

変わりゆく氾濫原の魚たち

—淡水魚の繁栄を支えた超個体群の昔と今、そして未来

近畿大学・細谷和海

1. 何を守るべきか

絶滅に瀕した野生生物を保護しなければならないときに、私たちはその対象をどのようにイメージするだろうか。迷いもなく種（しゅ）を思い浮かべるだろう。確かにレッドデータブックに記載されているのはことごとく種のレベルである。同様に天然記念物でも種を単位として指定することを基本とする。それは種を守ることが生物多様性保護におけるゴールであるからである。

野生生物は野外で細胞や遺伝子の形で存在しているわけではなく、個体の集合すなわち個体群のかたちで存在している。個体群の絶滅の積み重ねはやがて種の絶滅につながっていく。だから、絶滅危惧種を守るとは個体群を守ることにすべてがゆだねられている。

本講演ではシナイモツゴの本来の生息場であった平野部での生息場所の特性と遺伝的多様性の関係について考え、次いで存続を脅かす要因を整理し、最後に避難場所としてのため池の意義とその管理の方法について考えてみたい。なお、本稿は細谷（2017）に加筆修正したものである。詳しくは高橋清孝（編）「よみがえる魚たち」を参照されたい。

2. 地域固有性と遺伝的多様性

一般に、種には地理的変異がある。特に水系ごとに隔離されやすい淡水魚の種では地理的変異が目立つ。地理的変異は個体群が持つ地域固有性により発現する。地域固有性は遺伝的基盤を持つ系統の特徴を代弁し、長い年月をかけ自然選択と中立的遺伝子(注1)の遺伝子浮動(ランダムな挙動)によって子孫に伝えられてきたもので、いわば個体群の履歴書とも言える。そのうち、選択的形質の多くは地域環境への適応に関係している。つまり、各地に分布する個体群は地方特有の環境に最も適応した集団を代表するものであり、それぞれを特徴づける地域固有性は在来生物だけを対象とする風土性の原則(注2)によって守られるべきである。

遺伝的多様性が高ければ高いほど個体群は健康であることが証明されている。遺伝的多様性が高ければ、適応度の低い劣性遺伝子は適応度の高い優性遺伝子によってマスクされるので、劣悪な表現型を個体で発現させることを回避できる(メンデルの優性の法則)。一般に、ホモ接合個体に比べてヘテロ接合個体の適応度が高いことを超優性(overdominance)という。確かに遺伝育種の分野では、異なる系統間で交配するとその子供は成長がよく、両親より大型になることが経験的に知られている。この現象は雑種強勢(heterosis)と呼ばれ

ている。そのような子供の遺伝子構成をよく調べてみるとやはりヘテロ接合度（異型接合度：注3）が高く、個体も健康であることが多い。反対に、遺伝的多様性が低下するとさまざまな弊害が生じることが知られている。たとえば選択的形質をつかさどる遺伝子群において多様性が低下すると、個体の成長率にはぶりが奇形率は高くなる。極端な場合にはホモ化が進行してクローン集団になってしまうことさえある。このことはいくら数が多くても同じ遺伝子型ばかりなると表現型が同じになるので、環境の激変や病気の蔓延にみまわれれば全滅する危険性が高くなることを意味する。つまり遺伝的にはたった1個体しかいないのと同じリスクを背負うことになる。個々の個体が虚弱になれば個体群の繁殖率や生残率に大きく影響し、個体群はやがて衰退していくだろう。このような現象は近交弱勢(inbreeding)と呼ばれる。だから、自然の状態で健全な個体群を維持するための条件は、個体群の持つ地域固有性と遺伝的多様性の2点に絞られる。地域固有性を守るには地理的隔離が絶対条件となる。一方、近交弱勢を防ぐには個体間の任意交配や自由交配を可能にする行動圏の確保が絶対条件となる。確かにこれら2つの条件は相反するように思える(図1)。そのあいまいさがこれまでホタルやメダカの自然分布域を超えた無分別な放流を許してきた。

