

モリアオガエルの産卵場所の水質と幼生の成長

佐々木隆馬 森貴久

帝京科学大学生命環境学部アニマルサイエンス学科

Oviposition site selection by Japanese treefrogs in relation to water quality and growth of tadpoles

Ryuma SASAKI Yoshihisa MORI

要旨

カエル類では、幼生期の子は親が選択した産卵場所から移動することが困難であるため、産卵場所の環境が親の適応度に大きな影響を及ぼす。また、カエル類は環境の変化に非常に敏感なことが知られており、産卵場所の水質や水辺の植生の変化が個体群の大きさや種の多様性に影響を与える事例も報告されている。したがって、カエル類の産卵場所選択がどのようになされているかを知ることは、行動生態学的にも保全生態学的にも重要な課題のひとつである。

アオガエル科のモリアオガエル *Rhacophorus arboreus* は茨城県を除く本州全域及び佐渡島に生息する日本固有種である。本種は樹上で産卵するという他のカエルには見られない繁殖特性を持つため、各地で天然記念物に指定されて保護されている。本研究では産卵場所の水質条件がモリアオガエルの繁殖（産卵場所選択と幼生の成長）にどのような影響を与えるかを明らかにすることを目的として、繁殖期にいくつかの水場における卵塊数密度を調査し、その場所の水質などを測定した。加えて野外での幼生の飼育実験も行い、上陸までの成長を記録した。

結果として、モリアオガエルの卵塊数密度は水温が高い場所で高く、なかでもリンや窒素の濃度が高く富栄養化した場所で高かった。また、そのような場所での幼生の成長率と生存率とともに高かった。これらの結果は、モリアオガエルは産卵場所として、幼生の成長率と生存率が高くなるような条件の水場を選択していることを示唆している。

Abstract

In frogs, since the juvenile is difficult to move from the oviposition site selected by female, the environment of the oviposition site is very important to maximize fitness. In addition, frogs are known to be very sensitive to environmental changes. Therefore, it is important to investigate how frogs select their oviposition site from the viewpoint of behavioral and conservation ecology. Japanese treefrogs are endemic species distributing Honshu Island and Sado Island except for Ibaraki. We investigated oviposition site selection of this species in Uenohara, Yamanashi, central Japan, in relation to water quality and growth of tadpoles. We choose 8 sites to measure water quality and egg density. In addition, we made field experiment to see growth and survival rate of tadpoles for three sites. We found that the density of egg was high at sites characterized by high water temperature and high density of nitrogen and phosphate condition. Moreover, in such sites, both growth and survival rate were high. These results indicate that the female of Japanese treefrogs select high water temperature and good food condition sites for oviposition, expecting high growth and survival rates to increase fitness.

キーワード：モリアオガエル、産卵場所選択、水質、窒素とリン、水温、成長率、生存率

Keywords : Japanese treefrogs, oviposition site selection, water quality, nitrogen and phosphate, water temperature, growth rate, survival rate

I. 序論

多くの生物にとって、繁殖に適した場所とタイミングを選択することは適応度を高めるために重要なことである¹⁾。特に多くの昆虫や両生類では、幼生期の子は親が選択した産卵場所から移動することが困難であるため、産卵場所の環境が親の適応度に大きな影響を及ぼすと思われる¹⁾。カエル類の場合も子の生存率を上げるための親の行動が報告されており、例えば海岸近くの小川に産卵するリュウキュウカジカガエル *Buergeria japonica* は塩分濃度の高くない産卵場所を選択することが知られている²⁾。また、カエル類は環境の変化に非常に敏感なことが知られており³⁾、家畜の放牧を始めとする農業の影

響で産卵場所の水質や水辺の植生が変化し、それがカエル類の個体群の大きさや種の多様性に影響を与える事例も報告されている^{4, 5)}。アメリカ合衆国のミネソタ州で約10種の両生類と繁殖地の関係を研究した報告⁵⁾では、リン濃度が高く濁った水質条件ではカエル類全体の繁殖率が、窒素濃度が高い水質条件では多様度が低下する傾向があるとしている。この結果は、産卵場所の水質がカエルの繁殖成功に影響することを示している。

