

多摩川上流域のリター堆積における
食物網構造とその決定要因の解明

2022年

太刀掛 脩平

共同研究者

加賀谷 隆

目次

(1) 溪流の腐食食物網における底生動物捕食者の
栄養段階上の位置と基礎資源 (2020 年度)

はじめに	1
材料と方法	4
結果	11
考察	13
結論	18
図表	19

(2) 溪流の腐食食物網の食物連鎖長と
その規定要因の地点・季節変異 (2021 年度)

はじめに	51
材料と方法	54
結果	58
考察	60
結論	62
図表	63
謝辞	73
引用文献	74

(1) 溪流の腐食食物網における底生動物捕食者の 栄養段階上の位置と基礎資源 (2020 年度)

はじめに

森林溪流では、周辺の溪畔林から大量の落葉が流入し (Cummins et al. 1973, Fisher and Likens 1973, Graça 1993)、樹木由来のリターは生物群集の基礎資源として重要である (Vannote et al. 1980)。山地の森林溪流では、複雑な河川地形に応じてリターはパッチ状に堆積し (図 1)、リターパッチは特に淵において発達する。淵のリターパッチには、水生昆虫を主とする様々な底生動物種が生息し、それらにはリターを食物とする腐食者のほかに、腐食者を餌とする捕食者が含まれる。森林溪流のリターを基礎資源とする腐食食物網の機能に関しては、腐食者によるリター分解についての理解は大きく進んでいる (Gessner and Chauvet 2002)。しかし、個々の捕食者種の栄養段階上の位置や、リター・腐食者・捕食者間の結びつきの強さについては知見が乏しく、腐食食物網における捕食者の機能についての理解は不十分である。

群集の優占的な捕食者や頂点捕食者が位置する栄養段階は、食物網を構成する種数、群集の構造や安定性ととも、栄養カスケード効果を通して基礎資源の生産や栄養塩循環を左右する (DeAngelis et al. 1989, Carpenter and Kitchell 1993)。樹木由来のリターの分解は、森林溪流の重要な生態系機能である。腐食食物網においてリター分解に対する栄養カスケード効果は、優占的な捕食者や頂点捕食者の栄養段階により正負が逆転しうる。例えば、これらの捕食者種がおおよそ一次捕食者である群集、すなわちそれらの栄養段階上の位置が 3 に近い群集では、捕食者種がリター分解において重要な腐食者種を捕食するのであれば、トップダウンの影響が連続する栄養カスケード効果によりリター分解が遅滞すると予測される。それに対し、これらの捕食者種がおおよそ二次捕食者である群集、すなわちそれらの栄養段階が 4 に近い群集では、重要な腐食者種の一次捕食者に負の作用を及ぼすことで、栄養カスケード効果は逆にリター分解を促進する方向に作用する可能性がある。したがって、淵のリターパッチ群集における捕食者の機能を理解するには、各捕食者種の栄養段階上の位置を明らかにする必要がある。

底生動物捕食者の栄養段階上の位置は、捕食できる餌種によって左右されるため、捕食者の形質によって規定される場合がある。寄生性の種や特殊な採餌様式を示す捕食者を除くと、単一の餌資源に特化した種からなる線形食物連鎖では、体サイズの大きな捕食者ほど必然的に栄養段階上位に位置する。魚類においては、体サイズが大きい種ほど栄養段階上の位置は高い例が知られている (Akin and Winemiller 2008, ただし Layman et al. 2005)。したがって、リターパッチの腐食食物網においても、体サイズが大きい捕食者ほど高次の栄養段階に位置する可能性がある。また、移動性の高い捕食者種は、様々な生息場に出現する多様な餌種から選択的に捕食することができる。高移動性の捕食者種が、比較的高い栄養段階に位置する餌種に選択性を示すのであれば、その栄養段階上の位置は高い可能性がある。栄養段階の上位に高移動性の捕食者種が位置すると、群集や生態系は安定することが示唆されている (McCann et al. 2005, Rooney et al. 2008)。

腐食食物網は完全に区画化されているわけではなく、淵のリターパッチに生息する底生動物捕食者が、リターを基礎資源とした食物連鎖のみに依存しているとは限らない (図 2)。溪流では腐食食物網のほかに、溪流内の一次生産を主に担う石礫表面の付着藻類を基礎資源とする生食食物網が、瀬と淵の両方に成立している。淵のリターパッチには、石礫から剥離した付着藻類、藻類食者種、リターだけでなく機会的に付着藻類も摂食する腐食者種が流入するのに加え、瀬や淵の石礫底とリターパッチを行き来する捕食者が生息している可能性がある。リターパッチの食物網ではこれらの種の重要性が高く、

生食食物網との結びつきが強いのであれば、リター分解に対する捕食者の栄養カスケード効果は強くないと考えられる。したがって、淵のリターパッチ群集における捕食者の機能を理解するには、各捕食者種に寄与する基礎資源を明らかにする必要がある。

リターとそれを分解する微生物は、消費者の成長を促進する上で必須な ω -3 脂肪酸含有量が、付着藻類に比べて非常に少ないことが知られており (Brett et al. 2017, Kühmayer et al. 2019)、魚類をはじめとした高次の捕食者種をリターのみで支えることは困難であることが指摘されている (Brett et al. 2017)。したがって、生息場がリターパッチに限定される底生動物捕食者においても、栄養段階が上位に位置する種ほど、基礎資源として寄与する付着藻類の相対的重要性は高い可能性がある。もしそうであるならば、リター分解に対する捕食者の栄養カスケード効果は、やはり強くないと考えられる。

温帯の落葉広葉樹林を流れる溪流では、リターは秋季に大量に流入した後に、微生物と底生動物腐食者により破砕が進行するため、リターパッチにおけるリター堆積量は季節の進行とともに減少する。群集の食物連鎖長は、頂点捕食者の栄養段階上の位置で表され、食物連鎖長仮説を決定する要因に関する仮説として生態系サイズ仮説が提唱されている (Post et al. 2000)。この仮説では、大きな生息場では空間的な不均質性が高く、種数や生息個体数が多く維持され、捕食者-被食者関係が安定し、雑食性が減少するため食物連鎖長は長いと予測し、多くの食物網研究で支持されている。陸域の腐食食物網では、分解によってリターの堆積量が減少した結果、捕食者の密度は低下した例がある (Jacquemin et al. 2012)。これらのことから、落葉広葉樹林の溪流の腐食食物網における底生動物の上位捕食者の栄養段階は、秋季以降、季節の進行とともに低下すると予測される。

近年の食物網研究においては、炭素・窒素安定同位体比 (以下 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$) を用いた分析により、定量的に物質やエネルギーのフローを記述することが盛んにおこなわれている。消費者の $\delta^{13}\text{C}$ は、同化した食物の $\delta^{13}\text{C}$ とほぼ変わらない (最大で 1‰程度)。溪流においては、リターと藻類の $\delta^{13}\text{C}$ は明確に異なる場合が少なくなく、この条件があれば $\delta^{13}\text{C}$ から捕食者に寄与する基礎資源 (リター、付着藻類) の相対的重要性を評価することができる。それに対し、 $\delta^{15}\text{N}$ は同化した食物のそれに比べて増加することから、これを指標とすることで捕食者の栄養段階上の位置を相対的に推定することができる。しかしながら、森林溪流のリターパッチに成立する腐食食物網に集中して、これらの安定同位体比を用いて捕食者の栄養段階や基礎資源の種間差、および季節変化を明らかにした研究はない。

本課題調査地である多摩川水系秋川流域は日本において最も人口が密集する首都圏に位置し、林業や水源としての観点から人間に生態系サービスを特に多く供給している地域と考えられる。また、これらの地域は温帯域に形成される典型的な落葉広葉樹林が成立しており、人工林の占める割合の少ない集水域の溪流では、人為の影響をほとんど排除した自然環境下での現象の検討を行うことができる。したがって、本課題調査地から得られる研究成果は、持続可能な森林・溪流利用を計画するうえで重要な知見となることが期待される。

本研究は、多摩川流域の森林溪流の淵のリターパッチの腐食食物網における底生動物捕食者の機能を理解するために、炭素・窒素安定同位体比分析を用いて、捕食者各種の栄養段階上の相対的位置と寄与する基礎資源を明らかにするとともに、種や季節によるそれらの変異の規定要因を検討することを目的とする。具体的には、以下の仮説を検証する。

- ①体サイズが大きな捕食者種ほど、その種が位置する栄養段階は高く、同種内で比較した場合には大きな個体ほど高い。

- ②移動性が高い捕食者種は、低い捕食者種に比べて位置する栄養段階は高い。
- ③生息場がリターパッチにほぼ限定されるパッチ制限種は、リターパッチ外の砂礫底にも生息するパッチ非制限種と比べて、基礎資源として寄与する付着藻類の相対的重要性は低い。
- ④栄養段階上の位置が高い捕食者種ほど、基礎資源として寄与する付着藻類の相対的重要性は高い。
- ⑤生息場サイズが大きい季節ほど、頂点捕食者の位置する栄養段階で表される群集の食物連鎖長は長い。

材料と方法

調査地

本研究は、東京都西多摩郡檜原村に位置し、多摩川水系秋川流域の近接する2つの3次溪流（小坂志川、矢沢支流熊倉沢）において行った（図3）。小坂志川（北緯35度41分、東経139度9分）、矢沢支流熊倉沢（北緯35度41分、東経139度7分）ともに、500～700 mの調査区間を設定した。矢沢支流熊倉沢は、矢沢本流との合流点から下流150 mの本流区間を含むが、以降は簡便のため熊倉沢とのみ称する。標高はいずれの調査区間とも380～410 mの範囲に位置し、川幅はともに3～6 m、河道縦断勾配は矢沢熊倉沢が3～4%で、小坂志川が3%であった。

小坂志川、熊倉沢の調査区間は、いずれも瀬淵構造は明瞭であるものの、調査開始3か月前（2019年10月12日）に、台風19号の上陸にともなう日降水量600 mmを超える降雨があり（気象庁小沢観測所、北緯35度44分6秒、東経139度7分24秒、調査区間から6 km以内に位置；http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/daily_a1.php?prec_no=44&block_no=1180&year=2019&month=10&day=&view=a1、2021年1月17日取得）、それ以前と比較して淵の被覆面積は減少し、淵の最大水深は低下した。調査区間の河床底質は礫と砂利が優占し、冬から晩夏にかけて淵には大小様々なリターパッチが形成される。溪畔植生はフサザクラ (*Euptelea polyandra*) やカエデ類 (*Acer spp.*) などの落葉広葉樹が主であり、一部にスギ (*Cryptomeria japonica*) やヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*) の植林地が存在している。これらの溪畔林の展葉・落葉フェノロジーに応じて、両調査区間ではリター流入量や光環境が変動する（図4）。

底生動物のサンプル採取と室内処理

底生動物のサンプル採取は、2020年冬（1、2月）、春（3月）、初夏（6月）、晩夏（8、9月）の4季節に行った。本研究で対象とする淵のリターパッチは、形成される淵内の位置により淵中央タイプ、淵縁タイプ、よどみタイプの3タイプに区別され、リター構成と底生動物の群集組成が異なる（Kobayashi and Kagaya 2004, 2005a, 2008）。本研究では、淵のリターパッチのうち、淵中央タイプのパッチにおける底生動物群集を対象とした。淵中央タイプは、淵の滞筋近くに形成されるパッチであり、底生動物のバイオマスと二次生産、およびリターの破碎速度は、淵の3タイプのパッチの中で最も高く（Kobayashi and Kagaya 2004, 2005b）、調査地において季節を通じて優占的にみられるタイプである。小坂志川、熊倉沢のそれぞれで、冬は10、6パッチ、春は13、13パッチ、初夏は9、10パッチ、晩夏は10、10パッチの計81パッチより底生動物サンプルを採取した。

捕食者各種における栄養段階上の相対的位置、寄与する基礎資源、それらの種間変異、食物連鎖長に季節や河川による相違が認められた場合、その要因を検討するためにリターパッチの環境を評価した。パッチ環境の評価は、底生動物サンプルを採取するリターパッチについてサンプル採取前に行い、パッチの面積、水深、リター構成、岸からの最短距離、パッチが位置する淵の流路幅を測定した（表）。パッチ面積は、20×20 cmの正方形枠を用いて評価した。パッチ水深は、パッチ内の8点をランダムに選定して折尺を用いて測定し算術平均値を求めた。パッチのリター構成は、パッチ表層のリターを広葉樹の葉（Φ > 10 mm）、針葉樹の葉または針葉シュート（Φ > 10 mm）、枝（Φ > 10 mm）、粒状有機物（Φ < 10 mm）に区分したうえで、パッチ表層に占めるそれらの各被覆割合を目視によって10%単位で評価した。パッチの岸からの最短距離と、パッチが位置する淵の流路幅は、レーザー距離計（マックス社製LS-811）により0.1 m単位で測

量した。

底生動物のサンプル採取は、リターパッチの一部のリターを採取し、現地でリターから個体を選別することで行った。パッチの採取区画は、パッチ面積が 1,000 cm² 未満の場合は 400 cm² を、1,000 cm² 以上の場合は 800 cm² (ただし 27,000 cm² の最大面積パッチでは 1,200 cm²) とし、パッチからランダムに 400cm² ずつ D フレームネットを用いて採取した。採取したリターは水を張った白色バットに移し、体長 3 mm 以上の底生動物個体を選別して採取した。採取した底生動物は、共食いを避けるために現地で小さな容器に原則 3 個体未満ずつ小分けにして、生かしたままクーラーボックスで冷蔵して研究室に持ち帰った (採取後 48 時間以内)。消化管内容物を除去するために、研究室にて 5°C、12L12D の条件で 48 時間以上絶食させたのちに、可能なレベルまで同定を行った。以下では、同定を科や属にとどめた分類群も、表記を簡潔にするため便宜的に「種」と表記する。

各種は、既往知見 (加賀谷 1990, 未発表, Merritt et al. 2008) に基づいて、シュレッター (主にリターを摂食)、グレイザー (主に付着藻類を摂食)、コレクター (動物を含む様々な微粒有機物を摂食)、プレデター (主に肉食) のいずれかの摂食機能群に割り当てた。河川底生動物は基本的に雑食性が多く、一次消費者と捕食者を明確に区別することはできないが、本研究では、シュレッターとグレイザーに属する種を「一次消費者」、プレデターに属する種を「捕食者」としてあつかった。したがって、「捕食者」には肉食を主とするものの、機会的にリターや付着藻類も摂食する雑食性の種を含む。逆に、「一次消費者」にも機会的に肉食を行いうる種が含まれる。春の小坂志川で 1 個体のみ採取されたナガカワゲラ属 (*Kiotina*) については、幼虫期のほとんどを河床間隙域で過ごす可能性が高く、分類学上の位置からは捕食者であると考えられるが、生態や食性について不明な点が多いため以降の分析や解析から省いた。体サイズと栄養段階上の位置との関係を解析するために、捕食者種については、接眼マイクロメーターを装着した実体顕微鏡を用いて、各個体の頭幅を 0.1 mm 単位で測定し体サイズの指標とした。同定、計測後のサンプルは、-20°C で冷凍保存した。

基礎資源のサンプル採取と室内処理

基礎資源のサンプル採取は、底生動物のサンプル採取と同時期に行い、冬、春、初夏、晩夏にリターを、春、初夏、晩夏に付着藻類を採取した。冬の付着藻類採取は、時間的制約により不可能であった。ただし、晩夏のリターと付着藻類は、①底生動物サンプル採取日の 18 日前の降雨により出水攪乱が生じた可能性が高いこと (2020 年 8 月 12 日, 日降水量 73 mm, 最大 1 時間降水量 54 mm, 最大 10 分間降水量 21 mm; 気象庁小沢観測所, http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/monthly_a1.php?prec_no=44&block_no=1180&year=2020&month=8&day=30&view=a1, 2020/12/13 参照)、②河原由来と思われる大量のリター流入が観察されたこと、③底生動物における元素の回転率 (Hamilton et al. 2004, Carvalho et al. 2015) を考慮すると、この時期の基礎資源同位体比は、晩夏の底生動物サンプルの同位体比に反映されない場合が少なくないと判断されたため、分析に用いなかった。

腐食食物網に流入するリターの大半は、枝リターや粗粒有機物よりも同化効率の高い葉リターであることから、リターのサンプル採取は葉リターのみについて行った。リターは、底生動物を採取した淵央のリターパッチから、各季節合計で 2~6 サンプルを採取した。C3 植物である樹木に由来するリターは、ほとんどの場合採取場所に関わらず -28‰前後の $\delta^{13}\text{C}$ を示すことが知られている (Peterson and Fry 1987, Deakar et al. 2009,

Kobayashi et al. 2011)。その確認のため、春の調査時には瀬のリターパッチからも 6 サンプルを採取した。リターパッチ群集に流入する付着藻類、付着藻類食の一次消費者、それらを食物とする捕食者は、瀬と淵のいずれにも由来する可能性がある。そのため、付着藻類サンプルは瀬と淵の両方から採取した。瀬の石礫表面の付着藻類には、乱流とともに絶えず大気由来の二酸化炭素 (CO₂) が供給されるのに対し、淵の付着藻類への大気由来の CO₂ 供給量は相対的に少ない。そのため、瀬の付着藻類の δ¹³C は淵のそれに比べて低い傾向がある (Finlay et al. 2002)。付着藻類は、3 個 (春) または 5 個 (初夏) の石礫の表面を歯ブラシでこすり、まとめて 1 サンプルとしたものを、瀬と淵それぞれで 3~6 サンプルずつ採取した。基礎資源サンプルは、付着藻類の光合成や微生物によるリター分解による安定同位体比の変化を防ぐため、フリーザーバックに封入しクーラーボックスで冷蔵して研究室に持ち帰った。

リターサンプルは、蒸留水で表面をすすぎ、可能な限り砂泥を取り除いた。付着藻類サンプルは、目視可能なリター片を除去した後篩 (1 mm、0.5 mm 目合) で濾過したうえで、あらかじめ 450°C で 2 時間以上燃焼したガラス濾紙 (Whatman 社製 GF/F) で吸引濾過した。処理後のサンプルは、-20°C で冷凍保存した。

安定同位体比分析

底生動物、基礎資源のサンプルは、60°C で 48 時間以上乾燥させ、ミルもしくは乳鉢と乳棒を用いて均質に粉砕した。底生動物の安定同位体比分析試料には虫体全体を用いたが、1 個体で同位体比分析に必要な最小重量 (後述) に達しない場合は、個体サイズに応じて複数個体をまとめて 1 試料とした。捕食者の試料については、脱脂処理を施した。動物に含まれる脂肪は ¹²C を多く含んでいるため、脂肪を除去せずに測定した δ¹³C は、固定された食物資源を反映する値として過小評価となる場合がある (DeNiro and Epstein 1977, McConnaughey and McRoy 1979, Post et al. 2007)。底生動物の中には多量の脂質を含む種が含まれ、特に蛹化近くの水生昆虫幼虫ではその傾向が高いため、本研究では脱脂処理を採用した。あらかじめ 450°C で 5 時間以上燃焼した 1.5 mL ガラス製マイクロチューブ (富士理化工業株式会社製 F-MGT-1.5) に、捕食者の試料とクロロホルム:メタノール = 2:1 の混合溶液 0.8 mL を入れて、ドラフト内で 24 時間静置した。その後、2,000 rpm で 15 分間遠心分離して終了後に上澄みを採取した。0.8 mL のメタノールをくわえてよく攪拌したのちに再度同様に遠心分離を行い、同様の操作をさらにもう 1 回繰り返した。脱脂処理を終えた試料は、60°C で 24 時間乾燥させた。

リターの安定同位体比分析試料は、そのまま 60°C で 24 時間乾燥させた。付着藻類には、岩石に由来する CaCO₃ や MgCO₃ などの炭酸塩が含まれていることがある。そのため、付着藻類の分析試料については脱炭酸塩処理を施した。1.5 mL ガラス製マイクロチューブに、付着藻類の試料と 1 molL⁻¹ の HCl を 1 mL 入れて攪拌した後に、ドラフト内で 24 時間静置した。その後、2,000 rpm で 15 分間遠心分離して終了後に上澄みを採取した。1 mL の蒸留水をくわえてよく攪拌した後に、再度同様に遠心分離を行った。脱炭酸塩処理を終えた試料は、60°C で 48 時間乾燥させた。

分析試料は、底生動物 (1.19~1.31 mg)、基礎資源 (3.98~4.02 mg) を錫製カプセルに封入して δ¹³C と δ¹⁵N を測定した。安定同位体比分析は東京大学アジア生物資源環境研究センターに委託し、安定同位体質量分析装置サーモフィッシャー・Delta V Advantage (Thermo Electron 社製) が用いられた。一般に生元素の同位体比は標準物質の同位体比との差の千分率で表され、δ¹³C と δ¹⁵N は以下の式から算出した。

$$\delta X = \left(R_{\text{試料}} + R_{\text{標準物質}} - 1 \right) \times 1000$$

ここで、 $R_{\text{試料}}$ と $R_{\text{標準物質}}$ はそれぞれ試料と標準物質の同位体比である。 $\delta^{13}\text{C}$ については Pee Dee ベレムナイトの化石 ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C} = 0.011180\%$) を、 $\delta^{15}\text{N}$ については大気中の窒素ガス ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N} = 0.0036765\%$) の値を標準物質の値として用いた。

付着藻類の寄与率の推定

付着藻類の $\delta^{13}\text{C}$ ($-22.7 \pm 3.4\%$, 平均 \pm SD, 範囲: $-27.7 \sim -17.6\%$) は、ばらつきが大きかったものの、リターの $\delta^{13}\text{C}$ ($-30.9 \pm 0.8\%$, $-31.7 \sim -29.9\%$) とは範囲が重複せず、それに比べて明確に高い値を示した (図 1, 一元分散分析, $F_{1,64} = 180.1, P < 0.001$)。このことから、消費者や捕食者に基礎資源として寄与する付着藻類の相対的重要性は、消費者や捕食者の $\delta^{13}\text{C}$ が高いほど高いといえる。本研究では、捕食者の $\delta^{13}\text{C}$ を付着藻類の寄与率を指標するものとしてあつかった。消費者種や捕食者種へ寄与する付着藻類の重要性を定量化するために、2 餌資源 1 同位体混合モデルを用いて寄与率を算出した。 $f_{\text{リター}}$ 、 $f_{\text{付着藻類}}$ をそれぞれ捕食者に対するリター、付着藻類の寄与率とすると、捕食者の $\delta^{13}\text{C}$ 値は以下のように表される。

$$\delta C_{\text{捕食者}} = f_{\text{リター}} (\delta C_{\text{リター}} + \Delta C) + f_{\text{付着藻類}} (\delta C_{\text{付着藻類}} + \Delta C)$$

$$f_{\text{リター}} + f_{\text{付着藻類}} = 1$$

$\delta C_{\text{捕食者}}$ 、 $\delta C_{\text{リター}}$ 、 $\delta C_{\text{付着藻類}}$ は、それぞれ捕食者、リター、付着藻類の $\delta^{13}\text{C}$ 値、 ΔC は 1 栄養段階上昇あたりの炭素安定同位体の増分であり同位体分別と称される。

付着藻類の $\delta^{13}\text{C}$ 値における季節、調査区間、瀬と淵によるばらつきは大きかったため、2 通りのシナリオを想定して、捕食者各種に対する付着藻類の寄与率は最大推定値と最小推定値を求めた。リターの $\delta^{13}\text{C}$ 値における季節、調査区間、瀬と淵によるばらつきは小さかったため、 $\delta C_{\text{リター}}$ には固定値として全サンプルの平均値 (-30.7%) を用いた。 $\delta C_{\text{付着藻類}}$ には、サンプルを採取した季節、調査区間、瀬・淵の 12 通りの組み合わせのうち、最大のサンプル平均値 (-17.6% , 春の熊倉沢の淵) と、最小のサンプル平均値 (-27.7% , 初夏の小坂志川の瀬) の 2 通りを用いた。これに加えて、 ΔC はおおよそ $0 \sim 1\%$ の範囲でばらつくことが既往研究から知られており (France 1996)、 ΔC は消費者の栄養状態や資源の質によって変化することが指摘されている (Post 2002, McCutchan 2003)。本研究では ΔC の最大推定値として、河川の底生動物について、 $\delta^{13}\text{C}$ により付着藻類の寄与率を求めた研究 (Kobayashi et al. 2011) にしたがって 0.6% を、 ΔC の最小推定値として 0% を用いた (e.g., Takimoto et al. 2008)。捕食者に対する付着藻類の寄与率の最大推定値は $\delta C_{\text{付着藻類}} = -27.7\%$ 、 $\Delta C = 0\%$ の組み合わせにより、最小推定値 $\delta C_{\text{付着藻類}} = -17.6\%$ 、 $\Delta C = 0.6\%$ の組み合わせにより求めた。

栄養段階上の相対的位置の推定

水域食物網の研究では、栄養段階上の位置の 1 段階上昇における $\delta^{15}\text{N}$ 増分 (分別係数 $\Delta\delta^{15}\text{N}$) を 3.4 として推定することが多いが、 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ は体組織における元素の回転率、栄養段階、様々な環境条件によって変動する (e.g., Kilham et al. 2009)。本研究では、安定同位体比による消費者や捕食者の栄養段階の位置推定は、相対的な位置のみを推定することとし、絶対的な位置の推定は行わないものとする。

捕食者に複数の基礎資源が寄与し、基礎資源の $\delta^{15}\text{N}$ が大きく異なる場合には、捕食者間における栄養段階の位置の相違を $\delta^{15}\text{N}$ のみで比較することはできない。本研究で

は、リターの $\delta^{15}\text{N}$ ($-2.5 \pm 0.4\%$, 平均 \pm SD, 範囲: $-3.4 \sim -1.6\%$, $n=33$) と、付着藻類の $\delta^{15}\text{N}$ ($-2.1 \pm 0.7\%$, $-3.1 \sim -0.8\%$, $n=33$) の平均値間には有意差が認められたものの (図 5, 一元分散分析, $F_{1,64} = 8.896$, $P = 0.004$)、その差は 0.4% にすぎなかった。したがって、捕食者の $\delta^{15}\text{N}$ に 0.4% を上回る変異が存在するのであれば、リターと付着藻類の寄与率の違いに関わらず、 $\delta^{15}\text{N}$ のみを用いて捕食者の栄養段階上の位置を比較することは可能である。捕食者間の $\delta^{15}\text{N}$ の相違に関して得られた諸パターンについては、後述の手順を用いてこの仮定の妥当性を統計的に検討した。

統計解析

捕食者における栄養段階上の相対的位置 ($\delta^{15}\text{N}$)、付着藻類の相対的寄与率 ($\delta^{13}\text{C}$) の種間、種内変異に関する P2-3 の仮説①~④の検証は、15 のデータセットについて行った。用いたデータセットは、4 季節と 2 調査区間をまとめた全データ (データセット①)、4 季節をまとめた小坂志川または熊倉沢の全データ (データセット②、③)、2 区間をまとめた各季節 (冬, 春, 初夏, 晩夏) の全データ (データセット④~⑦)、各季節・区間のデータ (データセット⑧~⑮) である。

捕食者の体サイズと栄養段階上の位置の関係に関する仮説 1 の検証は、種間変異と各種の種内変異のそれぞれについて解析を行った。安定同位体比分析を行った各捕食者試料について、試料に含まれる個体の頭幅の平均値を求めた。種間変異に関しては、単相関分析に加え、季節や調査区間による変動を除去するため一般線形モデルによる解析を行った。単相関分析は、すべてのデータセットについて行い、捕食者各種について、試料の平均頭幅と $\delta^{15}\text{N}$ のそのデータセットにおける平均値を求め、捕食者種におけるそれらの間の Pearson 相関係数を求めた。一般線形モデルによる解析は、データセット①~⑦について行い、目的変数を各季節・調査区間における各捕食者種の $\delta^{15}\text{N}$ の試料平均値、説明変数を各季節・調査区間における各捕食者種の平均頭幅の試料平均値、季節、区間とした。各種の種内変異に関しては、用いるデータセット中 4 以上の試料が含まれる捕食者種のみを解析対象とし、種間変異と同様の単相関分析と一般線形モデルによる解析を行った。各季節・区間のデータ (データセット⑧~⑮) についての解析は、試料数が少ないため行わなかった。

