

近年の研究紹介②木曾川

木曾川水系の河川史と生物多様性保全に向けて

岐阜協立大学 森 誠一

はじめに：「魚、ざわめく川」

少年の頃、私は魚を捕ったり、石を積んで流れを変えたりして川と親しんだ際に、素足を多くの魚族がツツンと突つく「ざわめき」を実感したものだ。この私事からすると残念なことだが、この半世紀で、魚類とその生息地は確実に減少し、その群泳を見る機会は随分と減った。

おそらく、そうした「ざわめき」を取り戻そうとする動機が少なくとも一部の社会思潮や情勢にもなって、前世紀末1997年の河川法改正から、土地改良法改正、自然再生推進法や外来生物法などが制定施行された。すなわち、もう四半世紀にわたって、多くの労力と資本が投入されてきたといえる。にもかかわらず、絶滅危惧種は増え続けている。むしろ、法・規範の制定や土木的改善事業の実施によって、生態系の劣化速度は減速してはいるのかもしれないし、現在は「しないよりはした方がいい」という過渡期と考えることもできる。ただ、かつてのざわめく魚群は見られないし、復活したところなど極めて少ないことには変わりはない。本稿は、生物多様性の保全・活用のため生息場の創出・再生を目指して、木曾川水系で行った河川生態学術研究(国交省受託研究)の概要を紹介し、「ざわめく川」の再現の一助とするものである。

1. 時間スケール：種の進化的時間と個体の生活史

多様な生物を含む河川生態の研究をするにあたって、議論すべき対象範囲としての時間・空間スケールの類型化あるいは重層化が重要であり、いわばそれは環境要素の標準化につながる。これまでの河川生態研究は、セグメント、リーチ、瀬淵など現況河川における地勢・地形・地理的空間において、近代的河川管理が実施されてきた百年以下もしくは現行ママの時間スケールを中心に議論される傾向が強かった。その結果、応用・事業の面において生物の進化的時間が扱われることは少なく、個体の繁殖成功や集団の系統などに関わる生態・遺伝的要素が矮小化されるきらいがあり、保全において対処療法的な改善に終始することがあったといわざるをえない。河川生態系は過去の進化的時間の結果成立しており、どのような環境特性に生物が適応してきたかという進化生態学的・系統地理学的な視点の位置づけが重要である。また、河川生態学術研究では、個体の生活史における微環境レベルへの負荷の質・量を計量化し、その改善・軽減を検討する根拠が求められる。これをもって、木曾川水系における本研究の成果を踏まえて実施された生息場の環境改善および効果を評価し、自然の営力や地域特性を活用した保全シナリオの一般化を希求した。

2. 木曾三川の自然史と本研究の視点

木曾三川は、濃尾平野周縁の山麓域に扇状地を発達させつつ、その下流一帯に低平地を形成させた主要因であり、本来的に広大なデルタ・氾濫原や潤沢な伏流水・湧水といった環境特性をもった日本最大級の河川水系である。当該流域は、希少種のイタセンパラ、ハリヨ、ネコギギなどのいずれも国指定天然記念物の淡水魚をはじめ、日本有数の豊かな淡水生物相を構成し、進化的かつ保全上重要な種・集団が分布する。

本研究では、濃尾平野が海であった縄文海進期など地史的背景を視野に入れ、河川生態系を生物の進化史的な視点で捉えつつ、有史以降の人為的時間における多様な改変の影響を取り込み、河川環境の実態を把握する(図1)。特に、イタセンパラとハリヨに焦点を置いて、それぞれの生息環境条件の解析を通して、その現状把握と課題抽出を行い、保全・再生のための河川環境管理への活用方法を検討した。イタセンパラの存続には産卵母貝が恒常的に生息する氾濫原環境が必須であり、また、ハリヨは北方系起源種で営巣繁殖することから湧水環境の存在が生命線となる。すなわち両種とも、特に繁殖の環境条件が生息・生存を明瞭に左右し、また年魚であり結果が早期に確認できる点などを含め、生息制限要因の因果関係を知る研究素材としても適した対象種といえる。

