

河川基金助成事業

「水生昆虫の成虫はどこにいる？
—微気象条件に着目した生息場環境に関する基礎的
研究—」

助成番号：2024-5311-003

熊本県立大学緑の流域治水研究室
学術研究員 中川 智裕

2024 年度

1. はじめに

水生昆虫は、生活史の少なくとも一部を水域で過ごす種と定義され、低次消費者として藻類やリターなどの大型有機物を破碎する、あるいは多様な生物の餌資源となることで、河川生態系において重要な役割を担っている¹⁾²⁾。そのなかでも、カゲロウ、カワゲラ、トビケラ（EPT）は、その生活史において、幼虫期は水域で過ごし、羽化し成虫になると陸域へと移動し、交尾や産卵を行う。これらEPTは河川の上流域では一般的に種多様性および個体数が卓越する。また、水質や環境変化に対する感受性が高いことから、河川生態系の健全性を評価する指標生物として広く利用されてきた³⁾⁴⁾⁵⁾。

これまで、河川生態系の機能は、河川—河畔の横断方向⁶⁾⁷⁾、表流水—河床間隙域—地下水⁸⁾⁹⁾の垂直方向、および上流—下流の縦断方向¹⁰⁾の3次元空間において、あるいはさらに時間的変動を加えた4次元時空間¹¹⁾において、連続性を有することで維持されてきたとされる。EPTにおいても、幼虫では主に遊泳、歩行、匍匐、流下によって、また、成虫では主に飛翔によって河川空間を移動することが知られている。特に一部の成虫（たとえばヒゲナガカワトビケラ *Stenopsyche marmorata*）では、幼虫期の流下を補償するために、上流へと遡上飛行を行うことが知られている¹²⁾¹³⁾。したがって、少なくとも一部の分類群にとって、この飛翔において利用する水面並びに地表面から上空にかけての連続性が、その他の空間的連続性と同様に、個体群の再生産のうえで重要な意味を持つと考えられる。しかしながら、飛翔空間に着目した研究は、極めて限定的である。その理由のひとつとして、採捕技術の制約から空中での調査が困難であり、十分なデータが得られていないことが挙げられる。EPTが移動・定着・繁殖のためにどのような空間を利用しているのかを解明することは、河川生態系の空間的連続性を拡張して捉えるためにも重要であり、生態系の保全および気候変動や土地利用変化に対する適応戦略の構築にも資するものと考えられる。

EPT成虫の生息環境に関するこれまでの研究として、河川からの距離や高さなどの物理的環境要因に着目したものと、気温や相対湿度、風速風向などの微気象的要因に着目したものの、土地利用といった人為的・景観的要因に着目したものが挙げられる。Peterson et al. (1999)¹⁴⁾は物理的環境要因と景観的要因に着目し、河川からの距離が増加すると個体数が減少すること、および一部の分類群はオープンな空間よりも河畔植生に多いことを明らかにした。同様に、中川ら（未発表）は、北海道札内川扇状地区間においてカゲロウ目、トビケラ目は河川近傍に分布している一方で、カワゲラ目ミドリカワゲラ科は河畔林内部にまで分布していることを示した。また、Didham et al. (2012)¹⁵⁾ および中川ら（未発表）は、トビケラ目の中には10m以上の高さに分布するものもいることを明らかにし、さらには空間的に棲み分けていることを示唆した。これらの知見から、EPT成虫は水面上から河畔域までを3次的に広く利用していることが考えられる。Harris & McCafferty (1977)¹⁶⁾は河川水面から高さ18.3mに架かる橋梁までの垂直方向に粘着トラップを設置してEPTおよびトンボ目の飛翔高度を示した。

こうした物理的な要因に加えて、微気象要因がEPTの生息環境に影響を与える可能性が指摘されている。たとえば、水生昆虫は脱水のリスクを避けるために、冷涼かつ湿潤な環境を好む傾向があり、河畔植生はそのような微気象要因を創出するために、EPT成虫の利用空間として機能している可能性がある¹⁷⁾¹⁸⁾¹⁹⁾。その一方で、開発などによってひとたび植生の被覆が失われると、日射量が増加し、風の分散が抑制される²⁰⁾。このような環境が創出された農地などでは、河畔域が高温乾燥条件となり、水生昆虫の生息範囲を限定することが報告されている²¹⁾。微気象要因は物理的環境要因や人為的

要因に密接に関連し²²⁾、直接的または間接的に生物生息場へ影響を与えていることが考えられる。しかしながら、このような微気象要因や、微気象要因を含めた複数の要因を野外で同時に観測してEPTの生息場環境を明らかにした研究はなく、EPT成虫の生息環境との関連性を明らかにするためには、より詳細な調査が必要である。

本研究は、河川—河畔空間における物理的環境要因と微気象要因に着目し、河川性水生昆虫成虫の生息場環境を解明することを目的とした。特に高高度トラップ用いた調査によって、山地溪流区間におけるEPTの垂直分布の実態を解明することを試みた。その意義は、（１）河川生態系の空間的連続性の概念を拡張して捉え直すこと、（２）EPT分類群を包括的に扱いながら、生息場環境と微気象の関係を評価することで、既存のハビタット連続性の枠組みに基づく河川生態系の保全策の再考を促す点にある。

キーワード：垂直分布，空中トラップ法，EPT成虫，微気象要因，生息場環境

2. 方法

2.1 調査地の概況

熊本県南部を流れる球磨川水系の川辺川およびその支流である椎葉谷川の3区間を調査対象とした（図 2-1）。川辺川は熊本県五木村に源を発し、南西へ約60 km流下した後、球磨川へ合流する。上流域は山間部を流れる典型的な山地溪流であり、溪畔林が発達している。中流域に至ると、流路は次第に開け、河川沿いには扇状地が形成され、農地や集落が点在する。

椎葉谷川は、仰烏帽子山（標高1301.7m）を源流とし、南東へ約10km流下したのち、川辺川へ合流する。流域は急峻な山岳地帯に位置し、流路勾配が大きい典型的な山地溪流である。流域の大部分は広葉樹を主体とする天然林に覆われており、河畔域の植生も密に発達している。流域には人為的な改変はほとんどみられず、自然度の高い環境が維持されている。

本研究では、調査区間として椎葉谷川に1区間(Sh区)、川辺川に2区間（Kb1区、Kb2区）を設定した。Sh区は勾配の急な山地に位置し、周辺に街灯や人家はない。一方でKb1区、Kb2区が位置する川辺川の中流域は、河畔林の被覆率が低く、開放的な環境が広がる区間である。これらの異なる景観を有する複数の調査区間を設定することで、上流から中流に生息するEPT成虫を捉えることを目的とした。

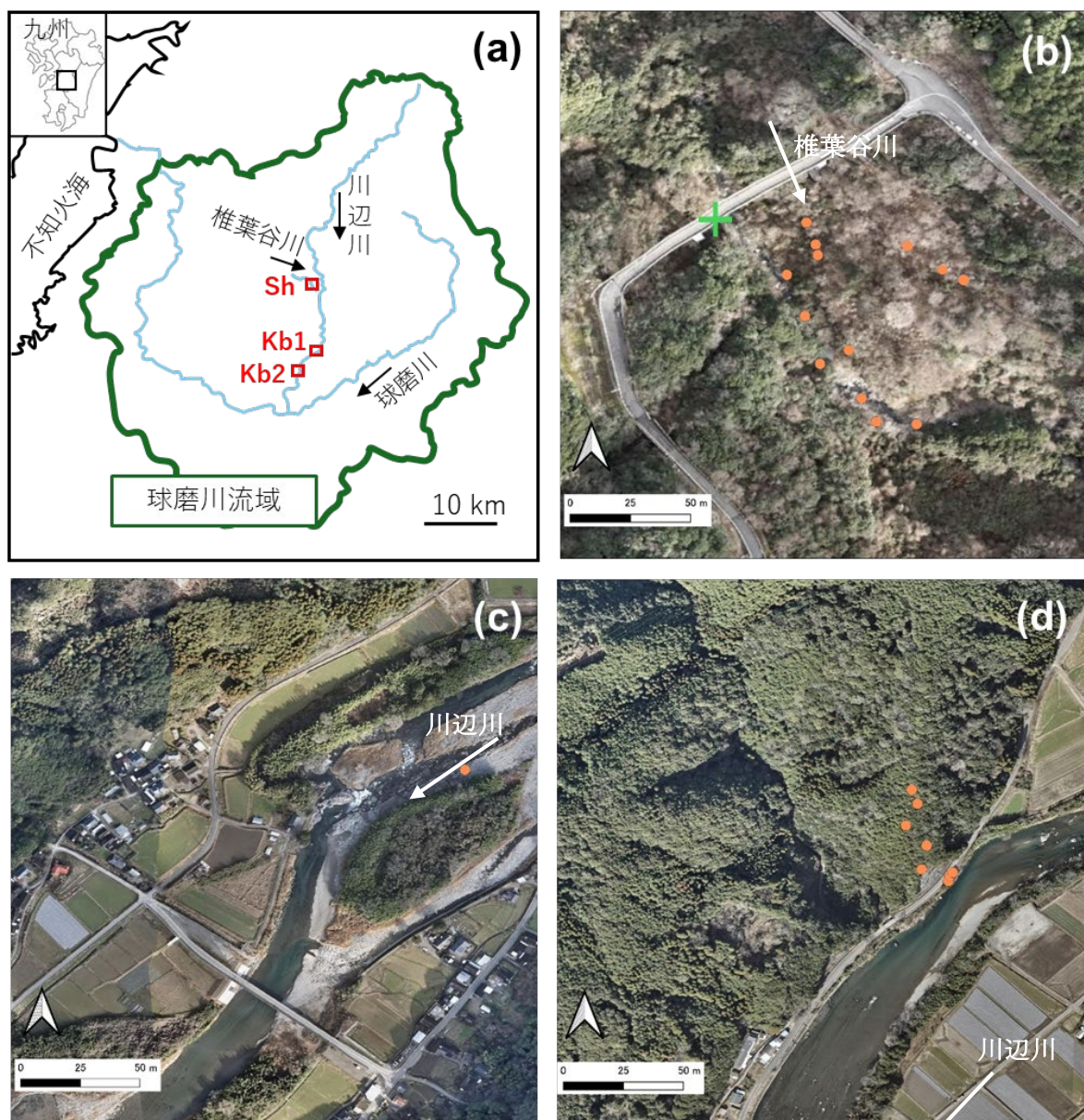


図 2-1 調査地. (a)球磨川流域と調査対象河川の川辺川と椎葉谷川を示す。(b)、(c)、(d)はそれぞれ Sh 区、Kb1 区、Kb2 区の航空写真（国土地理院地図）を示す。白色の矢印は河川の流下方向、オレンジ色の点は樹枝トラップ、緑色の十字は橋梁トラップの位置を示す。

