぼすと考えられる。河川性魚類は、より好適な産卵場所や採餌場所を求めて河川内を移動することが知られている<sup>[15],[16]</sup>。河川性魚類は海と河川を行き来する通し回遊魚と、一生を定住的に淡水域で過ごす純淡水魚という2つの生活史型に大分され、特に通し回遊魚にとって、河川連続性の遮断は生活史を完結するために不可欠な移動の阻害を引き起こすことが知られている<sup>[17]</sup>。一方、底生動物は流下により上流から下流へ<sup>[18]</sup>、または、匍匐や遊泳により下流から上流へ移動することが知られており<sup>[19]</sup>、河川の連続性の遮断はこのような底生動物の移動を阻害すると考えられる。よって、河川流量の減少は、河川連続性の遮断を引き起こし、河川性動物の流程に沿った移動を阻害することによって、河川性動物の空間的分布を改変することが予想される。

これまでに、魚類や底生動物を対象として、濁水からの回復状況を検討した研究<sup>[20],[21]</sup>、濁水が及ぼす影響を複数の河川を対象として比較した研究<sup>[22],[23]</sup>、または洪水と濁水による影響を長期的に比較した研究<sup>[24]</sup>などが行われている。しかしながら、同一河川内における瀬切れ区間の上流と下流との間で河川性動物相を比較した研究は少ない。河川の連続性を遮断する瀬切れが発生し長期間にわたって継続した場合、河川性動物の移動が阻害され、瀬切れが発生していない場合と比較して、瀬切れ区間の上流と下流での河川性動物の群集構造は異なる可能性がある。そこで本研究は、瀬切れが起こる河川区間の上流一下流間で、河川性魚類群集および河川性底生動物群集の比較を行い、瀬切れが河川性動物群集の空間的分布に及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。さらに、瀬切れが起こる河川区間の上流と下流で、河川性魚類の種構成を記載し、今後の調査対象河川（重信川）における研究に資することも目的とした。

## 2. 方法

### 2.1 調査地概要

本研究は、2005年5月から2007年2月にかけて、愛媛県中予地方を流れる重信川の下流域で行った。重信川は東温市東三方ヶ森（標高1,232 m）に源流をもち、山間部を下った後、道後平野の中心を西流しながら瀬戸内海に注ぐ幹川流路延長36 km、流域面積約445 km<sup>2</sup>の一级河川である（Fig. 1）。重信川流域は広く堆積岩で覆われている<sup>[25]</sup>。山岳部には人工林や二次林が多く認められるが、平野部は広く居住地および農地として利用されている。重信川下流域には、愛媛県の人口の約3割に当たる約50万人が集中する松山市が位置し、流域の開発に伴い水質の悪化が進んでいる。

重信川流域は瀬戸内海式気候のため、台風や梅雨前線に伴う豪雨はあるものの、年間を通して降水量は少ない。重信川は源流から河口までの距離が短く、かつ急流であるため、降水は短時間に海

へ流出し、慢性的に濁水が起こる。重信川では、支流である表川との合流点から上流へ約 4 km の区間（河口から 18-22 km）および中流域（河口から 10-16 km）では頻りに瀬切れが発生しており、台風等の豪雨時しか表流水が見られない（国土交通省四国地方整備局松山河川国道事務所、未発表）。1980 年代頃から、農業用の取水等の人間活動のため、下流域（河口から 6.4-7.4 km）でも新たに瀬切れが発生し、拡大・長期化の傾向にある（国土交通省四国地方整備局松山河川国道事務所、未発表）。

本研究では、重信川の下流域において、魚類分布調査は 2005 年および 2006 年の 5 月、8 月、11 月および 2007 年の 2 月に

行った。また、底生動物分布調査は、2005 年および 2006 年の 5 月、8 月および 11 月に行った。重信川下流域の瀬切れ区間において、恒常的に表流水が存在する当該瀬切れ区間の上流端（上流調査地、赤坂）および下流端（下流調査地、市坪）の 2 地点に魚類分布調査および底生動物分布調査の調査地を設けた（Fig. 1）。さらに、各調査地において、瀬および淵にそれぞれ調査区間を設けた。基本的に魚類および底生動物分布調査は同一の場所で行ったが、調査を行うために十分な表流水が見られなかった場合は、調査区間付近の異なる区間で行った。

調査地はいずれも下流域に位置するため、瀬の調査地においても水面勾配 (<2.60%) および河床勾配 (<5.02%) は大きくなく、底質は主に中礫および小礫で構成されていた（Table 1, 2）。水際には目立った植生は見られなかったが、多くの淵の調査区間では岸際にテトラポッドが見られた。また、調査地は市街地に位置するため人間活動の影響が強く見られ、調査を行った際の計測では、電気伝導度および栄養塩濃度はいずれも高い数値を示した（Table 1, 2）。

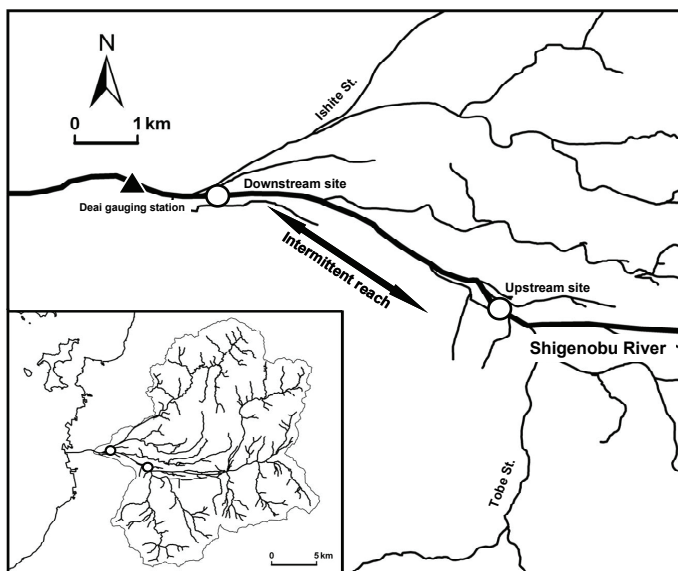


Fig. 1 Location of the study area. White circles are study sites, black triangle indicates Deai gauging station.

Table 1 Description of study sites in fish distribution study (mean  $\pm$  1 SE).

