

NOVEL CLASSIFICATION SYSTEM FOR STREAM INVERTEBRATE RELATED TO THE RESPONSE CHARACTERISTICS TO PHYSICAL DISTURBANCE

Eiichi FURUSATO, Norio TANAKA and Ryosuke SAKATA

⁴埼玉大学研究機構 レジリエント社会研究センター

Key Words : ,Disturbance, eco-type, invertebrates, resistance, resilience

- 151 -

表-1 攪乱戦略型の概要(本文中では攪乱戦略型は「」書きで記載した.)

攪乱戦略型	体形の特徴と攪乱(流れ)との関係	抵抗性 ^{*1}	復元性 ^{*1}	攪乱への対応戦略	従来分類 ⁵⁾
早期避難型	遊泳に適した流線形の虫体形状であり、腹部を上下に往復運動して遊泳する。	弱い ↑ ↓ 強い	高い ↑ ↓ 低い	比較的弱い攪乱で早期に避難。攪乱後は、早い回復	遊泳型カゲロウ
無戦略型	攪乱への顕著な戦略は確認できない。大きな体と強い前肢で他の水生昆虫を捕食する。			特になし	ヒラタカゲロウ以外の匍匐型
境界層潜隠型	体形は扁平で、礫表面の境界層内部に虫体を潜りこませる(頭部から)。虫体と基盤表層に空隙が生じないように虫体を貼り付け、虫体下部の流水通過を抑制する。			作用営力を減らす事で直接虫体流失を避けるため、基盤材料が安定していれば、流失しにくい。ただし、基盤材料のわずかな変位でも基盤付近流れが流失可能性あり。	ヒラタカゲロウ(匍匐型)
河床潜隠型	河床材料の中に潜り込む。			潜隠している材料が移動しない限りは、流失しない。	掘潜型
流線型巢型 ^{*2}	植物片や砂、吐糸で流線型の巣を造る。流れの抵抗を減らす。			抗力減少により流失回避	携巢型トビケラ
比重増加型 ^{*2}	小礫や砂で不定形の巣を造る。巣を含めた生活形の比重を増加させる。			比重増加による流失回避に加え流失時の流下距離の減少	携巢型トビケラ
避難所構築型 ^{*2}	複数の砂礫を絹様糸で固着させる。			巣を構成する個別材料よりも、移動限界値が大きくなることにより流失回避 ¹⁶⁾	造網型トビケラ

*1 抵抗性と復元性の程度は現時点では概念的なものであり、今後の力学的なパラメーターの明確化が必要である。

また、これら両性質の強度の順番は、今後の研究により変更される可能性がある。

*2 この3型は全てトビケラ目のみに相当し、戦略は巣の特徴によるものである。

時空間的に詳細なデータが必要である。一般的な河川事業にかかる調査指針¹⁰⁾では水生昆虫は種レベルまでの詳細な同定が求められており、1つのデータを取得するための作業負荷は大きい。こうした調査方法が、動態を理解する際の阻害要因の一つとなっている可能性もある。データを得る事は河川事業の手段であり、その結果として得られる理解・知見と実務への反映が重要であるという原点に立ち戻り、種まで同定することの必要性を検討する必要があると著者らは考える。近年、砂州植生の樹林化問題については攪乱との観点から動態の理解や類型化が行なわれている¹¹⁾。水生昆虫についても今後は河川事業に有用で、かつ適切な精度の指標が必要である。

本論文は、水位上昇時に生じる流水営力増加が水生昆虫群集の形成に強い影響を与えるという観点から、水理学・河川工学の立場に基づく水生昆虫の新しい生態型区分として攪乱戦略型を提案する。河川事業において有用な情報として、攪乱の影響を含んだ動態評価を簡易な同定によって可能とすることを図る。さらにこの型区分を複数の攪乱条件で得られた現地データに適用し、有用性や今後の課題について検討する。

