

原著論文 ORIGINAL PAPER

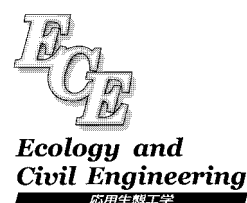
サクラマスとイトウの生息適地モデルに基づいたダムの影響と保全地域の評価

福島 路生\*・亀山 哲

独立行政法人 国立環境研究所 〒305-8506 茨城県つくば市小野川16-2

Michio FUKUSHIMA\* and Satoshi KAMEYAMA: The effects of damming on masu salmon and the Sakhalin taimen and the assessment of their conservation areas based on predictive habitat models. *Ecol. Civil Eng.* 8 (2), 233-244, 2006.

National Institute for Environmental Studies, Onogawa 16-2, Tsukuba, Ibaraki 305-8506, Japan



**Abstract:** Based on a predictive habitat modelling approach, we investigated 1) the effects of damming on the distribution of salmonids and 2) whether the existing conservation areas for the salmonids are appropriate and effective in protecting their habitats in Hokkaido. A habitat model for masu salmon, one of the most commercially important species, predicted that their occurrence probability declined sharply approximately 30 years after damming. Areas where the probability had significantly dropped due to damming were distributed throughout Hokkaido. A habitat model for the Sakhalin taimen, a salmonid categorized as an endangered species, on the other hand, did not indicate a significant effect of damming on their occurrence, mainly because the taimen inhabit areas with low elevations where dams have not been commonly built. Thirty-two stream systems designated as conservation areas for salmonids by the government of Hokkaido had significantly higher levels of both occurrence probability and conservation value for masu salmon than the other stream systems in the island, but that was not the case for the Sakhalin taimen, indicating an inappropriate placing of conservation areas for this species.

**Key words:** damming, gap analysis, masu salmon, predictive habitat models, Sakhalin taimen

はじめに

野生生物の生息適地モデルは、実際に観察された生物の生息状況とその生息地の環境データとの統計的関係式を基に、生物情報が不明な地域に対してもその生物の生息確率を推定するモデルである。近年、リモート・センシングにより取得される地表面デジタルデータの種別は急激に増加し、かつそれらが安価に提供されるようにな

ってきた(例えば Distributed Active Archive Center, NASA, <http://daac.gsfc.nasa.gov/>; 財団法人リモート・センシング技術センター, <http://www.restec.or.jp/>)。また地形や気象をはじめとして、さまざまな空間データが国や地方自治体レベルで盛んに電子化され、インターネットによる一般公開も進んできている(例えば ESRI, <http://www.esri.com/data>; 国土地理院, <http://www.gsi.go.jp/>)。容易に収集可能となった環境要因を基に、これまで定量的把握の難しかった生物生息状況を、面的かつ広範囲に推定できる生息適地モデルは、野生生物の保護・管理計画や自然

2005年3月3日受付, 2005年10月18日受理

\* e-mail: [michio@nies.go.jp](mailto:michio@nies.go.jp)

再生などへの応用が期待され、社会的な需要も高まっている。それゆえ生息適地モデルに関する理論的研究はこれまで盛んに行われ（例えば Nicholls 1989; Legendre 1993; Augustin *et al.* 1996; Lek *et al.* 1996; Fielding & Bell 1997; Gumpertz *et al.* 1997; Guisan & Zimmermann 2000; Manel *et al.* 2001; De'ath 2002; Lichstein *et al.* 2002; Olden & Jackson 2002; Olden *et al.* 2002), それを野外で得られた生物データに実際に応用する例も増えてきている（例えば Knapp & Preisler 1999; Castella *et al.* 2001; Oberdorff *et al.* 2001; Joy & Death 2002; Lobo & Martín-Piera 2002; Pess *et al.* 2002; Fernández *et al.* 2003; Knapp *et al.* 2003).

しかし、これまでの生息適地モデルの活用例を見ると、その目的がたとえ野生生物の保護・管理にあっても、単に生物の潜在的な生息可能地域を推定し、それを地図に表示するだけに留まっているものが多い。本論文では、生息適地モデルのこれまでの一般的利用法から一步踏み出し、1) 生息環境の人為改変の影響評価、そして2) 野生生物の保全地域の評価への適用可能性について検討した。生息環境の人為改変に対する評価では、北海道全域を対象に、サクラマス (*Oncorhynchus masou*) に対するダムによる河川分断の影響を解析した。また北海道で保護水面に指定されている32水系 (Fig. 1A) が、サクラマスならびに同じくサケ科魚類のイトウ (*Hucho perryi*) の保護にどの程度貢献しているのか、ギャップ分析 (Scott *et al.* 1993) による評価を行った。

サクラマスは東日本を中心に広く分布し、北海道でも河川上流から下流まで比較的広い生息域をもつ。道内のサクラマス個体群は水産資源保護法によって指定された上記保護水面を中心に手厚く保護されており、増養殖された稚魚の放流も行われてきた (桑田 1963; 林中 1968)。北海道のサクラマスは少なくともメスに関しては、ほとんどすべてが溯河回遊型の生活史を有する (Kato 1991)。また他のサケ科魚類と同様、その産卵場所は一般に河川上流に位置する。そのためサクラマス資源に対するダムによる流域分断の影響は、通し回遊魚の中でも特に著しいものであることが予想される。その影響がどの地域で、どれくらいの規模で生じているかを定量的に把握することは、水産資源保護の観点から特に重要な課題である。

日本では北海道にのみ生息する大型のサケ科魚類イトウは生息数と生息域の急速な減少により、その存続はきわめて危機的な状況に瀕している (小宮山 1997; 福島 1998)。本種は環境省によるレッドデータブックでは絶滅危惧IB類に、また北海道レッドリストでは絶滅危機種に位置づけられてもいる。北海道では、南限系統群の保護

