

富山県西部の小河川におけるスナヤツメ南方種の生息場所決定要因

山崎裕治・野村正竜

富山大学理学部生物学科 〒930-8555 富山県富山市五福3190

Factors determining the occurrence of *Lethenteron* sp. S in a small stream, western Toyama Prefecture

Yuji Yamazaki, Masatatsu Nomura

Department of Biology, Faculty of Science, University of Toyama, 3190 Gofuku, Toyama 930-8555, Japan

Factors determining the occurrence of the brook lamprey, *Lethenteron* sp. S, were investigated on the basis of both segment and reach. On the segment scale, lampreys occurred in segment categories "M" and "1". Using binary data (occurrence/non-occurrence of the lamprey), we conducted logistic regression analysis to construct predictive models on the basis of reach. Stepwise logistic regression analysis based on seven factors showed that the occurrence of the lamprey could be explained by environmental conditions. The lamprey appeared to prefer lower elevation and a higher ratio of cover by riparian forest. The number of lamprey individuals present at any given location tended to fluctuate according to the area of substrate occupied by silt and sand. These findings indicated that the lamprey prefers a stable stream bed consisting of silt and sand, where there is a gentle slope with rich riparian forest, suggesting the usefulness of analysis based on multi-spatial scale.

Key words: lamprey, logistic regression analysis, conservation, segment, reach

はじめに

近年行われている多くの人為的な河川環境変化により、河川を利用する生物の生息に悪影響が生じることが懸念されている (Giller and Malmqvist, 1998; 片野・森, 2005など)。そのような影響の実態を把握し、河川生態系の保全施策を講じるために、構成種における生息地利用の実態を把握する必要がある。このような調査を行う際、河川が有する空間的階層構造、すなわち水系・セグメント・リーチ・瀬/淵・マイクロハビタット等、を考慮することの重要性が指摘されている (Giller and Malmqvist, 1998など)。例えば、Fausch et al. (1994) は、サケ科魚類の出現を決定する要因として、各空間スケールに従って、異なる環境要因が作用していることを報告している。

最も原始的な脊椎動物であるヤツメウナギ類の1種であるスナヤツメ (*Lethenteron reissneri*) は、

一生を河川淡水域で送る。本種は幼生期には河床に堆積した砂泥底中に潜り、デトリタスや藻類を摂餌して成長する。変態した後の成体期には、礫底や水生植物の根に潜って産卵を待つ。産卵は平瀬の小〜中礫底で行われ、産卵を終えると死亡する。このように、スナヤツメは、河川の水層と底層の両方を利用することから、河川環境評価のための指標生物として適している (山崎, 2005)。また本種は、近年その生息地および個体数の減少が懸念されており、環境省のレッドデータブックにおいては絶滅危惧Ⅱ類に、富山県のレッドデータブックにおいては希少種に、それぞれ指定され、その保護・保全が求められている (富山県生活環境自然保護課, 2002; 環境省, 2003; 山崎, 2005)。さらに最近、スナヤツメにおいて、形態的には極めて類似するにもかかわらず、明確な生殖的隔離の存在する隠蔽種群 (北方種 *L. sp. N* と南

