

# 山地小溪流における落葉の分解過程と大型無脊椎動物 のコロニゼーション

加賀谷 隆\*

## Processing and Macroinvertebrate Colonization of Leaf Detritus in a Mountain Forest Stream in Japan

Takashi KAGAYA\*

### I. はじめに

森林地帯をながれる小溪流は、エネルギー源を外来性有機物に依存した従属栄養的システムであると認識されている (CUMMINS 1974, VANNOTE *et al.* 1980)。ながれをおおう樹冠の存在は日射をさえぎることによって溪流中の一次生産量を小さなものにし、またそれ自体、落葉枝等の粗大有機物 (CPOM) の供給源となる。多くの温帯の小溪流では、周囲の樹木から流入する落葉が、外来性有機物のなかで量的に重要な位置をしめる (FISHER and LIKENS 1973, ANDERSON and SEDELL, 1979)。

森林中をながれる低次の山地溪流は、一般にその勾配の大きさにもかかわらず、倒木や大礫が存在するのが普通であるため、有機物の保持力は大きく、溪流に流入した落葉はあまり流下することなく分解される (NAIMAN and SEDELL 1979, BILBY and LIKENS 1980)。一般に落葉の分解は、水流の侵食・研磨作用とともに、可溶性物質の溶脱 (leaching)-微生物のコロニゼーション-コンディショニング-大型無脊椎動物のうちのシュレッダーとよばれる機能群による摂食、という順序で進行し、その過程は様々な物理的、生物的要因によって影響される (PETERSEN and CUMMINS 1974, ANDERSON and SEDELL 1979, WEBSTER and BENFIELD 1986)。

これまでに研究されてきた物理的要因の主要なものは、水温、水質、流速、埋没作用であった。REICE (1974) は、同一地点で春夏秋冬における分解速度を測定した結果、夏期の分解は他の季節にくらべてはやいことをみいだした。しかし、SHORT *et al.* (1980), COWAN *et al.* (1983) は、標高のたかい、あるいは高緯度の低水温の地点においても、シュレッダーの豊富な溪流では、分解速度が非常に大きな場合があることを示している。流速はそれ自体では分解速度に影響をおよぼさないが、河床の底質を規定することによって、落葉を摂食する底生動物の微分布に差異を生じるため、間接的に影響しうる (REICE 1977, 1980)。水質については、窒素やリン酸濃度を人為的に変化させて影響をみた実験が数例あるが、結果は様々である (KAUSHIK and HYNES 1971, TRISKA and SEDELL 1976, ELWOOD *et al.* 1981)。河床にうまった落葉は、嫌気的条件によって微生物のコロニゼーションが低下するため、河床上のものにくらべて分解はおそい (HERBST 1980, ROUNICK and WINTERBOURN 1983)。

\* 東京大学農学部林学科  
Department of Forestry, Faculty of Agriculture, University of Tokyo.

シュレツダーの摂食の、分解における重要性については、いくつかの評価がえられている。PETERSEN and CUMMINS (1974) は、実験水路中にシュレツダーを導入した場合としない場合を比較して、ヒッコリーの葉の分解の24%はシュレツダーの摂食活動によるものと評価した。野外においては、WALLACE *et al.* (1982) が、殺虫剤によって大型無脊椎動物が排除された溪流では、対照区とくらべて分解速度が37~78%減少することを示している。また BENFIELD and WEBSTER (1985) は、リターバックを使用し4地点において数種の落葉の分解速度を調査した結果、地点間の落葉の分解速度の差異と、リターバックにコロナイズしたシュレツダーの個体数の差異に関連があることをみだしている。

一方、シュレツダーについての多くの摂食実験によれば、シュレツダーが落葉の樹種、分解の程度に対して嗜好の程度に差を示すことがあきらかにされている。一般にシュレツダーは、微生物量もしくは窒素・タンパク質含有率に富む葉をこのむ (BÄRLOCHER and KENDRICK 1973, IVERSEN 1974, CUMMINS and KLUG 1979 など)。したがって、樹種特有の内的因子による分解速度、すなわちシュレツダーの摂食をとまなわない場合のそれは、溪流に流入後の期間が同一であるならば、樹種間の嗜好の差を示す尺度となる。もし野外でもシュレツダーが樹種のことなる落葉に対して嗜好の程度に差を示すならば、樹種間で落葉にコロナイズするシュレツダーの密度はことなることが予想される。いくつかの研究は、リーフバックやリターバックにコロナイズする大型無脊椎動物全体の密度や個体数が、樹種間でことなることを示している (たとえば PETERSEN and CUMMINS 1974, PIDGEON and CAIRNS 1977, SHORT *et al.* 1980)。しかしシュレツダーもそれ以外の大型無脊椎動物も、落葉の堆積を単に基質としてこのむことがしられている (EGGLISHAW 1964, BENFIELD *et al.* 1977, SHORT *et al.* 1980, HAWKINS and SEDELL 1981, MINSHALL 1984)。ゆえに、樹種間での個体数の差異が食物としての嗜好性によるものとはかぎらず、たとえば葉の形態の差が基質としてのなんらかの好適さに差を生じさせている可能性もかんがえられる。したがって、シュレツダーの落葉に対するコロニゼーション・パターンに特定の樹種に対する選好性がみられたとしても、他の摂食機能群にも同様な傾向がみられるのであれば、その理由を摂食嗜好性に帰すには根拠がうすいことになる。

本研究では、東京大学秩父演習林内の小溪流において、溪畔林中の優占樹種であるフサザクラ (*Euptelea polyandra*)、チドリノキ (*Acer carpinifolium*) について、リターバックにより落葉の分解速度を測定し、落葉にコロナイズする大型無脊椎動物を調査した。この2樹種は、ブナ-ミズナラ帯の溪畔林できわめて普通にみられるものである。また、メッシュサイズのことなるリターバックを使用することにより、大型無脊椎動物のコロニゼーションに制限をくわえた場合の影響をみた。本研究の目的は、①2種の普通種の落葉の分解速度、②落葉に対する大型無脊椎動物のコロニゼーション過程の樹種間での差異、③シュレツダーの量と落葉の分解速度との関連、をあきらかにすることである。

本研究をまとめるにあたり御指導いただいた、片桐一正教授、古田公人助教授に謝意を表す。落葉の成分分析については、中田誠博士より指導していただくとともに、多大なる協力をえた。氏の尽力にふかく感謝する。また、森林動物学教室の諸氏には、リターバックの作製を援助していただき、宮下直助手にはリターバックの設置をてつだっていただいたことを感謝する。研究の遂行にあたって、東京大学秩父演習林の方々からは数々の御援助をいただいた。同所の方々には心から御礼申しあげる。

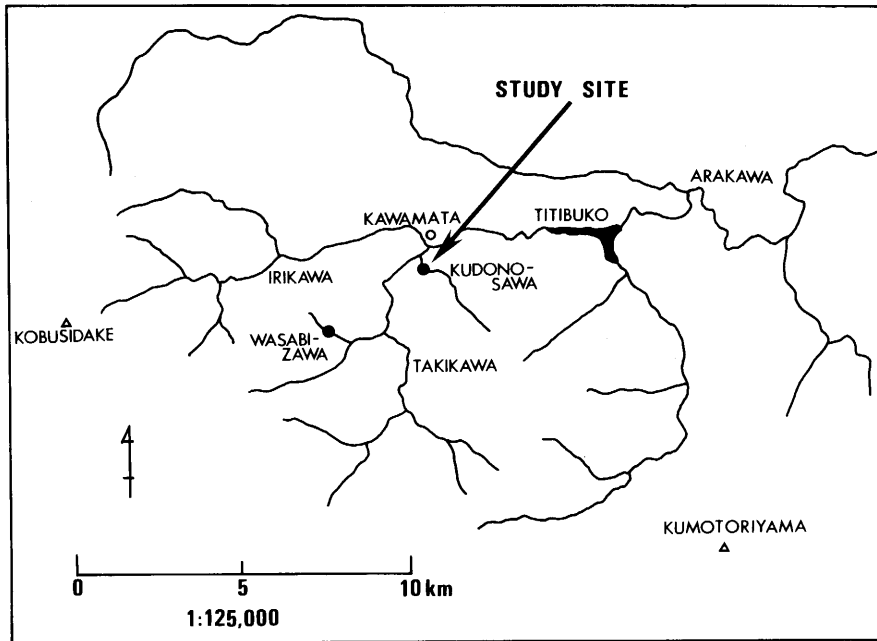


図-1 調査地点の位置

Fig. 1. Location of the study site.

