

個体群動態モデルの生息場評価手法 への導入に関する基礎的研究

FUNDAMENTAL STUDY ON APPLICATION OF THEORY OF POPULATION DYNAMICS TO HABITAT EVALUATION METHOD

田代喬¹・加賀真介²・辻本哲郎³

Takashi TASHIRO, Shinsuke KAGA and Tetsuro TSUJIMOTO

¹学生会員 工修 名古屋大学大学院博士(後期)課程学生 工学研究科地圏環境工学専攻
(〒464-8603 名古屋市千種区不老町)

²学生会員 名古屋大学大学院博士(前期)課程学生 工学研究科地圏環境工学専攻

³正会員 工博 名古屋大学大学院教授 工学研究科地圏環境工学専攻

Population dynamics is one of the important topics of ecology. It has been employed to simulate changing situation of living species by using mathematical models. Today, it is introduced to the field of environmental engineering. By the way, there is another model that discuss about habitat evaluation method in the river engineering. Each of the models has been progressed individually.

In this study, we tried to innovate the population dynamics to develop the habitat evaluation method. By discussing about the dynamics of algal growth and the habitat suitability of algae in the middle reach of the Yahagi River, we may identify the theory of population dynamics as one of the necessary viewpoints for habitat evaluation.

Key Words : *population dynamics, habitat evaluation method, bed-load transport, growth and detachment rate of algae*

1. まえがき

個体群動態モデル¹⁾は, ある個体群における個体数の時間的変動を予測する手段として, 数理生態学の分野における根幹となっている. 増殖率, 死亡率などの様々なパラメータを, 実現象に則して設定することにより, 生態系に関する諸問題の解明に貢献してきた. 河川工学の分野でも, 浅枝²⁾, 楠田³⁾を始めとする研究者がその導入を試み, 生物現象の工学的把握に大きな成果をあげている. 一方, 同じく生物現象を工学的に取り扱ってきた研究として, 生息場評価に関するものがあり, 数多くの研究が行われている. しかしながら, 両者の特長には若干の違いが存在するため, これらを統合しようとする試みはなされていない. 生物を対象にする場合, それが本来開放系である¹⁾との考えに基づいているため, 個体群動態は空間的スケールに関する取り扱いが曖昧であるので, 限られた空間に定着して生育するような植物を対象とする²⁾か, 非常に大きな空間内における動植物の傾向(ある個体群の絶滅の可能性など)を把握することに用いられてきた. それに対し, 生息場評価は, その場所の物理

環境をもとに生息適性を求めることが多く, 生物の環境に対する反応速度というものが考慮されていない上に, 時々刻々と変化する河川の物理環境を対象とする難しさから, 生息適性=生息状況となるような環境変化に対する反応速度の速い動物(魚類など)を対象とすることが多かった.

著者らは, 河川生態系の総合的な評価を目指し, 生息場評価に関する研究を進める中, その対象を魚類・底生動物から付着藻類へと広げてきた. その過程において, 魚類については, 生活史における生息場の時空間構造を考慮した評価手法⁴⁾を考案し, 付着藻類については, 生息適性=生息状況という図式が成り立たない中で, 個体群動態モデルの手法を援用して繁茂動態を予測する⁵⁾などの成果をあげてきた. 個体群動態モデルは, これまでの生息場評価で十分に議論出来なかった時間的変化を取り扱うことのできる有効な手段であると考えられる. そこで, 本研究では, 対象とすべき生物のうち, 付着藻類の繁茂動態に着目する. 矢作川中流域における付着藻類繁茂の実態に関する資料・調査をもとにした考察を行った上で, その繁茂動態を予測し, 個体群動態モデルの生息場評価手法への導入に関する検討を行う.

