

奄美大島を流れる役勝川における付着藻類生産力の流程変化

阿部信一郎^{1*}・棗田孝晴¹・黒田暁²・堀江哲也³・井口恵一朗²

¹ 茨城大学教育学部 (〒310-8512 茨城県水戸市文京 2-1-1)

² 長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科 (〒852-8521 長崎県長崎市文教町 1-14)

³ 上智大学経済学部経済学科 (〒102-8554 東京都千代田区紀尾井町 7-1)

Shin-ichiro Abe^{1*}, Takaharu Natsumeda¹, Satoru Kuroda², Tetsuya Horie³, Kei'ichiro Iguchi²: Longitudinal variance in periphyton productivity along the Yakugachigawa stream flowing through Amami Oshima Island. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 66: 105–110, July 10, 2018

In streams and rivers, periphyton productivity often increases downstream with the catchment area with decreasing canopy shading. We examined the longitudinal variance in periphyton productivity along a subtropical insular stream, the Yakugachigawa stream in Amami Oshima Island, Japan. Growth rates of periphyton assemblages were measured using the half-scrape technique at an upper and a lower site, 13.5 and 5.8 km from the mouth of the stream, respectively. As a result, the growth rates were greater at the upper site than the lower site although the upper site was heavily shaded by the riparian canopy. Periphyton masses were collected from both sites and then cultivated in the laboratory using stream water collected from both sites. After 5 days the cultivated periphyton of both sites were more abundant in the water of the upper site. The concentrations of nitrate-nitrogen and dissolved reactive phosphate were higher at the upper site than the lower site, and the concentrations of total nitrogen and phosphorus decreased downstream with the increasing catchment area. The results show that periphyton productivity is restricted significantly by nutrients, and thus decreases downstream with the nutrient concentration in the Yakugachigawa stream.

Key Index Words: Amami Oshima Island, longitudinal variance, nutrient concentration, periphyton productivity, riparian shading, subtropical insular stream, Yakugachigawa stream

¹ College of Education, Ibaraki University, 2-1-1 Bunkyo, Mito, Ibaraki 310-8512, Japan

² Graduate School of Fisheries and Environmental Sciences, Nagasaki University, 1-14 Bunkyo-machi, Nagasaki, Nagasaki 852-8521, Japan

³ Department of Economics, Faculty of Economics, Sophia University, 7-1 Kioicho, Chiyoda, Tokyo 102-8554, Japan.

*Author for correspondence: shin-ichiro.abe.howling@vc.ibaraki.ac.jp

緒言

河川付着藻類の一次生産力は、集水域の面積が広い河川ほど高くなる傾向があり (Lamberti & Steinman 1997), 1つの水系内では、上流域にある1～2次 (stream order) の河川に比べ、流量が増加した中下流域にある3～4次の河川でしばしば高い値を示す (Naiman *et al.* 1987)。流程に沿った付着藻類生産力の変化は、河畔林による被陰 (Mosisch *et al.* 2001, Abe *et al.* 2007, Elasholi *et al.* 2011), 水温 (Bothwell 1988) および栄養塩濃度 (Stockner & Shorter 1978, Pringle *et al.* 1986) などの付着藻類の増殖に影響を及ぼす環境要因が流程に沿って変化するためと考えられており (Lamberti & Steinman 1997), 河川に生息する藻食性動物の流程分布および生息場所利用を決める重要な要因になっている (Vannote *et al.* 1980, Abe *et al.* 2003)。付着藻類の生産力および河川環境要因は、流程に沿って変化するだけでなく、気候や地形などの影響を受けて変化する (Minshall 1978)。しかし、付着藻類生産力の流程変化に関するこれまでの研究は、主に北アメリカ大陸の温帯域を流れる河川で行われたものであり (Lamberti & Steinman 1997), 熱帯・亜熱帯域および小島嶼を流れる河川での調査は限られている

