

低攪乱な礫床河川に優占する造網型トビケラの 個体群動態とそれに伴う河床固化に関する解析

NUMERICAL ANALYSIS ON THE POPULATION DYNAMICS OF NET-
SPINNING CADDIS LARVAE AND THE SUBSTRATUM ADHESION DUE TO
THEIR INHABITATION IN A COBBLE RIVER WITH FEWER DISTURBANCES

田代 喬¹・渡邊慎多郎²・辻本哲郎³

Takashi TASHIRO, Shintaro WATANABE and Tetsuro TSUJIMOTO

¹正会員 博(工) 独立行政法人土木研究所自然共生研究センター 専門研究員
(〒501-6021 岐阜県各務原市川島笠田町官有地無番地)

²正会員 工修 愛知県建設部砂防課 (〒460-8501 名古屋市中区三の丸3-1-2)

³正会員 工博 名古屋大学大学院教授 工学研究科社会基盤工学専攻
(〒464-8603 名古屋市千種区不老町)

Net-spinning caddis larvae set up nests on the substratum in a cobble river. Their abundance is clearly existed on the substratum with fewer disturbances, and moreover causes "substratum adhesion" which suppresses the flux of bed-load transport because they bind a large amount of bed-materials. In this paper, we modeled the population dynamics of the net-spinning caddis larvae (*Stenopsyche* sp. and *Macrostemum radiatum*) by taking into account of the different dynamics between the number of their individuals and their individual growths and the conventional knowledge about their responses of emigration, immigration and environmental capacity to various flow conditions. Combining the numerical simulations of the caddis population dynamics and the flow computation in a study reach with our experimental results about the substratum adhesion due to the caddis inhabitations enabled to explain the actual substratum adhesion with temporal changes in the cobble river with fewer disturbances.

Key Words : Net-spinning caddis larvae, population dynamic modeling, substratum adhesion, bed-load transport, cobble river with fewer disturbances

1. はじめに

ダム下流などで見られるアーマー化した河床では、攪乱機会の減少に伴い、生態系の変質が見られる¹⁾。このような低攪乱な礫床河川では「極相」²⁾と呼ばれる造網型トビケラの優占な群集となることが多い。造網型トビケラの優占そのものは、わが国では通常、多くの河川で見受けられるもの³⁾であって特殊な現象ではない。しかし、特定種の極端な増加によって多様性を減少させる場合¹⁾や河床固化を引き起こし砂礫の輸送が制限される場合^{4)~6)}があるため、河川生態系の変質の中で造網型トビケラが果たす機能について議論しておくことは生態系の保全及び復元の観点からも重要であると思われる。そこで本論文では、造網型トビケラの個体群動態をモデル化し、季節や流況の変化に応じて変動する河床固化の影響についての解析を試みる。

造網型トビケラは、砂礫や植物破片などを利用して河床の礫周辺に営巣し、流れの向きに対向して捕獲網を張って流下有機物などを濾過摂食するという特性をもつ。したがって、これらの営巣による環境変更作用は、他の生活型(匍匐型、遊泳型など)の水生昆虫がせいぜい自

分の体に相当する空間だけを占有するのに比べ、はるかに大きい⁷⁾。こうした働きを有する生物はecosystem engineer^{7), 8)}と呼ばれるが、その効果を定量的に検証した事例は少ない。造網型トビケラ幼虫の棲み込みに伴う影響については、Statzner *et al.*⁴⁾やCardinale *et al.*⁵⁾の成果があり、いずれも棲み込んだ現存量に応じた砂礫の限界掃流力の増加を示している。しかし、これらは現地観測や現地材料を持ち込むなどして行った実験で得られた結果であるため、変動要素が大きく系統的な整理が不十分であり、定量的な影響評価までには至っていない。一方、著者ら⁹⁾の行った実験では、営巣基盤材料に人工物を用いるなど極力制御可能な条件を設定することにより、砂礫の掃流限界は棲み込んだ造網型トビケラの現存量だけでなく、営巣期間、水温などによっても変化することが示された。このような情報は、造網型トビケラの営巣による河床固化の影響を季節の変遷、流況の変化やそれらの生活史に応じた形で議論する上で必要不可欠である。

ところで本論文では、造網型トビケラの個体群動態について数理解析モデルの構築を試みているが、これまでに河川性の底生動物群集に適用できる数理モデルはほとんど開発されてこなかった。個体群挙動などを扱う数理モデルとしては、閉鎖性水域内を対象として開発された

