

河川基金助成事業

「河川－水路ネットワークと生息場環境が氾濫
原性魚類に与える影響解明」

助成番号：2019 - 5211 - 025

国立研究開発法人土木研究所
専門研究員 末吉 正尚

2019 年度

1. はじめに

河川の氾濫によって形成される湿地的環境である氾濫原には、河川内の生態系とは異なる特有の生態系が成り立っている。河川と氾濫原を行き来することで生活史を全うする生物も存在し、河川氾濫原のつながりを維持することが淡水生物の多様性保全に重要な要素となる (Tockner et al. 1999)。しかしながら、これらの氾濫原環境は、堤防の建築や土地開発によって河川とのつながりだけでなく面積自体も縮小しつつあり、多くの氾濫原生成物が絶滅の危機に瀕している (Tockner & Stanford 2002)。我が国においても古くから親しまれてきた代表的な氾濫原生物であるドジョウが環境省レッドリスト2018 (環境省 2018) に登録されるなど、氾濫原生態系の劣化は進む一方である。稲作によって維持されてきた水田水路は、自然の氾濫原生態系の代替地として我が国の氾濫原生態系を古くから守ってきた。また水路の形成する水系ネットワークが、減少した河川と氾濫原のつながりを補償する効果をもつことも既存研究で報告されてきた (Ishiyama et al. 2014)。このように重要な役割を担ってきた水田水路環境も、圃場整備や人口減少に伴う耕作放棄などによって劣化・消失しつつあり、里山景観を再生・維持すること自体が大きな課題となっている。

これらの課題に対して、国や自治体も対策を打ち出しており、例えば国土形成計画 (国土交通省 2015) や生物多様性国家戦略2012-2020 (環境省 2012) では「生物の生息場と移動経路からなる生態系ネットワークの形成」が推進されている。岐阜県では、河川と稲作農地における水域ネットワークを再生させる「清流の国ぎふ・水みちの連続性連携検討会」が行政施策として実施されており、魚道設置など様々な事業が行われている。また、近年頻発する集中豪雨に対する防災事業として、遊水地の機能が見直されてきており、全国各地で新規造成が検討されている。平水時の遊水地は、水田水路 (例. 大久保遊水地)、池沼・湿地的環境を有する自然公園 (例. 渡良瀬遊水地)、グラウンドなどのレクリエーション機能を有する多目的遊水地 (例. 鶴見川多目的遊水地) など多様な用途での利用が可能であり、遊水地の造成は氾濫原環境の保全・再生のチャンスともいえる。これらの取り組みを進めていくうえで重要なのは、どの程度河川—氾濫原のつながりを維持するべきなのか (堰の高さなど)、どのような生息環境 (水深、流速、湿地面積) が必要なのかといった管理者が判断するための定量的な情報である。しかしながら、個々の堰と水生生物の遡上関係を調べた事例的研究は存在するが、様々な農水路に適用可能な汎用的な成果はわずかである (例. Fukuda et al. 2011; Onikura et al. 2012)。その理由として、水路の分断状況や環境を評価する上での基礎情報が不足していることがあげられるだろう。例えば、河川のラインデータは国土数値情報で公開されているが、農水路のラインデータは公開されておらず、水路内の堰の情報も整備されていない。一部、地域によっては部分的に整備されていることもあるが、データ量が少ないのが現状である。

本研究では、岐阜県木曾川、揖斐川、長良川水系の約100の水田帯で調査された魚類・環境データと水田帯に存在する全水路網と堰の位置情報を電子化することで、農水路の分断化状況と生息場環境を定量化した。そして、農水路に生息する淡水魚の種数および種ごとの在不在を決定するこれらの環境要因の相対的重要性と閾値を明らかにし、淡水魚保全のための具体的な水路環境を示すことを目的とした。また、魚類の生態学的特性 (体サイズや生息水域、生活型) ごとの応答

を比較することで、本調査で出現した種以外にも適用可能な成果を目指した。

2. 方法

2.1 調査地及び調査手法

岐阜県木曾川、揖斐川、長良川水系に接続する96の受益水田帯（排水が一点で河川と合流する水田水路のあつまり）の排水路（一部用排兼用）670地点において、魚類及び環境調査を行った（図1）。調査時期は2012～2017年の5月～8月である。魚類は主に地引網を用いて採捕し、一部水路規模や環境に応じて、たも網やショッカー、投網を併用した。

現地調査した環境要因は、流速、水深、冬季の水深、水温、水路幅、標高、水生植物の有無、河岸植生の有無、河床タイプ（泥、砂、砂利、礫、コンクリート）、水路タイプ（三面張りコンクリート、二面張りコンクリート、土水路）である。また、生息地の分断状況の指標として、受益水田帯に存在する落差のある堰の位置、高さをすべて記録し、調査地点から河川との合流点までに存在する堰の高さの合計、調査地点が存在する水路の長さを算出した。水路の長さは、堰が存在する場合は堰で挟まれた区間の長さ、存在しない場合は受益水田帯の全水路の長さとなる。また、空中写真から各受益水田帯の水田面積を算出した。各環境要因の概要を表1にまとめた。