2. 攪乱戦略型の提案

(1) 攪乱戦略型の定義

河川生態系における攪乱の影響の重要性は、古くから指摘されている。特に、遊泳によって存在場所の制御ができる魚類とは異なり、底生系の水生昆虫等にとっては、出水による個体群流失は致命的な影響を及ぼす⁸⁾。カゲロウやカワゲラ等の水生昆虫は、本来陸上で生活していた昆虫が二次的に水中生活を行うようになった特殊な生物群である。このため、水中での酸素の取り入れ方法(化学的適応)と流れへの抵抗および運動(物理的適応)の2

表-2 攪乱戦略型と系統分類¹²⁾との関係

系統分類	攪乱型
目	科
カゲロウ	フタオカゲロウ科, コカゲロウ科, トビイロカゲロウ科, ヒメフタオカゲロウ科, ガガンボカゲロウ科, チラカゲロウ科, ヒトリガカゲロウ科
ウ	ヒラタカゲロウ科
カワゲラ	カワカゲロウ科, シロイロカゲロウ科, モンカゲロウ科, マダラカゲロウ科, ヒメシロカゲロウ科
トビケラ	ヒメトビケラ科, カワトビケラ科, クダトビケラ科, キブネクダトビケラ科, シンテイトビケラ科, ムネカクトビケラ科, マルバネトビケラ科, トビケラ科, カクスイトビケラ科, エグリトビケラ科, カクツツトビケラ科, アシエダトビケラ科, クロツツトビケラ科, ヤマトトビケラ科, ニンギョウトビケラ科, ホソバトビケラ科, フトヒゲトビケラ科, ケトビケラ科, カタツムリトビケラ科, ツノツツトビケラ科, コエグリトビケラ科, キタガミトビケラ科
	シマトビケラ科, ヒゲナガカワトビケラ科

*1 ホソカワゲラ科は河床潜隠型であるが表の体裁上含めなかった。

つの問題を、様々な形態進化で克服したとされている¹²⁾。水生昆虫は流失を避けるために、虫体形状に応じた様々な戦略を保有している¹³⁾。暴露タイプ¹⁴⁾やドリフトタイプ¹⁵⁾は攪乱応答性に基づくエコタイプ分類の例である。近年は、攪乱インパクトに応じた概念モデルとして、攪乱強度増加時の抵抗性あるいは避難力に加え、物理的営力減少時の群集復元力からなる攪乱応答特性が提案されている⁹⁾(図-1)。これらの各能力は、水生昆虫の体形の多様性や遊泳能力の有無に対応している。こうした観点から、本研究では新しい水生昆虫の生態型区分として、攪乱戦略型を提案する(表-1)。水生昆虫の攪乱に対する応答を、①抵抗：出水時の攪乱に対する脚力や絹様糸等の固着力等による抵抗、②避難：抵抗できない大きさの攪乱に対する空間移動で流失回避、③回帰：出水後に攪乱レベルが下がると、流失を回避した水生昆虫が避難所や他の区域から侵入する、の3つに分類した。水生昆虫の

こうした応答は、攪乱に対する「耐性（①：抵抗）」と避難や分散に必要な「移動性（②：避難および③：回帰）」の違いに応じて生じると仮定して、7タイプの「攪乱戦略型」を構築した。なお、トビケラ目のみは、虫体ではなく巣の特徴(形状や材料)に基づいて型を作成した。これは、造網型トビケラの絹様糸による河床材料固化と河床材料の安定化作用¹⁰⁾や流線型の携巣による形状抵抗の減少¹³⁾のように、巣の物理的特性が流れ場への応答特性を定めると考えられるためである。

(2) 系統分類との関係

河川事業への適用性を考慮して、属名や種名等、一般的な生物調査で得られる系統分類との関係を整理した(表-2)。水生昆虫の主要3目であるカゲロウ目・カワゲラ目・トビケラ目を対象とした。系統分類の階層としては、属より上位の分類階層である「科」を用いた。同じ科の水生昆虫の幼虫は、形状が類似していることから同一の攪乱戦略を持っていると仮定した。

