

第2章

トウキョウサンショウウオはどんな生き物？

2.1 日本のサンショウウオ類

サンショウウオの仲間（有尾目）はカエル（無尾目）やアシナシイモリ（無足目）とともに両生類（脊索動物門両生綱）に属し、現在世界から9科67属619種が記録されている [5]。彼らは一般に冷涼で多湿な環境を好み、その分布域はおもに北半球に限られている。アジア大陸東端の温帯地域に位置し比較的降水量も多い日本列島は、サンショウウオ類の生息には適している。南北に細長く複雑で急峻な山脈を持つ地形などのためか、多様な種分化により、現在27種（3科6属）の生息が知られている（表2.1）。これは、全世界の4%弱にあたり、一見少ないようにも見えるが、面積当りで見るとかなり多様度が高く、かつ固有種の率が極めて高い。その内訳を見ると、世界最大の両生類であるオオサンショウウオを始めとして、オオサンショウウオ科1種、サンショウウオ科3属23種、イモリ科2属3種となる。その種数から、サンショウウオ科が日本のサンショウウオを代表するグループであると言えるだろう。

サンショウウオ科は、カムチャツカからシベリアを経て、ヨーロッパロシア東部とトルキスタンまで、およびアフガニスタン・イランから朝鮮・中国・台湾・日本まで分布する。特に、日本を中心とした東アジア地域で多様化している。小型から中型のサンショウウオで全長10–21cm程度。完全に水生の種もあるが、通常は繁殖期と卵・幼生期以外は陸上で生活する。サンショウウオ類の多くは、カエル類と異なり、精子の塊

（精包）をオスとメスの間で受け渡し体内で受精が行われるが、サンショウウオ科とオオサンショウウオ科は体外受精を行う。つまり、ごく普通の魚と同様に、水中で産卵された卵にオスが精子をかけ受精させる。このような特異な受精様式を持つことや形態的な特徴から、彼らはサンショウウオの仲間でも比較的原始的なグループと考えられている [55]。

サンショウウオ科のサンショウウオは世界で55種が知られているが [5]、その36%の20種が日本に生息することになる [62]。さらに、キタサンショウウオをのぞく19種が日本列島に固有の種である。そのサンショウウオ科の中

表2.1: 日本産サンショウウオ類の種名リスト。文献 [62] より。*は溪流性の種を示す。

オオサンショウウオ科	
オオサンショウウオ*	<i>Andrias japonicus</i>
サンショウウオ科	
キタサンショウウオ	<i>Salamandrella keyserlingii</i>
アカイシサンショウウオ*	<i>Hynobius katoii</i>
アベサンショウウオ	<i>Hynobius abei</i>
イシヅチサンショウウオ*	<i>Hynobius hirosei</i>
エゾサンショウウオ	<i>Hynobius retardatus</i>
オオイタサンショウウオ	<i>Hynobius dunni</i>
オオダイガハラサンショウウオ*	<i>Hynobius boulengeri</i>
オキサンショウウオ	<i>Hynobius okiensis</i>
カスミサンショウウオ	<i>Hynobius nebulosus</i>
クロサンショウウオ	<i>Hynobius nigrescens</i>
コガタブチサンショウウオ*	<i>Hynobius yatsui</i>
ツシマサンショウウオ*	<i>Hynobius tsuensis</i>
トウキョウサンショウウオ	<i>Hynobius tokyoensis</i>
トウホクサンショウウオ	<i>Hynobius lichenatus</i>
ハクバサンショウウオ	<i>Hynobius hidamontanus</i>
ヒダサンショウウオ*	<i>Hynobius kimurae</i>
ブチサンショウウオ*	<i>Hynobius naevius</i>
ベッコウサンショウウオ*	<i>Hynobius stejnegeri</i>
ホクリクサンショウウオ	<i>Hynobius takedai</i>
キタオウシュウサンショウウオ*	<i>Onychodactylus nipponoborealis</i>
シコクハコネサンショウウオ*	<i>Onychodactylus kinneburi</i>
ツクバハコネサンショウウオ*	<i>Onychodactylus tsukubaensis</i>
ハコネサンショウウオ*	<i>Onychodactylus japonicus</i>
イモリ科	
イモリ	<i>Cynops pyrrhogaster</i>
シリケンイモリ	<i>Cynops ensicauda</i>
イボイモリ	<i>Echinotriton andersoni</i>

でも、最も多様に分化しているのは、サンショウウオ属 (*Hynobius*) で、トウキョウサンショウウオをはじめ 18 種に分けられている。彼らは複雑な地形によって隔離され、日本各地で地域的に分化している。どの種も形態・体色が極めて類似している上に、種内変異が大きく、種の同定は大変難しい。そのため産地が同定のための大きな手がかりとなる。