Site	Abbrev.	Location	Elevation (m)	Catchment area (km <sup>2</sup> )	Water Temp. (°C)	Slope of water surface (%)	Width (m)	Area (m <sup>2</sup> )	Current velocity (m s <sup>-1</sup> )	Depth (cm)	Discharge (m <sup>3</sup> s <sup>-1</sup> )
Upstream	UP		29	271.7							1.507 $\pm$ 0.662
Riffle		N33°47'05" E132°47'25"			18.8 $\pm$ 0.6	1.32 $\pm$ 0.41	7.0 $\pm$ 0.6	144.8 $\pm$ 27.1	30.4 $\pm$ 2.4	20.2 $\pm$ 1.5	
Pool		N33°47'06" E132°47'23"			18.9 $\pm$ 1.7	-0.11 $\pm$ 0.17	15.5 $\pm$ 1.4	425.4 $\pm$ 57.5	5.3 $\pm$ 1.5	56.8 $\pm$ 5.6	
Downstream	DOWN		8	305.0							1.714 $\pm$ 0.831
Riffle		N33°48'18" E132°44'21"			21.9 $\pm$ 0.7	0.74 $\pm$ 0.20	6.1 $\pm$ 0.7	127.5 $\pm$ 21.2	27.1 $\pm$ 3.5	16.1 $\pm$ 3.1	
Pool		N33°48'18" E132°44'27"			22.0 $\pm$ 2.7	0.05 $\pm$ 0.20	15.2 $\pm$ 2.0	625.8 $\pm$ 160.0	4.7 $\pm$ 3.0	65.2 $\pm$ 5.1	

Site	EC (mS cm <sup>-1</sup> )	DO (mg l <sup>-1</sup> )	pH	NO <sub>3</sub> -N (mg l <sup>-1</sup> )	NO <sub>2</sub> -N (mg l <sup>-1</sup> )	NH <sub>4</sub> -N (mg l <sup>-1</sup> )	PO <sub>4</sub> -P (mg l <sup>-1</sup> )
Upstream				1.653 $\pm$ 0.231	0.009 $\pm$ 0.005	0.011 $\pm$ 0.005	0.049 $\pm$ 0.012
Riffle	0.228 $\pm$ 0.028	10.15 $\pm$ 0.49	7.4 $\pm$ 0.2				
Pool	0.228 $\pm$ 0.018	9.46 $\pm$ 0.81	7.1 $\pm$ 0.1				
Downstream				1.669 $\pm$ 0.078	0.012 $\pm$ 0.007	0.007 $\pm$ 0.002	0.051 $\pm$ 0.004
Riffle	0.218 $\pm$ 0.007	9.40 $\pm$ 0.80	7.6 $\pm$ 0.2				
Pool	0.203 $\pm$ 0.009	8.92 $\pm$ 1.81	7.8 $\pm$ 0.3				

Table 2 Description of study sites in invertebrate distribution study (mean  $\pm$  1 SE).

Site	Abbrev.	Location	Elevation (m)	Catchment area (km <sup>2</sup> )	Water Temp. (°C)	Slope of water surface (%)	Discharge (m <sup>3</sup> s <sup>-1</sup> )	EC (mS cm <sup>-1</sup> )	DO (mg l <sup>-1</sup> )	pH	NO <sub>3</sub> -N (mg l <sup>-1</sup> )	NO <sub>2</sub> -N (mg l <sup>-1</sup> )	NH <sub>4</sub> -N (mg l <sup>-1</sup> )	PO <sub>4</sub> -P (mg l <sup>-1</sup> )
Upstream	UP		29	271.7										
Riffle		N33°47'20" E132°46'57"			21.0 $\pm$ 2.0	0.15 $\pm$ 0.10	2.324 $\pm$ 1.013	0.233 $\pm$ 0.016	11.64 $\pm$ 2.13	8.0 $\pm$ 0.6	1.776 $\pm$ 0.076	0.011 $\pm$ 0.003	0.012 $\pm$ 0.007	0.059 $\pm$ 0.007
Pool		N33°47'20" E132°46'59"			21.1 $\pm$ 2.2	0.07 $\pm$ 0.03	2.221 $\pm$ 1.045	0.237 $\pm$ 0.017	10.84 $\pm$ 1.37	7.9 $\pm$ 0.5	1.762 $\pm$ 0.069	0.027 $\pm$ 0.014	0.015 $\pm$ 0.007	0.061 $\pm$ 0.008
Downstream	DOWN		8	305.0										
Riffle		N33°48'21" E132°44'11"			20.4 $\pm$ 2.2	0.26 $\pm$ 0.31	2.861 $\pm$ 1.744	0.218 $\pm$ 0.011	9.12 $\pm$ 0.50	7.5 $\pm$ 0.2	1.795 $\pm$ 0.054	0.037 $\pm$ 0.034	0.009 $\pm$ 0.004	0.049 $\pm$ 0.004
Pool		N33°48'20" E132°44'11"			21.9 $\pm$ 2.0	-0.02 $\pm$ 0.05	2.812 $\pm$ 1.758	0.212 $\pm$ 0.011	8.23 $\pm$ 0.80	7.4 $\pm$ 0.2	1.748 $\pm$ 0.084	0.007 $\pm$ 0.003	0.012 $\pm$ 0.004	0.045 $\pm$ 0.005

重信川出合地点の水位 (Fig. 1, 2), 国土交通省四国地方整備局松山河川国道事務所の河川監視データ (未発表) および調査時における観察によると, 2005 年 5 月, 8 月, 11 月および 2006 年 11 月は調査区間で瀬切れが発生していた (Fig. 2)。2005 年 5 月の調査日以前の 4 ヶ月間は, 長期間の瀬切れは発生していなかったが, 調査前後に発生した。その後, 瀬切れ区間は出合水位観測所まで拡大し (Fig. 1, 2), 梅雨前線に伴う豪雨がかった 7 月 3 日まで解消されなかった。2005 年 8 月の調査日前後については, 8 月 2 日より瀬切れが発生し, 9 月 6 日の台風まで続いた。2005 年 11 月の調査日前後については, 10 月 1 日に瀬切れが発生し, 途中に一時的な表流水が見られることはあったが, 12 月に入り市坪地点まで拡大し, 1 月 13 日まで続いた。また, 2006 年 5 月の調査日以前の 4 ヶ月間は, 瀬切れは全く発生しておらず, 調査期間中も瀬切れは発生していなかった。2006 年 8 月の調査日前後については, 8 月 10 日から 17 日の約 1 週間瀬切れが発生していたが, 基本的には表流水が見られた。2006 年 11 月の調査日前後については, 10 月 2 日に瀬切れが発生し, 途中に一時的な表流水が見られることはあったが 12 月 7 日まで瀬切れが続いた。また, 2007 年 2 月の調査日以前については, 2007 年 1 月 22 日に瀬切れが発生したが, 調査日の約 1 週間前には瀬切れが解消していた (国土交通省四国地方整備局松山河川国道事務所, 未発表)。このため, 2005 年 5 月, 8 月, 11 月および 2006 年 11 月は瀬切れの影響があり, 2006 年 5 月, 8 月および 2007 年 2 月は瀬切れの影響がない時期と考えることが出来る。

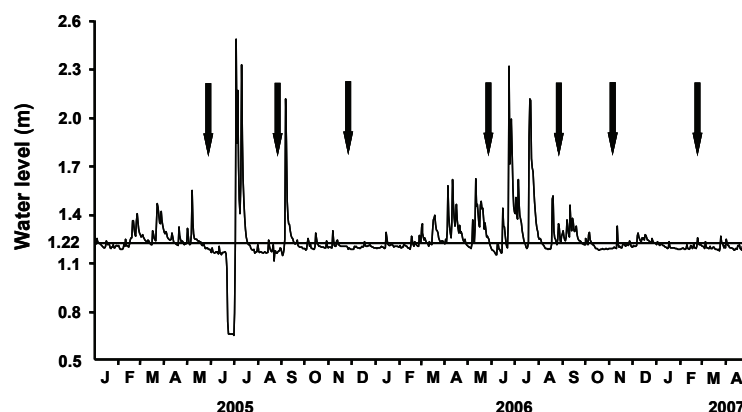


Fig. 2 Change in water level at Deai gauging station. Arrows indicate sampling dates of fish and invertebrate distribution study. Droughts occur when water level is below 1.22 m.

