

報 告

芦生研究林におけるモリアオガエルの繁殖フェノロジーの池間変異と捕食者の移動パターン・被食者生存率への影響

神戸大学理学研究科生物学専攻
神戸大学理学研究科生物学専攻

高 橋 華 江 *
佐 藤 拓 哉

Spatial variability in breeding phenology of the forest green tree frog in Ashiu research forest and its consequence to predator movement and prey survival. Kae Takahashi* and Takuya Sato (*Department of Biology, Graduate school of Science, Kobe University*)

要旨 : 2014 年から 2017 年にかけて、京都府北部の京都大学芦生研究林内に点在する 23 ヶ所の池を対象として、モリアオガエルの繁殖フェノロジーを定量化した。その結果、研究林内の池間で最大 3 週間程度の産卵ピークのずれが生じることがわかった。小さな空間スケールの中で繁殖フェノロジーが同調する生息地間では、同調しない地域に比べて捕食者の移動は非効率的になり、被食者の生息地・地域内での生存数が上昇するかもしれない。この仮説を検証するために、2014 年にアカハライモリとモリアオガエルのオタマジャクシを用いた野外実験を行った。地域を模したエンクロージャー内に、生息地を模して 2 つの桶を設置した。その結果、仮説通り桶間でオタマジャクシを導入したタイミングが同時の場合には、各桶でのアカハライモリの滞在時間が減少し、オタマジャクシの桶ごとの生存率が同時でない場合に比べて高いことがわかった。しかし、この影響はエンクロージャー全体には波及しなかった。以上の結果は、生息地保全を行う際の空間スケールの設定にも重要な知見だろう。

はじめに

近年の気候変動にともないフェノロジーがどのように変化するかは、生物の分布や個体群動態を変化させる大きな問題である (IPCC, 2007)。フェノロジーの変化は、種内・種間相互作用の期間や強度を規定することを通して個体群動態に影響する。例えば捕食－被食関係は、捕食者にとっての最適な被食者サイズや発生段階があるため、フェノロジーと個体の発生を通じてある特定の時期にしか結ばれない (Yang & Rudolf, 2010)。標高や緯度などの地理的スケールに沿って、種内のフェノロジーに生息地間で変異があることは一

般的だが、近年、比較的小さな空間スケールの中にも生息地間のフェノロジーの変異は存在することがわかってきた (例えば Ruff et al., 2011)。そのようなフェノロジー変異が存在する時、その種を餌生物とする消費者が生息地間を効率的に移動することで採餌可能な期間を引き延ばすことがある。例えば、アラスカに生息するヒグマは、遡上するサケ類を効率的に捕食するために河川間を移動する (Deacy et al., 2016)。このような餌生物のフェノロジーに駆動された移動は、植物の萌芽を追うように移動するトナカイなど、様々な消費者に知られている (Post et al., 2008)。

捕食－被食関係において、捕食者がどの程

度効率的に被食者の生息地間を移動するかは、生息地内・地域全体の被食者の生存率に大きな影響を与えると考えられる。特に、捕食者が被食者の中でも特定の体サイズや発生段階にある個体しか捕食することができず、種間相互作用の結ばれる期間が短い場合、捕食者の移動パターンは被食者の生存に大きな影響を与えるだろう。なぜなら、ある時間で捕食者が食べられる被食者の数は限られており、捕食者がある生息地に滞在する間に他の生息地の被食者は捕食を逃れられる体サイズ・発生段階まで成長できる可能性があるからである。生息地間が離れている場合は捕食者が最適な被食者を探して各生息地を行き来するコストが生じることで、地域全体での被食者の生存率はさらに上昇すると予想される。特に、小さな幼生や卵のように生活史の初期で捕食に対して脆弱な被食者は、生息地間で繁殖を同調させることによって移動する捕食者に対する生存率を上昇させるかもしれない (Ims, 1990)。上記のように、小さな空間スケールの被食者フェノロジー変異によって捕食者の移動パターンが規程され、被食者の生存率を決めるという機構は自然界に普遍的であると考えられる。しかし、小スケールのフェノロジー変異は定量化されることが少なく、捕食者の移動パターンを確認することも難しいため、実証研究はほとんどない。本研究では、京都府北部の京都大学フィールド科学教育研究センター芦生研究林(以下芦生研究林)に点在する池でのモリアオガエル *Rhacophorus arboreus* の繁殖フェノロジーを、2014年から4年間に渡って定量化した。また、このような小さな空間スケールでのフェノロジーが生息地間で同調することで、捕食者であるアカハライモリ *Cynops pyrrhogaster* の移動が非効率的になり、モリアオガエルのオタマジャクシの生息地内・地域全体の生存率を上昇させるという仮説を野外

