

石川県における絶滅危惧種ホクリクサンショウウオ (*Hynobius takedai*) の生息環境と生息適地の予測

大西 泰歩*¹ 柳井 清治*²

要 旨

石川県に生息する絶滅危惧種ホクリクサンショウウオの保全のため、1980～1990年代の分布データから生息環境の特徴を解析し、現在の生息地から MaxEnt モデルを用いて生息適地の予測を行った。過去の生息地データから、本種は同属のクロサンショウウオやヒダサンショウウオ、そして別属のハコネサンショウウオに比べて低標高、緩勾配、年降水量が少なく、年平均気温が高く、そして積雪深（3月）が少ない地域を好む傾向があった。ロジスティック回帰分析から、重要な生息環境要因として、最大傾斜、森林率、水田率、年降水量そして3月積雪深が選択された。この結果を元に MaxEnt モデルにより現在の生息適地を推定したところ、能登半島、特に羽咋市から中能登町にかけての丘陵地帯、七尾湾沿岸、そして加賀市の海岸地帯が抽出された。今後、里山と密接に結びついた生態的性質を持つ本種の保全のため、これらの地域の里山環境の保全と維持を行うことが重要となる。

キーワード：能登半島／ホクリクサンショウウオ／里山環境／MaxEnt／ロジスティック回帰分析

はじめに

石川県に生息する有尾目相は、全国的にみられるアカハライモリ (*Cynops pyrrhogaster*) に加え、山地には止水性のクロサンショウウオ (*Hynobius nigrescens*)、流水性のヒダサンショウウオ (*Hynobius kimurae*)、ハコネサンショウウオ (*Onychodactylus japonicus*) が低地においても広く分布しており、ホクリクサンショウウオ (*Hynobius takedai*) は能登地方に生息している（石川県両生類爬虫類研究会, 1996）。さらに、環境省 (2018) の絶滅危惧 I A 類に指定されているアベサンショウウオ (*Hynobius abei*) も、加賀西部の一部で分布が確認されている。

サンショウウオ類はその多くが絶滅の危機に瀕しているため、それらが必要とする生息環境を明らかにし、効率的な保全対策を行う必要がある。しかしサンショウウオの多くは山地や溪流・湿地を生息場としており、産卵期を除くと極めて発見するのが難しく、未だ分布に関する知見は少ない。またサンショウウオ類の調査や保全活動は地域研究者による個人単位で行われているが、対象種に対する豊富な知識とフィールドの経験や体力が必要なため、高齢化や人手不足により負担は大きく、後継者も乏しいのが現状である。

石川県のサンショウウオ類の中で、特筆すべきは

ホクリクサンショウウオである (図 1)。本種は 1971 年に羽咋市において発見され、1984 年に新種記載された小型のサンショウウオであり (宮崎・竹田, 2000; Matsui and Miyazaki, 1984)、石川県の絶滅危惧 I A 類に分類されている (石川県, 2020)。成体は体長 80～120 mm になり、2～3 月にかけて細流や湿地の水溜に産卵する止水性のサンショウウオである。

これまで、本種の生活史や繁殖期の生態 (田中, 1986・1987; 宮崎・竹田, 2000; 秋田, 2016) に関する研究が行われており、個体群の分布状況も調べられている (石川県両生類爬虫類研究会, 1996)。しかし幼生時期や、上陸した後の生態など基礎的知見が未だ不十分であり、特に分布や生息地に関しては未解明な部分も多い。

石川県内における本種の分布は、1980～1990 年代の調査によって 200 地点以上で確認されている (石川県両生類爬虫類研究会, 1996)。しかし近年の開発により、現在の分布は大きく変わっていることが推測される。本種の個体数も生息環境の人為的改変によって減少しており危機的な状況である。

そこで本種の絶滅を防ぐために、その生態的な特徴をあきらかにし、生息可能地域の推定を行う必要があると考えた。そのため、これまで記録されている 3 次メッシュの分布データを用いて、地理情報システム (GIS) により石川県内に生息する他 3 種との比較からその生息場の特徴を抽出した。そしてその

*¹ 京都大学大学院 地球環境学舎 (石川県立大学 生物資源環境学部 環境科学科 2018 年度卒業)

*² 石川県立大学 生物資源環境学部 環境科学科



図1 産卵期のホクリクサンショウウオ (左：成体、中央：雪解け時期の産卵場、右：スギの葉に産みつけられた卵塊 (図中矢印) (2017年3月羽咋市において柳井が撮影))

結果に基づき、Maximum Entropy Models (MaxEnt) を用い、より詳細な空間スケールで本種の生息の可能性が高い地域を抽出した。

1. 研究対象地

ホクリクサンショウウオの主たる生息場である能登地方の地形は、準平原 (半島北部に連なるなだらかな丘陵地帯)、呂知潟低地帯 (半島中央部に羽咋市から七尾市にかけて存する帯状の低地域) 及び宝達山 (標高 637m) を中心とする低い山地からなり、地域内には段丘地形が散在し、標高 100m 以下の土地は 50.6% を占めているが、傾斜が 3% 未満の土地は 14.2% に過ぎず、低平地は非常に乏しい (石川県・富山県, 2016)。能登地方を代表する植生としてはアカマツ (*Pinus densiflora*)、コナラ (*Quercus serrata*)、スギ (*Cryptomeria japonica*)、ヒノキアスナロ (*Thujaopsis dolabrata*、地元でアテと呼ばれる) などあげられる。

