

多摩川水系における落葉食河川底生動物の種多  
様性に及ぼす河川環境要因の影響解析

2008年

加賀谷 隆  
東京大学大学院 農学生命科学研究科

## 目次

1. はじめに	1
2. シュレッダー分布調査	3
2-1. 調査地	3
2-2. 方法	3
2-3. 結果	3
3. シュレッダー侵入定着実験	9
3-1. 調査地	9
3-2. 方法	9
3-3. 結果	11
4. シュレッダー飼育実験	23
4-1. 方法	23
4-2. 結果	24
5. 考察	29
6. まとめ	33
7. 引用文献	34

# 多摩川水系における落葉食河川底生動物の種多様性に及ぼす河川環境要因の影響解析

加賀谷 隆（東京大学大学院農学生命科学研究科）

## 1. はじめに

近年の急速な環境変化は、多くの生物群において種の減少を加速させている。河川においては、大規模ダム、砂防ダム、流路工、コンクリート護岸等の施工による河川構造の人為的変化は、河川生物の多くの種の生息場所を消滅させる。また、河川生物の生息には流域の環境も密接な関わりをもっており、スギ、ヒノキの植林やニセアカシアの分布拡大による河畔植生の改変、および宅地密度の増加といった流域環境の変化も、河川生物の種多様性に影響を及ぼす可能性がある。多摩川においてもこのような環境変化が進行しているが、これらが河川生物の種多様性に及ぼす影響については不明な点が多い。種多様性の減少は、生態系の安定性の低下や物質循環などの生態系プロセスに影響を与えられ、河川生物の種多様性を規定する要因を明らかにすることは、健全な河川生態系を維持する上で重要である。

山地溪流では、落葉リターが有機物の多くを占め、河川生物群集の重要なエネルギー基盤となっている。落葉リターの分解は、河川食物網を支える上で重要なプロセスであり、これには水生昆虫類を中心とした、多数の落葉食底生動物種の破碎摂食が大きな役割を担っている。これまでの研究から、落葉リターの分解には、落葉食底生動物の種数や種構成が影響することが示唆されている。したがって、河畔域を含めた河川環境の改変が、河川生物群集や河川生態系に及ぼす影響を明らかにするためには、これらが落葉食底生動物の種数や種構成に及ぼす影響を評価する必要がある。

溪流性の落葉食底生動物は、一般にシュレツダーと称される (Cummins 1974)。シュレツダーには、食物として好適なリターが存在することが知られており (Nolen & Pearson 1993)、窒素含有率の高いリターを食物としたシュレツダーは成長がよく (Walker et al. 1997; Graça 2001)、タンニンやリグニンといったポリフェノール類の含有率の高いリターは、摂食速度や成長速度が小さい (Winter & Estes 1992, Kok et al. 1992, Canhoto & Graça 1999)。また、硬いリターを食物とした場合にも、摂食や成長が低下する例が多い (Nolen & Pearson 1993, Graça 2001)。水中におけるリターの微生物による変性作用はコンディショニングと呼ばれ (Golladay et al. 1985)、コンディショニングされたリターは柔らかくなり (Graça et al. 1993b, Jenkins & Suberkropp 1995)、シュレツダーはコンディショニングされたリターを好む (Chergui & Pattee 1991, Graça et al. 1993b)。

多摩川流域の山地溪流では、植林によって河畔植生が落葉広葉樹林からスギ人工林に置き換えられている場所が多い。スギのリターは、落葉広葉樹の落葉リターに比べて硬く、

リグニン含有率が高く、窒素含有率は低い。一般に窒素含有率の低いリターは微生物によるコンディショニングも遅いため、シュレツダーの食物資源としては、スギリターは落葉広葉樹リターに比べて質が低いと考えられる。溪畔植生は、溪流の物理化学的性質にも影響する。溪畔植生にスギが優占する溪流では、溪畔が落葉広葉樹林である溪流に比べて夏季に日照の減少により水温の低下が生じる可能性がある。一方、スギ林における土壌浸透水中の硝酸態窒素量は、広葉樹二次林に比べ10倍程度多いという報告がある(加藤ら 1993, 市川ら 2003)。溪畔がスギ林である溪流では、溪流水の栄養塩濃度が高い傾向があるのであれば、微生物活性に正の影響をもたらすことで、シュレツダーにとっては有利となる可能性もある。以上のことから、溪畔におけるスギ植林は、シュレツダーの生息条件に影響を及ぼすことで、その種多様性を改変することが考えられる。

本研究では、多摩川水系において、溪畔におけるスギ植林が、落葉食河川底生動物(シュレツダー)の種多様性に及ぼす影響を解明することを目的とする。第一に、シュレツダー分布調査として、多数の溪畔にスギが優占する地点と、溪畔に落葉広葉樹が優占する地点において採集調査を行い、シュレツダー各種の生息密度を評価する。第二に、シュレツダー侵入定着実験として、溪畔がスギ人工林である溪流と落葉広葉樹林である溪流における、シュレツダー各分類群におけるスギリターの選好性を、リターバッグ実験により検討する。第三に、スギリターの食物としての好適性と、スギ人工林溪流の溪流水によるコンディショニングの好適性に対する影響を、シュレツダーの飼育実験により解明する。

## 2. シュレツダー分布調査

### 2-1. 調査地

2004年2月の予備調査により、溪畔植生においてスギが優占する地点（以下、スギ林地点と称する）を16地点、溪畔植生において落葉広葉樹が優占する地点（以下、広葉樹林地点と称する）を24地点、計40箇所の調査地点を選定した（表1、図1）。スギ林地点の平均標高（530 m）は、広葉樹林地点のそれ（900 m）よりも有意に低く、夏季の最高水温は、スギ林地点のほうが広葉樹林地点よりも平均で2℃ほど高かった。流域面積、流量、冬季の最低水温、pH、電気伝導度には、スギ林地点と広葉樹林地点で有意差は認められなかった。

### 2-2. 方法

2004年3～6月に40地点において落葉食底生動物の採集調査を行った。採集調査は、定時間採集により、シュレツダーの各分類群について相対的な生息密度を評価した。各地点において、瀬のリターパッチを2か所、淵やよどみのリターパッチを3か所選定したのち、三つの方法で定時間採集を行った。第一に、瀬のリターパッチについて、直径9 cm、深さ9 cmの茶漉しを用いてリターを採取し、水を張ったバットにあけてシュレツダー個体を5分間拾い出した。第二に、淵やよどみのリターパッチについて、1か所のリターパッチにつき5分間、計15分間の見つけ採りを行った。第三に、淵やよどみのリターパッチについて、上記の茶漉しを用いてリターを採取し、水を張ったバットにあけてシュレツダー個体を5分間拾い出した。

シュレツダーの各分類群について、上記のいずれかの方法で採集された最大個体数を、不在（0個体）、低密度（1個体）、中密度（2～9個体）、高密度（10個体以上）に分類し、これをその地点の生息密度の評価値とした。ただし、分類群の区別は、現場で同定可能なレベルにとどめた。また、オナシカワゲラ科については、採集個体数が多かったため、瀬と淵・よどみのリターパッチそれぞれについて、別に相対密度の評価値を求めた。スギ林地点と広葉樹林地点のそれぞれについて、生息密度評価値の相違をU検定によって比較した。

### 2-3. 結果

シュレツダーは、トビイロカゲロウ属 (*Paraleptophlebia*)、オナシカワゲラ科 (*Nemouridae*)、ミヤマノギカワゲラ (*Yoraperla japonica*)、マルバネトビケラ属 (*Phryganopsyche*)、トビイロトビケラ属 (*Nothopsyche*)、オンダケトビケラ属 (*Pseudostenophylax*)、オオカクツツトビケラ (*Lepidostoma crassicorne*)、コカクツツトビケラ類 (*Lepidostoma*)、ガガンボ属 (*Tipula*)、

ガガンボ科の一属 (*Prionocera*), ミズムシ (*Asellus hilgendorfi*) が確認された。このうち、ミヤマノギカワゲラ, ガガンボ属, ガガンボ科の一属, ミズムシは採集地点数が少なかったため, 解析より除外した。

オンダケトビケラ属とコカクツツトビケラ類は, 広葉樹林地点に比べてスギ林地点で有意に生息密度が低かったが, トビイロカゲロウ属, 瀬のオナシカワゲラ科, 淵のオナシカワゲラ科, マルバネトビケラ属, トビイロトビケラ属, オオカクツツトビケラの生息密度には, スギ林地点と広葉樹林地点で有意差は認められなかった (図2)。オンダケトビケラ属は, 標高 1000 m 以上の地点に出現し, その一方でマルバネトビケラ属とオオカクツツトビケラは, 標高 1000 m 以上の地点では生息密度が低い傾向が明瞭に認められた。マルバネトビケラ属とオオカクツツトビケラについて, 標高 1000 m 以下の地点のみについて比較を行うと, 広葉樹林地点に比べてスギ林地点で有意に生息密度が低かった。

表1. シュレツダー分布調査地点の環境

水系	地点名	標高 (m)	流域面積 (ha)	流量	夏季水温 (°C)	冬季水温 (°C)	pH	電気伝導度 ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ )
スギ林地点								
丹波川	後山川片倉谷	680	278	++++	18	1	8.0	107
小菅川	白沢川支流	770	103	++	17	1	8.0	68
小菅川	大菩薩沢A	880	32	+	17	0	ND	ND
小菅川	大菩薩沢B	840	45	+	17	1	8.0	54
多摩川	琴沢	370	173	+++	18	3	7.9	135
多摩川	平溝川	440	117	++	20	2	7.8	114
平井川	平井川	440	72	++	18	3	8.0	78
秋川	養沢川	500	88	++	18	2	8.0	83
秋川	刈寄川A	320	87	++	18	6	7.8	142
秋川	刈寄川B	370	46	+	19	4	7.8	88
秋川	千足沢A	440	82	++	18	4	8.0	67
秋川	月夜見沢	620	395	++++	19	0	7.5	122
秋川	笛吹沢	710	43	+	15	4	7.9	87
浅川	醍醐川	360	253	++	17	3	8.2	117
浅川	案下川	440	106	++	18	0	7.7	89
浅川	名称不明	265	57	+	21	-3	7.7	82
広葉樹林地点								
丹波川	泉水谷A	1110	39	+	14	ND	ND	ND
丹波川	泉水谷大沼沢	1250	98	++	14	ND	ND	ND
丹波川	泉水谷細流	1340	18	+	12	ND	ND	ND
丹波川	泉水谷牛首谷	1370	113	++	13	ND	ND	ND
丹波川	名称不明	1040	37	++	14	0	8.1	27
丹波川	一ノ瀬川A	1210	163	++	16	-1	8.3	32
丹波川	中川沢	1370	332	+++	14	0	8.0	33
丹波川	一ノ瀬川B	1380	126	++	14	1	7.9	34
丹波川	水干沢	1320	136	++	15	0	8.1	36
丹波川	一ノ瀬川C	1370	12	+	15	1	8.0	41
小菅川	上日向沢	1100	45	+	13	1	ND	ND
多摩川	大丹波沢	460	629	++++	18	0	8.0	85
多摩川	入川谷	390	391	++	17	5	7.8	92
多摩川	日原川倉沢谷	700	466	++++	17	2	7.9	96
多摩川	日原川名栗沢	970	51	+	18	3	8.1	88
多摩川	日原川小川谷犬麦谷	980	98	++	14	ND	8.0	62
秋川	千足沢B	490	79	++	19	3	7.9	162
秋川	ヒヤマゴ沢	520	40	+	20	0	7.8	194
秋川	小坂志沢	390	118	++	18	1	7.7	257
秋川	熊倉沢	480	212	+++	20	1	8.0	65
秋川	軍刀利沢	520	108	++	19	1	7.9	136
秋川	大ナラ沢	700	158	++	18	1	8.1	66
秋川	ハチザス沢	760	223	+++	17	0	8.1	64
浅川	中沢川	315	37	+	19	3	7.9	72

