

原書論文

愛媛県今治市におけるカスミサンショウウオ (*Hynobius nebulosus*) の繁殖生態の研究

板野賢大 * · 藤原陽一郎 ** · 池内和也 ** · 小林真吾 *** · 大森浩二 ****

Study on the breeding ecology of Clouded salamander (*Hynobius nebulosus*) in Imabari, Ehime Prefecture
ITANO Kenta, HUIJIWARA Youichiro, IKEUCHI Kazuya, KOBAYASHI Shingo and OMORI Kouji

Abstract : Clouded salamander (*Hynobius nebulosus*), which inhabits in Imabari City, the eastern part of Ehime Prefecture, is endangered. Measures becomes difficult by the lack of basic ecological information on this species distributed within a limited range of 15km² makes implementation of appropriate conservation activity difficult. Our objectives of this study were to know the impact of environmental factors on the stability of reproduction of this species. From 2013 to 2015, we investigated on the appearance of adults, the number of egg mass and larvae, and measured environmental factors at 19 breeding sites. We found more than 100 egg mass in both breeding seasons. Therefore, adults were estimated to be about more than 200 individuals. The population in Imabari may have been kept to be deposition total number of during the next 10 years. In addition, as a result of this monitoring, deforestation can easily induce sand at the breeding sites with floods. However, it could be removed by human management until the next breeding season. So, it could be again returned to the appropriate conditions of salamander's breeding. In other words, though the abandonment of human management for agricultural water supply system breeding sites will disappear. It will lead to the population decline in Imabari. There is a need to preserve both water and terrestrial environments of breeding sites by human management in order to avoid the extinction of the Imabari population.

キーワード : カスミサンショウウオ, 愛媛県, 今治市, 繁殖生態, 里地里山

Key words : *Hynobius nebulosus*, Ehime Prefecture, Imabari City, Reproductive ecology, satochi-satoyama

1 はじめに

日本に生息する現生小型サンショウウオ類の祖先種は約1800万年前ユーラシア大陸に既に出現していた(松井1996)。日本列島が地殻変動により形成される過程でその祖先種は分散し、日本列島に分布した。一方で、太田(2012)によると、日本列島の人類は稲作中心の営みを始めていた縄文終期から弥生時代始めの紀元0年前後に平地の自然林を伐採して本格的に農耕社会を築き始め、居住地は耕作地である水田や畑地の周辺に移動した。それにより、里地里山システムと言える農耕社会の基本的な土地利用が成立した。人により集落が形成され、江戸時代の人口増加に伴いその集落が拡大していく中で、本研究の対象種である愛媛県今治市域に生息する両生綱

有尾目サンショウウオ科カスミサンショウウオは、里地里山環境に適応したと考えられる。里地里山は、居住地域と山地との中間に位置し、様々な人間の働きかけを通じて景観が形成されてきた地域であり、集落を取り巻く二次林(コナラやミズナラ・アカマツ等)とそれらと混在する農地やため池・草地等で構成される地域概念である。ここでは、集落周辺の二次林を里山、農地等を含んだ地域を里地としている(植田2002)。里山は、1950年代の高度経済成長期以降に、燃料革命により経済的意義を失い放置され、特定の照葉樹の優占やマツ枯れ、ツル植物やシダ植物のコシダ、ウラジロ、ササ類の繁茂、竹林の拡大等の里山の景観や生物相の急激な変化に関わる問題を抱える(山崎ら2000)。里地にある農山村では、農林業の低迷や過疎化等の問題により、里山管理を行う

* 愛媛大学大学院・理工学研究科・生態学研究室 (〒790-8577 愛媛県松山市文京町2-5)

国立大学法人 愛媛大学 理学部生物学科 生態学研究室 <http://www.ehime-u.ac.jp/~scibio/ecology/about.html>

** 特定非営利活動法人愛媛生態系保全管理 (〒791-3511 愛媛県喜多郡内子町吉野川1127 <http://www.ehime-seitaikei.info/>)

*** 愛媛県総合科学博物館 学芸課 自然研究科

**** 愛媛大学・沿岸環境科学研究センター

(〒790-8577 愛媛県松山市文京町2-5 国立大学法人 愛媛大学 沿岸環境科学研究センター 生態系解析部門 <http://www.cmes.ehime-u.ac.jp/>)

担い手の不足が問題視される中、居住地域では、都市的土地利用への転換が進行するなど、里地里山の存続が懸念される状況となっている。それに伴い里地里山という生息場所に依存する生物の絶滅も問題の一つとして危惧されている。しかし、今治市における本種は、近見山の山麓にある現在も利用されている。また、すでに放棄された農耕作地の水環境や水溜りを繁殖地として利用している。つまり、山とそこに近接する人工的な農耕作地の中間で生息している可能性がある。南北朝時代から室町時代（14世紀前半-16世紀後半あたり）に農民が共同で資材採取を行う山林・原野を入会地とし、森の資源を持続的に利用する為に入会の制度が定められていた（三井 2010）。また、15世紀中葉から18世紀初頭にかけて日本の人口は約3倍も増加し、それが森林全体の劣化・荒廃につながった（太田 2012）。特に本格的に森林が荒廃し始めた江戸時代から現在までの期間は約300-400年であり、カスミサンショウウオの歴史に比べ非常に短く、それ故、本種は人間による自然森荒廃の中で生き残る為人工的な里地里山を利用せざるを得なかったにすぎないと考えられる。

愛媛県今治市で1996年に止水性のサンショウウオが発見された。その後、詳細な調査の結果カスミサンショウウオと判明した（田辺・岡山 2001）。本種は今治市域において15km²の限られた範囲に分布するが、過去7年間に繁殖地の一部消失が確認されており、その数は減少している。本種は、絶滅危惧Ⅱ類に指定されている（環境省レッドリスト）。2003年には、県RDBで絶滅危惧Ⅰ類に指定された（愛媛県貴重野生動物検討委員会 2003）。2008年に本種は愛媛県の特定希少野生動物植物に指定されるとともに、今治市内の2カ所が保護区として定められた（藤原ら 2011）。

Matsui et al. (2006) の西日本に分布するカスミサンショウウオのmt DNAを用いたアロザイム分析では愛媛県今治市の個体群は地域固有のグループと示唆されており、カスミサンショウウオの遺伝的多様性を保全する為にも愛媛県今治市の個体群の野外における繁殖生態の解明は重要である。現在、今治市における本種の生態情報の記録はなく、本種の個体群衰退が危惧される中、基礎的情報が不足していることは今後保全が必要となった際に、適切な策を実施することができない恐れがある。また、里地里山環境の放棄により自然状態に景観が遷移する中、里地里山という人為的に管理された環境下で存続してきた本種が今後もその個体群を維持できるかどうか、その評価も必要となる。その為、本研究では本種の繁殖生態と繁殖地の安定性に与える環境要因の影響を明らかにすることを目的とした。

2 方 法

2. 1 調査地

調査地は愛媛県今治市近見山近郊（近見山中部・西部である愛媛県今治市宅間・延喜・高部・杣田・大西町九王・波方町樋ノ口）である（図1）。近見山は標高約250mで、近見山山麓に沿って囲むように鉄道や国道が通っている。里地里山として果樹園や畑といった農耕地が多く存在している。山中には、農耕地の放棄地と思われる場所が点在しており、その場所には人工水路、貯水槽や標高の高い所には放置されたため池が残っている。そこには、植生遷移の先駆樹種となるアカメガシワやスギ・アベマキ等の植林地が局所的に分布していた。また、湿地帯には水分を多く必要とするモウソウチクやハチクといったササ類の局所的分布も見受けられた。聞き込みによる分布調査と藤原ら（2011）の結果に基づいて近見山近郊の鉄道または国道に沿って調査地を選定した。各調査地点は、藤原ら（2011）または藤原・池内（私信）、現地調査から繁殖が確認された調査地19か所である（図2）。更に、地理情報システム（Geographic Information Systems: 以下GIS）を用いて調査全地点の周囲200mの土地利用情報の面積を算出した。GISは地図上で道路情報や河川情報等といった種類の異なる情報を、位置情報をキーとして加工・分析・統合できるシステムである（古田ら 2005）。そして、空間的要素間の関係性を見出すツールとして利用される。利用したデータは調査地点の位置情報、植生図（環境省生物多様性センター）、標高（国土交通省国土地理院）、海岸線（国土交通省国土政策局国土情報課）、鉄道線（国土交通省国土政策局国土情報課）、道路（国土交通省国土政策局国土情報課）である。全て利用したデータの座標系をJGD 2000 第4系に定義した。調査地点の座標系をGISに導入し、地図上にプロットした。植生図の縮尺は25000分の1で、項目は統一凡例名に設定し、利用された項目の内訳は、開放水域（ため池）、アカマツ群落、アカメガシワ-エノキ群落、クズ群落、コナラ群落、シイ-カシ群落、スギ-ヒノキ-サワラ群落、常緑果樹園、水田雑草群落、畑雑草群落、竹林、緑の多い住宅地（樹林地、草地を含む植被率が30%以上混在する住宅地（環境省生物多様性センター））、路傍-空地雑草群落、造成地であった。また、緑の多い住宅地、路傍-空地雑草群落、造成地は本種にとって好適な生息環境ではないのでその他の項目にまとめた。

2. 2 現地調査

毎月のモニタリングを行う調査地点19か所の生息地タイプを藤原ら（2011）の結果とモニタリングの結果から次の4タイプに判別した（表1）。水溜り：本種の保護の為に設けられた水溜りや農耕作用貯水池、自然に形

成された水溜りを指す（コンクリート等の人工物で境が設けられていない）。護岸貯水槽：現在も利用されている農耕作地のもとと休耕地で放棄された貯水槽のことを指す（人工物により境が形成されている）。自然水路：集水により形成された地形としての水路を指す（人工物で境が設けられていない）。護岸水路：農耕作地に利用される水路と休耕地において放棄された水路のことを指す（人工物で境が形成されている）。

繁殖が確認されている調査地 19 ヶ所にある繁殖地で、次の各項目において毎月測定記録を行った。記録は 2013 年 6 月から 2015 年 8 月にかけて行った。水深（調査場所の端 2 点と中心 1 点）を cm 単位で記録した。デジタルカメラ（TOUGH TG-320, OLYMPUS）で繁殖地全体を撮影後、画像処理ソフト Image J を用いて表面積を計測し、水深データと合わせて繁殖地の体積を算出した。プロペラ流速計（YOKOGAWA モデル 3631 ポケット回転計、横河電機）を用いて流速を記録した。調査時と次の調査時の間の最高最低水温と最高最低気温を最高最低温度計（ワンタッチ式 U 字型最高最低温度計、株式会社安藤計器製工所）で計測し、記録した（最高最低温度計の数の関係上 9 地点に設置）。月ごとに各調査地の日射量を計測する為、コンパクトデジタルカメラ（coolpix4500, Nikon）に魚眼レンズ（LC-ER1, Nikon）を装着し、撮影を行った。解析は全天写真解析ソフト CanopOn 2 を利用した。GPS (Garmin, eTrex Legend Cx) を用いて位置情報を記録した。各調査地点で影響を与えると考えられる攪乱（湛水期間、枯渇回数、降水による土砂流入、農地の持ち主による水路掃除“いでさらい”、イノシシ等の大型動物による攪乱）を記録した。