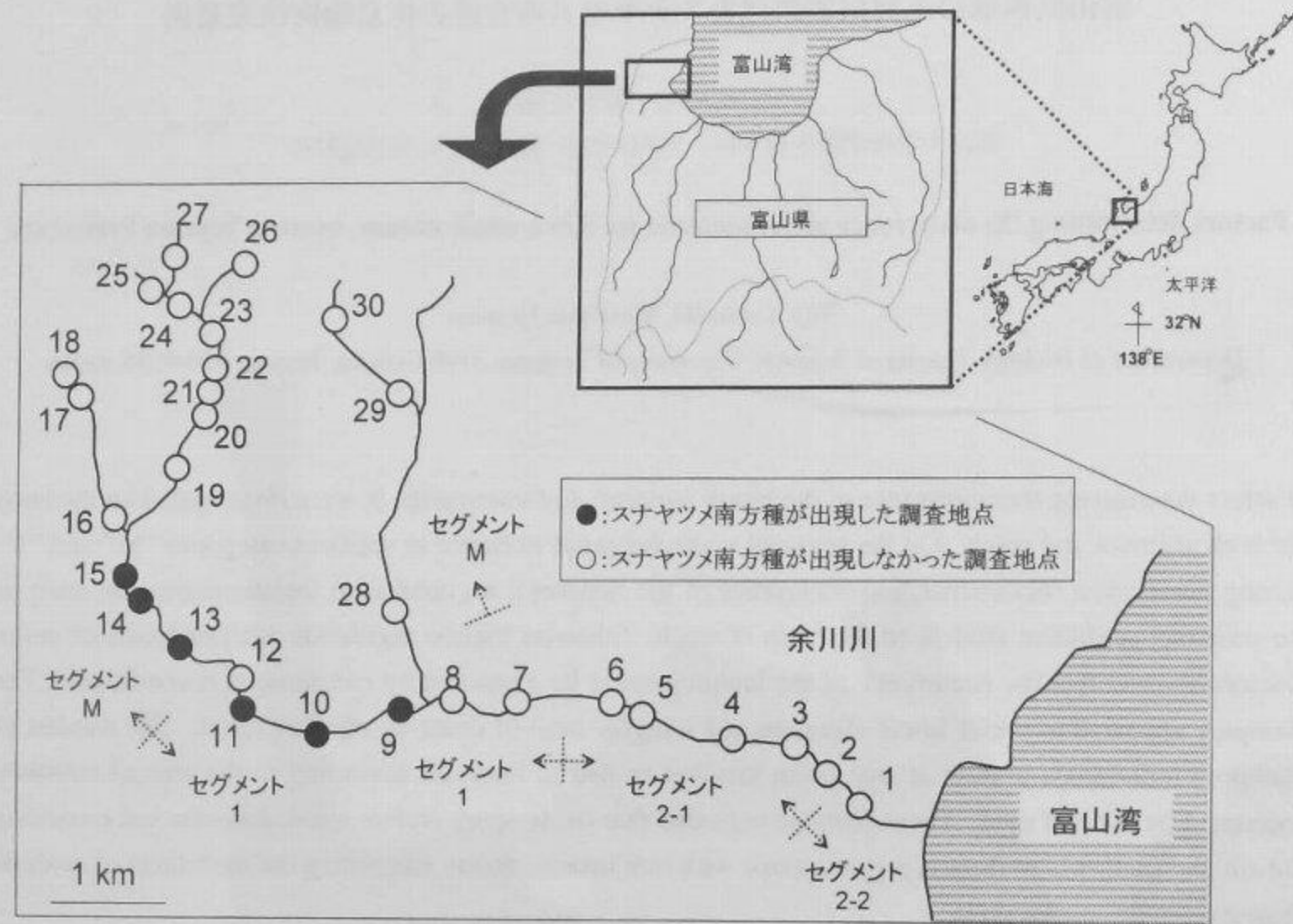


図1. 調査を行った30地点およびセグメント区分

方種 *L. sp. S*) が存在することが報告されている (Yamazaki and Goto, 1996, 1997など). このため、保護・保全研究を行う際には、遺伝子解析を行って両種を明確に区別する必要がある (Yamazaki et al., 2003).

このようなスナヤツメ隠蔽種群について、分布域全体を対象としたスケール (Yamazaki et al., 1999) およびマイクロハビタットスケール (Yamazaki, In press) における空間利用についてはこれまでに報告されてきた。しかし、河川における生息状況を明らかにする上で重要な空間的階層であるセグメントあるいはリーチのスケールにおける生息地決定要因は明らかにされていない。Yamazaki et al. (2006) は、余川川とその周辺河川の全域を対象としてリーチスケールにおける魚類の出現予測を行ったが、スナヤツメ南方種の出現を説明する予測モデルを構築することができなかった。その原因として、リーチより上位の階層を考慮せずに、河川の上流から下流までを同

時に扱ったことが考えられる。

そこで本研究では、富山県氷見地方を流れる小河川に生息するスナヤツメ南方種を対象に、本種の生息に影響を与える環境要因をセグメントおよびリーチの各スケールにおいて予測することを試みた。

材料と方法

調査地と空間スケール区分

調査は、富山県西部を流れる余川川 (流れ 14.6km) を対象として行われた。河川内の30箇所に調査地点 (St. 1-30) を設置した (図1)。

セグメントスケールにおける区分は、山本 (1994) および玉井ほか (2000) に従い、代表的な河床材料の粒径と勾配に基づいて次の5つの通りを行った: セグメントM (河床材料の代表粒径: 様々, 勾配: >1.7%), セグメント1 (同20mm以上, 0.25-1.7%), セグメント2-1 (同10-30mm, 0.02-0.25%), セグメント2-2 (同0.3-10mm,

