

河川基金助成事業

「森林溪流の底生動物群集から紐解く食物連鎖長の 決定機構とその状況依存性」

助成番号：2024 - 5311 - 021

国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所
森林昆虫研究領域森林総研特別研究員 太刀掛脩平

2024 年度

1. はじめに

食物網は群集内の種間の摂食の結びつきを記述するため、種の豊かさ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、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¹⁾。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礎（一次生産者やその遺骸）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²⁾、栄養塩循環と群集の安定性³⁾に影響するほか、人間による汚染物質の生物濃縮の程度にも影響を及ぼす可能性がある⁴⁾。

生態系の一次生産性は群集の食物連鎖長を決定する要因として挙げられ、一次生産性と食物連鎖長が正の関係を示すと予測する古典的な仮説として生産性仮説がある^{5,6)}。一次消費者が生産者を摂食した時に同化できる物質量はその摂食量の一部であるため、高次の栄養段階に位置する消費者ほど生産者から伝達されてくる物質量が少なくなる。したがって、生産性仮説では高次の栄養段階に位置する捕食者が群集に維持されるためには、その栄養段階に至るまでに十分な量の物質が伝達される必要があり、群集の基礎資源である生産者の現存量が多いほど群集のバイオマスピラミッドが大きくなるため食物連鎖が長くなると考える。

攪乱も群集の食物連鎖長を決定する要因として古くから挙げられており、攪乱頻度と食物連鎖長が負の関係を示すと予測する攪乱仮説が唱えられている⁷⁾。Pimm and Lawton

(1977) の数理モデルでは、食物網に長い食物連鎖が含まれるか、雑食が少ないほど攪乱を受けた食物網が元の状態に戻るまでの時間が長くなることを示した。このことは、長い食物連鎖は短い食物連鎖よりも不安定であり、攪乱が強い環境では長い食物連鎖が存続することはできないことを示唆している。

生産性仮説や攪乱仮説に続く新しい仮説として生態系の物理的なサイズと食物連鎖長と正の関係を予測する生態系サイズ仮説⁸⁾がある。生態系サイズと食物連鎖長の正の関係が生じる機構は複数あるが第一の機構として種数-面積関係を前提とするものがある。生態系サイズとそこに含まれる種数が正の相関を持つときに、種数の増加にともない食う-食われる関係がカスケード・モデル⁹⁾などの法則にしたがって増える場合、大きな生態系にはより高次の捕食者が出現し、食物連鎖が長くなると予測する¹⁰⁾。また、長い食物連鎖は不安定であるため、小さい生態系では群集の構成種が絶滅することで維持されなくなるが、生態系サイズが大きい場合は被食者と捕食者の種間相互作用が緩和されることで長い食物連鎖が維持されると予測する^{11,12)}。第二の機構は生産的空間仮説¹³⁾とよばれ、生態系サイズが大きいほど系全体の一次生産量の総量は大きいため、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量が大きいほど食物連鎖長は長いと予測する。この時、系全体の一次生産量の総量は（単位サイズあたりの）一次生産性と生態系サイズの積としてあらわすことができる。

これらの仮説は、陸域及び水域の生態系でそれぞれ検証されてきた。生産性仮説は島嶼

14), 攪乱仮説は, 河川^{15, 16)}, 湿地¹⁷⁾, 生態系サイズ仮説は湖沼^{8, 18)}, 河川^{16, 19, 20, 21)}, 島嶼²²⁾で支持されている。水域生態系(海洋, 河川, 湖沼)の食物連鎖長に対する生産性, 攪乱, 生態系サイズの効果を検討したメタ解析では生産性と生態系サイズの効果が重要であり, 攪乱の効果は認められなかった²³⁾。既往研究では生態系サイズ仮説が支持される例が多く, メタ解析と数理モデルから水域生態系においては生産性, 攪乱, 生態系サイズのうち生態系サイズのみが食物連鎖長を単調増加させることが示されている²⁴⁾。ただし, 多くの食物連鎖長の研究は, 比較的規模が大きく, 隣接する生態系との境界が定義しやすく, 生態系間の生物やそれらの餌資源の移動が生じにくい閉鎖的な系で行われており, 規模が小さい系や開放系における知見は乏しい。開放系の場合は隣接する生態系から流入する系外資源もその系の食物網を支えているが, 群集の食物連鎖長の決定要因としての重要性は考慮されてこなかった。系外資源に対する依存度が高い群集では生産性仮説と同様のメカニズムが食物連鎖長を決定する可能性がある(系外資源仮説)。

基礎資源である生産者とそれらの消費者では体を構成する元素比率が大きく異なり, しばしば消費者はタンパク質や核酸の重要な構成元素であるNやPが不足することで成長や発育が律速される²⁵⁾。他の動物を捕食できる消費者に関しては, この基礎資源と消費者の栄養的なギャップを補償する方法としてギルド内捕食がある。もし, 消費者の利用可能な基礎資源が栄養的に低質であるため, 潜在的なギルド内捕食者種が, 自らと体組織の化学組成に近いギルド内被食者種を捕食して栄養的な補償を行うのならば, ギルド内捕食者種の栄養段階は栄養的に高質な基礎資源が存在する環境の同種よりも高い栄養段階に位置するはずである。従来の食物連鎖長研究では群集が利用できる資源の質は考慮されていないが, 群集の構成種におけるNやPの獲得効率が低く, それらを補うためのギルド内捕食が増加するのであれば, 食物連鎖長は増加するシナリオが考えられる。栄養的に低質な系内資源と高質な系外資源が存在するとき, 生態系サイズが大きいほど, その系が存在する生息場の周囲長:面積比は小さくなり系外資源の生息場サイズあたり流入量は小さくなるため, 群集に対する基礎資源を介した栄養制限は相対的に強くなると推測される。その場合, 生態系サイズと食物連鎖長の正の関係は, 栄養制限の効果によって生じる可能性がある。

群集の食物連鎖長の決定要因に関する仮説がどのような条件で強く支持されるか, 各要因が効果を生じる機構は何かを大規模な系で検証するのは一般に困難である。食物連鎖長の決定要因の状況依存性や, それらが生じる機構の理解のためには群集の種構成を詳細に調査し, 食物連鎖長の決定要因と疑似相関する変数を排除するための操作が可能な小規模の系を扱う必要がある。大規模な系も, 実際には複数の環境条件が異なる小規模な系の組み合わせで成立している。マクロスケールの系で生じている現象の詳細な理解のためには, ミクロスケールの系で生じている現象の解明が必要である。しかし, ミクロスケールにおける食物網構造や食物連鎖長の決定機構に関する研究はほとんど行われてこなかった。それはミクロスケールの生息場の境界を明確に認識することは一般的に難しいことが原因かもしれない。

河川生態系では河川連続体仮説²⁶⁾から河川の上流部では基礎資源としてリターの寄与が高いと考えられている。山地の森林溪流では, 秋季に溪畔林から大量の落葉リターが流

