

イモリ属の北限に生きる アカハライモリの繁殖戦略

——秋から春をまたぐ多重交配の謎を解く

秋山 繁治 *Shigeharu Akiyama*

南九州大学 教授 プロフィールはP.183参照

両生類は大きく分けて、有尾類（サンショウウオ目）と無尾類（カエル目）に分けられる。有尾類は変態して成体になっても尾が残る仲間を指す。無尾類ほど身近な存在ではなく、その存在は一般的には知られていない。有尾類は、声を出すこともなく、朽木の下や石の下、山奥の湿地や水溜まりといったあまり人目につかないところでひっそりと生息しているからだ。その中で唯一、春先に、水田で動き回る姿を見ることができなのがイモリ科イモリ属（*Cynopus*）の仲間である。今回は有尾類で最もよく知られているアカハライモリを中心に、その生態と繁殖戦略を探っていきたい。

① はじめに

アカハライモリは日本の固有種であり、本州、四国、九州とその島嶼（隠岐、壱岐、佐渡、五島）に広く分布している。アカハライモリは有尾類で最も身近な生き物であった。しかしながら、近年、圃場整備、耕作方法の変化、水路や溝のコンクリート化などの人為的な自然環境の改変が進み、農業散布や水質の悪化の影響で激減していると報告されている。実際にアカハライモリを見たという話を聞くことが少なくなったのではないだろうか。今、その存在が意識されないままに姿を消していつているアカハライモリにスポットをあてて、野外での行動調査と生殖器官の周年変化の観察¹⁾の成果をもとにして、その繁殖生態を紹介する。

② 日本のイモリ科の仲間

日本に生息する有尾類は、サンショウウオ科、オオサンショウウオ科（天然記念物のオオサンショウウオのみ）、イモリ科の3科に分けることができ



図1 日本に生息している
代表的なイモリの3種

(a) アカハライモリ（岡山県産）
(b) シリケンイモリ（沖縄本島産）
(c) イボイモリ（徳之島産）

る。イモリ科で最もよく知られているのはイモリ属のアカハライモリ *Cynops pyrrhogaster* で、そのほかに同属のシリケンイモリ *Cynops ensicauda* と別属のイボイモリ *Echinotriton andersoni* が南西諸島に分布している。いずれも日本固有種である(図1)。

環境省レッドリスト2019ではアカハライモリとシリケンイモリは、「現時点では絶滅危険度は小さいが、生息条件の変化によって絶滅危惧に移行する要素を有する」という準絶滅危惧 (NT) に、イボイモリは、「近い将来、野生での絶滅の危険性が高いものになる」という絶滅危惧Ⅱ類 (VU) に指定されている。また、イボイモリは、2016年に国内希少野生動植物種に指定され、卵も含め捕獲・譲渡などが原則禁止され、沖縄県(1978)、鹿児島県(2003)でも県の天然記念物の指定も受けている。

3 アカハライモリについて

イモリは、漢字で「井守」と書くが、「井」が「井戸」や「水田」を表すことから、井戸や水田付近でよく見られるので「井戸を守る」「水田を守る」の意味で名づけられたといわれている。実際、アカハライモリは池や水田側溝、小川のゆるやかな流れのところ、1,000 mを超える山地の湿地、といった水辺周辺に生息している。体長(全長)は成体で雌が10～13 cm、雄がやや小型で7～10 cmである。背面は黒褐色で、腹面は赤色に黒色の斑紋がある。

名前に「アカハラ」がついているように、腹部が赤いのが特徴である。この腹部の赤はイモリが毒を持っていることを外敵に伝える警戒色と考えられている。イモリは敵に襲われると皮膚からフグ毒(テトロドトキシン)と似た成分を含む粘液を分泌し、身を守る。腹部の赤色の色調や黒斑の模様は一匹一匹まったく異なっているので、個体識別に利用できる。

