

アズマヒキガエルの繁殖後の分散と微小生息地利用

三浦 智世・照井 駿太・志賀 優・草野 保^{*,*}

192-0397 八王子市南大沢 1-1 首都大学東京・理工学研究科・生命科学

[#] 現住所：214-0001 神奈川県川崎市多摩区菅 4-9-26

Post-breeding dispersal and microhabitat use of the Japanese common toad (*Bufo japonicus formosus*)

By Tomoyo Miura, Shunta Terui, Yu Shiga, and Tamotsu Kusano[#]

*Department of Biological Sciences, Graduate School of Science and Engineering,
Tokyo Metropolitan University, Minami-ohsawa 1-1, Hachioji-shi, Tokyo 192-0397, Japan*

[#] *Present address: Suge 4-9-26, Tama-ku, Kawasaki, Kanagawa 214-0001, Japan*

Abstract: The post-breeding migration and microhabitat use of the Japanese common toad, *Bufo japonicus formosus*, were studied in Minami-ohsawa, Hachioji-shi, Tokyo, from 2010 to 2014. We searched for the toads foraging on the soil surface after sunset during the non-breeding season. When toads were captured, capture points were recorded on a map, and the distances from the breeding pond were calculated. The mean dispersal distances were 171.2 m (SD = 123.5, N = 176), 204.3 m (SD = 125.4, N = 170), and 169.3 m (SD = 106.5, N = 255) for males, females, and juveniles, respectively. The dispersal distance was significantly greater for females than for males and juveniles, and the maximum dispersal distance was 598.1 m. The study area was divided into a total of 1,006 meshes (20 m × 20 m), and the number of toads captured was aggregated for each mesh. The spatial distribution of toads was analyzed using Random Forests models. The result showed that the important factors affecting toads' distribution were the distances from the nearest pond and the breeding pond. The effects of other environmental factors such as vegetation, canopy, soil surface, and building occupancy were rather small, and toads used frequently used not only forested areas but also open areas where vegetation was sparse and highly human-disturbed areas surrounded by buildings. They were found to be able to utilize a variety of microhabitats within the study site.

近年、人為的な環境変化等の影響による両生類個体群の絶滅と衰退が問題視されており、特に東京近郊など都市部でその傾向は顕著である。東京都のレッドリストによると、都内に生息する在来 11 種すべてが掲載種となり、水田・水辺に依存する種であるトウキョウダルマガエル (*Pelophylax porosus porosus*), ツチガエル (*Glandirana rugosa*), シュレーゲルアオガエル (*Zhangixalus schlegelii*)

などは区部では絶滅危惧 IA 類に指定されている(福山・草野, 2021)。その中で、アズマヒキガエル (*Bufo japonicus formosus*) は今迄多摩地区ではランク外だったが、2020 年の見直しでは、区部だけでなく北多摩・南多摩でも絶滅危惧 II 類とされた。ヒキガエル類は人為的攪乱の激しい都市部においても個体群を維持している数少ない種であったが(福山・草野, 2013)、今後は首都圏以外でも各地で絶滅が危惧される状況に陥る可能性もある。比較的攪乱に強いと思われるヒキガ

*責任著者

エル類の生態学的な特徴を知ることは、今後の我が国の両生類個体群の保全策を考えるにあたり貴重な情報となるかもしれない。

繁殖後の分散距離は、繁殖個体群がどの程度の広がり地域を非繁殖期に利用しているのかを知るために必須の情報である。ヒキガエル類の繁殖後の分散距離については過去に多くの研究結果が報告されており (Smith and Green, 2005 参照), 日本の種においても最大約 500~600 m 移動するとされている (芹沢・金井, 1970; 矢野, 1978; 奥野, 1986a)。また、種により生息に適した環境は様々であり、特定の環境が減少することは個体群の衰退につながると考えられる。それぞれの種が好む環境条件を知り、その環境を優先して保全していくことは個体群の衰退を抑えていくために重要だろう。国内の両生類では、アカガエル類について、利用する植生などの環

境条件に関する報告もあるが (大澤・勝野, 2001), ヒキガエル類に関しては微小生息環境利用に関する情報は少ない。

本研究では、東京都八王子市にある首都大学東京 (現東京都立大学) 南大沢キャンパス内に生息するアズマヒキガエルの標識再捕調査により、本種の繁殖後の分散および微小生息環境利用について調査し、都市部の市街地でも生き残っている本種の生態学的特性を明らかにすることを目指した。

材料及び方法

調査地

調査は東京都八王子市南大沢にある首都大学東京南大沢キャンパス (北緯 35 度 37 分, 東経 139 度 23 分) にて行った (図 1)。キャンパスは面積 40 ha (長さ 1.4 km, 最大幅 0.5 km) の細長い敷地で、南側斜面の大半が約



図 1. 調査地の地図。白い破線で囲った範囲が調査範囲。調査地内には 3 つの池、西端北側の調査地外の緑地にも 1 つ池が存在するが、ヒキガエルの繁殖は中央の池のみで観察されている。

Fig. 1. Map of the study site. The area surrounded by the white broken line shows the study site. There are three ponds in the study site and one nearby. Toads breed only in the pond located in the center of the study site.

10 ha の保存緑地として残されている。調査地のほぼ中心に位置する 11 号館前池（標高 140 m, 面積 2,000 m², 周囲長 230 m, 最大水深 0.7 m）のみでアズマヒキガエルの繁殖が確認されている（図 1）。調査地はキャンパス施設と松木日向緑地が東西に広がった地形をしており、周囲に植物がなくコンクリートで舗装された環境や木々が生い茂った環境、人工構造物と植物が混在した環境など様々な環境が存在する。緑地の植生は、常緑広葉樹・落葉広葉樹・針葉樹（主に杉の植林）・竹林・草地などからなる。調査地内には、ヒキガエルの繁殖場となる 11 号館前池の他に、緑地内にはひょうたん池とイモリ池と呼ばれる 2 つの水場が存在する。その他に、調査地の西端の北側に隣接する緑地にも柳沢の池が存在する（図 1）。イモリ池では、ヤマアカガエル (*Rana ornativentris*), モリアオガエル (*Zhangixalus arboreus*), シュレーゲルアオガエル, ツチガエル, アカハライモリ (*Cynops pyrrhogaster*), トウキョウサンショウウオ (*Hynobius tokyoensis*) などの繁殖が確認されている（草野, 2014）。

