

侵略的外来カエルの捕食影響と食性に関する研究

Predation impacts and feeding ecology of
invasive frogs in Hokkaido, Japan

更科 美帆

2015 年度
博士論文

侵略的外来カエルの捕食影響と食性に関する研究
Predation impacts and feeding ecology of
invasive frogs in Hokkaido, Japan

21333005 更科 美帆

指導教員 動物資源生産学 教授 吉田 剛司

酪農学園大学大学院酪農学研究科

目 次

緒言	1
第 I 章 胃重要度指数割合を用いた外来カエルの捕食影響の把握への応用	7
I -1. 序文	7
I -2. 本研究における手法	9
第 II 章 特定外来生物ウシガエルによる在来種への捕食影響と食性	14
II -1. 序文	14
II -2. 対象地	17
II -3. 材料と方法	18
II -4. 結果	18
綱レベルでの餌動物の構成について	19
目レベルでの餌動物の構成について	20
生息環境別の餌動物の構成について	21
水生生物の月ごとの餌動物の構成について	22
飛翔性生物の月ごとの餌動物の構成について	23
地表性生物の月ごとの餌動物の構成について	24
捕食されていた種について	24

II-5. 考察	25
II-6. 小括	32
第III章 国内由来の外来カエルによる在来種への捕食影響と食性	34
III-1. 序文	34
III-2. 国内外来種アズマヒキガエルの食性	36
III-2-1. 対象地	37
III-2-2. 材料と方法	37
III-2-3. 結果	38
III-3. 国内外来種トノサマガエルの食性	39
III-3-1. 対象地	40
III-3-2. 材料と方法	41
III-3-3. 結果	41
III-4. 国内外来種トウキョウダルマガエルの食性	43
III-4-1. 対象地	44
III-4-2. 材料と方法	44
III-4-3. 結果	45
III-5. 国内外来種ツチガエルの食性	47
III-5-1. 対象地	47
III-5-2. 材料と方法	47

Ⅲ-5-3. 結果	48
Ⅲ-6. 考察	50
Ⅲ-7. 小括	52
総括	55
謝辞	60
ABSTRACT	62
引用文献	65
図表	89
附表	114

緒言

近年、生物多様性は世界各地で多くの危機に直面している。人間活動による直接的影響以外では、生物そのものが生物多様性を破壊するという点から外来種が最大の脅威であることが指摘されており（村上ほか 2006）、外来種による生物多様性への影響が特に問題となっている（Mack et al. 2000；Sala et al. 2000；Pimentel et al. 2005；Courchamp 2006）。外来種は在来種そのものの捕食（例えば、小倉ほか 2002；苅部 2005；藤本ほか 2009；堀越ほか 2009）、在来種との競争や駆逐（例えば、Batianoff and Halford 2002；小林 2004；中島ほか 2005；田崎 2013）、遺伝子交雑（例えば、川本ほか 2001；河村ほか 2009；太田 2015）など、生物間相互作用を通じた影響や交雑による遺伝的攪乱を通して（鷲谷・村上 2002）、景観、種、遺伝子レベルの様々な階層で生物多様性を破壊し（堀ほか 2007）、生態系において何らかの問題を引き起こしている（Vila 2010）。捕食影響については多くの種で問題となっており、例えば北米原産のオオクチバス *Micropterus salmoides* の捕食圧による在来魚類相の貧困化（杉山・神宮 2005）やアライグマ *Procyon lotor* による希少種の捕食（池田 2006）、アジア原産のファイリマングース *Herpestes auropunctatus* による爬虫類の幼体への捕食圧（小倉・山田 2011；船越ほか 2012）、アメリカ南東部が原産のグリーンアノ

ール *Anolis carolinensis carolinensis* による固有昆虫類の減少（荻部 2009）などがある。特に生きた動物を捕食するカエルにおいては、直接捕食が最も在来生物に影響を与えるとされ（戸田・吉田 2005）、海外では影響の事例が多い。外来種の多くはスポーツフィッシングやペット、園芸植物、緑化植物などとして日本に輸入され（今井 2005）、野外に逸脱したか、もしくは放逐されたものである。そこで、日本では特に影響力の大きな外来種による生態系や農林水産業への被害を防止し、生物多様性の確保等を通じて国民生活の安定向上に資することを目的として、2005年に「特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律（平成16年6月2日法律第78号）」（以下、外来生物法）が施行された。外来生物法では、生態系、人の生命・身体、農林水産業に被害を及ぼす可能性をもつ国外由来の生物を特定外来生物に指定し、指定種の生きたままでの飼育や保管、運搬、放逐等の行為が規制され違反者には罰則が科されている。2015年10月1日現在、両生類では11種が外来生物法において特定外来生物に指定されているが、近縁種で影響が懸念されているものの情報が不足している未判定外来生物はさらに多種に及ぶ。

これまで、外来カエルによる捕食影響については、食性調査によって明らかにされてきた。特定外来生物に指定されている北米原産のウシガエル *Lithobates catesbeianus* やオオヒキガエル *Bufo marinus*

は世界的にも生態系への影響の大きさが認められており (Lowe et al. 2000)、捕食影響に関しては知見が多い (例えば、Evans and Lampo 1996 ; Grant 1996 ; Wu et al. 2005 ; Wang et al. 2008 ; Jancowski and Orchard 2013)。国内では京都府でのウシガエルの食性調査 (Hirai 2004)、沖縄本島、小笠原諸島におけるオオヒキガエルの食性調査研究 (自然環境研究センター 2007 ; Kidera et al. 2008 ; 岸本 2009) などが実施されてきた。しかし日本においてカエルは農林水産資源への重要性の低さからあまり調査研究が進んでおらず (戸田・吉田 2005)、農林水産資源に影響をもたらす他の外来哺乳類や外来魚と比較しても影響に関する研究は少ない。また外来生物法では国外由来の外来種しか取り扱われておらず、国内移動によって外来種化した国内外来種が規制の対象外であるという欠点があり (戸田・吉田 2005)、その存在は長く見過ごされてきた。そのため国内外来カエルに関する研究事例は極めて少なく、国内外来カエルの対策に結びつくような研究もほぼない。

北海道には在来のニホンアマガエル *Hyla japonica* とエゾアカガエル *Rana pirica* のほかに、特定外来生物のウシガエル、国内外来カエルのアズマヒキガエル *B. japonicus formosus*、トノサマガエル *Pelophylax nigromaculatus*、トウキョウダルマガエル *P. porosus porosus*、ツチガエル *Glandirana rugosa* の定着が確認されている (齋

藤 2002 ; 更科ほか 2011)。しかし北海道のような寒冷な地域におけるウシガエルの捕食影響に関する調査事例はあまり例がなく、捕食影響については不明である。また、北海道において国内外来カエルに関する調査事例は分布調査が主であり（例えば、斎藤ほか 1998 ; 斎藤・八谷 2002）、影響に関する情報は不足している。そこで本研究では、北海道に生息する外来カエルを対象として胃内容物分析による食性調査を実施し、情報を集約するとともに直接捕食による在来種への影響を把握する。食性の特徴に基づいて外来カエルが在来種に及ぼす危険性について明らかにし、北海道における外来種対策に貢献することを目的とする。

これまで外来カエルの食性調査には胃内容を構成する項目として餌動物の個体数、出現頻度、体積の 3 つの項目の割合を個々に評価するのが一般的であった（例えば、Werner et al. 1995 ; Hirai 2004 ; Wu et al. 2005）。さらに外来カエルの捕食による影響調査には、直接的な影響を把握するため希少な生物を捕食しているか否かを求めたケースが多い（例えば、松本ほか 1984 ; Wylie and Carpenter 2003 ; Hirai 2004 ; Kidera et al. 2008 ; 岸本 2009 ; 更科ほか 2011 ; 義久ほか 2011）。しかし、餌動物の種までの同定は難しく、同定できても特定の種への捕食影響しか把握できないという問題点がある。また捕食影響を明らかにするには、食性の全体的

な傾向を把握することが重要と考えられるが、複数の項目の割合を個々に評価しても食性全体の傾向を掴むことは難しい。そこで本論の第 I 章では、外来カエルによる生態系影響として最も影響が大きいと考えられる直接捕食について、従来の食性評価方法における課題を整理したうえで、Pinkas et al. (1971) が提唱した胃重要度指数 (Index of relative importance: IRI) を用いた外来カエルの食性把握と影響評価方法について提案する。IRI とは動物の胃内容について偏りを表す指数であり (Hart et al. 2003)、国外では IRI をカエルの食性把握に利用した事例がある。例えばウルグアイでは *Leptodactylus ocellatus* (Maneyro et al. 2004)、ブラジルでは *Odontophrynus carvalhoi* の食性調査に IRI を利用している (Brito et al. 2012)。IRI は胃内容を構成する餌動物の個体数、出現頻度、体積の 3 つの項目の割合から算出できる (Lajmanovich 1995)。さらに IRI を割合に形式転換した胃重要度指数割合 (IRI%) (López et al. 2007) を食性調査に使用した事例もあり、外来カエルの食性傾向の把握に対するさらなる汎用性が期待できることから本研究では IRI% の使用を提案する。第 I 章で提案した方法を用い、第 II 章では国外由来であり特定外来生物に指定されているウシガエルが北海道にて在来種に与える捕食影響と食性について明らかにするとともに IRI% の外来カエルの食性把握に対する有用性について議論する。そ

して第Ⅲ章では、国内外来カエルのアズマヒキガエル、トノサマガエル、トウキョウダルマガエル、ツチガエルについて食性を把握するとともに、北海道の在来種に与える影響を IRI%によって評価する。

以上を踏まえ、総括では外来カエルの食性把握と影響評価への IRI%の有用性を提示し、北海道における外来カエルによる捕食影響と対策への成果、さらに今後の課題について述べる。

第 I 章 胃重要度指数割合を用いた外来カエルの捕食影響の把握への応用

I -1. 序文

カエル類の食性に関する研究は、保全や生態の解明のための基礎的な情報取得という生態学的な側面から実施されており（平井 2005）、特に国外を中心に数多く行われてきた（例えば、Toft 1980, 1981 ; Junca and Eterovick 2007 ; Caldart et al. 2012 ; Coco et al. 2014）。一方で近年では外来カエルの存在が危険視されている。外来カエルによる在来種への捕食影響が指摘されており（戸田・吉田 2005）、その影響の把握と対策のための基礎情報のひとつとして食性調査が頻繁に行われるようになった（例えば、Beard and Pitt 2006 ; Beard 2007 ; Diesmos et al. 2008 ; Sin et al. 2008 ; Olson and Beard 2012）。

外来カエルの食性に関する既存研究において、胃内容物の構成を示す場合には餌動物の個体数、体積、出現頻度など複数の項目の割合を利用し、それぞれを個々に評価することが多かった。例えば Silva et al. (2009) はブラジルのミナスジェライス州にてウシガエルの食性について餌動物の個体数、体積、出現頻度の項目について割合を算出し、Boelter and Cechin (2007) のリオグランデ・ド・スル州での調査結果と体積割合、または個体数割合をそれぞれ比較

することで食性の特徴と傾向について触れている。Wang et al. (2008) は、中国の浙江省にある 5 つの島にてウシガエルの食性を調査し、餌動物の体積割合からウシガエルの重要な餌動物を判断している。餌動物への量的な捕食圧を評価する上で、胃内容物における餌動物の個体数や体積の割合を用いることは有効である。しかし捕食影響を把握するためには、食性全体の傾向を掴むことも非常に重要である。個体数割合と体積割合では、どちらを比較するかによっても結果が変化するため、個体数割合と体積割合のそれぞれから捕食影響の全体的な傾向について把握することは難しい。さらに、体積の大きな餌動物であれば少数でも体積割合が大きくなる一方で、体積の小さな餌動物は大量に捕食していても体積割合に反映されず、食性の傾向が読み取れない場合がある。また餌動物の出現頻度割合が食性把握に使用されることがあるが、出現頻度割合はカエル全ての個体数に対して対象の餌動物を捕食していたカエルの個体数の割合を示す。そのためカエル 1 個体の捕食量に関わらず餌動物への捕食圧を過小または過大に評価する恐れがあり、食性全体の傾向を把握するには不向きである。そこで本章では、Pinkas et al. (1971) によって提唱された IRI を外来カエルの食性の傾向把握の手法として提案する。IRI とは、1971 年に Pinkas et al. (1971) によって提唱された指数であり、動物の胃内容物について偏りを表す指数で

ある (Hart et al. 2003)。これまで IRI は魚類の研究で多く利用されてきた (例えば、Ravi and Sekar 2010 ; Dadebo et al. 2012 ; Melak and Getahun 2012 ; Abdellaoui et al. 2014)。魚類以外の生物へはあまり応用されていなかったが、Hart et al. (2002) は IRI を哺乳類や鳥類、爬虫類など複数種の食性把握に利用しており、カエル類への応用も期待できる。IRI はカエル類の食性調査の既存研究に頻繁に使用されてきた餌動物の個体数、体積、出現頻度の 3 つの項目の割合を組み合わせて使用し、食性を構成する重要性の高い餌動物を明らかにすることができる (Lajmanovich 1995)。ただし IRI には上限がないために算出された結果を比較検討しにくいという点があった (López et al. 2007 ; López et al. 2008)。そこで、国外では IRI を割合に形式転換した胃重要度指数割合 (IRI%) (López et al. 2007) をカエルの食性把握に利用している事例がある (例えば、Boelter et al. 2012 ; Tolledo and Toledo 2015)。IRI%は在来カエルのみでなく外来カエルの食性傾向の把握に対しても汎用性が期待できることから、本研究では IRI%を使用する。

I -2. 本研究における手法

IRI は、餌動物の個体数割合、体積割合、出現頻度割合の 3 つの割合から算出できる。

$$\text{IRI}=(\text{N}\%+\text{V}\%)\times\text{F}\% \quad (1)$$

(1) の式において、IRI は胃重要度指数を表す。N%は餌動物の個体数割合、V%は餌動物の体積割合、F%は餌動物の出現頻度割合を示し、それぞれは次の(2)、(3)、(4)の式から算出した。

$$\text{N}\%=\text{餌動物の個体数} / \text{餌動物の総個体数} \times 100 \quad (2)$$

$$\text{V}\%=\text{餌動物の体積}(\text{mm}^3) / \text{餌動物の総体積}(\text{mm}^3) \times 100 \quad (3)$$

$$\text{F}\%=\text{餌動物を捕食していたカエルの個体数} / \text{カエルの総個体数} \times 100 \quad (4)$$

餌動物の体積はノギスにより餌動物の体長と体幅を計測し、Magnusson et al. (2003) の楕円形の式にあてはめ算出した。

$$\text{V}=4/3 \pi (\text{L}/2)(\text{W}/2)^2 \quad (5)$$

(5) の式において、V は餌動物の体積 (mm³)、L は餌動物の体長 (mm)、W は餌動物の体幅 (mm) を示す。消化が進み体長と体幅を計測できなかつた餌動物については、未消化の餌動物の値もしく

は同種の標本の値を代用した。

IRI を算出した後、胃重要度指数割合 (IRI%) を次の (6) の式にて算出した。

$$\text{IRI\%} = \text{餌動物の IRI} / \text{全ての餌動物の総 IRI} \times 100 \quad (6)$$

既存研究において、外来カエルによる捕食影響は捕食圧の偏りが問題視されてきた (例えば、Stewart and Woolbright 1996 ; 岸本 2009)。そこで本研究では、外来カエルによる在来種への捕食影響を捕食圧の偏りの観点から考察する。

種への捕食圧の偏りと特徴を把握するため、外来カエルの胃内容から得た餌動物を綱レベル、目レベルで分類した。ムカデ綱、ヤスデ綱はまとめて多足類とした。昆虫綱においてトンボ目、コウチュウ目、チョウ目のように成虫と幼虫で形態の異なるものは成体、幼生を分け昆虫類幼虫とし、アリ類はハチ目から分けた。甲殻綱においてエビ目が検出された場合には、目レベルでの分類を試みた。

カエル類は水辺環境においては中間捕食者として重要であり (Burton and Liken 1975)、森林環境では落葉を利用する無脊椎動物の個体数をコントロールするなど陸水域の間で物質循環の重要な役割を果たす (Brito et al. 2012)。そのため、ある生物相への捕食

圧の偏りは、生態系全体に大きく影響を及ぼす可能性がある。そこで広義での生物相への捕食圧の偏りと特徴を把握するため、生息環境を考慮して餌動物を大まかに水生生物と陸生生物に分類した。陸生生物はさらに、飛翔能力の乏しい地表性生物と飛翔性に優れた飛翔性生物に分類した。腹足綱は地表性の貝類、水生の貝類、甲殻綱は地表性のワラジムシ類、水生のエビ類に分けた。昆虫綱は目レベルでの分類を基に、コウチュウ目とカメムシ目は科ごとに水生、地表性、飛翔性生物に分け、それぞれコウチュウ類、カメムシ類とした。ハチ目はアリ類を地表性生物とし、アリ類以外をハチ類として飛翔性生物に分類した。昆虫類幼虫の中でもトンボ目の幼虫のように水生のものは水生生物とし、コウチュウ目の幼虫は水生と地表性に分けて水生の昆虫類幼虫、地表性の昆虫類幼虫とした。両生綱は成体を地表性のカエル類、幼生を水生のカエル類幼生に分けた。貧毛綱はミミズ類、ヒル綱はヒル類、多足類はムカデ類、条鰭綱は魚類、爬虫綱はトカゲ類として、それぞれ水生、地表性生物に分けた。各餌動物が受ける捕食圧の持続性とタイミングを明らかにするため、捕獲月ごとに各割合を算出し N%、V%、IRI%の結果を面グラフに表した。F%については面グラフで可視化することが困難であるため、表を作成した。

本研究では、外来カエルの捕食影響と食性把握への IRI%の有用

性について考察するため、第Ⅱ章の特定外来生物ウシガエルの食性にて個体数、体積、出現頻度の3つの項目の割合とIRI%を比較する。また第Ⅲ章では、実際にIRI%を使用して国内外来カエルのアズマヒキガエル、トノサマガエル、トウキョウダルマガエル、ツチガエルの捕食影響と食性について明らかにする。

第Ⅱ章 特定外来生物ウシガエルによる在来種への捕食影響と食性

Ⅱ-1. 序文

ウシガエルはカナダ南西部からメキシコ中部までの北米東部に自然分布する大型のカエルである（前田・松井 2003）。食物資源や害虫コントロールのために（Moyle 1973; Jennings and Hayes 1985; Lawler et al. 1999）、19世紀ごろに40ヶ国に導入された（Lever 2003）。しかしカエルは個体の管理が難しいことから、ウシガエルの養殖はしばしば失敗に終わっている（Laufer et al. 2008; Helfrich et al. 2009）。さらに逸脱した個体や放棄された個体は温暖な地域を中心に世界各地で野外定着し、侵入地域において病気の媒介や競争などにより在来の生物多様性を悪化させ、その地域の生態系に様々な負の影響をもたらすなどの問題を引き起こしている（例えば、Casper and Hendricks 2005; Garner et al. 2005; Scalera 2007a）。またウシガエルは何でも捕食する日和見的捕食者であることから（Bury and Whelan 1984; Schwalbe and Rosen 1988）、直接捕食による在来種への影響が大きい。そのためウシガエルは脊椎動物の外来種の中でも最も生態系に影響をもたらす種のひとつとされ（Kraus 2009）、IUCNの世界の侵略的外来種ワースト100に記載されている（Lowe et al. 2000）。これらのことから、ウシガエルの

食性に関する調査研究は世界各地でなされてきた（例えば、Diaz de Pascual and Guerrero 2008 ; Barrasso et al. 2009 ; Bomberger Brown and Brown 2009）。例えば国外では、ウシガエルは在来のカエル類を捕食し（Cook and Jennings 2001 ; Cook 2002 ; Doubledee et al. 2003 ; Pearl et al. 2004 ; Santos-Barrera et al. 2009）、希少なカエル類の個体数が激減した例や（Kiesecker and Blaustein 1998）、侵入地域において在来のカエル類を駆逐した事例があり（Scalera 2007b）、体サイズの小さなカエル類に負の影響を与えることが知られている（Christiansen 2001）。毒への耐性も非常に優れており（Jancowski and Orchard 2013）、有毒のサソリやヘビを捕食していた事例もある（Clarkson and Devos 1986）。また、ウシガエルは水生生物を多く捕食し（Werner et al. 1995 ; Hirai 2004 ; Wu et al. 2005 ; Wang et al. 2008）、特に重要な餌動物はアメリカザリガニ *Procambarus clarkii* であることが知られている（Bruggers 1973 ; Clarkson and Devos 1986 ; Carpenter et al. 2002）。

日本においてウシガエルは 1918 年に食用として導入され（斎藤 2004）、養殖のため日本全国に広まった。1930 年代には国外への輸出により外貨を稼いだが、次第に衰退し 1989 年を最後に輸出が終了した（長谷川 1999）。野外に定着したウシガエルによる生態系影響は国内でも非常に大きく、2005 年に施行された外来生物法にて特

定外来生物に指定された。北海道では南西部の渡島半島の一部（函館市、北斗市、七飯町）でのみ定着が確認されており、七飯町の大沼国定公園は北海道内で最北のウシガエルの生息地である。日本国内にアメリカザリガニはウシガエルの餌として導入された経緯があり、Hirai（2004）は京都での研究でウシガエルの成体の70%以上がアメリカザリガニを捕食していたと報告している。北海道ではアメリカザリガニは温泉排水などの温度の高い水が流入する一部の水域にのみ生息が限られている（Nakata et al. 2005；前田・吉田2012）。よってウシガエルがアメリカザリガニを中心とした水生生物を捕食する捕食者であるなら、北海道のようにアメリカザリガニの生息が一部の地域に限定される場合では、他の水生生物への捕食影響が特に懸念される。しかしウシガエルの捕食影響や食性に関する調査研究は比較的温暖な地域で実施されるものが主であり、寒冷で積雪量の多い地域においては調査研究が少ない。さらにアメリカザリガニが生息できない地域でのウシガエルによる在来種への捕食影響に関する研究事例は少なく、捕食影響に関する情報が欠如している。

そこで本章では、寒冷で積雪量の多い北海道に定着した特定外来生物ウシガエルが在来種に与える捕食影響について明らかにすることを目的とし、最北の生息地である七飯町の大沼国定公園にてウシ

ガエルの食性調査を実施した。

II-2. 対象地

ウシガエルの定着が確認されている亀田郡七飯町の大沼国定公園（北緯：41度58分49.883秒、東経：140度39分57.079秒）にてウシガエルの捕獲を実施した（図1）。渡島半島は中央部を約1,000m級の渡島山系が横断し、東側は内浦湾から太平洋、南側は津軽海峡、西側は日本海に面している。対馬暖流の影響を受け寒暖差は比較的少なく、北海道の中では比較的温暖な地域である。年平均気温8.3℃（最高気温12.3℃、最低気温4.2℃）、年平均降水量1,114.6mm、冬季の積雪深は年平均68.2cmである。

大沼国定公園は北海道内最南端の国定公園であり、面積は9,083haで活火山である駒ヶ岳（1,131m）と大沼、小沼など大小様々な湖沼群を有する。コナラ *Quercus serrata* やミズナラ *Q. crispula*、北海道の他地域では見られない温帯性の植物であるブナ *Fagus crenata* が広く分布する（自然公園財団 2009）。秋には多くの水鳥が飛来し、2012年7月にはラムサール条約登録湿地となった。公園内に生息するウシガエルの導入年代は明らかではないが、七飯町と隣接する函館市内の個体は1947年頃に導入されたとされる（斎藤 2004）。公園内において、ウシガエルは5月下旬から9月下旬まで

鳴き声が確認されている。

II-3. 材料と方法

ウシガエルの捕獲は 2012 年から 2014 年にかけて 6 月から 10 月の間に実施した。夜間 20 時頃に沼の岸辺を歩き、タモ網を用いてカエルを捕獲した。またウシガエルの捕獲に有効なアナゴカゴ（荻部 2009）も使用した。アナゴカゴには誘引餌を使用しなかった。捕獲した個体はノギスにより体長と口径を計測し、体サイズと性的二型を参考に性判別した。強制嘔吐法により胃内容物を採取し、70%のエタノール溶液で保存した。なお捕獲したウシガエルは胃内容物を摘出後、冷凍庫にて安楽死させた。

合計 494 個体のウシガエルを捕獲し、そのうち空胃 25 個体を除く 469 個体（メス 49 個体、オス 56 個体、亜成体 364 個体）の胃内容物を採取した。

II-4. 結果

469 個体分の胃内容から 3,580 個体の餌動物を検出した。胃内容物が得られた個体の平均体長は 75.9 ± 1.4 mm（オス 112.3 ± 4.6 mm、メス 119.7 ± 5.5 mm、亜成体 64.3 ± 0.7 mm）であった。カエルの胃内容から得られた餌動物の平均個体数は 7.8 ± 0.3 （オ

ス 6.6 ± 1.4 、メス 7.0 ± 1.1 、亜成体 8.1 ± 0.3) であり、胃内容中の餌動物の平均体積は $4,303.0 \pm 573.3 \text{ mm}^3$ (オス $9,951.3 \pm 1,970.4 \text{ mm}^3$ 、メス $11,878.8 \pm 4,151.7 \text{ mm}^3$ 、亜成体 $2,398.9 \pm 320.4 \text{ mm}^3$) であった。

綱レベルでの餌動物の構成について

ウシガエルの胃内容から得られた餌動物の綱レベルでの餌動物の構成を表 1 に示す。

F%、N%、V%において、オス、メス、亜成体の全てにおいて F% と N%が高かったのは昆虫綱であり (表 1-a、b、c)、F%では 85.7% (オス) から 94.5% (亜成体) と非常に高く、全体でも昆虫綱が多くを占めていた (表 1-d)。しかし V%について、亜成体では昆虫綱が 44.7%、甲殻綱が 17.9%を占めたが、オスでは昆虫綱が 38.6%、両生綱が 36.5%と同程度であり、メスでは条鰭綱が 41.0%、昆虫綱が 36.2%となった。

IRI%では、オス、メス、亜成体の全てにおいて昆虫綱が高かった (オス : 82.9%、メス : 73.4%、亜成体 : 73.0%)。全体では昆虫綱が 76.2%を占め、次に甲殻綱が 17.3%を占めた (表 1-d)。甲殻綱は亜成体では 21.8%を占めたが、メスでは 11.0%、オスでは 6.6%と性差があった。

両生綱は体長 65 mm のアズマヒキガエル 1 匹と多数のウシガエル幼生であった。ヒル綱、哺乳綱については成体からは検出されなかった。

目レベルでの餌動物の構成について

綱レベルでの餌動物の構成割合の全体での割合から、最も IRI% が高く捕食傾向がみられた昆虫綱について目レベルで F%、N%、V%、IRI%の各割合を算出した（表 2）。

F%、N%、V%について最も多くを占めていた生物は、オスの F%にてカメムシ目が 47.9%を占めたが、N%では 15.6%、V%では 16.1%程度であった（表 2-a）。N%では 29.9%のアリ類は F%で 18.8%、V%ではわずかに 0.2%であった。V%で 25.1%を占めるチョウ目は F%では 10.4%、N%ではたったの 2.6%であった。またメスでは、F%ではカメムシ目と昆虫類幼虫が 40.9%と高いが、N%ではそれぞれ 16.4%、22.4%であり、V%では 10.7%、8.9%程度であった（表 2-b）。V%ではトンボ目が 53.8%を占めたが、F%、N%では 27.3%、15.8%ほどであった。さらに亜成体では、F%で 54.9%を占めたコウチュウ目は N%で 15.4%、V%で 18.9%ほどであり、N%で 22.1%を占めたカメムシ目は F%では 48.0%、V%では 32.8%であった（表 2-c）。全体では F%でコウチュウ目（50.2%）、N%でアリ類（21.1%）、

V%でトンボ目（26.7%）が多くを占めていた（表 2-d）。

IRI%では、オスと亜成体でカメムシ目（オス：31.6%、亜成体：36.0%）が多くを占めたが、メスではトンボ目が32.4%を占め、カメムシ目は19.0%であった。

また、甲殻綱についても目レベルでF%、N%、V%、IRI%の各割合を算出した（表 3）。F%、N%、V%について、オスと亜成体では全てワラジムシ目が多くを占めたが、メスではV%においてワラジムシ目よりもエビ目のほうが71.8%と高かった（表 3-a、b、c）。

IRI%ではオス、メス、亜成体のいずれもワラジムシ目が高かった（オス：92.1%、メス：87.7%、亜成体：95.7%）。全体でもワラジムシ目が94.9%であり（表 3-d）、エビ目よりもワラジムシ目の方が捕食されている傾向がみられた。なお検出されたエビ目は全てスジエビ *Palaemon sp.* であった。

