本論文・*Full Paper*

魚類学雑誌 62(1):1–12
2015 年 4 月 25 日発行

九州北東部の河川上流域における流程に沿った魚類群集の変化

木本圭輔[1,4]・景平真明[2]・畔地和久[3]・長澤和也[4]

[1] 〒 879–2602　大分県佐伯市上浦大字津井浦 194–6　大分県農林水産研究指導センター水産研究部
[2] 〒 870–0022　大分県大分市大手町 3 丁目 1–1　大分県農林水産部水産振興課
[3] 〒 879–0608　大分県豊後高田市呉崎 3386　大分県農林水産研究指導センター水産研究部
浅海・内水面グループ　浅海チーム
[4] 〒 739–8528　広島県東広島市鏡山 1–4–4　広島大学大学院生物圏科学研究科

（2014 年 2 月 4 日受付；2014 年 9 月 5 日改訂；2014 年 9 月 12 日受理）

キーワード：九州 , 魚類群集 , アマゴ , 移行帯 , 多変量解析

魚 類 学 雑 誌
Japanese Journal of Ichthyology
© The Ichthyological Society of Japan 2015

Keisuke Kimoto*, Masaaki Kagehira, Kazuhisa Azechi and Kazuya Nagasawa. 2015. Longitudinal changes in fish assemblage in a mountain stream, northeastern Kyushu, southern Japan. Japan. J. Ichthyol., 62(1): 1–12.

Abstract　Longitudinal changes in fish assemblage were studied in the Ogata River and adjoining tributaries, northeastern Kyushu, southern Japan, in October 2003, and February and August 2004. A total of 18,015 individuals (14 species/subspecies representing 7 families) were recorded at 15 stations, by observers using snorkels. A major fish community transition was apparent from headwater stations with a simple assemblage dominated by amago salmon *Oncorhynchus masou ishikawae* and Chinese minnow *Phoxinus oxycephalus*, to downstream stations with more complex assemblages dominated by cyprinid fishes, such as Japanese dace *Tribolodon hakonensis* and dark chub *Candidia temminckii*. Multivariate analyses separated the 15 stations into three groups: headwater stations with a salmon/minnow-dominated assemblage (415–820 m altitude), a transition zone with a dace/chub/minnow-dominated assemblage (260–397 m), and downstream stations with a cyprinid-dominated assemblage (232–255 m). The fish assemblage structures were considered to be influenced by longitudinal environmental gradients, being significantly correlated with six environmental variables (topographic type and altitude, and stream gradient, mean wetted width, discharge and minimum daily mean water temperature) showing monotonic changes over the length of the stream investigated (16.3 km). On the other hand, cyprinid population densities did not show such changes, but declined within the transition zone downstream from erosion-control dams, suggesting that such densities were affected by smaller spatial scale factors, including dam-induced habitat degradation.

**Corresponding author: Fisheries Research Division, Oita Prefectural Agriculture, Forestry and Fisheries Research Center, 194–6 Tsuiura, Kamiura, Saiki, Oita 879–2602, Japan (e-mail: kimoto-keisuke@pref.oita.lg.jp)*

河川上流域を含む流程に沿った魚類群集の変化については多くの研究があり（例えば，Rahel and Hubert, 1991；Aarts and Nienhuis, 2003；Torgersen et al., 2006；Lasne et al., 2007；Mercado-Silva et al., 2012），いずれも上流側のサケ科魚類を中心とする群集から下流側のコイ科魚類等を中心とする群集への移行（transition）を報告している．魚類群集の移行は，水温や地形といった比較的大きな空間スケールにおける物理環境の変化に対応して生じる（Naiman et al., 1988；Rahel and Hubert, 1991；Jackson et al., 2001；Torgersen et al., 2006）．そのため魚類群集の移行は，環境勾配の大きな山地河川における一般的な群集変化の様式として知られている（Rahel and Hubert, 1991；

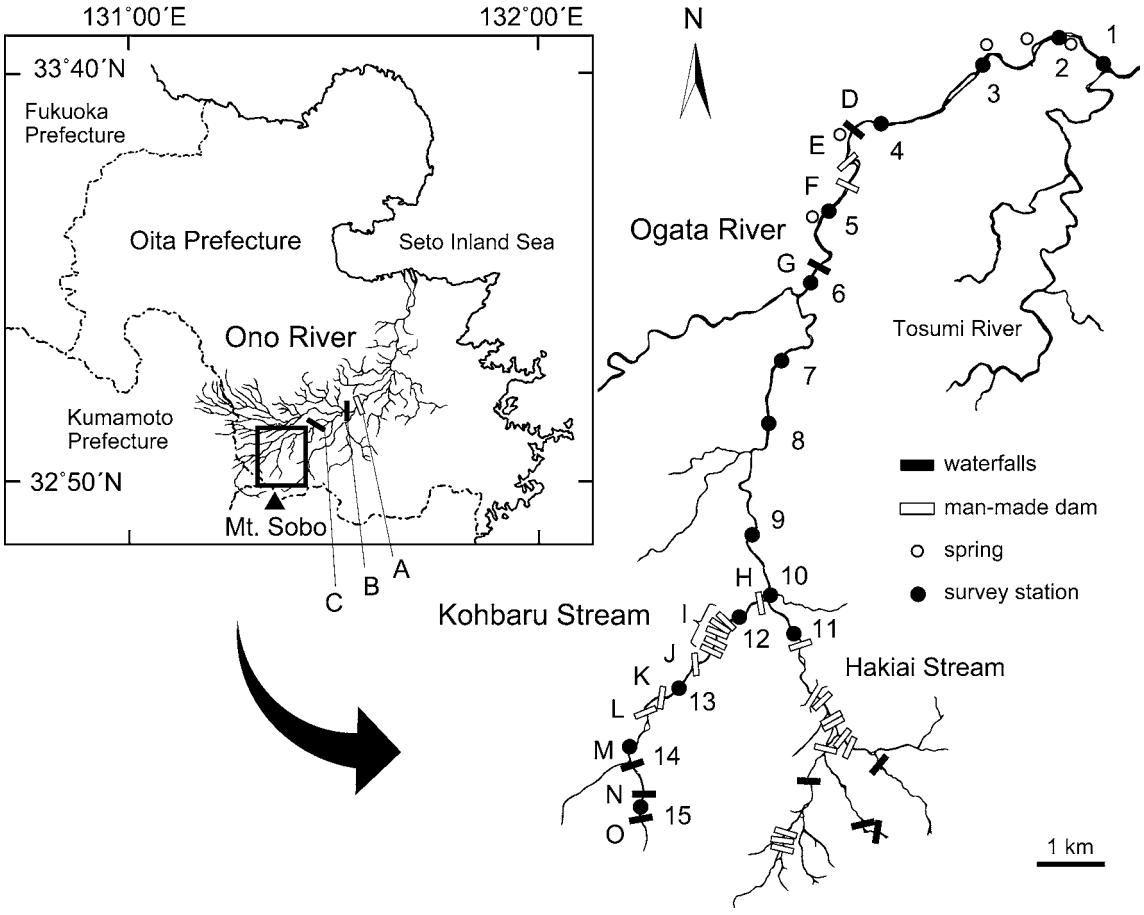

Fig. 1. Stations established in the Ogata River and its tributaries (Kohbaru and Hakiai streams) (right) in northeastern Kyushu Island (left). Numerals and capital letters (A–O) indicate survey stations and dams/falls, respectively.