2. 3 カスミサンショウウオの繁殖生態調査

今治市におけるカスミサンショウウオの繁殖期は 12 月のうちに始まると推定されている（藤原ら 2011）。その為、繁殖生態の記録（成体・卵囊・幼生）について、12 月より繁殖地から幼生が変態し消失するまでの期間調査した。成体の初見日を調査期間の始まりとし、2013 年 12 月 22 日から 2014 年 8 月 8 日（2013 年度繁殖期）、2014 年 12 月 20 日から 2015 年 7 月 24 日（2014 年度繁殖期）に調査を行った。成体については、初見日、終見日を記録した。卵囊については初見日、終見日、卵囊数、卵長、卵数、卵最大直径、発育段階、付着基盤、産卵水深を記録した。発育段階は、岩澤・山下（1991）を参考に、4 段階（St. 1-13, St. 14-22, St. 23-25, St. 36-39）に分け、それぞれの段階で、卵長、卵最大直径を計測した。本種の卵囊は保護管理上持ち帰ることはできないので、卵囊ごとの卵数のみを現地で計測した。それ以外の項目は写真撮影後 Image J を用いて計測した。2015 年のみ 4 月 16 日から 7 月 24 日まで幼生の初見日・終見日・全体

長・発育段階を記録した。各計測については個体への影響を最小限に抑える為、金魚網または手網で捕獲し、写真撮影後 Image J を用いて計測をした。なお、成体と幼生の終見日は、姿が見られなくなってから引き続き 3 回の調査で確認されない場合に、姿を見なくなった日を終見日とした。卵囊はその中の全ての卵が孵化した日を終見日とした。

2. 4 同所的に生息する生物の調査

今治市に生息するカスミサンショウウオの繁殖地には、本種以外に多くの生物が同所的に生息している。その中には本種の卵囊・幼生にとって捕食者となる生物も存在している。近見山周辺において、卵囊の捕食者としてはエビ目サワガニ科サワガニ (*Geothelphusa dehaani*)・ヒル目イシビル科 (*Erpobdellidae*)、幼生の捕食者としては小川や流れ周辺の湿地帯に生息するトンボ目オニヤンマ科オニヤンマ (*Anotogaster sieboldii*) の幼虫のヤゴが報告されている（特定非営利活動法人愛媛生態系保全管理 2012）。本研究では、同所的に生息する捕食者（ヤゴ）が幼生に与える影響を明らかにする為、調査用のコドラートを設置して、繁殖地内に生息する生物の分布調査を行った。繁殖地の攪乱を最小限に抑える為、繁殖地内に長さ 50cm 幅 20cm の細長いプラスチック板 4 枚を用いて 50cm × 50cm のコドラートを調査地ごとに無作為に、一部の調査地点を除き、1 点設置した。調査地点（宅間保護区、宅間保護区の上流にある水溜り）の規模に合わせてコドラートの配置数を 2 点に増やした。コドラートを設置したのは計 21 地点である。コドラートを設置後、その範囲内を手網で 5 回すくう作業を行い、捕獲された生物を記録した。なお、ヤゴは体長が 1cm 以上の個体のみを本種幼生の捕食者としてカウントを行った。

2. 5 統計解析

卵囊内の胚の各発育段階において卵囊の両長、最大直径が異なるかどうか Image J を用いて計測を行い、発育段階ごとの各平均の違いを t 検定で統計解析した。メスの成体は 1 年に 1 個の卵囊を産卵することが報告されており（奈良県 2013）、本研究で 2013 年度と 2014 年度の両繁殖期に確認された卵囊数を 2 倍にすることで全成体の個体数を推定した。

ピアソンの相関分析を用いて、産卵数が計測した環境要因（最低最高水温（℃）、最低最高気温（℃）、降水量（mm））に影響を受けているかその関係性を調べた。更に、幼生の在不在に対する同所的に生息する捕食者及び環境要因の影響を明らかにする為、一般化線形モデル解析法（以下、GLM）を用いた。応答変数に、幼生の捕食者である可能性が最も高いヤゴの生息密度（Log

[捕獲数/50 × 50cm²]), 環境要因 (最高最低水温 (°C), 最高最低気温 (°C), 降水量 (mm), 流量 (m³/s), 樹冠率 (%), 繁殖地の表面積 (m²)・体積 (m³)) を設定した. なお, ヤゴ密度は対数変換を行った. GLM によって作成されたモデルをモデルの適合度を評価する AICc によって順位付けし, 各モデルの重要度を示す値である Akaike weight を算出した. 最上位モデル (AICc の値が最も低いモデル) との AICc の差 (以下, Δ AICc) が 2 未満のモデルまでが重要なモデルであると仮定し, モデル選択の手法の 1 つである Model Averaging を行った. Model Averaging は, 各応答変数の相対的な重要度を算出し, 最適なモデル (相対的な重要度が高い値を持つ説明変数のみを有するモデル) を検出するという手法をとる. 相対的な重要度は各変数の Δ AICc が 2 未満のモデルの Akaike weight の合計値に Δ AICc が 2 未満のモデル全ての Akaike weight の合計値で割ることにより算出した. また, 相対的な重要度の値は 0~1 の範囲をとるが, 0.5 より大きい値をもつ応答変数を重要なものとした. 解析ソフトウェアは R.3.2.2 を用いて, パッケージには GLM の作成に “MASS” を, AICc の算出やモデル選択を行う為に “MuMIn” を使用した. 後に有意に影響があると選択された応答変数は幼生の有無に対して箱ひげ図を作成し, どの程度異なっているかを確認した. また, 降水量の変動による枯渇や氾濫がどのくらいの頻度で生じているか 2013-2015 年の 4 月から梅雨の始まりまでの降水量を Mann-Whitney U 検定で比較した.

3 結 果

3. 1 今治市における本種の生活史

本種の成体は主に 12 月下旬に繁殖地となる止水に周辺の林地から移動するのが確認された. 2013 年 12 月末, 2015 年 1 月初旬で卵嚢が初確認された. 成体の初見日から終見日は 2013 年度産卵期で 2013 年 12 月 30 日から 2014 年 4 月 23 日, 2014 年度は 2015 年 1 月 13 日から 3 月 30 日であった. 卵嚢の初見日から終見日は 2013 年度では 2014 年 1 月 8 日から 5 月 7 日であり, 2014 年度は 2015 年 1 月 8 日から 4 月 16 日までであった. また, 産卵数のピークは両年とも 2 月下旬から 3 月初旬であった. 卵嚢から孵化した幼生の初見日から終見日は 2013 年度産卵期では 2014 年 3 月 9 日から 7 月 22 日であり, 2014 年度は 2015 年 3 月 3 日から 7 月 8 日であった. 以上のように, 今治市における本種の生活史が明らかとなった (図 3).

産卵について, 2013 年 12 月から 2014 年 4 月と 2014 年 12 月から 2015 年 4 月の間に全調査地で卵嚢数, 合計卵数, 卵嚢ごとの平均卵数 ± 標準偏差を計測した (2013 年度: 182 対, 22952 個, 124.7 ± 40.1 個; 2014 年度:

109 対, 15685 個, 127.0 ± 22.0 個) また両年度の胚の発達段階ごとの両長 (cm) と最大直径 (cm) は, St. 1-13: 31.5 ± 7.1cm (n=97), 1.34 ± 0.19cm (n=192), St. 14-22: 35.4 ± 8.8cm (n=64), 1.38 ± 0.15cm (n=122), St. 23-25: 40.8 ± 8.8 (n=116), 1.47 ± 0.17cm (n=226), St. 36-39: 38.9 ± 10.1cm (n=28), 1.46 ± 0.20 (n=53) となった. 胚の発達段階ごとに両長と最大直径の平均に対して t 検定を行ったが有意な差は認められなかった. 産卵水深 (n=264) の平均は 2013 年度では 14.5 ± 9.4cm で 2014 年度では 11.9 ± 5.8cm であり, 主に水深 2.0-20.0cm の範囲で産卵していた (図 4). 本種のメスは卵嚢を落ち葉や枝等の付着基盤に付着させて産卵を行っていた. どのタイプの付着基盤に卵嚢を付着させているかを記録した結果, 枝と付着基盤無しが多かった (図 4, なし: n=94, 枝: n=72, 落ち葉: n=36, 藻類: n=34, 人工物 (コンクリート, パイプ, ビニール袋等): n=24, 湿性植物: n=22).

3. 2 幼生と同所的に生息する水生生物との関係

産卵期における最高最低水温と気温の範囲はそれぞれ最高水温: 8.0-13.6 °C, 最低水温: 3.5-6.6 °C, 最高気温: 7.0-17.9 °C, 最低気温: -2.2-2.0 °C であった. サンショウウオ科の成体は降水中の夜間に移動する (Semlitsch 1981) ことが先行研究より推定されており, 図 4 より産卵数の増加には数日前にある程度の降水が必要である可能性があった. 産卵数と環境要因 (最高最低水温, 最高最低気温, 調査した日からの 4 日間前の降水量) との関係を見出す為, ピアソンの相関分析を行った. ピアソンの相関分析の結果では最低水温のみ有意な負の相関が得られた ($R^2 = -0.611$; $P < 0.016$).

幼生の発育と孵化が確認された 12 地点 (ヤゴと同所的に生息する 10 地点とヤゴがない 2 地点) において幼生を捕獲できなくなるまで体長測定を行った. 同所的にヤゴが生息する地点とない地点の両地点において, 幼生の体長は孵化した 3 月中旬頃から 5 月下旬にかけて, 約 1.0cm から約 3.5cm まで成長していた. 体長頻度分布のピークが 4 月 16 日から 5 月 27 日にかけて 3.5cm 前後にシフトしていた (図 6, 図 7). また幼生の捕獲総個体数は両地点とも 5 月下旬を境に急激に減少していた.

