

博士論文（要約）

論文題目

北海道朱太川水系におけるカワシンジュガイの個体群維持機構の解明

氏名 照井 慧

## 目次

第1章 序論	-1-
第2章 北海道朱太川水系におけるカワシンジュガイ個体群の現況	
はじめに	-17-
方法	-19-
結果	-23-
考察	-25-
第3章 カワシンジュガイの局所密度に影響する要因	
はじめに	-31-
方法	-32-
結果	-34-
考察	-35-
第4章 ヤマメによるカワシンジュガイ幼生の分散	
はじめに	-41-
方法	-43-
結果	-48-
考察	-50-
第5章 カワシンジュガイの定着個体群サイズに影響する要因	
はじめに	-65-
方法	-67-
結果	-72-
考察	-74-
第6章 総合考察	-87-
謝辞	-90-
引用文献	-91-

## 第 1 章 序論

淡水域は、地球上の水表面積のわずか 0.01% に満たないにも関わらず、高い生物多様性を有している。魚類については、現在わかっている種に限っても 10,000 種以上の魚種が記録されており、生活史の少なくとも一部で淡水生態系を利用する種は、現存する全魚種数の約 40% を占めている (Lundberg et al. 2000)。両生類・爬虫類・哺乳類を含めると、地球上に生息する脊椎動物のうち、その約 3 分の 1 が淡水域をその生息に必要としているとされる (Dudgeon et al. 2006)。

淡水生態系は、近年とくに大きな人為的影響を受けて急速に不健全化しつつある (Carpenter and Biggs 2009)。2012 年に発刊された最新の生きている地球レポート (WWF 2012) では、淡水生態系の生きている地球指数 Living Planet Index は 31% の減少率を示し、生物多様性の低下がもっとも深刻化している生態系として認識されている。その主な駆動因としては、気候変動、水質汚染、流況の人為的改変、過剰搾取、生物学的侵入、生息環境の劣化、生息地の分断・孤立化などがあげられている (Sala et al. 2000 ; Scheffer et al. 2001 ; Morita and Yamamoto 2002 ; Scheffer and Carpenter 2003 ; Dudgeon et al. 2006 ; Österling et al. 2010 ; Woodford and McIntosh 2010、2011)。

このような現状を受けて、淡水生態系の主要な構成要素である河川生態系では、1980 年代前半から北アメリカを中心に水生生物の生息環境を保全・再生する活動が行われてきた (Roni et al. 2002)。北アメリカでの多くの事業は水産資源として重要なサケ科魚類を対象とし、河川内の局所的な物理環境 (通常 50–500 m の空間スケール) を改善することでサケ科個体群の維持・回復に貢献することを目標としている (Gowan and Fausch 1996a ; Quinn and Kwak 2000 ; Roni et al. 2002 ; Binns 2004)。具体的な再生手法は、スケール面でも技術面でも多様である。主要なものとして河岸環境の改善 (Quinn and Kwak 2000 ; Koljonen et al. 2013)、倒木・巨礫などの構造物の設置 (Gowan and Fausch 1996 ; Quinn and Kwak 2000 ; Binns 2004 ; Johnson et al. 2005) および河畔林の再生 (Roni et al. 2002) があげられる。

国内においても、国や NPO 法人を主体として、淡水魚類の生息地創出を目的とした倒木の設置 (Nagayama et al. 2009、2012)、絶滅危惧種の産卵場の整備 (アユモドキ ; 坪川 1997) が進められるなど、河川内の環境改善に着目した保全・再生事業が実施されている。

しかし、これらの国内外の事例は、対象種の特定の生活史段階における生息環境のみに限定した対策であり、長期的な個体群の維持のためには十分ではない (Fausch et al. 2002 ; Roni et al. 2002 ; Palmer et al. 2005)。より大きな時空間スケールにおいて、自立的なメタ個体群存続のための鍵となる生態過程を見出す必要がある (Hanski 1999)。そのためには、メタ個体群を構成する局所個体群の空間分布やその個体群サイズ、そして移動分散過程などを詳細に明らかにする実証研究の蓄積が必要不可欠である。

### 河川の生態的重要種イシガイ類の危機的現状

イシガイ類二枚貝 (Unionidae、Margaritiferidae、および Hyriidae) は、南極大陸を除くすべての大陸の陸水域に生息が認められ、世界全体では約 800 種が記載されている (Strayer 2008)。日本ではイシガイ科 15 種 1 亜種、カワシンジュガイ科 2 種のあわせて 17 種 1 亜種の生息が知られている (Kondo 2008)。

イシガイ類は、浮遊懸濁物を底質中に糞および偽糞として供給することで藻類の生育を促進する栄養的効果 (Vaughn and Hakenkamp 2001 ; Spooner and Vaughn 2006 ; Vaughn et al. 2007)、貝殻が他の底生生物に基質として利用される非栄養的効果 (Vaughn and Hakenkamp 2001 ; Spooner and Vaughn 2006 ; Vaughn and Spooner 2006) などを介して、多様な淡水生物の生息に寄与する河川生態系の生態的重要種であると考えられている (Vaughn and Hakenkamp 2001 ; Geist 2010)。

そのような重要性にも関わらず、イシガイ類に属する多くの種は、水質汚染や生息地の分断化などの影響により、生息数・生息域を著しく減少させている (Strayer 2008)。北米には約 300 種のイシガイ類が生息していたが、そのうち 30 種がすでに絶滅し、残存種についてもその約 70% が絶滅の危機に瀕している (Williams et al. 1993 ; Strayer 2008)。日本でも、イシガイ科 11 種、カワシンジュガイ科 2 種の計 13 種が絶滅危惧種もしくは準絶滅危惧種としてレッドリストに掲載されている。

イシガイ類が人為的影響に対して脆弱である理由として、以下のような生態的特性を挙げることができる。

- 幼生期 (グロキジウム幼生) に宿主魚類へ寄生するため、直接的な影響に加え、宿主魚類を通じた間接的影響を強く受ける (Strayer 2008 ; Geist 2010)。

- 成熟に時間を要するため、一旦減少すると、個体群の回復には長期間を要する (Strayer et al. 2004)。
- 自発的移動力が乏しいため、人為による急激な環境悪化を回避する能力が低い (Vaughn and Taylor 1999)。

日本産イシガイ類のうち、冷水の流水環境に生息するカワシンジュガイ *Margaritifera laevis* は、国内では北海道および本州に分布する (Kondo 2008)。ヤマメ (もしくはアマゴ) を宿主とし、野外における最高寿命としては推定 79 歳のものが報告されている (栗倉 1969)。近年、河川の人為的改変の影響を受けて、山口、福井の両県ではすでに地域絶滅し、島根、広島、岡山、石川、岐阜、長野、栃木、茨城の各県では絶滅寸前の状況にあるとされる (「県版レッドデータブック」、<http://www.jpnrdb.com/index.html>、2013 年 10 月 31 日確認)。このような現状にあることから、2012 年度版環境省レッドリストには絶滅危惧 II 類として掲載されている (「陸産貝類・淡水産貝類レッドリスト (環境省 2012)」、[http://www.biodic.go.jp/rdb/rdb\\_f.html](http://www.biodic.go.jp/rdb/rdb_f.html)、2013 年 10 月 9 日確認)。

カワシンジュガイを含むイシガイ類の地域からの絶滅を防ぐためには、個体群維持のための条件を解明する必要がある。そのためには、鍵となる生活史段階や生態過程に関する知見が欠かせない。本研究では、現在でも比較的健全な状態を維持していると考えられる北海道朱太川水系のカワシンジュガイ個体群を研究対象とし、その個体群の空間構造を空間生態学的アプローチによって分析することで、メタ個体群動態に影響する要因を把握した。

## カワシンジュガイの生活史

カワシンジュガイ科 *Margaritiferidae* カワシンジュガイ属 *Margaritifera* に属するカワシンジュガイ (Plate 1-1) は、最高水温 20 度以下で、礫～泥底の水域に生息し、他の多くのイシガイ類と同様、雌雄異体の卵胎生とされる (Kondo 2008)。雄個体によって水中に放出された精子球は成熟した雌個体の入水管から取り込まれ、受精が成功すると幼生 (グロキジウム幼生) が発生する。成熟した雌個体から放出されたグロキジウム幼生はヤマメ・アマゴに寄生し、約 40 日間の寄生期間を経たのち底生生活へと移行する (Fig. 1-1 ; Kondo 2008)。カワシンジュガイの自発的な移動能力は限られているため、ヤマメに付着している寄生期が、上流方向および支川への長距離移動が可能となる唯一の生活史段階であるとされる。

宿主から脱落后の底生生活初期は、微小稚貝（殻長約 0.5 mm ; Kondo 2008）として河川内に存在している。微小稚貝は受動的移動性が大きく、水流によって流されると考えられる（Morales et al. 2006 ; Daraio et al. 2010）。ミシシッピ川の流況観測データに基づき、イシガイ類 *Amblema plicata* の微小稚貝（220  $\mu\text{m}$ ）の漂流過程をシミュレーションした研究では、流量（600–9000  $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ ）に応じて 574–2105 m/day 流されることが示されている（Daraio et al. 2010）。一方、安定的に河床へ定着した比較的大型の個体は、貝礁と呼ばれる定着性の強い局所個体群を形成し、長期間にわたってその近傍に生息すると考えられている（Strayer 2008）。ここでは、河床へ安定的に定着していない個体のことを「非定着個体」、河床へ安定的に定着している個体のことを「定着個体」と定義する（Table 1-1）。

### カワシンジュガイのメタ個体群動態と解明すべきプロセス

上記のような生活史特性をもつことから、カワシンジュガイのメタ個体群は、貝礁として認識できる定着個体からなる局所個体群（定着個体群 ; Table 1-1）と、空間的な限定性の小さい非定着個体から構成されていると考えられる。

貝礁は、水理的に安定した河川区間のうち限られた場所に形成され（Strayer 1999 ; Morales et al. 2006 ; Allen and Vaughn 2010）、成熟個体の密度に応じてグロキジウム幼生の供給源として機能する（Österling et al. 2008 ; Terui et al. in press）。このような定着個体群は、サイズ分布や空間分布を把握することが可能である。

それに対して、非定着個体は、ヤマメによる幼生の受動的分散および水流による物理的分散のパターンに応じて流路に散在していると推測される（Terui et al. in press）。非定着個体の多くは微小稚貝であり、肉眼では識別が困難である。また、多少成長した稚貝についてもその分布範囲を特定するのは難しい。したがって、非定着個体の分布は、現実的には被寄生ヤマメの移動分散および水流による物理的分散のプロセスから推定する必要がある。非定着個体の貝礁をなす定着個体群への移入は、水流による下流への分散を経て生じることが想定される。非定着個体は、それより下流側の定着個体群への移入を通じて個体供給源として機能している可能性がある。

カワシンジュガイのメタ個体群は、概ね上記のような構造をもち、受動的分散を主とするプロセスによって形作られていると考えられる。したがって、カワシンジュガイのメタ個体群動態の把握のためには次のような研究が必要である。

- 貝礁として認識できる定着個体群の空間分布および殻長サイズ分布の把握。これらの情報をもとに、定着個体群のグロキジウム幼生の供給源としての機能やグロキジウム幼生の分散可能範囲などを推定するための基礎データとする。また、定着個体群の分布が認められた河川区間について、よりミクロなレベルで生息密度に影響する要因を明らかにすることで、定着個体群が存在しうる環境条件の範囲などについて推定する。
- ヤマメによる移動分散パターンの実態把握。肉眼では実測不可能なもっとも小さい非定着個体の河川域内の分布範囲をヤマメへの寄生・脱落およびその間のヤマメの移動から予測する。
- 非定着個体の個体供給源としての役割の検証。微小稚貝を含む非定着個体の動態は把握が困難であるが、一部の個体は水流による断続的な受動的分散を経て局所個体群へ移入すると思われる。ヤマメの移動分散パターンから推定した非定着個体の分布範囲は個体供給源サイズと正の関係にあるという仮定のもと、「定着個体群サイズ」と「非定着個体の上流側分布範囲」の関係から傍証する。

## 朱太川水系の概要

朱太川水系は、北海道渡島半島北部の黒松内低地帯（年平均気温 7.2℃、年間降水量 1457.5 mm;「気象統計情報（気象庁）」、<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>、2013 年 11 月 9 日確認）に位置し、黒松内町を縦断して西流する本川（河川長約 40 km）と 90 以上の支川から構成されている（Fig. 1-2）。黒松内町において優占する土地利用形態は森林であり、町域面積の約 65%を占めている。本川・支川とも源流部では相対的に急峻な河床勾配を示すが、上流域から河口にかけては比較的緩やかな河床勾配が続く（Fig. 1-3）。ここでは、河床勾配の変化点に基づき、本川については河口から 10 km 地点までの区間を下流域、10–27.5 km の区間を中流域、27.5–40 km の区間を上流域と定義する（Fig. 1-3）。

底質は砂礫が卓越しており、源流から河口域にかけて粒度組成の変化は小さい（60%粒径はおおよそ 30–50 mm ; Fig. 1-3）。また、全体的に高い透明度を維持しており、水質についても概ね良好な値を示している（pH 6.8–7.6、浮遊物質 1.0–3.0 mg/l、BOD 0.5–1.7 mg/l、アンモニア性窒素 0.05–0.13 mg l<sup>-1</sup> ; 黒松内町 2012）。

朱太川水系は、流程方向の高い連結性を反映し、通し回遊性の魚種数が豊かな魚類相を誇る（宮崎ほか 2013 ; Miyazaki et al. 2013 ; Table 1-2）。これまでは、北海道の河川で緊急に防

除対策が必要な外来種とされているウチダザリガニ *Pacifastacus leniusculus*、ブラントラウト *Salmo trutta*、ブルーギル *Lepomis macrochirus* などの記録がなく、侵略的外来種の影響も概ね免れていると考えられる (Miyazaki et al. 2013)。

朱太川流域では冬季の降雪量が多いため、春季から初夏にかけて長期間にわたり融雪出水が生じる。河口から約 3.7 km 地点で行われている水位観測によれば、例年 4 月から 5 月にかけて高い水位を示し、融雪による増水の影響が顕著に認められる (Fig. 1-4)。6 月以降は、降雨による突発的な出水はあるものの、期間を通じて低い水位で安定している (Fig. 1-4)。本研究では、水位観測期間 (4–11 月) において、累積相対度数が 25–50% の範囲にある水位を「平水位」、25% 未満となる水位を「低水位」とした (Fig. 1-5)。2008 年から 2010 年にかけて、累積相対度数が 25% となる平均水位は 1.10 m、50% となる平均水位は 1.21 m であったことから、これらの値を平水位および低水位の基準として使用した。

## 本研究の目的と構成

本研究では、現在でも比較的良好なカワシンジュガイ個体群が維持されていると推察できる北海道朱太川水系において、流域スケールのメタ個体群動態を把握し、この絶滅危惧種の保全の鍵となる生態過程を見出すことを目的とした。

本論文の第 2 章には、朱太川水系におけるカワシンジュガイ個体群のうち貝礁として把握できる定着個体群について、本川および代表的な支川の網羅的な現地踏査を行い、定着個体群の空間分布および代表的な定着個体群の殻長サイズ組成を調査した結果を記す。これらは、後の章に記す空間生態学的解析のための基礎情報ともなる。

第 3 章に記した研究では、比較的大きな貝礁が形成されている河川区間において、カワシンジュガイの局所密度と生息環境の関係をみることにより、生息に適した局所環境条件を明らかにした。

第 4 章に記した研究では、ヤマメによる幼生の移動分散パターンを明らかにして、潜在的な移入個体である非可視的な微小稚貝（非定着個体）の分布範囲とその空間的な偏りについて予測を行った。

第 5 章では、個体の移入、定着・移出および個体群内部プロセス（繁殖・死亡）などに関わる要因が定着個体群サイズに及ぼす影響について検討した。

第6章では、本研究を通じて明らかにされた朱太川水系のカワシンジュガイのメタ個体群動態について総合的に考察し、朱太川水系における具体的なカワシンジュガイ個体群の保全手法について提言を行った。最後に、河川生態系におけるメタ個体群研究の今後の展望について議論した。

Table 1-1. Description of words used in this dissertation.

Word	Description
Unsettled individual 非定着個体	Individuals subjected to downstream drift, including ones dislodged by flood events (irrespective of shell size). Some of them may function as immigrants to downstream local populations.
Settled individual 定着個体	Individuals stably settling to the bottom and forming settled subpopulations (mussel beds). They are occasionally dislodged by floods and become subjected to downstream drift (unsettled individuals).
Settled subpopulation 定着個体群	Aggregating individuals with frequent reproductive interactions. In this dissertation, settled subpopulations correspond to individual mussel beds.
Reproductive subpopulation 繁殖個体群	Settled subpopulations producing a significant number of glochidia.

Table 1-2. List of fish species in the Shubuto River system. Converted from Miyazaki et al. (2013) with permission.

Family	Species	Standard Japanese name
PETROMYZONTIDAE	<i>Lethenteron camtschaticum</i>	カワヤツメ
	<i>Lethenteron</i> sp. N	スナヤツメ 北方種
CLUPEIDAE	<i>Clupea pallasii</i>	ニシン
CYPRINIDAE	<i>Cyprinus carpio</i>	コイ
	<i>Carrasius</i> spp.	フナ 属魚類
	<i>Tribolodon hakonensis</i>	ウグイ
	<i>Tribolodon brandti</i>	マルタ
	<i>Tribolodon ezoe</i>	エゾウグイ
COBITIDAE	<i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	ドジョウ
	<i>Lefua nikkonis</i>	エゾホトケドジョウ
	<i>Barbatula toni</i>	フクドジョウ
OSMERIDAE	<i>Hypomesus nipponensis</i>	ワカサギ
	<i>Plecoglossus altivelis altivelis</i>	アユ
	<i>Salangichthys microdon</i>	シラウオ
SALMONIDAE	<i>Hucho perryi</i>	イトウ
	<i>Oncorhynchus keta</i>	サケ
	<i>Oncorhynchus masou masou</i>	サクラマス
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	ニジマス
	<i>Salvelinus leucomaenis leucomaenis</i>	アメマス

Table 1-2. continued.

Family	Species	Standard Japanese name
MUGILIDAE	<i>Mugil cephalus cephalus</i>	ボラ
	<i>Chelon haematocheila</i>	メナダ
GASTEROSTEIDAE	<i>Gasterosteus aculeatus aculeatus</i>	イトヨ日本海型
	<i>Pungitius pungitius</i>	トミヨ属淡水型
PLATYCEPHALIDAE	<i>Platycephalus</i> sp. 2	マゴチ
COTTIDAE	<i>Cottus</i> sp. ME	カジカ中卵型
	<i>Cottus hangiongensis</i>	カンキョウカジカ
	<i>Cottus nozawae</i>	ハナカジカ
	<i>Myoxocephalus stelleri</i>	ギスカジカ
PHOLIDAE	<i>Pholis crassispina</i>	タケギンボ
GOBIIDAE	<i>Leucopsarion petersii</i>	シロウオ
	<i>Luciogobius guttatus</i>	ミミズハゼ
	<i>Gymnogobius urotaenia</i>	ウキゴリ
	<i>Gymnogobius opperiens</i>	シマウキゴリ
	<i>Gymnogobius breunigii</i>	ビリンゴ
	<i>Acanthogobius lactipes</i>	アシシロハゼ
	<i>Rhinogobius</i> sp. CO	ルリヨシノボリ
	<i>Rhinogobius kurodai</i>	トウヨシノボリ
	<i>Tridentiger brevispinis</i>	ヌマチチブ
PARALICHTHYIDAE	<i>Paralichthys olivaceus</i>	ヒラメ
PLEURONECTIDAE	<i>Platichthys stellatus</i>	ヌマガレイ

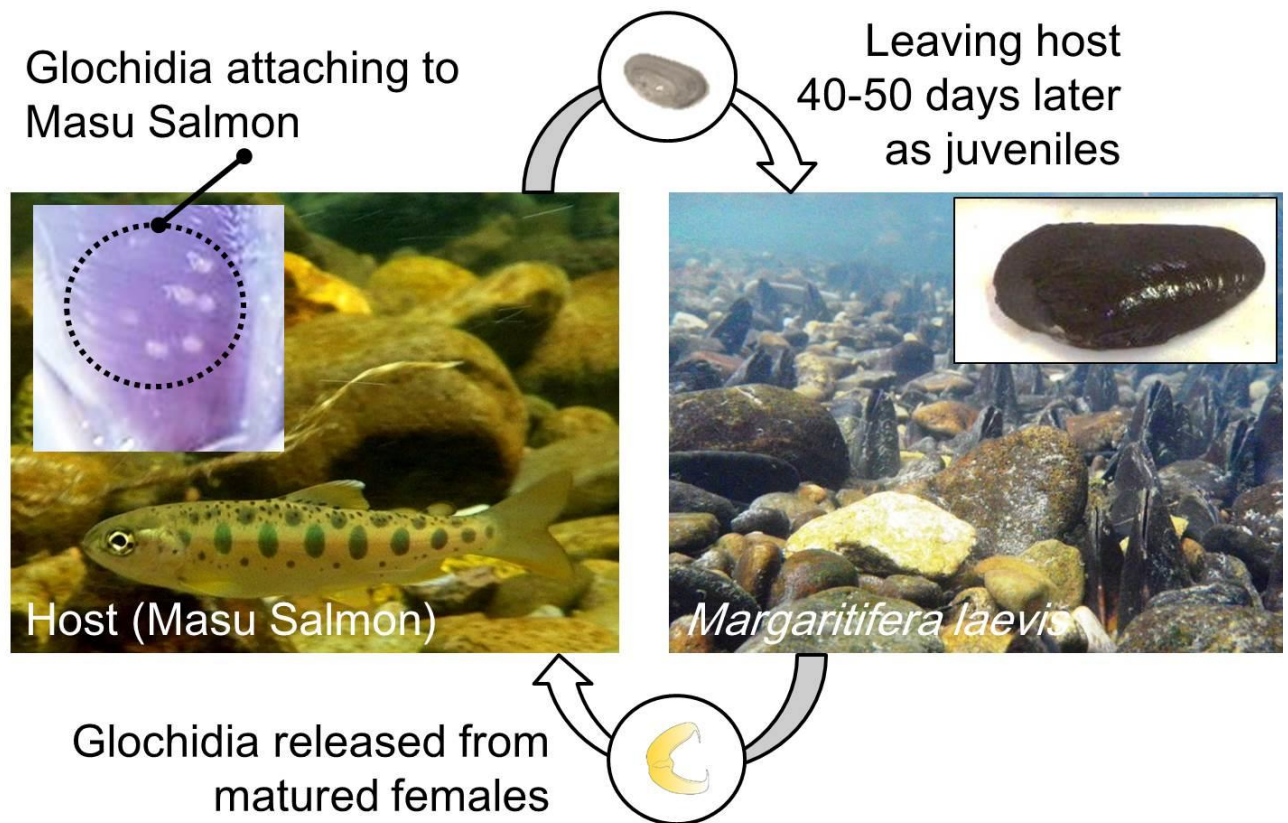


Fig. 1-1. Life history of *Margaritifera laevis*. The glochidia released from females parasitize the obligate host fish, Masu Salmon *Oncorhynchus masou masou*, and remain attached for 40–50 days. After dropping from the host fish, juveniles become subjected to downstream drift until stably settling to the bottom. Individuals that stably settled to the bottom form discrete, dense aggregations called mussel beds.

「非公表」

Fig. 1-2 Map of the Shubuto River System. Gray thick lines crossing the rivers indicate weirs that impede fish movements.

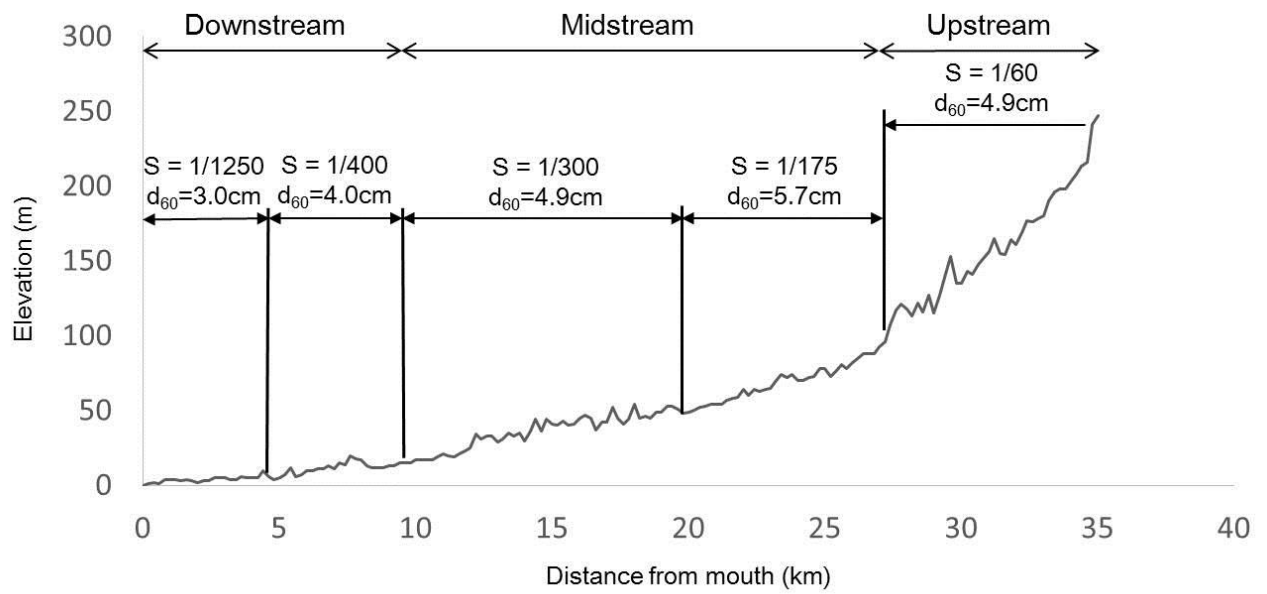


Fig. 1-3 Variation in channel slope and particle size in the Shubuto River System (mainstem). The mainstem represents a relatively steep slope near the origin, but becomes gradual from mid- to downstream. S, channel slope (m/m); d<sub>60</sub>, 60 percentile of particle diameter (cm)

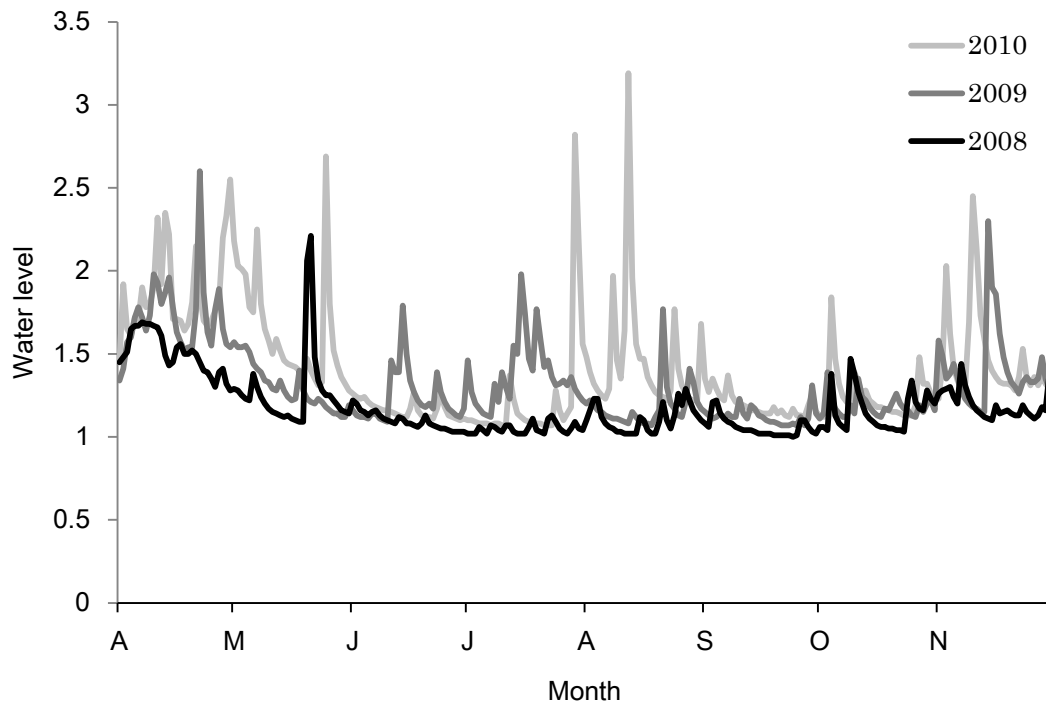


Fig. 1-4. Seasonal variation of water level in the Shubuto River System. This system has peak flows at the time of snow melting (April to May), but several flood events occasionally occur during summer and autumn.

