

原著論文 [Original Paper]

ダム上下流における造網性トビケラ 2 種の体内脂質割合

小林優太郎¹・角絢香¹・土居秀幸²・片野泉^{3,4*}

(2018 年 10 月 31 日受付, 2019 年 2 月 6 日受理)

Comparison in the lipid contents of two net-spinning caddisfly species between upstream and downstream of dams

Yutaro Kobayashi¹, Ayaka Sumi¹, Hideyuki Doi², Izumi Katano^{3,4*}

摘 要

濾過食者である 2 種類の造網型トビケラ, オオシマトビケラ (*Macrostemum radiatum*) とヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche marmorata*) の乾燥重量 (体重) と脂質割合を, ダム上流・下流間で比較した. 両種とも, ダム上・下流間で体重に有意な差はなかったものの, 脂質割合はダム下流で有意に低かった. 体重と脂質割合の相関では, ヒゲナガカワトビケラはダム上・下流共に有意な負の相関が得られたが, オオシマトビケラではダム下流のみで有意な正の相関が得られた. 両トビケラ共に, ダム上流に比べダム下流では傾きが増す傾向があり, 体重が増えると脂質割合が増加する傾向が見てとれた.

キーワード: ダム, 濾過食者, 流下プランクトン

Abstract

We here compared the body weight and lipid contents of two net-spinning caddisfly species, *Macrostemum radiatum* and *Stenopsyche marmorata* between the upstream and downstream of the dams. In the both species, the lipid contents were significantly lower in the downstream than that in the upstream. The linear regressions between body weight and lipid contents for *S. marmorata* were significantly negative in both the upper and lower dams. On the other hand, the regression for *M. radiatum* was significantly positive in the downstream of the dam. The regression slopes seem to increase at the downstream of the dams with comparing to the upstream, and the lipid contents increased along with increasing of the body mass.

Keywords: Dam, filter-feeder, drifting plankton

1) 兵庫県立大学 環境人間学部 〒670-0092 兵庫県姫路市新在家本町 1-1-12, School of Human Science and Environment, University of Hyogo, 1-1-12 Shinzaike-honcho, Himeji, 670-0092 Japan

2) 兵庫県立大学大学院 シミュレーション学研究所 〒650-0047 神戸市中央区港島南町 7-1-28, Graduate School of Simulation Studies, University of Hyogo 7-1-28 Minatojima-minamimachi, Chuo-ku, Kobe, 650-0047, Japan ³⁾ 奈良女子大学 研究院自然科学系生物科学領域 〒630-8506 奈良県奈良市北魚屋東町, Faculty, Division of Natural Science, Nara Women's University, Kitauoya-higashimachi, Nara, 630-8506 Japan ⁴⁾ 奈良女子大学 共生科学研究センター 〒630-8506 奈良県奈良市北魚屋東町, KYOUSEI Science Center, Nara Women's University, Kitauoya-higashimachi, Nara, 630-8506 Japan

* 連絡代表者 (Corresponding author): katano@cc.nara-wu.ac.jp

緒言

貯水ダムは河川の連続性を遮断することで、河川環境に様々な影響を及ぼしている (Poff and Hart, 2002). 例えば、ダムの下流では水温環境の変化や、細粒河床材料の減少、河床付着層の増加、流下有機物の増加などが数多く報告されている (谷田・竹門, 1999; 竹門, 2009a, b). 環境が変化すれば生息する生物群集も大きく変わる。生物群集のうち、底生動物については比較的多くの報告があり、藻類食者や破碎食者が減少する一方で、濾過食者や採集食者は増加する傾向が報告されている (波多野ら, 2005). このような摂食機能群割合の変化に伴い、食う食われる関係も大きく変化する。例えば、流下有機物 (DPOM: drifted particulate organic materials) を摂食する濾過食者が得る物質やエネルギーは、陸上植物起源 (リター) からダム湖内起源 (植物・動物プランクトン) へと大きく変わるため、食物網構造の改変が起こることが知られている (Doi et al., 2008). 食物網構造は、生物群集の構造や個体の成長を強く規定するものであり (Pimm, 1982), ダム下流の生物群集は食物網構造の改変によって強い影響を受けていると考えられる。

このように、貯水ダムによる生物群集の改変については多くの報告があり、食物網構造の変化についてもいくつか報告があるものの、生物個体への影響についての報告はほとんどない。ダムによる DPOM の起源がリターからプランクトンへ変わることは、腐食から生食に変わることを意味する。腐食物であるリターに比べ、生食物であるプランクトンは脂肪酸が豊富で、必須脂肪酸を多く含む組成であるなど栄養価が高いとされている (Kainz et al., 2004; Torres-Ruiz et al., 2007). このような餌資源の改変は濾過食者数を増やすだけでなく、濾過食者個体にも栄養面で何らかの影響をもたらしていることが予想されるが、そのような報告はほとんどない。濾過食者が質の高い餌の恩恵を受けているならば、個体を構成する脂質含量は増えることが予想される。

そこで本研究では、濾過食者のうち、DPOM を捕獲網でとらえて摂食する造網型トビケラに着目し、個体の脂質含量を餌環境の異なるダム上流でとダム下流で比較することとした。対象としたのは、個体のサイズや流下物を捕獲する捕獲網の目合いが異なる2種、オオシマトビケラ (*Macrostemum radiatum*) とヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche marmorata*) である。オオシマトビケラは、シマトビケラ科に属する中型のトビケラで、日本全

