
半世紀にわたるモニタリング調査により分かった 両生類の繁殖のタイミングの長期的傾向

草野 保

214-0001 神奈川県川崎市多摩区菅 4-9-26

Trends towards early breeding of amphibians detected by long-term monitoring during half a century

By Tamotsu Kusano

Suge 4-9-26, Tama-ku, Kawasaki-shi, Kanagawa 214-0001, Japan

近年、地球規模での両生類の減少が危惧されているが、日本でも、東京など特に大都市近郊での両生類個体群の衰退は際立っている（福山・草野，2021；藤田，2018）。水域と陸域を行き来するため、生活史には多様な環境を必要とし、環境悪化に敏感な両生類の減少や絶滅の原因としては、人為的な環境破壊が際立つが、これ以外に酸性雨、残留農薬の拡散などとともに、地球温暖化に伴う気候の変化も上げられている（松井，1996；Blaustein et al., 2003；Pounds and Puschendorf, 2004）。両生類の皮膚は薄く、外界からの様々な影響を受けやすく極端な温

度変化や乾燥は致命的だろう。また、彼らの繁殖活動は温度や降雨の影響を受けるために、気候の変化は個体群に深刻な影響を与える可能性がある（Blaustein et al., 2001）。しかしながら、地球温暖化に伴う気候変動のような変化は、長期間に徐々に進行するため、その両生類個体群への影響を検出するのは容易ではない。短期間の調査では不可能で、最低でも数十年レベルの調査が必要だろう。ヨーロッパや北米におけるカエル類やイモリ類の繁殖のタイミングの早期化傾向など（Beebee, 1995；Reading, 1998；Gibbs and Breisch, 2001）、両生類の繁殖への影響を報

告する事例は少しずつ増えてはいるが、その結果は様々で、まだ充分とは言えない。

著者は東京都多摩地区の2箇所の調査地において、両生類3種4個体群の繁殖活動をしてきた。その結果から、それぞれの個体群の毎年の初産卵日を確定し、繁殖開始時期の長期的な変動傾向および気候要因との関連性について解析してきた。途中結果については、すでに報告してきたが(草野・井上, 2006; Kusano and Inoue, 2008; 草野, 2009), その後も調査を継続し、トウキョウサンショウウオ (*Hynobius tokyoensis*) に関しては、1976年から2022年まで半世紀弱にわたるデータを得ることができた。今回未発表の新規データも含めて再度解析した結果を報告したい。

材料及び方法

調査地

今回の調査は、東京都多摩地区の2箇所において行った。一つ目は、日の出町羽生のスギ (*Cryptomeria japonica*) およびヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*) の植林地で行った(北緯 35°44', 東経 139°14', 標高 200 m)。北向き斜面の端にある小さな池(面積は 10 m² 弱、水深は最大でも 15 cm 程度)では、1976年より2022年までトウキョウサンショウウオの繁殖活動の観察を行ってきた。調査地やトウキョウサンショウウオ繁殖個体群についての概要は、Kusano (1980, 1981, 1982) を参照されたい。

二つ目の調査は、八王子市南大沢にある首都大学東京(現都立大学)キャンパス内の緑地に存在する通称イモリ池(北緯 35°37', 東経 139°23', 標高 120 m)で行った。直径 10 m (面積約 100 m²) で最大水深 50 cm 程度のこの池は、コナラ (*Quercus serrata*), シラカシ (*Q. myrsinifolia*), アラカシ (*Q. glauca*) などからなる二次林に周囲を囲まれている。ここでは、トウキョウサンショウウオ、ヤマ

アカガエル (*Rana ornativentris*), モリアオガエル (*Zhangixalus arboreus*) の3種の繁殖活動の観察を1992年より2018年まで行った。調査地及び繁殖個体群の概要については、草野 (2014) を参照されたい。

繁殖開始時期の長期的トレンドと気候要因

日の出町羽生の調査地においては、繁殖活動が始まる直前より(1月中旬以降)、少なくとも週1回は現地を訪れ、池の中を探索しトウキョウサンショウウオの繁殖個体及び卵囊の確認に努めた。本種の繁殖活動の開始には、温度の上昇及び降雨が重要であるので(Kusano, 1980; 草野他, 2022), このような状況が生じた際は、できるだけ速やかに調査地を訪れ産卵の有無を確認した。また、卵囊が発見された際には、卵囊中の卵の発生段階も観察し、発生の進み具合で産卵が行われた日付を推定した。この調査地では、繁殖個体群サイズは比較的安定しており、この半世紀弱にわたり毎年60~150個体の繁殖メスの産卵が確認されている(草野, 2019)。

八王子市南大沢では、前述した3種の繁殖活動開始時期の調査のため、毎年1月下旬からほぼ毎日池の観察を行い、トウキョウサンショウウオの場合は卵囊、ヤマアカガエルの場合は卵塊、モリアオガエルの場合は泡巣の有無を確認して産卵開始日を確定した。

繁殖開始の日付は、それぞれの年の1月1日からの通算日数(1月1日を1とする)に換算して分析した。今回の調査では、繁殖開始時期の長期的な早期化傾向のトレンドを検証するために、初産卵日を目的変数、観察年を説明変数とした直線回帰モデルを用いて、t検定による回帰係数の有意性検定を行い、長期的なトレンドの有無を検出した。ただし、トレンドは必ずしも単調な直線の変化とは限らないので(例えば, Beebee, 2007), この直線回帰分析と同時に、非線形の微妙な時間的な変化を捉えるために、局所回帰手法

の一つである LOESS による平滑化曲線も適用した (Fox, 2020).

