湧水環境は地域的な種多様性を高めるか? 渓流生態系における実証研究

植村洋亮

北海道

1. 背景

河川、湖沼、河川、湿地帯を含む淡水生態系は、地球上で最も生物多様性と生産性の 高い生態系のひとつと言える(Ward and Tockner 2001; Geist 2011)。しかし、近年、気 候変動にともなう淡水生態系の生物多様性へのネガティブなインパクトは顕著である (Woodward et al. 2010)。中でも、温暖化は隔離された系である淡水生態系で水温の上 昇につながり(Isaak et al. 2012)、種の分布や代謝速度にインパクトを与えている(Comte and Grenouillet 2013)。また、それらは特定の分類群に直接的なパスをつくりだすのみ ならず、栄養段階間のプロセスをへて間接的にも波及する(Kratina et al. 2012)。した がって、淡水生態系において温暖化に対する生物多様性の維持力や回復力、及びそれら のメカニズムの解明は喫緊の課題である(Reid et al. 2019 Biol Rev)。

このような背景の中、湧水由来の生息環境は、その安定性(Barquín and Death 2006; Kløve et al., 2011)と普遍性(Taylor et al. 2013)から温暖化のレフュジアとなるなど主 に種多様性の維持に寄与すると考えられ(McLaughlin et al. 2017)、その重要性が認識 されつつある。生態学一般において、生息環境の異質性は地域的な種多様性を決める大 きな要因の1つである(Amarasekare 2003; Stein et al. 2014)。河川生態系においても例 外ではなく、例えば湧水がある、といった流域における環境のバリエーションが高いほ ど地域的な種多様性は高くなる(Heino 2013)。これらの実証として、湧水環境での種 多様性などを記載、比較した研究は多く存在する一方で(e.g., Death and Barquín 2012; Sakai et al. 2021; Tolod et al. 2022; Ishiyama et al. 2023)、それらが地域的な種多様性に 対してどれほど貢献しているかについては不明な点が多い。さらに、湧水環境がどのよ うな生態系機能をもつかについては、ほとんどわかっていない(Cantonati et al. 2012; Stevens et al. 2021)。

本研究では湧水由来の支流(以下、湧水支流)とそうではない支流(以下、非湧水支 流)がモザイク状に本流へと流れ出す火山性渓流域に着目した。そして、これらの生息 環境において、物理条件(水温、流速など)、異なる栄養段階の生物(無脊椎動物類・ 河川性サケ科魚類)をサンプリングし、種または目レベルの多様性パタンを比較した。 さらに、湧水支流及び非湧水支流において、物理条件や無脊椎動物の多様性とアバンダ ンスが高次消費者の魚類の成長へどのように寄与するか、複数の季節を追って調べる ことで、そのプロセスを解明することを目的とした。

2-1. 調査地

調査は北海道空知郡南富良野町にある石狩川水系シーソラプチ川で行った(43³'N-43[°]19'N,142³7'E-142[°]43'E;図1)。この地域の年平均気温は 5.2 ℃、年間降水量は 1031.4 mm である(1981-2020年の平均値、気象庁 2021)。空知川では、同一流域内に 湧水支流と非湧水支流が混在している(e.g., Koizumi and Maekawa 2004)。その中から 本研究では湧水支流 6 地点、非湧水支流 7 地点を選定した(表1)。

