

カエル類 7 種における繁殖生態と食性の関係性について

¹ 佐野 誠 ² 篠原正典

¹ 帝京科学大学大学院理工学研究科環境マテリアル専攻

² 帝京科学大学生命環境学部自然環境学科

Species comparison of frogs food habits during mating seasons in Uenohara, Yamanashi Pref., Japan

Makoto SANO¹ Masanori SHINOHARA²

<Abstract>

Food habits of seven frog species during mating periods were examined from gastric contents and species comparison were conducted. From 1041 frogs, elementary information on their food habits such as species and sizes of prey insects were reported and species difference and sex difference were discussed. Males of Tago's brown frogs (*Rana tagoi*) and Shlegel's green tree frogs (*Rhacophorus schlegelii*) foraged nothing during mating periods as previous reports, but males of the other five species did. Males of Japanese tree frogs (*Hyla japonica*) and Japanese stream frogs (*Buergeria buergeri*) were getting to forage towards the end of their mating periods. Especially, male black spotted pond frogs (*Rana nigromaculata*) seemed to prefer larger insect than expected from their environment food resources, foraged well and gained their body weight during mating periods. These species differences seem to be caused mainly from their length of mating periods and their extent of site fidelity in mating periods.

Key words : カエル 食性 繁殖生態 種間比較 空胃率 胃内容物 餌資源量

I. 諸言

両生類は水域と陸上の異なる生息場所を使い分ける生活史を示し、多くのカエル類は水辺生態系における中間的捕食者であり、重要な生態的地位にある¹⁾。近年、全国的に両生類の減少が危惧されており²⁾、多様なカエル類が生息できる環境を残すことの重要性が指摘されている³⁾。より良い野生動物の保全には対象動物に関する多くの生態学的知見と調査が必要となるが、日本産カエル類の主な生態学的研究は、繁殖行動や繁殖場所に関連したものがほとんどであり、食性などの生態の研究は遅れている。

カエルの食性に関する研究は、カエルの成長に伴い餌選択性が変化することや、繁殖期にはほぼ絶食する種がいる⁴⁾など、一部の種でのみ研究がされているが、統括的に様々な種を比較したような研究はされていない。個々の種による食性の違いは餌資源をめぐる種間競争を緩和し、複数種の共存を可能にしていると考えられ、カエル類の多様性維持機構の解明に食性研究が不可欠と言える⁵⁾。これらを踏まえ、本研究では、山梨県上野原市に生息する7種のカエ

ルについて、4つの環境下(池、林内の沢、川、水田)でそれぞれの繁殖期における食性を種間で比較する。

II. 材料と方法

1. 調査期間と調査場所

調査は2009～2011年の4月から8月の間に、山梨県上野原市にある八重山、帝京科学大学、鶴川、八米の水田、西大野の水田の5カ所に調査区域を設定して行った。八重山ではスギやヒノキを中心とした林内を流れる沢沿いの散策路50メートルを調査区域とした。帝京科学大学では校内の水生生物の為のビオトープとして造られた2つの人工池を調査区域とした。鶴川は八米地区を流れる雑木林や水田に隣接する区間50メートルを調査区域とした。八米の水田では草むらに隣接する水田を取り囲む畦道50メートルと畦道から1メートル以内の水田内を調査区域とした。西大野の水田では水田を取り囲む畦道50メートルと畦道から1メートル以内の水田内及び素掘りの水路を調査区域とした。

表1 各調査場所における繁殖確認種と、その繁殖期間。ただし、○:繁殖確認、-:確認なし、日付は繁殖期間を示す。

	アマガエル	タゴガエル	トノサマガエル	ツチガエル	シュレーゲルアオガエル	モリアオガエル	カジカガエル
八重山 (林内の沢)	-	○ 4/13~5/7	-	-	-	-	-
帝京科学大学 (人工池)	-	-	○ 5/19~7/1	○ 5/6~8/26	○ 4/1~6/9	○ 5/27~7/14	-
鶴川 (河川)	-	-	-	○ 5/17~8/15	-	-	○ 4/26~8/5
八米 (水田)	○ 5/9~7/27	-	○ 5/18~7/1	-	○ 5/9~5/28	○ 6/6~7/27	-
西大野 (水田)	○ 5/11~7/25	-	○ 5/11~6/30	-	○ 5/11~6/1	○ 5/25~7/19	-

2. 研究対象

研究対象としたカエルは、調査地にて捕獲できたニホンアマガエル (*Hyla japonica*)、タゴガエル (*Rana tagoi*)、トノサマガエル (*Rana nigromaculata*)、ツチガエル (*Rana rugosa*)、モリアオガエル (*Rhacophorus arboreus*)、シュレーゲルアオガエル (*Rhacophorus schlegelii*)、カジカガエル (*Buergeria buergeri*) の7種であり、雄の繁殖鳴きが始まってから終わるまでを繁殖期間とし、その繁殖期間中に捕獲した成体のデータを用いた。

なお、モリアオガエルは山梨県上野原市の天然記念物であるため、上野原市の許可を得て調査を行った。

3. 各調査地に生息するカエルとその繁殖期間

各調査地において繁殖鳴きを確認したカエルの種類とその期間を表1に示す。

今回用いたカエルは主に初夏に繁殖が行われる種であるが、それぞれの繁殖の開始時期や長さは異なり、春期開始の短期繁殖をするグループ(タゴガエルとシュレーゲルアオガエル)、夏期開始の短期繁殖をするグループ(モリアオガエルとトノサマガエル)、長期繁殖をするグループ(アマガエルとカジカガエル、ツチガエル)に分けられた。なお、ここで示した繁殖期間は、2009年と2010年の繁殖期間を合わせたものであり、それぞれの年で大きな繁殖期間の違いは見られなかった。対象種に4月以前および、9月以降の時期に繁殖を開始した種はいなかった。2011年には全種の繁殖期間を記録していないため、表1には含まない。

4. 胃内容物調査

胃内容物調査を2009~2011年の4月から8月に20時から24時の間に各調査場所において各種の繁殖期間中に週に1回、計100回行った。西大野の水田については2009年のみ、八重山では2010年と2011年のみ調査を行った。2011年の調査は前年でのカエルの捕獲数を補うために調査を行った。

