

学 位 論 文 題 名

Ecology and current status of white-spotted charr
with special reference to the impact of
habitat fragmentation by damming

イワナの生態と現状：ダム建設による生息場所分断化の影響)

学位論文内容の要旨

現在、日本のほとんどの河川はダム等の人工工作物により寸断されている。特に渓流域では、土砂管理のために砂防ダムが多数設置されており、溪流魚の生息場所分断化が著しく進行している。日本の溪流に生息する代表的な魚類であるサケ科魚類は、そのほとんどが海との関係を顕在的もしくは潜在的に持つ生活史を送っている。そのため、砂防ダムは移動障害物となり、溪流魚の生活史に多大な影響を与えていると考えられる。さらに、ダム上流域に位置する個体群は完全に隔離されるため、個体群サイズの縮小や遺伝的多様性の消失を伴い、集団が局所的に絶滅に至る可能性が高くなると考えられる。しかし、上述のような懸念がもたれながらも、砂防ダムが溪流魚に与える影響を実証する研究は行われてこなかった。

本研究では、日本の溪流で最もポピュラーなイワナ *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) をモデルケースとして、砂防ダム建設による生息場所分断化がイワナの生活史および個体群維持に与える影響を明らかにすることを目的とした。最初に、1) 北海道南部におけるイワナの生活史の概要を明らかにした。次に、2) 砂防ダム上流部に隔離された集団の生活史変化、並びにそのメカニズムを明らかにした。最後に、3) 砂防ダム上流部に隔離された局所個体群の絶滅リスクについて評価した。

1. イワナの生活史

北海道南部を流れる人住内川において、1997～1999 年にかけて実施したのべ4114 個体の標識再捕調査の結果に基づき、イワナの生活史を明らかにした。イワナには、海洋で生活を送った後に成熟する降海型と一生を河川内で生活す

る河川残留型の2つのタイプが存在した。毎年4月初旬に、尾叉長 160-200 mm に達した2⁺~4⁺齢魚の中に銀毛化し降海する個体が認められた。銀毛個体は3⁺齢魚が中心で、メスに性比が偏っていた。降海した銀毛個体は海洋で急速に成長し、その年の繁殖期である10月には尾叉長 260-290 mm に達し回帰した。3年連続で回帰し多回繁殖する降海型も確認され、降海2回目の個体で尾叉長 310-340 mm、降海3回目の個体で尾叉長 350-380 mm に達した。一方、降海せずに繁殖する河川残留型は1⁺~3⁺齢で成熟を開始した。降海型と同様に、河川残留型にも3年連続で繁殖する個体が確認された。河川残留型は成長のバラツキが非常に大きく、1⁺齢魚で尾叉長 100-170 mm、2⁺齢魚で 120-210 mm、3⁺齢魚で 150-250 mm、4⁺齢魚で 170-260 mm、5⁺齢魚で 180-270 mm であった。また、50%成熟尾叉長(成熟臨界サイズ)は性別および年齢で異なり、オスの場合は、1⁺齢魚で 149 mm、2⁺齢魚で 136 mm、3⁺齢魚で 123 mm、メスの場合は、1⁺齢魚で 171 mm、2⁺齢魚で 158 mm、3⁺齢魚で 146 mm であった。すなわち、高齢であるほど、オスであるほど、成熟臨界サイズが小さかった。

2. 砂防ダム建設による生活史変化

砂防ダム上流部に生息する個体群の生活史変化を調べるため、築造されてから20~30年の砂防ダム上流部と下流部で、諸々の生活史形質の比較を行った。対象としたダム上流部は、ダム建設以前には降海型が十分に遡上できた場所に限った。調査は、北海道南部を流れる原木川、亀川および見市川において、1996~1998年にかけて行った。ダム下流部では、尾叉長 250-400 mm の降海型が主たる産卵親魚であり、総産卵量の87%が降海型に依存していた。一方、ダム上流部は尾叉長 140-270 mm の河川残留型でのみ個体群が維持されていた。河川残留型の出現頻度はダム上流部で著しく高かった。一方、銀毛個体の出現頻度はダム上流部で著しく低く、ダム下流部の約10%に過ぎなかった。ダム上流部では0⁺齢魚の密度が著しく低く、初期成長が良かった。また、ダム上流部では全年齢群を通じ成熟率が高く、早熟化していることが示唆された。

