

公益信託エスペック地球環境研究・技術基金

2020 年度 助成金研究報告書

森林の更新履歴と河川生物群集の関連性：
長期的な森林管理に向けて

はじめに

森林は、溪流環境の形成において、土砂の流出を抑制することや、有機物を供給すること、日射量を調整するといった重要な役割を果たしている。このため溪流の状態は、隣接する森林斜面の状態と密接に関連している（例えば、Gomi et al. 2002; Richardson, 2019）。そして、皆伐などの森林攪乱が一度溪流に影響を与えると、生息地の状態や溪流の個体群の回復には数十年かかることがある（Keeton et al. 2007; Wallace et al. 2015）。例えば、倒木の供給や溪岸を安定させる根などの森林機能が回復するには、森林の長期的な成長が必要である（Frissell et al., 1986）。また、樹冠の閉鎖やそれに伴う遮光、リター（落葉落枝）の供給といった機能は、長期的な森林の成長段階に左右される（Franklin et al., 1987）。したがって、森林攪乱の長期的影響を理解することは、溪流の環境や生態系を管理する上で重要な鍵となる。

森林は、さまざまな自然的なイベントによって、さまざまな空間的・時間的スケールで攪乱を受ける（Franklin et al., 2002; Swanson et al., 1988）。その結果として、さまざまな森林遷移の段階によって形成されたモザイク景観は、生物多様性と生態系機能の維持に貢献していると考えられている。このような機能的な空間的、時間的な不均一性を考慮してその機能を回復することは、現在の人工林における今後の森林管理の大きな課題の一つである（Lindenmayer, Messier, & Sato, 2016; Mori, Lertzman, & Gustafsson, 2017）。森林の攪乱は、溪流環境や生態系にダメージを与える一方で、水文学的、生物学的、栄養的なプロセスを介して、河川の個体群、群集、食物網の維持に貢献している可能性がある（Swanson et al., 2011）。したがって、皆伐による生態系へのインパクトを軽減するためには、攪乱を抑制するだけでなく、機能的な攪乱サイクルを含めることが重要であり、自然の攪乱を模倣するという観点からこの人為的な攪乱の負の影響を制御することが重要である（Sibley, Kreutzweiser, Naylor, Richardson, & Gordon, 2012）。このような観点から、森林火災は大規模な空間スケールでの主要な自然攪乱として認識されており、溪流環境や生態系に与える影響は伐採と比較して議論されてきた（例えば、Mellon et al., 2008; Minshall, 2003; Moore & Richardson, 2012; Verkaik et al., 2013）。しかし、より小さなスケールでは自然の森林攪乱が河川の生物に与える影響を人為的な森林攪乱と比較されることは少ないのが現状である。

集水域内の部分的な皆伐など、小規模な森林伐採でも、樹冠の開放、藻類バイオマスの増加や関連するボトムアッププロセスに基づく長期（40～70年）の変化が報告されている（Kaylor & Warren, 2017; Heaston, Kaylor, & Warren, 2018）。商業的な森林伐採は、小さなブロックローテーションを用いて行われることが多く（例：図 1b）、この攪乱の累積効果はその負の影響を強め得ると考えられている（MacDonald, 2000; Ripley, Scrimgeour, & Boyce, 2005）。先行研究の多くは、単一かつ大規模（集水域規模）な伐採に焦点を当てる傾向があり（例えば、Lowe & Bolger, 2002; Zhang, Richardson, & Pinto,

2009)、小規模な伐採の長期的な累積効果は、河川生物への負の影響を理解し制御する上での課題となっている。

小規模な自然的な森林攪乱には、害虫の発生、風倒木、あるいは斜面崩壊や土石流などの地形学的事象がある (Swanson et al., 1988)。斜面崩壊は、斜面の森林における重要な自然攪乱であり (図 1a)、隣接する溪流やその下流河川に攪乱のカスケードを引き起し得る (Nakamura, Swanson, & Wondzell, 2000)。土石流は、河川生物群集の組成変化を促し、短命種 (1年未満) や下流に広く分布するジェネラリスト種へと変化させることが報告されているが (Kobayashi, Gomi, Sidle, & Takemon, 2010)、しかし森林斜面の崩壊が直接河川生物に与える直接的な影響についてはほとんど知られていない。河床形態などの生息環境は、隣接する斜面や集水域からの土砂や倒木の流出により変化する (例: Gomi, Sidle, Bryant, & Woodsmith, 2001)。さらに、斜面崩壊が発生した後、露出した土壌は堆積物を供給し、100年という時間スケールで植生を変化させる (Korup, Densmore, & Schlunegger, 2010; Seiwa et al. 2013)。したがって、このような歴史的な小規模森林攪乱の影響を調べることは、河川生態系を維持する攪乱のサイクルを理解するのに有効であると考えられる。