調査場所に設定した調査区域にて繁殖鳴きをしている種を記録し、調査区域のルート上にて繁殖期間内の成体を捕獲し、その場で強制嘔吐法により胃内容物を取り出した。胃内容物は、後日解析するために80%エタノールで固定、保存した。採取した各個体について、体長(頭胴長)及び体重と性を記録した後、全ての個体を調査場所に放逐した。その後、のべ1071個体中454個体のカエルから取り出して保存した胃内容物を、可能な限り詳細な分類群まで同定し、その体長を測定した。なお、同定可能でも消化が進み体長を正確に測れない胃内容物は測定を行わなかった。胃内容物の体長のデータは、小数点第2位以下を四捨五入して解析に使用した。

解析では、胃内容物に餌動物が含まれている場合を胃内容物有りの個体とし、砂礫や植物、消化が進んだものは内容物として扱わなかった。空胃率(空胃であった個体の割合)を以下の式で求め、種間で比較した。

$$\text{空胃率(\%)} = (\text{空胃個体数} / \text{総捕獲個体数}) \times 100$$

アマガエルとカジカガエルの雄の空胃率の月間比較については、2009~2011年のデータを混合したものであり、アマガエルのデータは全て八米の水田で捕獲された雄個体のみを使用した。

5. 餌資源量調査

調査地の餌資源量を知るために、スーピング法とコドラート法の両方で餌資源量調査を行った。長期繁殖を行ったアマガエルとカジカガエルの食物利用可能性の変化を明らかにするために、2種がそれぞれ多く生息していた八米の水田と鶴川の2ヶ所において、餌資源量調査を2010年5/18、6/22、7/18に各調査場所で行った。各調査区域50メートルの範囲内で捕虫網(直径36cm、柄長100cm、メッシュ1mm)を使い、スーピング法(網を100回振る)により、無作為に捕獲した餌動物を分類し、体長を計測した。スーピング法では地面から高さ約60cmまでの草本類(オオバコ、ハルジオン、イネ科植物等)に付着する餌動物を

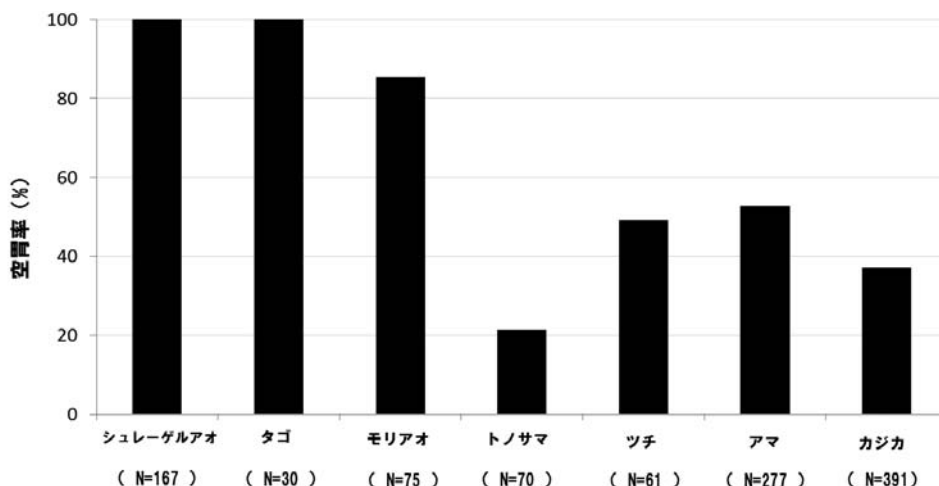


図1. 種類ごとの空胃率の違い 解析には2009~2011年の5か所の調査場所で捕獲された個体を混合して使用した。

捕獲対象とし、地表や樹上では餌動物の採取は行わなかった。そのため、草本類が多く採集が容易な鶴川と八米の水田を調査場所とした。

地表面に生息している餌動物については、アマガエルとトノサマガエルの主な生息場所であった八米の水田において、コドラート法にて餌動物を吸虫管で捕獲し、餌動物の種類と大きさを調べた。コドラートは1m×1m四方の区分を2か所設け、2011年6/6、7/16の計2回行った。なお、餌動物の体長のデータは、小数点第2位以下を四捨五入して解析に使用した。

Ⅲ. 結果

1. 空胃率の比較

種によって繁殖期での空胃率に違いが見られた(図1)。繁殖期間中に全く胃内容物が得られなかつ

た種(タゴガエル、シュレーゲルアオガエル)、一部しか得られなかった種(モリアオガエル)、半数から得られた種(アマガエル、ツチガエル、カジカガエル)、ほとんどが得られた種(トノサマガエル)に分けられた。大きく、繁殖期間中に採餌をしないグループ(タゴガエル、シュレーゲルアオガエル、モリアオガエル)と、採餌をするグループ(アマガエル、トノサマガエル、ツチガエル、カジカガエル)に分けた。

また、空胃率が100%の2種を除く5種では、同種の雌雄間でも繁殖期での空胃率に違いが見られた(図2)。雌雄間で空胃率に有意差が見られた種は、長期間繁殖を行うアマガエル、ツチガエル、カジカガエルの3種であった。アマガエルとツチガエルは共に雄の方が空胃率が高かった(アマガエル:

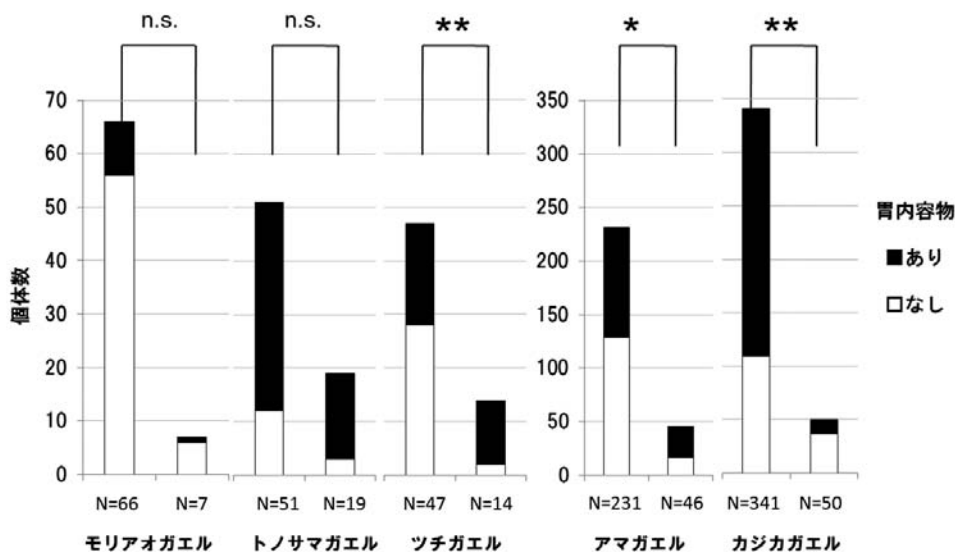


図2. 雌雄間での空胃率の比較 解析には、それぞれの種において2009~2011年の5か所の調査場所で捕獲された個体を混合して使用した。**: P<0.01 *: P<0.05 n.s.: 有意差なし