広域に分布するので、地域個体群が分化していると考えられており、腹面の斑紋などの外部形態と配

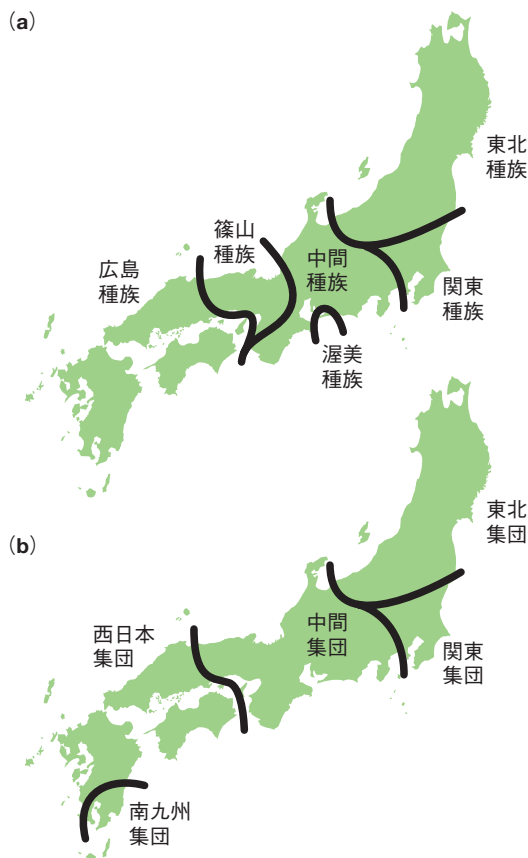


図2 外部形態と配偶行動での区分 (a) と生化学的分析での区分 (b)

偶行動で6種族²⁾³⁾に分け、生化学的(アロザイム)分析で5集団⁴⁾に区分している(図2)。現在はアカハライモリを対象とした地理的分化と系統の置き換わりに着目した種分化の研究もおこなわれている⁵⁾。今回は、岡山県北部(岡山県苫田郡鏡野町)の個体を観察した。なお、アカハライモリ生息の北限である下北半島が世界のイモリ科全体の北限になっている²⁾³⁾⁴⁾。

4 アカハライモリのお生活史

配偶行動と産卵

日本に生息するほとんどの両生類はすべて体外



図3 春先に見られる配偶行動



図4 1個ずつ葉に包んで産卵



図5 アカハライモリの卵

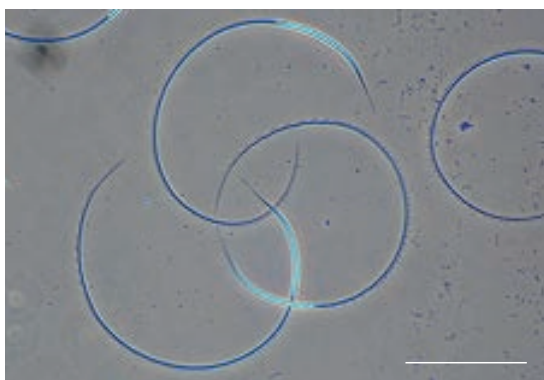


図6 アカハライモリの精子

受精をおこなうのに対し、イモリ類は、体内受精という異なる繁殖様式を備えている。

アカハライモリの繁殖期は4月から7月上旬で、この時期になると尾と胴の腹側周囲に紫白色の婚姻色が現れ始め、雄が雌を追う姿を見ることができる。これはイモリの配偶行動である(図3)。

多くの場合、雌は雄を振り切るように泳ぎ去ってしまうが、気に入った相手を見つけると泳ぐのをやめて立ち止まる。すると雄は吻端で雌の総排出腔付近にしつこく押し付ける。これは匂いを嗅いで相手が雌であることを確認していると考えられている。その後、雄は雌の進行方向を遮るようにして、尾全体を折った形にして、雌の鼻先で尾の先端を細かく震わせるような動作をする。このときに雄は総排出腔から雌を誘引するフェロモン(ソデフリン)を分泌している。雌が雄の求愛を受け入

れば、吻端で雄の頸部あたりを押し、その後雌は雌の前方を真直ぐに歩き始め、その後ろを雌が追尾して、雄が落とした精包(精子の塊)に総排出腔を押し付けて取り込む。そして、雌は雄から受け取った精子を貯精嚢に一定の期間蓄え、産卵直前に総排出腔内で受精させるしくみになっている。

ソデフリンは、アミノ酸残基10個のペプチドで、その命名は、万葉集の額田王の歌「茜さす紫野行き 標野行き 野守は見ずや 君が袖振る」の、“袖振る”が相手の注意を引き付ける動作であることから命名された⁶⁾⁷⁾。

体外受精をおこなう両生類は交配時期と産卵時期がほぼ一致しているのに対し、イモリの雌は体内に精子を保存し、体内受精をおこなうため、交配が直接産卵を誘導しない。よって、交配時期はそのまま産卵時期を意味せず、交配後長い時間を



