

第1節 自然科学的立場からのモニタリング

4. マクロ視点より—琵琶湖集水域—

4.2 富栄養化に伴う河川食物網構造の変化 —琵琶湖一周調査から—

高津文人^{1)※1)}、陀安一郎¹⁾、由水千景^{1)※1)}、丸山敦²⁾、神松幸弘³⁾

兵藤不二夫³⁾、小野田幸生¹⁾、井桁明丈³⁾、松井淳⁴⁾、中野孝教³⁾

和田英太郎^{3)※2)}、永田俊¹⁾、竹門康弘⁵⁾

1) 京都大学生態学研究センター、2) 龍谷大学環境ソリューション工学科

3) 総合地球環境学研究所 4) 奈良教育大学、5) 京都大学防災研究所水資源研究センター

※1) (現所属) 独立行政法人科学技術振興機構、※2) (現所属) 海洋研究開発機構地球環境フロンティア研究センター

1. はじめに

流域の土地利用様式が変化し、集水域の人口密度が増大することで、水文特性の変化^{1, 2)}、栄養塩をはじめとする水質の変化^{3, 4)}、土砂供給の増大^{5, 6)}といったさまざまな変化が河川生態系に引き起こされる。こうした変化は河川に生息する脊椎動物および無脊椎動物をはじめとする生物群集組成および生物バイオマスを変化させる。その理由としては、1) 食物資源の種類や栄養段階の変化、2) 生息場所環境の変化、3) 汚濁物質や貧酸素といった環境ストレス、4) 外来種の侵入といったさまざまな要因が考えられる^{7~9)}。生物群集組成の変化は、生物指標として扱われ、河川の人為改変のパロメーターとして利用されてきたが、実際にこうした群集組成の変化が食物網基盤をどのように変化させるのかについての研究は少なかった。そのことが河川生態系の保全に際して、食物網構造という生物を介した物質循環システムそのものの保全につながらず、特定の希少種を保護するという偏った保全概念を促進させてきたとも考えられる。

本調査では食物網を支える有機物の炭素と窒素の安定同位体自然存在比を測定することで、河川の食物網を支えるエネルギー源の特定と各生物種の栄養段階を解析した。人為影響の異なる様々な河川で、食物網を支えるエネルギー源と各生物種の栄養段階を比較することで、富栄養化をはじめとする人為影響が河川の食物網構造をどのように変えたかを明らかにした。

2. 材料と方法

サンプリング地点は滋賀県琵琶湖に流入する32

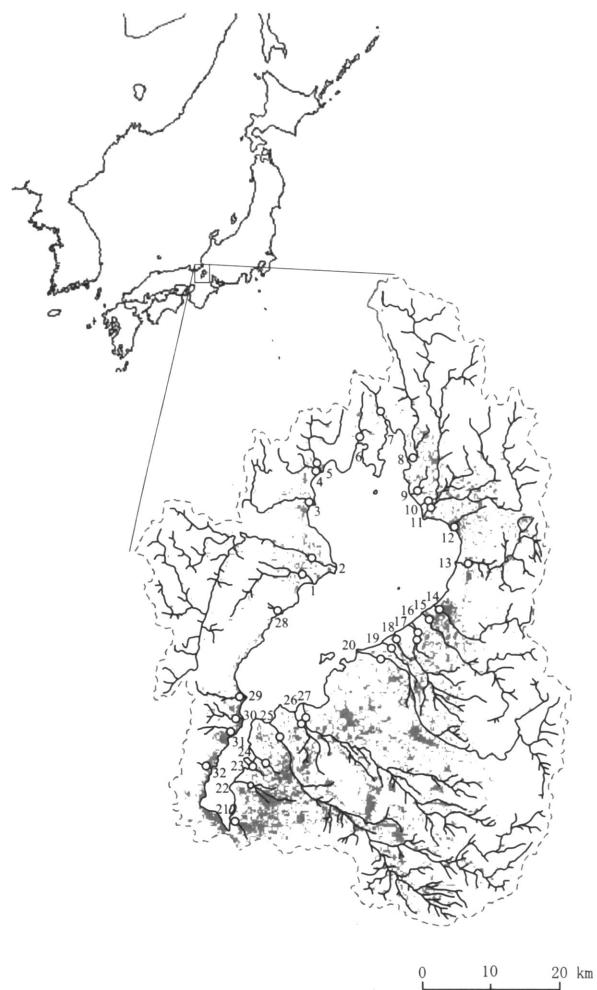


図1 調査地として選択した河川の本川と主な支流を実線でしめした。調査地点は各河川の琵琶湖流入点の少し上流に白丸で囲った場所である。各河川の河口に記した番号は附表1の河川名の最初に付けられた番号に対応する。琵琶湖集水域全体は灰色の点線で囲った地域である。琵琶湖集水域内の宅地の集中した地域は灰色の点で示した。

河川の河口から0.5から4.0kmほど上流に設定し、2003年の8月と9月に調査を行った（図1）。各地点は直接琵琶湖からの逆流の影響を受けない地点である。選定した32河川は、人口密度が44-3174人／km²、土地利用としては、森林率%が0-91.5%、水田率%が3.1-76.3%、宅地率%が0.7-34.5%と多様である（附表1）。また水質に関するも、[NH₄⁺-N]（ppb）が5.0-106.4ppbと20倍以上の幅をもっている。各河川の流域の人口密度および土地利用に関しては、平成12年国勢調査の人口データおよび平成9年国土数値情報の土地利用データを滋賀県GISの流域界データにより加工し、解析に供した。

採集分析した有機物及び生物は以下の通り；

- 1) 食物網を支えるエネルギー源として：礫上付着物（Epilithon）、懸濁態有機物（SPOM; 0.7-150μm）、堆積泥（Sediment）の3種類の有機物
- 2) 魚類4種：ドジョウ（*Misgurnus anguillicaudatus*）、シマドジョウ（*Cobitis biwae*）、トウヨシノボリ（*Rhinogobius* sp. OR）、カジカ（*Cottus pollux*）
- 3) 甲殻類3種：アメリカザリガニ（*Procambarus clarkii*）、スジエビ（*Palaemon paucidens*）、テナガエビ（*Macrobrachium nipponense*）
- 4) 節足動物9グループ：ヤンマ科（Aeshnidae spp.）、イトトンボ科（Coenagrionidae spp.）、サナエトンボ科（Gomphidae spp.）、ハグロトンボ（*Calopteryx atrata*）、コオニヤンマ（*Sieboldius albardae*）、コヤマトンボ（*Macromia amphigena*）、ミズムシ（*Asellus hilgendorfii*）、シマトビケラ科（Hydropsychidae spp.）、ヒゲナガカワトビケラ（*Stenopsyche marmorata*）
- 5) 貝類3種：シジミ（*Corbicula leana*）、ヒメタニシ（*Sinotaia quadrata histrica*）、カワニナ類（*Semisulcospira* sp.）