次に、ダム上流部と下流部の個体群を特定水域に移植することにより、同一密度条件においた場合の生活史形質を比較した。移植実験は、原木川の支流の砂防ダム上流部と自然滝上流部の2地点で行った。1997年と1998年に、原木川本流部のダム上流部と下流部で採捕した0⁺齢魚を、脂鰭切除によるグループ標識を施し移植場所に放流した。2000年まで継続的に放流個体を追跡した結果、ダム下流群の方が僅かに良い成長を示した。ダム上流群と下流群で成熟率に有意差はなく、河川残留型および銀毛個体の頻度にも有意差は認められなかった。一方、放

流地点からの移動距離にはダム上流・下流群間で相違が認められ、ダム上流群の方が下流方向への移動が有意に少なかった。

以上の結果より、砂防ダム上流部のイワナ個体群は低い降海性を示すことが明らかとなった。さらに、これらの生活史変化は、遺伝的基盤によるのではなく、降海型の消失による自種の密度低下によってもたらされた初期成長の増大に起因する部分が大きいと考えられた。一方で、同一環境下においても0⁺齢魚の移動様式に有意差が認められたことから、ダム上流部では遺伝的に下流方向へ移動しにくい個体に自然選択が働いていることも示唆された。

3. 砂防ダム建設による絶滅リスク

砂防ダム上流部における個体群存続の現状を把握するため、1999年の6～10月に北海道南部の19水系に設置されている52基の砂防ダム上流部において、イワナ生息の有無を調べた。その結果、34のダム上流部でイワナの生息が認められたが、17のダム上流部ではイワナの生息が認められなかった。さらに、流域面積が大きいほど、ダムの設置年代が新しいほど、ダム上流部にイワナの生息している確率が高かった。

砂防ダム上流部に隔離された個体群の遺伝的多様性を評価するため、原木川、見市川および人住内川に設置された合計8基の砂防ダム上流部と下流部で標本採集を行い、マイクロサテライトDNAを用いて遺伝解析を行った。その結果、ダム上流部の方が下流部よりもヘテロ接合体頻度が低く、対立遺伝子数も少なかった。殊に、流域面積が小さく設置年代が古いダム上流部ほどヘテロ接合体頻度が低く、対立遺伝子数も少なかった。また、ヘテロ接合体頻度と形態形質の左右非対称度FAの間には負の相関が認められた。さらに、ダム下流部の個体群を任意交配する無限集団と仮定することでダム上流部の有効個体数 N_e を推定した結果、 N_e と流域面積には正の相関関係が認められ、流域面積が最も小さい0.64km²の場所では $N_e=7$ 個体、最も大きい33.6km²の場所では $N_e=283$ 個体と推定された。

遺伝的多様性の低下と適応度形質との関連性を明らかにするため、遺伝的多様性の異なる7個体群を特定水域に移植することにより、同一条件においた場合の成長率と生存率を比較した。移植実験は、見市川支流の自然滝上流部で行った。2000年に見市川の6基のダム上流部とダム下流部で採捕した0⁺齢魚を、コードワイヤータグによる個体識別を施し移植場所に放流した。2001年に再捕を行い、除去法で個体数推定を行った。その結果、ダム下流群の方が僅かに良い成長を示したが、遺伝的多様性と成長率および生存率との相関関係は有意でなかった。

環境の確率性と人口学的確率性の両方を組み入れた個体ベース生活史モデル

を作成し、さまざまな環境収容力において個体群動態のシミュレーションを行った。その結果、個体群の存続確率は環境収容力の大小に強く依存し、95%確率で100年間個体群を維持するためには成魚の環境収容力が250尾以上必要であることが示唆された。なお、ダムにより隔離された個体群の平均個体数は129-516尾であり、250尾を下回る個体群は現実によく存在する。さらに感度分析の結果、0⁺齢魚の生存率や産卵数よりも、成魚期(>1⁺齢魚)の生存率が個体群存続に関わる重要なパラメータであることが明らかとなった。

以上の結果より、砂防ダム上流部に隔離された小さな個体群は、絶滅リスクが非常に高いことが明らかとなった。分子遺伝学的解析によりダム上流部では遺伝的多様性が低下していることが認められたが、それに伴う適応度形質の劣化は顕著ではなかった。一方、個体群動態シミュレーションでは人口学的確率性や環境の確率性が個体群存続可能性を著しく低下させた。これまでの定説どおり、遺伝的劣化よりも、人口学的確率性や環境の確率性が絶滅リスクを高めている主たる要因であると考えられた。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 菅 野 泰 次

副 査 助教授 後 藤 晃

副 査 助教授 西 村 欣 也

副 査 教 授 埴 山 雅 秀 (北海道東海大学)

