

博士学位論文

学位論文内容の要旨および審査結果の要旨

氏名 更科 美帆

学位の種類 博士（農学）

学位授与の条件 酪農学園大学学位規程第3条第3項に該当

学位論文の題目 侵略的外来カエルの捕食影響と食性に関する研究

審査委員

主査 教授 吉田 剛司（動物資源生産学）

副査 教授 山舗 直子（動物資源生産学）

副査 准教授 中谷 暢丈（動物資源生産学）

副査 戸田 光彦（自然環境研究センター）

学位論文要旨

【目的】

外来種による影響の中でも捕食影響については多くの種で問題となっており、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種に影響を与えることが知られる。国外由来の外来カエルについては、世界的にも捕食影響に関する知見が多く、国外由来の一部の外来種については2005年に特定外来生物法が施行されてからは特定外来生物として規制対象となっている。しかし日本では、カエルは農林水産資源への重要性が低いことから、他の影響力の大きい外来哺乳類などと比較しても影響調査や研究が少ない。さらに国内外来カエルに関する研究事例は国外外来カエルと比較すると極めて少なく、対策や対策のための研究もほとんど実施されていない。

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 *Lithobates catesbeianus*、国内外来カエルのアズマヒキガエル *Bufo 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* が生息しているが、外来カエルに関する調査研究は分布に関するものが主で、捕食影響については知見が不足している。特にウシガエルによる捕食影響は大きいとされるが、北海道のように寒冷な地域での調査研究は事例がなく、影響は不明である。さらに外来カエルの食性に関する既存の調査研究では、捕食影響を評価する手法が統一されていない。

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、1) 幅広い生物相に利用されている胃重要度指数 (Index of relative importance: IRI) (Pinkas et al. 1971) 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。また、2) 特定外来生物ウシガエルの捕食影響と食性について、従来の食性把握の手法と IRI の両方を用いて比較し、IRI の有用性について考察する。さらに、3) 国内外来カエルの捕食影響と食性についても IRI を用いて明らかにする。

本研究では、外来カエルの食性傾向について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し、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する。

【方法】

1) IRI を用いた外来カエルの食性把握

外来カエルの食性に関する既存研究においては、胃内容物の構成を示す割合として餌動物の個体数、体積、出現頻度の項目の割合を利用することが多かった。しかし個々の割合を評価しても食性全体の傾向を掴むことは難しい。本研究で提案する IRI とは動物の胃内容物の偏りを表す指数であり、近年では哺乳類や鳥類、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 は餌動物の個体数、体積、出現頻度の項目の割合を組み合わせ使用し、食性を構成する重要性の高い餌動物を明らかにできる。ただし IRI には上限値がないために算出された結果の検討が困難である。そこで、本研究では IRI を割合に形式転換した胃重要度指数割合 (IRI%) (López et al. 2007) を外来カエルの食性把握に使用する。

なお、IRI と IRI% は次の (1) と (2) の式から求められる。

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

$$\text{IRI}\%=\text{餌動物のIRI} / \text{全ての餌動物の総IRI} \times 100 \quad (2)$$

F%は出現頻度割合、N%は個体数割合、V%は体積割合を表す。

2008年から2014年の5月から10月の間に、ウシガエルの定着が確認されている七飯町大沼国定公園と、国内外来カエルの定着が確認されている石狩地域周辺の水田、公園内の人工湿地、湖沼にて夜間カエルを捕獲した。性別などの個体情報を取得後、強制嘔吐法または解剖にてカエルの胃内容物を摘出し70%エタノールにて保存した。胃内容物から得られた餌動物は、種への捕食傾向を把握するため綱レベルで分類した後、捕食傾向が大きかった綱はさらに目レベルで各割合を算出した。さらに、生物相への捕食傾向を把握するため、餌動物を大まかに水生と陸生生物に分け、陸生生物はさらに飛翔性と地表性生物に分け割合を算出した。

