

Rana nigromaculata 와 *Rana plancyi* 2種의 自然雜種 및 生殖的 隔離機作에 關하여

梁瑞榮·柳在赫·朴炳相

仁荷大學校 生物學科

姊妹種 *R. nigromaculata* (참개구리)와 *R. plancyi* (금개구리) 간의 生殖的 隔離機作을 究明하기 위하여 전라남도 광주시에서 발견된 自然雜種 1개체를 포함한 두 종의 形態, 유전적 변이 및 繁殖時期 등을 조사한 분석한 결과는 다음과 같다.

두 종은 形態, 遺傳, mating call 및 繁殖時期 등에 뚜렷한 차이가 있고, 약 350만년 전에 南方系인 *R. plancyi*에서 *R. nigromaculata*가 分화되었을 것으로 추정되었다.

잡종 1개체는 전기영동 결과一代雜種으로 확인되었으며 抱卵한 정상 卵巢를 갖고 있는 점으로 미루어 보아 生殖이 可能하다고 여겨지며, 따라서 postmating isolating mechanism은 不完全하게 形成되었다고 추측된다.

KEY WORDS: *Rana plancyi*, *Rana nigromaculata*, Isolating mechanism

無尾類의 姉妹種(sibling species) 사이에는 同棲地域에서 일부의 種間雜種이 보고된 바 있다 (Frost and Bagnara, 1976, 1977; Sage and Selander, 1979; Gerhardt *et al.*, 1980; Andersén and Moler, 1986). 일반적으로 양서류 중 無尾類의 경우는 mating call, 繁殖時期의 차이 등에 의한 premating isolating mechanism에 의하여 種이 유지되는 것으로 알려져 있다(Blair, 1955; Littlejohn and Oldham, 1968; 梁等 1981; Frost and Platz, 1983; Szymura and Barton, 1986).

韓國產 개구리科(Ranidae), 개구리屬에 속하는 *Rana nigromaculata* (참개구리)와 *R. plancyi* (금개구리)는 형태적으로 매우 유사할 뿐 아니라 棲息環境도 비슷하여 Okata(1931)는 *R. plancyi*를 *R. nigromaculata*의 亞種으로 취급한 바 있으나 Shannon(1956)은 背側隆起線의 차이 등으로 別種으로 分類하였고 金(1970)과 姜·尹(1975)은 두 종의 형태 및 생태적 특징을 기재하고 분포를 밝혔으며, 梁·柳(1978)는 문헌 및 채집을 통하여 두 種의 微細分布를 보고하면서 이들을 別種으로 취급하였다. Kawamura 외

Nishioka(1975)는 人工交配實驗을 통하여 이 둘 2 종의 부분적인 生殖的 隔離를 논한 바 있다.

著者들은 *R. nigromaculata*와 *R. plancyi*의 잡종개체를 채집할 기회가 있어 이 잡종개체에 대한 형태 및 유전적 특징을 밝히고, 또한 同棲地域에서 채집된 兩親種에 대한 外部形態의 특징과 유전적 조성 및 변이 mating call의 pattern, 繁殖時期, 棲息場所 등을 분석하여 두 종간의 分류학적 위치와 生殖的 隔離機作을究明하고자 하였다.

材料 및 方法

電氣泳動

실험 재료는 1977년 9월 25일 전라남도 광주시 동운동에서 雜種 1개체를 포함한 *R. nigromaculata* 19개체, *R. plancyi* 24개체, 총 44개체를 채집하여 사용하였다. 채집된 개체는 산 채로 實驗室까지 운반한 후 실험실 내에서 電氣泳動에 사용할 組織(心臟, 肝臟 및 筋肉)을 각 개체 별로 취하여 -75°C 에 냉동시키고 표본은 10% formalin에 고정하였다.

전기영동법은 Selander 등(1971) 및 梁(1983)

本研究는 韓國科學財團의 研究費(1978-1979)支援에 의한 것임.

Table 1. Buffer systems and stains for electrophoresis.

Buffer	Isozyme	Voltage & time
Continuous Tris citrate II (TC. II, pH 8.0)	Malate dehydrogenase(<i>Mdh</i> -1, 2) Lactate dehydrogenase(<i>Ldh</i> -1, 2) Glutamate dehydrogenase(<i>Gdh</i>) Sorbitol dehydrogenase(<i>Sdh</i>) α -glycerophosphate dehydrogenase(α <i>Gpd</i> -1, 2) Isocitrate dehydrogenase(<i>Idh</i> -1, 2) Phosphoglucose isomerase(<i>Pgi</i>) Phosphoglucomutase(<i>Pgm</i>) Mannose phosphate isomerase(<i>Mpi</i>)	110V 2 $\frac{1}{2}$ hrs
Discontinuous Tris citrate (Poulik, pH 8.2)	Fumerase(<i>Fum</i>) Alcohol dehydrogenase(<i>Adh</i>) Indophenol oxidase(<i>Ipo</i>)	250V 2 $\frac{1}{2}$ hrs
Lithium hydroxide (LiOH, pH 8.1)	Glutamic oxaloacetic transaminase(<i>Got</i> -1, 2)	300V 3hrs
Tris maleic EDTA (TM, pH 7.4)	6-Phosphogluconate dehydrogenase(<i>6pgd</i>)	100V 4hrs

의 방법에 의하여 horizontal starch gel 전기영동을 실시하였고 starch는 Electro-Starch(Otto Hiller, Wisconsin)로 11% gel을 만들어 사용하였다.

