
孤立した緑地におけるヤマアカガエル (*Rana ornativentris*) の 変態上陸期までの生残過程

志賀 優・草野 保

192-0397 八王子市南大沢1-1 首都大学東京・理工学研究科・生命科学

Premetamorphic survivorship of the brown frog (*Rana ornativentris*) in an isolated forest

By Yu Shiga and Tamotsu Kusano

*Department of Biological Sciences, Graduate School of Sciences and Engineering,
Tokyo Metropolitan University, 1-1 Minami-ohsawa, Hachioji-shi, Tokyo 192-0397, Japan*

Abstract: A breeding population of the brown frog, *Rana ornativentris*, was studied at a natural small pond in an isolated forest, Minami-ohsawa, Hachioji-shi, Tokyo from 2011 to 2013. During the breeding seasons (February–March), the study pond was visited every day, and the egg masses spawned were counted. Part of the egg masses were marked, and monitored until just before hatching. During the larval stage, densities of larvae were estimated by using 20 quadrats (30 × 30 cm). The mean clutch size was 1,450 (SD=798, N=29) and the mean hatchability was found to be relatively low (0.618), and varied greatly among egg masses. Logistic regression analysis showed that clutch size and precipitation during the embryonic stage affected the embryonic mortality of the egg mass; the larger egg masses with lower precipitation tended to show higher mortality. The survival rate during the larval stage was estimated to be 7.2% on the average, and thus, the premetamorphic survival rate from egg stage to metamorphosis was estimated to be 4.5%. The survey of three seasons showed that the survivorship curve did not vary among years, and the shape of survivorship during early life history stages was considered to be type II rather than Type III; age-specific mortality remained relatively constant.

現在、両生類の種・個体群の絶滅・衰退が地球規模で問題となっており (Alford et al., 2001 ; Stuart et al., 2004), 日本においてもその実態は認識されつつある。日本版レッドリストによると、日本に生息する在来両生類66

種のうち22種の絶滅が危惧されている。本来都市郊外の丘陵地にも広く生息し、我々にも馴染み深いアカガエルであるヤマアカガエル (*Rana ornativentris*) は絶滅危惧種には含まれていない (環境省, 2014)。しかしながら、

東京都版レッドリストでは、在来種15種のうち12種の両生類が絶滅危惧種に指定され、本種も北および南多摩地区において絶滅危惧IB類に指定された(東京都環境局, 2013)。

このことから、開発などによる水田などの湿地環境の減少が著しい都市部およびその周辺においては、身近なヤマアカガエルでさえも個体群の衰退・絶滅が大きな問題となっていることが分かる。しかしながら、その個体群衰退・絶滅の原因は様々で、必ずしも充分解明されているとは言えない。絶滅・衰退を回避し個体群を保全するのに必須である生活史・個体群動態の定量的情報が決定的に不足している。

両生類の生活史初期、特に卵期における死亡率については、海外の種・個体群で比較的多く報告され、種内及び種間で2~100%と極めて大きな変異が知られている(Wells, 2007)。また、その原因も多様で、未受精(Byrne and Whiting, 2008)、低温(Beattie et al., 1991)、凍結(Meek, 2012)、真菌感染(Calef, 1973)、高密度(Dmitrieva, 2003)、乾燥(Tarkhnishvili and Gokhelašvili, 1999)、捕食(Herreid and Kinney, 1966; Seigel, 1983)など多岐にわたる。本種のような止水で繁殖する両生類では、個体群内の年変動や個体群間の変動が大きく、個体群の動態を予測するのは困難であり、卵死亡率などの個体群パラメータの正確な推定が重要である。また、単一個体群・単年度だけの調査では十分ではなく、幅広く様々な地域で長期間に渡るモニタリング調査も必要となるだろう。我が国でも、今までに在来種の生活史初期の個体群調査が行われてきたが、自然個体群の卵死亡率などの情報は極めて限られている(Miyamae and Matsui, 1979; Kusano, 1980; Kusano et al., 2005)。

本研究では、3シーズンに渡り東京都八王子市南大沢の首都大学東京キャンパス内の孤立した緑地に生息するヤマアカガエル個体群

を対象とし、生活史初期の個体群動態を調査した。産卵から変態上陸期までの卵・幼生期の定期的なセンサス調査により、個体数の季節的变化を追跡し本種の生残過程を明らかにした。これらの結果を報告し、本種の生活史初期における死亡要因について考察した。