捕食者種の移動性と栄養段階上の位置の関係に関する仮説 2 の検証のために、各種を高移動性種と低移動性種に区分した。本研究では既往知見 (Ward 1992, Merritt et al. 2008) にしたがって、カワゲラ目とヘビトンボ目のすべての種を高移動性種、トンボ目、トビケラ目、ハエ目のすべての種を低移動種とした (表 2)。ただし、カゲロウ目のフタマタマダラカゲロウ (*Drunella sacharinensis*) とコウチュウ目のマルガムシ (*Hydrocassis lacustris*) は、移動性が不明であるため解析から省いた。すべてのデータセットについて、目的変数をそのデータセットにおける各捕食者の平均 $\delta^{15}\text{N}$ 、要因を移動性 (高移動性種, 低移動種) とした一元分散分析を行った。それに加え、季節や調査区間による変動を除去するために、データセット①について、目的変数を各季節・調査区間における各捕食者種の $\delta^{15}\text{N}$ 、要因を移動性、季節、区間とした三元分散分析を行うとともに、データセット②~⑦について、目的変数を各調査区間または各季節における各捕食者種の $\delta^{15}\text{N}$ 、要因を移動性、季節または区間とした二元分散分析を行った。二元または三元の分散分析では、交互作用項を含めた解析も行ったが、いずれの場合も有意な交互作用は検出されなかった。そのため、本論文では交互作用項を除去した結果のみを報告する。

捕食者種の生息場ニッチと付着藻類の寄与率の関係に関する仮説 3 の検証のために、各種を生息場にしがいいリターパッチ制限種とリターパッチ非制限種に区分した。既往知見に基づき (加賀谷 未発表)、生息場がリターパッチにほぼ限定されるナガレトビケ

ラ属の一種 (*Rhyacophila* sp.)、ヨツメトビケラ (*Perissoneura paradoxa*)、フタスジキソトビケラ (*Psilotreta kisoensis*)、ムラサキトビケラ (*Eubasilissa regina*)、ヤマトカワゲラ (*Niponiella limbatella*) をパッチ制限種とし、これら以外の種はリターパッチ外の砂礫底にも生息するパッチ非制限種とした (表 2)。ただし、フタマタマダラカゲロウとマルガムシは、生息場ニッチが不明であるため解析から省いた。仮説 2 の解析と同様の解析を行い、目的変数の $\delta^{15}\text{N}$ を $\delta^{13}\text{C}$ に、要因の移動性を生息場ニッチ (パッチ制限種、パッチ非制限種) に置き換えた。二元または三元の分散分析では、交互作用項を含めた解析も行ったが、1 例を除き有意な交互作用は検出されなかった。そのため、本論文では交互作用項を除去した結果のみを報告する。交互作用項が有意となった解析でも、生息場ニッチの効果の有意性については交互作用項を除去した解析の結果とほぼ同じであった。

リターパッチ制限種における栄養段階上の位置と、付着藻類の寄与率の関係に関する仮説 4 の検証として、仮説 1 の種間変異に関する解析と同様の一般線形モデルによる解析を行った。ただし、目的変数の $\delta^{15}\text{N}$ を $\delta^{13}\text{C}$ に、説明変数の頭幅を $\delta^{15}\text{N}$ に置き換えた。各季節・調査区間のデータセットでは十分なデータが得られなかったため、解析はデータセット①～⑦のみについて行った。炭素安定同位体比の分別係数 ΔC は 0 以上の値をとるため、捕食者の $\delta^{13}\text{C}$ は栄養段階上の位置が上昇するにつれて、同位体分別の作用のみで増加する可能性がある。この可能性を検討するために、リターパッチ制限種についての解析と同様の解析を、パッチ非制限種についても行った。これらの解析では、データの非正規性の改善のために、 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ は順位変換値を用いた。

生息場サイズの季節変化と、群集の食物連鎖長 (頂点捕食者が位置する栄養段階) の関係に関する仮説 5 の検証では、生息場サイズと頂点捕食者を以下のように定義した。捕食者種の生息場を形成するうえで、枝と粒状有機物は広葉樹の葉、針葉・針葉シュートに比べてその機能が低いと考えられる。そのため、生息場サイズは、広葉樹の葉、針葉・針葉シュートの被覆割合の合計値に、リターパッチの面積を乗じた葉リター被覆面積として求めた。本研究では、頂点捕食者として 2 通りの定義を用いた。第一の定義では、季節や調査区間によらず、常に頂点近くの栄養段階に位置した捕食者であるヤマトカワゲラとした。第二の定義では、各季節・調査区間において、栄養段階上で上側 20% 点に位置した捕食者種とした。

仮説 5 を検証する解析として、ヤマトカワゲラ、上側 20% 点位置の捕食者種のそれぞれについて単相関分析を行うとともに、調査区間による変動を除去するために一般線形モデルによる解析と共分散分析を行った。単相関分析は、2 調査区間をまとめたデータ、小坂志川のみ、熊倉沢のみのそれぞれのデータについて、各季節の平均葉リター被覆面積と、対象となる頂点捕食者の各分析試料の $\delta^{15}\text{N}$ の間の Pearson 相関係数を求めた。一般線形モデルによる解析は、2 調査区間をまとめたデータについて行い、目的変数を対象となる頂点捕食者の各分析試料の $\delta^{15}\text{N}$ 、説明変数を各季節・調査区間の平均葉リター被覆面積、区間、被覆面積×調査区間の交互作用とした。葉リター被覆面積は、非正規性と不等分散性の改善のために常用対数変換値を用いた。被覆面積×調査区間の交互作用は、ヤマトカワゲラ、上側 20% 点位置の捕食者種のいずれにおいても有意でなかったため (ヤマトカワゲラ : $F_{1,31} = 0.003$, $P = 0.960$ 、上側 20% 点位置の捕食者種 : $F_{1,46} = 2.123$, $P = 0.152$)、目的変数から交互作用項を除去した共分散分析を行った。

仮説 1、2、5 の検証に用いた解析において、目的変数である捕食者の $\delta^{15}\text{N}$ についての結果を、捕食者の栄養段階上の相対的位置に関するものとして解釈するには、説明変数の効果が、基礎資源における $\delta^{15}\text{N}$ の変動 (リターと付着藻類の間の変動と、リター内および付着藻類内の変動) よりも大きくなければならない。このことを確認するために、仮説の対象としている目的変数 (頭幅、移動性、平均葉リター被覆面積) の有意な

効果が検出された解析において、その効果と基礎資源の $\delta^{15}\text{N}$ の分散比についての F 検定を行った。

統計解析は、R ver. 4.0 (R Core Team 2020) を用いて行った。検定の有意水準は、すべて $\alpha = 0.05$ に設定した。

結果

パッチ環境

リターパッチの平均面積は、小坂志川では冬から晩夏にかけて増加し、熊倉沢では冬から晩夏にかけて減少した（表 1）。リターパッチの位置する平均水深はばらつきが大きく、小坂志川と熊倉沢で大きく異ならなかったが、晩夏にやや増加する傾向があった。リターの表層被覆割合では、常に広葉樹の葉が優占し、針葉・針葉シュートの占める割合はいずれの調査区間も小さかった。いずれの調査区間でも、広葉樹の葉の被覆割合は初夏に最低となり、冬から初夏にかけて減少し晩夏に増加した。これらの季節変化にともない、葉リター被覆面積は、小坂志川では春と晩夏に増加し、熊倉沢では冬から晩夏にかけて減少した。リターパッチの位置する淵の流路幅と、岸からの最短距離に、小坂志川と熊倉沢で明瞭な違いは認められなかった。

消費者と捕食者の栄養段階上の位置

小坂志川と熊倉沢の淵央リターパッチからは、シュレツダー 8 種、グレイザー 5 種、コレクター 5 種、捕食者 20 種が採取された（表 3, 4）。一次消費者であるシュレツダー種の平均 $\delta^{15}\text{N}$ (0.0‰, SD = 0.7‰, 範囲: -0.9 ~ 0.6‰) と、グレイザー種の平均 $\delta^{15}\text{N}$ (-0.3‰, SD = 1.2‰, 範囲: -1.6 ~ 1.4‰) の差は 0.3‰ にすぎず、一次消費者種全体の平均 $\delta^{15}\text{N}$ (-0.1‰, SD = 0.9‰) は、基礎資源（リター、付着藻類）全体の平均 $\delta^{15}\text{N}$ (-2.3‰, SD = 0.6‰) よりも 2.2‰ 高かった（図 1, 表 3）。コレクターの種平均 $\delta^{15}\text{N}$ (0.6‰, SD = 0.8‰, 範囲: 0.1 ~ 1.9‰) は、一次消費者の平均 $\delta^{15}\text{N}$ よりも高い値を示した。

捕食者種の平均 $\delta^{15}\text{N}$ (1.2‰, SD = 1.0‰) は、一次消費者種やコレクター種の平均 $\delta^{15}\text{N}$ よりもさらに高く、-0.1 ~ 3.1‰ の範囲を示した（図 1, 表 3）。分析試料数（リターパッチにおけるバイオマスを反映する）が多く、優占的と判断される捕食者 4 種では、平均 $\delta^{15}\text{N}$ は 0.7 ~ 2.5‰ の範囲を示した（ヤマトカワゲラ (*Niponiella limbatella*): 2.5‰, SD = 0.6‰, ムラサキトビケラ (*Eubasilissa regina*): 1.4‰, SD = 0.9‰, ヒメクロサナエ (*Lanthus fujiacus*): 1.7‰, SD = 0.5‰, ダビドサナエ (*Davidius nanus*): 0.7‰, SD = 0.7‰)。

消費者と捕食者における付着藻類の寄与率

シュレツダー種における付着藻類の寄与率は、最小で 8 ~ 32%、最大で 48 ~ 100% の範囲を示した。グレイザー、コレクター、捕食者における付着藻類の寄与率の最大推定値は、すべての種で 100% であった。寄与率の最小推定値は、グレイザー種は 28 ~ 64%、コレクター種は 31 ~ 82%、捕食者種は 30 ~ 65% の範囲を示した。優占した捕食者 4 種における付着藻類の寄与率の最小推定値は、43 ~ 59% の範囲を示した（ヤマトカワゲラ: 47%, ムラサキトビケラ: 43%, ヒメクロサナエ: 50%, ダビドサナエ: 59%）。

捕食者の栄養段階上の位置と付着藻類の寄与の変異に関わる要因

種間で比較した場合、いずれのデータセットにおいても、単相関分析では捕食者種の体サイズと $\delta^{15}\text{N}$ の間に正の相関は認められず、一般線形モデルによる解析でも、捕食者種の $\delta^{15}\text{N}$ に体サイズの正の効果は認められなかった（図 7, 表 4）。種内変異に関して、いずれのデータセットにおいても、単相関分析では捕食者の体サイズと $\delta^{15}\text{N}$ の間に正の相関は認められず、一般線形モデルによる解析でも、捕食者の $\delta^{15}\text{N}$ に対する体サイズの正の効果は認められなかった（図 8 ~ 14, 表 5）。単相関分析では、ダビドサナ

エ（全季節・調査区間のデータ、熊倉沢、初夏、晩夏）とフタツメカワゲラ属（*Neoperla*）（初夏）において、体サイズと $\delta^{15}\text{N}$ の間に負の相関が認められ、一般線形モデルによる解析では、ダビドサナエ（全季節・調査区間のデータ、熊倉沢、晩夏）とフタツメカワゲラ属（全季節・調査区間のデータ、熊倉沢、初夏）において、 $\delta^{15}\text{N}$ に対する体サイズの負の効果が認められた。全季節・調査区間における高移動性の捕食者種の平均 $\delta^{15}\text{N}$ は、低移動性種の平均 $\delta^{15}\text{N}$ よりも 0.5‰ 高く、一元分散分析、三元分散分析とも移動性の効果が検出された（表 6）。その他のデータセットについては、高移動性種と低移動性種の間には $\delta^{15}\text{N}$ の差は検出されなかった。

リターパッチ非制限種は、全捕食者種の 75% を占めた。全季節・調査区間におけるリターパッチ非制限種の平均 $\delta^{13}\text{C}$ は、パッチ制限種の平均 $\delta^{13}\text{C}$ よりも 1.7‰ 高く、一元分散分析、三元分散分析とも生息場ニッチの効果が検出された（表 7）。パッチ制限種とパッチ非制限種の間における $\delta^{13}\text{C}$ の差は、各調査区間、冬、初夏、冬の小坂志川、初夏の小坂志川においても検出され、いずれもパッチ非制限種のほうが高かった。パッチ制限種において、全季節・調査区間における $\delta^{13}\text{C}$ に対し、 $\delta^{15}\text{N}$ の正の効果が認められた（図 15, 表 8）。 $\delta^{15}\text{N}$ の正の効果は、各調査区間においても認められた（ただし小坂志川は $P = 0.07$ ）。パッチ非制限種においては、いずれのデータセットでも $\delta^{13}\text{C}$ に対する $\delta^{15}\text{N}$ の正の効果は認められず、効果が検出された場合でもそれらは負の効果であった（図 16, 表 9）。

2 調査区間をまとめてみた場合、ヤマトカワゲラ、上側 20% 点位置の捕食者のいずれにおいても、 $\delta^{15}\text{N}$ は平均葉リター被覆面積が大きい季節ほど高く、単相関分析と共分散分析のいずれにおいても $\delta^{15}\text{N}$ に対する被覆面積の効果が検出された（図 17, 18 表 10）。調査区間ごとにみた場合でも、小坂志川における上側 20% 点位置の捕食者を除き、頂点捕食者の $\delta^{15}\text{N}$ と平均葉リター被覆面積の間には正の相関が認められた。

捕食者の $\delta^{15}\text{N}$ について、仮説の対象としている目的変数（頭幅、移動性、平均葉リター被覆面積）の有意な効果が得られた解析では、2 例を除きその効果と基礎資源の $\delta^{15}\text{N}$ の分散比は 1 より大といえた。分散比が有意に 1 と異なるとはいえなかった場合でも、その有意確率は低かった（初夏におけるフタツメカワゲラ属の $\delta^{15}\text{N}$ に対し、体サイズの負の効果を検出した重回帰分析： $P = 0.06$ 、小坂志川におけるヤマトカワゲラの $\delta^{15}\text{N}$ に対し、平均葉リター被覆面積の正の効果を検出した単相関分析： $P = 0.10$ ）。

考察

森林溪流の淵のリターパッチに形成された腐食食物網において、底生動物捕食者 20 種の栄養段階上の相対的位置と、基礎資源として寄与する付着藻類の相対的重要性が明らかにされた。栄養段階上の相対的位置を指標する $\delta^{15}\text{N}$ は、平均で $-0.1\sim 3.1\%$ の種間変異を示した。 $\delta^{13}\text{C}$ で指標される付着藻類の寄与率は、最小の推定では $30\sim 65\%$ の種間変異を示し、最大の推定では全種が 100% であった。

種や季節によるそれらの変異の規定要因に関する仮説について、検証結果は以下の通りであった。体サイズが大きな捕食者種ほど、その種が位置する栄養段階は高いことは認められず、同種内で比較した場合でも大きな個体ほど高いことを示す種は存在しなかった。したがって、仮説①は支持されなかった。移動性が高い捕食者種は、低い捕食者種に比べて位置する栄養段階が高いことは、全季節・調査区間から得られたデータにおいて検出された。したがって、仮説②は支持されたといえる。

生息場がリターパッチにほぼ限定されるパッチ制限種の捕食者は、リターパッチ外の砂礫底にも生息するパッチ非制限種の捕食者と比べて、基礎資源として寄与する付着藻類の相対的重要性が低いことは、全季節・調査区間から得られたデータに加え、異なる季節や調査区間のデータからも認められた。したがって、仮説③は支持されたといえる。パッチ制限種の捕食者では、栄養段階上の位置が高い捕食者種ほど、基礎資源として寄与する付着藻類の相対的重要性が高いことは、全季節・調査区間から得られたデータにおいて検出された。パッチ非制限種にそのような傾向は認められず、パッチ制限種についてのパターンは、炭素同位体比分別のみによって生じたものではないことが確認された。したがって、仮説④は支持されたといえる。

生息場サイズが大きい季節ほど、頂点捕食者と考えられるヤマトカワゲラ、上側 20% 点位置の捕食者の位置する栄養段階が高いことは、2 調査区間から得られたデータに加え、一方の調査区間のデータのみからも認められた。したがって、群集の食物連鎖長に関する仮説⑤は支持されたといえる。

捕食者の栄養段階上の位置とその変異を規定する要因

動物が餌資源を同化する、すなわち食物網において栄養段階上の位置が 1 段階上昇すると、質量が大きい ^{15}N が生物濃縮されるため、 $\delta^{15}\text{N}$ は平均で 3.4% ($\text{SD}=1.1\%$) 上昇すること（同位体分別 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ ）が知られている（Minagawa and Wada 1984）。多くの研究では、 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ として平均値である 3.4% を用い、以下の式から捕食者の栄養段階上の位置を推定している（Takimoto et al. 2008, Post et al. 2002, Schriever and Lytle 2020）。

$$\text{栄養段階} = \frac{(\delta N_{\text{捕食者}} - \delta N_{\text{基礎資源}})}{3.4} + 1$$

$\Delta\delta^{15}\text{N}$ は栄養段階によって変動するものの、本研究で得られた基礎資源の平均 $\delta^{15}\text{N}$ (-2.3%) と一次消費者の平均 $\delta^{15}\text{N}$ (-0.1%) の差は 2.2 であった。Kilham et al. (2009) は熱帯と温帯の河川における 10 の研究を総説し、 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ の範囲は $0.8\sim 2.9$ であり、温帯河川における 4 研究では $\Delta\delta^{15}\text{N}$ の平均値は 2.2 であることを示している。これらのことから、本研究で対象とした溪流の淵のリターパッチの食物網における $\Delta\delta^{15}\text{N}$ は、溪流以外の系のそれらよりも小さい可能性が高い。本研究における捕食者の $\delta^{15}\text{N}$ は、平均で 3.2% の幅の種間変異を示した。したがって、淵のリターパッチに生息する底生動物

捕食者の栄養段階上の位置には、最低でもほぼ1段階の種間変異があることは確実であり、1段階以上の変異が存在する可能性も低くない。

腐食食物網において、ある特定の捕食者がリター分解に対する栄養カスケード効果は、その捕食者の栄養段階上の位置により効果の正負が逆転しうる。すなわち、捕食者の栄養段階上の位置が奇数に近い場合は、捕食者はリター分解を遅滞させる方向に作用するが、栄養段階が偶数に近い群集では、捕食者は逆にリター分解を促進する方向に作用する可能性がある。本研究において、底生動物捕食者の栄養段階における絶対的な位置の推定は困難であるが、1段階以上の種間変異があると考えられることから、淵のリターパッチ群集には、リター分解を遅滞させうる捕食者種と促進させうる捕食者がともに存在すると推測される。優占的な捕食者に限ってみても、 $\delta^{15}\text{N}$ には平均で1.8%の幅が認められ、 $\Delta\delta^{15}\text{N}=2.2$ を仮定すると1段階に近い種間変異があることになる。リターパッチ群集でどの種が優占種もしくは頂点捕食者となるかは、それらの生息環境の好適性によって異なると考えられる。したがって、リターパッチの腐食食物網において、リター分解に対して底生動物捕食者が及ぼすカスケード効果は、それが強く作用する場合でも方向は状況依存的に変化すると考えられる。

淵のリターパッチの腐食食物網では、体サイズが大きな捕食者種ほど、その種が位置する栄養段階は高いことを示す証拠は得られなかった。体サイズによって捕食者の栄養段階上の位置が規定されるような食物網モデルは、カスケードモデルと称され (Cohen and Newman 1985, Cohen et al. 1990)、このモデルが成り立つためには、① 捕食者は基本的に被食者より大きい、② 食物網中の種のペアすべてにおいて捕食確率が等しい、という二つの仮定を満たす必要がある。上記の仮定を置いた場合、体サイズによって栄養段階上の位置が規定されることが多くの研究で示されている (Warren and Lawton 1987, Neubert et al. 2000, Woodward and Hildrew, 2002, Akin and Winemiller 2008)。しかしながら、カスケードモデルの仮定を満たすような食物網は、単一の基礎資源を起点とし、被食者は常に捕食者より小さくあるような単純な線形食物連鎖からなる系である。そのため、複数の基礎資源を起点とし、被食者と捕食者の体サイズが大きくばらつくような系では、体サイズと栄養段階上の位置に正の相関は存在しない可能性が指摘されている (Leaper and Huxham 2002, Layman et al. 2005)。

淵のリターパッチの腐食食物網では、シュレッダー種を除くほとんど底生動物種において、基礎資源として寄与する付着藻類の重要性は低いとはいえなかった (表 3, 4)。すなわち、リターパッチの腐食食物網は、単一の基礎資源を起点とした系とはいえない。また、シュレッダー、グレイザー、コレクターの栄養段階上の位置の範囲と、捕食者のそれとは大きく重複しており (図 5)、食物網には雑食が高頻度で含まれるといえる。これらのことは、リターパッチの腐食食物網は、単純な線形食物連鎖からなる系ではなく、複雑な網目状の構造であることを示している。したがって、リター分解に対して捕食者が及ぼすカスケード効果は、cascade (滝の連続) ではなく trickle (滴水) 状に消散し、その影響は弱いと推測される。

淵のリターパッチには、ヤマガタトビイロトビケラ (*Nothopsyche yamagataensis*) やオオカクツツトビケラ (*Lepidostoma crassicorne*) など、体サイズが多くの捕食者種よりも大きい個体を含む一次消費者種が生息していた。そのため、被食者が常に捕食者よりも小さいとしても、リターパッチの腐食食物網は単一の線形食物連鎖からなるのではなく、複数の線形連鎖を含む系であると考えられる。したがって、リターパッチの腐食食物網のなかで、リター分解に対して捕食者が及ぼす強いカスケード効果が存在したとしても、それはあくまで一次消費者種と捕食者種の特異的な組み合わせにすぎず、食物網におけるその組み合わせの優占度にしたがって、カスケード効果の強度は状況依存的に変化すると考えられる。

捕食者の体サイズと栄養段階上の位置との正の関係は、底生動物捕食者種内でも認められなかった。逆に、ダビドサナエとフタツメカワゲラ属では負の関係が認められた。溪流の水生昆虫では、一般に体サイズが小さい若齢期の方が生息密度は高い。そのため、若齢期ほど共食いが生じやすく栄養段階上の位置が高まる可能性がある。しかし、ダビドサナエは1世代に複数年を要し、またいずれの種も生活環の同調性は高くないため、同時期に体サイズの異なる齢期の幼虫が共存する。実際に、これらの種は同時期に頭幅で1.5倍以上の体サイズ変異が認められた(図13)。そのため、大型個体が小型個体を捕食する共食いも生じうる。これらの種で認められた体サイズと栄養段階上の位置との負の関係について、原因の解明は今後の課題である。

移動性の高い底生動物捕食者種は、移動性の低い種よりも栄養段階上の位置は高かった。リターパッチに生息する移動性の高い種は、異なるパッチ間やパッチ内外を活発に移動することで、環境の異なる様々な生息場に出現する多様な餌種から選択的に捕食することができる。そのため、比較的高い栄養段階に位置する種がその捕食者にとって好適な餌であるならば、その種を選択的に捕食することが可能である。ただし、そのようなことを示す知見は得られていない。

移動性の高い捕食者種は、異なる群集や生態系間を往来することで、様々な被食者種にトップダウン影響を及ぼし、それらの増加を抑制することが可能である。そのため、移動性の高い捕食者種が栄養段階上位に位置する群集や生態系ほど、安定性が高まる可能性が指摘されている(McCann et al. 2005, Rooney et al. 2008)。淵のリターパッチの腐食食物網において、高移動性の底生動物捕食者は、被食者種の組成が異なる様々な環境のパッチでトップダウン影響を及ぼすことで、リターパッチの底生動物群集やリター分解過程の安定性に寄与している可能性がある。ただし、高移動性の捕食者種と低移動性の捕食者種の平均 $\delta^{15}\text{N}$ は0.5‰にすぎず、差が検出されたのは、全季節・調査区間をまとめたデータセットのみであった。したがって、高移動性の底生動物捕食者種が群集や生態系の安定性に寄与する機能は、存在するとしても弱いと推察される。

捕食者種に対する付着藻類の寄与とその変異を規定する要因

リターパッチに生息する底生動物捕食者種において、付着藻類の基礎資源としての寄与率は最小の推定でも30~65%を占めた。リターパッチに生息するグレイザー種やコレクター種においても、付着藻類の寄与率は最小推定で30%以上であり、シュレッダー種でさえも30%以上の寄与率を示すものが存在した。リターパッチ外の砂礫底にも生息するパッチ非制限種は、リターパッチに生息する捕食者の75%を占め、付着藻類の寄与率は、生息場がリターパッチにほぼ限定されるパッチ制限種に比べて高かった。これらのことは、淵のリターパッチには、藻類食者、リターだけでなく機会的に付着藻類も摂食する腐食者、瀬や淵の石礫底とリターパッチを往来する捕食者が生息していることを示している。したがって、リターパッチの腐食食物網は、石礫表面の付着藻類を基礎資源とし、瀬や淵のリターパッチ外に成立する生食食物網と、比較的強い結びつきのある系といえる。河川連続体仮説(Vannote et al. 1980)では、河川上流部の基礎資源として、陸域生態系から流入するリターが相対的に高い重要性を示すと予測しているが、近年の研究では付着藻類がより重要な場合があることが報告されている(Finlay et al. 2002, Kühmayer et al. 2019)。

リターパッチ制限種は、栄養段階上で上位に位置する種ほど付着藻類の寄与率が高かった。リターは付着藻類と比較して、窒素やリンの含有率が低く食物としての栄養価は低い。また、動物の成長に必須な ω -3脂肪酸含有量は、付着藻類に比べてリターとそれを分解する微生物では非常に少ないことが、近年の研究により明らかにされている

(Brett et al. 2017, Kühmayer et al. 2019)。実際に、河川食物網の頂点に位置する魚類捕食者種の体組織を構成する必須アミノ酸は、アミノ酸安定同位体比分析により藻類に由来する例が示されている (Thorp and Bowes 2017)。したがって、高次の栄養段階に位置するリターパッチ制限種は、基礎資源としてリターのみに依存することは困難であると考えられる。リターパッチ制限種は、パッチ非制限種のように、石礫底に生息する藻類食者を頻繁に捕食することはできない。このことは、高次の栄養段階に位置するリターパッチ制限種にとって、リターパッチに生息する付着藻類に対する依存度の高い消費者が、餌として重要であることを意味している。

生食食物網との結びつきが強いリターパッチ非制限種の捕食者が、リターパッチに生息し、リターを主に食物とする一次消費者に与える捕食圧は、パッチ制限種と比べて弱いと考えられる。パッチ制限種でも、栄養段階上の位置が高い捕食者種ほど、リター主食の一次消費者に与える捕食圧は弱くなるといえる。これらのことは、リターパッチの腐食食物網において、リター分解に対して底生動物捕食者が及ぼすカスケード効果の影響は弱いことを示唆する。

食物連鎖長の季節変化

リターパッチの腐食食物網において、頂点捕食者の栄養段階で表される食物連鎖長は、生息場サイズが大きい季節ほど長かった。この結果は、食物連鎖長を決定する要因に関する仮説である生態系サイズ仮説 (Post et al. 2000) の予測に一致する。生態系サイズ仮説は、島や湖沼のような物理的に区切られた生態系を比較した場合、大きなサイズの生態系では空間的な不均質性が高く、種数や生息個体数が多く維持され、捕食者-被食者関係が安定し、雑食性が減少するため食物連鎖長は長くなると予測する。食物連鎖長を決定する要因に関する仮説としては、他に、①一次生産や資源量が高い系ほど食物連鎖長は長いとする生産性仮説 (Elton 1927, Pimm 1982)、②攪乱の頻度が高い場所では食物連鎖長は短いとする攪乱仮説 (Pimm and Lawton 1977)、③生産性と生態系サイズの組み合わせで食物連鎖長が決定されるとする生産-空間共役仮説 (Schoener 1989) が提唱されている。近年の研究では、生態系サイズ仮説を支持する結果が様々な系で得られている (Post et al. 2000, Takimoto et al. 2008, Mchugh et al. 2010, Takimoto and Post 2013)。ただし、淵のリターパッチのような規模の小さい生息場において、生態系サイズ仮説を支持する研究結果は得られていない。