アオガエル科のモリアオガエル *Rhacophorus arboreus* は中型 (50~80mm) のカエルで、茨城県を除く本州全域及び佐渡島に生息する日本固有種である⁶⁾。本種は山間部から平野部までの森林に生息

し、5～7月にメレンゲ状の泡に包まれた10～15cmほどの卵塊を水辺の上に突き出した木の枝や水際の草、岩の隙間やコンクリートの壁などに産み付ける⁷⁾。産卵から1週間ほど経つと雨などをきっかけに卵塊が崩れ始め、内部で孵化した幼生が水面に落ちて泳ぎ始める⁷⁾。本種は日本産のカエル類の中でも最も注目されてきた研究対象であり⁸⁾、繁殖時のコミュニケーションや産卵後の行動、一腹卵数、幼生の発生と栄養条件の関係など、繁殖に関する様々な研究が行なわれている⁹⁻¹⁴⁾。その一方で、産卵場所の水質環境についての知見は少ない。

また本種は樹上で産卵するという他のカエルには見られない繁殖特性を持つため、本研究の調査地である山梨県上野原市も含めて、各地で天然記念物に指定されて保護されている^{6, 7)}。上野原市内の小学校のなかには、沢から澄んだ水を引いて「モリアオガエルの池」を作るなど、本種の保護の動きも見られるが、どのような水質の水場が繁殖に利用されているかについての報告がないため、このような池を作る場合に澄んだ水が適切かどうかは、必ずしも明らかではない。

そこで本研究では、どのような水質条件がモリアオガエルの産卵場所選択と幼生（オタマジヤクシ）の成長に影響を与えるかを明らかにすることを目的とし、研究を行った。本研究では繁殖期にいくつかの水場におけるモリアオガエルの卵塊数を調査し、その場所の水質などを測定した。加えて野外での幼生の飼育実験も行い、上陸までの成長を記録した。これらの調査によって得られた結果をもとに、水質環境条件とモリアオガエルの産卵場所選択の関係について考察した。

II. 方法

本研究は2006年6～8月に山梨県上野原市の西原、桐原地区で行なった。調査地は、水深10cm以上の水場でアクセスしやすく周辺住民からの調査許可が得られた場所を選定した。選定した水場は同地区内にあるコンクリートで3面を固められた防火水槽、小学校や民家近くの池、生活廃水の流れ込む水溜りなど8ヵ所である。以後この8ヵ所をその所在地からそれぞれ桐原、原上、原中、原下、川上、川下、川池、小学校と呼ぶ。このうち、桐原と原中が防火水槽で、原上、原下、川上、川下、川池、小学校が池や水溜りだった。

卵塊、幼生の調査と環境調査

多くの調査地では調査前からモリアオガエルの産卵は行なわれており、すでに幼生が水中に泳ぎ出していたため（卵塊は崩壊して確認できないものもあった）、第1回目の調査時には卵塊数のカウントを行なうと同時に水中の幼生の有無を記録した。その後は週に1回の頻度で合計6回調査地を回って卵塊数をカウントした。また、調査最終日に、pH、溶存酸素濃度（DO）、水温を測定した⁵⁾。さらに各調査地から500ml採水し、後日全リン濃度（P）と全窒素濃度（N）を測定した⁵⁾。水温以外の水質条件は水場の栄養状態の指標とした。pHと水温はガラス電極式水素イオン濃度指示計（株式会社堀場製作所）、溶存酸素濃度はDISSOLVED OXYGEN METER（Lutron）を用いて測定し、全リン、全窒素濃度は吸光度測定（全リン：ペルオキシ二硫酸カリウム分解法、全窒素：アルカリ性ペルオキシ二硫酸カリウム分解-紫外線吸光光度法）を行なって求めた。

加えて、各調査地については水深、水面積を計測し、岸の形状と周辺植生を記録した。水深は、最も深いと思われる場所をメジャーで計測し、水面積は水場をメジャーで計測した後に方眼紙に図面を作成して求めた。

