

平成29年度 河川砂防技術研究開発公募 地域課題分野(河川生態) 研究開発テーマ
 <一般研究:事後評価結果>

テーマおよび概要		研究代表者名	評価	審議結果
テーマ	河川景観ネットワークの連結性と時空間変化 ー湧水と氾濫原の変化が生物群集に与える影響 に注目してー	北海道大学 中村 太士	A	研究目的は達成され、十分な研究成果があった。
概要	河川景観ネットワークの歴史的、流域的变化を、 景観要素の連結性と生物相の応答の観点から解析し、その頑強性と脆弱性を評価する。			

評価の判例

- A:研究目的は達成され、十分な研究成果があつ
- B:研究目的は概ね達成され、研究成果があった
- C:一定の研究成果があった。
- D:研究成果があったとはいえない。

河川砂防技術研究開発 【成果概要】

①研究代表者		氏 名（ふりがな）		所 属			役 職	
		中村太士（なかむらふとし）		北海道大学			教授	
②研究 テーマ	名称	河川景観ネットワークの連結性と時空間変化 -湧水と氾濫原の変化が生物群集に与える影響に注目して-						
	政策 領域	[分野] 地域課題分野（河川生態）						
		[公募課題] 一般研究						
③研究経費（単位：万円）		平成24年度	平成25年度	平成26年度	平成27年度	平成28年度	平成 年度	総 合 計
		999	999	999	999	999		4,995
※端数切り捨て。								
④研究者氏名		（研究代表者以外の研究者の氏名、所属・役職を記入下さい。なお、記入欄が足りない場合は適宜追加下さい。）						
氏 名		所属・役職（※平成29年3月31日現在）						
渡邊康玄		北見工業大学・教授						
卜部浩一		（地独）北海道総合研究機構さけます・内水面水産試験場・研究主任						
小泉逸郎		北海道大学・准教授						
根岸淳二郎		北海道大学・准教授						
川村里実		寒地土木研究所・研究員						
赤坂卓美		帯広畜産大学・助教						
石山信夫		北海道大学・学術研究員						
照井慧		北海道大学・農学院研究員						
⑤研究の目的・目標		（申請書に記載した研究の目的・目標を簡潔に記入下さい。）						
本研究では、十勝川水系の河川景観ネットワークの歴史的、流域的变化を、景観要素の連結性と生物相の応答の観点から解析し、その頑強性と脆弱性を評価することを目的とする。これによって、河川管理上の課題を抽出・整理し、気候変動下における今後の河川改修や管理のための知見を提供する。								

⑥研究成果

【研究の背景】

十勝川流域では、様々な治水対策が実施され、少なからず河川的环境に影響を与えてきた。特に、上流と下流の連結性はダムによって分断され、河川と氾濫原、周辺農地との連結性は、築堤や河道の直線化等によって失われた。

本研究プロジェクトでは、河川景観ネットワークの歴史的、流域的变化を、景観要素の連結性と生物相の応答の観点から解析し（図1）、その頑強性と

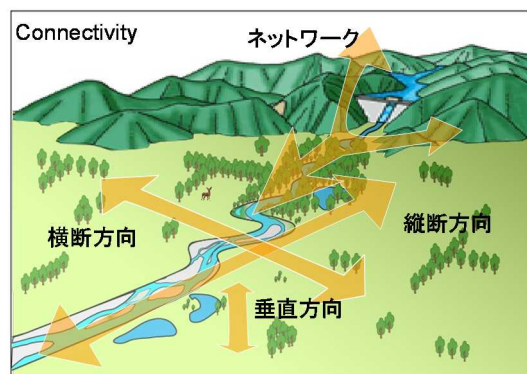


図1．研究対象とする連結性 (Connectivity)

脆弱性を評価することを目的とする。これによって、河川管理上の課題を抽出・整理し、気候変動下における今後の河川改修や管理のための知見を提供する。そして、連結性の中でも特に、地下水と河川水のつながり、すなわち「湧水の役割」さらに堤内池沼も含めた「氾濫原の変化が陸域・水域生物に与える影響」について、集中的に検討した。