トウキョウサンショウウオの繁殖活動には、温度の上昇と降雨が強く影響することが分かっているが (草野他, 2022), 他の3種に関しても繁殖活動と気象要因の間には同様な関係が見られると考えられる. そこで, 繁殖開始時期と気温や降雨などの気候要因との関係を分析した. 東京都多摩地区の気象データとして, 日の出町の調査地については, 地域気象観測システム (アメダス) 青梅観測所のデータを, 八王子市の調査地については八王子観測所の 1977 年 1 月から 2022 年 2 月までの月平均気温および月降雨量のデータを利用した (気象庁, 2022). 各観測所はそれぞれ調査地より約 8 km の距離に位置している. 繁殖開始時期とこれらの気象データの間を, 重回帰モデルにより分析した. また, 赤池情報量基準 (AIC) によるモデル簡略化の標準的な手順に従い, 最適なモデルを求めた (Crawley, 2007 参照).

統計分析の計算には, ソフトウェア R 4.1.3 (R Core Team, 2022) を使用し, 特に記述がなければ, すべての検定は有意水準 (α) を 0.05 とし両側検定で行った.

調査期間の長さと同様の検出力

今回解析対象とした繁殖のタイミングのような変化は, 長期間にわたり極めて穏やかに進行するため, その実態を捉えるのが困難であることは容易に推察される. そこで, 最低限どの程度の調査期間が必要なのか知るために, 実際に得られたデータをもとに模擬実験を行った. 実際に観察されたデータから繁殖開始日を目的変数, 年を説明変数とする単重回帰モデルを作成した. そのモデルから得られた予測値と正規乱数 (平均=0, 分散=重回帰モデルの残差分散推定値) を誤差項として用いて, 1976 年から 2022 年までの合計 47 個の各年の繁殖開始日を疑似的に生成した.

そのシミュレーション・データを用いて, 1976 年から調査期間を 5~47 年間と 1 年ずつ増やし各調査期間について, 上記と同様重回帰分析を行い重回帰係数の p 値を計算し記録した (1 回の試行に対して 43 個の p 値). その手順を 1000 回繰り返して, 調査期間の長さと同様の p 値が 0.05 未満となり検定で有意になった割合 (統計的検出力) の関係を解析した.

結果

繁殖活動開始時期の長期的トレンド

日の出町羽生の調査地においては, 1976 年から 2022 年までの 47 シーズン中 38 シーズンについてトウキョウサンショウウオの繁殖開始日 (初産卵日) を確定することができた (図 1). 最も早かったのは, 2009 年 1 月 27 日で 1 月 1 日からは通算 27 日目であった. 逆に, 最も遅かったのは 1984 年 3 月 27 日で通算 87 日目であった. 平均は, 53.4 日目 (SD=15.0) で 2 月 22 日頃に相当する. 年により大きな変動が見られるが, 繁殖開始日と観察年の間の重回帰係数は有意な負の値になり ($t=-4.995$, $df=36$, $P<<0.001$; 表 1), 羽生のトウキョウサンショウウオの繁殖活動には長期的な早期化の傾向が検出され, 10 年間に 6.7 日早まっていることが分かった.

八王子市南大沢におけるトウキョウサンショウウオの調査では, 1995 年から 2018 年まで 24 シーズンの繁殖開始日を確定できた (図 1). 最も早かったのは 2003 年と 2015 年の 1 月 31 日で通算 31 日目, 遅かったのは 1996 年 4 月 10 日で通算 101 日目であった. 平均は, 58.4 日目 (SD=18.3) で 2 月 28 日頃に相当する. 羽生と同様に有意な繁殖活動の早期化傾向が検出され ($t=-3.307$, $df=22$, $p=0.003$; 表 1), その速度は今回調査した全種中で最大で, 10 年間で 14.9 日初産卵日が早まったことになる (図 1).

日の出町羽生のトウキョウサンショウウオに関しては, 途中経過を報告した草野

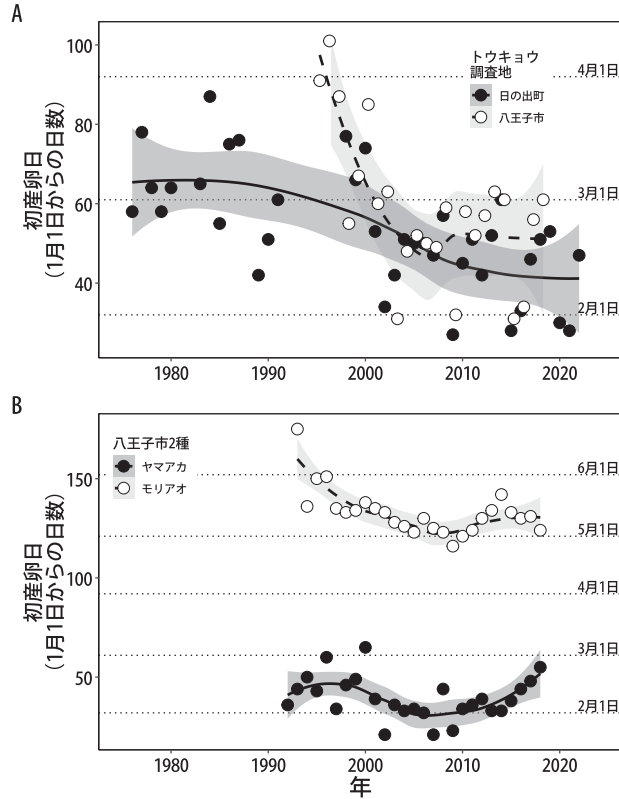


図 1. 東京都多摩地区における両生類 3 種の繁殖活動開始時期の長期的トレンド。毎年の繁殖開始は初産卵日とし、1 月 1 日からの通算日数で表した。A：日の出町羽生と八王子市南大沢におけるトウキョウサンショウウオ。B：八王子市南大沢における 2 種。局所回帰 (LOESS) による平滑化曲線と 95% 信頼区間 (グレーの帯) を示した。

Fig. 1. Long-term fluctuations of timing of reproductive activities of three species of amphibians in Tama district, Tokyo. Days of first spawning are shown as days from January 1. A: *Hynobius tokyoensis* in Habu, Hinodemachi, and Minamiohsawa, Hachioji-shi. B: two species of frogs in Minamiohsawa, Hachioji-shi. Smoothing curves by local regressions (LOESS) and their 95% confidence intervals (grey bands) are shown.

