

# 生活史における時間的連續性に着目した 魚類生息場の評価

FISH HABITAT EVALUATION PAYING ATTENTION TO  
TIME CONTINUITY IN THE LIFE HISTORY

田代 喬<sup>1</sup>・伊藤壮志<sup>2</sup>・辻本哲郎<sup>3</sup>

Takashi TASHIRO, Takeshi ITOH and Tetsuro TSUJIMOTO

<sup>1</sup> 学生会員 工修 名古屋大学大学院工学研究科博士後期課程学生  
(〒464-8603 名古屋市千種区不老町)

<sup>2</sup> 正会員 工修 水資源開発公団徳山ダム建設所第一ダム工事課  
(〒501-0603 岐阜県揖斐郡揖斐川町上南方 631-1)

<sup>3</sup> 正会員 工博 名古屋大学大学院教授 工学研究科地圈環境工学専攻

Recently, the PHABSIM method has been recognized as one of the general methods which can evaluate the quality of aquatic habitats in many rivers. However, the problems on applying this method have been simultaneously realized to be solved. One of them is related to the fish ecological features such as life cycle. In this study, we focus on the difference of each life stage of fish such as foraging, spawning and refuge, and attend to propose the method to integrate the evaluation for respective stages. Then, we are able to evaluate the habitat for whole life stage of fish with considering seasonally associated change of water discharge and total habitat suitability at each stage.

**Key Words :** habitat evaluation, life history of fish, time continuity, spatial accessibility, seasonal hydrological regime, river-bed morphology, riffle-pool structure

## 1. はじめに

近年, 河川における魚類の生息場評価手法として, IFIM (Instream Flow Incremental Methodology) / PHABSIM (Physical HABITAT SIMulation) が一般的になりつつあるが, 様々なケースに適用されるにつれて, 問題点が顕在化してきた。その一つに, 魚類の生態を十分に考慮できていないという問題がある。食物網に見られる生物同士の相互作用は, 個体群の動態モデルなどで数学的に取り扱われている<sup>1)</sup>が, 生息場評価に関する既往の研究の中では, 議論されてこなかったし, 特定魚種を対象とした評価でさえ, 生活史における時間的・空間的連続性を総合的に把握するまでに至っておらず, 特定の成長ステージに限った評価をしているに過ぎない。

一般に, 魚類は種やその成長段階によって, 摂餌, 休息, 逃避, 産卵等の異なる行動状態を持つことが知られており<sup>2)</sup>, 生息場もそれに応じて時々刻々と変化するため, 様々な行動の側面についての評価をどう総合化するのかという問題が残されている。楊ら<sup>3)</sup>はこの異なる行動状態に着目し, 「行動モード」と定義付け, 遊泳魚であ

るオイカワ (*Zacco platypus*) を用いた水路実験を行うことにより, 各モード毎に流速, 水深, 遮蔽等の物理環境に対する選好性が異なることを示した。また, 著者ら<sup>4)</sup>は, これらの行動モードに応じた生息場が相互に連携し合うことにより, 魚類の生活圏が形成されていると考え, 普段定位する場を中心, それぞれの生息場との「アクセス性」を取り入れた評価を試みた。しかしながら, 生息場同士の空間的な連結性を評価したに過ぎず, 卵～仔稚魚～成魚の成長過程に見られる時間的な連続性についての議論には至らなかった。

そこで, 本研究では, 成長段階及び摂餌, 産卵, 避難などの生活形態ごとに行動特性を変化させる魚類の生息場を総合的に捉えることを目的とする。具体的には, 生息場同士の空間的な「アクセス性」の評価に加え, 対象魚種の成長段階を連続的に取り扱うことによって, 「生息場の時空間構造モデル」を考案し, 総合的な評価を試みている。また, 対象河道として交互砂州を有する河道を設定し, 異なる砂州形状パターンについて検討する<sup>5)</sup>ことによって, 交互砂州が供する瀬・淵構造に着目し, 良好な生息場を供する瀬・淵構造についても考察を加えている。