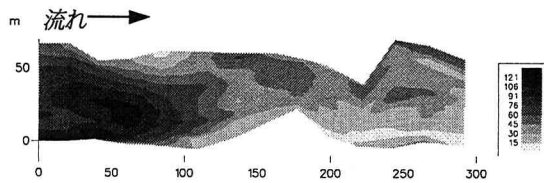


図-1 矢作川対象リーチでの水深 (cm) の空間分布

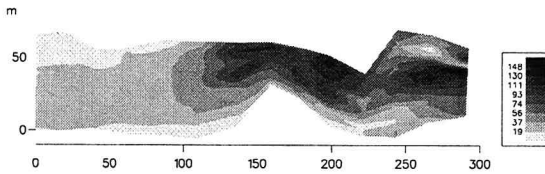


図-2 矢作川対象リーチでの流速 (cm/s) の平面分布

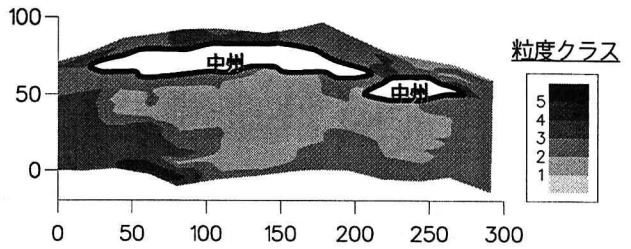


図-3 矢作川対象リーチでの底質粒径分布

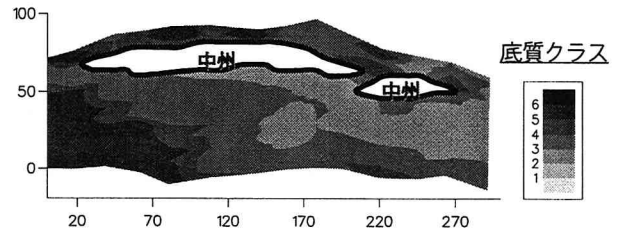


図-4 矢作川対象リーチでの底質構造タイプの分布

2. 矢作川中流域における現地調査

矢作川は長野県大川入山（標高1,980m）を水源に発し、長野、岐阜、三重の3県を流れ三河湾にそそぐ幹線流路延長117km、流域面積1,830km²の1級河川で、中～下流域部には、一大農業・工業地帯が広がっており、治水、農工業用水、発電利用のために、河口から34km～80km地点の本川区間に7つのダム・堰が建設されている。典型的な砂河川であったが、近年、砂利採取や、砂防、ダムによる土砂の堰止により、河床低下に伴って中流部では、アーマー化が進んだ⁹⁾。

ここでは、矢作川中流域におけるアーマー化の実態とそれがどのように大型糸状藻類繁茂と関わっているか、について現地調査を行い、その結果を示す。

(1) 河床環境に関する調査

調査対象区間は、42km地点付近のリーチで、砂州と瀬・淵構造が特徴である。この付近の河道は複断面形状を示し、河幅が約250mあるのに対し、低水路幅は約100m、高水敷は河畔林や竹林が密生しているなど矢作川中流域の特徴を呈している区間である。

まず、GPSとレベル測量を併用して縦断方向に約20m間隔、横断方向に約5m間隔で測量を実施、河床高コンターを作製した。次に、水深・流速（電磁流速計によって6割水深で計測）の平面分布を作製した（図-1,2：水深はcm、流速はcm/s表示、また空間座標はm、また、このとき（2001年8月17日）の流量は14.9m³/s）。さらに河床材料（底質）について、その粒度と構造を調査した。粒度は、粒径が(0)50cm以上、(1)20～50cm、(2)5～20cm、(3)1～5cm、(4)0.1～1cm、(5)0.1cm以下の6クラスに、底質構造（類型）はまず竹門ら⁹⁾の方法を参考に、(1)浮石2層、(2)浮石1層、(3)載り石、(4)浅い沈み石、(5)深い沈み石、(6)石無しに分類した。こうして調査結果を粒度、底

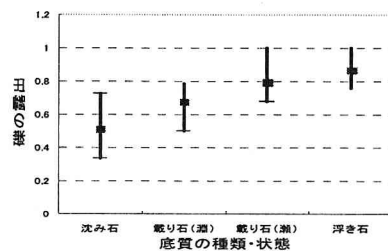


図-5 底質構造類型と礫の露出率

質クラスの平面分布として表したのが図-3,4である。

次に、矢作川のこのセグメントでは、主として1cm以下の砂集団と玉石層を構成する粒径5cm～20cm集団の組み合わせで河床が構成されていることから、砂面と礫面の相対位置で先に定義した（浮き石、沈み石といった）定性的な底質構造類型を定量評価できると考え、その関係を図-5で調べた。図には類型ごとの礫の平均露出率とその最大・最小値を示した。