각 개체에서 摘出한 조작은 4°C에서 glass-homogenizer로 磨碎한 후 Sorvall RC-5 (Roter SS-34) 원심분리기를 사용 49,000g로 30분간 저온원심분리하여 상층액을 얻어 電氣泳動試料로 사용하였다. 조사된 酶素 및 buffer는 Table 1과 같다.

전기영동 후 얻은 각 종 同位酶素의 電氣泳動像을 이용하여 遺傳子頻度를 산출하여 잡종 개체의 遺傳的 造成 및 두 種의 遺傳變異 polymorphism(P)과 heterozygosity(H)를 비교하고 Rogers(1972)와 Nei(1972)의 방법에 의한 遺傳的 近緣關係 및 차이 정도를 조사하였으며 Nei's (1972)D 값으로 Nei(1975)의 공식에 따라 두 種의 分화연대를 추정하였다.

Mating Call

녹음은 Sony ECM-31M condenser 마이크와 Sony TC-D5M 카세트 녹음기를 사용 경기도 수원시 소재 농촌진흥청 시험장 논에서 1985년 5월 14일부터 1985년 6월 14일까지 3차례에 걸쳐서 日沒 후 개체 별로 실시하였으며 녹음 거리

는 50cm-1m였다. 녹음과 동시에 수온을 병행하여 측정, 기록하였다.

녹음 테이프는 실험실에서 Kay Sona-Graph 7800과 Kay Sona-Graph 7900 printer를 사용, 개체별로 mating call을 sonogram하였고 sonogram pattern과 call frequency로 두 種을 분석하고 수온과 mating call duration과의 관계를 비교하였다.

繁殖時期 및 棲息處 調査

보관된 標本 및 文獻 그리고 채집과 관찰을 토대로 두 종의 번식 시기와 서식 장소를 비교하였다.

結 果

形態

雜種個體(1개체, ♂)와 兩親種간의 形態 비교 결과는 Fig. 1과 같다. Fig. 1에서 보는 바와 같아 잡종개체는 頭部, 後肢 및 後肢의 물갈퀴에서 兩親種과 비교할 수 있었다.

잡종개체의 鼓膜 크기는 눈의 크기와 같아 *R. planicyi*와 유사하였으나 頭長이 頭幅보다 긴 점은 *R. nigromaculata*의 특징과 유사하였다(Fig.

