

令和5年度 河川砂防技術研究開発公募 地域課題分野(河川生態) 研究開発テーマ
<一般研究:事後評価結果>

テーマおよび概要		研究代表者名	評価	審議結果
テーマ	気候変動下における河川生態系のレジリエンス - 河川構造、生物多様性、生態系機能に着目して -	北海道大学 中村 太士	A	研究目的は達成され、 十分な研究成果があった。
概要	大規模洪水攪乱前後および長期モニタリングデータを使った時系列解析を行い、気候変動下における河川生態系のレジリエンスを評価し、流域水循環モデルによる河川生態系の応答と、それに基づく河川管理の在り方を提案する。			

評価の凡例

- A: 研究目的は達成され、十分な研究成果があった。
- B: 研究目的は概ね達成され、研究成果があった。
- C: 一定の研究成果があった。
- D: 研究成果があったとは言い難い。

河川砂防技術研究開発 【成果概要】

① 研究代表者	氏名 （ふりがな）		所属				役職
	中村 太士 （なかむら ふとし）		北海道大学大学院農学研究 院				教授
② 技術研究 開発テーマ	名称	気候変動下における河川生態系のレジリエンス—河川構造、生物多様性、生態系機能に着目して—					
③ 研究経費 （単位：万円） ※端数切り捨て。	H29年度	H30年度	H31, R1年度	R2年度	R3年度	R4年度	総 合 計
	4 9 9	9 9 9	9 9 7	9 9 9	9 9 9	9 9 9	5 4 9 6
	万円	万円	万円	万円	万円	万円	万円
④ 研究者氏名 （研究代表者以外の研究者の氏名、所属・役職を記入下さい。なお、記入欄が足りない場合は適宜追加下さい。）							
氏 名		所属機関・役職（※令和5年3月31日現在）					
渡邊 康玄		北見工業大学・教授					
中津川 誠		室蘭工業大学・教授					
根岸 淳二郎		北海道大学・准教授					
小泉 逸郎		北海道大学・准教授					
川村 里美		寒地土木研究所・主任研究員					
赤坂 卓美		帯広畜産大学・准教授					
石山 信雄		北海道立総合研究機構・研究主任					
有賀 望		豊平川さけ科学館・学芸員					
Jorge Garcia Molinos		北海道大学・准教授					
赤堀 良介		愛知工業大学・教授					
⑤ 研究の目的・目標 （様式地生-1、地生-2に記載した研究の目的・目標を簡潔に記入下さい。） 気候変動による流況、流砂、河畔植生の変化はすでに発生している。本プロジェクトの目的は、1) 攪乱前後（5～10年の短期変化）の河川構造、生物多様性、生態系機能について比較検討することにより、気候変動下における河川生態系のレジリエンスを評価する、2) 15年以上の長期モニタリングデータを使った時系列解析を行い、異なる地質や湧水・非湧水河川が流域に存在することが、年変動や攪乱に対する地域個体群の安定性に及ぼす影響を評価する、3) 流域水循環モデルおよび統計モデルによる水温予測モデルを構築し、気候変動下における種間競争を踏まえた種分布予測を実施する、4) 上記調査結果およびモデルを統合し、気候変動シナリオに対する河川生態系の応答と、それに基づく防災、生物多様性、生態系機能の保全戦略、河川管理の在り方を提案する、ことにある。							

⑥研究成果

1.1 3次元の視点からみた2016年洪水への扇状地河川の中期的応答

本研究では、2016年に北海道で生じた連続台風の上陸に伴う記録的洪水に対する河川・河畔生態系の応答を明らかにした。洪水前後最大9年間の中期的応答を継続モニタリングした結果の一部を、特に飽和間隙水域や河畔域、砂礫堆の動物群集動態（水生無脊椎動物やその昆虫羽化成虫および砂礫堆上の地表徘徊性無脊椎動物）の把握に焦点を当てて検討した。砂礫堆については付随する生態系機能（有機物分解機能）について着目し、その他の測定対象も含めて、過年度に報告したデータをさらに分析・解析した結果と2022年（あるいは2015年）に取得したデータから得た結果を使用した。

具体的に次の目的を設定した。第一に、飽和間隙水域に適応した昆虫分類群（間隙種）の特定を行い河畔域への水生昆虫羽化成虫全体に占めるその割合を算出した。第二に、間隙種とその他の種（河川河床に主に生息する種）のそれぞれに対して河畔羽化昆虫の洪水に対する応答を定量化した。第三に、陸域の生態系機能の評価の一つとして砂礫堆上の有機物分解速度について、洪水に対するその応答を定量化した。これらを包括的に検討し、扇状地河川の大規模洪水に対する応答の概念整理を行った。

この結果、イシカリミドリカワゲラ（ミドリカワゲラ科）、ホソカワゲラ科、カワトビケラ科の3分類群が間隙域に幼虫期に生息する間隙種であることが分かった。さらに、それらは、河畔の羽化昆虫に対して、バイオマス換算で平均30%程度の割合を占めた（図1）。河畔で計測された羽化昆虫成虫については、2016年の大規模洪水に起因する個体数の低下やその後の回復傾向、間隙種における洪水への抵抗や洪水からの回復への貢献は確認できなかった（図2）。一方で、大規模洪水で一度有意に低下した生態系機能がその後1年以内に急速に回復している状況が更に強く裏付けられた（図3）。その他の測定項目（魚類群集データや水生昆虫幼虫データなど）と合わせると、水域生物の応答は陸域生物の応答よりも微小であり、1年以内の短期間で回復（あるいは変化なし）する。一方で、陸域の応答はより明瞭で、回復には少なくとも2年程度の時間がかかることが明らかになった。

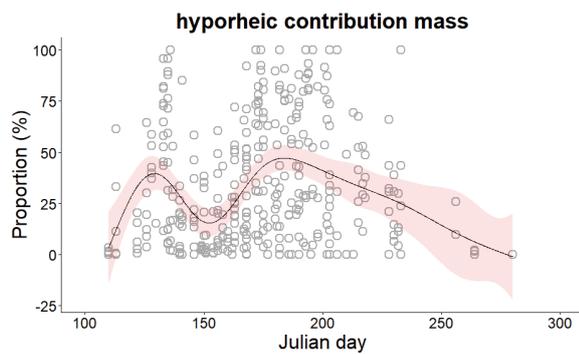


図1 羽化水生昆虫バイオマスに占める間隙種割合

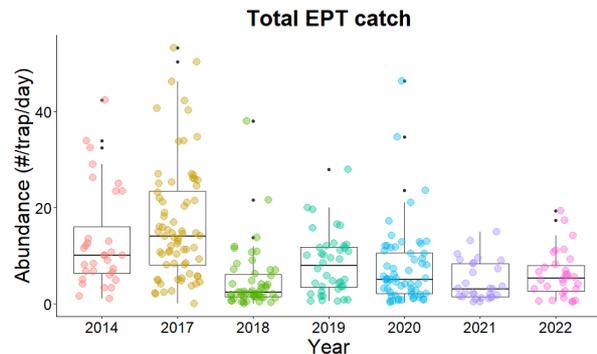


図2 羽化昆虫総数の時間変化

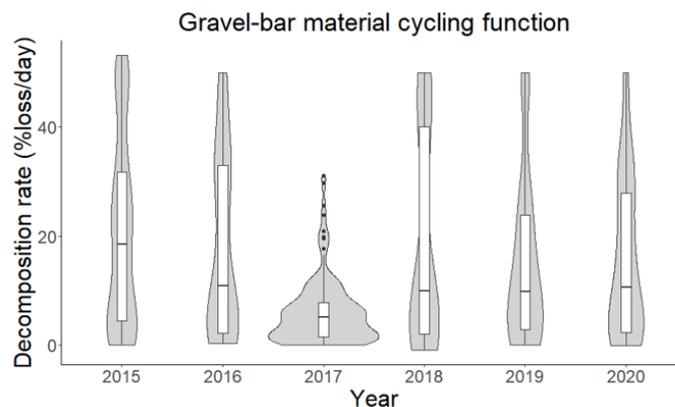


図3 砂礫堆上の有機物分解速度の時間変化

1.2 気候変動下で流域地質が河川-陸域の連結性に果たす役割

: カワゲラ目とコウモリ類に着目した将来予測

本研究では、気候変動下での河川-陸域生態系の連結性の保全に着目し、1)大規模洪水からの河川-陸域生態系の連結性の回復に関わる要因の特定と 2)地質の多様性が河川-陸域生態系の連結性に与える影響について明らかにした。1)においては、湧水河川が有する流量の安定性に着目し、非湧水河川が大規模洪水から回復するまでの間、比較的大規模洪水の影響を受けづらい湧水河川が、河川-陸域生態系の連結性を維持し続けると予想し、2016年に生じた十勝地域での大規模洪水前後で、コウモリ類の活動量と羽化水生昆虫量を調査した。その結果、洪水前には、羽化水生昆虫量の動態は非湧水河川と湧水河川間で異なり、春と秋には湧水河川で、夏に非湧水河川で羽化水生昆虫量が多くなり、コウモリ類は、この時空間で異なる羽化水生昆虫の発生パルスにตอบสนองするように利用空間を変化させていた。しかし、大規模洪水後には、非湧水河川では羽化水生昆虫が季節を通じて低い値を示したのに対し、湧水河川では安定した羽化水生昆虫量を示した。コウモリ類もまた、季節を通じて湧水河川で豊富な活動量を示した。この湧水河川に依存したコウモリ類の空間利用は、非湧水河川での夏の羽化水生昆虫量が回復し、河畔域の生態系がある程度回復するまでのおよそ4年間継続し、その後洪水前の状態に類似していった。これらの結果から、湧水河川は、平常時にも春と夏に非湧水河川で不足する羽化水生昆虫量を補償するだけでなく、洪水後非湧水河川が回復するまでの間、陸域動物のレフュージアになり得ることを示唆し、景観内に存在する河川タイプの多様性が、河川-陸域生態系の連結性維持には重要であることを主張することができた。

