

東邦大学審査学位論文（博士）

令和2年度 博士論文

生息環境の改変と複雑な生物間相互作用が
日本固有のカメ類に与える影響

東邦大学大学院 理学研究科 生物学専攻

学籍番号 7216001

加賀山翔一

指導教員 地理生態学研究室 長谷川雅美

目次

第 1 章	序論	1
第 2 章	日本における淡水性カメ類を減少させる人為的要因とその出現過程	14
第 3 章	淡水性カメ類の生息適地予測とニッチ比較	47
第 4 章	特定外来生物アライグマの侵入域におけるニホンイシガメの個体群動態と保全対策の検討	76
第 5 章	生息環境の改変と複雑な生物間相互作用が在来カメ類に与える影響	115
第 6 章	総合考察	151
	謝辞	162

第 1 章

序 論

近年、人口増加に伴う自然環境の改変により、世界各地で生物多様性の消失が生じている (Ceballos et al 2010). 生息地の破壊や分断化, 外来種による影響, 商業利用のための乱獲, 地球規模での気候変動, 病原菌の蔓延により, 野生生物の劇的な個体数の減少や局所個体群の消失が引き起こされている (Lande 1998; Wilcove et al 1998; Gurevitch and Padilla 2004; Sugiura 2016). 特に, 複数の人為的な要因による影響が複合的に絡み合うことにより, 野生生物に対してより大きな影響を与えるため (Wilcove et al 1998; Didham et al 2007), 野生生物の急速な消失に繋がったと考えられている. このようにして, 本来広域に分布していた多くの普通種が分布域の各地から消失し, 希少種や絶滅危惧種に指定されるまでになってしまった.

これまでに, ある単一の減少要因に着目し, 在来種に与える影響を実証した研究が多く報告されてきた (e.g., Savidge 1987; Usuda et al 2012; Watari et al 2013). しかし, 現実には多くの野生生物は 2 つ以上の人為的要因による影響を受けて減少しているため, 単一の要因を改善しただけでは目に見える保全効果は得られにくい. そのため, 適切な保全対策を実施するためには非生物的要因 (e.g. 生息地の改変) や生物的要因 (e.g. 外来種) などの複数の人為的要因を包括的に考慮して各減少要因の相対的重要性を明らかにしなくてはならない (Marschall and Crowder 1996; Davidson and Knapp 2007; Crawford et al 2014).

しかしながら、近年では、物理的な生息環境の改変が在来種-外来種間の種間相互作用の効果に多大な影響を与えることや (Didham et al 2007), 減少させた外来種に抑えられていた別の外来種が増加することでさらなる在来種の減少を引き起こすことが明らかとなり (メソプレデター・リリース) (Maezono and Miyashita 2004), 減少する在来種を対象とした適切な保全対策を検討する上で、複雑な生物間相互作用の理解と保全対策における認識と配慮が欠かせない。従って、各地で減少した野生生物の回復を目指した保全対策を検討するためには、各人為的要因それぞれが対象生物に与える影響やその相対的重要性だけでなく、複雑な生物間相互作用の関係性も含めた全体像を把握しなくてはならない。

人為的要因が在来種に与える影響を明らかにするためには、長期的なモニタリング調査や数値シミュレーションから対象種が減少または回復していく過程を示す必要がある (Donlan et al 2007; McDonald et al 2007; Watari et al 2013). これまでに、Fukasawa et al (2013) は、広域スケールで得られた長期モニタリングデータと状態空間モデルを用いることにより、非生物的な人為的要因と複雑な生物間相互作用が希少種に与える影響を網羅的に評価することを可能にした。しかしながら、近年各地で減少している在来種については、Fukasawa ら (2013) の提案に欠かせない広域かつ長期間のモニタリングデータが揃っていない。そのため、減少要因として懸念されている人為的要因と対象

種の個体数変動に関する長期モニタリングを続け、十分に情報が集まり、明らかな結果が得られることにより改善すべき人為的要因に関する警告を発することが可能になったとしても、既に対象個体群が消失してしまっている恐れがある。そのため、我々は懸念される複数の人為的な影響が広域スケールでもたらず影響を科学的に予測し、早期警告を発することにより、早急に適切な保全対策を検討・実施しなくてはならない（長谷川他 2000）。従って、短期的で散在する非体系的調査で得られたものであったとしても、入手した情報を有効に活用し、複数の人為的要因や複雑な生物間相互作用が在来種に与える影響を総合的かつ早急に評価し、複数の減少要因が在来種に与える影響を総合的に評価することが可能な新しい手法を開発、検討し、有効性を実証する研究の成果が求められている。

本研究は、野生生物の個体数の地理的分布パターンに関する散逸的データから、複数の人為的要因が野生生物に与える影響を総合的に評価する新しいアプローチを提案した。近年になり、Lewis et al (2017) により、野生生物の広域的な個体数の空間分布は気候や地形などの非生物的要因だけでなく、捕食者の密度などの生物的要因に規定されることが明らかにされた。つまり、対象種の個体数に関する広域的な分布パターンが形成されたプロセスを探ることで複雑な生物間相互作用による影響を検出することが可能になると考えられた。そこで、

本研究では、複数の変数間の関係性を総合的に評価することが可能な共分散構造分析のパス解析を用いることで、野生生物の個体数の分布パターンから非生物的要因と複雑な生物間相互作用が対象種に与える影響を評価することが可能な新たなアプローチを提案した。

本研究では、日本固有種ニホンイシガメをモデル生物として扱った。ニホンイシガメは生息地破壊、河川改修、耕作放棄などの非生物的要因、外来生物による影響や餌生物の変化などの生物的要因、商業目的の乱獲などによる影響を受け、分布域の各地から消失したと指摘されている（矢部 1995, 2014; 小賀野他 2015）。特に、河川改修（Usuda et al 2012）、アライグマによる捕食（小菅・小林 2015; 小賀野他 2015）、ミシシippアカミミガメやクサガメとの資源競争（Yasukawa et al 2008; 矢部 2014）、クサガメとの繁殖干渉及び遺伝子浸透による大きな影響を受け（Kato et al 2010; Suzuki et al 2014; 八木他 2017; Shishikura et al unpublished data）、急激に個体数が減少した可能性が指摘されている。しかしながら、在来生物の減少要因に関する多くの先行研究は、局地的スケールでの状況を報告しているものが多く、広域スケールにまで波及する重大な問題であることを定量的に評価することが出来ていないことが多かった（長谷川他 2000）。従って、上記のように一部の研究者が在来カメ類の減少要因に関する警告を既に発していたにも関わらず、これら多くの減少要因が在来カ

メ類に与える広域スケールでの影響に関して多くの関心を引き覚ますには至らなかった。また、これら複数の減少要因がニホンイシガメに与える影響を総合的に評価した研究が無かったため、各減少要因の相対的な重要性は明らかにされておらず、本種を効果的に保全する上で優先的に改善すべき人為的要因が不明なままであり、適切な保全対策が実施されることは少なかった。さらに、主減少要因の 1 つと指摘されているアライグマによる捕食が、ニホンイシガメに与える直接な影響と、アライグマがニホンイシガメの競合種となるアカミミガメやクサガメの個体数を制限する間接な影響に関する情報が不足していたため、ニホンイシガメの回復を目的としたアライグマ防除の妥当性が定量的に示されていなかった。そこで、本研究では上記の生物的及び非生物的な減少要因がニホンイシガメに与える影響を網羅的に評価するとともに適切な保全対策を検討した。

本研究は、ニホンイシガメをモデル生物に、複数の減少要因が野生生物に与える影響を評価するとともに、広域スケールにおける完璧な長期モニタリングデータが不足している状況においても、断片的なデータから複数の減少要因が在来種に与える影響とその相対的重要性を総合的に評価することが可能な新たなアプローチを提案することを目的とした。

本研究では、第 2 章では在来カメ類を減少させ得る要因の整理、第 3 章におい

て外来カメ類が在来カメ類に与える影響, 第 4 章においてアライグマが在来カメ類に与える影響, 第 5 章において複数の非生物・生物的な人為的要因が在来カメ類に与える影響を評価した. 第 3 章では分布域全体から得られた既存の分布情報を用いて, これまで広域スケールで定量的な評価が行われることのなかった外来カメ類がニホンイシガメの分布に与える影響について評価した. 第 4 章では, 特定外来生物アライグマがニホンイシガメに与える影響を評価した. これまでに, 小賀野他 (2015) によりアライグマの進入によりニホンイシガメの局所個体群が絶滅することが明らかにされてきた一方で, アライグマの進入状況とニホンイシガメの衰退に関する関係を詳細に示した研究が報告されておらず, アライグマが個体数を増加する前に根絶を目指した防除対策を実施することが出来ていなかった. そこで, 第 4 章ではアライグマの進入に伴いニホンイシガメの局所個体群が衰退していく過程を示すとともに, アライグマによる本種の捕食が生じたことをいち早く察知する際に有効な指標を検討した. 第 5 章では, 先行研究により明らかにされてきたニホンイシガメの減少要因である河川改修, 本稿により提示されたアライグマ及び外来カメ類がニホンイシガメの個体数に与える影響とその相対的な重要性を評価した. さらに, 第 5 章により得られた結果から, アライグマを駆除したことによる中間捕食者 (競合種) の解放が生じる可能性に関して検討した. 第 6 章では, 千葉県を対象にした本研究から

得られた結果をもとに、ニホンイシガメを保全する際に行うべき具体的な対策案について言及した。最後に、本研究で新たに提案したアプローチの有効性の考察を行った。

引用文献

- Ceballos, G., García, A., & Ehrlich, P. R. 2010. The sixth extinction crisis: loss of animal populations and species. *Journal of Cosmology* 8(1821): 31
- Crawford, B. A., Maerz, J. C., Nibbelink, N. P., Buhlmann, K. A., & Norton, T. M. 2014. Estimating the consequences of multiple threats and management strategies for semi - aquatic turtles. *Journal of Applied Ecology* 51(2): 359 – 366
- Davidson, C., & Knapp, R. A. 2007. Multiple stressors and amphibian declines: dual impacts of pesticides and fish on yellow - legged frogs. *Ecological Applications* 17(2): 587 – 597.
- Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Gemmill, N. J., Rand, T. A., & Ewers, R. M. 2007. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in ecology & evolution* 22(9): 489 – 496.
- Donlan, C. J., Campbell, K., Cabrera, W., Lavoie, C., Carrion, V., & Cruz, F. 2007. Recovery of the Galápagos Rail (*Laterallus spilonotus*) following the removal of invasive mammals. *Biological Conservation* 138(3-4): 520 – 524.

- Fukasawa, K., Miyashita, T., Hashimoto, T., Tatara, M., & Abe, S. 2013. Differential population responses of native and alien rodents to an invasive predator, habitat alteration and plant masting. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280(1773): 20132075
- Gurevitch, J., & Padilla, D. K. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions?. *Trends in ecology & evolution* 19(9): 470 – 474
- 長谷川雅美・草野保・福山欣司. 2000. 日本における両生類個体群減少の認識過程. 千葉中央博物館自然誌研究報告 3 : 1 – 7
- Kato, H., Kishida, K., & Sasanami, T. 2010. Detection of hybrid individuals between *Mauremys japonica* and *Chinemys reevesii* by RAPD. *Biogeography* 12: 39 – 42.
- 小菅康弘・小林頼太. 2015. アライグマによる淡水カメ類の危機 (特集 日本における淡水カメ類の保全と管理). *爬虫両棲類学会報* 2015(2): 167 – 173
- Lande, R. 1998. Anthropogenic, ecological and genetic factors in extinction and conservation. *Population Ecology* 40(3): 259 – 269.
- Lewis, J. S., Farnsworth, M. L., Burdett, C. L., Theobald, D. M., Gray, M., & Miller, R. S. 2017. Biotic and abiotic factors predicting the global distribution and population density of an invasive large mammal. *Scientific*

reports 7: 44152.

Maezono, Y., & Miyashita, T. 2004. Impact of exotic fish removal on native communities in farm ponds. *Ecological Research* 19(3): 263 – 267.

Marschall, E. A., & Crowder, L. B. 1996. Assessing population responses to multiple anthropogenic effects: a case study with brook trout. *Ecological Applications* 6(1): 152 – 167.

McDonald, R. A., O'Hara, K., & Morrish, D. J. 2007. Decline of invasive alien mink (*Mustela vison*) is concurrent with recovery of native otters (*Lutra lutra*). *Diversity and Distributions* 13(1): 92 – 98.

小賀野大一・尾崎真澄・小菅康弘・近藤めぐみ・西堀智子・松本健二・長谷川雅美. 2015. 千葉県ニホンイシガメ保護対策協議会の設立とその活動 (特集 日本における淡水カメ類の保全と管理). *爬虫両棲類学会報*, 2015(2): 174 – 183

Savidge, J. A. 1987. Extinction of an island forest avifauna by an introduced snake. *Ecology* 68(3): 660 – 668.

Sugiura, S. 2016. Impacts of introduced species on the biota of an oceanic archipelago: the relative importance of competitive and trophic interactions. *Ecological research* 31(2): 155 – 164

Suzuki, D., Yabe, T., and Hikida, T. 2014. Hybridization between *Mauremys*

japonica and *Mauremys reevesii* inferred by nuclear and mitochondrial DNA analyses. *Journal of Herpetology* 48(4): 445–454.

Usuda, H., Morita, T., and Hasegawa, M. 2012. Impacts of river alteration for flood control on freshwater turtle populations. *Landscape and ecological engineering* 8(1): 9–16

矢部隆. 1995. イシガメ. 日本の希少な野生水生生物に関する基礎資料 (II)一分冊—IV, 両生-爬虫類. 日本水産資源保護協会, 東京, 455–462.

矢部隆. 2014. 日本のカメたちが直面している生息の危機: 持続可能な農村地域の構築に向けて. *ワイルドライフ・フォーラム* 18(2): 3–5

八木幸市・小賀野大一・笠原孝夫・田中一行・吉野英雄・對島浩二・吉田直矢・五味真人. 2017. 千葉県栗山川で捕獲されたニホンイシガメとクサガメの交雑個体の遺伝的特徴. *爬虫両棲類学会報* 2017(2): 171–174.

Yasukawa, Y., Yabe, T., and Ota, H. 2008. *Mauremys japonica* (Temminck and Schlegel 1835)—Japanese pond turtle. *Chelonian Res Monogr* 5: 003–1

Watari, Y., Nishijima, S., Fukasawa, M., Yamada, F., Abe, S., & Miyashita, T. 2013. Evaluating the “recovery level” of endangered species without prior

information before alien invasion. *Ecology and Evolution* 3(14): 4711 –
4721

Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., & Losos, E. 1998.
Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*
48(8): 607 – 615

第2章

日本における淡水性カメ類を減少させる

人為的要因とその出現過程

はじめに

カメ類は世界中に約 360 種が生息しているが、その 60%以上の種が絶滅の危機に瀕している (Turtle Taxonomy Working Group 2017; Lovich et al 2018). 物理的な生息環境の悪化に由来する非生物的要因, 外来種の導入に由来する生物的要因, カニ罠による混獲死や商業目的の乱獲等により, 世界各地で多くのカメ類が急激に減少していることが明らかにされてきた (Moll and Moll 2004; Dorcas et al., 2007).

カメ類の多くは単一の人為的要因だけでなく, 複数の要因による影響を受けて減少しているため, 適切な保全対策を検討・実施するためには, 対象種の個体群維持に重大な影響を与える要因を全て明らかにする必要がある. これは, 複数の主要因によって減少している場合に, ある 1 つの要因のみを重点的に改善したとしてもカメ類の減少を食い止めることが出来ない場合があるからである. 例えば, Browne and Hecnar (2007) は, 土地開発による生息地の消失の心配のない保護区であっても, 人為的な影響により増加した中間捕食者 (e.g., アライグマ *Procyon lotor*) による産卵巣の食害によってカメ類の減少が生じていることから, 複数の要因によって減少するカメ類を対象にする場合, 保護区として生息地を保護するだけの保全対策では不十分であると指摘している. また, Crawford et al (2014) は行列モデルを用いた個体群動態のシミュレーションか

ら、産卵場所の探索のために道路へと侵入したメス成体の轢死と中間捕食者による産卵巣の食害の両方がダイヤモンドガメ *Malaclemys terrapin* の個体群維持に重大な影響を与えることを示し、本種の個体数を回復させるためには単一の減少要因に着目した保全対策では不十分であると指摘した。これにより、産卵巣の食害と路上での轢死による影響を緩和させる保全対策が進められることとなった (Crawford et al., 2017)。このように、近年までに、世界各地でカメ類の減少の実態を把握し、原因を突き止めて適切な保全対策を提案し (Browne and Hecnar, 2007; Fordham et al., 2008; Usuda et al., 2012; Gong et al., 2017)、生息環境の保全や対象種の長期モニタリングに努める活動が様々な国や組織で展開されてきた (Wood, 1997; Trauth et al., 2016; Crawford et al., 2017)。

一方で、日本の在来カメ類も全国規模で減少していることが明らかになりつつあるが (環境省 2012)、分布域や生息個体数を定量的に把握し、減少要因を特定した上で適切な保全対策を講じるという点ではまだ十分ではない。日本には、3 種 2 亜種 (ニホンイシガメ *Mauremys japonica*, ヤエヤマイシガメ *M. mutica kami*, リュウキュウヤマガメ *Geoemyda japonica*, ヤエヤマセマルハコガメ *Cuora flavomarginata evelynae*, ニホンスッポン *Pelodiscus sinensis*) の淡水性のカメ類が在来種として生息しているが (クサガメ *M. reevesii* 及びミナミイシガメ *M. m. mutica* は外来種として扱った), ニホンスッポンを除く全ての

種が絶滅危惧種に指定されている（環境省 2019）。国内各地で減少する野生生物に対する具体的な保全対策を実施する際には、まず個体数の動態についての正確な値を把握し、減少の原因となっている要因を特定し、後にその要因を排除するという、科学的手順を踏んで講じなければならない（長谷川他 2000）。しかしながら、このような観点から日本のカメ類の現状を見ると、主要な減少要因を特定する過程が十分とはいえず、適切な保全対策が検討・実施されているとは言い難い。この原因として、多くの研究により在来カメ類の減少要因が指摘、整理されてきた一方で（矢部, 20014; 小賀野他, 2015a), 在来カメ類の個体数変化を長期的にモニタリングし、各減少要因と在来カメ類の個体数変化の関係を統計的（定量的）に評価されることが少なかったことが挙げられる。また、各要因が在来カメ類に与える影響が地域レベルでの局所的な問題として捉えられがちであり、いずれ広域的に顕在化する重大な問題であるとの認識が薄かったことが挙げられる。さらに、年を追うごとに新しい人為的な減少要因が新たに生じているため、各要因それぞれの影響度が把握できていない点が挙げられる。これら複数の人為的要因が複合的に絡み合うことにより、結果的に大きな負の影響を与えカメ類の減少を加速させたとの認識はあるものの（矢部 2014; 小賀野他 2015a), 各減少要因それぞれの影響度合いが不明なために、早期にその要因による悪影響の将来予測を行い、保全対策を講じることが困難であった。

従って、我々が早急にしなければならぬことは、在来カメ類を減少させ得る人為的要因を整理するとともに、各要因が在来カメ類の局所個体群に与える影響を定量的に評価し、さらに各要因間の相対的な重要性を示すことにより、在来カメ類の個体数を回復させるために排除しなくてはならない人為的要因を全て提示する必要がある。

本論文では、在来カメ類として、多くの研究で調査対象にされているニホンイシガメに特に焦点を当て（ただし、他の在来カメ類の事例も含む）、先行研究により指摘されてきた在来カメ類の減少要因の出現過程を10年単位の年代別に整理し（学会発表等の講演要旨は対象外とした）、各要因がカメ類に与える影響やその重大性がどのように認識されていったのかを示した(表 2-1; 図 2-1)。最後に、在来カメ類の減少要因を把握する際に残された課題を提示した。

A. 在来カメ類の減少要因の出現過程

日本における野生のカメ類の個体群研究はニホンイシガメを対象にした Yabe (1989) により始められた。Yabe (1989, 1994), 矢部 (1996), 前沢 (1996), 竹原 (1996), 中島他 (2000) や Takenaka and Hasegawa (2001) によりニホンイシガメやクサガメの個体群構造や成長, Yabe (1992) によりカメ類の季節移動に関する基礎的な生態に関する報告がなされてきた。一方で、野外におけるカメ

類の個体群研究が進められていくにつれ、人為的な要因がカメ類の個体数減少を引き起こす可能性が指摘されるようになる。特に、年を追うごとに新たな問題が生じ始め、在来カメ類の個体数減少が加速していったことが明らかになりつつある。そこで、以下に、1990年代、2000年代、2010年代以降の3つの時期を区分し、在来カメ類の減少要因に関する認識がどのように変化していったかを示した（図2-1）。本稿において、1980年代以前の区分を設定しなかったが、これは日本におけるカメ類の個体群研究が多く進められるようになったのは1990年代以降であり、1980年代以前においてカメ類の減少要因に言及した文献がほとんど見当たらなかったためである。

1) 1990年代

1990年代において、矢部（1995）は、河川や湖沼のコンクリートによる護岸、水質汚染、農薬・化学肥料の大量使用に伴う環境汚染、農業政策の変換に伴う水田の減少、埋め立てによる生息地消失が、在来カメ類の個体数減少を引き起こすと指摘した。さらに、矢部（1999）は、淡水性カメ類は夏季の活動場所と冬季の越冬場所が異なり、1年の間に両環境を往復するため（Yabe 1992）、道路建設による分断化や道路横断中の轢死がカメ類個体群を減少させる重大な要因になり得ると指摘した。また、矢部（1996）は、三重県において、現在ではアカミミ

ガメが優占する地域において、過去にはニホンイシガメのみが分布していた記録があることから、アカミミガメがニホンイシガメを駆逐した可能性を指摘した。ただし、矢部（1996）は、水質悪化や都市化に伴う生息地の劣化によりニホンイシガメが減少した後に、在来カメ類と入れ替わるように水質悪化等に比較的強いアカミミガメが棲みついた可能性がより高いと考えていたようである。このように、1990年代頃は、主に物理的な生息環境の改変や環境悪化に由来する非生物的な要因が在来カメ類の個体数減少を引き起こす重大な問題になると考えられていた。しかしながら、1990年代において、これら上記の減少要因が在来カメ類の局所個体群に与える影響が定量的に評価されるには至らなかった。なお、河川改修などの物理的な生息環境の改変は、主に1960-70年代の高度経済成長期の都市化により既に生じていたと考えられるが（小賀野他, 2015a）、本稿はカメ類の減少要因が認識されていった過程を明らかにすることを目的としているため、引用文献が出版された年代である1990年代の区分に分類した。

2) 2000年代

2000年代になると、北米原産の外来種ミシシippアカミミガメの分布拡大や個体数増加が顕在化し（日本自然保護協会 2003）、資源競争を通して在来カメ類に与える負の影響がより強く懸念されるようになった（野田・鎌田 2004; 矢

部 2006, 2007; Yasukawa et al 2008). また, 当時は在来種と考えられていたクサガメとの交雑個体が野外で捕獲されるようになり (e.g. 小菅他 2003), クサガメが移入された局所的な地域レベルの問題として, クサガメとの交雑化がニホンイシガメに与える負の影響が取り上げられるようになった(矢部 2006, 2007; 天白他 2009). 一方で, 天白他 (2009) は, 現在の分布状況と過去の分布記録の比較から, 生息地の埋め立てによりニホンイシガメの局所個体群が消失したことを示した. さらに, 在来カメ類が川岸の護岸された環境で個体数が少ないという状況証拠から, 実際に河川改修による川岸の護岸化が在来カメ類に影響を与えていることを示唆した.

その他の要因による影響として, Yasukawa et al (2008)により, 在来カメ類が商業目的で乱獲されている可能性が指摘された. このように, 2000年代には, 非生物的要因である河川改修などによる影響がより強く認識されるようになるとともに, 新たに外来カメ類などの生物的要因による影響や商業目的の乱獲による影響が生じていることが認識されることとなった. しかしながら, 2000年代中に河川改修, 外来カメ類や乱獲が在来カメ類の局所個体群に与える影響が定量的に示されることはなかった.