## II. 調査地点

調査は、東京大学秩父演習林の久渡ノ沢でおこなった。久渡ノ沢は荒川水系滝川の小支流で(図-1)、1:25000 地図にもとづいた次数(order)は3である(STRAHLER 1957 による)。溪流ぞいの植生は広葉樹の二次林であり、フサザクラ、チドリノキが本数および胸高断面積において優占するほか、ウリハダカエデ、アワブキ、イロハモミジ、トチノキ、ケヤキ、シデ類が多い。調査地点の標高は700 mで、流域面積は2.07 km<sup>2</sup>である。河川形態は典型的なAa型(可児1944)で、落込みの落差は大きく、ところどころに落差2 m以上の滝を形成する。また、ふるい土砂の堆積が数ヶ所でみられ、小分流が多い。川幅は瀬では0.5~1 m、淵では2~4 mである。底質は砂から巨礫まで存在し、その多様度は大きい。調査期間中の水温は0~4℃であり、1~2月には水流の半分以上があつさ10~30 cmの氷におおわれる。

## III. 調査方法

実験に使用した枯葉は、生木から離脱直前にむしりとるか、離脱直後の葉を地面から採集してあつめた。採集した葉は室内にもちかえり、約1日風乾したのち、乾燥機で50℃48時間乾燥した。それぞれの樹種の葉は、4.00 gに秤量し、細メッシュと粗メッシュの2タイプのプラスチック製リターバックに封入した。いずれのバッグも大きさは15 cm×25 cmで、メッシュサイズおよびメッシュの形状は、細メッシュバッグが径2 mmの六角形メッシュ、粗メッシュバッグが径10 mmの四角形メッシュである。本論文では簡略のため、4タイプのバッグ(2樹種×2メッ

シュサイズ)を次にあらわす記号で示すことにする: EC=フサザクラの粗メッシュバッグ, EF=フサザクラの細メッシュバッグ, AC=チドリノキの粗メッシュバッグ, AF=チドリノキの細メッシュバッグ。

各タイプのリターバッグをそれぞれ 32 個ずつ作製し, 1986 年 11 月 19 日に, 溪流の淵, よどみの部分をランダムにえらんで水中にしずめた。実験開始の時点は, 自然の離脱のピークのほぼ 1 週間後に相当する。バッグの流失をふせぐために, それぞれのバッグをナイロンコードで川岸の立木もしくは安定した倒木に固定した。

これまでの溪流における落葉の分解過程をしらべた研究では, リターバック法とともにリーフバック法がひろくもちいられている。リーフバック法は, ボトナーでくりつけた数枚の落葉をレンガにナイロン線でしばりつけ, 落葉を上流側にむけてレンガをしずめることによって, 石などの障害物にひっかかった落葉の堆積に類似させるものである。PETERSEN and CUMMINS (1974) は, リーフバック法に比較してリターバック法がもつ欠点をいくつか指摘している。すなわち, ①水の交換率がひくいこと, および微細粒子がつまりやすいことにより, 正常な微生物のコロニゼーションがさまたげられやすい, ②バッグの保護により物理的な侵食作用が緩和される, ③大型無脊椎動物のコロニゼーションに制限がある, といった点である。しかし, 淵における分解は, 2 方法による分解速度に差がみられない例が示されている (CUMMINS *et al.* 1980)。また, サイズの大きな (約 50 mm<sup>2</sup>) メッシュバッグであれば, むしろリーフバックよりも分解の早い例も報告されている (MUTCH *et al.* 1983)。2 mm 程度の大きさのメッシュであれば, 微生物も普通にコロニイズしうる (DAVIS and WINTERBOURN 1976, ROUNICK and WINTERBOURN 1983)。本研究の目的のひとつは, 大型無脊椎動物のコロニゼーションを制限したときの影響をみることにあるので, ここではリターバック法を採用した。

リターバッグは設置後 7, 13, 28, 56, 78, 119 日後に各タイプを 4 個ずつ回収した。人為的・物理的攪乱により, その後の回収は不可能であった。回収したリターバッグはそれぞれ個別にビニール袋にいれ, ポリエチレン容器に保管してもちかえた。バッグからとりだした葉を水を入れたバッド内でいねいにあらひ, 付着物をとりのぞいた。バッド中から大型無脊椎動物を肉眼でひろいだし, 80%エタノールで固定した。葉および大型無脊椎動物をとりのぞいたバッド中の内容物は, 8 mm および 2 mm シーヴ (最大径がそれぞれ粗メッシュおよび細メッシュバッグに一致) にあらひながし, それぞれのシーヴ上のリーフマテリアルを 50°C 48 時間乾燥させたのち, 0.01 g まで秤量した。落葉中の窒素含有率をしるために, ケルダール改変法によって測定した。測定は粗メッシュバッグのもののみについておこない, ミルによって落葉を粉碎したのち, それぞれ 3 点のサブサンプルについて測定した。大型無脊椎動物は, 可能なレベルまで同定し, 個体数を計数したのち, 各分類群ごとに 60°C 48 時間乾燥させて, 0.01 mg まで秤量した。

採集された大型無脊椎動物は, 分類群ごとに摂食機能群 (CUMMINS 1973) に分類した。摂食機能群の各範疇の内容は以下のとおりである: シュレッダー (shredder)=落葉枝等の粗大有機物 (CPOM) を摂食, コレクター (collector)=微細有機物 (FPOM) を摂食, グレイザー (grazer)=石面付着物 (主に付着藻類) を摂食, プレデター (predator)=小動物を摂食。各範疇への分類は, MERRITT and CUMMINS (1984) 他の情報と, 付加的な消化管内容物分析 (加賀谷未発表) によって決定した。カゲロウ類の一部の種は, グレイザー/コレクターとして機能するが, 本研究では一括してコレクターとしてあつかった。

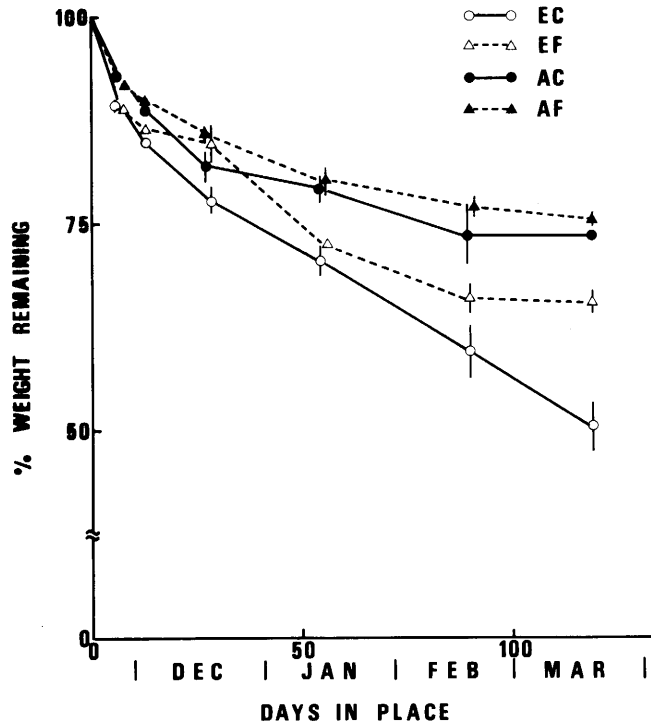


図-2 リターバッグの質量減少過程。実験開始日は1986年11月19日。平均値と標準誤差を示す(N=4)。

Fig. 2. Weight loss of the litter bags. Starting date is 19 November 1986. Mean and SE are shown.

様々な要因(樹種, メッシュサイズ, 時間)の影響をみるために, 二元もしくは三元分散分析をおこなって解析した。

#### IV. 結 果

##### 1. 質量減少過程

2 mm 以上 8 mm 以下のリーフマテリアルは, 無視できるほどすくなくなかった(最も多いときで 0.04 g = 初期質量の 1%) ので, 粗メッシュバッグ, 細メッシュバッグともに 8 mm 以上のリーフマテリアルを残存質量とした。各リターバッグの質量減少過程は, 図-2 に示すとおりである。設置後 119 日目(1987年3月19日)にはそれぞれ EC: 50%, EF: 35%, AC: 22%, AF: 20% の減少がみられた。

各タイプのリターバッグの分解速度を, 指数分解モデル  $Y = Y_0 e^{-kt}$  によって評価した (OLSON 1963, PETERSEN and CUMMINS 1974)。ここで,  $Y$ : 残存質量,  $Y_0$ : 初期質量,  $k$ : 分解速度,  $t$ : 時間である。最初の一週間の減少は大部分が溶脱作用によるものとかんがえられる(たとえば SHORT *et al.* 1980) ため, この部分は計算にふくめなかった。各タイプともモデルに非常によく適合した ( $P \ll 0.001$ )。分解速度の大きさには各タイプ間に有意差がみとめられ(共分散分析,  $P < 0.001$ ),  $EC > EF > AC > AF$  の順であった(表-1)。樹種間でみると, 粗メッシュバッグでは,

表-1 各タイプのリターバッグの分解速度 ( $k$ )

Table 1. Decomposition rate ( $k$ ) of each type of litter bag. Values with the same letter are not significantly different (F-test,  $\alpha=0.05$ ). All correlation coefficients for the regression lines are highly significant ( $P \leq 0.001$ )

樹種 leaf species	メッシュサイズ mesh size	分解速度 $k(d^{-1})$	95%信頼区間 95% CL	相関係数 $r^2$
Euptelea	coarse	0.00490 a <sup>†</sup>	0.00436-0.00545	0.98
Euptelea	fine	0.00317 b	0.00260-0.00373	0.93
Acer	coarse	0.00203 c	0.00154-0.00253	0.90
Acer	fine	0.00176 c	0.00146-0.00205	0.95

<sup>†</sup> 同一の文字がふされた値の間に有意差 ( $\alpha=0.05$ ) が無いことを示す (F-test).

