

河川基金助成事業

「河畔林整備がサツキマスになる稚魚の個体数増大
に及ぼす効果の検証：河川管理と森林管理の融合にむ
けて」

助成番号：2021-5211-026

京都大学生態学研究センター
准教授 佐藤拓哉

2021年度

1. はじめに

キーワード：サツキマス、森林－河川生態系、陸生無脊椎動物、閾値体サイズ

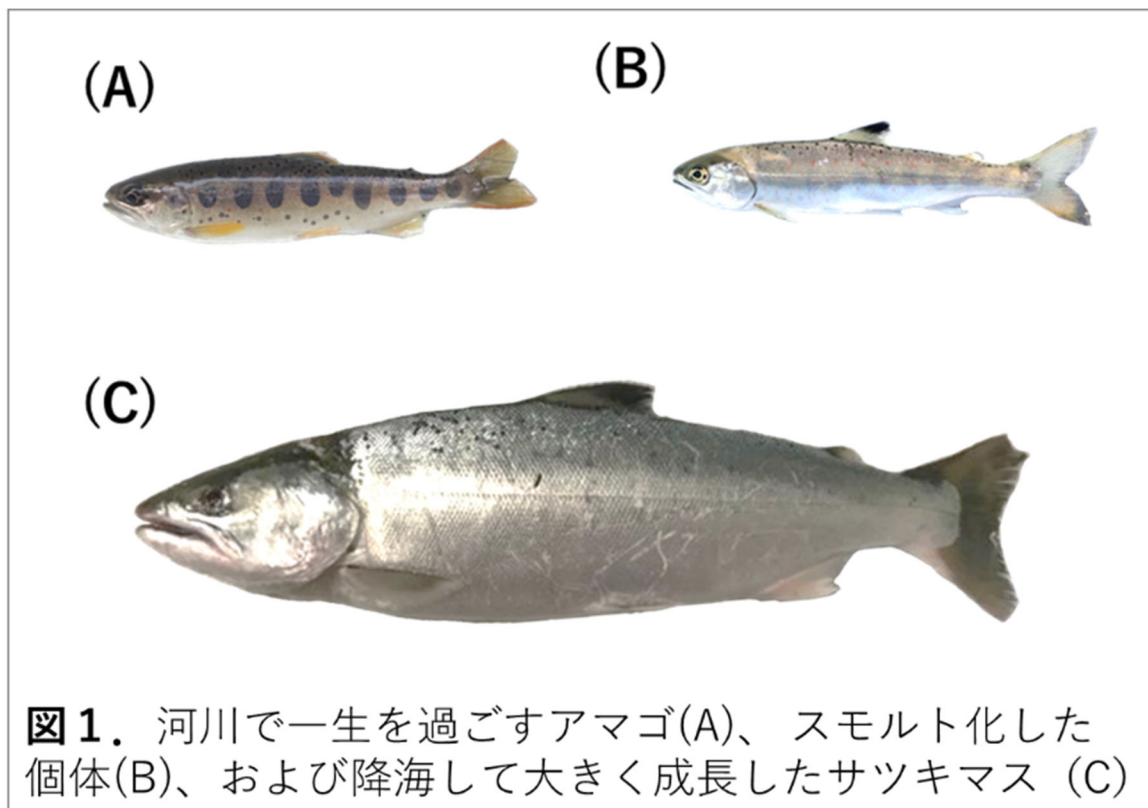
国土の7割を占める森林生態系は、我が国を代表する自然環境である。中でも、森林と河川の移行帯（以下、森林－河川生態系）は、陸域と水域をまたぐ物質や生物の相互作用によって独自の生態系サービスを生み出している¹⁾。しかし、特にここ数十年の間に、大規模な伐採と人工林化（写真1）、あるいは林道・砂防堰堤の建設等の影響を受けて種の喪失や生態系機能の低下が著しい。そのため、森林－河川生態系の有効な保全・管理は重要性かつ緊急性の高い課題である。しかしながら、少なくとも日本において、現状では、河川管理と森林管理は個別に進められていることが圧倒的に多い。この一つの原因として、森林の維持が河川の生物や生態系機能にどのような貢献をするのかを定量的に評価した研究が少ないことがあげられる。



