

短 報

水田のナゴヤダルマガエル幼生は中干しまでにカエルになれるか？

広島県世羅町役場 上 瀧 七 美
滋賀県立琵琶湖博物館 大 塚 泰 介

In a paddy field, can tadpoles of *Pelophylax porosa brevipoda* become frogs in time to escape the mid-season drainage? Nanami Kamidaki (Sera town hall, Hiroshima Prefecture) and Taisuke Ohtsuka (Lake Biwa Museum)

We examined the duration of the tadpole stage of the Daruma pond frog *Pelophylax porosa brevipoda* in a paddy field near Lake Biwa in Japan in order to estimate the lethal impact of the mid-season drainage on this species. Mid-season drainage usually takes place 45 days after initial flooding in paddy fields around the study site, but the experimental paddy was not drained. In it, putative five cohorts of tadpoles representing different times of spawning were detected by approximations of size-frequency data to Gaussian mixture distributions. The earliest cohort developed anterior limbs by day 39 after flooding, and took to land by day 43 at the latest. The second cohort developed anterior limbs by day 46 and took to land by day 50, being suggested faster growth than the first cohort. If the mid-season drainage had been conducted as usual in this paddy field, the first cohort would have already safely taken to land, but cohorts later than the second would have perished.

Keywords: cohort analysis, conservation, mid-season drainage, paddy field, *Pelophylax porosa brevipoda*

要旨：ナゴヤダルマガエルの再生産に対する水田の中干しの影響を考察するために、幼生の出現と成長過程を調べた。琵琶湖周辺の水田では通常、湛水から45日程度で中干しが行なわれるが、本調査は中干しをしない水田で行なわれた。前肢出現以前の幼生の全長組成を混合正規分布に近似することで、産卵時期が異なる5つのコホートの存在が推定された。最初に産卵されたと推定される第1コホートでは、湛水開始から39日目に前肢の出現が、43日目に上陸がそれぞれ確認された。第2コホートでは、前肢出現と上陸はそれぞれ46日目、50日目と推定された。もしこの水田で通常通りの中干しが行なわれていたとしても、第1コホートはそれ以前に上陸できたと推測される。しかし第2コホート以降は上陸できずに死滅していた可能性が高い。

キーワード：コホート分析, 保全, 中干し, 水田, ダルマガエル

はじめに

ナゴヤダルマガエル *Pelophylax porosa brevipoda* は、中部地方南部、東海、近畿地方中部、瀬戸内海地方に分布し、主に水田とその周辺に生息している（内山ほか、2002）。近年、水田の減少や圃場

整備などにより個体数が減少していると考えられており（松井、2000；鈴木ほか、2002）、環境省レッドリストの絶滅危惧IB類に指定されている（環境省URL：<http://www.env.go.jp/press/press.php?serial=15619> 2013.5参照）。しかしその絶滅の危険性にもかかわらず、ナゴヤダルマガエルの生態情

報は、近縁種のトノサマガエル*Pelophylax nigromaculata*や原亜種のトウキョウダルマガエル*Pelophylax porosa porosa*に比べて不足している。従って本亜種に対する有効な保全対策に必要な生態を、早急に明らかにする必要がある (Naito, 2012)。

慣行農法水田では一般に中干しが行なわれる。中干しはイネの分けつが目標数に達する頃に、水田から排水をして土壌がひび割れる程度まで乾燥させるもので、琵琶湖周辺では一般に田植えの40日後、湛水開始の45日後くらいに実施される。ナゴヤダルマガエルは、この中干しの影響を強く受ける可能性がある (Naito, 2012)。なぜならばトノサマガエルやトウキョウダルマガエルと同様に、変態・上陸までに比較的長期間を要すると考えられるからである。トウキョウダルマガエルでは、飼育下で産卵から幼体まで79日を要したことが報告されている (岩沢・森田, 1980)。またトノサマガエルについては、変態が完了するまでの期間が長いこと、近年の慣行農法で広く行なわれている中干しによって、多くの幼生が死滅していることが報告されている (村上・大澤, 2008; 篠原, 2005)。また、ナゴヤダルマガエルの繁殖期はおおよそ2カ月にも及ぶ (下山, 2005) ため、繁殖期後半に産卵された個体では、中干しによる死滅がいつそう起こりやすいことが予想される。しかし、筆者らが知る限り本亜種の産卵から上陸までの日数は報告されていないだけでなく、農事暦との関係に焦点を当てた研究も見当たらない。