Torgersen et al., 2006）．日本の河川は大陸の河川に比べて急勾配であることから（水野・御勢，2000），群集の移行は国内においても一般的な群集変化の様式であると考えられる．一方，河川環境の人為改変によって流況が変化すると，群集構成種の流程分布が変化し，魚類群集の移行様式が失われることが報告されている（Aarts and Nienhuis, 2003；Lasne et al., 2007）．一般的に，河川の上流域と下流域では種間関係や群集の形成・維持機構が異なっており（Fagan et al., 1999；井上，2013），とくに，サケ科魚類を中心とする群集からコイ科魚類等を中心とする群集への移行が生じる水域（移行帯：transition zone，Rahel and Hubert, 1991）では，構成種が各々の分布の周縁部に生息しているため，環境改変に対する感受性が高いと指摘されている（Naiman et al., 1988；Aarts and Nienhuis, 2003；Lasne et al., 2007）．したがって，流程に沿った魚類群集の変化を調べ記載することは，今後の人為改変の影響を評価するためにも（淀ほか，2001），地域の生態系保全や特定種の持続的利用（片野ほか，2004）を図るためにも役立つと考えられる．

本研究は，アマゴ *Oncorhynchus masou ishikawae* が自然分布（大島，1957）する九州北東部の河川上流域において，流程に沿った魚類群集の変化様式を明らかにすることを目的に実施した．そのために，潜水目視観察による魚類群集データを用いて多変量解析による群集の分類・序列化を行うとともに，流程に沿った魚類群集の変化に影響を与える環境要因を人為改変の影響とともに推定・考察した．

材 料 と 方 法

調査場所と調査点　大野川水系神原川は祖母山（標高 1,756 m）の北斜面に発し，約 5 km 下流で北東斜面に水源をもつ波木合川と合流したのち約 5 km 北流して緒方川に合流する．緒方川は竹田市を

北東方向に流れ，約 7 km 下流で支流十角川と合流したのち，東流して河口から 52 km 地点の大野川に合流する．本研究では，大野川河口から約 70 km 上流に位置する緒方川と十角川の合流点から，神原川の魚類生息上限である五合目の滝（木村，1959）までの約 16.4 km の範囲を調査水域とし，下流から上流に向けて 15 の調査点（St. 1–15）を設けた（Fig. 1）．このうち St. 1–10 と St. 12–15 は，木本ほか（2013）で幼魚以降のアマゴ生息量を調査した 14 地点と同一である．本研究では神原川に合流する波木合川に新たに 1 調査点を設け，St. 11（合流点から 820 m 上流の堰堤下）とした．各調査点間の距離は 0.7–2.1 km（平均値 ± 標準偏差 = 1.2 ± 0.4 km）で，各調査点の流路長は瀬・淵構造を少なくとも一つずつ含む 42–146 m（94 ± 37 m）である．本調査水域の下流側および水域内にある滝とダム（落差 1 m 以上のみ抜粋）の位置と特徴を Fig. 1 と Table 1 に示した．本調査水域の下流 23, 19 および 9 km 地点にはそれぞれダム A と滝 B および C があり，通し回遊魚は進入できないが，大野川漁業協同組合によりアユ *Plecoglossus altivelis altivelis* とアマゴの稚魚がそれぞれ St. 1–4 と St. 1–10 を中心に毎年放流されている．また，職業的な漁業は行われていないが，漁協組合員によるアユ漁のほか，遊漁を含むアマゴ釣りが放流域を中心に行われている（大野川漁協，私信）．各調査点の特徴を記すと，St. 1–4 の河川形態型（可児，1978）は Bb 型で，周囲は開けて水田に利用されていた．付近に 5 つの湧水群（水温約 14–17°C）があり（Fig. 1），約 0.35–0.46 m^3/s が緒方川に流入している（島野・戸次，1994）．St. 5–10 は Aa-Bb 移行型を示し，St. 6–9 では両岸斜面が迫って渓谷の景観を示した．St. 11–15 は Aa 型で，St. 13 から上流で河床勾配が大きい．河川の人為改変はおもに St. 6–13 で見られた．このうち St. 6–10 の改変は左岸道路沿いの護岸であり，流路内に工事がおよぶ場所は限られたが，St. 10 直上の堰堤 H–J の神原川の区間では，流路内に達する護岸が両岸にみられた．とくに St. 12 から J までの区間は小規模な堰堤群 I が設置され（Fig. 1），本調査水域の中で最も人為改変の大きい場所であった．一方，波木合川の St. 10–11 では標高，河床勾配，水温等の環境変量が神原川の St. 10–12 とほぼ同じであったが（後述；Table 2），改変は右岸道路沿いの一部の護岸工事に限られ，魚類の移動を阻害する構造はなかった（Fig. 1）．

環境調査　群集変化と環境要因の関係を調べるため，以下の 6 つの環境変量を求めた（Table 2）．各調査点の標高を縮尺 1/5000 の地図から読み取るとともに，隣接調査点の標高差を調査点間の距離で除して，上流側調査点の河床勾配とした．また，2004 年 3 月に全調査水域の流路長約 100 m 毎に水面幅を測定し，隣接調査点間の平均値を上流側調査点の平均水面幅（以下，水面幅）とした．St. 1 では両変量が得られないため，以下の解析では St. 2 と同じ値を用いた．また，各調査点で流れの安定した場所に測定断面を設け，携帯プロペラ式流速計（3631 型，横河電機）を用いて 1 点法（中村，1997）により流量を測定した．2003 年 8 月 –2004 年 10 月には，各調査点の岩や橋脚に水温データロガー（StowAway TidbiT Temp Logger, Onset Computer 社）を設置して 1 時間毎の水温を記録し，水温記録から日平均水温を求めて，期間内の日平均最高水温，同最低水温（以下，最高・最低水温）を抽出した．

