原著論文 ORIGINAL PAPER

モリアオガエルの広域的な生息適地の推定と保全計画への適用

伊勢 紀¹⁾・三橋 弘宗²⁾

1) 京都大学大学院地球環境学舎環境マネジメント専攻 〒606-8501 京都市左京区吉田本町

2) 兵庫県立人と自然の博物館 〒669-1546 三田市弥生が丘6丁目

Hajime ISE¹⁾ and Hiromune MITSUHASHI²⁾: Habitat evaluation of the tree frog and its application for conservation planning in Japan. *Ecol. Civil Eng.* 8(2), 221-232, 2006.

1) Kyoto University Graduate School of Global Environmental Studies, Environment management course, Yoshida-Honmachi, Sakyo-ku, Kyoto 606-8501, Japan

2) Museum of Nature and Human Activities Hyogo, Yayoigaoka 6, Sanda, Hyogo 669-1544, Japan

Abstract: In planning habitat conservation, potential habitats should be evaluated by elucidating relationships between large-scale environment variables and the real distribution. Species - environment relationships on a broad scale are usually nonlinear and involve effects of interactions. Regression models are not capable for explaining such relationship and no standardized modeling method has been established. We, therefore, constructed a model for predicting potential distribution of forest green tree frog (*Rhacophorus arboreus*), by detecting thresholds of five environmental variables and applying them to a rule-based tree model.

The five variables adapted for the model were forest cover, actual rainfall, maximum depth of snow, gradual slope area and annual maximum temperature. The accuracy of the model was higher when the effect of neighboring habitat was considered in the model (95%) than when it was not (75%). The result of randomized test shows that the model developed in this study is reasonably usable.

The actual conservation status in local governments in Japan was evaluated through GAP analysis; comparing actually preserved areas with the potentially distributional areas. In the area along the Pacific-Ocean coast in Tohoku, Chubu and Kinki regions, habitats suitable for the tree frog are scattered and isolated, which requires well-planned and organized conservation effort. None of the local governments concerned, however, particularly Nara, Osaka and Wakayama Prefectures have no appropriate conservation policy. It is urgently required to establish measures for conservation in these prefectures.

Key words: large-scale environmental factor, habitat model, amphibian, conservation planning, gap analysis

2005年10月12日受付, 2005年11月1日受理

²⁾ e-mail: hiromune@hitohaku.jp¹⁾ 現所属：株式会社地域環境計画 〒154-0015 東京都世田谷区桜新町 2-22-3 NDSビル

Present Address: Regional Environmental Planning Inc., NDS Building 2-22-3 Sakurashinmachi, Setagaya-ku, Tokyo 154-0015, Japan

はじめに

地形や気候といった広域的な環境要因は、生物の分布を規定し、小スケールでの生態系プロセスに大きな影響を及ぼす (O'Neill *et al.* 1986; Turner *et al.* 2001). そのため、特定の指標種や生態系を対象とした保全計画において、広域スケールでの生息場所評価は不可欠である (Wiens 1996; Palik *et al.* 2000). 広域スケールにおいて、より保全効果が高い場所を抽出できれば、保護区の設定や生息場所の復元を合理的に推進することができる (Margules & Pressey 2000). 生息適地を地図に表現することは、生態学の知見を保全計画へ反映する実践的な方法である。

保全すべき地域を選定する手法の1つとして、特定の指標種に着目し、環境との関係性から潜在的な分布を予測する方法が挙げられる (Debeljak *et al.* 2001; Danks *et al.* 2002; Bradford *et al.* 2003; Chefaoui *et al.* 2005). 環境と生物の関係をモデル化する方法は、数百キロ四方におよぶ広域的なスケールであっても、分布情報の不完全性を補完し、面的に生息場所を評価できる点で有益である (三橋 2001). また、人為改変によって既に消失した生息適地を抽出できる点でも期待されている (Shaffer *et al.* 1998; Raxworthy *et al.* 2003). 地図として生息適地を定量化することによって、開発事業の影響や回復事業の目標設定に数値目標が導入されている (U.S. Fish & Wildlife Service 1980).

これまでに広域的なスケールで生物種の分布予測を扱った研究は、植物、大型脊椎動物や魚類を対象とし、森林の存在や地形、気象要因との関連性について検討した事例が多い (例えば, Corsi 1999; Schadt *et al.* 2002; Dunham & Rieman 1999). しかし、両生類を対象とした場合、小規模な水域 (湿地) や森林と水域のエコトーンが存在様式に着目した小スケールでの研究事例が多く (例えば, 夏原・神原 2001; Mazerolle *et al.* 2005 など多数), 数百キロ四方といった広域的な評価を行った研究は乏しい. 小スケールでの湿地やエコトーンの形成には、広域的な環境要因が密接に関連するため、両スケールの研究は平衡して行われることが望ましい (Palik *et al.* 2003).

一般に、両生類の主な生息場所となる森林と水域エコトーンは、生物多様性を維持する上で重要な生息場所の一つであるが (Smith *et al.* 2001), 人間活動との隣接性が高いために開発の影響を受けやすい生息場所である (Yuan *et al.* 2002). また、多くの両生類は、大型脊椎動物に比べて移動分散能力に限界があり、浸透性の高い皮

膚を有することも関係して、環境改変への応答が鋭敏である (Barinaga 1990). そのため、世界的に個体群が縮小傾向にあると考えられている (Houlahan & Findlay 2000). 両生類の保全計画を策定するためには、小スケールの生息場所の評価だけでなく、広域的な立地特性の評価に基づいた戦略的な保全計画を作成することが期待されている. このことで、迅速かつ費用対効果の高い保全事業や自然再生事業が実践されるからである (Wyant *et al.* 1995).