表1. 余川川における30調査地点の環境データ。

	平均	標準偏差	最小	最大
流速 (cm/sec)	24.910	12.788	7.811	58.203
水深 (cm)	22.093	10.039	8.125	46.125
水面幅 (m)	5.647	5.245	0.940	26.633
底質* ¹	3.983	0.974	2.313	6.250
標高 (m)	98.400	91.798	2.500	280.000
リーチ勾配 (%)	3.297	3.164	0.633	16.167
カバー率 (%)	44.701	39.845	0.000	100.000

*¹ 優占する底質の礫径に従い1から7まで点数化したもの (本文参照)

0.02-0.25%), およびセグメント3 (同0.3mm以下, 勾配: <0.02%)。ここで、代表的な河床材料の粒径については現地調査において、また河床勾配については、調査地点の上流・下流それぞれ100mの範囲における勾配を25,000分の1縮尺の地形図を用いてそれぞれ測定した。

リーチスケールにおける区分は、各調査地点に流れ30mの調査地点を設置し、これをリーチ区として扱った。

採集と種判別

各調査地点において、2003年4月から7月にかけて、タモ網を用いた半定量的な魚類採集を行った。スナヤツメを除く採集した魚類個体については、現地でNakabo (2002) に従って形態的特徴に基づいて種判別を行った。スナヤツメについては、麻酔をかけた後に全長を0.1mmの精度で計測した。次に尾鰭の上半分 (2×5mm程度) を切除し、99%エチルアルコールで固定・保存した。すべての採集個体については、種判別および計測後に採集地点に活魚状態にて放流した。

スナヤツメには形態的特徴では区別できない2種 (北方種と南方種) が存在するため (Yamazaki and Goto, 1997), Yamazaki et al. (2003) に基づき、エチルアルコールで固定された尾鰭組織から粗全DNAを抽出し、種特異的プライマーを用いたPCR (Polymerase Chain Reaction) を行い、種判

別を行った。

環境計測項目

各調査地点において、魚類採集と同時期において、河川環境を評価するために、10m間隔でトランセクトを4本切り、水面幅を計測した。次に、各トランセクト上に均等に4つの計測点を設けた。各計測点 (計16地点) において、水深、流速、および底質を求めて以下の解析に供した (表1)。底質については、シルト (主要な粒径 < 0.063mm), 砂 (0.063-2mm), 小礫 (3-16mm), 中礫 (17-64mm), 大礫 (65-256mm), 巨礫 (>256mm), ならびに岩盤に区分し、1から7まで得点付けした。また調査したリーチ上空を覆う河岸林の割合を目視により求め、カバー率として扱った。さらに、河床勾配をリーチにおいて直接計測するとともに、25,000分の1の地形図を用いてリーチの標高を測定した。なお本研究においては、Yamazaki et al. (2006) により報告されたスナヤツメ南方種の出現および河川環境に関する情報の一部を用いた。

以上により求めた川幅、水深、流速、底質、カバー率、標高、およびリーチ勾配の7項目を説明変量として、スナヤツメ南方種の出現・非出現に対するステップワイズ・ロジスティック回帰分析をSPSS® 12.0J Regression Models (SPSS Inc.) を用いて実施した。

表2. スナヤツメ南方種の出現/非出現を予測するステップワイズ・ロジスティック回帰モデル.

Nagelkerke's $R^2(P)$	変量	係数	標準誤差	ワルド係数(P)	オッズ比
0.766 (0.001)	標高	-0.118	0.077	2.381 (0.123)	0.888
	カバー率	0.142	0.097	2.134 (0.144)	1.153
	定数	-0.883	1.600	0.304 (0.581)	0.414

表3. スナヤツメ南方種が出現した4調査地点のそれぞれにおける泥および砂で構成された底質の占める面積 (m²) とその割合 (カッコ内) の季節変化.