(Greathouse & Pringle 2006)。

湿潤亜熱帯気候に属する奄美大島は、日本国内の生物多様性ホットスポットの1つであり (Natori *et al.* 2012), 奄美群島の他の島嶼と周辺海域を含め2017年3月に国内34カ所目の国立公園に指定された。熱帯域を流れる河川では、落葉落枝および水生植物由来の一次生産物が大量に供給されているにも関わらず、付着藻類の一次生産に強く依存した食物連鎖が形成されている (Douglas *et al.* 2005, Lewis *et al.* 2001)。奄美大島南部に広がる亜熱帯照葉樹林から発する河川では、純光合成速度が呼吸速度を下回る純従属栄養型の生態系が形成されており、河川生態系は陸域からの有機物の供給に依存している (阿部ら 2008)。しかし、その一方で、ボウズハゼ (*Sicyopterus japonicus* (Tanaka)) およびナンヨウボウズハゼ (*Stiphodon percnopterygionus* Watson & Chen) などの藻食性ハゼ類のほかに、絶滅が危惧される日本固有亜種の藻食魚リュウキュウアユ (*Plecoglossus altivelis ryukyuensis* Nishida) が生息するなど (四宮・池 1992, 西田ら 1992), 付着藻類が多様な河川生物群集を支える重要な食物源となっている。リュウキュウアユの自然個体群は、奄美大島にのみ生息し、奄美大島における本種の分布は島南部

に広がる亜熱帯照葉樹林を流れる数河川に限られている(西田ら 1992)。本種の仔魚は、早春に海から遡上し、繁殖して一生を終える晩秋まで河床に繁茂する付着藻類を採食して生活する。しかし、リュウキュウアユの生息する河川では、これまで1つの河川内で付着藻類生産力がどのように変化しているのか明らかにされていない。そこで、本研究では、リュウキュウアユの主要な生息河川である役勝川において、付着藻類生産力の流程変化とその変化に関連する環境要因について検討した。

材料と方法

河川概要と調査地点

役勝川は、奄美大島の南部に広がる亜熱帯照葉樹林から発し、南東部の住用湾に注ぐ、流域面積 45 km²、流路延長約 15 km の二級河川である。調査は、河口から 3.0 ~ 13.5 km 上流の区間内に設定した 6 調査地点で行った (Fig. 1)。各調査地点の緯度経度と 5 万分の 1 地形図から求めた河口からの距離 (0.1 km まで測定) および集水域面積 (0.1 km² まで測定) を Table 1 に示した。集水域面積は、尾根を結んで括った集水域の外周を写したトレース紙を切り抜き、その重量から面積を換算して求めた。

付着藻類群落の増加速度の測定

2014 年 9 月 14 日 ~ 17 日に、河口から 13.5 km 離れた上流域にある地点 2 (1st stream order) および河口から 5.8 km 離れた中下流域にある地点 4 (3rd stream order) で (Fig. 1, Table 1), half-scrape 法 (Stevenson 1990, 西村・安東 1991) を用いて付着藻類群落の増加速度を測定した。各地点

Table 1. Locations and environmental factors of the study sites in the Yakugachigawa stream.

Study site	Latitude	Longitude	Distance from the river mouth (km)	Catchment area (km ²)
S1	N 28.221	E 129.318	13.5	2.3
S2	N 28.225	E 129.332	11.7	7.9
S3	N 28.228	E 129.357	8.1	21.2
S4	N 28.239	E 129.372	5.8	31.5
S5	N 28.251	E 129.381	3.6	35.3
S6	N 28.254	E 129.386	3.0	41.2

内に 5 か所の測定場所を設定し、各測定場所付近の河床にあった石 (長径 20 cm 程度) 10 個の表面 5 × 5 cm 枠内からナイロンブラシと洗瓶を用いて付着藻類を採集した。藻食魚の採食をできる限り防ぐため、付着藻類を採取した石 10 個は、測定場所毎に水深の浅い川岸の河床 (水深 8 ~ 12 cm, 流速 18.3 ~ 29.4 cm s⁻¹) に静置した。2 日後に再び、同じ石から、最初に藻類を採取しなかったところの石表面 5 × 5 cm 枠内から付着藻類を再び採取した。なお、本法では水生昆虫などの小型藻食動物の採食を防ぐことはできない。しかし、2 日後の採集時に石表面に水生昆虫は観察されなかった。採取した付着藻類は、ガラス繊維ろ紙 (Whatman GF/C, GE Healthcare UK Ltd) 上に捕集した後、冷蔵して実験室まで持ち帰り、測定するまで冷凍保存した。

付着藻類の室内培養実験

2015 年 8 月 10 日に、地点 2 および地点 4 で (Fig. 1), 河床の石 3 個からナイロンブラシと洗瓶を用いて付着藻類を採取した。また、各地点で河川水を採水 (1 L) し、直ちにガラス繊維ろ紙 (Whatman GF/C) を用いてろ過した後、付着藻類試料と共に冷蔵して実験室に持ち帰った。付着藻類試料の一部を 10% ホルマリンで固定し、種類組成を測定するための試料とした。