能登半島は日本海に大きく突き出しているため寒暖の季節風の影響を受けやすい上に、海洋の影響で比較的温暖である (石川県, 1999)。平均気温は年 13~14℃、最低気温はおよそ 3℃、最高気温はおよそ 26℃である。さらに日本海式気候に属するため石川県は全国でも有数の多降水量地域であり、能登地方でも年降水量は 2,100mm にもなる (気象庁, 2018)。

ホクリクサンショウウオの現地調査は口能登に位置する巴知地溝帯を境界に、北部と南部に分けて調査を行った。呂知地溝帯は東側の石動山系と西側の眉丈山系 (標高 100~200m) に挟まれ、羽咋市から七尾市まで約 25km、幅約 2~4km の低地帯 (標高 100m 以下) である。その北側は、標高 300m 以下の中能登丘陵が広がっている (石川県, 1999)。

呂知潟北側に沿って、本種のタイプ産地となる羽咋市、中能登町、志賀町、七尾市を調査地として選んだ。一方、呂知潟南部では宝達志水町を調査地として選定した。この地域の東部は宝達山丘陵地、中

央部は子浦川、長者川、相見川、宝達川、前田川流域に広がる扇状地、西部は日本海沿いの砂丘地の地形を有し、とくに、地域の南東部には能登半島最高峰の宝達山 (標高 637m) が位置している。山林が総面積の 2,138ha (45.0%) を占めており、山と川と海が接近した地域となっている。

2. 研究方法

石川県が 1996 年に発行した生息データ (3 次メッシュ) (石川県両生類爬虫類研究会, 1996) を基に、ホクリクサンショウウオ (134 箇所)、クロサンショウウオ (70 箇所)、ヒダサンショウウオ (35 箇所) そしてハコネサンショウウオ (21 箇所) の県全域の生息地分布図を作成した (重複は除く)。この際、分布の記載のあった 3 次メッシュをポイントデータに変換し、それを ArcGIS のカーネル密度変換ツールを用いて単位面積 (km²) 当たりの密度ラスタに変換し分布図を作成した。

次に県全域の 3 次メッシュ (4500 メッシュ) に記載されている 3 タイプの環境情報 (地形、災害・防災、土地利用) を収集し、これらのテーブル結合を行い一つの環境情報とし、さらに前述のサンショウウオ 4 種の 3 次メッシュの在情報とリンクさせた。その際、基本的な標高、気候値データ、土地利用データは、表 1 に示す情報源からダウンロードして解析に用いた。標高値は平均標高、傾斜度は最大傾斜とし、気候データは年平均気温と年降水量、ホクリクサンショウウオの産卵期である 3 月の積雪深、土地利用情報として森林率、水田率そして住宅率を用いた。

その後属性テーブルをテキストデータとしてエクスポートし、csv ファイルとして保存した。そのデータを R version 3.3.0 (R Core Team, 2016) に読み込み、種ごとの平均値と標準偏差を求めるとともに、一元配置分散分析を行い、種間に統計的に有意差があるかを検定した後、有意差がある場合 Tukey-Kramer 法による多重比較を行った。

表 1 生息地解析に用いた環境変数

生息データと解析	要素	データ入手元	データ形式	作成年度	URL	環境変数
1980～1990年代の生息地(3次メッシュ)の環境変数	地形	国土交通省国土政策局 国土数値情報(標高・傾斜度メッシュ)	3次メッシュshape ファイル	1981	http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/gml/datalist/KsjTmplt-G04-a.html	平均標高 最大傾斜
	災害・防災	国土交通省国土政策局 国土数値情報(気候値メッシュ)	3次メッシュshape ファイル	1987	http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/gmlold/meta/ksjshpgml-G05.html	年降水量 年平均気温 3月積雪深
	土地利用	国土交通省国土政策局 国土数値情報(土地利用3次メッシュ)	3次メッシュshape ファイル	1991	http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/gml/datalist/KsjTmplt-G02.html	水田率 森林率 住宅率
2018年の在データを用いたMaxEntモデルによる解析	地形	国土地理院基盤地図情報数値標高モデル(10mメッシュ)	ポイントshape ファイル	2016	https://fgd.gsi.go.jp/download/mapGis.php?tab=dem	平均傾斜 地上開度
	気象	国土交通省国土政策局 国土数値情報(平年値(気候メッシュ))	3次メッシュshape ファイル	2011	https://nlftp.mlit.go.jp/ksj/gml/datalist/KsjTmplt-G02.html	3月積雪深 年降水量
	植生	環境省自然環境調査Web-GIS 植生調査(1/25,000縮尺)第6～7回	ポリゴンShape ファイル	1999～2013	http://gis.biodic.go.jp/BiodicWebGIS/Questionnaires?kind=vg67&filename=vg67.17.zip	水田雑草群落からの距離 コナラ群落からの距離 アカマツ群落からの距離

次にホクリクサンショウウオについては、生息情報の有無を目的変数、上記の環境情報(平均標高、最大傾斜、年降水量、年平均気温、3月の積雪深、森林率、水田率、住宅率)を説明変数とし、StepAIC法によるロジスティック回帰分析を行い、本種の分布に与える主要な環境要因を3次メッシュレベルで抽出した。この際、ホクリクサンショウウオが確認されなかった大多数のメッシュを不在メッシュとしてみなし、ArcGIS10.5のランダムポイント作成機能を用いて、不在メッシュの数が在メッシュ(134箇所)の5倍程度になるようメッシュ数を調整(631箇所)して解析を行った。