表1. 解析に用いた環境要因の概要。量的変数は平均値と値の範囲を、質的変数はカテゴリごとのデータ数を示した。

環境要因	データ型	平均値 (最小値-最大値)
流速 (cm s ⁻¹)	量的変数	14.5 (0-78)
水深 (cm)	量的変数	33.2 (0.2-140.9)
冬季水深 (cm)	量的変数	17.2 (0-111.4)
水路幅 (m)	量的変数	1.6 (0.2-6.6)
水温 (°C)	量的変数	25.5 (15.4-35.9)
標高 (m)	量的変数	37.8 (-1.5-529)
河川までの堰の高さの合計 (m)	量的変数	1.5 (0-36.8)
水路の長さ (km)	量的変数	1.78 (0.002-15.821)
水田面積 (ha)	量的変数	58.9 (1.1-368.5)
		データ数
水生植物の有無	質的変数	有 80, 無 581
河岸植生の有無	質的変数	有 123, 無 538
河床タイプ	質的変数	泥 297, 砂 70, 砂利 55, 礫 5, コンクリート 234
水路タイプ	質的変数	三面コンクリート 425, 二面コンクリート 219, 土水路 17

2.2 解析手法

各調査地点で出現した魚種数および各魚類の出現に影響する要因の抽出と閾値を Conditional Inference Trees (CTree) で検証した (Hothorn et al. 2006)。CTree は、決定木解析の一つであるが、非線形的関係を想定し、説明変数間の多重共線性が強く、多くの説明変数を用いる際に適した解析である。また従属変数が、量的変数、質的変数どちらでも解析できる。従属変数を階層的に二つのサブサンプルに分ける際に、最もその違いが最大化するよう独立変数が探索され、繰り返し各サブサンプルに分ける要因が探索される。分岐を決定する要因は Bonferroni 法を用いて有意水準 0.01 で判定した。有意な要因が存在する限り決定木は繰り返し分岐し、より精度の高

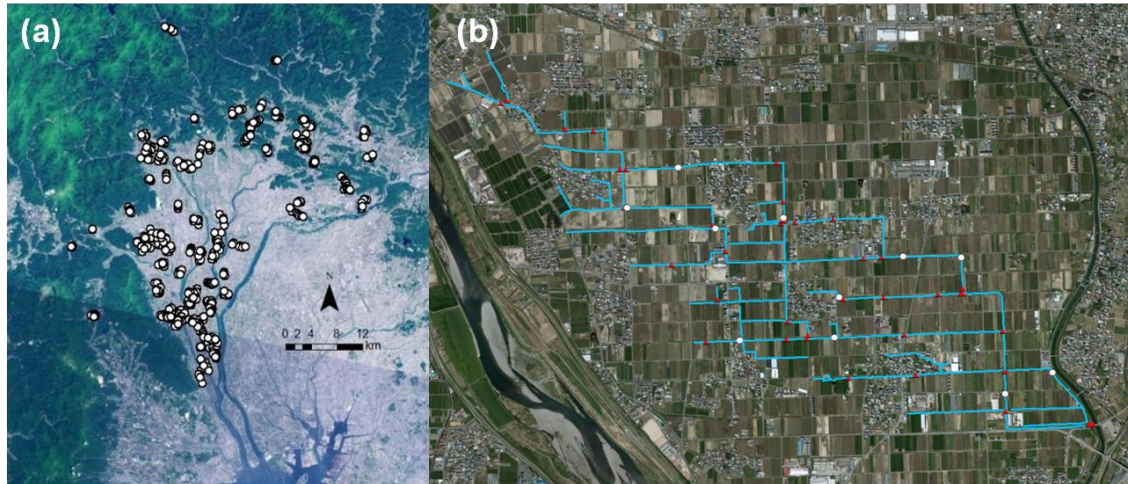


図1. 調査地点図。(a) 全調査地点（白丸）、(b) 一つの受益水田帯における水路網（青線）と堰（赤三角）および調査地点（白丸）。

いモデルが構築されるが、複雑な分岐は汎用性や応用性に欠けるため、本解析では分岐の階層の上限を4に設定し、より簡潔なモデル構築を目指した。種数は出現した全55魚種を解析対象にし、種ごとの在不在は全調査地の1%（6地点）以上で確認された35魚種を解析対象とした。種ごとの出現率は最も出現地点数の多い種においても全地点の36%と全体的に低い傾向がみられた。従属変数に過剰な偏りが存在すると、モデルの精度はデータ数の多い値（今回の場合は不在データ）に強く影響され、少ない値（在データ）の予測精度が低くても、モデル全体として精度が高く判定されてしまう。この問題を解決するために、データ数の少ない値に重み付けをして在データの予測精度を上昇させる手法がある（Horthon et al. 2015）。本解析では、出現率が低い種ほど重みづけの値が高くなるように、種ごとの在地点数に対する不在地点数の比とした。在不在モデルの精度検証は Area Under the Curve (AUC) で判定した。AUC は 0 から 1 の値をとり、AUC 0.75 以上が当てはまりの良いモデルとされている（Elith et al. 2006）。影響する要因と閾値が生態学的特性によって異なるかを検証するため、各魚種の在不在の CTree で選ばれた各独立変数の重要度と分岐時の閾値を抽出し、生態学的特性（体サイズ、生活型、生息水域）間で比較した。ただし、重要度は各モデル内での独立変数の相対的な重要度を表すため、値自体を異なるモデル間で比較することは適さない。そこで、生態学的特性で比較する際は、重要度を各モデル内で順位化して生態学的特性ごとに平均値を比較した。重要度は高い順に1から順位をつけた。魚類図鑑（宮地ほか 1976；中坊 2000；細谷 2019）を参考に、体サイズは標準体長S（10 cm以下）、M（11-20 cm）、L（21cm以上）の3カテゴリ、生活型は遊泳魚、底生魚の2カテゴリ、生息水域は流水性（河川・水路）、半止水性（河川・水路・池沼）、止水性（池沼）に分けて比較した。解析は解析ソフトRを用いてパッケージ partykit（Horthon et al. 2020）とpROC（Robin et al. 2011）を使用した。