域のやや大きな河川の下流域で採集されることが多く (西村, 1971; 赤木, 1974; 西村・原, 1974), ダムや水力発電所の放流管近くに大量発生して発電効率を低下させるなどの問題を起している (古屋, 1998). オオシマトビケラは、流れのやや緩やかな瀬、砂とやや大型の礫が混じる河床に生息し、礫下部に非常に目の細かい捕獲網を張り、流下物を濾過して摂食する (川合・谷田, 2005). 他の造網型トビケラが捕獲できない植物プランクトンさえも餌資源として利用できるため、吉野川や矢作川など多くのダムを持つ河川で優占している (古屋, 1998; 内田, 1999). 一方、ヒゲナガカワトビケラは、ヒゲナガカワトビケラ科に属する大型のトビケラで、日本全域の上中流域に広く分布し (西村, 1981; 西村, 1985), 礫間隙に非常に目の粗い捕獲網を張り、流下物を濾過摂食する (川合・谷田, 2005). シマトビケラ科に限った研究ではあるが、造網型トビケラの肉食 (脱皮殻などの動物質食) 傾向の強さは捕獲網の目合サイズの増加とともに高まることが報告されており (Benke and Wallace, 1997), これに従えば、ヒゲナガカワトビケラの方がオオシマトビケラより動物質の餌を摂食することが多いことが予測される。

方法

トビケラ個体は、以下2つのダム河川で採集した (図1). 一つは兵庫県川西市の一庫ダム (34° 54' 19" N, 135° 24' 42" E, 淀川水系一庫大路次川, ダム目的: 洪水調節, 水道用水, 河川維持用水, 竣工 1983 年) であり、一庫ダム流程で優占するオオシマトビケラを採集した。もう一つは兵庫県姫路市の菅生ダム (35° 00' 05" N, 134° 31' 08" E, 夢前川水系菅生川, ダム目的: 洪水調節, 河川維持用水, 竣工 1978 年) であり、菅生ダム流程で優占するヒゲナガカワトビケラを採集した。採集定点は、それぞれのダムから上流と下流に1地点ずつ定めた。上流地点 (St. U) は、一庫ダムではダムから 5.6km, 菅生ダムでは 1.5km, 下流地点 (St. D) は一庫ダムではダムから 0.1km, 菅生ダムでは 0.7km 離れている。一庫ダムでは 2013 年 6 月 17 日, 菅生ダムでは 2015 年 2 月 2 日に調査・採集を行った。

両ダムの St. U と St. D において、環境変数 (水温, 電気伝導度, pH) を測定した。電気伝導度 (mS/m) と水温 (°C) は EC メーター (CT-27112B, TOA DKK) を、pH は pH 比色測定器 (ATC300DA, ADVANTEC) を使い

測定した。菅生ダムでは、採水による水塊中のクロロフィル *a* 量 (Chl. *a*) の測定も合わせて行なった。河川表層水 1 L を保冷して実験室に持ち帰り、予め洗浄・乾燥したガラスフィルターろ紙 (GF/C, GE Healthcare) を用いてろ過を行った。ろ紙は 99.5% エタノールに 1 晩以上液浸させて色素を抽出し、分光光度計器 (U-5100, HITACHI) を用いてユネスコ法で測定した (UNESCO 1966)。

濾過食者の餌資源として、プランクトンネット (メッシュサイズ 100 μ m, 長さ 1m, 開口部直径 20cm) を用いて流下物を採集した。各定点の流心部で、開口部が水面下になるようネットをペグで河床に固定し、5~10 分間放置して河川水中の流下物を採集し、サンプルはクーラーボックスに入れて実験室に持ち帰った。採集中には、プランクトンネット口の流速をプロペラ式流速計 (CR-11, コスモ理研) を用いて測定し、濾過水量を計算した。

実験室では、流下物サンプル中の SS (suspended solid) 量、プランクトン群集組成を求めた。SS 量測定のため、サンプルはよく攪拌した後、予め洗浄・乾燥し精密上皿天秤 (CPA2252, Sartorius) で重量測定した GF/C を用いて適量を濾過し、濾過量を記録した。濾過後の GF/C は 60 $^{\circ}$ C の定温乾燥機 (DX402, Yamato) で一晩乾燥させ、再度、精密上皿天秤で重量を測定した。乾燥重量から濾紙重量を差し引いて SS 量を算出し、実験室および調査時の濾過水量を用いて、単位河川水あたりの SS 量に換算した。プランクトン群集組成分析のため、よく攪拌したサンプル 1mL を計数用チャンバーに入れ、倒立顕微鏡 (CKX41, Olympus) を用いて 200-400 倍で検鏡した。出現した動物プランクトンはチャンバー内全ての個体を、植物プランクトンは概ね 400 個体までを、一瀬・若林 (2013) を用いて同定・計数し、濾過水量を用いて単位河川水あたりのプランクトン量に換算した。