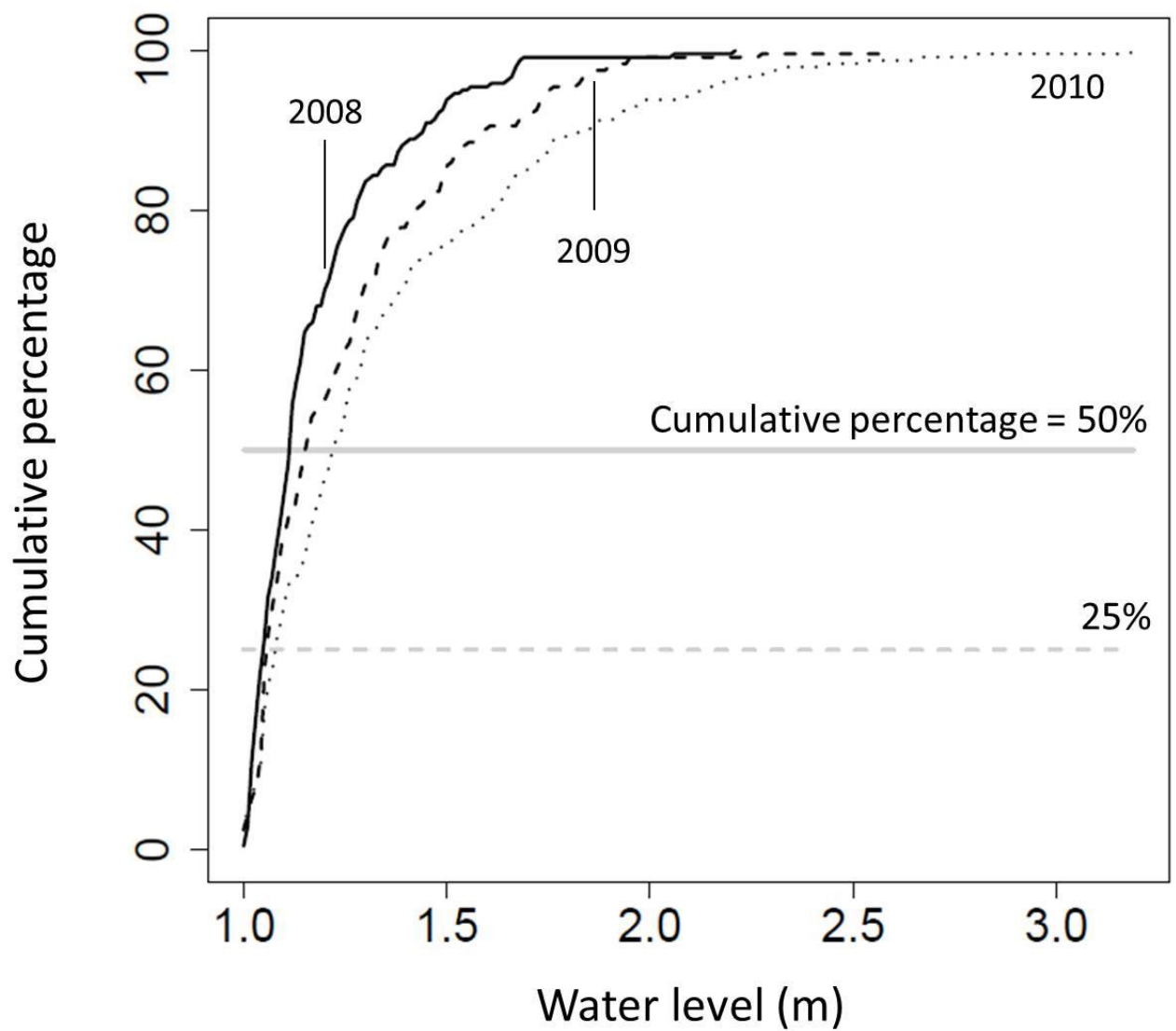


Fig. 1-5. Cumulative percentage of water level at the point of 3.7 km upstream from the mouth of Shubuto River (from 2008 to 2010). Ordinary water level: 25–50% in cumulative percentage, low water level: < 25%



Plate 1-1. Mussel bed of *Margaritifera laevis*.

## 第2章 北海道朱太川水系におけるカワシンジュガイ個体群の現況

### はじめに

カワシンジュガイは、かつては北海道から山口県までの16都道府県の河川において普通に見られた種である（Kondo 2008）。しかし、前章で記したように、本種は河川の人為的改変の影響を強く受け、その分布域・個体数ともに著しく減少させている。

山口県と広島県の県境に位置する尾瀬川は、かつてはカワシンジュガイの分布南限であった（Kondo 2008）。しかし、ダム建設による生息地の分断化、河床環境の悪化、水質汚染などにより絶滅し、2003年に編纂された山口県版レッドデータブックには地域絶滅種として掲載されている（「レッドデータブックやまぐち（山口県 2003）」、

<http://eco.pref.yamaguchi.jp/rdb/html/12/120029.html>、2013年10月31日確認）。また、福井県では県北の味見川にのみ生息が認められていたが、1970年頃の河川改修以後は生息が確認されていない（「福井県レッドデータブック（福井県 2002）」、

<http://www.erc.pref.fukui.jp/gbank/rdb/rdbdata/outlines.html>、2013年10月31日確認）。このほか、9つの都道府県（青森、岩手、栃木、茨城、長野、岐阜、石川、岡山、広島、島根）で、カワシンジュガイは絶滅危惧種Ⅰ類、Ⅱ類もしくは準絶滅危惧種として県版レッドデータブックに掲載されている。

北海道においては、現在でも比較的多くの河川にカワシンジュガイ個体群が残存している。しかし、安平川、泊内川、および標津川では、老齢の個体のみで個体群が構成されていることが報告されている（Akiyama 2007；栗原・後藤 2011）。このような更新の欠落を示唆する年齢構成は、ヨーロッパの *Margaritifera margaritifera* 個体群（Geist et al. 2007；Österling et al. 2010）、北アメリカの *Amblema plicata* 個体群（Haag 2012）および *Epioblasma florentina aureola* 個体群（Rogers et al. 2001）についても報告されている。更新のほとんどない状態が今後も続けば、近い将来絶滅する危険性がきわめて高い（Strayer et al. 2004）。

カワシンジュガイの有効な保全を導くためには、メタ個体群が健全な形で維持されるための条件を明らかにすることが重要であり（第1章）、そのためには現在でも順調に更新が行われている個体群を対象とした研究が必要である。しかし、かろうじてカワシンジュガイ個体

群が残存している河川においても、すでに何らかの物理的・生物的な環境変化の影響を受けている現状では、生息と個体群の維持に必要な条件を明らかにすることは難しい。

本研究を行った北海道朱太川水系は、河川横断構造物による分断化や侵略的外来種の影響を概ね免れており、現在の日本の河川では例外的ともいえるほど良好な河川環境を維持している（宮崎ほか 2011 ; Miyazaki et al. 2013）。また、カワシンジュガイの宿主であるヤマメが流域全体にわたって高密度で分布していることは（宮崎ほか 2011）、健全なカワシンジュガイ個体群が維持されていることを示唆する。

本章では、北海道朱太川水系のカワシンジュガイ個体群の現況を把握することを目的とした。特に、繁殖に高確率で寄与する定着個体群の分布範囲および代表的な定着個体群の殻長サイズ組成を明らかにした。

## 方法

### 調査の概要

本研究を実施した朱太川水系の概要は、第 1 章に記したとおりである。2010–2013 年にかけて水系全体を対象として以下の項目について調査を行った。

- (1) 繁殖に高確率で寄与する定着個体群（繁殖個体群；Table1-1）の個体密度閾値
- (2) 本川ならびに主要な支川における繁殖個体群の網羅的な分布調査
- (3) 代表的な定着個体群（貝礁）を含む 57 調査地点における殻長サイズ組成の調査

#### (1) 繁殖個体群の個体密度閾値

##### a. 個体密度と抱卵個体の受精率

個体群密度にばらつきを取れるよう成貝密度の異なる 4 つの定着個体群（本川 2 地点、熱郭川 1 地点、来馬川 1 地点）を調査対象とし、成貝（殻長 > 50 mm；Kondo 2008）の密度と抱卵個体の受精率の関係を調べた。

カワシンジュガイの抱卵時期である 2013 年 6 月下旬に、各定着個体群から 20、17、9、4 個体の抱卵個体を採集した（合計 50 個体）。抱卵個体は、保育囊である鰓がクリーム色になり、大きく膨らむので容易に判別できる（Akiyama 2007）。抱卵個体は、互いに最低 2 m 以上離れるよう設定し、貝礁全体に分布するよう採集した。なお、採集個体数は、各定着個体群の個体群サイズと比例する。

抱卵個体を採集した後、抱卵個体が採集された場所において、周囲の成貝密度を計測した。成貝密度は、抱卵個体の採取場所が中心となるよう設置したコドラート内（0.5 × 0.5 m）の成貝個体数として計測した。

##### b. 受精率の分析

上記抱卵個体 50 個体の鰓から注射器を用いて卵サンプルを抜き取り、抱卵個体の ID を記した 70%エタノール入りサンプル瓶に封入した。抱卵個体は、卵サンプルを抜き取った後に採集した場所に放流した。

エタノール固定した卵サンプルは、研究室へ持ち帰って受精率を計測した。各抱卵個体の卵サンプルの入ったサンプル瓶を丁寧に攪拌したのち、ピペットを用いて動物プランクトン

計数板（松浪硝子、大阪）へ封入した。動物プランクトン計数板は、底面に細かい格子枠（ $0.5 \times 0.5 \text{ mm}$ ）がついており、カワシンジュガイの卵（ $< 50 \mu\text{m}$ ）のような小さいサンプルの計数を容易に行うことができる。封入したサンプルのうち、100個の卵について受精卵・未受精卵の実体顕微鏡下（ $100\times$ ）での目視による判別を行った。上記の手順は抱卵個体ごとに3回繰り返し、あわせて300個の卵について判別を行った。なお、受精卵は明瞭な受精膜を形成するため、容易に未受精卵と区別することができる（小林、私信）。

得られたデータを用いて、各定着個体群のIDをランダム効果とする一般化線形混合モデル（GLMM）による単回帰分析を行った。目的変数は各抱卵個体の受精卵の割合、説明変数は周囲の成貝密度とした。目的変数の誤差構造は二項分布に従うと仮定した。

#### c. グロキジウム幼生の寄生率と受精率飽和個体群の分布の関係

本水系のカワシンジュガイは、成貝の局所密度が4個体/ $0.25 \text{ m}^2$ 以上となると受精率が85%以上となる抱卵個体が現れる（結果参照）ことから、局所密度が4個体/ $0.25 \text{ m}^2$ 以上の定着個体群を「受精率飽和個体群」、それより局所密度の低い定着個体群を「受精率非飽和個体群」とした。カワシンジュガイの幼生放出期間である2011年7月22–26日および2012年7月23日–8月3日にかけて、受精率飽和個体群が分布する河川区間（飽和区間）と受精率非飽和個体群が分布する河川区間（非飽和区間）の幼生寄生率（被寄生ヤマメ個体数/採集されたヤマメ個体数）を調べた。

飽和区間と非飽和区間は、次の基準に従って選定した。調査対象とする河川区間の長さは50 mとし、調査区間内に受精率飽和個体群が分布する区間を飽和区間、受精率非飽和個体群のみが分布する区間を非飽和区間として設定した。

飽和区間および非飽和区間はそれぞれ3区間ずつ選定し（本川5区間、中ノ川1区間）、各区間で投網（半径2 m、目合い7 mm）を用いてヤマメを採集した。採集されたヤマメは、その場で安息香酸エチルを用いて麻酔にかけ、実体顕微鏡下（ $20\times$ ）で鰓に寄生するグロキジウム幼生の有無を判定した。寄生の確認されたヤマメについては、グロキジウム幼生の寄生数が10個体以上のものと10個体未満のものに大別した。観察し終わったヤマメは、バケツに溜めた河川水に15–30分間馴致した後、採集した場所へ放流した。

ヤマメを放流した後、各調査区間に分布する定着個体群の最大局所密度を推定するため、定着個体群の分布する箇所に1–12個のコドラート（ $0.25 \text{ m}^2$ ）を設置した。

それぞれのコドラートにおけるカワシンジュガイの成貝密度は、次のように調査した。箱メガネで目視可能なすべてのカワシンジュガイを河床から採集した後、砂礫に埋没している個体を約 10 cm の深さまで掘りおこして採集した。採集個体は計数した後、採集地点へ再放流した。

寄生に成功したグロキジウム幼生の生存率は 10%未満と考えられている (Bauer 2001) ことから、10 個体以上のグロキジウム幼生に寄生されたヤマメの割合を「有効寄生率」とし、受精率飽和個体群の有無と有効寄生率の関係を調べた。有効寄生率を目的変数 (二項分布を仮定) とし、説明変数として受精率飽和個体群の有無 (飽和区間か非飽和区間か) を含むモデル (対立モデル) と含まないモデル (帰無モデル) の間で尤度比検定を行った。モデルは一般化線形混合モデルにより構築し、調査年をランダム効果として扱った。

## (2) 繁殖個体群の分布調査

2012–2013 年にかけて、カワシンジュガイの発見が容易である夏季に、繁殖個体群の網羅的な分布調査を行った。本水系のカワシンジュガイは、成貝の局所密度が 16 個体/  $\text{m}^2$  (4 個体/  $0.25 \text{ m}^2$ ) を下回るとヤマメへの有効寄生率が著しく低下することから (結果参照)、局所密度が 16 個体/  $\text{m}^2$  以上となる定着個体群を繁殖個体群として定義した。

繁殖個体群の調査は、本川および熱郭川の最下流 (本川については河口から 2 km 地点) から調査を開始し (Fig. 2-2)、上流方向へ向かうように踏査を行った。踏査は、ヤマメの移動を阻害する河川横断構造物もしくは階段状の河道形態 (ステップ-プール) を形成している区間に遭遇するまで継続して行った。著者の観察によれば、ステップ-プールでは貝礁の形成は確認されていないため、そのような河道形態が形成されている区間より上流域は踏査の対象外とした。本川および熱郭川に流入する支川についても同様の基準に基づき踏査を行った。踏査中は、500 m の河川区間を 1 ユニットとし、繁殖個体群の有無を記録した。各河川の最上流に位置する繁殖個体群については、GPS を用いて緯度経度を記録した。

## (3) 定着個体群の殻長サイズ組成

本研究では、流程方向 20 m 以内の個体の集合を定着個体群 (局所個体群) として定義した。この空間スケールは、(1) カワシンジュガイの局所的な再生産のスケール (第 4 章 ; Terui et al. in press) および (2) 朱太川水系における最大の定着個体群の空間的広がりに対応する。

この定義に基づき、各調査地点の下流端から上流端までの距離は 20 m とし、本川ならびに支川の代表的な河川環境を網羅するよう 57 の調査地点（本川 18 地点および主要な支川 15 河川 39 地点）を設定した。

本調査は、河川の流量が比較的安定し、カワシンジュガイ密度の正確な推定に適した夏季（2010 年 7–9 月、2011 年 6–8 月、2012 年 6–8 月）に行った。なお、各調査地点は互いに 300 m 以上離れるよう設定し、河床が人為的に改変されている区間は調査の対象外とした。

各調査地点内には、コドラート（ $0.5 \times 0.5$  m、 $0.25$  m<sup>2</sup>）を 4 つずつセットとし、左岸部・右岸部・河川中心部に各 1 セット設置した。各コドラートは、河川縦断方向 5–7 m ずつ離し、岸部のコドラートは河岸から 1 m 以内に設置した。

それぞれのコドラートにおけるカワシンジュガイの密度と個体サイズは、次のように調査した。箱メガネで目視可能なすべてのカワシンジュガイを河床から採集した後、砂礫に埋没している稚貝を約 10 cm の深さまで掘りおこして採集した。最後に、目視では見つけにくい稚貝を採集するため、ハンディスコップを用いて砂礫をすくい、目合い 2 mm のふるいにかけた。採集したカワシンジュガイをバットに並べ、スケールとともにコンパクトデジタルカメラを用いて写真撮影した。採集個体は写真撮影後、採集地点へ再放流した。

個体サイズは殻長を指標とし、写真画像から画像解析ソフトウェア ImageJ (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>、2013 年 10 月 8 日確認) を用いて計測した。なお、ImageJ は各画像データの単位距離当たりのピクセル数を定義することで、相対的な距離を算出できるソフトである。

カワシンジュガイの殻長 20 mm の個体は、およそ 5 歳と推定されている (Akiyama and Iwakuma 2009)。また、殻長約 50 mm (およそ 8 年) で成熟すると考えられている (Kondo 2008)。これらの知見に基づき、稚貝小 (< 20 mm)、稚貝大 (20–50 mm)、成貝 (> 50 mm) の 3 つのサイズクラスに分類した。なお、微小稚貝は目視で確認不可能な個体であるとし、本調査で稚貝小として採集されている個体クラスとは別のクラスとして扱う。

## 結果

### 受精率と成員密度の関係

受精率調査を行った定着個体群の平均局所密度は、6.8–31.8 個体/0.25 m<sup>2</sup>であった。各定着個体群におけるコドラートごとの成員密度は 0–78 個体/0.25 m<sup>2</sup>（平均 21.2 ± 18.0 SD）であった。

抱卵個体の受精率と周囲の成員密度の関係を調べたところ、周囲の成員密度が 4 個体/0.25 m<sup>2</sup>未満になると、すべての抱卵個体で受精率が 40%以下となった（Fig. 2-1）。一方、成員密度が 47 個体以上になると、すべての抱卵個体が 85%以上の受精率を示していた（Fig. 2-1）。

GLMM による単回帰分析の結果、周囲の成員密度は抱卵個体の受精率に対して正の効果をもち、その標準化偏回帰係数の 95%信頼区間は 0 を含まなかった（係数：0.57、95%信頼区間：0.53–0.61）。

### グロキジウム幼生寄生率と受精率飽和個体群の分布の関係

調査区間に分布していた定着個体群の最大局所密度は、飽和区間（受精率飽和個体群の分布する区間）で 6–145 個体/0.25m<sup>2</sup>（平均 76.3 ± 76.5 SD）、非飽和区間（受精率非飽和個体群の分布する区間）で 1–2 個体/0.25m<sup>2</sup>（平均 1.7 ± 0.6）の範囲にあった。

各区間で 9–26 個体のヤマメを採集し、飽和区間と非飽和区間の間で幼生寄生率を比較したところ、飽和区間ではすべてのヤマメに対して幼生が寄生していた（寄生率 100%）のに対し、非飽和区間では 0–15%（平均 4.7%）の範囲にあった。各区間で採集したヤマメのうち、10 個体以上のグロキジウム幼生に寄生されたヤマメ個体数の割合（有効寄生率）は、飽和区間では 38–90%（平均 65%）の範囲にあったが、非飽和区間では 1 個体も確認されなかった。

有効寄生率について、受精率飽和個体群の有無を説明変数として含む対立モデルは、帰無モデルに対して有意に高い説明力を示した（ $p < 0.001$ ）。

### 繁殖個体群の分布範囲

合計 88.7 km の河川区間を踏査した結果、繁殖個体群（> 15 個体/m<sup>2</sup>）の分布が認められたのは本川、熱郭川、来馬川の 3 河川であった（Fig. 2-2）。繁殖個体群の最上流端は、本川では河口から 29 km、熱郭川では 21 km、来馬川では 30.5 km 地点に位置していた（Fig. 2-2、星

印)。繁殖個体群は、本川下流域では連続的に分布していたが、上流へ向かうにしたがいまばらな分布を示すようになった (Fig. 2-2)。来馬川の繁殖個体群の分布は本川との合流地点付近に限られており、熱郭川では全体的にほぼ均等に分布していた (Fig. 2-2)。

### サイズ組成からみた朱太川水系のカワシンジュガイ個体群の現況

本研究で定量調査を行った 57 調査地点のうち、26 地点で定着個体群の分布が認められた。26 の定着個体群において、合計 2610 個体のカワシンジュガイについて殻長を計測した。全域についてみると、殻長 3.9–143.6 mm のさまざまなサイズの個体が認められた (Fig. 2-3、Plate 2-1)。稚貝の比率が高く、稚貝小は全体の 30%、稚貝大は 36% を占めた。

本川では、3.9–135.4 mm の個体が確認され、中流および下流域の大きな定着個体群ではすべてのサイズクラスの個体が認められた (Subpopulation ID 1–15 ; Fig. 2-2、2-3)。これに対し、本川上流域に位置する小さな定着個体群は、稚貝のサイズクラスのみから構成されていた (Subpopulation ID 16 ; Fig. 2-2、2-3)。支川では、熱郭川、来馬川、中ノ川、および幌内川でカワシンジュガイの生息が認められた (Fig. 2-2)。熱郭川では 9.1–143.6 mm の個体が確認され、全体的に稚貝の比率が高かった (Fig. 2-3)。来馬川では 13.4–126.7 mm の個体が認められたが、すべてのサイズクラスがほぼ均等に分布していた (Fig. 2-3)。中ノ川では成貝のサイズクラスのみが認められ、幌内川では稚貝大のサイズクラスのみが認められた (Fig. 2-3)。

## 考察

### 繁殖個体群の個体密度閾値

朱太川水系では、受精成功率と周囲の成貝密度には正の関係が認められ、周囲の成貝密度が 16 個体/m<sup>2</sup> (4 個体/0.25 m<sup>2</sup>) 以上となると 85%以上の受精率を示す抱卵個体が現れた。この結果は、成貝密度の高い場所では、水中の精子球濃度が増加し、受精成功率が増加したことを反映したものと考えられる。

受精率飽和個体群の近傍では周囲のヤマメに対して 38-90%の有効寄生率を示したのに対し、受精率非飽和個体群のみが分布する区間の有効寄生率は 0%であった。著者の観察によれば、本水系のカワシンジュガイは、成貝の局所密度が 4 個体を上回る定着個体群では、比較的大きな貝礁 (> ca. 2 m<sup>2</sup>) を形成する。このため、受精率飽和個体群からは、寄生飽和量を超えるほどのグロキジウム幼生が放出されていたと考えられる。一方、受精率非飽和個体群 (最大成貝密度 < 4 個体/0.25m<sup>2</sup>) からは、寄生に十分な量のグロキジウム幼生が放出されておらず、その結果として寄生率およびヤマメ 1 個体あたりの幼生寄生数が低くなっていた可能性が高い。この結果は、グロキジウム幼生の宿主に寄生できる確率が極めて低いとする見解 (<< 0.1% ; Bauer 2001) と矛盾しない。したがって、朱太川水系では、成貝密度が 4 個体/0.25m<sup>2</sup> 以上の定着個体群 (受精率飽和個体群) を繁殖個体群としてみなすことができる。

### 朱太川水系のカワシンジュガイ個体群の現況

朱太川水系では 3 河川で繁殖個体群が認められ、本川では下流域から上流域にかけて広い範囲でその分布が確認された。また、定着個体群の分布範囲は、繁殖個体群の分布範囲よりやや広く、繁殖個体群の確認されていない河川 (幌内川、中ノ川) においても確認された。これらの結果は、朱太川水系の高い流程方向の連続性を反映し、ヤマメによるグロキジウム幼生の移動分散プロセスが健全に機能していることを示唆する。

全域についてみると、様々な殻長のカワシンジュガイが存在しており、稚貝小のサイズクラスの個体が数多く確認されたことから、少なくとも最近 5 年間は繁殖が行われており

(Akiyama and Iwakuma 2009)、現在でも比較的順調に更新が行われていると判断できる。しかし、必ずしも殻長が年齢を正確に反映しているとは限らないことから (Hastie et al. 2000b)、今後は貝殻による年齢推定など他の手法を用いた検証が必要である。