水域生態系モデル⁹⁾が一般的であり、流水中の移出・移入などにより変動する個体群動態を捉える試みはほとんどなされていなかった。最近では、渡辺ら^{10), 11)}が確率過程を取り込んだ群集動態モデルを構築しマクロ的かつ定性的な挙動を再現しているが、河川における底生動物群集のダイナミックな挙動を把握できたとは言えない。適切な数理モデルの構築には、知見の蓄積が不十分であることは否めないが、本論文では個体数の変動と個体の成長を個別に扱い、個体数変動を水力条件と結び付けて見積もる枠組み¹²⁾を採用した。このような取り組みは、今後の生理生態学的知見の積み重ねによってモデルが補完されていく可能性を残すものであり、生息場の適性評価だけでは議論できない生態系ダイナミズムを把握するための一つの解決策に成りうるものと思われる。

以上を鑑み、本論文では造網型トビケラの個体群動態とそれに伴う河床固化について数理シミュレーションを行う。なお、解析対象は河床が低撓乱化された矢作川中流のリーチ¹³⁾であり、当該地点で優占するヒゲナガカワトビケラ *Stenopsyche* sp. とオオシマトビケラ *Macrostemum radiatus* について検討することとした。

2. 矢作川中流における造網型トビケラ幼虫

矢作川は幹線流路延長117km、流域面積1,830km²の1級河川である。かつては典型的な砂河川であったが、砂利採取、砂防整備、ダム建設などの人的インパクトにより、中流部では近年、河床低下を伴ったアーマー化が進み、河床撓乱頻度も急激に減少してきた¹³⁾。調査対象区間は42km地点付近のリーチで、砂州と瀬・淵構造によって特徴付けられる矢作川中流の典型的な区間である。図-1に矢作川流域の概要と対象区間の位置を示す。

(1) 調査地、調査項目及び手法

図-2には対象区間における河床高コンター図を、図-3には調査期間中の流量及び水温の日変化を示す。ここでの流量データは豊田市平戸橋町地内のダム(45.8km地点)及び発電所からの放流量であり、水温データは日平均気温データ¹⁴⁾と対象区間における実測水温をもとに推定した日平均値である。

調査は2002年7月から1年間にわたり計9回実施した。底生動物サンプルの採取は、図-2に示すコドラート(50cm×50cm)にてサーバーネット(網目2mm)を用い、行った。各コドラートは、瀬・淵構造の変化に伴う物理環境の違いを代表するように、それぞれ、No. 1: 淵、No. 2: 平瀬、No. 3: 平瀬～早瀬、No. 4: 早瀬に設定した。各調査時点において、水温、濁度をHORIBAW-23を用いて計測するとともに、各コドラート中心部の水深を測定し、その6割水深地点の流速を電磁流速計(KENEK VE10)により計測した。

(2) 調査結果と考察

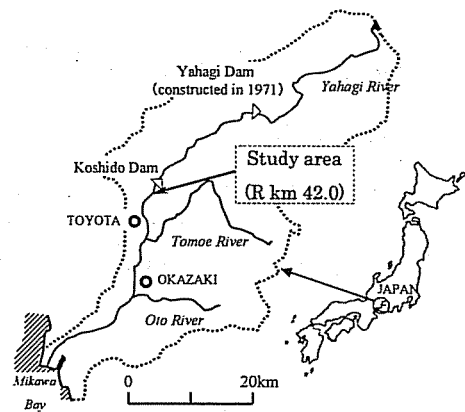


図-1 矢作川流域の概要と調査対象区間の位置づけ

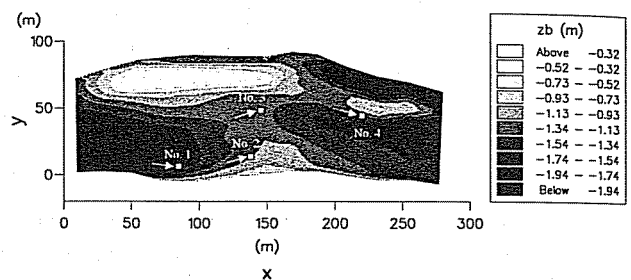


図-2 調査対象区間における河床高コンター図と設置コドラート (No. 1～4, 矢印は流向)

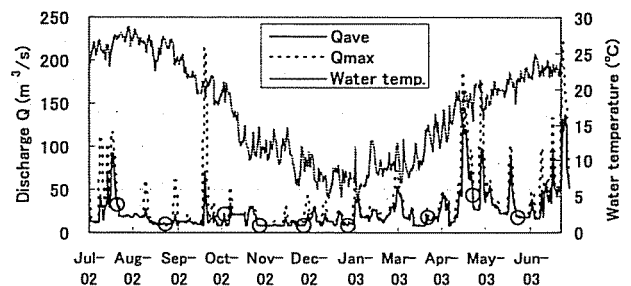


図-3 調査期間中の流量 (Q_{ave} : 日平均流量, Q_{max} : 日最大流量) 及び水温の日変化と調査実施日 (○にて表示)