2.2 EPTの空間分布

河畔域および水面付近のEPT成虫を捕獲するために、各調査区間において、生育する樹木の枝に粘着トラップを設置した（図 2-2）。粘着トラップは、透明アクリル板（257 mm × 100 mm）に無色無臭の粘着剤（ハエトリ粘着エアゾール；ニッソーグリーン社）を噴霧して製作し、雨除けとしてジッパー付きビニール袋を取り付けた。このうち一部には、微気象条件を取得するための温度・湿度ロガー（IBS-TH1；Inkbird社）をその下部に取り付けた（2.3参照）。粘着トラップは地面または水面から1～2mの高さで結束バンドを用いて樹枝に直接固定するか、ロープで固定した（図 2-3a、b）。樹枝にロープで固定する場合は、粘着トラップ3枚をロープ連結させて樹冠付近の樹枝から吊るした（図 2-3b）。このとき、樹冠付近（高層）、地表付近（低層）、両者の中間（中層）において捕獲を行うため、以下の方法を執った。すなわち、まず水糸を付けた滑車を、設置目標の樹枝を超えるように投げ上げ、その枝の反対側で直径3mmのポリエステル製ロープを滑車に通した。次に、水糸を巻き上げ

て、滑車を樹枝高度に設置した。滑車に通してあるロープに、地面に対する高さをおよそ3分割するように粘着トラップを取り付けた。粘着トラップの回収と再設置の際には、このロープを遣り繰りして行った。各地点の物理条件として、トラップについて水際からの水平距離、地面に対する高さ（垂直距離）、水面に対する高さをスケールもしくはレーザー式距離計（PF4；MILESEEY社）を用いて計測した。粘着トラップはSh区に12地点、Kb1区に1地点、Kb2区に8地点設置した。2024年5月4日から順次設置していき、8月5日まで1～5回の回収を行った。1回あたりの設置期間は18～988時間であった。回収したトラップは75%エタノールに浸漬して2日以内に研究室へ持ち帰った後、EPTについて、丸山・花田（2016）²³⁾および川合・谷田（2018）²⁴⁾を参考に分類可能な分類群に分類して個体数を記録した。

水面付近から高高度を飛翔するEPTを捕獲するために、Sh区にかかる既設の橋梁（野原橋；相良村）に粘着トラップを26枚設置した（図 2-4）。橋梁は、レーザー式距離計により計測したところ、高さ59mであった。粘着トラップ同士はロープで連結して欄干から下ろし、端を水中に固定した。また26枚のトラップのうち10枚に、温度・湿度ロガーをその下部に取り付けた。設置は2024年8月1日から8月5日までの5日間行い、回収後は樹枝に設置したトラップと同様の処理および記録を行った。

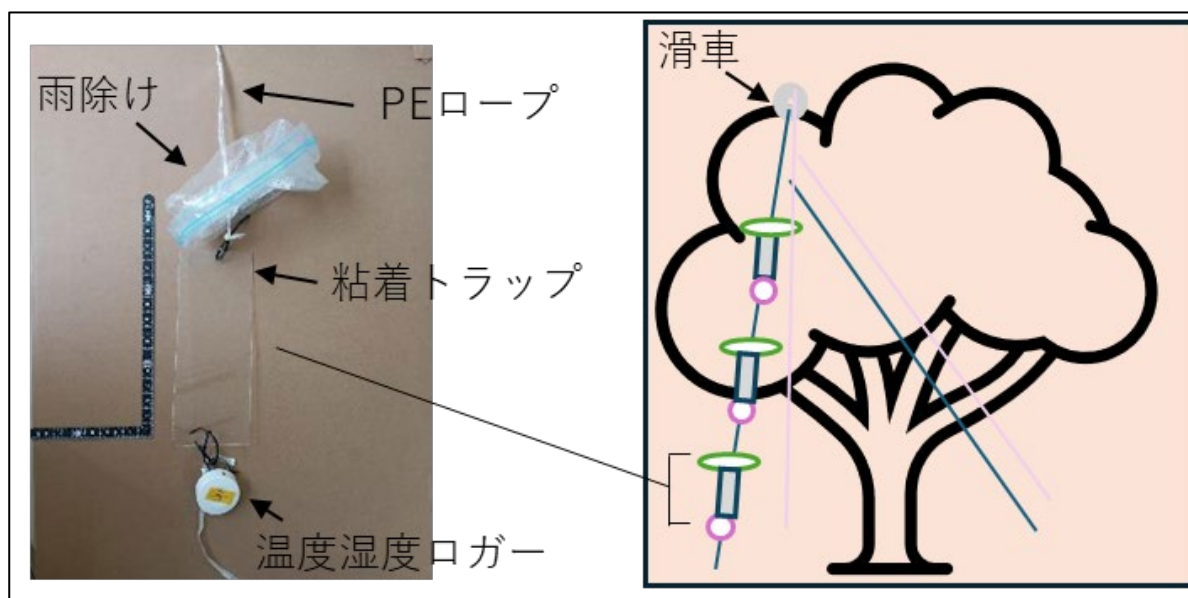


図 2-2 使用した粘着トラップ。右図はロープで固定したトラップの模式図を示す。



図 2-3 (a) Sh 区に設置したトラップ。(b) Kb1 区におけるトラップの設置作業。

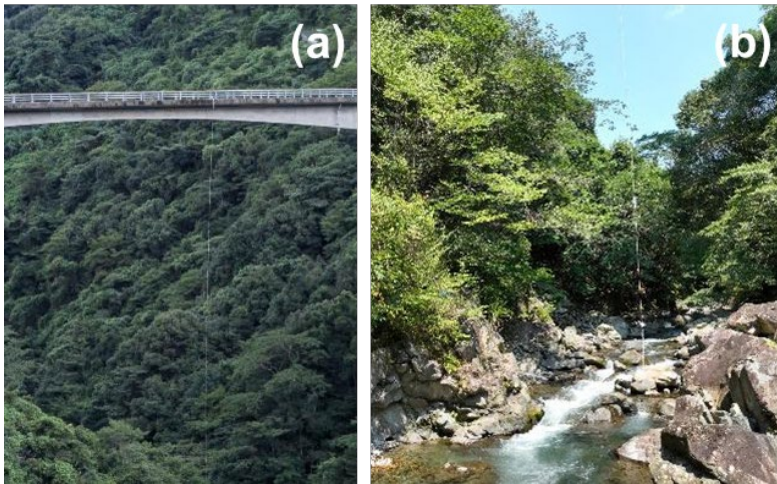


図 2-4 橋梁に設置した粘着トラップの上部 (a) と下部 (b)

2.3 微気象条件の取得

EPT成虫の微生息場について、微気象条件との関連性を明らかにするため、気温・相対湿度ロガーを合計24枚の粘着トラップに取り付けてデータを取得した（図 2-3a）。気温および相対湿度はトラップ期間中30分ごとに記録し、トラップの回収時にデータ回収を行った。滑車の落下、雨によるセンサー浸水、動物の接触と考えられる原因によってデータ欠損が生じたために、トラップの設置期間に対応するデータは30個であった。水生昆虫について、ある特定の時間帯に羽化や群飛を行うものが数多く報告されている²⁵⁾。さらに、すべての地点において、日中は気温と相対湿度の変動が大きく、夜間は相対湿度が100%に近い値で安定していた。これらを踏まえ、微生息場スケールのより細かな気象条件の変動の影響を調べられるよう、トラップ期間の時間について、4:00–8:00を時間帯1、8:00–12:00を時間帯2、12:00–16:00を時間帯3、16:00–20:00を時間帯4、20:00–0:00を時間帯5、0:00–4:00を時間帯6に分類し、気温と相対湿度の平均と標準偏差を算出して解析に用いた。

2.4 統計解析

EPT全体、各目、および総個体数の4%以上を占める科を対象に、すべてのサンプリングデータを用いて空間分布の解析を実施した。取得した物理条件についてピアソンの相関分析を行ったところ、地表高と水面高との間に強い相関が認められた（相関係数0.92, $p < 0.001$ ）ため、以降は地表に対する高さを垂直距離として、水平距離とあわせて解析に用いた。まず、水平方向および垂直方向のモデルをそれぞれ構築した。モデルの説明変数としてそれぞれの距離を、応答変数として各トラップにおける昆虫の個体数を設定した。このとき説明変数には、距離とその2次多項式項を含め、ランダム効果に河川、区間、回収期を、また、オフセット項にトラップの設置時間を設定した。誤差分布をポアソン分布と仮定した。2次多項式項を導入したのは、距離に対する個体数を散布図で表現した結果、データの分布がコブ型を示しており、このようなデータには2次多項式の適用がモデル適合度を増加させる可能性があるためである²⁶⁾。

最適なモデルを得るために、赤池情報量規準（AIC）の値を用いて、2次多項式項を含むフルモデルと、2次多項式項を除外した縮小モデルを比較した。AICがフルモデルと比較して2以上低下しない場合は、2次多項式項を削除した。

カワトビケラ科は、水平および垂直距離のモデルの統計的有意性を確認したため、最適な水平方向および垂直方向のモデルに含まれるすべての説明変数を組み込んだGLMMを作成し、河川河畔域の空間

における個体数を2Dモデルで予測した。Wald検定を用いて、各パラメータの統計的な有意性を確認した。2Dモデルの有意性は、尤度比検定を用いて、帰無モデルとの比較によって評価した。また、カワトビケラ科以外の科（個体数が4%未満の科も含む）について、サンプリングの試行ごとに合計した個体数を応答変数として同様の手順で解析し、2Dモデルを作成した。

EPT全体、各目、トビケラ目カワナガレトビケラ科およびカワトビケラ科について、微気象条件との関連性の解析を行った。気温と相対湿度の平均と相対湿度について、主成分分析（PCA）を行い第1主成分（PC1）と第2主成分（PC2）を抽出した。2つの主成分がEPT個体数に与える影響を調べるため、ローガーを付けたトラップにおけるすべてのデータを用いて、説明変数に、最適な水平方向および垂直方向のモデルに含まれるすべての説明変数、PC1およびPC2を、応答変数として各トラップにおける昆虫の個体数を設定してGLMMを作成し、これをフルモデルとした。このフルモデルからPC1、PC2を除いたGLMMを帰無モデルとして尤度比検定を行った。なお、水平距離、垂直距離、PC1、PC2には事前に多重共線性の有無を確認し、認められなかった。以上の統計解析はR（バージョン4.4.3）²⁷⁾のglmmTMBパッケージを用いて行い、有意水準を5%とした。

