

# 生態学的パラメータによる河川 底生動物群集の動態特性の評価

渡辺幸三<sup>1</sup>・吉村千洋<sup>2</sup>・小川原享志<sup>3</sup>・大村達夫<sup>4</sup>

<sup>1</sup>工修 日本学術振興会特別研究員 東北大学博士後期課程学生 大学院工学研究科土木工学専攻  
(〒980-8579 仙台市青葉区荒巻字青葉06)

<sup>2</sup>正会員 工博 日本学術振興会特別研究員 東北大学 同上

<sup>3</sup>東北大学博士前期課程学生 同上

<sup>4</sup>正会員 工博 東北大学教授 同上

河川底生動物群集の評価は、群集の定常性を前提とした研究が多いが、群集の動態(時間変化)も考慮した研究は少ない。そこで本研究では、密度依存性と確率変動成分を考慮した数理モデルである群集動態モデルを東京都に分布する底生動物群集(N=70)のバイオマスの経年変化に適用した。そして、そのモデルパラメータ(K: 環境収容力, r: 比増加速度, s: 変動強度)を推定して動態特性を定量的に把握し、その特性と河川環境や種多様性等との関連性を調べた。その結果、生息環境の溶存酸素濃度(DO)が低い群集ほどKの値が低く、sの値が高くなり、浮遊物質(SS)が高いほどKの値が低い傾向がわかった。また、下流に進み河川の規模(流量, 低水敷幅)が大きくなるほどKの値は小さくなり、一方sの値が大きくなる傾向も明らかになった。

**Key Words:** river ecosystem, benthic faunal community, community dynamics model, Gompertz model, stochastic fluctuation, parameter estimation

## 1. はじめに

近年、河川生態系に対する国民の関心はきわめて高く、河川管理における生態系に配慮した環境保全のあり方が問われている<sup>1), 2)</sup>。この観点から、河川水辺の国勢調査<sup>3)</sup>をはじめ、河川に生息する生物のモニタリングが活発に行われてきた<sup>4), 5)</sup>。これらのモニタリングは水生生物の生息状況を評価して、河川空間において自然生態系を保全・復元することを目的として行われており、魚類、底生動物、藻類などを対象生物とすることが多い。これらの中で、底生動物はサンプリングの容易さ、魚類に比べて狭い河川環境(瀬-淵構造)を反映するなどの特性から、より多くの調査や研究の対象とされてきた<sup>6)-8)</sup>。

底生動物群集の生息状態(バイオマス、総個体群密度、種数、種多様性等)は季節変化や生態遷移などの時間変化が起きている<sup>9)-12)</sup>。従来、生息状態を評価するには、その時間平均などで代表させて評価することが多かったが、平均値で評価する場合、群集動態が見せる傾向や変動強度などの底生動物群集に関する重要な情報が無視される恐れがある。したがって、底生動物群集の生息状態をより忠実に評価するため

には、定常性ととも非定常性も前提とした、生態遷移や回復現象などの群集動態の評価も必要とされる。

この群集動態は時間オーダーにより季節変化と経年変化に大別される(更に細かく見れば経時変化もある)。季節変化の評価では、種ごとに異なる孵化や羽化などの生活環による群集の内部構造の変化に主に着目することになる。一方、経年変化の評価では、群集の内部構造よりも、むしろ生活環とは関連が低い群集の生息状態の変化(生態遷移や回復など)が重要となる。この経年変化に関する研究は、調査に長期間を要するためか、季節変化に比べて圧倒的に事例が少ないのが現状である。しかし、今後、底生動物の群集動態を評価していく上で、経年変化の特性も把握していくことが必要となる。

これまで、生物群集の動態を把握する有効な手段として、群集の時間変化を表現する数理モデルである群集動態モデルが様々な生物を対象に開発されている<sup>13)-16)</sup>。これら動態モデルに含まれる複数のパラメータによって群集の動態特性が表現される。したがって、フィールドで得られた時系列データに群集動態モデルを適用し、パラメータ推定を行うことにより、これまで困難だった動態特性の評価が可能とな

る。にも関わらず、河川底生動物群集の時間的な変化を定量的に解析した研究は少なく、また、底生動物の経年変化に群集動態モデルを適用した研究事例はほとんど無い。

以上より、本研究は数理モデルである群集動態モデルを河川底生動物群集のバイオマス(総現存量)の経年変化に適用することでモデルパラメータを推定し、それにより動態特性を明らかにすることを目的とした。さらに、パラメータにより示される動態特性と河川環境(水質,川幅,流量等)や生息状態(バイオマス,総個体群密度,種数,種多様性)との関連性を調べた。群集動態の特性は種数や種多様性など他の側面からも評価されるべきであるが、本研究ではモデルへの適用が比較的容易なバイオマスの動態に主眼を置いた。バイオマスは河川生態系の中で底生動物にストックされたエネルギー量を表す<sup>17)</sup>。よって、バイオマスの動態には底生動物群集の生産量と呼吸量のバランスの時間変化が反映されるので、河川生態系のエネルギー動態を評価するのに最適な変数と言える。なお、本研究では、バイオマスを「単位面積に生息する全底生動物種の湿重量の合計」として用いた。

## 2. 方法

### (1) 群集動態モデル

#### a) モデルの選択

御勢<sup>9)</sup>は吉野川(奈良県)に生息する底生動物群集のバイオマスについて、伊勢湾台風からの経年的な回復過程を調べた。そして、バイオマスの経年変化は時間経過に伴って増加速度が低下し、最終的に平衡バイオマスに達するジグモイド(S字)型の曲線をたどる密度依存性を示すことを明らかにした。また、この他にも、様々な生息地の攪乱によって減少した底生動物群集のバイオマスが経年的に回復することが報告されている<sup>11), 12)</sup>。一方、底生動物群集の動態には密度依存性の他にも河川の特徴である非生物環境(流量や水質等)の変動や生物間相互作用<sup>18), 19)</sup>による生物環境の変動も影響する<sup>20), 21)</sup>。しかし、これらの環境変動による影響を決定論的に説明するには膨大な数のパラメータが必要となり、モデルを実際の動態評価に用いる際に頑健性を失う。また、環境変動への影響因子自体もまだまだ未解明な点が多いので、密度依存性以外の影響である環境変動はノイズに集約して扱い、1つの確率過程で考えるのが妥当である。また、個体数やバイオマスが非常に小さい群集(e.g., 絶滅に瀕している集団)では、モデルの確率過程として環境変動の他に人口学的確率性を考慮する場合がある<sup>16)</sup>。

しかし、本研究で扱う底生動物群集のバイオマスはそのサイズが十分に大きいため、この影響は無視してモデルを考えた。

以上より、底生動物のバイオマスの経年変化を表す群集動態モデルとして、Goelら<sup>22)</sup>が提案した式(1)を選択した。このモデルは決定論的に「密度依存性」を表現する左辺および右辺第1項のGompertzモデルと「環境変動」を過去の傾向から統計的に表現する右辺第2項の確率変動成分(sF(t)x)から構成される。なお、密度依存性を表現する決定論的モデルにはlogisticモデル<sup>23)</sup>などいくつかあるが、確率変動成分を組み込んだ際に、解析解が存在するGompertzモデルをベースとした式(1)を本研究では選択した。

$$\frac{dx}{dt} = -rx \ln\left(\frac{x}{K}\right) + sF(t)x \quad (1)$$

x: バイオマス [mg/m<sup>2</sup>]    K: 環境収容力 [mg/m<sup>2</sup>]  
t: 時間 [year]            r: 比増加速度 [/year]  
s: 変動強度 [-]            F(t): ホワイトノイズ [/year]