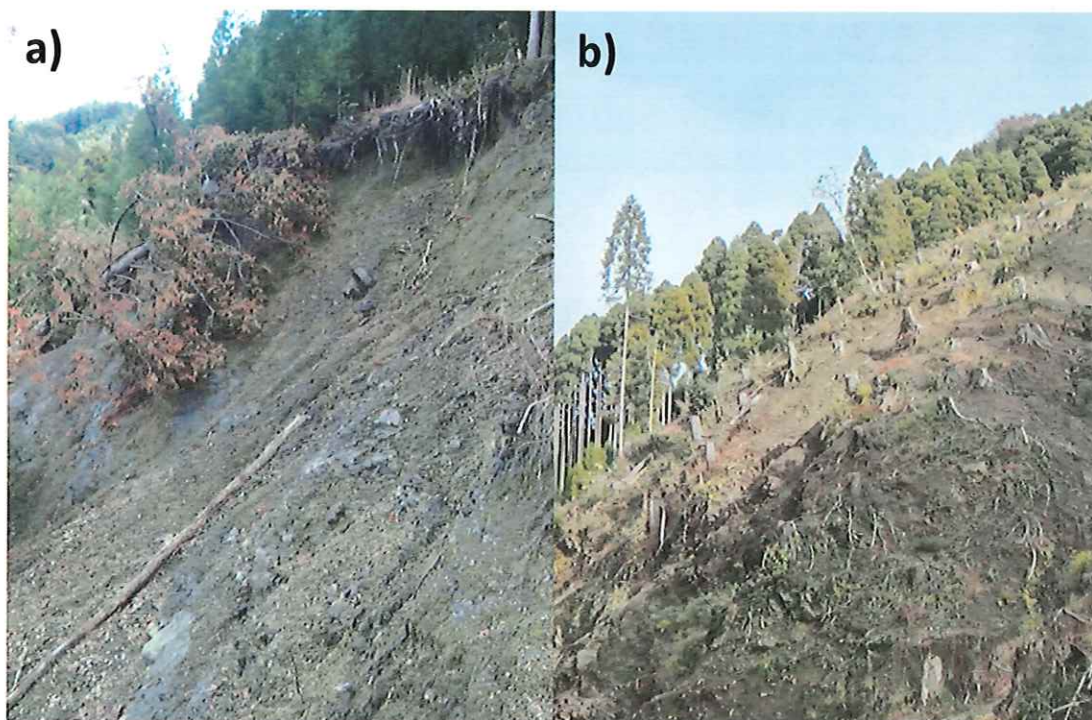


図1 a) 斜面崩壊と b) 皆伐による森林攪乱の例

溪流に生息する水生昆虫を中心とした無脊椎動物の機能的摂食群（餌の食べ方や対象の差異による分類）のうち、破碎食者は落葉を餌とし、分解することを通して、河川食物網において重要な役割を果たしている。しかし、リターの供給量や河床の状態は森林の成熟度や土砂の流出量に依存することから、破碎食者は森林の攪乱に敏感である（Vieira, Clements, Guevara, & Jacobs, 2004; Nislow & Lowe, 2006; Zhang, Richardson, & Pinto, 2009）。さらに、寿命の長い（数年単位）の種は、森林攪乱後の再定着・再増加が困難になる可能性がある。これは、森林攪乱に関連した影響や、河川の不適または不安定な状態が長く続くためである（Cross, Wallace, Rosemond, & Eggert, 2006; Townsend, Uhlmann, & Matthaei, 2008）。さらには、氷河期の遺存種は、小規模で寒冷な渓流域に分布が限定される傾向があり、こうしたスペシャリストは溪流群集の重要な構成要素となっている（Hughes, Schmidt, & Finn, 2009）。ミネトワダカワゲラ *Scopura montana*（Plecoptera: Scopuridae、図 2）は、日本列島中部や朝鮮半島に分布する氷河期の遺存種であり、成虫になるまで 3~4 年生きる破碎食者のカワゲラである（Ida, 1994; Richardson, 2019）。本種の分布は溪流に限られており（Ida, 1994）、また翅のない成虫は広く分散することができないため、生息地の攪乱後の再定着は難しいと考えられる。したがって、本種は森林の攪乱に脆弱であると考えられ、過去の森林攪乱の長期的な影響を調べるための良い指標となり得る。



図 2 氷期の遺存種であるミネトワダカワゲラの終齢幼虫

森林攪乱のインパクトはその累積的な影響により溪流環境と生物に対して負のインパクトを強めると考えられる。しかし、人為的な森林攪乱（例：皆伐）と自然の森林攪乱の違いは、小規模なものではあまり検討されてこなかった。したがって、森林攪乱の履歴効果を明らかにするために、二次林の長期（数十年から百年）の森林の伐採の履歴と、集水域内の部分的な森林攪乱と定義される小規模な森林攪乱に着目した。そして、斜面崩壊の影響と比較して、小規模皆伐の長期的かつ累積的な影響が溪流環境の状態とミネトワダカワゲラの個体数に及ぼす影響を調べることを目的とした。これらの結果に基づいて、長期的に森林と溪流のつながりにおける、自然の攪乱を模倣した森林管理のために、小規模な森林攪乱が河川の個体群に与える役割について議論した。

研究の方法

調査対象地

日本の中央部（北緯 36～37 度、東経 139～140 度）群馬県に位置する東京農工大学の演習林であるフィールドミュージアム草木で現地調査を行った。調査した流域は、渡良瀬川の上流部に位置する標高 600～1200m の約 400ha の範囲である（図 3）。この流域の森林は、シオジ *Fraxinus platypoda* やミズナラ *Quercus crispula* などの自然林および植栽された落葉樹と、スギ (*Cryptomeria japonica*) やヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*) などの針葉樹人工林で構成されている。これらの森林は商業的、試験的に伐採・植林（更新）されており、過去 120 年間の森林更新の履歴が記録されている。このデータには、各ブロックの植栽年が含まれており、集水域内の累積伐採面積は、前世紀に皆伐された履歴として使用可能である（図 3b）。日本では、一部の地域で溪畔林での森林伐採が規制されているものの、当調査地では規制されていない。そのため、伐採ブロックに溪畔が含まれている場合、溪畔の森林は同様に伐採されたものである。人工林の樹齢は 22 年から 104 年で、中央値は 66 年であった。予備的な分析では、森林の年齢（集水域内の直近の伐採ブロックからの経過年数）は、溪流の状態とミネトワダカワゲラの生息数との間に明確な関連性を示さなかった。そのため、本研究では過去 100 年以内に発生した攪乱を累積的に考慮して、溪流環境およびミネトワダカワゲラ個体数との関連を検討した。

斜面崩壊の面積を定量的に把握し、皆伐の影響と比較するために、表層崩壊の痕跡を調べた。LiDAR データによるオルソ画像から得られた等高線図（5m）を用いて、斜面の遷急線（等高線の急激な変化）を抽出し、その面積を抽出した（図 3a）。このような斜面崩壊の痕跡は、発生から 70 年以上経過しても追跡可能であり（Migoñ et al. 2014）、森林攪乱の長期的な影響を定量化するのに有用である。実際、この痕跡は、樹齢 120 年以上の森林でも発見され、かつ周囲の森林とは同様の樹高であったことから、それらの斜面崩壊は少なくとも 120 年前に発生したことが推察された。したがって、抽出された斜面崩壊の痕跡は、植林の記録と同様に、100 年程度の時間スケールをカバーすることが可能であると考えられた。また、裸地や若木に覆われた最近の斜面崩壊は発見されなかった。したがって、斜面崩壊の発生時期を特定することはできなかったが、抽出された範囲は、皆伐と同様の時間的範囲の長期的な森林攪乱の影響を検討することが可能である。このように斜面の崩壊痕跡を抽出した後、ArcGIS（バージョン 10.4.1）を用いてその面積を定量化した。

現地調査

夏期（8 月～9 月）に、本調査対象森林内の標高 816 m から 1048 m までの 39 の一次河川において、それぞれ 10 m の調査区間を設け調査を行った（図 3、表 1）。調査河