両生類の多くの種は、植物や鳥類などの情報が豊富な分類群とは異なり、広域的に分布情報が網羅されていないことが多い. 散在する分布情報を集積したとしても、「有・無」データではなく、「有」データだけとなるために、生息適地の解析にあたっては大きな制約を受ける. 「有」データだけを利用する統計モデルや探索的モデルを用いた方法論は、いくつか提案されているが (Dettmers & Bart 1999; Hirzel *et al.* 2002; Podruzny *et al.* 2002), ①分布情報が本来の分布よりも地域的に偏る場合, ②環境との対応関係が非線形になる場合, ③複数の環境要因間に交互作用や階層性がある場合, には予測が困難だと予想される. このような場合、遺伝的アルゴリズムやニューラルネットワークモデルを用いて解析を行うことがあるが (例えば, Stockwell & Peters 1999), 最適化の判断過程がコンピューター依存となり、各環境要因への応答特性がブラックボックス化されるため、データの詳細な検討が難しく、過剰適合 (オーバーフィッティング) に陥ることもある. 分布情報の不完全性を前提とした場合、解析手続きが明示的であり、非線形かつ交互作用にも対応可能な手法が求められる. また、実際の環境行政の現場での活用を想定すると、柔軟性があり特別なソフトウェアに依存しない簡便で分かりやすい評価システムが要求されることになる.

上記の3つの課題の解決および利便性の向上を図るために、本研究では、日本列島に広く分布する両生類であるモリアオガエルの分布「有」データのみを利用して生息適地の推定を行う. ここでは、選好度指数を用いた閾値決定ルールに基づく二進木解析を適用することによって、日本列島全域を対象としたモデル構築を試みる. モリアオガエルの生息には、成体の生息場所である森林と、産卵場所と幼生の生息場所となる森林に接した池沼などの小規模水域が必要であるが (前田・松井 1989), 近年、様々な土地改変によって地域的に個体数が減少し、地方自治体のレッドデータブックや国指定天然記念物に選定されるようになっている (例えば, 兵庫県 2003).

本論では、まず、これらの生息場所が形成されやすい

広域的な環境要因とモリアオガエルの生理的な制限要因となる環境要因を組み合わせることで生息適地を地図として推定する。そして、抽出された生息適地の隣接地も生息適地であると仮定して、隣接効果をモデルに組み込んだ場合のモデルの適合性を検討する。また、モリアオガエルに対して有効な保全対策を推進するために、生息適地と国立公園等の保護区との重複性についてギャップ分析 (Scott *et al.* 1991; Oldfield *et al.* 2004) を適用する。これらの結果を提示しながら、本論文で提示するモデル構築手法の妥当性と有効性について検証する。

方 法

対象種と対象地域

モリアオガエル (*Rhacophorus arboreus*) は、樹上性の両生類であり、成体は森林に生息するが、繁殖期 (5 ~ 8 月) に林縁や林内の池沼に訪れ、水面上に張り出す植生に泡状の卵塊を産み付ける。本種は、本州に広く分布し、北海道、四国、九州および琉球島嶼には分布しないと考えられているが、不確定ながらも四国および九州からの目撃記録がある (前田・松井 1989)。そのため、解析対象地は本州、四国、九州を含む地域とした。

今回収集した分布情報は、モリアオガエルに関する文献集 (例えば、大野 1998)、環境庁の自然環境基礎調査 (環境庁 1982)、各種文献 (秋葉ほか 2000; 前田・松井 1989; 岡田 1930)、現地調査、研究者等の目撃情報に基づき、可能な限り詳細な位置情報を取得し、計 1440 件の情報を整備した。収集したデータの分布位置情報は、町丁字単位や自然地形名で記録されたものが多数含まれることに加えて、分布情報が局所的に集中した。収集したデータの地理情報に関する精度との整合性、分布集中による環境要因との関連性の偏りを緩和するため、解析単位は標準地域メッシュの 2 次メッシュ (一辺約 10 km) を単位に再集計した。その結果、対象範囲となる 3429 メッシュ中で生息が確認されたメッシュ数は 642 となった。

環境要因

解析に用いる環境要因は、解析単位メッシュ内の、①森林率 (FC: Forest Cover)、②繁殖期の降水量に基づく実効雨量 (AR: Actual Rainfall)、③最大積雪深 (MDS: Maximum Depth of Snow)、④緩斜面地率 (GSA: Gradual Slope Area)、⑤年間最高気温 (AMT: Annual Maximum Temperature) の 5 つの要因を選択した。これら 5 つの環境要因は、成体の生息場所となる森林の存在、温度による生理的な制約条件、産卵場所および幼生の生息場所となる一時的

な水域の形成されやすさに関連するものである。

森林率 (FC: Forest Cover) は、細分区画土地利用図 (国土庁、国土数値情報、KS-202-1, 1989) を用い、森林 (広葉樹、竹林、針葉樹林、しゅろ科の樹林を含む) として区分された凡例を用い、2 次メッシュ毎に占有面積の割合を求めた。

実効雨量 (AR: Actual Rainfall) は地表面で利用可能な水量を表し、降水量から蒸発散量を差し引いた値である。蒸発散量は月平均気温 (気象庁、観測平年値、1996) を元にソーンスウェイト法を用いて算出した (Thornthwaite & Holzman 1939)。降水量は AMeDAS を統計的に処理した準平年値の内 5 ~ 8 月のデータ (気象庁、観測平年値、1996) を用いた。実効雨量の計算は 3 次メッシュ (約 1 キロ四方) 毎に行った上で、解析単位である 2 次メッシュ毎の平均値とした。

最大積雪深 (MDS: Maximum Depth of Snow) は、3 次メッシュ単位で整備されている寒候期 (12 ~ 2 月) の最大積雪深 (気象庁、観測平年値、1996) について、2 次メッシュ単位毎に平均値を集計した。実効雨量が少ない地域における池沼への水供給は寒候期の融雪水によって補われると仮定し、最大積雪深と実効雨量は相補的な関係にあることを前提とした。

緩斜面地率 (GSA: Gradual Slope Area) は、水田に適する斜度 8 度以下を緩斜面とし (国土調査研究会 1992)、2 次メッシュ毎に緩斜面地の面積割合を求めた。ただし、緩斜面地率は自然対数変換を行った。これは、値の分散が極めて大きい状況を緩和し、正規分布に近づけるためである。