本種の幼生と同所的に生息する水生生物を観察記録した (表 4). 幼生の捕食者と考えられるヤゴ類 (トンボ目オニヤンマ科オニヤンマ (*Anotogaster sieboldii*) とトンボ目ヤンマ科ミルンヤンマ (*Planaeschna milnei*)) が多く確認された. 各繁殖地における変態時期までの, 本種幼生の潜在的捕食者であるヤゴ類の全個体数 (繁殖地の表面積 (捕獲数/50 × 50cm²)) と幼生全個体数の変化を折れ線グラフで表した (図 8). その結果, ヤゴと同所的に生息する場合は本種の幼生数が急激に減少, 消

減しており、ヤゴの捕食圧の強さが確認された。更に、ヤゴと同所的に生息する10地点とヤゴがいない2地点で1地点ごとの平均幼生個体数はヤゴがいない地点の方が高く、ヤゴによる負の影響は明らかであった(図8)。幼生の有無にヤゴ密度と環境要因が影響を及ぼしているかどうかを明らかにする為GLMによる統計解析を行った。上位モデルには流量、ヤゴ密度、最大水深、降水量の説明変数が含まれ、相対重要度が0.50以上の値を持つ応答変数が従属変数に影響を与えているとした。その結果、流量とヤゴ密度が選択された(表3, 相対重要度: 流量, 1.00; ヤゴ密度, 0.51)。幼生の有無に対する選択された応答変数の違いについて、Mann-Whitney U検定を行い有意差を統計解析した後、箱ひげ図を作成した。その結果、流量及びヤゴ密度で幼生の有無によって有意な違いがあることが明らかとなった(図5, 流量: $P < 0.0001$; ヤゴ密度: $P < 0.0001$)。

3. 3 繁殖地における環境要因

2013年3月(2012年度産卵期)から2015年12月(2014年度産卵期)の3年間各繁殖地のモニタリングを行った。19調査地点の3年間における繁殖場所の水塊の平均体積の範囲は $15.72\text{--}0.07\text{m}^3$ と地点によって水塊の規模に大きな違いがあった。年ごとの産卵の有無についての観察の結果、2014年度の繁殖期は2012年度と2013年度に産卵された地点数と比較して、産卵が観察されなかった地点が多かった。また、必ずしも産卵されている地点が固定されているわけではなく、産卵の有無が変わっている地点も存在していた。年により全19地点のうち12地点が人為的管理(水環境の整備)を現在も受けていることが明らかとなった(表2)。

各年の水環境の枯渇回数と卵囊や幼生が存在する間に枯渇した回数、降水による土砂流入、流出の影響回数、人為的管理があった地点数を各カテゴリー(自然水路($n=5$), 水溜り($n=6$), 護岸水路($n=3$), 貯水槽($n=5$))ごとに示した(表3)。枯渇回数は2012年度の繁殖期に顕著に多く、特に水溜りでは幼生が生息している間に4地点も枯渇していた。閉鎖的な止水となる水溜りと護岸貯水槽で枯渇する傾向があることがわかった。降水による土砂、流入の回数は自然水路と護岸水路といった降水に影響を受けやすい水路で影響が顕著であった。その中でも護岸水路は毎年、その影響を受けていた。人為的管理は水溜りと護岸水路で行われていることがわかった。枯渇や土砂流入・幼生の流出は降水量に依存している。そこで、3繁殖期の幼生が変態し繁殖地から消失するまでの期間の降水量を比較した。繁殖地の枯渇は気温が上昇する4月から国土気象庁が定める梅雨入りの時期までの降水量が関係しているとし、その降水量を年ごとにMann-Whitney U検定で統計解析した。その結果、2012

年度と2013年度では有意差はなかった($P < 0.32$)。しかし、2012年度と2014年度の間では有意な差がみられ、2014年度の方が降水量が多かった($P < 0.04$)。

GISを用いて植生図(環境省生物多様性センター2011)により、本研究の調査全地点の周囲200mの土地利用情報の面積を算出したところ、二次林の先駆樹となる落葉樹林のアカメガシワ・エノキ群落とコナラ群落、人工林のスギ・ヒノキ・サワラ群落の植生が約4割優占していた。また、ブナ科のシイ・カシ群落やアカマツ群落、クズ群落が2割程度であった。農耕作に關係する常緑果樹園(果樹園のうち、高さ2m以上の常緑果樹(蜜柑等)が栽培される樹園地(環境省生物多様性センター(2011))や水田雑草群落、畑雑草群落は約3割を占めていた。そして、開放水域(ため池)、その他(人工の土地)が合わせて約0.5割だけ存在していた。更に、野外調査ではササ類・竹林(モウソウチク、ハチク)が確認された地点が複数存在した。

4 考 察

4. 1 生活史

3年間の調査で 15km^2 の分布域内でカスミサンショウウオの繁殖成功が確認された。2繁殖期において調査地19地点で成体の雌雄が1対1で繁殖すると仮定すると、2013年度の卵囊数は184対で雌雄の推定成体数は368個体、2014年度の卵囊数は108対で雌雄の推定成体数は216個体であった。よって、両年度をふまえて雌雄の成体の総個体数は200個体以上と推定された。また、野外調査の7月から8月にかけて、両年とも幼生が変態して陸上に上がった幼体が確認された。東日本に生息する止水性の小型サンショウウオのトウキョウサンショウウオ(*Hynobius tokyoensis*)の最大寿命はオスで13年、メスで10年と推定されている(植田2003)。今治市における本種の個体群も約10年以上は、現在の繁殖地の条件が維持される限り、保たれるであろう。また、今治市における繁殖生態も明らかとなった。2繁殖期の間に成体、卵囊及び幼生の初見日と終見日のモニタリングを行った結果、主に12月中旬に成体は繁殖地となる止水性の水環境に移動し、1月中旬から産卵を行っていた。そして、卵囊から幼生が約1か月半で孵化し、幼生は7月一杯までに変態し陸上へ上がることが明らかとなった(図3)。更に、他県との比較により今治市の本種の繁殖生態が他県と異なっていることも示唆された。岡山県のカスミサンショウウオは高地型と低地型が分布しており、産卵期間は2月中旬から4月下旬で1対の卵囊あたり卵数は高地型で約40-50個、低地型で約30-80個である(比婆科学教育振興会編(1996), 内山ら(2002), 山田(2006))。また、奈良県では産卵期間は3月から4

月で1対の卵囊あたり卵数は約100個である(奈良県2013)。このように、愛媛県今治市のカスミサンショウウオは他県と比較し、産卵期間の初めは1月中旬と1か月早く、1対の卵囊あたりの卵数は約120個とより多くの卵を卵囊内に持つ特徴を備えていることが明らかとなった。しかし、他県の産卵についての報告は少なく、今治市の本種の繁殖生態が他県と違いがあるかどうかは明らかではない。

4. 2 繁殖場所の環境

4. 2. 1 環境水の動態

3年間、19地点の繁殖地においてモニタリングを行ってきた。本種の産卵の有無は年によって変化しており、前年に産卵放棄されてもその翌年には再び産卵が確認された地点があった(表2)。原因として、土砂流入が生じた後の産卵場所の放棄が考えられる。本種の産卵場所は雨が降った場合、集水しやすい所にあり、降水による土砂の影響を受けやすい。産卵場所の放棄は3年間のうち2014年度が顕著であった。これは産卵場所へ土砂が流入し産卵場としての空間が縮小した後に次回の繁殖期間までにその土砂が撤去されず、産卵場所として放棄されていたのが原因である。調査地点の湛水期間を3年間1か月ごとに記録を行った結果、本種の卵囊や幼生が水中にいる間に枯渇により全個体が死滅しているのが複数回確認された。しかし1回の枯渇期間は数週間と短く、降水によりすぐに湛水する。その為、長期間の枯渇による産卵場所の放棄は考えにくく、産卵場所の放棄は土砂流入が原因だと考えられる。一方で、湛水期間が一時的な水溜りを生息地とする両生類にとって夏期の乾燥は大量絶滅につながる重要な出来事とされている(Wilbur 1987)。両生類の種の一部は枯渇に対して変態を行うことで適応している(Pechmann et al. 1989, Paton and Crough 2002)。しかし、湛水期間が両生類の幼生にとって短かすぎであると変態の成功率が下がる(Skelley et al. 1999)。2014年度では枯渇による幼生の死滅は護岸貯水槽の1か所のみである。ヤゴと同所的に生息する地点とヤゴがない地点での幼生の捕獲個体数と1地点ごとの平均捕獲個体数のグラフから5月下旬から6月初めの間に値が大きく減少している為、この期間が変態のピークと考えられる(図6, 図7, 図8)。森ら(2004)によると、水位20mmに維持した低水位の飼育環境下だとカスミサンショウウオの幼生の変態期間は平均40.1日で平均体長は3.9cmであった。本研究では変態のピークと推測される期間までに幼生の平均体長は約3.5cm程度まで成長していた。変態するには十分に発育できていると考えられ、その期間に変態したと推定される。

4. 2. 2 捕食者の影響

繁殖地の枯渇はその場に生息する捕食者を除去する機能を持つ(Matt Tarr and Kim Babbitt 2005)。今治市における繁殖地は、主に本種が変態した後に一時的に枯渇が生じ、繁殖地内の捕食者が除かれることにより、再生産の成功率が上昇していると推定される。一般的にトンボ幼虫は乾燥や寒さに弱いとされている(若杉2012)。新井(1984)により、ミルンヤンマが属すヤンマ科のクロスジギンヤンマ(*Anax nigrofasciatus*)、ギンヤンマ(*Anax parthenope*)、ルリボシヤンマ(*Aeshna juncea*)とトンボ科ショウジョウトンボ(*Crocothemis servilia*)、ヨツボシトンボ(*Libellula quadrimaculata*)、シオカラトンボ(*Orthetrum albistylum speciosum*)、イトトンボ科キイトトンボ(*Ceragrion melanurum*)は、冬場に干上がる湿地環境において乾燥と低温により生息が確認されなくなることが報告されている。本調査地に生息が確認されたミルンヤンマはヤンマ科のトンボであり、ヤンマ科は止水域タイプの生息地の乾燥に最も影響を受けるとされる為、枯渇の影響によりその場から消失すると考えられる(若杉2012)。しかし、オニヤンマのヤゴは水底に潜るという生活様式を持っている(石田ら1988)。枯渇が生じたとしてもオニヤンマのヤゴは水底の泥中に潜み、再び湛水するまで生き延びることができる可能性がある。だが、保全活動や農耕作の“いでさらい”という作業は水環境の整備において土砂を撤去するとともに捕食者を同時に取り除く効果があることが考えられる。つまり人為的作業が捕食者を除去する機能があり、本種の幼生の生存に関係していることが示唆される。

4. 2. 3 人間活動の影響

本種の繁殖地は人為的による水環境の整備がある所である。保全活動により次回の繁殖期間までに繁殖地を埋めている土砂を撤去し、繁殖地に適した条件に管理することは本種の繁殖成功に繋がっている。しかし、それだけでなく農耕作地における水路や貯水槽の持ち主による水環境の整備も関係していることが今回の調査で明らかとなった。農地の持ち主による水環境の整備として、本種の繁殖期の前に行われる“いでさらい”という水路や貯水槽に堆積した土砂の撤去、繁殖地周辺の植物の伐採等の周辺環境の管理を行う作業がある。これにより、土砂流入後も繁殖地が再び繁殖に適した条件になり、本種が毎年再生産を行うことが可能になる。つまり、本種は里地里山環境で水環境が管理されている場所で生き残ってきたといえる。しかし、今回の調査地点は19地点であったが、実際には他にも多くの繁殖地があり、全体的にどの程度人為的管理があるところに個体群の維持を依存しているかは情報不足の為判断できない。

4. 2. 4 繁殖への影響要因

本種の繁殖地は少量の水の供給があるが、基本的には閉鎖的な止水環境である。GLMを利用した統計解析の結果により、相対重要度で選択された応答変数は流量とヤゴ密度であった(表5)。強い流れのある繁殖地にいる本種の幼生は、遊泳能力がほとんどないことから、繁殖地から流され消失する可能性がある。この問題より重要なのは、出水が繁殖地に大量の土砂流入を及ぼすことであろう。2014年度繁殖期に産卵放棄された地点が増加したのは土砂流入による繁殖地の消失が原因である(表2)。相対重要度で最も強く影響が出たように、本種の繁殖生態全体に流量は強く関係している。本種の幼生は閉鎖的な止水環境に生息している為、同所的に出現する捕食者の影響を受けるだろう。ヤゴが同所的に生息する繁殖地では幼生密度は低くなっている(図8)。つまりヤゴが生息する繁殖地における幼生はほとんどが捕食されてしまう為、本種の再生産に対しヤゴの存在は負の大きな影響を与えてしまう可能性が高い。一方でカスミサンショウウオについての先行研究から、体サイズの違いにより本種の幼生は共食いを行うことが知られている(Gouda et al. 2015)。本種の幼生は孵化するまで約1か月半かかる。3月下旬に産卵された卵囊(図3)は4月中に孵化するが、図6と図7に示されているように4月では孵化直後の全長1.0cm程度の幼生が捕獲されなかった。つまり、産卵が遅れて孵化した幼生はそれ以前に発育した大きい個体に共食いされている可能性がある。本研究では共食いについて野外で観察することはできなかったが、図6と図7の結果から幼生同士の共食いも密度への変動に影響を与えていることが推測された。