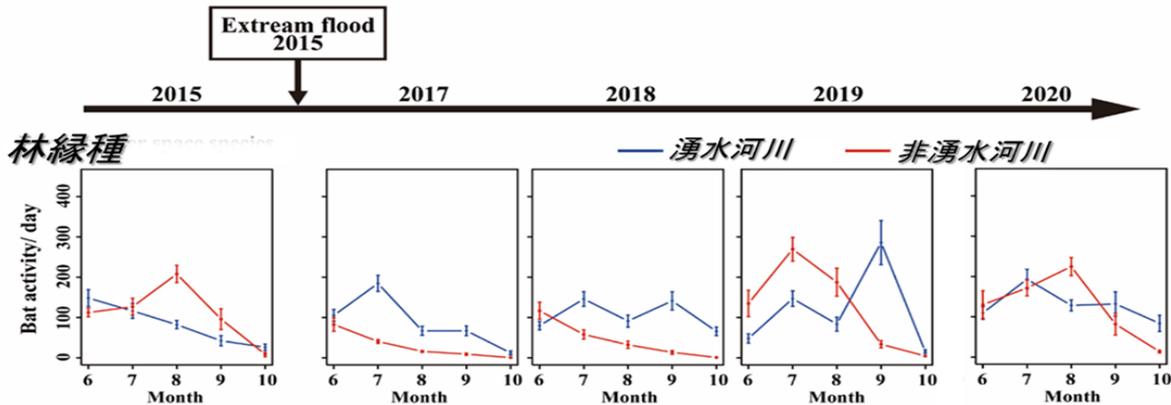


図4 大規模洪水前後の湧水・非湧水河川でのコウモリ類の活動量の季節変化(林縁種の例)

2)においては、地下水の流入が豊富な火山岩地質を流れる河川に着目し、火山岩地質を流れる河川では、非火山岩地質を流れる河川に比べて水温や流況が安定しており、季節を通じて豊富な羽化水生昆虫とコウモリ類を有していること、そして、火山岩地質を流れる河川は気候変動下においても水温の上昇を緩和する可能性があり、気候変動下におけるレフュージアになり得ると予想した。その結果、水生昆虫(幼体)とコウモリ類の活動量には明確な関係があり、両者とも火山岩地質河川で豊富であった。しかし、気候変動シナリオにおいて、水生昆虫(カワゲラ目)は、個体数を減少させるものの、地下水の水温が一定であった場合(地下水温一定シナリオ)は、そうでない場合(地下水温変動シナリオ)に比べて個体数の減少が大きく緩和したのに対し、捕食者であるコウモリ類の活動量の減少率は、シナリオ間および地質間で明瞭な差はなかった。ただし、湧水河川は依然として多くのコウモリ類の活動量を維持していた。これらの結果から、気候変動下における分布変化の予測には種間相互作用系を考慮することの重要性を主張するとともに、河川を中心としたレフュージアを保全する際には、地質も考慮することの重要性を示唆することができた。

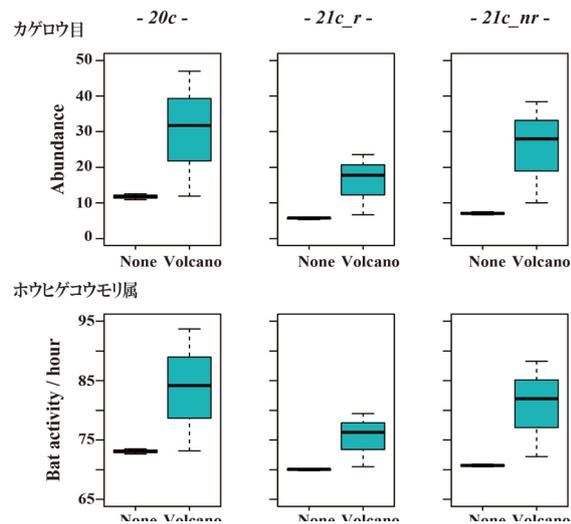


図5 過去(20世紀末(20c))と気候変動シナリオ下(21c)におけるカゲロウ目の個体数とコウモリ類の活動量の変化(ホウヒゲコウモリ属の例)。21c_rは21世紀末における地下水温変動シナリオ、21c_nrは21世紀末における地下水温一定シナリオを示す。カゲロウ目の個体数は、中津川氏および石山氏により算出。

2.1 都市河川における河川地形とサケの産卵環境、卵の死亡率の産卵時期との関連性について

かつて網状流路が発達していた都市河川の豊平川において、サケが産卵する河床地形の選択、産卵環境や卵の死亡率、さらに、降下稚魚の生産性との関連性を遡上時期によって検討した。水域の河床地形の面積割合は、瀬、砂礫堆沿いの河床間隙水の湧出域、淵、二次流路の順に高い割合を占めたが(図6)、前期群の産卵床は、60%以上が砂礫堆沿いの河床間隙水の湧出域に形成され、後期群になるにつれて、二次水路(本流よりも流量が少ない分流)での産卵割合が増えた(図7)。二次水路は、地下水の影響が比較的大きく、冬期間の河床内水温が高くなるため、後期群のサケの産卵場所として重要な役割を果たすと思われる。埋設卵実験では、前期群は、発眼卵からふ化まで、発眼卵から浮上までの両方の成長段階とも死亡率が低く、冬期間の最高河床温度は後期群の産卵床で高かった。水深が深く、流速が速く、冬期の河床内水温が低いPC1の環境で死亡率は小さかった(図8)。自然産卵による卵から稚魚までの自然再生産効率は、メスの抱卵数と産卵床数および稚魚トラップ調査の結果から推定した降下稚魚数に基づき平均12.7%であると推定され、同じ水系の自然河川における推定値(約20%)よりも低かった。また、推定降下稚魚数の年変動は、前期群の産卵床数の影響を受けていた。大都市の河川は人間活動の影響を強く受け、多様な産卵環境が失われ単調な地形になってしまっているが、かろうじて残された多様な環境をサケは巧みに利用していることが明らかとなった。

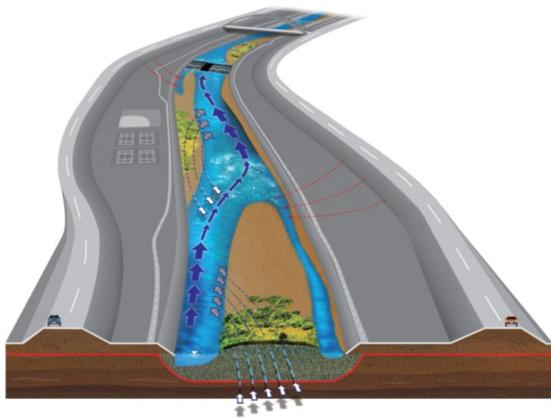


図6 豊平川の河床地形と河床間隙水と地下水の流れを示した模式図。河床地形の区分：瀬(細い青矢印)、淵(太い青矢印)、河床間隙水の浸透域(白矢印)、同湧出域(灰色矢印)、地下水位(断面図の赤線)、二次流路への地下水の湧出(赤破線)、床止工(黒)。

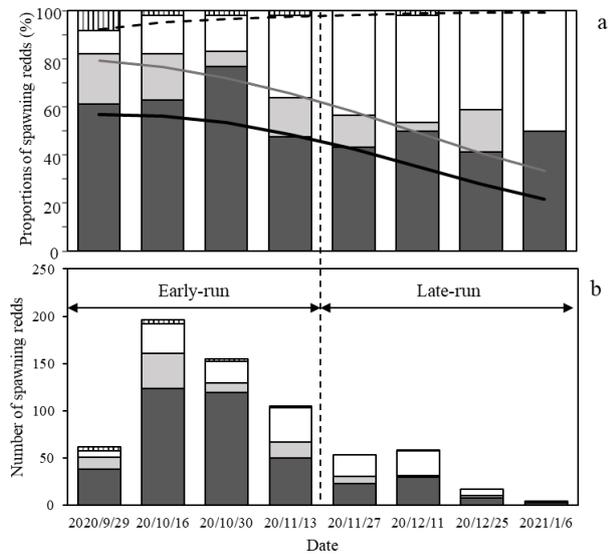


図7 産卵床が確認された河床地形(a=割合、b=数)。河床地形の区分：砂礫堆沿いの河床間隙水の湧出域(薄い黒)、瀬(灰色)、二次流路(白)、その他の河床地形(縦縞)。a)の曲線：多項ロジスティック回帰結果($\chi^2=52.2$, $df=5$, $p<0.001$)の累計確率。砂礫堆沿いの河床間隙水の湧出域(黒)、瀬(灰色)、二次流路(破線)。

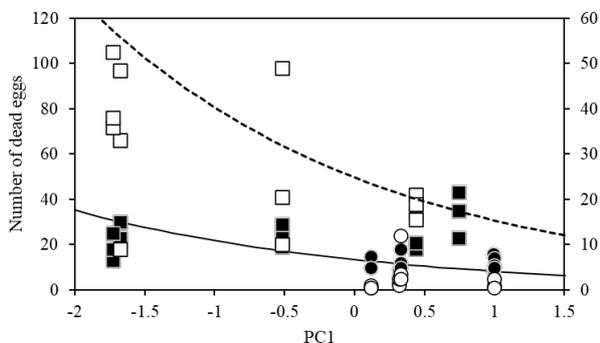


図8 埋設卵(200粒)実験の死亡数(左の軸)・死亡率(右の軸)と主成分得点(PC1)との関係。発眼卵からふ化まで：前期群(●)、後期群(■)、実線、発眼卵から浮上まで：(前期群(○)、後期群(□)、点線)。回帰線はGLMMで推定したポアソン分布の回帰曲線である($\chi^2 = 5.89$, $df = 1$, $p<0.01$)。