河川水の各種栄養塩濃度に関しては、総合地球環境学研究所のイオンクロマト（ICS-90, DIONEX co., Sunnyvale, USA）により分析した（附表1）。

炭素・窒素安定同位体比の分析は、京都大学生態学研究センターの質量分析計（CF/IRMS; EA1108, Fisons Co., Italy; delta S, Finnigan Co., Germany）により行った。安定同位体比は以下

の式によって定義されたδ（デルタ）値で表現される。

炭素安定同位体比： $\delta^{13}\text{C} =$

$$\{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{試料}})/(^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{PDB}})-1\} \times 10^3 \quad (\%)$$

窒素安定同位体比： $\delta^{15}\text{N} =$

$$\{(^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{試料}})/(^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{大気}})-1\} \times 10^3 \quad (\%)$$

すなわち、質量の重い同位体と軽い同位体の試料中の存在比を標準試料中の存在比で割った値の1からの差異を‰（1000分比）で表したものである。標準物質としては多量にあって、変化の少ないものが選ばれており、炭素同位体比の場合はアメリカカリフォルニア州のPD層という地層中のペレムナイトというCaCO₃を主成分とする生物化石、窒素同位体比は大気中の窒素ガスである。測定精度は、 $\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$ ともに±0.2‰以下であった。

統計解析はt-test、回帰分析、相関分析などを用い、すべて結果の有意性をp=0.05で判定した。

3. 結果

3.1 各種エネルギー基盤の炭素安定同位体比の特徴

礫上付着物の $\delta^{13}\text{C}$ は各河川でおおきく変動したが、調査河川すべての平均値で比較した場合、堆積泥や懸濁態有機物のそれと比較して有意に高くなつた（図2）。安曇川を除けば、堆積泥や懸濁態有機物の $\delta^{13}\text{C}$ は-23.9‰以下であるのに対し、礫上付着物の $\delta^{13}\text{C}$ は-25.0±3.3‰であったことから、

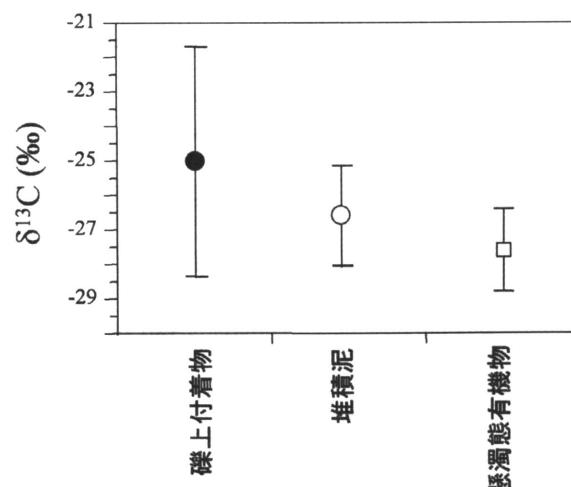


図2 食物網のエネルギー資源として重要な3種類の有機物プール（すなわち、礫上付着物、堆積泥、懸濁態有機物）の炭素同位体比の平均と標準偏差を示した。各種有機物プールの炭素同位体比の平均は有意に異なつていた。礫上付着物の炭素同位体比は他の2種類の有機物プールに比べて有意に大きな分散を示した。

栄養段階での $\delta^{13}\text{C}$ 濃縮（通常-1.0から-2.0‰）を考慮しても、 $\delta^{13}\text{C}$ が-23‰より高い生物に関しては、礫上付着物を主たるエネルギー基盤としている可能性が高い。

3.2 各種エネルギー基盤と各種従属栄養生物の炭素安定同位体比の比較

多様な生物をその分類群に従って大きく4グループ（甲殻類、トンボ類（ヤゴ）、魚類、その他）の無脊椎動物）に分け解析した。どのグループにおいてもエネルギー基盤の指標となる $\delta^{13}\text{C}$ は堆積泥の $\delta^{13}\text{C}$ と高い偏相関係数を示したが、その値はかならずしも堆積泥の $\delta^{13}\text{C}$ と近くはなかった（図3、表1）。トンボ類の多くの個体は（堆積泥の $\delta^{13}\text{C}$ -1.0）から（堆積泥の $\delta^{13}\text{C}$ +2.0）の間にに入ることから、堆積泥をエネルギー基盤とする食物

連鎖上に位置している可能性が高かった。しかしながら、他の3グループについては、相関は高いものの（堆積泥の $\delta^{13}\text{C}+2.0$ ）より高い $\delta^{13}\text{C}$ をとる個体を多く含んでいたことから、礫上付着物もエネルギー基盤として重要であることが強く示唆された。

3.3 富栄養化によって引き起こされたエネルギー基盤の変化

3種類のエネルギー基盤の $\delta^{13}\text{C}$ は富栄養化の指標であるアンモニウム塩濃度（[NH₄⁺]）と有意な相関が無かったにも関わらず、礫上付着物のエネルギー基盤として重要性が示唆された甲殻類、魚類、その他の無脊椎動物においては[NH₄⁺]と有意な負の相関が見られた（図4）。この負の相関は、汚濁の少ない[NH₄⁺]の低い