図-1は式(1)の群集動態確率モデルおよびそのベースとなるGompertzモデルが記述するバイオマスの経年変化の概念図である。Gompertzモデルにおいて、rはバイオマスxがK/eの場合の比増加速度を表す(eは自然対数の底)。式(1)で表されるバイオマスは、Gompertzモデルの挙動を中心に変動強度sの振動を伴いながら環境収容力Kへ近づき、最終的にKの周りを振動し続ける定常状態に達する。

Goelらは確率モデルの解析解の導出に有効なFokker-Planck方程式を活用して、式(1)の解析解をStratnovich積分によって導いている<sup>22)</sup>。式(2)がその解であり、バイオマスxを変数とする確率密度関数として与えられる。P(x|y,t,K,r,s)は初期バイオマスyがt年後にxに変化する確率である。

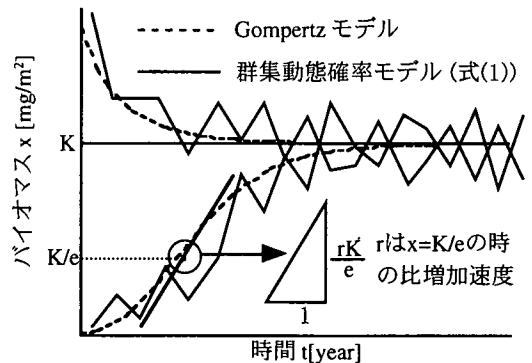


図-1 群集動態確率モデルの概念図

$$P(x|y, t, K, r, s) = \frac{1}{x} \sqrt{\frac{r}{\pi s^2 (1 - e^{-2\pi})}} \exp \left[ -\frac{r \{U(x)\}^2}{s^2 (1 - e^{-2\pi})} \right] \quad (2.a)$$

ただし  $U(x) = \ln \frac{x}{K} \left( \frac{K}{y} \right)^{\exp(-\pi)} \quad (2.b)$

**b) 群集動態の特性を表すパラメータ**

群集動態確率モデル(式(1))では、環境収容力K、変動強度s、比増加速度rの3つのパラメータによって動態特性が規定される。経年的にサンプリングされた底生動物のバイオマスにモデルを適用することでこれらのパラメータは推定される。

表-1にパラメータ(K, s, r)の性質についてまとめた。1つ目のパラメータの環境収容力Kは、その生息環境が維持できるバイオマスの大きさを表す。河川底生動物の場合、水質、河床状態、および気候などの非生物環境と魚類(捕食者)や藻類(被食者)などの生物環境がバイオマスの大きさを規定する。これらの環境状態は毎年変化するが、環境収容力Kはその平均的な状態を表す。2つ目の変動強度sは、Gompertzモデルでは表現されない非生物環境の変化や生物間相互作用による生物環境の変化の大きさを表す。Goelらが式(1)を開発した際、変動強度sは生物間相互作用(捕食・被食関係)による個体群動態の変動を表すパラメータとして考えた<sup>22)</sup>。しかし、本研究ではモデルを適用する場である河川の特徴を考慮し、変動強度sを非生物環境の変動(流量変動等)も含めて表すパラメータとして拡張して考えた。3つ目の比増加速度rは、単位バイオマス当たりの年間の生産量の高さを表す。また、この値が高い群集ほど、洪水や土木工事などによるバイオマスの一時的低下からの回復が速いことを意味する。底生動物は種ごとの出生率や死亡率によって増殖速度が異なるので<sup>24)</sup>、群集の種構成が影響すると考えられる。

また、底生動物群集の動態を表すパラメータ(K, s, r)は、川の流れに沿って個体が流下する移入・移出によっても影響を受けると考えられる。各個体の生活

型、河床状態、流速などがこの移入・移出に影響している<sup>26)</sup>。例えば、移出よりも移入が強い生息地では、比増加速度rや環境収容力Kが高くなるのが推測される。これは、移入によりバイオマスの比増加速度やその河川環境に存在する量が高められるからである。また、移入・移出が各年で大きく異なる群集は、変動強度sがより大きくなることも考えられる。そこで、本研究では、これらの移入・移出の影響も含めた群集動態の特性を表す指標としてパラメータ(K, s, r)を考えた。

**(2) パラメータの推定**

河川環境に生息する群集の動態を理解するために、野外で得られたバイオマスの時系列データからパラメータ(K, s, r)を推定する方法を開発した。この方法では、変動強度(s)の大きさはバイオマスの変動の大きさから推定する。また、比増加速度rの推定値には急激にバイオマスが増加している群集の比増加速度の実測値を用いる場合もあるが<sup>10)</sup>、本研究では、そのような増加過程に限らず、飽和過程や減少過程、あるいはこれらが複合的に絡んだ過程のバイオマスの時系列データからもrを推定できる方法を開発した。

パラメータ推定は式(2)を用いた最尤推定法<sup>25)</sup>により行った。なお、他の確率モデルに関するパラメータ推定を行った Hakoyama and Iwasa<sup>15)</sup>の手法を参考にし、新たに尤度関数を作った。ここで、n年分のバイオマスの実測値を1年目から順に $x_1, \dots, x_t, x_{t+1}, \dots, x_n$ と表記すると、 $x_t$ から $\tau$ 年後に $x_{t+\tau}$ に変化する確率は、式(2)より $P(x_{t+\tau} | x_t, \tau, K, r, s)$ と表される。この確率を $i=1, 2, \dots, n-\tau$ に関してそれぞれ乗じた結合確率密度関数を尤度関数として最尤推定を行った。そして、以下に示すパラメータとバイオマスの関係式(3)-(5)を導いた[付録1参照]。

$$e^{-r\tau} = \frac{\sum_{i=1}^{n-\tau} \ln x_i \sum_{i=1}^{n-\tau} \ln x_{i+\tau} - (n-\tau) \sum_{i=1}^{n-\tau} \ln x_{i+\tau} \ln x_i}{\left( \sum_{i=1}^{n-\tau} \ln x_i \right)^2 - (n-\tau) \sum_{i=1}^{n-\tau} (\ln x_i)^2} \quad (3)$$

表-1 群集動態モデルのパラメータ(K, s, r)の性質。河川底生動物の場合、ここでの影響以外に移入・移出がパラメータの推定値に影響する。

パラメータ	意味	パラメータへの影響が推測される要因 (河川底生動物群集の場合)
K:環境収容力 [mg/m <sup>2</sup> ]	・ある地点の平均的な環境条件や食物供給量で規定される維持可能なバイオマス	・水質、河床、気候などの非生物環境 ・魚類(捕食者)や藻類(被食者)の生息状況
s: 変動強度 [-]	・環境変動や生物間相互作用で生じるバイオマスの変動の大きさ	・流量や気候などの非生物環境の変動 ・魚類(捕食者)や藻類(被食者)との相互関係
r:比増加速度 [year]	・値が高い程一時的な減少からバイオマスが速く回復する	・群集の種構成(種ごとに違う出生率や死亡率が反映される)

$$\ln K = \frac{1}{(n-\tau)(1-e^{-\tau})} \sum_{i=1}^{n-\tau} \left[ \ln \left\{ \frac{x_{i+\tau}}{x_i \exp(-\tau)} \right\} \right] \quad (4)$$

$$\frac{s^2(n-\tau)(1-e^{-2\tau})}{2\tau} = \sum_{i=1}^{n-\tau} \left[ \ln \left\{ \frac{x_{i+\tau}}{K} \left( \frac{K}{x_i} \right)^{\exp(-\tau)} \right\} \right]^2 \quad (5)$$

パラメータは $\tau=1$ の場合に関する推定から行う。まず、式(3)を用いて $r$ を求める。そして、求めた $r$ を式(4)に代入して $K$ を求め、最後に式(5)にこれらの $r$ と $K$ の値を代入して $s$ を求める。