入し、溪流内の基礎資源となっている。さらに、複雑な河川地形に応じてリターはパッチ状に堆積し、リターパッチは特に淵において発達する(図1)。



図1. 森林溪流の淵に形成されたリターパッチ

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、独自の構成を有する群集を形成している^{27, 28, 29)}。本研究ではこれをリターパッチ群集と称する。森林溪流のリターパッチは、物理的な境界が明確な微生息場である。リターパッチ群集は直感的にはリターの貢献度が特に高そうだが、パッチ外の石礫底の生産物である付着藻類はN, Pおよび必須脂肪酸をリターより多く含み、栄養的な質が高い。申請者は2020年から2023年にかけての継続的な調査によって、東京都西部の3地点の森林溪流のリターパッチ群集は付着藻類への依存度が高い群集であることを明らかにし、付着藻類の生産性が最も低い調査区間では各パッチの最上位捕食者の栄養段階、つまりパッチレベルの群集の食物連鎖長がその最上位捕食者個体への付着藻類の寄与率と正の関係にあることを明らかにした。一方で、付着藻類の生産性が高い調査区間では、リターパッチ群集の食物連鎖長はリターパッチの面積と正の関係を示した。したがって、リターパッチ群集の食物連鎖長は系外資源仮説と生態系サイズ仮説によって説明され、どちらの仮説が支持されるかはその調査区間の付着藻類の生産性に左右されると解釈できた。さらに、2023年に行った研究から、生態系サイズ仮説が支持される溪流ではパッチ面積が大きくなるにつれて、リターパッチ群集の利用できる付着藻類が減少することによって体にNを含む量が少ない一次消費者が占める割合が高くなり、捕食者は一次消費者を摂食することで得られるN量が減少することが示唆された。その結果、大きなリターパッチの捕食者ほどN制限を緩和するために捕食者-捕食者間のギルド内捕食を行う頻度が高くなり、食物連鎖長が長くなると考えられた(栄養制限仮説)(図2)。



図2. リターパッチ群集の食物連鎖長がパッチ面積と正の関係性を示すメカニズムの概念図

しかし、申請者のこれまでのリターパッチ群集の食物連鎖長の決定機構に関する研究は調査対象とした地点数が3地点であることから、示唆された結果の一般性を示すには不十分である。また、これまでの研究では調査区間内のリターパッチ群集の食物連鎖長の決定要

因を検討してきたため、調査区間間の食物連鎖長の変化の決定要因は不明である。調査区間間の食物連鎖長の変化は、生態系サイズ仮説と生産性仮説の検証例はあるものの、栄養制限仮説の検証例は存在しない。もし、調査区間のリターパッチ群集の食物連鎖長を栄養制限仮説で説明できる場合は、食物連鎖長と基礎資源（リター、付着藻類）のCN比やCP比との関係性が正となるはずである。

リターパッチ群集の食物連鎖長が捕食者に対するN制限の強さと正の関係性であることによって、生態系サイズ仮説が説明されるのなら、その食物連鎖長と生態系サイズの正の関係の傾きは調査区間の付着藻類とリターの栄養的な質の差（CN比やCP比の差）によって左右される可能性がある。付着藻類の栄養的な質は渓流水中の栄養塩量によって左右され、リターの栄養的な質はそのリターの樹種に大きく左右され、これらは調査区間によって異なる。消費者にとって付着藻類の栄養的な質が悪く（CN比やCP比が高い）、リターの栄養的な質が良い（CN比やCP比が低い）調査区間では、付着藻類とリターの栄養的な質の差が小さくなり、パッチの面積に関わらず群集が利用できる基礎資源の栄養的な質が均質化することから、群集の食物連鎖長もパッチ間で均質化し、パッチ面積と群集の食物連鎖長の正の関係の傾きは小さくなると予測される。この場合、傾きが極めて小さくなると、群集の食物連鎖長は生態系サイズ仮説の予測を支持しなくなり、他の要因によって決定されと考えられる。一方で、付着藻類の栄養的な質が良く、リターの栄養的な質が悪い調査区間では、大面積パッチほど良質な付着藻類由来の資源が利用しにくくなるため、パッチ面積と群集の食物連鎖長の正の関係の傾きは大きくなると予測される。この場合、群集の食物連鎖長の決定要因として生態系サイズの効果が最も強くなると考えられる。この予測が正しければ、付着藻類とリターの栄養的な質の組み合わせによっては、調査区間の付着藻類の生産性が高い時にパッチ面積と正の関係を示すという、これまでの申請者の研究から示唆された結果と矛盾する場合が生じうる。したがって、リターパッチ群集の食物連鎖長に対するパッチ面積の効果の重要性は調査区間の付着藻類の生産性と基礎資源の栄養的な質の差によって左右されるのかを検討する必要がある。

本研究では、森林溪流における炭素及び栄養塩の保持機能の理解を深めるために、その機能を左右する溪流内・間の腐食食物網の食物連鎖長の決定機構を解明する。具体的には、リター分解の中心的な場である淵のリターパッチに生息する底生動物群集を対象に、同一溪流内のリターパッチ間の食物連鎖長を決定する要因とその機構を解明し、その決定要因の効果の強さを溪流間で比較する。また、溪流間の食物連鎖長の変化を決定する要因も検討する。

キーワード：食物網・底生動物・安定同位体

2. 材料と方法

2.1 調査地

2024年の4月に多摩川水系秋川および浅川流域の10地点の森林溪流（秋川流域：盆堀川、大岳沢、矢沢、熊倉沢、赤井沢、水ノ戸沢、惣角沢、白岩沢、浅川流域：木下沢、日影沢）で100～200 mの調査区間を設定して調査を行った（図3）。各調査地から最も近い小沢アメダス観測所における過去10年間（2015年～2024年）の年間降水量は、1,337～2,269 mmの範囲を示した（気象庁 2025）。標高はいずれの調査区間とも230～680 mの範囲に位置し、集水面積は1.5～5.3 km²、河床勾配は1～12%、川幅は3～5 mであった（表1）。調査区間の溪畔植生はフサザクラ（*Euptelea polyandra*）やカエデ類（*Acer* spp.）などの落葉広葉樹と、スギ（*Cryptomeria japonica*）やヒノキ（*Chamaecyparis obtusa*）の植林が占めており、各調査区間で落葉広葉樹林と植林の割合は異なっている（表1）。いずれの調査区間も瀬淵構造は明瞭であり、河床底質は礫と小砂利が優占する。抽水植物や沈水植物は存在しておらず、付着藻類の大半は石礫表面において認められる。

本研究では、植物リターが河床の100 cm²以上被覆しているものをリターパッチとして定義した。2024年4月の調査区間では、リターパッチは主に淵で形成されていた。これらのうち、淵の滞筋付近に形成される淵央パッチ³⁰⁾を調査対象とした。淵央パッチは淵に形成される淵縁パッチ（淵の下流側の水際に形成）や淵肩パッチ（U字型の河岸に囲まれた水際に形成）に比べ、底生動物の平均バイオマスと二次生産およびリター破碎速度が高い^{30, 31, 32)}。調査区間では、調査期間を通して淵央パッチが優占的なパッチであった。

