

快適な両生類生育環境創出を目的とした 河川流域湿原植生構造の解明

1. 研究の意義と目的
 - 1-1 研究意義
 - 1-2 研究目的
2. 調査地と方法
 - 2-1 キタサンショウウオ生息状況の把握
 - 2-2 主調査地における植生構造の類型化
 - 2-3 両生類（特にキタサンショウウオ）生息地の特性
3. 結 果
 - 3-1 キタサンショウウオ高密度生息地の発見
 - 3-2 キタサンショウウオおよび小動物の生息地の確定
 - 3-3 植生分類
 - 3-4 環境要因と植生との対応関係
4. 考 察
 - 4-1 キタサンショウウオの生息域
 - 4-2 植生発達
 - 4-3 保全対策と効果
5. 参考文献

新潟大学大学院自然科学研究科
(現: 北海道大学大学院地球環境科学研究科)

露 崎 史 朗

1. 研究の意義と目的

1-1 研究意義

両生類の中でもサンショウウオ科の種は、アベサンショウウオ・ホクリクサンショウウオ・ハクバサンショウウオなどが環境庁による絶滅危惧種・危急種に指定されていることに見られるように、貴重な生物グループの一つである。特に、キタサンショウウオ (*Salamandrella keyserlingii*) の分布は、日本においては釧路湿原のみに限定されているため、キタサンショウウオは釧路市の天然記念物として文化財保護指定を受けている。しかし、近年幾つかの生息環境の保護の試みが成されているにもかかわらずキタサンショウウオの生息域は年々減少している（植田, 1988；橋本, 1991）。その最大の理由の一つとして、サンショウウオ科の多くは、水生環境と陸生環境の両方を必要とするが、水生環境は繁殖期のみに必要とされているにもかかわらず、保護は主としてこの水生環境にのみなされていることがある。即ち、サンショウウオの陸生環境の研究はほとんどなされておらず（羽角, 1995）、陸上生息域への保護の試みはこれまでほとんど実施されていない。両生類は、その行動様式から生息域は比較的湿性の所に限られ、中でも釧路湿原に代表される河川流域湿原は両生類にとって貴重な生育環境である。従って、キタサンショウウオの生息地の状況を把握し、キタサンショウウオを含めた両生類の快適な生息環境を創出し、今後生物多様性の高い河川環境の創出のためには、水生環境と陸生環境の両方における両生類の生息状況を明らかにすることが必要不可欠な研究テーマとなる。

1-2 研究目的

水生環境と陸生環境の両方における両生類の生息状況を明らかにすることとは、すなわち通年の両生類の行動パターンの追跡を行うことである。両生類は主として産卵には池・沼等の陸水域を必要とするため春先の産卵期には水域およびその周辺に高い個体群密度で生息する。しかしながら、産卵をおえた後の行動パターンには不明の点が多い。したがって、水域のみにとどまらずその周辺陸域をも含めた両生類の行動様式を明らかにせねばならない。これらの点を考慮した上で、以下の4点を主たる研究目的として調査を行った。

- ①産卵期におけるキタサンショウウオ生息密度の高い生息地を確認する。この生息域を確認することにより、その周辺の陸域を含めたキタサンショウウオの通年の生息環境を明らかにすることが可能となる。
- ②生息密度の高い生息地における陸生型キタサンショウウオおよびその他の小動物をピットフォールトラップ法により定期的に捕獲、再捕獲を行うことにより生息域、行動様式等の特性を明らかにする。
- ③キタサンショウウオ生息域における植生および環境調査を行い、通年のキタサンショウウオの生息地の特性を明らかにする。
- ④類型化された各植生における両生類（特にキタサンショウウオ）の生態行動を明らかにし、陸生型

サンショウウオにとっての好適環境を明らかにする。さらに、陸生型サンショウウオにとって好適な環境と水生型サンショウウオにとっての好適な環境との相違を示し、一生を通じての好適環境の維持管理手法を提案する。

2. 調査地と方法

調査地は、日本では唯一のキタサンショウウオ生息地として知られている釧路湿原である（図1）。調査は1985年4月から11月にかけて実施した。特にキタサンショウウオ個体の行動パターンを把握するために、ピットフォールトラップによる調査はおおむね1月間隔で行った。植生および環境調査は、植物の最も生育の旺盛な6月から9月にかけて主として行った。

2-1 キタサンショウウオ生息状況の把握

釧路湿原全体においてキタサンショウウオの産卵適地と思われる箇所を産卵期（4-5月）に踏査し概況を把握した。この際、得られたキタサンショウウオの比較的個体群密度の高い生息地を主調査地とした。主調査地においてピットフォールトラップ（落とし穴）を5m間隔で計148個設定し、以降定期的にトラップ内に捕獲された両生類個体数の記録を行った。ピットフォールトラップによる調査は5月29日から6月4日、6月30日から7月7日、7月30日から8月9日、9月3日から9月10日、10月9日から10月21日まで計5回行った。トラップは内径が180mm、外径が255mm、深さ170mmのプラスチック製のものを用いた（図2）。調査期間外はトラップ中に小動物が捕獲され、這い出せずに死亡することを避けるため、プラスチック製の上蓋をつけておいた。キタサンショウウオに関しては、その体サイズおよび形態をもとに、当年変態幼体（1年生個体）およびそれ以外（成体・亜成体・幼体）に区分して記録した。