淵のリターパッチ群集の底生動物は、パッチサイズが減少すると生息密度が低下する種と、生息密度とパッチサイズに関係の認められない種が多い。すなわち、リターパッチにおける生息個体数は、パッチサイズの減少とともに減少する種が多い。本研究では、サイズが小さいリターパッチほど種数が少ない傾向がみられた (太刀掛 未発表)。これらのことから、淵のリターパッチの腐食食物網では、生息場サイズが小さいパッチほど捕食者-被食者関係が不安定となり、雑食性が増加する可能性がある。本研究では、移動性の高い捕食者種は栄養段階が高いことが認められた。移動性の高い捕食者種にとって、生息場サイズが小さいパッチは好適でない可能性もある。Jacquemin et al. (2012) は、陸域の腐食食物網で施肥実験を行い、微生物のリター分解を促進させると腐食者の密度は増加するが、リターの堆積量は減少し、餌種の増加にもかかわらず捕食者の密度が低下したことを示している。本研究では、生息場サイズの変動要因として季節に着目したため、生息場サイズの変動には水温、流量、一次生産、微生物活性、底生動物群集構成種のフェノロジーといった様々な要因が交絡する。淵のリターパッチの腐食食物網において、生態系サイズ仮説を確証するには、生息場サイズと食物連鎖長を結ぶ機構を解明するとともに、生息場サイズの変動にともなう交絡要因を制御した研究が必要であ

る。

小坂志川と熊倉沢では、淵のリターパッチの生息場サイズの季節変化は一致していなかった。熊倉沢では、当初の予測通り、冬から晩夏にかけて粒状有機物の増加と葉リター被覆面積の減少が生じた。それに対し小坂志川では、予測と異なり季節の進行による葉リター被覆面積の減少は認められず、春と晩夏には逆に増加した。この増加には、調査日の前に降雨と出水があり、それにともない河原に堆積していたリターの流入が生じたことによると推測される。溪流の流量変動は、リターの流入とともに流出を生じる。したがって、季節の進行と流量変動は、淵のリターパッチの生息場サイズの変化を介して、リターパッチの腐食食物網における食物連鎖長を左右すると考えられる。Sabo et al. (2010) は北米の 36 河川を対象に食物連鎖長の規定要因を検討し、流量変動が大きい河川では食物連鎖長が長いことを示している。

食物網における食物連鎖長は、食物を介した種間相互作用の様式や強度、生態系や群集の安定性、一次・二次生産や栄養塩循環といった、様々な生態系機能を左右する生物群集の重要な特性といえる (Post 2002)。淵のリターパッチ群集における食物連鎖長の季節変化が、これらの生態系機能に及ぼす効果は今後明らかにする必要がある。リター分解に対して頂点捕食者が及ぼすカスケード効果に着目すると、生息場サイズの増減にともない、効果の方向や強度は変化すると考えられる。ただし、小坂志川と矢沢のいずれにおいても、頂点捕食者の平均 $\delta^{15}\text{N}$ の季節変化は大きくても 1 程度であった。したがって、栄養段階上の位置変化は 1 段階以下と推測され、カスケード効果の方向が逆転するまでには至らないと考えられる。

結論

本研究により、森林溪流の淵のリターパッチの腐食食物網における底生動物捕食者 20 種について、栄養段階上の相対的位置と寄与する基礎資源が明らかにされた。捕食者種の栄養段階上の相対的位置における種間変異を規定する要因としては、捕食者の移動性が重要であり、体サイズと栄養段階上の位置には関係が認められなかった。捕食者に寄与する基礎資源として、付着藻類の重要性は低くなく、付着藻類の寄与度の種間変異を規定する要因として、栄養段階上の位置と生息場ニッチが示唆された。

以上の結果に基づき、淵のリターパッチの腐食食物網における底生動物捕食者の機能について検討した。リターパッチ群集において、底生動物捕食者が及ぼすリター分解への栄養カスケード効果は、優占する捕食者種によって異なり状況依存的であると考えられた。ただし、淵のリターパッチの腐食食物網は網目状の構造であると推測されること、リターパッチ群集の底生動物捕食者は生食食物網との結びつきが強いことから、リター分解に及ぼす栄養カスケード効果は概して弱いことが示唆された。捕食者が及ぼすリターパッチの腐食食物網における頂点捕食者の機能は、生息場サイズを介して季節の進行や流量変動に左右されると考えられた。

図表



図 1. 淵に形成されたリターパッチ（淵中央タイプ）の写真.

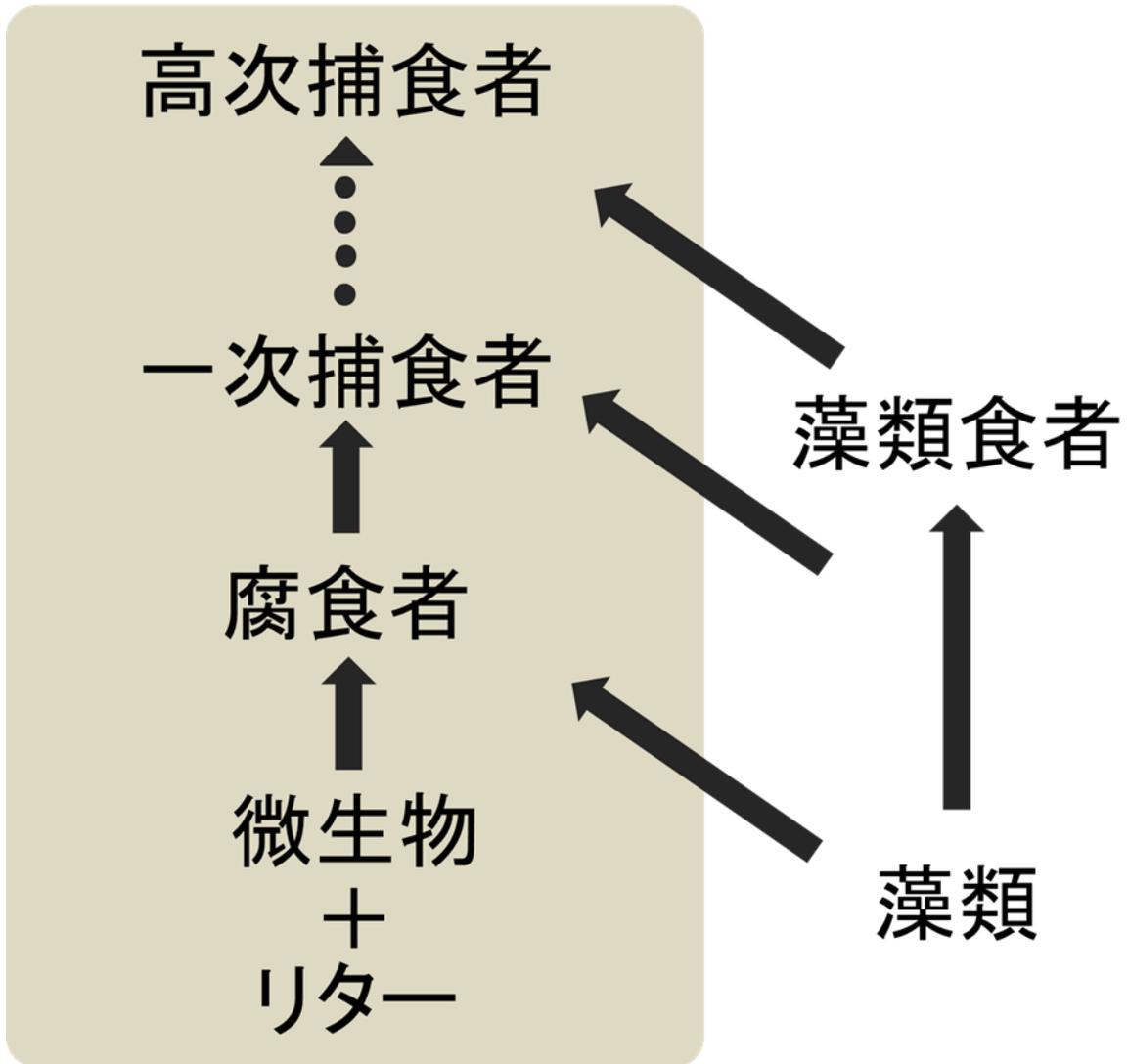


図2. 森林溪流のリターパッチにおける腐食食物網（着色部分）と生食食物網からの流入を示す概念図.

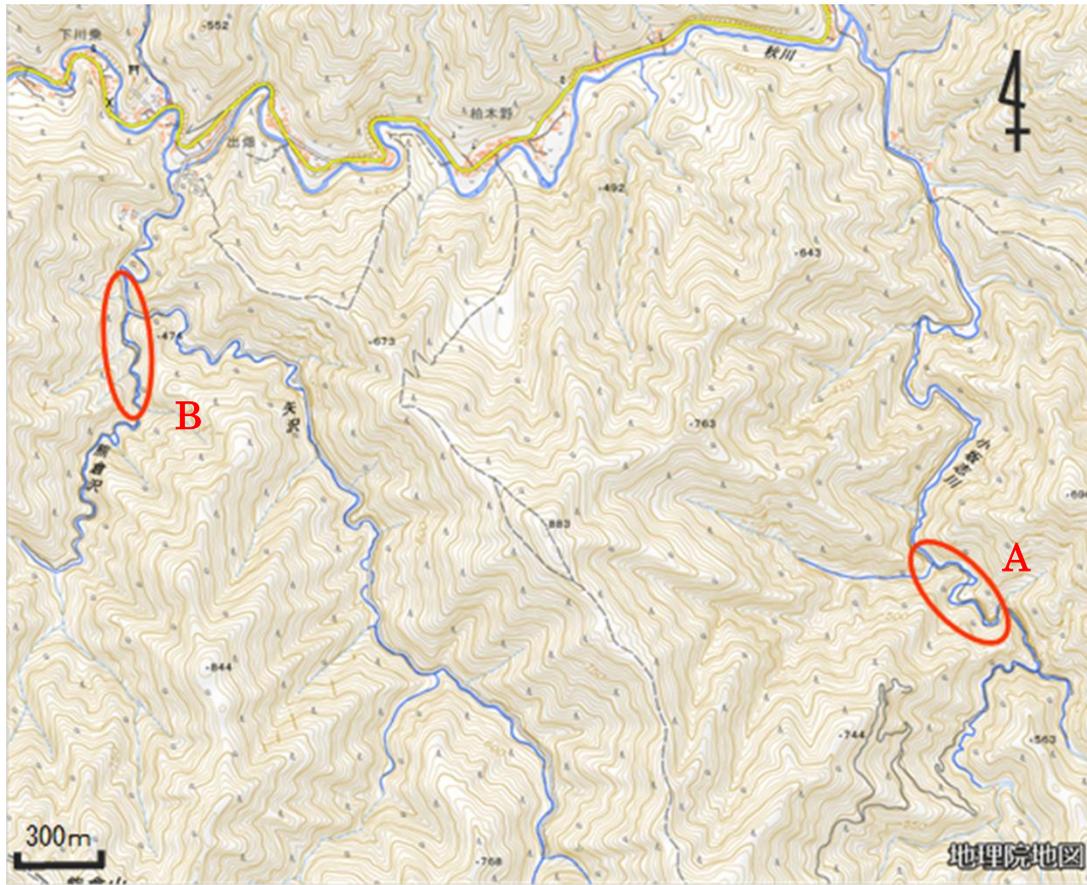


図3. 調査区の位置. Aは小坂志川, Bは矢沢支流熊倉沢.

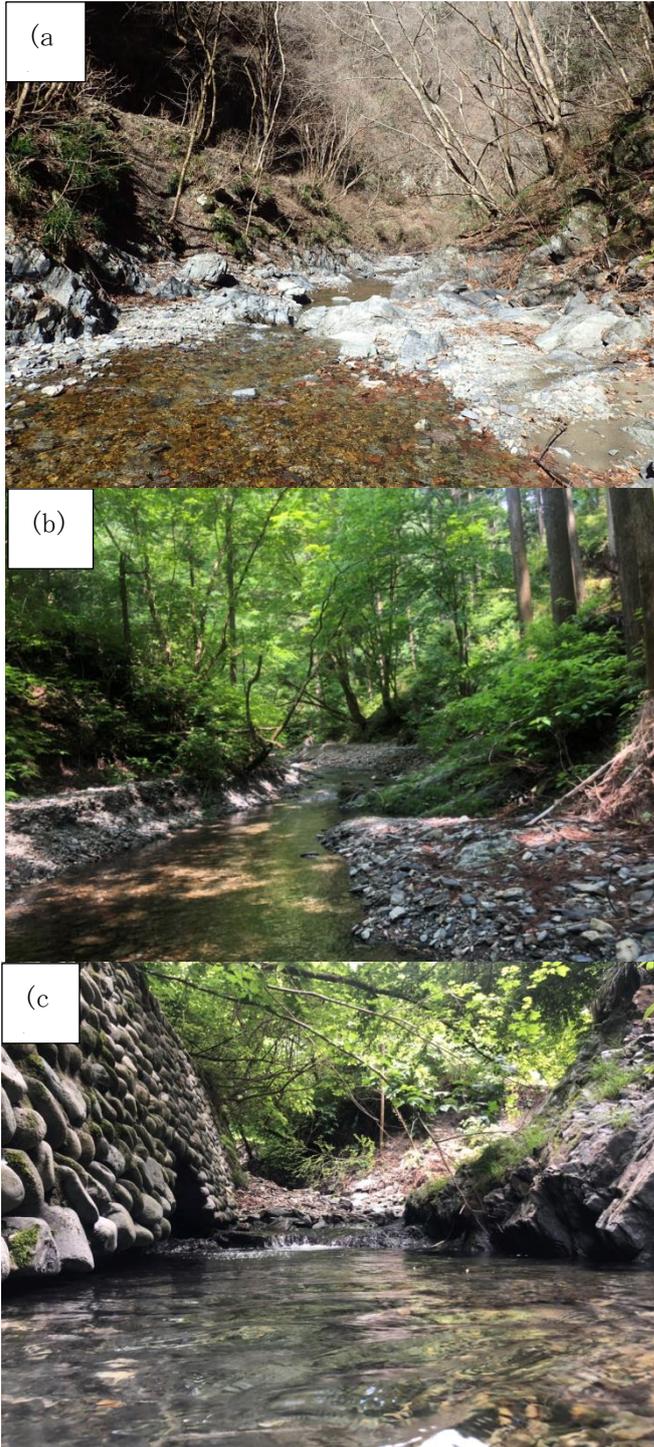


図 4. 調査区の写真. (a) 冬の小坂志川, (b) 初夏の小坂志川、(c) 初夏の矢沢支流熊倉沢.

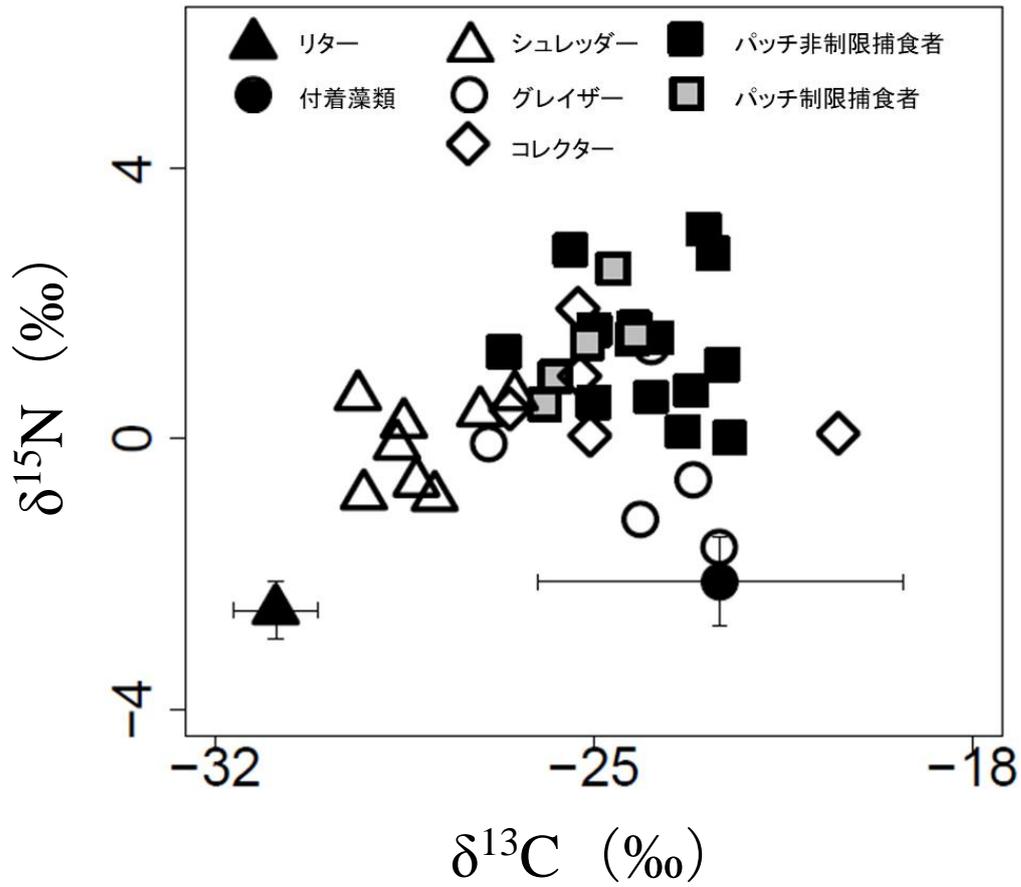


図 5. 基礎資源、消費者または捕食者の各種の全調査区・全季節における平均炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$) と平均窒素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$) . 基礎資源のみエラーバーで SD を示す.

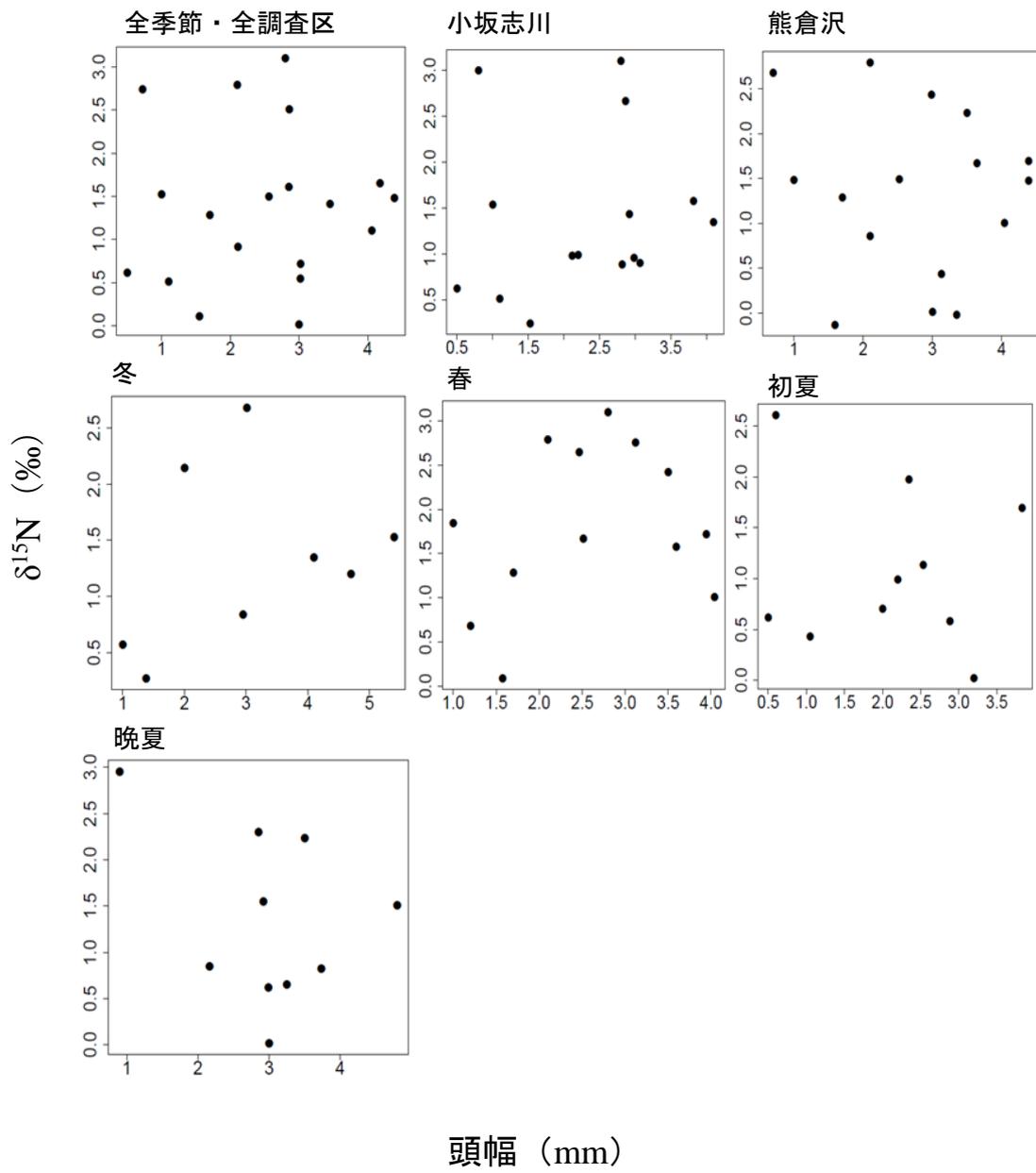


図 6. 各データセットにおける捕食者各種の試料の平均頭幅と平均 $\delta^{15}\text{N}$ の関係.

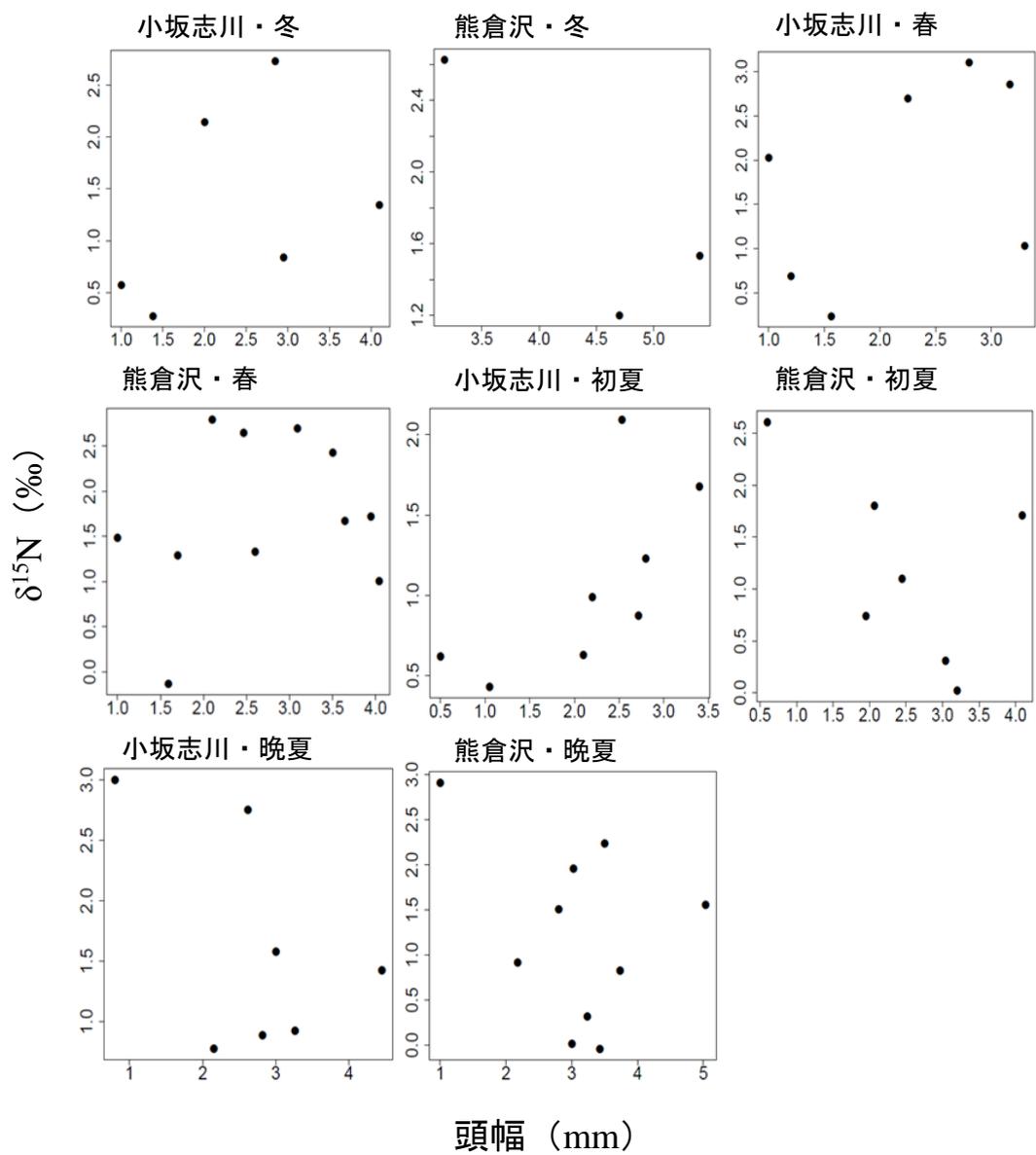


図 6 (つづき)

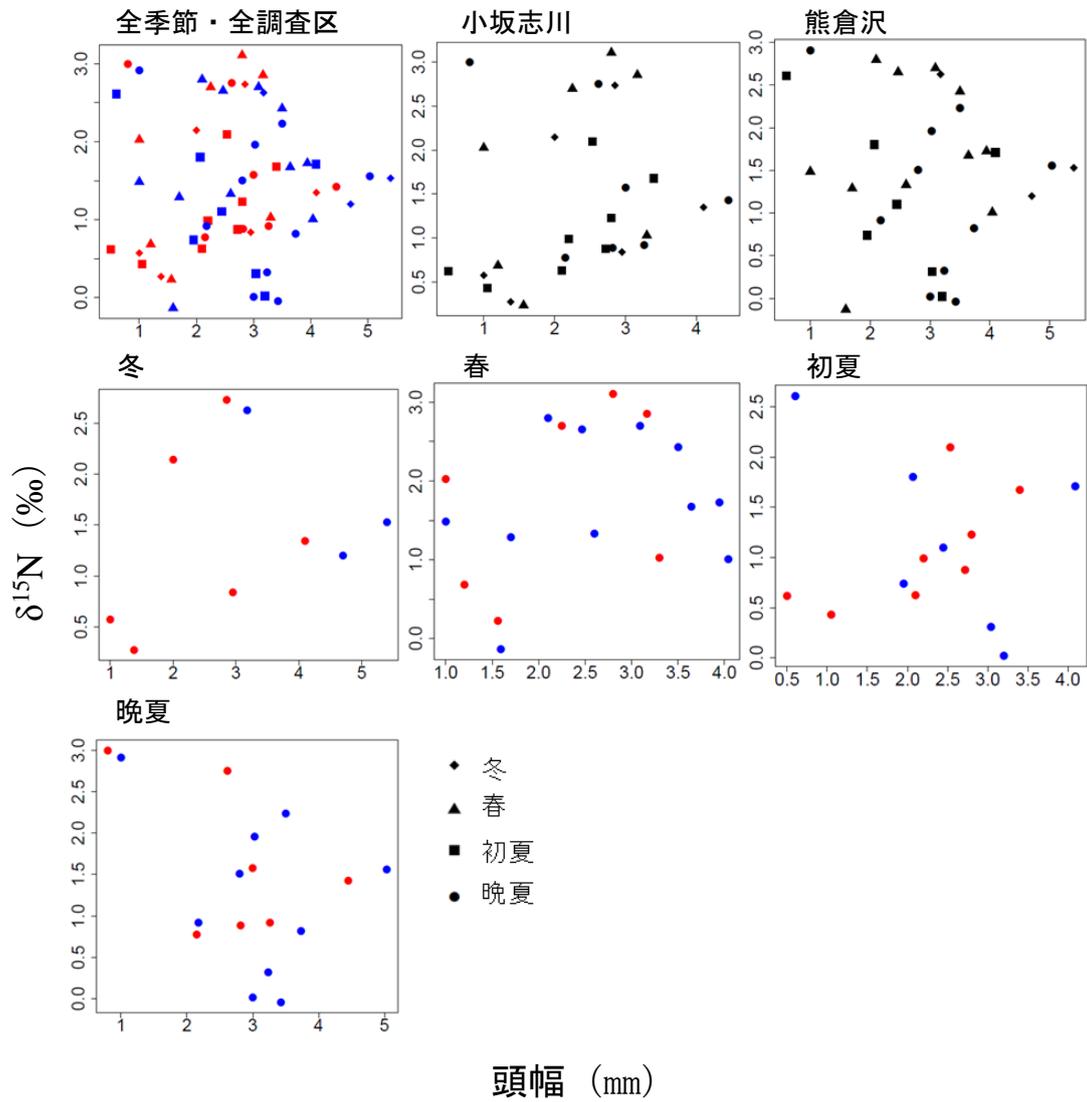


図 7. 特定の調査区と季節の組み合わせにおける捕食者各種の試料の平均頭幅と平均 $\delta^{15}\text{N}$ の関係. 各データセットについて示す. 赤は小坂志川, 青は熊倉沢の値を示す.

