

沖縄島における外来種シロアゴガエルの複雄配偶について

田中 聡*・千木良芳範*

Multi-male mating of the introduced frog *Polypedates leucomystax* in Okinawajima Island, Southern Japan

Satoshi TANAKA*, Yoshinori CHIGIRA *

はじめに

無尾両生類は繁殖行動が多様な上、大部分の種が体外受精をおこなうため雄親を特定しやすいことから、配偶行動の進化の研究がさかんにおこなわれてきた (e.g. Wells, 2010)。ほとんどの種は一雌に対して一雄が背面から抱接し、雌の産卵と同時に射精し、卵を授精させる。しかしいくつかの種では、一雌に対して複数の雄が配偶に加わる複雄配偶(同時一妻多夫制)をおこなうことが知られている (e.g. Coe, 1967; Pyburn, 1970; Feng & Narins, 1991; Fukuyama, 1991; Jennions *et al.*, 1992; Roberts, 1994; 下山, 2000; Kasuya *et al.*, 1996; Kaminsky, 1997; Roberts *et al.*, 1999)。複雄配偶は5つの科 (ヒキガエル科Bufonidae・カメガエル科Myobatrachidae・ユビナガガエル科Leptodactylidae・アオガエル科Rhacophoridae・アマガエル科Hylidae) で独立に進化していることから、適応的な行動と考えられる。

シロアゴガエル *Polypedates leucomystax* は東南アジアに広く分布し、おもに攪乱されたような場所に生息している (e.g. Inger & Stuebing, 1997; Frost, 2011)。日本国内では1964年に沖縄県嘉手納町で発見されて以来分布を拡大し、今では沖縄島の低地のほぼ全域に、さらに沖縄島の周辺離島や宮古島・石垣島などにも定着している (太田, 2002; 前之園・戸田, 2007)。沖縄島中部では、5月初旬から11月初旬まで泡巣がみられる (田中, 個人観察)。開けた林や耕作地等にある池、湿地などから林道の轍にできた水たまり、放置されて水の貯まったタライなど、さまざまな水場を産卵場所として利用しているため、

石灰岩地帯の林、耕作地、小規模でも緑地の残る市街地など、生息場所はきわめて広い。

シロアゴガエルの複雄配偶については原産地で若干の報告があるが (Feng & Narins, 1991; Sheridan, 2008)、日本国内での事例は知られていない。そこで本稿では沖縄島において確認された複雄配偶について報告する。

なお、本研究の一部は科学研究費補助金 (奨励研究) (対象者: 田中聡、課題研究番号: 18916024) の補助により実施した。

観 察

【観察1】

観察者: 田中 聡

観察日時: 2007年8月14日 23時45分~23時52分

場所: 沖縄県中頭郡西原町の住宅地の庭にある不定形の池 (長径4.5m、短径2.5m) で、大きな石で囲むように造られている。水底には腐植や落葉が堆積している。まわりにはリュウキュウマツなどの樹木やオオタニワタリ・クワズイモなどの草本植物が植栽されている。田中はこの場所で、2007年以来、シロアゴガエルの標識再捕獲調査を実施している。

天気 (温湿度): 曇り (27.3°C・84%)

状況:

23:45 池を囲む石の側面で産卵中の1雌2雄を発見した。抱接している雄 (雄A) の左後方に、別の雄 (雄B) がつかまっていた (図1a)。この時点で、泡巣はほぼ完成しているようにみえた。泡巣

* 沖縄県立博物館・美術館 〒900-0006 沖縄県那覇市おもろまち3-1-1

Okinawa Prefectural Museum and Art Museum, 3-1-1, Omoromachi, Naha, Okinawa 900-0006, Japan.

