

令和 4 年 5 月 6 日現在

機関番号：82114

研究種目：若手研究

研究期間：2018～2021

課題番号：18K18226

研究課題名（和文）河川性魚類のダム湖の移動可能性と孤立個体群の存続に必要な生息域サイズの解明

研究課題名（英文）Permeability of dam reservoirs for stream fishes and population variability in isolated tributaries

研究代表者

末吉 正尚（SUEYOSHI, Masanao）

国立研究開発法人土木研究所・土木研究所（つくば中央研究所）・専門研究員

研究者番号：70792927

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 2,900,000円

研究成果の概要（和文）：貯水機能を有するダムが河川に建造されると、ダム上流に大きな湖（ダム湖）が形成される。ダム湖は本来は流れている水をせき止めた止水環境になるため、河川の生き物の生息地として適さない可能性がある。本研究では、ダム湖と流水河川に注ぐ支川の魚類を調べることで、ダム湖が河川性魚類の移動を阻害しているかどうか検証した。結果、ダム湖の支川の魚類は流水河川の集団よりも種数が少なく、特に支川が短いほど減少する傾向がみられた。また遺伝子解析から、ダム湖の支川の集団（個体群）は流水河川の集団よりも遺伝的に分化していたことが示された。以上より、ダム湖は河川性生物の交流を妨げ、支川の魚類個体群を消失させる可能性がある。

研究成果の学術的意義や社会的意義

近年、老朽化したダムの補強や激化する気候変動に対応するため、全国各地のダムで再開発事業が進められている。再開発では、主に貯水容量が増やされる傾向にあるため、ダム湖が河川生物に及ぼす影響を明らかにすることで、再開発時の影響を正しく評価し、緩和策の検討が可能となる。本研究の成果は、ダム湖という表面上は水でつながっている環境が流水を好む河川性魚類の移動を阻害していることを示唆した。

研究成果の概要（英文）：Dam impoundment is unsuitable habitat for lotic organisms and may disrupt individual movements among tributaries flowing into the impoundment. In this study, we examined fish assemblages in the tributaries that flowed into each of the lentic dam impoundments and the lotic mainstream to verify whether the dam impoundment impedes the migration of riverine fish species. The species richness of fish assemblages in the tributaries of the dam impoundment was lower than that in the flowing river. The reduction was larger as the tributaries became smaller. Genetic analysis indicated that the populations in the tributaries of the dammed impoundment were more genetically differentiated than those in the flowing rivers. In conclusion, dammed impoundments would impede the movement of riverine fishes and cause the extinction of local populations in the tributaries.

研究分野：応用生態学

キーワード：分断化 生息地 淡水魚 人為影響 生態系管理

## 様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

種数面積関係に代表されるように、生息地のサイズは多様な生物が生息・存続するための重要な規定要因であり (Arrhenius 1921)、大きな生息地は長期的な種の存続に十分な個体数 (個体群サイズ) が維持される必要条件である (Brown 1971)。一方で、近年の人為的な自然環境の改変は、生物の生息地を小さく孤立させ、多くの種の局所的な絶滅を引き起こしてきた (Kuussaari et al. 2009)。孤立した個体群が存続するためには、残された生息域のサイズに加えて、他の孤立個体群との個体の交流が重要となる。孤立した生息域間の移動やサイズと個体群の存続性に関する研究は島嶼生態系や森林生態系において発展してきたが、河川生態系では研究例が少ない。その理由の一つとして、島嶼のような明確な生息域 (島) とその周囲に存在する障壁 (海) の定義が難しいことが挙げられる。ダムは連続した河川を分断化する障壁として、河川における種-面積関係や生息域の断片化による負の影響を検証する研究対象として注目されてきた。実際に、ダム上下流の生物の移動を阻害すること、断片化された河川区域では局所個体群の消失が引き起こされていることが報告されている。加えて、多くの研究が注目してきたダム上下流方向の分断だけでなく、ダムによって形成された止水的環境であるダム湖が、流水を好む種にとって移動の障壁となる可能性が指摘されている。実際に、海外のわずかな研究によって、ダム湖が河川性魚類の交流阻害となっている可能性が報告されている (Hudman & Gido 2013; Fluker et al. 2014)。この現象は、ダム上流の孤立個体群の保全を考える上で非常に重要である。ダム湖が障壁となっている場合、ダム上流の個体群はダム下流とだけでなく、ダム湖を挟んだ他の支流からも孤立するからである。そこで本研究では、支流を孤立した生息域、ダム湖を孤立生息域間の障壁と仮定し、支流に生息する各魚種の出現確率と生息域サイズとの関係を明らかにするとともに、支流個体群間の移動性を遺伝的構造から明らかにした。