学 位 論 文 題 名

Ecology and current status of white-spotted charr with special reference to the impact of habitat fragmentation by damming

イワナの生態と現状：ダム建設による生息場所分断化の影響)

日本のほとんどの河川には砂防ダムが多数設置されており、溪流魚の生息場所分断化が著しく進行している。ダム上流域に位置する個体群は完全に隔離されるため、個体群サイズの縮小や遺伝的多様性の消失を伴い、集団が局所的に絶滅にいたる可能性が高くなると考えられる。本論文はイワナをモデルケースとして、砂防ダム建設による生息場所分断化がイワナの生活史および個体群維持に与える影響を明らかにすることを目的とした研究である。結果は次のように要約される。

1997-1999 年に行った 4,114 個体の標識再捕調査から次のことが明らかになった。毎年 4 月初旬に、尾叉長 160-200mm に達する 2～4 歳魚の中に銀毛化し降海する個体が認められた。銀毛個体は 3 歳魚が中心で、性比が雌に偏っていた。一方、河川残留型は 1～3 歳で成熟を開始した。残留型は成長のばらつきが大きく、性比は雄に偏っていた。50% 成熟尾叉長 (成熟臨界サイズ) は、雄の方が、また高齢であるほど、臨界サイズが小さかった。ダム上流部に隔離された個体群は、0 歳魚の密度が著しく低く、初期成長がよかった。河川残留型の出現頻度はダム上流部で著しく高く、一方、銀毛個体の出現頻度はダム上流部で著しく低く、ダム下流部の 10% にすぎなかった。

ダム上流部と下流部の個体群を特定水域に移植する実験により、同一密度条件で飼育した場合の生活史形質を比較した。ダム下流群の方が僅かによい成長を示した。成熟率には有意差がなく、河川残留型および銀毛個体の出現頻度にも有意差は認められなかった。一方、放流地点からの移動距離は、ダム上流群の方が下流方向への移動が有意に少なかった。以上のことから、これらの生活史変化は、遺伝的基盤によるのではなく、降海型の消失による自種の密度低下によってもたらされた初期成長の増大に

起因する部分が大きいと考えられた。

1999年6～10月に北海道南部の19水系に設置されている52基の砂防ダム上流部において、イワナの生息の有無を調べた結果、流域面積が大きいほど、ダム設置年代が新しいほど、ダム上流部にイワナの生息している確率が高かった。遺伝解析では、ダム上流部の方が下流部よりヘテロ接合体頻度が低く、これと相関して形態形質の左右非対称性が大きかった。ダム上流部個体群の有効個体数(N_e)は7～283個体と推定された。環境の確率性と人口学的確率性の両方を組み入れた個体ベース生活史モデルにより、さまざまな環境収容力において個体群動態のシミュレーションを行った結果、個体群の存続確率は環境収容力の大きさに依存し、95%確率で100年間個体群を維持するためには、環境収容力が250尾以上必要であることが示唆された。現実には、ダムで隔離された個体群の平均個体数は129～516尾であり、250尾を下回る個体群は多く存在する。感度分析の結果、0歳魚の生存率や産卵数よりも、成魚期の生存率が個体群存続の重要なパラメータであることが分った。

以上の結果から、砂防ダム上流部に隔離された個体群は、絶滅リスクが非常に高いことが知られた。分子遺伝学的解析によりダム上流部では遺伝的多様性が低下していることが認められたが、それに伴う適応的形質の劣化は顕著ではなかった。個体群動態シミュレーションでは、人口学的確率性や環境の確率性が個体群存続可能性を著しく低下させた。遺伝的劣化よりも、人口学的確率性や環境の確率性が絶滅リスクを高めている主たる要因であることが分った。

以上に述べた通り、本研究は砂防ダム上流部に隔離されたイワナ個体群は、絶滅リスクが非常に高いこと、また、遺伝的劣化よりも個体群サイズや環境の確率性が、絶滅リスクを高めている主たる要因であること等を明らかにしたもので、イワナの生活史および生息域について、ダム建設の影響をデータによって証明した保全生物学的な貢献が評価される。審査員一同は、本論文が博士の学位に値するものであることを認め、2002年2月1日に本論文について公開発表審査を行った。その結果、12名の出席教官全員から合格の判定を得、さらに2月19日に開催された水産科学研究科教授会において、教授会構成員の全員が、本論文が博士（水産科学）の学位を授与される資格のあるものと判定した。