3. 結果

3.1 群集構造の概要

すべてのトラップによって捕獲されたEPT個体数は659個体であり、そのうちカゲロウ目は5科67個体、カワゲラ目は5科32個体、トビケラ目は13科560個体であった（図 3-1、表 3-1）。Sh区にのみ出現した分類群は24種、Kb1区にのみ出現した分類群は1種、Kb2区にのみ出現した分類群は8種であり、各区間で優占していた分類群はそれぞれ、ナガレトビケラ属の複数種（*Rhyacophila* spp.）、カワトビケラ科の複数種（*Philopotamidae* spp.）、フリントナガレトビケラ（*R. flinti*）であった。

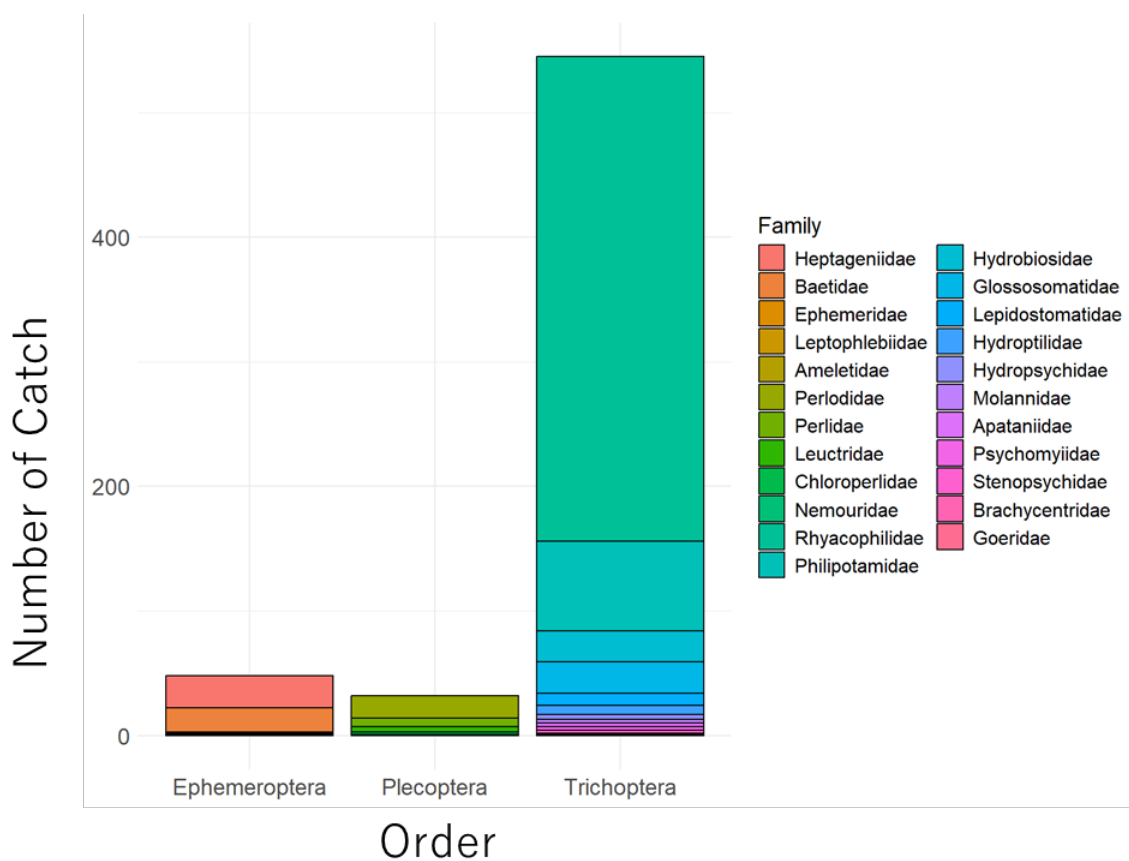


図 3-1 各分類群の捕獲数。

表 3-1 全トラップにて捕獲した EPT 群集。

Order	Family	Species	Overall	Section		
				Sh	Kb1	Kb2
Ephemeroptera			67	41	2	24
	Leptophlebiidae		1	1	0	0
	Leptophlebiidae	sp.	1	1	0	0
	Ameletidae		1	1	0	0
		<i>Ameletus montanus</i>	1	1	0	0
	Baetidae		19	6	2	11
		<i>Baetiella japonica</i>	10	2	2	6
		<i>Acentrella gnom</i>	2	2	0	0
		<i>Centroptilum rotundum</i>	2	0	0	2
		<i>Cloeon</i> spp.	4	2	0	2
		Baetidae sp.	1	0	0	1
	Heptageniidae		26	20	0	6
		<i>Epeorus aesculus</i>	3	3	0	0
		<i>Epeorus latifolium</i>	2	2	0	0
		<i>Ecdyonurus kibunensis</i>	5	4	0	1

	<i>Ecdyonurus scalaris</i>	2	2	0	0
	<i>Ecdyonurus viridis</i>	1	1	0	0
	<i>Cinygmula</i> sp.	2	2	0	0
	<i>Thamnodontus tobiironis</i>	1	1	0	0
	<i>Heptagenia kyotoensis</i>	1	1	0	0
	Heptageniidae spp.	7	4	0	3
Ephemeridae		1	1	0	0
	<i>Ephemera linnaeus</i>	1	1	0	0
(Unidentifiable due to damage)					
	Ephemeroptera spp.	19	10	0	9
Plecoptera		32	14	2	16
	Leuctridae	4	0	2	2
	Leuctridae spp.	4	0	2	2
	Nemouridae	1	1	0	0
	<i>Indonemoura nohirae</i>	1	1	0	0
	Perlidae	7	6	0	1
	<i>Flavoperla hagiensis</i>	5	5	0	0
	<i>Kamimuria</i> spp.	1	0	0	1
	<i>Perlidae</i> sp.	1	1	0	0
	Perlodidae	18	5	0	13
	<i>Skwala</i> spp.	18	5	0	13
	Chloroperlidae	2	2	0	0
	<i>Suwallia shimizui</i>	2	2	0	0
Trichoptera		560	427	10	123
	Apataniidae	3	1	0	2
	<i>Moropsyche parvula</i>	3	1	0	2
	Rhyacophilidae	389	350	1	38
	<i>Rhyacophila flinti</i>	31	2	1	28
	<i>R. clemens</i>	47	47	0	0
	<i>R. nipponica</i>	1	1	0	0
	<i>R. kawamurae</i>	0	0	0	0
	<i>R.</i> spp.	310	300	0	10
	Hydrobiosidae	25	5	0	20
	<i>Apsilochorema sutshanum</i>	25	5	0	20
	Psychomyiidae	3	0	0	3
	<i>Psychomyia</i> spp.	3	0	0	3
	Hydroptilidae	7	0	0	7
	<i>Hydroptila</i> spp.	7	0	0	7
	Philopotamidae	72	46	7	19

<i>Chimarra</i>	<i>tsudai</i>	3	1	0	2
<i>Chimarra</i>	sp.	7	0	0	7
<i>Dolophilodes</i>	spp.	2	1	0	1
<i>Wormaldia</i>	<i>niiensis</i>	1	1	0	0
<i>Wormaldia</i>	sp.	1	1	0	0
Philopotamidae	spp.	58	42	7	9
Stenopsychidae		2	1	1	0
<i>Stenopsyche</i>	<i>marmorata</i>	2	1	1	0
Hydropsychidae		4	3	0	1
<i>Cheumatopsyche</i>	<i>galloisi</i>	1	0	0	1
Hydropsychidae	spp.	3	3	0	0
Lepidostomatidae		10	8	1	1
<i>Lepidostoma</i>	<i>orientale</i>	1	1	0	0
Lepidostomatidae	spp.	9	7	1	1
Brachycentridae		1	1	0	0
<i>Eobrachycentrus</i>	<i>vernalis</i>	1	1	0	0
Molannidae		3	0	0	3
Molannidae	spp.	3	0	0	3
Glossosomatidae		22	9	1	12
<i>Glossosoma</i>	<i>ussuricum</i>	3	1	0	2
<i>G.</i>	<i>nichinkata</i>	1	0	1	0
<i>Agapetus</i>	<i>sibiricus</i>	1	1	0	0
Glossosomatidae	spp.	17	7	0	10
Goeridae		1	1	0	0
<i>Goera</i>	<i>nigrosoma</i>	1	1	0	0
(Unidentifiable due to damage)					
Trichoptera	spp.	18	1	0	17

3.2 水面直上の垂直分布

Sh区の既設の橋梁に設置したトラップにおける個体数、気温および相対湿度を図 3-2に示す。捕獲したすべてのEPT分類群のうち、ヒラタカゲロウ科が16個体と最も多く、さらに水面付近から25m程度の地点まで広範囲で捕獲された。20mから50mまでの地点では個体が捕獲されなかったが、55m地点でヒゲナガカワトビケラ科のヒゲナガカワトビケラ雌1個体が捕獲された。気温の平均については、水面付近が25.2℃と最も低く、垂直距離が増加するにつれて増加し、橋梁付近で29.2℃であった。一方で、相対湿度の平均は水面付近が93.4%と最も高く、垂直距離が増加するにつれて減少し、橋梁付近で82.6%であった。また気温および相対湿度の標準偏差はそれぞれ±2.8℃、±6.8%であったのに対し、橋梁付近ではそれぞれ±4.1℃、±13.5%であった。

