

十勝川水系札内川における二次流路の環境特性

ト部浩一

北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場

Characteristics of the secondary channel in the Satsunai River, Tokachi River basin.

HIROKAZU URABE

Hokkaido Research Organization, Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, *Eniwa, Hokkaido, 061-1433, Japan*

Field research was conducted on the characteristics of secondary channels (i.e., side channel and groundwater-fed channel), which are isolated from a main channel around a gravel bar, as well as their potential roles for salmonids during an early life stage in the Satsunai River, which is a tributary of Tokachi River. Physical, chemical, and biological traits differed among the channels. In particular, chironomids that is one of the major prey items for salmonid fry were much more abundant and current flow was slower in the groundwater-fed channel than those in the main and side channels. These results suggest that side channels, especially groundwater-fed channels, would have a significant role as a nursery habitat for salmonid fry during their early life stage.

キーワード：サケ科魚類，初期生活期，浸透流，底生生物，二次流路，湧出流路

河川生活期におけるサケ科魚類の主な減耗は浮上後間もない時期に起こるとされており，この時期の生残や成長が個体群動態に大きく影響することが知られている（例えばElliott, 1986）。浮上直後のサケ科魚類の稚魚は遊泳力が弱く，捕食回避能力も低いことから，当該時期の生残には流速が極めて遅い生息場所の存在が重要である（Lister and Genoe, 1970; Moore and Gregory, 1988; Nagata *et al.*, 2002）。そのような環境は，氾濫原や砂礫堆周辺に形成される二次流路および背水部に多く（Payne and Lapointe, 1997），それらは遊泳力に乏しい稚魚期や冬季の生息場として重要な役割を果たすことが知られている（Peterson, 1982a; Sheaffer and Nickum, 1986; Morantz *et al.*, 1987; Nickelson, 1992; Beechie *et al.*, 1994; Payne and Lapointe, 1997; Rosenfeld *et al.*, 2008）。また，二次流路は浸透流の影響を受けやすく（Peterson, 1982b; Dahm and Vallett, 1999; Kasahara and Wondzell, 2003; Arrigoni *et al.*, 2008），このため二次流路では水温変動が安定する傾向にあり，また栄養塩濃度が主流路よりも高くなることが報告されている（Jones *et al.*, 1995）。その結果，二次流路では主流路に比べ夏季には低水温で冬季には高水温の環境が維持

されやすく，また，魚類の餌生物（底生無脊椎動物）量も安定している（Peterson, 1982b; Morley *et al.*, 2005）。

北海道におけるサケ（*Oncorhynchus keta*）の浮上時期は概ね融雪出水期に一致することが知られており（小林・石川, 1964; 小林ほか, 1965; 帰山, 1979），流速が緩く，豊富な餌生物が維持されている二次流路は，サケの初期生残にとって重要な役割を果たしていると考えられる。上述のとおり北米を中心に二次流路内の水温環境，栄養塩濃度，餌生物環境といったサケマスの生残に影響する環境因子と浸透流との関係に着目した研究が行われてきた。しかしながら，それらの研究の多くは単一の環境因子と浸透流との関係に着目したものが大半であり，二次流路内の物理・化学・生物学的環境因子と浸透流との関係について包括的に議論した事例は殆どない。以上のことを背景とし，本研究では，二次流路における物理・化学・生物学的環境因子と浸透流との関係，さらには二次流路に形成される環境特性がサケの初期生残にどのような役割を果たすのかについて包括的な検討を行うことを目的としている。

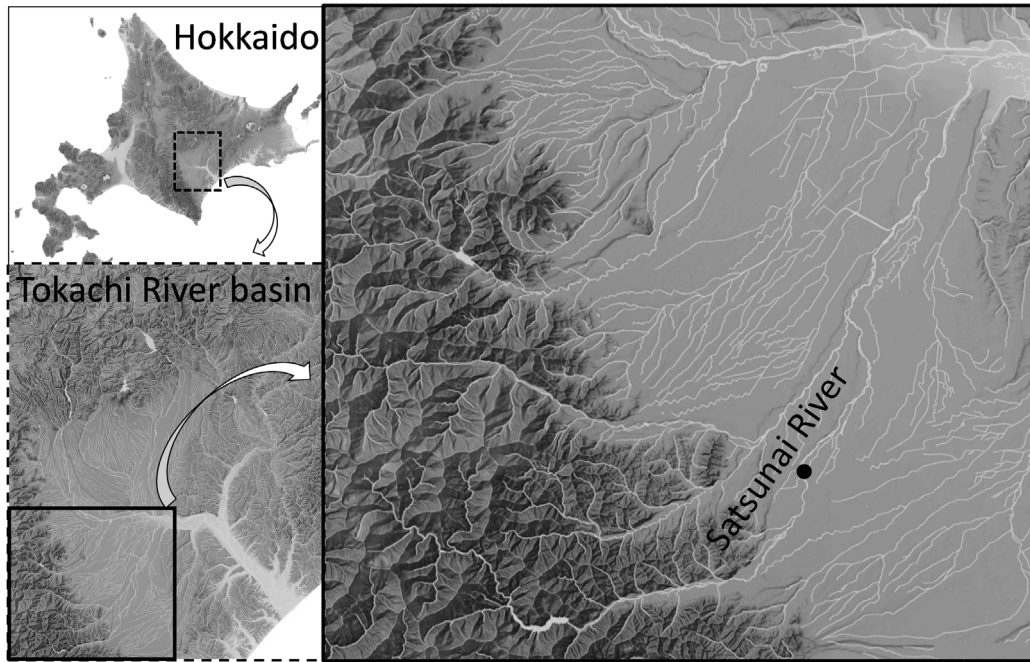


Fig.1 Location of the Satsunai River and the study reach (solid circle).

