

河川における鮎の移動と分散

Dispersion of Ayu Fry in Rivers

東京大学工学部 正員 玉井 信行

東京大学工学部 正員 浅枝 隆

東京大学工学部 正員 池田 裕一

1. はじめに

適正な河川維持流量の算定や河道計画を行う際には、単に水深・流速などの水理量を予測するだけでなく、河川を取り巻く生態系にそれが与える影響を評価する必要がある。しかしながら、その評価方法は非常に不明瞭なものであり、先例からの定性的な類推にとどまっているのが現状である。

鮎は、河川の生物の中でも生物学的に優位にあるばかりでなく、なわばりを形成する習性を持つことから、生態学的見地からも興味深い生物種である。また、人間社会においても需要が高く、養殖・放流事業が盛んに行われるなど、関わりが非常に大きい魚である。

本研究は、河川の流量や形態の変化が、河川の生物に与える影響を定量的に評価することを目的とし、その手始めとして、重要な生物種である鮎を対象として、その集団としての移動・分散を予測する手法について検討を加えたものである。

2. なわばり社会の定式化

鮎の生態の中で最も特徴的なものは、ある条件の下では、ある割合の鮎がなわばりを形成し、ある条件の下では、それが崩壊するということである。なわばりを持つ鮎（なわばり鮎）は、その場に定着してしまうので、移動・分散に関与するのは、専らなわばりを持たない鮎（遊び鮎）である。したがって、鮎の移動・分散を予測する際には、なわばり鮎と遊び鮎との間に、どのような相互関係があるか明らかにしておく必要がある。鮎のなわばり社会の特徴を上げると、概略次のようになる。

- (1) なわばりの大きさは、鮎の大きさ・餌となる藻類の現存量や生産量に関わらず一定であり、およそ 1 m^2 である。
- (2) 1個のなわばり内に確保されている藻類の量は、鮎を4・5尾養うに十分なものである。にも関わらず、生息密度が高くなり遊び鮎がなわばりに侵入する回数が増えても、なわばりの面積が縮小されることはない。
- (3) なわばり鮎が捕獲されてなわばりに空きができると、近くにいた遊び鮎がそのなわばりを所有するようになる。
- (4) 遊び鮎の密度がある値を超えると、なわばり社会は崩壊を始める。すなわち、侵入してきた遊び鮎をなわばり鮎が撃退しきれなくなり、なわばり鮎はなわばりを放棄し、自分自身も遊び鮎になってしまうのである。

以上より、鮎がなわばりを形成するのは、食糧の確保というよりはむしろ社会的習性によるものが大きいと考えられる。そして、なわばり鮎がどの段階でなわばりを放棄するかは、餌となる藻類の質の良し悪しで決まってくる。川那部ら(1970)によれば、河床型を早瀬・平瀬・淵に分類したとき、藻類の質はこの順で良いとされている。ここでは、社会性の強さを示す単純に示す指標としてなわばり鮎と遊び鮎の生息密度 c_T 、 c_N とする。図1は、川那部ら(1970)の観察記録をもとに、河床型別に c_T と c_N の関係を示したものである。理論的な c_N と c_T の関係式は、今後の成果を待つしかないが、ここではとりあえず次の式を適用する。

$$c_T \equiv T(c_N) = c_{Tm} \exp \left[-\frac{1}{2} \{ \ln c_N - \ln c_0 \}^2 / \sigma^2 \right] \quad (1)$$

式(1)には3つのパラメーター c_{Tm} 、 c_0 、 σ があるが、その値は表1に示す通りである。ただし、 c_{Tm} の値に関

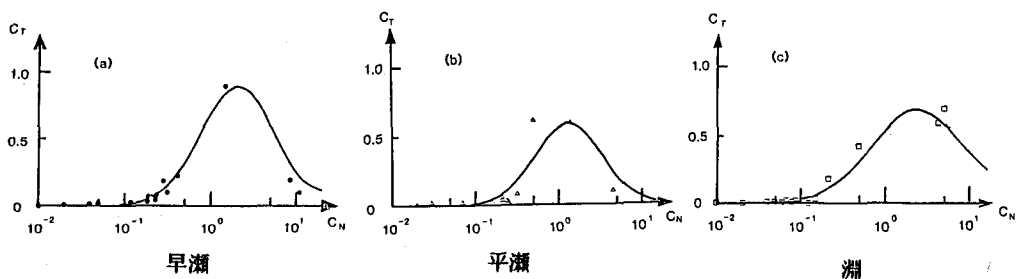


図1. 河床型別のなわばりの形成の仕方

しては、なわばりを形成し得る領域の面積が、早瀬・平瀬・淵においてそれぞれ、約90%・60%・70%であることから決めた。

また今回は、解析を簡単に進めるために、河床型の違いは考慮せず、早瀬・平瀬・淵のおおよその面積比(3:3:4)を用いて表1の各パラメータの加重平均をとり、今後はこの値を用いることにする。この平均的なパラメータによる式(1)と全河床型のデータとの適合性は図2に示す通りである。