次にMaxEntモデルにより、抽出した環境要因をラスタ化し、生息適地の予測を行った。MaxEntとは、アメリカ自然史博物館Phillipsらによって2006年に作られた生物種の分布予測モデルである(Phillips et al., 2006)。ロジスティック回帰モデルは在・不在データを用いて生息地分布モデルを作成するに対して、MaxEntは在データのみから最大エントロピー原理(Maximum-Entropy Approach)により計算を行う。サンショウウオのように不在を確認することが難しい生物に対して、高精度に推測を行うことができ(草野, 2016)、これまで渡邊ほか(2015)によるイシヅチサンショウウオ、阿部(2017)によるトウキョウサンショウウオに分布予測の研究で用いられている。

本種についても、1996年までは過去の分布情報が記録されているが、近年の分布情報に関する調査報告は少ない。1990年代の調査以降すでに20年以上経過し、気象や土地利用、そして植生などが変化し、生息場所が大きく変わっている可能性もある。そこで、現在の限られた在情報を元に、環境変数を最新の情報としてMaxentを実行し、本種が生息し

ている可能性の高い場所を予測した。その際、草野(2016)を参考に、反復実行タイプをBootstrap、反復回数を100回として実行した。

サンプルデータとして、2018年にGPSで現地を計測した羽咋市、志賀町、七尾市および宝達志水町の15地点を入力し、UTM53系のx、y座標をcsvファイルとして整理し、MaxEntのSamples欄に読み込んだ。

次に環境情報として、前述のロジスティック回帰分析結果を参考に7つのデータを選び、空間スケールを100mとした。まずArcGIS10.5のSpatial Analystを用いて、基盤地図情報から石川県全域の10mメッシュのポイントデータをダウンロードし、内挿法で10mメッシュのDEMを作成した。このDEMからSurfaceツールを用いて斜面傾斜を計算し、100mメッシュにリサンプルを行った後、ASCIIファイルに変換した。

また地形の凹凸を表現する指標として地上開度(横山ほか1999)が提案されており、これは山頂や尾根では大きな値をとり、窪地や谷底では小さい。開度の計算はフリーソフトのSaga GIS(Conrad et al, 2015)のMorphometric Protection Indexツールを用いて、前述のDEMから地上開度を作成して100mのセルサイズにリサンプル後、ASCIIファイルに変換した。

気象値である年降水量、3月の積雪量については国土数値情報気象3次メッシュデータを基に作成を行った(表1)。3次メッシュをポイントデータに変換し、そのデータに両気象データの空間結合を行った。次に内挿法を用いてポイントデータを100mセルのラスタデータに変換し、これをASCIIファイルに変換した。

さらにサンショウウオの分布と関連性が強かった

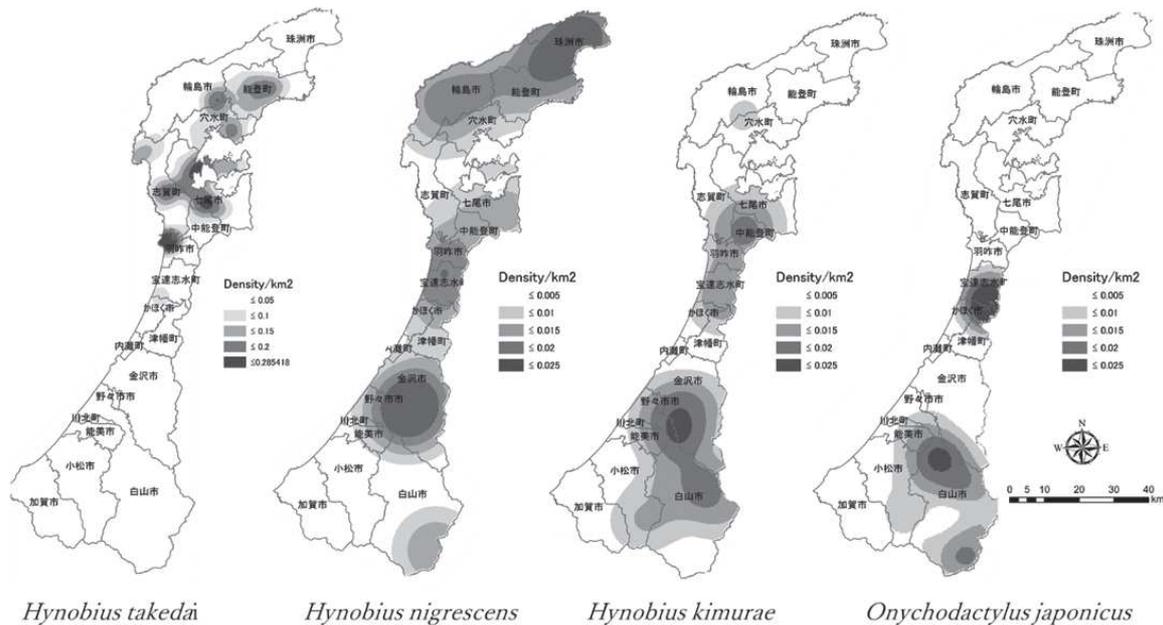


図2 石川県に生息するサンショウウオ類4種の1980~1990年代の分布
(石川県両生類・爬虫類研究会(1996)を基に作成)