<sup>‡</sup> 回帰式の相関係数.

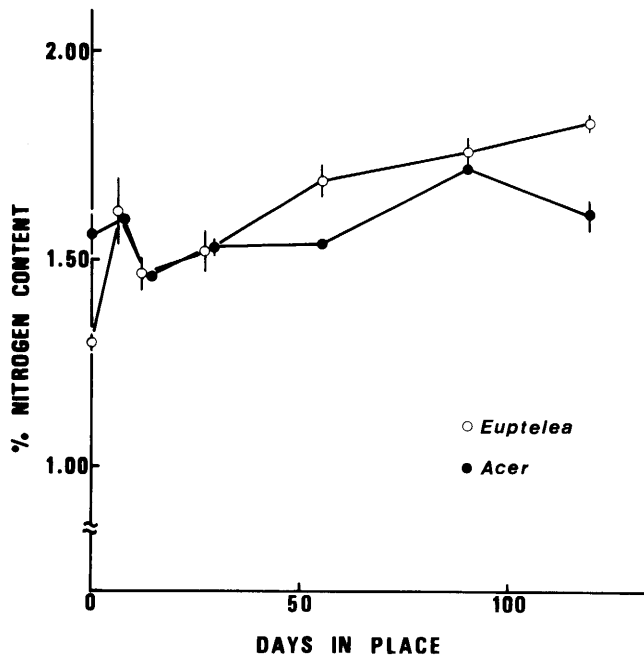


図-3 リターバッグ中の落葉の窒素含有率 (%) の変化. 平均値と標準誤差を示す (N=4).

Fig. 3. Percent nitrogen content of leaves in litter bags. Mean and SE are shown.

フサザクラがチドリノキの約 2.4 倍, 細メッシュバッグでは, フサザクラがチドリノキの約 1.8 倍であり, その差は有意であった。(F-test,  $P < 0.01$ )。メッシュサイズ間でみると, フサザクラでは, 粗メッシュバッグが細メッシュバッグの約 1.5 倍で有意差がみとめられた ( $P < 0.001$ ) が, チドリノキでは粗メッシュバッグが細メッシュバッグの約 1.1 倍にすぎず, 有意差はなかった ( $P > 0.05$ )。

## 2. 窒素含有率の変化

溪流に設置する以前の落葉の窒素含有率は, フサザクラが  $1.30 \pm 0.02\%$ , チドリノキが  $1.56 \pm$

表-2 実験期間全体における大型無脊椎動物のリターバッグあたり平均個体数

Table 2. Mean number of macroinvertebrates per litter bag over the entire experimental period. Functional feeding group classifications are based on MERRITT and CUMMINS (1984) and /or on additional gut analyses: S=shredder, C=collector, G=grazer, P=predator. Symbols for the type of litter bags as follows: EC=*Euptelea* coarse mesh bag, EF=*Euptelea* fine mesh bag, AC=*Acer* coarse mesh bag, AF=*Acer* fine mesh bag. + denotes <0.1 and \* denotes presence but not enumerated.

分類群 taxon		機能群 functional group	EC	EF	AC	AF
Insecta	昆虫綱					
Ephemeroptera	カゲロウ目					
<i>Ameletus</i>	ヒメフタオカゲロウ属	C	1.7	3.0	1.2	1.8
<i>Epeorus</i>	ヒラタカゲロウ属	C				+
<i>Ecdyonurus</i>	タニガワカゲロウ属	C		+	+	0.1
<i>Cinygma</i>	ミヤマタニガワカゲロウ属	C	0.1			
<i>Baetis</i>	コカゲロウ属	C	0.8	0.4	0.3	0.3
<i>Paraleptophlebia</i>	トビイロカゲロウ属	C	0.9	3.0	0.7	3.5
<i>Cincticostella nigra</i>	クロマダラカゲロウ	C	0.3	0.4	0.2	0.3
Plecoptera	カワゲラ目					
Taeniopterygidae	ミジカオカワゲラ科	S	+	+		+
<i>Nemoura</i>	オナシカワゲラ属	S	1.5	2.8	1.1	1.4
<i>Amphinemura</i>	フサオナシカワゲラ属	S	1.6	0.3	0.8	0.2
<i>Protonemura</i>	ユビオナシカワゲラ属	S	0.3	0.6		0.3
Capniidae	クロカワゲラ科	S	3.9	6.6	2.2	4.8
<i>Cryptoperla japonica</i>	ノギカワゲラ	S		+		
<i>Pseudomegarcys japonica</i>	ヤマトヒロバネアミメカワゲラ	P	0.7	+	2.3	0.2
<i>Isoperla</i> sp.	ミドリカワゲラモドキ属の一種	P	0.3	+	0.3	+
<i>Calineuria stigmatica</i>	モンカワゲラ	P		+		
<i>Niponiella limbatella</i>	ヤマトカワゲラ	P	0.2			
Chloroperlidae	ミドリカワゲラ科	P	2.1	4.3	1.9	5.3
Trichoptera	トビケラ目					
<i>Plectrocnemia</i>	ミヤマイトビケラ属	P	0.2	0.1	0.3	+
<i>Arctopsyche spinifera</i>	アミメシマトビケラ	C/P	+		+	
<i>Hydropsyche orientalis</i>	ウルマーシマトビケラ	C	+	+		
<i>Rhyacophila lezeyi</i>	ナガレトビケラ属の一種	P	+	+	0.1	0.2
<i>Rhyacophila</i> sp.	ナガレトビケラ属の一種	P	0.2	0.5	0.2	+
<i>Glossosoma</i>	ヤマトビケラ属	G	0.1	+		
<i>Eubasilissa regina</i>	ムラサキトビケラ	P	+		+	
<i>Phryganopsyche brunnea</i>	シロフマルバネトビケラ	S	+		0.2	
<i>Nothopsyche yamagataensis</i>	ヤマガタトビイロトビケラ	S	0.7	0.6	0.4	0.5
<i>Neoseverinia crassicornis</i>	オオカクツツトビケラ	S	0.1		+	
<i>Goerodes satoi</i>	サトウカクツツトビケラ	S	0.5	0.2	0.6	0.2
<i>Goerodes complicatus</i>	フトヒゲカクツツトビケラ	S	0.5	1.6	1.0	0.4
Coleoptera	鞘翅目					
Colymbetinae	ヒメゲンゴロウ亜科	P	+			+
<i>Helodes</i>	マルハナノミ属	C	0.2	0.3	0.5	0.5
<i>Cyphon</i>	チビマルハナノミ属	C			0.1	
Elmidae	ヒメドロムシ亜科	G			+	
<i>Stenelmis</i> (adult)	アシナガミゾドロムシ属(成虫)	G		+		+

表-2 つづき  
Table 2. Continued.

分類群 taxon		機能群 functional group	EC	EF	AC	AF
Diptera	双 翅 目					
<i>Tipula</i>	ガ ガ ン ボ 属	S				+
<i>Prionocera</i>	ガ ガ ン ボ 科 の 一 属	S	+	+		+
<i>Dicranota</i>	ガ ガ ン ボ 科 の 一 属	P			+	
<i>Pericoma</i> sp. PA	チ ョ ウ バ エ 属 の 一 種	C		+		
<i>Simulium</i>	ア シ マ ダ ラ ブ ユ 属	C	+			
Chironomidae	ユ ス リ カ 科	?	*	*	*	*
<i>Atherix basilisa</i>	ミ ヤ マ ナ ガ レ ア ブ	P				+
other invertebrates	その他の無脊椎動物					
TURBELLARIA	渦 虫 類					
<i>Dugesia japonica</i>	ナ ミ ウ ズ ム シ	P		+	0.1	+
NEMATOMORPHA	線 形 虫 類	?	+			+
OLIGOCHAETA	貧 毛 類	C		+		
ISOPODA	等 脚 類	S	+			
Total invertebrates	計		17.49	25.29	14.69	20.64

0.05% (±SE, N=4) であった。2種とも最初の7日間で含有率は上昇するが、13日目で低下し、その後次第に上昇していく傾向がみられた (図-3)。28日日以降は、チドリノキに比してフサザクラの上昇率がたかく、含有率の大きさは55日目を以て逆転した。