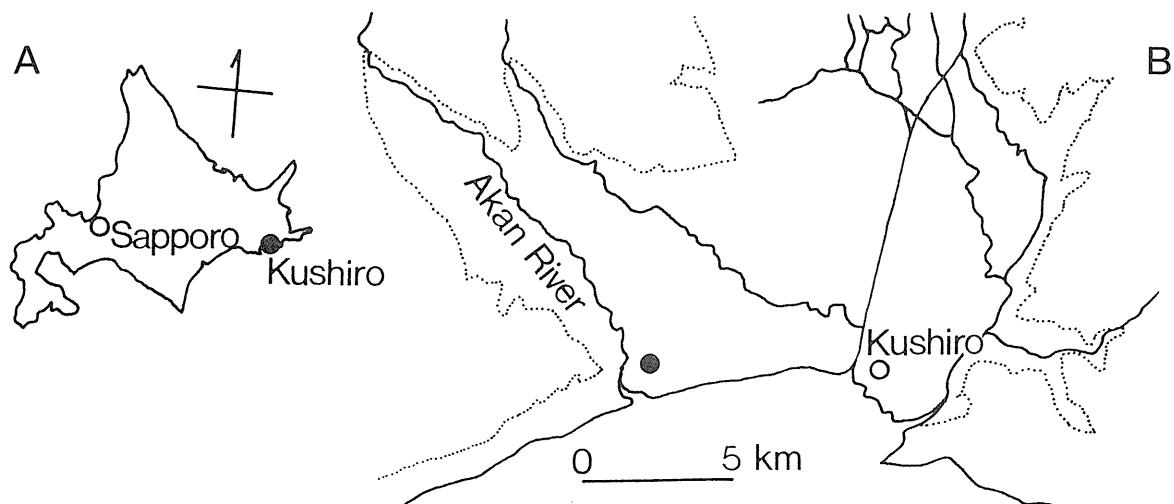


図1. 調査地位置 A：北海道における札幌および釧路の位置
B：主調査地である大楽毛湿原（黒丸で示した）。湿原域は破線の内部である。

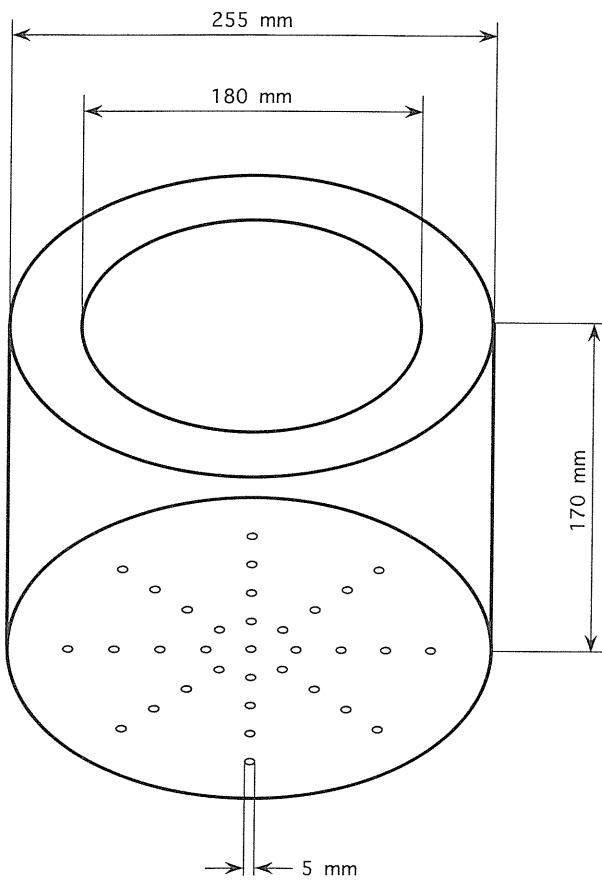


図2. ピットフォールトラップの構造

2-2 主調査地における植生構造の類型化

釧路湿原におけるキタサンショウウオの産卵適地と思われる箇所を産卵期（4-5月）に踏査し、その植生概況を把握した。これをもとに、比較的キタサンショウウオ個体群密度の高いと思われる生息地に調査区を設定した。

サンショウウオにとって、上層植生すなわち林冠部よりもむしろ下層草本植生の方がより利用度の高い生活域と考えられる。そこで、本調査では、50cm×50cmの調査方形区150個をピットフォールトラップの設置個所とオーバーラップするように設け、草本植生を中心に植生調査を行った。調査項目は、出現種各種の被度、土壤pH、土壤灼熱損量、林冠鬱閉度（%）、根株跡数、谷地坊主数、調査区内標高差、リターの厚さ、水位である。このうち、出現種各種の被度、土壤pH、土壤灼熱損量、林冠鬱閉度（%）、根株跡数、谷地坊主数、調査区内標高差、リター厚さ、水位は現地で測定した。土壤pH測定には、野外pHメーターを用いた。水位および標高差はレベルトランシットコンパスにより測量を行い、その後から算出した。灼熱損量は、土壤有機物量の一指標としてよく用いられ、値が高いほど有機物量が多い土壤であると考えられている。灼熱損量は各調査区の地表面から約200ccの土壤（泥炭）を採取し、実験室に持ち帰り乾燥機で90°Cで3日間乾燥後、一定量を“るつぼ”に移したのに定量を行い、その後

直ちに800°Cで約8時間マッフル炉中で灼熱し、温度が下がった後に再度定量し、土壤重の減少率を求めた。

これらのデータを基にTWINSPANクラスター分析を行い植生区分を行った (Hill, 1979)。TWINSPANはこれまでよく用いられてきた植物社会学的手法とは異なり、類似度指数を基にコンピューター上で植生の類型化を行うものである (Kent and Coker, 1992)。植物社会学のように経験的な植生区分とは大きく異なり、客観性の高いものとして近年多くの植生分類で用いられるようになった手法である。得られた植生間の種多様性、植被面積および環境要因間の差の検定にはチューキーテストを用いた (Zar, 1984)。

集積されたデータをもとに多変量解析を行い、植生と環境との対応関係の解析を行った。用いた手法は、直接環境勾配分析の一種として近年広範に用いられている Canonical correspondence analysis (CCA) である (ter Braak, 1986, 1987)。これまで用いられてきた間接環境勾配分析に属する主成分分析 (principal component analysis) やDetrended correspondence analysisにおいては、軸上に歪み (hump) を生じることが大きな問題とされていたが、本手法は、この歪みを大きく取り除き植生発達と環境要因との関係を直接分析できる (Kent and Coker, 1992; Tsuyuzaki, 1994)。CCA分析の有意性はunrestricted Monte Carlo permutation testによって行った (ter Braak, 1988)。

2-3 両生類（特にキタサンショウウオ）生息地の特性

類型化された各植生における両生類（特にサンショウウオ）の生息域の特徴を明らかにし、陸生型サンショウウオにとっての好適環境を示した。陸生型サンショウウオにとって好適な環境と水生型サンショウウオにとっての好適な環境との相違を示し、一生を通じての好適環境の創出を計る。以上の分析結果をもとに最も重要な河川流域湿原における植生の発達に関与する環境因子の割り出し、およびサンショウウオの好む生息環境を明示する。特に、陸生型サンショウウオについては、これまで全くこのような研究が成されていないため、より安定した個体群密度を保つ河川流域環境には、どのようなものが望ましいかを得られた結果をもとに考察する。

