

砂河川に生息する底生魚カマツカ の河床環境劣化抑制機能の評価

ECOLOGICAL REHABILITATION OF SUBSTRATUM ENVIRONMENT
ON SAND RIVER DUE TO THE BEHAVIORS OF *Pseudogobio esocinus*

田代 喬¹・勝野ちほ²・辻本哲郎³

Takashi TASHIRO, Chiho KATSUNO and Tetsuro TSUJIMOTO

¹正会員 博(工) 名古屋大学 大学院工学研究科社会基盤工学専攻 助教
(〒464-8603 名古屋市千種区不老町)

²名古屋市 緑政土木局中村土木事務所 (〒453-0055 名古屋市千種区香取町1-87)

³フェロー 工博 名古屋大学 大学院工学研究科社会基盤工学専攻 教授

Pseudogobio esocinus is a common benthic fish in Japanese rivers, which has powerful effects on sand particle motions by its feeding and submerging in sand bed. In the present study, the indoor flume experiments with these fish were conducted to examine the preference of substratum condition for their staying and submerging, and furthermore to evaluate their impacts on pick up rate and step length of bed load particles which adapted to the conventional probability model for bed load developed by Einstein (1942). The results of our experiments, especially in comparison of the pick up rates of bed load with the conventional hydraulic knowledge, have clarified that the individuals of *P. esocinus* could have increased 20-30 % of the dimensionless tractive force without these fishes on sand bed channels.

Key Words : *Pseudogobio esocinus*, ecological rehabilitation, sand particle motion, pick up rate, dimensionless tractive force, sand river

1. はじめに

近年、ダム建設などによる洪水時流量、供給土砂量の減少から、河床低下を伴った河床のアーサー化が生じ、河床が安定的な低攪乱状態に陥った結果、付着藻の異常繁茂が顕在化するなどして、河川生態系が変質する場合がある¹⁾。このような「河床環境の劣化」は礫床河川を対象とした例が多いが、砂河川においても、大規模取水による流量減少から攪乱頻度が低下したための付着藻類繁茂²⁾や、浮遊状態で流されてきた上流起源の微細粒子が砂粒子の間隙に堆積して伏流水への通水障害を引き起こす「河床の目詰まり」³⁾などの事例が報告されている。

砂河川に生息する典型的なコイ科魚類であるカマツカ (*Pseudogobio esocinus*) は、砂中に生息する底生動物を索餌し、自らを砂中に潜入させるといった行動特性を有する底生魚であることから⁴⁾、河床を攪乱する作用をもつと考えられる。これまでのところ、カマツカを対象とした実験的な報告は少なく、選好する生息場に着目して底質選択性を扱った検討⁵⁾や本種の生理的側面から低酸素濃度耐性を調べた事例⁶⁾があるに過ぎない。

生物が環境を改変する作用は、ecosystem engineeringとして認識され⁷⁾、カマツカの行動による作用をMoore⁸⁾の整理に照合すれば、「bioturbation」に相当すると考えられるが、河川性魚類を対象とした事例は限られる。例えば、サケ科魚類が産卵床をつくる際⁹⁾や植食性魚類が河床表面を剥ぎ取りながら採餌する際¹⁰⁾の改変作用を扱った事例があり、カマツカに類似した行動特性を有する魚については、同じくコイ科のバーベル (*Barbus barbus*) やタイリクスナモグリ (*Gobio gobio*) を対象とした先駆的事例¹¹⁾はあるが、いずれの研究においてもこうした改変作用の物理的記述までには至っていない。

本研究では、砂河川の河床環境劣化抑制に寄与する可能性を探るため、底生魚カマツカの行動が流砂機構に及ぼす影響について、定量的な記述を目的とする。

2. 材料と方法

カマツカによる河床への攪乱効果を再現し、その機構を解明するために、野外で採捕した個体を用いて室内水路実験を企画した。

(1) 実験個体の採捕

実験に用いた個体は、2007年10月22日、11月13日の2回、岐阜県各務原市を流れる木曾川水系の新境川および（独）土木研究自然共生研究センターの実験河川B、Cで採捕した。3つの調査区間はいずれも、場所により泥が混じった砂底の平瀬であり、河岸には植生が繁茂し、多くのカマツカが生息していた。