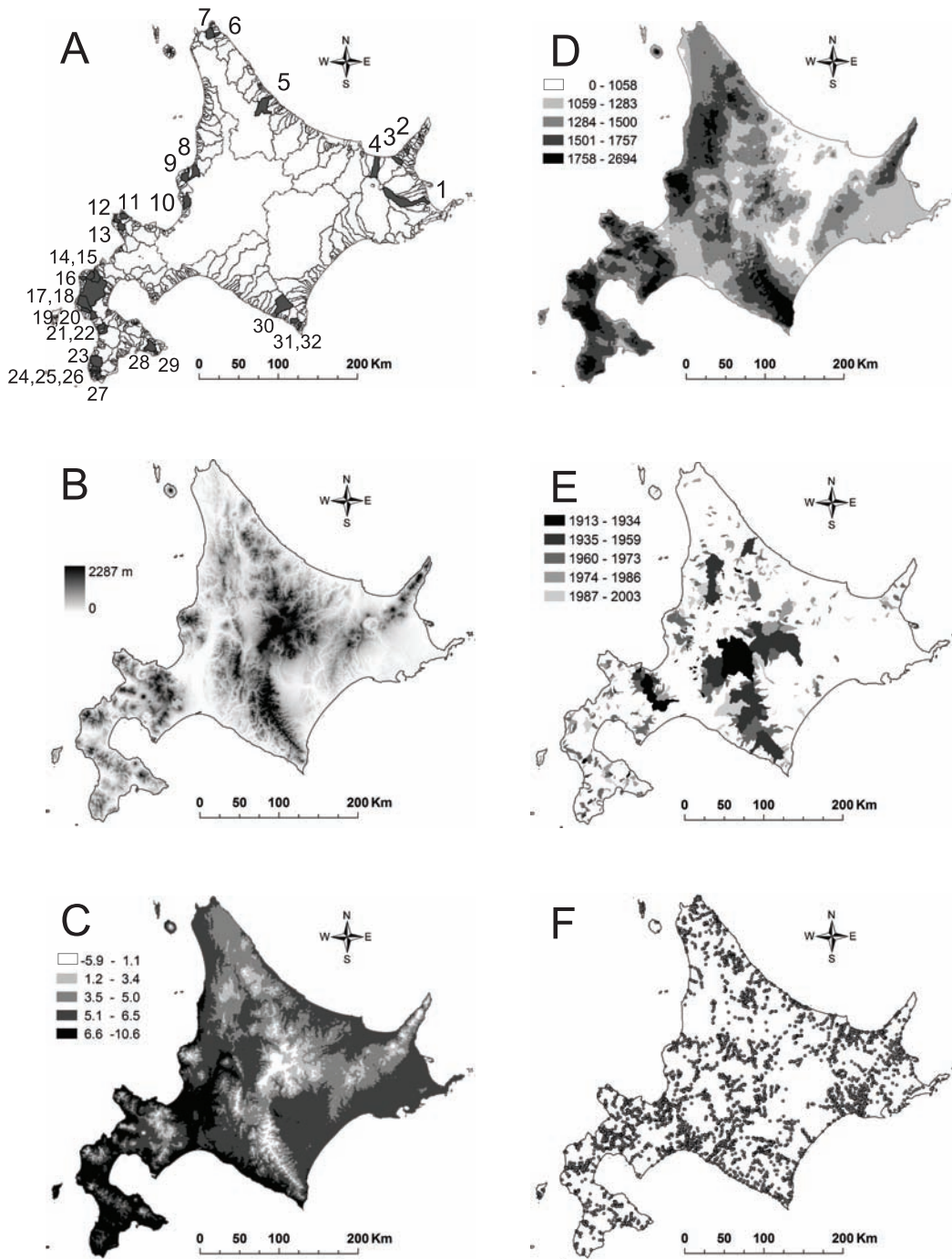
を目的として利別川、また北限系統群の保護を目的として増幌川と幌内川の計3つの保護水面 (Fig. 1A) において本種の生息状況のモニタリングが継続されている。しかしサクラマスと違い水産資源でないことから積極的な保護の手立ては講じられていない。まずは既存の保護水面を維持することが、イトウ保護にどの程度貢献しうるかについて、科学的に評価する必要がある。

## 方 法

### 調査地域

調査対象地域である北海道の面積 (北方領土を除く) は78,423 km<sup>2</sup>であり、流域面積14,330 km<sup>2</sup>の石狩川を筆頭に1,500あまりの河川流域から構成される (北海道土木協会 1995)。火山活動が盛んな北海道は、東の知床から屈斜路・阿寒・大雪・十勝にかけて、また石狩低地帯を隔てて胆振・後志にかけて火山が連なる (石城・福田 1994)。また日本最大の湿原である釧路湿原をはじめ、サロベツ、霧多布、勇払など数多くの湿原や原野がある。このように起伏に富んだ多様な地形を持つことが北海道の自然環境の最大の特徴であろう (Fig. 1B)。一方、北緯41度21分から45度31分の高緯度に位置し、年平均気温が約5.1度 (国土地理院が提供する国土数値情報の全道平均値) と寒冷な土地であることも特徴としてあげられる。しかし一様に寒冷なわけではなく、渡島半島から東に日高、襟裳岬にかけての地域と北に日本海沿岸地域では、年平均気温は6度を超え、比較的温暖な気候をもつ (Fig. 1C)。年降水量の分布は、渡島半島や道北にかけての日本海側、また日高山脈で1,500 mmを超える多雨地域が見られるが、オホーツク海に面した地域から十勝平野にかけて1,000 mmを下回る (Fig. 1D)。

日本では原生的な自然が多く残ることで知られる北海道であるが、過去100年あまりの開拓の歴史を通じて自然環境は一貫して改変されてきた。捷水路などの河川改修工事によって多くの河川下流は直線化・護岸化されており、水際線の人工化率は20%弱に達している (環境庁 2000)。また河川工作物によっていたるところで河川が分断されている。道内には167基のダム (河川法で定義された堤高15 m以上の構造物) と約1,040基の砂防ダムが設置されている (それぞれ2000年現在の北海道河川課及び砂防災害課資料。以降、両者を総称してダムと呼ぶ)。これらダムによって海から分断された流域は全道にパッチ状に分布する (亀山ほか 2004; Kameyama *et al.* 2004)。入植の歴史の古い石狩川流域などでは、20世紀初頭に造



**Fig. 1.** Study area, Hokkaido, showing A) 32 stream systems designated as the conservation areas of fisheries resources: 1. Nishibetsu, 2. Onnebetsu, 3. Okushibetsu, 4. Yanbetsu, 5. Horonai, 6. Shimonaefuturo, 7. Masuhoro, 8. Nobusya, 9. Syokanbetsu, 10. Atsuta, 11. Syakotan, 12. Yobetsu, 13. Furuu, 14. Tomari, 15. Chihase, 16. Sukki, 17. Toshibetsu, 18. Futuro, 19. Usubetsu, 20. Kenichi, 21. Toppu, 22. Hime, 23. Ishizaki, 24. Ookamotsu, 25. Kokamotsu, 26. Mogusa, 27. Oyobe, 28. Shiodomari, 29. Haraki, 30. Hidakahorobetsu, 31. Nikanbetsu, and 32. Utabetsu Rivers, B) elevation above sea level (m), C) mean annual air temperature (Celsius), D) mean annual precipitation (mm), E) drainage basins fragmented by damming (years in AD), and F) the locations of fish survey sites recorded in HFish.

られたダムに分断された流域も見られる (Fig. 1E). また建設年度はそれほど古くないが, 日高山脈西方に 1950-60 年代にかけて大型のダムが多数建設されていることも注目される.

### 淡水魚類データベース (HFish)

北海道には 60-70 種ほどの淡水魚が生息するが, その半数近く (29 種) は, 一生の間に海と川を行き来する通し回遊魚である (後藤 1994). そのため北海道の淡水魚類相は, ダムによる河川分断の影響を被り易い.

北海道では過去半世紀の間に少なくとも 6,674 件の魚類調査が行われている (Fig. 1F). この数は, 自然環境保全基礎調査 (環境庁 1979, 1988, 1994) や河川水辺の国勢調査 (リバーフロント整備センター 1992-1997), サケマス保護水面管理事業調査 (北海道立水産孵化場 1983-1999) の調査データ, さらに国や道による環境アセスメント等の報告書や論文からのデータをひとつのデータベースに統合して GIS で解析可能な形式に整備した結果の集計値である. このデータベース (HFish と呼ぶ) の収録文献数は計 881 あり, 収録したデータの取得年代は 1953-2003, 調査時期は主に 6-10 月 (90% 以上) である. 調査地点 (6,674 地点) は河口から標高 1,400 m までの河川湖沼に分布する. ただし, これらの地点を標準地域メッシュコードの 3 次メッシュ (約 1 km<sup>2</sup>) に統合すると, 調査地点を含むメッシュの総数は 3,801 に大幅に減少する. これは調査地点の多くが空間的に偏在しており, 北海道全域に均等に分布していないことを示唆している (Fig. 1F).