【研究内容及び成果】

1. 流域環境形成における湧水の役割

湧水とは、一般的に地下水が自然状態で流出したものをいい、扇状地の末端部や台地の崖線部などに出現し、場合によってはそれを起源とした湧水河川を形成する。湧水河川は、いくつかの特徴を呈するために、流域に物理環境の異なる河川環境を形成する要因になる。第一に、湧水は、比較的長い時間をかけて深層地下を流下し湧出するため、外気温や地上での降水等による影響を受けにくい。そのため、湧水は流量および水温の変動が通年で極めて安定的である。一方で、冬期のサケ科魚類の産卵床としての選好されることや、絶滅危惧種（ハリヨ *Gasterosteus microcephalus*（ⅠA類指定）およびスナヤツメ *Lethenteron reissneri*（Ⅱ類指定））の生息場を提供することで知られる。湧水における底生動物（とくに、水生昆虫）を対象にした多様性に関する研究は行われてきた。たとえば、湧水河川とその隣接する河川間の多様性の比較、湧出点とその下流における群集構造の比較、物理化学環境の異なる湧水河川間の群集構造比較、異なる空間スケール間の多様性指標比較などを行った事例が挙げられる。一方で、湧水はその水温環境の特異性から、生物の生活史タイミングの変異を生み出し、生殖隔離を通して生物種の遺伝構造に影響を与える可能性も考えられる。以上の先行研究を踏まえ、湧水が特徴的な河川環境を作り出すことで、十勝川水系に生息する生物相に対してどのような影響を及ぼしているのかを重点的に調べた。

湧水環境の役割に先立ち、その物理化学的特性の把握を試みた。湧水が豊富な河川とそうでない河川において、酸素・水素安定同位体比や水位変動パターンなど調べた。その結果、湧水河川

は標高の低い扇状地面に降った雨が扇端部で湧出しており、非湧水河川とは異なる安定同位体比を示すことが明らかになった。また、時間的な水位変動パターンは、非湧水河川と比べて非常に安定しており、水生生物相に対して安定した生息地を提供していることが示唆された。

続いて、湧水河川と非湧水河川に生息する水生生物の種組成、羽化のタイミング等について違いを検討した。その結果、底生動物の種組成は大きく異なっていた。さらに、形態上はほぼ同一と思われるカゲロウ科の種が両タイプの河川から見つかったが、詳細な遺伝解析を施すと別種である可能性が高いことがわかった。また、両タイプの河川間では種組成が大きく異なることから、羽化量、羽化タイミングについても大きく異なっていた。湧水河川では春から初夏にかけて、非湧水河川では初夏から真夏にかけて羽化量が多くなっていた。他にも、冬には多くの魚類が湧水河川を越冬場所として利用しており、季節を通じて貴重な生息場を提供していることが明らかになった。

これらの結果の中でも、羽化タイミングの河川間変異は、捕食被食関係を通じた河川-陸域生態系のつながりに対して興味深い示唆を与える。水生昆虫は、陸域の生産が活発になる前（春先など）に羽化することが多く、クモやコウモリなど陸上捕食者の重要なエサ資源となる。しかし、水生昆虫の羽化は一斉に生じるため、その資源を有効利用できる期間はそれほど長くない。だが、流域内に羽化ピークの異なる複数の河川タイプが混在すれば、陸上の捕食者はそのピークを追いかけるように移動することで、より多くのエサ資源を得られるかもしれない。

この可能性を探るため、非湧水・湧水河川が混在する札内川流域において、羽化昆虫の主要な捕食者であるコウモリ類の季節的な移動パターンを調べた。その結果、コウモリ類は、季節ごとに羽化量の多い河川へ集団で移動していることが示された（図2）。このことから、コウモリ類に代表される陸上の捕食者は、河川ネットワークレベルで採餌効率が上がるような捕食行動をとることが示唆された。

湧水は河川間の環境の違いを生み出す一方で、同一河川内の生息地多様性の創出にも寄与する。砂礫堆が形成される扇状地河川では、砂礫堆の付近で河川水が伏流する。伏流水の流入及び流出地点で水温環境を詳細に調べたところ、伏流のプロセスを通じ、砂礫堆の上下流では大きな水温環境の違いが

生まれることがわかった。さらに、シロサケのような砂礫上に産卵床を作る生物は、この水温環境の違いに敏感に応答することもわかった。シロサケの産卵時期は9-10月と11-12月にピークを持つことが知られているが、水温変動とサケ産卵床との関係を調べたところ、前期群は砂