潜水目視観察　河川の魚類群集組成は，魚類の季節的な移動や希少種の発見率が低いこと等により変動する可能性が指摘されている（淀ほか，2001）．本研究では正確な群集組成を把握するために，秋期（2003 年 10 月 21–29 日），冬期（2004 年 2 月 2–10 日），夏期（2004 年 8 月 6–24 日，ただし降雨による濁りのため St. 15 のみ 10 月 6 日）に，各調査点に生息するすべての魚種を対象に潜水目視観察を行った．潜水目視観察を用いた理由は，多くの調査点に身長を超える水深の淵があり，他の方法では困難であったためである（Thurow, 1994；Torgersen et al., 2006）．河川工事等の散発的な濁りを除くと本調査水域は清澄であり，潜水目視観察に適した水質を有していた（木本，2008）．観察方法は木本ほか（2013）のとおりであり，確認された魚種別個体数を 5 cm 幅の全長階級別に野帳に記録した．なお，カマツカ *Pseudogobio esocinus esocinus* やヨシノボリ属魚類 *Rhinogobius* sp. 等の底生性魚類は河床の砂や礫中に隠れる性質があるが，河床を掘り返した場合には他種の発見率が低下すると考えられたため，隠れていない個体だけを計数した．ヨシノボリ属魚類，シマドジョウ属魚類 *Cobitis* sp.，フナ属魚類 *Carassius* sp. は，潜水目視観察による正確な種同定が困難なため属までの分類とし，それぞれ 1 種として扱った．また，アマゴとヤマメ *O. masou masou* の浮上稚魚は，両種を外部形態から区別できなかったため，以下の解析から除外した．形態が類似するタカハヤ *Phoxinus oxycephalus*，ウグイ *Tribolodon hakonensis*，カワムツ *Candidia temminckii*，オイカワ *Opsariichthys platypus*

Table 1. Dams and falls present below (A–C) and within (D–O) the survey area of the Ogata River and its tributaries (Kohbaru and Hakiai streams). Only dams of height > 1 m indicated

Symbol	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O
Name	Kawabe	Tinda	Harajiri	–	–	–	–	–	–	–	–	–	Ichigome	Sangome	Gogome
Falls / Dam	Dam	Falls	Falls	Falls	Dam	Dam	Falls	Dam	Dam (5)	Dam	Dam	Dam	Falls	Falls	Falls
DFRM (km)*	47	51	61	74.6	74.7	75.4	76.6	82.3	82.9-83.4	83.8	84.4	84.7	85.6	86	86.3
DF St. 1 (km)**	-23	-19	-9	4.6	4.7	5.4	6.6	12.3	12.9-13.4	13.8	14.4	14.7	15.6	16	16.3
Height (m)	8.4	20	20	5.6	1.1	1.4	11	1.4	1.0-1.4	2.9	5.2	8.9	16	17	11
Fish way***	+				–	–		–	–	–	–	–			

* DFRM: Distance from river mouth.
** DF St. 1 (km): Distance from St.1 (km).
*** Presence (+) or absence (–) of fish way.

Table 2. Environmental data for 15 stations in the Ogata River and its tributaries (Kohbaru and Hakiai streams). Station 11 located in the Hakiai Stream 820 m upstream from its confluence with the Kohbaru Stream

Station		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
DF St. 1 (km)*		0.0	1.0	2.3	3.8	5.9	7.0	8.8	10.0	11.4	12.2	13.0	12.9	14.2	15.3	16.3
Survey area (m^2)		2,263	2,567	1,573	650	999	688	929	751	883	1,090	491	745	473	479	411
Topographic type**		Bb	Bb	Bb	Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa	Aa	Aa	Aa	Aa
Altitude (m)		232	238	255	260	284	296	325	342	384	397	414	416	486	604	820
Gradient (%)			0.60	1.35	0.32	1.14	1.14	1.62	1.43	2.86	1.69	2.11	2.65	5.35	10.8	21.1
Mean wetted width (m)			21.2	20.6	22.9	12.2	10.4	15.2	13.4	12.2	16.7	7.8	8.9	10.3	9.1	7.1
Discharge (m^3/s)		2.81	2.13	2.33	1.95	1.04	0.75	0.32	0.35	0.19	0.13	0.09	0.05	0.06	0.08	0.02
DMWT (°C)***	Minimum	10.2	10.4	10.1	10.8	7.1	5.4	5.6	5.6	3.9	4.1	4.4	5.4	5.1	2.6	0.2
	Maximum	20.3	20.6	20.8	20.5	21.5	23.6	21.6	21.4	22.2	22.0	19.8	20.7	18.8	19.1	18.2

* DF St. 1 (km): Distance from St.1 (km).
** Topographic types follow Kani (1978).
*** DMWT: Daily mean water temperature.

の稚魚についても，正確を期すために，全長 5 cm 以下のデータを解析から除いた．得られた個体数データは，各調査点の水表面積で除して 100 m^2 あたりの魚種別個体群密度に変換して比較・分析に供した．学名と標準和名は中坊（2013）に従った．

群集解析　流程に沿った魚類群集構造を把握するため，各調査点の魚類群集について，調査時期別にクラスター分析と非計量多次元尺度構成法（NMDS）による序列化を行った．魚種別個体群密度に対して Oksanen et al.（2013）が推奨する平方根変換と Wisconsin double standardization を施したのち，調査点間で Bray-Curtis 非類似度行列を算出して両分析に供した．クラスター分析では，統計ソフト R（R Development Core Team, 2005）の関数 hclust を用いて，非類似度行列から群平均法により共表形距離行列（cophenetic distance matrix）を算出して樹状図を作成した．NMDS による序列化には R の vegan パッケージ（Oksanen et al., 2013）から関数 metaMDS を用いて各調査点を二次元平面上に配置した．NMDS は，各調査点を非類似度行列内の順位に基づいて非線形的に平面上に配置するため，線形性の仮定が困難な生態学データの序列化に適している（Oksanen, 2013）．非類似度行列に対する両分析の適合度の指標として共表形相関係数とストレス値を求めた．前者は非類似度行列と共表形距離行列の相関を表し，0–1 の範囲で大きいほど非類似度に対する樹状図の適合度が高い（Oksanen, 2014）．後者は非類似度の順位と序列化された点間距離の順位の相関を表し（Oksanen, 2013），0–1 の範囲で小さいほど非類似度に対する NMDS の適合度が高い（金，2007）．また，群集構造と各魚種の関係を調べるため，関数 wascore を用いて，序列化された各調査点の座標に対する各魚種の重心を算出し NMDS 平面上に配置した．さらに，関数 envfit を用いて，各調査点と上記 6 つの環境変量および河川形態型との関係を調べた．量的変数である 6 つの環境変量は，序列化された各調査点の座標の線形結合として表し，NMDS 平面上にベクトルとして射影した．ベクトルの方向は各環境変量の増加速度が最も大きな方向を示し，長さは各調査点の座標との相関の高さを表す．一方，質的変数である河川形態型は，各調査点の座標に対する重心として NMDS 平面上に示した（Oksanen, 2013）．序列化された各調査点に対する各環境変量の適合度について，環境変量の並べ替え検定（10,000 回）を実施し，有意性を判定した（Oksanen, 2013）．上記のほか，すべての統計解析は統計ソフト R，およびこれをベースとしたフリー統計ソフト EZR（神田，2012）で実施し，統計検定の有意水準は 0.05 とした．

