

原著論文 [Original paper]

河川における 4 樹種落葉の移動と分解の特徴

河内香織^{1)*}・知花武佳²⁾

(2015 年 10 月 9 日受付, 2016 年 6 月 22 日受理)

Characteristics of leaf movement and decomposition process in four species of riparian forest trees within an aquatic system

Kaori Kochi^{1)*} and Takeyoshi Chibana²⁾

摘 要

本研究は、溪畔に生育する 4 樹種；ハリエンジュ (*Robinia pseudoacacia*), イタヤカエデ (*Acer mono*), ケヤマハンノキ (*Alnus hirsuta*), ケヤキ (*Zelkova serrata*)の落葉の、流水中における沈降までの時間、溶脱、重量減少、葉の物理化学的性質を把握するために人工水路を用いて流下実験を行った。また、野外における落葉の重量減少や葉の物理化学的変化を明らかにするため、リターバッグを用いて上記のうちケヤマハンノキを除いた樹種の落葉を用いて分解実験を行った。水路実験の結果、ハリエンジュの落葉は 4 樹種の中で最も強度が小さく、ケヤマハンノキ、イタヤカエデ、ケヤキの順であった。落葉は水面に浮かんでいるか河床に沈んでいるかどちらかの状態であることが多かった。落葉ごとの沈降までの時間は樹種によって異なることが明らかになった。沈降までの時間をもとに樹種ごとの流水における移動距離を計算すると、ケヤマハンノキを 1 とした場合に最大 5.75 となり、樹種ごとに推定流下距離は大きく異なった。溶脱量はハリエンジュが最大であった。野外における分解実験の結果、ハリエンジュの分解速度が最も速く、イタヤカエデ、ケヤキの順であった。定着した大型無脊椎動物の個体数はハリエンジュとイタヤカエデに差は認められなかったが、ケヤキは有意に少なかった。本研究は、樹種ごとの落葉の性質が異なることを示しその結果流水中での移動や分解過程が異なる可能性を示した。

キーワード：流下距離, 葉の浮遊, 破砕食者, 物理化学的性質

¹⁾ 近畿大学農学部環境管理学科 〒631-8505 奈良県奈良市中町 3327-203 Kindai University, Nakamachi3327-203, Nara-shi, Nara 631-8505

²⁾ 東京大学大学院工学系研究科 〒113-0033 東京都文京区本郷 7-3-1 The University of Tokyo, Hongo7-3-1, Bunkyo-ku, Tokyo.

* 連絡代表者 (Corresponding author): k-kochi@nara.kindai.ac.jp

Abstract

Patterns of leaf litter movement in stream water columns play an important role in its decomposition and shredder colonization. To understand this phenomenon, we studied leaf decomposition in an experimental flume in the Black Locust (*Robinia pseudoacacia*), an indigenous painted maple (*Acer mono*), Alder (*Alnus hirsuta*), and Zelkova (*Zelkova serrata*), and in a natural stream in the Black Locust, painted maple, and Zelkova. The aim of this study was to define the characteristics of leaf movement and decomposition. Results of the flume experiment showed that *A. hirsuta* and *R. pseudoacacia* leaves quickly sank to the bottom, indeed, these exhibited softer tissues and elevated water content shortly after becoming wet. For all tree species used in this study, the leaves remained suspended near the surface or sank to the bottom. The distance of suspension we calculated was different among the four tree species; the maximum difference was 5.75 times. Results of the flume experiment showed that mass loss due to leaching in *R. pseudoacacia* was at its highest within the first 24 hours. The field experiment showed that decomposition was fastest in *R. pseudoacacia* leaves, followed by that in leaves of *A. mono* and *Z. serrata*. There was no statistical difference in the number of macroinvertebrate communities found on the leaves of *R. pseudoacacia* and *A. mono*, and the smallest number of communities was found on *Z. serrata* leaves. Our experiments therefore showed that characteristics of leaf movement and decomposition process differed between the tree species in this study.

Key words: distance of suspension, leaf floating, macroinvertebrate shredder, physicochemical characteristics

はじめに

大型無脊椎動物の中で、落葉を直接破碎するシュレツダー (Petersen and Cummins, 1974; Merritt and Cummins, 1996) は周囲の溪畔林から供給される落葉に依存している (Cummins et al., 1989). 溪畔林から溪流内に移動した落葉は、溶脱、微生物の定着 (コンディショニング)、大型無脊椎動物による破碎が連続的に生じることによって分解されていく (Suberkropp, 1998). このうち溶脱については、論文によっては着水後 72 時間を溶脱による重量減少期間とする場合も見られるが (McDowell and Fisher, 1976), 一般的に着水後 24 時間から 48 時間以内に、葉の可溶性有機物が溶脱する過程を経て (Suberkropp, 1998; 大園, 2003), この期間に全体の数パーセントから、多いもので 30% 程度の葉重量を失う (Bärlocher, 1992;

Taylor and Bärlocher, 1996; Quinn et al., 2000). 溶脱量は樹種や水分状態によって異なることがわかっている (Bärlocher, 1992; Kaushik and Hynes, 1971). 溪畔から供給された落葉の物理化学的な特徴 (e.g., nitrogen, tannin, phosphorus concentrations, Irons et al., 1988; toughness., Motomori et al., 2001) は、シュレツダーの摂食速度や微生物によるコンディショニングに影響を与えるため (Arsuffi and Suberkropp, 1984), 落葉リターの溪畔からの流入タイミングや河川内における落葉の樹種組成は、河川に生息するシュレツダーの落葉リターへの定着過程 (Grubbs and Cummins, 1996) や落葉分解そのものに影響を与える (Lecerf et al., 2005; Lecerf et al., 2007).

河川では、川に流入した落葉は流れの方向に下流に流される。流下の過程で、落葉は河床の礫や倒木などの障害物やよどみに捕捉される。河床の障害物による有機物の捕捉様式は気候、河川次数や河床構造によって規定されている (Comiskey et al., 1977; Naiman and Sedell, 1979; Pearson et al., 1989; Minshall et al., 1992; Hoover et al., 2006). 河川上流部では、倒流木は有機物を捕捉し水みちを変更する主な要因として認識されている (Faustini and Jones, 2003).

さらに、河道のどの部分に落葉が堆積するかという落葉の分布様式は樹種によって異なり、また、樹種ごとに異なる水中における浮遊や沈降などの輸送の特徴もシ

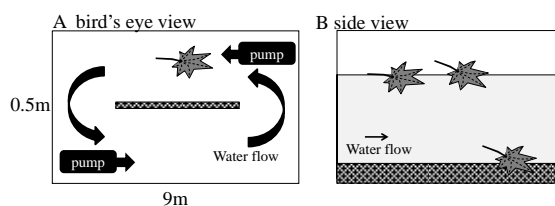


図 1. 人工水路の模式図.

Fig. 1. Frame format of the artificial flume.