3. 現地データへの適用

作成した攪乱戦略型を、異なる攪乱条件の現地データに適用して、攪乱に対する水生昆虫群集の応答性を評価した。ただし、攪乱型を特徴づける2つの属性のうち、本論文では移動性のうち、攪乱後の回帰・回復能力を主に評価した。もう一つの性質である抵抗性や移動性による攪乱時の避難を評価するためには、攪乱直前と直後の両データが必要であるが、現地データの取得は困難なためである。攪乱の強度や平面的範囲だけでなく、その後の水生昆虫の回復時間スケールの異なった3つのデータ群を使用した。なお、二瀬ダムの現地調査結果については、同地点のサンプルを用いた専門家による種レベルまでの同定データと比較して、科レベルの同定精度としては問題ない事を確認している。

(1) データ1：1960年吉野川五條地点

図-2に水生昆虫群集の生態学的遷移に関する津田仮説の基礎となった現地データ¹⁷⁾から、EPTとEPTのそれぞれの目分類(図-2(a))および攪乱戦略型の現存量(図-2(b))の時系列変化を示す。同現地調査は1960年3月25日から7月31日までの約4ヶ月間、計5回実施された。3月24日の出水により河床全面が移動して水生昆虫がほぼ全て消失した後、7月31日の第五回調査まで大きな出水攪乱はなかったと記載されていることから、この期間の現存量変化は破局的攪乱後の遷移過程に相当する。

カワゲラ目、カゲロウ目は個体数増加時期が早く、その後減少する山なり型の増減傾向があるのに対して、トビケラ目は個体数増加が遅く、後に指数関数的に増加する傾向がある(図-2(a))。トビケラ目の移動能力は他の2

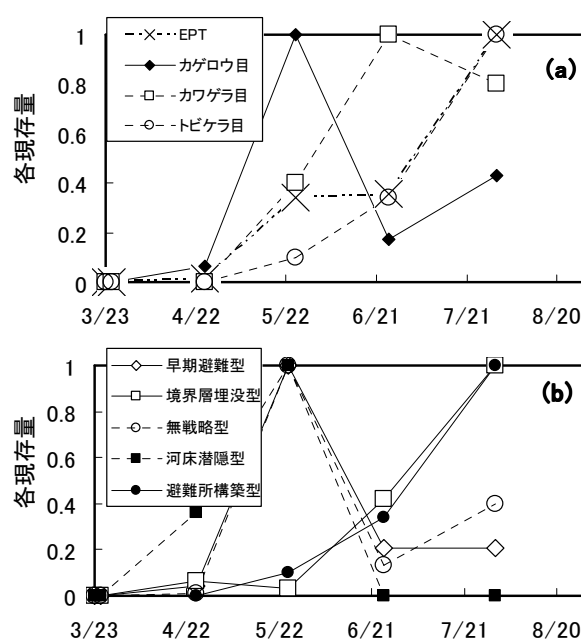


図-2 吉野川五條地点(奈良県五條市大川橋) (1960年)における水生昆虫の時系列変化(津田・御勢¹⁷⁾より作成) (a, 従来分類; b, 攪乱戦略型) (各現存量は、現存量の最大値で無次元化した)

目に比べて小さいことに加え、競合作用によりトビケラ目の増加に応じてカゲロウ目とカワゲラ目が減少した結果であると考えられる。

次に、図-2(b)に戦略攪乱型のうち、「流線携巣型」と「比重増加型」は確認できなかったため、他の5つ型の時系列変化を示す。EPT同様に個体数の変化には二種類の傾向がある。「河床潜隠型」が最も早く、次に「無戦略型」・「河床潜隠型」が増加し、これらはその後減少する。一方「避難所構築型」と「境界層潜隠型」は、増加が遅く破局的攪乱から3ヶ月後から増加する。

