様式 10-1

河川基金助成事業

「水温差がもたらす河川生態系の変化
―大規模野外操作実験での検証―」

助成番号：2022－5211－011

国立環境研究所生物多様性領域
研究員　　　　　　末吉　正尚

2022 年度

１．　はじめに

激甚化する気候変動下において、河川生物多様性の保全や水産資源の持続的な維持のために、洪水・渇水や高水温といった河川生物の生存に強く影響する攪乱からの避難場（Climate Refugia）を解明・保全することの重要性が指摘されている（Ebersole et al. 2020）。特に、水温の上昇は流量変動以上に河川生物の分布縮小への影響度が強いと予測されており（Barbarossa et al. 2020）、気候に関わらず低水温を維持できる微環境の重要性が強調されている。

日本はその急峻な地形と雨量の多さから、地下水の涵養量が非常に豊富であり、全国各地に地下水の湧出地が存在している。湧水は地域の生活や文化、生態系とも深いつながりを持っており、持続的な湧水の保全・活用を目的とした「水循環基本法」（国土交通省 2014）や「湧水保全・復活ガイドライン」（環境省 2010）をはじめとして、各自治体でも保全のための政策がとられている重要な自然資源となっている。湧水河川の特徴は非常に安定した水温や流量であり、表層水河川よりも夏は冷たく冬は暖かい傾向にある。そして、地下水を多く含む河川では、氷河遺存種を代表とする貴重な種が多く報告されており、独自の生態系が形成される。本研究を実施した濃尾平野においても、平地の湧水河川に絶滅危惧種かつ自治体の天然記念物にも指定されている冷温性魚類のハリヨ*Gasterosteus aculeatus* が生息しており（Watanabe et al. 2003）、その生態学的価値は非常に高い。一方、湧水の生態学的価値を示した例の多くは冷温性生物に着目しており、暖温性生物への影響や河川生産力といった生態系機能への影響に関しては不足している。

河川の一次、二次生産力は、河川生態系機能の最も代表的な指標であり、水産魚や陸性生物の餌資源として内水面漁業や陸域生態系の生産性にも強く影響する。地下水が河川生産性に及ぼす影響に関しての報告例は少ないが、Tolod et al (2022)では、山地河川において底生度物の現存量や落ち葉の分解機能の季節依存的効果を示している。Sakai et al (2023) は、低地湧水河川において、サケ科魚類の個体群密度および魚類が非湧水河川より高かったことを報告している。しかし、野外湧水河川の生態系は前述の氷河遺存種の存在のように、長期的な地史的効果も反映されており、地下水の流入自体が河川生態系機能をどう変化させるのかを検証することは非常に難しい。加えて、安定的な流量を有する湧水河川は河床環境や周囲の土地利用なども異なることがあり、様々な要因を加味する必要がある（Ishiyama et al. 2021）。

本研究では、地下水が河川生態系機能に与える影響を明らかにするために、野外大型実験河川において地下水流入の有無による河川生物の生産性（一次生産：藻類のクロロフィルa量、純生産速度、二次生産：河川水生昆虫バイオマス、魚類バイオマス、水生昆虫羽化量）の変化を実験的に検証した。濃尾平野を流れる新境川から取水している本実験河川は、平衡に流れる全長約800mで3本の水路で形成されており、うち2本はほぼ同じ蛇行した河川形状となっている（図1）。この2つの水路は、河床環境、周囲の陸域環境も同様で、水量も水門によって操作可能なため、前述の地史的要因や水環境以外の様々な要因を排除して比較検討が可能となる。地下水は地下約50mからポンプでくみ上げられ、2本それぞれの水路に流すことができる構造となっている（図1）。さらに、2021年5月～2022年5月の期間と2022年5月～2023年4月までの期間で地下水を流す水路を変更することで、水路による違いと地下水による違いを考慮可能な実験デザインとした（図2）。

キーワード：地下水、生態系機能、一次生産、二次生産、気候変動レフュージア

２．方法

2.1 実験デザイン

本実験は、岐阜県各務原市に位置する土木研究所自然共生研究センター敷地内を流れる野外大型実験河川2本を対象に行った（図1）。対象実験河川は全長約800mであり、水路形状、河床環境も同様で水理条件も揃えることができる。平時は両河川共に河川表層水のみを流しており、水生生物が常に生息できる環境となっている。魚類は木曽川本川から新境川を経由して、実験河川合流部より各実験河川に遡上可能である。河川表層水は、木曽川の支川である新境川から取水しており、水路の最上流部に存在する配水池に一時貯められたのち、約80m下流の放流口から水門操作で放流される。本実験の焦点である地下水は地下約50mからくみ上げられ、表層水の放流口より約20m上流から1202 L・m^{-1}の流量で流すことができる。以下、2本の実験河川をそれぞれ河川A、河川Bと称する。