表 1. 繁殖開始のタイミングの長期的傾向と気温の影響の回帰分析。気温は、日の出町は青梅、八王子市は八王子のアメダス観測地点のデータを用いた。モリアオガエルは 4 月の月平均気温を用い、他の 2 種では 2 月の月平均気温を用いた。

Table 1. Regression analysis of the timing of breeding on the year and air temperature. Monthly mean temperatures were obtained from Oume and Hachioji AMEDAS stations, and Data on April was used for *Zhangixalus arboreus*, and data on February for the other two species.

調査地	種	時間的トレンド				気温の影響			
		N	回帰係数 (日/年)	SE	P 値	N	回帰係数 (日/°C)	SE	P 値
日の出町羽生	トウキョウサンショウウオ (<i>Hynobius tokyoensis</i>)	38	-0.669	0.134	<<0.001	37	-7.231	1.273	<<0.001
	トウキョウサンショウウオ (<i>Hynobius tokyoensis</i>)	24	-1.491	0.451	0.003	24	-10.530	3.499	0.007
八王子市南大沢	ヤマアカガエル (<i>Rana ornativentris</i>)	27	-0.232	0.265	0.390	27	-7.039	1.910	0.001
	モリアオガエル (<i>Zhangixalus arboreus</i>)	26	-0.851	0.262	0.003	26	-4.402	1.847	0.026

(2009) では、2009年に初めて1月中の産卵が観察され初記録とされた。その後13年間でさらに3回も観察され、1月中の産卵が稀な出来事ではなくなりつつある(図1)。また、八王子市南大沢でもほぼ同様に繁殖活動の早期化傾向は持続している(図1)。

ヤマアカガエルは、1992年から2018年までの27シーズン毎年繁殖開始日を確定できた。他種と比較して、繁殖メスの個体数変動は2~102頭と極めて大きかったが、繁殖開始日の変動は、ほぼ同じ時期に繁殖するトウキョウサンショウウオに比べて小さ目であった。最も早かったのは2002年と2007年の1月21日で通算21日目、最も遅かったのが2000年3月5日で65日目であった(図1)。平均は、39.6日目(SD=10.7)で2月8日頃に相当する。分析した種の中で唯一、繁殖活動開始の有意な早期化傾向が検出できなかった($t=-0.875$, $df=25$, $p=0.390$; 表1)。

モリアオガエルは、1993年から2018年まで26シーズンで繁殖開始日を確定できた(図1)。最も早かったのは2009年4月26日で通算116日目、最も遅かったのは1993年6月24日で175日目であった。平均は、133.1日目(SD=11.8)で5月13日頃に相当する。トウキョウサンショウウオ同様、繁殖活動開始の有意な早期化傾向が検出された($t=-3.251$, $df=24$, $p=0.003$; 表1)。モリアオガエルの早期化の速度は、10年間に8.5日で、日の出町のトウキョウサンショウウオとほぼ同じような傾向が見られた(図1)。

繁殖活動と気候要因

今回の調査で分析の対象とした3種4個体群のうち、2種3個体群で有意な繁殖活動開始時期の早期化傾向が検出された(表1)。そこで次に、繁殖開始のタイミングに影響する要因を探するために、気候要因との関係を分析した。早春2・3月に繁殖を開始するトウキョウサンショウウオとヤマアカ

ガエルに関しては、その活動開始に影響すると考えられる2月の月平均気温と月降雨量、初夏5月に繁殖を開始するモリアオガエルに関しては、4月の月平均気温と月降雨量のデータを用いた。青梅と八王子測候所の2月および4月の気象データを見ると、その年次変動の傾向は酷似し、極めて高い相関を示した(2月の平均気温: $r=0.999$, $df=44$, $p<<0.001$; 4月の平均気温: $r=0.983$, $df=44$, $P<<0.001$; 2月の降雨量: $r=0.920$, $df=44$, $p<<0.001$; 4月の降雨量: $r=0.969$, $df=44$, $p<<0.001$)。そこで、図2には青梅測候所における1977年から2022年までの2月のアメダス気象データのみを示したが、気温に関しては長期的に上昇傾向が見て取れる。1980年前後には2°C程度であったのが、2020年頃には4°C程に上昇している。最近40年で2°C上昇したことになる(図2A)。気温に対する年の回帰係数は、0.05(°C/年)と正の有意な値になった($t=3.273$, $df=36$, $p=0.002$)。それに対して、降雨量は変動幅が極めて大きい、一定の長期的な傾向は見られなく、回帰係数は有意ではなかった($t=-0.996$, $df=36$, $p=0.326$; 図2B)。

