

## 研究ノート

# 河床の石の大きさと底生生物の量および多様性の関係

長谷川剛大<sup>1)</sup>・加藤元海<sup>1), 2)\*</sup>

### 要 旨

生物群集を対象とした研究において、一般に採集面積が広くなるとともに種数が増加する。河川における河床の石についても同様に、石の大きさとともにその石に付着して生息する底生生物の種数や生物の量は増加すると考えられる。本研究では、高知県を流れる鏡川と仁淀川において河床の石（大礫と巨礫）を対象に、石の大きさ（ $x$ ：表面積、体積もしくは重量）と底生藻類（ $y$ ：クロロフィル $a$ 量）もしくは底生無脊椎動物（ $y$ ：個体数、乾燥重量もしくは多様性）との関係について調査した。 $x$ と $y$ の関係については累乗近似した（ $y = ax^\gamma$ ）。採取した石の大きさは、表面積では0.0037-0.15 m<sup>2</sup>、体積では0.1-24.7 L、重量では0.2-64 kgの範囲であった。底生藻類については、べき指数 $\gamma$ は1に近い値を取り（ $\gamma = 1.01$ ）、クロロフィル $a$ 量は石の表面積に比例して増加した。底生無脊椎動物の個体数については、べき指数は1よりも小さな値であったことから（ $\gamma = 0.858$ ）、石の表面積に対して飽和型の増加を示した。生物量（乾燥重量）については、べき指数は1よりも大きな値であったことから（ $\gamma = 1.19$ ）、加速度型の増加を示した。底生無脊椎動物の多様性（属数）については飽和型の増加を示した（ $\gamma = 0.421$ ）。表面積は長さの2乗、体積や重量は3乗に比例することから、石の大きさを体積もしくは重量とした場合、いずれの関係においてもべき指数は表面積の場合と比較するとほぼ2/3の値を取った。

キーワード：種数-面積曲線、大礫、巨礫、底生無脊椎動物、底生藻類、個体数、生物量、多様性

島のように隔離された環境において、その島の面積が増加するとそこに生息している生物の種数が増加する種数-面積曲線が知られている（MacArthur and Wilson 1967）。このような関係は島だけに限定されたものではなく、同一地域から異なる広さの区域を任意に切り取ったもの（例えば、方形区）も島とみなすことができる（Gorman 1979）。同様に、河川において河床にある一つ一つの石もそれぞれ大きさが異なることから、底生生物にとっては島とみなすことができる。これまでの研究では面積と種数の関係に重点が置かれた一方、面積と生物の量（個体数や乾燥重量）については、自明な関係だとみなされてきたのかほとんど着目されていない。

河川においては、河床にある石を島とみなし、面積と種数や生物の量を調べた研究はこれまでのところほとんどない。Hart（1978）は、大きさの異なる

2つの石を用いて、底生無脊椎動物の種と個体数を比較した。Clements（1987）やDouglas and Lake（1994）は、20個以上の石を用いて、石の表面積と種数や個体数との関係を調べている。しかし、いずれの研究においても、対象の石は大礫（直径64-256 mm）で、巨礫（>256 mm）を対象としたものはない。例えば、面積と生物の量の関係が飽和型である場合、飽和し始める面積が大礫よりも大きい可能性があり、対象とする石の大きさが限られていると、正確な近似式を得られないという懸念が生じる。そこで本研究では、大礫に加えて巨礫も対象に含めて、1つの石に付着する底生生物を調べ、石の大きさと生物の量との関係を求めた。

### 材料と方法

調査は2018年5月24日から11月12日にかけて、高知県を流れる鏡川6地点（高知市）と仁淀川4地点（いの町、仁淀川町）における上流から中流にかけての計10地点で行なった（図1）。調査地点は以下の通り。鏡川水系では、高川川（略号K1、調査日2018