5. 1 里地里山と本種の保全

本種は人間が形成した里地里山システムに適応した生物である。本種の繁殖地は愛媛県今治市近見山近郊にある里地里山環境に分布しており、人為的に水環境が整備または管理されていた所にある。本来、本種は自然環境下で再生産を行っていた。そこに人間による森林劣化及び荒廃が及ぼされ、本種は里地里山環境を利用せざるをえなくなったと考えられる。本研究で本種の繁殖地はほぼ止水性で年に数回枯渇が生じ、捕食者があまりいない一時的な規模の小さい水環境であった。また、このような条件を持つ繁殖地の水環境と周辺陸上環境は人為的に整備されているが、降水によって土砂が流入しやすい環境要因に脆弱性を持つ水環境である。この繁殖地の条件が維持される限り本種は再生産を毎年のように行うことができる。しかし、里山における森林を切り開き果樹園や畑を設けることは豪雨時の表面浸食等の自然災害を引き起こす。例えば、果樹園などは林床部が裸地となり表面浸食が生じる。つまり、人間の土地利用により土砂流

入が起こり易くなったといえる。人の手により本種は再生産ができていないメリットもあるが、裏を返せば里山にすることで降水による土砂流入が容易に引き起こされ、本種の繁殖に重大な影響を与えていることとも言える。つまり、本種は人為的作用がなくても自然環境下で再生産することは可能であることを示唆しているが、本種が現在利用している繁殖地は、人の手が無くなると土砂の堆積及び周辺環境における植生遷移が進行により消失する可能性が高い。これは本種の個体群の衰退を引き起こすことになってしまう。それ故、本種が現在も利用している繁殖地は人為的に繁殖地を保全・管理していく必要がある。本種の保全のためには(1)保全活動や農耕作による水環境の整備、(2)繁殖地に同所的に生息する生物の処置、(3)繁殖地の周辺陸上環境の管理の3点が重要である。以下の3点について詳述する。(1)降水後の土砂の撤去が水環境の整備にあたる。本研究の繁殖地は地点によって規模は異なるが、出水による攪乱にとっても脆弱であった。主な繁殖地の消失の原因は降水による土砂流入であった。土砂により湛水ができなくなった繁殖地は、その年のうちに人為的に土砂が撤去されることにより次回の本種の繁殖シーズンに再び繁殖に適した場所に再生される。土砂の撤去の目的は保全活動によるものと農耕作における“いでさらい”がある。保全活動は本種の保全を目的に繁殖地が土砂により利用できなくなるのを防ぐ為に土砂の撤去が行われている。“いでさらい”は、農耕作地における水環境の整備が目的であり、本種の保全が目的ではない。しかし、次回の繁殖期までに“いでさらい”は行われ、繁殖に適した状態になる。このように本種は里地里山で人間が農業の為に設けた水環境の整備のサイクルに合わせて適応できていることが示唆され、この“いでさらい”という人為的行為は本種の再生産に必要な事項であることがわかる。

(2) GLMの結果により、捕食者となるオニヤンマ・ミルンヤンマのヤゴによる幼生への影響が明らかとなった。捕食者と同所的に生息することは本種の幼生の生存に悪影響を与え、繁殖地の閉鎖的な止水環境では捕食者の影響を直接受けてしまう。その為、捕食者を本種の幼生がいらない場所に移す必要がある。トンボ幼虫の生息場所は、河川や用水路に生息する流水域タイプと水田やため池に生息する止水域タイプに大別される(若杉2012)。オニヤンマ科は流水域タイプ(山本ら2009)で、ヤンマ科は止水域タイプであり生息地の乾燥に影響を最も受けるとされる(若杉2012)。両種の繁殖生態では、成虫は性的に未熟な時期(前生殖期)は水辺を離れて草地や樹林中で摂食し、成熟すると水辺に戻り繁殖活動を行う種が多い。繁殖活動によって卵から孵化した幼虫は水中に生息し、不完全変態によって成虫となる。この幼虫期間はオニヤンマで2-3年(石田ら1988)、ミルンヤ

ンマでは半年から3年程度(尾園ら 2012)である。農業用の用水路や周辺の河川環境に、幼虫期間と生息地の条件から、常時湛水している水環境が必要であるオニヤンマの幼虫を移植し、ミルンヤンマの幼虫はため池や樹林にある止水環境に移植すべきである。また、トンボ目は一つの繁殖地への回帰性はなく分散した先の繁殖地で産卵を行う為、近辺に移動させることは問題ないと考えられる。守本ら(1990)によるとトンボ目均翅亜目イトトンボ科オイトトンボ(*Cercion sieboldii*)、アジアイトトンボ(*Ischnura asiatica*)は1.2-1.3km、トンボ目不均翅亜目トンボ科ショウジョウトンボ(*Crocothemis servilia*)は1.0-1.1kmと移動距離が推定されている。しかし、推定値である為、繁殖地から分散しているかどうかは解明されていないが、1km以上の距離を分散しているのは間違いない。カスミサンショウウオの繁殖地で幼虫が見受けられた場合は、その繁殖地に隣接しているトンボの幼虫に適した水環境に移動させることにより、本種の幼生及びヤゴにも悪影響を与えず、本種の幼生を保護することができると考えられる。

(3) 水中で生活するカスミサンショウウオの幼生は5月下旬から6月初めに変態し、幼体として上陸する(図6, 図7)。そして、幼体は陸上の落ち葉や朽木、倒木等の下で生活、越冬、夏を過ごす。本種は両生類であり、生活史全体を保全するには水域、陸域の双方の生息環境が必要で、更に各生息場所の微細環境要因(水温、水深、水質等)が良好に保たれる必要がある(奈良県 2013)。陸上環境におけるサンショウウオの分散距離は様々な先行研究によってその傾向が示されている。北アメリカ大陸に生息するトラフサンショウウオ科 Marble salamander (*Ambystoma opacum*)は変態して繁殖地から30m移動しており、移動範囲として100-400mであった(Gamble et al. 2006)。また、トラフサンショウウオ属7種、ウスグロサンショウウオ属 *Desmognathus* 1種、オナガサンショウウオ属 *Eurycea* 2種、サンショウウオ属 *Hynobius* 1種、イモリ2種(*Notophthalmus* 属1種, *Taricha* 属1種)の移動距離の先行研究を総合した平均移動距離は117-218mとされ、繁殖地から分散していることが明らかとなっている(Semlitsch 2003)。トウキョウサンショウウオの分散距離についての先行研究では、繁殖地となる池から100-300mの距離を移動している(草野ら 1999)。このように、本種も同様に変態後に陸上環境へ移動生息し、繁殖地からある程度の距離を分散している可能性がある。今治市においても(特定非営利活動法人愛媛生態系保全管理(2012))においても宅間保護区周辺で陸上生活を送っていると考えられていたが、成体が200m以上も離れた上流で確認された例もある。このように小型サンショウウオの幼体及び成体は繁殖地を基点とし、100m以上の距離を分散移動していることが明らかと

なっている。よって本種の保護の為には、陸上環境の管理も重要となる。本種が陸上で生活するには生息場所を形成する落ち葉や朽木、倒木等が必要になる。また、人間による土地利用(例えば、植生や道路、人工物等)も本種の生息地を決める重要な要因の一つである。

繁殖地の周囲は里地里山に普遍的にみられる植生や土地が多く優先していることが確認された。里山は定期的な伐採により自然の回復力と人為的攪乱が均衡しており、初期遷移段階である落葉広葉樹林が人工的に維持されてきた二次林(宮脇 1977)の存在も見受けられた。山林資源として利用されていた落葉樹林や人工林等は里山の放棄により、植生遷移が進行することも示唆されている。また、柴田(2003)によると竹林は里山放棄以降、竹林管理が失われることで竹林拡大の問題が顕在化し、里山の他の構成要素に影響を与えていることが報告されている。高桑・伊藤(1986)では、ササ類は他種との共存を容易には許さない多年生群落を形成し、湿原の二次植生の中でも最も注意を要する植物とされている。そして、ササの侵入はササによる湿原植物の駆逐のみならず、湿原の乾燥化を示す指標となっている。このようにササ類の拡大は湿原の乾燥化を促す要因の一つである。本調査地では放棄された農耕地も多く、その中ですでに植生遷移が進行し、その証拠として先駆種のアカメガシワが確認されている。周辺植生の管理はカスミサンショウウオが産卵に利用する繁殖地を維持する為にも重要な要因の一つである。仮にササ類が繁殖地に繁殖してしまうと土地の乾燥化を促進させ、繁殖地の消失につながる。また、放棄された農耕地の土地における植生遷移が進行することによって繁殖地周辺の環境が変わり、本種に影響を与える可能性がある。それ故、繁殖地のみならず繁殖地周辺の陸上環境も合わせて管理することが本種の保全において重要である。

6 ま と め

愛媛県今治市近見山周辺の19地点の繁殖地における2013-2015年の調査により、今治市のカスミサンショウウオの繁殖生態が明らかとなった。本種の成体は12月頃に繁殖地に周辺の林地から移動し、1月から4月にかけて産卵を行う。産卵された卵囊から約1年半後に幼生が孵化し、変態のピークとなる5月終わりから6月初めにかけて発育する。卵囊には約120個の卵を有し、他県の本種と異なる特徴であった。また、卵囊の産卵数は2繁殖期とも約100対以上確認され、雌雄を合わせた成体の数は200個体以上いることが推測された。今治市近見山周辺における個体群サイズが推定され、その数から今後も個体群は一定期間存続することが示唆された。本種の幼生への負の影響を与える要因として流量と捕食者

(ヤゴ)が統計解析により検出された。流水の増加は、幼生は遊泳能力がないことから繁殖地から流出し、また土砂流入を引き起こす。本種の繁殖地は閉鎖的な止水性であり、ヤゴは幼生をエサ資源として捕食をし、繁殖地の幼生を駆逐してしまう。このように、本種の幼生は、止水性のヤゴが生息しない繁殖地で変態の成功率が上昇すると言える。降水による流入量の増加に伴う土砂流入が繁殖地の消失につながる事が明らかとなった。しかし、その繁殖地への流入土砂は保全活動や農耕作地の整備による人為的除去により取り除かれ、翌年も繁殖を行うことが可能となる。このように人為的な管理による本種への恩恵、裏を返せば負の影響がある。しかし、本来、本種は自然林の環境下で生息していたが、里地里山の形成による森林劣化及び荒廃により、その人為的環境に適応せざるをえなくなって現在に至っていると考えられる。里地里山の放棄により景観の遷移が元の自然に戻ったとしても本種は生き残ることはできるだろう。だが、現在もなお人為的作用がある水環境の管理放棄はその場の繁殖地の消失を意味し、今治市における総合的な個体群の衰退につながる。人手の入る繁殖地は環境要因の変動に対し脆弱性を持ち、しかしまたそのバランスを保つものも人為的行為である。今後も今治市におけるカスミサンショウウオの個体群の保全の為には、人による管理を必要とする本種繁殖地の水及び陸上環境を保全していく必要がある。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、情報提供、現地にて調査方法をご教授頂いた特定非営利活動法人愛媛生態系保全管理 副理事長 藤原陽一郎 氏、今治市 池内和也 氏に厚く御礼を申し上げます。カスミサンショウウオについて生態や記録等の情報提供、ご教示頂いた久万高原町立面河山岳博物館 係長 岡山健人 氏、今治市での希少野生動物採捕許可書を許可して頂いた愛媛県 県民環境部 環境局 自然保護課 生物多様性係 専門員 大西博史 氏に感謝の意を込めてここに表します。本稿をまとめるにあたり、終始ご指導ご鞭撻を頂きました愛媛大学 沿岸環境科学研究センター (CMES) 所属 大森浩二 准教授に心より感謝致します。