## 2.2 魚類分布調査

### (1) 野外調査

魚類分布調査は 2005 年 5 月 28 日, 8 月 27 日, 11 月 26 日, 2006 年 5 月 27 日, 8 月 26 日, 11 月 5 日および 2007 年 2 月 23 日に行った。各調査地の瀬および淵に設けた 12-70 m の河川区間で, エレクトロフィッシャー (LR-24, Smith-Root, Inc.) を用いて魚類の採捕を行った。ただし, 淵では遊泳性の魚類を採捕するために投網 (目合い 30 mm) も使用した。エレクトロフィッシャーによる調査は, 下流から上流に向かって行い, 一時的に麻痺した魚類をタモ網で採捕した。採捕は 3 回繰り返した。瀬では, タモ網で採捕できなかった個体の下流への流下を防止するため, 調査地の下流端に調査地の下流端に, 流水を十分に遮断できる大きさのブロックネット (面積 6 m<sup>2</sup>, 目合い 5 mm) を設置した。淵については全域で調査することが困難だったため, 調査地内の一部で採捕を行った (Table 1)。投網による採捕は淵の調査地全域でランダムに 10 回行った。採捕した魚類 (体長 > 3 cm)

は現場で同定、計数し、体長 (cm) を記録した後に放流した。なお、これらの調査においては、採捕効率を等しくするため、採捕努力量 (単位面積あたりの採捕時間) および採捕担当者を同じくした。

## (2) データ処理

各調査地において魚類の生息密度 ( $N m^{-2}$ ) を算出した。各調査地の瀬および淵でエレクトロフィッシャーを用いて3回にわたって採捕した魚類の総個体数を調査した面積で除し、生息密度とした。なお、投網で採捕した魚類は、調査面積が定かではないため生息密度の算出に加えなかった。ただし、各調査地の種構成と総採捕個体数を比較する際には、エレクトロフィッシャーおよび投網で採捕した双方の個体数の合計を使用した。

## 2.3 底生動物分布調査

### (1) 野外調査

底生動物分布調査は2005年5月23日、29日、8月19日、11月18日、19日、2006年5月14日、15日、8月22日および11月9日に行った。各調査地の瀬および淵に15-40 mの調査区間を設けた。2005年の調査においては、その調査区間に等間隔に5本の横断測線を設定し、その内側3本の測線上の流心部でサーバーネットサンプラー (コドラート 25 cm × 25 cm, ネット長 1 m, 目合い 0.5 mm) を用いて底生動物を採取した<sup>[26]</sup>。2006年の調査においては、調査区間に等間隔に4本の横断測線を設定し、その内側2本で2005年と同様に底生動物を採取した。採取したサンプル (計 60 サンプル) は分析を行うまで5%ホルマリン溶液で保存した。

底生動物の餌資源量である付着藻類量を測定するために、各底生動物サンプルに含まれる礫を無作為に1つ選び、直径 24 mm の円孔を開けたゴム板を押し当て、円孔内の付着藻類を特殊アクリル繊維 (ミクロクロス, 興洋) で擦り取り<sup>[27]</sup>、分析を行うまで冷暗所で保管した。底生動物サンプル採取後、各調査区間に設けた横断測線に沿って等間隔に設けた3地点で、河床直上における流速 ( $cm s^{-1}$ ) をプロペラ式流速計 (モデル CR-11, コスモ理研) を用いて計測し<sup>[28]</sup>、同時に水深 (cm) および底質粗度を計測した。底質粗度は、各計測点直下の河床の底質を構成する砂礫のサイズを、目視により砂 (sand : 粒径 < 2 mm), 小礫 (gravel : 2-16 mm), 中礫 (pebble : 16-64 mm), 大礫 (cobble : 64-256 mm), 巨礫 (boulder : > 256 mm), もしくは岩盤 (bedrock) に分類して記録した。

### (2) 室内作業

底生動物は実体顕微鏡下で可能な限り下位の分類群まで同定を行い、計数した。各底生動物サンプルに含まれる堆積粒状有機物量 (POM,  $g m^{-2}$ ) を強熱減量 (AFDM) により求めた。底生動物を除去後、残ったサンプルを 65°C で 24 時間以上乾燥させ、乾燥重量を秤量した。さらに 550°C で 2 時間灼熱し、再び秤量した。これらの差から堆積粒状有機物量を算出した。

付着藻類サンプルから付着藻類の現存量の指標としてクロロフィル *a* 量 ( $chl. a mg m^{-2}$ ) を求めた。付着藻類を採取した特殊アクリル繊維を 99.5% エタノールに浸し (4°C, 24 時間), 色素の抽出を行った。抽出液の吸光度を分光光度計 (U 1800 形レシオビーム分光光度計, HITACHI) を用いて計測し、クロロフィル *a* 量を SCOR/UNESCO<sup>[29]</sup> の方法に準じて算出した。

### (3) データ処理

各調査地の瀬および淵に生息する底生動物の群集構造を表すために、生息密度 ( $N m^{-2}$ ) と多様性の二要素である分類群数および均等度 (分類群間の個体数の偏り) を算出した。均等度 (*J*) はシャノンの均等指数に基づき、 $J = -(\sum p_i \ln p_i) / \ln S$  の式により算出した。ここで、 $p_i$  は *i* 番目の分類群の相対個体数であり、*S* は分類群数である。各調査地の環境特性を表すために流速 ( $cm s^{-1}$ ), 水深 (cm), 底質粗度, 堆積粒状有機物量 ( $g m^{-2}$ ) および付着藻類量 ( $chl. a mg m^{-2}$ ) の平均値を算出した。6つに分類された底質タイプに数値 (1 = 砂, 2 = 小礫, 3 = 中礫, 4 = 大礫, 5 = 巨礫, 6 =

岩盤)を割り当てた後に平均値を算出し、各調査地における底質粗度とした<sup>[30],[31]</sup>。

#### (4) 統計解析

調査時期および調査地の違いが底生動物群集に及ぼす影響を明らかにするために、生息場所タイプ(瀬または淵)ごとに、調査時期および調査地を要因、底生動物の生息密度、分類群数および均等度を従属変数とする二元配置分散分析を行った。また、優占的に見られた分類群の生息密度についても同様の二元配置分散分析を行った。瀬切れにより上下流の底生動物の連続性が損失し、群集構造に変化が生じた可能性が考えられるのは、調査時期と調査地との間に有意な交互作用が見られ、かつ瀬切れが発生していなかった2006年5月および8月の上流調査地または下流調査地の値が他の調査時期または調査地と比較して大きく変動している場合である。