3.1 ダウンスケーリングデータを用いた気候変動下における流域水循環の変化に関する研究

積雪寒冷地における河川生態系に対する気候変動影響を評価するための基礎研究として、石狩川水系空知川上流域を対象に、流出及び水温の再現計算と将来予測を行った。地質条件によって流出及び水温の応答が異なると想定されることから、現地観測に基づいて流出・水温モデルを構築し、第三紀または第四紀の火山岩が分布する小流域と、中生層の分布する小流域のそれぞれで現況再現及び将来変化の予測計算を行った。この結果、以下の成果が得られた。

- 1) 空知川水系の数km²から数百km²の流域を対象に、地質の違いに応じて現状を再現できる流出・水温モデルを開発し、現況流量・水温の推定を高い精度で行うことが可能になった (図9)。
- 2) 1km 解像度の将来予測用気象データを開発し、これをモデルの入力値として、流量と水温の気候変動応答を解析できるようになった。IPCC第5次評価報告書のRCP8.5シナリオでは、火山岩分布域における夏季の水温は、中生層分布域に比べ、将来気候も低く抑えられると予測された (図10)。なお、火山岩分布域の水温上昇を地下水が緩和する効果は、気温上昇に伴って地下水温も上昇するかどうかによって大きく異なり、地下水温上昇が大きい場合はこの効果が弱くなると推察された (図10, 図11)。
- 3) 気候変動応答に関するデータは、空知川水系における、河川を利用する生物の水温への感受性や気候変動が水域生態系に及ぼす影響の評価に活用されている。

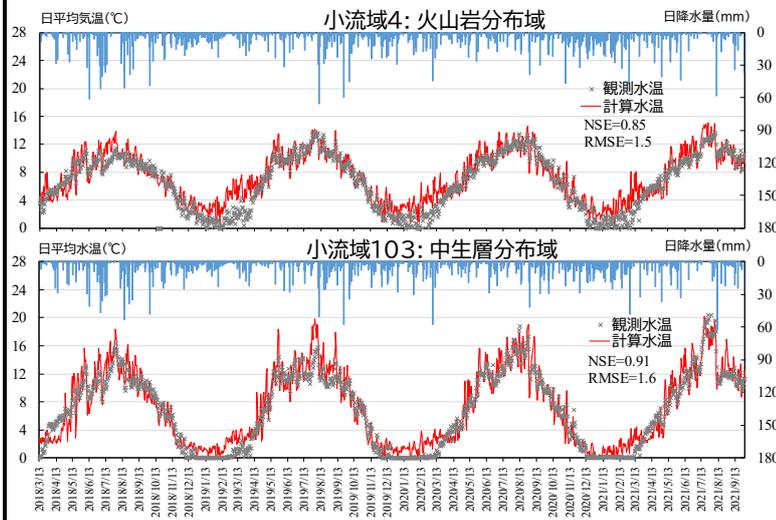
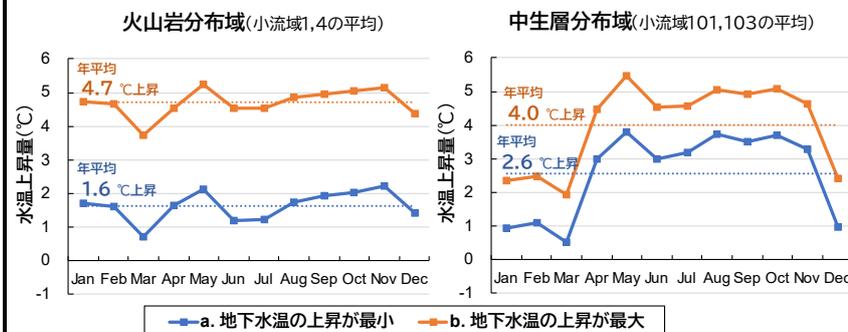


図9 火山岩が分布する小流域(上), 中生層が分布する小流域(下)のそれぞれにおける水温の現況再現結果 (2016年7月~2021年9月)。

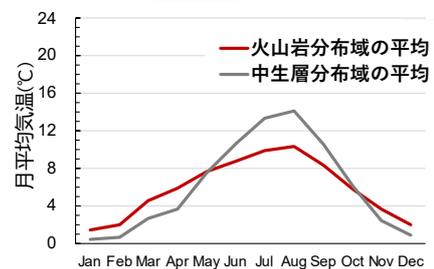
図10 地質の違いに応じた、過去気候と将来気候の水温。

将来気候は、地下水温が (a) 最小: 過去気候と変わらない場合, (b) 最大: 気温と等しく上昇する場合, の両極端を仮定した場合を示す。



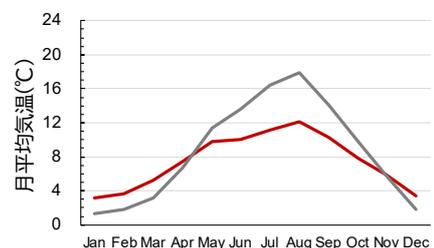
— a. 地下水温の上昇が最小 — b. 地下水温の上昇が最大

過去気候 (1985-2004)



将来気候 (2081-2100, RCP8.5)

(a) 地下水温の上昇が最小(過去気候のまま)



(b) 地下水温の上昇が最大(気温と等しく上昇)

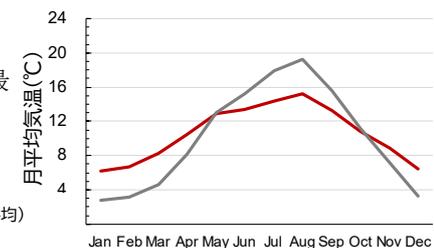


図11 地質の違いに応じた、過去気候から将来気候にかけての水温変化。

地下水温が (a) 最小: 過去気候と変わらない場合, (b) 最大: 気温と等しく上昇する場合, の両極端を仮定した場合を示す。

3. 2出水時の流木の挙動に関する研究

(1)出水時の流木の堆積と再移動に関する水理模型実験

1.目的:近年,豪雨の頻度が増加し,それに伴って流木の流出及び堆積による被害が増大している.流木の堆積位置によっては橋梁の流出や,流路を閉塞させ氾濫を助長してしまう.流木による被害を低減するためには,流木の挙動や堆積位置,河道に堆積した流木の再移動の挙動を解明することが必要不可欠である.また,流木がどの位置に集積するかを解明することができれば,河川管理上不可欠な流木の回収が容易となる.本実験は,節腹連続河道を形成し流路が分岐合流する河川における出水時の流木の集積と再移動の特性を移動床水理模型実験の結果により把握することを目的としている.

2.実験概要:水理実験の対象区間は,2016年の出水で流木の堆積が顕著であった戸蔦別川の拓成橋直下流KP18.5に位置する2号堰堤の上流堆砂域からKP17.5までの延長約 2.4km とした.なお,模型縮尺は 1/70 としている.図12に実験で用いた模型の平面図を示す.また,表12,図13に流木の諸元と実験条件を示す.河床材料は現地調査結果をもとに掃流力相似則を用いてd60が1.00mmの混合粒径とした.また,流木模型は流下の最中に折損することを考慮し,長短それぞれ1:1の割合で投下した.なお,流木の形状は簡略化のため円柱状とした.

3.実験結果と考察:流木の堆積位置及び河床高の関係性を 図14,図15に示す.ここでは紙面の都合上,広葉樹の分布と河床の関係について記載する.始めに,上流端から流下させた広葉樹は,供給した位置の直下流にそのほとんどが集積し,出水による再移動によって全体数は減少したものの,集積位置はほとんど変化していなかった.このことから大規模出水によって流下した広葉樹の大部分は集積した位置に留まり続けるものと考えられる.次に,河岸から供給した広葉樹の堆積分布位置を比較するとRun3-3の堆積位置は,Run3-2よりも下流に移動していることから,側岸から流下した広葉樹は,出水のたびに徐々に下流へと移動していくと考えられる.また,供給した位置によらず砂州が形成されている部分の上流側の水際に多く堆積していることから,広葉樹は砂州の上端部に堆積すると考えられる.一方,画像は省略している

が,針葉樹は供給位置にかかわらずほとんどが下流端へ流出したことから,針葉樹は水の流れて大部分が途中で堆積することなく下流へと流出するものと考えられる.

表 12 流木模型の諸元

樹種構成比	9	1
水との比重	1.20	0.98
流木模型長	230mm,114mm(現地調査結果16m,8mの1/70の値)	
直径	4mm(現地調査結果0.3mの1/70の値)	
色と材質	黄色と橙色の亚克力製 白色と赤白色のポリエチレン製	