## 2. 生息場の時空間構造とその評価手法

魚類は、その生活史の中で、成長段階に応じて生息場（物理環境に関する選好性）を変化させていくが、中でも、河川に生息するものは、時々刻々と変化する流況に応じて、生息場を変化させることが知られている。例えば、仔魚期と成魚期では、遊泳能力の違いなどにより、生息場の物理特性（流速・水深・底質など）が大きく異なるし、出水時には氾濫原内の一時水域が主要な避難場になることが知られている。従って、生息場は特定の種においてもダイナミズムを持つので、本研究では「生息場の時空間構造」に着目し、評価を行う。

### (1) 生息場の空間構造

まず、時間軸を固定した場合、すなわち、ある瞬間での生息場の状況について考えると、その場には様々な魚種がいて、様々な成長ステージのものが、それぞれに異なる行動をしている。そこで、ここでは、魚類の行動は、定位・摂餌・産卵・避難によって説明しうるものとし、こうした行動の場（生活場）が単に存在するだけでなく、利用可能であることが重要である<sup>4)</sup>と考えた（図-1参照）。したがって、対象とする魚種の、対象とする成長ステージにおいて、定位場から各生活場へのアクセス性指標であるCI（connectedness index）<sup>4)</sup>を用いて、ある流量時の生息場評価を行う。図中の $\gamma$ は、アクセス性を評価する際、ある位置 $(x, y)$ における生息場の適性が $(x-\xi, y-\eta)$

（但し、対象河道内水域）に及ぼす影響を関数化したもので、行動圏スケール $S$ （home range）<sup>6), 7)</sup>を用いて式(1)のように設定される。

$$\gamma(\xi, \eta) = \exp\left(-\frac{\sqrt{\xi^2 + \eta^2}}{\Lambda}\right) \quad (1)$$

ここで、 $\Lambda = \alpha \cdot S$  ( $\alpha=0.3 \sim 1.0$ , ここでは1.0) である。なお、出水などの非常時には魚類は行動パターンを変える<sup>8)</sup>ことから、魚類の遊泳速度である突進速度 $V_{fb}$ と巡航速度 $V_{fc}$ の比を用いて、式(2)により $\gamma_e$ を設定した。

$$\gamma_e = \gamma \cdot \frac{V_{fb}}{V_{fc}} \quad (2)$$

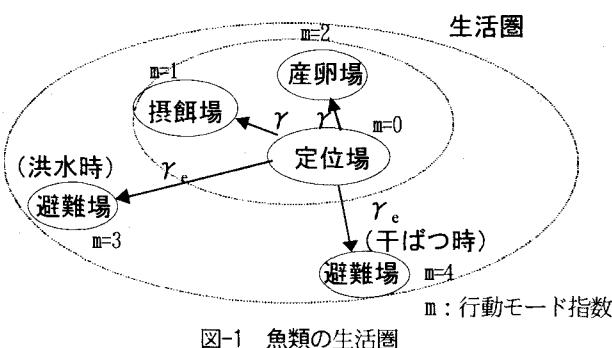


図-1 魚類の生活圏

### (2) 生息場の時間構造

河川における魚類生息場の時間構造については、次の通りの取り扱いが考えられる。すなわち、(i)対象とする生物の生活史という意味での時間、(ii)対象とする河川における流量時系列という意味での時間である。そのため、生息場の時間的連続性を考える際には、これらの組合せによって分割されるphase (A~G, 図-2参照)ごとに議論する必要があると考えられる。

(i)に関して、魚類はその成長ステージごとに物理環境に関する選好性、摂餌物などの生物学的・生態学的特徴を大きく変化させていることが知られている。例えば、仔魚期には非常に流れが緩く、浅い水域に定位しているものが、成長するに従って流れの速いところに定位するようになるものが多い。また、魚類は、孵化したばかりの前期仔魚期には体内に備わっている卵黄を吸収することで栄養を確保するが、卵黄吸収が終わり、後期仔魚期に入ると摂餌行動が開始される。摂餌物の内容は、個々の魚種ごとに特徴があり、成長ステージごとに変化する。例えば、仔魚期には流下してくる小さな有機物片が中心だったものが、稚魚期には付着藻類も摂餌するようになり、成魚期には底生動物が中心になるといった具合である。そこで、ここでは、魚種の成長ステージごとに生息場の利用形態が異なることを考慮し、生活史を、①仔魚期、②稚魚期、③未成魚期、④成魚期（図-2参照）のように分類して取り扱う。