注 釈

(1) 愛媛県今治市に生息するカスミサンショウウオは、「愛媛県野生動物の多様性の保全に関する条例」によって県内全域で保護すべき種として指定されている。同条例では学術研究や保護増殖など特定の目的が無い場合には捕獲が禁止されており、無許可の捕獲や譲渡行為に対

しては、1年以下の懲役または100万円以下の罰金が科せられる。詳細については同条例を参照頂きたい。

(2) 本調査は「愛媛県野生動物の多様性の保全に関する条例」の規定に準拠し、愛媛県野生動物の多様性の保全に関する条例施行規則(平成20年9月30日規則第55号)に基づき、2014年1月から2014年8月及び2014年12月から2015年8月の間、愛媛大学 沿岸環境科学研究センター (CMES) 所属 大森浩二 准教授の監督の下、捕獲等に従事する者(従事者)として許可の承諾の上、知事から委嘱を受け、個体及び生息地の調査を実施した。

引用文献

- 新井 裕 (1984) : 干上がった湿地におけるトンボ幼虫の生息状況. TOMBO, X X VII, pp. 32-34.
- Christin Mcdonough and Peter W. C. Paton (2007) : Salamander Dispersal Across a Forested Landscape Fragmented by a Golf Course. *The Journal of Wildlife Management*, 71 (4), pp. 1163-1169. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2193/2006-380/epdf>, (参照 2013-12-13).
- 愛媛県貴重野生動物検討委員会編 (2003): 愛媛県レッドデータブック. 愛媛県県民環境部自然保護課. 愛媛. pp. 78.
- 藤原陽一郎・池内和也・小林真吾 (2011) : 愛媛県におけるカスミサンショウウオの新産地と生息環境に関する考察. 愛媛県総合科学博物館研究報告, 16, pp. 59-71.
- 合田美佳・久木田沙由理・中村圭司 (2015) : カスミサンショウウオ幼生の成長・発育に与える飼育密度の効果. *Naturalistae*. 19. pp. 1-6. <http://www.ous.ac.jp/garden/kenkyuhokoku/19/Naturalistae19-1-6.pdf>, (参照 2015-10-16).
- 古田 均・吉川 眞・田中成典・北川悦司 (2005) : 基礎からわかる GIS. 森北出版, pp. 181.
- 比婆科学教育振興会編 (1996) : 広島県の両生・爬虫類. 中国新聞社, 広島市. pp. 22-47. <http://www.umass.edu/landeco/pubs/gamble.et.al.2006.pdf>, (参照 2014-05-19).
- 石田昇三・石田勝義・小島圭三・杉村光俊 (1988) : 日本産トンボ幼虫 成虫検索図説. 東海大出版. pp. 2-7.
- 岩澤久彰・山下 香 (1991) : クロサンショウウオの発生段階図表. *Japanese Journal of Herpetology*, 14 (2), pp. 39-62. https://www.jstage.jst.go.jp/article/hsj1972/14/2/14_2_39/_pdf, (参照 2014-03-03).
- 環境省生物多様性センター. “伐採跡地, 土地利用等判

- 続の手引き”. 環境省自然環境局生物多様性センター. 2008-06-04. <http://gis.biodic.go.jp/webgis/sc-018.html>, (参照 2014-03-03).
- 環境省生物多様性センター. “自然環境保全基礎調査”. 環境省自然環境局生物多様性センター. 2013-11-07. <http://www.vegetation.jp/index.html>, (参照 2013-12-13).
- 国土交通省国土政策局国土情報課 “国土数値情報 (道路)”. 国土交通省国土政策局. 2011-11-21. <http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/gml/datalist/KsjTmplt-C23.html>, (参照 2013-09-04).
- 国土交通省国土政策局国土情報課 “国土数値情報 (海岸線)”. 国土交通省国土政策局. 2011-11-21. <http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/gml/datalist/KsjTmplt-C23.html>, (参照 2013-09-04).
- 国土交通省国土政策局国土情報課 “国土数値情報 (鉄道)”. 国土交通省国土政策局. 2011-11-21. <http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/gml/datalist/KsjTmplt-C23.html>, (参照 2013-09-04).
- 国土交通省国土地理院 (2012) “基盤値図情報 2500 (標高)”. 2014-09-30. <http://fgd.gsi.go.jp/download/GsiDLSelfServlet>, (参照 2013-12-13).
- 草野 保・川上洋一 (1999) : トウキョウサンショウウオは生き残れるか?—東京都多摩地区における生息状況調査報告書—. トウキョウサンショウウオ研究会. <http://homepage2.nifty.com/tkusano/salamander/pdf/98report.pdf>, (参照 2014-03-06).
- Lloyd R. Gamble, Kevin McGarigal, Christopher L. Jenkins, and Brad C. Timm (2006) : Limitations of Regulated “buffer zones” for the conservation of Marbled Salamanders. *WETLANDS*, 26 (2), pp. 298-306.
- Matsui Masafumi et al. (2006) : Geographic allozyme variation in the Japanese clouded salamander. *Hynobius nebulosus* (Amphibia : Uroela). *Biological Journal of the Linnean Society*, 89, pp. 311-330. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1095-8312.2006.00676.x/epdf>, (参照 2014-03-03).
- 松井正文 (1996) : 両生類の進化. 一般財団法人 東京大学出版会, pp. 257.
- 三井昭二 (2010) : 森林社会学への道. 日本林業調査会, pp. 460.
- 宮脇 昭 (1977) : 日本の植生. 学習研究社, pp. 535.
- 森 啓彰・夏原由博 (2004) : カスミサンショウウオの幼生期間における水位低下と水温, 捕食者の影響について. *爬虫両棲類学会報*, 1, pp. 3-11. https://www.jstage.jst.go.jp/article/hrghsj1999/2004/1/2004_1_3/_pdf, (参照 2014-03-03).
- 守山 弘・飯島 博・原田直国 (1990) : トンボの移動距離をとしてみた湿地生態系のありかた. 人間と環境, 15 (3), pp. 2-15.
- 奈良県 (2013) : 特定希少野生動植物カスミサンショウウオ保護管理事業計画, pp. 4. <http://www.pref.nara.jp/secure/99655/kasumikeikaku.pdf>, (参照 2015-05-13).
- 奥山風太郎・松橋利光 (2002) : 山溪ハンディ図鑑 9 日本のカエル. 山と溪谷社, pp. 176.
- 太田猛彦 (2012) : 森林飽和 国土の変貌を考える. NHK 出版, pp. 50-51.
- 尾園 暁・川島逸郎・二橋 亮 (2012) : ネイチャーガイド 日本のトンボ. 株式会社 文一総合出版, pp. 180-181.
- Paton. P. W. C. and W. B. Crouch III . (2002) : Using phenology of pon-breeding amphibians to develop conservation strategies. *Conservation Biology*, 18, pp. 194-204. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1523-1739.2002.00260.x/epdf>, (参照 2016-01-27).
- Pechmann, J. H. K., D. E. Scott, J. W. Gibbons, and R. D. Semlitsch (1989) : Influence of wetland hydroperiod on diversity and abundance of metamorphosing juvenile amphibians. *Wetlands Ecology and Management*, (1), pp. 3-11. <http://srelherp.uga.edu/projects/docs/rbay/RB-Hydroperiod-1989.pdf>, (参照 2016-01-27).
- Raymond D. Semlitsch and J. Russell Bodie (2003) : Biological Criteria for Buffer Zones around Wetlands and Riparian Habitat for Amphibians and Reptiles. *Conservation Biology*, 17 (5), pp. 1219-1228. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1523-1739.2003.02177.x/epdf>, (参照 2014-03-03).
- 柴田昌三 (2003) : モウソウチクと日本人. *日本緑化学会誌*, 28 (3), pp. 406-411. https://www.jstage.jst.go.jp/article/jjsrt/28/3/28_3_406/_pdf, (参照 2015-12-21).
- Skelly et al. (1999) : Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. *Ecology*, 80, pp. 2326-2337. [http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/0012-9658\(1999\)080%5B2326:LTDDOA%5D2.0.CO;2/epdf](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/0012-9658(1999)080%5B2326:LTDDOA%5D2.0.CO;2/epdf), (参照 2016-01-27).
- 高桑 純・伊藤浩司 (1986) : 湿原におけるササの生態的動向. *北海道大学大学院環境科学研究科邦文紀要*, 2, pp. 47-65.
- 田辺真吾・岡山健仁 (2001) : 愛媛県で発見された止水性サンショウウオについて. *愛媛県立博物館研究報告*. 愛媛県立博物館, pp. 23-27.
- Tarr, Matt and Babbitt, Kim (2005) : The Importance of Hydroperiod in Wetland Assessment. University of New Hampshire Cooperative Extension, pp. 25.
- 特定非営利活動法人愛媛生態系保全管理 (2012) : 平成

23年度保護管理等育成事業「カスミサンショウウオ
守り隊」報告書. pp. 39.

- Trenham, P. C. (2001) : Terrestrial habitat use by adult California tiger salamanders. *Journal of Herpetology*, 35, pp. 343-346. <http://www.elkhornsloughctp.org/uploads/files/1297797335TrenhamJHerp2001.pdf>, (参照 2016-01-27).
- 植田明浩 (2002) : 里地里山の全国分布と特性について. *journal of the Japanese Institute of Landscape Architecture*, 65 (3) , pp. 268-269. <http://ci.nii.ac.jp/lognavi?name=nels&lang=jp&type=pdf&id=ART0006478069>, (参照 2014-03-03).
- 植田健仁 (2003) : トウキョウサンショウウオの基礎的な生態に関する研究. 第18回(平成15年度) TaKaRa ハーモニストファンド 研究助成報告, pp. 10. <http://www.takarashuzo.co.jp/environment/fund/pdfs/01ueda.pdf>, (参照 2014-10-28).
- 内山りゅう・前田憲男・沼田研児・関慎太郎 (2002) : 日本の両生爬虫類. 平凡社, 東京, pp. 335.
- 若杉晃介 (2012) : 圃場整備水田における止水域性トンボの保全とミティゲーション対策に関する基礎的研究. *農工研報*, 51, pp. 1-36. http://www.naro.affrc.go.jp/publicity_report/publication/files/51-1.pdf, (参照 2015-12-16).
- Wilbur, H. M. 1987 : Regulation of structure in complex systems : experimental temporary pond communities. *Ecology*, 68, pp. 1437-1452. <http://www.jstor.org/stable/pdf/1939227.pdf?acceptTC=true>, (参照 2016-01-27).
- 山田 勝 (2006) : 岡山県におけるサンショウウオ科の生息状況について. 岡山県自然保護センター研究報告, pp. 1-13. http://opnacc.eco.coocan.jp/pdf/chosakenkyu/voll4/14_p1-13.pdf, (参照 2015-04-24).
- 山本哲央・新村捷介・宮崎俊行・西浦伸明 (2009) : 近畿のトンボ図鑑. いかだ社, pp. 239.
- 山崎 寛・青木京子・服部 保・武田義明 (2000) : 里山の植生管理による種多様性の増加. *journal of the Japanese Institute of Landscape Architecture*, 63 (5) , pp. 481-484. https://www.jstage.jst.go.jp/article/jila1994/63/5/63_5_481/_pdf, (参照 2014-03-03).



