琉球諸島のカエル類の分布と隔離

倉 本 満*

Distribution and Isolation in the Anurans of the Ryukyu Islands. Mitsuru KURAMOTO*

Recent works on the anurans of the Ryukyu Islands provide much new informations on their taxonomy, distribution, ecology, karyology, and phylogeny. In the present paper the new knowledge is reviewed briefly, a revised distribution table is presented, and some problems on distribution and isolation are discussed. A remarkable discontinuity in anuran fauna is apparent between Okinawa and Yaeyama groups. It seems to reflect the past topography of the Islands. Most species are reproductively isolated from one another by differences in breeding ecologies, differences in body size, or genetic incompatibility, and these isolating factors can be present either singly or in combination.

はじめに

日本産のカエル類のうち、半数以上の種が琉球諸島に生息している。内地と共通の種はヌマガエルとウシガエルのみで、大部分の種は琉球諸島にしか分布していない。その地理的位置からもわかるように、この地域のカエル相はおもに南方系の種からなり、しかも多数の固有種を含んでいるのが特徴である (Inger, 1947, 1950)。これは琉球諸島の島々が古い起源をもち、それぞれの島で地理的に隔離されている間に周辺地域とは異なる独自の方向へ分化をとげた結果にはかならない。

九州から台湾へ連なる弧状列島は南西諸島と呼ばれる。北部から順に大隅諸島 (種子島, 屋

図1 琉球諸島と海底地形。細線は500m, 太線は1,000mの等深線。

* 811-41 福岡県宗像郡宗像町赤間, 福岡教育大学生物学教室
Department of Biology, Fukuoka University of Education, Munakata, Fukuoka, 811-41 Japan.

久島, その他), トカラ諸島(口之島~横当島), 奄美諸島(奄美大島~与論島), 沖縄諸島(沖縄本島, 久米島, その他), 宮古諸島(宮古島, その他), 八重山諸島(石垣島, 西表島, その他)に大別され, この主系列の東に大東諸島, 西に尖閣諸島がある(図1)。宮古諸島と八重山諸島は先島諸島と総称されることもある。通常, 奄美諸島以北を薩南諸島, 沖縄諸島以南を琉球諸島と呼んでいるが, ここでは南西諸島のうち大隅諸島を除く島々, すなわち渡瀬線(トカラ海峡)以南の島々を琉球諸島と呼ぶことにする。

琉球諸島のカエル類については岡田(1930), Inger(1947, 1950)によって形態・分布に関する総説がなされ, 木場(1955, 1956, 1957, 1958)によって分布・生態に関する知見が集積されてきたが, それ以後, 研究はやや停滞気味の感があった。しかし, 最近多くの人々が琉球諸島の両生類に注目し, 新たな知見が次々と公表されて従来の見解を改訂する必要も少なからず生じている。この機会にこれまで多くの人々によって得られた情報を整理し, 研究を今後さらに発展させるための資料に供したい。

新しい知見

まず最初に, 1960年代以降に報告された事項を, 私の未発表データを含めて, 科別に概観してみよう。

ヒキガエル科

宮古島に生息するヒキガエルはミヤコヒキガエル *Bufo bufo miyakonis* またはアジアヒキガエル *B. b. gargarizans* として分類されている。このカエルが大陸から人為的に移入された可能性が高い(Inger, 1947; 中村・上野, 1963)ことを考慮すれば, おそらく後者の名が適切であろう。ただし, ヨーロッパヒキガエル *B. b. bufo* (および *B. b. spinosus*) とアジアヒキガエル(宮古島), ニホンヒキガエル *B. b. japonicus* との雑種は不妊となるから(Matsui, 1976; 松井, 1977; 西岡・上田, 1978), 後2者を前者の亜種とするには問題がある(Matsui, 1976)。

大東諸島にはヘリグロヒキガエル *B. melanostictus* が分布すると考えられてきたが, 松井(1975)によるとこれはオオヒキガエル *B. marinus* の誤認である。私も下謝名から送付された標本でこれを確認した。南北大東島ではアジアヒキガエルも混棲している(池原, 1973; 池原・下謝名, 1975; 松井, 1975)。これらのヒキガエルはいずれも人為的に移入されたものである。

アマガエル科

ハロウエルアマガエル *Hyla hallowellii* は奄美諸島の固有種と考えられてきた(中村・上野, 1963)。私は1975年7月に沖縄本島で本種を採集し, 北部の与那・辺土名の周辺には比較的多く生息していることを確認した。鳴き声は奄美大島のものとほとんど同じである。Van Denburgh(1912), Inger(1947)は本種がニホンアマガエル *H. japonica* より台湾のシナアマガエル *H. chinensis* に類似すると考えた。しかし, 鳴き声の特性はシナアマガエルよりニホンアマガエルによく似ている(Kuramoto, 投稿中)。なお, ニホンアマガエルはヨーロッパアマガエル *H. arborea* の亜種とされることが多いが, 私の手元にある交雑実験の結果からみて, 独立種とするのが適切である。ニホンアマガエル♀×ハロウエルアマガエル♂の雑種は正

常に変態するが(倉本, 1974a), 雑種はおそらく不妊である。本種が沖永良部島に分布する可能性が高いことは中村・上野(1963), 柴田(1964)によって示唆されているが, 確実な報告はまだないようである。