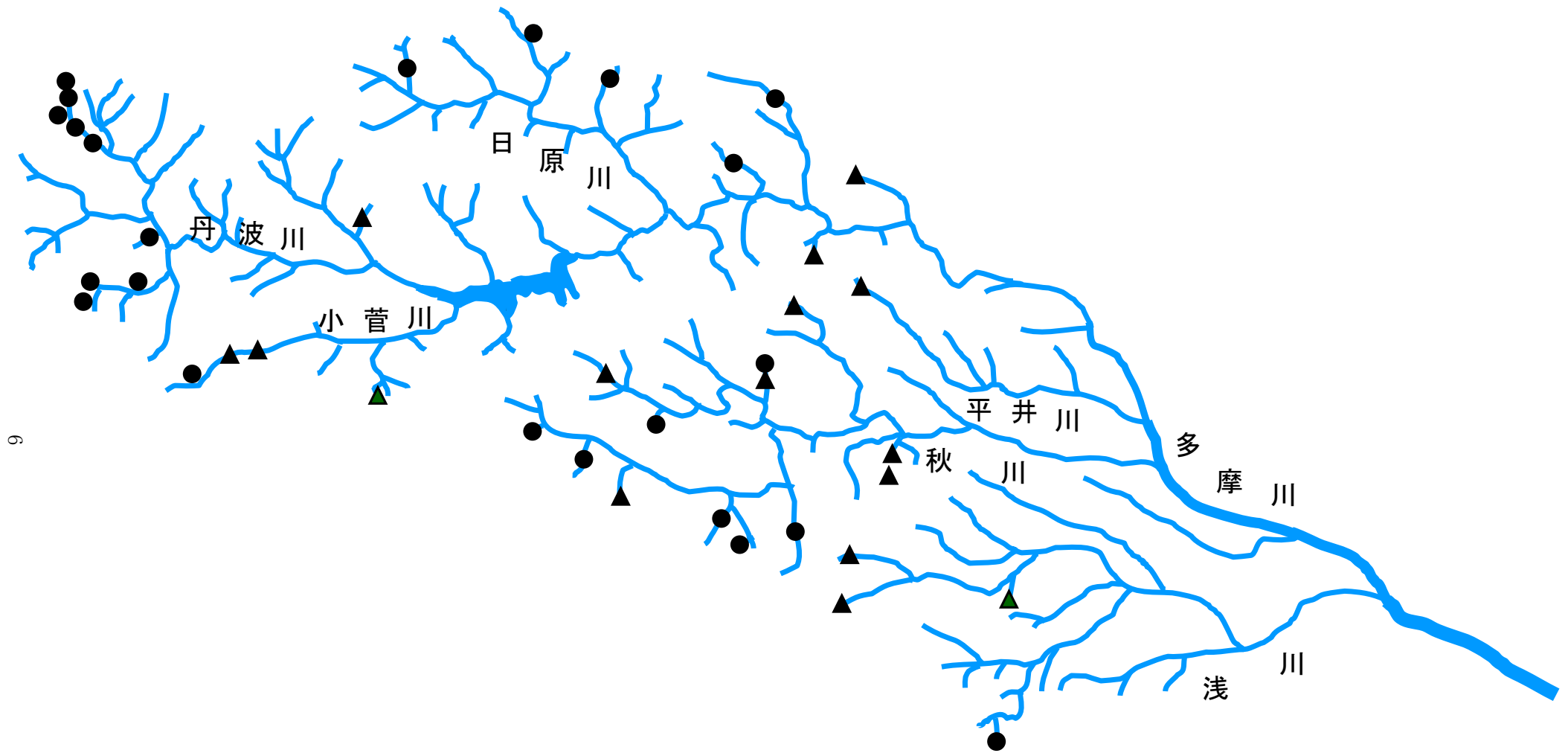
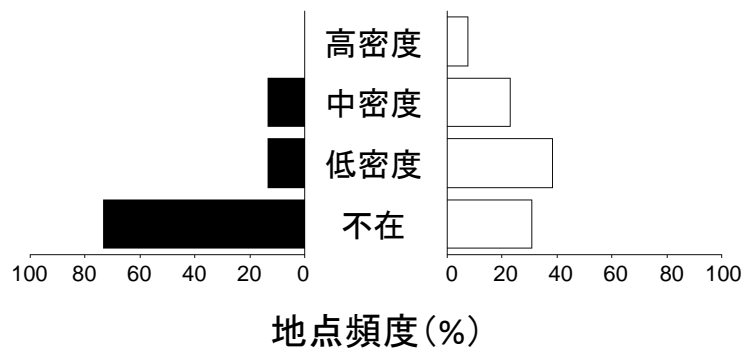


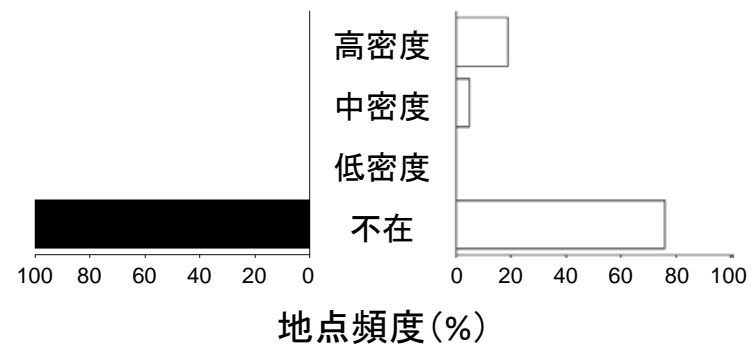
図1. シュレツダー分布調査地点の位置. ▲はスギ林地点 (溪畔植生においてスギが優占する地点), ●は広葉樹林地点 (溪畔植生において落葉広葉樹が優占する地点) を示す.



### マルバネトビケラ属

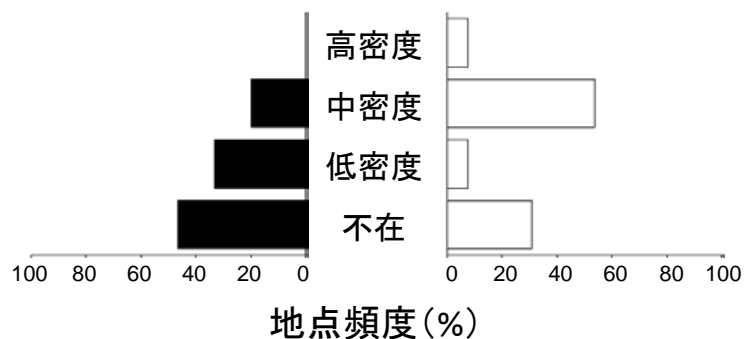


### オンダケトビケラ属



7

### オオカクツツトビケラ



### コカクツツトビケラ類

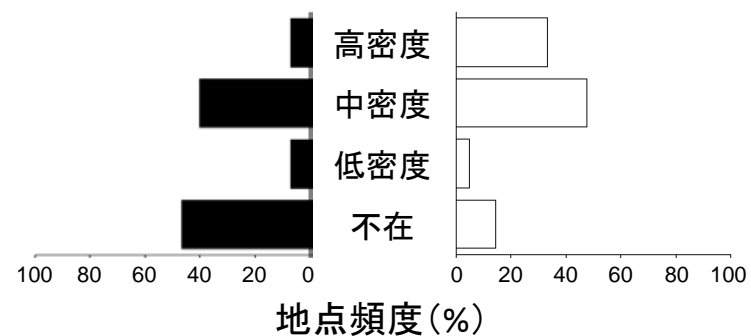
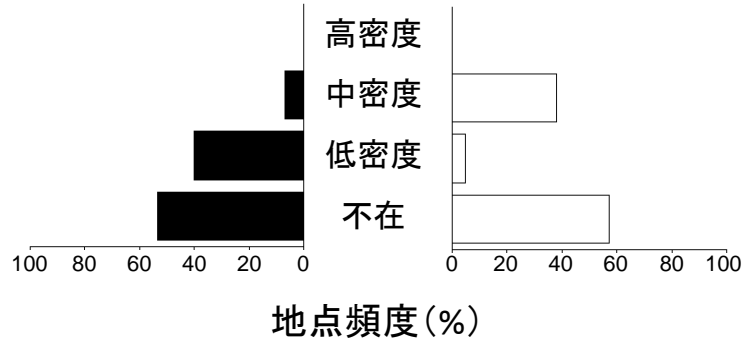
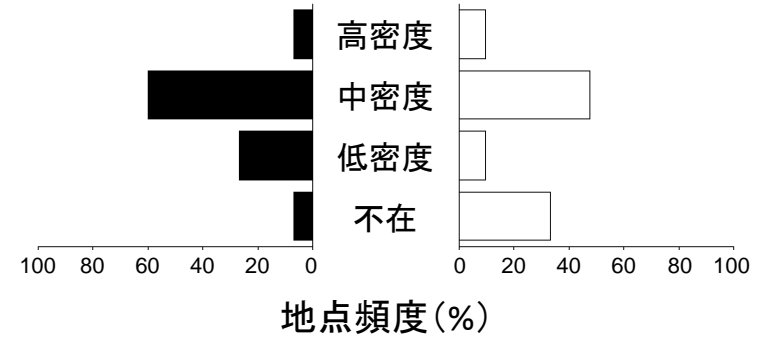


図2. スギ林地点 (■), 広葉樹林地点 (□) における, シュレツダー分類群の生息密度評価値の頻度分布. 生息密度評価値は, 不在(0個体), 低密度(1個体), 中密度(2~9個体), 高密度(10個体以上)に分類した。

### トビイロトビケラ属

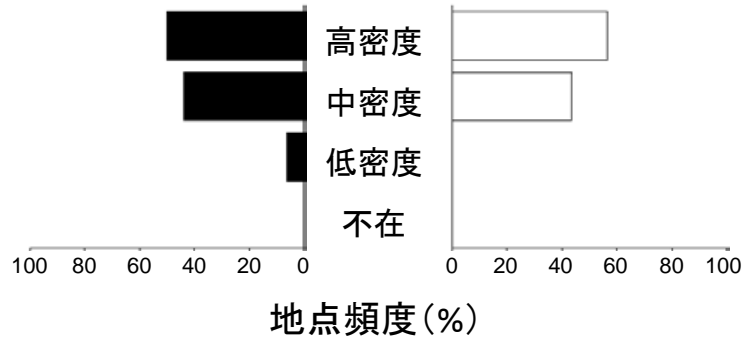


### トビイロカゲロウ属



∞

### オナシカワゲラ科(瀬)



### オナシカワゲラ科(淵)

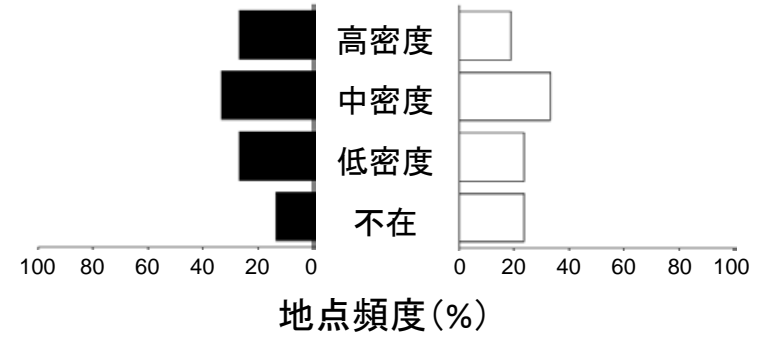


図2 (続き)

### 3. シュレツダー侵入定着実験

#### 3-1. 調査地

調査地は、秋川、平井川水系に設定した。流域は山地であり、面積のほとんど（95%以上）は、落葉広葉樹二次林とスギ人工林が占める。調査地点は、この流域内で溪畔植生がスギ人工林である山地溪流と、落葉広葉樹林である山地溪流の50~70 mの区間を、それぞれ河川規模が大きいもの（流域面積2.0 km<sup>2</sup>以上、河道幅3.0 m以上）と、小さいもの（流域面積1.5 km<sup>2</sup>以下河道幅2.5 m以下）の2ヶ所ずつ選定した（表2）。溪畔植生がスギ人工林である地点（以下、スギ林地点と称する）は、日の出町の平井川（北緯35度46分43秒、東経139度11分15秒）、あきる野市の三内川（北緯35度45分09秒、東経139度12分03秒）であり、溪畔のスギの樹高は10~12mである。溪畔が落葉広葉樹林である地点（以下、広葉樹林地点と称する）は、檜原村の秋川水系の矢沢（北緯35度41分08秒、東経139度08分13秒）と、小坂志川湯場ノ沢（北緯35度41分18秒、東経139度09分26秒）で、溪畔で優占する樹種はいずれもイタヤカエデ、ケヤキ、ホオノキなどである。これらの調査地点の水温、pH、電気伝導度には、大きな違いは認められない（表2）。

#### 3-2. 方法

スギ林地点と広葉樹林地点におけるシュレツダー各分類群の生息数の違い、およびスギの落葉リターと落葉広葉樹の落葉リターに対するシュレツダーの選好性をみるために、各調査地点において、リターバッグを用いたシュレツダーの侵入定着実験を行った。リターは、2005年4月21日に、平井川と矢沢の溪畔林床から採取したスギと落葉広葉樹の落葉リターを実験室に持ち帰り、2日間風乾させ、実験室においてダンボール内に保管したものを使用した。広葉樹リターは、樹種に関わらず林床からランダムに採取し、イタヤカエデ、ケヤキなどの混合である。

1 cm メッシュ、20×35 cm のポリエチレン製のバッグに、10 g に秤量したスギもしくは広葉樹リターを封入したリターバッグを、それぞれ92個ずつ作成した。2005年5月11日に、2種類のリターバッグを23個ずつ各調査地点の淵に沈め、コンディショニングを行った。その際、リターバッグは0.5 mm メッシュのナイロン袋に広葉樹リターバッグ、およびスギリターバッグをそれぞれまとめて入れ、シュレツダーの侵入を制限した。5月24日に、13日間のコンディショニングを行なったスギと広葉樹のリターバッグを、コンディショニング地点と同地点の瀬と淵に、各10個ずつランダムに設置した。瀬では、2樹種のバッグをランダムに配置したが、淵では、2樹種のバッグを各一個ずつ近接させて設置し、それぞれのペアをランダムに配置した。すなわち、4地点、2樹種、2設置位置カテゴリーの16タイプのバッグがあることになる。バッグを河床に固定するために、瀬では長径15 cm以上の石