非繁殖期の捕獲調査

2010 年から 2014 年にかけて、アズマヒキガエルの繁殖活動後の 4 月から 11 月の越冬前までの期間、標識再捕調査を行った。原則週に 1 回、日没前後の数時間キャンパス内を幅広く歩き回り採餌活動などで地表に出現した個体を捕獲した。捕獲個体は研究室に持ち帰り、性別・個体番号とともに捕獲地点を 2,500 分の 1 の地図上に記録した。雌雄の判別には婚姻瘤・鼻先の形態（久居, 1984）、体を掴んだ時に発する解除音、体サイズなどを用いた。オス特有の第 2 次性徴が見られず、鼻先の形状でも判別しがたい場合は、頭胴長 82 mm（繁殖期に繁殖池で捕獲された繁殖メスの最小頭胴長）以上の個体であればメスとし、それより小さければ幼体とし

た（三浦, 2015）。捕獲個体が初捕獲個体であった場合、頭胴長が 50 mm 以上の個体に関しては、個体識別のため PIT タグを体腔内に挿入した（草野, 2008）。捕獲個体の頭胴長・脛骨長をノギスで 0.1 mm まで測定し、体重は電子天秤を用いて 0.1 g まで測定した。測定・記録を終えた個体はできるだけ速やかに捕獲地点に放した。

繁殖後の分散

調査地内では、アズマヒキガエルは 11 号館前池だけで繁殖しているため、本調査で捕獲された個体はすべて 11 号館前池で繁殖したものとした。捕獲地点と 11 号館前池の岸辺までの最短直線距離を分散距離とし、地図上で計測した。複数回捕獲された個体に関して、その個体で記録された最大分散距離をその個体の値として用いた。個体の分散距離に影響する要因を調べるため、個体の分散距離と頭胴長および性別・发育ステージとの相関の有意性検定を行った。また、個体の分散と栄養条件の関係を知るため、捕獲された個体の頭胴長と体重データより、体長で調整した体重（Scaled Mass Index ; Peig and Green, 2010）を個体の肥満度の指標として算出した。この肥満度と分散距離の関係も同様に相関分析にて解析した。

微小生息地利用

本種が好んで利用する環境を知るため、調査区域を 1,006 個のメッシュ（20 m×20 m）に分割し、メッシュ毎に環境要因を調査した。環境要因として、植生・樹冠閉鎖度・下層植生・地表の状態・建物の占有率・繁殖池からの距離・最近接水場からの距離の計 7 要因を用いた。植生は、常緑広葉樹・混合林・落葉広葉樹・針葉樹・竹林・草地（畑地も含む）・植生なしで区分した。樹冠閉鎖度は、メッシュ内の頭上を覆う樹冠の割合が約 70～100% であれば閉鎖、約 40～70% であれば

ば中間, 40%以下であれば開放, 全く樹冠が無ければ無しとした。下層植生は, 下層植生の面積占有率が約 70~100%で密, 約 40~70%であれば中間, 40%以下であれば疎, 植生が無ければ無しとした。地表の状態は, 舗装・土壌・舗装と土が混在しているかで3つに区分した。建物の占有率は, メッシュ内に占める建造物の面積割合とした。繁殖池からの距離は, 11号館前池岸边からメッシュの中心までの最短距離とし, 水場からの距離は11号館前池・イモリ池・ひょうたん池・柳沢の池の4つの池の岸边からの最短距離を用いた(図1)。植生・樹冠閉鎖度・下層植生・地表の状態については目視で判定し, 建物の占有率・繁殖池からの距離・水場からの距離については地図上で計測した(表1)。

メッシュ毎に総捕獲個体数を集計し, この捕獲個体数とメッシュの環境要因との関係を解析し, アズマヒキガエルが好んで出現する環境条件を探索した。このような解析によく用いられる一般化線形モデルは, 非線形の関係が想定されるデータの解析には必ずしもふさわしくない。そこで今回は, 特定の確率分布に依存しない柔軟性と予測精度の高さから幅広く予測モデルに使われている機械学習の一手法ランダムフォレスト・モデルを適用した(James et al., 2018; 下川他, 2013)。予測変数として前述した環境要因の7変数, 応答変数としてメッシュ毎の総捕獲個体数を用いた。また, 環境への応答には性・発育ステージ毎に微妙な差があることも想定されたので, 応答変数にはオス・メス・幼体別の捕

表1. 捕獲個体数に影響を与える環境要因。

Table 1. Environmental variables affecting the number of toads captured.

変数	Mean (N=897)	SD	Range
繁殖池からの距離 (m)	313.8	184.0	0.1 – 691.1
最近接水場からの距離 (m)	220.7	176.4	0.1 – 691.1
建物割合	0.16	0.28	0.00 – 1.00
カテゴリー		頻度 (メッシュ数)	
植生	常緑広葉樹	217	
	混合林	97	
	落葉広葉樹	277	
	針葉樹	12	
	竹林	51	
	草地	36	
	植生なし	207	
樹冠閉鎖度	閉鎖	384	
	中間	146	
	開放	153	
	無し	214	
下層植生	密	345	
	中間	172	
	疎	151	
	無し	229	
地表の状態	舗装	185	
	舗装・土壌	106	
	土壌	606	

獲個体数も用い、合わせて4ケースについて解析した。捕獲個体数への各要因の影響は、条件付き変数重要度と部分従属プロットにより評価した (James et al., 2018 ; 下川他, 2013)。条件付き重要度は、各予測変数をランダムに並べ替え、それによる予測精度の減少の程度でその変数の影響力を評価する指標だ (Strobl, et al., 2008)。つまり注目した予測変数をランダムに並び替えたときに、目的とする変数の予測誤差が増えるということは、その予測変数は応答変数の予測に重要だということだ。逆に、ほとんど予測誤差が変化しない (または誤差がわずかであるが減少する) ということは、その変数は予測にほとんど貢献していないことを示す。

