

4. ダム下流河川における付着藻類・底生動物の捉え方

4.1 ダム下流における影響範囲の捉え方

4.1.1 空間的な影響の広がりを考える

ダム下流におけるダムの存在に伴う影響は空間的に広がりを持つことが知られている。例えば、既往研究を見るとダム下流の影響について以下の記述が見られる。

- ・貯留域から流出するプランクトンは下流方向に急速に減少することが知られている (Richardson ・ Mackay 1991)。
- ・ダム下流の影響はダムのない川 (支川) と河畔からの物質の供給により下流方向への影響が縮小する。ある地点におけるダムの影響はその地点の集水面積に対するダムの集水面積の割合によって指標化できる (Petts et al. 1993)。

このように、ダム下流における影響は縦断方向に変化し、特に、支川の合流のように集水面積が急激に変化する地点の前後では、影響が合流点を境界として大きく変化する可能性がある。従って、ダム下流の影響を適切に予測・評価するためには、1地点のみの検討では不十分であり、空間的広がりを意識しながら“影響を受けている範囲”を考えることが重要である。

ここで“影響を受けている範囲”を明確に定義したい。ダムが存在しない場合に想定される環境要因の下流方向への変化に対して、ダムが存在する場合の変化に差異があり、その結果として水生生物への影響が検出できる範囲と考えることができる (図 4.1-1)。ダムの有無による環境要因の差異があっても水生生物への影響が明確に検出されない場合には、“影響を受けている範囲”とは積極的に認められなくなる。

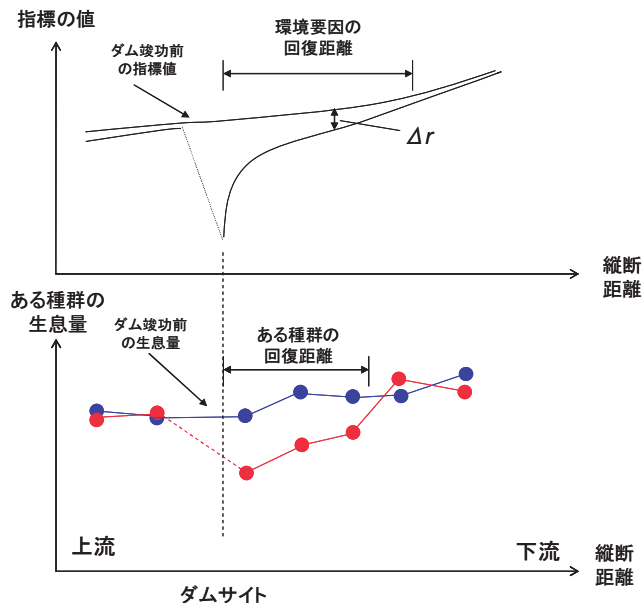


図 4.1-1 ダム下流における環境要因と水生生物の変化の概念図

なお、“影響を受けている範囲”は 3.1 と図 3.1-1、3.3 に示した内容も踏まえ、以下に示す項目によって基本的に決まってくると考えられる。

■環境要因の影響の大きさ

ダムの存在によって、ある環境要因の改変の程度が大きい場合は、小さい場合と比較してその範囲は大きくなると考えられる。例えば、放流水の水温が著しく低下している場合と比べて水温の低下が小さい場合には、下流方向への水温の回復距離も小さくなる。

■環境要因の回復特性

環境要因は、①流量、②土砂、③流水中に含まれる無機物・有機物（濁質、栄養塩類、POM・DOM、プランクトン等）、④水温、のいずれかに依拠する。支川の合流や大気・河床との交換により水・土砂、物質（栄養塩類・有機物）が添加・希釈される、物質が物理・化学的・生物学的に除去されることにより環境要因は下流方向に減衰して行く。

4.1.2 時間的な影響の伝搬を考える

もう一つ注意が必要なのは、ある環境要因の影響が下流に伝搬する速さである（図4.1-2）。ダム竣工後直ちに下流に影響が伝搬する要因がある一方で、長い時間をかけて下流に伝搬する要因もある。例えば既往の研究を見ると以下の記述が見られ、下流への伝搬特性を意識した議論が行われている。

- ・ダムの幾つかの効果と対応する生物相の変化は急速そして明らかだが、それら以外の効果は徐々にそして僅かである (Petts 1980)。
- ・研究報告されている変化の多くは遷移段階にあり、生態系のレベルにおいて調整が行われるまでには非常に長い期間を要する。更に、幾つかのハビタットの調整、特に、河道地形の変化に関連するものは10年から100年の期間を超える可能性がある (Petts 1987)。
- ・ダム下流における影響は、**first-order impacts**（短時間でダム下流に生じる）と **second-order impacts**（流量・土砂供給の変化に伴う河道や氾濫原の地形変化の経過に伴い生じる）に分類できる (Brookes・Petts 1994)。

3.3.3(1)で述べた、材料 m が礫からなる河道区間における砂集団（通過型の流送形態；一部が材料 s 、 t になりうる）のように、粒径が小さく出水時の移動速度が大きい物質、また、平水時においても水を媒介として影響が伝達される物質がその影響に関わる場合には下流方向への伝達速度が速い。一方、3.3.3(2)で述べたように、礫からなる材料 m 自体の下流への移動は遅く、この結果として生じる瀬・淵構造の変化とその結果生じる水生生物の応答は時間がかかる。これらの現象は Brookes・Petts (1994) の“**first-order impacts**”と“**second-order impacts**”に対応するものと考えることができる。

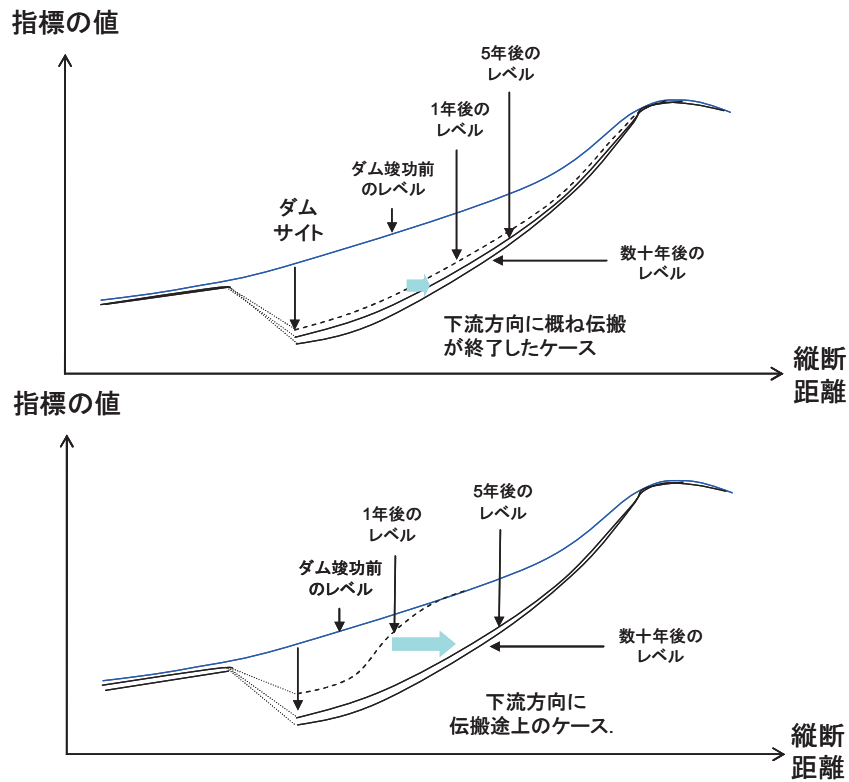


図 4.1-2 ダム下流における環境要因の下流方向への伝搬特性の例
伝搬が早いケース（上）、伝搬が遅いケース（下）を示す。

“ある地点”でのダムの影響は
 “ダム竣工からの経過年数” × “要因の伝搬特性” → “水生生物への応答”
 といった概念で捉える必要がある。

【トピックス】河川連続体仮説

ダムの下流域への影響を理解するためには、ダムがなく河川が上下流間断なく繋がっている理想的な状況を知る事は重要である。

Vannote et al. (1980)が提唱した「河川連続体仮説」は、川が上流から下流まで連続している場合に、底生動物の生息の変化を供給される餌との関連から明快に示した概念として現在でも多くの論文に引用されている。以下に流程を上流、中流、下流に分けて、河川連続体仮説の特徴を簡単に記す(図-1)。

【上流域】

上流は川幅が狭く、外部から流入する餌(他生的な餌資源)が生態系を支える餌起源であり、底生動物群集も落葉を餌とするシュレッダー(破碎食者)が多い。落葉等の大きな有機物(CPOM: Coarse Particulate Organic Matter、粗粒状有機物と言われる)は様々なプロセスを経て小さくなりながら、小さな有機物(FPOM: Fine Particulate Organic Matter、細粒状有機物と言われる)となり流下していく。

【中流域】

この流程になると川幅が大きくなり日射が河床まで届くようになるから付着藻類の生産が活発となり餌資源として重要な位置を占める。底生動物群集は藻を剥いで食べるグレーザー(剥取食者)が多くなる。利用されない付着藻類は河床から剥離し、CPOMもしくはFPOMとなって流下する。

【下流域】

下流域では水深が大きくなり、日射が河床まで届きにくくなるため河床に付着する藻の生産は抑制され、代わってプランクトンの生産が起こる。また、上流から流下して来るPOMが餌資源として重要な位置を占める。下流域の底生動物はこれらプランクトン、POMの堆積物を集めて食べるコレクター(集積食者)が多くなる。ただし、日本の河川は流程が短く河川性のプランクトンの生産は起こりにくい。