材料と方法

調査は2011年から2013年に、首都大学東京南大沢キャンパス(東京都八王子市:北緯35度37分,東経139度23分)の面積約10 ha程の保全緑地内で行った。この緑地は周囲を大学の建物や高層住宅などの住宅地で囲まれ孤立している。この緑地内にある自然池(イモリ池)で個体群の調査を行った。この池では調査対象種の他、トウキョウサンショウウオ(*Hynobius tokyoensis*)、アカハライモリ(*Cynops pyrrhogaster*)、シュレーゲルアオガエル(*Rhacophorus schlegelii*)、モリアオガエル(*Rh. arboreus*)の繁殖が確認されている(Kusano et al., 2005; 草野, 2014)。イモリ池は直径約10 m、面積約100 m²、最大水深約50 cm、標高120 mで、周辺は主に広葉樹で覆われている。池の周りには高さ約1.8 mの金属製のフェンスで囲まれており、人の侵入を防いでいる。

早春(1月下旬~3月末頃)に毎日調査地を訪れ、産卵の有無と産卵卵塊数を調べた。新規卵塊が確認された場合、地図上に産卵位置をプロットし、二重カウントを防いだ。その際、卵塊の一部を標識し、その後の追跡調査により孵化までの日数と死亡率、および卵塊に含まれる総卵数(一腹卵数)を調査した。タグ付きのネットに入れて区別し標識した後、卵塊を池に戻した。毎日標識卵塊の様子を観察し、卵塊内の胚が孵化直前の発生段階に達した場合、その卵塊を回収し研究室内に持ち帰った。研究室にて卵塊を観察し、発生を停止した胚を死亡卵とみなし、孵化個体及び死亡卵数をすべて数えた。まだ発生途中

の胚は、孵化または死亡するまで研究室で水槽に入れて室温で飼育し生死を確認した。この時、水槽の水は毎日交換した。ただし、未受精と思われる卵については死亡とみなした。

上記の手法で卵塊毎に求めた卵死亡率と一腹卵数の平均値を用いて、調査池における総産卵卵塊数から、その年度の総産卵数及び孵化幼生数を推定した。

卵塊の孵化がほぼ終わった4月から変態上陸が始まる6月頃まで、コドラートによる幼生の個体数推定を行った(Thompson et al., 1998)。コドラートには、太い針金で作成した枠(30 cm×30 cm)を用いた。イモリ池の岸に沿いに、ほぼ一定間隔であらかじめ20地点を設定し、毎回そこにコドラートを置き調査した。枠を池に静置し、カウンターを用いて枠内にいる幼生の個体数を水面上から目視により数えた。得られたデータより、コドラートあたりの平均幼生個体数を求め、ブートストラップ法(999回反復)により95%信頼区間を推定した(Davison and Hinkley, 1997; Rizzo, 2008)。その値を用いて池全体の生残幼生個体数を推定した。

2013年は極端な少雨傾向が続き、水不足等で池の水が濁ることが多く、目視でのカウントが困難となったため、5月末頃ニュートラルレッドを用いた標識再捕による個体数推定を行った(Herreid and Kinny, 1966; Ferner, 2007)。調査地で1時間程度タモ網により幼生を捕獲し、捕獲個体数を数えた。研究室に持ち帰り、0.002%ニュートラルレッド(約500 ml)に捕獲個体を10分間浸し染色し(Kusano and Miyashita, 1983)、その後すぐに調査地へ染色個体を放逐した。翌日、再び1時間程度捕獲を試み、捕獲された個体の中で未染色個体と染色個体数を数え、Petersen法(Chapmanの修正式)により幼生個体数を推定した(嶋田他, 2005)。

データの分析には主に、統計言語ソフト R 3.2.3 (R Development Core Team, 2015) を使

用した。各卵塊の卵死亡に影響を与える要因を明らかにするため、ロジスティック回帰モデル(二項分布を誤差分布とし、logit をリンク関数とした一般化線形モデル)を用いて解析を行い、AIC_Cを基準としたモデル選択を行った(Crawley, 2007; Anderson, 2008)。過大分散の調整には、ウィリアムスの修正式(Williams, 1982)を用いた。1卵塊当たりの卵死亡率を目的変数とし、産卵から孵化までの平均水温と総降雨量、卵塊サイズ(一腹卵数)及び産卵日当日の産卵卵塊数の4要因を説明変数の候補とし、さらに死亡率の年変動を調整するために年度をカテゴリ変数として取り入れた(表1)。水温は調査地の池に設置した温度ロガーで30分毎に記録したデータを使用し、降雨量に関してはアメダス八王子観測所のデータを利用した(気象庁, 2013)。