今回解析に用いたような空間データでは、一般的に近隣の調査地点間での相互作用の影響を受ける傾向をもつため (例えば、近い調査地点間では似たような応答が見られがちという)、調査地点間の独立性の前提が成立しないという問題がある (空間自己相関)。そのため、この空間自己相関を考慮せず分析した結果には偏りが生じる恐れがある。今回は、空間自己相関を調整するために、ユークリッド距離場を予測変数に組み込むことで対応した (Behrens et al., 2018 ; Hengl et al., 2018)。

各メッシュの中心のX座標・Y座標に加え、調査地全域を含む矩形の領域を設定し、その領域の西北端 (左上) から各メッシュの中心までの直線距離 (C1)、東北端 (右上) からの距離 (C2)、西南端 (左下) からの距離 (C3)、東南端 (右下) からの距離 (C4) 及び領域の中央からの距離 (CC) の計7個の値を測定してモデルの予測変数に加えた (Behrens et al., 2018)。

解析はすべて統計ソフト R 4.1.3 を用いて行い (R Core Team, 2022)、ランダムフォレストによる解析には、party パッケージの cforest 関数を用いて Conditional Inference

Tree を分類器として用いた (Hothorn et al., 2006)。すべての検定は有意水準を5% (両側検定) とし、多重比較および多重検定の際は sequential Bonferroni 法により P 値の調整を行って判定した (Rice, 1989)。

結 果

繁殖後の分散

2010年7月から2014年10月までにアズマヒキガエル 613頭を累計749回捕獲し、オスは221回、メスは254回、幼体は262回、性別不明は12回であった。613頭のうち標識した個体は357頭、未標識個体は256頭で、標識個体の内訳は、オスは161頭、メスは153頭、幼体は40頭、性別不明個体は3頭で、1頭当たりの最大捕獲回数は6回であった。今回の解析では、未標識個体をすべて独立した別々の個体とみなし標識個体と同様に扱った。捕獲地点の空間分布を見ると、調査地全域に幅広く分散しているが、捕獲数が多い地点には偏りが見られ、主に中心に位置する繁殖池周辺、繁殖池から西側200~300 mの建物前の広場、南西部の2つの池周辺に捕獲地点が集中しているように見える (図2)。また、性・発育ステージでもその分布に微妙な違いも見え、幼体では集中度が高いようだ (図2)。

平均頭胴長はオスが96.1 mm (SD=11.6, N=163)、メスが103.4 mm (SD=12.4, N=156)、幼体が35.4 mm (SD=20.5, N=234) であった。平均体重は、オスが97.1 g (SD=35.7, N=162)、メスが126.2 g (SD=48.2, N=156)、幼体が16.8 g (SD=20.5, N=153) であった。

繁殖池と考えられる11号館前池の岸辺からの最短距離をその個体の分散距離とし、性・発育ステージ間で比較した。個体間で大きな変異が見られ、ほぼ0から最長はメス個体の598 mに及んだ (図3)。Wilcoxonの順位和検定を用いて、性・発育ステージの3グ

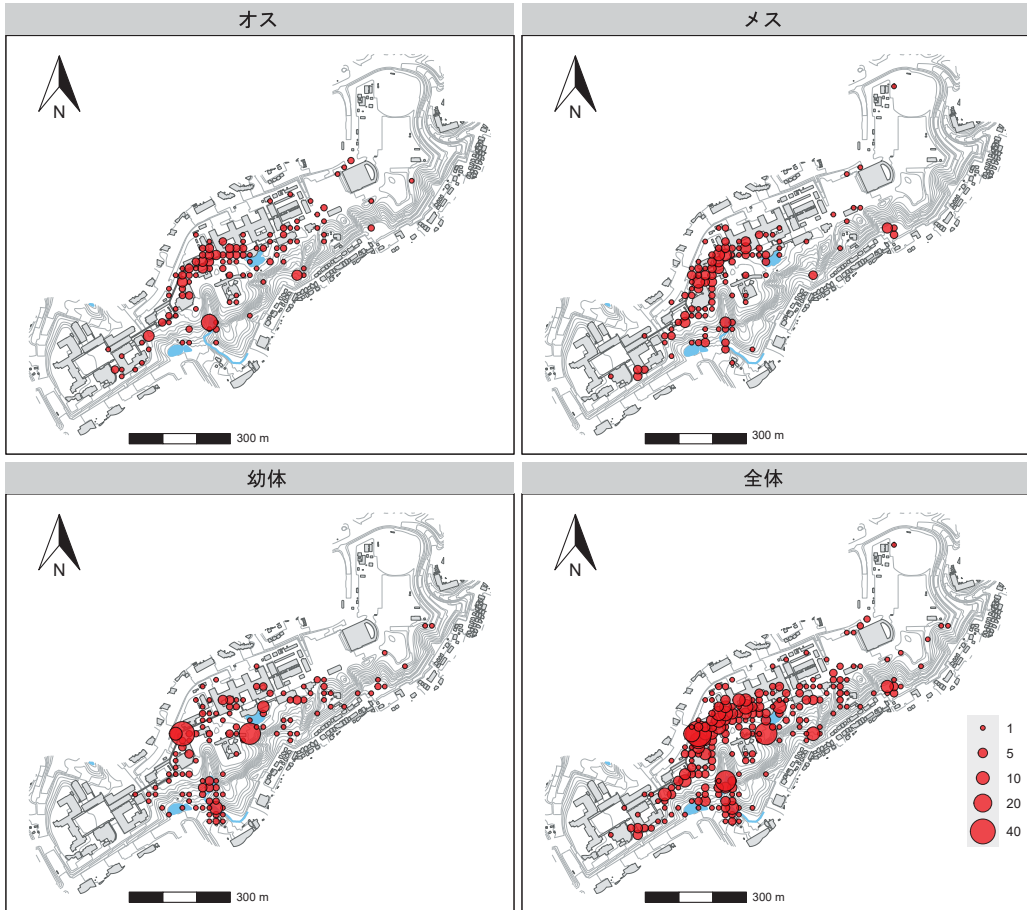


図2. 調査地内のアズマヒキガエル捕獲地点の空間分布. 調査地を1,006個のメッシュ(20 m×20 m)に分割し、メッシュ毎に総捕獲回数を集計した. メッシュ毎の捕獲回数を円の大きさに示した.

