

## ヌマガエル *Fejervarya kawamura* における体サイズに関する配偶様式

高橋慶伍

日本大学大学院 生物資源科学研究科

**要旨** : カエル類における体サイズに関する配偶様式として、サイズ依存型配偶、サイズ相関型配偶およびランダム型配偶の3つが知られる。それぞれの種がこれらの配偶様式のうち、どの様式を示すのかを明らかにすることは、その種の配偶者選択の有無や体サイズに関する性選択の方向性を考える上で重要である。そこで本研究では、ヌマガエルの基礎的な繁殖生態を理解すべく本種の体サイズに関する配偶様式を調査した。その結果、野外で捕獲された26抱接ペアにおいて雌雄の体サイズに有意な相関関係は検出されなかった。また、抱接オスと単独オスの体サイズを比較した結果においても、有意差は検出されなかった。これらの結果から、ヌマガエルでは体サイズに関してランダム型配偶を示すことが示唆された。今後は、体サイズ以外の様々な形態的特徴やその他の要因を含めた調査を行い、ヌマガエルが「真のランダム型配偶」を示すのか否かを明らかにしていく必要があるであろう。

**キーワード** : カエル類, 繁殖行動, 体サイズ, 配偶者選択, ランダム型配偶

### はじめに

カエル類では体サイズに関する配偶様式として、サイズ依存型配偶 size-dependent mating: 大型のオスがメスの獲得において有利(Howard 1978; Ryan 1980; Howard and Kluge 1985), サイズ相関型配偶 size-assortative mating: 番う雌雄の体サイズに正の相関がある(Bourne 1993; Bastos and Haddad 1996; Lüddecke and Gutiérrez 2002; Köhler et al. 2022; Takahashi 2024), およびランダム型配偶 random mating: 先述の2つの配偶様式のどちらにも当てはまらない(Wilbur et al. 1978; Sullivan 1983; Robertson and Höglund 1987; Székely et al. 2018)の主に3様式が知られている。これらの配偶様式のうち、それぞれの種がどの様式を示すのかを明らかにすることは、その種の配偶者選択の有無や体サイズに関する性選択の方向性を考える上での重要な知見となることから、多くの研究者によって様々な種を対象に調査されてきた(Wells 1977; Ryan 1980; Takahashi 2024)。例えば、北アメリカに分布するウシガエル *Lithobates catesbeianus* では、オスは産卵場所(水面)を縄張りとして防衛することが知られており、大型のオスは小型のオスと比較して卵の生存に適した縄張りを防衛する傾向にあることが認められている(Howard 1978)。すなわち、大型のオスが防衛する縄張りは、水温が適温であることから卵が発生異常になりにくいことに加え、卵の捕食者であるヒル *Macrobdebia decora* の生息量が少ないことから被食による死亡率も低く維持することができる(Howard 1978)。そのため、メスは小型のオスよりも大型のオスを配偶者として選択する傾向にある(Howard 1978)。一方で、サイズ相関型配偶は抱接する雌雄の総排出孔間の距離が小さくなることから、卵塊の受精率を向上させる上で、理想的な配偶戦略であることがいくつかの先行研究により示唆されてきた(Licht 1976; Bourne

1993; Bastos and Haddad 1996; Böll and Linsenmair 1998; Lüddecke and Gutiérrez 2002)。例えば、ブラジルに分布するアマガエル科の *Dendropsophus elegans* では、抱接ペアのオスとメスの体サイズの間に関連のある正の相関がみられ、抱接オスの体サイズは配偶相手であるメスの体サイズの約0.81倍である(Bastos and Haddad 1996)。実験的に様々な体サイズ比の抱接ペアを作成して産卵させたところ、オス/メスの体サイズ比が0.81から遠ざかるほど卵塊の受精率は低下した(Bastos and Haddad 1996)。これらの結果から、本種のメスは、卵塊の受精率を高めるために自身の体サイズに見合った大きさのオスを配偶者として選択し、繁殖成功度を向上させていることが示唆された。