それぞれの個体群に関して、繁殖開始時期と気候要因の関係を分析するために、月平均気温と月降雨量を説明変数とした重回帰分析を行った。モデル簡略化によるモデル選択の結果、八王子市の3種すべての個体群において、説明変数として月平均気温と月降雨量の両方を含むモデルが残ったが、日の出町のトウキョウサンショウウオでは月平均気温のみのモデルが最適となった。ただし、すべてのモデルにおいて、月平均気温のみが有意な回帰係数を示した(表1)。図3にトウキョウサンショウウオの繁殖開始日と気温との関係を示した。両個体群とも気温が高い年ほど繁殖の開始が早まる傾向が明らかである。

今回繁殖開始の早期化傾向を検出できなかったヤマアカガエルでも、2月の月平均気

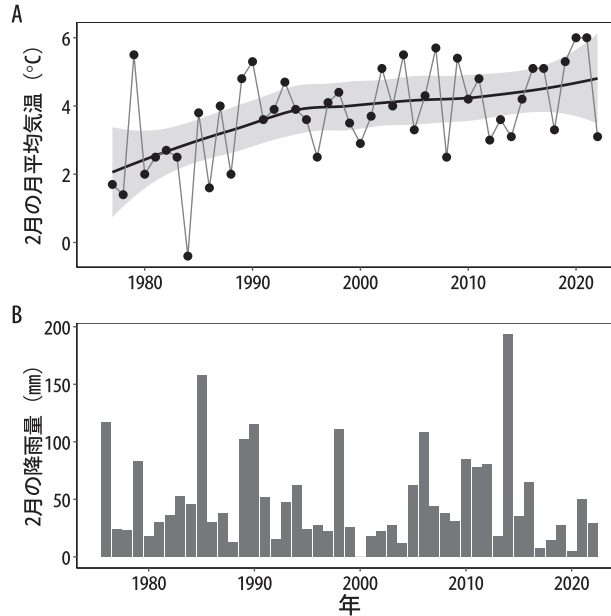


図2. 東京都多摩地区の2月の月平均気温 (A) と降水量 (B) の長期的年変動。アメダス青梅測候所のデータを使用 (気象庁, 2022)。気温に関しては、局所回帰 (LOESS) による平滑化曲線と 95% 信頼区間 (グレーの帯) を示した。

Fig. 2. Long-term trend of monthly mean air temperature (A) and precipitation (B) in February at the AMEDAS weather station of Oume, Tokyo (Japan Meteorological Agency, 2022). For air temperature, smoothing curves by local regressions (LOESS) and their 95% confidence intervals (grey bands) are shown.

温の影響が有意となったことから (表1), このまま早春の気温がさらに上昇し続ければ, 遅かれ早かれ有意な早期化傾向が検出される可能性が否定できない。ただし, ヤマアカガエルはもともと3種の中でも最も繁殖開始が早い種であり, さらなる早期化が実際に生物学的にも可能なかは分からない。

調査期間の長さと同様の検出力

今回, 日の出町のトウキョウサンショウウオでは1970年代半ばから現在までの約半世紀にわたる繁殖個体群の繁殖のタイミングのデータを解析することができた。そこで, この観測データを利用した模擬実験を行い, モニタリング調査の継続期間と同様の検出力の関係を解析し, その結果を図4に示した。調査期間が短いと, 当然トレンドが存在するにしてもそれを正しく検出することは難しい。調査期間が10年や20年では, 回帰係

数のp値が0.05未満となり正しくトレンドが検出できる確率は4回に1回程度 (0.25) しかないことが分かった。検出力が十分な値 (例えば0.8以上) を保証するためには, 最低でも30年程度の調査が必要とされる (図4)。日の出町のトウキョウサンショウウオで観察された早期化のトレンドでは, 予想以上に検出は難しく, 少なくとも30年以上とかなり長期間にわたるモニタリングの必要性が指摘された。

考察

近年気候温暖化に伴う野生生物の生物季節や分布の変化は, 世界中から数多く報告されてきている (樋口他, 2009)。東京都多摩地区のトウキョウサンショウウオに関しても, 半世紀にわたる長期間のモニタリング調査の結果, 繁殖のタイミングの有意な早期化を示すことができた (表1)。ただし, この変化

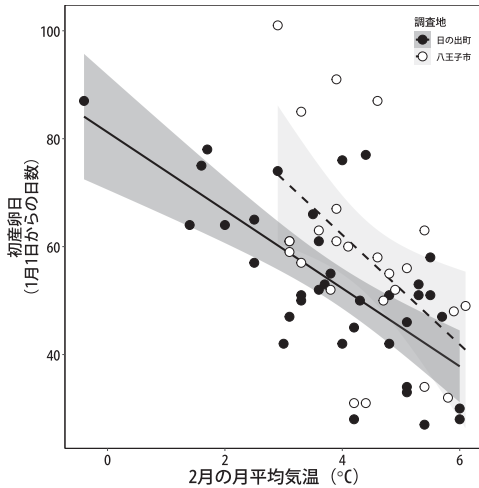


図3. トウキョウサンショウウオ2個体群の繁殖開始のタイミングと気温の関係。毎年の繁殖開始は初産卵日とし、1月1日からの通算日数で表した。各調査地の回帰直線と95%信頼区間（薄い灰色の帯）を示した。

Fig. 3. Relationship between monthly mean air temperature in February and dates of first spawning of *Hynobius tokyoensis* in Habu, Hinode-machi and Minamihosawa, Hachioji-shi, Tokyo. Days of first spawning are shown as days from January 1. Regression line in each study site and 95% confidence interval (grey band) is shown.

