

ヒキガエルの生態学的研究

(VI) 雌雄による成長と性成熟の差異

久 居 宣 夫*

Ecological Studies of *Bufo bufo formosus* BOULENGER**

(VI) Differences of Postmetamorphic Growth Rate
and the Sexual Maturity between Sexes
in the Natural Population

Nobuo Hisai*

は じ め に

ヒキガエル (*Bufo bufo formosus* BOULENGER) の繁殖習性は“ガマ合戦”とか“カエル合戦”と呼ばれ昔からよく知られている。この繁殖個体群において雌は雄よりも体が大きく (芹沢・金井, 1970), 出現個体は雄のほうがかなり多いことが観察されている (芹沢・金井, 1970; 久居, 1975; 青柳ほか, 1977; 久居・菅原, 1978)。繁殖個体群に見られる雌雄の体の大きさや性比のちがいはどのようなことに起因して生じるのであろうか。

PEARSON (1955) によれば, *Scaphiopus h. holbrookii* は雄が雌よりも大きくなるというが, ふつう多くのカエル類では雌のほうが大きくなるのが知られている (RANEY & INGRAM, 1941; RYAN, 1953; TURNER, 1960 a; CLARKE, 1974; LICHT, 1975; GITTINS et al., 1980)。そして, *Bufo valliceps* (BLAIR, 1960) や *B. bufo* (MOORE, 1954; DAVIES & HALLIDAY, 1977; GITTINS et al., 1980) でも繁殖個体群においては雌よりも雄のほうが出現個体数が多いと報告されている。

本種の成長や性成熟についてはその一部がすでに報告され (久居, 1975), 変態後約2年間は性別による成長の差はほとんど見られないこと, 雄は2才の春 (変態後約22か月) の繁殖期に一部の個体が出現するが雌ではさらに1年性成熟が遅れることなどが示唆された。しかしながら, 雌雄による成長のパターンについては詳細な検討をするにはいたらなかった。

今回はこれまでに得られた資料から, 性別による成長のパターン, 性成熟, 繁殖出現頻度などについて報告し, 合わせて繁殖個体群における雌雄の大きさや性比のちがいについても考察する。

なお, 調査はヒキガエル生態研究グループ (千羽晋示・菅原十一・矢野亮・久居宣夫, 以上自然教育園, 桜井信夫・文化庁記念物課, 金森正臣・愛知教育大学教育学部) によって実施されたものである。

本報告をまとめるにあたって, 有益な助言をいただいた研究グループの諸氏に深く感謝の意を表する。

* 国立科学博物館附属自然教育園, National Park for Nature Study, National Science Museum

** 本種の学名はこれまで中村・上野 (1963) に従って *Bufo bufo japonicus* SCHLEGEL が用いられてきたが, 本報告から *Bufo bufo formosus* BOULENGER に改める。

1. 調査地および調査方法

調査は1973年以来自然教育園（東京都港区）で実施されている。調査方法は記号放逐法によって標識し、番号によって個体ごとの体重や体長・口幅、捕獲地点などを記録し、これらの資料は個体ごとにカード化され保存されている。

体重は100 g以下の個体は1 g目盛、100 g以上は5 g目盛の棒秤で測定し、1 g単位で記録している。体長は口端から尾骨端まで、口幅は口の最大幅の部分で30cm物差でそれぞれ1 mm単位で測定している。

成長や性成熟、繁殖期の出現頻度の解析にあたっては1973年5月から1980年3月までに調査した資料を使用した。

2. 結 果

(1) 雌雄の成長パターン

表1は個体識別による個々の成長記録から、変態後どのように成長していくか雌雄別に表にまとめて示したものである。本種は例年5月下旬～6月上旬に変態した新生個体が産卵池周辺で見られる。これらの個体の大きさは年によっても異なるが、およそ体重が35～55 mg、体長7～9 mm、口幅2～2.5 mmである。この新生（0才）個体は8月には平均で体重7.4 g（2～14 g）、体長3.8 cm（3.0～4.9 cm）、口幅1.3 cm（1.1～1.7 cm）に成長する。この時期の雌雄間の大きさに差異があるか否かはサンプル数が少ないので明らかではない。0才の9月には雄が体重 15.1 ± 5.0 g、体長 5.5 ± 0.8 cm、口幅 1.8 ± 0.2 cm、一方雌が 13.7 ± 4.1 g、