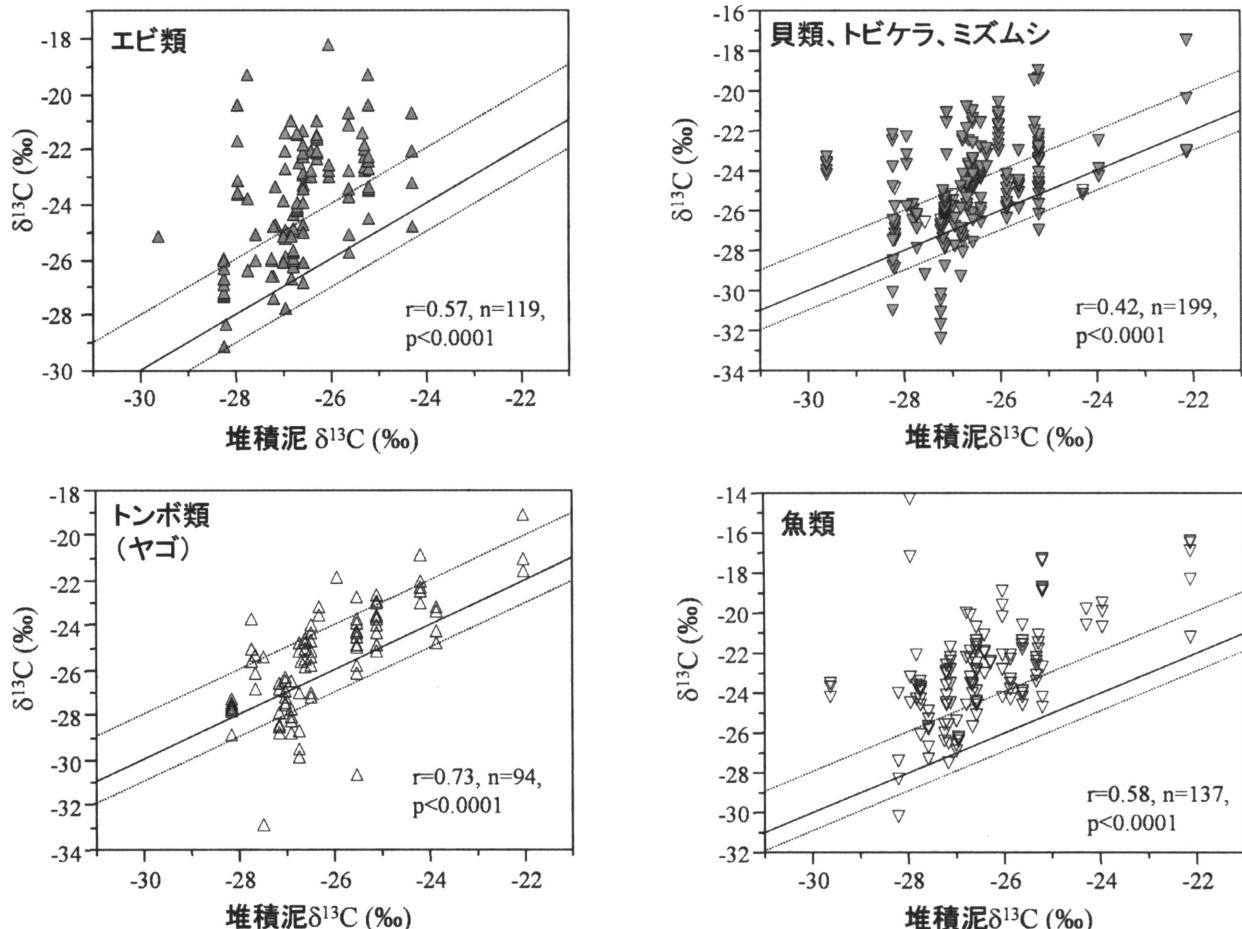


図3 水生動物の炭素同位体比をグループごとに採集された河川の堆積泥の炭素同位体比に対してプロットした。表1に示したようにすべてのグループで水生動物の炭素同位体比は堆積泥の炭素同位体比と高い正の相関関係を示す。上下の点線はそれぞれY=X+2.0とY=X-1.0を表す。上下の点線の間に水生動物の炭素同位体比が入る場合には、堆積泥をエネルギー基盤としている可能性が高い。トンボ類のヤゴはほぼこのラインの間に位置しているが、他の3グループでは上の点線より上に位置する個体が数多く見られる。そうした個体はより炭素同位体比の高い有機物（すなわち礫上付着物）をエネルギー源としている。

河川において、 $\delta^{13}\text{C}$ が-22.0‰を上回る個体が遍在していたことによる。この $\delta^{13}\text{C}$ が-22.0‰を上回る個体は、礫上付着物を主たるエネルギー基盤としていることから、汚濁の少ない河川においてのみ礫上付着物を主たるエネルギー基盤とする個

体がみられることが明かとなった。

3.4 各種エネルギー基盤の窒素安定同位体比の特徴

礫上付着物の $\delta^{15}\text{N}$ は堆積泥や懸濁態有機物のそ

表1 炭素と窒素の安定同位体比について、生物とエネルギー基盤有機物の偏相関係数(r)とその有意水準 ($0.05 < n.s.$, $0.01 < p^* < 0.05$, $0.001 < p^{**} < 0.01$, $p^{***} < 0.001$)を示す

	甲殻類(n=119)		トンボ類(n=94)		貝類、トビケラ、ミズムシ(n=199)		魚類(n=137)	
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
エネルギー基盤有機物 堆積泥	0.39***	0.37***	0.63***	0.44***	0.33***	n.s.	0.58***	0.20*
礫上付着物	n.s.	n.s.	0.22*	n.s.	0.32***	0.27***	0.34***	0.29***
懸濁態有機物	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0.24***	n.s.	n.s.	n.s.

△ $\delta^{13}\text{C}$ (%‰ ; mean ± SD) ; 生物 $\delta^{13}\text{C}$ -堆積泥 $\delta^{13}\text{C}$