一方、(ii)に関しては、河川の流量は時々刻々と変化しており、過度に流量制御されない限り、流況はダイナミックに変化することが知られている。しかし、生息場評価を行う上で、こうした流量変動を考慮して検討するには、膨大な計算を行うことになる上、仮に検討したとしても、評価値の変動性が大きく、全体的に評価することが難しい。しかし、前述した生活圏のうち、定位場・摂餌場・産卵場は平常時の流量（以下、平常流量と表記）で規定される場であるのに対し、避難場は出水・渇水などのイベント時の流量（以下、異常流量と表記）で規定される場である。それゆえ、何らかの近似的な形式ででも考慮する必要がある。河川における生物群集に大きな

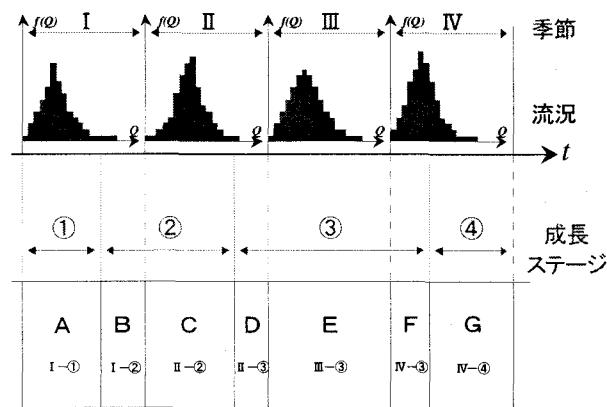


図-2 生息場の時間構造の概念図

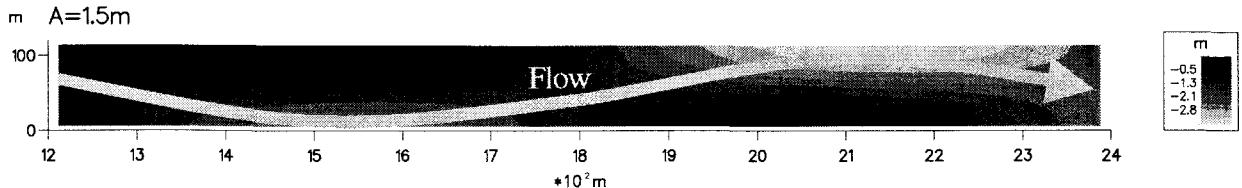


図-3 対象河道の河床高コンター図（ケース(2)の例）

インパクトを与えるような異常流量に関する研究は、生態学の分野で1980年代ごろから行われている<sup>8)</sup>が、異常流量によってもたらされる生物群集への影響（以下、攪乱(disturbance)と表記）は、その規模とタイミングによって大きく異なる。攪乱規模の設定には、本来、水域に生息する生物のレスポンスを把握する必要があるが、正確な把握には綿密な調査が必要となるため、ここでは、流量データの平均値に標準偏差の2倍を加えた値を異常流量としたResh *et al.*<sup>9)</sup>の定義を援用する。ただし、この定義には対象地域の気候特性を反映する必要がある。本研究では、後述のように矢作川中流域を対象とするので、季節変化を考慮し、I春、II夏、III秋、IV冬（図-2参照）として、季節ごとに流況整理を行う。なお、平常流量については、異常流量を除いた日平均流量の平均値とする。従って、季節ごとに平常流量と異常流量が得られることとなる。

### (3) 時空間構造を考慮した生息場の評価手法

(1), (2)で記述したモデルをまとめ、季節と成長ステージによって区切られたphaseごとに、アクセス性指標CIを算出することによって、対象魚種の生活史における時間的連続性を考慮した生息場評価を行う。ここでCIの算出には、定位場( $m=0$ )と各生活場( $m=1\sim 4$ )の生息適性を影響関数 $\gamma$ （式(1)参照）によって結びつけ、0~1に規格化した式(3)を用い、各生息場の評価には、式(4)を用いるものとする。

$$CI^{(m)}(x, y) = \frac{\Xi^0(x, y) \iint \Xi^{(m)}(x, y) \cdot \gamma_x(x - \xi, y - \eta) d\xi d\eta}{\iint \gamma_x(x - \xi, y - \eta) d\xi d\eta} \quad (3)$$

$$\Xi^{(m)}(x, y) = p \sqrt{\prod_{j=1}^p \eta_j^{(m)}(x, y)} = p \sqrt{\prod_{j=1}^p f_j^{(m)}(\zeta_j(x, y))} \quad (4)$$