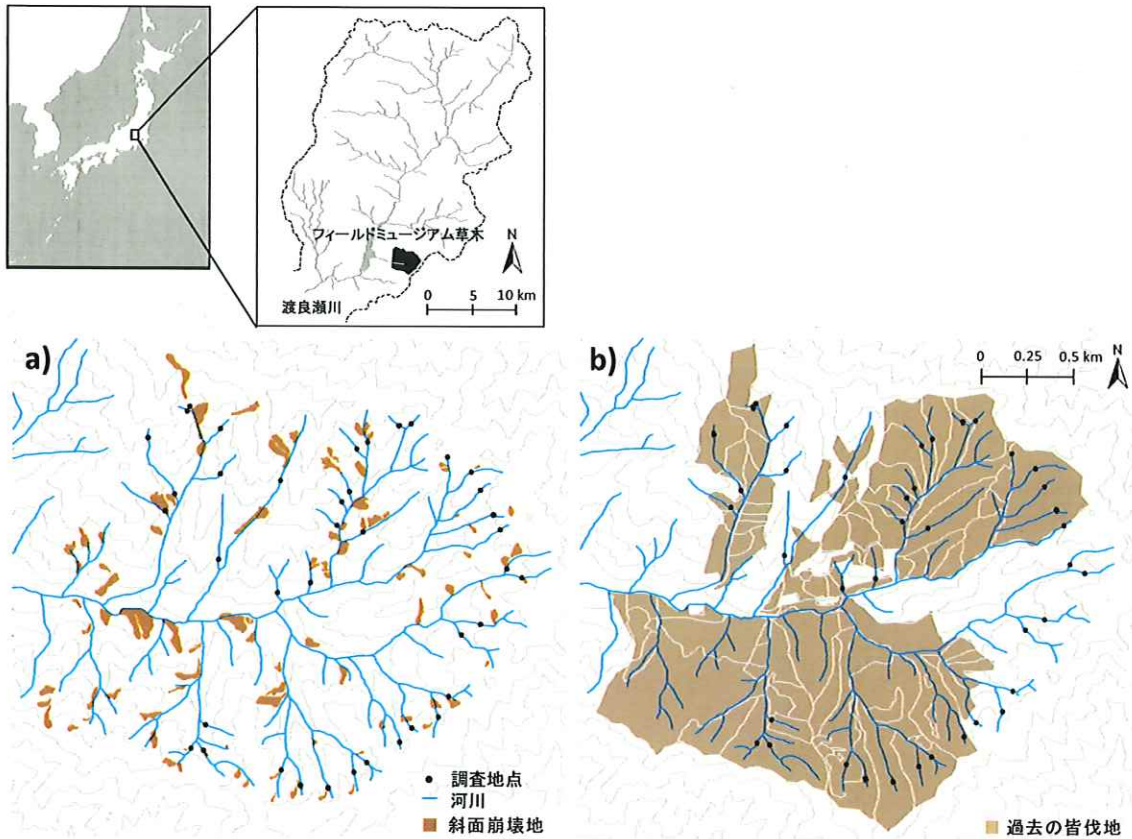


図3 調査対象地のフィールドミュージアム草木の位置と、調査対象地内の a) 斜面崩壊跡地と b) 皆伐跡地。b) の白線はそれぞれの皆伐ブロックを示す。

	平均	レンジ
流路幅 (m)	0.5	0.2-1.0
最大水深 (cm)	6.0	1.0-17.0
樹冠被覆率	0.65	0.50-0.90
河床材料粗度(スコア)	3.5	1.9-4.6
リターパッチ面積 (m ²)	0.62	0.07-2.27
水温 (°C)	15.2	11.9-18.3
標高 (m)	955	816-1048
集水面積 (ha)	2.35	0.22-5.92
斜面崩壊地の数	1.0	0-3
斜面崩壊の面積 (ha)	0.21	0-0.77
皆伐地の数	1.5	0-7
皆伐地面積 (ha)	1.74	0-4.38

表1 調査地点における溪流の環境に関する変数と集水域の森林攪乱の変数の平均とレンジ (最小-最大)

川は小さいものの、冬の低流量の季節でも流水が確認された。成熟したミネトワダカワゲラの繁殖は晩秋から初冬にかけて観察され (Ida, 1994)、夏のサンプリングは繁殖に向かう個体群の状態を示している。調査区間は、一般的にステップ (階段状の小滝) - プール (淵) の繰り返し構造を有している。現地調査では、まず、河川の幅、水深、河床材料、リター被覆、樹冠被覆、水温といった溪流環境を測定した。

物理的な環境については、10m のリーチに沿って 5 つのポイント (2m 間隔) で測定し、水面の幅は流路幅として、水深は断面の中心で測定した。統計分析にはそれぞれの項目の平均値を用いた。また、最大水深は区間内の最も深い淵で測定した。流路幅と水深を測定した同じ地点で、河床材料の種類を 6 つのカテゴリーに分類した。1: 岩盤、2: シルト・砂 (粒径 2mm 未満)、3: 細礫 (2-4mm)、4: 中礫 (4-64mm)、5: 大礫 (64-256mm)、6: 巨礫 (256mm 以上)。これらのカテゴリーは、河床が滑らか (smooth) な状態から粗い状態までの度合いを表しており、5 つのポイントの平均点を各サンプル区間の河床の粗度の指標とした。流路の河床にあるリターパッチ (パッチの最大辺の長さが 30cm 以上) の大きさを各サンプル区間で計測し、その累積値をリターパッチ面積とした。サンプリングした区間の上方の樹冠被覆率は、その区間の中央で、円形のビューイングチューブ (内径 10cm、長さ 30cm) を用いて評価した (Piccolo & Wipfli, 2002)。サンプリングしたすべての区間には溪畔林があったが、過去の森林破壊の影響で森林の発達度合いは異なっていた。したがって、樹冠被覆率は、森林の遷移の度合いや、遮光やリターの供給による河川の機能を示していると考えられる。水温は正午頃 (12:00~15:00) に測定したため、夏場の 1 日の最高水温を表す値となっている。溪流の状態を測定した後、D フレームネット (メッシュサイズ 1mm) を用いて、3 人で 10m のサンプリング区間ごとに 10 分間かけて溪流の河床材料やリターを採取した。採取後、ミネトワダカワゲラの個体を拾い上げてカウントし、その後河川に戻した。

統計解析

まず、過去 100 年間の森林攪乱の発生が溪流の状態とミネトワダカワゲラの生息に与える影響を調べた。まず、過去 100 年間に発生した森林攪乱のうち、斜面崩壊のみが発生したもの ($n = 7$)、皆伐のみが発生したもの ($n = 16$)、斜面崩壊と皆伐の両方が発生したもの ($n = 15$) の 3 種類の集水域で、河川の状態とミネトワダカワゲラの生息数を比較した。皆伐と斜面崩壊がともに発生していない非攪乱の集水域は、この流域ではまれであった ($n = 1$)。そのため、この統計分析には非攪乱の調査地点は含めなかったが、参考値として使用した。この調査地点でのミネトワダカワゲラの存在量は 4 個体、個体密度は 2.67 個体/m² であり、これは夏場の自然林における流域における同じ Scopuridae 属 (*Scopura longa*) の他の研究と同様であった (2.04 個体/m², Nukazawa, Arai, Kazama, & Takemon, 2018)。このように、私たちの非攪乱のサイトの値は、有効な

基準であると考えられた。分散分析を実施して、3つの集水域タイプ間の河川条件とミネトワダカワゲラの存在量を比較した。分散の均一性と正規性の仮定を満たすために、流路幅、最大水深、リターパッチ面積については対数変換したデータを用い、ミネトワダカワゲラの存在量については平方根変換した値を用いた。過去の森林攪乱の種類による違いは、中央値、25-75%、四分位範囲の1.5倍外の値を用いた生データの箱ひげ図を用いて表した。

次に、森林攪乱の詳細な影響を調べるために、集水域内における累積面積を用いて各森林攪乱の大きさを評価した。また、森林攪乱は、各河川の固有の条件に加えて、河川の状態を変更することで、ミネトワダカワゲラの生息数に間接的に影響を与える可能性がある。したがって、森林攪乱による変化を含む河川条件の影響（すなわち、過去の森林攪乱のレジームとミネトワダカワゲラの豊富さとの間の間接的な関係）を考慮する必要ある。このため、piecewise 構造方程式モデル (SEM) を用いて、それぞれの関連性を分離し、定量化した。SEM は、このような河川条件の間接的な影響を検証したり、単一回帰では隠れてしまう因果ネットワーク内の部分的なリンクの影響を定量化したりするのに適している。また、piecewise SEM は、ランダム効果や非正規分布を含むことが可能である (Lefcheck, 2016)。これに基づいて、森林攪乱の種類ごとに1つずつ、2つのSEMを用いてそれぞれの攪乱の影響を解析した（すなわち、斜面崩壊モデルと皆伐モデル）。焦点となる森林攪乱（例えば、皆伐）の効果を明らかにするため、集水域内の森林攪乱の累積面積を独立変数とし、他のタイプの攪乱発生（例：斜面崩壊のみ、斜面崩壊と皆伐の両方）の効果をランダム効果として考慮した。内生的な応答変数として、溪流環境の変数（樹冠被覆、水温、流路幅、最大水深、河床粗度、リターパッチ面積）をSEMに含めた。これらは正規分布を仮定しているため、流路幅、最大水深、リターパッチ面積はANOVAと同様に対数変換したデータを用い、応答変数であるミネトワダカワゲラの生息数は生データを用いて負の二項分布としてSEMに含めた。因果ネットワークの中で、各パス（部分回帰）の有意性（p値）を用いて、各リンクの有効性を評価した。これに基づき、有効な河川変数と攪乱の規模の間の部分回帰は、森林攪乱に対する応答として示される。また、これらのモデルでは、溪流環境の変数間の相関も考慮した。

