

都市湧水河川におけるホトケドジョウの生息場特性  
と種間関係の定量評価

2023.3.3

東京農工大学大学院

連合農学研究科

農業環境工学専攻

松澤 優樹

## 目次

第1章 序論	1
第2章 都市湧水河川におけるホトケドジョウの生息環境評価	8
2.1 はじめに	9
2.2 方法	10
2.2.1 対象河川	10
2.2.2 調査方法	11
2.2.3 生息場モデリング	11
2.3 結果と考察	13
2.3.1 ホトケドジョウの採捕場所と水理条件の関係性	13
2.3.2 成魚と未成魚の採捕環境の比較	14
2.3.3 生息場モデルの再現性	16
2.3.4 変数の重要度	16
2.3.5 応答曲線	19
2.4 おわりに	24
第3章 ホトケドジョウの成長段階に伴う流れ分布と生息場特性の変化	26
3.1 はじめに	27
3.2 方法	28
3.2.1 対象河川	28
3.2.2 調査方法	29
3.2.3 生息場モデリング	29
3.3 結果	40
3.3.1 月別のホトケドジョウの流れ分布	40
3.3.2 成長段階ごとの変数の重要度	44
3.3.3 成長段階ごとの利用環境の変化（応答曲線）	45
3.3.4 河川横断面における利用環境と全長の関係性	51
3.4 考察	52
3.4.1 月別のホトケドジョウの流れ分布	52

3.4.2	成長段階ごとの重要な環境要因と利用環境の変化	53
3.4.3	河川横断面における利用環境と全長の関係性	57
3.4.4	ホトケドジョウの浮遊期についての考察	58
3.5	おわりに	60
<b>第4章 ランダムフォレストの魚類共存パターンモデルへの適用</b>		<b>65</b>
4.1	はじめに	66
4.2	方法	68
4.2.1	対象河川	68
4.2.2	調査方法	68
4.2.3	生息場モデリング	70
4.2.4	データ解析	71
4.3	結果	73
4.3.1	各クラスの prevalence	73
4.3.2	モデルの再現性	74
4.3.3	変数の重要度	77
4.3.4	応答曲線	79
4.4	考察	79
4.4.1	各クラスの prevalence	79
4.4.2	モデルの再現性	80
4.4.3	変数の重要度と応答曲線	82
4.5	おわりに	83
<b>第5章 結論</b>		<b>85</b>
謝辞		92
引用文献		93

## 第 1 章 序論



2021年8月に公表された気候変動に関する政府間パネル(IPCC)第6次評価報告書によると、現在進行している地球温暖化は人間活動によるものであることが示され、今後、気候の極端化が頻発する、もしくは強度が増すことが予想されている(IPCC, 2021)。産業革命以前と比較して平均気温が1度上昇している現在では、極端な高温が観測される確率が4.8倍、10年に一度発生するような豪雨が発生する確率が1.3倍上昇しているといわれている。さらに、日本を含む中緯度地域を対象とした、年平均気温が2°C上昇した場合の年最大降雨量や連続無降水日数についてのシミュレーションでは、極端な降雨が増加することに加えて、連続無降水日数が増加することが示された(Fujita et al., 2019)。このまま気温の上昇が続いた場合、気候の極端化による水害や干ばつ、食糧生産力の低下、利用可能な水資源の減少、生物多様性の損失等の様々な影響が予想されている(IPCC, 2014)。これらの影響への対策としては、緩和と適応の2つがあり、緩和は再生可能エネルギーの普及などによる温室効果ガスの排出削減や植林による二酸化炭素吸収の取り組みを行うもので、適応は気候変動による影響が生じている場合に渇水対策や洪水のためのインフラ整備等により被害を防止・軽減するものである。適応策においては、近年、生態系を活かした気候変動適応「Eba (Ecosystem-based Approach for Climate Change Adaptation)」や生態系を活かした防災・減災「Eco-DRR (Ecosystem-based disaster risk reduction)」のような生態系や生物多様性を活用し、気候変動によるリスクや損失を軽減するアプローチが進められている。例えば、沿岸湿地帯を再生することにより、海と市街地の緩衝地帯を設け、暴風や高波の被害を緩和する取り組み(Kazmierczak and Carter., 2010)や霞堤や越流堤による氾濫原の多面的な活用(中村, 2021)などが挙げられる。

生態系や生物多様性が気候変動への適応策にとって重要である一方で、気候変動は生物種の絶滅や生息・生育域の移動、減少、消滅による生物多様性の損失や生態系サービスの低下を招くとされている(環境省, 2016)。生物多様性の損失や生態系サービスの低下は、農業・林業・水産業や観光業などの各種産業に限らず、水環境・水資源、国民生活・都市生活などの他分野に大きく影響することが予想されるが、生物多様性及び生態系サービスの総合評価報告書(JBO2)(環境省, 2016)によると、気候変動が種の絶滅に与える影響は、検証が不十分な部分も多いとされている。一方で、生物多様性国家戦略2012-2020において、生物多様性を脅かす要因の第4の危機として「気候変動による危機」が挙げられている。実際に、気温の上昇による生物の分布等への影響は報告されており、例えば、平均気温が上昇することでの陸生生物の分布域の高標高化(Chen et al., 2011)や海域における、海水魚の分布の高緯度域や高水深域への拡大(Perry et al., 2005)などが挙げられる。さらに、淡水生態系における気候変動の影響は、湖沼における水温上

昇による鉛直循環の停止とそれによる貧酸素化 (Jane et al., 2021) や魚類の水温による鉛直方向の利用環境の変化とそれに伴う成長や利用餌資源の変化 (Guzzo et al., 2017), 等が報告されている。また、湖沼における、水草の減少要因において、湖沼の地形学的特徴や周辺の土地利用だけでなく、気温や降水量といった気象条件の影響が大きいことが示されている (Kim and Nishihiro., 2020)。

河川においても地球温暖化の影響として平均水温とピーク水温の上昇が予想されており (Van Vliet et al., 2013 ; Watts et al., 2015), 実際に、アメリカ北西部の 18 河川における、30 年間のモニタリングにおいて夏季の水温が約 0.7°C 上昇していることが報告されている (Isaak et al., 2012)。河川水温の変化は、水生生物にとってストレス要因になることや分布や生息場の制限要因として作用する可能性がある (Piggot et al., 2015 ; Poole and Berman., 2001 ; Schülting et al., 2016)。また、河川は、海域に比べて移動制限が大きいことから、水温上昇による影響が顕在化しやすい (Woodward et al. 2010 ; Poff et al. 2012)。例えば、日本の河川においてもアマゴやイwanaなどの冷水性魚類の分布域が水温上昇により高標高化し、縮小する可能性が示唆されている (乾ら, 2019; 竹川ら, 2017)。また、気候変動は河川における水温の上昇以外にも降雨の極端化に伴う急激な流量増加や渇水等の流量変化を引き起こすことが予想される。流量は河川における生物学的なプロセスや河川に生息する生物種の分布と個体数を決める重要な要因と考えられている (Poff et al., 1997), 将来の河川の流量予測において、河川流量の季節的な変動が現在より大きくなることや、長期的な年平均河川流量の増加が示されており (Oki & Kanae, 2006 ; Xu and Luo, 2015 ; Doll and Zhang, 2010), 今後、流量の変化による河川生態系への影響が予想される。流量の変化による河川生態系への影響としては、将来的の流量減少による魚類の個体数や魚類種数の予測において、年間最低流量の重要性や流量減少による魚類の種数や個体数の減少が示されている (Xenopoulos et al., 2005 ; Iwasaki et al., 2012)。また、洪水のタイミングや頻度、規模が魚類種数に影響を与えている可能性も示唆されており (山崎ら, 2018), 今後、頻発すると予想される洪水や渇水に対する生物の応答を明らかにすることは重要であろう。

一方で、地下水や湧水河川は表層水河川と比較して、1 年を通して水温や水質、流量が安定している等の特徴から河川生態系にとって重要な役割を担っており (Power et al., 1999), 冷水性生物を中心とする湧水河川に依存的な種や (Craig et al., 2016) 多くの希少種の生息場となっている (Caldwell et al., 2020)。そのため、気候変動による河川環境の変化において、地下水や湧水河川は thermal refugia (Hayashi and Rosenberry, 2002; Power et al., 1999) もしくは climate refugia (Briggs et al., 2018; Isaak et al, 2015) として重要な役割を果たしている。さらに、低地の河川に生息する

多くの水生生態系は、地下水に依存しており (Hatton and Evans, 1998; Power et al.1999), 生息環境の温度によって生理的プロセスが決まる魚類や他の水生生物にとって、基本的に地下水による水温調節機能は重要である (Atkinson., 1994; Poole and Berman., 2001). 一方で、地下水と地表水は密接に関係しているため、地下水システムにストレスがかかると、地表水の生態系の状態が悪くなる可能性が指摘されている (Kløve et al., 2011). 地下水や湧水の現状としては、様々な人為的影響により、水質の悪化や湧水の枯渇が顕在化してきている (Hering et al., 2014). 例えば、ヨーロッパにおいては、地下水の約 20%は水質が悪化していることが報告されており (European Environmental Agency, 2012), 日本においても、都市化に伴う地下水浸透量の減少などによる地下水の減少や湧水の枯渇が報告されている (国分ら, 2003). さらに地下水の浸透は、空間的・時間的な差異が大きい複雑なプロセスの相互作用によって、河川水温に影響を与えるため (Conant, 2004; Caissie, 2006), 気候変動下において湧水河川が河川生態系に重要な役割を果たしているにも関わらず、地下水の湧出機構やその湧出量の具体的な保全方法は確立されていない。さらに、日本における湧水の保全に関する調査は、湧出量や水質についての項目がほとんどで、そこに生息している生物相を調査している例は少ない (環境省, 2012). そのため、今後、湧水の湧出機構の解明と同時に、湧水河川を含む淡水域の生物多様性保全を進めていくことは必要不可欠である。

淡水生態系のうち日本の淡水・汽水魚の現状としては、水辺環境の開発など人間活動の影響により多くの魚類が減少傾向にあり、日本に生息する淡水・汽水魚 (約 400 種) のうち現在 169 種の淡水・汽水魚が絶滅危惧種に指定されている (環境省, 2020). 特に、渡辺ら (2005 年) において、冷帯性淡水魚類とされている魚類のうち、60%以上が環境省より発行されているレッドリストの掲載種となっており、今後の気候変動において水温の上昇が予想されていることから、冷帯性魚類に焦点を当てた水域環境の保全が重要である。冷帯性魚類の保全において、特に重要とされるのが湧水水域であり、低標高地域に生息するスナヤツメやホトケドジョウ類、トゲウオ類の生息において湧水は不可欠とされている (森・片野, 2005). そのうち、ホトケドジョウ *Lefua echigonia* は、コイ目フクドジョウ科に属する全長 60~80 mm の純淡水魚であり、東北地方から近畿地方にかけての本州に分布している (中島, 2017). 本種の生息環境は、水田周辺の承水路や湿原、湧水を起源とする細流などで、他の魚類がほとんど生息していない環境に生息している場合が多い (満尾ら, 2007; 樋口・福嶋, 2012; 北野ら, 2008). いわゆる里山の水田環境に多いことから、水田水域の優れた指標種とされることも多く (内山, 2007), 本種や本種の生息場所を天然記念物に指定したり、条例により捕獲を禁止したりすることで保全している市町村も

ある（例えば、群馬県藤岡市や神奈川県相模原市、岐阜県大野町など）。しかし、農業や過剰施肥による水質汚染、田んぼ周辺の水路の U 字溝化、圃場整備や都市化に伴う生息環境の埋め立てや湧水の消失等により各地で激減しており、環境省のレッドデータブックにおいて絶滅危惧 IB 類に指定されている（環境省、2020）。ホトケドジョウに対する主な知見については、低水温を好む、湧水に依存（満尾、2007；伊奈ら、2003；細江ら、2008；北野ら、2008；柿野ら 2007、守山ら、2007）、植生被覆の重要性（満尾ら、2007；伊奈ら、2003；藤咲ら、1999；樋口ら、2012；柿野ら 2007）、流速の小さい環境（伊奈ら、2003；樋口ら、2007；細江ら、2008；柿野ら、2007）、流量や季節によって生息環境が変化（満尾ら、2007；伊奈ら、2003；柿野ら、2007）などがある。ほとんどのホトケドジョウの研究対象となっているフィールドは谷戸にある水路や小河川であるが、標高 10 m 以下の湧水地帯でも生息が確認されているように（埼玉県、2018）、平野部の低標高地にも生息する。そのような環境は谷戸を流下する河川や水路と比較して人間活動の影響を大きく受けていることが予想される。そのため、平野部のいわゆる“都市河川”での本種の生息場特性や河川の環境特性は谷戸を流下する河川や水路と大きく異なる可能性がある。そこで本研究では、東京都立川市と国立市を流下する都市小河川である矢川を対象にホトケドジョウの生息場特性を解明するための調査を実施した。矢川は、立川段丘崖下から矢川緑地内に湧き出る湧水を水源として、甲州街道を横断し、府中用水の支流と合流する、全長約 1.5km、幅 2m 程度の都市小河川である。矢川が流下する東京都立川市と国立市は都市計画法第 5 条により都市計画区域として指定されており、国土数値情報において都市地域とみなされている。また、流域の土地利用状況は 50% 近くが住宅地であり、流路のほとんどはコンクリートもしくは石垣により護岸されている。これは谷戸を流下する用水路（千葉県御宿町を流下する用水路：御宿水路）と比較してもかなり高い割合である（Fig. 1-1）。さらに環境特性について、矢川は御宿水路と比較して、水深の多様度が低く、流路全体の流速が大きくなっていることから（Fig. 1-2）、都市河川にしばしばみられる、単調化した河川といえる。よって、都市河川におけるホトケドジョウの生息場特性は環境傾度が谷戸の河川や水路と大きく異なることから、既往の研究で示されている谷戸における本種の生息場特性とは異なっていることが予想される。さらに、都市河川は谷戸を流下する河川より開発等の人間活動の影響を受けやすいことも考えられることから、都市河川における本種の生息場特性を解明し、保全策の検討を進めることは急務である。そこで、矢川においてマイクロハビタットスケールとリーチスケールでの 2 つの調査を実施することで都市河川におけるホトケドジョウの生息場特性を解明した。まず、マイクロハビタットスケールでの研究は魚類の非生物的要因との相互作用の関係性解明に多く用いられており（Manna et al., 2017;

Beyer et al., 2007; Muñoz-Mas et al., 2018), 対象魚種のマイクロハビタットを解明することで、保全や環境修復を実施する上で重要となる環境要因や環境条件を抽出することが可能となる。さらに、本研究では、底生魚である本種が全長 2 cm まで、浮遊生活を送ることに着目し (細谷, 2019), 成長段階ごとの生息場についても評価した。成長段階の中でも、初期 (仔魚期, 稚魚期) は環境の変化に敏感で、移動能力も乏しく、捕食等による死亡率が高い。そのため、成長段階初期の生息場特性に着目し、適切な生息場保全や修復を実施することは、健全な個体群を維持するためには必要不可欠である。リーチスケールでの調査は、生態系の機能と構造や生物群集構造などを検討するのに実用的な空間スケールとされており (原田ら, 2019), 実際に魚類の群集構造の研究にも用いられている (Buisson et al., 2013; 相原・福田, 2020)。本研究では、他の魚類がほとんど生息していない環境に生息している場合が多い本種に対して、他の魚種が生息している場合の共存パターンについての解析することで、矢川に生息しているカワムツ等の国内外来種の影響について評価した。

本種のマイクロハビタットや共存パターンの解析にはランダムフォレスト (RF) を使用した。RF はサブモデルを構成する際に変数をランダムにサンプリングするため、相関が発生しやすい高次元データの分析に適している (Breiman, 2001)。さらに、多くの生息場モデルにおいて、最も再現性の高い手法であることが示されている (Siroky, 2009; Knudby et al., 2010; He et al., 2010; Mouton et al., 2011)。また、RF による多クラス分類を実施することで、本種と他魚種との関係性について、単独で出現する場合と他魚種と共存する場合の環境の違いについて明らかにした。さらに多クラス分類は生態学における利用事例も少なく、実用化や応用は遅れていることから (Bourel et al., 2018), 本研究では、RF を用いた多クラス分類の生態学への適用可能性についても議論した。

本論の構成は以下のとおりである。第 2 章では、矢川における本種の生息場について、第 3 章では、成長段階ごとの本種の生息場の違いと変化について議論した。第 4 章では本種と他魚種との関係性と多クラス分類モデルの魚類生息場評価への適応可能性について評価し、最後に第 5 章で本研究を総括する。

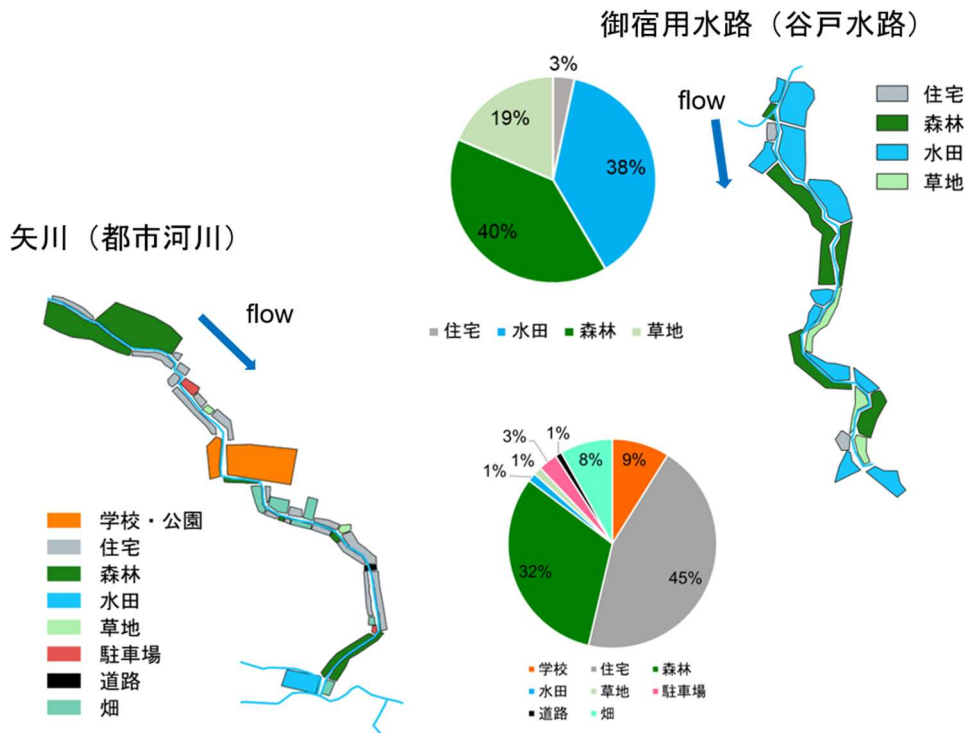


Fig. 1-1 矢川（都市河川）と御宿用水路（谷戸水路）の流域の土地利用の比較

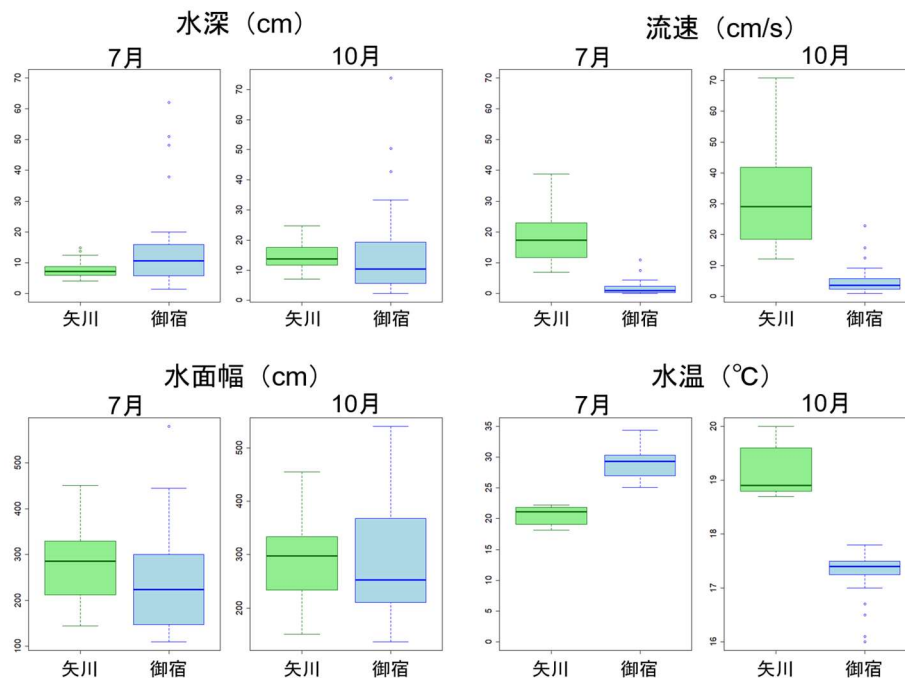


Fig. 1-2 矢川（都市河川）と御宿用水路（谷戸水路）の環境の比較

## 第2章 都市湧水河川におけるホトケドジョウの生息環境評価

## 2.1. はじめに

ホトケドジョウ *Lefua echigonia* は、コイ目フクドジョウ科に属する全長 60~80 mm の純淡水魚であり、東北地方から近畿地方にかけての本州に分布している（中島，2017）。本種の生息環境は、水田周辺の承水路や湿原、湧水を起源とする細流などである。いわゆる里山の水田環境に多いことから、水田水域の優れた指標種とされることがある（内山，2007）。しかし、農薬や過剰施肥による水質汚染、田んぼ周辺の水路の U 字溝化、圃場整備や都市化に伴う生息環境の埋め立てや湧水の消失等により各地で生息環境が激減しており、環境省のレッドデータブックにおいて絶滅危惧 IB 類に指定されている（環境省，2020）。

今後、ホトケドジョウの生息環境の保全や修復を考えるためには、維持管理等の計画や環境設計のための定量的な知見の蓄積が必要である。既往の研究では、湧水環境への依存（満尾ら，2007；伊奈ら，2003；細江・古屋，2008；北野ら，2008）に加え、冬季の湧出部への移動（柿野ら，2007；守山ら，2007）、植生被覆の重要性（満尾ら，2007；伊奈ら，2003；柿野ら，2007；樋口・福嶋，2012）や植生被覆との正の相関（樋口・福嶋，2012）、緩流速への選好性（満尾ら，2007；伊奈ら，2003；柿野ら，2007；樋口・福嶋，2012）、灌漑期と非灌漑期での生息場の変化（北野ら，2008；柿野ら，2007）や成長段階による生息場の違い（満尾ら，2007；北野ら，2008；樋口・福嶋，2012）、遊泳能力と緩流域の重要性（福田ら，2020）が示されている。しかし、本種の既往の研究のほとんどが谷戸にある水路や小河川における成果であることから、宅地化など都市化が進行する環境下での本種の生息状況や生息地保全のための知見は重要かつ貴重な情報である。また、既往の研究は、小規模な谷戸水域において行われてきたことから、背景となる物理環境の環境傾度が小さいため、比較的流量が豊富な河岸段丘や台地下部に形成される湧水河川には、その知見の適用が難しい。また、既往の研究において用いられた生息場評価手法には、環境変数のカテゴリー化により評価する手法（伊奈ら，2003；細江・古屋，2008；柿野ら，2007）や種々の関数に当てはめる手法（満尾ら，2007；藤咲ら，1999；樋口・福嶋，2012）がある。し



かし、調査対象地の環境特性によってカテゴリーが変化することや選好環境の具体的な数値化が困難であることから、モデルの適用可能性と汎用性には課題が残る。より広域に適用可能で、再現性と汎用性が高い生息環境評価モデルの開発には、地形的にも季節的にも環境傾度が大きく、時空間的に多様な物理環境を有する水域における調査データと高精度な解析手法の適用が必要である。

そこで本研究では、緩流域と高流速域を有し、本種が生息する湧水都市小河川において網羅的な現地調査を行い、本種の成魚と未成魚の在／不在情報に基づくマイクロハビタット解析を実施した。生息場モデリングには、ランダムフォレスト (RF) (Breiman, 2001) を使用した。RF は、説明変数が多く、相関がある変数が含まれていても使用可能で、計算速度が速い等の特徴がある (馬場・石松, 2015) ことから、多くの生物種の生息環境評価に利用されている (Fukuda et al., 2013 ; Vezza et al., 2015 ; Trigal et al., 2011 ; Shoemaker et al., 2018 ; Shanley et al., 2021)。最終的には、ランダムフォレストの解析結果から得られる『変数の重要度』と『応答曲線』を用いて本種の成魚と未成魚のそれぞれについて生息環境特性を定量的に評価する。

## 2.2. 方法

### 2.2.1 対象河川

東京都立川市・国立市を流れる矢川は、立川段丘崖下から矢川緑地内に湧出する湧水を水源として、青柳崖線を横断し、府中用水の支線水路と合流する、都市小河川である。瀬一淵構造は明確ではないものの、蛇行や河床勾配に応じた多様な流速や水深が形成されている。上流部が矢川緑地保全地域として東京都から指定されている一方、流域のほとんどが住宅地であり、下流部の青柳崖線付近を除けば、流路のほとんどが道路脇を流れている。そのため、流路の半分以上が両岸をコンクリートや石垣等で護岸されている。水源が湧水であるため、一年を通して、水温・水質がほぼ一定に保たれている。矢川は、湧水による安定的な環境条件により、本種を含む、多く

の貴重な生物が生息している（大平ら，2008；西田，2019）。一方，本種と同様に河床付近に生息するためニッチの重複が懸念されるアメリカザリガニ，卵や仔稚魚の捕食が考えられるカワムツ等の競合する国外・国内外来種も多く生息している。

## 2.2.2 調査方法

本研究では，本種の採捕地点の環境をより正確に再現するために調査区間を設けず，矢川の最下流部から最上流部（約 1.3 km）まで，タモ網を用いて本種のみを採捕し，一頭採捕するごとに採捕個体の全長と体重を記録した。その後，採捕地点を含む河川横断面上の 3 点（右岸，中央，左岸）において物理環境条件を調査した。特に採捕した地点については，採捕地点の近傍において計測することに努めた。また，約 30 m 間隔で任意の調査断面を設置し，本種の不在地点における環境条件を測定した。具体的には，各調査断面において，水面幅（cm）と水温（℃），電気伝導度（ $\mu\text{S}/\text{cm}$ ），水路構造（コンクリート護岸，石垣，土羽，木柵），頭上カバー，植生被度（%），河床材料（大礫（64 mm 超），中礫（16～64 mm），小礫（2～16 mm）および砂泥の割合（2 mm 以下）を測定し，本種の採捕地点においては，本種を採捕した地点，不在地点では，流路幅を 4 等分する中央 3 点において，水深（cm）と流速（cm/s），優占河床材料，植生の有無を記録することにより，計 14 項目の物理環境条件を測定した。調査は 2015 年 6 月から 2017 年 5 月まで，月 1 回の頻度で計 24 回の調査を実施した。なお，当歳魚と一年魚以上の境界は 9 月における体長が 42 mm（樋口・福島，2012），35 mm（北野ら，2008），当歳魚が翌春までに 40 ～ 50 mm（北野ら，2008）に成長するという報告に基づき，全長 40 mm 以上の個体を成魚，全長 40 mm 以下の個体を未成魚と定義し，別々に解析を実施した。

## 2.2.3 生息場モデリング

ランダムフォレスト (RF) とは，Leo Breiman により提案された分類回帰樹木法 (CART ; Breiman et al., 1984) を用いたアンサンブル学習法の一つであり，各ブートストラップサンプルについて

CARTにより作成されたすべての分類回帰木の再現結果から、分類問題では多数決、回帰問題では平均によって最終的なモデルからの出力結果を決定する。アンサンブル学習法とは多くの学習器の結果を統合し、再現性の高い結果を出力する方法である。本研究では、24回の現地調査から得られた全データにRFを適用することによって生息場モデルを構築した。その際、14個の物理環境変数（Table 2-1）を入力値、本種成魚もしくは未成魚の在／不在を出力値とした。同モデルの再現性評価には混同行列（confusion matrix）に基づく評価指標を使用した：AUC（area under the receiver operating characteristics curve）、CCI（correctly classified instances）、TPR（true positive rate）、TNR（true negative rate）、SN（sensitivity）、SP（specificity）、TSS（true skill statistic）、kappa。テストデータには、2015年6月～2017年5月の調査結果（以降、データ1）、2015年6月～2016年5月の調査結果（以降、データ2）、2016年6月～2017年5月の調査結果（以降、データ3）の3種類のデータを用いて、年次ごとのデータに対する再現性の評価を行った。最終的には、モデルから得られる「変数の重要度」によって本種の分布の再現に重要な環境要因を定量評価し、「応答曲線」によって本種の生息に重要な環境条件を可視化した。

Table 2-1 物理環境変数間の相関係数

	水深	流速	水面幅	植生被度	大礫	中礫	小礫	砂泥	水温	電気伝導度
水深	–									
流速	0.284	–								
水面幅	0.159	–0.224	–							
植生被度	–0.099	–0.064	0.126	–						
大礫	–0.148	0.183	–0.420	–0.139	–					
中礫	–0.222	0.181	–0.204	0.032	0.072	–				
小礫	–0.207	–0.047	0.070	0.222	–0.359	–0.152	–			
砂泥	0.376	–0.223	0.396	–0.058	–0.536	–0.641	–0.254	–		
水温	0.055	–0.002	0.182	0.008	–0.137	–0.088	0.022	0.150	–	
電気伝導度	0.211	0.187	0.094	0.007	–0.047	0.050	–0.004	0.002	0.001	–

## 2.3. 結果と考察

### 2.3.1 ホトケドジョウの採捕場所と水理条件の関係性

24回の現地調査の結果、全調査地点（3405地点）のうち、427地点で成魚を、389地点で未成魚を採捕した。本種の在／不在と水深－流速との関係性を Fig. 2-1（A：成魚，B：未成魚）に示す。調査地点における最大流速は 106.8 cm/s，最大水深は 40 cm であった。本種を採捕した地点における最大流速は 95.1 cm/s（成魚），73.8cm/s（未成魚），最大水深は 38 cm（成魚），25 cm（未成魚）であった。流速に注目すると，採捕地点のうち，約 87%（374 地点：成魚），約 92%（356 地点：未成魚）が 20 cm/s 以下の環境条件であった。これは，本種が緩流速を選好するという既往の研究（伊奈ら，2003；細江・古屋，2008；北野ら，2008；樋口・福嶋，2012）と一致する。一方，流速が 50 cm/s を超える条件下でも成魚を 9 個体，未成魚を 4 個体採捕した。実際には，これらの地点において礫やリター，植生によってできる緩流域に定位していたと考えられる。水深については，採捕地点のうち，約 73%（313 地点：成魚），約 77%（301 地点：未成魚）が 10 cm 以下であった。本種の個体数と水深との関係性について正の相関が示されている研究もある