生息場所環境が底生動物に及ぼす影響を明らかにするために、生息場所環境変数を独立変数、底生動物に関する変数を従属変数とする単回帰分析を行った。

変量の正規性および分散の一様性の仮定により整合させるため、必要に応じて解析前に対数変換を行った。同様に、全ての割合データについては逆正弦変換を行った。すべての統計解析は統計解析ソフトSPSS 11.5J (SPSS Japan Inc.)を用いて行った。

### 3. 結果

#### 3.1 魚類分布調査

合計して16,068個体、24種の魚類が採捕された。優占的に見られた種はシマヨシノボリ (*Rhinogobius* sp. CB, 48.4%) およびオイカワ (*Zacco platypus*, 相対密度39.9%)であった。

上流調査地と下流調査地との間で比較した結果、魚類の生息密度は2005年5月を除くすべての調査時期において上流調査地の方が高かった (Fig. 3)。また、各調査時期で比較した結果、上流調査地、下流調査地ともに5月および8月については瀬切れが発生していなかった2006年よりも瀬切れが発生していた2005年の方が魚類の生息密度は高かった。2005年、2006年ともに瀬切れが発生していた11月については2005年よりも2006年の方が生息密度は高かった。

採捕した魚類の種構成を比較すると、瀬切れが発生していた2005年5月、8月、11月および2006年11月と瀬切れが発生していなかった2006年5月、8月および2007年2月との間で明瞭な差は見られなかった (Table 3)。通し回遊魚であるウナギ (*Anguilla japonica*)、アユ (*Plecoglossus altivelis*)、シマヨシノボリおよびヌマチチブ (*Tridentiger brevispinis*) は、アユが2006年5月および2007年2月に採捕できなかったことを除くといずれの調査時期についても採捕された。また、トウヨシノボリ (*Rhinogobius* sp. OR) およびオオヨシノボリ (*Rhinogobius* sp. LD) は、両魚種とも採捕された総個体数は少なかった (Table 3)。

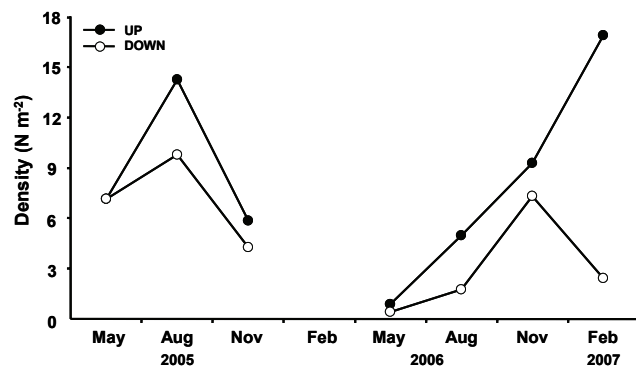


Fig. 3 Changes in fish density at upstream site (UP) and downstream site (DOWN) of intermittent reach.

Table 3 Fish captured in this study. Asterisks indicate diadromous fish species.

Species	2005						2006						2007	
	May		Aug		Nov		May		Aug		Nov		Feb	
	UP	DOWN	UP	DOWN	UP	DOWN	UP	DOWN	UP	DOWN	UP	DOWN	UP	DOWN
Anguillidae ウナギ科														
<i>Anguilla japonica</i> * ウナギ	16	9	35	1	7	1	7	3	4	11	21	9	2	3
Plecoglossidae アユ科														
<i>Plecoglossus altivelis</i> * アユ	31	26	11		3				2	4		5		
Cyprinidae コイ科														
<i>Zacco temminckii</i> カワムツ	74	14	48	2	3	2	13	1	1			2	1	
<i>Zacco platypus</i> オイカワ	530	539	1225	384	640	251	116	78	146	58	917	1116	274	145
<i>Phoxinus oxycephalus</i> タカハヤ	1	1		5					7		4	3	1	1
<i>Pseudorasbora parva</i> モツゴ				1	6									
<i>Pseudogobius esocinus</i> カマツカ	18	2	45	9	49	14	6		5	1	12	6		1
<i>Cyprinus carpio</i> コイ	4	1	6	2	9	3			7		9	1	1	2
<i>Carassius buergeri</i> オオキンブナ				1										
<i>Carassius cuvieri</i> ゲンゴロウブナ	2		1											
<i>Carassius</i> sp. ギンブナ	14	13	14	35		9			9	6	7			2
<i>Tanaka lanceolata</i> ヤリタナゴ	2													
Cobitidae ドジョウ科														
<i>Cobitis biwae</i> シマドジョウ	9		20		33	1	18	1	12	4	34	14	5	7
<i>Cobitis takatsuensis</i> イシドジョウ	5	17	1	4		1	2		76	4	10	54		
Siluridae ナマズ科														
<i>Silurus asotus</i> ナマズ		2	2		4		2		3		2	1	5	
Centrarchidae サンフィッシュ科														
<i>Micropterus salmoides</i> オオクチバス											1			
<i>Lepomis macrochirus</i> ブルーギル	10	2	40	18			8	3	3	3				
Electridae カワアナゴ科														
<i>Eleotris oxycephala</i> カワアナゴ				1			1			3		2		
Odontobutidae ドンコ科														
<i>Odontobutis obscura</i> ドンコ	1		7		1							1	1	
Gobiidae ハゼ科														
<i>Rhinogobius</i> sp. CB* シマヨシノボリ	852	482	756	535	344	130	125	46	388	174	508	961	1986	495
<i>Rhinogobius</i> sp. LD* オオヨシノボリ		1		11					72	9	28		44	
<i>Rhinogobius</i> sp. OR* トウヨシノボリ					1				1		2		1	
<i>Rhinogobius flumineus</i> カワヨシノボリ	3		2	1					2					
<i>Tridentiger brevispinis</i> * スマチチブ	57	13	12	32	18	4	21	5	10	37	126	71	24	70

### 3.2 底生動物分布調査

全サンプルを合計して 16,760 個体, 59 分類群の底生動物が採取された。優占的に見られた分類群 (相対密度 2.0%以上) はエリユスリカ亜科 (Orthoclaadiinae spp., 相対密度 57.5%) で, 以下, ユスリカ亜科 (Chironominae spp., 21.7%), ミミズ綱 (Oligochaeta spp., 7.3%), コガタシマトビケラ属 (*Cheumatopsyche* spp., 2.9%), ミズムシ (*Asellus hilgendorffii*, 2.5%), サホコカゲロウ (*Baetis sahoensis*, 2.0%) の順で多くみられた。これら 6 分類群で総個体数の 94%を占めていた。