実験期間は2021年4月～2023年5月の2年間である。2021年4月～2021年5月の期間は実験前の事前調査期間として両河川共に河川表層水のみを流し、1年目と2年目は片方の河川に地下水：河川表層水＝15：85の比率で流し、もう片方は河川表層水のみを総流量約0.13m^3・s^{-1}になるように調整して流した。この流量条件下での瀬における流速は約50cm・s^{-1}、水深は約13cmであった。ただし、2023年冬季は新境川で強度の渇水が発生した結果、表層水の取水・放流量が減少し、地下水の比率がこの期間のみ高くなった。また、両河川の環境条件は同様であるが、何らかの要因による河川の違いが表れている可能性を考慮し、1年目と2年目で地下水を流す河川を入れ替えて地下水の影響のみを検証できる実験デザインとした。1年目（2021年5月～2022年5月）は河川Aに地下水を、2年目（2022年5月～2023年5月）は河川Bに地下水を流した。

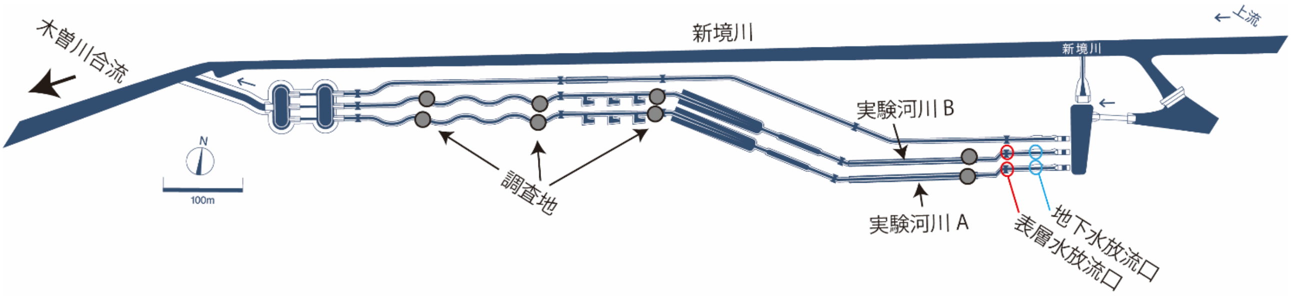

図1. 実験河川図。

2.2 調査手法

2021年4月に地下水放流前の事前調査を行い、その後夏季（8月）、冬季（2月）に地下水放流後の本調査を行った。調査地は表層水放流口から下流約100m、400m、600m、700mの4地点に設定した（図1）。どの地点も両岸は植生で覆われており、上流2地点は直線的、下流2地点は蛇行した水路形状となっている。調査期間中の水温は地下水ポンプの余剰排水口に一つ（地下水温計測用）と、放流口より下流の両河川それぞれの上流から下流にかけて5地点ずつ設置した水温ロガーで毎時観測した。

事前・本調査では藻類、水生昆虫、魚類の定量調査を行った。藻類は、河床から約20cmの礫を三つ採集し、5×5cmの面積以外の藻類をすべて排除したのち、残った藻類をブラシと純水で剥ぎ取り暗所で冷凍保存した。水生昆虫は25×25cmのサーバーネット（目合い0.3mm）付きコドラートを用いて、瀬の3か所から河床表層の個体を土砂ごと採集し、70%エタノールで保存した。魚類は各調査地で約20mの区間を設定し、上下流を仕切り網で仕切ったうえで電気ショッカーを用いて、一地点3パスの反復採捕を行った。採捕した魚類はその場で魚種と体長を計測し放流した。

2023年晩夏と冬季に、上記河川生物調査に追加で溶存酸素（DO）観測と羽化量調査を行った。純生産速度の推定のために、最上流の調査地点よりさらに上流でDOロガーを各河川2か所設置し、2023年9月17日～22日、2023年2月9日～13日の期間5分間隔でDOを観測した。水生昆虫の羽化量調査は、各河川100m、400m、600m地点の3地点に羽化トラップ（面積110×110cm）を一つずつ設置して、2023年9月26日～10月11日、2023年2月8日～3月1日の期間の羽化個体を採捕し70%エタノールで保存した。

2.3 生産量分析

一次生産量として、藻類のクロロフィル量の計測と純生産速度の推定を行った。採取した藻類をガラス繊維ろ紙（1.2 μm Whatman 製GF/C）を使って吸引ろ過し、99 % エタノール35 mLにつけて暗所室温で色素を24時間抽出した。分光光度計（HITACHI製 U-5100）を用いて750 nm、650 nm、645 nm、630 nmの波長光の吸光度を測定した。得られた測定値からサンプルごとのクロロフィルa量を以下の式(eq. 2.1）で算出した。

$$\mathrm{Chl.a} = \frac{\mathrm{V}\{11.6(\mathrm{x}_{665}-\mathrm{x}_{750})-1.31(\mathrm{x}_{645}-\mathrm{x}_{750})-0.14(\mathrm{x}_{630}-\mathrm{x}_{750})}{L} \quad (\mathrm{eq.\,2.1})$$

L：分光度計のセルの長さ（cm）

V：色素抽出に用いたエタノール量（L）

$\mathrm{x_a}$：波長aにおける吸光度

純生産速度は、光合成による生産（総一次生産）から呼吸による消費を差し引いたものであり、生態系に流入する酸素量に相当する。ここでは、同実験河川で生産速度の推定を行った萱場（2005）の手法に従って以下の式から、各河川20ｍの上下流端2点で計測したDO値をもとに、純生産速度を推定した。

$$\mathrm{NP} = \mathrm{GP} - K_1^{20} R_1 \mathrm{C} \frac{h}{\Delta t} \quad (\mathrm{eq.\,2.2})$$

$$\mathrm{GP} = (L - K_2^{20} R_2 + K_1^{20} R_1 \mathrm{C}) \frac{h}{\Delta t} \quad (\mathrm{eq.\,2.3})$$