結果

1. 産卵から変態上陸期までの生残過程

2011年から2013年の繁殖期には、それぞれ72, 54, 39卵塊が産卵され。そのうち、それぞれ12, 10, 7卵塊を産卵時に標識して孵化まで追跡した。卵塊に含まれる総卵数(一腹卵数)は、135から3,469と卵塊毎に大きく変動し、年平均も1,000から1,600程度であった(表1, 2)。2013年の平均一腹卵数は他の年と比較して少ない傾向が見られたが、統計的に有意な差は検出できなかった(Kruskal-Wallis 検定, $\chi^2=4.945$, $df=2$, $P=0.084$)。そこで、3年間のデータをプールした平均一腹卵数と年度ごとの総産卵卵塊数を用いて、年度ごとの総産卵数を推定した(表2)。前田・松井(1999)によると本種の蔵卵数は、1,000から1,900個ほどであるという。今回の結果では、平均値はこの範囲に収まったが、個体群内の個体間変異が極めて大きいことが分かった。

次に、年度ごとに総産卵卵数に孵化率を掛けて、その年の孵化幼生数を求めた。ただ

表1. 卵死亡率に影響を与える要因のロジスティック回帰分析に用いた説明変数候補.
Table 1. Candidate variables affecting egg mortality of *Rana ornativentris* in the analysis of logistic regression models.

要因	単位	Mean (n=29)	SD	レンジ
孵化までの平均水温	Temp (°C)	7.0	1.4	5.4-9.9
孵化までの総降雨量	Rain (mm)	49.3	36.7	0.5-113.5
卵塊サイズ (一腹卵数)	Clutch (個)	1450.3	797.5	135-3469
産卵日の総産卵卵塊数	EggMass (個)	16.9	9.0	1-26
年度	Year			2011-2013

表2. 産卵から変態上陸までの発育ステージ毎の個体数と生残率の推定.
Table 2. Estimates of abundances and survival rates during each stage of premetamorphic life history.

		年度			
		2011	2012	2013	全期間
産卵卵塊数		72	54	39	165
一腹卵数	平均	1587.9	1601.5	998.4	1450.3
	SD	1141.3	276.3	388.3	797.5
	N	12	10	7	29
孵化率	平均	0.610	0.545	0.734	0.618
	SD	0.279	0.332	0.127	0.273
	N	12	10	7	29
総産卵数		104,422	78,316	56,562	239,300
孵化個体数		64,533	48,399	34,955	147,887
変態上陸時の個体数		2,770	4,902	—	7,672
幼生期の生残率		0.043	0.101	—	0.072
産卵から変態上陸までの生残率		0.027	0.063	—	0.045

し、3年間の孵化率をロジスティック回帰分析で解析したところ（過大分散を Williams の修正で対応）、年度間に有意な差を検出できなかったため ($\chi^2=2.082$, $df=2$, $P=0.353$)、3年間のデータをプールして求めた平均孵化率を用いて計算した（表2）。

コドラート法により推定した生残幼生個体数は、毎年4月から6月にかけて急速に減少し、6月中旬には変態上陸個体が出現した（図1）。変態上陸個体が初めて確認された直前の幼生個体数を変態上陸期までの生残幼生数とし、幼生期の生残率を計算した（表2）。調査を行った3年間で、イモリ池における発育ステージごとの生残個体数は年によって大きく変動することが分かった。総産卵数は約60,000から100,000、孵化個体数は約35,000から65,000と変動した。さらに幼生期には個体数が孵化後に急速に減少して、結局変態上陸

するまで生き残った個体は3,000から5,000程度であった（表2）。ただし、2013年の変態個体数は、極端な少雨傾向が続き水の濁り等により推定できなかった。

2011年から2013年のステージ毎の生残率は、卵期においては平均61.8%、幼生期において平均7.2%、卵から幼生期を通じて平均4.5%であった（表2）。図2には、卵から幼生期の推定生残率（推定個体数/総産卵数）を産卵からの日数に対して対数軸グラフにプロットし、各年度の生残曲線を示した。ただし、グラフ中の各年における産卵日は、その年の全卵塊の産卵日の中央値（50%産卵の日）を用いた。また、標識した卵塊の孵化に要した日数には年度間で有意な差が検出できなかったため（Kruskal-Wallis 検定, $\chi^2=0.143$, $df=2$, $P=0.930$)、各年度の孵化日は、その年の産卵日に全期間の平均卵期間18.4日（SD=