写真1. 日本の山地溪流によくみられる光景。大規模なスギ・ヒノキ人工林化がなされており、その間を流れる河川は堰堤によって分断されている。

日本に生息するアマゴ (*Oncorhynchus masou ishikawae*, 図 1 A) は、0歳から成熟する早熟オスを除いて、1 歳になる秋に、ある体長 (閾値体サイズ) よりも大きく成長できた個体がスモルト化 (図 1B) して、降海型のサツキマスになる (図 1 C)。一方、あまり成長できなかった個体は、河川で一生を過ごす残留型のアマゴになる²⁾。すなわち、本種の生活史分岐において、春から秋にかけての成長は、個体が秋に閾値体サイズに達することができるかを強く制御する。

サツキマスについては、世界最南限に生息する降海型サケ科魚類であり、かつては西日本の河川における水産重要種であったが、現在は絶滅の危機に瀕している。



アマゴが生息する森林河川では、河川内の水生昆虫等の餌生物は、冬から春にピークを迎え、春から秋にかけては成虫の羽化に伴って大きく減少する³⁾。一方、春の展葉から秋の落葉まで、森林生態系から河川に供給されるチョウの幼虫やクモ、甲虫やバッタ等の陸生無脊椎動物は、アマゴの重要な餌資源となり、その季節成長を大きく維持・促進する^{3,4,5)}。そのため、陸生無脊椎動物の河川への供給量は、アマゴが1歳をむかえる秋に閾値体サイズを超える成長をしてスモルト化するかどうかに極めて大きく影響する可能性がある。

そこで本事業では、森林から河川に供給される陸生無脊椎動物の量を人為的に増大する大規模野外操作実験を行い、（１）アマゴ個体の夏季の成長は、陸生無脊椎動物を人為的に供給した処理区で、対照区よりも高くなるか、（２）秋に閾値体サイズを超えた個体の割合は、処理区で対照区よりも高くなるか、それらの結果として（３）スモルト化した個体の割合は、処理区で、対照区よりも高くなるかを検証した。

落葉広葉樹に囲まれた河川では、日本で広く行われているスギ・ヒノキの大規模な人工林に囲まれた河川に比べて、陸生無脊椎動物の供給量が非常に高いことが明らかにされている⁶⁾。そのため、本事業の仮説が実証されれば、サツキマスという学術的・水産的価値が非常に高い魚類の資源保全・回復において、森林環境の保全が重要な役割を果たすことに明確な科学的根拠を与える。

2. 方法

2.1 調査地と実験デザイン

本事業は、2020年と2021年それぞれの6月～11月に、和歌山県有田川上流の室川（stream-M）と湯川支流の風呂の谷（stream-F）で実施した。これらの河川は本調査地域においてアマゴの主要な生息地であるものの、有田川下流に約40年前に建設された二川ダムで海からは完全に隔離されている。おそらくはそのために、アマゴの野生個体群では、これまで866個体を対象とした標識再捕調査を実施しているが、スモルト化する個体の頻度が極めて低い（2%）。そこで本事業では、スモルト化個体と残留型のアマゴの両タイプが維持されている2つの養魚場集団のアマゴ（Hat-SとHat-T）を用いて実験を行った。

野外操作実験においては、それぞれの河川に、陸生無脊椎動物を人為的に供給する処理区と供給しない対照区をそれぞれ2区間ずつ（区間長：145±49m）、上下流の配置についてランダムに設定した。河川の形状はすべての区間で同様であった（流れ幅：3.6±1.3-4.5±1.7 m；水深：22±8-43±12 cm）。すべての区間はその上下流端を砂防堰堤によって分断されているため、アマゴは下流方向にしか移動できなかった。事業年（2021年）の前年の実験も含めて、2年間に計12区間で実験を行うことで、処理（陸生動物供給 or 対照）と各系統（Hat-S or Hat-T）それぞれにつき3繰り返しずつのデータを取得できる実験デザインにした。