ここに、 $m$ : 行動モード指数（図-1 参照）、 $\Xi_k$ : 生息場適性評価値(HSI, Habitat Suitability Index)、 $\zeta_j$ : 物理環境指標（ここでは、流速、水深等）、 $\eta_j$ : 評価値、 $f(\zeta)$ : 選好曲線を表す評価関数、 $p$ : 指標の個数である。なお、生息場の時間的連続性に着目すると、評価値の空間分布のみでは考察できないので、CIの空間平均値 $\bar{CI}$ を定義してこれを用いることとする。

## 3. 河道の設定と流況の整理

本研究で対象とする矢作川中流域（河口から42km地点）は、ダム建設などの様々な人的インパクトによって生息場が変質されながらも、砂州を維持し、瀬・淵構造を伴う河道である<sup>5), 10)</sup>。本来的には、現地形を用いた検討を行うべきであるが、ここでは、議論的一般性及び解析の容易さを重視し、以下に示すモデル河道を対象として、検討を行う。なお、流況については、対象地点上流の越戸ダム（45.8km地点）における約60年分の放流量データをもとに、日平均流量の時系列を求め、季節ごとに整理する。以下では、それらの詳細について記す。

### (1) 対象河道

本研究では、式(5)で与える交互砂州を有する河道（図-3参照）を対象として、平面2次元水理解析<sup>5)</sup>を用いて検討を行う。

$$z_b = -i_b x + A \cos \left\{ \left( \frac{2\pi}{2B} \right) y \right\} \sin \left\{ \left( \frac{2\pi}{L} \right) x \right\} \quad (5)$$

ここに、 $z_b$ : 河床高さ、 $x$ : 縦断方向距離、 $y$ : 横断方向距離、 $i_b$ : 平均河床勾配(1/670)、 $A$ : 砂州の半波高（後述）、 $B$ : 河幅(120m)、 $L$ : 砂州波長(1200m)である。これらの数値は、矢作川現地形における河道スケールを参考に設定した。砂州の半波高については、(1)0.5m、(2)1.5m、(3)3.0mの3ケースを設定し、砂州波高の変化による生息場特性の違い（4参照）を検討する<sup>5)</sup>。なお、交互砂州の波高特性に関する既往の研究<sup>11)</sup>から、矢作川中流域におけるダム建設前の年平均最大流量(1500m<sup>3</sup>/s)を流入条件とすると、砂州波高は2.48mであり、上述したケース2は、標準的な砂州地形を近似したものと考えられる。

また、浮き石帯・沈み石帯に代表される底質の構成・構造を簡易に取り扱うため、礫の粒径に対する砂面からの礫の露出高の割合を「礫の露出率」と設定し、藤田ら<sup>12)</sup>の礫間の流砂モデルを援用することによって、底質の数値的な表現を試みた。河床材料としては、礫(10cm)と砂(1mm)の2粒径を与える。解析の初期条件として、礫層の上に薄く砂が載った河床を想定した上で、流れ場を計算することによって $\tau_s$ を求める一方、 $\tau_s - \tau_c$  ( $\tau_s$ : 無次元限界掃流力)とおいて、式(6)の関係から礫の露出率を推定する。これは、最終的な礫の露出率は砂が動かなくなった時点での得られると考えたためである。さらに、

礫の露出率に応じた粗度を設定し直して再計算するといった操作を繰り返し、収束解が得られた時点で、各流量に応じた礫の露出率が得られるものとした。

$$\tau_{*e} = f(\delta) \cdot \tau_*$$
 (6)

## (2) 対象流況

2で記述した生息場の時間構造という観点から、矢作川中流域(42.0km地点)における昭和18年から平成13年までの日平均流量データに着目し、整理を行う。2の手法に従って、季節ごとの流量データの平均値に標準偏差の2倍を加えた値を異常流量とし、異常流量を除いた日平均流量の平均値を平常流量とする。こうして得られた異常流量と平常流量をまとめると、表-1のようになり、季節ごとに大きく変化している様子が分かる。

表-1 季節ごとに整理された対象流況

	春	夏	秋	冬
平常流量(m <sup>3</sup> /s)	30	40	30	20
異常流量(m <sup>3</sup> /s)	80	180	130	40

