

国内外来種ヌマガエルを中心とした他種カエル類
との比較生態学的研究

日本大学大学院 生物資源科学研究科 生物環境科学専攻

博士後期課程

高橋 慶伍

2023

目次

序論.....	1
第1章 神奈川県内におけるヌマガエルの分布状況の把握.....	5
第1節 緒言.....	6
第2節 試料と方法.....	6
第3節 結果.....	6
第4節 考察.....	7
第2章 ヌマガエルの生活史の解明.....	15
第1節 緒言.....	16
第2節 試料と方法.....	16
第3節 結果.....	18
第4節 考察.....	19
第3章 ヌマガエルの体長に関する繁殖行動および他種カエル類との比較	27
第1節 緒言.....	28
第2節 試料と方法.....	29
第1項 ヌマガエル.....	30
第2項 ニホンアマガエル.....	30
第3項 ヤマアカガエル.....	30
第4項 カジカガエル.....	31
第5項 データ解析.....	34
第3節 結果.....	35
第1項 ヌマガエル.....	35
第2項 ニホンアマガエル.....	35

第3項 ヤマアカガエル.....	35
第4項 カジカガエル.....	36
第4節 考察.....	37
総括.....	43
謝辞.....	46
引用文献.....	48

序論

外来種 (alien species) とは、過去あるいは現在の自然分布域外に、人為的に導入された種、亜種あるいはそれ以下の生物分類群であり、その起源によって国外外来種と国内外来種に分けられる (鷲谷, 2003)。外来種が生態系や生物多様性、人の健康・生命および生産活動等にもたらす望ましくない影響やそれによって生起する問題は外来種問題と呼ばれ (鷲谷, 2003)、現在地球全体規模で解決が求められている環境問題の一つである。具体的な外来種問題としては、捕食や在来種との交雑といった生物間相互作用を通じた在来種への影響、人間への病気の伝播や危害を与える危険性、産業への影響等が挙げられる (鷲谷, 2003)。例えば、北アメリカを原産とする脊椎動物門哺乳綱食肉目アライグマ科アライグマ属に分類されるアライグマは、飼育個体の逃亡および遺棄により、現在日本各地へと侵入している (池田, 2006)。本種は雑食性で動物全般から果実や野菜、穀物まで摂食することから、農業被害や捕食を通じた在来種への影響が懸念されている (鷲谷, 2003; 池田, 2006)。実際、千葉県いすみ市で捕獲されたアライグマ 1 個体の腸から、52 個体のカエル類が検出されており (Matsuo & Ochiai, 2009)、在来性カエル類への強い捕食圧が示唆されている。また、住居侵入による生活被害や人獣共通感染症の媒介も懸念されており、早急な本種の防除対策が求められている (池田, 2006)。こうした外来種問題の解決策を講じる際や今後の動向および懸念事項について予測する際、外来種の性質を理解することは極めて重要であることから、外来種に関連した研究は生物学のみならず社会的にも大きな意義をもつであろう。

ヌマガエル *Fejervarya kawamurai* は脊椎動物門両生綱無尾目ヌマガエル科に属するカエルの一種で、日本国内では本州中部以西 (静岡県沼津市辺り) から四国、九州および先島諸島を除く南西諸島にかけて、広く自然分布する

(Djong *et al.*, 2011)。本種は生活環を水田で完結することから水田性のカエル

であることが知られている（松井・前田, 2018）. 本種は近年, 自然分布域外である関東地方の各地から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）, 現時点で関東地方に含まれる全ての都県（栃木県: 林・木村, 2013; 群馬県: 茂木, 2017; 埼玉県: 菊池・松本, 2009; 茨城県: 潮田ほか, 2016; 千葉県: 小賀野ほか, 2019; 東京都: 福山ほか, 2010; 神奈川県: 高橋・竹内, 2021）で移入が確認されている. また, 離島である長崎県対馬や五島列島においても移入が報告されており（三谷ほか, 2009; 松井・前田, 2018）, 本種は人為的要因により日本の各地で分布を拡大している現状にある. 一方, 本種の移入先地域への移入経路としては, 自然分布域内の地域からの生体が混入した状態での稲や土壌の運搬（大澤, 1998）, 意図的な放逐（高橋・竹内, 2022）, 水鳥を介した卵の移動（森口ほか, 2004）といった可能性が推測されているものの, 詳細については未だ不明である.

移入先県の一つである神奈川県内では, 1997年に横浜市栄区および同市戸塚区で移入が確認されたことを皮切りに（大澤, 1998）, 藤沢市（北嶋ほか, 2013）, 横浜市泉区（尾形, 2019）, 大和市（高橋・竹内, 2021）, 鎌倉市（高橋・竹内, 2022）, 相模原市（竹本・伊藤, 2023）内の地域で移入の報告がなされている. しかし, 神奈川県内における移入の報告例は散発的なものが多く, 県内全域における本種の詳細な分布状況は把握できていない現状にある. 現時点での本種の分布状況を把握することは, 移入地点の特徴の解明や今後の分布拡大経路等の予測を可能とし, 本種の分布拡大の抑制や, 本種の移入先地域への移入経路の特定のための一助となり得るかもしれない.

本種の食性に関するいくつかの先行研究の結果から, 本種は節足動物から小型のカエル類といった幅広い動物を捕食することが示され（Doi, 2014; 松井・前田, 2018; Takeuchi *et al.*, 2019）, 捕食圧を通じて移入先地域の生態系を改変す

る恐れがあることが懸念されている。生態系の保全を実現すべく、本種の個体数の低減や、分布拡大の抑制といった防除対策を講じる上で本種に関する基礎的知見を蓄積することは必要不可欠である。特に、個体群の年齢構成や繁殖生態を始めとした生態学的知見は個体数の管理等において重要な材料となる。しかし、本種の生態学的研究例は乏しく、生態に関して詳しいことは分かっていない。

そこで私は、国内外来種としての本種の生態学的特性を理解することを目的に、神奈川県内での分布域、生活史および繁殖行動の3つの視点から調査研究を行った。

第1章

神奈川県内におけるヌマガエルの分布状況の把握

第1節 緒言

序論で述べた通り、ヌマガエルは近年、自然分布域外である関東地方の各地から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), 神奈川県内においては、これまでに複数の地域から移入の報告がなされている（大澤, 1998; 北嶋ほか, 2013; 尾形, 2019; 高橋・竹内, 2021; 高橋・竹内, 2022; 竹本・伊藤, 2023）しかし、神奈川県内における移入の報告例は散発的なものが多く、県内全域における本種の分布状況は把握できていない現状にあることから、本章では、神奈川県内の水田でヌマガエルの生息調査を行い、本県下における本種の分布状況の把握を試みた。

第2節 試料と方法

2023年7月25日から同年9月3日にかけて、神奈川県全域の水田でヌマガエルの分布調査を行った。調査地点図および各調査地点の座標と市町村をそれぞれ図1, 表1に示す。調査地点は県内の市町村を可能な限り網羅するよう設定した（図1）。日中（9:00–18:00）に水田の畦を歩き、確認されたカエル類の成体、幼体および幼生（オタマジャクシ）をたも網を用いて捕獲し、松井・前田（2018）の記述に基づいて外部形態から種同定を行った。調査対象の水田が大規模の場合、あらかじめ設定した座標（表1）を中心に約1 haの範囲内で調査を行った。調査時間は1地点につき最低1時間としたが、本種が確認された地点では調査時間を短縮した。

第3節 結果

ヌマガエルは、全148調査地点中、28地点で確認された（図1, 表1）。これら本種が確認された地点は横浜市泉区, 同市戸塚区, 同市栄区, 藤沢市, 大和市,

茅ヶ崎市および相模原市に位置していた。なお、これまでに茅ヶ崎市から本種の移入は報告されておらず、本調査結果が茅ヶ崎市における本種の初記録を示すものとなった。本種の移入が確認された地点では、他のカエル類として、ニホンアマガエル *Dryophytes japonicus*、トウキョウダルマガエル *Pelophylax porosus porosus* およびムカシツチガエル *Glandirana reliquia* が確認された（表 1）。

大和市から藤沢市にかけての境川沿いの調査地点（41–53）および藤沢市内を流れる引地川沿いの調査地点（61–68）において、それぞれ直線距離で約 7.7 km および約 2.7 km に亘った連続的な本種の分布が確認された（図 1）。

連続的な分布が 2 つの河川沿いで確認された一方、複数の飛び地的な移入地点も確認された（図 1）。例えば、本種が確認された相模原市内の地点（72, 73）は最寄りの分布地点である大和市内の地点（41）から直線距離で約 16 km 離れていた。

第 4 節 考察

大和市から藤沢市にかけての境川沿いの調査地点（41–53）では、直線距離で約 7.7 km に亘った連続的な本種の分布が確認された。また、藤沢市内を流れる引地川沿いの調査地点（61–68）においても、直線距離で約 2.7 km に亘る連続的な分布が確認された。神奈川県と同様に本種の移入が確認されている千葉県内における調査から、本種は平野部の水田地帯で急速に分布を拡大する能力をもつことが分かっている（小賀野ほか, 2019）。この度、神奈川県内においても 2 つの河川沿いに広がる水田で本種の連続的な分布が確認されたことから、水田地帯を介して分布を拡大する性質は神奈川県内の個体群においても同様であると考えられる。一方で、本調査では神奈川県西部地域で本種の分布は確認されなかった。小田原市や平塚市、厚木市といった県内西部地域では広大な水田地帯を有

する地域が多く存在する(大嶋,2003). 本種は水田地帯で分布を拡大する能力が高いことを考えると, 水田地帯の多い県内西部地域では今後, 特に本種の移入に注意を払う必要があると考える.

2つの河川沿いで連続的な分布が確認された一方, 複数の飛び地的な移入地点も確認された(図1). 例えば, 本種が確認された相模原市内の地点(72, 73)は最寄りの分布地点である大和市内の地点(41)から直線距離で約16 km離れており, 間には市街地が広がっている. その他にも, 同じ藤沢市内であっても分布地点(56)は最寄りの分布地点(53)から直線距離で約3.7 km離れている. 本種が自ら市街地内を移動して, 遠く離れた水田へ到達するとは考えにくい. また, 相模原市の移入地点は相模川水系に属している一方, 藤沢市や大和市の移入地点は引地川, 境川水系に属しており, 河川の流域が重ならないことから, 河川の流下にしたがって遠く離れた地点へ侵入した可能性も否定される. したがって, 意図的な放逐や物資への混入などの人為的要因によってそれぞれの地点へ別々に侵入した可能性が考えられた.

高橋・竹内(2022)は鎌倉市内にある鎌倉市広町緑地公園内の水田(地点57)で過去に撮影された写真データから本種を同定しているが, 本調査では確認されなかった. 高橋・竹内(2022)は, 2個体のみしか撮影されていないこと, 5回行った現地調査で本種が一切確認されなかったこと, これまで県内において本種が報告されている地点から鎌倉広町緑地公園は最短で約3 km離れており, その間には住宅地が広がっていたことから, ごく少数の個体が人為的に同公園内に導入されたと推測している. 一方, 同公園内で撮影された個体は体長から成熟したメス個体であると推定され, 今後オス個体が導入された場合, 定着の恐れがあると述べている(高橋・竹内,2022). しかし, 本調査で同公園内の水田で本種が確認されなかったことから, 同公園内では定着に至っていないと考えられ

た.

神奈川県内の水田に生息するカエル類として、トウキョウダルマガエルやムカシツチガエルが知られているが、これらの種は近年、県内において個体数を減少させている（神奈川県, [online](#)). 本調査において、複数の地点でヌマガエルとトウキョウダルマガエルおよびムカシツチガエルの同所的な生息が確認された（表 1). これらの地点において、実際にヌマガエルが在来性カエル類 2 種にどれほどの影響を及ぼしているのかは現段階では不明であるが、今後ヌマガエルが県内各地の水田へ更に分布を拡大した場合、餌動物をめぐる競争等によって在来性カエル類の個体数減少を加速させる恐れがある. 県内における本種の分布拡大を抑制し、在来生態系を保全していくためには、引き続き本種の動向に注視していく必要があるであろう.