Fig. 2. Spatial distribution of capture points of toads within the study site. Circle sizes are proportional to the total numbers of toads captured at respective meshes (20 m × 20 m).

ループ間で分散距離を多重比較の調整をしたうえで対比較した. オスが平均 171.1 m, 幼体が 169.3 m と有意な差は検出できなかったが ($P=0.522$), メスは平均 204.3 m と前2者より大きく, メスとオス間 ($P=0.022$) およびメスと幼体間 ($P=0.014$) で有意な差が検出され, メスが他に比べて遠くまで分散していることが分かった (図3). また, 個体の体サイズが分散距離に与える影響を見るため, 分散距離と頭胴長の間の相関の有意性を検定したところ, オス ($r=-0.06$, $t=-0.781$, $df=161$, $P=0.436$), メス ($r=$

0.136 , $t=1.701$, $df=154$, $P=0.091$), 幼体 ($r=0.116$, $t=1.784$, $df=232$, $P=0.076$) のすべてのグループで有意な相関は検出できなかった (図4). 変態直後の幼体でも, 岸辺近くに留まる個体やすでに 400 m 近く離れた場所へ移動した個体も見られ, 一部の個体の繁殖池から分散は極めて素早く行われることが分かった.

今回の調査した繁殖個体群については, 今回報告した非繁殖期だけでなく 2011 年～2013 年の 2 月・3 月の繁殖期にも標識再捕調査を行い (Kusano et al., 2015), 今回の非

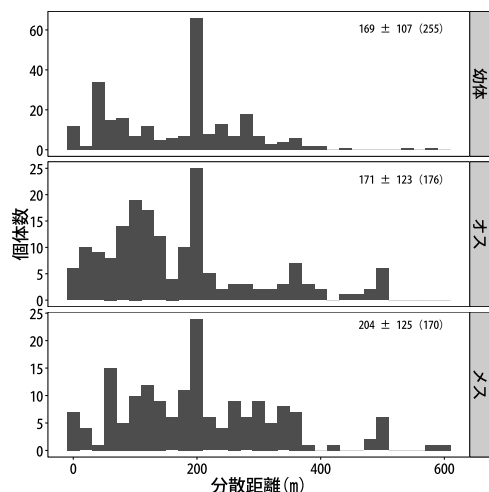


図3. 繁殖池からの分散距離の頻度分布. 右肩の数字は, 平均値 $\pm$ SD (N) を表す.

Fig. 3. Frequency distributions of dispersal distances from the breeding pond. Figures in the upper right corner show mean $\pm$ SD (N).

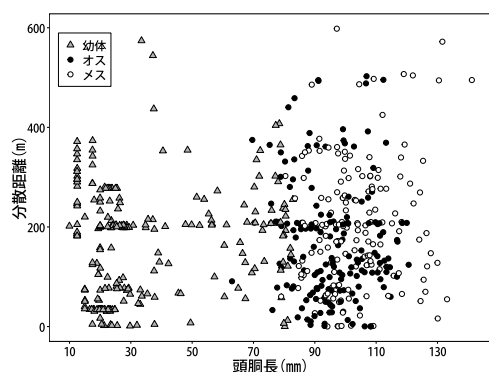


図4. 個体の体サイズと分散距離の関係. オス・メス・幼体とも有意な相関は見られなかった.

Fig. 4. Relationship between body length (snout-vent length) and dispersal distance of toads. No significant correlations were found.

繁殖期の調査で捕獲された個体のうち, 72 頭 (オス 55 頭, メス 17 頭) については繁殖期の調査で 11 号館前池に出現していることが確認されている. これらの個体の分散距離を見ると, オスは 0.3~391.8 m で平均 131.2 m (SD=9.7), メスは 0.9~486.5 m で平均 197.0 m (SD=128.3) となった. 標本サイズが小さいためか, 少し小さめの数字ではある

が, 実際に繁殖池を利用していたことが確認された個体の分散距離でもほぼ似た傾向が得られ, すべて 11 号館前池からの分散との仮定も特に問題はないと思われた.

捕獲個体より得たデータから標準主軸回帰により, 対数変換した後頭胴長と体重の相対成長式を求めた. その結果, 性・发育ステージで傾き (回帰係数) に有意な差が認められなかった ($\chi^2=1.632$, $df=2$, $P=0.442$), 共通の傾きを求めた (3.07). 平均頭胴長 (78.2 mm) と共通の傾きから, 個体ごとに体長で調整した体重 (SMI) を計算した (Peig and Green, 2010). オスとメスでは SMI と分散距離の有意な相関は検出されなかったが (オス: $r=-0.094$, $df=160$, $P=0.229$; メス: $r=-0.103$, $df=154$, $P=0.199$), 幼体では有意な負の相関が検出された ($r=-0.162$, $df=151$, $P=0.046$). 遠くに分散した幼体ほど痩せている, または栄養条件の良い幼体は近場に留まる傾向が見られた.