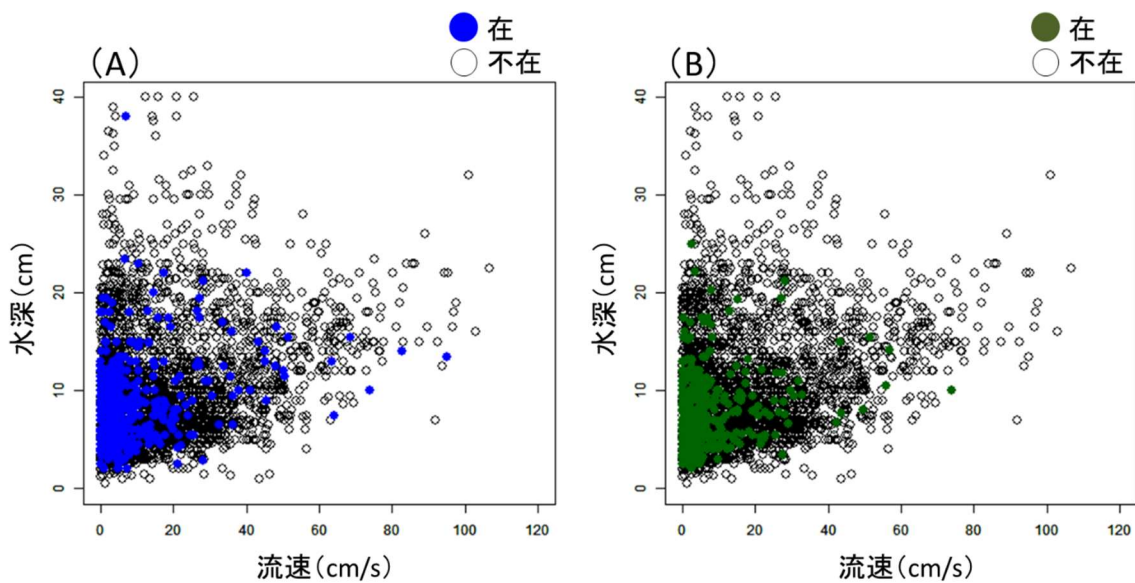


Fig. 2-1 水深－流速とホトケドジョウの在／不在の関係性（A：成魚，B：未成魚）

が（満尾ら，2007），本研究の対象河川の水深が大きい環境には，コイやカワムツ等のコイ科魚類が多く生息しており，捕食や競合の影響により，本種が比較的浅い水域で多く採捕されたものと推察される．さらに，上流部には大礫を中心とする河床材料が分布しており，本種が礫間の微小スペースを利用していたことから採捕環境の計測水深は本種の利用水深より小さく計測されていた可能性が考えられる．また，成魚と未成魚の採捕環境を比較すると，未成魚の方が，低流速かつ低水深の環境で採捕される傾向にあった．魚類は一般的に，体サイズの小さい未成魚が大型の魚類からの捕食を避けるため浅場を利用し，成魚になるにつれて鳥類などの陸上の天敵を避けるために生息場を深場へシフトすることが知られている（Harvey and Stewart, 1991）．さらに，本種は産卵場に抽水植物等の植生を利用することから（中島，2017），孵化したばかりの未成魚が生息場として水際に繁茂するオオカワヂシャ等の抽水植物を利用していたことも低水深で採捕される要因になっていたと考えられる．流速については成魚の方が広いレンジで採捕されたが，本種の遊泳速度は，体長区分により変化しなかったことが報告されている（福田ら，2020）．一方で，小さい個体ほど微小な緩流空間を利用しやすい可能性についても言及されているが，自然下においては，体サイズの大きい成魚の方が潜在的な遊泳能力が高く高流速域にも適応できたことが推察される．

### 2.3.2 成魚と未成魚の採捕環境の比較

未成魚が採捕された物理環境は，成魚と比較して水面幅が大きく，断面植生被度が高かった（Fig. 2-2）．また河床材料においては大礫割合が少なく，小礫や砂泥割合が多い環境であった．未成魚を多く採捕した水面幅が 300 cm を超える環境条件は対象水域の上流部に多かった．上流部は水深が小さく産卵基質や未成魚の生育場となりうる抽水植物や陸生植物の根が多く存在することに加えて，それらによる流速緩和効果が遊泳能力の弱い体長の小さな未成魚の定位できる流速条件を形成したと推察される．一方で，水面幅が 300 cm 以下で，大礫割合が 20 % を超える環境条件は未成魚の採捕数が少ない下流部に多かった．下流部は上流部と比べて流速が大き

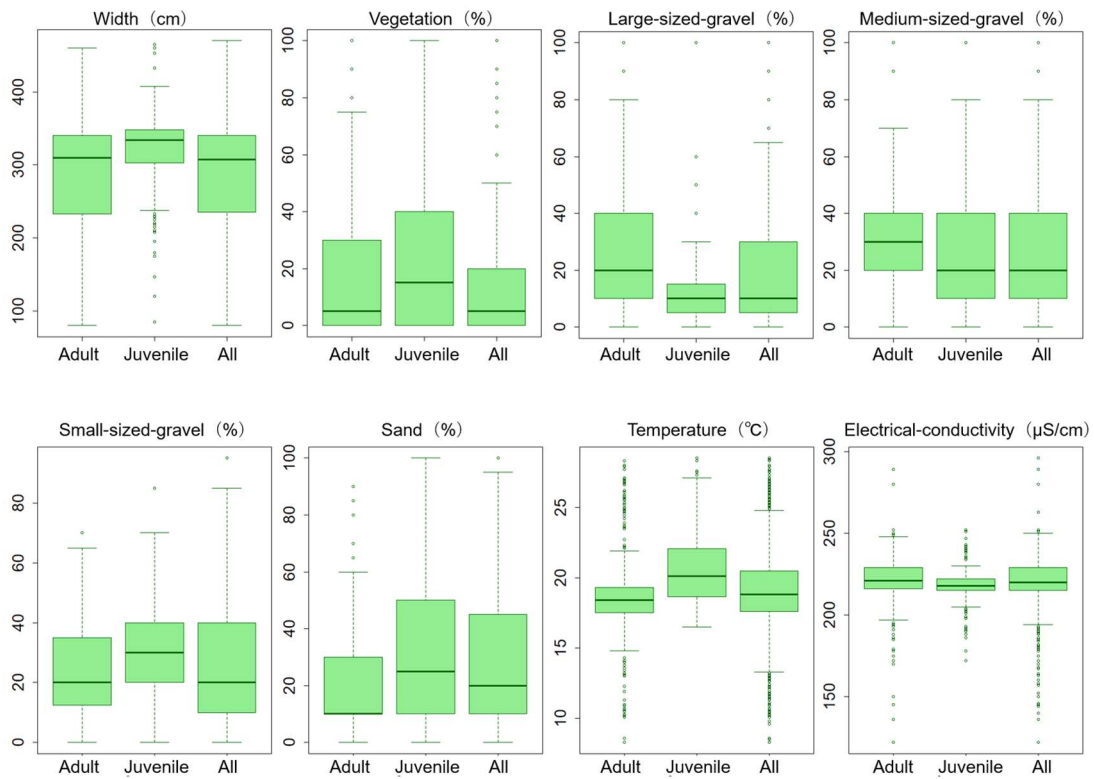


Fig. 2-2 成魚と未成魚の採捕環境の比較

く、植生が少ない環境であった。成魚は大礫や中礫によって形成される底面の低流速域を利用し定位していたことが考えられるが（松澤ら，2019），浮遊期の未成魚では，底面に形成される低流速域をうまく利用できなかったため，成魚と比べ，植生が少なく表層の流速緩和効果の小さい大礫や中礫で構成される礫質の河床環境での採捕数が少なかったと考えられる。

また，水温において，未成魚は 17°C以下の水温条件では採捕されなかった。成魚は年間を通して採捕された一方で，未成魚の採捕時期は初夏から秋の季節に集中していたことに加え，矢川の水温が 17°Cを下回る季節（11 月～12 月）にはほとんどの当歳魚が全長 40 mm 以上になっていたことが要因として挙げられる。電気伝導度については，成魚の採捕環境でのばらつきが大きいものの，成魚と未成魚の採捕環境における平均値の差は  $10 \mu \text{ S/cm}$  以下と小さいことから，電気伝導度による生息場の違いはほとんどなかったと考えられる。

Table 2-2 ランダムフォレストを用いた生息場モデルの再現性

	AUC	CCI	TP	TN	SN	SP	TSS	kappa
データ1(成魚)	1.000	1.000	0.997	0.999	0.997	1.000	0.997	0.998
データ2(成魚)	1.000	0.999	0.993	0.999	0.993	1.000	0.993	0.996
データ3(成魚)	1.000	1.000	0.999	1.000	0.999	1.000	0.999	1.000
データ1(未成魚)	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
データ2(未成魚)	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
データ3(未成魚)	1.000	1.000	0.999	0.999	0.999	1.000	0.999	1.000

CCI, correctly classified instances; TPR, true positive rate; TNR, true negative rate; SN, sensitivity; SP, specificity; TSS, true skill statistic

### 2.3.3 生息場モデルの再現性

構築した生息場モデルに対し、3種類のデータをテストデータとして適用した場合の再現性をTable 2-2に示す。すべての指標で0.99を超えており、テストデータに対して高い再現性を示した。これは、モデル構築に用いたデータの中にテストデータも含まれていたことに起因すると考えられる。一般に、複雑なモデルはオーバーフィッティングしてしまい、一般的な傾向を再現できない可能性があり、本モデルを他の生息場データに適用できない可能性がある (Tuanmu et al., 2011)。そのため、今後は本モデルの時空間的に異なるデータへの適用性について検討することが必要である。また、TPRとSNの値がやや低くなっており、テストデータ中の「在」を表現できていない場合があった。これはデータ中の在データの割合が少ないことが要因として考えられる。さらに、データ3への適用結果は、データ2と比べて、やや高い再現性を示した。これはデータ2で「在」データの割合が高いことが要因として考えられ、実際にこれらの指標がprevalenceの影響を受けることも報告されている (Akobeng et al., 2007)。

### 2.3.4 変数の重要度

RFにより計算された変数の重要度をFig. 2-3 (A:成魚, B:未成魚)に示す。まず、成魚については、流速が最も重要な変数であることが明らかになった (Fig. 2-3A(b))。多くの既往の研究においても本種の生息環境における流速の重要性が支持されていることから (伊奈・倉本,

2003 ; 北野ら, 2008 ; 柿野ら, 2007), 流速は本種の生息環境条件として重要な要因であるといえる。現地調査では, 本種の採捕地点の物理環境について計測していることに加え, 本種が主に礫の下や植生帯, リター等の中で採捕されたため, 多様な流速条件を有する矢川内の流速が緩和された地点で多く採捕された結果が反映されたものと考えられる。さらに, 採捕地点の優占河床材料 (Fig. 2-3A (l)) が比較的高い変数の重要度を示していた。採捕地点の優占河床材料は, 約 60% (260 地点) を大礫と中礫が占めており, 本種の生息環境要因として, 流速に加えて, 礫の近傍や底面に低流速域を形成する大礫等の重要性が示唆された。一方で, 多くの既往研究で示されている植生被覆の重要性は, 本研究では支持されなかった。その要因として, 矢川には河床材料が礫質の区間も多く, 隠れ家としての植生への依存度が高くなかったことやアメリカザリガニ等との競合があげられる。水深 (Fig. 2-3A (a)) については, 調査地点のうち約 92% (3158 地点) が 20 cm 以下の環境である上, 採捕地点の約 99% が 20 cm 以下であったため, 対象種の在/不在の再現における寄与度が低かったものと考えられる。

次に, 未成魚においては, 流速と水温で高い重要度が示された (Fig. 2-3B (b, i))。水温については, 未成魚の発生する時期を反映しているため重要度が最も高い変数として選択されたと推察される。流速は, 成魚 (松澤ら, 2019) と同様に重要な変数として選ばれた。成長段階に関係なく高い重要度を示したことから, 流速が生活史を通じて遊泳能力が高くないとされる本種の生息環境を制限していると考えられる。実際に本種の巡航速度は約 17 cm/s とされており (福田ら, 2020), 最大で 1 m/s 以上の流速の区間を有する矢川では, 流速により生息場を大きく制限されていた可能性がある。

次に, 水深, 水面幅, 断面植生被度, 植生の有無で比較的高い重要度が示された (Fig. 2-3A (a, c, d, k))。水深と水面幅については, 採捕個体数の多かった上流部の環境を反映した結果であると考えられる。植生は産卵基質として使用されることや流速緩和効果, 採餌場等, 本種の生息に大きく寄与する要素であるため, 比較的高い重要度が示されたと推察される。



河床材料 (Fig. 2-3B (e, f, g, h)) については、全構成要素がほぼ同程度の重要度を示した。浮遊期がある未成魚では、河床材料の重要度が水理諸元や植生よりも高くなかったが、砂泥割合は河床材料の中では最も高い重要度を示した。砂泥環境の多くは、リターや枯死植物、ゴミ等が漂着することの多い環境であり、それらが未成魚の隠れ家や採餌場として機能していたため高い重要度を示したと考えられる。最後に、水路構造 (Fig. 2-3B (m)) が最も低い変数の重要度を示した。一般に、コンクリート水路より土水路の方が環境の多様度が高く、生物種の生息量も多く

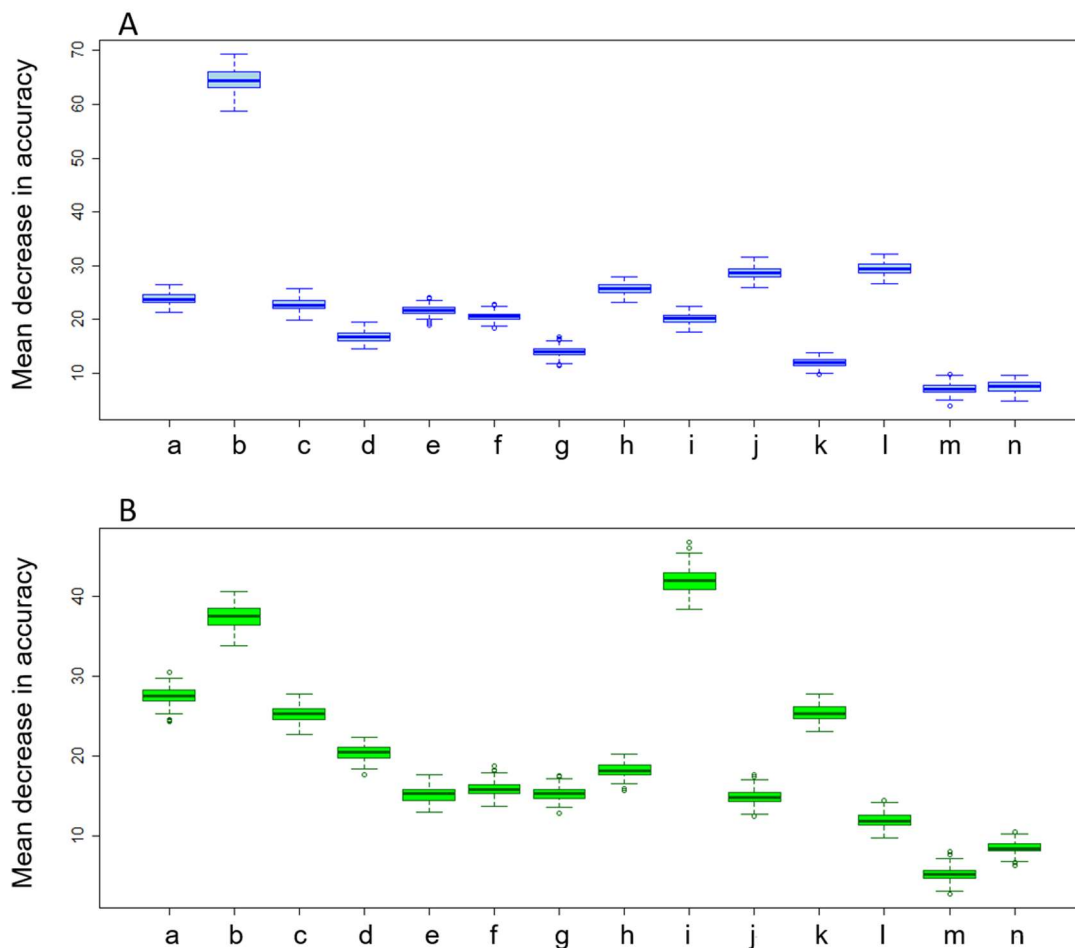


Fig. 2-3 変数の重要度 (A : 成魚, B : 未成魚) : (a) Depth, (b) Velocity, (c) Width, (d) Vegetation, (e) Large-sized-gravel, (f) Medium-sized-gravel, (g) Small-sized-gravel, (h) Sand, (i) Temperature, (j) Electrical-conductivity, (k) Presence-of-vegetation, (l) Dominant-bed-material, (m) Channel-structure, (n) Shade

なることが報告されているため（永山ら，2012；田頭ら，2015），水路構造は魚類の生息場として重要な要因の一つである．一方で，谷戸や水田周辺の水路に比べ，水路幅が大きい対象水域では，流速や水深の水利諸元や植生の繁茂状況のばらつきは，水路構造よりも河道の要素（蛇行や勾配）や季節による流量の変動の寄与が大きく，水路構造の影響が小さかったことが挙げられる．さらに，谷戸環境と比較して，流路幅が大きく，かつ谷地形により日射が遮られることがないため，コンクリートや石積の水路構造でも河道内植生が繁茂し，多様な環境が創出されたと考えられる．実際に，流路の多くがコンクリートや石積区間である上流部でも，植生が繁茂していた地点やほとんどが土水路区間である下流部でも高流速な区間が存在する等，流程や水路構造に関わらず多様な環境が観察された．

### 2.3.5 応答曲線

本種の生息場ポテンシャルを示す応答曲線を Fig. 2-4 に示す．成魚については（Fig. 2-4A），流速に注目すると，20～40 cm/s の中流速域で生息場ポテンシャルが低く，20 cm/s 以下の低流速域と 50 cm/s 以上の高流速域で生息場ポテンシャルが高かった．低流速域が生息適地であることは既往の研究と一致するが，本種が高流速域を選好するという報告はない．また，本種の巡航速度は約 17.2 cm/s という報告（福田ら，2020）があり，生息可能な流速としては過大評価の可能性がある．しかし，大礫や植生のような構造物によって近傍の底面に低流速域が形成されている条件下では，長時間定位できる（福田ら，2020）ことを反映した結果であると考えられる．大礫と中礫は流速と正の相関を示していた（Table 2-1）ことに加え，流速低減効果があると考えられる変数（大礫と中礫，植生被度）の応答曲線で，数値が大きくなるほど生息場ポテンシャルが増加していたことから高流速域に形成された微小な低流速域を利用している可能性が示唆された．既往の研究において，本種の生息場や繁殖場所として植生の重要性を報告している事例は多い（伊奈・倉本，2003；細江ら，2008；柿野ら，2007）．断面植生被度についての応答曲線では，割合が高くなるほど生息場ポテンシャルが増加するとともに，計測点における植生の有無でも

植生有で生息場ポテンシャルが高かった (Fig. 2-4). このように、矢川においても植生が本種の生息環境を形成していたと考えられる. しかしながら、先述の通り、変数の重要度としては他の変数よりも重要度が低かったため (Fig. 2-3)、在/不在の判別への寄与度は小さい. なお、本解析には含まれていないが、植生が繁茂していなかった礫質の区間では、大礫の周辺にリターが堆積しており、植生の代替機能を果たしていることが推察される.

水深に関する応答曲線では、水深 10 cm 以下の環境で生息場ポテンシャルがやや増加している. これは、矢川のほとんどが 20 cm 以下であったが、データ数の少ない高水深 (38 cm) の調査地点でも採捕されたため、低水深での生息場ポテンシャルの大きな増加がみられなかったものと考えられる.

水面幅の応答曲線では、200 cm 以下と 400 cm 以上で生息場ポテンシャルが増加していた. Table 2-1 より、植生被度と正の相関、流速、大礫、中礫とは負の相関を示していることから、採捕個体数が大きい矢川下流部の環境 (例えば、水面幅が小さく、流速が大きく、大礫、中礫の割合が大きい) と矢川最上流部の環境 (例えば、水面幅が大きく、流速が小さく、植生が繁茂している) が反映された結果であると考えられる.

水温の応答曲線では、水温 20°C 付近で生息場ポテンシャルが低下しているが、20°C 以上では生息場ポテンシャルは増加していた. 本種については、低水温への選好性、湧水への依存性が既往の研究より示されているが (満尾ら, 2007; 伊奈・倉本, 2003; 細江・古屋, 2008; 北野ら, 2008), 本研究ではそのような傾向は見られなかった. その要因として、湧出部の水温の影響が反映されにくい矢川下流部でも多くの個体を採捕していることに加え、水温の高い夏季 (8 月, 9 月) までに当歳魚が 40 mm 程度に成長しており、対象水域内に広く分散していることが挙げられる.

未成魚の生息場ポテンシャルについては (Fig. 2-4B), 水温では 17 °C 以上で生息場ポテンシャルが急増した. 未成魚は対象水域の平均水温が 17°C を超える 4 月~5 月にかけて発生し、その後、水温の上昇する夏にかけて湧出部から離れた下流部まで分布を拡大したため、高水温で高

い生息場ポテンシャルを示したと考えられる。一方、夏季の高水温は本種の生息に悪影響を及ぼすことが報告されており（満尾ら，2007），遊泳能力の低い未成魚では好適な水温水域への移動ができなかった可能性も考えられる。

次に、流速に注目すると、20～60 cm/s の中流速域で生息場ポテンシャルが低く、20 cm/s 以下の低流速域と 60 cm/s 以上の高流速域で生息場ポテンシャルが高かった。未成魚では、成魚に比べ、20 cm/s 以下の条件で顕著に生息場ポテンシャルが増加した。これは未成魚が浮遊期を持つため、上流部であっても本種の生息場としては比較的高流速域を有する対象水域において、成魚（松澤ら，2019）よりも流速が小さく、流速緩和効果の大きい植生やリターの多い局所的な環境条件が重要であったと考えられる。ここで、植生の有無と断面植生被度についての応答曲線をみると、植生があり、断面植生被度が高い環境条件で高い生息場ポテンシャルを示している。しかし、断面植生被度は0～20%の低被度で急激に生息場ポテンシャルが増加していることから、植生に覆われる環境よりも適度に植生があることが未成魚にとって重要な条件となっていることが推察される。また、対象水域における植生の多くはオオカワヂシャ等の抽水植物であり、抽水植物が繁茂する環境は低水深域が多かった。応答曲線において、水深10 cm以下の環境で生息場ポテンシャルが増加していたことから、未成魚の生息場として流速が緩和された抽水植物周辺の低水深域が利用されていたことが示唆された。一方で、多数の先行研究において高水深域や淵の重要性が示されている（伊奈・倉本，2003；満尾ら，2007；田頭ら，2015）。谷戸環境での先行研究における魚類相は本種の単相もしくはドジョウ等の底生魚のみで本種が最も優占している水域である場合が多い（満尾ら，2007；北野ら，2008；樋口・福嶋，2012；Nishida et al., 2014）。本研究の対象水域では、カワムツやアブラハヤ等の遊泳魚が多く生息しており、高水深域は比較的体サイズの大きいカワムツが優占している。カワムツ等の遊泳魚が生息することによりふ化直後の仔魚や浮遊稚魚の捕食や餌資源を競合することが予想される。そのため、環境の安定した高水深域を未成魚が利用できなかったことで、20 cm以上の高水深域で低い生息場ポテンシャルが示されたと推察される。

最後に、高流速域や水面幅の小さい環境で生息場ポテンシャルが増加していたが、80 cm/s 以上の流速や 100 cm 以下の水面幅の環境条件における在データがほとんどない (Fig. 2-2)。RF では、サブモデルの構築の際にブートストラップサンプリングを実施するが、その際に、一部のブートストラップサンプルに prevalence の低いデータが含まれない可能性が指摘されていることから (Chen et al., 2004)、データ数の少ない環境条件を生息場モデルがうまく抽出できなかったことが考えられる。特に流速は本種にとって重要な環境要因となっていることから、データ数の少ない高流速域が本種に及ぼす影響を評価することは重要だろう。

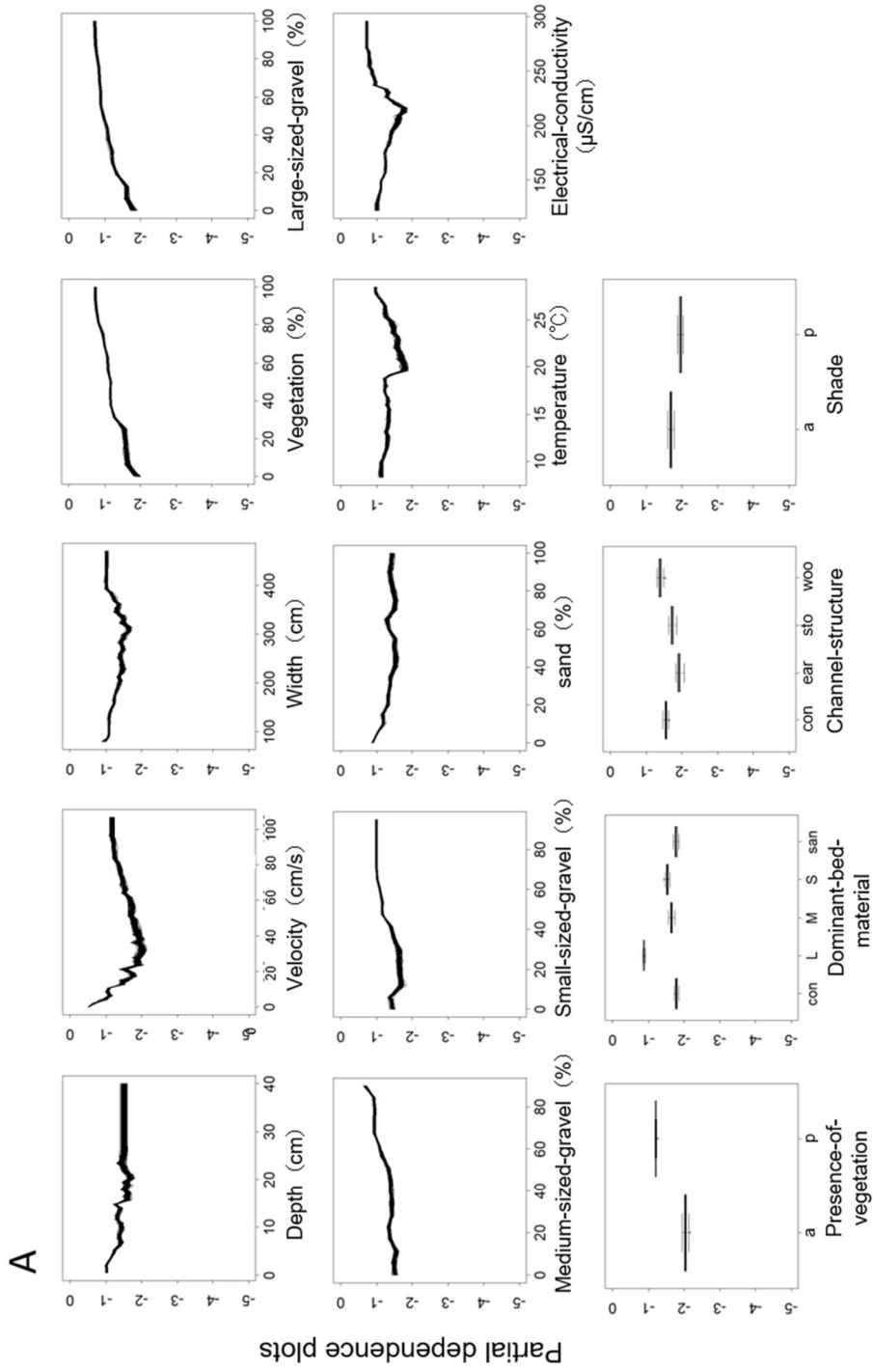


Fig. 2-4 応答曲線 (A : 成魚, B : 未成魚)

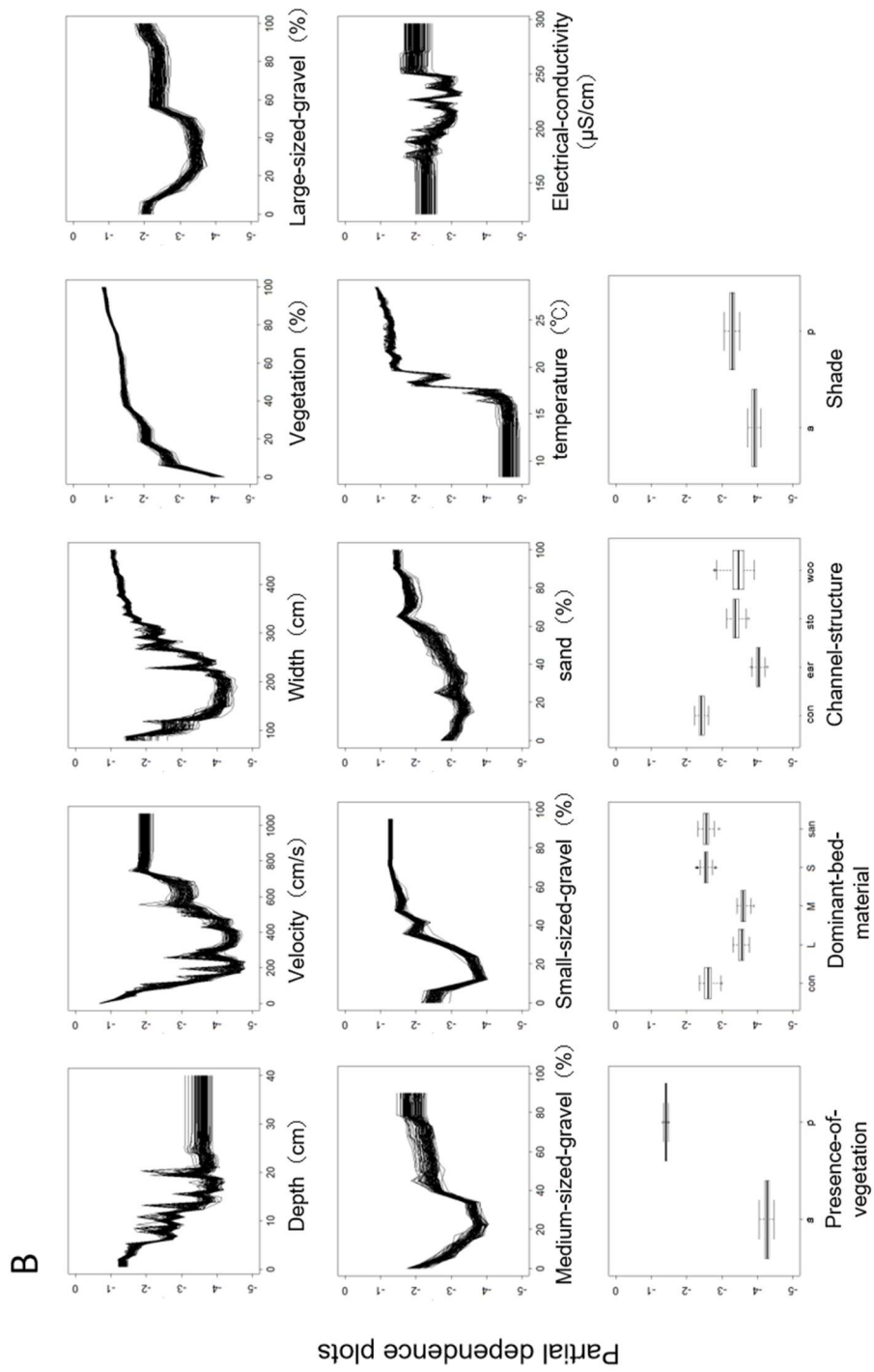


Fig. 2-4 応答曲線 (A : 成魚, B : 未成魚)