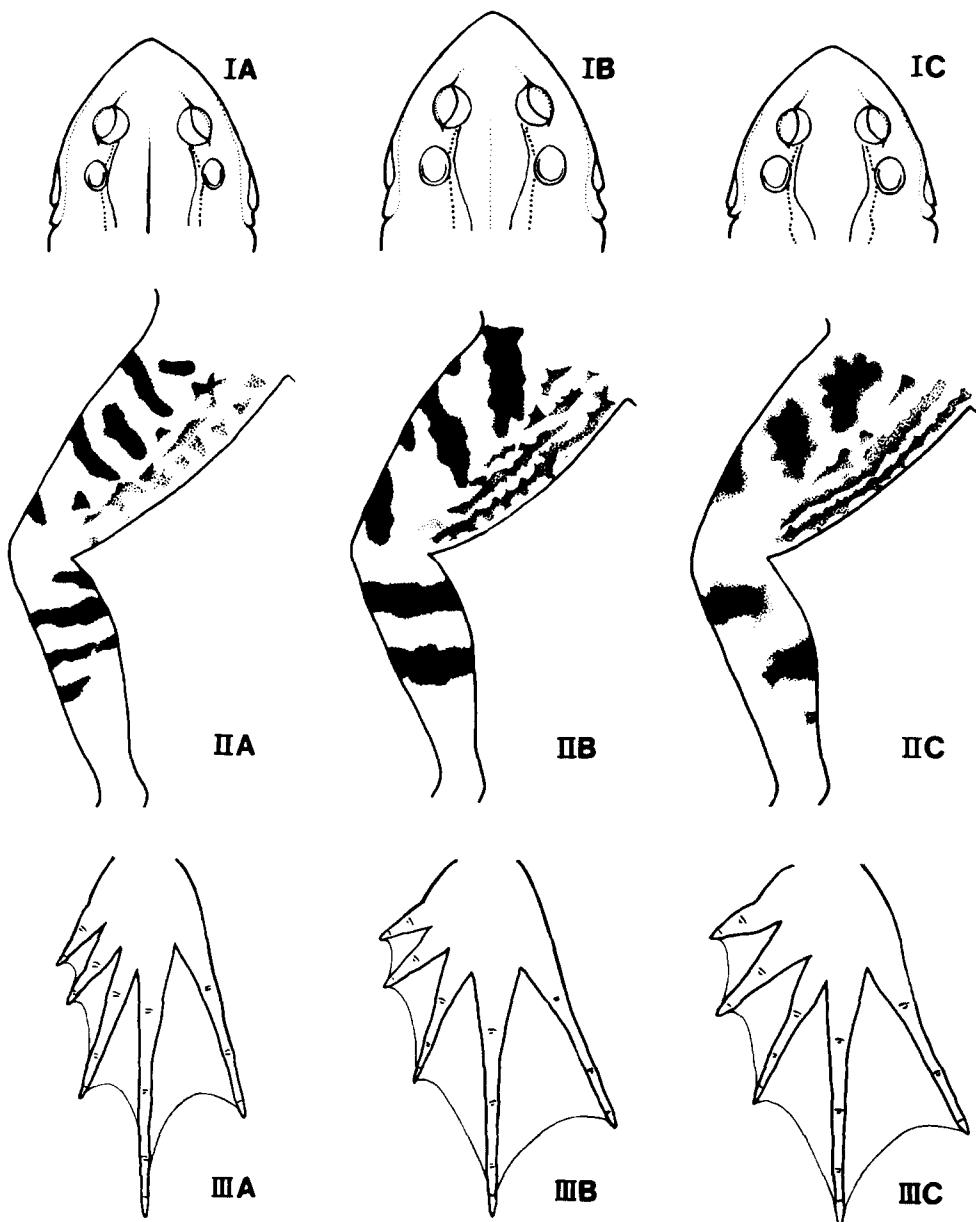


Fig. 1. Dorsal view of the head part, hind limb, and toe web of *R. nigromaculata* (I, II, III-A), *R. plancyi* (I, II, III-C), and hybrid (I, II, III-B).

1, IA, B, C). 後肢斑紋은 *R. nigromaculata*의 띠 무늬와 *R. plancyi*의 성상형의 반점무늬가 重合된 斑紋인 반면 後肢幅은 *R. nigromaculata*보다 굽어 *R. plancyi*와 유사하였다(Fig. 1, IIA, B,

C). 後肢 물갈퀴는 펼쳐지는 각도 및 크기가 *R. plancyi*와 유사하였다(Fig. 1, IIIA, B, C). 雜種個體의 體形은 *R. plancyi*와 유사하나 體色은 *R. nigromaculata*에 가까웠다.

Table 2. Allele frequencies of *R. nigromaculata* and *R. planicyi*.

Loci	All- elles	<i>R. nig.</i> (N=19)	<i>R. plan.</i> (N=24)	Loci	All- elles	<i>R. nig.</i> (N=19)	<i>R. plan.</i> (N=24)
<i>Mdh-1</i>	a	1.00		<i>Pgi</i>	a	1.00	1.00
	b		1.00	<i>Pgm</i>	a	1.00	1.00
<i>Mdh-2</i>	a	1.00		<i>Gdh</i>	a	1.00	1.00
	b		1.00	<i>Adh</i>	a	1.00	1.00
<i>Idh-1</i>	a	1.00		<i>Ipo</i>	a	1.00	1.00
	b		1.00	<i>Mpi</i>	a	0.92	
<i>Idh-2</i>	a	1.00	1.00		b	0.03	
<i>Ldh-1</i>	a		1.00		c	0.05	1.00
	b	1.00		<i>Fum</i>	a	1.00	0.19
<i>Ldh-2</i>	a	1.00	1.00		b		0.81
<i>Sdh</i>	a	1.00		<i>Got-1</i>	a	1.00	1.00
	b		1.00	<i>Got-2</i>	a	1.00	
<i>α Gpd-1</i>	a		1.00		b		1.00
	b	0.89		<i>6Pgd</i>	a	0.03	
	c	0.11			b	0.97	
<i>α Gpd-2</i>	a	1.00	1.00		c		1.00
p		15.8%	5.3%	H		0.019	0.015

電氣泳動

14종류의 同位酵素에서 19개의 遺傳子를 검출 허 그들의 遺傳子頻度를 구한 결과는 Table 2에서 보는 바와 같이 *Idh-2*, *Ldh-2*, *Gdh*, *α Gpd-2*, *Pgi*, *Pgm*, *Adh*, *Ipo*, 그리고 *Got-1*의 9개 유전자(47%)는 두 종 공히同一對立因子였고 나머지 10개 유전자는 중간에 차이가 있어 *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Idh-1*, *Ldh-1*, *Sdh-1*, *α Gpd-1*, *Got-2* 및 *6Pgd*의 8개 유전자(42%)는 2종이 전혀 다른對立因子였으며 *Mpi*와 *Fum*은兩種 사이에同一對立因子를 일부 공유하고 있었으나 그 빈도는 극히 낮았다.

집중개체는兩種사이에 뚜렷이 차이가 있는 10개 유전자가 모두異型接合子였고 이 점으로 미루어 보아 이 개체는 집중 제2대(F1)라고 판단되었다.

두 종의 遺傳的 變異 정도는 Table 2에서 보는 바와 같이 *R. nigromaculata*는 $P=15.8\%$, $H=0.019$ 인데 반하여 *R. planicyi*는 $P=5.3\%$, $H=0.015$ 로서 *R. nigromaculata*의 변이가 약간 높은 편이었다.

두 종의 遺傳的 近緣值(Rogers, 1972)는 $S=0.491$ 이었고 유전적 差異值(Sei, 1972)는 $D=0.702$ 였다.

D값을 이용하여 Nei(1975)의 공식에 따라 2종의 分化年代를 구한 결과 이들은 약 350만년 전에 분화된 것으로 추정되었다.