3. 結果

3.1 種数のCTreeモデル

CTree による解析の結果、魚種数を決定する要因として、水路タイプと標高を除く変数が選ばれた (図 2)。特に水路幅、水深、河川までの堰の高さ、河床タイプが種数への重要度が高い傾向がみられた。分岐木図から、最も種数が多くなる分岐は水路幅 1.6 m より広く、河川までの堰の高さの合計が 0.94 m 以下であることが分かった (図 2 右から 2 番目の分岐)。このことから、河川とのつながりが維持されており、幅の広い水路において種数が多くなることが示唆された。一方で、水路幅が狭い場合は水深が深い (> 16.4 cm) 場合に種数が多くなる傾向がみられた。水路幅、水深ともに小さい水路では、河床タイプがコンクリート以外かつ、水田面積は 107 ha より広いと多くなる傾向がみられた。水路が小さくても上記条件が整っていれば、水路幅が広く河川とのつながりがない場合 (図 2 一番右の分岐) よりも若干種数が多い傾向がみられた。重要度は水路幅、河川までの堰の高さ、水深、河床タイプ、水田面積の順に、2.76、1.70、1.33、0.25、0.18 であった。

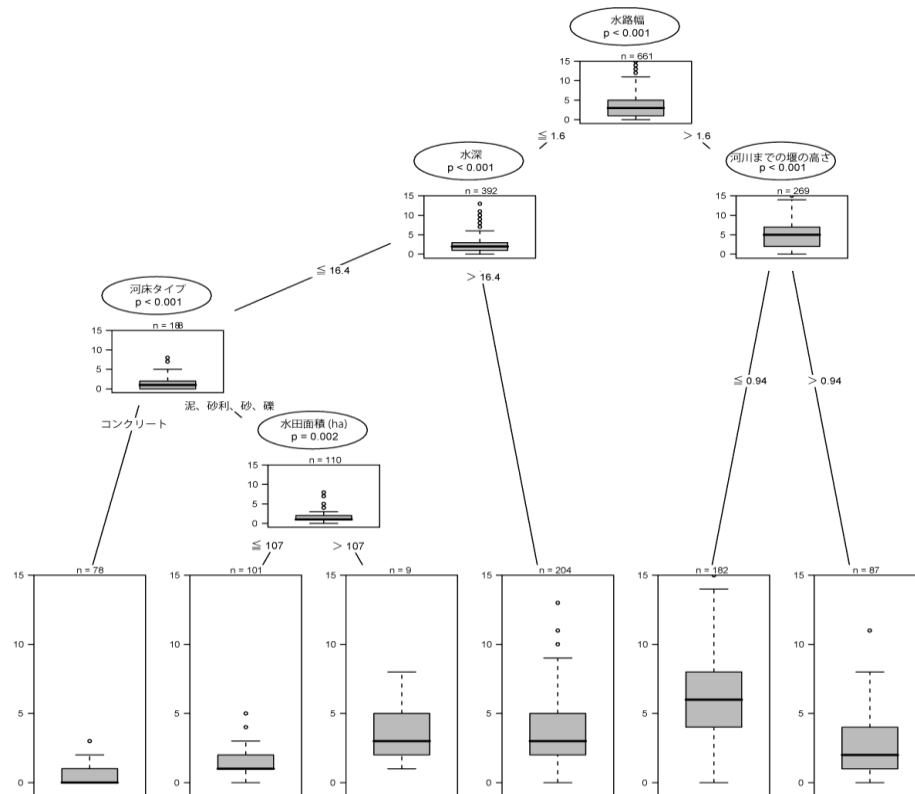


図 2. 魚種数を対象とした CTree モデル。箱ひげ図は種数を表し、楕円内の要因名が種数の多寡に分類する環境要因を示す。

3.2 各魚種の在不在のCTreeモデル

解析対象とした全 35 種のうち、すべてのモデルで AUC 0.75 以上と当てはまりの良いモデルが構築された。種の在不在に影響する要因として最も多くの 29 モデルで選ばれた変数は河床タイプであり、続いて水深が 21 のモデル、標高が 19 のモデル、水路タイプと河川までの堰の高さの合

計が 18 モデルに選ばれた (図 3)。他の要因も 15 前後のモデルで選ばれた。全魚種の重要度の順位は種ごとにばらつきがみられ、平均化するとどの要因も同程度の値となったが、河岸植生が若干低い傾向がみられた。