表 1. 各調査地点の座標, 市町村およびヌマガエルの有無.

地点名	緯度経度	市町村	ヌマガエルの有無*	他種カエル類の生息状況**
1	35.613367, 139.588123	川崎市多摩区宿河原	0	
2	35.612379,139.464393	川崎市麻生区黒川	0	
3	35.611324,139.459144	川崎市麻生区黒川	0	
4	35.611156,139.452378	川崎市麻生区黒川	0	
5	35.602302,139.495607	川崎市麻生区古沢	0	
6	35.579785,139.481490	川崎市麻生区岡上	0	<i>D. j.</i>
7	35.575524,139.480704	川崎市麻生区岡上	0	
8	35.566306, 139.474551	横浜市青葉区奈良町	0	<i>D. j.</i>
9	35.567761, 139.503554	横浜市青葉区寺家町	0	<i>D. j.</i>
10	35.556771, 139.526909	横浜市青葉区上谷本町	0	<i>D. j.</i>
11	35.556403,139.566466	横浜市都筑区荏田南町	0	<i>D. j., P. p. p.</i>
12	35.548216,139.495988	横浜市青葉区恩田町	0	<i>D. j.</i>
13	35.541049,139.494874	横浜市青葉区恩田町	0	<i>D. j.</i>
14	35.537560, 139.500371	横浜市青葉区田奈町	0	<i>D. j., P. p. p.</i>
15	35.532660, 139.510060	横浜市緑区いぶき野	0	<i>D. j.</i>
16	35.529006, 139.518989	横浜市緑区十日市場町	0	<i>D. j.</i>
17	35.533783,139.541030	横浜市緑区北八朔町	0	<i>D. j.</i>
18	35.521413, 139.532645	横浜市緑区新治町	0	<i>D. j.</i>
19	35.518101,139.540065	横浜市緑区小山町	0	<i>D. j., P. p. p.</i>
20	35.511314,139.597534	横浜市港北区小机町	0	
21	35.489393,139.468848	大和市深見	0	<i>D. j.</i>
22	35.478303,139.469487	大和市深見	0	<i>D. j.</i>
23	35.428964,139.531926	横浜市戸塚区名瀬町	0	
24	35.405508,139.552034	横浜市戸塚区舞岡町	0	<i>D. j.</i>
25	35.388644,139.550704	横浜市戸塚区舞岡町	0	<i>D. j.</i>
26	35.382614, 139.559541	横浜市港南区野庭町	0	
27	35.367001,139.524402	横浜市栄区田谷町	1	<i>D. j.</i>
28	35.364864,139.524032	横浜市栄区田谷町	1	<i>D. j.</i>
29	35.349642, 139.565970	横浜市栄区桂台南	0	
30	35.335061,139.533265	鎌倉市山崎	0	<i>D. j.</i>
31	35.307774,139.568398	逗子市久木	0	
32	35.281239,139.589403	神奈川県三浦郡葉山町長柄	0	<i>D. j.</i>
33	35.259360,139.596317	三浦郡葉山町下山口	0	<i>D. j.</i>
34	35.270329,139.617573	三浦郡葉山町上山口	0	<i>D. j.</i>
35	35.238659,139.625385	横須賀市芦名	0	
36	35.237513,139.633577	横須賀市長坂	0	
37	35.225611,139.660607	横須賀市武	0	
38	35.219112,139.672047	横須賀市長沢	0	
39	35.213078,139.705774	横須賀市野比	0	<i>D. j.</i>
40	35.185321,139.642916	三浦市南下浦町上宮田	0	<i>R. j.</i>
41	35.427799, 139.471224	大和市下和田	1	<i>D. j.</i>
42	35.422500,139.472413	藤沢市高倉	1	<i>D. j.</i>
43	35.415065, 139.478049	横浜市泉区上飯田町	1	<i>D. j.</i>

表 1 の続き.

44	35.405707, 139.475659	藤沢市高倉	1	<i>D. j.</i>
45	35.407052, 139.487411	横浜市泉区和泉町	0	
46	35.399434, 139.479299	横浜市泉区下飯田町	1	<i>D. j.</i>
47	35.394664, 139.485518	横浜市泉区和泉町	1	
48	35.389827, 139.486611	横浜市泉区和泉町	1	<i>D. j.</i>
49	35.385726, 139.484320	藤沢市西俣野	1	<i>D. j.</i>
50	35.379795, 139.489193	藤沢市西俣野	1	<i>D. j.</i>
51	35.374645, 139.493125	藤沢市西俣野	1	<i>D. j.</i>
52	35.369639, 139.488056	藤沢市西俣野	1	<i>D. j.</i>
53	35.363362, 139.487831	横浜市戸塚区東俣野町	1	<i>D. j.</i>
54	35.372472, 139.475744	藤沢市亀井野	1	<i>D. j.</i>
55	35.371024, 139.476590	藤沢市亀井野	1	<i>D. j.</i>
56	35.329924, 139.493391	藤沢市川名	1	<i>D. j.</i>
57	35.315044, 139.508814	神奈川県鎌倉市津	2	<i>D. j.</i>
58	35.424183, 139.459333	藤沢市長後	0	<i>D. j.</i>
59	35.415018, 139.460100	藤沢市長後	0	<i>D. j.</i>
60	35.410258, 139.455666	藤沢市下土棚	0	<i>D. j.</i>
61	35.376976, 139.465473	藤沢市石川	1	<i>D. j.</i>
62	35.373936, 139.460271	藤沢市石川	1	<i>D. j., G. r.</i>
63	35.375127, 139.456471	藤沢市石川	1	<i>D. j.</i>
64	35.372140, 139.456328	藤沢市石川	1	<i>D. j., P. p. p.</i>
65	35.368258, 139.456347	藤沢市大庭	1	<i>D. j.</i>
66	35.363336, 139.455040	藤沢市大庭	1	<i>D. j.</i>
67	35.356351, 139.454096	藤沢市大庭	1	<i>D. j., P. p. p.</i>
68	35.352325, 139.456810	藤沢市大庭	1	<i>D. j., P. p. p.</i>
69	35.605645, 139.300234	相模原市緑区広田	0	<i>D. j.</i>
70	35.579158, 139.303292	相模原市緑区大島	0	<i>D. j.</i>
71	35.552971, 139.322311	相模原市緑区葉山島	0	<i>D. j., P. p. p.</i>
72	35.542523, 139.344257	相模原市中央区田名	1	<i>D. j., P. p. p.</i>
73	35.539806, 139.353361	相模原市中央区田名	1	<i>D. j.</i>
74	35.536908, 139.342896	相模原市中央区田名	0	<i>D. j., P. p. p.</i>
75	35.533643, 139.348818	相模原市中央区田名	0	<i>D. j., P. p. p.</i>
76	35.522802, 139.373185	相模原市南区当麻	0	<i>D. j.</i>
77	35.507842, 139.368978	厚木市上依知	0	<i>D. j., P. p. p.</i>
78	35.486321, 139.382215	座間市新田宿	0	<i>D. j., P. p. p.</i>
79	35.486234, 139.402218	座間市入谷東	0	<i>D. j.</i>
80	35.470205, 139.392178	海老名市上今泉	0	<i>D. j.</i>
81	35.440321, 139.393386	海老名市大谷南	0	<i>D. j., P. p. p.</i>
82	35.417156, 139.387322	海老名市中河内	0	<i>D. j.</i>
83	35.409553, 139.381279	海老名市門沢橋	0	<i>D. j.</i>
84	35.408616, 139.410696	藤沢市用田	0	<i>D. j.</i>
85	35.395376, 139.398508	藤沢市宮原	0	<i>D. j.</i>
86	35.394357, 139.413730	藤沢市打戻	0	<i>D. j.</i>
87	35.383719, 139.415274	茅ヶ崎市芹沢	0	<i>D. j.</i>

表 1 の続き.

88	35.376651, 139.406546	茅ヶ崎市芹沢	0	<i>D. j.</i>
89	35.375011, 139.382838	高座郡寒川町宮山	0	<i>D. j.</i>
90	35.367041, 139.395726	高座郡寒川町岡田	0	<i>D. j.</i>
91	35.363384, 139.420860	茅ヶ崎市堤	0	<i>D. j.</i>
92	35.364898, 139.427481	茅ヶ崎市堤	0	<i>D. j.</i>
93	35.349505, 139.430006	茅ヶ崎市赤羽根	1	<i>D. j.</i>
94	35.348903, 139.389862	茅ヶ崎市西久保	0	<i>D. j., P. p. p.</i>
95	35.565917, 139.271722	相模原市緑区長竹	0	<i>D. j.</i>
96	35.525355, 139.318972	愛甲郡愛川町角田	0	<i>D. j., P. p. p., G. r.</i>
97	35.517759, 139.324929	愛甲郡愛川町中津	0	<i>D. j., P. p. p.</i>
98	35.512973, 139.329515	愛甲郡愛川町中津	0	<i>D. j., P. p. p., G. r.</i>
99	35.505127, 139.334680	愛甲郡愛川町中津	0	<i>D. j.</i>
100	35.499698, 139.337267	厚木市棚沢	0	<i>D. j.</i>
101	35.500836, 139.346635	愛甲郡愛川町中津	0	<i>D. j., P. p. p.</i>
102	35.478878, 139.356168	厚木市三田	0	<i>D. j.</i>
103	35.476892, 139.284242	愛甲郡清川村煤ヶ谷	0	<i>D. j.</i>
104	35.467328, 139.326672	厚木市飯山	0	<i>D. j.</i>
105	35.452240, 139.289649	厚木市七沢	0	<i>D. j.</i>
106	35.440920, 139.342107	厚木市恩名	0	<i>D. j.</i>
107	35.433650, 139.323028	厚木市小野	0	<i>D. j.</i>
108	35.420881, 139.351396	厚木市愛甲	0	<i>D. j.</i>
109	35.414653, 139.317333	伊勢原市粟窪	0	<i>D. j.</i>
110	35.404861, 139.288347	伊勢原市三ノ宮	0	<i>D. j.</i>
111	35.395148, 139.340430	伊勢原市上谷	0	<i>D. j.</i>
112	35.388052, 139.293852	伊勢原市神戸	0	<i>D. j.</i>
113	35.386007, 139.354817	伊勢原市小稲葉	0	<i>D. j.</i>
114	35.378482, 139.330207	平塚市小鍋島	0	<i>D. j., L. c.</i>
115	35.368537, 139.292202	平塚市北金目	0	<i>D. j.</i>
116	35.364056, 139.322567	平塚市北豊田	0	<i>D. j.</i>
117	35.360484, 139.347672	平塚市西真土	0	<i>D. j., P. p. p.</i>
118	35.356167, 139.266423	平塚市土屋	0	<i>D. j.</i>
119	35.343128, 139.305809	平塚市根坂間	0	<i>D. j.</i>
120	35.311224, 139.295448	中郡大磯町西小磯	0	
121	35.317767, 139.278604	中郡大磯町生沢	0	
122	35.413234, 139.200805	秦野市菩提	0	<i>D. j.</i>
123	35.398350, 139.198403	秦野市羽根	0	<i>D. j.</i>
124	35.395094, 139.227245	秦野市東田原	0	<i>D. j.</i>
125	35.372004, 139.234091	秦野市曾屋	0	<i>D. j.</i>
126	35.404888, 139.137237	足柄上郡松田町寄	0	<i>D. j.</i>
127	35.399709, 139.161458	秦野市三廻部	0	<i>D. j.</i>
128	35.388952, 139.127457	足柄上郡松田町寄	0	<i>D. j.</i>
129	35.342629, 139.206873	足柄上郡中井町岩倉	0	
130	35.332645, 139.212189	足柄上郡中井町松本	0	<i>D. j.</i>
131	35.325607, 139.219999	足柄上郡中井町藤沢	0	<i>D. j.</i>

表 1 の続き.