生息環境別の餌動物の構成について

餌動物を水生、飛翔性、地表性生物に分類し、6月から10月の捕獲月ごとにF%、N%、V%、IRI%を算出した。

F%では、6月から10月まで地表性生物が80%以上を示した。水生生物と飛翔性生物では7月には70%以上を示し、飛翔性生物は8月に53.2%、水生生物は10月に40.9%と捕食頻度が下がり月によ

って傾向が異なった（表 4）。N%でも地表性生物は各月で餌動物の約 40%から 60%と多くを占めたが（図 2-a）、V%では、9 月以外は地表性生物より水生生物が多くを占め（図 2-b）、結果が逆転する形となった。飛翔性生物は、N%と V%であまり差がないが 6 月と 10 月には V%が低くなる傾向がみられた。

IRI%では、月を通して地表性生物が 50%以上を占め、水生生物は約 20%から最大でも 6 月の 40%程度であり、水生生物よりも地表性生物を捕食する傾向がみられた（図 2-c）。飛翔性生物は最も IRI%が低かったが、月による変動は比較的小さかった。

水生生物の月ごとの餌動物の構成について

水生生物について月別に F%、N%、V%、IRI%を算出した結果を表 5-a と図 3 に示す。

F%、N%、V%の各割合において月ごとに最も多く検出された餌動物をみると、F%では 6 月に貝類、エビ類、カメムシ類、コウチュウ類、カエル類幼生（それぞれ 50%）、7 月にカメムシ類（44.4%）、8 月に昆虫類幼虫（36.7%）、9 月にコウチュウ類（36.1%）、10 月に貝類、コウチュウ類、魚類（44.4%）が多かった（表 5-a）。N%では、6 月にカエル類幼生、7 月にエビ類、8 月に昆虫類幼虫、9 月と 10 月にコウチュウ類が最も多くを占めたが割合に大きな差はなかった

(図 3-a)。一方で V%では、6月にエビ類、7月と8月、10月に魚類、9月にカメムシ類が多く、どれもその月全体の半分近くを占めていた(図 3-b)。V%において8月に月全体の60%近くを占めた魚類は、F%ではわずかに12.0%であり、N%においても10%以下と大きな差がみられた。

IRI%では、6月にエビ類、7月に魚類が月全体の半分以上を占めた(図 3-c)。8月は昆虫類幼虫、9月には昆虫類とカメムシ類、10月は魚類とコウチュウ類が多かった。

飛翔性生物の月ごとの餌動物の構成について

飛翔性生物について月別に F%、N%、V%、IRI%を算出した結果を表 5-b と図 4 に示す。

F%では、6月、7月にはトンボ類(50.0%)、(8月:48.3%、9月:45.3%、10月:53.3%)が最も捕食されており(表 5-b)、N%と類似する結果となった(図 4-a)。一方で V%では6月、8月、9月、10月はトンボ類、7月にはコウチュウ類が多くを占めた(図 4-b)。F%、N%、V%のいずれについても飛翔性生物では月ごとの変動が非常に大きい傾向があった。さらに8月、9月、10月に最も多くを占める餌動物が N%と V%で逆転し、N%と V%の差が大きくなった。

IRI%では、6月にトンボ類、7月にコウチュウ類、8月、9月、10

月にはカメムシ類が多くを占めていた（図 4-c）。

地表性生物の月ごとの餌動物の構成について

地表性生物について月別に F%、N%、V%、IRI%を算出した結果を表 5-c と図 5 に示す。

F%では、6 月にクモ類（60.0%）、7 月にアリ類と昆虫類幼虫（32.3%）、8 月、9 月にワラジムシ類（8 月：57.7%、9 月：53.9%）、10 月にワラジムシ類とアリ類（47.6%）が多かった（表 5-c）。N%では、7 月のアリ類を除いてワラジムシ類が最も多くを占めた（図 5-a）。V%では、6 月にムカデ類、7 月、8 月にカエル類、9 月に哺乳類、10 月にワラジムシ類が多くを占めた（図 5-b）。地表性生物でも、N%と V%で多くを占める餌動物が逆転する結果が多くみられた。

IRI%では、6 月にムカデ類、7 月から 10 月まではワラジムシ類が非常に多くを占めていた（図 5-c）。

捕食されていた種について

検出された餌動物を出来る限り種名まで調べた結果 64 種の種名が判明し（附表 1「北海道において特定外来生物ウシガエルが捕食していた生物の一覧」）、北海道レッドリストで希少種に指定されて

いるオオコオイムシ *Appasus major* が捕食されていたことが確認された。一方で北海道においては外来種のアズマヒキガエルやモツゴ *Pseudorasbora parva*、ゲンゴロウブナ *Carassius cuvieri* も捕食されていた。なお、捕食されていた魚類は全て外来魚であった。

II-5. 考察

F%、N%、V%、IRI%について算出した結果、F%、N%、V%においては動物の分類別、性別、月別の多くの場合においてそれぞれが相反する結果を示すことが多かった。よって、F%、N%、V%のそれぞれの割合を考察するには餌動物のサイズによって変動する体積の値や個体数について考慮する必要があることがわかる。例えば、網別での結果において昆虫綱がオス、メス、亜成体の全てにおいてF%とN%が高かったことから、昆虫綱が餌として重要であることが推測されるが、メスでは、V%において昆虫綱よりも魚類のほうが大きかった。その要因としては、魚類の方が少ない個体数でも多くの体積を得るためと考えられる。実際に水生生物の月ごとの割合では、8月に月全体のV%の60%近くを占めた魚類は、F%ではわずかに12.0%、N%でも10%以下と大きな差があった。

また昆虫綱の目レベルでの結果について、オスではN%で29.9%のアリ類がV%ではわずかに0.2%であったことから、体積の小さな

アリ類への捕食影響は V%の小ささのみで判断すると過小評価される恐れがある。逆に、メスについて、比較的体積の大きなチョウ目では V%で 25.1%を占めたが N%では 2.6%であったことから、V%の大きさのみで判断すると影響が過大評価される可能性がある。ただし N%を基準に影響を評価してしまうと、捕食していたカエルの性差などの個体差が考慮されないためカエルの個体や捕獲場所による差異がそのまま食性全体の傾向として扱われてしまう可能性がある。またメスの F%について、昆虫類幼虫が 40.9%、N%では 22.4%と比較的高い割合を示したケースがあったが、V%では 8.9%程度であった。F%と N%がともに高い割合を示す場合には、F%が出現個体数の多かった餌動物によって決定付けられていることを示しており、飛翔性生物の月ごとの割合の変動が非常に大きかったことがそれを裏付けている。さらに F%では、複数の餌動物の割合が同じになることがあり、重要な餌動物を明確化することが困難であった。よって外来カエルの食性傾向の把握に F%、N%、V%をそのまま使用することは好ましくないといえる。

一方で、IRI%では F%の餌動物の出現頻度による変化や N%のカエルの個体差による変化、V%の餌動物の個体差による変化を全て統合した結果が算出される。よって IRI%を使用することにより全体的な食性傾向が読み取れるようになった。例えば、綱レベルではメ

スにおいて V%では条鰭綱が最も多くを占めたが、IRI%では条鰭綱は 11.4%程度となった。昆虫綱の目レベルについては、オスと亜成体でカメムシ目、メスではトンボ目の IRI%が高く性差がみられた。甲殻綱については、メスで V%の大きかったエビ類が IRI%ではいずれもワラジムシ目の方が高く、重要な餌となっていることが示唆された。また月別の IRI%を算出した結果では、水生生物において魚類が重要な餌となっている月があることが判明し、飛翔性生物では特にカメムシ類が重要な餌である時期が長いことがわかる。また地表性生物では、ワラジムシ類が最も重要な餌であり、7月から10月まで常に捕食されていることがわかった。目レベルでの性別の IRI%を算出したことにより、特に亜成体によるワラジムシ類への捕食が最も大きいといえる。よって、北海道に生息するウシガエルは主に水生生物以外を捕食していることが明らかとなった。

既存研究において、アメリカザリガニの V%や N%が大きいウシガエルの食性研究の事例では水生生物を多く捕食している傾向が強く出ていた（例えば、Tyler and Hoestenbach 1979；Wylie and Carpenter 2003；Hirai 2004；Wu et al. 2005）。対照的に、アメリカザリガニの摂食量（V%や N%）が少ないと水生生物の捕食量も少ない傾向があり（例えば、Bruggers 1973；Hothem et al. 2009）、ウシガエルがアメリカザリガニを多く捕食していることは、ウシガ

エルが水生生物を多く捕食していることに結びついていると考察できる。

ウシガエルがアメリカザリガニを捕食していなかった事例として、Werner et al. (1995) のアメリカのミシガン州での研究事例がある。Werner et al. (1995) はウシガエルがアメリカザリガニを捕食していなかったにも関わらず V%で月平均 44.5%の水生生物を捕食していたと報告している。ミシガン州はケッペンの気候区分にて亜寒帯湿潤気候 (Dfb) に分類される地域であり、本研究地である北海道の気候区分と一致する。V%だけみれば、本研究結果でもウシガエルの水生生物は月平均で 50%程度であり (図 2-b)、Werner et al. (1995) と類似する結果となった。この結果は、ウシガエルがアメリカザリガニを捕食していなくてもある程度は水生生物を捕食する傾向を示唆している。ただし、先述の通り V%が高いからといって餌としての重要度が大きいとは限らず、実際に本研究結果では水生生物の N%と IRI%はとても低く (図 2-c)、水生生物が重要な餌動物であるとはいえない。よって北海道におけるウシガエルによる水生生物への捕食影響に関してはそれほど大きくないと推察できる。

水生生物の捕食がそれほど多くなかった要因としては、まず調査対象地に複数の外来魚が生息することが考えられる。ウシガエルは他の多くのカエル類と異なり肉食性の外来魚と共存して負の相互作用

用を引き起こすことが知られており (Adams et al. 2003 ; Lannoo 2005)、アメリカのオレゴン州では外来のサンフィッシュ科の魚類の存在がウシガエルの侵入を促進させたとされる (Adams et al. 2003)。大沼には外来のゲンゴロウブナやモツゴの他にも雑食性の強いコイ *Cyprinus carpio* などの外来魚が多数生息しているため、複数の外来魚による水域生態系の攪乱が既に生じており水生生物の多様性が低かった可能性も考えられる。ほとんどすべての生物において高緯度 (寒帯・温帯地域) よりも低緯度 (熱帯地域) の方がより生物種数が多く生物多様性が高いことが知られており (例えば、Lewinsohn and Roslin 2002)、大沼は高緯度であることから他のウシガエルの研究が多くなされてきた温帯地域よりも生物の多様性もともと低かった可能性がある。もともと多様性の低い地域に、さらに複数の外来魚が加わることでさらなる多様性の低下を招いていることが推測される。また、寒冷な気候がウシガエルの活動を抑制した可能性もある。京都府での Hirai (2004) のウシガエルの食性に関する研究では、ウシガエルを 4 月から 11 月の間に捕獲していることから、ウシガエルの活動時期が長いことがわかる。しかし本研究では、5 月にウシガエルの姿を確認することが難しく、10 月初旬には鳴き声も姿も確認できなかった。これは寒冷な大沼では水温が低いために温暖で水温の高い本州地域に生息するウシガエルとは

活動時期が異なる可能性があることを示唆しており、水温の低下が水辺でのウシガエルの捕食行動を制限した可能性が考えられる。

過去の多くの研究にてウシガエルは昆虫類を多く捕食し(例えば、Werner et al. 1995 ; Hirai 2004 ; Laufer 2004 ; Barrasso et al. 2009 ; Hothem et al. 2009 ; Silva et al. 2009 など)、緯度や季節性、サンプルサイズの差に関わらず基本的に昆虫を主な餌資源としていることが示唆されている (Jancowski and Orchard 2013)。本研究においてもウシガエルの最も重要な餌動物は昆虫類であることが判明し、北海道のように寒冷な地域であっても既存研究と同様の結果を得た。

またウシガエルは在来のカエル類を捕食し (Lawler et al. 1999 ; Cook and Jennings 2001 ; Cook 2002 ; Doubledee et al. 2003 ; Pearl et al. 2004 ; Santos-Barrera et al. 2009)、小さなカエル類に負の影響を与えることが知られている (Christiansen 2001)。日本国内でもウシガエルが定着した池で在来のモリアオガエルが見られなくなった例や (本郷 1996)、ウシガエルの増加とともに他のカエルがほとんど見られなくなったという事例がある (Ota 1999)。しかし本研究ではウシガエルは同種の他に外来のアズマヒキガエルを捕食していた例が 1 個体あるだけで、在来のエゾアカガエルやニホンアマガエルは捕食していなかった。ウシガエルと在来カエルとの間に

季節的な生息域の差異がある場合にはウシガエルは在来のカエルを捕食していない傾向がある (Govindarajulu 2004)。在来のエゾアカガエルは融雪直後に繁殖期を迎え湿地や沼などの止水を利用するが、非繁殖期には沢沿いの湿地などに生息するため (前田・松井 2003)、ウシガエルと生息環境が重複する可能性は低い。また在来のニホンアマガエルは樹上性であり (前田・松井 2003)、ウシガエルとは生息環境が異なる。よって本研究結果も Govindarajulu (2004) と同様、ウシガエルと在来カエルの季節的な生息域の差異により在来カエルを捕食していなかったと考えられる。しかし大沼において、ニホンアマガエルは調査期間中もウシガエルの生息する池の付近で繁殖行動をしていたため、完全に生息環境が異なるとは言い切れない。岩手県における事例では、捕獲されたウシガエルの 3 分の 1 の個体が在来のツチガエルを捕食していたが、外来のコイが生息するため池ではコイによるウシガエルの幼生への捕食圧によってウシガエルが少なくなり、ツチガエルへの捕食圧が軽減されたことを明らかにしている (Atobe et al. 2014)。大沼においても外来魚が多数生息していることから、外来魚がウシガエルの幼生を捕食し抑制することで在来のニホンアマガエルへの捕食圧が軽減されていた可能性がある。

II -6. 小括

本章では、外来カエルの捕食影響と食性把握への IRI%の有用性について議論するため、F%、N%、V%の3つの項目と IRI%を算出し比較した。IRI%により、餌動物の出現頻度による変化やカエルの個体差による変化、餌動物の個体差による変化の全てを統合した結果が算出されることから、全体的な食性傾向を読み取ることが可能となった。また、餌動物を生息環境別に分類し月ごとに IRI%を算出した結果では重要度の高い餌動物の特徴が明らかとなり、捕食圧を受けている時期も明白となった。よって IRI%は外来カエルの捕食傾向の把握に非常に有用である。

本章によりウシガエルは北海道において陸生生物を多く捕食している傾向があり、主に昆虫類を主な餌動物としていることが明らかとなった。また北海道において希少な昆虫類を捕食していることも判明した。よって北海道に生息するウシガエルによる捕食影響は、水生生物ではなく陸生生物、特に地表性の昆虫類への影響が大きい。しかしウシガエルは北海道に導入後、半世紀以上が経っているにも関わらず分布が広がっていないことから、捕食影響は定着した一部の地域でのみ懸念される事項であると考えられる。

希少種を捕食していた一方で、アズマヒキガエルやモツゴなど数種の外来種も捕食していることが明らかとなった。関東のため池に

において、外来種のおオクチバス *Micropterus salmoides* を駆除したところおオクチバスが捕食していたアメリカザリガニが急増し、在来の水草やトンボ類の個体数が減少したという報告がある (Maazono and Miyashita 2004)。この事例より、外来種が複数種いるような環境では防除の優先順位を考える必要がある。よって今後、北海道においてウシガエルの防除を実行するには、まず他の外来種との捕食 - 被食関係や相互作用の有無について明らかにする必要がある。

第Ⅲ章 国内由来の外来カエルによる在来種への捕食影響と食性

Ⅲ-1. 序文

外来種は意図的、非意図的に自然分布域外に導入された生物をいい、その起源によって国外外来種と国内外来種に分けられる（村上 2002）。北海道の外来種リストである北海道ブルーリストでは哺乳類、鳥類、爬虫類、両生類、魚類、昆虫類、昆虫以外の無脊椎動物、植物の分類群全体で 820 種記載されている外来種のうち国外外来種が 82%、国内外来種が 15%、不明が 3%となっている。国外外来種の割合はどの分類群でも圧倒的に多いが、爬虫両生類に限っては国内外来種が非常に多いことが特徴である（戸田・吉田 2005）。北海道ブルーリストにおいても 29 種の外来爬虫両生類のうち、国外外来種はわずか 17%であり国内外来種が 83%となっている。特にカエル類は、国内外来種が非常に多い（表 6）。国内ではアオガエル科のモリアオガエル *Rhacophorus arboreus*、アカガエル科のヌマガエル *Fejervarya kawamurai*、サキシマヌマガエル *F. sakishimensis*、ニホンアカガエル *R. japonica*、トノサマガエル、トウキョウダルマガエル、ツチガエル、アマガエル科のニホンアマガエル、ヒキガエル科のミヤコヒキガエル *B. gargarizans miyakonis*、アズマヒキガエル、ニホンヒキガエル *B. japonicus japonicus*、ヒメアマガエル科のヒメアマガエル *Microhyla okinavensis* の国内外来カエルの存在が確認さ

れている（例えば、東京電力株式会社・東電設計株式会社 1994；生物多様性センター 2001；松尾 2005；前之園・戸田 2007；徳田 2011；小巻 2012）。しかしこれらの国内外来カエルに関しては、在来カエルとの関係を調査した事例はわずかにあるだけで（例えば、三谷ほか 2009）、初記録や分布に関する報告が主である（例えば、長谷井 2001；富樫ほか 2004；松尾 2005；小賀野ほか 2005；平井 2006）。

北海道にはアズマヒキガエル、トノサマガエル、トウキョウダルマガエル、ツチガエルといった4種の国内外来カエルの定着が確認されている（斎藤 2002；更科ほか 2011）。これら国内外来カエルの発見以降、主に分布に関する調査が行われてきたが（例えば、斎藤ほか 1998；斎藤・八谷 2002）、在来種への影響などについては調査事例がなく、外来カエルが在来種に最も影響を与えると考えられる捕食影響については不明であった。

一般的に国内外来種による生態系への影響については、国外外来種と比較しても極めて情報が少ない。カエル類においても同様で、同じ外来カエルでも国外由来で特定外来生物に指定されているウシガエルと比べると国内外来カエルによる生態系影響に関しては情報量に大きく差がある。そのため、これまでに調査研究事例がないことから情報が不足しており、具体的な対策にまでは至らなかった。

そこで本章では、北海道に定着したアズマヒキガエル、トノサマガエル、トウキョウダルマガエル、ツチガエルの国内由来の外来カエルについて食性の傾向を把握し、国内外来カエルが北海道の在来種に与える捕食影響について明確にする。

Ⅲ-2. 国内外来種アズマヒキガエルの食性

アズマヒキガエルは、近畿から山陰までの海岸から 2,500m の高山まで様々な環境に生息する（前田・松井 2003）。北海道における初確認は 1912 年の函館市で、旭川市では 1996 年に産卵が確認されており、旭川市に定着した個体群は出稼ぎ労働者が本州から帰省した際に持ち帰ったものといわれている（斎藤 2004）。当初は北海道の固有亜種エゾヒキガエル *B. vulgaris hokkaidoensis* とされていたが、遺伝解析により外来のアズマヒキガエルであることが判明している（斎藤 2002）。ヒキガエル類は特にアリを捕食する *ant specialists* とされ（Toft 1980）、活発な餌探索者である（Toft 1980, 1981）。実際に京都で実施されたアズマヒキガエルの食性研究では、アリ類を大量に捕食することが報告されている（Hirai and Matsui 2000）。他にオサムシ類などの地表性昆虫やサワガニ類なども捕食する（前田・松井 2003）。

Ⅲ-2-1. 対象地

アズマヒキガエルは、旭川市の神居古潭地区（北緯：43度43分50.991秒、東経：142度12分2.756秒）と深川市音江町（北緯：43度40分18.44秒、東経：142度2分13.975秒）にて捕獲を実施した（図6-a、b）。神居古潭地区では、1996年にアズマヒキガエルの卵塊や幼生が確認されており（斎藤ほか1996）、定着が確認されている。深川市は北海道全体の水稻作付面積のおよそ半分を有する空知管内に位置し、神居古潭地区から直線距離にして約5kmにある。深川市内では、1994年にアズマヒキガエルが捕獲されている（斎藤ほか1996）。深川市音江町での捕獲は、道央自動車道を挟む山林にて農業を営む農家の敷地周辺にて実施した。

Ⅲ-2-2. 材料と方法

2011年と2012年の5月から10月の間に、夜間カエルを素手にて捕獲した。捕獲した個体はノギスにより体長と口径を計測し、体サイズと性的二型を参考に性判別した。強制嘔吐法により胃内容物を採取し、胃内容物は70%のエタノール溶液で保存した。

合計266個体のアズマヒキガエルを捕獲し、そのうち空胃7個体を除く259個体（メス67個体、オス76個体、亜成体116個体）の胃内容物を採取した。

Ⅲ-2-3. 結果

259 個体分の胃内容から 7,209 個体の餌動物を検出した。胃内容が得られた個体の平均体長は 58.2 ± 1.2 mm(オス 74.7 ± 1.2 mm、メス 68.9 ± 1.7 mm、亜成体 41.3 ± 1.1 mm) であった。カエルの胃内容から得られた餌動物の平均個体数は 25.1 ± 1.6 (オス 22.4 ± 3.6 、メス 21.2 ± 2.3 、亜成体 29.1 ± 2.3)、胃内容中の餌動物の平均体積は $1,045.6 \pm 68.4$ mm³(オス $1,598.0 \pm 149.2$ mm³、メス $1,323.7 \pm 143.3$ mm³、亜成体 523.2 ± 50.9 mm³) であった。

アズマヒキガエルの胃内容から得られた餌動物の構成を表 7 に示す。最も高い IRI%を示したのは、成体、亜成体ともに昆虫綱(オス : 98.2%、メス : 97.8%。亜成体 : 98.7%) であり、いずれも 95% 以上の極めて高い値を示した。貧毛綱は亜成体からは検出されず、また両生綱はオスと亜成体からは検出されなかった。

最も IRI%の高かった昆虫綱について目レベルまで求めたものを表 8 に示す。昆虫綱の中で最も IRI%が高かったのは亜成体のアリ類で 65.7%を占めたが、メスでは 20.5%程度であった。

餌動物を 5 月から 10 月の捕獲月ごとに水生、地表性、飛翔性生物に分類した結果を図 7 に示す。5 月、7 月には水生生物が検出されず、10 月には地表性生物しか検出されないなど月によって変動が大きくみられた。さらに地表性生物、水生生物、飛翔性生物のそれ

それぞれについて月別の IRI%を図 8～10 に示す。水生生物は 5 月、7 月、10 月には検出されなかった（図 8）。また飛翔性生物については、コウチュウ類が 6 月から 8 月の多くを占める結果となり、ハチ類は 5 月、カメムシ類は 9 月に多く捕食される傾向にあった（図 9）。地表性生物ではアリ類が 6 月から 9 月にかけて最も高い値を占めていた（図 10）。地表性のコウチュウ類は 5 月に最も IRI%が高く地表性生物の主な餌動物を占めていたが 10 月には検出されなかった。10 月にはミミズ類の割合が高くなっており、月毎に捕食の傾向が異なる特徴がみられた。

アズマヒキガエルの胃内容物から検出された餌動物を種名まで同定した結果 85 種が判明し（附表 2「国内外来種アズマヒキガエルが捕食していた生物の一覧。」）、環境省の第 4 次レッドリストで準絶滅危惧に指定されているサッポロマイマイ *Euhadra brandtii sapporo*、北海道レッドリストで希少種に指定されているクロルリハムシ *Chrysolina yezoensis* を捕食していた。また胃内消化が進み種は不明であったが、カエル類も捕食していた。

Ⅲ-3. 国内外来種トノサマガエルの食性

トノサマガエルは仙台平野から関東平野を除く本州、四国、九州に広く自然分布し、水田と密接に結びついた生活史をもっている（前

田・松井 2003)。トノサマガエルは 1989 年に初めて北海道北広島市で生息が確認されており（竹中 1997）、高校の動物実験用に導入されたといわれている（斎藤 2004）。一方で、IUCN と環境省の第 4 次レッドリストでは準絶滅危惧種に指定されており、国内の在来地域では九州を中心に 24 の都府県でレッドリストに挙げられている希少種である。比較的大きな動物も捕食し、あらゆる昆虫類や同種、他種のカエルなども捕食する（前田・松井 2003）。

Ⅲ-3-1. 対象地

トノサマガエルは、南幌町の水田地帯の一部（北緯：43 度 2 分 20.609 秒、東経：141 度 35 分 36.031 秒）と札幌市の平岡公園（北緯：43 度 0 分 23.643 秒、東経：141 度 27 分 50.845 秒）にて捕獲を実施した（図 6-c、d）。南幌町は夕張川、千歳川に囲まれた総面積 8,149ha の町である。総面積のおよそ 70%が耕地であり、そのうち 30%が水田となっている（南幌町 2011）。岩見沢市以外にも北広島市、長沼市などと隣接しており、周辺一帯は大規模な水田地帯となっている。南幌町にトノサマガエルが生息するようになった年代は不明であるが、少なくとも 1989 年には隣接する北広島市での生息が確認されている（竹中 1997）。南幌町での捕獲は、千歳川付近の水田の草の茂った水路周辺にて実施した。札幌市清田区に位置す

る平岡公園では、人工湿地が造成された 2000 年より以前からトノサマガエルの生息が確認されている。平岡公園での捕獲は人工湿地とその周辺にて実施した。

Ⅲ-3-2. 材料と方法

2008 年、2010 年から 2012 年、2014 年の 5 月から 9 月の間に、夜間カエルを捕獲した。捕獲した個体はノギスにより体長と口径を計測し、体サイズと性的二型を参考に性判別した。強制嘔吐法により胃内容物を採取し、胃内容物は 70%のエタノール溶液で保存した。

合計 1,050 個体のトノサマガエルを捕獲し、そのうち空胃 351 個体を除く 699 個体（メス 162 個体、オス 271 個体、成体性別不明 19 個体、亜成体 308 個体）の胃内容物を採取した。

Ⅲ-3-3. 結果

699 個体分の胃内容から、合計 4,999 個体の餌動物を検出した。胃内容が得られた個体の平均体長は、 56.0 ± 0.7 mm（オス 66.5 ± 0.7 mm、メス 70.8 ± 0.9 mm、亜成体 37.2 ± 0.5 mm）であった。カエルの胃内容から得られた餌動物の平均個体数は 9.7 ± 0.4 （オス 6.5 ± 0.5 、メス 10.9 ± 1.0 、亜成体 10.3 ± 0.6 ）、胃内容中の餌動物の平均体積は $1,039.5 \pm 52.1$ mm³（オス 854.9 ± 81.5 mm³、メ

ス $1,874.0 \pm 120.2 \text{ mm}^3$ 、亜成体 $476.2 \pm 33.5 \text{ mm}^3$) であった。

トノサマガエルの胃内容から得られた餌動物の構成を表 9 に示す。成体、亜成体ともに昆虫綱で最も高い IRI%を示した(オス:93.3%、メス:93.0%。亜成体:90.7%)。

IRI%の多くを占めた昆虫綱を目レベルまで求めたものを表 10 に示す。最も IRI%が高かったのは成体が捕食していたコウチュウ目(オス:46.7%、メス:46.2%)であった。亜成体において IRI%が高かったのはカメムシ目で 39.2%であった。

餌動物を 5 月から 9 月の捕獲月ごとに水生、地表性、飛翔性生物に分類した結果を図 11 に示す。水生生物は 7 月、飛翔性生物は 9 月に増加傾向があるが、地表性生物は月を通してほぼ一定であり、月ごとの変動は少なく、幅広い生物を捕食している傾向があることがわかった。さらに地表性生物、水生生物、飛翔性生物のそれぞれについて月別の IRI%を図 12~14 に示す。水生生物では、5 月から 8 月までの IRI%のほとんどをカメムシ類が占めていた(図 12)。6 月には貝類、9 月には昆虫類幼虫が高かった。また飛翔性生物については、8 月、9 月になるにつれてカメムシ類の値が高くなり、一方でコウチュウ類の IRI%は徐々に減少していった(図 13)。地表性生物では昆虫類幼虫が 5 月から 9 月まで比較的高い値を占めていた(図 14)。6 月には地表性のコウチュウ類が高い値を占め、9 月には