Mating Call

R. nigromaculata 66회, *R. planicyi* 45회의 mating call을 sonogram으로 나타내어 그 중 가장 전형적인 mating call을 3-dimension, contour, time wave, 그리고 power spectrum으로 비교한 결과는 Fig. 2와 같다. Fig. 2에서 보는 바와 같이 두 種의 mating call은 sonogram pattern에 현저한 차이가 있었다. Mating call의 frequency 분석이 용이한 wide band filter(300 Hz)를 통과시켜 두 종의 mating call을 3-dimension으로 분석한 결과 *R. nigromaculata*는 5회(평균 4.6 ± 0.8 one SD, range, 3-7)의 mating call band로 구성되며 앞 band보다 뒷 band의 강도가 점차 높아지고 맨 뒷 band의 끝 부분은 급격히 약하게 나타났다. 8 kHz 중 dominant frequency는 약 1.6 kHz(평균 1.58 ± 0.21 one SD, range, 12.2-2.0)로 나타났으나 5회의 mating call band에서 다소의 차이가 있었다. 반면 *R. planicyi*는 *R. nigromaculata*와는 달리 1회의 mating call band로 구성되었으며 조사된 45회의 sonogram pattern 중 16회(36%)는 mating call band의 약

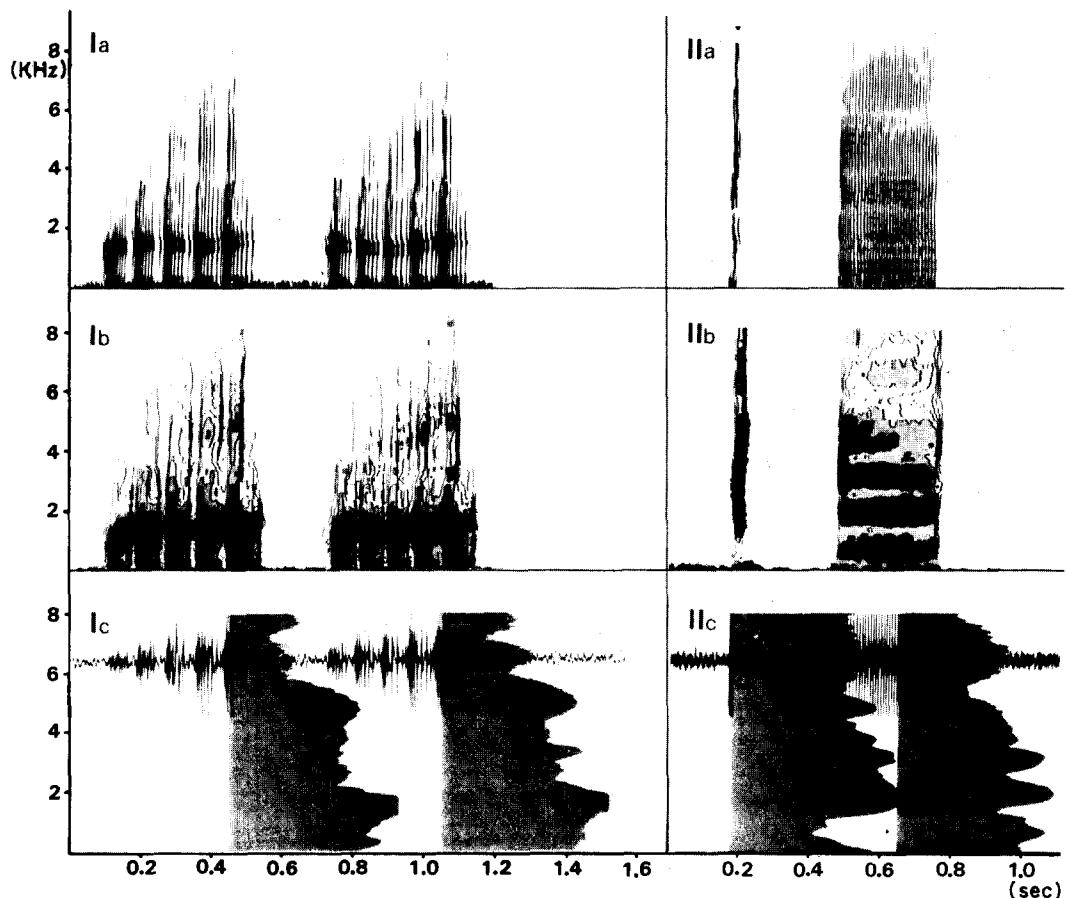


Fig. 2. Sonogram patterns of *R. nigromaculata* (I) and *R. plancyi* (II). a, 3-Dimension (300 Hz filter); b, Contour; c, Time Wave and Power Spectrum.

0.5초(평균 0.49 ± 0.28 one SD, range, 0.25-1.20) 전에 introductory call이 매우 짧게 나타났다. Band는 대개 26개(평균, 25.9 ± 8.3 one SD, range, 12-45)의 mating call bar로 구성되었으며 뚜렷한 dominant frequency는 없었다(Fig. 2, Ia, IIa).