4 樹種落葉の移動と分解

シュレグダーの落葉への定着に影響するものと考えられる (Kochi et al., 2009). Kobayashi and Kagaya (2002) は、河川の瀬と淵では堆積しているリターサイズごとの量が異なるため、水理条件は水生昆虫に直接的に影響を与えるとともに、リターパッチに滞留しているリターを特徴づけることによって間接的に水生昆虫に影響を与えていると述べている。また、有機物はその大きさによって河川内での滞留場所が異なることが明らかになっている (Kobayashi and Kagaya, 2008)。しかし、落葉が着水してからの中での動きについては未解明の部分が大きい。着水してから落葉が水面を漂う時間や沈降を始めてから河床に到達するまでの速度が異なれば、すなわちそれは河床上に生息しているシュレグダーによる摂食までの時間および摂食時の落葉の質が異なることを意味する。本研究は、落葉の分解について既存の研究で多くみられる落葉の物理化学的な質からの考察だけでなく、移動という視点を加えた形で展開することを目的とした。このため、溪畔に見られる3樹種の落葉を用いて着水後24時間の落葉の中での動きと物理化学的特徴を検討した。また、野外分解実験を行って実際にシュレグダーの定着と落葉の物理化学的特徴について長期にわたる変化を把握することを試みた。

材料と方法

実験の対象とした樹種

水路実験には一般的に国内の溪畔に見られる4樹種の落葉を使用した、ハリエンジュ (*Robinia pseudoacacia*)、イタヤカエデ (*Acer mono*)、ケヤマハンノキ (*Alnus hirsuta*)、ケヤキ (*Zelkova serrata*) である。また、野外分解実験では採取量の少なかったケヤマハンノキを除いた3樹種の落葉を使用した。イタヤカエデとケヤマハンノキは河川の上流域に、ケヤキは上流部から中流部まで広い範囲に見られる樹種である。落葉期にはいずれの落葉も多数河川水中を漂っているのを観察することができる。上記4樹種のうち、ハリエンジュは砂防や造林のため1800年代に日本に導入された (前河 2002)。また、この種は窒素固定を行うため裸地に植栽されてきた。ハリエンジュは萌芽や地下茎による栄養繁殖と (Zimmermann and Brown, 1971; 玉泉ら, 1991)、種子繁殖によって生育範囲を拡大していき (高橋ら, 2008)、特に種子は流水とともに流下するため上流から下流への拡大要因となり、各地で林分に侵入している (Maekawa and Nakagoshi, 1997)。

水路実験

実験には長さ9 m、幅0.5 mの水路を用いた。水中での現象を観察しやすいように側面と底部は透明のアクリルパネルを用いた。水路の中央部は木製のパネルで仕切り、対角線上に2基のポンプを設置することにより回転する流水を作り出す構造 (図1) とした。平均流速 (mean (SD)) は15 (2) cm s⁻¹ に設定した。生物の影響を排除するため、あらかじめ100°Cで48時間燃焼させた砂を水路に3 cmの厚みで敷いた。水道水を水深20 cmの深さまで入れ、脱塩素のため、実験前に3日間ポンプを回し続けたのちに実験を開始した。1樹種の測定が終わるごとに、上記の処理を繰り返し条件が同じになるようにした。本研究では水理条件を一定にしたため、実験によって生じた落葉の挙動の違いは、それぞれの樹種の落葉が持つ特徴を反映しているとみなすものとした。

実験は2007年5月6日から行った。その前年にそれぞれの樹種の落葉期に、野外実験を行った場所に生育していた木の枝から落下した枯葉を採取して実験に用いた。初期の状態をできるだけ統一させるために、葉柄にまだ水分が十分に残っており、陸生昆虫による摂食痕が認められない落葉を選別した。ケヤマハンノキのみは、北海道厚田郡濃昼川の溪畔に生育していた樹木から採取した落葉を用いた。枯葉は採取後風乾し、暗所で実験開始時まで保存した。実験時には、あらかじめランダムに1から80まで番号をふった80枚の落葉を水路に投入した。ハリエンジュは複葉であるため、落葉期に葉柄から小葉が落下する。そのため実験では小葉を用いた。小葉にはきわめて小さい葉も含まれるため、本実験では長径12 mm以上の小葉のみを使用した。実験開始後、3時間ごと (3, 6, 9, 12, 15, 18, 21, 24時間) に、若い番号から順に10枚ずつ回収した。ただし回収対象の葉が見つけれなかったため、イタヤカエデの3, 6, 15時間後、ケヤマハンノキの9, 21時間後、ケヤキの21, 24時間後の回収では回収枚数が9枚、イタヤカエデの18時間後では8枚となった。3時間ごとに水中における葉の深度 (水面からの距離)、落葉の残存率、含水率、強度を測定した。落葉の深度は、水路の直線部にて移動している落葉を追いかけながらものさしを用いて測定した。平均流速が小さかったため、葉の位置に大きな上下変動は見られなかった。回収したサンプルはキムワイプで水分を除去して湿重量を測定したのち、貫通強度計にて葉の強度を測定した (IMADA ZP-20N, Toyohashi, Japan)。50°Cで48時間乾燥させたのちの乾燥重量を測定した。この水路には投げ込み式の冷却装置を投入していたが、水温を完全にコントロールすることは難しく、後

述するようにハリエンジュの落葉を用いた実験時の水温が他の3樹種の実験時と比較して有意に高かった。そのため、2014年11月に、同年10月に採取したハリエンジュの落葉を用いて追試を行い、水温25度と20℃における24時間の溶脱量について差があるか検討した。クリーンカップ (FG 320 TC, リスパック株式会社, 愛知) に400 mLの蒸留水を入れ、その中に30 mg ずつの風乾したハリエンジュの小葉を投入したものを10反復作製した。このクリーンカップを25℃と20℃に設定したインキュベーターの中に入れ24時間後の乾燥重量を測定した。その結果、溶脱量は温度によって変わらなかった ($N = 10$, t -test $t = 1.137$, $P = 0.271$)。

野外分解実験の調査地の概要

野外での分解実験は2006年2月25日に、東京都を流れる養沢川で開始した。養沢川は多摩川水系最大の支川である秋川の一次支川であり、標高1,084メートルの鍋割山と標高929mの御岳山を水源とする。対象地は4次河川である (139° 16' E, 35° 77' N)。スギ (*Cryptomeria japonica*) の植林が行われているが河畔には落葉広葉樹が残されている。2006年の年間降水量は1,715 mm であり (Japan Meteorological Agency), この年は1月に年間の最低気温を、8月に最高気温を記録した (-6.7 および 33.3℃)。流域の地質は、秩父系のジュラ紀付加コンプレックスであり、砂泥互層と、所々チャートと石灰岩を含む砂岩からなる (酒井, 1987)。この秩父帯は地すべりが多いのが特徴であり (小出, 1973), 河川内でも破碎作用を受けた砂利が淵を埋め、浅くなりがちなることも特徴として挙げられる。調査区間は200 m とし、区間の水面幅は3-5 m であった。実験期間中の平均水温 (SD) は7.4 (2.4) °C であった。実験期間中の最高水温は12.7°C, 最低水温は3.6°C であった。周辺の植生は主にスギ, イタヤカエデ, ケヤキ, アブラチャン, および草本で構成されていた。調査区間ではハリエンジュの種子が散見された。