$P < 0.05$, ツチガエル: $P < 0.01$, Fisher's exact test)。一方、カジカガエルは雌の方が空胃率が高かった ($P < 0.001$)。トノサマガエルとモリアオガエルでは雌雄間に有意差が見られなかった(トノサマガエル: $P = 0.483$, モリアオガエル: $P = 0.951$)。

長期間繁殖を行うアマガエルとカジカガエルの雄の空胃率を月間比較すると、月ごとの空胃率に違いが見られた(図3)。アマガエルの空胃率は、5月には6月より多く ($P < 0.001$, Fisher's exact test)、6月は7月より多く ($P < 0.01$, 同)、5月は7月より多く ($P < 0.001$, 同)、徐々に空胃率が下がることがわかった。カジカガエルでは、5月には6月より多く ($P < 0.001$, Fisher's exact test)、6月と7月では差が見られず ($P = 0.2333$, 同)、5月には7月より多く ($P < 0.001$, 同) になっていた。アマガエルの繁殖場所である八米の水田とカジカガエルの繁殖場所である鶴川の各月の餌動物総数を求めた結果、各種の繁殖場所における餌動物総数を月ごとに比較すると5月から7月にかけて増加していた。

なお、ツチガエルも長期繁殖を行っていたが、捕

獲数が少ないため月間比較は行わなかった。

2. 環境中の餌資源量と餌資源の大きさ

スイーピング法による餌資源量調査より、環境中に多く生息していた餌種に関して、アマガエルとカジカガエルの繁殖場所それぞれにおける各月の出現個体数を図4に示した。アマガエルの繁殖場所では、5月から6月、7月へと餌資源量は増加し、その内訳は5月にはハエ目やクモ目が多かったが、6月になるとオンブバッタなどのバッタ目が多くなった(6月の総餌資源量の39.4%)。7月になるとどの各分類群においても増加した。なお、図に示したその他の分類群には、トンボ目、カマキリ目、チョウ目、貝類が含まれる。

カジカガエルの繁殖場所では、ハエ目が最も多く捕獲された(総餌資源量の45.3%)。月ごとの餌資源量は、アマガエルの繁殖場所と同様に5月から6月、7月と増加していくが、その餌種の割合はどの月もハエ目が最も多く(5月:60%、6月:69%、7月:38.5%)、ハエ目以外の餌種は7月に急増した(図

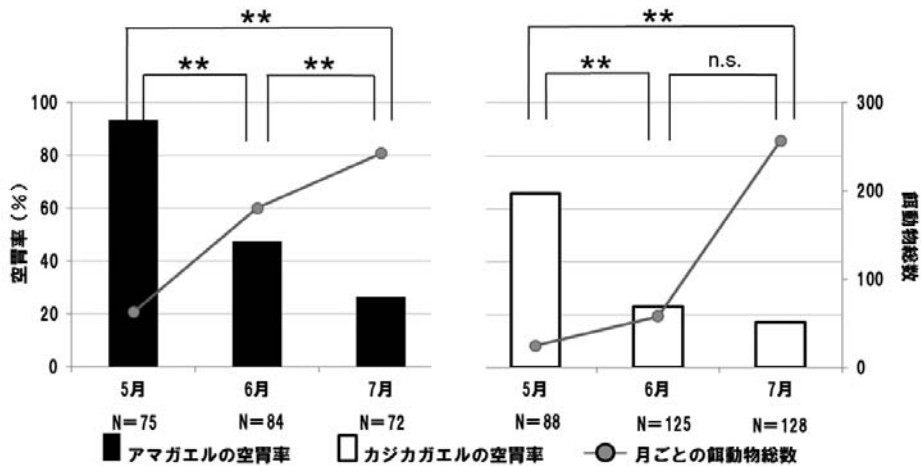


図3. 繁殖期の月ごとの雄の空胃率の比較と繁殖場所の餌動物総数の変動
折れ線は採集した餌動物の総個体数を示し、棒グラフは空胃率を現す。Nはカエルの個体数を示す。
** : $P < 0.01$ n.s. : 有意差なし