アカガエル科

リュウキュウアカガエル *Rana okinavana* は琉球諸島固有のアカガエルで, 奄美大島, 徳之島, 沖縄本島, 石垣島が生息地とされている(中村・上野, 1963)。琉大農学部の特長リスト(高良, 1972)にも石垣島の記載があるが, 私は八重山諸島で本種を目撃したことはなく, ハラブチガエルの可能性が高いと考えている。卵塊は内地のアカガエル類とは異なり, 小塊状をなす(倉本他, 1971)。鳴き声はむしろアオガエル類に似ており, 他のアカガエル類と明確に区別できる。国内および台湾に分布するアカガエル類と交雑実験を行った結果, 遺伝的にはツシマアカガエル *R. tsushimensis* にもっとも類似していることが判明した(Kuramoto, 1974b, 1979)。この両種は形態的にもきわめて近似しており, 同じ系統に属することはほぼ間違いない。

九州本土, 奄美, 沖縄のヌマガエル *R. limnocharis* 集団間の体部計測値, 比率, 背中線の変異, 核型の比較についてはすでに報告した(Kuramoto, 1968, 1971)。奄美, 沖縄諸島のヌマガエルが完全に背中線を欠くのに対し, 石垣島, 台湾には背中線をもつ個体が多い(Inger, 1947)。私はこれを現地で確認し, 西表島(Kuramoto, 1973)および宮古島のヌマガエルにも背中線をもつ個体のいることを確かめた。当山(1976)は, 宮古諸島で得た106個体のうち55.7%が背中線を欠き, 21.7%には細い背中線, 22.6%には太い背中線があったと報告している。このような点で先島諸島のヌマガエルは沖縄諸島より台湾のものに似ている。しかし, 先島諸島のヌマガエルは沖縄諸島以北および台湾のヌマガエルに比して体が著しく大形である(Kuramoto, 1973; 池原・下謝名, 1975; 当山, 1976)。また, 後者がおもに水辺で生活しているのに対し, 前者は水辺から遠く離れた山道などでよく採集できる。前者の鳴き声はパルスや音節の間隔が長く, 周波数は明らかに低い。これらのことを総合すると, 先島諸島の集団は亜種レベルで区別してもよいように思われる。下謝名(沖縄生物教育研究会, 1976)によれば, 南北大東島に本種が移入され, ふえつつあるという。池原(1973)は1972年の調査でヌマガエルは全く見当たらないと記載しているから, 移入されたとすればそれ以降のことであろう。

ハナサキガエル *R. narina* は奄美大島, 徳之島, 沖縄本島, 石垣島, 西表島, 台湾の渓流域に生息する。宇都宮(1978)は徳之島と沖縄本島の成体, 徳之島と西表島の幼生に差のあることを報告した。私の手元にある標本の計測値からすれば, 八重山諸島と台湾の集団は沖縄以北の集団より相対的に後肢が短く精巣が小さい点で類似している。雄が発する鳴き声は極端な周波数変調を伴う。卵は黒色素を含まず, 比較的強固なゼリー層に包まれて流水中に産卵される(Kuramoto, 1973)。なお, 大津(1974, 1975)はInger(1947)がハナサキガエルのシノニムとしたイイジマガエル *R. ijimae* の名を復活させているが, どの島においてもこのタイプのカエルが2種に分けられるとは考え難い。

中国南部, 台湾に分布するハラブチガエル *R. adenopleura* が西表島に生息していることは, Kuramoto(1973), 大津(1975)によって確認され, 石垣島にも分布することが判明した。その美しい鳴き声は湿地のいたるところでほとんど年中聞かれるが, 繁殖習性は不明である。

大津 (1975) は鳴き声の特徴にちなんでコトヒキガエルと呼ぶことを提唱している。中国名は弹琴蛙である。

イシカワガエル *R. ishikawae* は奄美大島と沖縄本島の渓流域に生息する種である。徳之島からの記載が1例 (木場, 1956) あるが、これは今後確認する必要がある。宇都宮 (1978) が指摘したように奄美大島と沖縄本島とでは斑紋や皮ふ隆起に差がある。鳴き声には顕著な周波数変調がみられる。産卵期と産卵場所は長い間不明であったが、冬期に源流域の伏流水中に産卵することが判明した (Katsuren et al., 1977)。台湾で Ōtsu (1973) が記載したサンリンガエル *R. taiwaniana* は本種に類似しているように思われるが、詳細は今後の比較研究にまたなければならない。

オットンガエル *R. subaspera* は奄美大島に固有の種で、岡田 (1930) に端を発する徳之島の記載は明らかに誤りである。

沖縄本島の固有種ホルストガエル *R. holsti* は前種よりやや小形で幾分スマートである。本種とオットンガエルの形態的類似はすでに Van Denburgh (1912) によって指摘され、彼はこの両種を新属 *Babina* に含めた。両種とも染色体数は $2n=26$ で、核型はきわめてよく似ている (Kuramoto, 1972)。宇都宮 (1978) は産卵習性と幼生形態の類似を指摘している。今後は鳴き声特性の比較および交雑実験を試みる必要がある。