表 1. 変態後の雌雄の測定値（平均値 ± 標準偏差）の比較と有意性の検定結果

年令	月	測 定 個体数		体 重 (g)		体 長 (cm)		口 幅 (cm)	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
0	9	7	7	15.1 ± 5.0	13.7 ± 4.1	5.5 ± 0.8	4.9 ± 0.6	1.8 ± 0.2	1.7 ± 0.2
	10	50	32	22.8 ± 8.6	26.1 ± 11.4	5.9 ± 0.8	6.1 ± 1.0	2.1 ± 0.3	2.1 ± 0.4
	11	25	10	28.0 ± 9.1	25.3 ± 6.6	6.4 ± 0.9	6.1 ± 0.5	2.2 ± 0.3	2.2 ± 0.2
1	5	43	38	38.5 ± 15.5	34.7 ± 14.0	7.1 ± 0.9	6.8 ± 0.9	2.4 ± 0.3	2.4 ± 0.3
	7	55	59	87.5 ± 29.4	$73.2 \pm 29.1^*$	9.2 ± 1.1	$8.7 \pm 1.2^*$	3.1 ± 0.3	3.0 ± 0.3
	8	27	25	126.4 ± 45.0	106.4 ± 40.3	10.3 ± 1.6	9.8 ± 1.3	3.5 ± 0.5	3.4 ± 0.4
	9	30	39	108.2 ± 38.3	110.7 ± 37.7	10.1 ± 1.3	10.1 ± 1.2	3.4 ± 0.3	3.5 ± 0.4
	10	33	51	116.3 ± 35.2	130.6 ± 31.7	10.2 ± 1.0	$10.7 \pm 1.0^*$	3.5 ± 0.3	$3.8 \pm 0.3^{**}$
2	3	70		126.0 ± 24.1		10.9 ± 1.1		3.5 ± 0.3	
	5	36	39	137.1 ± 35.0	146.5 ± 33.0	11.1 ± 1.0	11.2 ± 1.0	3.6 ± 0.4	3.8 ± 0.4
	6	47	56	145.8 ± 32.3	152.7 ± 30.8	11.3 ± 1.1	11.4 ± 1.1	3.7 ± 0.3	$4.0 \pm 0.3^{**}$
	7	29	32	163.1 ± 42.6	$186.4 \pm 47.3^*$	11.4 ± 1.2	11.6 ± 1.2	3.7 ± 0.3	$4.0 \pm 0.3^{**}$
	10—11	16	22	154.1 ± 22.9	$172.4 \pm 37.8^*$	11.3 ± 1.1	10.9 ± 0.9	3.6 ± 0.2	$4.0 \pm 0.2^{**}$
3	3	66	14	160.1 ± 38.7	$207.0 \pm 53.4^{**}$	11.0 ± 0.9	$11.6 \pm 0.9^*$	3.7 ± 0.3	$4.1 \pm 0.2^{**}$
	6	23	22	162.9 ± 30.1	181.2 ± 44.7	11.1 ± 1.0	11.6 ± 1.2	3.8 ± 0.3	$4.1 \pm 0.4^{**}$
	10—11	5	10	149.4 ± 11.9	$223.1 \pm 40.2^{**}$	11.3 ± 1.1	12.1 ± 1.2	3.5 ± 0.3	$4.2 \pm 0.3^{**}$
4	3	32	12	159.4 ± 32.9	$222.1 \pm 83.2^{**}$	10.9 ± 0.8	11.2 ± 1.1	3.7 ± 0.3	$4.2 \pm 0.4^{**}$

* $0.05 > P > 0.01$

** $P < 0.01$

4.9±0.6cm, 1.7±0.2cm であり, 体重と体長では若干雄のほうが大きい。このように雌雄の大きさを比較すると, 0才の9月から1才の8月までは体重と体長は雄のほうが大きく, この時期に雌よりも雄の成長がはやいことを示している。しかし, これらの測定値には1才の7月の体重 ($t=2.607$, 112 d. f., $.025>P>.01$) と体長 ($t=2.171$, $.05>P>.025$) に有意な差が見られたほかは統計的には有意性はない。その後は雌のほうが成長がはやくなり, 1才の9月の雄と雌の測定値を比較すると, 体重は108.2±38.3gと110.7±37.7g, 体長は10.1±1.3cmと10.1±1.2cm, 口幅は3.4±0.3cmと3.5±0.4cmで雌雄の差はほとんどなくなる。そして, 1才の10月には体重では有意性はない ($t=1.933$, 82 d. f., $.1>P>.05$) が雌のほうが重く, 体長 ($t=2.339$, $.025>P>.01$) と口幅 ($t=3.911$, $P<.001$) で有意性が見られる。特に口幅は1才の10月以後ではほとんど全ての時期できわめて有意な差 ($P<.001$) が見られる。

同様に体重も1才の10月以後は雌のほうが重くなるが, 変態後約2年間(2才の6月まで)は有意な差が見られず, 2才の7月から有意性が生じる。体長も1才の10月以後, 雌は雄よりも大きい傾向が見られる。しかし, 体長は3才春の繁殖個体間で有意な差があったほかには有意性がない。

雄は体重・体長・口幅とも2才の夏まで成長し, その後はきわめてゆっくりとなる。雌も体長と口幅に同様の傾向が見られるが, 体重は3才の秋まで増加し続ける。

4才の3月以後の測定値については, サンプル数が少なく統計的な比較はできなかった。ここでは, 参考資料として5才と6才の繁殖期に出現した個体の体重・体長・口幅の測定値平均と標準偏差を記しておく。

雄; 5才: 168.2±27.4g, 11.1±0.7cm, 3.9±0.2cm (N=11)

6才: 175.7±41.4g, 10.6±0.5cm, 4.0±0.2cm (N=3)

雌; 5才: 194.3±37.9g, 11.4±0.4cm, 4.3±0.1cm (N=3)

6才: 230.0±38.2g, 11.7±0.8cm, 4.3±0.4cm (N=4)

