

# 最も身近な有尾類、 アカハライモリの生態を探る

秋山 繁治 *Shigeharu Akiyama*

南九州大学 教授

1980年代以降、世界各地で両生類の生息数の減少、個体群消滅、地域的絶滅の報告がされ、生物多様性喪失への重大な脅威の一つとして注目されている。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、鳴き声もなく、山奥の湿地や水溜りなど人目につかないところでひっそりと生息している。その中で唯一、春先に、水田で動き回る姿を見られるのがイモリ（*Cynops*）属の仲間である。本稿では、有尾類で水田周辺や池などの身近な環境に生息し、よく知られているアカハライモリの実態調査について紹介し、生徒との活動のポイントも併せて記したい。



## ① はじめに

同僚の先生が庭で採取したバナナ状の卵囊一对を生物教室に持ち込んだのは、1989年3月のことだった。図鑑で調べた結果、この卵囊は、カスミサンショウウオ（2019年にセトウチサンショウウオとして記載）のものであるということが判明した。孵化後、無事に生育し、2年後には約10 cm程度に成長し、生物教室の水槽の中で産卵した。この水槽の中の様子に生徒も興味を持ち始めた。そこで、さまざまな有尾類を飼育しながら、発生過程や野外での生態を、生徒たちと共に30年以上観察してきた。

今回は、主にアカハライモリの調査を例に生態的調査の勘どころや、その背景の分析の様子を紹介して、参考に供したい。

両生類は環境の変化に弱い。その理由は、水辺と陸地との間を行き来して生活しているため両方の生息域が必要であり、その生存が両方の環境変化に影響されるということである。皮膚が薄く、湿度や気温に敏感で、有害物質が侵入しやすく、卵は殻に覆われていないので、乾燥や凍結、水質汚染の影響を受けやすい。両生類は地球温暖化の最初の犠牲者になると危惧され、“環境のカナリヤ”とよばれることがある。

生息数の減少の原因は、生息地の改変や分断化・環境汚染・乱獲・外来種の侵入・気候変動・紫外線の増加・伝染病などがあげられている。2010年のIUCNの集計では、両生類では3分の1の種が絶滅の危機にあるとされている。特に有尾類は、ほとんどの種が希少種になっている。



図1 イモリが側溝に落ちている様子

写真はオキナワシリケンイモリ

## 2 有尾類にとって死のU字側溝

まず昔と違う環境に着目して、身近なところから見て回ることesを続けていくと、生徒自身が気が付くことが出てくる。たとえば、道路や水田に設置されたコンクリート路側溝への転落死が両生類減少の一因となっている(図1)。U字側溝設置は大幅なコストダウンになり、かつ、素掘り側溝と比べて水の浸透による損失が少ないことから、効

### 用語解説 Glossary

#### 【環境省レッドリスト(イモリ科の仲間の指定)】

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。

表1 日本に生息している有尾目

有尾目 Caudata	
サンショウウオ科 Hynobiidae Cope, 1860	
キタサンショウウオ属 <i>Salamandrella</i> Dybowski, 1870	(1種)
サンショウウオ属 <i>Hynobius</i> Tschudi, 1838	(37種)
ハコネサンショウウオ属 <i>Onychodactylus</i> Tschudi, 1838	(6種)
オオサンショウウオ科 Cryptobranchidae Fitzinger, 1826	
オオサンショウウオ属 <i>Andrias</i> Tschudi, 1837	(1種)
イモリ科 Salamandridae Goldfuss, 1820	
イボイモリ属 <i>Echinotriton</i> Nussbaum et Brodie, 1982	
イボイモリ <i>Echinotriton andersoni</i> (Boulenger, 1892)	
イモリ属 <i>Cynops</i> Tschudi, 1838	
アカハライモリ <i>Cynops pyrrhogaster</i> (Boie, 1826)	
シリケンイモリ <i>Cynops ensicauda</i> (Hallowell, 1861)	
アマミシリケンイモリ <i>Cynops ensicauda ensicauda</i> (Hallowell, 1861)	
オキナワシリケンイモリ <i>Cynops ensicauda popei</i> (Inger, 1947)	