底生動物の群集構造は, 調査時期および調査地により変異が見られた。瀬についての二元配置分散分析の結果, 生息密度は調査時期について有意な差が見られ, 調査地については有意な差は見られなかったが, 調査時期と調査地との間に有意な交互作用が見られた (Table 4, Fig. 4)。瀬切れが発生していなかった 2005 年 5 月の下流調査地で生息密度は高かった。分類群数は調査時期および調査地のいずれの要因についても有意な差は見られず, 交互作用も有意ではなかった。均等度は調査時期および調査地について有意な差が見られ, 調査時期と調査地との間に有意な交互作用が見られた。瀬切れが発生していなかった 2006 年の 5 月および 8 月の上流調査地で底生動物の均等度は高く, 下流調査地で均等度は低かった。同様に淵についての二元配置分散分析の結果, 生息密度は調査時期について有意な差が見られたが, 調査地については有意な差は見られず, 交互作用も有意ではなかった。2005 年, 2006 年ともに 5 月に底生動物の生息密度は低かった。分類群数は調査時期について有意な差が見られ, 調査地については有意な差は見られなかった。また, 調査時期と調査地との間に有意な交互作用が見られた。瀬切れが発生していた 2005 年 8 月の上流調査地で分類群数が多かった。均等度については調査時期について有意な差が見られ, 調査地については有意な差は見られなかった。また, 調査時期と調査地との間に有意な交互作用が見られた。瀬切れが発生していた 2005 年 5 月の上流調査地で底生動物の均等度は低かった。(Table 4, Fig. 4)。

底生動物の生息密度、分類群数および均等度は生息場所環境と関係していることが明らかになった。生息密度および分類群数は、各調査地の付着藻類量との間に有意な関係が見られ、付着藻類量が多い調査地で生息密度および分類群数の値が大きかった (Fig. 5)。均等度は、各調査地の付着藻類量および堆積粒状有機物量との間に有意な関係が見られ、付着藻類量および堆積粒状有機物量の値が大きい調査地で均等度が低かった。水深、流速および底質粗度と底生動物の生息密度、分類群数および均等度との間には有意な関係は見られなかった (全て  $P > 0.052$ , Fig. 5)。

優占的に見られた底生動物分類群の生息密度は、調査時期および調査地の違いにより変化していた。瀬についての二元配置分散分析の結果、エリユスリカ亜科の生息密度は、調査時期について有意な差が見られた (Table 5, Fig. 6)。2005, 2006 年ともに、8月にエリユスリカ亜科の生息密度は低かった。ユスリカ亜科の生息密度は、調査時期および調査地について有意な差が見られた。全体的に、2005 年, 2006 年ともに 11月にユスリカ亜科の生息密度は低く、下流調査地で高かった。ミミズ綱の生息密度は、調査時期および調査地について有意な差が見られた。2005 年の下

Table 4 Effects of study periods and location of study sites on density, taxa richness and evenness of invertebrate.

	Period		Site		Period × Site	
	$F_{5,29}$	$P$	$F_{1,29}$	$P$	$F_{5,29}$	$P$
<b>Riffle</b>						
Density ( $N m^{-2}$ )	4.44	0.008**	2.15	0.160	4.13	0.011*
Taxa richness	1.97	0.132	0.42	0.525	1.70	0.185
Evenness	8.05	<0.001***	0.80	0.011*	17.65	<0.001***
<b>Pool</b>						
Density ( $N m^{-2}$ )	5.52	0.003**	0.28	0.601	0.10	0.462
Taxa richness	7.77	<0.001***	2.61	0.123	2.93	0.042*
Evenness	3.78	0.016*	0.23	0.639	4.19	0.011*

(\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.001$ )

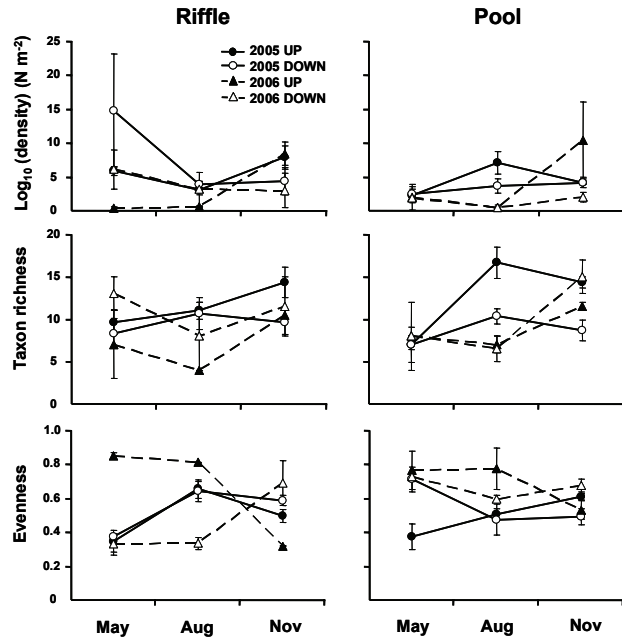


Fig. 4 Changes in density, taxa richness and evenness of invertebrate by periods and sites (mean  $\pm$  1 SE).

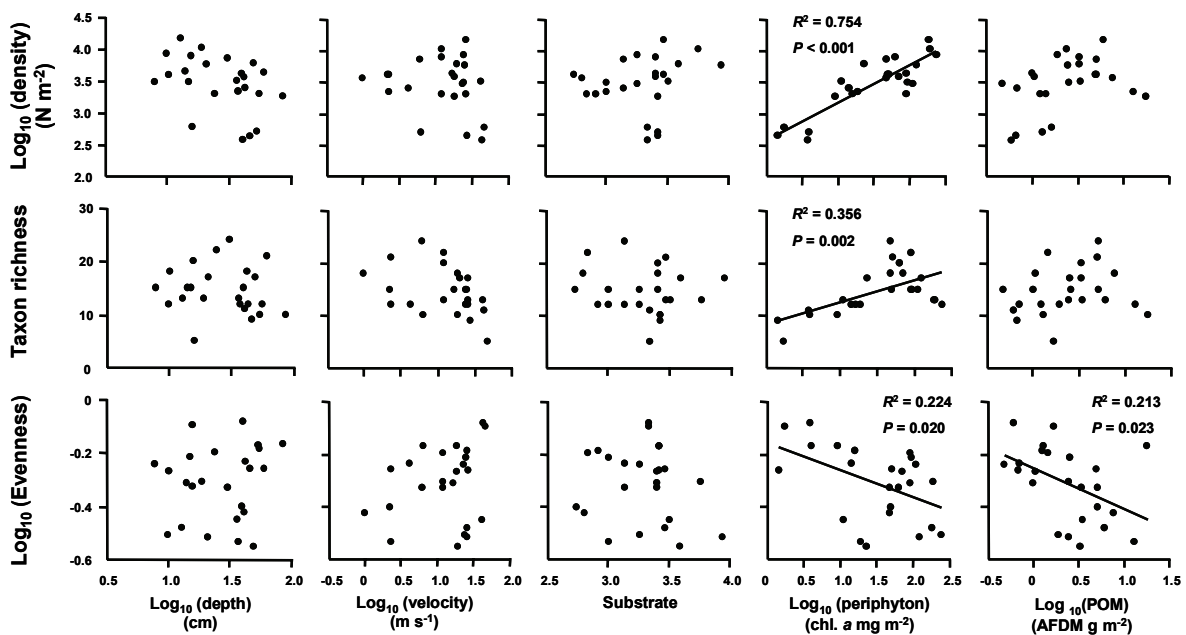


Fig. 5 Relationships of density, taxa richness and evenness of invertebrate with habitat environment. Coefficient of determination ( $R^2$ ) and  $P$  values were shown. Regression lines are presented when significant:  $P < 0.05$ .