の下端は水に浸っていた。一部、卵が泡巣の外に出ているのが見えた。右下の石のくぼみの水面に別の雄（雄C）が隠れていた。この後、観察者から逃れるように水中に潜った。

- 23:47 水中にもぐった雄Cが頭を水面に現した(図1b)。
- 23:48 雄Cが泡巣の右側の岩に上った(図1c)。
- 23:50 雄Cが雌の左側に移動した(図1d)。
- 23:51 雄Cは、後ろ向きで泡巣のほうに移動し、体

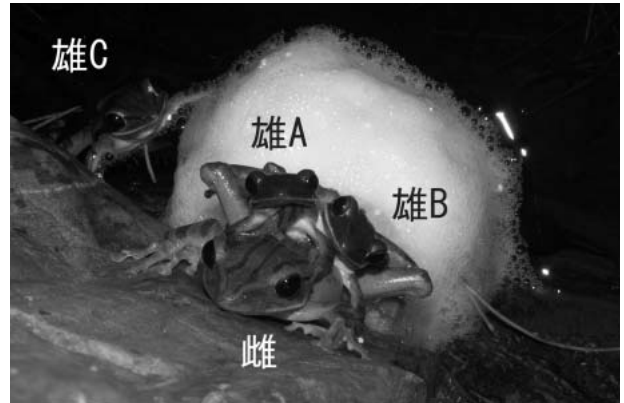
の後半を泡巣の中に入れた(図1e)。

23:52 雄Aが雌から離れ、上へ移動した(図1f)。

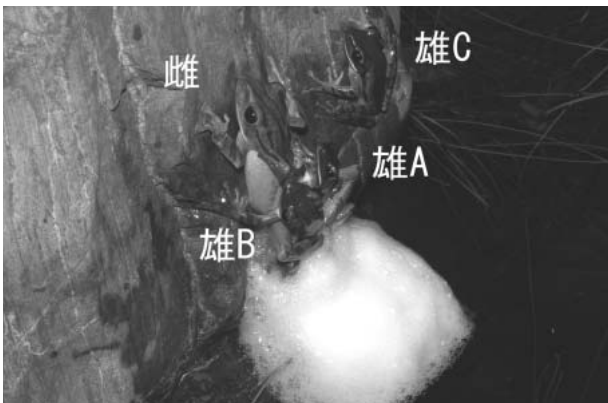
産卵が終了したように見えたので、個体を捕獲しようとしたが、抱接していた雄Aには逃げられた。捕獲個体の計測値は、雌(頭胴長:73mm、体重:19.8g)、雄B(57mm、7.2g)、雄C(52mm、5.5g)で、翌朝泡巣を採取し計測したところ、7.5×6.5cmであった。



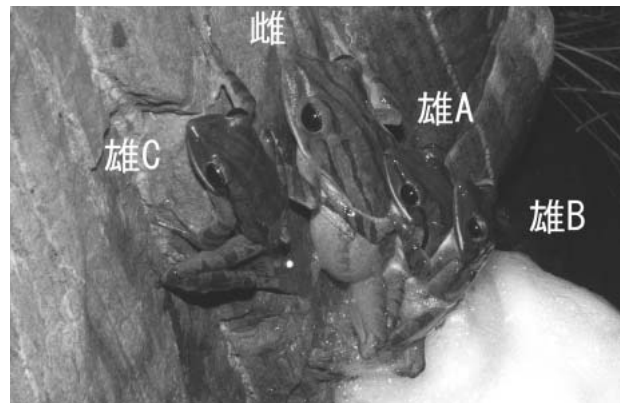
a



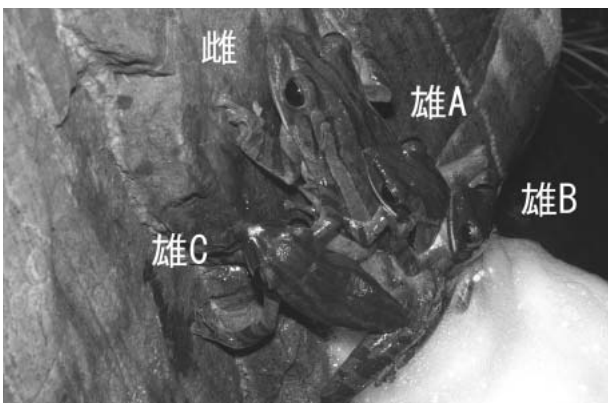
b



c



d



e



f

図1 シロアゴガエルの複雄配偶の一観察例(2007年8月4日23時45分~23時52分;西原町)