※日本爬虫両棲類学会日本産爬虫両生類標準和名リスト  
(2021年4月22日版)

率的な排水が可能になるので、山地や水田に多く導入されている。しかしながら、このU字側溝によって、落ちた場合に脱出が不可能になって捕殺されたり、生息環境が分断され、行動範囲が制限されたり、水質の悪化を招くなど、生態系に悪影響を与えている。

## 3 有尾類のほとんどは日本固有種

日本に生息する有尾類(有尾目)は、サンショウウオ科、オオサンショウウオ科、イモリ科の3科からなる(表1)。近年、有尾類では、新種が記載されたり、一度は記載されながら既知種とされていたものが再び独立種となったりしている(サンショウウオ属に多い)。

イモリ科は、イボイモリ属でイボイモリ1種とイモリ属でアカハライモリとシリケンイモリの2種である。シリケンイモリは、さらに奄美大島に生息するシリケンイモリを基亜種として、アマミシリケンイモリとオキナワシリケンイモリの2亜種に分類されている(図2)。この2亜種に対応する和名は、2020年11月8日に決定した<sup>1)</sup>。環境省レッドリスト\*2020では、イボイモリが絶滅危惧II類(VU)、アカハライモリとシリケンイモリが準絶滅危惧種に指定されている。



アカハライモリ♀  
*Cynops pyrrhogaster*

アカハライモリ♂  
*Cynops pyrrhogaster*



アマミシリケンイモリ  
*Cynops ensicauda ensicauda*



オキナワシリケンイモリ  
*Cynops ensicauda popei*

図2 日本に生息するイモリ属



図3 アカハライモリの腹模様 (左:鳥取産 右:大分産)

## 4 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、山地の湿地、といった水辺環境に生息している。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。

腹部の赤色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<sup>2)</sup>、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、個体識別のために腹部の模様を

撮影しておく、行動を詳細に追跡できる(図3)。

## 5 アカハライモリの生活史

**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る。雄が雌を追う姿を生徒に観察させ、受精様式を想像させることが、イモリの配偶行動を詳細に理解するきっかけになる。

多くの場合、雄が雌に迫っても雌は雄を振り切るように泳ぎ去る。気に入った相手を見つけると泳ぐのをやめて立ち止まり、次の①~④の一連の行動をおこなっていることがわかる。

- ① 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。
- ② 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。雄は総排出腔から雌を誘引するフェロモン(ソデフリン;用語解説)を分泌している<sup>3)4)</sup>。
- ③ 雌が雄の求愛を受け入れれば、吻端で雄の頸部あたりを押し、その後雄は雌の前方を真直ぐに歩き始める。
- ④ 雄の後ろを雌が追尾して、雄が落とした精包(精子の塊)に雌は総排出腔を押し付けて取り込む。雌は雄から受け取った精包を貯精囊(図5)に一定の期間蓄え、産卵直前に精子を放出して、総排出腔内で受精させて(図4④)から産卵する。

①~④の説明に対応した様子を図4に示す。

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

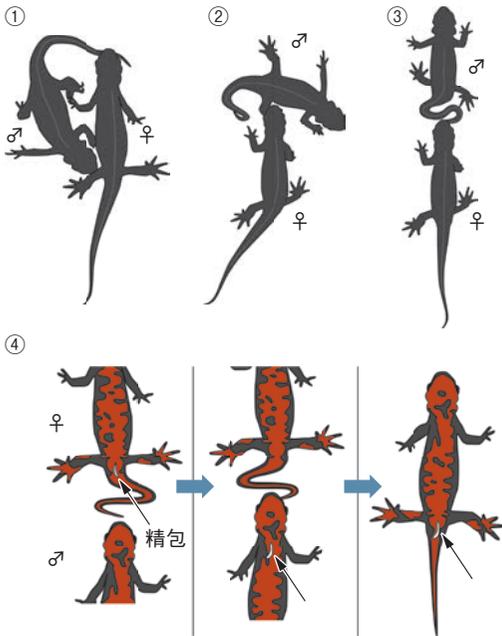


図4 アカハライモリの配偶行動

④の←は、精包が雄から雌へ受け取られ受け取られていく様子を示した。

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、交配後長い時間を経過したのち産卵が起こる。

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6)。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℃、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7)。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