サンショウウオ属のサンショウウオはすべて水中で産卵するが、その産卵場所によって、大きく 2 つのグループに分けられる。つまり、沼・池・湧き水のたまりなどに産卵する止水性の種類と、流れの激しい溪流の源流部などで産卵する溪流性のものがある [54, 70]。トウキョウサンショウウオのほか、カスミサンショウウオやクロサンショウウオ・トウホクサンショウウオなどは、止水性の代表的な種である。それに対して、溪流性の種としては、ヒダサンショウウオ・ブチサンショウウオ・オオダイガハラサンショウウオなどが知られている。彼らの間には、産卵特性や幼生の形態の上でいくつか異なることが知られている。止水性の種は、比較的小さな卵を多数産む傾向が見られ、孵化した幼生は発達した大きなエラとバランサーと呼ばれる突起を頭に持つ。このバランサーは、幼生期初期の体の支持平衡に役立つとされている。一方、溪流性の種では、大きな卵を少数産む傾向が強く、孵化した幼生は多量の卵黄を腹に持ち、バランサーは発達しない。これらの性質は、流水中の厳しい環境で幼生が生き延びていくための適応と考えられている。

2.2 トウキョウサンショウウオとは

2.2.1 分類・形態・地理的分布

トウキョウサンショウウオ (*Hynobius tokyoensis*) は、東京都西多摩郡多西村 (現あきる野市) 産の標本をもとに、1931 年田子勝彌氏によって記載された [70]。日本産の小型サンショウウオ類の分類は大変難しく、まだ未解決な問題が多く残されていて必ずしも確定したものではない。本種はその後カスミサンショウウオの亜種とされることもあったが、現在は独立種として扱われている。

以下に、本種の形態的特徴を主として文献 [56] から紹介しよう。東京都産の成熟個体の生時の体長は、頭胴長^{*1}で見るとオスが 50 弱–80mm (地域毎の平均で 61.6–66.8mm)、雌で 55–80mm 程度 (平均で 64.5–69.4mm) であり、どの地域でもメスの方が少し大きい。尾も含めた全長ではだいたい 8–13cm 程度になる。体重に関しては、同じ個体でも変動が大きく、あまり信頼できるデータは得られていない。繁殖オスおよび卵を持っていないメスのおおよその値は、体重 (g) と頭胴長 (mm) との下記の関係式 ($r = 0.983, N = 125$; 草野, 未発表データ) から求めることができ、3g から 10g 程である。

$$\log_{10}(\text{体重}) = 2.44 \log_{10}(\text{頭胴長}) - 3.63$$

体側には 12 本の肋条が見られるが (図 2.2) [70]、その数は個体変異や数え方により変わるので注意が必要である [52, 58]。四肢は比較的短く、前後肢を体側に沿って折り返すと、稀に前後の指が重なる個体もいるが、普通はわずかに触れ合う程度から 2.5 肋皺分の隙間ができる。多くは、0.5 から 2 肋皺分の隙間ができる。特に、メスで隙間が大

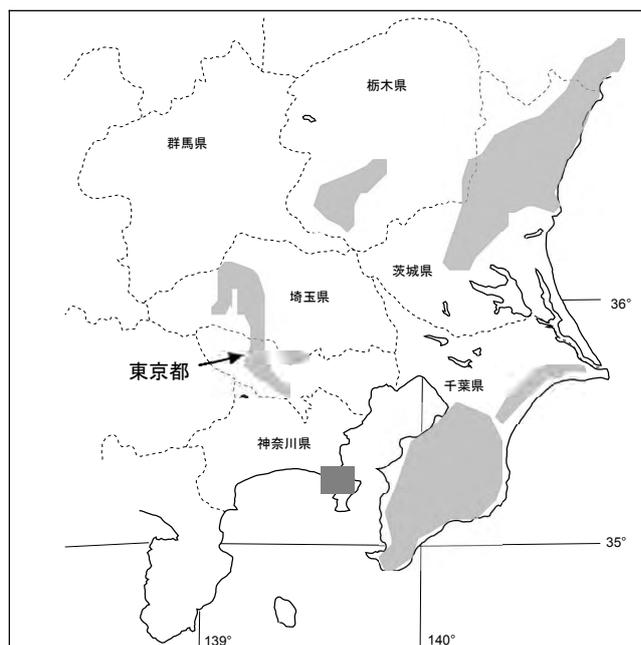


図 2.1: 関東地方におけるトウキョウサンショウウオの生息分布 (灰色の部分が生息地)。文献 [2, 21, 60, 63, 64] 及びその他の情報より。

*1 ここでは鼻先から総排泄口の後端までの長さをいう。

きくなる傾向がみられる [52]。鋤口蓋歯列*2小さいU字形をなす [70]。



図 2.2: トウキョウサンショウウオの繁殖個体(成体)の特徴。

体色は、かなり黄色みの強い褐色からほとんど黒色に近いものまで変異に富む。体側には青白色の小点が地衣状斑となっている個体もある。また、まれにカスミサンショウウオのように尾の縁に黄色の線が入る個体も見られる。染色体数は 56 本で、大型 9 対、中型 4 対、小型 15 対からなる。大型対のうち、第 4 対が次端部動原体型、第 3、5、8 対が次中部動原体で、他は中部動原体型である。中型対は、次中部動原体型 3 対、中部動原体型 1 対からなる。小型対は、中部動原体型 6 対、次中部動原体型 1 対、端部動原体型 8 対からなる [12]。