年間最高気温 (AMT: Annual Maximum Temperature) は、年間最高気温の観測値 (気象庁、観測平年値、1996) を用いて、2 次メッシュ単位毎に集計した。

なお、各種環境要因に関する空間データ整備および以下の空間解析には、ArcGIS 8.3 + Spatial Analyst (ESRI 社, California) を用いた。

生息適地推定モデルの構築手法

5 つの環境要因とモリアオガエルの分布情報から生息適地を推定するために、以下で説明する分岐ルールに基づいた二進木解析 (Breiman *et al.* 1984) を用いた。二進木解析は、非線形性や交互作用に対して頑健な手法であり (Vayssieres *et al.* 2000)、一定の分岐規則に基づいてデータを二分割して一定条件を満たすグループを抽出する手法である。

本研究で用いた分岐ルールは、以下のようなものである。すなわち、まず各環境要因に対する選好度と精度評

価値指標から閾値を求め、次に、最も高い精度評価指標を示す環境要因から順に選択して二進木解析の階層化を進めた。また、精度評価指標を導入した効果を検証するために、選好度が0以上を閾値としたモデルも同様の方法で作成した。以下、本手法における考え方について詳述する。

分岐規則として、一般的には Gini や Twoing 等の規則が用いられているが (De'ath & Fabricius 2000), これは「有・無」データのように正確な二値データを対象とした場合に適用される。今回の研究では、「有」データだけを対象とするために、選好度指数 (Electivity) に基づく分岐規則を用いて解析を行った。選好度指数とは、ある種が分布する立地環境と全範囲の存在比率の偏りから、各立地環境に対する選択性を-1から1の範囲で表現する指標であり、以下の式で表される (Jacobs 1974)。

$$D_i = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i - 2r_i \cdot p_i}$$

r_i はモリアオガエルが生息するメッシュのうちある環境要素 i が占める比率 (利用比率) を、 p_i は総解析対象メッシュのうちある環境要素 i が占める比率 (全体比率) をそれぞれ表す。

選好度指数を用いて、モリアオガエルの分布と環境要因との関連性を解析するために、各環境要因について、ステージスの公式から頻度分布の階級数を定め、ヒストグラムを作成し、各階級ごとの選好度を求めた。各環境要因に関する閾値の決定、変数の選択およびモデルの適合度の評価には正分類の度合を表す感度 (sensitivity) と誤分類の度合を表す特異度 (specificity) を用いた指標 (感度+特異度) が用いられる (Manel *et al.* 2001)。感度 (sensitivity) とは、「分布するメッシュ数」に占める「分布ありの予測的中メッシュ数」である。特異度 (specificity) とは、「分布しないメッシュ数」に占める「分布なしの予測的中メッシュ数」である。特異度については、分布データの不完全性ゆえに、「実際に分布するが未調査のため分布無し」となる事象が50% (ランダム) の確率で起こると仮定した重み付けを行い、精度評価指標 (Accuracy Index: AI) を、「感度+特異度×0.5」として計算した。環境要因ごとの選好度の閾値は AI 値が最大になる値を数値計算によって採用し、モデル構築に用いる変数は最も高い AI 値を示したものの順に選択し、二進木解析の階層化を進めた。

上記の手続きに基づいて生息適地を推定したのちに、モデル全体の感度 ($Sens_{all}$, Overall Sensitivity) およびモ

デルの妥当性評価をランダムイズドテストによって行った。モデル全体の感度は、「総生息確認メッシュ数」のうち、「モデルによって生息適地として選択された生息確認メッシュ数」として計算した。推定したモデルの妥当性を評価するランダムイズドテストでは、「モデルによって選択したメッシュ数」を、解析範囲内でランダムサンプリングし、モデル全体の感度と比較した。ランダムサンプリングの反復回数は10万回とし、その際の正答率の出現頻度から経験的確率密度関数を作成して、モデルの有意性を評価した。

生息適地に隣接するメッシュは、モデルの推定結果では適地から除外されたとしても、実際には生息している可能性が高い (Augustin 1996)。そのため、生息適地に隣接するメッシュも生息適地として評価した場合の、モデルの妥当性についても検討した。隣接性の程度については、対象とするメッシュの周辺8メッシュ中のうち、隣接するメッシュ数がそれぞれ1~8メッシュのケース毎に区別して、計8つのモデルについて検証した。また、モデル全体の感度とモデル全体の精度評価指標 (AI_{all}) を計算し、上記と同様に正答率に関するランダムイズドテストによって有意性を評価した。さらに、「分布あり」として予測される選択メッシュ数が多くなることで、「分布あり」の正答率は必然的に高くなる。そのため、より少ない選択メッシュ数で高い正答率が得られる、集約性の高いモデルを識別するために、「選択メッシュ中の分布ありメッシュ数/選択メッシュ数」についても計算した。

ギャップ分析

モリアオガエルに対する保護区の有効性を検討するために、推定された生息適地と自然公園地域の重複性を以下の手順で解析した。保護区は、自然公園地域 (国土庁、国土数値情報 KS-472-1, 1986) の空間データから抽出した。なお、自然公園地域には国立公園、国定公園、自然公園 (県指定) の3タイプが存在し、国立公園は5つのカテゴリーに分かれている。今回用いたのは、海中公園以外の4つのカテゴリー (指定なし、普通地域、特別地域、特別保護地域) である。そして、環境施策の実施主体となる都府県を解析単位として、生息適地として選択されたメッシュの面積を算出し、このうち自然公園地域が占める面積比率について集計した。

さらに、都府県毎の保全施策の実施状況を把握するために、都道府県ごとのレッドデータブックへのモリアオガエルの記載状況および天然記念物 (国・県) としての指定の有無を調べた (環境省生物多様性センター: http://www.biodic.go.jp/rdb/rdb_f.html)。

そして最後に、都道府県および地方ごとの位置づけを視覚化するために、得られた集計結果に保護対策の現状を注記して、散布図を作成した。

結 果

広域的な環境要因とモリアオガエルの分布との関係性の階層的な把握過程を Fig. 1 および Table 1 に示す。また、各過程で抽出されたメッシュを Fig. 2 に示す。