2019年11月21日受領；2020年2月6日受理

1) 高知大学理学部生物科学コース理論生物学研究室

〒780-8520 高知県高知市曙町2-5-1

2) 高知大学大学院黒潮圏科学部門

〒780-8520 高知県高知市曙町2-5-1

\* 連絡責任者 e-mail: genkai@kochi-u.ac.jp

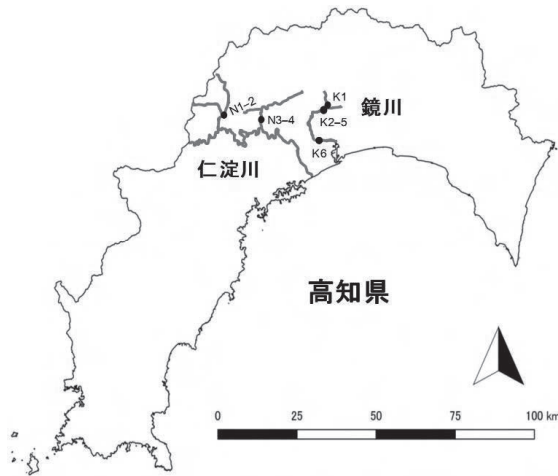


図1. 高知県内における調査河川および調査地点。河川の略号は次の通り。鏡川水系では、高川川 (K1)、鏡川本流1 (K2)、鏡川本流2 (K3)、鏡川本流3 (K4)、鏡川本流4 (K5) および鏡川本流5 (K6)。仁淀川水系では、土居川と安居川の合流点 (N1)、土居川 (N2)、上八川1 (N3) および上八川2 (N4)。

年6月26日、緯度N33°38'31.69"、経度E133°31'45.21"、高度198 m)、鏡川本流1 (K2、2018年10月25日、N33°38'03.93"、E133°31'12.77"、134 m)、鏡川本流2 (K3、2018年11月2日、N33°38'04.00"、E133°31'12.84"、131 m)、鏡川本流3 (K4、2018年11月5日、N33°38'03.85"、E133°31'12.53"、131 m)、鏡川本流4 (K5、2018年11月12日、N33°38'03.98"、E133°31'12.61"、132 m)、鏡川本流5 (K6、2018年7月27日、N34°34'32.92"、E133°20'42.56"、127 m)。仁淀川水系では、土居川と安居川の合流点 (N1、2018年5月24日、N33°36'32.56"、E133°10'27.50"、149 m)、土居川 (N2、2018年8月29日、N33°36'33.61"、E133°10'29.64"、144 m)、上八川1 (N3、2018年8月6日、N33°36'37.35"、E133°17'51.30"、59 m)、上八川2 (N4、2018年8月28日、N33°36'37.97"、E133°17'51.76"、55 m)。

河川地形を調べるため、各調査地点において川幅、水深と流速を測定した。川幅は巻尺で測定した。水深は川岸から対岸に向かって折れ尺を用いて測定を行ない、測定間隔は川幅によって、1 mまたは2 mとした。流速は、水深を測定した地点の中間地点において、水深の2分の1の深さで流速計 (モデルCR-7WP、コスモ理研) を用いて3回測定し、その平均値を用いた。川幅、水深と流速の測定結果から流量を求めた (加藤 2014)。

各調査地点において、3-10個の水面下に沈んでいる石 (大礫もしくは巨礫) を調査対象とした。各石について、その環境を調べるために水深、流速と石の埋没度を測定した。水深は折れ尺で石の真横で水面から川底までの深さを測定した。流速は2分の1水深において流速計を用いて3回ずつ測定し、その平均値を用いた。石の埋没度は、箱眼鏡を用いて石全体の体積に対して河床に沈んでいる体積の割合を目視で判断した。

石に付着した底生無脊椎動物を採集するために、底辺40 cmのすくい網 (IS40-1W、1-mm mesh、Hoga) を石の下流側に置き、径が40 cm未満の石については、石ごと網の中に流し込んでから岸まで運び、表面に付着した底生無脊椎動物をピンセットで採集した。径が40 cm以上の石に対しては、石を手で洗うようにして底生無脊椎動物を川の流れを利用して下流側に設置した網で採集した後、石を岸まで持ち運んだ。網の中に捕捉された底生無脊椎動物とともに、石の表面に付着した底生無脊椎動物をピンセットで採集した。採集した底生無脊椎動物は80%エタノールで固定した。採集した底生無脊椎動物は後日室内において、原色川虫図鑑 (丸山・高井 2000)、日本産水生昆虫 (川合・谷田 2005)、中国・四国のトンボ図鑑 (杉村ほか 2008) を用いて可能な限り属まで同定し個体数を計数した。底生無脊椎動物の生物量については、60°Cで24時間乾燥させたのち、電子てんびん (AX224、Sartorius) を用いて乾燥重量として求めた。