2-2. フィールド調査

2023 年7月30日から8月3日(夏季)、同年10月23日から10月28日(秋季)、 2024年4月26日から4月29日(春季)にかけて、各支流内においてソースに近い 100m区間を設置し、下流から上流にかけて電気ショッカー(2 pass; 300 V; Model 12-B, Smith-Root Inc., Vancouver, WA, USA)とタモ網(目の大きさ: 2 mm)を用いて、魚 類個体を採捕し、麻酔(物産アニマルヘルス株式会社、大阪、日本)を用いて痛みを軽 減させたのち、尾叉長(mm)または全長(mm)を1 mm単位で、70 mm以上の個体に 関しては湿重量(g)も0.1g単位で計測した。なお、当初予定していた胃内容物調査は 小型魚類への負荷を考え今回は省略した。また、各支流の調査区間を20 mごとに5セ クションに区切り、それぞれで25 cm×25 cm×60 cmのサーバネットを用いて2分間 底質をかき混ぜたり擦ったりした際に流下した水性昆虫を採集した。なお、個体採捕に 関しては、北海道知事による特別採捕許可を得ておこなった(許可番号:上内水面特別 採第1号)。また、一部の支流にアクセスする際に国有林内林道を通行する必要があっ たため、林野庁上川南部森林管理署による入林許可を得た(許可番号:R5-R6-227)。

上記のサンプリングと並行して、物理環境を計測した。トランセクションの間隔:川 幅の約 0.5-2.0 倍に設定し(Grant and Wolman 1990; Simonson and Kanehl, 1994)、トラ ンセクション上で川幅(cm)、そして任意の5点において水深(cm)、底質(点数式: bedrock, sand, gravel, pebble, cobble, boulder; cf. Wentworth 1922、Coarseness として平 均および Heterogeneity として標準偏差を使用)、流速(cm/s; 3 秒間に 1 回表示を 3 回計測し平均; CR-11)を計測した(1秒ごとに表示する数値を各点で 3 回記録; CR-11 型、(旧)コスモ理研、大阪、日本)。そして、調査区間内のカバー(20 cm × 20 cm 以 上)を計測した。加えて、調査区間の中央にあたる本流から 50 m あたりに水温ロガー (1時間に 1度記録、HOBO MX2201, Onset Computer Corporation, Bourne, MA, USA)を 直射日光の影響を受けないようにして設置し、調査期間中継続して水温を計測した。

2-3. 無脊椎動物類の分類群(目レベル)同定およびカウント

フィールドで採集した無脊椎動物類は、その場で 90% エタノールによって固定し、 大学に持ち帰ったのち、川合・谷田 (2018) に従って同定し、主な分類群 (ハエ目 Diptera, カゲロウ目 Ephemeroptera, カワゲラ目 Plecoptera, トビケラ目 Trichoptera) ごとにカウ ントし、その上で、各分類群の平均個体数からの逸脱度 (Residual index) を点数式で算 出した。

2-4. 統計解析

まず、計測した水温について距離: ユークリッド距離、併合方法: ウォード法を採用 し、時系列クラスタリングを実施した。解析は R package 'TSclust' (ver. 1.3.1; Montero and Vilar 2014) を利用した。

次に、魚類について、水温タイプ(湧水支流・非湧水支流)間で群集組成が異なるか を検定するために多変量分散分析(PERMANOVA)を R package 'vegan' (ver. 2.6.6; Oksanen et al. 2015)を用いておこなった。この手法で群集組成の差異を検定し有意な 結果が得られた場合、群集の平均的組成に差異がある場合とばらつき(β多様性;分散) の値に差異がある場合、そしてその両方で差異がある場合、の3通りの可能性がある。 今回は、非計量多次元尺度法(Non-metric Multi-Dimensional Scaling; nMDS)を用いた プロットによりサイト間の群集組成の差異を可視化した。この際、類似度指数には Bray-Curtis dissimilarityを用いた。そして、群集組成と物理環境要因の間の相関を確か めるために envfit 関数による物理環境要因との直接傾度分析(Distance-based ReDundancy Analysis; db-RDA)を nMDS上にベクタープロットをした。その際、物理 環境要因(変数)はすべて、scale 関数によってz 変換した上でモデリングした。また、 湧水支流・非湧水支流による魚類(優占種であるオショロコマおよびイワナ)体サイズ ヒストグラムを季節別に示すことで、水温タイプによる個体群としての成長をしらべ た。

そして、無脊椎動物類に関しては、主な分類群につてアバンダンスの指標をまず水温 タイプで比較し、その後、魚類と同様に、PERMNOVAによる水温タイプによる群集構 造の違いの検定、nMDS プロット、db-RDA プロットをおこなった。