これら二つの動態パターンは、各型の攪乱戦略の特性(表-1)に応じて生じたと考えられる。増加時期が早期のものは復元性が高いことを意味しており、特に遊泳により移動能力の高い「早期避難型」は早期回復が確認された。対照的に、「避難所構築型」の攪乱戦略は空間移動ではないため、回復は遅い。ただし、遷移の進行に十分な時間として、3ヶ月間の河床安定状態が継続すると、「避難所構築型」の競合力により¹⁷⁾パイオニア種としての性質を有する早期回復タイプは減少する。

(2) データ2：2012年秋季二瀬ダム下流(St. 3)

二瀬ダム下流約2.7km地点の瀬(St.3地点, 147.6kp)は、延長約150mにわたり平瀬と早瀬が直線上に並んでいる。その中で河道形態が流軸および横断方向に比較的均質な、水面幅約5mの平瀬区間を対象に調査を行った。本区間より横断方向に3定点、縦断方向に3定点の合計5定点を設け、2012年10月18日から12月17日まで3回の昆虫採集

調査を実施した。図-3に、水位からWilcockの方法¹⁸⁾を用いて算出した掃流力¹⁹⁾と水生昆虫現存量の調査結果を示す。この方法は、河床に与える乱れの形成要素を念頭において84%粒径と流速分布の対数則を前提としたものである。10月上旬に出水があり、ピーク(10/4)で約78N/m²の掃流力の攪乱が生じ(ピーク流量：約30m³/s)、その後は12月まで顕著な流量増加は生じなかった。このピークの攪乱強度の目安として移動相当粒径を推定すると、約3cm(5%粒度相当)以下の材料が移動する条件と推定される²⁰⁾。第1回調査結果(10/18)の水生昆虫群集は、抵抗性の強さに応じた10/4の攪乱後の残存だけでなく、その後2週間での回復という2つの機構で群集が形成されたと解釈することとした。その後は水位が徐々に低下し、12月下旬まで攪乱は生じていないことから、第2回(11/7)および第3回(12/17)の調査結果は前述した3つの攪乱の応答のうち、「③回帰」が生じて群集が再形成される過程であると位置づけられる。また空間的には、対象平瀬内で顕著な河床構造の違いは確認できなかったことから、水生昆虫の空間分布は攪乱後の移動過程の不均一な状態を示していると捉えた。

図-3(b)に代表地点として中流部流心地点における現存量変化を示した。総個体数は約2ヶ月間で約100倍に増加し、全ての攪乱戦略型が同様に増加した。ただし詳細に見ると、第1回調査では図示した流心中流地点で確認できなかった「無戦略型」が第2回以降徐々に増加していること、「避難所構築型」は第1回調査時から存在していたにも関わらず、増加は第2回以降のみ確認されたことが特徴として挙げられる。こうした変化傾向に加えて、2013年9月は目立った出水が生じなかった(図-3(a))ことから、10月上旬の出水が第1回調査結果における少ない現存量に影響を与えたと推定される。ただし「避難所構築型」は出水後も一定量は残存したために、第1回調査結果で確認されたと考えられる。その後の現存量の増加は、各型の回復能力に応じて生じたものである。

これより、回帰パターン特性の異なる2タイプの代表例として、「早期避難型」と「無戦略型」について空間分布の時系列変化を図-3(d)、(e)に示した。なお、比較のためにEPTの総数も示す(図-3(c))。EPT総数では、第2回および第3回調査時のいずれも横断方向より流れ方向に不均一な分布であった。上流側が最も現存量が多いことから、攪乱後の回帰は上流方向から生じた可能性がある。中流部の横断方向3地点での調査結果に着目すると、EPTおよび2つの戦略型のいずれでも、第1、2回では流心よりも右岸あるいは左岸の方がわずかに多いが現存量が多い。このことから、攪乱時に避難所としてこれら側岸部は利用されていた可能性がある。ただし、両岸部の第1、2回の現存量は第3回の現存量に比べれば少ないことから、攪乱後の個体数増加のための供給源ではなかったことを示している。第3回調査結果では横断方向のこう