地点 2 および地点 4 で採取した河川水を 12 ウェルマルチプレート 1 枚にそれぞれ分注 (各ウェルあたり 3 mL) した後、さらに各地点で採水した河川水から水質測定用として 8 本の試料 (各 100 mL) をそれぞれ分取した。地点 2 および地点 4 の河川水を分注した 12 ウェルマルチプレートに、各地点で採集した付着藻類の懸濁液 0.2 mL をそれぞれ 6 ウェルずつ接種した。地点 2 および地点 4 で採集した付着藻類の接種量は、それぞれ $1.96 \pm 0.77 \mu\text{g chl. a}$ および $2.23 \pm 0.56 \mu\text{g chl. a}$ (平均値 ± 標準偏差, $n = 3$) であった。接種量に地点間の差は認められず (t 検定, $t = 0.487$, $df = 5$, $p = 0.652$), 接種量の平均値 (± 標準偏差, $n = 6$) は $2.09 \pm 0.62 \mu\text{g chl. a}$ であった。付着藻類を採集した際の河川環境に合わせるため、24°C に設定した恒温器内にマルチプレートを静置し、明期 14 時間 暗期 10 時間の光条件下で培養した。マルチプレートは、同一の光強度となるように、恒温器内に設置した 2 本の 15W 直管昼光色蛍光灯 (FL15EX-N, 東芝) の直下 10 cm に配置した。培養 5 日後、各ウェルから藻類を採取し、ガラス繊維ろ紙 (Whatman GF/C) 上に捕集した後、測定するまで冷凍保存した。

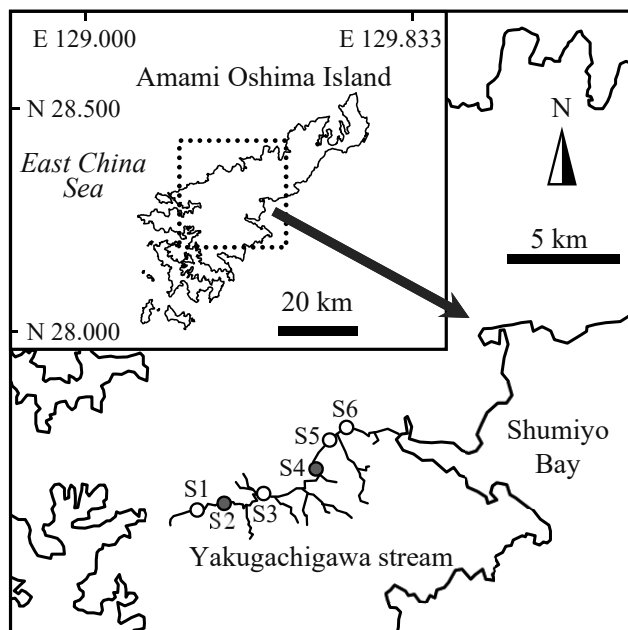


Fig. 1. Map showing the study sites in the Yakugachigawa stream flowing through Amami Oshima Island. Open and closed circles indicate the six study sites from S1 to S6. Closed circles are upper (S2) and lower (S4) sites where the measurements of periphyton growth rates and periphyton sampling for laboratory culture were conducted.

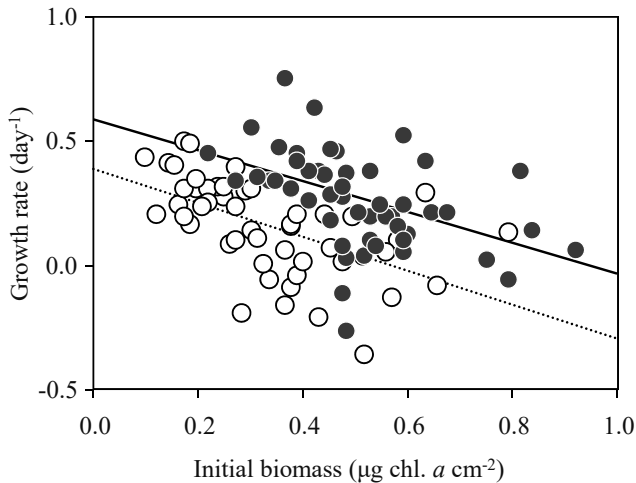


Fig. 2. Relationship between initial biomass and growth rates of the periphyton assemblages collected from the upper (S2, closed circles) and lower (S4, open circles) sites in the Yakugachigawa stream. Solid and dotted line are the regression lines for S2 and S4, respectively. The experiment was conducted from September 14 to 17, 2014.