一方、殻長のサイズ組成は定着個体群間で大きく異なっていた。本川中下流域の定着個体群ではすべてのサイズクラスが確認されたが、本川上流域や幌内川に位置する定着個体群は稚貝のサイズクラス（稚貝小および大）のみから個体群が構成されていた。このようなサイズ分布の違いには、年ごとの流況変動の影響を強く受ける稚貝の受動的な物理的分散が影響している可能性が考えられる（Morales et al. 2006 ; Daraio et al. 2010）。すなわち、宿主から脱落した直後のカワシンジュガイの稚貝（殻長約 300–600  $\mu\text{m}$  ; Kondo 2008）は、増水時の水流によって流されやすく、上流域に長期間にわたり定着して大きなサイズまで成長することは難しいため、下流域が主な定着・成長の場になっているものと推測される。この課題に関する生態的プロセスおよび物理的・水理的環境条件については、本論文の第 4 章および第 5 章において取り組む。

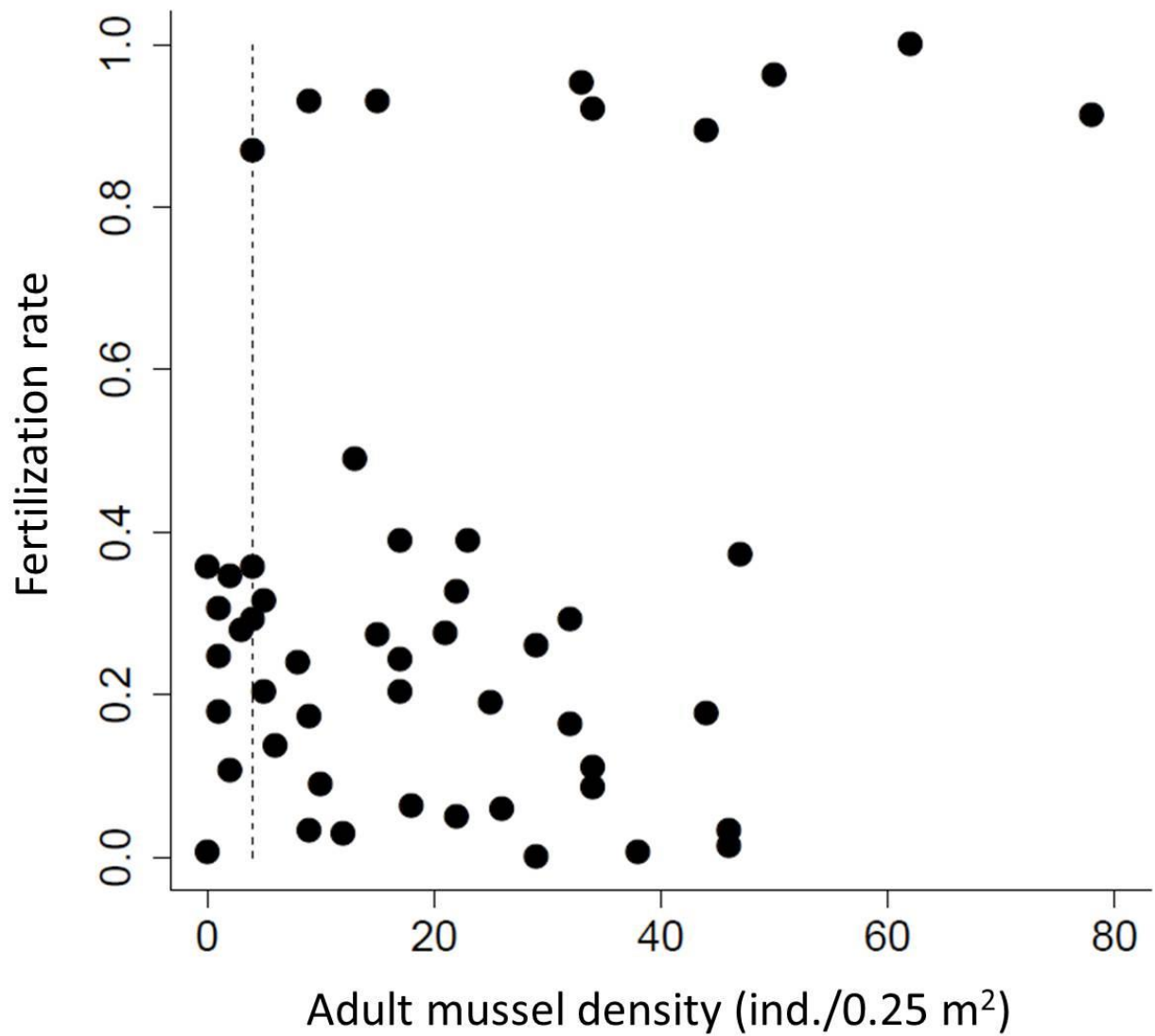


Fig. 2-1. Relationship between fertilization rate and adult mussel density of *Margaritifera laevis*. The dotted line indicates a presumed threshold value of adult density (4 ind. /0.25 m<sup>2</sup>) for the fertilization success of *Margaritifera laevis*. ind. = individuals

「非公表」

Fig. 2-2. Spatial distribution of mussel beds (settled populations) in the Shubuto River System. Thick black lines indicate river segments with reproductive subpopulations. Gray shaded river lines represent river segments where we could not access during spatially continuous surveys. Gray thick lines crossing rivers indicate weirs that impede the movement of Masu Salmon, the obligate host for *Margaritifera laevis*. Filled and open plots represent sampling sites with and without mussels, respectively. Stars are upstream range limits of reproductive subpopulations in each river. The numbers near the filled plots indicate subpopulation ID (see also Fig. 2-3).

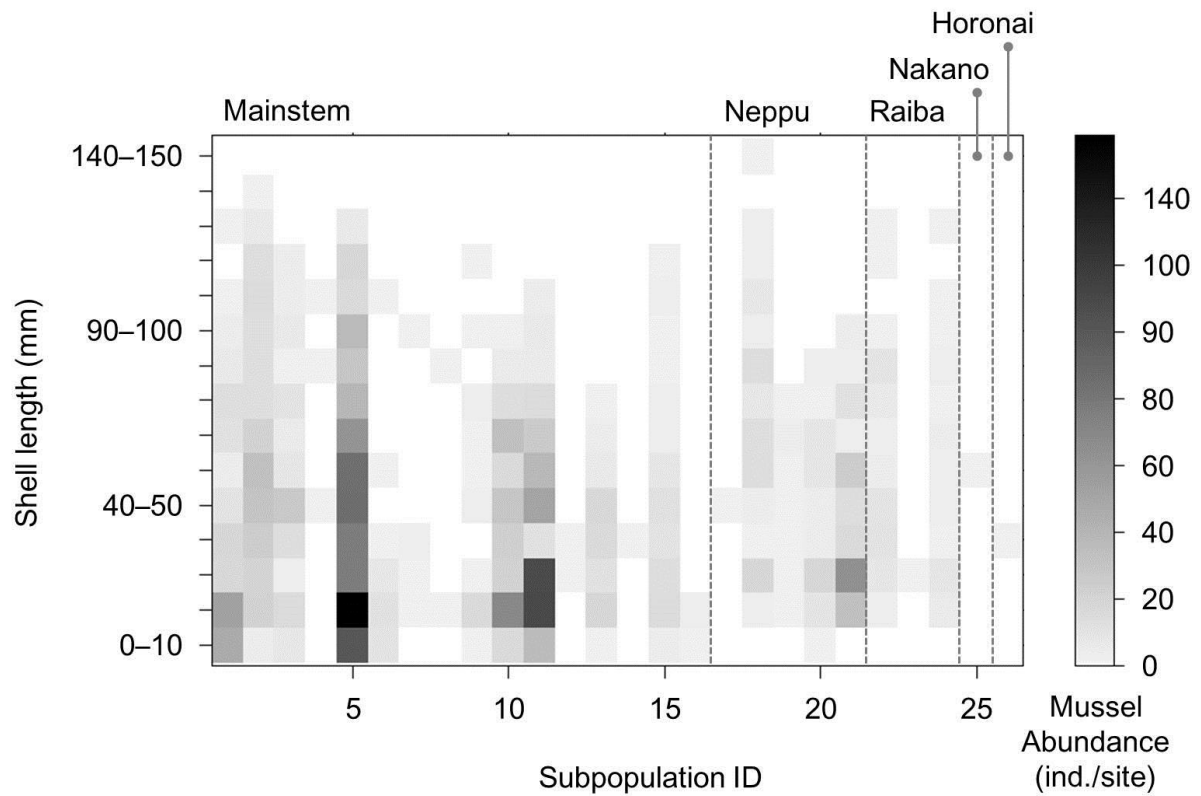


Fig. 2-3. Shell length distribution of *Margaritifera laevis*. The  $x$ -axis represents subpopulation ID that corresponds to the numbers shown in Fig. 2-2 and is ordered by the distance from each of the mouths. Each cell indicates the mussel abundance per site in a given size class for each subpopulation. ind. = individuals

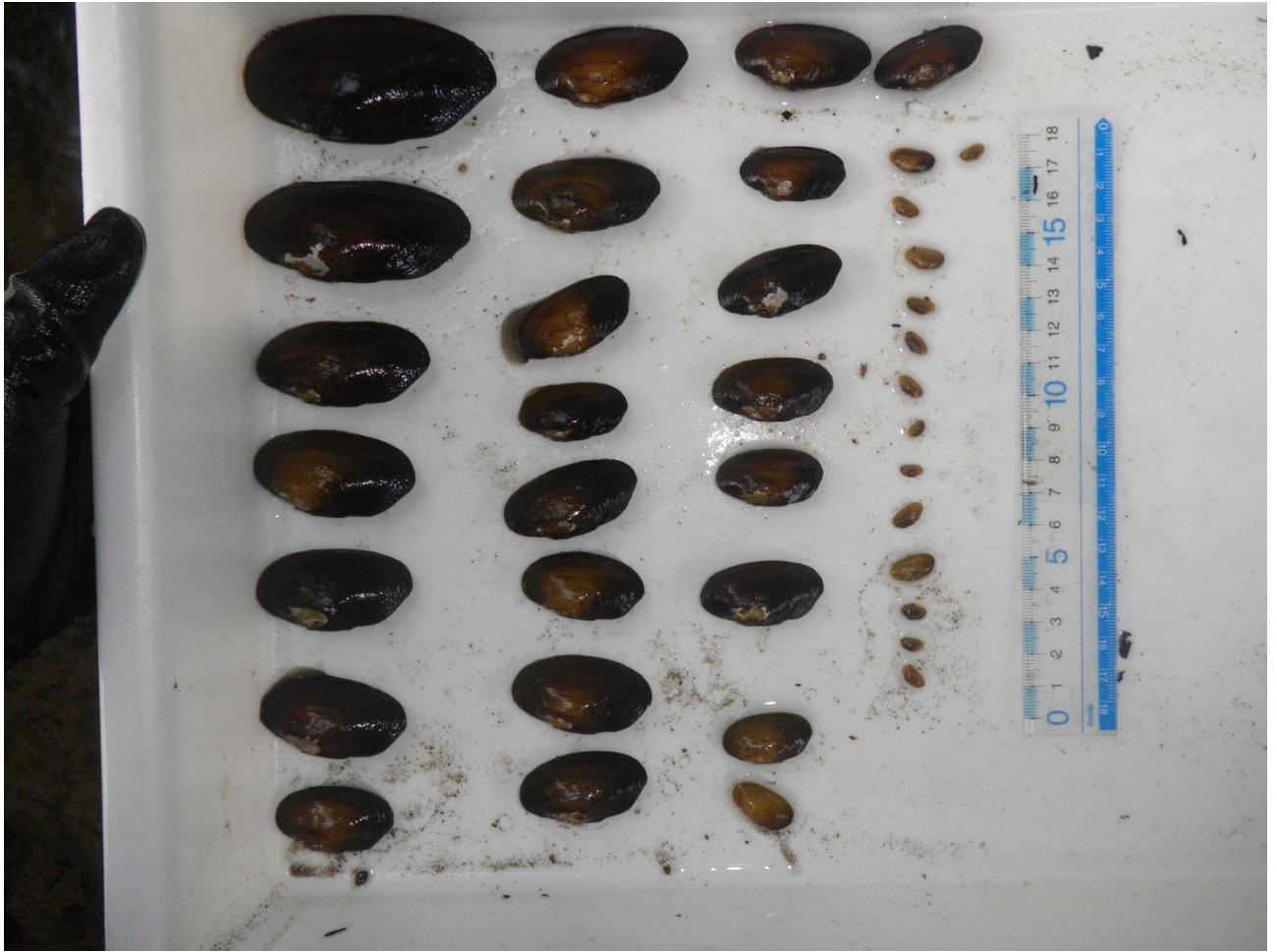


Plate 2-1. Variation in shell length of *Margaritifera laevis*.

### 第3章 カワシンジュガイの局所密度に影響する要因

#### はじめに

カワシンジュガイ属は、流水環境のハビタットスペシャリストであり、物理化学的環境については特異的な環境要求性を示すことが知られている。例えば、Hastie et al. (2000a) は、スコットランドの *Margaritifera margaritifera* 個体群について、水深・流速が本種の局所的な空間分布に影響する重要な要因であり、水深が浅く (30–40 cm)、中程度の流速 (0.25–0.75 m/s) が保たれている場所に集中的に分布していると報告している。人為的な影響が顕在化している河川においては、河床の通水性が *M. margaritifera* 稚貝の生残率に多大な影響を与えることが示唆されている。ドイツ、チェコ、ベルギー、フィンランド、ルクセンブルグ、フランス、アイルランドの *M. margaritifera* 個体群を対象に、繁殖の認められる河川と認められない河川間で河床環境の違いを調べた研究からは (Geist and Auerswald 2007)、繁殖の認められない河川では過剰な細粒供給による河床材料の目詰まりが認められることが示された。スウェーデンの *M. margaritifera* 個体群についても、細粒が過剰に供給されている濁度の高い河川では、稚貝 (10 歳未満) の生息は認められなかったとしている (Österling et al. 2010)。

これまでの日本におけるカワシンジュガイ研究は生活史や系統地理に関することが主に扱われてきた。成長・生理特性や分布範囲については知見の蓄積があるものの (Akiyama and Iwakuma 2007, 2009 ; Kondo 2008)、生息に必要とされる条件など、保全の実践に必要な知見は必ずしも十分ではない。

北海道朱太川水系では比較的良好な河川環境が維持されており、現在でも順調に更新が行われていることが確認された (第2章)。本水系ではカワシンジュガイ本来の生活史を完結できる河川環境が保たれており、生息に必要とされる環境条件を特定できる可能性が高い。

本章では、北海道朱太川水系において、カワシンジュガイの生息可能な環境条件の範囲を推定するため、第2章で確認された朱太川水系の代表的な 16 の定着個体群について、局所的な個体密度に影響する物理化学的要因を明らかにすることを目的とした。

## 方法

### 野外調査

2010 年夏季に、本川ならびに支川の上流域から下流域までを含む、代表的な河川環境を網羅するよう 16 の定着個体群それぞれの分布範囲に調査地点（本流 12 地点および熱郭川 4 地点；Fig. 3-1）を設定し、各調査地点でカワシンジュガイの局所密度と物理化学的環境要因を調査した。

なお、各調査地点では、上流端から下流端の距離を 20 m とし、調査地点はそれぞれ他の調査地点から 1–8 km 離して設定した。

### カワシンジュガイの密度

調査は、河川の流量が比較的安定し、カワシンジュガイ密度の正確な推定に適した夏季（2010 年 7–9 月）に行った。各調査地点内には、コドラート（ $0.5 \times 0.5$  m、 $0.25$  m<sup>2</sup>）を 4 つずつセットとし、左岸部・右岸部・河川中心部に 1 セットずつ設置した。同一セット内のコドラートは、河川縦断方向にそれぞれ 5–7 m ずつ離し、岸部のコドラートは河岸から 1 m 以内に設置した。

それぞれのコドラートにおけるカワシンジュガイの密度と個体サイズは、次のように調査した。箱メガネで目視可能なすべてのカワシンジュガイを河床から採集した後、砂礫に埋没している稚貝を約 10 cm の深さまで掘りおこして採集した。採集したカワシンジュガイをバットに並べ、スケールとともにコンパクトデジタルカメラを用いて写真撮影した。採集個体は写真撮影後、採集地点へ再放流した。

個体サイズは殻長を指標とし、写真画像から画像解析ソフトウェア ImageJ (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>、2013 年 10 月 8 日確認) を用いて計測した。

### 環境要因

物理化学的環境要因（水深、底質、底層の流速、溶存酸素 [DO]）は、カワシンジュガイの密度を調査した各コドラートの中央において、以下に記す方法で計測した。低水時の水深は、アルミスタッフ（目盛のついた測量用具）を用いて計測した。底質は、砂（< 2.0 mm）、小礫（2.0–64 mm）、大礫（> 64 mm）の 3 種類に目視によって大別し、上から見たコドラー

ト内の割合を目視で記録した。流速 (m/s) の計測には KENNEK 社製流速計 (VE20、VET-200-10PII、KENNEK、Tokyo、Japan) を用い、底質から 5 cm の位置において小数点以下第 2 位までの精度で計測した。溶存酸素量 (DO) は、YSI 社製 DO メーター (YSI Model 550A) を用い、底質から 5 cm の位置において小数点以下第 2 位までの精度で計測した。

## 統計解析

サイズを問わない全個体およびサイズクラス (稚貝小 [ $< 20$  mm]、稚貝大 [ $20\text{--}50$  mm]、成貝 [ $> 50$  mm]) ごとに、一般化線形混合モデル (GLMM) による重回帰分析を行った。GLMM は個体差、ブロック差などを変量効果として考慮したモデルである (久保・粕谷 2006)。各コドラートのカワシンジュガイ密度を目的変数とし、説明変数として DO・底質 (砂の割合)・水深・流速・底質の 2 次項・水深の 2 次項・流速の 2 次項を用いた。12 のコドラートからなる各調査地点を、地点ブロックの変量効果として扱った。すべての変数を用いた総当たり法によって AIC が最小となるようにベストモデルを選択した。

また、河川横断方向のカワシンジュガイの局所密度の違いを調べるため、カワシンジュガイ密度 (誤差構造: ポアソン分布に従うと仮定) および各環境要因 (誤差構造: 正規分布に従うと仮定) を目的変数とし、説明変数としてコドラートの配置 (岸部か中心部か) を含むモデル (対立モデル) と含まないモデル (帰無モデル) の尤度比検定を行った。モデルは GLMM によって構築し、地点ブロックを変量効果として扱った。尤度比検定はカイ二乗分布による近似のもとで行った。

なお、解析に用いたデータセットのうち、カワシンジュガイが潜ることが不可能な岩盤およびコンクリートのみの底質の 11 コドラートは、解析から除外した。統計解析には統計パッケージ R 2.15.3 を用いた (「R (R Core Development Team 2013)」、<http://essrc.hyogo-u.ac.jp/cran/index.html>、2013 年 11 月 1 日確認)。

## 結果

### カワシンジュガイの局所密度に影響する要因

181 コドラートを対象に重回帰分析を行ったところ、全個体の局所密度に影響する要因として、ベストモデルにおいては DO・底質・流速・底質（2 次項）・水深（2 次項）・流速（2 次項）が選択され、1 次項は正の、2 次項は負の効果を示した（Table 3-1）。DO・底質・流速・底質（2 次項）・水深（2 次項）の効果は 95%信頼区間において 0 を含まなかった。流速（2 次項）は 95%信頼区間において 0 を含んでいたが、負の効果が認められた。サイズを問わない全個体のカワシンジュガイの局所密度は、DO が 9.30–10.2 mg/l、砂の割合が 10–50%、水深が 0.2–0.6 m、流速が 0.05–0.30 m/s のコドラートで高かった（Fig. 3-2）。

サイズクラス別に解析をしたところ、影響する要因にサイズクラス間で顕著な違いは認められなかった（Fig. 3-2）。稚貝小の密度を対象としたベストモデルにおいては、底質・流速・底質（2 次項）・水深（2 次項）が選択された（Table 3-1）。稚貝大の密度を対象としたベストモデルにおいては、DO・底質・流速・底質（2 次項）・水深（2 次項）が選択された（Table 3-1）。成貝の密度を対象としたベストモデルにおいては、DO・底質・水深・底質（2 次項）・水深（2 次項）が選択された（Table 3-1）。すべてのサイズクラスにおいて、1 次項は正の、2 次項は負の効果をもち、95%信頼区間は 0 を含まなかった（Table 3-1）。

### カワシンジュガイの河川横断方向の分布

コドラートの配置を説明変数として含む対立モデルと含まない帰無モデルの尤度を比較したところ、カワシンジュガイ密度およびすべての環境要因について、対立モデルがより高い説明力を示した（カワシンジュガイ密度  $p < 0.01$ ; DO  $p < 0.01$ ; 底質  $p < 0.05$ ; 水深  $p < 0.01$ ; 流速  $p < 0.01$ ）。カワシンジュガイ密度は、中心部と比べて岸部で高かった。岸部では、DO は低く、砂の割合は高く、水深は浅く、流速は遅かった（Fig. 3-3）。なお、DO について、岸部と中心部で統計的差異は認められたものの、その差は非常に小さかった（平均  $\pm$  標準偏差 =  $9.40 \pm 0.35$  mg/l [岸部]、 $9.48 \pm 0.31$  mg/l [中心部]）。

## 考察

本研究では、カワシンジュガイは、DO・底質・水深・流速の限られた範囲に集中して分布していることが明らかになった。類似した環境要求性は、*M. margaritifera* についても報告されており (Hastie et al. 2000a)、カワシンジュガイ属に広く共通している可能性がある。また、本研究ではサイズクラスの間に、生息に影響する要因に顕著な違いは認められなかった。スコットランドの *M. margaritifera* 個体群においても稚貝と成貝が同所的に出現することが報告されている (Hastie et al. 2000a, b)。いずれも成長段階に応じて異なる生息環境を要求することがないものと推測される。

DO のより高いところで密度が高いことが示されたのは、カワシンジュガイ属が DO の減少に対して極めて脆弱であるという見解 (Geist 2010) と矛盾しない。イシガイ類の比較的短期間 (数日から数週間) の移動範囲は 2 m ほどとされている (根岸ほか 2008)。局所スケールでは DO の高い場所に移動していることも考えられる。

北米の河川に生息するイシガイ類 6 種の分布を研究した Strayer and Ralley (1993) は、底質への潜りやすさがイシガイ類の生息にとって重要な条件である可能性を指摘している。本研究において、砂が 10-50% 程度存在するところで密度が高いことが示されたのも、そのことによる可能性がある。一方、砂が極端に多いコドラートで密度が低かったのは、激しい流れに対してシェルターとして機能する礫の不足によるものと考えられる (Vannote and Minshall 1982 ; Hastie et al. 2000a)。

水深がある程度深い場所 (0.2-0.6 m) において、カワシンジュガイの密度が高かったことの理由としては、干ばつに対する行動的反応が考えられる。干ばつは、干上がることによる直接的な死亡要因となるだけでなく、流量の低下を介して水中の貧酸素状態を引き起こす (Gagnon et al. 2004 ; Haag and Warren 2008)。著者の観察によれば、水位が低下した時期には、カワシンジュガイの移動痕跡が認められた。朱太川水系で最も水位が低下する夏季には (第 1 章、Fig. 1-4)、カワシンジュガイは生息に必要な水量を確保できる水深の深い場所に移動・定着していたと考えられる。

流速が速いところでは密度が低かったが、これは定着の可否が大きく関わっている可能性が高い。宿主から脱落直後の二枚貝は、定着可能な場所が限られている (Morales et al. 2006 ; 根岸ほか 2008 ; Strayer 2008)。平常時から流速が速い場所では稚貝の定着はほぼ不可能であ

り、定着数の低下が低い密度の理由と考えられる。

一方、本研究の解析結果から生息に適していると考えられたコドラートにおいても、カワシンジュガイが生息していないコドラートが認められた (Fig. 3-2)。この原因として、本研究では平水時の環境条件のみを解析対象としたことが挙げられる。Morales et al. (2006) は、平水時にイシガイ類の生息適地として考えられた場所が、洪水時にはその約 38% にまで減少したことを報告している。本研究で示された生息適地は、洪水時には生息に不適な水理条件となるコドラートを含んでいた可能性がある。また、本調査地で多くのカワシンジュガイが岸寄りに分布していた理由に、より好適な物理的環境（底質、水深、流速）の組み合わせが存在することが示唆されたが (Fig. 3-2、3-3)、それは、洪水時の水理条件により形成されていた可能性がある (Howard and Cuffey 2003 ; Morales et al. 2006 ; Allen and Vaughn 2010)。しかし、国内では、洪水時における水理条件とイシガイ類の個体分布の関係を調べた報告はない。定着個体群の分布と洪水時の河床の安定性の関係については、第 5 章において検討する。

本章では、局所的な環境条件からカワシンジュガイの生息に必要とされる条件を分析したが、カワシンジュガイを含むイシガイ類の有効な保全のためには流域全体のメタ個体群の持続性の保障が必要である (Strayer et al. 2004)。定着個体群およびその集合としてのメタ個体群の時空間動態を明らかにするには、カワシンジュガイはもとより、移動分散スケール・寿命などの生態過程が異なる宿主魚類の生態も同時に研究することが必要である。これらの課題については第 4 章、第 5 章において扱う。

Table 3-1. Details of the best models for explaining the local density of *M. laevis* (ind./0.25 m<sup>2</sup>). Bold faces indicate variables whose confidence interval does not include zero. Coef.: Partial regression coefficient, SE: Standard error, 95%CI: 95% confidence interval

Size class	Variable	Coef.	SE	95%CI	
				Upper	lower
All individual	DO	<b>1.03</b>	0.25	1.52	0.54
	Sand proportion	<b>0.10</b>	0.01	0.12	0.09
	Current velocity	<b>6.61</b>	1.64	9.85	3.37
	(Sand proportion) <sup>2</sup>	<b>-1.13*10<sup>-3</sup></b>	1.16*10 <sup>-4</sup>	-9.09*10 <sup>-4</sup>	-1.37*10 <sup>-3</sup>
	(Water depth) <sup>2</sup>	<b>-4.81</b>	0.39	-4.04	-5.59
	(Current velocity) <sup>2</sup>	-4.80	3.17	1.46	-11.06
S-juvenile (< 20 mm)	Sand proportion	<b>0.11</b>	0.01	0.13	0.08
	Current velocity	<b>10.41</b>	1.42	13.22	7.60
	(Sand proportion) <sup>2</sup>	<b>-1.35*10<sup>-3</sup></b>	2.13*10 <sup>-4</sup>	-9.28*10 <sup>-4</sup>	-1.77*10 <sup>-3</sup>
	(Water depth) <sup>2</sup>	<b>-5.62</b>	0.61	-4.42	-6.82
L-juvenile (20 – 50 mm)	DO	<b>1.14</b>	0.43	2.00	0.29
	Sand proportion	<b>0.10</b>	0.01	0.13	0.08
	Current velocity	<b>2.28</b>	1.06	4.37	0.18
	(Sand proportion) <sup>2</sup>	<b>-9.79*10<sup>-4</sup></b>	1.69*10 <sup>-4</sup>	-6.46*10 <sup>-4</sup>	-1.31*10 <sup>-3</sup>
	(Water depth) <sup>2</sup>	<b>-4.47</b>	0.66	-3.17	-5.77
Adult (> 50 mm)	DO	<b>3.51</b>	0.50	4.50	2.51
	Sand proportion	<b>0.08</b>	0.02	0.11	0.04
	Depth	<b>34.82</b>	7.04	48.72	20.92
	(Sand proportion) <sup>2</sup>	<b>-7.32*10<sup>-4</sup></b>	2.45*10 <sup>-4</sup>	-2.49*10 <sup>-4</sup>	-1.21*10 <sup>-3</sup>
	(Water depth) <sup>2</sup>	<b>-41.63</b>	8.14	-25.56	-57.70

「非公表」

Fig. 3-1. Map of the Shubuto River System. Black plots indicate sampling sites.