## 2.4. おわりに

本研究では、湧水起源の都市小河川における網羅的な生息環境調査で得られたデータにランダムフォレスト (RF) を適用し、本種の成魚と未成魚についての生息場モデルを構築した。研究対象の都市小河川は多くの既往研究の対象地となっている谷戸と比較すると物理環境条件の傾度が高いことに加え、現地調査では、河川全体を網羅的に調査し、さらに本種の採捕地点の物理環境を正確に計測したため、高流速域での生息場ポテンシャルの増大等の既往の研究と異なった結果が得られた。成魚の採捕環境についてまとめると、その多くが水深 20 cm 以下かつ流速 10 cm/s 以下の水域であった。水深の大きな環境ではカワムツ等のコイ科魚類が優占しており (Matsuzawa et al., 2017), 捕食や競合の可能性が考えられる。そのため、今後、矢川に生息する他魚種や他の生物 (アメリカザリガニ等) との相互影響についても解明する必要がある。次に、RF を用いた生息場モデルの再現性を評価したところ、全体としては、高い再現性を示したが、在データをモデルが「不在」と判別する場合が存在した。これは、データが有する不確実性や移動分散過程での一時的な利用時に本種が採捕されたこと等に起因していると考えられる。続いて、RF の解析から得られる変数の重要度により流速の高い寄与度が示された。多くの既往研究で示されている植生被度の重要性は、変数の重要度では明確には評価されなかったが、応答曲線では植生被度とともに生息場ポテンシャルが増大しており、その重要性が支持された。流速に関する応答曲線において、低流速域だけでなく、高流速域でも生息場ポテンシャルが増大していたことから、大礫などの流速低減効果のある構造物が存在する場合には、高流速域であっても定位でき (福田ら, 2020), 生息可能であることが示唆された。そのため、高流速域において、礫等の障害物の配置が本種の生息場再生等の保全策 (福田ら, 2020) に活用できる可能性が示された。しかしながら、基本的には遊泳コストが大きい高流速域での定着は極めて困難であると考えられるため、遊泳能力に基づく生息環境評価が必要である。これらの本研究における水深や植生、河床材料に対する既往研究と異なる応答は、外来種を含む他種の影響や、河川の規模などの生息



地の特性が影響している可能性が高いと考えられる。

成魚との生息場の違いについては、稚仔魚期に浮遊期を持つ本種の特性が反映されていると考えられる。変数の重要度では、水理諸元（水深、流速、水面幅）と植生（断面植生被度と植生の有無）が河床材料や調査地点の優占河床材料よりも高い重要度を示したことから、未成魚の生息場として底層より中層から表層の環境条件が重要であると考えられる。特に遊泳能力が低い稚仔魚の流出を防ぐためにも、中層から表層の流速を緩和することができる抽水植物の繁茂が必要となる。対象水域には、ミクリ属やオオカワヂシャ等の抽水植物が繁茂しており、これらの植生帯が流速緩和効果に加えて、稚仔魚の生育場となっていることが考えられる。しかし、対象水域では定期的に清掃活動が行われており、その際に、これらの抽水植物が消失する。都市小河川である対象水域は流路の多くをコンクリートや石積により護岸されているため、水際部における陸生植物の繁茂が乏しく、本種の産卵場や成育場は抽水植物に依存していることが予想される。そのため、繁殖期や未成魚の多い春季における抽水植物の消失は本種の産卵場や生育場の減少と未成魚の流出につながるため、春季における清掃活動ではオオカワヂシャ等の外来種のみを取り除く等、植生の消失を最低限に抑えることが望まれる。

また、未成魚の浮遊期は全長約 20 mm までであり（細谷，2019），本研究で未成魚と定義した 40 mm 以下の個体の中には、浮遊期の稚仔魚からほぼ成魚と同様の生活を送っている若魚までが含まれている。死亡率の高い生活史の初期段階における生態の解明は本種の保全を行う上でも重要であることから、今後、成魚と形態的にも異なる稚仔魚期や形態的に成魚に近い若魚等を区別し、より詳細な成長段階ごとの生息場を解明することが必要である。さらに、矢川のような湧水起源の都市小河川では、本種の生息場特性を明らかにすることに加えて、人間の生活圏と隣接していることから、湧水の水文学的特性への理解とともに、人間の生活や安全（開発や治水等）と両立可能な保全策の検討が必要である。

### 第3章 ホトケドジョウの成長段階に伴う

#### 流程分布と生息場特性の変化

### 3.1. はじめに

魚類の生息場は、主に流速や水深等の物理環境条件によって決定されていることから (Midway et al., 2010; Hazelton & Grossman, 2009), 魚類の生息場の再生や造成等の保全を実施するためには、対象種の生物的・非生物的要因との相互作用について明らかにすることが重要である。これらの相互作用については、流速や水深などの水理特性や河床材料の粒径などの底質を説明変数とし、対象種の在/不在や個体数を応答変数にすることにより表現されることが多い。魚類の非生物的要因との相互作用について、マイクロハビタットスケールでの研究事例は多くあるが (Manna et al., 2016; Beyer et al., 2007; Muñoz-Mas et al., 2018), 魚類のマイクロハビタットは季節や成長段階、体サイズにより変化することが知られている (Kanno et al., 2012; Wolf et al., 2019; Davey et al., 2005)。成長段階によるマイクロハビタットの変化は、利用する餌資源の変化や密度効果 (Mittelbach et al., 1993), 遊泳能力の向上等の生理的な機能の変化, および種間・種内競合により生じる (Davey et al., 2005)。よって、マイクロハビタットスケールにおける魚類の成長段階ごとの生息場特性を解明することは、個体群動態に配慮した環境設計手法を確立する上で重要である。これに対し、魚類の生息場特性については様々な研究が行われているが、その多くは、生活史の一部や成長段階を考慮しない生息場評価の事例であり (Akbaripasand et al., 2017; Dnaloson et al., 2013; Fukuda et al., 2013), 成長段階ごとの生息場特性の違いや変化を定量的に評価している研究は少ない。成長段階の中でも、初期 (仔魚期, 稚魚期) は環境の変化に敏感で、移動能力も乏しく、捕食等による死亡率が高い (Houde., 1987)。また、成長段階初期の生存率は成長段階の後期 (成魚) の資源量に影響するとされていることから (Stige et al., 2018), 成長段階初期の生息場特性に着目し、適切な生息場保全や修復を実施することによって成長段階初期の生存率を高めることは、健全な個体群を維持するためには必要不可欠である。

本研究では、日本固有の小型底生魚であるホトケドジョウ *Lefua echigonia* の成長段階ごとのマイクロハビタットを解明することを目的とする。ホトケドジョウはコイ目フクドジョウ科に

属する全長 60～80 mm の純淡水魚であり、水田周辺の承水路や湿原、湧水を起源とする細流などに生息している（中島，2017）。しかし、圃場整備や都市化に伴う生息環境の埋め立てや湧水の消失等により各地で激減しており、環境省のレッドデータブックにおいて絶滅危惧 IB 類に指定されている希少魚種である（環境省，2020）。また本種は成長段階の初期においてドジョウ類では特異的とされる浮遊期があり（中島，2017）、成魚とは異なった生活様式の期間を持つことから、成長段階の初期の生息場特性は成魚とは大きく異なることが予想される。本種において、成長段階による生息場の違いを示した例もあるが（満尾，2003）、成魚と未成魚の区分での解析であり、成長段階初期や詳細な体サイズにおける非生物的要因との関係性について示した研究はない。

そこで約 1.3 km の小河川において、網羅的な捕獲調査と物理環境特性の計測を実施し、本種の出現と出現場所の環境要因の関係性について解析する。対象河川全体を網羅的に調査することで、成長段階が異なることに起因する生息場特性や流程分布の違いにも対応することができる。現地調査では、本種の採捕地点の近傍において環境要因を計測することで、実際の生息環境に則した物理環境条件を表現することに努めた。マイクロハビタットの解析にはランダムフォレスト（RF）を用いて、再現性を評価するとともに、得られた変数の重要度と応答曲線によって本種の各成長段階の生息場特性を評価する。さらに、本種の全長と河道内での利用環境との関係性について解明する。

## 3.2. 方法

### 3.2.1 対象河川

調査地は東京都を流下する約 1.3 km の湧水を水源とする都市小河川である。瀬－淵構造は明確ではないものの、蛇行や河床勾配に応じた流速や水深の変異が観察される（Fig. 3-1, Fig. 3-2）。流路の一部を東京都により保全地域に指定されている一方で、流域のほとんどは住宅地であり、

流路は道路脇を流れているため、流路の半分以上の両岸がコンクリートや石垣等で護岸されている。水源は湧水であるため、一年を通して、水質がほぼ一定に保たれており、安定的な環境条件のため、ホトケドジョウを含む、多くの貴重な生物が生息している（西田ら，2019）。一方、水源の水温は一定であるが、流量が少ないため、夏季や冬季には上流から下流にかけて大きな水温勾配が生じる（Fig. 3-1：1～3月（冬季），7～9月（夏季）を参照）。また、本種を含む希少な魚類や水生植物が生息している一方で、近年、特定外来生物への指定が検討されている国外外来種アメリカザリガニ（環境省，2022）や卵や仔稚魚の捕食が考えられるカワムツ等の国内外来種も多く生息している。

### 3.2.2 調査方法

本研究では、本種の採捕地点の環境をより正確に再現するために調査区間を設けずに、矢川之最下流部から最上流部までの区間（約 1.3 km）を、タモ網を用いて本種のみを採捕し、一頭採捕するごとに採捕個体の全長と体重を記録した。その後、採捕地点を含む河川横断面上の 3 点（右岸，中央，左岸）において物理環境条件を調査した。特に、採捕した地点については、採捕地点の近傍において計測した。また、約 30 m 間隔で任意の調査断面を設置し、本種の不在地点における環境条件を測定した。各調査断面において、水面幅 (cm) と水温 (°C)，電気伝導度 ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ )，水路構造（コンクリート護岸，石垣，土羽，木柵），頭上カバー，植生被度 (%)，河床材料（大礫，中礫，小礫および砂泥の割合；%) を測定した。また、河川横断面上の 3 点（右岸，中央，左岸）において、水深 (cm) と流速 (cm/s)，優占河床材料，植生の有無を記録することにより、計 14 項目の物理環境条件を計測した。調査は、2015 年 6 月から 2018 年 3 月に、月 1 回の頻度で計 34 回実施した。

### 3.2.3 生息場モデリング

ランダムフォレスト (RF) とは、Leo Breiman により提案された分類回帰樹木法 (CART; Breiman

et al., 1984) を用いたアンサンブル学習法の一つであり、各ブートストラップサンプルについて CART により作成されたすべての分類回帰木の再現結果から、分類問題では多数決、回帰問題では平均することによって最終的なモデルからの出力結果を決定する。アンサンブル学習法とは多くの学習器の結果を統合し、再現性の高い結果を出力する方法である。本研究では、34 回の現地調査から得られた全データに RF を適用することによって生息場モデルを構築した。その際、計測した 14 個の環境変数のうち 9 個の環境変数に加えて、QGIS により計算した最上流部から調査地点までの距離を説明変数とした。また 6 段階の成長段階区分ごとの在/不在 (<20 mm, 21 mm~30 mm, 31 mm~40 mm, 41 mm~50 mm, 51 mm~60 mm, 61 mm<) を応答変数とした。最終的には、モデルから得られる「変数の重要度」によって各成長段階の個体にとって重要となる環境要因を特定し、「応答曲線」によって各成長段階の個体の生息に重要な環境条件を可視化した。



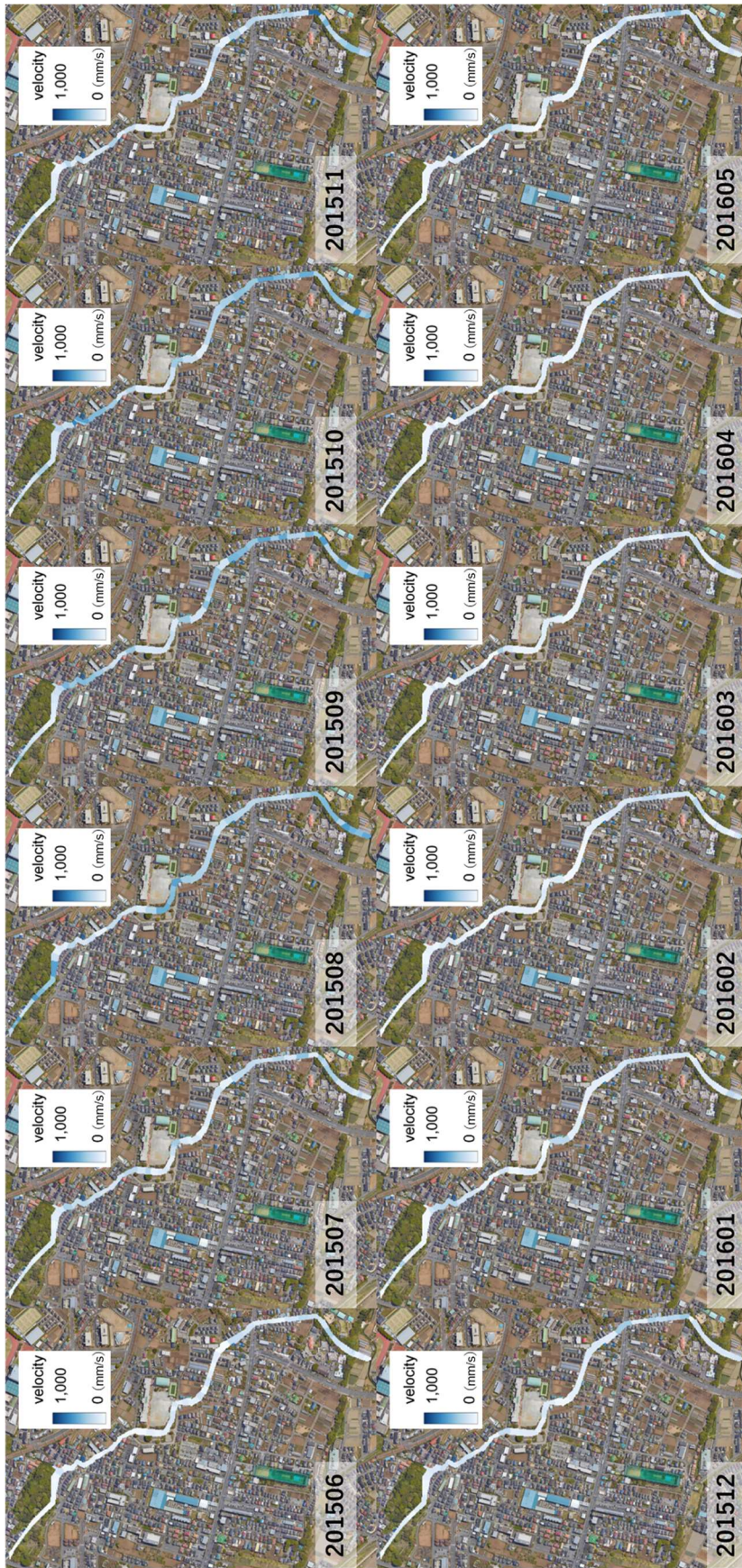


Fig. 3-1 季節ごとの矢川の流速分布 (2015年6月-2016年5月)





Fig. 3-1 季節ごとの矢川の流速分布 (2016年6月-2017年5月)





Fig. 3-1 季節ごとの矢川の流速分布 (2017年6月-2018年3月)





Fig. 3-2 季節ごとの矢川の水深分布 (2015年6月-2016年5月)



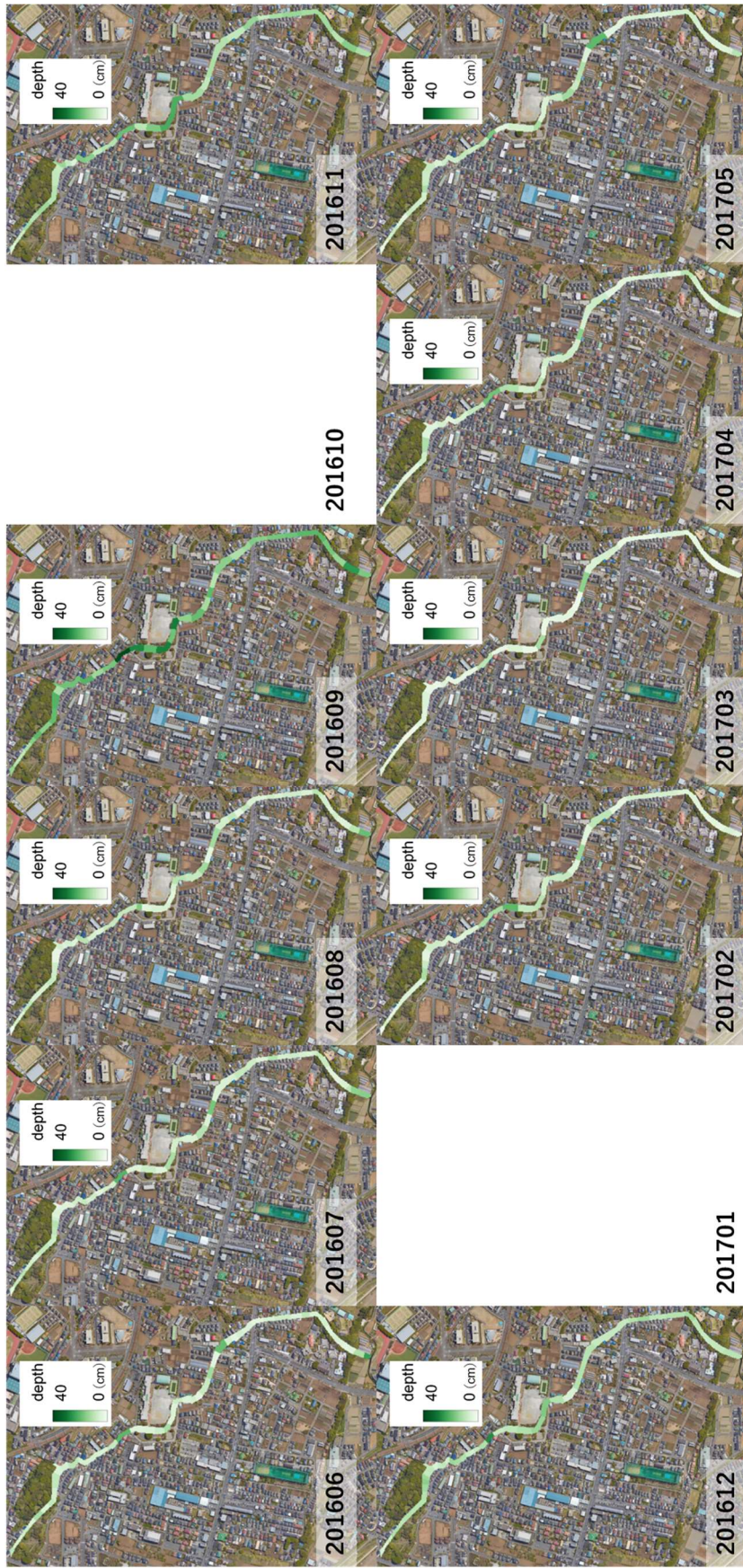


Fig. 3-2 季節ごとの矢川の水深分布 (2016年6月-2017年5月)





Fig. 3-2 季節ごとの矢川の水深分布（2017年6月-2018年3月）





Fig. 3-3 季節ごとの矢川の水温分布 (2015年6月-2016年5月)





Fig. 3-3 季節ごとの矢川の水温分布 (2016年6月-2017年5月)





Fig. 3-3 季節ごとの矢川の水温分布 (2017年6月-2018年3月)

### 3.3. 結果

#### 3.3.1 月別のホトケドジョウの流程分布

矢川における本種の流程分布を Fig. 3-4 に示す。流程全体における採捕地点数は、最上流部から約 200 m 地点までが最も多く、加えて、最下流部から約 100 m 地点まで採捕地点数が比較的多かった。一方で、最下流部の府中用水との合流点付近と最下流部から 100 m～400 m 地点付近までは、採捕地点数が少なかった。また月ごとの採捕地点数は 6 月が一番多く、冬季まで採捕地点数は減少し、3 月から 4 月に採捕地点数は最低になった (Fig. 3-4, Appendix. 1)。

全長 20 mm 以下の個体は、4 月～6 月 (2016 年は 4 月～6 月, 2017 年は 5 月～6 月) まで主に上流側で多く採捕される傾向がみられた (Fig. 3-2, Appendix. 1)。また、全長 31 mm から 40 mm の区分までは全長区分が大きくなるほど、流程分布が下流側へ拡大し、出現する時期も春季 (5 月, 6 月) から秋季 (9 月, 10 月) に向けて長くなる傾向がみられた。全長 41 mm 以上の区分については、季節を問わず採捕されたが、全長が大きくなるほど、流程分布は局所的であった。特に全長 61 mm 以上の個体は最下流部付近で採捕されることが多かった。



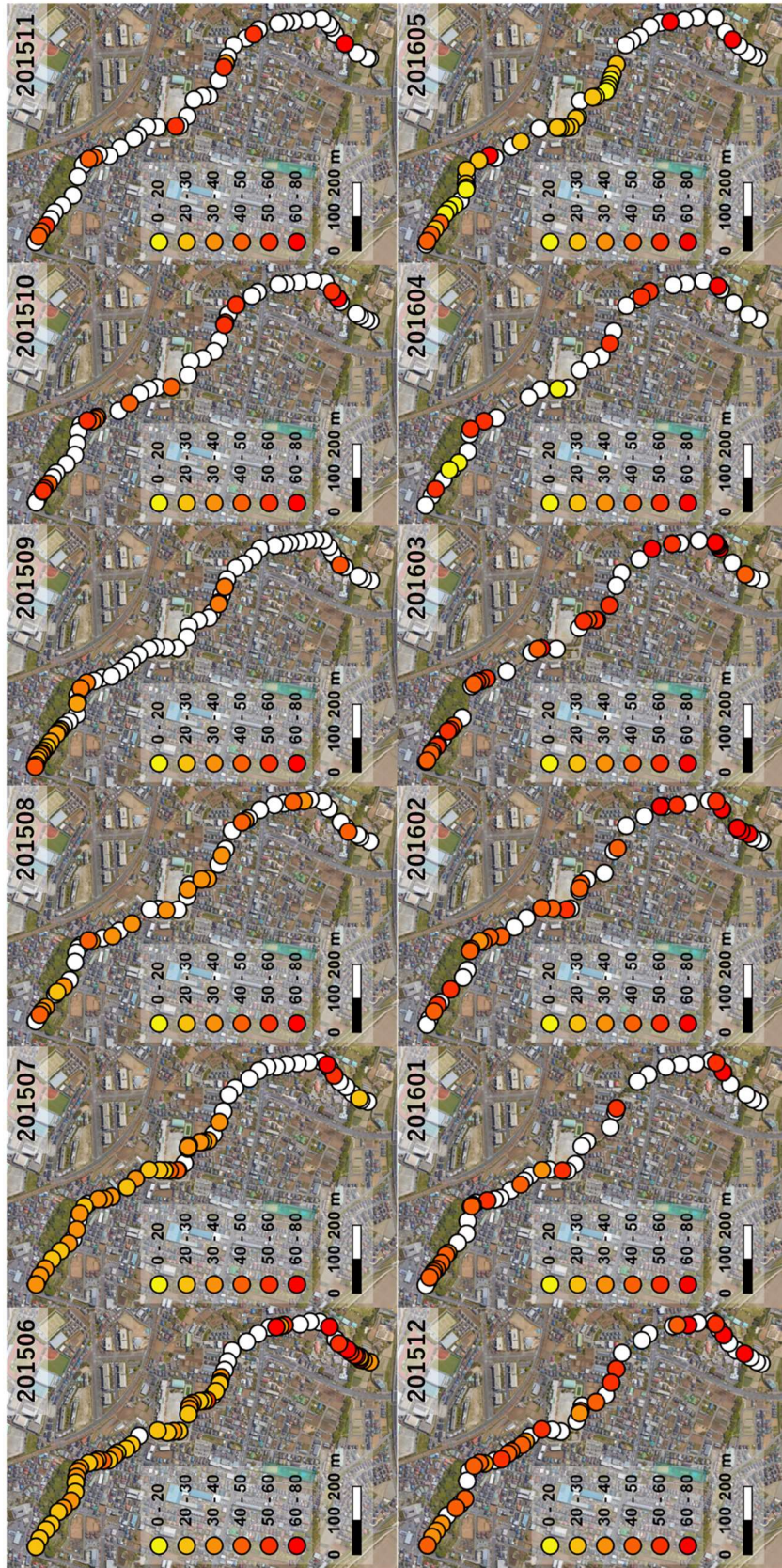


Fig. 3-4 矢川におけるホトケドジョウの流程分布 (2015年6月-2016年6月) ※白は不在地点



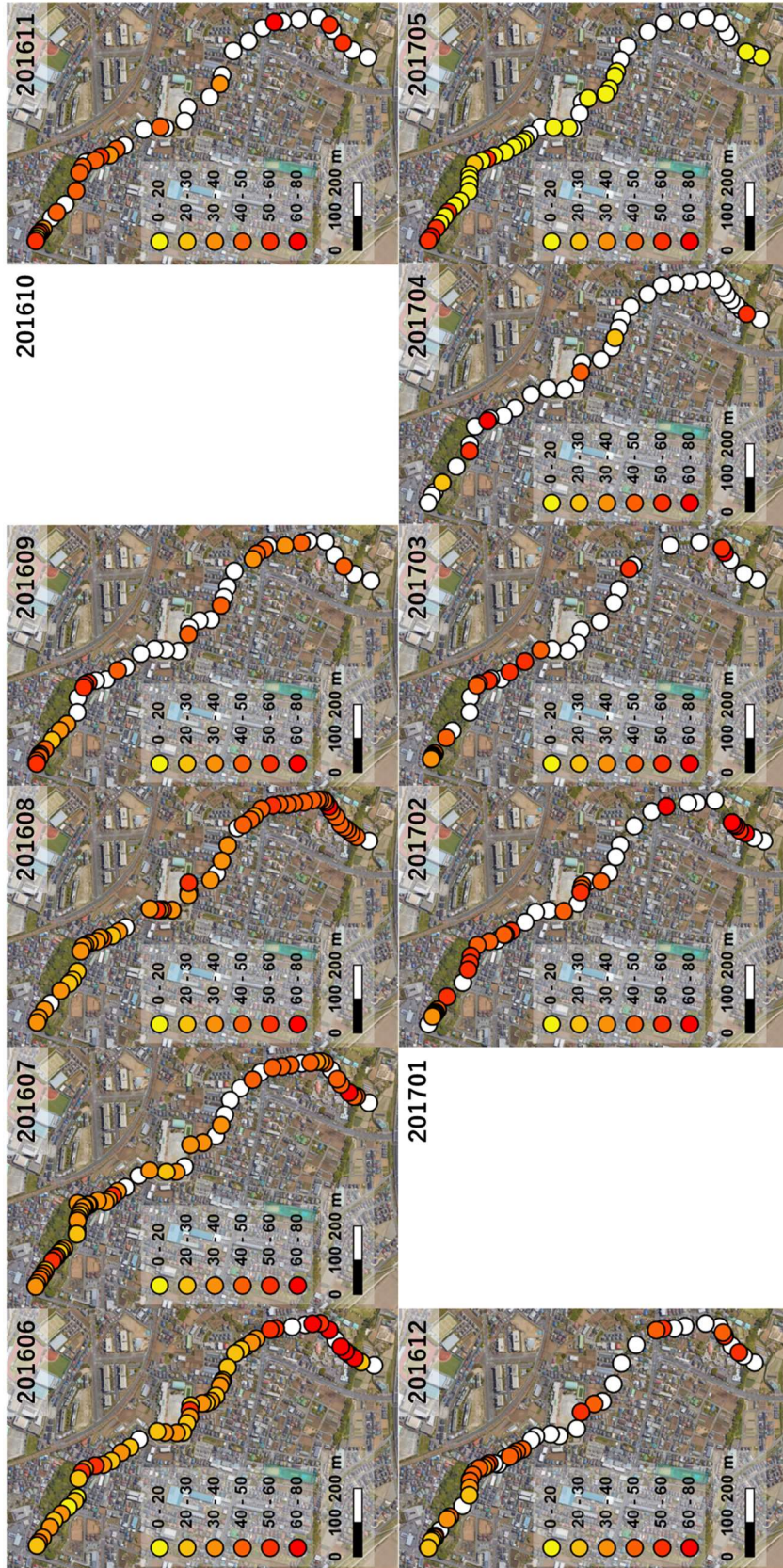


Fig. 3-4 矢川におけるホットケドジヨウの流程分布（2016年6月-2017年6月）※白は不在地点



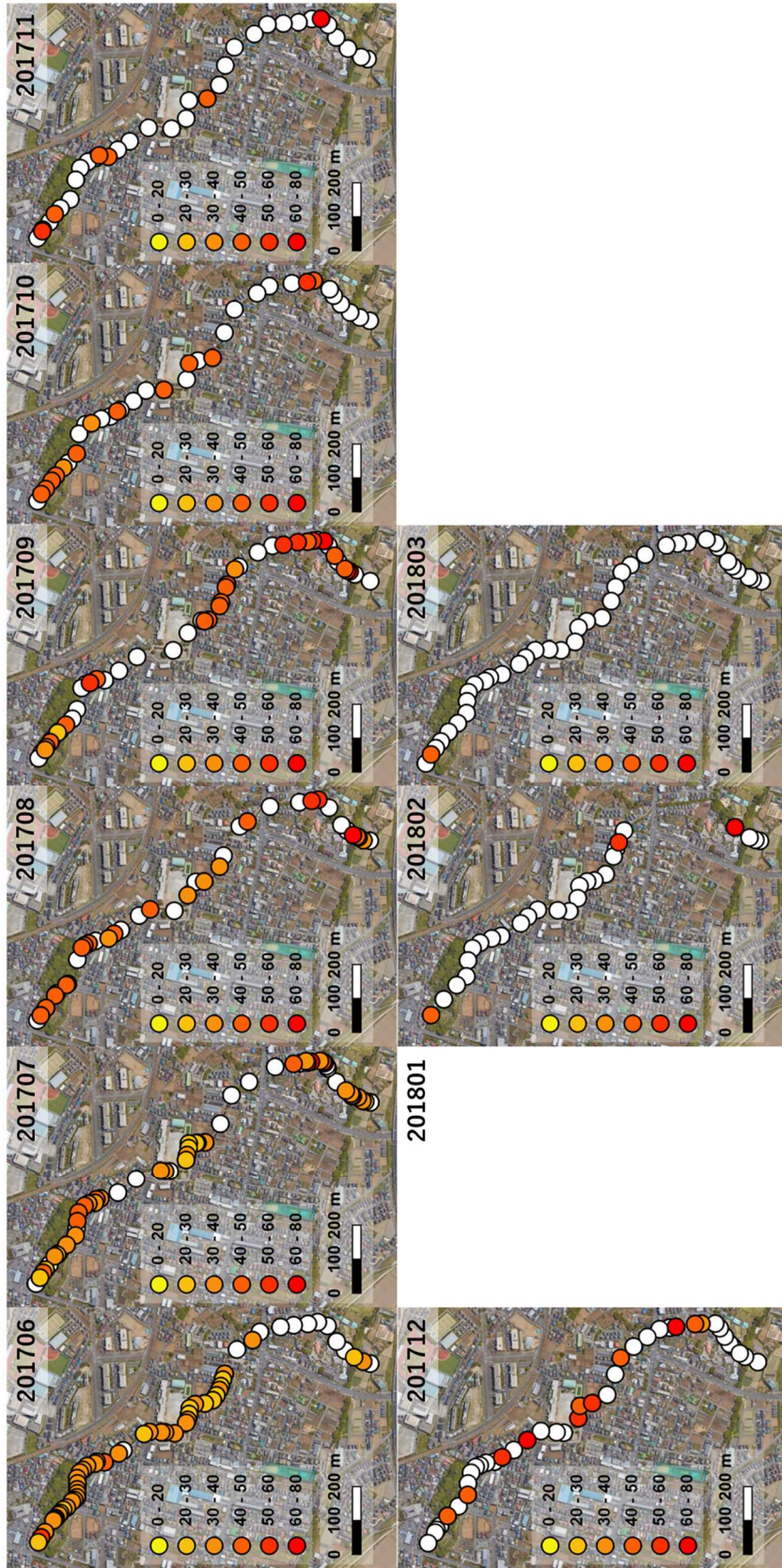


Fig. 3-4 矢川におけるホットケドジヨウの流程分布 (2017年6月-2018年3月) ※白は不在地点

### 3.3.2 成長段階ごとの変数の重要度

RFにより計算された変数の重要度を Fig. 3-5 に示す。20 mm 以下の全長区分から 31 mm～40 mm の全長区分では水温が最も重要な変数であったが、41 mm～50 mm の全長区分以上では、全長区分が大きくなるほど重要度は低かった。41 mm～50 mm 以上の全長区分では流速が最も重要な変数として評価され、31 mm～40 mm の全長区分でも高い重要度を示した。20 mm 以下の全長区分では、水温に加えて、水深の重要が高かった。優先河床材料の重要度が特に低く示されたが、この傾向は 20 mm 以下の全長区分のみで、31 mm～40 mm や 41 mm～50 mm 全長区分において小礫の割合の重要度が低く示されているものの、全体としては、河床材料の構成は中程度の重要性を示していた。また、21 mm～30 mm 以上の全長区分では、共通して植生被度の重要度が低かった。最上流部からの距離はどの全長区分でも比較的高いもしくは中程度の重要度を示していた。