水田率と森林率については、より細かい記載がある環境省の自然環境 Web-GIS、第6-7回植生図を元に作成した。まず石川県全域の2.5万分の1植生図をダウンロードし、マージ、ディゾルブを行い、県全域の植生図を作成した。次に能登の景観要素として重要な水田雑草群落、アカマツ群落、コナラ群落を選定し、これらのポリゴンを植生図から抽出し、距離ツール(ユークリッド距離)を用いて、それぞれのポリゴンからの距離(m)を計算し、同様に100mサイズのASCIIファイルに変換を行った。環境変数は事前に、説明変数間に多重共線性に問題が無いかを確認した。

3. 結果

(1) 過去(1980~1990年代)の生息地の解析

1980~1990年代、本県のサンショウウオ4種の生息分布域として、ホクリクサンショウウオは宝達志水町より北の能登半島全域、特に羽咋市、志賀町、中能登町、七尾市、穴水町そして能登町にかけて密に分布が報告されている。それに対し、ハコネサンショウウオは宝達志水町と白山市、白山山系、ヒダサンショウウオは中能登町から南の白山山系、そしてクロサンショウウオは、小松市、加賀市を除く加賀・能登地域全体に分布が確認されていた(図2)。

環境要因ごとに4種の分布するメッシュの平均値を表2に示した。平均標高に関してはハコネサンショウウオが最も高い標高で出現し(平均601m)、次いでヒダサンショウウオ(411m)、クロサンショウウオ(274m)、そしてホクリクサンショウウオが最も低かった(78m)。斜面最大傾斜は平均標高と同

じ傾向であり、ハコネサンショウウオ、ヒダサンショウウオが26°以上の険しい地形に出現するのに対して、ホクリクサンショウウオ、クロサンショウウオは10~18°の比較的緩やかな地形で見られる。年降水量に関しても同様で、ハコネサンショウウオ、ヒダサンショウウオは年降水量が3,000mm前後の多雨地域に出現するのに対して、ホクリクサンショウウオ、クロサンショウウオは2,300~2,600mmのやや少ない地域となっている。

年平均気温はホクリクサンショウウオ、クロサンショウウオが12.0℃以上の比較的高い場所であるが、ハコネサンショウウオ、ヒダサンショウウオは11.4℃以下のやや低い場所である。産卵と関連性の高い3月期の積雪深に関しても、ハコネサンショウウオ、ヒダサンショウウオは100cmを超える多雪地帯に分布しているが、クロサンショウウオは83cm、そしてホクリクサンショウウオは他の3種と大きく異なり37cmと少なかった。土地利用に関しても水田率が低い場所にハコネサンショウウオ・ヒダサンショウウオが分布する(3%以下)に対して、ホクリクサンショウウオ・クロサンショウウオは13%以上であり、特にホクリクサンショウウオの割合が高かった。森林率に関しては逆にホクリク・クロサンショウウオが60%台なのに対しハコネ・ヒダサンショウウオは90%近かった。最後に住宅率に関してはクロ・ホクリクサンショウウオがやや高かったが、他2種と有意差は見られなかった。

ホクリクサンショウウオについて、在・不在データを基に変数選択によるロジスティック回帰分析を行い、選択された環境要因を表3に示した。その要

表2 サンショウウオ科4種の生息環境の比較 (平均値±標準偏差)

環境要因	ホクリクサンショウウオ	クロサンショウウオ	ヒダサンショウウオ	ハコネサンショウウオ
平均標高(m)	77.8±72.6 ^a	273.5±511.9 ^b	410.6±347.4 ^b	600.7±537.1 ^c
最大傾斜(°)	10.4±5.6 ^a	17.9±7.8 ^b	25.8±8.6 ^c	31.2±6.6 ^d
年降水量(mm)	2300.8±235.6 ^a	2573.6±335.1 ^b	2975.8±399.6 ^c	3088.5±360.0 ^c
年平均気温(°C)	13.0±0.9 ^a	12.0±2.5 ^b	11.4±0.2 ^b	10.1±2.6 ^c
3月積雪(cm)	37.1±34.7 ^a	82.6±83.2 ^b	114.9±51.5 ^c	155.6±69.1 ^d
水田率(%)	18.7±15.0 ^a	13.1±11.7 ^b	3.0±6.0 ^c	2.1±4.2 ^c
森林率(%)	63.7±24.1 ^a	69.4±21.7 ^a	88.9±13.6 ^b	86.5±18.5 ^b
住宅率(%)	3.1±4.3	3.1±8.4	2.9±8.8	1.9±5.7

同じ行の異なる肩付きのアルファベットは多重比較検定 (Tukey-Klammer 法) による有意差 ($p < 0.05$) があることを意味する

表3 ロジスティック回帰により選択された環境要因 (ホクリクサンショウウオ)

説明変数	Estimate	Std Error	Z Value	Pr
(Intercept)	6.881	1.295	5.314	0.000 ***
最大傾斜	-0.111	0.024	-4.654	0.000 ***
水田率	0.015	0.007	2.031	0.042 *
森林率	0.028	0.006	4.656	0.000 ***
3月積雪	0.011	0.004	2.555	0.011 *
年降水量	-0.004	0.001	-6.515	0.000 ***