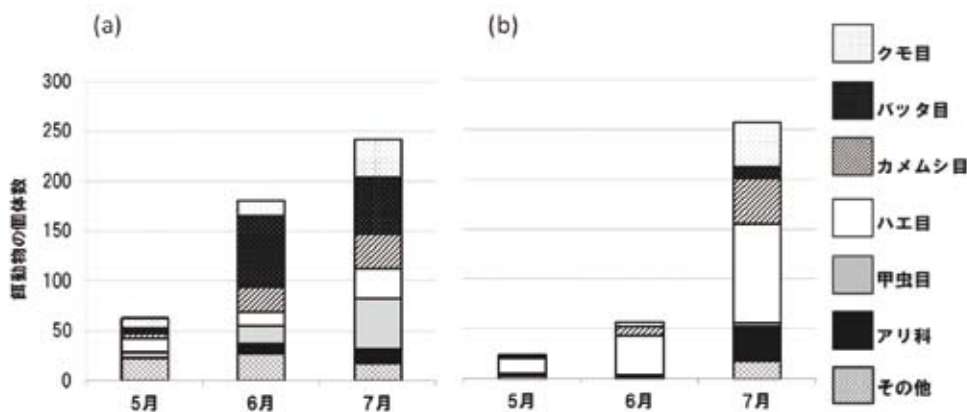


図4. アマガエルの繁殖場所(a)とカジカガエルの繁殖場所(b)での時期による餌資源の種類ごとの総数

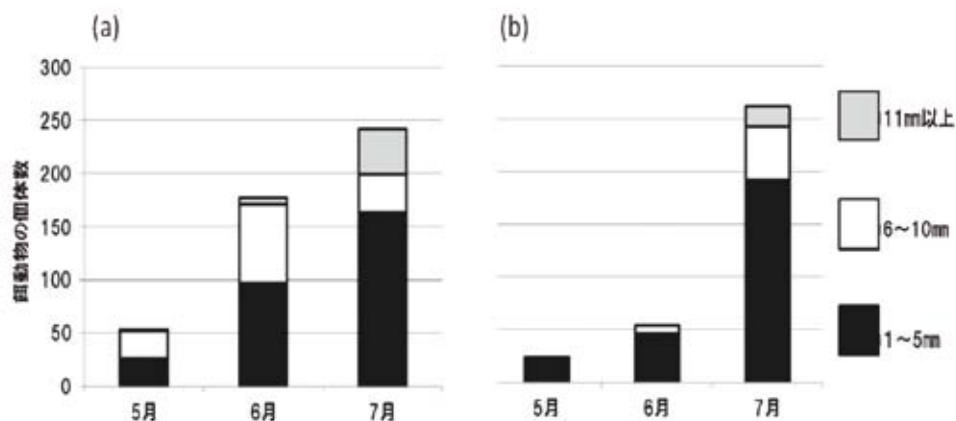


図5. アマガエルの繁殖場所(a)とカジカガエルの繁殖場所(b)での時期による餌資源の体長ごとの総数

4-b)。この鶴川で見られたハエ目のほぼ全てが4～6mmの小さいガガンボの仲間であった。なお、図に示したその他の分類群には、トンボ目、カワゲラ目、トビケラ目、チョウ目が含まれる。

環境中に生息していた餌動物を体長ごとに分け、月ごとの出現個体数を図5に示した。アマガエルの繁殖場では、どの月でも10mm以下の餌動物が大半を占めていた。11mm以上の餌資源は、7月にわずかに増加する程度であった(図5-a)。

カジカガエルの繁殖場所も同様に、どの月の餌動物もほとんどが10mm以下であった(図5-b)。これは、どの時期にも多く存在したガガンボの体長が小さかった影響が出ている。

次に、アマガエルの生息地においてコドラート法とスリーピング法で推定した餌資源量とその体長を比較した(図6、図7)。コドラート法ではアリ類、甲虫類が多く、スリーピング法はバッタ目が多く捕獲された。甲虫目でもコドラート法ではオサムシ目、スリーピング法ではハムシ目が多く、バッタ目でもコドラート法ではコオロギ科がわずかに見られ、スリーピング法ではバッタ科というように違いが見られた。なお、図に示したコドラート法のその他の分類群には、ワラジムシ亜目、ヤスデ綱、貝類、ミミズ類が含まれる。

餌動物の体長に関しては、コドラート法とスリーピング法で違いは見られず、草上に生息する餌動物と、地表面に生息する餌動物との間に体長ごとの割合に違いがなかった。コドラート法でもスリーピング法と同様に、10mm以下の餌動物が大半を占めており、11mm以上の餌資源は少なかった。

3. 胃内容物内の餌動物の出現頻度の比較

胃内容物調査から得られた胃内容物の構成を表2

に示す。この中から主な餌種であったアリ科、甲虫目、ハエ目、カメムシ目、バッタ目、クモ目の6グループについて、その出現頻度の割合をトノサマガエル、ツチガエル、アマガエル、カジカガエルの4種で示し(図8)、その体長ごとの出現頻度を図9に示した。モリアオガエルは採取できた胃内容物数(11個体分)が少なかったが、少数胃内容物が取れたため、種の餌構成を表2に示した。

4種のうち、トノサマガエル、ツチガエル、アマガエルの3種は、いずれも地上性の昆虫を採食しており、カジカガエルのみ草上や飛翔する昆虫を多く採食していることが明らかとなった。地上性の昆虫を食べる3種の中でも、トノサマガエルはバッタ目のケラ、オサムシ科など、ツチガエルはアリ科とオサムシ科、アマガエルは小型の甲虫目やアリ科が多かった。カジカガエルは、ハエ目であるガガンボ科を多く採食しており、胃内容物に含まれていた総個体数が約1000個体にもおおよび、1個体から73個体ものガガンボが出てきた例もあった。トノサマガエルのみ、11mm以上の餌動物を多く食べ、他3種では5mm以下のものが餌内容のほとんどを占めていた。

以上から、トノサマガエルは地上性の大きい甲虫目をよく好み、ツチガエルとアマガエルは地上性の小さいアリと甲虫目をよく好んで食べていることがわかった。これらの餌動物は、それぞれの生息環境中に多く生息していた分類群と一致するが、トノサマガエルのみ生息環境中に少なかった大きな餌を食べていた。

なお、餌資源量調査はアマガエルとカジカガエルの繁殖場所の餌資源を測るものとして行ったものだが、表1にみられるように、トノサマガエルはアマガエルと2か所の生息場所(八米と西大野)が同じであり、繁殖期も重なっている。

