

論文 Article

糞分析を用いたオオサンショウウオ幼生の食性に関する研究

児玉敦也¹・中村虎之介¹・神林千晶²・清水則雄³

A study of food habits of the larvae of the Japanese giant salamander
Andrias japonicus using fecal analysis

Atsuya KODAMA¹, Toranosuke NAKAMURA¹, Chiaki KAMBAYASHI² and Norio SHIMIZU³

要旨：オオサンショウウオ幼生の食性を解明するために、広島県東広島市豊栄町椋梨川の自然巣穴周辺に離散した本種幼生の糞分析と環境分析を行った。糞分析の結果、カゲロウ目およびカワゲラ目の水生昆虫が80%を占めた。このうちカゲロウ目ではトビイロカゲロウ属が最も多くみられた。これらの餌生物は3-5月に羽化するため、餌生物の減少による幼生の流下離散の要因になっていることも考えられた。また、幼生の体サイズの増加に伴い、食性が変化することも示唆された。

キーワード：オオサンショウウオ *Andrias japonicus*, 幼生, 糞分析, 食性, 水生昆虫

Abstract: We conducted fecal analysis of the larvae of the Japanese giant salamander *Andrias japonicus* and environmental analysis to reveal its food habits. In fecal analysis, Ephemeroptera and Plecoptera larvae were observed as the most dominant preys. *Choroterpes* sp. was the dominant species in Ephemeroptera. The dominant prey species emerge from March to May and it causes a decrease in prey species; i.e., larvae are considered to flow down to search for prey species in a wider area. Food habits are also suggested to change with increase in larvae body size.

Key words: *Andrias japonicus*, larvae, fecal analysis, food habit, aquatic insect

I. 緒言

オオサンショウウオ *Andrias japonicus* (Temminck, 1836) は、有尾目オオサンショウウオ科に属し、生涯を川の中で暮らす世界最大級の両生類である(小原, 1985)。ユネスコ条約による国際希少野生動植物種に指定され、国際自然保護連合 (IUCN) のレッドリスト (IUCN, 2017) では準絶滅危惧 (NT) に選定されている。本種は日本の固有種であり両生類としては唯一、国の特別天然記念物にも指定されている。約2,300万年前からほとんど姿を変えていないことから「生きた化石」とも呼ばれる。また、河川生態系の食物連鎖の上位に位置する本種は、その希少性だけでなく生物学的にも極めて重要な意味を持つ種として、保護の必要性が広く認識されている(小原, 1985)。

本種の分布域は、岐阜県以西の本州、四国、九州北部の清流に限られており、広島県が所在する中国山地

にも数多く生息している(桑原ほか, 1980; 小原, 1985; 内山ほか, 2002)。本種についての調査・研究は、これまでに広島市安佐動物公園や京都大学を中心に数多く行われており、分布や繁殖生態、人工繁殖など多くの成果をあげている(桑原ほか, 1980; 小原, 1985; 栃本, 1994; Kawamichi and Ueda, 1998; Okada et al., 2006; 桑原 2007; 栃本ほか, 2007; Okada et al. 2008; 桑原・中越, 2009; 田口・夏原, 2009; 田口, 2009; Yoshikawa et al., 2011; Yoshikawa et al., 2012, 山崎ほか, 2013; Okada et al., 2015; 野田ほか, 2016など)。その一方で、詳細な分布や幼生の動向など保全に不可欠な情報である生活史全般を解明するにはまだ至っていない。また、河川改修や集中豪雨などによる生息地の改変や分断、産業廃棄物の埋め立て処分場やダムの建設等による生息地の消失などによりその個体数は減少している(Houlahan et al., 2000; 藤本・

1 広島大学大学院生物圏科学研究科大学院生; Graduate Student, Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University

2 広島大学理学部生物科学科生; Student, Department of Biological Science, School of Science Hiroshima University

3 広島大学総合博物館; Hiroshima University Museum

上島, 2004)。加えて, コンクリート堰堤などの物理的な障害物が, 繁殖のための成体の移動や幼生の新規加入を妨げ, 隔離された大型個体の寿命到達によって地域個体群が突然消滅する可能性も指摘されている(広島県, 2004; 内藤, 2009; 山崎ほか, 2013)。

これらの問題の解決には, 本種の生活史を解明し, どのような時期にどのような構造物等が本種に影響を与えているのかを明らかにする必要がある。この影響を評価するために本種の生活史の解明は不可欠であるが, 大型の成体に比べ小型の幼生は発見されることすら極めて稀なため, 食性をはじめ離散後の生息場所, 詳しい生態等, 未解明な部分が多く同種の保全を考えうえでの大きな課題となっている。

そこで, 本研究では広島県東広島市豊栄町椋梨川に生息するオオサンショウウオの自然個体群の巣穴から離散した幼生の糞分析と環境分析から, 同種幼生の食性と生態を明らかにすることを目的として調査を実施した。

II. 材料と方法

1. 野外調査

本研究では広島県東広島市豊栄町を流れる沼田川水系椋梨川の上流部の約 400 m を調査地とした(図 1)。川幅は約 2-4 m, 水深は約 10-120 cm であり, 上流, 中流, 下流の 3 カ所に落葉溜りがみられた。これら 3 カ所の落葉溜り周辺を定点とした。本調査地で我々は 2011 年以來 5 年にわたって同種の自然巣穴での繁殖を確認し, 巣穴下流部において離散後の幼生数十~数百頭を毎年 1-5 月に確認している。本調査では, 離散後の幼生を実験室に持ち帰り, 各個体を個別水槽に収容し止水 1 L で飼育を行った。幼生の捕獲は, 調査地において落葉溜り中で幼生がみられる 1-5 月の 2016 年 2 月 2 日, 4 月 6 日, 22 日, 2017 年 1 月 28 日, 5 月 5 日, 26 日に計 6 回実施し, 70 個体を採集した。このうち 68 個体は落葉溜りで捕獲し, 他の 2 個体はそれぞれアシ原および用水路で捕獲した。幼生の全長, 採集地点は表 1 の通りである。このうち, 1 齢未満と推定される幼生が 66 個体(全長 36-60 mm), 1 齢以上と推定される幼生が 4 個体(全長 85-145 mm)であった。これらの個体の飼育を行い乾燥重量 191.4