## 統計解析

### モデル

本研究で使用した生息適地モデルは, ロジスティック回帰を用いた一般化加法モデル (Generalized Additive Model; GAM), つまり一般化線形モデルの線形予測部分を平滑化関数の和で置き換えたものであり (Hastie & Tibshirani 1990)

$$\text{logit } P = \alpha + \sum_{i=1} f_i(X_i) \quad (1)$$

と表すことができる. ここで  $P$  はサクラマスまたはイトウの生息確率である (ただしその観測値は「いる/いない」という 2 値の論理値).  $\alpha$  は定数項,  $f$  は平滑化関数 (ここでは自由度 = 4 のスプライン関数) とし, 説明変数  $X_i$  は採捕地点におけるさまざまな環境要因 (後述) である.

GAM は一種のノンパラメトリック回帰であり, 説明変数と応答変数との間の非線形関係を記述する能力が高い (Hastie & Tibshirani 1990).

### 変数

北海道の淡水魚の 1 地点あたりの生息種数はその地点を中心に半径約 6 km の範囲まで正の自己相関を示す (福島 2005). また個々の魚種の出現パターンもこれと同程度の空間スケールで自己相関を持つことが予想される. このように空間的な自己相関を持ち, 独立性が低いデータをそのまま回帰分析などの統計解析に用いることは, ほとんどの統計検定を無効にする (例えば, 真のモデルよりも多くの説明変数を誤って有意とみなしてしまう. Legendre 1993). そこで, 本研究では目的変数 (HFish) の中で, 地点ごとに記録されたサクラマスとイトウの採捕結果と説明変数 (3 次メッシュごとの環境要因など) を 36 km<sup>2</sup> (6 km × 6 km) の面積を持つひとまわり大きなメッシュに統合することとした. そして, 6 km メッシュの中で累積される採捕記録が 1 件以上であれば目的変数を 1 とし, それ以外ならば 0 とした (全サンプル数は 3910. ただし同一メッシュでも調査年が異なるものは別サンプルとして扱った). また, 説明変数の中で地形や気候に関する環境要因については 6 km メッシュ内の平均値を用いた.

GAM に使用した説明変数の中で標高 (*ELEV*), 最大傾斜角 (*SLOP*), 年平均気温 (*AIR*), 年平均降水量 (*RAIN*), 最大積雪深 (*SNOW*), 流域人口 (*POP*) までの変数は国土数値情報 (標高・傾斜度メッシュ G04-56M, 気候値メッシュ G02-62M) からデータを取得した (Table 1). また調査件数 (*VISIT*), 調査年 (*YEAR*) と UTM 座標値 ( $X, Y$ ) は HFish から求めた. ダムによる分断の有無 (*DAM*) 及び分断後の経過年数 (*TDAM*) については流域分断年と魚類調査年との時間的な前後関係から求めた. なおすべてのダムに対して魚道が付設されているか否かの一元化された情報は存在しないため, 本研究では魚道の有無は考慮していない.

説明変数の有意性は, その変数をモデルから除外した時の乖離度 (deviance) の変化量を対数尤度比検定で評価した. *ELEV*, *SLOP*, *POP*, *AREA* については対数変換したものを変数に使用した. また, *ELEV* と *SLOP* は高い正の相関 ( $r=0.748$ ) を示したため, この 2 つの変数をモデルに同時には使用しないことにした.

UTM の  $XY$  座標値は, 環境要因だけでは説明できない地史的あるいは人為的要因 (漁獲圧, 放流など) などによる傾向面 (trend surface) を説明する上で有用である

**Table 1.** The candidates of predictor variables used for the stepwise procedure for the generalized additive models of masu salmon and Sakhalin taimen.

Variable	Description
<i>ELEV</i>	Average log-transformed elevation of grid
<i>SLOP</i>	Average log-transformed hill slope of grid
<i>AIR</i>	Estimated annual air temperature
<i>RAIN</i>	Estimated annual rainfall
<i>SNOW</i>	Maximum snow fall
<i>POP</i>	Log-transformed population of a drainage basin
<i>AREA</i>	Log-transformed drainage area
<i>VISIT</i>	Number of fish survey per year and 6-km grid
<i>YEAR</i>	Fish survey year
<i>DAM</i>	Whether dammed or not
<i>TDAM</i>	Years after damming
<i>X</i>	X UTM-coordinate
<i>Y</i>	Y UTM-coordinate

(Legendre & Legendre 1998). しかし限られた流域で局所的に観察されている絶滅危惧種イトウに対し、その生息域を傾向面解析によって厳密に特定することは、ひとつ間違ふとさらなる個体数の減少を招く恐れもある。このためXY座標による傾向面を説明変数に用いるのはサクラマスだけにとどめ、イトウのモデルへの使用は控えることとした。

#### モデル選択とモデル評価

説明変数のモデルへの選択はステップワイズ法を用い、AIC (Akaike Information Criteria) を最大に低下させる変数から順に採用した。このとき、各変数は線形関数かスプライン関数の2つの選択肢を持たせ、その選択もAICを基準にして行った。

サクラマスとイトウのモデルの推定能力を評価するために、次のような交差確認 (cross-validation) を行った。まず、全サンプルをランダムに10分割し、全体の10分の9のサンプルを用いてモデルを構築した。次に、残りの10分の1のサンプルについてそのモデルを使って生息確率を推定するという作業を10回繰り返すことで、全サンプルの生息確率の推定値を得た。この一連の作業を合計10回繰り返して10組の推定値データセットを用意した後、これらの平均値を求めて1組のデータセットを得た。これらの推定値は0から1までの確率 ( $P$ ) であり、一方の観測値は0または1の論理値である。ここでは単純に  $P=0.5$  をしきい値にして「いる／いない」を決めるのではなく、0から1までを200分割してそれぞれの  $P$  値に対して推定の感度 (sensitivity) と特異度 (specificity) を計算し、その和が最大となる時の  $P$  値をしきい

値に採用した (Manel *et al.* 2001)。またその時の kappa 値 (Fielding & Bell 1997) を求めた。

#### 生息適地モデルに基づいた保護水面の評価

全道の3次メッシュデータをサクラマスとイトウのそれぞれのモデルに代入して、北海道全域の潜在的な生息確率を求めた。さらに、全道を574水系 (国土地理院発行の25,000分の1地形図に河川として記載された水系に相当する) に分割し、水系ごとに2種の生息確率の平均値を求めた。また3次メッシュ単位で求められた生息確率の水系内での合計値をその種に対する保全指標値として算出した (Filipe *et al.* 2004)。その上で、全道に現在32水系指定されている保護水面 (Fig. 1A) のサクラマスとイトウの生息確率及び保全指標値が、他の河川水系と比べて高い順位にあるかどうかを Mann-Whitney 検定 (片側検定) を用いて評価した。