### 2. 研究の目的

本研究では、研究の焦点であるダム湖を有する河川と、比較対象としてダムは存在するがダム湖がほとんど存在しない河川において、両河川に流入する支流の魚類相データならびに、生態学的特性の異なる 2 種の遺伝子データから、以下の 2 つの問いを明らかにすることを目的とした。

問 1. ダム湖は河川性魚類にとって移動困難な障壁となるのか?

仮説 1. ダム湖の移動可能性は魚類によって異なり、緩やかな流れを好む種はダム湖も生息域として利用し支流間の遺伝子流動度は高くなる。逆に、速い流れを好む種はダム湖が移動障壁となり支流間の遺伝子流動度は低くなる。

問 2. 支流の孤立個体群は生息域サイズが小さいほど消失しやすくなるのか?

仮説 2. ダム湖によって周囲からの移入が阻害されている場合、小さい生息域ほど種数は少なくなると考えられる。また、問 1 と同様に種の特長 (繁殖特性や生息密度) によって消失のしやすさは異なると考えられる。

### 3. 研究の方法

#### (1) 調査手法

岐阜県を流れる木曾川および飛騨川の 2 河川を対象に魚類調査と遺伝子解析用の組織採取を行った。飛騨川は木曾川の最も大きい支川であり、分岐点より上流約 4~6km に木曾川、飛騨川ともにダムが存在する。さらに、そのダムから上流約 24~36km に別のダムが存在し、ダムに挟まれた区間となっている。ダムの竣工年数は、飛騨川が 1925~1936 年、木曾川が 1936~1943 年であり、約 70~90 年経過している。木曾川本川は、その区間がほぼダム貯水池の湛水区間であったが、飛騨川本川は湛水区間が短く、ほぼ流水区間であった。それぞれの区間で調査した支流は、飛騨川が 8 支流、木曾川本川が 11 支流であり、流域面積はそれぞれ 1.7~289.5 km<sup>2</sup>、1.8~45.9 km<sup>2</sup> であった。上記 19 支流で 2017~2020 年秋季に魚類採捕を行い、支流の規模に応じて調査地点数を増やした。各調査地で川幅の 10 倍の長さのリーチを設定し、エレクトリックショッカー (LR-24, Smith-Root Inc.) を用いてシングルパスの定量調査を行った。採捕した個体は、種と個体数を計数し、放流した。

#### (2) 遺伝子解析

支流間の交流を評価するため、対象支流に広く分布が確認されたカワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* とカワムツ *Nipponocypris temminckii* を対象として、前者は計 10 支流 (飛騨川 5 支流、木曾川 5 支流) から、後者は計 18 支流 (飛騨川 8 支流、木曾川 10 支流) から 6 個体以上鱗を採取した。両種は、ともに平瀬的環境を好むが、カワヨシノボリがより瀬的環境を好む。また、カワムツは移動能力の高い遊泳魚でカワヨシノボリはカワムツに比べると移動能力の低い底生魚である。そのため、これら 2 種の比較は、生態学的特性によるダムの影響の違いを検証するうえで適切である。鱗は 100%エタノールで保存し、実験室において Gentra Puregene Tissue Kit (Qiagen) のプロトコルに従って、遺伝子抽出を行った。抽出した各個体の遺伝子から、ゲノムワイドな一塩基多型 (SNPs) を検出するために、MIG-seq 法を用いたシーケンシングを行った (Suyama & Matsuki 2015)。PCR およびシーケンシングの手順は、Suyama & Matsuki (2015) に従ったが、1st PCR のアニーリング温度を 38 度へ、2nd PCR のサイクル数を 20 サイクルへと変