採捕は下流から上流に順次進めることとし、エレクトロフィッシャー（Smith-Root, Inc.製Mod.12B型）により一時的に電気ショックを与えて気絶させ、その間に玉網ですくうこととした。採捕したカマツカは、10/22に510匹、11/13に121匹の計631匹であり、エアポンプを設置した容器に入れて実験室に持ち帰った後、ただちに生存個体（10/22：266匹、11/13：121匹）に麻酔（日本動物薬品社製FA-100）をかけたうえで、全長、体長および体重を計測した。図-1には、ここで得られたカマツカの全長分布を示すが、5-6cm、9-11cm、14-15cmをピークとする3種の分布が存在することが確認された。カマツカの産卵期が5-6月であること⁴⁾を考慮すると、それぞれの分布は、0歳魚、1歳魚、2歳魚の各世代（年級群）に対応するものと考えられた。また、10/22と11/13の分布を比較すると、約3週間の期間での成長が示唆された。

採捕したカマツカは一定期間、水槽飼育した後、実験に供するものとしたが、搬送時や飼育水槽導入初期に死亡する個体が多く、本種は溶存酸素濃度の低下等の環境変化に対する耐性が乏しいため⁹⁾、環境変化などのストレスと過密飼育が原因と考えられた。そこで、エアレーションを施した複数のろ過装置付き水槽（60cm以上）を実験室内に用意し、カマツカ個体を分散配置し、水温をモニタリングするとともに自動給餌器（GEX社製FT-001）により12時間、あるいは、24時間ごとに餌を与えて飼育したところ、大量死を抑制することに成功し、実験開始時に113匹の実験用個体を確保できた。なお、ここでの飼育水槽底には、実験で用いる3種の材料（後記）を同体積ずつ混ぜ合わせて配した。

(2) 実験水路の設定

名古屋大学水理実験棟に備え付けの地下水槽を有する循環型可変勾配式室内水路（全長20m、幅0.5m）を使用した。路床勾配1/2,500の平坦床とし、3種の粒径材料（粗砂：2.80-3.35mm、中砂：1.4-2.0mm、細砂：0.425-0.85mm）を、流下方向に同じ材料が連続しないように4-5cmの厚さで各5区間配し（①～⑮）、各区画の下流には土砂捕捉装置を設置した（図-2参照）。試験区の上・下流部には緩衝区間を設けてその上下流端を網で仕切り、下流緩衝区間（1.6m長）に投入したカマツカが総長17mの直線水路内を自由に遊泳できるようにした。なお、ここでの砂層厚さは平野ら⁹⁾に、土砂捕捉装置の配置はStatzner *et al.*¹¹⁾に準じたものとなっている。