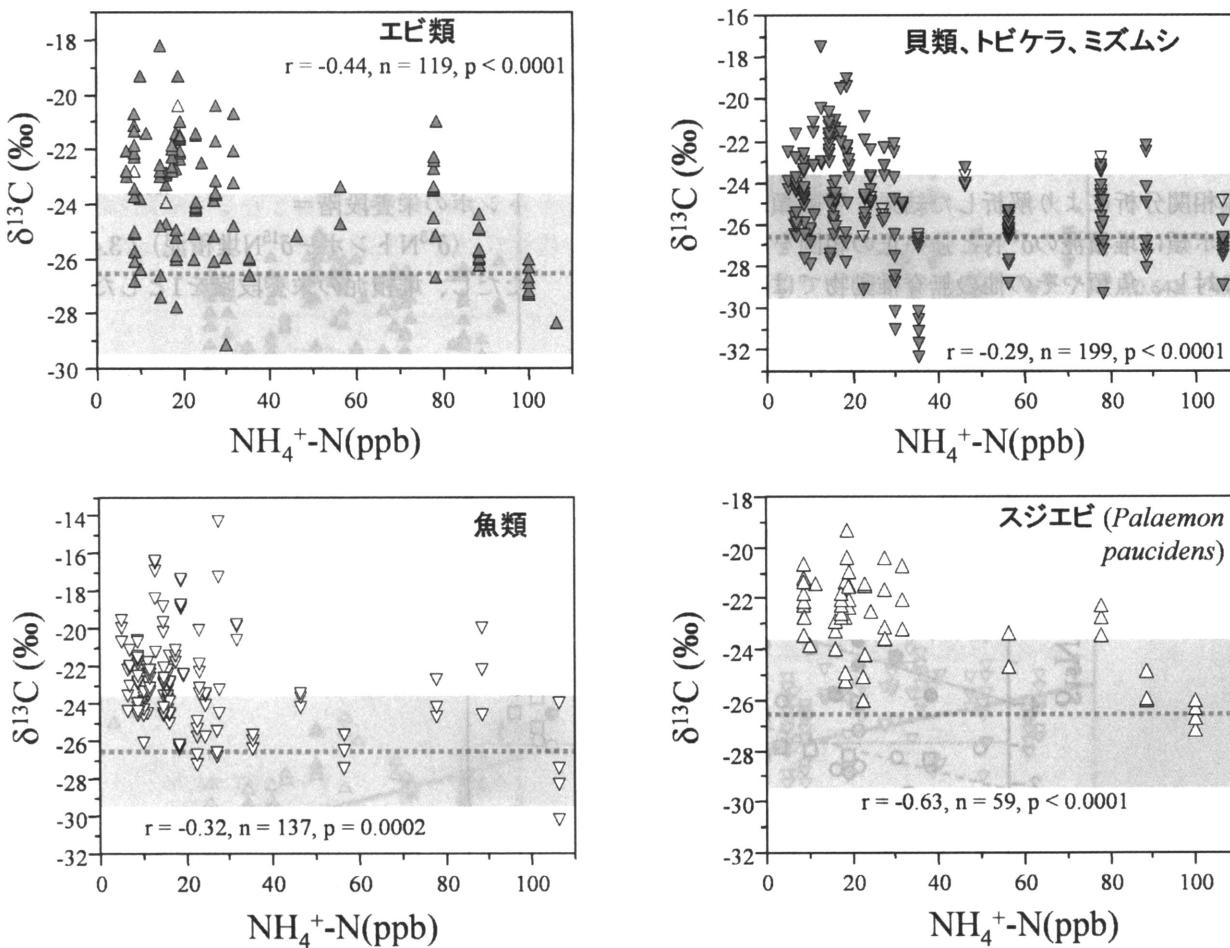


図4 水生動物の炭素同位体比をグループごとに採集河川のアンモニウム塩濃度に対してプロットしたところ、トンボ類を除く3グループで有意な負の相関が得られた。この負の相関はアンモニウム塩濃度の低い河川でのみ炭素同位体比の高い個体が見られることによるものであった。食物網のエネルギー資源として重要な3種類の有機物プールのいずれの炭素同位体比もアンモニウム塩濃度と負の相関を示さないことから、炭素同位体比の高い個体は炭素同位体比の平均値の高い礫上付着物への依存度が高いと考えられた。富栄養化の進行した河川では礫上付着物への依存度が低下していることが分かる。

れに比べて有意に高かった。また、礫上付着物や堆積泥の $\delta^{15}\text{N}$ は水田%や宅地%といった人為的土地区域割合および集水域の人口密度と強い正の相関関係を示した（図5）。人口密度のlogスケール（logHPD）に対して回帰直線の傾きは礫上付着物の $\delta^{15}\text{N}$ の場合が0.77で、堆積泥の $\delta^{15}\text{N}$ の場合が0.65であった。

3.5 各種エネルギー基盤と各種従属栄養生物の窒素安定同位体比の比較

甲殻類を除く、トンボ類、魚類、その他の無脊椎動物の $\delta^{15}\text{N}$ はlogHPDに対して強い正の相関関係を示した。魚類とその他の無脊椎動物の場合、回帰直線の傾きは礫上付着物や堆積泥のそれに近い値をとったのに対し、トンボ類の回帰直線の傾きは0.94と高かった（図6a）。種レベルでは、礫上付着物を主たるエネルギー基盤としていると考えられるカワニナ類ではlogHPDに対する回帰直線の傾きが礫上付着物の $\delta^{15}\text{N}$ の場合とほぼ同じ0.79であるのに対し、スジエビはlogHPDに対して有意な相関を示さなかった（図6b）。また、各種エネルギー基盤の $\delta^{15}\text{N}$ と生物の $\delta^{15}\text{N}$ との相関を偏相関分析により解析した結果、甲殻類およびトンボ類は堆積泥の $\delta^{15}\text{N}$ と強い正の相関を示したのに対し、魚類やその他の無脊椎動物では礫上付着

物の $\delta^{15}\text{N}$ とともに強い正の相関を示した（表1）。通常、エネルギー基盤の種類が変化せず、栄養段階も変化しなければ、従属栄養生物の $\delta^{15}\text{N}$ はエネルギー基盤の $\delta^{15}\text{N}$ とパラレルな変化を示す。その意味で、甲殻類の $\delta^{15}\text{N}$ のように付着藻類がエネルギー基盤として重要であるにもかかわらず、人口密度に対して反応していないということは栄養段階の変化していることを強く示唆している。

3.6 トンボ類の幼虫（ヤゴ）の栄養段階

栄養段階はエネルギー基盤有機物の $\delta^{15}\text{N}$ と解析したい生物の $\delta^{15}\text{N}$ を比較することで解析できる。しかしながら、先のエネルギー基盤の解析結果からも明らかなように、トンボ類以外は堆積泥と礫上付着物がともに重要なエネルギー基盤であることから、堆積泥もしくは礫上付着物の $\delta^{15}\text{N}$ をそのままエネルギー基盤有機物の $\delta^{15}\text{N}$ とすることはできない。しかしながら、トンボ類はエネルギー基盤、窒素源ともに堆積泥である可能性が高いことから、一般的に議論されている栄養段階における $\delta^{15}\text{N}$ の濃縮係数を+3.4%とすれば、以下の式でトンボの栄養段階を見積もることができた。

$$\text{トンボの栄養段階} =$$

$$(\delta^{15}\text{N}_{\text{トンボ}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{堆積泥}}) / 3.4 + 1$$