ヌマガエル *Fejervarya kawamura* は両生綱 Amphibia 無尾目 Anura ヌマガエル科 Dicroglossidae に属するカエルの一種で、生活環を水田で完結する水田性のカエルである(松井・前田 2018)。水田に湛水が行われた後の5月上旬から8月上旬に繁殖し、幼生は7月上旬から8月下旬に変態を完了する(Takahashi and Takeuchi 2022)。日本国内における本種の自然分布域は、本州中部以西から四国、九州および先島諸島を除く琉球列島にかけての広い地域であるが(Djong et al. 2011)、近年、自然分布域外である関東地方の各地への移入が報告されており(大澤 1998; 森口ほか 2004; 北嶋ほか 2013; 潮田ほか 2016; 茂木 2017)、神奈川県藤沢市内での定着も確認されている(Takahashi and Takeuchi 2022)。

本種が含まれるヌマガエル属を対象とした既往研究として、比較的多くの分子系統学的研究および形態学的研究が知られているもの(例えば、Kuramoto et al. 2007; Kotaki et al. 2010; Kurniawan et al. 2011; Garg and Biju 2017; Yodthong et al. 2019)、繁殖行動に関する研究例は非常に限られている。本種の繁殖生態を理解する上で、基

礎的知見である体サイズに関する配偶様式を明らかにすることは重要であると考えられる。そこで本研究では、本種の体サイズに関する配偶様式を調査した。

## 材料と方法

調査は、著者が以前からヌマガエルの定着を確認している神奈川県藤沢市大庭地区の水田地帯に設置した約1.0 haの水田区画(35°21'06.4"N, 139°27'28.8"E)で行った。調査期間は本種の近隣地域個体群の繁殖期間(Takahashi and Takeuchi 2022)に含まれる2023年5月21日から6月18日とした。調査期間中の夜間(22:00–4:00)に調査地内の抱接ペアおよび鳴いているオスを可能な限り捕獲した。雌雄の判別は松井・前田(2018)の記述に従って、成熟オス(以下、オス)の二次性徴である婚姻瘤および喉の黒ずみの有無に基づいて行い。オスの二次性徴を有する個体をオス、オスの二次性徴を欠き、成熟メス(以下、メス)の最小サイズである28 mm(Takahashi and Takeuchi 2022)を超える個体をメスとした。オスの二次性徴を欠き、オスの最小サイズである20 mm(Takahashi and Takeuchi 2022)未満の個体を未成熟個体とした。捕獲した個体の体サイズ(吻端から末尻までの長さ)をデジタルノギス(GAWOOW stainless steel digital calipers 150 mm IP54)を用いて小数点以下1桁まで計測した。一度捕獲した個体はイラストマー蛍光タグ(田中三次郎商店)を大腿部腹面あるいは前腕部腹面に挿入することで個体識別を可能とさせ、計測の反復を防いだ。調査期間中、一度でもメスと抱接していたオスは、抱接オスとして扱った。

抱接している雌雄の体サイズに相関があるのか(サイズ相関型配偶を示すのかどうか)を調べるために、メスの体サイ

ズを説明変数、オスの体サイズを目的変数とした単回帰分析を行った。また、抱接しているオスと単独オスの体サイズに差異があるのか(サイズ依存型配偶を示すのかどうか)を調べるために、Welch's *t*-testを用いて比較を行った。全ての統計解析において、有意水準は5%とし、解析用ソフトウェアにはR version 4.1.0 (R Development Core Team 2021)を用いた。