最後に、湧水環境をふくむ河川生態系における生態系機能として物理環境-無脊椎動 物類-魚類におけるボトムアップ効果をみるため、構造方程式モデリング(Structural equation modeling; SEM)によって、3 者における各変数どうしの直接および間接的な 因果関係の推定をこころみた。物理環境の変数は、上記の解析でも相関がみられた、平 均水温、平均流速、底質粒度(階級の平均点数)とした。ここを起点とし、無脊椎動物 類の種数、魚類(オショロコマ、イワナ)アバンダンス、魚類サイズ(オショロコマ) の間の因果パスを考え、モデルとした。これらの SEM の構築には R package 'piecewiseSEM'(ver. 2.3.0; Lefcheck 2016)を用いた。なお、全ての解析は R ver. 4.4.0 (R core team 2024)上でおこなった。 3. 結果

3-1. 水温の時系列クラスタリング

今回実施した水温の時系列クラスタリングによって、季節によって各支流のクラス ターが変化することがわかった(図 2a, b)。一方、サイト ID によっては季節が変化し ても同じクラスターに属するものがあった(T11 and 50.5、KS and T49)。

3-2. 湧水・非湧水支流における魚類群集(各季節)と物理環境との関係

3季節で合計6種の魚類が採捕された(n=3,202)夏季の魚類群集は、湧水支流・非 湧水支流によって、有意ではないが異なるという傾向がみられた(P-value=0.094;図 3a)。一方、秋季や春季に関しては、どちらも魚類群集が異なるという証拠は得られな かった(秋季: P-value=0.222;図3b、春季: P-value=0.400;図3c)。これらの魚類 群集と物理環境との関係をみると、夏季に物理環境として平均水温と有意ではないが 相関するという傾向がみられた(ANOVA, P-value=0.063;図4a)。一方で、秋季や春 季に関しては、強く相関する物理環境はみられなかった(図4b, c)。

3-3. 湧水・非湧水支流における魚類の成長

夏季から春季にかけて、個体群におけるオショロコマ当歳魚(図中の略称:DV0)、 1歳以上(DV12)、イワナ当歳魚(WSC0)のサイズヒストグラムを描いたところ、オ ショロコマに関しては、年級群によって傾向が異なることがわかった(図 5)。まず、 オショロコマ当歳魚に関しては、夏季から秋季にかけて平均体サイズは常に非湧水支 流の方が湧水支流よりも大きく、その関係性は一定であった。この関係性はイワナの当 歳魚でも同様であったが、イワナの場合は、秋から冬にかけて特に水温タイプ間での平 均体サイズ差が大きくなった。一方、オショロコマ1歳以上では、夏季および秋季は非 湧水支流の方が湧水支流よりも平均体サイズが大きいという関係は変わらなかったが、 徐々に差は小さくなり、春季になると逆転し、湧水支流の方が大きくなった(図 5)。

3-4. 湧水・非湧水支流における無脊椎動物類の群集、物理環境との関係

夏季における各分類群のアバダンスを比較すると、いずれの分類群でも湧水・非湧水 支流によって差はみられなかった(Mann–Whitney U test, いずれも *P*-value > 0.05;図 6a-d)。夏季の無脊椎動物類群集は、湧水支流・非湧水支流によって、異なるという証 拠はみられなかった(*P*-value = 0.197;図 7a)。これらの無脊椎動物類群集と物理環境 との関係をみると平均水温(ANOVA, *P*-value = 0.046)、底質 Coarseness(ANOVA, *P*value = 0.001)、カバー率(ANOVA, *P*-value = 0.039)と有意な相関がみられた(図 7b)。

3-5. 物理環境-無脊椎動物類-魚類の関係

夏季における 3 者の関係をみると、オショロコマの体サイズに対しては、物理環境 およびイワナのアバンダンスが直接的に有意な関係があった。オショロコマおよびイ ワナのアバンダンスに物理環境は有意な関係がみられた。一方、無脊椎動物類の多様性 指標(α多様性)に対して物理環境は有意な関係なかった(図8、表2)。