規則に則って二進木解析を行った結果、年間最高気温、実効雨量と最大積雪深、森林率、緩斜面地率の階層順で、全ての環境要因が採用された (Table 1)。

最初の分岐では、年間最高気温 (AMT) が最も高い AI 値 ($AI=1.10$) を示し、分岐の閾値は 19.1°C であった (Table 1)。選好度は凸型を描き (Fig. 1-a)、気温が高いところで強い忌避を示した ($D=-0.60$)。総メッシュ数 (3429 メッシュ) のうち、約 70% となる 2360 メッシュが選択された (Fig. 2-a)。

二番目の分岐では、実効雨量 (AR) と最大積雪深 (MDS) が最も高い AI ($AI=1.04$) を示し、選好度の閾値は 0 のときに AI 値が最大となった。選好度は凸型を描き、雨量が多いときに強い忌避を示した ($D=-0.74$) (Fig. 1-b)。最大積雪深に対する選好度も同様に凸型を描いたが、変動は小さかった (Fig. 1-c)。実効雨量と最大積雪深に関する分岐の閾値はそれぞれ $167.2 \leq \text{AR} < 339.0 \text{ mm}$ と $89.9 \leq \text{MDS} < 359.4$ であり (Table 1)、実効雨量だけで絞り込んだ際には、2360 メッシュ中 1297 メッシュ (55%) が選択されたが (Fig. 2-b)、最大積雪深の要因を相補的に加えた結果、1561 メッシュ (66%) にまで選択されたメッシュが増加した (Fig. 2-c)。

三番目の分岐では、森林率 (FC) が最も高い AI 値 ($AI=1.02$) を示し、選好度の閾値が -0.21 の時に AI 値は最大となった。森林率に対する選好度は 0 付近に集中し、変動は小さく (Fig. 1-d)、森林率が低いところで忌避が見られた ($D=-0.6$)。森林率に関する分岐の閾値は $10\% \leq \text{FC}$ となり、1561 メッシュ中 1483 メッシュ (95%) が

Fig. 1. Fluctuation of electivity value in each environment variables adopted in each step of the rule-based tree model. Open bars are the availability, shaded bars are the use rate, and solid circles are electivity (D).

Table 1. Adopted variables for the rule-based tree model and their sensitivity (Sens), weighted specificity (Spec), and weighted AI (Sens + Spec/2) in each step. Overall sensitivity ($Sens_{all}$) and threshold of electivity index (D^*) are shown for the variable with the highest AI.

Step	variable	Sens	Spec	Sens + Spec	AI	$Sens_{all}$	D^*
1	FC	0.94	0.28	1.22	1.08	0.92	-0.07
	AMT	0.92	0.36	1.28	1.1		
	AR & MDS	0.92	0.32	1.24	1.08		
	GSA	0.87	0.29	1.16	1.01		
2	FC	0.97	0.12	1.09	1.03	0.8	0
	AR & MDS	0.87	0.34	1.21	1.04		
	GSA	0.99	0.02	1.02	1.01		
3	FC	0.99	0.07	1.05	1.02	0.79	-0.21
	GSA	0.99	0.03	1.02	1.01		
4	GSA	0.96	0.1	1.06	1.01	0.76	-0.1

選択された (Fig. 2-d).

最後の分岐には緩斜面地率 (GSA) が残された. 選好度の閾値が-0.1 で AI 値が最大となり, 緩斜面地率に関する分岐の閾値は-3.7 (ln %) であった (Table 1). 緩斜面地率が小さい範囲では選好度は忌避を示しながら大きく変動し, $GSA > -2.8$ (ln %) でほぼ一定となった (Fig. 1-e). 1483 メッシュ中 1366 メッシュ (92%) が選択された (Fig. 2-e).

最終的には, 解析対象とした 3429 メッシュ中 1366 メッシュ (40%) が生息適地として選択された (Fig. 2-f). 生息適地として選択されたメッシュ中, 486 メッシュ (36%) が実際に生息が確認されたメッシュであった. このようにして構築されたモデル全体の感度は 76%, 精度評価指標は 1.10 であった. 得られた生息適地の生起確率を検証するために, 10 万回のランダムサンプリングによる確率分布と比較検討した結果, モデル全体の感度 (75%) はランダムサンプリングでは起こりえない事象であった ($p < 0.0001$). また, 閾値 (D^*) を 0 として計算したモデルについて検討した結果, 既知の分布メッシュが選択された割合は, ステップ順に 88%, 74%, 35% で, 最終的に 18% となった.

隣接性を考慮に入れた解析の結果を Table 2 に示す. ここで言う隣接性とは, 対象メッシュの周辺に生息適地となるメッシュが一定数以上隣接する場合に, 対象メッシュ自体も生息適地として扱うことを前提とした評価であ

る. まず, 隣接性を考慮しないモデル (control) ではモデル全体の感度 ($Sens_{all}$) が 75%, 精度評価指標 (AI_{all}) が 1.10 であるのに対して, 隣接性を考慮に入れた評価では, これらの値が全ての場合において改善された. 特に周囲 8 メッシュ中 1 つでも生息適地ならば, 対象メッシュも生息適地とみなした場合に, 最もモデルの適合性が向上し, モデル全体の感度が 95%, 精度評価指標も 1.29 となった.

生息適地と同様にランダムサンプリングによる生起確率の検証を行った結果, 全てのケースについてその正答率がランダムサンプリングでは起こり得ない事が分った ($p < 0.0001$). 隣接性の程度によるモデルの集約性を比較するために, 「選択メッシュ中の分布ありメッシュ数 / 選択メッシュ数」を検討した結果, 少なくとも生息適地が 1 メッシュでも隣接する場合に最も集約性が高かった.