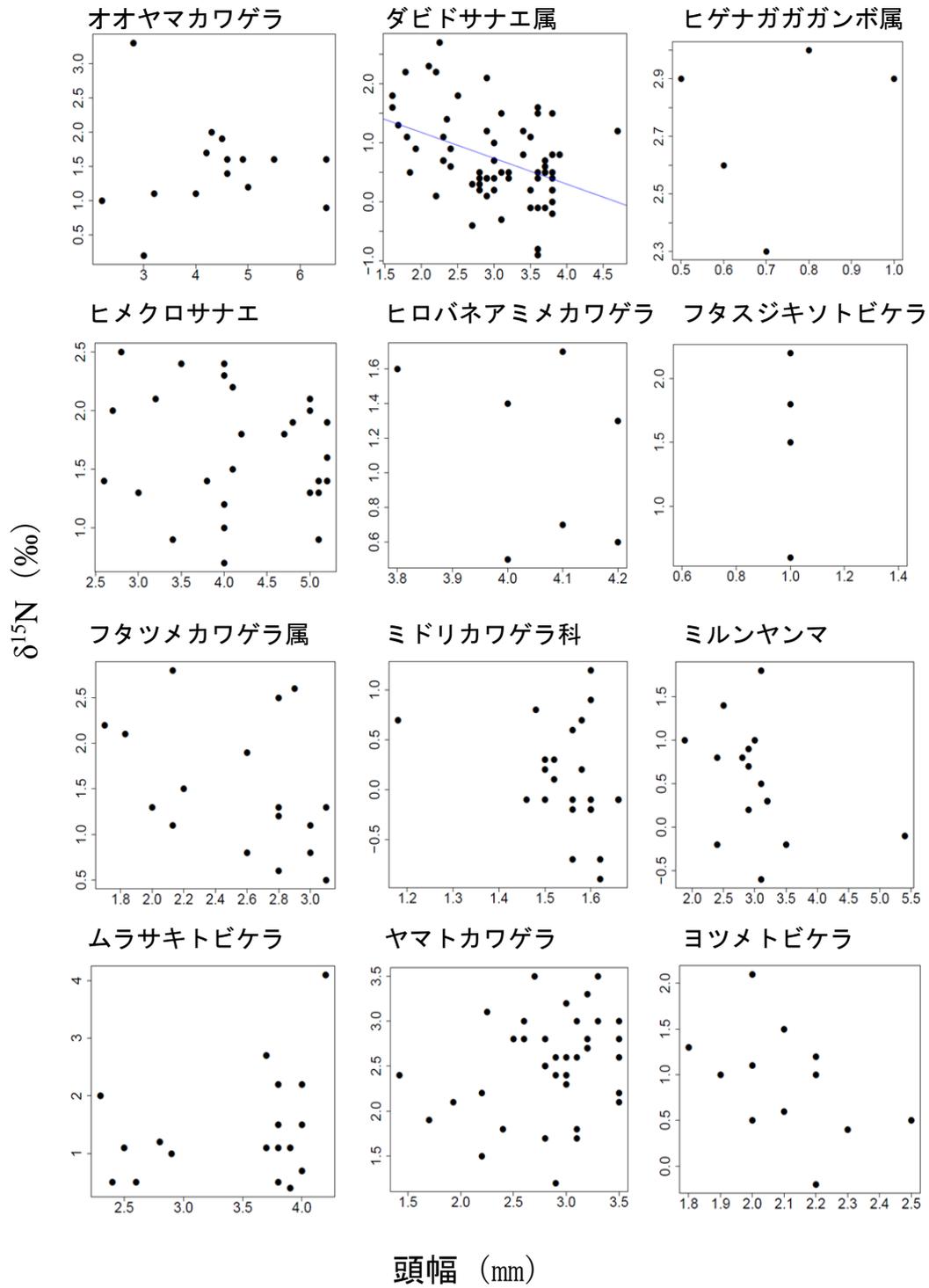


図 8. 捕食者各種についての全季節・全調査区における各試料の平均頭幅と $\delta^{15}\text{N}$ の関係. 有意な相関 ($\alpha = 0.05$) が認められた場合には $\delta^{15}\text{N}$ の平均頭幅への回帰直線を示す.

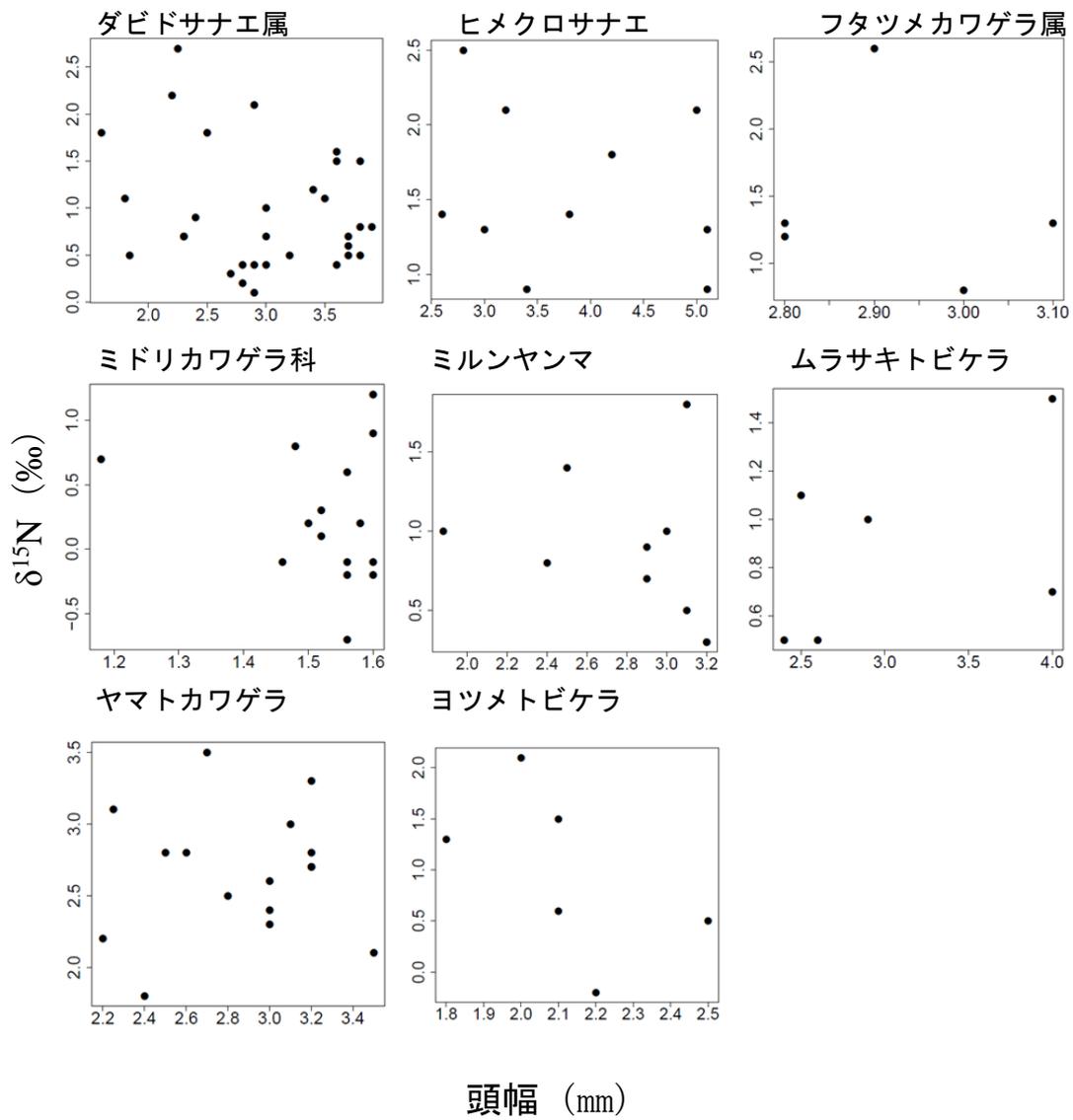


図 9. 捕食者各種についての小坂志川における各試料の平均頭幅と $\delta^{15}\text{N}$ の関係.

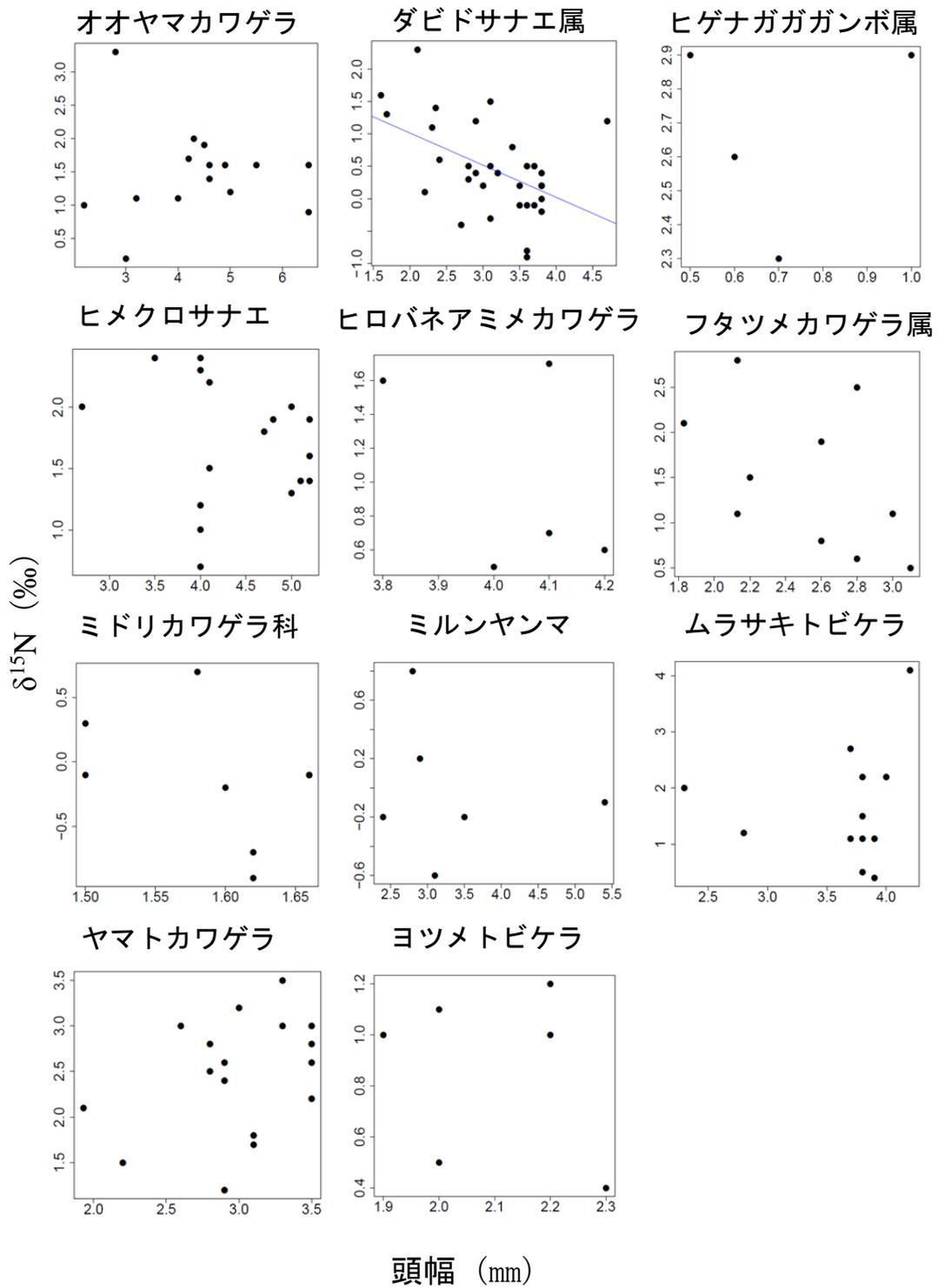


図 10. 捕食者各種についての熊倉沢における各試料の平均頭幅と $\delta^{15}\text{N}$ の関係。
 有意な相関 ($\alpha = 0.05$) が認められた場合には $\delta^{15}\text{N}$ の平均頭幅への回帰直線を示す。

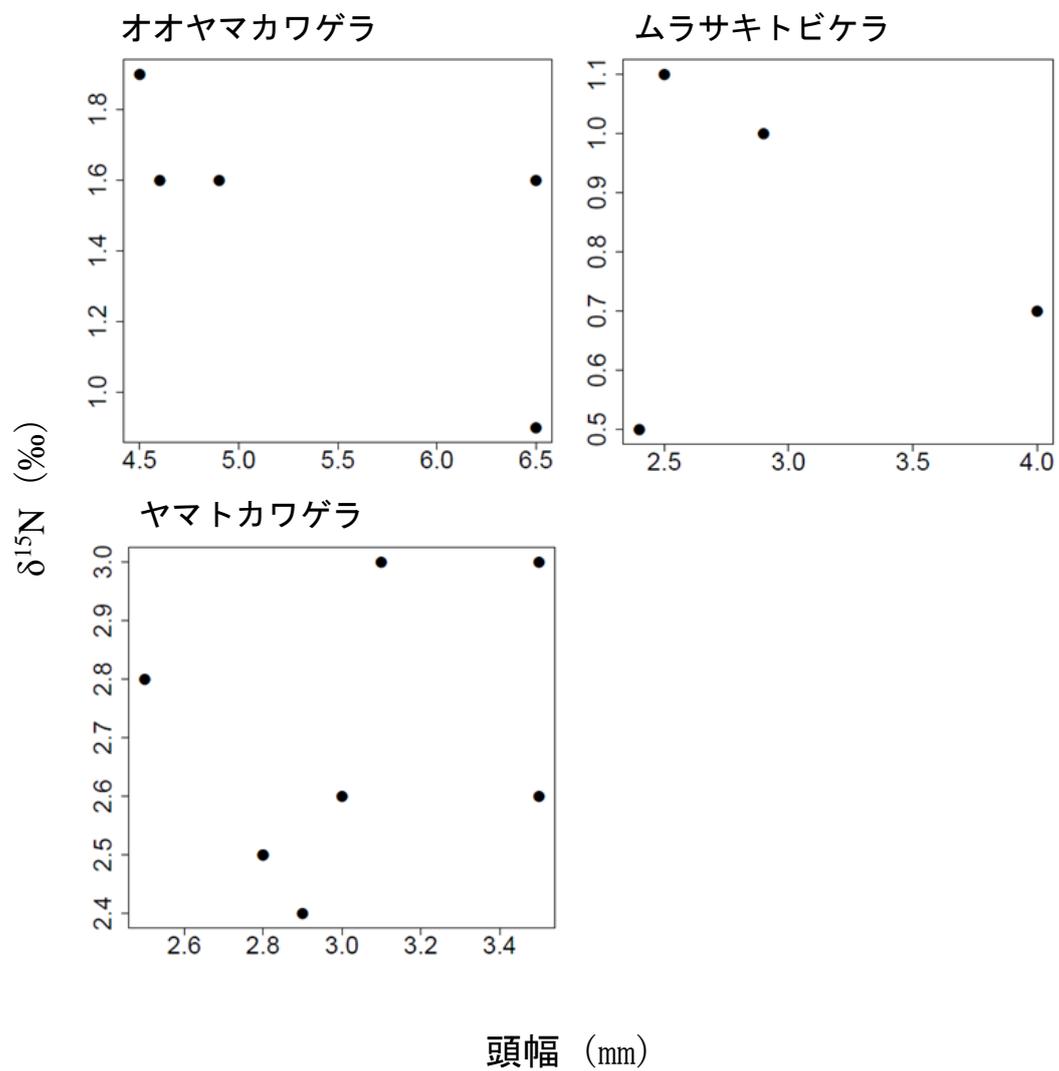


図 11. 捕食者各種についての冬における各試料の平均頭幅と $\delta^{15}\text{N}$ の関係.

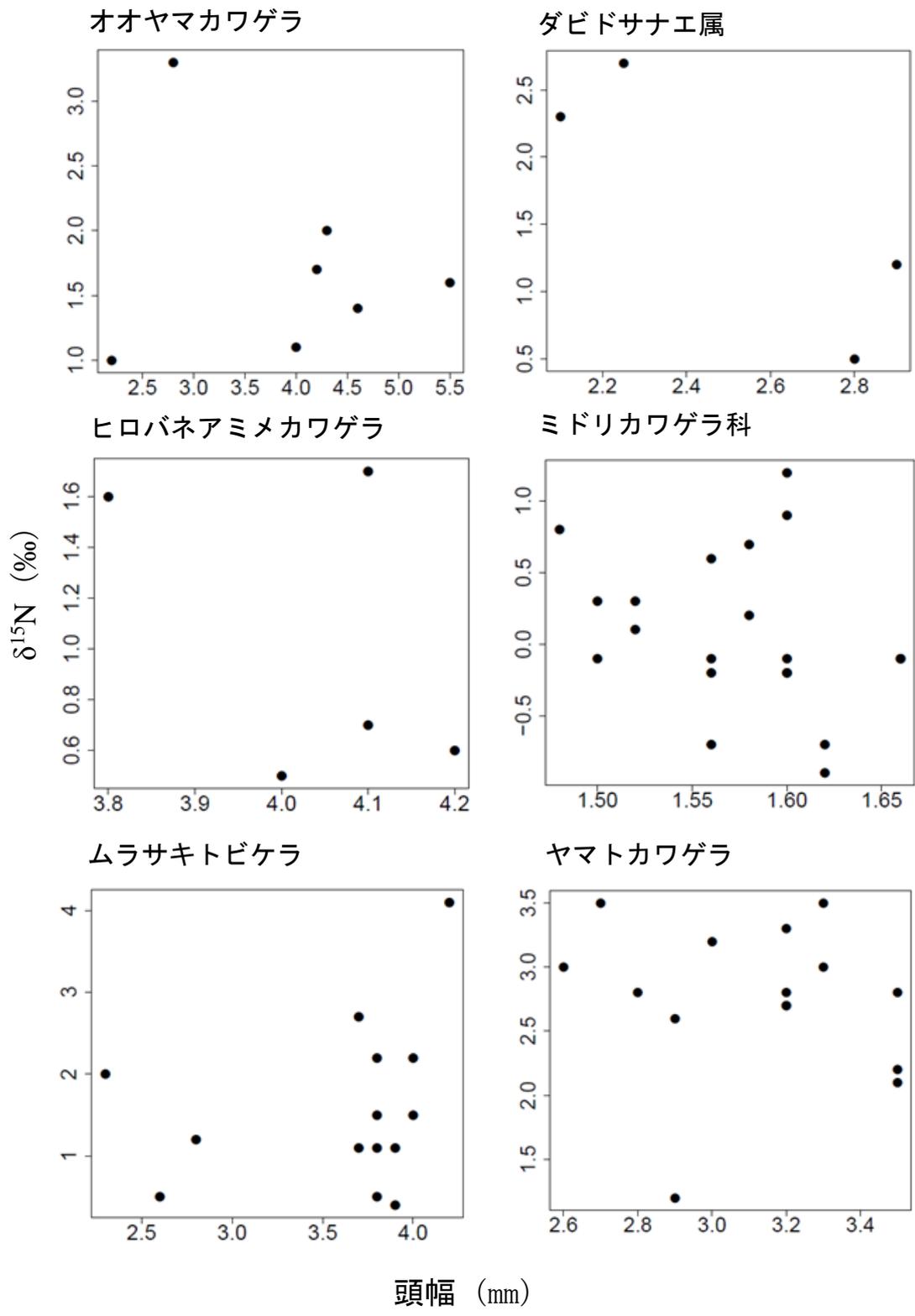


図 12. 捕食者各種についての春における各試料の平均頭幅と $\delta^{15}\text{N}$ の関係.

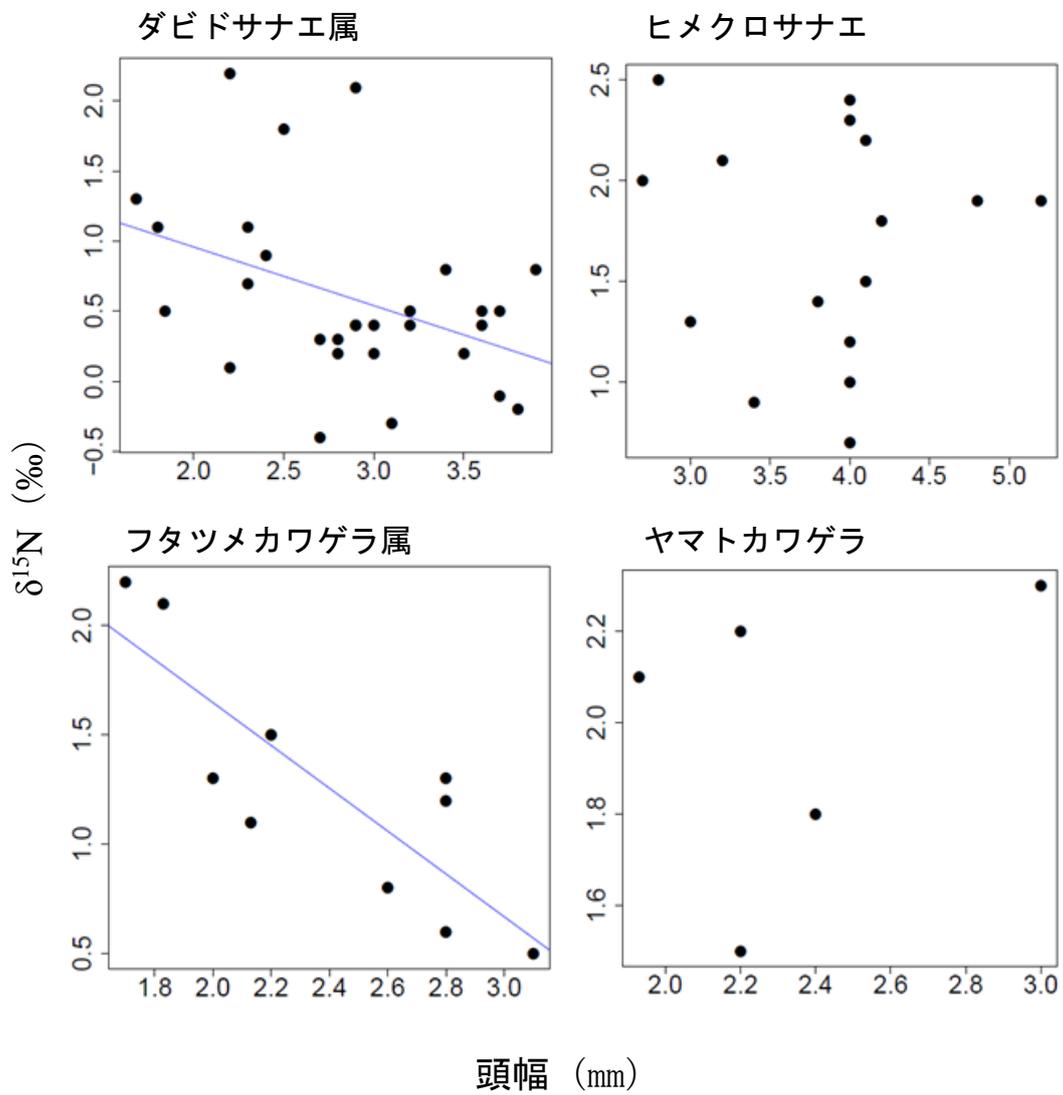


図 13. 捕食者各種についての初夏における各試料の平均頭幅と $\delta^{15}\text{N}$ の関係.
 有意な相関 ($\alpha = 0.05$) が認められた場合には $\delta^{15}\text{N}$ の平均頭幅への回帰直線を示す.