NP：純生産速度

GP：総生産速度

L：下流のDO濃度と上流のDO濃度の差分

K_1^{20}：水温20℃の場合の呼吸速度係数

K_2^{20}：水温20℃の場合の再曝気係数

R：単位面積当たりの呼吸速度

C：平均呼吸器湿濃度

h：水深

t：上流から下流に水塊が流れ着く時間

二次生産量として、河床水生昆虫と羽化個体の湿重量計測、魚類の重量推定を行った。エタノール固定された河床水生昆虫個体を土砂から選り分け、ろ紙上で余分な水分を除去したのち、電子天秤で湿重量を計測した。羽化個体も同様にろ紙上で余分な水分を除去したのち、電子天秤で湿重量を計測

した。魚類の重量は、過去に実験河川の魚種ごとに作られた体長-重量関係式を用いて、現地で計測した体長から各個体の重量を推定した。一部魚種（アカザ、ギギ、メダカ）のみ関係式がなかったため、これらの種は重量算出から除外した。ただし、アカザ、ギギ、メダカはそれぞれ6個体、2個体、25個体しか採れておらず、合わせても全採捕個体の1%以下であり湿重量比較への影響は小さいと考えられる。

2.4 統計解析

地下水が生産量に及ぼす影響を検証するために、各生産量(藻類クロロフィルa量、純一次生産速度、河床水生昆虫湿重量、羽化昆虫湿重量、魚類湿重量）を応答変数、地下水の有無と季節（夏、冬）、その交互作用を説明変数とした一般化線形モデル（GLM）を構築した（誤差構造=gaussian、リンク関数=identity）。事前データは統計解析から除外した。また、地下水の有無以外の各河川がもつ何らかの要因が生産量に影響を及ぼしていないか検証するため、地下水を入れ替えた2年のデータが存在する藻類クロロフィル量、河床水生昆虫湿重量、魚類湿重量のモデルに関しては、説明変数を河川（A、B）と季節（夏、冬）にしたモデルも構築した。修正された赤池情報量基準（AICc）を指標に総当たり法を行い、最もAICcが低いモデル（ベストモデル）に含まれた説明変数を影響のある要因として判断した。ただし、ベストモデルとのAICc差（ΔAICc）が2以内に説明変数が全く含まれないnullモデルが存在する場合、全ての要因は影響なしと判断した。すべての統計解析は統計ソフトR（R Core Team, 2022）で行った。

３．結果

3.1 水温動態

実験期間中の水温動態は地下水による明瞭な温度変化を示しており、地下水河川は表層水河川よりも夏季（8月）に約1.9℃低く、冬季（1月）に5.4℃高くなる傾向を示した。春季（4月）と秋季（11月）時点でほぼ水温差がなくなり、以前と以降で高低関係が逆転した。渇水による表層水放流量が減少してしまった2023年冬季は特に水温差が大きく、地下水河川の方が7.3℃も高くなった。