微小生息地利用

アズマヒキガエル環境利用パターンを知るために, 調査地内の 1,006 個のメッシュ内の環境と総捕獲個体数の関係をランダムフォレスト・モデルにて解析した. ただし, 調査地の辺縁部の傾斜地など, 調査が充分にできなかったメッシュも存在し, 今回の解析ではそのような辺縁部のメッシュなどをあらかじめ除外し, 1,006 箇所のうち 897 箇所のメッシュのデータを解析に利用した. メッシュ毎の捕獲個体数は, 全体で 0~43 で平均 0.780 (SD=2.71) であった. 性・发育ステージ別の内訳は, オスは 0~16 で平均 0.229 (SD=0.894), メスは 0~9 で平均 0.270 (SD=0.974), 幼体は 0~38 で平均 0.270 (SD=1.750) であった. ランダムフォレスト・モデルにより説明できた応答変数の分散割合は, 全体で 38%, オスで 34%, メスで 51%, 幼体で 20%弱となった. 幼体ではす

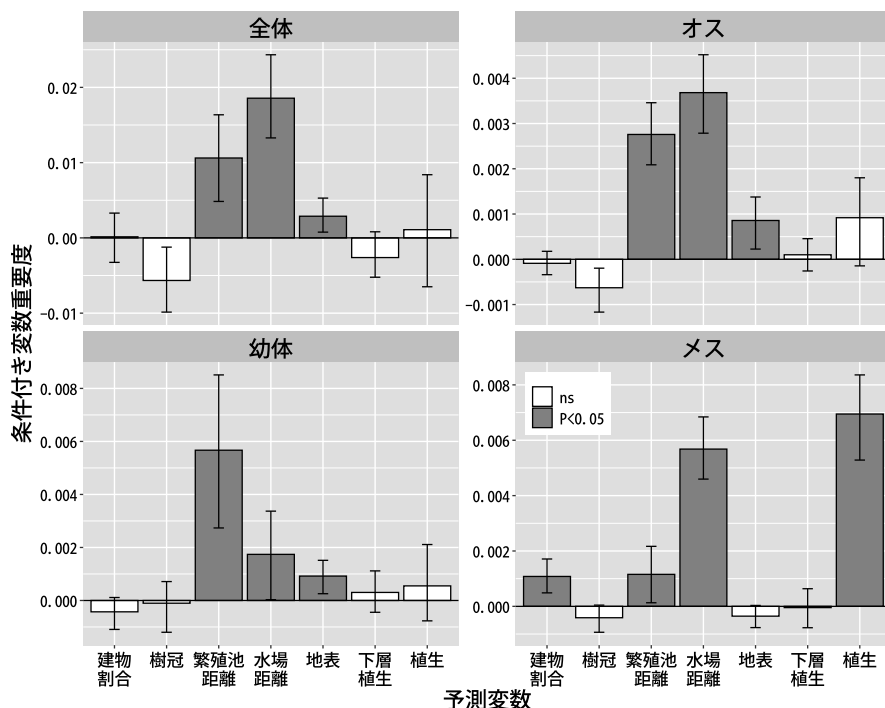


図5. 捕獲個体数を予測するランダムフォレスト・モデルにおける各環境要因の条件付き変数重要度。エラーバーは95%信頼区間（100回反復）。灰色の縦棒は、重要度が有意に0より大きいこと（ $P < 0.05$ ）、白い縦棒は有意でないことを示す。

Fig. 5. Degree of contribution of each candidate predictor variable to the Random Forests models of the number of toads captured at each mesh. The vertical axis shows the Conditional Variable Importance of the variables. The vertical lines show 95% confidence intervals (100 repetitions). Grey bar: $P < 0.05$; white bar: not significant.

こし小さめであったが、おおむね40%前後となり、この手の予測モデルとしては比較的信頼できるモデルが得られたと思われる。

条件付き変数重要度を見ると、水場からの距離が最も影響が大きく、次に繁殖池からの距離が続く、他の環境要因としては地表の状態のみが有意であった（図5）。ただし、地表の状態の重要度は前2者に比べてかなり小さい。また、性・発育ステージ間でも微妙に重要な要因が異なり、特に成熟個体と幼体間では大きく異なるように見える。いずれにしても、繁殖池も含めた水場からの距離はどのケースでも重要であったが、幼体では繁殖池からの距離が最重要だったのに対して、メスでは水場からの距離の方が重要度は高く、オスは中間的な傾向で、どちらもほぼ同じくら

いだった（図5）。

距離にかかわる要因以外では、幼体・オスでは地表の状態が、メスでは建物割合と植生の影響力が大きいことが分かった（図5）。各環境要因の変動に対して、アズマヒキガエルの反応を予測するために部分従属プロットを作成した（図6）。部分従属プロットは、他の要因の影響を調整したうえで、注目している要因に対する捕獲個体数の反応を予測したものである（下川他, 2013）。この図からも、距離にかかわる要因が捕獲個体数に大きく影響していることが分かる。水場からの距離が増えるに従い、200 mまで急速に捕獲個体数が減少した。繁殖池からの距離も同じような傾向で、400 mまで急速に減少しその後は横ばいを示した（図6）。地表の状態に関

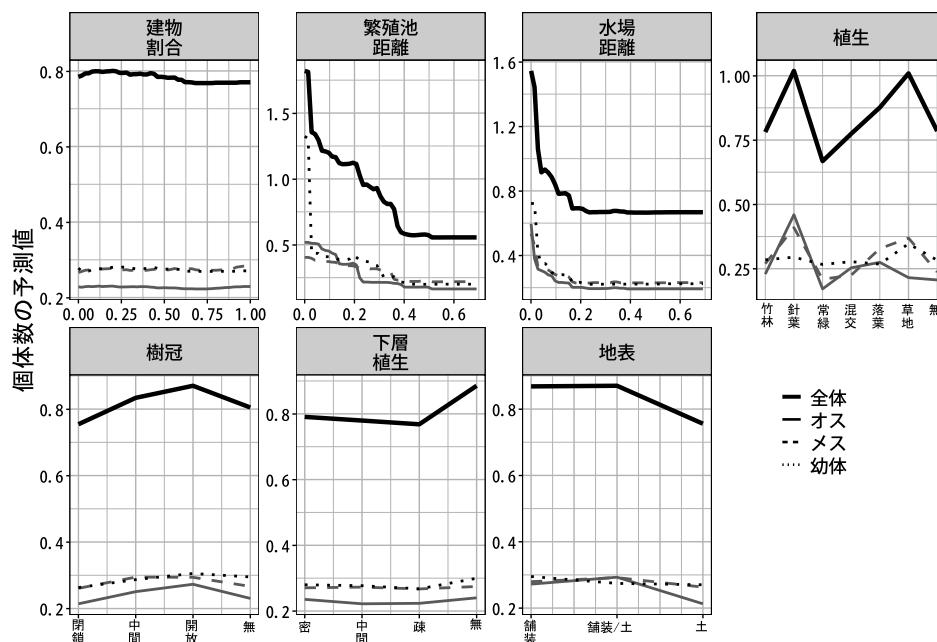


図6. 捕獲個体数を予測するランダムフォレスト・モデルにおける各環境要因の部分従属プロット。

Fig. 6. Partial dependence of the number of toads captured on respective predictor variable based on Random Forests models.