底生無脊椎動物を採集し終えた後、石に付着する底生藻類量を推定するため、石の全表面をブラシで擦り取り、藻類を洗い流した河川水とともにポリ容器に入れ持ち帰った。ポリ容器の水をメスシリンダーで計量した後、底生藻類を含む水をガラス繊維ろ紙 (GA-100、47 mm、Advantec) を用いてろ過することで、底生藻類をろ紙上に捕集した。底生藻類を捕集したろ紙は分析まで冷凍保存した。底生藻類量の指標として、光合成色素のクロロフィルa量を測定した。クロロフィルaの抽出には90%アセトン溶液を用い、クロロフィルaの濃度測定には分光光度計 (SP-300、Optima) を用いた。クロロフィルaの分析はユネスコ法に従った (SCOR/UNESCO 1966)。

底生無脊椎動物と底生藻類を採集し終えた後、石の大きさを表す指標として、石の寸法、体積と重量

を測定した。石の寸法では、石の長径、短径と厚さを折れ尺で測定した。体積については、水を張った容器の中に石を入れ、こぼれた水をさらに大きな容器で受けとめ、こぼれた水の量を体積とした。重量については、20 kg以下の石に対してはバネ量り（使用範囲 2–20 kg、東京SK）を用い、20 kgを超える石に対しては市販の体重計（最大計量130 kg、最小計量 1 kg、Tanita）を用いて計量した。石の形については、すべて楕円球と仮定した。石の表面の長径を  $a$ 、短径を  $b$  とすると、石の表面積（ $S$ ）は楕円の面積の公式から算出した（ $S = \pi ab/4$ ）。石の寸法、体積と重量のデータを基に、これらの項目間の換算式を作成した。

一般に、底生無脊椎動物や底生藻類は河川や季節によって個体数や生物量など群集構造が大きく変化する。群集構造の異なる河川間や季節間で比較するため、底生無脊椎動物や底生藻類の個体数や生物量については、次のようにデータを変換した（ $x_{ij} \rightarrow X_{ij}$ ）。ある調査地  $i$ （ $i = 1, 2, \dots, 10$ ）において、ある石  $j$ （ $j = 1, 2, \dots, n$ ）の表面積を  $A_{ij}$ 、データ（底生無脊椎動物の個体数または生物量、もしくは底生藻類の生物量）を  $x_{ij}$  とする。 $n$  個の石を採集したこの調査地  $i$  における底生無脊椎動物の単位面積当たりの平均個体数（ $D_i$ ）は次の式で与えられる：

$$D_i = \sum_{k=1}^n x_{ik} / \sum_{k=1}^n A_{ik} \quad (1)$$

$X_{ij}$  を次の式で定義した：

$$X_{ij} = x_{ij} / D_i \quad (2)$$

なお、底生無脊椎動物の多様性に関しては、調査地  $i$  における調査で採集された分類群の総数を  $E_i$ 、ある石  $j$  で採集された分類群数を  $y_{ij}$  としたとき、 $Y_{ij}$  を

$$Y_{ij} = y_{ij} / E_i \quad (3)$$

と定義してデータの変換を行なった（ $y_{ij} \rightarrow Y_{ij}$ ）。

石の大きさ（表面積、体積または重量）と底生無脊椎動物の個体数、生物量または多様性（分類群数）もしくは底生藻類の生物量との関係は、ピアソンの相関分析を用いて解析した。データに対しては対数変換を行なった。石の大きさと十脚目の関係は、目的変数については十脚目が生息していた場合を 1、