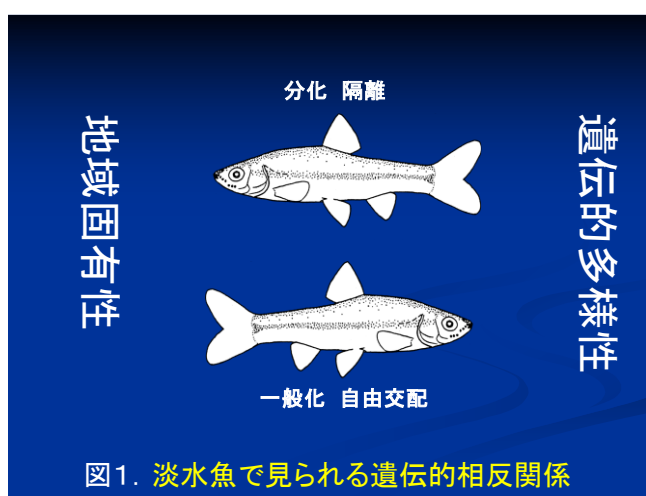


図1. 淡水魚で見られる遺伝的相反関係

3. 超個体群の考え方

近年、保全生態学の分野では超個体群(Meta-population)の考え方が注目されている。超個体群はメタ個体群とも呼ばれ、その考え方は古くはNicholson and Bailey (1935)に遡る。その後Levins (1969)により異型接合度と関連づけて定式化され、さらにGilpin and Hanski (1991)およびHanski and Gilpin(1997)によって整理されている。通常の個体群と異なるのは、個体群のダイナミズムを空間的構造に分けて理論的に説明している点にある。淡水魚の保全単位を設定する際、超個体群の考え方は大いに参考になる(細谷, 1997)。

超個体群は、いくつかの下位超個体群 (Submeta-population) から、個々の下位個体群はさらにいくつかの局所個体群 (Local population) から構成されている(図3)。すなわち、この考え方においては、局所個体群→下位超個体群→超個体群といった階層構造をなすことが大きな特徴となっている。超個体群を集団が保有する全ゲノム(遺伝情報)を涵養する箱とすると、局所個体群はさまざまな遺伝子を収納する引出しに例えることができる。一方、下位超個体群の定義はあいまいで具体性に欠け、淡水魚の保全単位としてイメージすることは難しい。むしろ超個体群の空間的ダイナミズムは局所個体群によってこそ創出される

と理解すべきである。そこで Hanski and Gilpin(1997)に従い、局所個体群の特徴を淡水魚のそれに合わせて以下のように整理してみよう。

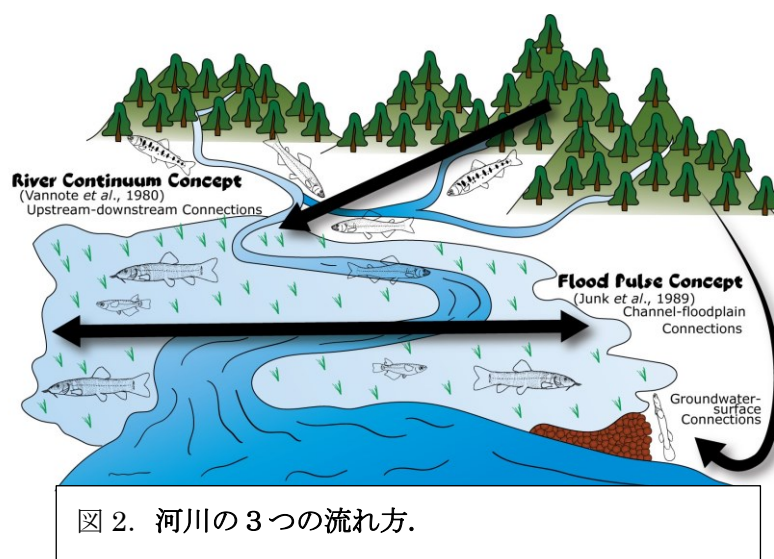
- (1) 局所個体群を収める生息場所は局所個体群ごとに異なり、ため池、ワンド、お堀、農業水路といった生息場所の質に違いがある。
- (2) 個体数の年変動、すなわち個体群動態は局所個体群ごとに独立していて、その増減は同調することはない。
- (3) 遺伝子頻度は局所個体群ごとに異なる。
- (4) 隣り合う局所個体群は著しく離れていない。
- (5) 局所個体群が潜在的に生息しうる、空き生息場所の存在。