底生動物は、各調査地点の瀬において D フレームネットを用い無作為に採集し、サンプルは保冷して実験室に持ち帰った。サンプルをソーティングし、一庫ダムサンプルからはオオシマトビケラを (St. U で 22 個体, St. D で 25 個体, 全て終齢個体)、菅生ダムサンプルからはヒゲナガカワトビケラ (St. U で 26 個体, St. D で 21 個体) を無作為に選び分析に使用した。サンプルは個体ごとになるつばに入れた後、55 $^{\circ}$ C の定温乾燥機で一晩乾燥させ、精密上皿天秤で重量を測定した。測定後の個体は、99.5% エタノールが入ったスクリュウ管瓶に 1 個体ずつ浸し、常温で 1 週間放置して体組織中の脂質分をエタノール中

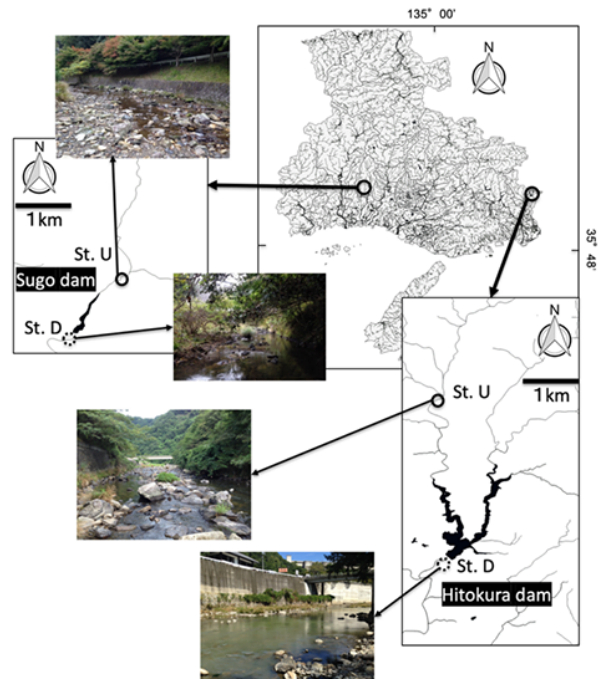


図 1. 調査地。

Fig.1 Study sites.

へと抽出させた。その後、個体を取り出し 60 $^{\circ}$ C の低温乾燥機で一晩乾燥させた後、再度、精密上皿天秤で重量を測定した。抽出前に測定した乾燥重量からエタノール抽出後乾燥重量を差し引いて、各個体の脂質重量を算出し、脂質割合を求めた。

オオシマトビケラとヒゲナガカワトビケラの乾燥重量、脂質割合は *t* 検定により統計的有意差の有無を検定した。また、単回帰モデルを用いて、乾燥重量と脂質割合の相関も検定した。これらの統計処理には、統計解析ソフト Statcel 3 を用いた (柳井, 2011)。

結果

一庫ダムと菅生ダムにおける環境変数を表 1 に示す。夏季に調査した一庫ダムでは、St. U と比べ St. D では水温や電気伝導度が小さい傾向があった。一方、冬季に調査した菅生ダムでは逆に St. U と比べ St. D で水温や電気伝導度は高い傾向にあった。また、菅生ダムにおける水中のクロロフィル *a* 量は St. D で多かった。

流下物の SS 量を図 2 に示す。両ダムとも St. U より

St. D で SS 量が多い傾向があった。河川水中の植物・動物プランクトン組成を表 2 に示す。両ダムとも St. D で植物・動物プランクトン密度が高く、St. U では動物プランクトンは出現していなかった。St. D で優占した植物プランクトン種は、一庫ダムでは *Pleurosira laevis*、菅生ダムでは *Auracoseira granulata* であり両種とも細胞が連なる群を作っていた。動物プランクトン種はそれぞれ *Bosmina* sp. と *Cyclopoida* ノープリウス幼生が優占していた。

一庫ダムでのオオシマトビケラ、菅生ダムでのヒゲナガカワトビケラの乾燥重量を図 3 に、脂質割合を図 4 に示す。両種とも、乾燥重量では St. U と St. D の個体間に有意な差は見られなかったが (図 3: オオシマトビケラ $p = 0.33$; ヒゲナガカワトビケラ $p = 0.82$)、脂質割合は St. U に比べ St. D で有意に減少していた (図 4: オオシマトビケラ $p < 0.001$; ヒゲナガカワトビケラ $p = 0.004$)。

オオシマトビケラとヒゲナガカワトビケラの乾燥重量と脂質割合の単回帰モデルの結果を図 5 に示す。ヒゲナガカワトビケラは St. U, St. D 共に有意な相関が得られたが (St. U: $y = -0.0008x + 0.165$, $R^2 = 0.678$, $p < 0.001$; St. D: $y = -0.0004x + 0.109$, $R^2 = 0.229$, $p = 0.028$)、オオシマトビケラで有意な相関が得られたのは St. D のみで

表 1. 調査地での環境変数.

Table 1. Environmental factors in study sites.