図 12 流木投下位置を示した模型平面図

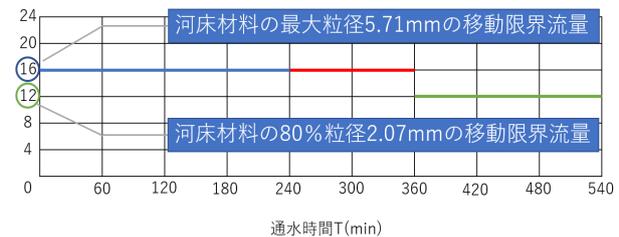


図 13 実験条件

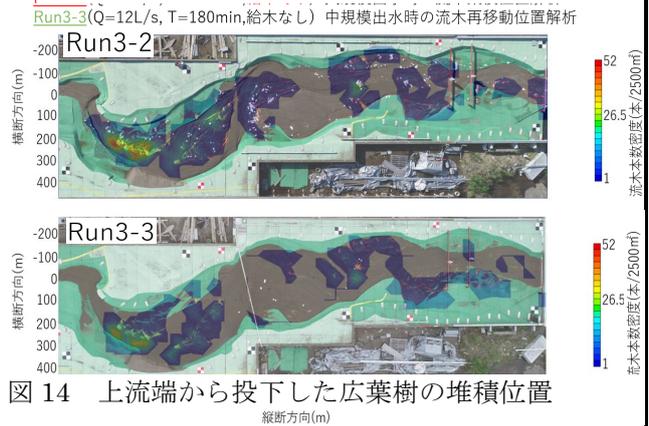


図 14 上流端から投下した広葉樹の堆積位置

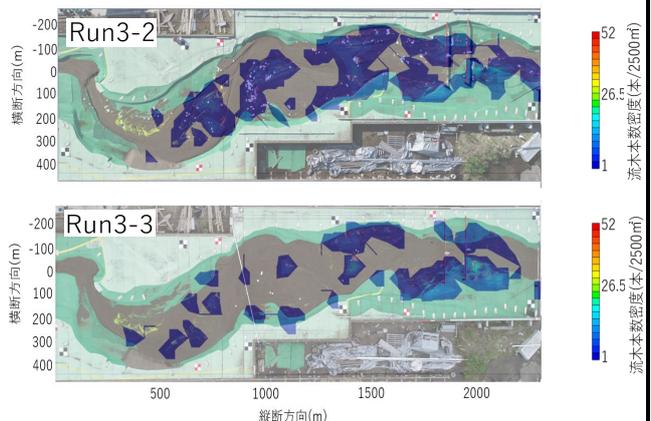


図 15 側岸から投下した広葉樹の堆積位置

(2) 沈降性の流木挙動の解析を目的とした数値計算モデルの構築

出水中の流木の集積と再移動の機構に関しては、環境保全や治水上の理由からこれまでも重要な工学的課題となってきた。現地観測を含めた多くの先行研究が存在するが、詳細な力学的機構の解明に際しては、水理実験や数値解析を用いた検討が合理的なアプローチとなる。2016年8月出水時の札内川の支川戸蔦別川における流木の堆積状況では、比重が水よりも小さい針葉樹と、比重が水よりも大きく砂よりも小さい広葉樹が1:9の割合で含まれていたことが現地踏査で確認されている。比重の大きい広葉樹は出水中に掃流形態により輸送された可能性があり、浮遊形態で輸送された針葉樹とは、その輸送機構が大きく異なっていたことが推測される。本研究では上記の出水を対象として実施された屋外実験水路における河道の状況と、流木モデルの物性に応じて、既存の浮遊性の流木輸送数値解析モデルを修正し、掃流形態で輸送された沈降性流木の挙動を再現可能な数値解析モデルの構築を試みた。

解析対象として、上記の戸蔦別川を模擬した1/70スケールの屋外水路における実験を選定した。本研究では上記の水路において堰の模型を撤去し、流路の節部における変動の確認を試みたケース（2022年5月実施）の結果を対象とした。流木モデルの流下時における摩擦の性質を検討するため、愛知工業大学水理実験室の矩形断面水路の床板に対し、厚さ12mmのベニヤ板に屋外実験で使用したものと同一の土砂（D60=1.0mm）を塗布して作成したパネルを設置し、同じく屋外実験と同一の流木モデルを使用して流木流下実験を実施した。流下実験では流量および流れに対する流木の平面上の初期設置角度を変更しながら、設置した沈降性流木モデルが移動を開始する条件、および等速で移動する際の移動速度を記録し、そこから算出された流速、および実験時の水路の勾配を、流木に対する重力、抗力と摩擦力のつり合いの式に代入することで、それぞれ静止摩擦係数と動摩擦係数を算出した。結果から、流木の初期設置角度が流れに対し直交に近づくほど摩擦係数が大きくなる傾向が見られたが、流下実験結果における各外力成分の算出結果では直交時は投影面積が最大化されることから抗力が増大し、結果的に最も運動しやすい状態となった。このことから、特に沈降性流木の力学的な検討においては、流木の角度に応じて流れの作用による抗力の値を正當に評価する必要性が推測された。

浮遊性の流木を対象とした既往の流木モデルでは、流木を複数の球形粒子の集合としてモデル化し、各粒子に対する運動方程式を解くことで挙動を算出した。沈降性流木を対象とした場合は、粒子が底面と接触することから、有効重量の河床勾配に対する接線方向に応じた力と、法線方向成分に応じた摩擦力を考慮する必要がある。また、浮遊性流木のモデルを構成する球状粒子においては、流れによる抗力を評価する際に使用した投影面積が一律な円形であったのに対し、本研究では、運動方程式中の抗力の項に対してのみ流木を構成する分割した要素を円柱形であると見なし、流速の各方向成分に対しての角度に応じた投影面積を与えることとした。

実際の数値解析においては、まず平面2次元流れの値をiRIC (<https://i-ric.org/ja/>) のNays2D系ソルバーで算出した。この流れの計算値の時空間情報に基づき、上記のように修正された流木要素に対する運動方程式を解くことで流木の挙動を算出した。図-1aに沈降性流木輸送モデルにより算出された計算終了時の流木モデルの流下時の様子を示す。流木が停滞もしくは停止している個所については破線により図16aに示した。また図16bは通水実験終了後に撮影された画像に基づくオルソ画像を示す。流木投入箇所直下流における蛇行部の左岸などにおいては、両者ともに堆積した状況が観察される。また同じ長さの流木を用いた浮遊性流木モデルの計算結果との比較からは、沈降性の流木の挙動が、河床に刻まれた砂州前縁や滞筋のような横断方向の勾配に強く影響を受けている様子が観察された。

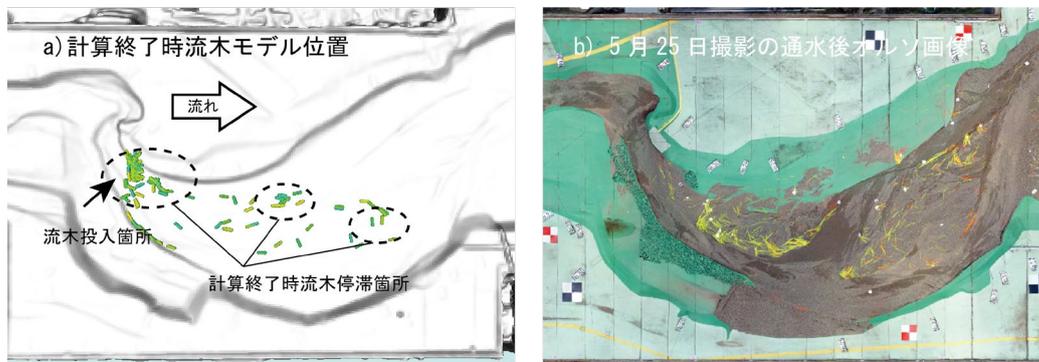


図 16 2022年5月24日の実験に対する沈降性流木モデルの計算結果：a)計算終了時の停滞流木位置を破線で示したもの、b)5月25日撮影の実験水路オルソ画像

(3) 樹木が繁茂する河岸の侵食過程とそれに伴う流木の発生過程

河道内における流木の発生は、主に樹木が繁茂した河岸が侵食されることによって生じる。河岸侵食による流木発生を予測するためにも、樹木が繁茂する河岸の侵食過程を把握することが重要である。十勝川水系での2016年出水時には、音更川や札内川の急流区間において流路変動による樹木流出を伴う大規模な河岸侵食が至る箇所が発生した。久加・山口（2018）は音更川上流部で堤防の侵食被害が発生した区間を対象とした検討において、侵食による樹木流失を考慮した河床変動モデルにより当出水時の流路変動・侵食被災状況を良好に再現している（図17）。出水時には、樹木が繁茂した河岸の侵食により樹木域が減少し、ここでの樹木の流失が流木の発生源となって河道へ供給されており、流路変動、河岸侵食、樹木流失の相互作用を計算することによって、河岸からの流木の発生過程（発生位置や時間）を定量化することが可能となると考えられる。当モデルが実務的に適用可能となれば、河道内に繁茂した樹木が出水時に流木化する過程を予測できる有用な技術となる。しかしながら、樹木の有無で侵食特性がどのように異なるのか、また、その特性の違いを前出の河床変動モデルでどの程度再現できるのか等の不明な点も多い。そこで本研究では、樹木を模した植生を用いて水理模型実験を実施し、河岸植生の有無による侵食過程の違いを観測し、その侵食過程を考察した。また、前出の河床変動モデルで実験の再現計算を実施し、モデルの適用性を検証した。実験的な検討および計算モデルの検証を実施した結果、本モデルにより流路変動、河岸侵食、植生流失の相互作用を計算することによって河岸からの流木の発生過程（発生位置、時間）を定量化することが可能となることが示された。