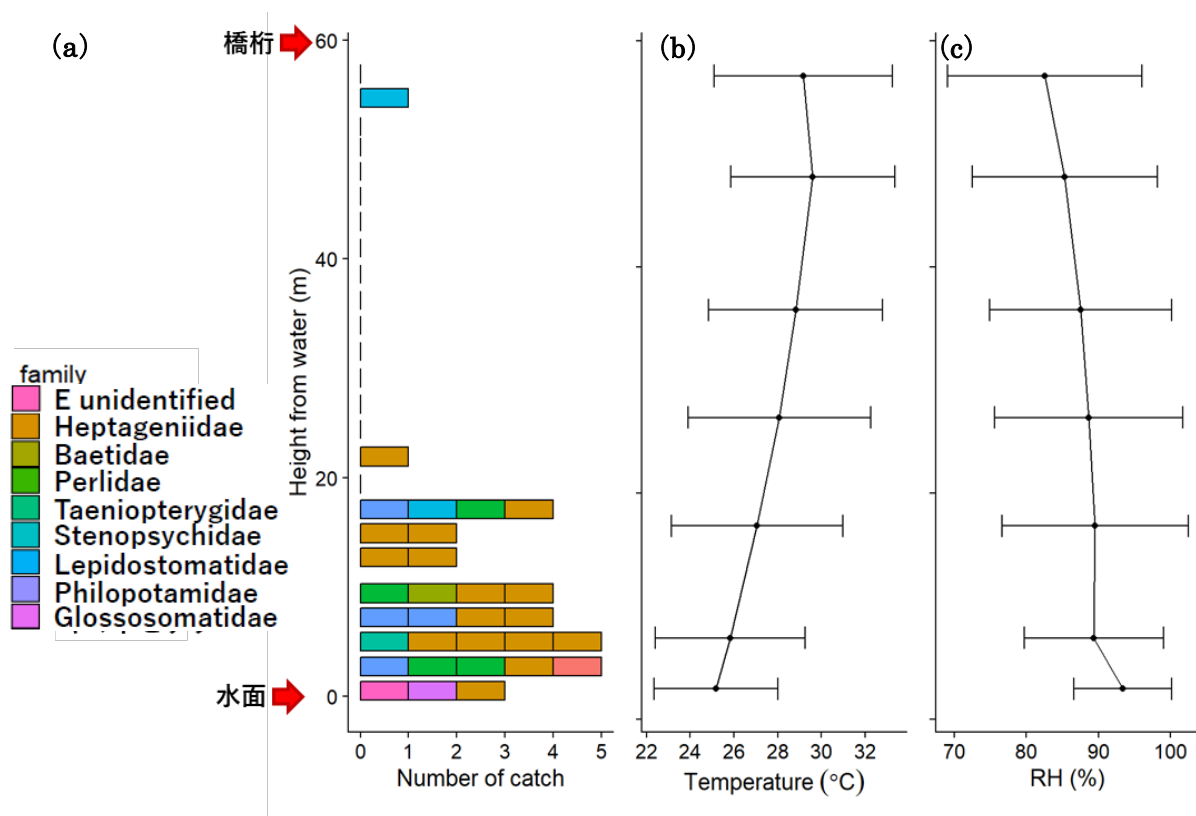


図 3-2 橋梁トラップの垂直距離と捕獲数 (a)、気温 (b)、相対湿度 (c) の関係. 気温および相対湿度はトラップ期間 (2024 年 8 月 1 日~8 月 5 日) におけるものであり、点は平均、エラーバーは標準偏差を示す。

3.3 水際および森林内の空間分布

今回の研究で設置したトラップ地点の水平距離、地面からの垂直距離（最小—最大）は、それぞれ 0.0—96m, 0.043—57mであった。水平距離について、すべての科は水面上および水際から10m付近までの距離で多く捕獲された（図 3-3）。その一方で、カワトビケラ科を除くすべての科は50m以上離れた地点で捕獲されなかった。またカワトビケラ科についても、75m付近で1個体が捕獲されたのみであった。構築したGLMMについて、尤度比検定の結果、ナガレトビケラ科、カワトビケラ科、ヤマトビケラ科、アミメカワゲラ科について、水平距離を説明変数に含むフルモデルが統計的有意性を持った ($p < 0.05$, 表 3-2)。Wald検定の結果、ナガレトビケラ科およびカワトビケラ科について、水平距離が有意な説明力を持ち、水平距離が増加すると、個体数が減少した（いずれも $p < 0.01$ ）。ヤマトビケラ科およびアミメカワゲラ科について、水平距離が個体数に対して有意な説明力を持たなかった ($p > 0.05$)。垂直距離について、ほとんどの科は10m以内で捕獲された（図 3-4）。その中でもナガレトビケラ科は5m以内の、水面に極めて近い高度で捕獲された。GLMMの構築と尤度比検定の結果、ナガレトビケラ科、カワトビケラ科、ヒラタカゲロウ科、ヤマトビケラ科について、水平距離を説明変数に含むフルモデルが有意性を持った ($p < 0.05$, 表 3-2)。Wald検定の結果、カワトビケラ科について、垂直距離が有意な説明力を持ち、垂直距離が個体数に対してコブ型の傾向を示し、5mまでは正の影響を、5mから10mまでは負の影響を及ぼした（いずれも $p < 0.01$ ）。ナガレトビケラ科、ヒラタカゲロウ科、ヤマトビケラ科について、水平距離が個体数に対して有意な説明力を持たなかった ($p > 0.05$)。

カワトビケラ科のモデルについて、AICによるモデル選択によって、水平距離を説明変数とするモ

デルおよび垂直距離とその2乗項を説明変数とするモデルが最適であると判断された。これらのモデルはどちらも統計的に有意であり、さらにそれぞれ含まれる説明変数が有意な説明力をもった。そこで双方向への距離を含む統計的に有意なGLMMを構築した（尤度比検定 $p < 0.001$ ）。モデルに対するWald検定の結果、水平距離、垂直距離、垂直距離の2乗項が有意な説明力を持った（水平距離： $p < 0.001$ ，垂直距離： $p < 0.001$ ，垂直距離の2乗： $p < 0.05$ ，図 3-5，表 3-3）。本科の個体数は、水面上および水際の5—8mほどの高さで最も多く、水平および垂直距離が増加するにつれて有意に減少した。一方で、その他の分類群のモデルについて、AICによるモデル選択によって、水平距離を説明変数とするモデルおよび垂直距離を説明変数とするモデルが最適であると判断された。これらのモデルはどちらも統計的に有意であり、さらにそれぞれ含まれる説明変数が有意な説明力をもった。そこで双方向への距離を含む統計的に有意なGLMMを構築した（尤度比検定 $p < 0.001$ ）。モデルに対するWald検定の結果、水平距離、垂直距離が有意な説明力を持った（水平距離： $p < 0.001$ ，垂直距離： $p < 0.001$ ，図 3-5，表 3-3）。カワトビケラ科を除いたEPTの個体数は、水平および垂直距離が増加するにつれて有意に減少した。

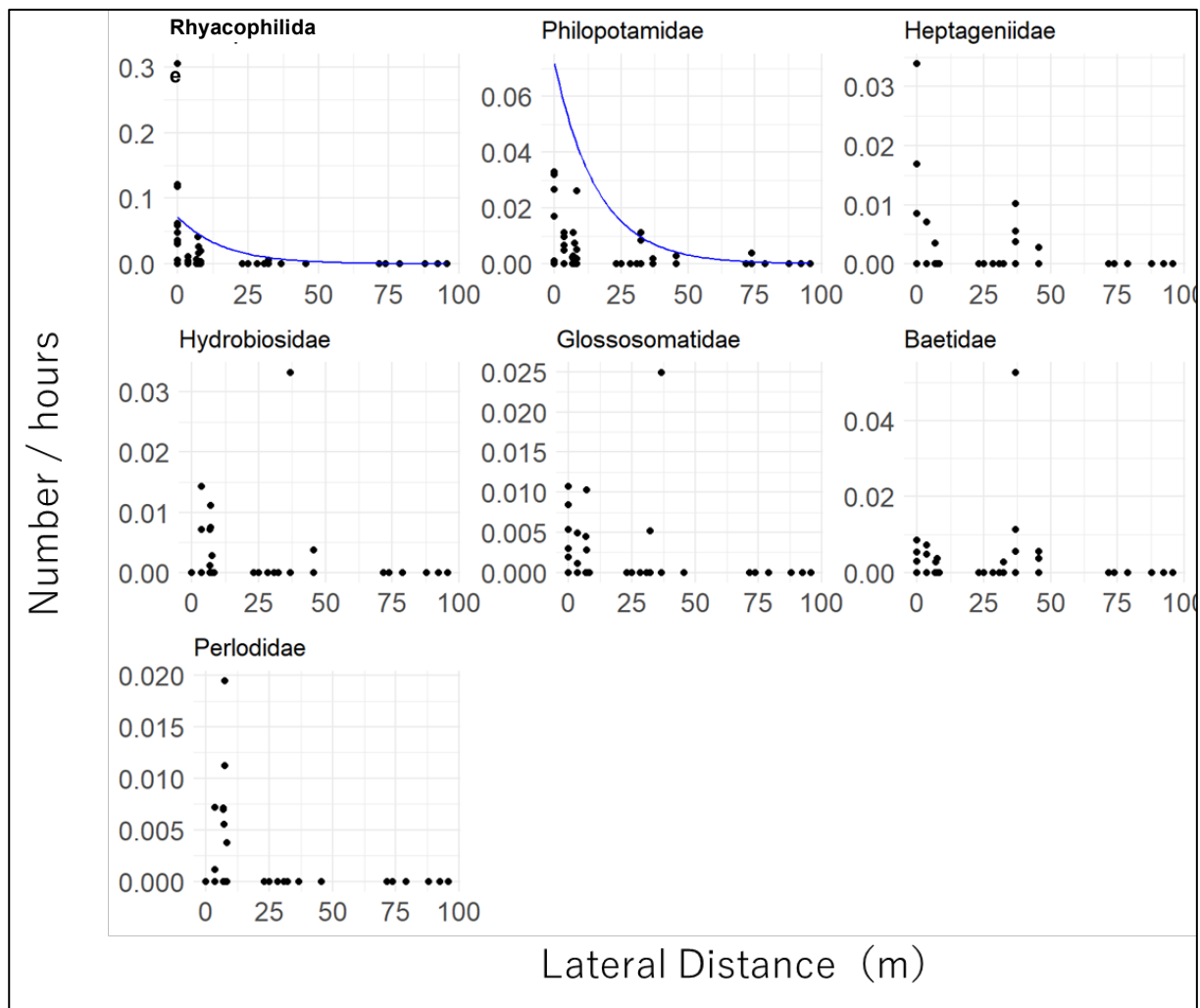


図 3-3 水平距離と EPT 個体数の関係。総個体数の 4%以上を占めたナガレトビケラ科 (Rhyacophilidae)、カワトビケラ科 (Philopotamidae)、ヒラタカゲロウ科 (Heptageniidae)、カワリナガレトビケラ科 (Hydrobiosidae)、ヤマトビケラ科 (Glossosomatidae)、コカゲロウ科 (Baetidae)、アミメカワゲラ科 (Perlodidae) について図示。構築した GLMM で水平距離が有意な説明

力を持った科については、そのモデルを青い線で示した。

表 3-2 水平および垂直距離に基づく成虫個体数の予測のための GLMMs の概要。科名とともに属名の略をカッコで示す：カゲロウ目 (E)；カワゲラ目 (P)；トビケラ目 (T)。各説明変数の回帰係数 (±標準誤差) と Wald 検定の結果を示す。水路からの水平距離と地表からの垂直距離をそれぞれ lateral D と vertical D とした。

