

キタオウシュウサンショウウオの繁殖生態

船木 信一*

Reproduction of Japanese clawed salamander *Onychodactylus nipponoborealis*

Shinichi Funaki*

キーワード：キタオウシュウサンショウウオ ハコネサンショウウオ 繁殖生態

Key words : *Onychodactylus nipponoborealis*, Japanese clawed salamander, Reproduction

I はじめに

キタオウシュウサンショウウオ *Onychodactylus nipponoborealis* は、サンショウウオ科ハコネサンショウウオ属の一種で、かつてはハコネサンショウウオと呼ばれていた種である。2012年に分子系統学的解析から秋田県を含む東北地方北部個体群がキタオウシュウサンショウウオとして分割・記載されて独立種となった (Poyarkov et al., 2003)。

日本では最も標高の高い場所に棲むサンショウウオで、肺を持たず皮膚呼吸に依存する割合が大きい。また、生息環境は溪流やその周辺の林床などに限られる。また、幼生は溪流に多く、孵化した直後から指に爪を持っている。秋田県では山間部の溪流およびその周辺域で普通に見られる種であるが、繁殖については不明な点が多い。その理由は、同じ秋田県内に生息し止水域に産卵するクロサンショウウオや、緩やかな流れのある水域に産卵するトウホクサンショウウオなどと異なり、地中の岩盤の割れ目や岩と岩の間隙、狭い洞窟の奥など、常に清澄な水が流れている暗闇であるという、ハコネサンショウウオ属に共通する特異な産卵生態にある。このためハコネサンショウウオ属の産卵場所は発見も稀で、今まで福島県枯木山 (工藤, 1934, 工藤ら, 1937) や栃木県男鹿川 (岡田, 1937), 愛媛県石龜山 (佐藤, 1943), 石川県宝達山 (秋田, 1982, 1983, 2009), 新潟県南葉山 (岩沢ら, 1992), 富山県大山町 (南部, 1996) などでの記録があるだけで、これに聞き取りによる情報 (向山, 未発表) を加えても十指に満たない。クロサンショウウオやトウホクサン

ショウウオなど多くのサンショウウオ類は、産卵の際一カ所に多くの雌雄が集まり、産卵間近の一匹の雌に多くの雄が群がって産卵、放精することが知られているが、本属では自然環境下での産卵行動が未だ観察されていない。また、繁殖期についても十分に解明されているとは言い難い。

筆者は秋田県の山中に本種の産卵地があることを知り、2006年から2017年まで観察を行ってきたが、その繁殖生態についていくつかの知見が得られたので、ここに報告する。

II 調査地

産卵地は秋田県雄勝郡東成瀬村の標高1,000m程の山中にある。特異な産卵生態にかかわらず継続観察が可能であるのは、産卵が人工物の中で行われるからである。この人工物はブナ林内の伏流水を利用した地中の設備で、地上部のコンクリートで作られた部分は縦200cm、横135cmあり、これより山側には地中にさらに大きな集水施設が埋め込まれている。内部の水槽は縦180cm、横78cm、深さは100cmで、水深は約50cmあり、山側に設置された直径約10cmの2本の塩ビ管を通じて水が流れ込んでくる (泉ら, 2007)。

冬期間の積雪が数mあるため、例年11月初旬から5月末まで調査地に行くことはできない。また、設備は施錠されているため無断で開けることはできず、外部からの影響はほとんど受けない。

このように人工的な設備であることが定期的な観察を可能とし、また産卵地として保全されることにつながっている。

*秋田県立博物館

III 方法

調査の回数は調査地が標高 1,000 mにあることで制限されるということもあるが、観察そのものが繁殖に与える影響を考慮して必要最低限に留め、状況を見ながらその年の観察回数を決定し、2017年までに32回の調査を行っている。例年は雪解けを待って5月末以降に調査を開始し、積雪で道路が閉鎖される11月初旬前に終了した。少ない年で年2回、多い年で6回の調査を行ったが、2008年は6月14日に起きた岩手・宮城内陸地震で道路が分断されて調査開始が遅れ、2011年は3月11日に起きた東北地方太平洋沖地震の影響で調査ができなかった。

産卵の状況や卵囊の発生状態、成体や幼体の有無と行動、その他水槽内の状況は、蓋を開ける5分程度の間を目視と静止画、動画によって記録し、あわせて水温と水素イオン指数、導電率を測定した。また、2009年には水槽内にデータロガーを設置し、冬期間の水温を記録した。

標本は、繁殖地保全のため、発見時に雌雄各1

個体と卵囊1、初回調査時に卵囊1を採取するにとどめた。

IV 結果

1. 産卵水槽の環境

図1に過去11年間（東北地方太平洋沖地震で調査できなかった2011年を除く）のうちの10年分の水温を示した。ただし、11月-5月は調査できないため、6月-10月の水温となっている。また、図2には2009年11月-2010年5月の水温を示した。2つのグラフから季節や年によって若干の変動はあるものの水温はほぼ9-12°Cの間で、年間を通じてほとんど変化していないことが示されている。