ただし、堆積泥の栄養段階を1とした。

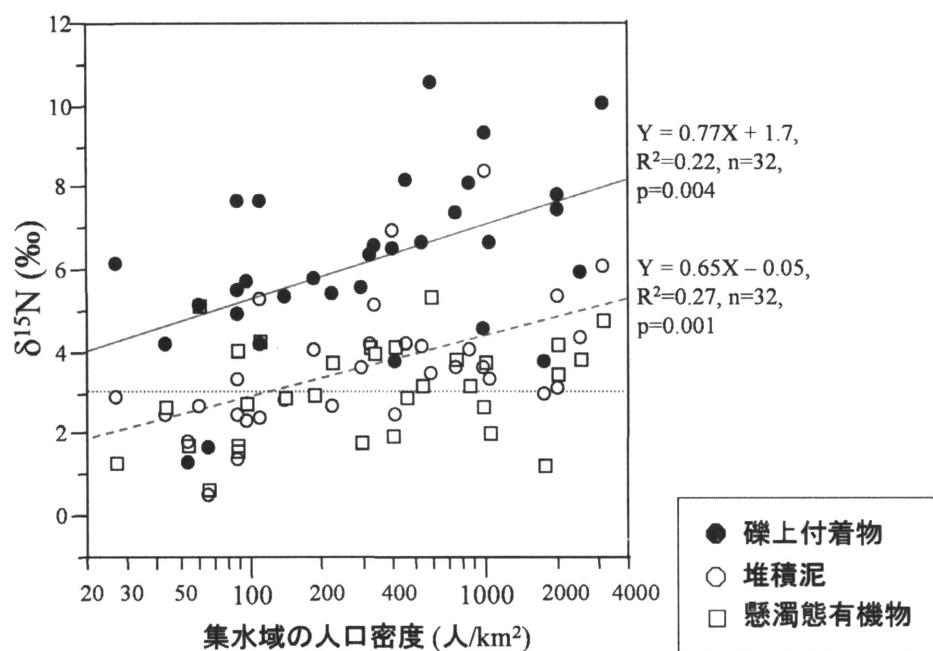


図5 食物網のエネルギー資源として重要な3種類の有機物プール（すなわち、礫上付着物、堆積泥、懸濁態有機物）の窒素同位体比を採集河川の集水域の人口密度に対してプロットした。各種有機物プールの窒素同位体比の平均は礫上付着物がそれ以外の2種類の有機物より有意に高かった。礫上付着物および堆積泥の窒素同位体比は人口密度のlogスケールに対して強い有意な正の相関を示すのに対し、懸濁態有機物の窒素同位体比は有意な相関を示さなかった。

上記の式から解析したトンボ類の栄養段階は中程度の人为影響下で極大化する分布パターンを示した(図7)。具体的には、集水域の人口密度で200-400人/km²、人为的土地利用率(水田、畑地、宅地、ゴルフ場、交通用地の合計)30-40%でもっとも高くなつた。

4. 考察

4.1 人为インパクトが食物網のエネルギー基盤におよぼす変化

富栄養化や人为的土地区画整理事業の進行に伴い、甲殻類、魚類、貝類の中でエネルギー基盤として礫上付着物に依存度の高い個体の見られなくなることが明らかになった(図4)。河川への人为インパクトは結果的に、生息動物のエネルギー基盤にとっての自生性有機物(その場の河川生態系内で作られた有機物)の重要性を低下させていた。Vannoteら¹⁰⁾により提唱された河川連続体仮説によれば、河川の最上流では落葉落枝といった陸上からの有機物負荷がエネルギー基盤となっている

が、河川中流域になると河床も明るくなり礫上付着物の繁茂する河床面積も増大するため、礫上付着物をはじめとする自生性有機物のエネルギー基盤としの重要性は増すと考えられてきた。大陸河川のように流程距離の長い河川では、さらに下流にいくと植物プランクトンが増殖し、水の透明度が低下するため、再び礫上付着物の繁茂が妨げられ、自生性有機物のエネルギー基盤としての重要性は低下する。しかしながら、本研究で調査対象とした河川は長くても60 km程度であり、その平均河床勾配の高さから考えても河川連続体仮説の河川上流域もしくは中流域に相当する流程で琵琶湖に注いでいると考えられる。その意味で、人为影響が少なければ、流域面積の小さい河川では礫上付着物のエネルギー基盤としての重要性は低下し、逆に流域面積の大きな河川でその重要性は増大するといったように、河川サイズと礫上付着物への依存度との間に正の相関の見られる可能性が高い。本結果においても、甲殻類、トンボ類、魚類、その他の無脊椎動物のどのグループにおいて

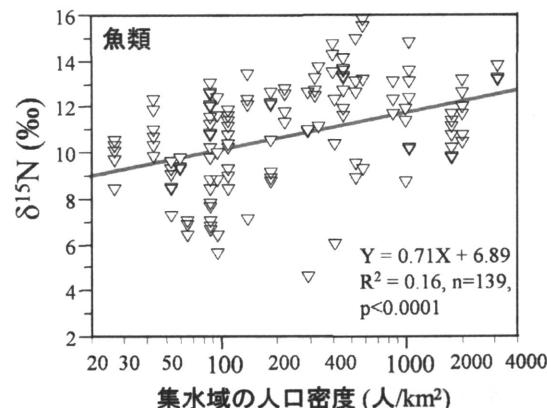
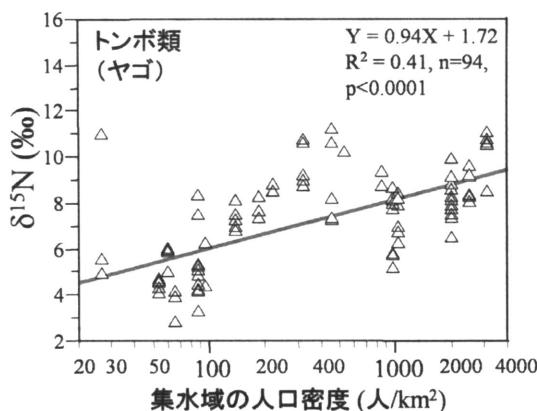
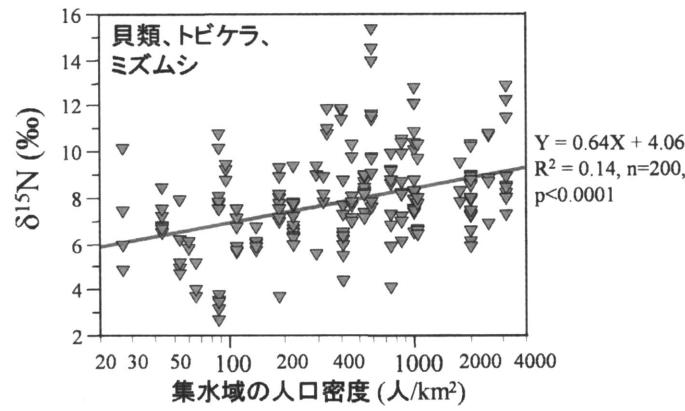
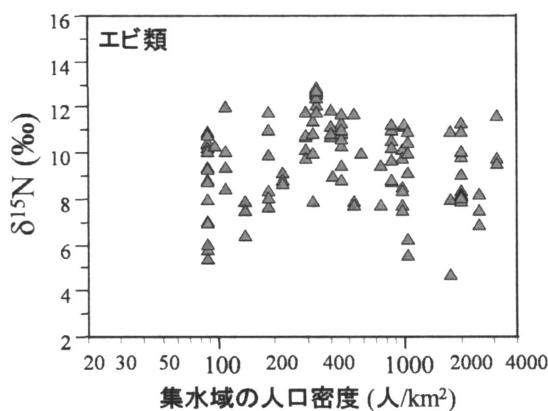