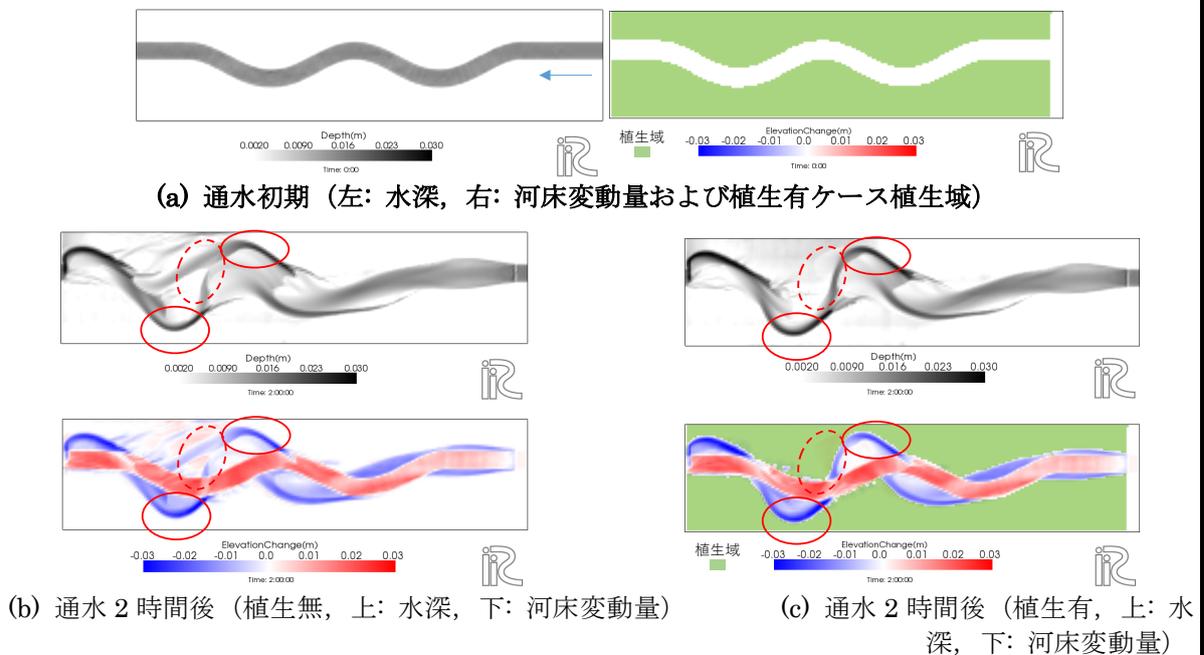
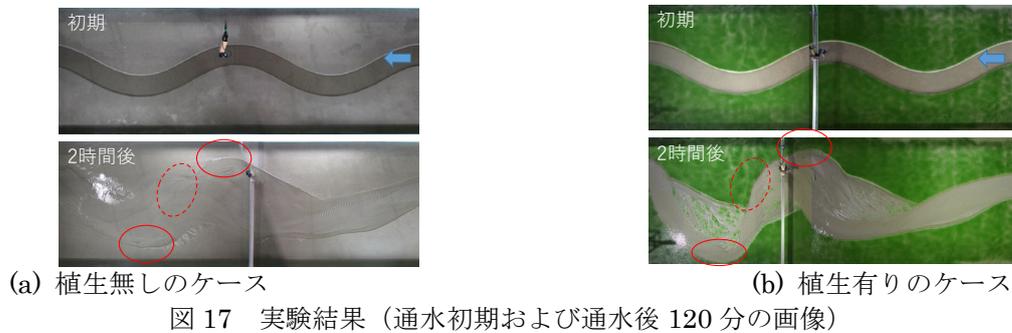


図 18 計算結果

4.1 温暖化状況における過去30年の河川性サケ科魚類の分布変遷

本サブテーマでは気候変動にともなう水温の上昇や流況の変化が冷水性サケ科魚類に与える影響を調べた。特に、これまであまり考慮されなかった種間競争の効果に着目した。気候変動は1種のみに影響するのではなく、同所的に生息する複数の生物に影響を与え、かつ種間競争の強さは気候要因によって変化するため、複数種を同時に調べる必要がある。これを調べるために、20年間の長期データが蓄積されており、かつ種間競争がよく知られている空知川上流域のオシロコマとイワナ（アメマス）の系に着目した。空知川上流域には湧水河川が数多く存在するため、安定した水温や流況を示す湧水が気候変動下のレフュージアになるか否かも検討した。なお、オシロコマはより冷水を好むため湧水河川（支流）で優占し、イワナは非湧水河川（支流）で優占している。本調査地は北海道の中でも温暖化の程度が高い地域であり、過去30年間で年平均気温が1.5℃上昇している。

まず大規模な野外調査と操作実験により、（1）夏期水温10.5℃で2種の優占割合が逆転すること、（2）1-2℃の変化で2種の割合が大きく変わること、（3）イワナはどの温度帯でもオシロコマよりも直接的な競争に優位であること、（4）イワナの優位性は温度が低くなると低下すること、が明らかとなった。これはわずか数℃の水温上昇でも、種間競争を介してオシロコマが大きな影響を受けることを示している。

次に、小支流の過去20年間の個体群動態を解析したところ、イワナ個体数に有意な増加傾向が認められ、また気温とも正の相関があった。一方、オシロコマの個体数変化に有意なトレンドはなかった。オシロコマ0歳魚の個体数はイワナ個体数が多いと減少していた。また、5-6月の降水量とも負の相関を示し、5-6月の気温とは正の相関を示していた。オシロコマ1歳以上魚はイワナ個体数と正の相関があった。以上の結果は、温暖化にともないイワナがオシロコマの生息域に侵入しており、0歳魚に負の影響を与えていることを示唆している。また0歳魚が浮上した直後の降水量がマイナスの影響を与えていることから流況も個体数変動に影響すると考えられる。一方で、イワナが高齢オシロコマに与える影響は小支流では限定的かも知れず、水温の影響も必ずしもマイナスになるわけではないことが示唆された。

以上の結果を踏まえて、30本の河川（支流）から得られた水温とオシロコマ割合のデータを用いて、温暖化シミュレーションを行った。現在の空知川のオシロコマ割合は60%であったが、1℃の上昇で48%に減少し（優占度が逆転）、2℃で34%まで減少した。同じ空知川上流で行われたSuzuki et al. (2022)の気候モデルによると、RCP8.5のシナリオでは5.5℃の水温上昇が起これ、オシロコマ割合が現在の10分の1以下の5%まで減少した。ただし、Suzuki et al. (2022)で示された火山地帯（湧水）において温暖化の程度が緩和されることを考慮すると、RCP8.5のシナリオでも16%の割合に留まった。

さらに空知川での研究結果が他の地域にも当てはまるかどうかを道東地域の個体群を用いて検討した。まず、競争種であるイワナが生息しない知床半島の30河川でのオシロコマ密度と水温の関係性を調べた。その結果、空知川ではオシロコマ密度が夏期水温12-13℃で減少するのに対して、知床では16℃まで比較的密度が保たれていた。つまり、競争種であるイワナが存在すると温度依存的な種間競争を介して、オシロコマを排除していることが示唆された。イワナの存在は水温に換算すると2-4℃の温暖化と同程度の影響を及ぼしているのかもしれない。

最後に、過去30-50年前に道東域で行われた調査地点と同じ場所でオシロコマとイワナの分布と個体群密度を調べた。Nakano et al. (1996)は1℃の温暖化で北海道のオシロコマ個体群の28%、2℃で67%の個体群が消失すると予測していた。この先行研究の予測から既に30年が経過しており、実際に北海道では1℃以上の温暖化が起きている。個体群消失は特に道東域で顕著であり、予測が正しければ多くのオシロコマ個体群が消失していると考えられる。解析の結果、より温暖な水温を好むイワナの分布域は拡大していた。一方、予測に反してオシロコマ個体群の消失はほぼ認められなかった。大部分の変化は、過去にオシロコマ単独域であったところが、イワナとの共存域に置き換わっていた。本調査地には湧水河川も含まれるため、湧水が温暖化レフュージアとなって局所絶滅を免れているのかもしれない。一方、多くのオシロコマ単独域がイワナとの共存域に置き換わっていることを鑑みると、現在は競争排除（オシロコマの絶滅）の過渡期にある可能性も考えられる。今後もモニタリングを続けて注視する必要がある。

以上のように、本研究では長期データ、操作実験、シミュレーションを組み合わせることで気候変動下における冷水性魚類の個体数・分布の変化について詳細に検討した。これらの成果は温暖化状況下でどのような個体群管理が必要かについても重要な知見をもたらすことが期待できる。

4.2 気候変動下で流域地質が冷水性種保全に果たす役割：カワゲラ目に着目した将来予測

河川生態系保全において効果的な気候変動適応策を考える上で重要となるのが、気候変動影響を緩和する「Climate-change refugia」の正確な把握である。しかし既存研究では、標高や森林カバーといった地表構造に着目したものがほとんどであり、河川でのClimate-change refugia把握における地下構造の重要性は見過ごされてきた。そこで本課題では、流域地質が冷水性種保全上どのような要件を持つか、現地観測とシナリオ分析を併用することで検証した。第一に、石狩川水系・空知川での複数流域で、年間を通じた現地観測に基づき、山地溪流の流域地質と夏季平均水温との関係を検証した。その結果、流域地質（火山岩率）が地下水の涵養量と関係することで河川水温に強く影響することが示され（図19）、その冷却効果は他の地質の水温と比較すると約3°Cにも達することがわかった。さらに、魚類および水生昆虫群集の構造を地質間で比較したところ、空知川では地質間で明瞭な違いが認められ、流域地質が水温を介して間接的に群集構造を決定していることが明らかとなった（図20）。特に火山岩流域の群集は豊富な冷水性種によって特徴づけられていた。最後に、室蘭工業大学の研究チームが作成した分布型流出モデルによる将来の水温・流況条件に基づき、冷水性種（カワゲラ目）の個体数の変化を予測したところ、気候変動下においても火山岩流域は水温および流況変化がより小さく、その結果、個体数および減少率が低いことが示された（図21）。こうした火山岩流域における生息適地特性は、溪流魚であるハナカジカでも認められた。

これらの結果を統合すると、火山岩流域は現気候において冷水性種の貴重な生息地であり、さらに気候変動影響を緩和するClimate-change refugiaとなり得ると言えるだろう。現在、上流域での水生生物の移動（特に魚類）は、治山や砂防ダムといった無数の河川横断工作物によって制限されている。そのため、現在から将来への生息適地への分布シフトを人為的に促進することは、気候変動下で冷水性種を保全するための主要な温暖化適応策の一つと言える。本研究成果は、その効果を高めるためには、流域地質に応じた形成されるClimate-change refugiaの存在に着目し、それらと周囲の生息地間の分断を防止・解消することが重要であることを示唆している。