***: $p < 0.001$, *: $p < 0.05$

因として5つが選択され、そのうち、最大傾斜、年降水量がマイナス、そして森林率、水田率、3月の積雪がプラスであり、モデルの当てはまりを示すAUCは0.612と低かった。

(2) MaxEnt を用いた生息適地の予測結果

MaxEnt を用いた解析を行った結果、得られたROCカーブを図3に示す。縦軸には、在データの内、正しく予測された割合 (感度)、横軸には不在データの内、間違っ在と予測された割合 (偽陽性) が示してある。ROC 曲線の下側の面積がAUCで、AUCが1に近いほど、良いモデルということになる。トレーニングデータはx軸が0から急激に立ち上がり、AUCが0.947となった。ロジスティック回帰分析によるAUC値を比べると適合性が改善されている。

MaxEnt 解析結果に基づいた本種の分布確率を図4に示す。ここでは分布確率を低中高の3段階で示し、図中の濃い塗りつぶしほど確率が高いエリアであることを示している。確率の高い地域として、能登半島、特に中能登地域が上げられ、能登半島の内浦湾海岸に沿っても分布している。さらに宝達志水町に沿った山岳地帯や、能美市、小松市、加賀市周辺も分布する可能性がある。

表4には環境変数の寄与率と Permutation Importance を示した。寄与率では3月の積雪が最も高く(73.1%)、次いでコナラ群落からの距離(16%)、平均傾斜(4.4%) などとなっている。また機械学習

で変数の重要性を評価する Permutation Importance でも3月積雪(38.7%)、そして平均傾斜(21.3%) などとなっている。図5に示した環境変数のレスポンスカーブは、3月積雪深、コナラ・アカマツ群落からの距離とも0が最も高く、値が大きくなるにつれて急激に減少する。斜面傾斜は5°をピークとし、それより値が大きくなるにつれて急激に減少という異なった傾向が見られた。

4. 考察

(1) ホクリクサンショウウオの生息環境の特徴

本研究では、サンショウウオ科のハコネサンショウウオ、ヒダサンショウウオ、ホクリクサンショウウオ、クロサンショウウオについて、各自然環境要因での生息範囲を検討した。幼生が使用するのは、ハコネサンショウウオやヒダサンショウウオは流水、ホクリクサンショウウオやクロサンショウウオは止水環境を利用する(早瀬・山根, 1989)。さらには、ハコネサンショウウオやヒダサンショウウオは繁殖期に岩盤のすき間の湧き水の奥や伏流水の出る岩が重なった奥など、地下の水が流れる岩々の間隙を利用することが知られている(高田ら, 2011)。

平均標高と最大傾斜について、ハコネサンショウウオが最も高い標高と険しい地形で出現し、次いでヒダサンショウウオ、クロサンショウウオ、そしてホクリクサンショウウオであった。ヒダサンショウウオとハコネサンショウウオの棲み分けについて、

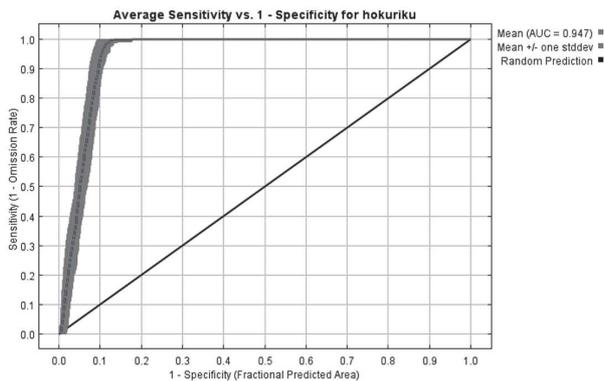


図3 MaxEntモデルによるROC解析結果

草野ら（2001）は東京都奥多摩地域では、ヒダサンショウウオの下限は標高280～1200mとハコネサンショウウオは500～1400mで前者が200m以上低い場所まで生息し、その要因として高温に対する抵抗性を挙げている。このデータと比較すると、石川県における両種の分布は標高の上限が500m以上低いが、2種の相対的な関係は同様である。止水性のホクリク・クロサンショウウオ2種についても、利用している標高と傾斜が異なることが明らかとなった。

年降水量についてはハコネサンショウウオ、ヒダサンショウウオは年降水量が3,000mm、ホクリクサンショウウオ、クロサンショウウオは2,500m前後であった。全国的に降水量の多いといわれる石川県では年間降水量が約2,100mm（輪島）であることから、かなり湿潤な環境を利用していることがわかる。さらに、年降水量で流水性と止水性サンショウウオ間で差が見られた。これは、幼生が利用する環境中の水量を反映していると考えられる。ホクリクサンショウウオにとって産卵は雪解けの進んだ湿地などで産卵している（秋田，2016）ことから、3月の積雪は産卵環境を見る上で重要な指標とみられる。年平均気温に注目すると、ホクリクサンショウウオが他の3種に比べて最も温暖な場所に生息している。以上のことから、今回分析対象とした4種は標高、傾斜、気温、降水量で、細かく棲み分けが行われているといえる。