2) 特定外来生物ウシガエルの食性傾向とIRI%の有用性について

F%、N%、V%、IRI%の全てにおいて昆虫綱が最も高い割合を示す(表1)。多くの分類群でF%、N%、V%の各割合に差異がみられた(表2)。IRI%においては地表性生物が高く、水生のエビ目よりもワラジムシ目のIRI%が大きかったことから(表3)、ウシガエルが北海道では地表性生物を重要な餌としていることが判明した。既存研究ではウシガエルはアメリカザリガニをはじめとする水生生物を餌とすることが指摘されるが、アメリカザリガニが生息していない大沼国定公園では、水生生物よりも地表性生物への捕食傾向が強いことが明らかとなった。その要因としては、複数の外来魚が調査対象地に生息することにより水生生物の多様性が低くなっていた可能性、北海道の寒冷な気候がウシガエルの活動を抑制した可能性が考えられる。

IRI%を算出したことにより、F%、N%、V%の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できたことから、食性の全体的な傾向を把握することが可能となった。よってIRI%は外来カエルの食性傾向を把握する手法として有用である。

3) IRI%を用いた国内外来カエルの捕食影響と食性について

北海道に生息する国内外来カエルにおいて昆虫綱のIRI%が高く(表4)、トノサマガエルを除く3種は地表性生物を重要な餌としていた。特にアズマヒキガエルとツチガエルではアリ類の捕食傾向が大きく(表5)、アズマヒキガエルについてはコウチュウも比較的多く捕食していた。水生生物の割合が極めて小さいことからアズマヒキガエルとツチガエルは特定の生物相を捕食するスペシャリスト型の食性である。またトウキョウダルマガエルは、昆虫類幼虫への捕食傾向が大きく、北海道の水田に生息するトウキョウダルマガエルは食性が偏っているといえる。トノサマガエルは地表性、水生、飛翔性生物をほぼ均等に捕食する傾向がみられ、何でも幅広く捕食するジェネラリスト型の食性であることが明らかとなった。

土壌性のコウチュウ類は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り、アズマヒキガエルやツチガエルによる地表性生物への捕食圧は、北海道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り、今後、警戒が必要である。

表1. ウシガエルの綱レベルでの餌動物の出現頻度、個体数、体積、IRIの各割合。

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
地表性生物	89.1	60.5	37.8	39727.3	56.9
飛翔性生物	60.8	19.5	22.0	19852.9	14.6
水生生物	57.1	20.0	40.1	10192.5	28.5

表2. ウシガエルの昆虫綱の目レベルの餌動物の出現頻度、個体数、体積、IRIの各割合。

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

表3. ウシガエルの甲殻綱の目レベルでの出現頻度、個体数、体積、IRIの各割合。

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. 国内外来カエル4種の綱レベルでのIRI%と餌動物構成。

綱 Class	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	ツチ ガエル
	IRI%	IRI%	IRI%	IRI%
腹足 Gastropoda	0.5	2.3	2.7	3.4
貧毛 Oligochaeta	-	0.2	0.2	0.2
ヒル Hirudinea	-	<0.1	0.1	-
甲殻 Crustacea	0.1	0.6	<0.1	-
クモ Arachnida	0.7	4.2	4.3	4.8
多足類 Myriapoda	0.4	0.2	<0.1	-
昆虫 Insecta	98.4	92.5	92.7	91.5
両生 Amphibia	-	<0.1	-	-
爬虫綱 Leptile	-	<0.1	-	-
地表性生物	85.8	27.9	76.2	71.1
飛翔性生物	14.2	33.3	17.2	28.9
水生生物	<0.1	38.8	6.6	<0.1