は必ずしも直線的に単調に進んできたとは言えないかもしれない。図1には、より細かな変化傾向を見るために局所回帰による平滑化曲線を示した。それをよく見ると、日の出町のトウキョウサンショウウオの繁殖のタイミングの早期化は単調に直線的に進んでいるわけではないようにも見える。1970年代後半から1980年代後半までは大きく変動しながら推移し、その後1990年代から2000年代にかけて急速に早期化が進んでいるように見える。さらに2010年代頃にはその傾向が緩まり、横這いの傾向が強まってきた（図1A）。八王子市のトウキョウサンショウウオでもほぼ同ような傾向が窺え、やはり1990年代から2000年代に急速に早期化が進み、2010年代には横這い状態になっている。また、モリアオガエルでも似た傾向が見て取れる（図1B）。3個体群とも2010年代に入ると早期化

傾向が収まりつつあるように見える。有意なトレンドが検出できていないヤマアカガエルだけは幾分他種とは異なるようだが、調査した3種4個体群とも、すべて気温が繁殖のタイミングに影響を与えていた（表1；図3）。2月の月平均気温の上昇傾向も細かく見ると、決して単調な上昇傾向が続いているのではなく、2000年代に入るとその上昇傾向は弱まりやや横這い状況になっているようにも見える（図2A）。微妙な両生類の繁殖のタイミングの変化も、この気温変動の長期的な変化に反応しているように見える。

気候温暖化に伴う両生類の繁殖のタイミングの時間的トレンドについて調査した文献を広く探したところ、総計56件の事例を得ることができた。内訳は、無尾目で23種44個体群、有尾目で9種12個体群に関する報告が見つかった（表2）。繁殖のタイミングの調査方法は、卵塊による初産卵日、音声記録による初鳴き日、繁殖個体の初出現日など様々であるが（草野，2009参照）、無尾目で12種（52%）15個体群（34%）において、有尾目では8種（89%）11個体群（92%）において有意なトレンドが確認された。理由は良く分からないが、有尾目では報告数自体は少な目であるが、トレンドの検出率が高いようだ。有尾類では、春期繁殖の種が早期化の傾向を示すのに対して、秋期繁殖の種では逆方向の繁殖時期の遅滞が報告されているのは興味深い（表2）。いずれにしても、無尾類ではトレンドの有無には種ごとに大きな変異が見られ、同じ種でも個体群によっても結果は様々である。例えば、ヨーロッパアカガエル（*Rana temporaria*）では9例の報告があるが、有意なトレンドの報告はそのうち3例のみである。地域による気候温暖化の程度・生息環境の違いや調査方法・調査年代なども関係しているのかもしれない。また、その原因の一つとして、今回解析した調査期間の長さによる検出力の違いも影響している可能性

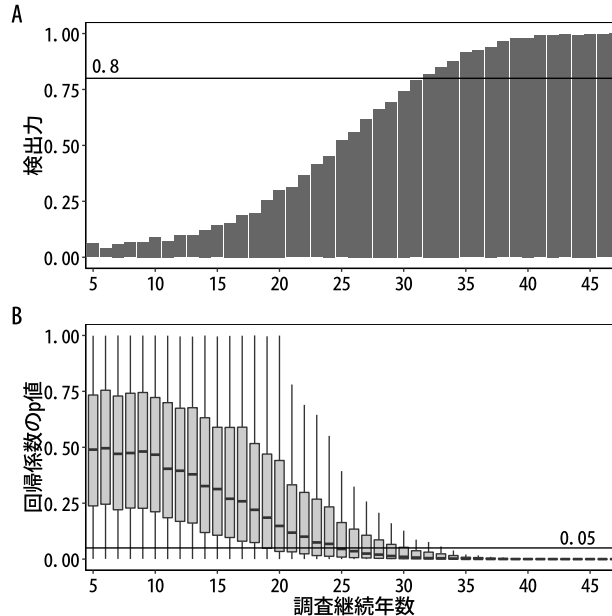


図4. モニタリング調査期間の長さと同調の検出力 (A) と回帰係数のP値 (B; 箱ひげ図) の関係。日の出町のトウキョウサンショウウオ個体群の観察データ (1976~2022年) を基にし、シミュレーションを行った (1000回の試行; 有意水準は0.05)。詳しくは本文参照。

Fig. 4. Relationships between length of monitoring surveys and detection rate of long-term trends (A), and p-values of regression coefficients (B; boxplots). Simulation experiments were conducted using monitoring data of *Hynobius tokyoensis* in Habu, Hinode-machi from 1976 to 2022 (1,000 trials, significance level = 0.05). See the text for details.

もある。シミュレーションにより、緩慢で長期的な変動からトレンドを検出するのは予想以上に困難で、かなり長期間にわたるモニタリングが必要であることが分かった (図4)。表2で挙げた事例の調査期間を確認したところ、10数年から80年間に及びかなり変異が大きいことが分かった。ただし、Gibbs and Breisch (2001) の報告は、連続したモニタリング調査による結果ではなく、過去のある時期の調査とそれから80年程過ぎた時点での調査を比較したものであるため、この解析からは除外した (6事例分)。トレンドが検出できた事例とできなかった事例でその調査期間の長さを比較したところ、検出された事例では平均28.2年 (SD=9.9, N=22)、されなかった事例では平均26.5年 (SD=7.5, N=28) となり有意な差は検出できなかった (ウィルコクソンの順位和検定; $W=301, p=0.898$)。

表2の事例では、調査期間の長さがトレンドの検出に関係があるとは言えないようだ。

いずれにしても長期的なトレンドの検出には、かなり長期にわたるモニタリング調査が必要なことは明らかだ。当然そのような調査は容易ではなく、報告はヨーロッパや北米に集中し、他の地域からの情報は極めて少なくなっている (表2)。アジアはもちろん、残念ながら日本でも両生類の繁殖のタイミングのトレンドに関する報告は極めて乏しい。

長期的な温暖化傾向が我が国の、少なくとも両生類の一部の種・個体群の繁殖活動に、影響を与えていることが今回の調査で明らかとなった。気候温暖化による生活史のタイミングの変化は、両生類にとって利点と弊害の両方が考えられる。たとえば、温暖化による早春の繁殖活動の早期化と冬の越冬時期の遅れは、繁殖や成長に利用できる時間やエネルギー

表2. 両生類の繁殖のタイミングの長期トレンド。
Table 2. Long-term trends of timing of breeding in amphibians.