実験によって検証した (Takahashi & Sato, 2017)。今回の報告ではこの実験結果の一部を報告する。

調査方法

野外観察

2014年から2017年の5月から8月まで、芦生研究林(北緯35度19分、東経135度43分、標高355~959m)で調査を行った。櫃倉谷、内杉谷、下谷、上谷に点在する23ヶ所の池(2.4~48.6m²)を1~15日ごとに訪れ、卵塊を数えた(図1)。産卵された日付を識別するため、確認した卵塊には小さな旗を差した。旗が差せない場所に産卵された卵塊については写真を撮り、位置を記録した。2017年の7月に、それぞれの池の全長と1~6ヶ所の横幅を測定することで、面積を測定した。各年の池間の繁殖フェノロジーの変異を調べるために、各池の繁殖フェノロジーのピークを評価した。各年について、観察開始からの日数、池の識別番号、その交互作用を説明変数とし、ある年の池で産卵された総卵塊数に対する既に産卵された卵塊数の累積比率を応答変数とし、ロジット関数をリンク関数とした二項分布の一般化線形モデルを用いて解析した。このモデルにおいて累積比率が50%に到達する日付を各池の産卵のピークとした。以下、全てのデータ解析にはR (3.10)を用いた。

野外実験

2014年の5月から9月にかけて、芦生研究林の圃場において野外実験を行った。塩ビパイプとブルーシートを用いてエンクロージャー(縦×横×高さ=1.5×1.0×0.5m)を制作し、エンクロージャーの中には池を模して60Lの桶(縦×横×高さ=0.7×0.4×0.2m)を約0.5m(0.48±0.05m, 平均±標準偏差)離して2つ設置した(図2a, b)。

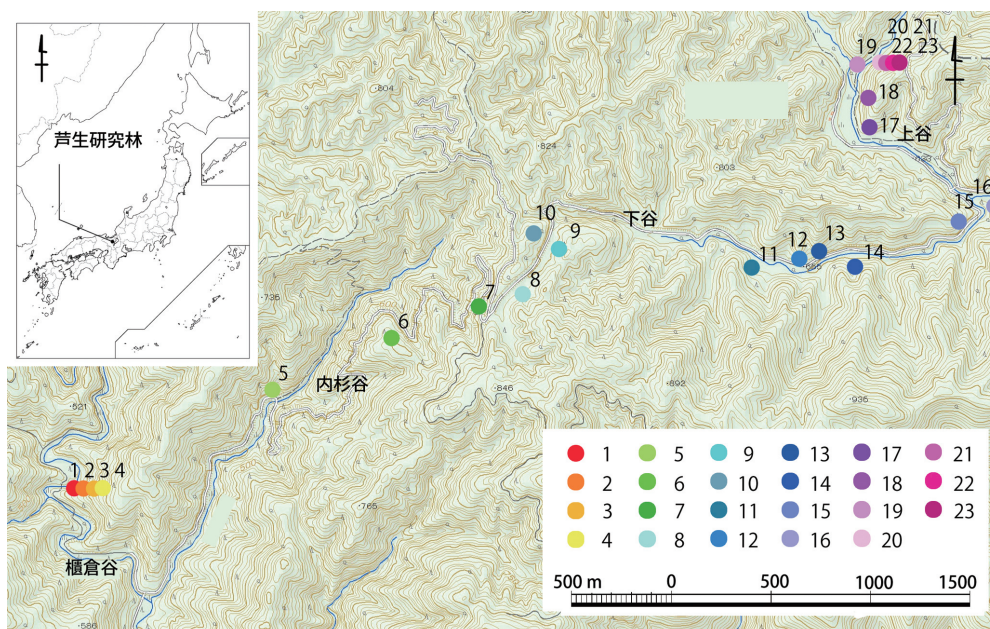


図 1. 観察を行った 25 個の池の芦生研究林内における位置. 凡例に示した数字は池の識別番号を示す. 国土地理院の電子地形図 25000 を用いた.