図3には同様に10年分の水素イオン指数を示した。こちらもわずかな変動はあるもののほぼ中性である。

図4は導電率で、ほとんどは100 μ S/cm以下で水道水より澄んだ状態にあるが、2015-2017年にかけては突発的に数値が上昇したことがある。

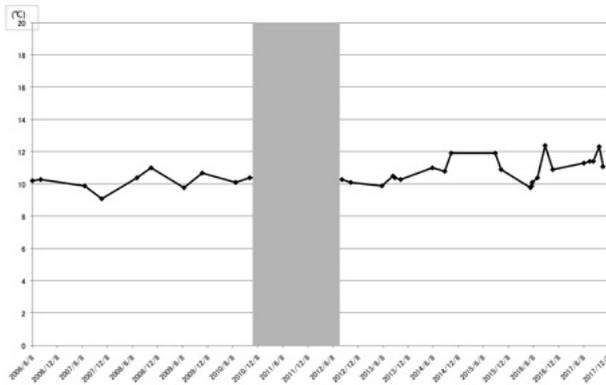


図1 産卵水槽の6-10月の水温（2006-2017）

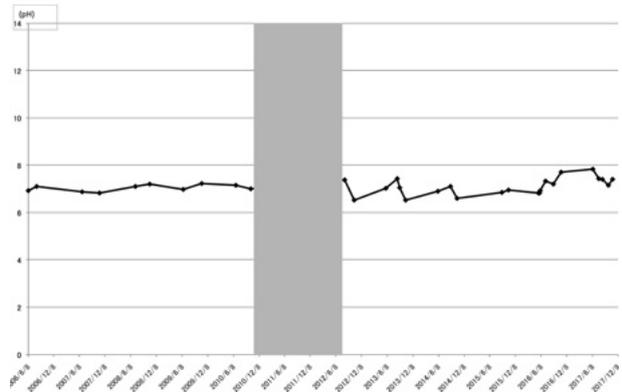


図3 産卵水槽の6-10月の水素イオン指数（2006-2017）

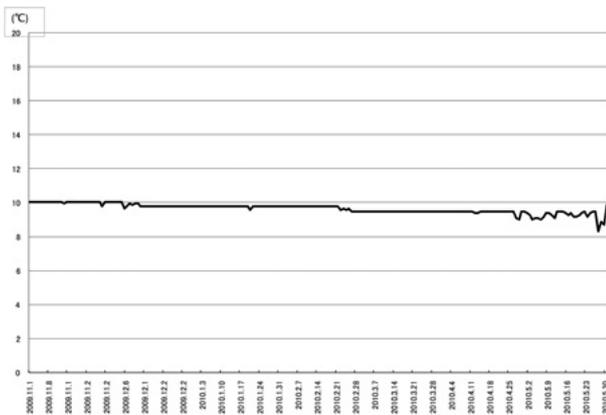


図2 産卵水槽の11-5月の水温（2009）

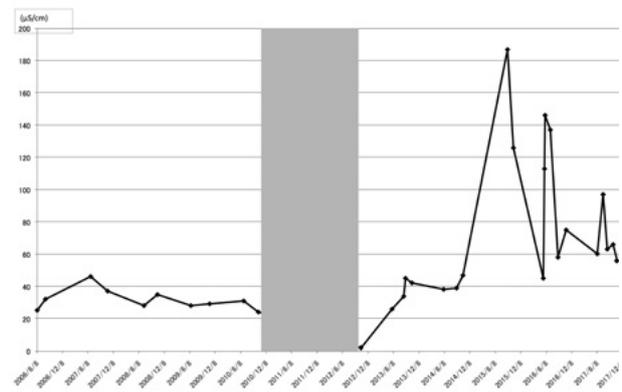


図4 産卵水槽の6-10月の導電率（2006-2017）

この原因については後述する。

伏流水の取水施設であるため水量は天候にかかわらず安定しており、年間を通じて水深はほとんど変化しない。また、蓋をされていることから完全な暗闇で、光の影響は全く受けない。

以上のように、本調査地はキタオウシュウサンショウウオの産卵条件を満たし、その産卵環境は年間を通じて大きな変化がない安定したものである。

2. 産卵場所

産卵は水槽内で行われるが、卵囊が産みつけられるのは圧倒的に塩ビパイプの出口が多い(図5)。これは塩ビという材質が卵囊を付着させやすいためではなく、常に山側から一定の新鮮な水が流れ出てくるためであると思われる。産卵数が多い時に、塩ビパイプに多くの卵囊が産みつけられ、一部がパイプからはがれ落ちて水槽底部に見られることがある。底部には砂利や枯葉が分解された厚さ1cmに満たない細かい沈殿物があって、欠落した卵の一部が埋もれてしまうことがある(図6)。