	種名	調査地	方法	傾向	文献
無尾類					
1	アメリカヒキガエル <i>Anaxyrus americanus</i>	Ithaca, New York, USA	初鳴き	—	Gibbs and Breisch (2001)
		Southeastern Ontario, Canada	初鳴き	早期化	Klaus and Loughheed (2013)
2	セイブヒキガエル <i>Anaxyrus boreas</i>	Todd Lake, Oregon, USA	卵塊	—	Blaustein et al. (2001)
		Three Creeks Lake	卵塊	—	Blaustein et al. (2001)
		Lost Lake	卵塊	—	Blaustein et al. (2001)
3	フォウラーヒキガエル <i>Anaxyrus fowleri</i>	Long Point, Ontario, Canada	初鳴き	—	Blaustein et al. (2001)
4	ナンブヒキガエル <i>Anaxyrus terrestris</i>	Savannah River, South Carolina, USA	出現*3	—	Todd et al. (2011)
5	ヨーロッパヒキガエル <i>Bufo bufo</i>	South Dorset, England	卵塊	—	Reading (1998)
		Turew, Poland	卵塊	早期化	Tryjanowski et al. (2003)
		Turew, Poland	卵塊	早期化	Sparks et al. (2007)
6	ナタージャックヒキガエル <i>Epidaleia calamita</i>	Hampshir, England	卵塊	早期化	Beebee (1995)
7	トウブジムグリガエル <i>Gastrophryne carolinensis</i>	Savannah River, South Carolina, USA	出現*3	—	Todd et al. (2011)
8	カスケードガエル <i>Lithobates cascadae</i>	Todd Lake, Oregon, USA	卵塊	—	Blaustein et al. (2001)
		Site One	卵塊	—	Blaustein et al. (2001)
9	ウシガエル	Ithaca, New York, USA	初鳴き	早期化	Gibbs and Breisch (2001)
		Southeastern Ontario, Canada	初鳴き	—	Klaus and Loughheed (2013)
10	ミドリウシガエル <i>Lithobates clamitans</i>	Ithaca, New York, USA	初鳴き	—	Gibbs and Breisch (2001)
		Southeastern Ontario, Canada	初鳴き	—	Klaus and Loughheed (2013)
11	ヒョウガエル <i>Lithobates pipiens</i>	Southeastern Ontario, Canada	初鳴き	早期化	Klaus and Loughheed (2013)
12	ミナミヒョウガエル <i>Lithobates sphenoccephalus</i>	Savannah River, South Carolina, USA	出現*3	—	Todd et al. (2011)
13	アメリカアカガエル <i>Lithobates sylvaticus</i>	Ithaca, New York, USA	初鳴き	早期化	Gibbs and Breisch (2001)
		Southeastern Ontario, Canada	初鳴き	—	Klaus and Loughheed (2013)
14	ヨーロッパトノサマガエル <i>Pelophylax esculentus</i>	Sussex, England	卵塊	早期化	Beebee (2007)
15	ヌマアカガエル <i>Rana arvalis</i>	southern Sweden	卵塊*2	—	Loman (2019)
16	ダルマチアアカガエル <i>Rana dalmatina</i>	Central Romania	卵塊	—	Hartel (2008)
17	ヤマアカガエル <i>Rana ornativentris</i>	東京都八王子市	卵塊	—	Kusano and Inoue (2008), this study
18	ヨーロッパアカガエル <i>Rana temporaria</i>	Sussex, England	卵塊	—	Beebee (2007)
		Turew, Poland	卵塊	—	Tryjanowski et al. (2003)
		11 ponds, UK	卵塊	早期化	Scott et al. (2008)
		Southern Sweden	卵塊*2	—	Loman (2019)
		Central Finland	卵塊	早期化	Lappalainen et al. (2008)
		Poland	卵塊	—	Sparks et al. (2007)
		Eastern England	卵塊	—	Sparks et al. (2007)
		Wales, UK	卵塊	—	Sparks et al. (2007)
		Northwest France	卵塊	早期化	Neveu (2009)
19	トウブスキアシガエル <i>Scaphiopus holbrookii</i>	Savannah River, South Carolina, USA	出現*3	—	Todd et al. (2011)
20	ハイロアマガエル <i>Dryophytes versicolor</i>	Ithaca, New York, USA	初鳴き	早期化	Gibbs and Breisch (2001)
		Southeastern Ontario, Canada	初鳴き	—	Klaus and Loughheed (2013)
21	サエズリアマガエル <i>Pseudacris crucifer</i>	Ithaca, New York, USA	初鳴き	早期化	Gibbs and Breisch (2001)
		Germfask, Michigan, USA	初鳴き	—	Blaustein et al. (2001)
		Savannah River, South Carolina, USA	出現*3	—	Todd et al. (2011)
		Southeastern Ontario, Canada	初鳴き	—	Klaus and Loughheed (2013)
22	カザリコーラスガエル <i>Pseudacris ornata</i>	Savannah River, South Carolina, USA	出現*3	早期化	Todd et al. (2011)
23	モリアオガエル <i>Zhangixalus arboreus</i>	東京都八王子市	卵塊	早期化	Kusano and Inoue (2008), this study
有尾類					
1	アルプスイモリ <i>Ichthyosaura alpestris</i>	Sussex, England	初出現	早期化	Beebee (2007)
2	スイスイモリ <i>Lissotriton helveticus</i>	Sussex, England	初出現	早期化	Beebee (1995)
		mid-Wales	出現*3	早期化	Chadwick et al. (2006)
3	ナミイモリ <i>Lissotriton vulgaris</i>	Sussex, England	初出現	早期化	Beebee (2007)
		mid-Wales	出現*3	早期化	Chadwick et al. (2006)
4	クシイモリ <i>Triturus cristatus</i>	Sussex, England	初出現	早期化	Beebee (1995)
5	トウキョウサンショウウオ <i>Hynobius tokyoensis</i>	東京都日の出町	卵塊	早期化	Kusano and Inoue (2008), this study
		東京都八王子市	卵塊	早期化	Kusano and Inoue (2008), this study
6	マーブルサンショウウオ <i>Ambystoma opacum</i>	Savannah River, South Carolina, USA	出現*3	遅延*1	Todd et al. (2011)
7	ジムグリサンショウウオ <i>Ambystoma talpoideum</i>	Savannah River, South Carolina, USA	出現*3	—	Todd et al. (2011)
8	トラフサンショウウオ <i>Ambystoma tigrinum</i>	Savannah River, South Carolina, USA	出現*3	早期化	Todd et al. (2011)
9	ヒメオナガサンショウウオ <i>Eurycea quadridigitata</i>	Savannah River, South Carolina, USA	出現*3	遅延*1	Todd et al. (2011)