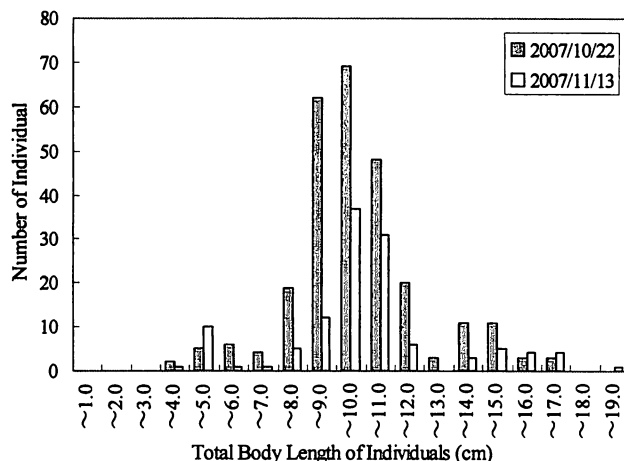


図-1 カマツカ採捕個体の全長分布

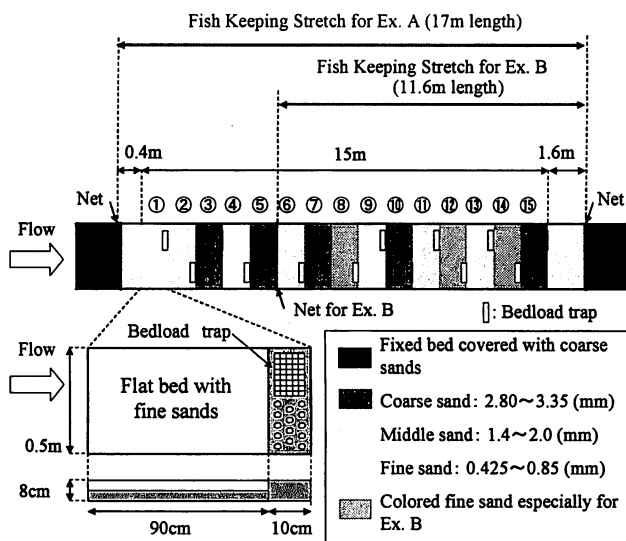


図-2 実験水路の概念図

はじめに、カマツカの底質粒径に対する選択性を確認するため、年級群および個体数、水路への供給流量が異なる場合の個体の空間分布を計測するとともに、各区画における土砂捕捉量を調べた（実験A、表-1参照）。対象魚は1歳魚と2歳魚とし、1歳魚については個体数を変化させて行った。流量設定に際しては、Manning-Strickler式による粗度係数と路床勾配（1/2,500）の水路条件のもとで、前記3種の底質粒径に岩垣式¹²⁾を適用して得られる限界掃流条件とカマツカの生息適性条件（流速：体長の3倍程度以下（ $\sim 30\text{cm/s}$ ）、かつ、水深：体高の3倍程度以上（ $3\text{cm}\sim$ ）とした）を判断基準とし、3段階の流量（ $Q_1: 4.2\text{l/s}$ 、 $Q_2: 8.3\text{l/s}$ 、 $Q_3: 12.5\text{l/s}$ ）を与えた。なお、 Q_3 のみで細砂が掃流状態により輸送される。以上のような設定に基づき、Run-1ではカマツカの年級群、密度による影響を、Run-2では1歳魚と2歳魚を混在させて流量変化による影響を調べた（表-1参照）。

次に、カマツカの行動が流砂機構に及ぼす影響を調べるため、細砂区画の表層にマジックインキ（赤、青、

表-1 実験条件一覧 (ここで, 2⁺: 2歳魚, 1⁺: 1歳魚)

| Case | Discharge (l/s) | Num. of <i>P. esocinus</i> Individuals | Exp. Date | Bedload Sampling | Water Temp. (°C) | | Bed Surface Analyzing | | | | |
|------|-----------------|----------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------|-----------------------|-------|-----|-------|-------|
| | | | | | max | min | Seg. No. | Color | | | |
| A | Run-1 | (1) | 8.3 | 10@2 ⁺ | 2007/12/3-10 | 1 st , 2 nd , 4 th , 7 th day | 15.4 | 14.7 | / | | |
| | | (2) | | 10@1 ⁺ | 2007/12/10-13 | 1 st , 2 nd , 3 rd day | 15.4 | 14.6 | | | |
| | | (3) | | 30@1 ⁺ | 2007/12/13-17 | 1 st , 2 nd , 4 th day | 15.5 | 15.0 | | | |
| | Run-2 | (1) | 10@2 ⁺ +20@1 ⁺ | 2007/12/17-22 | 1 st , 3 rd , 5 th day | 14.6 | 14.1 | | | | |
| | | (2) | 10@2 ⁺ +18@1 ⁺ | 2007/12/22-25 | 1 st , 3 rd , 4 th day | 14.3 | 13.8 | | | | |
| | | (3) | | 2007/12/25-26 | daily | 13.5 | 13.4 | | | | |
| B | Run-3 | (1) | 8.3 | 10@2 ⁺ +18@1 ⁺ | 2008/1/15-20 | daily | 11.8 | 10.8 | 8 | Red | |
| | Run-4 | (1) | 8.3 | 10@2 ⁺ +18@1 ⁺ | 2008/1/20-29 | daily | 12.0 | 10.3 | 8 | Red | |
| | | (2) | | | 2008/1/20-29 | daily | 12.0 | 10.3 | 12 | Blue | |
| | | (3) | | | 2008/1/20-26 | daily | 12.0 | 11.0 | 14 | Black | |
| | | (4) | | | 2008/1/26-29 | daily | 10.3 | 10.1 | 14 | Black | |
| | Run-5 | (1) | - | 11.1 | 3@2 ⁺ +5@1 ⁺ | 2008/2/27-3/5 | - | 10.0 | 9.2 | 12 | Blue |
| | | (2) | - | - | - | 2008/2/27-3/7 | - | 10.0 | 9.2 | 14 | Black |