### 3. 大型無脊椎動物のコロニゼーション

リターバッグにコロナイズした各分類群のバッグあたり平均個体数は、表-2にしめすとおりである。ユスリカ類は、微小ゆえに肉眼でのソーティングに限界があり、種ごとの摂食機能群の範疇も情報が不完全であるので、個体数の計数はおこなわなかった。特に個体数の多かった分類群は、シュレッターではクロカワゲラ科 (Capniidae spp.), オナシカワゲラ属 (*Nemoura* spp.), フトヒゲカクツツトビケラ (*Goerodes complicatus*), コレクターではトビイロカゲロウ属 (*Paraleptophlebia* spp.), ヒメフタオカゲロウ属 (*Ameletus* spp.), プレデターではミドリカワゲラ科 (Chloroperlidae spp.), ヤマトヒロバネアミメカワゲラ (*Pseudomegarcys japonica*) であった。

各摂食機能群ごとの落葉質量に対する密度の変化を図-4~6に示した。いずれの機能群もコロニゼーションの時間的変遷は、樹種、メッシュサイズにかかわらず、同様の傾向を示したが、機能群間では差異がみられた。すなわち、シュレッターは、14日目を以て急激に増加し、55日目を以て横ばいまたは減少した。コレクターとプレデターは、時間とともに徐々に増加し、119日目に最大となった。回収日間の各機能群の密度の差は、いずれも有意であった。各機能群の平均密度の樹種間での差は、シュレッターのみでみとめられ、フサザクラのほうが大であった (表-3)。コレクター、プレデターでは差がみとめられなかった。メッシュサイズにおける差はコレクターのみでみとめられ、細メッシュバッグのほうが大であった。



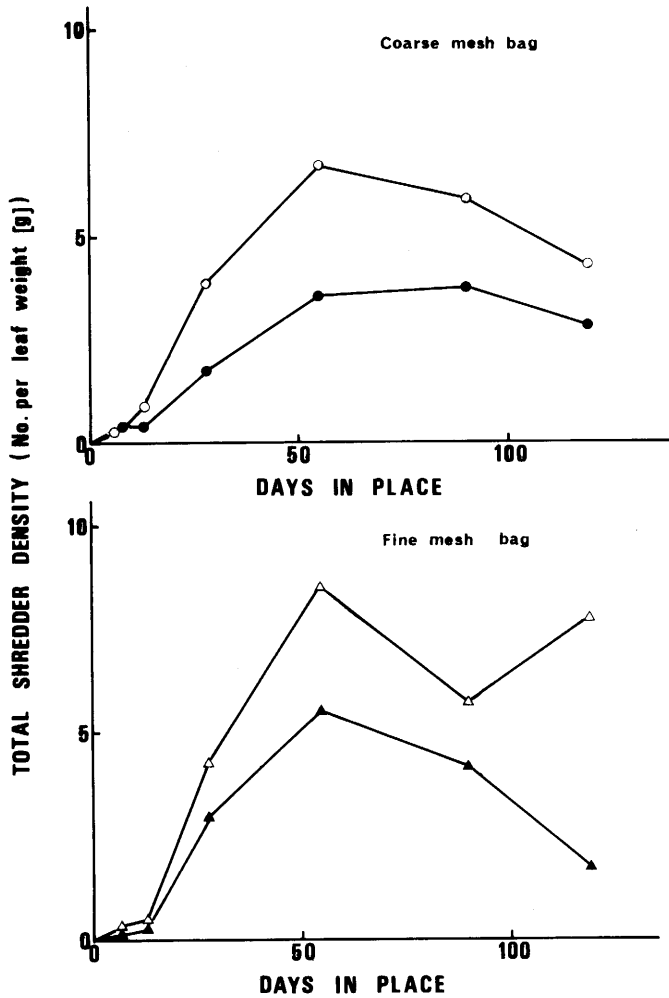


図-4 各タイプのリターバッグにおける全シュレッダー密度の変化. 記号は図-2におなじ.

Fig. 4. Change in total shredder density on litter bags. Symbols as in Fig. 2.

シュレッダーの各分類群のうち、採集個体数の多かった ( $N > 30$ ) 分類群について、コロニゼーション過程を図-7に示した。どのタイプのバッグにおいても、クロカワゲラ科が55日目をピークに顕著な個体数でコロナイズしていた。その後の減少は羽化によるものであった。各分類群とも、樹種ごとの平均密度はすべてフサザクラで大であったが、その差が有意であったのは、オナシカワゲラ属、フサオナシカワゲラ属、クロカワゲラ科のカワゲラ類のみであり、トビケラ類3種では有意ではなかった(表-3)。メッシュサイズ間では、この時期に大型であるフサオナシカワゲラ属とサトウカクツトビケラは、粗メッシュバッグで有意に多かったが、クロカワゲラ科は細メッシュバッグのほうに多かった。

他の機能群に属する分類群では、ヒメフタオカゲロウ属、コカゲロウ属がフサザクラで多く、ヤマトヒロバネアミメカワゲラがチドリノキで多かった。また、ヤマトヒロバネアミメカワゲラ

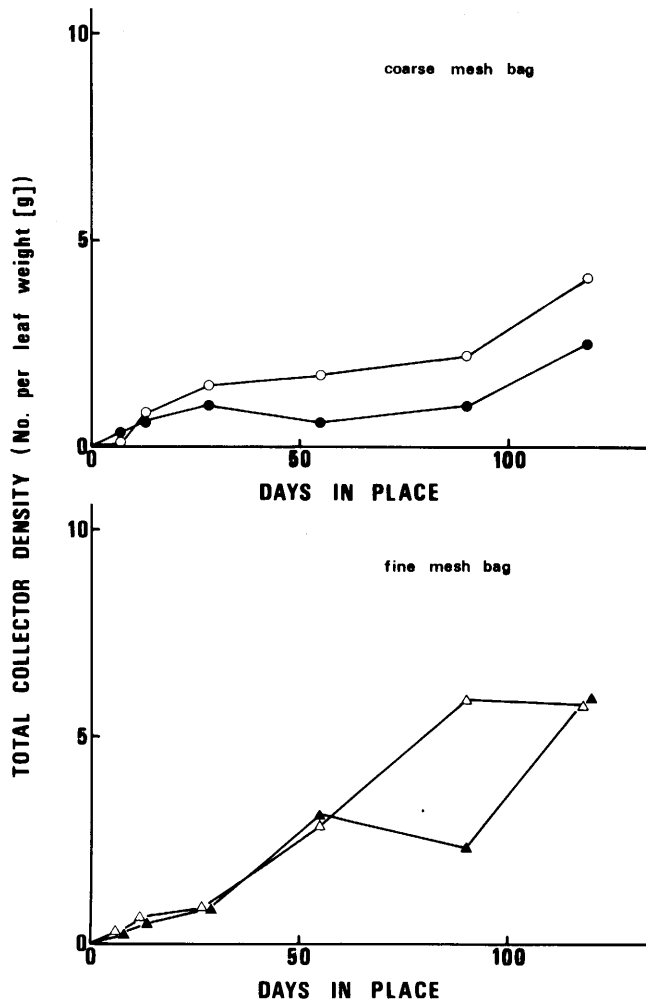


図-5 各タイプのリターバッグにおける全コレクターの密度の変化。記号は図-2におなじ。

Fig. 5. Change in total collector density on letter bags. Symbols as in Fig. 2

は粗メッシュバッグに多く、ヒメフタオカゲロウ属、トビイロカゲロウ属、ミドリカワゲラ科は細メッシュバッグに多かった(表-3)。

シュレッターの落葉質量あたりの現存量のピークは、密度のピークよりもややおくれて出現した(図-8)。現存量におけるシュレッターの優占種は個体数の場合とややことなり、フサオナシカワゲラ属、クロカワゲラ科、シロフマルバネトビケラ (*Phryganopsyche brunnea*) が大であった。樹種ごとに、メッシュサイズ間における、実験期間全体でのシュレッターの落葉質量あたり平均現存量を比較する(表-4)と、フサザクラでは粗メッシュバッグの値が細メッシュバッグの値の約2.2倍であり、その差は有意であった。チドリノキでは有意差がみられず、粗メッシュバッグが細メッシュバッグの約1.3倍にすぎなかった。また、それぞれのメッシュサイズにおける樹種間での差は、粗メッシュ・細メッシュともに有意ではなかった( $P>0.05$ )。

