

---

〈特集：日本産爬虫両生類の分類の変遷について〉

## 2007年以降に記載ないし、分類変更された日本産両生類について

松井 正文

606-8501 京都市左京区吉田二本松町 京都大学大学院人間・環境学研究所

On Japanese amphibians newly described or taxonomically revised since 2007

By Masafumi Matsui

Graduate School of Human and Environmental Studies, Kyoto University, Sakyo, Kyoto 606-8501, Japan

---

### はじめに

筆者は7年前に、本誌の特集記事「日本産爬虫両生類の学名の現状」のなかで「最近の日本産両生類の学名の変更について」、また6年前には、やはり特集記事「Herpetology of Japan の刊行100年に寄せて」のなかで「スタイネガー (1907) に掲載された日本とその周辺産有尾両生類を見直す」と「スタイネガー (1907) に掲載された日本とその周辺産無尾両生類を見直す」なる紹介を行った (松井, 2006a, b, 2007a, b, c). その後、ますますさかんになってきた分子系統学的解析の結果が大きく影響して、日本産の両生類相には新たなメンバーが加わったり、分類の変更がなされたりしている。そこで、この小文では、筆者の記述 (松井, 2006b, 2007b, c) より後に日本産両生類に加えられた分類学的知見の概略を紹介したい。具体的には、2007年後半以降に記載ないし、分類学的変更された種を紹介する。また、種より高次レベルの系統分類についても、松井 (2006a, b) で紹介した属名の変更などの傾向はその後も続いて、いまや国際的に定着した考えが形成されつつあるので、それらについても簡単に紹介したい。

### 近年に記載ないし、分類変更された

#### 日本産両生類

#### a) ブチサンショウウオの再分類

Tominaga と共同研究者らは九州におけるブチサンショウウオ *Hynobius naevius* 2型の発見 (Tominaga et al., 2003) に始まったこの種の系統分類学的調査を進め (Tominaga et al., 2005a, b, 2006), 真のブチサンショウウオの特定 (Tominaga and Matsui, 2007) に次いで、残りの型について分類学的位置の確認を行った (Tominaga and Matsui, 2008).

#### 1) コガタブチサンショウウオ *Hynobius yatsui* Oyama, 1947

Tominaga and Matsui (2008) の要約は次のようである：最近、日本産のブチサンショウウオ *Hynobius naevius* (Temminck and Schlegel, 1838) は、遺伝的に繁殖隔離され、形態的に区別される2種 (大型 [A] と小型 [B]) を含むことが明らかになった。これら2種のうち、種Aが真のブチサンショウウオと考えられる。種Bの学名を決定するために、九州大学所蔵の標本5個体を調査し、採集場所と日付からそれらが *H. n. yatsui* Oyama, 1947のシタイプであるとの結論に至った。形態比較の結果、これらのシタイプは種Bと

同一種であることが示唆された。この亜種は *Hynobius naevius* と種レベルで異なることから、亜種 *H. n. yatsui* を *H. yatsui* として独立種に昇格させた。分類学的混乱を避けるためにシントタイプの中の1雄をレクトタイプに指定し、種の再記載を行った。

この種のレクトタイプとして、九州大学博物館所蔵の雄成体 (KUM Hy61A) が指定された。タイプ産地は熊本県阿蘇地方 (詳細不明) である。種階級群名の *yatsui* は、小山 (1940) によって、彼の師であり、日本の動物学研究に大きく貢献した九州帝国大学教授、谷津直秀に献名するとして提唱されたもの。

判別文 (diagnosis) は次のとおり：佐藤 (1943) のいうブチサンショウウオ *naevius* 群に属し、円筒形の尾をもち、少数の色素を欠く大型の卵をもつことで、側偏した尾をもち多数の小型で色素のある卵をもつカミサンショウウオ *nebulosus* 群と異なる。開放水面で繁殖するブチサンショウウオ群の他種と異なり、地下の流水中で繁殖する。外観はブチサンショウウオと最もよく似ているが、体はより小さく、比率で見ると、より細い頭と短い胴、より円筒形で短い尾、より長い鋤骨歯列をもち、背中に斑紋があり、大きな分子の違いがある。

次いで再記載がなされ、和名は *Kogata-Buchi-Sanshou-uwu* と明記された。実は小山 (1940) は、ブチサンセウウヲモドキなる名称を提唱しているのだが、この「モドキ」は適切でないと考え、それを改名したものである。この報告によってブチサンショウウオの分類学的問題は一応終決した。また一連の研究および、他地域からの報告 (Sakamoto et al., 2005, 2009など) によって、ブチサンショウウオの分布域は本州中国地方と九州北部に限定され、本州中部から近畿、四国、北西部を除く九州がコガタブチサンショウウオの分布範囲となった (九州北東部では両者が混生)。

## b) オオダイガハラサンショウウオの予備的再分類

Nishikawa et al. (2001, 2003, 2005, 2007) は、オオダイガハラサンショウウオ *Hynobius boulengeri* およびベッコウサンショウウオ *H. stejnegeri* の系統分類学的検討を進めていたが、Nishikawa et al. (2007) において、その予備的結論を示している。

### 2) イシヅチサンショウウオ *Hynobius Hirosei* Lantz, 1931

Nishikawa et al. (2007) の要約は以下のとおり：オオダイガハラサンショウウオとベッコウサンショウウオの個体群における形態・アロザイム変異を調査した。オオダイガハラサンショウウオ成体には性的二型が見られ、幼体は多くの形態形質において成体と大きく異なっていた。形態形質を多変量解析した結果、個体群は次の4群に区分された：(I) 本州産オオダイガハラサンショウウオ、(II) 四国産オオダイガハラサンショウウオ、(III) 九州の祖母・傾山産オオダイガハラサンショウウオとベッコウサンショウウオ、(IV) 天草諸島と大隅半島産オオダイガハラサンショウウオ。これら4群間の表形的関係はアロザイム解析で明らかとなった関係に一致したが、例外的に群IVはアロザイム系統樹で群IIIに含まれた。計量形質のいくつかは環境変数と有意に相関していた。ベッコウサンショウウオは、形態解析・アロザイム解析の両方で九州産オオダイガハラサンショウウオの群(III)に含まれたが、その独特の色彩模様、計量形質、アロザイム組成から独立種と考える。また、群Iの本州産を狭義のオオダイガハラサンショウウオ、群IIの四国産を *H. Hirosei* イシヅチサンショウウオとすることを提唱する。九州産の群IIIのベッコウサンショウウオを除く個体群と群IVの分類学的関係の解明にはさらに研究が必要である。

ここに示された通り、Lantz (1931) によっ

て記載され、佐藤 (1934, 1943), 中村・上野 (1963) など後の研究者によってオオダイガハラサンショウウオの異名とされてきた四国産個体群は独立種となった。Nishikawa et al. (2007) では、和名は明記されていないが、かつて佐藤 (1934) は四国産個体群を「いわゆるインヅチサンショウウオ」と呼んだので、学会の和名目録にはこれを用いている。なお、この種のシタイプは2個体で、タイプ産地は四国石鎚山である。シタイプの詳細は原記載では不明だが、筆者はイギリス自然史博物館所蔵の雌2個体 (BMNH 1946.9.6.48 [旧 1931.8.7.7], BMNH 1947.1.1.18) を確認している (松井, 1998年10月26日)。種階級群名は、生材料提供者の O. Hirose への献名とされている。O. Hirose とは、昭和初期にウツボカズラなどを輸入した園芸家で、熱帯魚の導入でも高名な故広瀬巨海 (おおみ) 氏と思われる。