2020年6月22日、および2021年7月5日に、0歳魚のアマゴ（Hat-SとHat-T由来）を各実験区間に放逐した。放流したアマゴの個体群密度は周辺の自然河川で観測された密度の範囲内であった（0.39-0.74 fish/m²）。放流したアマゴの平均尾叉長は、Hat-Sで97±6 mm（n=60）、Hat-Tで65 ± 9 mm（n=167）であった。これらの体長は、調査地周辺河川の同年齢の野生アマゴの体長（66 ± 15-90 ± 4 mm）⁷⁾と大きく異ならなかった。本事業では、放流したアマゴの成長に応じた生活史意思決定を厳密に評価する必要があったため、野生魚との種内競争等の影響を排除するために、実験区間にもともと生息していた野生アマゴ（放流魚由来の遺伝子を有しており、在来アマゴとは言えないことを遺伝子分析によって確認済み）については、実験開始前に電気漁具で捕獲し、下流に活かして放逐した。

本事業地の河川は、いずれも集水域の大きな部分をスギ・ヒノキ人工林に囲まれていた（写真2）。それら河川において、陸生無脊椎動物の自然供給量は、9.33 ± 8.46 mg/m²/dayであり、落葉広葉樹に囲まれた自然河川での既存の報告値（≈ 100 mg/m²/day）と比べて非常に低かった。こうした状況は、人工林が卓越する森を流れる河川では陸生無脊椎動物の自然供給量が非常に低いことを示している先行研究の結果と一致していた⁶⁾。

そこで本研究では、処理区において、河川周辺に約10-20 mごとに、観賞魚用の自動給



写真2. 有田川上流 湯川支流の風呂の谷の様子。河川付近までスギの植林が迫っている。

餌機を改造して設置し（写真3）、乾燥ミールワーム（ゴミムシダマシ科甲虫の幼虫）を自然河川で観測されている陸生無脊椎動物供給量（ $\approx 100 \text{ mg/m}_2/\text{day}$ ）になるように人為的に供給した。すなわち、本事業では、処理区で確認された結果が本来の森林河川で生じうる現象、対照区で確認された結果がスギ・ヒノキ人工林化を過度に実施した河川で生じている現象とみなす。



写真3. 雨除けを付けて、河川付近に配置した自動給餌機。実験期間を通して、約2週間ごとに1回、自動給餌機の掃除とミールワームの追加を行った。

2.2 標識採捕調査

2020年と2021年にそれぞれ、8月、10月、11月に標識再捕調査を実施した。8月の調査については、放流後の個体成長を評価するための個体識別を施すこと、およびミールワームをアマゴが捕食しているかを確かめるための胃内容物調査を実施することを目的に行った。アマゴでは、1歳になる10月頃に、降海型（スモルト化する）と河川残留型のいずれを採択するかを意思決定をするため²⁾、当該月の体サイズを測定することで、スモルト化の閾値体サイズの評価をした。11月には、スモルト化した個体の特徴（体形がスレンダーになる；体表が銀白色になる；背びれと尾びれ先端が黒くなる）が顕著になるため、当該月に、各個体がスモルト化と河川残留型のいずれを選択したかを詳細に調べた。本事業では、捕獲したすべての個体に個体識別標識をしたため、意思決定時の体サイズ（10月に確認）と表現型（11月に確認）を照合することができた。

各捕獲時点では、それぞれの区間で2回、電気漁具（LR-24、スミスルート社製：200-250 V DC）を用いてアマゴの捕獲調査を行った（写真4）。捕獲されたアマゴについては、麻酔をかけた後、尾叉長と体重を測定し、すべての個体にイラストマー（North West Marine Technology社製）による個体識別標識を施した。人為的に供給したミールワームをアマゴがどの程度捕食しているのかを調べるた

めに、8月の捕獲時点に捕獲されたアマゴについて、胃洗浄法を適用して殺さずに胃内容物を採取した（系統ごと、処理区ごとに9個体ずつ、計36個体）。採取した胃内容物は70%エタノールで保存し、実験室でミールワーム、自然の陸生無脊椎動物、および水生無脊椎動物に分けて乾燥重量を計量した。アマゴの脂ビレを数ミリ角切り取り、99%エタノールで保存し、必要に応じて遺伝マーカーによる性判別に供した。11月の捕獲時点では、腹部の触診によって精液の放出を確認して早熟オスを、上記の形態的特徴に基づいてスモルト化個体を、それ以外を残留型アマゴにそれぞれ判別した（写真5）。



2.2 統計解析

一般化線形混合モデル (GLMM: ガンマ分布、logリンク機能; ランダム項=実験ブロック/ 河川、養魚場系統) を用いて、アマゴ個体の夏季の成長 (日相対成長率) が、処理、性、個体群密度、およびそれらの間の一次の交互作用と有意に関係しているかを検証した。