試料および方法

調査は2014年5月、7月、10月、11月に十勝川水系札内川（流路延長82.0km、流域面積724.9km²）の中流に位置する長さ約300mの砂礫堆周辺で行った（Fig. 1）。当該砂礫堆は主流路右岸側に形成されている。砂礫堆の右岸側には側流路が形成されており、また砂礫堆下流端付近には砂礫堆内部から湧出する水により涵養されている流路（これ以降、湧出流路と呼ぶ）が流れている（Fig. 2）。なお、本研究においては、これら側流路と湧出流路をまとめて二次流路と呼ぶ。2014年5～11月にかけて、これら主流路、側流路、湧出流路において、表流水および浸透流の物理・化学的特性、底生生物、魚類、物理環境に関する調査を行った。なお、札内川はアイヌ語のサツ・ナイ（涸川）に由来するとおり、低水時には主流路すらも伏没することがあることが知られており、本調査においても7月には水位低下のため主流路から側流路への表流水の流入が止まっていた。その結果、側流路の大半が干出し、下流末端付近から湧出する水によって涵養される長さ約15mの湧出流路に変化した。一方、主流路および湧出流路は流量に変化が見られたものの、調査期間を通じて伏没することなく維持されていた。

水温および水質 2014年5月、7月、10月、11月の主流路、側流路、湧出流路において、表流水の水温、電気伝導率（EC）および水素イオン濃度（pH）の測定を行った。これらの測定は水温および水質が比較的安定する12～14時の間に行っている。なお、前述のとおり7月の調査では



Fig.2 Arrangement of the main, side, and groundwater-fed channels around the gravel bar. Arrows indicate flow direction.

側流路が干出し、湧出流路へと変化したため、当該流路における7月の水温および水質のデータは参考値として扱っている。

河床間隙中の動水勾配 2014年5月と7月に全ての流路において、河床間隙中の動水勾配を計測した（Fig. 3）。計測に用いた井戸はBaxter *et al.* (2003) を参考に製作し、長さ1m、内径43.8mmの炭素鋼管（単管）の末端部に長さ10cm、幅3～5mmのスリットを6列設け、先端には打ち込み用のアダプターを取り付けたもの（以後、ピエゾ管と呼ぶ）を使用した（Fig. 4）。これを河床深さ20cmまでハンマーを使って打ち込み、ピエゾ管内部が河床間隙水に満たされるようにした後、Baxter *et al.* (2003) の方法に従

い、ピエゾ管とその近傍に設置した静水井内部の水頭差 (Δh) を計測した (Fig. 5)。 Δh はピエゾ管水頭と静水井水頭の差を示す。得られた Δh とピエゾ管の打ち込み深度から、以下の式により動水勾配を算出した。

$$VHG = \Delta h / \Delta l \quad (\text{式1})$$

式1中の Δl は河床表面からピエゾ管の開口スリット上端部までの距離を示す。VHG が正の値となる場合、河床間隙水が河床表面に向かって湧昇するポテンシャルを有していることを意味し、逆に負の値になる場合は河床間



Fig.3 Locations of piezometers installed for evaluating vertical hydraulic gradient (open circle) and of fish populations surveyed (open square) in each channel type. Arrows indicate flow direction.

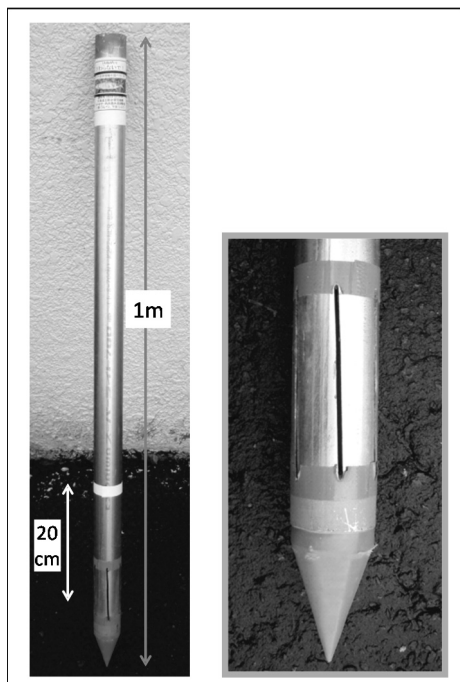


Fig.4 Structure of the piezometer for estimating vertical hydraulic gradient.

隙水が河床中に浸透するポテンシャルを有していることを意味する (Fig. 5)。

底生生物 2014年5月9日に主流路、側流路、湧出流路においてサバーネット (方形枠: 25cm×25cm, 目合い: 250 μ m) を用いて底生生物を採集した (各流路で採集したサンプル数は3)。得られたサンプルは5% フォルマリン液で固定した後、実験室に持ち帰り、実体顕微鏡下で同定を行うとともに、分類群ごとに個体数を計数した。

魚類 2014年7月2日に全ての流路においてそれぞれの流路の環境を代表すると考えられる区間を調査区間として設定し、その区間内に生息する魚類の個体数推定を行った。なお、材料と方法にも記載したとおり、魚類調査を実施した7月には側流路がほぼ干出し、長さ15m程度の湧出流路に変化していた。調査区間の平均流路幅および流路長は主流路で7.6mおよび20m, 側流路で2.6mおよび13.3m, 湧出流路で3.2mおよび33.6mであった。魚類の採捕にはエレクトロフィッシャーと投網を用い、採捕された魚類は体長・体重の計測、魚種別に計数を行った。得られた採捕数から2回除去法 (Seber and Le Cren, 1967) により生息数を推定した。推定式は下記のとおり。

$$N = C_1^2 / (C_1 - C_2) \quad (\text{式2})$$

なお、式2中の N , C_1 , C_2 はそれぞれ推定個体数, 1回目の採捕数, 2回目の採捕数を示す。

物理環境 魚類調査を行った区間の流心部において、縦断方向に1m間隔で計測点を設定し、そこで水深, 60%水深流速, 河床付近の流速を計測するとともに、目視により底質区分を判定し記録した。底質区分はBain *et al.* (1985) に従い、シルトまたは砂 (silt / sand: < 2 mm), 小