これらの値からは断言できないが, 4才の3月以後の成長はきわめてゆっくりとなる傾向がうかがわれる。

以上のように, 成長のパターンは雌雄で異なり, 雄は1才の夏(変態後約14か月後)まで成長がはやく雌よりも大きくなる傾向がある。一方, 雌は1才の夏過ぎてから雄よりも成長がはやくなり, 1才の10月(変態後約16か月後)以後になると雄よりも大きくなる。また, 体重は雄が2才の夏以後はあまり増加しなくなるのに対して, 雌は3才の秋まで増加するのが認められる。

(2) 性成熟

表1にも示されているように, ふつう雄は2才の春に一部の個体が繁殖出現し, 雌はさらに1年遅れて3才の春から出現する。またこれまでの多くの観察から, 雄は1才の秋に前肢の指に黒褐色の雌抱隆起が見られる。したがって, 雄は1才の

表 2. 初めて繁殖期に出現した年令と相対比率

秋には一部が性成熟し, 雌も一部が2才の秋に性成熟するものと考えられる。

繁殖期に初めて出現する年令を調べると, 雄は2才で出現した個体が41.8%, 3才になって出現した個体が33.5%, 4才は15.5%, 5才以上になって出現した個体は9.2%である(表2)。雌では3才で出現した個体が

年 令	♂		♀	
	個 体 数	%	個 体 数	%
2	81	41.8		
3	65	33.5	15	33.3
4	30	15.5	19	42.2
5	13	6.7	4	8.9
6	3	1.5	6	13.3
7	2	1.0	1	2.3
計	194	100.0	45	100.0

33.3%，4才が42.2%，5才が8.9%，6才以上が15.6%である。以上のように、雄は2～3才、雌は3～4才で最初の繁殖活動に75%の個体が関与する。すなわち、雌雄とも繁殖可能な年令に達してから2年以内に多くの個体が性成熟し、繁殖期に出現する。また雌雄とも5～6才以上になってから繁殖活動が初認された個体がいるが、これは調査中に捕獲されない個体や、調査期間以外の時期に繁殖出現する個体がいるためとも考えられる。

表3は繁殖期に初めて出現した個体の年令別の体の大きさを示し、表4はそれら年令間の測定値に有意性があるか否かを検定し示した表である（これらの値が表1の繁殖個体の値と多少異なるのは、表1が1979年7月までの資料で算出されたのに対して、表3、4が1980年3月の繁殖期の資料を含めて算出されたためである）。

雄の場合、2才で初めて繁殖期に出現した個体と3才になってから出現した個体では、体重（ $t=6.035$ ，132 d. f.， $P<.001$ ）と口幅（ $t=3.963$ ， $P<.001$ ）にきわめて有意な差があるが、体長には有意性がない（ $t=0.284$ ， $P>.50$ ）。同様に、2才と4才以上になって出現した個体の各年令間にも体重と口幅で有意性が見られ、体長には見られない。しかし、3才以上の各年令間では、3才と5才の口幅を除きいずれも有意な差はない（表4）。

雌の場合、サンプル数が少なくて年令間の比較が統計的にできない場合もあるが、各年令間の体の大きさ

表 3. 初めて繁殖期に出現したときの年令別測定値（平均値 ± 標準偏差）

年令	♂				♀			
	個体数	体重（g）	体長(cm)	口幅(cm)	個体数	体重（g）	体長(cm)	口幅(cm)
2	73	124.3±23.8	10.8±0.9	3.5±0.3				
3	61	155.2±35.2	10.9±0.9	3.7±0.3	15	209.8±51.1	11.6±0.9	4.1±0.2
4	22	149.3±26.4	10.7±0.8	3.7±0.3	15	216.3±75.4	11.2±1.0	4.3±0.4
5	11	168.2±27.4	11.1±0.7	3.9±0.2	3	194.3±37.9	11.4±0.4	4.3±0.1
6	3	175.7±41.4	10.6±0.5	4.0±0.2	4	230.0±38.2	11.7±0.8	4.3±0.4

表 4. 繁殖初出現年令間における測定値の t 検定の結果

年令	♂				年令	♀		
	3	4	5	6		4	5	6
2	$t_W=6.035^{**}$ $t_L=0.284$ $t_M=3.963^{**}$	$t_W=4.218^{**}$ $t_L=0.431$ $t_M=3.194^{**}$	$t_W=5.599^{**}$ $t_L=0.752$ $t_M=4.384^{**}$	$t_W=3.573^{**}$ $t_L=0.355$ $t_M=3.272^{**}$	3	$t_W=0.275$ $t_L=1.078$ $t_M=1.349$	$t_W=0.493$ $t_L=0.211$ $t_M=1.298$	$t_W=0.731$ $t_L=0.249$ $t_M=1.289$
3		$t_W=0.715$ $t_L=0.746$ $t_M=0.287$	$t_W=1.089$ $t_L=0.747$ $t_M=2.000^*$	$t_W=0.979$ $t_L=0.540$ $t_M=1.909$	4		$t_W=0.483$ $t_L=0.441$ $t_M=0.090$	$t_W=0.347$ $t_L=0.946$ $t_M=0.144$
4			$t_W=1.918$ $t_L=1.328$ $t_M=1.771$	$t_W=1.533$ $t_L=0.252$ $t_M=1.878$	5			$t_W=1.226$ $t_L=0.473$ $t_M=0.046$
5				$t_W=0.381$ $t_L=1.167$ $t_M=1.091$				