このように、水生生物は流速、水深、底質等の物理環境だけでなく、そこに供給される餌の種類そして量に支配されながら生息している。従って、ダムによる下流域での水生生物の応答を考える際には、ダムが存在する場合・しない場合の餌供給の変化も考慮することが必要となる。

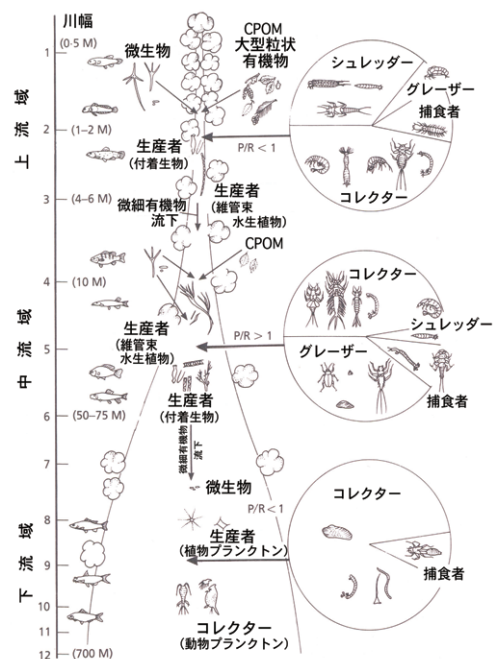


図-1 河川連続体仮説

(Vannote et al. 1980 より抜粋・改変)

注) 底生動物の摂食機能群(シュレッダー等の分類群)についてはトピックスを参照

【トピックス】中規模攪乱仮説

生物多様性の維持機構として、攪乱の果たす役割は重要である。様々な生態系において、全く攪乱がない状態や、攪乱頻度が高い状態と比べ、ある程度（中程度）の攪乱条件下において種多様性が最も高まることが報告されている。Connell (1978)によって提唱されたこの考え方を「中規模攪乱仮説 (Intermediate disturbance hypothesis)」と呼ぶ (図-1)。

現実的に、河川生態系における中規模攪乱仮説には、群集の遷移だけで説明するメカニズム (Connell 1978) と、生息場所の多様性変化を介するメカニズム (Resh et al. 1988 ; Takemon 1997) の両方が考えられる。前者は、平衡状態（遷移後期段階）の群集に対し、ある程度の攪乱が与えられると、群集遷移が前段階に引き戻されて種間競争や捕食効果がゆるみ、競争に弱い分類群でも生息できるようになって生物多様性が増すというメカニズムである。この場合、もちろん攪乱規模・頻度が大・多すぎれば、絶滅（流失）する分類群が多くなるため、与えられる攪乱は、大きすぎず小さすぎない程度であることが重要である。また後者は、中程度の攪乱（礫や砂泥が移動する程度の攪乱）が、底生動物にとって重要な瀬-淵構造を形成維持すると考えられることから、競争などの生物間相互作用を想定せずとも、中程度の攪乱条件化において生物多様性が高まるとするメカニズムである。

中規模攪乱仮説を実証する研究の例として、Townsend et al. (1997)は、ニュージーランドのある河川流程 54 地点において、河床が動く頻度および動いた河床材料の割合を、それぞれ攪乱頻度・攪乱強度（横軸）とし、生息する昆虫種類数（縦軸）との関係を調べた (図-2)。彼らの結果は、中規模攪乱仮説によく合致することが分かる。

ダムは、河川環境の攪乱頻度を変化させる場合がある。例えば、発電目的のダムでは、頻繁なハイドロピーキングにより攪乱を増加させ、逆に治水目的のダムでは、本来のフローレジームを平滑化させることで攪乱を減少させる場合がある (3.2.1 参照)。このようなダム下流に生息する生物群集の多様性は、中規模攪乱仮説では減少すると予想され、ダム下流での生物多様性減少は実際に多くのダムで報告されている (Poff・Hart 2002)。近年、いくつかのダムで行われているフラッシュ放流などの弾力的運用は、中規模攪乱仮説にのっとり自然状態の攪乱をもたらす、ダム下流への影響軽減策といえるだろう。

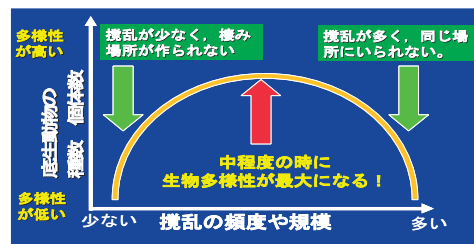


図-1 中規模攪乱仮説の考え方

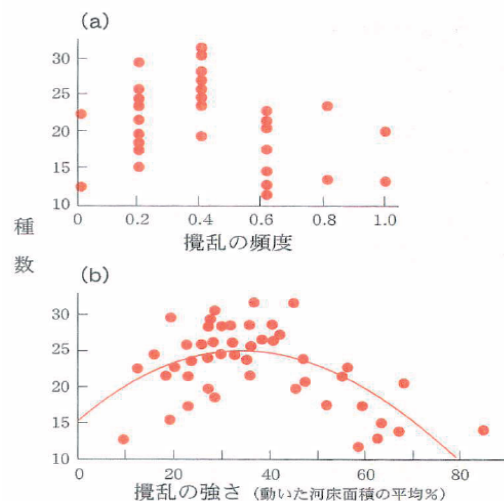


図-2 中規模攪乱仮説の実証例
(Townsend et al. 1997 より抜粋・改変)

【トピックス】水生生物の餌の種類を覚えよう

河道内に供給される餌には大きく外部から供給されるもの、河道内から供給されるものに分けられる。前者は溪畔林・山地斜面から供給される落葉・落枝、落下昆虫、後者には河床の付着藻類や抽水植物、プランクトンが挙げられる。これらの餌は流程によって供給形態が異なり、各流程を特徴付けていることはトピックス「河川連続体仮説」で説明した通りである。

溪畔林から流入する落葉（粗粒状有機物、CPOM：Coarse Particulate Organic Matter）は外部から流入の代表例であり（他生的エネルギー）、上流域の生態系のエネルギー基盤となっている。落葉は水中に入ると破碎食者（Shredders）によって噛み砕かれて、また、糞となり再度水域へ放出されて、より細粒な有機物（FPOM：Fine Particulate Organic Matter）と変えられるだけでなく、水中に有機物が溶出し溶存態の有機物（DOM）となった後微生物の働きにより細粒有機物（FPOM）となって、再度餌として利用されることとなる。

貯水池で生産される植物・動物プランクトンも餌として重要な資源となる。特に、動物プランクトンは高い栄養価を持つことが知られており（Richardson 1984；Mackay・Waters 1986）、流下有機物を摂食する濾過食者にとって流下する動物プランクトンの増加は好適な環境を作り出すと考えられている。実際、既存研究でもダムだけでなく湖下流では濾過食者が増大することが指摘されているし、土木研究所が矢作川第2ダム下流で調査した結果からも、コガタシマトビケラ属、ヒゲカガカトビケラ、ウルマシマトビケラといった濾過食者の現存量がダム下流で大きな割合を占めていることが明らかになっている（Takao et al. 2008）。

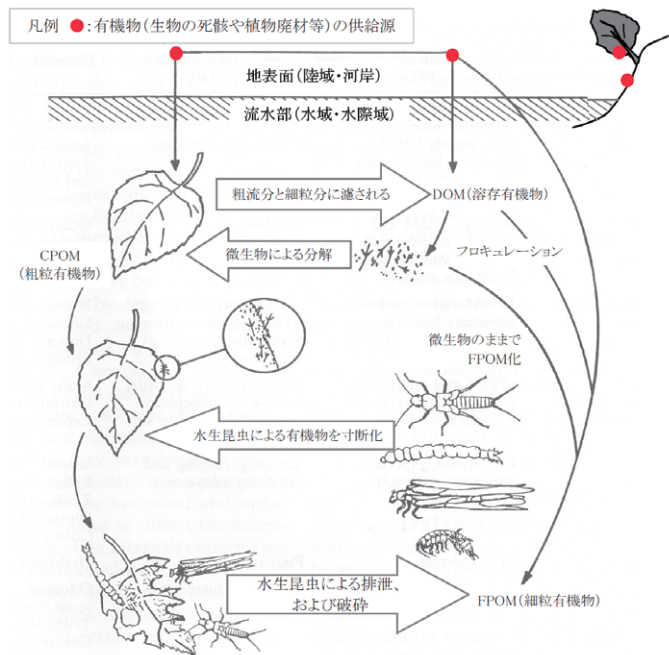


図-1 溪畔林からの落葉を起点とする食物網の例

4.2 ダム下流における人為的インパクトと水生生物の応答

ダム下流の生態系の変化は本資料で扱う流況と土砂だけでなく、それ以外の幾つかの要因が複合的に関連して応答する。流況・土砂が付着藻類と底生動物に及ぼす影響については 4.3 以降に詳述するので、ここでは、ダム下流の環境要因の変化と生態系の応答を、より広い観点から概括する。

