

排水路における落差工の有無が魚類群集の種多様性に与える影響： 希薄化曲線を用いた種多様性の推定

米倉竜次，後藤功一*1，太田雅賀*2

Effects of fragmentation on fish species diversity in agricultural drainage networks: estimation of species diversity by rarefaction and extrapolation

RYUJI YONEKURA, KOUICHI GOTO, MASAYOSHI OTA

農業排水路は淡水魚類にとって重要な環境である（斉藤ほか，1988；久米・森，2012；永山ほか，2012）。しかしながら、魚類の生息場所としての排水路の機能が失われつつある（端，1985；Hata，2002）。用排水分離、水路のコンクリート化、乾田化などの農地改変は、農業排水路内での魚類の生残や死亡に影響を与える要因である一方、落差工などの横断工作物は、河川や湖沼から排水路への移入あるいは排水路内での移動拡散を妨げる要因である（Katano et al., 2003）。このように、生残・死亡に影響を与える要因と移入・拡散に影響を与える要因とに区別できるが、これらの要因を区別して近年の排水路における魚類の減少が検証されることはあまりない。

この報告では、河川との合流部に設置された落差工が排水路における魚類群集の種多様性に与える影響を推定する。排水路における魚類群集の種多様性を評価するためには、地域単位、市町村単位、排水路単位など、対象エリアごとに種数を把握したい（Brown，1995；Whittaker，1998；Stohlgren，2007）。しかし、実際の野外調査で対象エリア内の全ての種を採捕することはほとんどの場合、不可能である。実際の野外調査では、調査地点や採集個体数が少ないほど実際に生息している種の一部しか採集されず、特に生息個体数の少ない種ほど採集されにくい（Gotelli et al., 2011）。その結果、多くの野外調査では対象エリアにおける種数をしばしば過小評価する場合がある。また、同じ理由により、調査回数や調査時間の違いなど、採集努力の違いによっても確認できる種数は影響を受ける。そのため、採集努力が異なる場合には地域間や年度間で単純に種数を比較できない。そのため、種数を比較する場合には採集努力の違いによるバイアスを調整する必要がある（Chazdon et al., 1999）。

こうした野外調査による限界を補う統計学的な手法として、この報告では希薄化曲線（rarefaction curve）による種数の推定を行う。この推定手法を用いて、河川と排水路との合流地点における落差工の有無が、排水路における魚類群集の種数に与える影響を推定する。この報告では、(1) 排水路における魚類群集の種多様性がどの程度、落差工の有無により影響を受けているのか、(2) 落差工の影響があるとすれば、どういった魚種が特に影響を受けやすいのか、(3) 今後、調査地点数をさらに増やした場合、どの程度、新たな種の増加が見込まれるのか、について特に議論する。

キーワード：希薄化曲線、魚類群集、種多様性、排水路、落差工

*1 現所属：岐阜県農政部里川振興課水産振興室

*2 現所属：岐阜県関保健所郡上センター

材料と方法

排水路における魚類調査

2012年から2014年までの3年間、岐阜県全域の農業排水路（以下、排水路）を対象とした魚類調査を実施した。岐阜県内の37市町村において魚類調査を行った（第1表）。調査した排水路数は計109カ所、調査地点数は計466地点、標高はおおよそ0mから500mの範囲にあった。この報告では、河川との合流地点が同じ排水路をひとつの“排水路”として定義した。各排水路では、最下流部から上流部までの広い範囲を対象に、4-10カ所の任意の場所に調査地点を設定した。排水路では、おもに灌漑期と非灌漑期とで水量が大きく異なる。魚類群集の繁殖や生息の場としての排水路の機能は、おもに水量の豊富な春期から秋期にかけての灌漑期に発揮される可能性が高い。そのため、魚類調査は6月1日から8月31日までとした。

各調査地点で、小型地引網と一部、投網やエレクトロフィッシャーを用いた魚類調査を実施した。採集距離はおおよそ約30mとした。2名の調査員が小型地引網を排水路の下流に設置し、上流から数名の調査員が塩ビ管で補強した長方形の網を用い排水路の横断面をできるだけ完全にふさぐ形で魚を下流地点まで追い込み、魚類を採集した。採集した魚類を地引網からすみやかに水を張ったタライに回収し、魚種名、個体数、稚魚/成魚の区分などを現場で記録したのち、排水路に放流した。ただし、いわゆる“外来生物法”で特定外来生物に指定されているカダヤシ、オオクチバス、ブルーギルについては殺処分した。現場での同定が困難な個体に関しては、研究所に持ち帰った後に種判別を行った。なお、種レベルまでの同定が著しく困難なフナ類、ニゴイ類、ヨシノボリ類に関しては、属レベルまでの同定に留めた。また、この報告では便宜的に円口類を魚類に含めて扱った。