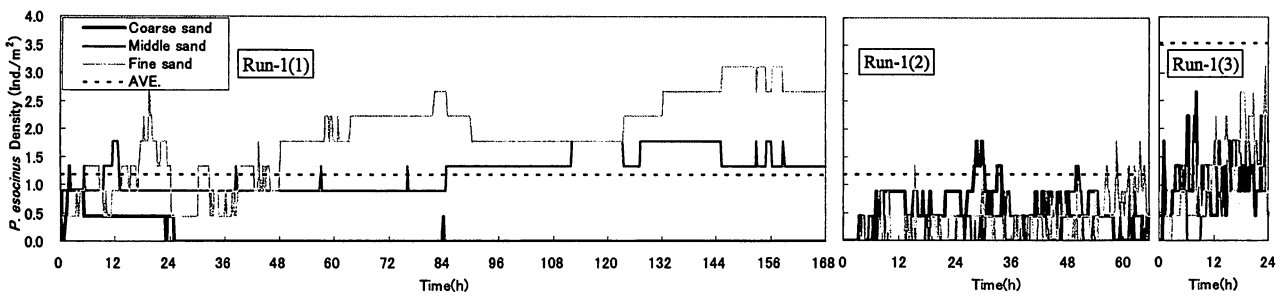


図-3 Case A: Run-1におけるカマツカ密度平均値の経時変化

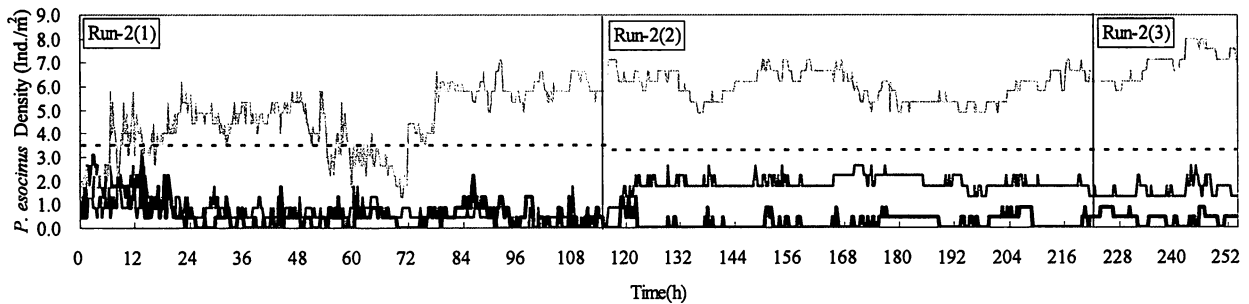


図-4 Case A: Run-2におけるカマツカ密度平均値の経時変化 (凡例は図-3と同様)

黒)により着色した砂を配した試験区を3区間設け, 他の粒径区間の繰り返し数も同数確保しながら遊泳区間長を11.6mに制限して, 試験区画におけるカマツカ個体数と着色砂の被覆面積率の変化, 土砂捕捉量を記録した(実験B, 図-2・表-1参照). 流量は物理的な流砂量が生じない範囲で設定し, 1歳魚と2歳魚を混在させた条件下でこれらの構成比を維持しながら個体数を変化させて行った. 表-1には, 実験中に計測された水温を追記して, ここで記載した実験条件を整理した.

実験中のカマツカ存在位置の特定は, 水路斜め上方に設置したwebカメラ (Sanwa Supply社製CMS-V20)により取得した静止画像を用いた. ただし, 実験Bでは着色砂の被覆面積を計測するために, 前記のwebカメラを水路直上に設置して記録した歪の少ない静止画を対象として, Adobe Photoshop CS2を用いた画像解析を行った. い

ずれの画像も同じタイミングにて15分毎に取得した. さらに, 試験区におけるカマツカの行動を観察するために, 水中カメラ (Oregon Scientific社製Action Cam ATC-2K)による動画撮影を併用した.

3. 結果の解析と考察

(1) カマツカの底質選好性

a) 年級群からみた選好性

Case AのRun-1(1)~(3)におけるカマツカ密度の経時変化を図-3に示した. ここでの密度は, 粗・中・細砂につき同粒径5区間の平均値である. また, 密度の大小関係の判断基準として, カマツカ投入個体数と移動可能区間 (17m×0.5m) から得られた平均密度 (図中のaverage)