にバッグをビニル紐でくくりつけ、バッグを上流側に向けて設置した。淵ではバッグの 4 隅にそれぞれビニル紐をとりつけ、各紐を長径 10 cm 以上の石にくくりつけて設置した。飼育実験においてシュレッターに供する（後述）、13 日間のコンディショニングを経た落葉リターの CN 比を求めるために、各地点からスギと広葉樹のリターバッグをそれぞれ 3 個ずつ、設置をせずにそのまま持ち帰った。これらは、50°C で 48 時間以上乾燥させたのち、0.01 g まで秤量したのち、コーヒーマイルで適量を粉砕し、各サンプル 50 mg について CN コーダ（MT-700、ヤナコ、東京）により窒素含有量と炭素含有量を計測して CN 比を求めた。

リターバッグは、各地点とも 1 週間後に回収した。ただし、いくつかのバッグは調査地点より流出、あるいは設置場所から移動しており、回収できたのは合計 116 個（平井川 33 個、三内川 31 個、矢沢 32 個、湯場ノ沢 20 個）であった。回収時に、各バッグ直上部の水深と 6 割水深流速を測定した。ただし、淵ではスギバッグと広葉樹バッグのペアの中間地点で測定した。リターバッグは、その下流側に、0.1 mm メッシュ、40×40 cm のナイロンネットを直径 25 cm 深さ 8 cm のふるいに固定したものを設置し、紐を切ったのちにバッグをネット上に置いて回収した。回収したリターバッグは、個別にジップロックに入れた上で、冷蔵保管して実験室に持ち帰った。バッグから取り出した葉をバッド内で丁寧に洗い、0.5 mm のふるいで選別した。0.5 mm 以上の画分について、肉眼で底生動物を拾い出し 70% エタノールで保存した。さらに 10 mm, 1 mm, 0.25 mm のふるいで選別し、1 cm 以上の画分のリターについては、50°C で 48 時間以上乾燥させたのち 0.01g まで秤量した。地点、瀬もしくは淵、樹種のそれぞれのバッグから、各 4 個ずつをランダムに選び、前述と同様に CN 比を求めた。1~10 mm のリター画分は 50°C で 48 時間以上乾燥させて保管した。0.25~1 mm のリター画分は 70% アルコール中に保管した。底生動物はシュレッターについて可能なレベルまで同定し、個体数を計数した。

シュレッターの区分は、加賀谷（1990）により判断したが、ユスリカ科については、属レベルでの食性が明らかでないものが多いことに加え、属レベルの同定が困難であることから、対象から除外した。オオカクツツトビケラ以外のカクツツトビケラ属コカクツツトビケラ種群については、幼虫では種の判別が不能なものが含まれるため、ここではコカクツツトビケラ類として扱うこととした。ただし、出現時期および飼育実験の結果から、そのほとんどはカスガカクツツトビケラ（*Lepidostoma kasuganese*）であると推察される。

優占したシュレッター分類群の定着個体数、リターの重量、CN 比について、溪畔植生、河川規模、バッグの樹種（広葉樹、スギ）、瀬淵を要因とした四元分散分析を行なった。シュレッターの定着個体数は、リターバッグあたりの数とリター重量あたりの密度の、両方について解析を行なった。回収時のバッグの水深、流速については、瀬淵ごとに解析を行い、瀬では溪畔植生、河川規模、樹種を要因とした三元分散分析を、淵では溪畔植生、河川規模を要因とした二元分散分析を行なった。広葉樹林地点とスギ林地点におけるシュレッター定着個体数の違いが、水深や流速の違いによるものか否かを検討するために、瀬、淵それぞれにおけるシュレッター各分類群の定着個体数について、河川規模、樹種を要因

に、流速あるいは水深を共変量とした二元共分散分析を行なった。解析はすべて統計解析ソフトウェア SYSTAT8.0 を用いて行い、有意水準は 5% に設定した。

### 3-3. 結果

計 116 個のリターバッグから、4 属 3043 個体のシュレッダーが得られた。16 タイプのバッグについて、バッグあたりの定着個体数を表 50 に示す。優占した（全調査地点における総定着個体数が 24 以上）分類群は、コカクツツトビケラ類（優占度 67.1%）、オオカクツツトビケラ（0.8%）、オナシカワゲラ属 (*Nemoura*)（6.8%）、ユビオナシカワゲラ属 (*Protonemura*)（22.5%）、トビイロカゲロウ属（2.7%）であった。

コカクツツトビケラ類のリターバッグへの定着個体数は、大溪流地点に多く、広葉樹大溪流地点を除き淵に多かった（図 3）。スギ林地点のコカクツツトビケラ類の定着個体数は、広葉樹林地点の 13% にすぎず、個体数には溪畔植生の有意な影響が認められた。バッグの樹種による有意差も認められ、広葉樹バッグの個体数はスギバッグの 2.4 倍であった。オオカクツツトビケラの定着個体数は、広葉樹林地点に比べてスギ林地点で有意に少なく（13%）、広葉樹林地点では淵に多かった（図 4）。また、溪畔植生と河川規模の間には有意な相互作用が認められ、広葉樹林地点とスギ林地点の差は、小溪流地点で顕著であった。溪畔植生と樹種の相互作用が認められ、個体数の多かった広葉樹林地点では、広葉樹バッグの定着個体数は、スギバッグの 2.2 倍であった。

オナシカワゲラ属とユビオナシカワゲラ属は、ほぼ瀬のバッグのみに出現した（いずれも 98% 以上）（図 5, 6）。スギ林地点のオナシカワゲラ属の定着個体数は、広葉樹林地点の 41% にすぎず、個体数には溪畔植生の有意な影響が認められた。一方、個体数に対するバッグの樹種の有意な影響は検出されなかった。トビイロカゲロウ属の個体数には、優位な溪畔植生の影響は認められなかった（図 7）。瀬淵と樹種の間には有意な相互作用が認められ、瀬ではスギバッグに多いのに対し（3.5 倍）、淵では広葉樹バッグに多かった（2.8 倍）。

リターバッグ回収時のバッグの位置した水深は、瀬よりも淵で大きかった（図 8）。バッグ位置の水深には、河川規模×植生×瀬淵の有意な相互作用が認められ、小溪流地点の淵を除き、スギ林地点よりも広葉樹林地点のほうが大きかった。バッグ位置の 6 割水深流速は、淵よりも瀬で大きく、スギ林地点よりも広葉樹林地点のほうが有意に大きかった（図 9）。広葉樹林地点とスギ林地点におけるシュレッダー定着個体数の違いが、水深や流速の違いによるものか否かを検討するために、瀬、淵ごとのシュレッダー各分類群の個体数に対し、河川規模と樹種を要因、水深や流速を共変量とした 2 元分散分析を行なった結果、コカクツツトビケラ類は瀬の水深、オオカクツツトビケラは淵の水深、ユビオナシカワゲラ属は瀬の流速、トビイロカゲロウ属は淵の水深が有意な影響を示した。

回収時のリターバッグには、設置したリターに加え、バッグに補足されたリターが存在したため、リター重量は設置時の 10 g を超える場合がみられた。バッグ回収時のリター重

量には、河川規模×植生の有意な相互作用が認められ、広葉樹大溪流地点で少なく、また、淵よりも瀬で有意に多かった(図10)。河川規模×場所×樹種の有意な相互作用が認められ、小溪流地点の淵では広葉樹バッグのほうが多かったが、その他ではスギバッグのほうが多かった。しかし、シュレッター各分類群について、リター重量あたりの定着個体数に対して、河川規模、植生、瀬淵、樹種を要因とした四元分散分析を行なった結果、植生や樹種の影響の有無は、バッグあたりの個体数に対する上記の分散分析結果と同様であった。バッグ回収時のスギリターのCN比は、広葉樹リターの約2倍であり、樹種間で有意差が認められた(図11)。また、広葉樹林でコンディショニングを行なったリターに比べ、スギ林地点でコンディショニングを行なったリターはCN比が低かった。リターのCN比には、河川規模×植生の有意な相互作用が認められ、大溪流地点では広葉樹林地点で高かった。

表2. 調査地の物理化学特性およびリター量

河畔植生	河川規模	溪流名	標高 (m)	流域面積 (k m <sup>2</sup> )	河道幅 (m)	水温 max(°C)	水温 min(°C)	pH	電気伝導度 (μ s/cm)
スギ	大	平井川	380	2.06	3.6	13.3	17	7.13	90.0
人工林	小	三内川	330	1.03	1.8	14	18.7	6.93	127.0
落葉広葉樹林	大	矢沢	410	3.78	3.3	12	16.8	6.96	77.8
葉樹林	小	湯場ノ沢	400	1.17	2.3	ND	ND	7.73	76.4

※ 湯場ノ沢のデータは2005年10月14日、他の地点については2005年9月23日に計測した

(水温は9月23日~10月14日の値)

河畔植生	河川規模	溪流名	総河床面積(m <sup>2</sup> )	瀬のリターパッチ(m <sup>2</sup> )	割合(%)	面積あたりリター量(g)	溪流の調査区域における 総面積あたり瀬のリター量 (g/m <sup>2</sup> )	淵のリターパッチ(m <sup>2</sup> )	割合(%)	面積あたりリター量(g)	溪流の調査区域における 総面積あたり淵のリター量 (g/m <sup>2</sup> )
スギ	大	平井川	181	1	0.55	1046	5.78	1.3	0.72	452	3.25
人工林	小	三内川	91	0.5	0.55	1200	6.59	1.5	1.65	605	9.97
落葉広葉樹林	大	矢沢	230.5	0.58	0.25	1026	2.57	1.2	0.53	101	0.54
葉樹林	小	湯場ノ沢	139	0.95	0.68	800	5.47	4.2	2.99	206	6.14

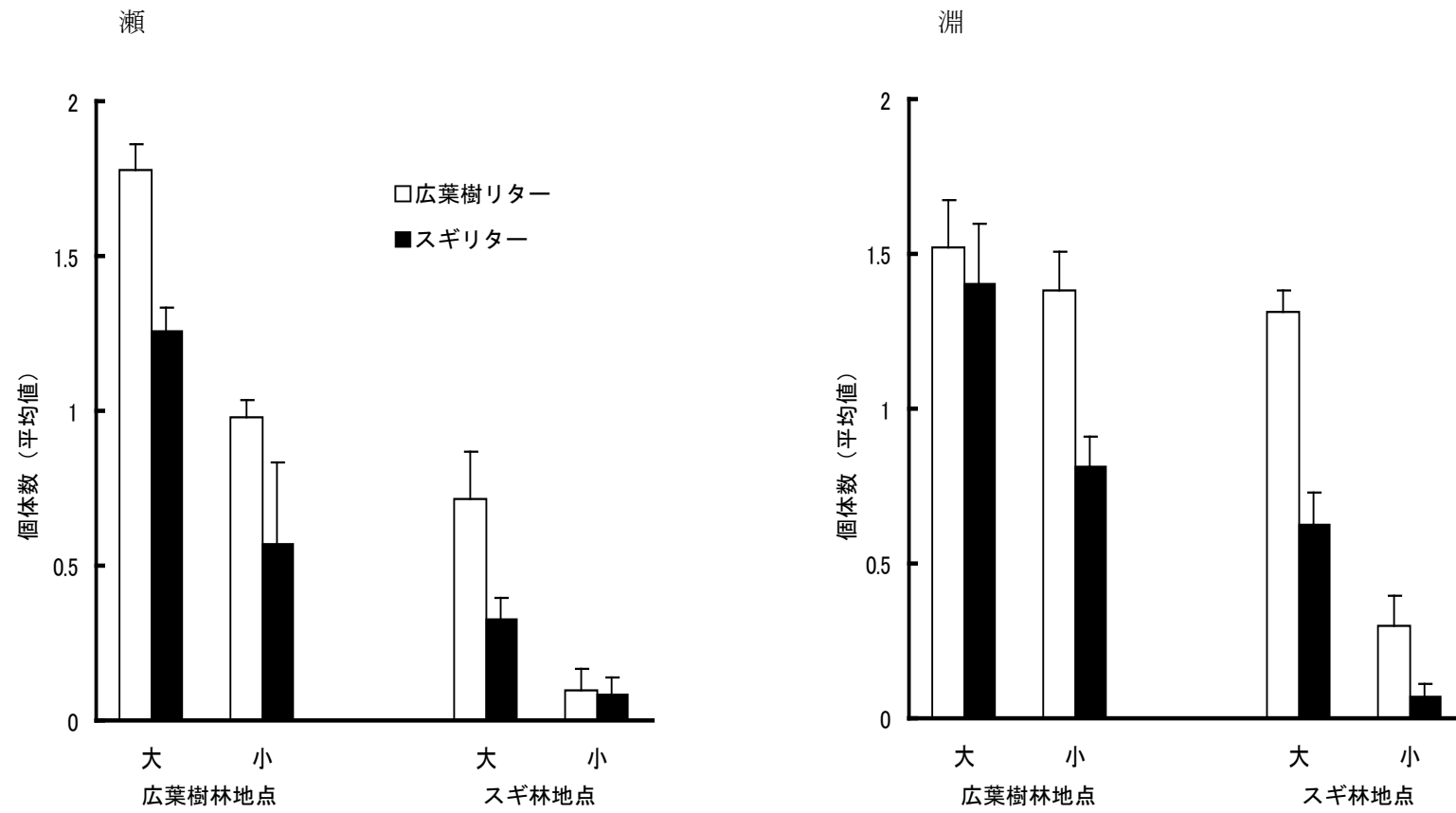


図3. コカクツツトビケラ類のリターバッグあたり個体数についての広葉樹林地点とスギ林地点、および広葉樹リターバッグとスギリターバッグの比較 (エラーバーはSE).