クモ類が高かった。

トノサマガエルの胃内容から検出された餌動物からは 146 種の動物が判明し（附表 3「国内外来種トノサマガエルが捕食していた生物の一覧。」）、環境省の第 4 次レッドリストで準絶滅危惧に指定されているサッポロマイマイ、準絶滅危惧に指定されているモノアラガイ *Radix auricularia japonica*、キベリクロヒメゲンゴロウ *Ilybius apicalis*、絶滅危惧Ⅱ類に指定されているゲンゴロウ *Cybister japonicus*、北海道レッドリストで希少種に指定されているオオコオイムシを捕食していた。なお水生生物において、5 月から 8 月までのほとんどを占めていたカメムシ類のほとんどがオオコオイムシであり、卵を背負ったオスの捕食もよくみられた。希少種が検出されたのは、平岡公園の人工湿地で捕獲したトノサマガエルの胃内容であった。また胃内容から検出されたカエル類は、エゾアカガエルとニホンアマガエルであった。

Ⅲ-4. 国内外来種トウキョウダルマガエルの食性

トウキョウダルマガエルは仙台平野、関東平野、新潟県、長野県の平地の水辺に生息する（前田・松井 2003）。トノサマガエルと同様に環境省のレッドリストでは準絶滅危惧種に指定されており、関東圏を中心に 9 つの都県でレッドリストに挙げられている。あらゆ

る昆虫類や貝類、カエルなどを捕食することが知られている。北海道においては分布に関する研究のみで（斎藤ほか 1998；斎藤・八谷 2002）、生態系への影響は明らかではない。トウキョウダルマガエルは 1997 年に初めて岩見沢市にて生息が確認され（斎藤ほか 1998）、導入経路は動物実験用とされる（斎藤 2004）。

Ⅲ-4-1. 対象地

トウキョウダルマガエルは、岩見沢市の水田（北緯：43 度 9 分 19.774 秒、東経：141 度 42 分 25.443 秒）にて捕獲を実施した（図 6-e）。岩見沢市は空知管内に位置する総面積 48,110ha の市である。市の東には夕張山地、西には石狩川流域の低地帯が広がっており、耕地面積のおよそ 40%を水稻が占め、北海道で最大の作付面積と収穫量を誇る。岩見沢市では 1990 年に初めてトウキョウダルマガエルが捕獲されたことから、導入年はそれ以前と推測される（斎藤 2002）。捕獲はトウキョウダルマガエルの生息が多く確認されている草の茂った水田の水路周辺にて実施した。

Ⅲ-4-2. 材料と方法

2010 年から 2012 年の 6 月から 9 月の間に、夜間カエルを捕獲した。捕獲した個体はノギスにより体長と口径を計測し、体サイズと

性的二型を参考に性判別した。強制嘔吐法により胃内容物を採取し、胃内容物は70%のエタノール溶液で保存した。

合計353個体のトウキョウダルマガエルを捕獲し、そのうち空胃28個体を除く325個体（メス87個体、オス61個体、亜成体177個体）の胃内容物を採取した。

Ⅲ-4-3. 結果

325個体分の胃内容から、合計2,197個体の餌動物を検出した。胃内容が得られた個体の平均体長は 44.7 ± 0.5 mm（オス 51.2 ± 0.6 mm、メス 54.1 ± 0.7 mm、亜成体 37.5 ± 0.4 mm）であった。カエルの胃内容から得られた餌動物の平均個体数は 7.7 ± 0.48 （オス 8.3 ± 0.9 、メス 6.9 ± 0.7 、亜成体 7.8 ± 0.5 ）、胃内容中の餌動物の平均体積は 450.0 ± 31.5 mm³（オス 682.2 ± 83.4 mm³、メス 600.9 ± 70.3 mm³、亜成体 299.2 ± 32.7 mm³）であった。

トウキョウダルマガエルの胃内容から得られた餌動物の構成を表11に示す。成体、亜成体ともに昆虫綱で最も高いIRI%を示した（オス：87.5%、メス：94.0%、亜成体：93.8%）。

IRI%の多くを占めた昆虫綱を目レベルまで求めたものを表12に示す。最もIRI%が高かったのは成体、亜成体ともに昆虫類幼虫であった。次いで高い値を示したのはコウチュウ目であった（オス：

36.6%、メス：25.7%、亜成体：17.4%)。

餌動物を6月から9月の捕獲月ごとに水生、地表性、飛翔性生物に分類した結果を図15に示す(8月はデータが欠損している)。6月に地表性生物のIRI%が最も大きいのが9月にかけて減少し、一方で飛翔性生物が増えている傾向が見られた。

さらに地表性生物、水生生物、飛翔性生物のそれぞれについて月別のIRI%を図16～18に示す。水生生物では6月にカメムシ類、7月には昆虫類幼虫、9月にはコウチュウ類が多く、月による変動がみられた(図16)。飛翔性生物では、6月から9月にかけてハエ類が最も多くを占めた(図17)。地表性生物では6月には昆虫類幼虫、9月にはクモ類が非常に大きな割合を占めた(図18)。

トウキョウダルマガエルの胃内容物から検出された餌動物を種名まで同定した結果34種の動物が判明した(附表4「国内外来種トウキョウダルマガエルが捕食していた生物の一覧。」)。北海道ブルーリストに記載されているサカマキガイ *Physa acuta*、セイヨウオオマルハナバチ *Bombus terrestris* の2種の外来種を捕食していた。

またトウキョウダルマガエルはカエル類の成体とオタマジャクシを捕食していたが、胃内消化が進んでいたため種は判別できなかった。

Ⅲ-5. 国内外来種ツチガエルの食性

ツチガエルは本州、四国、九州、佐渡島、隠岐、宍岐、五島列島に広く自然分布する。ハエ類、オサムシなどのコウチュウ類、チョウ類の幼虫などを捕食し（前田・松井 2003）、アリ類も大量に捕食する（Hirai and Matsui 2000）。北海道にはコイの養殖用の生簀に混入し非意図的に導入されたといわれているが（斎藤 2004）、生態に関する調査研究はなくその影響は不明である。

Ⅲ-5-1. 対象地

ツチガエルは深川市音江町（北緯：43度40分18.44秒、東経：142度2分13.975秒）、道立自然公園野幌森林公園（北緯：43度2分43.826秒、東経：141度30分28.894秒）にて捕獲を実施した（図 6-a、f）。野幌森林公園は札幌市、江別市、北広島市の3市にまたがる野幌丘陵に位置する面積 2,053ha の道立自然公園である。公園内においてツチガエルは 2000 年までは確認されておらず（村野 2000）、2002 年に初めて確認された（堀・水島 2002）。捕獲は公園内にあるため池の中で最大の瑞穂の池にて実施した。

Ⅲ-5-2. 材料と方法

2011 年から 2012 年の 5 月から 9 月の間に、夜間カエルを捕獲し

た。捕獲した個体はノギスにより体長と口径を計測し、体サイズと性的二型を参考に性判別した。強制嘔吐法により胃内容物を採取し、胃内容物は 70%のエタノール溶液で保存した。

合計 236 個体のツチガエルを捕獲し、そのうち空胃 42 個体を除く 194 個体（メス 77 個体、オス 58 個体、亜成体 59 個体）の胃内容物を採取した。

Ⅲ-5-3. 結果

194 個体分の胃内容から、合計 2,249 個体の餌動物を検出した。胃内容が得られた個体の平均体長は 43.1 ± 0.7 mm（オス 46.9 ± 0.7 mm、メス 48.3 ± 0.8 mm、亜成体 32.4 ± 0.7 mm）であった。カエルの胃内容から得られた餌動物の平均個体数は 12.1 ± 1.5 （オス 13.9 ± 2.5 、メス 9.7 ± 1.4 、亜成体 13.7 ± 3.9 ）、胃内容中の餌動物の平均体積は 320.0 ± 24.8 mm³（オス 344.6 ± 46.0 mm³、メス 370.8 ± 45.0 mm³、亜成体 165.6 ± 26.5 mm³）であった。

ツチガエルの胃内容から得られた餌動物の構成を表 13 に示す。最も高い IRI%を示したのは昆虫綱であり、オスで 94.0%、メスで 84.8%、亜成体で 96.2%を示した。また IRI%の多くを占めた昆虫綱を目レベルまで求めたものを表 14 に示す。最も高い値を示したのは成体が捕食していたアリ類であった（オス：65.8%、メス：62.5%）。

蛭成体では昆虫類幼虫の 38.6%が最も IRI%が高かった。

餌動物を 5 月から 9 月の捕獲月ごとに水生、地表性、飛翔性生物に分類した結果を図 19 に示す。5 月、6 月には水生生物が検出されず、陸生生物を多く捕食しており、特に地表性生物を捕食している傾向があることがわかった。

また地表性生物、水生生物、飛翔性生物のそれぞれについて月別の IRI%を図 20～22 に示す。水生生物は 5 月、6 月には検出されなかったが、7 月から 8 月にカメムシ類、9 月には昆虫類幼虫を捕食していた（図 20）。また飛翔性生物では、6 月に特にハチ類が多くを占めるほか、ハエ類とカメムシ類が 5 月、7 月、9 月に高い値を占めた（図 21）。ハチ類のほとんどは、地面に営巣するクロスズメバチの一種であった。また 7 月から 8 月にはコウチュウ類、8 月にはチョウ類の値が高かった。地表性生物においては 6 月から 9 月にかけてアリ類がほとんどを占めていた（図 22）。昆虫類幼虫は 5 月から 6 月にかけて多いが 9 月にかけて少なくなり、クモ類は 5 月に多くを占めた。

ツチガエルの胃内容物から検出された餌動物を種名まで同定した結果 46 種の動物が判明し（附表 5「国内外来種ツチガエルが捕食していた生物の一覧。」）、環境省の第 4 次レッドリスト記載種のサッポロマイマイ、北海道レッドリスト記載種であるジャコウカミキリ

Aromia moschata orientalis が捕食されていた。

Ⅲ-6. 考察

国内外来カエル 4 種の胃内容から得られた餌動物の平均個体数を比較すると、圧倒的にアズマヒキガエルが多く個体数を捕食しており、次いでツチガエルが多く捕食していることが判明した。餌動物を捕獲月ごとに地表性生物、水生生物、飛翔性生物に分類し IRI% を算出した結果では、アズマヒキガエルとツチガエルは陸生生物、特に地表性生物を非常に高い割合で捕食しており、トノサマガエルは幅広い生物相を捕食している傾向が示された。これらの結果から、北海道においてアズマヒキガエルとツチガエルの食性は特定の生物相に非常に偏ったスペシャリスト型の食性であり、トノサマガエルは何でも捕食するジェネラリスト型の食性であることが示唆される。トウキョウダルマガエルも地表性生物を多く捕食していたが、地表性生物の月ごとの IRI% の変化では、昆虫類幼虫やクモ類を捕食している傾向があり、アズマヒキガエルやツチガエルとは異なる偏った食性となった。近縁種であり生態が類似するトノサマガエルと食性が大きく異なった理由としては、捕獲場所の偏りが考えられる。トウキョウダルマガエルは北海道において未だ一部の水田地域でしか生息が確認されておらず、本研究においては水田での捕獲個体し

かサンプルがない。一方でトノサマガエルは水田、湿地など幅広い環境ですでに生息が確認されている。よって今後、トウキョウダルマガエルがトノサマガエルのように生息域を拡大させた場合には、食性の幅が広がっていく可能性がある。なお、アズマヒキガエルとツチガエルで水生生物の月ごとの IRI%の結果が 0%か 100%のどちらかになった理由としては、水生生物を捕食していたカエル、捕食されていた水生生物の両方のサンプル数が非常に少なかったことが原因と考えられる。

既存の研究では、アズマヒキガエルは在来の生息地において地表性昆虫類、特にアリ類を大量に捕食することがわかっており (Hirai and Matsui 2000)、またツチガエルは他のアカガエル属のカエルと比較してアリ類への忌避性が小さい傾向があるために環境中に大量に存在するアリ類を捕食するとされている (Hirai and Matsui 2000)。本章ではアズマヒキガエルとツチガエルは地表性生物を非常に高い割合で捕食しており、特にアリ類については月を通して長期間、重要な餌として捕食していることが判明した。アズマヒキガエルとツチガエルの胃内容物から大量に検出したアリ類について種まで同定し IRI%を算出したが、特別な相違点は得られなかった。ただし、アズマヒキガエルの胃内容物から検出されたアリ類には翅がついたままの羽アリが多数見られたが、ツチガエルの胃内容から

は羽アリはほとんど検出されなかった。羽アリの翅は結婚飛行後に着地するとすぐに抜け落ちることから（志村 2003）、北海道のアズマヒキガエルは巣から出てくるアリ類を直接捕食していると考えられる。ヒキガエル類は特にアリを捕食する *ant specialists* と言われる活発な餌探索者であり（Toft 1980）、北海道ではアズマヒキガエルはツチガエルよりも活発に餌動物を捕食することが判明した。

本章にてアズマヒキガエル、トノサマガエル、ツチガエルは北海道において絶滅危惧Ⅱ類を含む希少な生物を捕食していたことが判明した。トウキョウダルマガエルが希少種を捕食していなかった理由としては、トウキョウダルマガエルを捕獲した水田環境に希少種が生息していなかったことが考えられる。トウキョウダルマガエルも希少種の生息する湿地や地域に分布を拡大した場合には、希少種を捕食する危険性は高い。特に、トノサマガエルが月を通して捕食し続けていた水生カメムシのほとんどは希少なオオコオイムシであり、捕食による影響は大きい。

Ⅲ-7. 小括

本研究により、IRI%を用いて生物相への捕食傾向を月ごとに把握することで、国内外来カエルによる捕食圧が一時的なものなのか、もしくは捕食し続けられる傾向にあるのかが判明し、国内外来カエ

ルが北海道の在来種に与える捕食影響について明らかにすることができた。

国内外来カエルが北海道において在来種に及ぼす捕食による影響は、特定の生物相への過剰な捕食圧、希少種の捕食の2つが挙げられる。本研究結果より、北海道においてトノサマガエルは何でも捕食するジェネラリスト型の食性であることが判明した。一方で、アズマヒキガエルとツチガエルは特定の生物相に非常に偏ったスペシャリスト型の食性であることが明らかとなった。プエルトリコなどからハワイ諸島に持ち込まれたコキーコヤスガエル *Eleutherodactylus coqui* は、一晩で 114,000 匹/ha もの餌動物を捕食すると算定されており (Stewart and Woolbright 1996)、過剰な捕食圧による在来生態系への影響が懸念されている。本研究では捕食圧を概算できなかったが、北海道においても、スペシャリスト型の食性であるアズマヒキガエルとツチガエルが生息するような環境では地表性生物、特に地表徘徊性の昆虫類への影響が懸念される。土壌性のコウチュウ類は捕食者、腐食者、植食者、菌食者などさまざまな栄養段階の種を含むことから、生態系における役割は重要である (澤田ほか 1999)。アズマヒキガエルやツチガエルによる地表性生物への著しい捕食圧は、北海道本来の生態系ピラミッドを下層から崩し変化させる可能性がある。

希少種を捕食していたこと、そして希少種を捕食する可能性が高いことから、希少種が生息する地域への外来カエルの侵入を防ぐ必要がある。捕食されていた希少種の中でも特に水生昆虫類は多く捕食されている傾向があった。トノサマガエル、アズマヒキガエルは近年分布を拡大しており（徳田 2010, 2014; Takai 2011; 斎藤ほか 2014）、特に希少な水生昆虫類を多く捕食していたトノサマガエルの分布拡大は希少種に大きな捕食影響を与える危険性があり、早急な対応が求められる。

総括

本研究では、食性の特徴に基づいて外来カエルが在来種に及ぼす危険性について明らかにし、北海道における国内外来種対策に貢献することを目的として、北海道に生息する外来カエルを対象に胃内容物分析による食性調査を実施し、情報を集約するとともに直接捕食による在来種への影響把握を実施した。その手法として、第 I 章では、従来の食性評価の方法における課題を整理し、Pinkas et al. (1971) が提唱した胃重要度指数 (Index of relative importance : IRI) を用いる理由を明確化した上で、IRI を用いた外来カエルの食性把握と影響評価方法について提案した。IRI は 1971 年に Pinkas et al. (1971) によって提唱されて以降、動物の胃内容物の偏りを表す指数として使われてきたが (Hart et al. 2003)、その多くが魚類の食性に関する研究であり他の生物種にはあまり浸透していなかった (Hart et al. 2002)。餌動物の V%、N% を使用すると餌動物のサイズにより変動する体積の値や餌動物の個体数について考慮する必要があった。しかし IRI を割合に変換した IRI% (López et al. 2007) では、F%、N%、V% それぞれの餌動物やカエルの個体に関わる変化を統合した結果が算出され、相対的に餌動物の割合を算出できる。よって第 II 章では、ウシガエルの捕食影響の把握に IRI% を利用することで全体の食性傾向を読み取ることが可能となった。また IRI%

を用いた結果、重要度の高い餌動物の特徴が明らかとなり、ウシガエルが北海道において陸生生物、特に地表性の生物への捕食傾向が大きいことが判明した。また陸生生物と水生生物の相対的な割合の大きさを比較することで、北海道においてウシガエルが水生生物を捕食する割合が低い原因について追究することができた。さらに第Ⅲ章ではアズマヒキガエルやトノサマガエルのように様々な体サイズの餌動物を捕食するカエルであっても、IRI%を求めることで種間での食性傾向の差異について議論することが可能となった。またIRI%を用いて生物相への捕食傾向を月ごとに把握することで、捕食圧が一時的なものなのか、もしくは捕食し続けられる傾向にあるのかが判明し、国内外来カエルが北海道の在来種に与える捕食影響について明らかにすることができた。IRIは異なる環境間での食性比較には適さないとされるが(Hart et al. 2002)、外来種には早期対策が重要であり、侵入後にまず捕食影響について傾向を調査する際にはIRIをIRI%に変換した上で食性傾向の把握に採用することは有効である。

本研究では、在来種への影響が不明であった国内外来カエルのアズマヒキガエル、トウキョウダルマガエル、トノサマガエル、ツチガエルについて総個体数1,500個体近くの胃内容を調査し食性と捕食影響について明らかにし、国内外来カエルが北海道において非常

に侵略性が高い可能性を示した。外来カエルの食性は在来地域での研究と比較すると地域差や共通点があり、特に国内外来カエルでは共通点が多くあったことが特徴の一つであるといえる。この結果は、他地域に生息する国内外来カエルについても応用でき、また生物の基礎情報として多岐にわたる分野への応用が期待できることから、今後、他地域での国内外来カエルの対策に役立つ情報の有用性を持つ研究であると位置づけられる。

北海道では2015年（平成27年）12月18日に北海道生物の多様性の保全等に関する条例に基づき12種の外来種を指定外来種として公示した。指定外来種とは、国外または国内から道内に持ち込まれた外来種のうち在来種の捕食や在来種との競合・駆逐、植生破壊による生態系基盤の損壊、交雑による遺伝的攪乱などによって北海道の生物多様性に著しい影響を及ぼすおそれのある外来種を北海道で独自指定したものである。指定外来種に指定されると適切な飼育及び販売事業者には販売時の販売説明が義務づけられ、指定外来種を野外放逐した場合には罰則が科せられる。本研究対象の外来カエルのうち、アズマヒキガエル、トウキョウダルマガエル、トノサマガエルの3種は指定外来種に指定され、本研究は外来種の生物基礎的な研究が対策に反映された先行的な事例となった。これにより意図的な外来カエルの放逐による導入を未然に防ぐことが期待される。

日本では農林水産資源への影響が大きいとされる外来種に対しては対策がなされてきたが、それ以外では生態系に影響が出てから初めて対策に乗り出すケースが多かった。特にカエルは農林水産資源への重要性が低いことから注目されづらい（戸田・吉田 2005）。さらに国内移入種に関しては、特定外来生物のように飼育や運搬等を規制するような仕組みもなかった。そのような中で、本研究では国内外来カエルの捕食影響の可能性について被害が深刻化する前に検討できた。本研究は外来種の生物基礎的な研究が対策に反映された事例として、国内外来カエルのみならず国内外来種全体の管理対策を進める上で非常に大きな成果を示すことができた。他地域では、未だ影響が明らかにされていない多くの国内外来カエルが存在する。しかし本研究の例でみるように、提示できる基礎的な情報がなければ対策を講じることはできない。そのため今後、北海道のみならず本州以南でも国内外来カエル対策を講じるためには、基礎情報となる対象種の食性傾向と捕食影響について IRI%を用いて明確化することを推奨する。ただし、新たな個体の創出を防ぐのみでは防除には至らないため、野外にすでに定着している個体を捕獲していかなければならない。効果的に個体数を減らす方法としては卵をもったメスを捕獲することが有効であるが（Thresher 2007）、北海道において外来カエルが産卵する場所の多くが水田であり、農作物を踏み

荒らさずに駆除することが難しい。国外の事例ではブラックライトや鳴き声を利用したトラッピングが有効であることが示されており（例えば、Sawyer 2006 ; Schwarzkopf and Alford 2007 ; Dawson and Ryan 2012）、今後は水田外への誘引など効果的に捕獲するための方法を早急に開発する必要がある。

また今後は、非意図的な導入を防ぐことも課題の一つである。例えば外来カエルは混入による非意図的な導入が多く、グアム島ではコキーコヤスガエルやオンシツガエル *E. planirostris* といった外来カエルが園芸植物に紛れ込んで侵入したという例がある（Christy et al. 2007）。国内でも外来のシロアゴガエルが資材への混入によって沖縄などに侵入した例がある（Ota 1999）。本研究中、2015年6月に恵庭市において下見を行った際には、新たに北海道外から搬入した資材や植栽プランターなどに混入し侵入したと疑われる外来のシュレーゲルアオガエル *R. schlegelii* を捕獲している。北海道には全国の約86%もの湿地面積が現存しており、さらに低地帯には見渡す限り水田という地域もあり、カエルの生息適地となり得る陸水環境が多く揃っていることから外来カエルの侵入、定着が懸念される地域も多い。よって今後は外来カエルの非意図的な導入に対しても警戒が必要である。

本研究の調査対象種であった国内外来カエルのうちツチガエルだ

けは十分なデータがあるにもかかわらず指定外来種に指定されなかった。その理由としては、分布域が広く散在していることから在来種か外来種かについての議論が行われてきたことが原因である（例えば、出羽ほか 1997；斎藤・有田 1997）。斎藤（2002）ではその後の状況証拠や聞き取り調査などによりツチガエルは外来種であると結論づけているが、未だにそれを決定づける証拠がない。よってツチガエルについては、遺伝子解析などを実施し北海道の在来種であるのか真偽を明らかにする必要がある。

謝辞

本研究は筆者が酪農学園大学大学院 酪農学研究科 食生産利用科学専攻 博士課程に在籍中の研究成果をまとめたものである。同専攻の吉田剛司教授には指導教員として本研究の実施の機会を与えて戴き、その遂行にあたって終始ご指導戴いた。また同専攻の山舗直子教授並びに中谷暢丈准教授には、副査としてご助言を戴くとともに本研究の細部に至るまでご指導戴いた。(一財)自然環境研究センターの戸田光彦氏には、外来カエルの調査研究に関して有益なご指摘を戴き、また副査としてご助言を戴いた。ここに深謝の意を表する。

また本研究を進めるにあたり (公財) 札幌市公園緑化協会の澤田

拓矢氏、伊藤志織氏、市民活動団体の平岡どんぐりの森の皆様、札幌市立大学の矢部和夫教授、環境省 自然保護監視員の金澤晋一氏、（一財）自然公園財団大沼支部の皆様、大沼漁業組合、酪農学園大学大学院の水野直治特任教授、北海道 環境生活部環境局 自然環境課、北海道渡島総合振興局 保健環境部 環境生活課の皆様には現地調査に関して多大なご協力を戴いた。酪農学園大学獣医学群の浅川満彦教授にはカエルの寄生虫に関してご教授戴き、東海大学の高井孝太郎氏にはトノサマガエルに関する学術的なご助言を戴いた。

Kon Photography & Research の桑原禎知氏、（株）野生生物総合研究所の安細元啓氏にはカエルの胃内容から検出された餌動物の同定についてご教授戴いた。酪農学園大学 野生動物保護管理学研究室 学生諸氏には捕獲調査の際に多大なご協力を戴いた。ここに感謝の意を表す。

なお本研究は、外来生物法に基づき北海道地方環境事務所よりウシガエルの飼育許可を受け実施した（許可番号：12000077）。また札幌市環境局みどりの推進部、北海道内水面漁業調整規則第 26 条第 1 項第 8 号、河川法第 24・26 条の許可のもと、捕獲調査を実施した。

ABSTRACT

Only two native frogs, *Hyla japonica* and *Rana pirica* are inhabiting Hokkaido, the northernmost island of Japan. Five species of non-native frogs, *Lithobates catesbeianus*, *Bufo japonicus formosus*, *Pelophylax nigromaculatus*, *P. porosus porosus* and *Glandirana rugosa* have established their population in the ecosystems of Hokkaido. Excluding *L. catesbeianus*, all other four non-native frogs are native to Honshu Island. One of the most significant impacts by invasive frogs on the ecosystem is known to be the predation impacts. First, this study assessed the effects of predation by *L. catesbeianus* by examining frog's diet composition based on an index with broad utility in studies of the index of relative importance (IRI). In this study, the stomach content of *L. catesbeianus* was estimated with percentage of IRI (IRI%). This index combines 3 measures of dietary importance, percentage of occurrence, total prey numbers, and total prey volume. This index is proposed as a standardized measure in dietary analysis of invasive frogs in the first chapter.

In second, the study examined the stomach contents of *L.*

catesbeianus in Onuma Quasi-National Park in south Hokkaido. This study successfully collected *L. catesbeianus* in summers of 2012, 2013, and 2014, and analyzed 469 stomach contents. Based on IRI% calculation, the study concluded that *L. catesbeianus* mainly preyed on terrestrial invertebrates including ground beetles, spiders, centipedes, sow bugs and grasshoppers. *L. catesbeianus* also showed cannibalistic behavior in the study area.

Thirdly, the study assessed predation impacts of four non-native frogs in Hokkaido by examining IRI%. Despite low predation impacts on ground insects and spiders in their native ranges, *B. japonicus formosus* and *G. rugosa* preyed strongly on ground insects in Hokkaido. On the other hand, *P. nigromaculatus*, *P. porosus porosus* preyed on a variety of insects including Odonata and Hemiptera. This study also indicated these non-native frogs preyed on threatened and endangered species.

The high predation pressures caused by these non-native frogs may cause serious ecological damages to Hokkaido's ecosystem. The Invasive Alien Species Act only regulates the breeding,

transportation and releasing of exotic fauna and flora; however, there was nothing to regulate transportation of domestic species to other regions of Japan. This study was able to promote adequate regulations and countermeasures to prevent further expansion of native frogs into Hokkaido by supporting Hokkaido Prefectural Ordinance on biodiversity conservation.

引用文献

- Abdellaoui S, Masski H, Tai I, Labriyaj K, Hassan EH (2014)
Feeding habits of *Merluccius merluccius* L. and its variability factors in the Moroccan Atlantic Sea. *Journal of Biology and Earth Sciences* 4(1): B105-B112.
- Adams, MJ, Pearl CA, Bury RB (2003) Indirect facilitation of an anuran invasion by non-native fishes. *Ecology Letters* 6: 343-351.
- Atobe T, Osada Y, Takeda H, Kuroe M, Miyashita T (2014)
Habitat connectivity and resident shared predators determine the impact of invasive bullfrogs on native frogs in farm ponds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281(1786), 20132621.
- Barrasso DA, Cajade R, Nenda SJ, Baloriani G, Herrera R (2009)
Introduction of the American bullfrog *Lithobates catesbeianus* (Anura: Ranidae) in natural and modified environments: an increasing conservation problem in Argentina. *South American Journal of Herpetology* 4: 69-75.
- Batianoff GN, Halford DA (2002) *Coreopsis lanceolata* L. (Asteraceae): another environmental weed for Queensland and

- Australia. *Plant Protection Quarterly* 17(4):168-169.
- Beard KH (2007) Diet of the invasive frog, *Eleutherodactylus Coqui*, in Hawaii. *Copeia* 2007(2):281-291.
- Beard KH, Pitt WC (2006) Potential predators of an invasive frog (*Eleutherodactylus coqui*) in Hawaiian forests. *Journal of tropical ecology* 22(03): 345-347.
- Boelter RA, Cechin SZ (2007) Impacto da dieta de rã-touro (*Lithobates catesbeianus*-Anura, Ranidae) sobre a fauna nativa: estudo de caso na região de Agudo-RS-Brasil. *Natureza e Conservação* 5(2): 45-53.
- Boelter RA, Kaefer IL, Both C, Cechin S (2012) Invasive bullfrogs as predators in a Neotropical assemblage: What frog species do they eat?. *Animal Biology* 62(4): 397-408.
- Bomberger Brown M, Brown CR (2009) *Lithobates catesbeianus* (American bullfrog). Predation on cliff swallows. *Herpetological Review* 40: 206.
- Brito L, Aguiar F, Cascon P (2012) Diet composition and activity patterns of *Odontophrynus carvalhoi* Savage and Cei, 1965 (Anura, Cycloramphidae) from a humid tropical rainforest in northeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology*

7(1): 55-61.