図5 塩ビパイプに産み付けられた卵囊

このような場合、孵化に要する時間が通常より多く必要だったり、一部発生に失敗して孵化しない卵があることなどから、卵が要求する溶存酸素量はかなり大きいことが予想される。これ以外には水槽内のコンクリート壁に産みつけられていることもしばしばであるが、欠落した場合に比べれば孵化に成功する確率は大きい。

2015年には水槽内に10個の卵囊が見られたが、そのうちの6個が水槽を仕切るコンクリート上に見られた(図7)。水槽内の湿度はほぼ100%であるが、水上にあるこの卵囊はやがて乾燥が進んで茶褐色に変色し、孵化しなかった(図8)。水槽の水深は年間を通じてほぼ一定であり、産卵地周辺に集中豪雨があっても水深は変化しないことから、この6つの卵囊は水槽内の増水によって流されてコンクリート上に移動したのではなく、始めからコンクリート上に産卵されたと推定できる。

3. 産卵数と孵化率

キタオウシュウサンショウウオの卵囊は他のサンショウウオ類の卵囊とは形状が異なる。クロサ



図7 コンクリート上に見られた卵囊



図6 水槽底部に落下した卵囊



図8 乾燥が進む卵囊

ンショウウオのようにアケビの果実のような房状の卵囊でもなく、トウホクサンショウウオのようなバナナ状、らせん状でもない。キタオウシュウサンショウウオの卵囊は、エンドウ豆状の形で、半透明の膜は他のサンショウウオ類に比べて非常に丈夫で弾力があり、中に直径約5mmの黄白色の卵が2列交互に入っており、他のハコネサンショウウオ属の卵囊と基本的な形状は変わらない(図9)。また、2つの卵囊が連結する基部を岩肌などに固着させて流失を防いでいる。

当調査地の1つの卵囊内の卵の数は6-9個で、6個が22.7%、7個が47.7%、8個が18.2%、9個が11.4%と7個が最も多い。雌1個体が一度に産む卵囊は2つで1つの対になっており、多くの場合2つの卵囊には同数の卵が入っているため、1つの卵囊に7個入っていれば1個体分としては14個となる。卵囊内の卵の数は雌の成長度や栄養状態によるものと思われるが、同じような大きさのクロサンショウウオが20-60個、トウホクサンショウウオが15-60個などであるのに対し、12-18個と少ない。

年間の総卵囊数は年によって大きな変動があり、最も多い時で21個体分の42個、少ない時で3個体分6個であった(図10)。

卵が無事に孵化する確率の推定は難しい。それは孵化のほとんどが、調査不能となる11月以降に行われることが多いからである。翌年初夏まで幼生が抜け出た後の卵囊の残骸が残っていることがあるが、それを見る限りでは卵囊が水中にあれば、ほぼ無事に孵化を迎えているようである。

4. 産卵期

ハコネサンショウウオ属の産卵期については、観察例が少ないことから確定されているとは言い難い。佐藤(1943)はいくつかの情報から初夏に産卵するとし、岩沢ら(1992)は冬季の産卵を推測させる産卵場を発見した。また、秋田(2009)は石川県宝達山での数カ所の産卵地で見られる幼