局所個体群はそれぞれが緩やかに隔離された遺伝的分集団とみなせる。個々の局所個体群がそれぞれ独自性を持つことで、環境の激変に際してもどれかを残すことで超個体群の絶滅を回避できるだろう。同時にネットワークを構成しているので、洪水などをきっかけに互いに接触すれば、超個体群の遺伝的多様性も回復できる。これこそ有性生殖を行う種の生き残り戦略に合致する。

以上の特徴を地域固有性や遺伝的多様性に照らし合わせるならば、超個体群は淡水魚の健全な個体群を維持するための条件を満たしていると思われる。超個体群の考え方では遺伝的多様性はあくまで地域固有性の中で守られるべきであり、その枠組みが超個体群に相当する。逆に超個体群を超える移殖や放流は風土性の原則に反し、生物多様性保護の理念からも外れることになる。一方、遺伝的多様性は局所個体群を構成する個体が自由に移動し、他の局所個体群の構成個体と出会うことにより維持される。このように超個体群の考え方に当てはめるならば、地域固有性と遺伝的多様性の相反は調整することができる。

4. 河川の3つの流れ方

淡水魚の超個体群は野外では実際にどのように形成され、そして維持されているのだろうか。従来、淡水魚の地域固有性を保全する場合、水系を1つの単位として考えることが多かった。確かに1つ1つの河川は独立しており、どの河川でも上流から下流までの間に淵や瀬などの配置様式に規則的な変化があり、下流域は常に上流域から水、土砂、エネルギー



などの供給を受ける。そのため下流域の生物群集は上流域の変動に支配されていると言えよう。このことは遺伝的多様性についてもあてはまる。このような上流から下流までの連続性を強調した考え方は河川連続体説 (River Continuum Concept) と呼ばれる(図 2)、河川生態学の根本理念とされてきた (Vannote et al., 1980)。

日本列島の多くは梅雨から台風シーズンにかけて多量の雨が降り、冬季は乾燥する。このように雨季と乾季に特徴づけられるメリハリのある気候は温帯モンスーン気候と呼ばれ、私たち日本人に季節感をもたらしてきた。モンスーン気候帯にある河川は雨季には下流域で氾濫するのが自然で、あふれた水は自然堤防を越えて氾濫原に拡散し、その結果、後背湿地、池沼、ワンドなどの一時的水域があちこちに現れる。日本列島の平野部に位置する大きな河川も例外ではなく、下流域はもともと洪水が起こると氾濫するように自然にプログラムされていたはずである。Junk et al. (1989) は洪水・氾濫が作り出す一時的水域が、下流域の生物群集にとってきわめて重要であることを洪水パルス説 (Flood Pulse Concept) の中で説明している(図 2)。すなわち洪水・氾濫が起こるとおのずと局所個体群間の隔離は緩和される。陸域からもたらされる栄養分や餌料は無尽蔵だから、親魚たちは繁殖のため一斉に陸域深く侵入するというのである。このとき異なる局所個体群に由来する個体は任意交配または自由交配のチャンスを得、結果として遺伝的多様性は高まるに違いない。