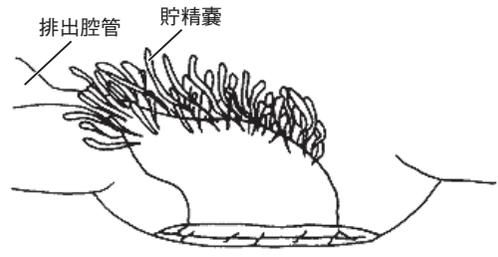


図5 貯精囊の形態

(丸山1977より改変)

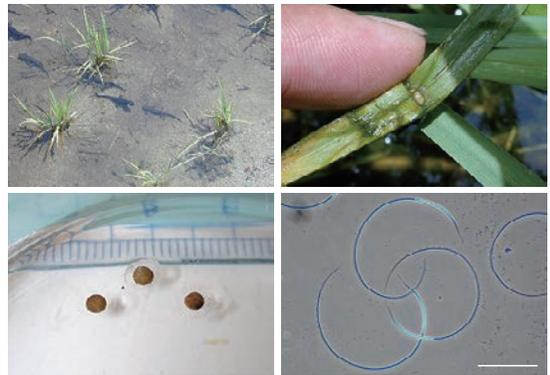


図6 配偶行動と産卵

左上：産卵行動 右上：1個ずつ葉に包んで産卵  
左下：アカハライモリの卵 右下：精子 スケールは100 μm



図7 幼生から幼体までの成長と本来の繁殖期でない秋の配偶行動

左上：孵化した幼生 右上：四肢がそろった幼生  
左下：上陸後の幼体 右下：秋の繁殖行動

るようになる。この時期にも配偶行動を観察することができるが(図7)、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つたので冬眠している状況にあった。岡山県北部では、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。

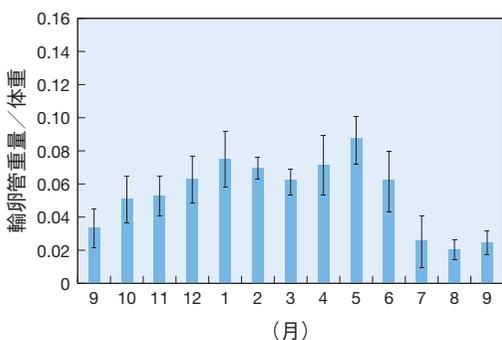
## 6 生殖器官の季節変化から繁殖生態を紐解く

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年を通じた観察で、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、

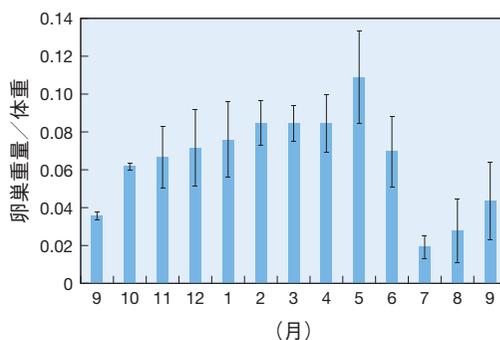
繁殖期以外でもホルモン注射によって受精卵が得られることを確認している。このことから、雄から雌への精子の受け渡しは繁殖期以外にもなされている可能性があり、もし秋に雄から雌に精子が渡され、雌の貯精囊中で長期間にわたって受精能を保持するとすれば、次の春の受精に使われる可能性が考えられる。もし、これがおこなわれているとすれば、イモリの繁殖期は、従来の定説である“春に始まって初夏に終わる”のではなく、“秋から初夏までの長期にわたる”ということになる。このような疑問は、観察をじっくりしていた生徒には実感しやすい。その実感をもとに仮説をどのように実証するか、具体的調査項目については経験のある教員の適切なアドバイスが必要となる。