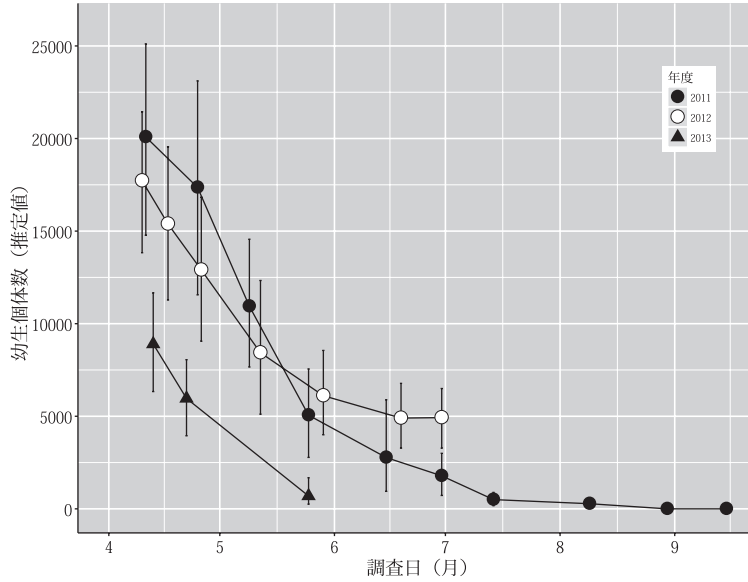


図1. 幼生個体数の季節変化。誤差棒は95%信頼区間。毎年6月中旬に変態上陸個体が出現した。

Fig. 1. Seasonal changes of the estimated number of larvae of *Rana ornativentris*. Error bars indicate 95% confidence intervals. Larvae began to complete metamorphosis in mid-June.

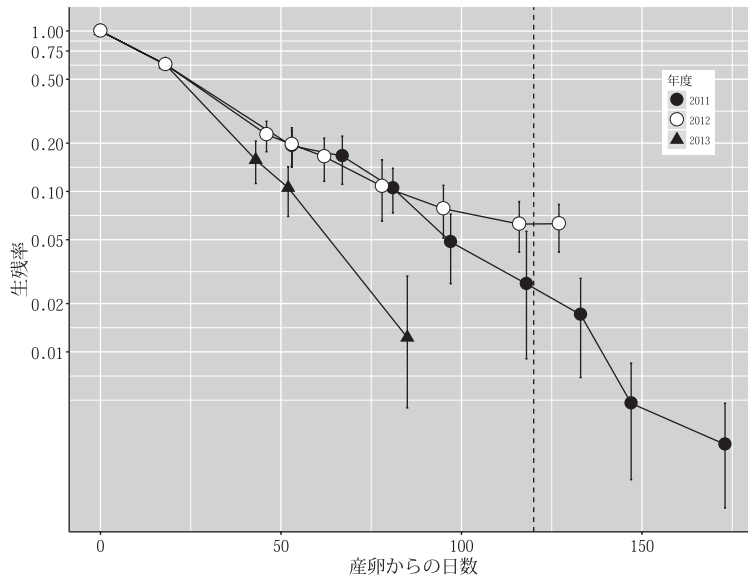


図2. 産卵から変態上陸期までのヤマアカガエルの生残曲線。誤差棒は95%信頼区間を示す。破線は変態上陸個体の出現開始時期を示す。

Fig. 2. Estimated survivorship curves from egg stage to metamorphosis of *Rana ornativentris*. Error bars indicate 95% confidence intervals. A broken line indicates the time when larvae began to complete metamorphosis.