分解実験

ハリエンジュ, イタヤカエデ, ケヤキの3樹種の枯葉を, 20 cm 四方, 目あい8 mm メッシュサイズのリターバッグに入れて実験を行った (Webster and Benfield, 1986)。すべての枯葉は実験前年2005年の落葉期にリターバッグを用いて採取し, 風乾して保存したものを使用した。2006年2月, 各樹種5.00 ± 0.01 g ずつ計測してリターバッグに投入した。ハリエンジュの落葉は, 水路実験同様に小葉のみを用いた。樹種ごとに5反復, 2

回回収として, 計30個のリターバッグを作製して調査区間の瀬部分に設置した。3樹種のリターバッグを6個ずつ目合い20 mm の亀甲金網に水糸で括り付け, 金網を5個作製して流路延長50 m の範囲の水中に設置した。その後, 実験開始43日後と70日後に樹種ごとに各金網に括り付けたリターバッグを回収した。回収時には, リターバッグをかく乱しないように丁寧に回収し, 回収したバッグは1バッグずつポリエチレンバッグに密封して実験室に持ち帰った。2回目の回収時に, ハリエンジュの小葉を入れたリターバッグの一つは破損して回収できなかったため, 計29個のリターバッグを用いて解析を行った。それぞれの回収時には, リターバッグの設置場所ごとに電磁流速計 (model VP2000, KENEK, Tokyo) を用いて6割水深流速と水深を測定した。実験室に持ち帰ったリターバッグをバットにあげ, 落葉表面のセディメントと動物を水道水で丁寧に取り除いた。落葉は50℃で48時間乾燥させたのち, 0.01 g までの精度で計測した。8 mm 未満の葉片は分解されたものとみなし, 計測しなかった。計測後, 葉をミルで粉碎して CHN アナライザー (Yanaco CHN Corder MT-5, Kyoto, Japan) にて炭素量と窒素量を測定して C:N 比 (重量比) を求めた。各サンプルの10%を550℃で1時間燃焼させて灼熱損量 (AFDM) を計算した (Benfield, 1996)。総フェノール量は Tiitto (1985) に従って80%メタノールを用いて2回抽出し, Folin-Ciocalteu 試薬で発色させたのち吸光度を測定した。バット内の落葉以外の内容物は400- μ m メッシュのネットで濾し残渣を70%エタノールで保存した。大型の無脊椎動物をピンセットで選り分け, 川合・谷田 (2005) に従って顕微鏡下で同定し, 区分可能な分類群にまとめた。出現した底生無脊椎動物は様々な摂食機能群 (Merritt and Cummins, 1996) に分けることができたが, 今回は優占した2グループのシュレグダーのみ: カクツツビケラ科 (Lepidostomatidae) とオナシカワゲラ科 (Nemouridae) を解析対象とした (詳細は付表を参照)。

統計解析

水路実験, 野外分解実験ともに, 落葉の分解速度を比較するために, 樹種を主効果, 時間を共変量として共分散分析を用いて解析を行った。野外分解実験では分解係数 k を Olson (1963) の指数分解モデルに従って計算した。

$$y_t / y_0 = e^{-kt}$$

ここで, k は分解係数, y_t は時間 t の時の残存重量, y_0 は初期重量を示す。水路実験では決定係数が0.422から0.477の値をとり, あてはまりが悪かったため k を表示し

4 樹種落葉の移動と分解

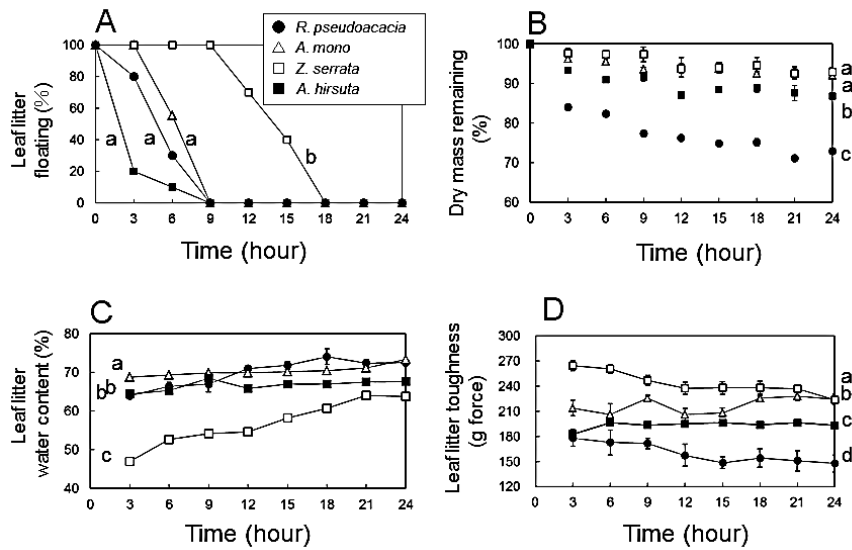


図 2. 水路実験期間中のハリエンジュ、イタヤカエデ、ケヤマハンノキ、ケヤキの A、水路底部に達していない落葉の割合；B、落葉の残存率；C、落葉の含水率；D、落葉の貫通強度. 測定 10 反復の平均値と SE を示す.

Fig. 2. A, Suspended time; B, Dry mass remaining; C, Water content; D, Leaf toughness in *Robinia pseudoacacia*, *Acer mono*, *Alnus hirsuta* and *Zelkova serrata* during the flume experiment. Mean \pm SE for the 10 samples is shown.

ていない。共分散分析では、水路実験については時間 0 を含まないデータを使用し、野外実験については時間 0 を含んだデータを使用して解析を行った。水路実験における含水率、貫通強度は樹種を主効果、時間を共変量とした共分散分析を用いて解析を行った。落葉の河床までの沈降時間の違いをみるために、河床まで沈降していない葉の枚数を目的変数として、実験開始 3 時間後からすべての落葉が河床に沈降した 18 時間後までのデータを用いて、樹種を主効果、時間を共変量として共分散分析を行った。

野外実験では、窒素含有率と C:N 比それぞれを目的変数として樹種を主効果、時間を共変量とした共分散分析を行った。落葉に定着していた大型無脊椎動物の密度 (individuals g-leaf litter AFDM⁻¹)、大型無脊椎動物全体に占めるシュレッダーの割合、カクツツトビケラ科とオナシカワゲラ科の個体数、時間に対する線形性が保たれていないフェノール量について、樹種と時間を要因として二元配置分散分析を行った。全体に有意な差が認められた場合、多重比較検定 (post-hoc Tukey's test) を行って樹種間の差を検討した。すべてのデータは、個体数のデータは対数変換、割合のデータはアークサイン変換を行って、等分散性の確保と正規性に努めた。統計解析ソフトは共分散分析について IBM SPSS Statistics ver 22, それ以外の解析にはエクセル統計 2012 for windows を用い、有意水準は 0.05 とした。