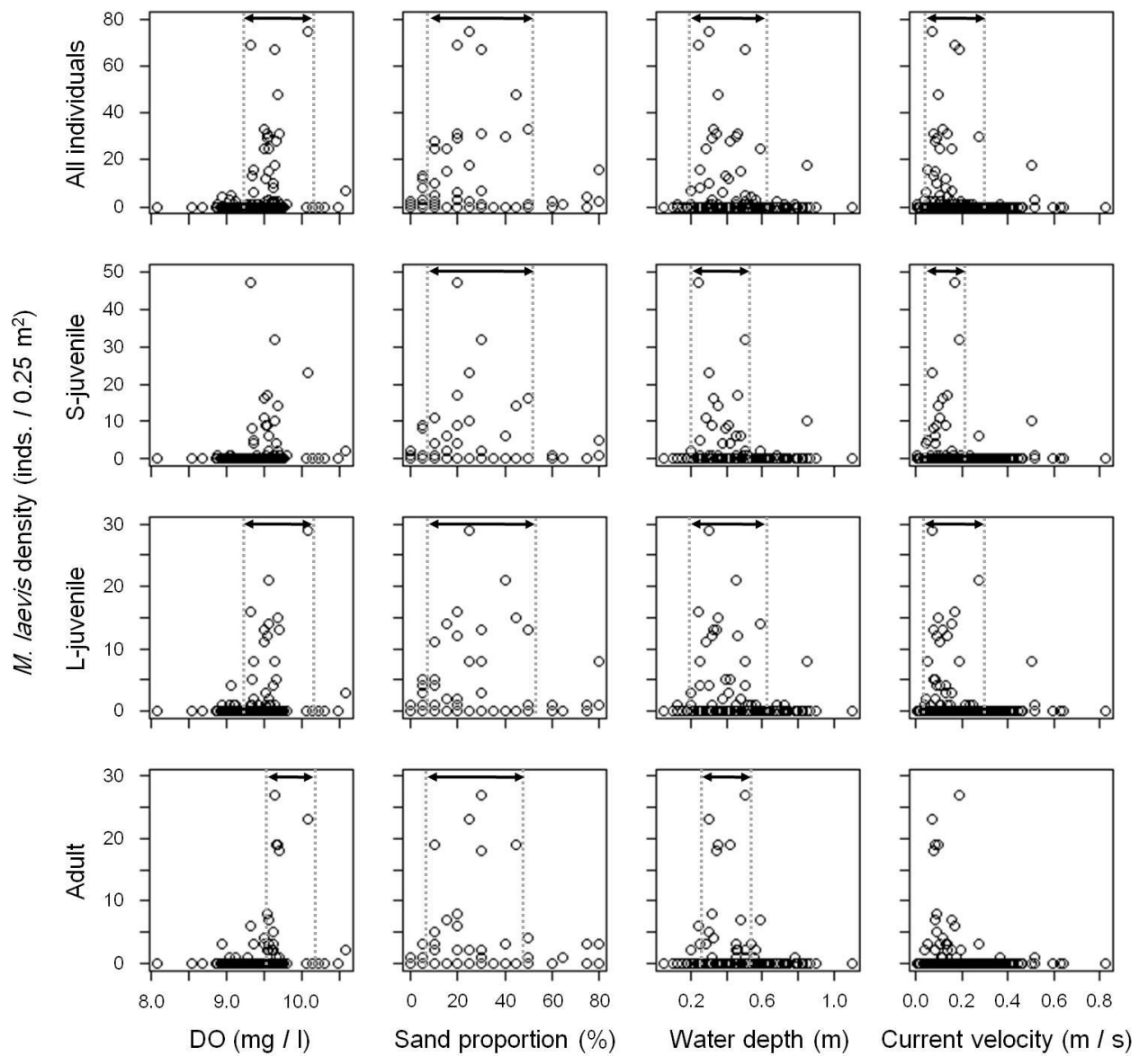


Fig. 3-2. The relationships between physicochemical factors and the density of *M. laevis* at different size classes. Arrowed lines showed high density ranges with respect to selected variables in each best model (> 20 individuals [All individuals] or >10 individuals [each size class]).

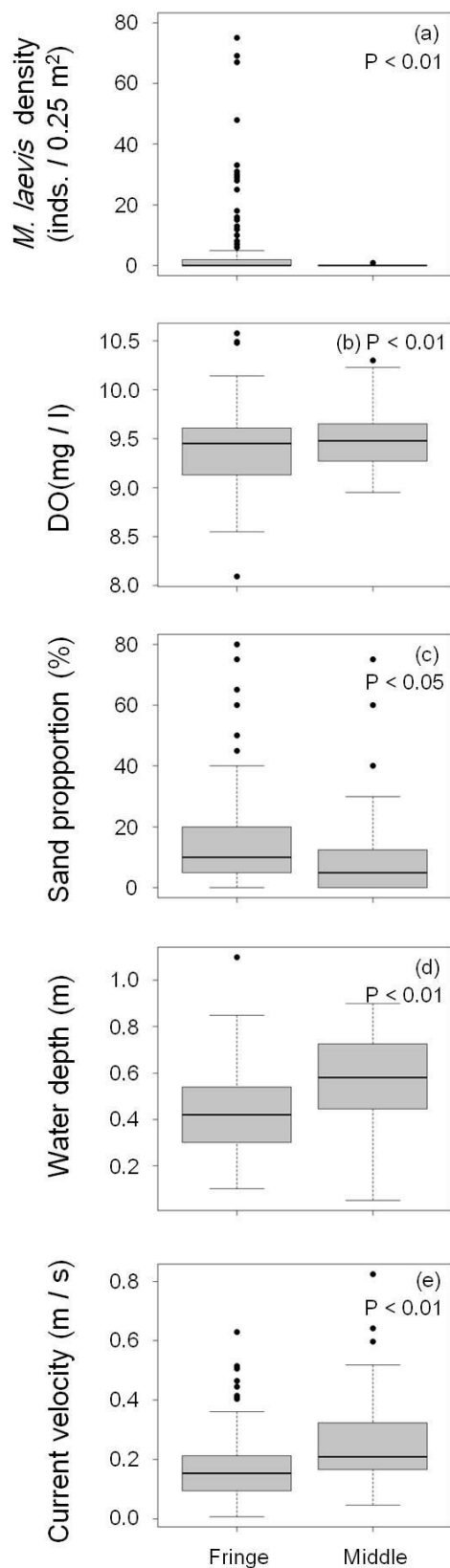


Fig. 3-3. The comparison of (a) density of *M. laevis*, (b) DO, (c) sand proportion of bottom substrate, (d) water depth, and (e) current velocity between fringe and middle of the river. The box boundaries represent the 25th and 75th percentiles, the horizontal line is the median, and the whiskers extend to the most extreme data point which is no more than 1.5 times the interquartile range from the box. Data points outside of whiskers were represented by filled black circles.

## 第4章 ヤマメによるカワシンジュガイ幼生の分散

### はじめに

イシガイ類の自発的移動能力は限られており、比較的長距離を移動分散するのは、宿主魚類によるグロキジウム幼生の生物学的分散過程と水流による非定着個体の物理的分散過程であると考えられる（第1章、Morales et al. 2006 ; Strayer 2008 ; Daraio et al. 2010）。このため、宿主魚類によるグロキジウム幼生の移動分散および水流による非定着個体の移動分散は、イシガイ類のメタ個体群動態に影響する重要な生態過程である。しかし、宿主魚類によるグロキジウム幼生の移動分散過程を調べた研究は、著者の知る限りではわずか2例しか報告されていない（McLain and Ross 2005 ; Schwalb et al. 2011）。

カワシンジュガイは、ヤマメ（もしくはアマゴ）のみを宿主として利用することから（Kondo 2008）、グロキジウム幼生の宿主による移動分散過程は、幼生放出期のヤマメの移動分散から推測できる。

著者の観察によれば、北海道のカワシンジュガイ個体群では、初夏（6–7月）にグロキジウム幼生が放出される。寄生に成功したグロキジウム幼生は、約40日の寄生期間を経て微小稚貝（殻長0.3–0.6 mm）へ変態し（Kondo 2008）、晩夏に宿主から離脱する。

寄生期間のうち、少なくとも二つの方向性をもつ移動分散がカワシンジュガイのメタ個体群動態に影響する。一つは、宿主に依存する上流方向の移動分散である。カワシンジュガイは常に水流による下流方向の分散圧力にさらされているため、個体が河川域にとどまり続けるためにはそれに抗する上流側に偏りをもつ分散過程が重要である（Fagan 2002）。潜在的に高い遊泳能力を有するサケ科魚類であるヤマメは（Gowan and Fausch 1996 ; Morrissey and Ferguson 2011 ; Young 2011）、カワシンジュガイを上流へ運ぶ、もしくは水流に抗してその場にとどまる上で相応の役割を果たしている可能性が高い。

一方、冷水環境のスペシャリストであるカワシンジュガイ属は、幼生期および微小稚貝期において高水温に対して脆弱であることが知られている（Buddensiek 1995 ; Akiyama and Iwakuma 2007）。本川が高水温となる夏季、多くのサケ科魚類は冷涼な支川をレフュージアとして利用することが知られている（Cunjak et al. 2005 ; Breau et al. 2007 ; Keefer et al. 2009）。ヤマメは、そのような行動を介してグロキジウム幼生の冷水環境への移動分散に寄与する可

能性も考えられる。

本章では、これらの可能性を検討するために、(1) 定着個体群近傍におけるグロキジウム幼生の寄生率、(2) ヤマメによるグロキジウム幼生の流程方向の移動分散パターン、(3) 本川と支川の水温環境の違いが、被寄生ヤマメの支川への移動パターンに与える影響を検討した。

## 方法

### 調査の概要

グロキジウム幼生のヤマメに対する寄生率および被寄生ヤマメの移動分散の測定は、比較的高密度の貝礁（定着個体群）が形成されている本川の中流域で実施した（Fig. 4-1）。被寄生ヤマメの支川への移動の測定は、本川もしくは熱郭川に流入する4つの小支川（ウェンベツ川、イサマナイ川、添別川、および大谷地川；川幅 1.4–2.0 m）で実施した（Fig. 4-1）。それぞれの支川の合流地点は、本川の河口から 6.5 km、7.2 km、9.8 km、19.5 km の地点に位置する（Fig. 4-1）。これらの支川では、ヤマメが生息していることをあらかじめ確認した。なお、それぞれの支川に隣接する本川および熱郭川の河川区間では貝礁が形成されているが、支川内では貝礁の形成はみられない。

### 調査時期の設定：朱太川水系におけるグロキジウム幼生の寄生時期

適切な調査時期を特定するため、カワシンジュガイの繁殖フェノロジーの事前調査を次のように実施した。2012 年 6 月 10 日から 6 週間の間、本川中流域および下流域に位置する二つの繁殖個体群において、週 1 回のペースで成貝 30 個体について抱卵個体の割合を調べた。抱卵個体の割合（抱卵個体数/調べた個体数）は、7 月 3 日にピークに達し（約 50%）、7 月 20 日までに急激に減少したため（10%未満）、本研究では7月中旬をグロキジウム幼生の放出期とした。グロキジウム幼生の寄生期間は約 40 日間であることから（Kondo 2008）、8 月下旬をグロキジウム幼生の脱落時期とした。以上の知見に基づき、本研究の調査は、グロキジウム幼生の寄生期間である 2012 年 7 月中旬から 8 月下旬までの期間に行った。

### 標識再捕獲によるヤマメの移動分散パターンの把握

貝礁付近のヤマメの移動分散パターンを把握するための標識再捕獲調査を次のように実施した。高密度の貝礁（304 inds. m<sup>-2</sup>）を有する本川中流域を選択し、流程方向に沿って 450 m の調査区間を設定した（Fig. 4-1）。調査区間は 9 つの小区間（長さ 50 m）に分割し、小区間ごとにヤマメの捕獲を行った。

標識用個体の採集は、グロキジウム幼生放出期である 2012 年 7 月 15–18 日の期間に、投網（半径 2.1 m, 目合い 7.6 mm）を用いて行った。標識用個体の採集は小区間ごとに行い、20

投連続でヤマメが採集されなくなるまで行った。

採集された個体は、安息香酸エチルを用いて麻酔にかけ（50 ppm; Silva et al. 1999）、グロキジウム幼生の寄生の有無の確認、標準体長の測定、イラストマー（Northwest Marine Technologies, Shaw Island, WA, USA）による標識を次の手順に沿って行った。

1. 小区間ごとに任意に選択した 20 個体について顕微鏡下（20×）で鰓に寄生するグロキジウム幼生の有無を調べた。
2. 各小区間で捕獲された全個体についてノギスによる標準体長の計測を行った。
3. イラストマーによる標識、すなわち、緑・赤・オレンジ・ピンクの 4 色のうち、いずれか 1 色を右もしくは左目じりへ注入することで 8 パターンの標識を行った（Plate 4-1）。これは、標識個体が捕獲された小区間（8 小区間；Fig. 4-1）の同定を行えるようにするためである。
4. 標識したヤマメは、河川水を溜めたポリバケツ内で 2 時間馴致した後、捕獲された小区間の中央に放流した。

なお、標識用個体の採集を行った 9 つの小区間のうち、中央に位置する小区間ではヤマメが採集されなかったため、この小区間については標識を行っていない（Fig. 4-1c）。

再捕獲は、グロキジウム幼生の脱落期にあたる 8 月 18–22 日の期間に行った。再捕獲の際には、450m の調査区間の上下流端に接して二つずつ新たな小区間を設けた（計 650 m の調査区間；Fig. 4-1）。各小区間では 120 回投網をうち、再捕獲された個体は捕獲位置を 25 m の精度で記録した（各小区間の上流側もしくは下流側）。再捕獲期間中に捕獲されたすべての個体について、バイオレットランプ（405 nm, Northwest Marine Technologies VI light）を照らして、イラストマーによる標識の有無を確認した。再捕獲された標識個体は、安息香酸エチルを用いて麻酔にかけ、標準体長を測定し、顕微鏡下でグロキジウム幼生の寄生の有無を確認した。

## 定置網による支川への移動パターンの把握

### a. 定置網によるヤマメの捕獲

ヤマメの小支川への移動分散パターンを把握する調査は、2012 年 7 月 18 日から 8 月 29 日にかけて、定置網を利用して行った。定置網は、各支川と本川（もしくは熱郭川）の合流地点から約 2 m の地点で入り口を下流方向に向けて設置し（Plate 4-2）、本川から支川へ移動し

てくる個体を選択的に捕獲した。定置網調査 1 回あたりの設置時間は 24 時間とし、各支川において 2–6 回行った（ウェンベツ川、 $n = 6$ ；イサマナイ川、 $n = 6$ ；添別川、 $n = 4$ ；大谷地川、 $n = 2$ ）。

捕獲されたヤマメは、安息香酸エチルを用いて麻酔にかけた後、標準体長をノギスで測定し、顕微鏡下でグロキジウム幼生の寄生の有無を確認した。計測した個体は、捕獲地点へ放流した。

#### b. 合流部における環境条件の計測

各支川の合流地点では、水温、支川の断面積、および本川の子ヤメ密度について調べた。水温は、各支川の合流部から約 3 m 上流の地点および隣接する本川・熱帯川に設置型水温計 Tidbidv2 を設置し、7 月 10 日から 30 分おきに水温を記録した。ただし、大谷地川については、8 月 6 日から水温計測を開始した。水温計測は、定置網調査を終了した 8 月 29 日まで継続して行った。

各支川の合流部における断面積は、次のように算出した。支川の合流部において河川横断方向のトランセクトを設け、そのライン上の 4–5 点で水深を計測した。各計測点における水深を上底もしくは下底とする台形の合計面積として支川の断面積を計算した。

本川の子ヤメ密度の計測は、定置網の回収直後に行った。支川との合流地点を中心とした流程方向 20 m の調査区間を設け、その中に 5 つのトランセクトを等間隔に設定した。各トランセクトでは、河川中央部および両河岸部において投網をうった。なお、この調査の空間スケールは、ヤマメの一日当たりの移動分散スケール ( $0.3\text{--}12\text{ m day}^{-1}$ ; Nakano et al. 1990) を考慮した上で設定した。

### 統計解析

#### a. 流程方向の移動分散

再捕獲された個体の移動距離は、放流した地点である小区間の中央から河川沿いの距離（精度 25 m）として計測した。下流方向の移動は負の値として、上流方向の移動は正の値として扱った。放流した小区間内の上流側で捕獲された場合には、12.5 m の移動として扱った。

移動分散パターンのモデリングには、移動方向の偏りを評価するため、混合分散カーネルを用いた (Skalski and Gilliam 2000)。混合分散カーネルでは、異なるパラメーター (e.g., 平

均) を持つサブグループが個体群内に存在すると仮定することで、裾の重い分布や偏りのある分布に対して頑健な統計的評価が可能となる (Skalski and Gilliam 2000)。本研究では、個体群の中に “Fast fish” と “Slow fish” というサブグループが存在すると仮定した移流拡散モデル (Diffusion advection model) に基づく解析を行った (Skalski and Gilliam 2000)。Fast fish はすばやく分散する個体成分、Slow fish はゆっくりと分散する個体成分を表す。このモデルに基づくと、距離  $x$  (放流地点からの移動距離) ・ 時間  $t$  (標識再捕獲の期間、35 日間) におけるヤマメ密度  $f(x,t)$  は以下のように表現される。

$$f(x, t) = Z \left( \frac{P_0}{2\sqrt{\pi D_F t}} \right) \exp \left( \frac{-[x - \beta_F t]^2}{4 D_F t} \right) + (1 - Z) \left( \frac{P_0}{2\sqrt{\pi D_S t}} \right) \exp \left( \frac{-[x - \beta_S t]^2}{4 D_S t} \right) \quad (\text{Eq. 4-1})$$

$Z$  は Fast fish の割合、 $P_0$  は再捕獲された総個体数、 $D_F$  および  $D_S$  は Fast fish および Slow fish の拡散係数 ( $\text{m}^2 \text{day}^{-1}$ )、 $\beta_F$  および  $\beta_S$  は Fast fish および Slow fish の 1 日あたりの移動距離 ( $\text{m day}^{-1}$ ) を示す。拡散係数は個体の分散する速さを表している。全体の平均移動距離は  $Z\beta_F t + (1 - Z)\beta_S t$  として表される。なお、 $Z$  が 1 もしくは 0 に等しい場合、カーネル関数  $f(x,t)$  は平均  $\beta t$  ( $\beta_F t$  もしくは  $\beta_S t$ )、分散  $2Dt$  ( $2D_F t$  もしくは  $2D_S t$ ) の正規分布に従う。

このモデルは観察区間が無限大であることを仮定しているが、本研究で観察が行われたのは再捕獲区間の下流端から上流端までである。観察区間が限られていたことによる観察値の偏りを考慮するため、カーネル関数  $f(x,t)$  の積分値が観察区間内で 1 となるよう再正規化を行った (Rodríguez 2010)。

$$g(x, t) = \frac{f(x, t)}{\int_{x_{\min}}^{x_{\max}} f(x, t) dx} \quad (\text{Eq. 4-2})$$

ここで、

$$\int_{x_{\min}}^{x_{\max}} f(x, t) dx = P_0 \left( Z \Phi \left[ \frac{x_{\max} - \beta_F t}{\sqrt{2 D_F t}} \right] + (1 - Z) \Phi \left[ \frac{x_{\max} - \beta_S t}{\sqrt{2 D_S t}} \right] \right) - P_0 \left( Z \Phi \left[ \frac{x_{\min} - \beta_F t}{\sqrt{2 D_F t}} \right] + (1 - Z) \Phi \left[ \frac{x_{\min} - \beta_S t}{\sqrt{2 D_S t}} \right] \right) \quad (\text{Eq. 4-3})$$

$x_{max}$  および  $x_{min}$  は、各個体が放流された地点から再捕獲区間の上流端および下流端までの距離、 $\Phi$  は標準正規分布の累積密度関数を示す。

パラメーター推定は WinBUGS 1.4 (Lunn et al. 2000) によるベイズ統計 (Markov chain Monte Carlo, MCMC) を用い、WinBUGS 1.4 の操作は R 2.15.3 (package R2WinBUGS) を通して行った。それぞれのパラメーターの事前分布には、無情報事前分布を用いた。すなわち、 $Z$  には、0 から 1 の値をとる一様分布、 $\beta_F$  および  $\beta_S$  には平均 0・分散 1000 の正規分布、 $D_F$  および  $D_S$  には平均 1・分散 1000 のガンマ分布を用いた。なお、本研究の移動分散距離の精度は 25 m であるため、移動距離の標準偏差が 10 以下となることはもってまわしくない。したがって、 $D_F$  および  $D_S$  の事前分布は、1 以上の値 (すなわち、標準偏差 10 m 以上) となるようセンサリング関数による打ち切りを行った。MCMC の総試行数、切り捨て試行数、間引き試行数はそれぞれ 200,000、100,000、100 とした。パラメーターは R-hat 値が 1.1 以下となった場合に収束したものとし、その時の推定値を採用した (Gelman et al. 2003)。

#### b. 支川への移動に影響する要因

定置網調査によって得たデータセットは、調査を行った 4 つの支川および調査日をランダム効果とした一般化線形混合モデル (GLMM) によって解析した。目的変数は各調査日に各支川で採集されたヤマメ個体数 (支川へ移動してきたヤマメ個体数) とし、誤差構造はポアソン分布に従うと仮定した。ここでは、説明変数の異なる以下の 3 つのモデルを構築した: (1) 本川と支川の最大水温差、(2) 隣接する本川もしくは熱帯川の最高水温、(3) 各支川の最高水温のいずれかを説明変数とするモデルである。それぞれのモデルには、水温の影響を適切に評価するため、ヤマメの支川への移動個体数に影響しうる他要因 (本川の子ヤメ密度、支川の断面積) をコントロール要因 (固定効果) としてそれぞれのモデルに加えた。ベストモデルの選択は AIC に基づいて行い、もっとも AIC の低いモデルをベストモデルとして扱った。なお、すべての統計解析は、R 2.15.3 (R Development Core Team 2012) を用いて行った。

## 結果

### グロキジウム幼生の寄生率および被寄生ヤマメの流程方向の移動分散パターン

標識期間にあたる 7 月 15 日から 18 日にかけて、合計 345 個体のヤマメに対して標識を行い（0–63 個体/小区間）、捕獲地点である小区間に放流した。標識個体の標準体長は 57.1–147.7 mm（平均 85.5 mm  $\pm$  10.2 SD）であった。約 35 日後に、10.4%にあたる 36 個体が再捕獲され（0–8 個体/小区間）、標準体長は 68.2–101.3 mm（平均 83.5 mm  $\pm$  8.5 SD）であった。

標識期間に採捕されたヤマメのうち、152 個体についてグロキジウム幼生の有無を調べたところ、すべての個体でグロキジウム幼生の寄生が確認された（100%、 $n = 152$ ；Plate 4-3）。再捕獲された標識個体では、1 個体のみグロキジウム幼生の寄生が確認された（3%、 $n = 36$ ）。

被寄生ヤマメの移動分散距離は -37.5–512.5 m の範囲にあった（Fig. 4-2）。再捕獲された 36 個体のうち、25 個体（69.4%）は放流した小区間内で採集され、7 個体（19.4%）は上流側へ、4 個体（11.1%）は下流側へ移動していた。二つの平均および分散のパラメーターをもつ移流拡散モデルによる平均移動距離の推定値は、全体で 36.5 m、Fast fish で 273.5 m、Slow fish で -2.1 m であった。Fast fish の割合は 0.14 であり（Table 4-1）、尖度の高い分散カーネルであることを示している。Fast fish の一日あたりの移動距離の推定値は上流方向に偏っており、その 95%信用区間は 0 を含まなかった（Table 4-1；Fig. 4-2）。Slow fish の一日あたりの移動距離の推定値は負の値を示していたが、その 95%信用区間は 0 を含んでいた（Table 4-1；Fig. 4-2）。Fast fish の拡散係数の推定値は、Slow fish の推定値よりも非常に大きな値を示した（Table 4-1；Fig. 4-2）。移動距離と再捕獲個体の標準体長の間に有意な相関は認められなかった（Spearman's rank correlation test:  $n = 36$ 、 $R_s = -0.02$ 、 $p > 0.9$ ）。

### 被寄生ヤマメの支川への移動分散に影響する要因

定置網調査では合計 113 個体のヤマメが採集された。それらの標準体長は、平均 67.3 mm  $\pm$  16.3 SD（ $n = 113$ ）であった。1 回あたりの定置網調査（24 時間設置）で採集されたヤマメ個体数は大谷地川で最も多く（平均 10.5 個体  $\pm$  2.1 SD）、続いてウエンベツ川（10.2  $\pm$  8.3）、イサマナイ川（4.7  $\pm$  3.1）、添別川（0.8  $\pm$  1.0）の順に多く採集された。採集されたヤマメ個体数に明瞭な時間的パターンは認められなかった（Fig. 4-3a）。グロキジウム幼生の寄生率は 7 月を通してほぼ 100%で推移していたが、8 月へ入ると次第に減少し、最後の定置網調査で