Contour 및 time wave로 두 종의 mating call 을 비교한 결과는 Fig. 2, Ib, IIb, Ic, IIc에서 보는 바와 같이 3-dimension과 같은 양상이었고 power spectrum 분석 결과 *R. nigromaculata*는 1.6 kHz 부근에서 dominant frequency가 나타났으나 *R. plancyi*는 뚜렷한 dominant frequency 가 없었으며 mating call 보다는 introductory

call의 강도가 더 큼을 볼 수 있었다.

자연상태서의 *R. nigromaculata*의 mating call 은 5개의 mating call band가 韻律있게 청취된다면 *R. plancyi*는 *R. nigromaculata*에 비하여 짧고 작으며, mating call에 비하여 introductory call이 보다 날카롭고 명료하게 청취되어 *R. nigromaculata*와 쉽게 구별되었다.

*R. nigromaculata*의 mating call band 수 그리고 *R. plancyi*의 introductory call 有無는同一個體에서 일정치 않게 變異가 청취되는 반면 *R. plancyi*의 mating call bar 수는 동일 개체에서의 變異없이 個體變異가 청취되었다.

자연 상태에서 *R. nigromaculata*는 풀이 없이

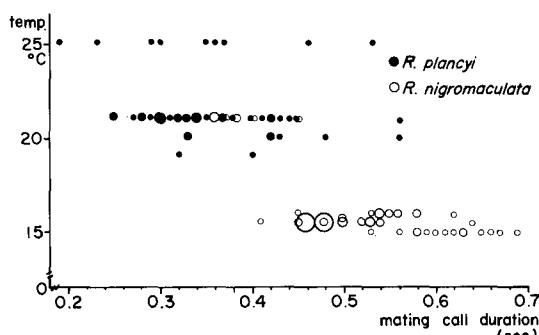


Fig. 3. Relationship between water temperature and mating call duration of *R. nigromaculata* and *R. plancyi*. Circle signs indicated the number of animals ranging from 1 (smallest) to 9 (largest).

물이 10cm 이상 고인 논에서 頭部를 노출시키고 물 속에 떠 있는 상태로 많은 개체가 경쟁적으로 mating call을 하며, territory가 침범되었을 경우는 mating call을 보다 크고 빠르게 하며 territory 밖으로 밀어 내는 것이 관찰된 반면 *R. plancyi*는 논둑 도랑의 풀섶이나 웅덩이 가장자리 풀섶에서 정지 상태로 mating call을 하며, territory 경쟁은 없었으나 mating call 경쟁이 관찰되었다.

無尾類의 mating call은 온도에 따라 mating call duration이 변하는 경향이 있어(Blair, 1955; kuramoto, 1980; 梁 等, 1981) *R. nigromaculata*의 mating call duration을 mating call band 횟수가 5회일 때로 환산하여 mating call duration과 수온과의 관계로 두 종을 비교한 결과는 Fig. 3에서 보는 바와 같이 *R. nigromaculata*는 수온이 16°C 이하일 때 *R. plancyi*는 수온이 20°C 이상일 때 mating call이 많아 구별되었으나 두 종 공히 동일 수온에서 mating call during의 變異가 심하여 수온 변화에 따른 mating call duration의 비교는 불가능하였다.

繁殖時期 및 棲息處

번식시기는 Fig. 4에서 보는 바와 같이, mating call이 *R. nigromaculata*는 4월 초부터 6월 초순까지 지속되고 4월 말-5월 초에 절정에 달하였으며 *R. plancyi*는 5월 중순경 시작되어 7월

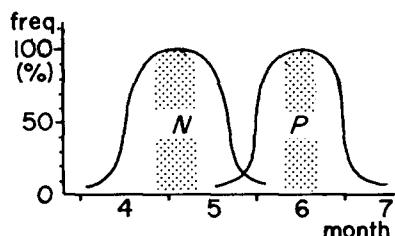


Fig. 4. Comparison of mating season between *R. nigromaculata* (N) and *R. plancyi* (P) based on relative mating call frequencies and egg laying period (dotted area).

중순까지 지속되고 6월 중순 경에 그 절정에 달하였다. 두 種은 mating call이 절정을 이루는 시기에 주로 產卵하는 것이 관찰되는 것으로 보아 두 종의 繁殖時期는 뚜렷한 차이가 있다고 여겨진다.

棲息場所는 *R. nigromaculata*의 경우 평야 지대를 비롯하여 산간, 도서 지방 등 다양한 환경 조건인 반면 *R. plancyi*는 저지대 평야의 웅덩이나 물이 항상 고여 있는 논에 국한되어 棲息하며 南方系로 알려져 있다(姜·尹, 1975; 金, 1970; 梁·柳, 1978).

考 察

形態的 比較

形態發現은 일반적으로 여러개의 遺傳子에 의하므로(Dobzhansky et al., 1977)一代雜種個體라 하여도 뚜렷하게 兩親種의 중간 形質을 나타내는 것은 아니나 많은 形質을 비교하면 兩親種의 중간 정도의 特징을 나타낸다. Feder(1979)는 北美產 *Bufo borealis* 와 *B. punctatus*의 形態의 인중간 特징을 갖는 개체를 발견하고 電氣泳動을 실시한 결과 上記의 두 種의 一代雜種임을 밝힌 바 있다.