図6a 水生動物の窒素同位体比をグループごとに採集された河川の人口密度のlogスケールに対してプロットした。甲殻類は人口密度のlogスケールに対してなんら有意な相関を示さなかったが、それ以外の3グループの生物群は有意な正の相関を示し、魚類およびその他の無脊椎動物では回帰直線の傾きは礫上付着物および堆積泥の場合の傾きと近い値を示した。トンボ類の回帰直線の傾きはより高い値を示した。

も生物体の $\delta^{13}\text{C}$ は流域面積と強い正の相関を示した（図8）。しかしながら、流域面積の大きな河川では、礫上付着物の $\delta^{13}\text{C}$ が必ずしも高くなく、むしろ堆積泥の $\delta^{13}\text{C}$ が礫上付着物の $\delta^{13}\text{C}$ より高くなることから、この正の相関は $\delta^{13}\text{C}$ の高い礫上付着物の寄与が増大したからではなく、エネルギー基盤としてより重要な堆積泥の $\delta^{13}\text{C}$ が流域面積と強い正の相関を示した結果と解釈された。

流域面積ではなく河川水の $[\text{NH}_4^+]$ を環境変数とした場合には、礫上付着物、堆積泥、懸濁態有機物といったエネルギー基盤となりうる有機物のすべての $\delta^{13}\text{C}$ は $[\text{NH}_4^+]$ と有意な相関を示さないにも関わらず、多くの生物群の $\delta^{13}\text{C}$ では $[\text{NH}_4^+]$ と有意な負の相関の見られたことから、富栄養化にともない礫上付着物のエネルギー基盤としての重要性が低下し、堆積泥や懸濁態有機物といった有機物がエネルギー基盤として重要なと考えられた。こうしたエネルギー基盤の変化をもたらすメカニズムの詳細は不明であるが、以下のような2つのメカニズムの働いている可能性が高いと考えている。

メカニズム1) 適度な富栄養化は藻類バイオマスを増大させ、食物網への取込みも促進されると考えられるが^{11, 12)}、過度な富栄養化は藻類相を富

栄養な環境でも生息できる耐性種優占へと変化させ、礫上付着物として水ワタとよばれるバクテリアと藻類の混合物¹³⁾を形成する。富栄養な河川で繁茂するアオミドロをはじめとする糸状藻類や水ワタなどは水生昆虫などにとって良い餌とはならず、礫上付着物の重要性は低下する。

メカニズム2) $[\text{NH}_4^+]$ は富栄養化を示す1つの指標にすぎないが、 $[\text{NH}_4^+]$ の上昇は易分解性有機物の存在と嫌気的な環境の存在を示唆する。有機汚濁の進行した河川では、河床は貧酸素になりやすく、堆積泥周辺の有機物を摂食するような貧酸素に適応したユスリカやイトミミズの仲間が優占する¹⁴⁾。また農地などからの土砂流入は水の透明度を低下させ、付着藻類の生息場所を減少させる。こうした理由から堆積泥をエネルギー基盤とする食物網が卓越し、礫上付着物への依存度が低下する。

4.2 人為インパクトが栄養段階におよぼす影響

付着藻類や堆積泥といったエネルギー基盤の $\delta^{15}\text{N}$ は集水域の人口密度に対して、強い正の相関関係にあった。にもかかわらず、付着藻類や堆積泥をエネルギー基盤としている甲殻類の $\delta^{15}\text{N}$ は人口密度に対して反応せず、一定であった。

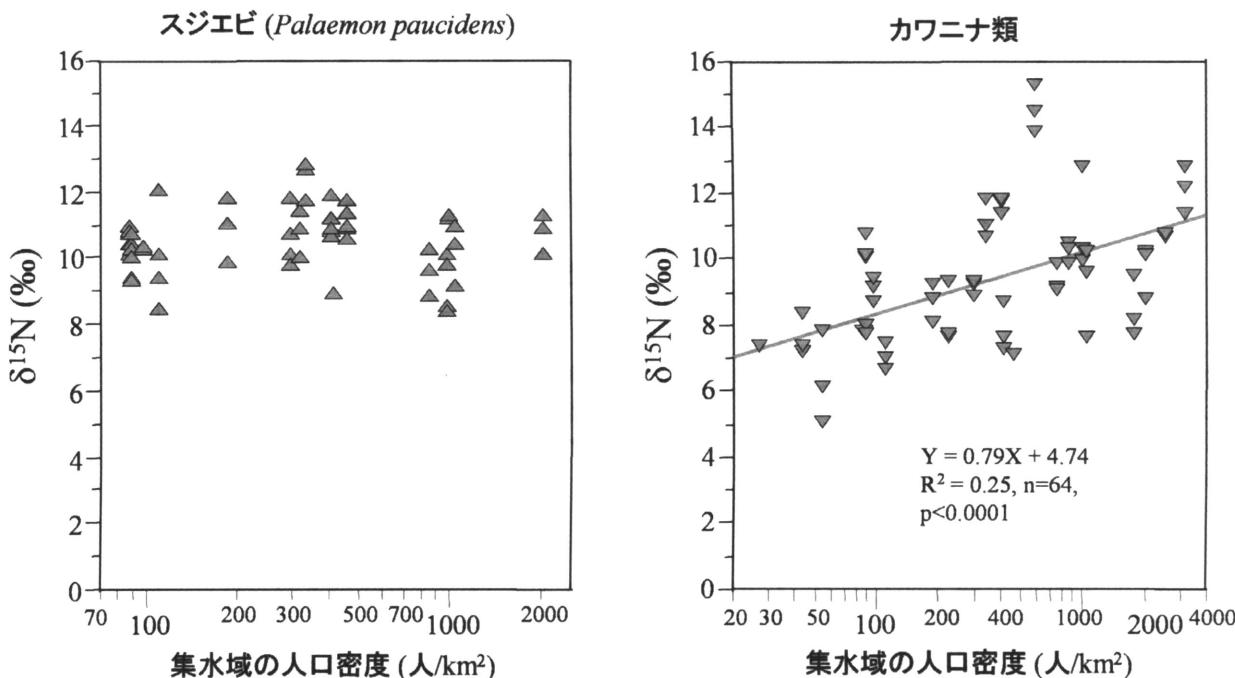


図6b 2種の水生動物の窒素同位体比を河川の人口密度のlogスケールに対してプロットした。甲殻類のスジエビは人口密度のlogスケールに対してなんら有意な相関を示さなかったが、礫上付着物を主なエネルギー源としているカワニナの窒素同位体比を人口密度のlogスケールに対してプロットした場合の回帰直線の傾きは0.79とほぼ礫上付着物の傾き（0.79）と等しい値を示した。

$$\text{甲殻類の} \delta^{15}\text{N} = \text{エネルギー基盤の} \delta^{15}\text{N} + \\ \text{栄養段階での} \delta^{15}\text{N} \text{濃縮}$$