3) 2010 年代以降

2010 年代に入ると、河川改修による生息環境の悪化や外来カメ類、商業目的の乱獲が在来カメ類に与える影響が実証されるようになる。まず、Usuda et al (2012) は、主にクサガメをモデル生物として、冬季に行われた河川改修による工事が直接的にカメ類の個体数を減少させることを世界で初めて定量的に示した。一方で、矢部 (2014) は、愛知県の溜池における個体群調査により、約 6 年の間に優占種がニホンイシガメからアカミミガメへと変化したことを示し、外来カメ類が在来カメ類に負の影響を与えることを指摘した。さらに、これまで在来種と考えられてきたクサガメの外来種説が有力になるとともに (疋田・鈴木 2010; Suzuki et al 2011), 全国各地でニホンイシガメとクサガメの交雑化が生じていることが明らかにされ (Kato et al 2010; 矢部 2014; Suzuki et al 2014; 小賀野他 2015a; 加賀山他, 2017; 八木他 2017; 宍倉, 2018), 広域スケールでクサガメがニホンイシガメに与える負の影響が強く認識されるようになった。しかしながら、外来カメ類であるミシシippアカミミガメやクサガメがニホンイシガメに与える影響が認識されるに至った一方で、アカミミガメがニホンイシガメに与える影響が広域スケールに波及する可能性や、クサガメとの交雑がニホンイシガメの局所個体群レベルに与える影響が不明瞭であったため、外来カメ類が在来カメ類に与える影響に関しては不明な点が残されたままである。

さらに、2010年代において、新たに外来捕食者であるアライグマがニホンイシガメを捕食する事例を報告した研究が多く報告されるようになり、アライグマによる在来カメ類の局所個体群への影響が新たに強く認識され始めた（小菅・小林 2015; 小賀野他 2015a, 2015b; 鈴木他 2015; 田上他 2019). 小菅・小林 (2015)によると、千葉県中央部の小河川ではアライグマによるニホンイシガメやクサガメへの捕食が2008年頃から生じ、カメ類の局所個体群が深刻な影響を受けたと報告された。また、小賀野他 (2015a)によると、同じ千葉県の中央部において、アライグマの進入に伴いニホンイシガメの局所個体群が消失したことを報告した。このように、アライグマは急速に在来カメ類の個体群を局所絶滅に追い込む恐れがあるため、近年におけるもっとも重大な要因として認識されるようになった。しかしながら、アライグマの捕食圧がニホンイシガメの局所個体群に与える影響が定量的に示されたのは千葉県房総半島の局所的な地域のみであるため、アライグマの捕食圧が在来カメ類の個体群レベルで与える影響が千葉県外の広域スケールに波及する重大な問題になり得ることを定量的に評価するには至っていない。なお、日本において、アライグマの捕食圧によるカメ類の個体数減少が生じたのは2008年頃であるが（小菅・小林, 2015), 引用文献が出版されたのが2010年代であるためこの期間に分類した。

一方で、環境省により（環境省 2015a, 2015b, 2015c), 商業目的の乱獲が在来

カメ類に与える影響が示されることとなる。まず、環境省が行った調査により、自然分布域であるヤエヤマイシガメの生息数が約 33,000 個体と推定された一方で、2013 年 8 月以降、自然分布域からの捕獲による約 6,000 個体のヤエヤマイシガメが輸出されていることが明らかとなり、更なる輸出の増加がヤエヤマイシガメの存続を脅かすことが懸念されると報告している（環境省 2015c）。さらに、本州、四国、九州に広く分布するニホンイシガメにおいても乱獲による影響が顕在化することとなる。環境省が行った調査によると、自然分布域における本種の生息数は約 98 万個体と推定された一方で、平成 25 年 8 月から平成 27 年 9 月の間に、約 2 万 8 千個体のニホンイシガメが輸出されたと報告している。特に一部の地域における捕獲個体の輸出が多いことから、地域個体群あるいは局所個体群の絶滅のおそれがあるとともに、将来的には種の存続を脅かす過剰な利用がされている状態だと指摘している（環境省 2015a）。このように、2010 年代に入り、ようやく商業目的の乱獲が在来カメ類の局所絶滅に繋がる重大な問題になるとの認識が高まったのである。

2010 年代になり、農業作業時のトラクターや芝刈りによる事故死、休耕地に放置された土管への落下、漁業作業時の混獲死、生息環境の改変に伴う餌資源の変化も在来カメ類の減少を引き起こしている可能性が指摘され始めた（藤田・寺岡 2013; 矢部, 2014; 小賀野他 2015a, 2016b; 山口 2019）。しかしながら、

上記の要因に関しては、現在までにその影響が定量的に評価されるには至っていない。

4) まとめ

このように、日本における在来カメ類を減少させる人為的要因の出現過程に関する概略を示してきた。上記に示したように、年を追うごとに新たな減少要因が追加されていくことがわかるだろう。1990年代は物理的な環境改変などの非生物的な要因が特に重大な問題として捉えられ、2000年代に入るにつれ、新たに外来種による影響が認識されるようになる。そして、2010年代に入ると、ようやく河川改修などの非生物的要因や、外来カメ類やアライグマなどの生物的要因が在来カメ類の局所個体群に与える影響が詳細に評価され、タイプの異なる2つの要因（非生物的要因、生物的要因）が在来カメ類を減少させる特に重大な問題であると考えられるようになった。さらに、商業目的の乱獲による影響が、在来カメ類の個体数減少に追い打ちをかけていることが明らかにされた。つまり、これら複数存在する減少要因のどれか1つが在来カメ類に対して重大な影響を与えているわけではなく、各要因がそれぞれ大きな影響を持つとともに、複数の要因による影響が組み合わさることによる相乗効果により、さらに強い負の影響を与えることで在来カメ類が急速に個体数を減少させていると考

えることが出来る。

B. 減少要因の影響と重要性の認識変化

複数の人為的要因による影響を受けて減少する在来カメ類を保全するためには、各要因それぞれがカメ類に与える影響とそのメカニズムを理解する必要がある。そこで、以下の節において、非生物的要因及び生物的要因が在来カメ類に与える詳細な影響を整理するとともに、各要因による影響の重大性がどのように認識されるに至ったかに関して整理した。

1) 非生物的要因

1990年代には、生息環境の物理的な環境改変となる、生息地の消失、河川改修による川岸の護岸、農薬や化学肥料の大量使用による環境汚染、耕作放棄、道路建設などによる影響が在来カメ類の個体数減少を引き起こす主要因になると考えられてきた。しかしながら、生息地の消失を除くと、非生物的要因がカメ類に与える影響を実証した研究は、2010年代に入り、Usuda et al (2012) により示された河川改修がカメ類による影響評価までほとんど報告されてこなかった (e.g. 天白他 2009; 図 2-1)。Usuda et al (2012) によると、冬季における改修工事が直接的にクサガメの生存率を低下させるために個体数が急激に減少すると

ともに、改修工事により越冬場所となる横穴や淀みが消失したことで環境収容力が低下したため、一度減少した在来カメ類の個体数は簡単には回復しないと指摘した。さらに、改修工事による他の影響として、川岸がコンクリート岸化されることで、もともと多く生息していた餌生物が減少するとともに、産卵場所へと移動することが困難になり (Haramura et al 2010)、子孫を残すことが出来なくなることが予想される。このようなことから、非生物的要因の中でも、河川改修は生息地消失とともに、最も深刻な影響を与える重大な問題として捉えられるようになっていった。一方で、水質汚染 (e.g. 坂・多田 2001)、農薬や化学肥料 (e.g. 坂・多田 2001)、耕作放棄、道路建設などの非生物的要因が在来カメ類に与える影響を定量的に評価した研究は、2010 年代に入った現在においてもほとんど報告されていない。今後は、早急に、上記に挙げた非生物的要因が在来カメ類に与える影響を定量的に評価し、河川改修による影響との相対的な重要性の比較も同時に行っていく必要があるのではないだろうか。

2) 生物的要因

本稿より、在来カメ類、特にニホンイシガメを減少させる重大な生物的要因として、外来カメ類 (特にアカミミガメ) との資源競争、クサガメとの交雑、アライグマによる捕食が特に問題であることが示された。しかしながら、2000 年

代に入るまでは、これら外来種が在来カメ類に与える影響が問題視されることは非常に少なかった (e.g. 矢部 1996).

2000 年代に入ること、カメ類の分布状況に関する調査が全国各地で行われることとなる (矢部 2002; 小菅他 2003; 岡田他 2005; 山田他 2008; 天白他 2009). そして、外来種アカミミガメの分布拡大や個体数増加が顕在化するとともに、在来カメ類の危機的状況が認識されることとなった (日本自然保護協会 2003; 天白他 2009). 2010 年代に入ると、日本各地において広域的なカメ類の分布調査がさらに進められることで、アカミミガメとニホンイシガメが平野部と山麓部において地理的に棲み分けることが一般的な傾向であると考えられるようになった (佐藤他 2015; 谷口他 2015; 加賀山 2017, 2019a). このニホンイシガメとアカミミガメ間に見られる棲み分け様の分布様式が形成されたプロセスとして、2 種が好む環境がそもそも異なるために棲み分けている場合と、アカミミガメが侵入域においてニホンイシガメを駆逐したため、結果的に棲み分けているように見えるといった複数のプロセスが予想される. この点に関しては、愛知県の溜池において行われた矢部 (2014) より、本来ニホンイシガメが優占していた一部の地域において、優占種がアカミミガメへと年々変化したと報告されており、アカミミガメがニホンイシガメに与える負の影響がようやく強く認識された. この結果を支持するように、飼育実験を行った野田 (2018)

により、アカミミガメが餌資源の競争を通してニホンイシガメの成長に負の影響を与え、日光浴場所の競争を通してニホンイシガメの日光浴頻度が低下したことが報告された。しかしながら、主にニホンイシガメとアカミミガメの2種が生息する環境において、アカミミガメがニホンイシガメを駆逐した現象を示した事例は愛知県の一部の溜池での報告に限られるため（矢部 2014）、現在までにアカミミガメがニホンイシガメに与える影響が広域スケールで波及する恐れがあることを定量的に示した研究は全く報告されていない。

クサガメとの交雑がニホンイシガメに与える影響が特に重大視されるようになったのは、2010年代に入ってからである。1990年代から2000年代初期には既に野外において、ニホンイシガメとクサガメの交雑個体が発見されていた（e.g. 矢部 1996; 中島他 2000; 小菅他 2003）。しかしながら、当時はまだクサガメが外来種であると考える人が少なかったこともあり、クサガメとの交雑化がニホンイシガメの局所個体群に与える影響が問題視されることは少なかった（e.g. 矢部 2006, 2007; 天白他 2009）。2010年代になると、疋田・鈴木（2010）や Suzuki et al（2011）により、クサガメの外来種説が有力視されるようになるとともに、ニホンイシガメとクサガメの交雑化が日本国内の広域で生じていることが遺伝子解析から明らかにされ（Kato et al 2010; Suzuki et al 2014; 八木他 2017; 宍倉, 2018）、クサガメとの交雑化がニホンイシガメに与える影響がより

強く認識されることとなる（小賀野他 2015a; 上野・亀崎 2015）。クサガメとの交雑化がニホンイシガメに与える影響とそのメカニズムとしては、誤った異種間の性的相互作用に伴う適応度の低下と定義される繁殖干渉（Gröning and Hochkirch., 2008）、稔性を持つ交雑個体がニホンイシガメと交雑し子孫を残すといった遺伝子浸透に関する問題が考えられる。しかしながら、広域スケールでの交雑化の進行が報告されるようになってきた一方で、ニホンイシガメからクサガメへと種が置き換わる過程を報告した研究はこれまでにほとんど報告例がない。例えば、亀崎他（2017）や藤林他（2019）により、岡山県でのカメ類の過去の分布記録と現在の分布様式の比較より、ニホンイシガメからクサガメへと種が置き換わった可能性が指摘されているが、クサガメが交雑を介してニホンイシガメの局所個体群に与える影響やそのメカニズムには未だ不明な点が残されている。なお、クサガメもアカミミガメと同様に餌資源等の資源競争を通してニホンイシガメに負の影響を与えると予想される（小賀野, 2011; 小賀野他, 2015a, 2015b）。これは、ニホンイシガメと食性が類似し（上野他, 2014）、生息環境の重なりも大きいためである（小賀野, 2011）。しかしながら、クサガメによる影響に関しては、交雑に関する影響がより強く問題視されており、資源競争に関する影響に言及した事例は少ない。

特定外来生物アライグマによる在来カメ類への影響が実際に報告される以前、

矢部 (2007)はアライグマによる在来カメ類への重大な問題が生じる恐れがあることを既に警告していた。これは、原産地である北米において、アライグマが多くのカメ類の主要な捕食者の1つとして位置付けられているためである (e.g. Wilbur., 1975)。日本国内における、アライグマによる在来カメ類の局所個体群に与える影響は、2010 年以降、千葉県房総半島での事例が国内で初めての事例として報告された。まず、小菅・小林 (2015) によると、2008 年頃より、アライグマによるカメ類の捕食が生じ始め、短期間で局所個体群が深刻な影響を受けたと報告した。さらに、小賀野他 (2015) は、一度アライグマが侵入した地域では、将来的にニホンイシガメの局所個体群の絶滅が生じることを報告した。このようにして、2010 年代に入ると新たにアライグマによる影響が顕在化し、在来カメ類の局所個体群レベルで深刻な影響を受けることが明らかとなった。しかしながら、アライグマが在来カメ類の局所個体群に与える影響が明らかとなった報告事例は千葉県房総半島などの地域に限定的であったため、今後、千葉県外の広域でも同様に、深刻な影響が広がる恐れがあることを科学的に示すことが出来ていなかった。このような問題から、今後、日本各地で生じるかもしれないアライグマによる在来カメ類の局所絶滅に関する警告を各地へと発信し、多くの研究者に対して十分に危機感を募らせるには至っていなかった。2015 年以降になると、鈴木他 (2015) や田上他 (2019) により、福岡県や岐阜県にお

いても、アライグマに捕食されたと思われる四肢欠損個体が発見されることとなり、アライグマによる在来カメ類の捕食が千葉県以外の広域にも波及している可能性が見えてきた。そこで、今後、我々が早急に行わないといけないこととして、千葉県外で生じたアライグマによる捕食が、在来カメ類の個体レベルではなく、局所個体群レベルで与えるインパクトを科学的に予測し、局所個体群の消失を防ぐために必要となる適切な保全対策を検討・実施していくことが求められるだろう。

C. 減少要因の評価に残された課題

本稿より、1990年代から様々な人為的要因が在来カメ類に与える影響が指摘されるようになってきた一方で、ほとんどの減少要因において、在来カメ類へ与える影響が定量的に評価されるようになったのは2010年代に入ってからであることが明らかとなった。中には、問題性が指摘されるだけで未だに定量的な評価が進んでいない要因も存在する（e.g. 水質汚染、農薬、漁業や農業作業での事故、道路建設や耕作放棄）。さらに、局所的な影響に限られているために、その問題が広域スケールに波及する可能性が不明な要因も存在する（e.g. 愛知県でのアカミミガメ問題、千葉県でのアライグマ問題）。しかしながら、在来カメ類の局所個体群に対して深刻な影響を与えると同時に、その影響が広域スケ

ールまで波及する人為的要因を把握できずに放置してしまうと、さらなる個体群の減少を引き起こし、手遅れになってしまう恐れがある。そのため、我々は懸念される全ての人為的な影響が広域スケールでもたらす在来種への影響を科学的に予測し、早期警告を発することにより、早急に適切な保全対策を検討・実施しなくてはならないのである（長谷川他 2000）。

本稿より報告された文献数より（表 2-1）、非生物的要因では埋め立てなどの生息地破壊や河川改修等による生息環境の劣化、生物的要因では外来カメ類との資源競争、クサガメとの交雑やアライグマによる捕食の影響が特に重大な問題になると考えられた。そこで、今後はこれらの要因による影響に関して、1) 各要因による影響が日本全国の広域スケールに波及する可能性、2) 各要因が在来カメ類の個体群維持に与える影響の相対的重要性の評価の 2 つの課題に取り組んでいく必要がある。そして、得られた結果をもとに、適切な保全対策を早急に検討する必要がある。このように、複数の減少要因により分布域の各地から減少する在来種を保全するためには、在来種の局所個体群レベルで深刻な影響を与える主要な減少要因を早急に明らかにするとともに、その影響が広域スケールに波及する可能性を科学的に予測し、実際の保全対策に活かしていくことが重要になると考えられた。

引用文献

- Browne, C. L. and S. J. Hecnar. 2007. Species loss and shifting population structure of freshwater turtles despite habitat protection. *Biological Conservation* 138(3-4): 421 – 429.
- Crawford, B. A., J. C. Maerz, N. P. Nibbelink, K. A. Buhlmann, and T. M. Norton. 2014. Estimating the consequences of multiple threats and management strategies for semi - aquatic turtles. *Journal of Applied Ecology* 51: 359 – 366.
- Crawford, B. A., C. T. Moore, T. M. Norton, and J. C. Maerz. 2017. Mitigating road mortality of Diamond-Backed Terrapins (*Malaclemys terrapin*) with hybrid barriers at crossing hot spots. *Herpetological Conservation and Biology* 12: 202 – 211.
- Dorcas, M. E., J. D. Willson, and J. W. Gibbons. 2007. Crab trapping causes population decline and demographic changes in diamondback terrapins over two decades. *Biological Conservation* 137: 334 – 340.
- Fordham, D. A., A. Georges, and B. W. Brook. 2008. Indigenous harvest, exotic pig predation and local persistence of a long - lived vertebrate: managing a

tropical freshwater turtle for sustainability and conservation. *Journal of applied ecology* 45: 52–62.

藤林真・砂場千奈・永田聖宣・竹崎千尋・亀崎直樹. 2019. 岡山県旭川流域の河川, ため池における淡水ガメ種組成. 亀楽 18: 16–19.

藤田宏之・寺岡誠二. 2013. 島根県におけるニホンイシガメの保全の必要性. ホシザキグリーン財団研究報告 16: 309–313.

Gong, S. P., H. T. Shi, A. W. Jiang, J. J. Fong, D. Gaillard, and J. C. Wang. 2017. Disappearance of endangered turtles within China's nature reserves. *Current Biology* 27: R170–R171.

Gröning, J. and A. Hochkirch. 2008. Reproductive interference between animal species. *The Quarterly Review of Biology* 83: 257–282.

Haramura, T., M. Yamane, and A. Mori. 2010. Radiotelemetric study of movement patterns of lotic freshwater turtles during breeding and hibernation seasons. *Journal of Freshwater Ecology* 25: 251–259.

長谷川雅美. 2011. ニホンイシガメ. p. 132. 千葉県レッドデータ改定委員会 (編). 千葉県の保護上重要な野生生物—千葉県レッドデータブック—動物編 2011年改訂版. 千葉県環境部自然保護課, 千葉.

- 長谷川雅美・草野保・福山欣司. 2000. 日本における両生類個体群減少の認識過程. 千葉中央博物館自然誌研究報告 3: 1-7
- 疋田努・鈴木大. 2010. 江戸本草書から推定される日本産クサガメの移入. 爬虫両棲類学会報 2010(1): 41-46.
- 加賀山翔一. 2019a. 養老川流域における淡水性カメ類の分布様式. 爬虫両棲類学会報 2019(1): 41-49.
- 加賀山翔一. 2019b. 千葉県におけるニホンイシガメの路上死体の観察事例. 亀楽 18: 12-13.
- 加賀山翔一・小賀野大一・長谷川雅美. 2017. 千葉県における淡水性カメ類の垂直分布. 爬虫両棲類学会報 2017 (2): 156-161.
- 環境省. 2012. 第4次レッドリストの公表について（お知らせ）. 報道発表資料（平成24年8月28日）. <http://www.env.go.jp/press/press.php?serial=15619>（2019/6/20 最終確認）.
- 環境省. 2015a. ニホンイシガメの輸出に係る助言に関する意見の募集（パブリックコメント）について：ニホンイシガメの輸出に係る助言について（平成27年10月28日中央環境審議会自然環境部会野生生物小委員会資料3）. 報道発表資料（平成27年10月29日）. <http://www.env.go.jp/press/101740.html>（2019/6/17 最終確認）.

環境省. 2015b. ニホンイシガメの輸出に係る助言の実施方針について. 報道
発表資料 (平成 27 年 12 月 3 日). <http://www.env.go.jp/press/101740.html>
(2019/6/17 最終確認).

環境省. 2015c. 亜種ヤエヤマイシガメを含む種ミナミイシガメの輸出に係る
助言の停止について. 報道発表資料 (平成 27 年 5 月 18 日).
<https://www.env.go.jp/press/100984.html> (2019/6/19 最終確認).

環境省. 2019. 環境省 レッドリスト 2019.
<https://www.env.go.jp/nature/kisho/hozen/redlist/index.html> (2019/6/19 最
終確認).

亀崎直樹. 2015. 日本の淡水ガメ, 特にミシシippアカミミガメに関する問題に
ついて (特集 日本における淡水カメ類の保全と管理). 爬虫両棲類学会報
2015(2) : 123–133

亀崎直樹・藤林真・河田萌音. 2017. 岡山県における淡水ガメの種組成と分布. 亀
楽 14 : 2–8

Kato, H., K. Kishida, and T. Sasanami. 2010. Detection of hybrid individuals
between *Mauremys japonica* and *Chinemys reevesii* by RAPD. Biogeography
12: 39–42.

小菅康弘・小林頼太. 2015. アライグマによる淡水カメ類の危機 (特集 日本にお

- ける淡水カメ類の保全と管理). 爬虫両棲類学会報 2015(2) : 167–173.
- 小菅康弘・小賀野大一・長谷川雅美. 2003. 小糸川流域における淡水性カメ類の分布. 千葉中央博自然誌研究報告特別号 6: 55–58.
- Lovich, J. E., J. R. Ennen, M. Agha, and J. W. Gibbons. 2018. Where have all the turtles gone, and why does it matter?. *Bioscience* 68: 771–781.
- 日本自然保護協会. 2003. 自然しらべ 2003 日本全国カメさがし. <https://www.nacsj.or.jp/shirabe/2003/07/1812/> (2020/1/17 最終確認).
- 野田英樹. 2018. 北陸地方における淡水性カメ類の生態 —特に外来種の侵入が群集構造に与える影響について—. 金沢大学大学院, 石川県 (博士論文).
- 野田英樹・鎌田直人. 2004. 淡水性カメ類の個体群特性と食性の関係. 爬虫両棲類学会報 2004(2) : 102–113.
- 前沢勝典. 1996. 三重県南勢地方における淡水棲カメ類の観察. 三重自然誌 3: 13–15.
- Moll, D., and E. O. Moll. 2004. *The ecology, exploitation and conservation of river turtles*. Oxford University Press on Demand, New York. 393p.
- 中島みどり・中田兼介・村上興正. 2000. 京都府京田辺市周辺の里山に生息するイシガメとクサガメの分布と齢構造について. 関西自然保護機構会報 22: 91–103.

- 小賀野大一. 2011. 房総半島における淡水性カメ類の分布特性 —ニホンイシガメの保全に向けた現状分析—. 放送大学大学院, 千葉 (修士論文)
- 小賀野大一. 2016a. コンクリート側溝に落ちたニホンイシガメ. 亀楽 12: 8-9
- 小賀野大一. 2016b. 土管に落ちたニホンイシガメ. 亀楽 12: 10-11.
- 小賀野大一・尾崎真澄・小菅康弘・近藤めぐみ・西堀智子・松本健二・長谷川雅美. 2015a. 千葉県ニホンイシガメ保護対策協議会の設立とその活動 (特集 日本における淡水カメ類の保全と管理). 爬虫両棲類学会報, 2015(2): 174-183.
- 小賀野大一・吉野英雄・八木幸市・田中一行・笠原孝夫. 2015b. 房総半島の溜池に生息するニホンイシガメの危機的状況. 爬虫両棲類学会報 2015(1): 1-8.
- 小賀野大一・八木幸市・吉野英雄・田中一行・笠原孝夫・對馬浩二・五味真人・吉田直矢. 2017. 栗山川流域における淡水性カメ類の流呈分布と護岸形態による影響. 千葉生物誌 66: 55-57.
- 岡田夕季・矢部隆・山田智子・小林浩之・前澤勝典・織田銃一. 2005. 三河地方西部における淡水産カメ類の分布. 矢作川研究 9: 5-17.
- 坂雅宏・多田哲子. 2001. 爬虫両生類と環境汚染—現状と課題. 爬虫両棲類学会報 2001(2): 68-75.
- 佐藤方博・片岡友美・金炫禎・岩本愛夢. 2015. 多摩川流域におけるカメ相の変遷. 2013年度公益財団法人とうきゅう環境財団助成事業研究成果報告書 22 p.

- 穴倉慎一郎. 2018. イシガメとクサガメの間で生じた浸透交雑による種の置き換わり: mtDNA 塩基配列と形態形質に基づく解析と考察. 東邦大学大学院, 千葉. (修士論文).
- 鈴木大・會津光博・菊水研二. 2015. アライグマの食害を受けたと考えられるニホンイシガメ. 爬虫両棲類学会報 2015(1): 15–17
- Suzuki, D., H. Ota, H. S. Oh, and T. Hikida. 2011. Origin of Japanese populations of Reeves' pond turtle, *Mauremys reevesii* (Reptilia: Geoemydidae), as inferred by a molecular approach. *Chelonian Conservation and Biology* 10: 237–249.
- Suzuki, D., T. Yabe, and T. Hikida. 2014. Hybridization between *Mauremys japonica* and *Mauremys reevesii* inferred by nuclear and mitochondrial DNA analyses. *Journal of Herpetology* 48: 445–454.
- 田上正隆・高木雅紀・楠田哲士. 2019. 岐阜県で発見されたアライグマに襲われたと考えられるニホンイシガメ. 亀楽 17: 8–10.
- 竹原康史. 1996. 鈴鹿・亀山のヌマガメ類の生態. 三重自然誌 3: 17–21.
- 谷口真理・上野真太郎・三根佳奈子・亀崎直樹. 2015. 西日本のため池における淡水性カメ類の分布と密度. 爬虫両生類学会報 2015 (2): 144–157.
- 天白牧夫・大澤啓志・勝野武彦. 2009. 三浦半島における淡水棲カメ類の種組成と生息環境の関係. ランドスケープ研究 72: 547–552.

徳本正. 1998. 交通事故で死亡したカメについて ～防府, 山口間の道路からの報告～. 山口県の自然 58: 1-7.

徳本正. 2000. 山口県中央部におけるヌマガメ類の分布. 山口県の自然 60: 7-14.

Trauth, S. E., D. S. Siegel, M. L. McCallum, D. H. Jamieson, A. Holt, J. B.

Trauth, H. Hicks, J. W. Stanley, J. Elston, J. J. Kelly. and J. D. Konvalina.

2016. Long-term monitoring and recovery of a population of Alligator

Snapping Turtles, *Macrochelys temminckii* (Testudines: Chelydridae),

from a Northeastern Arkansas Stream. *Journal of the Arkansas Academy of Science* 70: 235-247.

Turtle Taxonomy Working Group [Rhodin AGJ, Iverson JB, Bour R, Fritz U,

Georges A, Shaffer HB, van Dijk PP]. 2017. *Turtles of the World:*

Annotated Checklist and Atlas of Taxonomy, Synonymy, Distribution, and

Conservation Status, 8th ed. Monograph 7 of Rhodin AGJ, Iverson JB, van

Dijk PP, Saumure RA, Buhlmann KA, Pritchard PCH, Mittermeier RA,

eds. *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A*

Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle

Specialist Group. Chelonian Research Monographs.

- 上野真太郎・亀崎直樹. 2015. カメ類の交雑問題. 爬虫両棲類学会報 2015(2): 158–167.
- 上野真太郎・笹井隆秀・石原 孝・谷口真理・三根佳奈子・亀崎直樹. 2014. 日本に産するカメ類の食性 (総説). 爬虫両棲類学会報 2014(2): 146–158.
- Usuda, H., T, Morita, and M, Hasegawa. 2012. Impacts of river alteration for flood control on freshwater turtle populations. Landscape and ecological engineering 8: 9–16.
- Wilbur, H. M. 1975. The evolutionary and mathematical demography of the turtle *Chrysemys picta*. Ecology 56: 64–77.
- Yabe, T. 1989. Population structure and growth of the Japanese pond turtle, *Mauremys japonica*. Japanese Journal of Herpetology 13: 7–9.
- Yabe, T. 1992. Sexual difference in annual activity and home range of the Japanese pond turtle, *Mauremys japonica*, assessed by mark-recapture and radio-tracking methods. Japanese Journal of Herpetology 14: 191–197.
- Yabe, T. 1994. Population structure and male melanism in the Reeves' turtle, *Chinemys reevesii*. Japanese Journal of Herpetology 15: 131–137.
- 矢部隆. 1995. イシガメ. p. 455-462. 日本の希少な野生水生生物に関する基礎資料 (II)一分冊—IV, 両生-爬虫類. 日本水産資源保護協会, 東京.

