

原著論文

カスミサンショウウオ幼生の成長・発育に与える飼育密度の効果

合田美佳¹・久木田沙由理¹・中村圭司²Little effect of rearing density on the growth and development in the clouded salamander,
*Hynobius nebulosus*Mika GOUDA¹, Sayuri KUKITA¹, and Keiji NAKAMURA²

Abstract: Effect of rearing density on the growth and development was examined in the clouded salamander, *Hynobius nebulosus*. Larvae collected from the field in Okayama City were reared under different rearing densities. Survival rate was high under both mass and individual rearing. Body weight of juveniles at metamorphosis under mass rearing was heavier than that under individual rearing, suggesting that larvae accelerate the growth by consuming more food in the presence of interpopulation competition. No significant differences in head width and larval period were detected between the experimental treatments. The results revealed that *H. nebulosus* does not alter the larval period in response to the crowding conditions. As larvae of this species develop in relatively stable aquatic environment with low population density, they are likely to show little density-dependent development.

キーワード：カスミサンショウウオ，飼育密度，成長，発育，変態時期，体サイズ

はじめに

様々な生物は、環境の変化に合わせて形態(表現型)を変化させる。両生類では、幼生が水中で生活するのに対し変態後は陸上生活を行うため、捕食や生息場所の消失といった幼生期の生存に影響する要因に対する適応として成長、発育を変化させる(Wilbur and Collins 1973)。例えば幼生期を過ごす水域の生息環境が悪化した場合には、成長、発育を促進させて通常より体サイズが小さい状態で変態を行い、逆に幼生期の環境が良好であれば長期間水中で発育することで、より大きくなってから変態する。このような幼生期の成長、発育に影響する生息環境として水位(Semlitsch and Wilbur 1988, Denver et al. 1998, Lind et al. 2008)、餌条件(Hensley 1993, Beck 1997, Kupferberg 1997)、密度(Tejedo and Reques 1994)、

捕食者(Laurila et al. 1998, Kishida et al. 2006, 2010, Vonesh and Warkentin 2006)、生息密度(Semlitsch and Caldwell 1982, Berven and Chandra 1988, Newman 1994, 1998, Tejado and Reques 1994)などが知られている。本研究では、岡山県内に生息するカスミサンショウウオ *Hynobius nebulosus* (Temminck and Schlegel) を使用し、飼育密度がどのように変態時期、変態時の体サイズに影響するのかを室内における飼育実験によって調べた。

カスミサンショウウオ(図1)は西日本の止水性サンショウウオの代表種とされ、本州の鈴鹿山脈以西に広く分布し、低地型と高地型の2つのタイプが存在するとされる(山田 2006)。岡山県では県北の一部に高地型が生息するが、他のほとんどの地域では低地型が分布している(山田 2006)。また、環境省の

1. 〒700-0005 岡山県岡山市北区理大町1-1 岡山理科大学総合情報学部生物地球システム学科。Department of Biosphere-Geosphere System Science, Faculty of Informatics, Okayama University of Science, 1-1 Ridai-cho, kita-ku, Okayama-shi, Okayama-ken 700-0005, Japan.

2. 〒700-0005 岡山県岡山市北区理大町1-1 岡山理科大学生物地球学部生物地球学科。Department of Biosphere-Geosphere Science, Faculty of Biosphere-Geosphere Science, Okayama University of Science, 1-1 Ridai-cho, Kita-ku, Okayama-shi, Okayama-ken 700-0005, Japan.



図1. カスミサンショウウオの写真. 上: 成体, 下: 幼生.