【観察 2】

観察者：田中 聡

観察日時：2007年 9 月22日 10時15分～10時22分

場所：【観察 1】と同じ

天気（温湿度）：曇り（28.8℃・80%）

状況：

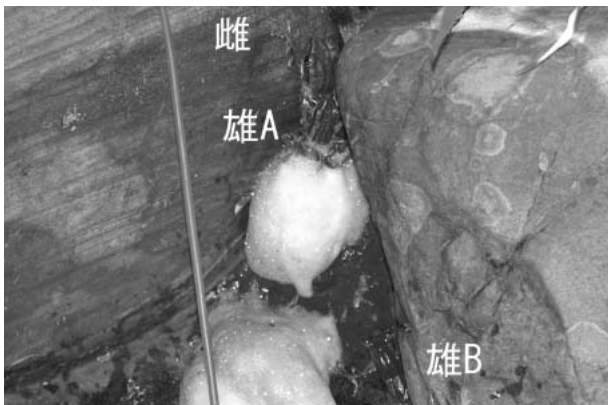
10:15 池を囲む岩側面で産卵中の個体を発見。一見、1雄（雄A）1雌のように見える。下方には別の雄（雄B）が静止していた（図2a）。その後、雄Bは左方向へ移動したが、これは観察者が近づいたためかもしれない。

10:17 雄Aが少し左方に位置をずらすと、さらに雌

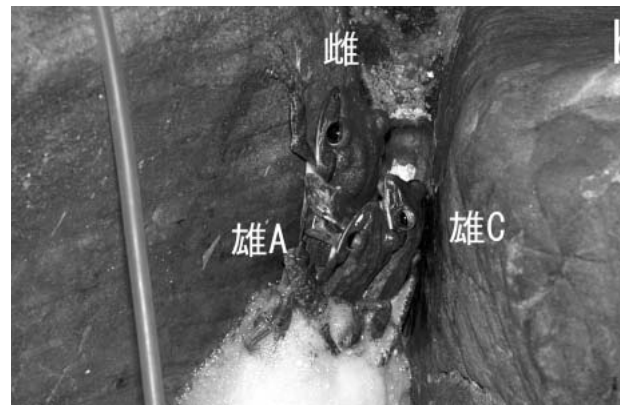
に密着するように、その雄Aの右側に別の雄（雄C）がいるのが確認できた。重なり具合から、最初に抱接したのはこの雄Cであることがうかがえるが（図2b）、どちらの雄も雌に抱接しているようにみえた。

10:19 雄Aが雌から離れ、池内へ移動した（図2c）。

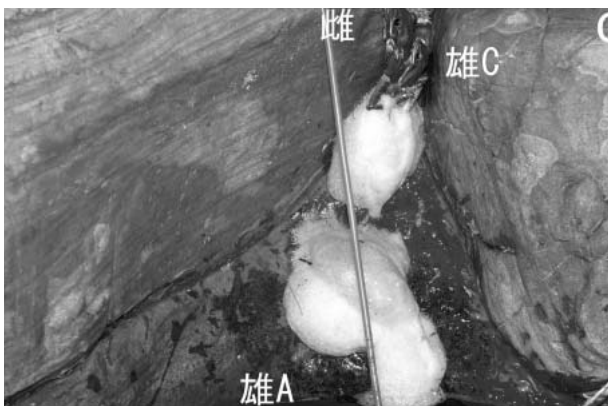
10:22 雄C・雌ともに泡巣から離れ、上方へ移動した（図2d）。捕獲を試みるが、雌には逃げられた。雄Cを捕獲したところ、【観察 1】の複雄配偶に参加していた雄Bと同一個体で、頭胴長57.5mm、体重7.6gであった。