## 結果

調査の結果、計26抱接ペアが得られた。抱接していたメスおよびオスの平均体サイズはそれぞれ42.4±4.0 mmおよび35.0±2.7 mmであった。これらのペアにおいて雌雄の体サイズに有意な相関は認められなかった( $r = 0.247$ ,  $n = 26$ ,  $p = 0.236$ ; 図1A)。抱接オスおよび単独オスの平均体サイズはそれぞれ35.1±2.77 mmおよび34.4±3.04 mmであり、両者の体サイズを比較した結果、有意差は認められなかった( $t_{39} = -1.2$ ,  $p = 0.24$ ; 図1B)。なお、本研究において複数回抱接していたオスは確認されなかった。

## 考察

本研究の結果、ヌマガエルの抱接ペアにおいて雌雄の体サイズに有意な相関は検出されなかったこと、抱接オスと単独オスの体サイズに有意差が認められなかったことから、本種ではランダム型配偶の配偶様式を示すことが示唆された(図1)。

カエル類ではそれぞれの種がもつ繁殖期間の長さによって爆発的繁殖種 explosive breeder: 繁殖期間は数日から

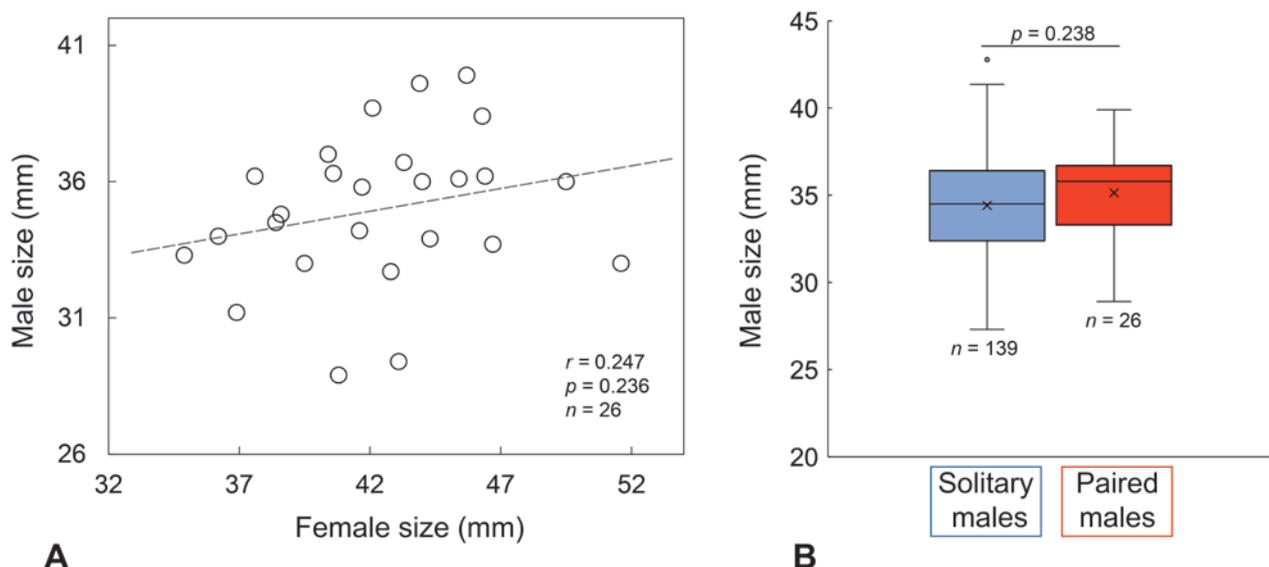


図1. ヌマガエル26抱接ペアのオスとメスの体サイズの関係(A)とヌマガエルの抱接オス(Paired males)と単独オス(Solitary males)の体サイズの比較(B)。各ボックスプロットの横線はそれぞれ、最大値、第三四分位数、第二四分位数(中央値)、第一四分位数および最小値を、ボックスプロット内の×は平均値を、“Solitary males”のボックスプロットの上にあるプロットは外れ値を表す。