ナミエガエル *R. namiyei* も沖縄本島固有の種である。本種が奄美大島にも分布するという記載は Okada (1927) が最初であり、これが多くの文献に次々に引用された結果、いつのまにか奄美大島が分布域として定着してしまったようにみえる。しかし、それ以後の原論文に奄美大島のナミエガエルについて記したものはないから、奄美大島を分布域から外するのが適切であろう。本種が中国南部、台湾のクールガエル *R. kuhli* と近縁であることは Van Denburgh (1912), Inger (1947) によって主張され、本種をクールガエルのシノニムとする見解もある。両種とも染色体数は $2n=22$ で (Kuramoto, 1972, 未発表データ)、世界のアカガエル科の種で22本の染色体をもつのは現在のところこの2種しか知られていない。また、この両種間の雑種は現在私の研究室ではほぼ正常に発生している。これらの事実は両種がきわめて近縁であることを支持している。雑種の生殖腺を検討しなければ結論は出せないが、生態にはかなり大きな差があるから、私の予想では中村・上野 (1963) のように近縁な独立種とみなすのがおそらく妥当であろう。

ウシガエル *R. catesbeiana* は周知のように北米原産の移入種で、石垣島では多数繁殖している。そのほか、沖縄本島 (高良, 1972; 大津, 1975)、久米島、渡嘉敷島 (池原・下謝名, 1975)、徳之島 (宇都宮, 私信) にもいる。

なお、奄美諸島にサウターガエル *R. sauteri* が分布するという木場 (1956)、Okada (1966) の記載は、おそらくリュウキュウアカガエルの誤認である。

アオガエル科

琉球諸島に分布する狭義のアオガエル類、すなわち背面が一様に緑色のアオガエルは、かなり大きな分類的取り扱いの変更を受けてきた。岡田 (1930) はアオガエル *Rhacophorus viridis* とオーストンアオガエル *Rh. owstoni* の2種を認めた。Inger (1947) はこの2種をシュレーゲルアオガエル *Rh. schlegelii* の亜種とし、奄美諸島に新亜種アマミアオガエル *Rh. s. amamiensis* を認めたが、これらは中村・上野 (1963) によって *Rh. viridis* の亜種、すなわ

ちアマミアオガエル *Rh. v. amamiensis*, オキナワアオガエル *Rh. v. viridis*, ヤエヤマアオガエル *Rh. v. owstoni* とされた。分布域はそれぞれ奄美大島と徳之島, 沖縄本島, 石垣島と西表島である。

一般にアオガエル類のように体色・斑紋に変化の乏しいグループを形態のみに依存して分類するのは困難である。核型分析の結果, シュレーゲルアオガエル, アマミアオガエル, オキナワアオガエル, ヤエヤマアオガエルの間にほとんど差のないことが明らかになった (Kuramoto, 1977b)。しかし鳴き声の分析によれば, 前3者がきわめてよく似た特性を示す (すなわち Inger の分類を支持する) のに対し, ヤエヤマアオガエルの鳴き声は全く異なる特性をもつ (Kuramoto, 1975)。アマミアオガエルとオキナワアオガエルが *Rh. schlegelii* に属するか *Rh. viridis* に属するかは今後検討せねばならぬ問題であるが, 少なくともヤエヤマアオガエルはこれらとは異なる種として *Rh. owstoni* の学名をあてるのが適切である (倉本, 1978)。なお, *owstoni* が台湾に分布するという記述 (岡田, 1930; 陳, 1956) があるが, 台湾でいう “*owstoni*” は琉球諸島のアオガエル類のどれとも明白に異なる鳴き声パターンをもち, これらと違う別の種に属することは疑いない (倉本, 1978)。Liang and Wang (1978) はこのアオガエルをタイピアオガエル *Rh. taipeianus* と命名した。

平嶺 (1979) は徳之島のアオガエルに葉上で産卵するものがあると報じ, 今までアマミアオガエルと呼ばれていたもののなかに産卵様式の異なる2型が存在する可能性を示唆した。私も奄美大島で同様の観察をしたことがあるが, 私見ではこれらの島に2種のアオガエルがいるとは思われない。原則として水辺の地上や草の間に産卵するが, 葉上で産卵することもあるということであろう。オキナワアオガエルについても同様である (宇都宮, 私信)。

沖縄本島にシロアゴガエル *Rh. leucomystax* が生息することは, Kuramoto (1965), 大津 (1975), 宇都宮 (1977) によって報告されている。このカエルはおそらく米軍の資材とともに南方から入ってきたもので, その後急速に分布を広げてきた。Okada (1966) は奄美大島を分布域に含めているが, これは誤りであろう。鳴き声は台湾のものと大差ない。なお, ムスジシロアゴガエル *Rh. l. sexvirgata* は本種の亜種ではなく, 単なる斑紋型とみなすべきものである (Church, 1963)。宇都宮 (1977) の観察もこれを裏づけている。

日本内地のカジカガエル *Rh. buergeri* と同じ生態的地位を占める種は琉球諸島ではハナサキガエルやイシカワガエルであり, アオガエル科にはない。ニホンカジカガエル *Rh. japonicus* (最近, リュウキュウカジカガエルと呼ぶことが提唱されている) はトカラ諸島以南から台湾にかけて広く分布するが, 水田や水たまりを生活の場としている小形種であり, 核型もカジカガエルと異なる (Kuramoto, 1977b)。琉球諸島と台湾のニホンカジカガエルはやや異なるように見え, 鳴き声にも多少の差が認められる。この点は今後詳細に検討する必要がある。岡田 (1930) は本種の分布域に宮古島を含めているが, 当山 (1976, 私信) によればこれはまだ確認されていない。ついでながら, カジカガエルと生態的に対応する台湾のムクアオガエル *Rh. robustus* とカジカガエルとは核型に差があるのみでなく (Kuramoto, 1977b), 両種間の雑種はどちらを雌とした場合にも発生初期に死滅するから, 遺伝的にかなり分岐していることがわかる。カジカガエルとニホンカジカガエルの雑種もやはり発生初期に死滅する (倉本, 1974a)。