生息していなかった場合を 0 とし、石の重さを説明変数としたロジスティック回帰分析を行なった。統計解析には、フリーの統計分析ソフトウェア R を用いた（version 3.5.1、R Core Team 2018、<https://www.r-project.org/>、2019 年 1 月 9 日閲覧）。

## 結果

調査地点の標高の範囲は 55–198 m、流量については 1.16–9.05 m<sup>3</sup>/s であった。採取した石の環境に関して、水深の範囲は 12–67 cm、流速については 7.7–130 cm/s、石の埋没度については 5–40% であった。採取した石に関して、表面積の範囲は 0.0037–0.15 m<sup>2</sup>、体積については 0.1–24.7 L、重量については 0.2–64 kg であった。採取した石の体積と重量の間（ $R^2 = 0.98$ ）、石の寸法（長径×短径×厚さ）と体積との間（ $R^2 = 0.96$ ）、寸法と重量との間（ $R^2 = 0.97$ ）において高い相関があった（図 2）。石の長径、短径、厚さをそれぞれ  $a$ 、 $b$ 、 $c$  (cm) とすると、体積（ $V$ , L）

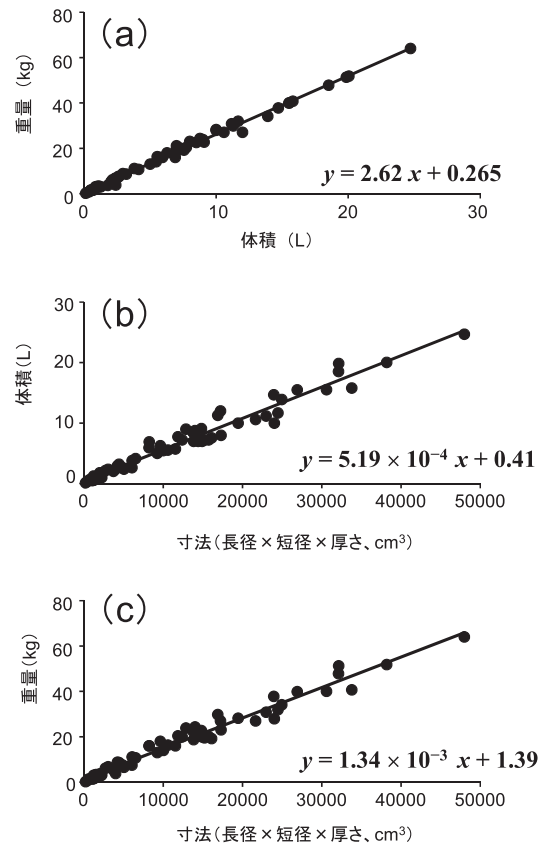


図 2. 調査した石の体積、重量と寸法の関係。(a) 体積と重量の関係、(b) 石寸法（長径 × 短径 × 厚さ）と体積の関係、(c) 寸法と重量の関係。

と重量 ( $W, \text{kg}$ ) を推定する式は以下のとおりであった：

$$V = 5.19 \times 10^{-4} abc + 0.41, \quad (4)$$

$$W = 1.34 \times 10^{-3} abc + 1.39. \quad (5)$$

石の大きさと底生藻類の生物量との間には、相関分析の結果、有意な相関がみられた（表面積： $r = 0.82$ 、体積： $r = 0.85$ 、重量： $r = 0.84$ ；いずれも $P < 0.001$ 、 $n = 61$ ；図5）。石の大きさ ( $x$ ) と生物量 ( $y$ ) の関係において、 $x$ のべき指数は表面積では1.01、体積と重量では0.691-0.712であった。石の大きさと底生無脊椎動物（十脚目を除く）の個体数との間には有意な相関がみられた（表面積： $r = 0.79$ 、体積： $r = 0.82$ 、重量： $r = 0.82$ ；いずれも $P < 0.001$ 、 $n = 61$ ；図3）。べき指数は表面積では0.86、体積と重量では0.597-0.609であった。石の大きさと底生無脊椎動物（十脚目を除く）の生物量との間には有意な相関がみられた（表面積： $r = 0.77$ 、体積： $r = 0.76$ 、重量： $r = 0.78$ ；いずれも $P < 0.001$ 、 $n = 60$ ；図4）。べき指数は表面積では1.19、体積と重量では0.825-0.826であった。石の大きさと底生無脊椎動物（十脚目を除く）の多様性との間には有意な相関がみられた（表面積： $r = 0.66$ 、体積： $r = 0.68$ 、重量： $r = 0.69$ ；い