3. 結 果

3-1 キタサンショウウオ高密度生息地の発見

これまでキタサンショウウオの最大の生息地は、釧路湿原鶴居村温根内の築堤周辺と言われていた。しかし、この生息地においては、概ね築堤沿いに卵嚢を発見するに留まった。築堤から離れた湿原内部は主としてミズゴケを優占種とする高層湿原からなるが、そこには卵嚢は全く発見されなかった。また、築堤は数kmに渡り建設されているため、水生型キタサンショウウオにとって好適な生息地であると思われたが、陸生型キタサンショウウオの生息地としては疑問が多い。

一方、本研究において、釧路湿原鶴居村温根内の築堤周辺に匹敵する生息地をより狭い面積の中で発

見した（羽角・神田, 1995を参照）。その生息地の特徴の概略は以下の通りである。

生息地は、釧路市西方本州製紙工場の北側に位置し（ $43^{\circ} 01' 02''$ N, $144^{\circ} 17' 38''$ E）、標高は概ね10m以下という低地である。この生息地中央から北寄りに幅5m程度の川は北西方向に流れている。景観上は本生息地は低層湿原に属し、スゲ類の優占する湿性草地（湿地帯）およびハンノキ林までの多様な植生環境を有していることが特徴であった。

本生息地の多数の池において、1995年4月30日までに計120個の卵嚢を確認した（図3）。これらの池は、4月下旬には雪解け水のため多くがつながっていた。それらの池の縁に沿って卵嚢は産みつけられていた。従って、水生型サンショウウオがこれらの池を主として生息および産卵に利用していることは疑いない。卵嚢は1匹の雌が対で生むので、本生息地では最低で60匹の産卵可能雌が生息していることになり、実際の個体数は少なくとも数百のオーダーになるものと思われる。

3-2 キタサンショウウオおよび小動物の生息地の確定

4月末の調査時点では、生息地は大部分が冠水しており、水位の低下を待って5月28日にトラップを設置した。11月には降雪が始まったため調査を中断した。

調査期間の約半年を通して成体・亜成体は湿地帯（スゲ・ヨシ湿原）からハンノキ林にかけての広い範囲で捕獲された（図4）。当年変態幼体は7月末の調査からトラップ中に捕獲されるようになった（図5）。これらの当年変態幼体も、9月の調査では湿地帯ばかりでなくハンノキ林中のトラップにおいて捕獲されるようになった。捕獲数は、キタサンショウウオ成体・亜成体・幼体、当年変態幼体、トガリネズミいずれも9月3日から9月10日までの間の調査期間においてピークが見られ、その後急激に減少する。これは、降雪前の餌獲得等のために活発な活動を行っているためと思われる。以上のことから、キタサンショウウオの陸生個体は、湿地帯ばかりでなく様々な植生中において活動していることが明らかとなった。

トラップ中には、キタサンショウウオの他にモグラの一種であるトガリネズミが多数捕獲された（図6）。トガリネズミは、キタサンショウウオと同様にハンノキ林から湿地帯にかけて広範に生息していた。その外の小動物はあまり捕獲されなかった。

表1. 調査期間中におけるピットフォールトラップによる一日当りの捕獲動物数（平均±標準誤差）。

調査期間	調査日数	キタサンショウウオ		トガリネズミ
		成体・亜成体・幼体	当年変態幼体	
5月29日-6月4日	7	2.86±0.67	0	5.71±2.23
6月30日-7月7日	8	1.25±0.29	0	5.87±0.89
7月30日-8月9日	11	1.27±0.32	0.09±0.09	14.73±1.57
9月3日-9月10日	8	6.00±1.00	6.00±1.07	20.87±3.86
10月9日-10月21日	13	1.54±0.44	0.15±0.10	10.00±2.36