アイフィンガーガエル *Rh. eiffingeri* は樹上性の小形種で, スズメに似た鳴き声を発する

(Kuramoto, 1975)。私は西表島でしか実際に観察していないが, Okada and Matsui (1964) が西表島と石垣島に分布する種として記載した *Rh. iriomotensis* は明らかに本種のシノニムである。岡田 (1930) は沖縄本島と奄美大島のみを分布域として掲げ, 中村・上野 (1963) も奄美大島には疑問を付しながらも沖縄本島を分布域に含めている。いずれにせよ, 沖縄本島と奄美大島に本種が分布するという確証はないようである。核型は他のアマガエル科の種と異なる (Kuramoto, 1977b)。産卵生態は特異で, 樹洞のたまり水に産卵する (Kuramoto, 1973)。

ヒメアマガエル科

ヒメアマガエル *Microhyla ornata* は琉球諸島全域, 台湾, 中国南部に広く分布する。染色体数は $2n=24$ (倉本他, 1974), 鳴き声は島によって多少異なる (Kuramoto, 1977a, 倉本, 1978)。本種の和名からはアマガエルの1種であるかのような印象を受けるが, アマガエルとは全く別系統のものである。中国名にならってヒメガエル (姫蛙) とするのがよいかもしれない。

分 布

岡田 (1930), 木場 (1956, 1962) によって作成された琉球諸島のカエル類分布表は現在の知見に合致しない点があり, Okada (1966) のリストは1930年のものよりむしろ混乱している。表1は以上に述べた私の見解をまとめたものである。大部分の種は私自身が直接採集しているが, 私がまだ得ていない地点については出典を明示しておいた。記号?は過去の文献にはあるが誤りと考えられるものおよび確証のないものを示し, その詳細については前項を参照されたい。

移入種を除く種の数と島の面積の間には有意な相関 ($r=0.830$, $P<0.01$, $df=8$, 大東島を除く) があるが, 高度との相関 ($r=0.867$, 島の最高地点の高度を計算の基礎とした) の方がやや高い値となった。島が広いほど, また高度が高いほど環境が多様となり, 異なる生活様式をとる多くの種が生息可能となるのは当然である。面積の広い島ほど山は高くなる傾向があるが, 宮古島のように比較的広い面積を有しながら高度の低い島もある。そこで面積と高度を同時に表現する数値として [面積 (km^2) $\times$ 高度 (km)] の立方根を計算し, この値と種数との相関を調べてみると $r=0.938$ というきわめて高い相関係数が得られた (図2)。この値によって表1の島々は3つのグループに判然と分けることができ, 第1の沖縄本島と奄美大島にはそれぞれ10種と9種, 第2の徳之島, 石垣島, 西表島には7種, 他の小さな島々には4~2種のカエルが生息している。

もし琉球諸島の種が台湾から侵入したものばかりであるとすれば, 台湾からの距離が近いほど種数が多く, 遠いほど少くなるであろう。これは島の生物地理に関する1つの原則であるが, この論は種が侵入するチャンスと絶滅するチャンスとのバランスを基礎としている。もちろん, ここには島の大きさも関係してくる。Inger (1950) が主張するようにカエルが漂流物などによって飛び石伝いに島々へ侵入したとすれば, 上記の関係が近似的に成り立つであろう。しかし実際には, 台湾に近い石垣島と遠い徳之島 (面積, 高度がほぼ同じ) をみてもわかるように, 種数と距離の間には明白な関連がみられないし, 生息している種も同じではない。その理由の1つは琉球諸島のカエルが漂流物などによって機会的に分布を広げたのではなく, 大部分が周辺の大陸と接続していた時期に侵入したものであること, もう1つは北方からの侵入種もあっ

表1 琉球諸島のカエル類の分布 (○: 生息 ●: 移入)

種, 亜種 \ 地域	九州 本土	奄 美 大 島	喜 界 島	徳 之 島	沖 永 良 部 島	与 論 島	沖 縄 本 島	大 東 島	宮 古 島	石 垣 島	西 表 島	与 那 国 島	台 湾
アジアヒキガエル							● ^a		●				○
オオヒキガエル							● ^a						
ハロウエルアマガエル		○	○ ^b	○ ^c	?	○ ^d	○						
リュウキュウアカガエル		○		○ ^{c,e}			○			?			
スマガエル	○	○	○	○	○	○ ^c	○	● ^f	○	○	○	○ ^{e,g}	○
ハナサキガエル		○		○			○			○	○		○
ハラブチガエル										○	○		○
イシカワガエル		○		?			○						
オットンガエル		○		?									
ホルストガエル							○						
ナミエガエル		?					○						
ウシガエル	●			● ^h			● ⁱ			●			●
アマミアオガエル		○		○ ^{c,e}									
オキナワアオガエル							○						
ヤエヤマアオガエル										○	○		
シロアゴガエル		?					●						○
ニホンカジカガエル		○	○ ^c	○	○ ^j	○ ^c	○		?	○	○	○ ^g	○
アイフィングーガエル		?					?			○ ^k	○		○
ヒメアマガエル		○	○	○	○	○ ^c	○		○	○	○	○ ^g	○

a : 松井 (1975)

d : 中村・上野 (1963)

g : Okada (1966)

j : 柴田 (1964)

b : Inger (1947)

e : 柴田 (私信)

h : 宇都宮 (私信)

k : Okada & Matsui (1964)

c : 木場 (1956)

f : 下謝名 (沖縄生物教育研究会, 1976)

i : 高良 (1972)