Taxa	Parameters	Coefficients	Z values	p
Rhyacophilidae (T)	Lateral D (LD)	-0.28 (0.10)	-2.931	<0.01
	Vertical D (VD)	-0.11(0.10)	-1.091	0.275
Philopotamidae (T)	Lateral D (LD)	-0.062(0.021)	-2.983	<0.01
	Vertical D (VD)	0.56(0.25)	2.235	<0.05
	VD ²	-0.042(0.024)	-1.739	0.082
Heptageniidae (E)	Lateral D (LD)*			
	Vertical D (VD)	0.16(0.14)	1.102	0.2703
	VD ²	-0.010(0.0062)	-1.67	0.09483
Hydrobiosidae (T)	Lateral D (LD)*			
	Vertical D (VD)*			
Glossosomatidae (T)	Lateral D (LD)	-0.041(0.025)	-1.678	0.0933
	Vertical D (VD)**			
Baetidae (E)	Lateral D (LD)*			
	Vertical D (VD)*			
Perlodidae (P)	Lateral D (LD)*			
	Vertical D (VD)	2.2(2.6)	0.841	0.4001
	VD ²	-0.18(0.25)	-0.709	0.4785

*尤度比検定において統計的有意性なし(vs. 帰無モデル)

**データ数が不十分などの理由により推定値が非数

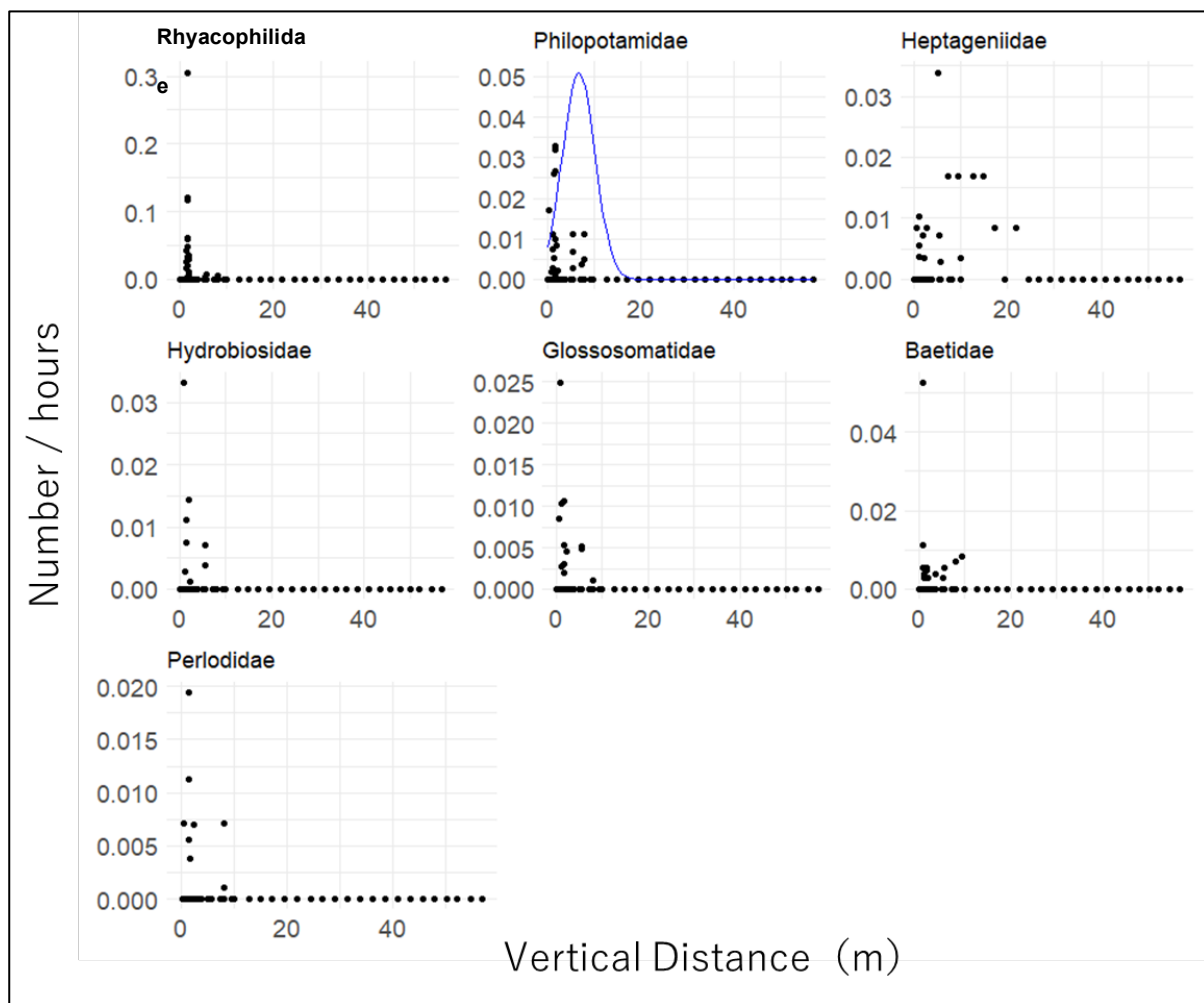


図 3-4 垂直距離と EPT 個体数の関係。総個体数の 4%以上を占めたナガレトビケラ科 (Rhyacophilidae)、カワトビケラ科 (Philopotamidae)、ヒラタカゲロウ科 (Heptageniidae)、カワリナガレトビケラ科 (Hydrobiosidae)、ヤマトビケラ科 (Glossosomatidae)、コカゲロウ科 (Baetidae)、アミメカワゲラ科 (Perlodidae) について図示。構築した GLMM で垂直距離が有意な説明力を持った科については、そのモデルを青い線で示した。

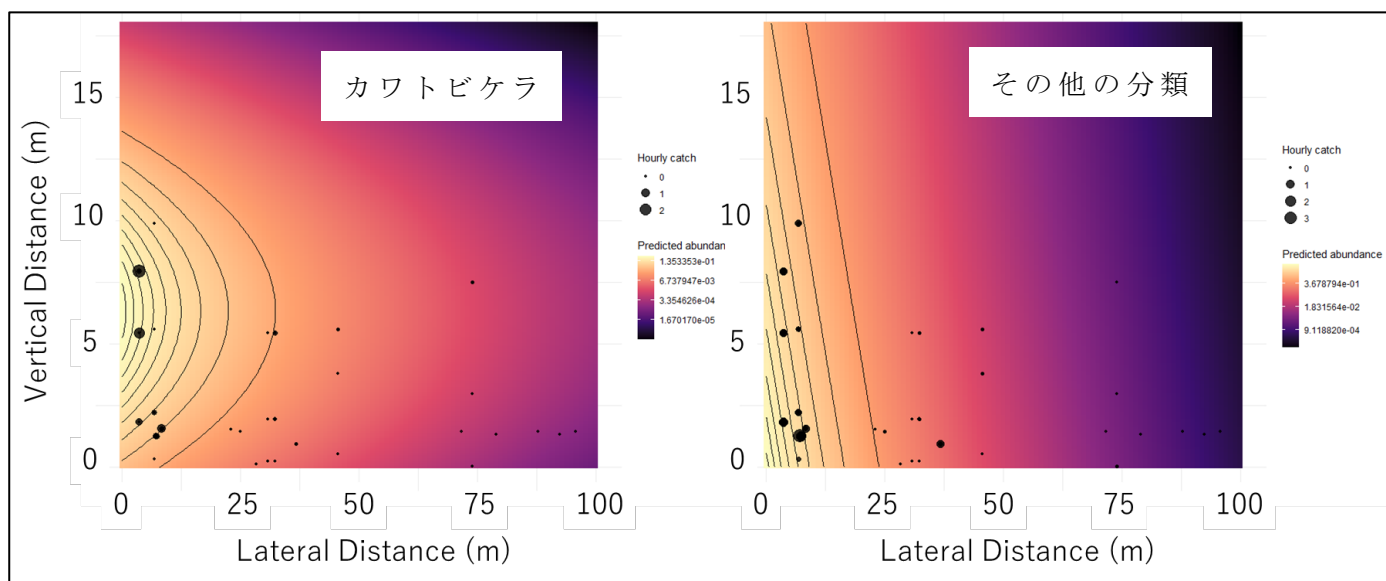


図 3-5 カワトビケラ科とその他分類群の 2D (水平—垂直) 分布モデル。説明変数として水平距離

を含む GLMM と垂直距離を含む GLMM の双方が統計的に有意で、かつ Wald 検定の結果それぞれの説明変数が有意な説明力を持った本科について、水平および垂直距離の両方を説明変数に含む GLMM を構築した。

表 3-3 水平および垂直距離の結合モデルに基づくカワトビケラ個体数の予測のための GLMMs の概要。各説明変数の回帰係数（±標準誤差）と Wald 検定の結果を示す。水路からの水平距離と地表からの垂直距離をそれぞれ lateral D と vertical D とした。

Taxa	Parameters	Coefficients	Z values	p
Philopotamidae (T)	Lateral D (LD)	-0.070(0.021)	-3.344	<0.001
	Vertical D (VD)	0.54(0.23)	2.343	<0.05
	VD ²	-0.042(0.021)	-1.964	<0.05

3.4 微気象条件の影響

ロガーを設置していたトラップ期間における気温と相対湿度の平均（±標準偏差）は、Sh区では気温：21.6（±4.7）℃，相対湿度：89.9（±3.8）%，Kb1区では気温：20.8（±0.4）℃，相対湿度：78.1（±0.1）%，Kb2区では気温：23.6（±0.4）℃，相対湿度：89.3（±4.6）%であった。また各時間帯における気温と相対湿度の平均（±標準偏差）について、時間帯1は気温：19.6（±3.7）℃，相対湿度：94.3（±4.5）%，時間帯2は気温：23.5（±4.9）℃，相対湿度：84.4（±8.3）%，時間帯3は気温：25.6（±4.9）℃，相対湿度：79.3（±9.8）%，時間帯4は気温：23.2（±4.0）℃，相対湿度：86.3（±6.9）%，時間帯5は気温：20.7（±3.9）℃，相対湿度：92.5（±4.1）%，時間帯6は気温：19.5（±3.7）℃，相対湿度：95.0（±3.4）%であった。相対的に日中は高温乾燥状態である一方で、夜間は低温湿潤状態であった。