更した。ライブラリー定量後、DNBSEQG-400 シーケンサーで各断片の両端 100bp の塩基配列を読み取った (リード 1、リード 2)。プライマー配列を除去した 83 塩基を以降の解析に用いた。解析時は独立したリードとして扱い、trimomatic 0.39 (Bolger et al. 2014) を用いて、クオリティチェックを行った。アダプター配列を含む短い配列を除去し、4 塩基幅のスライディングウィンドウ幅で平均クオリティ 15 を閾値としてトリミングを行った。SNP 探索は、Stacks 2.61 (Catchen et al. 2013) を用いて行った。条件設定は以下のとおりである。スタック作成の最小深度オプション (m) = 3、スタック間の最大距離 (M) = 2、カタログ作成時の遺伝子座間の最大ミスマッチ数 (n) = 2、二次リードを揃えるための許容ミスマッチ数 (n) = 4。続いて、populations コマンドを用いて、全サンプル中 80%以上の割合で存在する遺伝子座を抽出し、データセット全体のマイナーアレル数の最小値を 3 に設定した。また、過剰なヘテロ接合性 (>0.6) を示す遺伝子座を除外した。

### (3) 解析手法

支流の魚類種多様性と生息域サイズの関係性を明らかにするために、個体数で希釈した推定種数を応答変数、各支流の流域面積の対数と流入先環境 (ダム湖または流水)、その交互作用を説明変数として一般化線形モデル (GLM) を構築した。誤差構造は正規分布を仮定した。モデル比較は赤池情報量基準 (AIC) を用いて、最小 AIC のモデルとそのモデルとの AIC の差が 2 以下のモデルに含まれる全変数を影響のある変数として最終モデルに組み込んだ。次に、各種の出現確率を応答変数に同様のモデルを構築した。誤差構造は二項分布を仮定した。最終モデルに流入先環境または交互作用が選ばれた種をダム湖による影響を受けやすい種と判断し、両変数が選ばれなかった種との 2 グループに分類し、両グループの生態学的特性を Mann-Whitney の U 検定で 2 群間比較した。比較した生態学的特性は、出現地点での生息密度、一腹卵数 (1 : <1000、2 : 1000~10000、3 : >10000)、寿命 (1 : 短 1 年未満、2 : 中 2 歳までに死亡、3 : 3 歳以上生存)、流速への選好性 (主な生息域の流速 (1 : 小 ため池や淵など、2 : 中 平瀬などの緩流域、3 : 大早瀬などの急流域)) であり、生息密度は調査データから算出し、その他の特性は棗田ほか(2010) を参照にした。

カワヨシノボリとカワムツの遺伝的集団構造を明らかにするために、STRUCTURE2.3.4 (Pritchard et al. 2000) を用いて、木曾川、飛騨川の遺伝集団のクラスター化を行った。2.0 × 10<sup>5</sup> 回の burn-in 後、Markov chain Monte Carlo (MCMC) によるシミュレーションを 3.0 × 10<sup>5</sup> 回実施した。この試行を各 K それぞれにおいて各 3 回繰り返した。シミュレーション後、各 K のデータの確率 (LnP(D)) と Evanno の delta K (Evanno et al. 2005) に基づいて、適切な遺伝集団数を判定した。また、生息域サイズとダム湖の存在が孤立個体群の遺伝的多様性に及ぼす影響を検証するため、遺伝的多様性の指標であるヘテロ接合度の期待値 ( $H_E$ ) を STACKS の populations コマンドを用いて算出し、 $H_E$  を応答変数、各支流の流域面積の対数と流入先環境 (ダム湖または流水)、その交互作用を説明変数として一般化線形モデル (GLM) を構築した。誤差構造は正規分布を仮定した。