본 조사에서 頭部, 後肢 및 後肢 물갈퀴 등의 形態 및 斑紋을 비교한 결과 雜種個體는 *R. nigromaculata* 와 *R. plancyi*의 중간 정도의 特징을 나타내었다. 이 결과 自然狀態에서 上記 두 種 간에 雜種이 형성되었음을 알 수 있었으나 形

態的 특징만으로一代雜種 여부를 판단할 수는 없었다.

遺傳的 比較

梁(1983)은 12개 집단의 韓國產 *R. nigromaculata*의 평균 遺傳的 變異를 조사한 결과 $\bar{P}=28.2\%$, $\bar{H}=0.040$ 으로 보고한 바 있는데 본 연구결과의 $P=15.8\%$, $H=0.019$ 는 上記 결과에 비하여 그 값이 현저히 낮았으며 이는 *Rana boylei*와 *R. muscosa* (Case, 1978), Israel產 *Rana ridibunda* (Yang and Nevo, 1980), 및 일반적인 兩棲類의 遺傳變異值(Selander, 1976)보다 낮은 값이었다. 그 이유는 본 연구 대상 지역이 도시 주변에 위치하는 관계로 집단의 크기가 작고 타 집단과 격리되어 있기 때문이라 여겨진다. 특히 *R. plancyi*는 韓國產 兩棲類 중에서 遺傳的 變異가 가장 낮은 것으로 밝혀져 있다(梁미발표).

두 종의 유전적 균연치는 $S=0.491$ 로서 이 값은 北美產 *Rana pipiens* complex인 *R. boylei*와 *R. muscosa* ($S=0.47-0.52$, Case, 1978), 韓國產 *Hyla japonica*와 *H. suweonensis* ($S=0.474$, 梁等, 1981)의 경우와 비슷하였으며 이 같은 他兩棲類群의 種間 균연치 ($\bar{S}=0.63$)보다 다소 낮은 값이었다(Avise, 1976).

Mating Call 比較

無尾類는 번식기에 수컷에 의한 종 특유의 mating call로 同種間의 교배가 유도되므로 (Blair, 1955; Martin, 1972) 姉妹種間의 mating call을 분석하여 生殖的 隔離機作의 연구가 수행되고 있다(McAlister, 1962; Brown and Brown, 1972; Kuramoto, 1977, 1987).

Kuramoto(1980)와 梁 등(1981)은 형태적으로 구별이 불가능하였던 韓國產 *Hyla* 속 2종 *H. japonica*와 *H. suweonensis*의 mating call 차이를 구명하였고 Blair(1955)는 同棲地域에서 mating call의 character displacement현상을 밝힌 바 있으며 북미산 *Rana pipiens* complex에 대한 pre-mating isolating mechanism의 연구도 활발히 수행되고 있다(Littlejohn and Oldham, 1968; Brown and Brown, 1972; Frost and Platz, 1983; Platz and Frost, 1984).

*R. nigromaculata*와 *R. plancyi*는 mating call에서 뚜렷한 차이가 있어 두 종의 premating isolating mechanism에 크게 기여한다고 여겨진다.

繁殖時期 比較

姊妹種이 同棲의 일 때 mating call 이외에도 이들의 번식 시기가 premating isolating mechanism으로 크게 작용한다(Dobzhansky et al., 1977). 北美產 *Rana pipiens* complex의 경우 번식 시기 차이에 의한 종 유지 사례가 보고되어져 있으며(Post and Pettus, 1967; Mecham, 1968; Platz and Platz, 1973; Frost and Bagnara, 1976, 1977; Kruse and Dunlap, 1976) 梁 등(1981)도 繁殖時期의 중요성을 강조한 바 있다.

*R. nigromaculata*와 *R. plancyi* 사이에서도 번식 시기가 뚜렷하게 다름을 볼 수 있다(Fig. 4). 따라서 두 종은 mating call과 번식 시기 차이에 의하여 同棲地域에서 종이 유지된다고 사료된다.

雜種 및 生殖的 隔離

시간에 따라 일정하게 변화해 가는 分子進化 속도에 의해 形態進化 속도는 棲息環境 및 생태 조건의 변화에 따라 큰 차이가 있어, 서식 환경의 변화 없이 진화해 온 양서류는 분자 진화 속도에 의해 형태 진화 속도가 느려(Wilson et al., 1974) 형태적으로 유사하나 유전적으로 차이가 큰 姉妹種이 많으며, 이들 간의 自然雜種이 자주 발견된다. Feder(1979)는 북미산 *Bufo borealis*와 *B. punctatus*간의 자연잡종 4개체를 발견, 잡종개체는 모두 암컷으로 卵巢가 작고 卵이 없는 불임성을 밝히고, 두 종 사이에는 번식 시기와 mating call의 차이가 있으나 자연잡종이 발생되는 것으로 보아 premating isolating mechanism은 불완전하나 postmating isolating mechanism이 완성되어 두 종은 別種으로 보고하였고 Volpe(1960), McCoy 등(1967) 및 Green (1984)도 北美產 *Bufo*의 姉妹種에서一代雜種의 불임을 보고한 바 있다.