## 結果

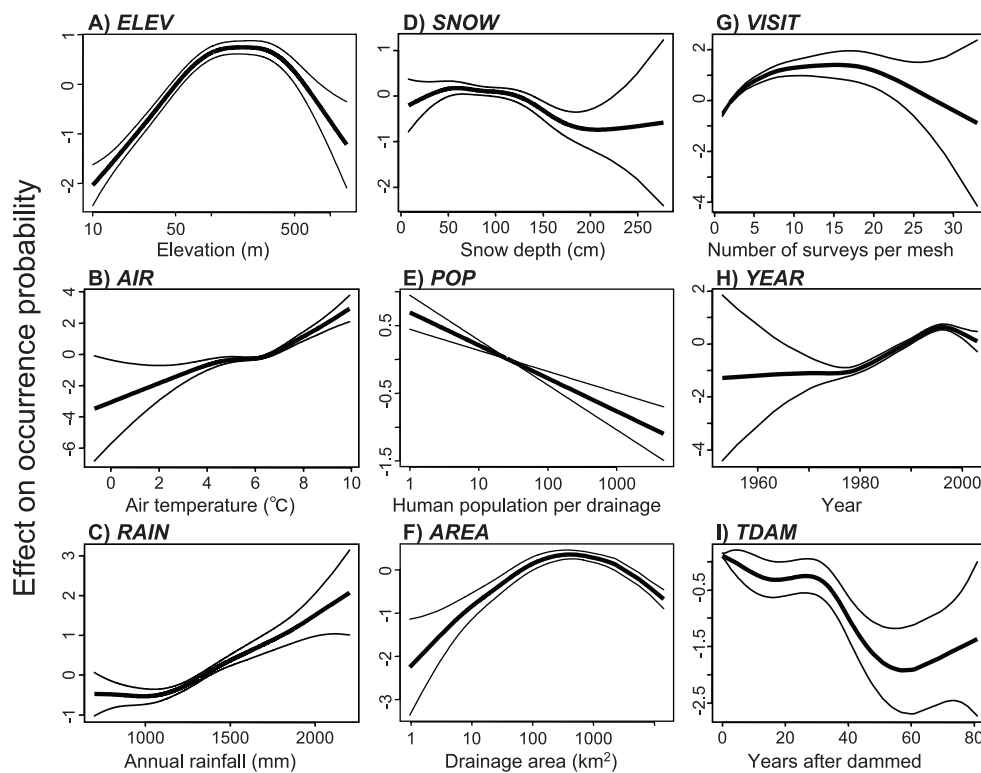
### サクラマス

サクラマスの生息適地モデルは以下のものが選択された。

$$\begin{aligned} \text{logit } P = & \alpha + f(\text{ELEV}) + f(\text{AIR}) + f(\text{RAIN}) \\ & + f(\text{SNOW}) + \text{POP} + f(\text{AREA}) + f(\text{VISIT}) \\ & + f(\text{YEAR}) + f(\text{TDAM}) + f(\text{Y}) + f(\text{X*Y}) \end{aligned}$$

ただし、 $X*Y$  はXY座標値の交互作用を意味する。

サクラマスの生息確率は標高200-300m付近で最も高くなり (Fig. 2A)、気温・降水量の上昇とともに生息確率も上がるが (Fig. 2B, C)、積雪深の大きいところでは低下する (Fig. 2D)。また、他の変数と比べて相対的な寄与率は低いものの流域人口の増加とともに生息確率の低下する傾向が見られる (Fig. 2E)。流域面積では1,000 km<sup>2</sup> 弱の中規模流域において生息確率が高いことが示された (Fig. 2F)。当然、メッシュあたりの調査件数が多ければ確率は上昇する (Fig. 2G;  $\text{VISIT} > 20$  で下降するように見えるがその信頼限界の幅は広い)。さらに1980年代から2000年まで生息確率が急激に上昇している (Fig. 2H)。これは80年代に電気ショックが魚類調査に導入されるなど、時代とともに魚類の採捕効率が向上したことを反映している可能性が高い。ダムの影響としては、単にダムによって分断されたか否か ( $\text{DAM}$ ) ではなく、ダムで分断されてからの経過年数 ( $\text{TDAM}$ ) がサクラマスの生息確率を有意に左右している (Fig. 2I;  $p < 0.0000$ )。その関係から、分断後30年あたりから急激に生息確率の



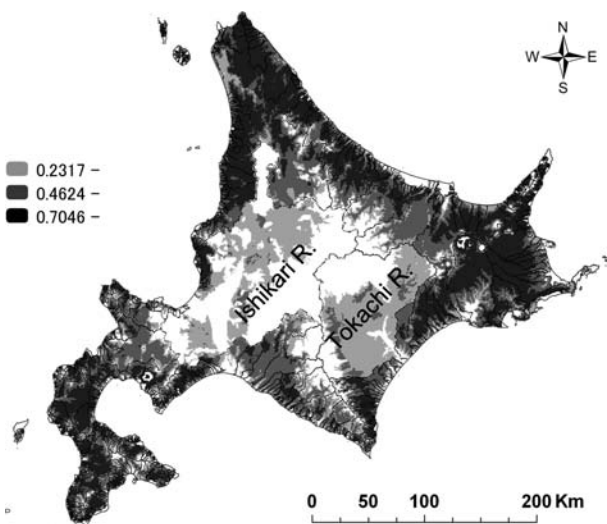
**Fig. 2.** The additive logistic fit (thick line) of the occurrence probability of masu salmon to the predictor variables incorporated in the generalized additive model. The pointwise  $2 \times$  standard-error bands (thin line) are also shown, indicating approximate 95% confidence intervals. The fitted values for each function are adjusted to average zero. Refer to Table 1 for the abbreviations of variable names.

低下が顕著であることが分かる。

次にこのモデルを3次メッシュデータにあてはめ、サクラマスの生息確率を全道的に推定した (Fig. 3)。その結果、本種は流域面積の大きな石狩川および十勝川流域で生息確率が低いものの、それ以外の北海道一円の沿岸地域には高密度で分布することが示された。

このモデルは生息確率  $P=0.462$  をしきい値として「いる／いない」の判定をしたときの感度+特異度が最大となり、その時の  $kappa$  値は 0.536 と比較的高い値となる (Table 2)。実際はいるのに「いない」とする誤分類 (378 例)、また反対にいないのに「いる」とする誤分類 (531 例) はほぼ同程度の値である (Table 3)。

仮に北海道に1基もダムが無かった場合、サクラマスの生息状況はどうであったらうか。この仮想的な生息確率分布は、上式において  $TDAM$  の値を0とおくことで求まる。そして  $TDAM$  を含めたモデル結果 (Fig. 3) との差分をメッシュごとに計算すれば、ダムに由来する生息確率の低下量を定量化できる (Fig. 4)。この図から、ダムの影響を受けている地域が全道にパッチ状に分布す



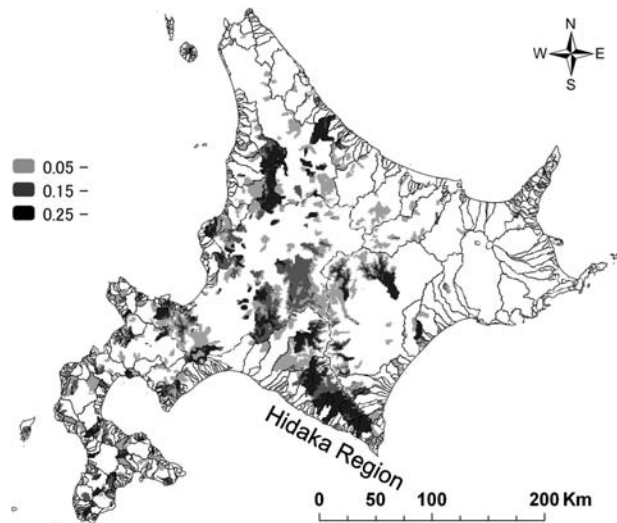
**Fig. 3.** The predicted distribution of masu salmon in Hokkaido showing occurrence probabilities estimated by the generalized additive model fitted to the environmental variables derived from the third-order standardized mesh code data.

