

### 3. ダム周辺域の自然回復

#### 要旨

1. はじめに
  2. 砂防ダムの建設にともなって形成されるダム湿地の植生構造
    - 2.1 目的
    - 2.2 調査地の概要と植生の把握
    - 2.3 植生の構造と群落多様度
    - 2.4 群落の成立立地と水質
  3. ダム上流部に生息するイワナ個体群の遺伝的变化
    - 3.1 目的
    - 3.2 材料および方法
      - 3.2.1 サンプル採集
      - 3.2.2 DNA 解析
      - 3.2.3 形態計測
    - 3.3 結果
      - 3.3.1 遺伝的多様性および集団間の遺伝的分化
      - 3.3.2 形態形質の集団間変異
    - 3.4 考察
  4. おわりに
- 引用文献

北海道大学 農学部付属演習林

前川 光司 ・ 植村 滋 ・ 山本 祥一郎



## 要旨

砂防ダムや治山ダムの周辺域を回復するためには、ダムが植物や魚類にどのような影響を与えるかを明らかにするためことが不可欠である。本研究ではダム周辺域の植物と構築物上流部に生息する魚類（イワナやヤマメ）における現状を把握することを主要な研究目的とした。

調査した3砂防ダムのうち、もっとも古いダムともっとも新しいダムの湿地植生の群落多様度が高く、中間のダムで低かった。この原因は、もっとも新しいダムの植生遷移が早期の多様度の高いステージであったこと、またもっとも古いダムではケヤマハンノキの高木林にまで進んだ遷移段階がさらにより安定したヤチダモ林へと遷移が進みつつあるステージに達しているためと考えられた。もっとも古いダム湿地に分布するケヤマハンノキ群落、オノエヤナギ・クマイササ群落、ヤチダモ群落間における水質の比較では、*EC* および *Cl*, *NO<sub>3</sub>*, *SO<sub>4</sub>*, *Mg*, *Ca* の各イオン濃度について有意な差が認められた。なかでも、*EC* と *Cl*, *NO<sub>3</sub>*, *Mg* の各イオン濃度の傾向は同調し、最も河川から離れた位置に優占するヤチダモ群落で最も高濃度となり、河川に最も近い位置に優占するハンノキ群落で最も低い濃度を示した。

調べた3つの河川いずれにおいてもダム上流部にみられる対立遺伝子数は下流域に比べて少なく、平均して50%の対立遺伝子が上流域では検出されなかった。また下流域にみられる対立遺伝子のほとんどは上流域においても確認されたが、下流域にみられる出現頻度の低い対立遺伝子は上流域では消失している場合が多かった。隔離に起因する遺伝的分化は、流量と負の有意な相関をもち、隔離された年数とは正の相関を示した。このことからこの2変数はダム上流域の遺伝的分化に強く関わるパラメータであり、遺伝的分化の程度の約90%がダム上流域の生息域サイズと隔離されてからの年数で説明されることがわかった。また、ダム上流部の集団に形質の左右対称性に著しいゆがみが認められた。

以上のことから、ダムによる隔離集団の保全を考える場合、集団間の実質的な遺伝的交流をうながすことは一義として考えられるべきであり、この目的のためには効果的な魚道の設置、場合によっては下流集団から上流集団への継続的な人為的放流が必要になると考えられる。

## 1. はじめに

人為的な環境改変が生態系や生物の多様性維持に与える影響に対して社会的な関心が高まるなか（例えば、太田・高橋 1999）、過去の河川改修工事に対して、その手法や工作あるいは施工の目的に対してさえも見直しがなされるようになり、実際河川管理に関わる環境への配慮や保全を柱とする新河川法によって法規的にも促進されている。また、最近にいたって、こうした考えを推し進めるような流域対策に関する河川審議会中間答申もだされた。しかし、一方でこうした目的にそぐわない、莫大な数の人工工作物がすでに存在しており、これら人工工作物の改変や有効利用もまた大きな社会的関心事になりつつある。特に山間地渓流に数多く作られている横断型の砂防ダムや治山ダムの上流域には、景観的にあるいは生態系としてきわめて貧弱である場合が多い。こうしたダム上流部に適した植物や動物を積極的に導入することによって、生物多様性の保全をはかると同時に景観的にもすぐれたダム上流部を構築できる可能性もある。

本研究は、砂防ダムや治山ダムを対象に、その水域周辺部を一つの単位としての景観（ビオトープ）

としてとらえ、野生の動植物が共生する豊かな生態系に再構築あるいは改変する可能性をさぐることを最終的な目標としているが、そのためにはまず、これらのダムが植物や魚類にどのような影響を与えているかを明らかにするために、生物学的・生態学的な基礎的知見を得ることが不可欠である。本研究では上流部の植物と構築物上流部に生息する魚類（イワナやヤマメ）における現状を把握することを主要な研究目的としたが、ここでは特に（1）砂防ダムの建設にともなって形成されるダム湿地の植生構造と水質の特徴を明らかにすること、および（2）ダムによって陸封された魚類（イワナ）の遺伝的变化と形態形質の変化を明らかにすることによって、どのように上流個体群が絶滅するかということに絞つて報告する。

## 2. 砂防ダムの建設にともなって形成されるダム湿地の植生構造

### 2.1 目的

本研究では山間地の小河川に建設される砂防ダムの上流側に2次的に形成される湿地に成立する植生の構造を把握し、植生の多様度や各植物群落の成立立地（特に水質）との関係を明らかにすることにより、ダム建設がそれらの植生に与える影響について検討するための基礎的な生態学的知見を得ることを目的としている。