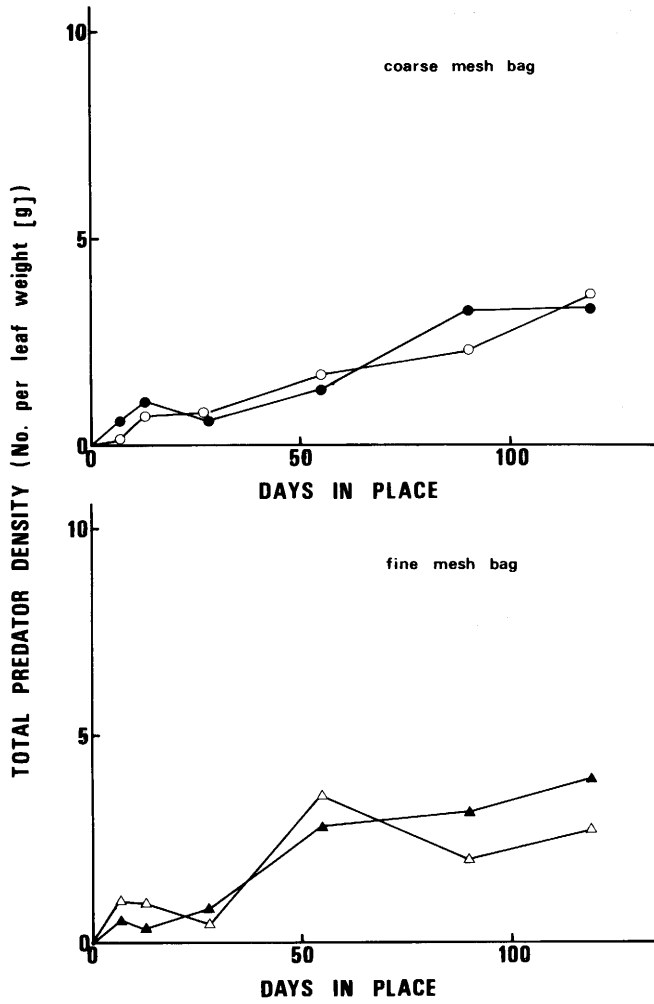


図-6 各タイプのリターバッグにおける全プレデター密度の変化。記号は図-2におなじ。  
 Fig. 6. Change in total predator density on litter bags. Symbols as in Fig. 2.

### V. 考 察

PETERSEN and CUMMINS (1974) は、アメリカのミシガン州の溪流において7樹種の落葉の分解速度( $k$ )を測定し、その大きさから、「(分解の)はやい」( $k > 0.010$ ), 「(分解の)中程度の」( $0.005 < k < 0.010$ ), 「(分解の)おそい」( $k < 0.005$ )という3つのグループに樹種を分類している。本研究で測定された分解速度のうち、最も大きな値を示したのは粗メッシュバッグのフサザクラ( $k = 0.00490$ )であり(表-1), かれらのカテゴリーにしたがえば、本研究での値は、すべて「(分解の)おそい」グループに属することになる。かれらの測定はリーフパック法によるものであり、本研究での値のちいささの原因として第一に、実験方法の差異がかんがえられる。しかし BENFIELD *et al.* (1979) は、ノースカロライナ州の大河川において、大きなメッシュサイズ(12.5 mm)のリターバッグとリー

表-3 リターバッグ中の無脊椎動物の平均密度(個体数/落葉質量(g))に対する時間・樹種・メッシュサイズの影響についての三元分散分析の結果.

Table 3. Results of three-way ANOVA for effects of time, leaf species, mesh size on mean densities (number per leaf weight (g)) of invertebrates in litter bags over the entire experimental period. Results of effects of interactions of these factors are omitted. E = *Euptelea*, A = *Acer*, C = coarse mesh, F = fine mesh.

機能群または分類群 functional group or taxon		時間 time	樹種 leaf species			メッシュサイズ mesh size		
		P <sup>†</sup>	E	A	P <sup>†</sup>	C	F	P <sup>†</sup>
total shredders	全シュレッダー	***	4.09	2.30	**	2.88	3.50	NS
total collectors	全コレクター	***	2.17	1.55	NS	1.29	2.43	**
total predators	全プレデター	***	1.64	1.78	NS	1.56	1.85	NS
taxa with collected specimens > 30								
shredder taxa								
	シュレッダー							
	<i>Nemoura</i>	***	0.75	0.38	*	0.42	0.71	NS
	<i>Amphinemura</i>	***	0.42	0.17	***	0.50	0.09	***
	Capniidae	***	1.95	1.10	*	1.09	1.95	*
	<i>Nothopsyche yamagataensis</i>	NS	0.25	0.14	NS	0.22	0.17	NS
	<i>Goerodes satoi</i>	NS	0.13	0.11	NS	0.19	0.06	*
	<i>Goerodes complicatus</i>	NS	0.45	0.24	NS	0.30	0.38	NS
collector taxa								
	コレクター							
	<i>Ameletus</i>	***	0.91	0.50	**	0.55	0.85	*
	<i>Baetis</i>	**	0.21	0.09	*	0.19	0.11	NS
	<i>Paraleptophlebia</i>	***	0.75	0.69	NS	0.28	1.16	**
	<i>Helodes</i>	NS	0.09	0.13	NS	0.10	0.13	NS
predator taxa								
	プレデター							
	<i>Pseudomergarcys japonica</i>	***	0.16	0.40	**	0.53	0.03	***
	カワゲラ							
	Chloroperlidae	*	1.12	1.12	NS	0.66	1.58	*

<sup>†</sup> Significance level of *F* value: NS = not significant; \* =  $P < 0.05$ ; \*\* =  $P < 0.01$ ; \*\*\* =  $P < 0.001$ .

フバックにおけるプラタナス類の一種 (*Platanus occidentalis*) の落葉の分解速度には、有意差がみとめられないことを示している。さらに Mutch *et al.* (1983) はカナダのアルバータ州の小溪流においてヤナギ類の2種 (*Salix glauca* および *S. drummondiana*) の分解速度を2つの方法によって測定し、13.3×4.2 mm のメッシュバッグのほうが、リーフバックよりもはやく分解することをみだしている。したがって本研究でえられた値のうち、すくなくとも粗メッシュバッグのものについては実験方法の差異が、分解のおそさを生じさせたとはかんがえにくい。第二に、水温のひくさがかんがえられる。調査地点の溪流は、1~2月にかけてながれの約50%が氷におおわれ、実験期間の大半は水温がほぼ0℃にちかかった。分解速度にかかわる要因のうち水温が影響をおよぼすものには、大型無脊椎動物の摂食活動と微生物の活性がかんがえられる。しかし、大型無脊椎動物が豊富な溪流では、水温が0℃にちかい場合でもおおきな分解速度を示す場合がいくつか知られている。SHORT *et al.* (1980) は、コロラド州の標高のたかい (2410 m) 溪流において、完全に氷におおわれ水温が0℃である期間の、ハンノキ類の一種 (*Alnus tenuifolia*) とヤナギ類の一種 (*Salix bebbiana*) の分解速度が、「はやい」グループに属し、ヤマナラシ類の一種 (*Populus tremuloides*) が「中程度の」グループに属することを示している。COWAN *et al.* (1983)