**Table 2.** The summary of the best generalized additive models for masu salmon and Sakhalin taimen.

	Null deviance	Residual deviance	Model df	Sensitivity + specificity	Threshold <i>P</i>	Kappa
Masu salmon	5419.5	3775.3	45.3	1.536	0.462	0.536
Sakhalin taimen	811.4	495.3	22.4	1.700	0.023	0.149

**Table 3.** The confusion matrices of the best generalized additive models for masu salmon and Sakhalin taimen based on threshold probabilities that maximize the sum of sensitivity and specificity (see Table 2).

		Observed	
		+	-
Masu salmon Predicted	+	1547	531
	-	378	1454
Sakhalin taimen Predicted	+	73	648
	-	11	3178



**Fig. 4.** The predicted loss of occurrence probability for masu salmon due to habitat fragmentation caused by damming.

ること、特に著しく影響を受けた流域が日高山脈の西側や石狩川支流雨竜川上流などに分布することが分かる。

**イトウ**

イトウの生息適地モデルは以下のものが選択された。

$$\text{logit } P = \alpha + f(\text{ELEV}) + f(\text{AIR}) + \text{RAIN} + f(\text{SNOW}) + f(\text{POP}) + \text{AREA} + f(\text{VISIT})$$

応答関数の挙動をみると、説明変数の中では標高の影響が大きく、標高数 10 m 以下の低地が主な分布域であることを示す (Fig. 5A; 狭い信頼限界と大きな y 軸の変化に注目)。また寒冷な気候帯に分布する傾向も認められる (Fig. 5B)。一方、サクラマス同様、降水量、積雪深、流域人口、流域面積、また調査件数がイトウの生息確率にもほぼ同じような影響をもたらしている (Fig. 5C, D, E, F, G)。しかし、ダムによる分断や調査年の影響は検出されていない。そもそもイトウの生息する低地帯に河川内横断工作物がほとんど建設されておらず、ダムの影響を評価するには無理がある。

全道におけるイトウの主な生息適地は、道北地方からオホーツク海沿岸に道東の根釧原野まで、そして十勝川下流域などに分布する (Fig. 6)。いずれも標高が低く、なだらかな地形を持つ地域である (Fig. 1B)。このモデルでは、イトウの過去の採捕記録が乏しい (84 メッシュ) ことから、生息確率  $P=0.023$  ときわめて小さなきい値において感度+特異度が最大化される。しかしこの場合、実際はいないのに「いる」と推定する誤分類がかなり多くなり (648 例)、kappa 値は 0.149 と小さい (Tables 2 & 3)。

**保護水面の評価**

北海道の主な河川水系 (574 水系) のサクラマスとイトウの平均生息確率を大きいものから小さいものまでランク付けしてプロットし、保護水面に指定された 32 水系 (1~32, Fig. 1A) をあわせて示した (Fig. 7A)。この図で保護水面は全体的に上方にプロットされる傾向がある。つまりサクラマスの保護水面における生息確率は、全道の他の水系よりも有意に高い ( $p=0.000$ )。しかし同じ図を横軸、すなわちイトウの生息確率に注目してみると、保護水面におけるイトウの生息確率は全道平均からみて決して高いものではない ( $p=0.773$ )。

一方、各メッシュに求められた生息確率を水系単位に合計した値、すなわち保全指標値についても同様にランク付けを行った (Fig. 7B)。するとサクラマスの保護水面における水準の高さはいっそう際立ったものとなる ( $p <$

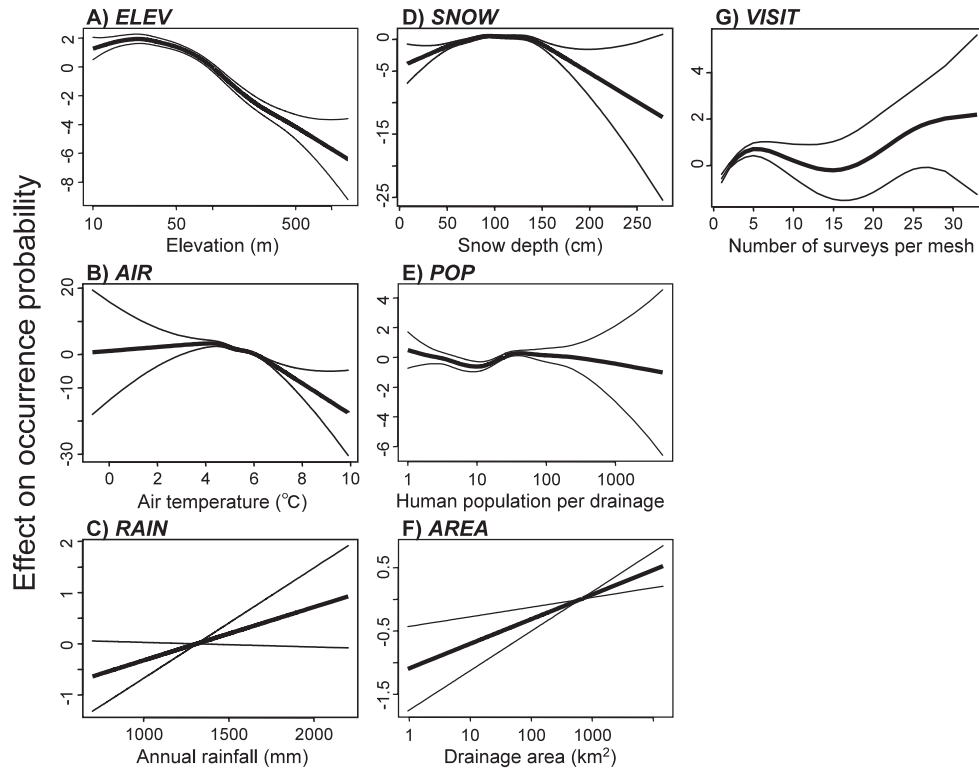


Fig. 5. The additive logistic fit (thick line) of the occurrence probability of Sakhalin taimen. See Fig. 2 for the details.

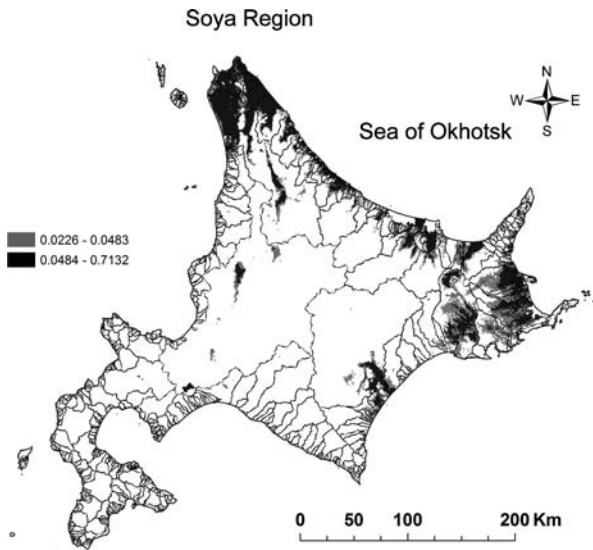


Fig. 6. The predicted distribution of Sakhalin taimen in Hokkaido. See Fig. 3 for the details.