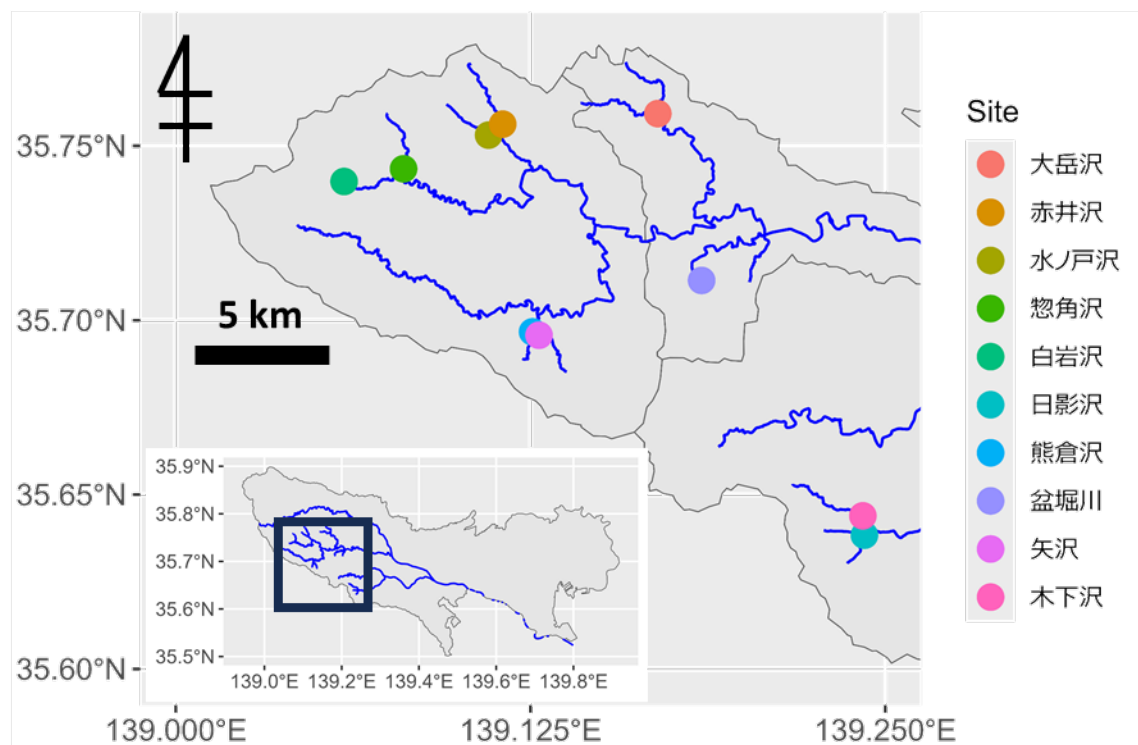


図3. 多摩川水系秋川流域および浅川流域における調査区間の位置

表1. 調査区間の標高, 集水面積, 河床勾配, 川幅, 植林率, 開空度

調査地	標高 (m)	集水面積 (km ²)	河床勾配 (%)	川幅 (m)	植林率 (%)
大岳沢	350	5.3	3.7	4.1	90
赤井沢	445	4.6	5.2	5.0	70
水ノ戸沢	430	3.4	11.9	2.8	100
惣角沢	508	4.3	6.6	4.3	0
白岩沢	674	1.5	10.8	3.1	50
日影沢	233	2.0	5.1	4.4	50
熊倉沢	397	2.9	2.2	4.2	20
盆堀川	288	5.3	0.8	5.2	100
矢沢	399	3.9	3.6	4.6	90
木下沢	238	3.8	4.0	3.6	60

2.2 野外調査

各調査区間に形成されたリターパッチを11～12個選び、底生動物を採集する前に、そのパッチの河床被覆面積を評価した。面積が目測で5,000 cm²未満のパッチでは、面積400 cm²の方形枠がパッチ内に収まる個数を評価した。5,000 cm²以上のパッチでは、レーザー距離計 (LS-811, マックス株式会社, 日本) を用いて複数個所の距離を計測し、三角形近似と四角形近似の組み合わせにより河床被覆面積を推定した。Dフレームネット (メッシュ開口部0.25 mm) を用いて、各パッチから一定面積に含まれる底生動物を周囲のリターごと採集した (河床被覆面積が400 cm² 未満のパッチは全量, 400～1,000 cm²のパッチでは400 cm², 1,000～4,000 cm²のパッチでは800 cm², 4,000 cm²超のパッチでは1,200 cm²)。採集した一定面積内のリターから現地で体サイズが2 mm以上の上位捕食者を選別し、すべての個体を小分けにして持ち帰った。2023年の4月に熊倉沢のリターパッチから得られた底生動物全種の平均栄養段階 (表2) を算出し、高い栄養段階が推定された種をパッチの上位捕食者とした。本研究での捕食者とは底生動物を既往研究^{33,34)}に基づき、破碎食者 (主にリターを摂食), 剥ぎ取り食者 (主に付着藻類を摂食), 収集食者 (微小動物を含む様々な種類の細粒有機物を摂食), 捕食者 (主に動物を摂食) の4摂食機能群のいずれかに分類したもののうち、暫定的に捕食者機能群に分類されるものを捕食者として扱うが、河川底生動物の多くは基本的に雑食性であるためこの区分は正確でない。すなわち、捕食者の種であってもリターや付着藻類を機会的に摂食する可能性があり³⁵⁾, 一次消費者の種でも日和見的な肉食を行う可能性がある。

表2. 上位捕食者の基準として用いた2023年4月の熊倉沢のリターパッチ群集の構成種の平均栄養段階

摂食機能群	種	栄養段階 $\pm$ SD(<i>n</i>)
捕食者	オオマダラカゲロウ	2.7 $\pm$ 0.3 (3)
	フタコブマダラカゲロウ	2.3 $\pm$ 0.1 (2)
	ミヤマカワトンボ	3.8 (1)
	ムカシトンボ	3.9 $\pm$ 0.1 (3)
	ミルンヤンマ	3.6 $\pm$ 0.1 (4)
	ダビドサナエ属	3.8 $\pm$ 0.2 (5)
	ヒメクロサナエ	4.2 $\pm$ 0.2 (4)
	ヒロバネアミメカワゲラ	3.4 (1)
	コグサヒメカワゲラ属	2.9 (1)
	ヤマトカワゲラ	4.5 $\pm$ 0.2 (22)
	ナガカワゲラ属	5.1 (1)
	オオヤマカワゲラ	3.8 $\pm$ 0.1 (3)
	オオクラカケカワゲラ	4.0 $\pm$ 0.2 (2)
	フタツメカワゲラ属	4.3 $\pm$ 0.4 (7)
	ミドリカワゲラ科	3.5 $\pm$ 0.2 (5)
	タイリククロスジヘビトンボ	4.0 $\pm$ 0.0 (3)
	ヤマトクロスジヘビトンボ	3.9 $\pm$ 0.1 (3)
	クロスジシロカゲロウ	4.7 $\pm$ 0.3 (3)
	レゼイナガレトビケラ	3.8 (1)
	ヨシイナガレトビケラ	3.8 (1)
	クワヤマナガレトビケラ	4.3 $\pm$ 0.3 (3)
	ヒロアタマナガレトビケラ	4.0 $\pm$ 0.6 (3)
	ツメナガナガレトビケラ	4.0 (1)
	ミヤマイトビケラ属	4.1 $\pm$ 0.4 (15)
	ムラサキトビケラ	3.7 $\pm$ 0.1 (3)
	ヨツメトビケラ	3.7 $\pm$ 0.2 (3)
	フタスジキソトビケラ	3.5 $\pm$ 0.1 (3)
	モンキマメゲンゴロウ	3.7 (1)
	オナガミズスマシ	3.6 $\pm$ 0.2 (5)
	ヒゲナガガンボ属	3.3 (1)
	クロモンナガレアブ	3.8 (1)
	ムカシアブ	3.8 (1)
	オドリバエ科	3.8 $\pm$ 0.1 (3)