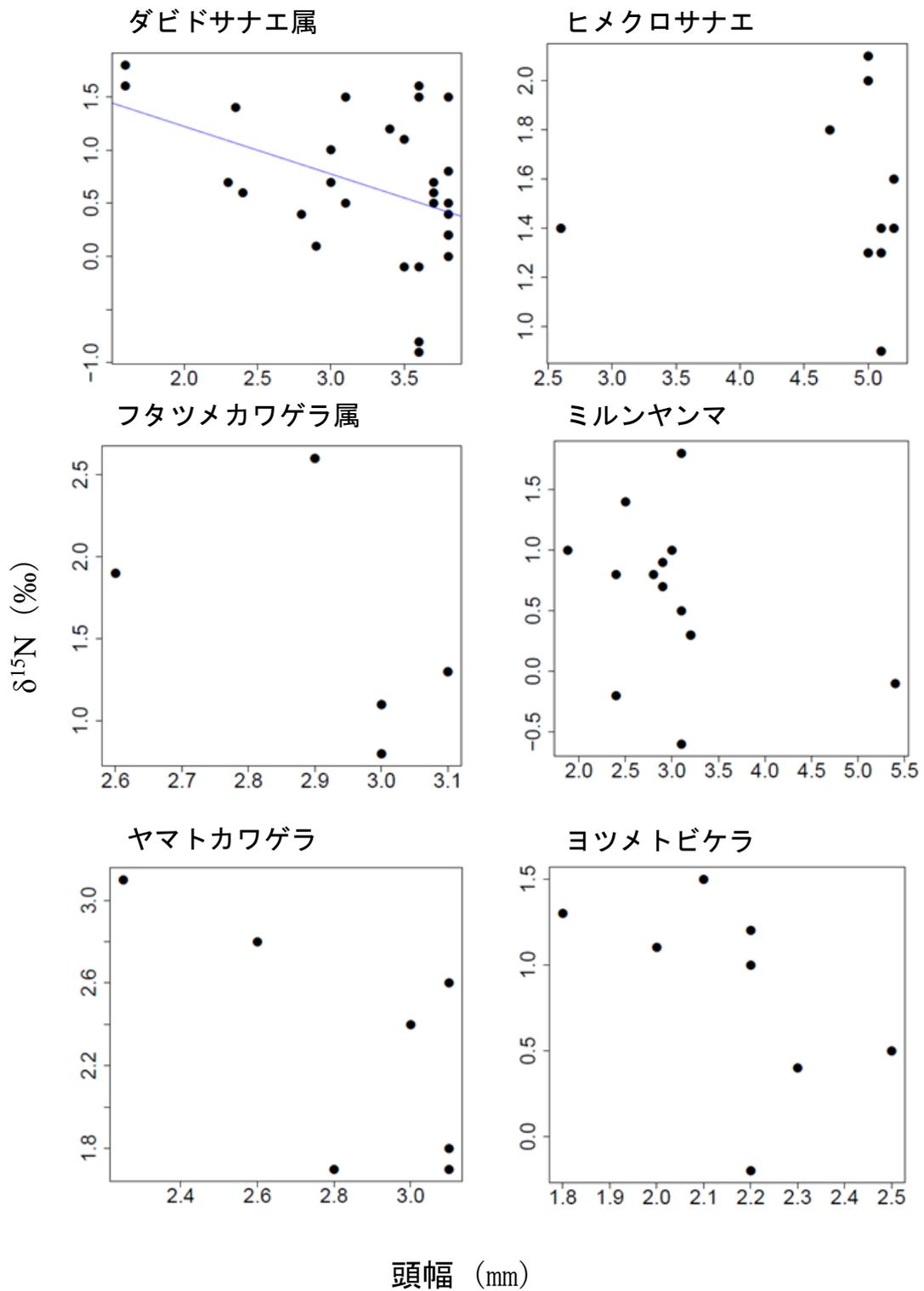


図 14. 捕食者各種についての晩夏における各試料の平均頭幅と $\delta^{15}\text{N}$ の関係。
 有意な相関 ($\alpha = 0.05$) が認められた場合には $\delta^{15}\text{N}$ の平均頭幅への回帰直線を示す。

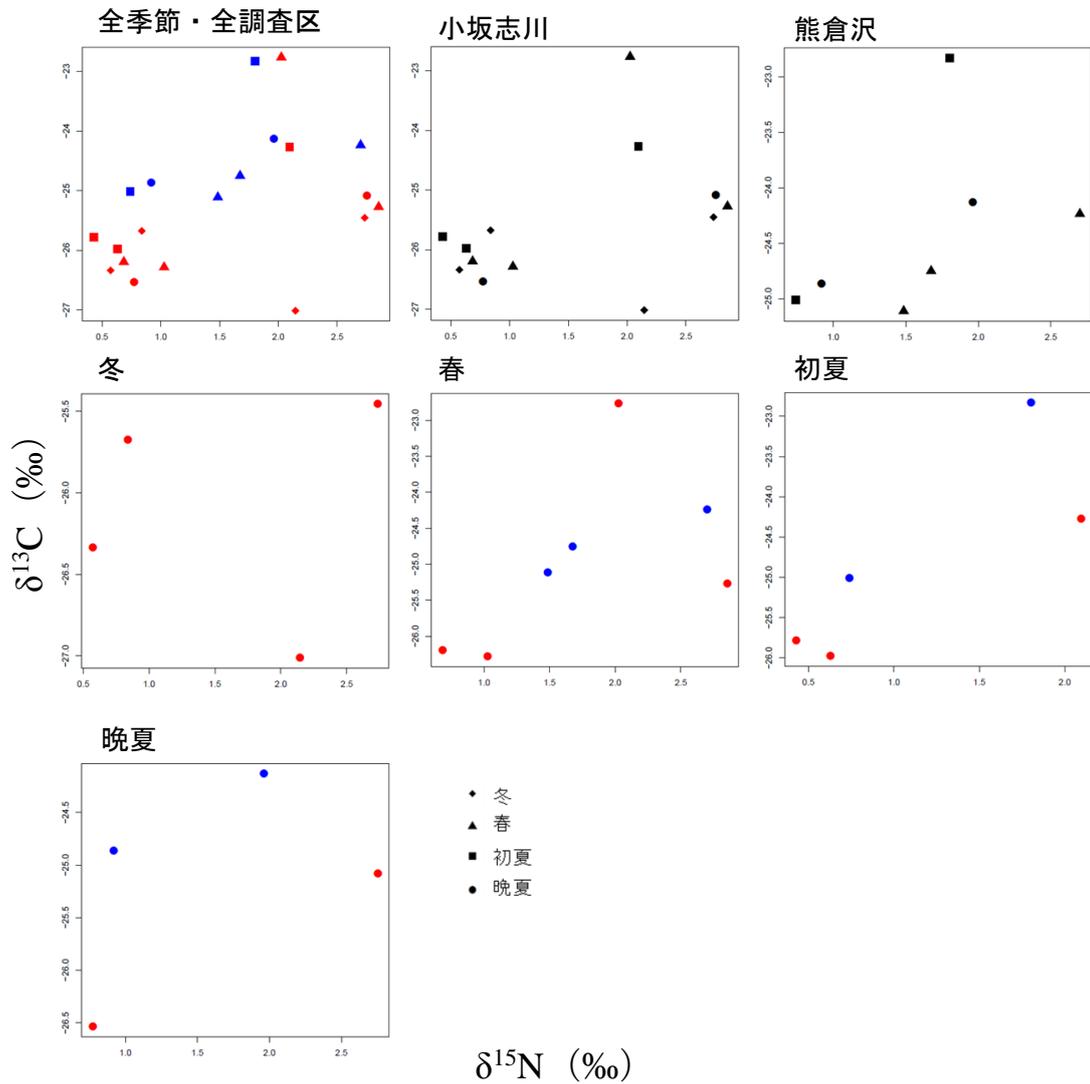


図 15. 特定の調査区と季節の組み合わせにおけるパッチ制限捕食者各種の試料の平均 $\delta^{15}\text{N}$ と平均 $\delta^{13}\text{C}$ の関係. 各データセットについて示す. 赤は小坂志川, 青は熊倉沢の値を示す.

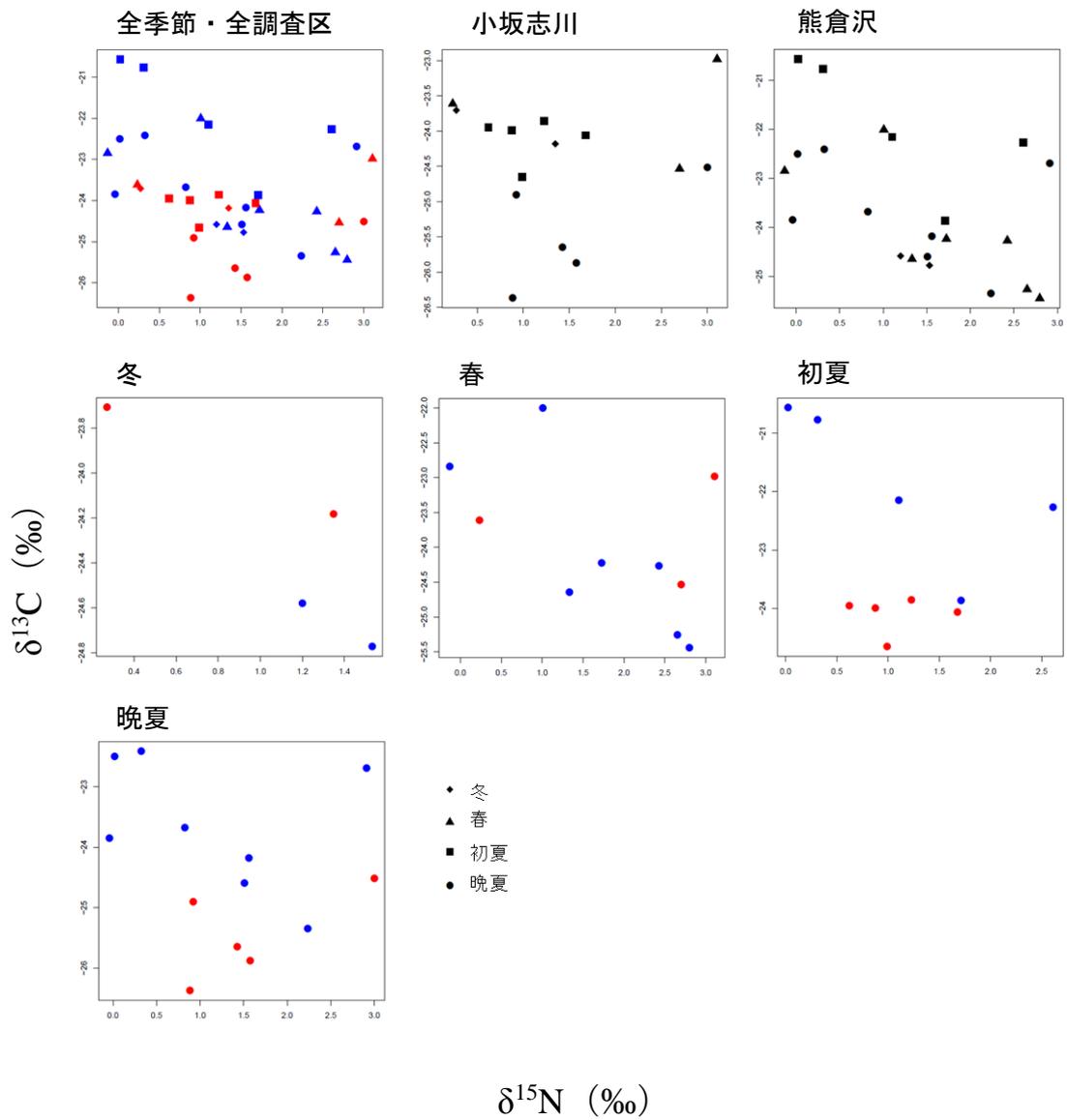


図 16. 特定の調査区と季節の組み合わせにおけるパッチ非制限捕食者各種の試料の平均 $\delta^{15}\text{N}$ と平均 $\delta^{13}\text{C}$ の関係. 各データセットについて示す. 赤は小坂志川, 青は熊倉沢の値を示す.

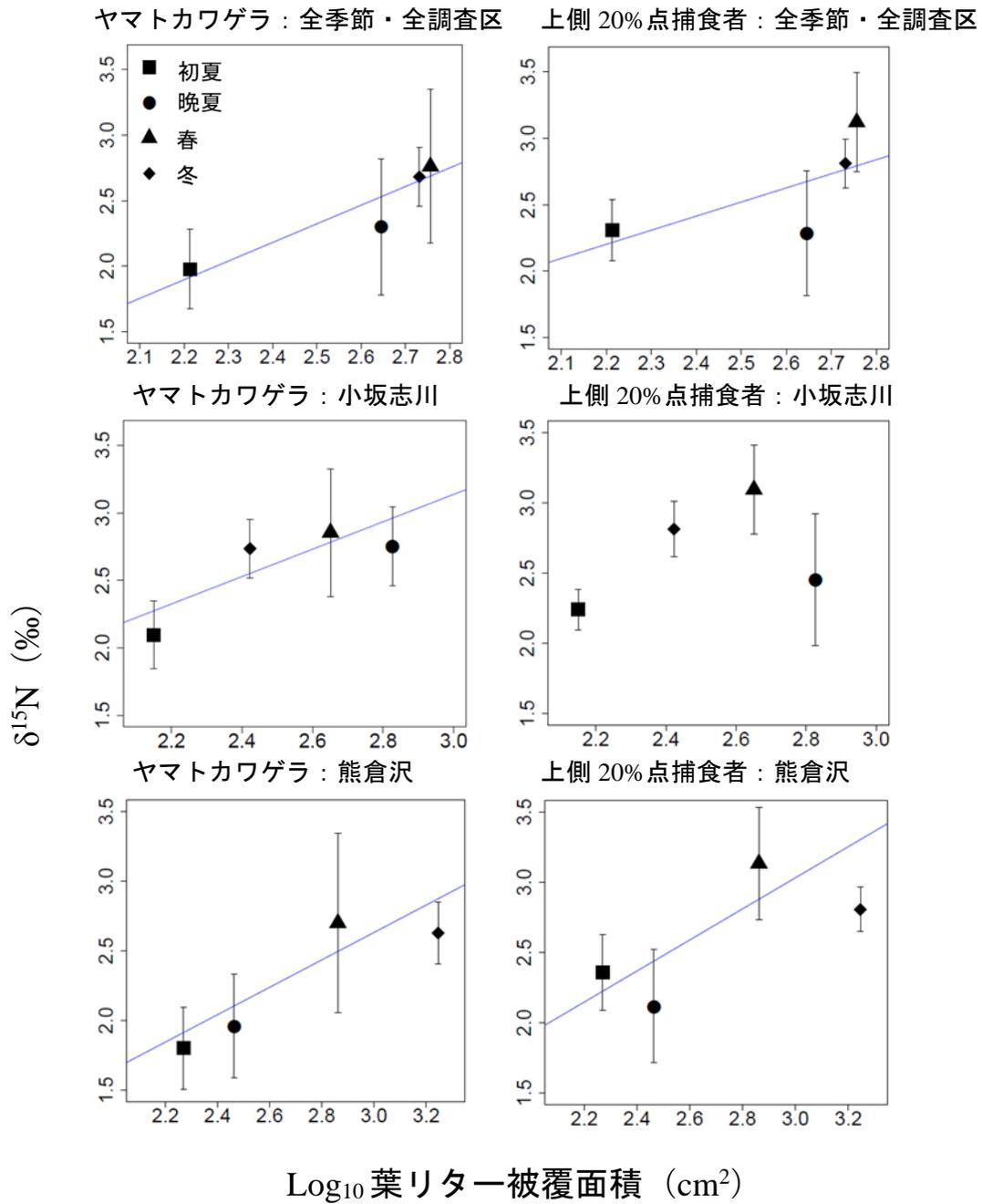


図 17. 各季節における平均葉リター被覆面積とヤマトカワゲラ， $\delta^{15}\text{N}$ 上側 20%点位置の捕食者種の試料 $\delta^{15}\text{N}$ (平均 \pm SD) との関係. 2 調査区をまとめた場合，小坂志川のみ，熊倉沢のみの場合のそれぞれについて示す. 有意な相関 ($\alpha = 0.05$) が認められた場合には捕食者 $\delta^{15}\text{N}$ の平均葉リター被覆面積への回帰直線を示す.

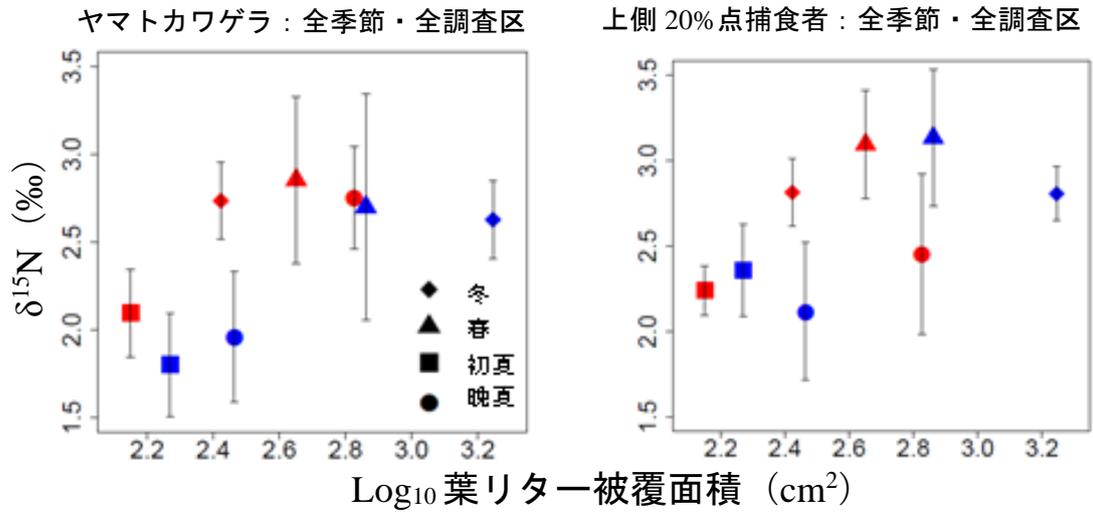


図 18. 特定の調査区と季節の組み合わせにおける平均葉リター被覆面積とヤマトカワゲラ, $\delta^{15}\text{N}$ 上側 20%点位置の捕食者種の試料 $\delta^{15}\text{N}$ (平均 \pm SD) との関係. 赤は小坂志川, 青は熊倉沢の値を示す.

表 1. リターパッチの環境変数 (ND : no data)

環境変数	小坂志川 (平均±SD)		
	冬	春	初夏
パッチ数	10	13	9
パッチ面積 (cm ²)	470±429.1	877±738.1	1173±1609.3
平均水深 (cm)	29±10.6	32±16.5	27±20.8
広葉樹葉の被覆割合 (%)	76±14.3	64±22.4	13±9.4
針葉・針葉シユートの被覆割合 (%)	4±4.9	13±12.0	10±4.7
枝の被覆割合 (%)	10±14.1	15±15.0	32±13.1
粒状有機物の被覆割合 (%)	10±0.0	8±8.0	44±10.7
葉リター被覆面積 (cm ²)	381±352.9	755±763.4	248±318.2
淵の流路幅 (m)	ND	3.8±0.7	4.9±1.4
岸からの最短距離 (m)	ND	0.9±0.4	0.9±0.7

環境変数	熊倉沢 (平均±SD)		
	冬	春	初夏
パッチ数	6	13	10
パッチ面積 (cm ²)	2900±2354.4	1138±522.6	1106±1221.6
平均水深 (cm)	30±12.5	27±9.8	24±9.8
広葉樹葉の被覆割合 (%)	88±9.0	56±21.7	30±10.0
針葉・針葉シユートの被覆割合 (%)	0±0.0	18±21.5	5±9.2
枝の被覆割合 (%)	7±4.7	14±10.8	29±14.5
粒状有機物の被覆割合 (%)	5±5.0	13±8.2	36±6.6
葉リター被覆面積 (cm ²)	2510±1964.3	803±346.8	302±389.8
淵の流路幅 (m)	ND	3.6±0.6	4.3±0.8
岸からの最短距離 (m)	ND	0.9±0.6	0.9±0.7

表 2. リターパッチに出現した捕食者種と、それらの移動性、生息場ニッチ

目	分類群名	移動性	生息場ニッチ
トンボ目	アサヒナカワトンボ	低	パッチ非制限
トンボ目	ミヤマカワトンボ	低	パッチ非制限
トンボ目	ダビドサナエ属	低	パッチ非制限
トンボ目	ヒメクロサナエ	低	パッチ非制限
トンボ目	ミルンヤンマ	低	パッチ非制限
カワゲラ目	ミドリカワゲラ科	高	パッチ非制限
カワゲラ目	ヒロバネアミメカワゲラ	高	パッチ非制限
カワゲラ目	トワダクサカワゲラ類縁の一種	高	パッチ非制限
カワゲラ目	オオヤマカワゲラ	高	パッチ非制限
カワゲラ目	フタツメカワゲラ属	高	パッチ非制限
カワゲラ目	ヤマトカワゲラ	高	パッチ制限
ヘビトンボ目	クロスジヘビトンボ属	高	パッチ非制限
ハエ目	クロモンナガレアブ	低	パッチ非制限
ハエ目	ヒゲナガガガンボ属	低	パッチ非制限
コウチュウ目	マルガムシ	不明	不明
トビケラ目	ナガレトビケラ属の一種	低	パッチ制限
トビケラ目	ムラサキトビケラ	低	パッチ制限
トビケラ目	フタスジキソトビケラ	低	パッチ制限
トビケラ目	ヨツメトビケラ	低	パッチ制限

表 3. 消費者各種の炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$)、窒素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$) の全調査区・全季節における平均値, および付着藻類の寄与率の最小, 最大推定値

摂食機能群	目	分類群名	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	最小寄与率 (%)	最大寄与率 (%)
シュレッダー	カワゲラ目	クワカワゲラ科	-26.5	0.6	31.9	100.0
	カワゲラ目	オナシカワゲラ科	-28.3	-0.6	16.7	81.3
	ハエ目	ガガンボ科	-28.0	-0.9	19.5	91.8
	トビケラ目	オオカクツトビケラ	-28.7	-0.1	13.7	69.9
	トビケラ目	カスガカクツトビケラ	-29.3	-0.8	8.6	50.9
	トビケラ目	サトウカクツトビケラ	-29.4	0.6	7.7	47.5
	トビケラ目	マルバネトビケラ属	-28.5	0.2	14.7	73.9
	トビケラ目	ヤマガタトビケラ	-27.1	0.4	26.5	100.0
グレイザー	カゲロウ目	コカゲロウ科	-24.1	-1.2	51.3	100.0
	カゲロウ目	タニガワカゲロウ属	-23.2	-0.6	59.5	100.0
	カゲロウ目	トラタニガワカゲロウ	-23.9	1.4	53.0	100.0
	コウチュウ目	チビマルヒゲナガハナノミ	-26.9	-0.1	27.9	100.0
	コウチュウ目	ヒメマルヒラタドロムシ	-22.7	-1.6	63.5	100.0
	コレクター	カゲロウ目	トビケラ科	-25.3	0.9	41.9
カゲロウ目		ヒメフタオカゲロウ属	-20.5	0.1	81.9	100.0
カゲロウ目		フタスジモンカゲロウ	-25.3	1.9	41.7	100.0
カゲロウ目		クロマダラカゲロウ	-26.6	0.4	31.1	100.0
カゲロウ目		ホソバマダラカゲロウ	-25.1	0.1	43.5	100.0

表4. 捕食者各種の炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$), 窒素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$) の全調査区・全季節における平均値, および付着藻類の寄与率の最小, 最大推定値

目	分類群名	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	最小寄与率 (%)	最大寄与率 (%)
トンボ目	アサヒナカワトンボ	-25.0	1.6	44.2	100.0
トンボ目	ミヤマカワトンボ	-22.5	0.0	65.1	100.0
トンボ目	ダビドサナエ属	-23.2	0.7	59.2	100.0
トンボ目	ヒメクロサナエ	-24.3	1.7	50.4	100.0
トンボ目	ミルンヤンマ	-25.0	0.5	44.1	100.0
カワゲラ目	ミドリカワゲラ科	-23.4	0.1	57.9	100.0
カワゲラ目	ヒロバネアミメカワゲラ	-22.6	1.1	64.0	100.0
カワゲラ目	トワダクサカワゲラ類縁の一種	-23.0	3.1	61.1	100.0
カワゲラ目	オオヤマカワゲラ	-24.3	1.5	50.0	100.0
カワゲラ目	フタツメカワゲラ属	-23.8	1.5	53.8	100.0
カワゲラ目	ヤマトカワゲラ	-24.7	2.5	47.1	100.0
へビトンボ目	クロスジへビトンボ属	-25.4	2.8	40.5	100.0
ハエ目	クロモンナガレアブ	-24.0	0.6	52.9	100.0
ハエ目	ヒゲナガガガンボ属	-22.8	2.7	62.6	100.0
コウチュウ目	マルガムシ	-26.7	1.3	30.3	100.0
トビケラ目	ナガレトビケラ属の一種	-25.9	0.5	36.5	100.0
トビケラ目	ムラサキトビケラ	-25.1	1.4	43.1	100.0
トビケラ目	フタスジキソトビケラ	-24.2	1.5	50.5	100.0
トビケラ目	ヨツメトビケラ	-25.7	0.9	38.2	100.0

表 5. 各データセットにおける捕食者各種の試料の平均頭幅と平均 $\delta^{15}\text{N}$ の関係についての単相関分析の結果、および捕食者各種の特定の調査区と季節の組み合わせにおける試料の平均 $\delta^{15}\text{N}$ についての一般線形モデルによる解析の結果、単相関分析の結果は Pearson 相関係数 (r) とその有意性を示す。一般線形モデルの結果は頭幅の回帰係数 (b) とその効果の有意性、調査区と季節の効果の有意性 (空白: $P > 0.05$, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$) を示す。単相関分析および一般線形モデルによる解析において、頭幅の効果が有意であった場合は P を太字で示す

データセット	単相関分析		一般線形モデル			
	r	P	頭幅		調査区	季節
			b	P	有意性	有意性
全調査区・全季節	0.04	0.87	0.01	0.93		
小坂志川	0.13	0.66	0.18	0.33		
熊倉沢	-0.11	0.68	-0.19	0.27		
冬	0.31	0.46	0.08	0.81		
春	0.27	0.38	0.28	0.27		
初夏	-0.14	0.71	-0.04	0.85		
晩夏	-0.35	0.32	-0.35	0.13		
小坂志川・冬	0.40	0.43				
熊倉沢・冬	-0.86	0.34				
小坂志川・春	0.61	0.11				
熊倉沢・春	0.22	0.51				
小坂志川・初夏	0.68	0.06				
熊倉沢・初夏	-0.52	0.23				
小坂志川・晩夏	-0.51	0.24				
熊倉沢・晩夏	-0.33	0.36				

表 6. 捕食者各種における試料の平均頭幅と $\delta^{15}\text{N}$ の関係についての単相関分析の結果, および試料の $\delta^{15}\text{N}$ についての一般線形モデルによる解析の結果. 単相関分析の結果は Pearson 相関係数 (r) とその有意性を示す. 一般線形モデルの結果は頭幅の回帰係数 (b) とその効果の有意性, 調査区と季節の効果の有意性 (空白: $P > 0.05$, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$) を示す. 単相関分析および一般線形モデルによる解析において, 頭幅の効果があり, 頭幅の効果が有意であった場合は P を太字で示す. NA: $n < 4$ のため解析せず.

データセット	分類群名	単相関分析		一般線形モデル		季節	
		r	P	頭幅 b	調査区 P		有意性
全調査区・全季節	ダビドサナエ属	-0.42	0.00	-0.41	0.00	***	**
	ヒメクロサナエ	-0.16	0.43	-0.06	0.74		
	ミルンヤンマ	-0.32	0.15	-0.13	0.50	*	
	オオヤマカワゲラ	-0.04	0.89	-0.08	0.65		
	ヒロバネアミメカワゲラ	-0.35	0.45	NA	NA		
	フタツメカワゲラ属	-0.41	0.10	-1.17	0.01		**
	ミドリカワゲラ科	-0.32	0.13	-2.08	0.20		
	ヤマトカワゲラ	0.27	0.11	-0.18	0.51		**
	ヒゲナガガンボ属	0.25	0.68	NA	NA		
	フタスジキソトビケラ	NA	NA	NA	NA		
ムラサキトビケラ	0.32	0.20	0.25	0.53			
ヨツメトビケラ	-0.46	0.13	-1.50	0.12		*	

表6. つづき.

データセット	分類群名	単相関分析		一般線形モデル		季節 有意性	
		r	P	頭幅			調査区 有意性
				b	P		
小坂志川	ダビドサナエ属	-0.24	0.19	-0.19	0.30	**	
	ヒメクロサナエ	-0.22	0.53	-0.08	0.76		
	ミルンヤンマ	-0.29	0.42	NA	NA		
	フタツメカワゲラ属	-0.15	0.81	NA	NA		
	ミドリカワゲラ科	-0.19	0.49	-1.72	0.39		
	ヤマトカワゲラ	0.05	0.84	-0.58	0.10	**	
	ムラサキトビケラ	0.48	0.34	NA	NA		
	ヨツメトビケラ	-0.54	0.27	NA	NA		
	ダビドサナエ属	-0.49	0.00	-0.63	0.00	**	
	ヒメクロサナエ	-0.21	0.42	-0.02	0.93		
熊倉沢	ミルンヤンマ	-0.17	0.75	NA	NA		
	オオヤマカワゲラ	-0.04	0.89	-0.08	0.65		
	ヒロバネアミメカワゲラ	-0.47	0.43	NA	NA		
	フタツメカワゲラ属	-0.50	0.14	-1.12	0.00	***	
	ミドリカワゲラ科	-0.38	0.35	NA	NA		
	ヤマトカワゲラ	0.37	0.15	0.23	0.66		
	ヒゲナガガガンボ属	0.16	0.84	NA	NA		
	ムラサキトビケラ	0.14	0.68	NA	NA		
	ヨツメトビケラ	-0.23	0.66	NA	NA		

表6. つづき.