解析法

希薄化曲線では、調査データからの標本抽出を繰り返していき、その際に得られる種数を記録していく。例えば、1200個体、100種からなる調査データがあるとする。そこから1個体を抽出した場合、得られる種数は必ず1種である。標本抽出する個体数を2個体、3個体、4個体と増やしていくと、標本抽出される種数は急速に増えていく。この際、個体数の多い種は標本抽出されやすい。さらに標本抽出する個体数を増やしていくと、調査データにおいてわずかに出現する稀な種が新たに標本中に抽出されるようになる。しかし、それらが標本抽出される確

第1表 農業排水路における調査地点の概要

地域	市町村	排水路数	調査地点数	標高の範囲(m)	
				最低	最高
岐阜	岐阜市	15	52	5.0	71.5
	羽島市	2	12	4.4	5.0
	各務原市	5	24	13.1	56.7
	山県市	4	21	25.5	183.1
	瑞穂市	1	8	6.4	6.4
	本巣市	3	13	33.0	178.8
	岐南町	1	9	13.1	13.1
	北方町	1	2	12.6	12.6
西濃	大垣市	8	27	1.4	188.0
	海津市	8	45	-0.3	5.8
	養老町	3	16	0.2	15.7
	垂井町	1	5	12.8	12.8
	関ヶ原町	3	9	145.5	181.0
	神戸町	1	7	10.1	10.1
	輪之内町	2	10	0.0	0.9
	安八町	3	10	2.3	3.5
	揖斐川町	2	10	49.0	62.8
	大野町	2	11	20.0	27.3
中濃	池田町	2	8	22.3	29.3
	関市	8	29	41.2	278.5
	美濃市	4	10	65.0	109.4
	美濃加茂市	2	13	64.0	84.2
	可児市	3	13	117.6	137.1
	郡上市	5	15	246.5	516.7
	富加町	2	8	64.9	77.7
	川辺町	2	9	99.0	100.2
	七宗町	1	6	238.5	238.5
	八百津町	2	10	113.8	499.2
	白川町	1	4	475.7	475.7
	東白川村	1	3	286.9	286.9
東濃	御嵩町	2	9	116.6	140.5
	多治見市	1	3	123.3	123.3
	中津川市	2	10	316.3	397.5
	瑞浪市	2	9	187.5	396.2
	恵那市	2	8	300.3	474.3
飛騨	飛騨市	1	3	480.6	484.9
	下呂市	1	5	426.2	443.1
合計		109	466		

率は低いと、標本抽出数に対する種数の増加曲線は徐々に緩やかになる。そして、標本抽出する個体数を1200個体近くにまで増やしていくと、種数は100種に漸近していく。これが希薄化曲線を作成する原理である。希薄化曲線には、上記の例のように標本として個体を抽出する場合 (individual-based rarefaction) と採集地点のデータを標本として抽出する場合 (sample-based rarefaction) がある。この報告では後者を採用した。

希薄化曲線では実際の調査データから標本抽出を行うため、調査データを超えない範囲（上記の例では1200個体）までしか標本抽出ができない（内挿； interpolation）。しかし最近、調査データを超える範囲にまで種数を推定する手法が確立された（外挿； extrapolation）（Colwell, 2013; Hsieh et al., 2013; Chao et al., 2014）。便宜上、この報告では内挿及び外挿による手法をまとめて希薄化曲線と呼ぶこととする。この報告では、実際に調査を行った計466地点で各魚種の在不在データを作成し、その後、河川との合流地点に落差工のある排水路（計60カ所、計215地点）もしくは、落差工のない排水路（計49カ所、計251地点）に区分した（第2表）。

第2表 岐阜県の農業排水路における魚類群集のリスト

河川との合流地点において落差工のない排水路での調査 (n=251) 及び落差工のある排水路での調査 (n=215) で採捕できた魚種。各魚種の数値は採捕できた排水路調査の地点数を示す。空欄は採捕されていないことを示す。環境省のレッドリスト及び岐阜県レッドデータブックによるカテゴリーを追記する。