4. 考察

本研究から、まず、湧水支流と非湧水支流では、水温の時系列変化が大きく異なり、 季節によってそのクラスタリングが異なることがわかった(図 2a,b)。具体的には、夏 季のクラスターと支流ソースは対応していたが、秋季では、3 つに分かれ、対応してい なかった。この理由として、本調査流域において秋季節は湧水支流と非湧水支流の温度 変化が非常に似ることが挙げられる(Yamada et al. 2023; 植村、未発表データ)。また、 調査区間のソースからの距離にはばらつきがあるため、表面流の気温暴露時間の差も 影響していたのかもしれない。

魚類の群集に関しては、先行研究である Ishiyama et al (2023) と同様に、夏季の群集 構造に差異が認められた。一方、秋季について差異が認められなかった理由として、魚 類特にサケ科魚類の繁殖期が重なり、本流から遡上したそれら特定の種およびアバン ダンスが多くなったことが考えられる。また、理由は不明だが本水系では秋になるとイ ワナの当歳魚が本流へと戻る(Yamada et al. 2023; 植村、未発表データ)。春季に関し ては秋季から冬を経て特に群集組成に変化がなかったため、秋季と同様の結界になっ たと考えられる。また、これらと物理環境との関係については、夏季は水温および群集 の Heterogeneity が高かったため、傾向がみられたと考えられた。

魚類の成長に関して、オショロコマ当歳魚は夏季の高水温により非湧水で体サイズ が大きくなった。冬季にはその水温関係は逆転し湧水の方が高水温になるため、水温タ イプでサイズ差がなくなるか逆転するかと考えられたが、関係性は変わらず、サイズ成 長における夏季の高水温(非湧水)の貢献度が高いことがわかった。一方、オショロコ マ1歳以上では、上記の水温予測通り、冬季の水温タイプによる水温の逆転によりサ イズ差がほとんど無くなっていたことから、サイズ成長への各季節の水温の貢献があ ることがわかった。しかし、先述した通り、秋季に関しては本流から支流内へ産卵遡上 した大型個体も含むため、それらを区別した場合により正確な傾向がわかると考えら れる。イワナ当歳魚に関しては、一貫して非湧水の方で体サイズが大きかったものの、 支流-本流間の移動性が高く、支流環境と成長との関係が見えにくい。今後、個体識別 による標識採捕をすることで支流内残存個体、本流からの移入個体を区別できるため (cf. Tsuboi et al. 2020)、成長に対する支流の貢献度を推定できるだろう。

無脊椎動物類群集に関しては、いくつかの先行研究(Sakai et al. 2021; Tolod et al. 2022; Ishiyama et al. 2023) とは異なり、支流の水温タイプでによって群集組成に差異がなか った。その理由として、まずは、地点の空間スケールである。多くの研究では各タイプ で 10 km 以上離れた地点でサンプリングしており、それらの空間的自己相関の影響を 無視できない。今回は、より狭い空間スケールでサンプリングされたため、空間的自己 相関は小さいが、群集も類似したのかもしれない。もう一点は手法の限界である。本研 究では、主な分類群のみを目レベルで同定しカウントしており、群集構造を反映できて いない可能性もある。今後、属レベル以下で詳細に同定する必要がある。 無脊椎動物類群集と物理環境との相関では、平均水温、底質の Coarseness、カバー率 と有意な相関がみられた(図 6b)。これは、先行研究の Ishiyama et al. (2023)と同様 であった。また、水温タイプでは群集組成に差異がなかったことからも、水温タイプで はなく、調査支流(地点)の水温が重要であることが示唆された。また、河畔植生など のカバーは無脊椎動物類にとって生息場所の Heterogeneity を高めることなどで共存を 促すため種多様性を高める(Death and Collier 2010)。また、植生は枯れて水中に沈む ことでリターとなるため、一部の分類群には餌資源にもなる。カバー率に関しては、こ れまでの研究ではあまり考慮されてこなかったが、本研究結果から水温や底質などこ れまで重要とされてきた物理環境に加えて重要性があきらかになった。