付着藻類の種類組成および現存量の測定

付着藻類の種類組成は、Power *et al.* (1988) の方法を用いて求めた。トーマ血球計算盤の計算室に固定した試料を滴下し、光学顕微鏡 ($\times 400$) を用いて目盛標線の交点 100 カ所上にあった藻類の種類を記録した。各種類の優占度は、計測した全交点数 (100 交点) に対する各種類が観察された交点数の割合とした。

付着藻類の現存量は、クロロフィル a 量を指標として測定した。ろ過した付着藻類試料を 90% アセトンに 24 時間浸漬し、分光学的方法を用いてクロロフィル a 量を算出した (Steinman & Lamberti 1996)。石 1 個の表面に形成された付着藻類群落の増加速度は下記の式を用いて算出した。

$$G = \ln(B_2/B_0)/2$$

なお、G は増加速度、 B_0 および B_2 は測定開始日および 2 日後の付着藻類現存量を示す。

河川環境要因の測定

付着藻類の増加速度を測定した際に、日照条件の指標として測定場所の開空率を測定した。開空率は、魚眼レンズを付けたデジタルカメラ (C-990 Zoom, オリンパス) で撮影した全天写真を全天写真解析プログラム CanopOn 2 (URL: <http://takenaka-akio.org/etc/canopon2/>) を用いて算出した。培養実験に用いた河川水の硝酸態窒素 ($\text{NO}_3\text{-N}$) 濃度は迅速水質分析計 (DR890, HACH 社) を用いて、リン酸態リン ($\text{PO}_4\text{-P}$) 濃度はモリブデン青法を用いて測定した (川村 1966)。

2016 年 8 月 22 日に、地点 1 ～地点 6 において、開空率、流量および全窒素・全リン濃度を測定した。流量は河川横断面積に平均流速を乗じて算出した。なお、流速はプロベラ式流速計 (CR-7 型, コスモ理研) を用いて測定した。全窒素濃度は、採水後直ちにガラス繊維ろ紙 (Whatman GF/C) でろ過した試水にアルカリペルオキシ二硫酸カリウムを添加し、

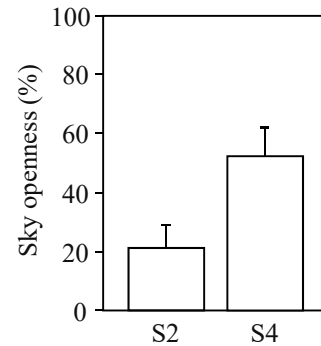


Fig. 3. Mean sky openness at the upper (S2) and lower (S4) sites in the Yakugachigawa stream. Error bars represent standard deviations. Sky openness was measured from September 14 to 17, 2014.

オートクレーブを用いて窒素化合物を加熱分解 (120°C , 1 気圧, 30 分間) した後、紫外吸光度法を用いて測定した (都築・内野 1966)。全リン濃度は、ろ過した試水にペルオキシ二硫酸カリウムを添加し、有機リン化合物をオートクレーブで加熱分解 (120°C , 1 気圧, 30 分間) した後、モリブデン青法を用いて測定した (橘・那須 1966)。

統計解析

付着藻類群落の現存量の動態は、藻食者の採食や大水などの攪乱が無い場合にはロジスティックモデルによって近似でき、増加速度は現存量の増加に伴い減少する (阿部ら 2002)。そこで、地点 2 および地点 4 の付着藻類群落の現存量と増加速度の関係を、測定開始日の現存量を説明変数および増加速度を目的変数とした単回帰分析 ($n = 50$) により解析した。さらに、共分散分析により地点 2 および地点 4 の増加速度を比較した。培養 5 日後の藻類量は、地点 2 および地点 4 で採取した付着藻類および河川水を因子とした二元配置分散分析により比較した。地点 2 および地点 4 の開空率 ($n = 5$)、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度 ($n = 8$) および $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度 ($n = 8$) の平均値は t 検定により比較した。集水域面積と流量、開空率および全窒素・全リン濃度の関係は、それぞれ単回帰分析により解析した。なお、開空率は、分散の等質性を満たすため、逆正弦変換した値を解析に用いた。全ての統計解析はフリーソフト R version 3.3.1 を用いて行った。