132	35.315104,139.225215	小田原市小竹	0	<i>D. j.</i>
133	35.305353,139.218776	小田原市沼代	0	<i>D. j., P. p. p.</i>
134	35.368494,139.038910	足柄上郡山北町谷ヶ	0	<i>D. j.</i>
135	35.348733,139.106940	南足柄市班目	0	<i>D. j.</i>
136	35.341240, 139.076821	南足柄市内山	0	<i>D. j., G. r.</i>
137	35.328977,139.083918	南足柄市苧野	0	<i>D. j.</i>
138	35.329811,139.056703	南足柄市矢倉沢	0	<i>D. j.</i>
139	35.314554,139.030122	南足柄市矢倉沢	0	<i>D. j., Z. a.</i>
140	35.312862,139.026623	南足柄市矢倉沢	0	<i>D. j., Z. a.</i>
141	35.323371, 139.121741	足柄上郡開成町宮台	0	<i>D. j., G. r.</i>
142	35.328616, 139.141993	足柄上郡大井町金手	0	
143	35.317411, 139.143402	小田原市曾比	0	<i>D. j.</i>
144	35.299913,139.133004	小田原市小台	0	
145	35.299880, 139.174265	小田原市永塚	0	<i>D. j.</i>
146	35.287105,139.202991	小田原市国府津	0	
147	35.283165,139.148623	小田原市蓮正寺	0	<i>D. j.</i>
148	35.274291,139.117670	小田原市久野	0	<i>D. j.</i>

*本調査でヌマガエルが確認されなかった地点は 0, 確認された地点は 1,
本調査では確認されなかったが, 先行研究で確認されている地点は 2 で表した.

**調査時に確認されたヌマガエル以外のカエル類 (*D. j.*: ニホンアマガエル,
P. p. p.: トウキョウダルマガエル, *G. r.*: ムカシツチガエル, *R. j.*: ニホンアカガ
エル, *Z. a.*: モリアオガエル).

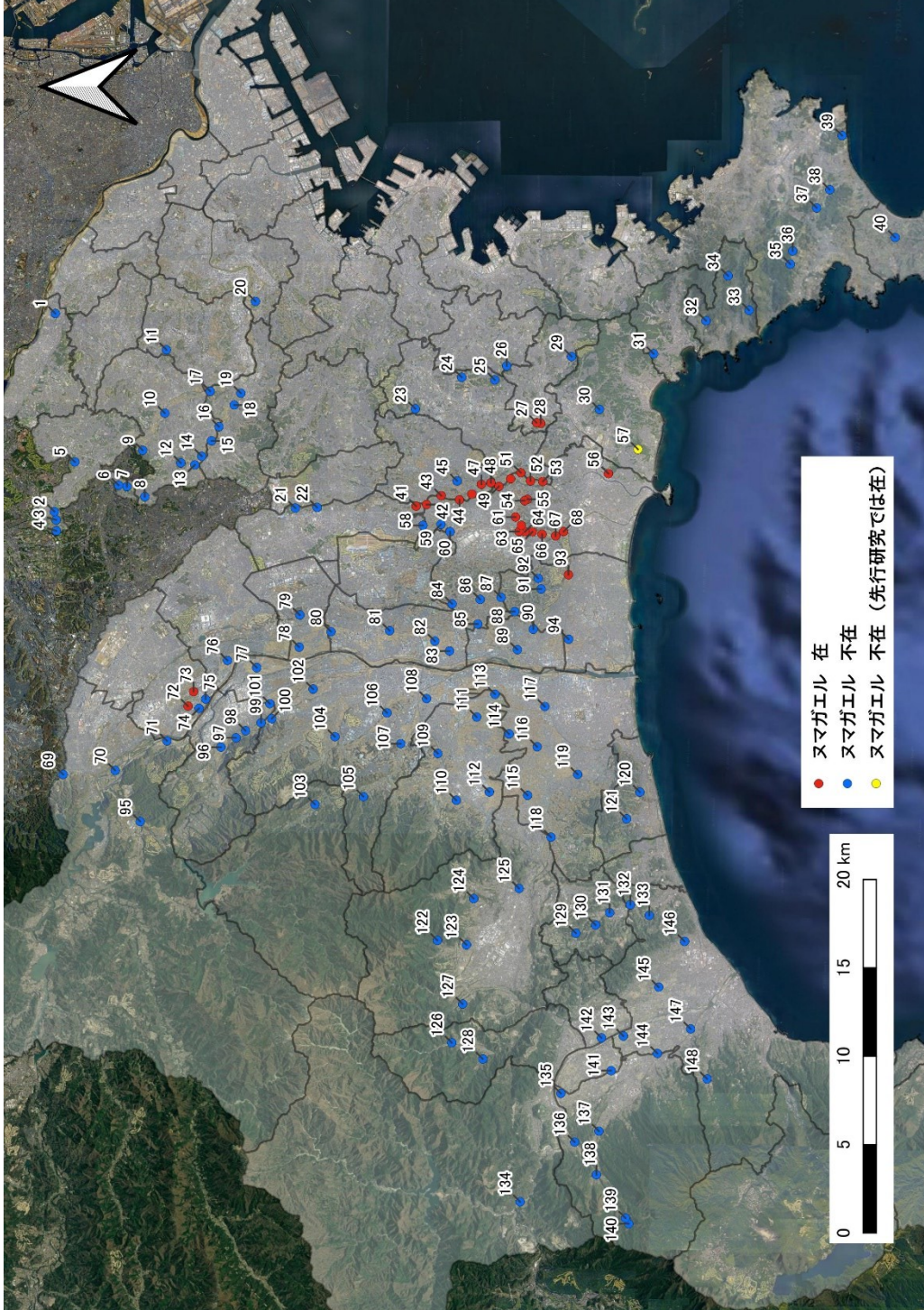


図1. 神奈川県内におけるヌマガエルの分布調査の結果.

第2章

ヌマガエルの生活史の解明

第1節 緒言

カエル類において、個体群の年齢構成を推定する手法として知られるものに、標識再捕獲法 *mark-release-recapture method*、スケルトクロノロジー法 *skeletochronology* および体長データからの推定法 *estimation from body size composition data* がある (Kusano *et al.*, 1995). 標識再捕獲法は信頼性のある年齢データが得られる一方で、調査過程において多大なる労力を伴うことに加え、結果を得るまでに長期間を要するといったデメリットをもつ側面がある (Kusano *et al.*, 1995). スケルトクロノロジー法は指骨断面に現れる成長曲線 (LAG) に基づいたカエル類における年齢推定法であり、この手法により、個体の年齢および性成熟年齢の推定が可能である (Kusano *et al.*, 1995; Sagor *et al.*, 1998; Marunouchi *et al.*, 2002). しかし、スケルトクロノロジー法は組織切片の作成において様々な化学薬品を何段階にも亘って使用する必要があり、この手法もまた多大なる労力を伴う。さらに、化学薬品の使用についての知識や技術をもたない調査者にとって、この手法を用いることは困難である。一方で、体長データからの個体群年齢構成の推定法は前述の2つの手法と比べると簡易的であり、体長組成を時期間で比較するという手法である。この手法は必要とする労力が比較的少ないこと、時間的コストが標識再捕獲法と比較して小さいこと、化学薬品を使用する必要がないことから、多くの先行研究により様々なカエル類の個体群年齢構成が明らかにされてきた (Utsunomiya *et al.*, 1979; 芹沢, 1983; 志知ほか, 1988; 芹沢・芹沢, 1990).

本章では、体長データからの個体群年齢の推定法を用いることで、国内外来種としてのヌマガエルの生活史の解明を試みた。

第2節 試料と方法

神奈川県藤沢市石川に位置する約 1.0ha の水田（図 2; 35°22'28.5"N, 139°27'27.3"E)において,ヌマガエルの捕獲調査を行った.調査地とした水田は,周囲を建造物,畑,雑木林および引地川によって囲まれていた(図 2).捕獲調査は 2018 年に実施し,予備調査により明らかとなった本種の活動時期である 4 月から 10 月にかけて行った.各月を前半(1~15 日)と後半(16~30 日または 31 日)の 2 つにそれぞれ分け,各月の半期に少なくとも 1 回捕獲調査を行った.調査は 15 時から 17 時にかけて行い,あらかじめ定められた水田の畦を歩き,たも網を用いて可能な限り多くの個体を捕獲した.調査個体群の変態期(変態期の定義については下記を参照)には,幼生時の尾が残存している個体が陸上で多数確認されたが,尾が完全に吸収された個体のみを捕獲した.ヌマガエルの同定は,松井・前田(2018)の記述に基づいて,外部形態から行った.捕獲した個体は鈴木・黒澤(2005)の手法に従い,二酸化炭素および冷凍で安楽死させた.安楽死させたカエルの体長(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)を用いて小数点下 1 桁まで計測した.

捕獲個体の性別および成熟の有無を判断するために,下腹部を解剖ハサミを用いて切開し,生殖腺を観察した.精巣を有し,本種の成熟オスの二次性徴である喉の黒ずみおよび婚姻瘤(志知ほか,1988;松井・前田,2018)を呈する個体を成熟オスと定義した.また,精巣を有するものの,成熟オスの二次性徴を呈さない個体を未成熟オスとした.発達した卵巣(卵巣卵は肉眼で確認することが可能で,各卵巣卵の動物極と植物極は明瞭に分かれている)を有する個体を成熟メス,未発達な卵巣(卵巣全体が淡黄色で,卵巣卵は肉眼で確認することが不可)を有する個体を未成熟メスとした.体長が 24 mm 未満の個体の生殖腺の観察に関しては,光学顕微鏡(OLYMPUS CX 31)を用いて行った.

調査個体群の繁殖期間を把握するため、捕獲調査期間中、21:30–22:00 の時間帯で広告音（鳴き声）の聞き取り調査を行い、広告音の聞かれた期間を繁殖期間と定義した。広告音の同定についても松井・前田（2018）に基づいた。また、変態個体（陸上で活動するが幼生時の尾が残存する個体）が確認された期間も記録し、その期間を調査個体群の変態期間とした。

第2節 結果

調査個体群の繁殖期間および変態期間は、それぞれ5月前半（5月12日）から8月前半（8月7日）、および7月前半（7月2日）から8月後半（8月29日）であった（図3）。

本調査で捕獲したヌマガエルの個体数を表2に示す。本調査により計1,676個体のヌマガエルが捕獲された。成熟オスは4月前半から8月後半にかけて、成熟メスは5月前半から7月後半にかけての期間と8月後半に捕獲された。7月後半以降、成熟個体の捕獲数は減少し、9月前半以降では捕獲されなくなった。未成熟オスは4月後半および6月後半を除く全調査期間を通じて捕獲され、未成熟メスは6月後半を除く全調査期間を通じて捕獲された。

捕獲されたヌマガエルの時期毎の体長組成を図3に示す。雌雄ともに7月前半から変態を完了した未成熟個体が出現し始め、これら未成熟個体は体長28 mm未満の群を形成し、より大きな体長をもつ成熟個体の群から明確に区別され、二峰性のヒストグラムを示した。体長ヒストグラムから、体長24 mm未満の個体を除いて、越冬前に未成熟だったオスは越冬明けに成熟すると推定された。また、全てのメスは越冬明けの4月後半まで未成熟であったが、体長32 mm未満の個体を除いて、5月前半には成熟すると推定された。雌雄ともに、越冬前と越冬明けの平均体長は連続しておらず、体長ヒストグラムは越冬の前後で異なる形状

を示した。

体長データから推定した変態期間およびその周辺時期におけるヌマガエルの成長過程を図 4 に示す。7 月前半に出現を開始した未成熟オスの体長幅は、8 月前半まで成熟オスの体長幅と重ならなかった。同様に、7 月前半に出現を開始した未成熟メスにおいても、その体長幅は、8 月後半まで成熟メスと重ならなかった。

第 4 節 考察

ヌマガエルは生活環を水田で完結する水田への強い依存性を示すカエルであることが知られている (Watabe *et al.*, 2021)。この度、調査対象地とした水田は他の水田と隣接しておらず、周囲を建造物や畑、川によって囲まれていた (図 2)。したがって、調査対象とした個体群と他の個体群との間で、個体の移出入の頻度はおそらく無視できるほど低いものであったと考えられる。また、本調査では、各捕獲調査において畦から可能な限り多くの個体を捕獲したが、本種は畦から離れた水田の内部や水路にも多く生息している (未発表データ)。したがって、個体の捕獲が個体群の年齢構成の推定に影響を与えた可能性は低いと考えられる。