結果

水路実験

ハリエンジュ、イタヤカエデ、ケヤマハンノキ、ケヤキの実験期間中の平均水温 (SD) °C は 25.5 (0.5), 20.6 (0.9), 19.3 (1.1), 22.3 (0.7) であった。実験期間中の水温は有意に異なり (Kruskal-wallis's test $P < 0.05$)、ハリエンジュはいずれの樹種よりも有意に水温が高かった。床まで沈降していない葉の枚数は樹種によって有意な差が認められた (ANCOVA $F_{3,23} = 7.98, P < 0.01$)。ケヤキは、すべての落葉が河床に到達するまで最も時間がかかり、ケヤマハンノキは最も速く沈降した (図 2A)。3 時間ごとの観察では、いずれの落葉も表面付近を漂うか河床に沈降しているケースが多く、水中の中層を漂う時間が短いことが明らかになった (図 3)。実験開始 3 時間後から 24 時間の落葉の重量減少は樹種によって有意な差が認められた (ANCOVA, $F_{3,306} = 416.18, P < 0.001$) (図 2B)。ハリエンジュの分解量は最も大きく、ハリエンジュは実験開始 24 時間の間に 27% の重量を失った。ケヤマハンノキはハリエンジュに次いで重量が減少した。イタヤカエデとケヤキは 24 時間後に 90% 以上が残存していた。含水率は樹種 (ANCOVA, $F_{3,303} = 75.55, P < 0.001$)、および樹種 \times 時間の有意な差が認められた (ANCOVA, $F_{3,303} = 18.20, P < 0.001$) (図 2C)。ケヤキの含水率は他の樹種と

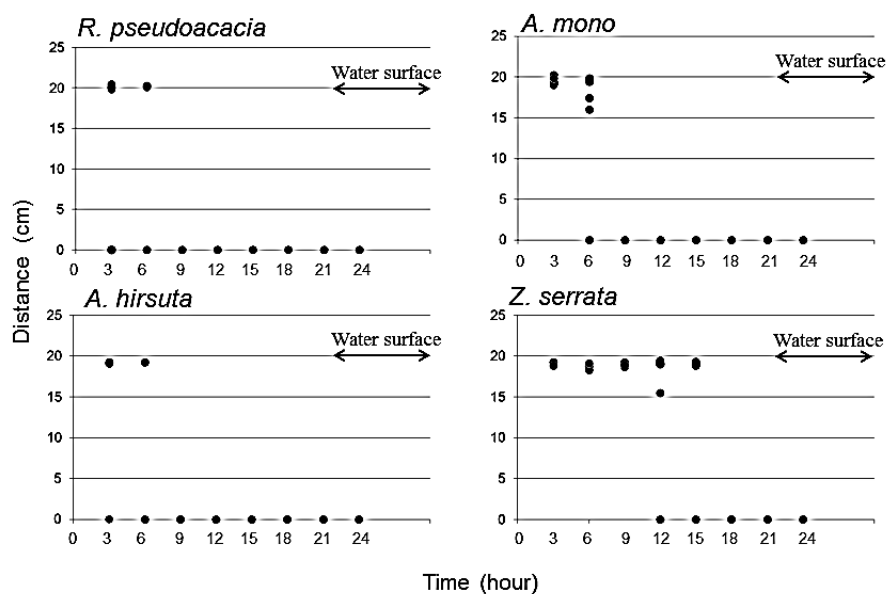


図3. 水路実験における実験期間中のハリエンジュ、イタヤカエデ、ケヤマハンノキ、ケヤキの落葉の位置。距離 (cm) は水路底面からの垂直距離を示す。

Fig. 3. Leaf positions for *Robinia pseudoacacia*, *Acer mono*, *Alnus hirsuta* and *Zelkova serrata* from the channel bed during the flume experiment. A depth value of 0 indicates that the leaves are positioned on the channel bed.

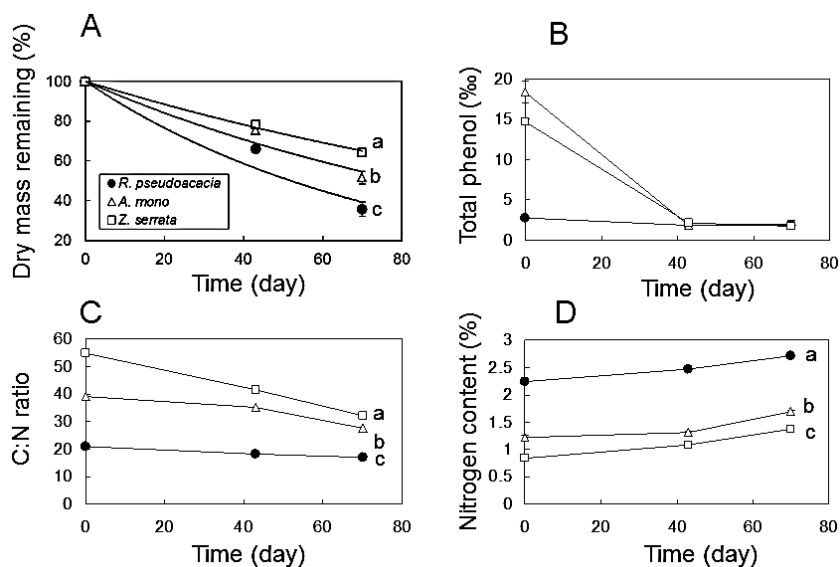


図4. 野外実験期間中のハリエンジュ、イタヤカエデ、ケヤキのA, 落葉の残存率; B, 総フェノール含有率; C:N比; D, 窒素含有率. 5反復の平均値とSEを示す。

Fig. 4. A, Dry mass remaining; B, Total phenol; C, C:N ratio; D, Nitrogen content of *Robinia pseudoacacia*, *Acer mono*, and *Zelkova serrata* leaves during the field experiment. Mean \pm SE for the five samples is shown.

比較して実験期間を通して最も小さく、ハリエンジュ、イタヤカエデ、ケヤマハンノキの含水率はケヤキのそのの1.1-1.4倍高かった。葉の貫通強度は樹種 (ANCOVA, $F_{3,303} = 27.93, P < 0.001$), および樹種×時間の交互作用が

認められた (ANCOVA, $F_{3,303} = 8.71, P < 0.001$)。実験期間中のハリエンジュの貫通強度はイタヤカエデ 66-83%, ケヤキ 63-70%, ケヤマハンノキ 76-97%であった。