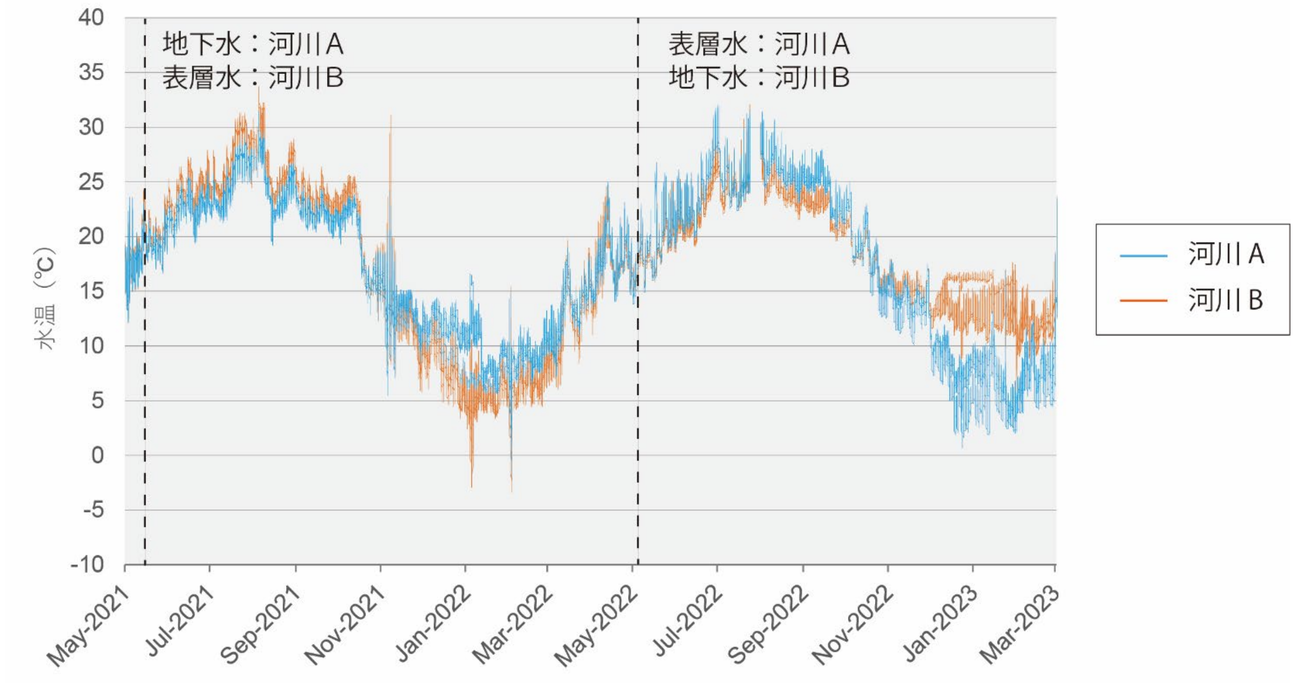

図2. 実験期間中の水温動態。緑と黄緑の線は地下水の放流開始と切り替え日をそれぞれ表す。

3.2 一次生産

藻類のクロロフィルa量は季節のみが影響する結果となった（表1）。地下水、河川の違いに関係なく、冬の方が高い結果となったが（図1b）、2022年と2023年で冬のクロロフィルa量も大きく異なり（図1a）、年間変動も大きい結果となった。

純生産速度は地下水と季節、相互作用を含むフルモデルがベストモデルとして選ばれ、nullモデルともΔAICc2以上の差がみられた（表1）。地下水と表層水の純生産速度の関係は、夏季と冬季で逆転し、夏季は地下水の方が、冬季は表層水の方が高くなった（図4）。

表1. GLMによる一次生産に対する地下水、季節、河川の影響のモデル比較。太字はベストモデルを示す。“＋”はモデルに選ばれた変数を表す。

藻類クロロフィルa量						
切片	地下水	季節	地下水×季節	df	AICc	ΔAICc
0.1607		**+**		**3**	**-42.7**	**0**
0.1518	+	+		4	-40.7	1.97
0.2023				2	-40.2	2.48
切片	River	季節	河川×季節	df	AICc	ΔAICc
0.1607		**+**		**3**	**-42.7**	**0**
0.1459	+	+		4	-41.1	1.58
0.2023				2	-40.2	2.48
純生産速度						
切片	地下水	季節	地下水×季節	df	AICc	ΔAICc
1.412	**+**	**+**	**+**	**5**	**25384**	**0**
-0.3908	+	+		4	29230	3846.26
-0.04985		+		3	29333	3949.28