PCAの結果から、第1および第2主成分までの寄与率はいずれの時間帯においても75%以上であった（表 3-4）。このことから、これら2つの主成分によって、今回記録した微気象条件は概ね説明できると判断した。また、各主成分と変数の関係は時間帯によって異なった。時間帯1，5，6において、第1主成分（PC1）は気温および相対湿度の平均と正の関係を、標準偏差と負の関係を示した（図 3-6，表 3-5）。第2主成分（PC2）は気温の平均および相対湿度の標準偏差と正の関係を、気温の標準偏差および相対湿度の平均と負の関係を示した。時間帯2において、PC1は相対湿度の平均と負の関係を、その他の変数と正の関係を示した。PC2は気温の平均と負の関係を、その他の変数と正の関係を示した。時間帯3において、PC1は気温および相対湿度の平均と正の関係を、その他の変数とは負の関係を示した。PC2は相対湿度の平均と正の関係を、気温の平均と負の関係を示した一方で、両者の標準偏差はいずれも負荷量が±0.1未満と、ほとんど中立的であった。時間帯4において、PC1は相対湿度の平均と負の関係を、その他の変数と正の関係を示した。PC2は相対湿度の標準偏差と負の関係を、その他の変数と正の関係を示した。

EPT個体数との関係について、GLMMの結果を

表 3-6に示す。各分類群について物理的要因を説明変数としたモデルを構築した結果、水平距離（カワゲラ目のみ）または、水平距離と垂直距離の両方を含むモデルが選択された。これらの基礎モデルに、PC1、PC2を時間帯ごとに構築したところ、EPT全体の時間帯2、カゲロウ目の時間帯1、カワゲラ目の時間帯1、4、5、ナガレトビケラ科の時間帯1、2、6、およびカウトビケラ科の時間帯6の主成分を含むモデルが構築された。これらのモデルに対するWald検定の結果、EPT全体のモデルでは、時間帯2のPC2が有意な説明力を持ち、個体数に負の影響を与えたことを示した。カゲロウ目のモデルでは、時間帯1のPC1、PC2が有意な説明力を持ち、個体数にそれぞれ負および正の影響を与えたことを示した。カワゲラ目のモデルでは、時間帯4のPC1が有意な説明力を持ち、個体数に負の影響を与えたことを示した。一方で、時間帯1および5のPC1、PC2は有意な説明力を持たなかった。ナガレトビケラ科のモデルでは、時間帯2および6のPC1が有意な説明力を持ち、個体数に負の影響を与えたことを示した。その他の分類群または時間帯ではモデルが構築されなかった。一方で時間帯1のPC1、PC2は有意な説明力を持たなかった。カウトビケラ科のモデルでは、時間帯6のPC1、PC2は有意な説明力を持たなかった。

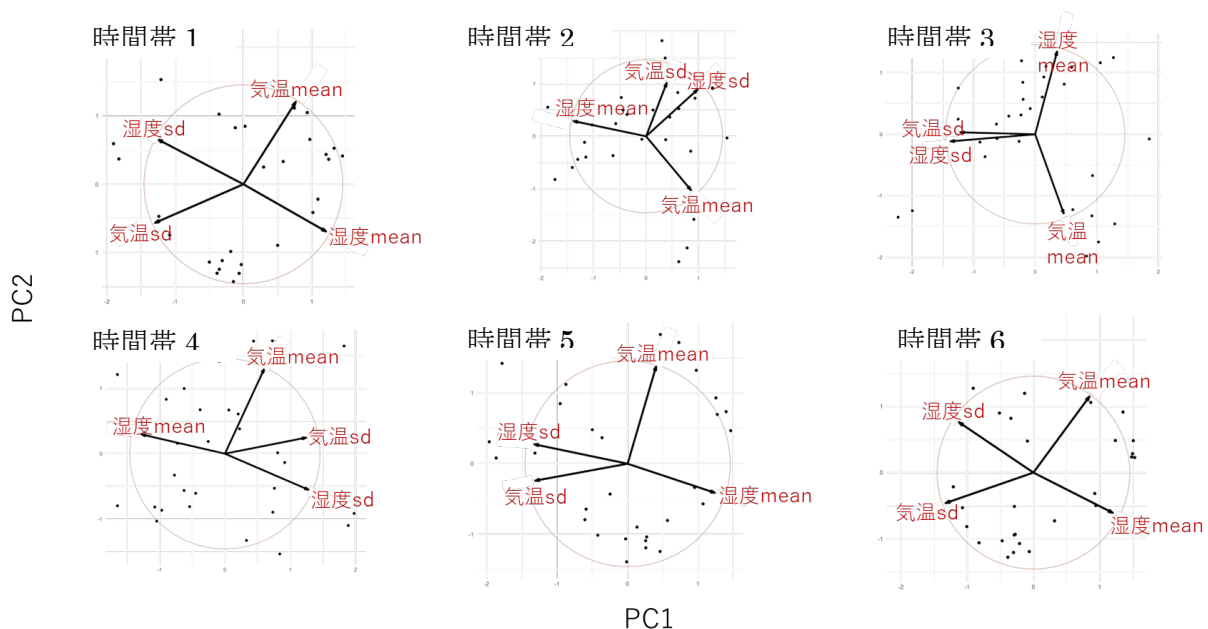


図 3-6 気温と相対湿度の平均と標準偏差を変数とした PCA による第 1 および第 2 主成分のバイプロット。図中の mean と sd はそれぞれ平均と標準偏差を示す。

表 3-4 各時間帯の微気象要因に対する PCA における主成分の寄与率 (%)。24 時間を 6 時間帯に分類し、時間帯 1 : 0:00-4:00、2 : 4:00-8:00、3 : 8:00-12:00、4 : 12:00-16:00、5 : 16:00-20:00、6 : 20:00-24:00 とした。トラップ期間における各時間帯の気温平均、気温標準偏差、相対湿度平均、相

対湿度標準偏差を変数として PCA を行った。

TimeZone 1				
PC	PC1	PC2	PC3	PC4
Variance	62.3	31.5	4.2	2.0
TimeZone 2				
PC	PC1	PC2	PC3	PC4
Variance	44.3	34.9	18.5	2.3
TimeZone 3				
PC	PC1	PC2	PC3	PC4
Variance	43.6	41.0	14.3	1.1
TimeZone 4				
PC	PC1	PC2	PC3	PC4
Variance	60.9	25.0	10.2	3.9
TimeZone 5				
PC	PC1	PC2	PC3	PC4
Variance	60.7	25.9	8.2	5.2
TimeZone 6				
PC	PC1	PC2	PC3	PC4
Variance	60.9	29.2	6.8	3.1

表 3-5 PCA によって抽出された各変数の負荷量。24 時間を 6 時間帯に分類し、時間帯 1 : 0:00-4:00、2 : 4:00-8:00、3 : 8:00-12:00、4 : 12:00-16:00、5 : 16:00-20:00、6 : 20:00-24:00 とした。トラップ期間における各時間帯の気温平均 (Mean Temp.)、気温標準偏差 (SD Temp.)、相対湿度平均 (Mean RH)、相対湿度標準偏差 (SD RH) を変数として PCA を行った。

TimeZone	Variable	PC1	PC2	PC3	PC4
1	Mean Temp.	0.333	0.737	0.357	-0.468
1	SD Temp	-0.563	-0.345	0.430	-0.616
1	Mean RH	0.526	-0.422	0.697	0.242
1	SD RH	-0.544	0.400	0.449	0.585
2	Mean Temp.	0.441	-0.595	-0.428	0.517
2	SD Temp	0.203	0.591	-0.770	-0.130
2	Mean RH	-0.712	0.168	-0.170	0.660
2	SD RH	0.507	0.518	0.442	0.529
3	Mean Temp.	0.241	-0.690	-0.430	-0.530
3	SD Temp	-0.632	0.017	-0.723	0.277
3	Mean RH	0.185	0.721	-0.360	-0.562
3	SD RH	-0.713	-0.061	0.402	-0.571
4	Mean Temp.	0.264	0.888	0.276	0.257
4	SD Temp	0.546	0.168	-0.747	-0.340
4	Mean RH	-0.561	0.202	-0.605	0.528
4	SD RH	0.563	-0.378	-0.008	0.735
5	Mean Temp.	0.178	0.929	0.260	-0.194
5	SD Temp	-0.577	-0.162	0.514	-0.614
5	Mean RH	0.544	-0.277	0.765	0.203
5	SD RH	-0.583	0.186	0.286	0.738
6	Mean Temp.	0.372	0.730	0.032	0.572
6	SD Temp	-0.583	-0.292	-0.069	0.755
6	Mean RH	0.527	-0.386	-0.733	0.191
6	SD RH	-0.494	0.483	-0.676	-0.256

表 3-6 水平および/または垂直距離と微気象要因の主成分との結合モデルに基づく EPT 全体、カゲロウ目、カワゲラ目、トビケラ目ナガレトビケラ科、およびカワトビケラ科個体数の予測のための GLMMs の概要。微気象要因を説明変数から除いたモデルとの尤度比検定によって有意差を示したモデルのみ掲載した。各説明変数の回帰係数（±標準誤差）と Wald 検定の結果を示す。水路からの水平距離と地表からの垂直距離をそれぞれ lateral D と vertical D とした。

Taxa	Time Zone	Parameters	Coefficients	Z values	p
EPT	2	(Intercept)	-4.16(1.94)	-2.142	<0.05
		PC1	0.55(0.39)	1.411	0.16
		PC2	-1.83(0.81)	-2.262	<0.05
		LD	-0.11(0.03)	-3.362	<0.001
		VD	0.12(0.15)	0.764	0.44
		VD ²	-0.01(0.01)	-1.836	0.07
Ephemeroptera	1	(Intercept)	-20.42(6.52)	-3.132	<0.01
		PC1	-0.99(0.46)	-2.123	<0.05
		PC2	2.03(0.76)	2.664	<0.01
		LD	0.47(0.33)	1.435	0.15
		VD	-0.12(0.06)	-2.129	<0.05
		LD ²	-0.02(0.01)	-1.779	0.08
Plecoptera	1	(Intercept)	-12.40(7.01)	-1.770	0.08
		PC1	1.45(1.37)	1.058	0.29
		PC2	0.00(1.76)	0.000	1.00
		VD	-0.11(0.09)	-1.209	0.23
	4	(Intercept)	-10.53(1.60)	-6.570	<0.001
		PC1	-1.87(0.63)	-2.978	<0.01
		PC2	1.13(0.60)	1.866	0.06
		VD	0.06(0.08)	0.782	0.43
	5	(Intercept)	-11.62(5.11)	-2.273	<0.05
		PC1	2.35(2.04)	1.150	0.25
		PC2	-0.49(2.34)	-0.212	0.83
		VD	-0.05(0.11)	-0.500	0.62
Rhyacophilidae (T)	1	(Intercept)	-2.28(1.09)	-2.092	<0.05