GLMM (二項分布、logリンク機能; ランダム項=実験ブロック/ 河川、養魚場系統) を用いて、個体のスモルト化の有無が、実験処理、性、およびそれらの交互作用と有意に関係しているかを検証した。処理の効果が有意であった場合、スモルト化するための閾値体サイズ (50%の確率でスモルト化する体サイズ) を求めるために、GLMM (二項分布、logリンク機能; ランダム項=実験ブロック/ 河川) を用いて、それぞれの性ごとに、個体のスモルト化の有無が、10月時点の尾叉長、系統、およびそれらの交互作用と有意に関係しているかを解析した。

これらの解析はすべて、R 4.1.2⁸⁾を用いて行った。

3. 結果

アマゴの総摂餌量は、処理区において、対照区と比較して、平均 2.8 倍程度多かった。処理区では、アマゴの総摂餌量の $87 \pm 21\%$ をミールワームが占めており、ミールワームの摂餌量と総摂餌量の間には有意な正の相関関係が認められた ($r = 0.77$, $P < 0.0001$)。すなわち、ミールワームの供給処理は、夏季のアマゴの摂餌量を大きく高めていることが確認された。アマゴの日相対成長率は、密度と性の効果を考慮すると、処理区で対照区に比べて有意に高くなっていた (GLMM_{gamma}: treatment effect, $t = -2.84$, $P < 0.01$)。

個体のスモルト化確率は、処理区で対照区に比べて有意に高くなっていた (GLMM_{binomial}: treatment, $z = -3.47$, $P < 0.001$)。ただし、オスでは全個体のうち 5 個体しかスモルト化していなかった (sex: $z = -4.38$, $P < 0.0001$)。

メス個体のスモルト化確率は、10 月時点の体サイズが大きいほど有意に高かった ($z = 6.05$, $P < 0.0001$)。オス個体においても、スモルト化確率は、10 月の体サイズが大きいほど有意に高かった ($z = 2.58$, $P = 0.01$)。

メス個体がスモルト化する閾値体サイズは、Hat-S では 140 mm、Hat-T では 118 mm と算出された。一方、オス個体がスモルト化する閾値体サイズは、Hat-S では 149 mm と算出された。

全体として、処理区では、Hat-S と Hat-T のアマゴのうち、それぞれ 18% と 16% がスモルト化の閾値体サイズを超える成長をしていた。一方、対照区では、スモルト化の閾値体サイズを超える成長をしたメス個体はまったく確認されなかった。最終的に、各処理区では、19–55% のメス個体がスモルト化したのに対して、各対照区では、0–14% であった。スモルト化の閾値体サイズを超える成長をしたオス個体は、処理区でも対照区でも確認されなかったが、スモルト化した 5 個体のオスのうち、4 個体は処理区で確認された。

4. 考察

河川周辺の森林は、河川の生物多様性維持に大きく貢献している¹⁾。しかし、定量的検証・予測は十分でなく、日本の河川管理に考慮されにくい現状がある。本事業では、河川と森林の健全なつながり（森林から河川への陸生無脊椎動物の供給能）を回復することが、降海型サツキマスになる個体数の増大に貢献することを大規模な野外操作実験によってはじめて示した。すなわち、陸生無脊椎動物の供給量が多い処理区では、個体の夏季成長率が対照区に比べて高く、秋にスモルト化する閾値体サイズを超える個体の割合が高くなっていた。その結果、処理区では対照区に比べて、秋に実際にスモルト化した個体の割合が高まっていた。

4.1 実験の妥当性・結果の信頼性

本事業では、養殖場由来のアマゴを河川に放流して実験を実施した。そのため、得られた結果をそのまま、野生アマゴに適用することには注意が必要である。アマゴ養殖の現場では、しばしば降海型になりやすい性質をもつ個体を選抜育種することがある；12世代でほぼすべての個体がスモルト化する系統を作出した例もある⁹⁾。もしこういった選抜飼育の系統を実験に用いていた場合、陸生無脊椎動物の供給による高いスモルト化効果は、そもそもスモルト化傾向の高い個体を用いたことによる過大評価の可能性もある。しかしながら、少なくとも本事業で用いた2系統の養殖場では、降海型の選抜育種を実施していない。また、対照区では、ほとんどの個体がスモルト化していなかった。これらのことから、本事業結果が降海型の選抜育種の影響を受けているとは考えにくい。