Bruggers RL (1973) Food Habits of Bullfrogs in Northwest Ohio.

Ohio Journal of Science: 73(3)185-188.

Burton TM, Likens GE (1975) Energy flow and nutrient cycling in salamander populations in the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. Ecology 1068-1080.

Bury RB, Whelan JA (1984) Ecology and management of the bullfrog. U.S. Dept. of the Interior, Fish and Wildlife Service, Resource Publication 155, Washington, D.C.

Caldart VM, Iop S, Bertaso TRN, Cechin SZ (2012) Feeding Ecology of *Crossodactylus schmidtii*(Anura: Hylodidae) in Southern Brazil. Zoological Studies 51(4): 484-493.

Carpenter NM, Casazza ML, Wylie GD (2002) *Rana catesbeiana* (bullfrog) diet. Herpetological Review 33:130.

Casper GS, Hendricks R (2005) *Rana catesbeiana*. Amphibian Declines: The Conservation Status of United States Species. University of California Press, California, 540546.

Christiansen JI (2001) Non-native amphibians and reptiles in Iowa. Journal of the Iowa Academy of Science 108 (4): 210-211.

Christy MT, Savidge JA, Rodda GH (2007) Multiple pathways for

- invasion of anurans on a Pacific island. *Diversity and Distributions* 13(5): 598-607.
- Clarkson RW, Devos JC (1986) The Bullfrog, *Rana catesbeiana* Shaw, in the lower Colorado river, Arizona-California. *Journal of Herpetology* 20:42-49.
- Coco L, Borges Júnior VNT, Fusinatto LA, Kiefer MC, Oliveira JCF, Araujo PG, Costa BM, Van Sluys M, Rocha CFD (2014) Feeding habits of the leaf litter from *Haddadus binotatus* (Anura, Craugastoridae) from two Atlantic forest areas in southeastern Brazil. *An Acad Bras Cienc* 86: 239-249.
- Cook D (2002) *Rana aurora draytonii* (California Red-legged Frog) Predation, *Herpetological Review* 33(4): 303.
- Cook DG, Jennings MR (2001) *Rana aurora draytonii* (California red-legged frog). Predation. *Herpetological Review* 32:182-183.
- Courchamp F (2006) 世界の島嶼地域における侵略的外来種問題. *哺乳類科学* 46(1): 85-88.
- Dadebo E, Gebre-Mariam Z, Ahlgren G (2012) Feeding habits of the catfish *Synodontis schall* (Bloch & Schneider) (Pisces: Mochokidae) with emphasis on its scale-eating habits in Lake Chamo, Ethiopia. *Ethiopian Journal of Biological Sciences*

11(2): 117-132.

Dawson B, Ryan MJ (2012) Female preferences are not altered by early acoustic experience in the neotropical frog *Physalaemus pustulosus*. *Journal of Herpetology* 46:535-538.

Diaz de Pascual A, Guerrero C (2008) Diet composition of bullfrogs, *Rana catesbeiana* (Anura: Ranidae) introduced into the Venezuelan Andes. *Herpetological Review* 39:425-427.

Diesmos AC, Diesmos ML, Brown R (2008) Status and distribution of alien invasive frogs in the Philippines. *Journal of Environmental Science and Management* 9(2) 41-53.

Doubledee RA, Muller EB, Nisbet RM (2003) Bullfrogs, disturbance regimes, and the persistence of California red-legged frogs. *Journal of Wildlife Management* 67 (2): 424-438.

Evans M, Lampo M (1996) Diet of *Bufo marinus* in Venezuela. *Journal of Herpetology* 30(1): 73-76.

藤本泰文・星 美幸・神宮字寛 (2009) 侵入直後のオオクチバス *Micropterus salmoides* が短期間のうちに溜め池の生物群集に及ぼした影響. 伊豆沼・内沼研究報告 3: 81-90.

福山欣司・後藤康人・植田健仁 (2010) 東京都でのヌマガエルの生

- 息の確認. 爬虫両棲類学会報 2010(2) 132-133.
- 藤田宏之・三谷奈保 (2015) 対馬における国内外来種ヌマガエル・トノサマガエルの生息状況. 九州両生爬虫類研究会誌 6: 28-32.
- 船越公威・新井あいか・永里歩美・山下 啓・阿久根太一・川路貴代・岡田 茂・玉井勘次 (2012) 鹿児島市に生息するファイリマングース *Herpestes auropunctatus* の食性について. Honyurui Kagaku (Mammalian Science), 52(2), 157-165.
- Garner TWJ, Walker S, Bosch J, Hyatt AD, Cunningham AA, Fishert MC (2005) Chytrid Fungus in Europe, Emerging Infectious Diseases 11(10): 1639-1641.
- Goris RC (1967) The reptiles and amphibians of Hachijojima Island. Japanese Journal of Herpetology 2(3):25-30.
- Govindarajulu P (2004) Introduced bullfrogs (*Rana catesbeiana*) in British Columbia: impacts on native Pacific treefrogs (*Hyla regilla*) and red-legged frogs (*Rana aurora*). Ph.D. thesis. University of Victoria, Victoria. Chapter 7.
- Grant GS (1996) Prey of introduced *Bufo marinus* on American Samoa. Herpetological Review 27: 67-69.
- Hart RK, Calver MC, Dickman CR (2003) The index of relative importance: an alternative approach to reducing bias in

descriptive studies of animal diets. *Wildlife research* 29(5):
415-421.

Hart RK, Calver MC, Dickman CR (2002) The index of relative
importance: an alternative approach to reducing bias in
descriptive studies of animal diets. *Wildlife Research* 29(5):
415-421.

Hasegawa M (1999) Impacts of the introduced weasel on the
insular food webs. *Tropical Island Herpetofauna: Origin,
Current Diversity, and Conservation* 129-154.

長谷川 雅美 (1999) ウシガエルの秘められた歴史. (尾崎煙雄・長谷
川雅美 編) カエルのきもち. pp100-107. 千葉県立中央博物館,
千葉県.

長谷井稔 (2001) 群馬県におけるヌマガエルの初見. *群馬生物*
50:13.

Helfrich LA, Neves RJ, Parkhurst J (2009) Commercial Frog
Farming. Virginia Cooperative Extension. Publication
420-455.

Hikida T, Ota H, Toyama M (1992) Herpetofauna of an encounter
zone of oriental and palearctic elements: amphibians and
reptiles of the Tokara Group and adjacent islands in the

- northern Ryukyus, Japan. *Biological Magazine Okinawa* 30: 29-43.
- Hirai T (2004) Diet composition of introduced bullfrog, *Rana catesbeiana*, in the Mizorogaike Pond of Kyoto, Japan. *Ecological Research* 19:375-380.
- 平井利明 (2005) カエルの食性. (松井正文 編) これからの両生類学. pp81-90. 裳華房, 東京.
- 平井 利明 (2006) ウシガエルによるアカハライモリ幼体の捕食. *爬虫両棲類学会報* 2006(1):16.
- Hirai T, Matsui M (2000) Myrmecophagy in aranid frog *Rana rugosa*: Specialization or weak avoidance to ant eating? *Zoological Science* 17: 459-466.
- 本郷敏夫 (1996) 両生類の分布におよぼすウシガエルの影響. *秋田自然史研究* 2:16-18.
- 堀 正和・浜口昌巳・岩崎敬二・大越和加 (2007) 生態系サービスの視点からみた移入種問題と今後の展開. *日本水産学会誌* 73(6): 1155-1159.
- 堀 繁久・水島未記 (2002) 野幌森林公園の両生類について. *北海道開拓記念館研究紀要* 30:21-25.
- 堀越和夫・鈴木 創・佐々木哲朗・千葉勇人 (2009) 外来哺乳類に

よる海鳥類への被害状況．地球環境 14: 103-105.

Hothem RL, Meckstroth AM, Wegner KE, Jennings MR, Crayon JJ
(2009) Diets of three species of anurans from the Cache Creek
Watershed, California, USA. *Journal of Herpetology* 43: 275-
283.

池田 透 (2006) アライグマ対策の課題．哺乳類科学 46(1) :
95-97.

今井長兵衛 (2005) 日本における外来種問題．生活衛生 49(4):
199-214.

出羽 寛・斎藤和範・南 尚貴 (1997) 旭川周辺におけるツチガエ
ル *Rana rugosa* の分布．旭川市博物館研究報告 (3): 19-23.

Jancowski K, Orchard SA (2013) Stomach contents from invasive
American bullfrogs *Rana catesbeiana* (= *Lithobates*
catesbeianus) on southern Vancouver Island, British Columbia,
Canada. *NeoBiota* 16: 17-37.

Jennings MR, Hayes MP (1985) Pre-1900 overharvest of
California red-legged frogs (*Rana aurora draytonii*): the
inducement for bullfrog (*Rana catesbeiana*) introduction.
Herpetologica, 94-103.

Junca F, Eterovick PC (2007) Feeding ecology of two sympatric

species of Aromobatidae, *Allobates marchesianus* and *Anomaloglossus stepheni*, in central Amazon. *Journal of Herpetology* 41(2): 301-308.

荏部治紀 (2005) 外来種グリーンアノールが小笠原の在来昆虫に及ぼす影響. *爬虫両棲類学会報* 2005(2): 163-168.

荏部治紀 (2009) 小笠原諸島における外来種が固有昆虫類に及ぼす影響とその緩和への方策. *地球環境* 14(1): 33-38.

川本 芳・大沢秀行・和 秀雄・丸橋珠樹・前川慎吾・白井 啓・荒木伸一 (2001). 和歌山県におけるニホンザルとタイワンザルの交雑に関する遺伝学的分析. *霊長類研究* 17(1): 13-24.

河村功一・片山雅人・三宅琢也・大前吉広・原田泰志・加納義彦・井口恵一朗 (2009) 近縁外来種との交雑による在来種絶滅のメカニズム. *日本生態学会誌* 59: 131-143.

環境省自然環境局生物多様性センター (2001) 生物多様性調査・動物分布調査 (両生類・爬虫類) 報告書. 生物多様性センター

Kidera N, Tandavanitj N, Oh D, Nakanishi N, Satoh A, Denda T, Izawa M, Ota H (2008) Dietary habits of the introduced cane toad *Bufo marinus* (Amphibia: Bufonidae) on Ishigakijima, Southern Ryukyus, Japan. *Pacific Science* 62(3): 423-430.

Kiesecker JM, Blaustein AR (1998) Effects of introduced

- Bullfrogs and Smallmouth Bass on Microhabitat use, growth, and survival of native Red-legged frogs (*Rana aurora*). *Conservation Biology* 12(4):776-787.
- 岸本年郎 (2009) 地表性昆虫の現状とオオヒキガエルによる被害. *昆虫と自然* 44(6): 11-16.
- 小林達明 (2004) 外来種 (移入種) 問題と緑化. *日本緑化工学会誌* 30(2): 396-398.
- 小巻翔平 (2012) 種子島におけるヌマガエル生息の報告. *爬虫両棲類学会報* 2012(1): 1-2.
- Kraus F (2009) Alien reptiles and amphibians: a scientific compendium and analysis. (Vol. 4). Springer Science & Business Media.
- Lajmanovich RC (1995) Relaciones tróficas de bufonidos (Anura, Buronidae) en ambientes del río Paraná, Argentina. *Alytes* 13(3): 87-103.
- Lannoo MJ (2005) Amphibian declines: the conservation status of United States species. Univ of California Press.
- Laufer H (2004) Zum beutespektrum einer population von ochsenfröschen (Amphibia: Anura: Ranidae) nördlich von Karlsruhe (Baden-Württemberg, Deutschland). *Faunistische*

- Abhandlungen (Dresden) 25: 139–150.
- Laufer G, Canavero A, Nunez D, Maneyro R (2008) Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) invasion in Uruguay. *Biological Invasions* 10: 1183-1189.
- Lawler SP, Dritz D, Strange T, Holyoak M (1999) Effects of introduced mosquitofish and bullfrogs on the threatened California red-legged frog. *Conservation Biology* 13 (3): 613-622.
- Lever C (2003) *Naturalized Amphibians and Reptiles of the World*. Oxford University Press, New York.
- Lewinsohn TM, Roslin T (2002) Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters* 11: 398-416.
- López JA, Ghirardi R, Scarabotti PA, Medrano MC (2007) Feeding ecology of *Elachistocleis bicolor* in a riparian locality of the middle Paraná River. *The Herpetological Journal* 17(1): 48-53.
- López JA, Scarabotti PA, Medrano MC, Ghirardi R (2008) Is the red spotted green frog *Hypsiboas punctatus* (Anura: Hylidae) selecting its preys? The importance of prey availability. *International Journal of Tropical Biology and Conservation* 57(3): 847-857.

Lowe S, Brown M, Boudjelas S, De Poorter M (2000) 100 of the World's Worst Invasive Alien Species: A selection from the Global Invasive Species Database. The Invasive Species Specialist Group (ISSG), Species Survival Commission (SSC), World Conservation Union (IUCN): 1-12.

Mack RN, Simberloff D, Mark Lonsdale W, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications* 10(3): 689-710.

前田憲男・松井正文（2003）日本カエル図鑑．文一総合出版，東京．

前田友里・吉田剛司（2012）札幌市内の創成川本支流・安春川・屯田川・東屯田川におけるアメリカザリガニ *Procambarus clarkii* の生息域調査と下水処理水の影響．札幌市豊平川さけ科学館研究報告 1-21.

前之園唯史・戸田 守（2007）琉球列島における両生類および陸生爬虫類の分布．*Akamata* 18:28-46.

Maezono Y, Miyashita T (2004) Impact of exotic fish removal on native communities in farm ponds. *Ecological Research* 19(3) : 263-267.

Magnusson WE, Lima AP, Silva WA, Araújo MC (2003) Use of

- geometric forms to estimate volume of invertebrates in ecological studies of dietary overlap. *Copeia* 2003 (1): 13-19.
- Maneyro R, Naya DE, Rosa ID, Canavero A, Camargo A (2004) Diet of the South American frog *Leptodactylus ocellatus* (Anura, Leptodactylidae) in Uruguay. *Iheringia. Série Zoologia* 94(1): 57-61.
- 松尾公則 (2005) 長崎県の両生・爬虫類. 長崎新聞社, 長崎.
- 松本行史・松本忠夫・宮下和喜 (1984) 小笠原諸島におけるオオヒキガエルの食性. *日本生態学会誌* 34(3): 289-297.
- Melak T, Getahun A (2012) Diversity and relative abundance of fishes in some temporary and perennial water bodies of the Baro basin, Gambella, Ethiopia. *Ethiopian Journal of Biological Sciences* 11(2): 193-206.
- 三谷奈保・戸田光彦・荻野伊万里 (2009) 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.
- Moyle PB (1973) Effects of introduced bullfrogs *Rana catesbeiana* on the native frogs of the San Joaquin Valley, California. *Copeia* 1973(1): 18-22.
- 村上興正 (2002) 外来種と外来種問題. *外来種ハンドブック* 3-4.

村上興正・石井信夫・池田 透・常田邦彦・山田文雄（2006）日本
と諸外国における外来種問題とその対策—現状と課題．*Honyurui
Kagaku (Mammalian Science)* 46(1): 69-74.

村野紀雄（2000）野幌森林公園の動植物相．*酪農学園大学紀要*
25(1):133-200.

中島朋成・戸田光彦・青木正成・鏝 雅哉（2005）西表島における
オオヒキガエル対策事業について．*爬虫両棲類学会報* 2005(2):
179-186.

Nakata K, Tsutsumi K, Kawai T, Goshima S (2005) Coexistence of
two North American invasive crayfish species, *Pacifastacus*
leniusculus (Dana, 1852) and *Procambarus clarkii* (Girard,
1852) in Japan. *Crustaceana* 78: 1389-1394.

南幌町（2011）南幌町農業振興計画．南幌町産業建設課

小賀野大一・福士融・木村孝康（2005）印旛沼水系に侵入したヌマ
ガエルの分布範囲と生息状況．*千葉生物誌* 55(1): 1-8.

小倉 剛・佐々木健志・当山昌直・嵩原建二・仲地 学・石橋 治・
川島由次・織田銃一（2002）沖縄島北部に生息するジャワマン
グース (*Herpestes javanicus*) の食性と在来種への影響．*Honyurui
Kagaku (Mammalian Science)* 42(1): 53-62.

小倉 剛・山田文雄（2011）ファイリマングース 日本の最優先対策

- 種. (山田文雄・池田 透・小倉 剛 編) 日本の外来哺乳類 管理戦略と生態系保全. pp105-137. 東京大学出版会, 東京.
- Olson CA, Beard KH (2012) Diet of the introduced greenhouse frog in Hawaii. *Copeia* 2012(1): 121-129.
- 東京電力株式会社・東電設計株式会社 (1994) 八丈島地熱地点に係る自然公園内環境基礎調査報告書. 416p.
- 大澤啓志 (1998) 横浜市金井地区に移入したヌマガエルの記録. 神奈川県立自然保護センター報告 15:29-36.
- Ota H (1999) Introduced amphibians and reptiles of the Ryukyu Archipelago, Japan. Problem snake management: the Habu and the brown treesnake. Comstock Publishing Associates, Ithaca, 439-452.
- Ota et al. (2004) Feral population of amphibians and reptiles in the Ryukyu Archipelago, Japan. *Global Environmental Research* 8(2):133-143.
- 太田英利 (2015) 日本産爬虫類における, 外来種の持ち込みや生息環境の人為的改変に伴う遺伝的攪乱の問題 (特集 国内外来種問題: 遺伝子交雑と種の問題). *遺伝: 生物の科学* 69(2): 86-94.
- Pearl CA, Adams MJ, Bury RB, McCreary B (2004) Asymmetrical effects of introduced Bullfrogs (*Rana catesbeiana*) on native

- ranid frogs in Oregon. *Copeia* 2004 (1): 11-20.
- Pimentel D, Hepperly P, Hanson J, Doubs D, Seidel R (2005) Environmental, energetic, and economic comparisons of organic and conventional farming systems. *BioScience* 55(7): 573-582.
- Pinkas L, Oliphant MS, Iverson IK (1971) Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in Californian waters. *California Fish and Game* 152: 1-105.
- Ravi V, Sekar V (2010) Dietary composition of the sailfin *Istiophorus platypterus* (Shaw & Nodder, 1792) from Parangipettai, southeast coast of India. *Journal of the Marine Biological Association of India* 52(1): 102-104.
- 齋藤和範 (2001) いかにして北海道にツチガエルが生息するようになったのか?北海道のツチガエルの分布とその移入過程. 両生類誌 (6): 13-17.
- 齋藤和範 (2002) 北海道に持ち込まれたカエル類. (日本生態学会編) 外来種ハンドブック. pp 232-234. 地人書館, 東京.
- 齋藤和範 (2004) 北海道に生息するカエル類. モーリー No.11, 60-65. 北海道新聞社, 北海道
- 齋藤和範・青田貴之・八谷和彦・中川裕樹 (2014) 石狩川中下流域

にみられる国内外来種アズマヒキガエルの分布状況と防除活動.
爬虫両棲類学会報 2014: 57.

斎藤和範・有田智彦 (1997) 北海道のツチガエル *Rana rugosa*
(Ranidae, Amphibia) は native か?immigrant か?—札幌地区お
よび羽幌地区を例にして—. 旭川市博物館研究報告 (3): 11-17.

斎藤和範・八谷和彦 (2002) 北海道における移入ガエルの動向—岩
見沢市近郊におけるトウキョウダルマガエルの分布状況—.
Wildlife Conservation Japan 7(2): 67-74.

斎藤和範・武市博人・南 尚貴 (1996) 北海道におけるアズマヒキ
ガエル *Bufo japonicus formosus* の新分布地. 旭川市博物館研究
報告 (2): 21-23.

斎藤和範・富川 徹・横山 透 (1998) 北海道におけるトノサマガ
エル及びトウキョウダルマガエルの新分布地. 旭川市博物館研究
報告 (4): 25-29.

Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield , Dirzo R,
Leemans (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100.
science 287(5459): 1770-1774.

Santos-Barrera G, Hammerson G, Hedges B, Joglar R,
Inchaustegui S, Lue K, Chou W, Gu H, Shi H, Diesmos A,
Iskandar D, van Dijk PP, Matsui M, Schmidt B, Miaud C,

- Martínez-Solano I (2009) *Lithobates catesbeianus*. In: IUCN 2009. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.2.
- 更科美帆・義久侑平・吉田剛司（2011）札幌市の都市緑地に生息する国内外来種トノサマガエル(*Rana nigromaculata*)が捕食した動物について. 酪農学園大学紀要 自然科学編 36(1): 81-86.
- 澤田義弘・広渡俊哉・石井 実（1999）三草山の里山林における土壌性甲虫類群集の多様性. 昆虫ニュー・シリーズ 2(4): 161-178.
- Sawyer G (2006) Frogwatch trapping report. In Proceedings of the invasive animals CRC/CSIRO/QLD NRM&W cane toad workshop. Invasive Animal Cooperative Research Centre, Canberra.
- Scalera R (2007a) An overview of the natural history of non indigenous amphibians and reptiles. In: Gherardi F. (editor) Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution and Threats. Springer pp.141-160.
- Scalera R (2007b) Virtues and shortcomings of EU legal provisions for managing NIS: *Rana catesbeiana* and *Trachemys scripta elegans* as case studies. In: Gherardi F. (editor) Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution and Threats. Springer pp.669-678.

Schwalbe CR, Rosen PC (1988) Preliminary report on effect of bullfrogs on wet-land herpetofaunas in southeastern Arizona. Management of Amphibians, Reptiles and Small Mammals in North America, US Dep. Agric. pp.166-173.

Schwarzkopf L, Alford RA (2007) acoustic attractants enhance trapping success for cane toads. Wildlife Research 34:366-370.

生物多様性センター（編）（2001）第5回動物分布調査報告書（両生類・爬虫類）。

志村隆（編）（2003）日本産アリ類全種図鑑。株式会社学習研究社，東京。

自然環境研究センター（2007）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。

自然環境研究センター（2008）日本の外来生物。

自然公園財団（2009）パークガイド「大沼」。財団法人自然公園財団，東京。

Silva ETD, Reis EPD, Feio RN, Filho OPR (2009) Diet of the invasive frog *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) (Anura: Ranidae) in Viceosa, Minas Gerais State, Brazil. South American Journal of Herpetology 4(3):286-294.

Sin H, Beard KH, Pitt WC (2008) An invasive frog,

Eleutherodactylus coqui, increases new leaf production and leaf litter decomposition rates through nutrient cycling in Hawaii. *Biological Invasions* 10(3): 335-345.

Stewart MM, Woolbright LL (1996) Amphibians. Reagan DP and Waide RB (eds.). *The Food web of a Tropical Rain Forest*. Univ. of Chicago Press, Chicago, pp.363-398.

杉山秀樹・神宮宇寛 (2005) ため池における外来魚・オオクチバスの影響と駆除. *農業土木学会誌* 73(9): 797-800.

Takai K (2011) Range expansion and food habits of *Rana nigromaculata* introduced to Hokkaido, Japan. *Current Herpetology* 30(1): 75-78.

竹中 踐 (1997) 北海道に帰化したトノサマガエルの北広島市における分布. *北海道東海大学紀要理工学系* 10: 43-49.

田崎冬記 (2013) 河川域における薬剤を用いたハリエンジュ (*Robinia pseudoacacia* L.) 防除の可能性. *日本緑化工学会誌* 39(1): 121-124.

Thresher RE (2007) Genetic options for the control of invasive vertebrate pests: prospects and constraints. In: Witmer GW, Pitt WC, Fagerstone K (eds.). *Managing vertebrate invasive species: proceedings of an international symposium*. USDA

APHIS Wildlife Services, Fort Collins, pp. 318-331.

戸田光彦・吉田剛司（2005）爬虫類・両生類における外来種問題．爬虫両棲類学会報 2005(2)：139-149.

Toft CA (1980) Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia* 45: 131-141.

Toft CA (1981) Feeding ecology of Panamanian litter anurans: Patterns in diet and foraging mode. *Journal of herpetology* 15(2):139-144.

富樫忠志・松尾公則・三谷奈保（2004）対馬で新たに確認された両生類（ヌマガエル *Rana limnocharis*・トノサマガエル *Rana nigromaculata*）の分布状況．長崎県生物学会誌（57）：53-57.

徳田龍弘（2010）北海道石狩市で確認した外来種アズマヒキガエル（*Bufo japonicus formosus*）について．爬虫両棲類学会報 2010:35-37.

徳田龍弘（2011）北海道 爬虫類・両生類 ハンディ図鑑．北海道新聞社，札幌．

徳田龍弘（2013）江別市内の石狩川右岸におけるトノサマガエル（*Rana nigromaculata*）の生息について．北海道爬虫両棲類研究報告 1: 15-19.

- 徳田 龍弘 (2014) 石狩川河口及び周辺域における外来種カエルの分布確認について. 北海道爬虫両棲類研究報告 2: 1-4.
- Tolledo J, Toledo LF (2015) Blind toads in paradise: the cascading effect of vision loss on a tropical archipelago. *Journal of Zoology* 296(3): 167-176.
- Tyler JD, Hoestenbach Jr, RD (1979) Differences in food of bullfrogs (*Rana catesbeiana*) from pond and stream habitats in southwestern Oklahoma. *The Southwestern Naturalist* 24(1): 33-38.
- Vila P (2010) Crossing borders, reinforcing borders: Social categories, metaphors, and narrative identities on the US-Mexico frontier. University of Texas Press.
- Wang Y, Wang Y, Lu P, Zhang F, Li Y (2008) Diet composition of post-metamorphic bullfrogs (*Rana catesbeiana*) in the Zhoushan archipelago, Zhejiang Province, China. *Frontiers of Biology in China* 3(2): 219-226.
- 鷲谷いずみ・村上 興正 (2002) 日本における外来種問題 (日本生態学会 編) 外来種ハンドブック. pp6-9. 地人書館, 東京.
- Werner EE, Wellborn GA, McPeck MA (1995) Diet composition in postmetamorphic bullfrogs and green frogs: Implications for

interspecific predation and competition. Journal of Herpetology 29: 600–607.

Wu ZJ, Li YM, Wang YP, Adams MJ (2005) Diet of introduced bullfrog (*Rana catesbeiana*): Predation on and diet overlap with native frog on Daishan island, China. Journal of Herpetology 39(4): 668-674.

Wylie GML, Carpenter M (2003) Diet of bullfrogs in relation to predation on giant garter snakes at Colusa National Wildlife Refuge. California Fish and Game 89 (3): 139-145.

義久侑平・更科美帆・吉田剛司（2011）北海道に定着した国内外来種トノサマガエル（*Rana nigromaculata*）の胃内容から検出されたゲンゴロウ（*Cybister japonicus*）について．爬虫両棲類学会報 2011(2):112-114.