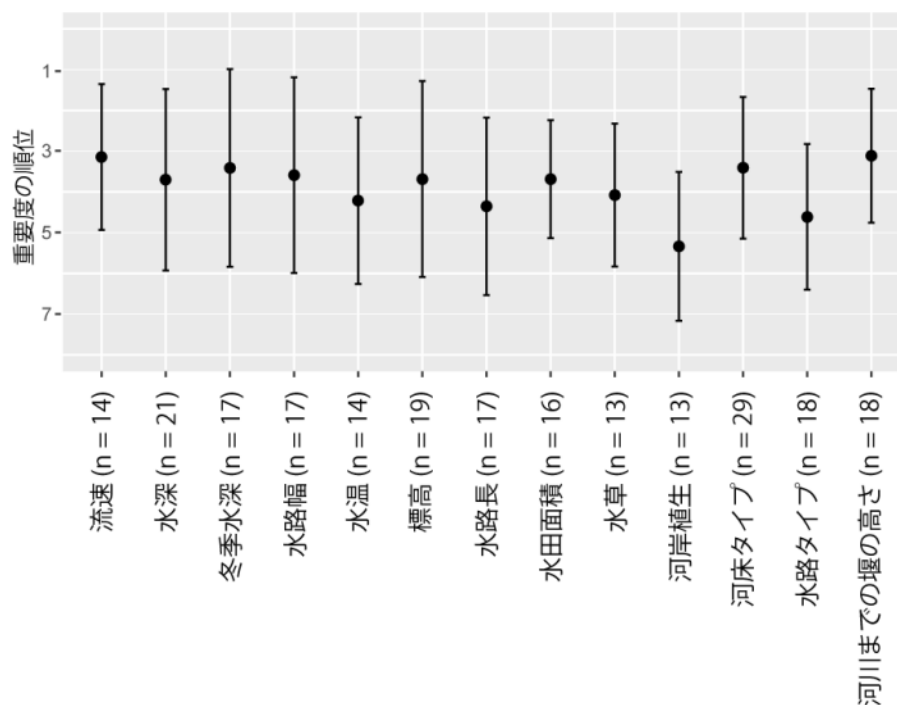


図 3. 種ごとの CTree モデルに選ばれた環境要因の重要度の順位。平均と標準偏差をプロットとエラーバーで示した。カッコ内は選ばれたモデル数 (種数) を表す。

各環境要因に対する正負の応答として、冬季水深や水路幅、水路長、水田面積に関しては、ほとんどの種がより値が大きいと在地点割合が高くなる傾向を示した。河川までの堰の高さに関しては、影響を示した全種で高さが低いと在地点割合が高くなる結果となった (表 2)。一方で、流速、水深、水温、標高などは種によって好む環境が異なる傾向が示された。後者に関しては種ごとに保全すべき要因が異なる結果となるが、前者に関してはほぼ全種で保全すべき環境要因が共通することを示している。分岐における閾値の平均値をみると、流速、水深、水路幅など正負の応答ともにほぼ似た値を示す要因がある一方で、冬季水深や水田面積など正負の応答で値が大きく異なる要因もみられた。

カテゴリ変数に関しては、カテゴリごとに正の応答を示した種数を表 3 にまとめた。河床タイプでは、泥、砂を好む種が多く、礫を好む種が少なかった。礫を好む種はヨシノボリ類であった。一方、砂利やコンクリートを好む種も 10 種以上存在した。ただし、コンクリートに関しては、必ず別の河床タイプと一緒に選ばれることが多く、特に泥・コンクリートの組み合わせで在地点割合が高くなる種が多かった。水路タイプは土水路よりも二面張り、三面張りコンクリートの水路を好む種が多かった。ただし土水路に関しては調査した地点 (存在する土水路) 自体が少なく、データの偏りによる影響も無視できないだろう。水草と河岸植生はどちらも有の方が正の影響を

示す傾向がみられた。

表 2. 各魚種の CTree モデルの分岐における各環境要因の値。負の閾値はその値以下で在地点割合が高くなる値を示し、正の閾値はその逆を表す。それぞれ全解析魚種の平均値と標準偏差を示した。種数は負の閾値、正の閾値それぞれを示した種数（モデル数）を表す。

環境要因	負の閾値	種数	正の閾値	種数
流速 (cm)	9.1±8.4	10	11.7±14.5	4
水深 (cm)	41.4±18.8	6	41.2±22.7	15
冬季水深 (cm)	9.9±11.1	2	22.3±14.0	15
水路幅 (m)	1.95	1	2.0±0.9	16
水温 (°C)	21.5±4.0	6	24.3±3.9	8
標高 (m)	21.5±18.9	13	19.2±21.4	6
水路長 (km)	4.4	1	3.3±2.2	15
水田面積 (ha)	60.7±13.6	2	110.6±50.4	14
河川までの堰の高さ (m)	1.5±1.8	18	-	0

表 3. 各魚種の在不在を対象とした CTree モデルの分岐において正の応答（より在地点割合が多くなる分岐）を示したカテゴリ名。数字がそのカテゴリで正の応答を示した種数を表す。

環境要因名	各カテゴリ名				
河床タイプ	泥	砂	砂利	礫	コンクリート
	17	15	12	1	10
水路タイプ	土水路	二面張り	三面張り		
	4	9	9		
水草	あり	なし			
	13	0			
河岸植生	あり	なし			
	12	1			