4.7日, N=29)を加えて求めた。変態上陸日は、その年初めて変態個体が観察された日以前の調査日とした。図2から明らかなよう

に、生残曲線の傾き（瞬間死亡率）はほぼ一定で、生存曲線は各年ともII型であることが分かった (Deevy, 1947; 嶋田他, 2005)。

2. 卵塊ごとの卵死亡率に影響を与える要因

イモリ池で標識追跡した卵塊のデータを用いて、卵塊ごとの卵死亡率に影響を与えた要因をロジスティック回帰モデルにより解析した(表1)。産卵から孵化までの平均水温と総降雨量、卵塊サイズ(一腹卵数)及び産卵日当日の産卵卵塊数の4要因のすべての組み合わせについてAIC_cによりモデルの評価を行った。その結果、卵塊サイズと孵化までの降雨量を含むモデルが最小のAIC_c値を示した(表3)。最終モデルの標準偏回帰係数の推定値を見ると、卵塊サイズが大きく、産卵から孵化までに降雨量が少ないと卵死亡率が高くなる傾向があることが分かった(表4)。

考 察

今回の南大沢の調査地において、ヤマアカガエルの産卵は毎年2月から3月にかけて観察され、総産卵卵数は80,000前後であった。そのうち、3月から4月にかけて40,000個体程(約60%)が孵化し、6月半ば頃から変態上陸を開始した(表2)。変態上陸個体は4,000程度(産卵卵数の約5%)と推定され、変態上陸は8月末頃まで続いた。両生類では孵化直後に個体数が劇的に減少することが多いので、一般に生存曲線は初期に死亡が集中するIII型とされていた(Deevy, 1947; 嶋田他, 2005)。しかしながら、Petranka(1985)は既存データを集め詳細にデータを再検討した結果、III型ではなくむしろII型であると

表3. 卵死亡率に影響を与える要因のロジスティック回帰モデルによるモデル選択の結果。AIC_cの値により並び替えた。Kは推定したパラメータの数。Model probabilityは赤池のWeight(Anderson, 2008参照)。

Table 3. Model selection statistics for 16 models of factors affecting egg mortality. The models are ranked by AIC_c. K is the number of parameters estimated, and model probability is the Akaike weight (see Anderson, 2008).

Rank	Model _i	K	logLik	AIC _c	Δ _i	Model probability w _i
1	Clutch + Rain + Year	5	-12.63	37.87	0.00	0.614
2	Clutch + Temp + Rain + Year	6	-12.12	40.05	2.18	0.206
3	Clutch + EggMass + Rain + Year	6	-12.56	40.94	3.07	0.132
4	Clutch + EggMass + Temp + Rain + Year	7	-12.04	43.41	5.54	0.038
5	Clutch + Temp + Year	5	-17.99	48.58	10.71	0.003
6	Clutch + Year	4	-19.66	48.98	11.11	0.002
7	Clutch + EggMass + Year	5	-18.30	49.20	11.33	0.002
8	Clutch + EggMass + Temp + Year	6	-16.96	49.74	11.87	0.002
9	Rain + Year	4	-23.42	56.52	18.65	0.000
10	Temp + Rain + Year	5	-22.32	57.25	19.37	0.000
11	Year	3	-25.96	58.87	21.00	0.000
12	EggMass + Rain + Year	5	-23.40	59.41	21.54	0.000
13	EggMass + Year	4	-25.36	60.38	22.51	0.000
14	EggMass + Temp + Rain + Year	6	-22.30	60.42	22.55	0.000
15	Temp + Year	4	-25.85	61.36	23.49	0.000
16	EggMass + Temp + Year	5	-25.08	62.77	24.90	0.000

表4. 卵死亡率に影響を与える要因のロジスティック回帰の最終モデル。

Table 4. Summary of parameter estimates of the final model of logistic regression of factors affecting egg mortality.

要因	標準偏回帰係数	SE	z 値	P 値
切片	-0.867	0.288	-3.009	0.003
卵塊サイズ(一腹卵数)	0.916	0.207	4.423	<0.001
孵化までの総降雨量	-0.913	0.253	-3.604	<0.001
年度 2012	1.177	0.473	2.487	0.013
2013	-0.317	0.478	-0.662	0.507

主張した。過去の多くの報告では、生残数を通常のスケール軸にプロットし、生残曲線の型を判断していたため、瞬間死亡率が孵化直後に最大となりその後減少すると誤解していた。正しく対数軸にプロットし直してみたところ、瞬間死亡率一定の傾向が見られたという。今回のヤマアカガエルの結果も、図2から明らかなように対数グラフ上では直線的に生残個体数が減少し、瞬間死亡率は一定のよう見え、Petranka (1985) の主張を支持するものとなった。ただし、変態上陸後の生残率、特に成熟後の生残率は幼生期までの時期に比べて高くなることは間違いなく、一生涯を通した生残曲線を見れば、やはり生活史初期に死亡が集中する III 型の傾向を示すことは間違いなさだろう (Wells, 2007参照)。