### 2.2 調査地の概要と植生の把握

本研究は1999年および2000年に、同一河川内の河床勾配、川幅、流量がほぼ等しい近接箇所で3つの砂防ダムが設置されている北海道北部の中川郡中川町琴平地内を流れるアユマナイ川で行った。アユマナイ川は天塩川水系の支流で、源流部一帯には超塩基性の蛇紋岩地がひろく分布しており、中流から下部の地質は主として白亜紀層である。川の源流はペンケ山（標高716m）南尾根直下の標高約680m付近で、延長は約15km、ほぼ東から西へ流下し、標高差は約700m、流域面積は約20平方kmである。天塩川との合流点から約3.5km地点、4.0km地点、および4.7km地点の3ヶ所に流路に垂直に砂防ダムが建設されている。これらのダム周辺における河川流域斜面の植生は主として針広混交林であり、そのほとんどが伐採等の影響を受けている。溪畔にはケヤマハンノキ、ハルニレ、ヤチダモ、オノエヤナギなどの溪畔落葉広葉樹林が成立している。また源流部の蛇紋岩地は広くチシマザサの草原が成立し、場所によりアカエゾマツの疎林がみられる。

アユマナイ川のダムの名称は、下流からそれぞれ第1、第2、第3ダムと称することにするが、建設されてからの経過年数もこの順であり、最上流の第3ダムがもっとも新しいダムである。堰堤の材料は第1ダムと第3ダムがコンクリート製、第2ダムがH鋼を組み合わせた鉄製のダムである。堰堤の高さはいずれも約3mである。各ダムではいわゆるダム湖と呼ばれるような水たまりは存在せず、ダムの上流側はダム本体の上端部の高さまで土砂が堆積している。本研究ではダム建設にともなって形成された土砂の堆積した上流側のエリアをダム湿地と呼ぶことにする。したがってダムの堰堤から流路の勾配がダム建設以前の河床勾配とほぼ等しくなるまで上流側に遡った地点までがダム湿地の範囲である。アユマナイ川の3つの砂防ダムによるダム湿地の面積は第1ダムが約0.08ha、第2ダムが約0.05ha、第3ダムが約0.15haである。これらのダム湿地の面積はほぼ建設場所の渓谷の幅に依存していると思われる。植生は各堰堤の上流側で、ダムが建設されたために成立した植生を対象に調査を行った。ダム

とは関係なく成立していたと考えられる植生域との境界を線引きし、その内側をダム湿地植生域として調査解析を行った。

### 2.3 植生の構造と群落多様度

各ダム湿地に分布している植生は、いづれも岩礫層の上に砂や泥が堆積した土壤に成立しており、第1ダムでは高木林のケヤマハンノキ・クマイザサ群落、ケヤマハンノキ・トクサ群落、オノエヤナギ・クマイザサ群落、ヤチダモ群落がほぼ等しい面積で見られ、草本植生のヨシ群落が小面積で成立していた。林床にササをともなう高木林は立地の安定期間の長い群落であると考えられる。第2ダムでは高木林のケヤマハンノキ・クマイザサ群落とケヤマハンノキ・オニシモツケ群落が成立していた。また第3ダムでは草本植生のヨシ群落がもっとも広い面積を優占し、高木林のオノエヤナギ群落とヤチダモ群落、および低木林のケヤマハンノキ群落、オノエヤナギ群落および草本植生のススキ群落、クマイザサ群落がそれほど同じ程度の面積で成立していた。経過年数の長い第1ダムと第2ダムでは植生の遷移が進み、樹高約13m以上のケヤマハンノキを主体とする高木群落がよく発達しているが、もっとも新しい第3ダムでは草本群落と樹高が5m以下の低木群落が主体である。

各ダム湿地の出現植物種数と優占面積をもとに算出した群落多様度（Shannon の関数、 $H'$ ）は表2.1のとおりである。出現植物種数は第1ダムがもっとも多い44種、次いで第3ダムの30種、第2ダムの27種の順であった。各群落の出現種数は第1ダムのケヤマハンノキ・クマイザサ群落とケヤマハンノキ・トクサ群落がそれぞれ24種と23種でもっと多く、ヤチダモ群落は11種でやや少ない。第2ダムではケヤマハンノキ・クマイザサ群落とケヤマハンノキ・オニシモツケ群落が19種および18種で、第1ダムのケヤマハンノキを主体とする高木林よりもやや少ない。第3ダムではケヤマハンノキ低木林で14種の出現種数を確認したが、他の低木群落、草本群落は5種～13種でかなり低い値を示した。

群落多様度については、第1ダムと第3ダムがともに $H'$ の値が1.66であるのに対し、第2ダムでは $H'$ の値は0.98で他のダムに比較してかなり低い値を示した。これは、第2ダムでは第1ダムと同様にケヤマハンノキを主体とする高木群落が成立しているが、ダムの建設によって生じた上流側の湿地面積の小ささが植生多様度の低さとフロラの少なさの大きな要因であると考えられる。もっとも古い第1ダムとともに新しい第3ダムの湿地植生の群落多様度が高く、第2ダムで低いことは、湿地のサイズにもよるが、基本的には第3ダムの植生遷移が早期の多様度の高いステージであること、また第1ダムではケヤマハンノキの高木林にまで進んだ遷移段階がさらにより安定したヤチダモ林へと遷移が進みつつあるステージに達しているためと考えられる。

表2.1 各ダムの湿地植生の群落多様度(Shannon の関数、 $H'$ )と出現植物種数

	$H'$	種数
第3ダム	1.659	44
第2ダム	0.983	27
第1ダム	1.657	30

## 2.4 群落の成立立地と水質

各ダム湿地に分布する湿性群落における土壤水および第1ダムにおける河川水の水質調査を1999年11月に行った。サンプリングは第3ダムで1地点、第2ダムで2地点、第1ダムでは12地点について行った。集中的なサンプリングを行った第1ダム湿地では、ケヤマハンノキ群落内に5地点、オノエヤナギ・クマイササ群落内に3地点、ヤチダモ群落内に4地点を選定した。また、各ダム間の土壤水質特性が比較できるように、第3ダム湿地と第2ダム湿地はともに同じ植生（ケヤマハンノキ優占群落）からサンプリング地点を選んだ。

土壤水は植物の根圏である地下15~30cmにおける地下水をポーラスカップ吸引法により採取し、河川水については河川の水を直接採取した。サンプルは速やかに研究室へ運び、 $0.2\mu\text{m}$ のメンブランフィルターによりただちに濾過を行った後、 $pH, EC$ （電気伝導度）をポータブル  $pH$  メーター（TOA HM-14P）および EC メーター（TOA CM-14P）により測定し、さらにイオンクロマトグラフィー法（DIONEX 500 システム）により  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $NH_4^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $F^-$ ,  $Cl^-$ ,  $NO_3^-$ ,  $SO_4^{2-}$ ,  $PO_4^{3-}$  の各イオン濃度を測定した。