桶と桶の間はメッシュサイズ 10mm のプラスチックネットを折り曲げて橋を作り、アカハライモリが桶と桶の間を自由に移動できるようにした。桶にオタマジャクシを導入するタイミングについて、(1) どちらの桶にも早い時期に入れる（以下 EE 処理）、(2) どちらの桶にも遅い時期に入れる（以下 LL 処理）、(3) 片方の桶には早い時期に、もう片方には遅い時期に入れる（以下 EL 処理）、(4) どちらにも入れない（以下 CC 処理）の 4 つの処理を設け、1 つの処理に対して 10 繰り返しを設けた。6 月 24 日に早い時期のオタマジャクシを桶に導入し、7 月 17 日に遅い時期のオタマジャクシを桶に導入した（図 2c）。このオタマジャクシの導入タイミングは芦生研究林での野外の産卵時期のピークと、遅い産卵時期に当たる（Takahashi & Sato, 2015）。オタマジャクシは野外の卵塊密度を参照し、各桶におよそ 0.5 個の卵塊分である 200 匹ずつ導入した（密度 = 1.78

個 / m², Kusano et al., 2005)。エンクロージャーの中には早い時期のオタマジャクシ導入の 5 日前にオスのアカハライモリを 1 匹導入し、エンクロージャー内の 2 つの桶で自由に採餌ができるようにした。

実験期間の内、6 月 24 日から 7 月 16 日の 23 日間を E 期間、7 月 17 日から 8 月 9 日の 24 日間を L 期間とした。実験中のアカハライモリの各桶での滞在日数を調べるため、1 日 1 回、各エンクロージャーのアカハライモリの位置を確認した。各期間の終わりと、L 期間の終了時から 23 日後の 9 月 1 日に各桶のオタマジャクシを全て捕獲し、生存数を数えた。

データ解析について、同調性がアカハライモリの各桶の滞在時間にどのような影響を与えるかに関して、E 期間中と L 期間中のアカハライモリの各桶の滞在日数を用いて検討した。ある桶に対する処理は、隣接する桶との導入の同調性と導入

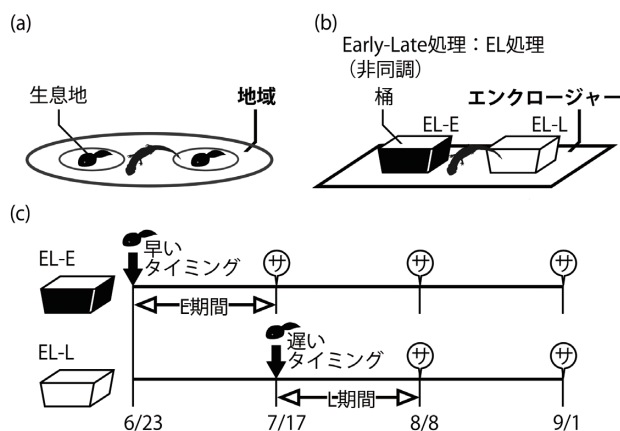


図2. 野外実験の概念図. Takahashi & Sato (2017) を一部改変. (a) 空間構造のある自然生息地. (b) 自然の生息地を模した野外実験; EL はエンクロージャーへの処理, EL-E, EL-L は EL 処理エンクロージャー内のタンクの処理を指す. (c) 実験のタイムスケジュール; 図中の「サ」はオタマジャクシの数を数えたタイミングを表す.