- 矢部隆. 1996. 三重県多度町におけるカメ類の分布. 三重自然誌 3: 23-29.
- 矢部隆. 1999. 道路の敷設がカメに及ぼす影響. p. 19-32. 森誠一 (編). 淡水生物の保全生態学—復元生態学に向けて—. 信山社サイテック, 東京.
- 矢部隆. 2002. 里山のカメ類. p. 176-184. 広木詔三編. 里山の生態学. 名古屋大学出版会, 名古屋.
- 矢部隆. 2006. 外来のカメ類の野外での定着の実態 (< 特集> 愛知学泉大学コミュニティ政策研究所第 13 回シンポジウム 「さらわれるカメ, 捨てられるカメ, 殺されるカメ-愛玩動物とコミュニティ-」). コミュニティ政策研究 8: 47-57.
- 矢部隆. 2007. ニホンイシガメの章. p. 107-126. 内山りゅう編. 今, 絶滅の恐れがある水辺の生き物たち. 山と溪谷社, 東京.
- 矢部隆. 2014. 日本のカメたちが直面している生息の危機: 持続可能な農村地域の構築に向けて. ワイルドライフ・フォーラム 18: 3-5.
- 八木幸市・小賀野大一・笠原孝夫・田中一行・吉野英雄・對島浩二・吉田直矢・五味真人. 2017. 千葉県栗山川で捕獲されたニホンイシガメとクサガメの交雑個体の遺伝的特徴. 爬虫両棲類学会報 2017(2): 171-174.
- 山田雄哉・上木原慶彦・芹沢俊介. 2008. 愛知 県中部における在来および外来淡水産カメ類の 分布. 豊橋市自然史博物館研究報告 18: 35-45.

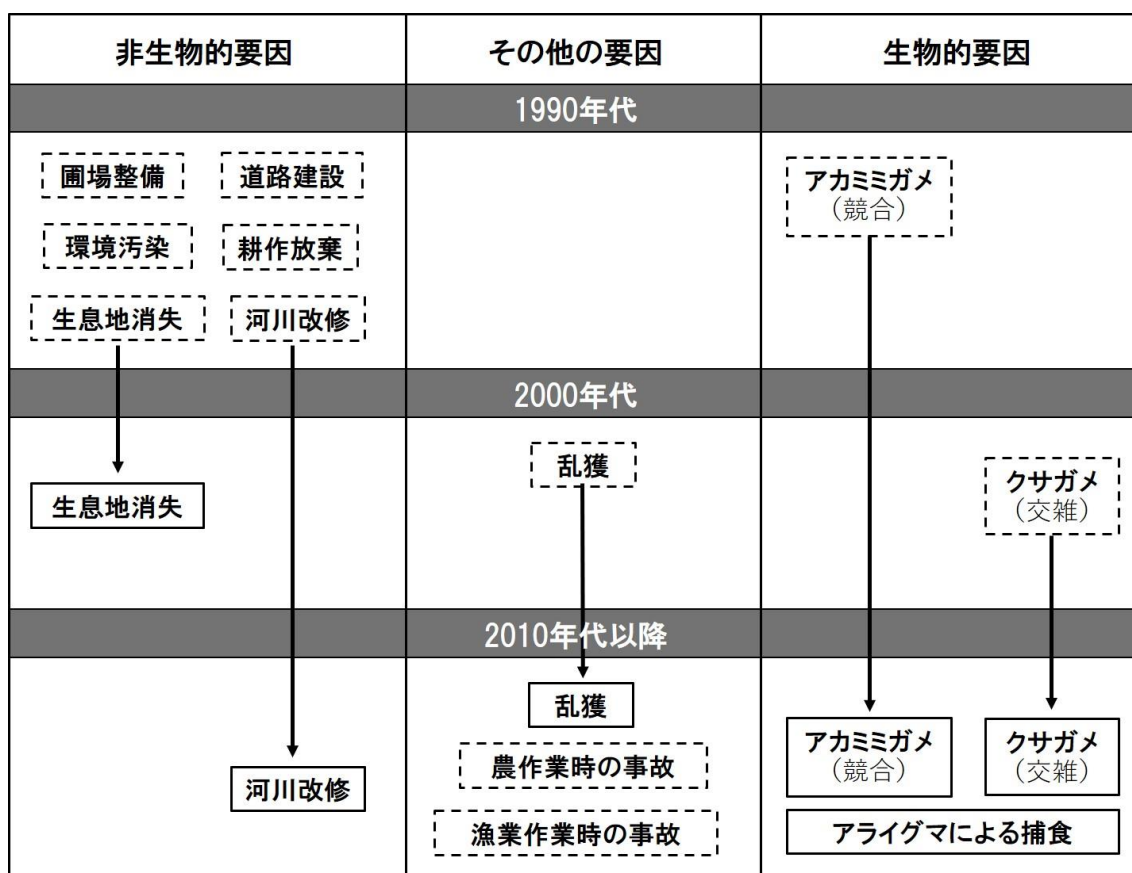
山口達成. 2019. モクズガニ捕獲時に混獲されるニホンイシガメ. 亀楽 17 : 1.

Yasukawa, Y., T. Yabe, and H. Ota. 2008. *Mauremys japonica* (Temminck and Schlegel 1835)—Japanese pond turtle. In A. G. J. Rhodin, P. C. H. Prichard, P. P. van Dijk, R. A. Saumure, K. A. Buhlmann, and J. B. Iverson (eds.), *Chelonian Research Monographs*, No. 5, pp. 003.1 – 003.06. Chelonian Research Foundation, Lunenburg, MA.

Wood, R. C. 1997. The impact of commercial crab traps on northern diamondback terrapins, *Malaclemys terrapin terrapin*. In *Proceedings: conservation, restoration, and management of tortoises and turtles—an international conference*. p. 21 – 27. New York Turtle and Tortoise Society, New York.

表 2-1. 在来カメ類の減少要因に関して言及した文献

カテゴリ	減少要因	引用文献
非生物的要因	生息地の消失	矢部 (1995, 2002, 2007, 2014); 天白他 (2009); 小賀野他 (2015a)
	道路による分断化と轢死	矢部 (1999, 2002, 2007, 2014); 徳本 (1998, 2000); 小賀野 (2011); 小賀野他 (2015a); 加賀山 (2019b)
	河川改修	矢部 (1995, 2002, 2007, 2014); 天白他 (2009); 長谷川 (2011); Usuda et al (2012); 藤田・寺岡 (2013); 小賀野他 (2015a, 2017)
	圃場整備	矢部 (2002, 2007); 小賀野他 (2015a, 2016a)
	耕作放棄	矢部 (1995, 2002); 小賀野他 (2015a)
	農薬や化学肥料	矢部 (1995, 2002); 坂・多田 (2001)
	水質汚染	矢部 (1995, 2002, 2014); 坂・多田 (2001); 小賀野他 (2015a)
生物的要因	外来カメ類との資源競争	野田・鎌田 (2004); 矢部 (2006, 2007, 2014); Yasukawa et al (2008); 天白他 (2009); 小賀野 (2011); 藤田・寺岡 (2013); 上野他 (2014); 谷口他 (2015); 小賀野他 (2015a); 亀崎他 (2017); 野田 (2018)
	クサガメとの交雑 (繁殖干渉及び遺伝子浸透)	矢部 (2006, 2007, 2014); 天白他 (2009); Kato et al (2010); 藤田・寺岡 (2013); Suzuki et al (2014); 小賀野 (2011); 小賀野他 (2015a); 上野・亀崎 (2015); 亀崎他 (2017); 八木他 (2017); 野田 (2018); 宍倉 (2018)
	アライグマによる捕食	矢部 (2007, 2014); 長谷川 (2011); 藤田・寺岡 (2013); 小菅・小林 (2015); 小賀野他 (2015a, 2015b); 鈴木他 (2015); 田上他 (2019)
	餌資源の変化	藤田・寺岡 (2013); 小賀野他 (2015a)
その他の要因	商業目的の乱獲	亀崎 (2015); 環境省 (2015a, 2015b, 2015c); 小賀野他 (2015a)
	農業活動での死亡	矢部 (2014), 小賀野 (2016b)
	漁獲活動による死亡	矢部 (2014); 山口 (2019)



 : 負の影響の指摘 : 負の影響の実証

図 2-1. 在来カメ類を減少させる人為的要因の出現過程と影響評価の現状

第3章

淡水性カメ類の生息適地予測とニッチ比較

本章の内容は主に Kagayama et al (2020). **Species Distribution Modeling Provides New Insights into Different Spatial Distribution Patterns among Native and Alien Freshwater Turtles in Japan** として, *Current Herpetology* 39(2): 147-159 に掲載されたものである.

序論

ニホンイシガメ (*Mauremys japonica*), クサガメ (*M. reevesii*), ミシシッピアカミミガメ (以下アカミミガメ *Trachemys scripta elegans*) は, 日本の本州, 四国, 九州及び周辺島嶼に広く分布する一般的な淡水性カメ類である (Yasukawa et al., 2008; Lovich et al., 2011; NACS-J, 2014, 谷口他., 2015). アカミミガメは 1920 年代以降に北米から複数回導入されている外来種であるが (亀崎, 2015), ニホンイシガメとクサガメの 2 種は近年まで在来種と考えられてきた. 日本のいくつかの地域ではニホンイシガメが平野部に生息する例外はあるものの (e.g., 矢部, 1996; 神松他., 2000; 小菅他., 2003; 野田・鎌田, 2004; 谷口他., 2015; 加賀山他., 2017), ニホンイシガメは山間部でよく見られる一方でクサガメが豊富な平野部ではほとんど見られない現象は, 両種の異なる生息環境の嗜好性や棲み分けにより説明されてきた (矢部, 2002; 岡田他., 2005; 山田他., 2008; 天白他., 2009; 亀崎他., 2017; 加賀山, 2019). しかしながら, 近年の研究である谷口他 (2015) は, クサガメが中国大陸や朝鮮半島から導入されたことが明らかになったことから (疋田・鈴木, 2010; Suzuki et al., 2011), ニホンイシガメとクサガメの関係を再考することを提案している. もし, 導入されたクサガメやアカミミガメとの種間相互作用が日本固有のニホンイシガメの

分布に負の影響を与えているならば、ニホンイシガメはもともと日本の平野部を含む広い分布域を持っていたと予測されるだろう。

平野部に生息していたニホンイシガメから外来カメ類へと置き換わったという仮説を検証するためには、外来種の除去に伴う在来種の個体数回復を示すことが合理的な方法であるが、短期的な調査では実施が困難である。その代わりとして、種分布モデルを用いたアプローチを用いた。対象種の生息好適地を予測することが可能となる種分布モデル (species distribution model; SDM) は様々な状況下において利用されるようになっており (Guisan and Thuiller, 2005), 生物の分布パターンへの理解を深めることに利用されている。例えば, Anderson et al. (2002) は, SDM を用いて野生生物の生息域を予測することで, 野外調査により観察された近縁な 2 種の齧歯類の排他的な分布様式を環境要求性と競争排除則の仮説から説明することに成功した。また, Warren et al. (2008) は予測された SDM から対象となる 2 種間のニッチ類似性を定量的に評価する手法を提案した。本研究において, もし, 相互作用する在来種と外来種が環境要求性の違いによって排他的に分布しているならば, 予測された 2 種間の生息好適地の重複はほとんどなく, ニッチの類似性が低いことが示されるだろう。また, もし, 外来種から在来種へと置き換わることによって両種の排他的な

分布様式が形成されたのであれば、2種の生息好適地に大きな重複が見られるとともに、大きなニッチ類似性が見られるだろう。

本研究では、近年生じた外来カメ類による種間相互作用が現在のニホンイシガメの分布を形成しているという仮説を検証した。本研究では、存在のみデータを用いたSDM (MaxEnt と ENMTools; Warren et al., 2008) を適用し、ニホンイシガメの分布範囲である本州、四国、九州における3種のカメ類の生息好適地を予測し、これらのカメ種間のニッチ類似性を評価した。

方法

データ収集

ニホンイシガメ、クサガメ及びアカミミガメにおいて、それぞれ、811, 1066, 1012 地点の分布情報を収集した（図 3-1, 環境省 1988, 1993, 2001; 日本自然保護協会 2014; 谷口他 2015; 加賀山他 2017; 小賀野 未発表データ）。これらの分布情報は人工物である公園池、社寺池などから収集されたものは除外したものである。理由としては、今回収集したデータには市民調査により得られたものが多くを占めており、上記のような人間の行ききが多く、また、外来種に関しては、人工的に作られた、調査や観察のしやすい環境から偏って分布情報が収集されてしまう恐れがあったためである。さらに、在来種においては、人為的に移入された可能性のある環境から得られた分布情報を除外する必要があるためである。在データの空間的な偏りに対処するために、種分布モデルの構築の際には、1km 四方のセルに複数の在データが存在する場合は、1km 四方のセルから無作為に1つのデータのみが抽出されるように設定した。従って、本研究で使用した在データの地点数はそれぞれ、616 (ニホンイシガメ), 763 (クサガメ), 635 (アカミミガメ) 地点となった。

カメ類の分布に影響する環境要因として4つの気候要因と1つの地形要因を候補変数として設定した（図 3-2）; 気候適要因には気象庁から出ている夏季の

最高気温 (8 月), 冬季の最低気温 (1 月), 年平均降水量と 4 月から 11 月までの年合計日照時間の 4 つの変数, 地形要因として国土交通省の国土数値情報より平均傾斜角を使用した. これらの環境変数において, カメ類のような外温動物は体温を調節するために適度な外気温や太陽光を必要とするため, 気候的要因である夏季最高気温, 冬季最低気温及び年合計日照時間は淡水性カメ類の分布を制限していると予想された(Vitt and Caldwell 2013). さらに, 淡水性カメ類の分布は流速などの微環境による影響を受けるため (Buhlmann and Vaughan 1991; Usuda et al 2012; 加賀山 2019), 地形的要因である傾斜角と気候的要因である年降水量は高標高域へのカメ類の侵入や定着を妨げると予想された. 全部で 5 つの環境変数は ArcGIS 10.0 (ESRI, CA, USA) を用いて 1km 四方のセルに分割した. また, 淡水性カメ類は冬季に水中で越冬するため (Ultsch 1989), 活動期である 4 月から 11 月の間の年合計日照時間を, 気象庁のデータをもとに 1km 四方のセル単位で計算した. 本研究では, 分布情報が得られた時期と土地利用に関する要因が得られた期間を統一すると, 平野部における在来カメ類の分布情報が少なくなってしまう, 誤った在来種の分布特性を評価してしまう恐れが考えられたため, 土地利用に関する変数は解析には組み入れなかった.

SDMs の構築

本研究では, MaxEnt (Phillips et al., 2006; Var 3.3.3k) を用いて, ニホンイシガメ, クサガメ及びアカミミガメの 3 種のカメ類の SDMs を構築した. MaxEnt は対象種の在データと背景環境と呼ばれる情報から対象種が生息する確率をセルごとに推定することが可能な手法である (Phillips et al 2006) . 本研究において, 対象種 3 種の生息適地を予測する範囲はニホンイシガメの分布域である本州, 四国及び九州とし (Yasukawa et al 2008) , 高標高域などの調査が全く行われていない地域が背景環境に含まれる問題に対処するために, 本研究で対象とするカメ類の在地点から半径 25km のバッファを発生させ, その範囲内に含まれるセルのみを背景環境とした. さらに, MaxEnt において, 背景環境からは 10,000 地点のポイントをランダムに抽出するとともに, 排出される生息適地率の予測結果が 0 (不適) から 1 (好適) までの値を取るように, logistic output となるように設定を行った.

SDMs の比較

構築したカメ類 3 種の SDMs 間の違いを検定するために, Warren et al (2008) により提案された, ENMTools ver 1.4.3 (Warren et al 2010) を用いた解析を行った. ニッチ類似性の比較 (ニッチ類似性の検定) は Peterson et al (1999) に

よりある枠組みが提案されており、近縁種の SDMs を他種の分布域の中からランダムに抽出された分布情報を用いて予測した生息適地よりも精度良く予測することができるかを問うものである (Takami and Osawa 2016). 本研究では、ニッチ類似性を評価するために ENMTools を用いたニッチ類似性の検定を行った。複数の SDMs を定量的に比較するニッチ類似性の統計量は、2種の SDMs において予測された生息適地率の差を全セルで合計することにより評価される (Warren et al. 2008). そこで、Warren et al (2008) に従い、ニッチ類似性を測定する指標となる統計量である Schoener's D (Schoener 1968) と Warren's I (Warren et al 2008) を使用した。両方の指標はともに、0 から 1 の間をとり、両種の環境要求性が全く異なるものであれば 0 の値をとり、両種の生息適地率の値が全セルで同一の値であった場合は 1 となる (Warren et al 2010). ニッチ類似性の統計量は以下の組み合わせより計算された、(1) ニホンイシガメとクサガメ、(2) ニホンイシガメとアカミミガメ、(3) クサガメとアカミミガメ。カメ類各種の SDMs 間の違いを評価するために、ENMTools を用いたニッチ類似性の検定を行った。本研究では、ある種の分布情報に基づき構築した SDMs と他方の種の分布域から 100 回ランダム地点を発生させて構築した SDMs 間のニッチ類似性の統計量の帰無分布を構築するために、ニッチ類似性の検定を使用した (Peterson et al 1999; Warren et al 2008). Warren et al (2008) はニッチ類似性

検定の際にランダム地点を発生させる背景環境に、対象種の生息に不適な環境が含まれていた場合、輩出される結果にバイアスが生じてしまう恐れがあることを指摘しているため、各カメ類のランダムなポイントを輩出する際の地理的範囲は、各カメ類の分布地点から半径 25km のバッファを作成させた範囲内として限定した。ニッチ類似性の検定において、種の組み合わせを逆にした場合に異なる結果が得られる可能性があったため、本研究では両方向の組み合わせで検定を行った (Warren et al 2010)。一方の種が他方の種の分布を正または負に予測することが可能かどうかを判断する際に、帰無分布の上下 2.5% の範囲に実測値が位置した場合、両種の SDMs は有意に類似している、または有意に似ていないと判断することとした (Takami and Osawa 2016)。

結果

SDMs の構築

構築した 3 種の SDMs で推定された予測精度の指標となる Area Under the Curve (AUC) の値は、それぞれ、0.75 (ニホンイシガメ)、0.82 (クサガメ)、0.87 (アカミミガメ) となり、3 種のモデル全てで AUC の値が 0.7 以上であったため、Hosmer et al (2013) より本研究で得られた予測結果の精度は比較的高いと考えられた。本州、四国及び九州を対象にカメ類 3 種の生息適地を予測した結果をそれぞれ図 3-3A, B, C に示した。図 3-3 では、予測された生息適地率の中から閾値以上の値のみを抽出した。生息適地率のなかから「いる」または「いない」と 2 値に分類する閾値の値には Maximum training sensitivity plus specificity logistic threshold (Jiménez-Valverde and Lobo 2007) を使用し、カメ類各種のそれぞれで、0.41 (ニホンイシガメ)、0.37 (クサガメ)、0.29 (アカミミガメ) となった。図 3 はカメ類 3 種がともに日本の広範囲に生息適地が広がっていることを示している。3 種の中で在来種であるニホンイシガメの生息適地の範囲が最も広く、一方で外来カメ類であるクサガメ(55,526 km²)とアカミミガメ(47,031 km²)の 2 種のカメ類はニホンイシガメ(80,878 km²) に比べ生息適地の範囲は狭かった。さらに、ニホンイシガメと外来カメ類の生息適地は広範囲で重複しており、それぞれ、3 種ともに重複した範囲 (34,349 km²)、ニホンイシガメとクサガメのみが重

重複した範囲 (8,096 km²), ニホンイシガメとアカミミガメのみが重複した範囲 (3,561 km²), そして, ニホンイシガメのみが生息適地として予測された範囲 (34,872 km²) となった (図 3-4).

3 種のカメ類において, 気候適要因である最高気温, 最低気温や年降水量, 地形的要因である傾斜角は比較的高い重要度の値を示した. 5 つの環境変数において, ニホンイシガメでは最高気温, 最低気温, 年降水量及び傾斜角, クサガメにおいては, 最低気温, 年降水量や傾斜角, アカミミガメにおいては, 最低気温や年降水量の値が他の要因に比べ特に重要度の値が高かった (表 3-1).

SDMs の比較

ニッチ類似性の検定により, カメ類 3 種間における高い生態ニッチの類似性が示された. 特に, ニホンイシガメの SDMs から有意にクサガメの生息適地を予測することができ, その逆も同様であった (表 3-2). また, クサガメの SDMs からアカミミガメの生息適地を有意に予測することができ, その逆も同様であった (表 3-2). しかしながら, アカミミガメの SDM からニホンイシガメの生息適地を有意に予測することは出来たが, 一方でニホンイシガメの SDMs からアカミミガメの生息適地を予測することは出来なかった (表 3-2).

考察

本研究より, 3 種のカメ類の SDM において, 気候的要因と地形的要因の重要度が高いことが明らかとなり (表 3-1), これらの要因がカメ類 3 種の分布を制限していることが示唆された. ほとんどの淡水性カメは外温動物であり, 生理的や行動的な能力を発揮する際に必要な体温を維持するためには, 適切な周辺温度や日射量を必要とする. 周辺温度は卵の状態に影響を与え, 胚発生や性決定を促進する (Breitenbach et al., 1984; Bobyn and Brooks, 1994; Okada et al., 2010; Vitt and Caldwell, 2013). 一方で, 越冬期の気温が極端に低いと越冬中のカメ類が死滅する可能性がある (St. Clair and Gregory, 1990). 従って, 気候は最終的には淡水性カメ類の分布域や個体群動態に多大な影響を与え得る. さらに, 流速などの微小生息環境 (e.g., Buhlmann and Vaughan, 1991; Usuda et al. 2012; 加賀山, 2019) もカメ類の分布に大きな影響を与える. 例えば, 加賀山 (2019) は養老川水系 (35° 24' 2.5842" N, 140° 7' 46.6896" E) におけるニホンイシガメ, クサガメ, アカミミガメの 3 種のカメ類の流程分布を調査し, クサガメとアカミミガメが下流部に豊富に存在するのに対し, ニホンイシガメは中流域と上流域に豊富に存在することを示した. さらに, 加賀山 (2019) では, 流速が 2 種の外来種 (クサガメとアカミミガメ) の豊富さに負の影響を与えることを示唆した. 河

川の流速には傾斜角や年間降水量が影響を与えることから、気候的・地形的要因の組み合わせがカメ類の分布に重要であると推測された。

これまでの研究では、ニホンイシガメと外来カメ類は異なる環境要求性を示すために、異所的に棲み分ける傾向にあると考えられてきた (矢部, 2002; 小菅他., 2003). 本研究より、ニホンイシガメは平野部から山間部までの幅広い環境 (河川, 池や湿地) に生息する生息地ジェネラリストであることと (小菅他., 2003; 野田・鎌田, 2004; Yasukawa et al., 2008; 加賀山他., 2017), 本研究で対象とした3種の中で最も生息適地の範囲が広いことが示された。しかしながら、特に平野部に位置するニホンイシガメの生息適地のほとんどはクサガメとアカミミガメのものと重なっており、ニホンイシガメのみの生息適地の多くはクサガメやアカミミガメの生息適地と重なる範囲外の山間部であった (図 3-4, 3-5). さらに、ニッチ類似性の検定より、ニホンイシガメと外来カメ類のニッチは有意に類似していることが示された。従って、本研究は、近年見られるニホンイシガメの分布パターンは2種の外来カメ類との種間相互作用により形成されたことを指摘した谷口他 (2015) の主張を支持するものである。

近年、いくつかの研究により、外来カメ類が在来カメ類の生息地を奪い、在来種の個体数を減少させていることが示唆されている (e.g., Cadi and Joly, 2003, 2004; Polo-Cavia et al., 2010, 2011; 矢部, 2014). 日本においては、矢部 (2014) により、2005 年から 2011 年にかけて優占種がニホンイシガメからアカミミガメへと変化したと報告されている。この現象は、アカミミガメとの餌や生息場所などの資源競争を通して、ニホンイシガメが減少したことが原因である可能性がある。一方で、理論研究や野外研究により、在来種と外来種間の繁殖干渉 (Gröning and Hochkirch, 2008) が、在来種から外来種への種の置換を引き起こすことが強く示唆されている (e.g., Konishi and Takata, 2004; Takakura et al., 2009). 野外で生じているニホンイシガメとクサガメ間の交雑 (Kato et al., 2010; Suzuki et al., 2014) は、クサガメによる繁殖干渉の一部である可能性があり、潜在的にはニホンイシガメに対して負の影響を与え得る。今後、各カメ類を対象にした長期モニタリングにより、ニホンイシガメからクサガメやミシシippアカミミガメへと種が置き換わることを実証する必要がある。

近年, SDM や ENMTools を用いた研究により, 2 種の在来種間のニッチ分化や交雑帯の動態を評価することに成功している(Warren et al., 2008; Takami and Osawa, 2016). 本研究では, SDM と ENMTools を用いて, 在来種と外来種 2 種のニッチ類似性を評価した. しかしながら, SDM により外来種の生態ニッチを評価する際には, 外来種が移入先で獲得した分布が平衡状態にあると仮定出来なくてはならない. 先行研究により, クサガメは 18 世紀後半に朝鮮半島と 1970 年代に中国大陸から複数回導入され続けており (疋田・鈴木, 2010; Suzuki et al., 2011), ミシシippアカミミガメは 1920 年代以降にアメリカ合衆国から導入され続けている (亀崎, 2015). これら外来カメ類は既に日本国内の本州, 四国, 九州の広域に分布を拡大させていることから (日本自然保護協会, 2014; 谷口他, 2015), 分布が平衡状態に達しているという仮説は妥当であると考えられる. また, 日本の山間部において 2 種の外来カメ類が非常に少ないことは, 各種の生息環境の選好性から説明することが出来る.