調査地全体の水質の特徴としては、 $pH$  および  $EC$  が非常に高いことが挙げられる（表2.2）。これは、アユマナイ川の上流域の基盤が蛇紋岩であることに因るものと考えられる。蛇紋岩に特異的な含有元素の一つである  $Mg$  についても、そのイオン濃度は一般の土壤水より明らかに高い。また、 $Cl$  および  $Ca$  イオン濃度についても全体的に比較的高い濃度が検出された。

ダム間の違いにおける最も特徴的な土壤水質特性は、より上流に位置するダム湿地の土壤水ほど  $EC, Mg$  イオンが高いということで明確に特徴づけることが可能である。すなわち、第3ダム湿地では  $EC$  が  $46.7\text{mS/m}$  で、 $Mg^{2+}$  濃度が  $55.47\text{mg/L}$  という極めて高い値が検出された。これは、蛇紋岩による地域水質への影響が、上流においてより大きいことを表している。また、 $pH$  および  $Cl$ ,  $NO_3^-$ ,  $K$  の各イオン濃度についても同様の傾向を示し、 $Na$  および  $NH_4^+$  イオン濃度についてはそれらとは反対に上流側でより低い値を示した。これらの各イオン濃度の挙動については、蛇紋岩の影響や植生の

表2.2 各ダムに分布するハンノキ群落間の水質比較

	第3ダム (n=1)	第2ダム (n=2)	第1ダム (n=5)	1ダム河川水 (n=1)
$pH$	7.33	$7.01 \pm 0.55$	$6.89 \pm 0.16$	7.82
$EC(\text{mS/S})$	46.70	$21.47 \pm 6.83$	$13.69 \pm 2.11$	13.7
$F^-(\text{mg/L})$	0.18	$0.02 \pm 0.01$	$0.38 \pm 0.68$	0.01
$Cl^-(\text{mg/L})$	27.84	$23.10 \pm 13.48$	$12.75 \pm 2.72$	9.22
$NO_3^-(\text{mg/L})$	10.47	$8.52 \pm 4.57$	$0.37 \pm 0.18$	0.72
$PO_4^{3-}(\text{mg/L})$	0.11	$0.20 \pm 0.18$	$0.02 \pm 0.03$	0.00
$SO_4^{2-}(\text{mg/L})$	5.75	$6.95 \pm 2.38$	$6.17 \pm 1.36$	4.19
$Na^+(\text{mg/L})$	5.47	$7.65 \pm 4.20$	$16.43 \pm 6.50$	5.48
$NH_4^+(\text{mg/L})$	0.20	$0.38 \pm 0.03$	$0.50 \pm 0.24$	0.10
$K^+(\text{mg/L})$	5.43	$3.37 \pm 0.62$	$2.41 \pm 2.82$	0.33
$Mg^{2+}(\text{mg/L})$	55.47	$14.76 \pm 14.82$	$7.36 \pm 1.26$	11.88
$Ca^{2+}(\text{mg/L})$	10.30	$11.49 \pm 5.02$	$6.87 \pm 2.43$	3.98

発達程度など様々な要因の関与が考えられるが、その差は微妙なレベルでありサンプル数も少ないとからそれらの関係を特定するまでには至らなかった。

第1ダム湿地に分布するケヤマハンノキ群落、オノエヤナギ・クマイササ群落、ヤチダモ群落間における水質の比較では、 $EC$  および  $Cl$ ,  $NO_3$ ,  $SO_4$ ,  $Mg$ ,  $Ca$  の各イオン濃度について有意な差が認められた（表2.3）。なかでも、 $EC$  と  $Cl$ ,  $NO_3$ ,  $Mg$  の各イオン濃度の傾向は同調し、最も河川から離れた位置に優占するヤチダモ群落で最も高濃度となり、河川に最も近い位置に優占するハンノキ群落で最も低い濃度を示した。河川により近い位置環境では、落葉などの有機物は蓄積せず流出しやすいため、その後の分解による土壤・植生間の養分リサイクル率は低くなり、結果として  $NO_3$  イオン濃度が相対的に低くなると考えられる。根圈に窒素固定菌を有することから貧栄養耐性とされるケヤマハンノキの群落分布位置と土壤栄養塩類環境との対応は、それらの関係を示唆するものであろう。逆に、河川からより遠い位置環境では、有機物の蓄積・分解作用による健全な養分サイクル機構と環境周辺斜面からの塩類供給のため、栄養塩類に富んだ環境が次第に形成されてゆくことが予想される。その結果、河川から離れた位置には、樹高が高くより安定した森林群落であるヤチダモ群落が優勢となっているのではないかと考えられる。

### 3. ダム上流部に生息するイワナ個体群の遺伝的変化

#### 3.1 目的

空間的に隔離された小集団の絶滅を促進させる諸要因の一つとして、集団の遺伝的劣化があげられる。集団の隔離が進行した場合、遺伝子頻度の機械的変動の程度は大きくなり集団中に占める同型接合の割合が高くなることが知られている（野澤, 1999）。特に遺伝的交流が完全に妨げられた集団では、遺伝的浮動や近親交配の繰り返しなどによって遺伝的変異量が急速に失われ、「集団の小規模化→遺伝的多様性の喪失および近交弱勢→再生産力の低下」といった一連の過程により局所的絶滅の危険性が高

表2.3 第1ダム湿地に成立する各群落における分散分析による水質比較(平均±S.D) 表中の異なるアルファベットは群落間で5%水準の差があることを示す(Scheffe's multiple-comparison test)