結　　果

調査水域の環境　測定した 6 つの環境変量のうち，5 変量が流程に沿った勾配を示した．すなわち，標高と河床勾配は上流方向，水面幅，流量，最低水温は下流方向に有意に増加した（Spearman の順位相関係数，対調査点番号，順に rs = 1.0，0.93，-0.84，-0.98，-0.90，すべて $P < 0.001$；Table 2）．一方，最高水温は湧水の流入により St. 1–4 で低下し，調査点番号と有意な相関を示さなかった（rs = -0.36，$P = 0.18$）．以上のことから，標高，河床勾配は上流方向，水面幅，流量，最低水温は下流方向に単調増加する環境変量であり，最高水温は流程に沿った変化を示さない変量といえる．

魚種別流程分布　すべての調査で，ウナギ目ウナギ科 1 種，コイ目コイ科 7 種，ドジョウ科 1 種，サケ目アユ科 1 種，サケ科 2 亜種，スズキ目ドンコ科 1 種，ハゼ科 1 種の 4 目 7 科 14 種（亜種を含む）が確認され，総確認個体数は 18,015 個体であった（Table 3）．確認個体数はタカハヤ（9,368 個体，52.0%），カワムツ（3,010 個体，16.7%），ウグイ（2,274 個体，12.6%），ヨシノボリ類（1,677 個体, 9.3%），アマゴ（633 個体, 3.5%）の順に多かった．魚種別流程分布の違いにより，各調査点の魚類群集は，上流側のサケ科魚類を中心とした群集から下流側のコイ科魚類中心の群集へと移行した（Table 3）．すなわち，アマゴは St. 2–15 で確認され，上流側ではタカハヤと共存したが，下流側ではより多くのコイ科魚類等と共存していた．アマゴに次いで上流で確認された魚種はタカハヤであり St. 1–14 で見られた．以下ウグイが St. 1–13，カワムツが St. 1–12，ドンコ *Odontobutis obscura* が St. 1–9，カマツカが St. 1–8，ヨシノボリ属魚類が St. 1–4，オイカワとシマドジョウ属魚類が St. 1–3 で確認された．夏期には放流されたアユが St. 1–4 で見られた．ヤマメ，コイ *Cyprinus carpio*，フナ属魚類，ニホンウナギ *Anguilla japonica* は離散した調査点で 1–9 個体が見られた．

種数と個体群密度の流程変化　各調査点の確認種数と総個体群密度は秋期と夏期に下流方向に単調に増加した（Spearman の順位相関係数，種数：rs = 0.86，0.95，ともに $P < 0.001$；個体群密度：rs = 0.61，0.60，ともに $P < 0.05$）．一方，生息範囲が

Table 3. Number of fish species and individuals observed by snorkelers at 15 stations in the Ogata River and its tributaries (Kohbaru and Hakiai streams) in October 2003 (top), February 2004 (middle) and August 2004 (bottom)*. Newly emerged fry of *O. masou ishikawae* and *O. masou masou*, and individuals < 5 cm in total length of non-benthic cyprinid fish species (*P. oxycephalus*, *T. hakonensis*, *C. temminckii*, and *O. platypus*) not included. Fishes arranged in order of upper limits of distribution ranges

Station	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Total
October 2003																
Oncorhynchus masou ishikawae		3		4	11	4	23	11	9	18	8	17	36	24	35	203
Phoxinus oxycephalus	344	675	812	84	345	50	27	112	45	58	21	230	40	63		2,906
Tribolodon hakonensis	267	405	186		3	106	105	219	24	64	9					1,388
Candidia temminckii	450	170	523		15	4	28	150	52	60		14				1,466
Odontobutis obscura	1		2		1	3										7
Pseudogobio esocinus esocinus	1	1				5	1	4								12
Rhinogobius sp.	23	17	60	7												107
Opsariichthys platypus	25	226	25													276
Cobitis sp.		22														22
Oncorhynchus masou masou							1		1	1						3
Anguilla japonica			1													1
Number of species	7	8	7	3	5	6	6	5	5	5	3	3	2	2	1	11
Number of individuals	1,111	1,519	1,609	95	375	172	185	496	131	201	38	261	76	87	35	6,391
February 2004																
Oncorhynchus masou ishikawae									2	1	1	6	21	13	9	53
Phoxinus oxycephalus	134	44	61	2	14	1					2	59	38	5		360
Tribolodon hakonensis		11	11			17		24	3	36		2	1			105
Candidia temminckii	55	50	12				3	2			1	1				124
Odontobutis obscura	1	2	1													4
Pseudogobio esocinus esocinus	1	4														5
Rhinogobius sp.	10	153	112													275
Opsariichthys platypus			5													5
Oncorhynchus masou masou										1						1
Cyprinus carpio								1								1
Number of species	5	6	6	1	1	2	1	3	2	3	3	4	3	2	1	10
Number of individuals	201	264	202	2	14	18	3	27	5	38	4	68	60	18	9	933

August 2004																		
Oncorhynchus masou ishikawae			13	6	2	8	38	18	10	14	23	51	68	58	68	377		
Phoxinus oxycephalus	575	650	1,114	566	1,000	820	272	195	58	54	114	306	325	53		6,102		
Tribolodon hakonensis	164	20	154	128	25	8	58	133	56	25	5	5				781		
Candidia temminckii	38	615	489			50	62	85	62	17		2				1,420		
Odontobutis obscura	11	11	7	2	5	1		23	1							61		
Pseudogobio esocinus esocinus	9	2	4	2	31	116	76	131								371		
Rhinogobius sp.	441	460	391	3												1,295		
Opsariichthys platypus	18	5	12													35		
Cobitis sp.	10	172	1													183		
Plecoglossus altivelis altivelis	2	23	20	13												58		
Oncorhynchus masou masou			1		1					3						5		
Cyprinus carpio			1					1								2		
Carassius sp.		1														1		
Number of species	9	10	12	7	6	6	5	7	5	5	3	4	2	2	1	13		
Number of individuals	1,268	1,959	2,207	720	1,064	1,003	506	586	187	113	142	364	393	111	68	10,691		

*Survey at St. 15 conducted in October 2004 due to low water visibility from late August to late September in 2004.