科	標準和名	河川との合流部における 落差工の有無		環境省 レッドリスト	岐阜県 レッドデータ ブック
		落差工なし	落差工あり		
コイ科	フナ類	117	7		
	コイ	69	3		
	ニゴイ属	33	10		
	ウグイ	20	6		
	モツゴ	64	2		
	タモロコ	94	16		
	カワバタモロコ	15		EN	絶滅危惧I類
	オイカワ	88	28		
	カワムツ	53	34		
	ヌマムツ	24	8		準絶滅危惧
	アブラハヤ	33	20		
	タカハヤ	11	8		
	カマツカ	11	1		
	イトモロコ	2	1		準絶滅危惧
	コウライモロコ	5			
	デメモロコ	3		VU	絶滅危惧I類
	アブラボテ	10	2	NT	準絶滅危惧
	ヤリタナゴ	8	1	NT	準絶滅危惧
	カネヒラ	4			
	タイリクバラタナゴ*	52	5		
	ゼゼラ	9		VU	
カワヒガイ	5		NT		
ワタカ	1		CR		
ドジョウ科	ドジョウ	58	32		
	ニシマドジョウ	22	2		
	トウカイコガタ				
	スジマドジョウ	9		EN	
	アジメドジョウ	3		VU	
	カラドジョウ*	4			
メダカ科	ホトケドジョウ	5	1	EN	準絶滅危惧
	ミナミメダカ	91	9	VU	
ハゼ科	ヨシノボリ類	55	59		
	アベハゼ	1			
	ヌマチチブ	1			
	ゴクラクハゼ	1			
ナマズ科	ナマズ	25	5		
アカザ科	アカザ	2		VU	
タイワンドジョウ科	カムルチー*	1			
アユ科	アユ	7	1		
ドンコ科	ドンコ	2	3		準絶滅危惧
サケ科	アマゴ	3	2		
	イワナ	2			
	ニジマス*	1			
トゲウオ科	ハリヨ	1		CR	絶滅危惧I類
ボラ科	ボラ	4			
カジカ科	カジカ小卵型	1		EN	絶滅危惧II類
カダヤシ科	カダヤシ*	33	3		
ヤツメウナギ科	スナヤツメ南方種	3		VU	準絶滅危惧
スズキ科	スズキ	1			
サンフィッシュ科	オオクチバス*	19	1		
	ブルーギル*	8	1		
合計		50種	28種		

環境省レッドリスト；CR：絶滅危惧IA類，EN：絶滅危惧IB類，VU：絶滅危惧II類，NT：準絶滅危惧
標準和名の後のアスタリスク*は国外外来種であることを示す

希薄化曲線では、内挿に加え、標本抽出による外挿を 430 地点まで実施した。内挿及び外挿により導出された種数の 95%信頼区間の推定にはブートストラップ法を 1000 回繰り返した値を用いた。また、落差工のある排水路、落差工のない排水路それぞれの漸近種数を推定した。この報告では、確認される種数が一定になるまで採集地点数を十分に増やした場合の推定種数と、漸近種数を定義する。この推定にはノンパラメトリックな手法である incidence-based estimator (Chao 2) を用いた。全ての解析には、EstimateS Ver.9 (Colwell, 2013) と iNEXT Ver. 1.3.0 (Hsieh et al., 2013) を利用した。なお、この報告では、在来種と外来種との合計を魚類群集の種数として報告する。

結 果

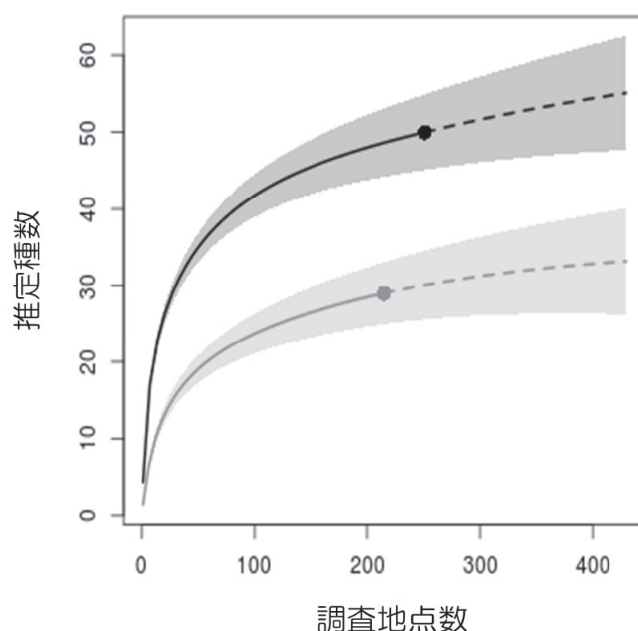
落差工の影響

落差工がない排水路と落差工がある排水路それぞれについて、希薄化曲線を作成した (第 1 図)。その結果、落差工がない排水路と落差工がある排水路との間で、両者の希薄化曲線の 95%信頼区間は重複しなかった (第 1 図)。そのた