	9月	10月	11月
St. 11	22 (24.4%)	24 (28.2%)	34 (47.9%)
St. 13	6 (8.2%)	7 (9.5%)	2 (2.4%)
St. 14	12 (17.4%)	12 (18.8%)	10 (14.7%)
St. 15	16 (25.9%)	10 (17.9%)	11 (16.4%)

出現個体数変動調査

スナヤツメ南方種の出現個体数が多く認められた4つの調査地点 (St. 11, 13, 14, 15) において、2003年4月から12月にかけて、電気ショッカーを用いてスナヤツメ南方種を捕獲した。また、2003年9月から11月にかけて、4調査地点の下流端から上流側15mの範囲について、1mメッシュを切り、各メッシュにおける流速、水深、および底質を測定した。なお、調査における電気ショッカーの使用においては、富山県知事から特別採捕許可 (許可番号第15-8号) を得て行った。

結果

種判別

種特異的プライマーを用いたPCRを行った結果、本調査において採集されたすべてのヤツメウナギ類は、スナヤツメ南方種であることが判明した。

セグメントスケール

セグメント区分の結果、河口から上流に向けて、セグメント2-2, 2-1, 1, そしてMの4つの区分が認められた。このうちスナヤツメ南方種の出現

は、セグメント1およびMで確認された (図1)、リーチスケール

スナヤツメ南方種の出現が確認されたセグメント区分に含まれる24調査地点のうち、6調査地点でスナヤツメ南方種の出現が確認された。ステップワイズ・ロジスティック回帰分析を行った結果、統計水準0.001%で統計学的に妥当と判定されるロジスティック回帰モデルが得られた (表1-2, Nagelkerke's $R^2=0.766, P<0.0001$)。このモデルにおいて、スナヤツメ南方種の出現に影響を与える変量として、標高とカバー率が採用された。

個体数変動と環境要因

出現個体数と環境要因との季節変動を追跡調査した4調査地点のうち、St.11において10月に出現個体数の急激な増加が認められた (図2)。一方、St.13においては、9月以降に個体数が著しく減少し、10月以降はほとんど認められなかった。St.14およびSt.15においては、ほぼ一定の個体数で推移した。

各調査地点における9月から11月にかけての底質、水深、および流速の変化を図3に示す。また、各調査地点において、泥あるいは砂で構成された

底質の面積の推移を表3に示す。St.11の底質において、泥あるいは砂の占める割合が、他の調査地点と比べて高いことが明らかになった。一方、St.13においては、9月から11月までにおける泥あるいは砂面積が、他の調査地点に比べて小さいことが示された。

考察

調査を行った余川川において、スナヤツメ南方種の出現が認められたセグメント区分Mおよび区分1は、河床勾配にすると0.25%よりも急な形状に該当する。そして実際にスナヤツメ南方種が出現したリーチ区における勾配は1.3-3.2%を示した。一般に、ヤツメウナギ類の河川内分布は、標高と河床勾配によって決まると考えられている (Hardisty, 1986)。例えば、ヨーロッパの河川で同所的に生息するヤツメウナギ類のうち、*Lampetra planeri*の幼生は上流部 (標高100-185m) に生息し、その場所の河床勾配は平均1.77%である。一方、*Eudontomyzon mariae*の幼生は標高85-100mの地点に出現し、その場所の河床勾配は平均0.83%であった (Hardisty, 1986)。また同じくヨーロッパにおいて、*Lampetra*属の幼生が出現する河床勾配は0.02-0.2%であることが報告されている (Hardisty, 1986)。これら報告と比較すると、本研究においてスナヤツメ南方種の出現した地点は急な勾配を有する傾向にあることが示された。しかし、調査を行った余川川において、より上流部に位置し、急峻な勾配 (最大16.2%) を持つリーチ区からはスナヤツメ南方種は出現しなかった。このことを説明するために、次にリーチ・スケールに着目したい。

スナヤツメ南方種の出現が認められたセグメント区分Mおよび区分1に含まれるリーチを対象としたステップワイズ・ロジスティック回帰分析を行った結果、本種の出現確率に関わる変量として、標高と河畔林によるカバー率が採用された。標高における係数値が負であったことから、リーチの標高が低いほどスナヤツメ南方種の出現確率が上昇することが示された。本研究において、標高とリーチ勾配との間には有意な正の相関が認められ

た (Pearson's $r=0.595, P<0.01$)。このことから標高が低いことは、リーチ勾配が緩やかであることが示唆される。以上のことから、標高と勾配に着目すると、セグメント区分Mおよび1に相当する河床勾配である0.25%よりも急な河床勾配であり、ただしその中で低地に形成された比較的緩やかな勾配を有する流域が、スナヤツメ南方種の出現には適していることが示唆される。