図9 卵囊

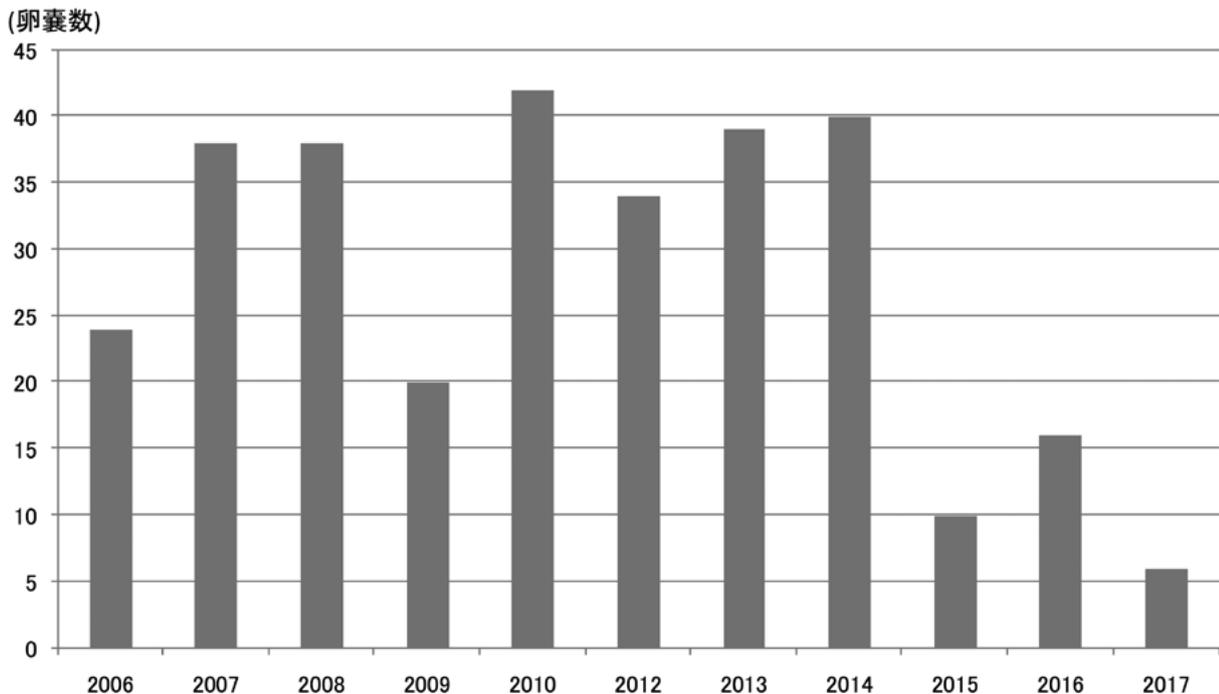


図10 産卵地内における孵化前の卵囊総数

体の成長から推測して、初夏と初冬の2回産卵が行われていることを述べている。

図11に今までの調査から確定できる産卵期間を示した。5月下旬から10月末までの調査可能期間内に産卵が確認できれば、初夏から晩秋にかけての産卵が確定できる(図の赤棒線)が、調査の間の期間の長さによって時期の特定は曖昧なものとならざるを得ない。このため、年によって観察の時期をずらしながら調整を行った。また、その年の調査開始時にすでに産卵が行われているものについては、調査ができない11月初旬から5月末までの間の産卵が確定する(図の黄色棒線)が、

期間が長すぎてこれも特定が難しい。ただ、これまでの観察や孵化までに要する期間等を考慮すると、卵の発生の状態からおおよその産卵期を推定することは可能である。また、前年度の最後の調査から次年度の最初の調査まで、また調査と調査の間に新しい卵嚢が産みつけられていなければ、非産卵が確定する。詳細については考察で述べるが、今回の調査から産卵は初夏を中心としながらも、盛夏や冬期も含めて周年行われている可能性があることが示唆された。これは今までの報告と矛盾しないものである。