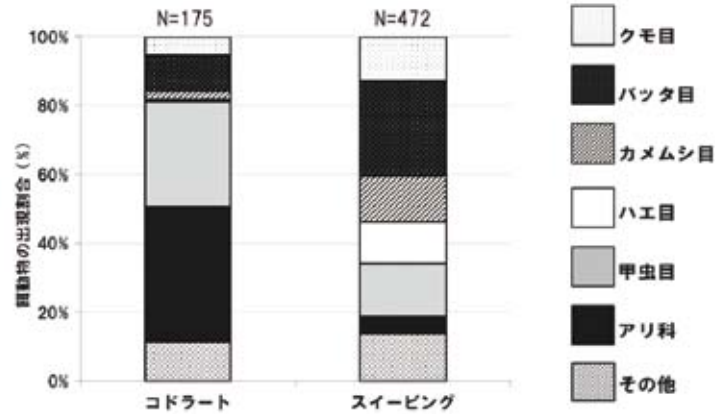


図6. コドラート法とスイーピング法で捕獲された餌動物の種類ごとの出現割合

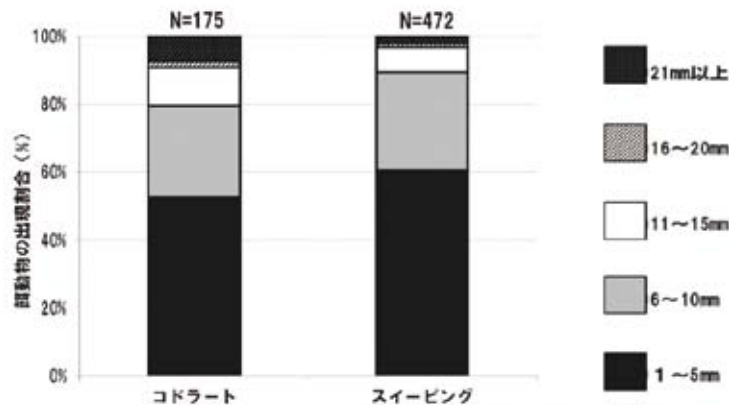


図7. コドラート法とスイーピング法で捕獲された餌動物の体長ごとの出現割合

4. 繁殖期中の雄の体重の変化

繁殖期の前期と後期での雄の体重を、繁殖期間の短いタゴガエルを除く6種において比較した(図10)。なお、雌は産卵前後で体重が大きく変化し、雄に比べ繁殖場所に留まらない(繁殖後期に捕獲数が減る)ので、雄のみを対象とした。

6種中5種で、繁殖の前期から後期にかけ、平均体重の有意な減少が見られた。アマガエルは10.9% ($P < 0.001, U = 1617, \text{Mann-Whitney U-test}$)、ツチガエルは9.5% ($P < 0.05, U = 51.5, \text{同}$)、シュレーゲルアオガエルは23.3% ($P < 0.001, U = 169, \text{同}$)、モリアオガエルは22.8% ($P < 0.001, U = 44.5, \text{同}$)、カジカガエルは11.6% ($P < 0.001, U = 1828, \text{同}$)、それぞれ減少していた。繁殖期での空胃率が低いトノサマガエル1種のみ、有意ではなかったが平均体重が12.7%増加していた ($P = 0.074, U = 133.5, \text{同}$)。

IV. 考察

本研究に用いた7種のカエルは、それぞれの繁殖期間と繁殖場所が多様であり、その食性も様々な違いがみられた。繁殖期間の採餌の有無、および、餌動物の選択の可能性の二つの視点から、観察された

多様性の要因を検討する。

1. カエルの繁殖期間の採餌について

繁殖期間に採餌を行うものはトノサマガエル、ツチガエル、アマガエル、カジカガエルであり、採餌を全く行わないか、ほとんど行わないものはタゴガエル、シュレーゲルアオガエル、モリアオガエルであった。このような採餌を行う種と行わない種とでは繁殖生態や環境要因にどのような差異があるのだろうか。

全く胃内容物が確認できなかったタゴガエルとシュレーゲルアオガエルは共に、春期繁殖開始の短期繁殖型という共通点がある。餌資源量調査の結果から、5月には餌資源が少なく(図3)、春から繁殖を開始するカエルは餌資源の乏しい中で繁殖を行うことになる。タゴガエルに関しては、餌資源量調査を行った場所がタゴガエルの繁殖場所と大きく環境が異なり、4月の餌資源量調査も行っていないため、必ずしも餌資源が乏しいとは言えないが、シュレーゲルアオガエルは餌資源量調査を行った場所・時期に生息していたため、餌資源の少ない時期に繁殖を行っていたと言える。さらにこの2種は、繁殖

表2. カエル6種の胃内容物の構成と割合 頻度は昆虫網は目の数値を示し、それ以外の網は網の数値をしめす。

			トノサマガエル (N=50)		ツチガエル (N=28)		アマガエル (N=131)		モリアオガエル (N=11)		カジカガエル (N=234)		
餌動物の分類			出現数	頻度(%)	出現数	頻度(%)	出現数	頻度(%)	出現数	頻度(%)	出現数	頻度(%)	
昆虫網	カゲロウ目	成虫	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0.9	
	カワゲラ目	成虫	0	0	0	0	0	0	0	0	5	3	
		幼虫	0		0		0		0		2		
	ゴキブリ目	モリチャバネゴキブリ	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	
	ハサミムシ目		1	2	2	7.1	0	0	0	0	0	0	
	バッタ目	バッタ科		1	18	0	10.3	0	0	0	0	0	0.9
		ヒシバッタ科		0		0		0	0	0	1		
		ノミバッタ科		0		0		0	0	0	1		
		コオロギ科		0		1		0	0	0	0		
		ケラ		8		3		0	0	0	0		
	カメムシ目	陸生カメムシ類		3	14	1	10.7	23	17.6	2	27.3	2	3.4
		ヨコバイ亜目		0		0		0		0	6		
		アメンボ科		4		2		1		1	0		
	甲虫目	オサムシ科		12	60	5	39.3	1	46.6	0	36.4	1	4.3
		ゲンゴロウ科	幼虫	0		0		0		0		1	
		シデムシ科		3		0		0		0		0	
		ハネカクシ科		1		0		1		0		1	
		コガネムシ科		7		0		0		0		0	
		コメツキムシ科		8		2		3		2		2	
		コメツキモドキ科		0		0		3		0		0	
		テントウムシ科		0		0		4		1		0	
		テントウダマシ科		2		0		9		0		0	
		ジョウカイボン科		1		0		2		0		1	
		ゴミムシダマシ科		0		0		2		0		0	
		ナガクチキムシ科		1		0		0		0		0	
		カミキリモドキ科		1		1		1		0		0	
		アリモドキ科		0		0		1		0		0	
ハムシ科			0		0		2		0		0		
ゾウムシ科			1		1		8		0		0		
不明種			2		2		37		1		4		
ハエ目	ハエ亜目		2	4	0	0	0	6.1	0	0	3	73.1	
	ガガンボ下目		0		0		2		0		166		
	カ下目		0		0		1		0		4		
トビケラ目	成虫		0	0	0	0	1	0.8	0	0	9	3.8	
	幼虫		0		0		0		0		1		
チョウ目	幼虫		11	22	1	7.1	4	3.1	2	18.2	7	3	
	成虫		0		1		0		0		0		
ハチ目	ハチ類成虫		0	22	0	53.6	9	61.1	0	0	1	14.1	
	ハチ類幼虫		0		0		0		0		2		
	アリ科		11		16		76		0		30		
クモ網	クモ目	アシナガグモ属	2	18	4	14.3	19	14.5	1	9.1	9	13.2	
		コマチグモ属	0		0		0		0		1		
		不明種	7		0		0		0		0		
ムカデ網	オオムカデ目		0	0	0	0	0	1	18.2	0	0.4		
	ゲジ目	ゲジ	0		0		0		1		1		
甲殻網	ワラジムシ亜目	オカダンゴムシ	6	16	4	14.3	0	0	0	0	0	0	
	ヨコエビ亜目	ヨコエビの一種	1		0		0		0		0		
	短尾下目	サワガニ	1		0		0		0		0		
ヤスデ網	オビヤスデ目		1	2	4	14.3	0	0	0	0	0		
腹足網		カタツムリの一種	4	8	1	3.6	0	0.8	0	0	0	0	
		ナメクジの一種	0		0		1		0		0		
両生網	無尾目	アマガエル	1	2	0	0	0	0	0	0	0		