### c) ハコネサンショウウオの細分

Yoshikawa et al. (2008, 2010a, b, 2012) は、日本産小形サンショウウオとしては異例の広域分布種とされるハコネサンショウウオ *Onychodactylus japonicus* と、国外産の近縁種ハコネサンショウウオモドキ *O. fisheri* も含めた広範なミトコンドリア DNA とアロイザイム変異の研究を行い、ハコネサンショウウオの内部には遺伝的に大きく分化した複数の系統が存在し、6つの隠蔽種 (東北部型, 東北南部型, 筑波型, 本州西南型 [=狭義のハコネサンショウウオ], 近畿型, 四国型) に分けられること、ハコネサンショウウオモドキも大きな遺伝的分化を起こしていることを明らかにした。他方、ロシア人の Poyarkov, Jr. は日本人、韓国人、中国人との共同研究を進めてきた (Poyarkov et al., 2012) その結果、ごく最近に3新種が記載された。

### 3) キタオウシュウサンショウウオ *Onychodactylus nipponoborealis* Kuro-o, Poyarkov, and Vieites. In Poyarkov, Che, Min, Kuro-o, Yan, Li, Iizuka, and Vieites, 2012

Poyarkov et al. (2012) は、ロシア、中国、韓国、日本産のハコネサンショウウオ属について次に要約されるような再分類を行った：日本、韓国、ロシア極東部、中国東北部で2003年から2010年にかけての野外調査で得られた標本と、いくつかの博物館所蔵のより古い証拠標本に基づいて、アジア産ハコネサンショウウオ属 (有尾目：サンショウウオ科) の4新種を記載する。解析にはこの属の分布域全体にわたって、現在認められているすべての種を含め、詳細な比較形態学的解析と分子系統学的解析を組み合わせたという、統合的分類学的手法をとった。形態学的、分子学的データから、この属の種間に有意な差異を見出し、4新種を認め、記載した。新種はミトコンドリアのCOI 遺伝子と16S rRNA 遺伝子のそれぞれで、最近縁種との間に4.5-7.4%および1.9-4.1%という非補正分子分化度を示した。加えて、分子解析では日本産と韓国産に非常に分化した2つの系統が見られたが、それらについては形態学的データがないため、さらなる研究が必要である。サンショウウオ類における種の規定について我々の手法を論議した。この群で記載された新種について国際自然保護連合の基準に沿って危機度を評価したところ、*O. koreanus* Min, Poyarkov, and Vieites および *O. nipponoborealis* Kuro-o, Poyarkov, and Vieites は軽度懸念、*O. zhaermii* Che, Poyarkov, and Yan および *O. zhangyapingi* Che, Poyarkov, Li, and Yan は絶滅危惧II類 (Vu2a) と判断された。

この要約で分かるように、中国、韓国、日本からの新種の著者は、論文全体の著者ではなくその一部である。キタオウシュウサンショウウオの原記載は本文の50頁に始まる。この種のホロタイプは国立科学博物館所蔵の

雄 (NSMT-H5710) で、タイプ産地は青森県平川市近郊の矢捨山山頂、海拔450 m の溪流 (北緯40° 33', 東経140° 38') である。種階級群名は、日本 (Nippon) と、北を意味するラテン語の *borealis* の組み合わせで、この種が本州北部の東北地方に分布することに由来するとされ、英名 *Tohoku Clawed Salamander* も提唱されている。また、分布域については、「日本固有で東北地方北部 (山形、宮城、秋田、岩手、青森) の山地に見られ、分布の南限は Yoshikawa et al. (2008) の詳細な系統地理学的研究報告中で論議されている。青森県の下北半島個体群は他個体群から隔離されているようだ」と述べられている。

種の判別文は次の通り：肺を欠く、幼生と繁殖期の成体は前後肢に黒い爪状の角質構造をもつ、尾は頭胴長より長い、尾はほぼ円筒形で、末端でやや側偏する、鋤骨歯は水平方向の短い弧状の列をなし、左右がほぼ接触する、大きな前顎泉門があって左右の鼻骨を完全に分断する、尾肋骨は9より多い、幼生のは前後肢の後縁に皮膚の襞があり、雄では繁殖期に皮膚の襞が発達する、染色体数は  $2n = 78$ 、という特徴の組み合わせと、その他ハコネサンショウウオ属に特有の特徴をもつことから、この属に属すると判断される。本種は次のような形態的特徴の組み合わせで本属他種と異なる：仙前椎数は18 (17-20)、肋条数は12 (11-14)、鋤骨歯列の歯数は片側で17-18 (14-20)、鋤骨歯列は非常に深く明らかに湾曲し、左右間にわずかな隙間がある、頭胴長は大きく、尾の比率は雄では小さくて雌では大きい、「関節窩寛骨臼」間距離 (下記参照) の比率は大きい、雌雄ともに頭幅の比率は大きく、眼間の距離の比率は大きい、雌雄とも繁殖期には前後肢に黒く尖った爪が良く発達し、爪は非繁殖期に見られることもある、背面は淡く、通常鮮やかな色 (黄褐色から輝く赤色) で、通常不明瞭に縁どられる淡色の帯をもつのがふつう、幼体と幼生の背

面は通常基色が暗く不明瞭な淡色の帯をもつ。本種はまた同属他種から際立った遺伝的差異によって区別される。

この種は Yoshikawa et al. (2010a, 2012) で東北部型とされ、狭義のハコネサンショウウオと別種であることが明記されていたものである。著者らによって、中国名、英名、韓国名、ロシア名とともに提唱された和名 *Kita-Ohshu-Sansyou* は、それだけではハコネサンショウウオ関連種と理解できないし、北欧と勘違いされ得るのが問題で、著者らの和名に対する見識が疑われるところだ。また、判別文にある「関節窩寛骨臼 *gleno-acetabular*」距離とは恐竜の足跡化石などで用いられる計測値であり、現生両生類の分類では不肖ながら見たことがない。付図からは通常用いられる前後肢間距離 *axilla-groin distance* を指すと思われ、骨格標本を計測しているのでもないのに、なぜこのような特殊な用語を用いるのか、理由が分からない。

#### 4) ツクバハコネサンショウウオ *Onychodactylus tsukubaensis* Yoshikawa and Matsui, 2013

キタオウシユウサンショウウオは Yoshikawa et al. (2008) の系統 I (東北部型) に相当するが、残りの4系統は未記載であった。そこで、まず、本誌に系統 II-B (筑波型) がツクバハコネサンショウウオとして記載された (Yoshikawa et al., 2013a)。その要約は：ミトコンドリア DNA とアロザイムを用いた最近の系統学的研究によって、日本産ハコネサンショウウオは遺伝的に大きく分化していることが判明し、この種の内部にいくつかの隠蔽種が存在することが示唆された。形態解析に基づき、それらの一つで関東地方茨城県筑波山からのものを新種 *Onychodactylus tsukubaensis* として記載する。本種はハコネサンショウウオ属のなかでハコネサンショウウオ (*japonicus*) 種群に属し、本種群の他種とは尾の比率が小さく、頭幅の比率が大きい