	Hitokura		Sugo	
	St.U	St.D	St.U	St.D
Water temperature (°C)	22.1	19.2	4.8	5.8
EC (mS m ⁻¹)	16.63	12.06	7.34	8.24
pH	7.4	7.6	7.2	7.2
Chlorophyll a (mg m ⁻³)	-	-	0.65	5.3

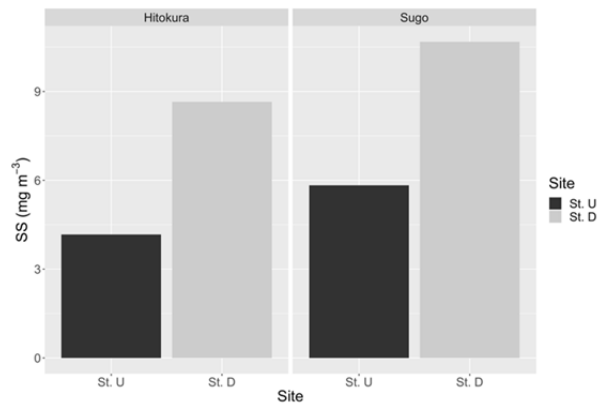


図 2. 流下物中の SS 量.

Fig. 2. Amounts of SS (mg m⁻³) in drift materials.

表 2. 流下プランクトンの組成と流下密度.

Table 2. Composition and density of drift phyto- and zoo-plankton (cell or individual number L⁻¹).

Category	Class/ Semiclass	Order/ Semioorder	Family	Species	Hitokura		Sugo			
					St.U	St.D	St.U	St.D		
Phytoplankton	Cyanobacteria	Oscillatoriales	Oscillatoriaceae	<i>Oscillatoria kawamurae</i>	0.9	2.2	0.0	0.0		
			Phormidiaceae	<i>Phormidium</i> spp.	0.3	0.0	1.7	51.0		
			Biddulphiaceae	<i>Pleurosira laevis</i>	58.9	1511.3	0.0	0.0		
	Diatomea	Centrales	Biddulphiaceae	<i>Hydrosera</i> sp.	0.2	0.0	0.0	0.0		
			Thalassiosiraceae	<i>Auracoseira granulata</i>	0.0	0.0	8.6	13575.4		
				<i>Aulacoseira ambigua f. japonica</i>	0.0	0.0	0.1	173.5		
			Thalassiosiraceae	<i>Aulacoseira</i> spp.	85.3	6.7	0.0	0.0		
			Melosiraceae	<i>Melosira varians</i>	1.8	0.1	0.0	0.0		
			Diatomea	Pennales	Diatomaceae	<i>Asterionella formosa</i>	0.0	11.3	0.0	0.0
					Diatomaceae	<i>Fragilaria</i> spp.	71.8	264.3	0.0	0.0
					Naviculaceae	<i>Gyrosigma</i> sp.	0.1	0.0	0.0	0.0
					Naviculaceae	<i>Gomphonema</i> spp.	21.9	1.7	0.0	0.0
					Naviculaceae	<i>Cymbella</i> spp.	3.0	1.5	0.0	0.0
	Nitzschiaceae	<i>Nitzschia fruticosa</i>			0.0	21.4	0.0	0.0		
	Pennales Fam.				0.0	0.0	9.1	336.8		
	Chlorophyceae	Chlorococcales	Hydrodictyaceae	<i>Pediastrum</i> sp.	0.1	0.4	0.0	0.0		
			Oedogoniales	Oedogoniaceae	2.6	2.6	0.0	0.0		
Zygnematales			Desmidiaceae	0.0	48.0	0.0	0.0			
Desmidiaceae			<i>Closterium moniliferum</i>	0.1	0.5	0.0	0.0			
Zooplankton			Brachiopoda	Cladocera	Daphniidae	<i>Daphnia</i> sp.	0.0	694.8	0.0	0.0
	Bosminidae	<i>Bosmina</i> sp.			0.0	801.7	0.0	0.0		
	Chydoridae	<i>Alona</i> sp.			0.0	213.8	0.0	0.0		
	Copepoda	Cyclopoida	Cyclopoidae	<i>Cyclopoida</i> spp.	0.0	160.3	0.0	0.0		
				<i>Cyclopoida</i> spp. (Copepodid)	0.0	0.0	0.0	20.4		
				<i>Cyclopoida</i> spp. (Nauplius)	0.0	0.0	0.0	56.1		
			Rotatoria	Proima	Brachionidae	<i>Brachionus calyciflorus</i>	0.0	53.4	0.0	0.0

ダム上下流におけるトビケラの体内脂質割合

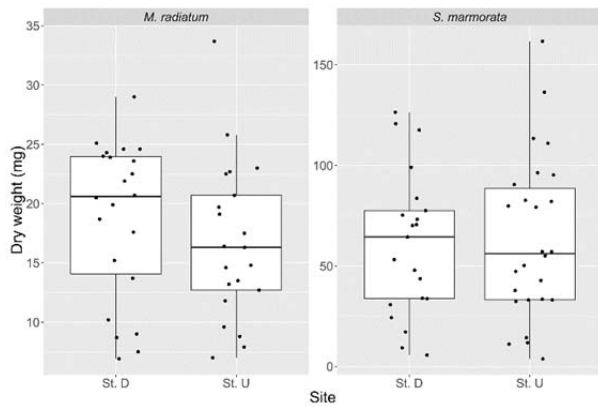


図 3. トビケラ 2 種のダム上・下流における乾燥重量の比較. 各点はそれぞれのデータを, 箱ひげ図は, 箱が±25%四分位, 箱中の太線が中央値, エラーバーが $1.5x \pm 25\%$ 四分位を示す.