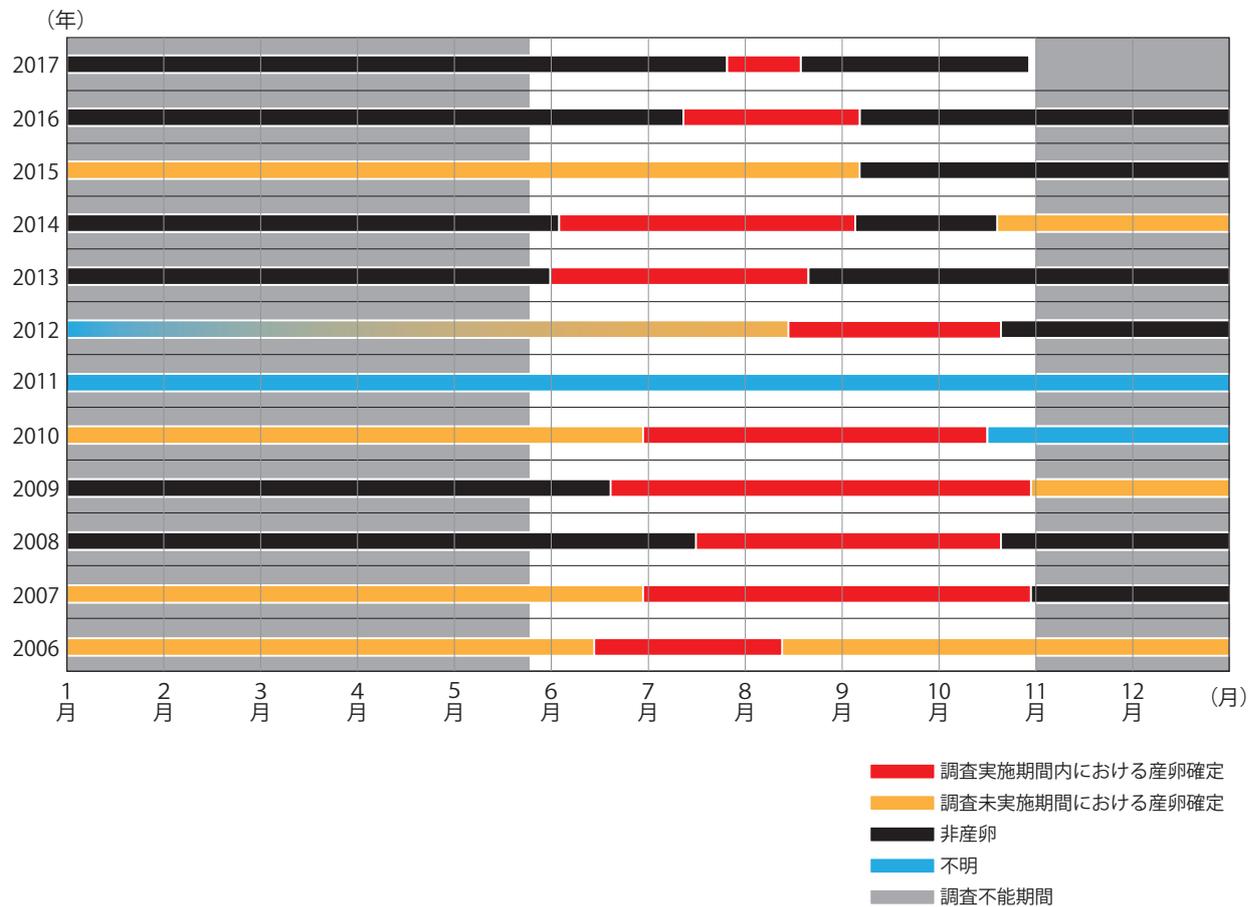


図11 産卵期間

5. 調査地内における成体、幼生

表1に調査時における水槽内の成体および幼体の個体数を示した。幼体については性の判別はできないが、成体については可能である。すなわち、雄は繁殖期には後肢後縁が肥大し(図12)、産卵前の雌は卵で腹部が膨満しているからである(図13)。今までの調査から、雄は産卵地に異状がない限り約90%の確率で1-7個体が見られ、雌は全調査の35%程度の確率で1-2個体が見られた。個体数の性比は約5対1で雄の方が多かった。

雄については、調査時に観察した個体数は最大では7個体であるものの、全調査の約75%は1ないし2個体しか見られていない。また、観察される雄のすべては後肢後縁が肥大して成熟してい

る。雌は産卵前の個体の出現が90.9%、産卵後の個体の出現が9.1%である。

孵化直後の幼生は体長30mm程度で腹部に卵黄を持ち(図14)、しばらくは同産卵地に留まるとみられる。孵化直後の個体が見られる時は個体数が多いが、成長がある程度進んだ個体が見られる時は数が少なくなっていく。飼育下のサンショウウオ類は餌があっても共食いすることがよくあるが、産卵地は餌がない場所で、孵化した幼生同士

表1 各調査で見られた雌雄及び幼生の個体数

年月日	雄成体	雌成体	幼生
2006.6.8	1	0	0
2006.8.9	1	1	10
2007.6.27	2	2	0
2007.10.28	2	0	1
2008.7.13	7	1	0
2008.10.21	1	0	0
2009.6.17	1	0	1
2009.10.29	7	0	0
2010.6.29	4	0	0
2010.10.12	1	0	0
2012.8.12	4	1	2
2012.10.18	1	0	0
2013.5.31	1	0	0
2013.8.20	1	0	0
2013.9.5	2	2	3
2013.10.18	5	0	0
2014.6.4	1	0	10
2014.9.3	1	1	0
2014.10.19	3	0	1
2015.9.5	2	0	7
2015.10.19	0	0	0
2016.5.21	1	0	5
2016.5.29	0	0	0
2016.6.2	0	0	0
2016.7.10	1	1	0
2016.9.3	0	0	0
2016.10.29	1	0	0
2017.6.11	1	0	0
2017.7.24	1	1	0
2017.8.19	1	1	0
2017.10.1	0	0	0
2017.10.29	0	0	0
計	54	11	40



図12 後肢後縁が肥大した雄個体



図13 卵を持った雌個体



図14 孵化直後の幼生

で共食いが行われている可能性は大きいと思われる。ただし、本来の自然環境下においては産卵地からの移動が容易であるため、その頻度は本調査地より少ないと思われる。

V 考察

1. 産卵数

2006-2014年は変動はあるもののおよそ10-20個体の雌が恒常的に産卵しているが、2015-2017年は産卵数が激減した(図10)。この3年間は水槽内に体長70mm程度の水生の幼虫が見られた(図15)。同定には至っていないが、この幼虫は2015年には3個体、2016年に2個体、2017年に1個体確認され、水槽内でからだをくねらせながら活発に動いていた。図5に見られる2015年以降の導電率の上昇は、これらが底の沈殿物を巻き上げたり、糞を排出したりすることで水質に変化をもたらしたことによるものと推察される。幼虫を除去した後は数値が低下していくことからそれは裏付けられる。

調査期間中、この幼虫が見られた間には産卵は行われていないが、唯一産卵されたばかりの新しい卵嚢と幼虫が同じ時期に見られたのが2015年である。この年は前項2でも述べたように、10個の卵嚢のうち6個がコンクリート上に産みつけられて孵化に失敗した年である。この年の正常に孵化した卵嚢は4個であるが、いずれも通常利用されるはずのパイプ出口への産卵ではなく、2個(1腹分)がパイプから10cm上の内壁、1個がコンクリート桁隅の水面下3cm、もう1個がおそらくこれから分離して水槽の底に落下したものであ