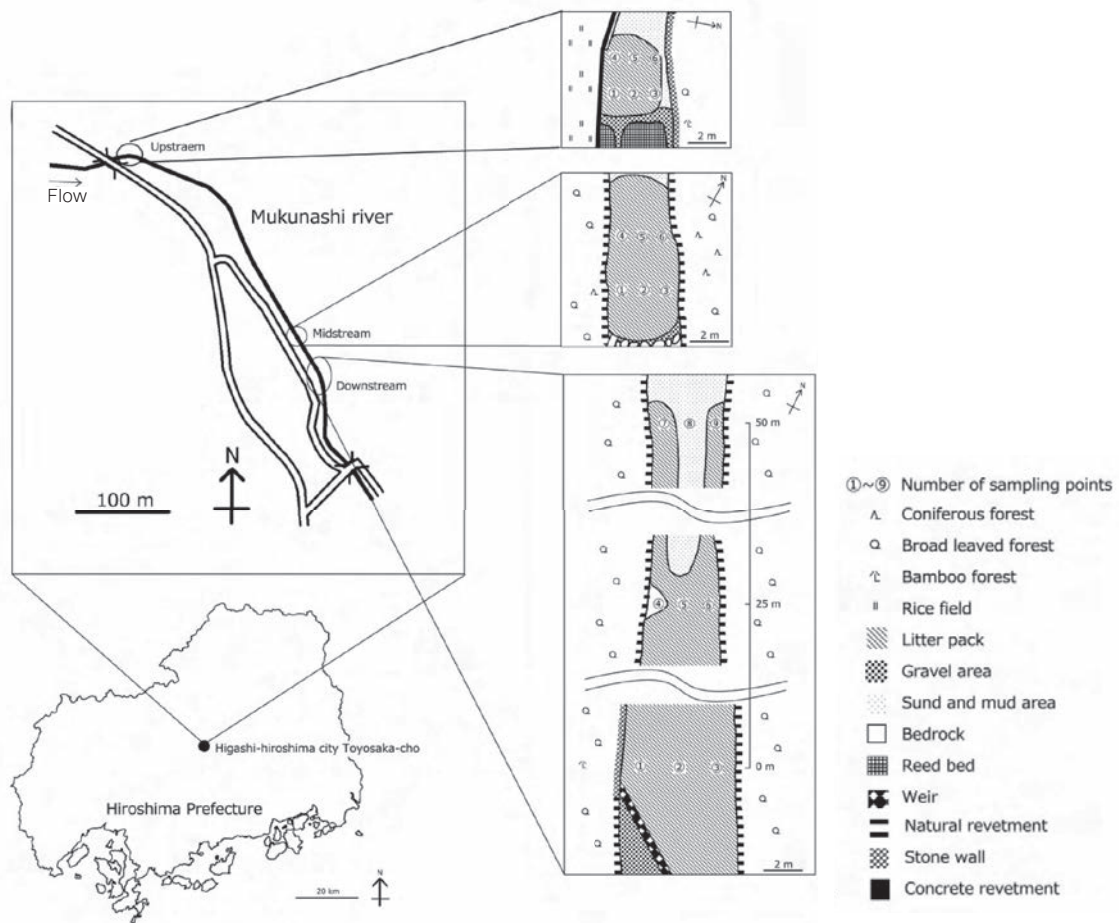


図 1 調査地点の地図
Fig. 1 Map of sampling place

表1 糞分析に用いた幼生のデータ, SD: 標準偏差
Table 1 Data of larvae used for fecal analysis. SD: Standard deviation.

Date	Number of individuals	Total length \pm SD (mm)	Sampling place	Environment of sampling points
2016/2/2	1	85	Midstream	Litter pack
2016/4/6	5	58 \pm 1.5	Midstream	Litter pack
2016/4/22	1	100	Upstream	Litter pack
2017/1/28	5	46 \pm 1.7	Upstream	Litter pack
2017/1/28	24	47 \pm 3.1	Midstream	Litter pack
2017/1/28	32	46 \pm 3.3	Downstream	Litter pack
2017/5/6	1	87	Outside of the main stream	Canal
2017/5/26	1	145	Upstream	Reed bed

mg の糞 (n=122) を回収した。毎日、水槽中の幼生の糞を目視で確認し、確認した場合はスポイトで回収した。回収した糞は9cc スクリュー管にて5%ホルマリンで固定・保管した。幼生の飼育には餌料として冷凍赤虫を用いたため、赤虫 (ユスリカ科幼虫) の頭部等の痕跡が糞に見られるようになるまでの水槽収容後約0~23日後までの糞を対象資料として用いた。幼生の捕獲と飼育は、幼生の個体識別用のワイヤータグ (Coded Wire Tag; Northwest Marine Technology, Inc., WA, USA) 挿入の為に一時的に実施したもので、その取り扱いについては、文化財保護法第125条第1

項、文化財保護法施行令第5条第4項第1号トに基づき、東広島市教育委員会の許可を得て実施した。

また、離散後の幼生がしばらくの間、身を隠している巣穴周辺の落ち葉溜りの餌環境を分析するため、2016年4月6日にステンレス製の30cm方形枠 (コドラート) を用いて調査地のの上流、中流、下流にて底質である落ち葉、砂泥の採集を行った。採集箇所は、上流・中流6箇所、下流9箇所とした (図1)。各採集箇所の落葉の湿重量、乾燥重量、水深、水温、流速は下記の通りである (表2)。水温、流速は各採集箇所の底層で測定した。

表2 各定点の落葉量、水深、水温および流速

Table 2 Weight of leaf litter, water depth, water temperature and flow rate in each sampling point, WW: Wet weight, DW: Dry weight

Sampling place	Number of sampling points	Weight of leaf litter		Water depth (cm)	Water temperature (°C)	Flow rate (m/s)
		WW (kg / 900 cm ²)	DW (g / 900 cm ²)			
Upstream	1	1.40	98.3	58	12.9	0
	2 ¹⁾	2.35	264.7	61	12.9	0
	3 ²⁾	-	93.7	36	12.9	0
	4	1.85	88.6	63	12.9	0
	5	1.40	104.9	71	12.9	0
	6	0.75	16.4	54	12.9	0
Midstream	1 ¹⁾	2.05	43.6	48	12.8	0
	2	0.90	31.5	65	12.8	0
	3	1.30	93.7	46	12.8	0
	4	1.05	88.6	70	12.8	0
	5	0.85	30.9	68	12.8	0
	6	1.25	107.9	41	12.8	0
Downstream	1	0.25	42.6	43	10.2	0
	2	0.75	84.4	38	9.9	0
	3	0.80	129.9	29	9.9	0
	4 ³⁾	-	-	-	-	-
	5	0.50	77.6	45	10.7	0
	6	0.60	85.7	30	10.7	0
	7	1.00	152.9	35	11.4	0
	8 ⁴⁾	-	5.0	40	11.4	0
	9	1.10	82.7	35	11.4	0

1) The samples contained sand and mud in wet weight measurement.