野生採集した幼生の飼育実験

調査地から卵塊を1つ採集して持ち帰り、実験室にて孵化させた。孵化の2日後、得られた幼生406個体から無作為に抽出した50個体を1mm方眼紙を下に敷いた透明なプラスチックケースに入れて頭胴長（SVL）を計測した。その後406個体の中から無作為に50個体ずつ幼生を抽出して3つの集団を作り、何らかの要因で全滅することを防ぐためにそれぞれの集団を10個体ずつに分けて5個のケースに入れた。ケースは80mm×150mm×110mmの大きさのプラスチック製ケースで2側面が目の細かいステンレス製の網になっている。ケースの内側上部には発泡スチロールのフロートを取り付け、内側底部に不織布袋に入れた砂利を重りとして入れ、常にケース上部を水上に出して浮かぶように作成した（図1）。これらを3ヵ所の調査地（川中・小学校・原上）に浮かべて餌を与えずに飼育し、成長と生存数を卵塊数調査と同様に週に1回の頻度で測定した。

測定時には5つのケースから幼生を全て1つのバケツに取り出し、3集団それぞれの生存個体数をカ

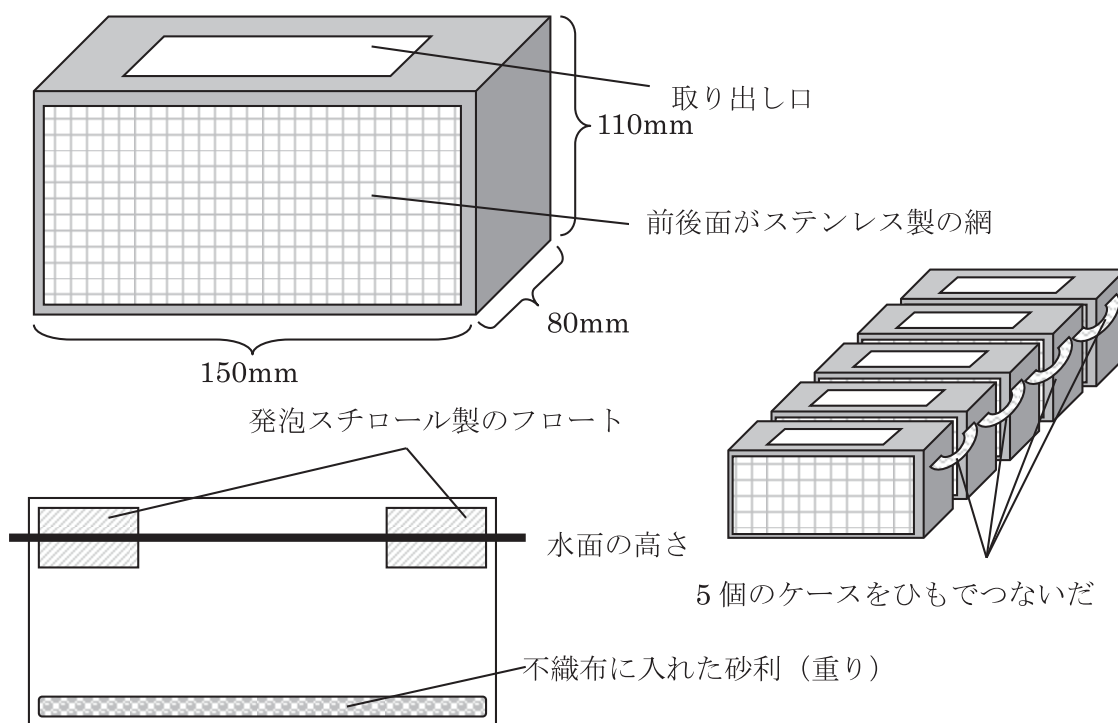


図1 幼生の飼育実験に用いたケースの構造。左上は外観、左下はケースの内部の構造、右中は水場で浮かべるときの5つのケースをひもでつないだ様子を示している。

ウントした。その後3集団からそれぞれ無作為に10個体ずつ幼生を抽出して飼育前と同じ方法でSVLを計測した。1集団の生存個体数が10個体に満たなかった場合は集団内の全個体のSVLを計測した。カウントと計測を終えた後は幼生を5つのケースに等分して入れ、速やかに元の調査地に戻して飼育を続けた。なお、実験終了後に生存していた個体は全て卵塊の採集場所にて放逐した。また、野生状態で発生した幼生がいる調査地では、調査最終日にその幼生を30個体ずつ捕獲してSVLを測定した。なお、調査・実験に関しては上野原市の教育委員会から天然記念物の現状変更許可を得て行った。

データの解析方法

本研究では、水面積と水深を乗じて産卵場所の水塊容積とし、各調査地の卵塊数密度を水塊の単位体積あたりの卵塊数(個/m³)として求めた。得られた水質条件(pH、DO、水温、P、N)については項目を減らして環境条件を単純化する目的で因子分析を行なった。水質の因子分析からは2つの因子を79%の説明率で抽出した。因子1ではPとNに高い相関が見られ、因子2ではDOと水温に高い相関が見られた。本研究では、PとNは水中の栄養塩類の指標であり、幼生の餌となる藻類の増えやすさであ