(2) 付着藻類の繁茂状況調査

付着藻類の群集の中でも、糸状藻類の卓越するものは、攪乱の少ない状態が一定期間続いたあとに生じる極相状態であると考えられる。矢作川中流域では、近年、河川環境の変化に伴い、糸状藻類カワシオグサ (*Cladophora glomerata*) の異常繁茂が顕在化している。糸状藻類は、他の藻類と比較すると、肉眼で確認できるほど大型であり、礫面における繁茂状態を比較的容易に調査可能であることから、対象区間全域で目測によって植被率の平面分布を調べた。植被率レベルの判別に当たって、次のような5段階のクラス分けを利用した。(1)植被率が0～5%、(2)5～25%、(3)25～50%、(4)50～75%、(5)75～100%。図-6には、10月19日及び22日、11月14日の調査結果から、糸状藻類の植被率レベルの平面分布を表示する。図より植被率レベルは、比較的高いレベルを持つ区間が10月と

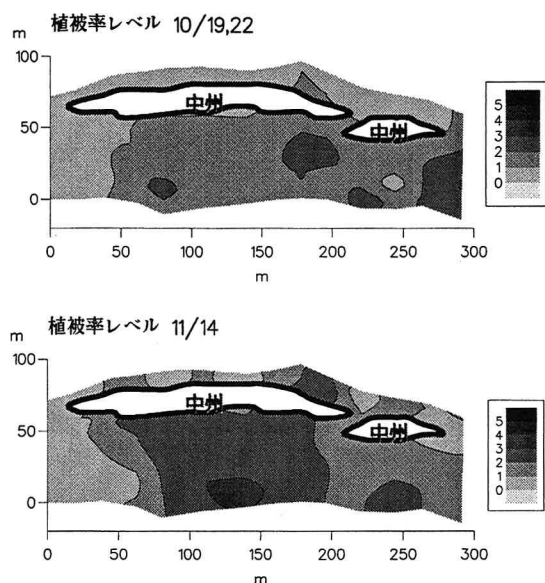


図-6 糸状藻類植被率の空間分布

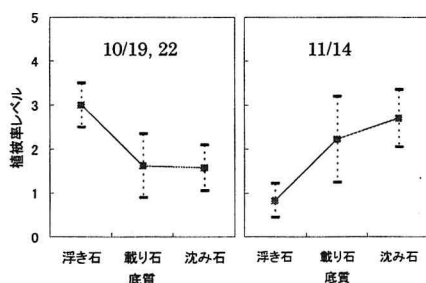


図-7 藻類植被率（平均値、標準偏差）と底質構造類型の関係

11月で異なった傾向が見られる。すなわち、10月の時点では150mより下流の早瀬の区間で繁茂しているのに対し、11月の時点では、それより上流の平瀬区間で繁茂している様子が見てとれる。流速、水深といった物理量そのものを生育環境適性指標に直接選択できないことが示唆される。もっとも敏感に変化した指標は図-7に示すように底質構造であるが、2度の調査で相反する結果となっている。これは植被率がそれまでの生育適性の累積の結果であるため、生育環境としては流況を媒介とした履歴性の考慮が重要となる。そこで本研究では、生育適性を増殖適性と捉え、藻類の消長過程の解析を試みる。