上記のSEMの結果の妥当性を確認するために、さらに2つのバリエーションのSEMをテストしました。サンプリングには同等の規模の河川のみを選んだが、その集水域面積は非常に多様であった（表1）。調査地点の集水域面積（上流-下流の位置条件）の違いは、攪乱規模、溪流環境、ミネトワダカワゲラの生息数の関係に影響を与える可能性がある。なぜなら、集水域が広ければ、流路の幅が広く、水温が高く、樹冠被覆が小さくなる可能性があるためである。この影響を検証するために、2つのSEMに集水域を独立変数として加えたSEMを用いた。さらに、集水域における伐採面積の上限は斜面崩壊面積よりもはるかに大きかったため、伐採と斜面崩壊による攪乱が溪流環境とミ

ネトワダカワゲラの生息数に与える影響について質的に比較するために、斜面崩壊と同じ攪乱面積のサイト (< 0.77 ha, n = 13) を用いて、皆伐のみの別のモデルをテストした (すなわち、伐採面積と斜面崩壊面積の範囲の違いによる影響を取り除いた)。

SEM の適合性を評価するために、すべての変数が独立である (すなわち、すべてのパスが応答変数を予測するのに有効ではない) という仮説に基づく Shipley の d-separation test を用いた (Shipley, 2000)。この一連の解析は、R バージョン 3.5.2 のパッケージ piecewiseSEM を用いて行った (Lefcheck, 2016; R Core Team, 2018)。

結果

過去の斜面崩壊は39の調査地点のうち22地点で、皆伐は31地点で確認された。斜面崩壊と皆伐の両方が発生したのは15地点であった。斜面崩壊による森林攪乱は平均0.21(標準偏差±0.19)ha、頻度1.0(±1.1)であり、皆伐による森林攪乱は平均1.74(±1.21)ha、頻度1.9(±1.4)であった。このように、斜面崩壊と比較して、皆伐による攪乱面積は大きかった。

過去に発生した攪乱の種類によって、溪流の変数やミネトワダカワゲラの生息数に有意な差は見られなかった(図4)。しかしながら、その傾向について検討すると、斜面崩壊があった河川の最大水深の中央値の観測値は、皆伐のみの場所よりも大きい傾向があった(斜面崩壊のみ:6.9cm、伐採のみ:4.0cm、斜面崩壊と伐採:6.0cm)(図4b)。同様に、斜面崩壊が起こった場所の河床粗度スコアも、皆伐のみの場所よりも大きい傾向にあり(斜面崩壊のみ:3.7、皆伐のみ:3.1、斜面崩壊と皆伐:3.5)(図4c)、斜面崩壊の発生後には河床の素材が粗くなっている傾向が示された。また、ミネトワダカワゲラの生息数の中央値は、斜面崩壊のみの地点の方が皆伐のみの地点よりも大きい傾向にあった(斜面崩壊のみ:11;伐採のみ:5;斜面崩壊と伐採:6)(図4g)。

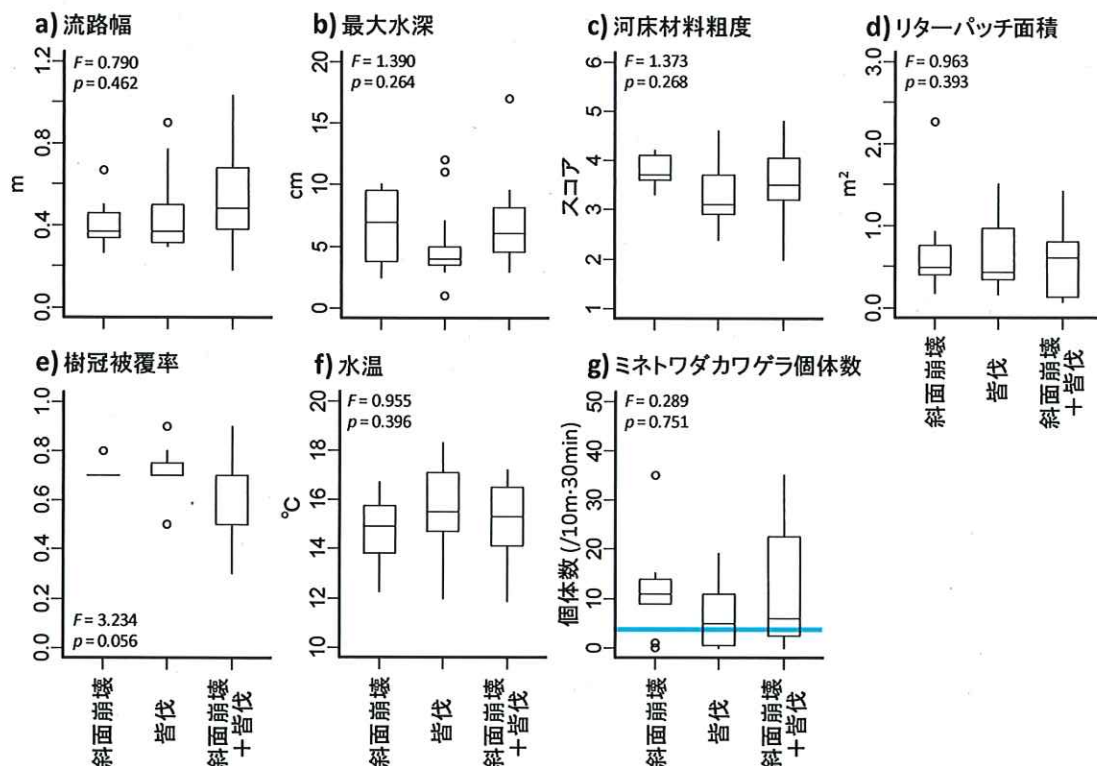


図4 集水域の攪乱タイプ別の溪流環境とミネトワダカワゲラ個体数の箱ひげ図。水色の横線は非攪乱溪流における参考値。

さらに、斜面崩壊のあった地点では、非攪乱地点よりも生息数が多く (4)、この自然攪乱はミネトワダカワゲラの個体群に必ずしも悪影響を与えていないことが示唆された。そして皆伐が行われた地点では、斜面崩壊のみの攪乱地点に比べて水温の中央値が高い傾向にあった (斜面崩壊のみ: 14.9°C、伐採のみ: 15.5°C、斜面崩壊と伐採: 15.3°C) (図 4f)。

SEM を用いて過去の森林攪乱の大きさを考慮することで、森林攪乱が溪流の環境変数のトレンドに与える影響と、ミネトワダカワゲラの生息数との間接的な関連性が明らかになった。斜面崩壊の SEM には予測可能な (有意な) 経路が含まれており (Fisher's $C = 20.38$, $p = 0.906$)、累積斜面崩壊面積が流路幅と河床粗度に正の影響を与えることが示されたが、溪流環境はミネトワダカワゲラの生息量に影響を与えなかった (図 5a, 表 2)。また、皆伐の SEM の変数においても予測可能なパスが含まれており (Fisher's $C = 30.52$, $p = 0.436$)、皆伐の累積面積は流路幅に正の影響を与えたが、樹冠被覆率には負の関係があった (図 5b, 表 3)。さらに、水温と川幅はミネトワダカワゲラの生息数に負の効果があった (図 5b, 表 3)。斜面崩壊と皆伐による攪乱に対する異なる応答は、樹冠被覆 (斜面崩壊: 係数 = -0.096, $p = 0.526$ 、皆伐: 係数 = -0.060, $p = 0.001$ 、図 6a, b) と河床粗度 (斜面崩壊: 係数 = 1.410, $p = 0.037$ 、皆伐: 係数 = 0.021, $p = 0.816$ 、図 6c, d) で見られた。なお、これらの SEM では、森林攪乱の面積とミネトワダカワゲラの生息数 (表 2 および 3)、および溪流環境の変数間に有意な関連性は見られなかった。