群落名	ケヤマハンノキ (n=5)	オノエヤナギクマイササ (n=3)	ヤチダモ (n=4)	F	p
pH	6.89 ± 0.16	6.66 ± 0.08	6.92 ± 0.07	4.42	0.046
EC(mS/S)	13.69 ± 2.11b	18.70 ± 3.19a	19.61 ± 1.33a	9.36	0.006
$F^-$ (mg/L)	0.38 ± 0.68	0.03 ± 0.03	0.05 ± 0.08	0.82	0.472
$Cl^-$ (mg/L)	12.75 ± 2.72b	17.64 ± 2.06b	36.56 ± 9.61a	19.05	0.001
$NO_3^-$ (mg/L)	0.37 ± 0.18b	1.00 ± 0.65b	2.81 ± 1.03a	14.75	0.001
$PO_4^{3-}$ (mg/L)	0.02 ± 0.03	0.02 ± 0.02	0.01 ± 0.01	0.52	0.611
$SO_4^{2-}$ (mg/L)	6.17 ± 1.36ab	9.08 ± 3.29a	3.36 ± 0.51b	8.50	0.009
$Na^+$ (mg/L)	16.43 ± 6.50	15.05 ± 1.59	14.42 ± 3.07	0.21	0.813
$NH_4^+$ (mg/L)	0.50 ± 0.24	0.21 ± 0.04	0.59 ± 0.31	2.28	0.158
$K^+$ (mg/L)	2.41 ± 2.82	7.29 ± 6.78	4.36 ± 2.19	1.45	0.284
$Mg^{2+}$ (mg/L)	7.36 ± 1.26b	14.64 ± 2.31a	17.89 ± 1.65a	46.58	<0.001
$Ca^{2+}$ (mg/L)	6.87 ± 2.43b	12.03 ± 3.26a	6.78 ± 0.65b	5.93	0.023

じる可能性がある（鷲谷・矢原, 1996; 原田, 1999）。したがって現存する隔離集団の遺伝的多様性を評価することは、小集団の存続（絶滅）機構の究明に貢献するばかりでなく、その集団の現状を把握するうえでも重要な作業となる。

水圏生物とくに淡水魚類は環境改変によって生息域が断片化されやすく、遺伝的な交流が妨げられた結果、同一河川内であっても複数の隔離集団が存在する場合がある（細谷, 1997）。ダムによる生息域の隔離はその典型的なケースである。イワナは日本に広く生息する淡水魚であり、北海道の多くの集団では回遊型の生活史を示す（Yamamoto et al. 1999）。一方、多くのダム上流域では河川型の生活史をもつ集団の存在が知られており（Morita et al. 2000）、これらはダム設置後生活史を回遊型から河川型へ変化させたものと考えられている。本研究では、ダムにより隔離されたイワナ集団をモデルケースとして、マイクロサテライト DNA をマーカーに現存する隔離集団の遺伝的変異を推定し、遺伝的多様性の現状とその変異に関わる要因を明らかにすることを目的とした。サケ科魚類では、形質の左右対称性のゆらぎ（FA）が遺伝的多様性と関係があることが知られている（Vollestad et al. 1999）。また、FA は生存力や繁殖力とも関連していて、非対称な個体は繁殖成功率が低いと考えられている。ダムにより隔離された集団では遺伝的多様性の低下にともない遺伝的ストレスを受けて FA が増大している可能性がある。そこで本研究では、遺伝的解析に加えて、隔離されたイワナ集団の FA を調べ、ダムによる隔離が集団の属性に及ぼす影響についても検討した。

## 3.2 材料および方法

### 3.2.1 サンプル採集

渡島半島を流れる原木川、入住内川および原木川の 3 つの河川に計 12 箇所の採集地点を設け、サンプルの採集をおこなった（図 3.1）。これらの河川には流程中に高さおよそ 5m ほどの砂防ダムが設置されており、魚類の下流から上流への移動を完全に妨げている。したがって、ダム上流域の集団は遺伝的に完全に隔離されていることになる。各河川のダム上下区間にてそれぞれ約 50 個体をランダムに採集し、現地でアブラビレをエタノール固定した後、研究室にて -80 °C で保存した。また見市川の 8 集団については、アブラビレの固定後魚体全体を 10% ホルマリンに固定し研究室に持ち帰った。

### 3.2.2 DNA 解析

得られた計 633 個体のアブラビレから、フェノール／クロロフォルム抽出法によってゲノム DNA の抽出および精製をおこなった。マイクロサテライト遺伝子の多型解析においては、Sfo-8、Sfo-12 および Sfo-23（Angers et al, 1996）の 3 つの遺伝子座のプライマーを合成した。各マイクロサテライト遺伝子の增幅は、DNA サーマルサイクラー（PTC-100 Programmable Thermal Controller, ML Research Inc.）を用い、以下に示すプログラムにておこなった。

Sfo-8 (93 °C 60 秒 + 50 °C 35 秒 + 72 °C 10 秒) 17 サイクル  
+ (92 °C 40 秒 + 50 °C 35 秒 + 72 °C 10 秒) 20 サイクル  
Sfo-12 (90 °C 30 秒 + 58 °C 20 秒 + 72 °C 20 秒) 54 サイクル  
Sfo-23 (90 °C 30 秒 + 62 °C 20 秒 + 72 °C 20 秒) 54 サイクル