4 樹種落葉の移動と分解

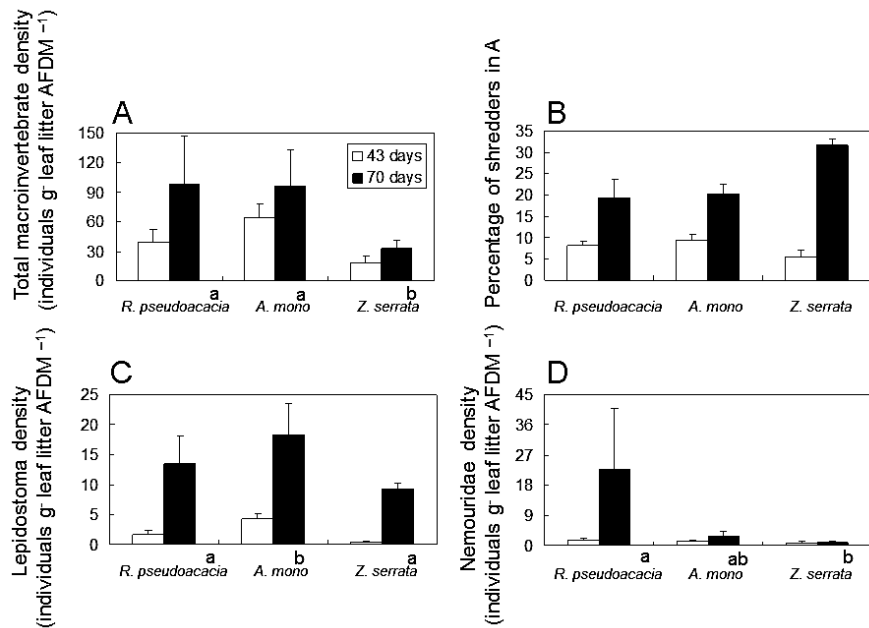


図 5. A, 落葉 1g あたりに定着した総底生無脊椎動物密度; B, 総底生無脊椎動物密度に対するシュレッターの割合; C, カクツツトビケラ科密度; D, オナシカワゲラ科密度. 5 反復の平均値と SE を示す.

Fig. 5. A, Total macroinvertebrate density (in grams per mass of remaining leaf litter AFDM); B, shredder percentage of total density; C, Lepidostomatidae density (in grams per mass of remaining leaf litter AFDM); D, Nemouridae density (in grams per mass of remaining leaf litter AFDM). Mean \pm SE for the five samples is shown.

落葉の分解と化学的特徴

実験期間中のリターバッグ設置場所の平均流速 (SD) は, $10.4 (6.8) \text{ cm s}^{-1}$ ($N = 29$) であった. 平均水深 (SD) は $10.2 (3.9) \text{ cm}$ ($N = 29$) で, 回収場所の流速と水深には, 樹種や回収日における有意な差が認められなかった (流速: *Kruskal-Wallis's test*, $P = 0.343$, 水深: *Kruskal-Wallis's test*, $P = 0.057$). 実験期間中の分解速度は, 樹種 \times 時間の有意な交互作用が認められ (*ANCOVA*, $F_{2,38} = 28.15$, $P < 0.001$), 分解速度はハリエンジュが最も速く, 次いでイタヤカエデ, ケヤキの順であった (図 4A). 分解係数 k (日) はハリエンジュで 0.013, イタヤカエデで 0.009, ケヤキで 0.006 であった. ハリエンジュの落葉は最も速く分解され, 続いてイタヤカエデ, ケヤキの順であった. 総フェノール量は樹種によって有意な差が認められ (two-way *ANOVA*, $F_{2,36} = 16.7$, $P < 0.001$), 樹種と時間の間に交互作用も認められた ($F_{4,36} = 15.3$, $P < 0.001$) (図 4B). イタヤカエデとケヤキの初期の総フェノール量はハリエンジュよりも有意に高かったが, 1 回目の回収日に両樹種の総フェノール量は減少しており 3 樹種間での差は認められなかった. ハリエンジュの総フェノール量は実験期間中一定であった. 落葉の C:N 比は樹種 (*ANCOVA*, $F_{2,39} = 419.78$, $P < 0.001$) および樹種 \times 時間の有意な差が認め

られた (*ANCOVA*, $F_{2,39} = 37.63$, $P < 0.001$) (図 4C). 落葉の C:N 比は時間とともに減少した. ハリエンジュの落葉は C:N 比が最も小さく, 実験期間を通して他の 2 樹種の 33-55% であった. 実験期間中にハリエンジュの C:N 比は減少したが, その幅は 4.1 で, 同じ期間にイタヤカエデとケヤキがそれぞれ 11.3 および 22.5 減少したのに対して 1/2 以下の減少幅であった.

窒素含有率は樹種 (*ANCOVA*, $F_{2,39} = 219.27$, $P < 0.001$) および樹種 \times 時間の有意な差が認められた (*ANCOVA*, $F_{2,39} = 17.38$, $P < 0.001$) (図 4D). 実験期間をとおしてハリエンジュは他の 2 樹種と比較して 1.9 から 2.6 倍高い窒素含有率であった.

大型無脊椎動物の定着

この分解実験で確認された大型無脊椎動物は, 34 の分類群に分けることができた (付表参照). リターバッグ内の総底生無脊椎動物密度 ($\text{individuals g-leaf litter AFDM}^{-1}$) は樹種によって異なった (two-way *ANOVA* $F_{2,23} = 10.9$, $P < 0.01$). いずれの樹種でも密度は 70 日後の回収日のほうが 43 日後の回収日より高く (図 5A), ハリエンジュとイタヤカエデのリターバッグ内に見られた大型無脊椎動物はケヤキのその 2-3 倍であった

(Tukey's test, $P < 0.05$).

大型無脊椎動物の中で、シュレツダーは5-30%を占めた(図5B)。シュレツダーの割合は3樹種の間で有意な差は認められず(two-way ANOVA, $F_{2,23} = 0.302$, $P = 0.742$)、樹種×時間の有意な交互作用が認められた($F_{4,23} = 7.10$, $P < 0.01$)。カクツツトビケラ科の密度(individuals g-leaf litter AFDM⁻¹)は樹種によって異なった(two-way ANOVA, $F_{2,23} = 12.4$, $P < 0.001$) (図5C)。カクツツトビケラ科の密度はイタヤカエデで最も高かった(Tukey's test, $P < 0.05$)。オナシカワゲラ科の密度は樹種によって異なった(two-way ANOVA, $F_{2,23} = 3.54$, $P < 0.05$)。オナシカワゲラ科の密度(individuals g-leaf litter AFDM⁻¹)はケヤキよりもハリエンジュで有意に高かった(Tukey's test, $P < 0.05$) (図5D)。

考 察

落葉の初期の水中での動きと分解速度

今回の実験では、いずれの樹種の落葉も着水直後は水面を漂っていたが、24時間浮遊し続けている樹種はなく、また水中の中層を浮遊している落葉もほとんど見られなかった。すなわち、いずれの種の落葉も水面を漂流するか速やかに河床に沈降するかのいずれかであった。知花ら(2010)は、落葉の流下実験を現地で行い、沈んだ状態で流下してくる葉は河岸突出部下流の巻き返しなど深く淀んだ場所に、浮いて流下してきた葉は水際の浅瀬や礫間などに漂着することを指摘している。すなわち、浮いている時間が長いほど水際の浅瀬のような場所に捕捉される確率が高く、速く沈む葉ほど淀んだ深い場所で捕捉されることになる。こうした状況で、イタヤカエデは沈んだ葉が堆積しやすい場所で多く見られ、浮いた葉が漂着しやすい場所では少ないことも報告されているが(知花ら, 2010)、流下距離は計測されていない。今回の実験から河床に到達するまでの平均時間を使用して樹種ごとの流下距離を計算すると、最も流下時間の短いケヤマハンノキを1とした場合にハリエンジュで2倍、イタヤカエデで2.57倍、ケヤキで5.75倍の流下距離であることがわかった。このように樹種によって流下距離が異なることは、溪畔に成立している溪畔林の分布パターンと同様に、河川水中の落葉の堆積様式の不均一性を生み出している要因の一つになると考えられる。