物理環境-無脊椎動物類-魚類の関係について述べる。本研究では、物理環境要因を起 点とする栄養段階の階層的なプロセスを経たオショロコマ当歳魚における成長(体サ イズ)へのパスの有効性(有意な関係)をみた。まずは、物理環境と無脊椎動物類群集 (α多様性)との有意な関係は見られなかった。これは、上記の群集パタンとの関係と は異なっていた。一方、オショロコマ当歳魚のアバンダンスやイワナ当歳魚のアバンダ ンス、オショロコマ当歳魚の体サイズに対しては有意な関係があり、これは先行研究 (Yamada et al. 2023; 植村、未発表データ)と一致していた。無脊椎動物類を起点とす るパスに関しては、オショロコマ当歳魚のアバンダンスやイワナ当歳魚のアバンダン スに対しては有意であったが、体サイズに対しては有意な関係はみられなかった。最後 に、魚類両種のアバンダンスはイワナのみオショロコマ当歳魚の体サイズに有意な関 係が認められた。これらをまとめると、物理環境を起点とした場合は、魚類の成長に対 して直接的また異種のアバンダンスを介して間接的に影響していることがわかった。 一方、無脊椎動物類を起点とした場合、まずは魚類アバンダンスに影響し、それが密度 依存性に伴う競争などを経て間接的に当歳魚のサイズに影響する (e.g., Hasegawa et al. 2024)、つまり、間接的なボトムアップ効果があると予想できる。今後、異なる季節間 で比較したり(e.g., Tolod et al. 2022)、前の季節の効果をみたりする(e.g. Hasegawa et al. 2023) ことで、そのボトムアップ効果のプロセスを詳細に捉えることができる。

5. 本研究のまとめ

本研究によって、湧水支流と非湧水支流で物理環境の特徴が異なること、またその特徴が季節変化することがわかった。魚類群集に関しては、物理環境との関係性が強く示唆され、同様にその関係性も季節変化することがわかった。加えて、体サイズの成長については種および年級群によって水温による影響(季節別の貢献度)が異なることが初めてわかった。無脊椎動物類については、河畔植生を含むカバー率の重要性が明らかになった。そして、湧水支流を含む本調査水系の生態系機能として、物理環境または無脊椎動物類を起点に、魚類(オショロコマ当歳魚)への体サイズへの直接および間接的なパスを介したボトムアップ効果があることが示唆された。

6. 謝辞

本研究をおこなうにあたり、ご支援いただいた公益託タカラ・ハーモニストファンド (2023 年度)に厚く御礼を申し上げる。また、本研究に対して調査同行としてサポー トいただいた北海道大学大学院環境科学院生物圏科学専攻動物生態学コース小泉研究 室の学生の皆さまへ感謝申し上げる。

7. 研究報告状況

第71回日本生態学会にて(特に発表の考察部分において)本研究の成果の一部を発表した。2025年度に、申請者の所属機関が変わる予定であるため本調査地での研究は 終了する。今後、本研究の成果を含めて投稿論文としてまとめる予定である。