第4次レッドリスト(2012)では絶滅危惧II類(VU)に指定されているほか、岡山県版レッドデータブック(2009)においても危急種に指定されている。

材料と方法

2013年4月に岡山県北区御津河内において採集され、屋外に設置した水槽内で飼育された38頭のカスミサンショウウオ幼生を実験に使用した。5月8日にこれらの幼生を岡山市北区の岡山理科大学に移動し、実験室内の一定条件下で飼育した。飼育条件は15℃一定、光周期は16L-8D(16時間明期-8時間暗期)とし、冷凍赤虫を餌として与えた。20頭の幼生は直径95mm、容量200mlのプラスチック容器で個別に飼育した。残りの18頭については、6頭ずつ3つの大型の容器(直径150mm、高さ85mm、容量1500ml)に入れ、集団で飼育した。個別飼育、集団飼育のい

ずれについても餌は週に3回の頻度で与え、その際に容器内の水を水道水と交換した。外鰓が消失した時点で変態が完了したと判定し、体重と頭幅を測定した。デジタルカメラで頭部の写真を撮影し、パソコンに取り込んだ画像を画像計測ソフト「フォトメジャー」(ケニス株式会社)を使って頭幅を計測した。

結果

単独飼育では14頭が、集団飼育では16頭の幼生が変態した。変態時の体重、頭幅を計測し、これらの測定値および飼育期間(飼育開始から変態までの日数)を実験条件間で比較した(図2)。体重については、単独飼育の平均値(±標準偏差)が $0.317 \pm 0.024\text{g}$ 、集団飼育では $0.407 \pm 0.061\text{g}$ と集団飼育の方が有意に重くなった(t検定, $p < 0.001$)。一方、頭幅については単独飼育と集団飼育のいずれにおいても平均値が約4.5mmとなり、飼育条件の間に有意差は認められなかった(t検定, $p > 0.05$)。飼育期間についても、単独飼育と集団飼育で違いは認められなかった(t検定, $p > 0.05$)。次に、各個体の飼育期間、変態時の頭幅、体重の相互関係について調べた(図3)。頭幅-体重、頭幅-飼育期間、体重-飼育期間のいずれについても、単独飼育、集団飼育の両方で有意な相関が検出されなかった($r = -0.13-4.23$, $p > 0.05$)。

考察

両生類における変態のタイミングとその時の体サイズは生活史において重要な意味を持ち、これらは幼生時の生息環境によって大きな影響を受ける(Wilbur and Collins 1973)。理論的に、変態可能な最小サイズと最大サイズが存在し、餌や生息場所の乾燥、捕食者の存在といった幼生の生息環境に応じて発育速度や成長速度が変化することで、変態時期と体サイズが決定される(Rose 2005)。幼生が育つ水域の環境が好適であれば幼生期間を延長して最大サイズまで成長してから変態することが有利となる。一方、生息する池や水たまりの消失、餌の枯渇、捕食者の存在など、幼生の成長に不適当な状況に環境

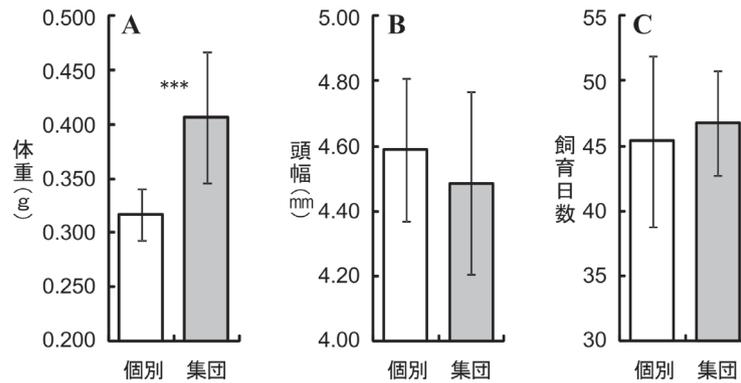


図2. カスミサンショウウオ幼生の成長、発育に与える飼育密度の効果(N=18-20). 個別もしくは集団飼育における、体重(A)、頭幅(B)、飼育日数(C)の平均値±標準偏差を示す. ***, t-検定において飼育密度間に有意差が存在したことを示す($p < 0.001$).