トウキョウサンショウウオは、他のサンショウウオ属のいくつかの種と分布が接し、同定が難しいことがしばしばある。そのような近似種との区別点について述べたい。本種は、主として西日本に分布するカスミサンショウウオとは特によく似るため、外部形態だけで区別するのは難しい。ただし、佐藤 [70] によれば、鋤口蓋歯列の形がトウキョウサンショウウオでは小さいU字形なのに対して、カスミサンショウウオでは深く狭く長いV字形をなす。また、肋条の数がトウキョウサンショウウオは 12 本で、カスミサンショウウオは 13 本であるという。しかしながら、肋条の数には個体変異が見られ、かつ数え方にも問題があるため [52, 58]、この数を両者の識別に使うのは難しいかもしれない。また、トウキョウサンショウウオでは、尾の縁に黄色い線が入らないと言われるが [70]、すでに述べたように、頻度は低い黄色い線をもつ個体がトウキョウサンショウウオの繁殖個体群の中にも出現する。本種は、遺伝的にはカスミサンショウウオよりも、茨城県と福島県境付近で分布が接するトウホクサンショウウオとより近いらしい [52]*3。トウホクサンショウウオとは、四肢の相対的な長さに少し違いが見られる。トウキョウサンショウウオでは、四肢は比較的短く、前後肢を体側に沿って折り返しても、普通は指が触れ合わない。トウホクサンショウウオでは、指先は雄では 1-2 肋褶分重なるが、雌では指先がわずかに触れるか 1 肋褶分離れる [8, 52, 70]。また、トウホクサンショウウオでは卵囊の外皮に幅の狭い特異な条線が見られることから、トウキョウサンショウウオの卵囊と比較的に容易に区別できる [70]。肋条の数に関しても、トウキョウサンショウウオはトウホクサンショウウオに比べて 1 本多い傾向がある [52, 58, 70]。ただし、トウホクサンショウウオでも 12 本の肋条を持つ個体が多く出現する個体群がある (例えば秋田県大曲市、群馬県水上町) [8]。

一般にサンショウウオ属のサンショウウオでは、外部形態の性差が小さく、雌雄の区別を外部形態でおこなうのは難しい。トウキョウサンショウウオでも慣れないとかなり難しく、特に非繁殖期の個体は困難である。繁殖期であれば、総排泄口(肛門)の周囲のふくらみの様子で区別可能である。オスの総排泄口周辺部は白く、平たく広く膨らむ。肛門の裂け目の先端(頭側)に逆W型の線が形成され、肛門の直線的な裂け目との接合部に白い突起が見られる。メスの場合、総排泄口周辺部の膨らみは比較的狭く盛り上がり、肛門の裂け目は単純な1本の直線に過ぎない [70]。また、非繁殖期でも慣れれば、オスには喉の部分に白く大きな斑ができるので区別可能な時もある。詳しくは、「キャンパスの自然*4」のイモリ池のページのトウキョウサンショウウオの項を参照のこと。

トウキョウサンショウウオは、福島県の太平洋岸の一部の地域にも生息するが、図 2.1 に示したように、その主要な

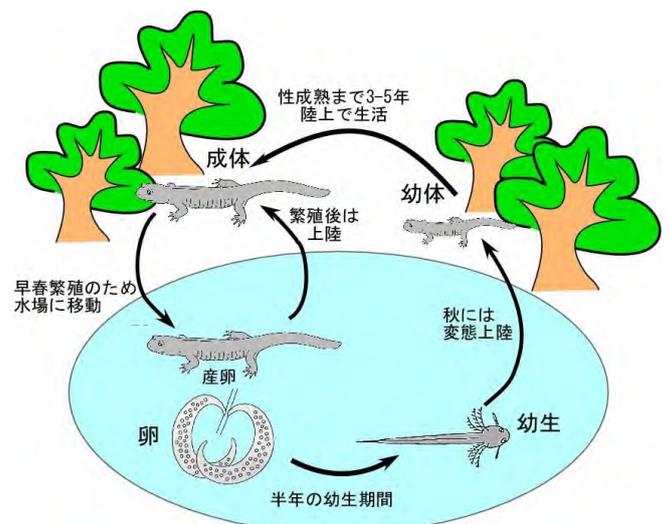


図 2.3: 東京郊外におけるトウキョウサンショウウオの生活史の概要。

*2 上顎に生えた小さな歯の並び。生体では観察しにくい。

*3 ただし、最近のミトコンドリア DNA による解析ではカスミサンショウウオに近いという報告もある [53]

*4 <http://www.comp.tmu.ac.jp/animal-ecol/ikenokai/index.html>

生息地は群馬県を除く関東地方の1都5県の比較的狭い範囲

に限定される [23,63]。平野部と山地がぶつかり合う標高 300m 程度までの丘陵地帯に生息し、山間の水田や湧き水の溜まった水溜りと、その周囲の森林の林床*5が彼らの主要な繁殖や生活の場所である。愛知県にも分布するとされているが、最近の研究結果によると、愛知県の個体群はトウキョウサンショウウオではなく、西日本に広く分布するカミサンショウウオに属する集団と考えられている [12,29]。