Fig. 3. Comparison of dry weight in two caddisfly species between up- and down-stream of dam.

あった (St. U: $y = 0.0006x + 0.243$, $R^2 = 0.0249$, $p = 0.494$; St. D: $y = 0.0046x + 0.12$, $R^2 = 0.645$, $p < 0.001$). St. U における乾燥重量-脂質割合の単回帰モデルの傾きは, オオシマトビケラでは正, ヒゲナガカワトビケラでは負と逆になっていた. また両トビケラ共に, St. U に比べ St. D では傾きが右上がりになる傾向があり, 体重が増すと脂質割合が増加する傾向が見てとれた.

考 察

流程が短く流下時間の小さい島国日本の自然河川では, DPOM の多くはリター (落葉) や生物の脱皮殻・死骸, 生物の糞などの細かい破砕物で占められる (吉村, 2011). しかし, 止水域であるダム湖では, 河川水の滞留時間の長さに応じて植物・動物プランクトンが生産されるため, ダムの下流では流下したプランクトンが DPOM の多くを占めるようになる (竹門, 2009b). 流下プランクトンは造網性トビケラなど濾過食者の新たな餌資源となるため, 造網性トビケラはダム・堰や湖の下流において個体数密度が高くなることが知られている (Oswood, 1976; Parker and Voshell, 1983; Mackay and Waters, 1986). 安定同位体比分析から, 流下プランクトンは造網性トビケラに実際に消費されており, 例えば天ヶ瀬ダム下流に

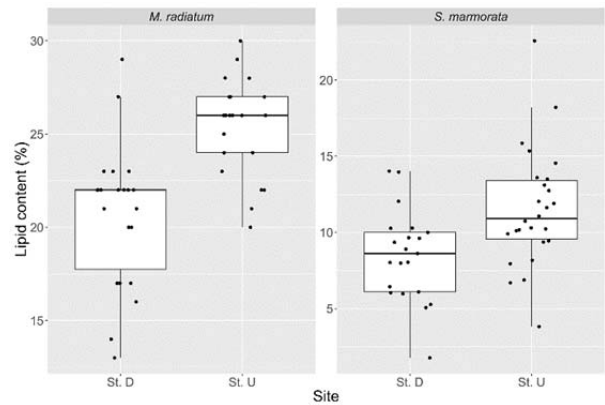


図 4. トビケラ 2 種のダム上・下流における脂質割合の比較. 各点はそれぞれのデータを, 箱ひげ図は, 箱が±25%四分位, 箱中の太線が中央値, エラーバーが $1.5x \pm 25\%$ 四分位を示す. オオシマトビケラ (*Macrostemum radiatum*) は菅生ダム上・下流で 2015 年 2 月 2 日に, ヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche marmorata*) は一庫ダム上・下流で 2013 年 6 月 17 日に採集された.

Fig. 4. Comparison of lipid contents ratio in two caddisfly species between up- and down-stream of dam.

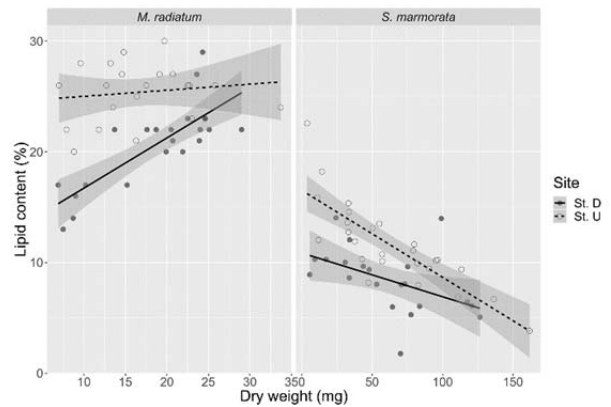


図 5. トビケラ 2 種の体重 (乾燥重量) と脂質割合の相関. 各線は単回帰モデルによる結果を示し, グレー部分は傾きの 95% 信頼区間を示す.

Fig. 5. The relationships between body mass (dry weight) and lipid contents on two caddisfly species. The regression lines $\pm 95\%$ confidential intervals of the relationships were shown.

における研究では *Asterionella formosa*, *Aulacoseira granulata* などの植物プランクトンが (Ock and Takemon, 2014; 小林・竹門, 2014), 鹿野川ダム下流における研究では *Daphnia galeata*, *Bosmina longirostris*, *Keratella cochlearis* などの動物プランクトンが (Doi et al., 2008; Chang et al., 2008), 造網性トビケラ類の主要な餌資源となっていることが知られている。本研究の一庫ダム・菅生ダムにおいても, ダム下流では流下物量 (SS 量) が増加し, 植物プランクトンや動物プランクトン個体数も多くなっていることから, ダム下流では流下物に占める植物・動物プランクトン量が増加し, 餌資源として造網性トビケラに利用されていると考えられる。実際に, 一庫ダム下流では, オオシマトビケラ, 菅生ダム下流ではヒゲナガカワトビケラが優占している (小林・角, 私信)。一方のダム上流では, プランクトン数も少ないことから, DPOM の多くはリターや脱皮殻などに由来するものと考えられる。