比増加速度 $r$ の範囲は $r>0$ なので、 $0 < e^{-\tau} < 1$ である。よって、式(3)の右辺が1以上、0以下となる群集は、 $\tau=1$ の場合、 $r$ の解が存在しないのでパラメータ( $K, s, r$ )を推定できない。この場合、推定値を求めるために、 $\tau=2$ に関して同様の推定を行った。 $\tau=2$ では、バイオマスに関して、その確率過程の2年後への変化に着目して最尤推定が行われる。ただし、 $\tau=2$ とすると尤度関数に用いる確率密度関数の数( $n-\tau$ )が $\tau=1$ の場合よりも1つ少なくなるため、その分、推定の信頼性が低下することに注意する必要がある。そして、仮に、 $\tau=1$ に引き続き $\tau=2$ の場合でも推定できなかった場合には $\tau=3$ 、それでも無理ならば $\tau=4$ というように推定できるまで $\tau$ を随時大きくしていった。

### (3) 対象とした底生動物群集

#### a) 東京都に分布する底生動物群集

本研究では、東京都が行った生物調査の結果<sup>26)</sup>にモデルを適用した。この生物調査は図-2に示した環境基準点(42地点)で1986年度～1997年度(12年間)に渡って実施された。底生動物の採集は、水深が深く、石礫が少ない地点ではエクソン・バージ型採泥機

(合計採集面積0.24m<sup>2</sup>)、水深が浅く石礫があるような場所ではコドラード付きサーバネット(同0.27m<sup>2</sup>)でそれぞれ行われた。調査地点は内陸部から海に近い感潮域まで東京都全域に渡る。海水が流入する感潮域では淡水域とは大きく異なる生態系が構築される<sup>32)</sup>。しかし、バイオマスの経年データがあれば、淡水域と同様に感潮域の群集も群集動態モデルに適用してパラメータを推定できる。黒丸で表示された14地点では5月、8月、11月、2月期の毎年4回調査され、白丸で表示された28地点は毎年8月期の1回のみ行われている。これらを合わせると延べ84群集が調査されたことになる。これらのバイオマスを採集面積が1.0[m<sup>2</sup>]となるようにそれぞれ換算し、式(5)、(6)、(7)を使ってパラメータ( $K, s, r$ )を推定した。なお、ここでのパラメータ推定値には生物調査が行われた12年間に群集が示していた動態特性が表現されることになる。したがって、この12年間以外の期間、あるいはこの12年間の一部の期間の経年データからパラメータを推定した場合、ここでの推定値と等しくなるとは限らないので注意する必要がある。

本研究はバイオマスの季節変化ではなく、経年変化を対象としている。また、同地点であっても季節ごとに群集構成が大きく異なることから、5、8、11、2月期における経年的な動態を解析するため、各季節に生息する群集のパラメータをそれぞれ推定した。

#### b) モデルの適用限界

以下の2つの適用限界条件に当てはまるバイオマスの経年データにはモデルを適用しなかった。

- ①データ時系列に0[mg/m<sup>2</sup>]となる年が含まれる場合
- ②データ期間に、バイオマスを一時的に変化させる

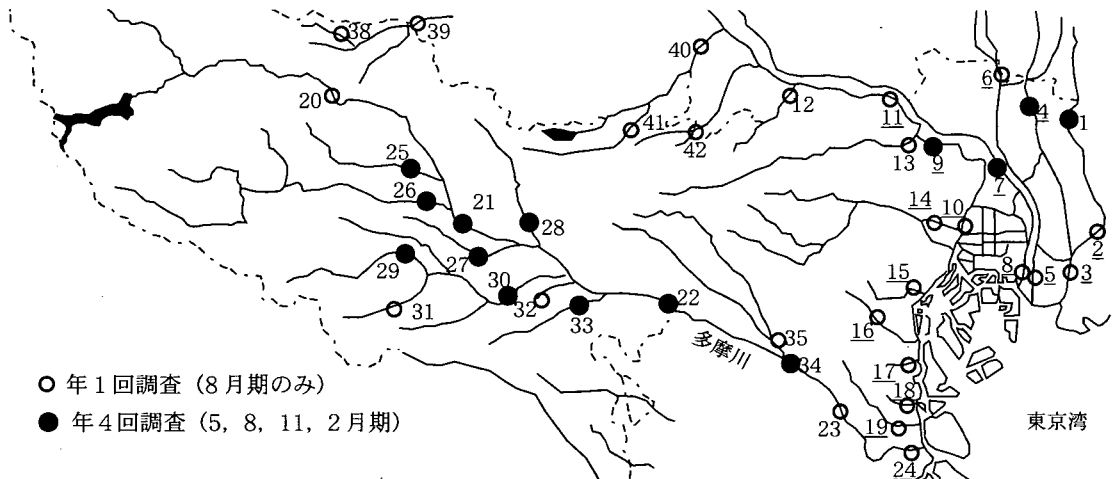


図-2 東京都が実施した生物調査<sup>31)</sup>および水質調査地点<sup>32)</sup>および地点番号。下線付きの番号は感潮域の地点(電気伝導度の年平均が5000  $\mu$  S/cmを越えた地点を感潮域とした東京都の定義<sup>31)</sup>に基づく)。

人為的インパクト(河川改修工事など)があった場合

前者(①)はある年の生物調査で底生動物が採取できずにバイオマスが0 [mg/m<sup>2</sup>]となった場合、その翌年以降に底生動物が採取されることを式(1)が表現できないためである。なお、バイオマスが0 [mg/m<sup>2</sup>]になったのは、環境中に底生動物が全く存在しなかったからではなく、生息密度が非常に低かったためサンプル面積に個体が入らなかったからと考えられる。したがって、今後、モデルに適用できるサンプリングデータを得るためには、生息密度が低い地点では採集面積を広めに設定することが望まれる。ところで、適用限界①に適合した10群集は、モデルを適用するために、0 [mg/m<sup>2</sup>]のデータについて、それに近い状態を表す12年間の算術平均を10<sup>-1</sup>倍や10<sup>-2</sup>倍した値などを代用する方法も考えられた。しかし、この場合、算術平均を何倍した値を代用するかによって推定値に大きく影響するため、この操作は行わなかった[付録2参照]。

一方、後者(②)の状況では底生動物群集が通常の動態特性を示さないためモデルを適用しなかった。例えば、土木工事によるバイオマスの一時的な低下<sup>19)</sup>は通常の生態系の営みでは見られない動態として考えられる。本研究では、通常の群集動態を把握することを目指しているため、後者に当てはまるデータは適用しなかった。ただし、例えば慢性的な水質汚濁などは通常の状態と考えられる。よって、単に人為的インパクトの有無ではなく、その人為的インパクトが一時的であるかを基準にモデルを適用する群集を選択した。

以上より、延べ総地点数と等しい84群集のうち、適用限界条件(①と②)に当てはまらない70群集(淡水域:53群集,感潮域:17群集)の時系列データを群集動態モデルに適用し、パラメータ(K, s, r)を推定した。

#### (4) パラメータと生息環境の相関分析

底生動物群集の生物量、群集構成、そして構成種などは生息環境(水質、流量、河川形状等)により規定される<sup>27)-29)</sup>。この群集と生息環境の密接な関係から、群集の動態特性にも各生息環境が反映していることが予測される。そこで、この検証を行うため、動態特性を表すパラメータ(K, s, r)と生息環境を表す基本的な12項目の環境変数との相関を調べた。相関は群集ごとに推定されたパラメータと環境変数を用いたF検定(無相関の帰無仮説の棄却検定)により調べた。また、比較対象として、従来から底生動物群集の評価に頻りに用いられているバイオマスの平均値(パラメータ推定に使ったバイオマスデータの時間平均)との相