3. 移流速度と拡散係数の評価

3-1. 支配方程式

c_N と c_T の支配方程式は、Patlak(1953)を参考にとると、死亡増殖や捕獲がない場合には、

$$\frac{\partial c_N}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x}(v c_N) = \frac{\partial^2}{\partial x^2}(D c_N) - g(x, t, c_N) \quad (2)$$

$$\frac{\partial c_T}{\partial t} = g(x, t, c_N) \quad (3)$$

という拡散型で書くことができる。ここで、 $g(x, t, c_N)$ は、遊び鮎からなわばり鮎への転換率である。また、 v ・ D はそれぞれ、移流速度と拡散係数であり、次のように表すことができる。

$$v = \bar{u}, \quad D = \overline{(u-v)^2 \tau} \quad (4)$$

ここに、 u は1回の移動における移動速度であり、 τ は、その移動に費やされた時間である。 $\bar{}$ 記号は、アンサンブル平均を意味する。

式(2),(3)に式(1)のなわばり関係を導入すると、 c_N のみに関する方程式が次のように得られる。

$$\left(1 + \frac{dT}{dc_N}\right) \frac{\partial c_N}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x}(v c_N) = \frac{\partial^2}{\partial x^2}(D c_N) \quad (5)$$

式(2)-(5)は、生物が常に運動している場合のもので、鮎のように、夜間ほとんど運動しないものには直接適用できず、時間を区切らなくてはならない。そこで、単位時間 T_0 (例えば1日)の中で、実際に運動している正味の移動時間の割合 R を用いて、時間を見かけ上連続的に扱えるようにする。以後、簡単のため、 R ・ v ・ D が、 x, t によらず一定とする。すると式(5)は次のように書くことができる。

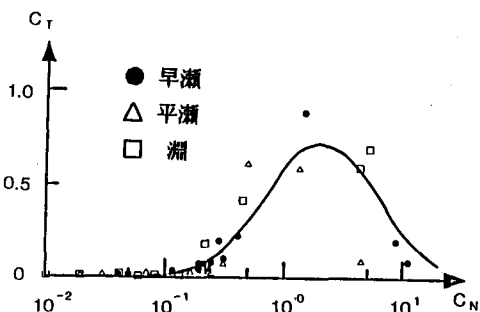


図2. 平均的な なわばり関数

表1. なわばり関数のパラメータ

河床型	C_{T0} (尾/㎡)	C_0 (尾/㎡)	σ^2
早瀬	0.90	2.07	0.98
平瀬	0.60	1.44	0.86
淵	0.70	1.45	1.56
平均	0.73	2.03	1.18

$$\left(1 + \frac{\partial T}{\partial c_N}\right) \frac{\partial^c N}{\partial t} + v_e \frac{\partial^c N}{\partial x} = D_e \frac{\partial^2 c N}{\partial x^2} \quad (6)$$

ここで、

$$v_e = Rv, \quad D_e = RD_e \quad (7)$$

である。

3-2. 鮎集団の移流速度と拡散係数の算定式

鮎集団の移流速度と拡散係数は、式(4)からわかるように、鮎の運動特性から求められるべきものである。まず移動時間 τ に関しては、移動の発生頻度がポアソン分布に従うと仮定する。このとき、移動時間の方は、指数分布に従い、その確率密度関数 f_T は、平均移動時間 τ_m を用いて

$$f_T(\tau) = \frac{1}{\tau_m} \exp\left[-\frac{\tau}{\tau_m}\right] \quad (8)$$

で与えられる。

次に移動速度 u_0 についてであるが、生物がある移動速度を維持していらる時間には自ずと限界がある。塚本ら(1973)によると水中での移動速度 V とその速度が維持できる最大移動継続時間 τ との間には、経験的に

$$V\tau^k = a \quad (9)$$

なる関係が成立する(図3)。ただし、 k 、 a は、個体ごとに決まる定数である。ここでは、式(9)を直接使用せず、これを

$$V = V_c \left(\frac{\tau_c}{\tau}\right)^k \quad (10)$$

のように変形して用いることにする。 V_c 、 τ_c は、式(9)を満たす組合せの内で適当なものを後で選ぶことにする。

鮎は常に流れに逆らって泳ぎ、しかもその移動速度を維持しようと最大限の努力をすると仮定すれば、式(4)は式(8)、(10)を用いて、

$$v_e = R \int_0^\infty (u_0 - V) f(\tau) d\tau = R \left[u_0 - V_m \Gamma(2-k) \right] \quad (11)$$

$$D_e = R \int_0^\infty (u_0 - V - v)^2 \tau f(\tau) d\tau = RV_m^2 \tau_m \left[\frac{1}{2} \Gamma(3-2k) - \Gamma(3-k) \Gamma(2-k) + \Gamma^2(2-k) \right] \quad (12)$$