図表

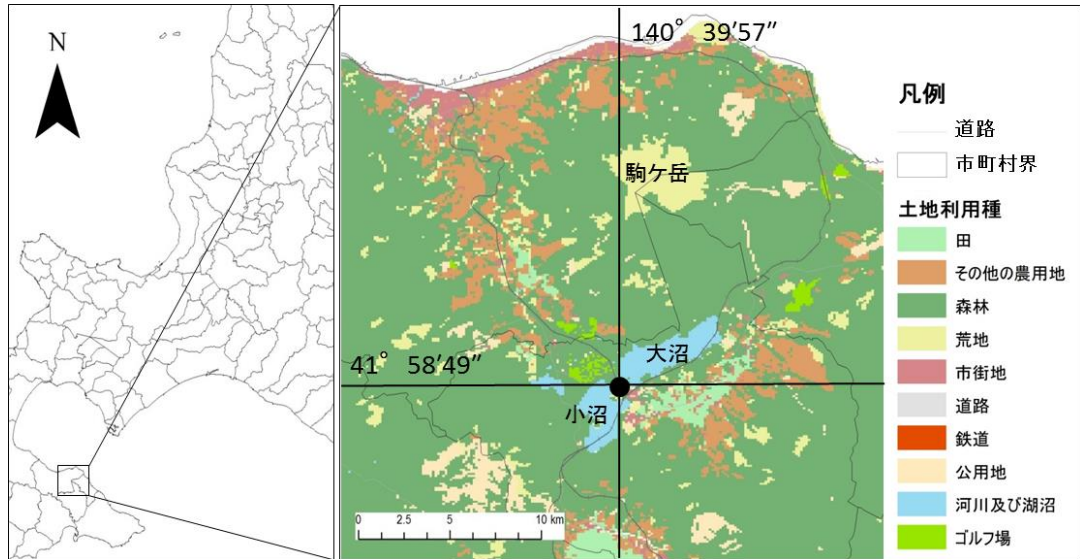
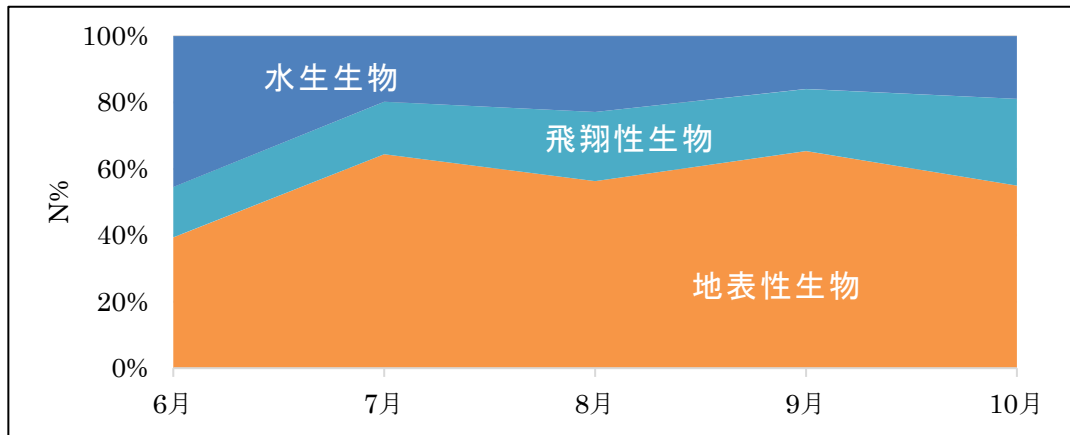
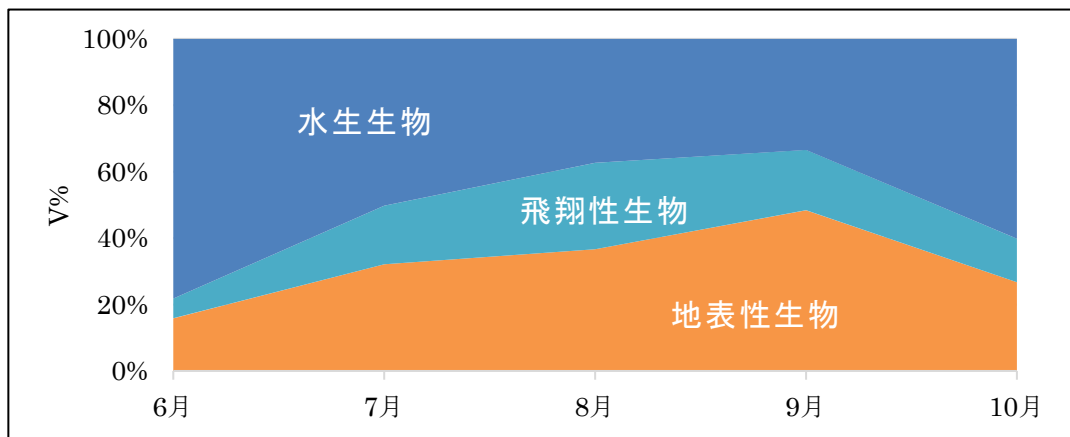


図 1. 本研究におけるウシガエルを捕獲した七飯町大沼国定公園周辺の土地利用。
●：ウシガエルを捕獲した地点。

(a) N%



(b) V%



(c) IRI%

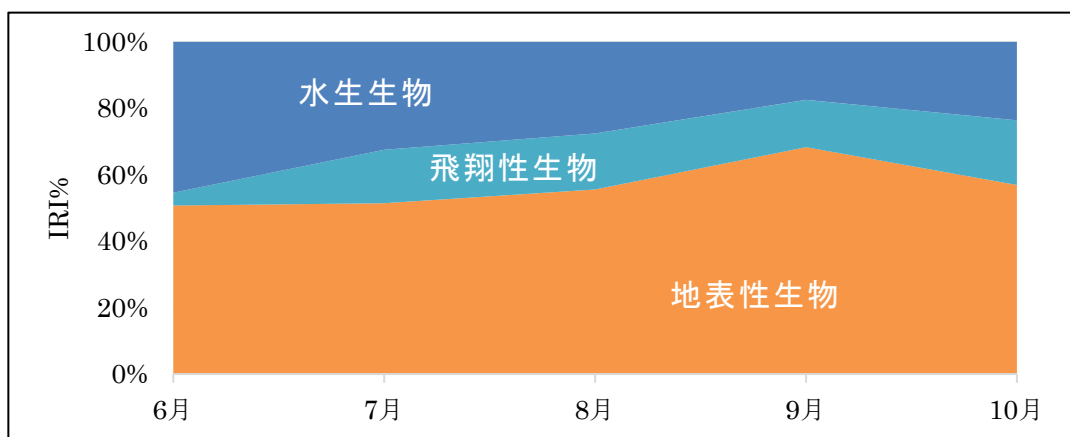
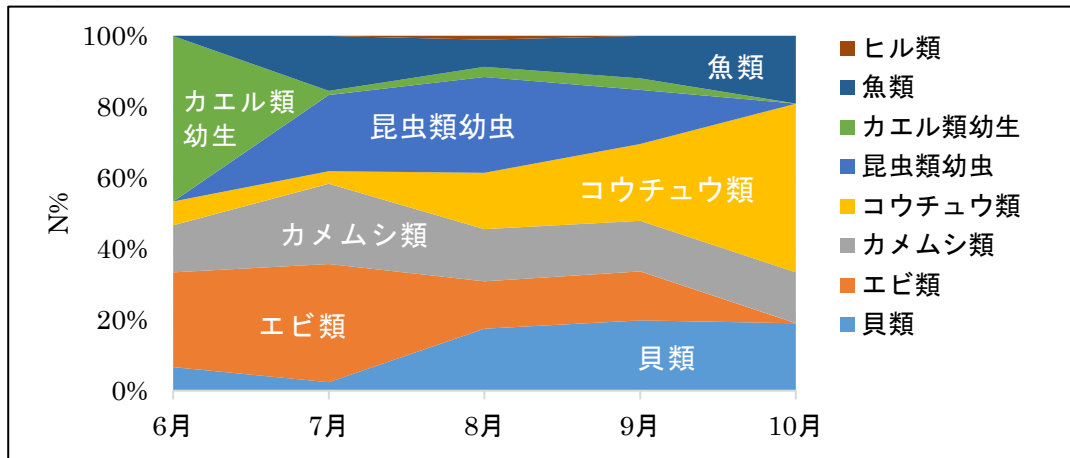
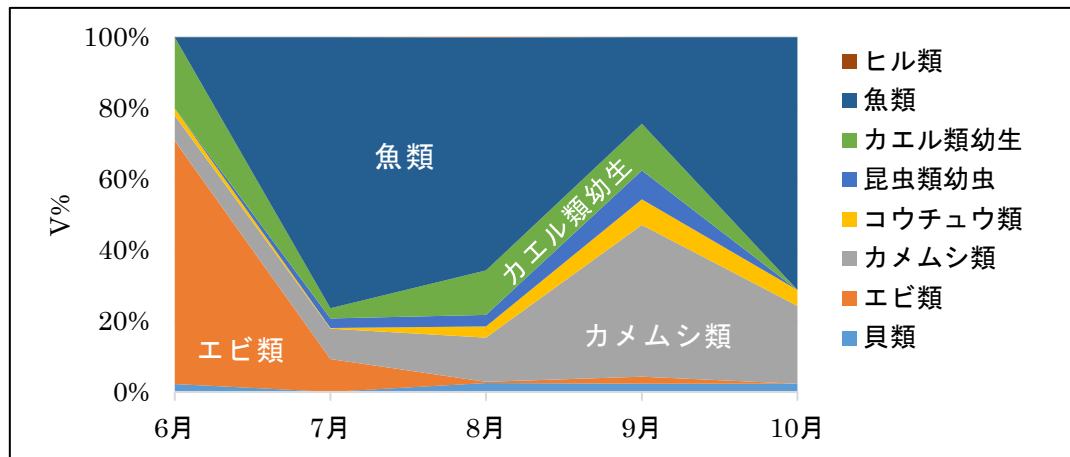


図 2. ウシガエルが捕食していた生息環境別の餌動物の月ごとの変化。

(a) N%



(b) V%



(c) IRI%

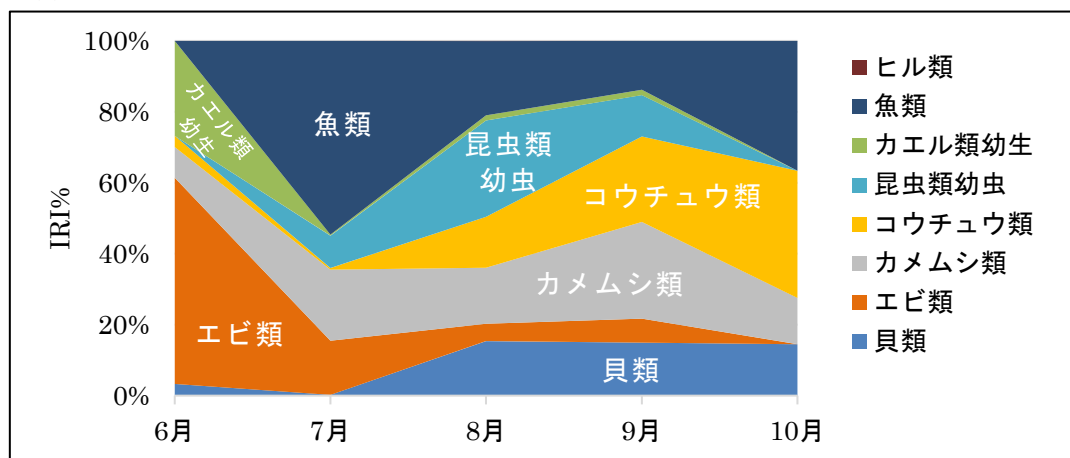
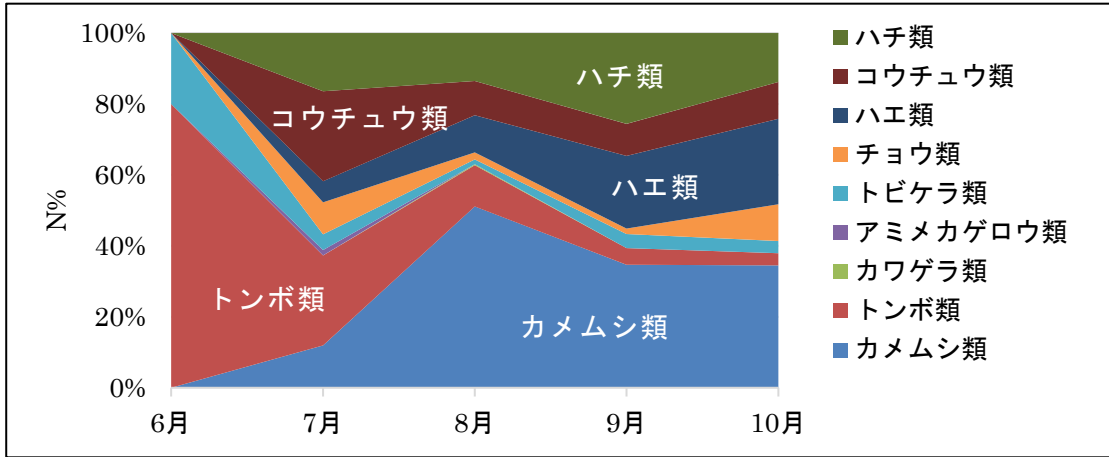
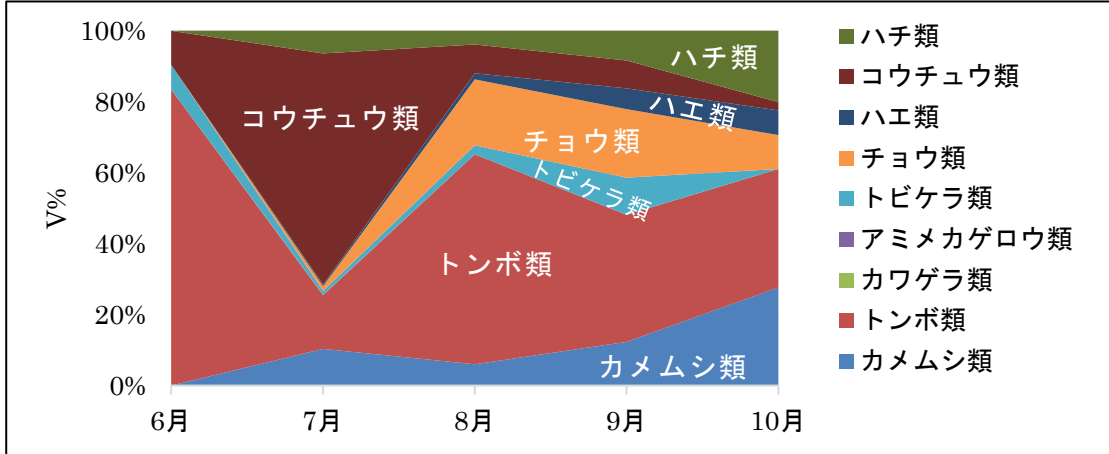


図 3. ウシガエルが捕食していた水生生物の月ごとの変化。

(a) N%



(b) V%



(c) IRI%

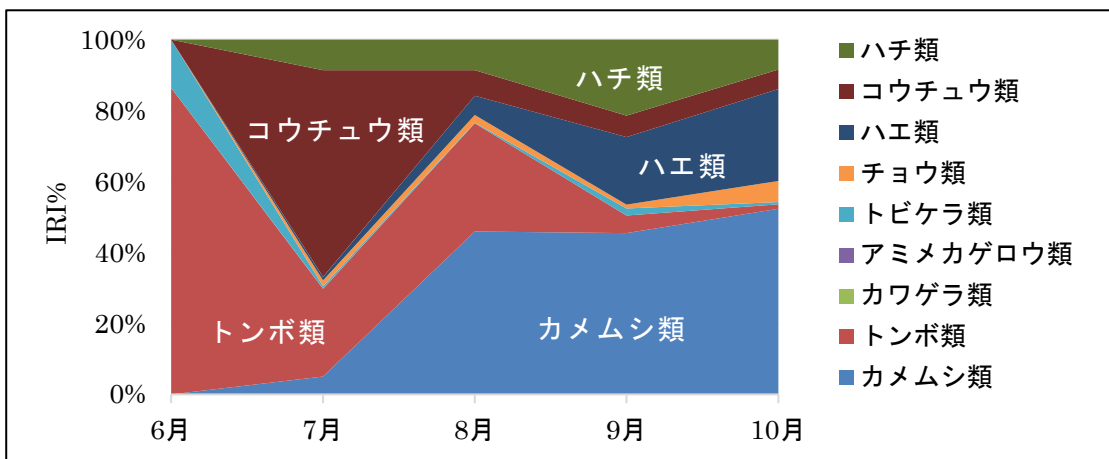
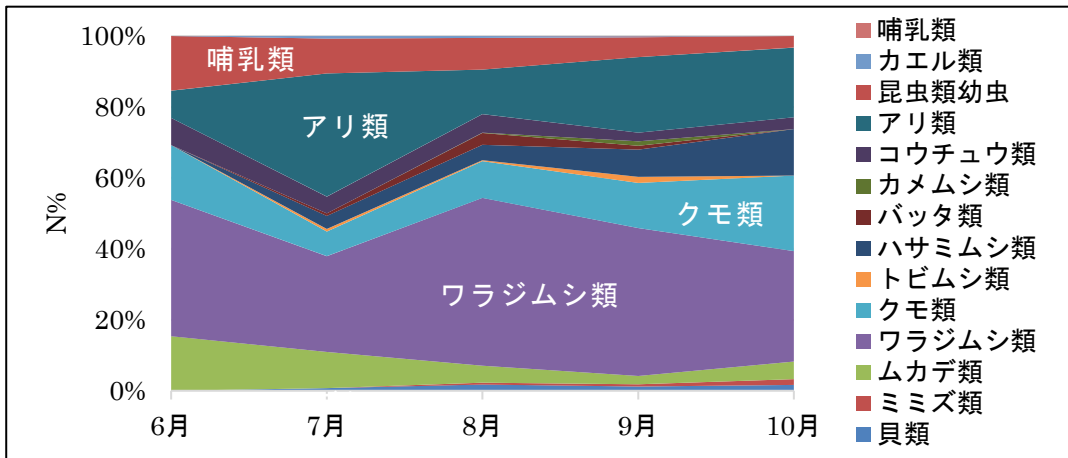
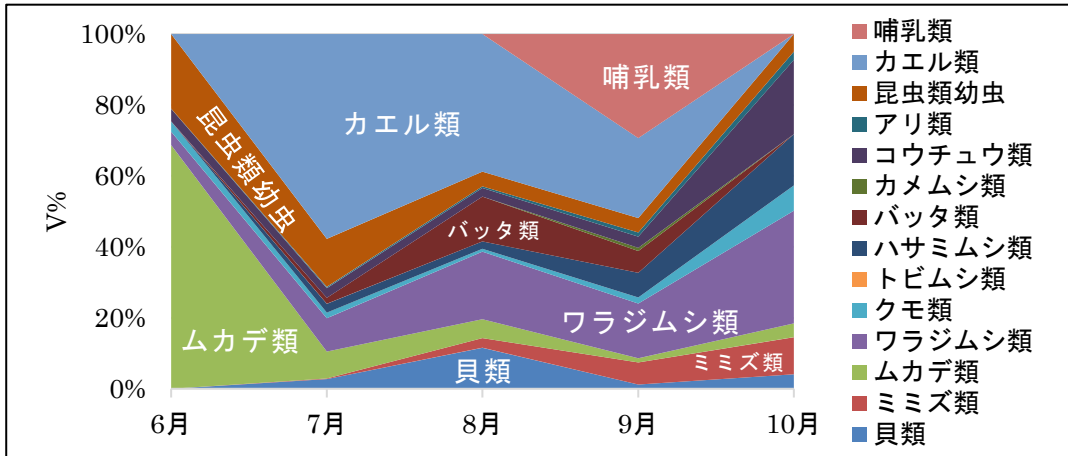


図 4. ウシガエルが捕食していた飛翔性生物の月ごとの変化。

(a) N%



(b) V%



(c) IRI%

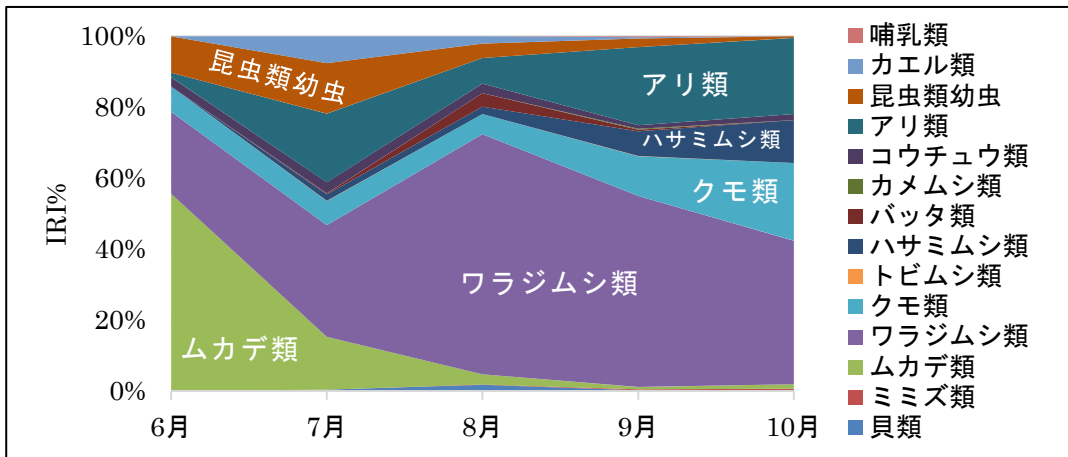


図 5. ウシガエルが捕食していた地表性生物の月ごとの変化。

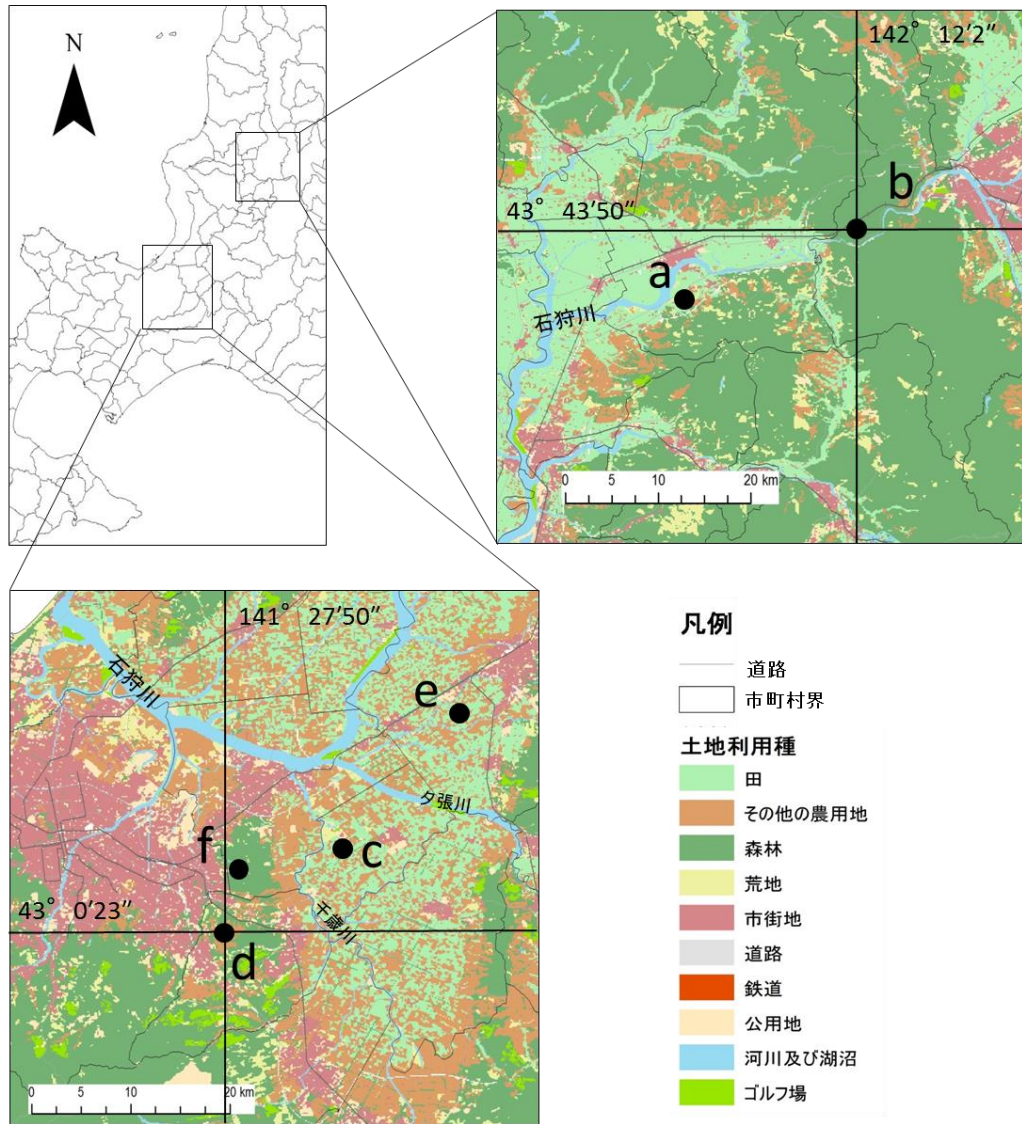


図 6. 国内外来カエルを捕獲した調査対象地周辺の土地利用。●：外来カエルを捕獲したポイント（a：深川市音江町、b：旭川市神居古潭、c：南幌町、d：札幌市清田区平岡公園、e：岩見沢市、f：道立自然公園野幌森林公園）。