イタヤカエデ、ケヤキと比較すると、ハリエンジュの落葉はすぐに水分を吸収し、河床への沈降も速く、また溶脱量が多く実験を通して落葉の貫通強度は小さかった。落葉の貫通強度は残存率と正の相関を持つ(Grubbs et

al., 1994)。葉組織はクチクラ層やトリコームといった表面構造を持ち、内部に柵状組織や海綿状組織がみられ、これらの組織に水分が含まれている。空気、樹脂や油などの滲出物は細胞間の空間に見られる(八杉ら, 1996)。したがって、類似した含水率であってもハリエンジュで河床に沈降するまでの時間が短かったのは葉組織の構造が弱く、細胞間の空気や滲出物を水中に放出しやすかったことが要因の一つではないかと考えられる。また、結果として非生物学的なプロセスである溶脱量も大きかったものと考えられる(Kaushik and Hynes, 1971)。

野外分解実験からみた3樹種落葉の分解過程の特性

一般的に、落葉分解の過程において、溶脱、微生物や菌類、シュレツダーによる生物学的な定着は連続的に生じ、微生物や菌類の定着とともに葉のC:N比は減少する(Suberkropp, 1998)。ハリエンジュにおける相対的な溶脱量の多さはCollinsら(1990)に示されているように、短時間における可溶成分の放出量が多いことが一因であると考えられる。

初期の急激な溶脱が収束すると、残渣の落葉では微生物の活動による養分の不動化が始まる(Upadhyay and Singh, 1989)。一般的に、生育の速い植物はC:N比とC:P比が小さく(高い窒素およびリン含有率)早く分解される(Flindt and Lillebo, 2005)。落葉に含まれる窒素含有率は分解過程においては微生物の定着によって増加する。初期のC:N比からは、ハリエンジュが最も分解されやすく、次いでイタヤカエデ、ケヤキの順であると推測でき、野外実験による落葉の分解速度もこれと対応していたことから、落葉の初期C:N比は分解速度の指標となりうるということが今回の実験からも支持された。

野外実験では、ハリエンジュに定着したシュレツダーの個体数は実験開始43日後で5バッグを平均して2個体であった。また、実験開始43日目までの分解量はイタヤカエデの41%であった。ハリエンジュの若枝や種子には有毒なロビニンという物質が含まれているため、家畜が中毒を起こす可能性がある(宮本・大川, 1942; 田崎・田中, 1917)。ハリエンジュに含まれる物質による中毒の可能性については水生動物も対象として検証が必要である。

今回の実験では、ハリエンジュの落葉は水中に流入してから水路実験では2日間のうちに、溶脱によって今回実験に用いた樹種の落葉の中で葉重量を最も減少させた。水路実験と野外実験では実験条件が異なるため、単純に結果を合わせることは難しいが、ハリエンジュは室内実験が行われた2日間で27%の重量を溶脱により失っ

たことと、野外実験により実験開始から 43 日後にまでに失った重量が 33.9%であることから考えると、ハリエンジュは糖類、炭化水素、グリセリドなどの可溶性有機物に富むと考えられる (大園, 2003). 可溶性有機物にはフェノール類も含まれるが、ハリエンジュに含まれる初期フェノールは今回の実験では少なかった. その一方で、それらの溶脱が緩やかになった後、実験開始 43 日後までの間は微生物や大型無脊椎動物などによる分解は比較的遅い特徴を持つものと考えられる. 実験開始 70 日後にはシュレグダーの定着量は 43 日後の 7 倍となっており、実験開始 43 日後から 70 日後の 27 日間の間にシュレグダーが定着しやすい落葉の状態になったことを示しているものと推察する. イタヤカエデでは、落葉に定着していた大型無脊椎動物の個体数とシュレグダーの割合は統計学的にハリエンジュと同じであったが、実験開始 43 日後までの落葉の分解量はイタヤカエデが多かった. シュレグダーによる利用速度が同じであれば微生物の活動によるイタヤカエデの分解量が大きかったものと考えられ、シュレグダーによる利用速度が異なった場合には落葉の違いによるシュレグダーへの直接的な影響が考えられる. 落葉に定着したシュレグダーのうち、カクツツトビケラ科は樹種ごとに最大で 11.1 倍の定着密度の差が生じたが、オナシカワゲラ科では最大で 26.8 倍の差が生じていた. 本研究の野外実験では、それぞれの樹種の落葉の性質に応じた滞留場所にリターバッグを設置したわけではなく、ランダムに設置した結果定着したカクツツトビケラ科やオナシカワゲラ科の幼虫の定着密度について見たため実際の状況を正確に反映していない可能性も考えられるが、今回の結果からは、樹種に対する選好性がオナシカワゲラ科の幼虫で大きかったものと考えられる.

落葉分解には、窒素含有率や硬さなど落葉の持つ内的要因と、季節や河川の場所によって規定される外的要因の双方が影響していると考えられている (Petersen and Cummins, 1974). 水路実験から明らかになったように、樹種ごとの内的要因が異なることによって沈みやすさが変化することは滞留場所が規定される可能性を示している. 従来の実験では、リターバッグを固定した状態での分解実験がほとんどであるが、今後は流水中でのどのように実際の状態に即した実験が行えるかも検討していく必要があると考える.

結言

本研究では、樹種によって落葉が水面から河床に沈降する時間が異なることを明らかにした. 流下距離では 2 倍から 5 倍以上の違いが生じると推定された. 今回の実験で用いた 3 樹種の中で、ハリエンジュは比較的早く沈むため流下距離は短いと考えられた. 落葉の実験開始時の C:N 比をみると、ハリエンジュは最も小さく次いでイタヤカエデ、ケヤキの順であり、実験期間中の分解速度は C:N 比の大小と対応していた. ケヤキの流下量は最も長かった. ケヤキでは C:N 比は他の 2 樹種と比較すると変化量が最も大きかったが、定着した大型無脊椎動物の個体数は最も少なかったため、落葉に含まれる窒素含有率の少なさが影響しているのではないかと考えられた. 今回の実験から、樹種ごとに異なる落葉の性質によって、水中での落葉の移動や分解過程が異なる可能性を示した. 落葉の水中での移動についてはさらに知見を集積するべきである.

謝辞

本研究を行う上で、化学分析で清憲三氏にご助力いただいた. この研究は河川整備基金 No18-1215-1 による助成を受けている. ここに記して謝意を示す.