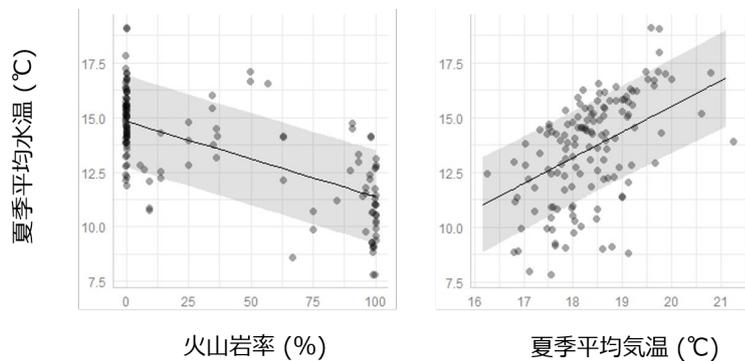


図19 夏季平均水温と流域地質および気温の関係。

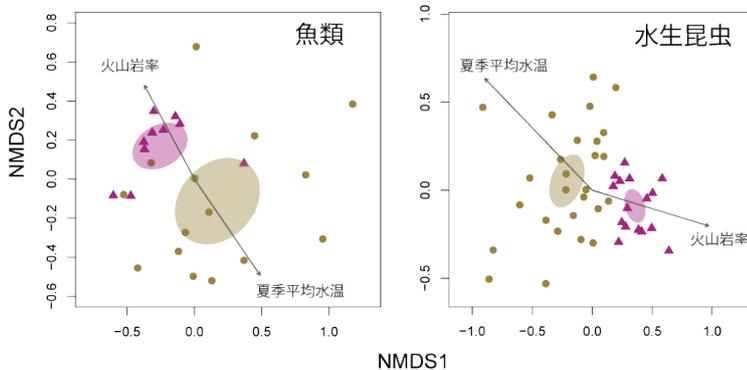
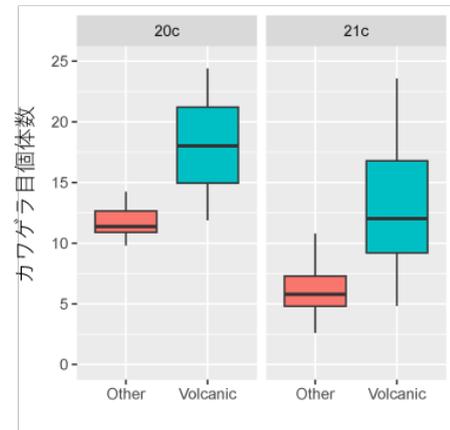


図20 地質間での河川生物の群集構造の違い。
(▲：火山岩流域、●：非火山流域)

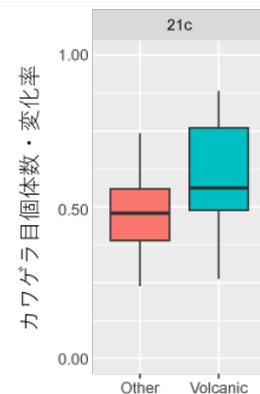


図21 カワゲラ目個体数の将来予測と変化率。
(20c：20世紀末、21c：21世紀末)

4.3 流域内の水温異質性を考慮した冷水性魚類の遺伝子流動動態予測

空知川を中心に進められてきた水温・流量の空間的異質性が生物に及ぼす影響についての研究から、地下水が豊富に流出する第四期火山岩が卓越する支流は、水温・流量が安定し、流域内において様々な生態系機能を発揮していることが明らかになってきた。なかでも気候変動に脆弱な冷水性魚類については、夏季水温が抑制される火山岩流域は気候変動が進行しても生息適地が保たれるレフュージアとなりうることが分布・生態調査より示されている。ここでは、この水温異質性が生物集団間の実質的な連結性である遺伝子流動（移動分散に伴う生物集団間の遺伝子の移動）にも影響を及ぼしているかを明らかにするため、第四期火山岩を集水域にもつ支川が入り混じる調査デザインのもとで、夏季水温と冷水性魚類ハナカジカの集団遺伝構造との関係を調べた。

空知川上流域の多地点で採捕したハナカジカのDNAをMIG-seq法を用いたゲノムワイドSNP解析に供試し、集団遺伝学的解析を行った。その結果、異なる水温間での局所適応の根拠となるパターンはみられなかった一方で、火山岩流域を主体とした低水温河川から高水温河川への非対称的な遺伝子流動が検出され、火山岩流域が流域内の個体供給源（ソース）となり流域全体の遺伝的多様性を維持している可能性が示された（図22）。

次に、移動経路となる流路全体の環境要素が遺伝子流動に与える影響を明らかにするため、河川ネットワークをサンプリング地点や主要な分岐点を端点とする「河川区間」に分割し、集団分化度（ G_{ST} 、 D_{PS} ）と各河川区間の環境要素から河川区間ごとの遺伝子流動の強度をモデル化する河川景観遺伝モデルを作成することで、遺伝子流動に影響を与える環境要素を特定するとともに遺伝子流動の将来変化を推定した。ここで、移動経路となる河川区間全体の水温・流量は、流域地質による流出特性の違いを加味した水文モデルにより再現した。解析の結果、遺伝子流動は河川次数と水温（水温変動または夏季水温）の影響を強く受けており、水温の安定した火山岩流域は分散経路としても機能していることが示された（図23）。また、水文モデルから推定した21世紀末の予測水温（IPCC RCP8.5シナリオ下）を用いて遺伝子流動の将来変化を推定した結果、気候変動により本種の遺伝子流動は流域全体で大幅に減少すると予測された。

以上より、火山岩流域を中心とした夏季水温の低い河川は、流域内の遺伝的多様性維持に重要な役割を担っていることが明らかとなった。気候変動下で個体群を長期的に存続させていくためには、これら地点を遺伝子流動の面で孤立させないことが重要と考えられる。また、生物種の遺伝子流動と河川環境の関係に着目することで保全上有益な情報が得られることが示された。

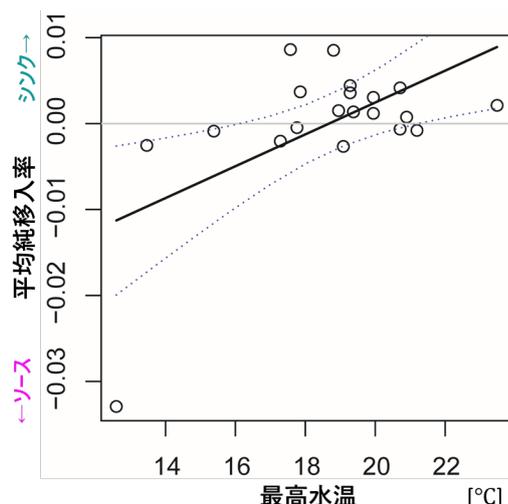


図 22 地点の最高水温（2019 年）と平均純移入率の関係。平均純移入率は高いほど移入に、低いほど移出に偏っていることを示す。

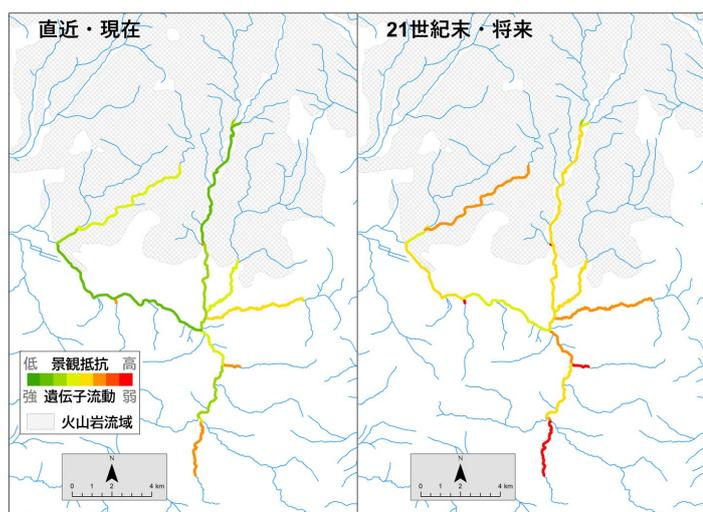


図 23 推定した景観抵抗（遺伝子流動の起こりにくさ）の将来変化。遺伝距離 D_{PS} と、現在または RCP8.5 シナリオに基づく 21 世紀末の推定水温を使用している。

気候変動下における河川生態系のレジリエンス

－ 河川構造、生物多様性、生態系機能に着目して －

Resilience of River and Floodplain Ecosystems Under Changing Climate
- Focusing on River Structure, Biodiversity, and Ecosystem Function -

研究代表者 中村太士 (北海道大学 教授)

We investigated the effects of environmental heterogeneity formed by spring/non-spring water and post-flood disturbance legacy (driftwood) on post-disturbance river structure (riverbed change, destruction of riparian forests), plant (herbaceous and woody plants) and animal (terrestrial and aquatic insects, fish, birds) communities and ecosystem structure (food webs: bats), focusing on the Sorachi and Toyohira Rivers in the Ishikari River system and the Satsunai River in the Tokachi-River system. The results showed that the impact of flood disturbance and subsequent recovery rates differed among taxonomic groups, and that disturbance legacy contributed to recovery and persistence of plant communities. The study also revealed the importance of considering life history and interspecific interactions when examining the recovery process. In the Sorachi River, the geology of the watershed influenced water temperature fluctuations, which in turn affected the distribution of aquatic biota, intraspecific population interactions, differences in temperature tolerance, and ecosystem function (organic matter decomposition). In the Toyohira River, long-term geomorphological and biological data analysis and field surveys showed that the distribution area of salmon spawning beds tends to decrease due to riverbed degradation and coarsening of the riverbed material. In order to represent the actual phenomena in the hydraulic models of river and floodplain dynamics, it was necessary to apply a slope failure model that reflects the effect of vegetation roots on the amount of sediment scour. The water discharge and water temperature predictions were validated from both the watershed water circulation model and the statistical model, and highly accurate predictions were obtained. To predict future species distribution integrating these water temperature models and interspecific competition, we analyzed long-term fish population fluctuation data and found that temperature change affected the increase and decrease of the population of Dolly varden (*Salvelinus curilus*) through interspecific competition with the White-spotted char (*Salvelinus leucomaenis*).