出現数は一つの胃にその分類群の餌種が1個体でも含まれていた胃の数を示し、総個体数ではない。

頻度はカエルの胃内容物にその分類群の餌種が1個体でも含まれていた場合の割合を求めた。

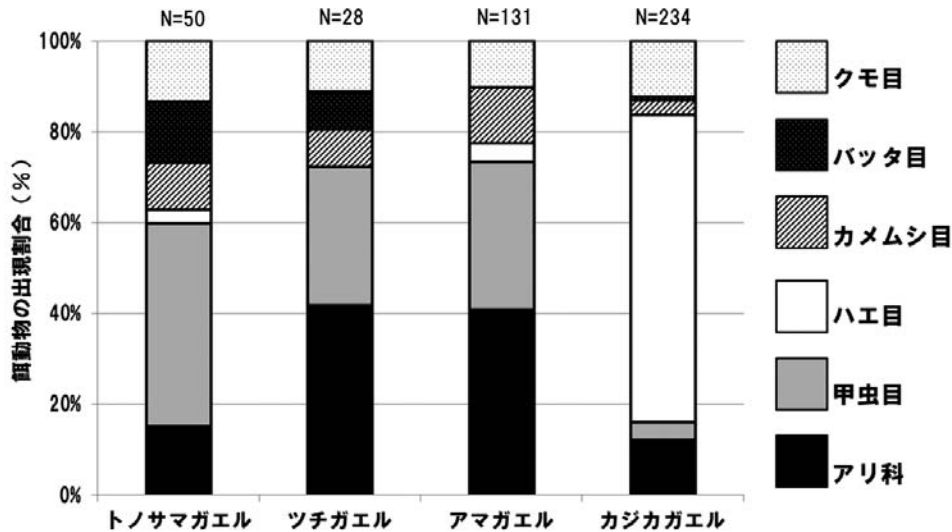


図8. トノサマガエル、ツチガエル、アマガエル、カジカガエルの胃内容物の主な餌動物の出現頻度の割合

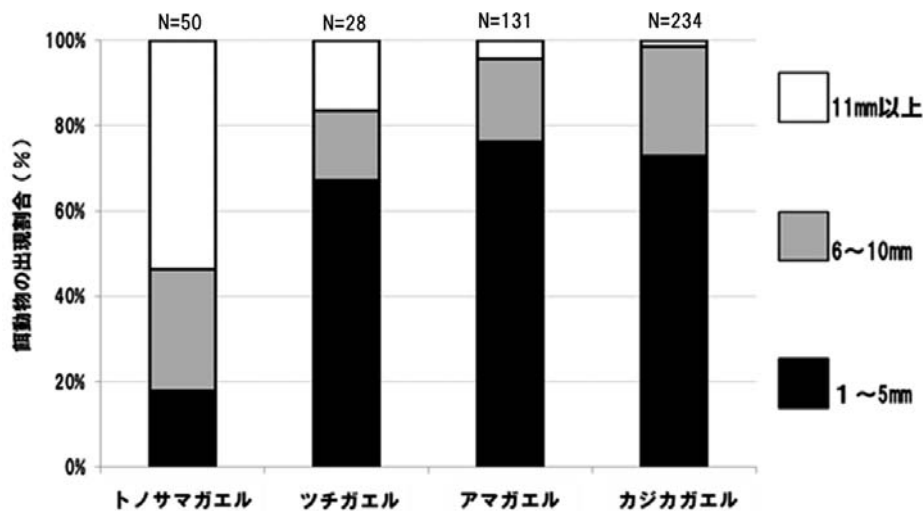


図9. トノサマガエル、ツチガエル、アマガエル、カジカガエルの胃内容物の体長ごとの出現頻度の割合

鳴き及び産卵を行うのが土中や礫中などの閉鎖的空間であり^{6,7)}、繁殖行動中に餌動物に遭遇する機会がさらに低くなっていると考えられる。シュレーゲルアオガエルは繁殖の前後期での平均体重の減少率が最も高かったが、繁殖期間が短期であるために、採餌ができない状況においても、繁殖を乗り切れるのだと思われる。

同じく採餌をしない種であるモリアオガエルは、餌資源の豊富な時期に繁殖をする短期繁殖型であるが、前述の2種同様に空胃率が高かった。モリアオガエルの繁殖期間中の絶食は、戸田による先行研究で報告されているが⁴⁾、その理由として繁殖にかかるコストの性差が挙げられていた。すなわち、カエルの雄は繁殖期に繁殖鳴きを繰り返すため、雌よりも繁殖にかかる時間的コストが大きく、雌よりも採餌の回数が減るといえる⁴⁾。しかし、本研究

ではモリアオガエルは雌雄で空胃率に差は無く、カジカガエルでは雄の方が空胃率は低く、繁殖にかかる時間的なコストの性差という要因から、雄の採餌頻度の低さは説明できない。

その他の要因として、モリアオガエルは非繁殖期に、林内の0.5~2mの低木層の樹上に生息することが知られており⁴⁾、水田などの開放的な繁殖場所ではトノサマガエルなどに比べ、動きの遅いモリアオガエルは採餌成功率が低下してしまうと思われる。調査時、モリアオガエル及びカジカガエルの雌の胃内容物を取り出す際に、卵を持つ雌は胃の大きさが極端に小さく、雌も種類によって繁殖期間中は産卵を行うまで採餌が困難なのかもしれない。以上より、モリアオガエルにおいても、繁殖期間が短期であるために、非繁殖期の生息場所の環境と大きく異なり採餌ができない繁殖場所においても繁殖を乗