3. 付着藻類の生息動態予測手法

一般に、生物の生長過程はロジスティック曲線に従う場合が多い¹⁾。本章では付着藻類カワシオグサの繁茂動態を予測するにあたり、著者らの手法²⁾に従った。すなわち、植被率を A 、飽和植被率 $A_{\max}$ として与えられる相対植被率 $A^* = A/A_{\max}$ をパラメータとして、次式で取り扱う。

$$\frac{dA^*}{dt} = (\varepsilon - p)A^* - \varepsilon A^{*2} \quad (1)$$

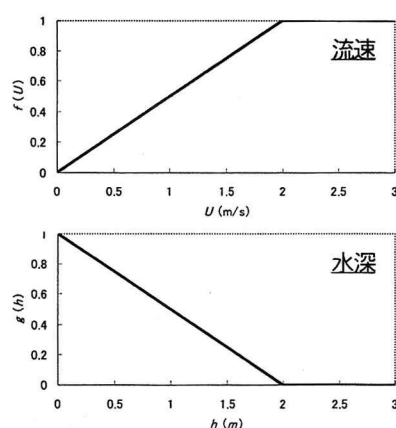


図-8 生長率に関する流速、水深の影響関数

ここで、 ε : 生長率、 p : 剥離率であり、河床の状態、流量によって変化する量である。上式の解は、 $t=0$ で $A^* = A_0^*$ として、次のように書ける。

$$A^* = \frac{1}{\frac{\varepsilon}{\varepsilon - p} + \left(\frac{1}{A_0^*} - \frac{\varepsilon}{\varepsilon - p} \right) \exp\{-(\varepsilon - p)t\}} \quad (2)$$

生長率は、栄養塩の補給、光エネルギー供給、藻類の遷移に関係する。ここでは、白金⁷⁾のモニタリング調査結果を参考に、次の3通りの生長率を設定した。①水理条件によらず一定であるとして、 $\varepsilon_1 = 0.05(\text{day}^{-1})$ としたものの、②大きな流速は、糸状緑藻のマット内の不要物を洗い流し、栄養塩をマットのより深部にまで行き渡らせて生育を促進する効果がある⁸⁻¹⁰⁾と考え、流速の関数(式(3)参照)としたものの、③②の効果に加え、水深による日照度の違いによる効果⁸⁻¹⁰⁾を考慮して、流速、水深の関数(式(4)参照)としたものである。

$$\varepsilon_2 = \beta \times f(U) \quad (3)$$

$$\varepsilon_3 = \beta \times f(U) \times g(h) \quad (4)$$

ここに、 β : 最大生長率(ここでは、0.1とする)、 f 、 g : 流速(U)、水深(h)についての影響関数(図-8参照)である。②、③のような生長率の設定手法は、PHABSIM (Physical HABitat SIMulation) における生息適性評価値の算定手法に倣ったものである。従って、ここでの生長率は従来の生息場評価における生息適性をも表現するものである。

一方、剥離率 p は攪乱に支配されるため、河床礫間や礫上の砂輸送と掃流砂の衝撃による藻類剥離モデルを関連付けて設定する。ここでの攪乱は、河床のアーマー化が進行した矢作川の現状¹¹⁾に鑑み、基盤の礫は移動しないが、砂が礫間あるいは礫上を移動することによって礫表面が受ける衝撃によるものと考えた。

河床礫間や礫上の砂輸送に関しては、以下のモデルに従った。対象リーチにおける底質粒径(図-3参照)及び

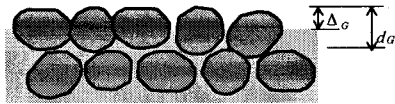


図-9 アーマー化路床のモデル

底質構造類型（図-4参照）から，底質を礫（粒径 $d_G=10\text{cm}$ ），砂（粒径 $d_s=1\text{mm}$ ）の2種から構成されるものとし，礫頂部の高さや砂面の高さの差を Δ_G として，図-9のようにモデル化して考える．これは，2での底質構造タイプの議論と対応したもので，「礫の露出率」は Δ_G/d_G で定義される．このとき，河床の等価砂粗度 k_s は， Δ_G と d_s との和で与えられるものとし，単位幅流量 q とエネルギー勾配 I_e が与えられたときの水深を式(5)で求める．

$$h = \left\{ \frac{(\Delta_G + d_s)^{1/3} q^2}{7.66^2 g I_e} \right\}^{3/10} \quad (5)$$