は被寄生ヤマメは確認されなかった (Fig. 4-3b)。

水温環境は、支川間で顕著に異なっていた。平均水温はウェンベツ川で最も低く ( $15.4^{\circ}\text{C} \pm 1.7 \text{ SD}$ )、続いて大谷地川 ( $16.0^{\circ}\text{C} \pm 1.4 \text{ SD}$ )、イサマナイ川 ( $16.8^{\circ}\text{C} \pm 1.7 \text{ SD}$ )、添別川 ( $19.8^{\circ}\text{C} \pm 2.5 \text{ SD}$ ) の順に低くなっていた (Table 4-2 ; Fig. 4-4a-d)。

対照的に、本川内の地点間では、水温に大きな差異は認められなかった (Table 4-2 ; Fig. 4-4a-c ; ウェンベツ川との合流地点の平均水温、 $18.6^{\circ}\text{C} \pm 1.5 \text{ SD}$  ; イサマナイ川、 $18.5 \pm 1.6$  ; 添別川、 $18.3 \pm 1.4$ )。熱郭川 (大谷地川との合流地点) の水温は、本川よりもわずかに低かった ( $17.7^{\circ}\text{C} \pm 1.5 \text{ SD}$ ; Fig. 4-4d)。

添別川を除くすべての小支川は、本川よりも水温が低かった (Table 4-2 ; Fig. 4-4e-h)。支川と本川 (もしくは熱郭川) の平均水温差は、ウェンベツ川でもっとも大きく ( $-2.5^{\circ}\text{C} \pm 1.0 \text{ SD}$ )、続いて大谷地川 ( $-1.9 \pm 0.6$ )、イサマナイ川 ( $-1.1 \pm 1.0$ ) の順に大きくなっていた。添別川では平均  $2.2^{\circ}\text{C}$  ( $\pm 1.1$ ) 本川よりも水温が高かった。

GLMM による解析の結果、最大水温差を説明変数とするモデルがベストモデルとして選択された (Table 4-3)。ベストモデルにおいて、最大水温差の効果は強く、その 95%信頼区間は 0 を含まなかった (Table 4-4)。ヤマメの支川への移動個体数は、本川に対して支川の水温がより低い時期に最も多くなっていた (Fig. 4-5)。他の二つのモデルは、ベストモデルと比較して 10 以上高い AIC 値を示していた (Table 4-3)。すべてのモデルについて、支川断面積および本川の水質密度の効果は弱く、その 95%信頼区間は 0 を含んでいた。

## 考察

### グロキジウム幼生の寄生率

グロキジウム幼生の放出期間中、調べたヤマメのすべてがグロキジウム幼生に寄生されていた。この結果は、高密度の貝礁（定着個体群）付近では、ほぼすべてのヤマメに寄生する飽和量を超えるほどの幼生が放出されていることを示唆する。ヨーロッパに生息する同属種 *M. margaritifera* についても、高密度の貝礁付近では 100% 近い寄生率が認められている (Österling et al. 2008)。

カワシンジュガイ属の非常に高い寄生率は、次の生態的特性が関係していると考えられる。

(1) イシガイ類の中でも、特に高密度の貝礁を形成する (Strayer 2008)、(2) 一個体あたりの抱卵数が多い ( $\sim 10^6$  個/個体; Bauer 1994; Kondo 2008; Haag 2012; Haag 2013)、(3) 同調的にグロキジウム幼生の放出を行う (Young and Williams 1984; Hastie and Young 2003; Akiyama 2007; O'Brien et al. 2013)。一方、他の多くのイシガイ類は比較的低い寄生率を示すことが多い (Neves and Widlak 1988; McLain and Ross 2005; Strayer 2008)。そのような種群は、カワシンジュガイ属と比べると密度の低い貝礁を形成すること (Haag 2012) に加え、断続的に幼生を放出するため (O'Brien et al. 2013)、貝礁付近においても寄生飽和量を超えるほどの幼生は放出されていないものと推測される。

### 被寄生ヤマメの流程方向の移動分散パターン

標識再捕獲調査において、多くの再捕獲された個体は標識放流した小区間内に留まっていた。この定位置性は、サケ科魚類の縄張り行動を反映したものと考えられる (Nakano 1995; Steingrímsson and Grant 2011)。他の流水性イシガイ類の宿主についても、ほとんど移動分散しないパターンが認められている (e.g., McLain and Ross 2005)。例えば、北米のイシガイ類 *Epioblasma triquetra* の宿主 *Percina caprodes* に対して標識再捕獲調査を行った先行研究では、75 m 以上の移動を行った個体は確認されず、移動方向に偏りはなかったとしている (Schwalb et al. 2011)。宿主魚類の限られた範囲の移動分散は、イシガイ類の局所的な繁殖に寄与していると考えられる。ただし、局所的な繁殖の程度は、宿主魚類の生態学的特性に強く依存していると思われる。回遊性の魚類を宿主として利用するイシガイ類では、より頻繁に長距離分散が生じている可能性がある (see Strayer 2008; Fritts et al. 2012)。

多くの再捕獲された個体が放流地点に留まっていた一方で、分散カーネルは上流方向へ偏った分布形を示していた。これまでに、他のサケ科魚類 (Morrissey and Ferguson 2011 ; Young 2011)、サンショウウオ (Lowe 2003 ; Grant et al. 2010)、水生昆虫 (Macneale et al. 2005 ; Smith et al. 2009) を含む様々な水生生物において、上流方向へ偏った移動分散パターンが報告されており、下流方向への個体の流出を相殺するための戦略として解釈されている。メタ個体群理論によれば、少数個体の移動分散は、局所個体群間の連結性の維持に貢献しうる (Hanski 1999)。本研究で観察された上流方向へ偏った移動分散パターンは、宿主による移動分散過程がカワシンジュガイのメタ個体群動態に影響する重要な生態過程であることを示唆している。しかしながら、下流方向への個体の流出を相殺するためには、どの程度の上流方向への移動個体数・距離が必要なのかについては不明である。今後は下流方向の流出を明示的に組み込んだモデルの構築が必要である。

本研究の標識再捕獲調査の結果は、次の点について解釈に注意が必要である。まず、本研究の標識再捕獲調査は、2012 年の観察結果のみに基づいている。魚類の移動分散パターンは、その年の河川の流況などに応じて変化する可能性があるため (Clapp et al. 1990 ; Gowan and Fausch 1996 ; Sakata et al. 2005)、より正確な移動パターンの推定を行うためには複数年の観察データが必要になるだろう。また、本研究では 650 m の観察区間のみを対象にしており、観察区間から移出した個体についての情報は得られていない。ヤマメは 29 日間で 1.3 km 移動していたことが報告されており (Sakata et al. 2005)、最大移動距離および平均移動距離について過小評価されている可能性がある。より詳細なデータを得るためには、ラジオテレメトリなどの相補的な手法を用いる必要があるだろう。

### 被寄生ヤマメの支川への移動分散パターン

定置網調査では、夏季に多くの被寄生ヤマメが冷たい支川へ移動していることが明らかになった。タイヘイヨウサケ Atlantic Salmon では、水温が 24°C を超えると摂食行動をとらなくなり、より冷涼な支川へ移動することが知られている (Cunjak et al. 2005 ; Breau et al. 2007 ; Breau et al. 2011)。ニジマスは、本川が高水温となる夏季に、支川をレフュージアとして頻繁に利用することが知られている (Keefer et al. 2009)。ヤマメについても、冷涼な環境を求めて支川へ移動していたものと考えられる (see Inoue et al. 1997)。

支川へ移動していたヤマメのうち、多くの個体がグロキジウム幼生に寄生されていたこと

から、稚貝の支川への分散は頻繁に生じていたと考えられる。しかし、多くの稚貝が移入している可能性があるにも関わらず、これらの支川ではカワシンジュガイの定着個体群は認められなかった（第2章）。その理由として、脱落直後の微小稚貝が水流によって流出していた可能性があるだろう。微小稚貝は殻長 0.5 mm 程度しかないため、安定的に河床へ定着する前に長距離漂流する可能性が高い（Morales et al. 2006 ; Daraio et al 2010）。もし、それらの一部の個体が生き残り、下流側の定着個体群へ移入しているとすれば、支川の空間配置はカワシンジュガイのメタ個体群動態に影響する重要な要因となっている可能性がある。この問題については第5章において扱う。

Table 4-1. Parameter estimates for the diffusion-advection model depicting movement of Masu Salmon including estimates for “fast” and “slow” fish (see text).  $Z$ , proportion of population composed of fast fish;  $D_F$  and  $D_S$ , diffusion coefficients for fast and slow fish, respectively;  $\beta_F$  and  $\beta_S$ , dispersal distance per day for fast and slow fish, respectively; 95% CI, 95% credible interval

Parameters (unit)	Estimates	95% CI	
		Lower	Upper
$Z$	0.14	0.04	0.29
$D_F$ (m <sup>2</sup> day <sup>-1</sup> )	81.08	49.69	122.81
$D_S$ (m <sup>2</sup> day <sup>-1</sup> )	8.31	4.89	14.92
$\beta_F$ (m day <sup>-1</sup> )	7.82	5.73	10.18
$\beta_S$ (m day <sup>-1</sup> )	-0.06	-0.32	0.19

Table 4-2. Summary of water temperature (WT) conditions.

Confluence	Mean WT (SD) in tributaries (°C)	Mean WT (SD) in mainstems (°C)	Difference in WT (SD) between tributaries and adjacent mainstems (°C)
Wenbetsu	15.4 (1.7)	18.6 (1.5)	-2.5 (1.0)
Isamanai	16.8 (1.7)	18.5 (1.6)	-1.1 (1.0)
Soibetsu	19.8 (2.5)	18.3 (1.4)	2.2 (1.1)
Ooyachi	16.0 (1.4)	17.7 (1.5)	-1.9 (0.6)

Table 4-3. Results of generalized linear mixed effect models to evaluate factors influencing the number of Masu Salmon moving into tributaries (the response variable). Maxd, maximum difference in water temperature between each tributary and its adjacent mainstem reach; Maxt.m, maximum water temperature at each adjacent mainstem site; Maxt.t, maximum water temperature in each tributary; MainFish, density of salmon at each adjacent mainstem site; CSA, cross-sectional area at the mouth of each tributary; AIC, Akaike's information criterion;  $\Delta$ AIC, difference from the lowest AIC value

Model structure	AIC	$\Delta$ AIC
Maxd + MainFish + CSA	41.2	0
Maxt.t + MainFish + CSA	51.5	10.3
Maxt.m + MainFish + CSA	55.4	14.2

Table 4-4. Results of the best fit generalized linear mixed effect model describing the number of Masu Salmon moving into tributaries (the response variable; see Table 2 for abbreviations). Variables whose 95% CI did not include zero are shown in bold. Note that all explanatory variables were standardized to a mean of 0 and a variance of 1. Coefficient, standardized partial regression coefficient; SE, standard error; 95% CI, 95% confidence interval. \*MainFish and CSA were included as control variables.

Explanatory variables	Coefficients	SE	95% CI	
			Lower	Upper
Maxd	-1.02	0.25	-1.51	-0.53
MainFish*	0.20	0.13	-0.05	0.45
CSA*	0.13	0.14	-0.14	0.40

「非公表」

Fig. 4-1. (a) Map of the Shubuto River system. Arrows indicate streams where the fyke net study was conducted: Wen, Wenbetsu; Isam, Isamanai; So, Soibetsu; Oy, Ooyachi. Dotted lines indicate reaches fragmented by small weirs. (b) Detail of the sampling reach (dashed rectangle) where the mark-recapture study was conducted. Stippled lines indicate the mouth of Teranosawa Stream, which is disconnected from the Shubuto River. (c) Schematic representation of the mark–recapture sampling design for Masu Salmon. Horizontal lines delimit the 50-m subsections and gray rectangles represent subsections sampled only during the recapture session. The asterisk indicates a subsection in which no fish were captured during the initial capture session

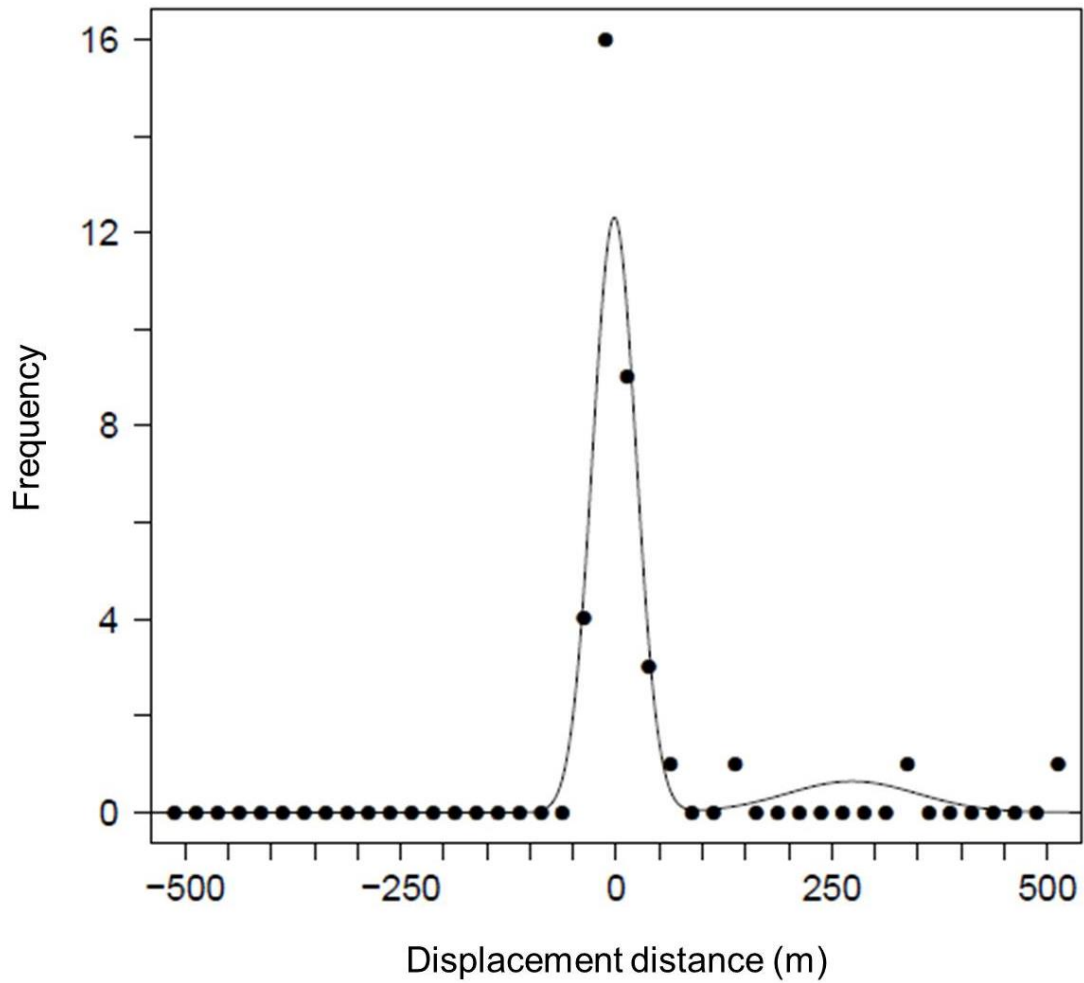


Fig. 4-2. Distribution of observed movement distances for Masu Salmon recaptured in the Shubuto River system ( $n = 36$  recaptures). Positive values represent upstream moves, and negative values represent downstream moves. The solid line indicates predicted values derived from the diffusion-advection model consisting of “fast” and “slow” fish (see Methods).

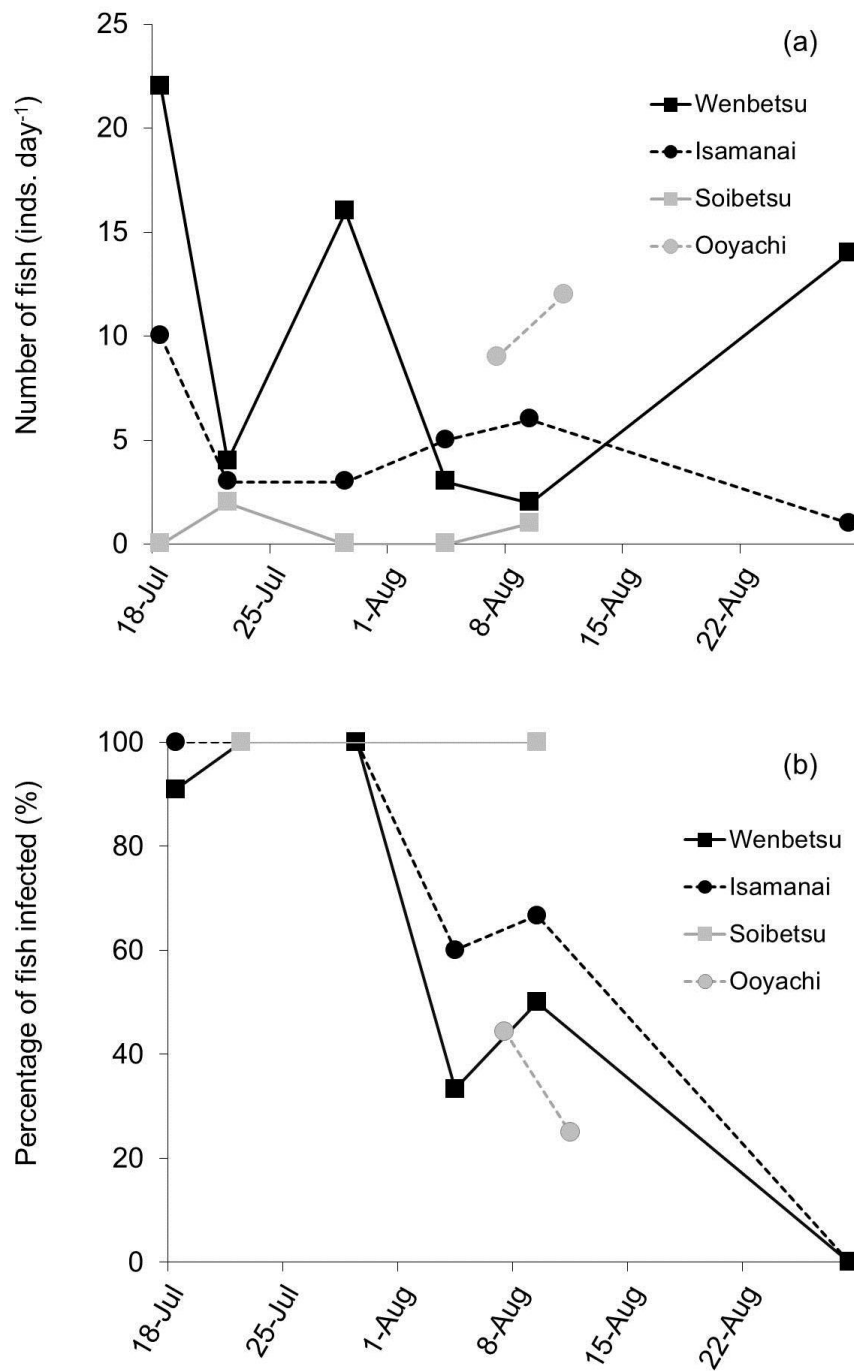


Fig. 4-3. (a) Temporal variation in the number of masu salmon captured by fyke net at the mouths of four tributaries. (b) Temporal variation in the proportion of captured fish infected with *M. laevis* glochidia.

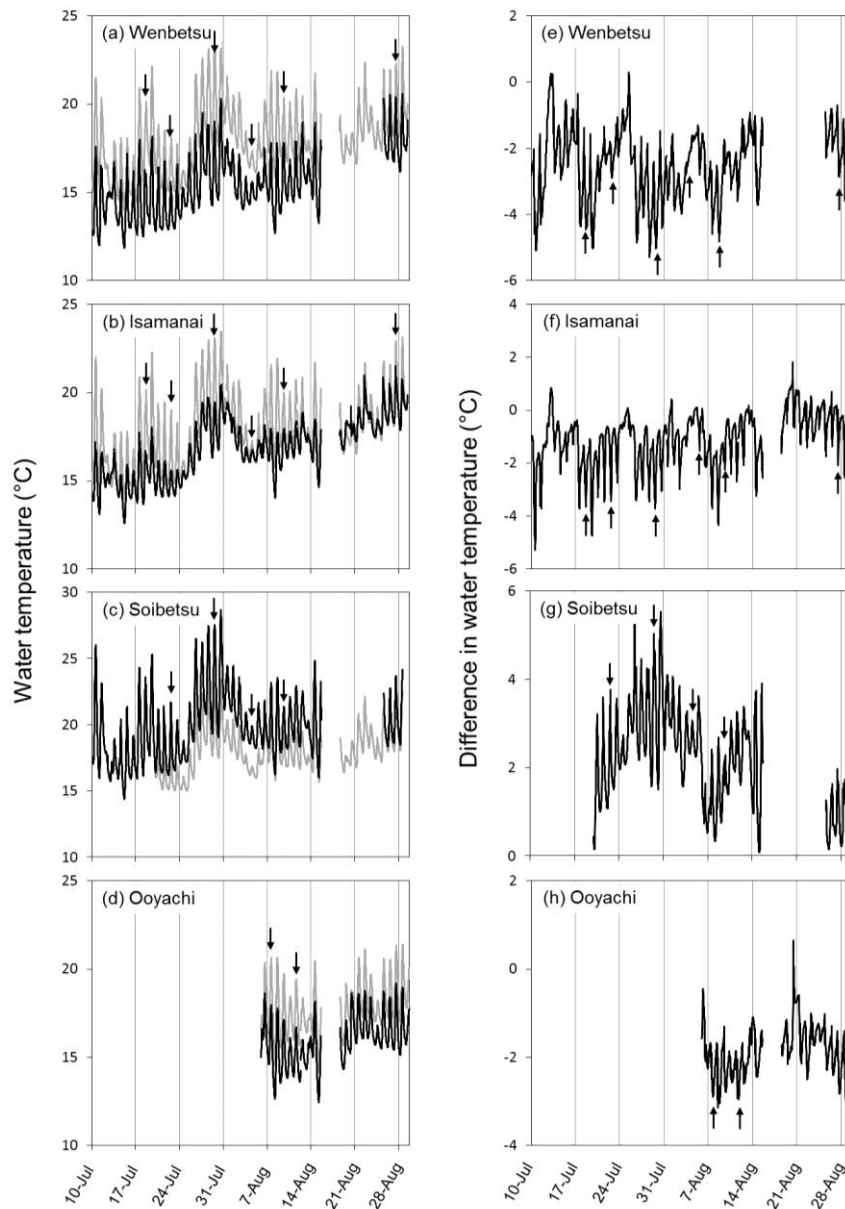


Fig. 4-4. (a–d) Temporal variation in water temperature in tributaries (black lines) and adjacent mainstem reaches (gray lines). Mainstem reaches are on the Shubuto River except for Ooyachi Stream, which flows into the Neppu River. (e–h) Difference in water temperature between each tributary and its adjacent mainstem reach. In both panels, arrows indicate the date of each fyke net sampling event.

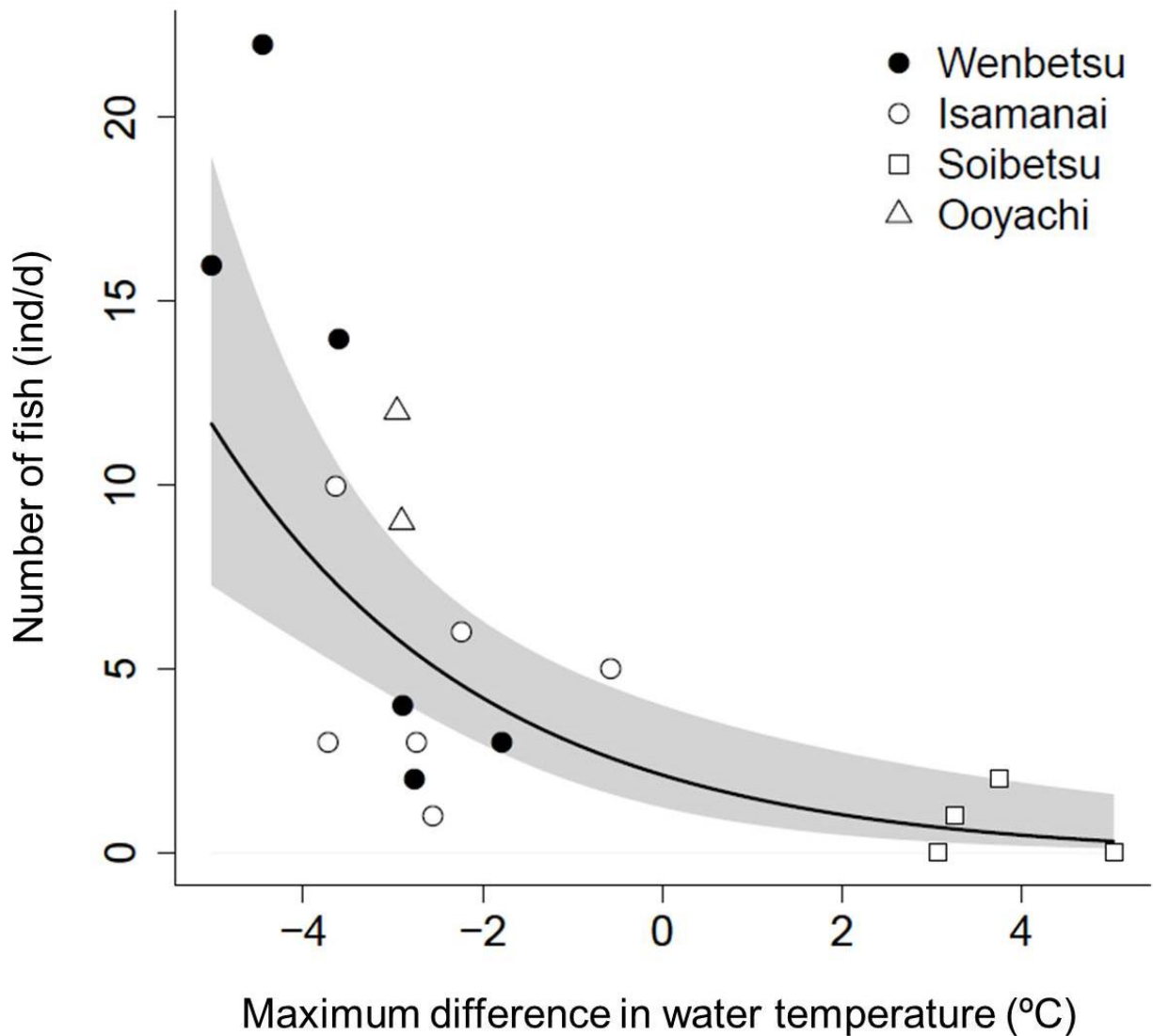


Fig. 4-5. Relationship between the number of Masu Salmon moving into four tributaries and the maximum difference in water temperature between each tributary and its adjacent mainstem reach. The curvilinear relationship (solid line) was derived from the generalized linear mixed effect model with Poisson error distribution and a log-link function. The shaded area represents the 95% confidence interval.