## 4. 研究成果

### (1) ダム湖が流入支流の魚類相へ及ぼす影響

GLM による解析の結果、推定種数に対して、支流の流域面積、流入先環境、その交互作用が最終モデルに選ばれた。流域面積は正の関係を示し、ダム湖に注ぐ支流は流水河川に注ぐ支流よりも推定種数が少なかった。また、ダム湖と流水河川の差は、支流の流域面積が小さいほど大きくなり、流域面積約 2km<sup>2</sup> で約 3 種の差がみられた (図 1)。この結果は、ダム湖に注ぐ支流のサイズが大きければ、流水河川に注ぐ支流の魚種数と同等の魚種数が維持されるが、サイズが小さくなると種の消失が起きやすくなることを示している。実際に、種ごとの出現確率を応答変数とした GLM では、全 23 出現種のうち 15 種が、ダム湖またはダム湖と流域面積の交互作用に対して負の関係を示した。一方、8 種はダム湖の影響が確認されなかった。影響がみられなかった種は、タモロコやドジョウ、ナマズなど水路や池沼でも見られる種であった。また遺伝子解析対象種であるカワヨシノボリ、カワムツも流域面積、ダム湖ともに影響がみられなかった。影響の有無間で生態学的特性を比較した結果、生息密度と流速への選好性に違いがみられ、高密度かつ半止水域や止水域にも生息する種がダム湖による分断化の影響を受けていないことが分かった (図 2)。

孤立個体群の消失に関しては、繁殖特性が生息域サイズと強い相関を示すことが報告されている (Perkin et al. 2014)。特に影響を受けやすい種の特性として、水中で産卵し、下流へと卵が流下しながら発生が進む pelagic-spawner が報告されているが、日本では大陸に比べると河川が急流かつ短いためこの特性を有する種は少ない。寿命や一腹卵数などに違いがみられなかった点からも、本調査地では繁殖特性自体よりも、ダム湖を利用 (移動) 可能かどうか、孤立した個体群の個体群サイズが十分大きいかが重要であると考えられる。特に、これまでの河川性魚類と生息域サイズとの関係を調べた研究は、ダム堤体というほぼすべての種の移動が完全に阻害される条件下での検証であり、ダム湖のように、種依存的に移動阻害が生じる可能性のある分断化の影響を多種で比較した研究はわずかである (Fluker et al. 2014)。Fluker et al (2014) も 2 種の遺伝構造からの評価だけであり、生態学的特性との対応は考察にとどまっている。本研究の成果は、流水河川との比較によって、23 種中 15 種と半数以上の種がダム湖による分断化の影響を受けて、局所個体群が消失しつつある可能性を示した。

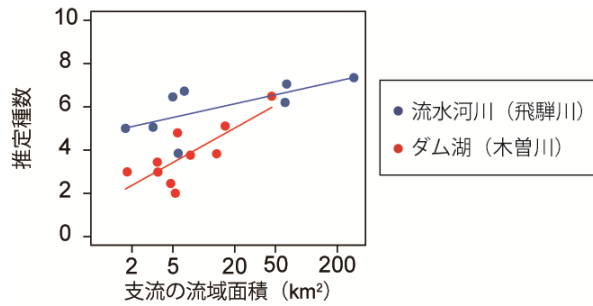


図 1. 流水河川（飛驒川）とダム湖（木曾川）に注ぐ支流の流域面積と魚類種数の関係

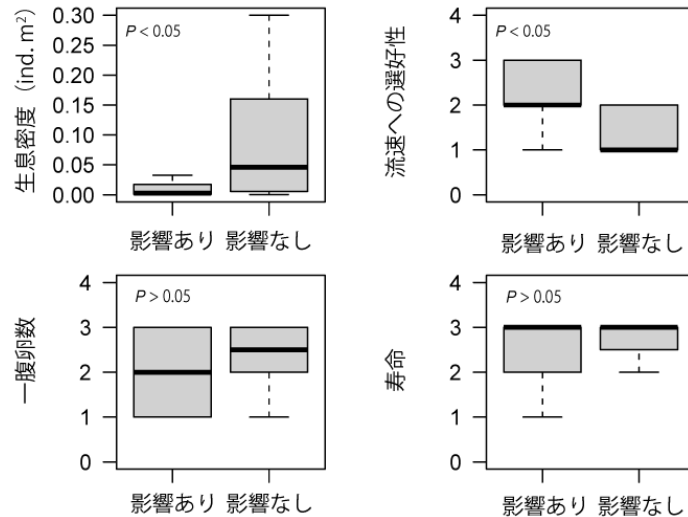


図 2. ダム湖の影響がみられた種とみられなかった種の生態学的特性の比較  
流速への選好性、一腹卵数、寿命の値のクラスは方法を参照。図中の  $P$  値は、Mann-Whitney の  $U$  検定の結果を示す。