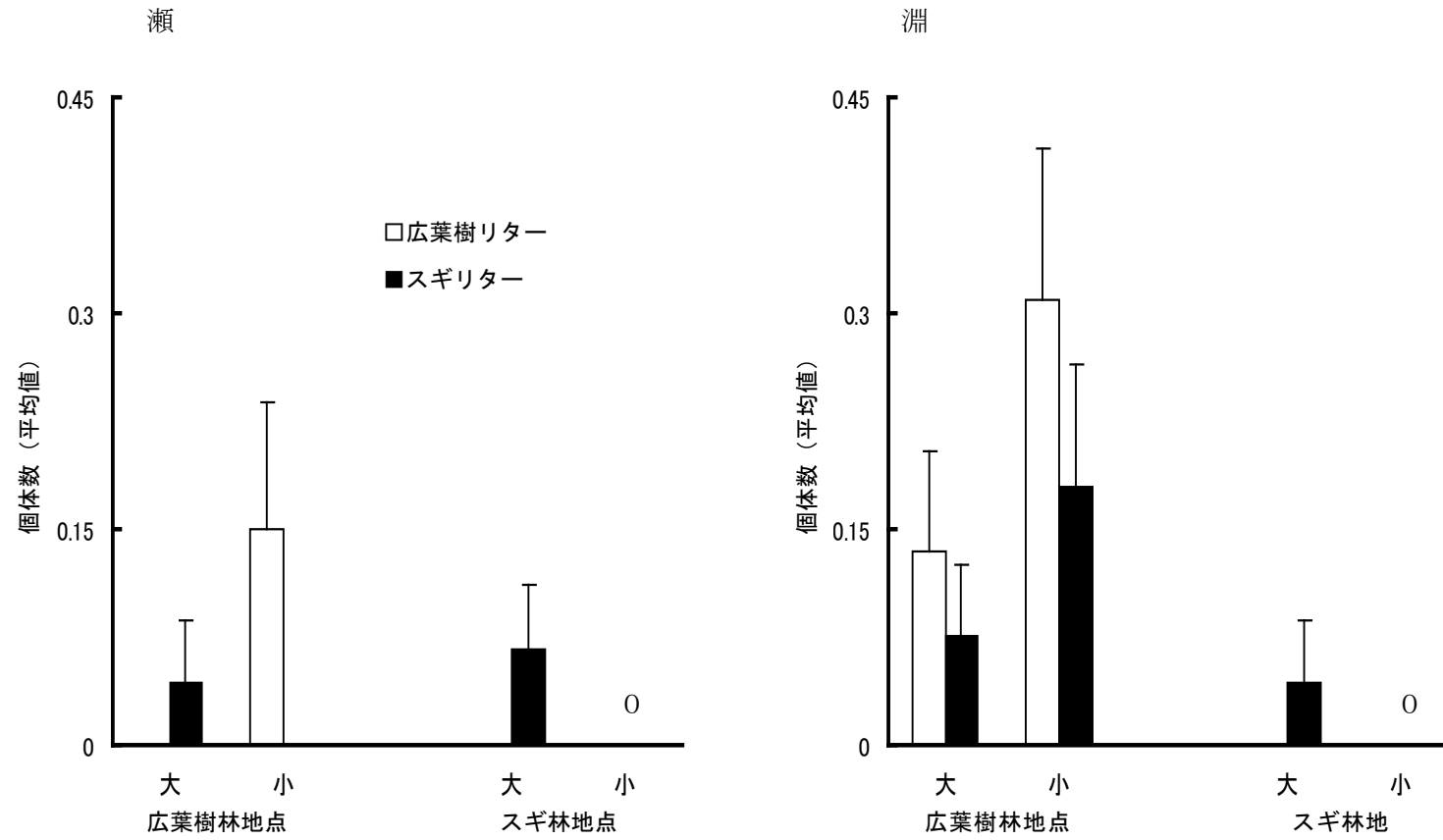


図4. オオカクツトビケラのリターバッグあたり個体数についての広葉樹林地点とスギ林地点、および広葉樹リターバッグとスギリターバッグの比較 (エラーバーはSE).

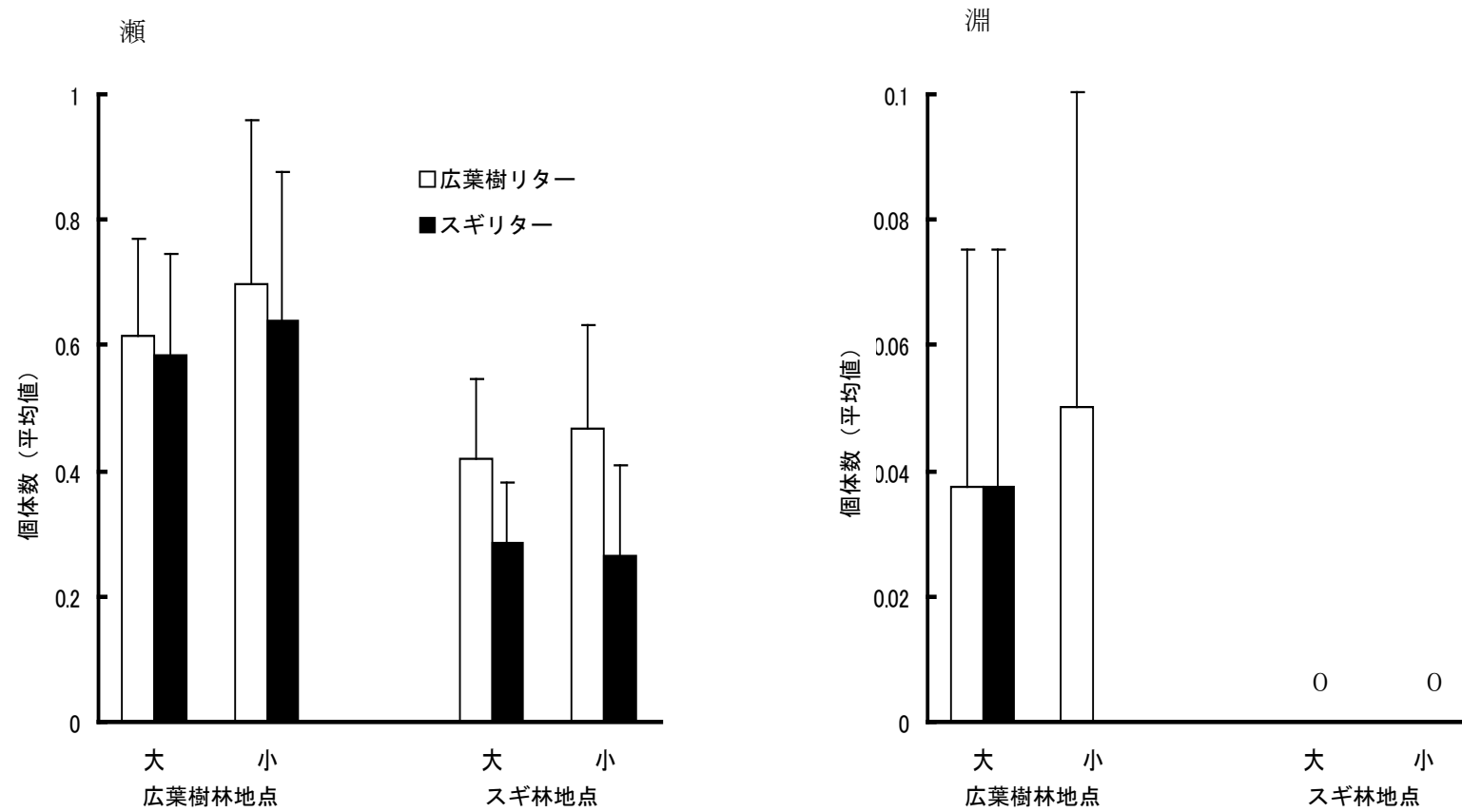


図5. オナシカワゲラ属のリターバッグあたり個体数についての広葉樹林地点とスギ林地点、および広葉樹リターバッグとスギリターバッグの比較 (エラーバーは SE).

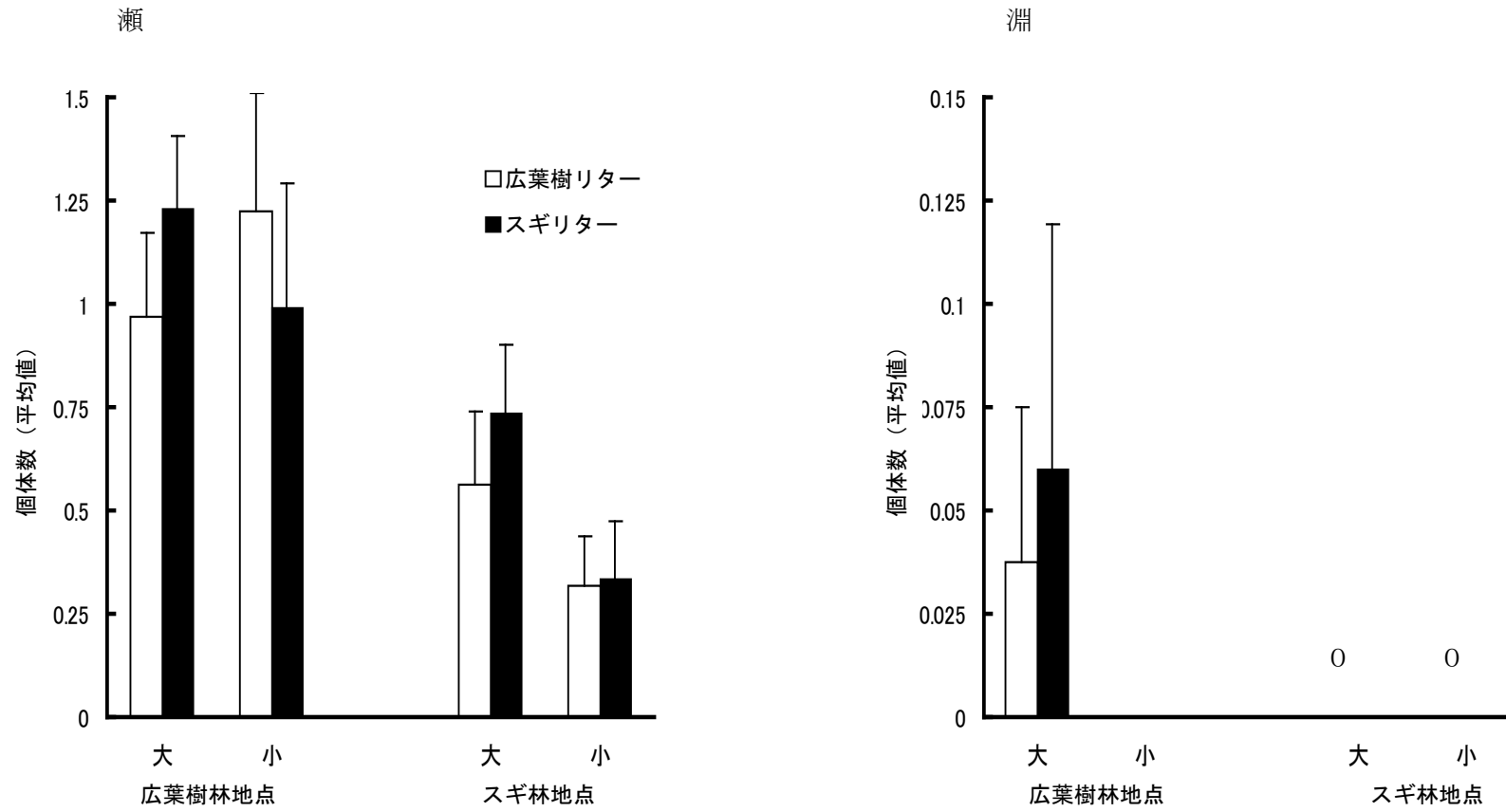


図6. ユビオナシカワゲラ属のリターバッグあたり個体数についての広葉樹林地点とスギ林地点、および広葉樹リターバッグとスギリターバッグの比較 (エラーバーはSE).