引用文献

- Anderson, R. P., Peterson, A. T., and Gómez - Laverde, M. 2002. Using niche - based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98(1): 3-16.
- Bobyn, M. L., and Brooks, R. J. 1994. Incubation conditions as potential factors limiting the northern distribution of snapping turtles, *Chelydra serpentina*. *Canadian Journal of Zoology* 72(1): 28-37.
- Breitenbach, G. L., Congdon, J. D., and Van Loben Sels, R. C. 1984. Winter temperatures of *Chrysemys picta* nests in Michigan: effects on hatchling survival. *Herpetologica* 76-81.
- Buhlmann, K. A., and Vaughan, M. R. 1991. Ecology of the turtle *Pseudemys concinna* in the New River, West Virginia. *Journal of Herpetology* 72-78.
- Cadi, A., and Joly, P. 2003. Competition for basking places between the endangered European pond turtle (*Emys orbicularis galloitalica*) and the introduced red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*). *Canadian Journal of Zoology* 81(8): 1392-1398.
- Cadi, A., and Joly, P. 2004. Impact of the introduction of the red-eared slider

- (*Trachemys scripta elegans*) on survival rates of the European pond turtle (*Emys orbicularis*). *Biodiversity and conservation* 13(13): 2511-2518.
- Ernst, C. H., and Lovich, J. E. 2009. *Turtles of the united states and Canada*. JHU Press.
- Gröning, J., and Hochkirch, A. 2008. Reproductive interference between animal species. *The Quarterly Review of Biology* 83(3): 257-282.
- Guisan, A., and Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters* 8(9): 993-1009.
- 疋田努・鈴木大. 2010. 江戸本草書から推定される日本産クサガメの移入. *爬虫両棲類学会報* 2010(1) : 41-46.
- Hosmer JR, D. W., Lemeshow, S., and Sturdivant, R. X. 2013. *Applied logistic regression* (Vol. 398). John Wiley & Sons.
- Jiménez-Valverde, A., and Lobo, J. M. 2007. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta oecologica* 31(3): 361-369.
- 加賀山翔一. 2019. 千葉県におけるニホンイシガメの路上死体の観察事例. *亀楽* 18 : 12-13.
- 加賀山翔一・小賀野大一・長谷川雅美. 2017. 千葉県における淡水性カメ類の垂

- 直分布. 爬虫両棲類学会報 2017 (2) : 156–161.
- Kato, H., Kishida, K., and Sasanami, T. 2010. Detection of hybrid individuals between *Mauremys japonica* and *Chinemys reevesii* by RAPD. *Biogeography* 12: 39-42.
- Konishi, M., and Takata, K. 2004. Impact of asymmetrical hybridization followed by sterile F 1 hybrids on species replacement in *Pseudorasbora*. *Conservation Genetics* 5(4): 463-474.
- 小菅康弘・小賀野大一・長谷川雅美. 2003. 小糸川流域における淡水性カメ類の分布. 千葉中央 博自然誌研究報告特別号 6 : 55–58.
- 小菅康弘・小林頼太. 2015. アライグマによる淡水カメ類の危機 (特集 日本における淡水カメ類の保全と管理). 爬虫両棲類学会報 2015(2): 167-173.
- Lovich, J. E., Yasukawa, Y., and Ota, H. 2011. *Mauremys reevesii* (Gray 1831)–Reeves’ turtle, Chinese three-keeled pond turtle. *Chelonian Research Monographs* 5: 1-10.
- 日本自然保護協会. 2014. 自然しらべ 2013 日本のカメさがし! 報告書. 日本自然保護協会資料集第 53 号, 東京
- Okada, Y., Yabe, T., and Oda, S. I. 2010. Temperature-dependent sex determination in the Japanese pond turtle, *Mauremys japonica* (Reptilia:

- Geoemydidae). *Current Herpetology* 29(1): 1-10.
- Pearson, S. H., Avery, H. W., and Spotila, J. R. 2015. Juvenile invasive red-eared slider turtles negatively impact the growth of native turtles: implications for global freshwater turtle populations. *Biological Conservation* 186: 115-121.
- Pérez-Santigosa, N., Florencio, M., Hidalgo-Vila, J., and Díaz-Paniagua, C. 2011. Does the exotic invader turtle, *Trachemys scripta elegans*, compete for food with coexisting native turtles?. *Amphibia-Reptilia* 32(2): 167-175.
- Peterson, A. T., Soberón, J., and Sánchez-Cordero, V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285(5431): 1265–1267.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., and Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190(3): 231-259.
- Polo-Cavia, N., López, P., and Martín, J. 2010. Competitive interactions during basking between native and invasive freshwater turtle species. *Biological Invasions* 12(7): 2141-2152.
- Polo-Cavia, N., López, P., and Martín, J. 2011. Aggressive interactions during feeding between native and invasive freshwater turtles. *Biological*

Invasions 13(6): 1387-1396.

Schoener, T. W. 1968. The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49(4): 704–726.

ST. Clair, R. C., and Gregory, P. T. 1990. Factors affecting the northern range limit of painted turtles (*Chrysemys picta*): winter acidosis or freezing?. *Copeia* 1083-1089.

Suzuki, D., Ota, H., Oh, H. S., and Hikida, T. 2011. Origin of Japanese populations of Reeves' pond turtle, *Mauremys reevesii* (Reptilia: Geoemydidae), as inferred by a molecular approach. *Chelonian Conservation and Biology* 10(2): 237-249.

Suzuki, D., Yabe, T., and Hikida, T. 2014. Hybridization between *Mauremys japonica* and *Mauremys reevesii* inferred by nuclear and mitochondrial DNA analyses. *Journal of Herpetology* 48(4): 445-454.

Takakura, K. I., Nishida, T., Matsumoto, T., And Nishida, S. 2009. Alien dandelion reduces the seed-set of a native congener through frequency-dependent and one-sided effects. *Biological Invasions* 11(4): 973-981.

Takami, Y., and Osawa, T. 2016. Ecological differentiation and habitat unsuitability maintaining a ground beetle hybrid zone. *Ecology and*

evolution 6(1): 113-124.

谷口真理・上野真太郎・三根佳奈子. 2015. 西日本のため池における淡水性カメ類の分布と密度 (特集 日本における淡水カメ類の保全と管理). 爬虫両棲類学会報 2015(2): 144-157.

Usuda, H., Morita, T., and Hasegawa, M. 2012. Impacts of river alteration for flood control on freshwater turtle populations. *Landscape and ecological engineering* :8(1) 9-16.

Ultsch, G. R. 1989. Ecology and physiology of hibernation and overwintering among freshwater fishes, turtles, and snakes. *Biological Reviews* 64(4): 435-515.

Vitt, L. J., and Caldwell, J. P. 2013. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press.

Warren, D. L., Glor, R. E., and Turelli, M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62(11): 2868-2883.

Warren, D. L., Glor, R. E., and Turelli, M. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33(3): 607-611.

矢部隆. 2002. 里山のカメ類. 広木詔三編. 里山の生態学. 名古屋大学出版会.

名古屋. p. 176-184.

矢部隆. 2014. 日本のカメたちが直面している生息の危機: 持続可能な農村地域の

構築に向けて. ワイルドライフ・フォーラム 18(2): 3-5.

Yasukawa, Y., Yabe, T., and Ota, H. 2008. *Mauremys japonica* (Temminck and

Schlegel 1835)—Japanese pond turtle. *Chelonian Research Monographs*

5:003-1.

表 3-1. 5 つの環境変数の重要度.

Kagayama et al (2020) より一部改変.

環境変数	重要度 (%)		
	ニホンイシガメ	クサガメ	アカミミガメ
夏季最高気温 (8 月)	50.3	5.8	13.1
冬季最低気温 (1 月)	18.6	52	38.6
傾斜角	11.3	16	30.9
年降水量	9.3	23.1	12.5
年合計日照時間 (4 月-11 月)	10.5	3.1	4.9

表 3-2. ニッチ類似性検定の結果.

類似性検定の統計量と帰無分布 (lower 0%, 2.5%, 97.5%, and 100% values) の要約. Kagayama et al (2020) より一部改変.

種の組み合わせ	統計量	帰無分布				ニッチ類似性の方向
		0%	2.5%	97.5%	100%	
ニホンイシガメ → クサガメ	$I = 0.95^*$	0.921	0.923	0.936	0.937	類似
	$D = 0.76^*$	0.718	0.725	0.749	0.751	類似
クサガメ → ニホンイシガメ	$I = 0.95^*$	0.861	0.864	0.886	0.887	類似
	$D = 0.76^*$	0.607	0.611	0.645	0.650	類似
ニホンイシガメ → アカミミガメ	$I = 0.87^*$	0.926	0.930	0.942	0.945	相違
	$D = 0.61^*$	0.734	0.742	0.770	0.771	相違
アカミミガメ → ニホンイシガメ	$I = 0.87^*$	0.751	0.752	0.776	0.779	類似
	$D = 0.61^*$	0.470	0.471	0.501	0.506	類似
クサガメ → アカミミガメ	$I = 0.95^*$	0.879	0.880	0.899	0.901	類似
	$D = 0.76^*$	0.637	0.638	0.672	0.676	類似
アカミミガメ → クサガメ	$I = 0.95^*$	0.755	0.756	0.778	0.782	類似
	$D = 0.76^*$	0.472	0.476	0.502	0.507	類似



図 3-1. カメ類の在地点.

Kagayama et al (2020) より一部改変.

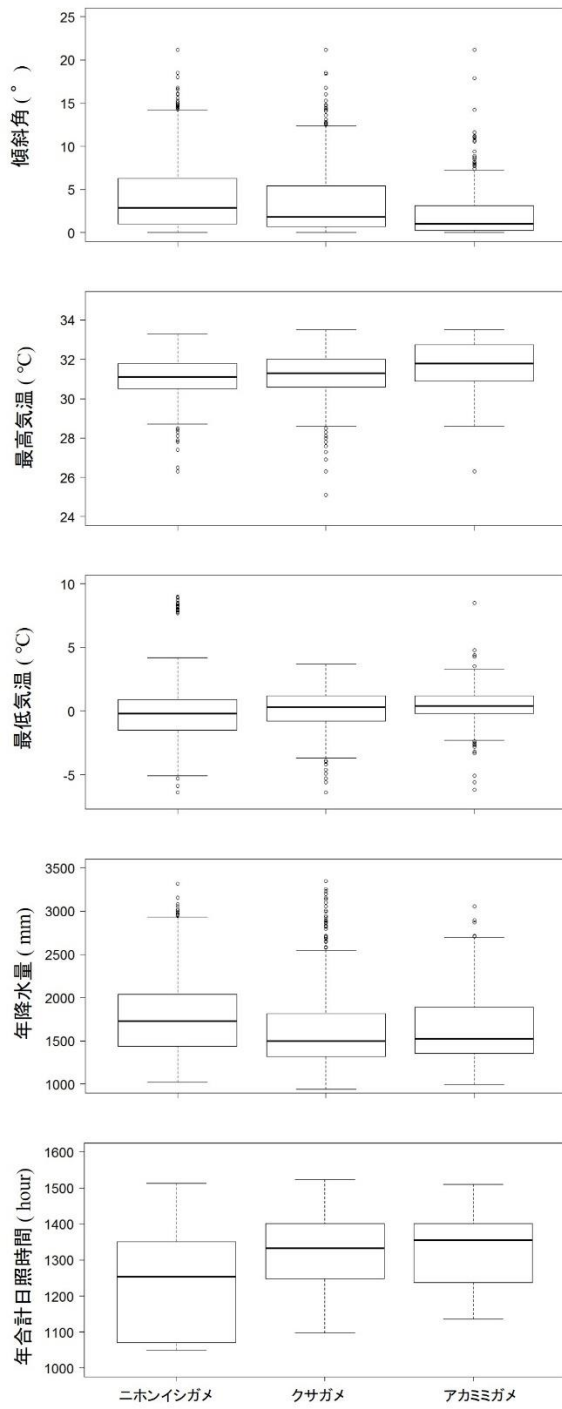


図 3-2. カメ類の生息適地率に影響すると予想された候補環境変数. Kagayama et al (2020) より一部改変.

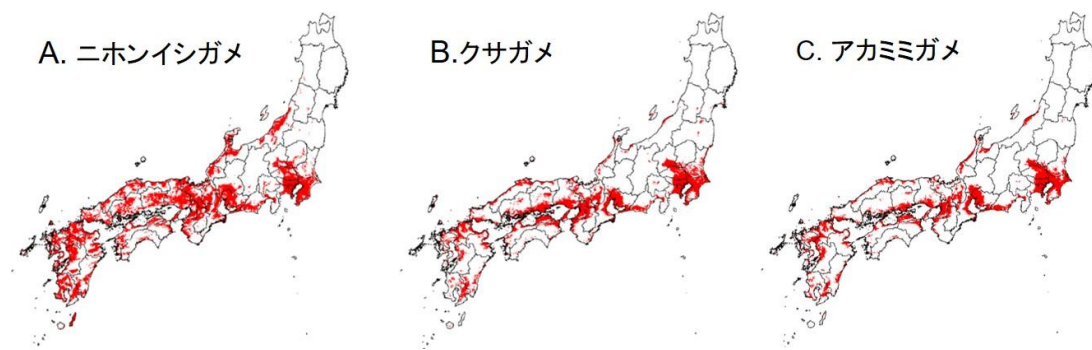


図 3-3. 各カメ類の生息適地予測図.

赤色の格子は生息適地率が閾値以上であったものを抽出したものである.

Kagayama et al (2020) より一部改変.

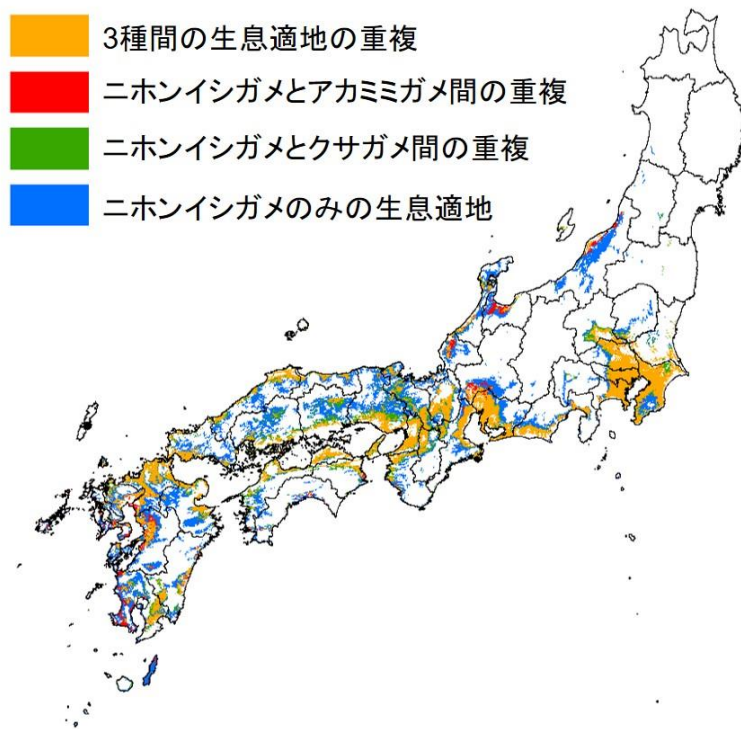


図 3-4. ニホンイシガメの生息適地と他のカメ類の生息適地との重複.

オレンジ色の格子：3種のカメ類の生息適地が重複した格子；赤色の格子：ニホンイシガメとアカミミガメの生息適地が重複した格子；緑色の格子：ニホンイシガメとクサガメの生息適地が重複した格子；青色の格子：ニホンイシガメのみの生息適地. Kagayama et al (2020) より一部改変.

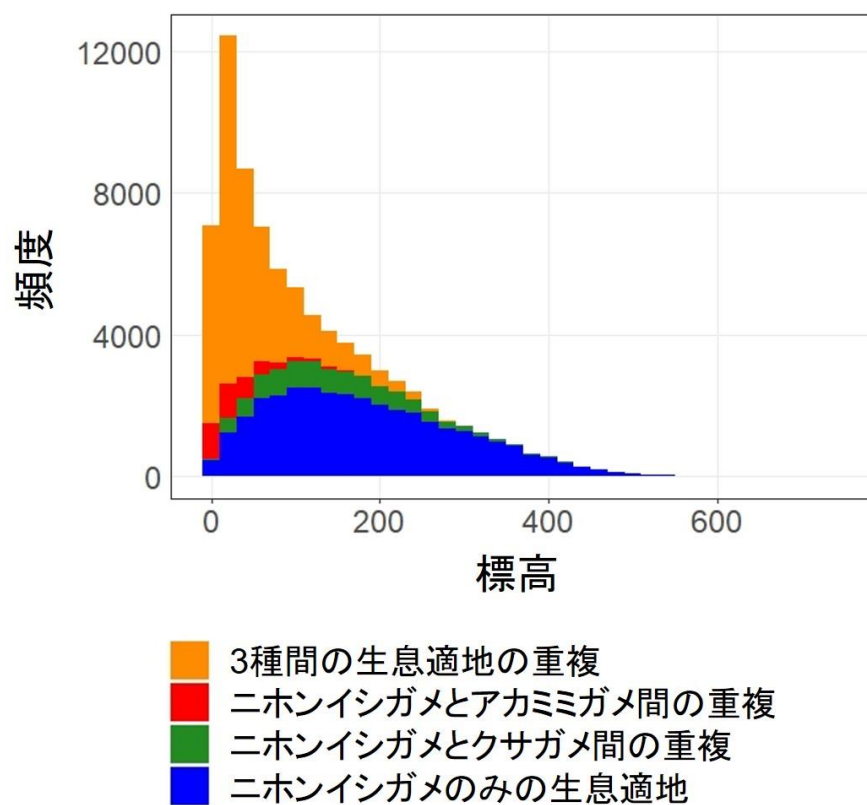


図 3-5. ニホンイシガメの生息適地の標高. Kagayama et al (2020) より一部改変.

第 4 章

千葉県房総半島南部における特定外来生物アライグマの 侵入に伴うニホンイシガメの個体群構造の変化

本章の内容は Kagayama et al (2021). **Changes in Population Structure of the Freshwater Turtle *Mauremys japonica* Following the Invasion of Feral Raccoon *Procyon lotor* in the Southern Tip of the Boso Peninsula, Japan** として, *Current Herpetology* 40(1): 22-39 に掲載されたものである.

序論

ニホンイシガメ (*Mauremys japonica*) は、本州、四国、九州及び周辺島嶼の広域に分布する日本固有種である (Yasukawa et al., 2008). 本種の卵、孵化幼体及び幼体はシマヘビ、オオサンショウウオ、イタチ、カラス類やタヌキなどの在来捕食者に捕食されるが (矢部, 2002; 松久保, 2005; 小菅・小林, 2015), 大きく成熟した成体を捕食する主要な在来捕食者は確認されていない (矢部, 2002; Yasukawa et al., 2008). そのため、本種はこれまで日本国内において普通種として生息しており、ときに非常に生息数が多いこともあった (Yasukawa et al., 2008).

しかしながら、近年になり、生息地の消失、河川改修、ミシシippアカミミガメ (*Trachemys scripta elegans*) との資源競争 (e.g., 餌や日光浴場所), クサガメ (*M. reevesii*) との交雑, 商業目的の乱獲, 北米原産の外来種であるアライグマによる捕食 (Yasukawa et al., 2008; Usuda et al., 2012; 矢部, 2014; 小菅・小林, 2015; 小賀野他 2015a) などの人為的要因がニホンイシガメを減少させていると認識されるようになってきた. しかしながら、状況証拠として、アライグマが侵入した局所的な地域において、ニホンイシガメが急速に減少したことが報告されているが (小菅・小林, 2015; 小賀野他, 2015a), このような個体数減少の詳細な過程やメカニズムは明らかになっていない.

アライグマはカメ類の卵や幼体を捕食するだけでなく体サイズの大きな成体をも捕食する (Seigel, 1980; Tucker et al., 1999; Feinberg and Burke, 2003; Karson et al., 2019). 先行研究により示されているように (e.g., Congdon et al., 1993, 1994; Enneson and Litzgus, 2008), 成熟までに長期間を要するために個体群増加率の低い淡水性カメ類の個体群は, 成体の生存率の低下に対して脆弱であり, 生存率が 2–3%低下するだけで個体群は深刻な減少に繋がる (Keevil et al., 2018). それゆえ, アライグマが侵入している日本などの国では, 各地で在来カメ類の個体数が大幅に減少する可能性がある (小菅・小林, 2015; 小賀野他, 2015a).

本研究では, アライグマが在来カメ類の個体群に及ぼすリスクに関する基礎情報を得ることを目的として, アライグマのニホンイシガメへの捕食の兆候を明らかにするために, アライグマの侵入が初期段階である地域においてニホンイシガメの標識再捕獲調査を実施した. その結果, ニホンイシガメの個体数は着実に減少しており, 齢構成が高年齢層に偏っていること, アライグマによる捕食の証拠であると疑われている四肢を欠損した個体 (鈴木他, 2015; 小菅・小林, 2015; 小賀野他, 2015b) が増加している特徴が見られた. これらの知見に基づいて, 淡水性カメ類の個体数の深刻な減少を早期に発見するための戦略を

検討し、それにより、局地的な絶滅を防ぐための適切な保全対策を速やかに実施できるようにする。

方法

調査地

2014年から2017年の7月下旬から9月下旬にかけて、千葉県房総半島の南端に位置する館山市の2つの小河川（洲宮川、佐野川）の約3kmと1.5kmの範囲で、ミニホンイシガメの標識再捕獲調査を実施した（図4-1）。調査地は千葉県の中でも、ニホンイシガメの生息好適地を有する地域に位置しており（小賀野他 2015a）、大規模な河川改修など的人為的攪乱が非常に少ない。さらに、ニホンイシガメと外来種であるクサガメとの交雑は生じているが（加賀山他, 2017）、外来競合種であるミシシippアカミミガメは定着していない。調査地域には、ニホンイシガメの卵、孵化幼体及び幼体の潜在的な捕食者（e.g., シマヘビ、タヌキ、イタチ、カラス、イエネコ）が生息しているが、メス成体の主要な捕食者は生息していない。

以上のことから、本調査地域はアライグマが在来カメ類の個体群に及ぼす影響の時間的な変化を明らかにする上で重要な地域であると考えられる。館山市周辺では、2009年以前までアライグマは捕獲されておらず（浅田・篠原, 2009; 浅田, 2011）、捕獲数は2012年まで少ないままであった（浅田, 2014）。房総半島では、1990年代後半に、半島南東部の御宿町といすみ市において最初の繁殖個体群が形成されたが、これは偶然に放流された個体や意図的に放流された個体

に由来すると考えられている（落合他, 2002）。また, Yoshida et al (2020) は房総半島の北西部に位置する君津市と富津市で捕獲されたアライグマの遺伝子解析を行い, 由来の異なる別の個体群の存在を検出した。館山市でのアライグマの出現に時間差があるのは, アライグマが初期に定着したこれらの場所のいずれか, あるいは両方から個体が分散するのに時間を要するためと考えられる。

千葉県各行政単位では, 各年度に農作物被害の軽減を目的としたアライグマの防除事業が実施されており, 1999 年よりアライグマの密度指標である CPUE (Catch per unit effort : 単位労力当たりの捕獲数/100 トラップ日) のデータが集計されている。本研究では, 2013 年度から 2017 年度までの期間に収集された館山市の CPUE データを用いて, 調査地域におけるニホンイシガメとアライグマの個体数の傾向の因果関係を推測した。

標識再捕獲調査

カメ類の捕獲には, 息継ぎ通路となる 1.7m の袋部が付いたカニかごを改良した罟 (72 cm × 44 cm × 55 cm) を使用した (図 4-2)。餌には海産魚を使用した。罟は午後に設置し, 翌日の午前中に捕獲されたカメの回収を行った。各調査年において, 洲宮川では 14-18 基の罟を使用した調査を 4-7 回行い, 佐野川では 12-14 基の罟を使用した調査を 3-5 回行った (表 4-1)。さらに, 洲宮川におい

では、隣接する 20m 程の水路において、日中に目視で確認されたカメを素手で捕獲した。捕獲したカメは小林 (2008) に準拠し、個体識別を行った。また、捕獲した各個体は性別、年齢、背甲長 (CL) と四肢欠損状況を測定した。性別は総排泄腔の位置から (Yabe, 1989)、メス、オス及び性別不明に分類した。カメの年齢は腹甲に形成された年輪を数えることにより推定した (Sexton, 1959)。11 歳以上及び年輪が摩耗しているために数えることが出来ない個体は全て老齢個体 (old) とした。メス、オス及び幼体の個体数変動を推定するために、オスの背甲長が 80 mm (たいてい 3 歳以上) 以上の個体を成体、メスの背甲長が 150 mm (たいてい 8 歳以上) 以上の個体を成体として分類した (Yabe, 1989, 1992; Yasukawa et al., 2008; Kagayama, 2020a)。一方で、0 歳の孵化幼体から 4 歳の個体 (オスを除く性別不明とメス、詳しくは次節を参照) は幼体として分類した。四肢の一カ所以上に欠損が見られた個体は四肢欠損個体として記録した。

個体数推定

2014 年から 2017 年における洲宮川と佐野川に生息するニホンイシガメの個体数を推定するために、Kéry and Schaub (2012a, b) によって提案された、Jolly-Seber (JS) モデル (Joly, 1965; Seber, 1965) を状態空間モデルで記述し、階層ベイズモデルとして実装した JAGS (Just Another Gibbs Sampler) コ

ードを使用した。JS モデルの各パラメーターを推定するために、パラメーターを拡張したデータ拡大 (parameter-expanded data augmentation) を使用した (Royle et al., 2007; Kéry and Schaub, 2012a; Royle and Dorazio, 2012)。この手法の重要な考えは、第一に、収集した捕獲履歴 (捕獲無 : 0, 捕獲有 : 1) に非捕獲個体の履歴 (全調査回で 0) を数多く加えてデータを拡大し、解析に際してのパラメーター空間の次元を決めることである。これにより、 M 次元のデータセットが得られることになる。第二に、パラメーター化をやり直した (つまり 0 過剰で) モデルで拡大データを解析し、上位仮想個体群サイズ (調査期間に生存していた個体数の総数) が既知であるかのようにモデルに当てはめることが出来る点である。なお、JS モデルのパラメーター化にはいくつかの手法があるが、本研究では上位仮想個体群による定式化を行った (詳しくは、Kéry and Schaub, 2012a を参照)。このモデルを用いることで、上位個体群サイズ (N_{super})、各年の個体数 (N)、発見率 (P)、生存率 (Φ)、加入数 (B)、加入率 (b)、含有率 (Ψ) を推定することが出来る。ここで、 Ψ は拡張されたデータセット M (M 個体) のうち、 N_{super} に含まれる確率である。

2014 年から 2017 年までの個体数を推定する際に、カメ類の生存率は体サイズや生育段階に大きく依存していることから (Iverson, 1991)、幼体と成体で別々のモデルを構築した。さらに、体サイズの異なるオスとメスでは生存率が

異なる可能性があるため、生存率は性別に依存すると仮定した。また、捕獲確率 (P) は一定、加入率 (b) は年ごとに異なることを仮定した。このモデルでは、成体のオス 34 個体 (洲宮川 : 19 個体, 佐野川 : 15 個体) と成体のメス 47 頭 (洲宮川 : 33 個体, 佐野川 : 14 個体) の捕獲履歴を使用した。雌雄ともに、捕獲履歴がすべてゼロの 500 個体をデータ拡大として追加した。成体の JS モデルの構築には、Kéry and Schaub (2012b) により提案されている JAGS コードを使用した (付録 4-1)。

対照的に、0 歳 (孵化幼体) から 4 歳までの間に捕獲 (個体識別) された個体を幼体と定義した (性別不明とメスの個体を含めた)。オスは約 3 歳で成体になることから、幼体の個体数推定からオスを除外した。このモデルでは、生存率 (Φ) は一定、捕獲確率 (P) は一定、加入率 (b) は年ごとに異なることを仮定した。全 80 個体の幼体の捕獲履歴を作成し、捕獲履歴がすべてゼロの 1000 個体をデータ拡大として追加した。幼体の JS モデルの構築には Kéry and Schaub (2012a) により提案されている JAGS コードを使用した (付録 4-2)。しかしながら、佐野川においては、幼体の捕獲数が非常に少なかったことから個体数推定は行わなかった。

JS モデルの各パラメーターは、JAGS ver. 3.4.0 (Plummer, 2003), R2jags package (Su and Yajima, 2015), R ver. 3.5.0 (R Core Team, 2018) を用いて、

マルコフ連鎖モンテカルロ法 (MCMC) により推定した. MCMC において, 成体のモデルに関しては, 3 本連鎖で, 最初の 50,000 標本を棄却, 後の 50,000 標本の内, 100 回ごとにサンプルを収集した. 一方で, 幼体のモデルに関しては, 3 本連鎖で, 最初の 100,000 標本を棄却し, 後の 100,000 標本の内, 200 回ごとにサンプルを収集した. 事後分布の収束判定には, \hat{R} の値を使用し, 1.1 未満であることを確認した. 全てのパラメーターの事後分布を要約するために, 点推定値として MCMC サンプルの平均値を使用し, 事後分布の 2.5% と 97.5% の範囲を 95% 信用区間 (95% CI) として使用した.