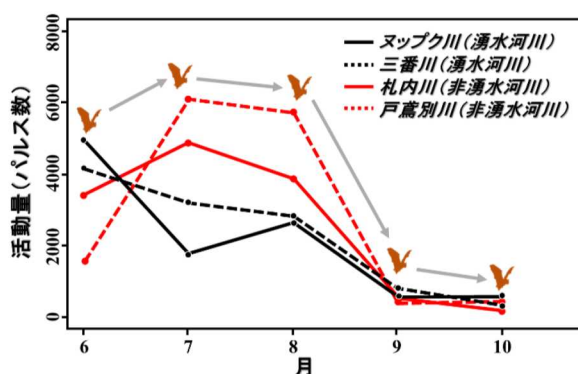


図2 コウモリの季節的な活動パターン。縦軸は活動量、横軸は観察月を表す。黒線が湧水河川における活動量、赤線が非湧水河川における活動量。湧水河川では6月に活動活性が高く、非湧水河川では7月以降に活動活性が高いことがわかる。

州の上流側、後期群は下流側に集中して産卵していたことが明らかになった。加えて、本川および湧出側流路のシロサケ稚魚の生育場としての機能を評価したところ、流下餌量は少ないにも関わらず、湧出側流路でのシロサケ密度および胃の膨満度は他と比べて高くなっており、稚魚期の生育場として重要であることが示唆された。

以上の成果から、湧水環境は河川間および河川内の生息地多様性の創出に貢献しており、十勝川水系の生物多様性維持の基盤として重要な役割を果たしていることが明らかになった。流域スケールにおける湧水支川の役割、さらにリーチスケールにおける砂礫堆と伏流水の関係など、流域水循環を視野に入れた河川管理技術を確立することが、生態学的にも極めて重要であることが明らかになった。

2. 人為による流域環境の変化が生物相に及ぼす影響

上述のように、十勝川水系では湧水・非湧水環境の多様性を基軸として生物多様性が維持されている。しかし、十勝川水系では、長い期間にわたって人による土地利用の影響を受けてきた歴史がある。保全の実践を導くためには、人為的影響に対して生物多様性がどのように応答するのかを深く理解する必要がある。

① 流況レジームの変化

十勝川水系では、人による流況操作が長くにわたって行われており、流況レジーム改変に伴う生態系の状態シフトが懸念されている。その中でも特に問題が顕在化しているのは、河床かく乱頻度の低下が原因と思われる樹林化である。樹林化の影響を強くうけると考えられるのは、砂礫堆を主な生息場とする生物群（ハビタットスペシャリスト）である。樹林化は、砂礫堆のハビタットスペシャリストにとっては生息場の消失を意味する。こうした直接的な影響を評価するには、砂礫性生物の樹林化に伴う時間的な個体数変化を調べるアプローチが有効である。しかし、多くの生物群では過去の個体数データは得られない。そこで、現状の個体数と生息地面積の関係を明らかにすることで、過去の空中写真から得られる生息地面積の情報をもとに、各種群の過去の個体数を推定・現在と比較できるようにした。十勝川水系に広く生息する砂礫性鳥類（チドリなど）を対象とし、過去と現在の推定個体数を比較した。その結果、樹林化の進行に伴い、砂礫性鳥類の個体数が著しく減少していることが明らかになった。流況レジームの変化は、長い時間をかけて十勝川水系の生息地の特徴を根本から変えてしまい、砂礫堆の生物の減少をもたらしていることが示された。

また、砂礫堆の樹林化は、生息地面積の減少だけでなく、資源供給プロセスの変化を通じて食物網構造にまで影響する可能性がある。本来、不毛な砂礫堆に生息する生物は、その食物の多くを河川に由来するエサ生物に依存している。安定同位体比に基づく食性分析を行ったところ、十勝川水系の砂礫堆に生息するオサムシ科甲虫についても、夏季に集中して羽化する水生昆虫に依

存していることが示された。しかし、砂礫堆に樹林が侵入することで、過去にはほとんど期待できなかった陸上エサ資源が増加する可能性がある。この可能性を探るため、樹林化の程度の異なる砂礫堆間でオサムシ科甲虫のエサ利用パターンを調べた。その結果、砂礫堆のなかにおける植生帯の周辺長が長くなるほど、水域エサ資源に対する依存度が低下することが明らかになった。樹林化は、生息地面積の減少のみならず、エサ供給プロセスの変化を通じて食物網構造にまで影響を及ぼすことが示された。

一方、樹林化は森林性生物の生息地の拡大を意味しており、その恩恵を受けることが予想される。森林性鳥類の過去と現在の個体数を比較したところ（過去の個体数は生息地面積に基づく推定値）、予想通り増加傾向にあることがわかった。また、森林性鳥類の種数および個体数は、樹林化で増加傾向にある河畔林で特に高いこともわかった。