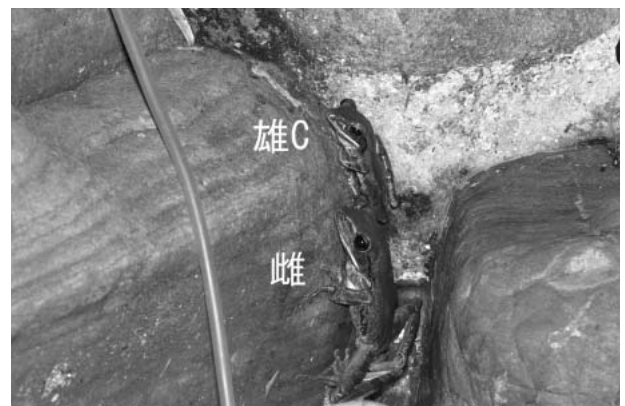
a



b



c



d

図 2 シロアゴガエルの複雄配偶の一観察例（2007年 9 月22日10時15分～10時22分；西原町）

【観察 3】

観察者：千木良芳範

観察日時：2010年7月21日 22時30分

場所：沖縄県国頭郡恩納村仲泊（北緯26° 26′ 21″、東経127° 48′ 18″）

仲泊集落の西側後方にある細長い耕作地におかれた直径1.5mほどの鉄製の水タンクで、後方に雑木林がある。このタンクはシロアゴガエルが産卵によく利用している。

天気（温湿度）：晴れ（27.4℃・84%）

状況：この日も10個体ほどのシロアゴガエルがタンクの周囲に見られ、3つの泡巣がタンクの内側に付着しているのを確認した。ライトを照らしたところ、タンクに突っこまれた枯木とタンクの縁に、それぞれ1組と3組の抱接ペアが確認された。枯木のものはよく見ると雌に3個体の雄がつかまっていた。そのうち1個体は雌に抱接しており（雄A）、他の2個体は観察者の動きに反応し、すぐに雌から離れた。1個体（雄B）は枯木の下方に移動したが（図3）、もう1個体は見失ってしまった。

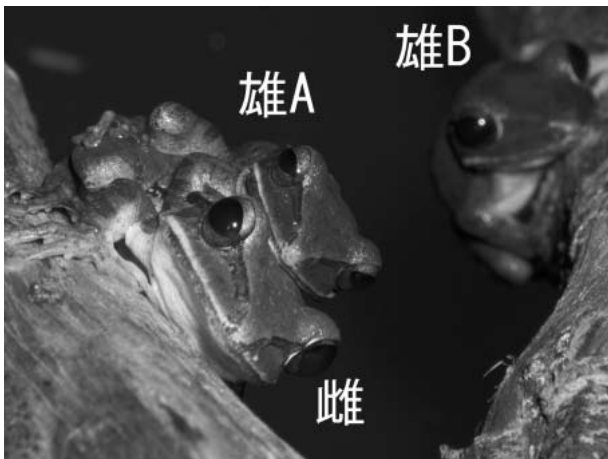


図3 シロアゴガエルの複雄配偶から1雄（雄B）が離れた直後の状況（2010年7月21日22時30分；恩納村）

【観察 4】

観察者：千木良芳範

観察日時：2010年7月26日 22時03分

場所：沖縄県国頭郡恩納村山田（北緯26° 25′ 19″、東経127° 47′ 08″）

天気（温湿度）：曇り（25.1℃・90%）。この日は、

19時50分頃の突然の豪雨によって、山道に川のようになり雨が流れた。20時20分頃に雨は止み、21時20分頃には山道も通常の状態に戻った。

状況：水たまりの周囲の草むらでは鳴いているシロアゴガエルも多く、そのうち数個体を確認した。水たまりの山手側のコシダに4個、反対の谷間側の水際に2個の泡巣を確認した。コシダに付着した泡巣のうちの1個は、泡巣の外側がまだ十分に乾燥しておらず、産卵直後と思われた。山手側に2組の抱接ペアを確認し、さらにそのうちの1組の下側の茂みで雌に2個体の雄がつかまっているのを確認した。観察者による攪乱のためか、雄はすぐに雌から離れた。