図2 島の大きさと移入種を除く種数との関係。回帰式は $Y = 1.0158X + 1.2229$ 。

たということであろう。

ここで北方というのは九州本土を指すのではない。この海域の地形をみるとわかるように、沖縄諸島以北の島々は浅い東シナ海大陸棚によって中国大陆と、宮古諸島以南の島々はやはり浅い海峡によって台湾を経て中国と連なる（図1）。沖縄諸島と宮古諸島の間の深い海（宮古凹地）は琉球諸島の内弧にそって拡大し、沖縄舟状海盆を形成する（茂木, 1977）。もとより現在の海底地形が過去の地形をそのまま残しているわけではないが、少くともトカラ海峡と同じくらいにこの海底地形を考慮する価値はありそうである。すなわち、沖縄諸島以北は北方へ連なる半島を形成していたと考え、先島諸島は台湾から東へ伸びる半島であったとみなすわけで、例えば湊・井尻（1976）はミンデル氷期にこのような古地形を想定している。ハロウエルアマガエルやリュウキュウアカガエルはこの北方の半島に侵入して分化をとげた北方系の種であろう。また、日本本土、奄美・沖縄諸島のアオガエル類も沖縄舟状海盆の北方を経由して侵入したと考えれば、その鳴き声の類似性およびヤエヤマアオガエルとの相違が理解しやすい。

一方、八重山諸島のみにハラブチガエルやアイフィンガーガエルが分布しているのは、単に台湾に近いということではなく、同じ陸塊であったことの反映である。台湾とフィリピンが距離的に接近しているにもかかわらず、両生類の関係はインドシナマレー半島—東インド諸島—ボルネオという系列の両端にあたるのと同様、沖縄諸島と先島諸島もそこに生息する両生類にとって案外遠い関係にあるように思われる。ここではカエル類のみを問題としているが、イモリ類についても上記の解釈には無理がない。

Inger（1950）の主張する漂流物による分布拡大の可能性は、低地性の小形種については否定できないが、山地性の大形種については考え難い、低地性の種でも例えばヌマガエルが台湾—先島諸島—沖縄・奄美諸島—九州本土と飛び石伝いに分布を広げたとすれば、その都度体の大きさや背中線の頻度に大きな変化が生じたと考えねばならず、説明はかなり苦しいものとなる。中国大陆から1つの系統が台湾—先島諸島へ、他の1つが東シナ海低地經由で奄美・沖縄諸島と九州本土へ侵入したと考える方が、多くの事実をはるかに無理なく説明できる。

私はヌマガエルについて上記の考えをごく単純な形ではぼ10年前に提起したが（Kuramoto, 1968）、当時は琉球諸島のカエル類全体に適用することはできなかった。表1の記号？が○印として通用していたし、アオガエル類はすべて同一種とみなされ、ハラブチガエルの存在も知られていなかった。つまり、宮古凹地の両側のカエル相には実質的な差が認められなかったの

図3 琉球諸島のカエルの分布を示す模式図。台湾と九州本土には同種、近縁種の分布を示した。斜線部は種内の不連続性を表わす。

である。しかし、現段階では八重山諸島と沖縄諸島のカエル相には明瞭な不連続性が認められる(図3)。宮古凹地の両側に共通に分布する種のうち、ヌマガエルとハナサキガエルにはある程度の不連続性がある。ニホンカジカガエルとヒメアママガエルにも何らかの差があるかも知れない。宮古凹地は鳥類の分布境界線(蜂須賀線)として有名である。分布境界線の両側で環境条件に大きな差がない場合は古い時代に生じた地理的障壁(この場合は海峡)と考えるべきであり、1つの動物群に関する地理的障壁は、程度の差こそあれ他の動物群の移動を阻止する障壁でもあっただろう。両生類は鳥類より移動能力が劣っているから、鳥類以上の不連続性であってもおかしくない。

分布の問題は祖先種の渡来の歴史を組み立ててはじめて進化と関連づけることができるが、それには琉球諸島の地史を細かく検討しなければならない。以上に述べたのはあくまでも今までに得られた島のカエル相に関する知見から推定される1つの図式であり、これが妥当であるかどうか、またその時期はいつかといった点は、地史学上のデータで裏づける必要がある。

生殖的隔離

各々の種の遺伝子が交雑によって混合するのを妨げるしくみは、一括して隔離機構と呼ばれ

表2 琉球諸島のカエル類の生態

種・亜種	生息場所	産卵場所	産卵期(月)	卵塊
アジアヒキガエル	低地	止水	10—2	ひも状
オオヒキガエル	低地	止水	?	ひも状
ハロウエルアママガエル	低地	止水	4—5	?
リュウキュウアカガエル	低地～山地	止水	11—2	小塊状
ヌマガエル	低地	止水	4—8	層状
ハナサキガエル	山地	流水	12—3	塊状
ハラブチガエル	低地～山地	止水	10—2	塊状?
イシカワガエル	山地	伏流水	12—4	塊状
オットンガエル	山地	止水	5—8	塊状
ホルストガエル	山地	止水	5—8	塊状
ナミエガエル	山地	止水	4—6	塊状
ウシガエル	低地	止水	4—6	層状
アマミアオガエル	低地～山地	地上・樹上	2—5	泡状
オキナワオガエル	低地～山地	地上・樹上	12—5	泡状
ヤエヤマオガエル	低地～山地	地上	12—3	泡状
シロアゴガエル	低地	地上・樹上	4—10	泡状
ニホンカジカガエル	低地～山地	止水	3—8	小塊状
アイフィングーガエル	低地～山地	樹洞	10—4	小塊状
ヒメアママガエル	低地	止水	12—7	層状