め、排水路に生息する魚類の推定種数は落差工の有無により有意な違いがあると考えられた。落差工のない排水路では計 251 地点で 50 種、落差工のある排水路では計 215 地点で 28 種の魚類が実際の魚類調査で確認されている (第 2 表)。第 1 図によると、落差工のある排水路の調査地点数を落差工のない排水路の実測値と同じ 251 地点数にまで外挿させた場合、落差工のある排水路における推定種数は約 30 種と推定され、落差工のない排水路と比べ 20 種ほど少ない結果となった。同様に、落差工のない排水路の調査地点数を落差工のある排水路と同じ 215 地点数に内挿させると約 48 種となり、落差工のある排水路と比べ 19 種ほど多い結果となった。このように、希薄化曲線によると、落差工のない排水路と比べ落差工のある排水路では採集地点数の違いを調整した場合でも、確認される魚類の推定種数が少なかった。

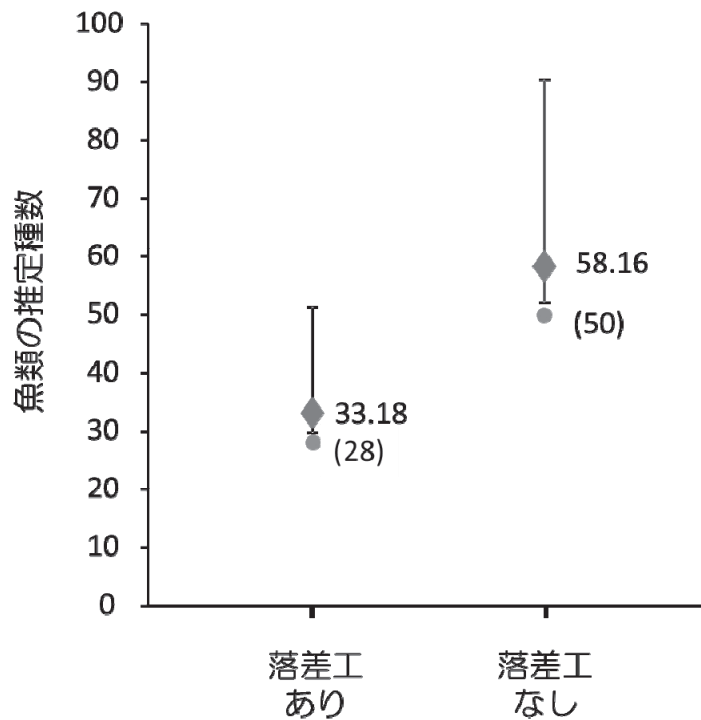
種数の推定

魚類群集の推定種数は Chao 2 により、落差工がない排水路では 58.2 種、落差工がある排水路では 33.2 種と算定された (第 2 図)。落差工がない排水路では 1.8 倍ほど魚類の種数が多い結果となった。前述のとおり、落差工がない排水路では計 50 種、落差工がある排水路では計 28 種の魚類を採集している。これらを Chao 2 による推定種数と比較すると、落差工がない排水路と落差工がある排水路ではそれぞれ 8.2



第1図 希薄化曲線による岐阜県の排水路における魚類群集の推定種数

実線は内挿させた曲線、破線は外挿させた曲線。河川との合流地点に落差工がない排水路 (上の曲線)、河川との合流地点に落差工が設置されている排水路 (下の曲線) をそれぞれ示す。曲線を取り囲む帯はブートストラップ法による 95%信頼区間。●は 2014 年度までの調査で実際に採集された魚類の種数 (落差工のない排水路は計 50 種、落差工のある排水路は計 28 種)



第2図 落差工のある排水路と落差工のない排水路における魚類の種数

◆は Chao 2 による推定種数 (エラーバーは 95%信頼区間)。
●は 2014 年度までの調査で実際に採集された魚類の種数 (落差工のない排水路は 50 種、落差工のある排水路は 28 種)