調査結果より、ヒゲナガカワトビケラとオオシマトビケラの優占が確認された。これは、近年の矢作川中流におけるオオシマトビケラの分布拡大を指摘した報告¹⁵⁾と一致している。両種の幼虫個体群の年間変動について、個体数と1個体当たりの重量変化を図-4に示す。

ヒゲナガカワトビケラ個体群では、6～8月と1～3月に平均湿潤重量において2回のピークを示し、その後に個体数が減少した。オオシマトビケラ個体群では、4～5月に平均湿潤重量における1回のピークが確認され、同時期には個体数が減少した。こうした変動は、成長過程における蛹化・羽化に伴う水界からの個体数減少と卵からの孵化及び成長に伴う個体数増加によるものと考えられる。また、データのばらつきの大きな個体数変化に対し、個体重量の変化は各コドラートによらずほぼ一様であった。ここでのデータ数は統計的な結論を出すには不十分であるが、本対象区間における両種の個体群動態は個体数の変化に大きく依存しているものと推察される。

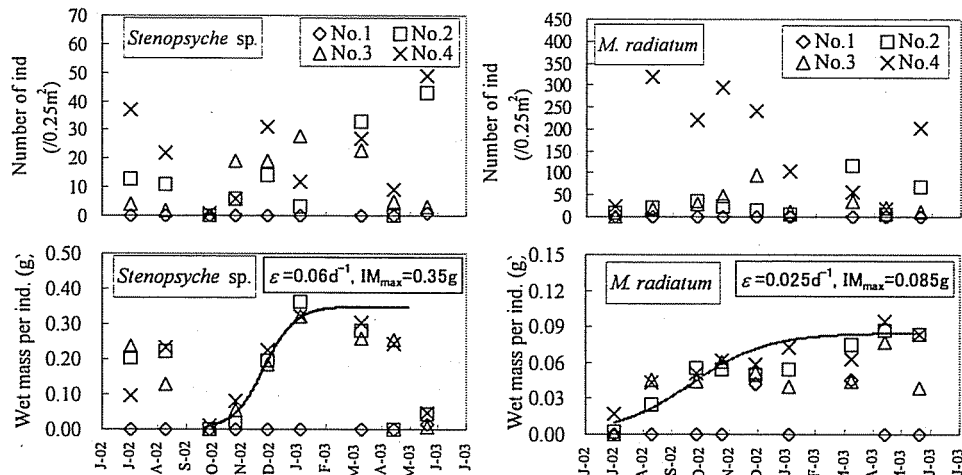


図-4 各コドラートにおけるヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche* sp.) とオオシマトビケラ (*M. radiatum*) 個体群の年間変動 (上: 個体数変化, 下: 1個体あたりの平均湿潤重量の変化)

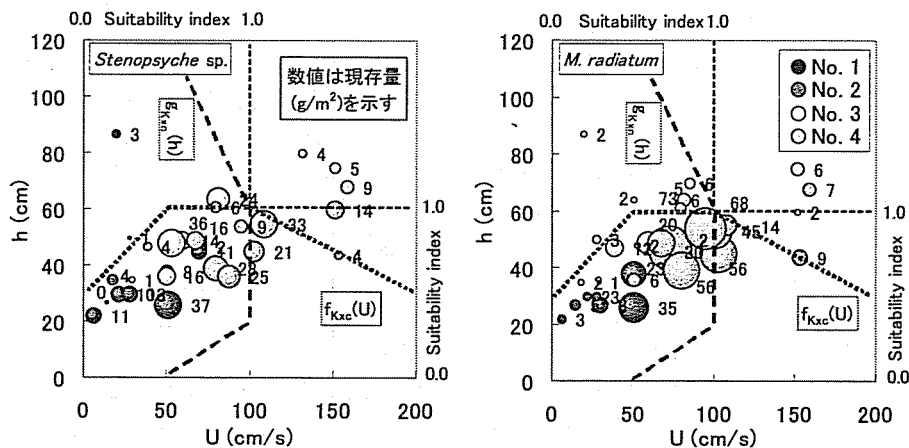


図-5 各コドラートの流速 U , 水深 h とヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche* sp.), オオシマトビケラ (*M. radiatum*) 現存量の関係