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<sup>5)</sup>。

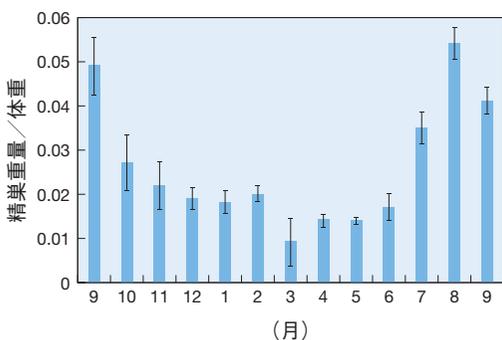
雌の輸卵管の重量変化



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変化

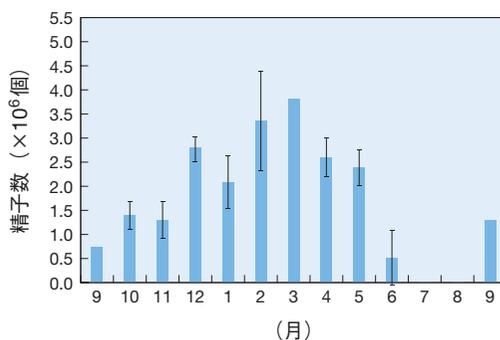


図3 生殖腺の周年変化

**生殖器官の周年変化** 卵巢重量／体重の値を調べると、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、産卵期に向けて卵巢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なり、精巣が発達後に精子が作られるとともに減少していくのではないかと生徒の予想を促す。実際、10月には作られた精子が精巣から輸精管に移動し、精子を放出できるような状態になっていることがわかった(図8)<sup>5)</sup>。

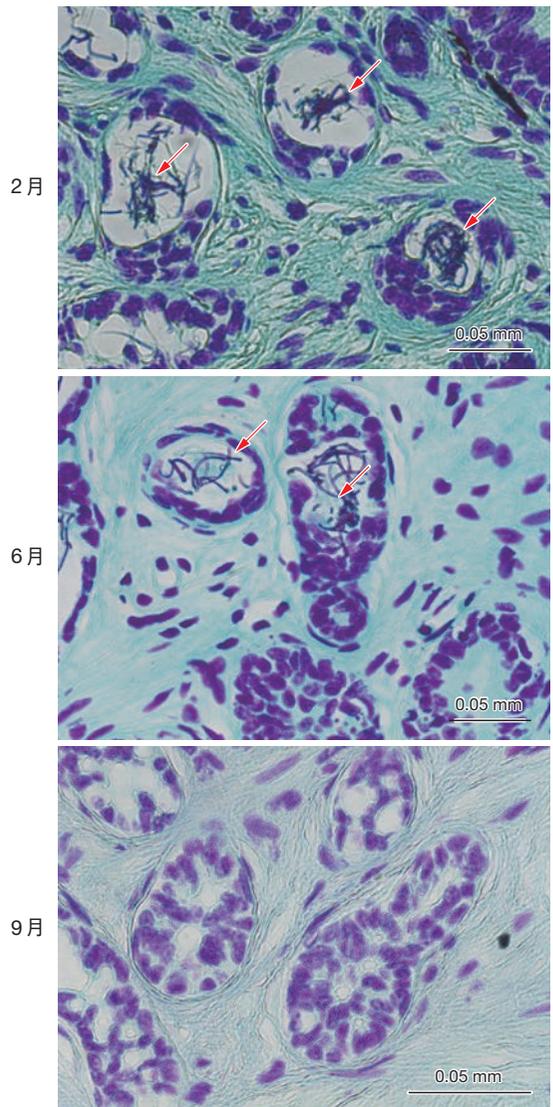
**貯精囊中の精子の受精能保持期間** 貯精囊の管に精子が入っている割合の1年の変化を調べると、繁殖期が7月に完全に終焉すると、8月9月には貯精囊中に精子もほとんど見られなくなる。秋から新たに次の繁殖への準備が始まると考えられる(図9)<sup>5)</sup>。