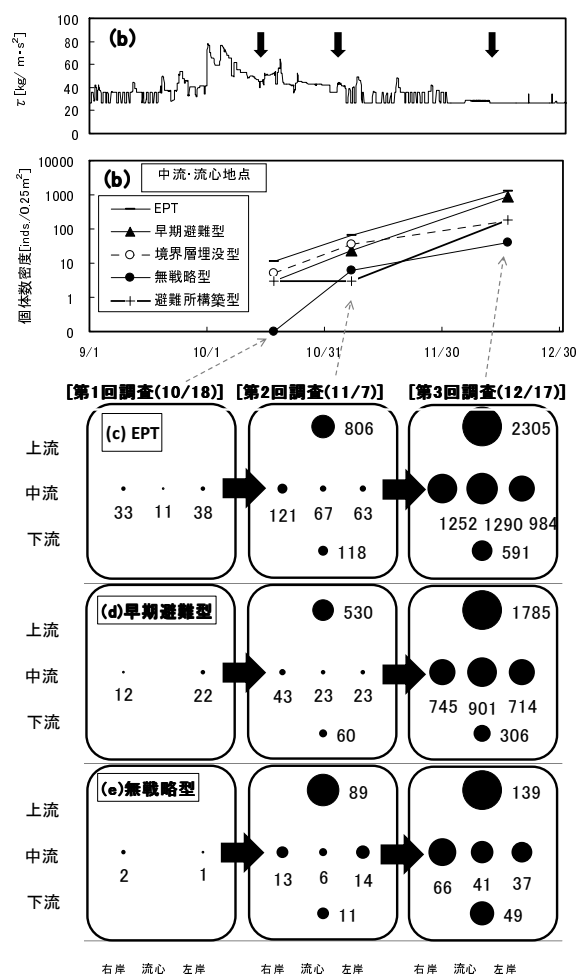


図-3 2013年秋季における中規模攪乱後の水生昆虫群集の変化 (a; 掃流力 縦矢印は現地調査日を示す, b, 代表地点における各攪乱型, c, d, e, それぞれ, EPT総数, 早期避難型, 無戦略型個体数密度(0.25m²)の平面分布) なお, 第1回調査では上流および下流地点では調査は実施していない。また, (c)から(e)の中流部の3データは横断方向の位置を示す。

した傾向は顕著でない。特に、「早期避難型」では流心が両岸地点よりも現存量が多い。水深の低下した平水時は、流心部の方が生息場の許容量が大きい可能性がある。これらの結果は、同一リーチでも水深変化に応じて平面分布が攪乱後に変化することを示している。

攪乱戦略型のうち、「早期避難型」はEPTとほぼ同様な空間分布傾向が全3回の調査で認められた。これは、本調査で得られたEPTデータの多くは、「早期避難型」のコカゲロウであったためである。一方、「無戦略型」は第3回調査結果では、中流部の増加量よりも下流の増加量がわずかながら多くなっている。よって、「早期避難型」の回帰は上流からのドリフトが主であるのに対して、「無戦略型」の回帰は下流からの匍匐歩行が影響している事が考えられる。

(3) データ3：2013年春季二瀬ダム下流(巨礫後流)

2013年5月下旬に、二瀬ダム下流St.3地点で流れ特性の

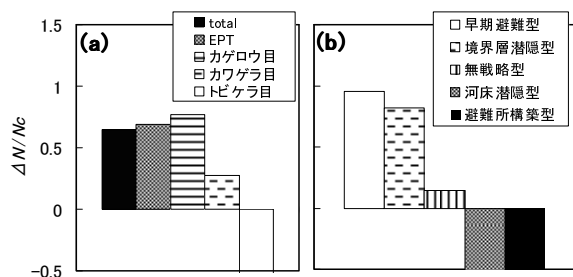


図-4 破局的攪乱1週間後の水生昆虫群集の変化(a, 従前分類区分; b, 攪乱戦略型)