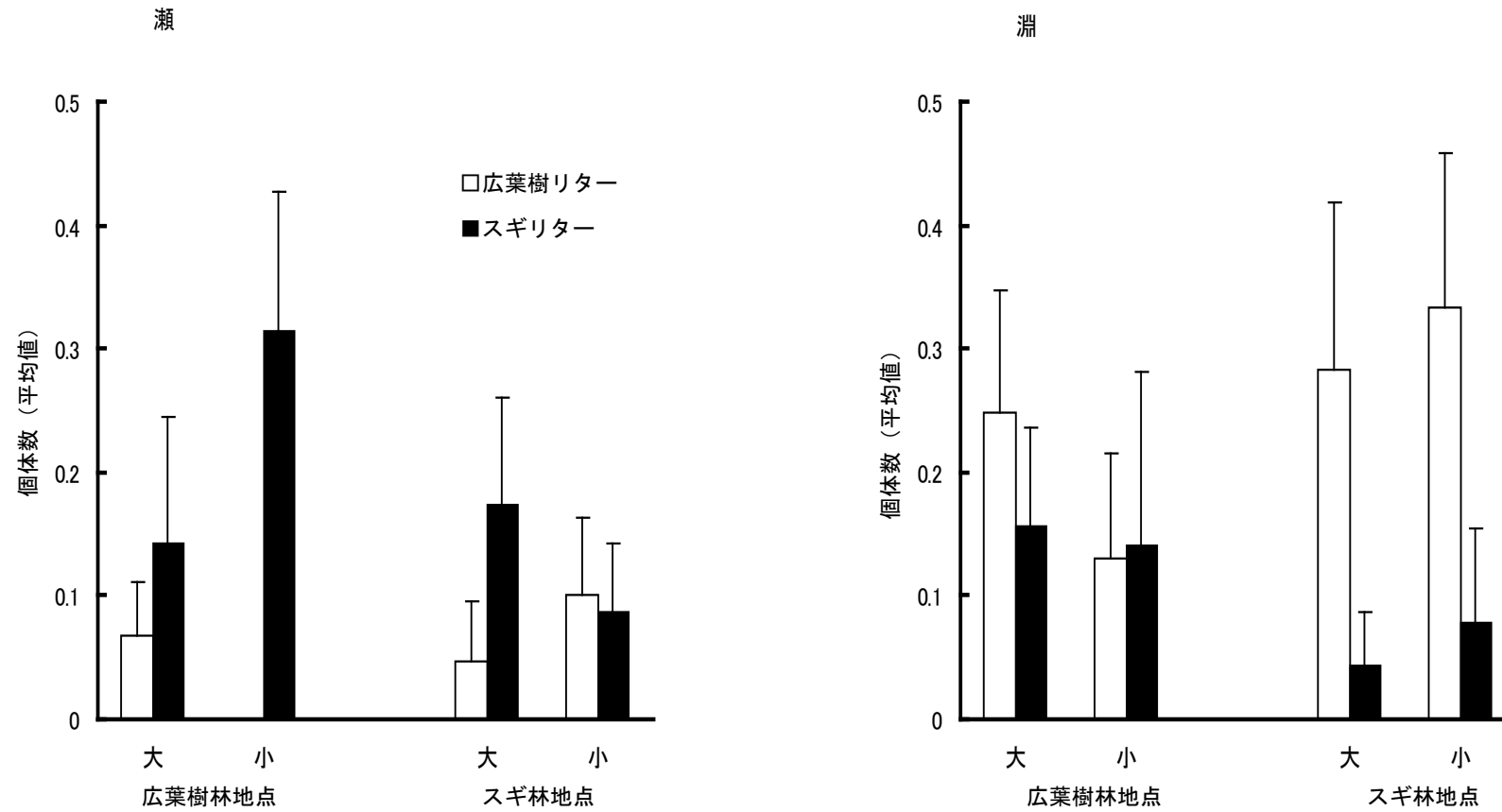


図7. トビイロカゲロウ属のリターバッグあたり個体数についての広葉樹林地点とスギ林地点、および広葉樹リターバッグとスギリターバッグの比較 (エラーバーはSE).

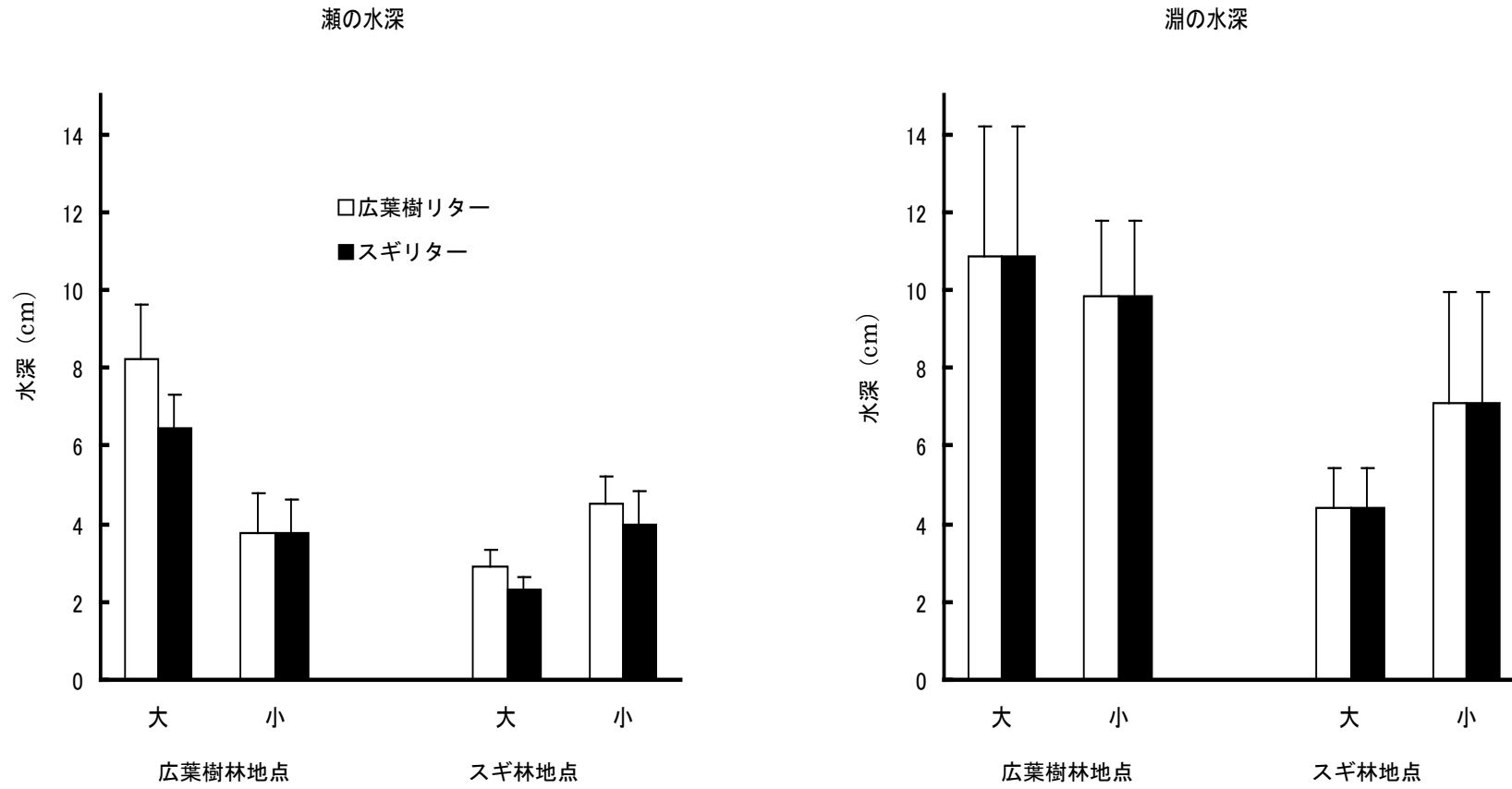


図8. リターバッグ回収時のリターバッグ設置場所の水深 (エラーバーはSE).

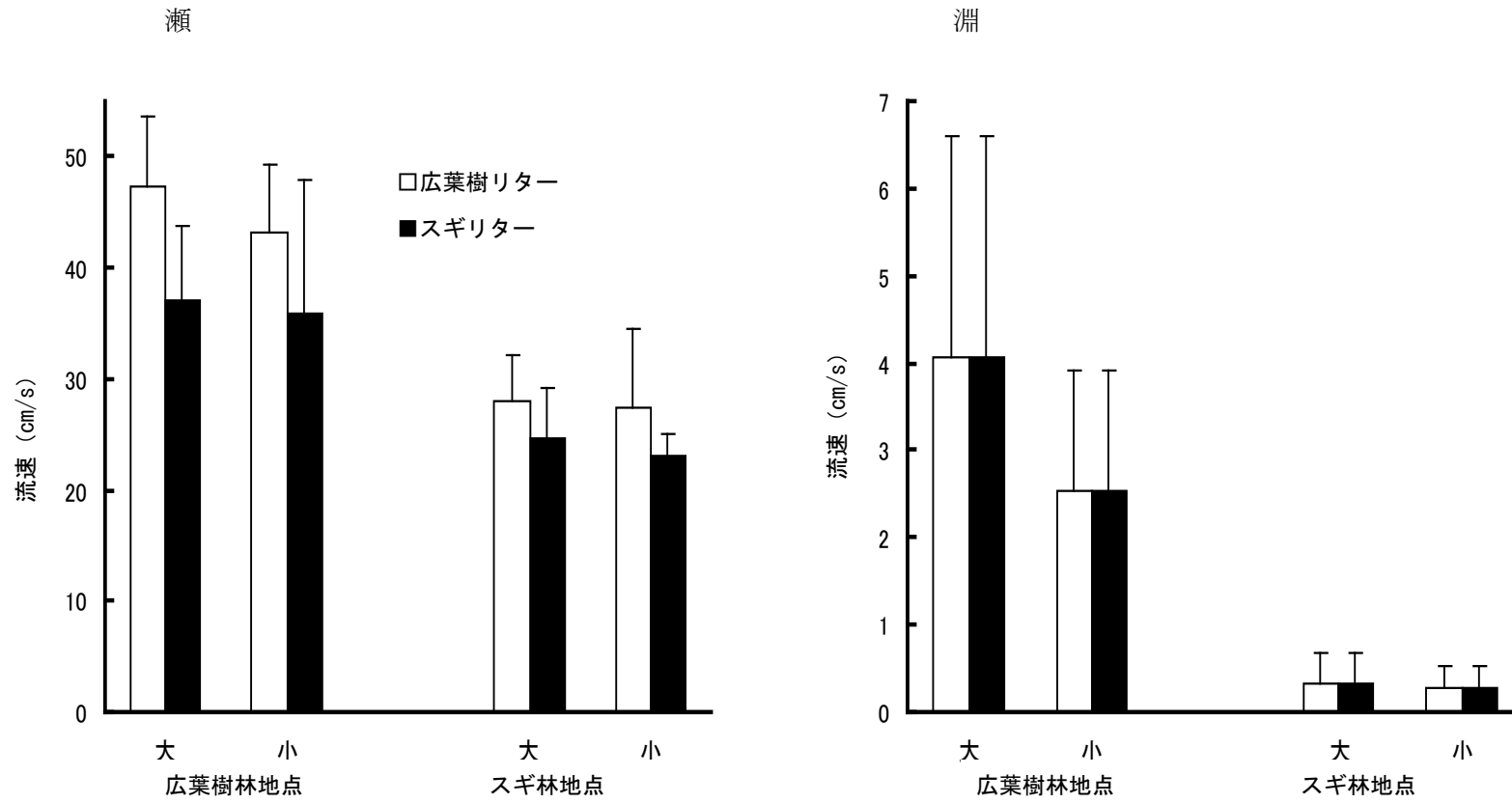


図9. リターバッグ回収時のリターバッグ設置場所の6割水深流速 (エラーバーはSE).

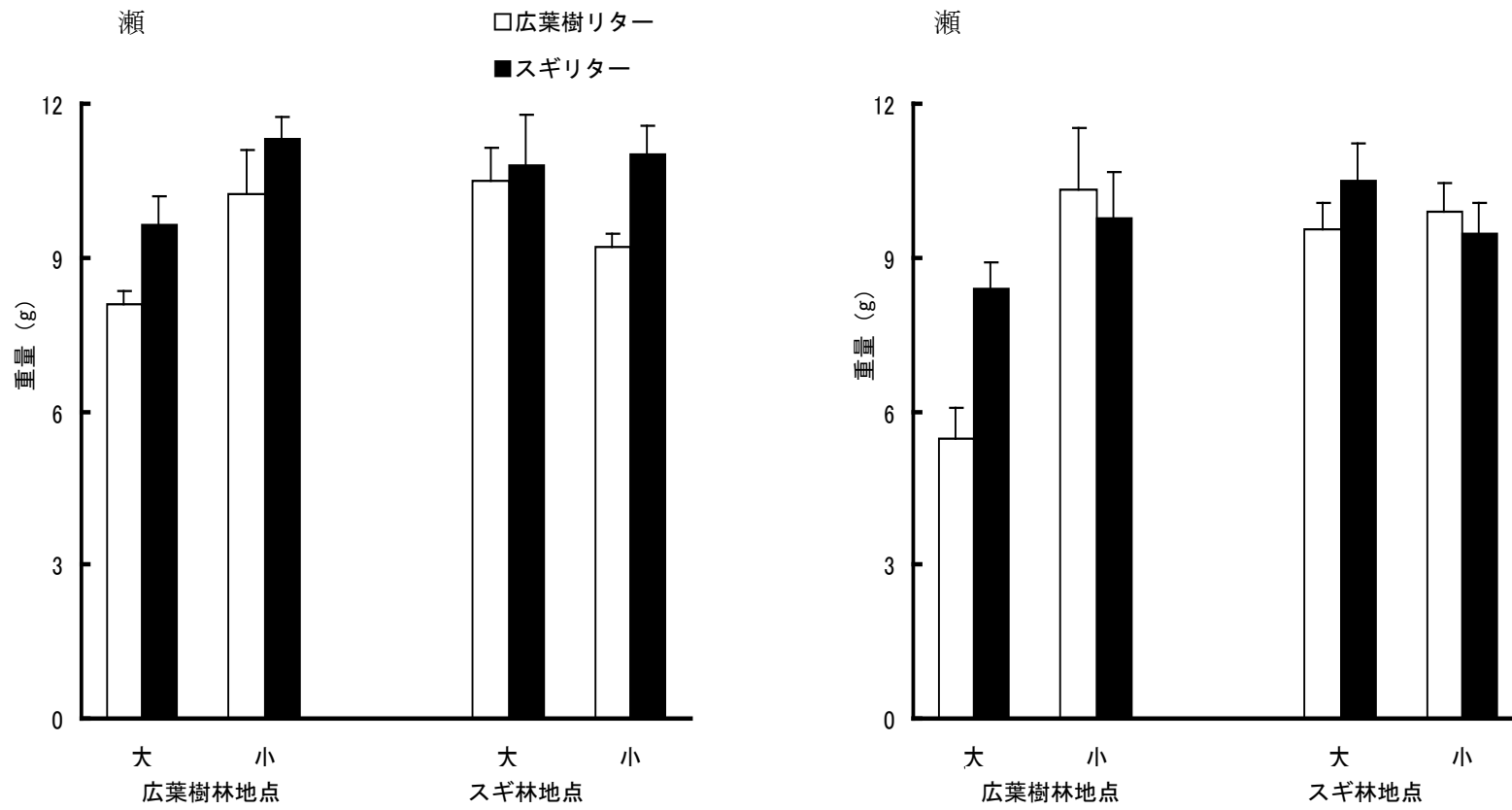


図10. シュレツダー侵入定着実験において、設置後回収したリターバッグのリター重量 (エラーバーはSE).