結果

アライグマ侵入域におけるニホンイシガメの生息状況

計 181 個体のニホンイシガメを個体識別した（標識個体数：洲宮川で 144 個体、佐野川で 37 個体）。両河川において、孵化幼体、幼体から成体までの全生育段階のカメが捕獲された。しかしながら、調査期間中において、洲宮川のメスの年齢構成は高齢個体に偏っていた（図 4-3）。調査期間である 2014 年から 2017 年にかけて、アライグマの生息密度（CPUE）が増加する一方で、ニホンイシガメの捕獲数は洲宮川では 57 個体から 35 個体、佐野川では 18 個体から 11 個体に減少した（図 4-4A）。また、四肢を欠損したカメの数は、洲宮川では 2014 年の 2 個体から 2017 年の 6 個体に、佐野川では 2014 年の 1 個体から 2017 年の 4 個体に増加した（図 4-4B）。調査した 232 個体のうち、29 個体に四肢欠損が見られた（表 4-2）。四肢欠損の発生率は、カメの年齢とともに増加する傾向にあった（表 4-2）。

雌雄成体と幼体の個体数変動

成体の個体群動態モデルの全てのパラメーターの事後分布は付録 4-3 に示した。洲宮川において、2014 年から 2017 年にかけて個体数が、メス成体では平均値 35.28 個体（95% 信用区間: 25.00–50.00）から 26.65 個体（14.00–47.00）、

オス成体では 20.46 個体 (9.00–37.00) から 10.12 個体 (5.00–21.00) へと減少した (図 4-5). 類似したように, 佐野川においては, メス成体が 22.65 個体 (95% 信用区間: 13.00–43.00) から 10.42 個体 (5.00–25.00), オス成体では 19.93 個体 (9.00–38.53) から 13.77 個体 (5.00–29.53) へと減少した (図 4-5). 過去 3 年間の個体群減少率は, 洲宮川では 0.66 ($[26.65 + 10.12] / [35.28 + 20.46]$), 佐野川では 0.57 ($[10.42 + 13.77] / [22.65 + 19.93]$) と推定され, これらの減少率は, 年間の個体群増加率 (R) が, それぞれ 0.87 ($R^3 = 0.66$ として計算), 0.83 ($R^3 = 0.57$ として計算) に対応していた. 成体の発見率は, 洲宮川では 0.44 (0.27 – 0.62), 佐野川では 0.36 (0.17 – 0.58) と推定された. 一方で, 洲宮川における成体の生存率は, メスでは 0.76 (0.59 – 0.93), オスでは 0.31 (0.06 – 0.69), 佐野川における成体の生存率は, メスでは 0.58 (0.34 – 0.82), オスでは 0.68 (0.37 – 0.94) と推定された.

幼体の個体群動態モデルの全てのパラメーターの事後分布は付録 4-4 に示した. 2016 年は調査期間中の他の年に比べて幼体の推定個体数が多かったものの, 2014 年から 2017 年にかけて, 個体数が 49.31 個体 (36.00–66.00) から 33.67 個体 (24.00–46.00) へと減少した (図 4-6). 発見率と生存率はそれぞれ, 0.23 (0.01 – 0.75), 0.30 (0.18 – 0.44) と推定された. 全てのパラメーターの \hat{R} は 1.1 未満であった.

考察

本研究では、近年アライグマが侵入した房総半島南端において、ニホンイシガメの個体数が着実に減少していることを明らかにした（3年間で初期の0.66, 0.57倍に減少）。成体について推定された年間個体群増加率は0.87と0.83であり、個体群が安定であると想定される際の値である1.0を下回っていた。このまま個体数が減少し続けた場合、15年以内に個体数が激減（現在の10%程度）する可能性が高い。例えば、小賀野（2018）は、2002年から2008年までの調査期間中に、君津市の河川においてニホンイシガメが40個体から1個体に激減し、多くの死体や四肢欠損個体が見つかったことを報告している。同様に、小菅・小林（2015）と小菅（2019）は、2008年に君津市の河川において、ニホンイシガメとクサガメの多くの死体が発見され、個体数が激減したと報告している。小賀野（2018）、小菅・小林（2015）、小菅（2019）はいずれも君津市で記録されたカメ類の大量死、多くの四肢欠損個体の発見、及び急激なカメ類の個体数減少はアライグマによる捕食が原因ではないかと考えている。したがって、館山市において2009年以降にアライグマが出現し、密度指標であるCPUEが増加していることは（落合他, 2002; 浅田・篠原, 2009; 浅田 2011, 2014）、アライグマによる捕食が本調査地におけるニホンイシガメの個体数減少の原因であるという仮説に合致する。しかしながら、本研究ではアライグマによるニホ

ニイシガメの捕食の直接的な証拠 (e.g., 胃腸内容物分析, カメラトラップによる調査) が得られていないことを認識しておく必要がある. 以下の段落では, 在来カメ類の個体群に対するアライグマによる捕食の影響の代替指標として, ニホンイシガメの四肢欠損 (小菅・小林, 2015; 小賀野他 2015b; 鈴木他 2015; 田上他, 2019) と偏った年齢構成に関連する原因因子とそのメカニズムを議論した.

幼体から新たに成熟した成体の加入が減少すると, 個体群構造が高齢個体に偏る可能性がある. 産卵数が少ないことによる低い繁殖力, 高い卵の死亡率, あるいは捕食による高い幼体 (孵化幼体を含む) の死亡率は全て, 成体の加入を減少させる一因となる (Gibbons, 1968; Wilbur, 1975; Tinkle et al, 1981; Browne and Hecnar, 2007; Dorcas et al, 2007; Chen and Lue, 2009). 一般的にカメ類の成体の生存率は非常に高く (Wilbur, 1975; Iverson, 1991; Congdon et al., 1993, 1994), 本調査地では, 毎年, 多くの産卵可能なメス成体と孵化幼体が確認されていたことから, 正常に繁殖が行われていたと考えられる. しかしながら, 本調査地の幼体の生存率が非常に低いことから, 新たな成体への加入を補うことは難しく, 高齢個体に偏った年齢構成を示したものと推察された.

本研究では, 四肢が欠損していた個体の多くは幼体ではなく成体のオスとメスに多かった (表 4-2). 四肢を欠損した幼体が少ないことは, アライグマに襲わ

れた個体の死亡率が高いことや、捕食者が丸呑みしたために痕跡が残らない傾向にあることを反映している可能性が考えられるため (小賀野他, 2015b), 必ずしも捕食圧が低いことを示すものではない. さらなる詳細な調査が必要ではあるが, 本研究より, 四肢欠損率には偏りが見られ, 小型のカメに対するサイズ特異的な捕食が生じていることが示唆された. これは, 大型で重量のある個体がアライグマの捕食から逃れている可能性があることを反映しているためと考えられる. また, カメ類は芝刈り機によって四肢を失う可能性も考えられる. 芝刈り機によって怪我をした際には, 甲羅に重度の傷跡が残るはずである (Kagayama, 2020b). 本研究で確認されたニホンイシガメの四肢欠損個体には, そのような傷跡が見られなかったことから, 四肢欠損は人為的な影響ではなく, 捕食によるものであると考えられる.

小賀野他 (2015a) が提唱しているように, これまで日本では, 主に農作物被害対策の観点からアライグマの防除対策が行われてきたが, 生物多様性保全の観点からもアライグマの根絶に向けた対策を講じるべきである. 原産地である北米においても, 淡水性カメ類やウミガメ類 (e.g., ダイヤモンドバックテラピン, アカウミガメ) の脆弱な生育段階での捕食圧を軽減するために, 特定の地域から意図的にアライグマが駆除されている (Garmestani and Percival, 2005; Barton and Roth, 2007; Munscher et al, 2012). しかしながら, 農作物被害対

策のためであれ、生物多様性保全のためであれ、速やかに在来カメ類の個体群の保全対策の検討と実施を進めるためには、アライグマによる在来カメ類の捕食を早期に発見することが極めて重要となる。

引用文献

- 浅田正彦. 2011. 2009 年度 「野生獣の生息状況・農作物被害状況アンケート調査」 結果. 千葉県生物多様性センター研究報告 (3): 1-15.
- 浅田正彦. 2014. 階層ベイズモデルを使った除去法によるアライグマ (*Procyon lotor*) の個体数推定. 哺乳類科学 54(2): 207-218.
- 浅田正彦・篠原栄里子. 2009. 千葉県におけるアライグマの個体数試算 (2009 年). 千葉県生物多様性センター研究報告 (1): 30-40.
- Barton, B. T. and Roth, J. D. 2007. Raccoon removal on sea turtle nesting beaches. *The Journal of Wildlife Management* 71: 1234-1237.
- Brown, C. L. and Hecnar, S. J. 2007. Species loss and shifting population structure of freshwater turtles despite habitat protection. *Biological Conservation* 138: 421-429.
- Chen, T. H. and Lue, K. Y. 2009. Changes in the population structure and diet of the Chinese stripe-necked turtle (*Mauremys sinensis*) inhabiting a disturbed river in northern Taiwan. *Zoological Studies* 48: 95-105.
- Congdon, J. D., Dunham, A. E., and van Loben Sels, R. C. 1993. Delayed sexual maturity and demographics of Blanding's turtles (*Emydoidea*

- blandingii*): implications for conservation and management of long - lived organisms. *Conservation Biology* 7: 826–833.
- Congdon, J. D., Dunham, A. E., and Sels, R. V. L. 1994. Demographics of common snapping turtles (*Chelydra serpentina*): implications for conservation and management of long-lived organisms. *American Zoologist* 34: 397–408.
- Dorcas, M. E., Willson, J. D., and Gibbons, J. W. 2007. Crab trapping causes population decline and demographic changes in diamondback terrapins over two decades. *Biological Conservation* 137: 334–340.
- Enneson, J. J. and Litzgus, J. D. 2008. Using long-term data and a stage-classified matrix to assess conservation strategies for an endangered turtle (*Clemmys guttata*). *Biological Conservation* 141: 1560–1568.
- Feinberg, J. A. and Burke, R. L. 2003. Nesting ecology and predation of diamondback terrapins, *Malaclemys terrapin*, at Gateway National Recreation Area, New York. *Journal of Herpetology* 37: 517–526.
- Garmestani, A. S. and Percival, H. F. 2005. Raccoon removal reduces sea turtle nest depredation in the Ten Thousand Islands of Florida. *Southeastern Naturalist* 4: 469–472.

- Geospatial Information Authority of Japan. 2019. Suigaisen. Available at <https://fgd.gsi.go.jp/download/menu.php> (last accessed 12 March 2020)
- Gibbons, J. W. 1968. Population structure and survivorship in the painted turtle, *Chrysemys picta*. *Copeia* 1968: 260–268.
- Iverson, J. B. 1991. Patterns of survivorship in turtles (order Testudines). *Canadian Journal of Zoology* 69: 385–391.
- Jolly, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52: 225–247.
- Kagayama, S. 2020a. Geographic Variation in the Growth of Japanese Pond Turtles, *Mauremys japonica*, in the Flatland and Mountain Regions of Chiba Prefecture, Japan. *Current Herpetology* 39(2): 87–97.
- Kagayama, S. 2020b. *MAUREMYS JAPONICA* (Japanese Pond Turtle). INJURY. *Herpetological Review* 51: 111.
- 加賀山翔一・小賀野大一・長谷川雅美. 2017. 千葉県における淡水性カメ類の垂直分布. 爬虫両棲類学会報 2017 (2) : 156–161.
- Karson, A., Angoh, S. Y. J., and Davy, C. M. 2019. Depredation of gravid freshwater turtles by Raccoons (*Procyon lotor*). *The Canadian Field-Naturalist* 132: 122–125.

Keevil, M. G., Brooks, R. J., and Litzgus, J. D. 2018. Post-catastrophe patterns of abundance and survival reveal no evidence of population recovery in a long-lived animal. *Ecosphere* 9: e02396.

Kéry, M. and Schaub, M. 2012a. Bayesian population analysis using WinBUGS: a hierarchical perspective. Academic Press.

Kéry, M. and Schaub, M. 2012b. Solutions to exercises. Bayesian population analysis using WinBUGS: a hierarchical perspective. Academic Press.

Available at

[https://www.vogelwarte.ch/en/projects/publications/bpa/duplicate-of-](https://www.vogelwarte.ch/en/projects/publications/bpa/duplicate-of-solutions-to-exercises)

[solutions-to-exercises](https://www.vogelwarte.ch/en/projects/publications/bpa/duplicate-of-solutions-to-exercises) (last accessed 12 March 2020)

小林頼太. 2008. カメ類における標識および個体識別法. 爬虫両棲類学会報 2008(2): 126–133.

小菅康弘. 2019. 房総半島における淡水性カメ類の長期的な調査から考察する保全の在り方について. 第 6 回 淡水ガメ情報交換会 講演要旨集: 61–63. 生態工房, 東京.

小菅康弘・小林頼太. 2015. アライグマによる淡水カメ類の危機 (特集 日本における淡水カメ類の保全と管理). 爬虫両棲類学会報 2015(2) : 167-173.

松久保晃作. 2005. イシガメの里. 小峰書店, 東京.

国土交通省. 2014. 土地利用細分メッシュ.

<http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/gml/datalist/KsjTmplt-L03-b.html> (最終確認日
2020/3/12)

Munscher, E. C., Kuhns, E. H., Cox, C. A., and Butler, J. A. 2012. Decreased nest mortality for the Carolina diamondback terrapin (*Malaclemys terrapin centrata*) following removal of raccoons (*Procyon lotor*) from a nesting beach in northeastern Florida. *Herpetological Conservation and Biology* 7: 176–184.

落合啓二・石井睦弘・布留川毅. 2002. 千葉県におけるアライグマの移入・定着. 千葉中央博自然誌研究報告 7: 21–27.

小賀野大一. 2018. ニホンイシガメは生き残れるか? –千葉県における淡水ガメの現状と保全に向けた取り組み–. 第 20 回トウキョウサンショウウオ・シンポ. <http://salamander.la.coocan.jp/salamander/prog20.htm> (最終確認日
2020/4/5).

小賀野大一・尾崎真澄・小菅康弘・近藤めぐみ・西堀智子・松本健二・長谷川雅美. 2015a. 千葉県ニホンイシガメ保護対策協議会の設立とその活動 (特集 日本における淡水カメ類の保全と管理). 爬虫両棲類学会報, 2015(2): 174–183.

小賀野大一・吉野英雄・八木幸市・田中一行・笠原孝夫. 2015b. 房総半島の溜池

- に生息するニホンイシガメの危機的状況. 爬虫両棲類学会報 2015(1) : 1–8.
- Plummer, M. 2003. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. In Proceedings of the 3rd international workshop on distributed statistical computing, Vienna, Austria.
- R Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/> (last accessed 12 March 2020)
- Royle, J. A., Dorazio, R. M., and Link, W. A. 2007. Analysis of multinomial models with unknown index using data augmentation. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 16: 67–85.
- Royle, J. A. and Dorazio, R. M. 2012. Parameter-expanded data augmentation for Bayesian analysis of capture–recapture models. *Journal of Ornithology* 152: 521–537.
- Seber, G. A. 1965. A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* 52: 249–259.
- Seigel, R. A. 1980. Predation by raccoons on diamondback terrapins, *Malaclemys terrapin tequesta*. *Journal of Herpetology* 14: 87–89.
- Sexton, O. J. 1959. A method of estimating the age of painted turtles for use in demographic studies. *Ecology* 40: 716–718.

Su, Y. S. and Yajima, M. 2015. R2jags: Using R to run 'JAGS'. R package version 0.5-7. <https://cran.r-project.org/web/packages/R2jags/index.html>

(last accessed 12 March 2020)

鈴木大・會津光博・菊水研二. 2015. アライグマの食害を受けたと考えられるニホンイシガメ. 爬虫両棲類学会報 2015(1) : 15-17

田上正隆・高木雅紀・楠田哲士. 2019. 岐阜県で発見されたアライグマに襲われたと考えられるニホンイシガメ. 亀楽 17 : 8-10.

Tinkle, D. W., Congdon, J. D., and Rosen, P. C. 1981. Nesting frequency and success: implications for the demography of painted turtles. *Ecology* 62: 1426–1432.

Tucker, J. K., Filoramo, N. I., and Janzen, F. J. 1999. Size-biased mortality due to predation in a nesting freshwater turtle, *Trachemys scripta*. *The American Midland Naturalist* 141: 198–203.

Usuda, H., Morita, T., and Hasegawa, M. 2012. Impacts of river alteration for flood control on freshwater turtle populations. *Landscape and Ecological Engineering* 8: 9–16.

Wilbur, H. M. 1975. The evolutionary and mathematical demography of the turtle *Chrysemys picta*. *Ecology* 56: 64–77.

Yabe, T. 1989. Population structure and growth of the Japanese pond turtle, *Mauremys japonica*. *Japanese Journal of Herpetology* 13: 7–9.

Yabe, T. 1992. Sexual difference in annual activity and home range of the Japanese pond turtle, *Mauremys japonica*, assessed by mark-recapture and radio-tracking methods. *Japanese Journal of Herpetology* 14: 191–197.

矢部隆. 2002. 里山のカメ類. p. 176-184. 広木詔三編. 里山の生態学. 名古屋大学出版会, 名古屋.

矢部隆. 2014. 日本のカメたちが直面している生息の危機: 持続可能な農村地域の構築に向けて. ワイルドライフ・フォーラム 18: 3-5.

Yasukawa, Y., Yabe, T., and Ota, H. 2008. *Mauremys japonica* (Temminck and Schlegel 1835)—Japanese pond turtle. In A. G. J. Rhodin, P. C. H. Prichard, P. P. van Dijk, R. A. Saumure, K. A. Buhlmann, and J. B. Iverson (eds.), *Chelonian Research Monographs*, No. 5, pp. 003.1–003.06. Chelonian Research Foundation, Lunenburg, MA.

Yoshida, K., Hirose, M., Hasegawa, M., and Inoue, E. 2020. Mitochondrial DNA analyses of invasive raccoons (*Procyon lotor*) in Boso Peninsula, Japan. *Mammal Study* 45: 1–6.

表 4-1. 各調査年の調査回数と使用した罾数. Kagayama et al (in press) を一部改変.

年	洲宮川		佐野川	
	調査日数	罾数	調査日数	罾数
2014	7	18	3	14
2015	6	14	5	12
2016	5	14	3	12
2017	5	14	4	12

表 4-2. ニホンイシガメの四肢欠損率

異なる年に再捕獲された同一個体は、次の年には年齢が変わるため、異なる個体として集計した. Kagayama et al (2021) を一部改変.

河川	性別	年齢	捕獲数	四肢欠損個体数	四肢欠損率 (%)
洲宮川	性別不明	0	59	0	0
		1	3	0	0
		2	1	0	0
	オス	1	1	0	0
		2	1	0	0
		3	4	0	0
		4	3	0	0
		5	6	1	16.7
		6	0	0	—
		7	1	0	0
		8	0	0	—
		9	0	0	—
		10	0	0	—
	Old	7	2	28.6	
	メス	1	2	0	0
		2	8	1	12.5

		3	4	0	0
		4	13	3	23.1
		5	5	0	0
		6	5	1	20.0
		7	6	2	33.3
		8	4	1	25.0
		9	4	0	0
		10	3	0	0
		Old	42	6	12.5
佐野川	性別不明	0	1	1	100
		1	1	0	0
	オス	1	0	0	—
		2	0	0	—
		3	1	0	0
		4	0	0	—
		5	2	1	50
		6	2	0	0
		7	1	1	100
		8	4	1	25
		9	6	1	16.7
		10	1	1	100
		Old	4	1	25.0
	メス	1	0	0	—

2	1	0	0
3	2	0	0
4	1	0	0
5	2	0	0
6	1	1	100
7	1	0	0
8	1	1	100
9	2	0	0
10	2	1	50.0
Old	14	2	14.3

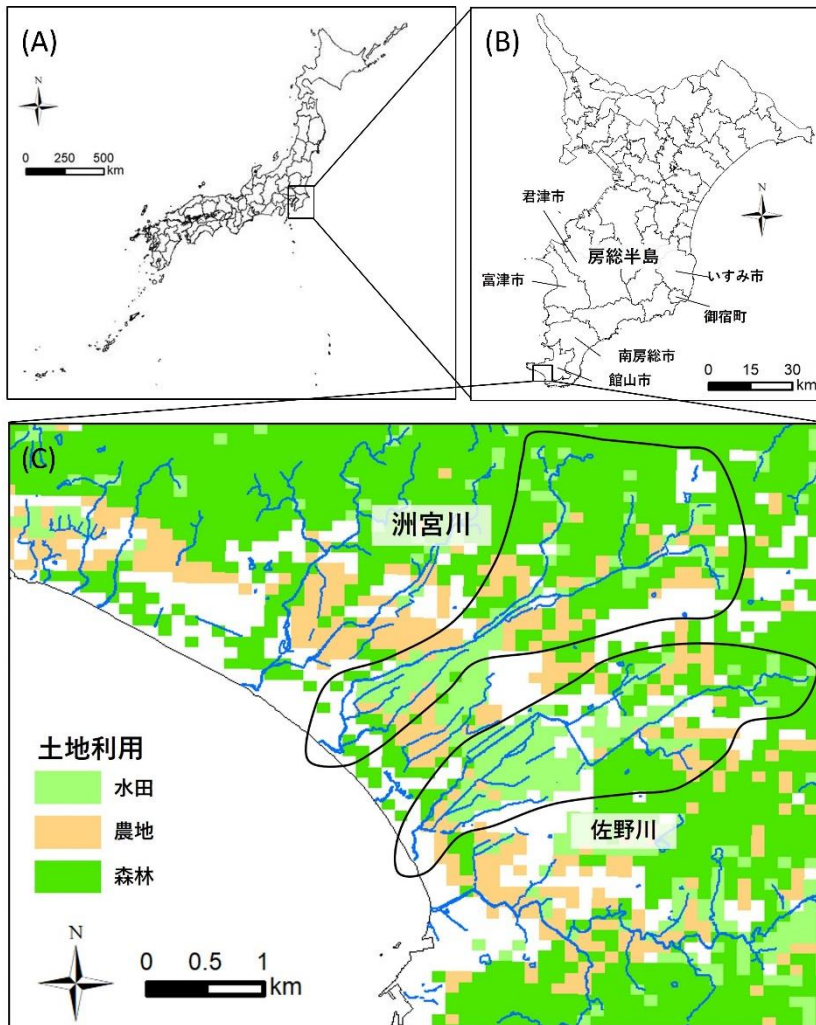


図 4-1. 調査地. (A) 日本, (B) 千葉県, (C) 調査河川. 青色の線は水涯線を表す. 水涯線のデータには国土地理院 (2019) により提供されているものを使用した. 土地利用のデータ (100 × 100 m セル) は 国土交通省 (2014) より提供されているものを使用した. Kagayama et al (2021) を一部改変.



図 4-2. カメ類の捕獲方法

(A) 誘因罟 (網目のサイズ: 11 mm), (B) 河川の淵に設置した罟. Kagayama et al (2021) を一部改変.