そこで本研究では中干しを行なわない水田で、ナゴヤダルマガエル幼生の産卵時期が異なる複数のコホートが、それぞれ湛水開始から上陸までに要した日数を調査した。そして慣行農法における農事暦との比較を行なうことで、中干しが本亜種に与える影響について考察した。

本研究を行なうにあたり、田淵竹男氏 (田淵農

場) には調査水田をご提供いただくとともに、研究遂行に様々なご便宜を賜った。細谷和海教授 (近畿大学農学部環境管理学科) には、上瀧の指導教官として本研究へのご指導を頂いた。そして山田奈都美氏 (近畿大学農学部環境管理学科卒業生) には、調査遂行にあたって大いにご協力を頂いた。Mark J. Grygier 博士 (琵琶湖博物館) には、要旨などの英文を校閲していただいた。以上の皆様に厚く御礼を申し上げる。本研究は環境研究総合推進費D-0906 およびJSPS科学研究費24241011の助成を受けた。

材料と方法

調査は、琵琶湖沿岸 (滋賀県草津市山田町; 35°02'N, 135°55'E) の、中干しを行なわない減農薬湿田1筆で行なった。調査水田がある地区は、すでに圃場整備が完了しており、土畦で排水路はコンクリート製である。調査水田の面積は2,620 m²、作付品種は滋賀旭で、減農薬・無化学肥料の環境こだわり農法によって栽培された。湛水は5月23日、田植えは5月27日に行なわれた。

滋賀県では、ナゴヤダルマガエルは「ふるさと滋賀の野生動植物との共生に関する条例」で「指定希少野生動植物種」に指定されており、捕獲が原則として禁止されているため、滋賀県知事より捕獲許可を得た。

2010年5月30日から7月17日まで概ね毎週1回、後肢が出現してから最初の上陸が確認されるまでの期間は3日に1回の頻度で調査を行なった。調査期間中、水田に記録式水温計Tinytag Plus 2 TGP-4017 (Gemini Data Logger Ltd., UK) を設置して水温を10分ごとに測定した。

各回の調査では、まず水田を一周して目視によりカエル幼生数をカウントし、その後同じ道順で採集を行なった。採集はおもに幼生がよく見られ

た場所で行なった。タモ網を用いてカエル幼生を30個体まで捕獲し、種同定をした後、電子ノギスを用いて全長を測定した。測定と写真撮影の後、カエル幼生を速やかに水田に放逐した。ただし1人・3時間の調査で30個体のカエル幼生を得られなかった場合には、その時点で調査を打ち切った。7月以降の調査では、水田を一周した際に、畔に上陸したカエル幼体の計数も行なった。また、カエル幼体が上陸間もないナゴヤダルマガエルであることを確認するために、一部の個体を捕獲して観察と写真撮影を行なった。

本研究におけるデータ解析の目的は、調査水田におけるナゴヤダルマガエル幼生を産卵時期が異なるコホートに分離し、それぞれのコホートの産卵時期、成長過程、そして上陸時期を推定することである。そのためにナゴヤダルマガエル幼生のうち、前肢が未形成の個体の全長データを、主としてExcel 2010 (Microsoft Corporation, USA) のソルバー機能を用いて解析した。手順を以下に示す。

調査日ごとの全長の分布を、最尤法によって山数1～3の混合正規分布にそれぞれ近似した。ただし、1個体からなるコホートがある場合にはパラメーター推定に支障をきたすため、各コホートの全長の標準偏差の最小値を0.5とする制約をつけた。続いてAIC (赤池情報量基準; Akaike, 1974) を用いて、最適な山数のモデルを選び出した。そして、それぞれの調査日に採集された各個体の全長が、上記で得られた混合正規分布のどの山に属するかを、それぞれの山の重み付き確率密度関数に基づいて判別した。

縦軸に全長、横軸に湛水後日数をとった際に、概ねなめらかな増加曲線に乗るグループを同一のコホートと見なした。そして、4回以上の調査日で個体が採集されたコホートについては、重みづけ最小二乗法による von Bertalanffy 成長曲線へ