トウホクサンショウウオ・カミサンショウウオ・クロサンショウウオなどと異なり、比較的狭い範囲にのみ分布するトウキョウサンショウウオでも、最近のミトコンドリア DNA を用いた遺伝子解析の結果、地域個体群間に地理的な分化が見られることが分かってきた [10,53]。まず大きく南北に集団が別れ、茨城・福島の集団と、それ以南の地域の集団が明確に区別された。さらに、南の集団は3つのサブ集団に分けられる。東京・埼玉の集団はグループ I に、千葉の房総半島の集団はグループ II、神奈川の三浦半島と栃木はグループ III に分けられた (図 2.4)。細かく見ると、グループ III の集団の一部が埼玉の分布域の北東部にも現れ、神奈川の三浦半島にはグループ II の集団の一部が侵入していると思われるケースもある。南北の大きな集団間の違いに比べて、南集団の内部の3グループの違いは微妙で、今後のさらなる調査解析が必要であるが、地理的に離れた栃木と神奈川の集団が含まれるグループ III はいろいろな意味で興味深い。

東京都内の詳しい生息分布に関しては、金井 [19] の報告があり、行政区分では、7市 (八王子、青梅、あきる野、日野、武蔵村山、東大和、東村山) 2町 (日の出、瑞穂) で生息が確認されている。その中でも、青梅から日の出・八王子のライン上、すなわち関東山地から東に延びた尾根の末端にあたる丘陵地帯に多く生息している。標高では、最も低い日野市の三沢の 100m から青梅市長淵の 280m までの範囲に見られ、平均は 170m であるという。金井の報告 [19] 以後、東京郊外では住宅地・道路・ゴルフ場などの大規模開発が各地で推し進められ、トウキョウサンショウウオの生息場所である丘陵地帯は大きな変化を受けた。にもかかわらず、最近まで組織的なトウキョウサンショウウオ生息調査は行われず、個体群の生存が危惧されている。実際、東京都の個体群は、環境庁によって日本版レッドデータブックに掲載され、「地域的に孤立しており、絶滅の恐れが高い」として「保護に留意すべき地域個体群」に記載された [6]。その後、1998 年のトウキョウサンショウウオ研究会による調査などの結果も踏まえ、2006 年 12 月の環境省のレッドリストの大幅な改訂により、種として絶滅危惧 II 類 (VU) に掲載された [24,25]。東京都でも、最近レッドリストの改訂版が発表され、この 10 年間の状況を反映して北多摩地区では絶滅危惧 IA 類、南多摩・西多摩地区では IB 類に掲載された [75]。

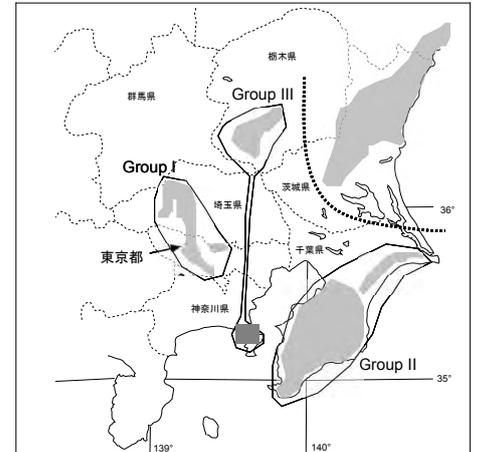


図 2.4: 地域個体群間の遺伝的關係。太い点線は南北の集団の境界を示す。文献 [10,53] を参考に描く。

2.2.2 生活史と個体群動態

繁殖活動および卵期

図 2.3 に示したように、トウキョウサンショウウオは、その生活史の中で、産卵および幼生の生活の場である水場と、変態後の幼体および成体の普段の生活の場である水場の周囲の森林をうまく使い分けて生活している。この生活史は、その土地の気候などに影響され、地域個体群ごとに少しずつ異なるものになっていると思われるが、それほど大きな違いはないだろう。つまり、早春 1-5 月頃に森林の林床で生活していた繁殖個体が近くの繁殖場に集まり産卵する [47]。卵は 3-5 月頃には孵化し水中で成長し、その年の秋までにはほとんどの個体に変態を完了し上陸する。その後幼体は数年間を陸上で過ごし、全長が 10cm 弱ほどになって性成熟し、繁殖に参加するようになる。その後は生残率も高く、個体によってはかなり長生きする個体もいる (詳細に関して変態後の生態の節 p.15 参照)。ヨーロッパや北米大陸などに生息しないこともあり、サンショウウオ科のサンショウウオの生態に関しては、現在までに十分な研究がなされてきたわけではなく、まだ未知な部分が数多く残されている。その中では、ハコネサンショウウオなどと

*5 森林の地表面のこと

ともに、トウキョウサンショウウオは比較的その生態が解明されている種の一つである。以下に、主として東京都日の出町羽生にて行われてきた個体群研究 [13, 30–33, 35, 37–40, 48] の結果から、彼らの生活史と個体群動態に関する知見を紹介する。

東京都日の出町では、1980年代までの繁殖シーズンは2月下旬から5月中旬までで、平均日数は48日 (SD = 10.5, N = 8) であった (図 2.5)。一番早く産卵が見られたのは、この8シーズンでは2月27日で、一番遅かったのは5月16日であった。年により開始日と最終日はかなり変動するが、1987年を除けば開始日に比べ最終日の変動が小さく安定しているように見える。1987年も、5月16日に産卵されたのは1メス分の2卵嚢だけで、他の188卵嚢ははすべて4月中に産卵されていた [13]。つまり、多くの年では実質的な産卵活動の終了はほぼ4月中旬とみなして良いだろう (図 2.5)。