本調査によって、調査したヌマガエル個体群の 1 年間を通じた成長過程が示された (図 3)。変態を完了した未成熟個体は雌雄ともに、7 月前半から出現を開始し、成長の早い個体は 8 月頃には成熟個体の体長に追いつくことが示された (図 3, 4)。そして、未成熟オスは越冬明けと同時に成熟し、未成熟メスは越冬明けから 1 ヶ月後の 5 月前半に成熟した (図 3)。また、7 月後半以降は雌雄ともに成熟個体の捕獲数が減少し、9 月前半以降は全く捕獲されなかった (表 2, 図 3)。これらの結果から、調査した個体群を構成する個体は主に変態から 1 年

未満の個体 (当年個体) で構成されていることが示唆された。自然分布域である愛知県刈谷市で行われた調査においても、当年個体が個体群の大部分を占めているという本調査と同様の結果が得られている (志知ほか, 1988)。したがって、調査したヌマガエル個体群では、早い性成熟および世代交代といった在来個体群の生態的特徴を保持していることが示唆された。

本調査により、調査個体群の繁殖期間は 5 月前半から 8 月前半であることが示され、繁殖期間の終盤には成熟個体の捕獲数が減少し、繁殖期間が終了してしばらく経つと成熟個体は捕獲されなくなった。本調査では、成熟メスと未成熟メスの区別は卵巣の発達程度 (卵巣卵の状態) に基づいており、繁殖を終えたばかりで卵巣卵が発育していない成熟メスが未成熟メスとしてカウントされた可能性が考えられた。その場合、成熟メスの捕獲数が減少した時期に、成熟メスと未成熟メスの体長幅は重複すると予想される。しかし、成熟メスの捕獲数が減少した 7 月後半では、成熟メスと未成熟メスの体長幅は重複しなかった (8 月前半では成熟メスは捕獲されなかった) (図 4)。したがって、繁殖を終えた成熟メスが未成熟メスとしてカウントされた可能性は低いと考えられる。一方、オスの場合、成熟の有無は成熟オスの二次性徴に基づいて判断したが、著者は他のカエル類において、婚姻瘤や外鳴嚢といった成熟オスの二次性徴は非繁殖期間であっても、後退するものの残存し続けることを確認している (未発表データ)。したがって、オスにおいても成熟個体と未成熟個体を混同した可能性は低いと考えられる。

ヌマガエルと同様に水田に生息するトノサマガエル *P. nigromaculatus* やナゴヤダルマガエル *P. p. brevipodus* では、少なくとも 2 齢以上の個体が繁殖の主力となっていることが先行研究により明らかにされている (芹沢, 1983)。一方、本調査の結果から、ヌマガエルの繁殖の主力は 1 齢個体であることが示された。

また、本種のメスの卵巣の解剖学的研究により、一度に多数の卵(1100–1400個)を産むことが可能であること、繁殖期間中繰り返しの産卵が可能であることが示唆されている(志知ほか, 1988)。急速な性成熟、早い世代交代および産子数・産卵回数が多いといった本種のもつ生態的特徴は、個体群の安定化に有利であることが知られていることから(Webb *et al.*, 2002; Heard *et al.*, 2012)、これらの特徴は、本種が国内外来種として移入先地域で定着や個体群の拡大を成功させている生態的要因の1つであると考えられた。

越冬前と越冬明けで平均体長は、雌雄ともに連続的ではなかった(図3)。この結果は、越冬前には捕獲されていた小型個体が越冬明けには捕獲されなくなったことに起因すると考えられる。すなわち、越冬前の10月後半には、半数以上の個体(オス:58%, メス:55%)は体長が28 mm未満であった(図3)のに対し、越冬明けの4月前半では、28 mm未満の個体の割合は雌雄ともに低くなっていた(オス:10%, メス:11%)。このような傾向は当年個体が出現する直前の6月後半まで続いた(図3)。これらの結果から、本調査個体群では、小さな個体(体長28 mm未満)は冬を越すことが困難であることを示唆している。ヌマガエル *Fejervarya* 属は南・東南アジアなどの温暖な地域で繁栄しているグループであることから(Djong *et al.*, 2011)、小型個体にとって調査地の冬の気候は生存に適していなかったと推測され、越冬前に28 mm以上に達することが、冬を生き延びる上で重要であると考えられた。一方で、近年生じている地球温暖化現象が更に進行した場合、冬季の気温の上昇により、小型個体の越冬時の生存率は上昇し、個体群の拡大を招く可能性がある。また、現時点で移入が確認されていない東北地方などのより寒冷的な地域へ、本種は移入および定着を成功させるかもしれない。

ヌマガエルの自然分布域は広範囲に及んでおり、その中には南西諸島の一部

も含まれている (Djong *et al.*, 2011; 松井・前田, 2018). 著者は, 10月上旬に, 沖縄県沖縄本島糸満市で多数の本種の幼生および広告音を発しているオス個体を確認している (未発表データ). 南西諸島の気候は本調査地とは大きく異なることから, 本種の生活史は地域個体群間で大きく異なると考えられる.

表 2. 各時期における捕獲個体数.

season	mature		immature		total
	male	female	male	female	
first half of Apr.	27	0	2	18	47
second half of Apr.	14	0	0	7	21
first half of May	21	22	2	2	47
second half of May	65	75	3	1	144
first half of Jun.	38	60	1	1	100
second half of Jun.	17	24	0	0	41
first half of Jul.	9	18	46	46	119
second half of Jul.	4	4	128	121	257
first half of Aug.	5	0	51	74	130
second half of Aug.	3	3	81	123	210
first half of Sep.	0	0	93	107	200
second half of Sep.	0	0	97	65	162
first half of Oct.	0	0	71	58	129
second half of Oct.	0	0	38	31	69
total	203	206	613	654	1676

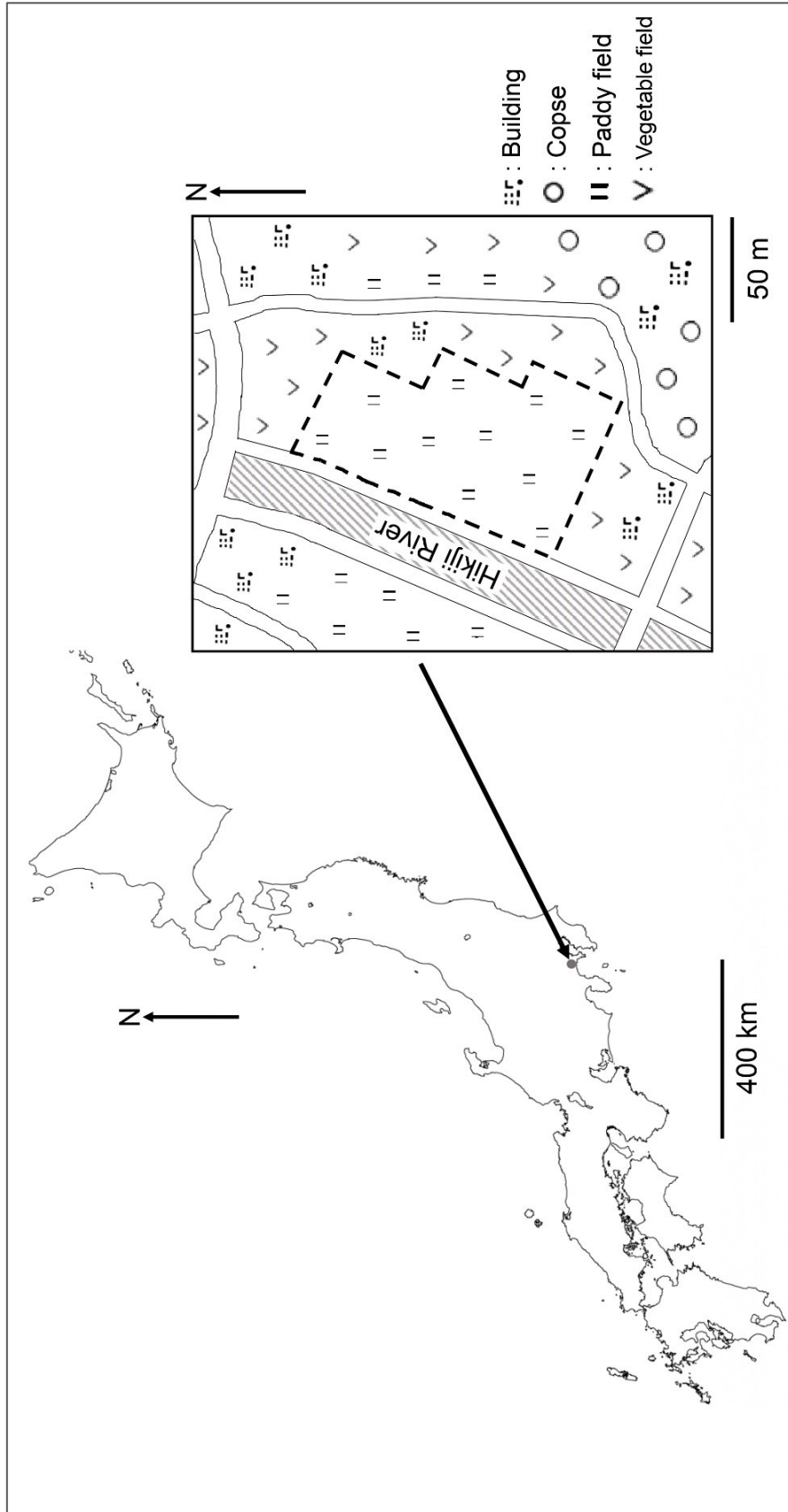


図 2. 日本全体から見た本調査地の位置および調査地周辺の環境. 太い破線で囲まれた水田が調査地とした水田.

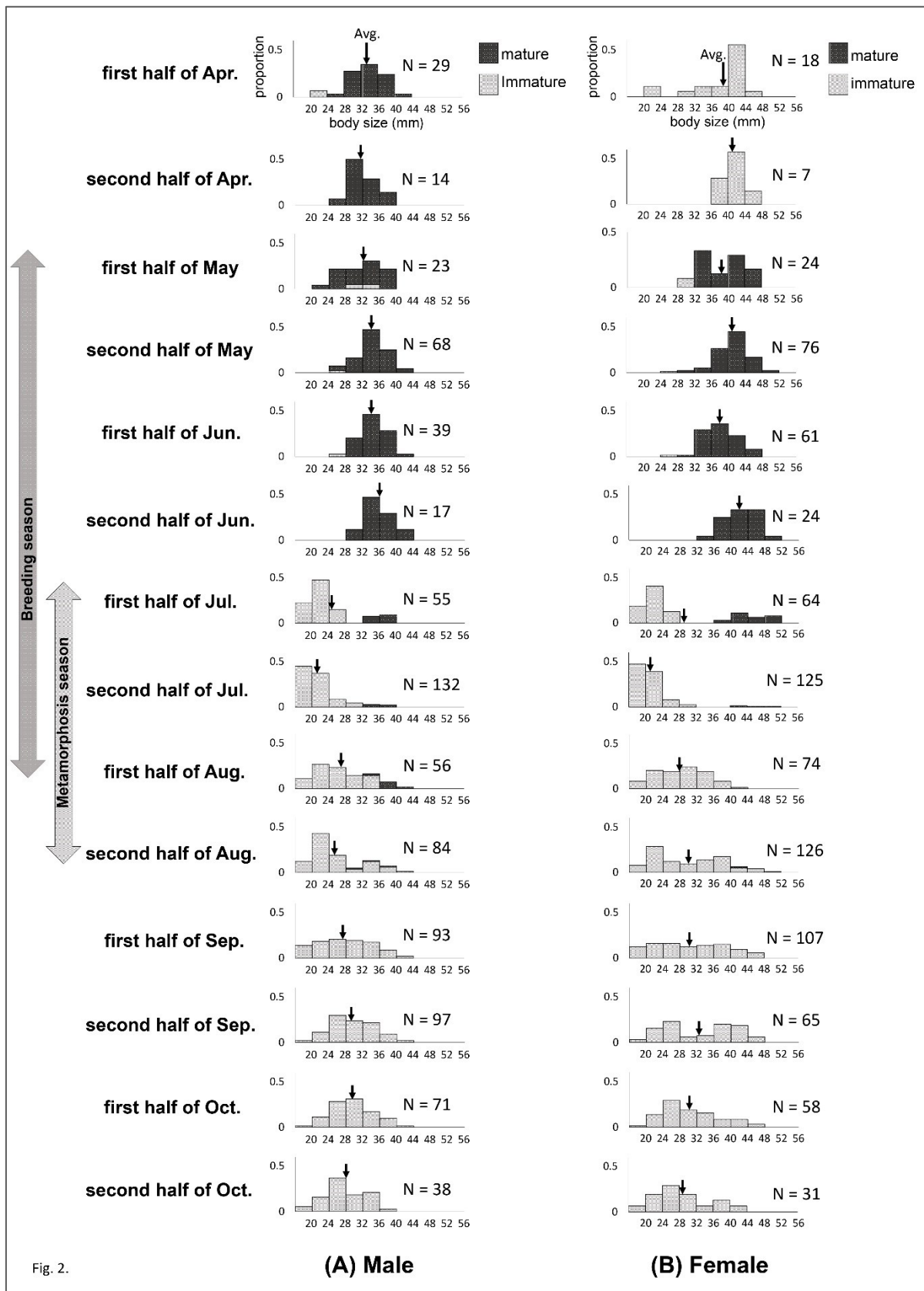


Fig. 2.