流下プランクトンが餌資源として供給され, 造網性トビケラの密度が増えるという報告が数多くある一方, 実際にプランクトンを摂食したトビケラへの栄養学的な効果についての報告はほとんどない。水生昆虫など大型無脊椎動物の脂質量についての報告は多くはないが, 脂質を構成する脂肪酸についての報告はいくつかある (永田ら, 2018)。シマトビケラ科やヒラタカゲロウ科では, 餌の種類によって体組織内の脂肪酸量や脂肪酸構成が変化すること, 脂肪酸量が高く脂肪酸構成の良い藻類や動物質の餌を摂食すると脂肪酸量が増え, 成長率 (growth rate) や発育率 (emergence rate) が高まることが知られている (Torres-Ruiz et al., 2007, 2010)。また, 水生昆虫のほとんどは, 必須脂肪酸である多価不飽和脂肪酸を体内で合成できず餌から取りこむ必要があり (Guo et al., 2016), 大型無脊椎動物の必須脂肪酸 EPA は動物プランクトンに多く含まれている (Kainz et al., 2004)。このような脂肪酸の構成や量に加え, 脂質はそもそも高エネルギー貯蔵物質である (Arts, 1999)。これらの報告から, 藻類 (植物プランクトン) や動物プランクトンは水生昆虫など大型無脊椎動物にとって良質な餌であり, ダム下流はダム上流よりも栄養学的に優れた環境といえるだろう。そのため, 生息する大型無脊椎動物の脂質量は増加することが予想される。しかし本研究では, オオシマトビケラとヒゲナガカワトビケラの脂質割合は, 予想に反してダム下流でダム上流よりも減少していた。考えられるのは, ダム下流で豊富な流下プランクトンを実際に

は摂食できていない可能性である。

オオシマトビケラの捕獲網の目合は 3.8-34.8 μm であり (山内, 1977), 一庫ダム下流では植物プランクトンとして *Pleurosira laevis*, 動物プランクトンとして *Bosmina* sp. が優占していた。*Pleurosira laevis* は大型の珪藻 (殻面長 70 μm 程度) で 5-20 細胞からなる短い群体を作っており, 群体長はおおよそ 300-1000 μm 程度, また *Bosmina* sp. は長径 300 μm 程度の楕円型であり, 両者はオオシマトビケラ捕獲網の目合いと比較して大きすぎ, うまく捕獲できていない可能性がある。実際に, 古典的な消化管分析では, オオシマトビケラは *Merosira distans*, *Cyclotella* spp., *Asterionella formosa* など小型の珪藻を嗜好して摂食する (古屋, 1998)。これらの種と比べ, 一庫ダム下流で優占するプランクトン種 (群体) は大き過ぎ, 供給される量をそのまま摂食できていないのではないだろうか。ただし, ひとたび摂食できれば, 実際の摂食量が一破片などわずかな量としても, 細胞の栄養価の高さから脂質を賄うことができるだろう。図 4 の脂質割合の分布において, 上限値はダム上・下流ではほぼ等しく, 下限値がダム下流で小さくなっているのは, ダム下流の個体が捕獲しにくい餌に依存している可能性を示していると考えられる。餌が捕獲しにくいいため, 個体レベルでは脂肪含量が少なく痩せる個体が出てくるものの, 個体群に供給される餌量全体は多いため, 個体群としては大きな個体数を維持できるのかもしれない。

一方, ヒゲナガカワトビケラの捕獲網の目合は 113~325 μm であり (古屋, 1998), 菅生ダム下流では植物プランクトンとして *Aulacoseira granulata*, 動物プランクトンとしてケンミジンコ (ノープリウス幼生) が優占していた。これらは逆にヒゲナガカワトビケラの捕獲網で捕獲するには小型すぎ, うまく捕獲できていない可能性が考えられる。古屋 (1998) では, ヒゲナガカワトビケラの消化管には *Bosmina* 属などの動物プランクトンが見出されているが, このような比較的大型の動物プランクトンは調査時期の菅生ダム下流には流下していなかった。一方の菅生ダム上流は水生昆虫の種数も多く, 種数が少ないダム下流と比べて, 脱皮殻などサイズが十分に大きく捕獲網にかかりやすい動物性餌が多かった可能性が高い。これら動物質性の餌がヒゲナガカワトビケラにとって良い餌となっていたのかもしれない。逆にダム下流では, 水生昆虫の種数も少なく脱皮殻は少なかったことは容易に予想される。さらに, ヒゲナガカワトビケラは水生昆虫内でも個体サイズが非常に大きい, そ

の餌を捕獲網で捕獲された流下物だけに依存しており、終齢に近くなれば若齢時よりも十分に食べられなくなっている可能性がある。

別の説明として考えられるのが、本研究におけるオオシマトビケラやヒゲナガカワトビケラ個体はそもそも栄養学的に満たされていた可能性である。いくつかの水生昆虫について脂質量を比較した Meier et al. (2000) は、濾過食者であるシマトビケラ科幼虫の乾燥重量に対する脂質割合は 8%程度であると報告している。本研究では、オオシマトビケラの脂質割合は 12.5-30%の範囲にあり平均 22.5%、ヒゲナガカワトビケラも 2-22.5%の範囲にあり平均 9.6%であった。よって十分に体内に脂質が蓄えられていたため、ダム下流における餌資源の変化が脂質の増加に繋がらなかった可能性がある。