東京の他の地域での詳しい調査はないが、日の出町羽生の結果の範囲内に収まるものと考えられる。ただし、千葉県房総半島のような温かい地域では繁殖開始が早く、1月中旬に始まることもある。また、茨城県の北部のような寒い地域では、繁殖は遅れ繁殖活動の期間も短くなる傾向が見られる [47]。

繁殖開始日に関しては、日の出町と八王子市南大沢での長期に渡る調査があり、それによると年々開始日が早まる傾向が報告されている [34, 45, 48]。1990年代半ばまでは毎年大きく変動していたが、特に一定の傾向は見られなかったが、90年代後半から早期化の傾向が明瞭となった。2009年には日の出町羽生で1月27日に産卵が始まり、この35年間で最も早い活動開始であった。最も遅い繁殖開始日は1984年の3月27日で、その差は2ヶ月に及ぶ。回帰分析によると、この30年間で3週間早まったことになる (図 2.6)。アメダスの気温データを用いて解析したところ、早春2月の月平均気温の上昇と産卵開始日の早期化に有意な相関が見られ、気候温暖化が両生類の繁殖活動に影響したものと考えられる。

トウキョウサンショウウオの繁殖活動は1–2ヶ月程度続くが、季節変化のパターンは年により異なる。図 2.7には典型的な2つのタイプの代表例を示した。1978年は3月をはじめから産卵が始まり4月中旬まで、いくつかのピークは見られるがダラダラと繁殖活動が継続している。

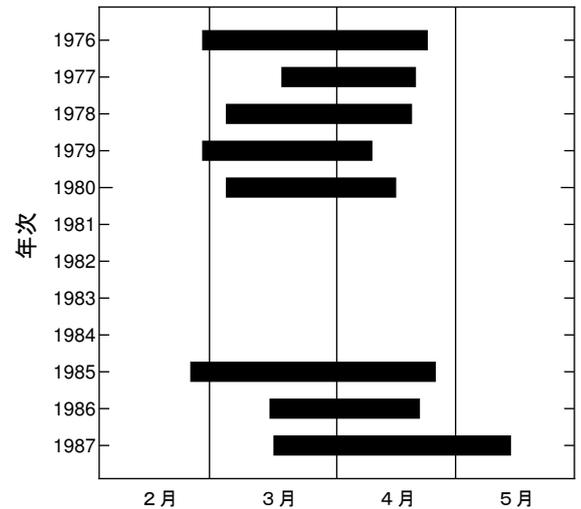


図 2.5: 東京都日の出町羽生の調査地における繁殖期間の年次変動。最初の産卵から最後の産卵までの期間を示す。文献 [13, 30, 32] より。

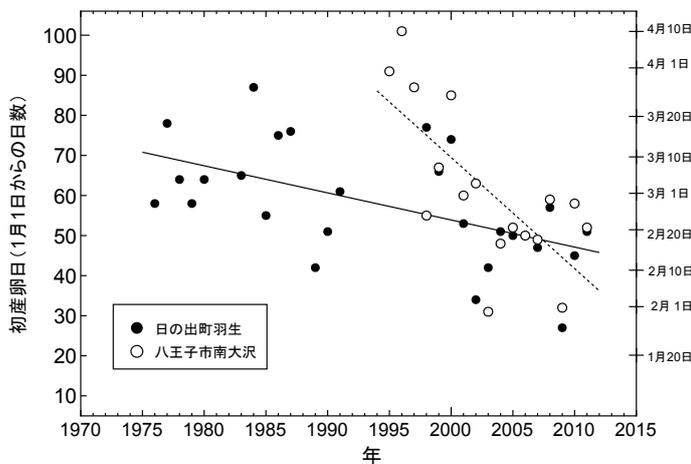


図 2.6: 繁殖活動開始タイミングの長期的傾向。文献 [13, 30, 32] より。

それに対して、1979年は、3月の直前に大きなピークが見られたが、その後産卵は中断し、3月下旬も終わりになって再び産卵活動が再開された。このように、年により繁殖活動が一定期間中断し、複数の期間に分断されることもある。繁殖活動に影響を与える要因としては、温度・降雨などの気象要因が重要であると指摘されている。

草野 [30, 32] は、本種の繁殖活動には温度の上昇と降雨が関係すると報告している。1979年の繁殖活動の分断も、3月はじめに温度が低下し下旬まで低温傾向が続いたことが原因と考えられる (図 2.7)。井上 [13] は繁殖活動と気象要因との相関関係を詳しく分析し、降雨の重要性を指摘したが、温度とは特に明瞭な関係を検出できなかった。ただし、この時期雨が降るのは、冬型の気圧配置が緩み低気圧が関東地方を通過した時で、南風が吹き込み温度の上昇を伴うことが多い。よって、降雨と温度の影響を区別するのはかなり難しい。いずれにして