得られた PCR 産物はホルムアルデヒド存在下にて熱変性させ、DNA 塩基配列シーケンサー（ABI310

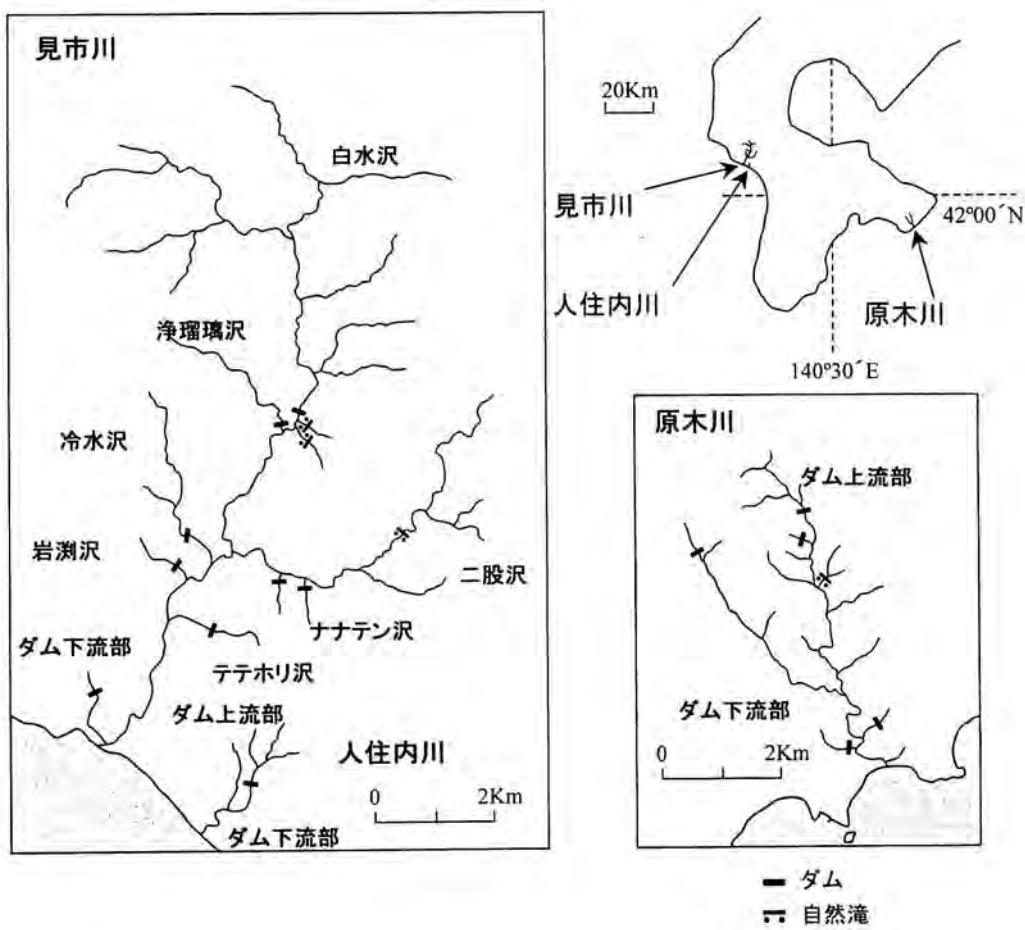


写真 3.1 採集地点の概念図

Applied Biosystem 社) にてフラグメント解析をおこない、各個体の各遺伝子座における遺伝子型を決定した。各遺伝子座の対立遺伝子頻度とヘテロ接合度の計算には集団遺伝学解析用ソフト Arlequin ver.2.0(Schneider et al., 2000) を用い、さらに集団内の遺伝子多様度、集団間の遺伝的分化の算出に Fst および Rst(Slatkin, 1995) を同ソフトにより求めた。

### 3.2.3 形態計測

ホルマリン標本より、胸鰭軟条数、腹鰭軟条数、第一鰓弓の上部鰓耙数および下部鰓耙数、下顎孔の 5 形質を各個体の左右それぞれについて計測した。これらの値より、個体ごとの左右対称性のゆがみ (FA) を形質ごとに次式より求めた。

$$FA = (R - L)^2$$

R は右部位におけるカウント数、L は左部位におけるカウント数を示す。さらにこの値を各形質の平均値で割ることにより値を標準化し個体の FA 値とした。

### 3.3 結果

#### 3.3.1 遺伝的多様性および集団間の遺伝的分化

各集団より得られた対立遺伝子数およびヘテロ接合度を表3.1に示す。調べた3つのマイクロサテライト遺伝子座はいずれも多型を示し、各集団においてSfo-8遺伝子座で3~12、Sfo-12で2~5、Sfo-23で3~14の対立遺伝子が確認できた。以上より、これらの遺伝子座はイワナにおける集団遺伝学的解析のマーカーとして適用できることが示された。調べた3つの河川いずれにおいてもダム上流部にみられる対立遺伝子数は下流域に比べて少なく、平均して50%の対立遺伝子が上流域では検出されなかつた。また下流域にみられる対立遺伝子のほとんどは上流域においても確認されたが、下流域にみられる出現頻度の低い対立遺伝子は上流域では消失している場合が多かつた。また上流域のヘテロ接合度は下流部に比べ平均70%ほど低い値を示した。

遺伝子型頻度と遺伝子頻度からこれらの集団が任意交配集団に認められるハーディーワインベル平衡にあるかどうかを検定したところ、Sfo-8遺伝子座で3集団、Sfo-12遺伝子座で1集団、Sfo-23遺伝子座で3集団が有意に平衡からずれていることが分かつた。しかし逸脱がみられた各遺伝子座が集団毎に対応していないことから、この逸脱はサンプル数に比して対立遺伝子座数が多くみられる結果としておこる統計学的なエラーにより生じたものと考えられる。

集団間の遺伝的分化の指標であるFstならびにRst値は、同一河川内のダム上流域と下流域間で0.02から0.225(Fst)、0.008から0.310(Rst)の範囲で認められた(表3.2)。Pairwise difference-testの結果、ほとんどの集団においてFst、Rst値は有意に0から逸脱しており、ダム上下間は遺伝子組成の異なる集団に分化していることが明らかとされた。ダム上流集団の遺伝的分化と環境パラメータとの関係を調べる目的から、各河川のダム上下集団間のFstを目的変数、ダム上流域の流量および隔離されてからの年数を説明変数とした重回帰分析をおこなった(図3.2)。その結果、隔離に起因する遺伝的分化は、流量と負の有意な相関をもち(標準回帰係数 -0.867, t=-5.869, P=0.002)、隔離された年数とは正の相関を示した(標準回帰係数 0.473, t=3.200, P=0.024)。以上より、この2変数はダム上流域の遺伝的分化に強く関わるパラメータであり(F=20.632、自由度2, P=0.0038)、遺伝的分化の程度の約90%がダム上流域の生息域サイズと隔離されてからの年数で説明されることがわかつた(r=0.944)。