表5. 昆虫綱における国内外来カエル4種の目レベルでのIRI%と餌動物構成。

目 Family	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	ツチ ガエル
	IRI%	IRI%	IRI%	IRI%
トビムシ Collembola	<0.1	0.2	0.7	4.2
カゲロウ Ephemeroptera	-	<0.1	-	-
トンボ Odonata	<0.1	1.4	<0.1	0.3
カワゲラ Plecoptera	-	<0.1	-	-
バッタ Orthoptera	1.0	0.9	1.4	1.3
ハサミムシ Dermaptera	0.1	0.3	-	-
カメムシ Hemiptera	14.5	29.9	3.2	7.1
アミメカゲロウ Neuroptera	-	<0.1	<0.1	<0.1
コウチュウ Coleoptera	25.6	36.9	23.3	9.8
シリアゲムシ Mecoptera	-	<0.1	-	-
ハエ Diptera	0.7	6.5	7.9	5.4
トビケラ Trichoptera	<0.1	0.7	-	-
チョウ Lepidoptera	<0.1	0.3	0.1	1.3
ハチ Hymenoptera	0.4	0.5	0.6	0.4
アリ類 Formicidae	43.1	6.2	1.6	59.2
昆虫類幼虫 Insecta larvae	14.5	16.2	61.2	10.9

-: 胃内容から検出されなかった餌動物

F%: 出現頻度割合、N%: 個体数割合

<0.1: 検出されたが0.1以下の餌動物

V%: 体積割合、IRI(%): 胃重要度指数(割合)

論文審査の要旨および結果

論文審査の要旨および結果

審査は、1) 新規性があり、科学的な根拠に基づくか、2) 科学及び野生動物学の発展に寄与または貢献する内容であるかの2点を重点に行なわれた。

研究の目的と概要

更科美帆氏の博士学位論文「侵略的外来カエルの捕食影響と食性に関する研究」は、これまで統一されていなかった外来カエルの捕食影響を評価する手法の提案と、食性の特徴から外来カエルが在来種に及ぼす捕食影響について明確化することを目的とし、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捕食影響の把握を行ったものである。

本研究では、緒言にてまず外来種管理の問題点として国外外来種と国内外来種の法規制の有無、生態学的な情報量の差異について述べている。また国内外来カエルについては情報が不足している点、国外外来種であるウシガエルでも北海道のように寒冷な地域における研究事例は不足している点、そもそも外来カエルの捕食影響を評価する手法は統一されていない点について取り上げている。第I章にて外来カエルの食性影響を評価する手法として胃重要度指数 (Index of relative importance : IRI) を用いた割合である IRI% について説明し、第II章にて北海道に生息する特定外来生物ウシガエルの捕食影響の把握に IRI% を用いてその有用性を評価し、ウシガエルの食性の独特な特徴を明らかにしている。第III章では IRI% を用いて北海道に生息する国内外来カエル4種の捕食影響と食性について初めて明らかにし、国内外来カエルが北海道の在来種に対し侵略的である可能性について述べている。総括では、本論によって得られた成果と課題についてまとめている。

各章の概要は、次の通りである。

研究の成果

第I章

第I章では、カエル類の食性研究で一般的であった餌動物の出現頻度割合、個体数割合、体積割合を利用した食性評価の方法における課題を整理し、新たに捕食影響を評価する手法として胃重要度指数 (Index of relative importance : IRI) を用いる理由を明確化した。その上で IRI を割合に変換した IRI% を外来カエルの食性把握と影響評価方法に用いる提案をした。また本章では、外来カエルによる種への捕食圧の偏りと特徴を把握するために餌動物を綱レベル、目レベルで分類し、さらに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などを考慮して餌動物を水生生物と陸生生物に分類し、陸生生物は地表性生物と飛翔性生物に分類することを説明している。また、各餌動物が受ける捕食圧の持続性やタイミングを明らかにするために捕獲月ごとに割合を算出することについて説明した。

IRI% の有用性を評価するため、第II章にて IRI% と一般的に使用されてきた餌動物の出現頻度割合、個体数割合、体積割合を比較し、第III章では IRI% を用いて外来カエルの捕食影響について明らかにすることを示している。

第II章

第II章では、寒冷な地域における特定外来生物ウシガエルによる捕食影響について、日本最北のウシガエルの生息地である北海道にて初めて明らかにした。餌動物を生息環境などの特徴で分類し IRI% を算出することでウシガエルが北海道において陸生生物、特に地表性生物への捕食傾向が大きいことが判明した。