Plate 4-1. Marked Masu Salmon.



Plate 4-2. Fyke net sampling.



Plate 4-3. Glochidia attaching to the gill of Masu Salmon.

## 第5章 カワシンジュガイの定着個体群サイズに影響する要因

### はじめに

朱太川水系におけるカワシンジュガイのメタ個体群は、さまざまな大きさの貝礁として視認可能な定着個体群から構成されている。それぞれの定着個体群のメタ個体群存続性に対する貢献度は、個体群の大きさ・成長速度および空間的な位置に依存する (see Hanski 1994、Foppen et al. 2000、MacPherson and Bright 2011)。したがって、カワシンジュガイの定着個体群のこれらの特性とそれに影響する要因に関する知見は、メタ個体群動態の理解にとって重要な情報となる。

一般に、局所個体群の大きさは、個体群内部の繁殖・死亡のバランスに加え、個体の移入・移出量によって決まる。カワシンジュガイの場合、貝礁としての定着個体群への個体の移入は、宿主から脱落した微小稚貝などの非定着個体の水流による下流への分散を介して生じるものと考えられる。その場合の個体の移入量は、上流側に存在する非定着個体の供給源サイズに依存するはずである。しかし、非定着個体の多くは非可視的な微小稚貝などからなるため、その空間的な分布を直接把握することは困難である。ヤマメによるグロキジウム幼生の生物的分散過程 (第4章) および水流による物理的分散過程から間接的に推定する必要がある。宿主のヤマメから脱落し、水流で受動的に分散すると考えられる非定着個体の空間分布に著しい偏りがないとすれば、「非定着個体が分布しうる河川区間の長さ (UDR : Upstream distribution range of potential immigrants)」および「上流側の支川数 (NUT ; Number of upstream tributaries)」が供給源サイズに影響することを介して間接的に定着個体群の大きさに影響を及ぼす可能性がある。

一方で、個体の定着と移出のプロセスには、増水時の河床の安定性が大きく影響する (Strayer 1999、Morales et al. 2006、Allen and Vaughn 2011)。増水時にも河床が安定している河川区間では、定着に成功する確率が高く、定着個体群から移出する個体数も低く抑えられる可能性が高い (Strayer 1999、Morales et al. 2006、Strayer 2008)。河川横断方向の河道形状と水面勾配の関数として記述される掃流力 (河床材料を押し流す力) は (Lorang and Hauer 2003)、河床の安定性を表す一つの指標として有効である (Morales et al. 2006 ; Allen and Vaughn 2011)。

本章では、UDR および NUT (個体の供給源サイズに関わる要因)、出水時の掃流力 (個体

の定着・移出のプロセスに関わる要因)、および局所環境要因(個体群内部の繁殖・死亡のプロセスに関わる要因)が定着個体群サイズに及ぼす影響を検討した。

## 方法

カワシンジュガイの各所の定着個体群サイズに影響を及ぼす個体の移入ポテンシャル（個体供給源サイズ）、定着・移出、個体群内部プロセスに関わる実測可能な要因に関する仮説ダイアグラムを Fig. 5-1 に示した。それぞれの要因に関するデータおよび定着個体群サイズを以下に述べるような方法で取得し、一般化線形混合モデルによる重回帰分析によって仮説の検証を試みた。

### 定着個体群サイズの調査

定着個体群サイズに関するデータは、第 2 章の殻長サイズ組成の調査の際に得られた貝殻構成個体の個体数データを用いた。すなわち、本川ならびに支川の代表的な河川環境を網羅するよう 57 調査地点（本川 18 地点および主要な支川 15 河川 39 地点）を設定し、各調査地点 12 コドラートにおいて採集されたカワシンジュガイ個体数（殻長 2 mm 以上の個体をすべて計数）を個体群サイズの指標として用いた。各コドラートにおけるカワシンジュガイの採集方法は、第 2 章に記したとおりである。

### 非定着個体の分布する上流側河川長（UDR）および上流側支川数（NUT）の推定

個体供給源サイズに関わると考えられる UDR および NUT は、以下の手順に従って計算した。UDR は、第 2 章で明らかにされたカワシンジュガイの繁殖個体群の分布の上流端から、宿主ヤマメが分散可能な範囲として推定した。既存研究によれば、グロキジウム幼生の寄生期間である約 1 ヶ月間のヤマメの最大移動距離は 1.5 km であった（Sakata et al. 2005）。この知見に基づき、繁殖個体群の分布の上流端（第 1 章）から上流方向 1.5 km までを UDR として仮定した（Fig. 5-2）。朱太川水系においても、直近の繁殖個体群から 1.5 km 上流までは被寄生ヤマメが確認されている。しかし、宿主魚類の移動分散距離については状況依存で変動が大きいと考えられるため、ヤマメは、「最大 3 km まで分散可能」もしくは「流域全体に分散可能」と仮定した場合についても検討した（統計解析の項も参照）。

NUT については、調査地点から上流方向 1km、2km、3km（河川距離）以内に存在する支川数を算出した。調査地点の位置する河川に直接流入する支川のみを数え、UDR の範囲外に位置する支川は算入しなかった（see Fig. 5-2）。UDR および NUT の解析は、デジタルマップ

25000（国土地理院）に基づき、ArcGIS ver 10.0.2 を用いて行った。

### 出水時の河床安定性の評価

個体の定着および移出量に影響すると考えられる出水時の河床の安定性は、掃流力（ $\tau_0$ ）で評価した。掃流力を計算するためには、河川横断面積および潤辺長（河川横断方向の河川水と接する河床の長さ）を実測する必要がある。出水時に河川へ立ち入ることは不可能であったため、これらの項目を次に述べる方法で間接的に計測した。

1. 融雪出水期間である2013年5月3–5日の期間に各調査地点を訪れた（Fig. 1-4; Plate 5-1）。各調査地点の中央において、河岸の河川水面に金属製のペグを打ち込み、再度訪れた際に出水時の水位を確認できるようにした。金属スティックを打ち込んだ後、レーザー距離計 TruPulse 200（Laser Technology Inc., Colorado, USA）を用いて川幅を計測した。なお、この調査期間中の水位（出水時の水位）は、低水路満杯流量（低水路が満杯となる流量）と対応する（河口から 3.7 km 地点での水位 = 1.7 m）。
2. 水位が低下し、河川へ立ち入ることが可能となった2013年6月18–26日の期間（河口から 3.7 km 地点での水位 < 1.10 m；低水時の水位、Fig. 1-5）に各調査地点を再訪し、出水時と低水時の水位差（Plate 5-2）、河川横断方向の水深データ、水面勾配、および川幅を次に述べる方法で計測した。水位差は、金属製のペグを打ち込んだ箇所から水平に糸を張り、糸からその時点での水位（水面）までの鉛直距離として計測した。水深は、各調査地点の中央に河川横断方向のトランセクトを設け、1–3 m おきに計測した。調査地点の下流端から上流端まで（20 m）の区間における水面勾配は、レーザー距離計 TruPulse 200 の勾配計測機能を用いて計測した。川幅は、レーザー距離計 TruPulse 200 を用いて計測した。
3. 低水時の水深および低水時と出水時の水位差をもとに、出水時の河川横断面および潤辺長を次のように算出した。出水時の水深は低水時の水深に水位差を加えた値とし、河川横断方向の各計測点における水深を上底または下底とする台形の面積の和として河川横断面積を算出した。潤辺長は、隣り合う計測点間の水深差および計測点間の河川横断方向距離を用いてそれぞれの水深計測点間における河床長を算出し、その総和として算出した。

低水路満杯流量時の掃流力  $\tau_0$  は以下の計算式に基づき算出した（Lorang and Hauer 2003）。

$$\tau_0 = \rho g R S \quad (\text{Eq. 5-1})$$

$\rho$  は水の密度、 $g$  は重力定数、 $R$  は径深（河川横断面積を潤辺上で割った値）、 $S$  は水面勾配を示す。水の密度および重力定数には、以下の値を用いた： $\rho = 1.0 \text{ g/cm}^3$ 、 $g = 980 \text{ cm/s}^2$ 。

なお、低水路満杯流量時に移動しうる河床材料の最大粒径を推定するため、各地点の低水路満杯流量時の掃流力に基づき、移動限界粒径  $D_{crit}$  を求めた。移動限界粒径  $D_{crit}$  は、任意の掃流力によって移動を開始するもっとも大きい河床材料の粒径を指し、Shields diagram

（Shields 1936）に基づく移動限界掃流力  $\tau_{crit}$  は掃流力  $\tau_0$  と等しいと仮定することで容易に算出することができる（Death and Winterbourn 1994）。

$$\tau_{crit} = \theta_{crit}(\rho_s - \rho)gD \quad (\text{Eq. 5-2})$$

$D$  について解き、 $\tau_{crit}$  に  $\tau_0$  を代入する。

$$D_{crit} = \frac{\tau_0}{\theta_{crit}(\rho_s - \rho)g} \quad (\text{Eq. 5-3})$$

$\theta_{crit}$  は Shields entrainment function（Shields 1936）、 $\rho_s$  は砂の密度である。朱太川水系は、急勾配な河川から構成されているため（ $S > 0.002$ ）、 $\theta_{crit}$  の値は 0.02 とした（Lorang and Hauer 2003）。他のパラメーターは次の値を用いた： $g = 980 \text{ cm/s}^2$ 、 $\rho_s = 2.65 \text{ g/cm}^3$ 、 $\rho = 1.0 \text{ g/cm}^3$ 。

### 低水時の物理化学的環境条件

個体の繁殖・死亡のプロセスに影響すると考えられる物理化学的環境要因の調査は、カワシンジュガイ個体数の調査と合わせて下記の手順で実施した。

物理的環境要因（水深、底質、底層の流速）は、カワシンジュガイの密度を調査した各コドラートの中央において、以下に記す方法で計測した。低水時の水深は、アルミスタッフ（目盛のついた測量用具）を用いて計測した。底質は、砂（ $< 2.0 \text{ mm}$ ）、小礫（ $2.0\text{--}64 \text{ mm}$ ）、大礫（ $> 64 \text{ mm}$ ）の3種類に目視によって大別し、上から見たコドラート内の割合を目視で記録

した。流速 (m/s) の計測には KENNEK 社製流速計 (VE20、VET-200-10PII、KENNEK、Tokyo、Japan) を用い、底質から 5 cm の位置において小数点以下第 2 位までの精度で計測した。

化学的環境要因 (溶存酸素量 [DO]、pH、濁度) は、各調査地点の両河岸部および中央部において計測した。DO (mg/l) の計測には YSI 社製 DO メーター (YSI Model 550A) を用い、底質から 5 cm の位置において小数点以下第 2 位までの精度で計測した。pH の計測には、ポータブル pH メーター (D-55 ; Horiba、Kyoto、Japan) を用いた。底層付近の水を採取し、小数点以下第 2 位までの精度で計測した。濁度の計測には、ポータブル濁度センサー (TR-30、笠原理化工業、埼玉) を用いた。pH の計測に用いた水を利用し、小数点以下第 1 位までの精度で計測した。

また、河床の通水性を表す変数として蛇行度指数を計算した (Kasahara and Wondzell 2003)。蛇行度指数は、任意の調査地点を含む一定距離の河川区間の長さ (100 m) を、その始点と終点を結ぶ直線の長さで割った値である (Fukushima 2000)。この値が大きいほど、より多量の河川水が河床部を通り抜ける可能性が高い (Kasahara and Wondzell 2003)。蛇行度指数の計算は、デジタルマップ 25000 を用い、ArcGIS 10.0.2 上で行った。

低水時の物理化学的環境要因 (水深、底質 [砂の割合]、流速、pH、および蛇行度指数) は互いに強く相関している可能性があることから、調査地点ごとの平均値を用いて主成分分析 (PCA ; Principal component analysis) による要約化を行った。その結果、PCA 第 1 軸、第 2 軸が全体のばらつきに対して 62% の説明力をもち、各局所環境要因と強く相関していたことから (Table 5-1)、局所環境を表す変数として PCA 第 1 軸および第 2 軸 (以降、Habitat quality\_PC1、Habitat quality\_PC2) を用いた。なお、調査地点間でのばらつきがほとんどなかったデータ (DO、飽和度 95% 以上 ; 濁度、1.0 NTU 未満) は用いなかった。

## 統計解析

個体の移入、定着・移出、個体群内部のプロセスに関わる要因の定着個体群サイズに対する影響を検討するため (Fig. 5-1)、調査年およびリーチ (支川との合流地点によって区切られる河川区間) をランダム効果とする一般化線形混合モデル (GLMM、package: glmmADMB) による重回帰分析を行った。目的変数は、サイズを問わない各調査地点のカワシンジュガイ個体数、成員 ( $\geq 50$  mm) の個体数、もしくは稚貝 ( $< 50$  mm) の個体数とし、誤差構造は負の二項分布に従うと仮定した。説明変数として、UDR、NUT、低水路満杯流量時の掃流力、

および低水時の物理化学的環境要因 (Habitat quality\_PC1、Habitat quality\_PC2) を用いた。また、河川規模の効果を考慮するため、河川次数をコントロール変数としてモデルに加えた。

NUT については、距離クラス (1、2、3 km) ごとにモデルを構築し、共通の目的変数をもつモデル間で赤池情報量基準 (AIC ; Akaike's information criteria) の比較を行った。最も AIC の低いモデルをベストモデルとし、当てはまりの良い距離クラスの選択を行った (Burnham and Anderson 2002)。

説明変数間の相関関係を調べたところ、河川次数と UDR の間には強い相関関係が認められたため ( $r=0.7$ )、河川次数を目的変数、UDR を説明変数とする単回帰分析を行い、その残差を河川規模の指標として上記の重回帰モデルに加えた。この処理を行った後は、すべての説明変数の分散拡大要因は 4 未満の値を示し、多重共線性の影響は認められないことをあらかじめ確認した (Miles and Shevlin 2001)。

ヤマメがグロキジウム幼生寄生期間中に「3km まで分散可能」もしくは「流域全体に分散可能」と仮定とした場合についても、上記と同様の手順で統計解析を行い、それぞれの仮定におけるベストモデルの AIC の比較を行った。統計解析は、R version 2.15.3 (R Core Development Team 2013) を用いて行った。

## 結果

### 物理化学的環境の概要

低水時の環境条件は調査地点間で大きくばらつき、川幅 2.0–34.5 m、水深 0.06–0.94 m、流速 0.04–0.68 m/s であった (Table 5-2 ; Fig. 5-3)。河床材料の構成は、砂 (> 2 mm) の割合 0–56.7%、小礫 (2–64 mm) の割合 13.3–88.8%、大礫 (> 64 mm) の割合 0–85.8% であった (Table. 5-2 ; Fig. 5-3)。

河道形状および水面勾配から算出した低水路満杯流量時の掃流力は  $4.7\text{--}172.3\text{ g/cm}^2$  であり、平均  $37.7\text{ g/cm}^2$  であった (Table. 5-2 ; Fig. 5-3)。Sheilds diagram から算出した低水路満杯流量時の移動限界粒径  $D_{crit}$ 、すなわち低水路満杯流量時に流されうる河床材料の最大粒径は、最も掃流力の小さい地点で 1.4 mm、最も掃流力の大きい地点で 53.3 mm であった (Table 5-2 ; Fig. 5-3)。

### 定着個体群サイズおよび空間分布

定量調査を行った 57 地点のうち、26 地点 (本川 16 地点および 4 支川 10 地点) においてカワシンジュガイの定着個体群の分布が確認された。個体群サイズは定着個体群間で大きく異なり、それぞれの個体群サイズ (個体数/地点) は 1–792 個体 (平均  $\pm$  標準偏差 =  $100.4 \pm 172.3$ ) であった。定着個体群ごとの成員の個体数は 0–378 (平均  $\pm$  標準偏差 =  $46.0 \pm 80.8$ )、稚貝の個体数は 0–414 (平均  $\pm$  標準偏差 =  $54.4 \pm 95.2$ ) であった。

定着個体群は空間的に密集して出現する傾向が認められた。本川には最も多くの定着個体群が分布しており、その個体群サイズは下流ほど大きくなる傾向が認められた (Fig. 5-2)。比較的大きな支川である熱郭川および来馬川にも複数の定着個体群が認められた (Fig. 5-2)。小規模な支川である中ノ川および幌内川において定着個体群の分布は認められたものの (Fig. 5-2)、その個体群サイズは非常に小さかった。

### カワシンジュガイの定着個体群サイズに影響する要因

重回帰分析の結果、グロキジウム幼生のヤマメによる分散範囲は 1.5 km 以下であると仮定した場合にもっともモデルの説明力が高く、3km もしくは流域全体に分散可能であると仮定した場合と比べて 7 以上低い AIC 値を示した。したがって、以降はヤマメによるグロキジウ

ム幼生の分散範囲を 1.5 km 以下と仮定した場合、すなわち繁殖個体群の上流端から 1.5 km 上流までを UDR とした解析結果について記す。

NUT の空間スケールについては、いずれのサイズクラスの個体数を目的変数とした場合でも、上流側 2 km 以内の NUT を説明変数としたモデルで最も AIC が低かった (Table 5-3)。この空間スケールにおいて、全個体数を目的変数としたモデルでは、UDR・NUT・出水時の掃流力の効果が認められ、それらの偏回帰係数の 95%信頼区間はゼロを含まなかった (Table 5-4)。UDR と NUT は、カワシンジュガイの個体群サイズに対して強い正の効果を示した (Fig. 5-4)。一方、低水路満杯流量時の掃流力は負の効果を示した (Table 5-4)。

それに対して、低水時の物理化学的環境要因 (Habitat quality\_PC1、PC2) の効果は弱く、その偏回帰係数の 95%信頼区間はゼロを含んでいた (Table 5-4)。すべてのモデルにおいて、各調査地点における河川次数 (河川次数を目的変数、UDR を説明変数とした単回帰分析の残差) は強い正の効果をもち、その 95%信頼区間はゼロを含まなかった (Table 5-4)。

成貝および稚貝個体数を目的変数としたモデルにおいても同様の傾向が認められたが、成貝については掃流力の効果がより強く表れていた (Table 5-4)。

## 考察

定着個体群サイズに影響するプロセス、すなわち個体の移入、定着・移出、個体群内部のプロセス（繁殖・死亡）をそれらと間接的に関わりと考えられる要因を用いて評価した結果を Fig. 5-5 のダイアグラムにまとめた。UDR・NUT（移入）および掃流力（定着・移出）に関しては、仮説で想定した通りのそれぞれ正および負の効果が認められた。

### 個体供給源の大きさに影響する要因：UDR および NUT

UDR の正の効果は、上流側に存在する個体供給源の大きさを反映したものと考えられる。イシガイ類の出水時の移動分散距離および頻度を直接観察した研究例はないが、以下に述べる理由から、出水時には非定着個体の移動分散が生じていたと考えられる。朱太川水系において、低水路満杯流量時に流される可能性のある粒径は 1.4–53.3 mm の範囲にあった。この粒径レンジは、カワシンジュガイの殻長に基づく成長曲線から年齢に換算すると、0–15 歳の個体と対応する（Akiyama and Iwakuma 2009）。低水路が満杯となる規模の出水は、年に 1–3 回の頻度で生じる（see Fig. 1-4）ため、朱太川水系のカワシンジュガイは、長期間（数か月から数年）にわたって出水のたびに流下分散している可能性が考えられる。実際に、本川と連結するよう人為的に作られた二次流路では、出水後に出水前には認められなかったカワシンジュガイ個体の移入・定着が確認された。

NUT の正の効果は、個体供給源の大きさに宿主ヤマメによる移動分散過程が強く関係していることを示唆する。朱太川水系では、本川が高水温となる稚貝の脱落時期（8 月中旬～下旬）に、多くのヤマメがより冷涼な支川へ移動していた（第 4 章；Terui et al. in press）。宿主から脱落したイシガイ類の微小稚貝は、ミシシッピ川のような河床勾配の緩い河川（ $S = 0.0001$ ）においても、一度河床へ定着するまでに最大で 2–7 km 漂流する可能性がシミュレーションにより示されている（Morales et al. 2006；Daraio et al. 2010）。より急峻な河床勾配をもつ朱太川水系では（ $S > 0.002$ ）、支川内および支川付近で脱落した稚貝の多くは水流によって流下し、そのうちの一部は下流側の定着個体群に移入していた可能性が高い。したがって、支川は稚貝の供給源として機能しうる。

### 個体の定着・移出プロセスに影響する要因：出水時の掃流力

低水路満杯流量時の掃流力は個体群サイズに対して負の効果をもち、その効果は成貝に対して特に顕著であった。この結果は、増水時の河床の安定性がイシガイ類の分布規定要因の一つであるとする先行研究の見解と矛盾しない (Howard and Cuffy 2003 ; Morales et al. 2006 ; Allen and Vaughn 2010)。カワシンジュガイの寿命は長く、最長で推定 79 歳の個体が確認されている (栗倉 1969 ; Kondo 2008)。その間、繰り返し出水による影響を受けるため、より安定した河川区間では、長期間にわたって定着・成長することが可能だと考えられる。一方、稚貝の個体数に対する掃流力の効果が弱かったことは、小型の稚貝は掃流力の小さい河川区間でも移出する可能性が高いことを意味していると考えられる。この見解は、低水路満杯流量時には最大で粒径 53.3 mm までの河床材料が移動しうるとされた結果と矛盾しない。

### 個体群内部のプロセスに影響する要因：低水時の物理化学的環境

本研究で低水時の環境条件の効果が認められなかった理由としては、朱太川水系の良好な河川環境を反映したものと考えられる。すなわち、カワシンジュガイの生息に必要とされる局所的な環境条件は概ね満たされていたため、他の要因と比べて相対的な重要性が低かったと推測される。

### 本章の結論

本研究の成果は、受動的分散としての「宿主ヤマメによる生物的分散過程」および「非定着個体の水流による物理的分散過程」がカワシンジュガイのメタ個体群構造に影響する重要な生態過程であるとする仮説（第 1 章）と矛盾しない。上下流双方向の移動分散過程を健全に維持することが、同種の自立的なメタ個体群の維持のためには重要である。第 6 章では、本章までに得られた結果をふまえて、朱太川水系におけるカワシンジュガイのメタ個体群について総合的に考察する。

**Table 5-1.** Axis loadings from principal components analysis used to summarize habitat quality attributes.

Covariate	PC1	PC2
Water depth	-0.59	0.06
Current velocity	0.51	0.09
% sand	-0.50	-0.47
pH	-0.34	0.53
Sinuosity index	0.10	-0.70
Variance explained (%)	38.8	23.7

Table 5-2. Environmental properties in the Shubuto River system.

Variable	Mean	Standard deviation	Range
Wetted width (m)	10.8	8.2	2.0–34.5
Water depth (m)	0.34	0.17	0.06–0.94
Current velocity (m/s)	0.30	0.14	0.04–0.68
% sand	13.5	11.2	0–56.7
% gravel	44.6	17.8	13.3–88.8
% cobble	41.4	22.7	0–85.8
Water surface slope (m/m)	0.008	0.006	0.002–0.023
$\tau_0$ (g/cm <sup>2</sup> )	37.7	32.3	4.7–172.3
$D_{crit}$ (mm)	11.7	10.0	1.4–53.3

Table 5-3. Results of model selection based on the Akaike's information criteria (AIC). NUT, the number of upstream tributaries;  $\Delta$ AIC, difference of AIC value from the lowest AIC

Size class	NUT distance class	AIC	$\Delta$ AIC
All	1 km	325.6	7.7
	2 km	317.9	0
	3 km	322.8	4.9
Adult ( $\geq 50$ mm)	1 km	247.5	8.5
	2 km	239.0	0
	3 km	244.2	5.2
Juvenile ( $< 50$ mm)	1 km	300.4	7.1
	2 km	293.3	0
	3 km	298.1	4.8

Table 5-4. Results of GLMMs for all individuals and each size class. Bold faces indicate explanatory variables whose 95% confidence intervals (95% CI) did not include zero. UDR, upstream distribution range of potential immigrants; NUT, the number of upstream tributaries

Response variable	Explanatory variable	Coefficient	SE	95% CI
Total abundance	<b>UDR</b>	<b>1.40</b>	0.63	<b>0.16–2.63</b>
	<b>NUT_2 km</b>	<b>1.91</b>	0.65	<b>0.64–3.17</b>
	<b>Shear stress</b>	<b>-1.22</b>	0.45	<b>-2.09– -0.34</b>
	Habitat quality_PC1	0.42	0.62	-0.79–1.63
	Habitat quality_PC2	1.16	0.85	-0.51–2.82
	<b>Stream size<sup>a</sup></b>	<b>2.44</b>	0.72	<b>1.04–3.85</b>
Adult ( $\geq 50$ mm)	<b>UDR</b>	<b>1.41</b>	0.69	<b>0.05–2.76</b>
	<b>NUT_2 km</b>	<b>2.36</b>	0.83	<b>0.73–3.99</b>
	<b>Shear stress</b>	<b>-1.85</b>	0.60	<b>-3.02– -0.67</b>
	Habitat quality_PC1	0.75	0.70	-0.62–2.12
	Habitat quality_PC2	0.63	0.90	-1.13–2.40
	<b>Stream size<sup>a</sup></b>	<b>2.73</b>	0.87	<b>1.03–4.43</b>
Juvenile ( $< 50$ mm)	<b>UDR</b>	<b>1.30</b>	0.62	<b>0.09–2.51</b>
	<b>NUT_2 km</b>	<b>1.78</b>	0.62	<b>0.56–3.00</b>
	<b>Shear stress</b>	<b>-1.05</b>	0.43	<b>-1.90– -0.20</b>
	Habitat quality_PC1	0.21	0.61	-0.98–1.40
	Habitat quality_PC2	1.14	0.81	-0.44–2.72
	<b>Stream size<sup>a</sup></b>	<b>2.24</b>	0.70	<b>0.88–3.61</b>

<sup>a</sup>Residuals of the fit linear relationship between Strahler stream order and UDR.