モリアオガエルは 20 都府県でレッドデータブックに記載され, 2 県で国指定の天然記念物に, そして, 9 県で県指定の天然記念物に指定されている. その保護施策の実施状況を, モリアオガエルの生息適地と対応させながら評価するために行ったギャップ分析の結果とあわせて, Fig. 3 に示す. なお, 九州, 四国地方では, 生息適地は地域の約 15% を占めるにとどまり, 散在していた. これら両地域は, モリアオガエルの生息が確認されておらず (Fig. 2-f), レッドデータブックにも記載されていない. これらの理由より, 九州・四国地方については,

Fig. 2. Maps showing meshes selected in each step (1 to 4) of the rule-based tree model. Suitable habitat map as the final product is expressed as the large map (f). The dots in the meshes represent places where the tree frogs were actually observed.

Fig. 3 中に結果を表示していない。

埼玉県および東京都では、生息適地は少ないものの保護率は高くなっていた。一方で千葉県や和歌山県、奈良県、大阪府では、生息場所が少ない上に保護率は低くなっていた。また、島根県、京都府、青森県、広島県では、生息適地が広いから、これに伴って保護率は低くなっていた。新潟県、長野県では、生息適地も広く、保護率も一定レベル以上であり、さらにレッドデータブックによる指定もなされていた。

考 察

二進木解析によって得られたモデルの有効性評価

(1) 非線形的事象に対応したモリアオガエルの分布把握

今回用いた環境要因のうち、森林率、緩斜面地率の2つに対しては単調増加型の反応を、実効雨量、最大積雪深、年間最高気温に対しては凸型の反応を示した。一般的に、回帰モデルでは、線形や単調増加関数への当てはめを前提とする場合が多く、凸型や非線形の反応を示す環境要因との関連性を正しく評価することは難しい。しかし、今回用いた解析手続きの場合、あらゆる反応型に

Table 2. The contribution of neighborhood habitat on overall sensitivity ($Sens_{all}$) and overall accuracy (AI_{all}); meshes adjacent to suitable habitat are inserted into the predicting model.

no. of adjacent mesh	no. of selected mesh (SM)	no. of present mesh within SM (PSM)	$Sens_{all}$	$Spec_{all}$	AI_{all}	statistical significance	PSM/SM
≤ 8	1369	489	0.762	0.684	1.104	+	0.357
≤ 7	1369	489	0.762	0.684	1.104	+	0.357
≤ 6	1370	490	0.763	0.684	1.105	+	0.358
≤ 5	1372	492	0.766	0.684	1.108	+	0.359
≤ 4	1375	495	0.771	0.684	1.113	+	0.360
≤ 3	1389	509	0.793	0.684	1.135	+	0.366
≤ 2	1410	530	0.826	0.684	1.168	+	0.376
≤ 1	1493	608	0.947	0.682	1.288	+	0.407
control	1366	486	0.757	0.684	1.099	+	0.356

+ indicates $p < 0.0001$

も対応可能であり、階層化することで要因間の交互作用も評価に含まれる。また、二進木解析を採用することで、各階層ごとの解析結果を地図として表現することにより、地域ごとに制約要因を判別することができる (Fig. 2)。

(2) 隣接関係の考慮

モリアオガエルの生息適地は、環境要因となる森林率、実効雨量と最大積雪深、年間最高気温、緩斜面地率によって現在の分布の75%を説明する予測モデルが構築できた。隣接関係をモデルに考慮すれば、約95%をカバーすることから、説明力の高いモデルであると言える。隣接関係を考慮することで説明力が向上する理由は、近隣の好適な場所からの移出が関連すると考えられる。たとえば環境条件が悪い場所であっても、周辺に優れた生息場所が存在することで、個体が維持される場合があるため (Pulliam 1988; Mladenoff *et al.* 1999)、生息適地周辺も含めた保全対策を検討することが望ましいと考えられる。

(3) 分布「無」データの取り扱い

今回用いた方法では、「有」データだけを活用した。自然誌資料における分布の「有」データの信頼性は高いが、「無」データの信頼性は調査努力量によって異なる。分布記録がない場合には、「十分に調査されたが分布が確認されない場合」と「記録は無いが分布が予測される場合」の2つの理由が考えられる。

今回の解析では、環境応答に関して、直接的に「無」データを扱っていないが、各環境要因の閾値を決定する際に用いた精度評価指標のうち、誤分類の指標となる特異性には、「無」データが反映されている。そのため、「無」データの不確実性を考慮して、各環境要因に対する閾値を決定する際の精度評価指標において、50% (ラ

ンダムを仮定)の重み付けを施した。ただし、この重み付けの値に関する妥当性は、現状では厳密に検討できていない。しかし、精度評価指標に重み付けを施さなかった場合、既知の生息場所の約18%にしか該当しない、環境条件が極めて限定された好適な場所だけが選択される結果となった。このように、重み付けを行わなかった場合には、過剰に条件が絞られるため、生息可能な地域の推定には不適當であると判断した。また、たとえ分布の「無」を調査したとしても、季節性や希少性、偶然性も関連するため、「無」データは情報の信用性に劣ることを考えれば、生物の分布情報による生息適地モデルを構築する際には、どんなモデルであっても、何らかの重み付けが必要だと思われる。

モリアオガエルの生息適地と環境要因との関連

二進木解析における最初の分岐では、モリアオガエルの生理活性を制限したり、生息場所の乾燥に関連すると考えられる年間最高気温が選択された。選好度は凸型を描き、年間最高気温が高すぎても低すぎても生息には適さないことを示している。

第2分岐では、産卵期の池沼への水源涵養機能を表すと考えられる環境要因である実効雨量と最大積雪深が選択された。繁殖期の実効雨量の不足は、九州、四国、近畿地方の南部と東北地方北部および東部において見られたが、特に東北地方においてはそのおよそ80%が生息適地から除外された (Fig. 2-b)。ところが、その約半分が寒候期の積雪による効果で適地として再度選択された (Fig. 2-c)。米国では、山間部への積雪が両生類の生存にプラスに作用することが報告されており (Corn 2003)、日本でも積雪によって小規模な水域が維持・形成されて

Fig. 3. Conservation status in each prefecture and district. Conserved area is indicated as the ratio of natural parks area within suitable habitat. The prefectures and districts with small ratio of suitable habitat (shown along horizontal axis) and less conserved ratio have high risk of extinction of tree frogs.