次に土地利用に着目すると、相対的にホクリクサ

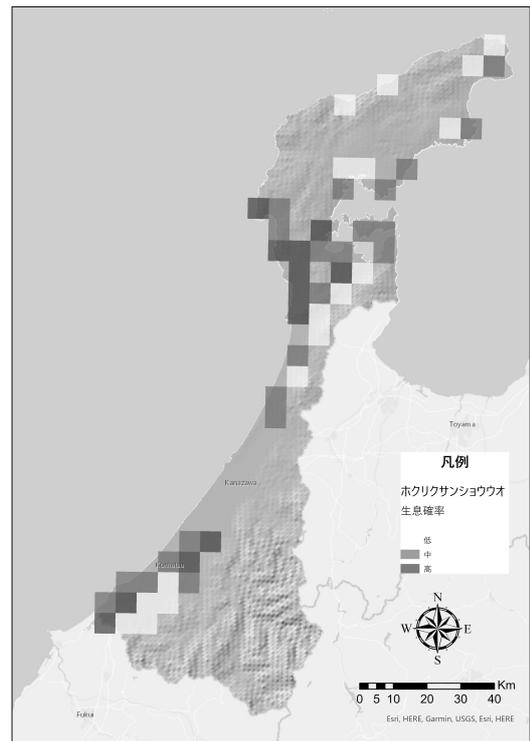


図4 MaxEntモデルによるホクリクサンショウウオ生息地の予測

ンショウウオでは森林率は平均63.7%と低く、水田率は18.7%と高く、そして住宅率も3.1%と高かった。これは森林、水田、住宅が適度に混在する環境を好む傾向があり、他3種と比較しても本種は人が住む環境から近い環境に生息する、里山を代表する生物であるといえる。

そしてロジスティック回帰分析の結果から、ホクリクサンショウウオの生息環境について、選択された要因は最大傾斜、年降水量、3月積雪、森林率そして水田率であった。しかしモデルの適合性を示すAUC値は0.61と低く、必ずしも適地を判別できるモデルとはなっていなかった。この理由としては、環境情報は3次メッシュの中には様々な環境を平均化したものであり、不在としたメッシュも確認されなかつただけで実際生息していた可能性もあるためと考えられる。したがって3次メッシュレベルの解析では生息場所の大まかな傾向は把握できて、予

表4 環境変数の寄与率と Permutation Importance

環境変数	寄与率(%)	Permutation importance(%)
3月積雪(cm)	73.1	38.7
コナラ群落からの距離(m)	16	6.7
アカマツ群落からの距離(m)	4.3	6.4
平均傾斜(°)	4.4	41.1
地上開度	1.1	1.9
年降水量(mm)	0.7	1.6
水田雑草群落からの距離(m)	0.7	3.7

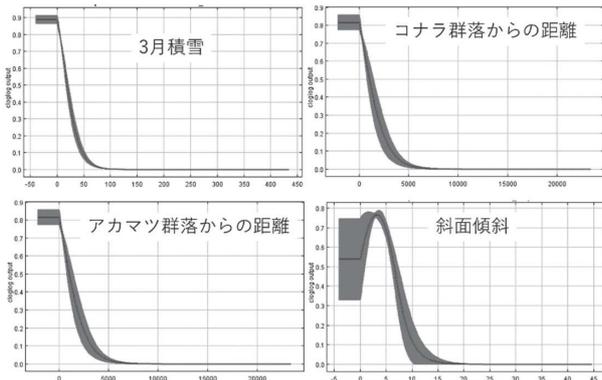


図5 主要な環境変数のレスポンスカーブ

測につなげることが難しいという問題点があるといえよう。

(2) MaxEnt による生息適地解析

MaxEnt による生息適地解析の結果、石川県のホクリクサンショウウオの生息適地を示すことができた。在データの値は 15 地点であったが、トレーニングデータによる AUC 値は 0.947 と高かった。またロジスティック回帰分析と比較しても、セルサイズ 100m で精度が高い予測モデルであるといえよう。

重要な環境要因として、その寄与率から、3 月積雪やコナラ・アカマツ群落からの距離、斜面傾斜が重要な要因として抽出された。3 月積雪は、前節で述べた通り、ホクリクサンショウウオの産卵期と卵囊内で成長、そして孵化する時期に当たり（高橋，2008）、この時の気象条件特に積雪量が重要であることが示された。過去のデータから見てもホクリクサンショウウオの産卵場の積雪は平均 37cm と寡雪地帯であり、産卵期が早い。産卵が遅いヒダサンショウウオやハコネサンショウウオを比較して、この時期の積雪深が本種の分布を特徴づける要因となっている。

植生に関しては、自然林伐採後の代償植生である、コナラ、アカマツ群落からの距離が小さいことが重要な要因であった。これらの植生は伐採後に成立した二次的植生であり、古くからの人為的な開発行為と密接に結びついていると考えられる。近年アカマツ林は松くい虫などにより枯死が発生し、コナラなど落葉樹などに置き換わりつつある。したがって本種は人手が入った 2 次林的な環境を好んでいると見たほうが妥当である。植生が具体的にどのように本種の生息環境と結びついているかは、歴史的な環境変化を含めて今後さらに検討する必要がある。

生息確率が高い地域としては、中能登地域（羽咋市、志賀町、七尾市中島町、能登島）が示された。過去の生息地を照らし合わせてみても、こうした場所は MaxEnt でも本種が生息する確率が高い場所と