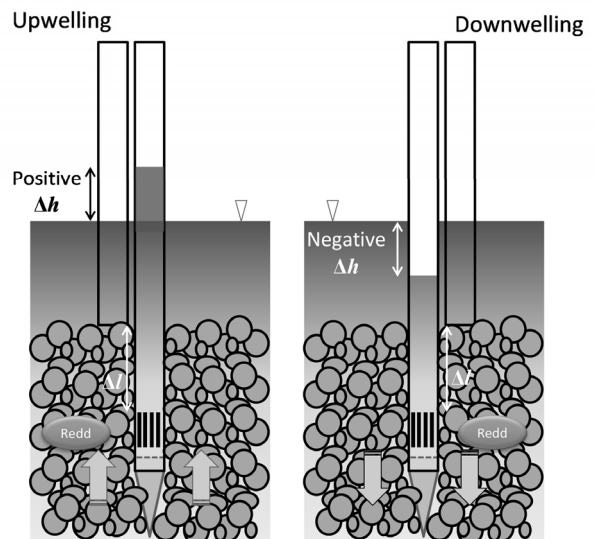


Fig.5 Generalized features of piezometers and principles behind estimating vertical hydraulic gradient.

礫 (gravel: 2~16 mm) 中礫 (pebble: 16~64 mm), 大礫 (cobble: 64~256 mm), 巨礫 (boulder: >256 mm), 岩盤 (bedrock) の6カテゴリーに分類した。

結果

水温と水質 水温は全ての流路タイプにおいて7月に最高となり, 11月に最低値を示した (Fig. 6)。流路タイプ間で比較すると, 主流路と側流路では期間を通じて概ね同等の値を示したが (側流路が一時的に湧出流路へと変化した7月を除く), 湧出流路では主流路と側流路に比べて常に低い値を示した。

電気伝導率についてみると全ての流路タイプにおいて10月に最も高い値を, 11月に最も低い値を示した (Fig. 6)。流路タイプ間で比較すると, 主流路と側流路は期間を通じてほぼ同等の値を示す一方で, 湧出流路では他の流路タイプに比べ常に高い値が維持され, 特に10月には他の流路タイプより6.1 S/m高かった。

水素イオン濃度は全ての流路タイプにおいて5月または7月に最も高い値を, 10月に最も低い値を示した。流路タ

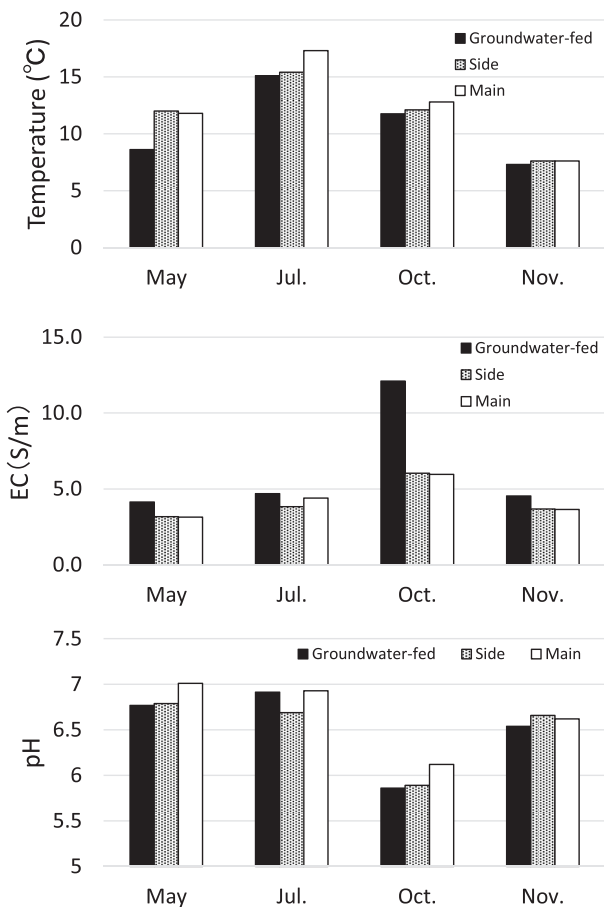


Fig.6 Seasonal change of temperature (upper panel), EC (middle panel), and pH (lower panel) in each channel type.

イブ間で比較すると, 主流路の値が他の流路に比べ若干高い傾向が確認されたが, 水温や電気伝導率で見られたような顕著な差は認められなかった (Fig. 6)。

河床間隙水の動水勾配 動水勾配の平均値は湧水流路と側流路で正の値を, 主流路では負の値を示し, 側流路の下流末端付近と湧水流路では河床間隙からの湧昇が, 主流路では浸透が卓越する傾向にあることが明らかになった (Fig. 7)。

底生生物 採集された底生生物はカゲロウ目 (EPHEMEROPTERA), カワゲラ目 (PLECOPTERA), トビケラ目 (TRICHOPTERA), ハエ目 (DIPTERA), コウチュウ目 (COLEOPTERA), ヨコエビ目 (AMPHIPODA), 貧毛綱 (OLIGOCHAETA) に分類された (Appendix 1)。目レベルでの分析では, 全ての流路タイプでハエ目が優占していた。流路タイプ間で生息密度を比較すると, 湧出流路で高く, 中でもハエ目の個体数が突出しており, その値は他の流路タイプの2倍以上であった (Fig. 8)。

ハエ目について科レベルで見ると, いずれの流路タイプでもユスリカ科 (Chironomidae) に属するエリユスリカ科 (Orthoclaadiinae) が優占しており, 流路タイプ間の個体数の違いにはこのエリユスリカ亜科の個体数が大きく影響していることが確認された (Fig. 9, Appendix 1)。トビ

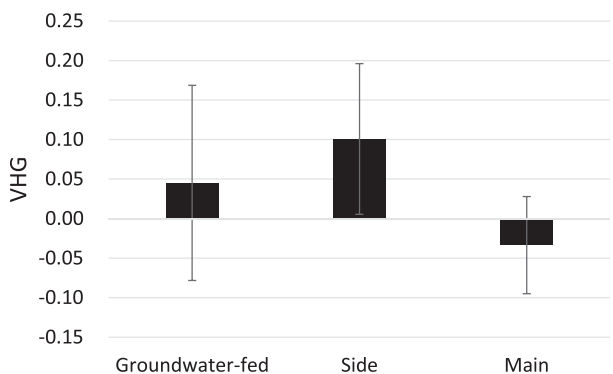


Fig.7 Mean vertical hydraulic gradient (VHG) at each channel type estimated using piezometers. Error bars indicate 1 SDs.