集水域面積を独立変数加えたモデルでも、皆伐面積が流路幅 (係数 = 0.044, $p = 0.036$) と樹冠被覆率 (係数 = -0.067, $p < 0.001$) の有効な予測因子であり、水温と水路幅は依然としてミネトワダカワゲラの生息数を予測した (水温: 係数 = -0.271, $p = 0.029$ 、流路幅: 係数 = -3.258, $p = 0.043$) (フィッシャーの $C = 21.44$, $p = 0.874$)。しかし、斜面崩壊のモデル (Fisher's $C = 21.48$, $p = 0.872$) では、集水域と流路幅の間に正の関係があることを除いて、因果ネットワークのどのパスも有意に予測しなかった。

斜面崩壊面積が同じレンジの皆伐面積を用いた SEM を比較したところ (Fisher's $C = 37.98$, $p = 0.150$)、伐採面積と河川条件の間には有意な効果は見られなかったものの、水温とミネトワダカワゲラの生息数の間には負の関係が有意な効果となった (係数 = -0.338, $p = 0.021$)。また、最大水深もミネトワダカワゲラの生息量と関連していた (係数 = 1.870, $p = 0.041$)。以上のことから、皆伐は攪乱面積が小さい場合でも、水温とミネトワダカワゲラの生息数との間に負の関係を引き起し、この関係は斜面崩壊よりも敏感であることが示唆された。

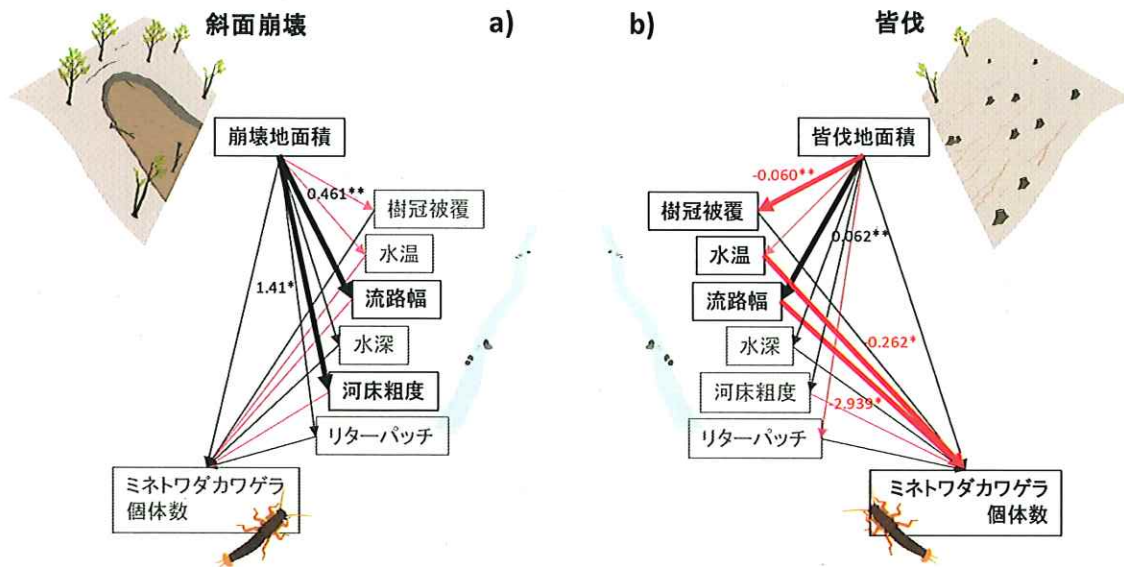


図5 構造方程式モデルを用いた森林攪乱の累積面積が溪流環境への影響を介してミネトワダカワゲラ個体数に与える影響。太い矢印は有意なパスを表し、数値はその係数を表す。アスタリスクはそれぞれのパスのp値 (**: < 0.01; *: < 0.05)。黒い矢印は正の効果を示し、赤い矢印は負の効果を示す。

表2 図5aに示した斜面崩壊の影響に関する構造方程式モデルのパスの部分回帰変数

パス	係数	標準誤差	p 値
崩壊地面積 → 樹冠被覆	-0.096	0.150	0.526
崩壊地面積 → 水温	-1.329	1.532	0.392
崩壊地面積 → 流路幅	0.461	0.163	0.008
崩壊地面積 → 水深	0.250	0.234	0.292
崩壊地面積 → 河床粗度	1.410	0.649	0.037
崩壊地面積 → リターパッチ	0.338	0.379	0.378
樹冠被覆 → ミネトワダカワゲラ個体数	0.627	1.237	0.613
水温 → ミネトワダカワゲラ個体数	-0.246	0.127	0.053
流路幅 → ミネトワダカワゲラ個体数	-2.346	1.336	0.079
水深 → ミネトワダカワゲラ個体数	0.959	0.855	0.262
河床粗度 → ミネトワダカワゲラ個体数	-0.074	0.373	0.843
リターパッチ → ミネトワダカワゲラ個体数	0.253	0.557	0.650
崩壊地面積 → ミネトワダカワゲラ個体数	1.069	1.143	0.350

表3 図5bに示した皆伐の影響に関する構造方程式モデルのパスの部分回帰変数

パス	係数	標準誤差	p 値
皆伐地面積 → 樹冠被覆	-0.060	0.017	0.001
皆伐地面積 → 水温	-0.058	0.209	0.784
皆伐地面積 → 流路幅	0.062	0.022	0.009
皆伐地面積 → 水深	0.016	0.030	0.610
皆伐地面積 → 河床粗度	0.021	0.089	0.816
皆伐地面積 → リターパッチ	-0.035	0.051	0.490
樹冠被覆 → ミネトワダカワゲラ個体数	1.700	1.586	0.284
水温 → ミネトワダカワゲラ個体数	-0.262	0.123	0.033
流路幅 → ミネトワダカワゲラ個体数	-2.939	1.422	0.039
水深 → ミネトワダカワゲラ個体数	1.110	0.848	0.190
河床粗度 → ミネトワダカワゲラ個体数	-0.027	0.335	0.936
リターパッチ → ミネトワダカワゲラ個体数	0.555	0.511	0.278
皆伐地面積 → ミネトワダカワゲラ個体数	0.285	0.204	0.164