* 0.05>P>0.01 ** P<0.01

t_W ：体重， t_L ：体長， t_M ：口幅

には有意性がないことを示している。

以上の結果から、雄は2才で性成熟する個体と3才以上になってからの個体では体重と口幅に有意な差があり、年令が上のもののほど測定値平均は大きくなる傾向はある。しかし、3才を過ぎてから繁殖出現する個体では年令間に有意性はないといえる。また雌も年令が上になるにつれて大きくなる傾向はあるが、有意な差はない。

3. 考 察

ヒキガエルの繁殖個体群において雌が雄よりも体が大きいことはこれまでも多く観察されている。例えば自然教育園の個体群の場合でも、表5に示すように繁殖集団の雌雄の大きさにはきわめて有意な差がある。このような雌雄の大きさの差異は雄の性成熟が雌よりも1年早く、比較的小さい2才の雄が繁殖期に出現することにも関係しているであろう。しかし、繁殖可能な大きさに成長した雄が全て2才で最初の繁殖期に出現するわけではなく、60%ちかくの個体はさらに成長して3才以上の年令になってから出現する。このことから、繁殖集団の雌雄の大きさの差異は性成熟年令のちがいだけによるものではなからう。

表 5. 繁殖個体群における性比と雌雄の測定値（平均値 ± 標準偏差）

年	測 定 個体数		体 重 (g)		体 長 (cm)		口 幅 (cm)		性 比 (♀:♂)
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
1974	50	17	183.0±36.3	261.6±39.0**	12.1±1.2	12.7±0.9	4.0±0.3	4.4±0.2*	1:2.9
1975	137	36	159.9±43.7	274.2±52.6**	12.1±1.2	14.1±0.9**	3.8±0.4	4.5±0.3**	1:3.8
1976	176	60	177.3±45.4	265.7±78.3**	11.4±1.3	12.5±1.1**	3.7±0.3	4.4±0.4**	1:2.9
1977	178	20	138.6±34.3	208.5±56.4**	10.9±0.9	11.8±1.2**	3.6±0.3	4.3±0.3**	1:8.9
1978	223	52	142.0±30.8	196.5±38.8**	10.4±0.8	11.1±0.9**	3.7±0.3	4.1±0.3**	1:4.3
1979	57	29	139.0±34.9	232.6±39.4**	10.3±0.8	11.2±0.7**	3.6±0.2	4.3±0.3**	1:2.4***
1980	153	62	168.0±34.3	233.7±38.3**	10.7±0.8	11.2±0.7**	3.8±0.3	4.3±0.3**	1:2.5

* 0.05>P>0.01

** P<0.01

*** 測定個体以外の資料も含めて算出した

本種の成長過程の解析は、雌雄によって成長パターンが異なっていることを示している。すなわち、雄は1才の夏までの成長がはやくこの期間は雌よりも大きい。そして、1才の8月には翌春（2才）の繁殖期に出現する個体とほぼ同じ大きさにまで成長する。一方雌は、1才の夏ごろから雄よりも成長がはやくなり、1才の10月以後は雌のほうが大きくなる。そして、一部の雌が繁殖を始める3才の春には多くの個体が同令の雄よりも大きくなる。また、雄の体重増加は2才の夏からきわめてゆっくりとなるのに対し、雌は3才の秋まで増加し続け、体重の差異が著しくなる。これらの結果から、繁殖集団で見られる雌雄の大きさの差異は、成長パターンのちがいによって雌のほうが大きくなることが大きな要因として考えられる。

本種と同様に雌のほうが大きく成長するヒキガエルには *B. woodhousei fowleri* (CLARKE, 1974) や *B. bufo* (GITTINS et al., 1980) でも知られており、また *Rana catesbeiana* (RANEY & INGRAM, 1941) や *R. pretiosa* (TURNER, 1960a; LICHT, 1975) などのアカガエル類でも知られている。これらのカエルの雌が大きいのはおもに雌の成長速度がはやいためであると考えられているが、成長の過程で雌雄による成長のしかたに変化があるか否かは明らかにされていない。しかし、詳細に成長過程が解析されれば、本種のような雌雄による成長パターンのちがいが見られる種もいるのではなからうか。例えば RYAN (1953) は、*R. clamitans* は雌の成長がはやく、1才の平均体長は雌で65mm、雄では60mmであり、最大体長は雌で98mm、雄で90mmになるがこの差は徐々に生じると報告している。しかし MARTOF (1956) によれば、この

アカガエルは最大長は雌雄でほとんど差はないが（雌は105mm, 雄は103mm）、雄は50～60mmの大きさのグループで成長がはやいのに対して雌は60～70mmと70～80mmのグループで成長がはやく、雌雄によって成長過程でそのパターンに若干ちがいが見られるという。また、*Gastrophryne olivacea* でも雌のほうが大きくなるが、成長のちがいは変態後の翌年の1年間で生じるという（FITCH, 1956）。もちろん成長のパターンは種によりまた個体群によっても異なるので、全てのカエルに本種のような成長パターンの雌雄のちがいが見られるわけではないであろうが、成長過程をより詳細に解析する必要性はあるものと考えられる。