図 3. 各時期の体長組成. 図内の矢印は各時期の平均体長を示す.

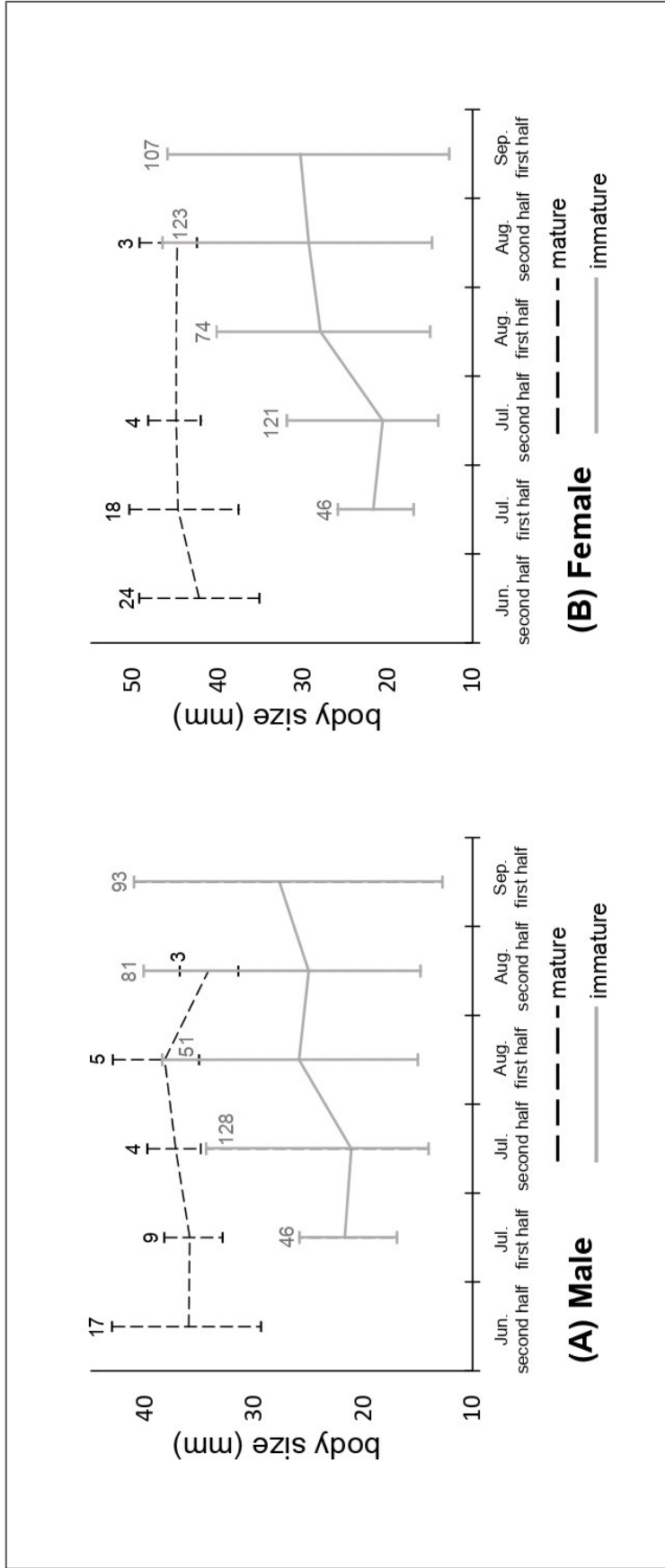


図 4. 体長データから推定した変態期間およびその周辺期間におけるヌマガエルの成長過程.

図内の数字は各時期に捕獲されたカエルの個体数を示す.

第3章

ヌマガエルの体長に関する繁殖行動および 他種カエル類との比較

第1節 緒言

カエル類では体長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: 番う雌雄の体長に相関関係がある (Bourne, 1993; Bastos and Haddad, 1996; Lüddecke and Gutiérrez, 2002; Köhler *et al.*, 2022), 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つが知られている。それぞれの種がこれらの配偶様式の内、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長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; Green, 2019)。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 (Wells, 1977), 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確かめられた (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 *Macrobdella 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出来る (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長の間に関連関係が見られ、抱接オスの体長は配偶相手であるメスの体長の約0.81倍である (Bastos & Haddad, 1996). 実験的に様々な体長比の抱接ペアを作成して産卵させたところ、オス/メスの体長比が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長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.

ヌマガエル属において、繁殖行動に関する研究例は非常に限られており、体長に関する配偶様式も調査されていない。本種を生態学的な側面から理解するためには、繁殖行動学的な視点からの知見の蓄積も必要と考えられる。

そこで本章では、ヌマガエルの体長に関する配偶様式を明らかにするとともに、神奈川県内に生息するカエル類、ニホンアマガエル、ヤマアカガエル *Rana ornativentris* およびカジカガエル *Buergeria buergeri* の3種の配偶様式に関するデータも取得し、種間で比較することで、配偶様式と生態的特徴の関連性を明らかにすることを試みた。

第3節 試料と方法

本章では、カエル類4種を対象に体長に関する配偶様式の調査を行った。全ての種に共通する調査方法として、それぞれの種の繁殖場所において、繁殖期間中の夜間(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、体長および成熟オスの二次性徴である婚姻瘤の有無に基づいて行った。捕獲した個体の体長をデジタルノギス(GAWOOW stainless steel digital calipers 150 mm IP54)を用いて小数点下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 イラストマー蛍光タグ) 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。以下では、調査対象としたそれぞれの種の調査地および調査期間について示す。

第1項 ヌマガエル *Fejervarya kawamurai*

調査地：神奈川県藤沢市大庭の水田内に設置した約 1.0 ha の区画 (35°21'06.4"N, 139°27'28.8"E)。

調査期間：2023 年 5–7 月。

第2項 ニホンアマガエル *Dryophytes japonicus*

種の概要：本種はアマガエル科に属するカエルの 1 種で、オスは体長 22–39 mm, メスは 26–45 mm の小型種である (松井・前田, 2018)。海岸近くから高山にまであらゆる環境に生息し、4 月から 7 月にかけて水田や池、湿地、水たまりなどの浅い止水域で繁殖する (松井・前田, 2018)。

調査地：神奈川県南足柄市矢倉沢の約 0.03 ha の水田 (35°18'49.0"N, 139°01'37.0"E)。

調査期間：2022 年 4 月下旬。

第3項 ヤマアカガエル *Rana ornativentris*

種の概要：本種はアカガエル科に属する日本固有のカエルの 1 種で、オスは体長 42–60 mm, メスは 36–78 mm の中型種である (松井・前田, 2018)。平地や丘陵地にも生息するが山地に多く、2 月から 4 月にかけて池や湿地、水田等の浅い止水で繁殖する (松井・前田, 2018)。

調査地：神奈川県三浦郡葉山町の約 0.1 ha の水田 (調査継続中であるため、調査

地の詳細については伏す).

調査期間：2023年2–3月.

第4項 カジカガエル *Buergeria buergeri*

種の概要：本種はアオガエル科に属する日本固有のカエルの1種で、オスは体長37–44 mm、メスは49–69 mmの中型種である(松井・前田, 2018). 主に山地帯の森林や溪流で生活し、4月から8月にかけて溪流で繁殖する(Fukuyama *et al.*, 1988; 松井・前田, 2018). 本種のオスは繁殖期間中、溪流内の水面から突き出た岩の上で積極的に鳴き、同種のメスを誘引する(Fukuyama, 1989; 松井・前田, 2018). オスに誘引されたメスは岩の上でオスと番い、抱接ペアは産卵場所である溪流中の岩の下のスペースを探す(Fukuyama *et al.*, 1988).

調査地：神奈川県南足柄市矢倉沢の溪流内に設置した約0.25 haの区画(35°18'41.8"N, 139°01'34.2"E). 溪流の水深は約10–60 cm、幅は約10 mであった.

調査期間：2021年および2022年の4–7月.

本種ではサイズ相関型配偶が確認されたが(結果参照)、カエル類においてサイズ相関型配偶は稀であることから(Green, 2019)、その適応的意義について調査する必要がある.

本種では体長に顕著な性的二型があることが知られており、メスがオスよりも大型である(松井・前田, 2018). この体長の顕著な性的二型は、抱接した状態で河川内を移動して産卵場所を探す際、有利である可能性が考えられている(Fukuyama, 1989; 松井, 2012). しかし、抱接する雌雄の体長差が拡大することで、卵塊の受精率の低下を招くことが予想される. 河川内での抱接ペアの遊泳能

力および卵塊の受精率は本種にとって、繁殖成功を決定づける重要な要素であるが、これらの要素は抱接する雌雄の体長差を介してトレードオフの関係にある可能性がある。どちらの要素も犠牲にしない戦略としてサイズ相関型配偶は理想的である可能性があり、両要素を中間的な水準で維持することが可能であるかもしれない。そこで、河川内での遊泳能力および卵塊の受精率の 2 つの要素と抱接する雌雄の体長（メス体長/オス体長；以下、抱接ペア比）の関係を定量的に明らかにする実験を行った。

遊泳実験：2022年5月29日から7月29日にかけて、溪流に設置した遊泳実験場（図5）にて、垂直方向からの水流がある中での、様々な体長比の抱接ペアの遊泳能力を測定した。繁殖期間中の夜間に、岩の上で鳴くオスと卵を保有しているメスを捕獲し、実験個体とした。人為的にオスをメスの背中に付着させると抱きつくことから、この方法を用いて様々な体長比の抱接ペアを作成した。抱接ペアの作成は、実験個体を捕獲した翌日の日中に行った。抱接ペアを作成した後、2Lプラスチックケース内で1時間静置させ、遊泳実験に用いた。遊泳実験場の概観を図5に示す。遊泳実験場は、体長に関する配偶様式の調査を行った約0.25 haの区画内に建て、水深約10 cmで川底が平らな場所に農業用ポールとネットを用いて作成した。実験場内からは大きな石や植物を取り除いた。実験場内の端の中央（release point）上で、抱接ペアの頭をネットに対して平行にした状態で水面から約3 cm 離し、抱接メスの尻の先端を軽く突いて刺激した。刺激された抱接ペアは release point から約5 cm 飛び跳ねて入水した。ペアの入水位置から最終到達位置（下流側のネット上）までの距離を遊泳距離として計測した（図5）。なお、カジカガエルの抱接ペアは水中で頭の方に直線