*1: 秋期繁殖; *2: 平均産卵日; *3: 出現中央値

ギー量を増加させるかもしれない。実際、トウキョウサンショウウオでは、気候温暖化に伴い繁殖個体の体サイズや一腹卵数の増加が観察されている (Okamiya et al., 2021)。しかしながら、温帯域の両生類では、冬眠を妨げられた場合、成長の減速・成熟時の体サイズの小型化・死亡率の上昇が飼育実験で示された (Jørgensen, 1986)。また、英国での長期間の野外調査でも気候温暖化による悪影響が明らかとなった。ヨーロッパヒキガエル (*Bufo bufo*) の繁殖メスの肥満度とその前年の暖かさには明瞭な関係が見られ、暖かな年にはメスは痩せ気味になる傾向が見られた。この肥満度の減少は生残率の減少と関連し、さらに暖かな冬はメスの体サイズの減少を引き起こし、結果として産卵数の減少につながった (Reading, 2007)。

トウキョウサンショウウオやモリアオガエルでも、気温の上昇に伴い繁殖時期が変わるだけでなく、卵死亡率の上昇などの影響も危惧される。広範な地域にわたるトウキョウサンショウウオ個体群の卵の孵化率の調査では、遺伝的多様性の低下・都市化による環境攪乱とともに、生息環境の気温も個体群の平均孵化率に負の影響を与えることが示唆され (Okamiya and Kusano, 2018)、また同一個体群内でも繁殖季節内で気温の上昇した産卵期の後期に卵死亡率が高まることが知られている (Kusano, 1980)。モリアオガエルでも、高温 (29°C) にさらされた卵の死亡率の上昇が報告されている (Kusano et al., 2006)。気温の上昇は、卵や幼生の死亡率の上昇につながり、徐々に個体群を減少させる原因となるかもしれない。それらの問題が生じたときにいち早く対処するためにも、やはり地道なモニタリングを継続することが必要だろう。今後は、より広範な地域で、より多様な種について、初産卵日の観察を含めた両生類の繁殖活動についての長期的なモニタリングの試みが広がることを引き続き期待したい。

謝 辞

本調査を進めるにあたり、日の出町羽生の羽生訓雄氏およびそのご家族の方々には、調査地での観察を許可していただいただけでなく、長期間多方面にわたって便宜をはかっていただいた。心より感謝いたします。

引用文献

- Beebee, T. J. C. 1995. Amphibian breeding and climate. *Nature* 374: 219–220.
- Beebee, T. J. C. 2007. Thirty years of garden ponds. *Herpetological Bulletin* (99): 23–28.
- Blaustein, A. R., L. K. Belden, D. H. Olson, D. M. Green, T. L. Root, and J. M. Kiesecker. 2001. Amphibian breeding and climate change. *Conservation Biology* 15: 1804–1809.
- Blaustein, A. R., A. C. Hatch, L. K. Belden, E. Scheesele, and J. M. Kiesecker. 2003. Global change: Challenges facing amphibians. p. 187–198. In: R. D. Semlitsch (ed.) *Amphibian Conservation*. Smithsonian Books, Washington and London.
- Chadwick, E. A., F. M. Slater, and S. J. Ormerod. 2006. Inter- and intraspecific differences in climatically mediated phenological change in coexisting *Triturus* species. *Global Change Biology* 12: 1069–1078.
- Crawley, J. M. 2007. *The R Book*. Wiley, West Sussex. 942 p.
- Fox, J. 2020. *Regression Diagnosis: An Introduction*. 2nd Ed. Sage, Los Angeles. 151 p.
- 藤田宏之. 2018. 両生類. p. 111–116. 埼玉県レッドデータブック動物編 2018 (第4版). 埼玉県環境部みどり自然課, 浦和.
- 福山欣司・草野保. 2021. IV 6. 両生類. p. 94–96. 東京都の保護上重要な野生生物種 (本土部) —東京都レッドリスト (本土部) 2020年版—。東京都環境局, 東京.
- Gibbs, J. P. and A. R. Breisch. 2001. Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1990–1999. *Conservation Biology* 15: 1175–1178.
- Hartel, T. 2008. Weather conditions, breeding date and population fluctuation in *Rana dalmatina* from central Romania. *Herpetological Journal* 18: 40–44.
- 樋口広芳・小池重人・繁田真由美. 2009. 温暖化が生物季節, 分布, 個体数に与える影響. 地球