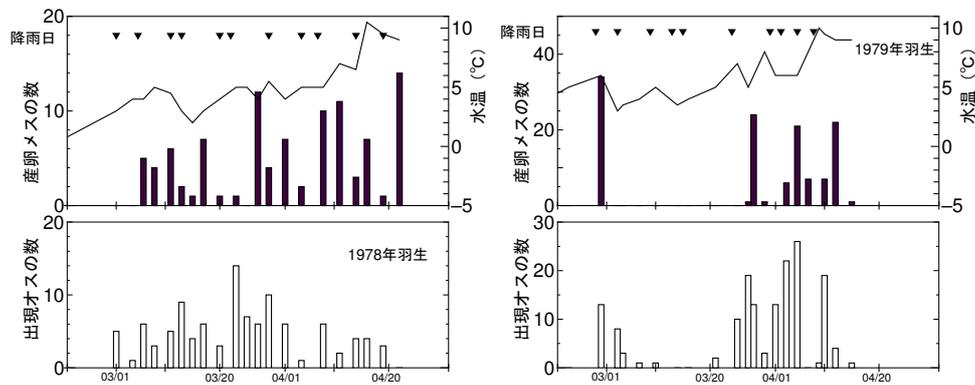


図 2.7: 東京都日の出町における繁殖活動の季節変化の例。文献 [32] より。

も、彼らの繁殖活動は、暖かい雨が降った 2・3 日後の晩に活発になるようだ [13]。

陸上の土中で越冬した繁殖個体は、早春暖かい雨が降った数日後の晩に産卵場に移動する。オスが比較的早めに水場に入り、後で現れるメスを待つことになる。その際、体の大きな個体ほど季節の早い時期に出現し、体の小さな若い個体は遅れる傾向が見られる [30]。図 2.8 は、オスの体サイズと一腹卵数の季節変化の典型的な例を示した。後述するように、メスの体サイズと一腹卵数^{*6}は正の相関関係がある (図 2.10)。つまり、大きなメスは一度に多数の卵を産むが、小さなメスは少数の卵しか産めない。一腹卵数の季節的な減少傾向は、オスの場合と同じように、メスでも若い体の小さな個体は、繁殖場への出現が遅れることを示している。

このように、オスの体サイズや一腹卵数と出現・産卵日との関係は、調査したほとんどのシーズンで、すなわちオスの体長では 9 シーズン中 7 シーズン、一腹卵数では 8 シーズン中 6 シーズンで統計的に有意な負の相関^{*7}が見られている。しかし、年によっては相関が見られないこともある [13, 32]。これは、その年の繁殖活動の季節的パターンと関係があるように見える。気象要因により繁殖開始が遅れたり分断された年は、ダラダラと長期間に渡って繁殖活動が見られた年に比べて、そのような関係がはっきりしない傾向があるように思える。

この傾向の生態学的意味については、残念ながら良く分かっていない。体サイズや年齢によって、越冬から覚醒する温度が異なるのか、または越冬場所が異なることが原因かもしれない。つまり、体の小さな個体は冬の低温や乾燥に弱く、それらを避けるためより深く土中に潜り越冬するとしたら、春先の温度の上昇を感知するのが遅れるはずである。より浅い場所で越冬した体の大きな個体が、真っ先に春の到来を察知し、繁殖場へ出現するのもかもしれない。

彼らは他の両生類と同じように、主に夜間の暗い時間帯に活動する。オスは、昼間は水底の泥の中や推積した落葉の下に隠れているが、日没とともに姿を現わし、思い思いにメスを求めて水中を徘徊する。水中のオスたちをよく見ると、ある一定の場所集る傾向がある。枯れ枝や枯葉など、卵嚢を産み付けるのに適当なものがある場所の周辺に集まってくる。そのような場所を特定のオスが占拠し、集まってくる他のオスに噛み付いて追い払う行動なども見られる。そのようなオスに対して、メスの繁殖場への滞在は短時間に限られるようだ。標識再捕調査でも、オスと異なりメスの繁殖場での再捕獲はほとんど見られないことが多い。ただし、クロサンショウウオでは、水に入る前のメスは未排卵で、何らかの環境からの刺

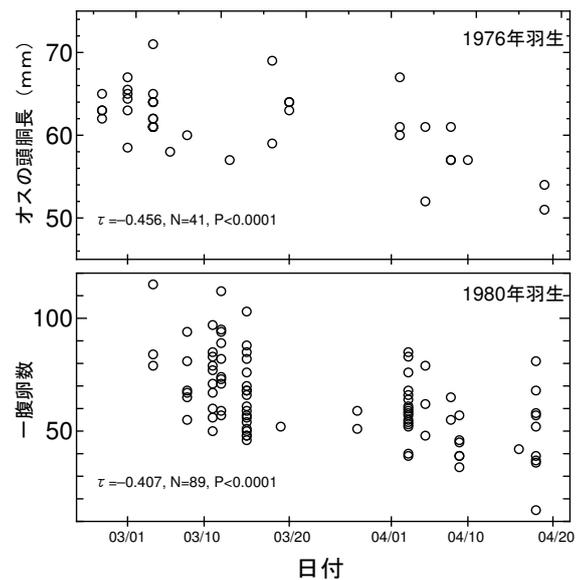


図 2.8: 繁殖オスの繁殖場への出現時期と体サイズ、および産卵時期と一腹卵数の関係。文献 [30, 32] より。

^{*6}—メスが産む一対の卵嚢に含まれる総卵数を指す。

^{*7} $P < 0.05$

激を受けた後排卵を起こし、卵嚢を形成するまでに少なくとも2日程度の時間が必要であるという [9]。トウキョウサンショウウオでもそうならば、未排卵のメスが一度水に入り、卵嚢を形成し陸に上がり岸辺の土の中で産卵のタイミングをじっと待っているのかもしれない。そして、産卵の直前に再び水中に入り産卵後すぐに上陸してしまうのだろう。