2) The sample contained a lot mud and we did not measure wet weight.

3) The sampling point was on rock and we did not conducted sampling.

4) The sample contained a lot sand and we did not measure wet weight.

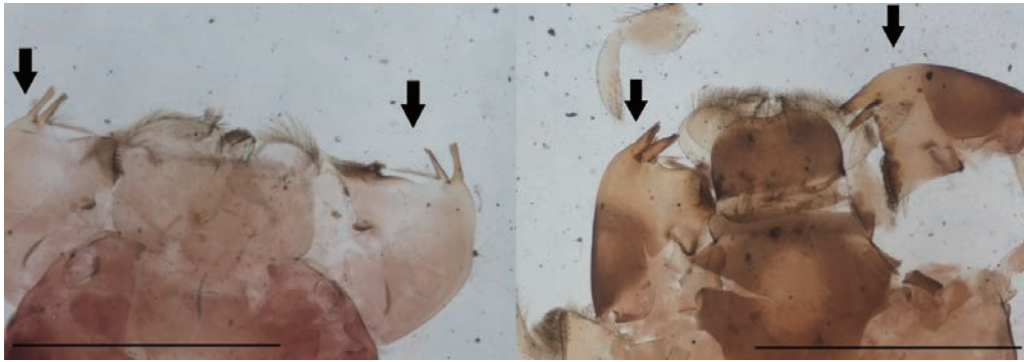


図2 カゲロウ目の頭部, 矢印は大顎を示す(左: オオトゲエラカゲロウ, 右: トビイロカゲロウ属)
スケールバー: 1 mm

Fig.2 Head part of *Choroterpes* sp. (Left) and *Thraulius macilentus* (Right). The arrows point mandibles.
Scale bar: 1 mm

2. 糞分析

本研究では、本種成体の食性調査で用いられている胃内洗浄法等の方法 (Okada et al., 2008) は幼生にかかる負荷が大きいと考え、糞分析を用いた。ホルマリン固定した糞をスポイトでシャーレに取り、ピンセットおよび柄付針を用いて双眼実体顕微鏡を用いて検鏡した。この際、ピンセットを用いて糞中から昆虫の頭部を取り出し、同定を行った。同定は川合・谷田 (2004)、日本ユスリカ研究会 (2010) の記述を参考に行った。頭部を用いた理由としては、糞中の餌生物の個体数を把握しやすいこと、および水生昆虫の頭部はキチン質であり、消化されにくく糞中に残りやすいことが挙げられる。水生昆虫以外の餌生物については、上野 (1973) を参考に可能な限り同定を行った。同定を行った頭部は、つぶれているもの、破損したものを除いて頭部の幅 (頭幅) を測定した。背面から見た頭部の横幅の内、最も長くなっているものを頭幅とした。頭幅は統計ソフト R version 3.2.5 (R Core Team) を用いて多重比較 (チューキーの HSD 法) を行い各種群間の有意差の有無を調べた。また、飼料として与えていたユスリカ科幼虫の混入を防ぐため、回収した糞からは、頭部下唇板の形状、体色および体サイズから飼料用のユスリカ幼虫と推測される頭部はすべて取り除いた。さらに、糞中からカゲロウ目 Ephemeroptera およびカワゲラ目 Plecoptera の頭部が多く見られたため、詳細に環境中の餌生物組成との比較を行うことを目的とし、落ち葉溜りで捕獲した幼生 68 個体の糞中のカゲロウ目およびカワゲラ目の頭部のうち、大顎等の部位が残っており状態の良いものについて詳細な同定を行った。この際、カゲロウ目の頭部については、環境分析で得られたカゲロウ目の大顎 (図 2) の形態と比較して同定を行った。餌生物の同定後の糞は、定温恒温乾燥機 (NDO-400W; 東京理化器械株式会社製、

東京) で乾燥させ、乾燥重量を測定した。

3. 環境分析

採取した落ち葉と砂泥を実験室に持ち帰り 10%ホルマリンにて固定した。落ち葉と砂泥の中から底生生物を取り出し、5%ホルマリン液中に保存した。水生昆虫については川合・谷田 (2004)、丸山・高井 (2016) の記述をもとに可能な限り種まで同定した。同定後、大きく体が破損している個体を除き湿重量の測定を行い、各地点の種ごとの平均湿重量を算出した。この際、1 地点で 30 個体以上採集された種については、30 個体分の湿重量を測定し平均湿重量を求めた。底生生物を取り除いた後の落ち葉は砂礫をできるだけ取り除き、定温恒温乾燥機 (上述) で乾燥させ、乾燥重量を測定した。

Ⅲ. 結果と考察

1. 糞分析

今回の研究では、オオサンショウウオ幼生 70 個体から得た乾燥重量 191.4 mg の糞 (n=122) から、401 個の水生昆虫の頭部を得ることができた。得られた水生昆虫の頭部のうち 393 個については目レベルでの同定を行うことができた (表 3)。ただし、カゲロウ目とカワゲラ目に関しては、状態によっては見分けることが困難であったため、2 つの目をまとめて取り扱った。全体の糞中から最も多く得られた昆虫頭部はカゲロウ目・カワゲラ目であり、全体の 80% を占めた。次いでハエ目 Diptera が 9%、トビケラ目 Trichoptera が 5%、残りを他の分類群が占めた。水生昆虫以外の餌生物はサワガニ *Geothelphusa dehaani* の破片、ダニおよび甲虫目破片が得られた。また、餌生物の痕跡としてグマガトビケラ属 *Gumaga* sp. およびカクツツトビケラ科 Lepidostomatidae spp. の巣が合計

表3 糞分析で得られた餌生物一覧

Table 3 List of prey species from fecal analysis

		Date	2016/2/2	2016/4/6	2016/4/22	2017/1/28 (Upstream)	2017/1/28 (Midstream)	2017/1/28 (Downstream)	2017/5/5	2017/5/26	Total
		Dry weight of feces (mg)	12.0	11.4	32.2	1.1	13.2	37.4	5.1	79.0	191.4
Head part of aquatic insects	Ephemeroptera・Plecoptera	41	24	11	7	57	170	17	1	328	
	Odonata	0	0	1	0	0	0	0	6	7	
	Trichoptera	14	0	1	0	1	2	0	1	19	
	Diptera	1	5	1	0	7	24	0	1	39	
	unknown	0	2	0	0	1	4	0	1	8	
Others	Acarina	0	0	1	0	0	0	0	2	3	
	Fragments of <i>Geothelphusa dehaani</i> ¹⁾	0	0	1	0	0	0	0	6	7	
	Fragments of Coleoptera ¹⁾	0	0	0	0	0	0	0	1	1	

1) The number of fragments does not directly indicate the number of individuals.