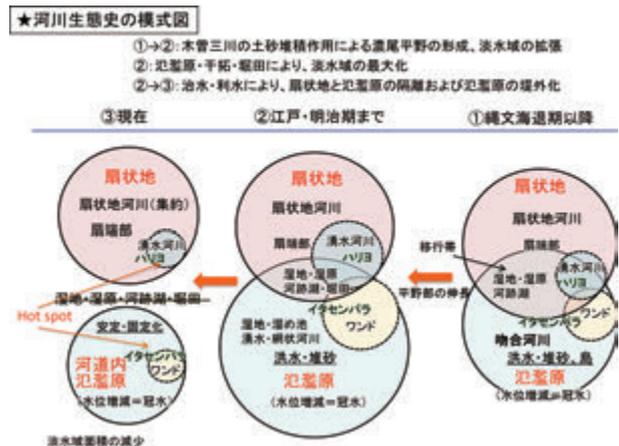


図1：木曾三川水系における河川生態史の模式図。

3. 河道内氾濫原の環境変遷における魚類の生息実態

濃尾平野、大阪平野および富山平野に局所分布する希少淡水魚のイタセンパラ(図2)は、河川の氾濫原環境を繁殖に利用することから、本種の集団の歴史は沖積平野の環境変遷をよく反映することが期待される。人為的影響をもたない有史以前の個体群変動(歴史的集団動態)の解析を木曾川流域にお

ける氾濫原の増減を示す河川環境史と関連づけて、本種の分布や残存生息の要因を探った。なお、本種はおそらく近代以前までは堤内・外の不明瞭な氾濫原環境に広く分布していたと想定される。



図2：イタセンパラ成魚（世界淡水魚園アクアトト提供）、二枚貝の外鰓内で越冬中の仔魚（赤枠）。（北村淳一撮影）。木曾川上流事務所による環境改善中のワンド（筆者撮影、2007.11.18）。

1) イタセンパラの歴史的集団動態

濃尾平野の木曾川水系産イタセンパラの全ゲノム配列データを導出し、淀川水系産と富山県水見市産との比較を含め、PSMCやMAGIC等の手法により歴史的集団動態を解析した。その結果、更新世中期（78万～12万年前）に増大していた集団サイズが、最終氷期最盛期から縄文海進最大期（およそ1.9万年～6千年前）にかけて減少したことが推定された。それは淡水域面積の縮小と連動する濃尾平野の縮退を反映していると示唆され、まさに進化的時間スケールからも氾濫原の魚といえる。このことは今後の研究進展において、縄文海進後の海退期から現在に至る河川伸張による平野形成と集団サイズの増大が同調した結果となる可能性を想起させる。

2) ワンド群と魚類

木曾川の平野部（自然堤防帯）の約15km区間には、比較的広い河道内氾濫原に大小様々な約150個のワンドが存在する。これまで103ワンドの淡水魚類相を調査し、魚類群集構造が成立する物理環境要因や生物環境要因を検討した。その結果、冠水の頻度や水域連結性がワンド間の種組成の類似性に影響することがわかった（図3）。また、イタセンパラの分布は、本川に常時接続しているワンド、または、平常時に孤立してはいるが小さな増水でも冠水しやすいワンドで、かつ本川・ワンド間の接続水域数も多いワンドに有意に生息する傾向があり、氾濫原環境への適応が推定された。

次いで、環境DNAを用いて、イタセンパラの生活史を通じた移動特性と、最終的に行き着いたワンドでの繁殖成功度を検討した。まず、本研究サイトに最適化させたサンプリング手法を考案し、それによって得られたDNA検出有無と実際のイタセンパ

ラ生息有無を比較して精度検証を行い、十分な検出精度が得られることを確認した。次に、14ワンドで稚魚期から産卵期（5月～10月）にかけて採水・環境DNA解析を行い、産卵期において秋の出水と連動して成魚の移動分散の活発化が示された。しかし一方で、産卵期に分散した孤立型のワンドでは翌春に稚魚が確認されなかったことから、再生産に寄与しない「無効分散」の実態も明らかになった。

さらに、集団遺伝学的解析によって、イタセンパラはワンド群間で自由交流が保たれておらず、また左右岸間で遺伝的組成が異なり、本流低水路が両岸間の集団交流を阻害する影響が示された。加えて興味深いことに、近年自然形成された中洲のワンド集団は両岸の中間的な遺伝的組成を示し、中洲の存在は両岸間の交流維持への寄与を示唆した。

以上より、イタセンパラの実態としては、ワンドの中でも常時本川と接続しているワンドを生息場・産卵場として利用していること、逆にここ60年ほどの間に増えてきた孤立ワンドはイタセンパラの存続にあまり貢献していないこと、そして、調査区間（15km区間）の左右岸および縦断的にも離れて形成されたワンド群それぞれで集団の孤立化が進行しているが、約10年前に形成された中洲が集団間の交流を再開させつつあることが分かった。