8. 引用文献

- Amarasekare, P. (2003). Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*, 6, 1109–1122
- Barquín, J., and Scarsbrook, M. (2008). Management and conservation strategies for coldwater springs. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 18, 580-591.
- Cantonati, M., Füreder, L., Gerecke, R., Jüttner, I., and Cox, E. J. (2012). Crenic habitats, hotspots for freshwater biodiversity conservation: toward an understanding of their ecology. *Freshwater Science*, 31, 463–480.
- Comte, L., and Grenouillet, G. (2013). Do stream fish track climate change? Assessing distribution shifts in recent decades. *Ecography*, 36, 1236–1246.
- Death, R. G., and Barquín, J. (2012). Geographic location alters the diversity-disturbance response. *Freshwater Science*, 31, 636-646.
- Death, R. G., and Collier, K. J. (2010). Measuring stream macroinvertebrate responses to gradients of vegetation cover: when is enough enough?. *Freshwater Biology*, 55, 1447–1464.
- Geist, J. (2011). Integrative freshwater ecology and biodiversity conservation. *Ecological Indicators*, 11, 1507–1516.
- Grant, G. E., Swanson, F. J., and Wolman, M. G. (1990). Pattern and origin of stepped-bed morphology in high-gradient streams, Western Cascades, Oregon. *Geological Society of America Bulletin*, 102, 340–352.
- Hasegawa, K., Okado, J., Sahashi, G., Fukui, S., Ogura, Y., and Ohkuma, K. (2024). The strength of density dependence on body size of young-of-the-year masu salmon, *Oncorhynchus masou*, varies over ontogeny in Horokashubuto stream, Hokkaido, northern Japan. *Ecology of Freshwater Fish*, e12776.

- Hasegawa, R., Otsuki, Y., Uemura, Y., Furusawa, C., Naka, M., and Koizumi, I. (2023). Disentangling the causality between parasite infections and poor host conditions in the wild population. *Authorea Preprints*. DOI: 10.22541/au.167405296.62239093/v1.
- Heino, J. (2013). Environmental heterogeneity, dispersal mode, and co-occurrence in stream macroinvertebrates. *Ecology and Evolution*, 3, 344–355.
- Isaak, D. J., Wollrab, S., Horan, D., and Chandler, G. (2012). Climate change effects on stream and river temperatures across the northwest US from 1980–2009 and implications for salmonid fishes. *Climatic Change*, 113, 499–524.
- Ishiyama, N., Sueyoshi, M., García Molinos, J., Iwasaki, K., Negishi, J. N., Koizumi, I., Nagayama, S., Nagasaka, A., Nagasaka, Y., and Nakamura, F. (2023). Underlying geology and climate interactively shape climate change refugia in mountain streams. *Ecological Monographs*, 93, e1566.
- 川合禎次・谷田一三(2018)日本産水生昆虫-科・属・種への検索-,第二版,川合禎次・ 谷田一三(編),東海大学出版会,東京, pp. 1752.
- Kløve, B., Ala-aho, P., Bertrand, G., Boukalova, Z., Ertürk, A., Goldsheider, N., Ilmonen, J., Karakaya, N., Kupfersberger, H., Kværner, J., Lundberg, A., Mileusnic, M., Moszczynska, A., Muotka, T., Preda, E., Rossi, P., Siergieiev, D., S`imek, J., Wachniew, P., ... Widerlund, A. (2011). Groundwater depen- dent ecosystems. Part I: Hydroecological status and trends. *Environmental Science and Policy*, 14, 770-781.
- Koizumi, I., and Maekawa, K. (2004). Metapopulation structure of stream-dwelling Dolly Varden charr inferred from patterns of occurrence in the Sorachi River basin, Hokkaido, Japan. Freshwater Biology, 49, 973–981.
- Kratina, P., Greig, H. S., Thompson, P. L., Carvalho-Pereira, T. S., and Shurin, J. B. (2012). Warming modifies trophic cascades and eutrophication in experimental freshwater communities. *Ecology*, 93, 1421–1430.
- Lefcheck, J. S. (2016). *piecewiseSEM*: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 573–579. Retrieved from https://cran.r-project.org/web/packages/piecewiseSEM/index.html.
- McLaughlin, B. C., Ackerly, D. D., Klos, P. Z., Natali, J., Dawson, T. E., and Thompson, S. E. (2017). Hydrologic refugia, plants, and climate change. *Global Change Biology*, 23, 2941–2961.
- Montero, P., and Vilar, J. A. (2015). *TSclust*: An R package for time series clustering. *Journal* of Statistical Software, 62, 1–43. Retrieved from https://cran.rproject.org/web/packages/TSclust/index.html
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., Minchin, P.
 R., O'hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E., and
 Wagner, H. (2015). vegan: Community ecology package. R Package Version 2.3-2.
 Retrieved from https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html

R Core Team. (2024). R: A language and environment for statistical computing. Retrieved

from <u>https://www.R-project.org/</u>.