流調査地でミミズ綱の生息密度は高かった。コガタシマトビケラ属の生息密度は、調査時期について有意な差が見られた。両年ともに5月にコガタシマトビケラ属の生息密度は低かった。ミズムシの生息密度は、調査時期について有意な差が見られ、調査時期と調査地との間に有意な交互作用が見られた。瀬切れが発生していなかった2006年5月の下流調査地でミズムシの生息密度は高かった。サホコカゲロウの生息密度は、調査時期および調査地のいずれの要因についても有意な差が見られなかった。同様に、淵についての二元配置分散分析の結果、エリユスリカ亜科の生息密度は、調査時期および調査時期について有意な差が見られ、調査時期と調査地との間に有意な交互作用が見られた。瀬切れが発生していた2006年11月の上流調査地でエリユスリカ亜科の生息密度は高かった。ユスリカ亜科の生息密度は、調査時期について有意な差が見られた。両年ともに5月にユスリカ亜科の生息密度は低かった。ミミズ綱の生息密度は、調査時期について有意な差が見られた。両年ともに5月にミミズ綱の生息密度は低かった。コガタシマトビケラ属の生息密度は、調査時期について有意な差が見られ、調査時期と調査地との間に有意な交互作用が見られたが、全体的に生息密度は低かった。ミズムシの生息密度は、調査時期および調査地のいずれの要因についても有意な差が見られなかったが、調査時期と調査地との間に有意な交互作用が見られた。瀬切れが発生していなかった2006年5月の上流調査地でミズムシの生息密度は高かった。サホコカゲロウの生息密度は、調査時期および調査地について有意な差が見られた。両年ともに5月にサホコカゲロウの生息密度は低く、上流調査地で高かった (Table 5, Fig. 6)。

Table 5 Effects of study periods and location of study sites on density of dominant invertebrate taxa.

Taxon	Period		Site		Period × Site	
	$F_{5,29}$	$P$	$F_{1,29}$	$P$	$F_{5,29}$	$P$
<b>Riffle</b>						
Orthoclaadiinae spp.	5.64	0.003**	0.37	0.548	1.48	0.246
Chironominae spp.	2.83	0.047*	7.78	0.012*	1.52	0.232
Oligochaeta spp.	13.91	<0.001***	8.04	0.011*	0.48	0.784
<i>Cheumatopsyche</i> spp.	8.62	<0.001***	0.21	0.65	2.47	0.071
<i>Asellus hilgendorffii</i>	3.28	0.028*	0.75	0.398	4.87	0.005**
<i>Baetis sahoensis</i>	2.02	0.124	0.43	0.519	1.30	0.308
<b>Pool</b>						
Orthoclaadiinae spp.	24.14	<0.001***	18.02	<0.001***	5.03	0.005**
Chironominae spp.	6.26	0.002**	3.10	0.095	2.73	0.053
Oligochaeta spp.	8.15	<0.001***	0.07	0.791	2.41	0.077
<i>Cheumatopsyche</i> spp.	3.32	0.027*	2.13	0.162	5.46	0.003**
<i>Asellus hilgendorffii</i>	1.37	0.283	1.37	0.258	3.92	0.014*
<i>Baetis sahoensis</i>	4.37	0.009**	9.00	0.008**	2.30	0.088

(\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.001$ )

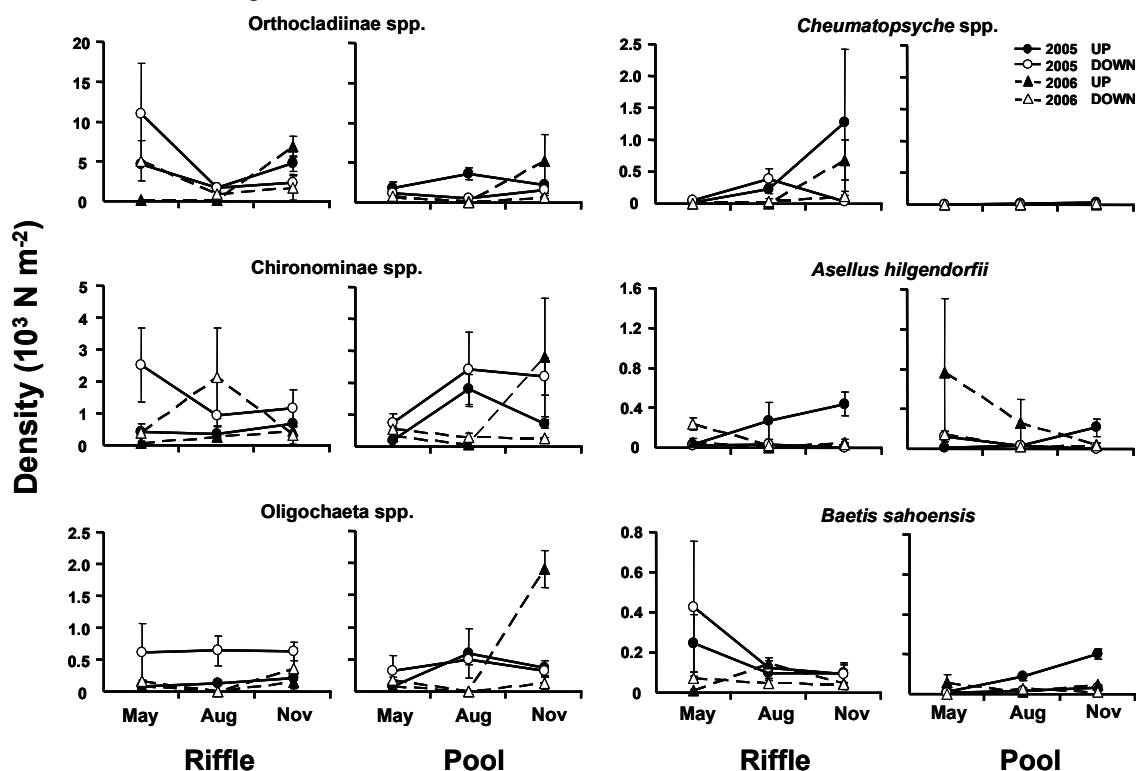


Fig. 6 Changes in density of dominant invertebrate taxa by study periods and location of study sites (mean  $\pm$  1 SE).