図1：愛媛県今治市地図

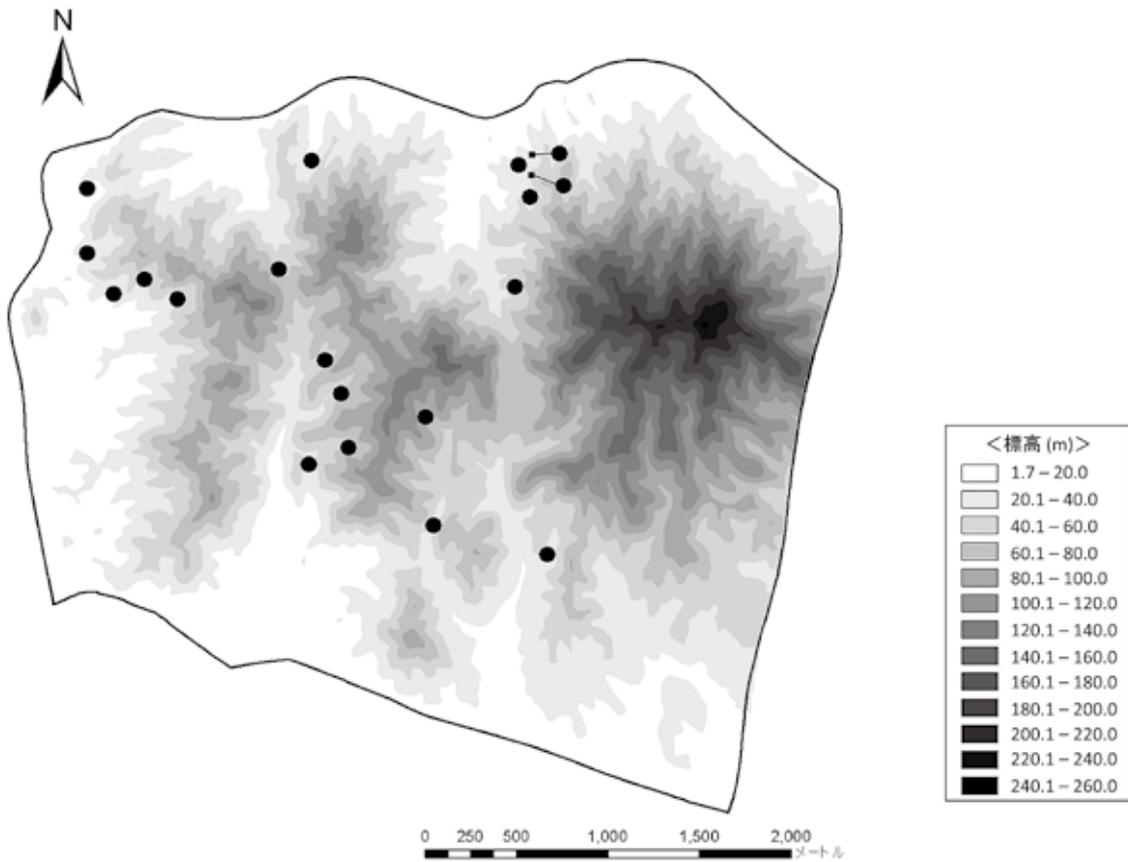


図2：調査範囲地図調査地点19地点を示した。黒丸は約4年前から産卵が確認された地点。標高は明度の違いで20mごとに示している（最大は260m）。

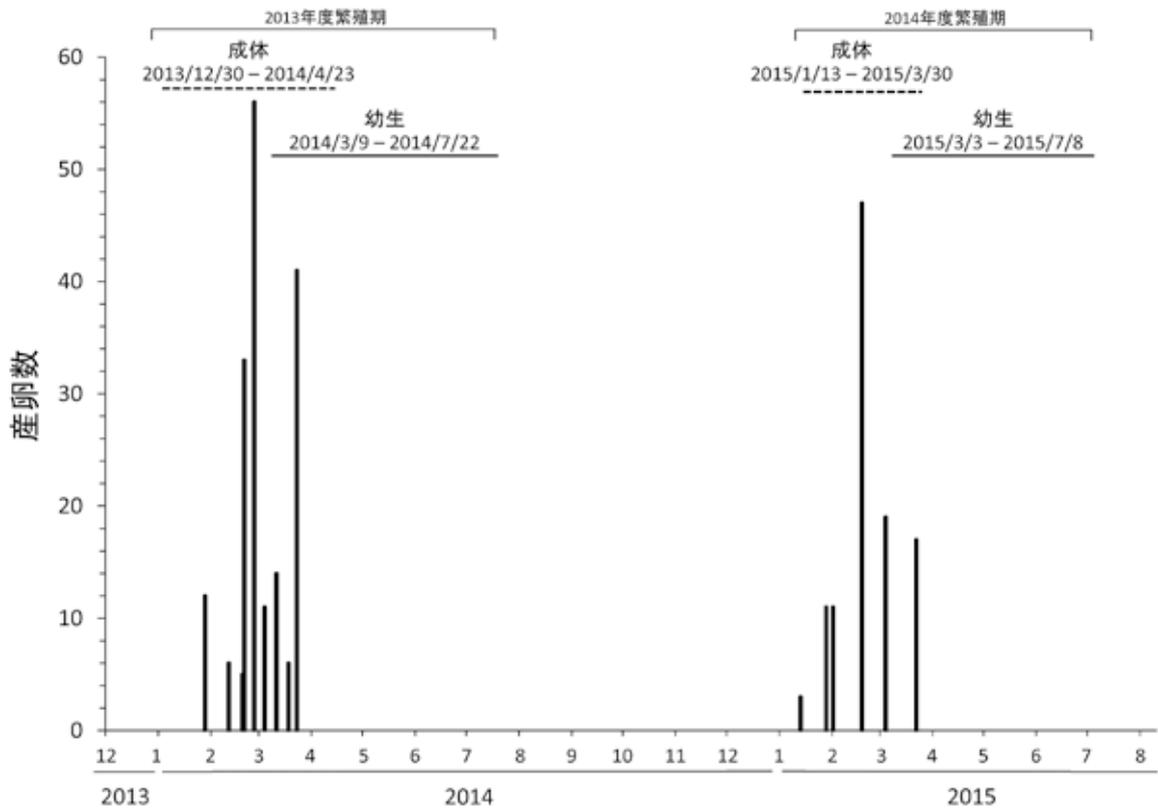


図3：繁殖生態。縦軸に産卵数で横軸に時間。棒グラフが産卵数を示す。破線が調査における成体の初見日から終見日。実線が幼生の初見日から終見日を示す。

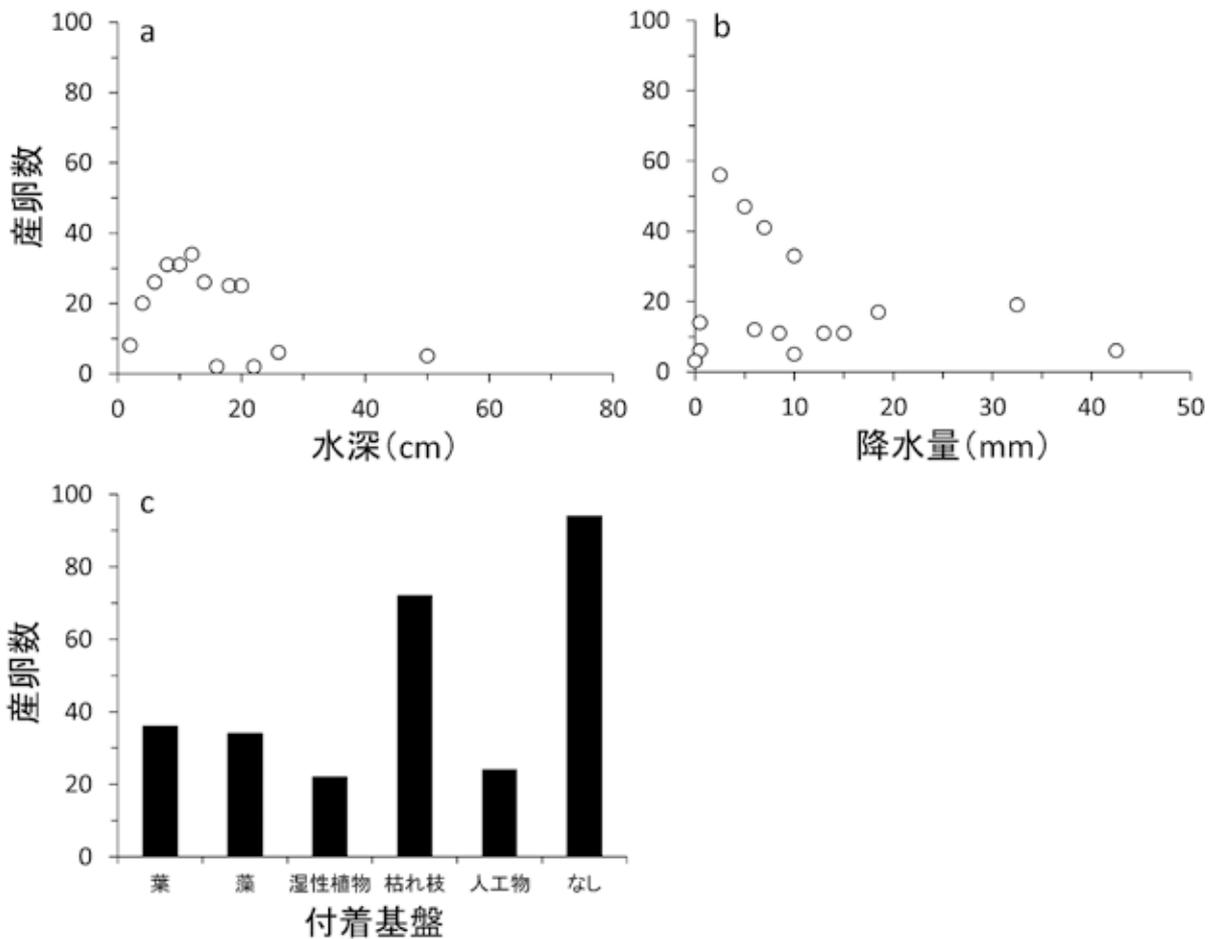


図4：産卵数と (a)：水深，(b)：4日間の降水量，(c)：付着基盤との関係。縦軸に産卵数を設定し，横軸に水深 (cm)，4日間の降水量 (mm)，付着基盤 (葉は落ち葉，藻は水生の藻類，湿性植物はイネ科の植物，枝は枯れ枝，人工物はビニール袋やパイプ等，なしは付着基盤がない場合を示す) を示している。