関もF検定で調べた。

検定に用いた環境変数は水質項目と物理項目に分かれる。水質項目は東京都<sup>30)</sup>が生物調査と同地点で毎月測定したDO, COD, BOD, SS, 電気伝導度, pH, 全リン, 全窒素の8項目である。検定には、パラメータ推定に関係した年の全ての月の水質データの算術平均を用いた。また、物理項目は標高, 集水面積(その地点より上流側の集水面積), 低水路幅(常時水が流れる川幅), 流量の4項目である。流量は水質項目と同様に全月の平均値を検定に用いた。

#### (5) パラメータと生物指標の相関分析

底生動物群集の生息状況の評価では、総個体群密度, バイオマス, 多様性指数, 分類数(種数)が指標として用いられることが多い。ここでは、これら既存の4指標と群集動態を表すパラメータ(K, s, r)との相関を調べるために、F検定を行った。検定には、各群集のパラメータ推定値と4指標の値を用いた。指標の値はパラメータ推定に使った各年の生物データからそれぞれ計算し、その時間平均を使った。なお、全群集に関して各指標の年変動はそれほど大きくはなかった(変動係数は概ね2以下)。分類数と多様性指数の計算に用いた分類群は基本的に種レベルとしたが、種まで同定されていない場合は属, 科, 目のレベルの順に同定されていた分類群を使用した。多様性指数には Simpson index<sup>31)</sup>を用いた。

### 3. 結果および考察

#### (1) 底生動物群集の動態特性を示すパラメータ

##### a) パラメータ推定値の頻度分布

前述した最尤推定法により、全70群集のうち38群集が $\tau=1$ , 16群集が $\tau=2$ , 6群集が $\tau=3$ , 7群集が $\tau=4$ , 2群集が $\tau=5$ , 1群集が $\tau=6$ に関してパラメータが推定された。東京都の70群集において推定された各パラメータの範囲は、環境収容力Kで54-79479[mg/m<sup>2</sup>], 変動強度sで0.13-5.85[-], 比増加速度rで0.02-6.40[/year]となった。図-3に推定されたパラメータ(K, s, r)の頻度分布を示す。ただし、環境収容力Kの頻度分布(図-3(a))はKを常用対数(log<sub>10</sub>K)に変換して示してある。また、表-2には、それぞれの頻度分布に関する統計量を示した。

環境収容力の対数の頻度分布(図-3(a))は右側に歪み、10<sup>3.25</sup>-10<sup>3.5</sup>[mg/m<sup>2</sup>]階級よりも小さな階級で低い頻度が続いていた。分布の代表値は、算術平均が10<sup>3.73</sup>(=5383)[mg/m<sup>2</sup>], 最頻値が10<sup>3.88</sup>(=7498)[mg/m<sup>2</sup>], 中央値が10<sup>3.93</sup>(=8546)[mg/m<sup>2</sup>]であった。なお、

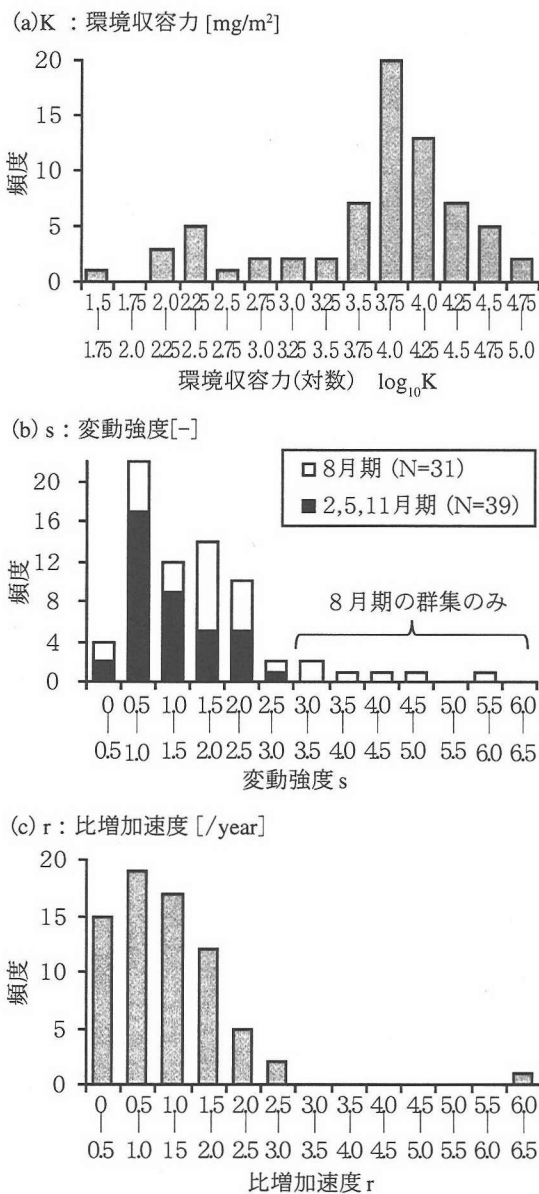


図-3 最尤推定法により推定された各群集のパラメータ (K, s, r) の頻度分布 (N=70).

表-2 パラメータ推定値に関する統計量 (N=70).

	環境収容力	変動強度	比増加速度
	log <sub>10</sub> K	s	r
算術平均	3.73	1.59	1.17
最頻値	3.88	0.75	0.75
中央値	3.93	1.39	1.07
標準偏差	0.74	1.04	0.92
変動係数	0.20	0.65	0.79
最小値	1.74	0.13	0.02
最大値	4.90	5.85	6.40
尖度	0.42	4.14	13.76
歪度	-1.03	1.74	2.78

一般的に、バイオマスが20000[mg/m<sup>2</sup>]を越えるとバイオマスがかなり高い群集に分類される<sup>32)</sup>。環境収容力Kの最大値はSt.21(5月期)における10<sup>4.9</sup>(=79479)[mg/m<sup>2</sup>]であった。St.21は多摩川の中流域に位置し、護岸は自然状態に近い<sup>33)</sup>。また、群集は主にカゲロウやトビケラから成り、少数種による著しい優占はない<sup>31)</sup>。なお、この地点では5月期以外の3季節でも環境収容力Kが高かった。ところで、10<sup>5.0</sup>[mg/m<sup>2</sup>]よりも高い階級の頻度はすべて0であった。よって、東京都内において、底生動物群集のバイオマスの維持に適した環境であっても、維持できるバイオマスには約100[g/m<sup>2</sup>](=10<sup>5.0</sup>[mg/m<sup>2</sup>])程度の上限があると考えられる。津田<sup>32)</sup>は、底生動物群集のバイオマスは、特別に高い場合でも80から120[g/m<sup>2</sup>]程度と報告したが、この上限と今回明らかにされた環境収容力Kの上限はほぼ一致していた。

変動強度sの頻度分布(図-3(b))は左側に歪んでいる。代表値は、算術平均が1.59[-]、最頻値が0.75[-]、中央値が1.39[-]であった。最大値はSt.5(8月期)における5.85[-]で、この地点は感潮域に位置する。このSt.5に代表されるように、変動強度sが高い上位10群集のうち、7群集は感潮域に位置していた。全70群集のうち感潮域が17群集であることを考慮すると、上位10群集に占める感潮域の群集が割合が非常に高いことがわかる。なお、ほとんどの感潮域の地点は護岸はコンクリート、河床は泥で覆われ<sup>33)</sup>、群集は主にヤマトスピオ、ゴカイなどの汽水性の種で構成される<sup>31)</sup>。ところで、変動強度sの頻度分布には季節による特徴も見られた。この特徴は、変動強度sが3.0[-]以上の6群集が全て8月期の群集に限定されていたことである。また、8月期の群集の変動強度sの平均値は、他の季節の平均値よりも有意に高かった(t検定, p<0.01)。東京都では、夏期に降水量が多くなるため、増水による河床の攪乱や個体の移入・移出が他の季節よりも活発になる。したがって、このような影響が変動強度sへの主な影響因子となっていることが考えられる。