ダム下流の生態系の変化を考える場合に、ダムが直接的に影響を及ぼしうる環境要因としては、1.1、1.2 で述べたように、流況、土砂供給（結果として生じる土砂動態）、濁度、水質、水温、餌資源が挙げられる。これらの要因が水生生物に及ぼす影響を考える際には、水生生物への直接的経路、地形や底質といった生物の生息場所を介した間接的経路、そして、生物相互間の関係に伴う経路を念頭に置き、インパクト（I）－レスポンス（R）を把握することが必要となる。図 4.2-1 に、各環境要因が付着藻類、底生動物、魚類に影響を及ぼす経路を整理した。全ての経路について両者の関連性が報告されている訳ではないが、ここではダム下流のインパクトを系統的に把握・予測することを目的として、想定し得る経路を全て記載した。ダムが直接的に影響を及ぼしうる各環境要因が水生生物に直接影響する経路だけでなく、流況・土砂の改変が地形・底質の変化を介して水生生物に影響を及ぼす間接的経路が示されている。ただし、間接的経路については今のところ研究事例が極めて少なく、その詳細は明らかになっていない。ダム下流における付着藻類－底生動物－魚類間の生物相互作用を介した経路についても研究例は少なく、その実態は判然としない。しかし、ダム下流ではないが、自然河川における付着藻類の成長・質が底生動物や魚類に影響を及ぼす効果（ボトムアップ効果）、魚類が底生動物や付着藻類に影響を及ぼす効果（トップダウン効果）についての研究すなわち、図中の③となっている経路については研究例が多く参考になる。従って、生物相互作用を介するダム下流の影響を検討する際には、これらの研究例を活用することが必要となるだろう。以下に環境要因と水生生物との関連する研究例を紹介する。

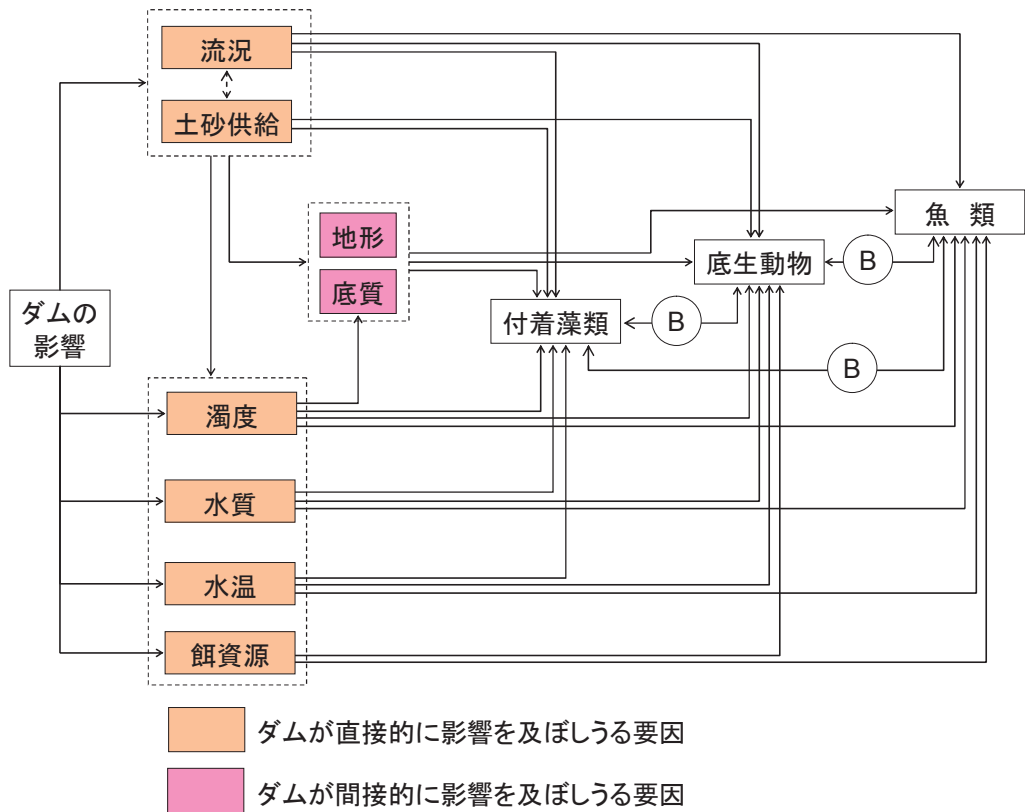


図 4.2-1 ダム下流における環境要因の変化と水生生物の応答経路の例
 ㊦は生物相互作用の経路を示す。

流況 → 水生生物 (直接的経路)

流況が水生生物に及ぼす影響についての研究例は多い。流況が与える影響としては、①出水時流量の規模・頻度の減少、②平水時流量の増減、③短期的な流量変動の増加、④季節的な流量パターンの変化、が流況改変のカテゴリーとして挙げられ、特に、②と③については底生動物の応答を中心に数多く研究が行われている。これについては「4.3 流況及び土砂供給量の変化と付着藻類・底生動物の応答」に詳細を記述した。

土砂 → 水生生物 (地形・底質の変化を介した間接的経路)

ダム下流におけるアーマ化（河床の粗粒化）、河床低下に伴う瀬・淵構造の劣化は一般的に認識されているが、これらの実態を捉え報告した論文は意外と少ない(Petts et al. 1993)。このことは、1.2でもレビューした。また、このような地形・底質変化に対する水生生物の応答についての報告も限られている。底質の変化と生物の応答については「4.3 流況及び土砂供給量の変化と付着藻類・底生動物の応答」に詳細を記述したので、そちらを参照してほしい。

水質 → 水生生物 (直接的経路)

水質が水生生物に及ぼす影響は溶存酸素濃度の低下に関する研究が散見される。例えば、米国の Tennessee River では、Tennessee Valley Authority (TVA) が1991年からダム下流の環境改善プログラムを実施し、放流水の溶存酸素濃度の改善を図った。この結果底生動物群集の EPT 指数が増加したことが報告されている (Bednarek・Hart 2005)。一方、豪州の Canning Dam 下流 Canning River では、下流域の流量減少に伴い有機物が河床に堆積して微生物の呼吸量が増加し、溶存酸素濃度が減少して底生動物群集が下流や止水域に見られる種群に変化したことが報告されている (Storey et al. 1991)。

水温 → 水生生物 (直接的経路)

水温が水生生物に及ぼす影響については研究例が多く、水温パターンの変化が底生動物の生活史に影響を与える可能性が指摘されている。例えば、水温の低下によって、底生動物の孵化・羽化のタイミングが遅れることが幾つかの研究で示されている (Cereghino et al. 1997 ; Pardo et al. 1998)。特に、多化性の種と比べて生活史の長い一化性（一年に一度しか羽化しない）の生物に強く影響を与えることが示されている (Brittain・Saltveit 1989)。水温上昇の影響については、冷水性の魚類に及ぼす影響が懸念される。米国ミシガン州の10の小河川において表層取水に伴う夏季水温の上昇が魚類に及ぼす影響を調べた結果によると (Lessard・Hayes 2003)、下流域の平均水温は5℃以上上昇し、冷水魚、特に、Brown trout (*Salmo trutta*)、Brook trout (*Salvelinus fontinalis*)、Silmy sculpin (*Cottus cognatus*) の生息密度が低下したことが示されている。

餌資源 → 水生生物 (直接的経路)

餌資源には上流から流下する有機物と河床に繁茂する付着藻類の2つに区分できる。上流から流下する有機物のうち、プランクトン、特に動物プランクトンは、底生動物にとっての餌資源として栄養価が高いことが知られている (Richardson 1984)。そのため、湖のような自然水域の流出口下流域において、濾過食者が増加し底生動物相が変化する現象はよく知られてきたが (Richardson・Mackay 1991)、近年、ダム湖の下流でも同様の現象が起こっていることが報告されてきている。近年、ダム放流水中の上流から流下する有機物のうちダム湖内で生産されたプランクトンが下流域の底生動物相を変化させることは数多く報告されている。例えば、Takao ら (Takao et al. 2008) は矢作第2ダム下流の環境要因と底生動物群集を調査し、ダム下流において大きな現存量を示すカガシマトビケラ属、ヒゲカガシマトビケラおよびウルマシマトビケラといった濾過食者と流下動物プランクトン量には強い対応関係があることを示している。ダム下流域で濾過食者が増加することは、波多野ほか(2005)の近畿圏のダム群、Katano et al. (2009)の阿木川ダムの調査結果にも見られる。プランクトン以外の流下有機物については、その量が増減するといった報告よりも、流量減少により流下有機物が河床に堆積し、結果として底生動物相が変化する事例は幾つか報告されている。

一方、河道内で生産される餌資源 (付着藻類) の変化が水生生物に及ぼす影響に関する研究例は多くない。以下に示す (生物相互作用を参照) Colorado River における Pikeminnow に関する研究が代表例だろう。

生物相互関係

生物相互関係にまで着目した研究例は少ないが、土砂供給量の減少が砂・小礫 (小礫の内 2~4mm) を巣材とするヤマトビケラ等の携巣性ビケラ (藻類食者、後述) 生息密度を低下させ、結果として付着藻類の現存量が増加する事例は比較的多く観察されている。また、Osmundson et al. (2002) は、Colorado River (コロラド川) においてダムが魚食性の絶滅危惧種 Pikeminnow (*Ptychocheilus lucius*) に及ぼす影響を調査し、ダムによる融雪出水の減少が細粒土砂のフラッシュ効果を抑制し、付着藻類と底生動物の減少、そして、その結果として Pikeminnow の餌となる魚類の生息量が低下し、Pikeminnow そのものの生息を脅かしていることを示している。

4.3 流況および土砂供給量の変化と付着藻類・底生動物の応答

4.3.1 流況・土砂供給量の捉え方

流況・土砂の変化と付着藻類・底生動物の応答を考えるために、図 4.2-1 の一部を抜き取り、応答に関連するキーワードを記入した(図 4.3-1)。流況・土砂から始まり付着藻類・底生動物に向かう→は応答経路を示す。底質の変化を介した底生動物への影響は流況と土砂が相互に関連し、これを容易に分離できないため流況・土砂を一つの要因として扱っている。また、本節で直接対象としていない魚類、有機物・細粒土砂も、流況・土砂供給の改変に伴うこれらの変化を介した付着藻類・底生動物への影響が無視できないため取り扱うこととした。