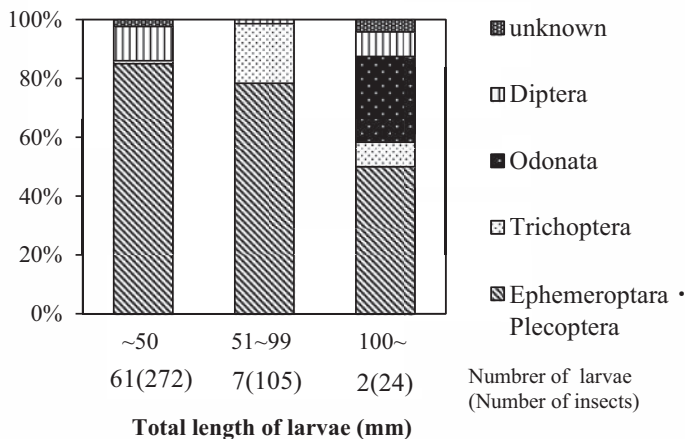


図3 幼生の全長と糞中の水生昆虫組成

Fig. 3 Total length of *A. japonicus* larvae and aquatic insect composition in feces

5個得られた。

糞分析では、幼生の体サイズによって餌生物の組成に違いが見られた(図3)。落葉溜りで捕獲された68個体のうち、1齢以上と推測される全長85mmの幼生の糞中からタニガワトビケラ属 *Dolophilodes* sp. の頭部(図4)が得られたが、これは他の個体の糞中では見られなかった。タニガワトビケラ属は溪流域に生息するとされており(川合・谷田, 2004)、後述する環境分析では落葉溜りでの生息は確認できなかった。このことは、本個体が落葉溜り以外でも捕食を行っていることを示していると考えられる。トンボ目 Odonata 頭部、サワガニの破片は全長100mm以上の2個体のみから得られた。また、糞中のトンボ目の頭部は他の種群と比べ、頭幅が有意に大きかった(図5)。これらは幼生の成長に伴う体サイズの増加、行動範囲の変化等によって、幼生の餌生物が変化していく可能性を示唆していると考えられる。ただし、頭幅が餌生物の捕食時に最も関係するであろう全長、全幅を表しているわけではないので、頭幅の値から直接、幼生の捕食の可否を判断することは注意が必要である。今後、幼

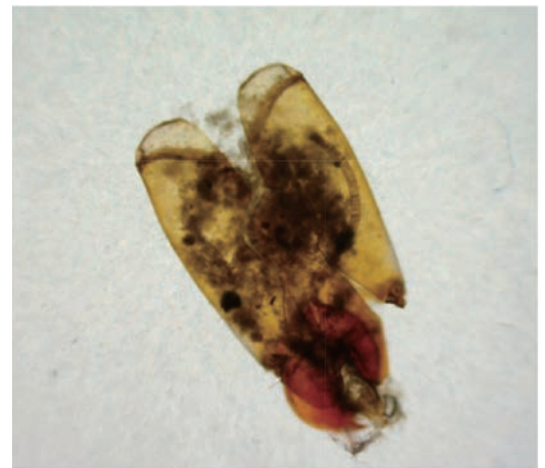
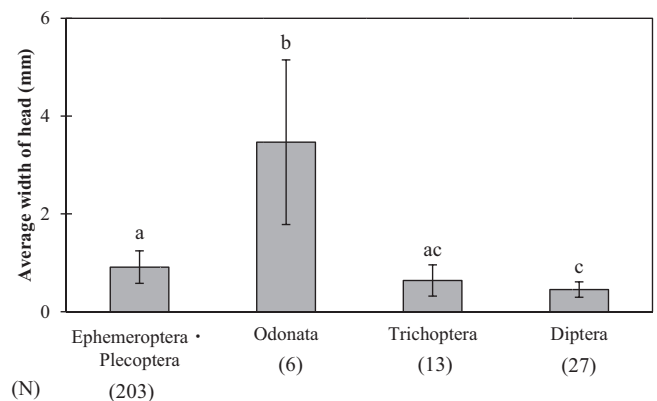
図4 糞中で見られたタニガワトビケラ属幼虫 *Dolophilodes* sp. の頭部(長さ1.5mm)Fig. 4 Head part of *Dolophilodes* sp. larva in *A. japonicus* feces (Length: 1.5 mm)

図5 糞中の水生昆虫の平均頭幅、カラム上のアルファベットは多重比較の結果を示す、同じアルファベットを含む種群間では有意差(p<0.05)がない

Fig. 5 Width of aquatic insects head in feces, The alphabet above the column indicates the result of multiple comparison. There is no significant difference (p<0.05) between groups containing the same alphabet. Error bar: Standard deviation

生の口幅、餌生物の全長・全幅との相関を明らかにする調査も必要となるだろう。サワガニはオオサンショウ

ウオ成体の胃内容物でも多く見られることが報告されていることから(石川, 1903; 田子, 1931; Okada et al., 2008), 成長に伴い捕食頻度が上がるのではないかと推測される。これらのことから, 幼生は体サイズに合った摂餌効率の良い餌を捕食していると考えられる。

落葉溜りで捕獲した幼生 68 個体の糞 (107.3 mg) から得られたカゲロウ目・カワゲラ目の頭部 310 個のうち, 状態の良かった 159 個について詳細な同定を行った結果, トゲトビイロカゲロウ属の 1 種 *Choroterpes* sp. 103 個, オオトゲエラカゲロウ *Thraulius macilentus* 12 個および他のカゲロウ目 12 個, カワゲラ目 35 個に分けることができた。トビイロカゲロウ

属およびオオトゲエラカゲロウの 2 種は後述するように調査地点の落葉溜り中ではカゲロウ目の中で優占種となっていた。

これらの結果から, 2-5 月の椋梨川では, 特に全長 100 mm 未満の幼生が水生昆虫の中でもカゲロウ目・カワゲラ目を多く捕食していることが推測された。ただし, 本研究では糞分析を用いていることから, 貧毛類など硬い組織を持たない生物は完全に消化されていた可能性があることに注意が必要である。