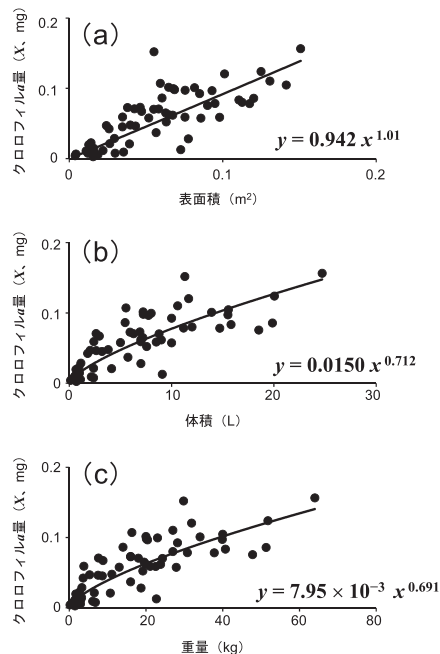


図3. 石の大きさと底生藻類のクロロフィルa量との関係。底生藻類密度の異なる河川間もしくは季節間を比較するため、クロロフィルa量の値については式(1)と(2)に従い変数変換を行なった。石の大きさの指標として、(a) 表面積、(b) 体積、(c) 重量。

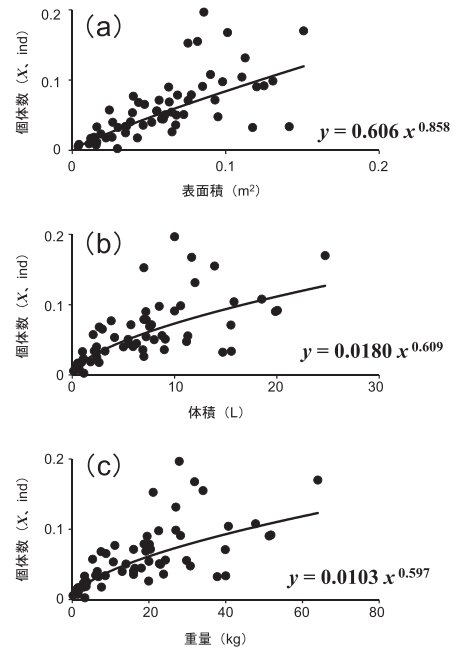


図4. 石の大きさと底生無脊椎動物の個体数との関係。個体数密度の異なる河川間もしくは季節間を比較するため、個体数の値については式(1)と(2)に従い変数変換を行なった。石の大きさの指標として、(a) 表面積、(b) 体積、(c) 重量。

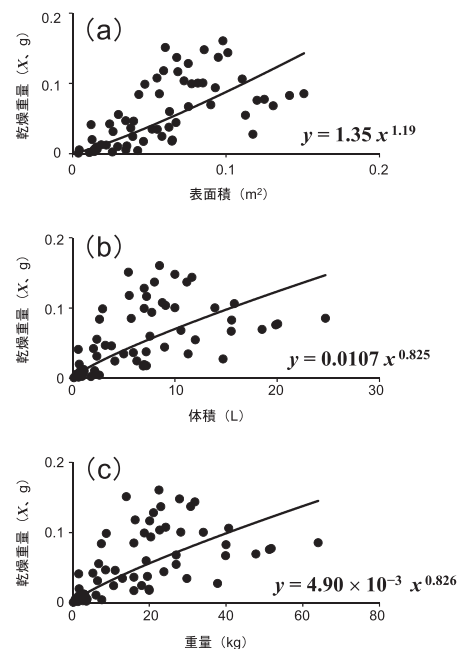


図5. 石の大きさと底生無脊椎動物の生物量（乾燥重量）との関係。単位面積当たりの生物量の異なる河川間もしくは季節間を比較するため、乾燥重量の値については式(1)と(2)に従い変数変換を行なった。石の大きさの指標として、(a) 表面積、(b) 体積、(c) 重量。