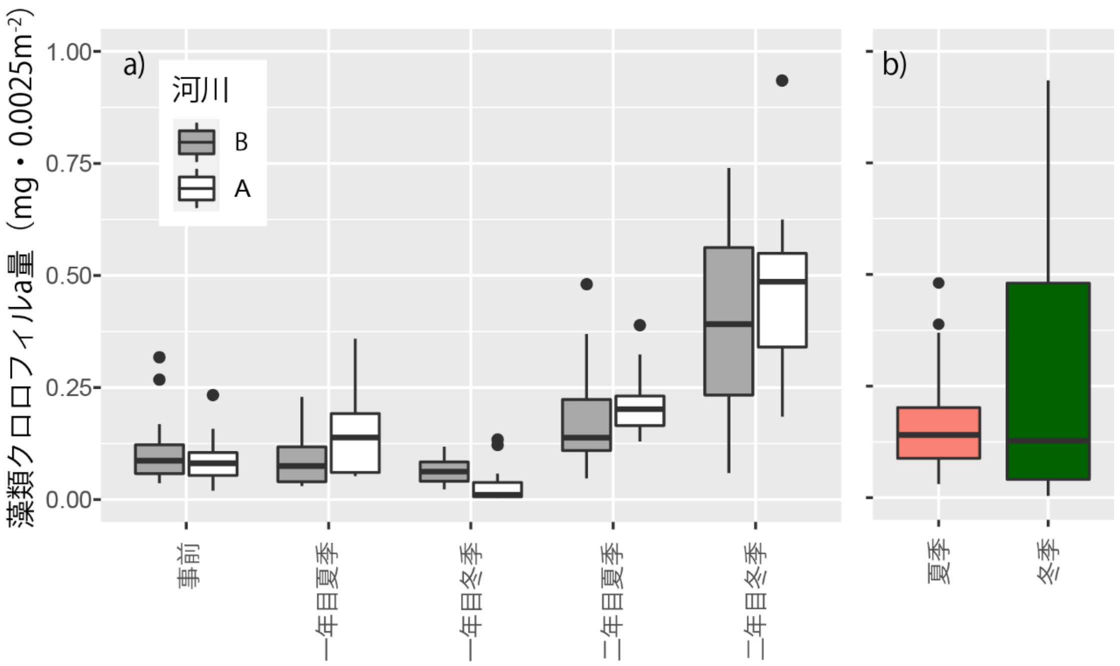

図3. 藻類クロロフィルa量の季節変動。a)は2年間の河川ごとの変動を、b)は季節変動を示した。

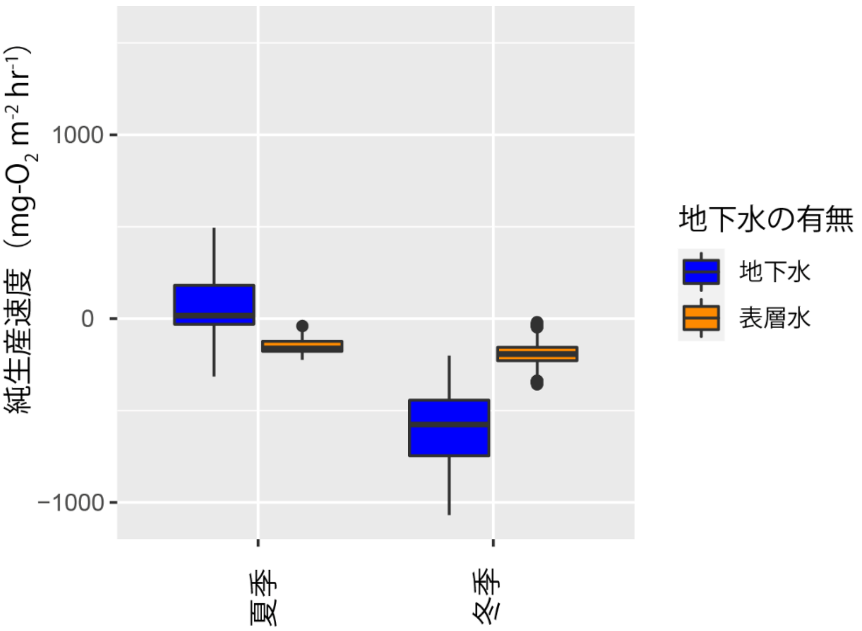

図4. 純生産速度の地下水の有無と季節による違い。

3.3 二次生産

底生動物湿重量は、地下水と季節、相互作用を含むフルモデルがベストモデルとして選ばれ、nullモデルともΔAICc2以上の差がみられた(表2)。河川を説明変数としたモデルでは季節しか選ばれず、河川の違いではなく地下水の影響が検出できた結果となった。地下水の有無では地下水河川の方が大きく、季節では冬季の方が大きくなり、冬季において地下水と表層水河川間の差がより顕著になる傾向がみられた（図4b）。この冬季における湿重量の違いも水温差がより大きかった2年目の方が大きくなる傾向がみられた（図4a)

羽化昆虫湿重量も、底生と同様に地下水と季節、相互作用を含むフルモデルがベストモデルとして選ばれ、nullモデルともΔAICc2以上の差がみられた（表2）。季節で羽化量の関係が逆転しており、

夏季は表層水河川で大きく、冬季は地下水河川で大きくなる結果となった（図5）。

　魚類湿重量は地下水と季節の単項を含むモデルがベストモデルとして選ばれ、nullモデルともΔAICc2以上の差がみられた（表2）。年による変動もみられるが（図6a）、地下水の有無では地下水河川の方が大きく、季節では夏季の方が大きくなる傾向がみられた（図6b）。また、底生水生昆虫と同様に、冬季における魚類湿重量の違いは、水温差がより大きかった2年目の方が大きくなる傾向がみられた（図6a）

表2. GLMによる二次生産に対する地下水、季節、河川の影響のモデル比較。太字はベストモデルを示す。“＋”はモデルに選ばれた変数を表す。AICcが小さい上位3モデルのみを示した。

底生水生昆虫湿重量						
切片	地下水	季節	地下水×季節	df	AICc	ΔAICc
672.5	+	+	+	**5**	**1825**	**0**
911.8	+			3	1827.8	2.8
1387	+	+		4	1827.9	2.83
切片	River	季節	河川×季節	df	AICc	ΔAICc
911.8		+		**3**	**1827.8**	**0**
889.3	+	+		4	1830	2.17
710.8	+	+	+	5	1831.9	4.1
羽化昆虫湿重量						
切片	地下水	季節	地下水×季節	df	AICc	ΔAICc
8.152	+	+	+	**5**	**73.2**	**0**
10.73	+			3	74.3	1.12
7.16				2	78.6	5.43
魚類湿重量						
切片	地下水	季節	地下水×季節	df	AICc	ΔAICc
36.61	+	+		**4**	**288.5**	**0**
30.55	+			3	288.9	0.5
33.29	+	+	+	5	290.3	1.83
切片	River	季節	河川×季節	df	AICc	ΔAICc
29.07		+		**3**	**290.5**	**0**
23.02				2	290.8	0.27
31.83	+	+		4	292.6	2.03