数週間以内、と長期的繁殖種 prolonged breeder: 繁殖期間は1か月以上の2種類に分類することが可能である(Wells 1977). 多くの長期繁殖種では、オスは鳴き場所を縄張りとして防衛し、鳴き声を用いてメスを誘引することから、一般的にメスが配偶者選択の主導権をもつ(Wells 1977). したがって、長期繁殖者におけるランダムでない配偶(サイズ依存型配偶およびサイズ相関型配偶)はメス選択による結果であるといくつかの先行研究で考察されている(Howard 1978; Ryan 1980; Bastos and Haddad 1996; Lüddecke and Gutiérrez 2002; Takahashi 2024). 一方で、ヌマガエルは約3か月間の長い繁殖期間をもつ(Takahashi and Takeuchi 2022)ことから長期繁殖種に該当するが、本研究において本種ではランダム型配偶が確認されたことから、本種のメスは体サイズに基づいた配偶者選択を行っていない可能性が考えられた。カエル類では1繁殖期間中に1回のみ産卵する種が多いが(松井・前田 2018)、ヌマガエルでは1繁殖期間中に複数回産卵を行うことが可能である(志知ほか 1988). また、ヌマガエルは雌雄ともに1年で性成熟に達することが、個体群の体サイズ組成および生殖腺の観察を併せた研究から明らかになっているが(Takahashi and Takeuchi 2022), その一方でメスの性成熟に複数年を要する種が多く存在する(例えば、カジカガエル *Buergeria buergeri* で4年、ヤマアカガエル *Rana ornativentris* で2, 3年かそれ以上, 日高 1996; Khonsue et al. 2001; Kusano et al. 2010; Liao and Lu 2011). 以上から、ヌマガエルでは1繁殖期間あたりの産卵回数が多く、またメスが性成熟に要する年数も少ないことから、産卵1回あたりのコストは他種カエル類と比較して低いと考えられた。したがって、捕食リスクや労力の伴う配偶者選択を行うよりも、近くのオスと番う等、リスクを回避した産卵行動を選択しているのかもしれない。また、こうしたリスクを回避した産卵行動は、1繁殖期間中に複数回産卵が可能である本種にとって、次の産卵の可能性を高めることにも繋がることから、適応度の向上に有利であるだろう。

本研究により、ヌマガエルでは、体サイズに関してランダム型配偶の配偶様式を採用していることが確認されたが、体サイズ以外の形質に基づいた配偶者選択を行っている可能性も考えられる。パナマ共和国に分布するイチゴヤドクガエル *Dendrobates pumilio* では、メスはオスの体色に基づいた配偶者選択を行うことが知られており(Summers et al. 1999), メスは自身の体色に近いオスを配偶者として選択する傾向にある。また、オーストラリアの *Uperoleia laevigata* では、体重に基づいた配偶者選択を行うことが知られる(Robertson 1990). 本種では、抱接する雌雄の体重に正の相関関係が見られ、メスは自身の体重の約0.7倍の体重をもつオスを配偶者として選択する傾向にあり、この体重比の抱接ペアで卵塊の受精率が高くなることが実験的に検証されている(Robertson 1990). メスが体重の重いオスおよび軽いオスと番った際の受精率の低下はそれぞれ、重いオスを背負うことによる産卵の困難化および精子量の不足であると

Robertson (1990)は考察している。ヌマガエルが体サイズ以外の形質に基づいた配偶者選択を行っているのか、あるいはどのような形質にも基づかない配偶者選択「真のランダム型配偶」を示すのかを明らかにするためには、体サイズ以外の様々な形態的特徴やその他の要因(広告音の音声特性等)を考慮した調査および解析を行っていく必要があるだろう。