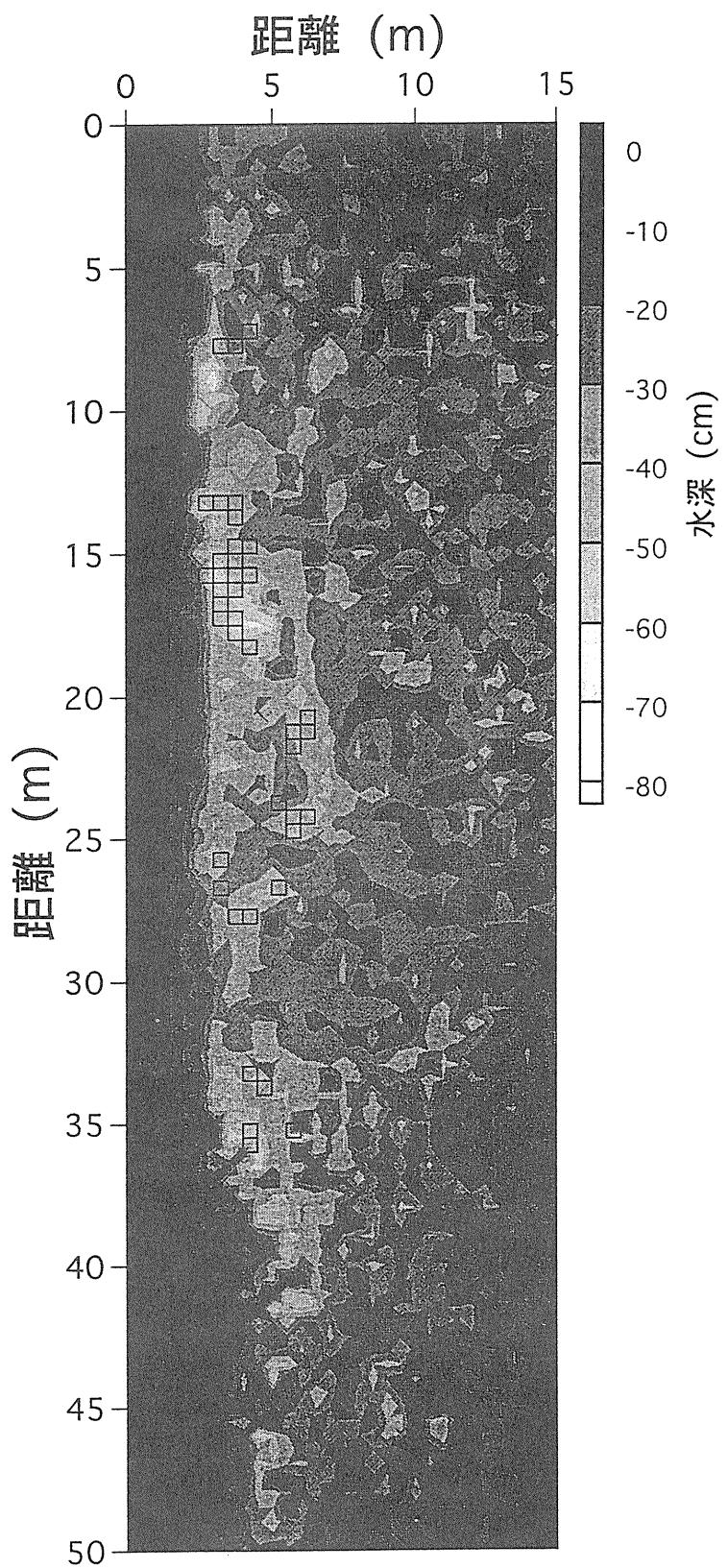


図3. キタサンショウウオ産卵池概要。概ね、長さ50m、幅15mの間に池が発達しており、産卵時には大体これらの池がつながっていたが、水位の低下に伴い独立した池となつた。水深が0cm以下の所が池であり、その縁が主たる産卵位置である。

キタサンショウウオの成体・亜成体・幼体の分布

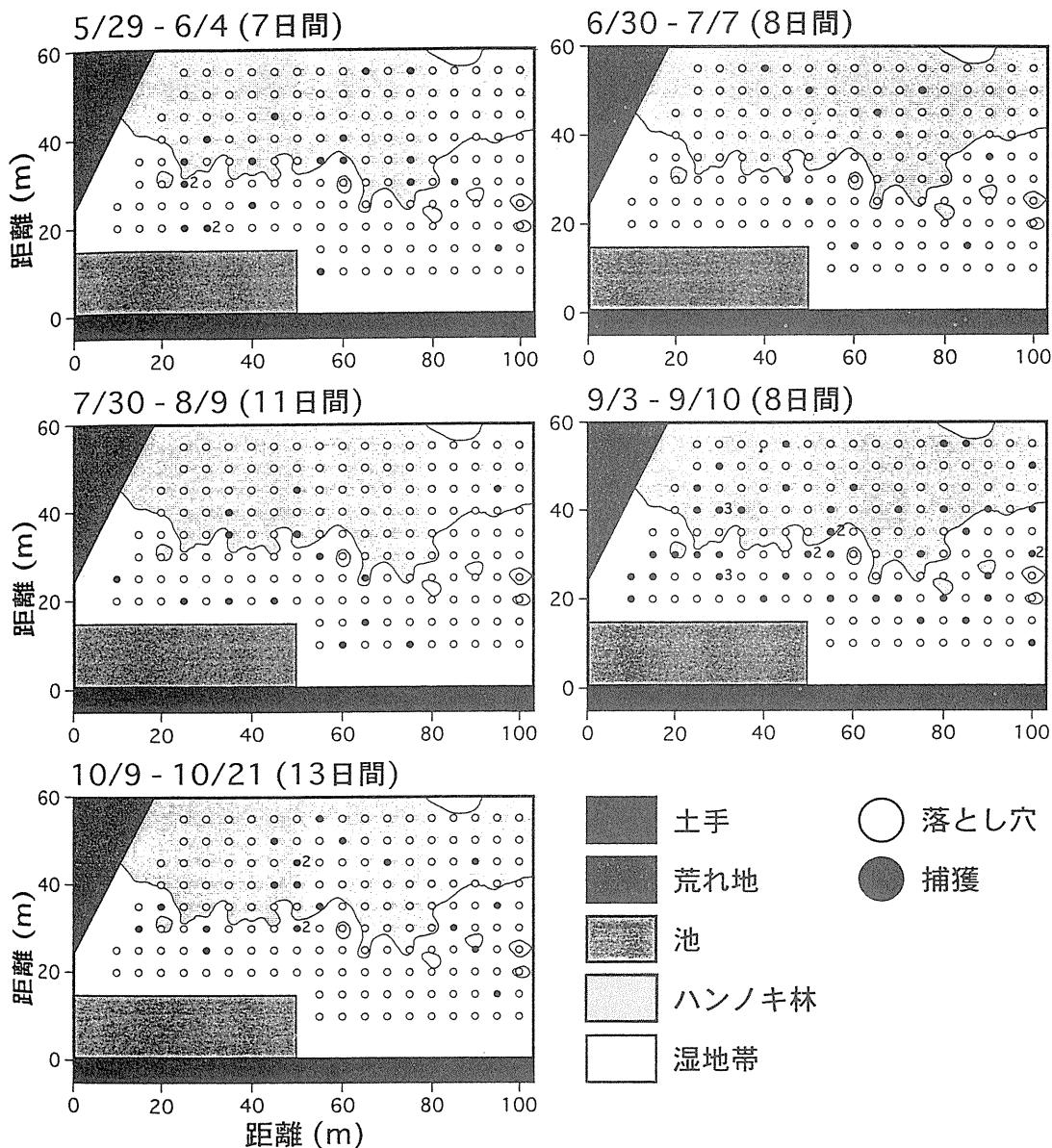


図4. キタサンショウウオの成体・亜成体・幼体の分布。黒丸で示したところがトラップにかかった所。黒丸の右側に示した数字は捕獲された個体数。黒丸のみは1個体が捕獲された。