種及び 4.2 種の種が未だ採捕できていないと推定された。

考 察

採集地点数を内挿及び外挿させた希薄化曲線によると、落差工がない排水路と落差工がある排水路との間で両者の 95%信頼区間が重複することはなかった。そのため、生息する魚類の推定種数は落差工の有無により有意な違いがあると考えられた。希薄化曲線により、調査地点数を調整して評価した場合でも、落差工がある排水路と比べ落差工がない排水路では推定種数が上回った。これらの結果から、河川との合流点に落差工が設置された排水路では、落差工が設置されていない排水路と比較して、魚類群集の種多様性が低いと考えられた。

この結果は、排水路における魚類群集の種多様性を維持するためには、河川から排水路への移入が重要であることを示唆している。河川や湖沼とは異なり、排水路の多くは灌漑期のみに通水される一時的な水域である場合が多い。そのため、排水路内のみで数年にわたり生残・繁殖できる魚種は数少なく、多くの魚種の場合、集団を維持するためには河川

からの新たな個体の移入が重要なかもしれない。今後、落差工がある排水路における魚類群集の種多様性を回復するためには、落差工に魚道を設置したり、落差工を傾斜水路にしたりするなどして河川から排水路への魚類の移入を促進させることが必要であることを示唆している。

今回使用した調査データでは、落差工がない排水路では計 50 種、落差工がある排水路では計 28 種の魚類が確認された (第 2 表)。落差工がある排水路で確認できない魚類は、カワバタモロコ *Hemigrammocypripis rasborella*、トウカイコガタスジシマドジョウ *Cobitis minamorii tokaiensis*、カワヒガイ *Sarcocheilichthys variegatus variegatus*、ゼゼラ *Biwia zezera*、カジカ小卵型 *Cottus reini*、アジメドジョウ *Niwaella delicata*、ハリヨ *Gasterosteus microcephalus*、アカザ *Liobagrus reini*、スナヤツメ南方種 *Lethenteron* sp. など計 21 種であった (第 2 表)。これらの多くは、環境省レッドリストや岐阜県レッドデータブックに記載されるような絶滅のおそれのある魚種である。また、本来、汽水域に生息するスズキ *Lateolabrax japonicus* やボラ *Mugil cephalus* といった周縁性淡水魚類も落差工がある排水路では発見されない傾向にある。

排水路内で魚類が集団を維持するためには、繁殖に参加

する親の個体数がある程度必要となる。こうしたいわゆる“有効集団サイズ”の維持は、河川から分断化され小集団化した排水路における魚類では難しいことが予測される。これは、水田周辺において特に生息個体数の少ない絶滅危惧種において顕著であろう。また、落差工により河川から分断された排水路であっても、大雨による出水など稀なイベントにより分断化が解消された場合には河川から排水路への魚類の移入が期待できる場合があるかもしれない。この場合、排水路へ移入する個体数は、どのくらいの個体数が排水路との合流点付近にある河川に生息しているのかが鍵となるであろう。絶滅危惧種や周縁性淡水魚といった生息個体数の少ない魚類は、生息個体数の多い魚類と比較して、そもそも河川での母数が小さいことから確率的に排水路へ移入できる個体数が限られるのかもしれない。

また、Chao 2 により、魚類群集の推定種数は落差工がない排水路では 58.2 種、落差工がある排水路では 33.2 種と算定された。落差工がない排水路と落差工がある排水路ではそれぞれ、8.2 種及び 4.2 種の種が未だ確認できていない推定となる。この結果は、今までの調査ですでに大部分の魚種を採捕しており、今後新たに発見される魚種は比較的少ないことを示唆している。今後、採捕される可能性のある魚種は、例えば、イチモンジタナゴ *Acheilognathus cyanostigma*、イタセンパラ *Acheilognathus longipinnis*、シロヒレタビラ *Acheilognathus tabira tabira*、ウシモツゴ *Pseudorasbora pugnax*、ネコギギ *Pseudobagrus ichikawai*、ツチフキ *Abbottina rivularis* といった岐阜県レッドデータブックに記載されているような絶滅危惧種が候補として挙げられる。また、特に平野部の排水路では、マハゼ *Acanthogobius flavimanus* やクルマサヨリ *Hyporhamphus intermedius* といった汽水域で見られる周縁性淡水魚も今後、確認される可能性がある。