#### 3.3.2 形態形質の集団間変異

各集団における形質毎のFA平均値と標準化した平均FA値を表3.3に示す。5形質の平均標準化FA値は集団毎に有意に異なり(分散分析  $F = 2.779$ , 自由度7,  $P = 0.0078$ )、その値は0.036から0.067までの範囲でみられた。とくにナナテン沢などの集団と比べてもFA値が有意に大きく(FisherのPLSD検定  $P < 0.05$ )、左右対称性に著しいゆがみが認められた。各集団の平均標準化FA値はダム上流域の河川流量および遺伝子多様度と強い正の相関を示した(図3.3および表3.4)。また河川流量の影響をコントロールした遺伝子多様度とFA値間の相関(偏相関係数)も有意であった。一方、遺伝子多様度の影響をコントロールした平均標準化FAと河川流量間の偏相関係数は低い値を示したことから、FAの増大に直接的に関わる要因は遺伝的多様度の低下にあると考えられた。

表 3.1 各調査地における対立遺伝子数、ヘテロ接合度およびハーディーワインベルグ平衡検定の結果  
Sfo-8

		対立遺伝指数	ヘテロ接合度観察値 ( $H_0$ )	ヘテロ接合度期待値 ( $H_e$ )	$H_0/H_e$	P.value	s.d.
人住内川	ダム下流部	13	0.786	0.841	0.934	0.163	0.001
	ダム上流部	10	0.792	0.821	0.965	0.019	0.000
原木川	ダム下流部	15	0.896	0.901	0.994	0.499	0.001
	ダム上流部	4	0.130	0.370	0.353	0.000	0.000
見市川	ナナテン沢	3	0.465	0.519	0.897	0.459	0.002
	テテホリ沢	4	0.733	0.646	1.134	0.266	0.001
	岩淵沢	3	0.220	0.268	0.819	0.050	0.001
	淨瑠璃沢	5	0.612	0.650	0.941	0.478	0.001
	冷水沢	6	0.571	0.679	0.842	0.261	0.001
	二股沢	5	0.780	0.737	1.058	0.959	0.001
	白水沢	12	0.714	0.780	0.916	0.328	0.001
	ダム下流部	12	0.764	0.850	0.898	0.025	0.000

Sfo-12

		対立遺伝指数	ヘテロ接合度観察値 ( $H_0$ )	ヘテロ接合度期待値 ( $H_e$ )	$H_0/H_e$	P.value	s.d.
人住内川	ダム下流部	4	0.544	0.651	0.835	0.495	0.002
	ダム上流部	4	0.648	0.667	0.972	0.424	0.001
原木川	ダム下流部	5	0.760	0.700	1.086	0.851	0.001
	ダム上流部	3	0.347	0.393	0.883	0.590	0.002
見市川	ナナテン沢	2	0.068	0.089	0.770	1.000	0.000
	テテホリ沢	4	0.583	0.634	0.920	0.293	0.001
	岩淵沢	3	0.360	0.355	1.014	0.010	0.000
	淨瑠璃沢	4	0.600	0.633	0.948	0.721	0.001
	冷水沢	3	0.612	0.472	1.296	0.055	0.001
	二股沢	3	0.620	0.659	0.941	0.743	0.001
	白水沢	3	0.490	0.521	0.941	0.384	0.002
	ダム下流部	5	0.500	0.608	0.822	0.056	0.001

Sfo-23

		対立遺伝指数	ヘテロ接合度観察値 ( $H_0$ )	ヘテロ接合度期待値 ( $H_e$ )	$H_0/H_e$	P.value	s.d.
人住内川	ダム下流部	12	0.839	0.848	0.990	0.764	0.001
	ダム上流部	11	0.778	0.795	0.978	0.439	0.001
原木川	ダム下流部	14	0.857	0.916	0.935	0.765	0.001
	ダム上流部	4	0.604	0.651	0.928	0.130	0.001
見市川	ナナテン沢	3	0.568	0.557	1.020	1.000	0.000
	テテホリ沢	5	0.553	0.545	1.015	0.912	0.001
	岩淵沢	3	0.660	0.655	1.008	0.687	0.001
	淨瑠璃沢	3	0.460	0.652	0.705	0.009	0.000
	冷水沢	8	0.755	0.757	0.997	0.036	0.001
	二股沢	5	0.420	0.546	0.770	0.016	0.000
	白水沢	10	0.755	0.810	0.932	0.396	0.001
	ダム下流部	13	0.732	0.829	0.883	0.124	0.001

表 3.2 各ダム上流域と下流域間の Fst および Rst 値

		Fst	P	Rst	P
人住内川		0.029	P<0.001	0.130	P < 0.001
原木川		0.166	P<0.001	0.108	P<0.001
見市川	ナナテン沢	0.225	P<0.001	0.310	P<0.001
	テテホリ沢	0.136	P<0.001	0.121	P<0.001
	岩淵沢	0.205	P<0.001	0.081	P<0.001
	淨瑠璃沢	0.067	P<0.001	0.031	P=0.009
	冷水沢	0.93	P<0.001	0.048	P<0.001
	二股沢	0.094	P<0.001	0.116	P<0.001
	白水沢	0.020	P<0.001	0.008	P=0.126