河川連続体説は河川の上下の関係が、洪水パルス説は河川の横の関係が重要であることをそれぞれ強調している。これら 2 つの説は相反するものではなく、相補的にとらえることにより河川に生息するさまざまな淡水魚の生き残り戦略が理解しやすくなる。下流域に生息し洪水環境によく適応した魚種では、平野部や盆地など氾濫が想定される洪水域で超個体群の構造をなしているだろう。このような戦略は超個体群型と呼ばれ(細谷, 1997)、局所個体群間の接触すなわち水系ネットワークは氾濫することにより成立する。だから超個体群を認識するためには水系に注目するにとどまらず、平野部や盆地から地形を読み取りもともとあった氾濫原を特定することが前提となろう。近年では、河川の上下流の流れや氾濫など横の溢流に加え、川底を境に出入りする浸透水や地下水が創出する地下空間も魚類の生態に大きく影響することが報告されている (Kawanishi et al., 2017)。

5. 魚類学的保全単位

野生生物の保護目標を実現するためには、保全単位の設定が不可欠である。その代表として現在、進化的有意単位 (Evolutionarily Significant Unit, ESU; Ryder, 1986) と管理単位 (Managing Unit, MU; Moritz, 1994) が知られている。進化的有意単位は系統発生を重視するもので、単系統群を保全単位とする。単系統群とは 1 つの祖先に由来するすべての子孫群を含む。進化的有意単位は 1 つ以上の遺伝子マーカーで特徴づけられることから(谷口, 2010)、地域固有性の構成要素と見なせる。管理単位は単系統群にとどまらず多系統群も対象としている(細谷, 2002)。兵庫県円山川水系下流部周辺に分布するメダカハイブリッド

集団は、過去にミナミメダカとキタノメダカの間で起こった自然交雑により生じたことが遺伝的に確かめられている。いわば2つの先祖に由来する多系統群である。メダカハイブリッド集団は進化的有意単位では定義できないが、管理単位として設定できる。さらに管理単位にお