的に遊泳することから（未発表データ）、今回用いた手法は本種の遊泳能力を測定する手法として適していると考えられる。遊泳実験は降雨のない日の 13:00 から 17:00 の間に、1 ペアにつき 5 試行を行い、5 試行の遊泳距離の平均値をそのペアの遊泳距離として解析に用いた。各ペアの試行間には 15 分間の休息時間を挟んだ。ほとんどの場合、抱接ペアは最終到達位置（ネット）まで休むことなくまっすぐ泳ぎ続けたが、ごく少数の試行ではペアは途中で遊泳を中止したため再試行した。遊泳実験場内の流速は、釣り用浮き（NAKAZIMA Inc 蛍光玉浮き 30×47 mm）を用いて 15[cm/s]の流速に統一した。実験時の気温および水温も記録した。抱接ペアは遊泳実験が終了した後、産卵実験にそのまま使用した。

産卵実験：2022 年 5 月 14 日から 7 月 31 日にかけて、様々な体長比の抱接ペアを作成し、プラスチックケース内で産卵させ、卵塊の受精率を調べた。産卵用プラスチックケースの大きさは縦 40cm×横 30cm×高さ 30cm であり、ケースの底には調査地の砂利を約 5cm の深さで敷き、中央に深さ約 3cm、直径約 15cm の窪みを作成した。窪みの上に約 20cm×20cm×10cm の石を一つ置いた。カエルが逃げるのを防ぐために、プラスチック製の蓋をケースの上に被せた。ケース内には調査地である溪流の水を約 20L 入れ、日中は 5 時間に 1 回換水し、水温を約 20°C に保った。本種は溪流中の岩の下のスペースに産卵することが知られているが（Fukuyama, 1989; 松井・前田, 2018）、産卵場所の水流の有無については不明である。しかし、Fukuyama (1989) は水流のない容器内で本種の産卵に成功していることから、ケース内に水流は発生させなかった。産卵用ケースは 4 つ用意し、ブルーシートを被せて調査

地内の河原に配置した。

産卵実験には遊泳実験に用いた抱接ペアをそのまま用いた。抱接ペアは最大3日間産卵用プラスチックケースに入れ、卵塊の有無を1日2回確認した。卵塊が確認された後、雌雄をケースから取り出し、イラストマー蛍光タグにより標識を施した後、放逐した。卵塊は産卵用ケース内で、確認から約24時間静置した後、ケースから取り出して受精率を測定した。受精しているか否かの判別は、有泉(2016)に従い、動物極が上を向いた卵を受精卵、動物極が上を向いておらず、卵割が見られない卵を未受精卵とした。

第5項 データ解析

抱接している雌雄の体長に相関性があるのか(サイズ相関型配偶を示すのかどうか)を調べるために、メスの体長を説明変数、オスの体長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長に差異があるのか(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。

カジカガエルでのみ行った実験について、抱接ペア比と遊泳距離に相関関係があるのかを調べるために、抱接ペア比を説明変数、遊泳距離を目的変数とした単回帰分析を行った。また、抱接ペア比の他に、実験時の気温や水温も遊泳距離へ影響を与える可能性が考えられたため、ステップワイズ法による解析を行い、AIC 最小モデルに基づく説明変数の選別を行った。抱接ペア比と卵塊の受精率に関連性があるのかを調べるために、抱接ペア比を説明変数、受精率を目的変数とした単回帰分析および多項式回帰分析を行った。これら2つの回帰分析の内、どちらが両者の関係を正確に表しているのかを決定係数に基づいて判定した。

また、抱接ペア比の他に、クラッチサイズおよびオスの体長を説明変数に加えたステップワイズ法による解析を行い、AIC 最小モデルに基づいた説明変数の選別を行った。

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。

第 3 節 結果

第 1 項 ヌマガエル *Fejervarya kawamurai*

調査の結果、計 26 抱接ペアが得られた。これらのペアにおいて雌雄の体長に有意な相関関係は検出されなかった ($r^2 = 0.061, p = 0.236$; 図 6)。また、抱接オスと単独オスの体長を比較した結果においても、有意差は検出されなかった ($t_{39} = -1.2, p = 0.24$; 図 6)。

第 2 項 ニホンアマガエル *Dryophytes japonicus*

調査の結果、計 46 抱接ペアが捕獲された。2022 年に捕獲された 46 抱接ペアのオスとメスの体長には、有意な相関関係は検出されなかった ($r^2 = 0.016, p = 0.403$; 図 6)。また、抱接オスと単独オスの体長の間にも、有意差は検出されなかった ($t_{20} = 1.25, p = 0.225$; 図 6)。

第 3 項 ヤマアカガエル *Rana ornativentris*

調査の結果、計 34 抱接ペアが捕獲された。捕獲された 34 抱接ペアのオスとメスの体長には、有意な相関関係は検出されなかった ($r^2 = 0.01, p = 0.64$; 図 6)。一方で、抱接オスと単独オスの体長の間には有意差が検出された ($t_{74} = 4.15, p < 0.01$; 図 6)。

第4項 カジカガエル *Buergeria buergeri*

調査により、計16抱接ペアが得られた(11 in 2021 and 5 in 2022)。本種の場合、1年間の調査ではデータ数が十分でなかったため、2年間で得られたデータをプールした解析が必要であると判断された。そこで、オスとメスの体長を Welch's t-test を用いて年間で比較した。その結果、両性において年間で体長に有意差は検出されなかったことから(メス: $t_{8.68} = -0.54, p = 0.60$; オス: $t_{7.93} = 0.29, p = 0.78$)、2年間分のデータをプールして解析を行った。捕獲された16抱接ペアのオスとメスの体長には、有意な相関関係が検出された($r^2 = 0.65, p < 0.01$; 図6)。16抱接ペアの平均抱接ペア比は 1.44 ± 0.04 (1.38–1.52) であった。一方で、抱接オスと単独オスの体長の間には有意差は検出されなかった($t_{10.5} = 1.48, p = 0.17$; 図6)。

遊泳実験による結果、遊泳距離は最小値25 cmから最大値113 cm (mean = 62.1 ± 24 cm, $n = 27$) の値をとった。抱接ペア比と遊泳距離の間には有意な正の相関関係が検出された($r^2 = 0.327, n = 27, p < 0.01$; 図7A)。説明変数に抱接ペア比および気温、水温を含めたステップワイズ法による解析の結果、抱接ペア比のみが説明変数として含まれるモデルがAIC最小モデルとして選択された($r^2 = 0.327, df = 25, p < 0.01$)。

産卵実験では、計36抱接ペアを用い、その内25ペアが実験中に産卵した。卵塊の受精率は最小値46.7%から最大値99.9% (mean = $89.5 \pm 13.5\%$, $n = 25$) の値をとった。抱接ペア比と受精率の関係は単回帰分析よりも多項式回帰分析で正確に表された(単回帰分析: $y = -99.413x + 236.74, r^2 = 0.535, p < 0.01$; 多項式回帰分析: $y = -345.02x^2 + 930.57x - 528.48, r^2 = 0.615, p < 0.01$; 図7B)。抱接ペア比が1.45よりも小さい時、受精率は100%近くで頭打ちとなり、1.45よりも大きい場

合では、受精率は抱接ペア比の増大に伴って減少した (図 7B). 説明変数に抱接ペア比およびオスの体長, クラッチサイズを含めたステップワイズ法による解析の結果, 抱接ペア比のみが説明変数として含まれるモデルが AIC 最小モデルとして選択された ($r^2 = 0.535$, $df = 23$, $p < 0.01$).

第 4 節 考察

ヌマガエルおよび神奈川県に産するカエル類 3 種を対象とした調査により, カジカガエルではサイズ相関型配偶が, ヤマアカガエルではサイズ依存型配偶が, ニホンアマガエルおよびヌマガエルではランダム型配偶が確認された (図 6).

カエル類において, サイズ相関型配偶は稀であることが知られている (Green, 2019). 本調査の結果, カジカガエルでサイズ相関型配偶が確認されたことから, その適応的意義を明らかにすべく河川内での遊泳能力および卵塊の受精率の 2 つの観点から実験を行った. その結果, 抱接ペア比が 1.45 よりも小さい時, 受精率は 100%近くで頭打ちとなり, 1.45 よりも大きい場合では, 抱接ペア比の増大に伴い受精率は低下した (図 7B). 一方, 抱接ペア比と遊泳距離との間には有意な正の相関関係が検出された (図 7A). これらの結果から, 受精率および遊泳能力は抱接ペア比を介してトレードオフの関係にあることが示唆された. また, 野外にて, 16 抱接ペアの雌雄の体長には正の相関関係が検出され (図 6), 平均抱接ペア比は 1.44 であった. 実験結果から, 抱接ペア比が 1.44 の時, 受精率は 100%近くとなり遊泳能力は中間的な水準で維持されることが示された. 一方, 抱接ペア比が 1.44 よりも小さい時, 受精率は 100%近くとなるのに対し遊泳能力は抱接ペア比の低下に伴い低下する. さらに, 抱接ペア比が 1.44 よりも大きい場合, 抱接ペア比の増大にしたがって遊泳能力は増大する一方で, 受精率は低下

する。以上から、本種ではサイズ相関型配偶を採用し、抱接ペア比を 1.44 近くに維持することで、受精率と遊泳能力のバランスをとり繁殖成功度の増加を図っていると考えられた。

ヤマアカガエルではサイズ依存型配偶が確認された (図 6)。本種は繁殖期間が短い爆発的繁殖種に含まれる (松井・前田, 2018)。爆発的繁殖種ではその年に繁殖可能な個体が繁殖場所に一斉に集まることから、繁殖場所での個体密度が高くなり、その結果オスの発声によるメスの誘因効果が弱まってしまう (Wells, 1977)。そこでオスは、繁殖場所でメスを求めて探索するといった行動や、すでに抱接しているオスをメスから引きはがすといった行動をとる (Wells, 1977)。本種と同属で爆発的繁殖種であるヨーロッパアカガエル *Rana temporaria* を対象とした先行研究 (Elmberg, 1991) によると、本種ではオスの個体密度が高い状況下においてサイズ依存型配偶が確認され、この結果は大型オスがすでに抱接しているオスからメスを奪うのに高い割合で成功していることに起因することが示唆されている。本調査で確認されたヤマアカガエルのサイズ依存型配偶においても、大型オスが抱接オスからメスを奪う際に有利であることに起因する可能性がある。

ニホンアマガエルおよびヌマガエルではランダム型の配偶戦略が確認された (図 6)。これら 2 種では、1 シーズン中に複数回産卵を行うことが可能であることが知られている (松井・前田, 2018)。一方で、ランダムでない配偶が確認されたヤマアカガエルおよびカジカガエルでは、1 シーズン中での産卵回数は 1 回である (松井・前田, 2018)。また、ヌマガエルではメスが性成熟に要する年数は 1 年であることが第 2 章により推定され、ニホンアマガエルにおいてもメスの性成熟年齢は 1 年であると考えられている (日高, 1996)。一方、日高 (1996) によると、カジカガエルのメスの性成熟年齢は 4 年、ヤマアカガエルでは 2-3 年か

それ以上の年数を要すると推察されている。以上から、ランダム型配偶の確認された 2 種では、ランダムでない配偶が確認された 2 種と比較して、1 シーズン当たりの産卵回数は多く、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低いと考えられる。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するのもかもしれない。また、こうしたリスクを回避した産卵行動は、1 シーズン中に複数回産卵が可能である種にとって、将来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のかもしれない。

本調査では、ヌマガエルおよびニホンアマガエルの 2 種では、体長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、体長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。中米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選択する傾向にある。今後は、体長以外の様々な形質も考慮した調査および解析を行うとともに、実験環境下で配偶者選択の有無を調べることで、ヌマガエルが「真のランダム型配偶」を示すのかどうか明らかとなるであろう。