なお、流況改変については、①出水時流量の規模・頻度の減少、②平水時流量の増減、③短期的な流量変動の増加、④季節的な流量パターンの変化、が流況改変のカテゴリーとして挙げられるが、④の季節的な流量変化パターンの変化に関連する研究が比較的少ないため①～③を対象として付着藻類・底生動物の応答を捉えることとした。

次節からは付着藻類、底生動物のそれぞれについて、各経路に沿った応答のメカニズムを説明する。

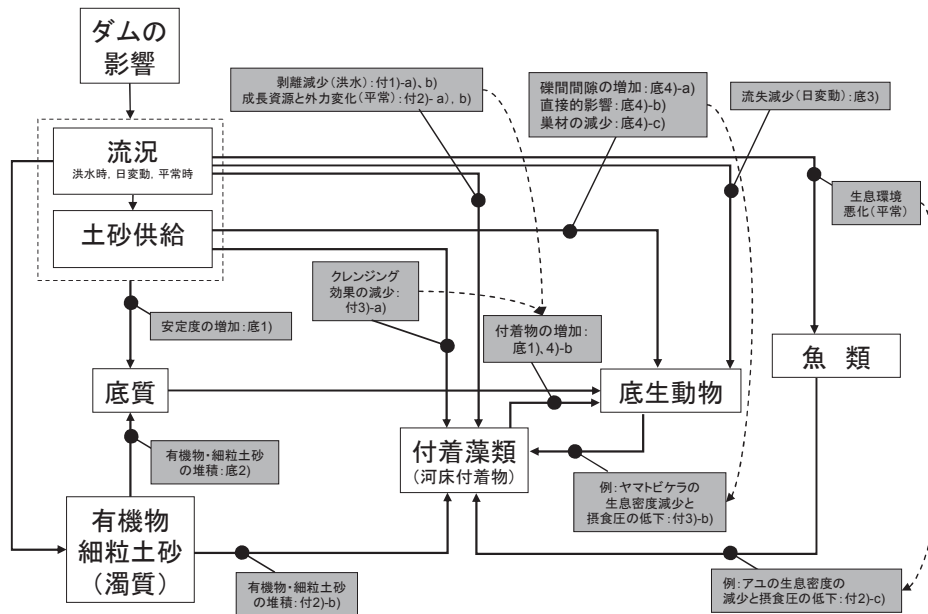


図 4.3-1 ダム下流における流況と土砂供給の変化と

付着藻類・底生動物の応答経路及び具体的な応答例

図中の実線→は応答経路を示し、点線→は影響が伝搬していることを示す。「グレー枠の中身」は各要因～生物間において起こり得る現象を示し、各現象の詳細は「4.3.2」、「4.3.3」における「応答メカニズムの例」に記載してある。「グレー枠」内の、例えば、「付1-a)」は付着藻類の1)a)を参照すべきことを示す。魚類は直接の対象ではないが、間接的な効果が大きいため扱った。

4.3.2 付着藻類の応答メカニズム

(1) 付着藻類の基本的事項

河床の石に付着している膜は光合成を行う付着藻類の他にバクテリア、付着藻類の死骸、流下してきた有機物・粘土やシルトといった無機物が堆積して形成されている。

後述するように付着藻類の現存量や性状は景観・レクリエーション、生物の餌資源としての価値を左右するため、これを管理するためには、付着藻類の発達プロセス・メカニズムを知ることが重要である。

図 4.3-2 は付着藻類の発達に影響する要因の概念図

(Biggs 1996) を加筆・修正したものである。付着藻類の発達は大きく以下の項目に支配される。

- ①成長のための資源：栄養塩、光、水温
- ②外力：流速の大小とその時間変動、流砂量の多寡等
- ③摂食：付着藻類を食べる底生動物や魚類の生息密度

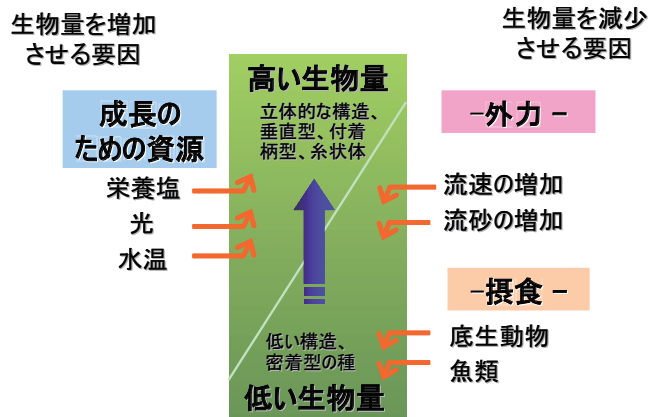


図 4.3-2 河川の付着藻類の発達を制御する要因 (Biggs 1996 の原図 を加筆・修正)

(2) 河床付着物の発達過程

河床材料 m が移動するような規模の大きい出水が起こると、基盤上（付着藻類が繁茂する個々の河床材料）に見られる付着藻類は著しく減少する。しかし、時間の経過と共に付着藻類の光合成により河床付着物（付着藻類とそこに堆積する流下有機物・無機物を含め河床付着物と定義する。付着藻類は河床付着物を構成する一要素だが、河床環境の評価は河床付着物を対象として行われることが多い）は厚くなり、植物が草原から森林へ遷移するように、基質に平面的に密着し付着するタイプや一部で付着するタイプの藻類が優占する平面的な構造から、基質に付着した後、分泌液から形成された柄が伸びるタイプの藻類や垂直方向にのびる糸状藻類が増加した立体的な構造へと発達することが知られている (A・J・ホーン・C・R・ゴールドマン 1999)。底生動物や魚類による摂食は付着藻類の現存量を減らし、このような立体的な構造への遷移を抑制するが、摂食圧が相対的に小さければ付着物は発達してより厚くなり、流水中の有機物や無機物の堆積、バクテリアによる付着物の分解といったプロセスを経て、付着物の一部は自然に剥離して現存量は一旦低下する (図 4.3-3)。特に、現存量が $200\sim 250\text{mg-chl.a/m}^2$ に達した群落は、付着物底層への自己

遮光（膜が厚くなると膜内部へ到達する光が遮断される）、栄養塩の供給低下が生じ、下層の細胞は活性が低下し、枯死・分解して剥離しやすくなると言われている（相崎 1980）。また、この途上に出水があれば、自然剥離する前の段階で河床付着物は剥離し、現存量が低下して再度同様のプロセスを経るが、出水の規模・頻度が低下すると大型の糸状藻類（例えば、カワソグサ）が発達する可能性がある。

摂食圧が相対的に小さい、出水等の攪乱規模・頻度が減少すると付着物は厚くなり、藻類群集の構造は立体的な構造へ発達するが、同じ立体構造であっても平水時の流速が小さい場合には、基質への付着力が小さい藻類からなるルーズな構造になり、流速が大きい場合には、付着力が強い藻類からなる群集になる（トピックス：フラッシュ放流による付着藻類の剥離を参照）。

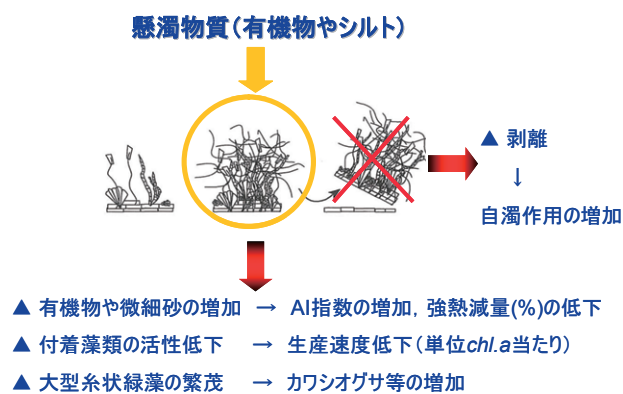


図 4.3-3 河床付着物の発達過程

(3) 流況と土砂に対する付着藻類の応答メカニズムのカテゴリー

流況と土砂が付着藻類に及ぼす影響を考える場合には、上で述べた付着藻類の発達過程を良く理解した上で、付着藻類への直接的・間接的な応答経路を整理することが必要である。ここでは、流況については「出水時流量の減少」と「平水時の流量の増減」を、土砂については「粗粒化及び供給土砂量の減少」を対象として、付着藻類の応答メカニズムを整理した。

(4) 応答メカニズムの例

1) 出水時流量減少に対する河床付着物の応答メカニズム

出水時の高い掃流力は河床付着物の減少を引き起こし、付着藻類の発達過程の初期段階に戻す効果を持つ。ただし、河床材料が移動するような規模の大きな出水（材料 m が移動するような出水）と規模の小さな出水（材料 m が移動しない出水）では効果の程度が異なる。

a) 材料 m が移動する出水の場合

剥離は材料 m が移動するような規模の出水であれば材料 m の入れ替わり（表層と下層）が生じて付着物の現存量は著しく減少する。この程度の規模の出水の減少

は付着藻類の発達過程を初期段階に引き戻す機会を減らすため、結果としてより発達の進んだ付着藻類相へと遷移する可能性が高くなる。

b) 材料 m が移動しない出水の場合

材料 m が移動しない出水であれば、流水の掃流力による剥離、材料 s や t になりうる通過型粒径集団が河床近傍を移動してクレンジングすることによる剥離が期待できる（クレンジング効果については後述）。流水の掃流力による剥離効果は、付着藻類の基盤への付着力によって異なり、それは瀬や水際といった平水時の流速と関連していることが解ってきている。すなわち、平水時の流速が大きい場所（例えば、早瀬）には基盤への付着力が強い藻類が繁茂し、高い掃流力に対しても剥離しにくい、水際のように流速が遅い場所では基盤への付着力が弱い藻類が繁茂し、比較的小規模の出水で流出する（トピックス：フラッシュ放流による付着藻類の剥離を参照）。