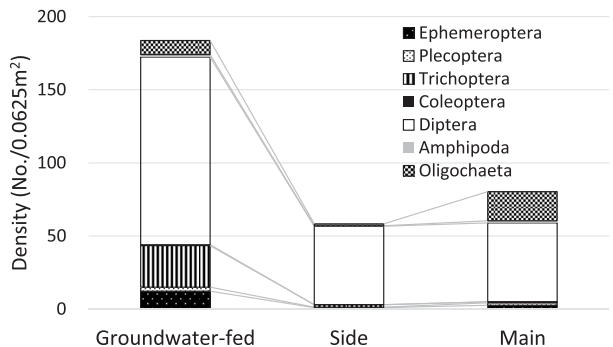


Fig.8 Number of benthic invertebrates at the order level in groundwater-fed, side, and main channels.

ケラ目について科レベルで見ると、湧出流路においてのみコエグリトビケラ科 (Apataniidae) が確認され、このことも湧出流路における個体数の多さに貢献する要因であることが明らかになった (Fig. 10)。カゲロウ目について科レベルで見ると、湧出流路で最も分類群数および個体数が多かった (Fig. 11)。

最小分類単位レベルで見ると、全ての流路タイプにおいてエリユスリカ亜科が優占しており、分類群数および1サンプルあたりの平均個体数は湧出流路で最も多く、分流で最も少ないことが明らかになった。分類群の多様性も同様に湧出流路で最も多く、分流で最も少ないことが明らかになった (Appendix 1)。

魚類 全ての流路タイプでハナカジカ (9.2cm±2.3 (平均全長±標準偏差)) とフクドジョウ (10.1cm±1.7) が採捕され、主流路においてのみサクラマス幼魚 (尾叉長8.6cm) が1尾採捕された。魚種別の推定個体数はハナカジカ、フクドジョウ、サクラマス幼魚の順に湧出流路で5尾、2尾、0尾、側流路で3尾、2尾、0尾、主流路で25尾、21尾、1尾であった。いずれの流路タイプにおいてもハナカジカの生息密度が最も高かった。全魚種を合わせた推定生息密度は湧出流路で0.057尾/m²、側流路で0.147尾/m²、

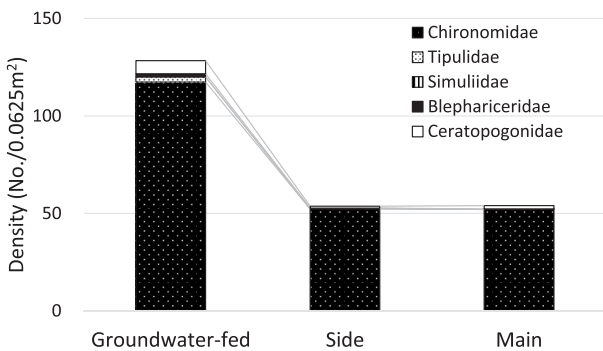


Fig.9 Number of benthic invertebrates classified as Diptera at the family level in groundwater-fed, side, and main channels.

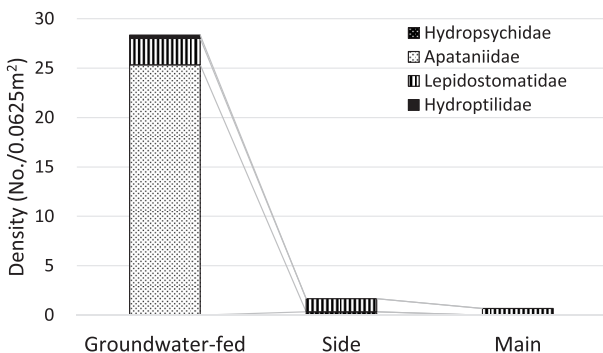


Fig.10 Number of benthic invertebrates classified as Trichoptera at the family level in groundwater-fed, side, and main channels.

主流路で0.315尾/m²であり、流路タイプで大きな差が認められた (Fig. 12)。

物理環境 水深は湧出流路で最も大きく、側流路で最も小さい値を示した (Fig.13)。60% 流速および河床付近の流速は主流路で最も大きく、湧出流路で最小の値を示した (Fig. 14)。これらから、湧出流路は水深の変異が大きいが流速の変異は小さくかつ流速が遅いという特徴を、主流路は水深の変異が小さいが流速の変異が大きくかつ流速が早いという特徴を、側流路は水深が浅く流速変異および流速は湧出流路と主流路の中間的という特徴を有していることが確認された。

湧出流路と側流路の河床材料は中礫と大礫により構成されており、優占する河床材料は中礫であったが、主流路では全ての計測点において大礫と判定された (Fig. 15)。なお、底質区分としては評価されなかったが、河床の構成材料としてはより細粒な砂礫も含まれており、その割合は、湧出流路で最も高かった。

考察

河川地形は河床間隙中の動水勾配に作用することにより河床間隙水の動態に影響することが知られている (Stanford *et al.*, 2005; Buffington and Tonia, 2009; Tonia and Buffington, 2009)。本研究で対象としている河川区間スケールにおいては、蛇行やそれに伴う瀬淵構造、砂礫堆およびその周辺に形成される二次流路において浸透流の動態が大きく変化することが明らかにされてきた (Dahm and Vallett, 1999; Kasahara and Wondzell, 2003)。例えば砂礫堆上流部では浸透が卓越し、下流部では湧昇が卓越するケースが多いことが知られている (Leman, 1983; Geist and Dauble, 1998; Wroblicky *et al.*, 1998; Alley, 2002; Geist *et al.*, 2002; 卜部, 2013; 卜部ほか, 2013)。また、二次流路の水位は主流路との水位差が生じやすく、それに伴い