る。地理的にへだてられているために交雑が阻止される現象を地理的隔離といい、これは種の問題にとっては本質的なものではない。分布の重なる地域で交雑が阻止されたり雑種が異常となる現象を生殖的隔離と呼び、いくつかのカテゴリーに区分できる。

動物では繁殖生態の差が特に重要であり、生息場所、産卵場所、産卵期、産卵習性などに関する生態的な知見が重視される。最近、琉球諸島のカエル類について生態的調査が進展しつつあり（例えば Ikehara and Akamine, 1976; Ikehara and Katsuren, 1976）、隔離に関連した多くのことがわかってきた。表2はこれまでに引用した多くの文献、宇都宮、当山両氏からもたらされた情報、および私自身の観察に基いて作成した琉球諸島のカエル類の生態概要である。

生息場所や産卵場所の異なる種が交雑するチャンスは少い。例えばニホンカジカガエルとアイフィンガーガエルでは、前者が比較的開けた場所で生活し地上の小さな水たまりや水田に産卵するのに対し、後者は森林内の樹上で生活して樹洞のたまり水に産卵する。したがって、この両種は実際に相接して生息しているけれども、種間交雑はほとんど起りえないだろう。

産卵期は島によって異なるから、表2はそのつもりでみていただきたい。一般に南方のカエルほど産卵期が長くなる傾向があり、特に小卵塊をうむ種は年に何回も産卵するらしい。しかし、いずれにせよ産卵期または産卵最盛期がほとんど重複しない種がある。例えばリュウキュウアカガエルとニホンカジカガエルは同じ場所にいるとしても、産卵期が異なるために交雑は起りそうにない。以上のような生息場所、産卵場所、産卵期の差による隔離をここでは一まとめにして生態的隔離と呼ぶことにする。

体の大きさにある程度の差がある種の間では、雌雄の抱接が不可能である。このことは隔離に関する従来の文献ではほとんど問題にされていないけれども、非常に効果的な隔離機構であることは疑いない。特に生息場所と産卵期が重複する種では、この隔離が重要な意味をもつに違いない。ヌマガエルとヒメアマガエルは同じ場所で同時に繁殖するが、成熟個体に関する限り、両種間の抱接はありえない。このような隔離は機械的隔離の1つのタイプとみなすべきものであろうが、ここでは体の大きさによる隔離と呼んでおく。

雑種胚が発生途中で死亡したり、変態しても不妊となる現象は、隔離機構のいわば最後のとりでであり、遺伝的不調和と呼ばれる。生息場所、産卵期、体の大きさなどにほとんど差のない種は、野外で抱接して自然雑種を生じる可能性をもつ。しかし、自然交雑が起ったとしても雑種致死や雑種不妊があれば遺伝的内容の混和は阻止されることになり、種の独自性は維持される。実際にはこのような最終的隔離が野外で機能することはほとんどなく、もっぱら交配そのものを阻止する交配前の隔離がはたらいっているのである。しかし、人工受精によって交配後の隔離を調べるのは容易であるため、すでにいくつかの組み合わせについてデータが得られている（倉本, 1974a, 未発表データ）。また、遺伝的不調和は分布域の重ならない種についても検討できるので、現在の分布状態が変化した場合を想定してもものが言える利点があり、交配後の隔離が完全であれば交配前の隔離が不明のままでも最終結論は明白なのである。

図4は琉球諸島のカエルの間の生態的隔離(E)、大きさによる隔離(B)、遺伝的不調和(G)の存否を現在の知見をもとにして描いたものである。大部分の組み合わせにいろいろのタイプの隔離がはたらいっていることが明らかにみてとれるであろう。もちろん、上にあげたもの

図4 琉球諸島のカエル類における生殖的隔離。斜線右上は分布の重なる組み合わせ、左下は分布の重ならない組み合わせ。E 生態的隔離, B 大きさによる隔離, G 遺伝的不調和, e 鳴き声の差, C 染色体数の差。

が隔離機構のすべてではない。以下に隔離と関連した他の知見を補足しておこう。

雄が発する鳴き声は種によってそれぞれ異なり、同種の雌を誘引する信号としてののはたつきがあるとみなされる。ヒキガエル類、オットンガエル、ホルストガエル、ナミエガエルの鳴き声はまだ録音していないし、島による鳴き声の変異もまだ詳細に分析されていないが、少なくとも録音ずみの種に関する限り、類似した鳴き声はリュウキュウアカガエルとアマミオガエル、オキナワオガエルしかない。鳴き声による雌の誘引実験もまだなされていないが、鳴き声の差が生態的隔離の一部をなすことは間違いないだろう。図4には鳴き声に明白な差のある組み合わせを、E・B・Gの記号のない組み合わせに限り、eの記号で示しておいた。