して示される。また穴水町にも高密度の生息地があったが、この場所も中程度の予測範囲に含まれていた。さらに既知の本種の分布域から外れるが、能美市の丘陵や加賀市海岸地帯にもポテンシャルの高い場所が示された。この地域の一部はアベサンショウウオの生息地と重なっている。アベサンショウウオの生態はホクリクサンショウウオと類似しており、産卵場（標高 35～150m）は二次林に接した休耕田脇の水路、沢筋の湿地で、いずれも緩やかな流れがあるとされており（宮崎ほか，2011）、調査により両種の生息域がさらに拡大する可能性がある。

一方、課題として挙げられるのが MaxEnt での生息適地解析の「偽陰性」についてである。1980～1990 年代には奥能登地域内陸部（輪島市、穴水町、能登町）でも本種の分布が報告されている（図 2）が、MaxEnt の結果（図 4）では、該当地域では本種の生息可能性は低いと判定された。実際に本種が過去に生息していた、もしくは現在も生息している地域について確率が低い結果となった原因は、解析にデータとして使用した地点数が 15 地点と少数であり、その範囲は羽咋市、志賀町、七尾市および宝達志水町と、本種が分布している地域の一部に限られておりサンプリングバイアスが生じたためであると考えられる。

生物の分布推測モデルにおけるサンプリングバイアスは近年注目されており、バイアスの影響を低減させるモデリング手法も研究が進められている（Phillips et al. 2009; Syfert et al. 2013; Kramer-Schadt et al. 2013）。今後、より正確な結果を得るために、MaxEnt での解析においてサンプリングバイアスの影響を抑えるモデル手法の検討や、解析に使用する生息確認地点についてその数を増やし、本種の生息範囲を可能な限り網羅した生息地情報を用い解析を行う必要がある。

(3) ホクリクサンショウウオの保全に向けて

本種は、丘陵地や山麓部にある二次林縁の小池、二次林縁に接した水路の溝、林道の側溝など湧水のたまっている日当たりのよい場所に産卵する（宮崎・竹田，2000）。そのような環境は農業活動により日常的に整備された里山景観である。今回の解析でも本種が里山景観をよく利用することが示唆され、生息地として能登地方の里山環境を保全する重要性を示すことができた。

しかし、現在の能登地方では急激に過疎化が進み耕作放棄地も増えてしまったため、本種の生息地は劣化し、個体数を減らしている。そのため、現在農業活動が行われていない地域では、人の手による生息環境の整備と管理が必要である。本種の保護活動において、羽咋市や宝達志水町では産卵場の維持管

理が積極的に行われ（竹田, 1994; 秋田, 2010a・2010b）現在でも地域の研究者が中核となり本種の調査・保護活動を続けている。今回得られた結果は、生態などの基礎的知見や分布に関する詳細な情報が乏しい本種については、本種の分布解明の端緒となるだけでなく、自治体や民間企業、環境保護団体などが本種の保全対策を講じるうえで有用な情報となると考えられる。

生息適地解析から本種が生息する可能性が高いと示唆されたエリアのうち、羽咋市北西部や志賀町南部は県の主要道路である「のと里山海道」が開通している。のと里山海道付近については、本種の分布の把握と保護対策は喫緊の課題である。現在本種の生息が確認されている地点だけでなく、可能な限り過去に生息が確認されていたが現在は不明な地域、未だ報告されていない潜在的な生息地に配慮した環境保護対策が求められる。

本研究によって本種の分布や本種が利用する環境要因を改めて明らかにしたことは、今後本種の保全活動を行っていくための大きな一歩となる。この研究が本種についての基礎的知見の蓄積、さらには保護策についての議論がさらに発展していく起点になれば幸いである。

謝辞

本研究を進めるにあたり、羽咋市の架谷成美氏、宝達志水町の秋田喜憲氏からは本種に関する貴重な資料や情報を頂いた。また石川県立大学環境科学科流域環境学研究室荒川裕亮氏をはじめ、院生・学生諸氏には現地調査と分析で協力いただいた。記して謝意を表す。

引用文献

阿部聖哉. 2017. 自然環境保全基礎調査データを用いた種分布モデルの計画段階環境配慮書への適用可能性—トウキョウサンショウウオを対象としたケーススタディ—. 環境アセス学会誌. 15 : 60-70.

秋田喜憲. 2010a. ホクリクサンショウウオの移植. 爬虫両棲類学会報. 1 : 22-30.

秋田喜憲. 2010b. ホクリクサンショウウオの幼生の成長. 爬虫両棲類学会報. 2 : 113-120.

秋田喜憲. 2016. 石川県宝達山山麓のホクリクサンショウウオ 1. 繁殖生態. 両生類誌. 29 : 5-19.

Conrad, O., Bechtel, B., Bock, M., Dietrich, H., Fischer, E., Gerlitz, L., Wehberg, J., Wichmann, V., and Böhner, J. (2015): System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4, Geosci. Model Dev., 8, 1991-2007, doi:10.5194/gmd-8-1991-2015. 2020/8/15参照.

早瀬長利・山根爽一. 1989. 日本産サンショウウオ科

(Hynobiidae)サンショウウオの生息環境と繁殖様式. 茨城大学教育学部紀要 自然科学. 38: 85-102.

石川県. 1999. 新版 石川の動植物. 石川県環境安全部 自然保護課.