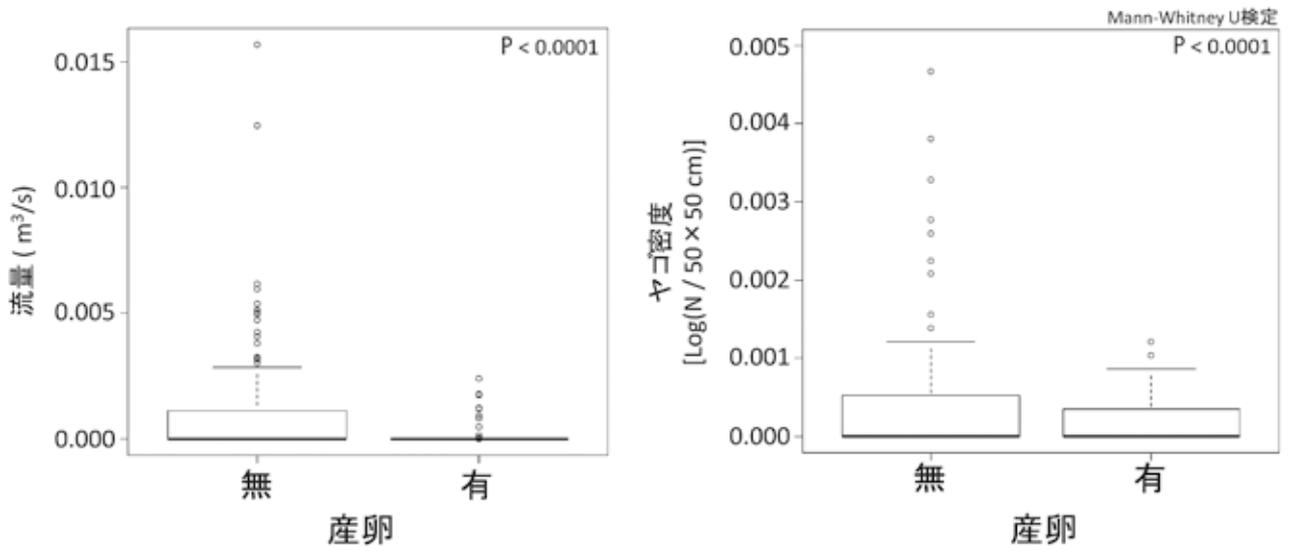


図5：GLMによる統計解析により選ばれた応答変数と産卵の有無との関係解析。表5で選ばれた応答変数に対する幼生の有無を示した。

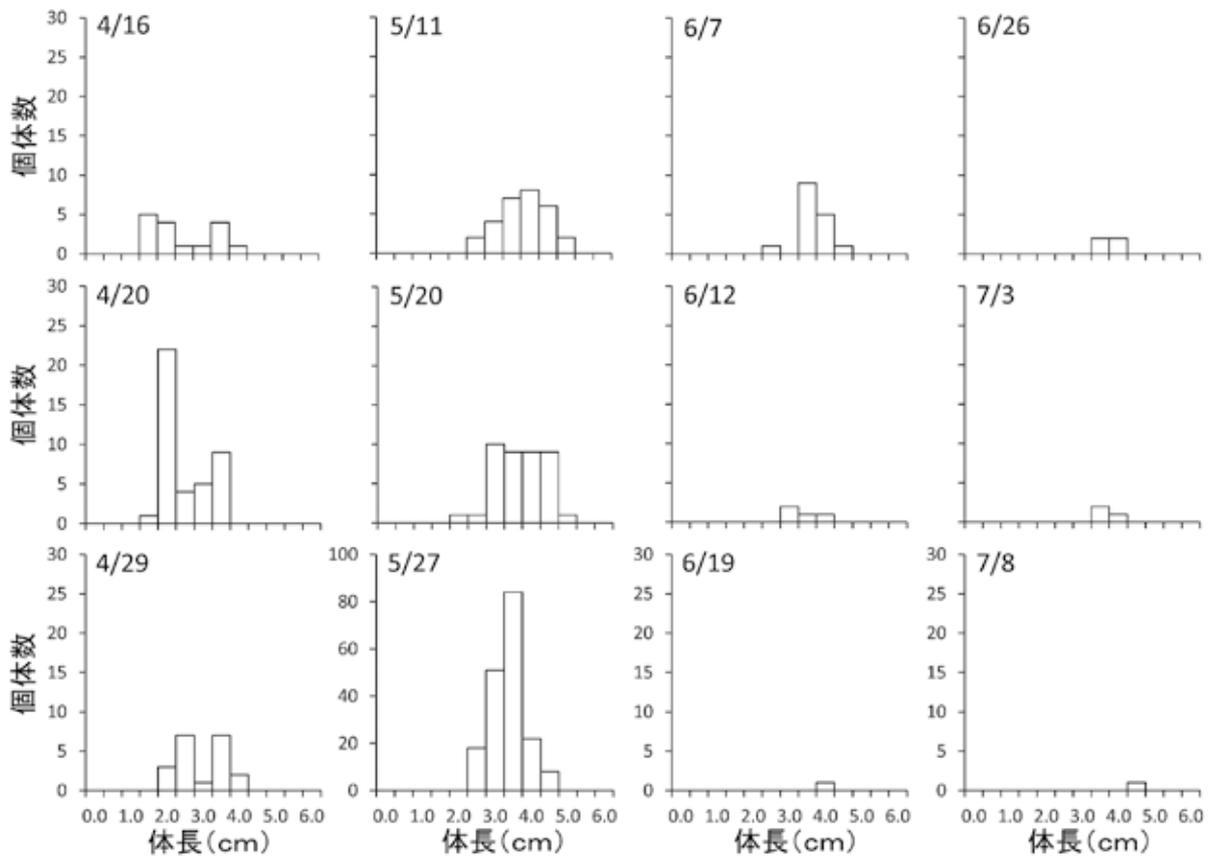


図6：2014年度産卵期におけるヤゴが同所的に生息していない産卵場所の幼生の個体数と体長。ヤゴがない2地点の幼生の総個体数と体長を示した。縦軸が個体数、横軸は体長を示す。

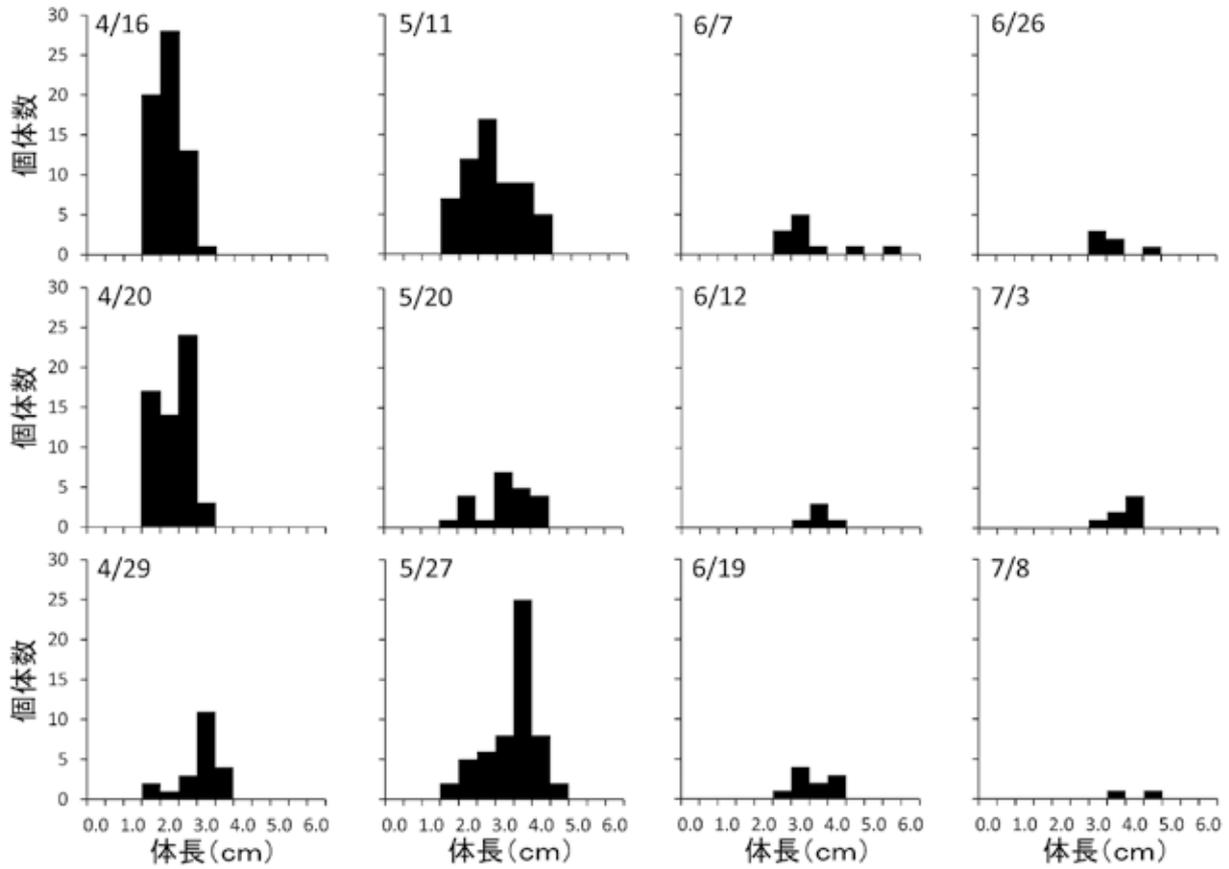


図7：2014年度産卵期におけるヤゴと同所的に生息する産卵場所の幼生の捕獲個体数と体長。ヤゴがいた10地点の幼生の総個体数と体長を示した。縦軸が個体数、横軸は体長を示す。