現在のところこのような付着力と場との関係を定量的に評価した事例はないため、現地における場所毎の付着藻類の群集構造を見ながら出水による応答を評価していく必要がある。

2) 平水時の流量の増減に対する河床付着物の応答メカニズム

平水時の流量の増減は付着藻類が繁茂できる河床面積の拡大・縮小をもたらす、また、1)付着藻類の成長のための資源、2)外力（流速増減）、3)摂食、を介して付着藻類そのものに影響を及ぼす。ここでは、面積の増減以外の3つに着目し、その応答メカニズムを整理する。

a) 成長のための資源を介した応答

平水時の流量増減は成長に関する資源の栄養塩、光、水温のそれぞれに影響を及ぼす可能性がある。

- ・ 栄養塩は流量の大小に拘わらずその濃度が一定の場合であっても、流量が減少し流速が低下すると河床付着物内部への栄養塩の供給量が低下し、一次生産速度が減少することが知られている。流量が増加すればその逆の現象が生じる。
- ・ 流量の増減は水深を変化させる。付着藻類の光合成は水中を透過し河床に到達する光の強さに影響を受けるため、流量減少により水深が減少し河床まで到達する光量が大きくなると一次生産速度が増加する可能性がある。
- ・ 流量の増減は流下時間と水深に影響を及ぼし、水体が単位時間に受ける光量は増加・減少し、結果として水温を上昇もしくは降下させる。水温は付着藻類の一次生産速度の支配要因であるため、水温変化は成長に影響を及ぼすことになる。

b) 外力（流速増減に伴う影響）

前述したように付着藻類の基盤への付着力は平水時の流速が大きい程強くなると言われている。このため、平水時の流量が減少し流速が低下すると付着力の弱い群集へと変化し、最大現存量が大きくなる傾向がある。流量が増加した場合にはこの反対の現象が起きる。また、流速が低下した場合には懸濁物質（有機物や粘土やシルトなどの微細な土砂）が沈積しやすくなる。特に微細土砂（シルト・粘土）の沈積は、遮光による付着藻類の成長阻害（Yamada・Nakamura 2002）、付着藻類群集の変化（例えば、滑走型の藻類の増加）を引き起こす。

c) 摂食を介した応答

摂食生物のうち特に魚類の生息環境は流速、水深といった水理量に影響を受けることが知られている。従って、流量の増減は生息環境の善し悪し、生息場の量を介して摂食量そして付着藻類の現存量を支配する要因として働く。底生動物もこのような影響を受ける可能性があるが、流速・水深といった物理変量のみから生息環境を評価することが難しいため現段階でその影響を勘案することは難しい。

摂食の効果については藻類食者の代表的な魚であるアユについての研究事例が多く、1日あたりの摂食量について幾つかの報告がある。例えば、石田(1964)は、アユは体重の30~50%に当たる藻類（湿重量）を摂餌すると報告している。アユの体重によって異なるが、この数値は一日当たりの付着藻類の生産量に匹敵する値であり、摂食生物の生息の有無によって河床付着物の発達過程が大きく異なる可能性を想像することができる。

3) 粗粒化・供給土砂量減少に対する河床付着物の応答メカニズム

ここでは、材料 m が礫からなる河道を対象に記述する。土砂供給については材料 m になるものと材料 t や s になるものを分けて考える必要がある。材料 m の供給減少は河床低下に伴う瀬・淵構造の劣化（瀬と淵が不明瞭になること）、川幅の減少といった地形変化を起こす場合があり、これらが起こる場合には、これを介した影響がダム下流域に及ぶ可能性がある。しかし、これを記述するだけの知見は現在のところ極めて少なく、付着藻類への応答を言及するには至っていない。ここでは材料 t になりうる材料（ただし、小礫など材料 m の中でも最も粒径が小さい部分も含めて考える）の供給量減少に伴う応答メカニズムを整理する。

材料 t になりうる材料の供給量減少に対する応答としては、1) 出水時・平水時の双方において材料が基盤に直接衝突し、この結果河床付着物を剥離させる機会が減少するという直接的効果、そして、2) 底質粗粒化（材料 t や小礫の河床からの抜け出し）により河床付着物を摂食する底生動物が減少し、河床付着物に影響する間接効果が存在する。

a) 礫床上での材料 t や小礫流送の直接効果とその応答

付着藻類が河床近傍を流下する砂・小礫によって剥がされる効果については既に幾つかの文献で報告されている（北村ほか 2000）。材料 t の流送は出水時だけでなく、平水時にも見られるケースが多い。特に、風化花崗岩流域を流下する河川ではマサが平水時も河道を流下する現象を確認できる。このような河川では平水時における剥離機会の減少も付着藻類の発達に寄与している可能性もあり、ダムの影響を受けた区間（インパクト区）とそうでない区間（コントロール区）を比較した場合の差異は大きい可能性が高い。

b) 摂食を介した間接効果とその応答

ヤマトビケラは河床付着物を摂食する代表的な底生動物として知られている。この底生動物は河床材料中の砂・小礫（材料 m のうち細粒部分と材料 t）を巣材とし、河床材料上を匍匐・移動しながら付着物を摂食している。実際にヤマトビケラが生息している河床面では河床付着物が厚くならないことから、その摂食圧は大きいことが理解できる（写真 4.3-1）。供給土砂量の減少はヤマトビケラの巣材消失を介して生息密度、摂食圧を減少させるので、河床付着物の増減に影響を及ぼす可能性がある。

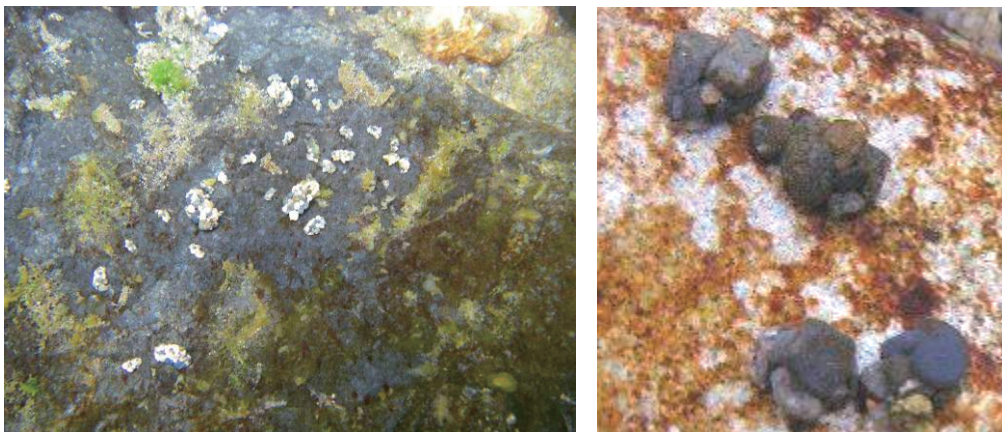


写真 4.3-1 水中の礫上のヤマトビケラ分布と付着物の状況（左）、携巢の状態（右）

【トピックス】付着藻類の生活（付着）型

付着藻類の生活様式は、基質面を滑走するタイプや付着基質に細胞の一部を付着させるタイプなど、いくつかのタイプに分類される。生活（付着）様式は、藻類の基質への付着力を規定する一要因であるため、その場の外力（流速や流砂）や、外力に対する耐性と密接な関係にある。また、付着藻類群集の発達の過程（平面的な構造から立体的な構造へ）とも関係している。したがって、生活様式を把握することは、流況と土砂の変化に対する付着藻類の応答を捉える上で有効である。

以下に、既往文献における生活（付着）型の分類例を示す（詳細は、文献参照のこと）。

■ 渡辺（2005）

付着性珪藻は、大きく、(1)滑走型、(2)密着型、(3)直立型、に大別され、直立型はさらに5型（単独直立型、放射直立型、樹状直立型、管内群体型、ジグザグ群体型）に細分される。なお、直立型に属する種は、被殻から分布された粘質物が伸びて、その先端に被殻が押し上げられて付着する。

■ 田中・渡辺（1990）

- ・基物に水平方向に密着するタイプ—密着型（基物に密着する）、滑走型（基物を滑走する）
- ・付着後、垂直方向へ立ち上がるタイプ—直立型、直立伸長型（付着後直立方向に伸びていく）
- ・付着藻類群集の表面にそって水平方向に広がり、先にできた群集をシート状に被うタイプ—被膜型

■ 河村（1995、1998）

藻の付着形態を、群体形成の有無と群体の形状、粘液の分泌様式、運動性、付着力により、8型（匍匐滑走型、匍匐固着型、直立不動型、带状群体型、付着柄単体型、付着柄群体型、管棲群体型、糸状群体型）に分類（図-1）。