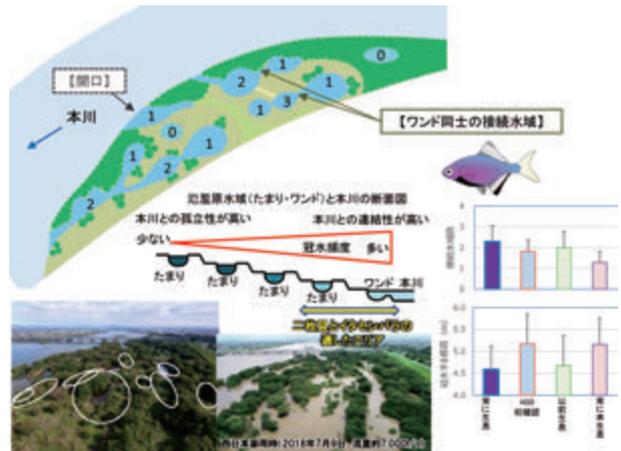


図3：イタセンパラとワンド形態の関係図。本川に開口していて、接続水域数が多く、面積が大きく、冠水時の流速が速く、冠水頻度が多い水域にイタセンパラは生息する傾向。（北村淳一作図、永山滋也ドローン写真撮影）

3) ワンド環境の整備・管理

繁殖に産卵母貝が必須であるイタセンパラの保全には、二枚貝が生息する環境づくりが求められる。ワンド49箇所を対象として、最近10年間の二枚貝生息量を比較した結果、2007年の生息ワンド19箇所中17箇所で大減少がみられ、ワンド環境は全体的に劣化傾向であることが明らかになった。一方で、2007～2018年の間で5箇所のワンドが形成され、いずれも二枚貝が定着し、加えてイタセンパラの産卵、稚魚の浮出が高い割合で確認された（図4）。つまり、この10年間で新たに自然形成されたワンドは、二枚貝とイタセンパラの良好な再生産の場となっていることが分かった。ただ現状では、新しく形成されるワンド環境の何が、両者の再

生産に最良の効果をもたらすのかは検討中である。

こうした新しいワンドの重要性は、治水対策として行われた高水敷掘削の跡地でも確認された。揖斐川では、濁水位～平水位に相当する地盤高で高水敷掘削された地区において、その後の出水による土砂の堆積、微地形変化に伴い新しくワンドが形成され、多数の二枚貝が自然に定着することが分かった。ただし10年以上経過すると、土砂の堆積と樹林化の進行により、ワンド面積の縮小・孤立化、さらに二枚貝生息量も減少傾向となり、ワンド環境の経年劣化が示された。これは、長い期間、本川から孤立した木曾川の多くのワンドが二枚貝やイタセンバラの生息場として機能しないことと同様のメカニズムが背景にあることを示唆するものであった。以上から、高水敷掘削を一定期間ごとに繰り返し行う「循環的氾濫原再生」を環境保全と治水対策を両立し得る合理的な手法として提案した。一方で、底泥(有機物を含む)浚渫や樹木伐開等を組み合わせることで、広範な掘削を行わずとも、一定の改善効果が望めることを過去のワンド環境保全事業のモニタリングデータから示した。

ただし、木曾川の調査区間の下流半分においては、馬飼頭首工(木曾川大堰)の湛水による水位安定が見られ、上流半分の区間とは異なるワンドの物理水文特性に支配されたイタセンバラと二枚貝の生息場維持機構が存在すると示唆された。それゆえ、これら上下流では異なる保全対策が必要であると考えられた。例えば、上述の「循環的氾濫原再生」は土砂堆積に伴う地形変化を見越した手法のため、出水による土砂移動が生じやすい上流区間での適用性は高いが、湛水域にあたる下流での適用性は低いであろう。

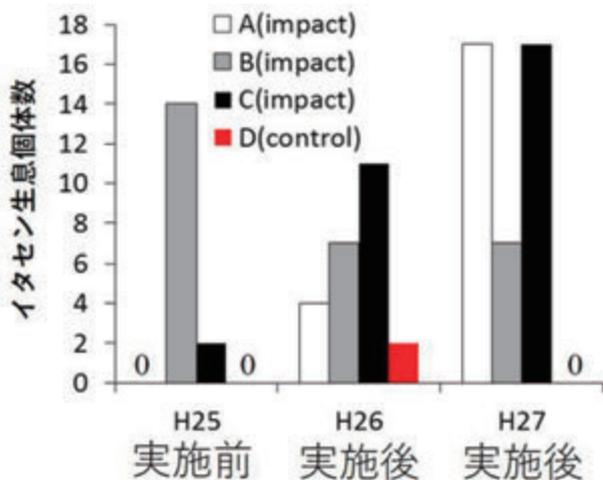


図4：ワンド(A, B, C, D)の土木的改善前後とイタセンバラの増加効果。(永山滋也作図)