しかし、樹林化の恩恵をうける生物群の中には、シカのような農業被害をもたらす害獣も含まれている。森林パッチの増加は、害獣の農地への移動経路をもたらし、農業被害を助長する可能性がある。生物多様性の喪失を防ぎながら、害獣による農業被害を抑えるための森林パッチの管理手法が求められている。こうした生物多様性保全と農業被害管理の軋轢解消に寄与するひとつの手段として、「害獣にだけ貢献する森林パッチ」を特定することが有効だろう。ネットワーク理論に基づく連結性解析を行ったところ、多くの森林パッチは森林性生物（鳥類やオサムシ類）および害獣の双方に正の効果をもっていたが、害獣に対してのみ強い影響力をもつ森林パッチも複数認められた。これは、害獣は森林パッチの面積がそれほど重要な環境要因となっておらず（ほかの森林性生物にとっては重要）、この環境要求性の違いが種群間の重要森林パッチの違いを生み出していたためと考えられる。害獣にのみ貢献する森林パッチを優先的に管理することで、生物多様性保全と農業被害管理の間に生じる軋轢を、多少なりとも抑えることができると考えられる。

流況レジームの変化は、氾濫原に残存する湖沼群の連結性にも影響する。氾濫原の湖沼群は、本来の流況レジームのもとでは頻繁に冠水していた。この冠水イベントがあることで、湖沼群の間に水を介したつながりが生まれ、水生生物の自由な行き来が担保されてきた。しかし、流況の人為的な操作は冠水頻度の極端な低下をもたらした、湖沼群間の移動の機会をへらしてしまった。しかし、本プロジェクトで生物相を詳細に調べたところ、改変された残存湖沼群においても、希少性の高い生物相が残されていることがわかった。このような改変された環境のもとで、生物はどのようにして湖沼群の間を行き来し、集団を維持しているのだろうか。

現在の氾濫原では、冠水に代わる移動手段として、農業用水路のような「コリドー」が残されている。今なおこの湖沼群に残存する生物は、これら代替コリドーを有効活用し、集団や群集を維持している可能性がある。ネットワーク理論に基づく統計解析をほどこし、どのような特徴を持つ残存湖沼が種の豊かな群集を擁するのかを調べた。その結果、移動性の高い生物群については、連結性の高い場所で多くの種が認められた。また、イバラトミヨを対象とし、個体数と遺伝

的多様性に影響する要因を調べたところ、双方に連結性が影響することが分かった。しかし、重要となる連結性の空間スケールは、遺伝的多様性のほうがより広がった。これらの結果は、農業用水路を代替移動経路として利用している可能性を示唆するだけでなく、保全ターゲット（遺伝的多様性、個体数）に応じて注目すべき空間スケールを変える必要性を示している。

しかし、現在の農業水路ネットワークは、過去の冠水による連結性を完全に代替できているわけではなかった。突然変異率の異なる遺伝領域を比較することで、現在と過去の個体群間交流の頻度を推定したところ、現在では過去に比べて、個体群間交流の空間スケールが狭くなっていることが示唆された。この結果は、現状の農業水路ネットワークの代替移動経路としての限界を表している。

②富栄養化

もう一方の課題として、市街地からの排水流入の影響があげられる。水生生物の水質変化に対する影響評価は古くから行われており、軽度の富栄養化はむしろ正の効果をもたらすが、その程度が大きくなるにしたがって、負の影響が顕在化することが知られている。しかし、こうした水質変化の影響評価はある生態系の中にとどまることが多く、ほかの生態系との相互作用まで含めて検証された事例は多くない。先に述べたように、河川と陸域の食物網の間には、生物の移動を介した強いつながりがあり、十勝川水系についても同様である。本研究プロジェクトでは、安定同位体比や先進的な統計モデルを駆使し、富栄養化が河川および陸域の食物網構造に及ぼす影響を調べた。その結果、富栄養化にともなって、河川内の食物連鎖長（藻類に始まり魚類に終わる生食食物連鎖）が短くなることが示された。これは、低栄養段階の生物群が急激に増加したことにより、高次捕食者（ニジマス）が主なエサをそちらに切り替えた結果として解釈できる。