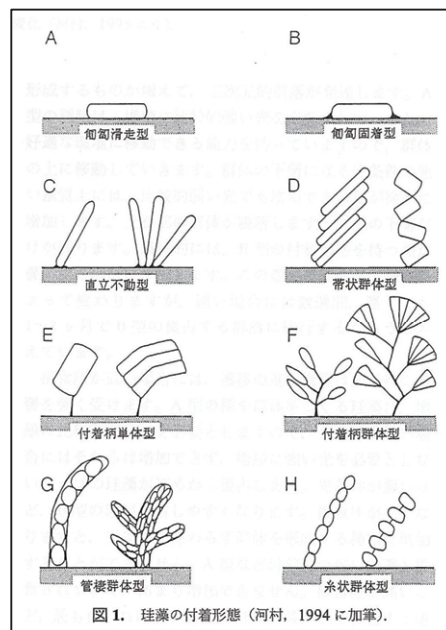


図-1 河村（1998）による付着形態型

【トピックス】フラッシュ放流による付着藻類の剥離

－剥離効果は水際、平瀬、早瀬と異なるか？（フラッシュ放流前後の調査結果から（皆川ほか 2007））－

宮ヶ瀬ダムで実施されたフラッシュ放流（平成 17 年 10 月 15 日実施、最大放流量 100m³/s）を対象に放流前後の付着藻類調査を行った。図-1 に、放流前後の水際、平瀬、早瀬のクロロフィル a の変化と減少率を示した。水際及び平瀬では、放流により付着藻類が統計的に有意に減少し、減少率（=減少量/放流前の chl.a 量）は、それぞれ 0.8、0.4 であった。これに対し、早瀬の減少率は 0.2 であり、有意に減少していなかった。この結果を付着（生活）型と対応させてみてみよう。

表-1 に、放流前の代表的な種の生活（付着）型と出現率、及び放流による減少率を示した。水際で出現率が高かった柄伸長型の *Cymbella*、直立型の *Fragilaria*、及び滑走型の *Naviculla* は 9 割以上が掃流され、直立型の *Achnanthes* は、5～7 割であったのに対し、平瀬や早瀬で出現率が比較的高かった糸状伸長型で、基部細胞によって付着基質に固着する藍藻 *H.janthina* は、ほとんど掃流されていなかった。なお、ここでは、生活（付着）型を表-2（田中・渡辺 1990 を参考に作成）のように分類した。図-2 は、各生活型を付着力の強さで分類し、各ユニットにおける構成を円グラフで示したものである。水際では、付着力が弱い生活様式（滑走型、直立型など）の割合が比較的高く、平瀬や早瀬では、付着力が強い生活（付着）様式の割合が水際と比べて高い。このような構成の違いが、減少率に影響したものと理解できる。ただし、河床付着物の掃流の程度は、生活（付着）様式の他に、放流前の付着物量、死滅した藻類や藻類以外の有機物量の割合、無機物量（シルト等の微細な土砂）等が影響することが報告されている（Biggs・Close 1989； Peterson・Stevenson 1992）。ここでは示していないが、これらの影響についても考慮する必要がある。

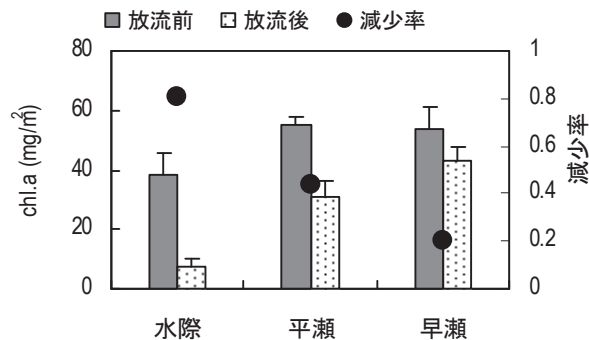


図-1 放流前後のクロロフィル a 量の変化と減少率（皆川ほか 2007）

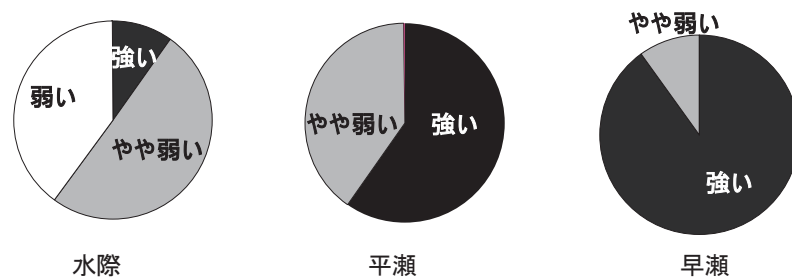


図-2 各ユニットにおける構成（生活（付着）型で付着力の強さを分類）

表-1 放流前の代表的な藻類の生活(付着)型と出現率(%)、及び放流による減少率(皆川ほか 2007)

生活(付着)型		水際	平瀬	早瀬
藍藻綱		8.9	15.1	34.7
<i>Chamaesiphon</i> sp.	直立型	4.8 (0.89)	3.7 (0.01)	1.5 (0.08)
<i>Homoeothrix janthina</i> 注)	糸状伸長型	4.1 (0)	11.4 (0)	33.2 (0.14)
珪藻綱		74.6	83.3	63.9
<i>Fragilaria capucina</i> var. <i>gracilis</i>	直立型	1.1 (1.0)		
<i>Fragilaria construens</i>	直立型	2.2 (1.0)		
<i>Cymbella lacustris</i>	柄伸長型	13.6 (0.95)		
<i>Cymbella trugidula</i>	柄伸長型	4.6 (0.93)	+	
<i>Gomphonema clevei</i>	柄伸長型	4.7 (0.94)	+	+
<i>Achnanthes japonica</i>	直立型	24.5 (0.69)	75.4 (0.74)	60.7 (0.55)
<i>Achnanthes minutissima</i>	直立型	15.0 (0.85)	+	1.2 (0.72)
<i>Achnanthes pyrenaica</i>	直立型	2.2 (0.69)	7.2 (0.74)	1.6 (0)
<i>Navicula cryptocephala</i>	滑走型	4.1 (0.98)		
<i>Navicula pseudacceptata</i>	滑走型	1.0 (1.00)		
<i>Navicula subalpina</i>	滑走型	1.5 (0.95)		
緑藻綱		2.2	0.3	0.6
<i>Ulothrix</i> sp.	糸状伸長型		+	+
<i>Stigeoclonium</i> sp.	"	+	+	+
<i>Oedogonium</i> sp.	"	1.4 (0.64)		

出現率は、平均値 (N=3)、括弧内は減少率 (平均値) を表示。

注) 糸状群体を 1 として計数。

斜体は、藍藻綱、珪藻綱、緑藻綱の出現率合計。+は平均値が 0.1%以下を示し、空欄は、出現していないことを示す

表-2 付着(形態)型の分類例

分類		
水平方向に付着するタイプ	密着型	基物に密着するタイプ
	滑走型	基物表面を滑走するタイプ
付着後、垂直方向へ落ちあがるタイプ	直立型	付着後、基物の一部に付着し、垂直方向に立ちあがるタイプ
	柄伸長型	付着後、垂直方向に、分泌液からなる柄が伸びていくタイプ
付着後、垂直方向に伸長するタイプ	糸状・帯状伸長型(珪藻)	付着後、垂直方向に糸状・帯状の群体を形成し、伸長するタイプ
	糸状伸長型(珪藻以外、藍藻、緑藻など)	付着後、垂直方向に糸状の群体を形成し、伸長するタイプ
水平方向に付着するタイプ	被覆型	基物表面にそって水平方向に広がり、覆うように付着するタイプ

【トピックス】アユの摂餌が河床付着物に及ぼす影響

アユは、日本の代表的な藻食性魚類である。アユの摂餌によって河床付着物の量は減少するが、質的にも影響を及ぼし、藍藻の *Homoeothrix janthina* が優占する付着藻類群集へ変化することが明らかにされている (Abe et al. 2000)。この他、アユの摂餌は、河床付着物にどのような影響を及ぼしているであろうか？

土木研究所自然共生研究センターでは、実験河川に2つの区間を設け、一定期間流水を継続して流下させた後、一方の区間にアユを放流し (実験区)、その後の河床付着物の変化を放流しない区間 (対照区) と比較することによりアユの摂食効果を明らかにした。図-1は、実験区と対照区のアユ放流前後の AI (=強熱減量/chl.a 量)、強熱減量 (%) を示している。対照区では、顕著な変化がみられなかったのに対し、実験区では、放流後の AI は放流前及び対照区と比べて低く、強熱減量 (%) は高く、河床付着物の状態が変化していた。河床付着物中の有機物量は、生きている藻類の他、枯死した藻類、デトリタス、細菌類を含んでおり、AI が低いほど、生きている藻類の割合が高い、フレッシュな河床付着物であると評価される。したがって、摂餌による AI の低下は、付着藻類の質的な改善を示すものと解釈される。また、河床付着物における土粒子量の増加は、付着藻類の光合成活性の低下や、アユにとっての餌資源としての価値を低下させる要因になると考えられている。したがって、摂餌による強熱減量 (%) の増加は、光合成活性や餌資源としての質の向上を示唆するものと把握される。ただし、強熱残留物 (強熱後に燃え残った無機物の量) には、土粒子だけでなく、珪藻の被殻の重量が含まれている。そのため、強熱残留物量が大きい場合には、被殻の重量をそれほど考慮する必要はないが、小さい場合には、珪藻の被殻の重量が無機物量のほとんどを占める場合があるため、これを考慮する必要がある。

この他、アユを放流した実験区の付着膜は、放流していない対照区より視覚的なきれいさが感じられ、アユによる摂餌は河川景観の維持にも役割を果たしていると考えられる。生物の摂食は河床付着膜の状態を変化させる。生物が果たしている様々な役割にも留意してほしい。