された期間によって表した。例えば、EE 処理の 2 つの桶はどちらも同調しており、早い時期に導入された桶である（以下 EE-E 桶）。EL 処理の桶はどちらも非同調で片方は早い時期に導入された桶、もう片方は遅い時期に導入された桶である（以下 EL-E 桶, EL-L 桶）。同調性（同調／非同調）、時期（早い時期／遅い時期）、これらの交互作用を説明変数に、アカハライモリの各桶での滞在日数を応答変数とし、対数関数をリンク関数とした負の二項分布の一般化線形モデルを用いて解析した。説明変数の有意性は、交互作用を考慮した尤度比検定で検証した（R パッケージ `car`）。有意水準 α は 0.05 とした。また、同調性がそれぞれの生息地のオタマジャクシの生存数にどのように影響を与えるかに関して、E 期間と L 期間の終了時の、エンクロージャー内の 2 つの桶のそれぞれの生存数を用いて検討した。同調性と時期、これらの交互作用を説明変数に、桶のオタマジャクシの生存数を応答変数とし、対数関数をリンク関数とした負の二項分布の一般化線形モデルを用いて解析した。説明変数の有意性は、交互作用を考慮し

た尤度比検定で検証した。最後に、同調性が地域全体のオタマジャクシ生存数にどのような影響を与えるかに関して、L 期間終了時と L 期間から 23 日後の、エンクロージャー内の 2 つの桶の生存数の合計を用いて検討した。L 期間終了時の評価のみでは、E 期間に導入されたオタマジャクシに対して L 期間に導入されたオタマジャクシは捕食を受けた日数が短い（E 期間；23 日 + 24 日, L 期間；24 日）。そこで、L 期間に導入されたオタマジャクシが E 期間に導入されたオタマジャクシと同じ日数捕食を受けた際の生存数として、L 期間から 23 日後のオタマジャクシ数を評価した。エンクロージャーに対する 3 つの処理（EE / LL / EL）を説明変数、最終的なオタマジャクシの生存数を応答変数とし、対数関数をリンク関数とした負の二項分布の一般化線形モデルを用いて解析した。処理の効果が有意だった場合、Tukey の多重比較を行った（R パッケージ `multcomp`）。桶の中の環境や他のサンプリング項目などの野外実験の詳細に関しては Takahashi & Sato (2017) を参照のこと。

結果

野外観察

芦生研究林において、モリアオガエルの繁殖は5月12日（2015年）から8月13日（2015年）にかけて行われていた。それぞれの池の繁殖フェノロジーのピークは池間で異なっており、最大で21.3日（2015年）～26.3日（2014年）ずれていた（図3）。芦生研究林全体で確認された卵塊の年ごとの総数は、322個（2014年）～574個（2016年）であった。2017年の各池の産卵された卵塊数を密度に換算すると、0.53個/m²（池5）～5.59個/m²（池4）であった。芦生研究林全体の産卵数に占める各池の産卵数の割合はほとんど変化せず、それぞれの池で産卵された卵塊数の年間の相関係数は高かった（R² = 0.94～0.96）。

野外実験

アカハライモリの各桶での滞在時間は、オタマ

ジャクシの池間の同調性に強く影響された（同調性： $\chi^2 = 20.3$, $p = 0.001$ ；図4）。E期間では平均的にEE-E桶よりもEL-E桶に、L期間ではLL-L桶よりもEL-L桶に長く滞在した。アカハライモリは平均的にE期間の方がL期間よりも長く桶に滞在したが（時期： $\chi^2 = 4.0$, $p = 0.04$ ），同調性の効果は期間によって違いはなかった（交互作用： $\chi^2 = 0.001$, $p = 0.97$ ）。それぞれの桶の生存数に関して、隣接する桶と同調してオタマジャクシが導入された桶は、同調していない桶よりもオタマジャクシの生存数が多かった（同調性： $\chi^2 = 11.8$, $p = 0.001$ ；図5）。生存数はE期間でL期間よりも多く（期間： $\chi^2 = 9.5$, $p = 0.002$ ），桶間の同調性がオタマジャクシの生存に及ぼす影響はE期間で強かった（交互作用： $\chi^2 = 4.2$, $p = 0.04$ ）。