以上の閾値および正負の応答を示す例として、典型的な氾濫原魚類であるドジョウの CTree モデルを図 4 に示した。ドジョウは流速 23.3cm s^{-1} 以下で水路幅が 2.3m 以下、河床タイプが泥、砂、砂利で、かつ水深が 53cm 以下の時に在地点が多くなる傾向がみられた。また、一点注目すべき分岐として河床タイプがコンクリートの場合は、河川までの堰の高さが 0 以下、つまり堰がない場合に限り在地点がみられる結果が示されている。これは水路環境が悪い場合は、河川からの移入が重要な役割を果たしていることを表しているのかもしれない。

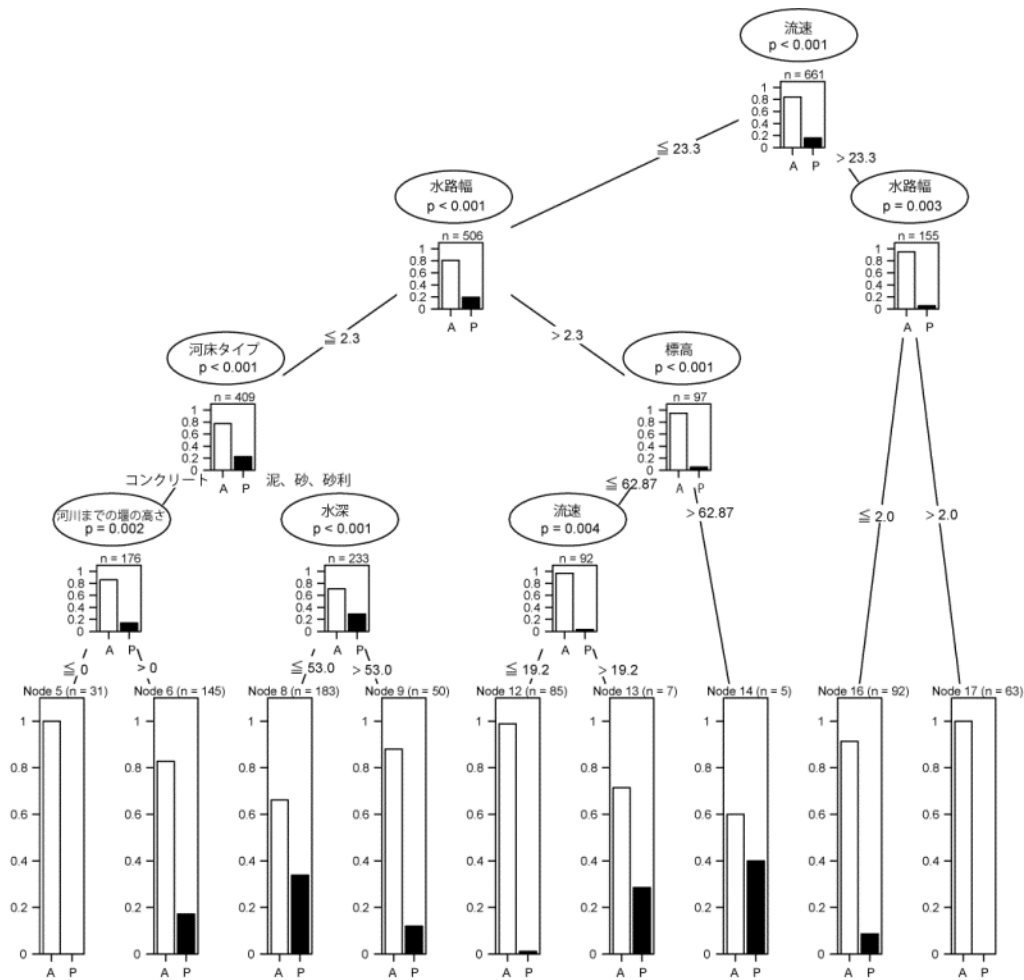


図 4. ドジョウ在不在の CTree モデル。棒グラフの A (Absence) は不在地点割合を示し、P (Presence) は在り地点割合を示す。各棒グラフのプロットエリア上部にある n 数は地点数を表す。

3.3 生態学的特性による比較

生態学的特性ごとに各環境要因の重要度を比較した結果、特性ごとに影響する要因が異なる傾向がみられた (図 5)。体サイズでの比較では、サイズ S の魚類は冬季水深や水路長、河川までの堰の高さの重要度が高い一方で、サイズ M は流速や水路幅、水温、サイズ L は水深、冬季水深、の重要度が高い傾向がみられた。生息水域の比較では、流水性は流速や河床タイプ、河川までの堰の高さ、止水性は流速や冬季水深、水路長の重要性が高い傾向がみられた。半止水性はどの要因もほぼ同程度の重要度を示した。生活型の比較では、底生魚は流速や河床タイプ、河川までの堰の高さの重要度が高く、遊泳魚はどの要因も同程度だが水深や冬季水深の重要度が若干高い傾向がみられた。