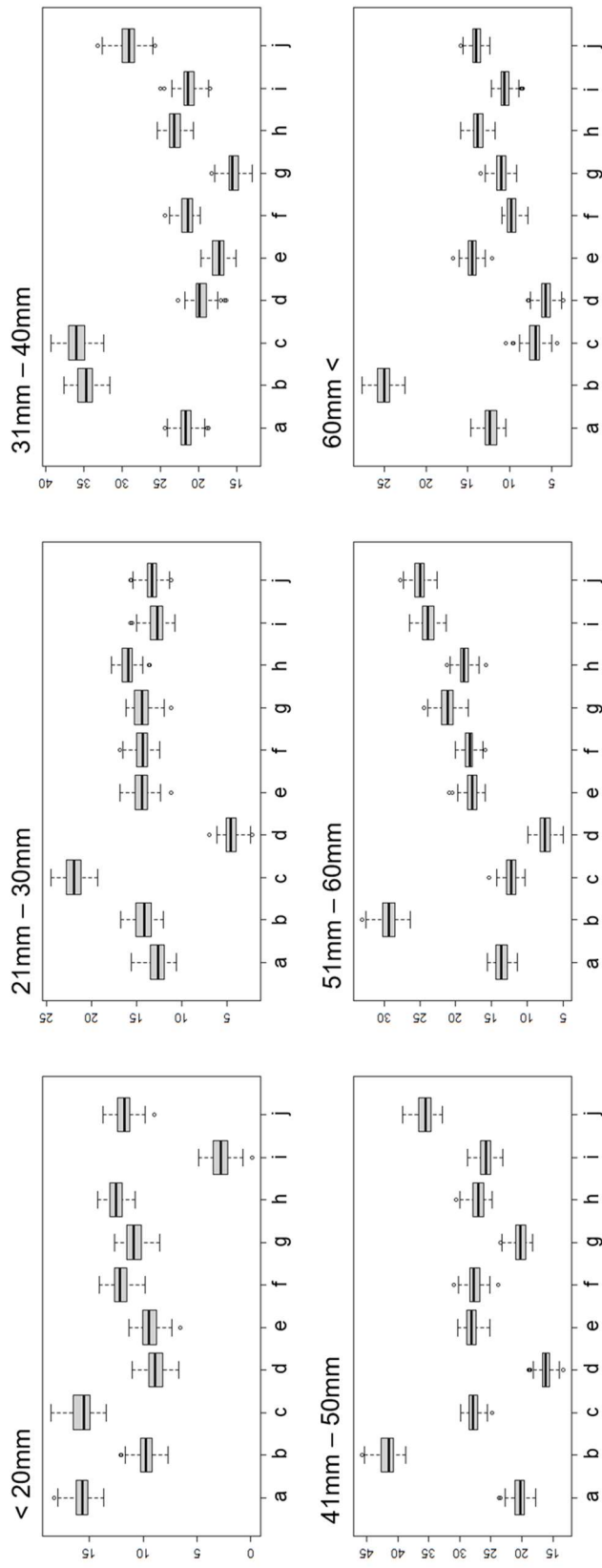


Fig. 3-5 成長段階ごとの変数の重要度 : (a) Depth, (b) Velocity, (c) Temperature, (d) Presence-of-vegetation, (e) Large-sized-gravel, (f) Medium-sized-gravel, (g) Small-sized-gravel, (h) Sand and clay, (i) Dominant-bed-material, (j) distance from upstream point

### 3.3.3 成長段階ごとの利用環境の変化（応答曲線）

各変数の応答曲線を Fig. 3-6 に示す。まず、水深について、20 mm 以下と 21 mm～30 mm の全長区分では、水深が小さい、特に、20 mm 以下の全長区分では 5 cm 以下、21 mm～30 mm の全長区分では 10 cm 以下の水深条件で高い生息場ポテンシャルを示していた。31 mm～40 mm 以上の全長区分でも水深が小さいほど生息場ポテンシャルが高い傾向がみられたが、これらの全長区分では、20 cm 以上の水深でも生息場ポテンシャルが高い傾向にあった。

流速は、どの全長区分の応答曲線も低流速域において高い生息場ポテンシャルを示していた。特に 20 mm 以下の全長区分では、流速が約 100 mm/s 以下で顕著に生息場ポテンシャルが上昇していた。これに対し、20 mm 以下を除く全長区分では、500 mm/s を超える流速条件でも、高い生息場ポテンシャルを示していた。

水温については、20 mm 以下から 31 mm～40 mm までの全長区分では、18℃より高い水温条件で生息場ポテンシャルが上昇していた。一方で 51 mm～60 mm、61 mm 以上の全長区分では 20℃前後の水温で生息場ポテンシャルが低下する傾向がみられた。

植生の被度については、どの全長区分でも被度が高いほど生息場ポテンシャルが高くなる傾向にあった。

大礫と中礫、小礫については、低割合で生息場ポテンシャルが上昇している場合もあるが、ほとんどの全長区分で、割合が高いほど生息場ポテンシャルも上昇していた。また、砂泥では、20 mm 以下から 31 mm～40 mm までの全長区分では割合が増加するにつれ、生息場ポテンシャルが上昇するのに対して、51 mm～60 mm と 61 mm 以上の全長区分では割合が低い条件で生息場ポテンシャルが高かった。優占河床材料では、41 mm～50 mm 以上の全長区分では大礫で高い生息場ポテンシャルが示された。

最上流部からの距離については、20 mm 以下から 51 mm～60 mm の全長区分までは最上流部に近いほど生息場ポテンシャルが高い傾向がみられた。一方、61 mm 以上の全長区分では、ほぼ最上流部と最下流部で高い生息場ポテンシャルを示していた。

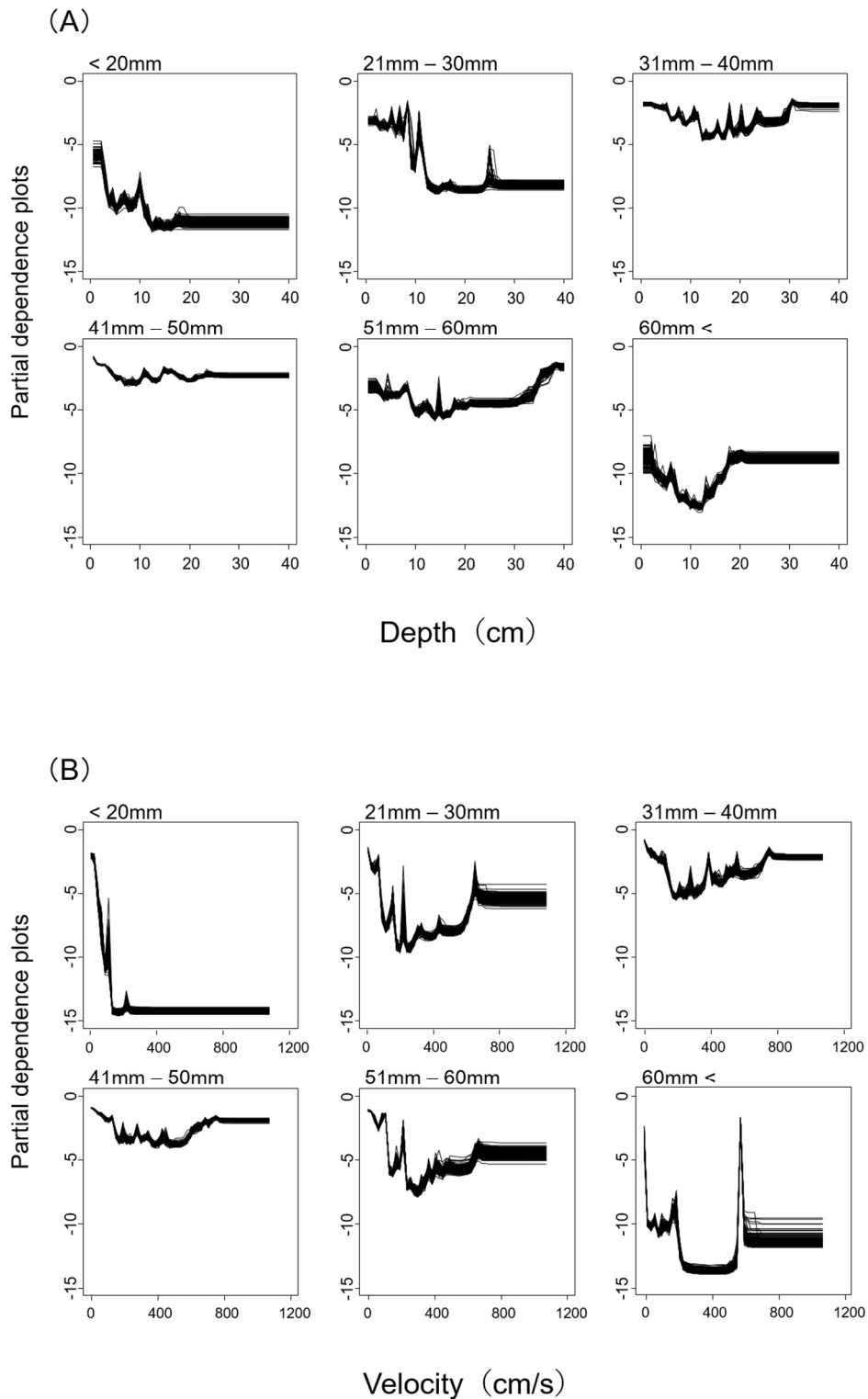


Fig. 3-6 各変数における成長段階ごとの応答曲線 (A: 水深, B: 流速)

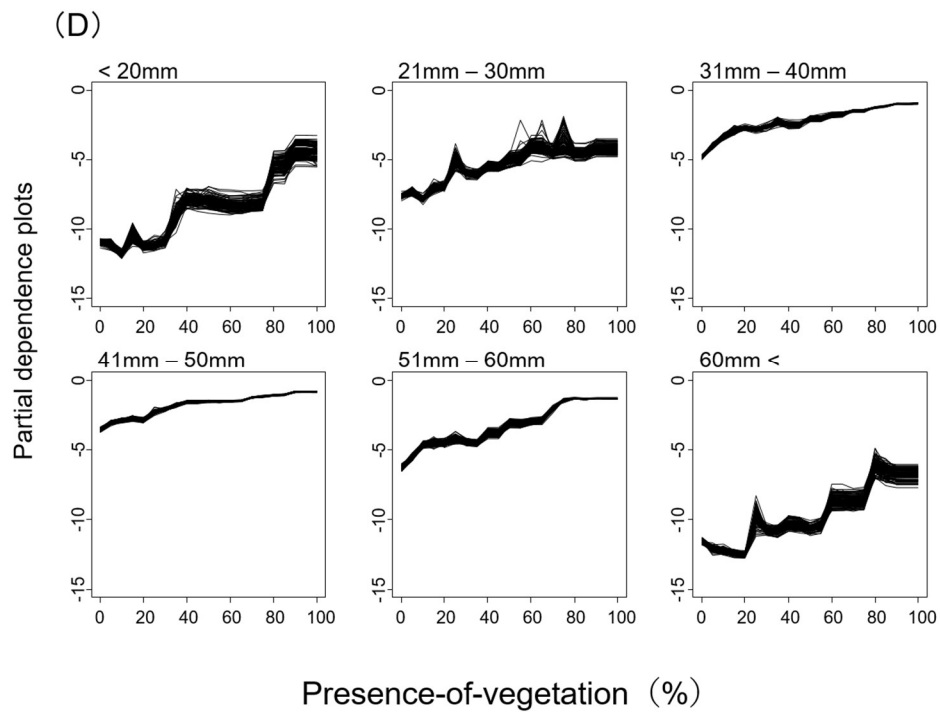
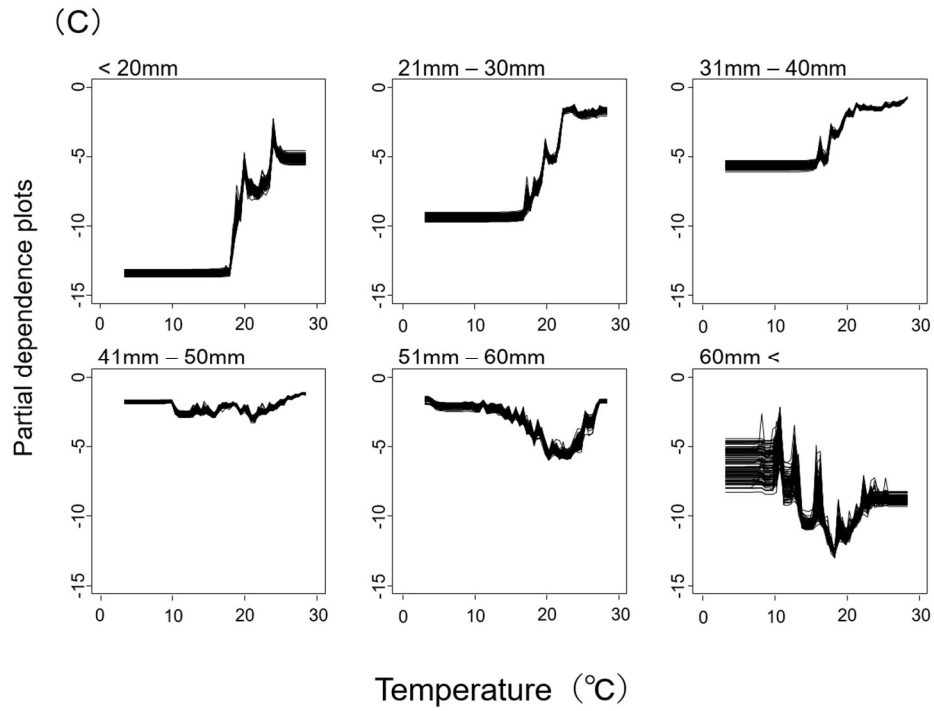


Fig. 3-6 各変数における成長段階ごとの応答曲線 (C: 水温, D: 植生被度)



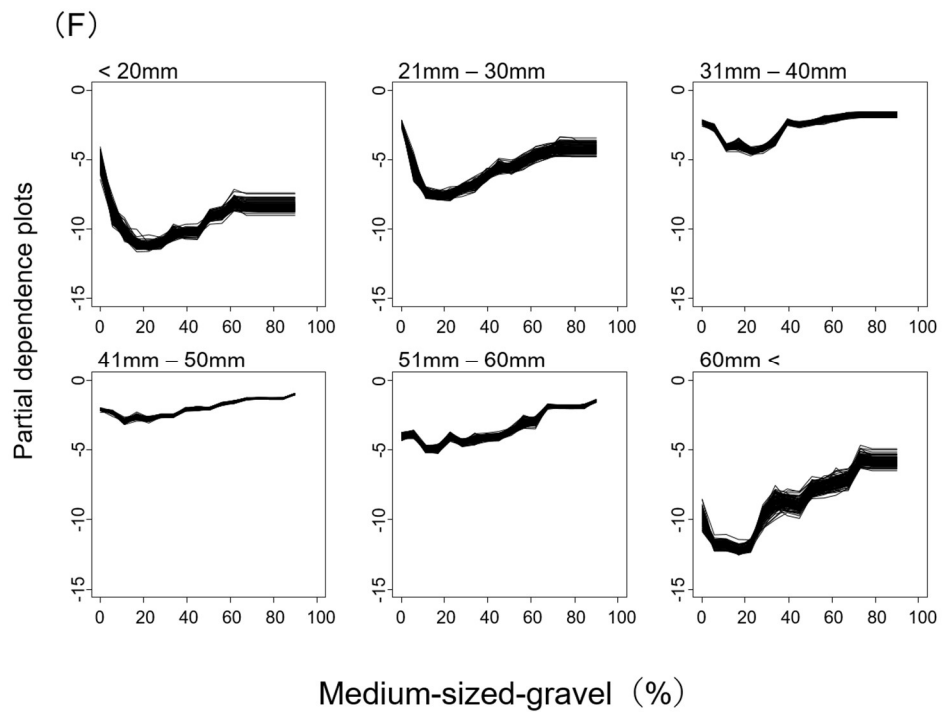
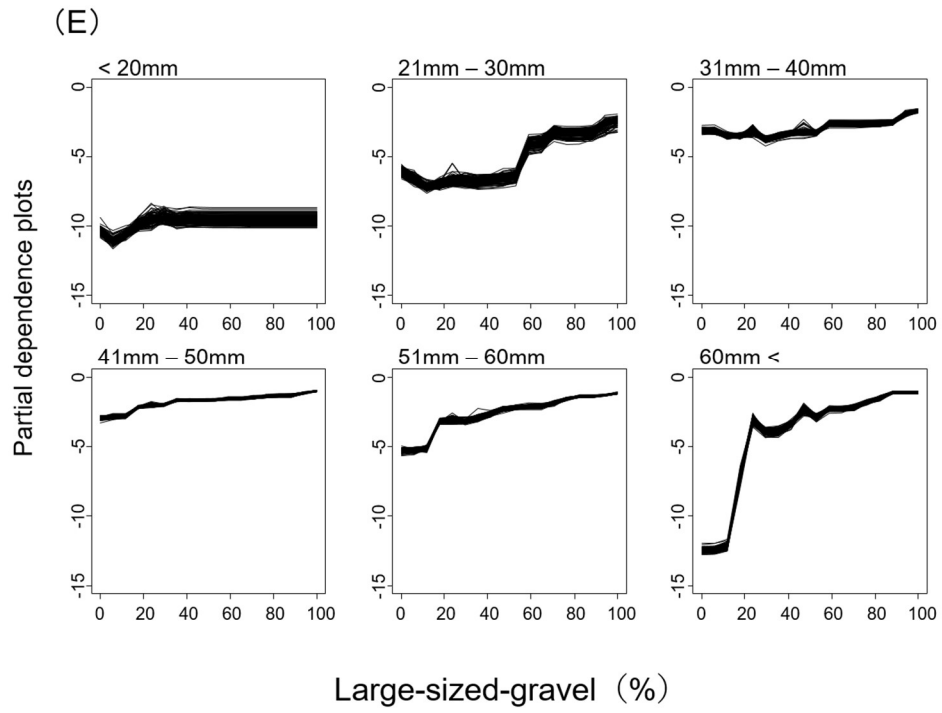


Fig. 3-6 各変数における成長段階ごとの応答曲線 (E : 大礫の割合, F : 中礫の割合)

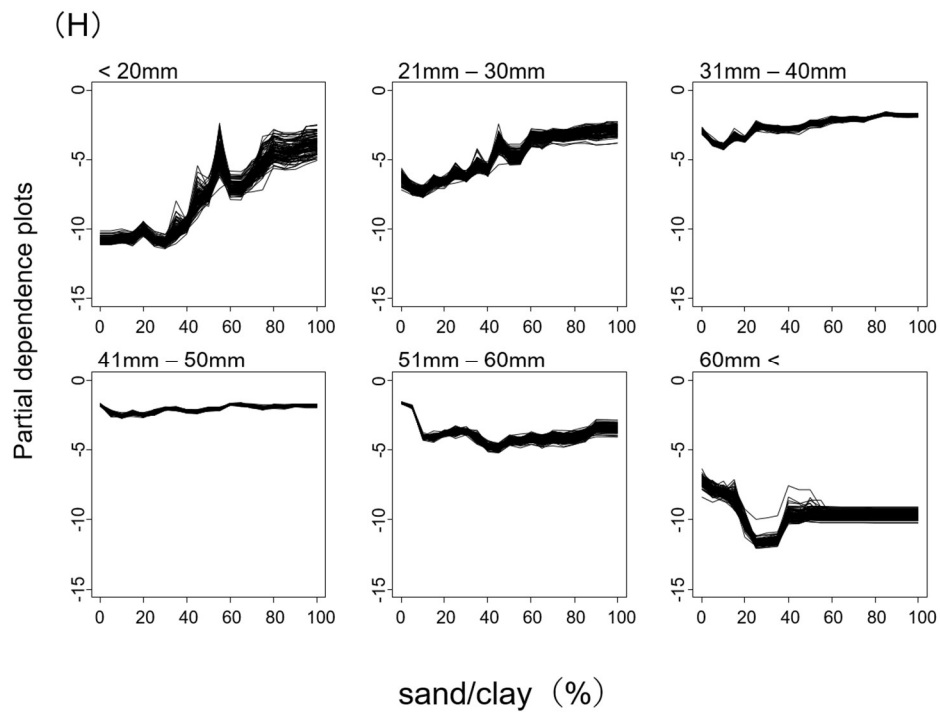
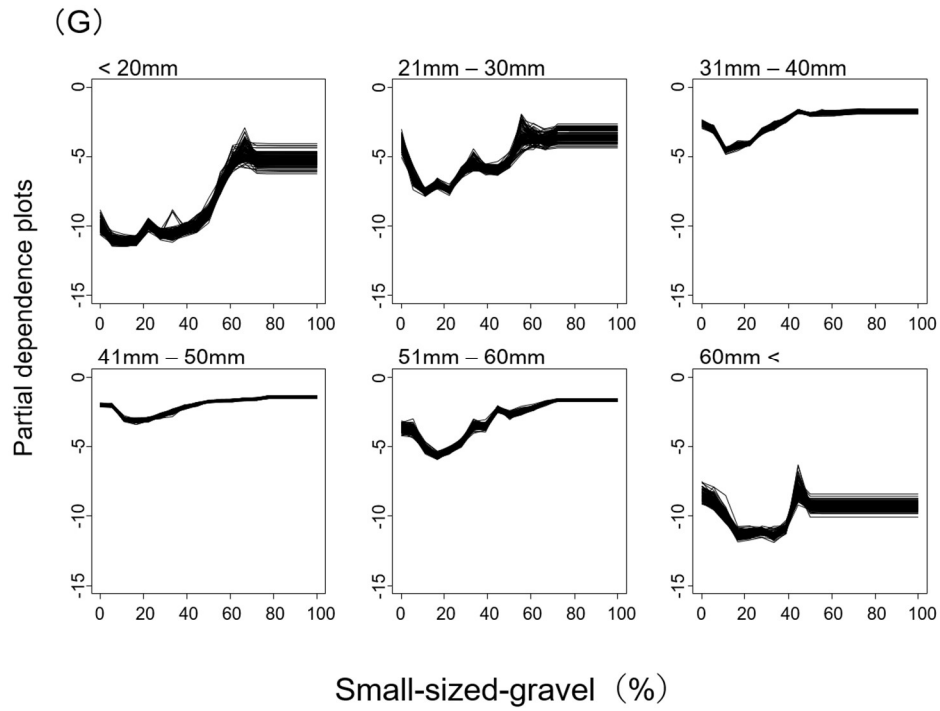


Fig. 3-6 各変数における成長段階ごとの応答曲線 (G : 小礫の割合, H : 砂泥の割合)

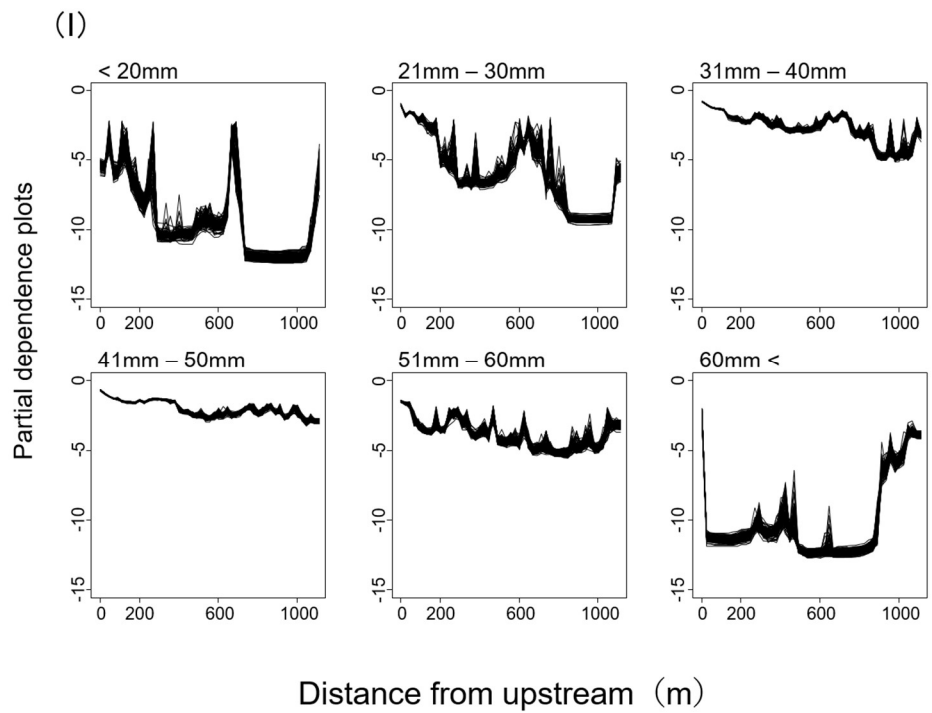
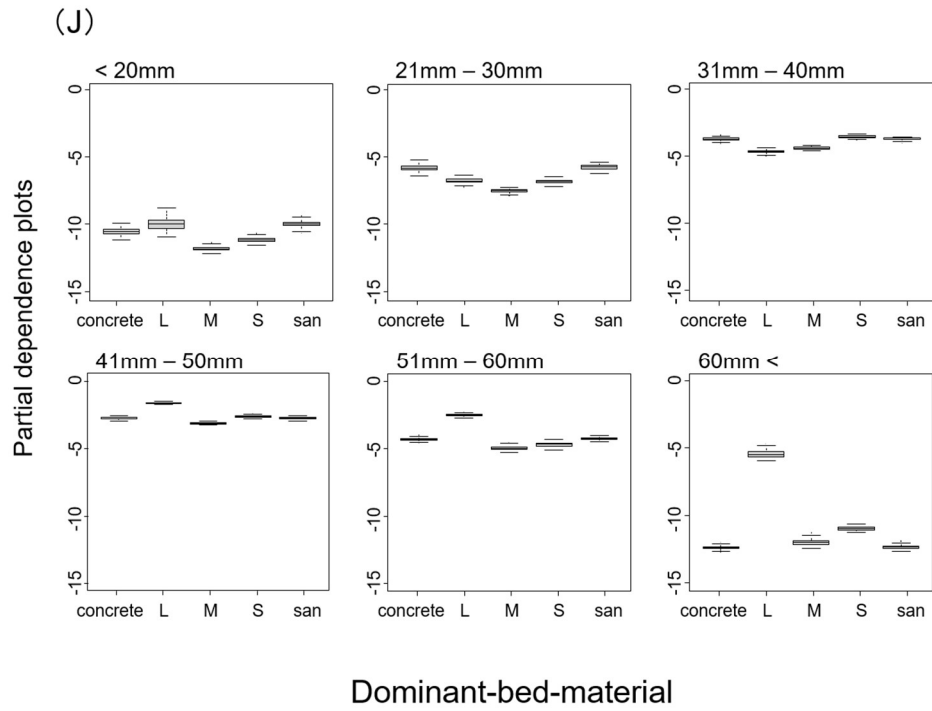


Fig. 3-6 各変数における成長段階ごとの応答曲線 (H: 優占河床材料, I: 最上流部からの距離)

### 3.3.4 河川横断面における利用環境と全長の関係性

採捕した本種の体長と採捕した地点の流速と水深、採捕地点の横断面における最大、最小流速と水深との関係性について Fig. 3-7 (A : 流速, B : 水深) に示す。横断面における採捕地点の多くは断面最小流速の地点である場合が多かった (Fig. 3-7 (A))。また、採捕地点の流速、断面最大および最小流速は全長が大きくなるほど大きくなる傾向がみられたが、特に断面最大流速については、全長が大きくなると顕著に上昇する傾向がみられた。

水深についても、横断面における採捕地点は最低水深である場合が最も多かった (Fig. 3-7 (B))。水深についても全長が大きくなるにつれ、採捕地点や断面の最大および最低水深は微増したが、全長による採捕地点の断面水深の大きな変化は見られなかった。