と書くことができる。ここで、 V_m は $\tau = \tau_m$ に対応する流水に相対的な遊泳速度、 $\Gamma(S)$ はガンマ関数である。

以上より、 R 、 τ_m (あるいは V_m)、 V_c 、 τ_c 、 k の5つのパラメーターの値を具体的に決めることができれば、式(7)、(14)、(15)を用いて、鮎の集団としての挙動を予測することが可能になる。

3-3. 未定パラメーターの決定

まず、 V_c 、 τ_c の組合せは、 V_c が鮎の巡航速度であるように決める。巡航速度とは、魚が比較的長時間にわたって、その遊泳速度を維持することができる速度を指す。ここでは、塚本ら(1973)の提案にしたがい、 $\tau_c = 60$ 分としたときの速度をもって巡航速度を定義する。塚本ら(1975)は、様々な体長の鮎について実験を行い、巡航速度 V_c を測定している。そのデータを整理し直した結果、 V_c が体長 L_T の関数として、

$$V_c = 0.52 \exp(0.61 L_T) \quad (V_c: \text{m/min.}, L_T: \text{cm}) \quad (13)$$

と経験的に表されることが分かった。 k に関しても、塚本ら(1975)のデータを検討した結果、

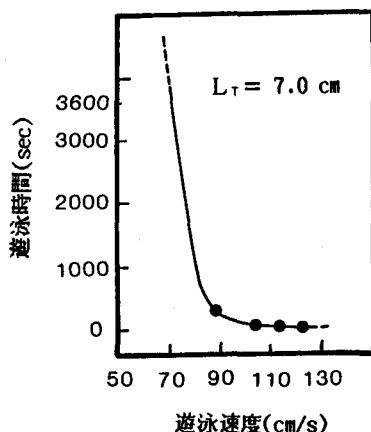


図3. 遊泳速度曲線

$$k = 0.30 - 0.034L_T \quad (L_T: \text{cm}) \quad (14)$$

を得た。ただし、式(13),(14)とも、 L_T は $2\text{cm} < L_T < 7\text{cm}$ である。

R と τ_m に関しては、直接利用できる資料がないので、今回は、放流後の分散状況を調査した資料に基づいて、 R と τ_m の値を推定することにする。使用した資料の諸元は、表2に示す通りである。今回使用した資料では、単に、生息領域の位置と長さの時間的変化を定量的に示しているに過ぎない。また、支配方程式(5)は解析的に解くことが非常に困難であり、生息領域の時間変化を直接データと比較して、未定パラメータを決定することは容易ではない。そこで、式(5)においてなわばり関係を無視した単純な拡散方程式の解を近似解として採用し、生息域の中心位置 x_m と長さ l_x が

$$x_m = v_e t, \quad l_x = 6\sqrt{2D_e t} \quad (15)$$

と近似的に表されることにし、 v_e ・ D_e の観測値を求めた。そして移流速度 v_e のみを用いて R と τ_m （あるいは V_m ）の値を定め、その結果から拡散係数を評価して、モデルの妥当性を検討することにする。

No	河川名	放流日	観測 日数	平均体長 (cm)	平均体重 (g)	平均流速 (m/min)	移流速度 (m/min)	拡散係数 (m ² /min)
1	大分県津房川	'74/5/15	5	5.91	2.95	25.9	.167	7.0
2	同上	'75/6/ 3	7	6.68	3.64	39.0	.137	29.1
3	同上	'76/5/27	4	5.88	3.42	27.0	.536	82.1
4	徳島県松尾川	'76/5/ 7	15	6.99	5.04	126.9	.014	0.5

表2. 引用した
放流試験の諸元

ところで、 R と τ_m の値が不変でないことが表2から分かる。もし R と τ_m が一定ならば、式(11)より、川の流れが速いほど、移流速度は大きくなる。しかしながら、表2において、資料No.1とNo.4を比較すると、 u_0 の増加は、むしろ移流速度を減少させる働きを有していると考えられる。 R と τ_m の u_0 に対する依存性を定量的に扱った資料もまた皆無であり、そこで今回は、 R と τ_m の適当な関数形を仮定し、そこに含まれるパラメータの値を、表2の移流速度をよく表すように決定することにする。