ことと、鋤骨歯数が多いことで区別される。

この種のホロタイプは京都大学人間・環境学研究科所蔵の成体雄 (KUHE 41388) でタイプ産地は茨城県桜川市 (旧真壁町) 筑波山の小溪流 (東経140° 6', 北緯36° 13', 海拔600 m) である。種階級群名は、タイプ産地で、筑波山系で最も標高の高い筑波山に因む。既知の分布域は「東日本の茨城県 (筑波市, 桜川町, 石岡市) に限られる。分布の既知の北限は燕山, 南限は筑波山の南斜面である。既知の産地は全て海拔350 mを超え, 上限は筑波山頂附近 (海拔871 m) である。古い報告によれば過去の分布域はずっと広がったようである (以下略)」とされる。

示された判別文は次の通り：ハコネサンショウウオ属 (肺を欠く, 繁殖期の成体と幼生は指趾端に黒い爪状の角質構造をもつ, 鋤骨歯は水平方向に短く, 明瞭に弧状の列をなす, 幼生は前後肢の後縁に皮膚の髷がある, 繁殖期の雄は後肢後縁に皮膚の髷が発達する, 地下の流水中で繁殖する, 卵は少数, 大形で色素を欠く) の中型種。体は比較的大く, 背面に明瞭に縁どられた淡色帯をもつ。環椎を含む仙前椎数は通常18個。肋条数は12。左右の鋤骨歯列は連続して間に隙間がなく, 雌では歯列は内側交合部で前方に湾曲する傾向がある。鋤骨歯数は片側で通常15-18。尾の比率は小さく, 雄では頭胴長と同長ないし, わずかに長く雌では頭胴長より短い。尾は幼生段階でも短い。

この種についても, 和名は Tsukuba-hakone-sanshou-uwo と本文中に明記され, 英名は Tsukuba clawed salamander が提唱されている。

5) シコクハコネサンショウウオ *Onychodactylus kinneburi* Yoshikawa, Matsui, Tanabe, and Okayama, 2013

次いで, Yoshikawa et al. (2008) の系統 IV-B (四国型) がシコクハコネサンショウウオとして記載された (Yoshikawa et al., 2013b)。

その要約は：ミトコンドリア DNA とアロザイムを用いた最近の系統学的研究によって, 日本産ハコネサンショウウオには複数の遺伝系統が含まれることが判明し, そのうち日本北部産の2種はすでに新種として記載された。残りの遺伝系統の形態解析に基づき, 西日本の四国および中国山地産の系統を新種 *Onychodactylus kinneburi* として記載する。この種はハコネサンショウウオ (*japonicus*) 種群に属し, 形態的に狭義のハコネサンショウウオと似るが, 背面の黒地から明確に区別される黄色ないしオレンジ色の帯をもち, 前肢基部前腹面にくさび状の暗色斑紋を欠き, 腹面が白色で体が比較的大きく, 頭幅の比率が小さく, 通常19個の仙前椎と13本の肋条をもち, 比較的少数の鋤骨歯をもつことによって, この種群の他のどの種からも区別される。四国にはこの新種のみが見られるが, 中国山地ではこの新種とハコネサンショウウオが同所的に分布する。というものである。

ホロタイプは京都大学人間・環境学研究科所蔵の成体雄 (KUHE 43194) で, タイプ産地は高知県の町 (旧本川村) 鷹ノ山の桑瀬川の小支流 (東経133° 16', 北緯33° 47', 海拔1050 m) である。種階級群名の kinneburi は, 「金を舐める」を意味する石鎚山での地方名「きんねぶり」に由来する。分布域は「西日本の四国山地と, 中国山地の数地点である (以下略)。中国山地ではハコネサンショウウオと混生する (以下略)」とされる。

判別文は次の通り：この新種は以下の特徴によってハコネサンショウウオ属の一員とされる：肺を欠く, 繁殖期の成体と幼生は指趾端に黒い爪状の角質構造をもつ, 鋤骨歯は水平方向に短く, 弧状の2列をなす, 幼生は前後肢の後縁に皮膚の髷がある, 繁殖期の雄は後肢後縁に皮膚の髷が発達する, 繁殖期には雄の手足の後面および, 雌の足の後面に黒い隆起と顆粒が発達する, 地下の流水中で繁殖する, 卵は少数, 大形で色素を欠く。また本

種は通常、背面に明瞭な帯をもつことから、さらに *O. japonicus* 複合種群とされる。背面の帯は黄色ないし黄オレンジ色で、黒い基色から明瞭に区別される。体は比較的大きく、平均頭胴長 ( $\pm 1$  SD) は雄で  $72.2 \pm 4.3$  mm、雌で  $78.4 \pm 5.8$  mm である。雌雄ともに尾は頭胴長より長い。前肢基部前腹面にくさび状の暗色斑紋を欠く。腹面は淡い白色で色素が弱く発達する。環椎を含む仙前椎数は通常19個。肋条数は13。左右の鋤骨歯列は通常連続して間に隙間がなく、歯列は弱く湾曲する傾向がある。鋤骨歯数は片側で通常13-16。

和名は Shikoku-hakone-sanshou-uwō と明記されている。

#### d) 琉球列島産小形アカガエル類の分類変更

中琉球の奄美群島、沖縄諸島産のリュウキュウアカガエルは長い間、*Rana okinavana* の名で親しまれてきた。しかし、Matsui (2007) によって、この学名は南琉球産のヤエヤマハラブチガエルに与えられたものであることが分かり、ヤエヤマハラブチガエル自体の名称変更がなされた。

#### 6) ヤエヤマハラブチガエル *Rana okinavana* Boettger, 1895

Matsui (2007) の分類改変論文の要約は次のようである：*Rana okinavana* Boettger, 1895のレクトタイプとパラレクトタイプを調べたところ、この種は中琉球産のアカガエル亜属 *Rana* のアカガエルではなく、南琉球と台湾産でハラブチガエル亜属 *Nidirana* のヤエヤマハラブチガエル *R. psaltes* Kuramoto, 1985と同一物であることが分かった。*Rana okinavana* の基準産地は原記載中で中琉球の沖縄とされたが、これは極めて疑わしく、正しくは南琉球八重山諸島のどこかであろう。*Rana psaltes* の名は *R. okinavana* Boettger, 1895の主観新参異名となる一方で、中琉球産のアカガエル亜属 *Rana* のアカガエルには代替名

が必要となる。

なお、*R. okinavana* のレクトタイプはドイツ・フランクフルトのセンケンベルグ博物館所蔵の雌 (SMF 5830) である。ここではヤエヤマハラブチガエル、リュウキュウアカガエルに *Rana* 属を当て、それぞれを亜属で区分しているが、現在ではハラブチガエル亜属 *Nidirana* は属に格上げすべきと考えられる(下記属名の項参照)。

*Rana okinavana* の名称がリュウキュウアカガエルに適用できなくなったが、その代替名もないので、新たに学名を与える必要が生じた。その一方で、リュウキュウアカガエルに関する遺伝発生的研究が行われ、奄美大島産と沖縄島産の間に大きな遺伝的分化のあることが分かってきた(岩成他, 2010)。そこで Matsui (2011) は形態学的、分子系統学的解析の結果に基づき、広義のリュウキュウアカガエルについて分類学的結論を示した。その要約は次の通りである：最近の分類学的研究から、*Rana okinavana* Boettger, 1895なる名称は南琉球および台湾産のヤエヤマハラブチガエル *R. psaltes* Kuramoto, 1985の主観新参異名であることが分かった。これによって、動物学の様々な分野でリュウキュウアカガエル *R. okinavana* と呼ばれてきた中琉球の沖縄および奄美群島産のアカガエル属のアカガエルには学名がないことになった。さらに、分子系統解析の結果、沖縄諸島産と奄美群島産のアカガエルは、独立種と認識されるほど遺伝的に分化していることが分かった。これらのアカガエル類には学名がないので、沖縄諸島産個体群を *R. ulma*、奄美群島産個体群を *R. kobai* として新種記載する。