考 察

シロアゴガエルの複雄配偶行動については、マレーシア（Feng & Narins, 1991）やタイ（Sheridan, 2008）ですでに確認されている。しかしながら、Sheridan（2008）には複雄配偶が見られるという記述があるだけで、最初にシロアゴガエルの複雄配偶を発見し、一連の行動を記載したFeng & Narins（1991）も一例を報告しているにすぎない。そのためシロアゴガエルにおいて、複雄配偶がどの程度普遍的にみられるのかということは十分にわかっていない。しかし、近年定着した個体群においても今回3カ所で合計4例の複雄配偶が観察されたことは、沖縄島においてシロアゴガエルの複雄配偶が広範におこなわれていることを示唆している。西原町の観察場所では、2007年の繁殖期を通して確認した26例の抱接のうち（田中、未発表データ）、複雄配偶は今回報告する2例だけで、配偶のうちの8%に満たなかった。しかし、抱接ペアの大部分は泡巣を形成していなかった目撃時点で捕獲したため、雄が配偶バウトの後半からもそれに参加することがあることをふまえると、産卵が終了するまで観察していたなら複雄配偶の頻度はもっと高くなったかもしれない。そのことを考慮しても、8%という数値は、モリアオガエル *Rhacophorus arboreus* の81.4%（Toda, 1989 in Kusano *et al.*, 1991）、*Chiromantis xerampelina* の92.3%（Jennions & Passmore, 1993）、シュレーゲルアオガエル *Rhacophorus schlegelii* の44.4%（Fukuyama, 1991）、*Crinia georgiana* の44%（Roberts *et al.*, 1999）という

高い頻度にくらべるとずっと低い。

複雄配偶に参加する雄の個体数は種によりさまざまである。多いもので10個体を越えることもあるモリアオガエル(Toda, 1989 in Kusano *et al.*, 1991) や *Chiromantis xerampelina* (Byrne & Whiting, 2008)、8個体の記録のある *Crinia georgiana* (Roberts *et al.*, 1999)、*Leptodactylus chaquensis* (Prado & Haddad, 2003) などが知られている。シロアゴガエルでは観察事例は少ないが、多いものでも3個体にすぎない(Feng & Narins, 1999; 本研究)。シロアゴガエルと同程度の雄個体数が報告されているシュレーゲルアオガエルでは、複雄配偶に参加する雄個体数は平均1.9個体で、最大4個体であった(Fukuyama, 1991)。Kusano *et al.* (1991)は、シュレーゲルアオガエルの産卵場所は止水の土手の穴の中という限られた空間で、新たな雄によって発見されにくい場所であり、そういった条件が複雄配偶に参加する雄個体数を制限しているのではないかと指摘している。シロアゴガエルでは、複雄配偶が確認されたのは樹上の枝、人工池の石側面などオープンな空間であった(Feng & Narins, 1999; 本研究)。複雄配偶に参加する個体数が多くないのは、シュレーゲルアオガエルとは異なる要因が関与しているのだろう。

複雄配偶という行動が選択されてきた要因は何であろうか。Kusano *et al.* (1991)は、日本産カエル類19種の相対的な精巣サイズ(体重に対する精巣重量の割合)を比較し、複雄配偶の頻度が高く、複雄配偶への雄の参加個体数の多いモリアオガエルがもっとも大きな精巣をもつことを示し、大きな精巣は精子競争を通して進化したことを示唆した。シロアゴガエルの精巣サイズは、複雄配偶が知られているモリアオガエルやシュレーゲルアオガエルにくらべると小さいものの、おおよそ複雄配偶が知られていない種よりも大きく、精子競争が関与している可能性は高い。

このような精巣サイズと複雄配偶との関係は、カメガエル科(Byrne *et al.*, 2002) やユビナガガエル科(Prado & Haddad, 2003)でも認められ、精子競争仮説から予測されるように複雄配偶をおこなう種で大きな精巣をもっていた。さらに、南アフリカの *Chiromantis xerampelina* では、抱接雄の射精をビニール袋で妨げ、授精できないように操作したとこ

ろ、2番目の雄が卵を授精した(Jennions & Passmore, 1993)。また、泡巣を作らないで産卵する *Crinia georgiana* の複雄配偶に参加した3個体のうち、少なくとも背側に抱接した1番目の雄と、腹側から抱接した2番目の雄の2個体が卵に授精したことがアロザイム分析によって明らかにされている(Roberts *et al.*, 1999)。これらの研究は、精子競争が複雄配偶と深く関わっていることを示している。