まず、 τ_m については、魚が遊泳運動をする際には、その平均位置が余りずれないように努力すると仮定する。このことは、遊び鮎が無機的に運動しているのではなく、「すみつき」の習性を若干ながら持っていることを考慮したことになる。そして、式(10)に習い、補正係数 α を用いて

$$u_0 = v_c \left(\frac{\tau_c}{\tau_m} \right)^{\alpha k} \quad \text{or} \quad V_m = v_c \left(\frac{u_0}{V_c} \right)^{1/\alpha} \quad (16)$$

と τ_m （あるいは V_m ）の関数形を仮定する。また R に関しては、時間 T_0 内に運動することにより消費されるエネルギー E を考える。 E は、流れに対して相対的に進んだ距離と抗力の積として、

$$E = N_0 \cdot \rho C_D A \frac{1}{2} V_m^2 \cdot V_m \tau_m \quad (17)$$

の形に書くことができる。ここに、 N_0 は時間 T_0 内の平均移動回数、 ρ は周囲流体の密度、 C_D 、 A はそれぞれ、鮎の抗力係数と流れに垂直な断面における断面積である。この時期の鮎の摂取し得るエネルギーはそれほど差がないから、流れなどの外部条件の変化に対して、鮎の為し得る仕事量の変化は小さく、したがって E は平均的に一定と考えられる。また、 C_D 、 A も u_0 に比べて余り変化しないと考える。すると、 R はその定義から、

$$R = \frac{N_0 \tau_m}{T_0} = \frac{2E}{\rho C_D A T_0} \frac{1}{V_m^3} = \frac{C_R}{V_m^3} \quad (18)$$

のように、 V_m の3乗に反比例することになる。式(16),(18)を式(11)に代入すれば、 v_e の算定式を

$$v_e = \frac{C_R}{V_m^2} \left\{ u_0 - V_m \Gamma(2-k) \right\} \quad (19)$$

のように得ることができる。

式(19)が観測された移流速度をよく表すようにパラメーター α と C_R の値を最小2乗法により求めた。その結果は表3と図4に示す通りである。 α が1より若干大きいのは、全ての移動において最大遊泳努力をしているわけではないことを意味している。また図4からは、式(19)の関数形が観測値の傾向をよく表していることがわかる。

3-4. 拡散係数の評価

先に求めたパラメーター α と C_R の値を用いて、今度は拡散係数 De を評価する。計算結果と観測値との比較を図5に示す。オーダーは若干ずれているものの計算値は観測値の傾向をよく示している。最もずれが大きいのは資料No.4である。この調査例は、周囲流水の流速や鮎の体重などが他の条件に比べて著しく異なっており、その影響が反映されたものだと考えられる。しかし、他の3例を見る限りにおいては、式(19)は、 u_0 への依存の仕方の特徴をよく捉えており、 u_0 が V_c に近いときには、良好な予測値を与えるものと考えられる。いずれにしても、 R と r_m の決定については、今後より一層の検討が必要であり、それと共に、この種のデータの充実が望まれる。

4. 数値解と観測値との比較

式(6)は解析的に解くのが困難であるため、これまでは現存するデータを直接用いずに、それを加工した近似値を使って、未定パラメーターを決定した。ここでは、支配方程式を数値的に解き、その結果と現存するデータとを直接比較することにする。

計算には、次のような不完全陰解法の差分スキームを用いた。

$$A_{1i} c_i = A_{2i} c_{i+1} + A_{3i} c_{i-1} + A_{4i} \quad (20)$$

$$\left. \begin{aligned} A_{1i} &= A+B, & A_{2i} &= \frac{1}{2}(B-v_e) \\ A_{3i} &= \frac{1}{2}(B+v_e), & A_{4i} &= \frac{1}{2}A c_i^0 \\ A &= \left(1 + \frac{dT}{dc} \tau_i\right) \frac{\Delta x}{\Delta t}, & B &= \frac{De}{\Delta x} \end{aligned} \right\} \quad (21)$$