- 環境 14 : 189–198.
- Jørgensen, C. B. 1986. External and internal control of patterns of feeding, growth and gonadal function in a temperate zone anuran, the toad *Bufo bufo*. *Journal of Zoology* 210: 211–241.
- 気象庁. 2022. 過去の気象データ. 最終閲覧日 2022年4月4日. <https://www.data.jma.go.jp/gmd/risk/obsdl/index.php>.
- Klaus, S. P. and S. C. Loughheed. 2013. Changes in breeding phenology of eastern Ontario frogs over four decades. *Ecology and Evolution* 3: 835–845.
- Kusano, T. 1980. Breeding and egg survival of a population of a salamander, *Hynobius nebulosus tokyoensis* Tago. *Population Ecology* 21: 181–196.
- Kusano, T. 1981. Growth and survival rate of the larvae of *Hynobius nebulosus tokyoensis* Tago (Amphibia, Hynobiidae). *Population Ecology* 23: 360–378.
- Kusano, T. 1982. Postmetamorphic growth, survival, and age at first reproduction of the salamander, *Hynobius nebulosus tokyoensis* Tago, in relation to a consideration on the optimal timing of first reproduction. *Population Ecology* 24: 329–344.
- 草野保. 2009. トウキョウサンショウウオの生態に及ぼす気候温暖化の影響. 遺伝 63 : 8–13.
- 草野保. 2014. 八王子市南大沢における両生類の長期モニタリング—移植の試みとその後の定着過程を中心に—. 八王子市史研究 (4) : 92–101.
- 草野保. 2019. 両生類の個体群変動の大きさに影響を与える要因. p. 96–106. 日本両生類研究会 20周年記念誌編集委員会 (編) 両生類に魅せられて: カエルとサンショウウオの長期研究と最新の研究成果. 日本両生類研究会, 新潟.
- 草野保・井上雅文. 2006. 気候温暖化と両生類の繁殖のタイミング: 東京都多摩地区の両生類個体群の一例. 爬虫両棲類学会報 2006 : 1–7.
- Kusano, T. and M. Inoue. 2008. Long-term trends towards earlier breeding of Japanese amphibians. *Journal of Herpetology* 42: 608–614.
- 草野保・川上洋一・御手洗望 (編著). 2022. トウキョウサンショウウオ: 長期調査で分かった個体群の衰退と絶滅. 東京都多摩地区における2018年度生息状況調査報告書. トウキョウサンショウウオ研究会, 東京. 86 p.
- Kusano, T., A. Sakai, and S. Hatanaka. 2006. Ecological functions of the foam nests of the Japanese Treefrog, *Rhacophorus arboreus* (Amphibia, Rhacophoridae). *Herpetological Journal* 16: 163–169.
- Lappalainen, H. K., T. Linkosalo, and A. Venäläinen. 2008. Long-term trends in spring phenology in a boreal forest in central Finland. *Boreal Environment Research* 13: 303–318.
- Loman, J. 2019. Brown frog breeding phenology in south Sweden 1990–2017: are data subsets robust? *Herpetological Bulletin* (147): 9–14.
- 松井正文. 1996. 両生類の進化. 東大出版会, 東京. 302 p.
- Neveu, A. 2009. Incidence of climate on common frog breeding: Long-term and short-term changes. *Acta Oecologica* 35: 671–678.
- Okamiya, H., N. Hayase, and T. Kusano. 2021. Increasing body size and fecundity in a salamander over the last four decades, possibly due to global warming. *Biological Journal of the Linnean Society* 132: 634–642.
- Okamiya, H. and T. Kusano. 2018. Lower genetic diversity and hatchability in amphibian populations isolated by urbanization. *Population Ecology* 60: 347–360.
- Pounds, J. A. and R. Puschendorf. 2004. Clouded futures. *Nature* 427: 107–109.
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>.
- Reading, C. J. 1998. The effect of winter temperatures on the timing of breeding activity in the common toad *Bufo bufo*. *Oecologia* 117: 469–475.
- Reading, C. J. 2007. Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body conditions and survivorship. *Oecologia* 151: 125–131.
- Scott, W. A., D. Pithart, and J. K. Adamson. 2008. Long-term United Kingdom trends in the breeding phenology of the common frog, *Rana temporaria*. *Journal of Herpetology* 42: 89–96.
- Sparks, T., P. Tryjanowski, A. Cooke, H. Crick, and S. Kuźniak. 2007. Vertebrate phenology at similar latitudes: temperature responses differ between Poland and the United Kingdom. *Climate Research* 34: 93–98.
- Todd, B. D., D. E. Scott, J. H. K. Pechmann, and J. W. Gibbons. 2011. Climate change correlates with

rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community. *Proceedings of the Royal Society B* 278: 2191–2197.

Tryjanowski, P., M. Rybacki, and T. Sparks. 2003.

Changes in the first spawning dates of common frogs and common toads in western Poland in 1978–2002. *Annales Zoologica Fennici* 40: 459–464.