#### 7) リュウキュウアカガエル *Rana ulma* Matsui, 2011

ホロタイプは京都大学人間・環境学研究所蔵の成体雄 (KUHE 28141) で、タイプ産地は沖縄県沖縄島の宜味村大保(北緯26° 39',

東経128° 08', 海拔150 m)である。種階級群名は、この種が分布する沖縄島の方言で、珊瑚の散りばめられた空間ないし、珊瑚の島を意味する *Uruma* に由来する。分布域は中琉球沖縄諸島の沖縄島と久米島に限られる。

その判別文として示されたのは次のとおり：狭義のアカガエル属の小形種（頭胴長雄で33-39 mm, 雌で42-51 mm）。雌は雄より大きい。吻は丈が低くかなり尖る。鼓膜は比較的大きく、眼長の3/5よりも大きい。背側線は細い。後肢は長く、体側に沿って伸ばすと脛跗関節は吻端をはるかに超える。後肢を体側に沿って伸ばすとき、膝部が腋部に接することは稀である。四肢の末端は膨大しているが、溝を欠く。蹠は第4趾外縁で通常、2.5関節以上を残して発達する。鼓膜は暗色斑紋に被われる。上唇の上半分に白条をもつ。腹面の暗色斑紋は明瞭である。上眼瞼の後半、背中、体側、足根部の皮膚は鮫肌状の小隆起に被われる。雄は鳴嚢を欠く。卵は大きな塊にならない。幼生は通常型で腹部は変形しない。

和名は *Ryukyu-Aka-gaeru* と明記されている。

#### 8) アマミアカガエル *Rana kobai* Matsui, 2011

ホロタイプは京都大学人間・環境学研究所蔵の成体雄（KUHE 12823）で、タイプ産地は鹿児島県奄美市（旧住用村）金作原（北緯28° 21', 東経129° 27', 海拔300 m）である。種階級群名は、中琉球奄美群島の爬虫両生類研究の著名な開拓者であった、故木場一夫熊本大学名誉教授に献名されたもの。分布域は中琉球奄美群島の奄美大島、加計呂麻島、徳之島に限られる。

判別文は次のとおり：狭義のアカガエル属の小形種（頭胴長雄で32-41 mm, 雌で35-46 mm）。雌は雄より大きい。吻は丈が低くかなり尖る。鼓膜は比較的大きく、眼長の3/5以上ある。背側線はやや太い。後肢は長く、体側に沿って伸ばすと脛跗関節は吻端をはる

かに超える。また後肢を体側に沿って伸ばすと膝部は通常、腋部に接するか、重なる。四肢の末端は膨大しているが、溝を欠く。蹠は第4趾外縁で通常、2関節を残して発達する。鼓膜は暗色に被われる。上唇の上半分に白条をもつ。腹面の暗色斑紋は不明瞭である。上眼瞼の後半、背中、体側、足根部の皮膚は鮫肌状の小隆起に被われる。雄は鳴嚢を欠く。卵は大きな塊にならない。幼生は通常型で腹部は変形しない。

これまた和名は *Amami-Aka-gaeru* と明記されている。

#### e) イシカワガエルの細分

イシカワガエルの沖縄島産と奄美大島とに色彩、核型などの違いのあることは以前から知られており、別亜種とする可能性も示唆されていた（前田・松井, 1989）。その後の詳細な研究の結果、Kuramoto et al. (2011) は、それまで単一種とされてきたイシカワガエルを再分類し、奄美大島産を沖縄島産とは独立種とした。

#### 9) アマミイシカワガエル *Odorrana splendida*

Kuramoto, Satou, Oumi, Kurabayashi, and Sumida, 2011

ホロタイプは広島大学両生類研究施設蔵の成体雌（IABHU F2179）で、タイプ産地は鹿児島県奄美大島の大和村である。種階級群名は、美しい色彩に因んで、輝くの意味をもつラテン語の *splendidus* に由来する。分布域は奄美大島の山地渓流域。

Kuramoto et al. (2011) の要約は次のようである：絶滅の危機にある無尾目、アカガエル科のイシカワガエル *Odorrana ishikawae* は日本の琉球列島奄美大島と沖縄島に固有である。これら諸島の分離は更新世中期ないし後期に生じたと考えられる。計量形質解析の結果、奄美大島産と沖縄島産との間には明瞭な差異が認められた。また、奄美大島産には2

つの明瞭な形態型（奄美一般型と奄美大型）が認められた。さらに、奄美大島産と沖縄島産個体群は、色彩と背面の隆起の発達度によって明瞭に区別される。16S rRNA 遺伝子のデータによれば、奄美大島産と沖縄島産は系統的に区別されるが、遺伝的分化度（1.44-2.16%）は種区分の最低基準とされる値（16S で3%以上）より小さかった。奄美一般型と奄美大型の個体は単一の系統群を成した。人為交雑実験の結果、奄美大島産の2型の間では1つの例外を除いて雑種は正常な生活力をもつことが分かった。他方、沖縄島産の雌と奄美大島産2型の雄との間では、16S 遺伝子における分化程度の低さからの予想に反して、発生初期で雑種は完全に生存不能であった。奄美大島産2型の雌と沖縄島産雄との間の逆交雑で得られた雑種には生活力があつたが、雑種雄の精子形成にはかなりの異常が認められた。これらの結果は、イシカワガエルの奄美産個体群を、沖縄産個体群から種のレベルで分類すべきことを強く示唆するものである。それゆえ奄美産個体群を新種として記載する。奄美産個体群は沖縄産個体群 *O. ishikawae* から、背面の斑紋がより小さく、ぎざぎざに縁取りされることと、腹面に模様がないことで容易に区別される。

また、その判別文として示されたのは次のとおり：輝く色彩の大形カエルで奄美大島の産地渓流域に生息する。沖縄島の近縁種 *O. ishikawae* から、より小さく、ぎざぎざに縁取りされる背面の模様と、強い模様を欠く腹面で容易に区別できる。*O. ishikawae* にくらべ内臑隆起の比率が大きく、頭の比率が小さい。

和名は Amami-Ishikawa-Gaeru と明記されているが、日本爬虫両棲類学会和名委員会では、この和名とともに沖縄産のイシカワガエルの名称も検討し、奄美大島産の新種については原記載に明記されているアマミイシカワガエルを認めた。その一方で沖縄島産の和名について学会大会総会での議決により、従来

のイシカワガエルの名称を棄却し、オキナワイシカワガエルと呼称することを決定した。そうした変更の際に、関係自治体などに及ぼす影響についての配慮などはまったく無しにである。

#### f) ツチガエルの新種

Sekiya et al. (2010) は、ツチガエルにおける染色体と分子系統の調査結果を本誌に発表し、新潟県佐渡島に未記載種のいることを示したが、記載にまでは至らなかった。その後、Sekiya et al. (2012) によって、ようやく新種記載がなされた。