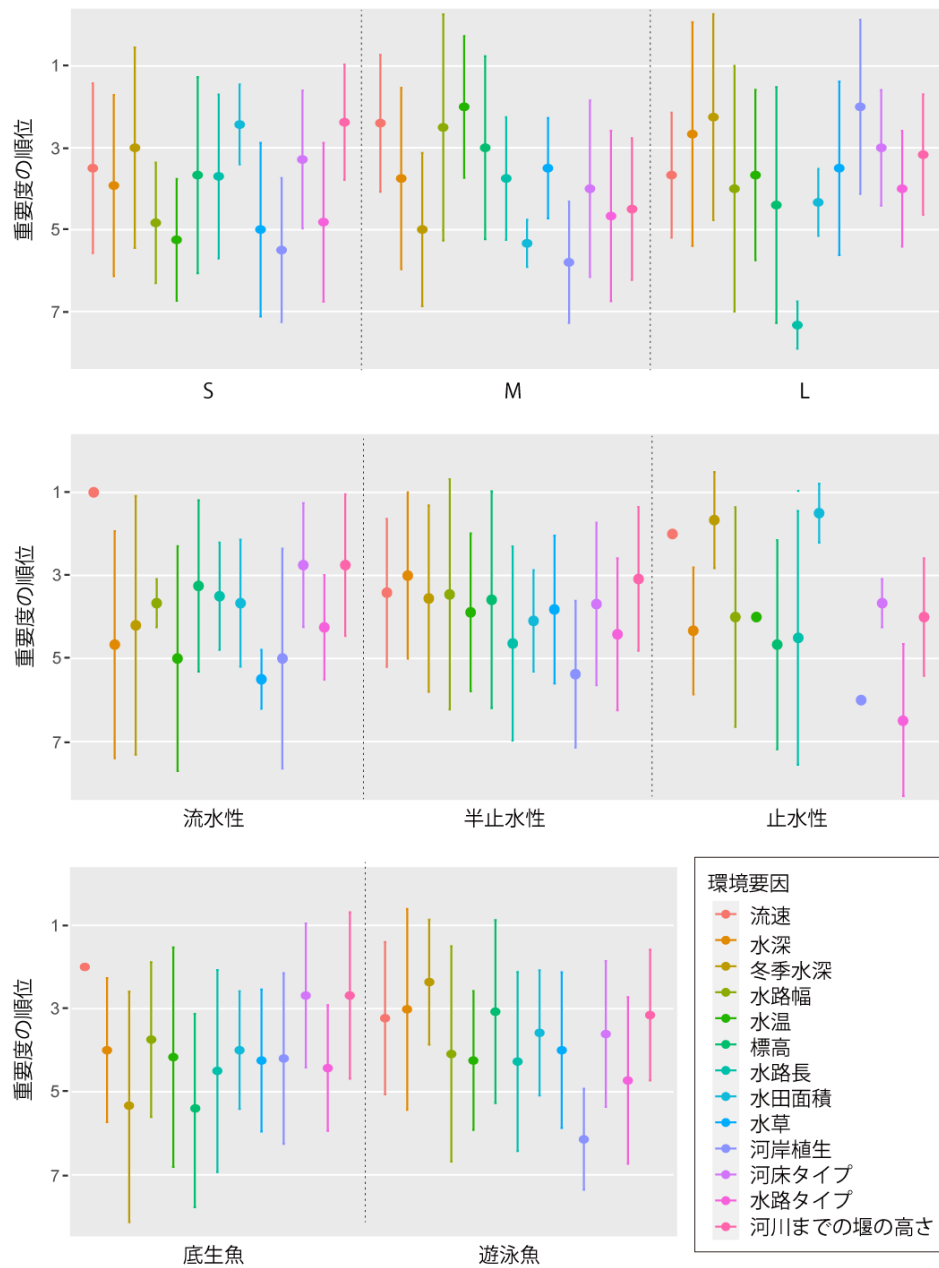


図 5. 生態的特性ごとの環境要因の重要度の順位平均と標準偏差。重要度の最も高い値を 1 とした。(a) 体サイズごとの比較、(b) 生息水域ごとの比較、(c) 生活型ごとの比較。

4. 考察

4.1 種数を決定づける要因

調査地点ごとの種数は、水路幅や水深といった生息場の大きさ（水塊の堆積）と河川との連結性が強く影響していた。生息地の大きさと周囲の生息地との連結性はその生息地における種の多様性を決定づける最も重要な要因である（Hanski 1998）。農水路が河川とつながっている場合、河川からの移入だけでなく、他の農水路間の個体の移動も促されることで、局所的な絶滅が起こりづらくなることが予想される（Fagan 2002）。一方、河川とのつながりが遮断されていた場合も、

生息地サイズ（農水路の規模）が大きければ十分な個体数が維持され、長期的な個体群維持や他種の共存が可能となるだろう。上記3要因よりは重要度は低かったが、河床タイプや水田面積も種数に影響を示した。河床のコンクリート化は河床生息場の単調化を引き起こし、砂泥や礫を好む種の生息環境を著しく劣化させることが知られている（今井・岡村 2010；永山ほか 2012）。水田は氾濫原性物にとって重要な生息場の一つであり、魚類でも水田と水路を行き来する種が多く存在する。また水田のような止水環境ではプランクトンや小型無脊椎動物など小型の魚類にとって重要なエサ資源も豊富であるため（田和・中西 2016）、魚類の生息種数に正の影響を示したのかもしれない。