2. 環境分析

1) 落葉中から得られた環境中生物の個体数について

環境分析では 6 目の水生昆虫を中心に 2,582 個体の

表 4 環境分析で採集された地点別の底生生物一覧
Table 4 List of benthic organisms collected by environmental analysis

	Upstream (6 points)			Midstream (6 points)			Downstream (8 points)			Total (20 points)	
	N	%	WW ±SD (mg)	N	%	WW ±SD (mg)	N	%	WW ±SD (mg)	N	%
Ephemeroptera											
Leptophlebiidae											
<i>Thraulius macilentus</i>	32	2.6	3.4±2.5	45	7.4	3.9±2.2	100	13.1	5.0±2.7	177	6.9
<i>Choroterpes</i> sp.	41	3.4	3.4±2.1	21	3.5	3.8±2.0	91	11.9	5.1±2.7	153	5.9
Ephemeridae											
<i>Ephemera strigata</i> Eaton	6	0.5	82.1±25.1	0	-	-	3	0.4	67.7±17.3	9	0.3
<i>E. japonica</i> McLachlan	6	0.5	27.1±25.0	0	-	-	0	-	-	6	0.2
<i>E. orientalis</i> McLachlan	0	-	-	0	-	-	1	0.1	38.6	1	0.0
Ephemerellidae											
<i>Ephemerella atagosana</i> Imanishi	1	0.1	42.7	0	-	-	0	-	-	1	0.0
unknown	1	0.1	-	0	-	-	1	0.1	-	2	0.1
Odonata											
Calopterygidae											
<i>Calopteryx</i> spp.	0	-	-	1	0.2	0.9	0	-	-	1	0.0
Gomphidae											
<i>Asiagomphus melaenops</i> (Selys)	0	-	-	0	-	-	1	0.1	307.2	1	0.0
<i>Macromia amphigena amphigena</i> Selys	0	-	-	0	-	-	1	0.1	13.4	1	0.0
<i>Sieboldius albardae</i> Selys	2	0.2	780.2	2	0.3	80	0	-	-	4	0.2
Gomphidae spp.	0	-	-	2	0.3	31.8	1	0.1	0.9	3	0.1
Plecoptera											
Perlidae											
<i>Neoperla</i> spp.	39	3.2	36.8±22.2	3	0.5	59.9±50.0	2	0.3	26.6	44	1.7
Nemouridae											
<i>Nemoura</i> spp.	0	-	-	2	0.3	2.3	1	0.1	1.4	3	0.1
Capniidae spp.	3	0.2	1.0±0.4	0	-	-	1	0.1	1.5	4	0.2
Trichoptera											
Rhyacophilidae											
<i>Rhyacophila kawamurae</i> Tsuda	1	0.1	36.4	0	-	-	0	-	-	1	0.0
Polycentropodidae											
<i>Plectrocnemia</i> sp.	0	-	-	0	-	-	7	0.9	11.4±2.2	7	0.3
Phryganopsychidae											
<i>Phryganopsyche latipennis</i> (Banks)	3	0.2	88.8±38.9	0	-	-	8	1.0	86.2±48.9	11	0.4
Phryganeidae											
<i>Eubasilissa regina</i> McLachlan	0	-	-	0	-	-	1	0.1	1501.0	1	0.0
Lepidostomatidae spp.	77	6.4	7.0±5.9	66	10.9	4.4±4.9	30	3.9	5.5±4.3	173	6.7
Leptoceridae spp.	0	-	-	1	0.2	1.67	0	-	-	1	0.0
Calamoceratidae sp.	0	-	-	0	-	-	1	0.1	0.9	1	0.0
Sericostomatidae											
<i>Gumaga</i> sp.	437	36.1	2.9±1.9	277	45.6	2.3±1.8	74	9.7	2.2±2.0	788	30.5
unknown	0	-	-	1	0.2	-	2	0.3	-	3	0.1
Coleoptera											
Psephenidae											
<i>Ectopria</i> sp.	1	0.1	5.9	0	-	-	0	-	-	1	0.0
Lampyridae											
<i>Luciola cruciata</i> Mots	6	0.5	6.7±6.1	2	0.3	8.2	7	0.9	26.1±33.0	15	0.6
Elmidae spp.	0	-	-	2	0.3	0.2	0	-	-	2	0.1
Diptera											
Athericidae spp.	29	2.4	9.4±18.0	25	4.1	9.0±18.3	40	5.2	7.4±9.8	94	3.6
Chironomidae spp.	498	41.2	0.8±1.0	93	15.3	0.8±0.6	207	27.1	0.9±0.6	798	30.9
Tipulidae spp.	4	0.3	9.9±11.1	0	-	-	2	0.3	52.8	6	0.2
Others											
Oligochaeta spp.	12	1.0	1.5±1.2	28	4.6	1.8±2.3	163	21.3	2.1±2.3	203	7.9
<i>Semisulcospira</i> sp.	5	0.4	132.2±221.9	36	5.9	187.4±647.4	20	2.6	355.9±918.6	61	2.4
<i>Asellus</i> sp.	5	0.4	10.87±10.4	0	-	-	0	-	-	5	0.2
Araneae spp.	1	0.1	54.09	0	-	-	0	-	-	1	0.0
total	1210	100.0		607	100.0		765	100.0		2582	100.0

N: Number of individuals, %: Percentage of each species, WW: Wet weight mean, SD: Standard deviation.
The shading indicates the dominant species of each place

生物を得た(表4)。得られた生物は河床に生息する生態を有する底生生物であった。採集した底生生物のコドラート(30 cm 平方枠)あたりの平均個体数は約130 個体であった。上流ではコドラートあたり約200 個体, 中流および下流では約100 個体となった。下流および上流ではハエ目が優占し, 中流ではトビケラ目が優占した。また, 3 地点を合計した個体数ではトビケラ目が優占した。得られた底生生物群集中の85%を水生昆虫(6 目)が占め, トビケラ目, ハエ目に次いでカゲロウ目が多く見られた。優占した各目では, トビケラ目の79%をグマガトビケラ属の1 種(図6a), ハエ目の87%をユスリカ科, カゲロウ目ではトビイロカゲロウ科が95%を占める結果となった。グマガトビケラ属, ユスリカ科, トビイロカゲロウ科は調査区ほぼすべてのコドラートでも確認できた。カゲロウ目で優占したトビイロカゲロウ科の内訳は, オオトゲエラカゲロウ(図6b)51%, トビイロカゲロウ属の1 種(図6c)49%であった。