#### 10) サドガエル *Rugosa susurra* Sekiya, Miura, and Ogata, 2012

ホロタイプは神奈川県立生命の星・地球博物館所蔵の雄（KPM-NFA000078）で、タイプ産地は新潟県佐渡市秋津（佐渡島：北緯38° 4′，東経138° 24′，海拔11 m）。種階級群名はラテン語の「ささやく」を意味する *susurrus* に由来し、この種の鳴き声が混生する他のカエル（ニホンアマガエル、モリアオガエル）よりずっと小さく、ささやき合っているかのようなことに因んでいる。分布域はタイプ産地を含む佐渡島の国中平野を中心とした地域で、佐渡島以外からは知られていない。既知の生息地8地点の海拔は11-187 m で、そのうち5地点が国中平野にある。

Sekiya et al. (2010) の原記載の要約は、次のようなものである：日本の佐渡島からツチガエル属 *Rugosa* の1新種を記載する。この新種 *Rugosa susurra* は遺伝的にツチガエル *R. rugosa* Temminck and Schlegel に近いが形態学的に区別可能で、後者から接合後隔離されている。体全体にわたって皮膚はずっと滑らかで、腹と後肢腹面は濃い黄色である。他方、ツチガエルではこれらの部分は淡い黄色か灰色がかった黄色である。加えて *Rugosa susurra* の広告音はツチガエルのそれよりも

明らかに長い。*Rugosa susurra* は佐渡島では初めての固有両生類である。

また、種の判別文は次のとおり：遺伝的にツチガエル属の他種よりもツチガエルに近い。ツチガエル属の中型種で、頭胴長は雄で33.0–44.2 mm、雌で38.1–49.6 mm。蹠はかなり良く発達する。背面はカーキ色で様々な大きさの皮膚稜があり、背側線を欠く。鼓膜上皺は強く発達する。腹面は後部が濃い黄色である。腹面前半は後半よりも顆粒が少なく、とくに顎の周囲では顆粒はほとんど無い。この新種は腹面が黄色であること、顎にほとんど顆粒がないこと、雄が鳴嚢を欠くことでツチガエルと区別される。

和名は *Sado gaeru* と明記されているが、これだけではツチガエル近縁種とは分らないであろう。また、Sekiya et al. (2010) が示した分子系統樹が正しいなら、日本のツチガエルは最低2種には区分する必要がある。なお、ここで属名に *Rugosa* が用いられたのは、松井 (2006b) に従っての可能性があるが、これは誤りで *Glandirana* を用いるべきである (下記参照)。

### g) ヌマガエルの再分類

ヌマガエル *Fejervarya limnocharis* として親しまれてきたカエルは、東アジアから東南アジア、南アジアに至る広大な地域に分布するとされてきた。しかし、カエル類の中にそのような広域分布種が実在することは疑問視されるようになった。日本産のヌマガエルに関しては、古くから南琉球の個体群が中琉球産や本土産と顕著に異なることが指摘され (倉本, 1979; 前田・松井, 1989)、アロザイムによる系統解析の結果もそれを裏付けてきた (Nishioka and Sumida, 1990; Toda et al. 1997, 1998)。そうした結果に基づいて、Matsui et al. (2007) はサキシマヌマガエルを新種記載した。一方、本土や中琉球産のヌマガエルの分類学的位置の決定は容易ではない。

それは中国産や台湾産個体群との関係に不明点が多々残されているためである。しかし、少なくとも本土や中琉球産が *Fejervarya limnocharis* (ジャワヌマガエル) と別種であることは明らかなので (Kotaki et al., 2010)、これについても Djong et al. (2011) は独立種として記載した。

### 11) サキシマヌマガエル *Fejervarya sakishimensis* Matsui, Toda, and Ota (2007)

ホロタイプは京都大学人間・環境学研究所蔵の成体雄 (KUHE 39865) で、タイプ産地は沖縄県石垣市於茂登 (南琉球八重山諸島石垣島, 東経124° 11', 北緯24° 22', 高度60 m)。種階級群名は、この種の分布地である南琉球の古い一般名である先島 (Sakishima) に因む。分布域は南琉球のほとんどの島嶼 (宮古諸島, 八重山諸島, 以下略)。

Matsui et al. (2007) の要約は次のとおり：南琉球 (伝統的な地域名は先島) 産の、長い間ヌマガエル (ジャワヌマガエル) *Fejervarya limnocharis* として扱われてきたカエルは、ジャワ産のトポタイプ個体群と形態学的・遺伝学的に大きく異なる。それゆえ、これら南琉球産個体群は独立した生物学的種と判断され、ここにサキシマヌマガエル *Fejervarya sakishimensis* として記載される。この新種はジャワヌマガエルから、より大きな頭胴長で区別される。加えて、後者より、頭胴長に対する頭長、脛長がより短く、眼と鼻孔間距離がより小さいことと、内臑隆起長に対する第1趾長の割合が大きいことでも異なる。*F. multistriata* からは頭胴長がより大きいことに加え、比率で見ると鼓膜がより大きく、頭、上眼瞼、眼の前端間距離、後端間距離がより幅広く、前肢と第1趾がより長いことによって識別される。さらにサキシマヌマガエルは *F. iskandari* より頭胴長が大きく、頭、脛、後肢の比率がより小さい。また、この種はヌマガエル複合種群の他のどの冠名種

からも、いくつかの形態的特徴の組み合わせで区別される。

また、判別文は：ヌマガエル複合種群のなかでは大型の種で、頭胴長は雌で49–69 mm、雄で45–56 mmあり、東および東南アジア産で第5趾縁に皮膚の稜があって丈の低い外蹠隆起をもつ冠名種のどれよりも大きい。ジャワヌマガエルから、内庶隆起長に対する第1趾長の比率が大きく、頭胴長に対する頭長、脛長、眼長、鼻孔間距離の比率が小さいことで区別される。*F. multistriata* とは、鼓膜、上眼瞼、眼の前端間距離、前肢、第1趾の比率が大きい点で異なる。*F. iskandari* とは頭、脛、後肢の比率がより小さいことで異なる。

和名の命名はすでに前田・松井（1999）でなされている。

12) ヌマガエル *Fejervarya kawamurai* Djong, Matsui, Kuramoto, Nishioka, and Sumida, 2011

ホロタイプは広島大学両生類研究施設所蔵の雄成体（IABHU – F2184）で、広島県東広島市の広島大学から約2 kmにある水田（北緯34° 23′、東経132° 42′、海拔200 m）がタイプ産地である。種階級群名は、著名な両生類学者で広島大学両生類研究施設の創設者でもある、広島大学名誉教授の故川村智治郎博士に献名したものである。分布域は日本で、神奈川県以西の本州、四国、九州、中琉球の奄美群島、沖縄諸島。関東地方と対馬に人為移入。たぶん中国北部と中部、台湾西部にも分布。

Djong et al. (2011) の原記載の要約は以下のようなものである：日本の本州西部から、ヌマガエル科ヌマガエル複合種群の1種を記載する。この新種は遺伝的にジャワヌマガエルよりもサキシマヌマガエルに近い。また、本種はサキシマヌマガエルから、鼓膜径、頭長、前肢長、後肢長、足長、脛長の頭胴長に対する比率が小さいことで、また *F. multistriata* から、前肢長、後肢長、足長、

脛長の比率が小さいことで、さらにジャワヌマガエルと *F. iskandari* から前肢長、後肢長、足長、脛長の比率が小さいことで区別される。中琉球、中国中部、台湾産のヌマガエル属個体群の分類学的問題を論議する。