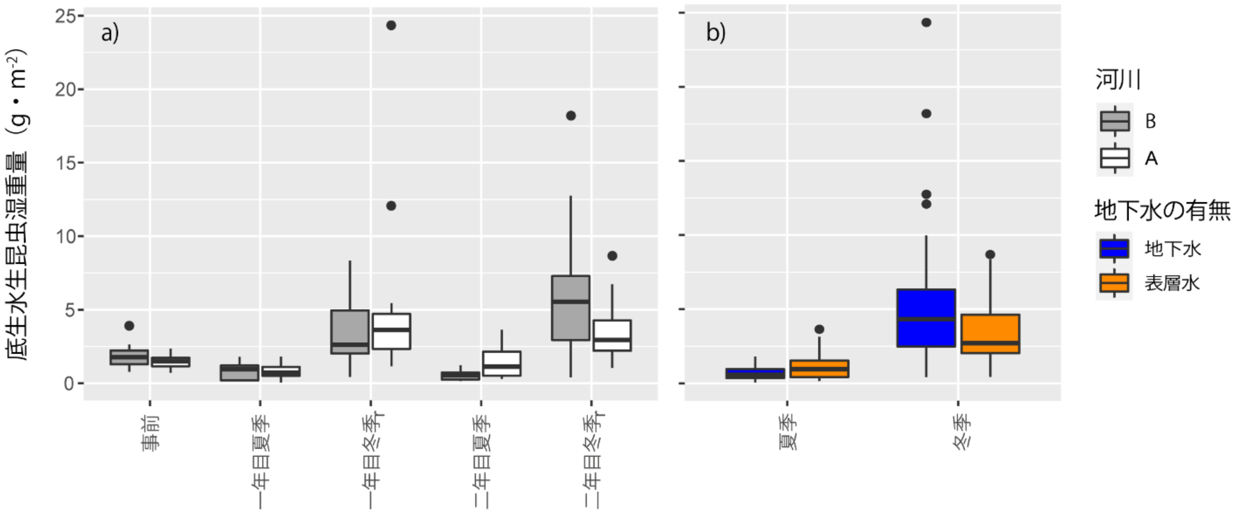

図4. 底生水生昆虫湿重量の季節変動。a)は2年間の河川ごとの変動を、b)は地下水の有無と季節の組み合わせを示した。

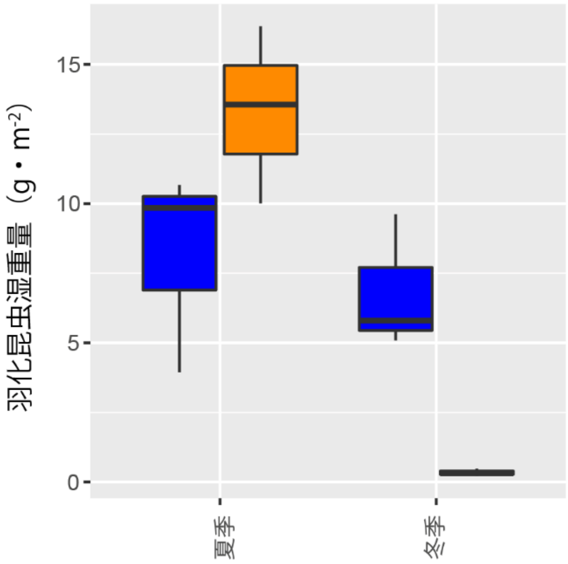

図5. 羽化昆虫湿重量の地下水の有無と季節による違い。

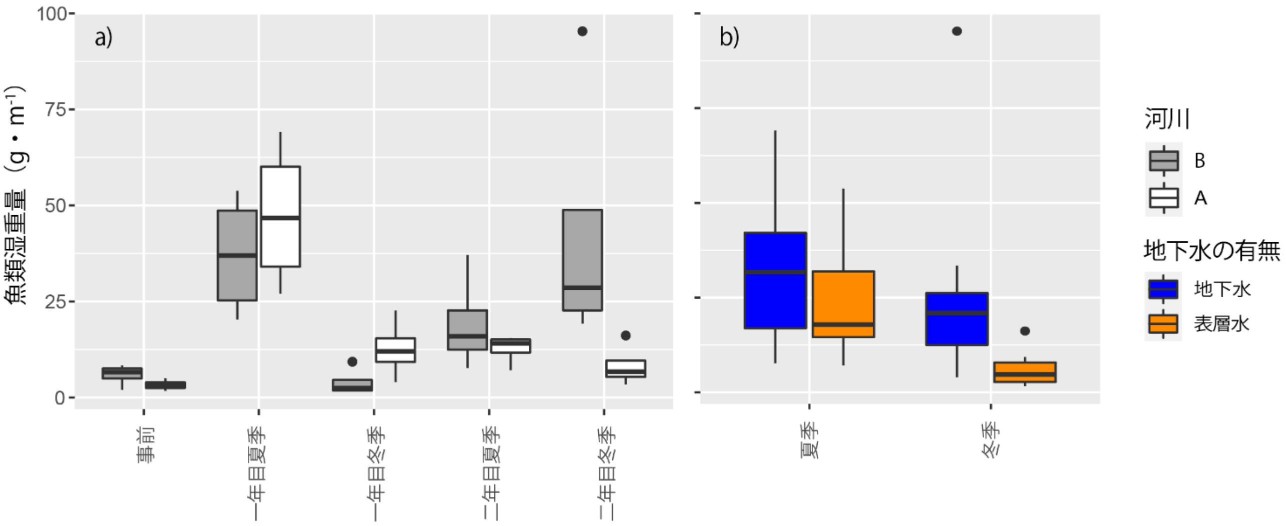

図6. 魚類湿重量の季節変動。a)は2年間の河川ごとの変動を、b)は地下水の有無と季節の組み合わせを示した。

４．考察

4.1 河川の生産力に地下水がもたらす効果

本研究では、野外では検証困難な地下水の流入による河川生態系機能の変化を生産量に着目して明らかにした。実河川スケールでの2年間の反復実験の結果、純生産速度と二次生産量の違いが顕著にみられ、その影響も季節によって変わる結果となった。特に注目すべきは、冬季に二次生産量が大きくなった点である。Climate refugiaの観点からは、主に冷水性生物の夏の高温時避難環境として湧水が注目されてきたが（Ishiyama et al. 2023）、本研究の結果は夏の高温避難だけでなく、冬の二次生産力を支える点で湧水の重要性を示すことができた。冬季の違いが顕著にみられたのは、夏季よりも冬季で水温差が大きかったことも理由として挙げられる。特に表層水放流量が渇水によって減少した2年目は地下水と表層水間で約7℃も差が生じ、1年目の約3℃差の時よりも二次生産量の違いが顕著であった。実際の野外自然河川では、湧水河川と日湧水河川で冬季の水温差が5℃以上になることも報告されており（Sakai et al. 2023）、本実験の結果は野外でも十分起こりえる現象といえるだろう。一方、約2℃と水温差の小さかった夏季でも純生産速度や羽化昆虫量、魚類量には差がみられた。2℃という水温差は、河道内の微地形や河畔林の存在、少量の地下水湧出によって、河川区間内でも局所的に形成される程度の温度差である（Kurylyk et al. 2015；石山ほか 2020）。本実験では河川全体の水温を操作し、生態系機能の変化をおったが、同じ河川区間内に局所的に形成される水温異質性も生態系機能に影響を及ぼしうるかもしれない。

一次生産のうちクロロフィルa量は地下水の影響がみられなかった。この要因として、消費者である水生昆虫や魚類の摂食により藻類の生産性が強く制限されることが挙げられる（Friberg et al. 2009）。藻類の生産力は光条件、水温、摂食など様々な要因が絡まって決定されており、その要因を特定することは難しい。地下水自体の藻類生産性への影響は、摂食行動などの要因を除去した環境で再検討する必要があるだろう。純生産速度は夏季に地下水で高く、冬季に表層水で高くなる傾向がみられた。