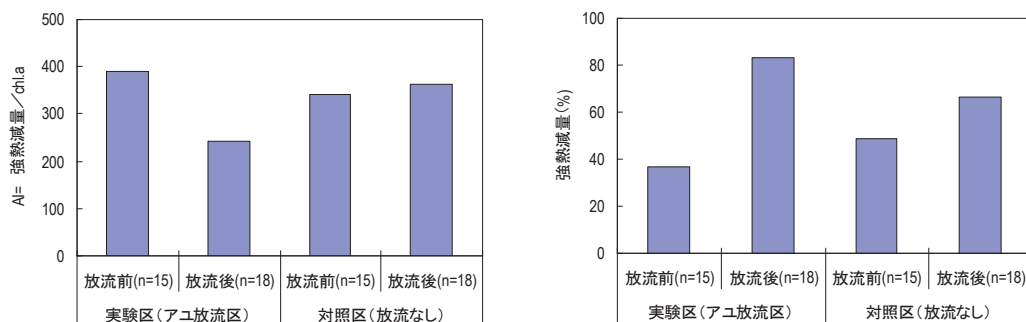


図-1 実験区及び対照区におけるアユ放流前後の AI、強熱減量 (%) の変化

4.3.3 底生動物の応答メカニズム

(1) 流況と土砂に対する応答メカニズムのカテゴリー

ダム下流における底生動物への生息は流況、土砂だけでなく、餌資源、水温等様々な要因を受ける。その応答特性は底生動物の生活型、摂食機能群、生活史等によって異なってくるため、これを理解するためには、底生動物の基本的生態情報を習得し（これらの詳細についてはトピックスを参照）、その上で環境要因との関係を理解する必要がある。

ここでは、ダム下流で見られる流況・土砂に対する影響の内、流況は「出水時流量の減少」、「平水時の流量の増減」、「短期的流量変動の増加」について、土砂については「供給土砂量の減少」について現時点で考え得る応答メカニズムを整理する。

(2) 応答メカニズムの例

1) 出水時流量の減少に対する底生動物の応答メカニズム

出水時流量の規模・頻度が減少すると材料 m のうちの小粒径集団と材料 t、具体的には砂、2~4mm 程度の細礫（小礫の中でも細粒の成分）は移動しても、材料 m の主たる部分は長期間にわたって動かなくなる。更に、上流からの土砂供給量が減少すると移動しやすい小粒径集団が河床から抜け出して河床が粗粒化し、河床全体の移動機会が減少して河床の安定度が増加する。

河床の安定度は底生動物の群集に強く影響することが知られている。例えば、安定度が減少すると底生動物の生息密度が減少するだけでなく、生活型の中でも比較的移動するタイプの底生動物（匍匐型、遊泳型）が優占する群集となるだろうし、安定度が大きくなると移動しないタイプの底生動物（造網型、固着型）が増加するだろう（生活型についてはトピックスを参照）。安定度が増し、河床材料が移動しない状態が続くと、底生動物の後期遷移過程（極相）を代表する「造網型ヒゲナガカサビケラ、シマトビケラ等」が豊富な群集となることは良く知られている事実である。安定度の増減は出水時流量の増減と河床材料の粒度組成の双方に影響を受けるが、流量のみの影響を受けた場合には、本来安定度の低い、小さな河床材料から構成される河床でも安定度を増し（例えば小礫でも大礫なみの安定度を持つなど）、安定を強く好む造網型等の種群が増加するかも知れない。

また、河床材料の安定度は、河床付着物を介して底生動物に影響を与えていることが知られている。例えば、河床材料が安定すると基盤上の付着物の剥離機会を減少させるため、餌資源が豊富となり底生動物をまかなうポテンシャルが増す反面、膜が過剰に厚くなると、底生動物の生息場所の減少・餌資源としての質の悪化を引き起こし、底生動物の生息密度が減少する可能性がある（4b)に再度説明あり）。

2) 平水時の流量の増減に対する底生動物の応答メカニズム

平水流量の増減は水理量（流速・水深）を変化させて、底生動物の生息可能面積に直接影響を与える他、流速の増減に伴う応答を想定する必要がある。なお、付着藻類を介した影響を想定する必要もあるが、これについては前述したので、ここでは流速の増減に伴う応答メカニズムを記述する。

流速の増減については主として流速の減少に伴う応答として整理する。

■有機物の堆積

流速の減少は流水中の有機物が河床に堆積しやすい水理環境を形成し、堆積有機物（BPOM：Benthic Particulate Organic Matter）の増加を介して底生動物群集の変化を引き起こす可能性がある。例えば、西部オーストラリアの Canning River と Canning Dam を対象として、支川合流前後の底生動物群集を調査した結果では、ダム下流で流量減少（2-6%に減少）と出水の減少（ピーク流量が 80%減少）により POM（粒状有機物）が堆積し、採集食者（Collector-gatherers）、破碎食者（Shredders）が多くなったことが報告されている（Storey et al. 1991）

■シルト・粘土の堆積

河床へのシルト・粘土の堆積は無機物量の多い河床付着物を形成し、付着藻類を摂食する底生動物だけでなく底生動物全般について負の影響を与え、生息密度を下げる可能性がある。シルトが堆積して基質上の細かい間隙や基質間隙が埋まると、底生動物のハビタットやレフュジアの損失に繋がる。また、底生動物自身や餌がシルトによって覆われる不利益もあるだろう。

■その他

その他流速の減少に伴い水温上昇、水質の変化（DO 減少等）等の現象が生じる可能性があるが、ここでは、比較的直接的な影響の記述に留めた。影響把握・予測を行う場合には、間接的な影響を考慮することが必要となる。

※流速の増加した場合の応答について

流速が増加した場合には、上で示した現象が概ね逆転すると考えて良いだろう。流速増加を対象とした研究事例は多くないが、例えば、南アフリカの Great Fish River では流域調整河川による 500~800%の流量増加、不規則な流況の季節変化の消失により恒常的に流況が変化した。この結果、ワンドや水辺に生息する *cloeon africanum*（フバカゲ 目属の一種）、*Ausrocaenis capensis*（ヒシカゲ 目属の一種）が減少し、河床材料として礫、速い流れを好む *Baetis harrisoni*、*Baetis glaucus*（いずれもコカゲ 目属の一種）が増加することが報告されている（O'keeffe・De Moor 1988）。

3) 流量の短期変動に伴う影響

流量の短期変動、特に急激かつ頻繁な流量増加は、多くの底生動物の流失を引き起こし (Jalon et al. 1994 ; Cereghino et al. 1997 ; Cereghino・Lavandier 1998)、底生動物の生息密度と現存量の減少を引き起こすことが知られている。例えば、フランスの Orlu 水力発電ダムの放流区との上下流で (River Oriège) でカゲロウの流下量を測定した結果によると、放流口上流における流下は主として夜間に起きるが、下流では流量の増加とともに流下量が劇的に大きくなり、生息密度の低下が確認されている (Cereghino・Lavandier 1998)。

4) 供給土砂量減少に対する底生動物の応答メカニズム

土砂供給量の減少は、1) 砂や小礫の抜け出しによる礫間隙の増加、2) 平水時における掃流砂 (材料 t に当たる) の減少、3) 砂・小礫の減少に伴う巢材の消失、を引き起こす可能性がある。

a) 砂や小礫の抜け出しによる礫間隙の増加に伴う応答

礫間隙は底生動物の生息場所として重要であり、間隙の大きさによって異なるサイズの底生動物が生息する。粒度の大きな河床材料 (例えば、材料 m) は河床材料間の間隙を作りだす一方、粒度の小さな河床材料 (例えば、材料 t) はこの間隙を埋めるため、礫間隙の増加や減少が進むと底生動物群集が変化する。例えば、材料 t が過度に多いと (たとえば図 6.3-8 の「砂供給 7000mg/l」の写真のような状態) 礫間隙・礫上などの場が埋没・消失することで、その場をハビタット (生息場) として利用する底生動物 (トビイロカゲロウ科、シトビケラ科等) が減少するといわれている (ただし、1mm 以上の河床材料では、シトビケラに対する影響が無いとも報告されている) (Runde・Hallenthal 2000)。逆に材料 t が減少すると、底生動物中型のサイズ (体長 5-10mm 程度) の底生動物密度が増加すると想像される。

粗粒化に伴い礫間隙が増加した幾つかのダム直下において見られるアカダケカゲロウ増加は、この間隙率増加による生息場の拡大が関わっている可能性がある。

b) 平水時における掃流砂 (材料 t に当たる) の減少に伴う応答メカニズム

平水時の掃流砂が底生動物に及ぼす影響については研究事例が少なく明確でないが、底生動物に対する影響としては2つの経路を考える必要があるだろう。

1. 直接的影響：掃流砂は直接の攪乱因子となってカゲロウ類等の底生動物の流下数・密度低下の原因となることが知られている。掃流砂が減少すれば流下数が低下し、密度増加が生じる可能性がある。
2. 間接的影響：掃流砂の減少は餌となる付着藻類に対する攪乱を減少させるため、付着藻類が発達し、藻類食者に影響する。

間接的影響については、付着藻類の増加が藻類食者に必ずしも好適な環境を形成するばかりではない。例えば、付着藻類膜が適度な厚さに維持されると（過度に発達しないと）、ヒラカゲムシ科等の滑行型（トピックス参照）の藻類食者にとって好適なハビタットとなると考えられるが、掃流砂が減少し付着物が過度に厚くなると、これら滑行型の藻類食者が減少する可能性がある。

c) 砂・小礫の減少に伴う巣材の減少に伴う応答（再掲）

ヤマトビケラ科等の携巣性ビケラは河床材料中の砂・小礫（材料 t と m の一部）を巣材とし、河床材料上を匍匐・移動しながら付着物を摂食している。巣材であるこれらの材料が消失するとヤマトビケラの生息が困難になると予想される。実際に、ヤマトビケラ密度の小さい場所では付着藻類の摂食圧が低下し、付着物が厚くなることが観察されている。巣材に砂・小礫の内の小粒径集団（2～4mm）を用いる携巣性ビケラとしては、ニギョウトビケラ、クマガトビケラ、タビゲカトビケラ、コグリトビケラ等がいる。