いる可能性が示唆される。実効雨量と最大積雪深のように、機能的に相互補完する環境要因を並列化して取り扱うことが出来る点も、今回採用した方法の利点である。

第3の分岐で選択された森林率は、成体の生息場所としての森林地域が選択されたと同時に、生息に適さない都市環境が卓越する地域を除外する役割も果たしていると考えられる。ただし、今回の解析では都市環境が卓越する関東平野や大阪平野に代表される平野部が年間最高気温および実効雨量・最大積雪深によって既に除外されているため、森林率で除外された地域は限定されていた（森林率の閾値は10%）。モリアオガエルが森林のみならず林縁の農業的土地利用が卓越する地域で観察されている事も一因として考えられる。

最後の分岐で選択された緩傾斜地率は、湿地環境が形成されやすい立地条件を指標すると考えられる。急峻な斜面地には、物理的に一時水域の形成が難しいと予想される。人為改変の程度が低いにも関わらず、モリアオガエルの生息情報が乏しい紀伊半島や四国の一部がこの環境要因と関連すると考えられる（Fig. 2-e）。

実生息地とモデルによる生息適地との不整合

今回採用した方法によって、比較的精度の高い予測結果が得られただけでなく、地域毎に分布を制限している要因を把握することが出来た。しかし、予測が適合しない地域も検出された。中国地方の中南部や岩手県、長野県南東部、栃木県北部には、まとまって生息適地が分布するが、生息情報はない。この理由として、単純に調査が不十分であること、過去の土地改変による影響や、小スケールでの生息場所の連続性や特性が関係していると考えられる（Lindborg & Eriksson 2004）。特に、移動分散能力に乏しい両生類は、生息場所の分断化による影響を受けやすい事が知られており（Silva *et al.* 2003）、今後詳細な検討が必要である。

一方、兵庫県の南部、中部地方の南東部地域では、生息が確認されているにも関わらず生息適地として選択されない地域が検出された。これらの地域は、実効雨量によって規定されていることから（Fig. 2-b,c）、水域の維持を補填する要因が関係していると推測できる。考えられる要因としては、兵庫県南部地域はため池が非常に多い地

域である事、中部地方南東部地域は富士山系からの湧水が豊富な地域である事が挙げられる。今後、詳細なスケールでの一時水域の存在パターン等の研究が期待される。

四国や九州地方からは、モリアオガエルの確実な分布情報が無かった。今回の結果を参照すると、四国・九州地方では生息適地が散在し、存在量も乏しい。海による地理的な隔離と移出入の困難さに加えて、生息適地の分断化によって、仮に過去にモリアオガエルが分布していたとしても絶滅した可能性が高いと考えられる。

保全計画への適用と課題

生物の分布情報は、調査の頻度や精度に地域差がある。そのため、日本全土の分布情報を偏りなく網羅することは難しく、また、分布情報が豊富な地域の環境特性に引きずられて解析結果がバイアスを受ける可能性もある。

本研究では、2次メッシュによる粗視化を行い、解析するスケールの設定、調査精度のばらつきによるバイアスを除こうとした。国土全域といった、広域を対象とする場合には、粗いスケールを用いても、保全方針を決定していく上で意味を持つと考えられるからである。実際、地方別あるいは県別のモリアオガエルの生息場所保護の現状を把握するため、生息適地の分布と自然公園とのギャップ分析を行った結果、県・地域毎の生息適地と自然公園地域の配置の偏在性が明らかとなった (Fig. 3)。

東北・中部・近畿地方の太平洋側では、生息適地が乏しく、その散在化と孤立化が目立つ (Fig. 2-f)。特に、「生息適地面積」および「生息適地に占める自然公園率」が、ともに低い奈良県、大阪府、和歌山県においては天然記念物の指定等、早急に保護のための措置を講じる必要がある。生息適地が限定される際には、天然記念物指定による保全対策が有効かも知れない。また、青森県、広島県では、生息適地の面積は一定レベルが確保されているが、自然公園によって保護されている割合は低く、地方版のレッドデータブックにも掲載されていない。土地改変が規制されていない箇所での保全対策を担保するためにも、レッドデータブックに追記することを勧めたい。

今後、各自治体において保護区設定や自然再生事業等の計画策定を行う際には、本論文で示したような手法を地域スケールで適用し、それぞれの地域における潜在的な生息域を推定しておくことが望まれる。そのためには、地域スケールでの解析に耐えうるだけの、生物分布情報の蓄積が必要である (三橋・池田 2001)。ただし、本論文で提示したモデルでは、より詳細なスケールに規定される要因は考慮されおらず、個体の行動圏等を反映した

施策を検討するには適切ではない。調査が進展しておらず、偏った分布情報しかない自治体では、戦略的・効率的にデータを蓄積していくためのシステムを、まずは検討する必要がある。

生物の分布情報を効率的に蓄積していくためには、様々な組織、あるいは個人が個別に行っている調査結果を共有できるシステムを構築することが肝要である (三橋 2003)。特に、公共事業の実施前には、環境アセスメントが行われることが常識となってきたが、行政は、これによって得られる生物分布情報をどのように集約・共有し、管理していくかを、真剣に検討すべきであろう。

地域の自然史博物館等は、その中核的な役割を果たすことになる (Graham *et al.* 2004)。個々の地域での分布情報を当該地域の博物館が蓄積していくこと、様々な地域の博物館をネットワーク化し、個々の博物館が持つ分布情報を共有化していくこと、そして、情報発信の高度化を図っていくことが求められる (三橋・佐久間 2004)。

地方自治体は、地域に根ざした形で生物分布情報の共有化を進めながら、生物の分布を制限する要因を地域スケールで把握し、潜在的な生息域推定モデルを構築すること、そして、ギャップ分析等を適用し、保全事業や回復事業をどの場所から実施していくのかを決定していくことが求められている。そのような科学的な手順によって策定されるランドデザインに基づいて環境政策を進めていくことが、個々の事業による保全効果を高めること、ひいては事業の効率性や費用対効果を高めることにつながるからである。