を併記した。Run-1(1)の2歳魚10匹の密度変化では、実験開始から2日目までの変動が大きかったが、3日目以降、相対的に安定な密度を呈する傾向が見られた。一般に、魚類は正の走向性（流れに向かって泳ぐこと）を示すことが知られており、下流に投入された個体が上流に向かって移動した後、選好する環境に落ち着くまでに2日間ほど要したものと考えられる。3日目以降の結果では、密度変化が小さく、粗・中砂区間に対し細砂区間に多く分布する特徴が見られ、河床材料粒径に対する選好性が比較的はっきり現れた。一方、Run-1(2)の1歳魚では粒径に対する選好性がいまいで、密度変動が大きいことから、1歳魚に比べ2歳魚では細砂に対する選好性が高いものと考えられた。この傾向は平野ら⁹⁾と一致しており、「カマツカは砂中に潜入した状態では、砂の間隙を通過する水を利用して呼吸しているが、小さい個体ほど単位体重あたりの代謝量が大きいため、呼吸水が通過しやすい粒子間隙の大きな底質を選択する」との見解⁹⁾で説明されるものと思われた。なお、1歳魚の投入数を30匹としたRun-1(3)では実験継続時間が短い、全体として移動頻度が高く密度変動幅が大きいことから、密度が大きくなる程、個体間相互作用により移動頻度が大きくなる傾向が伺われた。

b) 流量変動に対する選好性の応答

Run-2(1)~(3)でカマツカの年級群と投入数固定し、流量を変化させたときのカマツカの密度の経時変化を図-4に示す。Run-2では(1)の開始時に投入したカマツカを入れ替えることなく、流量を Q_1 から Q_2 、 Q_3 へと増加させて、(2)、(3)と連続的に実施した。表-1中の個体数の変化は、(1)の終了後に1歳魚2匹が死亡したことによる。実験開始直後では、急激な環境の変化から移動頻度が高く密度変動が大きかったが、(2)、(3)では大きな変動は見られなかった。これは、Run-1(1)の際と同様な状況と想定され、Run-2(1)において実験開始から約3日半経過したあたりで、環境に慣れて落ち着いた行動を見せるようになったと考えられる。また、図より、 Q_1 から Q_2 へと流量が増加すると細砂および中砂に対する選択性が大きくなったが、細砂が移動状態になる Q_2 においても、細砂に対する高い選択性は維持されたことから、細砂への選好性は本種に特有で恒常的なものであると思われた。

(2) カマツカによる流砂量の変化

実験Case Aの2歳魚のRun-1(1)と1歳魚のRun-1(2)について、カマツカの活動により生じた流砂量と対応する密度の関係を図-5に示す。ここで、流砂量 q_B は各区画(①~⑮)における土砂採取日ごとの値、カマツカ密度は各区間における時間平均値、C、M、Fはそれぞれ粗砂、中砂、細砂を表す。図より、カマツカの密度が大きくなるほど、また、年級群が上がる（サイズが大きくなる）ほど、流砂量が増加する傾向が見られ、自明ながら、粗・中砂に対して細砂の流砂量が多かった。

図-6には、Run-2における流量を増加させたときの流砂量と対応するカマツカ密度の関係を示した。Run-1と同様に、細砂の流砂量が圧倒的に多く、カマツカ密度の増加に伴い、流砂量が増加する傾向は見られた一方、Run-2(1)から(2)に流量が増加したことによる影響は確認されなかった。ただし、細砂の物理的流砂量が生じたRun-2(3)において、芦田・道上¹³⁾の式で得られた流砂量（図中の直線）を大きく超越した実験値を呈したことから、カマツカの活動による流砂量増幅効果は、本実験の物理条件では、変わらず維持されるものと考えられた。

(3) 砂の掃流機構におけるカマツカの役割

Einstein¹⁴⁾によれば、流砂運動は単位時間当たりの砂粒の移動確率（pick-up rate）と一旦移動を開始した砂が再び停止するまでに移動する距離（step length）で記述される。ここでは、カマツカの活動がその両方の要素に影響を及ぼし、流砂量を増加させていると考えた。なお、pick-up rateは着色砂の被覆面積の時間変化から推定するものとした。付着藻類の剥離率を扱った北村ら¹⁵⁾にしたがえば、 dt 時間に剥離される面積 dA は表層砂の剥離率 p_s (s) (pick-up rateと等価) を用いて次のように記される。

$$dA = -p_s A dt \quad (1)$$

ここで、各区画における初期面積を A_0 として式(1)を解くと次式が得られる。

$$\frac{A}{A_0} = \exp(-p_s t) \quad (2)$$

図-7には、表層における着色砂面積の時間変化を示した。図中のプロットの近似曲線の傾きは、式(2)からも分かるように各実験ケースにおけるpick-up rateに相当する。ここで得られたpick-up rateとカマツカ密度の関係を図-8(a)に示した。ここでカマツカ密度は全実験期間における平均値と標準偏差を併記した。図より、カマツカ密度の増加に伴いpick-up rateも大きくなる正の相関が認められた。なお、図中のRun-4(3)はその傾向から外れたはるかに大きな値を示したが、このケースについては下流端境界条件の設定操作ミスがあり、一時、物理的に流砂が発生した時間帯があったためと考えられた。