れも  $P < 0.001$ ,  $n = 61$ ; 図 6)。べき指数は表面積では 0.421、体積と重量では 0.294-0.297 であった。十脚目の生物に関しては、石の大きさと十脚目の有無に有意な関係はみられなかった ( $P = 0.732$ )。

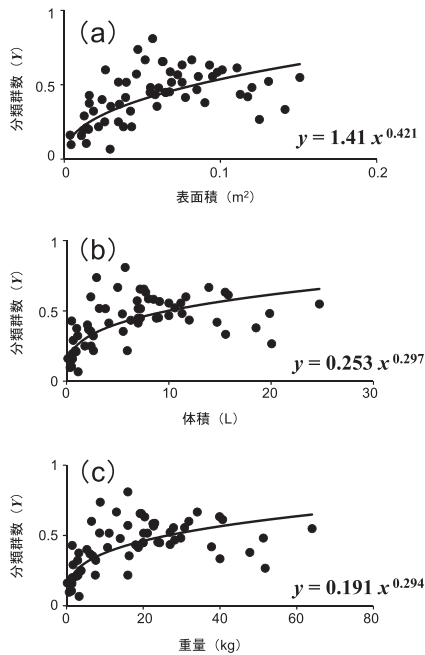


図 6. 石の大きさと底生無脊椎動物の多様性との関係。多様性の指標として、採集された底生無脊椎動物について、分類単位である属数を計数した。多様性の異なる河川間もしくは季節間を比較するため、属数については式 (3) に従い変数変換を行なった。石の大きさの指標として、(a) 表面積、(b) 体積、(c) 重量。

## 考察

石の大きさを表す指標のうち、体積と重量の間に高い相関があり、今回調査した仁淀川と鏡川の河床にある大礫と巨礫は、回帰式の係数から石の比重は約 2.6 であることが分かった。石が大きい場合、その石の体積や重量を測定するには大型の容器や体重計を調査地まで運び込む必要があるが、本研究では折れ尺など長さを測定する道具があれば簡便に石の体積や重量が推定できることも示された (式 4 と式 5)。

石の大きさと底生藻類や底生無脊椎動物の量との関係については、横軸に石の表面積を取った場合、べき指数はいずれも 1 に近い値を取った。これは、底生藻類と底生無脊椎動物は石の表面に付着して生

息する生物であるため、それらの量 (個体数や生物量) は石の表面積にほぼ比例することを示している。米国バージニア州の河川で 24 個の石を対象とした研究では、石の表面積と底生無脊椎動物の個体数の間に直線的な比例関係があると報告されている (Clements 1987)。石の体積もしくは重量を横軸に取った場合、べき指数はいずれも 1 より小さな値となった。面積は長さの 2 乗に比例するのに対して、体積や重量は 3 乗に比例して大きくなることから、理論的には体積や重量の場合のべき指数は表面積の場合と比べて  $2/3$  (0.67) の値を取ると考えられる。横軸を体積もしくは重量に取った場合のべき指数は、表面積に取った場合に比べて 0.68-0.71 倍となっていたことからほぼ理論値に近かった。

十脚目 (主にサワガニ) 有無と石の大きさの間には関係がみられなかった。サワガニは、河川内に加えて陸上にも移動することから、その生活圏は流水域から森林林床部まで幅広い (川井・中田 2012、和田 2017)。そのため、サワガニは河床の石単位では生活していないと考えられることから、石の大きさと無関係だったのであろう。