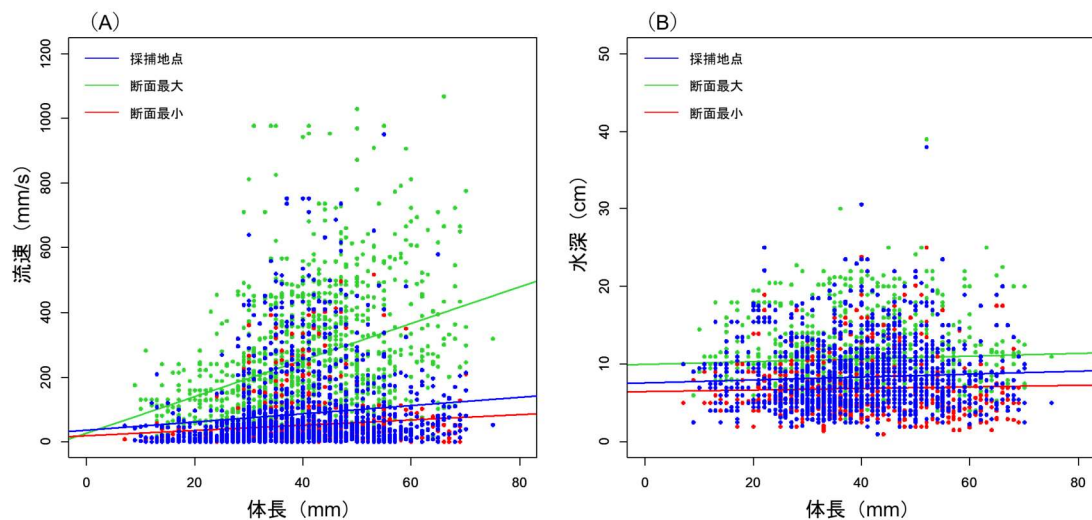


Fig. 3-7 ホトケドジョウの体長と採捕環境条件 ((A) 水深, (B) 流速) との関係性

### 3.4. 考察

#### 3.4.1 月別のホトケドジョウの流程分布

最上流部は湧水の湧出部に近く年間を通して、水温や流量が安定していたため、常に高い生息密度が保たれていた。最下流部から約 100 m の間は森林地帯となっていることからリターなどの有機物の供給が多いことで餌となる水生昆虫が多いことや夏季にも水温が上がりにくく、冷たい水を好むとされている本種にとって適した水温環境が局所的に形成されていた。

本種の繁殖の盛期は3月から6月とされているが、矢川でも4月から5月に20 mm以下の全長区分の個体が出現し、6月の個体数密度が最も高かったことから、一般的な本種の繁殖期とおおむね時期は一致していることが推察される。また、20 mm以下の全長区分の個体は4月から6月の間に採捕されており、多くの個体が上流部で採捕された。さらに、季節が進み、全長区分が大きくなるほど下流側へ流程分布が拡大する傾向がみられたことから、主な繁殖場は上流部で、秋季にかけての流程分布の拡大は上流部で生まれた仔魚や稚魚が下流側へ分散した結果だと推察される。

全長 61 mm 以上の全長区分の大型個体は最下流部で多く採捕されたが、最下流部から約 100 m 地点までは流速が最大で 1 m/s と大きく、緩やかな流れを好む本種の生息場としては適していないことが予想される一方、この区間は大礫が多いことに加え、森林地帯であるためリターも多く溜まっており、局所的な緩流域が形成されていた。そのため、大型個体はそのような緩流域をうまく活用し、生息していたことが推察される。一方で、20 mm 以下の全長区分の個体も採捕されたが、採捕されたのは 1 回のみで当歳魚と考えられる全長区分の個体はほとんど採捕されなかった。よって、リターや限られた抽水植物を活用し、繁殖もしているが、局所的な緩流域を活用できるのは遊泳能力のある大型個体に限定される可能性が高い。

### 3.4.2 成長段階ごとの重要な環境要因と利用環境の変化

水深については、20 mm 以下の体長区分のみで重要度の高い変数であり、水深の小さな（10 cm 以下）で高い生息場ポテンシャルを示していた（Fig. 3-5, 6(A), Table 3-1）。本種は産卵基質として植生を利用することから（中島，2017），成長段階初期の個体は産卵基質となっているオオワヂシャ等の抽水植物が繁茂している低水深環境に依存していたことが考えられる。応答曲線については、21 mm～30 mm の全長区分でも同じ傾向を示していたが、それより大きい全長区分では、低水深でやや生息場ポテンシャルが高いものの、顕著な生息場ポテンシャルの上昇は見られなかった。よって、全長が小さい体長区分ほど、大型魚からの捕食リスクや遊泳能力による制限から低水深環境が重要であったと推察される。

流速は 31 mm～40 mm 以上の全長区分で重要な変数となっており（Fig. 3-5, 6(B), Table 3-1），本種が緩流域を好むとされている（満尾ら，2007；伊奈ら，2003）ことを反映した結果と推察される。そのため、低流速帯（約 200 mm/s 以下）で高い生息場ポテンシャルを示していた一方で、高流速帯（約 600 mm/s）でも生息場ポテンシャルが上昇していた。高流速帯では主にリターの溜まりの中で本種を採捕したが、採捕した際にリターがすべて流下したため、採捕地点の流速が本種の定位していた時より大きくなる場合があった。加えて、600 mm/s 以上の大きな流速が観測される季節や場所は限られるため prevalence が小さいことが応答曲線に反映された結果と考えられる。21 mm～30 mm 以下の全長区分で流速が高い重要度を示さなかった要因としては、本種は仔魚期に約 20 mm になるまで浮遊期を持つことや（細谷，2019），遊泳能力が乏しく能動的に生息場を選択できていない可能性が考えられる。

20 mm 以下から 31 mm～40 mm の全長区分では水温が最も重要な変数となっており、約 18°C 以上の水温条件で高い生息場ポテンシャルを示していた（Fig. 3-5, 6(C), Table 3-1）。これらの全長区分の個体は当歳魚であり（北野ら，2008；樋口ら，2012），これらの全長区分の個体が出現する季節が春季から秋季に限定されることが要因と考えられる。また水温の低い春季は湧出部に近い最上流部で多く採捕されていることから湧出部の水温である 18°C 以上が当歳魚の出現条

件さらには繁殖の条件となっていたことが示唆される。一方、41 mm 以上の体長区分では、水温の重要度は中程度もしくは低い値であった。全長が大きくなるほど、生息できる水温条件が広がったことや1歳魚以上の個体は一年を通して採捕されることが影響していると考えられる。

植生被度については、20 mm 以下の全長区分において中程度の重要度であったが、他の全長区分では、重要度は低くなっていた (Fig. 3-5)。一般的には本種は植生への依存度が高い種であるが (満尾ら, 2007; 伊奈ら, 2003), 本研究ではそのような傾向が示されなかった。本研究の対象河川は河床材料が礫質の場所が多く、実際に、大礫や中礫の河床間隙や礫の隙間に堆積したリターの周辺で採捕されることがしばしばあり、流速緩和効果や捕食リスクの回避は礫の間隙等に依存していたことが予想される。実際に、大礫や中礫については、ほとんどの全長区分で、割合が高いほど高い生息場ポテンシャルを示す傾向になっていることや、優占河床材料では、41 mm~50 mm 以上の全長区分で、大礫が高い生息場ポテンシャルを示していたことから (Fig. 3-6 (E,F,J), Table 3-1), 本研究対象地では、本種が植生より河床材料に依存している傾向が示唆された。一方で、20 mm 以下の全長区分では、採捕場所の優占河床材料がもっと低い重要度となっており、繁殖期や遊泳能力の乏しい成長段階初期においては、産卵場や流速緩和や天敵からの隠れ家として、植生は必要性だろう。

最上流部からの距離はどの体長区分でも比較的、高いもしくは中程度の重要度を示しており、20 mm 以下から 51 mm~60 mm の全長区分までは最上流部に近いほど生息場ポテンシャルが高い傾向にあった (Fig. 3-5, 6 (I), Table 3-1)。これは湧水による水温や流量の安定性が本種の生息に対して重要であることを示唆していると考えられる。特に流量が激減した 2018 年の 2 月、3 月においても、最上流部では本種を採捕したことから、一般的に流量の限られる細流を主な生息場としている本種にとっては湧水時の避難場として湧出部付近の環境が重要であることが推察される。また、最上流部までの距離の応答曲線では局所的に生息場ポテンシャルが上昇している距離があった。これは河川全体の流量や水温の条件が本種にとって適した条件となっている場合には、湧出部の影響より流速などの他の条件が重要になっていることが要因だろう。そのため、

湧出部そのものが重要であるというよりは、一年を通して湧出部の付近に本種にとって適した環境条件が創出されやすいことを示唆しているだろう。また、61 mm 以上の全長区分では、最上流部と最下流部で高い生息場ポテンシャルが示されていたが、これらの区間は大礫や中礫が多く、礫により作られる緩流域や河床間隙を大型個体が利用していたことが要因に挙げられる。このことから、大型個体の生息には小型個体より水温や水質の安定性より、礫などにより形成される流速条件が重要であったと考えられる。



Table 3-1 矢川のホトケドジョウにおける各全長区分の非生物要因に対する応答（変数の重要度：黄色；高，緑；中，青；低）

	水深	流速	水温	植生被度	大礫の割合	中礫の割合	小礫の割合	砂泥の割合	優占河床材料	最上流部からの距離
< 20 mm	約10 cm以下で増加傾向	200mm/sで増加	18℃以上で増加	植生被度が高いほど増加傾向	30%以上でやや高い	0%から60%まで下に凸の傾向	60%以上で高い値	割合が高いほど増加傾向	大礫、砂泥でやや高い値	最上流部に近いほど高い傾向
21 mm~30 mm	約12 cm以下で増加傾向	0mm/s~700mm/sで下に凸	18℃以上で増加	植生被度が高いほど増加傾向	50%以上で増加傾向	0%から80%まで下に凸の傾向	0%から60%まで下に凸の傾向	割合が高いほど増加傾向	コンクリート、砂泥でやや高い値	最上流部に近いほど高い傾向
31 mm~40 mm	やや下に凸の傾向	0mm/s~700mm/sで下に凸	18℃以上で増加	植生被度が高いほどやや増加傾向	50%以上で微増	0%から40%まで下に凸の傾向	0%から40%までやや下に凸の傾向	割合が高いほど微増傾向	大礫、中礫でやや低い値	700m以内で高い傾向
41 mm~50 mm	10cm以下でやや増加傾向	100mm/s~800mm/sでやや下に凸	やや下に凸の傾向	植生被度が高いほどやや増加傾向	割合が高いほど微増	割合が高いほど微増	0%から40%までやや下に凸の傾向	割合による変化はほとんどなし	大礫で高い値	最上流部に近いほどやや高い傾向
51 mm~60 mm	10cm以下もしくは33cm以上で増加	100mm/s~700mm/sで下に凸。特に100mm/sで高い値	15℃以上で下に凸の傾向	植生被度が高いほど増加傾向	20%以上で増加傾向	割合が高いほど増加	0%から40%まで下に凸の傾向	10%以下で増加傾向	大礫で高い値	やや下に凸の傾向
60 mm <	0cm~20cmの間で下に凸	0mm/s付近と600mm/s付近で高い値	10℃以上から下に凸の傾向。10℃以下で高い値	植生被度が高いほど増加傾向	30%以上で高い値	割合が高いほど増加	0%から50%まで下に凸の傾向	20%以下で増加傾向	大礫で高い値	0m付近と800m以上で高い値

### 3.4.3 河川横断面における利用環境と全長の関係性

まず、流速については、断面の最低流速の地点でほとんどの個体を採捕した (Fig. 3-7 (A)). 多くの研究では、調査地点における代表流速を用いることで、主にリーチスケールにおける緩流域の重要性を示していたが (満尾ら, 2007 ; 伊奈ら, 2003), 本研究により、横断面のスケールにおいても、本種が流速の小さな地点に定位していることが示された。さらに、全長が大きくなるほど、在地点の断面最大流速は大きくなった。このことから、大型個体になるほど、断面の流速に対する適応力が高くなり、より局所的な緩流域を利用できるようになるということが言えるだろう。一方で、小型の個体は断面全体が低流速である必要があり、定位するためには大型個体と比較してより空間的に大きい緩流域が必要となることが予想される。今後、小型個体が定位でき、矢川からの流出を防ぐのに必要となる緩急域の空間サイズを明らかにすることが必要だろう。

水深については、断面最低水深での採捕割合が最も多かったが、全長による採捕水深の大きな差は見られなかった (Fig. 3-7 (B)). 本種については流量の少ない谷津環境においては、成魚の生息と水深に正の相関があることが報告されている (満尾ら, 2007). また、一般に、魚類は捕食リスクから大型魚ほど水深の大きい環境を利用することが知られているが (Power, 1984; Harvey & Stewart, 1991), 矢川においては、そのような傾向が見られなかった。魚類のマイクロハビタットは餌資源の入手確率と捕食リスク、種間相互作用により決まるとされており (McIvor and Odum., 1988 ; Clavero et al., 2005), 矢川には、カワムツなどの本種より体長の大きい魚類が水深の大きな環境に生息していたことが断面最低水深で多く採捕された要因として挙げられる。また、矢川において、本種は主にリターの溜まりや抽水植物の根元、礫間の河床間隙で、採捕されることが多かった。そのうち礫間の河床間隙中には、水が流入しているため、礫質の河床の実際的水深は計測値より大きいと考えられる。本研究では、全長による採捕水深の大きな差は見られなかったが、大型個体については河床材料への依存度が高いことから、河床間隙による鉛直方向への水深利用があり、本種の生息場としての水深は計測値より大きかったことが予想される。

#### 3.4.4 ホトケドジョウの浮遊期についての考察

本種の仔稚魚が浮遊する要因としては、多くの海産魚にみられる受動的な移動を行うためと予想される。魚類の仔魚の浮遊については、一般的に遊泳力が弱いため浮力を得るためのものと考えられている（岩井，2005）。また、浮遊は沿岸性の多くの海産生物の個体発生の初期に当てはまる現象であり、海流に乗り生育のために沿岸の浅場や内湾の特定の水域に集合する（Matusmiya et al., 1985 ; 鐘，2006）。そのため、仔魚の浮遊についての研究例のほとんどは海水魚もしくは降下性回遊魚についてのものである（Kuroki et al., 2009 ; 中村，2007 ; 高橋，1986）。純淡水魚である本種の浮遊期の仔稚魚（20 mm 以下の全長区分）において、低水深環境の重要性が示されたことは、本種の浅場利用については繁殖による水際植生の利用に加えて、沿岸性の魚類同様に流れによる受動的な移動が起きていることを支持するものである。

また浮遊により移動分散する要因としては密度効果の低減が挙げられる。浅場は一般に捕食者である大型魚類の侵入が困難であることから、多くの氾濫原性の魚類が水田や湿地などの浅場を繁殖場や仔稚魚の成育場として利用している（皆川，2021）。これらの環境は河川より栄養塩が豊富な環境であり（片野，2014）、さらに水温が高いことから、植物プランクトンや動物プランクトンが豊富な環境である（Nunn et al., 2007）。そのうち、氾濫原性のドジョウ類の多くは、水田や湿地のような一時的な水域を繁殖場に利用しているが（中島，2017）、多くのドジョウ類は浮遊期を持たず、仔魚期から底生生活を送っている。これは、繁殖場の周辺に動物プランクトン等の餌資源が豊富にあることから、餌を求めた移動や密度効果による餌資源の競争が起これにくい環境であることが予想される。本種も他のドジョウ類と同様に繁殖場として水田や湿地を利用しているという報告もあるが（伊奈ら，2003 ; Nishida et al., 2014）、水田や湿地と接続していない環境にも生息することから本種の繁殖において水田や湿地は必須ではなく、接続している場合においても一時的な利用場とされている（満尾ら，2010）。これは本種が湧水に依存的な種であり、高水温による死亡率の増加可能性が指摘されていることや（満尾ら，2007）、本研究における仔稚魚の生息場ポテンシャルが約 25°Cピークとなっていることから水温上昇しや

すい水田や湿地は本種の繁殖や生息場としては機能しにくいことが考えられる。一方で、湧水河川は、水田や湿地と比較して、魚類の繁殖期である春季から夏季の水温が低いため、餌となる動物プランクトンの密度も水田や湿地より低いことが予想される。そのため、限られた餌資源を効率的に利用するため、遊泳能力の乏しい仔稚魚が浮遊することとで効率的に分散していることが考えられる。実際にカジカの研究において、仔稚魚の密度は親魚のいない場所で高密度となっており、浮遊による分散は密度効果の低減効果があることも示されている (Petty et al., 2004)。また、本研究において、ほとんどの成長段階において高い重要度を示めていた流速が仔稚魚においては中程度であった。これは仔稚魚の環境条件において、流速条件への選択性が他の成長段階より低く、湧水河川の“流れ”を利用して分散していることが推察される。

一方で、浮遊期は生活史の中で最も死亡率が高い時期とされているが (Houde., 1987)、ドジョウ類において特異とされる浮遊による移動分散を可能としている要因は本種が湧水に依存的な種であることが考えられる。湧水河川の特徴としては、表層水河川と比較した時に、雨水による急激な流量の増加等がなく安定した水理環境であることが挙げられる。遊泳能力の乏しい本種の仔稚魚において、急激な流量増加の少ないことは、浮遊期の仔稚魚が個体群から流出せず、適度な移動分散に貢献していることが予想される。また、湧水河川は表層水河川より、生物種の密度は高いが、種数が少ないことが報告されている (Lusardi et al., 2016)。さらに、本種が生息する湧水河川や水路は本種が優占している場合が多く (満尾ら, 2007; 北野ら, 2008; 樋口・福嶋, 2012; Nishida et al., 2014)、本種が生息する湧水河川は天敵となる他の魚類が少ない場合が多い。このことも本種の仔稚魚が浮遊により移動分散することを可能にしていると推察される。

しかし、近年は河川や水路の改修により人工水系が増加しており、河川や水路の人工化による直線化や護岸化は流速や水深の多様度を減少させる (遊磨, 2013)。本種の減少要因として、これらの水辺環境の開発が挙げられている (環境省, 2020)。本研究では、本種の成魚が流速の大きな環境でも高い生息場ポテンシャルを示しており、高流速条件下でも、微小な緩流域をうまく利用していることが示唆された。一方で、浮遊期の仔稚魚は、低水深環境の重要性や空間的な流

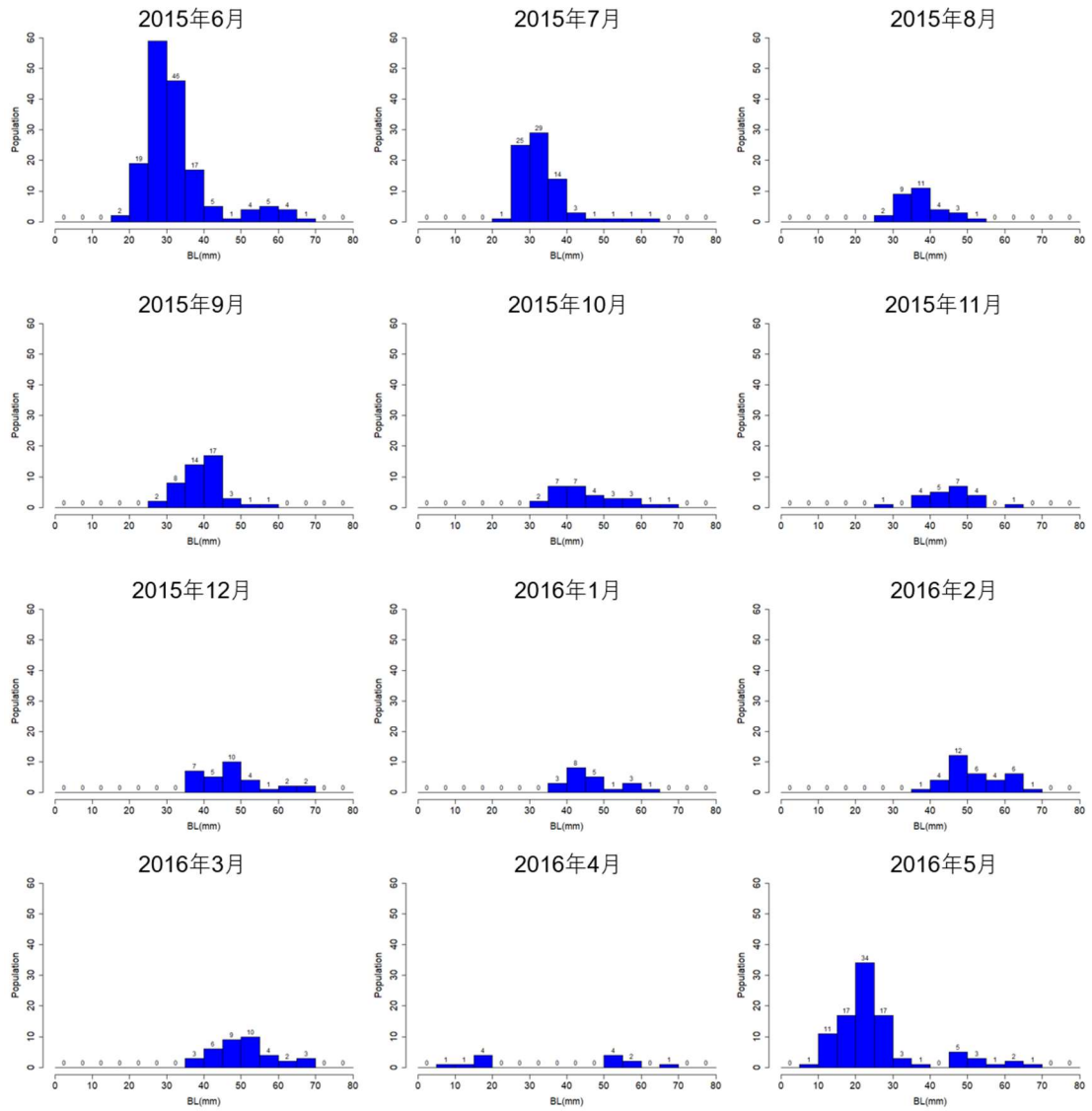
速緩和が必要であることから、単調化した人口河川においては、被食率の増加や個体群からの流出の影響を大きく受けることが予想される。実際に、本研究において、流速の大きい下流部では仔稚魚がほとんど採捕されてないことから浮遊期の本種にとって流速や水深などの水理条件は重要な環境条件であることが推察される。本種の保全については、成長段階初期の仔稚魚が個体群から流出しない流速条件の設定や浮遊個体が漂着できる浅場の造成などが重要である。さらに、仔稚魚において、変数の重要度は優先河床材料が最も低い評価となっており、浮遊していることから流速緩和効果として礫などの河床の障害物を利用できないことも示唆された。このことから、仔稚魚の流出を防ぐ流速条件では、平面的な流速の緩和に加えて、抽水植物等を用いた鉛直方向の流速緩和も重要になることが予想される。

### 3.5. おわりに

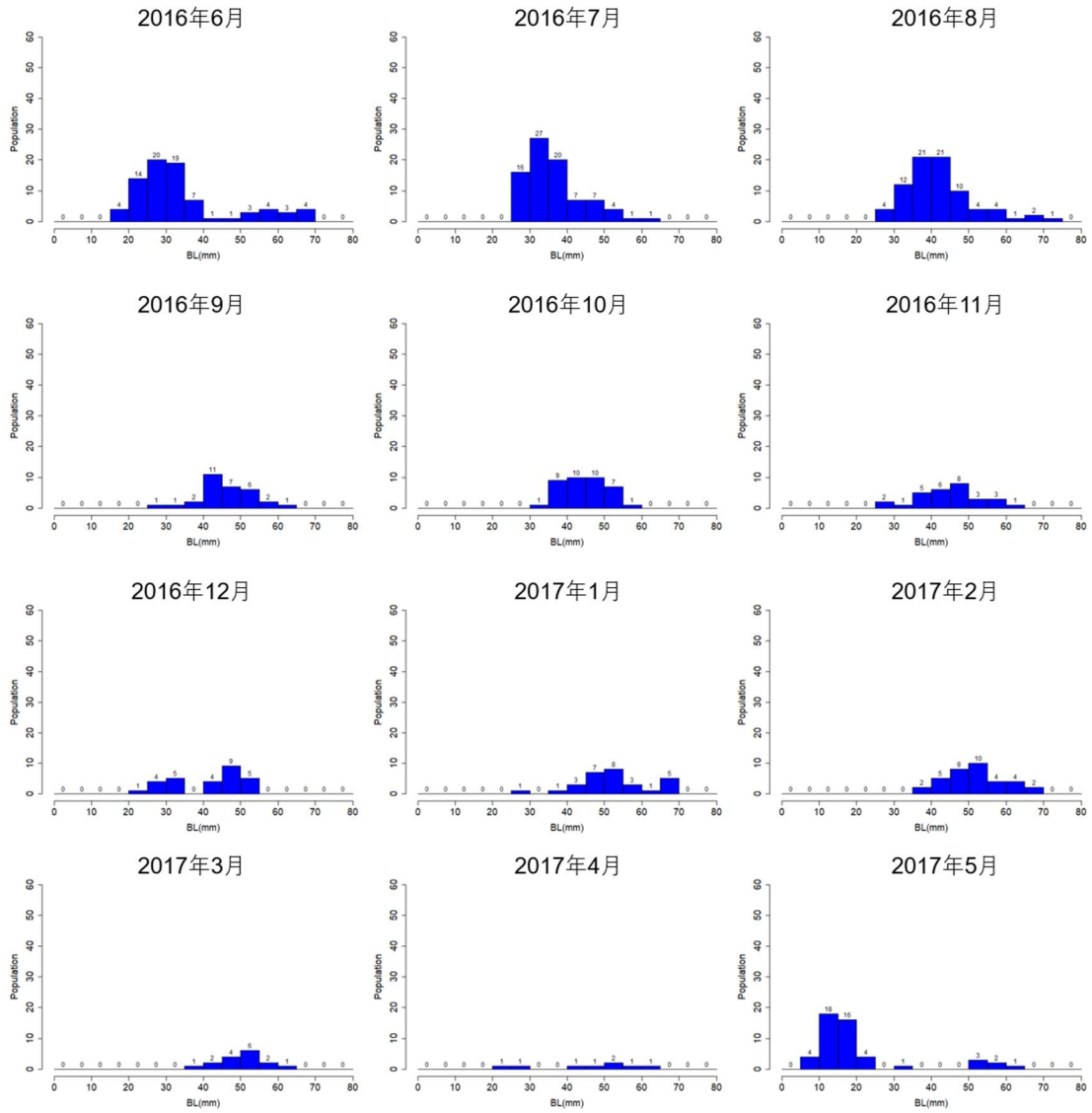
本研究では、住宅地を流下する都市型の湧水小河川において、網羅的にホトケドジョウの採捕調査を実施し、ホトケドジョウの全長区分と生息環境条件の関係性についてランダムフォレスト (RF) を用いて解析を実施した。成長段階を 6 段階に区分し、それぞれについて解析を実施したことにより、成長段階ごとに影響を与えている環境要因や環境条件が大きく異なっていることが示された。例えば、発生時期が春季から夏季に限定的である 20 mm 以下から 31 mm~40 mm の全長区分では水温が最も重要な変数であったのに対して、41 mm~50 mm 以上の全長区分では、流速が重要な変数であった。また、本種の生息に重要な条件とされている断面植生被度が成長段階の初期である 20 mm 以下の全長区分では重要度が中程度である一方で、それ以上の区分では 31 mm~40 mm の全長区分を除き、最も重要度が低かった。さらに、河川横断面における採捕地点の流速と本種の全長の関係性では、全長が大きくなるほど、横断面の最大流速が大きい環境条件でも定位することができており、全長が大きい個体ほど生息できる流速条件が広いことが示された。以上のことから希少魚種である本種の保全を実施する際には、成長段階ごとの生

息環境条件を考慮する必要がある、特に、生息環境条件が特異的かつ限定的な成長段階初期の個体に注目して対策することが重要である。また、一般に対象生物の生息環境特性は、調査断面における物理環境値の代表値によって評価されることが多いが、横断面に多様な環境が含まれる場合に、対象種に特異的な環境条件が代表値では表現できない場合がある。すなわち、対象種の正確な生息環境特性を評価するためには、生物個体が定位していた地点や採捕地点の詳細な環境条件に基づく定量評価が必要である。

さらに、近年は都市化により地下水涵養量の減少しており（国分ら，2003），本研究の対象河川においても、2018年2月と2019年2月に瀬切れが生じるほどの渇水が発生した。瀬切れが発生した2018年2月と3月は合計しても4個体しか採捕されず、渇水はボトルネック等、本種の個体群に大きな影響を与えている。そのため、湧水の重要性が高い（勝呂，2005）とされる本種を保全するためには、湧水の保全や湧出量の確保が重要となるが、湧水の湧出機構は複雑なため、流量を操作するための具体的な方法については解明されてない。よって、本種の成長段階に応じた流速や水深などの物理環境条件による保全策の検討に加えて、将来的には対象河川流域の湧水の湧出機構を特定し、安定的な湧水を維持することで、本種の健全な個体群を維持することが可能になる。

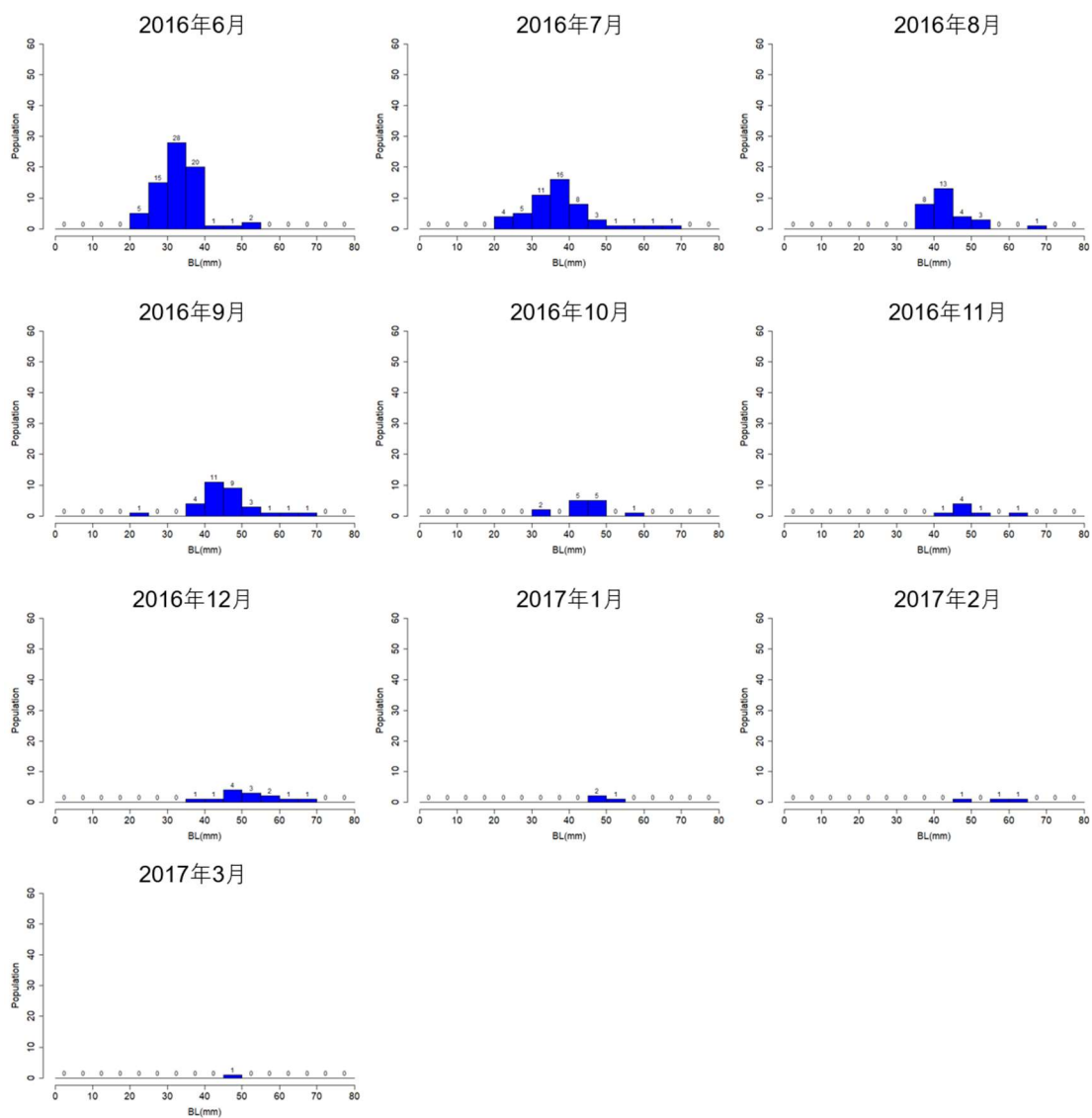


Appendix. 1 ホトケドジョウの月ごとの体長の頻度分布



Appendix. 1 ホトケドジョウの月ごとの体長の頻度分布





Appendix. 1 ホトケドジョウの月ごとの体長の頻度分布

## 第4章 ランダムフォレストの魚類共存パターンモデルへの適用

#### 4.1. はじめに

日本列島は生物多様性ホットスポットの一地域として認識されており (Mittermeier et al., 2011), 大陸との接続や島嶼性などの地理的プロセスに応じて, 分類群固有の分散や進化の多様化が進んだため, 独自の生物多様性パターンを形成してきた. そのため, 脊椎動物の約 1/4 が日本の固有種であり, 日本独自に形成された生物の多様性は世界の生物多様性に大きく貢献している (Lehtomäki et al., 2018). そのうち, 淡水・汽水魚は日本に約 400 種生息しており, 87 種が日本の固有種とされている. 一方で, 近年は人間活動の影響により, 多くの種が絶滅の危機に瀕しており, 現在 169 種の淡水・汽水魚が絶滅危惧種に指定されている (環境省, 2020). さらに近年は多くの外来種が日本の河川で確認されており, そのうち, 国内産の種の人為的な移動による外来種は特に「国内外来種」と区別されている. 日本の淡水魚においては, 58 種・亜種が国内外来種として人為的に分布を広げており (向井ら, 2013), 日本の生態系や生物多様性への影響, 水産業への被害が懸念されている. そのため, 人間活動と調和のとれた水域環境の保全や外来種対策等, 水域の生物多様性保全は喫緊の課題とされている (環境省, 2012).