続いて、step lengthに対するカマツカの影響度を検討する。Einsteinの流砂量式はpick-up rate p_s とstep length A によって次式のように表される¹⁴⁾。

$$q_B = \frac{A_3}{A_2} p_s \Lambda d \quad (3)$$

ここで、 A_2 、 A_3 ：2次元、3次元形状係数、 d ：砂の粒径である。砂粒は球形であるとすれば、 $A_2 = \pi/4$ 、 $A_3 = \pi/6$ となり、無次元化された流砂量とpick-up rateを用いれば、step lengthは次式のように記述できる。

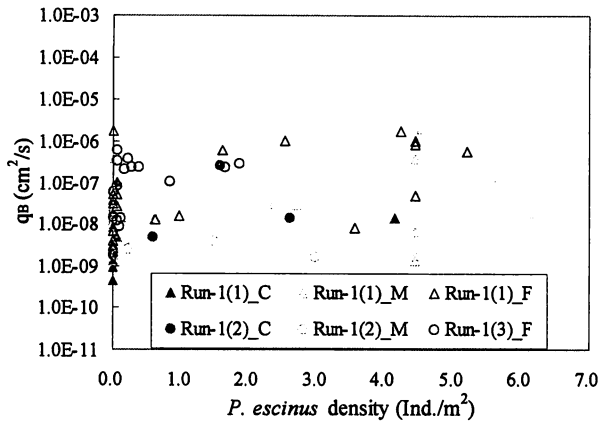


図-5 Run-1(1), (2)におけるカマツカ密度平均値と流砂量の関係

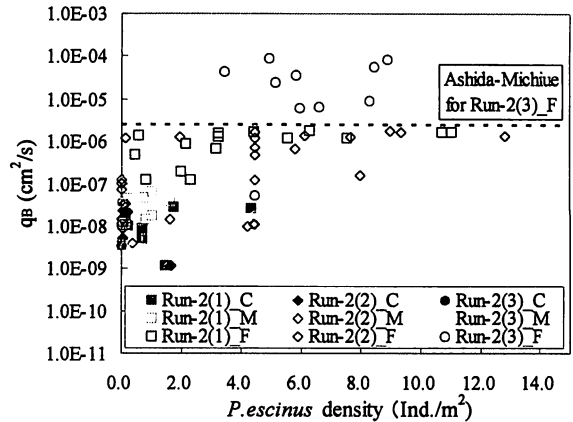


図-6 Run-2におけるカマツカ密度平均値と流砂量の関係

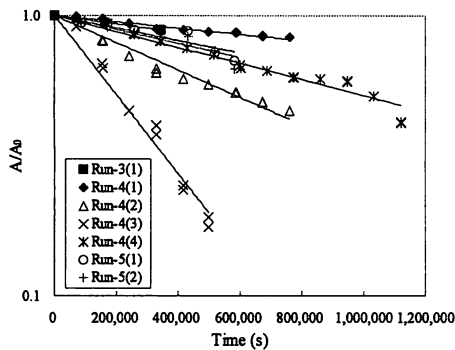


図-7 着色砂被覆面積の経時変化

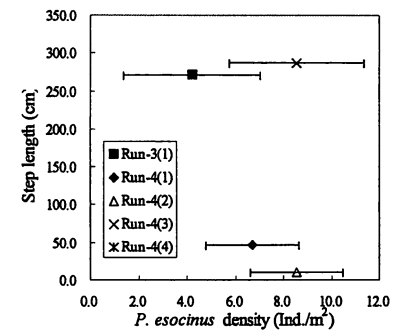
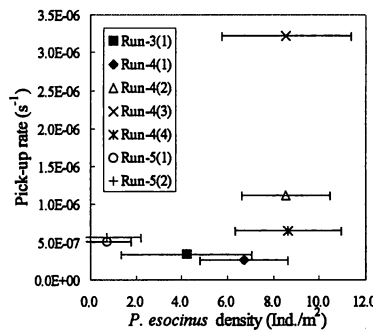