Kawamura와 nishioka (1975)는 인공 교배 실험을 시도한 결과 *R. nigromaculata* (♀) × *R. plancyi* (♂)의 경우 80% 이상의 개체, *R. plan-*

cyi (♂) × *R. nigromaculata* (♀)의 경우 50% 이상의 개체가 변태까지 성장되고,一代雜種 개체 중 수컷은 전 개체가 불임인 반면 암컷 개체의 50%는 정상 卵巢를, 나머지 50%의 암컷개체는 50% 이상의 卵이 정상으로 나타나 암·수의 생식 능력 차이를 보고하고 두 종은 불완전하게 격리되었다고 주장하였다.

본 연구에서 발견된 잡종개체는 體長이 65mm 정도의 암컷 성체로서 전기영동결과 10개 遺傳子에서 兩親種의 異型接合子로 나타나는 것으로 보아 *R. nigromaculata*와 *R. plancyi*의 제1대 잡종으로 확인되었으며 복강 내에는 정상인 成熟卵을 갖고 있는 점을 미루어 보아 受精이 가능할 것으로 추측되었다. 따라서 두 종 사이에는 postmating isolating mechanism은 불완전하다고 보며 자연상태에서 잡종이 발생된 원인은 기후 조건 또는 어떤 환경적 변화에 의하여 pre-mating isolating mechanism이 파괴된 결과로 여겨진다.

種分化

*R. plancyi*는 南方系 種으로서 中國의 南部, 台灣 등지에 분포되어 있고, 우리나라에는 비교적 기후 조건이 온화한 남부의 평야에 국한되어 분포하는 한편 *R. nigromaculata*는 韓國 전역 및 中國의 북부 지방, 日本 북부 지방 등 기후가 한랭한 지역에 까지 널리 분포하고 있다(Okada, 1931). 또한 번식 시기로 보아도 *R. nigromaculata*는 기온이 낮은 4-5월에 번식하는 한편 *R. plancyi*는 6월에 번식하는 점으로 미루어보아 南方系인 *R. plancyi*에서 저온에 적응된 *R. nigromaculata*가 분화되었을 가능성이 크며, 이들의 분화연대가 약 350만년 전후인 점으로 보아 플라이오세 후기에서 플라이스토세 초기에適應放射하였다고 사료된다.

引用文獻

Anderson, K. and P. E. Moler, 1986. Natural hybrids of the pine barrens tree frog, *Hyla andersonii* with *H. cinerea* and *H. femoralis* (Anura, Hylidae): morphological and chromosomal evidence. *Copeia* 1986:70-76.

- Avise, J. C., 1976. Genetic differentiation during speciation, In: Molecular Evolution (Ayala, F. J. ed.). Sinauer Co. Vol. 1, p. 115.
- Blair, W. F., 1955. Mating call and stage of speciation in the *Microhyla olivacea*-*M. carolinensis* complex. *Evolution* 9:469-480.
- Brown, L. E. and J. R. Brown, 1972. Call types of the *Rana pipiens* complex in Illinois. *Science* 176:928-929.
- Case, S. M., 1978. Electrophoretic variation in two species of ranid frogs, *Rana boylei* and *Rana muscosa*. *Copeia* 1978:311-320.
- Dobzhansky, T., F. J. Ayala, G. L. Stebbins, and J. W. Valentine, 1977. Evolution. W. H. Freeman and Co, San Francisco, 171pp.
- Feder, J. H., 1979. Natural hybridization and genetic divergence between the toads *Bufo borealis* and *Bufo punctatus*. *Evolution* 33:1089-1097.
- Frost, J. S. and J. E. Platz, 1983. Comparative assessment of model of reproductive isolation among four species of leopard frogs (*Rana pipiens* complex). *Evolution* 37:66-78.
- Forst, J. S. and J. T. Bagnara, 1976. A new species of leopard frog (*Rana pipiens* complex) from northwestern Mexico. *Copeia* 1976:332-338.
- Frost, J. S. and J. T. Bagnara, 1977. An analysis of reproductive isolation between *Rana magnaocularis* and *Rana berlandieri foreri* (*Rana pipiens* complex). *Exp. Zool.* 202:291-306.
- Gerhardt, H. C., S. I. Guttman and A. A. Karlin, 1980. Natural hybrids between *Hyla cinerea* and *Hyla gratiosa*: morphology, vocalization and electrophoretic analysis. *Copeia* 1980:577-584.
- Green, D. M., 1984. Sympatric hybridization and allozyme variation in the toads *Bufo americanus* and *B. fowleri* in southern Ontario. *Copeia* 1984:18-26.
- 姜永善·尹一炳, 1975. 한국동식물도감, 동물편, 양서파종류, 17권, 문교부.
- Kawamura, T. and M. Nishioka, 1975. On the pond frogs in the palearctic region, with special reference to the isolating mechanisms between different species. *Proc. Jap. Soc. Syst. Zool.* 11:61-78.
- 金憲奎, 1970. 한국산 개구리目(Salientia)의 분류 및 분포연구. 韓國生活科學研究所 論叢 6:211-236.
- Kruse, K. C. and D. G. Dunlap, 1976. Serum albumins and hybridization in two species of the *Rana pipiens* complex in north central United States. *Copeia* 1976:394-396.
- Kuramoto, M., 1977. Mating call structure of the Japanese pond frogs, *Rana nigromaculata* and *Rana brevipoda* (Amphibia, Anura, Ranidae). *J. Herpetology* 11:249-254.
- Kuramoto, M., 1980. Mating call of tree frogs (genus *Hyla*) in the far east, with description of a new