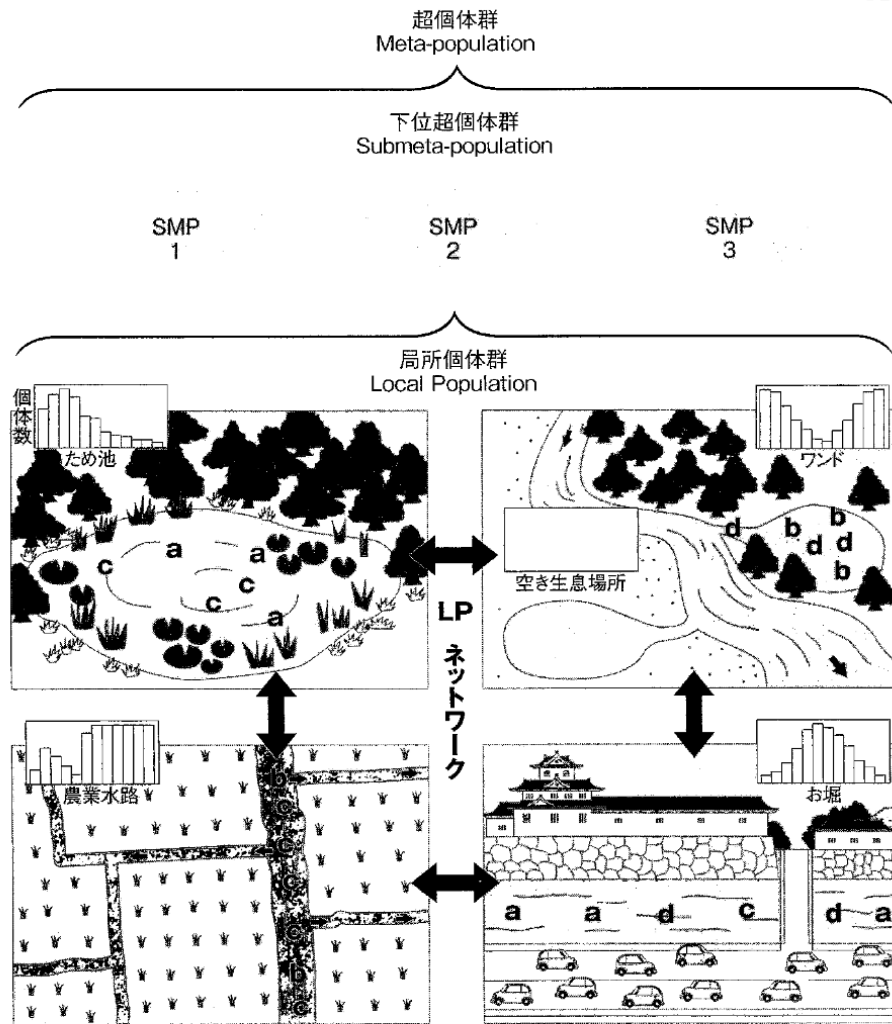


図3-11 淡水魚における超個体群モデル。階層性と水系ネットワークを特徴とする。棒グラフは個体数の経年変化を、アルファベットは遺伝子を表す。局所個体群ごとに個体数変動と遺伝子頻度が異なっている。

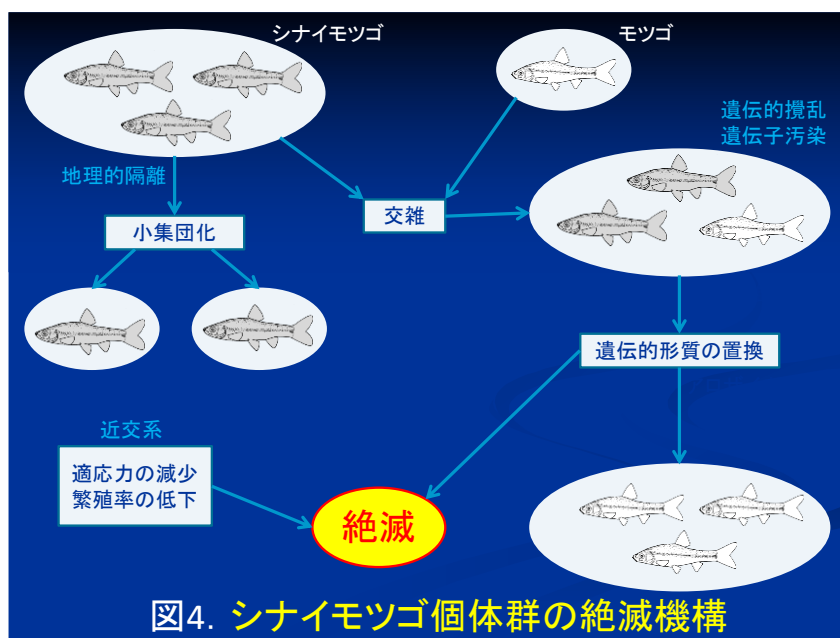
いては遺伝的分散を規定するのは系統発生ではなく対立遺伝子頻度の違いとしている。つまり、どのような進化的あるいは地域的背景があろうと、遺伝的に固有であれば管理単位を設定できることを意味する。このことは時間的スケールの違いはあっても、管理単位は超個体群を構成する個々の局所個体群にきわめて類似しているように思える。

超個体群の考え方において、地域固有性は進化的有意単位、遺伝的多様性は管理単位が対象とするところにおおよそ合致する。すなわち超個体群の考え方は進化的有意単位と管理保全単位が対象とする両方を満たしており、魚類学的保全単位 (Ichthyological Conservation Unit) と呼ぶべき概念である。