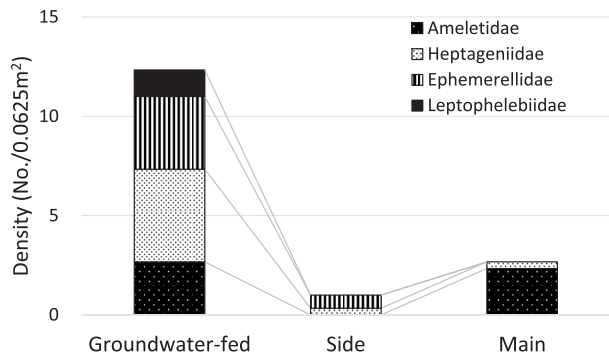


Fig.11 Number of benthic invertebrates classified as Ephemeroptera at the family level in groundwater-fed, side, and main channels.

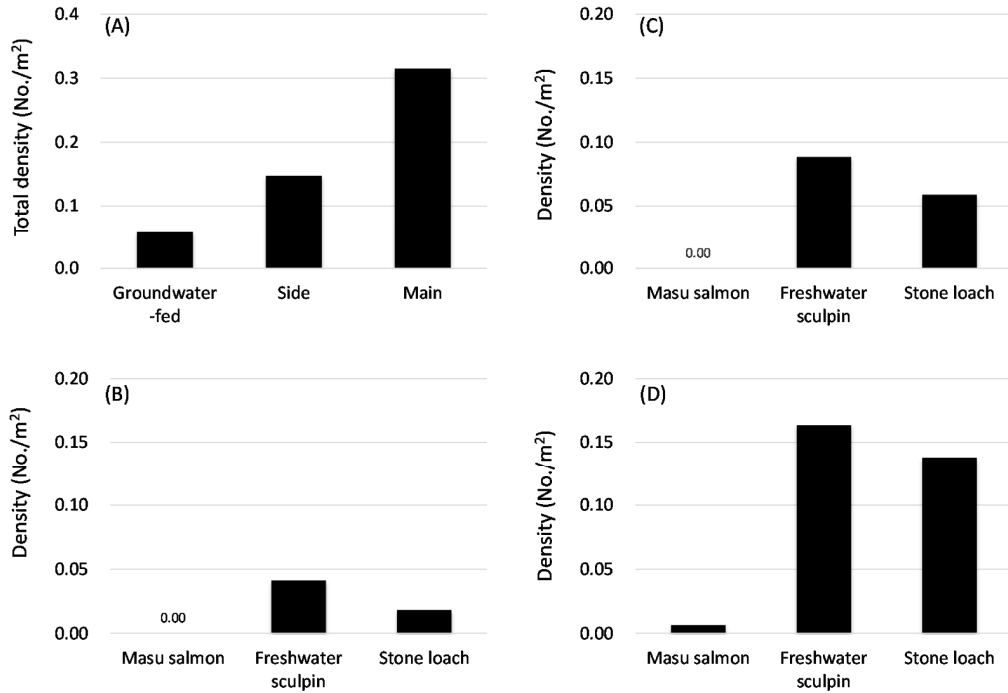


Fig.12 Total fish densities in each channel (A), densities of masu salmon, freshwater sculpin, and stone loach in groundwater-fed (B), side (C), and main channels (D).

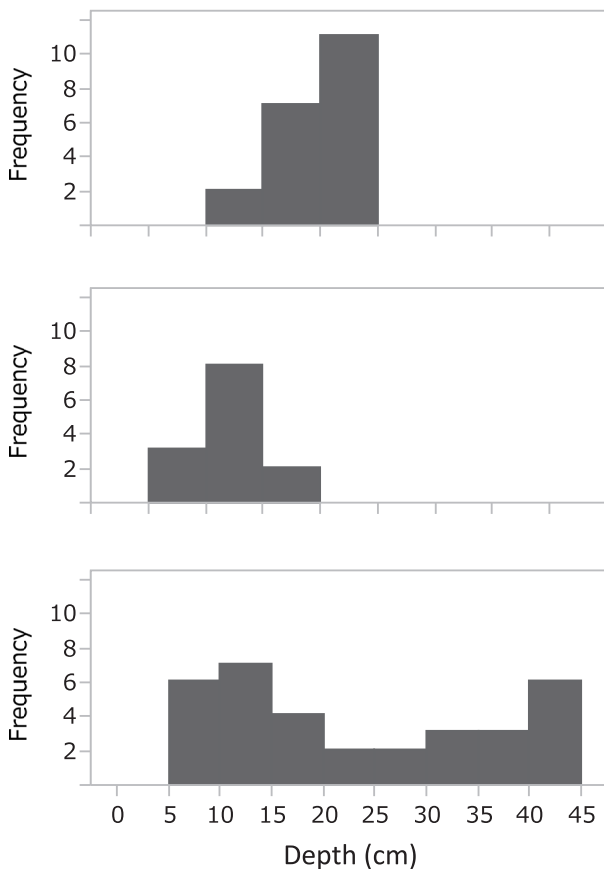


Fig.13 Frequency distribution of water depth in main (upper panel), side (middle panel), and groundwater-fed channels (lower panel).