広く生息量が多かったアマゴ，タカハヤ，カワムツ，ウグイ，およびその他の魚種別に個体群密度をみると（Fig. 2），すべての季節でアマゴが下流方向に単調減少（rs = -0.89 – -0.94，すべて $P < 0.001$），カワムツが単調増加（rs = 0.56–0.60，すべて $P < 0.05$），その他の魚種が単調増加し（秋期と夏期：rs = 0.89–0.92，ともに $P < 0.001$；冬期：rs = 0.60，$P < 0.05$），ウグイは秋期と夏期に単調増加したが（秋期：rs = 0.63，$P < 0.05$；夏期：rs = 0.69，$P < 0.001$），タカハヤの個体群密度はすべての季節で流程に沿った変化を示さなかった（rs = 0.16–0.50，P = 0.06–0.51）．タカハヤの個体群密度は二峰型を示し（Fig. 2），秋期と冬期に St. 6–11 で低く，夏期に St. 7–10 で低かった．また，St. 4–5 ではウグイとカワムツの個体群密度が局所的に低く，タカハヤが優占していた（Fig. 2）．

群集の分類と序列化　本解析では，散発的に確認されたヤマメ，コイ，フナ属魚類，ニホンウナギ，および明らかな放流魚であるアユのデータを除いた．クラスター分析では，魚種別流程分布と個体群密度を反映した結果が得られた．すなわち，秋期と夏期に共表形距離 0.5，冬期に 0.7 で樹状図を切断すると，各調査点の魚類群集はほぼ St. 1–3，6–10，11–15 の 3 群に分類され，St. 4–5 は調査時期により異なるクラスターに属した（Fig. 3）．共表形相関係数は秋期，冬期，夏期の順に 0.87，0.76，0.82 と 1 に近い値を示した．NMDS でもクラスター分析と同様に，St. 1–3，4–5，6–10，11–15 がそれぞれ近い位置に配置された（Fig. 3）．ストレス値は秋期，冬期，夏期の順に 0.09, 0.12, 0.09 と，高い適合度を示した．NMDS 平面上の各魚種の重心は，魚種別流程分布と個体群密度を反映し，すべての季節でアマゴが St. 11–15，タカハヤが St. 11–15 と 4–5 の間，ウグイが St. 6–10，カワムツが St. 1–3 と St. 6–10 の間，ヨシノボリ類，オイカワ，シマドジョウ属魚類が St. 1–3 付近に配置された．カマツカとドンコの重心は，秋期と夏期に St. 6–10，冬期に St. 1–3 付近に位置した．以上をまとめると，本調査水域の魚類群集はアマゴとタカハヤを中心とした群集（St. 11–15），ウグイとカワムツを中心とした群集（St. 6–10），タカハヤを中心とした群集（St. 4–5），多数のコイ科魚類とヨシノボリ属魚類を中心とした群集（St. 1–3）の 4 群に分類・序列化されたといえる．さらに St. 4–5 と 6–10 は，下流方向に単調減少するアマゴの分布域下流部および下流側で増加する複数の魚種の分布上限を含むことから（Naiman et al., 1988；Lasne et al., 2007），ともに St.

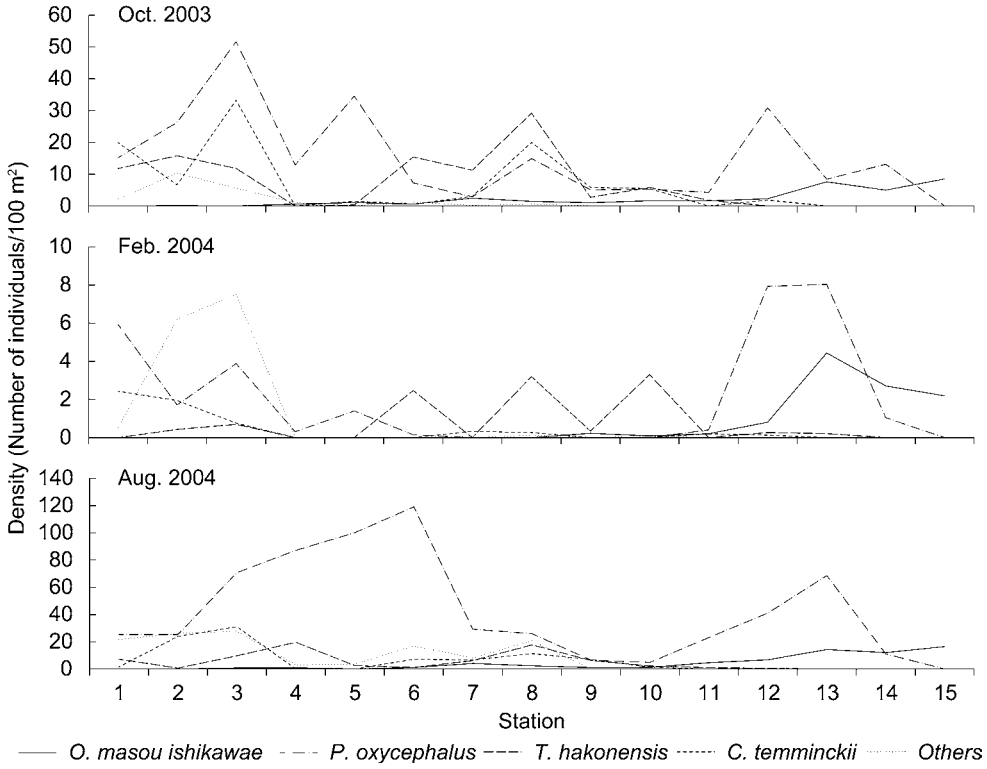

Fig. 2. Longitudinal changes in population densities of four dominant fishes (*O. masou ishikawae*, *P. oxycephalus*, *C. temminckii* and *T. hakonensis*) and other fish species in the Ogata River and its tributaries (Kohbaru and Hakiai streams) in October 2003 (top), February 2004 (middle) and August 2004 (bottom).