判別文は「ヌマガエル複合種群のなかでは小形で、頭胴長は雌で36.8–48.7 mm、雄で30.7–41.8 mmである。遺伝的にジャワヌマガエルよりもサキシマヌマガエルに近いが、後者より頭胴長に対する鼓膜径、頭長、前肢長、後肢長、足長、脛長の比率が小さいことで区別される。また、*F. multistriata* とは、前肢長、後肢長、足長、脛長の比率が小さいことで異なる。ジャワヌマガエルと *F. iskandari* から前肢長、後肢長、足長、脛長の比率が小さいことで区別される。」となっている。

和名に関しては触れられていない。

最近用いられる日本産両生類の属名

松井（2006b）は、多数の種についての分子系統解析に基づいて提起され、当時、現生両生類分類に大きな影響を与え始めた Frost et al. (2006) の考えを紹介し、それが必ずしも完全ではなく、不完全な情報のうち、自説に都合のよいものを採用していることを批判した。そして、そうした見解にすぐ飛びつく必要はないし、本来慎重であるべきだが、そうは言っていられない状況になりつつあることを、遺伝子配列のデータバンクへの登録の例を挙げて説明した。

Frost et al. (2006) の考えは、ウェブ上のサイト Amphibian species of the world (Frost, 2007) で取り上げられたが、このサイトは年ごとに内容が変更され、松井（2006b）が批判した内容の一部について、より妥当な考えが採用されるようになった。たとえば、日本産のイシカワガエル類、ハナサキガエル類をフーハヤセガエル属 *Huia* に含めるという考えは、筆者も含む多くの研究者の反発をよん

だ結果、棄却されてイシカワガエル類、ハナサキガエル類はニオイガエル属 *Odorrana* とされるに至った。一方、このニオイガエル属をはじめ、かつて多大な種を含むとされたアカガエル属 *Rana* は、いまや赤い体色のアカガエル類を含むだけとなり、松井 (2006b) が固執していた個々の系統群を亜属レベルで分けるに留めるといった考えはもはやなくなってしまった。こうした細分傾向が正しいとは、誰も断言はできないであろう。なぜなら、属の定義はあくまで主観に基づくからだ。

しかし、改変されてきた *Amphibian species of the world* の内容も、こと日本産に関わる部分は、ほぼ変更がなくなり、分類学以外の分野でも、大多数の研究者が Frost の分類をもとに成果を発表するようになってきているのが現状である。例えば、最近、国内で改訂出版された主要な生物学の辞典に付属する分類表でも、*Amphibian species of the world* に準拠した分類体系が採用されている。その根本的な理由は、電子出版の普及に伴う、タグ付けがからんでいるからで、内容が何であれ、基準と統一化が、情報社会を支配しつつあることだと思う。長い物には巻かれろ、という社会情勢に抗うことは難しい。個々の種と所属する属に関する詳しい議論はまたの機会に行うこととし、ここでは Frost et al. (2006) より前に、すでに安定していたものを除き、日本産に関わる両生類の属名が現在どうなっているかを簡単に紹介し、筆者がこだわる異論だけを列挙したい。

#### a) Frost et al. (2006) の考えが変更されたもの

##### (1) オオヒキガエル

松井 (2006b) は Frost et al. (2006: 364) が特定外来種オオヒキガエルを *Chaunus* 属としたことを紹介し、分類と系統樹との間に整合性のないことを指摘した。その後の変遷を経て、現在、オオヒキガエルは *Rhinella* 属

に収められている (Frost, 2013)。

##### (2) イシカワガエル類、ハナサキガエル類

上述のように Frost et al. (2006) は、これら琉球列島産を含む大型アカガエル類をフーハヤセガエル属 *Huia* としたが、現在では、これらは Matsui et al. (2005, 但し亜属として) が提唱したように、ニオイガエル属 *Odorrana* とされている。

#### b) Frost et al. (2006) の考えが踏襲されているもの

##### (3) アカガエル類

ニホンアカガエルやヤマアカガエルが、ヨーロッパアカガエル (アカガエル属 *Rana* のタイプ種) と近縁であることは Frost et al. (2006) 以後の分子系統解析の結果 (たとえば Pyron and Wiens, 2011) からも支持されており、これらはアメリカアカガエル *Lithobates sylvaticus* ではなく、カスケードガエル *R. cascadae* とともに、少数で真のアカガエル属を形成する。

##### (4) ウシガエル

Frost et al. (2006) による細分が認められ、*Lithobates* 属とし、*L. catesbeianus* と呼ぶことが定着している。

##### (5) トノサマガエル、ダルマガエル類

費他 (1991) が提唱した *Pelophylax* 属は、Frost et al. (2006) では極めて曖昧な形で独立属とされ、その後の解析でも単系統性がほぼ指示される程度だが (Pyron and Wiens, 2011)、内容の吟味なしに、いまではトノサマガエル、ダルマガエル類を *Pelophylax* 属とする考えが主流となっている。

##### (6) ツチガエル

トノサマガエルやハナサキガエルを独立属とするなら、ツチガエルをアカガエル属から区分するのは妥当であろう。松井 (2006b) は Frost et al. (2006) が、ツチガエル類に *Glandirana* 属の名称を用い、費他 (1991) の *Rugosa* の異名としたことを批判した。し

かし、ここで、これは誤りであったことを明記し、訂正しておきたい。Frost et al. (2006: 248) は脚注のなかで、*Rugosa* ではなく *Glandirana* を用いるのは、Dubois (1999) に従ってのことだと述べているので、これを見落としていた松井 (2006b) に非があるのだ。*Glandirana*、*Rugosa* とともに標本を実見せず文献資料のみから、確固たる共有派生形質も示さずに、また正当な理由なく *Glandirana* を *Rugosa* に優先させた Dubois (1999) のいつものがりの扱い、GenBank から得た *Glandirana* の部分的な DNA 配列データのみを解析に用い、*Rugosa* についてのデータなしに両者を同一属とした Frost et al. (2006) の扱いともに問題があるが、命名規約上従わざるを得ないものである。松井 (2006b) の批判以降に *Rugosa* についての DNA データも蓄積され、*Glandirana* との単系統性も支持された。そうした結果を受けての Frost (2013) に従って、今では *Glandirana* の使用が一般的になっている。我々もこの属名を使用せざるを得ないだろう。

#### (7) ナミエガエル

ナミエガエルとヌマガエルを、クールガエルなど国外産の近縁のカエル類とともに、アカガエル類から分離する考えは定着した。しかし、その際に、松井 (2006b) が主張した、アカガエル科中の亜科ではなく、独立のヌマガエル科 *Dicroglossidae* とすることになり、これに今や反対意見はない。ナミエガエルはこの科のなかで、クールガエル類とともにクールガエル属 *Limnonectes* を形成する。

#### (8) ヌマガエル類

松井 (2006b) が妥当として紹介したヌマガエル類を独立のヌマガエル属 *Fejervarya* とする考えは、常識的なものとなっている。

#### (9) アイフィンガーガエル

Frost et al. (2006) は、費 (1999) の設定した単型のアイフィンガーガエル属 *Kurixalus* にアイフィンガーモドキを加えて独立属と認

めたが、この属にはその後東南アジア産の数種が加えられ、より一般的に用いられるようになった。これはもっぱら分子系統解析結果に基づくもので、松井 (2006b) の指摘した属を定義するような形態上の共有派生形質を見いだすには未だ至っていない。なお、かつてアイフィンガーガエルを含むとされたホネナガキガエル属 *Chirixalus* は、今やハイイロモリガエル属 *Chromantis* の異名とされ、用いられていない。しかし、これもその根拠は分子系統解析結果だけにすぎない。