図7 孵化した幼生

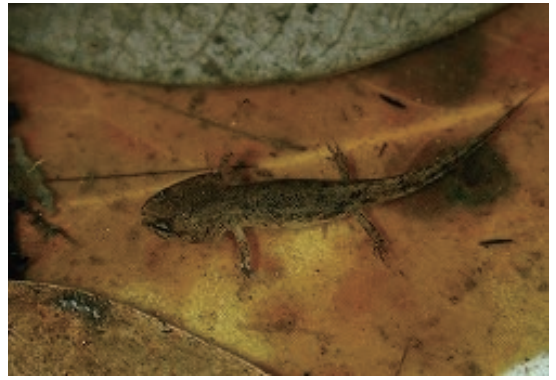


図8 四肢がそろった幼生



図9 上陸後の幼体



図10 本来の繁殖期でない秋の配偶行動

経過したのち産卵が起こりうる。

産卵は繁殖期に何回かに分けておこなうが、雌は稲の葉などを後脚で折りたたみながら、葉の間に1個ずつ包みこむように卵を産み付ける(図4, 図5)。1個の卵に入る精子(図6)は1個ではなく、多精受精である。

孵化から上陸

卵は水温20℃で、約3週間で孵化する。幼生の外形は、無尾類のオタマジャクシとは異なり、外鰓が目立つ形をしている(図7)。幼生は水中の無脊椎動物を食べて成長し、8月から9月にかけて3～4 cmの大きさで変態する(図8, 図9)。変態後は、陸上で生活しながら成体まで成熟するのに3年以上かかるといわれている。8月の気温の高い時期には、成体は湧水が流れ込む水溜まりや

水管の中に隠れているが、水田から水が落とされる9月から10月にかけては再び水路で多く見かけられるようになる。この時期にも配偶行動(図10)を観察することができるが、産卵は確認できていない。

越冬期

11月になって気温が下がると歩き回る姿は見られなくなり、12月から2月の寒い時期には朽木の下や枯葉が溜まった水路、泥の下などで過ごす。1月にコンクリートの瓦礫の下で見つけたものは、捕獲後しばらく経っても固まったように動かなかったので冬眠している状況にあった。県北部では、積雪下の水溜まりで数十匹集まって塊状(イモリ玉)になっており、泥と一緒に取り出すとうごめいて出てくるので、冬眠しているとはいえないかもしれない。

5 マイクロチップを使って 野外での行動を探る⁸⁾⁹⁾

マイクロチップとは

皮下に小さな固有の番号を発信するチップをインプランターで注入して、外からリーダーで読み取ることによって個体識別ができるようになっている。体内に埋め込んでいるので、なくなることがない。

トローバン社製の個体識別用システムは、体内に埋め込むマイクロチップとリーダーのセット(図11, 図12)からなる。リーダーで読み取るチップの情報は、「00-061D-55A0」のような10文字の英数文字配列で、個体識別をおこなう。各マイクロチップには、固有のID番号が製造時にプロ



図11 マイクロチップリーダー



図12 トランスポンダー

グラムされている。チップ内にはコイルが入っており、リーダーからの電磁波に対してコイルが発した共振周波数を読み、ID番号に変換してリーダーの液晶画面に表示する仕組みになっている。バッテリーも必要なく、半永久的に使用できる。

使用したマイクロチップID 100は 2.12×11.5 mmとかなり大きさがあり、パイプ状の針で体腔に挿入することで、生存に影響を与えてしまわないかを懸念したが、7ヶ月間の継続飼育で、大きな影響はないことを確認している。

調査地

調査地は、岡山県北部で、河川に沿って、約20 m $\times$ 70 mで、幅25 cmのコンクリート側溝が設置された水田2面を含む場所を調査した。標高約700 mで、気温が夏期は31℃まで上がり、冬期には積雪もあり、-11℃まで下がる。河川の水温は夏期19℃、冬期0.5℃くらいである。

水田は道路を挟んで、二つ(D, Y)ある。側溝が山側(A, X)と下流へ流れ込む側(B, C)にあり、河川の淵にある小さな溜まり(E)に注ぎ込んでいる。

移動を記録するために、下の水田Dの山側の側溝を6 m間隔で9区画(A1～A9)、河川への出水口付近の溜まりをE、上の水田Y(道路を挟んで2 mくらい高いところにある)の側溝を6 m間隔で5区画(X1～X5)設定して、再捕獲法(毎月)によって調査した(図13)。

再捕獲による調査でわかったこと

捕獲調査で、水田側溝に最も多くのイモリを確認できたのは、4・5月(雪解け後の田に水が張られる前)から10・11月(米を収穫した後)までで、これらの時期は水田側溝以外に水環境がない。6月は、水田内で配偶行動のため分散して生活しているので捕獲にくい。12月から3月は、積雪下の水路の泥の中で越冬している個体の有無の確認はできるが、すべて掘り上げるのは難しいので、捕獲数が少なくなっている(図14)。