いよいよ夜になりメスが水中に入ると、その到来をどのようにして知るのが、オスたちの動きは突然激しくなる。今までは周囲に追いやられていたオスたちも、産卵に適した枯れ枝などがある場所に集まり始める。オスは尾をさかんに振る。メスが近付いてくると彼等の興奮は最高潮に達し、複数のオスが団子状になったまま激しく泳ぎ回る。そのようなオスの集団が水場のあちこちでできるが、メスはそれらを品定めするかのように池の中を徘徊し、結局その中の一つの集団に入って産卵する [13,42,43]。

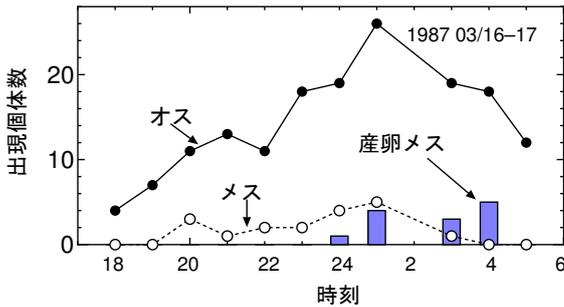


図 2.9: 繁殖活動の日周変化。文献 [13] より。

合は、一匹のオスが産卵場所を占拠しメスを独占できることもある。また、オスの集団に加わらず周辺部に単独で待機し、産卵のためにあらわれたメスを途中で追い回すオスもいる。

トウキョウサンショウウオのメスが産む卵の大きさや数は、同じ繁殖集団（地域個体群）の中でも個体により大きく異なる。そのような卵サイズや一腹卵数の変異は、主としてメスの体の大きさと関係している。体の大きなメスほどその卵は大きく、かつ数が多い（図 2.10）。また、集団の平均値も地域によってかなり異なり、平均卵サイズ（直径）では 2.4–3.0mm、平均一腹卵数では 50–140 と大きく異なる。今までのところ、このような集団間変異は主として気温と強い関係があることが分かっている [47]。つまり、北の寒い地方ほど一つの卵の大きさが大きく、その代わり数が少ない傾向が見られる。逆に、暖かい地方ほど小さい卵を多数産む傾向がある。例えば、南関東の房総半島の金谷では平均 2.5mm の卵を 140 個ほど産むが、茨城県北部では平均卵径が 3mm を越えるところがある。その代わり、卵数は少なく平均 50 卵足らずである。そのような傾向の生態学的意義については、子供の餌条件や幼生間の共食いなどの係わりが議論されているが、まだ解明されていない [47]。参考までに、東京都内のトウキョウサンショウウオの各地域での繁殖個体の体サイズや繁殖特性を表 2.2 に示した。東京都内の地域間ではそれほど大きな差は見られないが、狭山湖では他の地域に比べて成体の体サイズが大きく、逆に卵サイズが小さいように見える。

メスは直径 2.1–3.4mm（平均 2.7mm）の卵が 15–192 個（平均 77 個）入った一対の透明なクロワッサン状の卵嚢を、先端を枯れ枝等に付着させて産み出す。産み出された卵嚢にオスたちは我先へとしがみつき、卵を受精させようと放精する。このような産卵行動は、日没直後にも見られることもあるが、午後 11 時過ぎの深夜から早朝にかけて行われることが多い [13,42,43]（図 2.9）。また、明るくなった午前中でもまだ産卵活動が継続していることもしばしばあるので、産卵行動の観察は早朝から午前中にかけて試みるのが良いだろう。

どのように産卵が行われるかは、繁殖場での性比や個体群密度などの条件によってかなり異なり、前述したように複数のオスが一匹のメスの産卵に参加するとは限らない。オスの個体数が少ない場