1–3 と 11–15 の群集の移行帯に相当するといえる．

魚類群集と環境変量　最高水温以外の環境変量は，すべての季節で序列化された各調査点と有意な適合を示した（Fig. 3）．河川形態型の重心はすべての季節を通じて Aa 型が St. 11–15，Aa-Bb 移行型が St. 6–10，Bb 型が St. 1–3 付近に位置した．標高と河床勾配のベクトルはすべての季節で St. 6–10 と 11–15 の間，流量と水面幅はすべての季節で St. 1–3 を指した．最低水温は，秋期と冬期に St. 1–3，夏期に St. 6–10 を指した．一方，最高水温は秋期に有意な適合を示し，ベクトルは St. 6–10 を指した．なお，冬期と夏期の適合は有意ではなかったが（$P = 0.083, 0.052$），同様に St. 6–10 を指した．

考　　察

魚種別流程分布と移動障壁　クラスター分析および非計量多次元尺度構成法による解析から，本調査水域の魚類群集は 4 群に分類・序列化された．ただし，本調査水域には魚類の移動障壁になり得る堰堤や滝が多数存在していた（Fig. 1）．各魚種の流程分布と群集の分類・序列化がともに移動障壁で決定される場合には，群集構造と環境要因の関連を考察する意味はなくなる．そこで，まず各魚種の流程分布と群集の分類・序列化，および移動障壁の関係について考察する．流程分布の上限がダムや滝の位置と一致した魚種はタカハヤ，ウグイ，カワムツ，ヨシノボリ属魚類であった．タカハヤは St. 1–14 で見られたが（Table 3），滝 M の上流側に分布しないことから（木本，未発表），滝 M が移動障壁といえる（Fig. 1）．しかし，滝 M の上流側の St. 15 は，冬期と夏期に St. 11–14 と同じクラスターに属し，秋期にも同クラスターと最も近い枝を構成したことから（Fig. 3），滝 M による分類・序列化に対する影響は少ないと考えられた．ウグイとカワムツの流程分布の上限はそれぞれ St. 13，12 であった（Table 3）．神原川の St. 12 から堰堤 J までの区間は，複数の堰堤が密集した，本調査水域の中で最も人為改変が進んだ場所であり（Fig. 1），これらの堰堤群が両種の移動障壁になった可能性がある．しかし，神原川の St. 12 とほぼ同じ環境変量をもつ波木合川の St. 11 では（Table

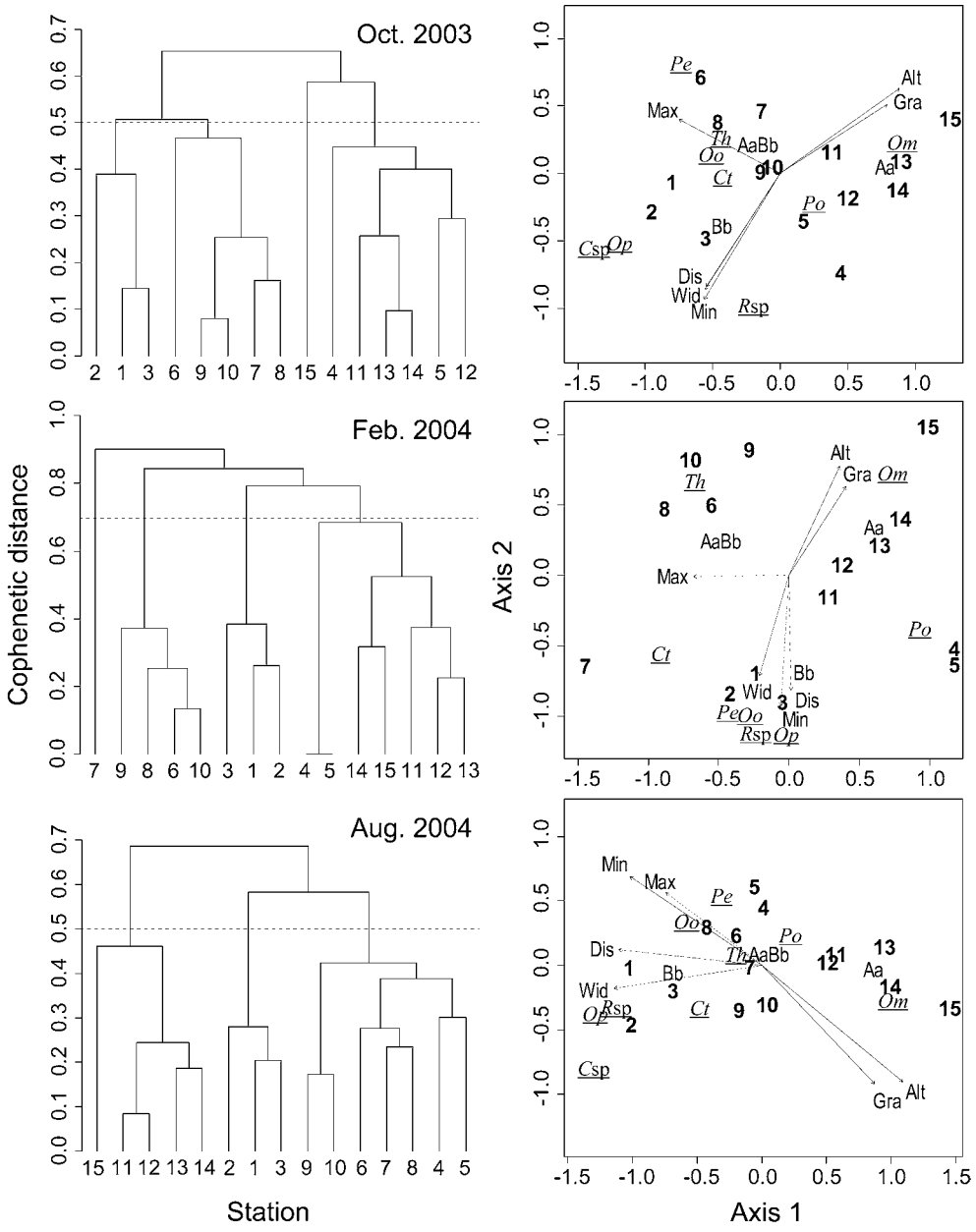

Fig. 3. Dendrograms and ordination plots resulting from cluster analysis and non-metric multidimensional scaling (NMDS) of fish assemblage structures among 15 stations in the Ogata River and its tributaries (Kohbaru and Hakiai streams) in October 2003 (top), February 2004 (middle) and August 2004 (bottom). In dendrograms, dotted lines indicate cophenetic distances classifying 15 fish assemblages into three or four clusters. In NMDS plots, numerals, italic and roman letters represent survey stations, fish species (*Om*: *O. masou ishikawae*, *Po*: *P. oxycephalus*, *Th*: *T. hakonensis*, *Ct*: *C. temminckii*, *Pe*: *P. esocinus esocinus*, *Oo*: *O. obscura*, *R*sp: *Rhinogonius* sp., *C*sp: *Cobitis* sp.) and environmental variables (Aa, AaBb, and Bb: topographic types [based on Kani (1978)], Alt: altitude, Gra: gradient, Wid: mean wetted width, Dis: discharge, Min: minimum DMWT [daily mean water temperature], Max: maximum DMWT), respectively. Fish species and topographic types are plotted as centroids with respect to site scores. Vectors indicate directions of increasing environmental gradients and strength of their correlations with site scores. Solid and dotted lines of vectors indicate significant ($P < 0.05$) or non-significant relationships with site scores based on random permutation tests (10, 000 iterations).