水域環境のうち, 湧水河川は, 一般に, 流量や水温が安定していることから河川生態系にとって重要な役割を担っており (Power et al., 1998), 湧水河川に依存的な種 (Craig et al., 2016) や多くの希少種の生息場となっている (Caldwell et al., 2020). さらに, 将来的な気候変動において, 水生生物の高温からの避難場として, 湧水の重要性が指摘されている (Kaandorp et al., 2019) ことから, 河川生態系における湧水の重要性が高くなってきている. 一方で, 日本における湧水の保全に関する調査は, 湧出量や水質についての項目がほとんどで, そこに生息している生物相を調査している例は少ないことから (環境省, 2012), 湧水河川に生息する生物相を調査し, 生息する生物の生息場を明らかにすることは湧水域の生物多様性保全には必要不可欠である.

生物種の保全を実施する場合には, 対象種の分布やそれらの種が生息する環境条件を特定することが重要である (Guisan et al., 2013). 生息場モデルは対象種の分布情報や個体数情報と環境

条件の関係性について予測し、潜在的な生息場を定量的に示すことのできるモデルで、その結果は保全策にも応用されている (Esselman et al., 2011). これらのモデルにおいて、応答変数が離散的なクラスやカテゴリーを扱う場合には分類問題とされ、分類問題を扱う手法の一つとして、機械学習が挙げられる。機械学習による生物種の生息場モデルの構築は、生態学の分野でも多く使われるようになってきており、魚類の研究でも多く使用されている (Buisson et al., 2010; Grenouillet et al., 2011; Mouton et al., 2011; Markovic et al., 2012; Fukuda et al., 2012; Vezza et al., 2015). しかし、ほとんどの生息場モデルの構築には対象種の在/不在等の二値データを応答変数として使用しており、二値以上のカテゴリーを取る応答変数、例えば、複数の生物種の在/不在の組み合わせを個別のクラスとして解析する多クラス分類は利用事例も少なく、生態学への応用は限定的である (Bourel et al., 2018). 一方で、他分野における多クラス分類の有用性が示されてきていることから、(例えば、医療分野 (Azar et al., 2014) や土地分類 (Bunn et al., 2015)、生物の機能群への分類 (Kruk and Segura, 2012) 等)、生態学における多クラス分類の利用可能性を広げるためにも、多クラス分類により構築された生息場モデルの性能を評価することが必要だろう。しかし、現段階では、在/不在のパターン解析に適用可能な手法はあっても、その支配要因を定量評価する手法はないため、ここでは研究対象外とする。

本研究では、日本の湧水小河川において絶滅危惧種と国内外来種を含む 4 魚種における 16 通りの共存パターンについて、ランダムフォレスト (RF) を用いて多クラス解析を実施し、生息場モデルを構築する。ランダムフォレストは、Leo Breiman の考案した分類回帰樹木法の一つで、多くの生息場モデルにおいて、最も再現性の高い手法であることが示されている (Siroky, 2009; Knudby et al., 2010; He et al., 2010; Mouton et al., 2011). また、湧水小河川に生息する 4 魚種の出現パターンを 16 通りの多クラス問題として扱うことで、各魚種の生態学的特徴に加えて、例えば、絶滅危惧種のみが出現するパターンや外来種のみが出現するパターン等、複数種が出現する環境条件を単一のモデルで抽出することが可能となる。最終的には RF を用いた多クラス解析により構築された生息場モデルの再現性について評価し、生息場モデリングにおける多クラス分

類の問題点や課題について整理する。さらに、各魚種やそれぞれの共存パターンにおける出現環境の違いや変化を考察し、多クラス解析により構築された生息場モデルの生態学的妥当性を評価し、希少種の保全や外来種管理等への応用の可能性について検討する。

## 4.2. 方法

### 4.2.1 対象河川

調査地は東京都を流下する約 1.3 km の湧水を水源とする都市小河川（矢川）である（Fig. 4-1）。矢川は府中用水と合流し、多摩川に流入する。矢川の水温は年間を通して 18℃前後で推移しており、水温や水質が安定している。そのため、絶滅危惧種を含む多くの貴重な魚類や水生植物が生息している。また、矢川は瀬－淵構造は明確ではないものの、蛇行や河床勾配に応じた流速や水深の変異が観察され、流速が 1m/s を超える場所もあり、季節による流量の変化が観察される。水深は最大でも 30 cm 程度と浅いため、20 cm を超えるような大型の魚類はほとんど生息していない。さらに、冬季には流量が制限されるため、魚類が激減する（Fig. 4-2）。また、流路の一部を東京都により保全地域に指定されている一方、流路の半分以上が兩岸をコンクリートや石垣等で護岸されているため、魚類の密度が高い区間と低い区間が存在する。

### 4.2.2 調査方法

現地調査は 2015 年 6 月から 2017 年 5 月まで 24 回実施した。地点の選定では、なるべく等間隔になるように、また、多様な流水環境を網羅できるように目視で判断し、15 地点の調査区間（Fig. 4-1）を設定した。区間長は 10 m とし、2 人×10 分間の努力量により、タモ網を用いて魚類を採捕した。その際、調査区間の上流端と下流端に定置網を設置し、魚類の流出入を防止した。採捕した魚類は、魚種の同定の後、全長を記録した。さらに魚類調査の後、物理環境調査を

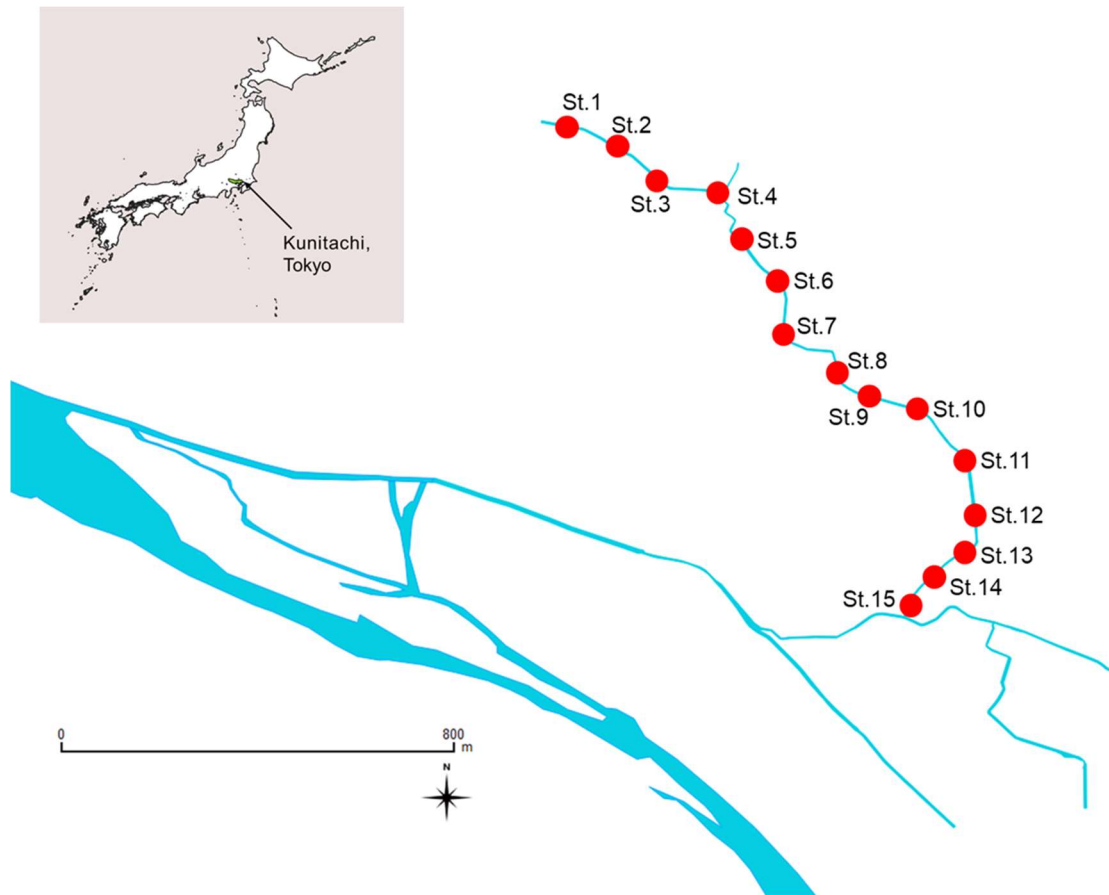


Fig. 4-1 矢川と本研究の調査地点

実施した。物理環境調査は、区間内の下流から 0 m, 5 m, 10 m の地点に調査断面を設け、各断面において水面幅、河床材料（大礫（64 mm 超）、中礫（16～64 mm）、小礫（2～16 mm）および砂泥の割合（2 mm 以下）（Martínez-Capel et al., 2009; Muñoz-Mas et al., 2017)), 植生被度を測定し、流路幅を 4 等分する中央 3 点において水深および流速を計測した。また、区間中央部で水温と電気伝導度を計測した。流速は、電磁流速計（VP30, KENEK, 東京）を用いて測定し、水深は巻尺を用いてミリメートル単位で測定した。

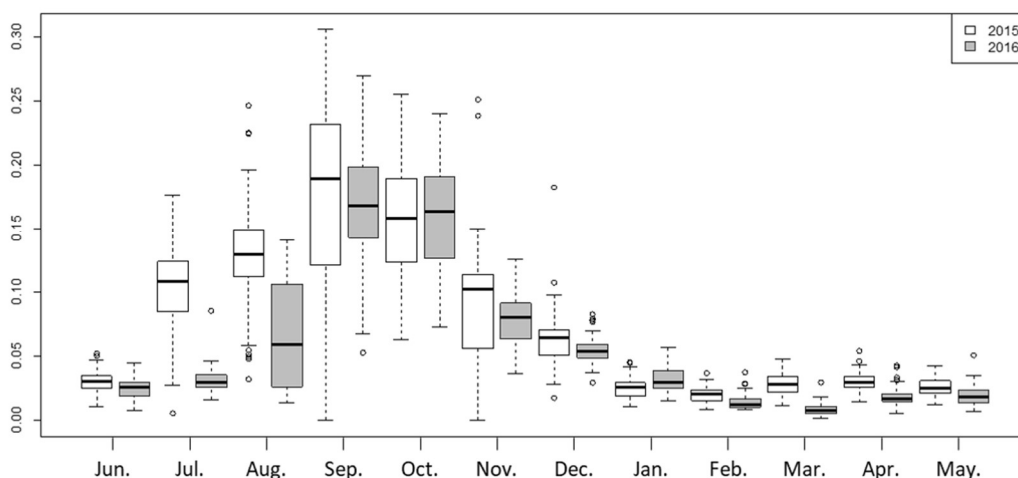


Fig. 4-2 月ごとの矢川の流量（白：2015年5月-2016年6月，黒：2016年5月-2017年）

#### 4.2.3 生息場モデリング

本研究では、矢川に優占して生息する4種（ホトケドジョウ、カワムツ、アブラハヤ、タカハヤ）の共存パターンについて解析した。ホトケドジョウは小型の底生魚で（体長約6 cm）、主に湧水を水源とする水路や小河川に生息しており、主に底生動物や浮遊性無脊椎動物を食べるとされている（渡辺・日高，1980）。本種の繁殖期は3月から6月で、仔稚魚は全長20 mmまで、浮遊・遊泳生活を送る（細谷，2019）。カワムツは、上流から中流にかけての河川の淵や滞水域に生息する遊泳魚（体長約15 cm）である。繁殖期は5月から8月で、底生動物や落下昆虫、付着藻類などを捕食する（細谷，2019）。アブラハヤは、河川の中流域に生息する魚種で、近縁種のタカハヤよりも下流に生息する傾向がある。繁殖期は5月から7月で、肉食に偏った雑食性である（細谷，2019）。タカハヤは、河川の中・上流域の低速域に生息しており、一般にアブラハヤと似た生態を持つが、アブラハヤと比較して上流に生息し、水生植物や礫などの障害物への依存度が高い（細谷，2019）。4種のうち、ホトケドジョウは環境省の「絶滅危惧IB類」（環境省，2020）に、アブラハヤは東京都の「絶滅危惧II類」（東京都，2020）に指定されている。一方で、

カワムツとタカハヤは矢川においては国内外来種である（細谷，2019）．本研究では，各調査区間における4種間の共存パターンを，各魚種の存在（1）または不在（0）に基づく2進数を使って16クラスで表現した（Table 4-1）．魚がない調査区間はクラス0とした．魚類が採捕された調査区間では，2進数から算出した10進数でクラスを定義した（ホトケドジョウ =  $2^0$ ，タカハヤ =  $2^1$ ，アブラハヤ =  $2^2$ ，カワムツ =  $2^3$ ）．例えば，ホトケドジョウとカワムツが存在する場合，その調査区間はクラス9（ $2^0+2^3$ ）に割り当てられる．

#### 4.2.4 データ解析

データ解析では，16クラスの多クラスデータセットについて，従来の機械学習のアルゴリズムに対応させ，多クラス分類問題として解析を実施した（Zhang et al., 2014）．0から15までの共存パターンを応答変数とし，8つの物理環境条件（水深：D，流速：V，流量：Q，植生被度：Veg，大礫の割合：L，中礫の割合：M，小礫の割合：S，砂泥の割合：SC）を説明変数として使用した．データは3分割し（(a) 2015年6月-2017年5月の2年データ，(b) 2015年6月-2016年5月の2015年データ，(c) 2016年6月-2017年5月の2016年データ），それぞれをモデル構築（2年モデル，2015年モデル，2016年モデル）およびテストデータ（2年テスト，2015テスト，2016テスト）として使用した．

生息場モデルの構築にはランダムフォレスト（RF；Breiman, 2001）を用い，各クラスの尤度と物理環境条件との関係について解析した．RFはClassification And Regression Trees（CART；Breiman et al., 1984）を用いたアンサンブル学習法の1つである．各ブートストラップサンプルについて，分類の場合は多数決，回帰の場合は平均により，すべてのサブモデルからモデルからの最終出力を決定する．また，RFはサブモデルを構成する際に変数をランダムにサンプリングするため，相関が発生しやすい高次元データの分析に適している（Breiman, 2001）．さらに，RFは他の機械学習手法と比較して高い精度が得られることが示されており，多クラス分類問題にも用いることができる（Cutler et al., 2007）．この分析では，RFの計算における初期値依存性の影



響を考慮し、乱数の種を 100 回変更した。生息場モデルの性能は、生態学のモデリングで一般的に用いられる 3 つの指標、CCI, Kappa, AUC (Area under the Receiver Operating Characteristics curve) を用いて評価した (Mouton et al., 2010)。CCI は、全データセットのうち正しく分類できた割合を表し、0 から 1 の間で示される。Kappa は、全データセットを正しく分類できた割合で、偶然に起こる一致を考慮した指標である。値は-1 から 1 の間で示される。AUC は ROC 曲線 (横軸に偽陽性率、縦軸に真陽性率をとったグラフ) の下部の面積で、0~1 の範囲の値をとる。これらの指標はどれも 1 に近いほどモデルの性能が高いといえる。本研究では、マルチクラス分類であることを考慮し考慮し、AUC についてはペアワイズアプローチによりマルチクラス設定に拡張した ROC 曲線を使用した (Landgrebe et al., 2007)。

多クラスデータセットでは、一般的にクラスごとの prevalence が異なることが多く、アンバランスなデータを用いて構築したモデルの予測精度は低下することが報告されている (Sahare et al., 2012)。そこで、各クラスの prevalence と正答率の関係から、データの prevalence の影響を評価した。さらに、テストデータセットに対するモデルの予測値について考察し、魚類の共存パターンに対する多クラス分類の適用性を評価した。さらに、多クラス分類問題における各クラスの生態学的特徴は、2 年間データを用いて RF から計算された変数の重要度と応答曲線を用いて評価した。prevalence の低いクラスは、モデルのばらつきや精度の低さにより生態学的特徴を表現できていない可能性があるため (Freeman et al., 2012)、生態学的特徴の評価は prevalence が 5%以上のクラスに限定して行った。本研究では、RF の計算から得られた Mean decrease in accuracy を変数の重要度の指標とし、全体の変数重要度 (All class) に加えて、各クラス (Class 0~15) の変数の重要度を算出した。応答曲線は、説明変数と各クラスの尤度関係を可視化することができることから (Cutler et al., 2007)、クラスごとに応答曲線を作成し、生態学的特徴を評価した。これらの解析は、R (R Core Team, 2020) の randomForest パッケージ (Liaw & Wiener, 2002) を用いて実施された。

Table 4-1 矢川に優占して出現する4魚種の共存パターン（+：在，-：不在）

Pattern	ホトケドジョウ	タカハヤ	アブラハヤ	カワムツ
0	-	-	-	-
1	+	-	-	-
2	-	+	-	-
3	+	+	-	-
4	-	-	+	-
5	+	-	+	-
6	-	+	+	-
7	+	+	+	-
8	-	-	-	+
9	+	-	-	+
10	-	+	-	+
11	+	+	-	+
12	-	-	+	+
13	+	-	+	+
14	-	+	+	+
15	+	+	+	+

### 4.3. 結果

#### 4.3.1 各クラスの prevalence

Class 0（出現魚類なし）の prevalence は 26.7%で、すべてのクラスの中で最も高かった（Table 4-2）。単一種の魚類が出現するパターンでは、ホトケドジョウの出現する Class 1 が最も出現頻度が高かった（15.3%）。また、2 種以上の魚類が共存するパターンでは、Class 13 が最も多かった（7.8%）。Phoxinus oxycephalus jouyi が最も多く出現した Class は Class 3 と 7 であり（6.4%）、ホトケドジョウがこれらのクラスで共存していた。Phoxinus lagowskii steindachneri とカワムツはともに Class 13（7.8%）で最も多く出現した。カワムツは Phoxinus lagowskii steindachneri と共存するクラスで高い prevalence を示し、Phoxinus oxycephalus jouyi と共存するクラスでは低い prevalence であった。2 年データでは prevalence 0%のクラスはなかったが、2015 年データの Class 10、2016 年データの Class 6 と Class 11 は prevalence 0%であった。

Table 4-2 各データにおけるクラスごとのデータ数と prevalence

class	2year data set		2015 data set		2016 data set	
	data	prevalence(%)	data	prevalence(%)	data	prevalence(%)
0	117	21.7	171	31.7	288	26.7
1	75	13.9	90	16.7	165	15.3
2	30	5.6	15	2.8	45	4.2
3	42	7.8	27	5.0	69	6.4
4	36	6.7	33	6.1	69	6.4
5	27	5.0	18	3.3	45	4.2
6	27	5.0	0	0.0	27	2.5
7	36	6.7	33	6.1	69	6.4
8	12	2.2	30	5.6	42	3.9
9	15	2.8	12	2.2	27	2.5
10	0	0.0	3	0.6	3	0.3
11	3	0.6	0	0.0	3	0.3
12	30	5.6	45	8.3	75	6.9
13	45	8.3	39	7.2	84	7.8
14	18	3.3	9	1.7	27	2.5
15	27	5.0	15	2.8	42	3.9
total	540	100	540	100	1080	100

#### 4.3.2 モデルの再現性

2年分のデータセットを用いて構築したモデルは、すべてのテストデータセットについて、すべての評価指標（CCI, Kappa および AUC）で 1.0 を示した（Table 4-3）。一方、モデルの構築に使用したデータセットと異なるデータセットをテストした場合、予測性能は著しく低下した。例えば、2015年モデルにより2016年データを予測する場合と、2016年モデルにより2015年データを予測する場合の再現性は、それぞれ CCI が 0.287 と 0.231, Kappa が 0.134 と 0.116, AUC が 0.607 と 0.622 であった。閾値に依存する指標である CCI と Kappa は大きな精度低下を示したが、閾値に依存しない指標である AUC は CCI や Kappa ほどの予測精度の低下は見られなかった。また、Class ごとの再現性についてみると、モデルの構築に使用したデータセットと異なるデータセットをテストした場合には、Class の prevalence が高くなるほど、Class ごとの再現性が高くなる傾向が見られた（Fig. 4-3）。一方で、クラスの prevalence が 5%以下のクラスは、ほと

んどが 0.1 以下の低い精度を示していた。次にクラスごとにモデルの出力値を見ると、モデルは Class 0 または Class 1 と予測するケースが多かった (Fig. 4-4)。Class 0, 1, 7 に対するモデルの予測精度は比較的高かったが、他のクラスにおいては、2015 年モデルによる 2016 年データもしくは 2016 年モデルによる 2015 年データの再現性は 20% 以下であった。さらに、モデル構築の際に、存在しなかったクラスを予測する場合、例えば、Class 10 のデータが存在しない 2015 年モデルは 2016 年データの Class 10 を Class 4/7 と予測した。Class 6 と Class 11 が存在しない 2016 年モデルは、Class 6 を Class 0/1/7/12 と予測するとともに、Class 11 を Class 1/7 と予測した。

Table 4-3 モデルの再現性

AUC				
		Model		
		2year	2015	2016
test data	2year	1.000	0.883	0.859
	2015	1.000	1.000	0.622
	2016	1.000	0.607	1.000
CCI				
		Model		
		2year	2015	2016
test data	2year	1.000	0.642	0.618
	2015	1.000	1.000	0.231
	2016	1.000	0.287	1.000
Kappa				
		Model		
		2year	2015	2016
test data	2year	1.000	0.587	0.553
	2015	1.000	1.000	0.116
	2016	1.000	0.134	1.000

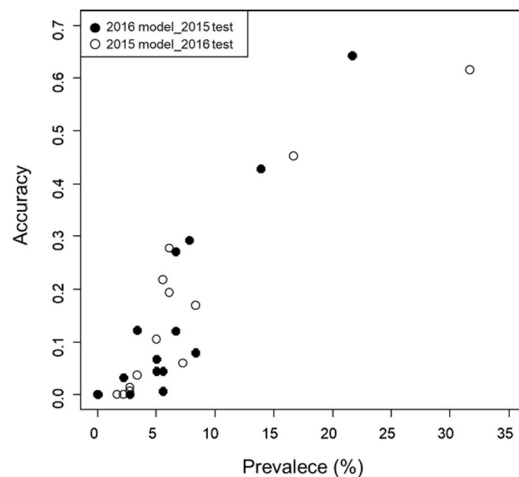


Fig. 4-3 クラスごとの prevalence とモデルの再現性との関係性：白：2016 年データをテストデータとし、2015 年モデルで再現した場合。黒：2015 年データをテストデータとし、2016 年モデルで再現した場合。

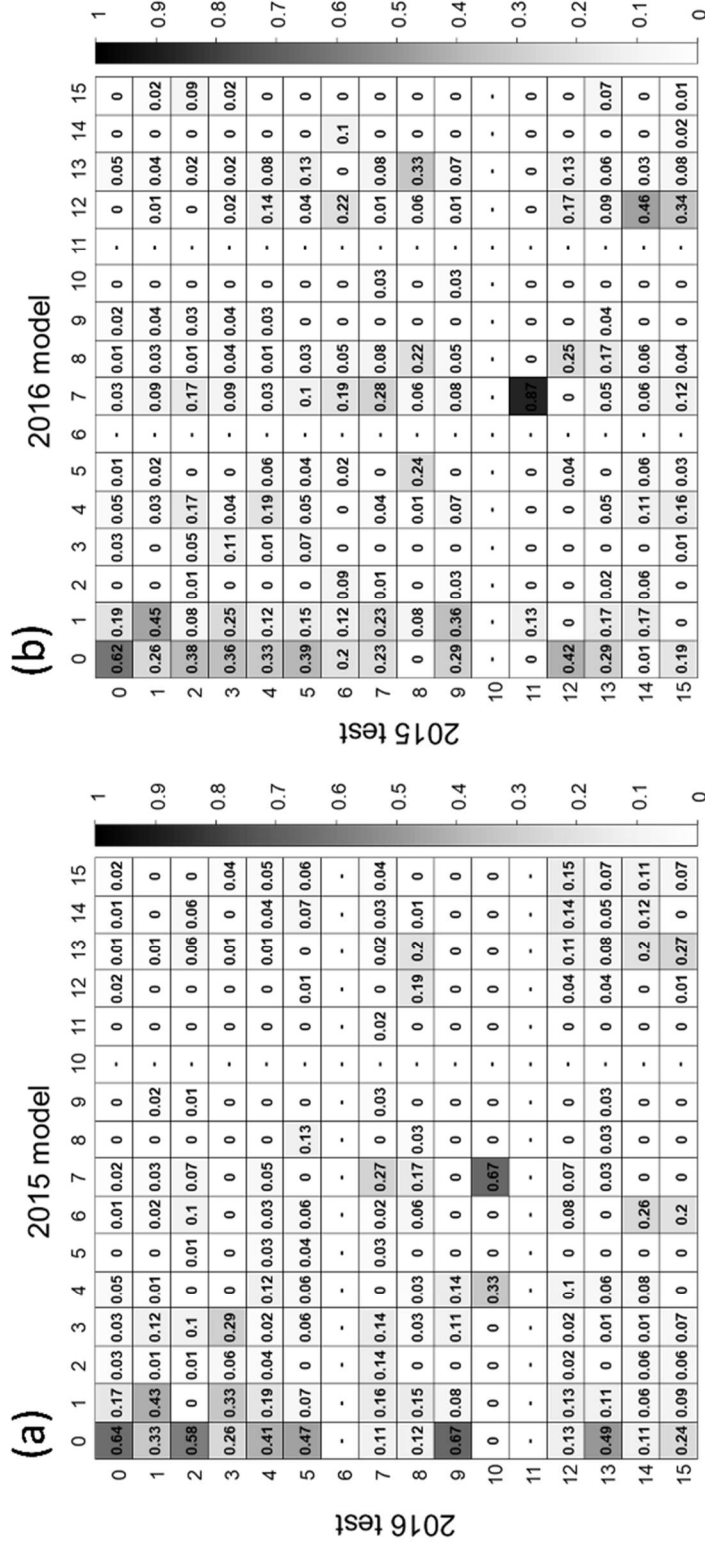


Fig. 4-4 100 回の解析における出力値の平均をテストデータセットの各クラスのデータ数で割って算出したクラスごとの正答率  
 : (a) 2015 モデルによる 2016 データの予測値 (b) 2016 モデルによる 2015 データの予測値

### 4.3.3 変数の重要度

水深と流量は、All class で特に重要な変数であった (Fig. 4-5)。水深は All class に加えて、Class 0 と Class 1 において最も重要な変数として選択された。一方、All class では、中型礫の割合が最も重要でない変数となった。また、全体として、底質 (L, M, S, SC) は重要度が低い傾向にあった。Class 0 は All class と同様の傾向を示し、流量と水深が重要な変数であった。Class 1 と Class 3 では、それぞれ水深と植生被覆が最も重要な変数であった。Class 4 では、水深、流速、流量、大礫の割合において変数の重要度は高い値を示した。Class 7 と Class 13 では、特に高い値を示した変数は見られなかったが、それぞれ流量と水深、小礫の割合が最も重要な変数であり、Class 12 は水深が最も重要な変数であった。