基礎資源としてのリターサンプル（乾燥重量約10 g）はリターを摂食する底生動物が広葉樹の葉リターを好むため、広葉樹のものを選別して底生動物を採集したリターパッチから採取した（4サンプル/地点）。また、リターパッチ外の基礎資源として調査対象のリターパッチが形成させていた淵から3個の石礫を選び、表面の付着藻類をブラシでこすり落とし、底生動物とリター片をできるだけ取り除いたものを1サンプルとしてポリエチレン袋に保管した（4サンプル/地点）。調査を通して得られたリターサンプルは合計で40、付着藻類サンプルは合計で40であった。現地において、サンプルはクーラーボックスに入れて暗条件下で冷蔵保管した。リターサンプルは蒸留水で洗い、表面に付着した砂や泥を可能な限り除去した。付着藻類サンプルは、肉眼で識別できるリター片を取り除き、1 mmメッシュと0.5 mmのメッシュのふりいで濾過した後に、450 °Cで2時間以上燃焼させたガラス濾紙（GF/F, Whatman, UK）を用いて真空濾過した。底生動物、リター、付着藻類サンプルは各処理を終えた後に、-25 °Cで冷凍保存した。

各調査区間の渓流水質を評価するために、渓流水を250 mLの採水ボトルを用いてサンプリングした（2サンプル/地点）。渓流水サンプルはクーラーボックス内に入れて、ドライアイスを用いて速やかに凍結させ、研究室に到着後は-25 °Cで冷凍保存した。

2.3 生産性評価

人工基質を一定期間設置して付着した藻類の量を評価することで、調査区間の一次生産性を評価した。素焼きタイル（9 cm×9 cm）5個をリターパッチの形成された淵に設置し、14日後に回収した（赤井沢では素焼きタイルが一つ紛失したため、回収数は4個）。タイル設置期間中に、顕著な降雨と増水は生じなかった。回収した素焼きタイルはチャック付きポリ袋に入れた後、暗条件下で氷冷しながら実験室に持ち帰った。持ち帰った素焼きタイルから付着藻類を速やかに蒸留水内でブラシを用いて擦り取り、450°Cで少なくとも2時間燃焼させたガラスろ紙（GF/F, Whatman, UK）上に吸引ろ過によって集めたものから90%アセトン15 mLに色素を抽出した。抽出した色素はUNESCO法³⁶⁾にしたがって、NanoPhotometer分光光度計C40（Implen, Germany）を用いて吸光度（750, 665, 645, 630 nm）を測定し、以下の式よりクロロフィルa量を推定した。

$$\text{クロロフィル}a \text{ (}\mu\text{g mL}^{-1}\text{)} = (11.64 \times E665) - (2.16 \times E645) - (0.10 \times E630) \text{ (式 1)}$$

この時、 $E665$ 、 645 、 630 はそれぞれ光波長665、645、630 nmの吸光度から750 nmの吸光度を差し引いた値である。

2.4 安定同位体分析

底生動物は、室内でリターから底生動物個体を選別し、可能な限り下位の分類レベル（以降、簡便のため単に種と表記）まで同定して、底生動物は個体別に、もしくは小型個体は数個体をまとめて1サンプルとし-25 °Cで冷凍保存した。炭素・窒素安定同位体比分析用に作成された底生動物サンプルの数は、合計323である。

底生動物（ $n = 323$ ）、リター（ $n = 40$ ）、付着藻類（ $n = 40$ ）のサンプルは、60 °Cで

48時間以上乾燥させた後、ミルで粉砕するか、乳鉢と乳棒で細かい粉末になるまですりつぶした。付着藻類サンプルは、無機炭素を除去するために1 mol L⁻¹ HClで酸化した。ただし、脱炭酸処理はδ¹⁵N値を左右する可能性がある³⁷⁾。これらのサンプルは、1.25 ± 0.06 mg（底生動物）および4.00 ± 0.02 mg（基礎資源）の一定分量を錫カプセルに密封した。処理後の各サンプルのδ¹³Cとδ¹⁵Nの測定をカリフォルニア大学デービス校のStable Isotope Facilityに委託し、PDZ Europa 20-20 isotope ratio mass spectrometerに接続されたPDZ Europa ANCA-GSL elemental analyzer (Sercon Ltd, UK)によって測定された。δ¹³Cおよびδ¹⁵Nの同位体比は、‰単位表記で以下のように表される。

$$\delta X = [(R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000 \text{ (‰)} \quad (\text{式2})$$

R_{sample} はサンプルの、 R_{standard} は標準試料（炭素はPee Dee Belemnite、窒素は大気中の窒素ガス）の¹³C/¹²Cまたは¹⁵N/¹⁴Nである。

上位捕食者の基準を正確にするために、2023年4月に採集した底生動物サンプルのうち、分析数が足りていなかった種の値も測定することとした（323サンプル中97サンプル）。

2.5 渓流水と基礎資源の化学量分析

各調査区間の渓流水の硝酸態窒素（NO₃-N）およびリン酸態リン（PO₄-P）を評価した。渓流水試料は完全に解凍後、450℃で少なくとも2時間燃焼させたガラスろ紙（GF/F, Whatman, UK）上に吸引ろ過し、微細な有機物を取り除いた。NO₃-Nは新日本環境調査株式会社に分析を委託し、JIS K 012(2019) 43.2.3の試験方法にて測定された。PO₄-Pは、アスコルビン酸法により測定した^{38,39)}。10 mLの渓流水にBeck et al. (2021) の手順に従って作成した発色試料を2 mL添加し、NanoPhotometer分光光度計C40 (Implen, Germany) から測定した吸光度（880 nm）から渓流水中のPO₄-P量を求めた。

基礎資源であるリターと付着藻類については、窒素（N）含有率、リン（P）含有率、CN比（mol比）、CP比（mol比）を評価した。炭素含有率とN含有率は、同位体比分析と同時に測定される値を用いた。P含有率は、渓流水と同様にアスコルビン酸法により測定した^{38,39)}。P定量試料は2.5 mLのペルオキシ二硫酸カリウム（50 mg / L）と1 mLの水酸化ナトリウム（1 mol）の混合溶液を試料懸濁液に添加しMilli-Q水で10 mLなるよう調整したものを、120℃のオートクレーブで30分間加熱することで酸化分解した。分解処理後のP定量試料をBeck et al. (2021) の手順にならって発色させ、NanoPhotometer分光光度計C40 (Implen, Germany) から測定した吸光度（880 nm）からP含有率を求めた。各調査区間のサンプルについて、N含有率、P含有率、CN比（mol比）、CP比（mol比）の試料平均値を求めた。

2.6 栄養段階推定と付着藻類の寄与率推定

各捕食者個体の栄養段階はRパッケージ tRophicPositionのベイズ混合モデル⁴⁰⁾を用いて、同化食物における付着藻類寄与率はRパッケージsimmrのそれ^{41,42)}を用いて推定し

た。これらの方法では、基礎資源（ベースライン）の同位体比、TDF、simmrにおいてはさらに基礎資源の炭素と窒素の含有率におけるばらつきがモデルに組み込まれ、マルコフ連鎖モンテカルロ・シミュレーション（MCMC）によって、消費者の栄養段階の相対的位置と同化食物における付着藻類寄与率について頑健な推定値が得られる。いずれのベイズ混合モデルも、調査区間ごとに、リターと付着藻類の2つの基礎資源をベースラインとし、 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ の2同位体比を用いたフルモデルで解析を行った。