4.2 各魚種の在不在を決定づける要因

魚種ごとの生息状況を決定づける要因は、種ごとに異なる傾向がみられたが、河床タイプが最も多くの種のモデルで選ばれた。河床環境は底生性魚類だけでなく、遊泳魚の産卵場としても重要な役割を担っており（細谷 2019）、様々な生態的特性をもつ魚類に共通して影響を示したと考えられる。在不在を分類する際の閾値と正負の応答では、ほとんどの種で同様の傾向を示す環境要因と種によって閾値以上と閾値以下を好む傾向に分かれた。前者の要因として、河川までの堰の高さ、水路長といった農水路の分断化を表す指標があげられる。水系ネットワークが魚類の分布に影響を及ぼすことは多くの研究で示唆されており（Hitt & Angermeier 2008；Ishiyama et al. 2014）、本研究の農水路-河川ネットワークにおいても出現魚種の半数近くが分断化の負の影響を受けることが明らかとなった。水草や河岸植生も正の影響を示す傾向がみられた。水草や河岸植生は鳥類などの捕食者からの隠れ場としての機能や緩流域の形成といった生息場としての機能、産卵環境としての機能など多様な役割を持っており（Petr 2005）、ほとんどの種で正の影響を示したと考えられる。冬季水深や水路幅、水田面積もほとんどの正の影響がみられ、これらの環境要因では農水路に生息する魚種に共通して保全対策が立てられることを示唆している。ただし、1、2種ではあるが、異なる応答を示す種も存在するため（例えばドジョウは狭い水路幅を好む）、その地域に出現する種のリストと個々の種の応答を精査して、これらの種が消失しないような対策を講じる必要があるだろう。一方で、流速や水深、水温などは、種ごとに正負の応答がばらつく傾向がみられた。今回の解析対象地が、標高-1.5~529m と広範囲にわたり、河川性から止水性魚類まで多様な魚種が農水路に出現したことが、これらの要因への応答の違いをうみだしたのだろう。

4.3 生態学的特性ごとに影響する要因

生態学的特性ごとに各要因の重要度を比較した結果、各特性によって異なる傾向がみられた。サイズの比較では、小型の魚種が他のサイズに比べて河川までの堰の高さや水田面積の重要度が高い傾向がみられた。魚類の跳躍高度は遊泳力に影響され、遊泳力の弱い小型個体は低い堰でも分断化の影響を受けやすいことが予想される（鬼東ほか 2003）。水田面積の重要度の高さは、小型個体がエサ資源とするようなプランクトンの流入が水田において非常に豊富なことが一つの要因かもしれない。体サイズMは水温の重要度が高い傾向がみられた。体サイズMの内訳をみると、

ウキゴリやドンコ、カマツカといった河川性もしくは河川との往来を必要とする魚種が多く、いずれも低水温を好む傾向がみられ、体サイズの影響よりは構成する種の特性に影響を受けた可能性がある。体サイズに関しては、水深や冬季水深の重要度が高い傾向がみられた。魚類はより大型の個体ほど深い水深を好むため (Harvey & Stewart 1991)、このような傾向がみられたと考えられる。

生息水域の比較では、流水性が流速や河床タイプ、河川までの堰の高さの重要度が高かった。流水性魚類は主に河川を主な生息場としているため、河川からの移入があり、河川と類似した流速、河床環境を有する農水路に定着できたと考えられる。一方で、止水性は冬季水深や水田面積の重要度が高かった。止水性魚類は流水環境である河川に移動する必要がなく、農水路や水田の水域内で生活史を全うできる。このような魚類にとっては、農水路の水域が一年通して維持されることが生存に重要なかもしれない。また止水性魚類であるドジョウを含め多くの魚種が水田と水路を移動することが示唆されており (皆川ほか 2006)、両ハビタットの組み合わせが重要であると考えられる。半止水性魚類は、すべての環境要因が同程度の重要度を示した。これは、より流水を好む種 (例、カワムツやカマツカなど) やより止水を好む種 (例、ヌマムツやタモロコなど) が混在することが理由だろう。

生活型の比較では、河床環境に依存する底生魚は河床タイプの重要度が高かった。また流速、河川までの堰の高さも重要度が高い傾向がみられた。底生魚は遊泳魚のような跳躍能力がなく、堰の遡上は堰の形状に依存することが知られている (下田ほか 2002)。そのため遊泳魚に比べてより堰による分断化の影響を受けたと考えられる。遊泳魚は、どの要因も同程度の重要度を示したが、水深、冬季水深の重要度が若干高く、遊泳して生息するうえでの水深の重要性が示された。

4.4 保全管理への提言

本研究の成果は、近年劣化の著しい氾濫原生態系の再生を行う際にどのような環境を保全・創出すればよいのかを魚類を対象に示した。農水路の環境要因としては大きく、人の手で操作可能な要因と困難な要因がある。操作困難な要因として、標高は人の手では操作不能であり、水温は取水先や施設を変えなければ簡単には操作できない。これらの要因に関しては、保全を行う際の対象地の抽出基準として利用することが好ましい。例えば、保全対象地が標高 100m 以上の場合に今回のモデルで出現する種を抽出して、それらの種にとって重要な生息環境を保全・創出するといった点で役立つだろう。一方で、堰の高さや水路の構造は人の手で操作可能な要因である。特に堰の高さや農水路の長さ、水路幅などはほとんどの種で共通した応答を示すため、同じ管理手法で多くの種を保全することができる可能性がある。ただし、わずかではあるが、反対の応答を示す種も存在するため、例外種のリスト化を行い、対象地にそれらの種が存在する場合は、多様な水路構造を維持するなどの工夫が求められる。