結果

付着藻類群落の増加速度は、地点 2 ($F_{1,49} = 13.403$, $p = 0.0006$, $R^2 = 0.202$) および地点 4 ($F_{1,49} = 21.581$, $p < 0.0001$, $R^2 = 0.296$) 共に、現存量の増加と共に減少した (Fig. 2)。共分散分析の結果、増加速度に対する現存量の回帰式の傾きは地点 2 と地点 4 の間で有意な差は認められなかったが ($F_{1,96} = 0.083$, $p = 0.7735$)、回帰式の切片に有意な差が認められた ($F_{1,97} = 32.855$, $p < 0.0001$)。地点 2 の開空率は地点 4 よりも小さく ($t = -5.437$, $df = 8$, $p = 0.0006$, Fig. 3), 地点 2 は河畔林の樹幹や崖面によって被陰された環境にあったにもかかわらず、付着藻類群落の増加速度は、地点 4 に比べ、全ての現存量にわたって高かった (Fig. 2)。2014 年 9 月 15

日の 10:00 ~ 12:00 の間に水温を測定した結果、地点 4 の水温 (24°C) は、そこより上流にある地点 2 (23°C) に比べて 1°C 上昇していた。

室内培養に用いた付着藻類は、糸状ラン藻 (*Homoeothrix janthina* (Bornet & Flahault) Starmach) が地点 2 (84%) および地点 4 (82%) の試料で優占していた。地点 2 および地点 4 の試料の珪藻類はそれぞれ 13% および 17%, その他のラン藻類はそれぞれ 3% および 1% であった。培養 5 日後の藻類量は、全ての条件下で接種した藻類量の平均値 $2.09 \mu\text{g chl. a}$ よりも減少していた (Fig. 4)。二元配置分散分析の結果、培養 5 日後の藻類量に対して接種した付着藻類試料の違いによる影響は認められなかった ($F_{1,20} = 1.575$, $p = 0.2239$)。一方、培養 5 日後の藻類量は、培養液として用いた河川水の違いにより異なり ($F_{1,20} = 4.473$, $p = 0.0473$)、地点 2 で採水した河川水で培養した場合に大きかった (Fig. 4)。なお、2 つの因子の間に有意な交互作用は認められなかった ($F_{1,20} = 0.152$, $p = 0.7006$)。また、培養液として用いた河川水の $\text{NO}_3\text{-N}$ ($t = 4.649$, $df = 15$, $p = 0.0003$) および $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度 ($t = 3.417$, $df = 15$, $p = 0.0038$) は、地点 4 に比べ、地点 2 で高かった (Fig. 5)。

2016 年 8 月 22 日に各調査地点で測定した流量、開空率、全窒素・全リン濃度と集水域面積の関係を回帰分析した結果、流量 ($F_{1,5} = 89.363$, $p = 0.0007$, $R^2 = 0.946$) および開空率 ($F_{1,5} = 32.657$, $p = 0.0046$, $R^2 = 0.864$) は集水域の面積が大きくなるほど増加していた (Fig. 6)。一方、全窒素 ($F_{1,5} = 12.124$, $p = 0.0253$, $R^2 = 0.690$) および全リン濃度 ($F_{1,5} = 21.340$, $p = 0.0099$, $R^2 = 0.803$) は、上流から下流に向かって集水域の面積が増加するほど減少していた (Fig. 6)。

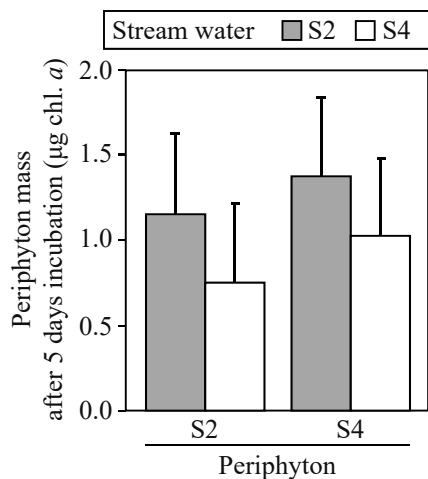


Fig. 4. Mean abundance of periphyton mass collected from the upper (S2) and lower (S4) sites in the Yakugachigawa stream. The periphyton masses were cultivated for 5 days in the stream water of S2 and S4. Error bars represent standard deviations. Periphyton and stream water were sampled on August 10, 2015.