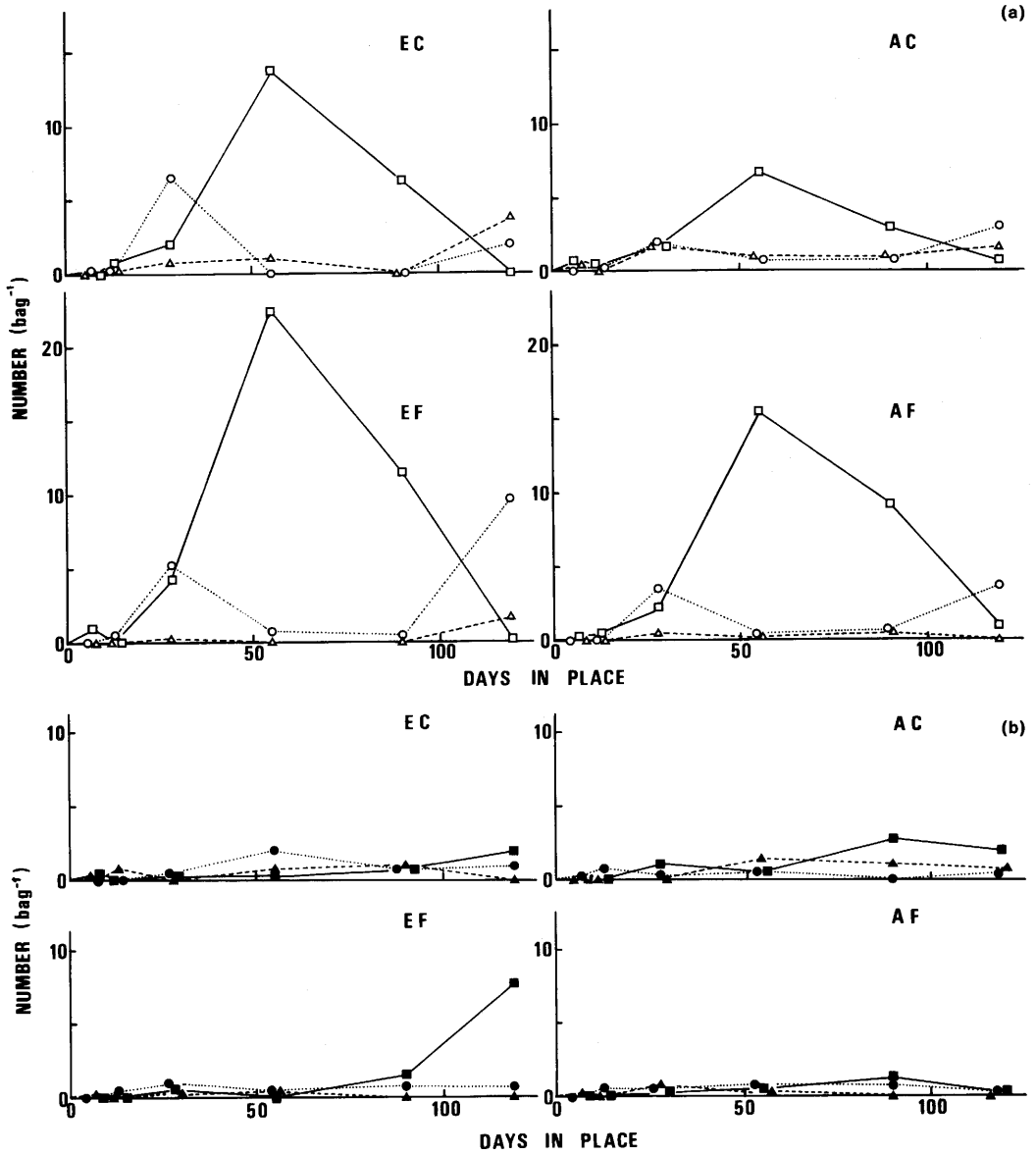


図-7 シュレッダーの主要な分類群のリターバッグあたり個体数の変化。(a)カワゲラ類: ○=オナシカワゲラ属, △=フサオナシカワゲラ属, □=クロカワゲラ科。(b)トビケラ類: ●=ヤマガタトビロトビケラ, ▲=フトヒゲカクツトビケラ, ■=サトウカクツトビケラ。

Fig. 7. Change in number of main shredder taxa on litter bags. (a) Stonefly shredders: ○ = *Nemoura*, △ = *Amphinemura*, □ = Capniidae. (b) Caddisfly shredders: ● = *Nothopsyche yamagataensis*, ▲ = *Goerodes complicatus*, ■ = *G. satoi*.

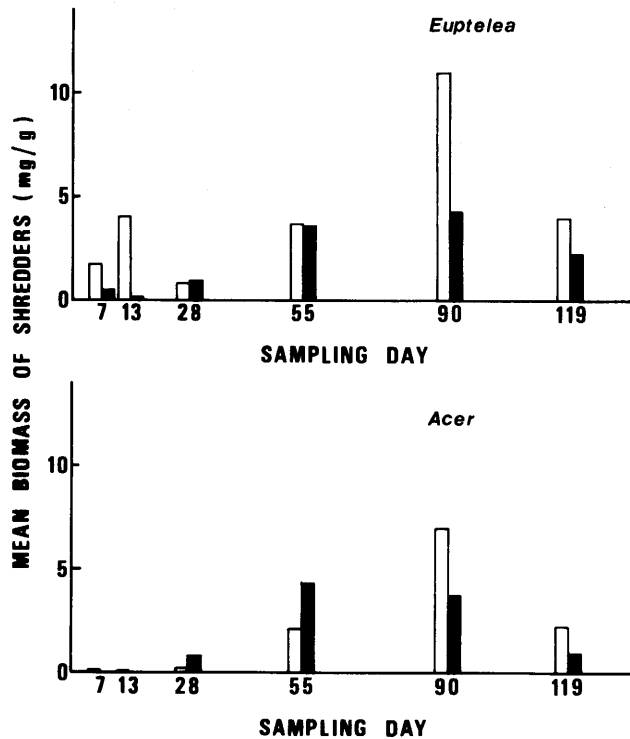


図-8 各回収日における落葉質量あたりの平均シュレッダー現存量(mg/g)。白ヌキ、黒ヌキはそれぞれ粗メッシュバッグ、細メッシュバッグの現存量を示す。

Fig. 8. Mean biomass of shredders per leaf weight (mg/g) on each sampling occasion. Open and shaded bar shows biomass on coarse and fine mesh bag respectively.

表-4 各樹種における各摂食機能群の落葉質量あたり平均現存量(mg/g)に対する時間・メッシュサイズの影響についての二元分散分析の結果

Table 4. Results of two-way ANOVA for effects of time and mesh size on mean biomass per leaf weight (mg/g) of macroinvertebrate functional feeding group over the entire experimental period for each leaf species. Results of effect of interaction of these factors are omitted. Symbols as in Table 4.

機能群 functional group	フサザクラ <i>Euptelea</i>				チドリノキ <i>Acer</i>			
	時間 time	メッシュサイズ mesh size			時間 time	メッシュサイズ mesh size		
	P <sup>†</sup>	C	F	P <sup>†</sup>	P <sup>†</sup>	C	F	P <sup>†</sup>
shredders	**	4.21	1.91	*	**	1.96	1.56	NS
collectors	**	1.71	1.99	NS	**	1.37	1.46	NS
predators	NS	3.20	1.39	NS	**	4.52	1.76	**
grazers	NS	0.03	0.03	NS	NS	0.00	0.06	NS

<sup>†</sup> Significance level of *F* value: NS=not significant; \*= $P < 0.05$ ; \*\*= $P < 0.01$ .

は、高緯度のアラスカ州の溪流において、やはり氷におおわれ水温がほぼ 0°C である期間中に、ハンノキ類の一種 (*Alnus tenuifolia*) が「はやい」、カバノキ類の一種 (*Betula papyrifera*) とヤナギ類の 2 種 (*Salix alaxensis alaxensis* と *Salix arbusculoides* var. *glabra*) が「中程度の」分解速度を示すことをみいだしている。これらの研究における落葉あたりのシュレッターの密度は、本調査地点におけるものとはほぼ同程度であり、水温がシュレッターの摂食速度を低下させたことにより、本地点の分解がおくれたともおもえない。微生物の活性については、本研究もこれらの研究もしらべていないので比較はできないが、地点特有の差異をもたらすような要因もかんがえにくい。フサザクラ、チドリノキについて、溪流での分解速度を測定した例はなく、本調査地点特有の現象である可能性は棄却できないが、示された分解のおそさは、おそらくこれらの樹種の特長であるとおもわれる。KAUSHIK and HYNES (1971) は、初期窒素含有率のたかい樹種は分解速度が大であることをみいだしている。フサザクラ、チドリノキの初期窒素含有率は、さまざまな研究で大きな分解速度が示されているハンノキ類 (WEBSTER and BENFIELD 1986) の 1/2 程度であり、これらの樹種の分解のおそさを裏付けるものとかんがえられよう。分解速度を決定する落葉の内的要因としては、他にリグニン、繊維質含有率がかんがえられるが、これらについての測定はなされていない。

本研究においては、落葉上の微生物量を測定していないので、分解に対する微生物の貢献度、およびその樹種間でのちがいは直接には評価できない。分解中の落葉の窒素含有率は、13 日目以降はフサザクラ、チドリノキとも実験期間をつうじて次第に増加する傾向がみられた (図-3)。これは数多くの研究と一致する (MATHEWS and KOWALCZEWSKI 1969, KAUSHIK and HYNES 1971, IVERSEN 1973, SUBERKROPP *et al.* 1976, HERBST 1980, RODDET *et al.* 1982) ものであり、同様の増加は土壌中の分解においても観察されている (たとえば BOCOCK 1964)。フサザクラはチドリノキにくらべて初期含有率がひくかったにもかかわらず、増加率がおおきく、55 日目以降の含有率はチドリノキよりもたかかった。分解中の落葉にふくまれる窒素の由来には、微生物体のタンパク質にくみいられることによる不動化 (immobilization) によるもののほか、リグニンやフェノール樹脂との複合がかんがえられるが、その構成や機構についてはよくわかっていない (SUBERKROPP *et al.* 1976, ROSSET *et al.* 1982)。したがって窒素含有率の増加をすべて微生物のコロナイズに帰すことはできない。しかし、分解速度は粗メッシュバッグ、細メッシュバッグともにフサザクラのほうがチドリノキよりも有意に大きかった ( $P < 0.01$ ) こと、また 2 種間でのシュレッターの現存量に差がみられなかった ( $P > 0.05$ ) ことから、微生物のコロニゼーションはフサザクラのほうが大であると推察される。