比増加速度rの頻度分布(図-3(c))は左側に歪んでいる。代表値は、算術平均が1.17[/year]、最頻値が0.75[/year]、中央値が1.07[/year]であった。また、尖度は、6.0-6.5[/year]階級に1つだけ離れた群集が存在するため3つの頻度分布(log<sub>10</sub>K, s, r)の中で最も高かった。このrの値が突出して高い群集は感潮域に位置するSt.5(8月期)で、その値は6.40[/year]だった。このSt.5(8月期)の群集は変動強度sの値も最も高かった。しかし、変動強度sの場合と異なり、比増加速度rが高い上位10群集のうち、感潮域の群集数は3に止まったので、感潮域の割合が上位10群集の中

で特に高いというわけではなかった。ただし、この St.5(8月期)の群集は、感潮域の全17群集の中で、分類数および多様性指数であるSimpson indexの12年間の平均値が共に最高となっており、比増加速度 $r$ の突出した高さとの関連性が考えられた。

**b) 実測値とモデル計算値(期待値)の比較**

パラメータ推定値は実際のバイオマスの動態をどの程度表現できているのだろうか。本来ならば、実測値とモデル計算値の適合度からパラメータ推定の妥当性を確かめるのが望ましいが、本研究で扱うような確率論的モデルの場合、この作業は難しい。しかし、モデルの解である確率密度関数(式(2))の期待値と実測値の比較から、実際の動態とパラメータ推定値に大きな隔たりがないか確認することはできる。

式(2)において初期バイオマス $y$ がその $t$ 年後に取るバイオマスの期待値 $\langle x(t) \rangle$ は式(6)で与えられる<sup>22)</sup>。

$$\begin{aligned} \langle x(t) \rangle &= \lim_{\omega \rightarrow 0} \int_0^{\infty} xP(x|y, t, K, r, s) dx \\ &= K \left( \frac{y}{K} \right)^{\exp(-n)} \exp \left[ \frac{s^2(1 - e^{-2n})}{4r} \right] \end{aligned} \quad (6)$$

群集ごとに、式(6)中の $y$ にパラメータ推定に用いた時系列データの1年目のバイオマス、パラメータ( $K, s, r$ )に各推定値をそれぞれ代入し、 $t=1, 2, \dots$ と変化させて期待値の経年変化を計算し、実測値と比較した。その結果の一部を図-4に示す。ここでは、バイオマスが減少傾向にある群集(図-4(a))、ある一定レベルの周りを振動する群集(図-4(b))、増加傾向にある群集(図-4(c))のうち、それぞれの典型的な群集のみを示した。

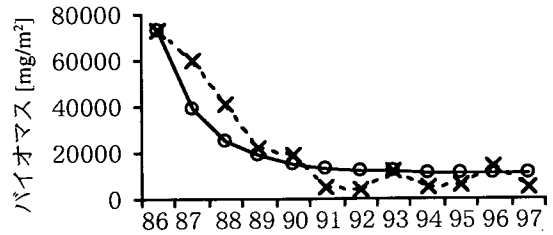
ここでは3例の結果のみ示したが、全群集に関して、これらのように期待値と実測値の経年変化の傾向(収束レベル、増加(低下)率など)に類似性があり、実際の動態特性とパラメータ推定値( $K, s, r$ )に大きな隔たりがないことが確認された。しかし、期待値は環境変動によるバイオマスの変動の重心のみを表すので、実測値の変動が大きい群集の場合、両者の適合度を確認するのに十分であったかについては疑問が残される。ただし、ここで推定されたパラメータの値が考えられる中で最も実際の動態特性に近い値を示すと考え、以降の生息環境や生物指標とパラメータの相関を調べる解析はこれらの推定値を用いて行った。

**(2) 生息環境とパラメータの相関関係**

表-3にパラメータと生息環境との相関関係を表す単相関係数およびF検定の結果を示した。参考のため、表には各環境変数の最大値、最小値、および平均値も示した。3つのパラメータの中で、環境収容力 $K$

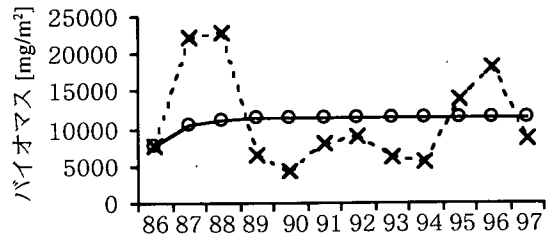
(a) St.22(5月期).

$K=7466$  [mg/m<sup>2</sup>],  $s=0.45$ [-],  $r=0.77$ [/year]



(b) St.34(11月期).

$K=9769$  [mg/m<sup>2</sup>],  $s=0.91$ [-],  $r=1.34$ [/year]



(c) St.28(11月期).

$K=14655$  [mg/m<sup>2</sup>],  $s=0.90$ [-],  $r=0.68$ [/year]

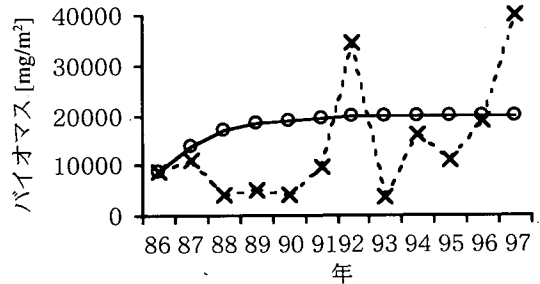


図-4 バイオマスの実測値と計算値(期待値)の比較。

--x-- 実測値, —○— 計算値(期待値)を表す。(a) 減少,(b)一定レベルの周りを振動,(c)増加している群集の典型例。計算値(期待値)を式(6)から求める際、初期バイオマス $y$ には1986年の実測値を用いた。

が7つ、変動強度 $s$ が4つの環境変数と有意な相関があり、河川環境との関連性が高かった。その一方で、比増加速度 $r$ は、有意な相関が見られた環境変数は無く、河川環境が反映されにくいパラメータであることが明らかになった。

水質項目の結果では、DO(溶存酸素濃度)が環境収容力 $K$ と正の有意な相関が認められた。溶存酸素濃度が低い河川環境では貧酸素耐性種(イトミミズやユスリカなど)を除いて生息が難しくなる<sup>17)</sup>。したがって、貧酸素になるほど、群集を構成する種の選択肢が制限されてバイオマスの維持が難しくなり、環境収容力 $K$ が低減するものと考えられる。一方、DOと変動強度 $s$ の間では負の相関が見られた。これは、一般

表-3 河川環境とパラメータの相関関係. 単相関係数とF検定の結果を示している. \*は1%, \*\*は5%の有意水準で棄却されたことをそれぞれ表す.