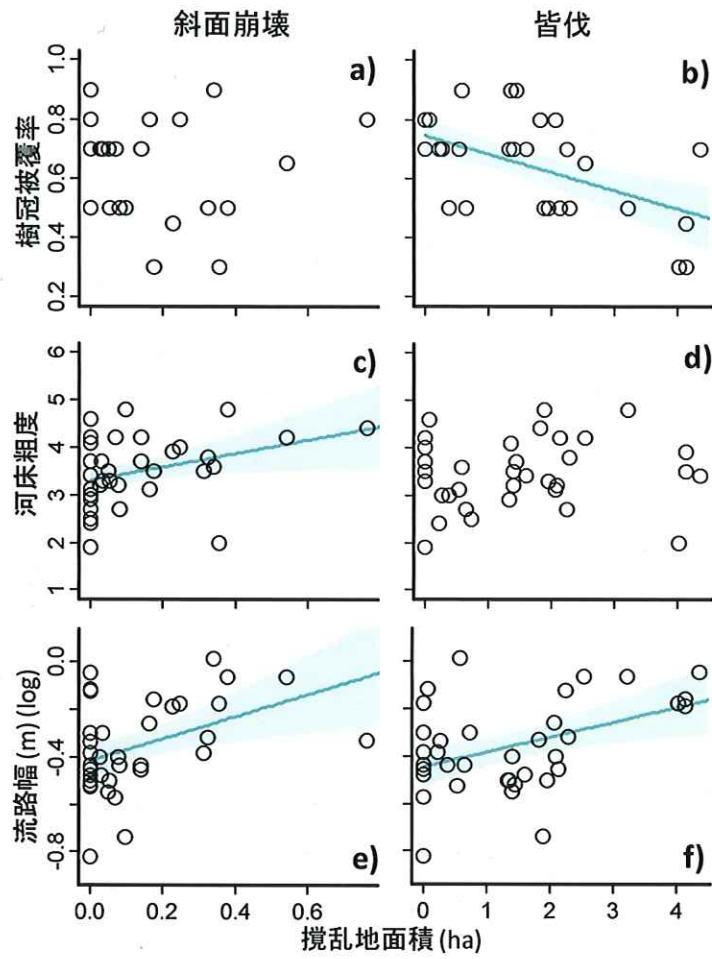


図6 図5に示した攪乱地面積と溪流環境の変数の関係の主な斜面崩壊と皆伐の差異。回帰線は予測された関係式を示し、周囲の薄い帯はその95%信頼区間を示す。

考察

皆伐の影響

皆伐後の森林の遷移過程において、森林の機能の回復段階に応じて溪流の生物へのその攪乱の影響は顕在化と考えられている (Kaylor & Warren, 2017)。100年に及ぶ森林施業の履歴を用いた私たちの検討では、皆伐後の森林遷移における中期的な溪流生態系への長期化する影響とその脆弱性を明らかにすることができたものと考えられる。当流域のこの森林の潜在的な構成種の一つであるシオジは約180年の寿命を持ち (Nakamura & Inahara, 2007)、この視点を裏付けることができる。この間、森林の成長に伴って樹冠が徐々に閉じていき、溪流に到達する日射量が減少する (Franklin et al., 1987)。さらに、根の成長は流水による溪岸の侵食を防ぎ、より狭い流路幅を形成することが知られている (Frissell et al., 1986; Toledo & Kauffman, 2001)。集水域に過去の皆伐ブロックを有する溪流で観測された水温 (ほぼ夏期の最大値) は12.0~18.3°Cであったが、非皆伐流域では12.3~16.7°Cと低い値であった。樹冠の開放性 (日射量の増加) と流路の幅 (日射への暴露量の増加) が溪流水温に及ぼす複合的な影響が、他の要因と比較してミネトワダカワゲラの生息数に影響を及ぼしたと考えられる。ミネトワダカワゲラは晩秋から初冬にかけて繁殖し、夏の不適切な条件が後の繁殖と加入に悪影響を与え、個体数増加の減少につながっていた可能性がある。

皆伐後の初期段階では、斜面からの土砂流出により河床の細粒土砂が増加し、水生生物に大きな影響を与えることが知られている (Lowe & Bolger, 2002; Cole, Russell, & Mabee, 2003; Zhang, Richardson, & Pinto, 2009 など)。しかし、皆伐後の森林遷移では、10年以内に下層植生が回復するため、森林遷移の初期段階のうちに斜面の土砂流出の影響は小さくなる (Moseley, Ford, Edwards, & Schuler, 2008)。しかし、森林攪乱によって河床構造 (ステップやプールといった繰り返し構造) が破壊された場合、その回復時間は成熟した森林からの大型の倒流木の供給に依存する (Frissell et al., 1986)。Keeton et al. (2007) は、100年の森林遷移でも、老齢の森林を流れる溪流に相当する量の倒流木とその結果として掲載されるプール密度は小さいことを指摘している。本研究の結果は、このような河床の構造への影響を示されず、また細粒土砂の堆積の影響も見られなかった。このことは、本研究における樹冠の発達との関係から、斜面の侵食の影響を見るには、本研究の遷移段階の範囲は古すぎる可能性があり、倒流木によって形成された河床構造の発達を対比するには新しすぎる遷移の段階であったためであると考えられる。

斜面崩壊の影響

斜面崩壊が溪流の生物に与える長期的な影響については、他の森林攪乱と比較してあまり報告されていないため、今回の結果は、生息環境や個体群の維持に果たす自然の攪

乱サイクルの役割について新たな洞察を与える可能性がある。本結果、集水域内の斜面崩壊の面積が大きいほど、河床の粗度が増して溪流の環境に影響を与えることを示唆している。崩壊跡地は継続的に粗粒の土砂を流路に供給することが知られ (Fuller, Riedler, Bell, Marden, & Glade, 2016; Nishii, Imaizumi, Daimaru, & Murakami, 2018)、このような斜面のプロセスは溪流環境の形成に影響したと考えられる。また、プールの水深も斜面崩壊の影響を受けた溪流では大きくなる傾向があり、これは粗い堆積物が供給され流れを堰き止めることでプール構造が発達したことを示唆するものであると考えられる。今回の結果では、このような効果に対してミネトワダカワゲラの生息数との関連性は示されなかったが、この結果は、斜面崩壊が必ずしも悪い影響を与えるとは限らないことを示唆している。トワダカワゲラ属は、さまざまな河床形態や広い範囲の粒径の河床で観察され (Jin, Kishimoto, & Bae, 2008)、過去の斜面崩壊の規模が異なってもミネトワダカワゲラの生息数に明確な傾向が見られないのはそのためかもしれない。

斜面崩壊と皆伐の影響の比較

皆伐と斜面崩壊の影響を比較することで、森林攪乱の機能的な環境形成サイクルを取り入れるなど、森林と溪流の相互作用に関して現在の知識を改善する機会が得られるところができる。伐採された集水域のミネトワダカワゲラ個体群 (14.1~18.3°C、中央値 16.0°C) は、斜面崩壊の影響を受けた集水域 (11.9~17.2°C、中央値 15.2°C) よりも、同じレンジの攪乱面積の範囲内であっても、水温に対する感受性が高かった。これは、皆伐ブロックは流路に沿って横に広がり得るのに対し、崩壊地は流路で区切られ、斜面上方のみ広がる。そのため、皆伐ブロックの分布や形状、集水域内での集中的な利用が、溪流の温度条件への負の影響を強めた可能性がある。さらに、斜面の崩壊跡地やその結果として形成される凹状地形は、地下水を運ぶ経路を形成することが多く、夏期には冷水帯を形成することがある (Kuglerová, Ågren, Jansson, & Laudon, 2014)。ミネトワダカワゲラの生息数は、斜面崩壊のみが発生した場所で多くなる傾向があり、上記のような斜面崩壊による水文プロセスへの影響の可能性を検討することは、今後の研究課題である。

斜面崩壊は河床粗度の形成に寄与し、その攪乱サイクルにより河床構造を発達されるための機能的なプロセスを提供する可能性がある。粗粒土砂は河床の異質性を形成するため、環境の復元事業において人為的に大礫な巨礫を投入することがある (Negishi & Richardson, 2003; Swan & Brown, 2017)。斜面崩壊は、皆伐流域とは異なる自然の森林攪乱として、このような機能的な役割を果たしている可能性がある。その場合、皆伐後の上記のような環境修復を、自然攪乱を模倣するという側面から支援することができるものと思われる。