浸透流が水位の高い方から低い方へと流れることが知られている (Wondzell and Swanson, 1996)。本研究でも砂礫堆下流部と二次流路で浸透流が湧出する傾向が強く (動水勾配が正の値), 砂礫堆下流部および7月の二次流路下流部では浸透流の湧出による流路が形成されていた。河床中に浸透した表流水は河床間隙中を通過する際, その化学的特性が変化する場合がある。例えば, 河床間隙水が好氣的に維持されやすい山地河川では, 微生物が水中に含まれる有機物を分解することにより生じる硝酸態窒素が添加され, 浸透流が湧出する流路では栄養塩濃度が上昇する (Jones *et al.*, 1995, 但し例外もある Morley *et al.*, 2005)。本調査地でも湧出流路では他の流路タイプに比べ高い電気伝導率が確認されるとともに, 栄養塩濃度の高い場所で優占することが知られている糸状藻類の繁茂が確認されたことから (卜部, 私信), 硝酸態窒素濃度の高い水が供給されていたと考えられる。水深や流速, 底質といった物理環境も流路タイプ間で異なり, 湧出流路は幅広い水深, 緩やかな流速, より細かい底質で特徴付けられ, 主流路ではその逆の傾向を, 側流路ではそれらの中間の特徴を示した。

このような湧出流路の物理・化学的環境特性の違いと対応する形で, 底生生物の種多様性および生息密度に大きな違いが認められた。特に湧出流路において, サケ科魚類の稚魚期の餌生物として重要なユスリカ (小林・石川, 1964; 帰山ほか, 1978) が多く, サケ科魚類の初期

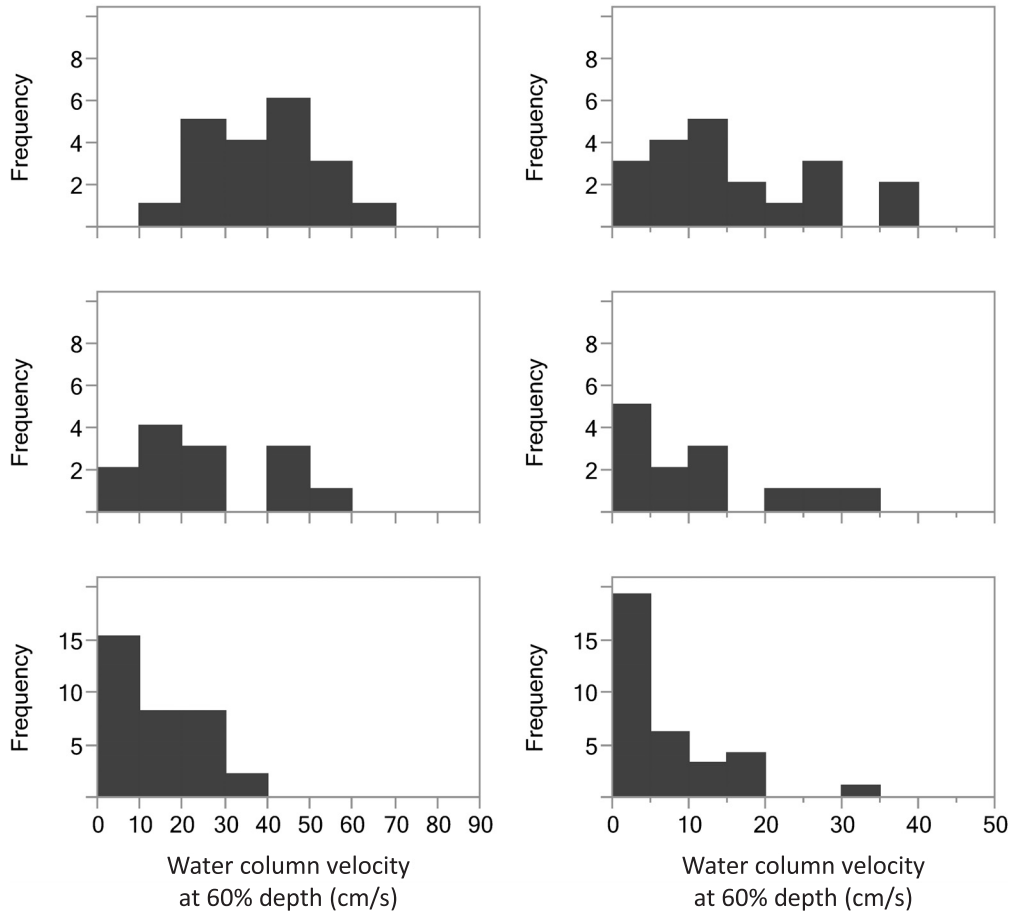


Fig.14 Frequency distribution of water column velocity at 60% depth (left column) and bottom velocity (right column) in main (upper panel), side (middle panel), and groundwater-fed channels (lower panel).

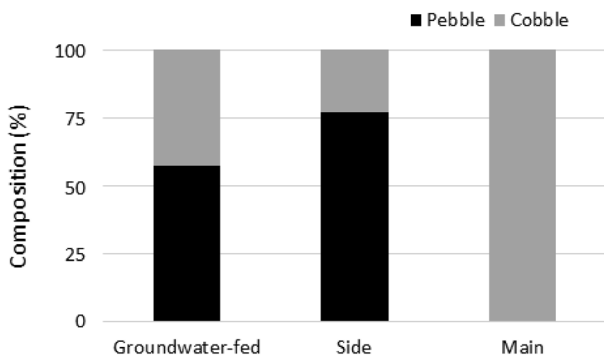


Fig.15 Substrate types in groundwater-fed, side, and main channels.

生活期に重要な生息場所となる可能性が示唆された。ユスリカ科に属する分類群のうち、エリユスリカ亜科は細粒な底質を好む傾向にあることが知られており (Angradi, 1999), 湧出流路においてエリユスリカ亜科の個体数が卓越した理由は、河床材料に占める細粒な砂礫の割合が高かったことによると考えられる。

夏季には湧出流路で水温が最も低く、冷水性魚類であるサケ科魚類、ハナカジカおよびフクドジョウの生息に

は最も好ましい条件が整っていた。また、湧出流路の流速は他の流路タイプに比べ遅かったものの、水深と底質はともに、両魚種の生息に不適な条件であると認められなかった。また、電気伝導率および水素イオン濃度の値も流路タイプによって異なったものの、魚類の生息数に影響すると思われるほどの差は認められなかった。魚類の生息量は物理・化学的環境条件のみならず、餌生物量によっても規定されることが知られている (Kawaguchi *et al.*, 2003; Rosenfeld *et al.*, 2005; Urabe *et al.*, 2010; Urabe *et al.*, 2014)。定量的な調査は実施していないが、河床の付着藻類量は5月には湧出流路で多く、また、7月には湧出流路においてのみ多量の糸状藻類が繁茂しているのが確認されている。糸状藻類の繁茂は多くの底生生物にとって負の影響をもたらすことが知られており (例えば、内田, 2000), また、湧出流路では上流からの底生生物の移入がないことから、7月の湧出流路における底生生物の生息密度は低く、魚類の餌生物環境は主流路に比べ悪かったのかもしれない。また、藻類は夜間に酸素を消費するため、糸状藻類が多量に繁茂する湧出流路では、夜間、底層付近の溶存酸素濃度が低下しやすかったと考