0.000). しかし、イトウに関しては生息確率と同様、保全指標値が保護水面において特に高い傾向は認められない ( $p=0.248$ ).

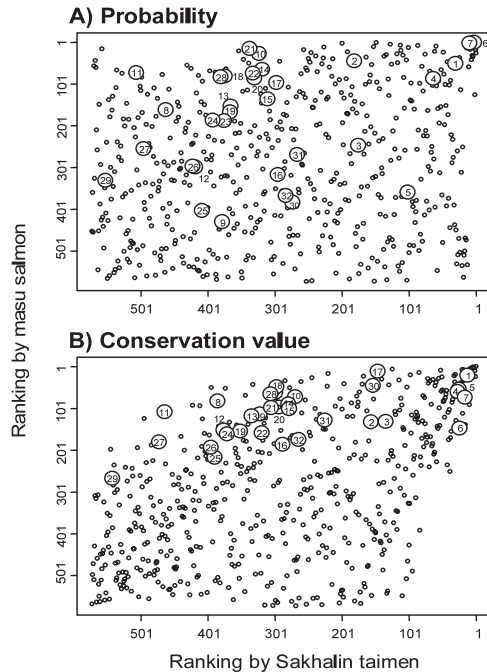
## 考察

### ダムによる分断の影響

北海道のサクラマス分布はダムによる分断の影響を明らかに受けている。その影響の度合いは建設年代の古いダムの上流域ほど大きく、建設後約30年以上経過すると生息確率が著しく低下することが確認された。同じサケ科に属するアメマス (*Salvelinus leucomaenis*) では、溯河回遊型とともに河川残留型個体群も北海道には多いため、ダムで分断され、隔離されてもすぐには絶滅せず、長い年月をかけて遺伝的な劣化を生じ、絶滅確率がしだいに高まることが知られている (Maekawa *et al.* 2001; Morita & Yamamoto 2002; 森田・山本 2004)。一方、北海道のサクラマスについても、1-2年の河川生活期の後に降海すること、またオスに関しては河川残留型個体もごく普通に見られることから (Kato 1991)、ダムによって隔離されても、その後何年間かはダム上流で本種が確認されても不思議ではない。しかし、ダムによって完全に分断されてから30年という長期にわたってサクラマスが個体群を維持できるとは考えにくい。

北海道の河川横断工作物に設けられた魚道は、大正時





**Fig. 7.** The rankings of the 574 major drainage basins of Hokkaido according to A) the mean basin-wide occurrence probability and B) the predicted basin-wide conservation value of masu salmon (ordinate) against Sakhalin taimen (abscissa). The 32 streams designated as conservation areas are numbered from 1 to 32. Refer to Fig. 1A for the stream names.

代から1970年代までの間にわずか26基、それ以降やや増加傾向にあり、年平均7基以上のペースで造られている(高橋・東 1980)。1990年から2001年までの12年間になると、砂防ダムだけで199基の魚道が設けられており、その構造も従来の階段式ではなく流量の変動に対応しやすいアイスハーバー型が半数以上を占めるようになる(北海道砂防災害課資料)。つまり今から30年以前に設置されたダムには魚道のないものがほとんどであるとも言える。たとえ魚道があってもその多くは階段式であり、流量の少ない時には魚類の移動が完全に遮断されてしまうこともある(高橋 1999)。また流木や土砂が堆積し易く、管理の行き届かない河川上流に設置された魚道では本来の機能を発揮しないものも多い(下田 1992)。

分断後30年でサクラマスの生息確率が急激に低下するという解析結果は、魚道の無い(あるいはあっても機能しない)旧式ダム上流ではサクラマスが減少しているものの、建設年度の新しいダム上流では魚道が比較的有效に機能するため、彼らの生息確率が極端に低下しにくいことを反映しているのかもしれない。だとすれば、建

設後30年を経過したダムへの魚道の設置、改良を優先的に検討するなどの保全策が考えられる。

本研究では堤高15m以上のダムと砂防ダムだけを対象に分断の影響を評価したが、河川横断工作物には他にも治山や灌漑を目的とするものなど数多く存在する。そしてこれら工作物によって影響を受けているのはサクラマスだけではなく、広く通し回遊魚がなんらかの影響を受けていると考えるのが自然である(Joy & Death 2001)。中でも、ハゼ科やカジカ科など底生性の両側回遊魚、また回遊性のエビやカニなどへの影響は無視できない(下田ほか 1993; Holmquist *et al.* 1998; March *et al.* 2003)。北海道日高地方では、底生性あるいは小型の通し回遊魚に既存の魚道がほとんど効果を発揮していないことが指摘されている(福島 2005)。

#### 保護水面と希少種の保護

保護水面の32水系は、サクラマスの生息確率、保全指標値ともに全道平均と照らし合わせて、有意にその水準が高いことが分かった。特に生息確率よりも保全指標値でみた場合に、保護水面が際立ってサクラマスに関して高水準に位置していた。これは保護水面の流域面積(幾何平均80.0 km<sup>2</sup>, 95%信頼限界57.9–110.8 km<sup>2</sup>)が道内のそれ以外の水系の流域面積(幾何平均21.9 km<sup>2</sup>, 95%信頼限界19.3–24.8 km<sup>2</sup>)よりはるかに大きいことに起因する( $p=0.0000$ )。

昭和38年から水産庁が手がけた保護水面管理事業のもとで、少しずつ数を増やしてきた保護水面は、もともとサクラマスの生息数・遡上数の多い水系の中から選択的に指定されている(林中 1968)。しかし、保護水面においてすべての魚類の周年禁漁を継続してきたこと、また砂利採取による産卵場の荒廃や横断工作物による親魚の遡上阻害を事前に規制また排除できたことの効果が顕著に現れ、サクラマス資源が維持されてきたのも事実であろう(北海道立水産ふ化場事業課鮭鱒係 1971)。

一方で、本研究が対象にしたもう1種のサケ科魚類、イトウに関しては、保護水面による資源保護の役割が必ずしも十分なものとは言えないことが明白となった。確かに、道東と道北にある5つの保護水面(1. 西別川, 4. 止別川, 5. 幌内川, 6. 下苗太路川, 7. 増幌川)においてはイトウの生息確率や保全指標値が比較的高い(Fig. 7)。しかしHFishによると、保護水面の中では唯一、増幌川において計4尾のイトウが採捕された記録しかない。水産資源保護法によって設定された保護水面は、イトウのような希少種を保護することを優先的な目的としない。しかし、なんらかの保護の手立てを早急に打た