データセット	分類群名	単相関分析				一般線形モデル				
		I		P		頭幅		調査区		季節 有意性
		I	P	b	P	有意性	有意性			
冬	オオヤマカワゲラ	-0.69	0.20	NA	NA					
	ヤマトカワゲラ	0.34	0.41	0.40	0.21					
	ムラサキトビケラ	-0.14	0.86	NA	NA					
春	ダビドサナエ属	-0.87	0.13	NA	NA					
	オオヤマカワゲラ	-0.17	0.71	NA	NA					
	ヒロバネアミメカワゲラ	-0.47	0.43	NA	NA					
	ミドリカワゲラ科	-0.28	0.23	-2.14	0.41					
	ヤマトカワゲラ	-0.15	0.60	-0.34	0.56					
	ムラサキトビケラ	0.25	0.38	0.37	0.48					
初夏	ダビドサナエ属	-0.41	0.03	-0.32	0.08				*	
	ヒメクロサナエ	-0.05	0.85	-0.08	0.77					
	フタツメカワゲラ属	-0.83	0.00	-1.19	0.00				*	
	ヤマトカワゲラ	0.36	0.56	NA	NA					
晩夏	ダビドサナエ属	-0.42	0.02	-0.46	0.01				*	
	ヒメクロサナエ	0.04	0.92	-0.03	0.89					
	ミルンヤンマ	-0.36	0.21	-0.82	0.56				*	
	フタツメカワゲラ属	-0.50	0.39	NA	NA					
	ヤマトカワゲラ	-0.68	0.09	NA	NA					
ヨツメトビケラ	-0.54	0.17	-1.52	0.19						

表 7. 各データセットにおける高移動性捕食者種と低移動性捕食者種の試料の平均 $\delta^{15}\text{N}$ (\pm SE) とそれらを比較した一元分散分析の結果, および捕食者各種の特定の調査区と季節の組み合わせにおける平均 $\delta^{15}\text{N}$ を比較した二元分散分析の結果. 一元分散分析の結果は移動性の F 値とその効果の有意性を示す. 二元分散分析の結果は移動性の F 値とその効果の有意性, 調査区または季節の効果の有意性 (空白: $P > 0.05$, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$) を示す. 移動性の効果が有意であった場合は **P** を太字で示す

データセット	$\delta^{15}\text{N}$ (平均 \pm SE)		一元分散分析		二元または三元分散分析	
	高移動性	低移動性	F	P	移動性	季節
全調査区・全季節	1.5 \pm 0.1	1.0 \pm 0.1	4.26	0.05	F	P
					4.49	0.04
小坂志川	1.5 \pm 0.2	1.1 \pm 0.1	1.39	0.26	2.84	0.11
熊倉沢	1.6 \pm 0.1	1.0 \pm 0.1	0.29	0.60	1.51	0.23
冬	1.8 \pm 0.2	1.0 \pm 0.2	0.20	0.67	0.49	0.51
春	1.4 \pm 0.2	1.6 \pm 0.2	0.45	0.52	0.18	0.68
初夏	1.5 \pm 0.2	1.0 \pm 0.1	0.90	0.37	1.97	0.19
晩夏	1.8 \pm 0.2	0.9 \pm 0.1	0.20	0.67	0.89	0.36
小坂志川・冬	1.6 \pm 0.4	1.0 \pm 0.2	0.10	0.77		
熊倉沢・冬	2.0 \pm 0.2	1.2 \pm 0.0	0.86	0.52		
小坂志川・春	1.2 \pm 0.3	1.6 \pm 0.3	0.23	0.65		
熊倉沢・春	1.5 \pm 0.2	1.6 \pm 0.2	0.01	0.92		
小坂志川・初夏	1.7 \pm 0.2	1.0 \pm 0.1	4.16	0.09		
熊倉沢・初夏	1.3 \pm 0.2	1.0 \pm 0.2	0.21	0.67		
小坂志川・晩夏	2.2 \pm 0.3	1.0 \pm 0.1	1.00	0.36		
熊倉沢・晩夏	1.5 \pm 0.2	0.7 \pm 0.2	0.18	0.69		

表 8. 各データセットにおけるパッチ制限捕食者種とパッチ非制限捕食者種の試料の平均 $\delta^{13}\text{C}$ ($\pm\text{SE}$) とそれらと比較した一元分散分析の結果, および捕食者各種の特定の調査区と季節の組み合わせにおける平均 $\delta^{13}\text{C}$ を比較した二元分散分析の結果. 一元分散分析の結果は生息場ニッチの F 値とその効果の有意性を示す. 二元分散分析の結果は生息場ニッチの F 値とその効果の有意性, 調査区または季節の効果の有意性 (空白: $P > 0.05$, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$) を示す. 生息場ニッチの効果があった場合は P を太字で示す

データセット	$\delta^{13}\text{C}$ (平均 $\pm\text{SE}$)		一元分散分析		生息場所		二元または三元分散分析	
	パッチ制限種	パッチ非制限種	F	P	F	P	調査区	季節
							有意性	有意性
全調査区・全季節	-25.0 \pm 0.1	-23.7 \pm 0.1	7.78	0.01	18.62	0.00	***	*
小坂志川	-25.5 \pm 0.2	-24.6 \pm 0.1	5.64	0.03	10.95	0.00		*
熊倉沢	-24.6 \pm 0.2	-23.0 \pm 0.2	4.82	0.05	3.72	0.07		*
冬	-25.7 \pm 0.2	-24.4 \pm 0.2	17.75	0.01	20.23	0.01		
春	-24.7 \pm 0.2	-23.6 \pm 0.2	1.38	0.27	2.70	0.12		
初夏	-24.6 \pm 0.4	-22.8 \pm 0.2	8.74	0.06	10.25	0.01	**	
晩夏	-25.2 \pm 0.3	-24.5 \pm 0.2	0.85	0.39	2.38	0.15	**	
小坂志川・冬	-25.8 \pm 0.2	-23.9 \pm 0.3	15.77	0.02				
熊倉沢・冬	-25.4 \pm 0.4	-24.7 \pm 0.1	18.46	0.15				
小坂志川・春	-25.1 \pm 0.4	-23.6 \pm 0.2	1.85	0.23				
熊倉沢・春	-24.6 \pm 0.2	-23.6 \pm 0.3	0.62	0.46				
小坂志川・初夏	-25.1 \pm 0.4	-24.0 \pm 0.2	8.06	0.03				
熊倉沢・初夏	-23.9 \pm 0.7	-22.0 \pm 0.3	3.00	0.14				
小坂志川・晩夏	-25.9 \pm 0.3	-25.5 \pm 0.2	0.26	0.63				
熊倉沢・晩夏	-24.5 \pm 0.2	-23.3 \pm 0.3	1.12	0.32				

表 9. パッチ制限捕食者各種の特定の調査区と季節の組み合わせにおける試料の平均 $\delta^{13}\text{C}$ についての一般線形モデルによる解析の結果. 各データセットについて示す. $\delta^{15}\text{N}$ の回帰係数 (b) とその効果の有意性, 調査区と季節の効果の有意性 (空白: $P > 0.05$, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$) を示す. $\delta^{15}\text{N}$ の効果が有意であった場合は, P を太字で示す

データセット	$\delta^{15}\text{N}$		調査区 有意性	季節 有意性
	b	P		
全調査区・全季節	-0.37	0.02	*	*
小坂志川	-0.10	0.65		*
熊倉沢	-0.48	0.01		**
冬	-0.50	0.00	***	
春	-0.61	0.09		
初夏	-0.33	0.13	**	
晩夏	-0.17	0.46	*	

表 10. パッチ非制限捕食者種の特定の調査区と季節の組み合わせにおける試料の平均 $\delta^{13}\text{C}$ についての一般線形モデルによる解析の結果. 各データセットについて示す. $\delta^{15}\text{N}$ の回帰係数 (b) とその効果の有意性, 調査区と季節の効果の有意性 (空白: $P > 0.05$, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$) を示す. $\delta^{15}\text{N}$ の効果が有意であった場合は, P を太字で示す

データセット	$\delta^{15}\text{N}$		調査区	季節
	b	P	有意性	有意性
全調査区・全季節	0.48	0.01	*	
小坂志川	0.61	0.07		
熊倉沢	0.95	0.02		
冬	0.40	0.60		
春	0.52	0.24		
初夏	0.69	0.19		
晩夏	0.40	0.30		

表 11. 各季節の平均葉リター被覆面積とヤマトカワゲラ, $\delta^{15}\text{N}$ 上側 20%位置の捕食者種の試料平均 $\delta^{15}\text{N}$ との関係についての単相関分析の結果, および特定の調査区と季節の組み合わせにおける試料の平均 $\delta^{15}\text{N}$ についての共分散分析の結果. 単相関分析の結果は Pearson 相関係数 (r) とその有意性を示す. 共分散分析の結果は平均葉リター被覆面積の F 値とその効果の有意性, 調査区の効果の有意性 (空白: $P > 0.05$, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$) を示す. 単相関分析および共分散分析における平均葉リター被覆面積の効果がありであった場合は P を太字で示す

データセット	単相関分析		共分散分析		
	r	P	被覆面積		調査区
			F	P	有意性
ヤマトカワゲラ					
全調査区・全季節	0.47	0.00	13.42	0.00	*
小坂志川	0.54	0.03			
熊倉沢	0.50	0.03			
上側20%点捕食者					
全調査区・全季節	0.46	0.00	5.76	0.00	
小坂志川	0.25	0.26			
熊倉沢	0.60	0.00			

(2) 溪流の腐食食物網の食物連鎖長とその規定要因の地点・季節変異 (2021 年度)

はじめに

食物網は群集を構成する種間の捕食・被食を介した結びつきを記述するものであり、種数と群集組成のパターンに焦点を当てる群集生態学のアプローチと、エネルギーと物質のフラックスに焦点を当てる生態系生態学のアプローチを組み合わせることで、生物多様性と生態系機能の研究を統合するための定量的な枠組みを提供する (Thompson et al. 2012)。群集の食物連鎖長は食物網の重要な特性であり、その群集が属する生態系の栄養基盤 (一次生産者や生物遺骸) から頂点捕食者までの栄養段階数と定義され、様々な生態系の生物群集で異なることが知られている。食物連鎖長の変化は、栄養カスケード効果を通じてその生態系の一次及び二次生産 (Carpenter and Kitchell 1993)、栄養塩循環と群集の安定性 (DeAngelis et al. 1989) を左右するほか、人間に由来する汚染物質の生物濃縮の程度を決定する可能性がある (Kidd et al. 1998)。

群集の食物連鎖長を規定している要因として、これまでに以下の仮説が提唱されてきた。第一に、生態系サイズ仮説 (Post et al. 2000) がある。この仮説では、島や湖沼のような物理的に区切られた生態系では、サイズの大きな生態系ほど空間的な不均質性は高く、種数や生息個体数は多く維持され、捕食者-被食者関係は安定し、雑食性が減少するため食物連鎖長は長いと予測する。第二に、生産性仮説 (Elton 1927, Pimm 1982) がある。この仮説では、生態系の消費者の現存量が系内の一次生産者の現存量に制限されることにより、一次生産性が高い生態系ほど食物連鎖長は長いと予測する。第三の生産-空間共役仮説 (Schoener 1989) は、生産性仮説と生態系サイズ仮説を組み合わせたものであり、生態系サイズが大きいほど系全体の一次生産量は大きいため、サイズの大きな生態系ほど食物連鎖長は長く、サイズの同じ生態系であれば系内の生産性が高いほど食物連鎖長は長いと予測する。第四に、攪乱仮説 (Pimm and Lawton 1977) がある。この仮説では、大きな攪乱を受けた場合、高次の捕食者ほど生息個体数が少ないため個体群は絶滅する可能性が高く、攪乱の頻度が高い場所ほど食物連鎖長は短いと予測する。

これらの仮説は、水域及び陸域の様々な生態系でそれぞれ検証され、近年の研究では生態系サイズ仮説と生産-空間共役仮説を支持する結果が多く得られている (Post et al. 2000, Takimoto et al. 2008, Doi et al. 2009)。河川生態系では、集水域スケールや川幅を生態系サイズの指標として、生態系サイズ仮説を支持する研究があるとともに (Thompson and Townsend 2005, Takimoto and Post 2013)、攪乱仮説を支持する事例も確認されている (McHugh et al. 2010, Chanut 2020)。しかしながら、食物連鎖長を規定する要因に関するどの仮説が、どのような条件で強く支持されるのか理解は不十分である。さらに、溪流生態系では系内の一次生産に加えて、微生物活動や系外からの資源流入が、生態系の基礎資源の量や質を決定するうえで重要であるが (Vannote et al. 1980)、これらの食物連鎖長に対する効果は検討されていない。

溪流のリターパッチ群集は、生態系サイズ仮説、すなわちリターパッチの面積が大きい群集ほど食物連鎖長は長いという予測の検証に適している。溪流の淵では河床地形に応じてリターが堆積するため、形成されるリターパッチのサイズには、同一の河川区間においても 1,000 倍以上のばらつきがある。リターパッチ群集は島や湖を含む区画化された生態系に成立する群集のなかでは比較的小規模であり、生態系サイズを直接操作することが容易である。生態系サイズ仮説が支持されたこれまでの研究は、系の物理的サイズと食物連鎖長の関係についての予測の検証にとどまるものが多く、その基底となるメカニズムまで検討される例は少ない。比較的小規模なリターパッチ群集は、生態系サイズと種数や生息個体数の関係をあわせて定量評価できるという点でも適している。

リターパッチの面積は、河床地形によって規定されるとともに、微生物と底生動物腐食者による無機化と破碎や、出水によるリターの流亡により、季節によっても変化する。そのため、リターパッチ群集について生態系サイズ仮説を検討することは、河床地形や季節と群集の食物連鎖長との関係を理解する上でも重要である。しかしながら、森林溪流のリターパッチの腐食食物網の構造は研究例に乏しく、食物連鎖長についての生態系サイズ仮説の予測やメカニズムを直接的に検証した例はない。陸域の腐食食物網では、栄養塩施肥によって微生物によるリター破碎が促進された結果、腐食者の密度は増加したにもかかわらず、それらを餌資源とする捕食者の密度は減少したことから、生態系サイズによって食物連鎖長が規定される可能性が指摘されている (Jacquemin et al. 2012)。これらのことから、落葉広葉樹林の溪流のリターパッチ群集の食物連鎖長は、秋季以降、季節の進行とともに低下すると予測される。

食物連鎖長に関する生産性仮説では、群集の食物連鎖長を規定する基礎資源レベル（資源の質及び量）として植物の一次生産性に注目するが、腐食食物網では微生物活動が基礎資源レベルを決定する上で重要である。溪流のリターパッチにおける基礎資源は、植物リターとそれに定着した菌類や細菌類を主とする微生物である。リターパッチを構成するリターは石礫と比べて基質としての安定性に乏しいため、河川生態系内の一次生産を担う付着藻類は発達しにくい。したがって、リターパッチにおける付着藻類の一次生産はリターの無機化を行う微生物生産に比べほとんど無視できるレベルと考えられる。リターは底生動物にとって炭素源として重要であるが、窒素やリンの含有率は低い。それに対し、渓流水中の栄養塩を取り込む微生物は窒素・リン源として重要である。さらに、微生物はその活動によってリターにコンディショニングと呼ばれる理化学的変性を生じさせる。リターはコンディショニングにより軟化し、C:N 比や C:P 比が低下することで腐食者の餌資源としての質を高める (Cummins et al. 1973, Graça et al. 2005)。したがって、溪流の腐食食物網では付着藻類の一次生産性ではなく、微生物活動による高質のリターの産出が基礎資源レベルを決定し、生産性仮説と同様のメカニズムで食物連鎖長を左右する可能性が考えられる。溪流の微生物活動量は、付着藻類の一次生産とともに、多くの場合窒素やリンによって制限されることが知られている (Farjalla et al. 2002, Elser et al. 2005, Hill & Fanta 2008)。生産性仮説は系内の一次生産者の現存量が消費者の現存量をボトムアップ効果を通じて高めることを前提としているが、微生物活動が高次の栄養段階に位置する消費者の現存量にまでボトムアップ効果を及ぼすかは十分な検証はされていない。

溪流のリターパッチは開放系であり、資源や生物の流入や流出が生じる。溪流生態系の基礎資源として、陸上由来の植物リターのほかに、リターパッチ外部の石礫表面で生産される付着藻類は重要である。これらの付着藻類は、寿命や物理的な刺激によって石礫から剥離し、流下した藻類がリターパッチ内に系外資源として流入することで、腐食者に機会的に利用される可能性がある。リターパッチには、底生動物一次消費者として、リターやその破碎物を主な餌資源とする腐食者のほかに、付着藻類を主な食物資源とする種も出現する。リターパッチ群集は、これらの機会的に流入する藻類食者に加え、それらを食物とする捕食者、リターパッチと石礫を往来する捕食者といった、付着藻類への依存率の高い底生動物を含む可能性がある。リターとそれを分解する微生物は、消費者の成長を促進する上で必須の ω -3 脂肪酸を、ほとんど含まないことが知られており (Brett et al. 2017, Kühmayer et al. 2019)、魚類をはじめとした高次の捕食者種をリターのみで支えることは困難であることが指摘されている (Brett et al. 2017)。そして、 ω -3 脂肪酸は植物と藻類のみが自ら合成できるため、付着藻類には豊富に含まれている。したがって、リターパッチ群集では付着藻類由来の系外資源が基礎資源レベルの決定に寄与し、食物連鎖長を左右する可能性がある。

本課題調査地である多摩川水系秋川流域は日本において最も人口が密集する首都圏に位置し、林業や水源としての観点から人間に生態系サービスを特に多く供給している地域と考えられる。また、これらの地域は温帯域に形成される典型的な落葉広葉樹林が成立しており、人工林の占める割合の少ない集水域の溪流では、人為の影響をほとんど排除した自然環境下での現象の検討を行うことができる。したがって、本課題調査地から得られる研究成果は、持続可能な森林・溪流利用を計画するうえで重要な知見となることが期待される。また、2019年10月に令和元年東日本台風によって本課題調査地は地形の改変を伴う大きな出水攪乱を受けた。2020年から2021年にかけて本課題調査地で食物網構造の変化を追跡することによって、食物連鎖長の規定要因に関する仮説の一つである攪乱仮説の妥当性を考察するうえで重要な知見を与えうる。

近年の食物網研究においては、炭素・窒素安定同位体比（以下 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ ）を用いた分析により、定量的に物質やエネルギーのフローを記述することが盛んにおこなわれている。消費者の $\delta^{13}\text{C}$ は、同化した食物の $\delta^{13}\text{C}$ とほぼ変わらない（最大で1%程度）。溪流においては、リターと藻類の $\delta^{13}\text{C}$ は明確に異なる場合が少なくなく、この条件があれば $\delta^{13}\text{C}$ から捕食者に寄与する基礎資源（リター、付着藻類）の相対的重要性を評価することができる。それに対し、 $\delta^{15}\text{N}$ は同化した食物のそれに比べて増加することから、これを指標とすることで捕食者の栄養段階上の位置を相対的に推定することができる。したがって、基礎資源と最上位段階の捕食者の $\delta^{15}\text{N}$ の差から、食物連鎖長が算出できる。

本研究では、森林溪流の淵に形成されるリターパッチの底生動物群集について、食物連鎖長の決定要因として考えられる生態系サイズ、微生物活動量、系外資源流入、攪乱の効果を検証することを目的とする。また、室内実験により、食物連鎖長に対する微生物活動量の効果が生じるための前提として、微生物活動から腐食者までのボトムアップ効果を検証し、捕食者に微生物活動の効果を考察する。さらに、室内実験により、腐食者の成長に対する系外資源としての付着藻類や動物の死体の効果も検討することでリターパッチにおける上位捕食者にリター以外の資源のボトムアップ効果も併せて考察する。

具体的に以下の仮説を設定した。

- ① 攪乱仮説が支持される場合、令和元年東日本台風直後の春の熊倉沢のリターパッチの食物連鎖長は、次年度の春の熊倉沢の食物連鎖長より短い。
- ② 生態系サイズ仮説が支持される場合、リターパッチの食物連鎖長はリターパッチの面積が大きいほど長い。
- ③ 系外資源流入としての付着藻類が重要な生産性仮説が支持される場合、リターパッチの食物連鎖長は最上位捕食者の付着藻類寄与率が高いほど長い。
- ④ 腐食者の成長は、栄養塩量の多い環境で微生物によってコンディショニングされたリターを摂食させたときほど大きい。
- ⑤ 腐食者の成長は、リターよりもリター以外の系外資源である付着藻類や動物の死体を同時に与えた場合のほうが大きい。

材料と方法

調査地

本研究は、東京都西多摩郡檜原村に位置し、多摩川水系秋川流域に属する2つの溪流（熊倉沢、水ノ戸沢）において行った（図1）。熊倉沢（北緯35度41分、東経139度7分）、水ノ戸沢（北緯35度45分、東経139度6分）ともに、500~700mの調査区間を設定し、標高はいずれの調査区間とも380~550mの範囲に位置し、川幅はともに3~6m、河道縦断勾配は熊倉沢が3~4%で、水ノ戸沢が10%であった。

調査区間の河床底質は礫と砂利が優占し、冬から晩夏にかけて淵には大小様々なリターパッチが形成される。溪畔植生はフサザクラ (*Euptelea polyandra*) やカエデ類 (*Acer* spp.) などの落葉広葉樹が主であり、一部にスギ (*Cryptomeria japonica*) やヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*) の植林地が存在している。これらの溪畔林の展葉・落葉フェノロジーに応じて、両調査区間ではリター流入量や光環境が変動する。

底生動物のサンプル採取と室内処理

底生動物のサンプル採取は、2020年春（3月）、初夏（6月）、晩夏（8、9月）、2021年春（3月、4月）に行った。本研究で対象とする淵のリターパッチは、形成される淵内の位置により淵中央タイプ、淵縁タイプ、よどみタイプの3タイプに区別され、リター構成と底生動物の群集組成が異なる (Kobayashi and Kagaya 2004, 2005a, 2008)。本研究では、淵のリターパッチのうち、淵中央タイプのパッチにおける底生動物群集を対象とした。淵中央タイプは、淵の滲筋近くに形成されるパッチであり、底生動物のバイオマスと二次生産、およびリターの破碎速度は、淵の3タイプのパッチの中で最も高く (Kobayashi and Kagaya 2004, 2005b)、調査地において季節を通じて優占的にみられるタイプである。

捕食者各種における栄養段階上の相対的位置、寄与する基礎資源、それらの種間変異、食物連鎖長に季節や河川による相違が認められた場合、その要因を検討するためにリターパッチの環境を評価した。パッチ環境の評価は、底生動物サンプルを採取するリターパッチについてサンプル採取前に行い、パッチの面積、水深、リター構成、岸からの最短距離、パッチが位置する淵の流路幅を測定した。パッチ面積は、20×20cmの正方形枠を用いて評価した。パッチ水深は、パッチ内の8点をランダムに選定して折尺を用いて測定し算術平均値を求めた。パッチのリター構成は、パッチ表層のリターを広葉樹の葉 ($\Phi > 10$ mm)、針葉樹の葉または針葉シュート ($\Phi > 10$ mm)、枝 ($\Phi > 10$ mm)、粒状有機物 ($\Phi < 10$ mm) に区分したうえで、パッチ表層に占めるそれらの各被覆割合を目視によって10%単位で評価した。パッチの岸からの最短距離と、パッチが位置する淵の流路幅は、レーザー距離計(マックス社製LS-811)により0.1m単位で測定した。

底生動物のサンプルは、リターパッチの一部のリターを採取し、現地でリターから個体を選別後に採取した。パッチの採取区画は、パッチ面積が1,000cm²未満の場合は400cm²を、1,000cm²以上の場合は800cm²を、10,000cm²以上の場合は1200cm²を、パッチからランダムに400cm²ずつDフレームネットを用いて採取した。採取したリターは水を張った白色バットに移し、体長3mm以上の底生動物個体を選別して採取した。採取した底生動物は、共食いを避けるために現地で小さな容器に原則3個体未満ずつ小分けにして、生かしたままクーラーボックスで冷蔵して研究室に持ち帰った（採取後48時間以内）。消化管内容物を除去するために、研究室にて5℃、12L12Dの条件で48時間以上絶食させたのちに、可能なレベルまで同定を行った。以下では、同定を科や属にとどめた分類群も、表記を簡潔にするため便宜的に「種」と表記する。

各種は、既往知見（加賀谷 1990, 未発表, Merritt et al. 2008）に基づいて、シュレッター（主にリターを摂食）、グレイザー（主に付着藻類を摂食）、コレクター（動物を含む様々な微粒有機物を摂食）、プレデター（主に肉食）のいずれかの摂食機能群に割り当てた。河川底生動物は基本的に雑食性が多く、一次消費者と捕食者を明確に区別することはできないが、本研究では、シュレッターとグレイザーに属する種を「一次消費者」、プレデターに属する種を「捕食者」としてあつかった。したがって、「捕食者」には肉食を主とするものの、機会的にリターや付着藻類も摂食する雑食性の種を含む。同定後のサンプルは、 -20°C で冷凍保存した。

基礎資源のサンプル採取と室内処理

基礎資源のサンプル採取は、底生動物のサンプル採取と同時期に行い、リターと付着藻類を採取した。腐食食物網に流入するリターの大半は、枝リターや粗粒有機物よりも同化効率の高い葉リターであることから、リターのサンプル採取は葉リターのみについて行った。リターは、底生動物を採取した淵中央のリターパッチから、各季節合計で2～6サンプルを採取した。C3植物である樹木に由来するリターは、ほとんどの場合採取場所に関わらず -28% 前後の $\delta^{13}\text{C}$ を示すことが知られている（Peterson and Fry 1987, Deakar et al. 2009, Kobayashi et al. 2011）。付着藻類は、3個（春）または5個（初夏）の石礫の表面を歯ブラシでこすり、まとめて1サンプルとしたものを、瀬と淵それぞれで3～6サンプルずつ採取した。基礎資源サンプルは、付着藻類の光合成や微生物によるリター分解による安定同位体比の変化を防ぐため、フリーザーバックに封入しクーラーボックスで冷蔵して研究室に持ち帰った。

リターサンプルは、蒸留水で表面をすすぎ、可能な限り砂泥を取り除いた。付着藻類サンプルは、目視可能なリター片を除去した後に篩（1 mm、0.5 mm 目合）で濾過したうえで、あらかじめ 450°C で2時間以上燃焼したガラス濾紙（Whatman 社製 GF/F）で吸引濾過した。処理後のサンプルは、 -20°C で冷凍保存した。

安定同位体比分析

底生動物、基礎資源のサンプルは、 60°C で48時間以上乾燥させ、ミルもしくは乳鉢と乳棒を用いて均質に粉碎した。底生動物の安定同位体比分析試料には虫体全体を用いたが、1個体で同位体比分析に必要な最小重量（後述）に達しない場合は、個体サイズに応じて複数個体をまとめて1試料とした。捕食者の試料については、脱脂処理を施した。動物に含まれる脂肪は ^{12}C を多く含んでいるため、脂肪を除去せずに測定した $\delta^{13}\text{C}$ は、固定された食物資源を反映する値として過小評価となる場合がある（DeNiro and Epstein 1977, McConnaughey and McRoy 1979, Post et al. 2007）。底生動物の中には多量の脂質を含む種が含まれ、特に蛹化近くの水生昆虫幼虫ではその傾向が高いため、本研究では2020年採集サンプルに脱脂処理を行った。脱脂処理は、あらかじめ 450°C で5時間以上燃焼した1.5 mL ガラス製マイクロチューブ（富士理化工業株式会社製 F-MGT-1.5）に、捕食者の試料とクロロホルム：メタノール = 2:1 の混合溶液を0.8 mLを入れて、ドラフト内で24時間静置した。その後、2,000 rpm で15分間遠心分離して終了後に上澄みを採取した。0.8 mL のメタノールをくわえてよく攪拌したのちに再度同様に遠心分離を行い、同様の操作をさらにもう1回繰り返した。以上の脱脂処理を終えた試料は、 60°C で24時間乾燥させた。2021年採集サンプルはPost et al. (2007)の補正式を採用し、脱脂後の $\delta^{13}\text{C}$ 推定値を求めた。

リターの安定同位体比分析試料は、そのまま 60°C で24時間乾燥させた。付着藻類に

は、岩石に由来する CaCO_3 や MgCO_3 などの炭酸塩が含まれていることがある。そのため、付着藻類の分析試料については脱炭酸塩処理を施した。1.5 mL ガラス製マイクロチューブに、付着藻類の試料と 1 molL^{-1} の HCl を 1 mL 入れて攪拌した後に、ドラフト内で 24 時間静置した。その後、2,000 rpm で 15 分間遠心分離して終了後に上澄みを採取した。1 mL の蒸留水をくわえてよく攪拌した後に、再度同様に遠心分離を行った。脱炭酸塩処理を終えた試料は、 60°C で 48 時間乾燥させた。