- species from Korea. *Copeia* **1980**:100-108.
- Kuramoto, M., 1987. Advertisement calls of two Taiwan microhylid frogs, *Microhyla heymonsi* and *M. omata*. *Zool. Sci.* **4**:563-567.
- Littlejohn, M. J. and R. S. Oldham, 1968. *Rana pipiens* mating calls structure and taxonomy. *Science* **162**:1003-1005.
- Martin, W. F., 1972. Evolution of vocalization in the genus *Bufo*. In: *Evolution in the Genus Bufo* (Blair, W. F. ed.), Univ. Texas Press, Austin and London, Vol. 1, pp. 279-303.
- McAlister, W. H., 1962. Variation in *Rana pipiens* Schreber in Texas. *Amer. Midl. Natur.* **67**:334-363.
- McCoy, C. J., H. M. Smith and J. A. Tihem, 1967. Natural hybrid toads, *Bufo punctatus* × *Bufo woodhousei*, from Colorado. *Southwestern Natur.* **12**:45-54.
- Mecham, J. S., 1968. Evidence of reproductive isolation between two populations of the frog *Rana pipiens* in Arizona. *Southwestern Natur.* **13**:35-44.
- Nei, M., 1972. Genetic distance between population. *Amer. Nat.* **160**:283-292.
- Nei, M., 1975. *Molecular Population Genetics and Evolution*. North-Holland, Amsterdam.
- Okada, Y., 1931. The tailless batrachians of the Japanese Empire, Imp. Ag. Exp. Station, Nishigapire, Tokyo. (in Japanese)
- Platz, J. E. and A. I. Platz, 1973. *Rana pipiens* complex: hemoglobin phenotypes of sympatric and allopatric populations in Arizona. *Science* **179**:1334-1336.
- Platz, J. E. and J. S. Frost, 1984. *Rana yavapaiensis*, a new species of leopard frog (*Rana pipiens* complex). *Copeia* **1984**:940-948.
- Post, D. D. and D. Pettus, 1967. Sympathy of two members of the *Rana pipiens* complex in Colorado. *Herpetologica* **23**:323.
- Rogers, J. S., 1972. Measure of genetic similarity and genetic distance. *Studies in Genetics VII*, Univ. Texas Publ. **7213**:145-153.
- Sage, R. D. and R. K. Selander, 1979. Hybridization between species of the *Rana pipiens* complex in central Texas. *Evolution* **33**:1069-1088.
- Selander, R. K., 1976. Genic variation in natural populations. In: *Molecular Evolution* (Ayala, F. J. ed.). Sinauer Co. Vol. 1, p. 35.
- Selander, R. K., M. H. Smith, S. Y. Yang, W. E. Johnson, and B. Gentry, 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I: Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). *Studies in Genetics VI*, Univ. Texas Publ. **7103**:49-90.
- Shannon, F. A., 1956. The Reptiles and Amphibians of Korea. *Herpetologica* **12**:22-29.
- Szymura, J. M. and N. H. Barton, 1986. Genetic analysis of a hybrid zone between the fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata*, near Cracow in southern Poland. *Evolution* **40**:1141-1159.
- Volpe, E. P., 1960. Evolutionary consequences of hybrid sterility and vigor in toads. *Evolution* **14**:181-193.
- Wilson, A. C., L. R. Maxson, and V. M. Sarich, 1974. Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **71**:2843-2847.
- 梁瑞榮, 1983. 韓國產 참개구리(*Rana nigromaculata*)의遺傳的變異에關하여. 仁荷大學校 基礎科學研究所論文集 4:61-67.
- 梁瑞榮·朴炳相·孫洪鍾, 1981. 韓國產 청개구리屬(genus *Hyla*)의種間比較. 仁荷大學校 基礎科學研究所論文集 2:75-83.
- 梁瑞榮·柳在赫, 1978. 한국산 양서류의 분포목록. 仁荷大學校 產業科學 技術研究所 論文集 5:81-90.
- Yang, S. Y. and E. Nevo, 1980. Genetic variation of green frog populations. *Bull. Inst. Basic Sci.*, Inha Univ. **1**:69-79.

(Accepted November 20, 1987)

Natural Hybridization and Reproductive Isolating Mechanisms between Two Species of *Rana nigromaculata* and *Rana plancyi* (Anura)

Suh-Yung Yang, Chai-Hyeock Yu and Byung-Sang Park (Dept. of Biology, Inha University, Inchon, 160-751, Korea)

A sympatric sample of *Rana nigromaculata* and *R. plancyi* (Anura) from Kwangju, Korea was investigated to clarify their taxonomic status and to estimate the degree of genic variation, genetic relatedness, and reproductive isolation between them, based on electrophoretic analysis, morphometric data, mating call, mating season, and habitat.

All the characters measured including morphometric, genetic, behavioral, and ecological suggest that they are distinct species and *R. nigromaculata* might have originated from *R. plancyi* (tropical

form) about three and a half million years ago.

An adult female was found to be F1 hybrid between two species. The hybrid female possessed fertile eggs and morphologically intermediate to the parental species in head parts, hind limb, and web characters.

The differences in mating call, mating behavior, breeding season, and habitat strongly suggest that premating isolating mechanism is operating, even though very rare hybrid is found.