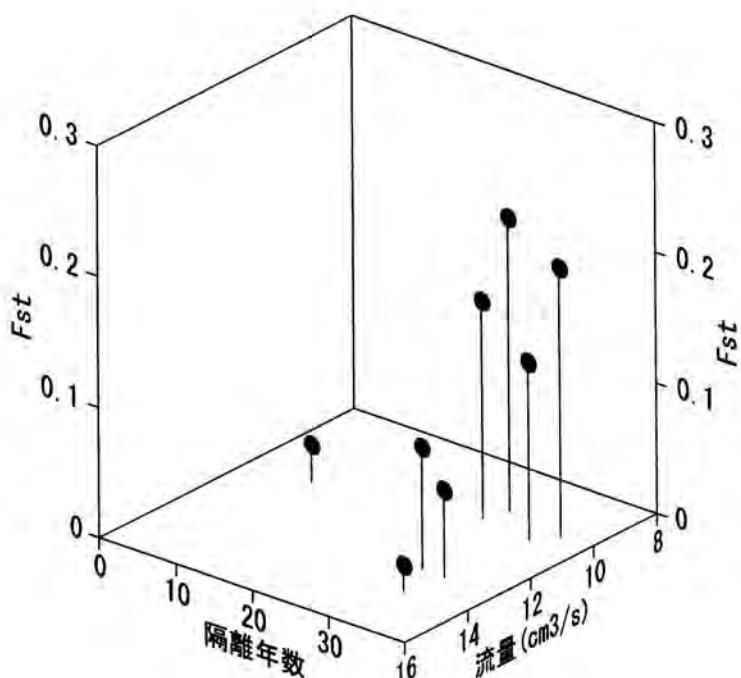


写真 3.2 Fst 値とダム上流域の流量および隔離年数との関係

### 3.4 考察

本研究のマイクロサテライトをマーカーとした遺伝的解析により、ダム上流集団は下流集団と比べて明らかに遺伝的多様性が減少していることが示された。一般に、自然河川に生息するサケ科魚類では河川内の流程に沿った遺伝的分化は認められない（例えば、Hansen & Mensberg, 1998）。したがって、今回みられたダム上流域の遺伝的多様性の喪失は隔離の影響を受けて生じたものと結論付けられる。集団遺伝学の理論によると、集団が完全に隔離されている場合、遺伝子頻度の機械的変動の程度が大きくなり、多型状態が維持される遺伝子座の数は少なくなることが知られている（野澤、1994）。本研究においても、ダム上流域の生息空間サイズが小さくなるほど上流集団の遺伝的分化がすすむことが示され、これらの集団では遺伝子の機械的変動、すなわち遺伝的浮動の影響を強く被っていると考えられる。

表 3.3 各形質における FA 値の平均値 (下段は標準偏差を示す)

		腹鰭軟条数	胸鰭軟条数	下顎孔数	上部鰓耙数	下部鰓耙数	平均標準化 FA
見市川	ナナテン沢	0.59	0.14	0.86	0.14	0.76	0.07
		2.35	0.35	1.34	0.35	1.07	0.08
テテホリ沢	0.12	0.18	0.55	0.35	0.73	0.05	
		0.33	0.39	0.86	0.69	0.96	0.04
岩淵沢	0.26	0.17	0.57	0.62	0.66	0.06	
		1.33	0.38	0.71	1.34	1.01	0.06
淨瑠璃沢	0.06	0.16	0.33	0.22	0.65	0.04	
		0.24	0.37	0.47	0.65	0.99	0.04
冷水沢	0.14	0.10	0.47	0.31	0.43	0.04	
		0.35	0.31	0.71	0.68	0.50	0.04
二股沢	0.19	0.28	0.38	0.28	0.62	0.04	
		0.40	0.45	0.71	0.68	0.87	0.04
白水沢	0.08	0.14	0.86	0.16	0.47	0.05	
		0.27	0.35	1.25	0.37	0.70	0.05
ダム下流部	0.15	0.23	0.31	0.20	0.61	0.04	
		0.36	0.42	0.65	0.40	0.80	0.03

表 3.4 平均標準化 FA、遺伝的多様度および河川流量との相関／偏相関行列

(上部は相関係数、下部は偏相関係数を示す)

	平均標準化 FA	遺伝的多様度	河川流量 (cm <sup>3</sup> /s)
平均標準化 FA		0.869	0.734
遺伝的多様度	0.689		0.808
河川流量 (cm <sup>3</sup> /s)	0.109	0.509	

えられる。生息空間の大きさと遺伝的多様性との正の相関関係は、多くの分類群で知られており（野澤, 1999）、これは選択に中立な遺伝子マーカーにみられる一般的な傾向を反映したものと考えられる。一方、遺伝子頻度の機械的変動に加えて、サケ科魚類が持つ繁殖様式も隔離集団の遺伝的多様性を減じている可能性がある。生息空間が狭い集団では、繁殖時にオスが複数のメスを独占して産卵をおこなう傾向があり、特に多数回産卵をおこなうイワナ属魚類の場合、順位の高いオスは複数年にわたり極めて高い繁殖成功をおさめるという（Kitano, 1996）。この場合近親個体が交配する確率が必然的に高まり、集団の遺伝的性質が急速に変化することが予想される（原田、1999）。しかし、今回の遺伝的解析からほとんどの集団がハーディーワインベルグの平衡に達しており、ここでは集団内で任意交配が成立しているものと考えられる。今回調べた集団では、隔離されているものの極端な繁殖成功的偏りを促すまでには生息空間は小さくなっていないのかもしれない。

サケ科魚類の多くは回遊性の生活史をもち、河川と海との両方を生活の場所として利用する。比較的高い母川回帰性をもつため、河川間の遺伝的交流はまれであり、集団は河川毎にそれぞれ特異的な遺伝的構造をもつとされている（例えば、Hansen & Mensberg, 1998）。しかしながら、比較的距離の近い見市川と入住内川の下流域間の遺伝的分化は  $F_{ST} = 0.033$  であり、この値は見市川下流集団とダム上流集団間のそれと比べて低い。このことから分かるように、ダムによる集団の隔離が強い遺伝的分化を促進させることは明白である。