り切れるのだと思われる。

次に、採餌を行うグループを検討する。アマガエルとカジカガエルは、繁殖期間中に空胃率が、タゴガエルなどの絶食型から後述のトノサマガエルのような採餌型に変化するタイプである（図3）。繁殖期の後期での体重の減少も、シュレーゲルアオガエルなどより少ない（図10）。空胃率が変化する理由として、3か月という繁殖期間の長さが影響していると思われる。長期繁殖の為、繁殖の後期では餌資源も豊富になり採餌が容易になると同時に、長期的な繁殖行動を維持するために採餌が必要になるため、空胃率が変化するとと思われる。

特にカジカガエルでは、雌が繁殖後期に全く捕獲できず、繁殖場所から姿を消してしまったため、雄と雌で繁殖期間が違う可能性が示唆された。カジカガエルの雄は繁殖場所にて縄張りを作ることが知られており⁸⁾、雌よりも早く繁殖場所に現れ、雌が現れる前に縄張りを作りそれを保持していなければならない。雌が現れなくなってからも繁殖場所に留まる理由として、雄は卵を産んだらすぐに非繁殖場所に戻ってしまう雌と比べも、早い時期から縄張りの維持や繁殖鳴き等で体力を消耗しているため、非繁殖場所まで移動する前にエネルギーの確保が必要であり、餌資源が豊富になる時期まで繁殖場所に留まることが考えられる（なお、繁殖場所にて捕獲したカジカガエルの雄は全て繁殖鳴きを行っていたものである）。これが、最終的に空胃率が低くなる結果にも繋がっていると考えられる。

ツチガエルも長期繁殖であり、空胃率に性差がみられた。この種は空胃率変化型の前2種（繁殖地に留まらない）と違い、繁殖後も繁殖場所に留まるため変化型ではないとも考えられるが、サンプル数の

少なく十分な考察ができなかった。

最後に、最も空胃率が低かったトノサマガエルは繁殖後も繁殖場所に留まり、繁殖場所と非繁殖場所が大きく変わらないことと、他種に比べ水域での動きが素早く、餌動物をうまく捕らえられること、体が大きく餌動物の候補と成り得る餌種・サイズの許容幅が広いことから、繁殖期間内でも頻繁に採餌を行えると思われる。このため、繁殖期において体重が減少しなかったと考えられる（図10）。

北海道での先行研究では、繁殖期である5月上旬に捕獲した個体のほとんどが空胃であり⁹⁾、京都府の水田における調査^{10,11)}でも繁殖期に捕獲した全オス個体から胃内容物が検出されなかったことから、トノサマガエルは繁殖期には積極的に採餌しないとされて⁹⁾おり、今回の結果とは異なった。本研究におけるトノサマガエルには5月上旬に捕獲した個体は含まれておらず、繁殖期がそのような早い時期から始まるような地域では空胃率は増加するのかもしれない。今回の結果は、トノサマガエルの繁殖期の食性の再考を促す有意義なものである。

これらのことから、繁殖期での空胃率には繁殖の開始時期の違い、雌雄での繁殖期間の違い、繁殖場所と非繁殖場所の環境の違い、繁殖期間の長さの違いなど様々な要因が関連することが示唆された。これまでの食性研究は繁殖生態と切り離して検討されてきたが、繁殖期における空胃率を検討することで、種差や性差など新たな繁殖生態のメカニズムを知ることにつながるであろう。

2. カエルの繁殖期間中の餌選択性について

餌選択性について、繁殖期間に採餌がみられ十分な胃内容物が得られたアマガエル、トノサマガエル、

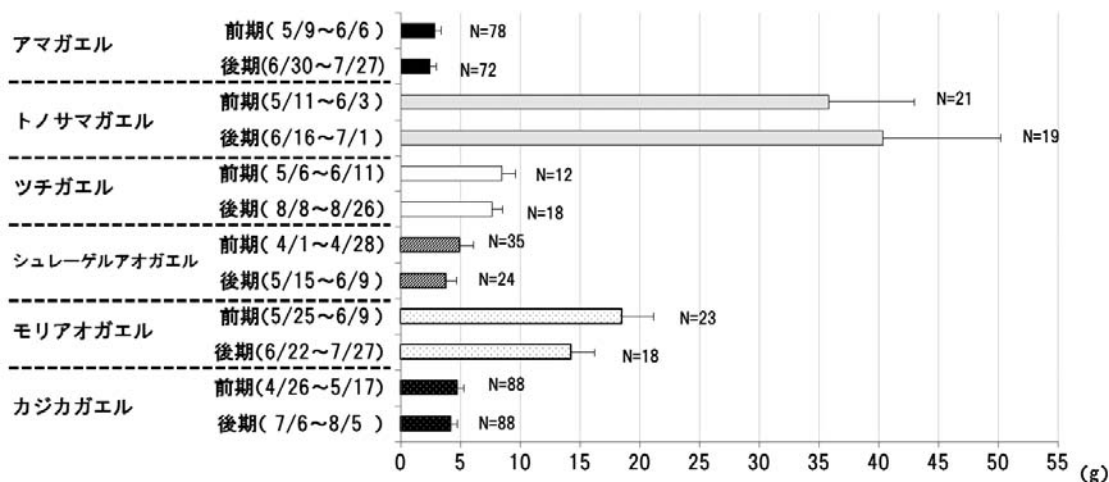


図10. 繁殖期間の前期と後期での雄の体重の増減

カジカガエルの3種について考察する。

アマガエルは10mm以下のアリと甲虫を多く捕食しており(図9)、コドラート法にて捕獲された餌資源と一致した。スイーピング法により草上環境中に多く生息が確認されたバッタ目は、10mm以下の小さなサイズも含め、アマガエルの胃内容物から出現しなかった。アマガエルは非繁殖期には草や木の上で過ごし、繁殖期には産卵場所となる水田付近で過ごすことが知られているため、草上よりも地表付近で出遭う確率の高い餌動物を機会的に採餌していたと考えられる。

アマガエルの食性に関する先行研究では、非繁殖期のアマガエルが様々な餌動物を食べるジェネラリストである¹²⁾とされ、ダイズ畑で行われた調査では、アブラムシなど草上に生息している餌動物を採餌していたとされている。これは本研究の結果と異なっているが、繁殖期・非繁殖期の違い、また、水田とダイズ畑という生息場所の違いに対して、その場で出遭う頻度の高い餌動物を捕食するジェネラリストとしてアマガエルが対応をみせた、矛盾のない結果であると考えられる。また、餌の大きさに関しても、アマガエルは環境中に存在する動物を機会的に利用し、トノサマガエルのように大きい餌を好む選択性は無いと考えられる。