石の表面積と十脚目を除く底生無脊椎動物の個体数の関係において、べき指数が 0.858 と 1 より小さい値であったことから、飽和型の増加傾向を示した。一方、生物量においては、べき指数が 1.19 と 1 より大きな値であったことから、加速度型の増加傾向を示した。つまり、大きな石ほど底生無脊椎動物の個体密度が減少したのに対して、単位面積当たりの乾燥重量では増加していたことを意味する。河川の底生無脊椎動物群集においては一般に、個体密度の観点では小型個体からの貢献が高いのに対して、生物量の観点からは大型個体からの貢献が高い (宮地ほか 2017)。本研究で採集された底生無脊椎動物群集において、1 個体当たりの乾燥重量が重かったのはヘビトンボ属 (*Protohermes*) とヒゲナガカワトビケラ属 (*Stenopsyche*) であった。石の大きさとヘビトンボ属 (もしくはヒゲナガカワトビケラ属) の関係を検討するため、目的変数についてはヘビトンボ属が生息していた場合を 1、生息していなかった場合を 0 とし、石の重さを説明変数としたロジスティック回帰分析を行なったところ、大きな石ほど生息している確率が高いという有意な関係があった (ヘビトンボ属:  $P = 0.049$ 、ヒゲナガカワトビケラ属:  $P < 0.001$ )。このことは大型の底生無脊椎動物

は大きな石ほど生息している可能性が高いことを示唆している。大きな石ほど洪水などの攪乱に対して安定性が高い (Matthaei et al. 1999)。ヘビトンボ属は肉食性であり、ヒゲナガカワトビケラ属は造網性の底生無脊椎動物である (川合・谷田 2005)。河川において、肉食の底生無脊椎動物が存在する環境下では被食者の個体密度は減少することが報告されている (Peckarsky 1985)。ヒゲナガカワトビケラなどの造網性のトビケラは、石と石の間に固着性巣室を作り河床を広範囲かつ長期間にわたって占拠することから、津田 (1962) は、ヒゲナガカワトビケラが生息する石はヒラタカゲロウなど滑行性の底生無脊椎動物には生息しにくい環境となっている可能性があると考えしている。

石の大きさと底生無脊椎動物の多様性については、石の大きさを表面積にした場合、べき指数が0.421と1よりも小さかったことから飽和型の関係を示した。オーストラリアの河川で50個の石を対象にした研究では、石の表面積と種数の関係において、べき指数は0.683 (Douglas and Lake 1994)、米国バージニア州の河川で24個の石を対象とした研究では0.461-0.516 (Clements (1987) の回帰曲線を基に算出した推定値) であり、本研究の値より大きかった。本研究でべき指数が小さくなったのは、大礫に加えて巨礫まで含めたことが主な要因と考えられる。また、多様性の指標として、本研究では属を計数したのに対して、先行研究では種を計数している。本研究において、分類分けを属ではなく科とした場合、べき指数は0.351となり (図7)、分類群を属から科へと広げるとべき指数は小さくなった。本研究において採集された底生無脊椎動物群集のうち、種数が

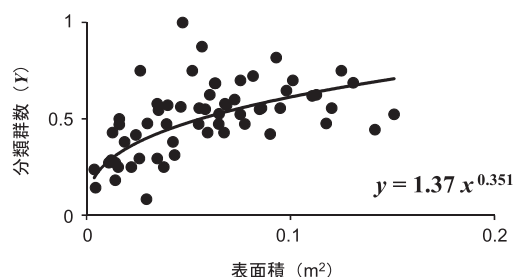


図7. 石の表面積と底生無脊椎動物の多様性との関係。多様性の指標として、採集された底生無脊椎動物について、分類単位である科数を計数した。多様性の異なる河川間もしくは季節間を比較するため、科数については式(3)に従い変数変換を行なった。

多い属はカクツツトビケラ属 (*Lepidostoma*) で36種、コカゲロウ属 (*Baetis*) で22種が現在日本で確認されている (川合・谷田 2005)。現時点で、水生昆虫の幼虫を種まで同定するのは困難であるため、日本の河川における石の表面積と種数の関係は不明であるが、分類群を属から種へと細分化した場合、べき指数は0.421より大きな飽和型の曲線となる可能性がある。