南大沢におけるヤマアカガエルの生残過程を両生類の既知の報告と比較してみると、変態上陸期までの卵・幼生期を通した生残率は5%弱(死亡率95%強)と多くの報告と同等の結果が得られたが、卵期の死亡率については中央値は20%程度であるにもかかわらず、本種の値は40%弱(表2)と高めの傾向が見られた(Wells, 2007参照)。さらに、卵塊ごとの死亡率の変異は大きく、ほとんど全部死んでいる卵塊から、逆にほとんどすべて孵化したもので見られ、卵塊ごとに2~90%まで変動した。この個体群内の卵塊ごとの死亡率の変動を解析した結果、卵塊サイズと降雨量が卵死亡率の大きな変動に影響を与えている可能性が示唆された(表4)。すなわち、大きな卵塊で、孵化までの期間に雨が少なかった卵塊ほど死亡率が高くなる傾向が見られた。この結果は、個体群内の卵死亡率の変異には、低酸素が関係していることを示唆していると思われる。本種の卵塊サイズには、100~3,500と大きな変異が存在し、大きな卵塊になると内部の卵は酸素状態が極めて厳しくなるかもしれない。実際、卵を飼育する際エアレーションを行うと、孵化率が向上

するという経験を何度もした。大きな卵塊の内部の卵は低酸素状態に暴露されるリスクが高いため、死亡率が上昇しているのかもしれない。また、降雨があった日以外は水の流れが全く無い小さな池では、雨が少ない日が長く水が滞留し水中の溶存酸素量も低下するかもしれない。産卵のタイミングにより、そのような状況に置かれた卵塊も低酸素状態に曝露され、卵の死亡率が上昇するリスクが増えるのかもしれない。

孵化から変態上陸までの幼生期は、更に激しい個体数の減少が見られた。孵化した幼生のうち数カ月後の変態上陸まで生き残れるのは、7%に過ぎなかった(表2)。この時期の死亡要因には、捕食・乾燥・飢餓・種内競争・洪水などが挙げられているが(Wells, 2007)、イモリ池では、ほとんど捕食によると考えられる。アカハライモリ(*Cynops pyrrhogaster*)、ヒバカリ(*Hebius vibakari*)などの爬虫両生類やクロスジゲンヤンマ(*Anax nigrofasciatus*)の幼虫、マツモムシ(*Notonecta triguttata*)などの水生昆虫による捕食が観察された。特に、アカハライモリは孵化直後のヤマアカガエルの幼生を頻繁に捕食していた。

今回の調査の結果から、ヤマアカガエルの生活史初期における生残過程において、卵死亡率が高い傾向があることが分かった。この傾向は3シーズンの調査においても安定していて、ある年度だけの傾向ではなかった。今回の結果は、都市郊外の孤立した緑地で繁殖する一個体群での結果である。予備的に、東京都多摩地区の近隣数カ所で卵死亡率を調べてみたところ、本調査地の死亡率は他の個体群に比べ高目の傾向が見られた。郊外の緑地が連続する地域で繁殖している集団では数%程度の卵死亡率を示すことが分かった(志賀, 2014)。ヤマアカガエル種内の個体群間でもかなりの変異があるようだ。今後、幅広い地域で調査が行われれば、個体群間での卵

死亡率の変異の実態が明らかとなり、南大沢での高い卵死亡率がどのような要因により引き起こされているのか推測できるかもしれない。孤立した緑地で繁殖している南大沢の個体群は、遺伝的多様性が低下している可能性も高く、環境や集団の遺伝構造が生活史初期の生残にどのように影響しているかを知ること、個体群の衰退・絶滅が危惧されている本種の保全を考える上で有益だろう。