ここに， g は重力加速度である．また，砂面は突出した礫の生む流れで遮蔽されるため，有効摩擦速度を見積もるのに芦田・藤田¹²⁾に倣って遮蔽係数 k を導入する．これより，砂面有効無次元掃流力 τ_{*e} は次式のように書ける．

$$\tau_{*e} = k^2 \tau_* = \frac{k^2 h I_e}{(\sigma/\rho - 1) d_s} \quad (6)$$

芦田・藤田¹²⁾および道上¹³⁾の実験結果を元に，遮蔽係数をさしあたって次式で見積もることとする．

$$k^2 = 1 - \frac{\Delta_G}{d_G} \quad (7)$$

このようにして見積もられた有効掃流力を，芦田・道上¹⁴⁾に適用して礫間を流送される流砂量を評価する．

掃流砂の衝撃による藻類剥離モデルに関しては，サルテーション粒子の衝撃力でカワシオグサが剥離する過程を扱った著者ら¹⁵⁾のモデルを採用した．すなわち，サルテーション運動する砂が礫に衝突する際に，礫面になす単位面積・単位時間あたりの仕事量を W_x として，次のように書ける．

$$p = (24 \times 3600) \alpha W_x \quad (\text{day}^{-1}) \quad (8)$$

ここで， α ：カワシオグサの剥離抵抗を表す係数であり，長さ3cm程度のカワシオグサについては， $1.23 \times 10^{-4} \text{N} \cdot \text{m}$ が適当であった．なお， W_x については，石橋¹⁶⁾による滑面上でのサルテーション運動解析をもとに，次のように書ける．

$$W_x = \gamma q_b d_s^{1/3} u_*^{2/3} \quad (9)$$

ここで， γ ：礫の材料特性に関わる係数であり， $4.94 \times 10^5 \text{Nm}^{-4} \text{s}^{2/3}$ が適当とされた．

さて，実際に繁茂動態の解析に当たっては，流量の変動を有限の時間ステップごとに与えることから，式(2)をそれぞれの時間ステップごとに適用して，カワシオグ

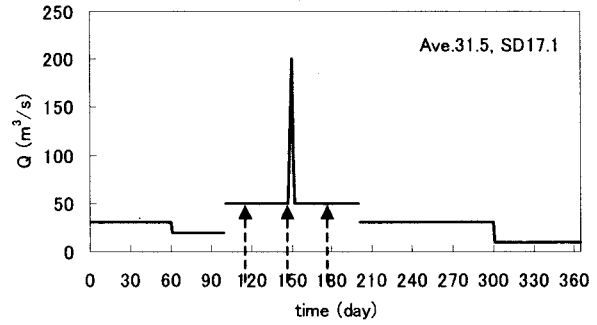


図-10 解析対象流況の日変化（矢印は，後図と対応）

サの消長を解析する．このとき，時間ステップを Δt とすれば，時間ステップごとのカワシオグサの無次元植被率 A_{*i} についての漸化式は次のようである．

$$A_{*i+1} = \frac{1}{\frac{\varepsilon}{\varepsilon - p_i} + \left(\frac{1}{A_{*i}} - \frac{\varepsilon}{\varepsilon - p_i} \right) \exp\{-(\varepsilon - p_i) \Delta t\}} \quad (10)$$

添字 i ：時間ステップ i における量であることを示す．

4. 生息動態予測モデルと生息場評価

前章の生息動態予測モデルの有効性を検討するための第一段階として，従来の生息場評価との比較，考察を行う必要がある．そこで，藻類の増殖率・剥離率を反映させた生息場評価を行うために，ここでの検討には，cost benefit analysis modelを用いた生息場評価手法¹⁷⁾によるものを援用した．すなわち，costを剥離率，benefitを増殖率に対応するものとすれば，増殖率/剥離率（benefit/cost）により評価値の算出が可能である．本章では，(1)対象河道・流況を設定，平面2次元水理解析⁴⁾によって水理特性を把握した上で，(2)cost benefit analysis modelを用いた生息場評価，(3)付着藻類繁茂動態シミュレーションを行い，(4)両者の考察を通じた検討を行う．