が変化した場合、幼生期間を短縮するとともに成長速度を上げ、できるだけ早く変態することで、水域環境から脱出して陸上生活に移行することが可能になると考えられる。本研究で注目した幼生の生息密度も、両生類の発育・成長に影響を与えることが知られている (Semlitsch and Caldwell 1982, Berven and Chadra 1988, Newman 1994, 1998, Tejedo and Reques 1994)。カスミサンショウウオにおいても、変態時の体重に実験条件間で有意な違いがみられ、集団飼育の方が単独飼育より重くなった(図2 A)。一方、変態までの日数には実験条件間で有意な差は検出されなかった。すなわち、集団で飼育された幼生の成長速度が速くなることがわかる。集団飼育では競争相手が存在するため、他個体に餌を奪われる可能性がある。そこで通常より多くの餌を摂食し、結果として単独飼育個体よりも体重が重くなった可能性が指摘できる。両生類においても、摂食に多くの時間をかけることで、捕食者を警戒する時間が少なくなるなどの不利益が発生する (Skelly 1992, Werner & Anholt 1996, Peacor & Werner 2000)。そのため、成長速度を常に最大にすることが適応的になるわけではない。今回の実験結果は、カスミサンショウウオが成長速度を、他個体の存在に応じて変化させることを示唆するものといえる。

頭幅については単独飼育と集団飼育の間に有意な差は検出されなかった(図2 B)。また、単独・集

団飼育の各条件内における個体間の頭幅と体重の関係調べた場合にも、体重の重い個体が大きな頭部を持つという相関は認められなかった(図3 A)。両生類では頭部の形態に多型を示す種が知られており、多くの場合は幼生期の共食いに関する (Collins and Cheek 1983, Pfennig 1990, Walls et al. 1993, Nishihara 1996)。すなわち、共食いによって同種の幼生を捕食する個体は、それが可能なように大きな頭部を持つ。カスミサンショウウオでも共食いが報告されているが (Kusano et al 1985)、頭部の形態に関する多型は知られていない。今回の飼育実験では、一部の幼生が他個体に足の一部などを食いちぎられる例が観察されたが、他のサンショウウオ幼生で見られるような共食いは集団飼育の個体間で認められなかった。このことから、カスミサンショウウオは頭部の形態に多型を持たず、体サイズに大きな違いがないかぎり積極的に共食いをしないものと考えられる。また、今回の結果は、比較的体重の軽い個体が相対的に大きな頭部を持っていることを示している。動物にとって採餌は生存に極めて重要であり、捕食者における口の大きさが獲物のサイズと対応する例が多く知られている。エゾサンショウウオ *Hynobius retardatus* では、カエルのオタマジャクシが存在する場合には顎を大型化することが知られている (Kishida et al. 2006, Takatsu & Kishida 2013)。このように、餌の大きさに合ったサイズの口を持つ