図6 環境中から得られた水生昆虫

a: グマガトビケラ属の1 種の幼虫とその巣(全長5.6 mm)

b: オオトゲエラカゲロウ幼虫(体長4.3 mm)

c: トビイロカゲロウ属幼虫(体長6.4 mm)

Fig. 6 Aquatic insects from the environment survey.

a: *Gumaga* sp. larva and nest (Total length: 5.6 mm)

b: *Thraulius macilentus* larva (Body length: 4.3 mm)

c: *Choroterpes* sp. larva (Body length: 6.4 mm)

2) 落ち葉の重量と生物量の関係

落ち葉の重量と生物量の関係を調べる為に, 個体数が多く広範囲で確認されたユスリカ科, グマガトビケ

ラ属, 底生生物全体の3 種群の個体数と落ち葉の湿重量および乾燥重量を用いて相関係数 r を算出した(表5)。落ち葉の湿重量および乾燥重量と底生生物全体, グマガトビケラ属およびユスリカ科の個体数との間に正の相関が見られた。このことから, 落ち葉の堆積量が多いほど単位面積当たりの底生生物個体数は増加することが示された。

3. 落葉溜りにおける環境中および糞中の餌生物組成の分析

1) 餌生物(糞中の水生昆虫頭部)と環境中の底生生物の比較

糞中から得られた水生昆虫5 目(カゲロウ目・カワゲラ目, トビケラ目, トンボ目, ハエ目)について, 糞分析と環境分析の結果を比較することでオオサンショウウオ幼生の食性の解明を試みた。落葉溜り中の餌生物の個体数, および糞中の頭部個数との間で分類群の組成の比較を行ったところ(図7), カワゲラ目・カゲロウ目は環境中での割合に比べて, 糞中での割合が大幅に高くなった。一方で, トビケラ目, ハエ目は環境中より糞中の割合が低くなった。

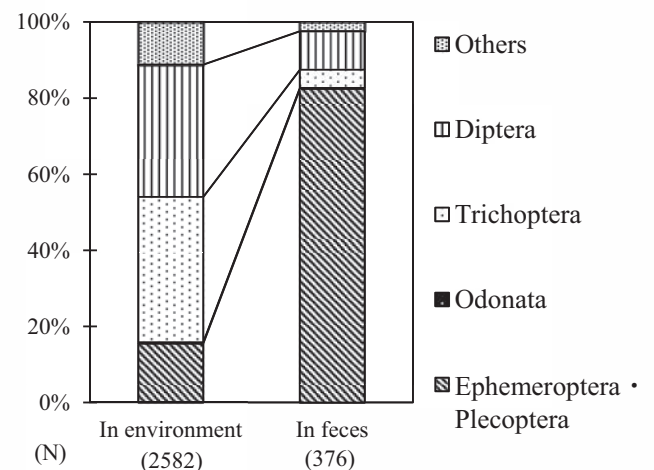


図7 環境中と糞中の餌生物組成

Fig. 7 The prey species composition in the environment and feces

このような結果となった要因としては, 餌生物の移動, 流下のしやすさが影響していることが考えられる。特に, 糞中で多く見られたカゲロウ目はよく流下することが知られており(水野・御勢, 1993), 魚類の食性調査では流下昆虫を多数捕食していることが知られ

表5 個体数と落葉の乾燥重量および湿重量間の相関係数 r の値

Table 5 The r -value of between number of individuals and weight of leaf litter

	<i>Gumaga</i> sp.	Chironomidae spp.	Total number of all species
Wet weight	0.53*	0.60**	0.56**
Dry weight	0.45*	0.70**	0.64**

*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$

ている（山本ほか，1988；柳井ほか，1996）。オオサンショウウオの成体は主に魚類や甲殻類などを待ち伏せして捕食する待ち伏せ型の摂餌を行うことが知られていることから（小原，1985），流下昆虫を幼生が待ち伏せして捕食していることも予想される。また，一般的に流下昆虫の組成，量は季節や時間ごとに異なるため（田中ほか，1960；水野・御勢，1993），今後，餌生物の流下量および幼生の行動時間を調査していくことで，さらに詳細な食性を明らかにしていくことができるであろう。

環境中に多く生息しながら，糞中の割合が少なかったハエ目で優占したユスリカ科と，トビケラ目で優占したグマガトビケラ属について，ユスリカ科幼虫は基質の表面に筒状の巣を作りその中で生活するものが多いとされている（佐々，1981；日本ユスリカ研究会，2011など）。このため，あまり移動せず，餌として選択的には利用されていない可能性が考えられる。また，グマガトビケラ属は粘液で砂を押し固めた巣穴を携行するタイプの携巢型トビケラであり，河川の流れの緩やかな場所から湖沼に生息するとされている（丸山・高井，2016）。一般に，巣を持つ水生昆虫はそうでないものとは比べて捕食されにくいとされており（川合・谷田，2004），これが幼生の捕食に影響していると考えられる。また，環境中で見られたムラサキトビケラ *Rhyacophila kawamurae*，一部のトンボ目の幼虫，およびカワニナ *Semisulcospira* sp. は体サイズが大きく，幼生が捕食できないため，利用されていないと推測された。餌生物の体サイズも幼生の餌選択性に影響していると考えるのが妥当であろう。

2) 環境中および糞中のカゲロウ目・カワゲラ目の比較

環境中のカゲロウ目・カワゲラ目の個体数と糞中の比較的状态の良かったカゲロウ目・カワゲラ目の頭部の個数を比較することで餌選択性を検討した（図8）。オオトゲエラカゲロウとトビイロカゲロウ属の1種は環境中ではほぼ同じ割合で得られたが，糞中ではトビイロカゲロウ属が約6割を占め，オオトゲエラカゲロウは1割程度であった。オオトゲエラカゲロウのみが糞中での割合が環境中の割合を下回った。この2種間では体サイズに大きな違いは見られないので，生息場所，流下量などの生態的な相違により捕食割合が異なった可能性が考えられた。全長85 mm以下の幼生では，カゲロウ目およびカワゲラ目の割合が高い（図3）ことから，2-5月の椋梨川では水生昆虫の中でもトビイロカゲロウ属が全長85 mm以下の幼生の重要な餌生物となっていると考えてよいだろう。また，カ