異なった2つの巨礫後流部において、水生昆虫の一次遷移に関する現地実験を実施した²¹⁾。実験の詳細は古里・田中²¹⁾に記述されている。調査地点は図-3の中流部流心地点から約2m上流である。高さ約20cmの巨礫下流に剥離流が形成されていた。その再付着点より上流側の攪乱強度が弱い箇所を実験対象とした。一般的に、巨礫後部は出水時の避難所として機能する⁹⁾。実験にあたっては、こうした流れ場を形成するために、5/21に礫背後に隣接した別の巨礫を人為的に排除するとともに、この作業で生じた凹部に流れにより移動が生じないサイズ(1cm以上)の材料を埋め戻した。この造成の約1時間後に再付着点を含む50cm×50cmの水生昆虫採取を行った。ほぼ一定流量が継続した1週間後の5/27にも同様な水生昆虫調査を実施した。両調査日において、隣接する箇所で非攪乱状態の対照区として水生昆虫を採取した。第1回調査結果は、データ1と同じく破局的攪乱後データと位置づけられる。ただし、データ1の破局的攪乱は自然の出水で生じたリーチスケールでの現象であるのに対して、データ3の攪乱は約0.25m²の河床範囲のみで人為的に発生させたものである。この造成空間の特徴として、水生昆虫が残存している隣接した周囲空間から、距離が近接しているために分散侵入が容易である点が、データ1と異なる。この実験手法により、生息場の選好性や局所的な攪乱に対する回帰応答性の評価ができる。

図-4に、破局的攪乱後の個体数増加量割合(ΔN , 現存量の1週間での増加量, N_c , 対照区の現存量の2回調査の平均値であり、それぞれ該当する昆虫群の値である)を、従来分類(図-4(a))と、「攪乱戦略型」(図-4(b))について示す。数値が1に近いほど周囲の非攪乱域から昆虫が回帰し、対照区に近い現存量になったことを示している。なお、「流線構築型」と「比重増加型」は確認されなかったため、他の5つの攪乱戦略型を示した。従来分類としての総個体数、EPT数およびEPTの各目で評価すると、カワゲラ目とトビケラ目の回帰程度が小さく、現存量の多くを占めるカゲロウ目とEPT総数および総個体数は0.5から0.8程度であった(図-4(a))。これに対して、攪乱戦略型で評価すると、復元能力の強さ(表-1)に応じて回復状況が異なる事が明確である。特に、移動性の高い「早期避難型」は1週間で周囲とほぼ同じ個体数に回復していることが分かる。なお、「境界層潜隠型」は「早

期避難型」に次いで回帰量が多く、同じく破局的攪乱が生じた吉野川データ(図-2)と異なった。これは、両ケースにおける破局的攪乱の範囲がリーチ全域か、あるいは巨礫後部のみであったかに応じて、避難所までの距離の違いが影響したことが考えられる。

4. 攪乱戦略型の有用性と適用範囲

攪乱戦略型は、①河川空間の水生昆虫群集の形成に与える攪乱の影響の大きさを、②科までの簡易な同定で可能にするという有用性がある。日本産として記録されているEPTは約1000種50科あるため¹²⁾、同定対象を種から科に変更すれば、単純計算ではあるが約95%削減できる。しかも、科レベルでの同定であれば水生昆虫の専門家でなくとも実施可能である。これらにより、調査データ数を増加させることにより、現在不十分と考えられる攪乱に関連した水生昆虫の動態理解が容易になると期待される。さらに、汚濁指標と同様に小中学校での環境教育での適用可能性もある。しかしながら、攪乱戦略型は本論文で提案するものであるために、以下の適用範囲や課題について留意する必要がある。