また、ダム下流ではトビケラが脂質を多く消費している可能性も考えられる。例えば、トビケラが必要とする栄養素と、流下プランクトンに含有される元素や脂肪酸などのバランスが大きく変化していたり（生態化学量論；Sterner and Elser, 2002）、逆に餌環境が自然状態とは異なるダム下流では、成長速度が速くなるなど（Yanygina et al., 2011）、特に小さいサイズの個体においてダム下流では脂質が多く消費されているのかもしれない。さらに、ダム下流では、しばしばこれら2種をはじめとする造網型トビケラが高密度になることが知られている（谷田・竹門 1999；Katano et al. 2009）。その場合、ダム湖より質の高い餌が多く供給されていても、造網型トビケラ1個体当たりが利用可能な餌量は少なくなっており、その結果、飢餓状態が生じて脂質割合が低くなった可能性も考えられた。もしそうならば、ダム下流で造網型トビケラが高密度になるのは、貯水池からの餌供給による要因のみでなく、流況の平滑化により河床の安定性が高いなどの別の要因がより強く効いているのかもしれない。

いずれにしても、トビケラによって乾燥重量（体重）と脂肪割合の関係の正負が異なることは興味深い現象である。ダムによる餌環境改変のない上流間で比較すると、体重と脂質割合はオオシマトビケラでは正の相関、ヒゲナガカワトビケラでは負の相関を示していた。上述したように、オオシマトビケラの捕獲網の目合いは非常に細かく、逆にヒゲナガカワトビケラの捕獲網は非常に粗い。両種共に、少なくとも調査を行なったダム・時期においては流下プランクトンを捕獲できず摂食できなかった可能性があるが、図5からは、とくに小さな個体でそれが顕著だった可能性を示している。成長に従って、

上流個体と下流個体の脂質割合が等しくなってくることから、小さな個体は形が定まっているプランクトン性の餌を、不定形の DPOM よりも上手にかじることができず、摂食できないのかもしれない。

本研究では、流下プランクトンという新たな餌資源が供給されるダム下流では、造網型トビケラ個体数は増えるものの、個体の脂質量は減少するという一見相反する現象を報告・考察した。対象とした種数やダム数、データサイズが大きくなる上に、重要と考えられる要因の影響を考えられていないため、本研究での結論は限定的なものである。しかし上の考察から、いくつかの可能性の高い要因を示すことができた。第一に、齢や体サイズによる影響である。本研究では、体サイズの小さな個体でダム上・下流間の差が著しかったことから、トビケラ個体の齢や体サイズによる影響は小さくないことが予想される。第二に、ダム下流に多く見られる流下プランクトンの影響である。しかし、プランクトン組成は季節によって大きく変化し（例えば、より栄養価の高い大型ミジンコ類は冬季にはほぼ出現しないなど）、流下する餌の栄養価も季節的に変化することが予想される。本研究では、冬季と夏季の両方でデータをとりながらも十分な考察ができていない。個体の齢・サイズや流下プランクトン組成が大きく異なれば、ダムによる濾過食者への影響は画一的なものにはならないかもしれない。第三に、個体が求める栄養比と与えられる栄養比、すなわち元素やアミノ酸、脂肪酸などの需要と供給という生態学的化学量論の観点からも（Sterner and Elser, 2002）、ダムによる影響は様々に変化する可能性が考えられる。今後はこれらの点に着目した更なる研究が必要であろう。

謝 辞

兵庫県立大学環境人間学部の中村大作さん、門佳苗さん、濱野沙耶加さん、名倉明日子さん、相馬理央さんには野外調査を手伝っていただいた。また、本研究の一部は、公益財団法人クリタ水・環境科学振興財団の国内研究助成（24276）および公益財団法人河川財団の河川整備基金助成（24-1211-026）からの支援により実施した。ここに記して深く謝意を表します。