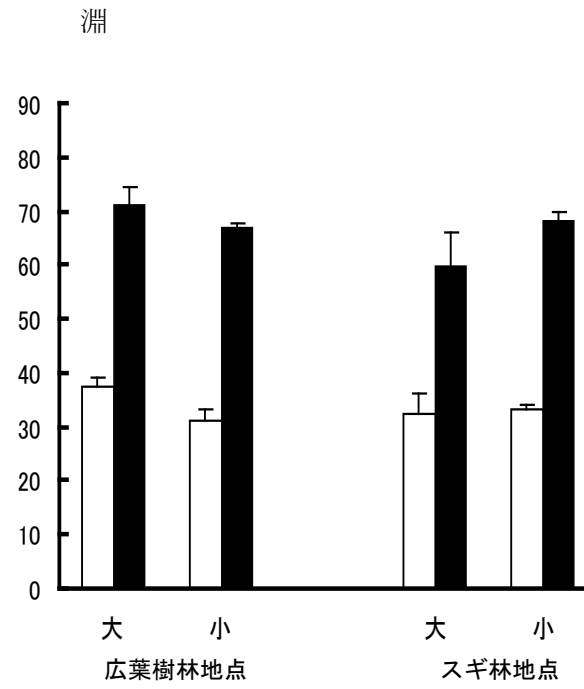
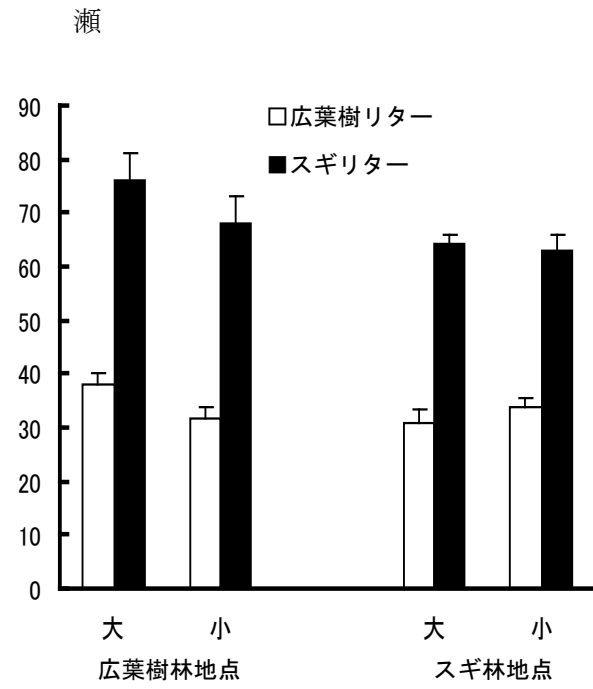


図11. リターバッグ回収時のリターのCN比 (エラーバーはSE).



## 4. シュレツダー飼育実験

### 4-1. 方法

シュレツダーにとってのスギ落葉リターの好適性、および、スギ溪畔林における落葉リターの微生物コンディショニングが、シュレツダーに及ぼす影響を明らかにするため、室内飼育実験を行った。飼育したシュレツダー種は、カスガカクツツトビケラとオオカクツツトビケラである。これらの種を選んだ理由は、調査地点において個体数、バイオマスが多く、また、種まで同定可能であり容易に飼育できるからである。これらの種に、矢沢および平井川のそれぞれでコンディショニングを行ったスギリターと広葉樹リターの、計 4 条件のリターのいずれかを供し、シュレツダーの生存、成長、発育を比較した。

#### カスガカクツツトビケラ飼育実験

カスガカクツツトビケラの飼育個体は、2005 年 5 月 24 日に矢沢（広葉樹林大溪流地点）において採集した。採集した個体は、蓋に 5 mm の穴を 6 つあけた 17×25×7 cm のタッパーに入れて、冷蔵保管して持ち帰り、実験開始まで 15°C で保管した。トビケラに供する落葉リターは、矢沢、平井川（スギ林大溪流地点）のそれぞれで、シュレツダー侵入定着実験と同様に、5 月 11 日から 13 日間コンディショニングを行なったものを用いた。飼育実験は 2005 年 5 月 25 日に開始し、直径 12 cm、深さ 6 cm の円形ポリエチレン容器に、2 日間汲み置きした水道水 200 ml と、リター 4 g（湿重）、カスガカクツツトビケラを 5 個体入れ、恒温室内（15°C、12L-12D）で飼育した。各条件とも繰り返しは 10 とした。実験開始 5 日後（5 月 30 日）に、タッパーに入れて 10°C で保管しておいた個体から 20 個体をランダムに選び、体重（50°C 48 時間乾燥後）を秤量したところ、 $0.64 \pm 0.32$  mg（平均±標準偏差、N = 20）であった。原則として 2 日に一回、各個体について死亡および羽化を確認し、飼育水を交換した。死亡個体はそのつど除去した。羽化個体は交尾器により種を確認し、雌雄を判定した後、50°C で 48 時間以上乾燥し、0.01 mg まで秤量した。9 月 8 日には、99% の個体が羽化もしくは死亡したので、実験を打ち切った。

#### オオカクツツトビケラ飼育実験

オオカクツツトビケラの飼育個体は、2005 年 10 月 14 日に湯場ノ沢（広葉樹林小溪流地点）において採集した。採集した個体は、蓋に 5 mm の穴を 6 つあけた 17×25×7 cm のタッパーに入れて、冷蔵保管して持ち帰り、実験開始まで 10°C で保管した。トビケラに供する落葉リターは、矢沢、平井川のそれぞれで、シュレツダー侵入定着実験と同様に、9 月 23 日から 21 日間コンディショニングを行なったものを洗わずに用いた。飼育実験は、10 月 14 日に開始し、17cm×11cm、深さ 6cm のポリエチレン容器に、2 日間汲み置きした水道水 400 ml と、リター 8 g（湿重）、オオカクツツトビケラを 5 個体入れ、恒温室内（11 月 4 日

までは 10°C, それ以降は 8°C, 10 月 30 日までは 12L-12D, それ以降は 8L-16D) で飼育した。各条件につき繰り返しは 10 とした。実験開始後 34 日後 (11 月 7 日) に, 各条件につき死亡個体のない 1 つの容器を選び, 体重 (50°C 48 時間乾燥後) を秤量したところ,  $4.80 \pm 2.33$  mg (平均 $\pm$ 標準偏差, N = 20) であり, 4 条件間で有意差は認められなかった (表)。原則として 7 日に一回, 死亡および羽化を確認し, 飼育水を交換した。死亡個体はそのつど除去した。飼育は 12 月 28 日まで行なったが, 羽化は全くみられなかったため実験を打ち切った。生存個体は巣を除去し, 50°C で 48 時間以上乾燥後, 0.01 mg まで秤量した。

### 統計解析

生存, 羽化を確認した日ごとの実験開始からのシュレツダーの生存率, 実験終了時までの羽化率, 羽化までの日数, 羽化個体もしくは実験終了時の体重について, 供与リターの樹種 (広葉樹, スギ), コンディショニング場所 (広葉樹林, スギ林) を要因とした二元分散分析を行なった。樹種 $\times$ コンディショニング場所の相互作用が有意であった場合には, Fisher の PLSD 検定により 4 群間の事後多重比較を行なった。解析はすべて統計解析ソフトウェア SYSTAT8.0 を用いて行い, 有意水準は 5% に設定した。

## 4-2. 結果

### カスガカクツツトビケラ飼育実験

実験開始 22 日目に, 羽化個体をはじめ確認された。実験開始以降 20 日後まで, スギ落葉リターを与えた個体のほうが, 広葉樹落葉リターを与えた個体よりも累積死亡率は常に高く, 実験開始 5 日目から 20 日目まで, 累積死亡率には有意な樹種の影響が検出された (図 1 2)。最初に羽化個体を確認された直前の実験開始 20 日目の, スギリター供与処理の累積死亡率は, 広葉樹リター供与処理の 1.9 倍であった (図 1 3 (a))。スギリターを与えた個体の羽化率は, 広葉樹落葉リターを与えた個体の 36% にすぎず, 羽化率には有意な樹種の影響が認められた (図 1 3 (b))。また, 羽化率には樹種 $\times$ コンディショニングの有意な相互作用が認められ, 樹種間の差は, スギ林地点でコンディショニングを行なったリターで大きかった。スギリターを与えた個体の羽化までの平均日数は, 落葉広葉樹リターを与えた個体よりも 21 日ほど遅く, 日数には有意な樹種の影響が認められた (図 1 3 (c))。羽化までの日数には樹種 $\times$ コンディショニングの有意な相互作用が認められ, スギ林地点でコンディショニングを行なったスギリターで特に羽化が遅れた。羽化成虫の体重は, スギリター供与個体のほうが広葉樹リター供与個体よりも有意に小さく, 平均で 1.4 倍の違いがあった (図 1 3 (d))。体重にも, 樹種 $\times$ コンディショニングの有意な相互作用が認められ, スギ林地点でコンディショニングを行なったスギリターを与えた個体は, 特に体重が小さかった。

広葉樹林地点でコンディショニングした広葉樹リターを与えた個体は, 実験開始から 40

日ですべての個体が羽化または死亡し、羽化までの平均日数は 36 日で、羽化個体の平均体重は 1.2mg、最終的な平均羽化率は 58%、平均死亡率は 42%であった。スギ林地点でコンディショニングした広葉樹リターを与えた個体は、実験開始から 42 日ですべての個体が羽化または死亡し、羽化までの平均日数は 34 日で、羽化個体の平均体重は 1.4 mg、最終的な平均羽化率は 70%、平均死亡率は 30%であった。広葉樹林地点でコンディショニングしたスギリターを与えた個体は、実験開始から 107 日後の実験終了時点で平均羽化率は 22%、平均死亡率は 74%、羽化までの平均日数は 52 日、羽化個体の平均体重は 1.0 mg、であった。スギ林地点でコンディショニングしたスギリターを与えた個体は、実験開始から 73 日ですべての個体が羽化または死亡し、羽化までの平均日数は 59 日で、羽化個体の平均体重は 0.9mg、最終的な平均羽化率は 26%、平均死亡率は 74%であった。羽化個体の平均体重と羽化までの平均日数について、コンディショニングの地点とリターの樹種、羽化個体の性別を要因として 3 元分散分析を行った結果、平均体重は樹種と樹種×コンディショニングの相互作用がみられた。生存率に関しては、実験開始後 6~22 日目と 42 日目以降、樹種に関して差が認められた。

#### オオカクツツトビケラ飼育実験

実験期間内に羽化個体は見られなかった。生存率に関して、実験開始後 15 日目にはコンディショニング、32 から 45 日目には樹種×コンディショニングの有意な影響がみられた(図 1 4(a))。実験終了後の体重に関しては、樹種またはコンディショニングによる違いは検出されなかったが、広葉樹リターについては、スギ林地点でコンディショニングをしたものを与えた個体で有意に重く、その差は 1.2 倍で、スギ林地点でコンディショニングしたリターでは広葉樹リターを与えた個体で有意に重く、その差は 1.4 倍であった(図 1 4(b))。