2つの桶の生存数を合計した生存数に関して、L期間の終了時ではL期間にオタマジャクシを導入した桶が多い処理ほど多かった。すなわち、

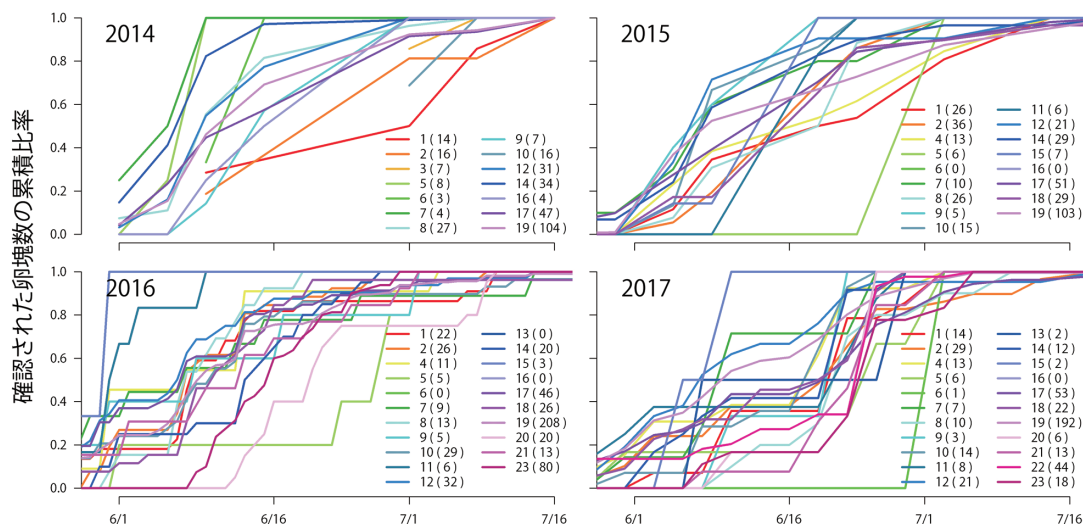


図3. 確認された卵塊数の累積比率の推移。括弧内の数字は各池で確認された卵塊の個数を表す。各池を表す色は図1の円と対応する。2014年の図に関しては Takahashi & Sato（2015）を一部改変。

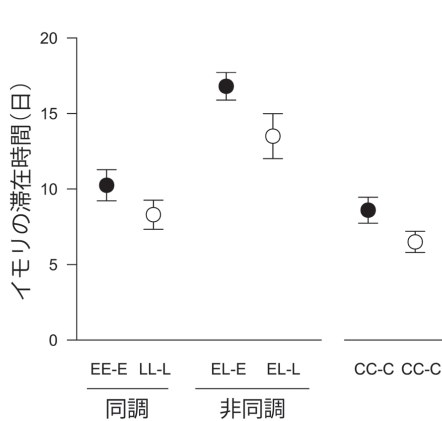


図 4. 隣接する桶との同調性と期間の処理がアカハライモリの各桶での滞在時間に与えた影響. 平均±標準誤差. 白丸と黒丸はそれぞれ, E 期間と L 期間の滞在時間を表す (桶の種別については調査方法の項も参照). Takahashi & Sato (2017) を一部改変.

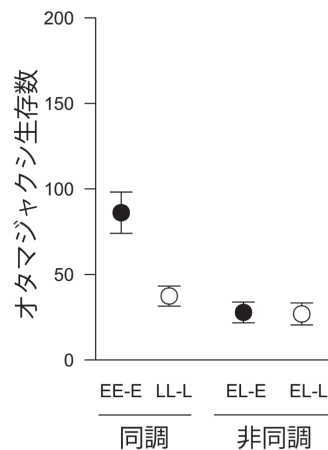


図 5. 隣接する桶との同調性と期間の処理が各桶のオタマジャクシの生存数に与えた影響. 平均±標準誤差. Takahashi & Sato (2017) を一部改変.

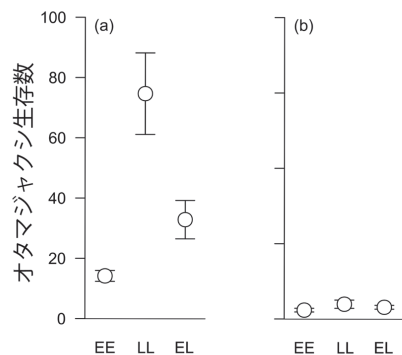


図 6. 同調性の処理がエンクロージャー内のオタマジャクシの総生存数 (2 つの桶の合計) に与えた影響. 平均±標準誤差. Takahashi & Sato (2017) を一部改変. (a) L 期間終了時. (b) L 期間終了から 23 日後.