落葉にコロナイズする大型無脊椎動物は、落葉食のシュレッターにかぎらず、コレクターやブレデターもおおかった (表-2, 4)。このことは、ある種の大型無脊椎動物は落葉の堆積を食物としてのみならず、基質としても利用選好することを示している。しかし、コロニゼーション過程は摂食機能群で差異がみられた (図-4~6)。落葉がシュレッターとなって好適な食物となるためには、コンディショニングとよばれる微生物のコロナイズが通常必要である。(PETERSEN and CUMMINS 1974 他)。本研究において、シュレッターが高密度で落葉にコロナイズするようになるのは、溪流に流入させてから 28 日目以降であった。このことは、コンディショニング期間がほぼ 1 カ月必要であったことを示唆している。55 日目以降に減少がみられたのは、落葉の食物としての質がおちたためというよりは、優占的な種であるクロカワゲラが羽化してしまうためであろう

(図-7)。落葉の堆積は、シュレッターにとっての食物としてのみならず、コレクターにとっての FPOM 集積機構としても重要である (SHORT *et al.* 1980)。すなわち、それ自体 FPOM 源となるばかりでなく、流下 FPOM のトラップとしても作用する。したがって、リターバッグ中の落葉に対する FPOM の相対量は時間とともに増加していくことが予想されよう。本研究においてみられたコレクターのコロニゼーション・パターンは、このことが反映されているとおもわれる。

コロナイズ密度に樹種間で有意な差 ( $\alpha=0.05$ ) がみられたのは、シュレッターのみであった (表-3)。シュレッターは、機能群全体でみると、分解速度の大きなフサザクラを嗜好していた。コレクターおよびプレデターは、分類群ごとにみると選好性を示すものがあるものの、全体としては樹種に対する選好性はみとめられなかった。以上のことは、シュレッターがこの 2 樹種に対して選好性の差異を示したのは、食物としての質的差異にもとづくものであることを強く示唆している。日本産のシュレッターの樹種に対する嗜好性については報告例がなく、フサザクラ、チドリノキに対する潜在的な嗜好性の差異はわからない。しかし数多くの室内実験は、様々なシュレッターの種が微生物量が豊富な樹種をこのむことをあきらかにしており (KAUSHIK and HYNES 1971, CUMMINS and KLUG 1976 他)、樹種のもつ内的な分解速度がシュレッターの嗜好性の尺度となるとかんがえられている (ANDERSON and CUMMINS 1979)。したがって本研究の結果は、シュレッターが野外のコロニゼーションにおいても同様の選好性を示すことを示唆している。シュレッターの主要な各分類群についても、ほとんどのものがフサザクラに対する選好パターンをしめしたが、その差が有意となったのは 6 分類群のうちカワゲラ類の 3 群のみであり、トビケラ類 3 種の選好性は明瞭でなかった。各分類群についての樹種に対する摂食嗜好性と野外での選好性の関連については、さらに詳細な研究が必要である。

シュレッターの量が分解速度に影響をおよぼすかどうかという問題については、ひとつの証拠がえられた。すなわち、フサザクラ、チドリノキともに、メッシュサイズによってリターバッグ上のシュレッターの現存量に制限を生じ、現存量が小であった細メッシュバッグにおける分解速度は、粗メッシュバッグよりもちいさかった (表-1, 4, 図-8)。さらに、メッシュサイズ間のシュレッターの現存量の差が約 2.2 倍で有意に大きかったフサザクラ ( $P<0.05$ ) では、分解速度でも約 1.5 倍の差を生じ、有意に異なっていた ( $P<0.001$ ) が、チドリノキにおけるそれぞれの差は約 1.3 倍、約 1.1 倍で、いずれも有意ではなかった ( $P<0.05$ )。すなわち、樹種間でみれば、シュレッターの現存量の差の大きさと分解速度の差の大きさに相関がみられた。メッシュサイズの差異はシュレッターの量のみならず、分解に影響をあたえる様々な要因に差異を生じうる。第一に、水流による侵食・研磨作用への影響がかんがえられる。しかし、本研究ではリターバッグは流速がほぼゼロにちかい淵においたので、これらによる影響はほとんどないとおもわれる。同様に、リーフマテリアルの保持能力についても差異を生じているとはかんがえにくく、また落葉の残存質量は、粗メッシュ、細メッシュともに最大径が 10 mm (粗メッシュバッグの最大径に一致) 以上のもののみとしたので、これらの影響は考慮にいれなくてもよいであろう。したがって、同一樹種においては、コロナイズするシュレッターの現存量が大きければ、分解速度は大となると結論できる。樹種間で比較した場合には、かならずしもこの 2 つは相関しない。なぜならば、ある種のシュレッターは、高質の落葉を摂食する場合には摂食速度をたかめることが知られている (GOLLADAY *et al.* 1983) ので、同質の落葉間で比較するのではなければ、落葉上のシュレッターの量が摂食量に相関するとはかぎらないとかんがえられるからである。事実、本研究においても樹



種間のシュレッターの現存量には差がみられなかった ( $P > 0.05$ )。BENFIELD and WEBSTER (1985) は、アパラチア山脈の溪流において、地点間における樹種特有の分解速度の差が、ほぼ落葉上のシュレッターの個体数および密度の関数としてあらわされることをみだしている。しかし本研究では、メッシュサイズ間のシュレッターの密度に有意差はなく ( $P > 0.05$ )、むしろ細メッシュバッグのほうがたかい傾向があった。シュレッターグループを構成する種は様々であり、また実験期間中に大きく成長をとげる種が多い。ゆえに、シュレッターすべてをこみにして、実験期間全体で比較する場合には、落葉量あたりの個体数と現存量に相関があるとはかぎらない。シュレッター 1 個体による摂食速度は、あきらかに体重とともに増加するであろう。したがって一般的には、分解速度に影響をおよぼす落葉上のシュレッターの量は現存量であるとかんがえられ、本研究の結果もそれを支持している。

本研究で明らかにされたことは、以下の点である。①溪流におけるフサザクラ、チドリノキの分解速度は、これまでに報告されたものにくらべておそい部類に属していた。②落葉には様々な大型無脊椎動物がコロナイズし、その過程は摂食機能群によって異なっていた。③個体数、現存量ともに優占的なシュレッターはクロカワゲラ科 (Capniidae spp.) であった。④シュレッターは野外において、内的な分解速度がおおきいとかんがえられる樹種を選好していた。⑤樹種特有の分解速度には、コロナイズするシュレッターの現存量が影響をおよぼしていた。

## 要 旨

1. 本研究では、東京大学秩父演習林内の小溪流において、溪畔林中の優占樹種 2 種の分解速度をリターバッグ法によって測定し、大型無脊椎動物、特にシュレッターとの関連をあきらかにした。1986 年 11 月 19 日に、フサザクラ、チドリノキをそれぞれ封入した粗メッシュ、細メッシュのリターバッグを、溪流の淵、よどみの部分にせずめ、4 ヶ月、6 回にわたって 4 個ずつ回収した。

2. フサザクラ、チドリノキの分解速度は、これまでに報告されてきた樹種にくらべて、おそい部類 ( $k < 0.005$ ) に属していた。また分解速度は、粗メッシュ、細メッシュともに、フサザクラのほうがチドリノキよりも大きかった。メッシュサイズによる差は、フサザクラでは有意であったが、チドリノキではそうではなかった。窒素含有率は、2 種の落葉とも分解とともに次第に増加していく傾向がみられた。

3. リターバッグにコロナイズしていた大型無脊椎動物は、シュレッターのみならず、コレクターやプレデターも多かった。しかしコロニゼーション過程は、摂食機能群間でことなっていた。シュレッター中で、個体数・現存量ともに優占種であった分類群は、クロカワゲラ科であった。

4. シュレッターのリターバッグへのコロナイズ密度は、フサザクラでたかい傾向がみられたが、他の機能群では樹種間の差はみられなかった。このことは、シュレッターがこの 2 樹種に対して選好性の差異を示したのは、食物としての差にもとづくものであることを示唆している。

5. シュレッターの現存量は、2 樹種とも粗メッシュバッグのほうが細メッシュバッグよりも大であったが、メッシュサイズ間での有意差は、フサザクラのみでみとめられた。この関係は分解速度のそれに対応しており、シュレッターの現存量の大小が分解に影響をおよぼすことの証拠がえられた。密度では、メッシュサイズ間で有意差はみとめられなかった。