繁殖期は水田の中を徘徊しているが、それ以外の時期は側溝を中心に行動している。行動範囲は想定したより広く、50 m以上を移動し、アスファルトの道路を渡った上段の水田にまで移動する個体も確認した。また、側溝から流されて本流の河川に出た個体は下流に流されると考えていたが、再び水田に回帰する個体も確認した。

6 生殖器官の季節変化から繁殖生態を紐解く

一般的に野外での繁殖期は春から初夏とされていたが、今回の1年を通した観察で、交配期と考えられていない秋にも配偶行動をしていることや、繁殖期以外でもホルモン注射によって受精卵が得られることを確認している。このことから、雄から雌への精子の受け渡しは繁殖期以外にもなされている可能性があり、もし秋に雄から雌に精子が渡され、雌の貯精囊中で長期間にわたって受精能を保持するとすれば、次の春の受精に使われる可能性が考えられる。そうだとすれば、イモリの繁殖期は、従来の定説である“春に始まって初夏に終わる”のではなく、“秋から初夏までの長期にわたる”ということになる。

そこで、生殖器官の周年変化と、貯精囊中の精子の受精能保持期間を調査した。

生殖器官の周年変化

卵巣重量／体重の値の変化を調べると、4月、5月で最も大きく、最も小さなきは7月から9月であった。これは、産卵期に向けて卵巣中で卵母細胞が成熟していくことと一致する。輸卵管重量／体重についても同じ傾向であった。精巣重量／体重の値は、繁殖時期後の時期8月から9月に最も大きく、繁殖期直前の3月から4月に最も小さかった。精巣は、精子形成中に大きく、精巣が発達後に精子が作られるとともに減少していくと解釈される。10月には作られた精子が精巣から