(1) 対象河道・流況の設定

対象河道について，2で示した矢作川対象リーチの河道特性である砂州地形を意識し，現地スケールを参照して次式によって与えるものとする．

$$z_b = -i_b x + A \cos\left\{\left(\frac{2\pi}{2B}\right)y\right\} \sin\left\{\left(\frac{2\pi}{L}\right)x\right\} \quad (11)$$

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（1.5m）， B ：河幅（120m）， L ：砂州波長（1200m）である．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，以下に示す著者らの

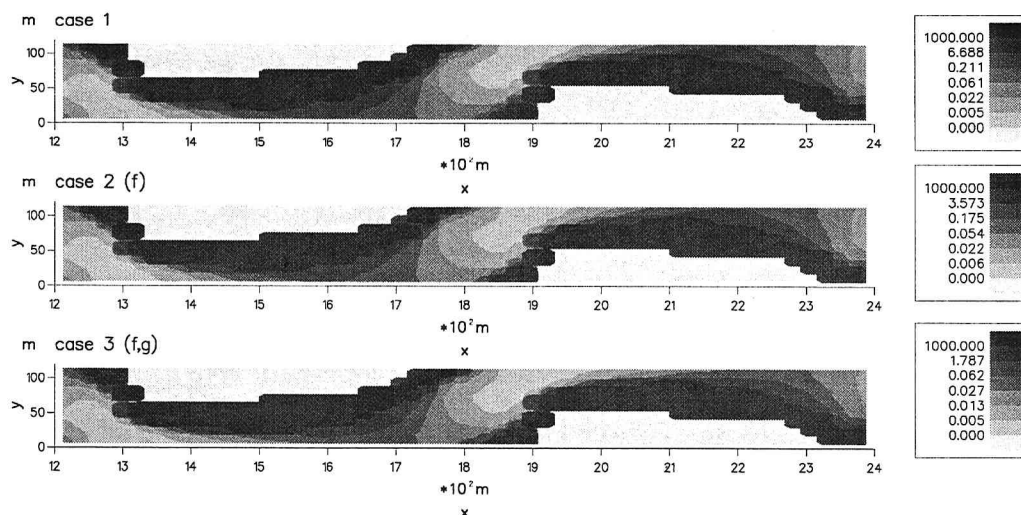


図-11 cost benefit analysis modelを用いた生息場評価による藻類の評価値 (B/C) コンター図 (流量50m³/s時)

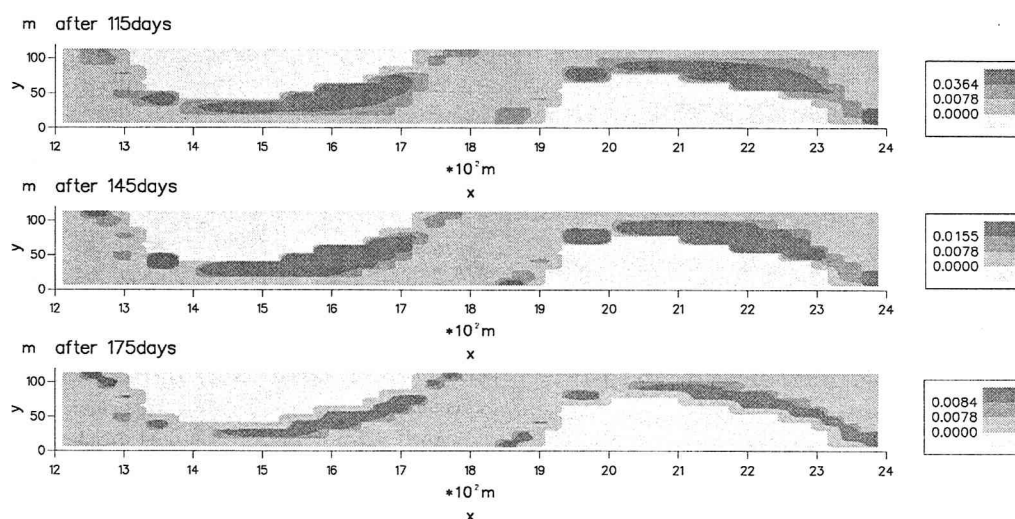


図-12 繁茂動態シミュレーションによる付着藻類の無次元植被率コンター図 (流量50m³/s時)