ない限り、本種が北海道から完全に姿を消す可能性も否定できない。

イトウ資源の保護と回復には、治水や農林業に携わる現場の担当者の迅速な対応や有機的な連携が欠かせない(小宮山 1997; 福島 1998)。しかしイトウ個体群の保護を北海道で組織的に行おうとすれば、本研究で得られたモデルなどから潜在的な生息分布をあらかじめ把握し、それに基づいて保全地域を設定することが最も合理的かつ有効であろう。モデルで推定される生物の生息域と、生物の保護を目的として設定された保全地域との面的な乖離を検出し、新たな保全地域を設定したり、既存のものを見直したりするための保全手法をギャップ分析と呼ぶ(Scott *et al.* 1993)。この手法を本研究の結果に応用するならば、例えば次のような保全策が打ち出されよう。推定されたイトウの生息確率がきわめて高く、実際の採捕記録も多い(未発表データ)のは明らかに道北地方(特に宗谷地方)である。この地域の土地利用あるいはスポーツフィッシングなどに対して、手遅れにならないうちになんらかの規制を設けることが、本種にとって最も効果的な保護政策である。

#### 生息適地モデルについて

ギャップ分析をはじめ、野生生物の保護・管理に生息適地モデルを活用するためには、そのモデルの特性や限界を十分に理解しておくことが必要である。本研究で構築した統計モデルは、地域的で特異的な生息分布パターンに完全に対応する柔軟性を備えてはいない。そのため、サクラマスとイトウの生息確率分布図には、明らかに現状と矛盾する地域も少なからず見受けられる(Figs. 3, 6)。例えば、本来通し回遊性の生活史を送るサクラマスは、ダムによって陸封された後、しばしば一生をダム湖とその上流域で過ごすように生活史を変化させることが知られている(前川 1999)。事実、北海道にあるいくつかの大型のダム湖では安定した残留型サクラマス個体群が生息するが(Tamate & Maekawa 2002)、モデルはそれを検出できていない。また本来は標高の低い湿原や原野を流れる河川に生息するイトウであるが、例外的に標高300 mを超える山間部に建設されたダム湖にも比較的安定した個体群を維持することがある(Edo 2000)。これについてもモデルはその存在を検出できなかった。

サケ科魚類では比較的大型で生産力の高いダム湖上流に陸封型個体群が出現する傾向があることから(前川 1999)、ダム湖上流の流域面積やダム湖の貯水量を説明変数に加えることで、生息適地モデルの推定能力を高めることは可能であろう(Morita & Yamamoto 2002)。また

イトウのモデルでも調査地点の位置座標( $X$ ,  $Y$ )を説明変数に加えることで、人工湖などの局所的な分布を正しく推定するモデルを得ることも可能である。ただしその場合、本研究から得られたような、実際には生息が確認されていないが“潜在的に”生息する可能性のある地域(例えばイトウではオホーツク海沿岸など)を予測することは難しい。このように、生息適地モデルは推定精度の高いものの利用価値が必ずしも高いわけではなく、その目的に応じてモデルを開発・適用していくことが肝要である。

#### 謝 辞

本研究を遂行するにあたり酪農学園大学の金子正美助教授、NPO 法人 EnVision の北川理恵氏、北海道環境科学研究センターの高田雅之氏、(社)北海道栽培漁業振興公社の中尾勝哉氏にはデータベース作成等で多大な協力を頂いた。北海道立水産孵化場の卜部浩一氏、北海道大学 COE 研究員の玉手剛博士には資料・文献の収集でお世話になった。ここに記して感謝の意を表したい。

#### 摘 要

1. 生息適地モデルを使って以下の2つの解析を行った。1つは北海道におけるサクラマスの分布に与えるダムによる流域分断の影響解析であり、2つめはサクラマスやイトウなどサケ科魚類の保護を目的として北海道が設定した保護水面が、的確に彼らの生息適地をカバーしているかどうかを見極めるための評価解析である。
2. サクラマスの生息適地モデルには説明変数として標高、気温、降水量、積雪深、流域人口、流域面積、調査件数、調査年、ダム分断後の経過年数、調査地点の位置座標が選ばれた。
3. ダム上流側でのサクラマスの生息確率は分断後、約30年経過すると急激に低下していた。これは古い時代に建設されたダムの多くは魚道がない、あるいは魚道の機能が低いのに対し、近年のダムにはサクラマスに比較的有効な魚道が設置されていることを反映しているのかもしれない。建設後30年を経過するダムへの魚道の設置、改良が強く求められる。
4. ダムの影響を受けてサクラマスの生息確率が低下している地域が全道にパッチ状に数多く分布する。特に著しい影響を受けた地域は、日高山脈西部や石狩川上流部などである。

5. イトウの生息適地モデルには説明変数として標高、気温、降水量、積雪深、流域人口、流域面積、調査件数が選ばれた。

6. イトウの生息確率に対するダムの影響は検出されなかった。しかし、そもそもイトウの主な生息域である湿原や原野にはダム等の工作物がほとんど建設されていないため、その影響評価を行うことには無理がある。

7. 保護水面 32 水系におけるサクラマスの生息確率は全道平均よりも有意に高い。さらに保全指標値で比べると、保護水面における水準の高さはいっそう際立つ。しかしイトウに関しては生息確率、保全指標値ともに保護水面での水準が高いという傾向は認められなかった。イトウ保護のためには既存の保全地域の対応では不十分であり、高密度に生息する地域（例えば宗谷地方）の重点的な保全が提示された。