4) ワンド環境と産卵母貝

ワンドの岸際部を中心に二枚貝の死殻の集積が散見され、周辺の糞や足跡などの状況証拠から、特定外来種のヌートリアによる捕食が推察された。これを確かめるため、カメラトラップおよびヌートリアの糞DNA解析による食性解析を行った。その結果、実際に、ヌートリアによる二枚貝の捕食シー

ンの撮影に成功した。さらに、ヌートリアはノイバラやスゲ類といった陸上植物を年中摂餌するとともに、二枚貝も年中捕食することが食性の季節変動を含め裏付けられた。二枚貝類はワンド環境の劣化のみならず、外来種による捕食によっても負荷を受け、その影響は産卵母貝の減少を通じて間接的にイタセンバラ個体群にも負の影響を与えていることが想定された。

4. 湧水動態が魚類生態に及ぼす応答、復元および効果検証

トゲウオ科の世界的分布の最南限集団であるハリヨ(図5)は、現在、滋賀県と岐阜県の限られた湧水地や周辺河川にのみ生息する。かつては濃尾平野西部の大垣湧水帯を中心に、面的に広く分布していた。本種の生息状況は、約30年前の資料と比較しても明らかに悪化している。元来、北方系魚類であるハリヨの生息条件として湧水が必須であり、その生息地の主たる減少原因は湧水量の減少・枯渇にある。ハリヨが生息する環境の解析は、湧水河川生態の有効な理解となり、その環境改善の効果的な根拠の提示が期待される。



図5：鮮やかな婚姻色のハリヨ雄。口先の水底に巣(緑色の植物繊維が見える)がある。巣の状態から明白に孵化している。(秦康之撮影)

1) 扇状地伏流水の集水河川の水文動態

津屋川は、養老山地の東側に30個以上ある扇状地扇端から湧く潤沢な湧水を集めながら、南流して揖斐川に注いでいる。右岸の流程に沿って氾濫原に分布する湧水群について、出水時の攪乱に関する基礎的な調査を行い、出水期の各湧水地の水位の連続観測を行い、その地点内挿によって10箇所の任意の湧水地の冠水頻度と水位の特徴を把握した。冠水頻度の高い湧水地とほとんど冠水しない湧水地があり、大きな変動があった。また、中下流部の水位上昇は本川上流からの降雨による流量増加ではなく、合流する揖斐川の出水状況に大きく依存する特徴が明らかになった。

現在、ハリヨは、概して3箇所の湧水量の多い右岸湧水域をもつ幅広の河川域が主たる生息域になっている。そのうち中央に位置する最大の生息湧水域(中央湧水帯)を対象に、水位・水質・流量観測に基づ

き水文学的流況と伏流水・湧水の寄与度の把握として、山地支川から扇状地に全量覆没し、本川沿いで湧出することを場所的かつ時系的に解析した(図6)。

また自明ながら湧水の保全には、涵養を図る伏流域の同定が必至であり、当該の中央湧水帯の範囲をおよそ明示した。さらに現状、緩流域の中央湧水帯では、泥が平均的に数十cm堆積しており、その下の砂層は扇状地からの地下水圧により湧水する作用があると把握された。河床の一部は泥の堆積が湧水を抑止し、湧水再生が創出される掘削面積を推定した。

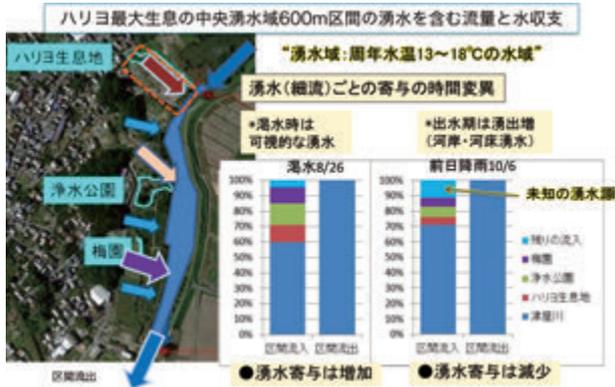


図6：津屋川中流域（中央湧水域）における各湧水地の湧水量の寄与の場所と時期的の比較。(鷲見哲也作図)