	環境変数	単位	平均値	最小値 - 最大値	環境収容力 K[mg/m <sup>3</sup> ]	変動強度 s[-]	比増加速度 r/year]	バイオマス [mg/m <sup>3</sup> ]
水質 項目	DO	mg/l	8.0	3.6 - 10.6	0.27 *	-0.32 **	-0.02	0.35 **
	COD	mg/l	6.4	1.2 - 18.1	-0.21	0.17	-0.01	0.03
	BOD	mg/l	5.0	0.7 - 19.7	-0.03	0.03	-0.01	-0.18
	SS	mg/l	13.5	1.9 - 33.7	-0.45 **	0.15	0.02	0.07
	電気伝導度	μS/cm	1622	91 - 19767	-0.26 *	0.51 **	0.22	-0.21
	pH	-	7.5	7.0 - 8.2	-0.24 *	-0.11	0.10	-0.11
	全りん	mg/l	0.41	0.01 - 1.14	-0.07	0.22	0.02	0.11
全窒素	mg/l	6.6	0.7 - 21.8	-0.05	0.10	-0.11	0.12	
物理 項目	標高	m	48.1	-1.0 - 187.0	0.44 **	-0.25 *	-0.09	-0.10
	低水路幅	m	63.6	4.0 - 425.0	-0.31 **	0.22	-0.04	0.22
	流量	m <sup>3</sup> /sec	17.2	0.2 - 131.3	-0.72 **	-0.18	-0.11	-0.32 **
	集水面積	km <sup>2</sup>	167.8	5 - 960.0	0.04	0.24 *	0.14	0.15

的に貧酸素状態が発生するような環境ではDO自体が年変動しやすいこと, また, 貧酸素耐性種のバイオマスの安定性がその他の種よりも低いことなどが影響した結果として推測される.

環境収容力Kと負の相関があったSS(浮遊物質量)が表す水中の浮遊土砂やシルトなどは, 河床の石の表面や隙間に沈殿する. 底生動物は河床に生息しているため, 種を問わずダメージが与えられる<sup>17)</sup>. この影響がここでの相関関係に表れたものと考えられる.

ところで, 対象とした70群集の中には, 下流域に位置して潮汐や流量の影響で海水が進入する地点も含まれる. 海水が混合するほど電気伝導度は上昇し, pHは上昇するので, これら2つの環境変数を海水の混合度合いを表す指標として考える. 海水が進入する生息域には, 塩分濃度に耐性を示す底生動物(ヤマトシジミやゴカイなど)が生息し, 淡水域とは大きく異なる生態系が構築される<sup>34)</sup>. 電気伝導度とpHに関する相関関係から, 海水が流入する生息域ほど環境収容力Kが低く, 変動強度sが高くなる傾向がわかる. このうち, 環境収容力Kの相関の原因として, 海水の進入により塩分耐性を持つ種以外の生息が困難になり, 環境が維持できるバイオマスの容量が低下することが考えられる. また, 変動強度sの相関の原因として, 海水が進入する下流域は河床堆積物の粒径が非常に小さく, 流量変動に伴う河床が攪乱されやす

いことが考えられる. なお, 河川への塩水の進入はシルトなどの懸濁成分を沈降させる効果がある<sup>34)</sup>.

物理項目では, 標高, 低水路幅, および流量の3変数が環境収容力Kと有意な相関があった. 標高が低くなるにつれて河川形態は上流から中流そして下流へと変化し, 低水路幅および流量はその地点における河川の規模を表す. 一般的に, 河川の規模は下流に進むに伴って大きくなるため, これら3つの環境変数は深く関わり合っている. これら3変数と環境収容力Kの相関の符号から, 下流に進み, 河川の規模が大きくなるほど環境収容力Kは小さくなる傾向が明らかになった. これは, 上流から下流にかけての環境の変化(流速の低下, 底質の細粒化, 透明度の低下等)が群集のバイオマスの維持容量を低下させていることを示している.

変動強度sは標高および集水面積と有意な相関があった. このうち集水面積との相関は正だった. 集水面積が大きい地点ほど, 降水時に流量および流速が増加し, 河床材料が変動しやすい. したがって, ここでの正の相関は, 降水による環境(特に河床)変動の影響が反映された結果として理解される.

また, バイオマスは流量と低水路幅以外の全ての環境変数と有意な相関はなかった. したがって, 本研究で評価したバイオマスの動態特性を表すパラメータのうち, 環境収容力Kと変動強度sはバイオマスそ

表-4 既存の生物指標とパラメータの相関関係. 単相関係数とF検定の結果を示している. \*は1%, \*\*は5%の有意水準で棄却されたことをそれぞれ表す.

生物指標	単位	平均値	最小値 - 最大値	環境収容力 K[mg/m <sup>3</sup> ]	変動強度 s[-]	比増加速度 r/year]
バイオマス	mg/m <sup>2</sup>	26371.9	131.9 - 207583	0.43 **	0.22	-0.25 *
総個体群密度	ind/m <sup>2</sup>	4558.4	56.6 - 67734	0.27 *	0.21	0.02
多様性指数	-	0.58	0.11 - 0.90	0.52 **	-0.14	0.09
分類数	taxa	14.7	1.1 - 41.0	0.58 **	-0.19	0.04



のものでは評価しにくい河川環境の状態が良く反映されていた。

### (3) パラメータと既存の生物指標の相関関係

表-4にパラメータと既存の生物指標の相関分析の結果を示した。一般に、バイオマス、総個体群密度、多様性指数、種数が高い群集ほど生息状態が健全とされる。環境収容力Kはすべての生物指標と有意な正の相関があった。よって、環境収容力Kは群集の健全さと共に高まる性質を持つパラメータと言える。また、このことから逆に、前述した環境収容力が高い河川環境の特徴(高いDO, 低いSS, 上流, 小規模)を有する群集ほど生息状態が健全になると考えられる。

また、比増加速度rはバイオマスと負の相関が見られた。この相関は、平均的にバイオマスが高い状態で経年推移している群集の方が増加速度が低くなる傾向を説明している。このことから、バイオマスが高い群集に対して一時的なインパクト(土木工事等)を与えてバイオマスを低下させた場合、より長い回復時間を要することが推測される。したがって、バイオマスが高い群集に対して人為的にインパクトを与える際には、その回復速度の観点からもより慎重になる必要があると言える。

## 4. 結論

本研究では底生動物のバイオマスの経年変化を表すモデルとして、決定論的に密度依存性を表現するGompertzモデルに環境変動を表す確率変動成分を組み合わせたモデルを選択した。そして、ケーススタディーとして東京都内に分布する70の底生動物群集を対象にしてモデルパラメータ(環境収容力K, 比増加速度定数r, 変動強度s)による動態特性の把握を行い、パラメータと河川環境および既存の生物指標の関係を明らかにした。本研究の主な結論を以下にまとめる。

- ・最尤推定法により上記70群集のパラメータ推定を行い、環境収容力Kは54-79479[mg/m<sup>3</sup>]、変動強度sは0.13-5.85[-]、比増加速度rは0.02-6.40[/year]の範囲でそれぞれ推定された。
- ・東京都では、バイオマスの維持に適した河川環境であっても、環境収容力Kには約80[g/m<sup>3</sup>]程度の上限值が存在した。
- ・8月期の群集は他の季節の群集よりも経年変化の変動強度sが比較的高かった。
- ・生息環境の溶存酸素濃度(DO)が低い群集ほど環境

収容力Kが低く、変動強度sが高い傾向があった。また、浮遊物質(SS)が高い生息環境ほど環境収容力Kが低くなっていた。

- ・海水が流入する地点の群集ほど、環境収容力Kの値が低く、変動強度sの値が高くなる傾向が見られた。
- ・下流側に進み、河川の規模が大きくなるほど環境収容力Kは小さくなる傾向があった。
- ・バイオマスの動態特性を表すパラメータのうち、環境収容力Kと変動強度sはバイオマスそのものでは評価しにくい河川環境の状態が良く反映されていた。
- ・環境収容力Kは群集の健全さ(バイオマス, 総個体群密度, 多様性指数, 分類数)と共に高まる。