2），下流側に魚類の移動障壁がないにもかかわらず，両種の個体群密度は St. 12 と同様に低く（Fig. 2），両調査点はすべての季節で同じクラスター（St. 11–15）に含まれた．このことは，両種の分布上限を St. 12–13 に制限する要因が，少なくともダムや堰堤による移動障壁だけではないことを示している．河川魚類群集における下流方向への種数の増加要因には，一次生産の増加（Vannote et al., 1980），生息場所の多様性の増加（Schlosser, 1982），生息場所サイズの増大（Rahel and Hubert, 1991）等が知られている．波木合川の St. 11 と神原川の St. 12 では多くの環境変量が類似していたが，両調査点と St. 10 の間では，河川形態型が Aa 型から Aa-Bb 移行型に変化し，河床勾配が減少，平均水面幅は増加した（Table 2）．Inoue and Nunokawa（2002）は，エゾウグイ *Tribolodon sachalinensis* の生息量が，下流ほど増加する岸寄りの流速の遅い部分の面積比と正の相関を示すと報告している．したがって，本調査水域でカワムツとウグイの分布を制限する要因は，生息場所のサイズと多様性である可能性が考えられた．ヨシノボリ属魚類は St. 1–4 で見られ St. 5 で確認されなかったため（Table 3），滝 D，堰堤 E，F のいずれかが移動障壁と考えられた（Fig. 1）．しかし，これらを挟んで連続する St. 4，5 は常に同じクラスターに含まれた．以上のことから，本研究における魚類群集の分類・序列化は，移動障壁以外の要因を反映していると考えられる．

魚類群集変化の環境要因　上・下流方向に単調変化するすべての環境変量が，序列化された調査点に対して有意な適合を示したことから（Fig. 3），本調査水域の魚類群集構造は流程に沿った環境勾配に強く規定されていると考えられた．この結果は，サケ科魚類を中心とする群集からコイ科魚類を中心とする群集への移行が，水温や地形といった大きな空間スケールの環境勾配に規定されるとした報告（Naiman et al., 1988；Rahel and Hubert, 1991；Jackson et al., 2001）と一致している．一方，最高水温は，サケ科魚類を中心とする群集からコイ科魚類を中心とする群集への移行における重要な要因であるが（Rahel and Hubert, 1991；Taniguchi et al., 1998；水野・御勢，2000；Lasne et al., 2007；Mercado-Silva et al., 2012），本研究では秋期以外に有意な適合を示さなかった．河川水温は一般に下流方向に上昇するが（Vannote et al., 1980），本調査水域では湧水の流入により下流部で低く中流部で高かった（Table 2）．また，本解析に用いた envfit 関数は，環境変量と序列化された調査点の間に線形関係を仮定している（Oksanen, 2013）．このため，最高水温は調査点群に適合しにくかったと考えられる．ただし，最高水温のベクトルは，すべての季節で St. 11–15 から St. 6–10 の方向を指しており（Fig. 3），アマゴの個体群密度はこの方向に減少していた（Fig. 2）．したがって，本調査水域においても，最高水温はサケ科魚類を中心とした群集からコイ科魚類を中心とした群集の変化に関与していると考えられた．

魚種別個体群密度と環境要因　本研究では，環境変量のほか，確認種数や多くの魚種別個体群密度も流程に沿った単調な変化を示したが，タカハヤの個体群密度は流程に沿った変化を示さず，St. 6–11 で低い二峰型の流程分布を示した．また，ウグイとカワムツの個体群密度は下流方向に単調増加したが，St. 4–5 で局所的に低い値を示した（Fig. 2）．本研究では，これらの密度変化に対応する環境変量は得られなかった．流程に沿った魚類群集の変化のうち，サケ科魚類を中心とする群集からコイ科魚類を中心とする群集への移行には，水温や地形といった大きな空間スケールの環境勾配が重要な働きを示すが，より小さな空間スケールでは，それらとは別の物理・生物的要因が働くことが知られている（Jackson et al., 2001；Inoue and Nunokawa, 2002；Torgersen et al., 2006）．したがって，これらの魚種の個体群密度の変化には，本研究で測定した環境変量以外の要因が関与していると考えられた．一方，これらの調査点は，魚類群集構造からいずれも移行帯と推定された．移行帯では，構成種が分布の周縁部に生息するため，環境改変に対する感受性が高いと指摘されている（Naiman et al., 1988；Aarts and Nienhuis, 2003；Lasne et al., 2007）．本調査水域で推定された移行帯の上流側には堰堤群が存在していたことから（Fig. 1），タカハヤ，ウグイ，カワムツの個体群密度は人為改変の影響を受けている可能性も考えられる．また，Aarts and Nienhuis（2003）は，堰堤による人為改変が進んだ移行帯では，とくにニッチ幅の狭いサケ科魚類等の保全が困難で切迫した問題であると指摘している．本調査水域ではアマゴは下流方向に単調減少し，確認された流程（St. 2–15：15.2 km）の 7 割以上（St. 2–10：11.2 km）が移行帯を含む下流側水域に存在した．また，他魚種と異なり，本調査水域より下流の大野川では確認されていないことから（環境庁，1987），本調査水域の移行帯ではアマゴの保全にも注意を払う必要があると考えられる．本調査水域におけるアマゴ個体群密度の制限要因