## 謝 辞

調査を行うにあたり、水田の畦への立ち入りを許可してくださった水田管理者の方々に深く御礼申し上げます。

## 引用文献

- Bastos, R. P. and Haddad, C. F. 1996. Breeding activity of the neotropical treefrog *Hyla elegans* (Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology* 30: 355–360.
- Böll, S. and Linsenmair, K. E. 1998. Size-dependent male reproductive success and size-assortative mating in the midwife toad *Alytes obstetricans*. *Amphibia-Reptilia* 19: 75–89.
- Bourne, G. R. 1993. Proximate costs and benefits of mate acquisition at leks of the frog *Oloolygon rubra*. *Animal Behaviour* 45: 1051–1059.
- Djong, H. T., Matsui, M., Kuramoto, M., Nishioka, M. and Sumida, M. 2011. A new species of the *Fejervarya limnocharis* complex from Japan (Anura, Dicroglossidae). *Zoological Science* 28: 922–929.
- Garg, S. and Biju, S. D. 2017. Description of four new species of Burrowing Frogs in the *Fejervarya rufescens* complex (Dicroglossidae) with notes on morphological affinities of *Fejervarya* species in the Western Ghats. *Zootaxa* 4277: 451–490.
- 日高敏隆. 1996. 日本動物大百科 5. 両生類・爬虫類・軟骨魚類. 平凡社, 東京. 189 pp.
- Howard, R. D. 1978. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. *Ecology* 59: 789–798.
- Howard, R. D. and Kluge, A. G. 1985. Proximate mechanisms of sexual selection in wood frogs. *Evolution* 39: 260–277.
- Khonsue, W., Matsui, M., Hirai, T. and Misawa, Y. 2001. A comparison of age structures in two populations of a pond frog *Rana nigromaculata* (Amphibia: Anura). *Zoological Science* 18: 597–603.
- 北嶋 円・伊藤寿茂・崎山直夫・植田育男. 2013. 神奈川県江の島の両生類相—江の島および境川流域におけるヌマガエルの初記録. *神奈川自然誌資料* 34: 83–92.
- Köhler, G., Geiß, K. and Thammachoti, P. 2022. Does size matter?—Reproductive success in *Duttaphrynus melanostictus* as a function of body size. *Tropical Natural History* 22: 30–37.
- Kotaki, M., Kurabayashi, A., Matsui, M., Kuramoto, M., Djong, T. H. and Sumida, M. 2010. Molecular phylogeny of the diversified frogs of genus *Fejervarya* (Anura: Dicroglossidae). *Zoological*