ワゲラ目についても環境中と比べて糞中での割合が高くなっており，トビイロカゲロウ属に次ぐ重要な餌生物となっていると考えられる。オオトゲエラカゲロウは淵の落葉溜りやため池に，トビイロカゲロウ属は平瀬や淵の落葉溜りや載り石の下面に生息するとされる（川合・谷田，2004）。トビイロカゲロウ科の一種トゲトビイロカゲロウは京都府鴨川の支流貴船川において3月から4月にかけて羽化することが報告されている（川合・谷田，2004；Takemon, 2000）。椋梨川においても，調査を行った3月30日にはトビイロカゲロウ属の羽化が始まっており，幼虫が調査日以降，羽化により減少していくことが予想される。調査地では5月以降に落葉溜りから幼生が離散するため，餌生物量の変動が幼生の離散に大きく影響を与えていることが示唆される。ただし，今回詳細な同定を行えたのは310個のカゲロウ目・カワゲラ目頭部のうち159個のみであり，同定に利用したカゲロウ目の大顎については脱落しているものもあったため，実際の糞中の組成とは異なる可能性もあり注意が必要である。しかし，本調査により，これまで未解明であったオオサンショウウオ幼生の食性の一端が明らかとなったことは，本種の保全を考える上で極めて有意義な結果である。

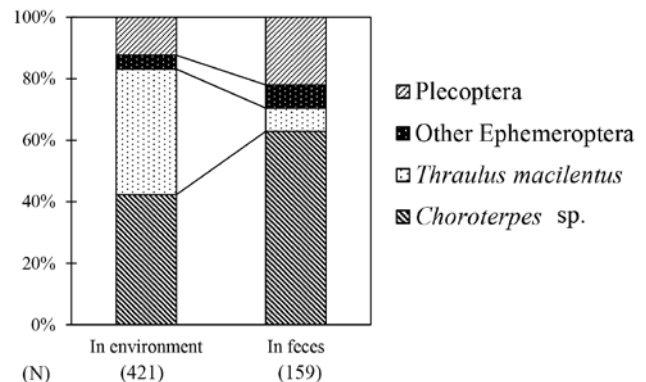


図8 環境中と糞中のカゲロウ目・カワゲラ目組成

Fig. 8 Ephemeroptera and Plecoptera species composition in the environment and feces

4. まとめ

本調査の結果から，2-5月の椋梨川ではオオサンショウウオ幼生は水生昆虫のうちカゲロウ目・カワゲラ目幼虫を多く捕食していることが明らかになった。さらに，その中でもトビイロカゲロウ属およびカワゲラ目を多く捕食していることが明らかとなった。また，環境中のカゲロウ目で優占種となったオオトゲエラカゲロウの捕食頻度が低いことから，种群間で生息場所，流下量等の何らかの生態的な相違により捕食割合に影響している可能性が考えられた。また，カゲロウ目の中でも最も多くを占めたトビイロカゲロウ属幼虫は3-5

月にかけて羽化することが報告されている (Takemon, 2000)。他の水生昆虫の幼虫も同様に羽化などに伴い底質中の生物量が変動すると予測される。さらに、環境中の餌生物は落ち葉の堆積量が多いほど面積当たりの個体数が多いことが明らかになった。これらのことから、落ち葉の分解、流下などによる堆積量の減少、水生昆虫の幼虫の羽化等による餌生物量の変動が幼生の生息や離散に大きく影響を与えていることが予想される。

今回採集された比較的大きな全長 100-145 mm 幼生の糞分析の結果から、他の幼生 (全長 87 mm 以下) と比較して食性が異なることもわかった。落ち葉溜りで採集された 1 齢以上と推測される幼生 (全長 85 mm) から、落ち葉溜り中に生息していなかったタニガワトビケラ属の頭部が見られたことは、成長に伴い行動圏が拡大している可能性を示唆している。全長 145 mm, 100 mm の 2 個体からは、他の個体では見られなかったトンボ目頭部およびサワガニの破片が見られた。また、これらの幼生の捕獲場所は、落ち葉溜りの他に用水路やアシ原も含まれていた。全長 100-200 mm 程度の幼生は、本流よりは支流または田畑の用水堀のような細流に棲息することが知られている (佐藤, 1943)。近年の我々の聞き取りや調査においても、用水路や細流の石垣の裏やアシ原、川底の石の間隙等で散見されている (高松哲男, 栃本武良, 桑原一司, 内藤順一, 清水善吉, 岡田純, 柿木俊輔, 清水則雄, 未発表データ)。

本研究ではオオサンショウウオ幼生への負担を軽減することを目的として糞分析を用いて食性の解明を試みたが、胃内容物調査と比べて糞中の餌生物は消化が進んだ状態になっており、キチン質等の消化されにくい部位を持たない生物は残っていないか、残っていても判別が難しいと考えられる。そのため環境中で見られたイトミミズ等の貧毛類などは、幼生に捕食されていたが糞中に残っていなかった可能性は否定できない。また、水生昆虫の同定においてもカゲロウ目とカワゲラ目との判別ができないなどの問題があった。餌生物を科や属、種まで同定し、より詳細な食性調査を行うためには、幼生への影響を評価したうえで胃内洗浄法など他の小型両生類に用いられている方法 (伊原, 1998) を検討していく必要がある。また、同位体分析などの他の生物の食性調査に用いられている手法 (奥田, 2010) の導入も有効であると思われる。

今回は糞分析を用いて幼生の食性を明らかにすることを試み、椋梨川では幼生が水生昆虫のうちカゲロウ目およびカワゲラ目を多く利用していること、体サイ

ズによって餌生物組成が異なることを明らかにし、餌生物の分布と糞中の餌生物組成の比較から、本種の摂餌生態や行動範囲の拡大を推定できた。幼生期の食性を明らかにすることは、本種幼生の分布、動向等を把握する重要な手掛かりとなるといえるであろう。今後、継続した調査および調査法の改善を行うことで、生活環を完結し、本種の保全に資する有益な情報が得られていくことが期待される。

【謝辞】

実験施設を使用させて頂き、本原稿に有益なご助言を多数頂いた広島大学大学院生物圏科学研究科水族生態学研究室の河合 幸一郎教授に感謝申し上げます。また、東広島オオサンショウウオの会、高松哲男氏、佐藤捷徳氏、岡崎萬治氏、金川学氏、土岡健太氏、上田進氏をはじめ会員の皆様には協働で調査を実施して頂き多方面からご支援ご協力を頂きました。日本オオサンショウウオの会会長桑原一司氏には、多大なるご指導ご助力を頂きました。東広島市教育委員会の伊藤誠氏をはじめとする同市教育委員会の皆様には文化庁への届け出や調査への立会など多方面からご支援を頂きました。広島大学の学生の皆様には複数回にわたり調査に参加頂きました。最後に 2 名の査読者には、有益な示唆と多数のご助言を頂きました。この場を借りて御礼申し上げます。