(2) ダム湖が流入支流のカワヨシノボリ、カワムツの遺伝的構造に及ぼす影響

STRUCTURE による遺伝集団解析の結果、カワヨシノボリは  $K=10$  で  $\Delta K$  が最も大きく、カワムツは  $K=2$ , 8 の順で  $\Delta K$  が大きくなった。カワヨシノボリは全支流が個別の遺伝クラスターに帰属しており、ダム湖に関係なく、支流ごとに集団が分かれていることが示唆された (図 3)。一方で、カワムツは  $K=2$  の時、飛驒川と木曾川で二つの遺伝クラスターに分かれる傾向がみられ、 $K=8$  の時は、飛驒川は 4 つの遺伝クラスターが混在、木曾川は 8 つのクラスター全てが確認され、飛驒川に比べて、支流ごとに特定のクラスターに帰属する傾向がみられた (図 3)。

GLM による解析の結果、カワムツの遺伝的多様性に対して、支流の流域面積、流入先環境、その交互作用が最小 AIC かつ  $\Delta AIC2$  以下の唯一のモデルとして選ばれた。一方でカワヨシノボリは最小 AIC モデルに流域面積のみ選ばれたが、 $\Delta AIC2$  以下に null モデルが選ばれたため、全説明変数に統計的に有意な影響はみられなかった。カワムツの遺伝的多様性は、流域面積と負の関係をもち、ダム湖 (木曾川) に注ぐ支流の遺伝的多様性が流水河川 (飛驒川) に注ぐ支流の遺伝的多様性よりも低い結果となった。また、種数と同様に、支流の流域面積が小さいほど、遺伝的多様性の減少が大きかった。

これら遺伝的構造の結果は、カワムツがよりダム湖による支流間の交流阻害、孤立化の影響を受けている可能性を示唆している。遊泳能力の高いカワムツの方がダム湖を移動して、支流間の交流が維持できていると考えた仮説とは異なる結果となった。この仮説との違いは、まずカワヨシノボリが、流水河川においても支流単位で遺伝的に分化していることが一つの理由として考えられる。つまり、カワヨシノボリはもともと支流個体群間の交流が盛んでないため、ダム湖による移動阻害の影響が小さかったのだろう。次に、カワムツにとって、ダム湖が流水河川よりも移動しづらい障壁となっている可能性である。しかしながら、調査対象ダム湖 (丸山ダム) では、国土交通省による河川水辺の国勢調査が定期的に行われており、カワムツはダム湖沿岸で広く出現している (河川環境データベース <http://www.nilim.go.jp/lab/fbg/ksnkankyo/index.htm>)。このデータは、ダム湖がカワムツの移動阻害になっている可能性は低いことを示唆しているかもしれない。もう一つ考えられることとして、流水河川本川自体がカワムツの重要な個体群ソースになっている可能性である。カワムツ、カワヨシノボリともに、中流から上流にかけて広く分布しており、本川にも広く分布しているとされており、実際に、河川水辺の国勢調査において

も両河川合流点下流本川で両種ともに生息が確認されている。本来、平瀬や河川の緩流域を好む両種は、ダム湖沿岸域は移動するかもしれないが、湖心のような深い止水域は生息場として不適であり、大きな生息地とそこに生息する個体群がダム貯水によって失われた可能性がある。結果として、本川個体群を介した支流個体群間の交流が減少し、遺伝的な分化と遺伝的多様性の低下が生じた可能性がある。