本種の成長はまた、変態後2年間くらいがはやく、その後はゆるやかになる傾向が見られる。多くの無尾類では本種と同様に変態後1～2年の成長がはやく、成体よりも若令個体のほうがはやい（JAMESON, 1955; PEARSON, 1955; MARTOF, 1956; CHAPMAN & CHAPMAN, 1958; TURNER, 1960a; BRECKENRIDGE & TESTER, 1961; MAYHEW, 1965; LICHT, 1975）。しかし、*B. terrestris americanus* のようにゆっくりと成長し、最大体長に達するまで3～4年かかると考えられるヒキガエルもいる（RANEY & LACHNER, 1947）。このほか同種でも生息環境によって成長速度が著しく異なる種も知られている。*R. pretiosa* は海拔70mの低地の個体群は2,600mの高地の個体群よりも成長がはやく、低地で2～3年で成長する大きさと同じになるまでに高地では8～10年かかるという（LICHT 1975）。

成長速度がはやい季節は本種の場合、6～8月の夏季であり、*R. p. pretiosa* でも主として7月（TURNER, 1960a）、*R. clamitans* でも6～7月（MARTOF, 1956）の夏季である。これは、変温動物である無尾類の活動が温度に影響され、また餌となる昆虫類なども夏季に多いことなどから考えて当然といえよう。したがって、*R. pretiosa* で見られる低地と高地の個体群の成長速度の著しい差異も、気温の影響によって低地では2～10月まで摂食活動ができるのに対して、高地では5～8月までしか活動できないことによるもので（LICHT, 1975）、このアカガエルのように、ある種の両生類は、温度が成長の決定要因となる場合もある（TURNER, 1960b）。温度と成長の関係は LILLYWHITE ら（1973）によって調べられている。それによると *B. boreas* の若令個体の成長を種々の温度で調べた結果、摂食量、体重増加、転換効率などは27°C のとき最大となり、この温度は自己調節しうる温度と同じであったという。以上のことは、夏季は餌動物が多く摂食活動が活発になるということだけではなく、生理的な面においても成長がはやくなる条件にあることを示唆するものであろう。

成長パターンのちがいは性成熟年令にも反映するものと考えられる。本種の場合は雄が1才の秋に、雌が2才の秋に性成熟し、それぞれ翌春の繁殖期に出現する。多くの場合は変態後1～2年で性成熟し（HAMILTON, 1934; RANEY & INGRAM, 1941; MARTOF, 1956; CHAPMAN & CHAPMAN, 1958; CLARKE, 1974）、雄は雌よりも性成熟がはやい（PEARSON, 1955; TURNER, 1960a; SMITH, 1973; LICHT, 1975）。この性成熟年令のちがいは、雌の成長のほうのがはやくても、精子形成より卵形成のほうが栄養的にはるかに多くのエネルギーを必要とすることに起因するものであろう。これについてはもう少し詳細に後述するが、精子形成と卵形成におけるエネルギー必要量のちがいがまた繁殖集団の性比の不均衡ともおおいに関係している。

自然教育園でこれまでに標識し放逐した個体は雄が864、雌が616、性別不明が773の計2,253個体（うち雄14個体と雌20個体の死亡が確認されている）で、雄がやや多い。しかし、性成熟年令のちがいによって雄が1年はやく判別できることもあり、また性別不明個体には未成熟の雌が多く含まれていると考えられるところから、本園の個体群の性比はほぼ1:1になると推定される。それにもかかわらず、本園の繁殖個体群の性比は約1♀:2～4♂となっている（表5）。繁殖集団の性比の不均衡は *B. valliceps* や *B. bufo* でも知られ、その性比はほぼ1♀:2～6♂となっている（MOORE, 1954; BLAIR, 1960; DAVIES & HALLIDAY, 1977; GITTINS et al., 1980）。この性比のちがいは雌雄の生存率の差異によって生じるという

考えもある (BLAIR, 1960) が、むしろ GITTINS ら (1980) が指摘しているように雌雄によって繁殖期の出現頻度が異なることに起因するものと考えられる。図 1 は自然教育園において 1973 年と 1974 年にマーキングし、その後 4 年以上にわたって再捕獲された個体の繁殖期出現回数を示したものである。雄は 105 個体のうち繁殖期に 1 回も捕獲されない個体がわずか 8.6%、1 回出現した個体が 41.9% である。以下、2 回 21.9%、3 回 15.2%、4 回 10.5%、5 回 1.9% となり、7 回の繁殖期の