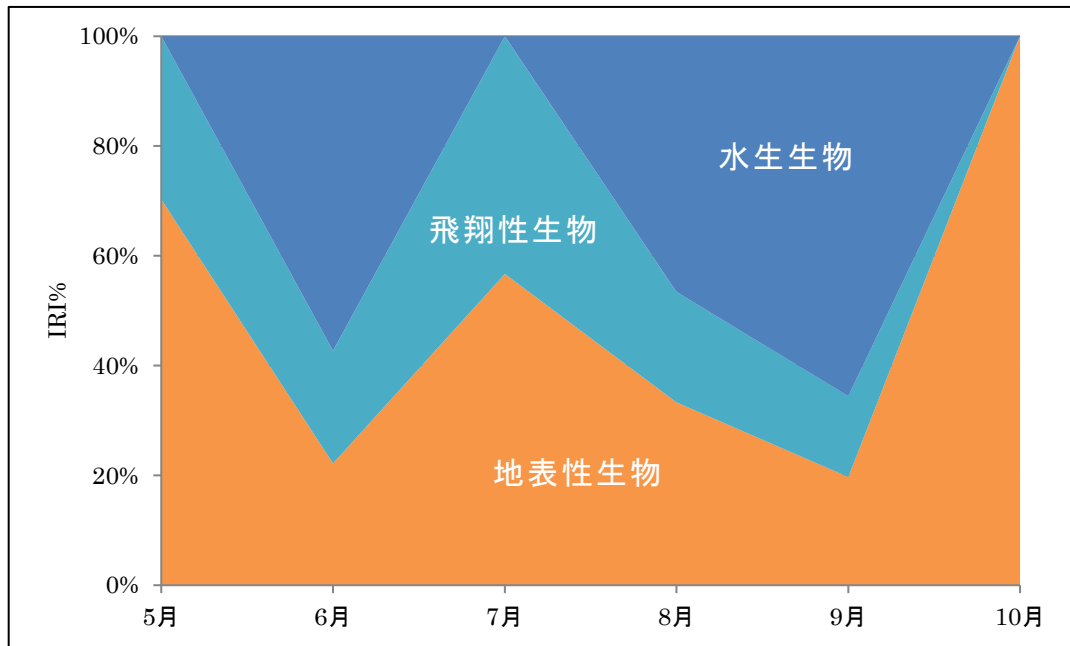


図 7. アズマヒキガエルが捕食していた生息環境別の餌動物の月ごとの IRI% の変化。

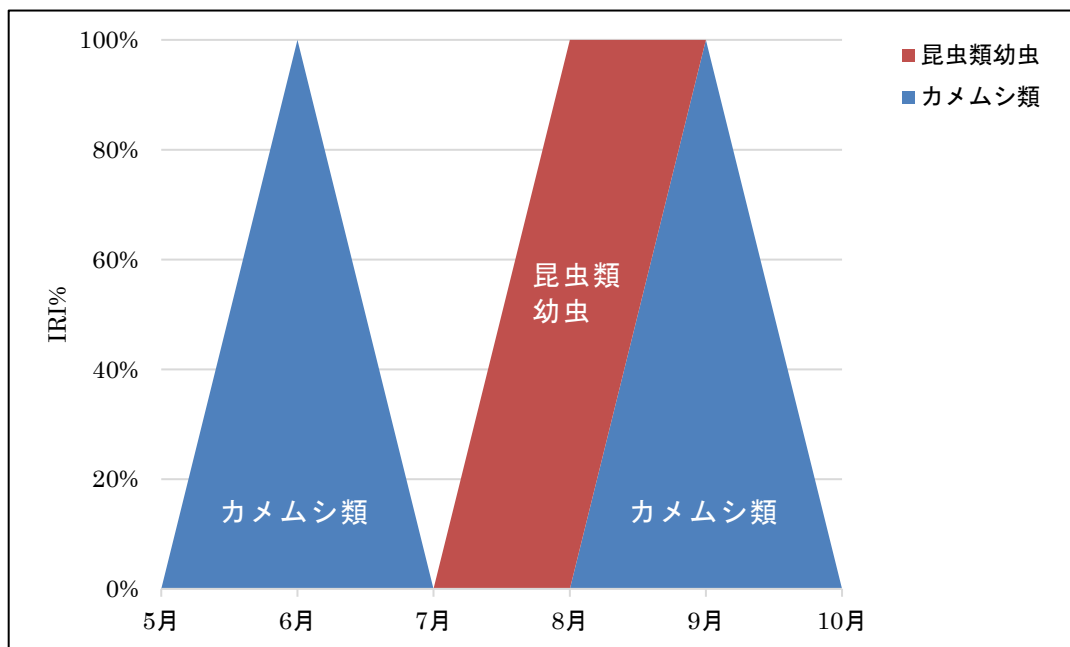


図 8. アズマヒキガエルが捕食していた水生生物の月ごとの IRI% の変化。

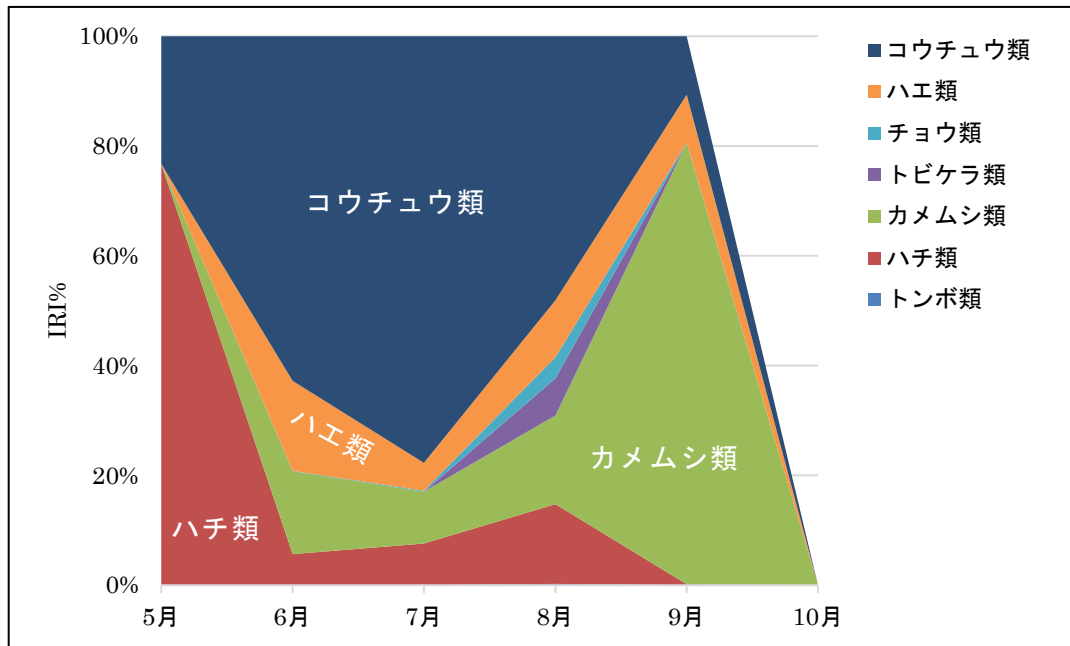


図 9. アズマヒキガエルが捕食していた飛翔性生物の月ごとの IRI% の変化。

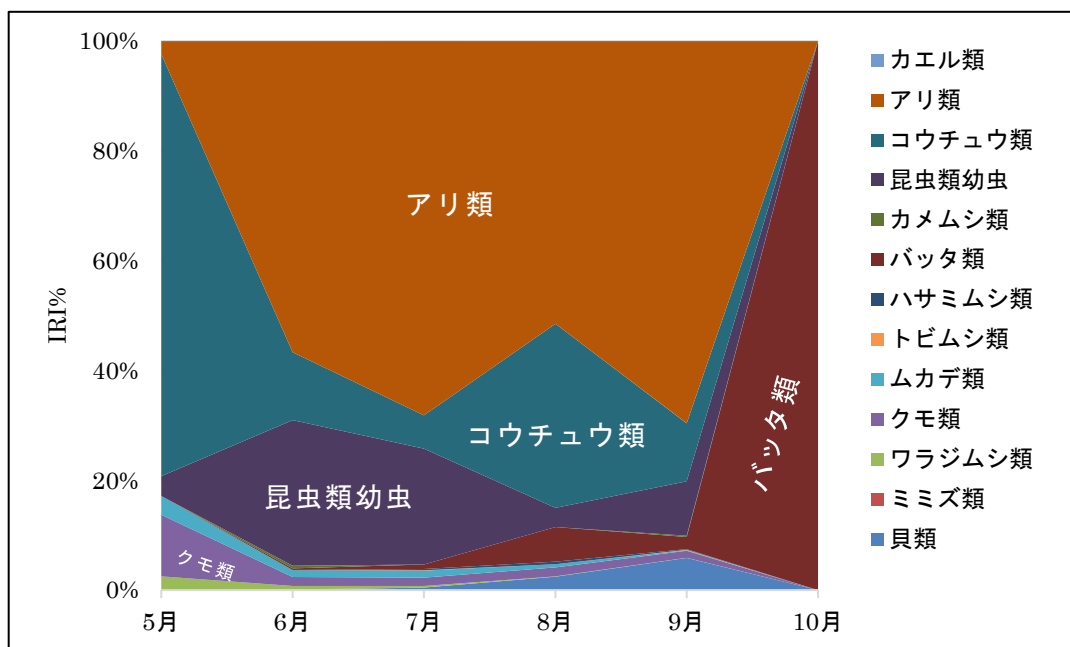


図 10. アズマヒキガエルが捕食していた地表性生物の月ごとの IRI% の変化。

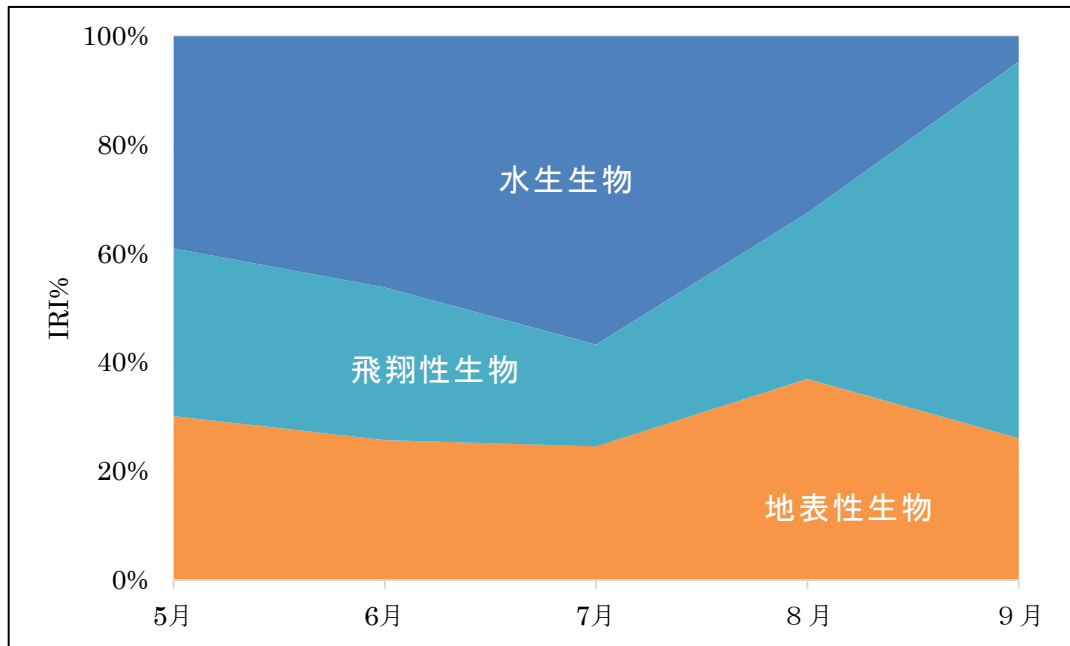


図 11. トノサマガエルが捕食していた生息環境別の餌動物の月ごとの IRI% の変化。

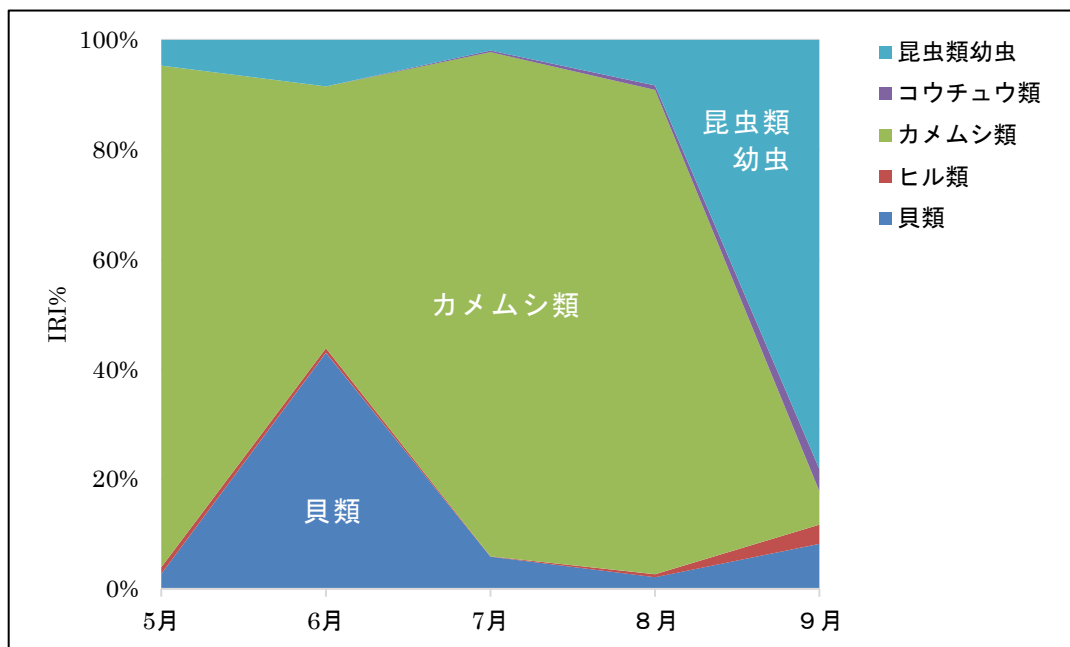


図 12. トノサマガエルが捕食していた水生生物の月ごとの IRI% の変化。

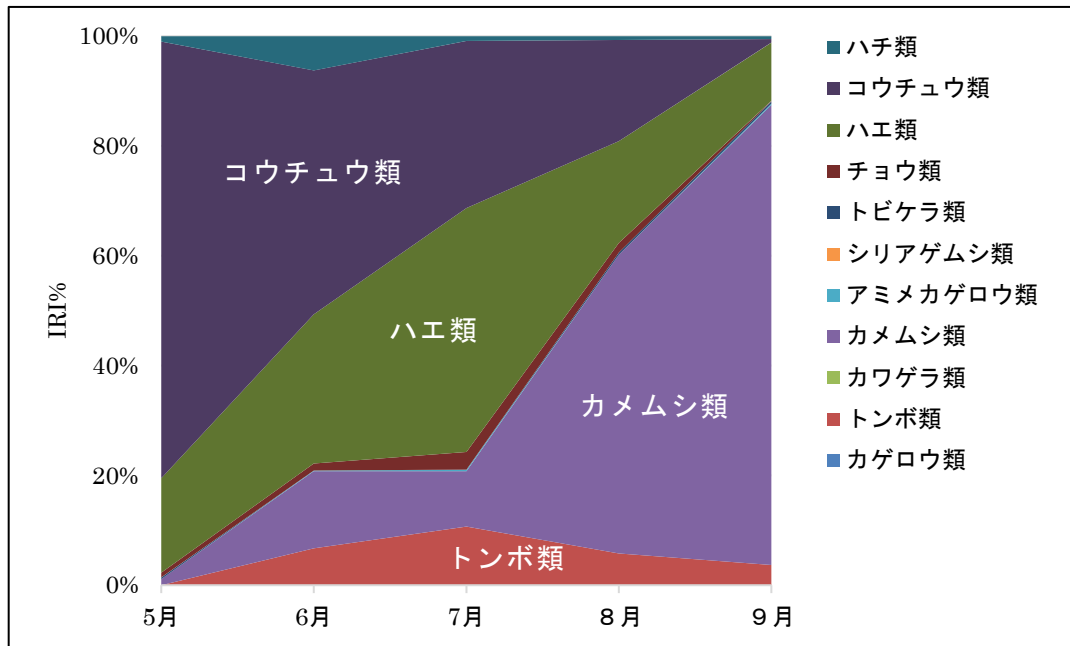


図 13. トノサマガエルが捕食していた飛翔性生物の月ごとの IRI% の変化。

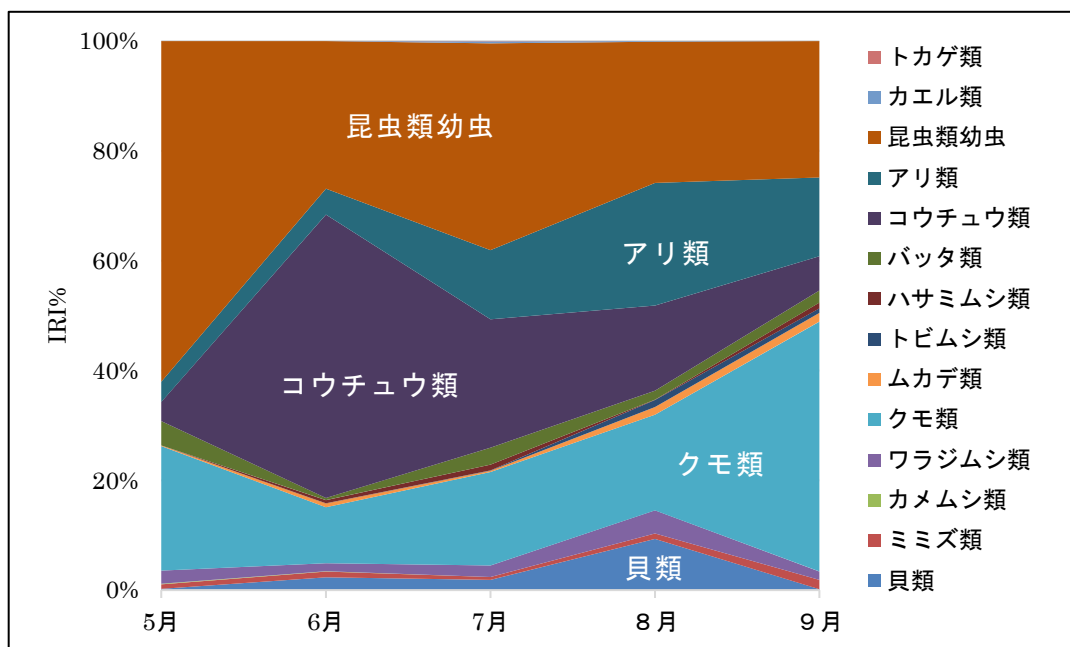


図 14. トノサマガエルが捕食していた地表性生物の月ごとの IRI% の変化。

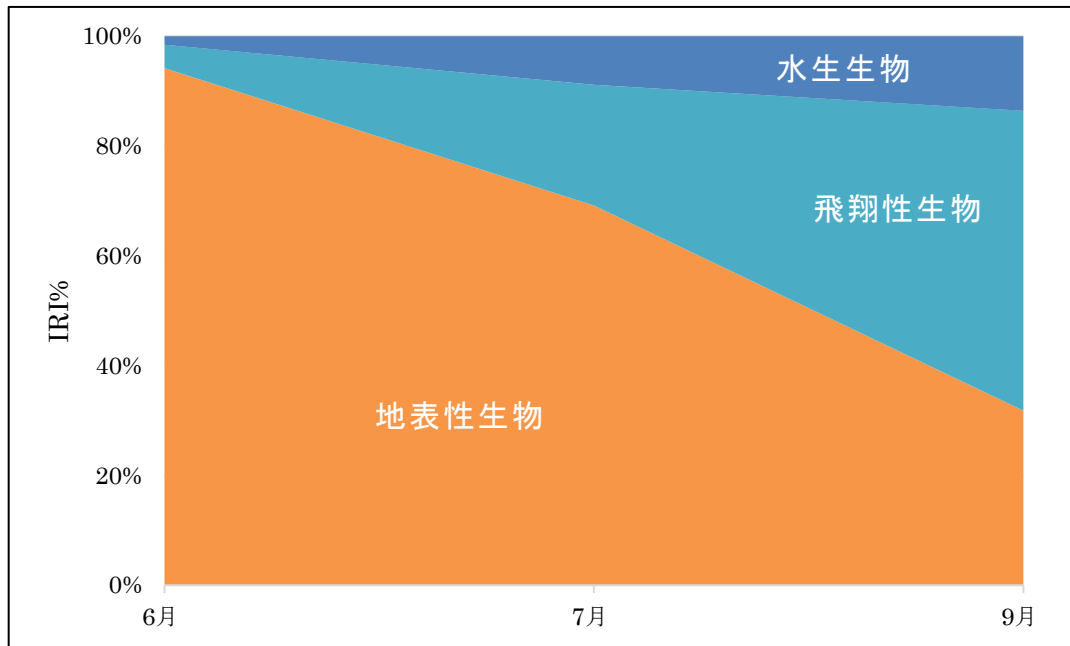


図 15. トウキョウダルマガエルが捕食していた生息環境別の餌動物の月ごとの IRI% の変化。8 月はデータが欠損している。

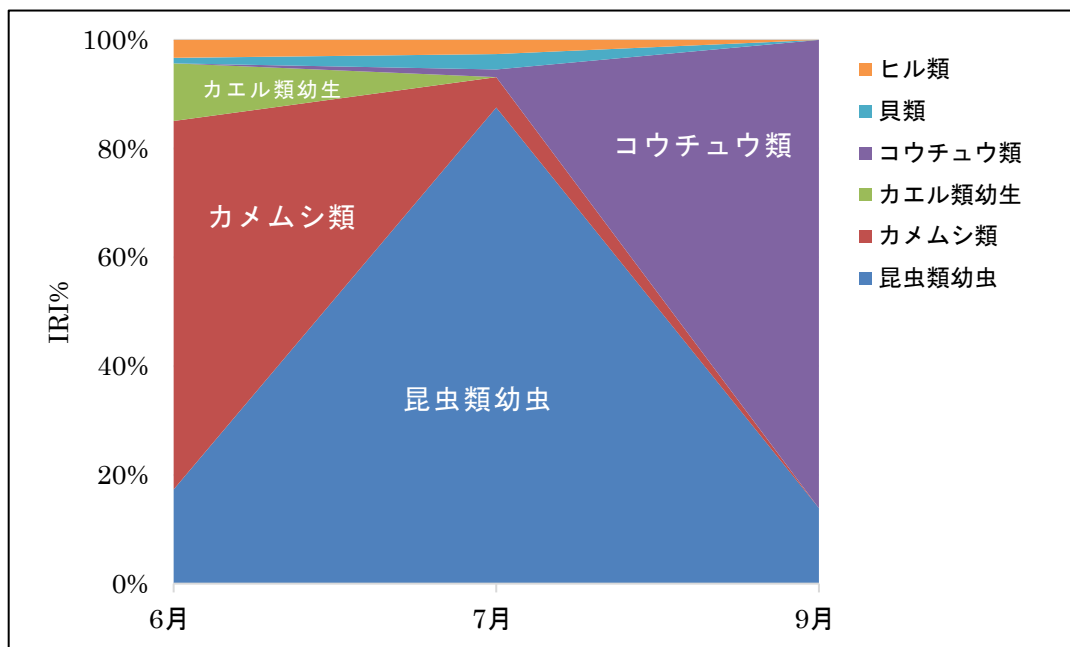


図 16. トウキョウダルマガエルが捕食していた水生生物の月ごとの IRI% の変化。8 月はデータが欠損している。

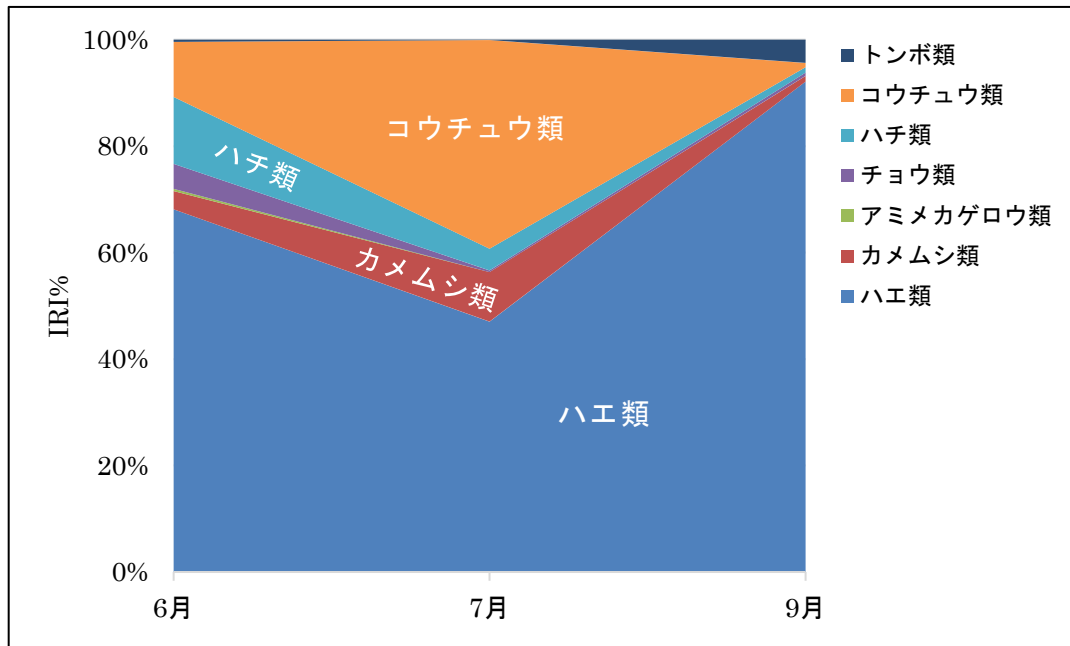


図 17. トウキョウダルマガエルが捕食していた飛翔性生物の月ごとの IRI% の変化。8月はデータが欠損している。

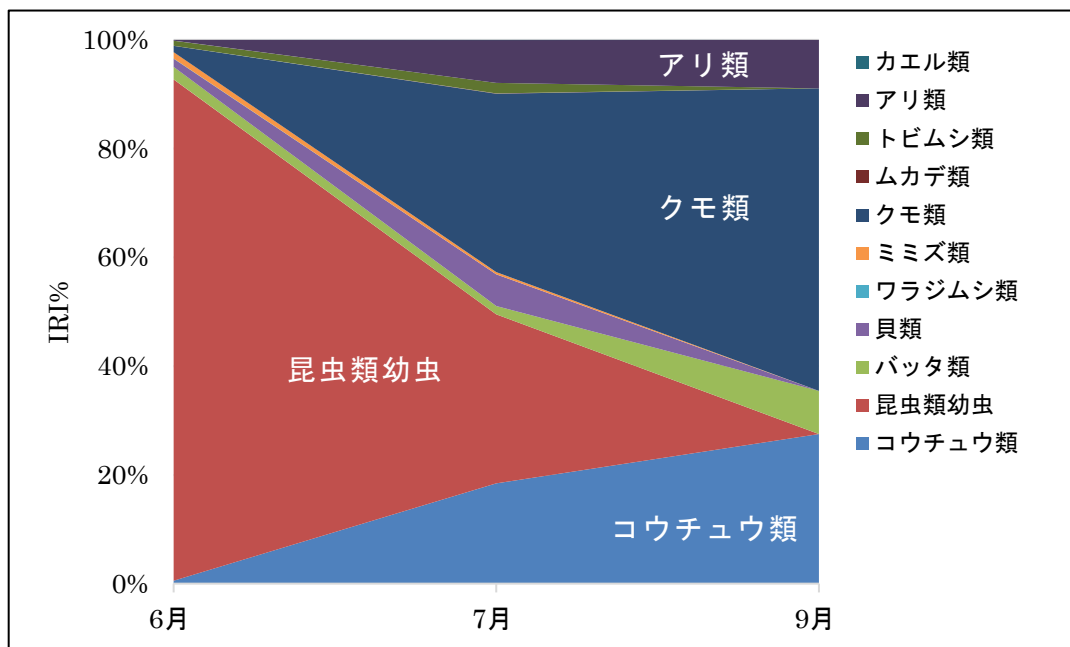


図 18. トウキョウダルマガエルが捕食していた地表性生物の月ごとの IRI% の変化。8月はデータが欠損している。

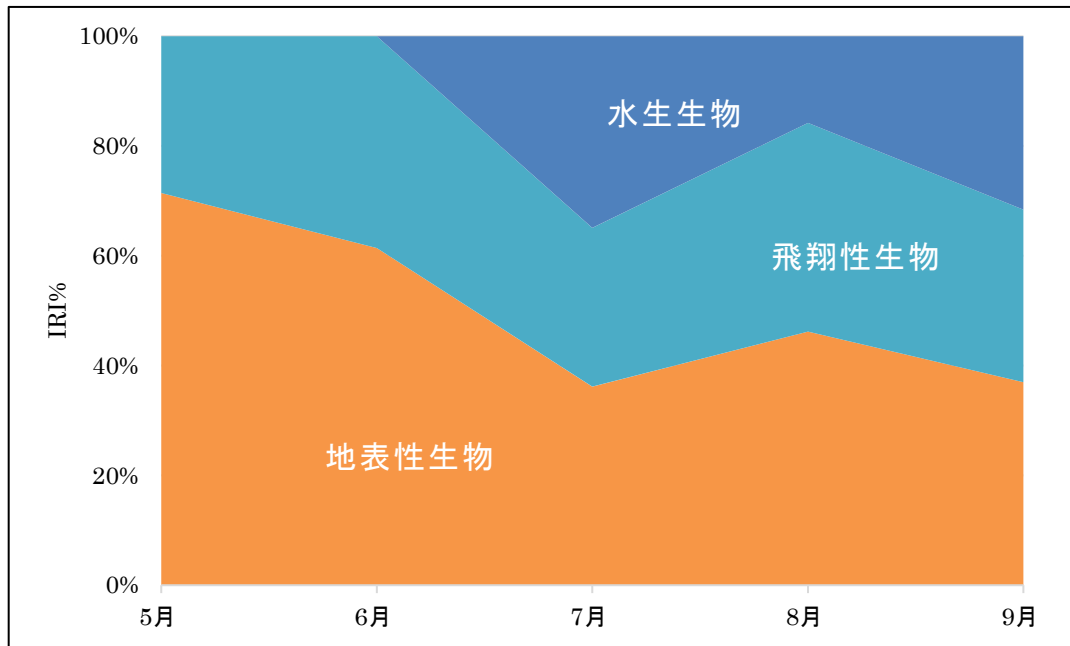


図 19. ツチガエルが捕食していた生息環境別の餌動物の月ごとの IRI% の変化。

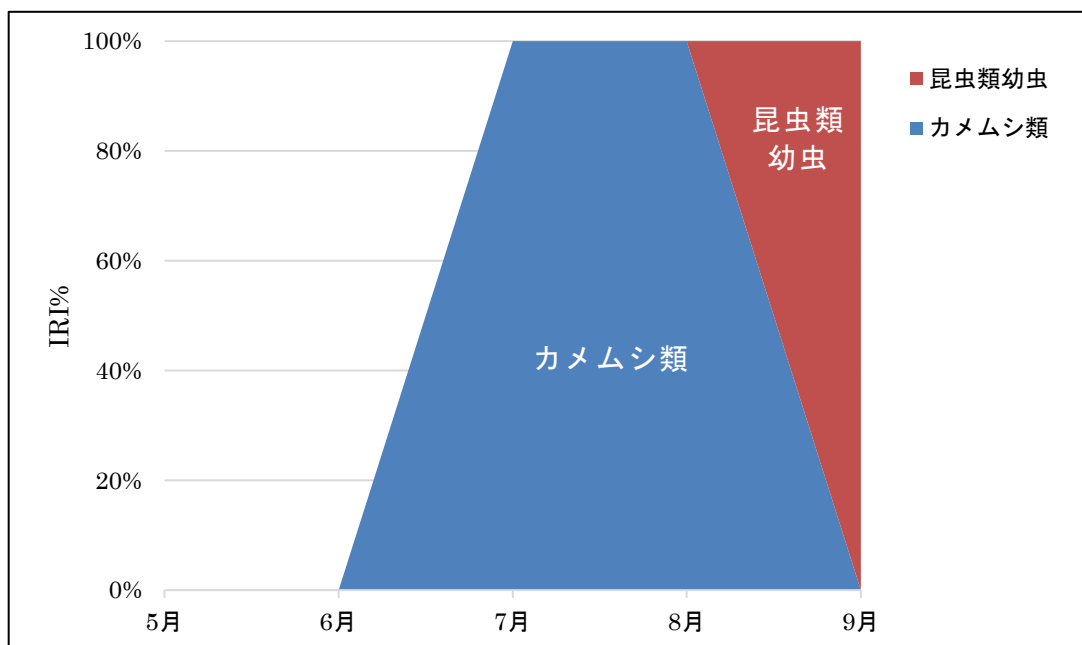


図 20. ツチガエルが捕食していた水生生物の月ごとの IRI% の変化。

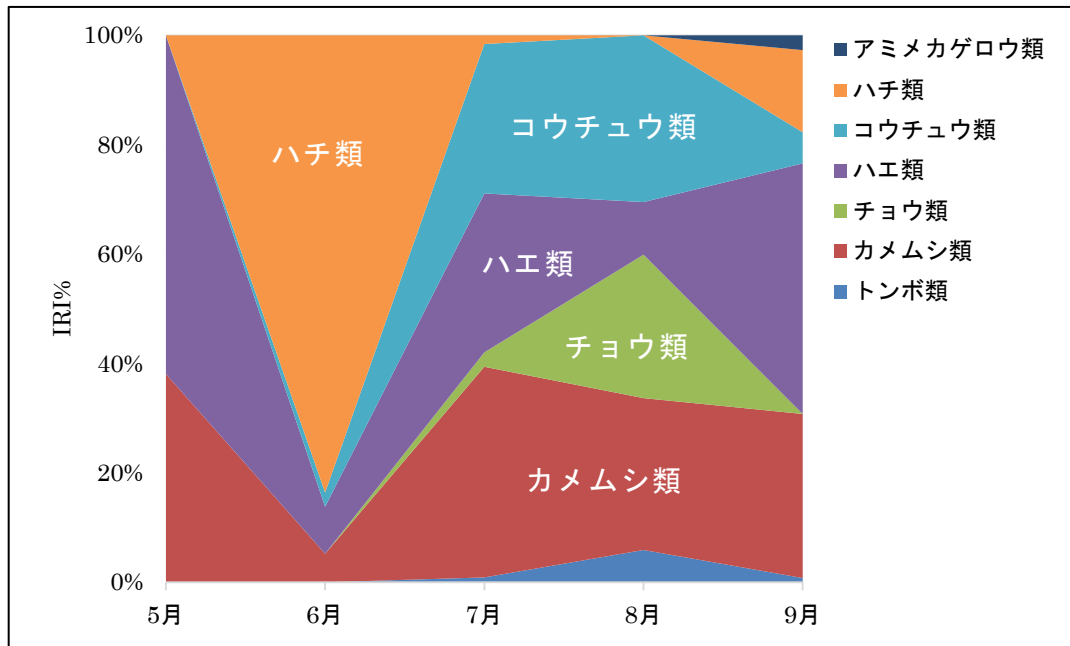


図 21. ツチガエルが捕食していた飛翔性生物の月ごとの IRI% の変化。

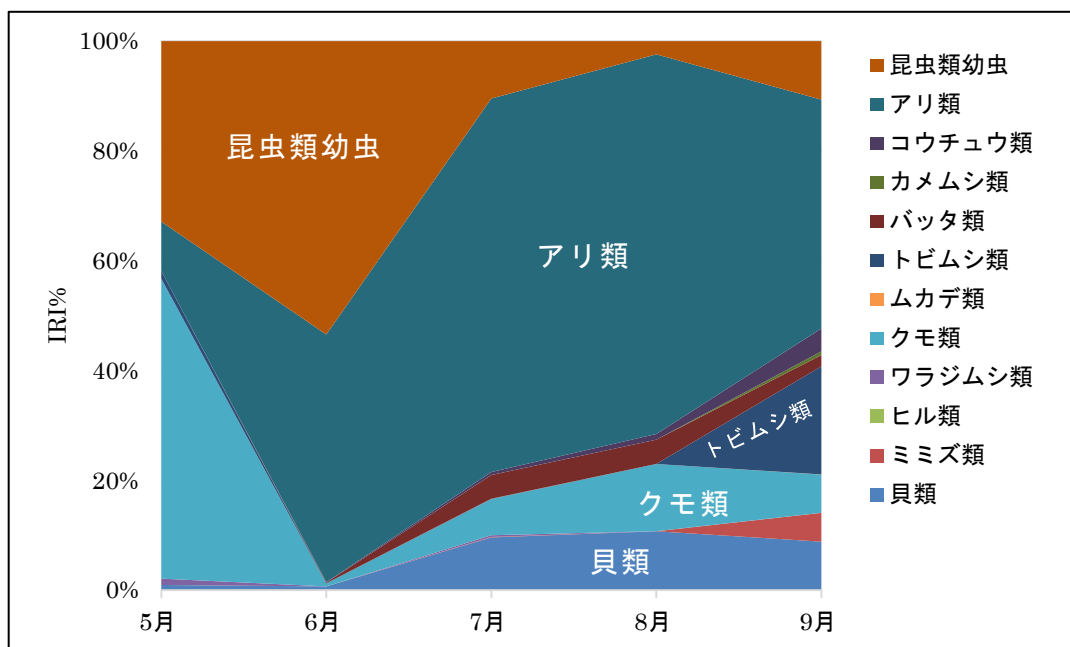


図 22. ツチガエルが捕食していた地表性生物の月ごとの IRI% の変化。

表1. ウシガエルの胃内容から得られた綱別の餌動物の構成。(a)オス、(b)メス、(c)亜成体、(d)全体。

(a) オス

綱 Class	F%	N%	V%	IRI	IRI%
	n=56	n=356	565872.2mm ³	10761.9	
腹足 Gastropoda	7.1	1.4	0.4	12.7	0.1
貧毛 Oligochaeta	1.8	0.3	0.8	1.9	<0.1
ヒル Hirudinea	-	-	-	-	-
甲殻 Crustacea	33.9	17.6	3.2	707.6	6.6
クモ Arachnida	16.1	3.6	0.1	60.4	0.6
多足類 Myriapoda	12.5	3.4	1.6	61.9	0.6
昆虫 Insecta	85.7	65.5	38.6	8926.9	82.9
条鰓 Actinopterygii	17.9	4.8	18.8	421.0	3.9
両生 Amphibia	14.3	3.4	36.5	569.5	5.3
哺乳 Mammalia	-	-	-	-	-

(b) メス

綱 Class	F%	N%	V%	IRI	IRI%
	n=49	n=307	656497.4mm ³	11005.0	
腹足 Gastropoda	14.3	2.3	1.2	49.0	0.4
貧毛 Oligochaeta	2.0	0.7	0.9	3.1	<0.1
ヒル Hirudinea	-	-	-	-	-
甲殻 Crustacea	42.9	25.4	2.9	1213.7	11.0
クモ Arachnida	24.5	7.2	0.3	183.6	1.7
多足類 Myriapoda	10.2	2.6	0.2	28.6	0.3
昆虫 Insecta	89.8	53.7	36.2	8072.6	73.4
条鰓 Actinopterygii	26.5	6.5	41.0	1260.0	11.4
両生 Amphibia	10.2	1.6	17.4	194.4	1.8
哺乳 Mammalia	-	-	-	-	-

(c) 亜成体

綱 Class	F%	N%	V%	IRI	IRI%
	n=364	n=2917	805207.1mm ³	12777.8	
腹足 Gastropoda	16.8	3.0	6.8	164.0	1.3
貧毛 Oligochaeta	1.9	0.3	2.0	4.4	<0.1
ヒル Hirudinea	0.8	0.1	0.1	0.2	<0.1
甲殻 Crustacea	57.4	30.7	17.9	2790.5	21.8
クモ Arachnida	36.5	7.2	0.9	296.2	2.3
多足類 Myriapoda	15.1	2.7	3.8	98.2	0.8
昆虫 Insecta	94.5	54.0	44.7	9326.1	73.0
条鰓 Actinopterygii	7.1	1.2	10.1	80.6	0.6
両生 Amphibia	2.5	0.6	5.5	15.2	0.1
哺乳 Mammalia	0.3	<0.1	8.3	2.3	<0.1

表1. 続き。

(d) 全体

綱 Class	F%	N%	V%	IRI	IRI%
	n=469	n=3580	2027576.7mm ³	11627.7	
腹足 Gastropoda	15.4	2.8	3.2	91.3	0.8
貧毛 Oligochaeta	1.9	0.3	1.3	3.1	<0.1
ヒル Hirudinea	0.6	0.1	<0.1	0.1	<0.1
甲殻 Crustacea	53.1	28.9	9.0	2011.3	17.3
クモ Arachnida	32.8	6.9	0.5	241.5	2.1
多足類 Myriapoda	14.3	2.8	2.0	68.5	0.6
昆虫 Insecta	93.0	55.2	40.2	8865.5	76.2
条鰓 Actinopterygii	10.4	2.0	22.5	256.5	2.2
両生 Amphibia	4.7	1.0	18.0	89.2	0.8
哺乳 Mammalia	0.2	<0.1	3.3	0.7	<0.1

-: 胃内容から検出されなかった餌動物

<0.1: 検出されたが0.1以下の餌動物

表2. ウシガエルの胃内容から得られた昆虫綱の餌動物の各割合。(a)オス、(b)メス、(c)亜成体、(d)全体。

(a) オス

目 Family	F%	N%	V%	IRI	IRI%
	n=48	n=234	218434.8mm ³	4770.7	
トビムシ Collembola	2.1	0.4	<0.1	0.9	<0.1
トンボ Odonata	16.7	4.7	16.8	359.1	7.5
カワゲラ Plecoptera	2.1	0.4	<0.1	1.0	<0.1
バッタ Orthoptera	14.6	6.8	14.8	314.9	6.6
ハサミムシ Dermaptera	16.7	4.7	1.6	104.5	2.2
カメムシ Hemiptera	47.9	15.4	16.1	1507.7	31.6
アミメカゲロウ Neuroptera	-	-	-	-	-
コウチュウ Coleoptera	29.2	12.0	12.0	699.2	14.7
ハエ Diptera	10.4	2.1	<0.1	22.6	0.5
トビケラ Trichoptera	6.3	1.7	2.0	23.4	0.5
チョウ Lepidoptera	10.4	2.6	25.1	288.0	6.0
ハチ Hymenoptera	20.8	4.7	2.2	143.0	3.0
アリ類 Formicidae	18.8	29.9	0.2	564.3	11.8
昆虫類幼虫 Insecta larvae	31.3	14.5	9.2	742.3	15.6

(b) メス

目 Family	F%	N%	V%	IRI	IRI%
	n=44	n=165	237348.8mm ³	5850.3	
トビムシ Collembola	2.3	0.6	<0.1	1.4	<0.1
トンボ Odonata	27.3	15.8	53.8	1896.4	32.4
カワゲラ Plecoptera	-	-	-	-	-
バッタ Orthoptera	13.6	4.2	10.6	201.9	3.5
ハサミムシ Dermaptera	13.6	4.8	0.9	78.1	1.3
カメムシ Hemiptera	40.9	16.4	10.7	1108.8	19.0
アミメカゲロウ Neuroptera	-	-	-	-	-
コウチュウ Coleoptera	36.4	10.3	10.6	761.0	13.0
ハエ Diptera	13.6	4.8	0.2	68.2	1.2
トビケラ Trichoptera	9.1	2.4	1.5	35.6	0.6
チョウ Lepidoptera	2.3	0.6	<0.1	1.4	<0.1
ハチ Hymenoptera	22.7	13.3	2.8	366.8	6.3
アリ類 Formicidae	11.4	4.2	<0.1	48.7	0.8
昆虫類幼虫 Insecta larvae	40.9	22.4	8.9	1282.0	21.9

表2. 続き。

(c) 亜成体

目 Family	F%	N%	V%	IRI	IRI%
	n=344	n=1576	359564.3mm ³	7315.2	
トビムシ Collembola	1.7	1.1	<0.1	2.0	<0.1
トンボ Odonata	8.7	2.4	14.9	151.0	2.1
カワゲラ Plecoptera	-	-	-	-	-
バッタ Orthoptera	5.8	1.3	2.9	24.7	0.3
ハサミムシ Dermaptera	23.8	6.9	6.2	312.0	4.3
カメムシ Hemiptera	48.0	22.1	32.8	2633.8	36.0
アミメカゲロウ Neuroptera	0.3	0.1	<0.1	<0.1	<0.1
コウチュウ Coleoptera	54.9	15.4	18.9	1888.1	25.8
ハエ Diptera	18.9	5.5	2.8	157.9	2.2
トビケラ Trichoptera	3.2	0.8	2.6	10.8	0.1
チョウ Lepidoptera	3.2	0.8	4.8	18.0	0.2
ハチ Hymenoptera	16.6	6.0	3.2	153.2	2.1
アリ類 Formicidae	46.2	21.6	1.3	1055.6	14.4
昆虫類幼虫 Insecta larvae	35.8	16.0	9.4	908.0	12.4

(d) 全体

目 Family	F%	N%	V%	IRI	IRI%
	n=436	n=1975	815347.8mm ³	6240.2	
トビムシ Collembola	1.8	1.0	<0.1	1.9	<0.1
トンボ Odonata	11.5	3.8	26.7	350.2	5.6
カワゲラ Plecoptera	0.2	0.1	<0.1	<0.1	<0.1
バッタ Orthoptera	7.6	2.2	8.3	79.8	1.3
ハサミムシ Dermaptera	22.0	6.4	3.4	217.0	3.5
カメムシ Hemiptera	47.2	20.8	21.9	2018.6	32.3
アミメカゲロウ Neuroptera	0.2	0.1	<0.1	<0.1	<0.1
コウチュウ Coleoptera	50.2	14.6	14.7	1469.0	23.5
ハエ Diptera	17.4	5.1	1.3	111.0	1.8
トビケラ Trichoptera	4.1	1.0	2.1	13.0	0.2
チョウ Lepidoptera	3.9	1.0	8.8	38.4	0.6
ハチ Hymenoptera	17.7	6.5	2.8	164.1	2.6
アリ類 Formicidae	39.7	21.1	0.6	862.3	13.8
昆虫類幼虫 Insecta larvae	35.8	16.4	9.2	914.8	14.7

-: 胃内容から検出されなかった餌動物

<0.1: 検出されたが0.1以下の餌動物

表3. ウシガエルの胃内容から得られた甲殻綱の餌動物の各割合。(a)オス、(b)メス、(c)亜成体、(d)全体。

(a) オス

綱 Class	F%	N%	V%	IRI	IRI%
	n=19	n=63	18148.9mm ³	13627.7	
エビ Decapoda	26.3	33.3	7.7	1080.9	7.9
ワラジムシ Isopoda	78.9	66.7	92.3	12546.7	92.1

(b) メス

綱 Class	F%	N%	V%	IRI	IRI%
	n=21	n=78	19114.5mm ³	8779.8	
エビ Decapoda	14.3	3.8	71.8	1080.3	12.3
ワラジムシ Isopoda	61.9	96.2	28.2	7699.5	87.7

(c) 亜成体

綱 Class	F%	N%	V%	IRI	IRI%
	n=209	n=895	144281.4mm ³	16367.0	
エビ Decapoda	18.7	10.1	27.9	709.0	4.3
ワラジムシ Isopoda	96.7	89.9	72.1	15658.0	95.7