Key Words : *resilience of ecosystem, flood disturbance, floodplain, food web, climate change, water temperature, geology, spring-fed stream*

1. 研究の背景・目的

気候変動による流況、流砂、河畔植生の変化はすでに発生している。本プロジェクトの目的は、1) 攪乱前後(5~10年の短期変化)の河川構造、生物多様性、生態系機能について比較検討することにより、気候変動下における河川生態系のレジリエンスを評価する、2) 15年以上の長期モニタリングデータを使った時系列解析を行い、異なる地質や湧水・非湧水河川が流域に存在することが、年変動や攪乱に対する地域個体群の安定性に及ぼす影響を評価する、3) 流域水循環および統計モデルによる水温予測モデルを構築し、気候変動下における種間競争を踏まえた種分布予測を実施する、4) 上記調査

結果およびモデルを統合し、RCP8.5などの気候変動シナリオに対する河川生態系の応答と、それに基づく防災、生物多様性、生態系機能の保全戦略、河川管理の在り方を提案する、ことにある。

2. 5か年の研究内容

洪水攪乱前後の短期的変化に着目し、河川構造、生物多様性、生態系機能の比較研究を実施した。さらに、長期モニタリングデータを使った時系列解析を実施した。また、流域水循環モデル、ならびに河床変動と水辺林・流木動態モデルを構築し、気候変動下における生物の応答を予測した。

3. 研究成果

・2016年大規模洪水攪乱からの生物相の回復

2016年に、100年確率規模の大規模洪水が発生した(図-1)。その後の植生回復を検討するため、2017年秋、2018年初夏、2018年秋および2019年夏の全調査回において、植物種数(プロットごとの平均)が攪乱レガシー(流木)のあるプロットでは、レガシー無しのプロットに比べて有意に高いことが明らかとなった(図-2)¹⁾。

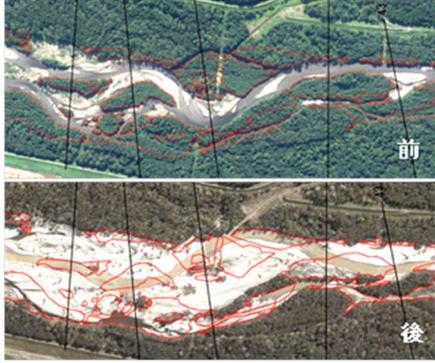


図-1 2016年洪水前後の札内川

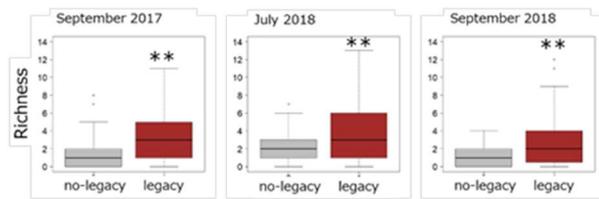


図-2 十勝川・札内川における大規模出水後に残された攪乱レガシーと植物種数の比較

5年間にわたる回復過程を羽化水生昆虫の群集構造および砂礫堆における有機物分解に焦点を当て調べた。砂礫性の陸域昆虫類は攪乱後減少したが、1年後にはすでに回復しつつあった。また、水生昆虫や魚類は、洪水直後にも大きく個体数を下げておらず、洪水攪乱への頑強性が高いことが示唆された(図-3)²⁾。

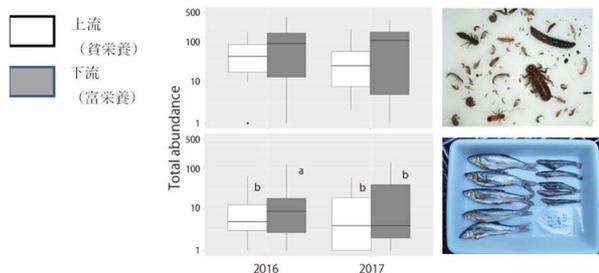


図-3 2016年洪水前後の水生昆虫(上)と魚類(下)の個体数変化

河床面由来の分類群は洪水以前の群集構造にはほぼ回復した一方で、河床間隙水域に生息し3年の生活史を有するカワゲラ目的一种についてまだ個体数が回復しておらず、このことが群集構造全体の回復におけるボト

ルネックとして示された。有機物分解速度は洪水2年後には事前のレベルに回復し以降継続して安定的であった。稀有な大規模洪水攪乱に対しては、河床間隙に生息する昆虫相が特に脆弱である可能性が示唆された。

また、「湧水河川は攪乱に対しても頑強である」という仮説は、ある程度支持され、攪乱後の飛翔昆虫量やコウモリの活動量は湧水河川の方が高かった。湧水や非湧水河川が支流レベルで存在することが、流域全体を利用する上位捕食者への安定した餌供給につながっていると考えられる。

・長期モニタリングデータによる解析

1990年から実施されてきたサケ産卵床の分布と河川地形との長期モニタリングデータ(図-4)を解析した結果、サケ産卵床の分布は、河床高の変化量、低水路の比高差、サケ産卵期の水面幅などと、地下水位差で説明された。各地形要因は、年々産卵床が減る方向に変化しており、サケの産卵環境が悪化していることが明らかとなった³⁾。

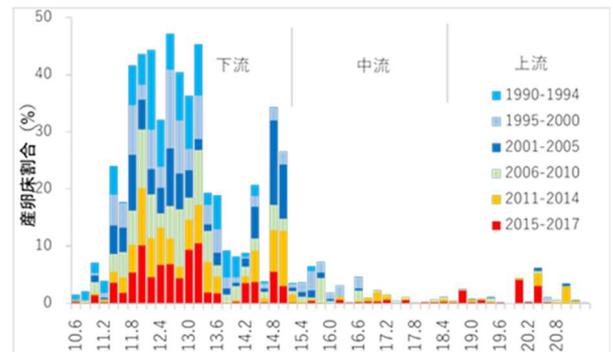


図-4 豊平川におけるサケ産卵床の分布割合の変化

空知川の非湧水支流におけるオシヨロコマの個体群長期データを解析し、温暖化と競争種であるアメマスとの関係性を検討した。1998年から2019年にかけて空知川流域は明瞭な温暖化傾向にあった。解析の結果、オシヨロコマ、アメマス共に温度が高い年には個体数が多く、降水量が多い年には個体数が少ない傾向があった。また、オシヨロコマ0歳魚の個体数とアメマス個体数との間には負の相関があった。

近縁のサケ科魚類であるオシヨロコマおよびアメマスを用いて、種内・種間競争に水温環境が与える影響を

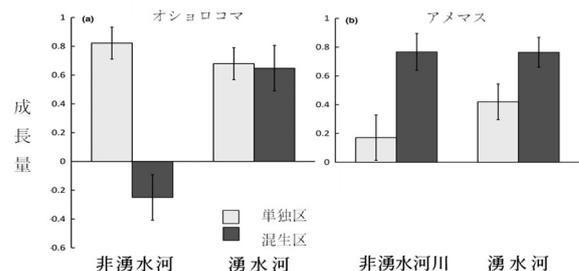


図-5 温度依存競争

野外操作実験により明らかにした(図-5)。その結果、非湧水河川において、オショロコマは単独区よりも混生区で負の成長を示したのに対し、湧水河川においては単独区および混生区で同様であった。アメマスは両方の水温環境において単独区よりも混生区でより高い成長を示した。以上の結果から、アメマスからオショロコマへの負の影響は水温環境に依存していると考えられる⁴⁾。

・水温推定モデルの構築

解像度20kmの気候変動予測データ(MRI-NHRCM20)を解像度1kmへ細分化する統計的ダウンスケーリング(SDS)手法によって、北海道全域を対象として、高解像度の将来水文諸量を作成した。次に、石狩川水系空知川を対象として複数の小流域での現地観測を実施し、降雪・融雪プロセスも含めた降水に対する流出応答や流出成分ごとの水温が適切に推定できるモデルを構築した(図-6)。この際、火山性、非火山性といった地質条件を加味し、水循環や水温の推定を行った⁵⁾。

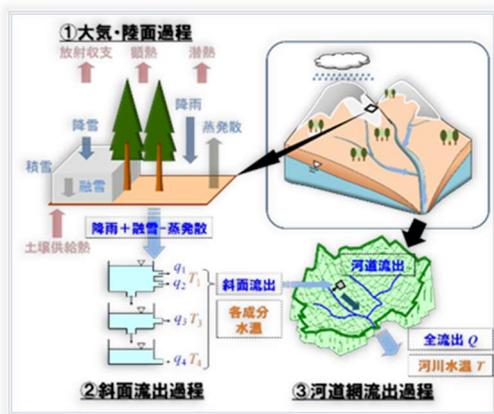


図-6 流域水循環モデルのイメージ

その結果、小流域でもある程度の精度で水温を再現できるモデルが構築でき、さらにRCP8.5のシナリオで気候

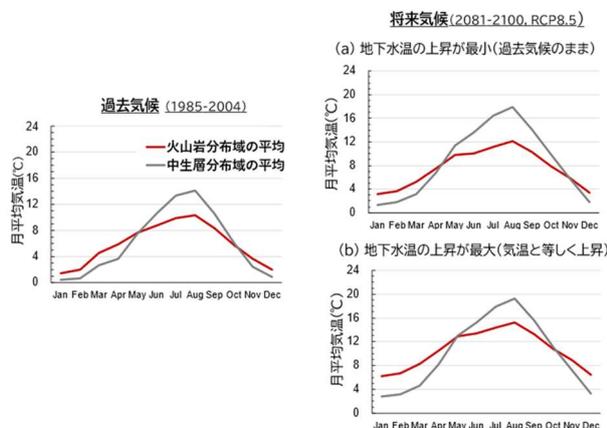


図-7 地質の違いに応じた、過去気候から将来気候にかけての水温変化。地下水温が(a)最小：過去気候と変わらない場合、(b)最大：気温と等しく上昇する場合、の両極端を仮定した場合を示す。