文献

- Arsuffi, T. L., K. Suberkropp (1984): Leaf processing capabilities of aquatic hyphomycetes: interspecific differences and influence on shredder feeding preferences. *Oikos* 42: 144-154.
- Bärlocher, F. (1992): Effects of drying and freezing autumn leaves on leaching and colonization by aquatic hyphomycetes. *Freshwater Biology* 28: 1-7.
- Benfield, E. F. (1996): Leaf breakdown in stream. In *Method in Stream Ecology*, F. R. Hauer and G. A. Lamberti (eds.): 579-590. Academic Press, San Diego, USA.
- Berg, B. and C. McClaugherty (2003): 森林生態系の落葉分解と腐植形成 (大園亨司訳). 丸善出版, 東京.
- Collins, H. P., L. F. Elliott, R. I. Papendick (1990): Wheat straw decomposition and changes in decomposability during field exposure. *Soil Science Society of American Journal* 54:1013-1016.

- Comiskey, C. E., G. S. Henderson, R. H. Gardner and F. W. Woods (1977): Patterns of organic matter transport on Walker Branch watershed. In *Watershed Research in Eastern North America*, D. L. Correll (ed.): 439-469. Smithsonian Institution, Edgewater, MD, USA.
- Cummins, K. W., M. A. Wilzbach, D. M. Gates, J. B. Perry, W. B. Taliaferro (1989): Shredders and riparian vegetation. *BioScience*, 39: 24-30.
- Faustini, J. M. and J. A. Jones (2003): Influence of large woody debris on channel morphology and dynamics in steep, boulder-rich mountain streams, western Cascades, Oregon. *Geomorphology*, 51:187-205.
- Flindt, M. R. and A. I. Lillebo (2005): Determination of total nitrogen and phosphorus in leaf litter. In *Methods to Study Litter Decomposition*, M. A. S. Graca, F. Bärlocher and M. O. Gessner (eds): 53-60. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Grubbs, S. A. and K. W. Cummins (1994): A leaf-toughness method for directly measuring the processing of naturally entrained leaf detritus in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 13:68-73.
- Grubbs, S. A. and K. W. Cummins (1996): Linkages between riparian forest composition and shredder voltinism. *Archiv für Hydrobiologie*, 137: 39-58.
- 玉泉幸一郎・飯島康夫・矢幡久 (1991) : 海岸クロマツ林内に生育するニセアカシアの根萌芽の分布とその形態的特徴. 九州大学農学部演習林報告, 64:13-27.
- Hoover, T. M., J. S. Richardson and N. Yonemitsu (2006): Flow-substrate interactions create and mediate leaf litter resource patches in streams. *Freshwater Biology* 51:435-447.
- Irons, J. G., M. W. Oswood and J. P. Bryant (1988): Consumption of leaf detritus by a stream shredder: influence of tree species and nutrient status. *Hydrobiologia* 160:53-61.
- Kaushik, N. K. and H. B. N. Hynes (1971): The fate of the dead leaves that fall into streams. *Archiv für Hydrobiologie*, 68:465-515.
- 川合禎次・谷田一三 (2005) : 日本産水生昆虫. 東海大学出版会, 東京.
- 小出博 (1973) : 日本の国土 (上). 東京大学出版会, 東京.
- Kobayashi, S. and T. Kagaya (2002): Differences in litter characteristics and macroinvertebrate assemblages between litter patches in pools and riffles in a headwater stream. *Limnology*, 3:37-42.
- Kobayashi, S. and T. Kagaya (2008): Differences in patches of retention among leaves, woods and small litter particles in a headwater stream: the importance of particle morphology. *Limnology*, 9:47-55.
- Kochi, K., T. Asaeda, T. Chibana, T. Fujino (2009): Physical factors affecting the distribution of leaf litter patches in streams: comparison of green and senescent leaves in a step-pool streambed. *Hydrobiologia*, 628:191-201
- Lecerf, A., M. Dobson, C. K. Dang and E. Chauvet (2005): Riparian plant species loss alters trophic dynamics in detritus-based stream ecosystems. *Oecologia*, 146:432-442.
- Lecerf, A., G. Risnoveanu, C. Popescu, M. O. Gessner and E. Chauvet (2007): Decomposition of diverse litter mixtures in streams. *Ecology*, 88:219-227.
- 前河正昭 (2002) : ハリエンジュ. 外来種ハンドブック, 日本生態学会誌 (編) : 204. 地人書館, 東京.
- McDowell, W. H. and S. G. Fisher (1976): Autumnal processing of dissolved organic matter in a small woodland stream ecosystem. *Ecology*, 57: 561-569.
- Maekawa, M. and N. Nakagoshi (1997): Riparian landscape changes over a period of 46 years, on the Azusa River in Central Japan. *Landscape and urban planning*, 37:37-43.
- 宮本三七郎・大川徳太郎 (1942) : 家畜有毒植物学, 284-292, 克誠堂, 東京.
- Merritt, R. W. and K. C. Cummins (1996): An introduction to the aquatic insects of North America. Third edition, Kendall Hunt, Dubuque, IA, USA.
- Motomori, K., H. Mitsuhashi and H. Nakano (2001): Influence of leaf litter quality on the colonization and consumption of stream invertebrate shredders. *Ecological Research*, 16:173-182.
- Naiman, R. J. and J. R. Sedell (1979): Benthic organic matter as a function of stream order in Oregon. *Archiv für Hydrobiologie*, 87:404-422.
- Olso, J. S. (1963): Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44:322-331.
- Pearson, R. C., K. W. Cummins and G. M. Ward (1989): Microbial and animal processing of detritus in a woodland stream. *Ecological Monographs*, 59:21-39.
- Petersen, R. C. and K.W. Cummins (1974): Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology*, 4: 343-368.
- Quinn, J. M., G. P. Burrell and S. M. Parkyn (2000):

4 樹種落葉の移動と分解

- Influences of leaf toughness and nitrogen content on in-stream processing and nutrient uptake by litter in a Waikato, New Zealand, pasture stream and streamside channels. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 34:253-271.
- 酒井彰 (1987) : 五日市地域の地質. 地域地質研究報告 (5 万分の1地質図幅), 地質調査所, 東京.
- Suberkropp, K. F. (1998): Microorganisms and organic matter decomposition. In *River ecology and management*, R. J. Naiman and R.E. Bilby (eds.): 120-137. Springer, New York.
- 高橋文・小山浩正・高橋教夫 (2008) : 赤川流域におけるニセアカシア (*Robinia pseudoacacia* L.) の分布拡大と埋土種子の役割. *日本林学会誌*, 90:1-5.
- Taylor, B. R. and F. Bärlocher (1996): Variable effects of air-drying on leaching losses from tree leaf litter. *Hydrobiologia*, 325:173-182.
- 田崎武一郎・田中丑雄 (1917) : ニセアカシア樹皮中の有毒成分に就て (第一報). *中央獣醫會雑誌*, 30:605-643.
- Tiitto, R. J. (1985): Phenolic constituents in the leaves of northern willows: methods for the analysis of certain phenolics. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 33:213-217.
- 知花武佳・河内香織・渡辺尚基 (2010) 山間部河道に見られる有機物の堆積場とその形成機構. *土木学会論文集*, 66:179-188.
- Upadhyay, V. P. and J. S. Singh (1989): Patterns of nutrient immobilization and release in decomposing forest litter in central Himaraya, India. *Journal of Ecology*, 77:127-146.
- Webster, J. R., E. F. Benfield (1986): Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17:567-594.
- 八杉龍一・小関治男・古谷雅樹・日高敏隆編 (1996) : 生物学辞典第四版. 岩波書店, 東京.
- Zimmermann, M. H. and C. L. Brown (1971): *Trees-Structure and Function*, 30-35. Springer-Verlag, New York.