(d) 全体

綱 Class	F%	N%	V%	IRI	IRI%
	n=249	n=1036	181544.7mm ³	15421.1	
エビ Decapoda	18.9	11.0	30.5	784.1	5.1
ワラジムシ Isopoda	92.4	89.0	69.5	14637.0	94.9

表4. ウシガエルが捕食していた生息環境別の餌動物の月ごとのF%の変化。

餌動物	6月	7月	8月	9月	10月
	n=5	n=38	n=222	n=182	n=22
水生生物	40.0	71.1	67.6	53.3	40.9
飛翔性生物	20.0	73.7	53.2	58.2	68.2
地表性生物	100.0	81.6	88.3	90.7	95.5

表5. ウシガエルが捕食していた生息環境別の餌動物の月ごとのF%の変化。(a)水生生物、(b)飛翔性生物、(c)地表性生物。

(a) 水生生物の餌動物別の割合

餌動物	6月	7月	8月	9月	10月
	n=2	n=27	n=150	n=97	n=9
貝類	50.0	7.4	31.3	27.8	44.4
エビ類	50.0	25.9	14.7	17.5	-
カメムシ類	50.0	44.4	24.0	25.8	33.3
コウチュウ類	50.0	11.1	30.7	36.1	44.4
昆虫類幼虫	-	29.6	36.7	22.7	-
カエル類幼生	50.0	3.7	4.0	5.2	-
魚類	-	29.6	12.0	19.6	44.4
ヒル類	-	-	2.0	-	-

(b) 飛翔性生物の餌動物別の割合

餌動物	6月	7月	8月	9月	10月
	n=1	n=28	n=118	n=106	n=15
カメムシ類	-	17.9	48.3	45.3	53.3
トンボ類	100.0	50.0	21.2	8.5	6.7
カワゲラ類	-	-	0.8	-	-
アミメカゲロウ類	-	3.6	-	-	-
トビケラ類	100.0	10.7	3.4	8.5	6.7
チョウ類	-	14.3	5.1	3.8	20.0
ハエ類	-	14.3	26.3	33.0	40.0
コウチュウ類	-	46.4	22.0	18.9	20.0
ハチ類	-	32.1	28.8	29.2	20.0

(c) 地表性生物の餌動物別の割合

餌動物	6月	7月	8月	9月	10月
	n=5	n=31	n=196	n=165	n=21
貝類	-	6.5	6.6	5.5	4.8
ミミズ類	-	-	1.5	2.4	4.8
ムカデ類	40.0	45.2	15.3	11.5	9.5
ワラジムシ類	60.0	48.4	57.7	53.9	47.6
クモ類	40.0	45.2	30.1	42.4	42.9
トビムシ類	-	6.5	1.5	1.8	-
ハサミムシ類	-	16.1	18.4	29.1	33.3
バッタ類	-	6.5	12.2	4.2	-
カメムシ類	-	-	0.5	6.1	-
コウチュウ類	20.0	22.6	19.9	11.5	9.5
アリ類	20.0	32.3	33.2	52.7	47.6
昆虫類幼虫	20.0	32.3	17.3	15.2	4.8
カエル類	-	6.5	2.6	1.2	-
哺乳類	-	-	-	0.6	-

-: 胃内容から検出されなかった餌動物

表6. 国内外来カエルの種と侵入地域の一覧。

和名	学名	国内の侵入地域	出典
モリアオガエル	<i>Rhacophorus arboreus</i>	伊豆大島	(1)、(2)
ヌマガエル	<i>Fejervarya kawamurai</i>	関東、対馬、壱岐、五島列島	(3)、(4)、(5)、(6)、(7)、(8)
サキシマヌマガエル	<i>F. sakishimensis</i>	北大東島、南大東島、 多良間島、黒島、与那国島	(9)
ニホンアカガエル	<i>Rana japonica</i>	八丈島	(10)
トノサマガエル	<i>Pelophylax nigromaculatus</i>	北海道、対馬	(8)、(11)、(12)、(13)、(23)
トウキョウダルマガエル	<i>P. porosus porosus</i>	北海道	(14)、(15)
ツチガエル	<i>Glandirana rugosa</i>	北海道、伊豆大島、新島、 三宅島	(16)、(17)、(18)
ニホンアマガエル	<i>Hyla japonica</i>	八丈島	(19)
ミヤコヒキガエル	<i>Bufo gargarizans miyakonis</i>	北大東島、南大東島	(7)、(9)
アズマヒキガエル	<i>B. japonicus formosus</i>	北海道、佐渡島、伊豆大島、 新島、三宅島	(18)、(20)
ニホンヒキガエル	<i>B. j. japonicus</i>	仙台、金沢、東京	(2)、(19)
ヒメアマガエル	<i>Microhyla okinavensis</i>	諏訪之瀬島、多良間島、黒島	(21)、(22)

⁽¹⁾Hasegawa (1999)、⁽²⁾環境省自然環境局生物多様性センター (2001)、⁽³⁾藤田・三谷 (2015)、⁽⁴⁾福山ほか (2010)、⁽⁵⁾三谷ほか (2009)、⁽⁶⁾大澤 (1998)、⁽⁷⁾Ota (1999)、⁽⁸⁾富樫ほか (2004)、⁽⁹⁾Ota et al. (2004)、⁽¹⁰⁾Goris (1967)、⁽¹¹⁾竹中 (1997)、⁽¹²⁾更科ほか (2011)、⁽¹³⁾義久ほか (2011)、⁽¹⁴⁾斎藤・八谷 (2002)、⁽¹⁵⁾斎藤ほか (1998)、⁽¹⁶⁾堀・水島 (2002)、⁽¹⁷⁾斎藤 (2001)、⁽¹⁸⁾徳田 (2011)、⁽¹⁹⁾戸田・吉田 (2005)、⁽²⁰⁾斎藤ほか (1996)、⁽²¹⁾Hikida et al. (1992)、⁽²²⁾前之園・戸田 (2007)、⁽²³⁾徳田 (2013)

表7. アズマヒキガエルの胃内容から得られた綱別の餌動物の構成。

	綱 Class	オス	メス	亜成体	全体
腹足	Gastropoda	0.8	0.2	0.3	0.5
貧毛	Oligochaeta	<0.1	<0.1	-	<0.1
甲殻	Crustacea	0.1	0.1	0.1	0.1
クモ	Arachnida	0.6	1.1	0.6	0.7
多足類	Myriapoda	0.3	0.8	0.3	0.4
昆虫	Insecta	98.2	97.8	98.7	98.4
両生	Amphibia	-	<0.1	-	<0.1

数値は胃重要度指数割合(%)を示す。

:オス (FN=76, n=2608, V=187520.7mm³)

:メス (FN=67, n=1343, V=84876.4mm³)

:亜成体 (FN=116, n=3258, V=54567.8mm³)

FNはカエルの個体数、nは餌動物の個体数、Vは体積

表8. アズマヒキガエルの胃内容から得られた昆虫綱の餌動物のIRI%。

	目 Family	オス	メス	亜成体	全体
トビムシ	Collembola	<0.1	-	<0.1	<0.1
トンボ	Odonata	-	-	<0.1	<0.1
バッタ	Orthoptera	1.6	1.2	0.5	1.0
ハサミムシ	Dermaptera	0.2	<0.1	0.2	0.1
カメムシ	Hemiptera	4.2	38.6	2.0	14.5
コウチュウ	Coleoptera	35.4	23.7	17.8	25.6
ハエ	Diptera	0.8	0.6	0.8	0.7
トビケラ	Trichoptera	0.1	<0.1	<0.1	<0.1
チョウ	Lepidoptera	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1
ハチ	Hymenoptera	1.0	0.2	0.5	0.4
アリ類	Formicidae	41.7	20.2	65.7	43.1
昆虫類幼虫	Insecta larvae	15.1	15.5	12.4	14.5

数値は胃重要度指数割合(%)を示す。

:オス (FN=76, n=2490, V=171624.7mm³)

:メス (FN=65, n=1227, V=75621.7mm³)

:亜成体 (FN=115, n=3119, V=50430.0mm³)

FNはカエルの個体数、nは餌動物の個体数、Vは体積

表9. トノサマガエルの胃内容から得られた綱別の餌動物の構成。

綱 Class	オス	メス	亜成体	全体
腹足 Gastropoda	1.2	2.6	2.2	2.3
貧毛 Oligochaeta	0.2	0.3	0.2	0.2
ヒル Hirudinea	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1
甲殻 Crustacea	0.9	0.4	0.7	0.6
クモ Arachnida	4.3	3.5	5.7	4.2
多足類 Myriapoda	0.1	0.2	0.5	0.2
昆虫 Insecta	93.3	93.0	90.7	92.5
両生 Amphibia	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1
爬虫綱 Leptile	<0.1	-	-	<0.1

数値は胃重要度指数割合(%)を示す。

:オス (FN=271, n=2549, V=512298.0mm³)

:メス (FN=162, n=2834, V=140502.4mm³)

:亜成体 (FN=308, n=3258, V=126352.4mm³)

FNはカエルの個体数、nは餌動物の個体数、Vは体積

表10. トノサマガエルの胃内容から得られた昆虫綱の餌動物のIRI%。

目 Family	オス	メス	亜成体	全体
トビムシ Collembola	<0.1	<0.1	1.0	0.2
カゲロウ Ephemeroptera	<0.1	<0.1	-	<0.1
トンボ Odonata	3.6	1.6	0.4	1.4
カワゲラ Plecoptera	-	<0.1	-	<0.1
バッタ Orthoptera	2.4	1.0	0.2	0.9
ハサミムシ Dermaptera	0.1	0.4	0.1	0.3
カメムシ Hemiptera	23.0	24.7	39.2	29.9
アミメカゲロウ Neuroptera	<0.1	<0.1	0.1	<0.1
コウチュウ Coleoptera	46.7	46.2	12.9	36.9
シリアゲムシ Mecoptera	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1
ハエ Diptera	6.4	4.2	14.5	6.5
トビケラ Trichoptera	0.3	0.2	1.9	0.7
チョウ Lepidoptera	0.6	0.4	0.1	0.3
ハチ Hymenoptera	0.5	0.6	0.4	0.5
アリ類 Formicidae	5.0	3.4	11.7	6.2
昆虫類幼虫 Insecta larvae	11.3	17.3	17.3	16.2

数値は胃重要度指数割合(%)を示す。

:オス (FN=258, n=2058, V=375527.6mm³)

:メス (FN=149, n=691, V=101855.9mm³)

:亜成体 (FN=292, n=2250, V=85997.1mm³)

FNはカエルの個体数、nは餌動物の個体数、Vは体積

表11. トウキョウダルマガエルの胃内容から得られた綱別の餌動物の構成。

綱 Class	オス	メス	亜成体	合計
腹足 Gastropoda	4.2	3.1	1.7	2.0
貧毛 Oligochaeta	0.3	0.3	0.1	0.1
ヒル Hirudinea	0.3	0.1	<0.1	0.1
甲殻 Crustacea	<0.1	-	<0.1	<0.1
クモ Arachnida	7.4	2.5	4.4	3.1
多足類 Myriapoda	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1
昆虫 Insecta	87.5	94.0	93.8	94.7
両生 Amphibia	0.3	<0.1	-	<0.1

数値は胃重要度指数割合(%)を示す。

:オス (FN=61, n=437, V=34239.4mm³)

:メス (FN=87, n=535, V=54923.8mm³)

:亜成体 (FN=177, n=1225, V=45214.6mm³)

FNはカエルの個体数、nは餌動物の個体数、Vは体積

表12. トウキョウダルマガエルの胃内容から得られた昆虫綱の餌動物のIRI%。

目 Family	オス	メス	亜成体	合計
トビムシ Collembola	0.1	0.3	1.1	0.7
トンボ Odonata	0.7	-	-	<0.1
バッタ Orthoptera	3.1	3.6	0.2	1.4
カメムシ Hemiptera	3.6	2.4	3.1	3.2
アミメカゲロウ Neuroptera	<0.1	-	<0.1	<0.1
コウチュウ Coleoptera	36.6	25.7	17.4	23.3
ハエ Diptera	9.4	6.1	8.1	7.9
チョウ Lepidoptera	<0.1	0.5	<0.1	0.1
ハチ Hymenoptera	0.7	0.8	0.4	0.6
アリ類 Formicidae	2.2	3.2	0.9	1.6
昆虫類幼虫 Insecta larvae	43.6	57.5	68.7	61.2

数値は胃重要度指数割合(%)を示す。

:オス (FN=55, n=339, V=21335.4mm³)

:メス (FN=86, n=481, V=31101.0mm³)

:亜成体 (FN=170, n=1092, V=32851.6mm³)

FNはカエルの個体数、nは餌動物の個体数、Vは体積

表13. ツチガエルの胃内容から得られた綱別の餌動物の構成.

綱 Class	オス	メス	亜成体	合計
腹足 Gastropoda	2.2	6.1	0.9	2.3
貧毛 Oligochaeta	<0.1	0.2	0.9	0.1
ヒル Hirudinea	-	<0.1	-	<0.1
甲殻 Crustacea	0.1	<0.1	<0.1	<0.1
クモ Arachnida	3.7	8.9	1.9	3.3
多足類 Myriapoda	<0.1	-	<0.1	<0.1
昆虫 Insecta	94.0	84.8	96.2	94.3

数値は胃重要度指数割合(%)を示す.