えられ、それが底生魚類であるハナカジカとフクドジョウの生息を妨げていたのかもしれない。遡河回遊魚であるサケマスが生息密度が極めて低かった理由としては、後述するように十勝川本流の下流に設置されている千代田堰堤が影響しているのかもしれない。

以上のように、湧出流路および側流路は主流路と異なる物理・化学・生物学的環境特性を有していることが確認された。特に、春季の湧出流路で見られた流速が緩く、餌生物が豊富という環境特性は河川性サケ科魚類の初期生残にとって重要である。本調査を実施した時点において、十勝川水系では増殖用のサケ親魚捕獲のため、千代田堰堤上流へのサケマスの遡上が制限されているが、2015年度からは一定数のサケマスが上流域へと遡上できる環境が整う予定となっており、将来的には、札内川においても相当数のサケマスが遡上するであろう。札内川では生態系に配慮した河川管理方策の検討が多角的に進められているが、その際、サケマスの産卵および初期生活期における良好な環境の保全も重要な視点となり得る。そのため、湧出流路が形成される土砂水理条件の解明が重要な研究テーマとなるであろう。また、流域生態系の総合的管理という視点から、今後は湧出流路がサケマス以外の魚類にとってどのような意味を持つのかについても明らかにしていく必要がある。

謝 辞

本研究の実施に当たっては、十勝釧路管内さけ・ます増殖事業協会の岩崎良教専務、新出幸哉業務部長、二瓶健志業務課長ほか職員の皆様に特段の配慮をいただいた。石川県立大学の柳井清治教授には本稿を査読いただき、多くの有益なご助言をいただいた。野外調査の実施に当たっては当時契約職員の櫻井陽介氏にご協力いただいた。ここに心より感謝申し上げます。本研究は国土交通省の河川砂防技術研究開発公募（地域課題分野）課題として実施した。

引用文献

- Alley WM, Healy RW, LaBaugh JW, Reilly TE. Flow and Storage in Groundwater Systems. *Science* 2002; 296: 1985–1990.
- Angradi TR. Fine sediment and macroinvertebrate assemblages in Appalachian Streams: a field experiment with biomonitoring applications. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 1999; 18: 49–66.
- Arrigoni AS, Poole GC, Mertes LAK, O’Daniel SJ, Woessner WW, Thomas SA. Buffered, lagged, or cooled? Disentangling hyporheic influences on temperature cycles in stream channels. *Water Resour. Res.* 2008; doi: 10.1029/2007WR006480.
- Bain MB, Finn JT, Booke HE. Quantifying stream substrate for habitat analysis studies. *N. Am. J. Fish. Manag.* 1985; 5: 499–500.
- Baxter CV, Hauer FR, Woessner WW. Measuring groundwater–stream water exchange: New techniques for installing minipiezometers and estimating hydraulic conductivity. *Trans. Am. Fish. Soc.* 2003; 132: 493–502.
- Beechie TJ, Beamer E, Wasserman L. Estimating coho salmon rearing habitat and smolt production losses in a large river basin, and implications for restoration. *N. Am. J. Fish. Manag.* 1994; 14: 797–811.
- Buffington JM, Tonina, D. Hyporheic exchange in mountain rivers II: effects of channel morphology on mechanics, scales, and rates of exchange. *Geography Compass* 2009; 3: 1038–1062.
- Dahm CN, Vallett HM. Hyporheic zones. In: Hauer FR, Lamberti GA (eds). *Methods in stream ecology*, Academic Press, San Diego, California. 1999; 107–119.
- Elliott JM. Spatial distribution and behavioural movements of migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream. *J. Anim. Ecol.* 1986; 55: 907–922.
- Geist DR, Dauble DD. Redd site selection and spawning habitat use by fall chinook salmon: the importance of geomorphic features in large rivers. *Environ. Manage.* 1998; 22: 655–669.
- Geist DR, Hanrahan TP, Arntzen EV, McMichael GA, Murray CJ, Chien YJ. Physicochemical characteristics of the hyporheic zone affect redd site selection by chum saalmon and fall chinook salmon in the Columbia River. *N. Am. J. Fish. Manag.* 2002; 22: 1077–1085.
- Jones JB, Fisher SG, Grimm NB. Nitrification in the hyporheic zone of a desert stream ecosystem. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 1995; 14: 249–258.
- 帰山雅秀. 十勝川系のサケの資源量に関する検討 (2). 魚と卵 1978; 147: 1–10.
- 帰山雅秀. 十勝川におけるサケ稚魚の成長と食性に関する調査—II. 十勝川水系における1977年春期の水生動物相. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1979; 33: 31–45
- Kasahara T, Wondzell SM. Geomorphic controls on hyporheic exchange flow in mountain streams. *Water Resour. Res.* 2003; doi: 10.1029/2002WR001386.