しては、特にオスで土壌だけに覆われたメッシュの利用が少なめな傾向が伺える。植生を見ると、わずかではあるが針葉樹と草地の利用が多めで、常緑広葉樹のメッシュの利用が少ないように見える。また、建物割合の影響は小さく、建造物で大半が占められたメッシュでさえも利用されている傾向が伺えた(図6)。

考 察

調査個体群の平均分散距離は約170~200 mで、最大分散距離はメス個体の598 mであった。日本国内で報告された本亜種の分散距離は、東京都八王子市高尾で最大約500~600 m(芹沢・金井, 1970)、東京都港区で平均約150~200 m, 最大約500 m(矢野, 1978)、神奈川県山北町で平均99 m, 最大260 mである(Kusano et al., 1995)。また石川県金沢市のニホンヒキガエル(*B. j. japonicus*)では平均100 mとされている(奥

野, 1986a)。今回の調査結果は、概ね他地域で行われた先行研究で報告されている結果と一致するものであった。調査個体群は周囲が道路で囲まれた住宅地域内の閉鎖的な環境に生息しているが、山地寄りのより開放的な丘陵地帯の環境に生息する高尾・山北町の個体群、また市街化が激しくより閉鎖的な環境に生息する港区・金沢の個体群と比較しても分散距離に大きな違いが見られなかった。ある程度の市街化が進んだ地域においては、本種の分散は概ね今回の結果と似たような傾向を示すものと思われる。ただし、これら先行研究や今回の調査が行われた人為的な攪乱が見られる地域だけでなく、本種は人里離れた山地の中の湿地や池でも繁殖している(松井・前田, 2018)。人為的な攪乱が殆ど見られない地域での、本種の本来の分散の実態は今後の課題だろう。

国外の種を含めた両生類で記録された最大分散距離を今回の結果と比較したところ、調

査個体群の値は、両生類全体で見られる範囲の概ね中央付近に位置し、際立つ特徴は見受けられなかった (Daversa, 2012 ; Lemckert, 2004 ; Osawa and Katsuno, 2001 ; Smith and Green, 2005). ヒキガエル類の最大分散距離は種・個体群ごとに大きく変動し、アメリカヒキガエル (*Anaxyrus americanus*) では 549 m と本研究の結果と近かったが、ヨーロッパヒキガエル (*B. bufo*) では約 3,600 m, ナタージャックヒキガエル (*Epidalea calamita*) などでは 4,410 m とかなり大きな値が報告されている (Smith and Green, 2005 参照). 調査手法や生息環境の違いはあるが、本種の分散距離はヒキガエル類の中でも大きい訳ではなく、平均的な値を示している.

調査地内で繁殖するモリアオガエルでは、繁殖後の分散距離は平均 80 m, 最大 125 m であった (Kusano, 1998). 同じ調査地内のモリアオガエルと比較すると本種の分散は格段に大きい. 本種と異なり、モリアオガエルを含めた調査地内で繁殖するヤマアカガエル・ツチガエル・シュレーゲルアオガエル・アカハライモリ・トウキョウサンショウウオなど他の両生類 6 種は、すべてアズマヒキガエルの繁殖池である 11 号館前池から 200 m 程南西に離れた緑地内の池で繁殖し、周辺の緑地から出ることはほとんどなかった. 彼らは全生活史を緑地内で完結させている (大河内, 2001). それに対して、アズマヒキガエルは緑地内だけでなく、積極的に建物近辺の開放的な空間にも現れ採餌活動を頻繁に行っている (図 2). 同じ地域に生息する両生類の中では、アズマヒキガエルは最も繁殖池から遠くまで分散し、多様な環境を活用している種のようなのである.

今回の調査では、オスや幼体よりメスは有意に遠くまで分散していることが分かった (図 3). 両生類では、性による分散距離の違いに様々なパターンが知られ、メスがより分散するもの (Palo et al., 2004), オスが分散

するもの (Lampert et al., 2003), 性により有意な差が見られないもの (Knopp and Merila, 2009) など様々である. ヒキガエル類では、スペインのナタージャックヒキガエルでは分散距離に性差がないと報告されているが (Miaud et al., 2000), アメリカのセイブヒキガエル (*A. boreas*) でもメスの分散距離がオスより大きく、メスの方が 2 倍以上遠くまで分散しているという (Bartelt et al., 2004 ; Muths, 2003). アズマヒキガエルでは、体サイズの性的二型が知られ、メスの方が大きい (久居, 1982 ; Kusano et al., 2010). 体が大きい個体ほど歩行速度が速く、かつ乾燥に強いなど分散能力が高いと考えられ (Bartelt et al., 2004), このような体サイズに関係した移動力の違いを反映したものかもしれない. しかしながら、頭胴長と分散距離の間に相関は見られず (図 4), 性による分散距離の違いは、単に体サイズの違いによるものではないと考えられる. 繁殖池からの距離が近いということは、その分繁殖期に池に戻り易いと考えられる. アズマヒキガエルの繁殖期は、早春 1~3 週間ほどの比較的短い期間に集中して行われる (Kusano, et al., 2015). 両生類のオスの繁殖成功には体サイズが影響するとの報告も一部あるが、本種の場合、オスの体サイズはあまり影響しないことが多く (久居, 1982 ; 奥野, 1986b), 繁殖場への滞在期間が重要であるらしい (草野他, 1993). なるべく早く繁殖場へ現れ、できるだけ長くその場でメスを獲得する活動を継続できた個体が結局多くの子孫を残す可能性が高いかもしれない. もしメスにはそのような事情がないのならば、繁殖場により早く戻れる距離に行動圏を構えるオスの繁殖成功が高くなることだが、オス・メスによる分散距離の違いと関係しているのかもしれない. いずれにしても、この点を明らかにするためには今後多方面からの解析が必要になるだろう.