同定を科レベルまでに留める場合の問題点として、貴重種の評価ができない事に加え、種多様度を算定できないことがあげられる。ただし、貴重種の確認は定量評価でなくとも可能である。また多様度指数が河川管理において常に必要かどうかについては、別途議論が必要である。いずれにしろ、使用目的に応じた調査データの精度を設定するという観点が今後必要である。攪乱戦略型を用いれば、動態評価という重要な調査目的の一つは達成可能であるが、精度や利用性の観点から以下の3課題が存在する。①各区分の定量的な水理学的パラメーターによる定義、②区分の見直し、③同定方法である。課題①は抵抗性に相当するものであり、土砂水理学における河床材料の移動限界に類似した問題である。虫体への作用営力(抗力や揚力、乱れ等)の、歩行および流失に関する閾値の明確化が必要である。これは、粗度に対する相対水深の小さい場における流れ場の特性²²⁾や、虫体サイズである1cm以下のスケールにおける底面付近粗度層の流れや乱流特性の評価とあわせて生態水理学として実施する必要がある²³⁾。課題②では「無戦略型」の再精査が必要である。この型は現時点において攪乱への戦略を見出せなかった生物群として、全てのカワゲラ目に加え、他のEPT2目の何らかの科を含んでいる。今後の研究で他の型への変更あるいは新たな型の新設を検討する必要がある。課題③は実用上の問題である。トビケラ目の科を巣の形で評価する場合、サンプル採取において巣の採取が必要となる。現在の調査方法、機材はそうした前提に基づいていないため、調査方法の開発も課題である。しかもトビケラ目は生活史段階に応じて巣の材料を変える

種も存在する。成長に伴う攪乱戦略を変えている可能性についても今後検討する必要がある。

以上の課題を解決することにより、今後の河川事業における水生昆虫の攪乱に関連した動態に関する理解を深め、生態系に関する河川技術を向上させる必要がある。

5. まとめ

水生昆虫の新しい生態型区分として、出水時の流失損失の回避(抵抗性)に加え、出水攪乱後の再帰(回復性)の双方の戦略が虫体形状特性に応じて存在すると考え、7つの区分からなる攪乱型戦略を提案した。これらに対応させる系統分類のレベルとして、「種」よりも2階層上位の「科」レベルを採用した。これは物理的攪乱への応答性は主に虫体の形態で定まること、形態の特徴は多くの場合「科」レベルで判断できるためである。これにより、同定の容易さや実務におけるコスト縮減、活用性の向上も期待できる。攪乱型を用いることで、水生昆虫群集の動態として、①破局的大規模攪乱後(1960年吉野川五條)の4ヶ月間における分散回帰能力に応じた種構成変化、②中規模攪乱後2ヶ月間の平面的回帰状況(2012年荒川二瀬ダム下流)における攪乱耐性と分散能力の双方による種構成の平面分布変化、③巨礫後流部におけるマイクロハビタット選好性(2013年二瀬ダム下流)の評価が可能であることがわかった。これらに基づき本生態型の有用性と課題を議論した

謝辞：本研究の一部は、平成25年度河川整備基金助成事業(助成番号、25121500；代表者、古里栄一)およびWEC応用生態研究助成事業(助成番号、2013-03；代表者、田中規夫)により実施された。現地調査では、二瀬ダム管理所の協力を得た。ここに記して謝意を表す。