付表. 養沢川における野外実験期間中, AFDM 落葉 1 g あたりに定着した底生無脊椎動物の平均個体数 (±1SD) を示す.

Appendix. Mean abundance (individuals g-leaf litter AFDM-1) (±1 SD) of stream macroinvertebrates colonizing leaf litter during the field experiment in Yosawa stream, Tokyo, Japan.

| | | <i>R. pseudoacacia</i> | | | | <i>A. mono</i> | | | | <i>Z. serrata</i> | | | |
|----------------------------|----------------------------------|------------------------|--------|---------|--------|----------------|--------|---------|--------|-------------------|--------|---------|--------|
| | | 43 days | | 70 days | | 43 days | | 70 days | | 43 days | | 70 days | |
| Ephemeroptera | <i>Paraleptophlebia</i> | 4.5 | (3.3) | 5.4 | (3.1) | 4.0 | (1.4) | 1.9 | (1.9) | 2.7 | (1.4) | 4.3 | (2.5) |
| | Baetidae | 8.1 | (6.1) | 10.9 | (7.6) | 3.3 | (3.8) | 6.0 | (1.2) | 2.3 | (1.6) | 2.1 | (1.3) |
| | <i>Cincticostella</i> | 2.1 | (0.5) | 7.5 | (7.4) | 1.0 | (0.8) | 3.9 | (2.4) | 0.5 | (0.6) | 1.2 | (1.5) |
| | <i>Ephemerella</i> | 0.6 | (0.5) | 0.1 | (0.3) | 1.1 | (0.8) | 0.2 | (0.3) | 0.4 | (0.4) | 0.1 | (0.1) |
| | <i>Drunella</i> | 0.5 | (0.3) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | <i>Torleya</i> | 0.1 | (0.2) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | <i>Siphonurus</i> | 0.4 | (0.9) | 0.2 | (0.4) | 0.7 | (0.8) | 0.1 | (0.2) | 1.4 | (1.8) | 1.2 | (0.4) |
| | Heptageniidae | 1.2 | (0.8) | 1.1 | (0.8) | 0.5 | (0.3) | 0.5 | (0.6) | 0.7 | (0.5) | 1.1 | (0.2) |
| Odonata | Anisoptera | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.1 | (0.2) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | Lestidae | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.1 | (0.2) |
| Plecoptera | Perlidae | 1.1 | (1.1) | 6.3 | (4.7) | 0.6 | (0.5) | 2.7 | (3.3) | 0.2 | (0.3) | 0.2 | (0.3) |
| | Perlodidae | 0.8 | (0.6) | 0.5 | (1.1) | 0.6 | (0.5) | 0.6 | (0.9) | 0.2 | (0.3) | 0.0 | 0.0 |
| | Chloroperlidae | 1.6 | (1.4) | 0.0 | 0.0 | 1.7 | (0.3) | 0.2 | (0.2) | 0.9 | (0.4) | 0.3 | (0.6) |
| | <i>Amphinemura</i> | 1.2 | (0.6) | 5.7 | (6.6) | 0.9 | (0.2) | 1.5 | (1.0) | 0.6 | (0.7) | 0.1 | (0.2) |
| | <i>Nemoura</i> | 0.5 | (0.5) | 0.4 | (0.4) | 0.5 | (0.3) | 0.4 | (0.5) | 0.2 | (0.2) | 0.7 | (0.7) |
| | <i>Protonemura</i> | 0.0 | 0.0 | 16.5 | (29.4) | 0.0 | 0.0 | 0.9 | (1.5) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | unidentified young | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | (0.8) | 0.0 | 0.0 | 0.3 | (0.3) |
| Trichoptera | Rhyacophila | 0.0 | 0.0 | 0.5 | (0.9) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.1 | (0.2) | 0.1 | (0.1) |
| | <i>Apsilochorema sutshanum</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 |
| | Hydropsyche | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.1 | (0.1) | 0.1 | (0.2) | 0.2 | (0.2) | 0.0 | 0.0 |
| | Hydroptilidae | 0.1 | (0.1) | 0.0 | 0.0 | 0.6 | (0.5) | 0.0 | 0.0 | 0.3 | (0.9) | 0.0 | 0.0 |
| | <i>Nothopsyche yamagataensis</i> | 0.0 | 0.0 | 0.1 | (0.2) | 0.1 | (0.1) | 0.1 | (0.2) | 0.1 | (0.2) | 0.1 | (0.2) |
| | Lepidostomatidae | 1.7 | (1.6) | 13.5 | (9.3) | 4.3 | (1.8) | 18.3 | (11.9) | 0.4 | (0.4) | 9.3 | (1.9) |
| | <i>Stenopsyche marmorata</i> | 0.1 | (0.1) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.1 | (0.2) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | <i>Micrasema</i> | 0.1 | (0.3) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| unidentified young (cased) | 14.2 | (8.6) | 20.9 | (8.3) | 42.4 | (16.2) | 46.9 | (44.0) | 6.4 | (2.9) | 7.4 | (3.2) | |
| Coleoptera | Scirtidae | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.1 | (0.2) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | Psephenidae | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.1 | (0.2) |
| | unidentified 1 | 0.0 | 0.0 | 0.6 | (0.9) | 0.0 | 0.0 | 0.6 | (0.5) | 0.0 | 0.0 | 0.2 | (0.2) |
| | unidentified 2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | (0.3) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| Diptera | Chironomidae | 0.5 | (0.6) | 7.8 | (14.1) | 1.1 | (1.8) | 10.5 | (8.8) | 0.5 | (0.3) | 3.8 | (3.1) |
| | Limnoidae | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | (0.2) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | (0.3) |
| | Tanyderidae | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.1 | (0.1) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | Simuliidae | 0.0 | 0.0 | 0.2 | (0.5) | 0.0 | 0.0 | 0.3 | (0.3) | 0.4 | (0.4) | 0.0 | 0.0 |
| | Dexidae | 0.1 | (0.1) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | (0.2) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | Oligochaeta | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.1 | (0.1) | 0.0 | 0.0 |
| | Acari | 0.1 | (0.1) | 0.2 | (0.5) | 0.1 | (0.3) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.1 | (0.2) |
| | Mesogastropoda | 0.0 | 0.0 | 0.1 | (0.3) | 0.0 | 0.0 | 0.1 | (0.2) | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | total | 39.3 | (28.6) | 98.6 | (96.7) | 63.8 | (30.8) | 96.2 | (82.2) | 18.6 | (13.7) | 33.1 | (17.9) |