## 4. 生息場の評価とその考察

3で得られた交互砂州を有する河道(図-3参照)を対象として、流況と成長ステージの組合せにより分割されたphase(2参照)ごとに生息場の空間的アクセス性について評価した上で、 $\bar{CI}$ (CIの空間平均値)を用いて生息場の時間的連続性について評価する。さらに、砂州波高を変化させた3ケースの河道に適用することによって、良好な生息場を供する瀬・淵構造についての考察を行う。

本章では、対象魚種の生態的特徴を記述し、評価に用いる物理環境指標とその選好曲線について記述した上で、生息場の評価を行う。

### (1) 評価対象魚種

矢作川中流域に生息する魚類の中から、評価対象魚種として、オイカワを選定する。2で記述した生息場の時間構造という観点から、オイカワの生活史を見ると、図-4のような生長曲線<sup>13),14)</sup>が描かれる。中村<sup>14)</sup>によれば、産卵期は6月初旬から8月下旬まで、(繁殖可能な)成熟期はオスで2年魚から3年魚、メスで1年魚から3年魚であるが、一般には2年で成熟し、成熟・産卵後には、ほぼ死亡すると言われている。そこで、ここでは、オイ

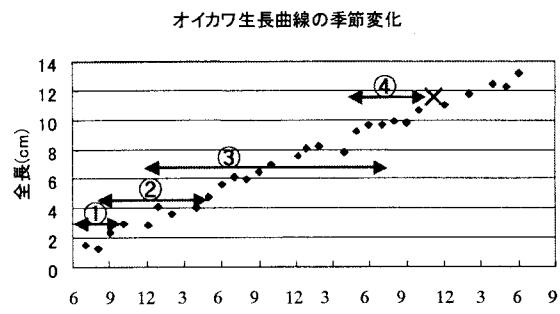


図-4 オイカワ生長曲線

表-2 オイカワの摂餌特性

成長ステージ	摂餌特性
①仔魚期	浅く開けた流れの緩い所・淵・平瀬において流下物を取る
②稚魚期	付着藻類や水生昆虫を動き回しながら取る
③未成魚期	付着藻類を中心に、流下昆虫・底生昆虫も取る
④成魚期	付着藻類を中心に、流下昆虫・底生昆虫も取る

カワを2年魚として、各成長ステージの出現時季と体長の関係について、矢印を用いて図-4中に示す。摂餌特性に関しては、特に生息する場に依存するとされるが、一般的な傾向は表-2の通りである。一方、産卵特性については、流れの緩やかな、平瀬の砂礫底にオスが産卵床を作り産卵床付近の一定区域を占有し、産卵は雌雄一対にて行われることが知られている。

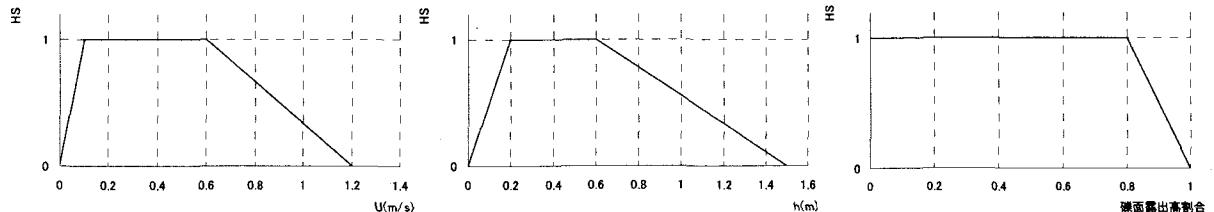
### (2) 物理環境指標と選好曲線の設定

PHABSIMを適用し、生息場を評価するには、評価の対象とする生物(ここでは、オイカワ)に対して適当な物理環境指標を選び、それぞれの指標について生息適性を0~1の数値で表した選好曲線を作成する必要がある。従来、この指標には流速、水深、底質粒径が選択されてきたが、定位する場に加え、摂餌、産卵する場を評価するには十分でない。そこで、本研究では、従来からの指標である流速、水深に加えて、礫の露出率、河床攪乱頻度(再帰期間)<sup>3)</sup>、流線の集中環境<sup>4)</sup>を物理環境指標とし、それについて選好曲線を設定する。なお、ここで河床攪乱は、礫間の砂が動くことを対象としており、流線の集中環境については、流線方向に対する線流量の集中度を対象としている(付録参照)。表-3には、対象魚の生態的特徴と併せ、定位・摂餌・産卵・避難の各生息場評価に用いる物理環境指標をまとめる。なお、表中のUは流速、hは水深、δは礫の露出率(3参照)、Ψは流線の集中環境、RPDは河床攪乱頻度を表す。