## 謝辞

査読者の方々からは本原稿に対して有益な助言をいただきました。

## 引用文献

- Clements H.W. 1987. The effect of rock surface area on distribution and abundance of stream insects. *Journal of Freshwater Ecology* 4: 83-91.
- Douglas M. and Lake P.S. 1994. Species richness of stream stone: an investigation of the mechanism generating the species-area relationship. *Oikos* 69: 387-396.
- Gorman M.L. 1979. *Island ecology*. Chapman and Hall, London.
- Hart D.D. 1978. Diversity in stream insects: regulation by rock size and microspatial complexity. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen* 20: 1376-1381.
- 加藤元海. 2014. 流速と流量. 日本陸水学会東海支部会 (編) 身近な水の環境科学: 実習・測定編. 朝倉書店, pp. 35-38.
- 川井唯史・中田和義. 2012. エビ・カニ・ザリガニ 淡水甲殻類の保全と生態学. 生物研究所.
- 河合禎次・谷田一三. 2005. 日本産水生昆虫 科・属・種への検索. 東海大学出版会.
- MacArthur R.H. and Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- 丸山博紀・高井幹夫. 2000. 原色川虫図鑑. 全国農村教育協会.
- Matthaei C.D., Peacock K.A., and Townsend C.R. 1999. Patchy surface stone movement during disturbance

in a New Zealand stream and its potential significance for the fauna. *Limnology and Oceanography* 44: 1091-1102.

宮地萌・井上光也・加藤元海. 2017. 河川上流域における底生無脊椎動物群集の体長に依存した個体数と生物量の推定式. *黒潮圏科学* 10: 156-165.

Peckarsky B. L. 1985. Do predaceous stoneflies and siltation affect the structure of stream insect communities colonizing enclosures? *Canadian Journal of Zoology* 63: 1519-1530.

SCOR/UNESCO. 1966. Working Group 17: Determination of photosynthetic pigments in sea water. UNESCO.

杉村光俊・小坂一章・吉田一夫・大浜祥治. 2008. 中国・四国のトンボ図鑑. いかだ社.

津田松苗. 1962. 水生昆虫学. 北隆館.

和田恵次. 2017. 日本のカニ学 川から海岸までの生態研究史. 東海大学出版部.

#### Relationships between stone size and abundance of benthic organisms in streams

Gota Hasegawa<sup>1)</sup> and Motomi Genkai-Kato<sup>1),2)\*</sup>

<sup>1)</sup> Department of Biology, Faculty of Science,  
Kochi University, 2-5-1 Akebono-cho,  
Kochi 780-8520, Japan

<sup>2)\*</sup> Graduate School of Kuroshio Science,  
Kochi University, 2-5-1 Akebono-cho,  
Kochi 780-8520, Japan

#### Abstract

In community ecology, the number of species increases with sampling area. Similarly in streams, the number of species or abundance of benthic organisms is considered to increase with stone size on the streambed. The relationships between stone size ( $x$ : surface area, volume or mass) and benthic algae ( $y$ : chlorophyll  $a$ ) or benthic invertebrates ( $y$ : number of individual, dry weight or diversity) were analyzed by collecting stones (cobble and boulder) on the streambed in the Kagami and Niyodo Rivers on Sikoku Island, Japan. The relationship between  $x$  and  $y$  was expressed by the following power function:  $y = \alpha x^\gamma$ . The ranges of stone sizes were 0.0037–0.15 m<sup>2</sup> in surface area, 0.1–24.7 L in volume, and 0.2–64 kg in mass. The amount of chlorophyll  $a$  of benthic algae increased linearly with stone surface area (the exponent  $\gamma$  took a value close to 1, i.e.,  $\gamma = 1.01$ ). The number of individuals of benthic invertebrates increased with surface area in a saturating manner ( $\gamma$  was smaller than 1, i.e.,  $\gamma = 0.853$ ). Biomass (dry weight) of benthic invertebrates increased with surface area in an accelerating manner ( $\gamma$  was greater than 1, i.e.,  $\gamma = 1.19$ ). Diversity (number of genera) of benthic invertebrates increased with surface area in a saturating manner ( $\gamma = 0.421$ ). The exponent  $\gamma$  in the case where the stone size was expressed as volume or mass was reduced approximately to two thirds of the exponent in the case of surface area.

**Key words:** species-area relationship, cobble, boulder, benthic invertebrate, benthic algae, individual, biomass, diversity.