河床型による生息状況の顕著な特徴は、①両種ともに淵 (No. 1地点) ではほとんど生息していなかったこと、②早瀬 (No. 4地点) ではオオシマトビケラの高密度な生息が確認されたことである。一般に、オオシマトビケラは営巣材料とする砂が豊富で適度な流れも有する平瀬に多い⁷⁾とされている。対象区間における現河床では、河床構成材料の粒度分布が均一化され、平瀬においても砂が少ない状況にあるため、現地のオオシマトビケラは流速への生息選好性を優先させた結果、このように特殊な生息選好性を示したものと考えられる⁹⁾。

図-5には調査時の流速、水深と両種の現存量との関係を示す。両種とも流速50~100cm/s、水深20~60cmの範囲内に生息することが多く、現存量の最大値もここに現れていた。図中に破線及び点線で示す関数 $f_{K_{xc}}$, $g_{K_{xc}}$ はこうした特徴を踏まえ設定したもので、それぞれ流速、水深に対する適性指数 (Suitability index) であり、後述する環境容量の評価に利用する指標とした。

3. 造網型トビケラの個体群動態モデル

水中生活中の造網型トビケラ幼虫の現存量推移を個体数の変化と1個体当たりの成長量で表現できると仮定す

ると、その現存量 $X_C(g/m^2)$ は個体数密度 $N_C(m^2)$ と1個体重量 $IM_C(g)$ を用いて次式で表せる。

$$X_C = N_C \times IM_C \quad (1)$$

さらに上式中の N_C , IM_C の時間変化量をモデル化するのに、水生昆虫の移出 (分散) はその場所の生息密度に依存すること¹⁰⁾を考慮し、楠田⁹⁾を参考にすれば、以下の微分方程式で与えられる。

$$\begin{aligned} \frac{dN_C}{dt} &= (i_c - d_c) N_C - e_c N_C \frac{N_C}{K_C} \\ \frac{dIM_C}{dt} &= (\mu_c - r_c) IM_C \left(1 - \frac{IM_C}{IM_{Cmax}} \right) \end{aligned} \quad (2)$$

ここに、 i_c : 移入率(d^{-1}), d_c : 死亡率(d^{-1}), e_c : 移出率(d^{-1}), K_C : 環境収容個体数(m^2), IM_C : 蛹になる直前の最大個体重量(g), μ_c : 同化率(d^{-1}), r_c : 呼吸率(d^{-1})である。

いわゆる環境容量は K_C と IM_{Cmax} の積に相当し、 $K_{xc}(g/m^2)$ となる。前章で示した観測結果のみで環境容量を見積もることは不可能であるが、本来、環境容量とは局所的、かつ、瞬間的な環境条件に応じて変化すると考えられる。そこでここでは、著者ら¹⁷⁾の手法に従い、流速、水深の関数として次式により与えるものとする。

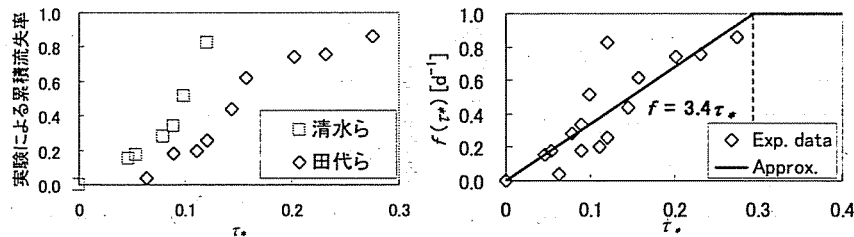


図-6 掃流力と造網型トビケラ（シマトビケラ科：*Hydropsyche orientalis*²⁴⁾ & *M. radiatum*⁶⁾）の流失の関係

$$K_{X_c} = X_{C_{max}} \sqrt{f_{K_{X_c}}(U) \times g_{K_{X_c}}(h)} \quad (3)$$

ここに、 $X_{C_{max}}$ ：最大棲み込み可能量(g/m^2)、 $f_{K_{X_c}}$ 、 $g_{K_{X_c}}$ ：流速(U)、水深(h)についての影響関数（図-5参照）である。なお、現地観測における最大現存量はヒゲナガカワトビケラで 37g/m^2 、オオシマトビケラで 73g/m^2 である（図-5参照）が、最大棲み込み可能量は両種とも 80g/m^2 で与える。これは、過去の調査資料¹⁸⁾における両種の現存量最大値（オオシマトビケラ： 82.9g/m^2 （加古川）、ヒゲナガカワトビケラ： 80.3g/m^2 （真名川））に従ったものである。