**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ため、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と考えた。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と判断できる。

また、12月に採取し、雄と隔離して飼育した雌が翌年3月にホルモン注射で受精卵を生むので、このことから秋に受け取った精子が春まで受精能を保持していることがわかる。

## 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



【図9】 貯精囊の断面

交配前(2月)、繁殖期(6月)に貯精囊に静止は入っているが、繁殖期が終わった秋(9月)には、貯精囊の精子はなくなる。精子を→で示した。

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にしてどちらの遺伝子を持つかを、電気泳動で区別する方法を確立した<sup>5)</sup>。この方法を用いれば生徒にも検証可能である。具体的には、*Hinc II* (制限酵素)で、岡山産のDNAは切断できるが、大分産のDNAは切断できないので、処理したDNAを電

電気泳動で流せば、**図10**のように違ったバンドを提示する。

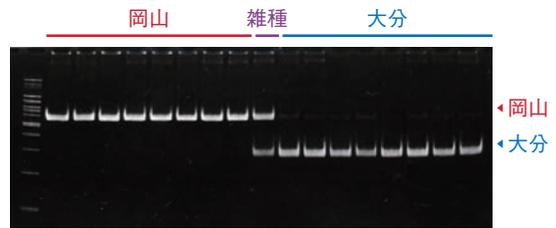
秋の精子が春の受精に使われている事を直接証明するために、卵から成長した胚(幼生)のゲノムを調べることで、由来の産地を調べた。岡山産と大分産の個体を使い、3月に捕獲した雌を別の集団の雄と一緒に飼育し、5月に産卵を誘導した。

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

アカハライモリは、これまで春から初夏にかけての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)<sup>6)</sup>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)<sup>7)</sup>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、アメリカの有尾類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



**図10** Hinc IIで処理したDNAの電気泳動の結果

であると解釈されていた<sup>8)~10)</sup>。

筆者らの研究で、日本の両生類では春を中心とした一続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がわかった。

では、イモリ属で、アカハライモリだけがなぜこのように長い交配期間を持つのだろうか。イモリ属には合計10種が存在し、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<sup>11)</sup>。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よそ3月から7月と報告<sup>12)</sup>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持つようになったと考えられる。

継続的な観察を続けると、繁殖期ではないと考えられていた秋の配偶行動に出会い、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を得た。このことをもとに、野外でも秋の配偶行動で雌は雄からの精子を受け取り、その精子を春に使っているという事実にとどりついた。他の地域に生息するイモリ属を地球規模で考えたときに、日本のアカハライモリはイモリ属の北限に分布するがゆえに、生殖的にはほか

の地域の種と同じように成熟しているが、春から初夏の時期に生殖時期を変えるという生殖戦略をとっていることが推測できる。アマミシリケンイモリは2月には産卵し、4月から6月に生殖器官を観察すると、卵巣に成熟した卵がなく、輸精管中にも精子が少ない。春が来る前に、シリケンイモリは卵や精子を使い切った状態にあるということである<sup>13)</sup>。

アカハライモリの1980年代の記録を見ると、岡山県では瀬戸内海沿岸部の溜池や水田から県北部まで広く分布していたが、近年、県南部では特に個体数を減らしている。年配の人に聞くと「昔はたくさんいたが最近は見なくなった」という話をよく聞く。今回の調査地である上斎原村では、この調査を始めたころは、比較的多くの個体(1日で1,400匹を捕獲確認)<sup>14)</sup>を確認できたが、調査期間中の2000年5月から河川の改修工事があり、側面がコンクリート壁になってしまった。改修工事がされる前には河川内にも多くの成体が確認できたが、現在では上流部か水田および水田側溝でしか見られなくなった。アカハライモリの生態研究は、教材として扱ってから論文にするまでに実質約10年を要した。高校生が科学課題研究に取り組めるのは2年間程度である。内容を深めるためには、先輩から後輩に研究を引き継ぐことになるかもしれない。そのときに、最も大切なのは観察や実験結果の正確な記録である。身近なところに研究対象を見つけて、「何を疑問に思い、何を観察し、実験をしてどんな結果を得たか」の記録をもとに考察し、粘り強く研究に取り組んでほしい。