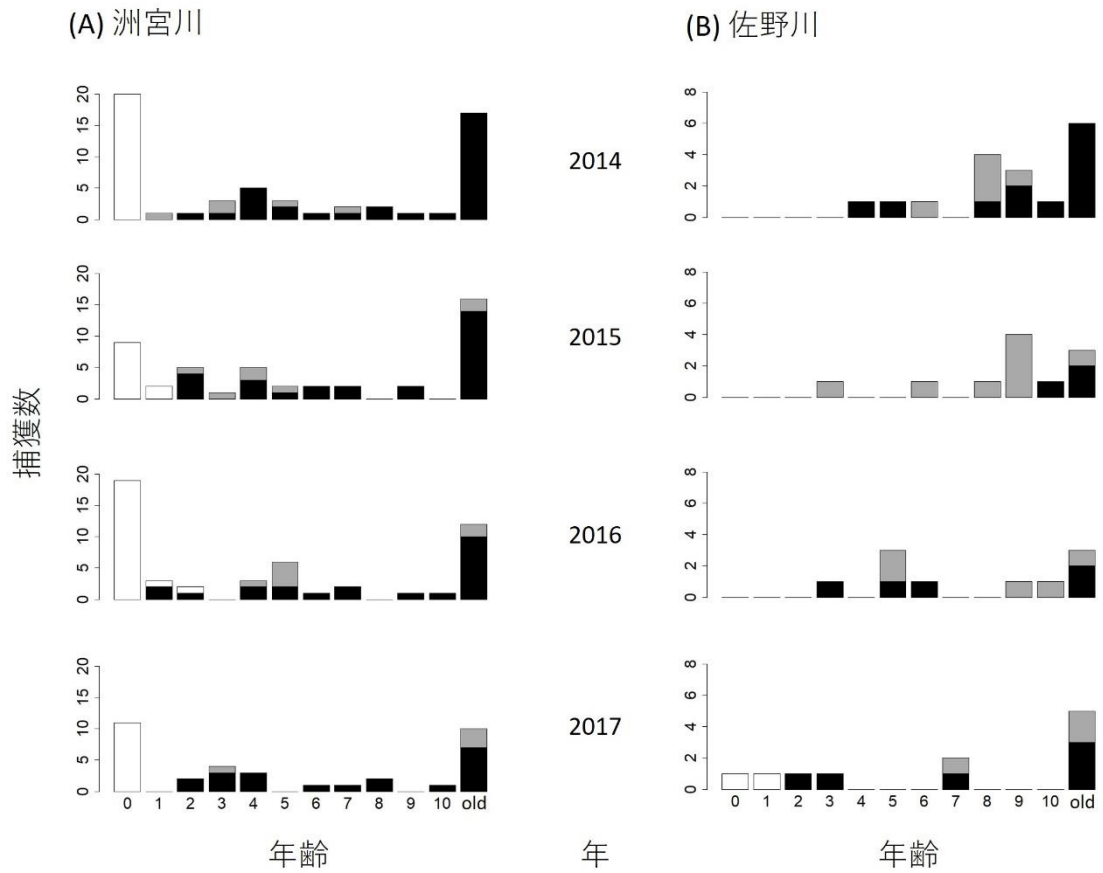
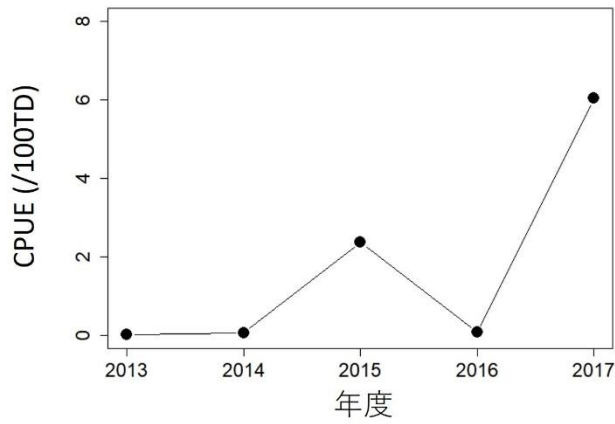


図 4-3. 2014 年から 2017 年における (A) 洲宮川, (B) 佐野川におけるニホンイシガメの年齢構造の変化.

黒, 灰色, 白色の四角は, それぞれメス, オス, 性別不明の個体を示す.

Kagayama et al (2021) を一部改変.

(A) アライグマのCPUECの経年変化



(B) 四肢欠損個体数の経年変化

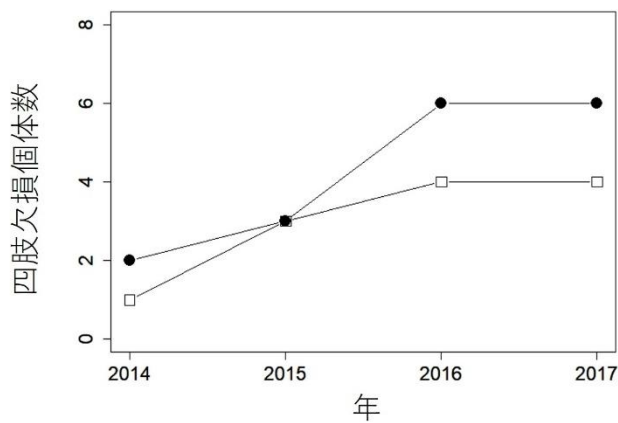


図 4-4. アライグマの侵入に伴う四肢欠損個体の増加.

(A) 2013–2017 年度に館山市で収集されたアライグマの密度指標 catch per unit effort (CPUE; 駆除したアライグマの個体数 / 100 罨日), (B) 2014 年から 2017 年にかけての洲宮川と佐野川におけるニホンイシガメの四肢欠損個体数 (●: 洲宮川, □: 佐野川). Kagayama et al (2021) を一部改変.

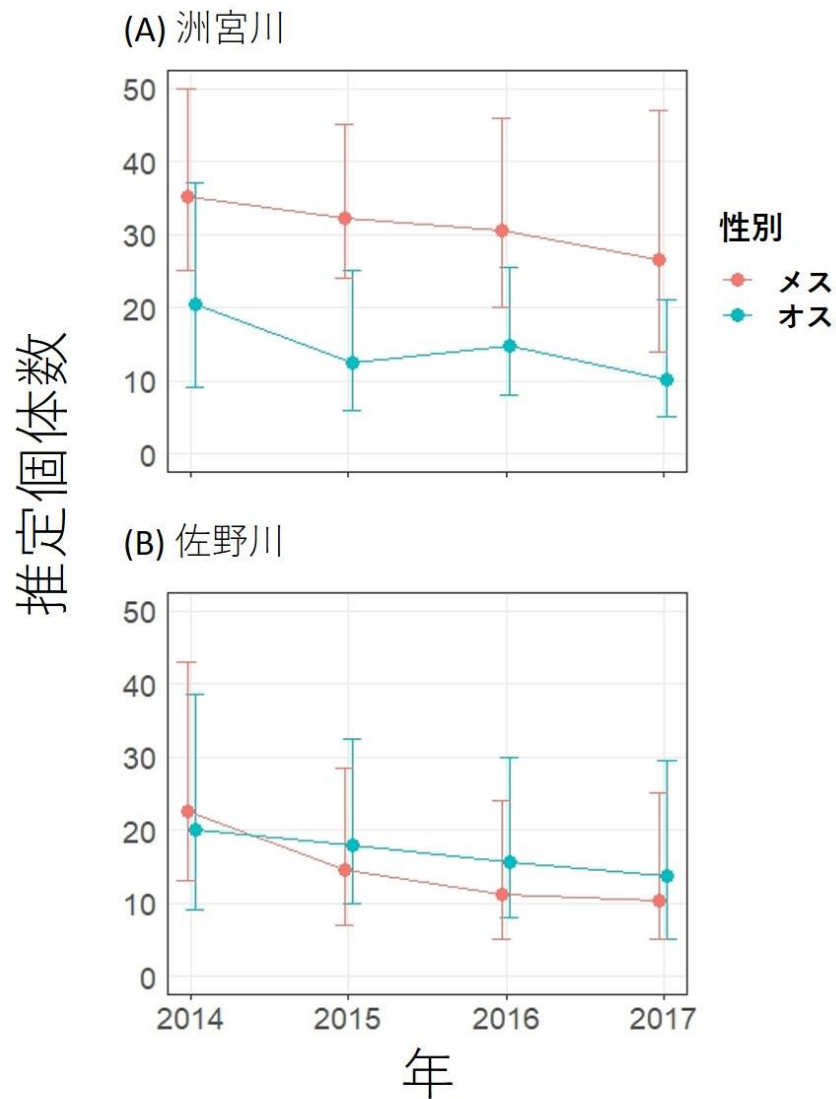


図 4-5. 2014 年から 2017 年にかけてのニホンイシガメのオスとメスの成体の推定個体数の変化. プロットとエラーバーは, それぞれ推定個体数の事後分布の平均値と 95%信用区間を表す. Kagayama et al (2021) を一部改変.

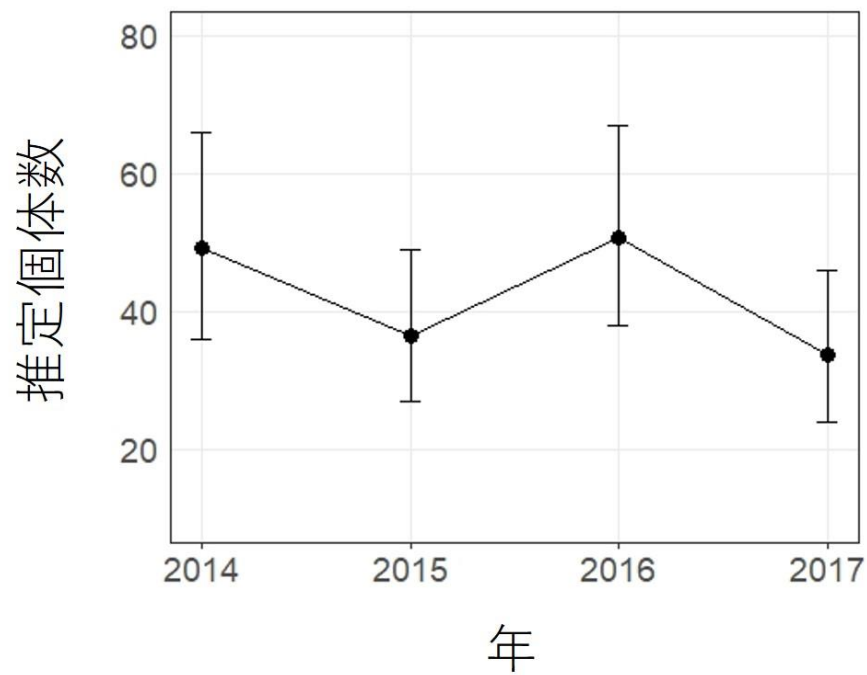


図 4-6. 2014 年から 2017 年にかけてのニホンイシガメの幼体の推定個体数の変化. プロットとエラーバーは, それぞれ推定個体数の事後分布の平均値と 95% 信用区間を表す. Kagayama et al (2021) を一部改変.

付録 4-1. 成体の個体数推定モデル (JS model) の JAGS コード

Kéry and Schaub (2012b) により提案された JAGS コードに基づきモデルを構築した.

```
model {
# Priors and constraints
for (i in 1:M){
  for (t in 1:(n.occasions-1)){
    phi[i,t] <- beta[group[i]]
  } # t
  for (t in 1:n.occasions){
    p[i,t] <- mean.p
  } #t
} #i
for (i in 1:2){
  beta[i] ~ dunif(0, 1)
}
mean.p ~ dunif(0, 1)
for (t in 1:n.occasions){
  gamma[t] ~ dunif(0, 1)
} #t
# Define the likelihoods
for (i in 1:M){
  # First occasion
  # State process
  z[i,1] ~ dbern(gamma[1])
  mu1[i] <- z[i,1] * p[i,1]
  # Observation process
  y[i,1] ~ dbern(mu1[i])
  # Subsequent occasions
  for (t in 2:n.occasions){
    # State process
    q[i,t-1] <- 1.00000001-z[i,t-1]
    mu2[i,t] <- phi[i,t-1]*z[i,t-1] + gamma[t]*prod(q[i,1:(t-1)])
    z[i,t] ~ dbern(mu2[i,t])
    # Observation process
    mu3[i,t] <- z[i,t] * p[i,t]
    y[i,t] ~ dbern(mu3[i,t])
  } # t
} # i
```

付録 4-2. 幼体の個体数推定モデル (JS model) の JAGS コード

Kéry and Schaub (2012a) により提案された JAGS コードを使用した.

```
model {
# 事前分布と制限
for (i in 1:M){
  for (t in 1:(n.occasions-1)){
    phi[i,t] <- mean.phi
  } #t
  for (t in 1:n.occasions){
    p[i,t] <- mean.p
  } #t
} #i
mean.phi ~ dunif(0, 1)          # 平均生存率の事前分布
mean.p ~ dunif(0, 1)          # 平均捕獲率の事前分布
psi ~ dunif(0, 1)             # 含有率の事前分布
# Dirichlet prior for entry probabilities
for (t in 1:n.occasions){
  beta[t] ~ dgamma(1, 1)
  b[t] <- beta[t] / sum(beta[1:n.occasions])
}
# Convert entry probs to conditional entry probs
nu[1] <- b[1]
for (t in 2:n.occasions){
  nu[t] <- b[t] / (1-sum(b[1:(t-1)]))
} #t
# 尤度関数
for (i in 1:M){
  # First occasion
  # 状態プロセス
  w[i] ~ dbern(psi)              # Draw latent inclusion
  z[i,1] ~ dbern(nu[1])
  # 観測プロセス
  mu1[i] <- z[i,1] * p[i,1] * w[i]
  y[i,1] ~ dbern(mu1[i])
  # Subsequent occasions
  for (t in 2:n.occasions){
    # 状態プロセス
    q[i,t-1] <- 1-z[i,t-1]
```

付録 4-3. 成体の Jolly-Seber model のパラメーターの事後分布. (A) 洲宮川

(B) 佐野川. Nm: オスの個体数, Nf: メスの個体数, Nsuperm: オスの上位仮想
 個体群サイズ, Nsuperf: メスの上位仮想個体群サイズ, Bm: オスの加入数, Bf:
 メスの加入数, b: 加入率, Phim: オスの年間生存率, Phif: メスの年間生存率,
 P: 発見率, Psi: 含有率. Kagayama et al (2021) を一部改変.

(A) 洲宮川

パラメーター	平均	SD	95% 信頼区間
Nm [2014]	20.46	7.48	9.00–37.00
Nm [2015]	12.47	5.10	6.00–25.00
Nm [2016]	14.74	4.78	8.00–25.53
Nm [2017]	10.12	4.22	5.00–21.00
Nf [2014]	35.28	6.26	25.00–50.00
Nf [2015]	32.19	5.74	24.00–45.00
Nf [2016]	30.47	7.02	20.00–46.00
Nf [2017]	26.65	8.67	14.00–47.00
Nsuperm	41.94	9.43	27.00–62.53
Nsuperf	48.94	8.21	37.00–69.00
Bm [2014]	20.46	7.48	9.00–37.00
Bm [2015]	5.17	3.48	0.00–13.00
Bm [2016]	10.53	4.02	3.00–19.00
Bm [2017]	5.78	3.06	1.00–13.00
Bf [2014]	35.28	6.26	25.00–50.00
Bf [2015]	4.23	3.14	0.00–11.00
Bf [2016]	5.53	3.16	1.00–13.00
Bf [2017]	3.91	2.98	0.00–11.00
b [2014]	0.60	0.09	0.41–0.78
b [2015]	0.11	0.07	0.01–0.26
b [2016]	0.18	0.07	0.05–0.33
b [2017]	0.11	0.06	0.02–0.24
Phim	0.31	0.17	0.06–0.69

Phif	0.76	0.09	0.59–0.93
P	0.44	0.09	0.27–0.62
Psi	0.09	0.02	0.06–0.13

(B) 佐野川

Parameter	Mean	SD	95% CI
Nm [2014]	19.93	7.43	9.00–38.53
Nm [2015]	17.90	6.02	10.00–32.53
Nm [2016]	15.62	6.11	8.00–30.00
Nm [2017]	13.77	6.81	5.00–29.53
Nf [2014]	22.65	7.53	13.00–43.00
Nf [2015]	14.63	5.71	7.00–28.53
Nf [2016]	11.25	5.27	5.00–24.00
Nf [2017]	10.42	5.49	5.00–25.00
Nsuperm	29.63	9.02	18.00–51.00
Nsuperf	30.21	9.68	18.00–55.00
Bm [2014]	19.93	7.47	9.00–38.53
Bm [2015]	3.51	3.12	0.00–11.00
Bm [2016]	3.12	2.93	0.00–10.00
Bm [2017]	3.07	2.87	0.00–11.00
Bf [2014]	22.65	7.53	13.00–43.00
Bf [2015]	2.43	2.42	0.00–8.00
Bf [2016]	2.32	2.46	0.00–8.00
Bf [2017]	2.81	2.96	0.00–11.00
b [2014]	0.68	0.12	0.45–0.89
b [2015]	0.11	0.09	0.00–0.33
b [2016]	0.10	0.08	0.00–0.28
b [2017]	0.11	0.08	0.01–0.29
Phim	0.68	0.15	0.37–0.94
Phif	0.58	0.13	0.34–0.82
P	0.36	0.11	0.17–0.58
Psi	0.06	0.02	0.04–0.11

付録 4-4. 洲宮川における幼体の Jolly-Seber model のパラメーターの事後分布. N: 幼体の個体数, Nsuper: superpopulation size of juveniles, B: 幼体の加入数, b: 幼体の加入率, Phi: 生存率, P: 発見率, Psi: 含有率. Kagayama et al (2021) を一部改変.

パラメーター	平均	SD	95% 信頼区間
N [2014]	49.31	7.60	36.00–66.00
N [2015]	36.59	5.88	27.00–49.00
N [2016]	50.85	7.44	38.00–67.00
N [2017]	33.67	5.80	24.00–46.00
Nsuper	129.19	12.48	106.00–155.00
B [2014]	49.31	7.60	36.00–66.00
B [2015]	23.28	5.96	12.00–36.00
B [2016]	38.33	7.08	27.00–54.00
B [2017]	18.28	5.50	8.00–30.00
b [2014]	0.37	0.06	0.27–0.51
b [2015]	0.18	0.05	0.08–0.29
b [2016]	0.30	0.06	0.19–0.43
b [2017]	0.15	0.05	0.06–0.25
Phi	0.30	0.07	0.18–0.44
P	0.23	0.20	0.01–0.75
Psi	0.12	0.02	0.09–0.15

第 5 章

生息環境の改変と複雑な生物間相互作用が 在来カメ類に与える影響

- 散逸的分布データとパス解析を用いた評価 -

序論

野生生物の絶滅は生息地破壊などの非生物的要因だけでなく、外来種との生物間相互作用（e.g. 捕食, 競合）による影響が複雑に絡み合うことにより引き起こされる（Sala et al 2010; Wilcove et al 1998）。生息環境の改変は在来種だけでなく外来種に対しても影響を与え（Didham et al 2007; Fukasawa et al 2013; Usuda et al 2012）、栄養段階の高次に位置する捕食者は、在来種だけでなく外来種を含めた生物群集に対して影響を与えることが知られている（Hasegawa 1999; Fukasawa et al 2013; 小菅・小林 2015; Suraci et al 2014, 2016）。従って、劣化した生息環境の改善や外来高次捕食者の防除を行ったことにより、これらの要因により強く抑えられていた外来競合種や外来中間捕食者が増加し、在来種に対してさらなる強い負の影響を与えるメソプレデター・リリースが生じる可能性が予想される（Crooks and Soule 1999; Rogers and Caro 1998; Sovada et al 1995）。

複数の人為的要因により減少する在来種の保全対策を検討するためには、生息環境の改変や生物間相互作用による影響を総合的に理解する必要がある（Marschall and Crowder 1996; Davidson and Knapp 2007; Crawford et al 2014; Fukasawa et al., 2013）。しかしながら、人為的要因が在来種に与える影響を明らかにするためには長期的な時系列データや数値シミュレーションによる評価が

必要不可欠となるため (e.g. Donlan et al 2007; McDonald et al 2007; Usuda et al 2012; Fukasawa et al 2013; Watari et al 2013; Crawford et al 2014), 長期的な時系列データが揃っていない在来種を対象に, 短期的な調査で得られたデータに基づいて, 各減少要因の相対的重要性を評価することは困難であった. 従って, 複数の個体群を含めた広域での時系列データが不足している状況において, 断片的なデータから複数の減少要因や複雑な生物間相互作用が在来種に与える影響を総合的に理解することが可能な新たなアプローチを構築する必要があった.

近年になり, Lewis et al (2017) は広域スケール (e.g. regional, continental, global extents) における, 野生生物の個体数の空間分布は, 非生物的要因 (e.g. land-use) だけでなく生物間相互作用の両要因に強く規定されていることを示した. そこで, 本研究では, 対象種の個体数と各人為的要因の代替指標との関係から, これら的人為的要因が在来種に与える影響を評価した (e.g. Watari et al 2008; 栗山他 2018). 特に, 共分散構造分析を用いたパス解析を組み合わせることで, 完璧な長期モニタリングデータが存在しない状況下においても, 複数的人為的要因や複雑な生物間相互作用が在来種に与える影響を総合的に評価することが可能となる新しいアプローチを提案した.

本研究では、様々な人為的要因による影響を受けて各地から減少している日本固有種ニホンイシガメをモデル生物に影響評価を行った。ニホンイシガメは河川改修 (Usuda et al 2012; 小賀野他 2015), 近縁外来種クサガメによる繁殖干渉や遺伝子浸透 (Kato et al 2010; Suzuki et al 2013; 八木他 2017; Shishikura et al unpublished data), ミシシippアカミミガメ (以下アカミミガメ) などの外来カメ類との資源競争 (e.g. 餌資源, 日光浴場所) による負の影響を受け (Cadi and Joly 2003, 2004; Polo-Cavia et al 2010, 2011; Pearson et al 2015; 矢部 2014; Yasukawa et al 2008), 分布域の各地から急速に減少している。さらに, 近年になり, 特定外来生物アライグマによる捕食により局所個体群の絶滅や深刻な個体数減少が生じ始めている (小賀野他 2015; 小菅・小林 2015)。この外来捕食者アライグマは, ニホンイシガメの外来競合種となるクサガメやアカミミガメをも捕食するため (Ernst and Lovich 2009; 小菅・小林 2015; Tucker et al 1999), アライグマの高い捕食圧が外来カメ類を減らすことにより, ニホンイシガメに対して間接的に正の影響を与えている可能性も予想される。しかしながら, これまでに, 複数の個体群を含めた広域スケールを対象に, これら複数要因や複雑な生物間相互作用がニホンイシガメに与える影響が総合的に評価されることはなかったため, 各減少要因の相対的重要性への理解が不十分であり, ニホンイシガメに対する適切な保全対策が検討されることはほとんどなかった。

本研究は、広域スケールで収集された長期的なモニタリングデータが不足しているニホンイシガメをモデル生物に、断片的なデータしか使用することが出来ない状況下においても、複数の人為的要因や複雑な生物間相互作用が在来種に与える影響を総合的に理解することが可能なアプローチを構築することを目的とした。さらに、得られた結果をもとに、在来カメ類を対象にした適切な保全対策を検討した。

方法

調査地

千葉県において、複数の河川を対象にした個体数調査を行った。現在では、千葉県におけるイシガメの生息地は県南部の房総半島を中心に集中しているが（小賀野他 2015; 加賀山他 2017）、1960-70年代の高度経済成長期における急速な都市化が始まる以前には、県北部の我孫子市、松戸市、市川市などでもイシガメが水田に生息していたため（岩瀬 1957）、本来は千葉県全体の広域に生息するカメ類であったと考えられる。そこで、本研究ではカメ類の個体数に影響する要因を明らかにするために、平野部から山間部にかけて県内全域を対象とした調査を行った。

データ収集

2011年から2018年の7月下旬から10月上旬にかけて、千葉県内の複数の河川を対象に誘引罟を用いた捕獲調査を行った。カメ類の捕獲には、カメ類が息継ぎすることが可能な袋部がついた誘引罟を使用し（72cm×44cm×55cm、袋部：1.7m）、誘引餌には海産魚を使用した。誘引罟は前日の午後に設置し、翌日の午前中に引き上げた。本研究では、カメ類の行動圏に合わせ、各調査地点を250-mセルに区切り、調査を行った（e.g. Haramura et al 2010）。各調査年おい

て、調査地点ごとに捕獲したカメ類の種名、捕獲数、使用した罾数及び調査回数や護岸状況に関する情報を収集した。各調査年において、調査地点ごとに各カメ類の標識個体数 / 罾数×調査回数を密度指標 CPUE (Catch per Unit Efforts) として算出した。さらに、本研究では、千葉県ニホンイシガメ保護対策協議会、近藤めぐみ氏、小賀野大一氏の未発表データも使用許可を得ることで、本研究の解析に使用させていただいた。なお、異なる調査年に同じ地点で行った調査データは別サンプルとした。従って、全 292 地点における、計 380 回のデータとなった。

解析方法の概略

本研究では、環境収容力に影響する要因、河川改修による生息環境の劣化、外来カメ類との種間相互作用やアライグマの捕食圧がイシガメの個体数に与える影響を明らかにするために、共分散構造分析によるパス解析を行った。パス解析は複数の説明変数で複数の応答変数を説明する分析手法ことである。本研究でパス解析を行う際に構築したパス図の全体像を図 5-1 に示した。まず、パス図の中で、環境収容力に影響する要因、河川改修及びアライグマの捕食圧が外来カメ類に与える影響を評価し、次に上記の要因による影響を受ける外来カメ類との種間相互作用、環境収容力に影響する要因、河川改修及びアライグマの捕

食圧が在来カメ類に与える影響を評価した。

説明変数

本研究ではカメ類の個体数に影響する候補環境要因として、3つのタイプの説明変数を設定した。(1) 環境収容力に影響する要因の代替指標、(2) 外来種による影響(資源競争、性的相互作用及び捕食)を指標する要因及び(3) 人為的な生息地の改変による影響を指標する要因である。

(1) の要因として、流速などの河川微環境に関する要因や土地利用に関する要因があげられる。まず、多くのカメ類において流速は生息に重要な環境要因であることが指摘されている(e.g. Morreale and Gibbons 1986; Forelo-Medina et al 2012)。特に、本研究の対象種であるクサガメやアカミミガメは主に流れの緩やかな環境に生息する一方で(Ernst and Lovich 2009; Lovich et al 2011; 加賀山 2019)、イシガメは河川の下流部から中流・上流部にかけて広い範囲に生息するものの、現在では主に河川の中流・上流域に多く生息していることが明らかにされている(小菅他 2003; Yasukawa et al 2008; 加賀山他 2017)。しかしながら、自然環境下において、流速は降雨や河川内の測定場所による影響を強く受けるため、広域的に高精度のデータを収集することは困難である。そこで、本研究では、地理情報システム(GIS)で使用可能な傾斜角を流速の代

替指標として使用した。一方で、カメ類は灌漑期に採餌環境として水田を利用することが知られており（Yabe 1992; Yasukawa et al 2008; Haramura et al 2010），水田周囲の水路などの浅瀬が若齢個体の生息地となることが予想されたため、水田面積を説明変数に加えた。また、カメ類は河川周辺の陸域に産卵するためにある程度の陸地面積が必要であると考えられる。そこで、本研究では、カメ類の産卵場所になり得る環境として、農地面積を説明変数に組み入れた。最後に、平野部から山間部にかけての広域に分布するイシガメは、夏季に森林内で採餌を行っている可能性があり、森林はイシガメにとっての重要な採餌環境としての役割があると予想されたため、森林面積を変数として組み入れた。