琉球諸島のカエル全種について染色体数が知られており (Kuramoto, 1972, 1977b; 倉本他, 1974, 未発表データ), ヒキガエル類とナミエガエルが $2n=22$, ハロウエルアマガエルとヒメアマガエルが $2n=24$, その他の種はすべて $2n=26$ である。染色体数の異なる種の間の雑種は、たとえ正常に発生したとしても配偶子形成の過程で減数分裂が異常となり、機能的な配偶子ができないために不妊となるであろう。このような組み合わせでは、交雑実験をしなくても雑種致死か雑種不妊のどちらかになると予測できる。図4ではこのような組み合わせを、E・B・Gのどの記号もない組み合わせに限り、Cの記号で示した。

図4で全く記号が記入されていない組み合わせはアジアヒキガエルとオオヒキガエル、アマミオガエルとオキナワオガエルのみである。Blair(1972)によるとアジアヒキガエルとオオヒキガエルはかなり縁の遠い種群に属すから、遺伝的に不調和であると予想される。私はアジアヒキガエルの鳴き声を聞いたことはないが、もしニホンヒキガエルに類似した鳴き声であれば、オオヒキガエルの鳴き声とはかなり異なる。アマミオガエルとオキナワオガエルには

生態的な差がほとんどないから、両者の間の雑種が妊性をもつことが実証されれば、同種であることが明らかになる。

お わ り に

琉球諸島は日本のガラパゴスである。古い型のカエルは固有化し、周辺地域にみられない独特の種に分化している。ある種は周辺地域に近縁な種をもち、またある種は周辺地域と同じものである。しかし、広い分布をもつ種についても、例えばアイソザイムに関する研究などによって地域ごとの遺伝的変異が明らかにされるであろう。このように琉球諸島には進化過程のいろいろな段階にある種が含まれ、種分化の研究に絶好の材料を提供している。

本稿で記述したのはほんの概観にすぎない。引用した文献のなかには講演要旨も数多く含まれ、詳報の公表がまたれるものが多い。解明しなければならぬ問題はまだまだ多く、多角的な取り組みの必要性が痛感される。多数の島々について多くのデータを集めるのは時間と根気を要する仕事であるが、それだけの努力を払う価値がある魅力的なテーマであるともいえよう。

稿を終るにあたり、多くの情報を提供していただいた柴田保彦、宇都宮妙子、当山昌直の諸氏に深謝する。

引 用 文 献

- Blair, W.F. 1972. Evidence from hybridization. In: Blair, W.F. (ed.) Evolution in the genus *Bufo*. Univ. Texas Press. (Austin), pp. 169-232.
- 陳 兼善. 1956. 台湾脊椎動物誌. 台湾開明書店 (台北).
- Church, G. 1963. The variations of dorsal pattern in *Rhacophorus leucomystax*. Copeia 1963: 400-405.
- 平嶺宏紀. 1979. アマミアオガエルの産卵について. 両生爬虫類研究会誌13: 35-36.
- 池原貞雄. 1973. 大東島の陸産脊椎動物. 大東島天然記念物特別調査報告. 文化庁 (東京). pp. 52-63.
- Ikehara, S. and H. Akamine. 1976. The ecological distribution and seasonal appearance of frogs and a snake, Himehabu (*Trimeresurus okinavensis* Boulenger) along the upper stream of Fuku-River in Okinawa Island. Ecol. Stud. Nat. Cons. Ryukyu Isl. 2: 69-80.
- Ikehara, S. and S. Katsuren. 1976. Preliminary survey on the distribution of frogs along Aha-River in Okinawa Island. Ibid. 2: 81-88.
- 池原貞雄・下謝名松栄. 1975. 沖縄の陸の動物. 風土記社 (那覇).
- Inger, R.F. 1947. Preliminary survey of the amphibians of the Riukiu Islands. Fieldiana: Zool. 32: 295-352.
- Inger, R.F. 1950. Distribution and speciation of the amphibians of the Riu Kiu Islands. Am. Nat. 84: 95-115.
- Katsuren, S., S. Tanaka and S. Ikehara. 1977. A brief observation on the breeding site and eggs of a frog, *Rana ishikawae* (Stejneger), in Okinawa Island. Ecol. Stud. Nat. Cons. Ryukyu Isl. 3: 49-54.
- 木場一夫. 1955. 奄美大島の爬虫類及び両棲類. 熊大教育学部紀要 3: 145-162.
- 木場一夫. 1956. 奄美群島の爬虫・両棲相 (I). 同上 4: 148-164.
- 木場一夫. 1957. 沖縄島の爬虫・両棲類について. 同上 5: 191-208.
- 木場一夫. 1958. 奄美群島の爬虫・両棲相 (II). 同上 6: 173-185.
- 木場一夫. 1962. 奄美群島及びトカラ群島産ハブ属に関する研究. 日本学術振興会 (東京).