小規模皆伐の管理への示唆

皆伐後の森林の遷移と溪流の状態や生物の応答と、さまざまな森林と溪流のつながり

の回復過程の解明には長期的な追跡調査が必要である。これまで、このような調査は半世紀程度に限られていた（例えば、Zhang, Richardson, & Pinto, 2009; Wallace, Eggert, Meyer, & Webster, 2015）。本研究における森林攪乱の履歴を用いた検討で、皆伐後のより長期的な遷移過程において水生生物に与える影響は、樹冠の発達欠如によって継続的に負の効果を与えていることが示唆された。これまで、後期の森林遷移（70年まで）の樹冠の開放性の効果は、付着藻類による一次生産と消費者の増加の側面について報告されている（Heaston, Kaylor, & Warren, 2018）。したがって、同様に後期の森林遷移過程（樹齢104年まで、中央値：66年）を用いた本研究結果には、樹冠の発達欠如に関連する別の側面である温度的影響があることが示唆された。本研究では、氷期の遺存種に焦点を当て、さらに Heaston, Kaylor & Warren (2018)による研究よりもより小さな河川に焦点を当てたため、この側面が強調されたのかもしれない。

このような長期にわたる影響から、溪畔林を含む皆伐の累積的な伐採に対して、冷水環境の脆弱性が明らかになった。このことは、樹冠の閉鎖と溪岸の根の発達へのダメージを軽減することで、長期的な温度的な影響を抑制できる可能性を示唆している。人工林における森林管理において、攪乱に起因する機能的な異質性を回復させることや、従来の人工林を更新あるいは改善するために皆伐が必要な場合、数十年を超える長期的なローテーションサイクルがこのような負の影響を抑制する鍵となり得る。そしてこの際、溪流に沿った皆伐ブロックの形状と分布も考慮することが溪流環境を維持するために有効であると考えられる。夏期の冷水環境は溪流の大きな特徴であり、魚類や両生類などの他の分類群にとっても重要であることが多い（Richardson, 2019）。崩壊跡地に見られ得る水文学的変化への影響の差異を含め、その機能的な環境形成作用を参考にすることで、今後の自然攪乱の効果を取り込んだ森林管理が可能になると思われる。

引用文献

- Benda, L., Hassan, M. A., Church, M., & May, C. L. (2005). Geomorphology of steep-land headwaters: the transition from hillslopes to channels. *Journal of American Water Resources Association*, 41(4), 835–851.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.2005.tb03773.x>
- Church, M., & Zimmermann, A. (2007). Form and stability of step-pool channels: Research progress. *Water Resources Research*, 43(3), W03415.
<https://doi.org/10.1029/2006WR005037>
- Cross, W. F., Wallace, J. B., Rosemond, A. D., & Eggert, S. L. (2006). Whole-system nutrient enrichment increases secondary production in a detritus-based ecosystem. *Ecology*, 87(6), 1556–1565. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1556:WNEISP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1556:WNEISP]2.0.CO;2)
- Cole, M. B., Russell, K. R., & Mabee, T. J. (2003). Relation of headwater macroinvertebrate communities to in-stream and adjacent stand characteristics in managed second-growth forests of the Oregon Coast Range mountains. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(8), 1433–1443. <https://doi.org/10.1139/x03-059>
- Fuller, I. C., Riedler, R. A., Bell, R., Marden, M., & Glade, T. (2016). Landslide-driven erosion and slope–channel coupling in steep, forested terrain, Ruahine Ranges, New Zealand, 1946–2011. *Catena*, 142, 252–268. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.03.019>
- Franklin, J. F., Shugart, H. H., & Harmon, M. E. (1987). Tree death as an ecological process. *BioScience*, 37(8), 550–556. DOI: 10.2307/1310665
- Franklin, J. F., Spies, T. A., Van Pelt, R., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. R., ... Chen, J. (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155(1–3), 399–423. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00575-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00575-8)
- Frissell, C. A., Liss, W. J., Warren, C. E., & Hurley, M. D. (1986). A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*, 10(2), 199–214. <https://doi.org/10.1007/BF01867358>
- Gomi, T., Sidle, R. C., Bryant, M. D., & Woodsmith, R. D. (2001). The characteristics of woody debris and sediment distribution in headwater streams, southeastern Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(8), 1386–1399. <https://doi.org/10.1139/x01-070>
- Gomi, T., Sidle, R. C., & Richardson, J. S. (2002). Understanding processes and downstream linkages of headwater systems. *BioScience*, 52(10), 905–916.
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0905:UPADLO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0905:UPADLO]2.0.CO;2)
- Heaston, E. D., Kaylor, M. J., & Warren, D. R. (2018). Aquatic food web response to patchy shading along forested headwater streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic*

- Sciences, 75(12), 2211–2220. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2017-0464>
- Hughes, J. M., Schmidt, D. J., & Finn, D. S. (2009). Genes in streams: using DNA to understand the movement of freshwater fauna and their riverine habitat. *BioScience*, 59(7), 573–583. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.7.8>
- Ida, M. (1994). The life cycle of *Scopura montana* (Plecoptera: Scopuridae). *Japanese Journal of Limnology*, 55(1), 23–25. (In Japanese) <https://doi.org/10.3739/rikusui.55.23>
- Illies, J. (1965). Phylogeny and zoogeography of the Plecoptera. *Annual Review of Entomology*, 10(1), 117–140. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.10.010165.001001>
- Jin, Y. H., Kishimoto, T., & Bae, Y. J. (2008). Systematic review of the wingless stoneflies, Scopuridae. In F.R. Hauer, J.A. Stanford, & R.L. Newell (Eds.), *International advances in the ecology, zoogeography, and systematics of mayflies and stoneflies* (pp. 395–412), California, University of California Press.
DOI:10.1525/california/9780520098688.001.0001
- Kaylor, M. J., & Warren, D. R. (2017). Canopy closure after four decades of postlogging riparian forest regeneration reduces cutthroat trout biomass in headwater streams through bottom-up pathways. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 75(4), 513–524. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0519>
- Keeton, W. S., Kraft, C. E., & Warren, D. R. (2007). Mature and old-growth riparian forests: structure, dynamics, and effects on Adirondack stream habitats. *Ecological Applications*, 17(3), 852–868. <https://doi.org/10.1890/06-1172>
- Kobayashi, S., Gomi, T., Sidle, R. C., & Takemon, Y. (2010). Disturbances structuring macroinvertebrate communities in steep headwater streams: relative importance of forest clearcutting and debris flow occurrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(2), 427–444. <https://doi.org/10.1139/F09-186>
- Korup, O., Densmore, A. L., & Schlunegger, F. (2010). The role of landslides in mountain range evolution. *Geomorphology*, 120(1–2), 77–90. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2009.09.017>
- Kuglerová, L., Ågren, A., Jansson, R., & Laudon, H. (2014). Towards optimizing riparian buffer zones: Ecological and biogeochemical implications for forest management. *Forest Ecology and Management*, 334, 74–84. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.08.033>
- Lefcheck, J. S. (2015). PiecewiseSEM: piecewise structural equation modeling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 573–579. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12512>
- Lindenmayer, D. B., Messier, C., & Sato, C. (2016). Avoiding ecosystem collapse in managed forest ecosystems. *Frontiers in Ecology and Environment*, 14(10), 561–568. <https://doi.org/10.1002/fee.1434>