多くの先行研究では、養殖場由来のアマゴは自然河川でうまく餌をとることができない等の理由で成長率が悪いことが報告されている^{10, 11, 12)}。こうした状況が本事業で用いた養殖場由来アマゴにも当てはまるのであれば、そのことも本事業の結果の解釈に影響をする。これについて、調査地周辺の河川において同様の大規模野外操作実験で調べた野生アマゴの成長率を本研究結果と比較した。その結果、処理区（乾燥ミールワームを人為的に供給）と対照区のいずれにおいても、野生魚と本事業で放流した養殖場アマゴで日相対成長率に有意な差は認められなかった。

一方、Hat-Sのアマゴでは、実験開始時の体長（ 97 ± 6 mm）が周辺河川の同齢の野生アマゴ（ $66 \pm 15 - 90 \pm 4$ mm）に比べて少し大きかった。初期体長の大きさは、その後の生活史決定に大きく影響することが知られている^{13, 14)}。したがって、Hat-S由来アマゴの初期体長の大きさは、処理区がスモルト化個体頻度を高める効果に影響している可能性は捨てきれない。ただし、初期体長が野生アマゴよりもむしろ小さい傾向にあるHat-T由来アマゴ（ 65 ± 9 mm）も同様のスモルト化頻度増大の効果が検出されていることから、初期体長が事業結果の解釈与える影響は大きくないと考えられる。

4.2 なぜ陸生無脊椎動物供給はスモルト化個体の頻度を大きく高めるのか？

陸生無脊椎動物の供給がスモルト化個体の頻度を大きく高める効果をもつ理由は、アマゴがスモルト化の意思決定に重要な季節成長をする時期に、陸生無脊椎動物の河川への供給量が季節的なピークを迎えることにありと考えられる。すなわち、冷温帯林に囲まれる河川では、春から夏にかけて、河川内の餌資源（水生昆虫の幼虫等）が減少する。そのような餌資源不足を補償するかのように、森林

では節足動物の二次生産が季節的ピークを迎えて、陸生無脊椎動物が河川に供給される^{3,4)}。一方、アマゴは、秋に達成している体サイズが大きいと降海型に、小さいと河川残留型になる。陸生無脊椎動物供給の季節性と生活史意思決定の季節性が見事にマッチングしていることで、陸生無脊椎動物の供給がスモルト化個体の頻度を大きく高める効果をもったのであろう。

近年の地球温暖化は、森林から河川への陸生無脊椎動物供給の季節性を早めたり、長期化させたりすると指摘されている¹⁵⁾。一方、スモルト化の意思決定タイミングは、河川内の餌資源のみでなく、海洋での餌資源量やその季節性、および水温等の多様な環境条件のセットとして進化してきているはずである。そのため、アマゴは、地球温暖化に応じて速やかに意思決定タイミングを変化させることができないかもしれない^{16,17,18)}。その結果、陸生無脊椎動物供給の季節性と生活史意思決定の季節性がずれることで、サツキマスになろうとする個体の数が減ってしまう可能性もある。このように、本事業の結果は、今後の気候変動下でサツキマス資源がどのようになるかを評価する際にも重要な知見となる。

4.3 森林管理とサツキマス資源管理

降海型サケ科魚類を含む回遊性水生生物の保全では、従来、河川内環境の整備や川と海の連続性の回復により、海から回帰する親魚の数を維持・回復することに努力が費やされてきた。一方、本事業では、溪畔林を適切に整備することで、サツキマスになる稚魚の数を大きく底上げできる可能性を示した。本事業で設定した陸生無脊椎動物（ミールワーム）の供給量は、100mg/m²/dayであったが、これは落葉広葉樹林に囲まれた冷温帯河川で実際に観測されている供給量である。そのため、この供給量をサポートできる溪畔林を維持・回復することは、サツキマス資源管理において目指す数値目標の一つになりえる。一方、本事業地のように、スギ・ヒノキ林業を盛んに実施した地域では、本来の落葉広葉樹林が溪畔域に広く残存している河川が非常に少ないことが多い（本事業で実測できた自然河川での陸生無脊椎動物供給量は、9–25 mg/m²/day 程度であった）。こうした状況において、どのような樹種の落葉広葉樹林を河川付近にどの程度維持・回復すれば、目標とする陸生無脊椎動物の供給量を維持できるのか？といったより具体的な達成目標については、本事業結果から提示することができなかった。今後の課題の一つは、異なる森林管理を実施している森の中を流れる河川で陸生無脊椎動物の供給量を測定し、より具体的な数値目標を立てることであろう。