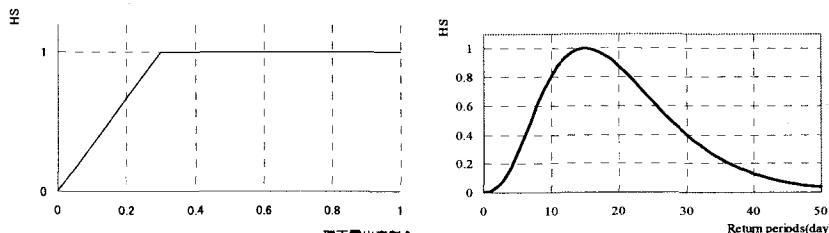
表-3 対象魚の生態的特徴と物理環境指標

魚種	成長ステージ	体長(mm)	行動モード	定位(m=0) 行動圏S(m) 環境指標(j)	摂餌(m=1)		産卵(m=2)		避難(m=3) 環境指標(j)
					餌	環境指標(j)	産卵環境	環境指標(j)	
オイカワ	①仔魚	20	8.79	U, h, δ	浮遊有機物 U, Ψ				U
	②稚魚	40	10.56		底生藻類、動物 δ, RPD				
	③未成魚	85	12.89		底生藻類、動物 δ, RPD				
	④成魚	120	14.12		底生藻類、動物 δ, RPD	流れの緩い砂礫底	U, h, δ		

### オイカワ定位場



### オイカワ摂餌場



### オイカワ産卵場

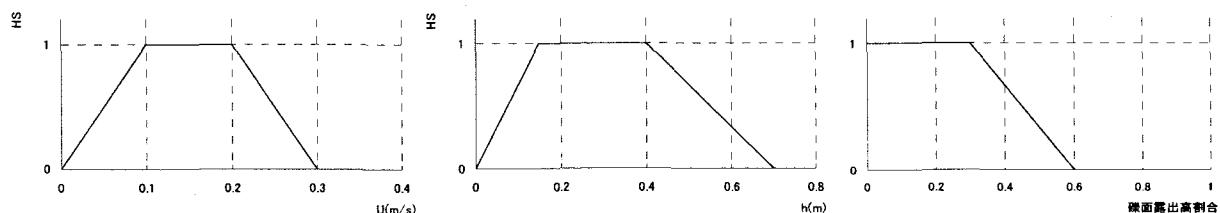


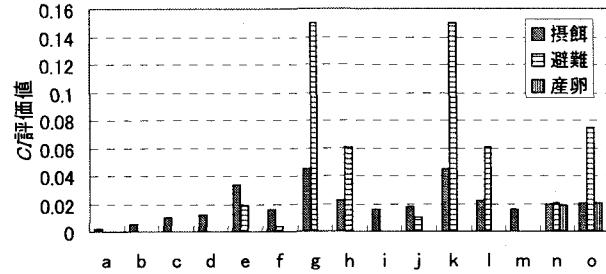
図-5 オイカワ成魚の選好曲線

流速、水深に対する選好曲線については、中村ら<sup>15)</sup>の言うところの第1種評価基準を採用し、礫の露出率に対する選好曲線については、図鑑的知見<sup>13), 14), 15)</sup>を活用し、作成した。河床攪乱頻度に対する選好曲線については、付着藻類の生育状態と河床攪乱の再帰期間を結びつけた北村ら<sup>10)</sup>の研究成果を参考に作成した。すなわち、オイカワは、非糸状藻を中心とする雑食性であること、糸状藻は、河床表面に何も生じていない状態から10~20日を経て、繁茂状態がピークに達し、その後、糸状藻に遷移すること<sup>16)</sup>を考慮し、再帰期間が15日で適性値が最大(1.0)となるような非対称ベル型曲線(ここでは、ガンマ分布の密度関数を利用)を与えた。図-5には、オイカワ成魚に関する選好曲線の例を示す。