2) 湧水河川における同位体環境の変動

津屋川全域的において、河川流水および湧水の溶存ストロンチウム同位体比(87Sr/86Sr)を分析した。その結果、河川上流から下流まで同位体比が上昇していく傾向が見られ、本同位体比が河川流程に沿った生息場所の良い指標であることがわかった。津屋川水系のストロンチウム同位体比は湧水地点によって異なるが、各湧水は年変動・季節変動せず安定していた。一方、本川では、上流から下流にかけて縦断方向で同位体比が高く変化した。この結果から魚類の移動履歴に適用すべく検討をした。この結果や集団遺伝学的解析の蓄積を用いて、ハリヨの移動交流の程度を明らかにし、湧水環境の依存性を解析し保全に応用する。この同位体比を用いて、ハリヨの耳石解析から、湧水間や湧水-本川間といった移動実態を検討可能であることが示唆された。

3) ハリヨの集団帰属性解析

ハリヨは人為的な生息地の消失や分断化の影響により、集団の急速な縮小が確認され、一部の局所集団は人為的に再整備された環境で維持されている。その遺伝的集団構造および遺伝的多様性を明らかにするため、2002年から2018年の間に3つの時期に、濃尾平野各地から採集されたサンプルから抽出されたマイクロサテライト・データを用いて解析した。

集団帰属性解析の結果、生息地が現在のように局所的に分断化される以前には、ハリヨは北西部と南西部それぞれで遺伝的に交流のある局所集団から成る2つのメタ集団を形成し、この集団間では遺伝子流動の制限が示唆された。この約15年間で各局所集団の遺伝的多様性の低下は特に認められなかった

が、一部の閉鎖的な局所集団では遺伝的多様性が低く、創始者効果や過去の集団サイズの縮小が認められた。さらに再整備された生息地における集団においては、異なるメタ集団からの放流が強く疑われる生息地も存在した。この結果は、木曾三川水系の湧水環境と密接に関係し、象徴種ともいえるハリヨの今後の保全・管理において、メタ集団構造を考慮しながら遺伝的多様性の維持を図る必要がある。

4) 湧水動態とハリヨ

中央湧水帯の細流においてADCPによる流れ場観測によって3次元構造を可視化し、湧水の湧出・浸透過程を分析し、ハリヨの営巣地点との相関をみた。湧水動態とハリヨの繁殖成功(営巣、孵化成功、孵化仔魚数)の関係は解析中であるが、底質が砂泥、水深40cm以下、流速15cm/秒以下で、湧水湧出の影響の高い地点での営巣は有意に多かった。

現在のハリヨの繁殖成功は、少なくとも30年前より低下していた(図7)。この事実は、ハリヨが「いる」現況環境をもって環境改善のレファレンスとする危険性を孕んでいる。ハリヨの確認有無だけでなく、繁殖生態の把握を踏まえて生息環境を再現する検討の必要性を明示している。これに基づき生息環境の最適状況を繁殖成功率等の計測から判定し、土木的な環境改善の根拠を提示し、湧水池を設置した。その効果を評価し、湧水生態系の修復手法に一助した。また、30年間の湧水水温の測定記録は、温暖化や湧水量の減少に依るのかは不明ながら、明らかな上昇傾向が認められ、今後のハリヨの生息環境に懸念された。



図7：1991年、2006年、2018年の営巣環境の変化。少なくとも繁殖成功が最適な1991年時を参照にした環境改善が必要。

まとめ

おもに土砂と伏流水の動態に依拠するワンドや湧水域の環境特性の成因や変動を、水文・水理学的把握に加え環境DNAや安定同位体などの解析から追跡し、その応答としての生物挙動を群集生態や集団遺伝のアプローチから明らかにしつつ、現状の自然的攪乱と人為的インパクトが河川生態に与える影響を検証した。背景として地史的時間および人為的改変時間スケールにおける生息場の変化過程と生物応答の連関性を、氾濫原環境のワンド形成と湧水河川の湧水動態を対象に影響を検証した。その検証に基づいて、生物が多様な環境を持つ生息地間のランダムな移動交流を可能とする河川環境管理の事業化において、合意形成に基づく地域連携をもって、環境保全・改善再生の機能効果に必要な視点・手法の開拓を目標とした。