キタサンショウウオの当年変態幼体の分布

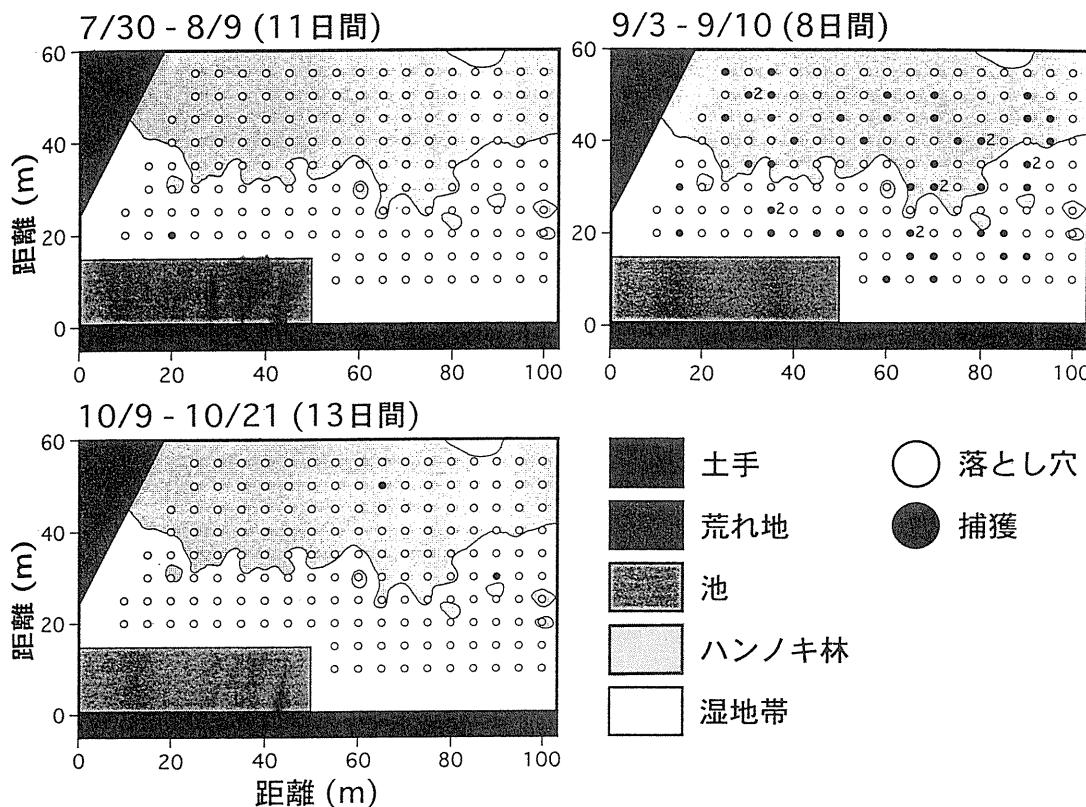


図5. キタサンショウウオの当年変態幼体の分布。図の記号は図4と同じ。

3-3 植生分類

TWINSPANクラスター分析の結果、調査された植生はまず、ヤラメスゲ (*Carex lyngbyei*) の有無によって2つの植生に区分された(図7)。グループ1、2はヤラメスゲの出現頻度の低いグループであり、グループ3、4はヤラメスゲ出現頻度の高いグループである。また、ツルスゲ (*Carex pseudocuraica*) も、グループ1および2には定着していなかった。さらに、これらの2植生はそれぞれ2つに区分され、計4つのタイプに分けられた。これらを、ここではグループ1-4と呼ぶことにする。個々の植生の特徴は以下の通りである(表2)。グループ1は、ヨシ (*Phragmites australis*)、ツマトリソウ (*Trientalis europaea*)、エゾミソハギ (*Lythrum salicaria*)、タチギボウシ (*Hosta rectifolia*) を代表とする植生である。グループ2はイワノガリヤス (*Calamagrostis langsdorffii*)、ホザキシモツケ (*Spiraea salicifolia*)、ミゾソバ (*Polygonum thunbergii*) を代表とするグループであり、代表種は出現頻度、植被面積ともに高いイワノガリヤスである。グループ3は植被面積が24%のヨシおよび28%のツルスゲに代表される植生である。グループ4はヤラメスゲおよびツルスゲが優占する植生である。プロット当たりの平均出現種数(種多様性)は、グループ1、2で7-8種と高く、一方グループ4は平均3.2種と極めて低かった。植被面積はいずれの植生中においても40-65%程度であった。