栄養段階推定のベイズ混合モデルでは、マルコフ連鎖数は5に設定し、MCMCの反復は20,000回として最頻値を推定値とした。TDF（‰）の平均値 $\pm$ SEは、McCutchan et al. (2003)の平均値（ $\pm$ SE）（ $\Delta\text{C}=0.5\pm0.13$ 、 $\Delta\text{N}=2.3\pm0.18$ ）を採用した。また、trophicPositionによるベイズ混合モデルは、本来、消費者サンプル間のばらつきをモデルに組み入れることで、消費者の種個体群レベルでの栄養段階の推定を目的としたものであるが、個体レベルでの推定に用いても差し支えないと考えられる^{43,44,45}。付着藻類寄与率についてのベイズ混合モデルでは、マルコフ連鎖数は4に設定し、MCMCの反復は10,000回として算術平均値を推定値とした。

2.7 統計解析

本研究では調査区間内の各パッチの群集の食物連鎖長を、各パッチで得られた捕食者個体のうち、最も高い栄養段階が推定された捕食者個体の栄養段階と定義した。調査区間の群集の食物連鎖長は、その調査区間で得られた最も高い栄養段階が推定された捕食者個体の栄養段階と定義した。各リターパッチ群集における系外資源（付着藻類）の利用可能性の指標には、そのパッチの最上位捕食者個体の付着藻類寄与率を用いた。申請者のこれまでの研究から、リターパッチ群集は付着藻類を基礎資源とするパッチ外の生食食物網と強く結びつき、複数の線形連鎖が網目状に結びついた食物網構造であると推測された。そのため、各パッチにおける最上位捕食者の付着藻類寄与率は、そのパッチの群集における系外資源の利用可能性を反映すると考えられる。

各調査区間内のリターパッチ群集の食物連鎖長の決定要因を検討するために、パッチの食物連鎖長を目的変数にし、パッチ面積を説明変数とした単回帰分析と非線形回帰分析を実施した。パッチの食物連鎖長とパッチ面積との関係性が正であることが認められた場合は、その調査区間内の群集の食物連鎖長は生態系サイズ仮説の予測を支持したと判断した。また、パッチの食物連鎖長を目的変数にし、系外資源の利用可能性の指標として最上位捕食者個体の付着藻類の寄与率を説明変数とした単回帰分析も実施した。パッチの食物連鎖長と最上位捕食者個体の付着藻類の寄与率との関係性が正であることが認められた場合は系外資源仮説が支持されたと判断した。

各調査区間のリターパッチ群集の食物連鎖長の変化の決定要因を検討するために、調査区間の食物連鎖長を目的変数に、集水面積と付着藻類の生産性および基礎資源のCN比、CP比のいずれかを説明変数とした単回帰分析を実施した。集水面積の正の効果が認められる場合は生態系サイズ仮説の予測が、付着藻類の生産性の正の効果が認められる場合は生産性仮説の予測が支持されたと判断した。基礎資源のCN比やCP比と正の関係性が認められた場合は栄養制限仮説が支持されたと判断した。

リターパッチ群集の食物連鎖長の決定要因の状況依存性が生じる機構を検討するため

に、各調査区間のパッチの食物連鎖長とパッチ面積の単回帰分析によって得られた傾きを目的変数に、調査区間の付着藻類の生産性と基礎資源の栄養的質の差（付着藻類とリターのCN比の差、CP比の差）のいずれかを説明変数とした単回帰分析を実施した。同時に、付着藻類およびリターの栄養的質を左右する環境要因として、溪流水質と調査区間のスギ植林率との関係を単回帰分析で検討した。すべての統計解析はR（version 4.3.2; R Core Team 2023）で行った。有意水準はすべて $\alpha = 0.05$ とした。

3. 結果と考察

3.1 調査区間の渓流水質，付着藻類の生産性，基礎資源のCN比とCP比

調査区間の渓流水質を表3に示した。NO₃-Nは28.6～77.1 μmol/Lの範囲を示し，惣角沢で最も低く，矢沢で最も高かった。PO₄-Pは0.0～0.4 μmol/Lの範囲を示し，北秋川と養沢川の支流（大岳沢，赤井沢，水ノ戸沢，惣角沢，白岩沢）では低く，木下沢で最も高かった。

付着藻類の生産性の指標である各調査区間の2週間で生産された付着藻類のクロロフィルa量の平均値（±SD）を表3と図4に示した。2週間で生産されたクロロフィルaは1.4～8.6 mg/m²の範囲を示し，盆堀川の生産性が最も高かった。

基礎資源であるリターと付着藻類のCN比およびCP比，リターと付着藻類のそれらの差を表4に示した。どの調査区間でもCN比とCP比と共に付着藻類の方がリターよりも低い値を示した。CN比は付着藻類では8.7～11.0の範囲を示し，リターでは31.1～37.4の範囲を示した。各調査区間のリターと付着藻類の平均CN比には22.1～28.7の差があり，最も差が小さかった調査区間は惣角沢で，最も差が大きかった調査区間は大岳沢だった。CP比は付着藻類では247.4～488.6の範囲を示し，リターでは3469.4～9574.6の範囲を示した。各調査区間のリターと付着藻類の平均CP比には3127.6～9327.2の差があり，最も差が小さかった調査区間は盆堀川で，最も差が大きかった調査区間は日影沢だった。

表3. 調査区間の渓流水質と生産性

調査区間	渓流水質		クロロフィルa (mg/m ² /2 week)
	NO ₃ -N(μmol/L)	PO ₄ -P(μmol/L)	
大岳沢	60.0	0.0	3.0 ± 1.1
赤井沢	30.7	0.0	1.4 ± 0.5
水ノ戸沢	49.3	0.0	1.7 ± 0.8
惣角沢	28.6	0.0	4.4 ± 2.0
白岩沢	54.3	0.1	2.0 ± 0.8
日影沢	72.1	0.3	3.1 ± 1.2
熊倉沢	66.4	0.2	2.8 ± 1.0
盆堀川	60.7	0.3	8.6 ± 5.8
矢沢	77.1	0.2	4.1 ± 2.0
木下沢	72.8	0.4	4.5 ± 2.2

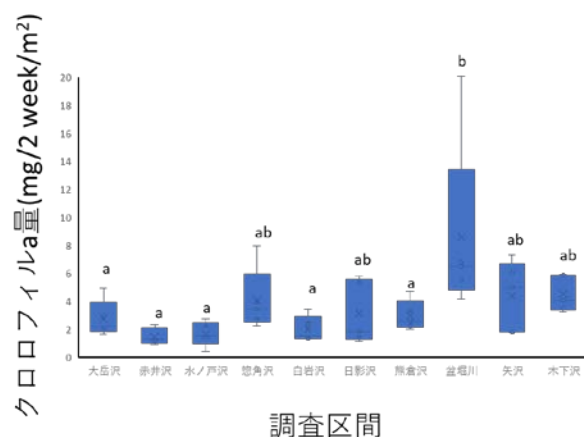


図4. 各調査区間の2週間で生産された付着藻類のクロロフィルa量の比較。異なるアルファベットはTukeyHSD検定で有意差が認められたことを示す。

表4. 各調査区間の基礎資源の平均CN比とCP比, およびリターと付着藻類間のCN比とCP比の差

調査区間	CN比			CP比		
	付着藻類	リター	差	付着藻類	リター	差
大岳沢	8.7	37.4	28.7	250.2	4478.1	4227.9
赤井沢	10.1	34.3	24.2	301.5	6764.3	6462.8
水ノ戸沢	10.5	34.8	24.2	488.6	5764.7	5276.1
惣角沢	11.0	33.1	22.1	269.0	4485.6	4216.7
白岩沢	9.0	33.6	24.6	266.6	3725.7	3459.1
日影沢	8.8	36.1	27.2	247.4	9574.6	9327.2
熊倉沢	8.9	31.1	22.2	394.5	5708.9	5314.4
盆堀川	9.8	35.7	25.9	341.8	3469.4	3127.6
矢沢	8.7	36.4	27.7	295.2	4691.2	4396.1
木下沢	8.7	32.5	23.8	253.0	7257.3	7004.3