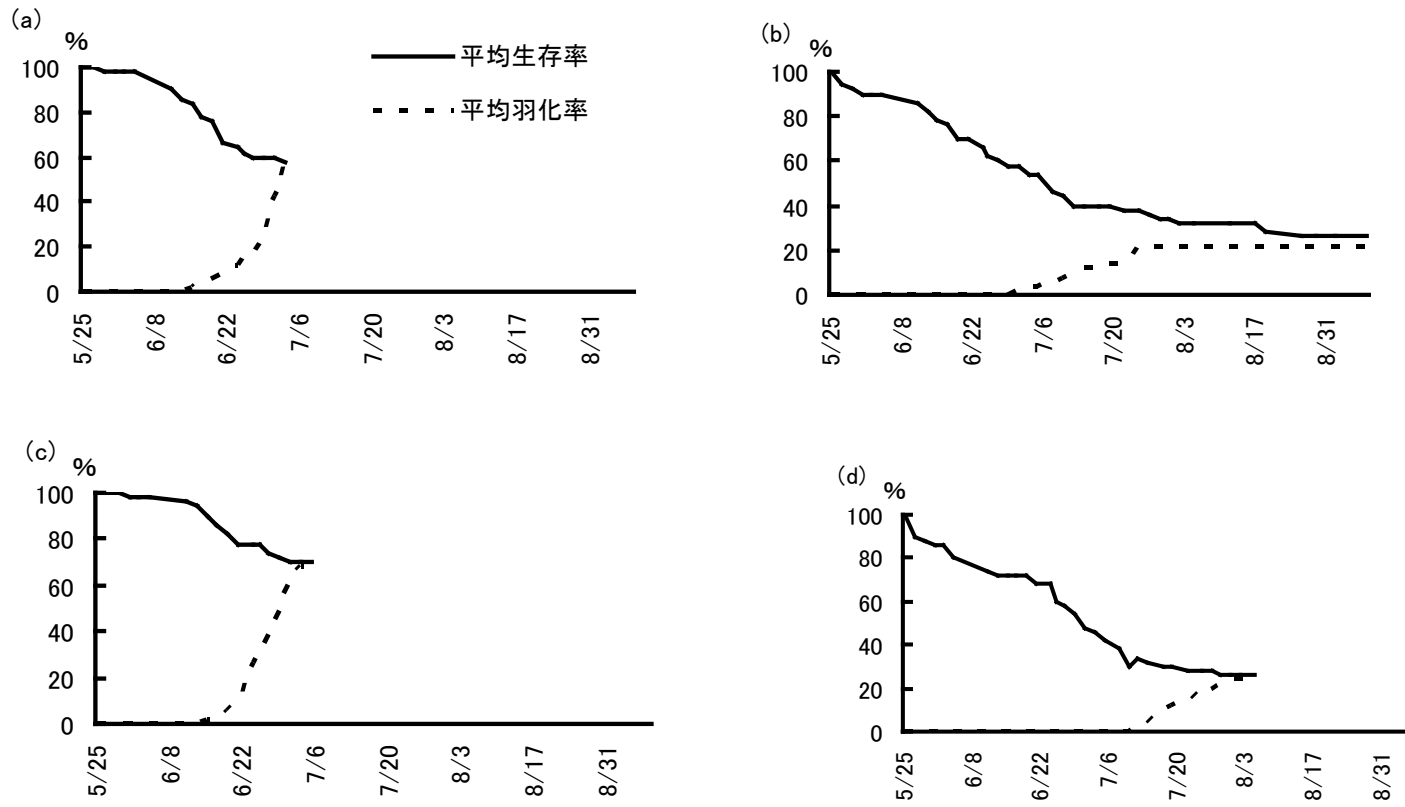


図12. カスガカクツトビケラの死亡および羽化過程. (a) 広葉樹林地点でコンディショニングした広葉樹リターを与えた個体 (b) 広葉樹林地点でコンディショニングしたスギリターを与えた個体 (c) スギ林地点でコンディショニングした広葉樹リターを与えた個体 (d) スギ林地点でコンディショニングしたスギリターを与えた個体.

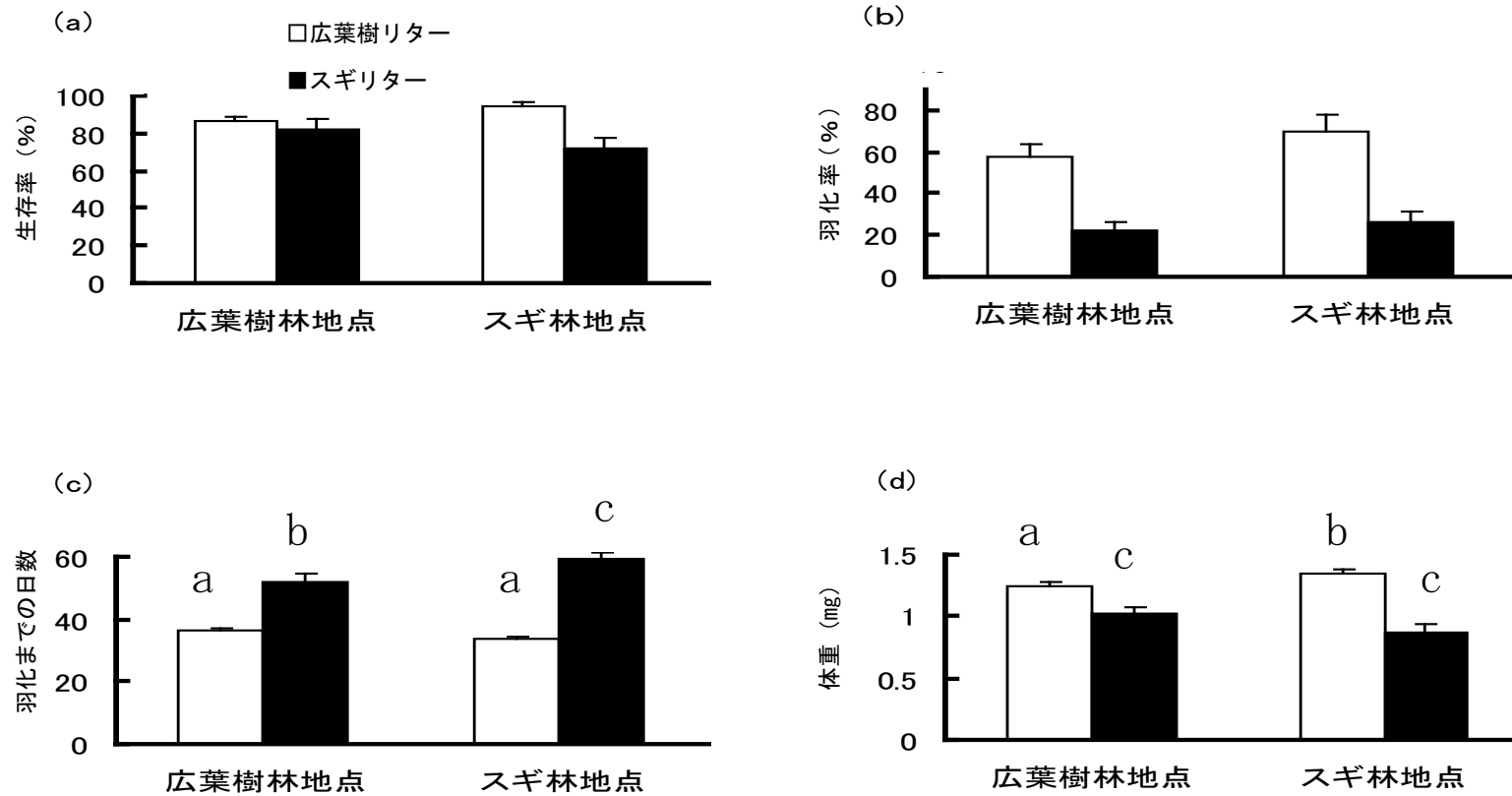


図13. スギ林地点および広葉樹林地点でコンディショニングしたスギリターもしくは広葉樹リターを供与したカスガカクツツトビケラ飼育実験の結果 (エラーバーはSE). (a) 実験全体で最初に羽化個体が確認された直前の日の、平均生存率 (b) 平均羽化率 (c) 羽化までの平均日数 (d) 成虫の平均体重.

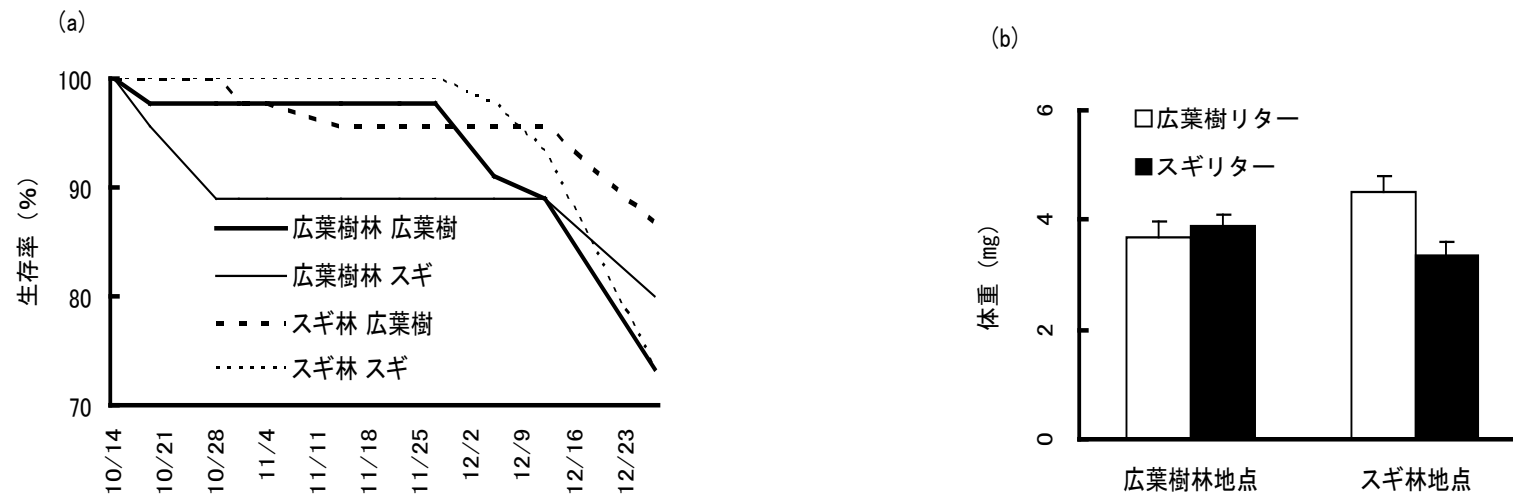


図 14 スギ林地点および広葉樹林地点でコンディショニングしたスギリターもしくは広葉樹リターを供与したオオカクツツトビケラの飼育実験結果. (a) 生存率 (b) 実験終了時の平均体重 (エラーバーは SE).

## 5. 考察

### シュレツダーの生息密度とスギ植林との関係

シュレツダー分布調査において、溪畔に落葉広葉樹が優占する地点に比較して、溪畔にスギが優占する地点で生息密度が低かった種は、オンダケトビケラ属とオオカクツツトビケラであった。このうち、オンダケトビケラ属は、標高 1000 m 以上にのみ出現し、高水温が分布制限要因となっている可能性がある。多摩川流域において、スギ植林地は標高の低い場所に多い。そのため、オンダケトビケラ属の生息密度がスギ林地点で低かったのは、スギ植林の負の影響ではなく、水温と溪畔植生との交絡によるものである可能性がある。一方、マルバネトビケラ属とオオカクツツトビケラは、標高 1000 m 以上の地点では生息密度が低く、オンダケトビケラ属とは逆に高水温が分布制限となっているために、スギ林地点と広葉樹林地点で生息密度に差が認められなかった可能性が高い。標高 1000 m 以下の地点のみについて比較を行った場合に、スギ林地点でこれらの分類群の生息密度が有意に低かったのはこのためと考えられる。

### シュレツダーにとってのスギ落葉リターの好適性

シュレツダー侵入定着実験と飼育実験において、コカクツツトビケラ類は、広葉樹リターに比べてスギリターの選好性が低く、このほとんどを占めるとされるカスガカクツツトビケラは、広葉樹リターを与えた場合に比べて、スギリターを与えた場合には生存、成長、発育が悪かった。シュレツダーは、一般に柔らかく、窒素含有率が多く、フェノール類の少ない葉を好み、このような葉を摂食した場合、シュレツダーの成長や発育は高まることが多い (Winter & Estes, 1992; Kok et al., 1992; Canhoto & Graça, 1999)。スギリターは、広葉樹リターに比べて、硬く、窒素含有率が少なく、リグニン含有率が高い (仁王ら, 1989)。本研究においても、2~3 週間コンディショニングを行ったスギリターは、広葉樹リターに比べて約 2 倍の CN 比を示した。さらに、コカクツツトビケラ類は、リターを食物のみならず巣材としても利用する。巣材は薄く方形に切り刻んだ植物リターを用い、一般に広葉樹の落葉リターを利用することが多い。スギリターは、そのように加工することが困難であり、巣材としても不適であると考えられる。スギリターが食物、巣材として不適であることが、スギ溪畔林の溪流におけるコカクツツトビケラ類の生息数の少なさを生じた原因のひとつであると推察される。

シュレツダー侵入定着実験と飼育実験において、オオカクツツトビケラは、生息数の多い広葉樹林地点 (スギ林地点の約 9 倍) では、スギリターに対する選好性は低いことが示され、スギ林地点でコンディショニングを行なった場合に限るものの、成長は広葉樹リターに比べてスギリターを与えた個体で悪かった。オオカクツツトビケラにとっても、コカ

クツツトビケラ類と同様に、スギリターは食物として不適であると考えられる。広葉樹リターを好む理由としては、コカクツツトビケラ類と同じく、リターを噛み砕いて食物や巣材として利用することから、形状と柔らかさが適していることと、スギリターとの成分の違いによる食物としての質の違いがあるものと思われる。巣材としては、若齢幼虫時はコカクツツトビケラ類と同様のものを用いるが、終齢幼虫や蛹は、材など硬いものを用いる。その限りでは、コカクツツトビケラよりも巣材制限は小さいと考えられ、飼育実験において明瞭な差が出なかったのは、そのためかもしれない。あるいは、実験期間を長くすると差が出るのかもしれない。いずれにせよ、スギ溪畔林の溪流においてオオカクツツトビケラの生息数が少なかったことには、スギリターの不適さが関与していたものと考えられる。