ると判断して以後因子1をFOOD因子と呼ぶ。またDOと水温は、外温動物であり、えら呼吸をするカエルの幼生に生理的な影響を与える要素であると考えられるので、以後因子2をPHYS因子と呼ぶ(表2)。それぞれの因子に対する各調査地の因子スコアの正の値のものをそれぞれFOODrichとPHYSrich、負の値のものをFOODpoorとPHYSpoorとして、各調査地の水質特性を分類し、卵塊数密度との関係を調べた(表3)。

飼育実験で得られた幼生のSVLについてはKruskal-Wallis検定またはMann-WhitneyのU検定で調査地間での違いを調べた。また各調査地における幼生の成長率と生存率を算出し、調査地間で比較した。

Ⅲ. 結果

卵塊、幼生の調査と環境調査

8カ所の調査地の内、4カ所でモリアオガエルの卵塊が3~33個確認され、桐原、川上、原上、原中、小学校の5カ所で調査前にその水場で孵化したと思われる幼生が確認された。8カ所の水質調査の結果はpHが7.65~8.11、DOが2.2~8.1mg/L、水温が15.3~27.1℃、Pが0.007~0.317mg/L、Nが0.234~0.590mg/Lだった。各調査地の水深は0.1~1.83m、水面積が1.8~86.9m²だった(表1)。

表1 各調査地における環境条件と卵塊数

	調査地							
	桐原	原上	原中	原下	川上	川下	川池	小学校
水深(m)	1.83	0.4	0.63	0.1	0.15	0.2	0.25	0.18
水面積(m ²)	10.8	8.5	1.8	12	7.7	2.3	86.9	6.4
水塊体積(m ³)	19.8	3.4	1.1	1.2	1.2	0.5	21.7	1.2
pH	7.95	8.11	7.86	7.94	7.65	7.9	7.95	7.82
DO(mg/L)	5.3	6.3	2.2	6.3	2.3	5.3	8.1	2.2
水温(°C)	26.7	20.5	24.5	27.1	25.9	17.0	15.3	25.0
P(mg/L)	0.210	0.025	0.046	0.007	0.317	0.017	0.018	0.022
N(mg/L)	0.453	0.234	0.236	0.469	0.590	0.417	0.396	0.413
卵塊数	33	5	3	0	7	0	0	0
卵塊密度(個/m ³)	1.67	1.47	2.65	0.00	6.14	0.00	0.00	0.00