#### 4. 考察

魚類の生息密度は、2005年5月を除いてはすべての調査時期において瀬切れ区間の上流調査地で高いことが示された。また、瀬切れが発生していなかった2006年5月および8月の生息密度は、上流・下流調査地ともに他の調査時期と比較して低いことが示された。しかし、瀬切れの有無に関わらず瀬切れ区間の上流と下流とでは、魚類群集に明瞭な差は見られなかった。アユは、2006年5月および2007年2月に採捕できなかったことを除くと、いずれの調査時期においても確認された。一般的にアユは、3月から5月にかけて遡上し、産卵のため10月下旬から12月にかけて降河することが知られている<sup>[32]</sup>。そのため、降河の時期にあたる11月に瀬切れが発生し、上流調査地でアユが確認された場合、瀬切れによりアユの降河が阻害されたものと考えられる。しかしながら、本研究ではそのような結果は見られず、瀬切れが発生していない時期に産卵のために降河していたものと考えられる。その他の通し回遊魚であるウナギ、シマヨシノボリおよびヌマチチブについては、いずれの調査時期においても上流調査地および下流調査地で多く確認されたため、調査時期を通じて移動が可能であったものと考えられる。瀬切れにより魚類の移動が阻害されている場合、瀬切れが発生していなかった2006年5月、8月および2007年2月と瀬切れが発生していたその他の調査時期との間で、通し回遊魚の分布に差が生じると考えられるが、本研究ではそのような結果は見られなかった。これは、降雨により一時的に瀬切れが解消された時に、移動していたためと思われる。以上より、本研究では、瀬切れによる河川性魚類の分布への影響は一時的な瀬切れ解消により明瞭には見られなかったものと考えられる。

調査時期および調査地の違いにより底生動物の群集構造に差が見られた。調査時期と調査地との間に有意な交互作用は見られる場合、瀬切れにより底生動物の移動が阻害されている可能性があるとして解釈できる。例えば、瀬切れが発生していない時期と発生していた時期で、上流調査地と下流調査地との生物の個体数が一定の値を示した場合、移動は阻害されていないと考えられる。一方、上流調査地または下流調査地の値が大きく変動している場合、交互作用が検出され、移動の阻害により瀬切れの影響を受けている可能性があるとして予想される。本研究では、瀬における生息密度および均等度、および淵における分類群数および均等度について、この交互作用が見られ、瀬切れにより影響を受けていることが示唆された。瀬においては、瀬切れが発生していなかった2006年の5月および8月の上流調査地で均等度は高く、下流調査地で均等度は低かった。このことより、瀬切れは上流・下流間で底生動物の均等度に影響を及ぼしていた可能性がある。瀬における生息密度、および淵における分類群数および均等度についても調査時期と調査地との間で有意な交互作用が見られたが、上流調査地と下流調査地の値で大きな変動は見られず瀬切れによる底生動物の群集構造への影響は明瞭ではなかった。一方、調査地の生息場所環境は底生動物の群集構造に影響を及ぼしていた。付着藻類量が多い調査地で底生動物の生息密度および分類群数の値は大きくなった。これは付着藻類量が多くなったことにより底生動物の餌資源量が増加したことが原因であると考えられる<sup>[33]</sup>。均等度については、付着藻類量および堆積粒状有機物量が多い調査地で低くなった。既存の研究により餌資源量の多い生息場所では、少数の種が優占することが知られている<sup>[34],[35]</sup>。本研究でも付着藻類量および堆積粒状有機物量の増加に伴い底生動物の餌資源量が増加し、これにより底生動物群集の均等度の低下が引き起こされたものと考えられる。以上より、本研究では底生動物の群集構造は生息場所環境により強く特徴付けられているものと考えられ、瀬切れによる移動阻害の影響が明瞭には認められなかったものと考えられる。

優占的に見られた底生動物の優占分類群の生息密度は、調査時期および調査地により変異が見られた。瀬においてはミズムシについて、淵においてはエリユスリカ亜科、コガタシマトビケラ属およびミズムシについて、調査時期と調査地との間に有意な交互作用が見られ、瀬切れにより移動が

阻害されている可能性があることが示唆された。ただし、各分類群の生息密度の変異と生活史等の生態から、瀬切れが影響を及ぼすメカニズムを特定することは難しかった。底生動物群集の生息密度が生息場所環境により決定されていたことを考えると、これらの分類群についても生息場所環境と関係しているものと考えられる。以上より、エリユスリカ亜科、コガタシマトビケラ属およびミズムシについては瀬切れの影響を受けている可能性があるが、生息場所環境など他の要因の影響を受けていることも否定できなかった。

本研究では、瀬切れが河川性動物の空間的分布に及ぼす影響は明瞭ではなかった。瀬切れに伴う生息場所の連続性の損失は、河川性魚類の流程に沿った移動を阻害すると考えられるが、本研究では瀬切れ上流一下流間で河川性魚類の群集構造に明瞭な差は見られなかった。特に影響があると考えられる通し回遊魚についても、瀬切れの有無に関わらず多く確認された。この原因としては、降雨により一時的に瀬切れが解消していたことが考えられる。このように、瀬切れは発生時期や継続時間が予測困難な事象であるため、長期的に調査を継続し、比較していくことが必要であると考えられる。また、瀬切れ発生・解消時に魚類の行動を追跡することにより、瀬切れによる移動阻害のメカニズムを明確にすることが出来ると予想される。本研究により底生動物群集の空間的分布および底生動物の優占分類群の一部に瀬切れによる影響を受けている可能性があることが示唆された。しかし、底生動物の生息密度は生息場所環境により変化していたので、底生動物に関しては、瀬切れの発生に関わらず、生息場所環境が群集構造を支配的に決定している可能性がある。ただし、瀬切れは生息場所環境の改変や、生息場所面積の減少を引き起こすため、今後は、瀬切れが生息場所環境の改変を介して間接的に河川性動物に及ぼす影響や、利用可能な生息場所の量の変化が河川性動物に及ぼす影響についても解明することが必要であると思われる。また、本研究のような瀬切れが発生する河川では、瀬切れに適応した生物群集が成立している可能性があると考えられるので、瀬切れが発生しない河川においても調査を行い、比較することも必要であると考えられる。近年、気候変動や水資源の枯渇による河川水の過度の利用が河川生態系に及ぼす影響が危惧されている<sup>[36]</sup>。本研究のような瀬切れ上流一下流間での生物群集の比較に、さらに生息場所環境の影響を考慮に入れるようなアプローチは、渇水により引き起こされる問題を解決する際に不可欠な基礎的データを提供するものと考えられる。

## 5. 謝辞

魚類調査に協力していただいた沿岸環境科学研究センターの國本昌宏氏と松本有紀氏、水質測定でご協力をいただいた大西秀次郎氏と濱岡秀樹氏に深くお礼を申し上げます。また、重信川の瀬切れ状況のデータをご提供下さり、調査の便宜を図って下さった国土交通省四国地方整備局松山河川国道事務所に感謝したい。末筆になったが、本研究の野外調査で手伝っていただいた保全生態学研究室の渡辺智紀氏、金澤康史氏、横内薫氏、崎村紀彰氏、底生動物の同定を手伝っていただいた鈴木直哉氏に心よりお礼を申し上げます。本研究は、一部（財）河川環境管理財団の河川整備基金の助成を受けて行った。

## 6. 引用文献

- [1] Morrison B. R. S. : Recolonisation of four small streams in central Scotland following drought conditions in 1984, *Hydrobiologia*, Vol. 208, pp. 261-267, 1990.
- [2] Wood P. J. & Armitage P. D. : Biological effects of fine sediment in the lotic environment, *Environmental Management*, Vol. 21, pp. 203-217, 1997.