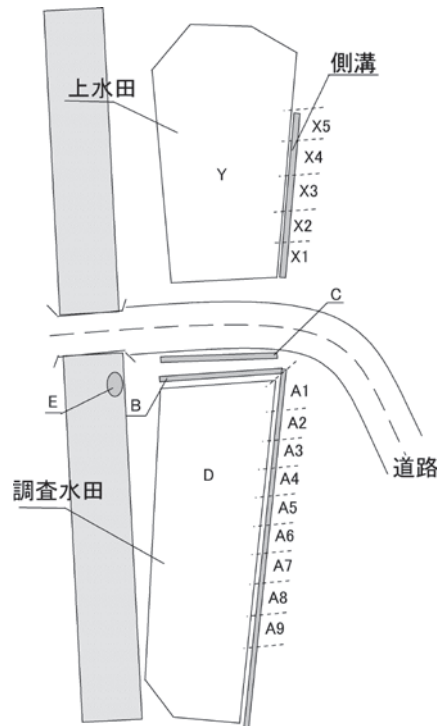


図13 調査した水田での月別再捕獲データ

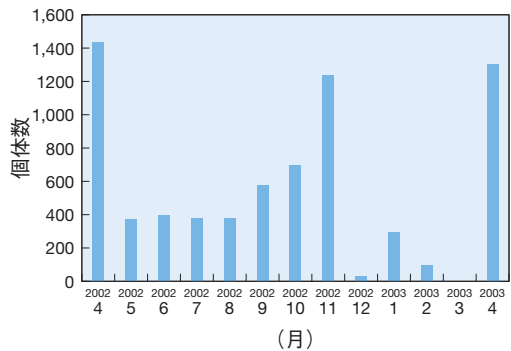


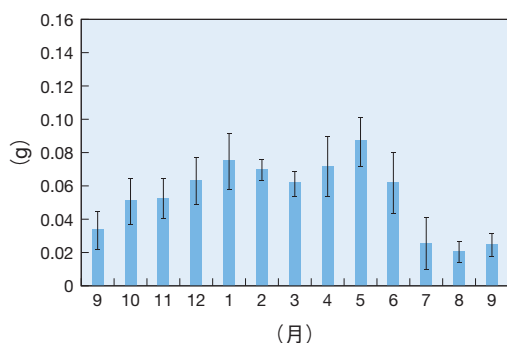
図14 月1回ごとの捕獲数

輸精管に移動し、精子を放出できるような状態になっている（図15）。

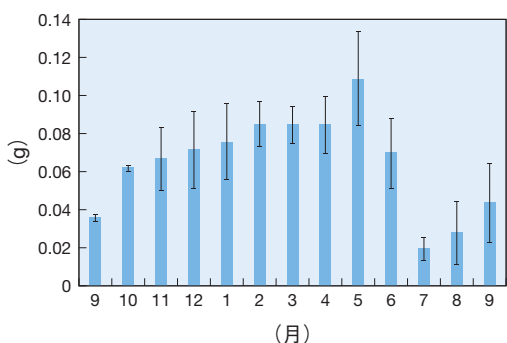
貯精囊中の精子の受精能保持期間

貯精囊の管に精子が入っている割合の1年の変

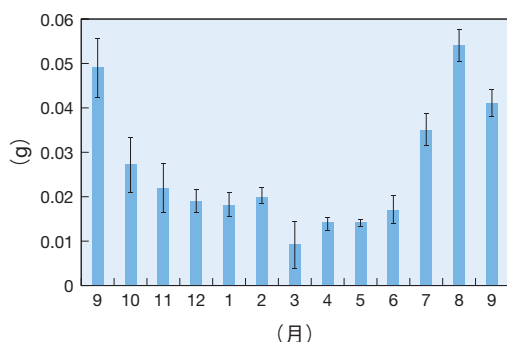
雌の輸卵管の重量変化



雌の卵巣の重量変化



雄の精巣の重量変化



雄の輸精管中の精子数の年変化

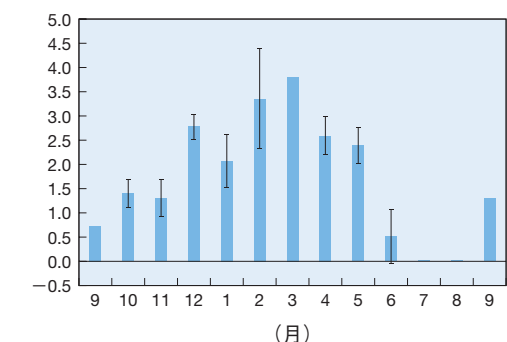


図15 生殖腺の周年変化

化を調べると、繁殖期が7月に完全に終焉すると、8月9月には貯精囊中に精子もほとんど見られなくなり、そこから新たに次の繁殖への準備が始まると考えられる (図16)。

ホルモン注射による排卵誘発

5月に受精卵を産んだ雌を、雄から隔離して屋外で飼育した場合、12月にホルモン (ゴナトロピン) 注射による産卵誘発で受精卵を産むことはなかったので、貯精囊中の精子が夏を超えて受精能を維持することはない。一方、野外の雌は、10月以降、次の繁殖期までホルモン注射により受精卵を生むので、秋の配偶行動で精子を取り込んで受精させる準備ができており、卵も受精可能な状態に達していることがわかった。

また、12月に採取した雌を雄と隔離して翌年

の3月にホルモン注射で受精卵を生むので、このことは秋に受け取った精子が春まで受精能を保持できることを示している。

7 秋に貯精囊に取り込まれた精子は春に使われるのか

秋に取り込まれる精子と春に取り込まれる精子を区別するため、生息地の異なる個体 (岡山産と大分産) を用い、岡山産と大分産の個体の視物質遺伝子領域のDNA配列の違いをマーカーとしてどちらの遺伝子をもつかを、電気泳動の結果で区別する方法を確立した。具体的には、Hinc II (制限酵素) で、岡山のDNAは切断できるが、大分のDNAは切断できないので、処理したDNAを