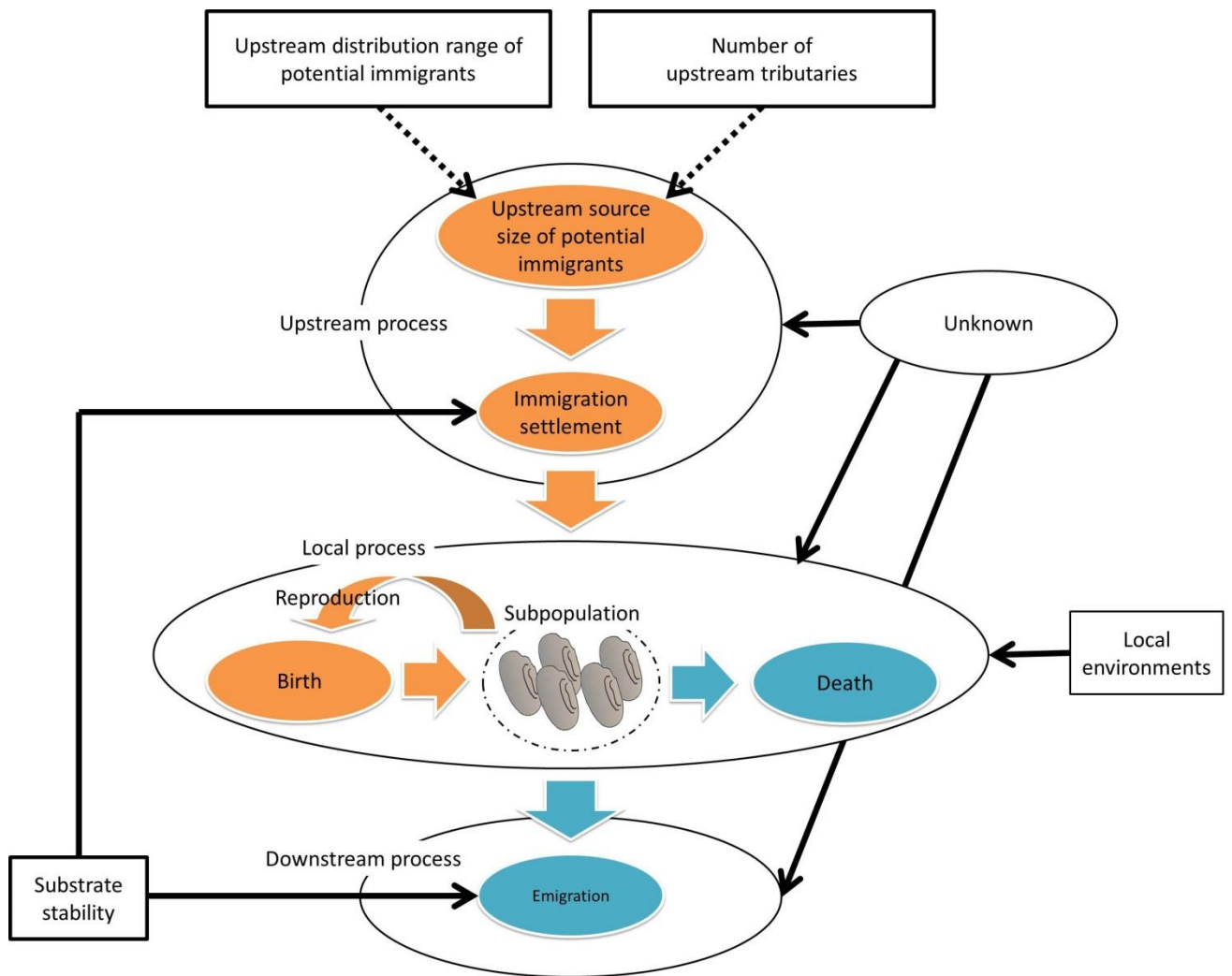


Fig. 5-1. Schematic representation of processes affecting subpopulation sizes. Processes that influence subpopulation sizes are shown in ovals, and measurable factors that may affect (solid arrow) or be related (dotted arrows) to each process are shown in rectangles. Orange and blue ovals represent processes that positively and negatively affect subpopulation sizes, respectively.

「非公表」

Fig. 5-2. Spatial distribution of mussel beds (settled populations) in the Shubuto River System. Thick and thin black lines indicate river segments with reproductive subpopulations and the distribution range of potential immigrants estimated from the dispersal capability of host fish (see text). Gray shaded river lines represent river segments where we could not access during spatially continuous surveys for reproductive subpopulations (see Section 2). Gray thick lines crossing rivers indicate weirs that impede the movement of Masu Salmon, the obligate host for *Margaritifera laevis*. Filled and open plots represent sampling sites with and without mussels, and bubbles are proportional to the size of subpopulation (range: 1–792 ind. site<sup>-1</sup>). The numbers near the filled plots indicate subpopulation ID (see also Fig. 2-3).

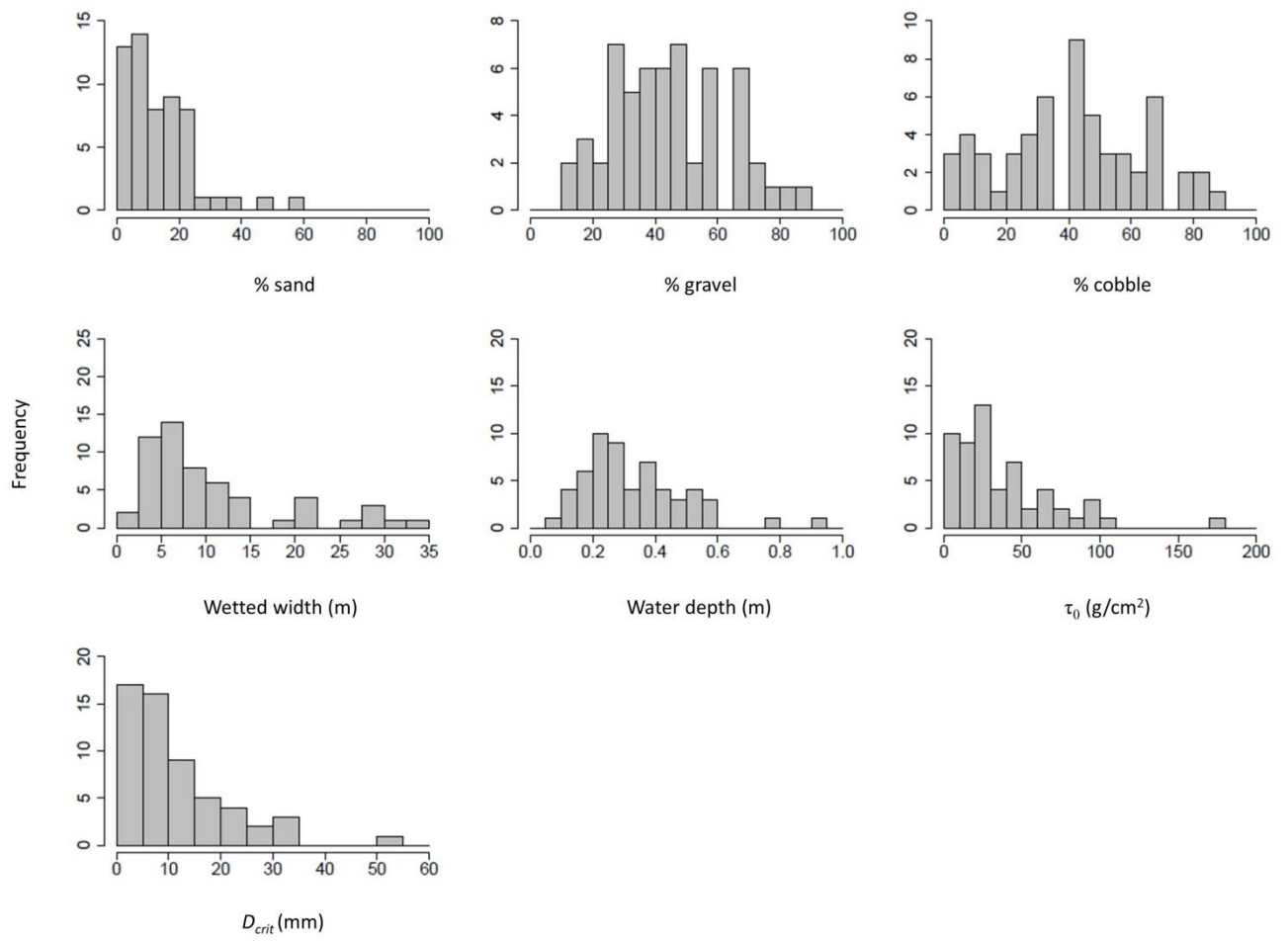


Fig. 5-3. Frequency distribution of environmental variables among sampling sites.

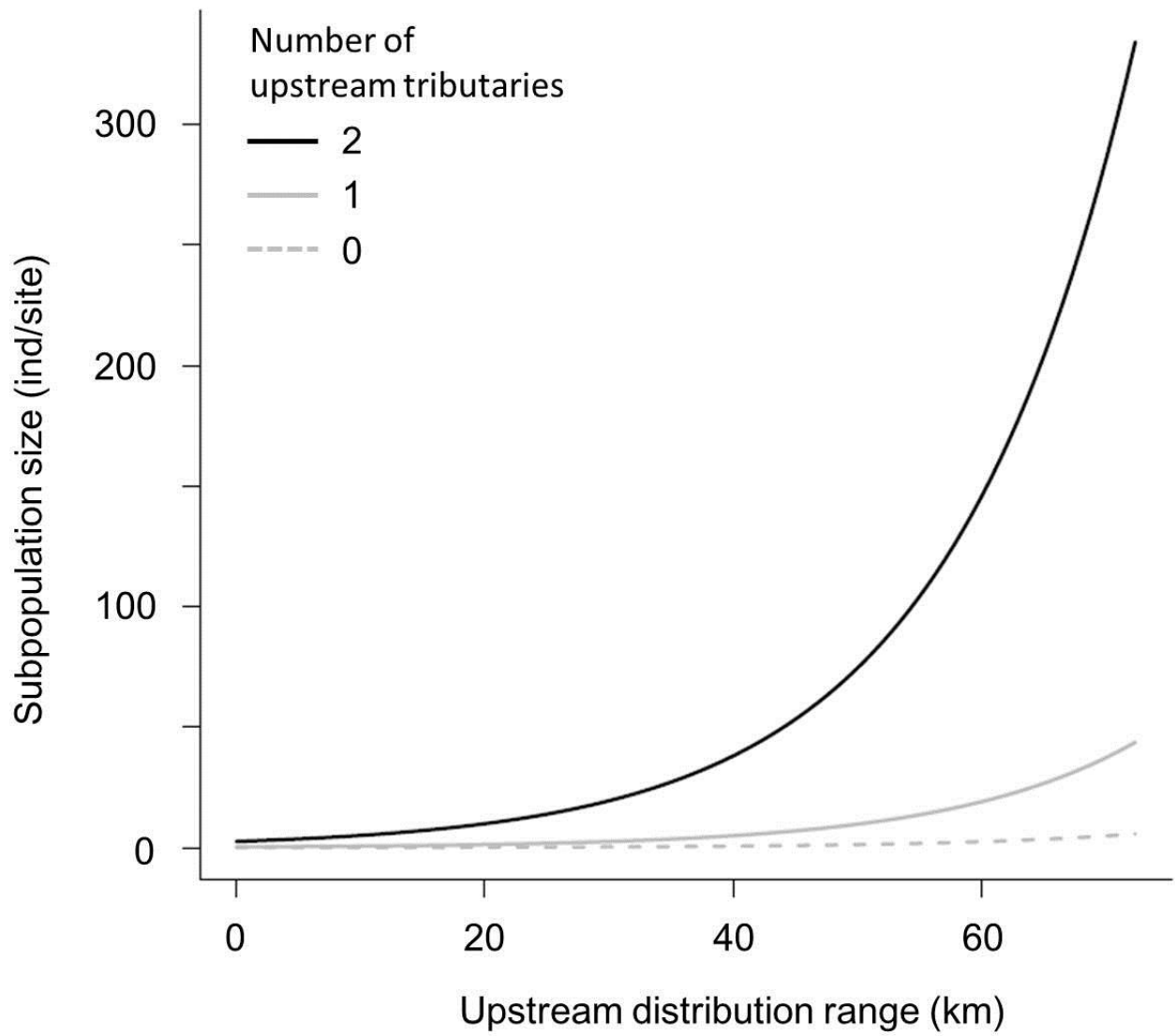


Fig. 5-4. Strong positive effects of upstream distribution range of potential immigrants and the number of upstream tributaries on the mussel population size (all individuals).

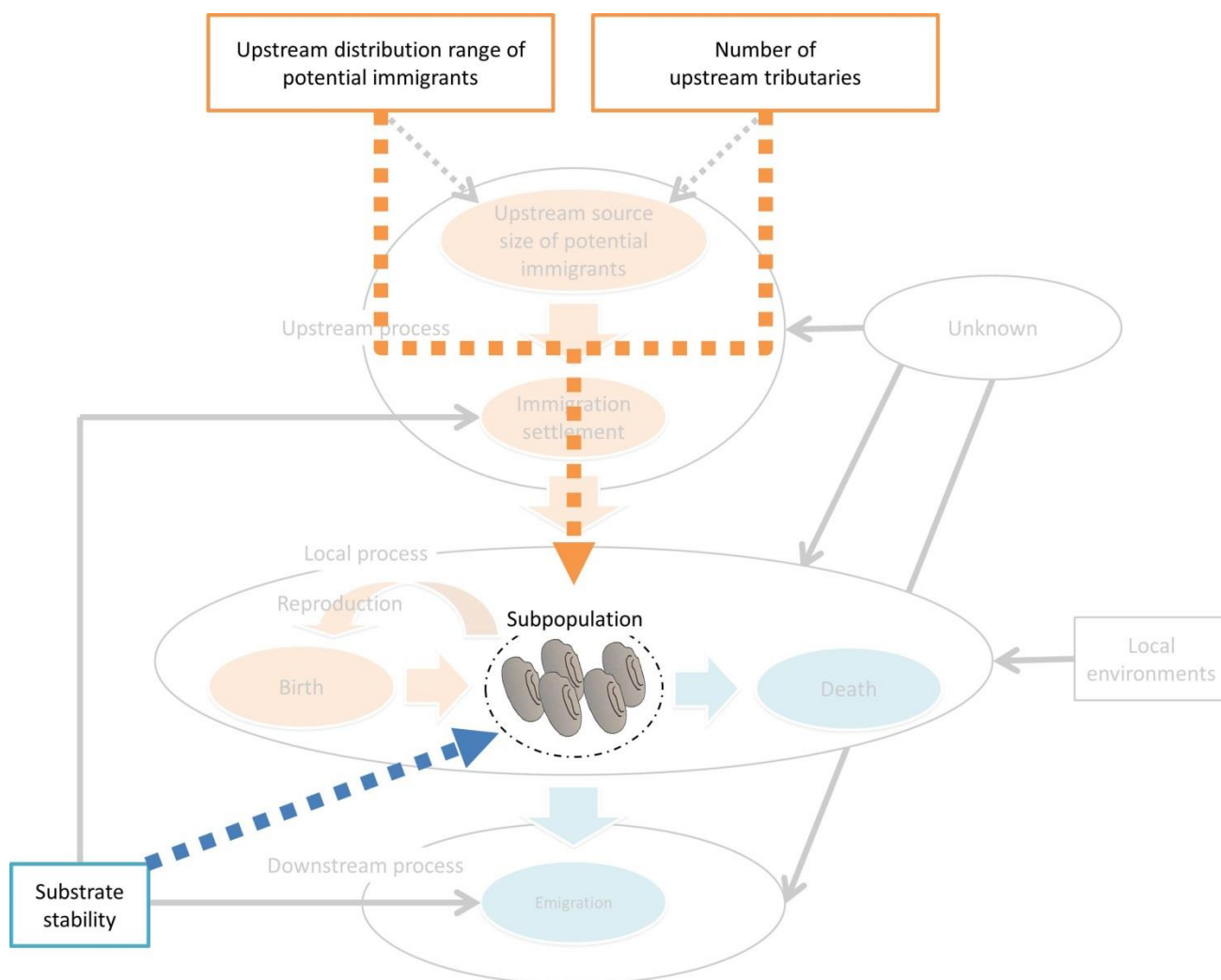


Fig. 5-5. Schematic representation of factors affecting subpopulation sizes of *M. laevis* in the Shubuto River system. The detected positive and negative effects were shown in orange and blue arrows, respectively.



Plate 5-1. Bankfull discharge conditions.



Plate 5-2. Difference in water level between bankfull- and base-flow conditions

## 第6章 総合考察

### 本研究で明らかにされた朱太川水系におけるカワシンジュガイのメタ個体群特性

本研究では、北海道朱太川水系の健全なカワシンジュガイ個体群を研究対象とし、この絶滅危惧種の保全のための基礎情報を得るため、メタ個体群の空間構造および主要な動態に関わる以下の項目について研究を行った。

1. メタ個体群を構成する定着個体群の形成に必要とされる環境条件の特定（第3章）
2. 鰓にグロキジウム幼生を宿した宿主ヤマメの移動の測定（第4章）
3. 定着個体群サイズに影響する要因の分析（第5章）

以下には、各章から得られたカワシンジュガイのメタ個体群特性に関する主要な結果を取り上げる。

代表的な定着個体群におけるカワシンジュガイの局所密度は、DOが9.30 mg/l以上、砂の割合が10–50%、水深が0.2–0.6 m、流速が0.05–0.30 s/mの範囲にある場所で特に高く、そのような物理環境は河岸付近に偏在することから、河岸近傍が定着個体群の生息場所として重要であることが明らかとなった。

ヤマメによるグロキジウム幼生の分散過程に関しては、①グロキジウム幼生に寄生されたヤマメは、その多くが幼生寄生期間である35日間を経ても50 m以内に留まっていたが、全体としては上流方向にやや偏った分散カーネルを示したこと、②本川に対してより水温の低い小支川への移動が頻繁に生じていることが明らかとなった。グロキジウム幼生がヤマメに寄生することで、水流による一方向的な流下分散を補償する移動を行うとともに、夏の高水温期により高い生存率の期待できる冷涼な支川の移動分散が実現していることが示唆された（第4章）。

定着個体群の大きさは、個体供給源サイズを指標すると考えられる「非定着個体の上流側分布範囲」・「上流側支川数」および個体の定着・移出のプロセスに関わると考えられる「出水時の掃流力」に強く依存していた（第5章）。この結果は、個体の定着・移出に関わる水理的な局所環境条件に加え、方向性において大きく異なる「宿主による上流方向および支川への生物的分散（第4章）」および「非定着個体の水流による物理的分散（第5章）」が、同種のメタ個体群動態に影響する重要な生態過程であることを示唆している。上下流双方向の移動分散プロセスを保つことが、カワシンジュガイの健全なメタ個体群動態を維持するための

条件であると結論できる。

本研究は、移動性の低い流水性生物について、水流による受動的な物理的分散過程がメタ個体群の空間構造に強く影響することを実証的に初めて示した。移動性の低い流水性生物のメタ個体群動態の予測には、水流による移動分散過程を明示的に組み込む必要がある。

### 朱太川水系におけるカワシンジュガイ個体群の保全・再生の課題

朱太川水系では、本川に宿主ヤマメの遡上を妨げるような河川横断構造物は存在せず、国内では例外的ともいえるほど流程方向の連結性が保たれている（第1章）。稚貝のサイズクラスに最頻値をもつ殻長サイズ組成や繁殖個体群の分布範囲の広さは（第2章）、流程方向の連結性が保たれていることにより上下流双方向の移動分散過程が健全に維持されていることを反映したものと考えられる。自立的に存続可能なカワシンジュガイ個体群を維持するためには、本川における流程方向の連続性を保つことが最も重要である。

一方、朱太川水系では、複数箇所では河岸部のコンクリート化が認められた。河川改修による河岸のコンクリート化は、直接的な生息場所の破壊に加え、水理的な環境の改変を通じてカワシンジュガイ個体群に甚大な悪影響を及ぼす可能性がある（第3章）。特に、個体の移入ポテンシャルが高い本川中下流域における河岸環境の改変は、定着場所を減少させることにより、定着個体群の新生率を大きく低下させる可能性が高い。カワシンジュガイにとって好適な環境を維持できるよう、河川管理計画を見直す必要があるだろう。

### 河川に生息する生物のメタ個体群の保全に向けて

流水環境に生息する移動性の低い生物は、カワシンジュガイと類似した移動分散過程を持つ種が多い。カワゲラなどの水生昆虫は、幼生期には水流によって下流方向へ分散するが（Williams and Williams 1993）、飛翔が可能となる成虫期に上流方向へ偏った移動分散を行うことが知られている（Macneale et al. 2005 ; Smith et al. 2009）。また、北アメリカに生息するサンショウウオ *Gyrinophilus porphyriticus* についても、上流方向へ偏った移動分散を行うことが示されている（Lowe 2003）。本研究で示唆されたメタ個体群動態は、移動性の低い流水性生物一般に共通している可能性がある。

しかし、出水による個体の流下は主に死亡のプロセスとして捉えられており、メタ個体群動態における移動分散プロセスとしての潜在的な重要性は見落とされてきた。今後、流水環境

に生息する生物の長期的な個体群存続を保障するためには、水流という分散圧力の影響を考慮したメタ個体群動態の予測とそれに基づく保全管理の在り方を考えていく必要がある。

## 謝辞

本研究を遂行するにあたって、東京大学大学院農学生命科学研究科の鷲谷いづみ教授には、朱太川水系において研究を行える機会と環境を与えていただいたばかりでなく、終始懇切なるご指導とご鞭撻を賜りました。ここに記して、深くお礼申し上げます。国立環境研究所の高村典子教授、東京大学大学院農学生命科学研究科の佐野光彦教授、宮下直教授、東京大学総合文化研究科の吉田丈人准教授には、論文の審査に際して多くの貴重なご指導を賜りました。ここに記して、厚くお礼申し上げます。

東邦大学理学部の西廣淳准教授、東京大学農学生命科学研究科の石井潤特任助教、海部健三特任助教、西原昇吾博士、吉岡明良特任助教、国立環境研究所の角谷拓博士、松崎慎一郎博士、神奈川県立生命の星・地球博物館の宮崎佑介博士には、野外調査や統計解析、論文執筆の際に多くのご助言をいただくとともに、研究を円滑に遂行できるようご協力いただきました。ここに記して深く感謝いたします。

朱太川漁業協同組合の畑井信男組合長、黒松内町の若見雅明元町長、黒松内町環境政策課の鈴木浩勝氏、高橋興世博士、坂村武氏、中嶋貴久氏、海老澤春平氏、黒松内町立博物館ブナセンターの齋藤均氏、三浦享氏、中山雅美氏、松浦ありさ氏、ラーメン屋「松龍」の店主である片岡孝司氏をはじめ、多くの黒松内町の方々には、調査の際の現地における多大なる便宜とご協力をいただいたばかりでなく、貴重な情報を提供していただきました。心から御礼申し上げます。

長野県屋代南高等学校の小林収氏、国土技術政策総合研究所の秋山吉寛博士には、カワシンジュガイの調査方法について、丁寧なご指導を賜りました。東京大学社会基盤学科の小池俊夫教授、知花武佳准教授、尾花まき子特任助教には、水理解析においてご助言いただきました。インターリスク総研の関崎悠一郎氏、国際協力機構の久保優氏、四国旅客鉄道の今井淳一氏、東京大学大気海洋研究所の中村政裕氏、筑波大学の三浦一輝氏には、現地調査においてご協力いただきました。また、Justus Liebig University の Fred Jopp 博士、東京農工大学大学院の赤坂宗光講師には統計解析についてご助言をいただきました。ここに記して、深くお礼申し上げます。

このように、本研究は多くの方に支えられて完遂することができました。改めて厚くお礼申し上げます。

## 引用文献

- Akiyama, Y. 2007. Factors causing extinction of a freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* in Japan (Bivalvia: Unionoida). PhD Thesis, Hokkaido University, Hokkaido, Japan.
- Akiyama, Y. and T. Iwakuma 2007. Survival of glochidial larvae of the freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* (Bivalvia : Unionoida), at different temperatures: a comparison between two populations with and without recruitment. *Zoological Science* 24: 890-893.
- Akiyama, Y. B. and T. Iwakuma 2009. Growth parameters of endangered freshwater pearl mussel (*Margaritifera laevis*, Unionoida). *Fundamental and Applied Limnology* 175: 295-305.
- Allen, D. C. and C. C. Vaughn 2010. Complex hydraulic and substrate variables limit freshwater mussel species richness and abundance. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 383-394.
- 栗倉輝彦. 1969. カワシンジュガイの年齢組成とサケ科魚類の資源変動との相関性について. 孵化場研究報告 24: 55-88
- Bauer, G. 1994. The adaptive value of offspring size among fresh-water mussels (Bivalvia, Unionoidea). *Journal of Animal Ecology* 63: 933-944.
- Bauer, G. 2001. Factors affecting naiad occurrence and abundance. Pages 155-161 in G. Bauer and K. Watchtler (eds.). *Ecology and evolution of the freshwater pearl mussels Unionoida*.
- Binns, N. A. 2004. Effectiveness of habitat manipulation for wild salmonids in Wyoming streams. *North American Journal of Fisheries Management* 24: 911-921.
- Breau, C., R. A. Cunjak and G. Bremset 2007. Age-specific aggregation of wild juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* at cool water sources during high temperature events. *Journal of Fish Biology* 71: 1179-1191.