さらに、富栄養化の影響は、食物網を通じて砂礫堆上にまで波及することがわかった。排水流入の上下流で一次生産を比較したところ、富栄養化は藻類生産の爆発的な増加をもたらしていた。その結果として、水生昆虫の羽化量も急激に増加しており、そのような砂礫堆ではオサムシ類個体数も多い傾向にあった。富栄養化の影響は単なるオサムシ類の個体数増加にとどまらず、彼らのもつ生態系機能（死骸分解速度）にまで影響を及ぼし

ていた。砂礫堆上にミールワームを置き、二日間の持ち去り量を排水流入の上下流で比較したところ、富栄養化したリーチでは、上流に比べて2倍近い速度でミールワームが消費されることが

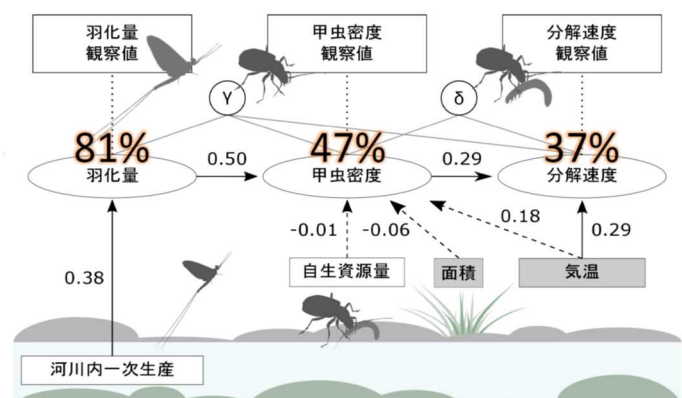


図3 富栄養化に伴う一次生産の増加が陸域生態系に及ぼす影響。％は河川内一次生産がもつ説明力。矢印は偏回帰係数を表している。

わかった（図 3）。以上の結果から、河川水の富栄養化の影響は、河川内の食物網構造の変化のみならず、隣接した生態系（砂礫堆）の生物および機能にまで波及することがわかった。これらの成果を踏まえると、河川管理の際には、河川と河畔を分離した生態系として扱うのではなく、相互にむずびついた一つのユニットとして捉える必要がある。富栄養化を含む河川水汚染の影響評価を行う際には、河川内環境だけでなく、河畔環境も含めた包括的な視点が必要だろう。

以上の成果から、十勝川水系の生物多様性を脅かす脅威として、流況レジームの変化や富栄養化の影響が表面化していることが明らかになった。また、富栄養化の影響は水域生物にとどまらず、水域のエサ資源を利用する陸域昆虫まで影響を与えることが明らかになった。

砂礫堆は河川特有の生物相および食物連鎖を維持していく上できわめて重要な景観要素であり、流況変化によって樹木が生育すると景観構造と機能は大きく変化し、陸域の動物移動にも影響を与える。さらに、水路で結ばれた湖沼群ネットワークは、氾濫原の魚類や底生動物の多様性維持に大きく寄与している。河川環境管理上、どの河畔林や湖沼群を保全し、その連結性を維持したり、遮断したりすればよいかについて、これらの成果を活用することができる。また、富栄養化の問題は単なる水質問題にとどまらず、生物多様性、生態系機能、食物網にも影響を与えることから、できる限りの水質浄化対策を講じるべきと考える。

3. 人工放流による河川生態系の応答と復元

十勝川水系の支流・札内川では、河道の樹林化が特に著しい。また、樹林化に伴うケショウヤナギの更新立地の減少が懸念されている。この問題をうけて、札内川では、ケショウヤナギの種子散布時期（6月下旬）に合わせて人工放流に行っている。2012年から毎年実施されており、定期的な河道内環境および生物調査を行っている。ケショウヤナギの実生更新状況を調査したと

ころ、人工放流に合わせて、実生の定着が認められた。また、砂礫堆面積は微増傾向にあり、継続することでより明瞭な効果が表れることが期待されている。このような背景の中で、継続的な人工放流の実施が、砂礫堆の形成、ケショウヤナギに代表されるヤナギ科植物の発芽、定着に、どの程度貢献できるか