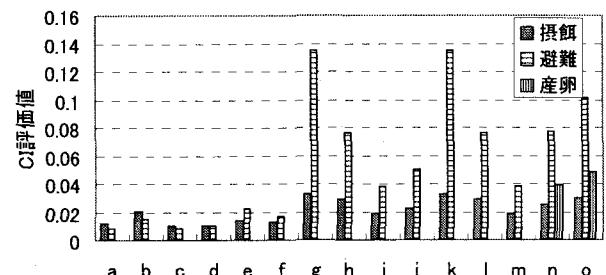
### (3) 時空間構造を考慮した生息場の評価

2で記述した評価手法を用いて、空間的アクセス性的評価を行い、得られたオイカワのCI評価値を整理すると、図-6のようになる。砂州波高の違いに応じ、上段にケース1、中段にケース2、下段にケース3が示される。図中の横軸はオイカワの生活史を表し、季節変化に応じてa~oまでの15のphaseに分割してある。なお、ここでは、オイカワの生活史を夏からスタートとし、2年後の秋に死亡するとしている。成長ステージと対応させると、a~bは①仔魚期、c~fは②稚魚期、g~mは③未成魚期、l~oは④成魚期にあたる。一方、季節変化については、a~cが1年目の夏、b~dが1年目の秋、e~gが1年目の冬、f~hが1年目の春、i~j~k~lが2年目の夏・秋・

ケース1. A=0.5m



ケース2. A=1.5m



ケース3. A=3.0m

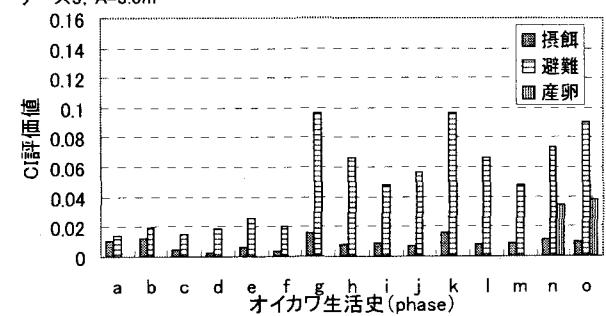


図-6 生活史にそったオイカワのCI評価値

冬・春,  $m$ ・ $n$  が 3 年目の夏,  $o$  が 3 年目の秋に対応する。また、凡例に摂餌、避難、産卵とあるが、定位場からそれぞれの生息場へのアクセス性を示している。

砂州波高の小さなケース(1) ( $A=0.5m$ ) では、評価値の時季的な変動が激しい上、避難場へのアクセス性が確保されていない時期が全ての成長ステージを通じて存在するため、このリーチを生活史を通じて利用するのは困難であるが、 $e$ ,  $g$ ,  $k$  といった冬季の評価値は他のケースと比較しても高く、限定的に利用されると考えられる。これは、季節ごとに流況整理した効果が表れていると考えられ、平滑な冬季の流況下では、砂州波高が小さな、瀬・淵の曖昧な河道の方が良好な生息場を供しうると考えられる。一方、砂州波高の大きなケース(3) ( $A=3.0m$ ) では、評価値の時季的な変動が緩やかで、生活史を通じて摂餌・避難場へのアクセス性が確保されているが、避難場へのアクセス性の高さに対し、摂餌場へのアクセス性は総じて低いため、夏季の出水期を中心とした安全な生息場が確保されていると考えられる。標準的な砂州波高を有するケース(2) ( $A=1.5m$ ) は、上記のケース(1), (3)の欠点を補うようなバランスのとれた評価値分布を示しており、生活史を通じた利用が可能と考えられる。

## 5. おわりに

本研究では、生息場の時空間構造に着目し、流況の季節変化、魚類の成長変化を組み合わせることによって、時間的空間的連続性を考慮した生息場評価を行った。交互砂州を模したモデル河道において平面 2 次元解析を用いて検討を行った結果、標準的な交互砂州を有する河道における生息場としての有効性を確認できた。既に著者ら<sup>5)</sup>は、河床擾乱頻度を指標に加えた生息場評価を行い、同様の結果を得ているが、今回、それに加えて季節変化に応じた生息場特性の変化を考察できた。今後は、実際の河道についても検討し、生息場の定量的把握を目指したい。