シュレツダー侵入定着実験において、オナシカワゲラ属、ユビオナシカワゲラ属は、スギリターに対する選好性が低いということにはなかった。これらがトビケラ目 2 種と異なった応答を示した理由として、第一に、これら 2 グループ間における落葉リターの摂食様式の違いが考えられる。カクツツトビケラ科の少なくとも 4 齢から 5 齢（終齢）幼虫は、葉を丸ごと噛み砕いて摂食する（奥田, 2005）のに対し、オナシカワゲラ属とユビオナシカワゲラ属は、葉の表皮を削り取って摂食する。そのため、これらのカワゲラ類にとって、スギリターの硬さやリグニンの多さは食物として制限にならない可能性がある。第二に、コカクツツトビケラ類や、オオカクツツトビケラは、巣材としても落葉リターを利用するのに対し、カワゲラ類はその必要がない、という違いが考えられる。

オナシカワゲラ属とユビオナシカワゲラ属に関しては、シュレツダー分布調査ではスギ林地点と広葉樹林地点で生息密度に差は認められなかったが、シュレツダー侵入実験では、スギ林地点で生息数が少なかった。これは、スギ林地点には、この 2 属に対して樹種以外の何らかの負的作用があることを示唆している。負的作用として、①この 2 属はリター表面の微生物に対する依存が大きく、C/N比に現れる微生物バイオマスはスギ林地点で大きい、微生物活性は低いこと、②広葉樹林地点とスギ林地点では微生物相が異なり、これら 2 属の選好する微生物相は広葉樹林地点のものであること、③2 属が成長する冬季の水温が、スギ林で高く、不適であること、などが考えられるが、解明には更なる研究が必要である。

シュレツダー侵入定着実験において、トビイロカゲロウ属は、瀬では広葉樹リターよりもスギリターを選好するのに対し、淵では広葉樹リターのほうを選好した。それぞれの個体サイズを確認すると、淵のバッグに定着していた個体は瀬のバッグの個体より大きい傾向があった。このことから、瀬と淵でスギリターに対する選好性が異なった理由として次の二点が考えられる。第一に、瀬と淵に生息するトビイロカゲロウ属は別種であり、スギリターの選好性はそれぞれの種で異なる可能性がある。関東地方の山地溪流では、4 月から 7 月にかけて、3~4 種のトビイロカゲロウ属の羽化がみられるが、それぞれの種の羽化ピークには一ヶ月ほどのずれが存在する。これらの種は幼虫では同定不能であるが、生活環境のずれのため同時期に幼虫として出現する個体には、体サイズに相違があると推測される。



しかし、トビイロカゲロウ属における植生の種間差についての報告例はない。第二に、同種、異種に関わらず、トビイロカゲロウ属は発育段階により生息場所とリターの選好性が異なる可能性がある。トビイロカゲロウ属は、主に FPOM を摂食するが、成長すると落葉リターを摂食するようになると考えられる。スギリターは広葉樹リターに比べて重量あたりの表面積が大きく、形状も複雑であるため、流下 FPOM を補足しやすいと思われる。これらのことから、トビイロカゲロウ属は、FPOM を主に摂食する若齢時には瀬に生息し、スギリターを生息場所として好むが、成長するにつれて淵で落葉リターを摂食するようになると、食物として質の良い広葉樹リターを好む可能性がある。

### スギ溪畔林の微生物コンディショニングを介したシュレツダーに対する影響

シュレツダー侵入定着実験において、2週間コンディショニングさせたリターの CN 比には、スギ林地点あるいは広葉樹林地点でコンディショニングさせたことによる違いは認められなかったが、侵入定着のための期間を含めて計 3 週間、溪流に設置したリターでは、スギ林地点に設置したリターのほうが CN 比は低く、その差は大溪流地点で大きかった。微生物が多く定着し、葉のコンディショニングが進行するほど、リターの CN 比は低下する。スギ人工林の土壌浸透水中では、落葉広葉樹林地点の土壌浸透水中に比べ、硝酸態窒素が多くなる例が知られている（加藤ら, 1993）。このことより、スギ人工林の溪流でも硝酸態窒素が増加する可能性がある。さらに、溪流のリターに付随する微生物バイオマスは、窒素に制限を受けている場合が少なくないことから、溪畔がスギ人工林である溪流では、リターの微生物バイオマスが増加したことが考えられる。また、矢沢（広葉樹林大溪流地点）と平井川（スギ人工林大溪流地点）では水温に違いは認められず、水温の影響があったとは考えにくい。

広葉樹リターを与えたカスガカクツツトビケラは、コンディショニングをスギ林地点で行なったリターを利用した個体のほうが、羽化成虫の体重は大きかった。カスガカクツツトビケラに供与したリターには、コンディショニングを行なった地点間で有意差は検出されなかったものの、さらに 1 週間溪流に設置したリターではスギ林地点のほうが CN 比は低かったことから、広葉樹リターに付随する微生物バイオマスのスギ林地点における増加が、トビケラの生存や成長を高めたものと考えられる。しかし、スギリターを与えたトビケラでは、そのような傾向は認められず、むしろコンディショニングをスギ林で行なったリターを利用した個体のほうが、広葉樹林地点で行なったリターを利用した個体よりも、羽化までの日数は長かった。スギ林では、広葉樹林に比べて日射量が少ないため下層植生が乏しく、降雨時の土砂流入が多い（古江, 2006）ことから、スギ林地点では流下シルトが多い可能性がある。スギリターは、広葉樹リターに比べ表面積が大きく複雑な形状であるため、シルトを多く補足しやすく、その結果スギ林地点のスギリターの有機物含有量が低下し、シュレツダーの食物として質が低下したと考えられる。コカクツツトビケラ類がスギ林地

点で少なかったのは、スギリターに対する選好性，好適性に加え，シルトの影響があったのかもしれない。

オオカクツツトビケラについても，飼育実験の結果は同様の傾向が示された。広葉樹リターでは，スギ林でコンディショニングしたもののほうがよく，スギ林地点でコンディショニングしたリターでは広葉樹リターで良い成長を示した。このことは，カスガカクツツトビケラと同じく，スギ林地点にシルトが多く、スギリターはそれを多く補足してしまうため，窒素含有率が低下した結果だと考えられる。

## 6. まとめ

以上をまとめると、溪畔のスギ植林は、今回検討したシュレツダーの8分類群のうち、オナシカワゲラ属、ユビオナシカワゲラ属、マルバネトビケラ属、オオカクツツトビケラ、コカクツツトビケラ類の5分類に負の影響を及ぼすものと判断される。一方、トビイロカゲロウ属、トビイロトビケラ属、オンダケトビケラ属に負の影響を及ぼす証拠は得られなかった。負の影響が生じている分類群では、スギリターの食物および巣材料としての不適さ、もしくは渓流水の化学性などがその原因であると考えられた。したがって、溪畔のスギ植林は、落葉食河川底生動物の種多様性に影響を及ぼすことが確証された。

落葉広葉樹溪畔林のスギ人工林への改変は、シュレツダー群集の総バイオマスを低下させることで、河川生態系に大きく影響することも考えられる。シュレツダーによる落葉リター破碎活動は、そのバイオマスの減少とともに低下するであろうから、スギ溪畔林への改変によりリターの分解速度は遅くなると予想される。このことは、FPOMの産出量が低下し、それらを利用する底生動物にも負の影響を及ぼす可能性がある。さらに、シュレツダーを捕食する生物に対しても餌資源の減少が生じることになる。また、破碎活動による落葉リターからの栄養塩放出が減少し、溪流生態系内の栄養塩循環速度が低下する可能性もある。溪畔植生を落葉広葉樹林からスギ人工林へ改変することは、シュレツダーを介して、溪流および下流域の生物群集に負の影響を及ぼす可能性がある。

## 7. 引用文献

- Anderson N. H. & Sedell J. R., 1979. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Annual Review of Entomology* 24:351-377.
- Arsuffi T. L. & Suberkropp K., 1989: Selective feeding by shredders on leaf-colonizing stream fungi: comparison of macroinvertebrate taxa. *Oecologia* 79: 30-37.
- Cummins K. W., 1974. Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience* 24: 631-641.
- Canhoto C. & Graça M. A. S., 1995: Food value of introduced eucalypt leaves for a Mediterranean stream detritivore: *Tipula lateralis*. *Freshwater Biology* 34: 209-214.
- Canhoto C. & Graça M. A. S., 1999: Leaf barriers to fungal colonization and shredders (*Tipula lateralis*) consumption of decomposing *Eucalyptus globules*. *Microbial Ecology* 37: 163-172.
- Chergui H. & Pattee E., 1991: An experimental study of the breakdown of submerged leaves by hyphomycetes and invertebrates in Morocco. *Freshwater Biology* 26: 97-110
- Fisher S. G. & Likens G. E., 1973. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol. Monogr.* 43: 421-439.
- Golladay S. W., Webster J. R. & Benfield E. F., 1985: Factors affecting food utilization by a leaf shredding aquatic insect: leaf species and conditioning time. *Holarctic Ecology* 6: 157-162.
- Graça M. A. S., Maltby L. & Calow P., 1993a: Importance of fungi in diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus*. I. Feeding strategies. *Oecologia* 93: 139-144.
- Graça M. A. S., Maltby L. & Calow P., 1993a: Importance of fungi in diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus*. II. Effects on growth, reproduction and physiology. *Oecologia* 96: 304-309.
- Grafius E. & Anderson N. H., 1980. Population dynamics and the role of two species of *Lepidostoma* (Trichoptera: Lepidostomatidae) in an Oregon coniferous forest stream. *Ecology* 61: 808-816.
- 市川貴大・高橋輝昌・浅野義人（2003）:落葉広葉樹天然林のヒノキおよびスギによる人工林化が生態系内の養分動態に及ぼす影響. *森林立地*, 45:35-42
- Irons III J. G., Oswood M. W. & Bryant P. J., 1988: Consumption of leaf detritus by a stream shredder: influence of tree species and nutrient status. *Hydrobiologia* 160: 53-61.
- Jenkins C. C. & Suberkropp K., 1995: The influence of water chemistry on the enzymatic degradation of leaves in streams. *Freshwater Biology* 33: 245-253.
- 加藤秀正・石倉隆範・赤間吉広・宗像芳子・澤田智志（1993）:スギ，ヒノキ林の土壤浸透水の養分組成. *日本土壤肥科学雑誌*, 64:161-165
- Kok C. J., Hof C. H. J., Lenssen J. P. M. & Velde G. van der, 1992: The influence of pH on concentrations of protein and phenolics and resource quality of decomposing floating leaf material of *Nymphaea alba* L. (Nymphaeaceae) for the detritivore *Asellus aquaticus* (L.). *Oecologia* 91: 229-234.

- Mulholland P. J., Elwood J. W., Newbold J. D. & Ferren L. A., 1985. Effect of a leaf-shredding invertebrate on organic matter dynamics and phosphorus spiraling in heterotrophic laboratory streams. *Oecologia* 66: 199-206.
- 仁王以智夫・春田泰次・川上日出國 (1989) :ポット内で分解させたスギ落葉の化学的・微生物的变化. 東大農学部演習林報告, 81: 21-37
- Nolen J. A. & Pearson R. G., 1993: Factors affecting litter processing by *Anisocentropus kirramus* (Trichoptera: Calamoceratidae) from an Australian tropical rainforest stream. *Freshwater Biology* 29: 469-479.
- Short R. A. & Maslin P. E., 1977. Processing of stream litter by a detritivore: effect on nutrient availability to collectors. *Ecology* 58: 935-938
- Walker E. D., Kaufman M. G., Ayres M. P., Riedel M. H. & Merritt R. W., 1997: Effects of variation in quality of leaf detritus on growth of the eastern tree-hole mosquito, *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae). *Canadian Journal of Zoology* 75: 706-718
- Wallace J. B., Ross D. H. & Meyer J. L., 1982. Seston and dissolved organic carbon dynamics in a southern Appalachian stream. *Ecology* 63: 824-838
- Winter F. C. & Estes J. A., 1992: Experimental evidence for the effects of polyphenolic compounds from *Dictyoneurum californicum* Ruprecht (Phaeophyta: Laminariales) on feeding rate and growth in the red abalone *Haliotis rufescens* Swainson. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 155: 263-277.

た ま が わ す い け い      ら く よ う し ゃ く か せ ん て い せ い ど う ぶ つ      し ゅ た よ う せ い      お よ      か せ ん か ん き ょ う よ う い ん  
「多摩川水系における落葉食河川底生動物の種多様性に及ぼす河川環境要因

え い き ょ う かい せ き  
の 影 響 解 析」

(研究助成・学術研究 VOL. 37-NO. 277)

著 者    か が や    た か し  
加賀谷 隆

発行日 2009年3月31日

発行者 財団法人 とうきゅう環境浄化財団

〒150-0002

東京都渋谷区渋谷1-16-14 (渋谷地下鉄ビル内)

TEL (03) 3400-9142

FAX (03) 3400-9141