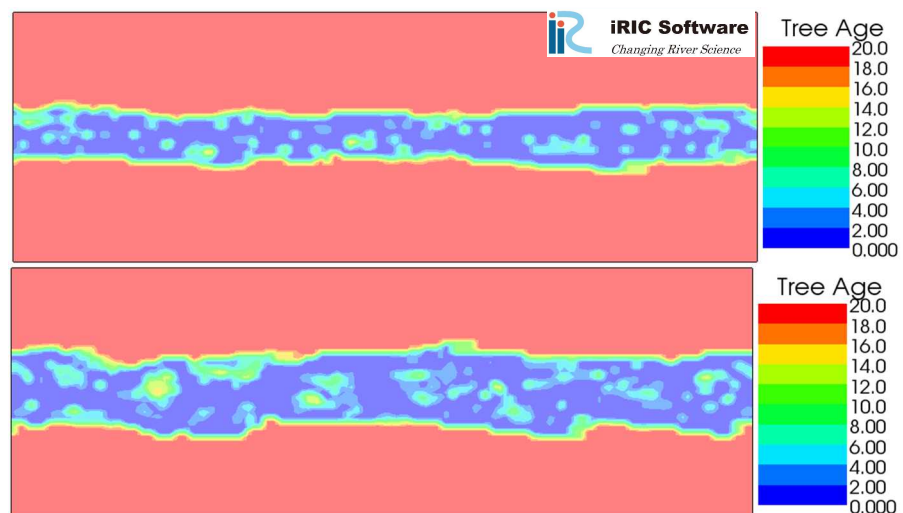


図 4 河道内環境形成における人工放流の効果。赤に近づくほど老齢樹、青に近づくほど若齢樹であることを示している。上のパネルは人工放流がない場合、下のパネルは人工放流がある場合のシミュレーション結果。なお、シミュレーションには iRIC Software を利用した。

について、現地調査ならびに数値シミュレーションにより検討した。現地調査の結果、人工放流と20年に1度程度の洪水かく乱でケショウヤナギの更新動態が維持できることが明らかになった。さらに、河床変動が発生する無次元掃流力 $\tau^* > 0.05$ の区域を包絡した範囲（20年生以下林分）で、年代分布が指数関数的に減少する（砂礫堆が最も広く分布し、林分が古くなるにしたがって面積が減る）ことが明らかになった。この分布形は動的平衡状態を表しており、シフティング・モザイクと呼ぶことにした。また、シミュレーションの結果、人工放流による中規模かく乱が継続的に行われた場合では、そうでない場合に比べ、動的に維持される河道幅が拡張し、砂礫堆が増え、河畔林にしめる若齢樹の割合も増加すると予測された（図4）。さらに、河道の節腹構造（節：流れが狭まる場所、腹：流れが広がる場所）に注目した効率的な河道再生にも取り組み、腹部の旧川掘削による流入誘導が有効である可能性が示唆された。

人工放流に対する動物相の応答についても検討した。河川および河畔に生息する生物の応答も調べたところ、放流に合わせて避難行動をとることが明らかになった。河川に生息するサケ科魚類オショロコマは、人工放流による水位上昇が生じている間だけ、近辺の支流へ逃げ込んでいることが確認された。砂礫堆に生息するオサムシ類は、水位の上昇に敏感に反応し、走る、飛ぶ、などの多様な逃避行動を見せ、放流中は草木や樹木など、高さのある場所で危険を避けている行動が確認できた。水位が低下した後は、魚類・オサムシ類ともに即座にもとの生息地へと戻っていき、放流による顕著な個体数の減少は認められなかった。一方、水生昆虫については、ベントス・羽化昆虫ともに、放流後に個体数が減少する傾向が認められたが、これらの応答は降水による自然かく乱時にも確認されており、人工放流に対する特異的な応答ではないと考えられる。

これまで樹林化への対策としては、対処療法的な樹木伐採が主流であった。しかし、すぐに樹木が再び茂ってしまい有効な対策とはなりなり得なかった。本研究で示した人工放流は、限界はあるが抑えられた流況レジームのなかで実施可能な動的樹木管理である。生物多様性や生態系機能維持の観点からも他河川の環境復元にも応用できると考える。

4. 総括

十勝川水系では、湧水および氾濫原環境を中軸とした河川景観ネットワークを形成しており、生物多様性を支える基盤となっている。しかし、この基盤を揺るがす脅威として、以下の三つの要因が浮き彫りになった。すなわち、人による流況改変、生息地ネットワークの分断化、排水流入による富栄養化である。これらの脅威に対し、森林パッチ管理やコリドーの在り方を見直すことで、短期的にはその負の影響を緩和できる可能性が示唆された。さらに長期的な視野に立った場合には、部分的にでもレジームの復元が必要であり、その一つの手段として人工放流の有効性が示された。これらの情報は、河川管理の際に優先的に対処すべき景観要素や連結性タイプの特定に有効であり、人間生活と自然環境の保全が調和した河川管理の実践に貢献すると思われる。