であることから、集水域の人口密度が増加するに従い、栄養段階での $\delta^{15}\text{N}$ 濃縮が低下したと考えられた。この場合、栄養段階が1つ上がるごとの $\delta^{15}\text{N}$ 濃縮率を一定とすれば、スジエビをはじめとする甲殻類の栄養段階が人口密度の増加にともない低下したことが強く示唆された。また、堆積泥を栄養段階1として算出したトンボ類の栄養段階は弱い人為インパクトでは上昇し、強い人為インパクトで低下するパターンとなった。もちろん、人為インパクトの程度によってトンボ類の種構成も変化するため、得られたパターンは多種の反応をつなぎ合わせた結果みえてきたものと言える。栄養段階に影響する因子としては以下のようなものが挙げられている。

因子1) 生態系サイズ；湖の研究等で実証されてきたが、生態系サイズが増大するに伴い多様な生息場所構造が維持されるようになる。各生息場所構造に適応した生物種が生息できるサイズの大きな生態系では生物多様性も増大し、その結果、捕食者の多様性も増大し、捕食者を捕食するようなトッププレデターとよばれる食物連鎖の頂点に

立つ生物の栄養段階が上昇すると言われている¹⁵⁾。

因子2) 基礎生産量；湖や森林での研究で実証されてきたが、生態系を支える植物による有機物の基礎生産量が栄養段階に影響するというもの。栄養段階が1つ上がるごとに生物バイオマスは10%-40%程度に減少するとされていることから、基礎生産量の多い生態系ではより高次の栄養段階の生物を支えることができると考えられている¹⁶⁾。

富栄養化といった環境軸に対して栄養段階がトンボ類のように一山型パターンを示すことは栄養段階の決定機構を考慮すれば充分にありうることであるが、実証されたことはほとんどなかった。貧栄養から中栄養にかけては基礎生産量が増加するため、因子2) で栄養段階が決定される場合には、肉食者の栄養段階が上昇しうると考えられる。また、スジエビや中栄養から富栄養にかけてのトンボ類のように、富栄養化が進むにつれて栄養段階が低下することに関しては、富栄養化が著しくなると、貧酸素に適応したユスリカやイトミミズの仲間が優占し、生物多様性が低下するため、肉食者の多様性も低下し、肉食者を餌資源とするより高次の捕食者の栄養段階は低下すると推測され

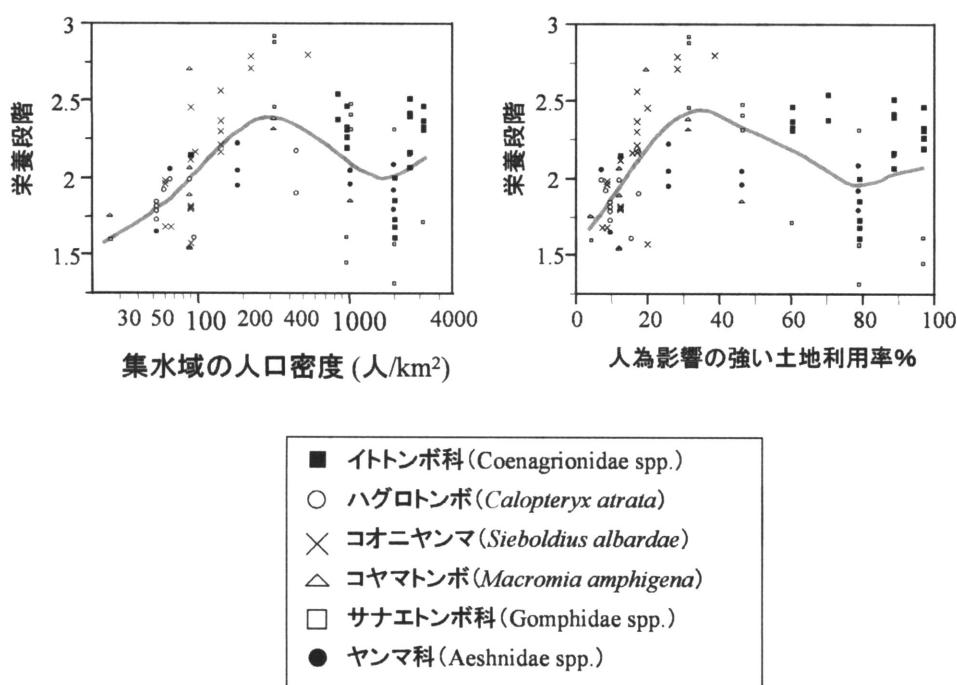


図7 トンボ類のヤゴの栄養段階（堆積泥を栄養段階1として計算）を集水域の人口密度のlogスケールもしくは人為インパクトの強い土地利用割合（%）（すなわち、水田%、畑地%、宅地%、ゴルフ場%、交通用地%の合計）に対してプロットした。ただし、本プロットにおいては明らかに本川とは異なるバックウォーターで採集された個体を除いている（安曇川の1個体と芹川の2個体）。図の中に薄い灰色で示したフィッティングカーブは平滑化スプライン曲線であり、左図、右図のそれぞれのスプライン曲線の λ 値および R^2 値はそれぞれ（1, 0.32）および（5000, 0.36）であった。

る。ただ、どの程度の富栄養化で栄養段階が上昇から下降へ転じるかについては、その生物の有機汚濁や貧酸素といった環境ストレスへの耐性の強さやその生物の餌資源となる生物のそうした環境ストレスへの耐性によって大きく左右されると考えられる。

謝辞

本報告書を作成するにあたって、京都大学生態学研究センターの奥田昇氏から貴重な御意見を頂いた。また、総合地球環境学研究所（当時）の上田篤史氏には地理情報システム（GIS）の解析に尽力していただいた。ここに深謝いたします。

本研究の一部は、独立行政法人科学技術振興機構戦略的創造研究推進事業「水の循環系モデリングと利用システム」の研究課題「各種安定同位体比に基づく流域生態系の健全性/持続可能性指標の構築」（研究代表者 京都大学生態学研究センター 永田俊）との連携のもとに実施した。