同様にカバー率においては係数値が正であったことから、河畔林によるカバーの割合が高いほど、本種の出現する確率が高くなることが予測される。一般に、高いカバー率は、水面に当たる直射日光を遮ることにより、水温の上昇を抑制する効果があると考えられている (崎尾・山本, 2002)。そのためスナヤツメ南方種にとって、水温上昇が抑えられるリーチが生息に適していることが考えられる。また同時に、河畔林からはスナヤツメ南方種の餌となる葉が供給されると考えられる。このことから、カバー率が高いことは、本種の生息に適した状況であると推察される。

本研究において、スナヤツメ南方種の出現個体数が多く認められた調査地点において、継続調査を実施した結果、本種の出現個体数の変動パターンが調査地点ごと異なる傾向を示した。特に9月以降において、St.11では急激な個体数増加が認められた一方で、St.13では、出現個体がほとんど認められなくなった。このような個体数変動を説明するために環境要因の変動を調査した結果、流速、水深、および底質の平均値では明確に説明することができなかった。Sugiyama and Goto (2002) および Yamazaki (In press) は、マイクロハビタット・スケールにおけるスナヤツメ北方種の幼生の生息決定要因として、砂泥底の重要性を指摘している。そして本研究においても、代表粒径が2mm未満の底質 (泥および砂) の面積が大きい調査地点ほど、本種の出現個体数が多い傾向にあることが示された。加えて、多くの本種個体の出現が確認されたSt.11では、9月以降に全長50mm以下の体サイズ群が出現したことから、この地点において同じ年の春から初夏に孵化した個体が加入したことが示唆される。