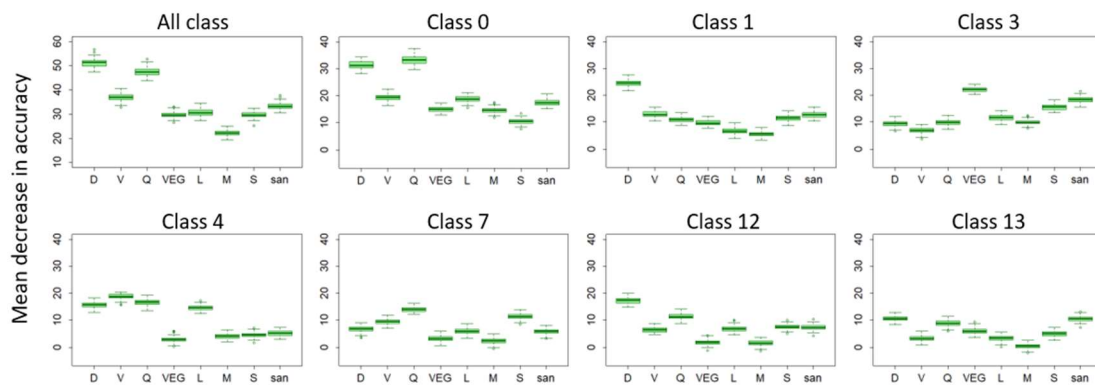


Fig. 4-5 クラスごとの変数の重要度

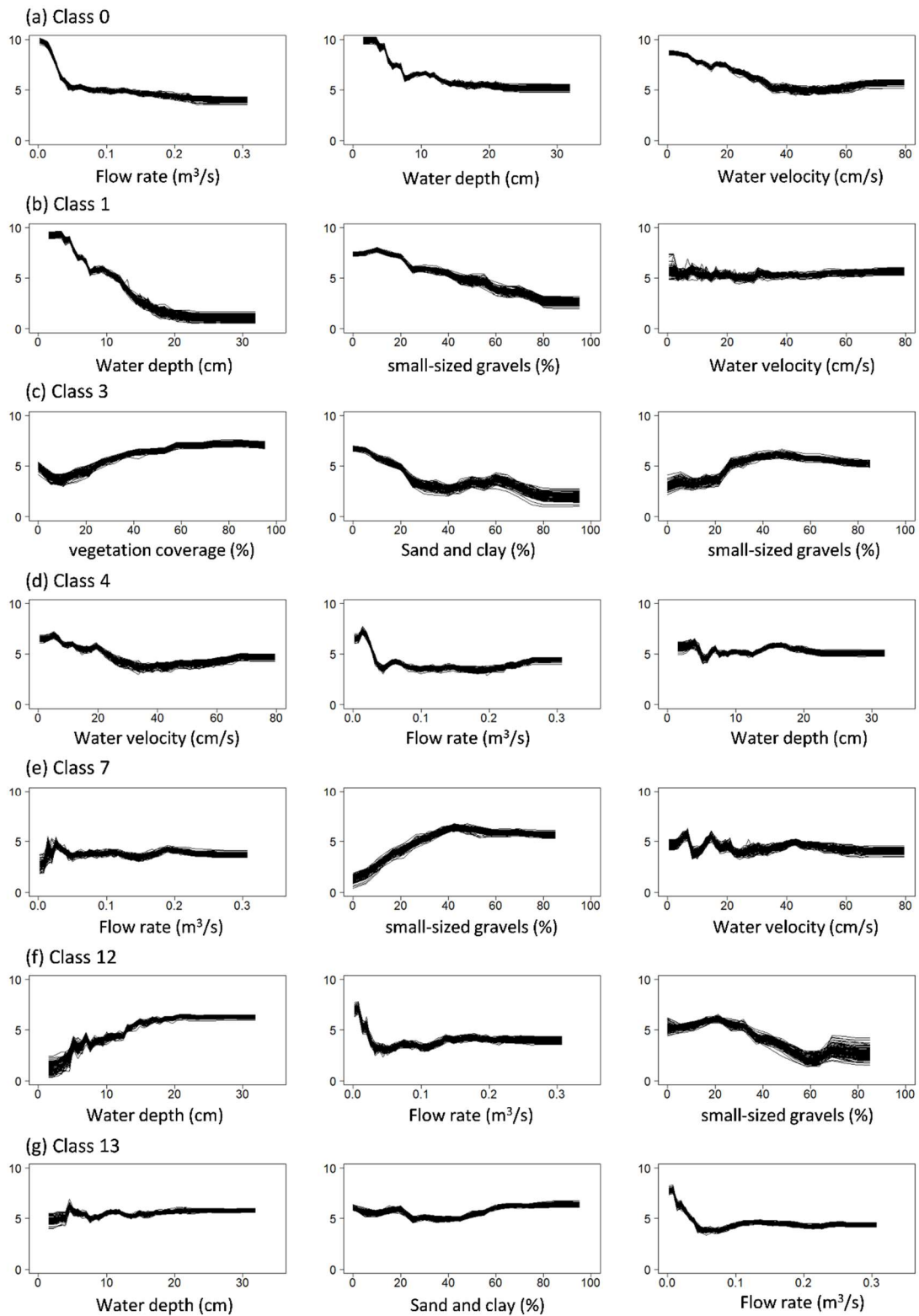


Fig. 4-6 応答曲線

#### 4.3.4. 応答曲線

応答曲線 (Fig. 4-6) において, Class 0 では, 流量等の水理環境の乏しい条件 (流量 < 0.04 m<sup>3</sup>/s, 流速 < 35 cm/s, 水深 < 8 cm) で生息場ポテンシャルが上昇していた. Class 1 は, 水深が浅く, 小礫の割合が少ないほど生息場ポテンシャルが上昇する傾向がみられ, Class 3 は, 植生が豊富で砂泥の割合が少ない条件で生息場ポテンシャルが上昇する傾向がみられた. Class 4 は, 流速や流量が小さい (0.04 m<sup>3</sup>/s 以下) 条件で高い生息場ポテンシャルを示しており, Class 0 と比較的類似している傾向があった. Class 7 は, 流量が 0.03~0.05m<sup>3</sup>/s で小礫の割合が 40%以上の条件で高い生息場ポテンシャルを示しており, Class12 は, 水深が大きく, 流量が少ない (0.03m<sup>3</sup>/s 未満) 条件で高い生息場ポテンシャルを示していた. Class13 では, 水深が深く, 砂と粘土の割合が高いほど, 生息場ポテンシャルはわずかに高くなった. また, 0.05 m<sup>3</sup>/s 以下の流量で高い生息場ポテンシャルを示していた.

#### 4.4. 考察

##### 4.4.1 各クラスの prevalence

Class 0 が最もプレバレンスの高いクラスとなった要因として, 矢川は冬季に流量が大きく減少し, それに伴い, 多くの魚類が流下もしくは死滅していることが挙げられる. 続いて, Class 1 のプレバレンスが高かった要因としては, ホトケドジョウが湿地や細流に生息する種であり, 干上がる可能性のある氾濫原を生息場とする魚類であることから (中島, 2017), 冬季の低流量時や他の魚類が生息できない環境条件でも生息が可能であったことが挙げられる. また, 共存パターンの中で Class 13 が最も高いプレバレンスであった. 日本産の淡水魚の多くが夏季に繁殖期を迎えることから, 夏季には魚類の個体数密度が上昇する. また, カワムツは小型個体が一時的な生息場として, 小規模河川や水路を利用することや (永山ら, 2015), アブラハヤは冷帯性淡水魚類であり (渡辺ら, 2006), 夏季には湧出部に近い上流部に生息する傾向が見られる (大平ら,



2008) から、夏季に個体数密度が高かった 3 種 (ホトケドジョウ, アブラハヤ, カワムツ) が共存する場面が多かったと考えられる. タカハヤはホトケドジョウと共存している場面が多く (Class 3 や Class 7), これは両種が植生や大礫のカバーに依存しており, マイクロハビタットが近いためと考えられる. 一方で, タカハヤはカワムツと共存している場面は少なかったが, これは矢川内における流程分布やタカハヤが矢川では低水深の環境で多く採捕されたのに対して, カワムツは水深の大きな環境を利用 (大平ら, 2008) するマイクロハビタットの違いがあったと考えられる. さらに, 一年を通して, プレバレンスが 0%であったクラス (Class 10, 6, 11) にはすべてタカハヤが含まれていた. 一般に, タカハヤはカワムツやアブラハヤと同じ河川に生息する場合, これらの魚種の上流側に生息するとされており (川那部・水野, 1998), これらの魚種とのすみ分けがあったため同所的に出現する場面が少なかったと予想される.

#### 4.4.2 モデルの再現性

モデル構築に用いたデータセットと異なるテストデータセットを予測した場合, 予測性能は大きく低下したが, 多クラス分類では, 2 値分類と比較して, 1 クラスごとの prevalence が低くなることから, 各クラスを予測するための学習量も減少したことが要因として挙げられる. また, RF では, サブモデルの作成の際に, ブートストラップサンプリングを実施するが, その際に, 一部のブートストラップサンプルに prevalence の低いクラスのデータが含まれない可能性があることから (Chen et al., 2004), prevalence の低いクラスを十分に学習することが困難であったことが予想される. 実際に, prevalence が 5%以下のクラスはほとんど正答率が 10%を切っていることから, 多クラス分類における精度の向上には, prevalence を均等に近づけ, 各クラスの prevalence をなるべく高くすることが重要である. 各クラスの prevalence を上げることは, 精度の向上に加えて, 本研究で生態学的評価をするのが困難であったクラスについても, そのクラスの特徴を捉えることができると予想される. 一方で, 生物を対象として, データをサンプリングする場合, それぞれの種におけるマイクロハビタットスケールでの生息環境特性や移動特性の

違いから、出現するクラスの prevalence が均衡することはほとんどない。そのため、ダウンサンプリングによるクラスの不均衡の改善 (Evans et al., 2009) することで予測精度を改善する手法があるが、ダウンサンプリングでは low prevalence species を過大評価する傾向が報告されており (Freeman et al., 2012)、モデルの解釈には注意が必要である。また、モデルの精度の各指標では、閾値に依存する指標 (CCI, Kappa) では高い精度が得られなかった。prevalence が偏るデータを扱う場合、閾値に依存する指標では値が大きく低下することが報告されており (Freeman et al., 2008 ; Allouche et al., 2006)、本研究でも、閾値に依存する指標では、高い予測精度が得られなかった。多クラス分類では、各クラスを予測するためのデータ量が減少することに加えて、prevalence の偏りも大きくなることから、特に prevalence の小さいクラスにおいては、予測精度を過小評価している場合がありえる。一方で、閾値に依存しない指標である AUC については大きな低下は見られなかったことから、モデル適用の際に在／不在の閾値を最適化することにより、予測精度の過小評価を改善できる可能性がある。

次に、モデルの予測値については、モデルは全体として Class 0 と予測するが多かった。Class 0 は最も prevalence が高いことから、最も多様な環境条件のデータが含まれていることが予想される。そのため、Class 0 のデータ中に他のクラスの出現環境と類似した環境条件を持つデータを多く含んでいたことが要因だろう。また、各年で出現しなかったクラスについて、モデルは出現しなかったクラスの魚種を含むクラスと予測する傾向があり (2015 モデルは Class 10 を Class 7, 2016 モデルは Class 11 を Class 7, Class 6 を Class 12・7 と予測)、モデル構築の際に含まれていないデータを予測する場合でも、そのクラスの魚種の出現環境が反映されるため、種構成の近いクラスを予測すると考えられる。

また、Class 0・1・7 は両モデルで比較的高い正答率を示していた。Class 0 は魚類の少ない冬季に多く出現したことから、prevalence が高いことに加えて、季節的な流量条件が特徴的であったため高い正答率を示したと考えられる。誤分類については、Class 1 と Class 0 の誤分類が多くなっており、ホトケドジョウが他の魚種が採捕されない冬季にも比較的多く捕獲されたことに加

えて、他の魚種が利用できないような低水深環境でも採捕されたことが理由として挙げられる。Class 7 は、一年中矢川にいるホトケドジョウとタカハヤに加えて、春から秋に多く生息するアブラハヤで構成されるが、タカハヤの主な分布域は上流であり、上流へアブラハヤが侵入することで成立していた。そのため、Class 7 が成立する季節や地点が限定的であったことが高い正答率につながったと考えられる。

一方で、Class 13 は、共存パターンの中で最も prevalence が高かったにもかかわらず、高い正答率を示さなかった。アブラハヤとカワムツは淵に生息する魚種であるが(川那部・水野, 1998)、当歳魚のような小型個体は低水深環境も利用していた。そのため、低水深環境でホトケドジョウと同時に出現した場合、その環境が Class 1 や Class 0 と類似した環境条件であったため、Class 1 や Class 0 との誤分類率が高く、全体としての正答率が低かったと推察される。

#### 4.4.3 変数の重要度と応答曲線

全体の変数の重要度では、河床材料や植生よりも水深と流量がといった水理諸元で高い重要度を示していた。矢川は冬季に大きく流量が減少することや季節的に矢川と府中用水を移動していると考えられるカワムツやアブラハヤを対象としているためと考えられる。

Class 0 では、流量と水深で高い重要度を示しており、低流量かつ低水深の条件で高い生息場ポテンシャルを示していた。冬季の低流量期には、ホトケドジョウを除く魚類がほとんど採捕されないため、冬季の環境条件を反映した結果と考えられる。

Class 1 では、水深の小さな環境条件の重要性が示された。ホトケドジョウは氾濫原を生息場とする魚類であり、水底環境に有利な形態をしていることから(中島ら, 2017)、他の魚類が利用しない低水深環境がホトケドジョウの単独で出現する環境条件となっていたと考えられる。

Class 3 では、植生のカバー率が高いほど生息場ポテンシャルが高い傾向にあった。タカハヤは植生帯等の障害物への依存度が高い(細谷, 2019)とされている。また、ホトケドジョウは産卵基質として植生を利用することや植生の豊富な環境を主な生息場としている(中島, 2017)

ことから植生への依存度が高い魚種と考えられる。そのため、植生のカバー率が高い環境条件がこれらの2魚種が共存する環境条件となっていたことが推察される。

Class 4 では、アブラハヤは主に淵を生息場として利用することが多いことから（川那部・水野，1998），低流速で生息場ポテンシャルが高かったと考えられる。

Class 7 は、上流部の主にホトケドジョウとタカハヤが生息している場所にアブラハヤの稚魚がいることで成立している場合が多かった。アブラハヤの稚魚は比較的浅い場所にも侵入することが多く、そのため、Class 7 は上流部の流量が少ない条件で成立しやすかったと考えられる。

Class 12 では、水深が大きいほど生息場ポテンシャルが高い傾向にあった。アブラハヤとカワムツは淵を利用する傾向が強い魚種のため（川那部・水野，1998），Class 12 を特徴づける環境条件として高水深での高い生息場ポテンシャルが示されたと推察される。

Class 13 は、Class 12 とクラスを構成している種が重複しており、比較的類似した傾向を示したが、高水深で Class 12 ほどの顕著な生息場ポテンシャルの上昇は示されなかった。これは Class 13 には低水深環境に生息するホトケドジョウがクラスに含まれていたことから、Class 12 と Class 13 の環境条件の違いが水深によって特徴づけられたと考えられる。

#### 4.5. おわりに

本研究では、湧水小河川に生息する4魚種における関する16通りの共存パターンについてRFの多クラス分類を用いてモデルを構築し、各クラスの出現環境の評価を試みた。構築されたモデルについては、閾値に依存する再現性指標（CCI, Kappa）で数値が低かった。これは prevalence の偏りが大きく影響していると考えられる。特に、prevalence の低いクラスの正答率が低く、モデルも prevalence の高いクラスを予測する場合が多かった。生物を対象としてデータをサンプリングする場合、出現するクラスの prevalence が均衡することはほとんどないため、生態学の分野において多クラス分類を利用し、精度の高いモデルを構築するには prevalence が均質なデータを

収集することが重要である。一方で、ある程度の prevalence を有するクラスはそのクラスを構成する魚種の生態学的特徴を示すことができおり、それぞれの共存パターンが出現する環境条件を特徴づけることができた。このように定量評価された各共存パターンの環境条件は、外来種管理や希少種の保全に活用できる。例えば、本研究の対象魚種においては、希少種であるホトケドジョウとアブラハヤが同時に出現する環境条件を優先的に保全することや、外来種であるカワムツとタカハヤが同時に出現する環境条件において駆除活動を提案することも可能である。以上のように、多クラス分類による生物種の共存パターンの予測には、prevalence の影響による再現性の低さの課題はあるが、変数の重要度や応答曲線により各クラスが出現する環境条件を明示できることが示された。今後、再現性を向上させることにより、複数種を対象とした保全や管理への活用が期待できる。

## 第 5 章 結論

本研究では、都市湧水河川におけるホトケドジョウの生息場モデルを構築し、詳細な成長段階ごとの生息場特性とともに、本種と矢川に優占して生息する 3 魚種との共存パターンとその環境条件を解明した。その際、機械学習（ランダムフォレスト）による多クラス分類の魚類生息場評価への適用可能性についても評価し、今後の研究の方向性について検討した。

まず、2 章においてホトケドジョウの成魚と未成魚の生息場特性を詳細な現地調査に基づいて定量評価した。ランダムフォレストを用いた生息場解析の結果として、流速の重要性が示された。低流速が本種にとって重要な生息条件であることは多くの研究で示されており（伊奈ら，2003；細江・古屋，2008；北野ら，2008；樋口・福嶋，2012），本研究でもそれを支持する結果が得られた。一方で、矢川では本種が 50 cm/s を超える高流速域でも多数捕獲されたことから、高流速域における本種の生息環境の実態について解明するために、生息環境条件を可視化した。現地調査において、高流速域では、主に礫と礫の隙間やその隙間に堆積したリターの中で本種を採捕した。成魚の生息場モデルにおける変数の重要度では、優占河床材料の重要度が比較的高く、大礫や中礫の応答曲線において、被覆割合が高くなるほど生息場ポテンシャルが上昇した。よって、ホトケドジョウの成魚が、植生の少ない高流速域において、礫周辺に形成された緩流域をうまく利用していたことが示唆された。これに対し、未成魚では緩流域に関する空間利用形態が成魚とは異なっており、優占河床材料の重要度は低い値を示し、河床材料よりも植生に関する変数（植生被度および植生の有無）の重要度が高く評価された。その要因として、本種は産卵基質として植生を利用すること（中島，2017）から未成魚では産卵場に近い環境に分布していたことが考えられる。以上から、ホトケドジョウの生息環境は成長段階ごとに異なるものの、礫や植生のような流速を低減する障害物が、高流速域を有する矢川における本種の生息環境として重要であることが明らかになった。

3 章では、矢川におけるホトケドジョウの流程分布と 2 章で示した生息場の特徴について、成長段階ごとに分けて評価した。本種は、矢川の流程の最上流部と下流部の森林地帯で多く採捕された。本種は、冬季に湧水部に近い場所に移動することが知られている（守山ら，2010；勝呂，2005）。矢川の最上流部は、湧水部が存在するため年間を通して水温や流量が安定しており、本

種の生息に適した環境条件であったことに加え、本種が越冬のために上流部に集中していた可能性が示唆された。下流部の森林地帯で多くの個体数を採捕できた要因としては、森林による日射遮断が夏季の水温上昇を緩和していたこと挙げられる。また、森林地帯には、本種の餌となる陸生昆虫やリターを餌資源として利用する水生昆虫が多く生息していたことも予想される。実際に、森林地帯で採捕される個体は大型個体が多かったことから、森林から供給される餌資源が本種の個体数や成長に影響していた可能性も考えられる。今後、陸域からの餌供給や底生生物の資源量等の調査を実施し、餌資源と本種の個体数密度や体長との関係性を解明することにより、矢川における本種の個体群動態の理解深化が可能になる。

成長段階ごとの生息場特性と重要な環境要因は変化しており、体長 20 mm 以下の体長区分から体長 31~40 mm までの区分では水温が、それ以上では流速の重要度が最も高かった。体長 40 mm までの小型個体は当歳魚と考えられ、採捕される時期が限定的であったことが反映されていた。また、体長区分 20 mm 以下の個体は 4 月から 5 月に最上流部で最初に採捕されたことから、矢川での繁殖開始は湧出部の水温である 18℃が一つのトリガーになっている可能性が示唆された。流速については、体長 31~40 mm 以上の体長区分から高い重要度を示していた一方で、30 mm 以下の体長区分では、流速の重要度は中程度であった。小型個体において大型魚ほど流速の重要度が示されなかったことは、浮遊している仔稚魚が能動的に生息場を選択できていないという特徴が反映されていた。一方で、40 mm 以上の一歳魚以上と考えられる個体の生息場の特徴としては、河床材料に関する変数の重要度が中程度~高程度であり、中礫や大礫は割合が高いほど生息場ポテンシャルが高くなっていた。優占河床材料でも、大礫の生息場ポテンシャルが高く評価されていることから、一歳魚以上の個体は河床材料によってできる緩流域に依存していることが示唆された。よって、大型個体は礫により造成される流速の小さい環境をうまく選択していたことが変数の重要度における流速の重要性につながっていた。また、本種の河川横断面の利用環境の実態として、本種は河川横断面における最低流速帯を主に利用していた。さらに、体長が大きいほど断面最大流速の大きい環境でも採捕されたことから、体長が大きい個体ほど、生息できる空間的な流速の条件は広い。これに対し、体長の小さな個体は採捕地点の流速と断面最



大流速の差が小さいことから、浮遊期の仔稚魚のような能動的に定位する場所を選択できない個体においては、空間的な緩流域があることが重要になる。本研究は、マイクロハビタットスケールでの生息場調査を実施したが、魚類調査のほとんどはリーチスケールもしくは調査区間を設定し、流速は区間の中心等、代表流速を用いることが多い（例えば、国土交通省河川水辺の国勢調査など）。本研究におけるホトケドジョウについては、特に体長の大きい個体では、実際の採捕場所の流速と断面平均の流速値には乖離があるため、本種の生息場評価をする場合には代表流速では過大評価になることが予想される。さらに浮遊期の仔稚魚は遊泳能力が低いため、成魚が定位できる環境条件の代表流速値では、個体群や生息地から移出してしまう可能性が考えられる。実際に、本研究の流程分布においても高流速域を有する下流側では、40 mm 以下の小型個体の採捕数は少なく、下流側に流下した小型個体は矢川から移出していると推察される。そのため、希少種である本種の保全や環境修復を実施する際には成長段階ごとの生息場や実際に利用している環境条件を明らかにし、本種が“定位できる環境”ではなく“個体群を維持できる環境”を設計することが肝要である。

本研究では、森林地帯による水温緩和の効果や餌資源の供給の可能性についても示唆された。森林地帯は矢川の下流部に位置しているため、湧水の影響が上流部に比べて、小さいことが推察され、実際に夏季や冬季は上流から下流にかけて大きな水温勾配が生じていた。本種は夏場に水温勾配の生じる谷津の湧水河川において、一歳魚以上の個体が下流区間で減少することが報告されているが（満尾，2007）、矢川では、下流部においても大型の個体が多く採捕され、そのような傾向は見られなかった。夏季の水温勾配についても河川の上空が開けている中流部で最も高くなる傾向にあった。よって、本種の生存に対して湧水の影響が小さい下流部において、森林地帯があることによる夏季の水温上昇の緩和は大きく影響していることが推察される。さらに、森林地帯は雨水の浸透量や地下水涵養量がコンクリートの部分より高いため（国分ら，2003）、視覚的には確認できないが森林地帯から伏流水の供給も水温上昇の緩和に貢献していることが予想される。流量の特に少なかった2018年1月と2月の水温データでは、下流部での水温上昇が確認され、このことは森林地帯から伏流水が湧出していることを示唆している。以上より、森

林地帯は日陰による水温上昇の緩和に加えて、伏流水による水温の安定の効果が見込まれるだろう。

最後に、4章では、ホトケドジョウと矢川に優占して生息する3魚種（カワムツ、アブラハヤ、タカハヤ）の関係性についての解析を実施した。本種は他の魚種と比較して、単独で出現することが多く、これは冬季の低流量時や他の魚類が生息できない環境条件でも生息が可能であることが要因として考えられる。本種がタカハヤと共存する場合には植生の割合が高い環境条件であった。タカハヤも本種と同様に植生などの障害物への依存度が高い魚種であることが反映されていた。本種は、矢川において、河床材料により作られる緩流域に依存していると考えられるが、植生に依存的であるタカハヤが侵入したことが影響している可能性もある。対照的に、本種がアブラハヤやカワムツと同所的に出現するときには、水深や流量が重要な変数となっていた。水深については、水深が大きくなるほど生息場ポテンシャルがやや高くなる傾向を示していたが、アブラハヤとカワムツの二種のみが共存する時には高水深での生息場ポテンシャルの上昇が顕著であった。したがって、体長が本種より大きく遊泳能力の高いアブラハヤとカワムツの2種と共存するときは、これらの遊泳魚の生息環境条件の周縁領域である浅水域を利用していたものと考えられる。既往の研究では、本種の生息場では本種が最も優占している場合が多く（満尾ら、2007；北野ら、2008；樋口・福嶋、2012）、このような環境では、水理諸元が本種の生息場を制限していることが指摘されている（満尾ら、2007）。満尾ら（2007）の研究では、水深と本種の個体数の間に強い正の相関があったが、本研究において本種が出現する環境条件は浅場であった。共存パターンでは、カワムツとアブラハヤが出現するパターンで水深の重要度が高く、水深の大きな環境で生息場ポテンシャルが高くなっていたことから、本種以外の魚類、特に本種より体長が大きく、遊泳能力の高い遊泳魚が侵入した場合には本種が高水深の環境を利用できなかった可能性が考えられる。矢川は府中用水と接続していることから、小さな堰はあるものの、多様な魚種が侵入しやすい構造となっている。既往の研究において、湧水河川は高温時の避難場（thermal refugia）になることが報告されていることから（Hayashi and Rosenberry, 2002; Power et al., 1999）、生物多様性の保全上、湧水河川と農業用水路の連続性が確保されていることは平野部

において、アブラハヤ等の冷帯性魚類にとって重要である。一方で、矢川は連続性が高いことから、カワムツやカワヨシノボリ等の国内外来魚も侵入している。谷戸の水路や河川と比較したときに、水深の多様度が低い矢川において、流速が小さく水深が大きい淵のような環境にカワムツが優占することは、本種を含む矢川の在来生態系に影響を与えている可能性がある。これは、カワヨシノボリでも同様であり、生息環境や餌資源等において競合している可能性があるため、カワムツやカワヨシノボリなどの国内外来種が在来生態系に与える影響を整理し、適切に対策する必要がある。

また、本種と矢川に優占する 3 魚種の関係性の解析にはランダムフォレスト (RF) による多クラス解析を使用した。今回の解析では 16 パターンと多くのクラスを設定したため、prevalence が大きく偏った。prevalence が低いクラスが存在する場合の RF 解析では、当該クラスがブートストラップサンプリングに含まれない可能性があり、十分な学習ができないことが指摘されている (Chen et al., 2004)。実際に、本研究でも、prevalence の小さなクラスの再現性が低かった。一方で、prevalence が高く、出現条件が限定的なクラス (例えば、Class 7) では高い再現性が示された。Class 7 は本種とアブラハヤ、タカハヤで構成されるクラスであった。本種とタカハヤは矢川上流域で主に共存しており、アブラハヤが上流域へ侵入するのは夏季の稚魚や若魚であった。そのため、Class 7 が成立する季節と地点が限定的であったことが高い再現性につながったと考えられる。よって、prevalence が高いクラスについては、矢川における魚類の流程分布や季節移動などの共存パターンのメカニズムを示すことができたことから、prevalence の偏りと prevalence の低いクラスの再現性を向上させることで、生態学における有用な解析手法として多クラス解析を適用することができるようになる。さらに、多クラス解析が実用化できるようになることで、複数種や複数の成長段階の生物の生息適地の条件を定量評価することも可能となることから、今後の生物種の保全や資源管理などへの応用が期待される。

本研究では、ホトケドジョウの空間分布と非生物的要因との関係性について詳細に検討し、さらに本種とともに矢川に優占的に生息する 3 魚種との共存パターンについて解析した。谷戸の用水路よりも高流速域を有する矢川における本種の生息環境条件として、流速の重要性が挙げ

られた。また、流速緩和効果を有する大礫などの河床材料の重要性が確認された。これらの生息場特性は成長段階によっても異なっており、浮遊期の仔稚魚 (<20 mm) では、他の成長段階と比較して生息場特性が大きく異なることが示された。本種と他魚種との関係性については、特に、生息環境特性のうち水深において国内外来魚の影響が示唆された。また、多クラス解析における生態学への適用可能性についても議論した。以上をまとめると、本研究では、希少種であるホトケドジョウの都市河川における生息場特性を成長段階ごとに解明し、機械学習の一手法であるランダムフォレスト (RF) による多クラス解析を実施することで複数種の共存パターン解析および生息環境評価が同時に可能であることを示した。本成果は、本種の保全計画に役立つ多くの知見を示すとともに、生態学分野での解析手法を提案しており、生態学および工学分野における将来的な研究展開に大きく貢献するものである。

## 謝辞

福田信二教授には学部生時代から通算 8 年間、研究のご指導をいただきました。大学 3 年生の研究室選びの時にはまさか博士課程まで修了し、8 年もお世話になるとは思ってもいませんでした。研究室に配属された当初は、魚や生き物にしか興味がない中で、「土木」「機械学習」「水理学」「プログラミング」などなど全く興味のないワードが次々と出てきて、正直、面白くないとか苦手だなと感じることもたくさんありました。それでも、最後まで研究に向き合えたのは、福田先生の熱心なご指導のおかげだと感じています。また、「面白くない」や「苦手だな」と感じていたことは結果として研究の視野を広げたり、今となっては自分の強みにもなっていて、「生き物」以外のことに全く目を向けられなかった私に研究者としての多くの武器を授けていただき本当に感謝しております。さらに、学会や調査では、様々な場所に行かせていただき、特にベトナムやマレーシア等、海外での調査や学会は本当に貴重な経験になりました。また、学外での研究活動を通して、東大の水利研の方々など様々な人たちとつながれたことは大きな財産です。研究活動以外では、研究室旅行や七輪の会など、研究室でのイベントは本当に良い思い出です。お酒の席では、外部の方と飲む際に失礼のないように礼儀や飲み方を教えていただき、時には身をもってお酒の怖さを教えてくださった福田先生の「Oh yeah!」の魂はしっかりと私の心に刻まれております。最後に私は遊んでばっかの学生でしたが、長い間、愛想を尽かさずにご指導いただき心より感謝申し上げます。

副指導教員である斎藤広隆教授と大澤和敏教授には博士論文の審査していただきました。ここで深く感謝申し上げます。また、学部生時代から研究デザイン考案や調査において研究指導下さり、論文執筆の際には共著者として多くの有益なアドバイスをいただいた大平充氏には深く感謝申し上げます。

また、森照貴センター長をはじめ、自然共生研究センターの皆様には、多くの助言に加えて、博士論文執筆中には業務を分担していただくなど多大なサポーターをいただき大変感謝しております。

最後に、修士の時には、多くの調査に協力いただき、学会発表や卒論・修論発表の際には鋭く

きつい指摘をたくさんしてくれた相原星哉君，室内実験においてホトケドジョウの遊泳速度を解明し，本論文において貴重な知見を提供し，さらには私がいつも後回しにしていた七輪の会や歓送迎会の企画や準備を先回りして進めてくれた青木興成君，大学へ私が行けない時にデータや資料のやりとりをしてくださった近藤雅人君，さらには同じ研究室として協力してくださった後輩の方々には様々な場面で援助や協力をして頂きました．誠にありがとうございました．

## 引用文献

- 相原星哉, 福田信二 (2020) 群集解析と生息場モデルに基づく魚類の生息環境評価. 農業農村工学会論文集, 88-1, I\_93-I\_103.
- Akbaripasand, A., Closs, G.P. (2018) Effects of food supply and stream physical characteristics on habitat use of a stream-dwelling fish. *Ecology of Freshwater Fish*, 27, 270–279.
- Akobeng, A.K. (2007) Understanding diagnostic test 1: sensitivity, specificity, and predictive values, *Acta Paediatrica*, 96(3), 338–341.
- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43(6), 1223-1232.
- Atkinson, D., (1994) Temperature and organism size - a biological law for ectotherms. *Advanced Ecological Research*, 25, 1–58.
- 馬場真哉, 松石隆 (2015) ランダムフォレストを用いたサンマ来遊量の予測, 日本水産学会誌, 81(1), 2–9.
- Beyer, K., Copp, G.H., Gozlan, R.E. (2007) Microhabitat use and interspecific associations of introduced to mouth gudgeon *Pseudorasbora parva* and native fishes in a small stream. *Journal of Fish Biology*, 71, 224–238.
- Bourel, M., Segura, A.M., (2018) Multiclass classification methods in ecology. *Ecological Indicators*, 85, 1012-1021.
- Breiman, L., (2001) Random forests. *Machine Learning*, 45, 5-32.
- Breiman, L., Friedman, J., Olshen, R., Stone, C., (1984) *Classification and Regression Trees*. Wadsworth, Belmont, CA, USA.
- Briggs, M.A., Lane, J.W., Snyder, C.D., White, E.A., Johnson, Z.C., Nelms, D.L., Hitt, N.P. (2018) Shallow bedrock limits groundwater seepage-based headwater climate refugia. *Limnologia*, 68, 142–156.
- Buisson, L., Grenouillet, G., Villéger, S. (2013) Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology*, 19, 387–400.