謝 辞

五味 元・土屋 学両氏には、南大沢以外の八王子市内のヤマアカガエルに関して貴重な情報を頂き、調査を行うに当たってご助力を頂きました。心より感謝申し上げます。

引用文献

- Alford, R. A., P. M. Dixon, and J. H. K. Pechmann. 2001. Global amphibian population declines. *Nature* 412: 499-500.
- Anderson, D. R. 2008. *Model Based Inference in the Life Sciences: A Primer on Evidence*. Springer, New York. 184 p.
- Beattie, R. C., R. J. Aston, and A. G. P. Milner. 1991. A field study of fertilization and embryonic development in the common frog (*Rana temporaria*) with particular reference to acidity and temperature. *Journal of Applied Ecology* 28: 346-357.
- Byrne, P. G. and M. J. Whiting. 2008. Simultaneous polyandry increases fertilization success in an African foam-nesting treefrog. *Animal Behavior* 76: 1157-1164.
- Calef, G. W. 1973. Natural mortality of tadpoles in a population of *Rana aurora*. *Ecology* 54: 741-758.
- Crawley, J. M. 2007. *The R Book*. Wiley, West Sussex. 942 p.
- Davison, A. C. and D. V. Hinkley. 1997. *Bootstrap Methods and Their Applications*. Cambridge University Press, Cambridge. 584 p.
- Deevy, E. S., Jr. 1947. Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Review of Biology* 22: 283-314.
- Dmitrieva, E. 2003. The effects of density on mortality and development of the *Bufo bufo* eggs and tadpoles. *Russian Journal of Herpetology* 12 (Suppl.): 130-133.
- Ferner, J. W. 2007. A review of marking techniques for amphibians and reptiles. *Herpetological Circular* 35: 1-72.
- Herreid, F. C. and S. Kinny. 1966. Survival of Alaskan woodfrog (*Rana sylvatica*) larvae. *Ecology* 47: 1039-1041.
- 環境省. 2014. レッドデータブック2014: 日本の絶滅のおそれのある野生生物, 3 爬虫類・両生類. ぎょうせい, 東京. 153 p.
- 気象庁. 2013. 気象統計情報過去の気象データ. 最終閲覧日2014年1月, <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>
- Kusano, T. 1980. Breeding and egg survival of a population of a salamander, *Hynobius nebulosus tokyoensis* Tago. *Researches on Population Ecology* 21: 181-196.
- 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.
- Kusano, T. and K. Miyashita. 1983. Effects of neutral red staining on the growth and survival of *Hynobius tokyoensis* larvae. *Japanese Journal of Herpetology* 10: 27-32.
- Kusano, T., A. Sakai, and S. Hatanaka. 2005. Natural egg mortality and clutch size of the Japanese treefrog, *Rhacophorus arboreus*. *Current Herpetology* 24: 79-84.
- 前田憲男・松井正文. 1999. *日本カエル図鑑*, 文一総合出版, 東京. 223 p.
- Meek, R. 2012. Low survivorship of *Rana dalmatina* embryos during pond surface freezing. *Herpetological Bulletin* 120: 31-33.
- Miyamae, M. and M. Matsui. 1979. Larval growth and development of the Japanese toad, *Bufo bufo formosus*, at Iwakura, Kyoto. *Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University* 25: 273-294.
- Petranka, J. W. 1985. Does age-specific mortality decrease with age in amphibian larvae? *Copeia* 1985: 1080-1083.
- R Development Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>.

- Rizzo, M. L. 2008. *Statistical Computing with R*. Chapman and Hall, New York. 399 p.
- Seigel, R. A. 1983. Natural survival of eggs and tadpoles of the wood frog, *Rana sylvatica*. *Copeia* 1983: 1096-1098.
- 志賀優. 2014. 孤立した緑地におけるヤマアカガエルの繁殖活動と変態上陸期までの生残過程. 首都大学東京理工学研究科修士論文. 45 p.
- 嶋田正和・山村則男・粕谷英一・伊藤嘉昭. 2005. *動物生態学 新版*. 海游舎, 東京. 614 p.
- Stuart, S. N., J. S. Chanson, N. A. Cox, B. E. Young, A. S. L. Rodrigues, D. L. Fischman, and R. W. Waller. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306: 1783-1786.
- Tarkhishvili, D. N. and R. G. Gokhelaishvili. 1999. Spatial structure and regulation of a population of the brown frog *Rana macrocnemis* in Georgia. *Herpetological Journal* 9: 169-177.
- Thompson, W. L., G. C. Williams, and C. Gowan. 1998. *Monitoring Vertebrate Populations*. Academic Press Inc., London. 365 p.
- 東京都環境局. 2013. レッドデータブック東京 2013 : 東京都の保護上重要な生物種 (本土部) 解説版. 東京都環境局, 東京. 655 p.
- Wells, K. D. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago. 1148 p.
- Williams, D. A. 1982. Extra-binomial variation in logistic linear models. *Applied Statistics* 31: 144-148.