手法⁴⁾に従い、礫の露出率をパラメータとして、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 τ_{*c} を求める一方、 $\tau_{*c} = \tau_{*c}$ (τ_{*c} : 無次元限界掃流力) とおいて、式(6)、(7)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得られると考えたためである。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。

対象流況については、考察の容易さ、季節変化 (1年 (365日) 分) による変動性を考慮してモデル化し、図-10のように与えた。150日目に与える200m³/sは、いわゆる低水路満杯流量程度である。以下では、繁茂動態シミュレーションに当たって、2年間にわたる計算を行い、初期条件の影響が少ない2年目の計算結果を用いる。

(2) cost benefit analysis modelを用いた生息場評価

図-11には、得られた評価値コンターの一例を示す。異なる成長率 (①～③) を与えた3通りの結果を表示している。なお、剥離率 (cost) が0の時の評価値を1000 (凡例中の上端の値) とした。評価値1が最大となるような通常の生息適性評価値とは異なり、最適値が不明であるものの、相対的比較は可能である。砂州周りで評価値が大きいうコンター図の全体的な傾向はほぼ変わらないが、凡例中の数値により、生長率 (benefit) を流速、水深と関連づけることにより、評価値が低減される様子が分かる。

(3) 付着藻類繁茂動態シミュレーション

付着藻類生育の前提条件として、その場所が冠水している必要がある。そこで、初期条件としては、対象河道における冠水域内 (流量30m³/s時) に無次元植被率 $A^*_0=0.5$ (それ以外は、 $A^*_0=0.0$) を与える。流況に沿って計算を進めていく中で、新たに陸化した領域は $A^*=0.0$ とし、その後、再び冠水した領域には $A^*=0.01$ を与える。また、冠水域内においては、 $A^*=0.01$ を下限とし、それ

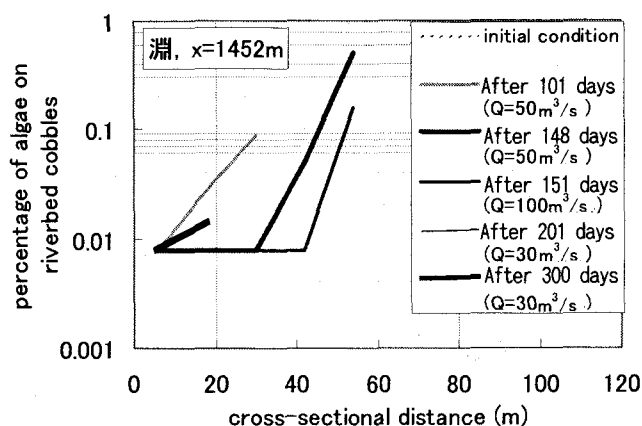


図-13 付着藻類植被率の横断分布の時間変化

以上は剥離されないものとした。また、もう一つの生育条件として、藻類が付着する礫は砂面から突出している必要があるため、砂の存在による植被可能面積の減少の効果を、礫の露出率 $\delta(=A_d/d_G)$ を用いて次式で考慮した。

$$A^*_e = \delta(1 - \delta)\pi \cdot A^* \quad 0.0 \leq \delta \leq 0.5 \quad (12)$$

$$A^*_e = \frac{\pi}{4} \cdot A^* \quad 0.5 \leq \delta$$

ここに、 A^*_e ：無次元有効植被率である。 A^* の算出は、式(10)に従って行った。解析の結果得られた植被率コンターの一例（式(4)で得られる生長率 e_3 を採用）を図-12に示す。いずれも、図-11と同じく、流量 $50\text{m}^3/\text{s}$ 時の結果であり、対象時点を図-10中の矢印にて表す。図-12を見ると、中段の145日後から下段の175日後への植被率の低減が顕著であり、150日目前後の出水による影響が表れている。また、図-13には、植被率変化の顕著な横断面（ $x=1452\text{m}$ 地点：淵）を対象とし、植被率の横断方向分布の時間変化を表す。データのないところは、植被率が0であることを示している。出水によるインパクトは、植被率を大きく低減させるが、 $50\text{m}^3/\text{s}$ 程度の高流量は淵での繁茂に効果がある。