4.4 まとめ：河川管理と森林管理の融合へむけて

気候帯ごとの本来の溪畔林を維持することは、陸生無脊椎動物の供給能を高めるのみではない。溪畔林が、陸生無脊椎動物だけでなく、水生無脊椎動物の維持機能に加えて、水温、土砂動態、栄養塩供給といった物理化学的な条件を制御することは、国内外の研究で示されてきている¹⁾。溪畔林の多機能性はどのような仕組みで河川の水生生物や生態系機能の維持に関わっているのか、そうした多機能性を失わない森林管理の方法とはどのようなものか、を定量的に解明する研究が今後も強く求められる。

4. 参考文献

- 1) Marczak, L. B., et al. (2010). "Are forested buffers an effective conservation strategy for riparian fauna? An assessment using meta-analysis." Ecological Applications **20**: 126-134.
- 2) Kuwada, T., et al. (2016). "Body size is the primary regulator affecting commencement of smolting in amago salmon *Oncorhynchus masou ishikawae*." Fisheries Science **82**: 59-71.
- 3) Nakano, S. and M. Murakami (2001). "Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs." Proceedings of the National Academy of Sciences **98**: 166-170.
- 4) Sato, T., et al. (2011). "Nematomorph parasites drive energy flow through a riparian ecosystem." Ecology **92**(1): 201-207.
- 5) Sato, T., et al. (2012). "Nematomorph parasites indirectly alter the food web and ecosystem function of streams through behavioural manipulation of their cricket hosts." Ecology Letters **15**: 786-793.
- 6) Inoue, M., et al. (2013). "Terrestrial prey inputs to streams bordered by deciduous broadleaved forests, conifer plantations and clear-cut sites in southwestern Japan: effects on the abundance of red-spotted masu salmon." Ecology of Freshwater Fish **22**: 335-347.
- 7) Tanaka, T., et al. (2021). "Captive-bred populations of a partially migratory salmonid fish are unlikely to maintain migratory polymorphism in natural habitats." Biology Letters **17**: 20200324.
- 8) R Core Team. (2021). "R: A Language and Environment for Statistical Computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria." URL <http://www.R-project.org/>.
- 9) Tokuhara T, K. T. (2002). "Studies on the Breeding of Amago Salmon, *Oncorhynchus masou ishikawae* - VIII. ." Rep. Gifu Prefect. Fresh Water Fish Res. Inst. **47**: 1-4.
- 10) Brockmark, S., et al. (2007). "Effects of Rearing Density and Structural Complexity on the Pre-and Postrelease Performance of Atlantic Salmon." Transactions of the American Fisheries Society **136**: 1453-1462.
- 11) Brockmark, S. and J. I. Johnsson (2010). "Reduced hatchery rearing density increases social dominance, postrelease growth, and survival in brown trout (*Salmo trutta*)." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **67**: 288-295.
- 12) Saikkonen, A., et al. (2011). "Rapid growth of Atlantic salmon juveniles in captivity may indicate poor performance in nature." Biological Conservation **144**: 2320-2327.

- 13) Monaghan, P. (2008). "Early growth conditions, phenotypic development and environmental change." Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **363**: 1635-1645.
- 14) Jonsson, B. and N. Jonsson (2014). "Early environment influences later performance in fishes." Journal of Fish Biology **85**: 151-188.
- 15) Larsen, S., et al. (2016). "Resource subsidies between stream and terrestrial ecosystems under global change." Global Change Biology **22**: 2489-2504.
- 16) Visser, M. E., et al. (1998). "Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*)."
Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences **265**(1408): 1867-1870.
- 17) Visser, M. E. and L. J. Holleman (2001). "Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology." Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences **268**: 289-294.
- 18) Winder, M. and D. E. Schindler (2004). "Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem." Ecology **85**: 2100-2106.