謝辞: 本稿は、東京都が実施した水生生物および水環境調査で得られたデータをもとに、独自の解析を行った結果をまとめたものである。本研究の遂行にあたり東京都環境局の風間真理氏から多大なご助言や貴重な文献を頂いた。また、本研究の一部には平成14年度文部科学省科学技術研究費補助金(特別研究員奨励費)を使用した。ここに記して感謝の意を表す。

## 付録1 最尤推定法による時系列データとパラメータの関係式の導出

i=1, 2, ..., n-1に関して、i年目のバイオマス $x_i$ がその $\tau$ 年後に $x_{i+\tau}$ に変化する確率 $P(x_{i+\tau}|x_i, \tau, K, r, s)$ を全て乗じた尤度関数Lは

$$L = P(x_{1+\tau}|x_1, \tau, K, r, s) \times P(x_{2+\tau}|x_2, \tau, K, r, s) \times \dots \times P(x_n|x_{n-\tau}, \tau, K, r, s)$$

となる。本文中の式(2)を考慮すると

$$L = \frac{1}{x_{1+\tau} \dots x_n} \left( \frac{A}{\pi} \right)^{\frac{n-\tau}{2}} \exp \left[ -A \sum_{i=1}^{n-\tau} \{U(x_i)\}^2 \right]$$

となる。ただし、

$$U(x_i) = \ln \frac{x_{i+\tau}}{x_i} \left( \frac{K}{x_i} \right)^{\exp(-r\tau)}$$

$$A = r/s^2 (1 - e^{-2r\tau})$$

である。したがって、対数尤度関数は

$$\ln L = - \sum_{i=1+\tau}^n \ln x_i + \frac{n-\tau}{2} \ln \left( \frac{r}{\pi s^2 (1 - e^{-2r\tau})} \right) - \frac{r}{s^2 (1 - e^{-2r\tau})} \sum_{i=1}^{n-\tau} \left\{ \ln \frac{x_{i+\tau}}{x_i} \left( \frac{K}{x_i} \right)^{\exp(-r\tau)} \right\}^2 \quad (7)$$

となる。推定値を求めるには、この対数尤度関数を最大にすれば良いので、式(7)の両辺を各パラメータに関して微分して0となる値を求める。

Kで微分した場合、

$$\frac{\partial \ln L}{\partial K} = -A \sum_{i=1}^{n-\tau} 2 \left\{ \ln \frac{x_{i+\tau}}{K} \left( \frac{K}{x_i} \right)^{\exp(-r\tau)} \right\} \left\{ \frac{1}{K} - \frac{e^{-r\tau}}{K} \right\} = 0$$

となり、 $1/K - e^{-r\tau}/K \neq 0$ 、 $A \neq 0$ を考慮すると

$$\sum_{i=1}^{n-\tau} \ln \left\{ \frac{x_{i+\tau}}{K} \left( \frac{K}{x_i} \right)^{\exp(-r\tau)} \right\} = 0$$

となる。この式を更に変形すると本文中の式(4)が得られる。

次に、式(7)をsで微分した場合、

$$\frac{\partial \ln L}{\partial s} = -\frac{n-\tau}{s} + \frac{2r}{s^2(1-e^{-2r\tau})} \sum_{i=1}^{n-\tau} \left\{ \ln \frac{x_{i+\tau}}{K} \left( \frac{K}{x_i} \right)^{\exp(-r\tau)} \right\}^2 = 0$$

となり、まとめると本文中の式(5)が得られる。

最後に、式(6)をrで微分した場合、

$$\frac{\partial \ln L}{\partial r} = \frac{n-\tau}{2} \frac{1-e^{-2r\tau}(1+2r)}{r(1-e^{-2r\tau})} - \frac{1-e^{-2r\tau}(1+2r)}{s^2(1-e^{-2r\tau})^2} \sum_{i=1}^{n-\tau} \left\{ \ln \left[ \frac{x_{i+\tau}}{K} \left( \frac{K}{x_i} \right)^{\exp(-r\tau)} \right] \right\}^2 + \frac{2r}{s^2(1-e^{-2r\tau})} \sum_{i=1}^{n-\tau} \ln \left( \frac{x_i}{K} \right) \ln \left[ \frac{x_{i+\tau}}{K} \left( \frac{K}{x_i} \right)^{\exp(-r\tau)} \right] = 0$$

となる。本文の式(5)を代入すると

$$\frac{n-\tau}{2} \frac{1-e^{-2r\tau}(1+2r)}{r(1-e^{-2r\tau})} - \frac{1-e^{-2r\tau}(1+2r)}{s^2(1-e^{-2r\tau})^2} \frac{s^2(n-1)(1-e^{-2r\tau})}{2r} + \frac{2r}{s^2(1-e^{-2r\tau})} \sum_{i=1}^{n-\tau} \ln \left( \frac{x_i}{K} \right) \ln \left[ \frac{x_{i+\tau}}{K} \left( \frac{K}{x_i} \right)^{\exp(-r\tau)} \right] = 0$$

となる。左辺第1項目と2項目は互いに打ち消し合うので、

$$\sum_{i=1}^{n-1} \ln \left( \frac{x_i}{K} \right) \ln \left[ \frac{x_{i+1}}{K} \left( \frac{K}{x_i} \right)^{\exp(-r)} \right] = 0$$

とまとめられる。この式は

$$(n-\tau)(1-e^{-r\tau})(\ln K)^2 - \ln K \sum_{i=1}^{n-\tau} \left\{ \ln \left[ \frac{x_{i+\tau}}{x_i \exp(-r\tau)} \right] \right\} - (1-e^{-r\tau}) \ln K \sum_{i=1}^{n-\tau} \ln x_i + \sum_{i=1}^{n-\tau} \left\{ \ln x_i \ln \left[ \frac{x_{i+\tau}}{x_i \exp(-r\tau)} \right] \right\} = 0 \quad (8)$$

に変形される。式(8)の $\ln K$ に本文中の式(4)の右辺を代入する。すると、式(8)の左辺第1項と第2項が互いに打ち消しあい、

$$-\frac{1}{(n-\tau)} \sum_{i=1}^{n-\tau} \left\{ \ln \left[ \frac{x_{i+\tau}}{x_i \exp(-r\tau)} \right] \right\} \sum_{i=1}^{n-\tau} \ln x_i + \sum_{i=1}^{n-\tau} \left\{ \ln x_i \ln \left[ \frac{x_{i+\tau}}{x_i \exp(-r\tau)} \right] \right\} = 0$$

となる。この式を $e^{-r\tau}$ に関してまとめると本文中の式(3)が得られる。

## 付録2 0 [mg/m<sup>2</sup>]のデータに対する近似値の代用がパラメータ推定に与える影響

ここでは、適用限界①に当てはまった10群集のうち、St.2(8月期)の1群集を例に考える。なお、St.2(8月期)は、12年間のうちバイオマスが0 [mg/m<sup>2</sup>]になったのは1988年のみである。ここで、0 [mg/m<sup>2</sup>]の1988年のバイオマスに12年間の算術平均を10<sup>-1</sup>倍、10<sup>-2</sup>倍・・・10<sup>-9</sup>倍した値を代用してパラメータ(K, s, r)を推定した。その結果、算術平均に乗じた倍率を小さくするに伴い、Kとrの推定値は増加し、sの推定値は低下した(図-5)。したがって、0 [mg/m<sup>2</sup>]のデータに代用する値の大きさが推定結果に大きく影響することが明らかになった。この傾向はSt.2(8月期)に限らず、10群集すべてについて見られた。以上より、時系列に0 [mg/m<sup>2</sup>]にパラメータを推定するために他の値を代用すると、代用した値の大きさが推定値に大きく影響するため、適切ではないことがわかった。