- Kuramoto, M. 1965. A record of *Rhacophorus leucomystax* from the Ryukyu Islands. Bull. Fukuoka Gakugei Univ. 15: 59-61.
- Kuramoto, M. 1968. Studies on *Rana limnocharis* Boie. II. Geographic variation in external characters. Bull. Fukuoka Univ. Educ. 18: 109-119.
- Kuramoto, M. 1971. Studies on *Rana limnocharis* Boie. IV. Karyotypic differentiation of subspecies. Ibid. 20: 105-111.
- Kuramoto, M. 1972. Karyotypes of the six species of frogs (genus *Rana*) endemic to the Ryukyu Islands. Caryologia 25: 547-559.
- Kuramoto, M. 1973. The amphibians of Iriomote of the Ryukyu Islands: ecological and zoogeographical notes. Bull. Fukuoka Univ. Educ. 22: 139-151.
- 倉本 満. 1974a. カエル類の交雑実験. 爬虫両棲類学雑誌 5: 85-90.
- Kuramoto, M. 1974b. Experimental hybridization between the brown frogs of Taiwan, the Ryukyu Islands and Japan. Copeia 1974: 815-822.
- Kuramoto, M. 1975. Mating calls of Japanese tree frogs (Rhacophoridae). Bull. Fukuoka Univ. Educ. 24: 67-77.
- Kuramoto, M. 1977a. Mating calls of the frog, *Microhyla ornata*, from the Ryukyu Islands. Ibid. 26: 91-93.
- Kuramoto, M. 1977b. A comparative study of karyotypes in the treefrogs (family Rhacophoridae) from Japan and Taiwan. Caryologia 30: 333-342.
- 倉本 満. 1978. 台湾と琉球諸島のカエル類における鳴声の種特異性. 動雑 87: 538.
- Kuramoto, M. 1979. Interspecific hybridization between brown frogs, *Rana okinavana* female and *Rana chensinensis* male. Bull. Fukuoka Univ. Educ. 28: 45-48.
- 倉本 満・角田雅美・斉田美佐子. 1971. アカガエル類における胚の温度耐性. 爬虫両棲類学雑誌 4: 1-4.
- 倉本 満・古谷英三・竹上政夫・矢野啓子. 1974. 日本・台湾のカエル数種の核型. 福教大紀要 23: 67-78.
- Liang, Y.-S. and C.-S. Wang. 1978. A new tree frog, *Rhacophorus taipeianus*, (Anura: Rhacophoridae) from Taiwan (Formosa). Quart. J. Taiwan Mus. 31: 185-202.
- 松井正文. 1975. 南大東島から記録されたオオヒキガエルについて. 爬虫両棲類学雑誌 6: 43-47.
- Matsui, M. 1976. Experimental hybridization between toads from Kyoto and toads from Miyako Is. and France. Ibid. 6: 80-92.
- 松井正文. 1977. ヒキガエルの話. 植物分類, 地理 28: 87-89.
- 湊 正雄・井尻正二. 1976. 日本列島 (第3版). 岩波書店 (東京).
- 茂木昭六. 1977. 日本近海海底地形誌. 東大出版会 (東京).
- 中村健児・上野俊一. 1963. 原色日本両生爬虫類図鑑. 保育社 (大阪).
- 西岡みどり・上田博昭. 1978. 日本, 欧州, 米国産ヒキガエル属の種間および種内雑種. 動雑 87: 537.
- Okada, Y. 1927. A study on the distribution of tailless batrachians of Japan. Annot. Zool. Jap. 11: 137-144.
- 岡田彌一郎. 1930. 日本産蛙総説. 岩波書店 (東京).
- Okada, Y. 1966. Fauna Japonica: Anura (Amphibia). Tokyo Elec. Engineer. Coll. Press (Tokyo).
- Okada, Y. and T. Matsui. 1964. *Rhacophorus iriomotensis* n. sp. A new species of *Rhacophorus* from Iriomote, Ryukyu Island. Acta Herpetol. Jap. 1: 1-2.
- 沖縄生物教育研究会 (編). 1976. 生態写真集沖縄の生物. 新星図書 (那覇).
- Ôtsu, T. 1973. A new species of frog from Taiwan (Formosa). Quart. J. Taiwan Mus. 26: 113-120.

- 大津 高. 1974. 台湾の両生類. 山形大紀要(自然科学) 8: 429-443.
- 大津 高. 1975. 沖縄群島の両生類. 同上 8: 545-553.
- 柴田保彦. 1964. 沖永良部島(奄美群島)の両生は虫類. 関西自然文化研究会研究報告 1: 13-16.
- 高良鉄夫(編). 1972. 風樹館要覧. 琉大農学部.
- 当山昌直. 1976. 宮古群島の両生爬虫類相(I). 爬虫両棲類学雑誌 6: 64-74.
- 宇都宮妙子. 1977. 沖縄源河産のシロアゴガエルについて. 同上 7: 45.
- 宇都宮妙子. 1978. 南西諸島の両生類にみられる島間の変異について. 同上 7: 104.
- Van Denburgh, J. 1912. Concerning certain species of reptiles and amphibians from China, Japan, the Loo Choo Islands, and Formosa. Proc. Calif. Acad. Sci., Ser. 4, 3: 187-257.

(追記) 脱稿後に公表された琉球諸島のカエル類の分類, 分布, 生態に関する文献を追加しておく。

- 環境庁. 1979. 第2回自然環境保全基礎調査. 動物分布調査報告書(両生類・は虫類). 環境庁.
- 勝連盛輝. 1979. 沖縄のカエル. 動物と自然 9(6): 18-21.
- 松井正文. 1979. 日本のヒキガエル. 同上: 13-17.
- 松井孝爾. 1979. 日本産カエルの分類に関する諸問題. 同上: 2-7.
- 千石正一(編). 1979. 原色両生爬虫類. 家の光協会(東京).
- Utsunomiya, Y., T. Utsunomiya, and S. Katsuren. 1979. Some ecological observations of *Rana ishi-kawae*, a rare frog endemic to the Ryukyu Islands. Proc. Japan Acad., Ser. B, 55: 233-237.