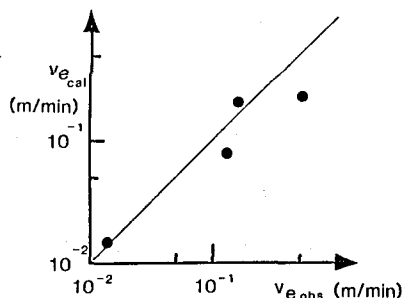


図4. v_e の評価

表3. パラメーターの推定値

α	1.045
C_R	2816 (m/min) ³

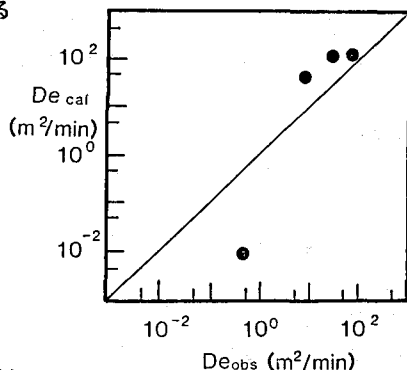


図5. De の評価

ここで、 Δx 、 Δt は、それぞれ、流れ方向と時間の刻み幅であり、上添え字0は、時間 Δt 前の時刻における量であることを表す。また遊び鮎を意味する下添え字Nは省略した。計算に際しては、式(11)、(12)等から算出した v_e 、 D_e の値を用いた。

図6は、資料No.3について、観測結果と計算結果を比較したものである。図中の曲線は、生息密度分布(計算値)を表し、矢印は、生息領域(観測値)を示している。この図からわかるように、ここで使用したモデルにより予測される鮎の挙動は、実際の観測値をよく再現しているといえる。

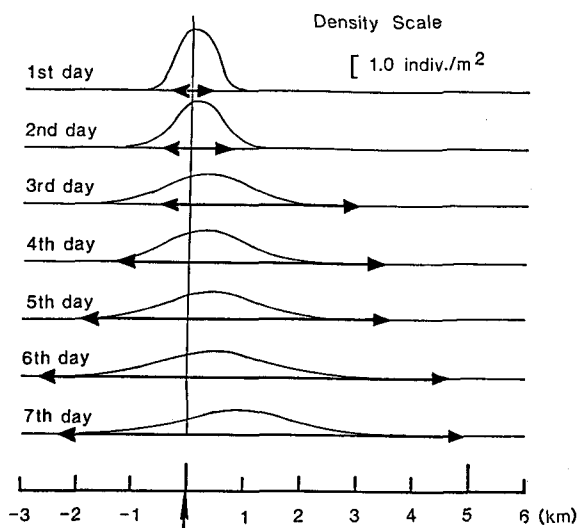


図6. 数値解と観測値との比較

5. おわりに

本研究では、陸水魚の中でも支配種であり、生態学的にも特徴のある鮎の移動・分散の仕方を、拡散型方程式を用いて予測する手法について検討を加えた。主要な概念および結論は次のようである。

- (1) 鮎のなわばり社会を記述する「なわばり関数」を導入した。
- (2) 鮎集団の移流速度と拡散係数を、鮎の個体としての運動特性から算出する評価式を導き、そこに含まれる未定パラメータを定めた。
- (3) ここに採用した拡散モデルが、鮎の集団としての移動・分散の挙動をよく表現できることがわかった。

本研究を進めるに当たっては、東急環境浄化財団より試験研究費の援助を受け、また水産庁 東海区水産研究所の石田力三 博士からは有用な示唆を得た。ここに記して謝意を表します

参考文献

- 1) 川那部浩哉・水野信彦・西村登：アユは河床形をいかに利用するか—アユの密度と体長分布—, 日水誌, 23(7), 430-434, 1957
- 2) 川那部浩哉・森主一・水野信彦：遡上アユの生息密度と淵の利用のしかた, 日生態会誌, 7(1), 22-26, 1957
- 3) 川那部浩哉：アユの社会構造と生産2—15年間の変化をみて—, 日生態会誌, 20(4), 144-151, 1970
- 4) 大分県内水面漁業試験場：津房川における人工採苗アユの放流効果について, 人工採苗アユの放流効果試験報告書, 淡水区水産研究所, 水産庁研究開発部研究課, 21-69, 1978
- 5) Patlak, C.S.: Random walk with persistence and external bias, Bull. Math. Biophys., 15, 311-338, 1953
- 6) 塚本勝巳・梶原武：魚類の遊泳速度と遊泳能力, 水産土木, 10(1), 31-36, 1973
- 7) 塚本勝巳・梶原武・増田信之・森由基彦：放流時における人工種苗アユの分散—1, 日水誌, 41(7), 733-737, 1975
- 8) 徳島県水産試験場：人工生産アユの放流効果に関する研究, 人工採苗アユの放流効果試験報告書, 淡水区水産研究所, 水産庁研究開発部研究課, 127-143, 1978
- 9) Wilkinson, D.H.: The random elements in bird 'navigation', J. Exp. Biol., 29, 532-560, 1952