図15 水槽内でみられた幼虫

る。水位の変動は少ないとはいえ水深3cmという乾燥の可能性がある危険な場所に産卵されたのが見られたのもこれが初めてである。つまり、正常に孵化はしたもののこれらも通常とは異なる場所に産卵されており、産卵行動として正常であるとは思われない。

幼虫は成体より移動が早いわけではないが、両者が近づいた時は明らかに成体が嫌がって泳ぎ去るという行動が見られた。2015年は幼虫をそのままにして観察したが、2016年と2017年は人為的に取り除いたところ正常な産卵に至ったことから、この幼虫が繁殖に強いストレスを与えた可能性が大きい。

以上のことから2015年のコンクリート上への産卵は、産卵間近の雌が幼虫を避けた結果起こった異常な産卵ととらえるのが妥当であると思われる。これ以外に産卵地に他の生物が見られたのは2006年の体長約30mmのウズムシ類1個体だけだが、この年は幼生がすでに孵化間近であり、産卵には影響がなかった。

幼虫が最近3年間に出現している理由は不明であるが、この事例は産卵地が安定した環境であるがゆえに、小さな異状でも繁殖に大きな影響を及ぼすことを示唆していると思われる。

2. 産卵期

ハコネサンショウウオ属の自然界での産卵が観察されたことはない。そこで同属の産卵期の推定は卵の発生状態や、幼生の発達状態から推測されてきた。本調査では調査地の環境を保護するため発見初年度の標本採取を除いて卵嚢や幼生の捕獲は行っておらず、産卵期の推測は目視等によるデータの積み重ねをもとに行った。図11には6月から10月にかけて産卵が行われていることが示されている。2017年は幼虫1個体を除去した直後、7/29-8/19の間という盛夏での産卵が特定された。また、2015-2017年の幼虫が見られた年を除いて、調査期間内においては成熟した雄が水槽内にほぼいることから、6月上旬から10月末までは常に産卵行動が可能な状態にあると考えられる。ただ多くはその年最初の調査となる6月上旬の調査以降に産卵されたことが観察されており、6-7月が当調査地における産卵の中心であることはほぼ間違いない。

次に調査できない11-5月について見てみる。2006年と2007年は観察を開始した6月にはすでに卵嚢内で幼生が活発に動いている状態で、孵化に要する期間が分かれば、その発生状態からおおよその産卵期が推測できる状態にあった。

キタオウシュウサンショウウオについて産卵から孵化までに要する期間を述べた報告はない。一方、分離記載される前のハコネサンショウウオについては数例の報告がある。岩沢ら(1980)は、人為的に産卵を誘発した福島県産ハコネサンショウウオの卵を卵嚢から取り出し、 $5 \pm 1^{\circ}\text{C}$ 、 $10 \pm 1^{\circ}\text{C}$ 、 $15 \pm 1^{\circ}\text{C}$ の3区で孵化までの平均日数を観察した。その結果、 5°C 区では362日かかっても孵化に至らず、 10°C 区で142日、 15°C 区で100日を要することを報告した。また、岩沢(1977)は 10.5°C で孵化までに173日以上を要し、卵嚢に入っただけではさらに20-30日遅れることを見ている。工藤(1934b)は自然環境下の 6°C で90日と報告し、中村(1942)は 10°C の湧水中で5ヵ月、秋田(2009)も自然環境下で約5ヵ月と報告している。このように実験下、自然環境下、水温等によって孵化に要する期間は様々であるが、他のサンショウウオ類に比べて長期間を要することは共通している。

本調査地のキタオウシュウサンショウウオの場合、6月に産卵されたと思われる卵嚢でも5ヵ月後の10月末の調査で孵化することはなく、発生段階としては神経胚にまで達していないように見える。また、幼生としてほぼ完成期を迎えて卵嚢内で活発に動き、孵化間近に見えても、そこから孵化に2ヵ月以上かかる例も2期で観察されている。このことから本調査地では少なくとも7ヵ月以上の期間がかかると推定される。また、前年8-9月に産み付けられた卵が翌年6月初旬にはす

べて孵化していることから9ヵ月は要しないと推察される。本調査地における水温の平均は 9.8°C 、孵化までに7ヵ月以上が必要であるという記録は、岩沢(1977)の報告に最も近い。そこで当調査地での孵化までの平均期間を8ヵ月として産卵期を予想してみた。

2006年6月8日の調査では、雌11個体分の22の卵嚢が見られ、すべての卵嚢内で幼生は完成期に近づき活発に動いていた。サンプルとして採取した1つの卵嚢内の幼生が輸送中にすべて孵化していたことから、その卵嚢の幼生は孵化間近であったことが判明した。続く8月9日の調査では6個体分12の卵嚢で幼生が孵化して水槽内に留まっており、残り10/22の卵嚢の中ではまだ幼生が動いていた。時期は特定できないものの残りの幼生はその後無事に孵化している。この2つの観察から8ヵ月を逆算すると、6月8日以降に孵化したものは前年10月初旬以降に産卵され、8月9日以降に孵化したものは前年12月初旬以降に産卵されたこととなる。