* 流心部の瀬以外で可能性がある堆積砂の減少

流心部の瀬で起きる現象ではないが、土砂供給量減少に伴い凹部、巨岩の裏等に堆積砂のパッチが消失することがある。このような堆積砂は基質の不安定性・内部の低酸素量から多くの種群は生息できない。しかし、メイオファウナ（0.5mm サイズ未満の微小動物：トミズ、ユスリカ若齢幼虫等）や、特殊な呼吸行動で低酸素に対応できる（モンカゲムシ等）「掘潜型」と呼ばれる種群は、このハビタットを特異的に利用することができる。土砂供給量減少による堆積砂の減少に伴い、これらの種群の顕著な消失が観察されている。

【トピックス】底生動物の摂食機能群（正確には機能的摂食群）と生活型を理解する

各調査地点の底生動物群集を比較する場合、その群集が表す生態的情報を得るために、群集を構成する各分類群の生態型を比較する機会が多い。この生態型で代表的なものとして、その底生動物の形態や生活の仕方に着目した「生活型」、その底生動物が餌としているもの・その採餌方法に着目した「摂食型」（機能的摂食群 (Functional Feeding Group) と呼ばれることが多い）がある。ここでは、この2つの生態型について説明する。

「生活型」

日本の水生昆虫については、その形態等に着目し、様々な生活形（型）概念が発達してきた。その中で現在も広く用いられている類型は津田（1962）のものであり、彼は底生動物を遊泳型、固着型、造網型、匍匐型、携巢型、掘潜型の6つに分けている。竹門（2005）はこれに更に詳しい生態情報を加味し、11の類型に発展させた（表-1）。

表-1 生活型の特徴と代表的な分類群

大分類	小分類	特徴	代表的な分類群
遊泳型		流線形の体形をしており、泳いで生活するもの。	コガケ科、チラケ科、ナベアムシ科
固着型	露出固着型	基質表面上に、露出して固着しているもの。	ブユ科、アミ科、カイメン科
	造巢固着型	基質表面上に巣を固着させ、その巣の中に生息しているもの。	ナガレユスリ科、テンマクエユスリ科、キタミビケラ科
	造網型	基質表面上に、採餌用の捕獲網と巣を固着させ、その巣の中に生息しているもの。	ヒゲナガカワトビケラ科、シマトビケラ科、ウスバガガシボ属
匍匐型	滑行型	扁平な体形で、滑らかな基質表面上を滑るようにすばやく移動するもの。	ヒラカケ科、ヒラ外ロムシ科
	粘液匍匐型	粘液に覆われた体であり、様々な基質上をゆっくりと移動するもの。	ウスムシ属、マキガイ類
	匍匐型	よく発達した脚部で、様々な基質上を中程度のスピードで歩いて移動するもの。	マダラカケ科、カケラ科、ナガレトビケラ科
	携巢型	様々な材料で作った携帯可能な巣を持って、ゆっくり移動するもの。	ヒトビケラ科、ヤマトビケラ科、ニギョウトビケラ科
掘潜型	滑行掘潜型	はまり石の表面を伝って細かい河床材料（砂・泥等）中に潜り込んで生活するもの。	トビロカケ科、カワカケ科
	自由掘潜型	潜り込むための基質を必要とせず、細かい河床材料に潜り込んで生活するもの。	モンカケ科、イミミ目、ガガシボ科、
	造巢掘潜型	細かい河床材料の中にチューブ状の巣を作り、その巣の中で生活するもの。	シロロカケ科、ヒゲユスリ科、ユスリ属

「機能的摂食群」

底生動物の摂食型の例として、Merritt・Cummins（1996）が、北米に生息する分類群に対して提唱した機能的摂食群が広く用いられている。竹門（2005）はこれを日本に生息する分類群に適用し、消化管分析などの情報も加味して7つの型に分類している（表-2）。

表-2 機能的摂食群の特徴と代表的な分類群

大分類	小分類	特徴	代表的な分類群
破砕食者		落葉落枝や大型植物体等の有機物を、噛み砕いたり削り取るなどして摂食するもの。	オナシカケラ属、コクツトビケラ属
濾過食者		捕獲網や体の一部を使って、流れてくる細粒有機物をろ過して摂食するもの。	シマトビケラ科、ヒゲナガカワトビケラ科
採集食者		主として、堆積した細粒有機物を摂食するもの。しかし消化管内に付着藻類が多く認められることもある。	トビロカケ科、マダラカケ科
刈取食者	掃き採り食者	主として付着藻類を摂食するものうち、髭などを用い、やわらかく掃き採るように付着藻類を採集するもの。消化管内に細粒有機物が多く認められることもある。	ヒラカケ科、カワカケ科
	摘み取り食者	主として付着藻類を摂食するものうち、大顎などを基質に打ちつける等して、付着藻類を根こそぎ採集するもの。	コガケ科、ヤマトビケラ属
捕食者		生きた動物を捕らえて摂食するもの。	トケマダラカケ科、カムラカケ科
腐生食者		死んだ動物を摂食するもの。	ウスムシ属
寄生者		生きた動物体に寄生し、体液等を摂食するもの。	センチュウ類、ヤドリユスリ科

しかし、底生動物の消化管分析を行うと、彼らはある特定の餌を摂食するスペシャリストではなく、多くの種類の餌を摂食するジェネラリストであることが分かる。よって、機能的摂食群が、餌の種類で分類されたものではなく、採餌方法を重視した分類であることに注意する必要がある。その底生動物がどの栄養段階に属するか調べるためには、厳密には、消化管分析や安定同位体比分析を行う必要があるだろう。

底生動物は、生活型・摂食型にしたがって、それぞれ特有の底質環境・餌環境を好むと考えられる。例えば、ダム下流において粗粒化が進行すれば、堆積傾向が卓越する河床環境を好む掘潜型は減少する。また、ダム湖由来プランクトンが多く流下するダム直下では、流下有機物を好んで摂食する濾過食者が非常に高密度で生息する。

このように、底生動物の生態型を用いると、河川環境に生じた何らかの変化を端的に理解することができる。河川底生動物群集の生態学的な特徴・情報を逃さず捉え、河川環境評価に生かすことが重要である。

【トピックス】ダム上下流における底生動物群集の特徴

底生動物は移動性が低く、環境の変化を鋭敏に反映する。また、生活史が数ヶ月～数年と短いため、その間の環境を反映すると考えられる。そこで、全国において統一的な手法で実施している河川水辺の国勢調査（ダム湖版）の底生動物調査のデータを用い、流況等の物理的特性と生物の生態的特性を比較し、影響要因の推定を行った。

底生動物の種組成が最も反映される冬季に、ダム上下流で定量採集を行ったダムを抽出し、全国におけるダム上下流の比較検討を行った。

カゲロウ、カゲラ、ヒゲラは属レベル、他の底生動物は科レベルで個体数を集計し、生物の出現状況の偏りから地点と生物の双方を区分する TWINSPAN (Hill 1979) を行った結果、確認された底生動物の出現傾向は、地方別に大きく区分され、その中でダムの上流地点と下流地点に区分される傾向が認められた。

ダム上流と下流での流況変化を、図-1 のように、①発電主体のダムでよくみられる平常時流量の減少により特徴づけられるパターン、②治水効果の高いダムでよくみられる洪水時のピークカットの著しさと特徴づけられるパターン、③比較的小型のダムにみられることが多い、ダムによる流況変化があまり大きくないことで特徴づけられるパターンの3つに分類した。

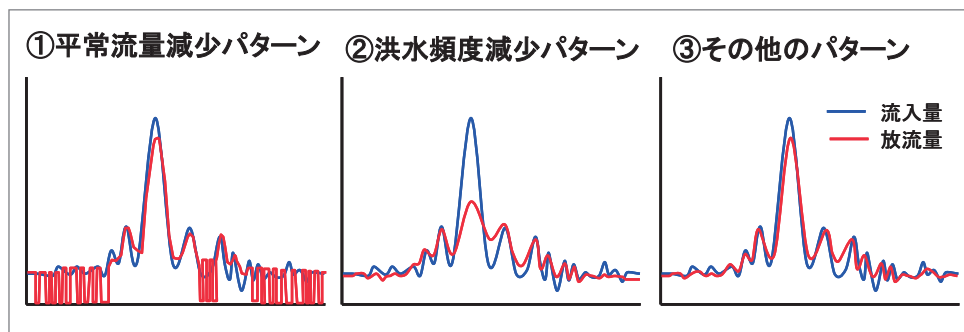


図-1 ダムの流況変化パターン

底生動物のうち「流速の遅い環境に生息する分類群（タイプⅠ）」、「礫や河床に造網する分類群（タイプⅡ）」、「潜る基質や単材として砂が必要な分類群（タイプⅢ）」に注目して、流況のパターンごとにこれらの分類群の上下流地点での出現傾向の偏りを評価し、図-2 にまとめた。

①平常流量減少パターンでは、上流と比較し下流ではタイプⅠの底生動物が優占して出現し、緩流的環境となっている傾向が認められた。また、②洪水頻度減少パターンでは、上流と比較し下流ではタイプⅡの底生動物が優占して出現し、河床が安定的となっている傾向が認められた。③その他のパターンでは、下流と比較し上流ではタイプⅢの底生動物が優占して出現し、下流では砂が少ない状態となっている傾向が認められた。（詳細は（天野 2005）参照。）