LL 処理が最も高く, 次いで EL 処理が高かった (EE 処理 vs. EL 処理, $z = -3.3$, $p = 0.003$; LL 処理 vs. EL 処理, $z = 3.3$, $p = 0.003$; EE 処理 vs. LL 処理, $z = 6.5$, $p = 0.001$; 図 6a)。しかし, L 期間の終了から 23 日後には, 処理による違いは認められなかった ($\chi^2 = 3.2$, $p = 0.20$; 図 6b)。

考察

野外観察では, 芦生研究林のモリアオガエルの繁殖フェノロジーのピークは池間で 3 週間以上のばらつきがあることが 4 年間にわたって示された。地域全体で見られた卵塊の総数には年ごとにばらつきがあったが, これは野外における実際の年変動を反映しているというよりは, 観察を行った頻度が年ごとに異なるために生じた人為的現象と考えられる。実際に, 観察頻度が低かった 2014 年は観察された卵塊数が少なく, 観察頻度が高かった 2016 年度は卵塊数が増える傾向があった。卵塊が自然と孵化し落下するには 9 ~

23 日程度の時間がかかるが（高橋，未発表），池上に産卵された卵塊はすぐにアカハライモリに捕食されてしまう。そのため，観察する日間隔が開くと，卵塊数が過小評価されるためだろう。一方で，毎年の各池の産卵数には強い相関が見られ，地域全体で観察された卵塊数に対する各池で観察された卵塊数の割合は 4 年間でほとんど変化がなかった。モリアオガエルも多くの両生類と同様に，産卵の際に産まれた池に戻ってくることが報告されている（戸田，2014）。しかし，池間では面積辺りの卵塊数の変異も大きいことや，今回観察された池の一部は極めて水位変動の大きな環境であり，時には乾燥のために全てのオタマジャクシが全滅することを考えると，この結果は興味深い。今後は気温や降水量等の物理的環境条件や，繁殖同調に関わる社会的な環境条件等との関係から（Wells, 2007），フェノロジーの池間変異や産卵数の時間的・空間的相関が生まれる至近要因とその個体群動態への帰結を検討することが課題であろう。

野外実験では仮説通り，生息地間の繁殖フェノロジーが同調することによって捕食者は各生息地に滞在する時間が短くなり，その結果，各生息地の被食者の生存数は多くなることが示された。同調する処理がオタマジャクシ生存数に与える影響は時期によって異なり，E 期間の方が高いことがわかった。これは，自然の死亡率が E 期間に比べて L 期間の方が高く，同調性が生存率に与える正の影響を打ち消してしまったためと考えられる（Takahashi & Sato, 2017 を参照）。親の繁殖の季節的なタイミングは，次世代の個体が生活史の初期に受ける生理的なコストを決める。例えば，オタマジャクシは，生活史の初期に経験する高温ストレス等によって負の影響を受ける可能性がある（Smith-Gill & Berven, 1979）。そのため，繁殖フェノロジーが同調することの重要性は，同調

が起こる季節的なタイミングにも依存するのかもしれない。また，生息地間の繁殖フェノロジーの同調が生存率に与える正の影響は，地域全体には波及しなかった。すなわち，L 期間終了時のエンクロージャー全体の生存数は，L 期間に多くのオタマジャクシが導入された処理ほど多く，L 期間終了時から 23 日後には処理の効果が見られなかった。このような結果は，実験期間を通してアカハライモリにとってオタマジャクシが捕食可能な体サイズのままだったためであると考えられる（Takahashi & Sato, 2017 を参照）。オタマジャクシの成長率が低かったことは，桶内の生産性が野外と比べて低かったことに起因すると考えられる。これは野外で見られる現象とは異なるが，この実験結果は繁殖フェノロジーの同調性が生存に与える影響は，生息地の環境にも依存することを示唆している。