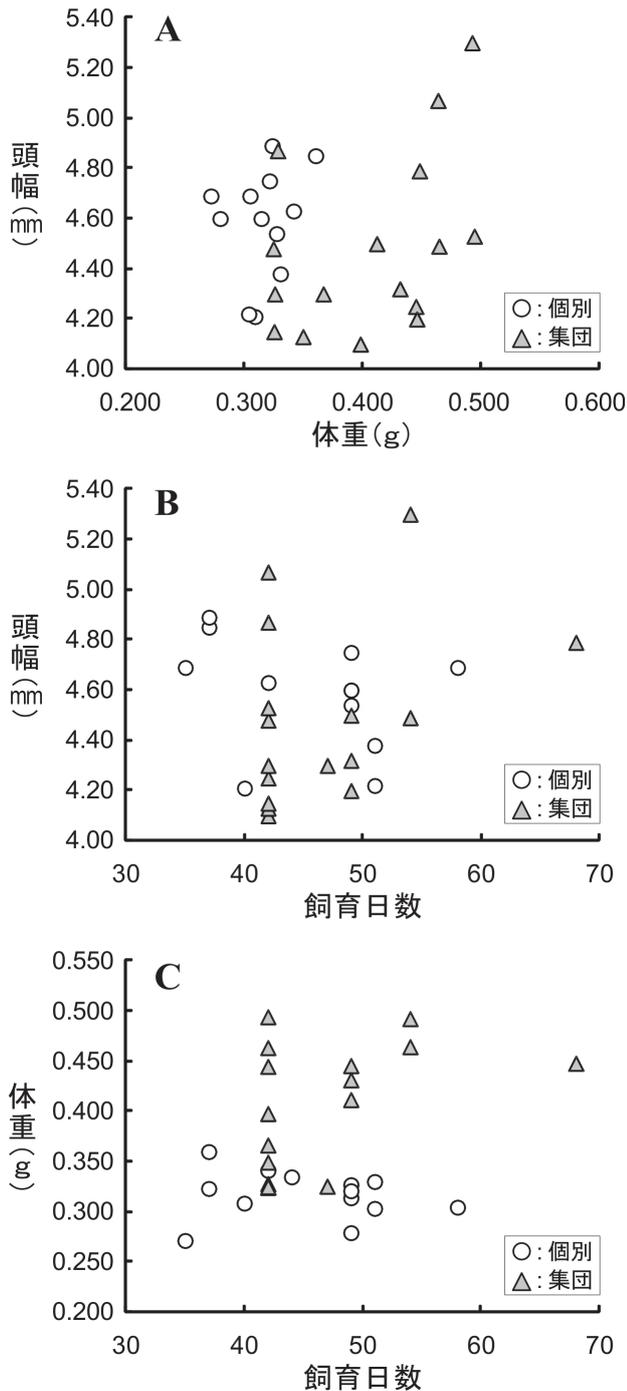


図3. カスミサンショウウオ幼生の頭幅と体重の関係および変態までの日数と体サイズの関係. A: 頭幅と体重の関係, B: 頭幅と飼育日数の関係, C: 体重と飼育日数の関係 (N=18-20).

ことは不可欠である。カスミサンショウウオの幼生においても、小型個体が比較的大きな口を持つことで、大型個体と同様に十分な餌を得ることができると考えられる。

変態までの日数については、単独飼育と集団飼育で有意な差が認められなかった(図2C)。また、変

態までの日数と体サイズの間にも有意な相関は認められなかった(図3B,C)。集団飼育では、餌をめぐる競争が存在するため、より多くの餌を得られた個体がより早く変態する可能性と、競争に負けた個体が発育を速めて小さくても変態する可能性の両方が考えられたが、いずれの仮説を支持する結果も得られなかった。両生類では、生息密度が増加すると変態時期が変化するものが知られているが(Semlitsch and Caldwell 1982, Berven and Chandra 1988, Newman 1994, 1998, Tejedo and Reques 1994), カスミサンショウウオでは生息密度に反応して幼生期間を変化させることはないものと考えられる。本種は岡山県では比較的限られた場所に生息しており(山田 2006), 他の両生類と比較しても個体群密度が高いとはいえない。その結果として、他の両生類で報告されているような、密度に応じて発育や成長を変化させるという反応を必要としなかった可能性が考えられる。

謝辞

カスミサンショウウオ幼生を採集していただいた大智宏正氏、大智千枝氏、調査に協力いただいた大智淳宏氏と岡山理科大学の黒木出氏に感謝する。

引用文献

Beck, C. W. (1997). Effect of changes in resource level on age and size at metamorphosis in *Hyla squirella*. *Oecologia* 112: 187-192.
 Berven, K. A. and Chandra, B. G. (1988). The relationship among egg size, density and food level on larval development in the wood frog (*Rana sylvatica*). *Oecologia* 75: 67-72.
 Collins, J. P. and Cheek, J. E. (1983). Effect of food and density on development of typical and cannibalistic salamander larvae in *Ambystoma tigrinum nebulosum*. *Am. Zool.* 23: 77-84.
 Denver, R. J., Mirhadi, N. & Phillips, M. (1998). Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis: response of