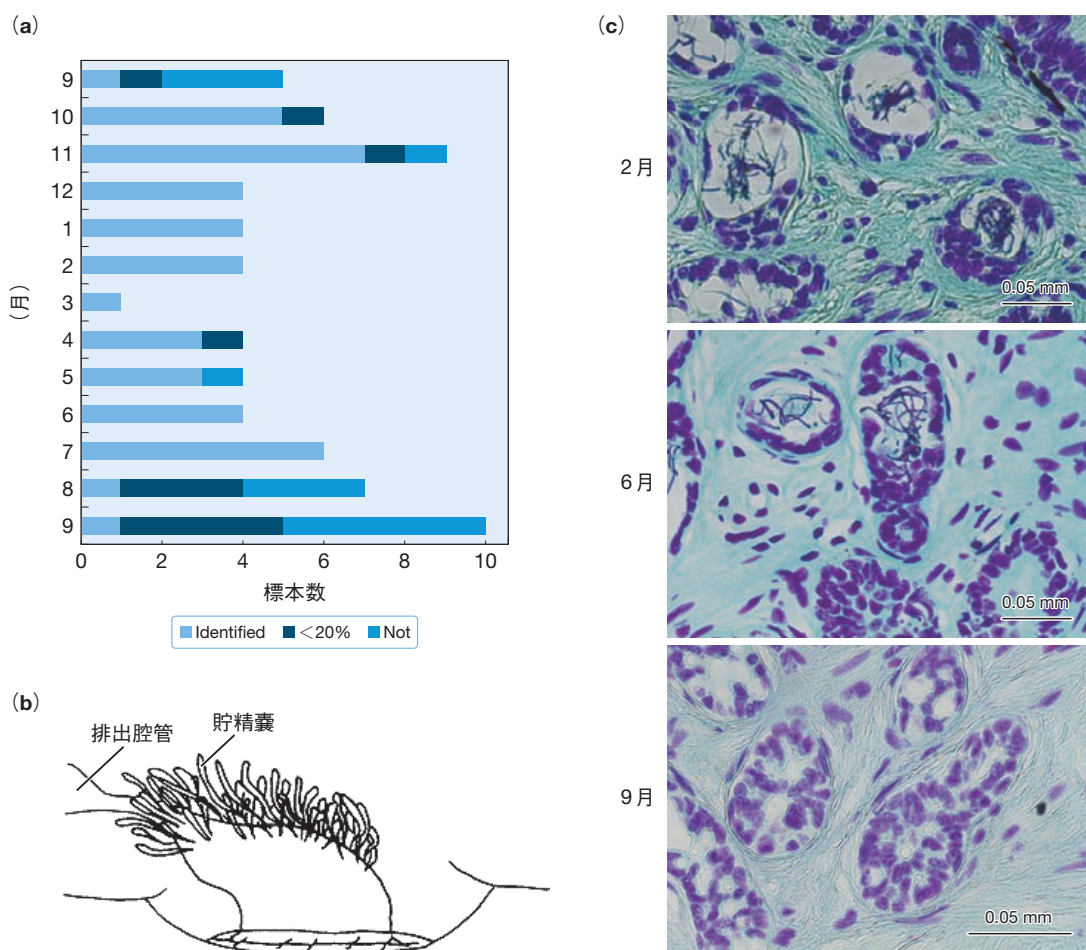


図16 貯精囊中の精子の貯蔵状態の周年変化 (a), アカハライモリの総排出腔 (b), 貯精囊の管の断面 (c)

(b) 丸山1977より改写。

(c) 交配前 (2月), 繁殖期 (6月) に貯精囊中に精子は入っているが、繁殖期が終わった秋 (9月) には、貯精囊中の精子はなくなる。

電気泳動で流せば、**図17**のように違ったバンドを提示する。

秋の精子が春の受精に使われている事を直接証明するために、卵から成長した胚 (幼生) のゲノムを調べることで、由来の産地を調べた。岡山産と大分産の個体を使い、3月に捕獲した雌を別の集団の雄と一緒に飼育し、5月に産卵を誘導した。

岡山産の雌個体が産んだ胚を調べたところ、岡山と雑種であった。また、大分産の雌個体が産んだ胚でも、大分と雑種を確認できた。つまり、通常どおり雌は春に出会った雄から精子を受け取るが、受精の際にすでに秋に取り込まれた精子もと