の近似を行なった (赤嶺, 2007)。ただし当該コホートに属すると推定される個体が1個体だけの場合には重み (標準誤差平方の逆数) が算出されないため、前後の調査日における全長の分散を荷重平均して重みとした。

幼生の摂食開始時期を、トウキョウダルマガエルの発生に関する岩沢・森田 (1980) の報告に基づき、幼生が全長10mmの時点で摂食活動を開始したと仮定して、成長曲線の延長によって推定した。

前肢の出現および上陸の時期については、可能な限り直接観察によって明らかにした。直接観察ができなかったコホートについては、直接観察されたコホートの動向に基づいて推定した。

結果

調査期間中の水温は、15.4～38.9℃の範囲であった。水温の24時間移動平均値 (任意の区間における日平均水温) は、20.9～29.5℃の範囲であった。日最低水温は期間中明らかな上昇傾向を示したのに対して、日最高水温はイネの成長に伴いむしろ低下する傾向が見られた。日平均水温は調査期間の前半よりも後半に高い傾向が見られたものの、その差は顕著でなかった (図1)。

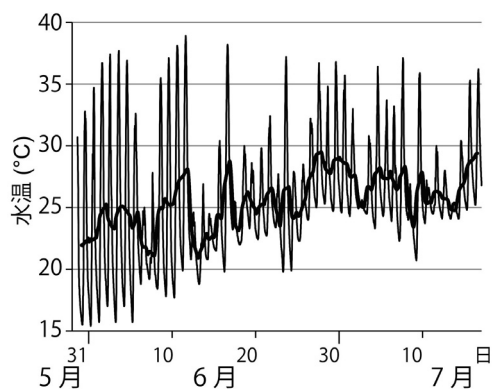


図1. 調査水田における水温の経時変動 (2010年). 細線は10分ごとの実測値、太線は24時間移動平均値を示す。

調査水田では、6月下旬から徐々に水位が低下し、部分的な干上がりが見られるようになった。そして7月10日には、畦際の一部と中央部を除く広範囲で干上がりが見られた。

最初の調査日である5月30日を除き、各回の調査でカエルの幼生が採集された。カエル幼生は、ニホンアマガエルとナゴヤダルマガエルの2種のみからなっていた。計9回の調査で捕獲されたナゴヤダルマガエル幼生は166個体で、そのうち前肢が未形成のものは117個体であった（表1）。最初にナゴヤダルマガエル幼生が捕獲されたのは6月6日であった。期間中に捕獲された個体の全長の最小値は8.9mm、最大値は64.1mmであった。6月6日および28日には30個体のカエル幼生を2時間以内で採集することができたのに対し、7月

10日および17日には3時間の調査でそれぞれ15個体、14個体の幼生しか採集することができなかった。また7月以降は、糸状藻類の繁茂もあって畦畔からカエル幼生を目視観察することが不可能になった。

前肢が形成されたナゴヤダルマガエル幼生が初めて確認されたのは7月1日であった（湛水の39日後；調査日以外の観察で確認）。前肢が形成されたナゴヤダルマガエル幼生は、7月2日に26個体、7月5日に22個体、7月17日に1個体採集され、他の調査日には採集されなかった（表1）。

変態を完了したナゴヤダルマガエル幼体は、7月5日（湛水の43日後）に初めて畦畔に上陸しているのが確認され、7月10日および17日にも畦畔上や水田内で多数確認された（表1）。

前肢が未形成のナゴヤダルマガエル幼生のうち、尾がわずかに切れていた1個体（6月19日、24.79mm）を除く計116個体について、調査日ごとの全長をヒストグラムに表したところ、6月6日には単峰の分布を示したが、6月13日以降には常に複数の山（コホート）が見られた。混合正規分布への近似とモデル選択の結果、6月6日には1つのコホート、6月19日には3つのコホート、他の採集日には全て2つのコホートが認められた（表2）。

それぞれのコホートの平均全長の推移から産卵時期が異なるコホートの数を推定したところ、合計5コホートが認められた。4回以上の調査日で採集された第1コホート、第2コホートにおける