図-8 カマツカ密度と (a) pick-up rate, (b) step length の関係

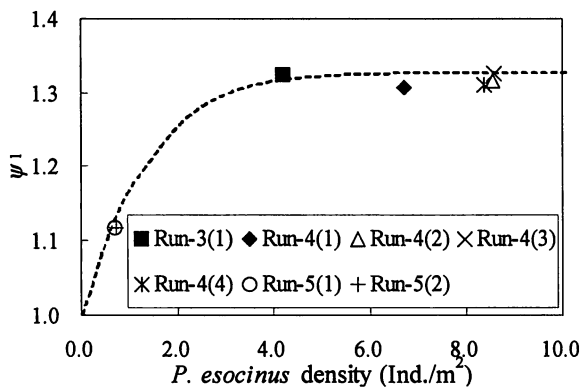


図-9 カマツカの生息による無次元掃流力の増幅効果

$$\Lambda = \lambda d = \frac{A_2 q_{B^*}}{A_3 p_{s^*}} \cong \frac{3 q_{B^*}}{2 p_{s^*}} \quad (4)$$

ここでは、実験で得られた流砂量（実験期間中の平均値）とpick-up rateを式(4)に代入してstep lengthを算出し、図-8(b)に、カマツカ密度との関係を示した。図より、step lengthはカマツカ密度の値に依らず様々な値を示し、相関性は認められなかったが、step lengthはカマツカの行動内容に大きく影響を受けると考えられるため、密度との連動性は薄いためと推察された。なお、step length λ は粒径 d の100~200倍になるとされているため¹⁶⁾、細砂（代表粒径 $d=0.638\text{mm}$ ）では63.8~127.6cmとなることが

見込まれたが、実験値はこの値を超越するものが多く、カマツカの生物作用によりstep lengthが大きくなったと考えられた。

ところで、pick-up rate推定式は、中川・辻本¹⁷⁾、中川ら^{16),18)}により次式で表されることが知られている。

$$p_{s^*} = F_0 \tau_e (1 - k_2 \tau_c / \tau_e)^m \quad (5)$$

ここで、 $F_0=0.03$ 、 $k_2=0.7$ 、 $m=3$ であり、式(5)の適応条件から $\tau_c=0.05$ である。実験における流量条件では物理的な流砂量は生じず、 $\tau_c < 0.05$ であるため、推定式上ではpick-up rateが0となるが、実験では表層の着色砂の剥離が確認され、カマツカ活動によりpick-up rateが生じた。このような現象を勘案し、式(5)のpick-up rate推定式における掃流力 τ_e については、カマツカの活動による係数 ψ_1 を用いて次式のように表記できるものとした。

$$\tau_e = \psi_1 \tau_c \quad (6)$$

これらの式(5)、(6)に、実験から得られたpick-up rateと限界掃流力 $\tau_c=0.05$ を代入して掃流力 τ_e を逆算したところ、 ψ_1 の値が得られた。それぞれの実験ケースで得られた ψ_1 と平均的なカマツカ密度の関係を図-9に示した。図より、カマツカ密度の増加に伴い、 ψ_1 が増加傾向にあることが確認され、カマツカの活動による河床攪乱効果が明らかにされた。ただし、pick-up rateは、その確率的な

性質上、比較的大きな時間スケールでの平均値であるために、カマツカの影響が平均化のプロセスの中で埋没している可能性もあり、注意を要するかも知れない。また、本実験ではデータ数の不足もあって、カマツカの行動が step length に与える影響を記述するまでには至らなかったが、式(4)の λ 値に影響係数 (ψ_2 など) を盛り込んだうえでカマツカの行動と結びつけることができれば、影響度を評価できるものと思われた。

4. おわりに

本研究により得られた結論は、以下のようである。まず、(1)カマツカは相対的に細砂の選択性が強く、その傾向は(今回検討した範囲において)水理条件に依存しなかった。また、(2)カマツカは存在は、そのサイズ、密度に応じて流砂量を増加させた。さらに、(3)Einstein型の流砂モデルを想定し、着色砂の被覆面積変化から推定した pick up rate 実験値と既往の推定式^{16, 17)}との対比により、カマツカの生物作用による無次元掃流力の増幅効果を記述した。ただし、(4)step lengthについては、その特性上、今回の整理では不十分であり、カマツカの採餌、路床への潜入など、さまざまな行動が及ぼす影響についての検討が必要であると考えられた。これについては、今回試験的に撮影した水中映像の解析を進めたい。