ところで、造網型トビケラは幼虫期のみ水中生活することから、ある1世代を対象とした場合には、蛹から成虫となって水域内から消滅する時期が存在する。御勢¹⁹⁾は、ヒゲナガカワトビケラの羽化時期について調べる中で、羽化までに必要な積算水温量を推算している。本モデルではこの考え方を参考に、オオシマトビケラ、ヒゲナガカワトビケラの積算水温量による羽化条件について、日平均水温 T_w ($^{\circ}\text{C}$)を用いて次式のように設定し、両種の世代交代を考慮した。

$$\begin{aligned} \sum(T_w - 4) &\geq 1650 [^{\circ}\text{C}] && \text{(ヒゲナガカワトビケラ)} \\ \sum(T_w - 4) &\geq 3650 [^{\circ}\text{C}] && \text{(オオシマトビケラ)} \end{aligned} \quad (4)$$

なお、上式は水温 4°C 以下でヒゲナガカワトビケラの成長が停止すること¹⁹⁾に従ったものだが、羽化抑制水温は 13°C 以下であること¹⁹⁾から、これを満たさない限り、水中に留まるよう設定した。

(1) 個体数変動要因の見積もり

ある地点における移出入の要因としては、1) 上流への遡上、2) 漂流による流下といった減少要因と、3) 上流からの漂着、4) 下流からの遡上といった増加要因が考えられる²⁰⁾。理想的な平衡状態ならば、これら4つの要因のうち、1) と3) 及び2) と4) は等しい¹⁸⁾が、河川環境は時空間的な変動があるため、移出入と水理条件は結び付けて考える必要がある。なお、平水時の戦略的な移出入に対して洪水時の攪乱による受動的に移出入が存在し、これらは機能的には異なるがここでは区別しない。また、既往の研究ではcolonization cycle²¹⁾が有名であり、これを裏付ける結果を示したものの¹⁹⁾も少なくないが、幼虫時の上流への遡上を重視したもの²²⁾もある。このように底生動物の移出入に関する研究は多岐にわたっており、これらの系統的な整理には更なる知見の蓄積を要する。

モデル化の対象とする造網型トビケラは、漂流による

流下が支配的である²³⁾ことから、掃流力と流線の集中環境を指標としたモデル化を行う。すなわち、無次元掃流力 τ と流線の集中環境 $(\partial q / \partial s) / q$ [m^{-1}]をパラメータとして、次のように移入率 i_c 、移出率 e_c を見積もる。

$$i_c = f(\tau) \cdot (1.0 + \alpha_c (\partial q / \partial s) / q) \quad (\alpha_c = 1.0 [\text{m}]) \quad (5)$$

$$e_c = f(\tau) \quad (6)$$

ここで、 α_c ：単位補正係数(m)、 $f(\tau)$ ：漂流効果を表す関数(d^{-1})である。著者ら⁹⁾と清水ら²⁴⁾の実験結果を、図-6左のように掃流力と造網型トビケラ流失の関係でまとめ直せば、 $f(\tau)$ は右図より評価可能となる。

死亡要因は様々であり、系統的評価を行うのは難しい。多種系の食物連鎖などを視野に入れたモデル化を行う際には、被食による死亡を加えるなどの工夫が必要となる⁹⁾であろう。ここでの死亡率は、実験水路での7日間の飼育環境下における個体数変化から、ヒゲナガカワトビケラでは $0.06(\text{d}^{-1})$ 、オオシマトビケラでは $0.05(\text{d}^{-1})$ とする。環境収容個体数は、現存量として設定した環境容量から、個体の成長段階に応じ、式(1)の関係により見積もる。

(2) 個体成長要因の見積もり

式(2)中の個体の同化率、呼吸率について、モデルの一般性、汎用性から考えた場合には、同化率、呼吸率を個別に評価することが望ましい。同化量の時間変化である同化率は、厳密には、摂餌率、不消化排出率によって決定される。造網型トビケラが濾過摂食者であることを鑑みれば、本質的には、局所流速と営巣場との関係からフラックスとしての餌供給に着目することが必要で、これを調査した事例²⁵⁾もある。その他にも、①餌資源の種類によって収率（不消化排出率）が左右されること、②流速などの物理条件のみならず、河道周囲の環境や季節変化に応じた餌供給量の違いが顕著であることなどから、同化率を摂餌まで遡って定式化するにはクリアすべき課題が山積している。こうした背景から、水温変化に対する摂餌率の応答を調べた例¹⁹⁾もあり、餌資源が十分にある状況下では適用できよう。同様に、溶存酸素量が十分な流水中では、呼吸率についても水温変化に対する応答で見積もられており²⁶⁾、この関係から定式化可能である。しかしながら、これまで行われた摂餌率、呼吸率の測定は、5齢（最終齢）幼虫を対象とする検討がほとんどであり、若齢幼虫についての知見が不足していることを付け加えておく。