表1. 2010年の各調査日に採集されたニホンアマガエルとナゴヤダルマガエル幼生、および目視観察されたナゴヤダルマガエル幼体の個体数。ナゴヤダルマガエル幼生については四肢未出現個体、後肢のみ出現個体、四肢出現個体に分けて記す。

調査日	ニホンアマガエル幼生	ナゴヤダルマガエル幼生				ナゴヤダルマガエル幼体
		四肢未出現	後肢のみ出現	四肢とも出現	小計	
5月30日	0	0	0	0	0	0
6月6日	7	23	0	0	23	0
6月13日	13	17	0	0	17	0
6月19日	12	18	0	0	18	0
6月28日	1	5	24	0	29	0
7月2日	2	1	1	26	28	0
7月5日	1	3	2	22	27	33
7月10日	3	9	3	0	12	15
7月17日	2	11	0	1	12	33

表2. 2010年の各調査日における全長分布を山数1～3の混合正規分布に近似した際のAIC。下線を付した山数のモデルを採用し、それぞれの山に属する個体を1つのコホートと見なした。

コホート数	調査日							
	6月6日	13日	19日	28日	7月2日	5日	10日	17日
1	<u>116.1</u>	127.7	128.4	192.3	21.9	41.9	102.2	84.7
2	117.8	<u>114.0</u>	125.9	<u>188.1</u>	<u>13.7</u>	<u>39.1</u>	<u>90.0</u>	<u>79.8</u>
3	123.4	—	<u>122.7</u>	190.8	—	39.3	94.8	92.2

成長曲線は、ともに理論的最大全長がきわめて大きな値をとり、一次式（von Bertalanffy 式で理論的最大全長 $\rightarrow\infty$ として導かれる）でよく近似された。そこで、3回の調査日で採集された第3、第4コホートについても、全長の成長曲線を一次式で近似した（図2）。

第1コホートの幼生が、摂食を開始する全長10mmに達したのは5月31日と推定された。このコホートは6月28日に平均全長の実測値が55mm、成長曲線によるモデル予測値が56mmとなり、概ね本種幼生の成長が停止するサイズに達した。一方、第2コホートが全長10mm、56mmに達したのはそれぞれ6月12日、7月5日と推定された。この2つのコホートの平均全長が10mmから56mmまで成長するのに要した日数はそれぞれ27日、23日と推定された。

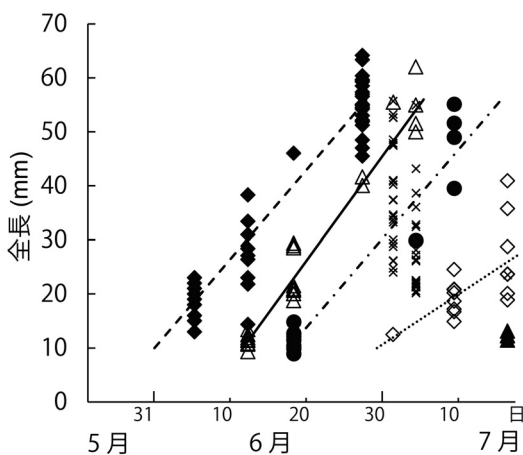


図2. ナゴヤダルマガエルにおける前肢未形成幼生の全長分布の推移（2010年）. 同一コホートに属すると推定される個体を同じマークで示し、それぞれの成長を重みづけ最小二乗法で直線に回帰した。◆：第1コホート（回帰直線は破線），△：第2コホート（回帰直線は実線），●：第3コホート（回帰直線は一点鎖線），◇：第4コホート（回帰直線は点線），▲：第5コホート（回帰直線なし），×：前肢のある幼生。

第2コホートについては前肢出現時期を直接観察できず、また上陸時期についても先に上陸した第1コホートとの区別が難しく決定できなかった。平均全長のモデル予測値が56mmに達してからの経過は第1コホートと同様に、3日で前肢が出現し、遅くとも7日で上陸したと仮定すると、前肢出現は7月8日、上陸は遅くとも7月12日と推定された。これはそれぞれ湛水の46日後と50日後である。

考察

本研究では、第1コホートの産卵を確認することができず、また5月30日の調査でも幼生を採集することができなかった。その原因として、第1コホートは水田の中央付近で産卵されたために、幼生が十分な遊泳能力を持つようになるまで畦畔付近に現れなかったことが考えられる。