今回の研究では，京都府北部の芦生研究林において複数の生息地におけるモリアオガエル繁殖フェノロジーの変異について定量化を行った。その結果，調査地のモリアオガエルの繁殖フェノロジーは各年，各池に変異をもつことがわかった。また，このような小さな空間スケールでのフェノロジーの変異は，相互作用する捕食者であるアカハライモリの生息地間の移動を引き起こし，その結果としてモリアオガエルの個体群動態を規定することが示唆された。高い移動性をもつ生物は高い栄養段階に位置することという一般的な傾向を考えると（Rooney et al., 2008），今回の研究で示されたような，餌生物の空間的フェノロジー変異によって消費者の生息地間移動が駆動されるような生物間相互作用は多くの系に普遍的であると考えられる。このような小さな空間におけるフェノロジー変異とそれに起因する消費者の移動を考慮することは，自然保護地域の空間スケールを決める際にも重要であると考えられる（Massol et al.,

2011)。今後の課題として、このような小さな空間スケールにおけるフェノロジーの変異が長期的な捕食－被食関係の個体群動態にどのように影響するか調べていきたい。

謝辞

野外調査・野外実験では京都大学の徳地直子教授、伊勢武史准教授、中川光特定助教、芦生研究林職員の皆様、および神戸大学の佐藤研究室の皆様にご協力を頂いた。三重大大学の金岩稔准教授はデータ解析に関する助言を頂いた。本研究の一部は関西自然保護機構の2014年度研究助成、文部科学省科学研究費（若手（A）24687003）の助成を受けて遂行された。ここに記し深く御礼申し上げます。

引用文献

Deacy, W., W. Leacock, J. B. Armstrong & J. A. Stanford. 2016. Kodiak brown bears surf the salmon red wave: Direct evidence from GPS collared individuals. *Ecology*, 97 : 1091-1098.

Ims, R. A. 1990. On the adaptive value of reproductive synchrony as a predator-swamping strategy. *The American Naturalist*, 136 : 485-498.

IPCC. 2007. *Climate Change 2007 Synthesis Report*. 112pp. IPCC, Geneva.

Kusano, T., A. Sakai & S. Hatanaka. 2005. Natural egg mortality and clutch size of the Japanese treefrog, *Rhacophorus arboreus* (Amphibia: Rhacophoridae). *Current Herpetology*, 24 : 79-84.

Massol, F., D. Gravel, N. Mouquet, M. W. Cadotte, T. Fukami & M. A. Leibold. 2011. Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. *Ecology Letters*, 14 : 313-323.

Post, E., C. Pedersen, C. C. Wilmsers & M. C. Forchhammer. 2008. Warming, plant phenology and the spatial dimension of trophic mismatch for large herbivores. *Proceedings of the Royal Society B*, 275 : 2005-2013.

Rooney, N., K. S. McCann & J. C. Moore. 2008. A landscape theory for food web architecture. *Ecology Letters*, 11 : 867-881.

Ruff, C. P., D. E. Schindler, J. B. Armstrong, K. T. Bentley, G. T. Brooks, G. W. Holtgrieve, M. T. McGlaufflin, C. E. Torgersen & J. E. Seeb. 2011. Temperature-associated population diversity in salmon confers benefits to mobile consumers. *Ecology*, 92 : 2073-2084.

Smith-Gill, S. J. & K. A. Berven. 1979. Predicting amphibian metamorphosis. *The American Naturalist*, 113 : 563-585.

Takahashi, K. & T. Sato. 2015. Temporal and spatial variations in spawning of the forest green tree frog (*Rhacophorus arboreus*) in a mountainous area. *Herpetology Notes*, 8 : 395-400.

—— & —— . 2017. Spatial variability in prey phenology determines predator movement patterns and prey survival. *Aquatic Ecology*, 51 : 377-388.

戸田光彦. 2014. 個体群の動態からみた爬虫類・両生類の保全生態学的研究－侵略的外来種グリーンアノールと保全対象種モリアオガエルの事例－. (金沢大学博士論文).

Wells, K. D. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. 1400pp. University of Chicago Press, Chicago.

Yang, L. H. & V. H. W. Rudolf. 2010. Phenology, ontogeny and the effects of climate change on the timing of species interactions. *Ecology Letters*, 13 : 1-10.