文 献

赤木郁恵 (1974): 旭川の肉眼的底生生物から見た生物学

- 的水質判定. 多摩川, 旭川, 仁淀川, 名取川の生物調査報告書, 津田松苗 (編), 18-22, 奈良女子大学動物教室, 奈良.
- Arts, M. T. (1999): Lipids in freshwater zooplankton: selected ecological and physiological aspects. In *Lipids in Freshwater Ecosystems*, M. T. Arts and B. C. Wainmann (eds.), 71-90. Springer, New York.
- Benke, A. and B. Wallace (1997): Trophic basis of production among riverine caddisflies: implications for food web analysis. *Ecology*, **78**, 1132-1145.
- Chang, K.H., H. Doi, H. Imai, F. Gunji, and S. Nakano (2008): Longitudinal changes in zooplankton distribution below a reservoir outfall with reference to river planktivory. *Limnology*, **9**, 125-133.
- Doi, H., K.H. Chang, T. Ando, H. Imai, S. Nakano, A. Kajimoto, and I. Katano (2008): Drifting plankton from a reservoir subsidize downstream food webs and alter community structure. *Oecologia*, **156**, 363-371.
- 古屋八重子 (1998) : 吉野川における造網性トビケラ流程分布と密度の年次変化と密度変化, とくにオオシマトビケラ (昆虫, 毛翅目) の生息域拡大と密度増加について. *陸水学雑誌*, **59**, 492-441.
- Guo, F., M. J. Kainz, F. Sheldon and S.E. Bunn (2016): The importance of high-quality algal food sources in stream food webs - current status and future perspectives. *Freshwater Biology*, **61**, 815-831.
- 波多野圭亮・竹門康弘・池淵周一 (2005) : 貯水ダム下流の環境変化と底生動物群集の様式. 京都大学防災研究所年報, **48(B)**, 919-933.
- 一瀬論・若林徹哉 (2011) : やさしい日本の淡水プランクトン. 合同出版, 東京.
- 川合禎次・谷田一三 (2005) : 日本産水生昆虫 : 科・属・種への検索. 東海大学出版会, 神奈川.
- Kainz, M., M. T. Arts, and A. Mazumder (2004): Essential fatty acids in the planktonic food web and their ecological role for higher trophic levels. *Limnology and Oceanography*, **49**, 1784-1793.
- 小林草平・竹門康弘 (2014) : 宇治川における過去半世紀の水文水質特性とトビケラ現存量の変遷 —トビケラ大発生に関わる環境要因の探求—. 京都大学防災研究所年報, **57(B)**, 561-569.
- Mackay, R. and T. F. Waters (1986): Effects of small impoundments on hydropsychid caddisfly production in valley creek, Minnesota. *Ecology*, **67**, 1680-1686.
- Meier, G. M., E. I. Meyer, and S. Meyns (2000): Lipid content of stream macroinvertebrates. *Archiv für Hydrobiologie*, **147**, 447-463.
- 永田貴丸・廣瀬佳則・岡本高弘・早川和秀 (2018) : ミジンコの生存, 成長及び再生産に対する従属栄養性鞭毛虫の餌としての影響. *日本水処理生物学会誌*, **54**, 73-82.
- 西村登 (1971) : 斐伊川, 神戸川水系の水棲昆虫. 斐伊川, 神戸川水系の生物に関する総合開発調査, 島根県魚政課(編), 25-44.
- 西村登 (1981) : 円山川中流域位におけるヒゲナガカワトビケラ科 2 種の分布. *日本海域研究所報告*, **13**, 67-78.
- 西村登 (1985) : ヒゲナガカワトビケラの生態. *インセクタリウム*, **22**, 232-239.
- 西村登・原昌久 (1974) : 加古川水系の底生動物相とその現存量並びにそれに基づく生物学的判定結果. 加古川水域底生動物調査報告書, 兵庫県生活部(編), 1-64.
- Ock, G. and Y. Takemon (2014): Effect of reservoir-derived plankton released from dams on particulate organic matter composition in a tailwater river (Uji River, Japan): source partitioning using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Ecohydrology*, **7**, 1172-1186.
- Oswood, M. W. (1976): Comparative life histories of the Hydropsychidae (Trichoptera) in a Montana lake outlet. *The American Midland Naturalist*, **96**, 496-497.
- Parker, C. R. and J. R. Voshell (1983): Production of filter-feeding Trichoptera in an impounded and a free-flowing river. *Canadian Journal of Zoology*, **61**, 70-87.
- Pimm, S. L. (1982): Food webs. Springer, Dordrecht.
- Poff, N. L. and D. D. Hart (2002): How dams vary and why it matters for the emerging science of dam removal. *Bioscience*, **52**, 659-668.
- 竹門康弘 (2009a) : ダム下流河川の底質環境と底生動物宇群集の変化. *ダムと環境の科学 I ダム下流生態系*, 池淵周一(編), 147-176, 京都大学出版会, 京都.
- 竹門康弘 (2009b) *貯水池プランクトンと底生動物群集. ダムと環境の科学 I ダム下流生態系*, 池淵周一(編), 京都大学出版会, 京都.
- 谷田一三・竹門康弘 (1999) : ダムが河川の底生動物へ

- 与える影響. 応用生態工学, **2**, 153-164.
- Sterner, R. W. and J. J. Elser (2002): Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton University Press, Princeton.
- Torres-Ruiz, M., J. D. Wehr, and A. A. Perrone (2007): Trophic relations in a stream food web: importance of fatty acids for macroinvertebrate consumers. *Journal of American Benthological Society*, **26**, 509-522.
- Torres-Ruiz, M., J. D. Wehr, and A. A. Perrone (2010): Are net-spinning caddisflies what they eat? An investigation using controlled diets and fatty acids. *Journal of American Benthological Society*, **29**, 803-813.
- 内田朝子 (1999) : 矢作川における付着藻類と底生動物 その3. 矢作川研究, **3**, 19-33.
- 柳井久江 (2011) : エクセル統計 第3版. オーエムエス出版, 東京.
- 山内秀美 (1977) : シマトビケラ科幼虫の捕獲網について. *Biology Journal of Nara Women's University*, **27**, 7-8.
- 吉村千洋 (2011) : 有機物の流れ. 河川生態学, 中村太士 (編), 34-47, 講談社サイエンティフィック, 東京.
- Yanygina, L. V. (2011): Ecology of benthic invertebrate communities in cooling reservoirs of thermal power stations in Siberia. *Water Resources*, **38**, 670.