仮に第1コホートが産卵から10mmに達するまでに、岩沢・森田（1980）のトウキョウダルマガエルと同様に10.6日を要したとすれば、産卵時期は湛水以前の5月21日あるいは22日ということになり、矛盾が生じる。しかし、カエルの胚発生に要する時間は明らかに温度依存である。北米産の4種の*Rana*属（広義）について Moor（1939）が示したグラフからは、胚発生に要する時間が摂氏温度の概ね -1.9 乗 ~ -2.7 乗に比例して短縮されることが読み取れる。そこで、本研究で水温測定を開始した5月30日15時から24時間分の水温を用い、胚発生に要する時間が摂氏温度の -1.9 乗および -2.7 乗に比例したと仮定すれば、それぞれ産卵から10mmに達するまでに7.5日および6.0日を要したことになる。この仮定に基づけば、産卵は5月23日から25日頃と推定され、湛水から数日の間に産卵が行なわれたことになる。同様に、12日正午以前の水温に基づいて第2コホートの産

卵時期を推定すると、6月5日から7日頃となった。

第1コホートの上陸時期は、湛水から43日後の7月5日に確認された。しかし7月2日の時点で尾が痕跡程度に縮小した個体を採集し、7月5日の時点では多くの上陸個体を確認していることから、個体によってはもう少し前に上陸していた可能性がある。また、7月5日の時点で尾が退縮途上にある幼生を水中で多数採集していることから、より上陸が遅い個体もあったと考えられる。また、第2コホートでは前肢出現は湛水から46日後の7月8日、上陸は湛水から50日後の7月12日と推定された。しかし、第2コホートが上陸する直前と考えられる7月10日の調査時には前肢のある幼生が水中で捕獲されなかった。これは前肢が形成された幼生が、水田の干上がりによって生じた畦畔付近以外の浅い場所に集まっていたためかもしれないが、すでに上陸していたため第1コホートと区別できなかった可能性もある。また7月5日に1個体だけ採集された、前肢をもち尾が退縮していない幼生は、第2コホートの中で発生が早く進んだ個体だった可能性がある。なお、7月17日にやはり1個体だけ採集された前肢をもつ幼生は、第3コホートに属する可能性が大きい。

各コホートが産卵から前肢出現および上陸までに要した日数については、産卵時期および上陸時期の推定値に幅があるため確実なことは言えない。しかし長めの推定値をとった場合でも、第1コホートでは前肢出現まで39日、上陸まで43日となった。また、第2コホートでは日数はより短く、それぞれ33日および37日と推定された。これは、岩沢・森田（1980）が報告したトウキョウダルマガエルにおける日数（前肢出現まで71日、上陸まで79日）よりもずっと短い。このような成長期間の大きな違いを生じた原因として、①ナゴヤダルマガエルの発生および幼生の成長が水温上昇とともに急激

に速くなること、②水田では餌条件がよいこと、③ナゴヤダルマガエルの方がトウキョウダルマガエルより成長が早く進むこと、などが考えられる。本研究で、第2コホートの成長が第1コホートよりも速かったと推定されたことは、①の仮説を支持する材料となる。

一般的にカエルは前肢が出てまもなく肺呼吸が可能となる（木下・渡辺, 1987）。本研究の第1コホートでは、湛水から前肢出現が確認されるまでの日数が39日であったため、たとえこの水田で慣行農法と同様に中干しを行っていたとしても、中干しまでに上陸可能になっていたと考えられる。しかし、第2コホート以降については、慣行農法であれば中干しが行なわれていた7月7日頃までにほとんどが肺を形成できず、死滅した可能性が高いと考えられる。

表3に、本研究におけるナゴヤダルマガエルの産卵時期、肺呼吸が可能になった前肢出現時期、および上陸時期に関する観察および推定結果をまとめた。少なくとも本研究の調査水田と水温や餌条件が似た水田では、湛水後まもなく産卵されたナゴヤダルマガエルは中干しまでに上陸できると考えられる。しかし一方で、本研究における第2コホート以降のように、田植え後しばらく経ってから産卵された個体は中干しまでに上陸できない可能性が高い。また、湛水および田植えがより早い時期に行なわれる場合には、水温がより低いために上陸までにより長期間を要する上に、4月末以前には水田が湛水されても繁殖を開始しない可能性が高い（芹沢, 1983）。そのため、ナゴヤダルマガエル幼生が中干しまでに上陸できない可能性が大きくなる。従って、田植えの時期を5月以降とした上で、兵庫県豊岡市の「コウノトリ育む農法」で行なわれているような水田の中干し延期（西村, 2006）をナゴヤダルマガエル生息域でも行なうことが、ナゴヤダルマガエルの個体群回復