表2 因子分析結果

	因子1	因子2
pH	-0.62	0.51
DO	0.00	0.95
水温	0.14	-0.74
P	0.75	-0.27
N	0.97	0.10

水質特性と卵塊数密度の関係では、FOOD因子では卵塊数密度に対する有意な効果が見られなかったが(2要因分散分析: $F=0.013$, $df=1, 7$, $p=0.91$)、PHYS因子ではPHYSpoor条件での卵塊数密度が有意に高かった($F=2.71$, $df=1, 7$, $p=0.047$)。また両因子には有意な交互作用があり、PHYSpoor条件でかつFOODrich条件のときとくに卵塊数密度が高くなった(図2)

野生採集した幼生の飼育実験

幼生の飼育実験では、SVLについていずれの時期にも川上が有意に大きく(1~4回目Kruskal Wallis検定、 $P<0.001$ 、5回目U検定、 $P<0.001$)、

また原上と小学校で比較した場合、1、2、4回目で小学校の測定値が有意に大きかった(U検定 1、2回目 $P<0.01$ 、4回目 $P<0.05$) (図3)。また成長率に関しては川池では実験前後で約270%の成長率だったが、他の調査地では110~130%に留まった(図3)。生存率は、原上で実験期間の前半で著しく下がったのに対して、残りの2調査地では実験の後半に下がった(図4)。なお、4回目の調査以降川上では生き残った全ての個体に前後肢が発現し、尾の吸収が始まったが、他の2調査地では前後肢共に発現しなかった。

採集した野生の幼生5集団のSVLの中央値は、桐原12.8mm、川上16.75mm、原上7mm、原中12.5mm、小学校10mmであった(図5)。桐原、川上、原中では最大の個体と最小の個体のSVLの差が8~9mmであるのに対し、原上と小学校では2~3mmで、原上と小学校の方がばらつきが小さかった。調査最終日には成長が早い集団では上陸間際の個体が見られたが、遅い集団は前後肢がまだ未発達個体が多く、上陸間際の個体は見られなかった。

表3 因子スコア

	調査地							
	桐原	原上	原中	原下	川上	川下	川池	小学校
FOOD因子	0.573	-1.209	-1.375	0.109	1.837	0.126	0.367	-0.429
PHYS因子	0.043	0.362	-1.486	0.234	-0.602	0.76	1.728	-1.039
FOOD条件	FOODrich	FOODpoor	FOODpoor	FOODrich	FOODrich	FOODrich	FOODrich	FOODpoor
PHYS条件	PHYSrich	PHYSrich	PHYSpoor	PHYSrich	PHYSpoor	PHYSrich	PHYSrich	PHYSpoor