#### c) 踏襲されている Frost et al. (2006) の考えに問題があるもの

##### (10) ホルストガエル、オットンガエル、ヤエヤマハラブチガエル

松井 (2006b) は、Frost et al. (2006) がホルストガエルないしオットンガエルではなく、ハラブチガエルとその近縁 1 種を調べただけで、すべてが単系統と考えただけでなく、属名に *Babina* を採用したことに異議を唱えた。その後の研究によって、これらの単系統性には確証ともいえる分子系統解析結果が得られている (Kurabayashi et al., 2010)。しかし、この単系統性は、ホルストガエルおよびオットンガエルが、ハラブチガエルと同属ということの意味しない。なぜなら、Frost et al. (2006) がこの属を認める論拠は極めて不十分だからである。単系統をなす複数種が別属に区分される例は、たとえばマレーオオヒキガエル *Phrynoidis aspera* とキノポリヒキガエル *Pedostibes hosii* など、Frost et al. (2006) 自身の分類にも認められるところで、ハラブチガエル類には認められない前肢拇指をホルストガエルおよびオットンガエルがもつなどの際立った特徴は、2 属を認める根拠になり得ると筆者は考える。

#### おわりに

かつて、筆者は Frost (2004) が、質の吟

味を伴わない不正確な情報を含むにもかかわらず、現実の情報社会で金科玉条の基準となりつつあることを危惧したが、この傾向は危惧されるどころか、ますますその勢いを強めつつある。最新の Frost (2013) によれば、世界の両生類は7044種(2013年8月9日現在)とされ、その後も本学会英文誌に見られるように、新種記載は相次いでいるから、すべての種についての質の吟味など、もはや不可能かも知れない。しかし、こと日本産については、その多様性の真実を明らかにしたいものである。そのためには、流行りの分子系統学的手法だけでなく、伝統的な形態学や生態行動学にもとづく、きめの細かい研究が必要である。日本産両生類の系統分類には、まだまだ詳細な研究の必要な課題が多く残されている。この分野に興味をもった若い研究者の出現に期待してこの小文を終わりたい。

### 謝 辞

本解説をまとめるにあたり、粗稿に目を通され、ツチガエルの属名について有益な助言を下された疋田 努教授、細かい誤りを指摘して下さった西川完途博士・吉川夏彦博士に感謝する。

### 引用文献

- Djong, T. H., M. Matsui, M. Kuramoto, M. Nishioka, and M. Sumida. 2011. A new species of the *Fejervarya limnocharis* complex from Japan (Anura, Dicroglossidae). *Zool. Sci.* 28: 922-929.
- Dubois, A. 1999. *Miscellanea nomenclatorica batrachologica*. 19. Notes on the nomenclature of Ranidae and related groups. *Alytes* 17: 81-100.
- 費梁 (編). 1999. 中国両棲動物図鑑. 河南科学技术出版社, 鄭州. 8+432 p.
- 費梁・叶昌媛・黄永昭 (編). 1991 (1990). 中国両棲動物検索. 科学技术文献出版社重慶分社, 重慶. 364 p.
- Frost, D. R. 2004. *Amphibian Species of the World: an online reference*. Vers. 3.0. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.
- Frost, D. R. 2007. *Amphibian Species of the World: an online reference*. Vers. 5.0. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>.
- Frost, D. R. 2013. *Amphibian Species of the World: an online reference*. Vers. 5.6. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.
- Frost, D. R., T. Grant, J. N. Faivovich, R. H. Bain, A. Haas, C. F. B. Haddad, R. O. De Sá, A. Channing, M. Wilkinson, S. C. Donnellan, C. J. Raxworthy, J. A. Campbell, B. L. Blotto, P. Moler, R. C. Drewes, R. A. Nussbaum, J. D. Lynch, D. M. Green, and W. C. Wheeler. 2006. The amphibian tree of life. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 297: 1-370.
- 岩成美紀・藤井保・井川武・住田正幸・大海昌平・勝連盛輝. 2010. 沖縄産と奄美産の準絶滅危惧種リュウキュウアカガエルにおける遺伝的分化. *爬虫両棲類学会報* 2010 (1): 69-70.
- Kotaki, M., A. Kurabayashi, M. Matsui, M. Kuramoto, T.H. Djong, and M. Sumida. 2010. Molecular phylogeny for the diversified frogs of genus *Fejervarya* (Anura: Dicroglossidae). *Zool. Sci.* 27: 386-395.
- Kurabayashi, A., N. Yoshikawa, N. Sato, Y. Hayashi, S. Oumi, T. Fujii, and M. Sumida. 2010. Complete mitochondrial DNA sequence of the endangered frog *Odorrana ishikawae* (family Ranidae) and unexpected diversity of mt gene arrangements in ranids. *Mol. Phylogenet. Evol.* 56: 543-553.
- 倉本満. 1979. 琉球列島のカエル類の分布と隔離. *爬虫両棲類学雑誌* 8: 8-21.
- Kuramoto, M., N. Satou, S. Oumi, A. Kurabayashi, and M. Sumida. 2011. Inter- and intra-island divergence in *Odorrana ishikawae* (Anura, Ranidae) of the Ryukyu Archipelago of Japan, with description of a new species. *Zootaxa* 2767: 25-40.
- Lantz, L. A. 1931. Description of two new salamanders of the genus *Hynobius*. *Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 10* 7: 177-181.
- 前田憲男・松井正文. 1989. 日本カエル図鑑. 文一総合出版. 1-206 p.
- 前田憲男・松井正文. 1999. 改訂版日本カエル図鑑. 文一総合出版. 1-221 p.
- 松井正文. 2006a. 日本産爬虫両生類の学名の現状. *爬虫両棲類学会報* 2006 (2): 117-119.
- 松井正文. 2006b. 最近の日本産両生類の学名の変更について. *爬虫両棲類学会報* 2006 (2): 120-131.