トガリネズミの分布

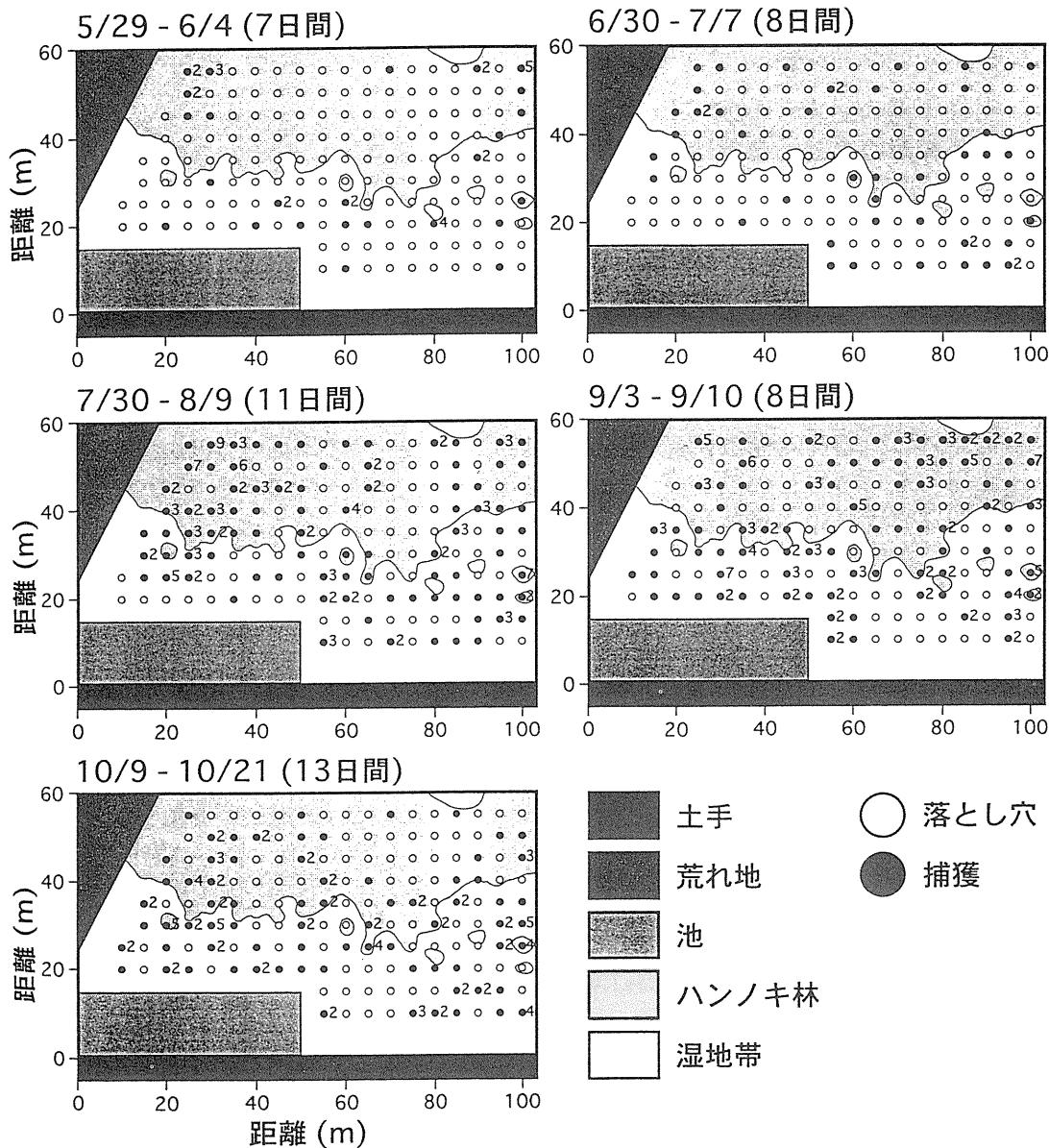


図6. トガリネズミの分布。図の記号は図4と同じ。

3-4 環境要因と植生との対応関係

林冠は、グループ1および2において10-25%程度で認められ、これらの林冠の主構成種はハンノキ (*Alnus japonica*) であった(表2)。従って、グループ1および2は景観上はハンノキ林に属する。また、林冠を欠くグループ3および4が湿地帯に相当する。根株は全てが林冠木(即ちハンノキ)が枯死した跡であり、これらはグループ1および2において認められた。このことから、当ハンノキ林は比較的長い期間、本生息地において定着しているものと思われた。谷地坊主の発達はグループ3および4において顕著であり、これらは主としてヤラメスゲ・ツルスゲ等のスゲ類によって構成されていた。水位は、グループ3および4で高く、表層水が認められた。水位は、調査開始の4月から徐々に減少したが、産卵池においては最後まで表層水は残っていた。一方、ハンノキ林中においては水位は地下部にあった。リターは、何れの植生においても3cm以上とよく発達していたが、特にグループ3および4において顕著であった。リター構成種は主として、スゲ類であった。土壤灼熱損量は、いずれの植生中においても50%以上と高く、特にグループ4において85%と極めて高かった。ハンノキ林中の土壤からは火山灰質の成分が認められた。土壤pHは概ね6-7の間にあり、弱酸性の傾向を示した。

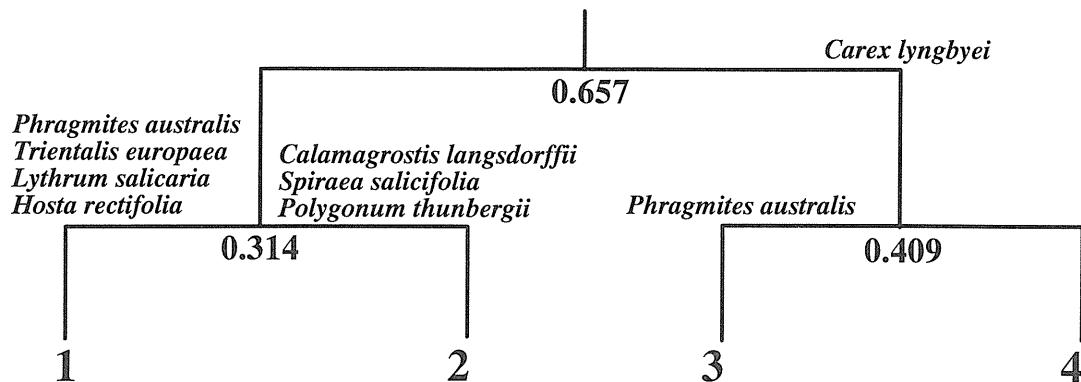


図7. 2 m × 2 m調査区35個について全出現種48種の被度をもとに計算したTWINSPANによる植生区分。
数字はアイゲンバーリュー。種は疑似種集団を表わす。

得られた植生および環境データを基にCanonical correspondence analysisを行い植生発達に関与する主要環境要因の抽出を行った。本解析の結果は、unrestricted Monte Carlo permutation testの結果、1%で統計的に有意なものであった。

一軸と最も相関が高い環境要因は水位であり、この要因が植生分化に最も重要なものと考えられた(図8)。ついで、一軸と相関があるのは土壤pH、リターの厚さ等であるが、これらはいずれも水位と関連した要因であり、生息地全体の傾向としては水位が植生発達を大きく規定しているといえよう。二軸と環境要因との間にはあまり強い相関は認められなかったが、林冠鬱閉度および土壤pHに相関が認められた。

プロットスコアを見ると、一軸に沿ってグループ1および2が低いスコアを、グループ3と4が高いスコアを有し、概ね2つのグループに1軸に沿って分かれていることがわかる。ついで、二軸によって