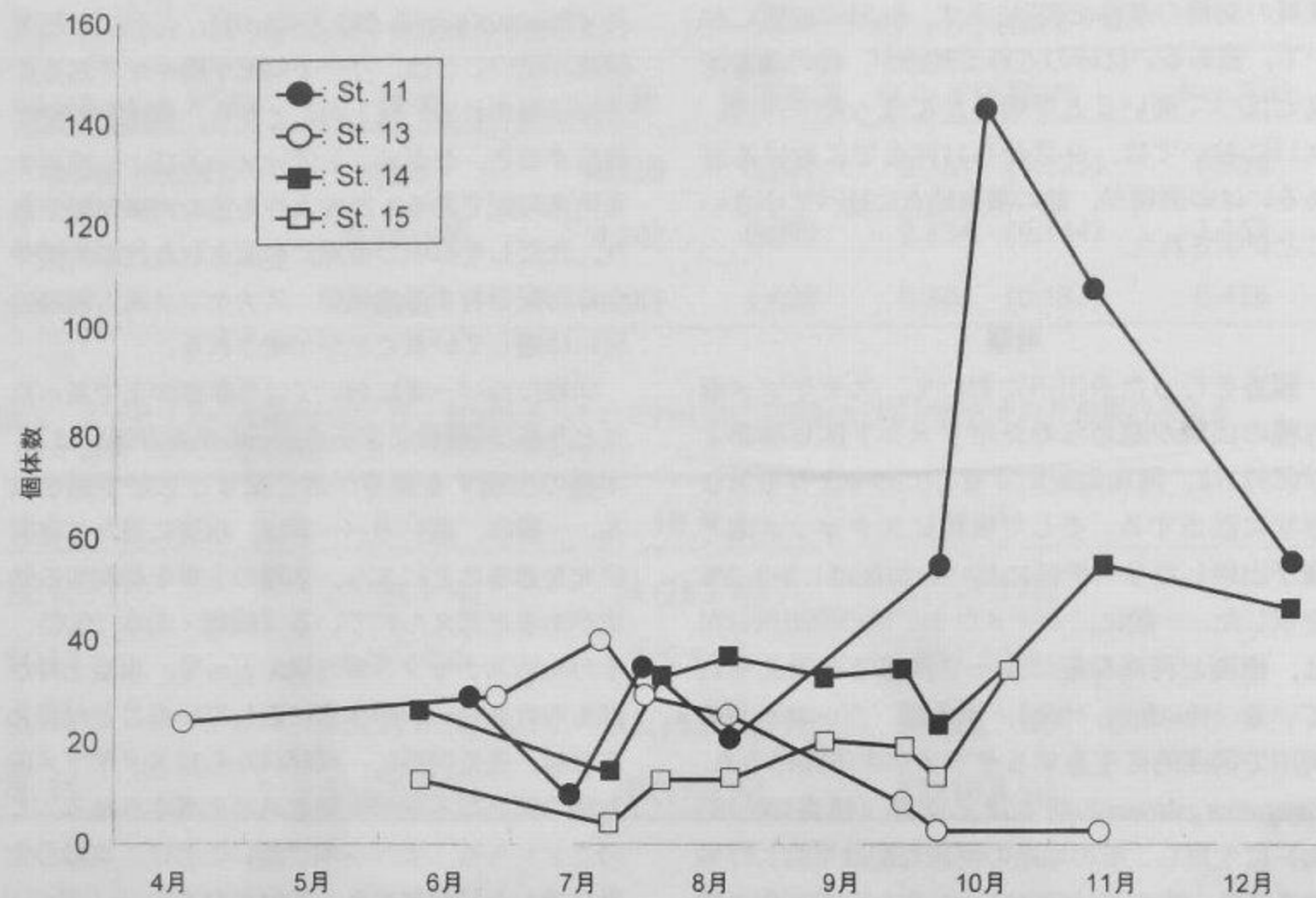


図2. スナヤツメ南方種幼生の出現個体数の変動

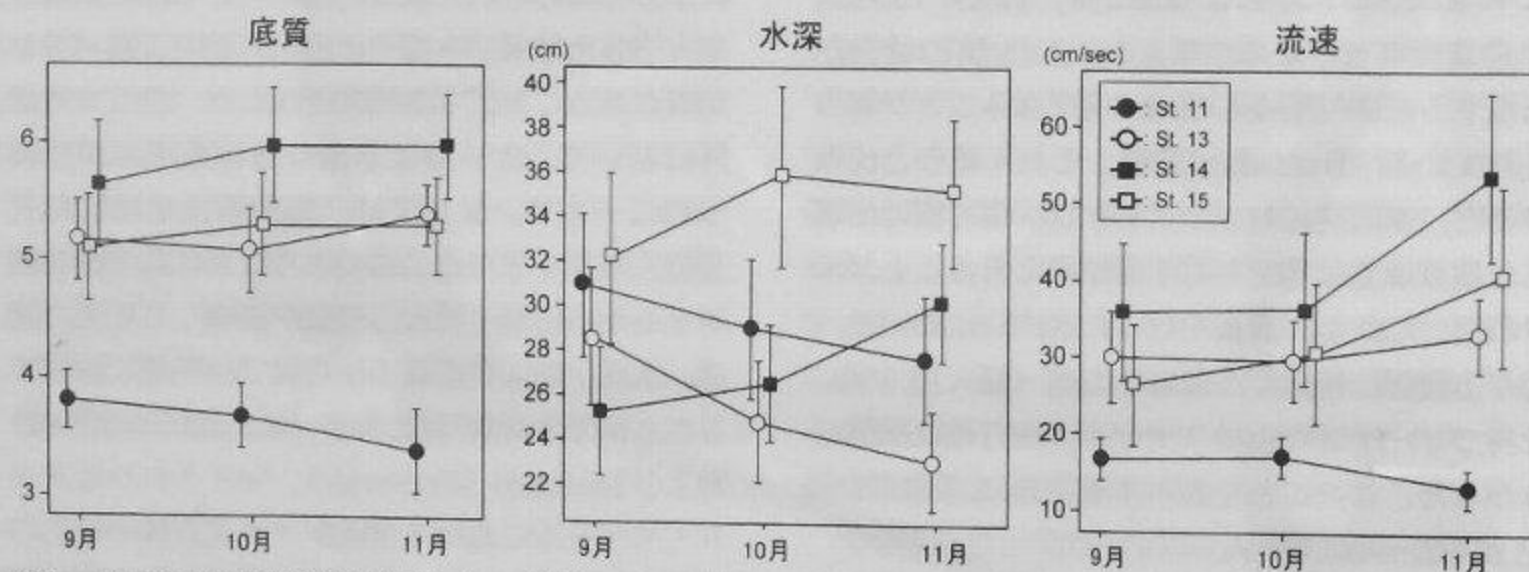


図3. スナヤツメ南方種が出現した4地点における環境要因の変化

一方、St.13においては、他の地点と比べて代表粒径が2mm未満の底質の面積が小さい傾向を示した。Malmqvist (1980) は、*Lampetra planeri* 幼生の生息において最も重要な要因は河床の安定性であると結論している。St.13において、8月までは泥あるいは砂で占められる底質が他の地点と同程度存在したが、9月調査前に大雨による出