本章において、北海道の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は、複数の外来魚が生息することによって水生生物の多様性が下がり、水生生物が少なかったこと、北海道の寒冷な気候が水温を低下させることにより水辺におけるウシガエルの活動性を抑制し食性に影響したことの2点が考えられる。

第Ⅲ章

第Ⅲ章では、北海道にて国内外来種であるアズマヒキガエル、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 IRI%を用いて在来種への捕食影響を明らかにした。

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いる偏ったスペシャリスト型の食性であり、北海道においては在来種に対して非常に侵略的である可能性を示した。地表性生物の中でも特にアリ類、コウチュウ類は餌動物中の IRI%が高かった。地表性昆虫類は生態系において重要な役割を持ち、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。またトノサマガエルは水生、地表性、飛翔性生物の全てを幅広く捕食しているジェネラリスト型の食性であることが判明した。これらの結果は、アズマヒキガエル、ツチガエル、トノサマガエルの原産地での研究結果と類似している。またトウキョウダルマガエルは地表性生物を多く捕食していたが、捕獲月ごとの変動が大きく、捕獲月ごとに偏った食性をしていることが判明した。

アズマヒキガエル、トノサマガエル、ツチガエルは希少種を捕食しており、特にトノサマガエルは捕獲月ごとに算出した IRI%の結果においても常習的に希少な水生カメムシ類を捕食していることが判明し、捕食影響が大きいと考えられる。

本研究の評価

本研究は、野生動物学の中でも近年問題となっている外来種について、日本国内でも特に情報が不足している外来カエルの捕食影響について明らかにしたものである。本研究のテーマは、これまで不明瞭であった外来カエル類の対策に資する社会的な意義もあり、国外外来種と国内外来種の法的な取り扱いの有無や情報量の差異などの背景を整理し、適切で多大な情報をわかりやすく整理されている。その上で、研究対象地である北海道にて国外外来種のウシガエルと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4種について地域の現状に沿った課題について多数の先行研究や知見から整理している。ウシガエルの食性に関する研究は世界中で知見があるが、北海道ほど寒冷な地域で、かつウシガエルの主食といわれる外来のアメリカザリガニが生息していない地域における研究事例は少なく、捕食影響については不明であった。本研究から得られたウシガエルの捕食影響に関する新たな知見は、今後の北海道におけるウシガエル対策のみならず、他の寒冷地での対策に活かされる重要な知見を提供した。また本研究では、食性の特徴から国内外来カエルが在来種に対して侵略的である可能性について述べている。この結論から、国外外来カエルと同様に国内外来カエルによる捕食影響を評価することの必要性を示した点において、研究テーマの社会的な意義に対する有用性が評価できる。結論を導くために使用した総個体数約 2,000 個体という膨大なデータ量はこれまでの研究と比較しても十分であり、餌動物の種類が多岐にわたるなかでそれらを分類し、同定した種が 146 種にものぼるというデータの質も高い。また、データ解析に用いた IRI%については外来カエル類の食性把握への応用という点で新規性が高い。これまで統一されていなかった外来種の捕食影響を評価する新たな手法として IRI%の有用性を明らかにした点については、テーマを追求するだけでなく今後の外来種対策への応用性という観点からも高く評価できる。

更科美帆氏は、酪農学園大学大学院酪農学研究科における規定の課程を修了し、博士（農学）の授与に必要となる全ての基準を満たすことを確認した。以上のことから、本研究は北海道のみならず日本全国にて外来種対策および野生動物学の発展に寄与または貢献する内容を有するものであり、申請者である更科美帆氏は、博士（農学）の学位を授与されるに値するものと審査員一同は認めた。

2016年2月9日

審査員

主査	教授	吉田	剛司
副査	教授	山舗	直子
副査	准教授	中谷	暢丈
副査		戸田	光彦