	PC1	-1.13(1.87)	-1.305	0.1919
	PC2	-0.30(0.62)	-0.476	0.6340
	LD	-0.44(0.19)	-2.321	<0.05
	VD	-0.52(0.22)	-2.324	<0.05
2	(Intercept)	-1.56(1.77)	-0.880	0.3788
	PC1	-2.95(0.42)	-7.113	<0.001
	PC2	1.06(1.07)	0.993	0.3208
	LD	-0.38(0.12)	-3.229	<0.01
	VD	-1.13(0.22)	-5.198	<0.001
6	(Intercept)	-1.92(1.18)	-1.627	0.1038
	PC1	-1.34(0.64)	-2.090	<0.05
	PC2	0.09(0.73)	0.118	0.9063
	LD	-0.53(0.20)	-2.715	<0.01
	VD	-0.53(0.23)	-2.311	<0.05
Philopotamidae (T) 6	(Intercept)	-11.21(7.34)	-1.528	0.1265
	PC1	-3.42(3.41)	-1.002	0.3163
	PC2	0.42(1.17)	0.357	0.7212
	LD	-0.16(0.14)	-1.084	0.2785
	VD	2.89(5.66)	0.512	0.6089
	VD ²	-0.42(0.78)	-0.532	0.5950

4. 考察

本研究では山地溪流におけるEPTの微生息場環境について、物理環境要因と微気象要因を組み合わせ、その一部を明らかにした。また橋梁を活用したトラップ方法を試行し、これまで明らかにされてこなかった高高度までの垂直分布のスナップショットを取得した。

4.1 空間分布

本研究においてナガレトビケラ科およびカワトビケラ科において、河川からの水平距離が増加すると、EPT個体数が減少する傾向が示された。また、全ての分類群は水面上あるいは水際に多く、50m以降ではほとんど捕獲されなかった。このような結果が得られた理由として、EPTの生活史として羽化および交尾を行った後に水域で産卵することが挙げられる。その時間スケールは、分類群によって異なるものの、短期間であることが一般的である。カゲロウ目の多くは採餌を行わず、寿命が数時間～数日程度であり、比較的寿命が長いとされるカワゲラ目やトビケラ目（夏眠を行う種を除く）におい

ても、数日から2週間程度であることが報告されている²³⁾²⁴⁾。したがって、個体群の再生産のためには水域近傍の適当な環境を利用していることが考えられる¹⁴⁾²¹⁾。また、カワリナガレトビケラ科およびヤマトビケラ科は、水平距離37mの地点で突出したアバンダンスを示した(図 3-3)。これは5月20日から6月4日までKb2の林縁部に仕掛けたトラップでによって取得された。中川ら(未発表)が北海道札内川で河畔の景観タイプ(森林vs. 砂礫堆)でEPTの生息環境を比較した研究においても、カワリナガレトビケラ科は有意に森林側の水際部に多く、また、ヤマトビケラ科は有意ではなかったものの森林側に多かった。したがって、当期間を羽化期とする両科個体の多くが、森林あるいはその林縁部を生息場として利用していることが考えられる。日本国内に生息するカワリナガレトビケラ科はツメナガレトビケラ(*Apsilochorema sutshanum*) 1種とされており²³⁾²⁴⁾、異なる地域においても共通する生態を有することを示唆している。しかしながら、本研究では景観別の比較を行っていないため、これを確かめるには河川横断方向にトランゼクトを設定して両岸の景観タイプで個体数を比較するなどの調査が必要である。カワトビケラ科やカワリナガレトビケラ科の他には、コカゲロウ科が同地点で高いアバンダンスを示したが、実際に捕獲されたのは1個体のみで、トラップ設置期間が19時間と短かったことに起因するものである。設置するトラップ数の増加やトラップ期間の延長によって、個体数データを補強し統計モデルを構築することで、本科のより詳細な分布景観を解明できるかもしれない。

垂直距離については、カワトビケラ科において垂直距離が6m付近で個体数が最大となるコブ型の有意な傾向が示され、特にSh区の水際部で多く捕獲された(表 3-1、図 3-4)。Sh区の水際部は森林と河川のエコトーンに位置し、その空間構造として河川にせり出した樹木の枝葉に富んでいた。その他の分類群では、有意な傾向は示されなかったものの、地表(水面)から近い地点で多く捕獲された。これらの結果が得られた理由として、水平距離と同様の生活史によるものに加えて、微気象要因による影響が考えられる(4.2参照)。また、カワトビケラ科が示した傾向は、中川ら(未発表)による札内川の研究においても同様の傾向を示しており、個体数が最大となる垂直高度も概ね一致している。調査対象地域に関して、先行研究は冷温帯の夏緑樹を中心とした河畔林が発達している一方で、本研究は温帯の照葉樹を中心として、一部はスギ・ヒノキとの混交林である。このような植生の違いがあるにも関わらず、類似した2Dモデルが構築されたことは、少なくとも同じ科に属する分類群が、地域間で共通の物理環境を生息場として利用していることが考えられる。今後は属や種レベルでの解明が求められる。

本研究では水面直上を飛翔するEPTを広範囲に捕獲するために、既設の橋梁を利用したトラップを行った。同様の研究として、Harris and McCafferty(1977)¹⁶⁾は、高さ18.3mの峡谷に架かる橋梁に、30枚の粘着板を垂直に設置してEPTの飛翔高度および縦断方向を調べたものがある。しかしながら、20mを超える高さのEPTの飛翔を調べた研究はこれまでになく、本研究で用いた手法が有効であることが示された。特にヒラタカゲロウ科が16個体と最も多く捕獲され、水面付近から25m程度の地点まで広範囲で捕獲された。20mから50mまでの地点では個体が捕獲されなかったが、55m地点でヒゲナガカワトビケラ(*Stenopsychae marmorata*) 雌1個体が捕獲された。この種は1回の飛行で2.5—3.1 km程度の遡上飛行能力を持つとされる大型種である²⁸⁾。したがって、今回のように50m以上の高高度に到達する能力は有していることは十分に考えられ、能動的な高度選択を行っている可能性もある。渡辺・大村(2005)²⁸⁾は、ダムおよびダム湖が本種の分散に与える影響を分子生物学的アプローチから解明しようとした。彼らは、堤高101.0mのダムでは上下流間で明瞭な遺伝的分化は認められなかったが、湛水面積の大きい堤高81.5mのダムでは有意な分化が生じており、分断効果には堤高よりも湛

水面積の影響が大きいことを示唆している。今後は、遡上飛行の習性を有することが知られる本種が、その飛行ルートとして高い高度を選択しているのか、突発的な風によって運ばれるのかなど、解明していく必要がある。

4.2 微気象条件が与える影響

本研究では、EPT成虫の空間分布と微気象条件との関係を明らかにするため、時間帯別の気温および相対湿度の詳細なデータを取得し、統計解析によってそれらの影響を検討した。その結果、分類群および時間帯によって、微気象条件がEPT成虫の個体数に与える影響に差異があることが明らかとなった。特に、EPT全体では時間帯2（8:00-12:00）のPC2が有意に負の影響を示し、この時間帯の低温かつ気温および相対湿度の変動が成虫の活動に不利である可能性が示された。相対湿度の変動の要因として、気温が露点に近づき相対湿度が急上昇したことや、露が形成されて空気中の水蒸気が除去され、相対湿度が一時的に低下したこと、風によって地表や水面からの蒸発が促進されて相対湿度が上昇したことが考えられる。こうした環境が、例えば低温状態や露によって濡れることで、EPT成虫の飛翔行動を抑制していたかもしれない。

分類群別では、カゲロウ目において時間帯1（4:00-8:00）のPC1が負、PC2が正の影響を与えていた。この時間帯は気温・湿度ともに比較的安定し、湿潤状態であることから群飛や羽化に適した環境とされるが、気温や湿度の過度な変動は逆に活動を抑制する可能性がある。PC1とPC2の方向性の違いは、変数間の複雑な相互作用を反映しており、微気象条件は単一の要因ではなく、複合的に成虫の挙動に影響していることを示唆するものである。

カワゲラ目では時間帯4（16:00-20:00）のPC1が有意に負の影響を持ち、日没前後の高温で乾燥な条件が成虫の行動に抑制的に働いた可能性が考えられる。EPT分類群の多くは、夕方から日没後にかけて活動し、羽化や群飛、産卵行動などを行う。これは、視覚を利用する魚類の捕食から避けるための適応であるとされている²⁵⁾²⁹⁾³⁰⁾。加えてカワゲラ目は高温乾燥条件において、死亡率が高まることが実験によって明らかとなっていることから¹⁷⁾、活動時間帯の中での微気象条件が、微生息場を決定する要因になっていた可能性がある。

ナガレトビケラ科では時間帯2および6のPC1が負の影響を示し、日中および未明の気象条件が個体数を左右することが明らかとなった。特に未明（0:00-4:00）は相対湿度が高く安定しているが、低温の影響や露の発生が活動を抑制する要因となっている可能性がある。一方で、カワトビケラ科では時間帯6のPC1、PC2が有意な影響を示さなかった。これは、本分類群が夜間の微気象条件に対して比較的幅広い許容性を有すること、または解析に用いた変数が本分類群の行動や分布にとって主要な説明因子ではなかったことを示している。夜間の高湿度・低温状態が安定しているため、微細な変動よりも他の要因（たとえば光、植生、捕食圧など）の方が影響力を持つ可能性もある。さらに、PCAによる主成分の構成が時間帯によって異なったことから分かるように、微気象条件の成分構造自体が日内で動的に変化しており、成虫の応答もそれに応じて変化する。したがって、微気象条件と水生昆虫の空間分布の関係性を理解するには、時間帯を分けた解析が極めて有効であることが実証された。以上より、EPT成虫の空間分布には、物理環境要因（水平・垂直距離）に加えて、時間帯ごとの微気象要因の影響が複合的に作用していることが明らかとなった。本研究の結果は、河川景観の植生変化や構造物の建設などに伴う河川内の微気象の変化が水生昆虫の成虫段階に与える影響を予測するうえで、基礎的かつ有用な知見を提供するものである。