3.2 調査区間内の各パッチの食物連鎖長とパッチ面積および系外資源利用可能性との関係

本調査では7目17種の捕食者種が得られた(表5)。各種の平均栄養段階は2.7~5.3の範囲を示し、矢沢で得られたコグサヒメカワゲラ属とキコナガカワゲラ属がそれぞれ最小値と最大値である。

表5. 各調査区間で得られた捕食者種の平均栄養段階±SD (n)

目	学名	和名	大岳沢	赤井沢	水ノ戸沢	惣角沢	白岩沢	日影沢	熊倉沢	盆堀川	矢沢	木下沢
トンボ目	<i>Planaeschna milnei</i>	ミルンヤンマ	3.8(1)									
	<i>Davidus</i> sp.	ダビドサナエ属	3.6±0.1(5)	3.8±0.2(2)		3.9(1)	3.6±0.1(5)	4.0±0.1(2)	3.8±0.2(2)		4.2(1)	3.9(1)
	<i>Lanthus fujicus</i>	ヒメクロサナエ			4.0(1)		4.1(1)			4.2(1)		
	<i>Stylogomphus suzuki</i>	オジロサナエ				4.1(1)				4.3(1)		
カワゲラ目	<i>Ostrovus</i> sp.	コグサヒメカワゲラ属									2.7±0.1(2)	
	<i>Niponiella limbata</i>	ヤマトカワゲラ	4.1±0.1(5)	4.0±0.1(9)	4.2±0.2(18)	3.9±0.1(12)	4.1±0.3(10)	4.1±0.2(4)	4.1±0.2(10)	4.0±0.1(6)	4.2±0.1(3)	4.1±0.1(5)
	<i>Cero-peria pacifica</i>	エダオカワゲラ	4.5(1)				4.6(1)				4.5±0.2(5)	
	<i>Flacoperia</i> sp.	キコナガカワゲラ属	4.7±0.1(4)	4.8±0.1(2)						4.7(1)	5.3(1)	
	<i>Oyamia lugubris</i>	オオヤマカワゲラ	3.5±0.2(2)					4.3(1)				
	<i>Neoperla</i> sp.	フタツメカワゲラ属	3.7±0.2(6)	3.7±0.1(3)		3.7±0.1(5)		3.8±0.1(11)	4.1±0.3(2)	3.7±0.3(12)	4.0±0.1(7)	3.8±0.2(6)
ヘビトンボ目	<i>Parachauliodes continentalis</i>	タイリククロスジヘビトンボ	3.5(1)									
アミメカゲロウ目	<i>Niponeurorthus fuscineris</i>	クロスジシロカゲロウ	4.7±0.2(3)					4.8±0.2(3)				
トビケラ目	<i>Rhyacophila clemens</i>	クレメンズナガレトビケラ				3.8(1)	3.6(1)		4.0±0.0(2)	3.0±0.1(2)	3.5(1)	3.6±0.1(3)
	<i>Plectrocnemia</i> sp.	ミヤマイトビケラ属										
コウチュウ目	<i>Platambus picipennis</i>	モンキマメゲンゴロウ		3.2(1)								
	<i>Grectochilus regimbarti</i>	オナガミズスマシ				3.4±0.1(3)						
ハエ目	<i>Asuragina caerulea</i>	クロモンナガレアブ	3.7(1)									

各調査区間における各パッチの食物連鎖長とパッチ面積の関係性は負の指数関数モデル($Y = a[1 - \exp(-bX)]$)を用いた非線形回帰分析から、惣角沢と木下沢を除くすべての調査区間で正の関係が認められた(表6, 図5)。また、単回帰分析では大岳沢、赤井沢、白岩沢のみ有意な正の関係が認められた(表7)。これらのことから、多くの森林溪流において、リターパッチ群集の食物連鎖長はパッチの面積と非線形な正の関係性を示し、生態系サイズ仮説の予測を支持することが示された。

表 6. 各調査区間における各パッチの食物連鎖長とパッチ面積の関係の非線形回帰分析の結果。b のパラメーターに有意差が認められる場合は変数間に正の関係性がある。b の p 値が 0.05 以下の場合に太字で示した。

調査区間	a	p	b	p
大岳沢	5.0	0.000	0.6	0.006
赤井沢	4.7	0.000	0.7	0.003
水ノ戸沢	4.3	0.000	1.4	0.003
惣角沢	3.9	0.000	2.4	0.122
白岩沢	4.7	0.000	0.7	0.000
日影沢	4.7	0.000	0.8	0.016
熊倉沢	4.3	0.000	1.3	0.001
盆堀川	4.3	0.000	1.0	0.004
矢沢	5.0	0.000	0.7	0.006
木下沢	3.9	0.000	4.6	0.779

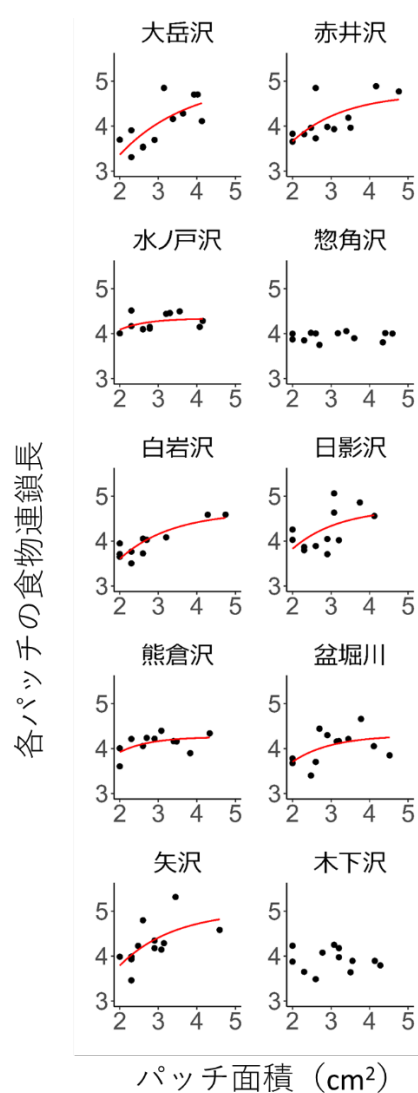


図 5. 各パッチのリターパッチ群集の食物連鎖長とパッチ面積の関係。非線形回帰分析によって有意なモデルが得られた場合にそのモデルの回帰曲線を示した。

各パッチの食物連鎖長と系外資源の利用可能性の指標である最上位捕食者個体の付着藻類寄与率との正の関係性は惣角沢、白岩沢、日影沢、木下沢で認められた（表 7）。これらの結果から、各パッチの食物連鎖長の変化が生態系サイズ仮説の予測を支持しなかった惣角沢と木下沢では系外資源仮説の予測が支持された。

表 7. 各調査区間における各パッチの食物連鎖長とパッチ面積および最上位捕食者個体の付着藻類の寄与率との関係の単回帰分析の結果。p 値が 0.05 以下の場合に太字で示した。