- Sakai, M., Iwabuchi, K., and Bauman, D. (2021). Unique habitat and macroinvertebrate assemblage structures in spring-fed stream: a comparison among clastic lowland tributaries and mainstreams in northern Japan. Community Ecology, 22, 193-202.
- Simonson, T. D., Lyons, J., and Kanehl, P. D. (1994). Quantifying fish habitat in streams: transect spacing, sample size, and a proposed framework. North American Journal of Fisheries Management, 14, 607-615.
- Stein, A., Gerstner, K., and Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17, 866-880.
- Stevens, L. E., Schenk, E. R., and Springer, A. E. (2021). Springs ecosystem classification. *Ecological Applications*, 31, e2218.
- Taylor, R. G., Scanlon, B., Döll, P., Rodell, M., Van Beek, R., Wada, Y., Longuevergne, L., Leblanc, M., Famiglietti, J. S., Edmunds, M., Konikow, L., Green, T. R., Chen, J., Taniguchi, M., Bierkens, M. F. P., MacDonald, A., Fan, Y., Maxwell, R. M., Yechieli, Y., Gurdak, J. J., Allen, D. M., Shamsudduha, M., Hiscock, K., Yeh, P. J.-F., Holman, I., and Treidel, H. (2013). Ground water and climate change. *Nature Climate Change*, 3, 322–329.
- Tolod, J. R., Negishi, J. N., Ishiyama, N., Alam, M. K., Rahman, M. A. T., Pongsivapai, P., Gao, Y., Sueyoshi, M., and Nakamura, F. (2022). Catchment geology preconditions spatio-temporal heterogeneity of ecosystem functioning in forested headwater streams. *Hydrobiologia*, 849, 4307–4324.
- Tsuboi, J. I., Morita, K., Koseki, Y., Endo, S., Sahashi, G., Kishi, D., Kikko, T., Ishizaki, D., Nnunokawa, M. and Kanno, Y. (2020). Spatial covariation of fish population vital rates in a stream network. *Oikos*, 129, 924–937.
- Ward, and Tockner. (2001). Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biology*, 46, 807–819.
- Woodward, G., Perkins, D. M., and Brown, L. E. (2010). Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions* of the Royal Society B: Biological Sciences, 365, 2093–2106.
- Yamada, T., Koizumi, I., and Nakamura, F. (2023). Seasonal changes in the ratio of congeneric charrs in northern Japanese tributaries with different temperature regimes. *Researchsquare* (preprint). DOI: https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2465444/v1

9. 図表(本文での記載順とした)



図1. 調査地域の地図と調査地点(右図中●)

表	1.	調査地	点およ	び調	査の	概要
---	----	-----	-----	----	----	----

				魚類採捕			水生昆虫採捕			環境計測		
SiteID	湧水・非湧水	標高	(m)	夏	秋	春	夏	秋	春	夏	秋	春
IK	湧水 (Spring fed)		587	NA	0	0	NA	0	0	NA	0	0
KS	非湧水(Non-spring fed)		657	0	0	NA	0	NA	NA	0	0	NA
T11	湧水 (Spring fed)		656	0	0	NA	0	NA	NA	0	0	NA
T13	非湧水(Non-spring fed)		615	0	0	NA	0	NA	NA	0	0	NA
T45	湧水(Spring fed)		499	NA	NA	0	NA	NA	0	0	NA	0
T49	非湧水(Non-spring fed)		489	0	0	0	0	NA	0	0	0	0
T50	非湧水(Non-spring fed)		487	0	0	NA	0	NA	NA	0	0	NA
T50.5	湧水(Spring fed)		476	0	0	NA	0	NA	NA	0	0	NA
T51	非湧水(Non-spring fed)		496	0	0	0	0	NA	0	0	0	0
T54	非湧水(Non-spring fed)		452	NA	0	0	NA	NA	0	0	NA	0
T61	非湧水(Non-spring fed)		434	NA	0	0	NA	NA	0	0	NA	0
KU	湧水 (Spring fed)		607	NA	NA	NA	0	NA	NA	0	0	NA
SI	湧水 (Spring fed)		608	NA	NA	NA	0	NA	NA	0	0	NA