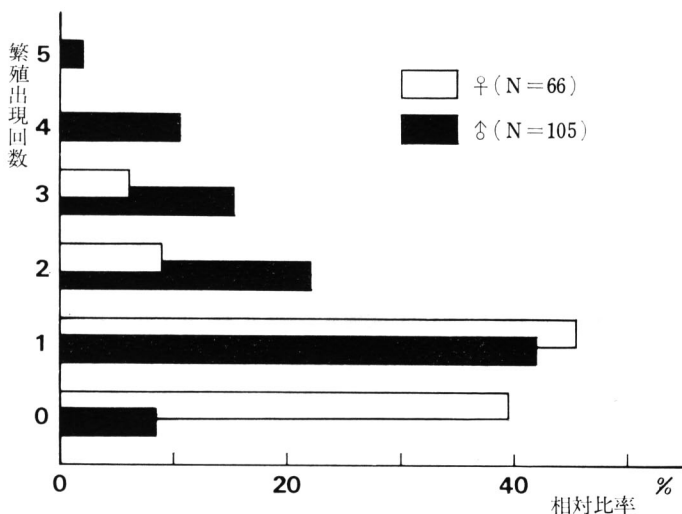


図 1. 繁殖期における雌雄の出現頻度の比率

うち 2 回以上出現した個体が全体の約 50% を占め、3 回以上に限っても 27% を占めている。一方雌は、66 個体のうち繁殖期の出現が認められなかった個体が 39.4% を占め、1 回出現した個体が 45.5% である。2 回出現した個体は 9.1%、3 回が 6.1% となり、2 回以上出現した個体は 15% にすぎない。この結果は、雄は繁殖期に出現する頻度が高いのに対して雌はふつう数年に 1 回の頻度で繁殖出現する傾向があることを示している。

以上のことから、本種の繁殖集団における性比の不均衡は、雄の性成熟が 1 年早く、成熟後は毎年のように連続して繁殖出現する個体も多いのに対して、雌はほんの一部を除き数年に 1 回の出現頻度であることによって生じるものと考えられる。

本園では雌の蔵卵数は約 8,000、重量が 45~100 g である (久居, 1975)。この卵形成に必要なエネルギー量はおそらく精子形成のそれよりも相当多いことが容易に推測できる。この卵と精子の形成におけるエネルギー量のちがいが性成熟年令や繁殖出現頻度の差異に大きく作用していると考えられる。このことは、雄が 1 才の夏には翌春の繁殖期に出現する個体と同じ大きさにまで成長し、秋に性成熟するのに対し、雌は繁殖出現する個体よりも小さく、体重はほぼ半分の重さしかなく翌春の繁殖期に出現する状態になっていないことから推定できる。そして、雌の卵形成はおそらく 2 才になってから始まり、2 才の夏ごろから体重が有意な差をもって雄よりも重いのはこのためであろう。この体重の差に先だってまず口幅に有意性が生じるのは興味ある現象である。それは、口幅のちがいが雌の摂食活動の有利さと関係があるかもしれないからである。

本種において、雌は 1 才の秋から成長がはやくなり雄よりも大きくなる。これは、雄と同じ速度で成長すると性成熟がさらに遅れる可能性も大きく、種族維持の面で不利となるためとも考えられる。伊藤 (1978) は種々のカエル類の産卵様式と産卵数の関係を比較して、水中から陸上への進出の過程で“卵の大型化や特殊な子の保護がすすみ、産卵 (仔) 数が減少していった”と述べている。本種は他のカエル類と比較して産卵数はかなり多い。これは本種の産卵様式や、卵の多くは発育・成長の過程で大部分が死亡して性成熟にまで成長するのはごく一部にすぎないという報告 (MIYAMAE & MATSUI, 1979) から考えて、多産であることが種族維持に有利に働くからであろう。そして多産であるがゆえに卵形成につきやすエネルギー量が多くなり、性成熟が雄よりも 1 年以上遅れることにもつながるものと考えられる。また成長の過程で雄より

も成長速度がはやくなり、雌の体が大きくなることも多産戦略の面からは有利になると考えられる。

要 約

1. 自然教育園において1973年5月～1980年3月に得られた資料をもちいて、雌雄による成長パターンと性成熟の差異について解析した。

2. 本園の個体群は例年5月下旬～6月上旬に幼生が変態する。この新生個体は、はじめ雄のほうが成長がはやく、1才の夏ごろまでは雌よりも体が大い。そして、雄は1才の8月には翌春の繁殖期に出現する個体とほぼ同じ大きさにまで成長する。

一方、雌は1才の夏ごろから成長がはやくなり、その年の秋には雄よりも大きくなる。そして口幅は1才の10月から、体重は2才の7月以後に雌雄で有意な差が生じる。体重の著しい増加は雄が2才の夏まで、雌では3才の秋まで見られるが、その後はゆっくりとなる。

3. 雄は1才の秋に、雌はさらに1年遅れて2才の秋にその一部が性成熟し、それぞれ翌春の繁殖期に出現する。また最初の繁殖活動に出現するようになるのは雄が2～3才、雌が3～4才で、繁殖可能な年令に達してから2年以内に雌雄ともその75%の個体が繁殖に出現する。

4. 繁殖個体群で見られる雌雄の大きさの差異は、おもに成長パターンのちがいによって、性成熟年令に達したときには雌のほうが大きい個体が多いことによるものと考えられる。