6. シナイモツゴの存続を脅かす要因

絶滅危惧種のシナイモツゴはため池に局在しているのが現状である。ため池はオオクチバスによる食害やモツゴとの交雑など外来種の負のインパクトを遮断できる避難場所

(refugia) となっている。ため池が持つこのような効果はウシモツゴ、ニッポンバラタナゴ、ゼニタナゴでも知られている。ため池は元来局所個体群に相当するものと思われる。事実、愛知県、岐阜県、三重県のため池群に生息するカワバタモロコでは、池ごとに異なる形態的特徴を備えていることが報告されており(赤田・淀, 2006)、遺伝子頻度の違いが想定される。これら在来の小魚はもともと平地にある水田周りの開放水面に広く分布していた。水田は後背湿地を開発したものであるから一時的水域の機能を備えている。特に用排兼用水路につながる伝統的未整備田では、雨季になれば異なる局所個体群に由来する個体が押し寄せ、任意交配・自由交配をしていたに違いない。ところが現在では、圃場整備事業により水路はコンクリート護岸されて用排分離水路に変えられているうえに、水田と排水路の落差は1 mにも及ぶ。水田が整備されると魚類の繁殖はきわめて困難となる(細谷, 2009)。水系ネットワークが圃場整備により物理的に、外来種により生物学的に遮断されている現状では、遺伝的多様性の回復は到底見込めない。すなわち、局所個体群間の遺伝子の混合がなければ超個体群としての意味をなさないのである。その証拠として、Shnell and



Safi (2016)はネットワークが分断されてしまった種の超個体群のリスクを、超個体群能 (Meta-population Capacity; λM) という物差しにより定量化できると述べている。確かに、絶滅危惧種の避難場所としてのため池は日本の希少淡水魚が置かれている窮状を考えれば、彼らにとって最後の砦とも言えるだろう。その一方で、ため池が小さければ将来的に近交弱勢が発生する危険性を否定することはできない。このような現状に対して、私たちははからずも人為的に遺伝的多様性を回復させなければならないという、きわめて難しい課題について議論する段階に来てしまっている。

7. 希少淡水魚保護とため池の管理

ため池はその立地条件の違いと構造から皿池と谷池に大別される。皿池は平野部に掘られることが普通で、一般に周囲を堤防によって護岸されている。その整った形状から皿池と呼ばれる所以である。一方、谷池は傾斜地を流れる沢や小川を堰き止めて作られる。構造上

ダムに類似するが、堤防は高低差が 15m 以下の土手からなるので、自然度は極めて高い。堤防は水の流れに沿って幾重にも設置されることが多く、結果として谷池は沢沿いに一列に接続することになる。

シナイモツゴにとって最大の脅威は言うまでもなく生息地への外来魚の侵入である。モツゴは遺伝的かく乱を起こしてやがて生態的に置換し、オオクチバスやブルーギルは早晩、食い尽くすだろう。そのためシナイモツゴを恒久的に自然環境下で保全するためには、外来魚の侵入を防ぐことが絶対条件となる。外来魚が自然に拡散し分布を広げるとしたら、その可能性がない傾斜地に立地する谷池こそ恰好な保全池となるはずである。谷池に生息している希少魚は過去に近隣の水域から人為的に移殖された可能性が高いが、そうであれば近隣水域のソースからもたらされた末裔であり、ある意味、遺伝的交流を遮断された局所個体群に見ないうる。

しかし、谷池の面積が狭いと確実に均衡弱勢は進行する。それを阻止するためには異なる谷池間のネットワークを構築する必要があるが、実際には田越し灌漑を通じて上流から下流に向かう一方通行で、それは正直、現実的ではない。本来、平地の超個体群が備えていた遺伝的多様性を取り戻すためには今や人為的な操作しか選択肢はないが、その場合、地域固有性が担保されることが絶対条件になる。そもそもため池は毎年、農閑期に池干しをして、底土を空気に触れさせることにより池をリフレッシュさせることが慣例であった。生物多様性保全と営農のバランスを如何に賢く巧にかじ取りするかがため池に生息する希少魚の将来を運命づけるといってよいだろう。これまでシナイモツゴ郷の会の活動はそれに沿うものとして評価できるし、その内容がため池を取り巻く日本の里地・里山の自然再生のモデルとなることを期待したい。