ランダムフォレストによる環境利用解析の

結果、繁殖池及び水場からの距離が本種の出現個体数に影響する重要な要因であり、メスを除いて植生・樹冠閉鎖度・下層植生・地表の状態・建物の占有率などの影響は比較的小さいと予測された(図5)。特に、水場からの距離の影響は大きく、近接水場までの距離が0~100 mで捕獲個体数の予測値は急激に減少し、非繁殖期にもヒキガエルは水場周辺に留まり、水場を利用している可能性を強く示唆している(図6)。実際今回の調査でも、夏期の雨が少なく乾燥が続く時期に、繁殖池ではない緑地内のイモリ池の水中や岸辺周辺でもヒキガエルが頻繁に観察・捕獲されている。おそらく水分補給等のため普段は利用しない池に現れたのだろう(奥野, 1984)。比較的乾燥に強いアズマヒキガエルでも(倉本, 2005)、水場から完全に独立しての生存は困難で、乾燥状態が続く非常時に水分補給に利用できる水場の存在も必要なかもしれない。

メスに関しては、植生が影響を与えている可能性も示された(図5)。植生の部分従属プロットを見ると、針葉樹林と草地が好まれ、常緑広葉樹林が避けられる傾向が見られる(図6)。ただし、針葉樹林に関しては、調査地内ではメッシュが極めて少なく12箇所のメッシュのみで(表1)、そのうち捕獲数が多かったメッシュは緑地内のイモリ池の岸辺とその近辺の2メッシュのみであった。イモリ池周辺はヒキガエルの良く利用する区画で、そこにたまたま杉の植林があったため、針葉樹林が過大評価されたと思われる。草地の選好性に関しては、同じ調査地内で蛍光トラッキングによる個体の行動追跡の結果でも、地表が草やコケに覆われた場所を摂餌・移動等で好んで利用する傾向が分かっている(Okamiya and Kusano, 2018)。また、アズマヒキガエルは他種に比べて建造物の影響が小さく、大学施設脇の植生のほとんどない舗装された区域でも良く捕獲された。緑地の

中のリター層が豊富な地表面と比べて明らかに餌密度が低いと思われるが、実際は意外に利用できる餌が豊富に存在するのかもしれない。例えば、市街地の自販機などにニホンアマガエルが集まることが知られている。彼らは、夜間に自販機の光に集まる昆虫類を捕食している(渡邊・加藤, 2012)。今回調査地内でも、街灯や自販機の光に集まる昆虫類を目当てにヒキガエルも建造物近くの舗装区域に出現していたのかもしれない。

国内の両生類の微小生息環境の選好性についての研究は多くはないが、アカガエル類の非繁殖期の生息空間に関する研究では、特定の樹種や林床環境への選好性が報告されている。ニホンアカガエル(*R. japonica*)は落葉広葉二次林への選好が強く、ヤマアカガエルは樹林区分に係わらず樹林内部への選好性が強いことが示唆されている(大澤・勝野, 2001)。今回のアズマヒキガエルの結果では、植生・樹冠閉鎖度・下層植生などの影響は小さく、他種と比較して森林環境への依存度は大きくないことが分かった。環境選好性には池と水場からの距離が大きく影響し、人為的攪乱の程度などの影響が少なかったことより、アズマヒキガエルでは繁殖場となり夏場に水浴びできる水場さえあれば、人為的に多少攪乱された都市部の環境でも生息できると考えられる。彼らの保全には、彼らが利用できる水場環境を如何に整備できるかが重要かもしれない。

謝 辞

本調査を進めるにあたり、首都大学東京動物生態学研究室の皆様には野外での調査にたびたび協力していただいた。心より感謝いたします。

引用文献

- Bartelt, P. E., C. R. Peterson, and R. W. Klaver. 2004. Sexual differences in the post-breeding movements and habitats selected by western toads (*Bufo boreas*)