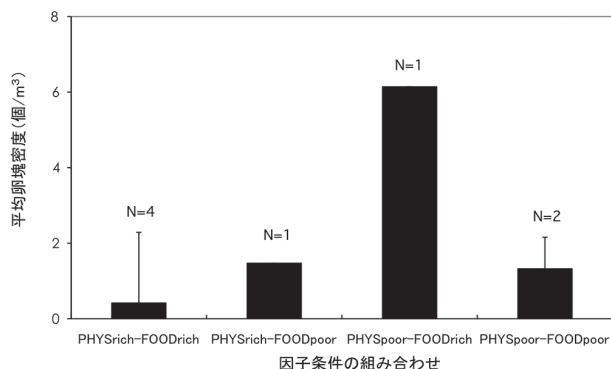


図2 各因子条件 (PHYSrich、PHYSpoor、FOODrich、FOODpoor) の組み合わせと平均卵塊数密度 (±SD)。

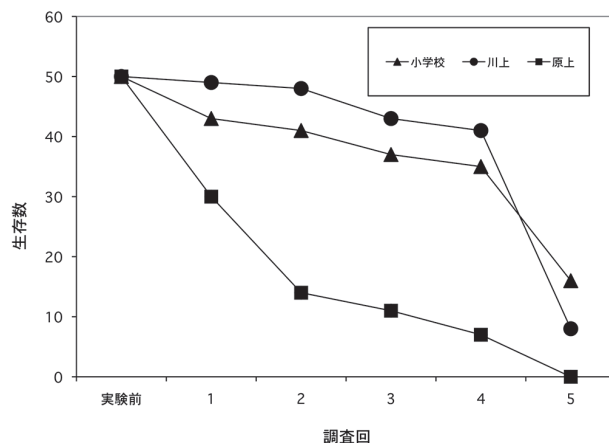


図4 飼育実験における各調査地の幼生の生存数の変化。

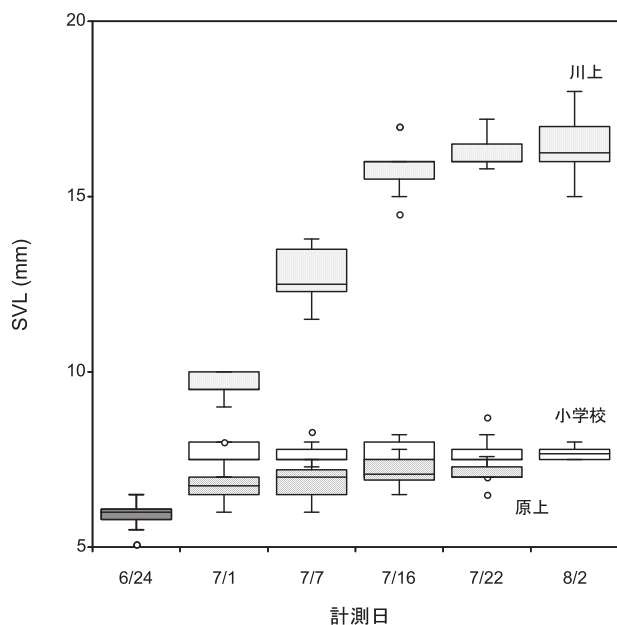


図3 飼育実験における各調査地の幼生のSVLの変化。

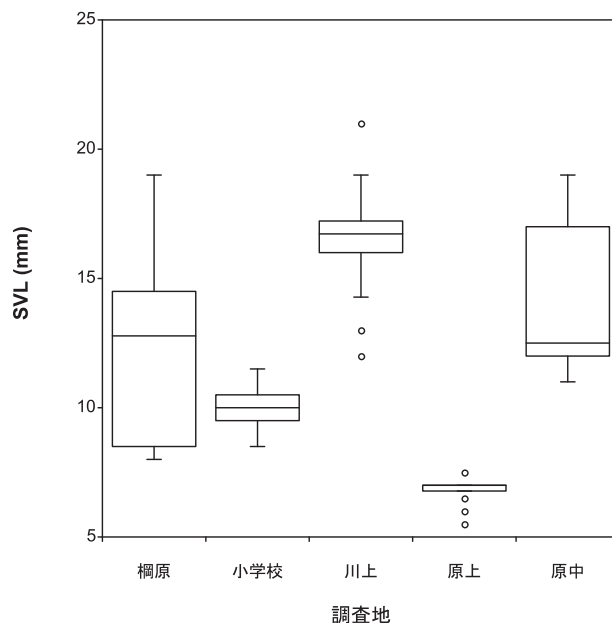


図5 野生採集した幼生のSVL。

IV. 考察

本研究のモリアオガエルでは、PHYSpoor条件の産卵場所で卵塊数密度が高く、FOODrich条件が重なる場所ではより高くなった (図2)。PHYSpoor条件は水温と溶存酸素量に関する因子であり、このことから、モリアオガエルの産卵場所選択には産卵場所の水温や溶存酸素量が影響している可能性が示唆される。PHYSpoor条件は溶存酸素量が低く、水温が高い条件となるが、溶存酸素量と水温は一般に負の相関をするので、これだけでは溶存酸素量と水温のどちらがモリアオガエルの産卵場所選択に重要なのかはわからない。しかし、カエルは外温動物であるため、その成長は、ある程度の酸素量が確保されれば、溶存酸素量よりも水温に直接的な影響を受けると予想される。とすれば、産卵場所選択には水温のほうが重要である可能性がある。一方、