- Caissie, D. (2006) The thermal regime of rivers: a review. *Freshwater Biology*, 51, 138.
- Caldwell, T.G., Wolaver, B.D., Bongiovanni, T., Pierre, J.P., Robertson, S., Abolt, C., Scanlon, B.R. (2020) Spring discharge and thermal regime of a groundwater dependent ecosystem in an arid karst environment. *Journal of Hydrology*, 587, 124947.
- Chen, C., Liaw, A., Breiman, L., (2004) Using random forest to learn imbalanced data. University of California, Berkeley, 110, 1-12.
- Chen, I.C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D. (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333, 1024–1026.
- Clavero, M., Blanco-Garrido, F., Zamora, L., Prenda, J., (2005) Size-related and diel variations in microhabitat use of three endangered small fishes in a Mediterranean coastal stream. *Journal of Fish Biology*, 67, 72–85.
- Conant, B.J. (2004) Delineating and quantifying ground water discharge zones using streambed temperature. *Ground Water*, 42(2), 243–257.
- Craig, C.A., Kollaus, K.A., Behen, K.P.K., Bonner, T.H., (2016) Relationships among spring flow, habitats, and fishes within evolutionary refugia of the Edwards Plateau. *Ecosphere*, 7(2), e01205.
- Cutler, D.R., Edwards, Jr T.C., Beard, K.H., Cutler, A., Hess, K.T., Gibson, J., Lawler, J., (2007) Random forests for classification in ecology. *Ecology*, 88(11), 2783-2792.
- Davey, A.J.H., Hawkins, S.J., Turner, G.F., Doncaster, C.P. (2005) Size-dependent microhabitat use and intraspecific competition in *Cottus gobio*. *Journal of Fish Biology*, 67, 428–443.
- Doll, P., Zhang, J. (2010) Impact of climate change on freshwater ecosystems: a global-scale analysis of ecologically relevant river flow alterations. *Hydrology and Earth System Sciences*, 14, 783–799.
- Donaldson, J.A., Ebner, B.C., Fulton, C.J. (2013) Flow velocity under-pins microhabitat selection by gobies of the Australian wet tropics. *Freshwater Biology*, 58(5), 1038–1051.
- Esselman, P.C., Allan, J.D., (2011) Application of species distribution models and conservation planning software to the design of a reserve network for the riverine fishes of northeastern Mesoamerica.



Freshwater Biology, 56(1), 71-88.

European Environmental Agency. (2012) European waters – assessment of status and pressures. EEA Report No 08/2012. EEA, Copenhagen ISSN 1725.

Evans, J.S., Cushman, S.A., (2009) Gradient modeling of conifer species using random forests. Landscape Ecology, 24(5), 673-683.

Freeman, E.A., Moisen, G.G., (2008) A comparison of the performance of threshold criteria for binary classification in terms of predicted prevalence and kappa. Ecological Modelling, 217(1-2), 48-58.

Freeman, E.A., Moisen, G.G., Frescino, T.S., (2012) Evaluating effectiveness of down-sampling for stratified designs and unbalanced prevalence in Random Forest models of tree species distributions in Nevada. Ecological Modelling, 233, 1-10.

Fujita, M., Mizuta, R., Ishii, M., Endo, H., Sato, T., Okada, Y., Kawazoe, S., Sugimoto, S., Ishihara, K., Watanabe, S. (2019) Precipitation changes in a climate with 2-k surface warming from large ensemble simulations using 60-km global and 20-km regional atmospheric models. Geophysical Research Letters, 46(1), 435–442.

藤咲雅明, 神宮字寛, 水谷正一, 後藤 章, 渡辺俊介 (1999) 小河川・農業水路系における魚類の生息と環境構造との関係, 応用生態工学, 2(1), 53–61.

Fukuda, S., Baets, D.B. (2016) Data prevalence matters when assessing species' responses using data-driven species distribution models. Ecological Informatics, 32, 69–78.

Fukuda, S., Baets, D.B., Onikura, N., Nakajima, J., Mukai, T., Mouton, A.M. (2013) Modelling the distribution of the pan-continental invasive fish *Pseudorasbora parva* based on landscape features in the northern Kyushu Island, Japan, Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 23, 901–910.

Fukuda, S., De Baets, B., Waegeman, W., Verwaeren, J., Mouton, A.M., (2013) Habitat prediction and knowledge extraction for spawning European grayling (*Thymallus thymallus* L.) using a broad range of species distribution models. Environmental Modelling & Software, 47, 1–6.

福田信二, 青木興成, 松澤優樹: ホトケドジョウの臨界遊泳速度と粗石による生息環境修復効果の定量評価. 土木学会論文集 B1(水工学), 76(2), I\_327-I\_332.

Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J.B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P.R., Tulloch, A.I.T., Regan, T.J., Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, T.G., Rhodes, J.R., Maggini, R., Setterfield, S.A., Elith, J., Schwartz, M.W., Wintle, B.A., Broennimann, O., Austin, M., Ferrier, S., Kearney, M.R., Possingham, H.P., Buckley, Y.M., (2013) Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, 16(12), 1424-1435.

Guzzo, M.M., Blanchfield, P.J., Rennie, M.D. (2017) Behavioral responses to annual temperature variation alter the dominant energy pathway, growth, and condition of a cold-water predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 114(37), 9912–9917.

原田守啓, 永山滋也, 井上幹生 (2019) 河川生態系の調査・分析方法. 講談社, p.34-75.

Harvey, B.C., Stewart, A.J. (1991) Fish size and habitat depth relationships in headwater streams. *Oecologia*, 87, 336–342.

Hatton, T., Evans, R. (1998) Dependence of ecosystems on groundwater and its significance to Australia. LWRDC Occasional Paper No 12/98.

Hayashi, M., Rosenberry, D.O. (2002) Effects of ground water exchange on the hydrology and ecology of surface water. *Ground Water*, 40, 309–316.

Hazelton, P.D., Grossman, G.D. (2009) Turbidity, velocity and interspecific interactions affect foraging behavior of rosyside dace (*Clinostomus funduloides*) and yellowfin shiners (*Notropis lutipinnis*). *Ecology of Freshwater Fish*, 18, 427–36.

He, Y., Wang, J., Lek-Ang, S., Lek, S., (2010) Predicting assemblages and species richness of endemic fish in the upper Yangtze River. *Science of the Total Environment*, 408, 4211-4220.

Hering, D., Carvalho, L., Argillier, C., Beklioglu, M., Borja, Á., Cardoso, A.C., Duel, H., Ferreira, T., Globevnik, L., Hanganu, J., Hellsten, S., Jeppesen, E., Kodes, V., Solheim, A.L., Nöges, T., Ormerod, S.J., Panagopoulos, Y., Schmutz, S., Venohr, M., Birk, S. (2014) Managing aquatic ecosystems and

water resources under multiple stress - an introduction to the MARS project. *Science of the Total Environment*, 503–504, 10–21.

樋口文夫, 福嶋悟 (2012) 梅田川流域の谷戸水路におけるホトケドジョウの生活場選択に関する研究. *横浜市環境科学研究所報*, 36, 30–39.

細江達三, 古屋康則 (2008) 岐阜県におけるホトケドジョウの生息地環境. *岐阜大学教育学部研究報告 (自然科学)*, 32, 19–28.

細谷和海 (2019) ホトケドジョウ, 日本の淡水魚, 山と溪谷社, 東京, 208–209.

Houde, E.D., (1987) Fish early life dynamics and recruitment variability. In: 10th Annual Larval Fish Conference (ed. R.D. Hoyt). American Fisheries Society, Bethesda MD, 17–29.

伊奈博彦, 倉本宣 (2003) 灌漑期と非灌漑期の谷戸の水路における絶滅危惧種ホトケドジョウの生息環境. *ランドスケープ研究*, 66(5), 627–630.

乾隆帝, 河野誉仁, 赤松良久, 栗田喜久, 後藤益滋 (2019) 環境 DNA を用いた佐波川および小瀬川における河川水温変化に伴うアマゴの分布域の変化予測. *土木学会論文集*, B1 (水工学), 第 75 巻, 第 2 号, I\_523-I\_528.

IPCC. (2014). *Climate change 2014: Synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. In Core Writing Team, R. K. Pachauri, & L. A. Meyer (Eds.). Author.

IPCC. (2021). *Summary for policymakers*. In V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, & B. Zhou (Eds.), *Climate change 2021: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.

Isaak, D.J., Wollrab, S., Horan, D., Chandler, G. (2012) Climate change effects on stream and river temperatures across the northwest U.S. from 1980–2009 and implications for salmonid fishes. *Climatic Change*, 113, 499–524.

- Isaak, D.J., Young, M.K., Nagel, D.E., Horan, D.L., Groce, M.C., (2015) The cold-water climate shield: Delineating refugia for preserving salmonid fishes through the 21st century. *Global Change Biology*, 21, 2540–2553.
- Iwasaki, Y., Ryo, M., Sui, P., Yoshimura, C. (2012) Evaluating the relationship between basin-scale fish species richness and ecologically relevant flow characteristics in rivers worldwide. *Freshwater Biology*, 57, 2173 – 2180.
- 岩井保 (2005) 『魚学入門』, 恒星社厚生閣.
- Jane, S.F., Hansen, G.J.A., Kraemer, B.M., Leavitt, P.R., Mincer, J.L., North, R.L., Pilla, R. M., Stetler, J.T., Williamson, C.E., Woolway, R.I., Arvola, L., Chandra, S., DeGasperi, C.L., Diemer, L., Dunalska, J., Erina, O., Flaim, G., Grossart, H.P., Hambright, K.D., Hein, C., Hejzlar, J., Janus, L.L., Jenny, J.P., Jones, J.R., Knoll, L. B., Leoni, B., Mackay, E., Matsuzaki, S.S., McBride, C., Muller-Navarra, D.C., Paterson, A.M., Pierson, D., Rogora, M., Rusak, J.A., Sadro, S., Saulnier-Talbot, E., Schmid, M., Sommaruga, R., Thiery, W., Verburg, P., Weathers, K.C., Weyhenmeyer, G.A., Yokota, K., Rose, K.C. (2021) Widespread deoxygenation of temperate lakes. *Nature*, 594 (7861), 66–70.
- Jethanandani, M., Sharma, A., Perumal, T., Chang, J.R., (2020) Multi-label classification based ensemble learning for human activity recognition in smart home. *Internet of Things*, 12, 100324.
- Kaandorp, V.P., Doornenbal, P.J., Kooi, H., Peter Broers, H., de Louw, P.G.B., (2019) Temperature buffering by groundwater in ecologically valuable lowland streams under current and future climate conditions. *Journal of Hydrology X*, 3, 100031.
- Kaandorp, V.P., Molina-Navarro, E., Andersen, H.E., Bloomfield, J.P., Kuijper, M.J.M., de Louw, P.G.B. (2018) A conceptual model for the analysis of multi-stressors in linked groundwater–surface water systems. *Science of the Total Environment*, 627, 880–895.
- 柿野亘, 水谷正一, 藤咲雅明, 後藤 章 (2007) 利根川水系小貝川上流域の谷津内水路の魚類の生息密度に影響を与える環境因子の期別変化. *農業土木学会論文集*, 247, 19–29.
- Kanno, Y., Vokoun, J.C., Dauwalter, D.D., Hughes, R.M., Herlihy, A.T., Maret, T.R., Patton, T.M. (2009)

Influence of rare species on electrofishing distance when estimating species richness of stream and river reaches. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138, 1240–1251.

環境省（2016）生物多様性及び生態系サービスの総合評価報告書.

環境省（2012）生物多様性国家戦略 2012 -2020.

環境省（2020）環境省レッドリスト 2020.

環境省：生物多様性に迫る危機

[http://www.biodic.go.jp/biodiversity/about/biodiv\\_crisis.html](http://www.biodic.go.jp/biodiversity/about/biodiv_crisis.html)（アクセス日：2019年5月28日）

環境省水・大気環境局（2010）湧水保全・復活ガイドライン.

片野修（2014）河川中流域の魚類生態学. 学報社, 東京.

Katano, O., Hosoya, K., Iguchi, K., Yamaguchi, M., Aonuma, Y., Kitano, S. (2003) Species diversity and abundance of freshwater fishes in irrigation ditches around rice fields. *Environmental Biology of Fishes*, 66, 107–121.

川那部浩哉, 水野信彦（1998）日本の淡水魚. 山と溪谷社, 東京, 208–209.

Kazmierczak, A., Carter, J., (2010) Adaptation to Climate Change Using Green and Blue Infrastructure. A Database of Case Studies. The University of Manchester, Manchester.

Kim, J.Y., Nishihiro, J. (2020) Responses of lake macrophyte species and functional traits to climate and land use changes. *Science of the Total Environment*. 736, 139628.

北野 聡, 山形哲也, 柳生将之, 小林 尚, 上原武則, 市川 寛, 美馬純一, 小林健介（2008）長野県におけるホトケドジョウの分布・生息環境およびミトコンドリア DNA ハプロタイプ. 長野県環境保全研究所研究報告, 4, pp. 45–50.

Kløve, B., Ala-aho, P., Bertrand, G., Boukalova, Z., Ertürk, A., Goldscheider, N., Ilmonen, J., Karakaya, N., Kupfersberger, H., Kværner, J., Lundberg, A., Mileusnic, M., Moszczynska, A., Muotka, T., Preda, E., Rossi, P., Siergieiev, D., Šimek, J., Wachniew, P., Widerlund. (2011) Groundwater dependent ecosystems. Part I. Hydroecological status and trends. *Environmental Science & Policy*, 14 (7), 770–781.

- Knudby, A., Brenning, A., LeDrew, E., (2010) New approaches to modelling fish–habitat relationships. *Ecological Modelling*, 221, 503–511.
- 国分邦紀, 中山俊雄, 飯田輝男, 今井隆志, 川島眞一 (2003) 水循環における地下水・湧水の保全. 信山サイテック.
- Kuroki, M., Aoyama, J., Miller, M. J., Yoshinaga, T., Shinoda, S., Hagihara, S., Tsukamoto, K., (2009). Sympatric spawning of *Anguilla marmorata* and *Anguilla japonica* in the western North Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology*, 74, 1853–1865.
- Landgrebe, T.C.W., Duin, R.P.W., (2007) Approximating the multiclass ROC by pairwise analysis. *Pattern Recognition Letters*, 28, 1747–1758.
- Lehtomäki, J., Kusumoto, B., Shiono, T., Tanaka, T., Kubota, Y., Moilanen, A., (2019) Spatial conservation prioritization for the East Asian islands: A balanced representation of multitaxon biogeography in a protected area network. *Diversity and Distributions*, 25(3), 414-429.
- Liaw, A., Wiener, M., (2002) Classification and regression by random forest. *R News*, 2, 18-22.
- Lusardi, R. A., Bogan, M. T., Moyle, P. B., & Dahlgren, R. A. (2016) Environment shapes invertebrate assemblage structure differences between volcanic spring-fed and runoff rivers in northern California. *Freshwater Science*, 35(3), 1010–1022.
- Manna, L.R., Rezende, C.F., Mazzoni, R. (2017) Effect of body size on microhabitat preferences in stream-dwelling fishes. *Journal of Applied Ichthyology*, 33, 193–202.
- Martínez-Capel, F., García de Jalón, D., Werenitzkt, D., Baeza, D., Rodilla-alamá, M., (2009) Microhabitat use by three endemic Iberian cyprinids in Mediterranean rivers (Tagus River Basin, Spain). *Fisheries Management and Ecology*, 16, 52–60.
- Matsumiya, Y., Hasumoto, H., Tanaka, M., (1985) Ecology of ascending larval and early juvenile Japanese sea bass in the Chikugo estuary. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 51, 1955-1961.
- Matsuzawa, Y., Ohira, M., Fukuda, S. (2017) Microhabitat modeling for an endangered freshwater fish,

- Lefua echiginia, in a spring-fed urban stream. E-Proceedings of the 37th IAHR World Congress.
- 松澤優樹, 福田信二, 大平充 (2019) ランダムフォレストを用いたホトケドジョウの生息環境評価モデルの構築. 土木学会論文集 B1(水工学), 75(2), I\_541-I\_546.
- McIvor, C.C., Odum, W.E. (1988) Food, predation risk, and microhabitat selection in a marsh fish assemblage. *Ecology*, 69, 1341-1351.
- Midway, S.R., Kwak, T.J., Aday, D.D. (2010) Habitat suitability of the Carolina madtom, an imperiled, endemic stream fish. *Transactions of the American Fisheries Society*, 139(2), 325-338.
- 皆川明子 (2021) 伝統的な水田水域と整備済みの水田水域における魚類の繁殖と保全. 応用生態工学, 24, 111-126.
- 満尾世志人, 西田一也, 千賀裕太郎: 谷津水域におけるホトケドジョウの生息環境に関する研究. 農業農村工学会論文集, 250, 99-105, 2007.
- 満尾世志人・西田一也・千賀裕太郎 (2010) ホトケドジョウによる水田の利用実態—大栗川上流域の谷津田を事例として—. *Wildlife Conservation Japan*, 12(2), 1-9.
- Mittelbach, G.G., Osenberg, C.W., (1993) Stage-structured interactions in bluegill: consequences of adult resource variation. *Ecology*, 74(8), 2381-2394.
- Mittermeier, R.A., Turner, W.R., Larsen, F.W., Brooks, T.M., Gascon, C., (2011) Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. *Biodiversity Hotspots*, 3-22.
- 守山拓弥, 水谷正一, 後藤章 (2007) 栃木県西鬼怒川地区の湧水河川におけるホトケドジョウの季節移動. 魚類学会誌, 54(2), pp. 161-171.
- 森誠一, 片野修 (2005) 希少魚保全の未来. 森誠一・片野修 (編). 希少淡水魚の現在と未来—積極的保全のシナリオ—. 信山社, 東京.
- Mouton, A.M., Alcaraz-Hernández, J.D., De Baets, B., Goethals, P.L.M., Martínez-Capel, F., (2011) Data-driven fuzzy habitat suitability models for brown trout in Spanish Mediterranean rivers. *Environmental Modelling & Software*, 26, 615-622.
- Mouton, A.M., De Baets, B., Goethals, P.L.M., (2010) Ecological relevance of performance criteria for

species distribution models. *Ecological Modelling*, 221 (16), 1995-2002.

向井貴彦, 淀太我, 瀬能宏, 鬼倉徳雄 (2013) 見えない脅威“国内外来魚”: どう守る地域の生物多様性. 東海大学出版会.

Muñoz-Mas, R., Costa, R.M.S., Alcaraz-Hernández, J.D., Martínez-Capel, F., (2017) Microhabitat competition between Iberian fish species and the endangered Júcar nase (*Parachondrostoma arrigonis*; Steindachner, 1866). *Journal of Ecohydraulics*, 2(1), 3-15.

Muñoz-Mas, R., Sánchez-Hernández, J., Martínez-Capel, F., Tamatamah, R., Mohamedi, S., Massinde, R., McClain, M. E. (2019) Microhabitat preferences of fish assemblages in the Udzungwa Mountains (east-ern Africa). *Ecology of Freshwater Fish*, 28(3), 473-484.

中村 洋平 (2007) サンゴ礁魚類浮遊仔魚の着底場選択機構. *Sessile Organisms*, 24(2), 111.

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.

中島淳 (2017) ホトケドジョウ. 日本のドジョウ, 山と溪谷社, 東京, 188-193.

中村太士 (2021) 『生態系減災 Eco-DRRー自然を賢く活かした防災・減災』. 慶應義塾大学出版会, 東京, 一ノ瀬友博編.

日本の水をきれいにする会 (2009) 湧水生態系の学習ツールの開発とそれを活用した湧水学習会の開催.

日本地下水学会 HP,

<http://jagh.jp/jp/g/activities/torikichi/faq/55.html> (アクセス日: 2020年6月5日)

Nishida, K., Ohira, M., Senga, Y., (2014) Movement and assemblage of fish in an artificial wetland and canal in a paddy fields area, in eastern Japan. *Landscape and Ecological Engineering*, 10, 309-321.

西田一也 (2019) 国立市における崖線由来の湧水が育んできた水辺と生き物. くにたち郷土文化館 研究紀要, 9, 27-35.

Nunn, A.D., Harvey, J.P., Cowx, I.G., (2007) Benefits to 0+ fishes of connecting man-made waterbodies to



- the lower River Trent, England. *River Research and Applications*, 23 (4), 361–376.
- Oki, T. Kanae, S. (2006) Global hydrological cycles and world water resources. *Science*, 313, 1068–1072.
- 大平充, 西田一也, 満尾世志人, 角田浩志, 千賀裕太郎 (2008) 低標高小流域における魚類の流  
程分布と環境条件. *環境情報科学論文集*, 22, 175–180.
- Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R., Reynolds, J.D. (2005) Climate change and distribution shifts in marine  
fishes. *Science*, 308, 1912–1915.
- Petty, J.T., Grossman, G.D., (2004) Restricted movement by mottled sculpin (*pisces: cottidae*) in a southern  
Appalachian stream. *Freshwater Biology*, 49, 631–645.
- Piggott, J.J., Townsend, C.R., Matthaei, C.D. (2015) Climate warming and agricultural stressors interact to  
determine stream macroinvertebrate community dynamics. *Global Change Biology*, 21, 1887–1906.
- Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Kar, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D. (1997) The natural flow  
regime. *BioScience*, 47, 769–784.
- Poff, N.L., Olden, J.D., Strayer, D.L. (2012) Climate change and freshwater fauna extinction risk. In:  
Hannah L (eds), *In Saving a Million Species*, 309-336. Island Press, Washington DC.
- Poole, G.C., Berman, C.H. (2001) An ecological perspective on in-stream temperature: natural heat  
dynamics and mechanisms of human-caused thermal degradation. *Environmental Management*, 27,  
787–802.
- Power, G., Brown, R.S., Imhof, J.G. (1999) Groundwater and fish - insights from northern North America.  
*Hydrological Processes*, 13, 401-422.
- Power, M.E. (1984) Depth distributions of armored catfish: predator-induced resource avoidance? *Ecology*,  
65, 523–528.
- R Development Core Team., (2020) R: A language and environment for statistical computing, R Foundation  
for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Robles-Velasco, A., Cortés, P., Muñuzuri, J., De Baets, B., (2023) Prediction of pipe failures in water supply  
networks for longer time periods through multi-label classification. *Expert Systems with*

Applications, 213, Part B, 119050.

Sahare, M., Gupta, H., (2012) A Review of Multi-class classification for imbalanced data. *International Journal of Advanced Computer Research*, 2(5), 163-168.

埼玉県 (2018) 埼玉県レッドデータブック動物編 2018.

Schülting, L., Feld, C.K., Graf, W. (2016) Effects of hydro- and thermopeaking on benthic macroinvertebrate drift. *Science of the Total Environment*, 573, 1472–1480.

Shanley, C.S., Eacker, D.R., Reynolds, C.P., Bennetsen, B.M.B., Gilbert, S.L. (2021) Using LiDAR and random Forest to improve deer habitat models in a managed forest landscape. *Forest Ecology and Management*, 499, 119580.

Siroky, D.S. (2009) Navigating Random Forests and related advances in algorithmic modeling. *Statistics Surveys*, 3, 147–163.

Shoemaker, K.T., Heffelfinger, L.J., Jackson, N.J., Blum, M.E., Wasley, T., Stewart, K.M. (2018) A machine-learning approach for extending classical wildlife resource selection analyses. *Ecology and Evolution*, 8, 3556–3569.

Stige, L.C., Rogers, L.A., Neuheimer, A.B., Hunsicker, M.E., Yaragina, N.A., Ottersen, G., Ciannelli, L., Langangen, Ø., Durant, J.M. (2019) Density- and size-dependent mortality in fish early life stages. *Fish and Fisheries*, 20(5), 962–976.

勝呂尚之 (2005) 谷戸の代表種 ホトケドジョウ, 希少淡水魚の現在と未来—積極的保全のシナリオ—. 片野修・森誠一監修, 信山社, 東京, 50–60.

勝呂尚之 (2002) ホトケドジョウの初期飼育条件. *水産増殖*, 50, 55–62.

田頭直樹, 国立将光, 岡野豊, 谷口義則 (2015) 承水路が付帯された谷津田周辺に生息するホトケドジョウの生息実態と季節的な移動. *応用生態工学*, 18(2), 99–114.

高橋清孝, 星合愿一, 阿部洋士 (1986) 石巻湾および万石浦におけるマコガレイ浮遊期仔魚の分布と移動. *水産増殖*, 34, 1-8.

竹川有哉, 河口洋一, 三橋弘宗, 谷口義則 (2017) 日本におけるイワナ *Salvelinus leucomaenis* の

- 生息適地推定と地球温暖化を考慮した保全計画への適用. 保全生態学研究 (Japanese Journal of Conservation Ecology) 22, 121-134.
- Tarekegn, A.N., Giacobini, M., Michalak, K., (2021) A review of methods for imbalanced multi-label classification, *Pattern Recognition*, 118, 107965
- 東京都 (2020) 東京都の保護上重要な野生生物種 (本土部) 2020 年版, [https://www.kankyo.metro.tokyo.lg.jp/nature/animals\\_plants/red\\_data\\_book/redlist2020.files/00\\_zenbun\\_rl2020\\_5.pdf](https://www.kankyo.metro.tokyo.lg.jp/nature/animals_plants/red_data_book/redlist2020.files/00_zenbun_rl2020_5.pdf) (Accessed 15 August 2022).
- トヨタ自動車株式会社 (2015) わき水の守り番ホトケドジョウ.
- Trigal, C., Degerman, E. (2015) Multiple factors and thresholds explaining fish species distributions in lowland streams, *Global Ecology and Conservation*, 4, 589–601.
- Tuanmu, M.N., Viña, A., Roloff, G.J., Liu, W., Ouyang, Z., Zhang, H., Liu, J. (2011) Temporal transferability of wildlife habitat models: implications for habitat monitoring. *Journal of Biogeography*, 38, 1510–1523.
- 内山りゅう (2007) 今, 絶滅の恐れがある水辺の生き物たち. 山と溪谷社.
- Van Vliet, M.T.H., Franssen, W.H.P., Yearsley, J.R., Ludwig, F., Haddeland, I., Lettenmaier, D.P., Kabat, P. (2013) Global river discharge and water temperature under climate change. *Global Environmental Change*, 23, 450–464.
- Veza, P., Muñoz-Mas, R., Martínez-Capel, F., Mouton, A.M. (2015) Random forests to evaluate biotic interactions in fish distribution models. *Environmental Modelling & Software*, 67, pp. 173–183.
- 渡辺勝敏, 高橋洋, 北村晃寿, 横山良太, 北川忠生, 武島弘彦, 佐藤俊平, 山本祥一郎, 竹花佑介, 向井貴彦, 大原健一, 井口恵一郎 (2006) 日本産淡水魚類の分布域形成史:系統地理的アプローチとその展望. *魚類学雑誌*, 53(1), 1-38.
- 渡辺清子, 日高敏孝 (1980) ホトケドジョウの摂食行動(行動・生態学). *動物学雑誌*, 89(4), 597.
- Watts, G., Battarbee, R.W., Bloomfield, J.P., Crossman, J., Daccache, A., Durance, I., Elliott, J.A., Garner, G., Hannaford, J., Hannah, D.M., Hess, T., Jackson, C.R., Kay, A. L., Kernan, M., Knox, J., Mackay,

- J., Monteith, D.T., Ormerod, S.J., Rance, J., Stuart, M.E., Wade, A.J., Wade, S.D., Weatherhead, K., Whitehead, P.G., Wilby, R.L. (2015) Climate change and water in the UK – past changes and future prospects. *Progress in Physical Geography*. 39, 6–28.
- Webb, B.W., Nobilis, F. (2007) Long-term changes in river temperature and the influence of climatic and hydrological factors. *Hydrological Sciences Journal*, 52, 74–85.
- Wolf, S.L., Mollenhauer, R., Brewer, S.K. (2019) Coldwater periods in warm water streams: microhabitat shifts from autumn to winter by Smallmouth Bass. *North American Journal of Fisheries Management*, 39, 1360–1372.
- Woodward, G., Perkins, D.M., Brown, L.E. (2010) Climate change and freshwater ecosystems: Impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 2093-2106.
- Xenopoulos, M.A., Lodge, D.M., Alcamo, J., Marker, M., Schulze, K., Van Vuuren, D.P. (2005) Scenarios of freshwater fish extinctions from climate change and water withdrawal. *Global Change Biology*, 11, 1557–1564.
- Xu, H., Luo, Y. (2015) Climate change and its impacts on river discharge in two climate regions in China. *Hydrology and Earth System Sciences*, 19, 4609–4618.
- Xu, Y., Jiao, L., Wang, S., Wei, J., Fan, Y., Lai, M., Chang, E, I., (2013) Multi-label classification for colon cancer using histopathological images. *Microscopy Research and Technique*, 76(12), 1266–1277.
- 山崎雅貴, 梁政寛, 吉村千洋, 城山理沙 (2018) 河川の洪水・濁水の周期性と魚類種数の関係: 循環統計を用いた評価. *土木学会論文集, B1 (水工学)*, 第 74 卷, 第 4 号, I\_295-I\_300.
- 遊磨 正秀 (2013) 農業地帯の水系ネットワーク. *河川生態学*, 206-215, 講談社, 東京, 中村太士編.
- 鐘俊生 (2006) 成育場となる内湾への仔魚の侵入機構に関する研究. *高知大学海洋生物教育研究センター報告*, 24, 71-137.
- Zhang, M-L., Zhou, Z-H., (2014) A review on multi-label learning algorithms. *IEEE Transactions on*

Knowledge and Data Engineering, 26(8), 1819–1837.

Zhang, Y., Wang, Y., Liu, X, Y., Mi, S, Zhang, M, L., (2020) Large-scale multi-label classification using unknown streaming images. Pattern Recognition, 99, 1–10.