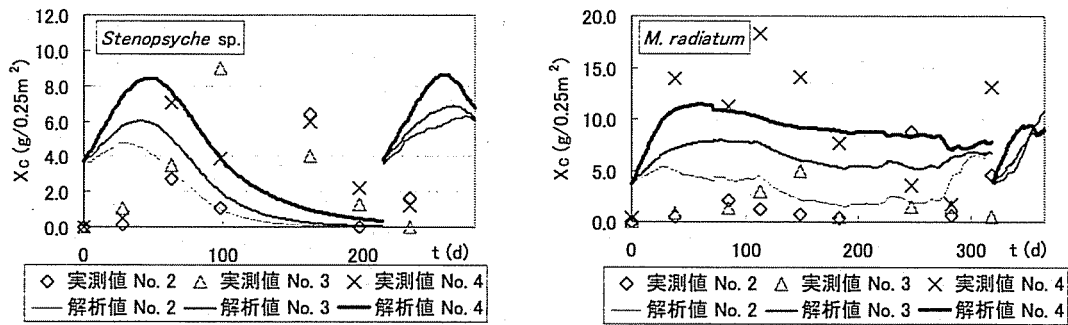


図-7 各コドラートにおけるヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche* sp.) とオオシマトビケラ (*M. radiatum*) 現存量の動態解析

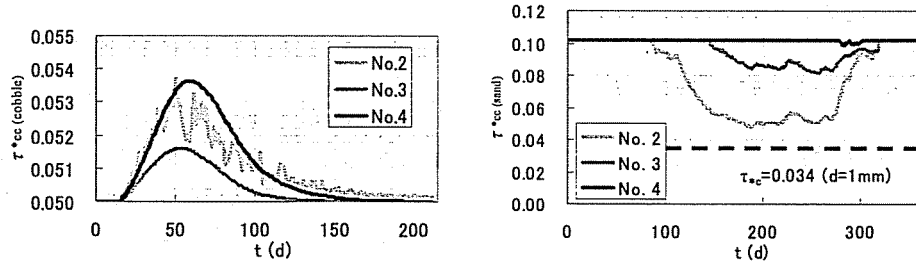


図-8 各コドラートにおける造網型トビケラの棲み込みによる河床固化の動態解析

(左: ヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche* sp.) による石礫の固化, 右: オオシマトビケラ (*M. radiatum*) による砂粒の固化)

以上を鑑み, ここでは同化率から呼吸率を差し引いた成長率 $\gamma(d^{-1})$ を定義し, これを見積もることとする. 実用的には, 現地観測からヒゲナガカワトビケラで $0.06(d^{-1})$, オオシマトビケラで $0.025(d^{-1})$ とする (図-4参照). 幼虫期の最大個体重量についても同様に, ヒゲナガカワトビケラで $0.35(g)$, オオシマトビケラで $0.085(g)$ とする.

4. 造網型トビケラの個体群動態と河床固化の解析

前章のモデル化に基づき, 対象河道である矢作川中流リーチ (図-2参照) における造網型トビケラの個体群動態を解析する. さらにこの結果を用いて, 対象河道において時間的に変動する河床固化の実態を把握する. なお, 造網型トビケラの棲み込みによる河床の固結化については, 著者らの実験的研究⁹⁾により明らかにされているので, ここでは本モデルへの適用方法についてのみ論じる.

造網型トビケラ個体群動態の解析では, 式(2)の任意の時点 $t=t+\Delta t$ での解を与える式(7)を用いる.

$$N_c(t+\Delta t) = \frac{N_c(t) \cdot \exp \alpha \Delta t}{\beta N_c(t) \cdot (\exp \alpha \Delta t - 1) + 1} \quad (7)$$

$$IM_c(t+\Delta t) = \frac{IM_c(t) \cdot IM_{c\max}}{IM_c(t) + (IM_{c\max} - IM_c(t)) \cdot \exp \gamma \Delta t}$$

ここに, $\alpha = i_c - d_c$, $\beta = e_c / \alpha K_c$, $\gamma = \mu_c - r_c$ である. 解析の時間軸は世代の開始時点 (ヒゲナガカワトビケラ: 2002年10月16日, オオシマトビケラ: 同7月23日, 図-4参照) を $t=0$, 初期値は $IM_c(0)=0.01(g)$ とし, $N_c(0)(/m^2)$ は河床の石礫露出率に応じて与えた (最大 $500/m^2$ とした).

図-7には, 各コドラートにおける現存量変動シミュレーションの結果を示す. 若齢期においては, 調査に用いた網目の粗さから実測値では現存量を適正に把握でき

ないため, 解析値との比較については注意を要するが, 各コドラート間の現存量の相対的優位関係を再現できており, 全般的な挙動を把握できたものと思われる.