は，最高水温，河川形態型等の地形条件，遊漁による釣獲等と推定される（木本ほか，2013）．しかし，堰堤の下流側で生じる河川地形の変化や河床の低下（佐川・中村，2010），河床の露盤化（中村，2011）等は，水深，流速，河床材料等の変化を伴って魚類の生息場所を劣化させると考えられることから，人為改変はアマゴの下流方向の減少にも関与している可能性が考えられた．以上のことから，河川上流域における魚類群集の変化様式を明らかにし，とくに移行帯において小さな空間スケールで水深，流速，河床材料等の環境変量を調べることは，今後の人為改変の影響評価，地域の生態系保全，特定種の持続的利用等を図る上で重要と考えられる．

謝　　辞

本研究を行うに当たり，元大分大学名誉教授の故吉田正雄博士には，終始懇切なご指導と励ましをいただいた．また，担当編集委員と匿名の 2 名の査読者からは，本論文の改訂に際し多数の有益なご指導をいただいた．ここに記して謝意を表する．本研究の一部は，水産庁栽培養殖課「健全な内水面生態系復元推進委託事業」のうち「渓流域管理体制構築事業」（平成 15–16 年度）として実施された．

引 用 文 献

Aarts, B. G. W. and P. H. Nienhuis. 2003. Fish zonations and guilds as the basis for assessment of ecological integrity of large rivers. Hydrobiologia, 500: 157–178.

Fagan, W. F., R. S. Cantrell and C. Cosner. 1999. How habitat edges change species interactions. Am. Nat., 153: 165–182.

井上幹生．2013．魚類．川那部浩哉・水野信彦（監修），中村太士（編），pp. 123–144. 河川生態学．講談社，東京．

Inoue, M and M. Nunokawa. 2002. Effects of longitudinal variations in stream habitat structure on fish abundance: an analysis based on subunit-scale habitat classification. Freshw. Biol., 47: 1594–1607.

Jackson, D. A., P. R. Peres-Neto and J. D. Olden. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities—the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58: 157–170.

神田善伸．2012．EZR でやさしく学ぶ統計学～ EBM の実践から臨床研究まで～．中外医学社，東京，365 pp.

可児藤吉．1978．渓流棲昆虫の生態．pp. 3–91. 可児藤吉全集，全一巻，普及版．思索社，東京．

環境庁．1987．大分県（4）大野川．pp. 43–64. 第 3 回自然環境保全基礎調査河川調査報告書，九州・沖縄版．大蔵省印刷局，東京．

片野　修・中村智幸・山本祥一郎・阿部信一郎．2004．長野県浦野川における魚類の種組成と食物関係．日本水産学会誌，70: 902–909.

木本圭輔．2008．天然再生産力が低く種苗放流が不可欠な渓流域におけるゾーニング導入に際しての課題把握．独立行政法人水産総合研究センター中央水産研究所（編），pp. 69–91．渓流域管理体制構築事業報告書．水産庁，東京．

木本圭輔・景平真明・畔地和久・福田祐一・長澤和也．2013．九州の一渓流におけるアマゴ浮上稚魚の流程分布．魚類学雑誌，60: 15–26.

木村清朗．1959．祖母・傾山群のエノハ．加藤数功・立石敏雄（編），pp. 109–119. 祖母大崩山群．しんつくし山岳会，福岡．

金　明哲．2007．R によるデータサイエンス—データ解析の基礎から最新手法まで．森北出版，東京．307 pp.

Lasne, E., B. Bergerot, S. Lek and P. Laffaille. 2007. Fish zonation and indicator species for the evaluation of the ecological status of rivers: example of the Loire basin (France). River. Res. Applic., 23: 1–14.

Mercado-Silva, N., J. Lyons, E. Díaz-Pardo, S. Navarrete and A. Gutiérrez-Hernández. 2012. Environmental factors associated with fish assemblage patterns in a high gradient river of the Gulf of Mexico slope. Rev. Mex. Biodiv., 83: 117–128.

水野信彦・御勢久右衛門．2000．河川の生態学，補訂版．築地書館，東京．247 pp.

Naiman, R. J., H. Décamps, J. Pastor and C. A. Johonston. 1988. The potential importance of boundaries to fluvial ecosystems. J. N. Am. Benthol. Soc., 7: 289–306.

中坊徹次（編）．2013．日本産魚類検索—全種の同定—（第 3 版）．東海大学出版会，秦野，2428 pp.

中村俊六．1997．流況調査．玉井信行・水野信彦・中村俊六（編），pp. 244–251. 河川生態環境工学．東京大学出版会，東京．

中村智幸．2011．鬼怒川の黒部ダム下流における河床の露盤化．土木学会論文集 B1（水工学），67: 54–59.

Oksanen, J. 2013. Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial: http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf.

Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. Henry, H. Stevens and H. Wagner. 2013. Package 'vegan'. Community ecology package Version 2.0-10: http://vegan.r-forge.r-project.org/, http://cran.r-project.org.

Oksanen, J. 2014. Cluster analysis: tutorial with R. University of Oulu, Oulu: http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/sessio3res.pdf.

大島正満．1957．九州に於けるヤマメとアマゴの分

布．動物学雑誌，66: 21–24.
Rahel, F. J. and W. A. Hubert. 1991. Fish assemblages and habitat gradients in a Rocky Mountain–Great Plains stream: biotic zonation and additive patterns of community change. Trans. Am. Fish. Soc., 120: 319–332.
R Development Core Team. 2005. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: http://www.R-project.org.
佐川志朗・中村太士. 2010. 河川改修と魚類の保全. 野生生物保護学会（編），pp. 268–279. 野生動物保護の事典．朝倉書店，東京.
Schlosser, I. J. 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. Ecol. Monogr., 52: 395–414.
島野安雄・戸次文夫. 1994. 大分県の名水―男池湧水・竹田湧水群・白山川. 日本地下水学会（編），pp. 262–276. 名水を科学する．技報堂出版，東京.
Taniguchi, Y., F. J. Rahel, D. C. Novinger and K. G. Gerow. 1998. Temperature mediation of competitive interactions among three fish species that replace each other along longitudinal stream gradients. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 55: 1894–1901.
Thurow, R. F. 1994. Underwater methods for study of salmonids in the Intermountain West. Gen. Tech. Rep. INT-GTR-307, USDA Forest Service, Intermountain Research Station, Ogden, Utah, USA. 28 pp.
Torgersen, C. E., C. V. Baxter, H. W. Li and B. A. McIntosh. 2006. Landscape influences on longitudinal patterns of river fishes: spatially continuous analysis of fish-habitat relationships. Am. Fish. Soc. Symp., 48: 473–492.
Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell and C. E. Cushing. 1980. The river continuum concept. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37: 130–137.
淀　太我・山下剛司・佐土哲也・武村　泉・木村清志. 2001. 三重県志摩地方の河川魚類相. 魚類学雑誌，48: 27–40.