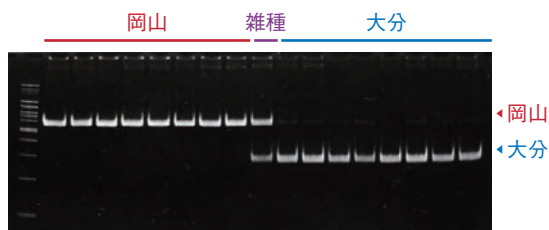


図17 HincIIで処理したDNAの電気泳動の結果

もに使うことがゲノムで直接的に証明できた。

アカハライモリの交配は、本来、秋に始まって春まで続く長いものであるが、そこに冬眠が挟

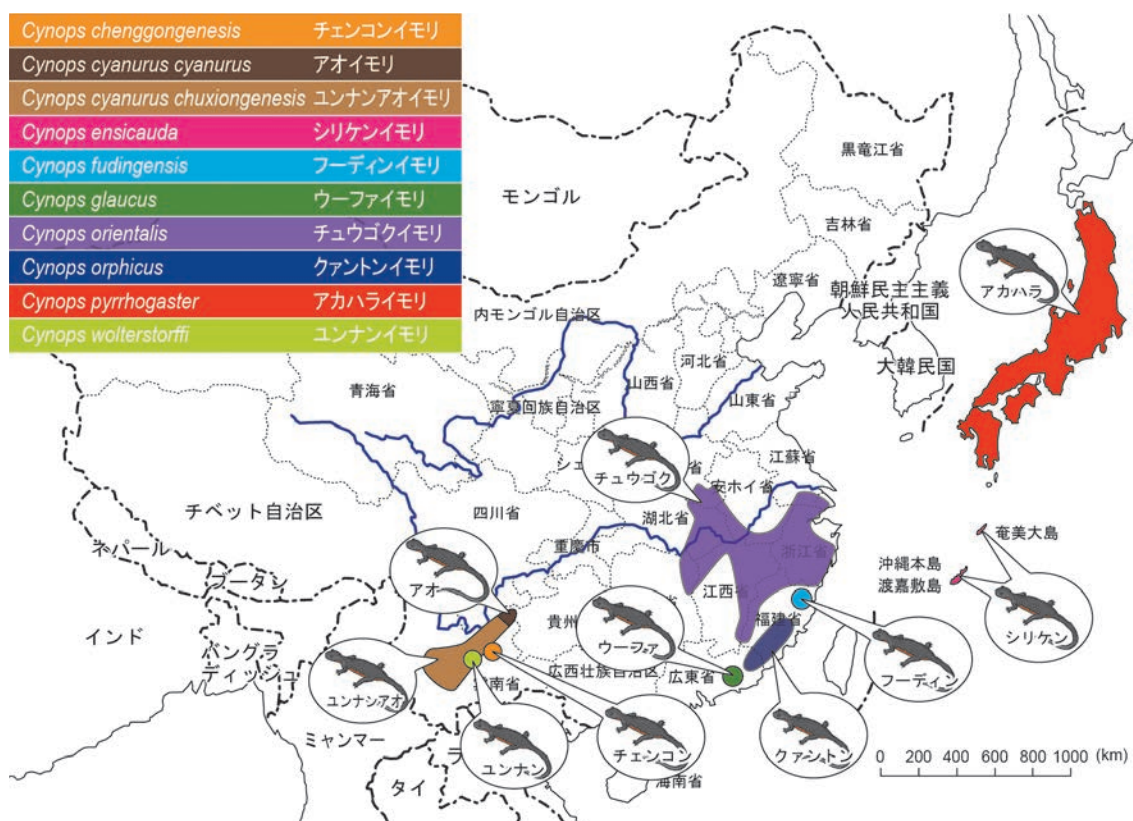


図18 イモリ属 (Cynops) の分布¹⁹⁾

まった結果、現在のような二重の繁殖形態になったと考えられる。

8 まとめ

アカハライモリでは、これまで春から初夏に掛けての2～3ヶ月が繁殖期であると考えられてきた。ところが、秋にも、野外でたびたびイモリの交配行動を観察し、雄の婚姻色もが現れることも確認した。1931年には筒井が、1961年には岩澤が同様にイモリの交配行動を秋に観察しており、石井と岩澤 (1990)¹⁰⁾は精巣の重量が9月～10月に最大になること、アンドロゲンの分泌が春と秋の2度、ピークに達することを明らかにしている。原口ら (2010)¹¹⁾は、雄の脳におけるニューロステ

ロイドの産生酵素遺伝子Cyp7Bの発現が秋に高まることから、秋における雄の交配行動を生理学的に支持している。アカハライモリでは交配が秋にもおこなわれている可能性が十分に考えられる。一方、アメリカのイモリでも同様の秋交配が観察され調べられてきたが、雄の精子形成や雌の貯精囊中の精子の量は個体によって程度が異なることから、秋はあくまで偽繁殖期 (false breeding season) であると解釈されていた^{12)～14)}。

今回の研究で、アカハライモリの交配期が秋にはすでに開始していることを明らかにした。これまで、日本の両生類では春を中心とした一統きの交配期が常識として信じられてきたが、正確には、秋に開始し、しかも冬期でいったん遮断され初夏まで続く長い交配期が存在するということを証明した。

では、イモリ属で、アカハライモリだけがこの

ように長い交配期間をもつのだろうか。イモリ属には合計10種存在し、そのうち8種は中国（いずれもアカハライモリより緯度が低い南部）に生息している（図18）。イモリ属の起源は中国にあり、日本のアカハライモリは最も緯度の高いところに適応していることになる。中国のイモリ属の仲間の交配期はおおよそ3月から7月と報告¹⁵⁾されており、アカハライモリの近縁種で奄美、沖縄に生息するシリケンイモリの繁殖期は12月から5月とされている。よって、イモリ属の北限に進出したアカハライモリだけが、寒い冬が存在するがゆえに、冬で遮断された長い交配期をもつようになったと考えられる。

なお、シリケンイモリについては、雄が12月から9月まで輸精管内に精液をもつことや、3月から10月まで輸卵管の中に卵をもつ雌が確認されている¹⁷⁾。夏や秋にも配偶行動があった可能性が高く、実際に那覇岳で産卵が確認されている¹⁸⁾シリケンイモリの場合は、アカハライモリより低緯度に分布し、本島のような冬期の低温を経ないので、繁殖期が中国のイモリ属に近いと考えられる。