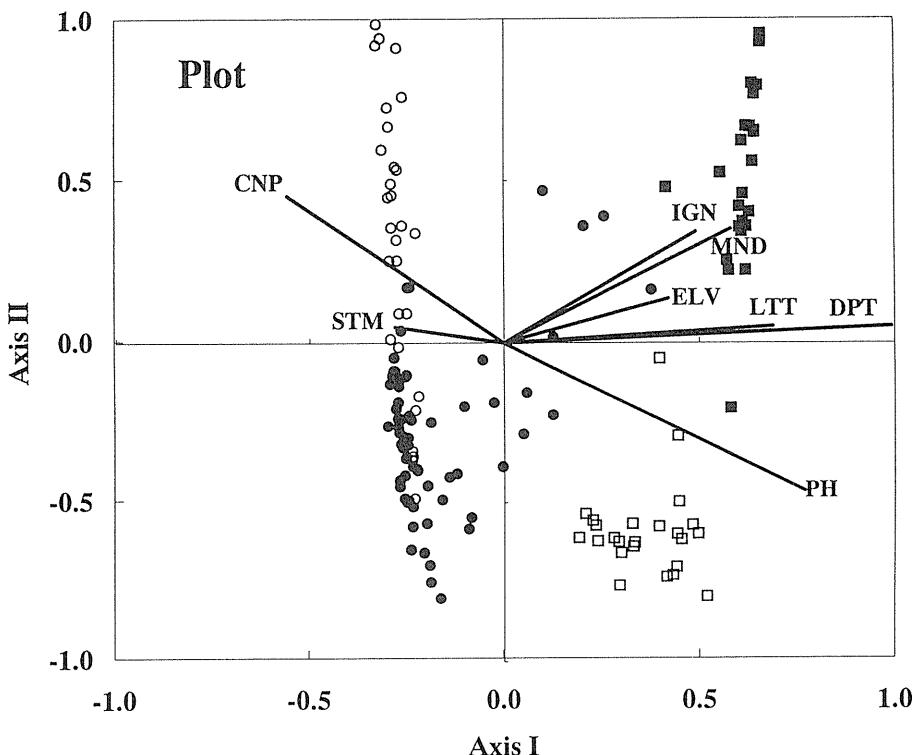


図8. Canonical correspondence analysisに基づく調査地スコア。●、■、○、□はそれぞれTWINSPANによって得られた植生グループ1~4を示す。環境要因：STM=根株数、CNP=林冠面積、MND=谷地坊主数、ELV=標高差、LT T=リターの厚さ、IGN=土壤灼熱損料、PH=土壤pH、DPT=水位。

表2. TWINSPANクラスター分析によって得られた植生型中の各種の出現頻度(%)。植被面積(%)は括弧内に示した。
-:観察されなかった。種多様性(species richness)および植被面積(plant cover)の下に示してある異なるアルファベットは1%で有為な差があることを示す(テューキーテスト)。

ク ラ ス タ ー 群 調 査 区 数	1 38	2 62	3 24	4 26	Total 150
種名					
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	97(10)	98(19)	79(4)	4(0)	79(11)
<i>Thelypteris palustris</i>	100(18)	81(8)	4(0)	4(0)	60(8)
<i>Phragmites australis</i>	95(18)	37(3)	100(24)	-(-)	55(9)
<i>Carex lyngbyei</i>	-(-)	27(4)	50(2)	100(29)	37(7)
<i>Spiraea salicifolia</i>	26(2)	69(7)	-(-)	-(-)	35(3)
<i>Equisetum pratense</i>	55(1)	50(0)	4(0)	-(-)	35(0)
<i>Lythrum salicaria</i>	74(3)	36(1)	4(0)	4(0)	35(1)
<i>Carex pseudocuricaica</i>	-(-)	-(-)	100(28)	100(9)	33(6)
<i>Bidens tripartita</i>	34(1)	53(2)	-(-)	-(-)	31(1)
<i>Sanguisorba tenuifolia</i>	24(1)	40(3)	4(0)	-(-)	23(2)
<i>Trientalis europaea</i>	66(2)	14(0)	-(-)	-(-)	23(1)
<i>Stellaria longifolia</i>	13(0)	44(0)	-(-)	-(-)	21(0)
<i>Polygonum hydropiper</i>	-(-)	18(1)	46(2)	35(1)	21(1)
<i>Polygonum thunbergii</i>	5(0)	44(1)	-(-)	8(0)	21(1)
<i>Angelica genuflexa</i>	-(-)	23(1)	29(1)	35(1)	20(1)
<i>Mosla dianthera</i>	47(1)	11(0)	-(-)	-(-)	17(0)
<i>Hosta rectifolia</i>	47(6)	3(0)	-(-)	-(-)	13(2)
<i>Ranunculus repens</i>	-(-)	2(0)	46(0)	27(0)	13(0)
平均種多様性	7.7 a	7.9 a	5.5 b	3.2 c	6.6
平均植被面積	65 a	59 a	51 ab	41 b	56

表記以外に観察された種：*Onoclea sensibilis*, *Rubia jesoensis*, *Stellaria fenzlii*, *Inula salicina*, *Carex angustinowiczii*, *Misanthus sinensis*, *Matteuccia orientalis*, *Caltha palustris*, *Veratrum grandiflorum*, *Festuca rubra*, *Lathyrus pilosus*, *Rubus crataegifolius*, *Hypericum laxum*, *Alnus japonica*, and *Cacalia hastata*.

グループ1と2、およびグループ3と4が分かれている。従って、まず水位によってこれらの2植生が分かれ、ついで二軸に関与する要因、即ち、林冠鬱閉度のような光要因や土壤pHのような土壤要因によって植生分化が進められているものと考えられた。

4. 考 察

4-1 キタサンショウウオの生息域

水生型キタサンショウウオは、卵嚢の産卵場所が池に集中していたことから、これらは池およびその周辺に主として生息していることは間違いないであろう。釧路湿原では、キタサンショウウオの卵嚢は谷地坊主から水中にのびた枯れ草に産み付けられることが多く、これは水位の増減があっても、スゲ類の弾力性で卵嚢が水中に位置するため乾燥が防止されるためと考えられている（橋本, 1974; 高山1975; 中林他, 1986）。従って、水生型キタサンショウウオのためには、これらの植生、即ちグループ3や4のような植生が必要不可欠となる。

表3. 各々のクラスターグループの測定された環境要因の平均値。平均値の下に示してある異なるアルファベットは1%で有意な差があることを示す（テューキー検定）。水位においてプラスは地表面下に、マイナスは地表上に表層水が見られたことを示す。

	1	2	3	4	Total
林冠面積 (%)	24.3 a	11.5 b	0.0 c	0.0 c	10.9
根株数	0.20 a	0.15 a	0.00 c	0.00 c	0.11
谷地坊主数	0.45 a	0.40 a	1.00 b	1.42 c	0.68
水位 (cm)	-14.6 a	-0.7 b	17.9 c	28.5 d	3.8
標高差 (cm)	15.8 a	18.3 b	19.5 ab	27.2 b	19.4
リター厚さ (cm)	3.6 a	5.0 a	9.3 b	12.1 c	6.6
土壤灼熱損料 (%)	68.0 a	54.3 b	72.8 a	85.7 c	66.2
土壤pH	6.1 a	6.3 b	6.7 c	6.8 c	6.4