(2) の要因の 1 つとして、外来捕食者であるアライグマによる捕食圧があげられる。アライグマによるカメ類への捕食圧を指標する要因として、千葉県が市区町村において年度ごとに整理している 2010 年度から 2017 年度のアライグマの密度指標 CPUE（捕獲数 / 罨日×100）を説明変数に組み入れた。アライグマの CPUE は 100 罨日あたりの捕獲数で表された密度指標である。本研究では、各カメ類の罨調査を実施した地点ごとに、罨調査を行った年の前年度のアライグマ CPUE を説明変数として使用した。

(2) の要因の 2 つ目として、外来カメ類との種間相互作用があげられる。本研究では外来カメ類による影響を指標する変数として 2 種の外来カメ類の密度

指標 (CPUE)を説明変数に加えた。なお、アカミミガメが資源競争を介してクサガメに負の影響を与えている可能性が指摘されているため (野田・大河原 2016), 本研究ではアカミミガメがクサガメに与える影響を考慮することとした。

(3) の要因として河川改修による生息環境の劣化があげられる。本研究では、河川改修の度合いを表す指標として護岸スコアを使用した。護岸スコアは河川改修の形状により, 1) 自然護岸, 2) 片面護岸, 3) 中州なし両面護岸, 4) 中州なし両面護岸, 5) 三面護岸の 5 段階にスコア化した。上記の理由より, 本研究ではイシガメに対しては 8 個の変数, クサガメに対しては 6 個, アカミミガメに対しては 5 個の変数を環境要因として設定した。

カメ類の環境収容力に影響すると予想された, 地形的要因である傾斜角, 土地利用的要因である田面積, 農地面積及び森林面積は ArcGIS 10.0 (ESRI, CA, USA) を用いて 250m 四方のセルを単位に整備した。地形的要因と土地利用要因は国土交通省のデータを使用した。

統計モデル

各カメ類の個体数に影響する環境要因を明らかにするためにパス図を想定し,

構造方程式モデル（共分散構造分析）を用いたパス解析を行った。解析には R (ver 3.5.0) と *lavaan* package を使用した。応答変数となるカメ類 3 種の CPUE と環境変数のデータには 0 が含まれていたため、解析の前に $\log_e(n+0.5)$ の形に対数変換した (Yamamura et al 1999)。一方で、護岸スコアのデータには 0 が含まれていないため、 $\log_e(n)$ の形に対数変換した。変数減少法に基づき、AIC によるモデル選択を行った。構築したモデルは適合度指標を用いてモデルの全体的な評価を行った。適合度指標には CFI (comparative fit index) と RMSEA (root mean square error of approximation) の 2 つの指標を使用した。CFI は 0 から 1.0 までの範囲の値をとり、1.0 に近いほど適合が良いが、0.9 以上で当てはまりが良いと判断する (Bentler 1990; Cho 2013)。一方で、RMSEA も 0 から 1.0 までの範囲の値をとるが、0.05 以下であれば当てはまりが良く、0.1 以上あれば当てはまりが悪いと判断する (Rigdon 1996; Cho et al 2013)。

結果

本研究より、カメ類 3 種は千葉県全体において均一に分布しているわけではなく、種により異なる個体数分布を示すことが示された (図 5-2). 特に、在来種であるイシガメの生息地は房総半島南部に集中しており、個体数が多く残されている地域は館山市と勝浦市の一部にのみ限定されていた。外来種であるクサガメは千葉県全域の広域に広く分布しており、特に北総地域と館山市に個体数が多い地点が集中していた。一方、アカミミガメは房総半島南部にはほとんど生息しておらず、北総地域に個体数が多い地域が集中する傾向にあった。

AIC によるモデル選択により、最終的に残ったベストモデルは図 5-3 であった。共分散構造分析のパス解析より、ベストモデルの予測精度を表す 2 つの指標は 1.00 (CFI) 及び 0.00 (RMSEA) であった。

カメ類の個体数に影響する環境要因の標準化係数の推定値を表 5-1 に示した。イシガメ CPUE はアカミミガメ CPUE, アライグマ CPUE, 護岸スコア及び傾斜角が有意に負に相関していた (図 5-4; 表 5-1)。クサガメはアライグマ CPUE, 護岸スコア及び傾斜角が有意に負に相関し、アカミミガメ CPUE は有意に正に相関していた (図 5-4; 表 5-1)。一方で、アカミミガメは傾斜角が有意に負に相関していた (図 5-4; 表 5-1)。

イシガメ CPUE に影響する要因の標準化回帰係数の絶対値は、護岸スコア

(0.22), アカミミガメ CPUE (0.15), , アライグマ CPUE (0.13), 傾斜角 (0.11) の順に大きかった. クサガメ CPUE に影響する要因の標準化回帰係数の絶対値は, アカミミガメ CPUE (0.31), 傾斜角 (0.14), アライグマ CPUE (0.14), 護岸スコア (0.11), 傾斜角 (0.11), 田面積 m (0.08) の順に大きかった. 一方で, アカミミガメ CPUE に影響する要因の標準化回帰係数の絶対値は, 人為的な要因であるアライグマ CPUE (0.09) に比べ, 環境収容力に影響する要因である傾斜角 (0.28) の値が大きかった.

考察

本研究より、広域スケールにおいて、河川改修、アカミミガメ及びアライグマがニホンイシガメに対して負の影響を与えていることが示唆された。標準化係数より、河川改修 (0.22) は最も重大な人為的要因であり、次いで、アカミミガメによる競合 (0.15) とアライグマ (0.13) による捕食も深刻な問題を引き起こす要因であると示唆された。Usuda et al (2012) は河川改修が淡水性カメ類の局所個体群を急速に減少させる主要因であると報告しており、本研究の結果は先行研究を支持するものであった。さらに、本研究では河川改修による影響を考慮していたにも関わらず、アカミミガメとアライグマがニホンイシガメに与える有意な負の影響が推定されたため、これら 2 つの人為的要因もまた日本在来のカメ類を減少させる主要因になると考えられた。従って、本研究の結果は、大規模な河川改修が行われていないために個体数が多く保たれていたニホンイシガメの局所個体群であっても、アカミミガメやアライグマが新たに侵入することにより、これらの影響を受けて、ニホンイシガメの深刻な個体数減少が生じてしまうことを示唆している。

アライグマはカメ類の卵から成体までも捕食するため、世界各地に生息するカメ類の主要な捕食者の 1 種と考えられている (Seigel 1980; Tucker et al 1999; 小菅・小林 2015; 小賀野他 2015; Karson et al 2019)。本研究より、アライグマが

ニホンイシガメの複数の局所個体群に対して多大な影響を与えることが示唆された。先行研究により、アライグマが新たに侵入した地域において、ニホンイシガメの深刻な個体数減少や局所絶滅が生じたと報告されており（小菅・小林 2015; 小賀野他 2015; 本研究（第4章））、これらの研究はアライグマが在来種の局所個体群に深刻な影響を与えることを示している。さらに、本研究より、河川改修などの他の人為的要因による負の影響が非常に弱かった場合であっても、アライグマの高い捕食圧がニホンイシガメの局所個体群に深刻な影響を与え得ることが示唆された。つまり、河川改修や他の人為的要因による影響がないためにニホンイシガメの個体数が多く維持されている地域であったとしても、新たにアライグマが侵入してしまえば、在来種の局所個体群が絶滅に追い込まれる可能性が非常に高いと予想される（e.g. 小賀野他 2015）。従って、個体数が多く残されているニホンイシガメの局所個体群を維持するためには、これらの地域におけるアライグマの生息状況を早急に把握するとともに、新たにアライグマが侵入してこないよう、さらなる分布拡大を防ぐなどの保全対策が必要になると考えられた。

本研究より、アカミミガメがニホンイシガメに対して広域スケールで負の影響を与えていることが初めて定量的に示された。これまでに、世界各地で行われたいくつかの先行研究により、移入されたアカミミガメが資源競争（e.g. 餌

資源、日光浴場所) を介して、在来カメ類を駆逐することが指摘されている (Cadi and Joly 2003, 2004; Polo-Cavia et al 2010, 2011; 矢部 2014; Pearson et al 2015). これらの研究では、実験条件下において、アカミミガメが好適な日光浴場所を独占することにより、在来カメ類は不適な環境でしか日光浴を行うことが出来なくなり、日光浴時間、体重や生存率が低下したことが示された (Cadi and Joly 2003, 2004; Polo-Cavia et al 2010). 一方で、本研究の対象種であるニホンイシガメは飼育下及び野生化においてたびたび皮膚病を発症させ、重症例は死に至ると報告されている (鎌田・廣瀬 1998; 小賀野・鎌田 2018). 太陽光による体温調節が特に必要となる越冬あけの春先において、アカミミガメにより好適な日光浴場所が独占されてしまうと、ニホンイシガメは十分に体温を上げることが出来ず、また、身体を乾かすことによる甲羅や皮膚の殺菌も不十分となり、生存率が低下する可能性が予想された.

本研究より、アカミミガメがクサガメに与える有意な負の効果は検出されなかった. 日本に定着した外来種であるクサガメとアカミミガメはともに止水または流れの緩やかな環境に生息する一方で (Ernst and Lovich 2009; Lovich et al 2011; 加賀山 2019), 好んで捕食する餌生物の種類が異なると言われている (上野他 2014). さらに、これまでに飼育下や野生下において、クサガメが皮膚病を発症させ、それに伴い死亡した事例に関する情報は非常に少ない. このことか

ら、クサガメはアカミミガメとの資源競争による強い負の影響を受けにくいと予想される。つまり、クサガメとアカミミガメは類似した環境において共存することが可能であるため、本研究ではアカミミガメがクサガメに与える有意な正の効果が推定されたと考えられた。

本研究では、クサガメがニホンイシガメに与える有意な負の影響は検出されなかった。しかしながら、先行研究により、繁殖干渉や遺伝子浸透を通してクサガメがニホンイシガメの局所個体群に対して負の影響を与えることが示唆されているため (Kato et al 2010; Suzuki et al 2013; 八木他 2017; Shishikura et al unpublished data), 本研究の結果はクサガメがニホンイシガメに与える負の影響が存在しないことを意味するものではない。本研究において、クサガメがニホンイシガメに与える有意な負の効果が推定されなかった原因として、時間スケールの問題が挙げられる。近年になり、クサガメからの繁殖干渉によりニホンイシガメの雌成体の適応度(産指数)が低下していることが示唆されている一方で (Suzuki et al 2013; 八木 2017; Shishikura et al unpublished data), クサガメがニホンイシガメの生存率を低下させている事例は報告されていない。一般的に、カメ類の多くは寿命が長く、成体は高い年間生存率を示すため、クサガメとの繁殖干渉によりニホンイシガメ雌成体の適応度が低下していたとしても、ニホンイシガメは長い寿命の中で長期の間に産卵し続けるとともに、多くの個体が

長期間生き残ることが可能であるため、クサガメが侵入した環境であっても、ニホンイシガメの急速な個体数減少には繋がらないと考えられた。つまり、本研究では、クサガメが侵入し、性的相互作用を通してニホンイシガメに影響を与えているものの、現在ニホンイシガメとクサガメの両種がともに個体数が多く保たれている環境において、個体数に関する情報を収集し (図 4-4A), これらのデータを使用して解析を行ったため、本研究ではクサガメがニホンイシガメに与える負の影響が検出できなかったのだと考えられた。

本研究により、アライグマはニホンイシガメとクサガメを直接的に減少させることが示唆された。従って、アライグマの根絶や低密度管理はニホンイシガメとクサガメの個体数回復に繋がると予想された (e.g. 小菅・小林 2015)。一方で、クサガメがニホンイシガメに与える有意な負の効果が見られなかったことから、アライグマの防除対策によりクサガメが急速に増加したとしても、増加したクサガメがニホンイシガメを急速に駆逐させる恐れはないと考えられた。さらに、本研究より、アカミミガメがニホンイシガメの個体数を減少させることが示唆された一方で、アライグマはアカミミガメの個体数を強く制限しているわけではないことが示唆された。従って、アライグマを根絶または低密度管理したとしても、ニホンイシガメを急速に減少させる恐れのあるアカミミガメが急速に増加する恐れはないと考えられた。それゆえ、アライグマの防除対策

を実施したとしても、メソプレデター・リリースのような現象により(Sovada et al 1995; Rogers and Caro 1998; Crooks and Soule 1999), さらなるニホンイシガメの減少に繋がる恐れは低いと考えられた。結論として、ニホンイシガメの個体数回復を目指すとともに、さらなる在来種の個体数減少を防ぐためには、河川改修だけでなく (Usuda et al 2012), アカミミガメやアライグマによる影響を和らげる保全対策を早急に実施する必要があることが導かれた。

本研究で用いたアプローチにより、長期的なモニタリングデータが不足している場合においても、複数の人為的要因が在来種に与える影響を精度良く理解することが可能となった。従って、本アプローチは複数の人為的要因が在来生態系に与える影響を評価する際のアプローチとして、今後、様々な地域で使用されていくことが期待された。

引用文献

- Bentler, P. M. 1990. Comparative fit indexes in structural models. *Psychological bulletin* 107(2): 238.
- Cadi, A., and Joly, P. 2003. Competition for basking places between the endangered European pond turtle (*Emys orbicularis galloitalica*) and the introduced red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*). *Canadian Journal of Zoology* 81(8): 1392-1398.
- Cadi, A., and Joly, P. 2004. Impact of the introduction of the red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*) on survival rates of the European pond turtle (*Emys orbicularis*). *Biodiversity and conservation* 13(13): 2511-2518.
- Davidson, C., and Knapp, R. A. (2007). Multiple stressors and amphibian declines: dual impacts of pesticides and fish on yellow - legged frogs. *Ecological Applications* 17(2): 587-597.
- Ceballos, G., García, A., and Ehrlich, P. R. 2010. The sixth extinction crisis: loss of animal populations and species. *Journal of Cosmology*, 8(1821) : 31.
- Cho, S., Kim, H. Y., and Lee, J. H. 2013. Validation of the Korean version of the Pain Catastrophizing Scale in patients with chronic non-cancer pain. *Quality of Life Research* 22(7): 1767-1772.

- Crawford, B. A., Maerz, J. C., Nibbelink, N. P., Buhlmann, K. A., and Norton, T. M. 2014. Estimating the consequences of multiple threats and management strategies for semi - aquatic turtles. *Journal of Applied Ecology* 51(2): 359-366.
- Crooks, K. R., and Soulé, M. E. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400(6744): 563.
- Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Gemmill, N. J., Rand, T. A., and Ewers, R. M. 2007. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in ecology & evolution* 22(9): 489-496.
- Donlan, C. J., Campbell, K., Cabrera, W., Lavoie, C., Carrion, V., and Cruz, F. (2007). Recovery of the Galápagos Rail (*Laterallus spilonotus*) following the removal of invasive mammals. *Biological Conservation* 138(3-4): 520-524.
- Marschall, E. A., and Crowder, L. B. 1996. Assessing population responses to multiple anthropogenic effects: a case study with brook trout. *Ecological Applications* 6(1): 152-167.
- Ernst, C. H., & Lovich, J. E. 2009. *Turtles of the united states and Canada*. JHU Press.

- Forero-Medina, G., Cardenas-Arevalo, G., and Castano-Mora, O. V. 2012. Habitat modeling of Dahl's toad-headed turtle (*Mesoclemmys dahli*) in Colombia. *Herpetological Conservation and Biology* 7(2): 313-322.
- Fukasawa, K., Miyashita, T., Hashimoto, T., Tatara, M., and Abe, S. 2013. Differential population responses of native and alien rodents to an invasive predator, habitat alteration and plant masting. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280(1773): 20132075.
- Gurevitch, J., and Padilla, D. K. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions?. *Trends in ecology & evolution* 19(9): 470-474.
- Haramura, T., Yamane, M., and Mori, A. 2010. Radiotelemetric study of movement patterns of lotic freshwater turtles during breeding and hibernation seasons. *Journal of Freshwater Ecology* 25(2): 251-259.
- Hasegawa, M. 1999. Impacts of the introduced weasel on the insular food webs. *Tropical Island Herpetofauna: Origin, Current Diversity, and Conservation*: 129-154.
- Ikeda, T., Asano, M., Matoba, Y., and Abe, G. 2004. Present status of invasive alien raccoon and its impact in Japan. *Global environmental research* 8(2): 125-131.

- 岩瀬徹. 1957. イシガメの誕生. 採集と飼育 9(4): 117.
- 加賀山翔一. 2019. 養老川流域における淡水性カメ類の分布様式. 爬虫両棲類学会報 2019(1): 41-49.
- 加賀山翔一・小賀野大一・長谷川雅美. 2017. 千葉県における淡水性カメ類の垂直分布. 爬虫両棲類学会報 2017(2): 156-161.
- 金田正人・加藤卓也. 2011. 外来生物アライグマに脅かされる爬虫両生類 (特集 爬虫両生類における外来生物問題とその対策). 爬虫両棲類学会報 2011(2): 148-154.
- 鎌田篤・廣瀬一美. 1998. ニホンイシガメ, *Mauremys japonica* の皮膚糸状菌症について. 水産増殖 46(3): 377-378.
- Karson, A., Angoh, S. Y. J., and Davy, C. M. (2019). Depredation of gravid freshwater turtles by Raccoons (*Procyon lotor*). *The Canadian Field-Naturalist* 132(2): 122-125.
- Kato, H., Kishida, K., and Sasanami, T. 2010. Detection of hybrid individuals between *Mauremys japonica* and *Chinemys reevesii* by RAPD. *Biogeography* 12: 39-42.
- 小菅康弘・小林頼太. 2015. アライグマによる淡水カメ類の危機 (特集 日本における淡水カメ類の保全と管理). 爬虫両棲類学会報 2015(2): 167-173.

- 小菅康弘・小賀野大一・長谷川雅美. 2003. 小糸川流域における淡水性カメ類の分布. 千葉中央 博自然誌研究報告特別号 6 : 55-58.
- 栗山武夫・小井土美香・長田穰・浅田正彦・横溝裕行・宮下直. 2018. 密度推定に基づいたタヌキに対する外来哺乳類（アライグマ・ハクビシン）の影響. 保全生態学研究 23(1) : 9-17.
- Lewis, J. S., Farnsworth, M. L., Burdett, C. L., Theobald, D. M., Gray, M., and Miller, R. S. (2017). Biotic and abiotic factors predicting the global distribution and population density of an invasive large mammal. *Scientific reports* 7: 44152.
- Lovich, J. E., Yasukawa, Y., and Ota, H. 2011. *Mauremys reevesii* (Gray 1831)–Reeves’ turtle, Chinese three-keeled pond turtle. *Chelonian Research Monographs* 5: 1-10.
- 野田英樹・大河原恭祐. 2016. 長期的観察による河北潟のアカミミガメ・クサガメ個体群の特徴と変化. *Kahokugata lake science* 19: 1-6.
- McDonald, R. A., O’Hara, K., and Morrish, D. J. 2007. Decline of invasive alien mink (*Mustela vison*) is concurrent with recovery of native otters (*Lutra lutra*). *Diversity and Distributions* 13(1): 92-98.
- Morreale, S. J., and Gibbons, J. W. 1986. *Habitat suitability index models:*

slider turtle (No. 82/10.125). US Fish and Wildlife Service.

小賀野大一・鎌田篤. 2018. ニホンイシガメの皮膚疾患は雄に多いのか. 爬虫両棲類学会報 2018(1): 52-54.

小賀野大一・尾崎真澄・小菅康弘・近藤めぐみ・西堀智子・松本健二・長谷川雅美. 2015. 千葉県ニホンイシガメ保護対策協議会の設立とその活動 (特集 日本における淡水カメ類の保全と管理). 爬虫両棲類学会報 2015(2): 174-183.

Pearson, S. H., Avery, H. W., and Spotila, J. R. 2015. Juvenile invasive reared slider turtles negatively impact the growth of native turtles: implications for global freshwater turtle populations. *Biological Conservation* 186: 115-121.

Polo-Cavia, N., López, P., and Martín, J. 2010. Competitive interactions during basking between native and invasive freshwater turtle species. *Biological Invasions* 12(7): 2141-2152.

Polo-Cavia, N., López, P., and Martín, J. 2011. Aggressive interactions during feeding between native and invasive freshwater turtles. *Biological Invasions* 13(6): 1387-1396.

- Rigdon, E. E. 1996. CFI versus RMSEA: A comparison of two fit indexes for structural equation modeling. *Structural Equation Modeling: A Multidisciplinary Journal* 3(4): 369-379.
- Rogers, C. M., and Caro, M. J. 1998. Song sparrows, top carnivores and nest predation: a test of the mesopredator release hypothesis. *Oecologia* 116(1-2): 227-233.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... and Leemans, R. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *science*, 287(5459): 1770-1774.
- Seigel, R. A. (1980). Predation by raccoons on diamondback terrapins, *Malaclemys terrapin tequesta*. *Journal of Herpetology* 14(1): 87-89.
- Sovada, M. A., Sargeant, A. B., and Grier, J. W. 1995. Differential effects of coyotes and red foxes on duck nest success. *The Journal of Wildlife Management*: 1-9.
- Suraci, J. P., Clinchy, M., Zanette, L. Y., Currie, C. M., and Dill, L. M. 2014. Mammalian mesopredators on islands directly impact both terrestrial and marine communities. *Oecologia* 176(4): 1087-1100.

- Suraci, J. P., Clinchy, M., Dill, L. M., Roberts, D., and Zanette, L. Y. 2016. Fear of large carnivores causes a trophic cascade. *Nature communications* 7: 10698.
- Suzuki, D., Yabe, T., and Hikida, T. 2013. Hybridization between *Mauremys japonica* and *Mauremys reevesii* inferred by nuclear and mitochondrial DNA analyses. *Journal of Herpetology* 48(4): 445-454.
- Tucker, J. K., Filoramo, N. I., and Janzen, F. J. (1999). Size-biased mortality due to predation in a nesting freshwater turtle, *Trachemys scripta*. *The American midland naturalist* 141(1): 198-203.
- 上野真太郎・笹井隆秀・石原孝・谷口真理・三根佳奈子・亀崎直樹. 2014. 日本に産するカメ類の食性 (総説)(特集 日本の両生類・爬虫類の食性). *爬虫両棲類学会報* 2014(2) : 146-158.
- Usuda, H., Morita, T., and Hasegawa, M. (2012). Impacts of river alteration for flood control on freshwater turtle populations. *Landscape and ecological engineering* 8(1): 9-16.
- Watari, Y., Takatsuki, S., and Miyashita, T. 2008. Effects of exotic mongoose (*Herpestes javanicus*) on the native fauna of Amami-Oshima Island,

southern Japan, estimated by distribution patterns along the historical gradient of mongoose invasion. *Biological Invasions* 10(1): 7.

Watari, Y., Nishijima, S., Fukasawa, M., Yamada, F., Abe, S., and Miyashita, T. (2013). Evaluating the “recovery level” of endangered species without prior information before alien invasion. *Ecology and Evolution* 3(14): 4711-4721.

Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., and Losos, E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 48(8): 607-615.

Yabe, T. 1992. Sexual difference in annual activity and home range of the Japanese pond turtle, *Mauremys japonica*, assessed by mark-recapture and radio-tracking methods. *Jpn. J. Herpetol.* 14: 191-197.

矢部隆. 2014. 日本のカメたちが直面している生息の危機: 持続可能な農村地域の構築に向けて. *ワイルドライフ・フォーラム* 18(2): 3-5.

八木幸市・小賀野大一・笠原孝夫・田中一行・吉野英雄・對島浩二・吉田直矢・五味真人. 2017. 千葉県栗山川で捕獲されたニホンイシガメとクサガメの交雑個体の遺伝的特徴. *爬虫両棲類学会報* 2017(2): 171-174.

Yamamura, K. (1999). Transformation using $(x+0.5)$ to stabilize the variance of populations. *Population Ecology* 41(3): 229-234.

Yasukawa, Y., Yabe, T., and Ota, H. (2008). *Mauremys japonica* (Temminck and Schlegel 1835)—Japanese pond turtle. *Chelonian Res Monogr* 5: 003-1.