水が生じたことによりこれら底質が流失していた。以上のことから、本研究において、St.13で出現個体数が少なかったことは、生息に適した底質の流失に起因していることが示唆される。さらに、Hardisty (1986) は、餌となる落葉などの有機物が堆積する場所においては、ヤツメウナギ幼生が高密度に生息することを述べている。このこ

とから、今後スナヤツメ南方種の出現および密度を決定する要因として、落ち葉の堆積など、餌資源にも着目することが必要である。

以上のことから、スナヤツメ南方種の出現を決定する要因を考えた場合、セグメントおよびリーチの各空間スケールにおいて異なる要因が関わっていることが示唆された。しかし、Turner et al. (2001) が指摘するように、低次スケールの環境は高次スケールの環境によって制約を受けていることが考えられる。例えば、低次のリーチ・スケールにおいて、スナヤツメ南方種の出現に影響を与えていると考えられる砂泥底は、セグメントなどの高次のスケールにおいて本種の出現が認められた地形で形成された場合に限り、本種の生息に有効であることが推察される。以上のことから、スナヤツメ南方種の出現場所を考える際には、河川が持つ空間スケールおよびスケール間の階層性に着目することの重要性が示唆される。

おわりに

本研究の調査地には、以前にはスナヤツメ南方種が生息していた地点であるにもかかわらず、近年の人為的な環境変化によって生息が不可能な状態になった場所が含まれている可能性が考えられる。例えば、Yamazaki et al. (2003) は、今回本種の生息が確認されたSt.9よりも下流部において標本を採集している。またYamazaki et al. (2006) は、今回調査した余川川の近隣河川において、かつて生息していた本種がすでに絶滅した可能性を示している。以上のことから、本種の生息は人為的な環境変化による影響を強く受けていることが予測され、今後それらの影響を正確に評価していく必要がある。そして空間スケールを考慮した解析が魚類を始めとする野生生物の出現予測に用いられることが期待される。

謝辞

本研究における採集・調査にご協力を頂いた横山良太博士(北海道大学大学院北方生物圏フィールド科学センター)、原本真二氏ならびに深澤剛氏(富山大学理学部生物学科)に感謝と御礼を申

上げます。本研究の一部は、科学技術振興調整費若手任期付研究員支援および公益信託エスベック地球環境研究・技術基金から助成を受けて行われました。ここに記して、厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Fausch, K. D., Nakano, S. and Ishigaki, K. 1994. Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido Island, Japan: considering multiple factors across scales. *Oecologia* 100: 1-12.
- Giller, P. S. and Malmqvist, B. 1998. *The Biology of Streams and Rivers*, 296pp. Oxford University Press, New York.
- Hardisty, M. W. 1986. General introduction to lampreys. In *The freshwater Fishes of Europe*, Petromyzontiformes, J. Holc'k (ed.): 19-83. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- 環境省. 2003. 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物, 230pp. 自然環境研究センター, 東京.
- 片野修・森誠一. 2005. 希少淡水魚の現在と未来—積極的保全シナリオ—, 416pp. 信山社, 東京.
- Malmqvist, B. 1980. Habitat selection of larval brook lampreys (*Lampetra planeri*, Bloch) in a south Sweden stream. *Oecologia* 45: 35-38.
- Nakabo, T. 2002. *Fishes of Japan with pictorial keys to the species*, English edition, 1749pp. Tokai University Press, Tokyo.
- 崎尾均・山本福壽. 2002. *水辺林の生態学*, 206pp. 東京大学出版会, 東京.
- Sugiyama, H. and Goto, A. 2002. Habitat selection by larvae of a fluvial lamprey, *Lethenteron reissneri*, in a small stream and an experimental aquarium. *Ichthyological Research* 49: 62-68.
- 玉井信行・奥田重俊・中村俊六. 2000. *河川生態環境評価法*, 270pp. 東京大学出版会, 東京.
- 富山県生活環境自然保護課. 2002. *富山県の絶滅のおそれのある野生生物, レッドデータブックとやま*, 352pp. 富山県生活環境自然保護課, 富山.
- Turner, M. G., Gardner, R. H. and O'Neill, R. V. 2001. *Landscape Ecology in Theory and*

Practice: Pattern and Process, 401pp. Springer-Verlag, New York.

山本晃一. 1994. 沖積河川学, 470pp. 山海堂, 東京.