分析試料は、底生動物 (1.19~1.31 mg)、基礎資源 (3.98~4.02 mg) を錫製カプセルに封入して $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ を測定した。安定同位体比分析は東京大学アジア生物資源環境研究センターに委託し、安定同位体質量分析装置サーモフィッシャー・Delta V Advantage (Thermo Electron 社製) が用いられた。一般に生元素の同位体比は標準物質の同位体比との差の千分率で表され、 $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は以下の式から算出した。

$$\delta X = \left(R_{\text{試料}} + R_{\text{標準物質}} - 1 \right) \times 1000$$

ここで、 $R_{\text{試料}}$ と $R_{\text{標準物質}}$ はそれぞれ試料と標準物質の同位体比である。 $\delta^{13}\text{C}$ については Pee Dee ベレムナイトの化石 ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C} = 0.011180\%$) を、 $\delta^{15}\text{N}$ については大気中の窒素ガス ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N} = 0.0036765\%$) の値を標準物質の値として用いた。

基礎資源の寄与率と食物連鎖長の推定

捕食者種へ寄与する付着藻類の重要性を定量化するために、ベイズ推定フレームワークにおけるマルコフ連鎖モンテカルロ法のシミュレーションを用いた 2 餌資源 2 同位体混合モデルを実施することができる、R package の `simmr` を使用して、捕食者に対するリターと付着藻類の寄与率を算出した (Parnell et al. 2010)。`simmr` のモデルには基礎資源として各季節・地点のリターと付着藻類を採用し、基礎資源の C 及び N 濃度を組み込んだ。また、`simmr` に用いる同位体分別係数には McCutchan et al. (2003) の値を採用した (平均値 \pm SE: $\Delta\text{C} = 0.5 \pm 0.13$, $\Delta\text{N} = 2.3 \pm 0.18$)。

食物連鎖長は R package の `tRophicPosition` を使用して個体ごとに捕食者の栄養段階上の相対的な位置を算出し、各リターパッチで最も高い値を示した捕食者の値をリターパッチの食物連鎖長とした (Quezada-Romegialli et al. 2018)。`tRophicPosition` に用いた同位体分別係数は、基礎資源の相対的寄与率算出時と同じものを用いた。

腐食者への餌資源のボトムアップ効果検証実験

リターに定着する微生物活動の増加により、腐食者の成長速度は高まるを検証するため、2021 年 12 月に 3 週間の室内飼育実験を行った。栄養塩レベルの異なる 4 処理区の水 (対照区: 熊倉沢で採取した渓流水; 50% 希釈区、25% 希釈区、6.3% 希釈区: 対照区の渓流水をイオン交換水で希釈) を用いて、3 日間イオン交換水で溶脱させたリターを 3 週間コンディショニングした。コンディショニング時の条件は 5°C で 10.5L13.5D とした。餌の交換の際に、リターの質をそろえるため、餌交換用のリターはコンディショニング開始時期を 1 週間ずつ遅らせた。また、栄養塩レベルの操作を行う処理区以外に、対照区リターに付着藻類 (湿重: 30mg) を与える藻類添加区と、春の熊倉沢のリターパッチから得られたナガレタゴガエルの死体を約 1 cm^3 に切り分けたものを 1 つ添加する腐肉添加区を設定した。各処理区の餌を、2 日間絶食させた腐食者であるサトウカクツツトビケラ終齢幼虫 (以下カクツツ) に十分量を 3 週間で与え、個別飼育して成長速度を評価した。各処理の反復は 21 反復とした。カクツツは巣から取り出すと自力で巣に戻ることができないため、初期湿重は巣に入ったままキッチンペーパーで水分をふき取っ

たのちに、電子天秤を用いて 0.1mg 単位で測定した。同様の測定方法で、カクツツの湿重を一週間ごとに記録した。3 週間後にカクツツの消化管内容物を取り除くために湿重を測った後に、2 日間絶食させた。成長量を算出するために、絶食後のカクツツの巣に入ったままの湿重と巣から出した湿重を測定し、60℃、48h オープンで乾燥させた。乾燥後のカクツツ乾重は微量電子天秤（メトラー・トレド・MT5）を用いて 0.001mg 単位で測定した。カクツツの初期乾重を推定するために、目的変数にリターのみ与える 4 処理区の実験供試個体の実験後乾重の対数値を、説明変数に巣に入ったままの初期湿重の対数値を設定した単回帰式 $y=1.1055x-1.1716$ ($R^2=0.811$) に各供試個体の巣に入ったままの初期湿重の対数値を代入することで推定した。成長量は実験後乾重から推定初期乾重を減じたものに餌を供した飼育日数を除したものとした。

統計解析

春の熊倉沢のリターパッチの食物連鎖長を年度間で比較するために目的変数に食物連鎖長を、説明変数に対数変換したリターパッチ面積と年度を用いた ANCOVA を実施した。また、目的変数を食物連鎖長とし、説明変数を最上位捕食者への付着藻類寄与率と年度を用いた交互作用ありの重回帰分析を行った。対数変換したリターパッチ面積と最上位捕食者への付着藻類の寄与率の関係を説明変数に年度を組み込んだ ANCOVA で解析した。

2021 年春の熊倉沢と水ノ戸沢間の食物連鎖長を比較するために目的変数に食物連鎖長を、説明変数に対数変換したリターパッチ面積と調査溪流を用いた ANCOVA を実施した。また、目的変数を食物連鎖長とし、説明変数を最上位捕食者への付着藻類寄与率と調査溪流を用いた ANCOVA を行った。対数変換したリターパッチ面積と最上位捕食者への付着藻類の寄与率の関係を説明変数に調査溪流を組み込んだ ANCOVA で解析した。

熊倉沢に関して、リターパッチの食物連鎖長の季節変化を比較するために、熊倉沢目的変数に食物連鎖長を、説明変数に対数変換したリターパッチ面積と季節を用いた ANCOVA を実施した。また、目的変数を食物連鎖長とし、説明変数を最上位捕食者への付着藻類寄与率と季節を用いた ANCOVA を行った。対数変換したリターパッチ面積と最上位捕食者への付着藻類の寄与率の関係を説明変数に季節を組み込んだ ANCOVA で解析した。

熊倉沢に関して、食物連鎖長を規定する普遍的な要因を検討するために目的変数に食物連鎖長を、固定効果に対数変換したリターパッチ面積を、ランダム効果に季節と年度を用いた LMM を実施した。また、目的変数を食物連鎖長とし、固定効果を最上位捕食者への付着藻類寄与率に、ランダム効果を季節と年度に用いた LMM を行った。最上位捕食者への付着藻類の寄与率に対して固定効果を対数変換したリターパッチ面積とランダム効果に季節と年度を組み込んだ LMM も実施した。

サトウカクツツトビケラの成長量 ($\mu\text{g} / \text{day}$) を処理間で比較するために推定初期乾重を目的変数とした one-way ANOVA を実施した。推定初期乾重に有意差が認められなかったことから、説明変数に成長量を、目的変数に処理を用いた one-way ANOVA を実施した。統計解析はすべて R ver. 4.1.2 (R Development Core Team 2021) を用いて行った。検定の有意水準は、すべて $\alpha = 0.05$ に設定した。

結果

攪乱に対するリターパッチの食物連鎖長の変化

令和元年東日本台風による攪乱直後の2020年の春の熊倉沢のリターパッチごとの食物連鎖長は、2.98~4.83であったのに対し、1年後の2021年春の熊倉沢の食物連鎖長は3.87~5.32の範囲だった。リターパッチの堆積面積は、2020年では400 cm²~2000 cm²の範囲をとったのに対し、2021年では200 cm²~144365 cm²の範囲をとった。目的変数に食物連鎖長を、説明変数に対数変換したリターパッチ面積と年度を用いたANCOVAを実施した結果、食物連鎖長はリターパッチ面積に対して正の相関があり、年度間の有意差は認められなかった(図2)。目的変数を食物連鎖長とし、説明変数を捕食者への付着藻類寄与率と年度を用いた交互作用ありの重回帰分析では、食物連鎖長と付着藻類の寄与率に負の相関が認められ、2020年の最上位捕食者の食物連鎖長のほうが2021年の食物連鎖長より低いことが認められた(図3)。付着藻類の寄与率と年度の交互作用にも有意差が認められ、2020年の食物連鎖長は2021年より付着藻類の寄与率との負の相関が強かった。最上位捕食者への付着藻類の寄与率に対してリターパッチ面積は相関関係が認められなかった(図4)。

リターパッチの食物連鎖長の溪流間比較

2021年春の熊倉沢のリターパッチの食物連鎖長はリターパッチ面積と正の相関が認められ、最上位捕食者への付着藻類寄与率との関係は認められなかった(図5ab)。

2021年春の水ノ戸沢のリターパッチの食物連鎖長はリターパッチ面積との関係は認められず(図6a)、最上位捕食者の付着藻類の寄与率と正の相関が認められた(図6b)。

捕食者への付着藻類の寄与率に対してリターパッチ面積との関係は熊倉沢では認められなかったが、水ノ戸沢では有意ではないが弱い負の関係があった($p=0.0581$)(図7ab)。

リターパッチの食物連鎖長の季節間比較

2020年(春、初夏、晩夏)と2021年春の熊倉沢のリターパッチの食物連鎖長を目的変数に、対数変換したリターパッチ面積と季節を説明変数としたANCOVAを実施した結果、食物連鎖長はリターパッチ面積と正の相関があり、季節間では有意に晩夏で短く、春に長くなった。(図8a)。目的変数を食物連鎖長とし、説明変数を捕食者への付着藻類寄与率と季節を用いたANCOVAでは、食物連鎖長と付着藻類の寄与率に関係性は認められず、季節間では晩夏で有意に短くなった(図8b)。最上位捕食者への付着藻類の寄与率に対してリターパッチ面積は相関関係が認められず、季節間では初夏より有意に晩夏と春の捕食者に対する付着藻類の寄与率が低かった(図8c)。

熊倉沢におけるリターパッチの食物連鎖長を規定する要因

食物連鎖長を目的変数に、対数変換したリターパッチ面積を固定効果とし、ランダム効果として季節と年度を組み込んだLMMによって全体的な傾向を検討した結果、食物連鎖長とリターパッチ面積の有意な正の関係が認められた(表1)。固定効果を最上位捕食者への付着藻類の寄与率に、ランダム効果を季節と年度として組み込んだLMMでは、食物連鎖長と最上位捕食者への付着藻類の寄与率の有意な関係性は認めら

れなかった（表 1）。最上位捕食者への付着藻類の寄与率を目的変数とし、対数変換したリターパッチ面積を固定効果に、季節と年度をランダム効果とした LMM において、最上位捕食者への付着藻類の寄与率に対してリターパッチ面積は関係性が認められなかった（表 1）。

腐食者への餌資源のボトムアップ効果検証実験

対照区（熊倉沢の渓流水）50%希釈区、25%希釈区、6.3%希釈区、対照区リター+付着藻類添加区、対照区リター+カエル腐肉片添加区の 6 処理区でコカクツツトビケラを飼育した時の初期乾重を one - way ANOVA で比較したところ、処理間で有意差は認められなかった（ $F=0.618$ 、 $P=0.686$ ）。各処理間で成長量（ $\mu\text{g}/\text{day}$ ）を one - way ANOVA で比較した結果、有意差が認められた（ $F=35.82$ 、 $P<0.001$ ）。Tukey HSD 検定を実施した結果、対照区リター+付着藻類添加区及び対照区リター+カエル腐肉片添加区がその他のすべての処理区に対して有意に成長量が高かった。

考察

2020年と2021年の春の熊倉沢のリターパッチの食物網の食物連鎖長は、生態系サイズにあたるリターパッチ面積と正の相関が、付着藻類の寄与率とは負の相関が認められた。したがって、春の熊倉沢のリターパッチの食物連鎖長は仮説②の生態系サイズ仮説を支持し、令和元年東日本台風による攪乱直後の2020年のリターパッチの食物網のほうが有意に短い食物連鎖長を示したことから、仮説①攪乱仮説も支持された。攪乱直後の2020年のリターパッチの食物連鎖長は2021年より付着藻類の寄与率が高いリターパッチのほうが短くなることから、攪乱は食物網のエネルギーフローを変化させることで、食物連鎖長に影響を与えていると考えられた。リターパッチは河床の構造と淵内の配置によって、攪乱を受ける強さが異なることが予想され、強い攪乱を受けたリターパッチほどパッチ内の捕食者と腐食者が死亡及びパッチ外へ移出したことにより、パッチ内に残存した、または新たに移入した捕食者は餌生物として他の捕食者や腐食者よりもパッチ外からドナーコントロール的に流入する藻類食者を多く利用した可能性が考えられた。一般的に、食物連鎖長は様々な生態系において3段階ほどになることが多い。春の熊倉沢の食物連鎖長では、2020年は4段階、2021年は5段階目に至るリターパッチが存在し、従来知られている生態系の食物連鎖長より長い傾向にある。令和元年東日本台風による攪乱の影響は1年間で5段階目の食物連鎖長に回復したことから、食物網構造に対して長期にわたって影響しない可能性がある。森林溪流の環境自体が、他の生態系より頻繁に出水攪乱を受けると考えられるため、リターパッチの底生動物群集も出水攪乱に対する高い抵抗性を有していると推測される。

2021年春の熊倉沢のリターパッチでは仮説②の生態系サイズ仮説が支持され、水ノ戸沢では仮説③の系外資源流入を介した生産性仮説が支持された。また、水ノ戸沢で最上位捕食者の付着藻類の寄与率がリターパッチ面積と弱い負の相関が認められた。熊倉沢と水ノ戸沢で食物連鎖長を規定する要因が異なる結果となったのは、光環境の違いによるものかもしれない。熊倉沢は南から北へ流れ、周囲の植生も水ノ戸沢より落葉広葉樹が多いため比較的明るい。一方で、水ノ戸沢は北西から南東へ流れ、南側は尾根がそびえるほか、スギ・ヒノキの植林が熊倉沢よりも多いため常に薄暗い。明るい溪流では十分な藻類由来の資源が使えることが考えられる。暗い溪流では藻類由来の資源量が相対的に少なくリターパッチの捕食者にとって獲得が難しいことが予想される。その場合、成長に必要な藻類由来のエネルギーを得るために、藻類の生産の場にアクセスしやすい、もしくは面積と周囲長の比が大きく、藻類由来の餌資源が流入しやすい小さなパッチに捕食者が集まることで、捕食者同士のギルド内捕食が盛んに生じているかもしれない。

2020年（春、初夏、晩夏）と2021年春の熊倉沢のリターパッチの食物連鎖長は、リターパッチ面積と正の相関があり、季節間では有意に晩夏で短く、春に長くなった。さらに、季節と年度を混合効果とした場合も、食物連鎖長はリターパッチ面積と正の相関があった。また、食物連鎖長と最上位捕食者に対する付着藻類の寄与率には関係性が認められなかった。これらのことは、熊倉沢のリターパッチの食物連鎖長は仮説②である生態系サイズ仮説に規定されていることを示唆している。

また、食物連鎖長は初夏より晩夏で短く、春のほうが長いことから出水攪乱の頻度の影響を受けていることが考えられた。一般的に、関東地方では冬から春にかけて降水量が少なく、溪流の水量や出水攪乱頻度は少なく保たれている。一方で、初夏以降は梅雨や台風の影響で出水が増えるため、リターパッチが流失および縮小する。攪乱

頻度の増加とリターパッチの面積の縮小が同時に起こるため、春に比べて初夏や晩夏では食物連鎖長が全体的に短くなると考えられた。

腐食者の成長は、リターに対する微生物活動量の大きさとは関係が認められず、仮説④は棄却された。一方で、すべてのリターのみを与える処理よりも、対照区のリターに付着藻類もしくはカエルの腐肉片を添加する処理区のほうが有意に腐食者の成長量は大きく、仮説⑤は支持された。これは、人為的な影響の少ない渓流水中の栄養塩量による微生物活動量の変化ではリターは腐食者を介した捕食者へのボトムアップ効果が起こらない可能性を示唆している。ただし、腐食者の体を構成する元素比は腐食者が摂食したリターの質によって変化する可能性は残っており、捕食者の成長を促すような適応度を高める元素構成比に腐食者の体に変化している場合、栄養塩量の違いによって生じるリターにおける微生物活動量の変化は捕食者にボトムアップ効果を及ぼし、その影響が食物連鎖長にまで作用するかもしれない。

リターパッチに流入する付着藻類由来の系外資源が腐食者の成長量を左右するという結果は、その効果がボトムアップして捕食者の成長やバイオマス量に影響を与える可能性を示唆している。2020年と2021年の研究で扱った捕食者種はいずれの溪流や季節においても全体的に付着藻類の寄与率が高く、捕食者種は利用可能な系外資源として外部から流入する藻類食者を摂食するのみならず、剥離した付着藻類が多く流入する、もしくは腐食者がリターパッチ外の付着藻類に容易にアクセスできるような面積一周囲長比の大きいリターパッチでは、付着藻類の効果が腐食者を介して捕食者の成長やバイオマス量を左右することで食物連鎖長を変化させる可能性が考えられる。したがって、野外溪流における腐食者の付着藻類寄与率をリターパッチごとに比較する追加の調査の必要がある。

また、リターパッチへのカエルの腐肉片の流入は付着藻類の流入よりも腐食者の成長を促進したことから、腐食者のバイオマス量の増加を介して、捕食者の成長やバイオマス量に正の効果を与えることで、食物連鎖長の変化に強く影響する可能性が考えられた。関東地方の春の森林溪流ではナガレタゴガエルが一斉に交尾及び産卵し、その結果として比較的多くのナガレタゴガエルの死体がリターパッチで見つかる。また、ナガレタゴガエルのオスは動くものに対して激しい包接を行うため、ヤマメやカジカが抱き着かれた結果、衰弱死してしまうことが本研究期間中に観察され、それらの死体がリターパッチ内から見つかることもあった。ナガレタゴガエルは春季に腐肉というリターや付着藻類よりさらに高品質な餌資源をリターパッチに大量に供給することで、食物網の構造を変化させている可能性がある。

結論

森林溪流におけるリターパッチの食物連鎖長は、強く生態系サイズに規定されており、攪乱の影響も同時に受けることで、季節や年度で異なることが明らかとなった。ただし、食物連鎖長は光環境や勾配、方位、周辺植生にも影響を受ける可能性があり、溪流ごとに食物連鎖長を規定する要因は異なることが明らかとなった。

渓流水に溶存している栄養塩量の差によるリターの微生物活動量の変化は、腐食者の成長量に影響を与えず、捕食者に与えるボトムアップ効果は小さいと考えられた。一方で、リターパッチに流入する系外資源としての付着藻類と腐肉は腐食者の成長を促進し、捕食者に対して正のボトムアップ効果を生じさせる可能性があった。

これらの結果は、河川の暗渠化や溪畔林の伐採を伴う開発などの人為的環境変化が、溪流の食物網環境を容易に変容させる可能性を示唆している。したがって、溪流の生物全体を保全するためには、溪流のみならず陸域の周辺環境を含めた集水域スケールで対策を立てる必要があると考えられる。

本研究は、従来生態系サイズ仮説が支持されてきた湖沼やため池、島嶼と比較して約 1/50000 にも満たない極めて小さいリターパッチにおいて、食物連鎖長が生態系サイズに規定されていることを示した初めての研究である。2020 年度、2021 年度の結果は随時海外ジャーナルに投稿する。

図表

熊倉沢



水ノ戸沢



図 1. 調査区的位置.

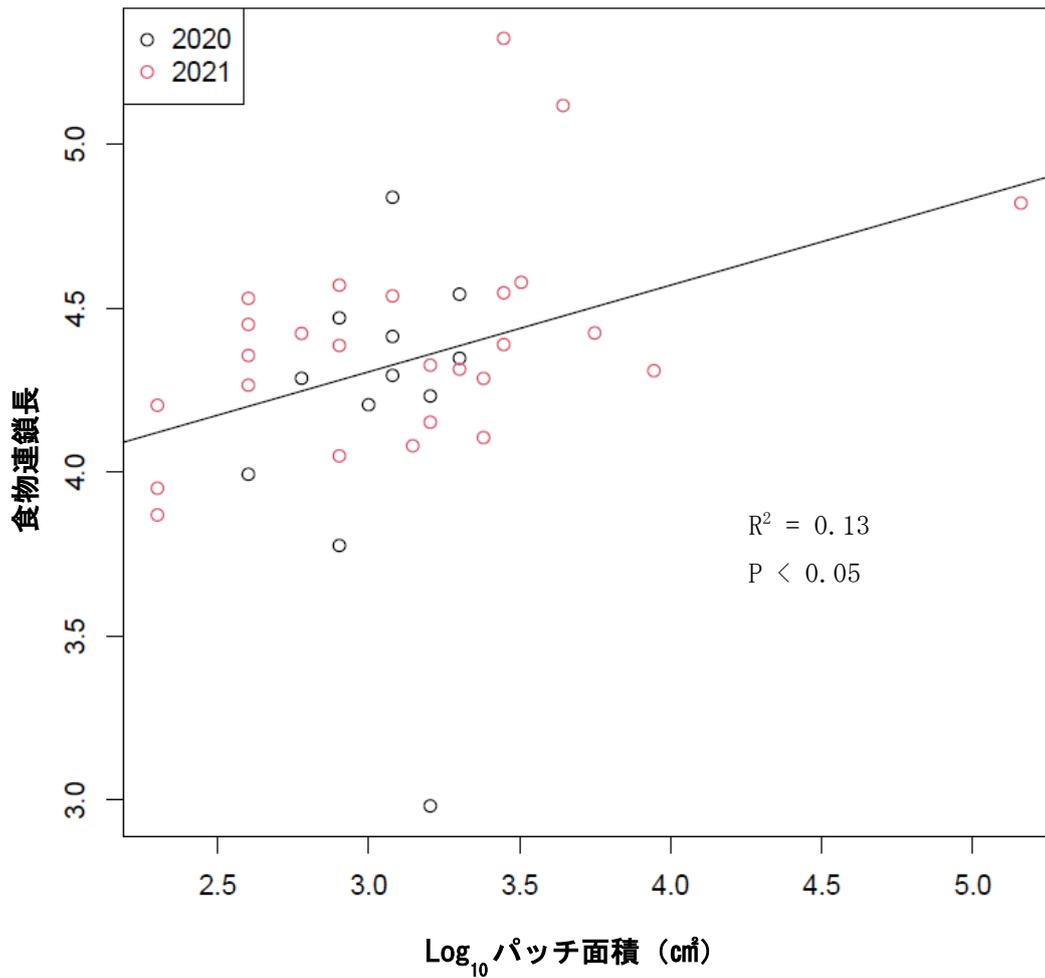


図 2. 2020 年と 2021 年の春の熊倉沢のリターパッチにおけるリターパッチ面積と食物連鎖長の関係。有意な相関 ($\alpha = 0.05$) が認められた場合には回帰直線を示す。

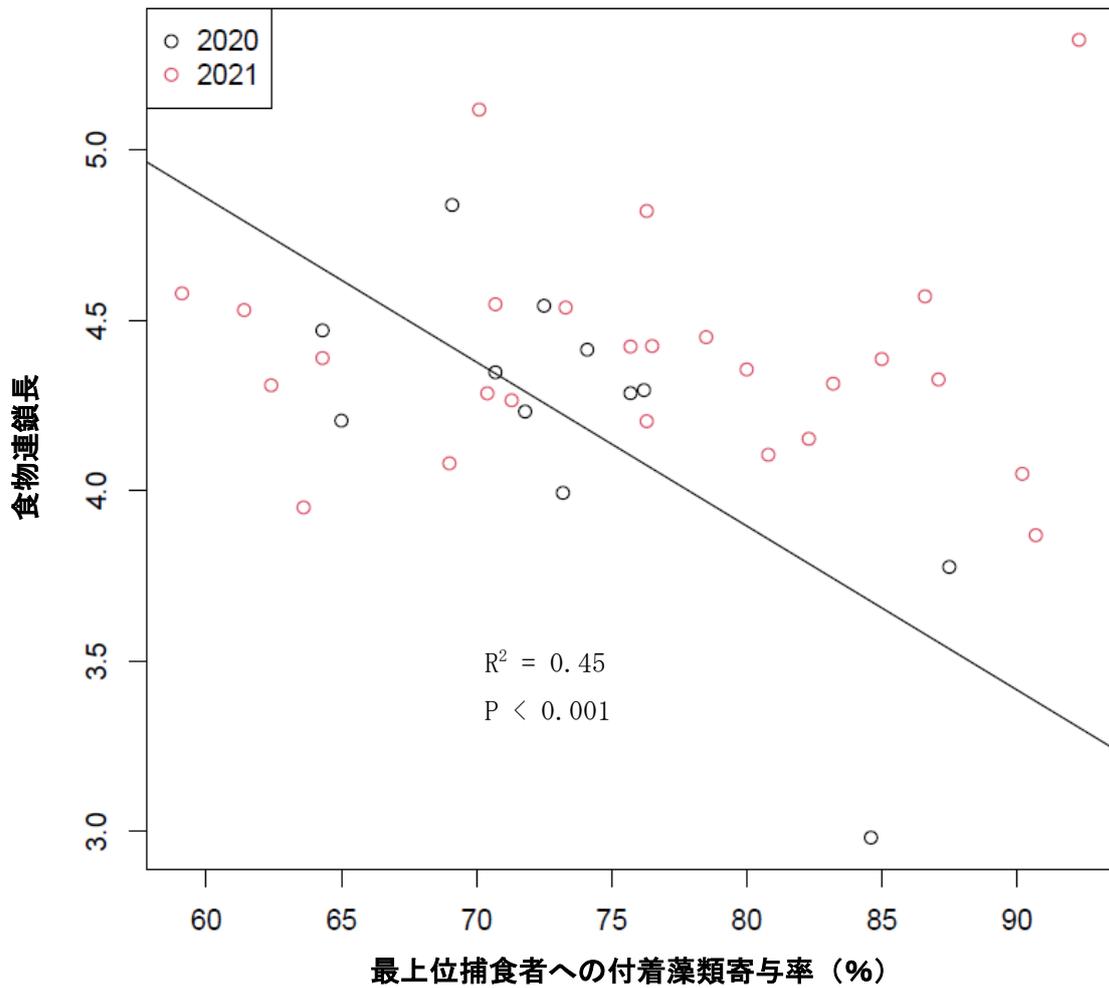


図 3. 2020 年と 2021 年の春の熊倉沢のリターパッチにおける最上位捕食者への付着藻類寄与率と食物連鎖長の関係。有意な相関 ($\alpha=0.05$) が認められた 2020 年の春の熊倉沢の回帰直線を示す。