表 5-1. ベストモデルのパラメーター推定値

パラメーター	推定値	標準誤差	Z 値	P 値
アカミミガメ CPUE ~				
アライグマ	-0.09	0.04	-1.72	0.09
傾斜角	-0.28	0.04	-5.57	< 0.001
クサガメ CPUE ~				
河川改修	-0.11	0.09	-2.49	< 0.05
アライグマ	-0.14	0.06	-3.00	< 0.01
<i>T. s. elegans</i> CPUE	0.31	0.07	6.36	< 0.001
傾斜角	-0.14	0.06	-2.89	< 0.01
田面積	0.08	0.05	1.73	0.08
ニホンイシガメ CPUE ~				
河川改修	-0.22	0.07	-4.42	< 0.001
アライグマ	-0.13	0.04	-2.56	< 0.05
アカミミガメ CPUE	-0.15	0.06	-2.96	< 0.01
傾斜角	-0.11	0.04	-2.22	< 0.05

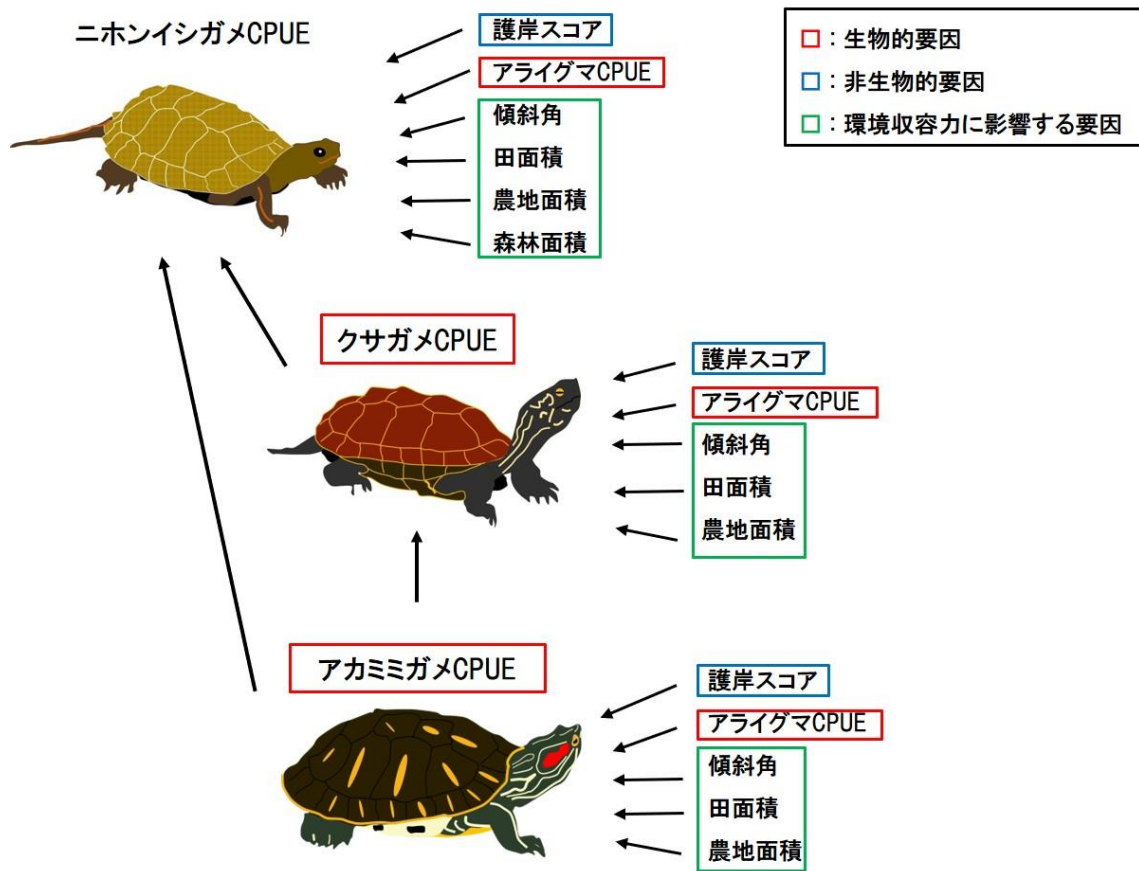


図 5-1. フルモデルのパス図

黒色の矢印は各カメ類の個体数へ与える直接効果を表している。赤色、青色及び緑色の四角は、それぞれ、生物的、非生物的及び環境収容力に影響する要因を表している。

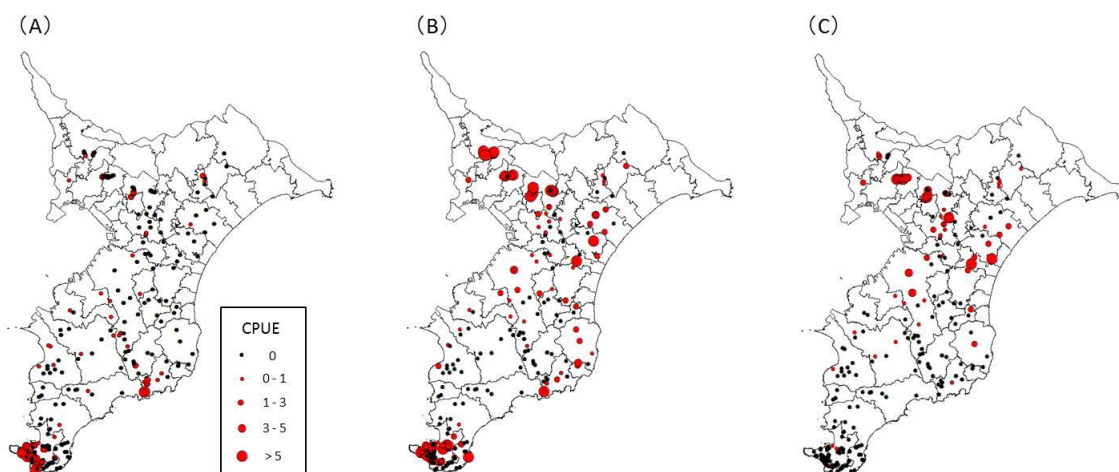


図 5-2. 淡水性カメ類の CPUE の空間分布 (N = 380).

A) ニホンイシガメ B) クサガメ C) アカミミガメ

*異なる年に同じ調査地点において収集したデータは重なっている.

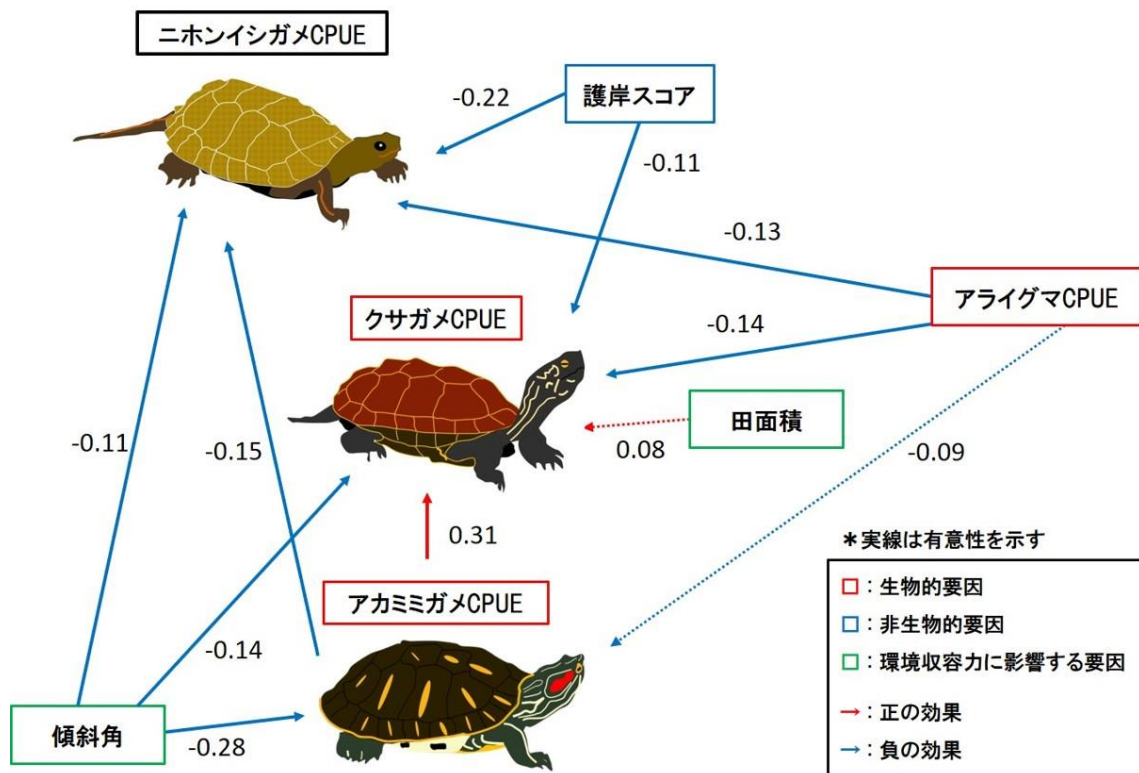


図 5-3. ベストモデルのパス図と標準化係数.

有意な効果と有意でない効果のそれぞれにおいて、標準化係数を記載した。有意な効果は実線、有意でない効果は点線で示されている。一方方向の矢印は直接効果を与える向きを示している。赤色と青色の矢印はそれぞれ正と負の効果を表している。

ニホンイシガメCPUE

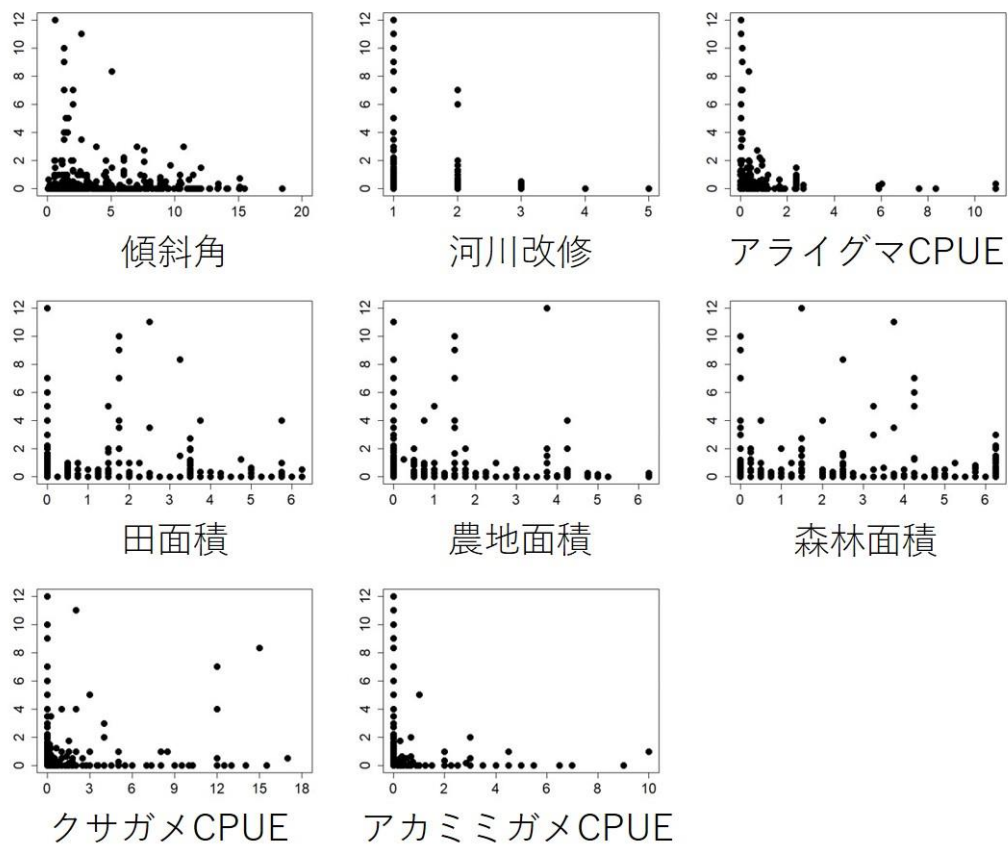


図 5-4A. ニホンイシガメの CPUE と 8 つの説明変数との関係.

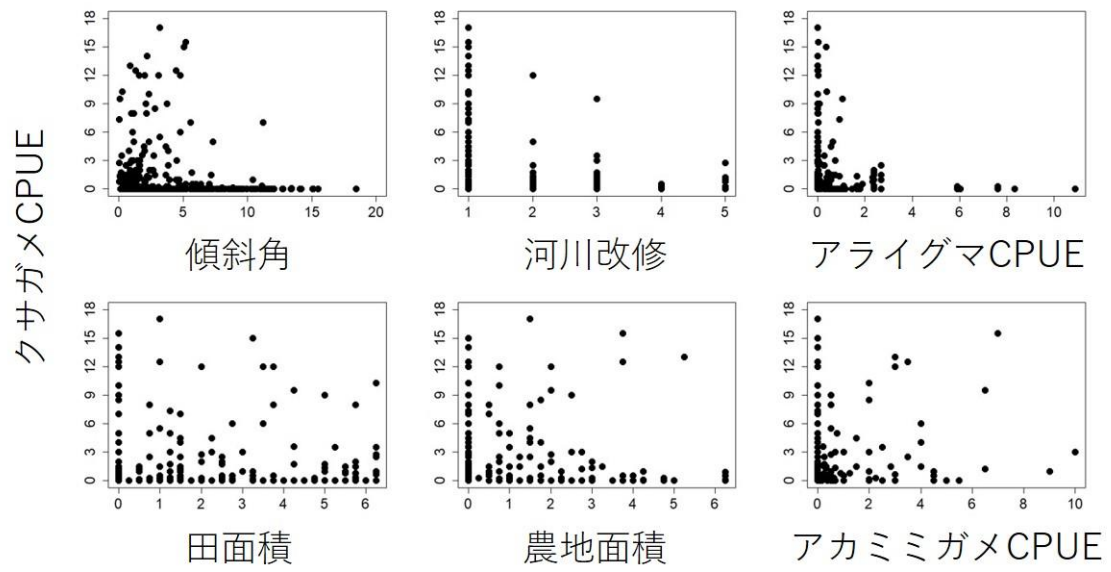


図 5-4B. クサガメの CPUE と 6 つの説明変数との関係.

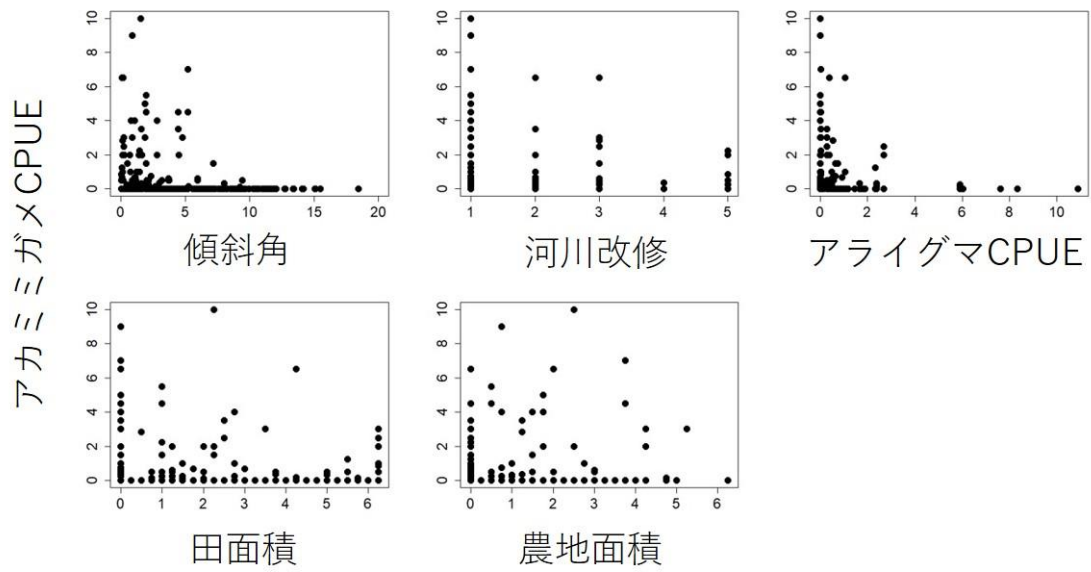


図 5-5C. アカミミガメの CPUE と 5 つの説明変数との関係.

第 6 章

総合考察

本研究で得られた新たな知見

本研究では日本固有種ニホンイシガメを対象とし、第3章では外来カメ類、第4章ではアライグマが本種に与える影響を定量的に評価した。さらに、第5章では生物の分布パターンに関する断片的な情報から複数の減少要因が本種に広域スケールで与える影響、本種と各減少要因間の複雑な関係性を統合的に評価するアプローチを提案するとともにその有用性を検討した。まず、第3章では、棲み分け様の分布パターンを示す3種のカメ類を対象に、分布域全域から得られた既存の分布情報を用いて生息適地予測とニッチ比較を行ったところ、ニホンイシガメと外来カメ類の間には大きなニッチ重複が存在し、両種の生息適地が重複した平野部においてニホンイシガメから外来カメ類へと種が置き換わったことが初めて示唆された。第4章では、4年間の標識再捕獲調査により得られたデータから、アライグマの定着に伴いニホンイシガメの四肢欠損個体が増加し、ニホンイシガメの個体数が減少していく詳細な過程を初めて示した。第5章では、第3章と第4章及び先行研究により明らかにされた減少要因を考慮し、これら複数の人為的要因が広域スケールでニホンイシガメに与える影響を総合的に評価することで、各人為的要因の相対的な重要性を明らかにした。その結果、先行研究により明らかにされてきた河川改修などの非生物要因だけでなく (Usuda et al 2012), 本種は外来競合種や外来捕食者などの生物的要因による影

響も強く受けて減少していることが初めて示唆された。このようにして得られた新たな知見をもとに、本研究ではニホンイシガメを保全する際に行うべき具体的な保全対策を提案した。

外来カメ類による影響とその対策

本研究より、アカミミガメがニホンイシガメに与える負の影響が強いことが示唆された（第 5 章）。アカミミガメがニホンイシガメに与える影響としては、これまでの世界各地で行われた先行研究より (Cadi and Joly 2003, 2004; Polocavia et al 2010), 日光浴場所の競争によりニホンイシガメの生存率を低下させている可能性が考えられた。特に、アカミミガメが侵入した環境では、数年間の間に種の置き換わりが見られているため (矢部 2014), ニホンイシガメの局所絶滅を防ぐためには、早急にアカミミガメを駆除する必要があるだろう。しかしながら、現在では、アカミミガメとニホンイシガメは結果的に棲み分け様の分布パターンを示しているため、アカミミガメが個体数を増加させた多くの環境では既にニホンイシガメは消失していると考えられる (谷口他 2015; 加賀山 2019; 本研究)。従って、これ以上ニホンイシガメの局所個体群を消失させないためには、現在でもニホンイシガメが多い環境において、新たにアカミミガメを侵入させないような保全対策を実施することが最も効果的であると考えられ

た.

一方で、本研究より、クサガメがニホンイシガメの個体数に与える有意な負の影響は検出されなかったが（第5章）、アカミミガメに比べクサガメの方がニホンイシガメとのニッチ重複が大きいことが示唆された（第3章）。近年になり、ニホンイシガメが高密度で残っている環境にクサガメが侵入したため、これらの環境下で急速な交雑化が進行していることが明らかにされてきた（Shishikura et al unpublished data）。従って、今後ニホンイシガメに対して大きな影響を与える外来種はアカミミガメよりもクサガメになると考えられる。特に、遺伝子浸透や繁殖干渉を通して（Suzuki et al 2014; 八木他 2017; Shishikura et al unpublished data）、長期間かけてニホンイシガメからクサガメへと種が置き換わる恐れがある。しかしながら、本研究より、クサガメがニホンイシガメの個体数を短期間で劇的に減少させているわけではないことが示唆されたため、ニホンイシガメが高密度で残っているクサガメの侵入域において、継続的にクサガメを除去することによりニホンイシガメからクサガメへの置き換わりを防ぐことが可能だと考えられた。

アライグマによる影響とその対策

一般的に淡水性カメ類の多くは、卵や孵化幼体などの若齢時に生存率が非常

に低い一方で、成体になると生存率が劇的に高くなるため (Iverson 1991), 長い寿命の中で各雌親が卵を産み続けることで個体群が維持されてきた (Heppell 1998). しかしながら, アライグマは主要な在来捕食者の存在しなかったニホンイシガメの成体までも捕食してしまうため, 多くのカメ類が個体群を維持するために進化させてきた生活史戦略を崩壊させてしまう. このようにして, アライグマはニホンイシガメの局所個体群を短期間で消失させてきた (小賀野他 2015; 小菅・小林 2015; 本研究). 特に, 河川改修や外来カメ類による影響から免れてきた個体群をも消失させてしまうため, 現代における特に重大な減少要因となるだろう. 従って, 今後各地で生じる恐れのあるニホンイシガメの急速な局所絶滅を防ぐためには, 早急にアライグマの根絶や低密度管理を目標にした対策を行う必要がある.

本研究より, アライグマの進入に伴いニホンイシガメの個体数が減少するとともに, アライグマに捕食されたと思われる本種の四肢欠損個体が増加していくことが示されたため, これらの指標 (四肢欠損個体または死体) の出現はアライグマによるニホンイシガメの捕食が始まったことをいち早く察知することに応用できるだろう. これは, カメ類が固い甲羅を持つという特徴があり, 捕食された死体や生存個体が比較的長い間周辺に残されるために, アライグマによる影響を察知するのに適した利点であると思われる. 一方で, アライグマはニホ

ンイシガメだけでなく、捕食された死体が長期間残りにくいような両生類、他の爬虫類 (e.g. ヘビ類)、昆虫類、陸生貝類、鳥類及び哺乳類などに影響を与えることが知られている (e.g. Ikeda et al 2004; 佐賀県 2010; 金森他 2012; 金田・加藤 2011; Kobayashi et al 2014; Saeki et al 2017; 高槻他 2014). 従って、カメ類の四肢欠損個体などの指標を探ることで、ニホンイシガメだけでなく、死体が残りにくいために問題視されにくかったアライグマの高い捕食圧が他の在来生物に与える影響も同時に察知することに繋がることが期待された。

日本国内では、これまでにアライグマが定着した地域において本種の根絶に成功した事例は報告されていないため、アライグマを根絶させるためには個体数を劇的に増加させる前に手を打たないと手遅れになってしまう。本研究により、アライグマの進入状況を早急に把握する際には、ニホンイシガメの四肢欠損個体や死体を探索することが有効であることが示されたため、カメ類の四肢欠損個体や死体の出現を 1 つの指標とし、アライグマに対する早急な防除対策の検討及び実施に繋がることを願っている。

本研究の意義

本研究の核となる第 5 章では、野生動物の個体数の分布パターンとパス解析を用いて、断片的な情報から複数の減少要因が在来種に与える影響を総合的か

つ早急に把握することが可能となる新しいアプローチを提案した。特に、今まで総合的に評価されることの少なかった生物間相互作用にも着目し、在来種-外来競合種、在来種-外来捕食者、外来競合種-外来捕食者間の複雑な種間相互作用を組み入れることで、ニホンイシガメ及び外来カメ類の捕食者となるアライグマを駆除したとしても、捕食者から解放された外来カメ類が個体数を劇的に増加させることでニホンイシガメに対してさらなる負の影響を与える可能性は低いことが示唆された。本研究により、広域スケールで得られた長期的なデータが不足している場合においても、断片的なデータから各減少要因の相対的重要性及び中間捕食者（競合種）の解放による影響を評価することが可能となった。さらに、本研究では、千葉県全域から得られた大きなサンプルサイズのデータを用いることで、ニホンイシガメの減少を引き起こす主要因を高い精度で推定することが出来たため、本アプローチの有効性を実証することに成功した。従って、本研究で用いたアプローチは、様々な生態系を対象に複数の減少要因（生物的要因と非生物的要因）が在来種に与える影響を総合的かつ早急に把握する際に適用されていくことが期待される。

引用文献

Cadi, A., and Joly, P. 2003. Competition for basking places between the endangered European pond turtle (*Emys orbicularis galloitalica*) and the introduced red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*). Canadian Journal of Zoology 81(8): 1392-1398.

Cadi, A., and Joly, P. 2004. Impact of the introduction of the red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*) on survival rates of the European pond turtle (*Emys orbicularis*). Biodiversity and conservation 13(13): 2511-2518.

Heppell, S. S. 1998. Application of life-history theory and population model analysis to turtle conservation. Copeia 367-375

Ikeda, T., Asano, M., Matoba, Y., and Abe, G. 2004. Present status of invasive alien raccoon and its impact in Japan. Global environmental research 8(2): 125-131

Iverson, J. B. 1991. Patterns of survivorship in turtles (order Testudines). Canadian Journal of Zoology 69(2): 385-391

加賀山翔一. 2019. 養老川流域における淡水性カメ類の分布様式. 爬虫両棲類学会報 2019(1) : 41-49

金森弘樹・竹下幸広・澤田誠吾. 2012. 島根県におけるアライグマの生息実態

調査 (1). 島根県中山間地域研究センター研究報告 (8) : 51-62

金田正人・加藤卓也. 2011. 外来生物アライグマに脅かされる爬虫両生類 (特集
爬虫両生類における外来生物問題とその対策). 爬虫両棲類学会報 2011(2) :
148-154

Kobayashi, F., Toyama, M., and Koizumi, I. 2014. Potential resource
competition between an invasive mammal and native birds: overlap in tree
cavity preferences of feral raccoons and Ural owls. *Biological Invasions* 16(7):
1453-1464

小菅康弘・小林頼太. 2015. アライグマによる淡水カメ類の危機 (特集 日本に
おける淡水カメ類の保全と管理). 爬虫両棲類学会報 2015(2): 167-173.

小賀野大一・尾崎真澄・小菅康弘・近藤めぐみ・西堀智子・松本健二・長谷川
雅美. 2015. 千葉県ニホンイシガメ保護対策協議会の設立とその活動 (特集
日本における淡水カメ類の保全と管理). 爬虫両棲類学会報 2015(2) : 174-
183

Polo-Cavia, N., López, P., and Martín, J. 2010. Competitive interactions
during basking between native and invasive freshwater turtle species.
Biological Invasions 12(7): 2141-2152.

佐賀県. 2010. アライグマ防除のための手引き. 90pp.

<http://www.pref.saga.lg.jp/kiji00314135/index.html> 2019/7/17 最終確認.

Saeki, I., Niwa, S., and Osada, N. 2017. Predation of a Rare Arboreal Land Snail *Euhadra brandtii sapporo* by Introduced Common Raccoon *Procyon lotor*.

Venus (Journal of the Malacological Society of Japan) 75(1-4): 83-87.

Suzuki, D., Yabe, T., and Hikida, T. 2014. Hybridization between *Mauremys japonica* and *Mauremys reevesii* inferred by nuclear and mitochondrial DNA analyses. Journal of Herpetology 48(4): 445-454.

高槻成紀・久保蘭昌彦・南正人. 2014. 横浜市で捕獲されたアライグマの食性分析例. 保全生態学研究 19(1) : 87-93

谷口真理・上野真太郎・三根佳奈子・亀崎直樹. 2015. 西日本のため池における淡水性カメ類の分布と密度 (特集 日本における淡水カメ類の保全と管理). 爬虫両棲類学会報 2015(2) : 144-157

Usuda, H., Morita, T., and Hasegawa, M. (2012). Impacts of river alteration for flood control on freshwater turtle populations. *Landscape and ecological engineering* 8(1): 9-16

矢部隆. 2014. 日本のカメたちが直面している生息の危機: 持続可能な農村地域の構築に向けて. ワイルドライフ・フォーラム 18(2) : 3-5

八木幸市・小賀野大一・笠原孝夫・田中一行・吉野英雄・對島浩二・吉田直

矢・五味真人. 2017. 千葉県栗山川で捕獲されたニホンイシガメとクサガ
メの交雑個体の遺伝的特徴. 爬虫両棲類学会報 2017(2) : 171-174

謝辞

今回の調査にあたっては、東邦大学大学院の下藤章氏、大竹海也氏、宍倉慎一郎氏、宮崎未来良氏、千葉県ニホンイシガメ保護対策協議会の小賀野大一氏、小林頼太氏、小菅康弘氏、近藤めぐみ氏、西堀智子氏、辻井聖武氏、尾崎真澄氏、松本健二氏、カーネーション栽培農家の飯田千秋氏にご協力をいただいた。カメ類の分布情報に関して、神戸市立須磨海浜水族園の谷口真理氏、三根佳奈子氏、上野真太郎氏、岡山理科大学の亀崎直樹氏、自然環境研究センターの高橋洋生氏には有益な情報を提供していただいた。公益財団法人 日本自然保護協会には全国規模で収集されたカメ類の分布情報を使用させていただいた。また、千葉県からは、アライグマの密度指標に関する情報を使用させていただいた。データ解析に関して、兵庫県立大学の栗山武夫氏に有益なご助言をいただいた。最後に、論文執筆にあたり指導教員である長谷川雅美先生には多大なご助力をいただいた。これらの方々に心から御礼申し上げる。