一方、陸生型サンショウウオの行動様式はこれまで全くといっていいほど研究されておらず、サンショウウオ保護は主として水生型サンショウウオ生息域に対してであった（橋本, 1974, 1991）。従って、陸生型キタサンショウウオの生息地はこれまで不明といつてもよかったです。本研究において、陸生型キタサンショウウオは、湿地帯ばかりでなく、ハンノキ林のような比較的水位の低い植生をも利用していることが明らかとなったことは今後の保全計画を策定するに当り重要な知見であるといえよう。

大楽毛は比較的小規模な生息地であるにもかかわらず、非常に多くの卵嚢が確認され、またピットフォールトラップの結果も陸生型キタサンショウウオが数多く存在していることを証明している。これまでキタサンショウウオ最大の生息地といわれていた釧路湿原鶴居村温根内の築堤周辺には、このような多様な植生は認められない。従って、この多様な植生がこれまで大楽毛において生息地としては小規模なが

らもキタサンショウウオの繁殖を可能にしていたものと思われる。

4－2 植生発達

これまで、湿原植生の分化には水位が大きく関与していることがよく知られている（例えば、Johnson, et al., 1987; 矢部, 1989; Tsuyuzaki, et al., 1990）。本研究において、調査された大楽毛の湿原においても植生分化はまず水位によって規定されている。しかしながら、景観的には異なるハンノキ林と湿地帯の分化には水位が重要であるが、ついで同じハンノキ林および湿性草地における草本植生の分化には林冠鬱閉度や土壤pH等の環境要因が重要なものと考えられた。従って、大楽毛湿原における植生分化には、土壤・光両要因ともに重要である（Tilman, 1982, 1988）。

陸生型キタサンショウウオの生息地としては、これらの両方の植生が利用されている。特に、ハンノキ林における草本植生は、種多様性も高く多様な環境を提供しており、陸生型キタサンショウウオの生息地として重要な位置をしめるものと思われる。

4－3 保全対策と効果

池の保全はサンショウウオ等の両生類の産卵環境として重要なことはいうまでもない（羽角・神田, 1996）。しかしながら、本研究において明らかになったように、陸生の個体は、池から離れハンノキ林内にまでその生息地を広げており、キタサンショウウオの全生活環境を通じての保護を行うにあたっては、より広範な生息地の保全が必要である。しかしながら、均一な植生が広範に分布するよりは、むしろ森林および湿地といった組み合わせのような多様な植生がコンパクトに存在していることが陸生型キタサンショウウオの生息に有効であり、しいては水生型個体の容易な産卵を促進することにつながると思われる。

これらの植生発達には水位が大きく関与しており、ついで土壤pHのような土壤要因が重要であることが示された。従って、キタサンショウウオを始めとする小動物の生息地の保全のためには、水位や土壤pHの変化に注意を払い、これらの環境変化に配慮せねばならない。

例えば、現在、大楽毛湿原を横切る自動車道路（釧路新道）の建設計画がすすめられているが、これによりもし地盤整備等のために暗渠等による排水工事がなされれば、少なくともグループ3や4のような植生が消失することは疑いない。これは、水生型キタサンショウウオの生息地が消滅することを意味する。また、ハンノキ等の林冠木の伐採を行えば、その下層草本植生が大きく変化し、陸生型キタサンショウウオの生息地が失われることになる。

結論として、キタサンショウウオにとっての好適環境維持のためには、産卵池およびその周辺の保護にとどまらず、できるだけ多様な植生を維持することが重要である。最後になるが、本研究において陸生型キタサンショウウオの好適な生息地がどのようなものかを示したことが、今後の両生類の河川流域における保全手法の策定にあたり有効な指針となることを期待する。

5. 参考文献

- 橋本正雄. 1974. 釧路市北斗におけるキタサンショウウオ *Salamandrella keyserlingii* Dybowskiの繁殖について－第一報－. 釧路市立郷土博物館紀要 3: 1-9.
- 橋本正雄. 1991. 北海道東部、釧路湿原におけるキタサンショウウオの移転について. 釧路市立博物館紀要 16: 1-12.
- 羽角正人. 1995. サンショウウオ科のポルノグラフィーはどこまで描けたか. 生物科学 46: 169-178.
- 羽角正人・神田房行. 1996. 釧路湿原大楽毛地区でのキタサンショウウオの繁殖. 釧路市立博物館紀要 21: (印刷中).
- Hill, M. O. 1979. TWINSPAN - a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University, Ithaca, NY.
- Johnson, W. C., Sharik, T. L., Mayes, R. A. and Smith, E. P. 1987. Nature and cause of zonation discreteness around glacial prairie marshes. Canadian Journal of Botany 65: 1622-1632.
- Kent, M. and Coker, P. 1992. Vegetation description and analysis: A practical approach. CRC Press, Boca Raton, Louisiana.
- 中林成広・上田健仁・佐藤孝則. 1986. 釧路湿原におけるキタサンショウウオの産卵とその行動. 釧路博物館報 299: 99-107.
- 高山末吉. 1975. キタサンショウウオの繁殖について. 釧路湿原総合調査報告書、釧路市郷土博物館、釧路. pp.266-275.
- ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology 67: 1167-1179.
- ter Braak, C. J. F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. Vegetatio 64: 69-77.
- ter Braak, C. J. F. 1988. Canoco - a FORTRAN program for canonical community ordination by partial detrended canonical correspondence analysis, principal correspondence analysis and redundancy analysis. TNO Institute of Applied Computer Science, Wageningen.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton.
- Tsuyuzaki, S., Urano, S. and Tsujii, T. 1990. Vegetation of alpine marshland and its neighboring areas, northern part of Sichuan Province, China. Vegetatio 88: 79-86.

- Tsuyuzaki, S. 1994. Canonical correspondence analysis of early volcanic succession on Mt. Usu, Japan. Ecological Research 9: 143-150.
- 植田健仁. 1988. 釧路湿原内美濃地区におけるキタサンショウウオ生息地の観察記録. 両生爬虫類研究会誌 36: 1-6.
- 矢部和夫. 1989. 低地湿原の比較生態学的研究－暖温帯と冷温帯低地湿原の比較－. 北海道大学大学院環境科学研究科邦文紀要 4: 1-50.
- Zar, J. M. 1984. Biostatistical analysis (2nd ed.) Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.