FOODrich条件は、PとNの濃度が高い条件を示している。モリアオガエルの幼生はケイ藻や緑藻といった着生藻類とそれらに付着した原生動物などを主に摂食する¹⁵⁾。着生藻類の生物量はPやNが多く富栄養化した水場で多いと期待されるから、そのような場所ではモリアオガエルの幼生の餌が多くなると思われる。また、モリアオガエルは同じ繁殖地と非繁殖期の行動圏を毎年行き来している可能性が報告されているが¹²⁾、そうだとすると、幼生の餌条件の良い富栄養化した繁殖地ではその場所を利用する個体の適応度が上がり、年々その利用個体数が増えていくことが考えられる。

また、幼生の飼育実験で最も高い成長率と生存率を示した川上は、水温や溶存酸素量の条件と栄養塩からみた餌の条件についていえばPHYSpoorでFOODrichとなるが、これは卵塊数密度が高くなる

条件である。さらに、次に高い成長率と生存率を示した小学校では、水温や溶存酸素量の条件は良いが栄養塩からみた餌条件は悪く (PHYSpoorかつFOODpoor)、最も低かった原上では水温や溶存酸素量の条件も栄養塩から見た餌条件も悪かった (PHYSrichかつFOODpoor)。これらの結果は、水温や溶存酸素量の条件と栄養塩の条件がたしかに幼生の成長率や生存率に影響している可能性を示している。少なくとも、卵塊数密度が最も高かった川上では幼生の適応度が高くなるようであり、産卵場所条件として水温や溶存酸素量の条件と栄養塩から見た餌条件が重要であることは十分考えられる。

野生採集した幼生のSVLは桐原、川上、原中の3調査地ではばらつく傾向が見られ (少なくとも上陸間際まで成長した個体が観察された)、原上と小学校では低い値の範囲に集中する傾向 (少なくとも上陸間際まで成長した個体が全く観察されなかった)が見られた (図5)。原上では複数の卵塊が記録されており、それらは別の日に産み付けられているので、原上では、日齢が異なるにも関わらずどの個体も同じくらいまでしか成長していなかったことになる。小学校で確認された幼生の孵化時期については不明だが、やはり幼生の成長が極端に遅いもしくは途中の早い段階でとまっていることを示唆している。それに対して幼生のSVLにばらつきが見られた3ヵ所では、孵化時期に応じて正常に幼生が成長したためにばらつきが見られたものと考えられる。これらの、幼生が正常に発生した3ヵ所ではそうでない2ヵ所に比べて、卵塊数密度が高かったが (正常に発生した場所;桐原:1.67、川上:6.14、原中:2.65、成長が遅れた場所;原上:1.47、小学校:0)、このことは、幼生の発生に有利な場所ほど卵塊数が多くなる傾向を示している。

しかしながら、水質の富栄養化はDOやpHを不安定にして幼生や卵の生存に悪影響を及ぼすことも指摘されており^{5, 16)}、あまり極端に富栄養化した状態はモリアオガエルの繁殖にもよい影響はもたらさないだろう。したがって本研究で調査した水場の栄養状態は幼生の成長にとって適度であるか、または低すぎる状態であった可能性が考えられる。両棲類では幼生は親が選択した繁殖地から移動することが困難であり、産卵場所選択の能力には強い淘汰圧がかかると考えられるため¹⁾、親が水温のような環境の刺激をたよりに子の適応度を上げるような産卵場所を選択していることは十分に考えられる。上野原は山に囲まれた環境であり、豊富な沢水が得られる

環境にある。沢水は水温が低いいため、それを利用して人工的に作られた池は、本研究の結果から考えればモリアオガエルの繁殖地としては条件があまり良くない。沢の水を使ってモリアオガエルの保護活動を進めるならば、水を淀ませて高い水温を保ち、さらにある程度富栄養化した水質の水場を作ることが必要であると考えられる。