謝 辞

モリアオガエルの分布情報を提供頂いた島根県立三瓶自然館の井上雅仁氏、岩手県立博物館の鈴木まほろ氏、里山科学館越後松之山「森の学校」キョロロの畑田彩氏、有限会社地域生態系保全の村上俊明氏、ひとはくりサーチプロジェクト「モリアオガエル編」 (http://info.hitohaku.jp/research/RP_top.htm) に協力頂いた方々に、感謝の意を表します。また、本研究を進めるにあたり京都大学大学院地球環境学舎の森本幸裕教授、総合地球環境学研究所の中静透教授、徳島大学工学部鎌田磨人助教授、兵庫県立大学自然・環境科学研究所の坂田宏志助教授、ミシガン大学の石原康宏氏、北海道大学地球環境科学院の加藤悦史氏には有益な助言を頂いた。今回の特集にあたり、多大なるご配慮およびご指導を頂いた北海道大学農学部

中村太士教授に感謝いたします。なおこの研究は、以下の研究助成を受けた（文部科学省科学研究費基盤研究 B No. 16380222 および奨励研究 A No. 13780442）。

摘 要

1. 広域的な環境要因とモリアオガエルの分布の対応関係を解析し、日本列島スケールでの生息適地の推定を行った。また、この結果に基づいて保護区の現状に関してギャップ分析を行った。

2. モリアオガエルの分布の「有」データを説明する環境要因として、年間最高気温、実効雨量と最大積雪深（グループ化）、森林率、緩斜面率の5つを対象として、二進木解析を行った。その結果、すべての環境要因がモリアオガエルの分布を説明する上で有効であることが判明した。そして、上記の順に階層化されたモデルが構築された。

3. 構築されたモデルでは、生息適地として選択されたメッシュを全体の約40%まで絞込み、75%の実際の生息地をカバーすることが出来た。また、推定した生息適地に1メッシュでも隣接する地域も、生息適地として評価した場合、約95%の実際の生息地をカバーした。これらの結果は、ランダムイズドテストを行ったところ、いずれの場合も有意であり、本モデルが比較的高い信頼性を持つことが検証された。

4. これまで分布の空白地域とされていた、関東地方の北東部（茨城県）や南東部（神奈川県）、紀伊半島、四国、九州地方は、実際に生息適地が乏しいか散在する地域であることが確認できた。

5. 一方で、推定した生息適地図を参照すると、予測の不整合が確認された。分布が予測されるが、実際には分布情報が乏しい地域として、中国地方南部や東北地方東部（岩手県）が抽出された。逆に、分布が予測されないが、実際に分布する地域として、東海地方（静岡県北部）、兵庫県南部などが抽出された。これらの不整合は、調査の不十分さ、異なるスケールやその他の環境要因が関連すると思われる。

6. 生息適地と保護区との重複性をギャップ解析した結果、都道府県によって、現状が大きく異なることを視覚化することが出来た。特に近畿地方南西部（大阪、和歌山、奈良）においては、生息適地面積と保護区の占有率ともに値が低く、保全対策が必要であることが分った。

引用文献

- Augustin H.N., Muggleston M.A. & Buckland S.T. (1996) An autologistic model for the spatial distribution of wildlife. *Journal of Applied Ecology* **33**: 339-347.
- 秋葉保夫・小山均・高橋修・高橋雄一（2000）宮城県の両生類・は虫類。宮城野野生動物研究会。宮城。
- Barinaga M. (1990) Where have all the froggies gone? *Science* **247**: 1033-1034.
- Bradford D.F., Neale A.C., Nash M.S., Sada D.W. & Jaeger J.R. (2003) Habitat patch occupancy by toads (*Bufo punctatus*) in a naturally fragmented desert landscape. *Ecology* **84**: 1012-1023.
- Breiman L., Friedman J.H., Olshen R.A. & Stone C.J. (1984) Classification and Regression Trees. Monterey, Calif., U.S.A.: Wadsworth, Inc.
- Chefaoui R.M., Hortal J. & Lobo J.M. (2005) Potential distribution modelling, niche characterization and conservation status assessment using GIS tools: a case study of Iberian Copris species. *Biological Conservation* **122**: 327-338.
- Corn P.S. (2003) Amphibian breeding and climate change: importance of snow in the mountains. *Conservation Biology* **17**: 622-625.
- Corsi F., Dupre E. & Boitani L. (1999) A large-scale model of wolf distribution in Italy for conservation planning. *Conservation Biology* **13**: 150-159.
- Danks F.S. & Klein D.R. (2002) Using GIS to predict potential wildlife habitat: a case study of muskoxen in northern Alaska. *International Journal of Remote Sensing* **23**: 4611-4632.
- De'ath G. & Fabricius K.E. (2000) Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* **81**: 3178-3192.
- Debeljak M., Dzeroski S., Jerina K., Kobler A. & Adamic M. (2001) Habitat suitability modelling for red deer (*cervus elaphus* L.) in South-central Slovenia with classification trees. *Ecological Modelling* **138**: 321-330.
- Dettmers R. & Bart J. (1999) A GIS modeling method applied to predicting forest songbird habitat. *Ecological Applications* **9**: 152-163.
- Dunham J.B. & Rieman B.E. (1999) Metapopulation structure of bull trout: influences of physical, biotic, and geometrical landscape characteristics. *Ecological Applications* **9**: 642-655.
- Graham C.H., Ferrier S., F. Huettman, C. Moritz & Peterson A. T. (2004) New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 493-503.
- Hirzel A.H., Hausser J., Chessel D. & Perrin N. (2002) Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* **83**: 2027-2036.
- Houlahan J.E. & Findlay S.C. (2000) Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* **404**: 752-755.
- 兵庫県（2003）改訂・兵庫の貴重な自然—兵庫県版レッドデータブック 2003—, pp.382 兵庫県。
- Jacobs J. (1974) Quantitative measurement of food selection -A modification of the Forage Ratio and Ivlev's Electivity Index-. *Oecologia* **14**: 413-417.
- 環境庁（1982）日本の重要な両生類・は虫類（全国版・地方