キーワード: 落葉分解, シュレッダー, 溪流生態系, コロニゼーション, 摂食機能群

### 引用文献

- ANDERSON N. H. and CUMMINS K. W. (1979): The influence of diet on the life history of aquatic insects. *J. Fish. Res. Board Can.* **36**: 335-342.
- ANDERSON N. H. and SEDELL J. R. (1979): Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Ann. Rev. Ent.* **24**: 351-377.
- BARLOCHER F. and KENDRICK B. (1973): Fungi and food preferences of *Gammarus pseudolimnaeus*. *Arch. Hydrobiol.* **72**: 501-516.
- BENFIELD E. F., JONES D. S. and PATTERSON M. F. (1977): Leaf pack processing in a pastureland stream. *Oikos* **29**: 99-103.
- BENFIELD E. F., PAUL R. W. and WEBSTER J. R. (1979): Influence of exposure technique on leaf breakdown rates in streams. *Oikos* **33**: 386-391.
- BENFIELD E. F. and WEBSTER J. R. (1985): Shredder abundance and leaf breakdown in an Appalachian Mountain stream. *Freshwat. Biol.* **15**: 113-120.
- BILBY R. E. and LIKENS G. E. (1980): Importance of organic debris dam in the structure and function of stream ecosystems. *Ecology* **60**: 1107-1113.
- BOCOCH K. L. (1964): Changes in the amount of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activity of the soil fauna. *J. Ecol.* **52**: 273-283.
- COWAN C. A., OSWOOD M. W., BUTTIMORE C. A. and FLANAGAN P. W. (1983): Processing and macroinvertebrate colonization of detritus in an Alaskan subarctic stream. *Holarctic Ecol.* **6**: 340-348.
- CUMMINS K. W. (1973): Trophic relations of aquatic insects. *Ann. Rev. Ent.* **18**: 183-206.
- CUMMINS K. W. (1974): Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* **24**: 631-641.
- CUMMINS K. W. and KLUG M. J. (1979): Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 147-172.
- CUMMINS K. W., SPENGLER G. L., WARD G. M., SPEAKER R. M., OVINK R. W., MAHAN D. C. and MATTINGLY R. L. (1980): Processing of confined and naturally entrained leaf litter in a woodland stream ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 952-957.
- DAVIS S. F. and WINTERBOURN M. J. (1977): Breakdown and colonization of *Nothofagus* leaves in a New Zealand stream. *Oikos* **28**: 250-255.
- EGLISHAW H. J. (1964): The distributional relationships between the bottom fauna and plant detritus in streams. *J. Anim. Ecol.* **33**: 463-476.
- ELWOOD J. W., NEWBOLD J. D., TRIMBLE A. F. and STARK R. W. (1981): The limiting role of phosphorus in a woodland stream ecosystem: effect of P enrichment of leaf decomposition and primary producers. *Ecology* **62**: 146-158.
- FISHER S. G. and LIKENS G. W. (1973): Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol. Monogr.* **43**: 421-439.
- GOLLADAY S. W., WEBSTER J. R. and BENFIELD E. F. (1983): Factors affecting food utilization by leaf shredding aquatic insect: leaf species and conditioning time. *Holarctic Ecol.* **6**: 157-162.
- HAWKINS C. P. and SEDELL J. R. (1981): Longitudinal and seasonal changes in functional organization of macroinvertebrate communities in four Oregon streams. *Ecology* **62**: 387-397.
- HERBST G. N. (1980): Effects of burial on food value and consumption by aquatic invertebrates in a lowland forest stream. *Oikos* **35**: 411-424.
- IVERSEN T. M. (1973): Decomposition of autumn-shed beech leaves in a spring-brook and its significance for the fauna. *Arch. Hydrobiol.* **72**: 305-312.
- 可児藤吉 (1944) 溪流棲昆虫の生態. 古川春男編「昆虫 (上)」 pp. 171-317. 研究社, 東京.
- KAUSHIK N. K. and HYNES H. B. N. (1971): The fate of dead leaves that fall into streams. *Arch. Hydrobiol.* **68**: 465-515.
- MATHEWS C. P. and KOWALCZEWSKI A. (1969): The disappearance of leaf litter and its contribution to production in the River Thames. *J. Ecol.* **57**: 543-552.
- MERRITT R. W. and CUMMINS K. W. eds. (1984): *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*, 2nd eds. Kendall/Hunt Publishing Co., Dubuque, Iowa, U. S. A.

- MINSHALL R. W. (1984): Aquatic insect-substratum relationships. In V. H. Resh and D. M. Rosenberg, eds. "The Ecology of Aquatic Insects." Praeger Publishers, New York, U. S. A. pp. 358-400.
- MUTCH R. A., STEEDAN R. J., BETRÉ S. B. and PRITCHARD G. (1983): Leaf breakdown in a mountain stream: a comparison of methods. Arch. Hydrobiol. **97**: 89-108.
- NAIMAN R. J. and SEDELL J. R. (1979): Characterization of particulate organic matter transported by some Cascade Mountain streams. J. Fish. Res. Board Can. **36**: 17-31.
- OLSON J. S. (1963): Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology **44**: 322-330.
- PETERSEN R. C. and CUMMINS K. W. (1974): Leaf processing in a woodland stream. Freshwater Biol. **4**: 343-368.
- PIDGEON W. J. and CAIRNS S. C. (1981): Decomposition and colonization by invertebrates of native and exotic leaf material in a small stream in new England (Australia). Hydrobiologia **77**: 113-127.
- REICE S. R. (1974) Environmental patchness and the breakdown of leaf litter in a woodland stream. Ecology **55**: 1271-1282.
- REICE S. R. (1977) The role of animal associations and current velocity in sediment-specific leaf litter decomposition. Oikos **29**: 357-365.
- REICE S. R. (1980): The role of substratum in benthic macroinvertebrate microdistribution and litter decomposition in a woodland stream. Ecology **61**: 580-590.
- ROSSET J., BÄRLOCHER F. and OERTLI J. J. (1982): Decomposition of conifer needles and deciduous leaves in two Black Forest and two Swiss Jura streams. Int. Rev. Ges. Hydrobiol. **67**: 695-711.
- ROUNICK J. S. and WINTERBOURN M. J. (1983): Leaf processing in two contrasting beech forest streams: effect of physical and biotic factors on litter breakdown. Arch. Hydrobiol. **96**: 448-474.
- SHORT R. A., CANTON S. P. and WARD J. V. (1980): Detrital processing and associated macroinvertebrates in a Colorado mountain stream. Ecology **61**: 727-732.
- STRAHLER A. N. (1957) Quantitative analysis of watershed geomorphology. Trans. Amer. Geogr. Union **38**: 913-920.
- SUBERKROPP K., GODSHALK G. L. and KLUG M. J. (1976): Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. Ecology **57**: 720-727.
- TRISKA F. J. and SEDELL J. R. (1976): Decomposition of four species of leaf litter in response to nitrate manipulation. Ecology **57**: 783-792.
- VANNOTE R. L., MINSHALL R. W., CUMMINS K. W., SEDELL S. R. and CUSHING C. E. (1980): The river continuum concept. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **37**: 130-137.
- WALLACE J. B., WEBSTER J. R. and CUFFNEY T. F. (1982): Stream detritus dynamics: regulation by invertebrate consumers. Oecologia **53**: 197-200.
- WEBSTER J. R. and BENFIELD E. F. (1986): Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. Ann. Rev. Ecol. Syst. **17**: 567-594.

(1989年6月21日受理)

### Summary

1. Decomposition rates of autumn-shed leaves of two tree species were determined using two kinds of mesh size bags in a mountain forest stream in the Tokyo University Forest in Chichibu, Saitama Pref., Japan. Coarse and fine mesh bags of *Euptelea polyandra* (Eupteleaceae) and hornbeam maple *Acer carpinifolium* (Aceraceae) were placed in pools or alcoves in late-November 1986, and sampled over a 119-day period.

2. Decomposition rates of the two species were classified as category "slow" ( $k < 0.005$ ). *Euptelea* leaves showed faster processing rates than *Acer* leaves in both mesh bags. *Euptelea* leaves in coarse mesh bags had a significantly faster rate (1.5 times) than fine mesh bags, but the rates of *Acer* leaves in both mesh bags were not significantly different (1.1 times). Percent nitrogen content of leaves of both species gradually increased through the experimental period.

3. Colonizing macroinvertebrates of leaf detritus were mainly composed of shredders,

collectors and predators. Colonization patterns of these functional groups were not the same. Dominant shredder taxon in both numbers and biomass was Capniidae spp.

4. Mean density of shredders in *Euptelea* bags was significantly higher than that in *Acer* bags, while other functional groups showed similar densities on both leaf species. This indicates that the difference of shredder densities on two leaf species must be due to the difference of food preferences of shredders in leaf species, not to other factors, e. g. substrate suitabilities in leaf species.

5. Mean biomass of shredders per leaf weight in coarse mesh bags was greater than that in fine mesh bags in both leaf species (*Euptelea*: 2.2 times, *Acer*: 1.3 times), but a significant difference in both mesh bags was found only in *Euptelea* bags. Comparison of the decomposition rates and colonized shredder abundance of two bag types demonstrates that shredder abundance, if expressed as biomass, was the important factor in determining decomposition rates of leaf detritus in this stream.

**Key words:** colonization, functional feeding groups, leaf decomposition, shredders, stream ecosystem