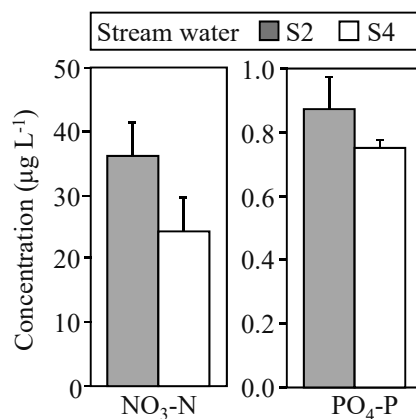


Fig. 5. Mean $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{PO}_4\text{-P}$ concentrations of the stream water collected from the upper (S2) and lower (S4) sites in the Yakugachigawa stream. Error bars represent standard deviations. Stream water samples were taken on August 10, 2015.

考察

藻食者の採食や大水などの攪乱が無い場合、付着藻類群落の現存量の動態はロジスティックモデルによって近似でき、増加速度は現存量の増加に伴い減少する (阿部ら 2002)。調査の結果、役勝川上流域および下流域の付着藻類群落の増加速度は、現存量が大きくなるほど低下した。さらに、役勝川上流域の調査地点は、中下流域の調査地点に比べ、河畔林や崖壁より被陰された環境にあり、水温も若干低かったにもかかわらず、付着藻類群落の増加速度は全ての現存量にわたって大きかった。本研究では、half-scrape 法 (Stevenson 1990, 西村・安東 1991) を用いて、1 個の石の表面に形成された付着藻群落の現存量の増加速度から役勝川の一次生産力を評価した。本法では、魚類や水生昆虫等の小型の藻食動物による採食の影響を完全に除去することはできていない。今後、密閉容器に藻類を入れて光合成活性を測定するなど、他の方法を用いて役勝川における付着藻類生産力の流程分布を検証していくことが必要である。

河川付着藻類の一次生産力は、しばしば河畔林による被陰により制限されている (Mosisch *et al.* 2001, Abe *et al.* 2007, Elasholi *et al.* 2011)。しかし、役勝川上流域の調査地点は、中下流域の調査地点に比べ、より被陰された環境にあったにもかかわらず、付着藻類の一次生産力は高かった。熱帯域では、太陽光の入射角が大きいため、開空率が小さくても河畔林の樹冠が東西方向に開けている場所では付着藻類の増殖が光環境によって制限されない場合がある (Davis *et al.* 2008)。亜熱帯域にある役勝川の上流域では、河川は西から東に向かって流れている (Fig. 1)。そのため、役勝川上流域では、河畔林による被陰の影響が強く表れなかったと考えられる。

室内培養実験の結果、培養 5 日後の藻類量は、実験開始時の藻類量よりも減少していたが、上流域の河川水で培養した場合に大きかった。これは、上流域の河川水で培養した方が、培養中に枯死した藻類量が少ない、あるいは残存したものがより増殖したためと考えられる。培養実験は一定の水温およ

び光条件下で行った。しかし、培養液として用いた河川水の $\text{NO}_3\text{-N}$ および $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度は、中下流域に比べ、上流域で高かった。役勝川では、付着藻類の生育が栄養塩類により制限されていることが予想される。今後、栄養塩類を添加する実験 (Pringle *et al.* 1986) などを行うことによって役勝川における付着藻類生産力の栄養制限について検証することが必要である。

一般に、河川付着藻類の一次生産力は上流から下流に向かって高くなり (Naiman *et al.* 1987)、この変化は付着藻類の増殖に影響を及ぼす環境要因が流程に沿って変化するためと考えられている (Lamberti & Steinman 1997)。役勝川では、野外調査の結果、付着藻類群落の増加速度は中下流域の調査地点に比べ、上流域の調査地点で大きかった。また、培養実験から付着藻類の生育が栄養塩類により制限されていると考えられた。さらに、全窒素・全リン濃度は上流から下流へ向かって減少していた。これらの結果から、役勝川の付着藻類生産力は上流から下流に向かって低下していることが予想される。今後、流程に沿ってさらに詳細な調査を行い、付着藻類生産力と栄養塩濃度の関係を検証することが必要である。

役勝川は絶滅が危惧されるリュウキュウアユの主要な生息河川であり、本川の河川環境の保全が必須となっている (西田ら 1992)。役勝川には大きな堰およびダムが設置されていないため、本研究の上流域調査地点 (地点 2) までリュウキュウアユの生息が確認されている。本研究の結果、夏季の役勝川の付着藻類生産力は、中下流域に比べ、上流域で高いことが示唆された。役勝川では、リュウキュウアユにとって食物の生産性が高い生息場所は上流域にあると推測される。今後、本種が海から遡上する早春から繁殖する晩秋までの付着藻類