NAの箇所は調査地点への立ち入りが危険な状態だったため調査を実施していない

(a) Dynamic time warping 01.Summer

(b) Dynamic time warping 02.Fall



図 2. 夏季(a) および秋季(b) における水温の時系列クラスタリングデンドログラム



図 3. 魚類群集の水温タイプ比較 nMDS プロット (a:夏季、b:秋季、c:春季)



図 4. 魚類群集の水温タイプ比較 db-RDA プロット (a:夏季、b:秋季、c:春季)



図 5. オショロコマ当歳魚 (DV1)、オショロコマ 1 歳以上 (DV12)、イワナ当歳魚 (WSC0)の水温タイプ別サイズヒストグラム (各季節:左から夏季、秋季、春季)



図 6. ハエ目 Diptera (a)、カゲロウ目 Ephemeroptera (b)、カワゲラ目 Plecoptera (c)、 トビケラ目 Trichoptera (d)の水温タイプ別のアバンダンス (residual index) 比較



図 7. 無脊椎動物類群集の水温タイプ比較 nMDS(a) および db-RDA プロット(b)



図 8. piecewiseSEM による構造方程式モデリングの因果推論グラフ。実線は有意なパスを破線は有意ではないパスを示す。

表 2. piecewiseSEM による構造方程式モデリングの結果概要

Response	Predictor	Estimate	Std.Error	DF	Crit.Value	P.Value	Std.Estimate
DV0_size	DV0_abundance	-0.0293	0.0231	27	-1.2667	0.2161	-0.1371
DV0_size	WSC0_abundance	2.069	0.1476	27	14.014	0	2.1097 ***
DV0_size	Macroinvertebrates_Sp	-0.3827	1.1938	27	-0.3206	0.751	-0.0158
DV0_size	Temp2_mean	-18.9902	1.7224	27	-11.0252	0	-2.1258 ***
DV0_size	reachSubCS	-19.7823	2.0868	27	-9.4796	0	-0.6614 ***
DV0_size	reachVelocity_mean	2.9326	0.1701	27	17.2424	0	0.7676 ***
DV0_abundance	WSC0_abundance	0.0949	0.0043	28	22.0341	0	- ***
DV0_abundance	Macroinvertebrates_Sp	0.1142	0.0219	28	5.2156	0	- ***
DV0_abundance	Temp2_mean	-1.0232	0.0388	28	-26.3943	0	. ***
DV0_abundance	reachSubCS	-0.9725	0.051	28	-19.0553	0	- •••
DV0_abundance	reachVelocity_mean	0.0322	0.0057	28	5.6771	0	- ***
WSC0_abundance	Macroinvertebrates_Sp	-0.1329	0.0552	29	-2.4064	0.0161	. •
WSC0_abundance	Temp2_mean	0.3337	0.0248	29	13.4697	0	- ***
WSC0_abundance	reachSubCS	0.1461	0.0582	29	2.5114	0.012	
WSC0_abundance	reachVelocity_mean	-0.0136	0.0067	29	-2.0182	0.0436	. •
Macroinvertebrates_Sp	Temp2_mean	-0.0086	0.0517	30	-0.1669	0.8674	
Macroinvertebrates_Sp	reachSubCS	0.1541	0.1695	30	0.9092	0.3632	
Macroinvertebrates_Sp	reachVelocity_mean	0.0095	0.0202	30	0.4693	0.6389	