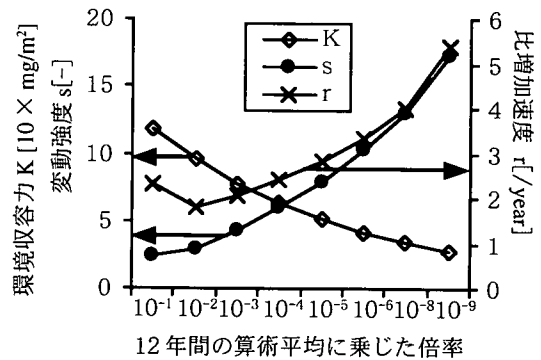


図-5 St.2(8月期)において、0 [mg/m<sup>2</sup>]の年に、12年間の算術平均を10<sup>-1</sup>倍、10<sup>-2</sup>倍・・・10<sup>-9</sup>倍した値をそれぞれ代用した時のパラメータ推定値(K, s, r)の倍率に伴う変化

## 参考文献

- 1) 大町利勝, 国土交通省河川局: 注釈河川法, 国際建設技術協会, pp.105, 1999.
- 2) 島谷幸宏: 近年の河川環境の変化と河川整備, 河川環境の保全と復元, 鹿島出版会, pp.2-10, 2000.
- 3) 建設省河川局河川環境課: 河川水辺の国勢調査年鑑(平成11年度・河川版), 山海堂, pp. 69, 2001.
- 4) 仙台市下水道局: 広瀬川水族棲息環境調査報告書, pp. 1-44, 1989.
- 5) 谷田一三: 水生昆虫で河川環境を見る, 第31回日本水環境学会セミナー講演資料集, pp. 50-71, 1977.
- 6) Hauer, F. R. and Lamberti G. A.: *Methods in Stream Ecology*, Academic Press, pp. 339-369, 1996.
- 7) Barbour, M. T., Gerristen, J. T., Snyder, B.D. and Stribring, J.B.: Rapid Bioassessment Protocols For Use in Streams and Wadeable Rivers: Periphyton, *Benthic Macroinvertebrates and Fish*, EPA, 2001.
- 8) Yoshimura, C., Kumagai, Y., Fukushi, K. and Omura, T.: Ecological Co-inhabitation Index (ECI) as a Management Tool for the Ecosystem Preservation in River, *Water Science and technology*, Vol. 43-44, pp. 161-170, 2001.
- 9) 御勢久右衛門: 大和吉野川における瀬の底生動物群集の遷移, 日本生態学会誌, Vol. 18, No.4, pp. 147-157, 1968.
- 10) 小松典: 溪流の瀬における極相の底生動物群集の季節変動および年次変動, 日本生態学会誌, Vol. 25, No.3, pp. 43-49, 1975.
- 11) Niemi, G. J., Devore, P., Detenbeck, N., Taylor, D., Lima, A. and Pastor, J.: Overview of Case Studies on Recovery of Aquatic System from Disturbance, *Environmental Management*, Vol. 14, No.5, pp.571-587, 1990.
- 12) Yount, J. D. and Niemi G. J.: Recovery of lotic communities and ecosystems from disturbance - a narrative review of case studies. *Environmental Management*, Vol. 14, No.5, pp.547-569, 1999.
- 13) 巖佐庸: 数理生物学入門 - 生物社会のダイナミクスを探る, 共立出版, pp.571-587, 1998.
- 14) Hakoyama, H., Iwasa, Y. and Nakanishi, J.: Comparing Risk Factors for Population Extinction, *J. theor. Biology*, Vol. 204, pp.327-336, 2000.
- 15) Hakoyama, H. and Iwasa, Y.: Extinction Risk of a Density-dependent Population Estimated from a Time Series of Population Size, *J. theor. Biology*, Vol. 204, pp.337-359, 2000.
- 16) 楠田哲也, 巖佐庸: 生態系とシミュレーション, pp.31-43, 2002.
- 17) 水野信彦, 御勢久右衛門: 河川の生態学, 築地書館, pp.32-99, 2000.
- 18) 新名史典: 河川昆虫群集の食物網 多様性と動態, 海洋と生物, Vol. 107, No. 6, pp. 434-440, 1996.
- 19) Allan, J. D.: *Stream Ecology*, Kluwer Academic Publishers, pp.131-237, 2000.
- 20) Scarsbrook, M. R.: Persistence and stability of lotic invertebrate communities in New Zealand, *Freshwater Biology*, Vol. 47, pp.417-431, 2002.
- 21) Taylor, C. M. and Warren, M. L. J.: Dynamics in species composition of stream fish assemblages: environmental variability and nested subsets, *Ecology*, Vol. 82, No.8, pp.2320-2330, 2001.
- 22) Goel N. S., Richter-Dyn N. (寺元英訳): 生物学における確率過程の理論, 産業図書, pp.140-154, 1978.
- 23) Pielou E. C. (南雲甚一, 合田周平, 藤村貞夫訳): 数理生態学, 産業図書, pp. 23-27, 1974.
- 24) Waters. T. F.: Secondary production in inland waters, *Advanced in Ecological Research*, 10, pp.91-164, 1977
- 25) Kleinbaum, D. G., Kupper, L. L. and Muller, K. E.: *Applied Regression Analysis and Other Multivariable Method*, Duxbury Press, pp.483-496, 1988.
- 26) 東京都環境保全局水質保全部, 水生生物調査結果報告書, 1988-1999.
- 27) Malmqvist, B.: Aquatic invertebrates in riverine landscapes, *Freshwater Biology*, Vol.47, pp.679-694, 2002.
- 28) Bravard, J., Amorous, C. and Pautou, G.: Impact of civil engineering works on the successions of communities in fluvial system, *OIKOS*, Vol.47, pp. 92-111, 1986.
- 29) 玉井信行, 水野信彦, 中村俊六: 河川生態環境工学, 東京大学出版会, pp. 312, 1993.
- 30) 東京都環境保全局: 公共用水域及び地下水の水質測定結果, 1987-1998.
- 31) Simpson, E. H.: Measurement of diversity, *Nature*, Vol. 163, No.4148, pp.688, 1949.
- 32) 津田松苗: 水生昆虫学, 北隆館, pp. 238-241, 1983.
- 33) 東京都環境保全局水質保全部: 東京の川の生きものと環境 - 河川水生生物総合解析超過報告書(その2), pp. 7, 1998.
- 34) 有田正光, 池田裕一, 中井正則, 中村由行, 道奥康治, 村上和男: 河口部の環境, 水圏の環境, 東京電気大学出版会, pp. 360-365, 1998.

(2002. 7. 18 受付)

## EVALUATION FOR DYNAMICS OF BENTHIC FAUNAL COMMUNITIES IN RIVERS WITH ECOLOGICAL PARAMETERS

Kozo WATANABE, Chihiro YOSHIMURA, Takashi OGAWARA and Tatsuo OMURA

In order to evaluate annual dynamics of biomass for benthic faunal community, the ecological parameters (Carrying Capacity,  $K$ ; Specific Growth Rate,  $r$ ; Oscillation Intensity,  $s$ ) of benthic faunal communities at the 70 river sites in the Tokyo metropolitan area were estimated. As a result, the value of  $K$ ,  $r$ ,  $s$  were in the range of 54 -79479 [ $\text{mg}/\text{m}^2$ ], 0.02 -6.40 [ $/\text{year}$ ], and 0.13-5.85 [-], respectively. The statistical analysis revealed the two parameters,  $K$  and  $s$ , were related to physical and chemical factors in their habitats (e.g., dissolved oxygen and suspended solid concentrations, and discharge).