2007年6月27日の調査では、6個体12の卵嚢の発生段階はほぼ3段階に分かれ、I：孵化間近と思われるもの、II：孵化まで2ヵ月程度かかるとと思われるもの、III：孵化まで3ヵ月以上かかるとと思われるものに分けられた。これを同様に逆算するとそれぞれの産卵期は、Iが10月下旬以降、IIが12月下旬以降、IIIが1月下旬以降となる。

以上の産卵期の推定を、水温による変動の可能性等を加味して孵化に要する期間を7ヵ月と9ヵ月も加えてまとめたのが、表2である。この表から、最も孵化に要する期間が短い7ヵ月と想定した場合、産卵は11月初旬から2月下旬以降に行われ、最も長い9ヵ月とした場合は9月初旬から12月下旬以降と推定される。いずれにしても冬期間で

表2 調査不能期間における推定産卵期

	7ヵ月	8ヵ月	9ヵ月
2006 6月以降孵化	11月初旬以降	10月初旬以降	9月初旬以降
2006 8月以降孵化	1月初旬以降	12月初旬以降	11月初旬以降
2007 ステージI	11月下旬以降	10月下旬以降	9月下旬以降
2007 ステージII	1月下旬以降	12月下旬以降	11月下旬以降
2007 ステージIII	2月下旬以降	1月下旬以降	12月下旬以降

の産卵が行われていたことが示唆される。

以上のことから、本調査地での産卵は、6-7月の初夏を中心としつつも周年行われている可能性があると思われる。

3. 産卵行動

小型のサンショウウオ類の繁殖は、一カ所に多くの個体が集まって行われることが多い。産卵が迫った雌を雄が刺激し、1尾の雌の産卵が始まると多くの雄が集まって受精させるというのが典型的な例である。ハコネサンショウウオ属の場合は、人工的に産卵を誘発、受精させた例はあるものの、自然環境下での産卵は確認されていない。本調査地は安定的に調査できることから、その撮影についていくつかの方法を試みたが、成功に至っていない。完全な暗闇であることや水中で行われる繁殖行動であるため赤外線をはじめとしたセンサーが役に立たないこと、豪雪地帯の山中にあって安定的な電源供給が難しいこと、コンクリート枡内部は湿度ほぼ100%で結露が激しいことなど、撮影に様々な障害があって実現していない。ただ、産卵地における成体の出現率や行動などを見ると、一般的なサンショウウオ類とは異なる産卵行動が行われていると思われる。以下に産卵地での雌雄成体の様子を挙げる。

①雄

- ・雄が産卵地に見られる確率は幼虫が見られた異状時を除いて90.6%で、うち1個体のみの出現が61.5%、2個体が15.4%、3個体が3.8%、4個体が7.7%、5個体が3.8%、7個体が7.7%で、単独での出現が半分以上を占めた。
- ・観察されたすべての個体の後肢後縁は肥大しており、成熟していた。
- ・すべての個体が水中にいた。

②雌

- ・雌が産卵地に見られる確率は幼虫が見られた異状時を除いて34.6%で、うち1個体のみの出現が77.8%、残りが2個体の出現である。
- ・観察された11個体のうち10個体は産卵前で、残り1個体は産卵直後と思われる個体で卵囊のすぐそばの水中で動かずにいた。
- ・産卵前の10個体のうち9個体は、水上のコンクリート壁でじっと動かず、残り1個体は水中で活発に動いていた。

これらのことからキタオウシュウサンショウウオの産卵行動については、

- ・雄は成熟すると水槽内の水中に常駐して雌を待つ。
- ・雌は産卵が近づくと同産卵地にやってくるが、すぐに産卵せずに水上で卵の成熟を待つなど産卵態勢を整える。
- ・雌1個体に多数の雄が参加する他の小型サンショウウオ類の産卵方法と異なり、雌1個体に少数の雄、場合によっては1対1で産卵が行われる。
- ・産卵後の雌は体力を回復した後、速やかに水槽から脱出する。

などの可能性が考えられる。

成熟した雄は雌の有無にかかわらず産卵地で雌を待ち構えるが、同一個体が一年中待っているとは考えにくく、産卵地から抜け出て餌を摂りながらかわるがわる産卵地を訪れていると思われる。個体の遺伝子を残すという意味では効率の悪い方法だが、本来の産卵場所が外敵に襲われにくい極めて狭い暗所であることを考えれば、個体群の遺伝子を保存するには確実な繁殖方法であるのかもしれない。