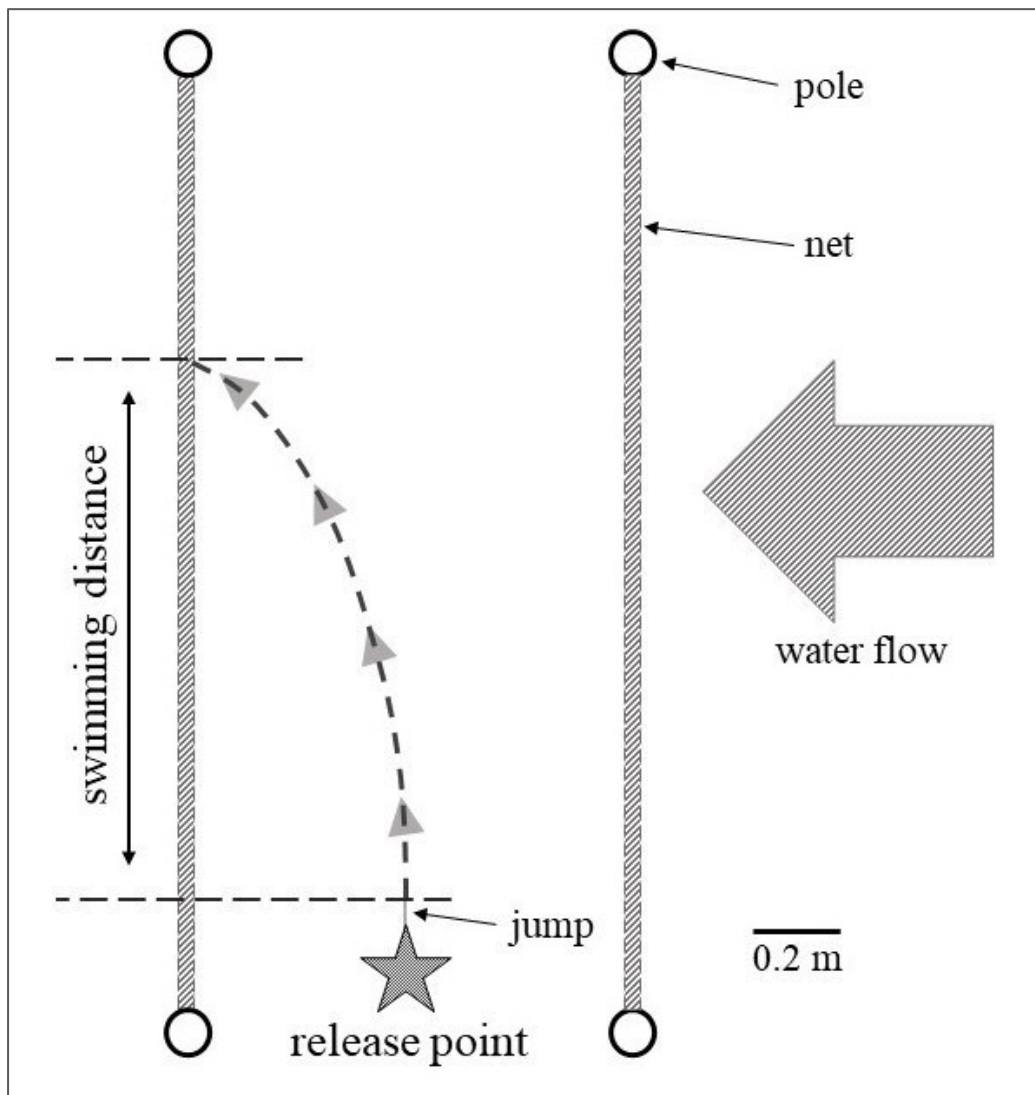


図 5. 遊泳実験場の概観. ネットおよびポールの高さは 1 m.

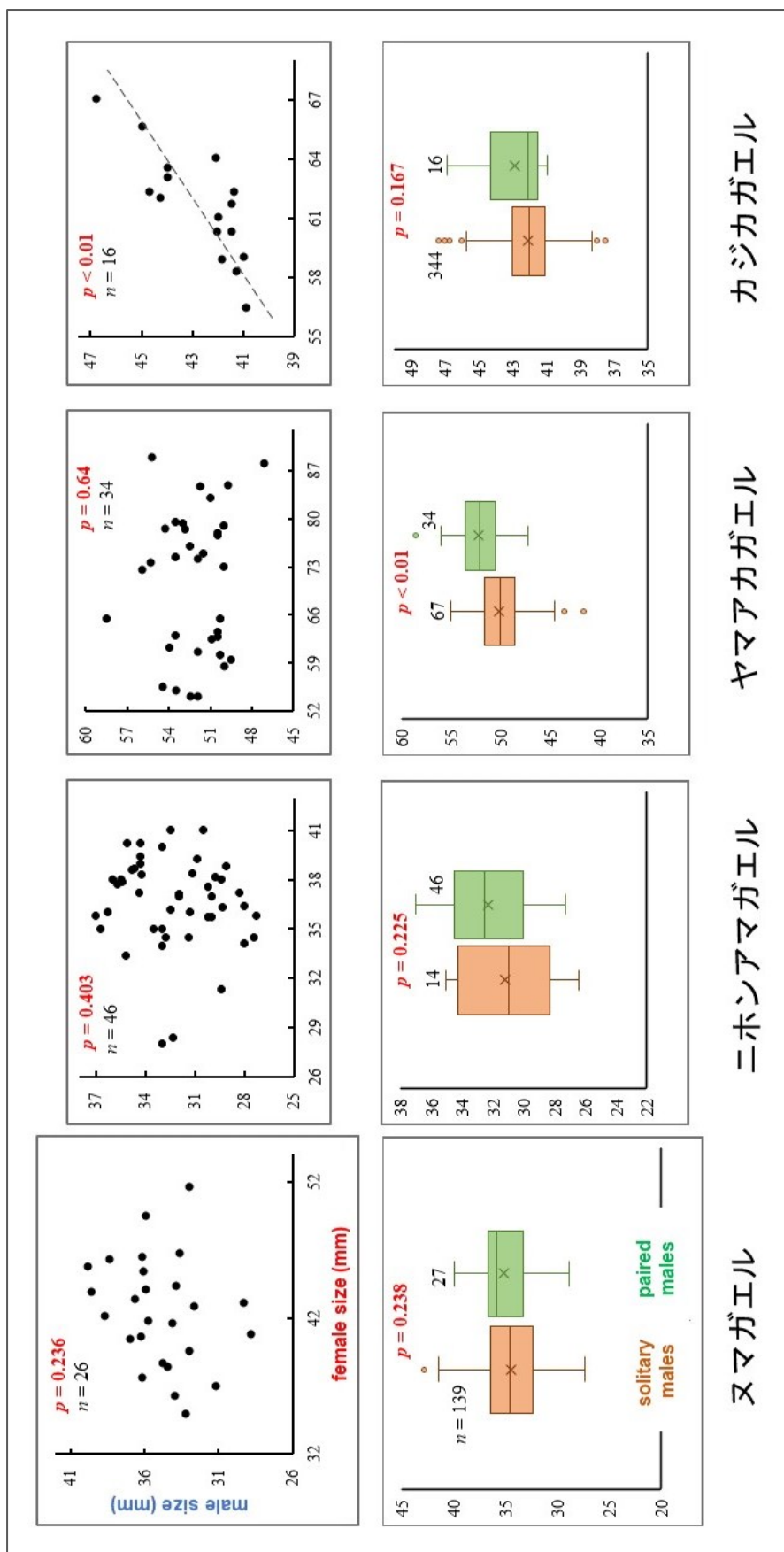


図 6. カエル類 4 種における抱接ペアのオスとメスの体長の関係 (上段) および抱接オスと単独オスの体長の比較 (下段).

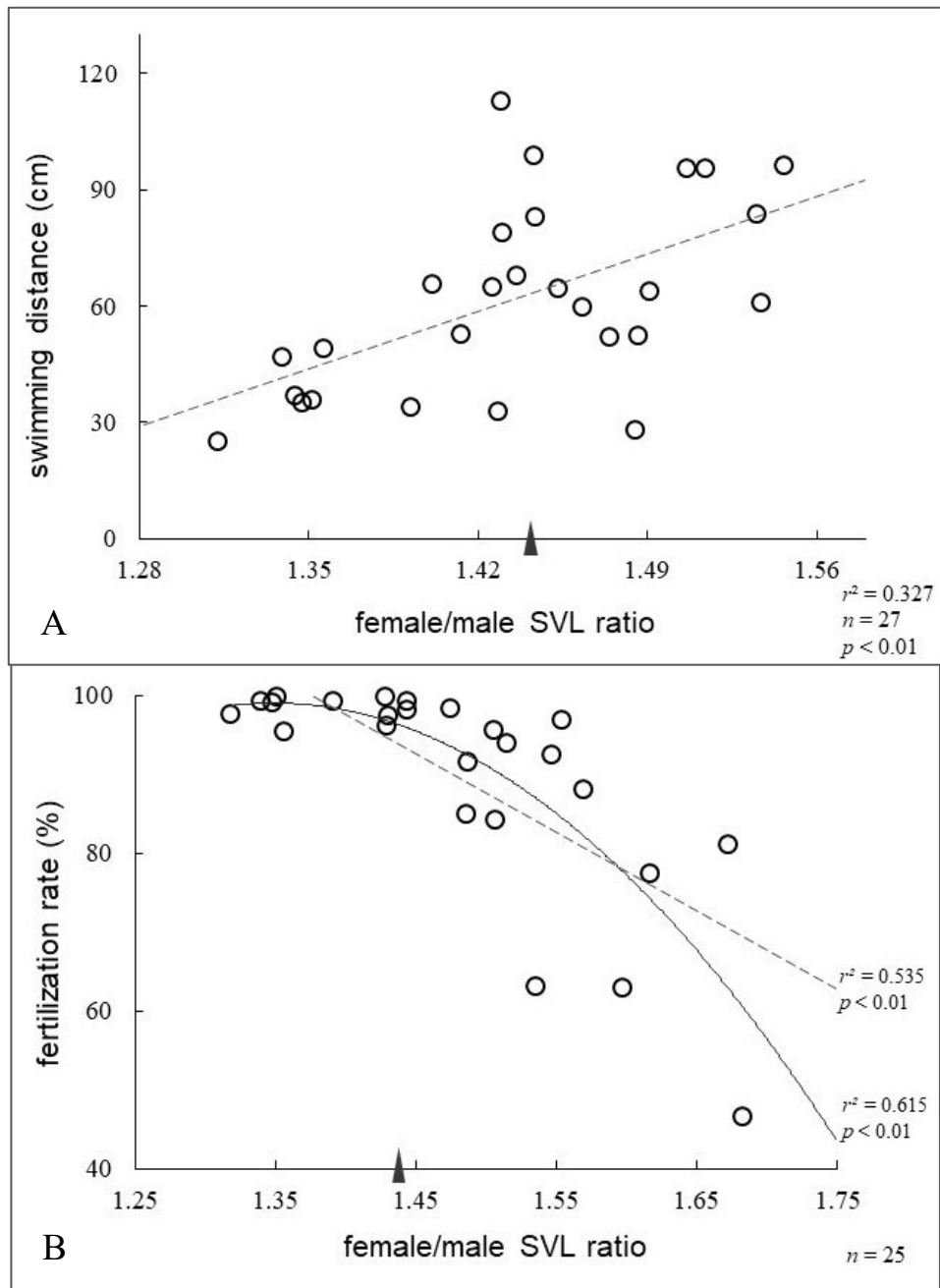


図7. A: カジカガエルの抱接ペア比と遊泳能力の関係. 図内 X 軸上の矢印は野外で得られた 16 抱接ペアの平均抱接ペア比 (1.44) を示す.
 B: 抱接ペア比と卵塊の受精率の関係. 図内 X 軸上の矢印については, A と同様.