5. また、繁殖個体群における性比の不均衡はおもに雌雄の繁殖出現頻度のちがいによって生じる。

参 考 文 献

- 青柳正彦・Bufo 研究会・宇和紘. 1977. 美鈴湖におけるヒキガエル (*Bufo bufo formosus*) の産卵行動に関する研究 I. 産卵出動開始の時期に及ぼす地温の影響. 信大理学部紀要, 12 (1) : 65—77.
- BLAIR, W. F. 1960. A breeding population of the Mexican toad (*Bufo valliceps*) in relation to its environment. Ecol., 41 : 165—174.
- BRECKENRIDGE, W. J. & TESTER, J. R. 1961. Growth, local movements and hibernation of the Manitoba toad, *Bufo hemiophrys*. Ecol., 42 : 637—646.
- CHAPMAN, B. M. & CHAPMAN, R. F. 1958. A field study of a population of leopard toads (*Bufo regularis regularis*). J. Anim. Ecol., 27 : 265—286.
- CLARKE, R. D. 1974. Postmetamorphic growth rates in a natural population of Fowler's toad, *Bufo woodhousei fowleri*. Can. J. Zool., 52 : 1489—1498.
- DAVIES, N. B. & HALLIDAY, B. R. 1977. Optimal mate selection in the toad, *Bufo bufo*. Nature, 269 : 56—58.
- FITCH, H. S. 1956. A field study of the Kansas ant-eating frog *Gastrophryne olivacea*. Publ. Mus. of Nat. Hist. Kansas Univ., 8 : 275—307.
- GITTINS, S. P., PARKER, A. G. & SLATER, F. M. 1980. Population characteristics of the common toad (*Bufo bufo*) visiting a breeding site in Mid-Wales. J. Anim. Ecol., 49 : 161—173.
- HAMILTON, W. J. JR. 1934. The rate of growth of the toad (*Bufo americanus americanus* HOLBROOK) under natural conditions. Copeia, 1934 : 88—90.
- 久居宣夫. 1975. ヒキガエルの生態学的研究. (Ⅱ) ヒキガエルの成長. 自然教育園報告, 6 : 9—19.

- . 菅原十一. 1978. ヒキガエルの生態学的研究. (V) 繁殖期における出現と気象条件との関係について. 自然教育園報告, 8 : 135—149.
- 伊藤嘉昭. 1978. 比較生態学, 第2版. 421 pp. 岩波書店, 東京.
- JAMESON, D. L. 1955. The population dynamics of the cliff frog, *Syrrophus marnocki*. Amer. Midl. Nat., 54 : 342—381.
- LICHT, L. E. 1975. Comparative life history features of the western spotted frog, *Rana pretiosa*, from low- and high-elevation populations. Can. J. Zool., 53 : 1254—1257.
- LILLYWHITE, H. B., LICHT, P. & CHELGREN, P. 1973. The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad, *Bufo boreas*. Ecol., 54 : 375—383.
- MARTOF, B. 1956. Growth and development of the green frog, *Rana clamitans*, under natural conditions. Amer. Midl. Nat., 55 : 101—117.
- MAYHEW, W. W. 1965. Adaptations of the amphibian, *Scaphiopus couchi*, to desert conditions. Amer. Midl. Nat., 74 : 95—109.
- MIYAMAE, M. & MATSUI, M. 1979. Larval growth and development of the Japanese toad, *Bufo bufo formosus*, at Iwakura, Kyoto. Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ., 25 (4) : 273—294.
- MOORE, H. J. 1954. Some observations on the migration of the toad (*Bufo bufo bufo*). British J. Herpetology, 1 : 194—224.
- PEARSON, P. G. 1955. Population ecology of the spadefoot toad, *Scaphiopus h. holbrooki* (HARLAN). Ecol. Monogr., 25 : 233—267.
- RANEY, E. C. & INGRAM, W. M. 1941. Growth of tagged frogs (*Rana catesbeiana* SHAW and *Rana clamitans* DAUDIN) under natural conditions. Amer. Midl. Nat., 26 : 201—206.
- & LACHNER, E. A. 1947. Studies on the growth of tagged toads (*Bufo terrestris americanus* HOLBROOK). Copeia, 1947 : 113—116.
- RYAN, R. A. 1953. Growth rates of some ranids under natural conditions. Copeia, 1953 : 73—80.
- 芹沢俊介・金井郁夫. 1970. ヒキガエルの観察. 東京都高尾自然科学博物館館報, 2 : 25—46.
- SMITH, M. 1973. The British amphibians and reptiles. Collins, London.
- TURNER, F. B. 1960a. Population structure and dynamics of the western spotted frog, *Rana p. pretiosa* BAIRD & GIRARD, in Yellowstone Park, Wyoming. Ecol. Monogr., 30 : 251—278.
- . 1960b. Postmetamorphic growth in anurans. Amer. Midl. Nat., 64 : 327—338.

Summary

1. In the National Park for Nature Study, differences of the postmetamorphic growth rate and the sexual maturity between sexes in the natural population of the Japanese common toad, *Bufo bufo formosus*, were analysed by based on the data obtained from May in 1973 to March in 1980.
2. Very small toads metamorphosed are observed around ponds in late May to early June every year.