VI おわりに

不明な点が多いキタオウシュウサンショウウオの繁殖生態について、いくつかの知見を得た。

- ・産卵地として選ばれるのは、暗闇で水量や水温、水質が年中ほぼ変化しない安定した場所である。
- ・春から秋にかけて、産卵地にはほぼ雄が常駐する。また、それ以外の期間にもいる可能性がある。
- ・産卵は初夏を中心として行われている。また、周年行われている可能性がある。
- ・他のサンショウウオ類と異なり、雌1個体に少数の雄、場合によっては1対1で産卵が行われている可能性が大きい。
- ・卵が孵化するには7ヵ月から9ヵ月という長期間を要する。
- ・安定した環境であるがゆえに小さな異状でも、産卵期や産卵数に大きな影響を及ぼす。

などである。

このうち特に産卵地における雄の常駐と産卵期、少数による産卵行動などの可能性に関しては、キタオウシュウサンショウウオだけに見られる繁殖生態なのか、あるいはハコネサンショウウオ属に共通したものなのかを今後解明していく必要があると思われる。

他のサンショウウオ類に比べて卵の数が少ないのはなぜか、卵囊膜が丈夫なのはなぜか、なぜ暗闇に産むのか、なぜ繁殖期が分散するのかなど、キタオウシュウサンショウウオの繁殖生態についての疑問への回答は、現段階では状況を積み重ねた推論とならざるを得ない。しかし、これに餌の量や卵の保護、産卵地の空間的制限などの、生息域の環境や産卵条件を加味すると、環境適応の結果獲得された本種の繁殖戦略が推測される。

生息する溪流周辺という環境での餌不足は、集団における産卵数の減少を招くと思われる。少ない卵を外敵による捕食から守るためには安全な場所で産卵を行う必要があるだろう。流水中に卵を留めるためには卵囊を壁に確実に付着させなければならず、低温の伏流水や湧水の中で長い時間をかけて孵化に至らせるためには、卵囊膜も丈夫でなければならない。狭くて多数の個体に参加することができない環境は、雌の成熟期を分散させ、雄は季節を問わず雌を待ち構えなければならない。そのために産卵地は、水温や水質が一年中ほぼ一定で、外敵のいない安心・安定した環境である必要があるだろう。

こうした一連の繁殖戦略について、冬眠及び夏眠を行うとされる本種の生態等も含めて、今後の総合的な検討が必要である。

VII 謝辞

本調査に関しては多くの方から御協力をいただいた。特に前半の調査を共に行った故泉祐一氏と、調査活動を全面的に支援していただいた秋田県雄勝郡東成瀬村の柴田精二氏に心より感謝申し上げます。

文献

- 秋田喜憲, 1982. 宝達山のハコネサンショウウオの産卵場. 爬虫両棲類学雑誌, 9 (4): 111-117.
- 秋田喜憲, 1983. ハコネサンショウウオの冬期産卵. 両生爬虫類研究会誌, 26: 1-6.
- 秋田喜憲, 2009. ハコネサンショウウオの年2回産卵について. 日本両生類研究会誌 19, 1-12.
- 岩沢久彰, 1977. ハコネサンショウウオの孵化幼生. 爬虫両棲類学雑誌, 7 (2): 46-47.
- 岩沢久彰・解良芳夫, 1980. ハコネサンショウウオの発生段階図表. 爬虫両棲類学雑誌, 8 (3): 73-89.
- 岩沢久彰・野村卓之・白田弘, 1992. 新潟県南葉山北麓で発見されたハコネサンショウウオの産卵場. 爬虫両棲類学雑誌, 14.
- 泉祐一・船木信一・本郷敏夫, 2007. 栗駒山中におけるハコネサンショウウオの繁殖について. 秋田県立博物館研究報告第32号, 33-34.
- 工藤得安, 1934a. 函根山椒魚 (*Onchodactylus japonicus*, Houttuyn) ノ産卵並ニ胚仔ノ採取ニ就テ. 新潟医科大学解剖学教室輯報 4: 1-8.
- 工藤得安, 1934b. 無肺有尾類ノ外形ノ發育ニ就テ. 新潟医科大学解剖学教室輯報 4: 1-16.
- 工藤得安・森田季雄・木谷長信・神戸六郎, 1937. 函根山椒魚発見記 [I], [II]. 植物及動物, 5: 523-528, 681-686.
- 中村定八, 1942. 太陽光遮断法に依る函根山椒魚の産卵. 動物学雑誌 54 (2): 51-59.
- 南部久男, 1966. 富山県大山町で発見されたハコネサンショウウオの産卵場. 富山市科学文化センター研究報告, 19: 41-43.
- 岡田弥一郎, 1937. ハコネサンショウウオ *Onchodactylus japonicus* (Houttuyn) に就いて. 博物学雑誌, 35: 263-268.
- Poyarkov, Che, Min, Kuro-o, Yan, Li, Iizuka & Vieites, "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, Auckland New Zealand, Magnolia press, 2012, pp.1-106.
- 佐藤井岐雄, 1943. 日本産有尾類総説. 日本出版社, p.289-313.