- Lowe, W. H., & Bolger, D. T. (2002). Local and landscape-scale predictors of salamander abundance in New Hampshire headwater streams. *Conservation Biology*, 16(1), 183–193. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00360.x>
- MacDonald, L. H. (2000). Evaluating and managing cumulative effects: process and constraints. *Environmental Management*, 26(3), 299–315. <https://doi.org/10.1007/s002670010088>
- Mellon, C. D., Wipfli, M. S., & Li, J. L. (2008). Effects of forest fire on headwater stream macroinvertebrate communities in eastern Washington, USA. *Freshwater Biology*, 53(11), 2331–2343. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02039.x>
- Migoń, P., Kacprzak, A., Malik, I., Kasprzak, M., Owczarek, P., Wistuba, M., & Pánek, T. (2014). Geomorphological, pedological and dendrochronological signatures of a relict landslide terrain, Mt Garbatka (Kamienne Mts), SW Poland. *Geomorphology*, 219, 213–231. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2014.05.005>
- Minshall, G. W. (2003). Responses of stream benthic macroinvertebrates to fire. *Forest Ecology and Management*, 178(1–2), 155–161. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00059-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00059-8)
- Moore, R. D., & Richardson, J. S. (2012). Natural disturbance and forest management in riparian zones: comparison of effects at reach, catchment, and landscape scales. *Freshwater Science*, 31(1), 239–247. <https://doi.org/10.1899/11-030.1>
- Mori, A. S., Lertzman, K. P., & Gustafsson, L. (2017). Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology. *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 12–27. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12669>
- Moseley, K. R., Ford, W. M., Edwards, J. W., & Schuler, T. M. (2008). Long-term partial cutting impacts on *Desmognathus* salamander abundance in West Virginia headwater streams. *Forest Ecology and Management*, 254(2), 300–307. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.073>
- Nakamura, F., & Inahara, S. (2007). Fluvial geomorphic disturbances and life history traits of riparian tree species. In A. Johnson, & K. Miyanishi (Eds.), *Plant disturbance ecology: the process and the response* (pp. 283–310), Oxford, Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-088778-1.X5000-6>
- Nakamura, F., Swanson, F. J., & Wondzell, S. M. (2000). Disturbance regimes of stream and riparian systems—a disturbance-cascade perspective. *Hydrological Processes*, 14(16–17), 2849–2860. [https://doi.org/10.1002/1099-1085\(200011/12\)14:16/17<2849::AID-HYP123>3.0.CO;2-X](https://doi.org/10.1002/1099-1085(200011/12)14:16/17<2849::AID-HYP123>3.0.CO;2-X)
- Negishi, J. N., & Richardson, J. S. (2003). Responses of organic matter and macroinvertebrates to placements of boulder clusters in a small stream of southwestern British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60(3), 247–258. <https://doi.org/10.1139/f03-013>

- Nishii, R., Imaizumi, F., Daimaru, H., & Murakami, W. (2018). Continuous and large sediment supply in a steep landslide scar, Southern Japanese Alps. *Geomorphology*, 312, 51–59. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2018.04.002>
- Nislow, K. H., & Lowe, W. H. (2006). Influences of logging history and riparian forest characteristics on macroinvertebrates and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in headwater streams (New Hampshire, USA). *Freshwater Biology*, 51(2), 388–397. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01492.x>
- Nukazawa, K., Arai, R., Kazama, S., & Takemon, Y. (2018). Projection of invertebrate populations in the headwater streams of a temperate catchment under a changing climate. *Science of the Total Environment*, 642, 610–618. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.06.109>
- Piccolo, J. J., & Wipfli, M. S. (2002). Does red alder (*Alnus rubra*) in upland riparian forests elevate macroinvertebrate and detritus export from headwater streams to downstream habitats in southeastern Alaska? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(3), 503–513. <https://doi.org/10.1139/f02-019>
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Richardson, J. S. (2019). Biological Diversity in Headwater Streams. *Water*, 11(2), 366. <https://doi.org/10.3390/w11020366>
- Ripley, T., Scrimgeour, G., & Boyce, M. S. (2005). Bull trout (*Salvelinus confluentus*) occurrence and abundance influenced by cumulative industrial developments in a Canadian boreal forest watershed. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(11), 2431–2442. <https://doi.org/10.1139/f05-150>
- Seiwa, K., Miwa, Y., Akasaka, S., Kanno, H., Tomita, M., Saitoh, T., ... Masaka, K. (2013). Landslide-facilitated species diversity in a beech-dominant forest. *Ecological Research*, 28(1), 29–41. <https://doi.org/10.1007/s11284-012-0996-7>
- Shipley, B. (2000). A new inferential test for path models based on directed acyclic graphs. *Structural Equation Modeling*, 7, 206–218. https://doi.org/10.1207/S15328007SEM0702_4
- Sibley, P. K., Kreutzweiser, D. P., Naylor, B. J., Richardson, J. S., & Gordon, A. M. (2012). Emulation of natural disturbance (END) for riparian forest management: synthesis and recommendations. *Freshwater Science*, 31(1), 258–264. <https://doi.org/10.1899/11-094.1>
- Swan, C. M., & Brown, B. L. (2017). Metacommunity theory meets restoration: isolation may mediate how ecological communities respond to stream restoration. *Ecological Applications*, 27(7), 2209–2219. <https://doi.org/10.1002/eap.1602>
- Swanson, F. J., Kratz, T. K., Caine, N., & Woodmansee, R. G. (1988). Landform effects on ecosystem patterns and processes. *BioScience*, 38(2), 92–98. DOI: 10.2307/1310614

- Swanson, M. E., Franklin, J. F., Beschta, R. L., Crisafulli, C. M., DellaSala, D. A., Hutto, R. L., ... Swanson, F. J. (2011). The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and Environment*, 9(2), 117–125. <https://doi.org/10.1890/090157>
- Tojo, K., Sekiné, K., Takenaka, M., Isaka, Y., Komaki, S., Suzuki, T., & Schoville, S. D. (2017). Species diversity of insects in Japan: their origins and diversification processes. *Entomological Science*, 20(1), 357–381. <https://doi.org/10.1111/ens.12261>
- Toledo, Z. O., & Kauffman, J. B. (2001). Root biomass in relation to channel morphology of headwater streams. *Journal of American Water Resources Association*, 37(6), 1653–1663.
- Townsend, C. R., Uhlmann, S. S., & Matthaei, C. D. (2008). Individual and combined responses of stream ecosystems to multiple stressors. *Journal of Applied Ecology*, 45(6), 1810–1819. <https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.2001.tb03667.x>
- Valett, H. M., Crenshaw, C. L., & Wagner, P. F. (2002). Stream nutrient uptake, forest succession, and biogeochemical theory. *Ecology*, 83(10), 2888–2901. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2888:SNUFSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2888:SNUFSA]2.0.CO;2)
- Verkaik, I., Rieradevall, M., Cooper, S. D., Melack, J. M., Dudley, T. L., & Prat, N. (2013). Fire as a disturbance in Mediterranean climate streams. *Hydrobiologia*, 719(1), 353–382. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1463-3>
- Vieira, N. K. M., Clements, W. H., Guevara, L. S., & Jacobs, B. F. (2004). Resistance and resilience of stream insect communities to repeated hydrologic disturbances after a wildfire. *Freshwater Biology*, 49(10), 1243–1259. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01261.x>
- Wallace, J. B., Eggert, S. L., Meyer, J. L., & Webster, J. R. (2015). Stream invertebrate productivity linked to forest subsidies: 37 stream-years of reference and experimental data. *Ecology*, 96(5), 1213–1228. <https://doi.org/10.1890/14-1589.1>
- Zhang, Y., Richardson, J. S., & Pinto, X. (2009). Catchment-scale effects of forestry practices on benthic invertebrate communities in Pacific coastal streams. *Journal of Applied Ecology*, 46(6), 1292–1303. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01718.x>

本助成による研究成果

Ohira, M., Watanabe, Y., Gomi, T., & Sakai, M. (2021). Long-term impacts of forest disturbances: Comparing cumulative effects of clearcut logging versus landslide on stream conditions and abundance of a headwater stonefly *Scopura montana*. *Freshwater Biology*, 66 (10), 2004-2015.