#### [文献]

1) Tominaga, A., Ota, H., & Matsui, M. Phylogeny and phylogeography of the sword-tailed newt, *Cynops ensicauda* (Amphibia: Caudata), as revealed by nucleotide sequences of mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **54** (3), 910–921 (2010).

- 2) Tsuruda, K., Arakawa, O., Kawatsu, K., Hamano, Y., Takatani, T. & Noguchi, T. Secretory glands of tetrodotoxin in the skin of Japanese newts. *Cynops pyrrhogaster*. *Toxicol* **40**, 131–136 (2002).
- 3) Kikuyama, S., Toyoda, F., Ohmiya, Y., Matsuda, K., Tanaka, S. & Hayashi, H. Sodefrin: a female-attracting peptide pheromone in newt cloacal glands. *Science* **267**, 1643–1645 (1995).
- 4) 豊田ふみよ, 菊山栄. 有尾両生類のフェロモン. *日本味と匂学会誌* **5**, 15–22 (1998).
- 5) Akiyama, S., Iwao, Y. & Miura, I. Evidence for True Fall-mating in Japanese Newts *Cynops Pyrrhogaster*. *Zoological Science* **28**, 758–763 (2011).
- 6) Ishii, K. & Iwasawa, H. Biomechanisms of Gonads. (I.P.S. Inc. 1990).
- 7) Haraguchi, S., Koyama, T., Hasunuma, I., Vaudry, H. & Tsutsui, K. Prolactin increases the synthesis of 7  $\alpha$ -Hydroxypregnenolone, a key factor for induction of locomotor activity, in breeding male newts. *Endocrinology* **151**, 2211–2222 (2010).
- 8) Sever, D. M. Female cloacal anatomy of *Plethodon cinereus* and *Plethodon dorsalis* (Amphibia, Urodela, Plethodontidae). *J Herpetol* **12**, 397–406 (1978).
- 9) Sever, D. M. Male cloacal glands of *Plethodon cinereus* and *Plethodon dorsalis* (Amphibia: Plethodontidae). *Herpetologica* **34**, 1–20 (1978).
- 10) Sever, D. M. Sperm storage in the spermatheca of the red-back salamander, *Plethodon cinereus* (Amphibia: Plethodontidae). *J Morphol* **234**, 131–146 (1997).
- 11) 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).
- 12) Yang, D. & Shen, Y. Studies on the breeding ecology of *Cynops orientalis*. *Zool Res* **14**, 215–220 (1993).
- 13) 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).
- 14) 秋山繁治. イモリ属の北限に生きるアカハライモリの繁殖戦略. *実践 生物実験ガイドブック* p340–349 (エヌ・ティー・エス, 2020).



#### 秋山 繁治 Shigeharu Akiyama

南九州大学 教授

1984年、ノートルダム清心学園清心女子高等学校教諭。2011年、広島大学大学院理学研究科生物科学専攻後期博士課程修了、博士(理学)取得。2016年より現職。専門分野は、理科教育、生殖生物学。岡山県教育弘済会野崎教育賞(1997年)、福武教育文化財団谷口澄夫教育奨励賞(2007年)、平成基礎科学財団小柴昌俊科学教育賞奨励賞(2014年)、読売教育賞理科教育部門優秀賞(2015年)、日本動物学会動物学教育賞(2017年)、読売教育賞カリキュラム・学校づくり部門最優秀賞(2017年)を受賞。