:オス (FN=58, n=768, V=18589.5mm³)

:メス (FN=77, n=698, V=26386.4mm³)

:亜成体 (FN=59, n=783, V=8912.6mm³)

FNはカエルの個体数、nは餌動物の個体数、Vは体積

表14. ツチガエルの胃内容から得られた昆虫綱の餌動物のIRI%。

目 Family	オス	メス	亜成体	合計
トビムシ Collembola	<0.1	0.5	20.4	4.2
トンボ Odonata	0.5	0.4	-	0.3
バッタ Orthoptera	1.9	0.9	1.2	1.3
カメムシ Hemiptera	6.0	8.2	5.4	7.1
アミメカゲロウ Neuroptera	<0.1	<0.1	-	<0.1
コウチュウ Coleoptera	13.5	12.6	0.6	9.8
ハエ Diptera	6.1	6.1	1.4	5.4
チョウ Lepidoptera	0.5	3.4	-	1.3
ハチ Hymenoptera	<0.1	0.3	1.7	0.4
アリ類 Formicidae	65.8	62.5	30.6	59.2
昆虫類幼虫 Insecta larvae	5.6	5.2	38.6	10.9

数値は胃重要度指数割合(%)を示す.

:オス (FN=58, n=599, V=13605.9mm³)

:メス (FN=51, n=535, V=19606.2mm³)

:亜成体 (FN=40, n=731, V=6836.9mm³)

FNはカエルの個体数、nは餌動物の個体数、Vは体積

附表

附表1. 北海道において特定外来生物ウシガエルが捕食していた生物の一覧。

目	和名	学名
基眼	ヒラマキミズマイマイ	<i>Gyraulus spirillus</i>
	モノアラガイ	<i>Radix auricularia japonica</i>
柄眼	パツラマイマイ	<i>Discus pauper</i>
	サッポロマイマイ	<i>Euhadra brandtii sapporo</i>
	ヤマボタルガイ	<i>Cionella lubrica</i>
エビ	スジエビ	<i>Palaemon paucidens</i>
トンボ	マユタテアカネ	<i>Sympetrum eroticum eroticum</i>
	キバネモリトンボ	<i>Somatochlora graeseri aureola</i>
バッタ	イナゴモドキ	<i>Mecostethus parapleurus</i>
	コバネイナゴ	<i>Oxya yezoensis</i>
ハサミムシ	クギヌキハサミムシ	<i>Forficula tomis scudderi</i>
	コブハサミムシ	<i>Anechura harmandi</i>
	キバネハサミムシ	<i>Forficula mikado</i>
	オオハサミムシ	<i>Labidura riparia</i>
カメムシ	エサキモンキカメムシ	<i>Sastragala esakii</i>
	ツノアオカメムシ	<i>Pentatoma Japonica</i>
	ムラサキカメムシ	<i>Carpocoris purpureipennis</i>
	クロヒメツノカメムシ	<i>Elasmucha amurensis</i>
	ヒメツノカメムシ	<i>E. putoni</i>
	アカヒメツノカメムシ	<i>E. dorsalis</i>
	クロスジアワフキ	<i>Aphrophora vittata</i>
	コオイムシ	<i>Appasus japonicus</i>
	オオコオイムシ	<i>A. major</i>
	マツモムシ	<i>Notonecta triguttata</i>
	コエゾゼミ	<i>Tibicen bihamatus</i>
	ババアメンボ	<i>Gerris babai</i>
	ヤスマツアメンボ	<i>G. insularis</i>
	ツチカメムシ	<i>Macroscytus japonensis</i>
チョウ	マイマイガ	<i>Lymantria dispar praeterea</i>
コウチュウ	ヒメゲンゴロウ	<i>Rhantus suturalis</i>
	メススジゲンゴロウ	<i>Acilius japonicus</i>
	オオヒメゲンゴロウ	<i>Rhantus erraticus</i>
	オオシマゲンゴロウ	<i>Hydaticus aruspex</i>
	ガムシ	<i>Hydrophilus acuminatus</i>
	オオミズスマシ	<i>Dineutus orientalis</i>
	センチコガネ	<i>Geotrupes laevistriatus</i>
	ミヤマクワガタ	<i>Lucanus maculifemoratus</i>
	コクワガタ	<i>Dorcus rectus rectus</i>
	ツヤコガネ	<i>Anomala lucens</i>
	ヒメコガネ	<i>A. rufocuprea</i>
	オオスジコガネ	<i>A. costata</i>

附表1. 続き。

目	和名	学名
コウチュウ	クシコメツキ	<i>Melanotus legatus legatus</i>
	シロホシテントウ	<i>Vibidia duodecimguttata</i>
	キマワリ	<i>Plesiophthalmus nigrocyaneus</i>
	ホソクビキマワリ	<i>Stenophanes rubripennis</i>
	クワガタゴミムシダマシ	<i>Atasthalomorpha dentifrons</i>
	ホソカミキリ	<i>Distenia gracilis</i>
	ノコギリカミキリ	<i>Prionus insularis insularis</i>
	ハンノキハムシ	<i>Agelastica coerulea</i>
	ルリハムシ	<i>Linnaeidea aenea</i>
ハチ	トビイロケアリ	<i>Lasius japonicus</i>
	シワクシケアリ	<i>Myrmica kotokui</i>
	アズマオオズアリ	<i>Pheidole fervida</i>
	キイロスズメバチ	<i>Vespa simillima</i>
	モンズメバチ	<i>V. crabro</i>
	クロスズメバチ	<i>Vespula flaviceps</i>
	シダクロスズメバチ	<i>V. shidai</i>
	ツヤクロスズメバチ	<i>V. rufa</i>
	ハラボトガリヒメバチ	<i>Hedycryptus tenuiabdominalis</i>
	キオビホオナガスズメバチ	<i>Dolichovespula media</i>
無尾	ウシガエル	<i>Lithobates catesbeianus</i>
	アズマヒキガエル	<i>Bufo japonicus formosus</i>
コイ	モツゴ	<i>Pseudorasbora parva</i>
	ゲンゴロウブナ	<i>Carassius cuvieri</i>
		合計: 64種

附表2. 国内外来種アズマヒキガエルが捕食していた生物の一覧。

目	和名	学名
柄眼	オカモノアラガイ	<i>Succinea lauta</i>
	ヤマボタルガイ	<i>Cionella lubrica</i>
	パツラマイマイ	<i>Discus pauper</i>
	エゾマイマイ	<i>Ezohelix gainesi</i>
	サッポロマイマイ	<i>Euhadra brandtii sapporo</i>
ハサミムシ	クギヌキハサミムシ	<i>Forficula tomis scudderi</i>
バッタ	マダラカマドウマ	<i>Diestrammena japonica</i>
	エゾツユムシ	<i>Kuwayamaea sapporensis</i>
	マダラスズ	<i>Dianemobius nigrofasciatus</i>
	ハネナガフキバッタ	<i>Ognevia longipennis</i>
	サッポロフキバッタ	<i>Podisma sapporensis</i>
	ヒシバッタ	<i>Tetrix japonica</i>
カメムシ	エゾハルゼミ	<i>Terpnosia nigricosta</i>
	ノコギリヒラタカメムシ	<i>Aradus orientalis</i>
	ツチカメムシ	<i>Macroscytus japonensis</i>
	トゲカメムシ	<i>Carbula humerigera</i>
	ツノアオカメムシ	<i>Pentatoma japonica</i>
	オオクチフトカメムシ	<i>Picromerus bidens</i>
	オオトゲシラホシカメムシ	<i>Eysarcoris lewisi</i>
マツモムシ	<i>Notonecta triguttata</i>	
チョウ	マイマイガ	<i>Lymantria dispar praeterea</i>
ハエ	ヒゲブトルリミズアブ	<i>Beris fuscipes</i>
コウチュウ	エゾマイマイカブリ	<i>Damaster blaptoides rugipennis</i>
	セダカオサムシ	<i>Cychrus morawitzi morawitzi</i>
	セアカヒラタゴミムシ	<i>Dolichus halensis</i>
	アオゴミムシ	<i>Chlaenius pallipes</i>
	キンナガゴミムシ	<i>Pterostichus planicollis</i>
	コヨツボシゴミムシ	<i>Panagaeus robustus</i>
	ヒメゲンゴロウ	<i>Rhantus suturalis</i>
	ヨツボシヒラタシテムシ	<i>Dendroxena sexcarinata</i>
	ビロウドヒラタシテムシ	<i>Oiceoptoma thoracicum</i>
	クロヒラタシテムシ	<i>Phosphuga atrata</i>
	アオバアリガタハネカクシ	<i>Paederus fuscipes</i>
	センチコガネ	<i>Geotrupes laevistriatus</i>
	クロマルエンマコガネ	<i>Onthophagus ater</i>
	ヒメコガネ	<i>Anomala rufocuprea</i>
	アオハナムグリ	<i>Cetonia roelofsi roelofsi</i>
	ドウガネブイブイ	<i>Anomala cuprea</i>
	ハナムグリ	<i>Cetonia pilifera pilifera</i>
	ナガチャコガネ	<i>Heptophylla picea</i>
	サビキコリ	<i>Agrypnus binodulus binodulus</i>
	ムナビロサビキコリ	<i>A. cordicollis</i>

附表2. 続き。

目	和名	学名	
コウチュウ	ルリツヤハダコメツキ	<i>Hemicrepidius subcyaneus</i>	
	マダラチビコメツキ	<i>Prodrasterius agnatus</i>	
	コガネコメツキ	<i>Selatosomus puncticollis</i>	
	ジョウカイボン	<i>Lycocerus suturellus suturellus</i>	
	アオジョウカイ	<i>Themus cyanipennis</i>	
	アイヌクビボンジョウカイ	<i>Asiopodabrus ainu ainu</i>	
	オバボタル	<i>Lucidina biplagiata</i>	
	ナミテントウ	<i>Harmonia axyridis</i>	
	クロチビオオキノコムシ	<i>Tritoma niponensis</i>	
	ミヤマオビオオキノコ	<i>Episcapha gorhami</i>	
	オオキノコムシ	<i>Encaustes praenobilis</i>	
	クロハナケシキスイ	<i>Carpophilus chalybeus</i>	
	ブナホソヒラタムシ	<i>Silvanoprus fagi</i>	
	キマワリ	<i>Plesiophthalmus nigrocyaneus</i>	
	ニセビロウドカミキリ	<i>Acalolepta sejuncta sejuncta</i>	
	セスジヒメハナカミキリ	<i>Pidonia amentata amentata</i>	
	ゴマフカミキリ	<i>Mesosa japonica</i>	
	ノコギリカミキリ	<i>Prionus insularis insularis</i>	
	ホソトラカミキリ	<i>Rhaphuma xenisca</i>	
	ホソカミキリ	<i>Distenia gracilis</i>	
	カメノコハムシ	<i>Cassida nebulosa</i>	
	ヒメジンガサハムシ	<i>C. fuscorufa</i>	
	ウリハムシモドキ	<i>Atrachya menetriesi</i>	
	アトボシハムシ	<i>Paridea angulicollis</i>	
	ヤナギルリハムシ	<i>Plagioderma versicolora</i>	
	クロルリハムシ	<i>Chrysolina yezoensis</i>	
	ハツカハムシ	<i>C. exanthematica laevipunctata</i>	
	ハチ	ムネアカオオアリ	<i>Camponotus obscuripes</i>
		クロオオアリ	<i>C. japonicus</i>
		アメイロアリ	<i>Paratrechina flavipes</i>
		ヒメハリアリ	<i>Ponera japonica</i>
		ケズネアカヤマアリ	<i>Formica truncorum</i>
		ハヤシクロヤマアリ	<i>F. hayashi</i>
クロヤマアリ		<i>F. japonica</i>	
アカヤマアリ		<i>F. sanguinea</i>	
エゾアカヤマアリ		<i>F. yessensis</i>	
アズマオオズアリ		<i>Pheidole fervida</i>	
クロクサアリ		<i>Lasius fuji</i>	
ヤマトアシナガアリ		<i>Aphaenogaster japonica</i>	
シワクシケアリ		<i>Myrmica kotokui</i>	
トビイロケアリ		<i>Lasius japonicus</i>	
キイロケアリ		<i>L. flavus</i>	
ツヤクロスズメバチ		<i>Vespula rufa</i>	
		合計: 85種	

附表3. 国内外来種トノサマガエルが捕食していた生物の一覧。

目	和名	学名
中腹足	カワニナ	<i>Semisulcospira libertina</i>
基眼	モノアラガイ	<i>Radix auricularia japonica</i>
柄眼	オカモノアラガイ	<i>Succinea lauta</i>
	ヤマボタルガイ	<i>Cionella lubrica</i>
	パツラマイマイ	<i>Discus pauper</i>
	エゾマイマイ	<i>Ezohelix gainesi</i>
	サツポロマイマイ	<i>Euhadra brandtii sapporo</i>
クモ	カバキコマチグモ	<i>Cheiracanthium japonicum</i>
トンボ	オツネトンボ	<i>Sympetma paedisca</i>
	キタイトンボ	<i>Coenagrion ecornutum</i>
	エゾイトンボ	<i>C. lanceolatum</i>
	オゼイトンボ	<i>C. terue</i>
	モノサシトンボ	<i>Copera annulata</i>
	オオルリボシヤンマ	<i>Aeschna nigroflava</i>
	コサナエ	<i>Trigomphus melampus</i>
	オニヤンマ	<i>Anotogaster sieboldii</i>
	ヨツボシトンボ	<i>Libellula quadrimaculata asahinai</i>
	アキアカネ	<i>Sympetrum frequens</i>
	マユタテアカネ	<i>S. eroticum eroticum</i>
	ノシメトンボ	<i>S. infuscatum</i>
	ハサミムシ	クギヌキハサミムシ
キバネハサミムシ		<i>F. mikado</i>
バッタ	マダラカマドウマ	<i>Diestrammena japonica</i>
	コバネヒメギス	<i>Metrioptera bonneti</i>
	ケラ	<i>Grylotalpa orientalis</i>
	マダラスズ	<i>Dianemobius nigrofasciatus</i>
	コバネイナゴ	<i>Oxya yezoensis</i>
	ヒシバッタ	<i>Tetrix japonica</i>
カメムシ	コエゾゼミ	<i>Tibicen bihamatus</i>
	シロオビアワフキ	<i>Aphrophora intermedia</i>
	イシダアワフキ	<i>Aphrophora ishidae</i>
	オオヨコバイ	<i>Cicadella viridis</i>
	ハラビロマキバサシガメ	<i>Himacerus apterus</i>
	ハネナガマキバサシガメ	<i>Nabis stenoferus</i>
	クロホシカメムシ	<i>Pyrrhocoris sinuaticollis</i>
	エゾツノカメムシ	<i>Acanthosoma expansum</i>
	トゲカメムシ	<i>Carbula humerigera</i>
	スコットカメムシ	<i>Menida scotti</i>
	エゾアオカメムシ	<i>Palomena angulosa</i>
	オオトゲシラホシカメムシ	<i>Eysarcoris lewisi</i>
	セアカアメンボ	<i>Limno rufoscutellatus</i>
	ヒメアメンボ	<i>Gerris latiabdominis</i>
	シマアメンボ	<i>Metrocoris histrio</i>
	マツモムシ	<i>Notonecta triguttata</i>

附表3. 続き。

目	和名	学名
カメムシ	オオコオイムシ	<i>Appasus major</i>
	ヒメズカマキリ	<i>Ranatra unicolor</i>
アミメカゲロウ	センブリ	<i>Sialis sibirica</i>
	ヒロバカゲロウ	<i>Lysmus harmandinus</i>
	ウンモンヒロバカゲロウ	<i>Osmylus tessellatus</i>
	クサカゲロウ	<i>Chrysopa intima</i>
シリアゲムシ	プライヤシリアゲ	<i>Panorpa pryeri</i>
トビケラ	ミヤケエグリトビケラ	<i>Nemotaulius miyakei</i>
	ムラサキトビケラ	<i>Eubasilisa regina</i>
チョウ	カノコガ	<i>Amata fortunei</i>
	マイマイガ	<i>Lymantria dispar praeterea</i>
ハエ	コガタノミズアブ	<i>Odontomyia garatas</i>
	シオヤアブ	<i>Promachus yesonicus</i>
コウチュウ	エゾアカガネオサムシ	<i>Carabus granulatus yezoensis</i>
	セダカオサムシ	<i>Cychrus morawitzi morawitzi</i>
	イシカリクロナガオサムシ	<i>Leptocarabus arboreus ishikarinus</i>
	キタクロオサムシ	<i>Ohomopterus albrechti albrechti</i>
	アオゴミムシ	<i>Chlaenius pallipes</i>
	キンナガゴミムシ	<i>Pterostichus planicollis</i>
	コヨツボシゴミムシ	<i>Panagaeus robustus</i>
	クロズカタキバゴミムシ	<i>Badister nigriceps</i>
	ゲンゴロウ	<i>Cybister japonicus</i>
	クロヒメゲンゴロウ	<i>Ilybius anjae</i>
	オオシマゲンゴロウ	<i>Hydaticus aruspex</i>
	キベリクロヒメゲンゴロウ	<i>Ilybius apicalis</i>
	ヨツボシヒラタシテムシ	<i>Dendroxena sexcarinata</i>
	オオヒラタシテムシ	<i>Eusilpha japonica</i>
	クロヒラタシテムシ	<i>Phosphuga atrata</i>
	ヒラタシテムシ	<i>Silpha perforata venatoria</i>
	アオバアリガタハネカクシ	<i>Paederus fuscipes</i>
	ツマグロアカバネハネカクシ	<i>Hesperus tiro</i>
	センチコガネ	<i>Geotrupes laevistriatus</i>
	スジクワガタ	<i>Dorcus binervis binervis</i>
	コクワガタ	<i>D. rectus rectus</i>
	スジコガネ	<i>Anomala testaceipes</i>
	スジコガネ	<i>A. testaceipes</i>
	ツヤコガネ	<i>A. lucens</i>
	ヒメコガネ	<i>A. rufocuprea</i>
	マメコガネ	<i>Popillia japonica</i>
	ハイイロビロウドコガネ	<i>Paraserica gricea</i>
	アオウスチャコガネ	<i>Phyllopertha intermixta</i>
	アオハナムグリ	<i>Cetonia roelofsi roelofsi</i>
	ナガチャコガネ	<i>Heptophylla picea</i>
	クロスジチャイロコガネ	<i>Sericania fuscolineata fuscolineata</i>

附表3. 続き。

目	和名	学名	
コウチュウ	セマダラコガネ	<i>Blitopertha orientalis</i>	
	アシマガリビロウドコガネ	<i>Serica incurvata</i>	
	ヤナギナガタムシ	<i>Agrilus viridis</i>	
	サビキコリ	<i>Agrypnus binodulus binodulus</i>	
	ムナビロサビキコリ	<i>A. cordicollis</i>	
	ホソサビキコリ	<i>A. fuliginosus</i>	
	クチプトコメツキ	<i>Silesis musculus musculus</i>	
	エゾフトヒラタコメツキ	<i>Acteniceromorphus selectus</i>	
	ジョウカイボン	<i>Lycocerus suturellus suturellus</i>	
	アオジョウカイ	<i>Themus cyanipennis</i>	
	ホツカイジョウカイ	<i>Cantharis vulcana</i>	
	アイヌクビボソジョウカイ	<i>Asiopodabrus ainu ainu</i>	
	オバボタル	<i>Lucidina biplagiata</i>	
	ジュウクホシテントウ	<i>Anisosticta kobensis</i>	
	ナミテントウ	<i>Harmonia axyridis</i>	
	シロジュウゴホシテントウ	<i>Calvia quindecimguttata</i>	
	ジュウサンホシテントウ	<i>Hippodamia tredecimpunctata timberlakei</i>	
	コカメノコテントウ	<i>Propylea quatuordecimpunctata</i>	
	クビカクシナガクチキムシ	<i>Scotodes niponicus</i>	
	マダラカミキリモドキ	<i>Oedemera venosa</i>	
	キマワリ	<i>Plesiophthalmus nigrocyanus</i>	
	ヒシカミキリ	<i>Microlera ptinoides</i>	
	ムネグロリンゴカミキリ	<i>Nupserha sericans</i>	
	ビロウドカミキリ	<i>Acalolepta fraudatrix fraudatrix</i>	
	ホソカミキリ	<i>Distenia gracilis</i>	
	ハムシダマシ	<i>Lagria rufipennis</i>	
	スナゴミムシダマシ	<i>Gonocephalum japanum</i>	
	ルリハムシ	<i>Linaeidea aenea</i>	
	ウリハムシモドキ	<i>Atrachya menetriesi</i>	
	ヤナギハムシ	<i>Chrysomela vigintipunctata</i>	
	ハンノキハムシ	<i>Agelastica coerulea</i>	
	ミドリトビハムシ	<i>Crepidodera japonica</i>	
	ヒラタネクイハムシ	<i>Donacia splendens hiurai</i>	
	イタドリハムシ	<i>Gallerucida bifasciata</i>	
	キヌツヤミズクサハムシ	<i>Plateumaris sericea</i>	
	オトシブミ	<i>Apoderus jekelii</i>	
	コブヒゲボソゾウムシ	<i>Phyllobius nipponophyllobi picipes</i>	
	アオヒゲボソゾウムシ	<i>P. prolongatus</i>	
	コナラシギゾウムシ	<i>Curculio dentipes</i>	
	クワヒョウタンゾウムシ	<i>Scepticus insularis</i>	
	ハチ	ハラボソトガリヒメバチ	<i>Hedycryptus tenuiabdominalis</i>
		シロスジヒメバチ	<i>Achais oratorius albizonellus</i>
		アカスジチュウレンジ	<i>Arge nigrinodosa</i>
		ムネアカオオアリ	<i>Camponotus obscuripes</i>

附表3. 続き。

目	和名	学名
ハチ	クロヤマアリ	<i>Formica japonica</i>
	アカヤマアリ	<i>F. sanguinea</i>
	エゾアカヤマアリ	<i>F. yessensis</i>
	アズマオオズアリ	<i>Pheidole fervida</i>
	クロクサアリ	<i>Lasius fuji</i>
	ヤマトアシナガアリ	<i>Aphaenogaster japonica</i>
	シワクシケアリ	<i>Myrmica kotokui</i>
	トビイロケアリ	<i>Lasius japonicus</i>
	キイロスズメバチ	<i>Vespa simillima</i>
	コガタスズメバチ	<i>V. analis</i>
	オオモンクロベッコウ	<i>Anoplius samariensis</i>
無尾	ニホンアマガエル	<i>Hyla japonica</i>
	エゾアカガエル	<i>Rana pirica</i>
有鱗	ニホンカナヘビ	<i>Takydromus tachydromoides</i>
		合計: 146種

附表4. 国内外来種トウキョウダルマガエルが捕食していた生物の一覧。

目	和名	学名
基眼	サカマキガイ	<i>Physa acuta</i>
柄眼	オカモノアラガイ	<i>Succinea lauta</i>
	ヤマボタルガイ	<i>Cionella lubrica</i>
	パツラマイマイ	<i>Discus pauper</i>
顎ヒル	ウマビル	<i>Whitmania pigra</i>
クモ	クサグモ	<i>Agelena silvatica</i>
トンボ	オツネントンボ	<i>Sympecma paedisca</i>
	ノシメントンボ	<i>Sympetrum infuscatum</i>
バッタ	ケラ	<i>Gryllotalpa orientalis</i>
カメムシ	シロオビアワフキ	<i>Aphrophora intermedia</i>
	イシダアワフキ	<i>A. ishidae</i>
	オオトゲシラホシカメムシ	<i>Eysarcoris lewisi</i>
	ヒメアメンボ	<i>Gerris latiabdominis</i>
	マツモムシ	<i>Notonecta triguttata</i>
チョウ	マイマイガ	<i>Lymantria dispar praeterea</i>
ハエ	ミスジヒメヒロクチバエ	<i>Rivellia nigricans</i>
コウチュウ	キンナガゴミムシ	<i>Pterostichus planicollis</i>
	メダカチビカワゴミムシ	<i>Asaphidion semilucidum</i>
	ヒメゲンゴロウ	<i>Rhantus suturalis</i>
	コガシラミズムシ	<i>Peltodytes intermedius</i>
	ゴマフガムシ	<i>Berosus punctipennis</i>
	アカアシクワガタ	<i>Dorcus rubrofemoratus rubrofemoratus</i>
	スジコガネ	<i>Anomala testaceipes</i>
	アオウスチャコガネ	<i>Phyllopertha intermixta</i>
	ムネアカツヤケシコメツキ	<i>Megapenthes opacus</i>
	サビキコリ	<i>Agrypnus binodulus binodulus</i>
	ナミテントウ	<i>Harmonia axyridis</i>
	ジュウサンホシテントウ	<i>Hippodamia tredecimpunctata timberlakei</i>
	コカメノコテントウ	<i>Propylea quatuordecimpunctata</i>
	イネクビボソハムシ	<i>Oulema oryzae</i>
	キスジノミハムシ	<i>Phyllotreta striolata</i>
ウリハムシモドキ	<i>Atrachya menetriesi</i>	
ハチ	セイヨウミツバチ	<i>Apis mellifera</i>
	セイヨウオオマルハナバチ	<i>Bombus terrestris</i>
		合計: 34種

附表5. 国内外来種ツチガエルが捕食していた生物の一覧。

目	和名	学名
柄眼	オカモノアラガイ	<i>Succinea lauta</i>
	ヤマボタルガイ	<i>Cionella lubrica</i>
	バツラマイマイ	<i>Discus pauper</i>
	エゾマイマイ	<i>Ezohelix gainesi</i>
	サッポロマイマイ	<i>Euhadra brandtii sapporo</i>
トンボ	ノシメトンボ	<i>Sympetrum infuscatum</i>
バッタ	マダラカマドウマ	<i>Diestrammena japonica</i>
	ケラ	<i>Gryllotalpa orientalis</i>
	マダラスズ	<i>Dianemobius nigrofasciatus</i>
	サッポロフキバッタ	<i>Podisma sapporensis</i>
	ヒシバッタ	<i>Tetrix japonica</i>
カメムシ	ツツジゲンバイ	<i>Stephanitis pyrioides</i>
	ツチカメムシ	<i>Macroscytus japonensis</i>
	エゾアオカメムシ	<i>Palomena angulosa</i>
	ムラサキカメムシ	<i>Carpocoris purpureipennis</i>
	ナガメ	<i>Eurydema rugosum</i>
	オオトゲシラホシカメムシ	<i>Eysarcoris lewisi</i>
	マツモムシ	<i>Notonecta triguttata</i>
チョウ	マイマイガ	<i>Lymantria dispar praeterea</i>
ハエ	ミヤマキンバエ	<i>Lucilia papuensis</i>
コウチュウ	アオゴミムシ	<i>Chlaenius pallipes</i>
	キンナガゴミムシ	<i>Pterostichus planicollis</i>
	ヒメコガネ	<i>Anomala rufocuprea</i>
	マメコガネ	<i>Popillia japonica</i>
	スジコガネ	<i>Anomala testaceipes</i>
	サビキコリ	<i>Agrypnus binodulus binodulus</i>
	マダラチビコムツキ	<i>Prodrasterius agnatus</i>
	シロジュウシホシテントウ	<i>Calvia quatuordecimguttata</i>
	ジュウクホシテントウ	<i>Anisosticta kobensis</i>
	ブナホソヒラタムシ	<i>Silvanoprus fagi</i>
	ジャコウカミキリ	<i>Aromia moschata orientalis</i>
	アカハナカミキリ	<i>Corymbia succedanea</i>
	ルリハムシ	<i>Linnaeidea aenea</i>
	ジュウシホシクビナガハムシ	<i>Crioceris quatuordecimpunctata</i>
	ヤナギルリハムシ	<i>Plagiodera versicolora</i>
	クワヒョウタンゾウムシ	<i>Scepticus insularis</i>
ハチ	クロオオアリ	<i>Camponotus japonicus</i>
	アメイロアリ	<i>Paratrechina flavipes</i>
	ヒメハリアリ	<i>Ponera japonica</i>
	クロヤマアリ	<i>Formica japonica</i>
	アズマオオズアリ	<i>Pheidole fervida</i>
	クロクサアリ	<i>Lasius fuji</i>
	ヤマトアシナガアリ	<i>Aphaenogaster japonica</i>
	シワクシケアリ	<i>Myrmica kotokui</i>
	トビイロケアリ	<i>Lasius japonicus</i>
	キイロスズメバチ	<i>Vespa simillima</i>