純生産速度は光合成による生産速度から呼吸速度を差し引いたものであり、呼吸量の多寡が純生産速度に影響したと考えられる。夏季の地下水河川を除き、純生産速度の中央値が負の値を示したことからも、本実験河川では呼吸による消費が激しいことが分かる。実際に過去に実験河川で行われた研究においても、純生産速度は負の値を示している（萱場 2005）。呼吸量は水温依存性が高く、高い水温では生物の活性があがることで呼吸速度が速くなる。結果として、夏季に温度の高い表層水河川、冬季に温度の高い地下水河川で呼吸速度が上昇し、純生産速度が低下したと考えらえる。

二次生産量のうち、水生昆虫湿重量に関しては、夏季は両河川ともに湿重量が小さく、冬季は地下水で大きくなる傾向がみられた。水生昆虫は春から秋にかけて羽化する種が多く、夏は陸上への羽化によって水生幼虫が減少した状態であったと考えられる。一方で、冬季は孵化した個体が成長する時期であり、水中の水生昆虫量が多くなる。水生昆虫の成長の最も重要な要因は成長期の積算水温であり（Merrit & Cummins 1996）、冬季の地下水河川の高水温が成長速度を増加させたと考えられる。このような水生昆虫湿重量の動態は、羽化量にも反映されている。夏季は、高温の表層水河川で羽化量が大きかった一方で、冬季は地下水河川で羽化量が大きかった。湧水河川と表層水河川の羽化動態を調べた村上ほか（2007）では、湧水河川でほぼ年中を通して羽化が確認されたが、表層水河川では冬季はほぼ羽化がみられなかった。この理由としては、水温による成長速度増加だけでなく、流量変動による攪乱の影響もあると考察されている。本実験河川では、流量はほぼ一定を保っていたため、羽化量の違いは水温の影響が強いといえるだろう。また、羽化水生昆虫は陸域のクモ類、コウモリ類、

鳥類などの主要な餌資源であり（Kato et al. 2003; Fukui et al. 2006）、地下水河川の安定的な羽化量は冬季に不足しがちな餌の供給源として機能している可能性がある（村上 2007）。

魚類湿重量は、地下水河川で夏季・冬季ともに多くなる傾向がみられた。地下水が魚類の生産性や分布に与える影響は古くから認識されており、生息の適正水温を超えた際の避難場として特に夏と冬にその重要性が高くなる（Power et al. 1999）。本研究の成果はこの主張を実験的に支持した例となる。比較的高温耐性のあるコイでも孵化期の適正水温の上限は30℃であり（日本水産資源保護協会 1983）、夏季において30℃以上を超える日も観測された本実験の表層水河川から、多くの魚種が冷温の地下水河川へ退避した可能性がある。一方で、低水温下では魚類の代謝が低下し、活動量の低下や死亡率の増加につながる（Hurst 2007）。温度差の激しい平野部においては、わずか2～5℃ほどの水温変化でも暖温性魚類の高温・冷温避難場としては十分機能していることが示唆された。