- in southeastern Idaho. *Herpetologica* 60: 455–467.
- Behrens, T., K. Schmidt, R. A. Viscarra Rossel, P. Gries, T. Scholten, and R. A. MacMillan. 2018. Spatial modelling with Euclidean distance fields and machine learning. *European Journal of Soil Science* 69: 757–770.
- Daversa, D. R. 2012. Terrestrial movement patterns of the common toad (*Bufo bufo*) in central Spain reveal habitat of conservation importance. *Journal of Herpetology* 46: 658–664.
- 福山欣司・草野保. 2013. 東京都におけるカエル類の生息状況の現状と課題. 爬虫両棲類学会報 2013 : 111–127.
- 福山欣司・草野保. 2021. IV 6. 両生類. p. 94–96. 東京都の保護上重要な野生生物種（本土部）—東京都レッドリスト（本土部）2020 年版—, 東京都環境局, 東京.
- Hengl, T., M. Nussbaum, M. N. Wright, G. B. M. Heuvelink, and B. Gräler. 2018. Random forest as a generic framework for predictive modeling of spatial and spatio-temporal variables. *PeerJ* 6: e5518.
- 久居宣夫. 1982. ヒキガエルの繁殖活動と body size. 個体群生態学会会報 (36) : 49–56.
- 久居宣夫. 1984. カエル合戦. 福音館書店, 東京. 72 p.
- Hothorn, T., K. Hornik, and A. Zeileis. 2006. Unbiased recursive partitioning: a conditional inference framework. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 15: 651–674.
- James, G., D. Witten, T. Hastie, and R. Tibshirani (落海浩・首藤信通 訳). 2018. R による機械学習入門. 朝倉書店, 東京. 403 p.
- Knopp, T. and J. Merila. 2009. Microsatellite variation and population structure of the moor frog (*Rana arvalis*) in Scandinavia. *Molecular Ecology* 18: 2996–3005.
- 倉本満. 2005. 日本産両生類の体水分量と限界水分消失量. 爬虫両棲類学会報 2005 : 95–99.
- Kusano, T. 1998. A radio-tracking study of post-breeding dispersal of the treefrog, *Rhacophorus arboreus*. *Japanese Journal of Herpetology* 17: 98–106.
- 草野保. 2008. サンショウウオ類のマーキング法について. 爬虫両棲類学会報 2008 : 105–116.
- 草野保. 2014. 八王子市南大沢における両生類の長期モニタリング—移植の試みとその後の定着過程を中心に—. 八王子市史研究 (4) : 92–101.
- 草野保・丸山一子・金子繁則. 1993. 県指定天然記念物「山北町岸のヒキガエル集合地」におけるアズマヒキガエルの繁殖個体群の生態. p. 5–31. 山北町岸のヒキガエル生態調査団（編）神奈川県指定天然記念物「山北町岸のヒキガエル集合地」におけるアズマヒキガエルの生態調査報告書. 山北町岸のヒキガエル生態調査団, 山北町.
- Kusano, T., K. Maruyama, and S. Kaneko. 1995. Post-breeding dispersal of the Japanese toad, *Bufo japonicus formosus*. *Journal of Herpetology* 29: 633–638.
- Kusano, T., K. Maruyama, and S. Kaneko. 2010. Body size and age structure of a breeding population of the Japanese common toad, *Bufo japonicus formosus* (Amphibia: Bufonidae). *Current Herpetology* 29: 23–31.
- Kusano, T., T. Miura, S. Terui, and K. Maruyama. 2015. Factors affecting the breeding activities of the Japanese common toad, *Bufo japonicus formosus* (Amphibia: Bufonidae) with special reference to the lunar cycle. *Current Herpetology* 34: 101–111.
- Lampert, K. P., A. S. Rand, U. G. Mueller, and M. J. Ryan. 2003. Fine-scale genetic pattern and evidence for sex-biased dispersal in the tungara frog, *Physalaemus pustulosus*. *Molecular Ecology* 12: 3325–3334.
- Lemckert, F. L. 2004. Variations in anuran movements and habitat use: implications for conservation. *Applied Herpetology* 1: 165–181.
- 松井正文・前田憲男. 2018. 日本産カエル大鑑. 文一総合出版, 東京. 271 p.
- Miaud, C., D. Sanuy, and J.-N. Avrillier. 2000. Terrestrial movements of the natterjack toad *Bufo calamita* (Amphibia, Anura) in a semi-arid, agricultural landscape. *Amphibia-Reptilia* 21: 357–369.
- 三浦智世. 2015. アズマヒキガエル (*Bufo japonicus formosus*) の繁殖後の分散と活動. 首都大学東京修士論文, 東京. 52 p.
- Muths, E. 2003. Home range and movements of boreal toads in undisturbed habitat. *Copeia* 2003: 160–165.

- Okamiya, H. and T. Kusano. 2018. Evaluating movement patterns and microhabitat selection of the Japanese common toad (*Bufo japonicus formosus*) using fluorescent powder tracking. *Zoological Science* 35: 153–160.
- 大河内勇. 2001. 持続可能な森林管理のためにモニタリングすべき森林性の両生爬虫類を専門家へのアンケートで選び出す. *爬虫両棲類学会報* 2001 : 12–16.
- 奥野良之助. 1984. ニホンヒキガエル *Bufo japonicus japonicus* の自然誌的研究 II. 活動性と気象条件の関連. *日本生態学会誌* 34 : 113–121.
- 奥野良之助. 1986a. ニホンヒキガエル *Bufo japonicus japonicus* の自然誌的研究 X. 抱接と産卵. *日本生態学会誌* 36 : 11–18.
- 奥野良之助. 1986b. ニホンヒキガエル *Bufo japonicus japonicus* の自然誌的研究. XI. 年齢・大きさと♂の抱接成功率. *日本生態学会誌* 36 : 87–92.
- Osawa, S. and T. Katsuno. 2001. Dispersal of brown frogs *Rana japonica* and *R. ornativentris* in the forests of the Tama hills. *Current Herpetology* 20: 1–10.
- 大澤啓志・勝野武彦. 2001. 丘陵樹林地におけるアカガエル生息空間の林床環境. *ランドスケープ研究* 64 : 611–616.
- Palo, J. U., D. Lesbarreres, D. S. Schmeller, C. R. Primmer, and J. Merila. 2004. Microsatellite marker data suggest sex-biased dispersal in the common frog *Rana temporaria*. *Molecular Ecology* 13: 2865–2869.
- Peig, J. and A. J. Green. 2010. The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology* 24: 1323–1332.
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/> (accessed 26 April 2022)
- Rice, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223–225.
- 芹沢俊介・金井郁夫. 1970. ヒキガエルの観察. *東京都高尾自然科学博物館館報* (2) : 25–48.
- 下川敏雄・杉本知之・後藤昌司. 2013. Rで学ぶデータサイエンス 9. 樹木構造接近法. 共立出版, 東京. 214 p.
- Smith, M. A. and D. M. Green. 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography* 28: 110–128.
- Strobl, C., A.-L. Boulesteix, T. Kneib, T. Augustin, and A. Zeileis 2008. Conditional variable importance for random forests. *BMC Bioinformatics* 9: 307. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-9-307>.
- 渡邊礼雄・加藤元海. 2012. 野外用自動販売機に集まる爬虫両生類と昆虫類. *黒潮圏科学* 5 : 155–159.
- 矢野亮. 1978. ヒキガエルの生態学的研究 (III) ヒキガエルの行動. *自然教育園報告* (8) : 107–119.
- 和文誌編集委員会註: 本稿の投稿後, Shimada et al. (2022) によってツチガエルは2種に細分されたが, 編集委員会と著者らとの協議により, 本稿は投稿時のまま掲載することとした. すなわち本稿中でツチガエルとされている集団は, Shimada et al. (2022) の種分類では独立種ムカシツチガエル *Glandirana reliquia* に相当する.
- Shimada, T., M. Matsui, M. Ogata, I. Miura, M. Tange, M.-S. Min, and K. Eto. 2022. Genetic and morphological variation analyses of *Glandirana rugosa* with description of a new species (Anura, Ranidae). *Zootaxa* 5174: 25–45.