- 松井正文. 2007a. スタイネガー著「日本とその周辺地域の両生爬虫類」刊行100周年を記念して. 爬虫両棲類学会報 2007(2): 156-158.
- 松井正文. 2007b. スタイネガー(1907)に掲載された日本とその周辺地域産有尾両生類を見直す. 爬虫両棲類学会報 2007(2): 159-163.
- 松井正文. 2007c. スタイネガー(1907)に掲載された日本とその周辺地域産無尾両生類を見直す. 爬虫両棲類学会報 2007(2): 164-172.
- Matsui, M. 2007. Unmasking *Rana okinavana* Boettger, 1895 from the Ryukyus, Japan (Amphibia: Anura: Ranidae). Zool. Sci. 24(2): 199-204.
- Matsui, M. 2011. On the brown frogs from the Ryukyu Archipelago, Japan, with descriptions of two new species (Amphibia, Anura). Cur. Herpetol. 30(2): 111-128.
- Matsui, M., T. Shimada, H. Ota, and T. Tanaka-Ueno. 2005. Multiple invasions of the Ryukyu Archipelago by Oriental frogs of the subgenus *Odorrana* with phylogenetic reassessment of the related subgenera of the genus *Rana*. Mol. Phyl. Evol. 37(3): 733-742.
- Matsui, M., M. Toda, and H. Ota. 2007. A new species of frog allied to *Fejervarya limnocharis* from the Southern Ryukyus, Japan (Amphibia: Ranidae). Cur. Herpetol. 26(2): 65-79.
- 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. ix + 214 p.
- Nishikawa, K., M. Matsui, S. Tanabe, and S. Sato. 2001. Geographic enzyme variation in a Japanese salamander, *Hynobius boulengeri* Thompson (Amphibia, Caudata). Herpetologica 57(3): 281-294.
- Nishikawa, K., M. Matsui, S. Tanabe, and M. Sakamoto. 2003. Occurrence of a lotic breeding *Hynobius* salamander (Amphibia, Urodela) on Kamishima of the Amakusa Islands, Japan. Cur. Herpetol. 22(1): 1-8.
- Nishikawa, K., M. Matsui, and S. Tanabe. 2005. Biochemical phylogenetics and historical biogeography of *Hynobius boulengeri* and *H. stejnegeri* (Amphibia, Urodela) from the Kyushu region, Japan. Herpetologica 61(1): 54-62.
- Nishikawa, K., M. Matsui, S. Tanabe, and S. Sato. 2007. Morphological and allozymic variation in *Hynobius boulengeri* and *H. stejnegeri* (Amphibia: Urodela: Hynobiidae). Zool. Sci. 24(7): 752-766.
- Nishioka, M. and M. Sumida. 1990. Differentiation of *Rana limnocharis* and two allied species elucidated by electrophoretic analysis. Sci. Rep. Lab. Amphib. Biol., Hiroshima Univ. 10: 125-154.
- 小山準二. 1940. 九州産「ヒノビウス」類の生體模型供覧. 解剖學雑誌 16(6): 34-35.
- Poyarkov, N. A., J. Che, M. S. Min, M. Kuro-o, F. Yan, C. Li, K. Iizuka, and D. R. Vieites. 2012. Review of the systematics, morphology and distribution of Asian clawed salamanders, genus *Onychodactylus* (Amphibia, Caudata: Hynobiidae), with the description of four new species. Zootaxa 3465: 1-106.
- Pyron, R. A., J. J. Wiens. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. Mol. Phyl. Evol. 61: 543-583.
- Sakamoto, M., K. Nishikawa, and M. Matsui. 2005. Two types of *Hynobius naevius* from the Central region of Kyushu Island, Japan (Caudata, Hynobiidae). Cur. Herpetol. 24(2): 67-77.
- Sakamoto, M., A. Tominaga, M. Matsui, K. Sakata, and A. Uchino. 2009. Phylogeography of *Hynobius yatsui* (Amphibia: Caudata) in Kyushu, Japan. Zool. Sci. 26: 35-47.
- 佐藤井岐雄. 1934. 四國産山椒魚の研究 I. 石鎚山及び其附近の山椒魚に就いて. 動物學雑誌 46(552): 464-472.
- 佐藤井岐雄. 1943. 日本産有尾類総説. 日本出版社, 大阪.
- Sekiya, K., H. Ohtani, M. Ogata, and I. Miura. 2010. Phyletic diversity in the frog *Rana rugosa* (Anura: Ranidae) with special reference to a unique morphotype found from Sado Island, Japan. Cur. Herpetol. 29: 69-78.
- Sekiya, K., I. Miura, and M. Ogata. 2012. A new frog species of the genus *Rugosa* from Sado Island, Japan. Zootaxa 3575: 49-62.
- Toda, M., M. Nishida, M. Matsui, G.-F. Wu, and H. Ota. 1997. Allozyme variation among east Asian populations of the Indian rice frog, *Rana limnocharis* (Amphibia: Anura). Biochem. Syst. Ecol. 25(2): 143-159.
- Toda, M., M. Matsui, M. Nishida, and H. Ota. 1998. Genetic divergence among Southeast and East Asian populations of *Rana limnocharis* (Amphibia: Anura), with special reference to sympatric cryptic species in Java. Zool. Sci. 15: 607-613.

- Tominaga, A., M. Matsui, K. Nishikawa, and S. Sato. 2003. Occurrence of two types of *Hynobius naevius* in northern Kyushu, Japan (Amphibia: Urodela). *Zool. Sci.* 20(12): 1467-1476.
- Tominaga, A., M. Matsui, K. Nishikawa, S. Tanabe, and S. Sato. 2005a. Genetic differentiations of *Hynobius naevius* (Amphibia: Hynobiidae) as revealed by allozyme analysis. *Biochem. Syst. Ecol.* 33: 921-937.
- Tominaga, A., M. Matsui, K. Nishikawa, S. Tanabe, and S. Sato. 2005b. Morphological discrimination of two genetic groups of a Japanese salamander, *Hynobius naevius* (Amphibia, Caudata). *Zool. Sci.* 22: 1229-1244.
- Tominaga, A., M. Matsui, K. Nishikawa, and S. Tanabe. 2006. Phylogenetic relationships of *Hynobius naevius* (Amphibia: Caudata) as revealed by mitochondrial 12S and 16S rRNA genes. *Mol. Phyl. Evol.* 38(3): 677-684.
- Tominaga, S. and M. Matsui. 2007. Estimation of the type locality of *Hynobius naevius* (Temminck and Schelegel, 1838), a salamander from Japan (Amphibia: Caudata). *Zool. Sci.* 24: 940-944.
- Tominaga, A. and M. Matsui. 2008. Taxonomic status of a salamander species allied to *Hynobius naevius* and a reevaluation of *Hynobius naevius yatsui* Oyama, 1947 (Amphibia, Caudata). *Zool. Sci.* 25(1): 107-114.
- Yoshikawa, N., M. Matsui, K. Nishikawa, J.-B. Kim and A. Kryukov. 2008. Phylogenetic relationships and biogeography of the Japanese clawed salamander, *Onychodactylus japonicus* (Amphibia: Caudata: Hynobiidae), and its congener inferred from the mitochondrial cytochrome *b* gene. *Mol. Phyl. Evol.* 49: 249-259.
- Yoshikawa, N., M. Matsui, K. Nishikawa, Y. Misawa, and S. Tanabe. 2010a. Allozymic variation of the Japanese clawed salamander, *Onychodactylus japonicus* (Amphibia: Caudata: Hynobiidae), with special reference to the presence of two sympatric genetic types. *Zool. Sci.* 27(1): 33-40.
- Yoshikawa, N., M. Matsui, and K. Nishikawa. 2010b. Allozymic variation and phylogeography of two genetic types of *Onychodactylus japonicus* (Amphibia: Caudata: Hynobiidae) sympatric in the Kinki District, Japan. *Zool. Sci.* 27: 344-355.
- Yoshikawa, K., M. Matsui, and K. Nishikawa. 2012. Genetic structure and cryptic diversity of *Onychodactylus japonicus* (Amphibia, Caudata, Hynobiidae) in northeastern Honshu, Japan, as revealed by allozymic analysis. *Zool. Sci.* 29(4): 229-237.
- Yoshikawa, N. and M. Matsui. 2013a. A new salamander of the genus *Onychodactylus* from Tsukuba Mountains, eastern Honshu, Japan (Amphibia, Caudata, Hynobiidae). *Cur. Herpetol.* 32(1): 9-25.
- Yoshikawa, N., M. Matsui, S. Tanabe, and T. Okayama. 2013b. Description of a new salamander of the genus *Onychodactylus* from Shikoku and western Honshu, Japan (Amphibia, Caudata, Hynobiidae). *Zootaxa* 3693: 441-464.