4.4 保全管理への提言

地下水湧出河川の保護政策では、主に冷水性生物や希少種の保全に焦点が当てられてきた。本研究の成果は、15%程の地下水の寄与による数℃の水温変化が、平野に生息する暖温性魚類の高温・低温からの避難場を提供、冬季の成長速度、代謝速度の増加、陸域への二次生産量を高める可能性を示した。このような温度変化を引きおこす地下水の湧出地は、水系ネットワークの各所に目に見えない形で存在し、水系全体の多様な生態系機能を支えていると考えられる。地下水は人々の日々の生活や産業活動においても使用されており、将来の気候変動下においてその需要が高まる可能性がある。地下水の湧出量が減少し、水温を変化させる効果が低下した場合、これらの地下水環境を一時的に利用し生存してきた種の消失や、地下水によって高まった生産性に支えられてきた陸域生態系への悪影響が引き起こされうる。気候変動適応策や緩和策を考える際には、河川生態系に供給される地下水量が減少しないように適切な地下水管理と土地開発を行う必要がある。そのうえで、水系内に散在する地下水環境を特定・保護し、生物が短期でそこへと移動できるように河川の連結性を高めることが重要となるだろう。

５．謝辞

本研究の遂行にあたって、土木研究所自然共生研究センターの各メンバーに調査員として多大な支援を頂いた。ここに記して謝意を表す。

６．参考文献

Barbarossa, V., R. J. P. Schmitt, M. A. J. Huijbregts, C. Zarfl, H. King, and A. M. Schipper. (2020). Impacts of current and future large dams on the geographic range connectivity of freshwater fish worldwide. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 117:3648-3655.

Ebersole, J. L., R. M. Quiñones, S. Clements, and B. H. Letcher. 2020. Managing climate refugia for freshwater fishes under an expanding human footprint. Frontiers in ecology and the environment 18:271-280.

Fukui, D., M. Murakami, S. Nakano, and T. Aoi. (2006). Effect of emergent aquatic insects on bat foraging in a riparian forest. The Journal of animal ecology 75:1252-1258.

Friberg, N., J. B. Dybkjaer, J. S. Olafsson, G. M. Gislason, S. E. Larsen, and T. L. Lauri

dsen. (2009). Relationships between structure and function in streams contrasting in temperature. Freshwater biology 54:2051-2068.

Ishiyama, N., K. Miura, T. Inoue, and M. Sueyoshi. (2021). Geology‐dependent impacts of forest conversion on stream fish diversity. Conservation.

石山信雄，中田康隆，末吉正尚. (2020). 気候変動下での河川ネットワーク管理. 河川, 2020, 76.11: 60-65.

環境省. (2010). 湧水保全・復活ガイドライン. https://www.env.go.jp/water/yusui/guideline/full.pdf

Kato, C., T. Iwata, S. Nakano, and D. Kishi. (2003). Dynamics of aquatic insect flux affects distribution of riparian web-building spiders. Oikos 103:113-120.

萱場祐一. (2005). 溶存酸素濃度の連続観測を用いた実験河川における再曝気係数,一次生産速度及び呼吸速度の推定. 陸水学雑誌 66:93-105.

国土交通省. (2014). 水循環基本法. https://www.cas.go.jp/jp/seisaku/mizu_junkan/about/pdf/00_kihonho_all.pdf

Kurylyk, B. L., K. T. B. MacQuarrie, T. Linnansaari, R. A. Cunjak, and R. A. Curry. (2015). Preserving, augmenting, and creating cold‐water thermal refugia in rivers: concepts derived from research on the Miramichi River, New Brunswick (Canada). Ecohydrology 8:1095-1108.

Merritt, R. W., and K. W. Cummins. (1996). An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall Hunt.

村上正志，大島成生，山岸哲. (2007). 羽化水生昆虫が河畔林の鳥類におよぼす影響. 山階鳥類学雑誌 38:80-89.

Power, G., R. S. Brown, and J. G. Imhof. (1999). Groundwater and fish—insights from northern North America. Hydrological processes 13:401-422.

R Core Team. (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Sakai, M., G. Hoshi, and R. Wakiya. (2023). Ecosystem Functions of a Spring-Fed Tributary in Providing Foraging Habitat and Thermal Refuge for Juvenile Masu Salmon. Ichthyology & Herpetology 111:44-53.

Tolod, J. R., J. N. Negishi, N. Ishiyama, M. K. Alam, M. A. T. M. T. Rahman, P. Pongsivapai, Y. Gao, M. Sueyoshi, and F. Nakamura. (2022). Catchment geology preconditions spatio-temporal heterogeneity of ecosystem functioning in forested headwater streams. Hydrobiologia 849, 4307-4324.

Watanabe, K., S. Mori, and M. Nishida. (2003). Genetic relationships and origin of two geographic groups of the freshwater threespine stickleback, “hariyo.” Zoological science 20:265-274.

・助成事業者

氏名：末吉　正尚

所属：国立研究開発法人国立環境研究所　研究員

・共同研究者
氏名：森照貴
所属：国立研究開発法人土木研究所
氏名：松澤優樹
所属：国立研究開発法人土木研究所