総括

本研究では、国内外来種としてのヌマガエルの生態学的特性を理解することを目的に、神奈川県内での分布域、生活史および繁殖行動の 3 つの視点から調査を行った。

神奈川県内における分布調査により、本種は横浜市泉区、同市戸塚区、同市栄区、藤沢市、大和市、茅ヶ崎市、相模原市に分布していることが明らかとなった。この度、直線距離で約 7.7 km に亘る連続的な分布が確認された藤沢市から大和市にかけての地域には境川が、約 2.7 km に亘る分布が確認された藤沢市内の地域には引地川がそれぞれ流れており、これらの河川沿いには連続した広大な水田地帯が広がっていた。この結果は、本種が水田地帯を介して分布を拡大する性質をもつことを示唆していることから、広大な水田地帯をもつ地域が多い神奈川県西部地域では、今後特に本種の移入に注意を払う必要があると考えられた。飛び地的な移入地点も複数確認され、移入が確認された地点間の距離が直線距離で約 16 km にも及んでいる場合があり、間には市街地が広がっていた。本種が自ら市街地内を移動して、遠く離れた水田へ到達するとは考えにくいこと、河川の流域が重ならないことから、意図的な放逐や物資への混入などの人為的要因によってそれぞれの地点へ別々に侵入した可能性が考えられた。

体長データおよび生殖腺の観察から、調査対象個体群は主に変態から 1 年未満の個体で構成されていることが示唆された。本種のメスは 1 回に産み出す卵数が 1000 個以上と多いことに加えて、1 シーズン中に産卵を繰り返し行うことが可能であることが先行研究により知られている。ヌマガエルのもつ性成熟が速い、世代交代が速い、産子数が多いといった性質は、本種が国内外来種として移入先地域で定着や個体群の拡大を成功させている生態的要因の一つであると考えられる。

他種カエル類も含めた体長に関する繁殖行動の調査の結果、ヌマガエルおよ

びニホンアマガエルでは体長においてランダム型配偶の配偶様式を示し、ヤマアカガエルではサイズ依存型配偶が、カジカガエルではサイズ相関型配偶が示された。ランダム型配偶が確認された 2 種ではランダムでない配偶が確認された 2 種と異なり、1 シーズン中に複数回産卵が可能であること、メスが性成熟に要する年数が少ないことから、産卵 1 回あたりのコストが小さい可能性が考えられた。1 回あたりの産卵に要するコストが低い場合、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するのかもしれない。一方で、メスは体長に関してはランダム型の配偶様式を示すが、体長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捨てられない。したがって、今後は、体長以外の様々な形質も加えた解析を行うことで、ヌマガエルが「真のランダム型配偶」を示すのかどうか明らかとなるであろう。

謝辭

本研究に関して建設的なご助言を頂きました一般教養 生物学研究室所属の方々，学位論文主査・副査の皆様に深く感謝申し上げます。カエル類の捕獲調査にご協力いただきました方々にも深く感謝申し上げます。

引用文献

- 有泉高史 (2016) 両生類を用いた発生と再生の実験手技 I. 飼育方法と採卵方法. 玉川大学農学部研究教育紀要 (1): 53–72.
- Bastos, R.P., Haddad, C.F. (1996) Breeding activity of the neotropical treefrog *Hyla elegans* (Anura, Hylidae). *J. Herpetol.* **30**: 355–360.
- Böll, S., 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*. *Anim. Behav.* **45**: 1051–1059.
- Djong, H.T., Matsui, M., Kuramoto, M., Nishioka, M., Sumida, M. (2011) A new species of the *Fejervarya limnocharis* complex from Japan (Anura, Dicroglossidae). *Zool. Sci.* **28(12)**: 922–929.
- Doi, T. (2014) Field observations of predatory behavior by juvenile rice frogs (*Fejervarya kawamurai*) on Japanese tree frogs (*Hyla japonica*). *Curr. Herpetol.* **33(2)**: 129–134.
- Elmberg, J. (1991) Factors affecting male yearly mating success in the common frog, *Rana temporaria*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **28**: 125–131.
- Fukuyama, K. (1989) Sexual size dimorphism in a Japanese stream-breeding frog, *Buergeria buergeri* (Rhacophoridae, Amphibia). In: Current Herpetology in East Asia, p. 306–313. Matsui, M., Hikida, T., Goris, R.C. Eds., Herpetological Society of Japan Press, Kyoto, Japan.
- 福山欣司・後藤康人・植田健仁・戸金 大 (2010) 東京都でのヌマガエルの生息の確認. 爬虫両棲類学会報 **2010(2)**: 132–134.
- Fukuyama, K., Kusano, T., Nakane, M. (1988) A radio-tracking study of the behaviour of females of the frog *Buergeria buergeri* (Rhacophoridae, Amphibia) in a breeding

- stream in Japan. *Jpn. J. Herpetol.* **12**: 102–107.
- Green, D.M. (2019) Rarity of size-assortative mating in animals: assessing the evidence with anuran amphibians. *Am. Nat.* **193**: 279–295.
- 林 光武・木村有紀 (2013) 栃木県におけるヌマガエルの分布拡大. 爬虫両棲類学会報 **2013(1)**: 33.
- Heard, G.W., Scroggie, M.P., Malone, B.S. (2012) The life history and decline of the threatened Australian frog, *Litoria raniformis*. *Austral. Ecol.* **37(2)**: 276–284.
- 日高敏隆 (1996) 日本動物大百科 5. 両生類・爬虫類・軟骨魚類. 189 pp. 平凡社, 東京.
- Howard, R.D. (1978) The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. *Ecology* **59(4)**: 789–798.
- Howard, R.D., Kluge, A.G. (1985) Proximate mechanisms of sexual selection in wood frogs. *Evolution* **39**: 260–277.
- 池田 透 (2006) アライグマ対策の課題. 哺乳類科学 **46(1)**: 95–97.
- 神奈川県, online. 神奈川県立生命の星地球博物館, 2006. 神奈川県レッドデータブック 1995 年改訂版 . <https://nh.kanagawa-museum.jp/research/archives/reddata2006/ryosei.html> (accessed on 2023-October-20).
- 川添敏弘・大澤 力 (2008) 幼児期環境教育の実践的取り組みに関するアンケート調査報告: 「飼育」部分についての結果報告. 東京家政大学研究紀要 1 人文社会科学 (48): 59–66.
- 菊池久雄・松本充夫 (2009) 埼玉県におけるヌマガエルの分布. 埼玉県立自然の博物館研究報告 **2009(3)**: 55–62.
- 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., Thammachoti, P. (2022) Does size matter?—Reproductive success in *Duttaphrynus melanostictus* as a function of body size. *Trop. Nat. Hist.* **22**: 30–37.

Kusano, T., Fukuyama, K., Miyashita, N. (1995) Body size and age determination by skeletochronology of the brown frog *Rana tagoi tagoi* in southwestern Kanto. *Jpn. J. Herpetol.* **16**: 29–34.

Licht, L.E. (1976) Sexual selection in toads (*Bufo ameucanus*). *Can. J. Zool.* **54**: 1277–1284.

Lüddecke, H., Gutiérrez, G. (2002) Mating pattern and hatching success in a population of the Andean frog *Hyla labialis*. *Amphibia-Reptilia* **23**: 281–292.

Marunouchi, J., Kusano, T., Ueda, H. (2002) Fluctuation in abundance and age structure of a breeding population of the Japanese brown frog, *Rana japonica* Günther (Amphibia, Anura). *Zool. Sci.* **19**: 343–350.

Matsui, M. (2012) Chapter 3. Variation and speciation. 3. 1. Species. (2) intraspecific polymorphism A. Intrapopulation variation. Sexual dimorphism. In: Natural History of the Amphibia, p. 186–188. Matsui, M., Ed., University of Tokyo Press, Tokyo, Japan. (in Japanese)

松井正文・前田憲男 (2018) 日本産カエル大鑑. 272 pp. 文一総合出版, 東京.

Matsuo, R., Ochiai, K. (2009) Dietary overlap among two introduced and one native sympatric carnivore species, the raccoon, the masked palm civet, and the raccoon dog, in Chiba Prefecture, Japan. *Mamm. Stud.* **34(4)**: 187–194.

三谷奈保・戸田光彦・荻野伊万里 (2009) 対馬におけるヌマガエルの分布拡大および在来カエル類との関係. 長崎県生物学会誌 **(66)**: 17–22.

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(2)**: 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.
- 小賀野大一・吉野英雄・長谷川雅美 (2019) 房総半島における国内外来種ヌマガエル *Fejervarya kawamurai* の分布：発見後 20 年間の変化. 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~, p. 46–59. 日本両生類研究会 20 周年記念誌編集委員会(編), 市民科学出版, 石川.
- 尾形光昭 (2019) 横浜市の水田域におけるカエルの分布状況. 爬虫両棲類学会報 **2019(2)**: 152–155.
- 大澤啓志 (1998) 横浜市金井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.
- 大嶋保夫 (2003) 神奈川県における水田農業の現状と課題. 日本作物学会関東支部会報 **18**: 6–9.
- Robertson, J.G., 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.
- Sagor, E.S., Ouellet, M., Barten, E., Green, D.M. (1998) Skeletochronology and geographic variation in age structure in the wood frog, *Rana sylvatica*. *J. Herpetol.* **32**: 469–474.
- 芹沢孝子 (1983) トノサマガエル-ダルマガエル複合群の繁殖様式 I. 愛知県立田および佐屋における成長と産卵. 爬虫両棲類学雑誌 **10(1)**: 7–19.
- 芹沢孝子・芹沢俊介 (1990) トノサマガエル-ダルマガエル複合群の繁殖様式 III. トウキョウダルマガエルの性成熟と産卵. 爬虫両棲類学雑誌 **13(3)**: 70–79.
- 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(3)**: 95–101.
- Sullivan, B.K. (1983) Sexual selection in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*). II. Female choice. *Anim. Behav.* **31**: 1011–1017.
- Summers, K., Symula, R., Clough, M., Cronin, T. (1999) Visual mate choice in poison frogs. *Proc. Royal Soc. B: Biol. Sci.* **266(1434)**: 2141–2145.
- 鈴木真・黒澤努 (2005) 米国獣医学会安楽死に関する研究会報告 2000 (VI). 日本獣医師会雑誌 **58(10)**: 649–651.
- Székely, D., Székely, P., Denoël, M., Cogălniceanu, D. (2018) Random size-assortative mating despite size-dependent fecundity in a Neotropical amphibian with explosive reproduction. *Ethology* **124**: 218–226.
- 高橋慶伍・竹内寛彦 (2021) 神奈川県大和市における国内外来種ヌマガエル *Fejervarya kawamurai* の初記録. 神奈川自然誌資料 **(42)**: 155–158.
- 高橋慶伍・竹内寛彦 (2022) 神奈川県鎌倉市で確認された国内外来種ヌマガエル. 生物資源科学 **31**: 19–22.
- 竹本淳史・伊藤寿茂 (2023) 相模川流域における国内外来種ヌマガエル *Fejervarya kawamurai* の初記録. 伊豆沼・内沼研究報告 **17**: 57–62.
- Takeuchi, H., Hojo, T., Kajino, M., Tosano, N. (2019) Feeding Habits of the Japanese Rice Frog, *Fejervarya kawamurai*, as an Invasive Species. *Curr. Herpetol.* **38(2)**: 187–189.
- 戸田光彦・吉田剛司 (2005) 爬虫類・両生類における外来種問題. 爬虫両棲類学会報 **2005(2)**: 139–149.
- 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.

- Utsunomiya, Y., Utsunomiya, T., Katsuren, S. (1979) Some ecological observations of *Rana ishikawae*, a rare frog endemic to the Ryukyu Islands. *P. J. A. Ser. B* **55**: 233–237.
- 鷺谷いづみ (2003) 外来種ハンドブック. 390 pp. 地人書館, 東京.
- 渡部恵司・中島直久・小出水規行 (2021) 水田域の圃場整備におけるカエル類の生息場の保全. 応用生態工学 **24(1)**: 95–110.
- Webb, J.K., Brook, B.W., Shine, R. (2002) What makes a species vulnerable to extinction? Comparative life-history traits of two sympatric snakes. *Ecol. Res.* **17**: 59–67.
- Wells, K.D. (1977) The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.* **25**: 666–693.
- Wilbur, H.M., Rubenstein, D.I., Fairchild, L. (1978) Sexual selection in toads: the roles of female choice and male body size. *Evolution* **32**: 264–270.