- 別 12 分冊). 第 2 回自然環境保全基礎調査動物分布調査報告書.
- 国土調査研究会 (1992) 土地・水情報の基礎と応用—国土の均衡ある発展と保全に向けて—. 古今書院. 東京.
- 前田憲男・松井正文 (1989) 日本カエル図鑑. 文一総合出版. 東京.
- Lindborg L. & Eriksson O. (2004) Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* **85**: 1840-1845.
- Mladenoff D.J., Sickley T.A. & Wydeven A.P. (1999) Predicting gray wolf landscape recolonization: logistic regression models vs. new field data. *Ecological Applications* **9**: 37-44.
- Manel S., Ceri W.H. & Ormerod S.J. (2001) Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology* **38**: 921-931.
- Margules C.R. & Pressey R.L. (2000) Systematic conservation planning. *Nature* **405**: 243-253.
- Mazerolle M.J., Desrochers A. & Rochefort L. (2005) Landscape characteristic influence pond occupancy by frogs after accounting for detectability. *Ecological Applications* **15**: 824-834.
- 三橋弘宗 (2001) 生息環境を地図化して隣接関係を評価する. 遺伝 **56**: 75-79.
- 三橋弘宗・池田啓 (2001) 自然史博物館という可能性. *GIS Japan* **1**: 93-98.
- 三橋弘宗 (2003) 博物館の自然環境情報を活用すると何が出来るのか?. 植生情報 **7**: 18-21.
- 三橋弘宗・佐久間大輔 (2004) 環瀬戸内生き物マップの開発. 自然史博物館—「地域の自然」の情報拠点. 高陵社. 93-103.
- 夏原由博・神原恵 (2001) ニホンアカガエルの大阪府南部における生息適地と連結性の推定. *ランドスケープ研究* **64**: 617-620.
- 大野正男 (1998) 日本産主要動物の種別文献目録 (2i) モリアオガエル. *自然誌研究年報* **3**: 27-38.
- 岡田彌一郎 (1930) 日本産蛙総説. 岩波書店. 東京.
- Oldfield T.E.E., Smith R.J., Harrop S.R. & Leader-Williams N. (2004) A gap analysis of terrestrial protected areas in England and its implications for conservation policy. *Biological Conservation* **120**: 303-309.
- O'Neill R.V., DeAngelis D.L., Waide J.B. & Allen T.F.H. (1986) A hierarchical concept of ecosystem change. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Palik B.J., Goebel P.C., Kirkman L.K. & West L. (2000) Using landscape hierarchies to guide restoration of disturbed ecosystems. *Ecological Applications* **10**: 189-202.
- Palik B.J., Buech R. & Egeland L. (2003) Using an ecological land hierarchy to predict seasonal-wetland abundance in upland forests. *Ecological Applications* **13**: 1153-1163.
- Podrutzny S.R., S. Cherry, C.C. Schwartzy & L.A. Landenvurger. (2002) Grizzly bear denning and potential conflict areas in the greater Yellowstone ecosystem. *Ursus* **13**: 19-28.
- Pulliam H.R. (1988) Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* **132**: 652-661.
- Raxworthy C.J., Martinez-Meyer E., Horning N., Nussbaum R.A., Schneider G.E., Ortega-Huerta M.A. & Peterson A.T. (2003) Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* **426**: 837-841.
- Schadt S., F. Knauer, P. Kaczensky, R. Eloy, W. Thorsten & L. Trepl. (2002) Rule-based Assessment of suitable habitat and patch connectivity for the Eurasian Lynx. *Ecological Applications* **12**: 1469-1483.
- Scott J.M., B. Csuti & S. Caicco (1991) Gap Analysis: Assessing protection needs. Pages 15-26 in W.E. Hudson, editor. *Landscape linkages and biodiversity*. Island Press, Washington, D.C.
- Shaffer H.B., Fisher R.N. & Davidson C. (1998) The role of natural history collections in documenting species declines. *Trends in Ecology & Evolution* **13**: 27-30.
- Silva M., Hartling L.A., Field S.A. & Teather K. (2003) The effects of habitat fragmentation on amphibian species richness of Prince Edward Island. *Canadian Journal of Zoology* **81**: 567-573.
- Smith T.B., Kark S., Schneider C.J., Wayne R.K. & Moritz C. (2001) Biodiversity hotspots and beyond: the need for preserving environmental transitions. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 431.
- Stockwell D. & Peters D. (1999) The GARP modelling system: problem and solution to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* **13**: 143-158.
- Thorntwaite C.W. & Holzman B. (1939) The determination of evaporation from land and water surfaces. *Monthly Weather Review* **67**: 4-11.
- Turner, M.G., R.H. Gardner & R.V. O'Neill (2001) *Landscape Ecology? in theory and practice pattern and process*-. New York, N.Y., U.S.A.: Springer-Verlag New York, Inc.
- U.S. Fish and Wildlife Service (1980) *Habitat Evaluation Procedure (HEP) Manual (102 ESM)*. U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, DC.
- Vayssières, M.P., R.E. Plant & B.H. Allen-Diaz (2000) Classification trees -An alternative non-parametric approach for predicting species distributions-. *Journal of Vegetation Science* **11**: 679-694.
- Wiens J.A. (1996) Wildlife in patchy environments: metapopulations, mosaics, and management. In: *Metapopulations and wildlife conservation* (ed. D.R. McCullough), pp. 53-84. Island Press, Washington D.C., USA.
- Wyant J.G., Meganck R.A. & Ham S.H. (1995) A planning and decision-making framework for ecological restoration. *Environmental Management*. *Environmental Management* **19**: 789-796.
- Yuan X.Z., Liu H. & Lu J.J. (2002) The ecological and environmental characteristics and conservation of the wetlands in the Changjiang Estuary, China. *The Environmentalist* **22**: 311-318.