## 付録 「流線の集中環境」について

流線の集中（発散）率は、ローカルな線流量の流線方向 ( $s$ ) に対する線流量の微小幅 ( $b$ ) の変化率と捉える。線流量を  $q$  として、流線方向について空間微分すると、 $\partial q / \partial s = 0$ （連続式）より以下のように書ける。

$$\frac{\partial q}{\partial s} = \frac{\partial v}{\partial s} hb + \frac{\partial h}{\partial s} vb + \frac{\partial b}{\partial s} hv = 0 \quad (a1)$$

$$\frac{\partial b}{\partial s} hv = -b \left( \frac{\partial v}{\partial s} h + \frac{\partial h}{\partial s} v \right) \quad (a2)$$

$$\frac{1}{b} \cdot \frac{\partial b}{\partial s} = -\frac{1}{q} \cdot \frac{\partial q}{\partial s} \quad (a3)$$

ここで、 $v$ : 流速、 $h$ : 水深を表す。従って、流線の集中（発散）率は、 $1/q \cdot (\partial q / \partial s)$ （式(a3)右辺）によって決定され、これが大きければ流線の集中度は高いことになる。

## 参考文献

- 1) 寺本英 : 数理生態学, 朝倉書店, 1997.
- 2) 島谷幸宏, 萩場祐一, 渡辺昭彦 : 水辺における生物生息空間創成技術及び生物保全工法に関する研究, 環境保全研究成果集, Vol.1995, No. Pt 2, pp.83.1-83-10, 1996.
- 3) 楢繼東, 関根雅彦, 浮田正夫, 今井剛 : 行動モードを考慮した魚の環境選好性に関する実験的研究, 土木学会論文集, No.636/VII-13, pp.35-45, 1999.
- 4) 辻本哲郎, 田代喬, 伊藤壮志 : 生活圏の連結性に着目した魚類生息環境評価法の提案と河道内微地形の役割評価, 河川技術に関する論文集, 第 6 卷, pp.167-172, 2000.
- 5) 田代喬, 辻本哲郎 : 河床擾乱頻度を指標とした生息場評価による瀬・淵構造の変質に関する考察, 水工学論文集, 第 46 卷, pp.1151-1155, 2002.
- 6) 楢繼東, 関根雅彦, 今井崇史, 川本泰生, 浮田正夫 : 多自然型河川改修効果予測のための魚の生息環境評価手法に関する研究, 環境システム研究, Vol.26, pp.61-66, 1998.
- 7) Minns, C. K.: Allometry of home range size in lake and river fishes, *Can J. Fish. Aquat. Sci.*, Vol.52, pp.1499-1508, 1995.
- 8) Matthews, W. J.: Patterns in Freshwater Fish Ecology, International Thomson Publishing, pp.318-353, 1998.
- 9) Resh, V. H., A. V. Brown, A. P. Covich, M. E. Gurtz, H. W. Li, G. W. Minshall, S. R. Reice, A. A. Sheldon, J. B. Wallace and R. C. Wissmar: The role of disturbance instream ecology, *J. North Am. Benthol. Soc.*, 7, pp.433-455, 1988.
- 10) 北村忠紀, 田代喬, 辻本哲郎 : 生息場評価指標としての河床擾乱頻度について, 河川技術論文集, Vol.7, pp.297-302, 2001.
- 11) 中川博次, 辻本哲郎 : 移動床流れの水理, 技報堂出版, 1986.
- 12) 藤田正治, 澤田豊明, 水山高久, 木下篤彦 : 砂防ダムからの排出土砂の移動とそれが渓流環境に与える影響, 水工学論文集, 第 44 卷, pp.1215-1220, 2000.
- 13) 水野信彦, 御勢久右衛門 (沼田真監修) : 河川の生態学, pp.104-165, 1992.
- 14) 中村守純 : 日本のコイ科魚類, 財団法人資源科学研究所, pp.224-231, 1969.
- 15) アメリカ合衆国内務省, 国立生物研究所 (テリーワドウル, 中村俊六訳) : IFIM 入門, 財団法人リバーフロント整備センター, 1999.
- 16) 浅枝隆, Duong Hong Son, 藤野毅 : 河床のペリファイトンの遷移過程の解析, 河川技術論文集, Vol.6, pp.119-124, 2000.

(2002. 4. 15 受付)