教材研究のために、アカハライモリの継続的な観察を続け、繁殖期でないと考えられていた秋の配偶行動に出会った。秋でもゴナトロピン注射で雌は貯精囊の精子を使って受精卵を産むという結果について、その謎を解明していく過程で、理科の教員としての好奇心が覚醒され、科学研究の楽しさを体感できたのは事実である。教科書の内容を教えるだけでなく、教員自身が研究に取り組むことが、生徒たちに生物学のおもしろさを伝えることに役立ったと考えている。

[文献]

- 1) Akiyama, S., Iwao, Y. & Miura, I. Evidence for True Fall-mating in Japanese Newts *Cynops Pyrrhogaster*. *Zoological Science* **28**, 758–763 (2011).
- 2) Sawada, S. Studies on the local races of of the Japanese newts, *Triturus pyrrhogaster*, I. Morphological characters. *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B21*:1–14 (1963a).
- 3) Sawada, S. Studies on the local races of of the Japanese newts, *Triturus pyrrhogaster*, II. Sexual isolation mechanisms. *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B21*:135–165 (1963b).
- 4) Hayashi, T. & Matsui, M. Biochemical differentiation in Japanese newts, genus *Cynops* (Salamandridae). *Zool. Sci.* **5**, 1121–1136 (1988).
- 5) 富永篤, アカハライモリを対象とした地理的分化と系統の置き換わりに着目した両生類の種分化研究. 九州両生爬虫類研究誌10号, 24–31.
- 6) Kikuyama, S., Toyoda, F., Ohmiya, Y., Matsuda, K., Tanaka, S. & Hayashi, H. Sodefrin: A Female-Attracting Peptide Pheromone. *Newt Cloacal Glands.Science*. **267**, 1643–1645 (1995).
- 7) Kikuyama, S., Toyoda, F., Yamamoto, K., Tanaka, S. & Hayashi, H. Female-Attracting Pheromone. *Newt Cloacal Glands.Brain Research Bulletin*. **44**, 4, 415–422 (1997).
- 6) Kikuyama, S., Toyoda, F., Ohmiya, Y., Matsuda, K., Tanaka, S. & Hayashi, H. *Science* **267**, 1643–1645 (1995).
- 7) 豊田ふみよ, 菊山栄. 日本の味と句学会誌 **5**, 15–22 (1998).
- 8) 秋山繁治. マイクロチップを使ったアカハライモリの生態の研究. 教育研究叢書 第16集 財団法人福武教育振興財団 91–93 (2003).
- 9) 秋山繁治. マイクロチップを使ったアカハライモリの生態の研究 (その2). 教育研究叢書 第17集 財団法人福武教育振興財団 136–138 (2004).
- 10) Ishii, K. & Iwasawa, H. Biomechanisms of Gonads. (I.P.S. Inc. 1990).
- 11) Haraguchi, S., Koyama, T., Hasunuma, I., Vaudry, H. & Tsutsui, K. Prolactin increases the synthesis of 7 α -Hydroxypregnenolone, a key factor for induction of locomotor activity, in breeding male newts. *Endocrinology* **151**, 2211–2222 (2010).
- 12) Sever, D. M. Female cloacal anatomy of *Plethodon cinereus* and *Plethodon dorsalis* (Amphibia, Urodela, Plethodontidae). *J Herpetol* **12**, 397–406 (1978).
- 13) Sever, D. M. Male cloacal glands of *Plethodon cinereus* and *Plethodon dorsalis* (Amphibia: Plethodontidae). *Herpetologica* **34**, 1–20 (1978).
- 14) Sever, D. M. Sperm storage in the spermathecae of the red-back salamander, *Plethodon cinereus* (Amphibia: Plethodontidae). *J Morphol* **234**, 131–146 (1997).
- 15) Yang, D. & Shen, Y. Studies on the breeding ecology of *Cynops orientalis*. *Zool Res* **14**, 215–220 (1993).
- 16) 田中聡. 瀬底島におけるイボイモリとシリケンイモリの生態についての予備的観察. 沖縄生物教育研究会誌 **26**, 13–21 (1994).
- 17) 花原務. 今帰村におけるシリケンイモリの繁殖期と水場の利用. 沖縄生物学会誌 **55**, 1–10 (2017).
- 18) 富永篤, 山越悠貴. 沖縄におけるシリケンイモリの夏季から秋季産卵の観察例. *Akimata* **22**, 9–11 (2011).
- 19) 西川完途. イモリ科 (その1) イモリ属チェンコンイモリについて. *クリーパー* **68**, 65–68 (2013).