最後に、希薄化曲線では、使用する調査データに次のような条件を仮定している。(1)収集したデータが地域の魚類群集を代表している、(2)それぞれの種の分布が独立している、(3)個体がランダムに分布している、などである。しかし、実際の魚類群集でこれらの仮定を完全に満たすことはしばしば難しい。排水路における魚類群集の解析では、今後の課題として以下のことが挙げられる。まず、岐阜県は様々な標高に排水路があり、落差工のない排水路と比べ落差工のある排水路は比較的高い標高にある場合が多い。魚類群集の種構成、種数、個体数などは標高に依存して変化する可能性があるため、より精度の高い解析が今後、必要である。次に、同じ排水路でさえも、個体がランダムに分布することは少ない。例えば、幹線水路と支線水路、上流部と下流部、水深の深い場所と浅い場所、などで採集できる魚類が異なる可

能性がある。これらは、魚類群集の採集場所により調査データが影響される危険性を示唆している。こうしたいわゆる空間的自己相関の影響は広域を対象とした調査でしばしば問題となっており、これを是正するための解析法の導入も必要であろう (Bacaro et al., 2012)。

要 約

1. 採集地点数を内挿及び外挿させた希薄化曲線によると、落差工がない排水路と落差工がある排水路で両者の 95% 信頼区間が重複することはなかった。そのため、生息する魚類の種数は落差工の有無により有意な違いがあると考えられた。採集地点数の違いに関わらず、落差工がある排水路と比べ落差工がない排水路ではより多くの種数が推定された。これら種数の違いは、おもに水田周辺で生息個体数が少ないと思われる絶滅危惧種や周縁性淡水魚の有無によるものであった。
2. 落差工がない排水路では Chao 2 により 58.2 種、落差工がある排水路では 33.2 種と推定され、落差工がない排水路では 1.8 倍ほど魚類の種数が多い結果となった。現在までに、落差工がない排水路では計 50 種、落差工がある排水路では計 28 種の魚類を採集しているが、これらを Chao 2 による推定種数と比較すると今後、調査地点数を増やすことにより、落差工がない排水路と落差工がある排水路ではそれぞれ 8.2 種及び 4.2 種の種が追加されることが予測できる。
3. この報告から、排水路における魚類群集の種多様性を再生させるためには、排水路内における生息微環境の整備だけでなく、落差工の影響緩和による河川と排水路との生態系ネットワークの再生が重要であることを示した。

文 献

- Bacaro, G., D. Rocchini, A. Ghisla, M. Marcantonio, M. Neteler and A. Chiarucci. 2012. The spatial domain matters: Spatially constrained species rarefaction in a Free and Open Source environment. *Ecol. Complex*, 12: 63-69.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. Chicago: University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Chao, A., N. J. Gotelli, T. C. Hsieh, E. L. Sander, K. H. Ma, R. K. Colwell and A. M. Ellison. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.*, 84: 45-67.

- Chazdon, R. L., R. K. Colwell and J.S. Denslow. 1999. Tropical tree richness and resource-based niches. *Science*, 285: 1459.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Gotelli, N. and R. Colwell 2011. Estimating species richness. pp. 39-54 in A. E. Magurran and B. J. McGill, eds. *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- 端 憲二. 1985. 農業排水路の魚類保護について. *淡水魚*, 11: 64-72.
- Hata, K. 2002. Perspectives for fish protection in Japanese paddy field irrigation systems. *J. Argri. Res. Quart.*, 36: 211-218.
- Hsieh, T. C., K. H. Ma and A. Chao 2013. iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.3.0) [Software]. Available from <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>.
- Katano, O., K. Hosoya, K. Iguchi, M. Yamaguchi, Y. Aonuma and S. Kitano. 2003. Species diversity and abundance of freshwater fishes in irrigation ditches around rice fields. *Environ. Biol. Fish.*, 66: 107-121.
- 齊藤憲治・片野 修・小泉顕雄. 1988. 淡水魚の水田周辺における一時的水域への侵入と産卵. *日本生態学会誌*, 38: 35-47.
- 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: 147-160.
- 久米 学・森 誠一. 2012. 水田・水路生態系における魚類研究の現状と課題: 特集を企画するにあたって. *応用生態工学*, 15: 269-271.
- Stohlgren, T. J. 2007. *Measuring Plant Diversity: Lessons From The Field*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Whittaker, R. J. 1998. *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*. Oxford University Press, Oxford, UK.