生産力の季節的变化を調べることによってリュウキュウアユの生息環境を詳細に評価していくことが必要と考えられる。

北米の山地を流れる貧栄養河川では、コイ科の藻食魚の採食により糸状ラン藻 (*Calothrix* sp.) が優占し、糸状ラン藻が持つ窒素固定能力が貧栄養河川の一次生産力および物質循環に影響している可能性が指摘されている (Power *et al.* 1988)。本研究の培養実験で用いた付着藻類試料でも糸状ラン藻 *Homoeothrix janthina* が優占していたが、本種は窒素固定を行う異形細胞を有していない (Komárek & Kann 1973)。藻食魚による付着藻類群落の種類組成の変化が河川一次生産力に及ぼす影響について、今後検討していくことも重要と考えられる。

役勝川では、上流から下流へ向かって、集水域面積が広がり流量が増加するほど窒素・リン等の栄養塩濃度が減少していた。栄養塩濃度が流程に沿って低下する理由の 1 つとして、河川中下流域において栄養塩濃度の低い水が流入している可能性が考えられる。奄美大島では、過去に湧水や支流が流れる込む湿地に俣田 (マタダ) と呼ばれる水田が作られ、その後の減反政策等によってそれらの水田が耕作放棄されたり、換金作物の畑地に転換されたりした経緯がある (黒田, 未発表)。これらの土地利用変化が、陸域からの栄養塩の流出量を変化させ、役勝川中下流域の栄養塩濃度に影響している可能性が考えられる。奄美大島の亜熱帯照葉樹林を流れる河川の本来の姿はどのようなものであったのか、今後の研究が必要である。

謝辞

本研究は JSPS 科研費 JP26550099 の助成を受けて行った。

引用文献

- Abe, S., Iguchi, K., Ito, S., Uchida, Y., Ohnishi, H. & Ohmori, K. 2003. Habitat use of grazing goby (*Sicyopterus japonicus*) in response to spatial heterogeneity in riparian shade. *J. Freshw. Ecol.* 18: 161–167.
- 阿部信一郎・井口恵一朗・米沢俊彦・四宮明彦 2008. 奄美大島のリュウキュウアユ (*Plecoglossus altivelis ryukyuensis*) 生息河川における付着藻類植生および一次生産力・藻類 56: 9–16.
- 阿部信一郎・南雲保・田中次郎 2002. ロジスティックモデルによる河川付着藻類群落の量的動態の解析. *陸水学雑誌* 63: 209–213.
- Abe, S., Yodo, T., Matsubara, N. & Iguchi, K. 2007. Distribution of two sympatric amphidromous grazing fish *Plecoglossus altivelis* Temminck & Schlegel and *Sicyopterus japonicus* (Tanaka) along the course of a temperate river. *Hydrobiologia* 575: 415–422.
- Bothwell, M. L. 1988. Growth rate responses of lotic periphytic diatoms to experimental phosphorus enrichment: the influence of temperature and light. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 261–270.
- Davis, P. M., Bunn, S. E. & Hamilton, S. K. 2008. Primary production in tropical streams and rivers. In: Dudgeon, D. (ed.) *Tropical Stream Ecology*. pp. 23–42. Elsevier, London.
- Douglas, M. M., Bunn, S. E. & Davis, P. M. 2005. River and wetland food webs in Australia's wet-dry tropics: general principles and implications for management. *Mar. Freshw. Res.* 56: 329–342.
- Elasholi, M., Hannigan, E. & Kelly-Quinn, M. 2011. Nutrient and light limitation of periphyton in selected streams in Ireland. *Inland Waters* 1:

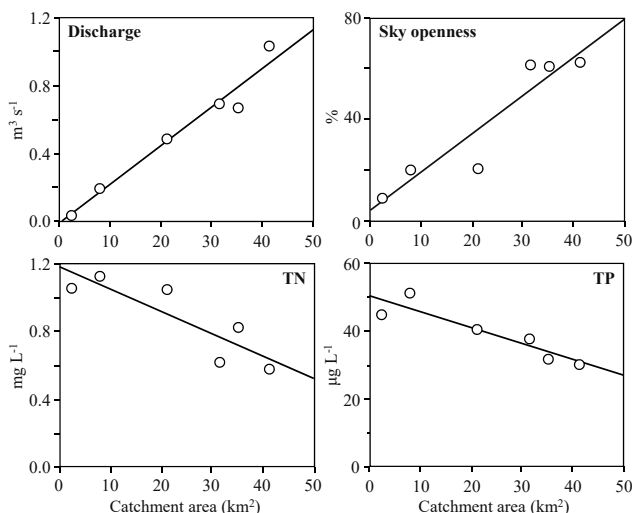


Fig 6. Relationship between catchment area and the discharge, sky openness and concentration of total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) in the Yakugachigawa stream. Data (open circles) and solid regression lines are indicated. Environmental factors were measured on August 22, 2016.

- 74–80.
- Greathouse, E. A. & Pringle, C. M. 2006. Does the river continuum concept apply on a tropical island? Longitudinal variation in a Puerto Rican stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63: 134–152.
- 川村静夫 1966. リン酸. 日本分析化学会北海道支部 (編) 水の分析. 第4版. pp. 269–271. 化学同人. 京都.
- Komárek, J. & Kann, E. 1973. Zur Taxonomie und Ökologie der Gattung *Homoeothrix*. *Arch. Protistenk.* 115: 173–233.
- Lamberti, G. A. & Steinman, A. D. 1997. A comparison of primary production in stream ecosystems. *J. North Am. Benthol. Soc.* 16: 95–104.
- Lewis, W. M. Jr., Hamilton, S. K., Rodrigues, M. A., Saunders, J. F. III & Lasi, M. A. 2001. Foodweb analysis of the Orinoco floodplain based on production estimates and stable isotope data. *J. North Am. Benthol. Soc.* 20: 241–254.
- Minshall, G. A. 1978. Autotrophy in stream ecosystems. *BioScience* 28: 767–771.
- Mosisch, T. D., Bunn, S. E. & Davis, P. M. 2001. The relative importance of shading and nutrients on algal production in subtropical streams. *Freshw. Biol.* 46: 1269–1278.
- Naiman, R. J., Melillo, R. J., Lock, J. M., Ford, T. E. & Reice, S. R. 1987. Longitudinal patterns of ecosystem processes and community structure in a subarctic river continuum. *Ecology* 68: 1139–1156.
- Natori, Y., Kohri, M., Hayama, S. & Silva, N. D. 2012. Key biodiversity areas identification in Japan hotspot. *J. Threat. Taxa* 4: 2797–2805.
- 西田睦・澤志泰正・西島信昇・東幹夫・藤木治彦 1992. リュウキュウアユの分布と生息状況—1986年の調査結果—. 日本水産学会誌 58: 199–206.
- 西村和紀・安東生雄 1991. 附着藻類の増殖量測定方法とアユによる摂餌状況. 日本水産学会誌 57: 391–396.
- Power, M. E., Stewart, A. J. & Mathews, W. J. 1988. Grazer control of algae in An Ozark Mountain stream: effects of short-term exclusion. *Ecology* 69: 1894–1898.
- Pringle, C. M., Pabby-Hansen, P., Vaux, P. D. & Goldman, C. R. 1986. *In situ* nutrient assays of periphyton growth in a lowland Costa Rican stream. *Hydrobiologia* 134: 207–213.
- 四宮明彦・池俊人 1992. 奄美大島における陸水域の魚類相. 鹿児島大学水産学部紀要 41: 77–86.
- Steinman, A. D. & Lamberti, G. A. 1996. Biomass and pigments of benthic algae. In: Hauer, F. R. & Lamberti, G. A. (eds.) *Methods in Stream Ecology*. pp. 296–313. Academic Press, San Diego, CA.
- Stevenson, R. J. 1990. Benthic algal community dynamics in a stream during and after a spate. *J. North Am. Benthol. Soc.* 9: 277–288.
- Stockner, J. G. & Shorter, K. R. S. 1978. Enhancement of autotrophic production by nutrient addition in a coastal rainforest stream on Vancouver Island. *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 28–34.
- 橘治国・那須義和 1966. 全リン. 日本分析化学会北海道支部 (編) 水の分析. 第4版. pp. 271–273. 化学同人. 京都.
- 都築俊文・内野栄治 1966. 全窒素. 日本分析化学会北海道支部 (編) 水の分析. 第4版. pp. 266–269. 化学同人. 京都.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R. & Cushing, C. E. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130–137.

(Received Dec. 14, 2017; Accepted Mar. 10, 2018)