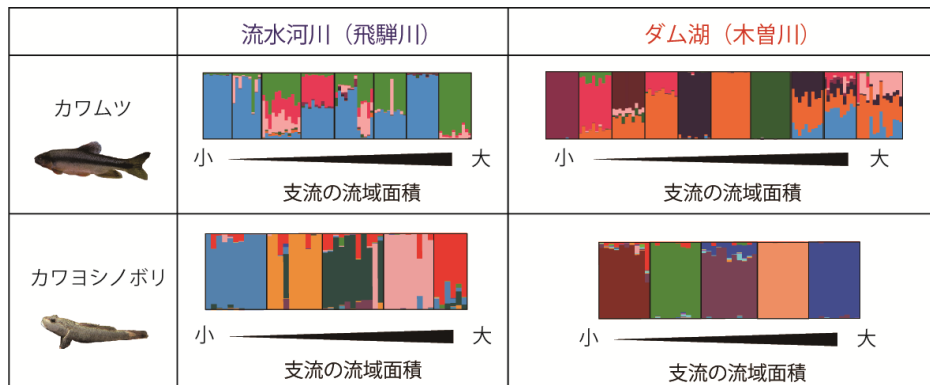


図 3. 流水河川 (飛騨川) とダム湖 (木曾川) に注ぐ支流に生息するカワムツとカワヨシノボリの遺伝構造  
異なる色が別の遺伝クラスターを表し、黒の実線が個々の支流を表す。

### (3) 貯水ダム上流の魚類保全に向けて

本研究の成果は、ダム建設から 70~90 年の期間で支流の個体群消失が引き起こされている可能性を示した。すでに 5 割以上の種の局所個体群が消失し始めており、加えてほとんどの局所個体群が残存しているカワムツでさえも、遺伝的多様度の低下がみられた。遺伝的多様度の低下は、長期的な個体群絶滅リスクの増加にもつながり、将来的にカワムツも消失し始める可能性がある。線形回帰の仕様上の問題もあるが、流域面積が約 20km<sup>2</sup> を下回り始めるあたりから、ダム湖支流の魚種数やカワムツの遺伝的多様度が流水河川に比べて減少し始める傾向がみられ、少なくとも数十 km<sup>2</sup> の流域が多様な魚種が 70-90 年の時間スケールで存続するために必要と考えられる。一方で、日本の山地河川の支流は数 km 未満のものも多く、これらの支流の魚類を保全するためには、個体の移植なども考える必要があるだろう。また、流水河川では、ダム湖ほど支流のサイズと種数や出現確率に強い関係がみられなかったことから、ダムの水位操作によって、一時的に流水環境を増やし、支流間の移動を促すことで、消失した個体群や低下した遺伝的多様度の回復が見込めるかもしれない。

### <引用文献>

- ① Arrhenius O (1921) Species and area. *Journal of Ecology*, 9:95-99.
- ② Brown JH (1971) Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. *The American Naturalist*, 105:467-478.
- ③ Kuussaari M, Bommarco R, ..., Steffan-Dewenter I (2009) Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in ecology & evolution*, 24:564-571.
- ④ Hudman SP, Gido KB (2013) Multi-scale effects of impoundments on genetic structure of creek chub (*Semotilus atromaculatus*) in the Kansas River basin. *Freshwater Biology*, 58:441-453.
- ⑤ Fluker BL, Kuhajda BR, Harris PM (2014) The effects of riverine impoundment on genetic structure and gene flow in two stream fishes in the Mobile River basin. *Freshwater Biology*, 59:526-543.
- ⑥ Suyama Y, Matsuki Y (2015) MIG-seq: an effective PCR-based method for genome-wide single-nucleotide polymorphism genotyping using the next-generation sequencing platform. *Scientific reports*, 5:1-12.
- ⑦ Bolger AM, Lohse M, Usadel B (2014) Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics*, 30:2114-2120.
- ⑧ Catchen J, Hohenlohe PA, ..., Cresko WA (2013) Stacks: an analysis tool set for population genomics. *Molecular ecology*, 22:3124-3140.
- ⑨ 棗田孝晴, 鶴田哲也, 井口恵一朗 (2010) 絶滅のおそれのある日本産淡水魚の生態的特性の解明. *日本水産学会誌*, 76:169-184.
- ⑩ Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology* 14:2611-2620.
- ⑪ Perkin JS, Gido KB, ..., Johnson ER (2015) Fragmentation and drying ratchet down Great Plains stream fish diversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 25:639-655.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 末吉正尚, 森照貴, 永山滋也, 石山信雄, 中村圭吾, 萱場祐一
2. 発表標題 潜在分布範囲に基づく生息域の大きさと河川性魚類の在不在の関係性
3. 学会等名 応用生態工学会第23回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 末吉正尚, 中村圭吾
2. 発表標題 河川性魚類はダム湖を移動できるのか？ 遺伝的構造と種数面積関係による検証
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------