- [3] Boulton A. J. : Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages, *Freshwater Biology*, Vol. 48, pp. 1173-1185, 2003.
- [4] Fausch K. D. & Northcote T. G. : Large woody debris and salmonid habitat in a small coastal British Columbia stream, *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, Vol. 49, pp. 682-693, 1992.
- [5] Closs G. P. & Lake P. S. : Drought, differential mortality and the coexistence of a native and an introduced fish species in a south east Australian intermittent stream, *Environmental Biology of Fishes*, Vol. 47, pp. 17-26, 1996.
- [6] Matthews W. J. & Marsh-Matthews E. : Effects of drought on fish across axes of space, time and ecological complexity, *Freshwater Biology*, Vol. 48, pp. 1232-1253, 2003.
- [7] Bruton M. N. : The effects of suspensoids on fish, *Hydrobiologia*, Vol. 125, pp. 221-224, 1985.
- [8] Berkman H. E. & Rabeni C. F. : Effect of siltation on stream fish communities, *Environmental Biology of Fishes*, Vol. 18, pp. 285-294, 1987.
- [9] Crisp D. T. : Some impacts of human activities on trout, *Salmo trutta*, populations, *Freshwater Biology*, Vol. 21, pp. 21-33, 1989.
- [10] Power M. E., Stout R. J., Cushing C. E., Harper P. P., Hauer F. R., Matthews W. J., Moyle P. B., Statzner B. & Wais De Bagden I. R. : Biotic and abiotic controls in river and stream communities, *Journal of the North American Benthological Society*, Vol. 7, pp. 456-479, 1988.
- [11] Lake P. S. : Disturbance, patchiness, and diversity in streams, *Journal of the North American Benthological Society*, Vol. 19, pp. 573-592, 2000.
- [12] Resh V. H., Brown A.V., Covich A. P., Gurtz M. E., Hiram W. L., Minshall G. W. Reice S. R., Sheldon A. L., Wallace J. B. & Wissmar R. C. : The role of disturbance in stream ecology, *The Journal of North American Benthological Society*, Vol. 7, pp. 433-455, 1988.
- [13] Lake P. S. : Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters, *Freshwater Biology*, Vol. 48, pp. 1161-1172, 2003.
- [14] Wright J. F. & Berrie A. D. : Ecological effects of groundwater pumping and a natural drought on the upper reaches of a chalk stream, *Regulated Rivers: Research and Management*, Vol. 1, pp. 145-160, 1987.
- [15] Funk J. L. : Movement of stream fishes in Missouri, *Transactions of the American Fisheries Society*, Vol. 85, pp. 39-57, 1957.
- [16] Lucas M. C. & Batley E. : Seasonal Movement and Behaviour of Adult Barbel *Barbus barbus*, a Riverine Cyprinid Fish: Implications for River Management, *Journal of Applied Ecology*, Vol. 33, pp. 1345-1358, 1996.
- [17] Beamish R. J. & Northcote T. G. : Extinction of a population of anadromous parasitic lamprey, *Lampetra tridentata*, upstream of an impassable dam, *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, Vol. 46, pp. 420-425, 1989.
- [18] Brittain J. E. & Eikeland T. J. : Invertebrate drift – A review, *Hydrobiologia*, Vol. 166, pp. 77-93, 1988.
- [19] Elliott J. M. : Upstream movements of benthic invertebrates in a lake district stream, *The Journal of Animal Ecology*, Vol. 40, pp. 235-252, 1971.
- [20] Fowler R. T. : The recovery of benthic invertebrate communities following dewatering in two braided rivers, *Hydrobiologia*, Vol. 523, pp. 17-28, 2004.
- [21] Acuña V., Muñoz I., Giorgi A., Omella M., Sabater F. & Sabater S. : Drought and postdrought recovery cycles in an intermittent Mediterranean stream: structural and functional aspects, *Journal of the North American Benthological Society*, Vol. 24, pp. 919-933, 2005.

- [22] Pires A. M., Cowx I. G. & Coelho M. M. : Seasonal changes in fish community structure of intermittent streams in the middle reaches of the Guadiana basin, Portugal, *Journal of Fish Biology*, Vol. 54, pp. 235-249, 1999.
- [23] Pires A. M., Cowx I. G. & Coelho M. M. : Benthic macroinvertebrate communities of intermittent streams in the middle reaches of the Guadiana basin (Portugal), *Hydrobiologia*, Vol. 435, pp. 167-175, 2000.
- [24] Wood P. J. & Petts G. E. : The influence of drought on chalk stream macroinvertebrates, *Hydrological Processes*, Vol. 13, pp. 387-399, 1999.
- [25] 四国地方土木地質図編纂委員会編 : 四国地方土木地質図解説書, 国土開発技術研究センター, 1998.
- [26] Miyake Y. & Nakano S. : Effects of substratum stability on diversity of stream invertebrates during baseflow at two spatial scales, *Freshwater Biology*, Vol. 47, pp. 219-230, 2002.
- [27] 谷田一三, 三橋弘宗, 藤谷俊二 : 特殊アクリル繊維による付着藻類定量法, *陸水学雑誌*, Vol. 60, pp. 619-624, 1999.
- [28] Tanida K. Yamashita K. & Rossister A. : A portable current meter for field use, *Japanese Journal of Limnology*, Vol. 46, pp. 219-221, 1985.
- [29] SCOR/UNESCO : Determination of photosynthetic pigments in seawater, Report of SCOR/UNESCO Working Group 17, In: *Monograph on oceanographic Methodology*, pp. 69, UNESCO, Paris, 1966.
- [30] Bain M. B., Finn J. T. & Booke H. E. : Quantifying stream substrate for habitat analysis studies, *North American Journal of Fisheries Management*, Vol. 5, pp. 499-506, 1985.
- [31] Inoue M., Nakano S. & Nakamura F. : Juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) abundance and stream habitat relationship in northern Japan, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Vol. 54, pp. 1331-1341, 1997.
- [32] 川那部浩哉, 水野信彦, 細谷和海 : 日本の淡水魚, 山と溪谷社, 2001.
- [33] Kiffney P. M., Richardson J. S. & Bull P. J. : Responses of periphyton and insects to experimental manipulation of riparian buffer width along forest streams, *Journal of Applied Ecology*, Vol. 40, pp. 1060-1076, 2003.
- [34] Guo Q. & Berry W. L. : Species richness and biomass: dissection of the hump-shaped relationships, *Ecology*, Vol. 79, pp. 2555-2559, 1998.
- [35] 峰松勇二・土肥唱吾・三宅洋 : 瀬切れが河川性底生動物の生息場所環境および群集構造の流程に沿った変化に及ぼす影響, *環境システム研究論文集*, Vol. 34, pp. 47-55, 2005.
- [36] Sheldon F. & Thoms M. C. : Relationships between flow variability and macroinvertebrate assemblage composition: Data from four Australian dryland rivers, *River Research and Applications*, Vol. 22, pp. 219-238, 2006.