Young male toads grew faster than young females, but also reached a large size during the first full year after the transformation. In August of the second year, the body size of males reached as large as toads which emerged in the coming spring. Females, however, came to grow rapidly

from summer of the second year and became large than males in autumn of the year. Difference of the mouth size between sexes was very significant after October of the second year, and of the body weight was significant after July of the third year, too. The body weight of females increased till autumn of the fourth year, whereas the growth rates of males were very low after summer of the third year.

The season of growth, as indicated by an increase in the body size measurements of metamorphosed toads, is primarily from mid May to early October, with most of it during June to August.

3. There is evidence that male toads reach sexual maturity a year earlier than females, that is, some males come to emerge in spring of the third year (about 21 months after transformation), while some females do the fourth year (about 33 months after transformation).
4. It is concluded that the difference of the body size between sexes in the breeding populations results from the differential growth rates of the sexes.
5. The observed sex ratios of two to four males to one female in breeding populations are probably explained by females breeding less frequently than males as the expenditure on egg production is possibly more affected by environmental conditions than is sperm production, and females may not breed as often as males in consequence.

ヒキガエルの生態学的研究（抄録）

本研究はヒキガエル生態研究グループ（千羽晋示・菅原十一・矢野亮・久居宣夫：以上自然教育園，桜井信夫：文化庁記念物課，金森正臣：愛知教育大学教育学部）が中心となって，自然教育園内の個体群について1973年5月以来継続して行なわれているものである。研究成果については以下の5篇の論文が発表されている。

金森正臣. 1975. (Ⅰ) 個体数の推定, 1973—1974. 自然教育園報告, 6: 1—7.

久居宣夫. 1975. (Ⅱ) ヒキガエルの成長. 自然教育園報告, 6: 9—19.

矢野亮. 1978. (Ⅲ) ヒキガエルの行動. 自然教育園報告, 8: 107—120.

千羽晋示. 1978. (Ⅳ) 発信器着装による行動軌跡. 自然教育園報告, 8: 121—134.

久居宣夫・菅原十一. 1978. (Ⅴ) 繁殖期における出現と気象条件との関係について. 自然教育園報告, 8: 135—149.

1973年5月～1974年11月の16回の記号放逐法による調査結果から，本園の観察路上に出現する個体数は，1973年5月～7月に200～350個体，1974年5月～9月では300～600個体と推定された。そして，兩年ともその年の初夏に変態し成長した小さな個体が調査可能範囲に加入する10，11月には1,000～2,700個体程度に増加する。しかし，1974年3月の産卵期には大きな個体だけでも標識率が低いことが推察され，このことは観察路上に出現しない個体が存在することを示しているものと思われる。

成長については，主として個体識別による同一個体の追跡から解析され，変態後のほぼ2年間の成長が明らかにされた。本園の個体群は変態直後の5月下旬では体重約50mg，体長9mmであった。その年の10月上旬では 25 ± 12 g， 5.9 ± 1.1 cmになり，翌年の10月下旬には 129 ± 35 g， 10.7 ± 1.0 cmに成長する。これは松井（1975）が報告しているよりもかなり成長が速い。また，成長曲線から，変態後2年間では成長に雌雄の差があまりないことが示された。雄は変態した翌年の秋（17～18カ月）に性成熟し，翌春の産卵期に出現することが明らかにされ，雌の性成熟は雄よりも1年遅れることが示唆された。

これまでの調査から、同一個体はほぼ同じ地点に出現することがわかった。このことから、摂食行動を中心とした日常活動において個体にはある特定の行動域があり、この行動域は変態した年の秋にはほぼ決定されるものと推測された。また、繁殖期に数回出現した個体についてみると、園内に数か所ある産卵場所のうち同じ場所で繁殖活動する個体が多い。そして、その個体の行動域にもっとも近い産卵場所で繁殖活動するとはかぎらず、それより離れた産卵場所に行く個体も多い。これらの個体も産卵期後は再びもとの行動域にもどるものが多いことから、いわゆる“帰巢性”があるものと推測される。

ヒキガエル成体の日常活動については、テレメトリー法によって夜間の行動が追跡された。1974年8月から1977年9月までの間に7回、延12個体について調査した結果では、日没後から翌朝日の出までの間に動く距離は、個体や時期によるちがいが大きい、直線距離で最小3 m、最大70 m、平均で15~20 mであった。しかし、同一個体でも、その活動範囲は日によって異なる場合もあり、また同じような傾向を示すこともある。こうした夜間の活動範囲は、日中の潜み場所を中心としているが、日々の活動範囲は必ずしも同一地域とはかぎらず、日によって範囲が少しづつずれながら変化していくように考えられる。なお、日中の潜み場所はあまり変化しないようであるが、1~数日で若干変わることもある。夜間の活動範囲の季節的な変化をみると、7月は活発で活動範囲も広く、9月は狭い範囲内で活動する傾向が見られる。

繁殖活動は2月下旬~3月上旬に見られ、期間中に200~350個体が出現する。性比はほぼ1♀:3♂である。繁殖個体の出現日と気象要因との間には、最低温度の上昇に関係が見られる。特に深さ5 cmの最低地温が6°C以上になると繁殖出現する傾向が認められた。