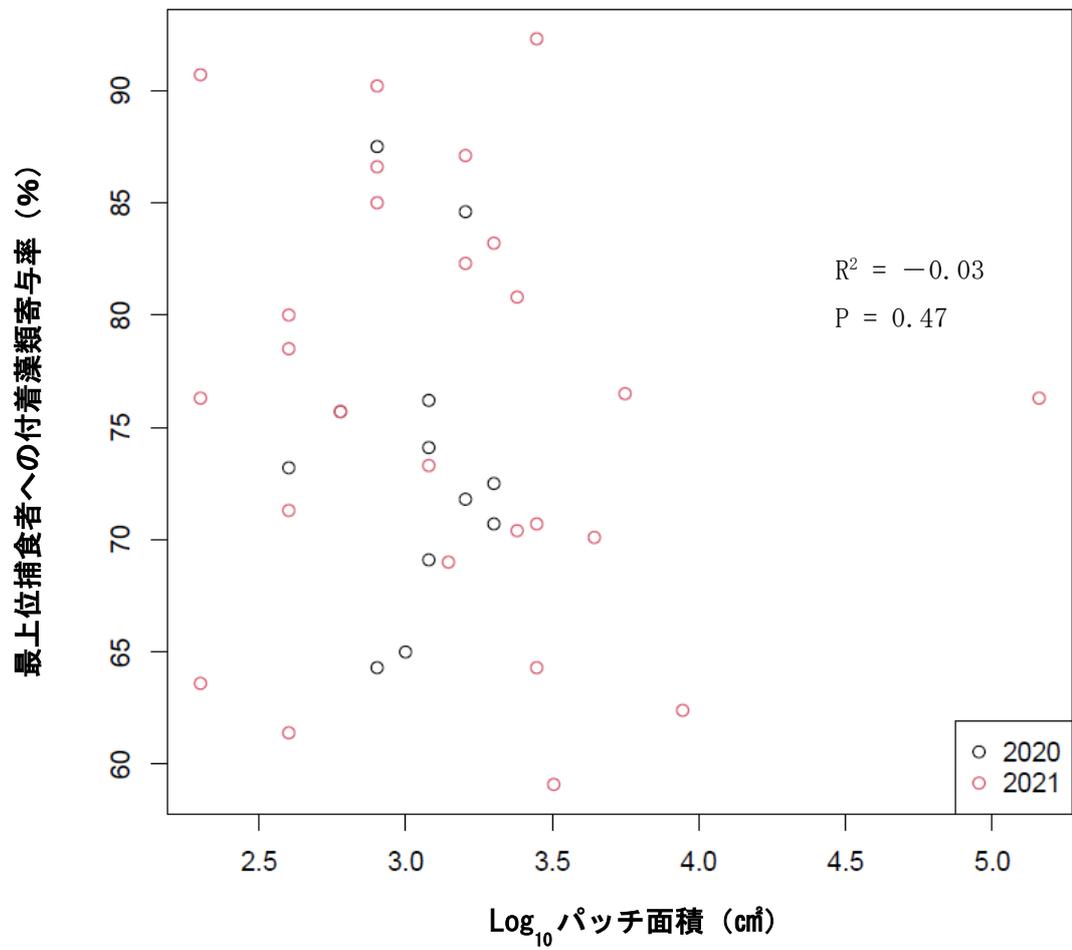


図 4. 2020 年と 2021 年の春の熊倉沢のリターパッチにおけるリターパッチ面積と最上位捕食者への付着藻類寄与率の関係。有意な相関 ($\alpha = 0.05$) が認められた場合には回帰直線を示す。

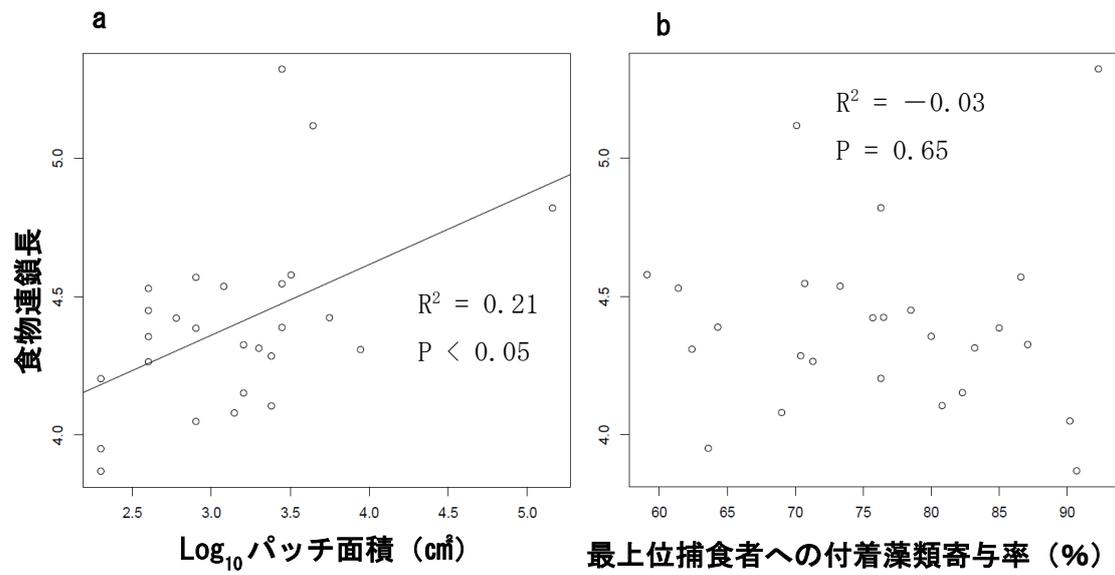


図 5. a : 2021 年の春の熊倉沢のリターパッチにおけるリターパッチ面積と食物連鎖長の関係。b : 最上位捕食者への付着藻類寄与率と食物連鎖長の関係。有意な相関 ($\alpha = 0.05$) が認められた場合には回帰直線を示す。

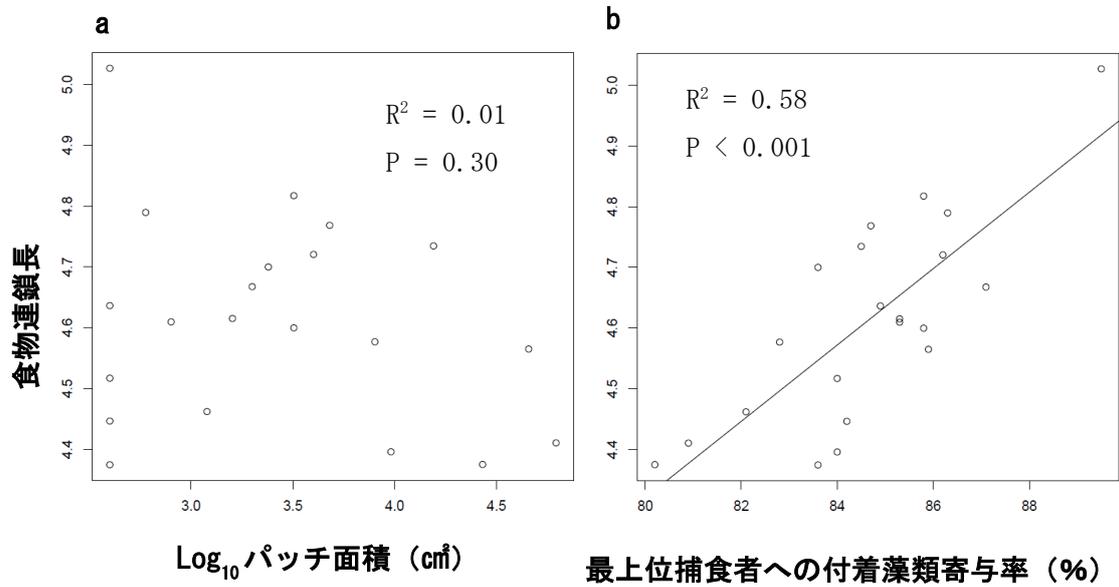


図 6. a : 2021 年の春の水ノ戸沢のリターパッチにおけるリターパッチ面積と食物連鎖長の関係。b : 最上位捕食者への付着藻類寄与率と食物連鎖長の関係。有意な相関 ($\alpha = 0.05$) が認められた場合には回帰直線を示す。

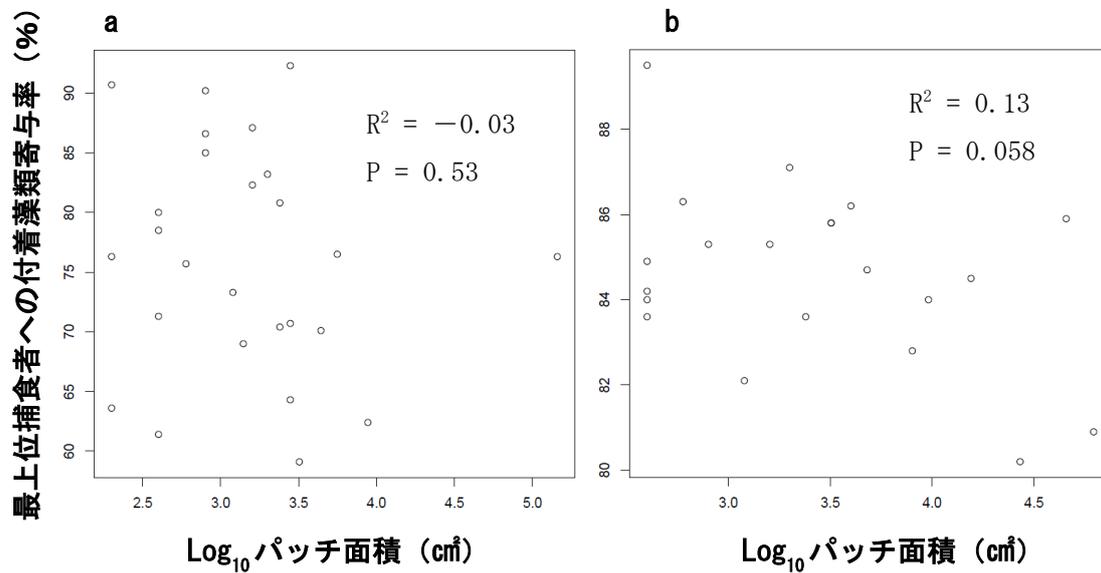


図 7. a : 2021 年の春の熊倉沢のリターパッチにおけるリターパッチ面積と最上位捕食者への付着藻類寄与率の関係. b : 2021 年の春の水ノ戸沢のリターパッチにおけるリターパッチ面積と最上位捕食者への付着藻類寄与率の関係. 有意な相関 ($\alpha = 0.05$) が認められた場合には回帰直線を示す.

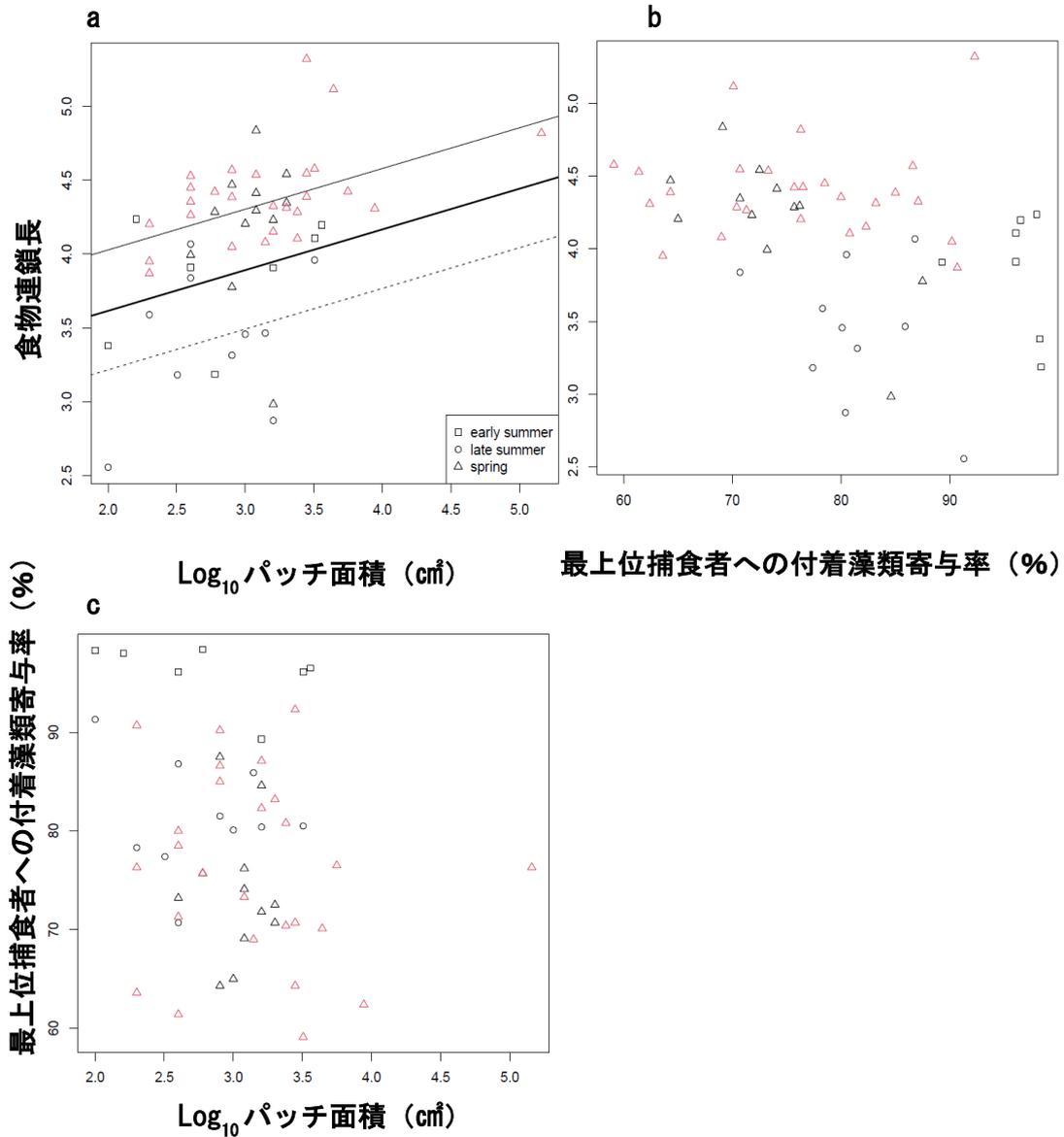


図 8. a: 2020 年と 2021 年の熊倉沢のリターパッチにおけるリターパッチ面積と最上位捕食者への付着藻類寄与率の関係. b: 2020 年と 2021 年の熊倉沢のリターパッチにおけるリターパッチ面積と最上位捕食者への付着藻類寄与率の関係. 黒: 2020 年、赤: 2021 年. 有意な相関 ($\alpha=0.05$) が認められた場合には回帰直線を示す.

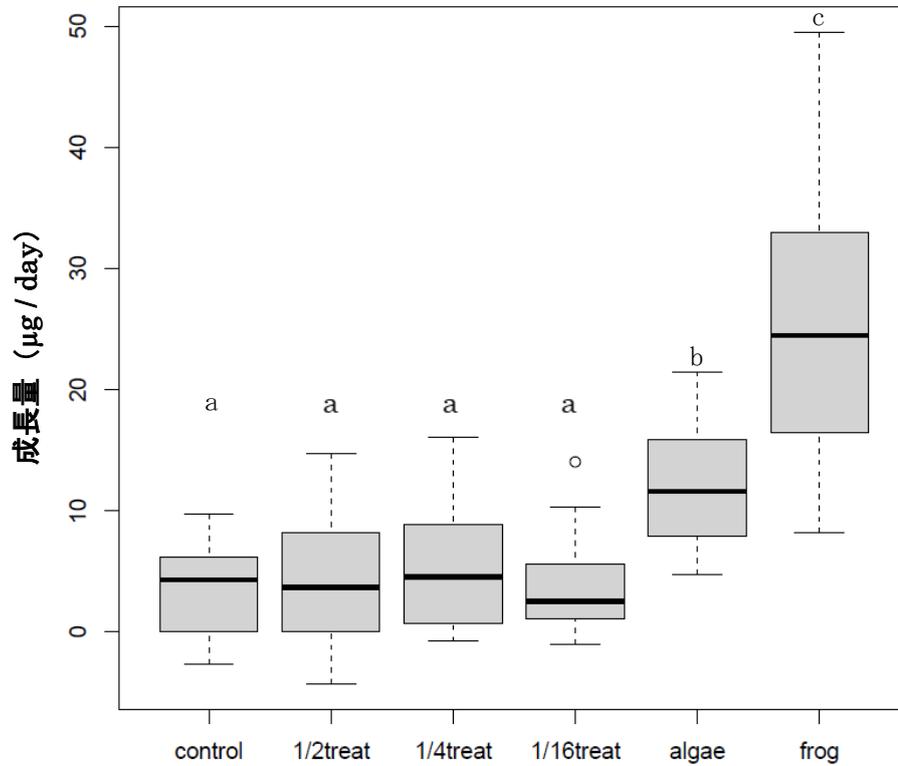


図 9. 異なる栄養的質の餌資源を 3 週間与えた時の、サトウカクツツトビケラの成長量. control: 熊倉沢の渓流水でコンディショニングしたリターを与える処理区、1/2treat: 渓流水をイオン交換水で 50%希釈したものでコンディショニングしたリターを与えた処理区、1/4treat: 渓流水をイオン交換水で 25%希釈したものでコンディショニングしたリターを与えた処理区、1/16treat: 渓流水をイオン交換水で 6.3%希釈したものでコンディショニングしたリターを与えた処理区、algae: control のリターに付着藻類 (湿重 30mg) を添加したものを与える処理区、frog: control のリターにナガレタゴガエルの腐肉片 (1 cm³) を添加したものを与える処理区. Tukey HSD 検定の結果、有意に異なった処理区間で異なるアルファベットを記した ($\alpha = 0.05$) .

表 1. 熊倉沢のリターパッチにおけるリターパッチ面積と最上位捕食者への付着藻類寄与率と食物連鎖長の関係における、LMM の結果.

Factor	食物連鎖長					最上位捕食者への付着藻類の寄与率				
	Estimate	SE	t	P	σ	Estimate	SE	t	P	σ
固定効果										
切片	3.10	0.37	8.32	P < 0.001						
リターパッチ面積	0.28	0.10	2.79	P < 0.01						
ランダム効果										
季節					0.36					
年度					0.11					
固定効果										
切片										
最上位捕食者への付着藻類の寄与率	4.86	0.62	7.90	P < 0.001						
ランダム効果										
	-0.01	0.01	-1.67	P = 0.102						
季節					0.38					
年度					0.15					
固定効果										
切片						89.96	8.54	10.54	P < 0.001	
リターパッチ面積						-2.04	2.08	-0.98	P = 0.331	
ランダム効果										
季節										10.15
年度										0.00

謝辞

公益財団法人東急財団の、ご支援があって本研究は達成することができました。深く感謝申し上げます。ご指導いただいた森林動物学研究室の久保田耕平先生、加賀谷隆先生に深く感謝申し上げます。またアジア生物資源環境研究センターの則定真利子先生には同位体分析を行っていただき感謝いたします。野外調査を手伝ってくださった山本磨慧氏、山崎駿氏、清水隆史氏、田村拓也氏、板倉拓人氏にも心より御礼申し上げます。

引用文献

- Akin S, Winemiller KO (2008) Body size and trophic position in a temperate estuarine food web. *Acta Oecologica* 33:144–153
- Bowes, R. E., & Thorp, J. H. (2015). Consequences of employing amino acid vs. bulk-tissue, stable isotope analysis: A laboratory trophic position experiment. *Ecosphere*, 6, 1–12 Article 14
- Brett MT, Bunn SE, Chandra S, Galloway AWE, Guo F, Kainz MJ, Kankaala P, Lau DCP, Moulton TP, Power ME, Rasmussen JB, Taopale SJ, Thorp JH, Wehr JD (2017) How important are terrestrial organic carbon inputs for secondary production in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology* 62:833–853
- Carpenter SR, Kitchell JF (1993) *The Trophic Cascade in Lakes*. Cambridge University Press 385
- Carvalho C, Hepp LU, Palma-Silva C, Albertoni EF (2015) Decomposition of macrophytes in a shallow subtropical lake. *Limnologia* 53:1-9
- Chanut PCM, Siebers AR, Robinson CT (2020) Flood disturbance affects macroinvertebrate food chain length in an alluvial river floodplain. *Freshwater Biology* 65:490-501
- Cohen JE (1990) A stochastic theory of community food webs. VI. Heterogeneous alternatives to the cascade model. *Theoretical population biology* 37:55–90
- Cohen JE, Newman CM (1985) A stochastic theory of community food webs I. Models and aggregated data. *Proceedings of the royal society B Lond. B.* 224:421–448.
- Cummins KW (1973) Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 18:183–205
- DeAngelis DL, Mulholland PJ, Palumbo AV, Steinman AD, Huston MA, Elwood JW (1989) Nutrient Dynamics and Food-Web Stability. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:71–95
- Dekar MP, Magoulick DD, Huxel GR (2009) Shift in the trophic base of intermittent stream food webs. *Hydrobiologia* 635:263–277
- DeNiro MJ, Epstein S (1977) Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* 197:261–263
- Doi H, Chang K, Ando T, Ninomiya I, Imai H, Nakano S (2009) Resource Availability and Ecosystem Size Predict Food-Chain Length in Pond Ecosystems. *Oikos* 118:138-144
- Elton C (1927) *Animal ecology*. – Sidgwick and Jackson, London, UK.
- Elser, JJ, Schampel JH, Garcia-Pichel F, Wade BD, Souza V, Eguiarte L, Escalante A, Farmer JD (2005) Effects of phosphorus enrichment and grazing snails on modern stromatolitic microbial communities. *Freshwater Biology* 50:1808-1825
- Farjalla VF, Esteves FA, Bozelli RL, Roland F (2002) Nutrient limitation of bacterial production in clear water Amazonian ecosystems. *Hydrobiologia* 489:197-205
- Finlay JC, Khandwala S, Power ME (2002) Spatial scales of carbon flow in a river food web. *Ecology* 83: 1845–1859
- Fisher SG, Likens GE (1973) Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolisms. *Ecological Monographs* 43:421–439
- France RL (1996) Absence or masking of metabolic fractionations of ^{13}C in a freshwater benthic food web. *Freshwater Biology* 36:1–6.
- Gessner MO, Chauvet E (2002) A Case for Using Litter Breakdown to Assess Functional Stream Integrity. *Ecological Applications* 12:498–510
- Graca MAS (1993) Patterns and processes in detritus based stream systems. *Limnologia* 23:107–114
- Hamilton SK, Tank JL, Raikow DF, Siler ER, Dorn NJ, Leonard NE (2004) The role of instream vs allochthonous N in stream food webs: Modeling the results of an isotope addition experiment. *Journal of the North American Benthological Society* 23:429-448
- Hill WR, Fanta SE (2007) Phosphorus and light limit periphyton growth at subsaturating

- irradiances. *Freshwater Biology* 53:215-225
- Jacquemin J, Maraun M, Roisin Y, Leponce M (2012) Differential response of ants to nutrient addition in a tropical Brown Food Web. *Soil Biology & Biochemistry* 46:10–17
- 加賀谷 隆 (1990) 山地小溪流における落葉の分解過程と大型無脊椎動物のコロニー化。東京大学農学部演習林報告 82:157-176
- Kidd KA, Hesslein RH, Ross BJ, Koczanski K, Stephens GR, Muir DGG (1998) Bioaccumulation of organochlorines through a remote freshwater food web in the Canadian Arctic. *Environmental Pollution* 102:91-103
- Kilham SS, Hunte-Brown M, Verburg P, Pringle CM, Whiles MR, Lips KR, Zandona E (2009) Challenges for interpreting stable isotope fractionation of carbon and nitrogen in tropical aquatic ecosystems. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 30:749–753
- Kobayashi S, Akamatsu F, Amano K, Nakanishi S, Oshima Y (2011) Longitudinal changes in $\delta^{13}\text{C}$ of riffle macroinvertebrates from mountain to lowland sections of a gravel-bed river. *Hydrobiologia* 669:183-197
- Kobayashi S, Kagaya T (2004) Litter patch types determine macroinvertebrate assemblages in pools of a Japanese headwater stream. *23:78-89*
- Kobayashi S, Kagaya T (2005a) Across-reach consistency in macroinvertebrate distributions among litter patch types in Japanese headwater streams. *543:135-145*
- Kobayashi S, Kagaya T (2005b) Hot spots of leaf breakdown within a headwater stream reach: Comparing breakdown rates among litter patch types with different macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology* 50:921-929
- Kobayashi S, Kagaya T (2008) Differences in patches of retention among leaves, woods and small litter particles in a headwater stream: The importance of particle morphology. *Limnology* 9:47-55
- Kühmayer T, Guo F, Ebn N, Battin TJ, Brett MT, Bunn SE, Fry B, Kainz MJ (2019) Preferential retention of algal carbon in benthic invertebrates: Stable isotope and fatty acid evidence from an outdoor flume experiment. *Freshwater Biology* 64:1200–1209
- Layman CA, Winemiller KO, Arrington DA, Jepsen DB (2005) Body size and trophic position in a diverse tropical food web. *Ecology* 86:2530–2535
- Leaper R, Huxham M (2002) Size constraints in a real food web: predator, parasite and prey body-size relationships. *Oikos* 99:443–456
- McCann K, Rasmussen JB, Umbanhowar, J (2005) The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters* 8:513–523
- McConnaughey T, McRoy CP (1979) Food-web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Marine Biology* 53:257–262
- McCutchan JH, Lewis WM, Kendall C, McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102: 378–390
- McHugh PA, McIntosh AR, Jellyman PG (2010) Dual influences of ecosystem size and disturbance on food chain length in streams. *Ecology Letters* 13:881–890
- Merritt RW, Cummins KW, Berg MB (2008) *An Introduction to Aquatic Insects of North America*. 4th Edition, Kendall Hunt Publishers, Dubuque.
- Minagawa M, Wada E (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48:1135–1140
- Neubert MG, Blumenshine SC, Duplisa DE, Jonsson T, Rashleigh B (2000) Body size and food web structure: testing the equiprobability assumption of the cascade model. *Oecologia* 123:241–251.
- Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2010) Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much. *PLoS ONE* 5(3)
- Peterson BJ, Fry B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and*

- Systematics 18 293–320.
- Pimm SL (1982) Food web. Chapman and Hall, London, UK
- Pimm SL, Lawton JH (1977) The number of trophic levels in ecological communities. *Nature* 275: 542
- Post DM, Pace ML, Hairston NG (2000) Ecosystem size determines food–chain length in lakes. *Nature* 405:1047–1049
- Post DM (2002) Using Stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83:703–718
- Post DM, Layman CA, Arrington DA, Takimoto G, Quattrochi J, Montana CG (2007) Getting to the fat of the matter: models, methods, and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analysis. *Oecologia* 152:179–189
- Quezada-Romegialli C, Jackson AL, Hayden B, Kahilainen KK, Lopes C, Harrod C (2018) *tRophicposition*, an R package for the Bayesian estimation of trophic position from consumer stable isotope ratios. *Methods in Ecology and Evolution* 9:1592–1599
- Rooney N, McCann K, Moore JC (2008) A landscape theory for food web architecture. *Ecology Letters* 11:867–881
- Sabo JL, Finlay JC, Kennedy T, Post DM (2010) The role of discharge variation in scaling of drainage area and food chain length in rivers. *Science* 330:965–967
- Schriever TA, Lytle DA (2020) Food chain length and trophic niche of a key predator in montane desert streams. *Hydrobiologia* 847:983–997
- Schoener TW (1989) Food webs from the small to the large. *Ecology* 70:1559–1589
- Takimoto G, Post DM (2013) environmental determinants of food chain length: a meta–analysis. *Ecological research* 28:675–681
- Takimoto G, Spiller DA, Post DM (2008) Ecosystem size, but not disturbance, determines food–chain length on islands of the Bahamas. *Ecology* 89:3001–3007
- Thompson RM, Brose U, Dune JA, Hall Jr RO, Hladyz S, Kitching RL, Martinez ND, Rantala H, Romanuk TN, Stouffer DB, Tylianakis JM (2012) Food webs: Reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 27:689–697
- Thorp, JH, Bowes RE (2017) Carbon sources in riverine food webs: New evidence from amino acid isotopic techniques. *Ecosystems* 20:1029–1041
- Ward JV (1992) *Biology and Habitat*. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Warren PH, Lawton JH (1987) Invertebrate predator–prey body size relationships – an explanation for upper–triangular food webs and patterns in food web structure. *Oecologia* 74:231–235
- Woodward G, Hildrew AG, (2002) Body size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology* 71:1063–1074

多摩川上流域のリター堆積における食物網構造とその決定要因の解明

(研究助成・一般研究 VOL. 44 - NO. 261)

著者 太刀掛 脩平

東京大学大学院農学生命科学研究科森林科学専攻森林動物学研究室
修士課程2年(採択当時)

発行日 2022年10月

発行者 公益財団法人 東急財団

〒 150-8511

東京都渋谷区南平台町5番6号

TEL (03) 3477-6301

<http://foundation.tokyu.co.jp>