モリアオガエルの産卵場所選択に影響を与える可能性がある要素は、水上の植物や池淵といった卵塊を生みつける場所の状態や捕食者の有無など、他にもいくつもある。カエルの多様性を上げる要素として産卵場所に魚がいないことも指摘されている⁵⁾。本研究の調査地である原下と川池では魚が泳いでいる姿も確認されているため、卵塊も幼生も確認されていないのはその影響も考えられる。また、本研究では明らかに出来なかったが、卵塊を産み付ける場所の状態が水上に産卵するモリアオガエルに何の影響も与えていないとは考えにくい。モリアオガエルの保護をするためには、単に水場を作れば良いのではなく、様々な生息環境の状態に配慮する必要があると考えられる。

謝辞

本研究を行なうにあたり、野外調査やデータの解析を手伝っていただいた学生の皆様、調査にご協力いただいた上野原地元住民の方々と上野原市役所の皆様に心から感謝申し上げます。

引用文献

- 1) H. W. V. Rudolf and M. O. Rodel: Oviposition site selection in a complex and variable environment: the role of habitat quality and conspecific cues. *Oecologia*, 142: 316-325, 2005.
- 2) T. Haramura: Experimental test of spawning site selection by *Buergeria japonica* (Anura: Rhacophoridae) in response to salinity level. *Copeia*, 2008: 64-67, 2008.
- 3) J. H. K. Pechmann and J. M. Wilbur: Putting declining amphibian populations in perspective: natural fluctuation and human impacts. *Herpetologica*, 50: 65-84, 1994.
- 4) A. Jansen and M. Healey: Frog communities and condition: relationships with grazing by domestic livestock along an Australian floodplain river. *Biol. Conserv.*, 109: 207-219, 2003.

- 5) M. G. Knutson, W. B. Richardson, D. M. Reineke, B. R. Gray, J. R. Parmelee and S. H. Weick: Agricultural ponds support amphibian populations. *Ecol. Appl.*, 14: 669-684, 2004.
- 6) 前田憲男・松井正文：日本カエル図鑑，文一総合出版，東京，1989.
- 7) 千石正一・疋田努・松井正文・仲谷一宏（編）：日本動物大百科〈全11巻〉第5巻 両生類・爬虫類・軟骨魚類，平凡社，東京，1996.
- 8) 戸田光彦：モリアオガエルの生態. 松井正文（編），これからの両棲類学，裳華房，東京，2005，pp.72-80.
- 9) E. Kasuya, H. Shigehara and M. Hirota: Mating aggregation in the Japanese treefrog, *Rhacophorus arboreus* (Anura: Rhacophoridae): a test of cooperation hypothesis. *Zool. Sci.*, 4: 693-697, 1987.
- 10) E. Kasuya, M. Hirota and H. Shigehara: Reproductive behavior of the Japanese treefrog, *Rhacophorus arboreus* (Anura: Rhacophoridae). *Res. Popul. Ecol.* 38: 1-10, 1996.
- 11) E. Kasuya, T. Kobayashi, M. Ootaki, N. Oota and A. Takada: Female preference for temporal features of vocalization in the Japanese treefrog, *Rhacophorus arboreus*. *J. Ethol.*, 15: 103-108, 1997.
- 12) T. Kusano: A radio-tracking study of post-breeding dispersal of the treefrog, *Rhacophorus arboreus* (Amphibia: Rhacophoridae). *Jpn. J. Herpetol.*, 17: 98-106, 1998.
- 13) T. Kusano, A. Sakai and S. Hatanaka: Natural egg mortality and clutch size of the Japanese treefrog, *Rhacophorus arboreus* (Amphibia: Rhacophoridae). *Curr. Herpetol.*, 24: 79-84, 2005.
- 14) T. Kusano, A. Sakai and S. Hatanaka: Ecological functions of the foam nests of the Japanese treefrog, *Rhacophorus arboreus* (Amphibia, Rhacophoridae). *Herpetol. J.*, 16: 163-169, 2006
- 15) 大野正男：千葉県指定天然記念物清澄のモリアオガエル保護増殖事業報告書（Ⅲ），千葉県教育委員会. 千葉，1976.
- 16) J. Freda and J. R. Gonzalez: (1986) Daily movements of the treefrog, *Hyla andersoni*. *J. Herpetol.*, 20: 469-471, 1986