変動による水温変化を推定したところ、火山岩分布域における夏季の水温は、中生層分布域に比べ、将来気候も低く抑えられると予測された。なお、火山岩分布域の水温上昇を地下水が緩和する効果は、気温上昇に伴って地下水温も上昇するかどうかによって大きく異なり、地下水温上昇が大きい場合はこの効果が弱くなると推察された(図-7)。

・河床変動と水辺林・流木動態モデルの構築

洪水攪乱による流木の生産、再移動は、災害の引き金になる一方で、生物の生息環境にもなることから、災害に結び付かない位置での流木の集積は、そのまま残地させることにより、河川環境の向上につながる。そこで、流木の集積と再移動に関する移動床水理模型実験を実施するとともに、その結果を利用して流木の移動・堆積を再現できる数値モデルの開発を行った⁶⁾。流木模型の物性に応じて、既存の浮遊性の流木輸送数値解析モデルを修正し、掃流形態で輸送された沈降性流木の挙動を再現可能な数値解析モデルの構築を試みた(図-8)。その結果、沈降性の流木の挙動が、河床に刻まれた砂州前縁や滯筋のような横断方向の勾配に強く影響を受けている様子が観察されるなど、流木の挙動に関する有力なツールとなることが明らかとなった。

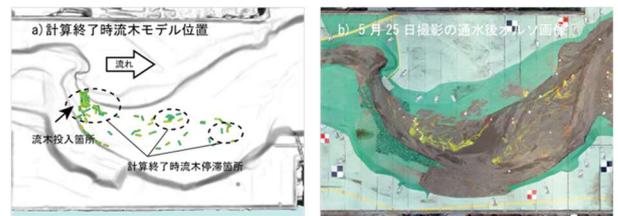


図-8 2022年5月24日の実験に対する沈降性流木モデルの計算結果：a) 計算終了時の停滞流木位置を破線で示したもの、b) 5月25日撮影の実験水路オルソ画像

・気候変動と生物の応答

夏季平均水温は気温だけでなく流域地質に影響を受けており、火山岩が優占する流域はその他の流域に比べ、気温に関わらず夏季平均水温が約3.6℃低かった。また、火山岩類が優占する流域ほど水温や流況が安定した湧水的環境であった。

異なる流域地質間では湧水寄与度が異なり、結果として水温レジームの変化を介してハナカジカなどの冷水性魚類の分布に影響を与えていた。また、温暖化シナリオの解析の結果、湧水の卓越する火山岩流域は他の流域に比べ、本種の生息適地がより多く残存することが推定された。つまり、冷水性魚類にとって特定の地質流域が climate-change refugia として機能する可能性が示唆された。

こうした影響は、魚類の分布のみならず、水生昆虫の羽化量・羽化タイミング、落葉の分解機能、陸上捕食者であるクモ類、鳥類、コウモリ類の分布に影響を与えていることが、徐々に明らかになりつつある(図-9)。

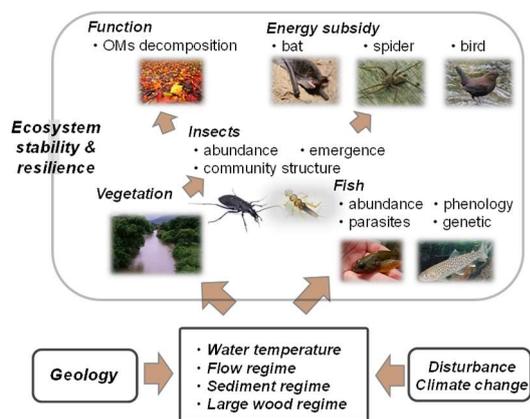


図-9 地質の違いを介した水温と流況の変化と生態系の構造・機能への影響

4. 今後の展望

温暖化適応策の観点から、防災面では、本プロジェクトで構築された水理モデルにより、流木生産、流出、堆積過程を予測し、適切な管理を提言することが可能になる。さらに、環境面では、流況と水温変動を予測することができるモデルが開発され、流域レベルの環境の異質性と様々な分類群の回復過程、魚類個体群および産卵環境の安定性、撓乱に対して高いレジリエンスを持った区間を特定することが可能になる。火山岩流域は現気候において冷水性種の貴重な生息地であり、さらに気候変動影響を緩和するClimate-change refugiaとなり得ると言える。現在、上流域での水生生物の移動（特に魚類）は、治山や砂防ダムといった無数の河川横断工作物によって限定されている。そのため、現在から将来への生息適地への分布シフトを人為的に促進することは、気候変動下で冷水性種を保全するための主要な温暖化適応策の一つと言える。本研究結果は、その効果を高めるためには、流域地質に応じて形成されるClimate-change refugiaの存在に着目し、それらと他の生息地間の孤立化を防止・解消することが重要であることを示唆している。

5. 河川等政策への質の向上への寄与

防災面では流木生産、流出、堆積過程を予測し、残置も含めて適切な管理を提言することが可能になる。環境面では流域レベルの環境の異質性と様々な分類群の回復過程、魚類個体群、産卵環境の安定性、温暖化に伴う水温予測と保護区間を特定することができ、気候変動を考慮した空間明示的な保全戦略を示すことが可能になる。

6. 主な発表論文及びホームページ等

Molinos, J. G., Ishiyama, N., Sueyoshi, M., and Nakamura, F. (2022) Timescale mediates the effects of environmental controls on water temperature in mid- to low-order streams. *Scientific Reports* 12.1: 1-10.
 Ishiyama, N., Miura, K., Yamanaka, S., Negishi, J. and Nakamura, F. (2020) Contribution of small isolated habitats in creating refuges from biological invasions along a geomorphological gradient of floodplain waterbodies. *Journal of Applied Ecology* 57: 548-558.

Ishiyama, N., Sueyoshi, M., García Molinos, J., Iwasaki, K., Negishi, J. N., Koizumi, I., Nagayama, S., Nagasaka, A., Nagasaka, Y., and Nakamura, F. (in press) Underlying geology and climate interactively shape climate change refugia in mountain streams. *Ecological Monographs*.
 Nakajima, S., Sueyoshi, M., Hirota, S., Ishiyama, N., Matsuo, A., Suyama, Y. and Nakamura, F. (2021) A strategic sampling design revealed the local genetic structure of cold-water fluvial sculpin: a focus on groundwater-dependent water temperature heterogeneity. *Heredity* 127: 413-42.
 Nakajima, S., Hirota, S. K., Matsuo, A., Suyama, Y. and Nakamura, F. (2020) Genetic Structure and Population Demography of White-Spotted Charr in the Upstream Watershed of a Large Dam. *Water* 12(9): 2406.
 Nakamura, F., Watanabe, Y., Negishi, J., Akasaka, T., Yabuhara, Y., Terui, A., Yamanaka, S. and Konno, M. (2020) Restoration of the shifting mosaic of floodplain forests under a flow regime altered by a dam. *Ecological Engineering* 157,105974.
 Negishi, J. N., Nakagawa, T., and Nakamura, F. (2022) Exceptional color preferences for flying adult aquatic insects. *Aquatic Ecology* 56: 325-330.
 Rahman, A.T.M., Negishi, J. N., Akasaka, T., Nakamura, F. (2021) Estimates of resource transfer via winged adult insects from the hyporheic zone in a gravel-bed river. *Ecology and Evolution* 11(9): 4656-4669.
 Suzuki, K., Ishiyama, N., Koizumi, I. and Nakamura, F. (2021) Combined effects of summer water temperature and current velocity on the distribution of a cold-water-adapted sculpin, *Cottus nozawae*. *Water* 13(7): 975.
 Terui, A., Ishiyama, N., Urabe, H., Ono, S., Finlay, J. C., Nakamura, F. (2018) Metapopulation stability in branching river networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1800060115
 Tolod, J. R., Negishi, J. N., Ishiyama, N., Alam, Md. K., Mirza A.T.M., Rahman, T., Pongsivapai, P., Yiyang, G., Sueyoshi, M., and Nakamura, F. (2022) Catchment geology preconditions spatio-temporal heterogeneity of ecosystem functioning in forested headwater streams. *Hydrobiologia*: 1-18.
 Yabuhara, Y., Yamaura, Y., Akasaka, T., Yamanaka, S., and Nakamura, F. (2019) Seasonal variation in patch and landscape effects on forest bird communities in a lowland fragmented landscape. *Forest Ecology and Management* 454: 117-140.
 Yamada, T., Koizumi, I., Urabe, H., and Nakamura, F. (2020) Temperature-dependent swimming performance differs by species: implications for condition-specific competition between stream salmonids. *Zoological Science* 37(5): 1-5.

参考文献

1) Uchida, K., Okazaki, A., Akasaka, T., Negishi, J. N., and Nakamura, F. (2022) Disturbance legacy of a 100-year flood event: large wood accelerates plant diversity resilience on gravel-bed rivers. *Journal of Environmental Management* 317: 115467.
 2) Negishi, J., Terui, A., Badrun, N., Miura, K., Oiso, T., Sumitomo, K., Kyuka, T., Yonemoto, M., and Nakamura, F. (2019) High resilience of aquatic community to a 100-yr flood in a gravel-bed river. *Landscape and Ecological Engineering* 15: 143-154.
 3) 有賀望・森田健太郎・有賀誠・植田和俊・渡辺恵三・中村太士 (2021) 大都市を流れる豊平川における河川地形の経年変化とサケ産卵環境への影響について. *応用生態工学* 23(2) : 295-307.
 4) Watz J, Otsuki Y, Nagatsuka K, Hasegawa K and Koizumi I (2019) Temperature-dependent competition between juvenile salmonids in small streams. *Freshwater Biology*, 64, 1534-1541
 5) Suzuki, H., Nakatsugawa, M., & Ishiyama, N. (2022). Climate change impacts on stream water temperatures in a snowy cold region according to geological conditions. *Water*, 14(14), 2166.
 6) 赤堀良介, 山口里実, 久加朋子, 平成28年8月北海道豪雨災害における流路内の流木集積状況と水理的条件に関する検討, 河川技術論文集, 25, pp.261-266, 2019.