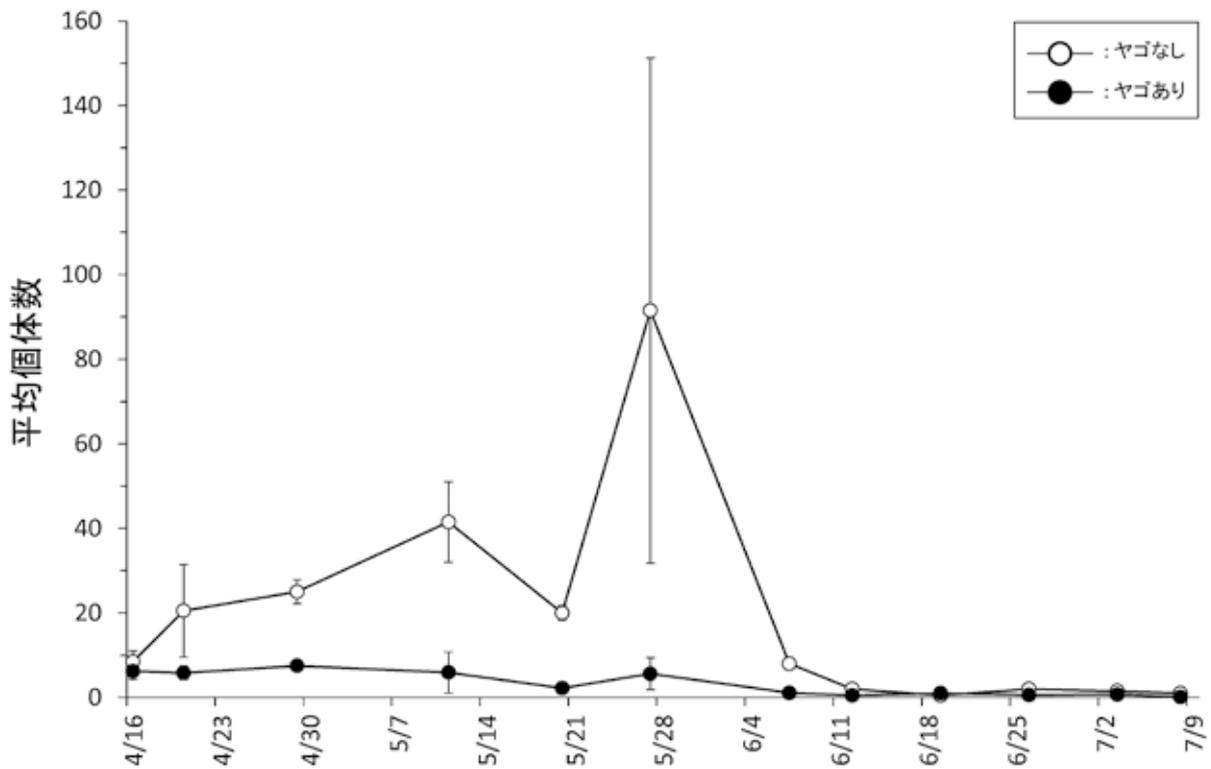


図8：2014年度産卵期におけるヤゴの有無に対する地点ごとの幼生の平均個体数。縦軸に1地点の平均個体数、横軸に時間を設定した。白丸の折れ線グラフはヤゴがいない地点、黒丸の折れ線グラフはヤゴがいた地点を示す。

表 1: 調査地の詳細

調査地点	繁殖地のタイプ	周辺植生(周囲30 m程度)	標高(m)	底質	周辺環境	水の供給源	備考
A-1	自然水路	竹林, ササ類	18.7	泥質, 砂質	山の集水により形成された水路	山の上流	藤原・池内(私信)
A-2	自然水路	ササ類, 草本植物	80.1	砂質	山中からの集水により形成された水路 山際にある	山の上流	藤原ら(2011)
A-3	自然水路	ササ類, 湿性植物(ヨシ等), シダ類	23.9	泥質	山から水が供給されている水路 休耕地で周囲が湿地帯	山の上流	藤原ら(2011)
A-4	自然水路	ササ類, 湿性植物(ヨシ等), アラビ群落, カシ	15.6	泥質	山の谷間に設けられた休耕地の会所畔 周辺は湿地帯	山の上流	藤原ら(2011)
A-5	自然水路	草本植物, ササ類, 湿性植物(ミズアオイ等), 水田	31.0	泥質	水田の水を排出する為に作られた水路 普段はツツウワジで堰き止められている	上流	藤原・池内(私信)
B-1	護岸水路	竹林, 人工林, 湿性植物	54.6	泥質	山中から水を農耕作地に供給する為に 設けられた護岸水路	山の上流	藤原・池内(私信)
B-2	護岸水路	ササ類	53.2	泥質, 砂質	農耕作地に水を供給する為に設けられた護岸水路	山の上流	藤原・池内(私信)
B-3	護岸水路	上流から下流にむけて 竹林, ササ類, 二次林, 草本植物, エノキ・カシ	29.3	泥質	本種の保護区の一つ(宅間保護区) 下流にため池がある 道路の脇にある護岸水路	山の上流	藤原ら(2011)
C-1	水溜り	果樹園, 二次林	50.8	粘土質	山の谷間に設けられた果樹園 集水域の中心に水溜りが形成されている	集水, 降水	藤原ら(2011)
C-2	水溜り	草本植物(イネ科), ササ類, 湿性植物	9.6	泥質	休耕地 樹冠層はほぼなく, 日光が当たりやすい	上流	藤原・池内(私信)
C-3	水溜り	ササ類, 人工林, カラタチ	31.8	泥質	畑の隅に掘られた水溜り 集水域の中心となるように形成	集水, 降水	藤原・池内(私信)
C-4	水溜り	ササ類, 人工林, 湿性植物, シダ類	56.8	粘土質	山中を切り開いた休耕地 人為的に保護の目的で掘られた水溜り	集水, 降水	特定非営利活動法人愛媛 生態系保全管理(2012)
C-5	水溜り	自然林, 水田	36.8	泥質	山際にある人為的に土嚢で囲まれている 水の排出先はため池	農耕作地の水路	藤原・池内(私信)
C-6	水溜り	二次林(アカマダシワ等), ササ類, シダ類	58.9	泥質	本種の保護区の一つ(片上保護区) 農耕作地への水の供給の為, 人為的に設けられた水溜り 側溝の通り道の水が溜まってできた	山の上流	藤原ら(2011)
D-1	護岸貯水槽	果樹園, 人工林	38.1	砂質	山中を切り開いた果樹園, 畑 集水域の中心となるように護岸貯水槽が形成	集水, 降水	藤原ら(2011)
D-2	護岸貯水槽	スギ, シダ類, 草本植物(イネ科)	24.3	泥質	休耕地 湿地帯に隣接した護岸貯水槽	集水, 降水	藤原ら(2011)
D-3	護岸貯水槽	ササ類	30.0	泥質	道路に隣接した護岸貯水槽	上流, 降水	藤原・池内(私信)
D-4	護岸貯水槽	水田, アカマダシワ, 草本植物, ササ類	35.0	泥質	水田に隣接した護岸貯水槽	降水	藤原・池内(私信)
D-5	護岸貯水槽	ササ類, ツル類, 草本植物, アカマダシワ・ウルシ	40.8	泥質	山中の道路に隣接した護岸貯水槽 野生の果樹があり, 休耕地	降水	藤原・池内(私信)

表2：2012年度－2014年度における繁殖地のモニタリング。各調査地点における繁殖地のタイプ、3年間の産卵の有無、人為的管理（保全活動や農耕作地の水環境の整備等）の有無を示す。産卵の有無は産卵が確認された場合が白丸、確認されなかった場合がバツとなる。黒丸がある地点は3年間で1回以上人為的管理が確認された地点を示す。

調査地点	繁殖地のタイプ	2012年度 繁殖期	2013年度 繁殖期	2014年度 繁殖期	人為的管理
A-1	自然水路	×	○	×	
A-2	自然水路	×	○	×	
A-3	自然水路	ND	○	×	
A-4	自然水路	○	○	○	●
A-5	自然水路	○	○	○	●
B-1	護岸水路	○	○	○	●
B-2	護岸水路	○	○	○	●
B-3	護岸水路	○	○	○	●
C-1	水溜り	○	○	○	●
C-2	水溜り	○	○	○	●
C-3	水溜り	○	○	○	●
C-4	水溜り	○	○	○	●
C-5	水溜り	○	○	×	●
C-6	水溜り	○	○	○	●
D-1	護岸貯水槽	○	○	○	●
D-2	護岸貯水槽	○	○	×	
D-3	護岸貯水槽	ND	×	×	
D-4	護岸貯水槽	ND	×	×	
D-5	護岸貯水槽	ND	○	○	

表3：2012年度－2014年度の繁殖地における繁殖地の消失要因。3年間の繁殖地の環境水枯渇回数と降水による土砂流入を示す。1年の間に各要因の生じた回数を示している。なお、枯渇のカッコ内は本種の卵囊及び幼生が水中に存在していた間に枯渇が生じた回数を示している。

	一年間の枯渇回数 (本種に影響があったサイト数)			土砂・流出の影響		
	2012年度	2013年度	2014年度	2012年度	2013年度	2014年度
自然水路 (n=5)	1 (1)	1 (1)	0 (0)	2	4	2
護岸水路 (n=3)	2 (0)	0 (0)	0 (0)	3	3	3
水溜り (n=6)	6 (4)	1 (0)	1 (0)	1	2	1
護岸貯水槽 (n=5)	2 (0)	9 (1)	4 (1)	0	0	0

表4：幼生と同所的に生息していた水生生物. 2014年度産卵期 2015年4月16日から7月23日においてカスミサンショウウオの幼生の生息場所に同所的に水生生物が出現した地点（黒色）を示す.

調査地点	繁殖地のタイプ	ニホンアカガエル幼生 <i>Rana japonica</i>	ウシガエル成体 <i>Rana catesbeiana</i>	ツチガエル幼生 <i>Rana rugosa</i>	オニヤンマ幼虫 <i>Anotogaster sieboldii</i>	ミルンヤンマ幼虫 <i>Planaeschna mimei</i>	サワガニ <i>Geothelphusa dehaani</i>	イシビル科 <i>Erythrodeltidae</i>	アメリカザリガニ <i>Procambarus clarkii</i>	スジエビ <i>Palaeomon pavidens</i>
A-1	自然水路									
A-2	自然水路									
A-3	自然水路									
A-4	自然水路									
A-5	自然水路									
B-1	護岸水路									
B-2	護岸水路									
B-3	護岸水路									
C-1	水溜り									
C-2	水溜り									
C-3	水溜り									
C-4	水溜り									
C-5	水溜り									
C-6	水溜り									
D-1	護岸貯水槽									
D-2	護岸貯水槽									
D-3	護岸貯水槽									
D-4	護岸貯水槽									
D-5	護岸貯水槽									
		ヨシノボリ稚魚 <i>Gobiidae</i>	ミズムシ <i>Asellus hilgendorfi</i>	カクツトビケラ科 <i>Lepidostomatidae</i>	トビケラ目 <i>Trichoptera</i>	ユスリカ幼虫 <i>Chironomidae</i>	ガフニナ科 <i>Pleuroceridae</i>	サカマキガイ <i>Physa acuta</i>	ニッポンヨコエビ <i>Gammarus nipponensis</i>	マンモムシ科 <i>Motonectidae</i>
A-1	自然水路									
A-2	自然水路									
A-3	自然水路									
A-4	自然水路									
A-5	自然水路									
B-1	護岸水路									
B-2	護岸水路									
B-3	護岸水路									
C-1	水溜り									
C-2	水溜り									
C-3	水溜り									
C-4	水溜り									
C-5	水溜り									
C-6	水溜り									
D-1	護岸貯水槽									
D-2	護岸貯水槽									
D-3	護岸貯水槽									
D-4	護岸貯水槽									
D-5	護岸貯水槽									

表5：GLMを用いた本種幼生の有無に関する要因解析の結果. 2014年度産卵期において本種の幼生の有無に影響を与える要因を算出した. 従属変数に幼生の有無, 応答変数に流量やヤゴ密度, 降水量, 最大水深が最適モデルに含まれ, 相対重要度から従属変数を説明するのに適した応答変数を示している.

	流量	ヤゴ密度	最大水深	降水量	df	AICc	Δ AICc	weight
Model	-0.00054	-451.40100			3	311.16	0.00	0.27
	-0.00063				2	311.29	0.13	0.25
	-0.00058		0.01161		3	312.46	1.30	0.14
	-0.00051	-429.74090	0.00976		4	312.60	1.44	0.13
	-0.00055	-456.23880		0.00390	4	313.02	1.86	0.11
	-0.00063			0.00381	3	313.15	1.99	0.10
相対重要度	1.00	0.51	0.27	0.21				