調査区間	パッチ面積			付着藻類寄与率		
	β	R ²	P	β	R ²	P
大岳沢	0.58	0.61	0.003	0.01	0.54	0.866
赤井沢	0.36	0.48	0.012	0.02	0.46	0.471
水ノ戸沢	0.09	0.11	0.293	0.01	0.19	0.588
惣角沢	0.01	0.01	0.715	0.01	0.08	0.047
白岩沢	0.35	0.82	0.000	0.03	0.26	0.010
日影沢	0.38	0.32	0.055	0.05	0.21	0.000
熊倉沢	0.13	0.18	0.190	-0.02	0.22	0.310
盆堀川	0.19	0.17	0.188	0.04	0.33	0.112
矢沢	0.38	0.32	0.053	0.06	0.46	0.240
木下沢	-0.03	0.01	0.769	0.03	0.21	0.039

3.3 調査区間の食物連鎖長と集水面積および付着藻類の生産性、基礎資源のCN比、CP比との関係

調査区間の食物連鎖長は 4.1～5.3 の範囲を示した。最も食物連鎖長が短い調査区間は惣角沢で、最も長い調査区間は矢沢だった。

表 8. 各調査区間のリターパッチ群集の食物連鎖長

調査区間	食物連鎖長
大岳沢	4.8
赤井沢	4.9
水ノ戸沢	4.5
惣角沢	4.1
白岩沢	4.6
日影沢	5.1
熊倉沢	4.4
盆堀川	4.7
矢沢	5.3
木下沢	4.2

調査区間の食物連鎖長はリターの CN 比とのみ正の関係性が認められた（表 9，図 6）。このことから森林溪流の調査区間間の食物連鎖長の変化は栄養制限仮説の予測を支持した。一般的に，長い食物連鎖長が維持される生態系ほど物質が食物網内にとどまる時間が長くなると考えられる。このことから，リターの栄養的な質が，特に N に関して制限的な調査区間ほど C や栄養塩の保持機能が高く，リターの供給源である森林環境によって溪流生態系の持つ生態系機能が左右される可能性がある。

表 9. 調査区間の食物連鎖長と集水面積，クロロフィル a，基礎資源の CN 比および CP 比との関係。

説明変数	β	R^2	p
集水面積	0.00	0.00	0.982
クロロフィル a	-0.01	0.00	0.868
付着藻類 CN 比	-0.20	0.21	0.188
リター CN 比	0.14	0.55	0.014
付着藻類 CP 比	0.00	0.03	0.640
リター CP 比	0.00	0.03	0.626

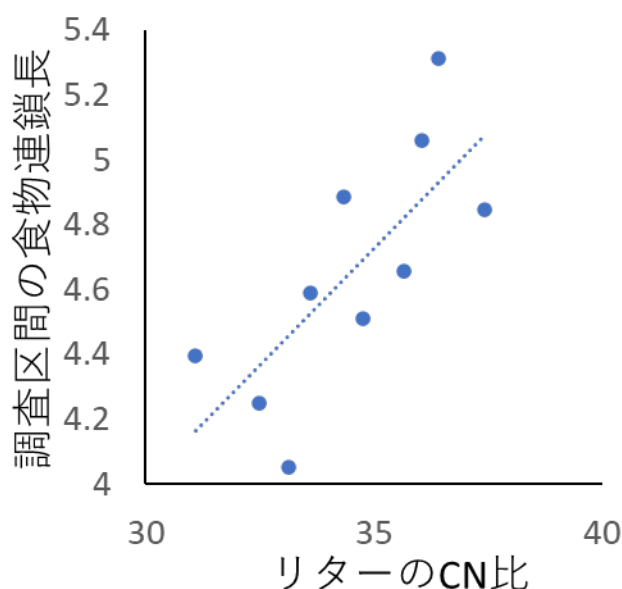


図 6. 調査区間の食物連鎖長とリターの CN 比との関係。単回帰分析で正の関係が認められたため回帰直線を示した。

3.4 基礎資源の栄養的質の差が調査区間内の食物連鎖長とパッチ面積との正の関係の傾きに及ぼす効果の検討

調査区間内の各パッチの食物連鎖長とパッチ面積との関係の単回帰分析から得られた傾

きは、リターと付着藻類のCN比の差と正の関係を示した（表 10，図 7）。このことから、調査区間内の各パッチの食物連鎖長に対するパッチ面積の効果は基礎資源のCN比の差が大きい調査区間ほど大きくなることが初めて示された。付着藻類のCN比は渓流水中の $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度と負の関係を示し、リターのCN比は調査区間の溪畔林に占めるスギの植林率と正の関係を示したことから（図 8），溪流生態系に対するN負荷の程度や，溪畔林の利用方法の組み合わせによって溪流生態系内の局所群集の食物網を介した物質循環速度が左右される可能性を示唆している。

表 10. 各調査区間の各パッチの食物連鎖長とパッチ面積との関係の傾きと基礎資源の栄養的質の差の単回帰分析の結果。有意な効果が認められた場合はp値を太字で示した。

説明変数	β	R2	p
CN差	0.07	0.64	0.005
CP差	0.00	0.00	0.953

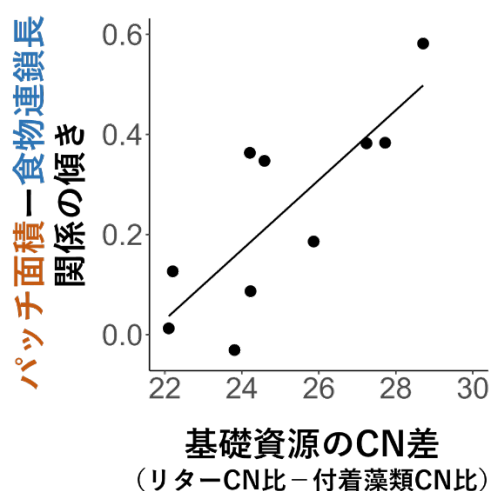


図7. 基礎資源のCN差とパッチ面積-食物連鎖長関係の傾きとの関係。単回帰分析から有意な関係が認められた場合は回帰直線を示した。

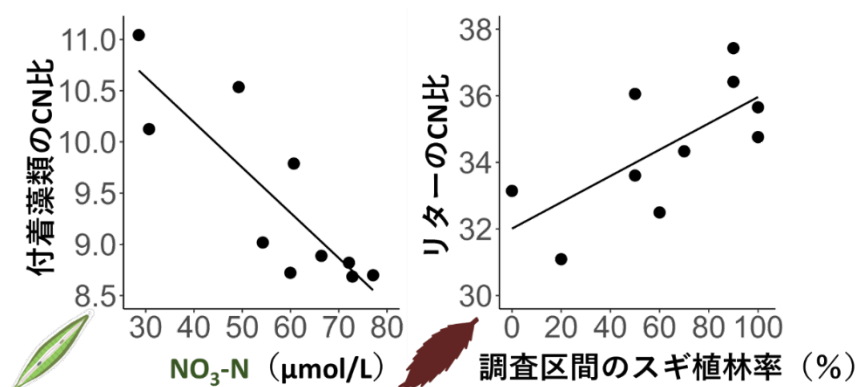


図8. 付着藻類と渓流水の $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度，リターのCN比と調査区間のスギ植林率との関係。単