石川県. 2020. いしかわレッドデータブック動物編2020 3. 両生爬虫類 <https://www.pref.ishikawa.lg.jp/sizen/reddata/rdb2020/documents/04_rdb2020_doubutu_3-ryouseihatyurui_83-91.pdf> 2020/8/15参照.

石川県・富山県. “能登地域半島振興計画” 2016 <<http://www.pref.ishikawa.lg.jp/shinkou/hantou/documents/keikaku2015.pdf>> 2018/12/22参照.

石川県両生類爬虫類研究会. 1996. 石川県の自然環境シリーズ 石川県の両生・爬虫類. 石川県 : 1-12.

環境省. 2018. 環境省レッドリスト2018 <https://www.env.go.jp/nature/kisho/hozen/redlist/RL2018_5_180604.pdf> 2018/12/20参照.

気象庁. 過去の気象データ検索. 輪島 平年値(年・月ごとの値). <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/nml_sfc_ym.php?prec_no=56&block_no=47600&year=&month=&day=&view=>> 2018/12/21参照.

Kramer-Schadt S, Niedballa J, Pilgrim JD, Schröder B, Lindenborn J, et al., 2013, The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. Divers Distrib. 19: 1366-1379.

草野保. 2016. 種分布モデリングによるトウキョウサンショウウオの好適生息環境の予測 (特集 日本における希少有尾類の保全活動). 爬虫両棲類学会報. 2016(2):135-46.

草野保・植田健仁・初芝伸吾. 2001. 東京都におけるヒダサンショウウオとハコネサンショウウオの生息分布. 爬虫両棲類学会報: 1-7.

Matsui, T. and K. Miazaki. 1984. *Hynobius takedai* (Amphibia, Urodela), a new species of salamander from Japan. Zool. Sci. 1: 665-671.

宮崎光二・竹田敏夫. 2000. ホクリクサンショウウオ. 両生類誌. 4:18-22

宮崎光二・石原一彦・野田英樹・松村初男・山本邦彦. 2011. 石川県産アベサンショウウオの生活史. 石川県立自然史資料館研究報告. 1:1-13.

Phillips, S.J., Anderson, R. P. and Schapire R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling 190 : 231-259.

R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <<https://www.R-project.org/>> 2018/12/22参照.

Syfert, M.M., Smith, M.J. and Coomes, D.A. 2013. The effects of sampling bias and model complexity on the predictive performance of MaxEnt species distribution models. PLoS

- ONE. 8. e55158.
- 高田榮一・大谷勉. 2011. 原色爬虫類両棲類検索図鑑. 北隆館.
- 高橋久. 2008. ホクリクサンショウウオの陸上の生息場所と産卵期の移動. 両生類誌. 17: 19-24.
- 竹田俊雄. 1994. ホクリクサンショウウオ増殖池の経過報告書. 羽咋市教育委員会.
- 田中清裕. 1986. 繁殖期におけるホクリクサンショウウオの縄張り行動. 爬虫両棲類学雑誌. 11 (4): 173-181.
- 田中清裕. 1987. 繁殖期におけるホクリクサンショウウオ雄の体の大きさと縄張り形成. 爬虫両棲類学雑誌. 12 (2): 45-49.
- 渡邊礼雄・井上光也・比嘉基紀・加藤元海. 2015. 四国におけるイシヅチサンショウウオの生息環境と生息適地の予測. 黒潮圏科学. 8: 126-135.
- 横山隆三・白沢道生・菊池祐. 1999. 開度による地形特徴の表示. 写真測量とリモートセンシング. 38(4):26-34.

Prediction of the Habitat Distribution of the Endangered Salamander (*Hynobius takedai*) in Ishikawa Prefecture, Japan

Onishi, Yasuho (Department of Environmental Sciences, Ishikawa Prefectural University, Graduated in fiscal 2018/
Graduate school of Earth Environmental Sciences, Kyoto University)

Yanai, Seiji (Department of Environmental Sciences, Ishikawa Prefectural University)

Abstract

Here, we aimed to predict the habitat distribution of an endangered salamander, *Hynobius takedai*, in Ishikawa Prefecture, by building GIS and MaxEnt models using habitat data from the 1980s and 1990s. Compared with two congeners (*H. nigrescens* and *H. kimurae*) and *Onchodactylus japonicus*, the historical distribution of *H. takedai* was associated with lower elevation, more gentle slopes, lower annual rainfall, higher annual accumulated temperature, and shallow spring snow depths. *H. takedai* showed a preference for areas with a lower proportion of forest and higher proportion of rice paddies. *H. takedai* appeared to prefer swampy sites near villages in rural regions, i.e., satoyama landscapes. In logistic regression analysis, maximum slope, proportion of forest area, annual precipitation, March snow depth, and proportion of rice paddy area were important factors for predicting *H. takedai* occurrence. Based on these factors, we determined the amount of potential habitat available to this species in Ishikawa using a MaxEnt model, and found that highly suitable areas were distributed in the Noto Peninsula, especially in central Noto, and in hilly areas from Hakui to Nanao, montane areas at the foot of Houdatsu Shimizu-cho, and the coastal area around Kaga. The distance from oak-dominated stands and March snow depth were particularly important predictor variables. Preservation of *H. takedai* will likely depend on the preservation of satoyama landscapes, wherein humans and nature coexist.

Key words : Noto Peninsula, *Hynobius takedai*, Satoyama, MaxEnt, logistic regression, endangered species