山崎裕治. 2005. スナヤツメ—湧水にひそむ生きた化石—, 希少淡水魚の現在と未来—積極的保全シナリオ—, 片野修・森誠一(編著): 37-48. 信山社, 東京.

Yamazaki, Y. In press. Microhabitat use by the larvae of two cryptic lamprey species in *Lethenteron reissneri* in a sympatric area. Ichthyological Research.

Yamazaki, Y. and Goto, A. 1996. Genetic differentiation of *Lethenteron reissneri* populations, with reference to the existence of discrete taxonomic entities. Ichthyological Research, 43: 283-299.

Yamazaki, Y. and Goto, A. 1997. Morphometric

and meristic characteristics of two groups of *Lethenteron reissneri*. Ichthyological Research, 44: 15-25.

Yamazaki, Y., Nishida, M. and Goto, A. 2003. Mitochondrial DNA sequence divergence between two cryptic species of *Lethenteron*, with reference to an improved identification technique. Journal of Fish Biology, 62: 591-609.

Yamazaki, Y., Haramoto, S. and Fukasawa, T. 2006. Habitat uses of freshwater fishes on the scale of reach system provided in small streams. Environmental Biology of Fishes 75: 333-341.

Yamazaki, Y., Goto, A., Byeon, H. K. and Jeon, S. R. 1999. Geographical distribution patterns of the two genetically divergent groups of *Lethenteron reissneri* (Petromyzonidae). Biogeography 1: 49-56.

ヤツメウナギ類の生態学的研究における有効な調査方法

山崎裕治

富山大学理学部生物学科 〒930-8555 富山県富山市五福3190

Available methods for ecological field survey of lampreys

Yuji Yamazaki

Department of Biology, Faculty of Science, University of Toyama, 3190 Gofuku, Toyama 930-8555, Japan

Available methods for ecological studies of lampreys were summarized in order to conserve lampreys as well as surrounding biota. Electrofishing was inferred to be a effective collection method of lampreys. Non-invasive methods were proposed for genetic analyses such as species identification and measurement of genetic diversity. These methods were expected to be applied for the other animals.

1. はじめに

野外における生物調査については、これまでに多くの優れた文献・書籍が公表されている。例えば、実践的な調査方法を示したものとしては、水野(1975)、自然環境研究センター(1996)、そしてNakashizuka and Stork(2002)などが挙げられ、また生態学の教科書としても使われるものとしては、Giller and Malmqvist(1988)や嶋田ら(2005)など枚挙にいとまがない。しかしその一方で、生物自体が多様であるがために、それを調査するためには往々にして個別の生物に適した手法を開発する必要がある。

日本国内に生息するヤツメウナギ類として、カワヤツメ、シベリアヤツメ、スナヤツメ北方種、スナヤツメ南方種、そしてミツバヤツメの5種が知られている(山崎・後藤, 2000)。このうち富山県には、カワヤツメ、スナヤツメ北方種、およびスナヤツメ南方種の3種が生息する(田中, 1993; Yamazaki, in press)。スナヤツメは従来単一の種として扱われてきたが、Yamazaki and Goto(1996)により遺伝的に独立した2グループの存在が明らかにされ、両者間には生殖的隔離が存在することから、今日ではそれぞれが独立した種として扱われている。これら2種においては、形態的特徴が互いに類似しており、外見で

は見分けることができない(Yamazaki and Goto, 1997)。そのため遺伝学的手法を用いた種判別が必要であることが指摘されている(Yamazaki et al., 2003)。それと同時に、多くのヤツメウナギ類において、生息地および個体数の減少が懸念されており、野外での研究においても、これら種の存続に配慮した調査・研究が必要となる(富山県生活環境自然保護課, 2002; 環境省, 2003; 山崎, 2005)。

そこで本稿では、生態系に配慮したヤツメウナギ類の野外調査方法について、これまでの調査経験に基づいてまとめた。

2. 捕獲・採集

まず、河川で魚類を捕獲・採集する際には、内水面漁業調整規則などの地元自治体が定める法規を遵守しなければならない。以下で述べる電気ショッカーや、認可範囲を超える大きさの網などを用いる場合には、事前に使用許可を受ける必要がある。詳しくは調査を予定している地域の自治体に確認していただきたい。次に、対象生物の個体群に与える影響を極力抑えることに加えて、他の生物を含む生息環境の保全を常に心がけた上で調査を行うことが必要である。ヤツメウナギ類の捕獲方法としては、主に網を用いる方法と電気