(4) 結果の考察

図-11と図-12を比較すると、評価値の高い範囲に植被率が大きくなる場所が含まれているが、評価値が高くても植被率が小さいなど、必ずしも対応していない様子が分かる。潜在可能性を表現する生息適性評価としては、図-11の結果は十分と考えても良いが、例えば、図-6に示した藻類植被率の相違に見られる生息場の現状把握には無力であり、時間的な環境変化が著しい河川域における生息場の適正な評価には、生息動態予測モデルによる図-12の方が見合っていると言えよう。

5. あとがき

本研究では、個体群動態モデルにおける増殖率、剥離率などのパラメータを物理環境特性と関連づけることによって、従来の生息場評価手法では表現できなかった生息動態を議論できる評価手法を提案した。今後は、実現象に即した各種パラメータの設定について検討する予定である。

参考文献

- 1) 寺本英：数理生態学，朝倉書店，183p.，1997.
- 2) 浅枝隆，ズン・ソンホン，藤野毅：河床ペリファイトンの遷移過程の解析，河川技術に関する論文集，第6巻，pp.119-124，2000.
- 3) 楠田哲也：水域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.
- 4) 田代喬，伊藤壮志，辻本哲郎：生活史における時間的連続性に着目した魚類生息場の評価，河川技術論文集，第8巻，pp.277-282，2002.
- 5) 辻本哲郎，北村忠紀，加藤万貴，田代喬：低攪乱礫床における大型糸状藻類繁茂のシナリオ，河川技術論文集，第8巻，pp.67-72，2002.
- 6) 竹門康弘，谷田一三，玉置昭夫，向井宏，川端善一郎：棲み場所の生態学，平凡社，279p.，1995.
- 7) 白金晶子：矢作川中流域における糸状緑藻*Cladophora glomerata*のモニタリング調査—生物班報告—，河川環境復元総合調査研究事業（矢作川古鼠プロジェクト）平成12年度報告書，豊田市矢作川研究所，pp.53-60，2001.
- 8) Borchardt, M. A.: Nutrients, *Algal Ecology*, edited by R.J. Stevenson *et al.*, Chapt.6, Academic Press, pp.375-402, 1996.
- 9) Stevensen, R. J.: The stimulation and drag of current, *Algal Ecology*, edited by R. J. Stevenson *et al.*, Chapt.11, Academic Press, pp.321-336, 1996.
- 10) Peterson, C. G.: Response of benthic algal communities to natural physical disturbance, *Algal Ecology*, edited by R. J. Stevenson *et al.*, Chapt.13, Academic Press, pp.375-398, 1996.
- 11) 田代喬，辻本哲郎：河床攪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巻，pp.1151-1156，2002.
- 12) 芦田和男，藤田正治：河床粒子の浮遊機構とそのモデル化，土木学会論文集，第375号，pp.79-88，1986.
- 13) 道上正規，藤田正治，三村光太郎：粗面河床上の平衡浮遊砂濃度分布に関する研究，平成4年度土木学会中国四国支部研究発表会，II-87，pp.264-265，1992.
- 14) 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，土木学会論文集，第206号，pp.59-69，1972.
- 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ソ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，Vo.6，pp.125-130，2001.
- 16) 石橋毅：ダム排砂設備の流下砂礫による磨耗・損傷に関する水理学的研究，土木学会論文集，第334号，pp.103-112，1983.
- 17) 田代喬，北村忠紀，辻本哲郎：Cost Benefit Analysis Modelを用いた魚類の生息場適性の評価，第56回土木学会年次学術講演会概要集，pp.382-383，2001.
- 18) 中川博次，辻本哲郎：移動床流れの水理，技報堂出版，1986.

(2002. 9. 30受付)