参考文献

- 1) 竹門康弘：底生動物の生活形と摂食機能群による河川生態系評価，日本生態学会誌，第55巻，pp. 189-197, 2005.
- 2) 今西錦司：満州・内蒙古ならびに朝鮮の蜉蝣類(川村多実三編)関東州満州国陸生生物調査書，pp. 169-263, 1940.
- 3) Imanishi, K.: Mayflies from Japanese torrents IX. Life forms and life zones of mayfly nymphs. I. Introduction., Annot. Zool. Japan, 17, pp. 23-36., 1938.
- 4) 可児藤吉：溪流棲昆虫の生態，可児藤吉全集，思索社，東京，1944.
- 5) 津田松苗：水生昆虫図鑑，北隆館，東京，269p., 1962.
- 6) Merritt, R. W., Cummins, K. W. and Berg, M. B.: An Introduction to the Aquatic Insects of North America, Fourth Edition. Kendall/Hunt Publishing Company, Du-buque, Iowa, 2008.
- 7) 小林草平，中西哲，尾嶋百合香，天野邦彦：愛知県豊川における瀬の物理特性と底生動物現存科，陸水学雑誌，第71巻，

pp. 147-164, 2010.

- 8) Resh VH, Brown AV, Covich AP, Gurtz ME, LiHW, MinshallGW, Reice SE, Sheldon AL, Wallace JB, Wizmar R., The role of disturbance in stream ecology. Journal of the North American Benthological Society 7: 433-455, 1988.
- 9) Hershkovitz, Y. and Gasith, A. : Resistance, resilience, and community dynamics in mediterranean-climate streams, Hydrobiologia, Vol. 719, pp. 59-75, 2013.
- 10) 国土交通省：河川砂防技術基準，2013.
- 11) 藤田光一，李参熙，渡辺敏，塚原隆夫，山本晃一，望月達也：扇状地礫床河道における安定植生域消長の機構とシミュレーション，土木学会論文集，No.747/ II -65, pp.41-60, 2003.
- 12) 川合 禎次，谷田 一三：日本産水生昆虫一科・属・種への検索，東海大学出版会，1342 p., 2005.
- 13) Statzner, B. and Holm, T. F. : Morphological adaptation of shape to flow: microcurrents around lotic macroinvertebrates with known Reynolds numbers at quasi-natural flow conditions. Oecologia, Vol. 78, pp. 145-157, 1989
- 14) Grown, I. O. and Davis, J. A. : Longitudinal Changes in Near-Bed Flows and Macroinvertebrate Communities in a Western Australian Stream: Journal of the North American Benthological Society, Vol. 13, pp. 417-438, 1994.
- 15) Rader, R. B. : A functional classification of the drift: traits that influence invertebrate availability to salmonids, Can. J. Fish. Aquat. Sci., Vol. 54, pp. 1211-1234, 1997.
- 16) 田代，渡邊，辻本：造網型トビケラの棲み込みによる河床の固結化，河川技術論文集，第10巻，pp. 489-494. 2004.
- 17) 津田松苗，御勢久右衛門：川の瀬における水生昆虫の遷移，生理生態，第12巻，pp. 243-251, 1964,
- 18) Wilcock, P.R.: Estimating local bed shear stress from velocity observations. Water Resources Res. 32 (11), pp.3361-3366, 1996.
- 19) 田中規夫・古里栄一：ダム下流礫床河川における水生昆虫動態と小型河床材料移動性の人為的土砂供給前後の変化，土木学会論文集B1（水工学），第70巻，I_1327-I_1332, 2, 2014.
- 20) 田中規夫・古里栄一・木村國男，土砂還元実施後の二瀬ダム下流における水生昆虫群集の経年的な動態変化と低水路空間における河床材料の移動性について，河川技術論文集，第19巻，pp. 483-488, 2013.
- 21) 古里栄一，田中規夫：大礫後部のマイクロハビタット特性と遷移初期の水生昆虫動態-剥離流タイプと跳水タイプハビタット-，土木学会論文集B1（水工学），第70巻，I_1333-I_1338, 2014.
- 22) 中川博次，辻本哲郎，清水義彦：相対水深の小さな流れの構造に関する実験的研究，土木学会論文集，第423号，II-14, pp.73-81, 1990.
- 23) 田中規夫・古里栄一：河川事業に資する生態水理学の現状と課題～適切な物理的攪乱状態の管理に向けて～，河川技術論文集，第20巻，投稿中，2014.

(2014.4.3受付)