引用文献

- Pringle C.M., Interacting effects of altered hydrology and contaminant transport: emerging ecological patterns of global concern. In: M.M. Holland, E.R. Blood & L.R. Shaffer [eds.] Achieving sustainable freshwater systems. (2003) pp. 85-107. Island Press, Washington.
- Ward A.D. & Trimble S.W., Environmental Hydrology. 2nd edn. (2004) CRC Press LLC, Boca Raton.
- Omernik J.M., Nonpoint source-stream nutrient level relationships: A nationwide study. (1977) EPA-600/3-77-105.
- Osborne L.L. & Wiley M.J., Empirical relationships between land use/ cover and stream water quality in an agricultural watershed. Journal of Environmental Management. (1988) 26: 9-27.
- Berkman H.E. & Rabeni C.F., Effect of siltation on stream fish communities. Environmental

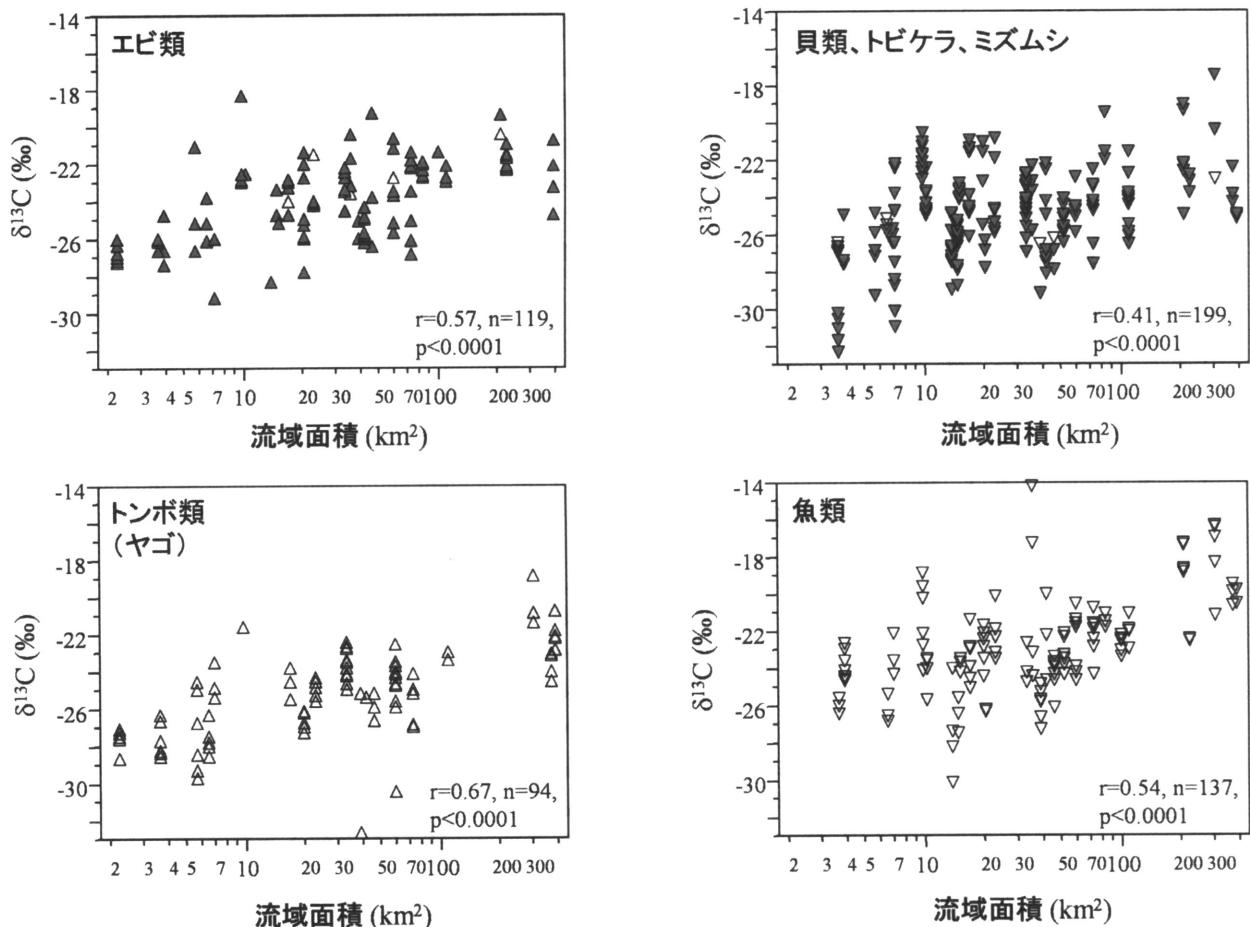


図8 水生動物の炭素同位体比を4つのグループごとに採集河川の流域面積のlogスケールに対してプロットした。すべてのグループで非常に強い正の相関関係が得られた。

- Biology of Fishes. (1987) 18: 285-294.
- 6) Schofield K.A., Pringle C.M. & Meyer J.L., Effects of increased bedload on algal- and detrital-based stream food webs: Experimental manipulation of sediment and macroconsumers. Limnology and Oceanography. (2004) 49: 900-909.
- 7) Benstead J.P. & Pringle C.M., Deforestation alters the resource base and biomass of endemic stream insects in eastern Madagascar. Freshwater Biology. (2004) 49: 490-501.
- 8) Berkman H.E. & Rabeni C.F., Effect of siltation on stream fish communities. Environmental Biology of Fishes. (1987) 18: 285-294.
- 9) Mackay R.J., Colonization by lotic macroinvertebrates: a review processes and patterns. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. (1992) 49: 617-628.
- 10) Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & Cushing C.E., The river continuum concept. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. (1980) 37: 130-137.
- 11) Ebise S. & Inoue T., Change in C-N-P ratios during passage of water areas from rivers to a lake. Water Research. (1991) 25: 95-100.
- 12) Elser J.J., Fagan W.F., Denno R.F., Dobberfuhl D.R., Folarin A., Huberty A., Interlandi S., Kilham S.S., McCauley E., Schulz K.L., Siemann E.H. & Sterner R.W., Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. Nature. (2000) 408: 578-580.
- 13) Gray N.F., Heterotrophic slimes in flowing waters. Biological Review. (1985) 60: 499-548.
- 14) Mason C.F., Biology of Freshwater Pollution. 4rd edn. (2002) Pearson Education, New York, U.S.A.
- 15) Post D.M., Pace M.L., and Hairston N.G.Jr., Ecosystem size determines food-chain length in lakes. Nature. (2000) 405: 1047-1049.
- 16) Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R., Ecology. 2nd edn. (1990) Blackwell, London, U.K.

附表1 調査河川の琵琶湖流入32河川の地理情報、水質、各種生物の分析個体数

*河川名の前にいた番号は図1の各河川の河口に記された番号と対応する。**人為影響を強く受けた土地利用とは水田などを地と畠と呼ぶ農地と畜産用地などである。
***合川(川C)と合川(川C)の河口は、同じ河川の河口である。

3 個体未満しか採集されなかつたことを意味する。