8. 引用文献

- 赤田仁典・淀 太我. 2006. カワバタモロコ *Hemigrammocypris rasoborella* における外部形態の水域間変異. 魚類学雑誌, 53(2):175-179.
- Gilpin, M. E. and I. A. Hanski. 1991. Metapopulation dynamics: Empirical and theoretical investigations. Academic Press, London.
- Hanski, I. A. and M. E. Gilpin. 1997. Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution. Academic Press, San Diego.
- 細谷和海. 1997. 生物多様性を考慮した淡水魚保護. 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. P. 315-329. 緑書房, 東京.
- 細谷和海. 2002. 日本産希少淡水魚の現状と保護対策. 遺伝, 56(6): 59 - 65.
- 細谷和海. 2009. ほ場整備事業がもたらす水田生態系の危機. 高橋清孝(編), 田園の魚をとりもどせ! P. 6-14. 恒星社厚生閣, 東京.
- 細谷和海. 2017. 魚類学的保全単位としての超個体群—遺伝的多様性を維持してきた淡水魚の戦略に学ぶ— 高橋清孝(編), よみがえる魚たち. P. 93-100. 恒星社厚生閣, 東

京.

- Junk, W. J., P. B. Bayley and R. E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. P. 110-127, in D. P. Dodge ed., Proceedings of the international large river symposium. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106.
- Kawanishi, R. Dohi, A. Fujii, M. Inoue and Y. Miyake. 2017. Vertical migration in streams: seasonal use of the hyporheic zone by the spinous loach *Cobitis shikokuensis*. Ichthyol. Res. 64:433-443.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bull. Entomol. Soc. Ameri., 15:237-240
- Moritz, C. 1994. Defining 'Evolutionarily Significant Units' for conservation. Tree, 9(10):373-375
- Nicholson, A. J. and V. A. Bailey. 1935. The balance of animal populations. Proc. Zool. Soc. London, 3:551-598.
- Ryder, O. A. 1986. Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. Tree, 1(1):9-10.
- 谷口順彦. 2010. 遺伝的多様性に配慮した水産育種のあり方. 田中 克・川合真一郎・谷口順彦・坂田泰造(編), 水産の21世紀. P. 128-147. 京都大学学術出版会, 京都.
- Schnell, J. K. and K. Safi. 2016. Metapopulation capacity meets evolutionary distinctness: Spatial fragmentation complements phylogenetic rarity in prioritization. P. 319-332, in R. Pellens and P. Grandcolas ed., Biodiversity conservation and phylogenetic systematics, Vol. 14, Springer Open.
- Vannote, R. L., G. M. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell and C. E. Cushing. 1980. The river continuum concept. Can. Jour. Fish. Aquat. Sci. 37:130-137.

注1. 中立的遺伝子: 生存に有利でもなく不利でもない遺伝子のこと。子孫には偶然によって伝えられる。ヒトではABO式血液型や耳垢型を支配する遺伝子はその例。木村資生博士が1968年に分子進化の中立説の中でその存在を唱え、現在では多くの生物において適応的遺伝子よりも多いとされる。

注2. 風土性の原則: 地域固有の系統から生態系を復元するという自然再生のための指針。原生態系の復元のための素材は在来の系統に限定すべきとする考え方。外来生物は除外される。生態学者に引用されることが多いが、帰化種(古い時代に移殖された外来種)をも含めかねないあいまいな用語でもある。

注3. 異型接合度: ヘテロ接合体(Aa)の頻度で、遺伝的変異の大きさを測る尺度として利用される。一般に、その程度は遺伝子頻度(遺伝子の割合)で示される。