- Kawaguchi Y, Taniguchi Y, Nakano S. Terrestrial invertebrate inputs determine the local abundance of stream fishes in a forested stream. *Ecology* 2003; 84: 701–708.
- 小林哲夫, 石川嘉郎. サケ稚魚の生態調査—VIII. 千歳川, 石狩川のサケ稚魚の生長と食性について. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1964; 18: 7–15.
- 小林哲夫, 原田 滋, 阿部進一. 西別川におけるサケ・マス of 生態調査I. サケ稚魚の降海移動並びに成長について. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1965; 19: 1–10.
- Leman VN. Spawning sites of chum salmon, *Oncorhynchus keta*: microhydrological regime and variability of progeny in redds (Kamchatka River basin). *J Ichthyol.* 1993; 33: 104–117.
- Lister DB, Genoe HS. Stream habitat utilization by cohabitating underyearlings of Chinook and coho salmon in the Big Qualicum River, British Columbia. *J Fish. Res. Board Can.* 1970; 27: 1215–1224.
- Moore KS, Gregory SV. Response of young-of-the-year cutthroat trout to manipulation of habitat structure in a small stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1988; 117: 162–170.
- Morantz DL, Sweeney RK, Shirvell CS, Longard DA. Selection of microhabitat in summer by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1987; 44: 120–129.
- Morley SA, Garcia PS, Bennett TR, Roni P. Juvenile salmonid (*Oncorhynchus* spp.) use of constructed and natural side channels in Pacific Northwest rivers. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005; 62: 2811–2821.
- Nagata M, Omori H, Yanai S. Restoration of spawning and rearing habitats for masu salmon, *Oncorhynchus masou* in a channelized stream. *Fish. Sci.* 2002; Supplement II: 1707–1710.
- Nickelson TE, Rodgers JD, Johnson SL, Solazzi MF. Seasonal changes in habitat use by juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Oregon coastal streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1992; 49: 783–789.
- Payne BA, Lapointe MF. Channel morphology and lateral stability: effects on distribution of spawning and rearing habitat for Atlantic salmon in a wandering cobble-bed river. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1997; 54: 2627–2636.
- Peterson NP. Immigration of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) into riverine ponds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1982a; 39: 1308–1310.
- Peterson NP. Population characteristics of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) overwintering in riverine ponds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1982b; 39: 1303–1307.
- Rosenfeld JS, Leiter T, Lindner G, Rothman L. Food abundance and fish density alter habitat selection, growth, and habitat suitability curves for juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005; 62: 1691–1701.
- Rosenfeld JS, Raeburn E, Carrier PC, Johnson R. Effects of side channel structure on productivity of floodplain habitats for juvenile coho salmon. *N. Am. J. Fish. Manag.* 2008; 28: 1108–1119.
- Seber GAF, Le Cren ED. Estimating population parameters from catches large relative to the population. *J Anim. Ecol.* 1967; 36: 631–643.
- Sheaffer WA, Nickum JG. Backwater areas as nursery habitats for fishes in Pool 13 of the Upper Mississippi River. *Hydrobiologia* 1986; 136: 131–140.
- Stanford JA, Lorang MS, Hauer RF. The shifting habitat mosaic of river ecosystems. *Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 2005; 29: 123–136.
- Tonina D, Buffington JM. Hyporheic exchange in mountain Rivers I: mechanics and environmental effects. *Geography Compass* 2009; 3: 1063–1086.
- 内田朝子. 矢作川における付着藻類と底生動物その4. 矢作川研究 2000; 4: 5–16.
- 卜部浩一. 2013. 川の地形がサケの多様性を支えている? 目には見えない水の流れとサケの多様性. 「サケ学大全 (帰山雅秀, 永田光博, 中川大介編)」北海道大学出版会, 札幌. 2013; 63–65.
- 卜部浩一, 三島啓雄, 宮腰靖之. 十勝川水系におけるサケ・サクラマスの産卵環境評価 (資料). 北水試研報 2013; 84: 47–56.
- Urabe H, Nakajima M, Torao M, Aoyama T. Evaluation of habitat quality for stream salmonids based on a bioenergetics model. *Trans. Am. Fish. Soc.* 2010; 139: 1665–1676.
- Urabe H, Nakajima M, Torao M, Aoyama T. Application of a bioenergetics model to estimate the influence of habitat degradation by check dams and potential recovery of masu salmon populations. *Environ. Biol. Fish.* 2014; 97: 587–598.
- Wondzell SM, Swanson FJ. Seasonal and storm dynamics of the hyporheic zone of a 4th-order mountain stream, I, Hydrologic processes, *J. N. Am. Benthol. Soc.* 1996; 15: 3–19.
- Wroblicky GJ, Campana ME, Valett HM, Dahm CN. Seasonal variation in surface–subsurface water exchange and lateral hyporheic area of two stream–aquifer systems. *Water Resour. Res.* 1998; 34: 317–328.

Appendix 1 Number of benthic invertebrates in each quadrat sample.

Taxon	Main channel			Side channel			Groundwater-fed		
	Sample #1	Sample #2	Sample #3	Sample #1	Sample #2	Sample #3	Sample #1	Sample #2	Sample #3
EPHEMEROPTERA									
Ameletidae									
Ameletus									
A. costalis		5	2				1	3	4
Heptageniidae									
Epeorus							1	2	
Rhithrogena		1		1			6	5	
Ephemerellidae									
Ephemerella				2				3	5
D. ishiyamana							3		
Leptophlebiidae									
Paraleptophlebia								1	3
PLECOPTERA									
Perlodidae									
Isoperla								3	
Chloroperlidae	2	1	1				1		1
Nemouridae									
Nemoura			1		1			3	
TRICHOPTERA									
Hydropsychidae									
Hydropsyche									
H. orientalis					1				
Apataniidae									
Apatania							12	44	20
Lepidostomatidae									
Lepidostoma			2	1	1	2		5	3
Hydroptilidae									
Hydroptila								1	
DIPTERA									
Chironomidae									
Chironomidae Adult									1
Chironomidae pupae			1						1
Chironominae	1	11	7	1	1				
Orthocladinae	65	47	25	69	60	26	110	57	183
Tanytopodinae								2	
Tipulidae									
Dicranota							2		1
Tipula							2		1
Simuliidae									
Simulium					1				
Blephaloceridae									
Bibiocephala		1							5
Caratopogonidae		5				3	8	7	5
COLEOPTERA									
Elmidae									
Elminae								1	1
AMPHIPODA									
		4		1			2	3	
OLIGOCHAETA									
		59	1	4			4	12	13