以上に鑑みれば、今後の課題も残されているものの、砂床における攪乱の観点からみて、底生魚カマツカの河床環境劣化抑制機能について、総合的には適切な評価がなされたものと思われる。

謝辞：本研究は、平成19年度河川整備基金(19-1215-014)の助成を受け、科学技術振興調整費「伊勢湾流域圏の自然共生型環境管理技術開発」プロジェクト(代表：名古屋大学辻本哲郎教授)の一環として行われた。実施に際しては、(社)淡水生物研究所の森下郁子所長の問題提起に着想を得て、(独)土木研究所自然共生研究センター(萱場祐一センター長)の多大なる協力をいただいた。また、森下所長、萱場センター長、佐川志朗博士(独)土木研究所自然共生研究センター)、椿涼太博士(名古屋大学社会基盤工学専攻研究員)には、研究遂行上、有用な助言をいただいた。ここに記して御礼申し上げる。

参考文献

- 1) 例えば、田代喬：ダム下流河道における河床の低攪乱化に着目した水域生態系評価に関する研究、名古屋大学学位論文、148p, 2004.
- 2) 戸田祐嗣, 多田隈由紀, 辻本哲郎：砂河川における付着藻類の空間分布に関する研究, 水工学論文集, Vol.51,

pp.1213-1218, 2007.

- 3) 片貝武史, 荻田章仁, 鷺見哲也, 辻本哲郎：水際河床間隙の目詰まりに関する実験的研究, 水工学論文集, Vol.50, pp.241-246, 2006.
- 4) 中村守純：日本のコイ科魚類(日本産コイ科魚類の生活史に関する研究), 資源科学研究所業績, 第1198号, 409p, 1969.
- 5) 平野修, 山元憲一, 紺野博明：カマツカの潜入時における行動および底質の選択, 水産大学校研究報告, Vol.32, No.3, pp.75-81, 1984.
- 6) 山元憲一, 平野修, 原洋一, 吉川浩史：カマツカの低酸素下における呼吸および逃避反応, 魚類学雑誌, Vol.33, No.4, pp.399-404, 1987.
- 7) Jones, C.G., J.H. Lawton and M. Shachak: Organisms as ecosystem engineers, *Oikos*, Vol.69, pp.373-386, 1994.
- 8) Moore, J.W.: Animal Ecosystem Engineers in Streams, *Bioscience*, Vol.56, No.3, pp.237-246, 2006.
- 9) 例えば, Montgomery D.R., Buffington, J.M., Peterson, N.P., Shuett-Hames, D. and Quinn, T.P.: Stream-bed scour, egg burial depth, and the influence of salmonid spawning on bed surface mobility and embryo survival, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Vol.53, pp.1061-1070, 1996.
- 10) 例えば, Flecker A.S. and Taylor, B.W.: Tropical fishes as biological bulldozers: density effects on resource heterogeneity and species diversity, *Ecology*, Vol.85, No.8, pp.2267-2278, 2004.
- 11) Statzner, B., Sagnes, P., Champagne, J.-Y. and Viboud, S.: Contribution of benthic fish to the patch dynamics of gravel and sand transport in streams, *Water Resources Research*, Vol.39, No.11, 1309, doi:10.1029/2003WR002270, 2003.
- 12) 岩垣雄一：限界掃流力に関する流体力学的研究, 土木学会論文集, 第41号, pp.1-21, 1956.
- 13) 芦田和男, 道上正規：移動床流れの抵抗と掃流砂量に関する基礎的研究, 土木学会論文報告集, 第195号, pp.55-61, 1971.
- 14) Einstein, H.A.: Formulas for the transportation of bed load, *Trans. ASCE*, Paper No.2140, pp.561-597, 1942.
- 15) 北村忠紀, 加藤万貴, 田代喬, 辻本哲郎：砂利投入による付着藻類カワシオグサの剥離除去に関する実験的研究, 河川技術に関する論文集, Vol.6, pp.125-130, 2000.
- 16) 中川博次, 辻本哲郎, 富田邦裕：河床波スペクトルの発達に関する研究, 京都大学防災研究所年報, 第25号B-2, pp.451-471, 1982.
- 17) 中川博次, 辻本哲郎：水流による砂れきの移動機構に関する基礎的研究, 土木学会論文報告集, 第244号, pp.71-80, 1975.
- 18) 中川博次, 辻本哲郎, 原稔明：混合砂れき面の粗粒化過程について, 京都大学防災研究所年報, 第20号B-2, pp.355-370, 1977.

(2008. 4. 3受付)