造網型トビケラによる河床固化は, 石礫の固化と砂粒の固化に分けられ, それぞれ, 主にヒゲナガカワトビケラとオオシマトビケラによる⁹⁾. ここでは, 河床固化の解析を始めるに当たり, 両種の個体群動態から河床固化を導くための関係を整理する. 次式は, 芦田ら²⁷⁾が導いた, 粘着性材料を含む砂礫の移動限界 τ_{cc} の算定式であるが, 著者ら⁹⁾はこれを用いてヒゲナガカワトビケラの営巣による石礫の固化を論じた.

$$\tau_{cc} = \tau_c \left\{ 1 + \frac{s_* A_2}{\mu_f A_3} \cdot \frac{f_c}{\rho(\sigma/\rho - 1)gd} \right\} \quad (8)$$

ここに, τ_c : 無次元限界掃流力, μ_f : 静止摩擦係数, s_* : 接着面積率, A_2, A_3 : 2, 3次元形状係数, f_c : 単位面積当たりの粘着 (固結) 強度, ρ : 水の密度, σ : 砂礫の密度, g : 重力加速度, d : 砂礫径である. 上式における変数は s_* 及び f_c であるが, s_* は河床の石礫露出率に応じて決まる簡単な幾何関係で与える一方, $f_c(N/m^2)$ は著者ら⁹⁾に従い, 次式により見積もる.

$$f_c = 0.15 \cdot T_w \cdot t_N \cdot X_c \quad (9)$$

ここに, T_w : 水温($^{\circ}C$), t_N : 営巣期間(d), X_c : ヒゲナガカワトビケラ現存量(g/m^2)である. また, オオシマトビケラの営巣による砂粒の固化は砂面上の営巣密度であることから, 河床の石礫を球形で模すことにより得られた砂面の占有面積を与えるものとする. 以上の条件を造網型トビケラの個体群動態の解析結果に適用することにより, 造網型トビケラによる河床固化の動態解析が可能となる. 図-8は解析結果であり, ヒゲナガカワトビケラとオオシマトビケラの棲み込みによって引き起こされた河

床固化影響の変動状況を示す。

図より、ヒゲナガカワトビケラは成長過程が進むにつれて河床固化が進行していく様子が分かるが、オオシマトビケラについては個体数減少の影響からかはっきりとした傾向が見出せない。若齢期の幼虫が河床固化に果たす役割については不明なため、生活史初期における結果を鵜呑みにすることは出来ないし、1世代限定の結果であるため、羽化後に水中に残された巣が次世代以降の河床固化に及ぼす影響については調べる必要がある。しかしながら、両種の生活史全般を通じ、明確な河床固化の影響を見出すことができた。対象区間における造網型トビケラの棲み込みによる河床固化の影響は、石礫成分、砂粒成分ともに存在しており、特に砂粒成分について顕著であることが推測される。

5. おわりに

本論文では、低攪乱な礫床河川で生じた造網型トビケラによる河床固化を対象に、新たな数理モデルの構築によって現象理解の深化を試みた。造網型トビケラの個体群動態のモデル化に当たっては、個体の成長過程と個体数の変動を個別に取り扱った。個体数変化を局所水理条件と関連付けることによって、定性的な個体群動態やそれに基づいた河床固化影響の季節的な変動状況などを把握できるなど、ある程度の有用性は示すことが出来た。こうした成果は、付着藻類異常繁茂¹⁷⁾など、河床攪乱作用の変化が生態系に及ぼす影響を論じる上で、新たな視点を提供するものであろう。

本モデルの拡張性・汎用性は現時点でも高いと考えられるが、若齢期幼虫の生理生態に不明な点が多いなど、成長過程の定式化には知見の蓄積が不十分であった。今後はこうした点を踏まえながら、生態系変質を理解するという課題に取り組んでいく必要もあると思われる。