4.3 空中における連続性の重要性

本研究では、EPT成虫が河川—河畔域の空間内部において、水際からの距離および高度に応じた明瞭な分布パターンを示すことを明らかにした。特に、水面から数m以内の空間に成虫の活動が著しく集中する傾向が認められた。この結果は、河川環境における「空中生態系 (aerial ecosystem)」という新たな視点の重要性を示唆するものである。従来の河川生態学では、水中（幼虫期）と陸上（成虫期）という生息環境の対比に注目したものが多く（たとえばRahman et al. 2021³¹⁾）、空間的なつながりは水平的文脈（距離や分散）において語られることが多かった。しかし、本研究のように垂直方向の分布特性と微気象との対応を定量的に示した研究は少なく、河川に隣接する空中空間の「質」そのものが、成虫の行動圏において重要な意味をもつことが明らかとなった。飛翔空間の連続性が種の移動・分散に与える影響については、いくつかの先行研究が存在する。たとえば、ヒゲナガカワトビケラの分断効果は、堤高よりも湛水面積の影響が大きいことが示唆されている²⁸⁾（4.1参照）。また、カゲロウ目の一種について、堰の数が遺伝的構造の変化に影響するという報告がある³²⁾。これらの知見は、飛翔空間の連続性が生物の移動可能性を左右するという観点から重要であるが、対象種が限られており、分類群全体の俯瞰はなされていない。本研究においては、ヒゲナガカワトビケラのみが高い高度（54.7m）で捕獲されたのに対し、その他の分類群は主に20m以内に限定されていた。この結果は、一部の種が高度な飛翔能力を持つ一方、多くのEPT成虫は比較的低高度に依存していることを示しており、大規模な河川構造物によってこれらの種が空間的に分断される可能性を示唆する。

また、橋梁トラップの40m地点において、クロホオヒゲコウモリ (*Myotis pruinus*) が1個体捕獲された（中川 未発表）。本種は飛翔性昆虫を主に捕食する森林性コウモリであり、当地域では未記録種である。胃内容物については解析できなかったものの、EPT成虫を含む水生昆虫を高高度で捕食していた可能性は否定できない。本事例は、空中生態系がより上位の捕食者にまで接続される生態的ネットワークである可能性を示しており、河川の三次元的な空間構造が持つ生態学的意味の再評価の重要性を示す。たとえば、調査地である川辺川では現在、堤高107.5mのダム建設が計画されており、陸水環境の改変がEPT成虫の生息場やEPTに依存する生物相に与える影響が懸念される。特に堤体の存在や流域における土砂レジームの変化、堤体周辺の微気象要因の変化が、種の生息・移動の制約要因となる可能性がある。本研究で明らかにした垂直・水平分布の特性は、そうした開発の生態学的評価を行う上での基礎的知見として活用され得る。今後は、成虫の飛翔行動や繁殖行動、生息地選択といった要因を含めた個体群レベルの研究が必要であり、空中生態系の構造と機能の全体像を明らかにすることが、流域スケールでの持続的な河川管理に寄与するものと考えられる。

5. 謝辞

本研究を実施するにあたり、熊本県立大学（現）緑の流域治水研究室室長島谷幸宏特別教授をはじめとする研究室の皆様にはご助言とご理解をいただいた。現地調査にあたって、東北大学工学研究科奥羽未来様、相良村牧山規矩子様にサポートいただき、相良村役場建設課大園悠平様には、野原橋へとトラップ設置についてご理解とご対応いただいた。国土交通省九州地方整備局川辺川ダム砂防事務所齋藤正徳所長、熊谷隆則副所長、福井洋司調査係長には情報提供およびダムサイト付近での調査の後援をいただいた。ここに感謝の意を表する。

なお、本研究は、公益財団法人 河川財団の河川基金助成事業（2024-5311-003）および国立研究開発法人 科学技術振興機構（JST）共創の場形成支援プログラム（JPMJPF2109）によって実施した。

6. 引用文献

- 1) Wallace, J. B., & Webster, J. R. (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual review of entomology*, 41(1), 115-139.
- 2) Mazzucco, R., Van Nguyen, T., Kim, D. H., Chon, T. S., & Dieckmann, U. (2015). Adaptation of aquatic insects to the current flow in streams. *Ecological Modelling*, 309, 143-152.
- 3) Wiederholm, T. & Rosenberg, D.M. (1993). Freshwater biomonitoring using individual organisms, populations and species assemblages of benthic macroinvertebrates. *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. 40-158.
- 4) Bauernfeind, E., & Moog, O. (2000). Mayflies (Insecta: Ephemeroptera) and the assessment of ecological integrity: a methodological approach. *Hydrobiologia*, 422, 71-83.
- 5) Ab Hamid, S., & Rawi, C. S. M. (2017). Application of aquatic insects (Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera) in water quality assessment of Malaysian headwater. *Tropical life sciences research*, 28(2), 143.
- 6) Nakano, S., & Murakami, M. (2001). Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(1), 166-170.
- 7) Tockner, K., & Stanford, J. A. (2002). Riverine flood plains: present state and future trends. *Environmental Conservation*, 29(3), 308-330.
- 8) Negishi, J. N., Hibino, A., Miura, K., Kawanishi, R., Watanabe, N., & Toyoda, K. (2019). Coupled benthic-hyporheic responses of macroinvertebrates to surface water pollution in a gravel-bed river. *Freshwater Science*, 38(3), 591-604.
- 9) Alam, M. K., Negishi, J. N., Pongsivapai, P., Yamashita, S., & Nakagawa, T. (2021). Additive effects of sediment and nutrient on leaf litter decomposition and macroinvertebrates in hyporheic zone. *Water*, 13(10), 1340.
- 10) Pringle, C. M. (2003). What is hydrologic connectivity and why is it ecologically important?. *Hydrological Processes*, 17(13), 2685-2689.
- 11) Ward, J. V. (1989). The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 8(1), 2-8.
- 12) 西村登. (1976). ヒゲナガカワトビケラの生態学的研究 4. 成虫の遡上飛行と産卵域の拡大. *生理生態*, 17, 179-183.
- 13) 関根一希, 末吉正尚, & 東城幸治. (2013). 千曲川における大量発生昆虫オオシロカゲロウの流程分布. *陸水学雑誌*, 74(2), 73-84.
- 14) Petersen, I., Winterbottom, J. H., Orton, S., Friberg, N., Hildrew, A. G., Spiers, D. C., & Gurney, W. S. C. (1999). Emergence and lateral dispersal of adult Plecoptera and Trichoptera from Broadstone Stream, UK. *Freshwater Biology*, 42(3), 401-416.
- 15) Didham, R. K., Blakely, T. J., Ewers, R. M., Hitchings, T. R., Ward, J. B., Winterbourn, M. J. (2012). Horizontal and vertical structuring in the dispersal of adult aquatic insects in a fragmented landscape. *Fundamental and Applied Limnology-ArchivfurHydrobiologie*, 180, 27.

- 16) Harris, T. L., & McCafferty, W. P. (1977). Assessing aquatic insect flight behavior with sticky traps. *The Great Lakes Entomologist*, 10(4), 11.
- 17) Collier, K. J., & Smith, B. J. (2000). Interactions of adult stoneflies (Plecoptera) with riparian zones I. Effects of air temperature and humidity on longevity. *Aquatic Insects*, 22, 275-284.
- 18) Winterbourn, M. J., Chadderton, W. L., Entrekin, S. A., Tank, J. L., & Harding, J. S. (2007). Distribution and dispersal of adult stream insects in a heterogeneous montane environment. *Fundamental and Applied Limnology*, 168(2), 127.
- 19) Csabai, Z., Kálmán, Z., Szivák, I., Boda, P. (2012). Diel flight behaviour and dispersal patterns of aquatic Coleoptera and Heteroptera species with special emphasis on the importance of seasons. *Naturwissenschaften*, 99, 751-765.
- 20) Brosofske, K. D., Chen, J., Naiman, R. J., & Franklin, J. F. (1997). Harvesting effects on microclimatic gradients from small streams to uplands in western Washington. *Ecological applications*, 7(4), 1188-1200.
- 21) Carlson, P. E., McKie, B. G., Sandin, L., & Johnson, R. K. (2016). Strong land - use effects on the dispersal patterns of adult stream insects: Implications for transfers of aquatic subsidies to terrestrial consumers. *Freshwater Biology*, 61(6), 848-861.
- 22) Gerits, F., Reubens, B., Messely, L., & Verheyen, K. (2024). Consistency of landscape compositional effects on microclimate, arthropods and plant performance across different years and regions. *Landscape Ecology*, 39(8), 137.
- 23) 丸山博紀 & 花田聡子. (2016). 『原色川虫図鑑 成虫編』. 全国農村教育協会.
- 24) 川合禎次, 谷田一三共編. (2018). 『日本産水生昆虫 : 科・属・種への検索 第2版』 東海大学出版部.
- 25) Vebrová, L., van Nieuwenhuijzen, A., Kolář, V., Boukal, D. S. (2018). Seasonality and weather conditions jointly drive flight activity patterns of aquatic and terrestrial chironomids. *BMC ecology*, 18, 19.
- 26) Holst, R., & Revill, A. (2009). A simple statistical method for catch comparison studies. *Fisheries Research*, 95(2-3), 254-259.
- 27) R Core Team (2025). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical
- 28) 渡辺幸三 & 大村達夫. (2005). ヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche marmorata*) 地域集団の RAPD 解析によるダム上下流間の遺伝的分化の評価. *土木学会論文集*, 2005(790), 790_49-790_58.
- 29) Pinder et al. (1993). DIEL PERIODICITIES OF ADULT EMERGENCE OF SOME CHIRONOMIDS (DIPTERA: CHIRONOMIDAE) AND A MAYFLY (EPHEMEROPTERA: CAENIDAE) AT A WESTERN AUSTRALIAN WETLAND. *Australian Journal of Entomology*.
- 30) Wright, D. R., Pytel, A. J., & Houghton, D. C. (2013). Nocturnal flight periodicity of the caddisflies (Insecta: Trichoptera) in a large Michigan river. *Journal of Freshwater Ecology*, 28(4), 463-476. <https://doi.org/10.1080/02705060.2013.780187>
- 31) Rahman, M. A. T., Negishi, J. N., Alam, M. K., Yiyang, G., Tolod, J. R., & Pongsivapai, P. (2021). Lateral and longitudinal flight dispersals of a stonefly, *Alloperla*

ishikariana (Plecoptera, Chloroperlidae), from the hyporheic zone in a gravel-bed river in Japan. Limnologica, 89, 125886.

- 32) 八重樫咲子, 不破直人, 山崎久美子, 三宅洋, & 渡辺幸三. (2015). ダムおよび瀬切れによる河川分断化がエルモンヒラタカゲロウの地域間交流に及ぼす影響の遺伝的評価. 土木学会論文集 G (環境), 71(7), III_115-III_121.