トノサマガエルも、ジェネラリストとして知られている種であり^{9)・10)}、本研究においても、餌動物種に関しては遭遇頻度の高いと思われる種を捕食していた。一方で、環境中に決して多くはなかった大きなサイズの餌動物をより多く捕食していたため、餌動物の大きさに関しては選択性を持つと言える。これも先行研究で同様に報告されている⁵⁾が、繁殖期に特化して行った本研究と合わせて考えることで、トノサマガエルは繁殖期・非繁殖期という生活史上の大きく変化があってもその採食生態を変えることがない種であることがうかがい知れる。

カジカガエルは、主にハエ目のガガンボの仲間を捕食していた。カジカガエルは、川の石の上や水面近くで縄張りを形成して繁殖鳴きを行う⁸⁾が、このような場所は、ガガンボが群れをなして繁殖行動をしている場所で、餌資源量調査においてもそれらが多く見つかっていることから、繁殖期のカジカガエルにとって効率良く採食できる餌資源をそのまま利用していた結果であると考えられる。ガガンボの仲間を専食しているとは思えないので、カジカガエルもアマガエル同様ジェネラリストであると考えられ、本研究を実施した繁殖期と調査を行っていない

非繁殖期では餌資源の内容に大きな違いがあると予想されるため、生活史における生活場所の変化を十分に考慮した広範な調査が期待される。

3. カエルの食性の種間比較の意義について

近年、小笠原諸島や南西諸島に移入したオオヒキガエルや、日本全国に広まったウシガエル、沖縄諸島に移入したシロアゴガエルは特定外来種に指定され、在来種への影響が懸念されている^{13)・14)}。外来種による在来種への影響を知るためにもこれらの食性に関する研究は必要である。また、外来種だけが在来種へ影響を及ぼすという訳ではなく、対馬に移入したヌマガエル¹⁶⁾や、北海道に移入したトノサマガエルの食性についての研究⁹⁾から、国内移入種も在来種に影響を及ぼすことが示唆されている。しかし、未だ、国外移入種、国内移入種共に食性についての研究は遅れている。例えば、トノサマガエルは繁殖期間に採餌を行わない種として扱われていた⁹⁾¹⁰⁾が、本研究により、繁殖期間でも採餌を行うことが明らかにされた。移入場所によっては、他種のカエルを捕食するトノサマガエル(表2)が、他の繁殖中のカエル類に影響を及ぼす可能性が懸念されよう。

様々なカエル類の食性を比較することにより、餌資源をめぐる種間競争を解明することは、近年問題視されている外来種問題の新たな影響を知るきっかけとなるだけでなく、日本という島国において、数多くの固有種を含む多様性豊かな両生類が進化してきた道筋に関する新たな知見を得られるのではないだろうか。

謝辞

市の天然記念物であるモリアオガエルの調査許可を出して頂いた上野原市役所に心より感謝いたします。調査を手伝って下さった帝京科学大学ビオトープ研究部の皆様及び、餌資源調査の同定作業を手伝ってくれた石原雅貴氏、2010年度の帝京科学大学篠原研究室の皆さん、調査場所への移動や遠方での試験的調査に協力してくれた山崎陽平氏と奥平智博氏に心より感謝いたします。論文推敲を進めるにあたりご指導下さった帝京科学大学アニマルサイエンス学科森貴久先生及び、帝京科学大学自然環境学科下岡ゆき子先生に心より御礼申し上げます。

参考・引用文献

1) Burton, T, M, Liken, G, E : Energy flow and

- nutrient cycling in salamander populations in the Hubbard Brook Experimental Forest New Hampshire. *Ecology*, 56 : 1068 - 1080, 1975.
- 2) 長谷川雅美, 草野保, 福山欣司: 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, 特別号 vol.3 : 1-7, 2000.
- 3) 大澤啓志, 勝野武彦: 多摩丘陵南部におけるシュレーゲルアオガエル生息の環境条件の把握と保全に関する考察. *ランドスケープ研究*, 63 : 495-500, 2000.
- 4) 戸田光彦: モリアオガエルの生態, 松井正文, *これからの両棲類学*, 裳華房, 東京, 2005, pp.72-80.
- 5) 平井利明: カエルの食性, 松井正文, *これからの両棲類学*, 裳華房, 東京, 2005, pp.81-90.
- 6) 大澤啓志, 勝野武彦: シュレーゲルアオガエル雄の繁殖期における水田利用空間の特徴. *農村計画論文集*, 3 : 121-126, 2001.
- 7) 前田憲男, 松井正文: *日本カエル図鑑*, 文一総合出版, 東京, 1999.
- 8) 松橋利光, 奥山風太郎: *日本のカエル*, 山と溪谷社, 東京, 2008.
- 9) 更科美帆, 義久侑平, 吉田剛司: 札幌市の都市緑地に生息する国内外来トノサマガエル (*Rana nigromaculata*) が捕食した動物について. *J.Rakuno Gakuen Univ*, 36 (1) : 81-86, 2011.
- 10) Hirai T, Matsui M : Feeding Habits of the Pond Frog, *Rana nigromaculata*, Inhabiting Rice Fields in Kyoto, Japan. *Copeia*, 4 : 940-947, 1999.
- 11) Hirai T, Matsui M : Feeding Relationships between *Hyla japonica* and *Rana nigromaculata* in Rice Fields of Japan. *Journal of Herpetology*, 36 (4) : 662-667, 2002.
- 12) 平井利明: ダイズ畑におけるニホンアマガエルの餌構成: 広食性捕食者は害虫防除に役立つか?. *日本応用動物昆虫学会誌*, 51 (2) : 103-106, 2007.
- 13) 自然環境研究センター: 日本の外来生物, 平凡社, 東京, 2008.
- 14) 自然環境研究センター: 平成18年度沖縄県八重山地域における特定外来生物防除事業 (オオヒキガエル) 調査報告書, 2007.
- 15) 三谷奈保, 戸田光彦, 荻野伊万里, 玖須博一, 野田一男, 松尾公則: 対馬におけるヌマガエルの分布拡大および在来カエル類との関係. *長崎県生物学会誌*, 66 : 17-22, 2009.