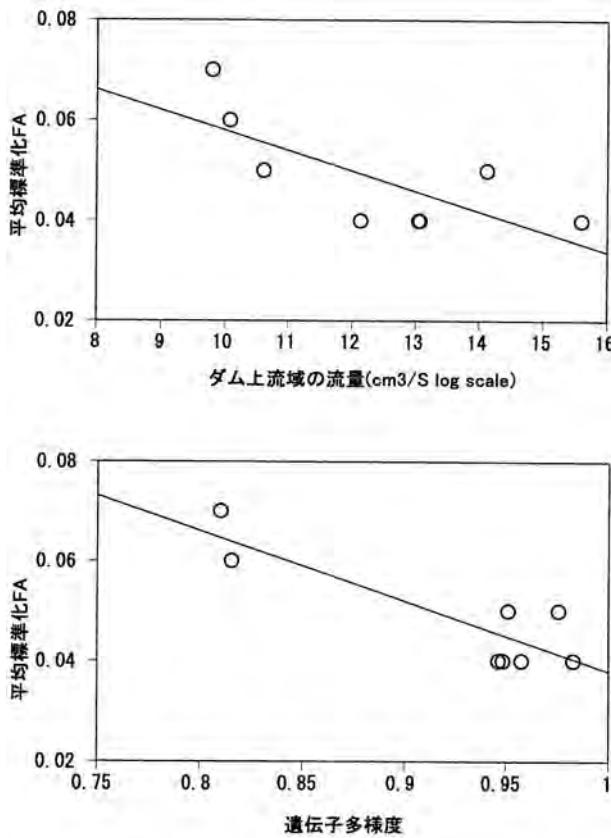


写真 3.3 見市川各集団における平均標準化 FA と河川流量および遺伝的多様度との関係

形態形質の左右対称性のゆらぎは、遺伝的ストレスが高まり発生安定性が低くなると大きくなることが知られている。また生息環境が悪化した場合は環境ストレスが大きくなり、やはり左右対称性の揺らぎは大きくなると考えられている。今回の調査から、各隔離集団は異なる FA 値を示し、遺伝的組成のみならず形態的にも分化していることが明らかとされた。また各集団の FA 値は遺伝的多様度と強い相関を持っていたことから、ここでみられた FA の増大は遺伝的劣化が起因して生じた可能性が高いと考えられる。近年、FA の変異が成長、生存や繁殖能力とも相関をもつことが示され (Moller, 1999)、集団の生存力にも関わりをもつことが指摘されている。したがって、隔離による遺伝的多様性の喪失が FA の増大に関わり、そのことにより隔離集団の生存力が低下することは十分に考えられる。しかしながら、サケ科魚類に関しては形態の非対称性と生存力との関係は十分には明らかにされておらず、今後は FA の長期モニタリングや野外調査などから FA を評価する作業が必要である。

今回の結果から、隔離されてからの年数が古い集団ほど下流集団との遺伝的分化が大きくなることが明らかとされ、このことから現存する隔離集団の遺伝的多様性は継続的に減少していくことが予想された。ここでの解析は選択に中立と考えられるマイクロサテライト遺伝子であるが、自然選択が働く劣性有害遺伝子においても遺伝的浮動の効果が強くなればどこかの遺伝子座にホモを持つ個体の頻度は必然的に高まるものと予想される。とくにダムによる生息域の隔離は、集団サイズを急激に小さくするため、元来ヘテロ接合であった多数の有害遺伝子がホモ接合し、集団の生存力を低下させるおそれを孕んでいる。また遺伝的多様性の低下は、変動する環境条件や病気に抵抗性を示す遺伝子が維持されている可能性を減じるために、集団の絶滅確率に大きな影響を与えることが予想される。理論的な研究によると、集団の隔離が不完全で世代あたり 1 個体の移入があるだけで、遺伝的浮動による遺伝的均一化をさ

またげることができると予測されている (Futuyma, 1986)。ダムによる隔離集団の保全を考える場合、集団間の実質的な遺伝的交流をうながすことは一義として考えられるべきであり、この目的のためには効果的な魚道の設置、場合によっては下流集団から上流集団への継続的な人為的放流が必要になると考えられる。

## 4. おわりに

本研究によって、ダム周辺および上流域はその設置年代によって植生構造および魚類への影響が変化することが示された。それゆえ、ダム周辺の改変による生態系の回復およびビオトープの改善には、一つ一つのダムの特徴とその地域と特性に応じた対策が必要であると考えられる。しかしながら、本研究の目的であるダム周辺域の自然をどのように改善していくかということに関しては、まだ調査が始まったばかりであり、今後の詳しい調査が必要である。本研究をすすめるにあたり、河川環境管理財団には多大な援助を受けた。ここに深甚の謝意を表するとともに、今後の研究の継続のために、引き続きさまざまな援助を期待する次第である。

## 引用文献

1. Angers, B. and Bernatchez, L. (1996). Usefulness of heterogeous microsatellites obtained from brook charr, *Salvelinus fontinalis* Mitchell, In other *Salvelinus* Species. *Molecular Ecology*, 7: 339-353.
2. Hansen, M. M. and Mensberg, K. L. D. (1998). Genetic differentiation and relationship between genetic and geographical distance in Danish sea trout (*Salmo trutta* L.) populations. *Heredity*, 81: 493-504.
3. 原田泰志 (1999). 小集団化に伴う遺伝的劣化. pp.33-41, 森誠一編「淡水生物の保全生態学」.
4. 細谷和海 (1997). 生物多様性を考慮した淡水魚保護. pp.315-329, 長田芳和・細谷和海編「日本の希少淡水魚の現状と系統保存」.
5. Futuyma, D. J. (1986). 進化生物学 (第2版). 蒼樹書房.
6. Kitano, S. (1996). Size-related factors causing individual variation in seasonal reproductive success of fluvial male Dolly Varden (*Salvelinus malma*). *Ecology of Freshwater Fishes*, 5: 59-67.
7. 前川光司 (1999). 溪流魚の生態と砂防工事の影響. pp.89-106, 太田猛彦・高橋剛一郎編「溪流生態砂防学」. 東京大学出版会
8. Moller, A. P. (1999). Asymmetry as a predictor of growth, fecundity and survival. *Ecological Letters*, 2: 149-156.
9. Morita, Morita, K., Yamamoto, S. and Hoshino, K. (2000). Extream life history change of white-spotted char (*Salvelinus leucomaenoides*) after damming. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57: 1300-1306.
10. 野澤 謙 (1994). 動物集団の遺伝学. 名古屋大学出版会.
11. 太田猛彦・高橋剛一郎 (1999). 溪流生態砂防学. 東京大学出版会

12. Schneider, S., Roessli, D. and Excoffier, L. (2000). Arlequin ver 2.000: a software for population genetic data analysis. Genetic and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.
13. Slatkin, M. (1995). A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics*, 139: 457-462.
14. Vollestad, L. A. (1999). A meta-analysis of fluctuating asymmetry in relation to heterozygosity. *Heredity*, 83: 206-218.
15. 鶴谷いづみ・矢原徹一 (1996). 保全生態学入門. 文一総合出版.
16. Yamamoto, S., Morita, K. and Goto, A. (1999). Geographic variations in life-history characteristics of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*). *Canadian Journal of Zoology*, 77: 871-878.