参考文献

- 1) 谷田一三、竹門康弘：ダムが河川の底生動物へ与える影響、応用生態工学、Vol.2, pp.153-164, 1999.
- 2) 津田松苗、御勢久右衛門：川の清濁における水生昆虫の遷移、生理生態、Vol.12, pp.243-251, 1964.
- 3) 津田松苗：川の底生動物の現存量をめぐる諸問題 特にお造網型昆虫の重要性について、陸水学雑誌、Vol.20, pp.86-92, 1959.
- 4) Statzner, B., Arens, M.F., Champagne, J.Y., Morel, R. & Herouin, E.: Silk-producing stream insects and gravel erosion: Significant biological effects shear stress, *Water Resources Res.*, Vol. 35, pp.3495-3506, 1999.
- 5) Cardinale, B.J., Gelmann, E.R. & Palmer, M.A.: Net spinning caddisflies as stream ecosystem engineers: the influence of Hydropsyche on benthic substrate stability, *Functional Ecology*, Vol. 18, pp.381-387, 2004.
- 6) 田代喬、渡邉真多郎、辻本哲郎：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、Vol.10, pp.489-494, 2004.
- 7) 谷田一三：河川トビケラの棲み込み関係キー種としてのトビケラ、棲み場所の生態学、平凡社、pp.95-128, 1995.
- 8) Statzner, B., Sagnes, P., Champagne, J.Y. & Viboud, S.: Contribution of benthic fish to the patch dynamics of gravel and sand transport in streams, *Water Resources Res.*, Vol. 39, pp.1309-1325, 2003.
- 9) 楠田哲也：水産生態系モデルの進歩と課題 第36回水工学に関する夏季研修会講義集Aコース, pp.A-3-1-23, 2000.
- 10) 渡辺幸三、吉村千洋、小川原享志、大村達夫：生態学的パラメータによる河川の底生動物群集の動態特性の評価、土木学会論文集、No.734/VII-27, pp.99-110, 2003.
- 11) 渡辺幸三、吉村千洋、小川原享志、大村達夫：Pulse型の人為的インパクトを受けた河川底生動物の回復予測モデル、土木学会論文集、No.748/VII-29, pp.67-79, 2003.
- 12) 田代喬、渡邉真多郎、辻本哲郎：礫河川に優占する造網型トビケラの個体群動態とその影響、応用生態工学学会第7回研究発表会講演集、pp.215-218, 2003.
- 13) 北村忠紀、田代喬、辻本哲郎：生息場評価指標としての河床攪乱頻度について、河川技術論文集、Vol.7, pp.297-302, 2001.
- 14) 気象庁電子閲覧室：豊田地域気象観測所における気象観測資料、<http://www.data.kishou.go.jp/>, 2002-2003.
- 15) 内田朝子：矢作川における付着藻類と底生動物の基礎調査報告、矢作川研究、No.1, pp.59-80, 1997.
- 16) Anholt, B.R.: Density dependence resolves the stream drift paradox, *Ecology*, Vol. 76, pp.2235-2239, 1995.
- 17) 田代喬、加賀真介、辻本哲郎：河床付着性藻類群の繁殖動態のモデル化と実河道への適用、河川技術論文集、Vol.9, pp.91-96, 2003.
- 18) 西村登、信本励、三橋弘宗：山陰・北陸・近畿地方16河川における底生動物の現存量とそれに関連する要因、ホシザキグリーン財団研究報告、第5号, pp.161-206, 2001.
- 19) 御勢久右衛門：ヒゲナガカワトビケラ的生活史と令期分析、陸水学雑誌、Vol.31, pp.96-106, 1970.
- 20) Minshall, G.W. & Petersen, R.C. Jr.: Towards a theory of macroinvertebrate community structure in stream ecosystems, *Arch. Hydrobiol.*, Vol. 104, pp.49-76, 1985.
- 21) Muller, K.: Investigations on the organic drift in North Swedish streams, *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, Vol. 35, pp.133-148, 1954.
- 22) Elliott, J.M.: The distances traveled by drifting invertebrates in a Lake District stream, *Oecologia*, Vol. 6, pp.350-379, 1971.
- 23) Elliott, J.M.: The life histories and drifting of Trichoptera in a Dartmoor stream, *J. Anim. Ecol.*, Vol. 37, pp.615-625, 1968.
- 24) 清水高男、皆川朋子、島谷幸宏：底生動物の掃流に関する基礎研究 実験水路における流量の増加と底生生物の流失量の関係、応用生態工学研究会第2回研究発表会講演集、pp.65-68, 1998.
- 25) Alstad, D.N.: Current speed and filtration rate link caddisfly phylogeny and distributional patterns on a stream gradient, *Science*, Vol. 216, pp.533-534, 1982.
- 26) Roux, C., Tachet, H., Boumaud, M. & Cellot, B.: Stream continuum and metabolic rate in the larvae of five species of Hydropsyche (Trichoptera), *Ecography*, Vol. 15, pp.70-76, 1992.
- 27) 芦田和男、江頭俊治、加本実：山地流域における侵食と流路変動に関する研究(1)一粘着性材料を含む礫の移動限界と流砂量一、京都大学防災研究所年報、第25号、B-2, pp.1-12, 1982.

(2004.9.30 受付)