- Breau, C., R. A. Cunjak and S. J. Peake 2011. Behaviour during elevated water temperatures: can physiology explain movement of juvenile Atlantic salmon to cool water? *Journal of Animal Ecology* 80: 844-853.
- Buddensiek, V. 1995. The culture of juvenile fresh-water pearl mussels *Margaritifera margaritifera* L. in cages - a contribution to conservation programs and the knowledge of habitat requirement. *Biological Conservation* 74: 33-40.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, Germany.
- Carpenter S. R. and Biggs R. 2009. Freshwaters: managing across scales in space and time. Pages 197-220 in Chapin F. S., G. P. Kofinas, and C. Folke (eds.). *Principles of ecosystem stewardship*.
- Clapp, D. F., R. D. Clark and J. S. Diana 1990. Range, activity, and habitat of large, free-ranging Brown Trout in a Michigan Stream. *Transactions of the American Fisheries Society* 119: 1022-1034.
- Cunjak, R. A., J. M. Roussel, M. A. Gray, J. P. Dietrich, D. F. Cartwright, K. R. Munkittrick and T. D. Jardine 2005. Using stable isotope analysis with telemetry or mark-recapture data to identify fish movement and foraging. *Oecologia* 144: 636-646.
- Daraio, J. A., L. J. Weber, T. J. Newton and J. M. Nestler 2010. A methodological framework for integrating computational fluid dynamics and ecological models applied to juvenile freshwater mussel dispersal in the Upper Mississippi River. *Ecological Modelling* 221: 201-214.
- Death, R. G. and M. J. Winterbourn 1994. Environmental stability and community persistence - a multivariate perspective. *Journal of the North American Benthological Society* 13: 125-139.
- Dudgeon, D., A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z. I. Kawabata, D. J. Knowler, C. Leveque, R. J. Naiman, A. H. Prieur-Richard, D. Soto, M. L. J. Stiassny and C. A. Sullivan 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163-182.

- Fausch, K. D., C. E. Torgersen, C. V. Baxter and H. W. Li 2002. Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. *Bioscience* 52: 483-498.
- Foppen, R. P. B., J. P. Chardon and W. Liefveld 2000. Understanding the role of sink patches in source-sink metapopulations: Reed Warbler in an agricultural landscape. *Conservation Biology* 14: 1881-1892.
- Franken, R. J. and D. S. Hik 2004. Influence of habitat quality, patch size and connectivity on colonization and extinction dynamics of collared pikas *Ochotona collaris*. *Journal of Animal Ecology* 73: 889-896.
- Fritts, A. K., M. W. Fritts, D. L. Peterson, D. A. Fox and R. B. Bring 2012. Critical linkage of imperiled species: Gulf Sturgeon as host for Purple Bankclimber mussels. *Freshwater Science* 31: 1223-1232.
- Fukushima, M. 2001. Salmonid habitat-geomorphology relationships in low-gradient streams. *Ecology* 82: 1238-1246.
- Gagnon, P. M., S. W. Golladay, W. K. Michener and M. C. Freeman 2004. Drought responses of freshwater mussels (Unionidae) in coastal plain tributaries of the Flint River basin, Georgia. *Journal of Freshwater Ecology* 19: 667-679.
- Geist, J. and K. Auerswald 2007. Physicochemical stream bed characteristics and recruitment of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*). *Freshwater Biology* 52: 2299-2316.
- Geist, J. 2010. Strategies for the conservation of endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* L.): a synthesis of Conservation Genetics and Ecology. *Hydrobiologia* 644: 69-88.
- Gelman, A., J. B. Carlin, H. S. Stern and D. B. Rubin 2003. Bayesian data analysis. Chapman & Hall/CRC. Boca Raton, Florida, USA.
- Gowan, C. and K. D. Fausch 1996a. Long-term demographic responses of trout populations to habitat manipulation in six Colorado streams. *Ecological Applications* 6: 931-946.

- Gowan, C. and K. D. Fausch 1996b. Mobile brook trout in two high-elevation Colorado streams: re-evaluating the concept of restricted movement. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 1370-1381.
- Grant, E. H. C., J. D. Nichols, W. H. Lowe and W. F. Fagan 2010. Use of multiple dispersal pathways facilitates amphibian persistence in stream networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 6936-6940.
- Haag W. R. 2012. North American freshwater mussels: natural history, ecology, and conservation. Cambridge University Press, New York.
- Haag, W. R. and M. L. Warren 2008. Effects of severe drought on freshwater mussel assemblages. *Transactions of the American Fisheries Society* 137: 1165-1178.
- Haag, W. R. 2013. The role of fecundity and reproductive effort in defining life-history strategies of North American freshwater mussels. *Biological Reviews*
- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63: 151-162.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press. New York.
- Hastie, L. C., P. J. Boon and M. R. Young 2000a. Physical microhabitat requirements of freshwater pearl mussels, *Margaritifera margaritifera* (L.). *Hydrobiologia* 429: 59-71.
- Hastie, L. C., M. R. Young, P. J. Boon, P. J. Cosgrove and B. Henninger 2000b. Sizes, densities and age structures of Scottish *Margaritifera margaritifera* (L.) populations. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* 10: 229-247.
- Hastie, L. C. and M. R. Young 2003. Timing of spawning and glochidial release in Scottish freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) populations. *Freshwater Biology* 48: 2107-2117.

- Howard, J. K. and K. M. Cuffey 2003. Freshwater mussels in a California North Coast Range river: occurrence, distribution, and controls. *Journal of the North American Benthological Society* 22: 63-77.
- Inoue, M., S. Nakano and F. Nakamura 1997. Juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) abundance and stream habitat relationships in northern Japan. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1331-1341.
- Johnson, S. L., J. D. Rodgers, M. F. Solazzi and T. E. Nickelson 2005. Effects of an increase in large wood on abundance and survival of juvenile salmonids (*Oncorhynchus* spp.) in an Oregon coastal stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 412-424.
- Kasahara, T. and S. M. Wondzell 2003. Geomorphic controls on hyporheic exchange flow in mountain streams. *Water Resources Research* 39.
- Keefer, M. L., C. A. Peery and B. High 2009. Behavioral thermoregulation and associated mortality trade-offs in migrating adult steelhead (*Oncorhynchus mykiss*): variability among sympatric populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66: 1734-1747.
- Koljonen, S., A. Huusko, A. Maki-Petays, P. Louhi and T. Muotka 2013. Assessing habitat suitability for juvenile Atlantic Salmon in relation to in-stream restoration and discharge variability. *Restoration Ecology* 21: 344-352.
- Kondo, T. 2008. Monograph of Unionoida in Japan (Mollusca: Bivalvia). Special Publication of the Malacological Society of Japan, Tokyo, Japan.
- 久保拓哉・粕谷英一. 2006. 「個体差」の統計モデリング. *日本生態学会誌* 56: 181-191.
- 栗原善宏・後藤晃. 2011. 蛇行河川と水生生物. 中村太士（編）：川の蛇行復元—水理・物質循環・生態系からの評価. pp. 123-141. 技報堂出版, 東京.
- Kuroe, M., N. Yamaguchi, T. Kadoya and T. Miyashita 2011. Matrix heterogeneity affects population size of

the harvest mice: Bayesian estimation of matrix resistance and model validation. *Oikos* 120: 271-279.

黒松内町. 2012. 朱太川水系河川水質調査結果. 黒松内町環境政策課、黒松内町.

Lorang, M. S. and F. R. Hauer 2003. Flow competence and streambed stability: an evaluation of technique and application. *Journal of the North American Benthological Society* 22: 475-491.

Lowe, W. H. 2003. Linking dispersal to local population dynamics: a case study using a headwater salamander system. *Ecology* 84: 2145-2154.

Lundberg, G., Kottelat, M., Smith, G. R., Stiassny, M. L. J. and Gill, A. C. 2000. So many fishes, so little time: an overview of recent ichthyological discovery in continental waters. *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 87: 26-62.

Lunn, D. J., A. Thomas, N. Best, and D. Spiegelhalter. 2000. WinBUGS – a Bayesian modelling framework: concepts, structure, and extensibility. *Statistics and Computing* 10: 325-337.

McLain, D. C. and M. R. Ross 2005. Reproduction based on local patch size of *Alasmidonta heterodon* and dispersal by its darter host in the Mill River, Massachusetts, USA. *Journal of the North American Benthological Society* 24: 139-147.

Macneale, K. H., B. L. Peckarsky and G. E. Likens 2005. Stable isotopes identify dispersal patterns of stonefly populations living along stream corridors. *Freshwater Biology* 50: 1117-1130.

MacPherson, J. L. and P. W. Bright 2011. Metapopulation dynamics and a landscape approach to conservation of lowland water voles (*Arvicola amphibius*). *Landscape Ecology* 26: 1395-1404.

Miles, J. and M. Shevlin. 2001. Applying regression & correlation: a guide for student and researchers. Sage Publication Ltd. London, UK.

宮崎佑介・照井 慧・久保 優・畑井信男・高橋興世・齋藤 均・鷲谷いづみ. 2011. 北海道南西部

の朱太川水系における魚類相とその保全生態学的評価. 保全生態学研究 16: 213–219.

Miyazaki, Y., A. Terui, H. Senou, and I. Washitani. (2013) Illustrated checklist of fishes from the Shubuto River System, southwestern Hokkaido, Japan. Check List: Journal of species list and distribution 9: 63-72.

Morales, Y., L. J. Weber, A. E. Mynett and T. J. Newton 2006. Effects of substrate and hydrodynamic conditions on the formation of mussel beds in a large river. Journal of the North American Benthological Society 25: 664-676.

Morita, K. and S. Yamamoto 2002. Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations. Conservation Biology 16: 1318-1323.

Morrissey, M. B. and M. M. Ferguson 2011. Individual variation in movement throughout the life cycle of a stream-dwelling salmonid fish. Molecular Ecology 20: 235-248.

Nagayama, S., Y. Kawaguchi, D. Nakano and F. Nakamura 2009. Summer microhabitat partitioning by different size classes of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in habitats formed by installed large wood in a large lowland river. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 66: 42-51.

Nagayama, S., F. Nakamura, Y. Kawaguchi and D. Nakano 2012. Effects of configuration of instream wood on autumn and winter habitat use by fish in a large meandering reach. Hydrobiologia 680: 159-170.

Nakano, S., T. Kachi and M. Nagoshi 1990. Restricted movement of the fluvial form of Red-Spotted Masu Salmon, *Oncorhynchus-Masou-Rhodurus*, in a mountain stream, central Japan. Japanese Journal of Ichthyology 37: 158-163.

Nakano, S. 1995. Individual-differences in resource use, growth and emigration under the influence of a dominance hierarchy in fluvial Red-Spotted Masu Salmon in a natural habitat. Journal of Animal Ecology 64: 75-84.

- 根岸淳二郎・萱場祐一・塚原幸治・三輪芳明. 2008. イシガイ目二枚貝の生態学的研究: 現状と今後の課題. 日本生態学会誌 58: 37-50.
- Neves, R. J. and J. C. Widlak 1988. Occurrence of glochidia in stream drift and on fishes of the upper North-Fork-Holston River, Virginia. *American Midland Naturalist* 119: 111-120.
- O'Brien, C., D. Nez, D. Wolf and J. B. Box 2013. Reproductive biology of *Anodonta californiensis*, *Gonidea angulata*, and *Margaritifera falcata* (Bivalvia: Unionoida) in the Middle Fork John Day River, Oregon. *Northwest Science* 87: 59-72.
- Osterling, E. M., L. A. Greenberg and B. L. Arvidsson 2008. Relationship of biotic and abiotic factors to recruitment patterns in *Margaritifera margaritifera*. *Biological Conservation* 141: 1365-1370.
- Osterling, M. E., B. L. Arvidsson and L. A. Greenberg 2010. Habitat degradation and the decline of the threatened mussel *Margaritifera margaritifera*: influence of turbidity and sedimentation on the mussel and its host. *Journal of Applied Ecology* 47: 759-768.
- Ozgul, A., K. B. Armitage, D. T. Blumstein, D. H. Vanvuren and M. K. Oli 2006. Effects of patch quality and network structure on patch occupancy dynamics of a yellow-bellied marmot metapopulation. *Journal of Animal Ecology* 75: 191-202.
- Palmer, M. A., E. S. Bernhardt, J. D. Allan, P. S. Lake, G. Alexander, S. Brooks, J. Carr, S. Clayton, C. N. Dahm, J. F. Shah, D. L. Galat, S. G. Loss, P. Goodwin, D. D. Hart, B. Hassett, R. Jenkinson, G. M. Kondolf, R. Lave, J. L. Meyer, T. K. O'Donnell, L. Pagano and E. Sudduth 2005. Standards for ecologically successful river restoration. *Journal of Applied Ecology* 42: 208-217.
- Quinn, J. W. and T. J. Kwak 2000. Use of rehabilitated habitat by Brown Trout and Rainbow Trout in an Ozark Tailwater River. *North American Journal of Fisheries Management* 20: 737-751.
- Richard, Y. and D. P. Armstrong 2010. The importance of integrating landscape ecology in habitat models: isolation-driven occurrence of north island robins in a fragmented landscape. *Landscape Ecology* 25: 1363-1374.

- Rodríguez, M. A. 2010. A modeling framework for assessing long-distance dispersal and loss of connectivity in stream fish. Pages 263–279 in K. Gido and D. Jackson (eds.). Community ecology of stream fishes. American Fisheries Society, Maryland, USA.
- Rogers, S. O., B. T. Watson and R. J. Neves 2001. Life history and population biology of the endangered tan riffleshell (*Epioblasma florentina walkeri*) (Bivalvia : Unionidae). Journal of the North American Benthological Society 20: 582-594.
- Roni, P., T. J. Beechie, R. E. Bilby, F. E. Leonetti, M. M. Pollock and G. R. Pess 2002. A review of stream restoration techniques and a hierarchical strategy for prioritizing restoration in Pacific northwest watersheds. North American Journal of Fisheries Management 22: 1-20.
- Sakata, K., T. Kondou, K. Takeshita, A. Nakazono and S. Kimura 2005. Movement of the fluvial form of masu salmon, *Oncorhynchus masou masou*, in a mountain stream in Kyushu, Japan. Fisheries Science 71: 333-341.
- Sala, O. E., F. S. Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker and D. H. Wall 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. Science 287: 1770-1774.
- Scheffer, M., S. Carpenter, J. A. Foley, C. Folke and B. Walker 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. Nature 413: 591-596.
- Scheffer, M. and S. R. Carpenter 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. Trends in Ecology & Evolution 18: 648-656.
- Schwalb, A. N., M. S. Poos and J. D. Ackerman 2011. Movement of logperch-the obligate host fish for endangered snuffbox mussels: implications for mussel dispersal. Aquatic Sciences 73: 223-231.
- Silva, J., N. A. Staines, O. M. Parra and F. J. Hernandez-Blazquez 1999. Experimental studies on the

response of the fish (*Notothenia coriiceps* Richardson, 1844) to parasite (*Pseudoterranova decipiens* Krabbe, 1878) and other irritant stimuli at Antarctic temperatures. *Polar Biology* 22: 417-424.

Skalski, G. T. and J. F. Gilliam 2000. Modeling diffusive spread in a heterogeneous population: a movement study with stream fish. *Ecology* 81: 1685-1700.

Smith, R. F., L. C. Alexander and W. O. Lamp 2009. Dispersal by terrestrial stages of stream insects in urban watersheds: a synthesis of current knowledge. *Journal of the North American Benthological Society* 28: 1022-1037.

Spooner, D. E. and C. C. Vaughn 2006. Context-dependent effects of freshwater mussels on stream benthic communities. *Freshwater Biology* 51: 1016-1024.

Steingrimsson, S. O. and J. W. A. Grant 2011. Determinants of multiple central-place territory use in wild young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 275-286.

Strayer, D. L. 1999. Use of flow refuges by unionid mussels in rivers. *Journal of the North American Benthological Society* 18: 468-476.

Strayer, D. L. 2008. *Freshwater mussel ecology: a multifactor approach to distribution and abundance*. University of California Press. Place. Published.

Strayer, D. L., J. A. Downing, W. R. Haag, T. L. King, J. B. Layzer, T. J. Newton and S. J. Nichols 2004. Changing perspectives on pearly mussels, North America's most imperiled animals. *Bioscience* 54: 429-439.

Strayer, D. L. and H. M. Malcom 2012. Causes of recruitment failure in freshwater mussel populations in southeastern New York. *Ecological Applications* 22: 1780-1790.

Strayer, D. L. and J. Ralley 1993. Microhabitat use by an assemblage of stream-dwelling Unionaceans

(Bivalvia), including two rare species of Alasmidonta. Journal of the North American Benthological Society 12: 247-258.

坪川健吾. 1997. 市民レベルでの淡水魚保護活動-岡山淡水魚研究会 20 年間の活動から-. 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. pp.261-269. 緑書房, 東京.

Terui, A., Y. Miyazaki, A. Yoshoka, T. Kadoya, F. Jopp, and I. Washitani. in press. Dispersal of larvae of *Margaritifera laevis* by its host fish. Freshwater Science.

Vannote, R. L. and G. W. Minshall 1982. Fluvial processes and local lithology controlling abundance, structure, and composition of mussel beds. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America-Biological Sciences 79: 4103-4107.

Vaughn, C. C. and C. M. Taylor 1999. Impoundments and the decline of freshwater mussels: a case study of an extinction gradient. Conservation Biology 13: 912-920.

Vaughn, C. C. and C. C. Hakenkamp 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. Freshwater Biology 46: 1431-1446.

Vaughn, C. C. and D. E. Spooner 2006. Unionid mussels influence macroinvertebrate assemblage structure in streams. Journal of the North American Benthological Society 25: 691-700.

Vaughn, C. C., D. E. Spooner and H. S. Galbraith 2007. Context-dependent species identity effects within a functional group of filter-feeding bivalves. Ecology 88: 1654-1662.

Vögeli, M., D. Serrano, F. Pacios and J. L. Tella 2010. The relative importance of patch habitat quality and landscape attributes on a declining steppe-bird metapopulation. Biological Conservation 143: 1057-1067.

Williams, J. D., M. L. Warren, K. S. Cummings, J. L. Harris and R. J. Neves 1993. Conservation status of fresh-water mussels of the United-States and Canada. Fisheries 18: 6-22.

- Woodford, D. J. and A. R. McIntosh 2010. Evidence of source-sink metapopulations in a vulnerable native galaxiid fish driven by introduced trout. *Ecological Applications* 20: 967-977.
- Woodford, D. J. and A. R. McIntosh 2011. Location of demographic sources affects the distributions of a vulnerable native fish in invaded river networks. *Freshwater Biology* 56: 311-324.
- WWF 2012. Living Planet Report 2012. WWF.
- Young, M. and J. Williams 1984. The reproductive-biology of the fresh-water pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linn) in Scotland .1. Field studies. *Archiv für Hydrobiologie* 99: 405–422.
- Young, M. K. 2011. Generation-scale movement patterns of cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkii pleuriticus*) in a stream network. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68: 941-951.

# 要旨

## 第1章 序論

河川生態系は、近年特に大きな人為的な影響を受けて不健全化が著しい。河川に生息する生物のうち、幼生期（グロキジウム幼生）を特定の魚類の鰓や鰭で過ごすイシガイ類は、世界的に高い絶滅リスクにさらされている。日本においても、日本産イシガイ類 17 種のうち 13 種が、絶滅危惧種もしくは準絶滅危惧種として環境省レッドリストに掲載されている。

日本産イシガイ類のうち、冷水の流水環境に生息するカワシンジュガイは、かつては山口県以北の日本の河川に広く生息していた。しかし、近年では、国や県のレッドリストに掲載されるまでに減少しており、地域個体群の絶滅も報告されている。カワシンジュガイの地域からの絶滅を防ぐためには、今でも健全な個体群を維持している河川を研究対象とし、個体群維持のために必要な条件を明らかにする必要がある。

北海道渡島半島北部の黒松内低地帯を西流する朱太川水系は、本川に魚類の遡上を妨げる河川横断構造物がなく、河川流程方向の連続性が保たれている国内でも希少な河川の一つである。本水系では、現在でも比較的健全なカワシンジュガイ個体群が維持されている。

本研究では、北海道朱太川水系のカワシンジュガイ個体群を研究対象とし、この絶滅危惧種のメタ個体群の空間構造の把握に向けて、貝礁として可視的に把握できる局所個体群（定着個体群）の分布や鰓にグロキジウム幼生を宿した宿主ヤマメの移動などを測定・分析した。その結果をまとめた本論文の構成は次の通りである。

- 1) 定着個体群の空間分布および殻長サイズ組成（第2章）
- 2) 定着個体の生息に必要とされる環境条件（第3章）
- 3) ヤマメによる移動分散パターンの実態（第4章）
- 4) カワシンジュガイの定着個体群サイズに影響する要因（第5章）

## 第2章 北海道朱太川水系におけるカワシンジュガイ個体群の現況

朱太川水系のカワシンジュガイ個体群の現況を把握するために、定着個体群の分布を網羅的に踏査するとともに、代表的な定着個体群において、個体サイズ（殻長）の組成を調べた。

約 90 km におよぶ踏査の結果、繁殖に寄与する定着個体群（繁殖個体群）の分布は、本川、熱郭川、および来馬川の 3 河川に限られ、本川では下流域から上流域にかけて広範囲（河口から 29 km）にわたって広く分布することが明らかになった。

26 の代表的な定着個体群についてサイズ分布を調べたところ、殻長のレンジは広く (3.9-143.6 mm)、

殻長 50mm 未満の稚貝が全調査個体に占める割合は 66%に上った。定着個体群間でサイズ分布は大きく異なり、本川の中下流域に位置する定着個体群は、稚貝から成貝までの様々な殻長サイズの個体から構成されていたが、本川の上流域および小支川に位置する定着個体群は、稚貝のみから構成されていた。これらの結果から、朱太川水系のカワシンジュガイ個体群においては現在でも順調に更新が行われていることが確認できた。

### 第 3 章 カワシンジュガイの局所密度に影響する要因

定着個体群の生息に適した局所環境条件を明らかにするため、2010 年の夏季に、代表的な 16 定着個体群においてカワシンジュガイの局所密度（個体数/0.25 m<sup>2</sup>）と局所的な環境要因（DO・底質・水深・流速）を調査し、その間の関係を分析した。

一般化線形混合モデルによる分析では、カワシンジュガイの局所密度に対しては DO・砂の割合・流速が正の効果をもち、砂の割合・水深については二次項も有意であった。カワシンジュガイの局所密度は、DO が 9.30-10.2 mg/l、砂の割合が 10-50%、水深が 0.2-0.6 m、流速が 0.05-0.30 s/m のコドラートで特に高かった。なお、3 つのサイズクラス（< 20 mm、20-50 mm、> 50 mm）の間では局所密度に影響する要因に顕著な違いは認められなかった。

また、生息に好適な環境要因の組み合わせでもつ調査地点は、河川中心部より岸边近くでみられ、同種の河川横断方向の分布には、それに応じた偏りがみられた。

### 第 4 章 ヤマメによるカワシンジュガイ幼生の分散

ヤマメによるグロキジウム幼生の受動分散プロセスについての知見を得るため、幼生放出期に 650m の河川区間において標識した 345 個体のヤマメの再捕獲による流程方向の移動距離・方向（①）、および小型定置網によるヤマメの本川（もしくは熱郭川）から小支川への移動個体数を測定した（②）。

①標識から 1 ヶ月後に再捕獲された 36 個体（10.4%）のヤマメの移動距離は-37.5m（下流方向）から 512.5m（上流方向）の範囲にあった。多くの個体は放流地点に留まっていたが、二つの平均および分散のパラメーターをもつ分散カーネルは、上流方向へ偏った分布形を示した。

②任意に選定した 4 支川の河口に定置網を設置し、それぞれの支川に本川もしくは熱郭川（最も大きな支川）から移入するヤマメの計数および水温測定を行ったところ、本川（もしくは熱郭川）に対してより水温の低い小支川へ多くのヤマメが移動する傾向が認められた。

これらの結果は、カワシンジュガイの幼生がヤマメに寄生することで、水流による下流への一方向的な分散を補償するとともに、夏の高水温期により高い生存率が期待できる冷たい支流への分散が実現していることを示唆する。

## 第5章 カワシンジュガイの定着個体群サイズに影響する要因

カワシンジュガイのメタ個体群は、可視的なパッチとしての定着個体群をなす「定着個体」と受動的移動性が大きく、空間的な限定性の小さい稚貝などからなる「非定着個体」から構成されている。定着個体の自発的移動能力は限られているため、比較的長距離の移動は、「宿主によるグロキジウム幼生の上流方向・支川への生物的分散（第4章）」および「宿主から脱落した非定着個体の水流による物理的分散」による。非定着個体の受動的分散過程はメタ個体群構造に影響する重要な生態過程であると考えられるが、その動態を直接計測することは難しい。

本章では、非定着個体の個体供給源サイズを指標すると考えられる「非定着個体の上流側分布範囲 (UDR; Upstream distribution range of potential immigrants)」・「上流側支川数 (NUT; The number of upstream tributaries)」、個体の定着・移出のプロセスに関わる「出水時の掃流力（河床材料を押し流す力）」、および個体群内部プロセスに関わる「局所環境要因」が定着個体群サイズに及ぼす影響を検討した。

個体群サイズを目的変数とする一般化線形混合モデルによる重回帰分析を行ったところ、UDR、NUT および出水時の掃流力の有意な効果が認められ、UDR および NUT は正の効果を、出水時の掃流力は負の効果を示した。

この結果は、それぞれ上流側および下流側への個体分散を促す生物的・物理的分散プロセスは、カワシンジュガイのメタ個体群構造に影響する重要な生態過程であるとする仮説と矛盾しない。

## 第6章 総合考察

現在でも順調に更新が行われている北海道朱太川水系のカワシンジュガイ個体群では（第2章）、①河岸付近が重要な生息地となっていること（第3章）、②方向性において大きく異なる「グロキジウム幼生のヤマメによる生物的分散」および「非定着個体の水流による物理的分散」が、カワシンジュガイのメタ個体群動態に影響する重要な生態過程となっていることが示唆（第4章；第5章）された。

本研究の成果は、宿主および水流による上下流双方向の移動分散プロセスを保つことが、この絶滅危惧種の健全なメタ個体群動態を維持するための条件となっていることを示唆する。本水系におけるカワシンジュガイ個体群の維持のためには、河岸近傍の生息環境を保つとともに、流程方向および支川との連結性を維持することがもっとも重要であると結論できる。