広域での分布解析の欠点として、希少種の分布予測が難しい点がある。本解析でも全調査地の 1% 以下の出現種は解析から除外している。これらの種に対しての保全案として有効と考えられるのが、類似した生態学的特性をもつ種の傾向である。一定の傾向を示した体サイズや生活型、生息水域のような特性ごとの応答を適用することで情報量の少ない魚種に対して有効な保全策をた

てられるかもしれない。このように非常に多様な魚種を対象として農水路で重要な環境要因を示せた世界的にも稀であり、本研究の成果は今後の農水路整備、遊水地造成時の水路構造の指標ともなる結果となるだろう。

5. 謝辞

本研究を進めるにあたって、岐阜県河川課には議論に参加して頂き、堰の位置情報などのデータを提供して頂いた。ここに記して謝意を表す。

6. 参考文献

- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A. & Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129-151.
- Fagan, W. F. (2002). Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology*, 83(12), 3243-3249.
- Fukuda, S., De Baets, B., Mouton, A. M., Waegeman, W., Nakajima, J., Mukai, T., Hiramatsu, K. & Onikura, N. (2011). Effect of model formulation on the optimization of a genetic Takagi-Sugeno fuzzy system for fish habitat suitability evaluation. *Ecological modelling*, 222(8), 1401-1413.
- Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, 396(6706), 41-49.
- Harvey, B. C. & Stewart, A. J. (1991). Fish size and habitat depth relationships in headwater streams. *Oecologia*, 87(3), 336-342.
- Hitt, N. P. & Angermeier, P. L. (2008). Evidence for fish dispersal from spatial analysis of stream network topology. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(2), 304-320.
- 細谷和海. (2019) 日本の淡水魚. 山と溪谷社, 東京.
- Hothorn, T., Hornik, K. & Zeileis, A. (2006). Unbiased recursive partitioning: A conditional inference framework. *Journal of Computational and Graphical statistics*, 15(3), 651-674.
- Hothorn, T., Hornik, K. & Zeileis, A. (2015). *ctree: Conditional inference trees*. The Comprehensive R Archive Network, 1-34.
- Hothorn T, Zeileis A. A toolkit for recursive partitioning. 2016. <http://partykit.r-forge.r-project.org/partykit>.
- 今井忠延, 岡村仁. (2010). 水路の断面構造と水深が魚類の種数に及ぼす影響. *農業農村工学会誌*, 78(7), 575-578.
- Ishiyama, N., Akasaka, T. & Nakamura, F. (2014). Mobility-dependent response of aquatic animal species richness to a wetland network in an agricultural landscape. *Aquatic sciences*, 76(3), 437-449.

- 環境省. (2012). 生物多様性国家戦略 2012-2020～豊かな自然共生社会の実現に向けたロードマップ. https://www.biodic.go.jp/biodiversity/about/initiatives/files/2012-2020/01_honbun.pdf
- 環境省. (2018). 環境省レッドリスト 2018. <https://www.env.go.jp/press/files/jp/109278.pdf>
- 国土交通省. (2015). 国土形成計画 (全国計画). <http://www.mlit.go.jp/common/001100233.pdf>
- 皆川明子, 西田一也, 藤井千晴, 千賀裕太郎. (2006). 用排兼用型水路と接続する未整備水田の構造と水管理が魚類の生息に与える影響について. 農業土木学会論文集, 2006(244), 467-474.
- 宮地傳三郎, 川那部浩哉, 水野信彦. (1976). 原色日本淡水魚図鑑. 保育社, 大阪.
- 永山滋也, 根岸淳二郎, 久米学, 佐川志朗, 塚原幸治, 三輪芳明 & 萱場祐一. (2012). 農業用の水路における季節と生活史段階に応じた魚類の生息場利用. 応用生態工学, 15(2), 147-160.
- 中坊徹次. (2013). 日本産魚類検索全種の同定 第三版. 東海大学出版会, 神奈川.
- Onikura, N., Nakajima, J., Miyake, T., Kawamura, K. & Fukuda, S. (2012). Predicting distributions of seven bitterling fishes in northern Kyushu, Japan. *Ichthyological research*, 59(2), 124-133.
- 鬼東幸樹, 秋山壽一郎, 山口秀和. (2003). 7. 流体力学 プールタイプ魚道におけるオイカワの跳躍遡上と水理特性との関係. 応用力学論文集, 6, 983-990.
- Petr, T. (2005). Interactions between fish and aquatic macrophytes in inland waters: a review (No. 396). Daya Books.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Robin, X., Turck, N., Hainard, A., Tiberti, N., Lisacek, F., Sanchez, J. C. & Müller, M. (2011). pROC: an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves. *BMC bioinformatics*, 12(1), 77.
- 田和康太, 中西康介. (2016). 水田の冬期湛水農法が魚類に与える影響. 農業および園芸, 91(1), 98-104.
- Tockner, K., Schiemer, F., Baumgartner, C., Kum, G., Weigand, E., Zweimüller, I. & Ward, J. V. (1999). The Danube restoration project: species diversity patterns across connectivity gradients in the floodplain system. *River Research and Applications*, 15(1 - 3), 245-258.

・助成事業者

氏名：末吉 正尚

所属：国立研究開発法人土木研究所 専門研究員

・共同研究者

氏名：米倉竜次

所属：岐阜県水産研究所

氏名：石山信雄

所属：北海道総合研究機構

氏名：森照貴

所属：国立研究開発法人土木研究所