- Scaphiopus hammondii* tadpoles to habitat desiccation. *Ecology* 79: 1859–1872.
- Hensley, F. R. (1993). Ontogenetic loss of phenotypic plasticity of age at metamorphosis in tadpoles. *Ecology* 74: 2405–2412.
- Kishida, O., Mizuta, Y. & Nishimura, K. (2006). Reciprocal phenotypic plasticity in a predator-prey interaction between larval amphibians. *Ecology* 87: 1599–1604.
- Kishida, O., Trussell, G. C. & Mougé, A. & Nishimura, K. (2010). Evolutionary ecology of inducible morphological plasticity in predator-prey interaction: toward the practical links with population ecology. *Popul. Ecol.* 52: 37–46.
- Kupferberg, S. J. (1997). The role of larval diet in anuran metamorphosis. *Amer. Zool.* 37: 146–159.
- Kusano, T., Kusano, H. & Miyashita, K. (1985). Size-related cannibalism among larval *Hynobius nebulosus*. *Copeia* 1985: 472–476.
- Laurila, A., Kujasalo, J. & Ranta, E. (1998). Predator-induced changes in life history in two anuran tadpoles: effects of predator diet. *Oikos*. 83: 307–317.
- Lind, M. I., Persbo, F. & Johansson, F. (2008). Pool desiccation and developmental thresholds in the common frog, *Rana temporaria*. *Proc. R. Soc. B.* 275: 1073–1080.
- Newman, R. A. (1994). Effects of changing density and food level on metamorphosis of a desert amphibian, *Scaphiopus couchii*. *Ecology* 75: 1085–1096.
- Newman, R. A. (1998). Ecological constraints on amphibian metamorphosis: interactions of temperature and larval density with responses to changing food level. *Oecologia* 115: 9–16.
- Nishihara, A. (1996). Effects of density on growth of head size in larvae of the salamander *Hynobius retardatus*. *Copeia* 1996: 478–483.
- Peacor, S. D. and Werner, E. E. (2000). Predator effects on an assemblage of consumers through induced changes in consumer foraging behavior. *Ecology* 81: 1998–2010.
- Pfennig, D. W. (1990). The adaptive significance of an environmentally-cued developmental switch in an anuran tadpole. *Oecologia* 85: 101–107.
- Rose, C. S. (2005). Integrating ecology and developmental biology to explain the timing of frog metamorphosis. *Trends Ecol. Evol.* 20: 129–135.
- Semlitsch, R. D. and Caldwell, J. P. (1982). Effects of density on growth, metamorphosis, and survivorship in tadpoles of *Scaphiopus holbrooki*. *Ecology* 63: 905–911.
- Semlitsch, R. D. and Wilbur, H. M. (1988). Effects of pond drying time on metamorphosis and survival in the salamander *Ambystoma talpoideum*. *Copeia* 1988: 978–983.
- Skelly, D. K. (1992). Field evidence for a cost of behavioral antipredator response in a larval amphibian. *Ecology* 73: 704–708.
- Takatsu, K. and Kishida, O. (2013). An offensive predator phenotype selects for an amplified defensive phenotype in its prey. *Evol. Ecol.* 27: 1–11.
- Tejedo, M. and Reques, R. (1994). Plasticity in metamorphic traits of natterjack tadpoles: the interactive effects of density and pond duration. *Oikos*. 71: 295–304.
- Vonesh, J. R. and Warkentin, K. M. (2006). Opposite shifts in size at metamorphosis in response to larval and metamorph predators. *Ecology* 2006: 556–562.
- Walls, S. C., Belanger, S. S. & Blaustein, A. R. (1993). Morphological variation in a larval salamander: dietary induction of plasticity in head shape. *Oecologia* 1993: 162–168.

- Werner, E. E. and Anholt, B. R. (1996). Predator-induced behavioral indirect effects: consequences to competitive interactions in anuran larvae. *Ecology* 77:157–169.
- Wilbur, H. M. and Collins, J. P. (1973). Ecological aspects on amphibian metamorphosis. *Science* 182: 1305–1314.
- 岡山県環境保全事業団ホームページ : <http://www.kankyo.or.jp/rdb/index.php?act=dtl&id=165>. 岡山県版レッドデータブック (2009) カスミサンショウウオ. (2014. 12. 16閲覧).
- 環境省ホームページ : <http://www.env.go.jp/press/files/jp/20553.pdf>. 【両生類】環境省第4次レッドリスト(2012)〈分類順〉. (2014. 12. 16閲覧).
- 山田勝(2006). 岡山県におけるサンショウウオ科の生息状況について. 岡山県自然保護センター研究報告. 14: 1-13.

(2015年1月13日受理)