## 引用文献

- Augustin N.H., Muggleston M.A. & Buckland S.T. (1996) An antologistic model for the spatial distribution of wildlife. *Journal of Applied Ecology* **33**: 339-347.
- Castella E. & others (2001) Macrobenthic invertebrate richness and composition along a latitudinal gradient of European glacier-fed streams. *Freshwater Biology* **46**: 1811-1831.
- De'ath G. (2002) Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology* **83**: 1105-1117.
- Edo K. (2000) The structure and dimensions of redd and egg pockets of the endangered salmonid, Sakhalin taimen. *Journal of Fish Biology* **56**: 890-904.
- Fernández N., Delibes M., Palomares F. & Mladenoff D.J. (2003) Identifying breeding habitat for the Iberian lynx: inferences from a fine-scale spatial analysis. *Ecological Applications* **13**: 1310-1324.
- Fielding A.H. & Bell J.F. (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* **24**: 38-49.
- Filipe A.E., Marques T.A., Seabra S., Tiago P., Ribeiro E., Moreira Da Costa L., Cowx I.G., & Collares-Pereira M.J. (2004) Selection of priority areas for fish conservation in Guadiana River basin, Iberian Peninsula. *Conservation Biology* **18**: 189-200.
- 福島路生 (1998) イトウの生態と生息環境。「魚から見た水環境」(森誠一編), pp.120-130. 信山社サイテック, 東京.
- 福島路生 (2005) ダムによる流域分断と淡水魚の多様性低下—北海道全域での過去半世紀のデータから言えること. *日本生態学会誌* **55**: 349-357.
- 後藤晃 (1994) 川と湖の魚たち—由来と適応戦略。「北海道・自然のなりたち」(石城謙吉・福田正己編), pp.150-166. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Guisan A. & Zimmermann N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**: 147-186.
- Gumpertz M.L., Graham J.M. & Ristaino J.B. (1997) Autologistic model of spatial pattern of *Phytophthora* epidemic in bell pepper: effects of soil variables on disease presence. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* **2**: 131-156.
- Hastie T. & Tibshirani R. (1990) *Generalized Additive Models*. Chapman & Hall, London.
- 北海道土木協会 (1995) 北海道河川一覧 (平成 7 年改訂). 社団法人北海道土木協会, 札幌.
- 北海道立水産孵化場 (1983-1999) 昭和 58 年度—平成 11 年度サケ・マス保護水面管理事業調査実績書. 北海道恵庭市.
- 林中信男 (1968) サケ・マス保護水面管理事業の効果. *魚と水* **3**: 8-10.
- 北海道立水産ふ化場事業課鮭鱒係 (1971) 北海道内水面漁業調整規則の一部改正及び資源保護水面等の指定変更について. *魚と水* **6**: 18-19.
- Holmquist J.G., Schmidt-Gengenbach J.M. & Yoshioka B.B. (1998) High dams and marine-freshwater linkages: effects on native and introduced fauna in the Caribbean. *Conservation Biology* **12**: 621-630.
- 石城謙吉・福田正己 (1994) 北海道・自然のなりたち, pp. 207. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Joy M.K. & Death R.G. (2001) Control of freshwater fish and crayfish community structure in Taranaki, New Zealand: dams, diadromy or habitat structure? *Freshwater Biology* **46**: 417-429.
- Joy M.K. & Death R.G. (2002) Predictive modelling of freshwater fish as a biomonitoring tool in New Zealand. *Freshwater Biology* **47**: 2261-2275.
- Kameyama S., Fukushima M., Shimazaki S., Takada M. & Kaneko M. (2004) The watershed fragmentation by dams and its impacts on freshwater fishes, In: *GIS - The Language of Geography ESRI Map Book Volume 19*. (ed. Nancy Sappington), pp. 89. ESRI Press, California.
- 亀山哲・福島路生・島崎彦人・高田雅之・金子正美 (2004) 流域圏環境管理のための GIS の活用—河川構造物による流域の分断化と河川生態への影響—. *資源環境対策* **40**: 41-47.
- 環境庁 (1979) 第 2 回自然環境保全基礎調査 動物分布調査報告書 [淡水魚類].
- 環境庁 (1988) 第 3 回自然環境保全基礎調査 動植物分布調査報告書 淡水魚類.
- 環境庁 (1994) 第 4 回自然環境保全基礎調査動植物分布調査報告書 淡水魚類.
- 環境庁 (2000) 第 5 回自然環境保全基礎調査 河川調査報告書.
- Kato F. (1991) Life histories of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*). In: *Pacific Salmon Life Histories*. (eds. C. Groot and L. Margolis), pp. 447-520. UBC Press, Vancouver.
- Knapp R.A. & Preisler H.K. (1999) Is it possible to predict habitat use by spawning salmonids? A test using California golden trout (*Oncorhynchus mykiss aguabonita*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**: 1576-1584.
- Knapp R.A., Matthews K.R., Preisler H.K. & Jellison R. (2003) Developing probabilistic models to predict amphibian site occupancy in a patchy landscape. *Ecological Applications* **13**: 1069-1082.
- 小宮山英重 (1997) イトウ *Hucho perryi* (Brevoort)。「日本の希少淡水魚の現状と系統保存—よみがえれ日本産淡水魚—」

- (長田芳和・細谷和海編), pp.22-35. 緑書房, 東京.
- 桑田治 (1963) さげます保護水面管理事業について. 魚と卵 **101**: 8.
- Legendre P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* **74**: 1659-1673.
- Legendre P. & Legendre L. (1998) *Numerical Ecology* Second English edition. Elsevier, Amsterdam.
- Lek S., Delacoste M., Baran P., Dimopoulos I., Lauga J. & Aulagnier S. (1996) Application of neural networks to modeling nonlinear relationships in ecology. *Ecological Modelling* **90**: 39-52.
- Lichstein J. W., Simons T. R., Shiner S. A. & Franzreb K. E. (2002) Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs* **72**: 445-463.
- Lobo J. M. & Martín-Piera F. (2002) Searching for a predictive model for species richness of Iberian dung beetle based on spatial and environmental variables. *Conservation Biology* **16**: 158-173.
- 前川光司 (1999) 溪流魚の生態と砂防工事の影響. 「溪流生態砂防学」(太田猛彦・高橋剛一郎編), pp. 89-105. 東京大学出版会, 東京.
- Maekawa K., Koseki Y., Iguchi K. & Kitano S. (2001) Skewed reproductive success among male white-spotted charr landlocked by an erosion control dam: Implications for effective population size. *Ecological Research* **16**: 727-735.
- Manel S., Williams H. C. & Ormerod S. J. (2001) Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology* **38**: 921-931.
- March J. G., Benstead J. P., Pringle C. M. & Scatena F. N. (2003) Damming tropical island streams: problems, solutions, and alternatives. *BioScience* **53**: 1069-1078.
- Morita K. & Yamamoto S. (2002) Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations. *Conservation Biology* **16**: 1318-1323.
- 森田健太郎・山本祥一郎 (2004) ダム構築による河川分断化がもたらすもの. 「サケ・マス生態と進化」(前川光司編), pp. 281-312. 文一総合出版, 東京.
- Nicholls A. O. (1989) How to make biological surveys go further with generalized linear models. *Biological Conservation* **50**: 51-75.
- Oberdorff T., Pont D., Hugueny B. & Chessel D. (2001) A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers: a framework for environmental assessment. *Freshwater Biology* **46**: 399-415.
- Olden J. D. & Jackson D. A. (2002) A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions. *Freshwater Biology* **47**: 1976-1995.
- Olden J. D., Jackson D. A. & Peres-Neto P. R. (2002) Predictive models of fish species distributions: A note on proper validation and chance predictions. *Transactions of the American Fisheries Society* **131**: 329-336.
- Pess G. R., Montgomery D. R., Steel E. A., Bilby R. E., Feist B. E. & Greenberg H. M. (2002) Landscape characteristics, land use, and coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) abundance, Snohomish River, Wash., U. S. A. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 613-623.
- リバーフロント整備センター (1992-1997) 平成4-9年度河川水辺の国勢調査 [河川版].
- Scott J. M., Davis F., Csuti B., Noss R., Butterfield B., Groves C., Anderson H., Caicco S., Derchia F., Edwards T. C., Ulliman J. & Wright R. G. (1993) Gap analysis - a geographic approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monographs* **123**: 1-41.
- 下田和孝 (1992) ダムおよび魚道が淡水魚類の流程分布に与える影響. 北海道大学大学院環境科学研究科, 修士論文.
- 下田和孝・中野繁・北野聡・井上幹生・小野有五 (1993) 知床半島における河川魚類群集の現状一特に人間活動の影響を中心に一. 北海道大学大学院環境科学研究科邦文紀要 **6**: 17-27.
- 高橋剛一郎 (1999) 溪流魚から見た河川—ダムによってしめ出される溪流魚たち. *科学* **69**: 1036-1040.
- 高橋剛一郎・東三郎 (1980) 遡河魚の生活史と魚道問題. 日本林学会北海道支部講演集 **29**: 194-196.
- Tamate T. & Maekawa K. (2002) Individual growth and phase differentiation of lacustrine masu salmon, *Oncorhynchus masou*, under artificial rearing conditions. *Ichthyological Research* **49**: 397-400.