回帰分析から有意な関係が認められた場合は回帰直線を示した。

4. まとめ

各森林溪流内での各リターパッチにおける底生動物群集の食物連鎖長は多くの場合、パッチ面積と正の関係性を示し、生態系サイズ仮説の予測を支持する。生態系サイズ仮説の予測が当てはまらなかった溪流では系外資源仮説が支持された。そして、パッチ面積－食物連鎖長関係の傾きはその環境中のリターと付着藻類のCN比の差が大きいほど急になることから、食物連鎖長の決定要因の状況依存性は各生態系の環境中に存在する基礎資源の栄養的な質の組み合わせによって生じると考えられた。

森林溪流間の食物連鎖長の変化は、リターのCN比と正の関係であり、栄養制限仮説によって説明された。溪流における保全の対象が高次の捕食者であるほど、溪畔林の樹種が葉のCN比の低いものに変更されたときに、絶滅リスクが上がる可能性が考えられる。また、Cや栄養塩循環速度は一般的に長い食物連鎖が成立する環境の方が食物網に保持される時間が長くなるため遅くなると考えられる。溪流の物質保持時間を長く保つためには、高CN比の葉を生産する溪畔林樹種を多く残すことが効果的と考えられる。

5. 引用文献

- 1) Thompson RM, Brose U, Dunne JA, Hall RO, Hladyz S, Kitching RL, Tylianakis JM (2012) Food webs: Reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 27:689-697
- 2) Carpenter SR, Kitchell JF (1993) The trophic cascade in lakes. Cambridge University Press.
- 3) 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
- 4) Kidd KA, Hesslein RH, Ross BJ, Koczanski K, Stephens GR, Muir DCG (1998) Bioaccumulation of organochlorines through a remote freshwater food web in the Canadian Arctic. *Environmental Pollution* 102:91-193
- 5) Elton C (1927) *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London, UK
- 6) Pimm SL (1982) *Food webs*. Chapman and Hall, London, UK
- 7) Pimm SL, Lawton JH (1977) The number of trophic levels in ecological communities. *Nature* 268:329-331
- 8) Post DM, Pace ML, Hairston NG (2000) Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405: 1047-1049
- 9) 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
- 10) Cohen JE, Newman CM (1992) Community area and food-chain length: theoretical predictions. *American Naturalist* 138:1542-1554
- 11) Holt RD (2002) Food webs in space: On the interplay of dynamic instability and spatial processes. *Ecological Research* 17:261-273

- 12) Spencer M, Warren PH (1996) The effects of habitat size and productivity on food web structure in small aquatic microcosms. *Oikos* 75:419-430
- 13) Schoener TW (1989) Food webs from the small to the large. *Ecology* 70: 1559-1589
- 14) Young HS, McCauley DJ, Dunbaer RB, Hutson MS, Ter-Kuile AM, Dirzo R (2013) The roles of productivity and ecosystem size in determining food chain length in tropical terrestrial ecosystems. *Ecology* 94:692-701
- 15) Chaunut PCM, Siebers AR, Robinson CT (2020) Flood disturbance affects macroinvertebrate food chain length in an alluvial river floodplain. *Freshwater Biology* 65:490-501
- 16) 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
- 17) Williams AJ, Trexler JC (2006) A preliminary analysis of the correlation of food-web characteristics with hydrology and nutrient gradients in the southern Everglades. *Hydrobiologia* 569: 493-504
- 18) Vander Zanden MJ, Shuter BJ, Lester N, Rasmussen JB (1999) Patterns of food chain length in lakes: a stable isotope study. *American Naturalist* 154: 406-416
- 19) 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
- 20) Townsend CR, Thompson RM, McIntosh AR, Kilroy C, Edwards E, Scarsbrook MR (1998) Disturbance, resource supply, and food-web architecture in streams. *Ecology Letters* 1:200-209
- 21) Thompson RM, Townsend CR (2005) Energy availability, spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams. *Oikos* 108:137-148
- 22) 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
- 23) Takimoto G, Post DM (2013) Environmental determinants of food-chain length: a meta-analysis. *Ecological Research* 28:675-687
- 24) Guo G, Barabás G, Takimoto G, Bearup D, Fagan WF, Chen D, Liao J (2023) Towards a mechanistic understanding of variation in aquatic food chain length. *Ecology Letters* 26:1926-1939
- 25) Sterner RW, Elser JJ (2002) *Ecological Stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press, Princeton, USA
- 26) Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE (1980) The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37:130-137
- 27) Buss DF, Baptista DF, Nessimian JL, Egler M (2004) Substrate specificity,

- environmental degradation and disturbance structuring macroinvertebrate assemblages in Neotropical streams. *Hydrobiologia*, 518, 179-188
- 28) Costa SS, Melo AS (2008) Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. *Hydrobiologia* 598:131-138
- 29) Ligeiro R, Moretti MS, Gonçalves JF, Callisto M (2010) What is more important for invertebrate colonization in a stream with low-quality litter inputs: Exposure time or leaf species? *Hydrobiologia* 654:125-136
- 30) Kobayashi S, Kagaya T (2004) Litter patch types determine macroinvertebrate assemblages in pools of a Japanese headwater stream. *Journal of The North American Benthological Society* 23:78-89
- 31) Kobayashi S, Kagaya T (2005a) Across-reach consistency in macroinvertebrate distributions among litter patch types in Japanese headwater streams. *Hydrobiologia* 543:135-145
- 32) 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*
- 33) 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ゼーション. *東大演習林報* 82:157-176
- 34) Merritt RW, Cummins KW, Berg MB (2019) An introduction to the aquatic insects of North America. 5th Edition, Kendall Hunt Publishers, Dubuque
- 35) Miyasaka H, Genkai-Kato M (2009) Shift between carnivory and omnivory in stream stonefly predators. *Ecological Research* 24:11-19
- 36) SCOR/UNESCO (1996) Working Group 17: Determination of photosynthetic pigments in sea water. UNESCO
- 37) Kennedy P, Kennedy H, Papadimitriou S (2005) The effect of acidification on the determination of organic carbon, total nitrogen and their stable isotopic composition in algae and marine sediment. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 19:1063-1068
- 38) Menzel DW, Corwin N (1965) The measurement of total phosphorus in seawater based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxidation. *Limnology and Oceanography* 10:280-282
- 39) Beck M, Mondy CP, Danger M, Billoir E, Usseglio-Polatera P (2021) Extending the growth rate hypothesis to species development: Can stoichiometric traits help to explain the composition of macroinvertebrate communities? *Oikos* 130:879-892
- 40) 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

- 41) Parnell A, Inger R, Bearhop S, Jackson A (2010) Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation. *Plos One* 5(3)
- 42) Parnell A, Inger R (2016) *simmr*: A stable isotope mixing model. R Package version 0.4.1.
- 43) Schriever TA, Lytle DA (2020) Food chain length and trophic niche of a key predator in montane desert streams. *Hydrobiologia* 847:983–997
- 44) Andrade MC, Keppeler FW, Zuluaga-Gómez MA, Conceição JWS, Lisboa OP, Andrades R, Winemiller K, Giarrizzo T (2023) Food web structure in the Xingu River rapids prior to operation of the Amazon’ s largest hydropower plant. *Aquatic Sciences* 85
- 45) Gusha MNC, Dalu T, McQuaid CD (2021) Interaction between small-scale habitat properties and short-term temporal conditions on food web dynamics of a warm temperate intertidal rock pool ecosystem. *Hydrobiologia* 848:1517–1533

・助成事業者紹介

氏名 太刀掛 脩平

助成を受けていた際の所属：東京大学大学院農学生命科学研究科博士課程

現職：国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所特別研究員