複雄配偶の雌にとっての直接の利点として、複雄配偶によって卵の受精率を高めるといことが考えられる。一雌一雄で産卵するカエル類では、受精率は90~95%もあるが、*Chiromantis xerampelina* では、単雄配偶の場合、卵の受精率は60%を越えなかったが、複雄配偶では、それに参加する雄個体数が多いほど受精率が高かったことが報告されている(Byrne & Whiting, 2008)。シロアゴガエルについても、調査すべき課題の一つである。

文 献

- Byrne, P. G., J. D. Roberts and L. W. Simmons. 2002. Sperm competition selects for increased testes mass in Australian frogs. *J. Evol. Biol.* 15:347-355.
- Byrne, P. G. and M. J. Whiting. 2008. Simultaneous polyandry increases fertilization success in an African foam-nesting treefrog. *Anim. Behav.* 76:1157-1164.
- Coe, M. J. 1967. Co-operation of three males in nest construction by *Chiromantis rufescens* Gunther (Amphibia: Rhacophoridae). *Nature* 214:112-113.
- Feng, A. S. and P. M. Narins. 1991. Unusual mating behavior of Malaysian treefrogs, *Polyypedates leucomystax*. *Naturwissenschaften* 78: 362-365.
- Frost, Darrel R. 2011. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.5 (31 January, 2011). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/American Museum of Natural History, New York, USA>.
- Fukuyama, K. 1991. Spawning behaviour and male mating tactics of a foam-nesting treefrog,

- Rhacophorus schlegelii*. Anim. Behav. 42:193-199.
- Inger, R. F. and R. B. Stuebing .1997. A field guide to the frogs of Borneo. Natural History Publications, Borneo
- Jennions, M. D., P. R. Y. Backwell and N. I. Passmore. 1992. Breeding behaviour of the African frog, *Chiromantis xerampelina*: multiple spawning and polyandry. Anim. Behav.44:1091-1100.
- Jennions, M. D. and N. I. Passmore. 1993. Sperm competition in frogs: testis size and a 'sterile male' experiment on *Chiromantis xerampelina* (Rhacophoridae). Biol. J. Linn. Soc. 50:211-220.
- Kaminsky, S. K. 1997. *Bufo americanus* (American toad). Reproduction. Herpetol. Rev. 28:84.
- Kasuya, E., M. Hirota and H. Shigehara. 1996. Reproductive behavior of the Japanese treefrog, *Rhacophorus arboreus* (Anura: Rhacophoridae). Res. Pop. Ecol. 38:1-10.
- Kusano, T., M. Toda and K. Fukuyama. 1991. Testes size and breeding systems in Japanese anurans with special reference to large testes in the treefrog, *Rhacophorus arboreus* (Amphibia: Rhacophoridae). Behav. Ecol. Sociobiol. 29: 27-31.
- 前之園唯史・戸田守. 2007. 琉球列島における両生類および陸生爬虫類の分布. Akamata (18):28-46.
- 太田英利. 2002. シロアゴガエル 着実に分布を広げる密航者. 日本生態学会(編)『外来種ハンドブック』地人書館. p. 107.
- Prado, C. P. A. and C. F. B. Haddad. 2003. Testes size in leptodactylid frogs and occurrence of multimale spawning in the genus *Leptodactylus* in Brazil. J. Herpetol. 37:354-362.
- Pyburn, W. F. 1970. Breeding biology of leaf-frogs *Phyllomedusa callidryas* and *Phyllomedusa dacnicolor* in Mexico. Copeia 1970:209-218.
- Roberts, J. D. 1994. Explosive breeding aggregations and parachuting in a neotropical frog, *Agalychnis saltator* (Hylidae). J. Herpetol. 28:193-199.
- Roberts, J. D., R. J. Standish, P. G. Byrne and P. Daugherty. 1999. Synchronous polyandry and multiple paternity in the frog *Crinia georgiana* (Anura: Myobatrachidae). Anim. Behav. 57:72-726.
- Sheridan, J. A. 2008. Ecology and behavior of *Polypedates leucomystax* (Anura: Rhacophoridae) in northeast Thailand. Herpetol. Rev. 39:165-169.
- 下山良平. 2000. モルトレヒトアオガエルの1雌3雄産卵の観察例. 爬虫両棲学会報 2000:2-3
- Wells, K. D. 2010. The Ecology and Behavior of Amphibians. University of Chicago Press.