本研究は JSPS 科研費 JP 26870400, JP 17K01209 の助成を受けたものです。

【文献】

- 石川千代松 (1903) : 『はんごき (鯢魚) 調査報告』東京帝室博物館。
- 伊原禎雄 (1998) : 広葉樹林下におけるトウキョウサンショウウオの食性 - 胃内洗浄法を用いた調査 -。 *Edaphologia*, 60, 1-9.
- 上野益三 (1973) : 『日本淡水生物学』北隆館。
- 内山りゅう・前田憲男・沼田研一・関慎太郎 (2002) : 『日本の両生爬虫類』平凡社。
- 奥田昇 (2010) : 安定同位体分析。塚本勝巳編 : 『魚類生態学の基礎』恒星社厚生閣, 110-118.
- 小原二郎 (1985) : 『大山椒魚』どうぶつ社。
- 川合禎次・谷田一三 (2004) : 『日本産水生昆虫 科・属・種への検索』東海大学出版。
- 桑原一司・井上 孝・若林文典・足利和英・鈴木信義・小原二郎 (1980) : 広島県のオオサンショウウオの保護に関する調査研究 その 4 松歳川における繁殖行動の観察。動物園水族館雑誌, 22 (3), 55-66.

- 桑原一司 (2007): オオサンショウウオの繁殖行動の解析. 広島大学大学院博士論文.
- 桑原一司・中越信和 (2009): オオサンショウウオの *Andrias japonicus* の繁殖行動の解析 - 産卵行動の観察記録と動画資料の解説 -. 高原の自然史, 14, 11-50.
- 佐々学 (1981): ユスリカを調べる人のために・その1 ユスリカの採集法と標本製作法. 生活と環境, 26 (9), 51-55
- 佐藤井岐雄 (1943): 『日本産有尾類総説』日本出版社.
- 田口勇輝・夏原由博 (2009): オオサンショウウオが遡上可能な堰の条件. 保全生態学研究, 14, 165-172.
- 田口勇輝 (2009): オオサンショウウオの季節的な移動 - 流水に棲む両生類による繁殖移動の可能性. 日本生態学会誌, 59, 117-128.
- 田子勝弥 (1931): 『蝶蛭と山椒魚』芸艸堂.
- 田中光 (1960): 河川における底生動物の流下量の日周変動, とくに数種類の昆虫にみられる日周変動の諸型について. 淡水区水産研究所研究報告, 9, 13-24.
- 栃本武良 (1994): オオサンショウウオの産卵場所. 動物園水族館雑誌, 35, 33-41.
- 栃本武良・田口勇輝・大沼弘一・川上徳子・清水邦一・土井敏雄・柿木俊輔・夏原由博・三橋弘宗 (2007): 兵庫県におけるオオサンショウウオの分布情報. *Human and Nature*, 18, 51-65.
- 内藤順一 (2009): 『太田川水族館』シンセイアート出版.
- 日本ユスリカ研究会 (2011): 『図説 日本のユスリカ』文一総合出版.
- 野田亜矢子・野々上範之・田口勇輝・南心司 (2016): 超音波診断装置を用いたオオサンショウウオの性別判定法. 動物園水族館雑誌, 57 (1), 1-8.
- 広島県 (2004): 『改訂・広島県の絶滅のおそれのある野生生物 - レッドデータブックひろしま 2003 -』広島県, 515.
- 藤本義博・上島孝久 (2004): 特別天然記念物オオサンショウウオの生息地域内における生息環境調査 - 河川構造物の生息に及ぼす影響について -. 中国学園紀要, 3, 89-95.
- 丸山博紀・高井幹夫 (2016): 『原色川虫図鑑 幼虫編』全国農村教育協会.
- 水野信彦・御勢久右衛門 (1993): 『河川の生態学 補訂・新装版』築地書館.
- 柳井清治・寺沢和彦・永田光博 (1996): 北海道南部産地溪流における流下昆虫の動態とサクラマス幼魚 (*Oncorhynchus masu BREVOORT*) の摂餌生態. 北海道林業試験場研究報告, 33, 44-59.
- 山崎大海・清水則雄・土岡健太・上田進・高松哲男・佐藤捷徳・桑原一司 (2013): 東広島市豊栄町に生息する国の特別天然記念物 オオサンショウウオの保全に向けた実践的研究. 広島大学総合博物館研究報告, 5, 29-38.
- 山本栄一・後藤晃・仲谷一宏・尼岡邦夫 (1988): 北海道南部の大当別川における水生昆虫相とカジカ属魚類2種の食性. 北海道大学水産学部研究彙報, 39 (4), 237-256.
- Houlahan J. E., Findlay C. S., Schmidt B. R., Meyer A. H., Kuzmin S. L. (2000): Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature*, 404, 752-755.
- IUCN (2017): The IUCN Red List Threatened Species, <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T1273A3376261.en>, [Accessed 25 Sep. 2017].
- Kawamichi T., Ueda H. (1998): Spawning at nests of extra-large males in the giant salamander *Andrias japonicus*. *Journal of Herpetology*, 32(1), 133-136.
- Okada S., Utsunomiya T., Okada T., Felix I. Z. (2006): Radio transmitter attachment by suturing for the Japanese giant salamander (*Andrias japonicus*). *Herpetological Review*, 37(4), 431-434.
- Okada S., Utsunomiya T., Okada T., Felix I. Z., Ito F. (2008): Characteristics of Japanese giant salamander (*Andrias japonicus*) populations in two small tributary streams in Hiroshima Prefecture, western Honshu, Japan. *Herpetological Conservation and Biology*, 3, 192-202.
- Okada S., Fukuda Y., Takahashi MK (2015): Parental care behaviors of Japanese giant salamander *Andrias japonicus* in natural populations. *Journal of ethology* 33, 1-7.
- Takemon, Y. (2000): Reproductive behavior and morphology of *Paraleptophlebia spinosa* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae): implications of variation in copula duration. *Limnology*, 1(1), 47-56
- Yoshikawa N., Kaneko S., Kuwabara K., Okumura N., Matsui M., Isagi Y. (2011): Development of microsatellite markers for the two giant salamander species (*Andrias japonicus* and *A. davidianus*). *Current Herpetology*, 30, 177-180.
- Yoshikawa N., Matsui M., Hayano A. and Inoue-Murayama M. (2012): Development of microsatellite markers for the Japanese giant salamander (*Andrias japonicus*) through next-generation sequencing, and cross-amplification in its congener. *Conservation Genetics Resources*, 4, 971-974.

(2017年8月31日受付)

(2017年12月6日受理)