- Science 27: 386–395.
- Kuramoto, M., Joshy, S. H., Kurabayashi, A. and Sumida, M. 2007. The genus *Fejervarya* (Anura: Ranidae) in central Western Ghats, India, with descriptions of four new cryptic species. *Current Herpetology* 26: 81–105.
- Kurniawan, N., Djong, T. H., Islam, M. M., Nishizawa, T., Belabut, D. M., Sen, Y. H., Wanichanon, R., Yasir, I. and Sumida, M. 2011. Taxonomic status of three types of *Fejervarya cancrivora* from Indonesia and other Asian countries based on morphological observations and crossing experiments. *Zoological Science* 28: 12–24.
- Kusano, T., Maruyama, K. and Kaneko, S. 2010. Body size and age structure of a breeding population of the Japanese common toad, *Bufo japonicus formosus* (Amphibia: Bufonidae). *Current herpetology* 29: 23–31.
- Liao, W. B. and Lu, X. 2011. Male mating success in the Omei treefrog (*Rhacophorus omeimontis*): the influence of body size and age. *Belgian Journal of Zoology* 141: 3–10.
- Licht, L. E. 1976. Sexual selection in toads (*Bufo americanus*). *Canadian Journal of Zoology* 54: 1277–1284.
- Lüddecke, H. and Gutiérrez, G. 2002. Mating pattern and hatching success in a population of the Andean frog *Hyla labialis*. *Amphibia-Reptilia* 23: 281–292.
- 松井正文・前田憲男. 2018. 日本産カエル大鑑. 文一総合出版, 東京. 272 pp.
- 森口 一・林 光武・木村有紀・富岡克寛・小林敏男. 2004. 群馬県境町と新田町におけるヌマガエルの分布確認. 爬虫両棲類学会報 2004: 119–120.
- 茂木 誠. 2017. 群馬県玉村町およびその周辺地域におけるヌマガエルの分布. 群馬県立自然史博物館研究報告 21: 109–112.
- 大澤啓志. 1998. 横浜市金井地区に移入したヌマガエルの記録. 神奈川県立自然保護センター報告 15: 29–36.
- Robertson, J. G. 1990. Female choice increases fertilization success in the Australian frog, *Uperoleia laevis*. *Animal Behaviour* 39: 639–645.
- Robertson, J. G. and Höglund, J. 1987. Random mating by size in a population of common toads (*Bufo bufo*). *Amphibia-Reptilia* 8: 321–330.
- Ryan, M. J. 1980. Female mate choice in a neotropical frog. *Science* 209: 523–525.
- 志知尚美・芹沢孝子・芹沢俊介. 1988. 愛知県刈谷市におけるヌマガエルの成長と卵巣の発達. 爬虫両棲類学雑誌 12: 95–101.
- Sullivan, B. K. 1983. Sexual selection in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*). II. Female choice. *Animal Behaviour* 31: 1011–1017.
- Summers, K., Symula, R., Clough, M. and Cronin, T. 1999. Visual mate choice in poison frogs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266: 2141–2145.
- Székely, D., Székely, P., Denoël, M. and Cogălniceanu, D. 2018. Random size-assortative mating despite size-dependent fecundity in a Neotropical amphibian with explosive reproduction. *Ethology* 124: 218–226.
- Takahashi, K. 2024. Size-assortative mating of *Buergeria buergeri* (Anura: Rhacophoridae): breeding strategies for balancing fertilisation rate and swimming ability. *Amphibia-Reptilia* 45: 1–10.
- Takahashi, K. and Takeuchi, H. 2022. Estimating the life history of invasive frog species *Fejervarya kawamurai* using body size data. *Biogeography* 24: 89–94.
- 潮田好弘・池澤広美・中川裕喜・林 光武. 2016. 茨城県の利根川および鬼怒川流域におけるヌマガエル(無尾目, ヌマガエル科)の分布. 茨城県自然博物館研究報告 19: 87–92.
- Yodthong, S., Stuart, B. L. and Aowphol, A. 2019. Species delimitation of crab-eating frogs (*Fejervarya cancrivora* complex) clarifies taxonomy and geographic distributions in mainland Southeast Asia. *ZooKeys* 883: 119–153.
- Wells, K. D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour* 25: 666–693.
- Wilbur, H. M., Rubenstein, D. I. and Fairchild, L. 1978. Sexual selection in toads: the roles of female choice and male body size. *Evolution* 32: 264–270.

## Mating pattern in relation to body size in *Fejervarya kawamurai* (Anura: Dicroglossidae)

Keigo Takahashi

Graduate School of Bioresource Sciences, Nihon University

**Abstract:** There are three types of mating patterns in frogs in relation to body size: size-dependent mating, size-assortative mating, and random mating. Determining which reproductive mode each species exhibits is important for considering the direction of sexual selection on respect to body size and the presence or absence of mate choice in that species. In the present study, we investigated mating pattern in relation to body size in *Fejervarya kawamurai*. As a result, there was no significant correlation between male and female body sizes in 26 amplexant pairs. Moreover, a significant difference in body size was not detected between amplexant and solitary males. These results suggest that *F. kawamurai* exhibits random mating with respect to body size. In further study, various additional traits other than body size will reveal whether *F. kawamurai* exhibits “true random mating”.

**Keywords:** frog, breeding behavior, body size, mate choice, random mating

Bioresource Sciences 33: 1–5

---

受付日：2024年1月24日，受理日：2024年3月4日

著者：高橋慶伍, k0f7g2x4@gmail.com

〒252-0880 神奈川県藤沢市亀井野1866 日本大学大学院 生物資源科学研究科