表3. 第1コホートと第2コホートにおける産卵時期、前肢出現時期および上陸時期のまとめ(2010年).

イベント	第1コホート	第2コホート
産卵	5月23-25日	6月5-7日
	湛水後0-2日	湛水後13-15日
	推定	推定
四肢出現	7月1日	7月8日
	湛水後39日	湛水後46日
	観察	推定
上陸	7月5日	7月12日
	湛水後43日	湛水後50日
	観察	推定

に寄与すると考えられる。

なお、琵琶湖周辺の水田には、圃場整備後もなお排水が悪い湿田・半湿田が多く、中干し時にも排水の悪い場所や人の足跡などが水たまりとして残っていることが多い。こうした水たまりは、両生類幼生の避難場所となる(林, 2007)。調査水田周辺の中干しを行なう水田で、中干し時におけるナゴヤダルマガエル幼生の生死を観察したところ、水田内の水たまりで生存している例があることが確認された。このように中干し時に避難場所となる水たまりがしやすいことも、琵琶湖周辺の水田地帯でナゴヤダルマガエル個体群が維持されてきた一因であろう。

引用文献

- Akaike, K. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* AC-19: 716-723.
- 赤嶺達郎. 2007. 水産資源解析の基礎. 115pp. 恒星社厚生閣, 東京.
- 林 光武. 2007. 水田で産卵する両生類の生態. 「農村の生きものを大切にする水田生態工学入門」(水谷正一編), pp. 57-64. 農文協, 東京.
- 岩沢久彰・森田由美子. 1980. トウキョウダルマガエルの発生段階図表. *動物学雑誌*, 89: 65-75.
- 木下 勉・渡辺強三. 1987. 採集と飼育. 「両生類の発生と変態—おたまじゃくしの電子顕微鏡的観察—」(渡辺強三編), pp. 185-199. 西村書店, 新潟.
- 松井正文. 2000. ダルマガエル. 「改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック—(爬虫類・両生類)」(環境庁編), pp. 88-89. 自然環境研究センター, 東京.
- Moore, J. A. 1939. Temperature tolerance and rates of development in the eggs of amphibia. *Ecology*, 20: 459-478.
- 村上 裕・大澤啓志. 2008. 水稻の栽培型がトノサマガエルとヌマガエルの分布に与える影響. *保全生態学研究*, 13: 187-198.
- Naito, R. 2012. Perspectives of conservation of pond-breeding frogs (focusing on the Nagoya Daruma pond frog) in rice paddy areas in Japan. *Landscape Ecology and Management*, 17(2): 57-73.
- 西村いつき. 2006. コウノトリを育む農業. 「地域と環境が蘇る水田再生」(鷲谷いづみ編), pp. 125-146. 家の光協会, 東京.
- 芹沢孝子. 1983. トノサマガエル—ダルマガエル複合群の繁殖様式. I. 愛知県立田および佐屋における成長と産卵. *爬虫両棲類学雑誌*, 10: 7-19.
- 下山良平. 2005. トノサマガエル—ダルマガエルの繁殖行動. 「これからの両棲類学」(松井正文編), pp. 104-114. 裳華房, 東京.
- 篠原 望. 2005. 香川県平野部におけるトノサマガエル激減の原因に関する一考察. *香川県自然科学館研究報告*, 25: 5-12.
- 鈴木圭太・大窪久美子・澤昌拓夫. 2002. 長野県

伊那盆地におけるダルマガエルの生息状況とカ
エル類生息地としての水田の現状. ランドスケー
プ研究, 65: 517-522.

内山りゅう・沼田研児・前田憲男・関慎太郎.
2002. 決定版 日本の両生爬虫類. 114 pp. 平
凡社, 東京.