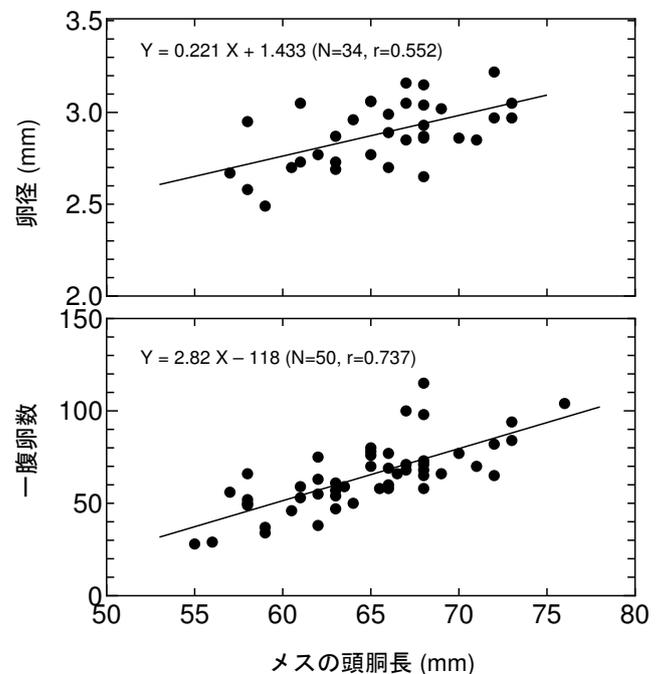


図 2.10: メスの体サイズと卵サイズ・一腹卵数の関係（日の出町羽生）。文献 [33] より。

表 2.2: 東京都多摩地区の繁殖個体の体サイズと繁殖特性 (草野、未発表データ)。数字は上段が平均値 \pm SE(N)、下段が範囲を示す。

項目	個体群				
	羽生	戸吹	大荷田	堀之内	狭山湖
一腹卵数	61.5 \pm 0.65 (526) 15–125	67.3 \pm 1.82 (67) 32–100	67.2 \pm 1.63 (52) 50–103	82.4 \pm 2.47 (17) 66–100	98.0 \pm 2.44 (68) 51–145
卵径 (mm)	2.80 \pm 0.014 (74) 2.46–3.05	2.79 \pm 0.036 (31) 2.37–3.08	2.88 \pm 0.027 (16) 2.70–3.04	2.62 \pm 0.055 (6) 2.41–2.82	2.58 \pm 0.032 (37) 2.11–3.07
頭胴長 (mm) ♂	61.6 \pm 0.24 (419) 48–79		63.2 \pm 1.47 (6) 59–69	65.8 \pm 1.25 (4) 63–69	66.8 \pm 0.77 (29) 53–72
頭胴長 (mm) ♀	64.7 \pm 0.31 (171) 55–75		64.5 \pm 1.48 (6) 61–71		69.4 \pm 1.27 (17) 60–78

池に出現する繁殖個体の性比を日ごとに見ると、大きくオスに偏った性比を示す。これは、オスが比較的長い期間水場に留まるのに対して、メスの水場への滞在期間は産卵日を中心に数日と比較的短いことによる。ちなみに、オスの繁殖場への滞在日数の平均値は、2–3週間ほどである [13, 30, 32]。そのため、雌雄の捕獲率が異なるため、繁殖個体群の性比を知るのには難しい。繁殖を終えた個体は上陸し水場の周囲の林床へ分散するが、この時期には捕獲率の性差が小さいと考えられる。この時期に捕獲調査を行えば、個体群の性比が比較的容易に推定できるかもしれない。日の出町羽生では、1976–1985年のうち8シーズンで非繁殖期の成体の捕獲を行い性比を調査した結果、オスの割合は58%となり、ブートストラップ法により95%信頼区間を求めたところ52–64%であった [35]。個体群の成体の性比は、1:1から統計的に有意にオスに偏り、ほぼ3♂:2♀であった。この少しオスに偏った性比は、メスがオスに比べて性成熟が1年遅れる傾向と関係すると考えられる [35]。すなわち、孵化個体の性比が1:1であっても、メスが1年性成熟が遅れ、年生残率が0.7であれば、成体の性比はほぼ3♂:2♀となることが簡単な計算で示せる。

1–2ヶ月続いた繁殖活動も、4月下旬にもなるとそろそろ終了する。卵は4月下旬頃から孵化し始め、5月下旬までにはすべて孵化し終わる。産卵から孵化までの卵期間は、水温に強く依存する。そのため早めに産卵された卵ほど長くなり30日から70日で孵化する。5シーズンの平均は49.3日であった [30, 32]。その間、低温により死亡する卵や未受精卵も見うけられ、孵化までの卵嚢内での死亡率は、平均16%であった [32]。特に、3月初めに産卵された卵は寒の戻りの低温にさらされることが多く、死亡率が高い傾向がある。また逆に、4月以降に産卵された卵では未受精率が著しく上がる。

繁殖シーズンも遅くなると、早くから活動していたオスの疲労度も上がるのか、肛門周辺部の膨らみはかなり弱まってくる個体が出てくる。また、この時期に新たに出てくるオスは、まだ体の小さな初めて繁殖に参加するような若い個体が多く、これらのオスの側の要因が未受精率を上げている可能性が指摘されている [30, 32]。他に卵の死亡要因としては、場所によっては大雨などの際に大水で卵嚢自体が流されてしまうこともあるが、卵嚢や卵を捕食する捕食者の存在は報告されていない*8。ただし、千葉県房総半島ではアカハライモリによる産卵直後の充分膨らんでいない卵嚢の捕食が見られたという (長嶋巧氏私信)。また、同じ場所に産卵するヤマアカガエルの幼生は、サンショウウオの卵嚢外皮が破れた場合などは、卵を捕食することも稀にはあるようだ。

表 2.3: トウキョウサンショウウオ幼生の食性 (草野、未発表データ)。日の出町羽生における胃内容物調査の結果 (N=80) を示す。

動物群	出現頻度	
	胃数	割合 (%)
共食い	25	31.3
ユスリカ幼虫	34	42.5
ユスリカ蛹	21	26.3
巻貝	25	31.3
カイミジンコ	17	21.3
カゲロウ幼虫	6	7.5
トビケラ幼虫	3	3.8
甲虫成虫	2	2.5
コペポーダ	2	2.5
イトトンボ幼虫	2	2.5
その他	5	6.3

*8ただし、日の出町やあきる野では特定外来生物であるアライグマがトウキョウサンショウウオの成体だけでなく、卵嚢も捕食していることが報告されている [22, 74]。

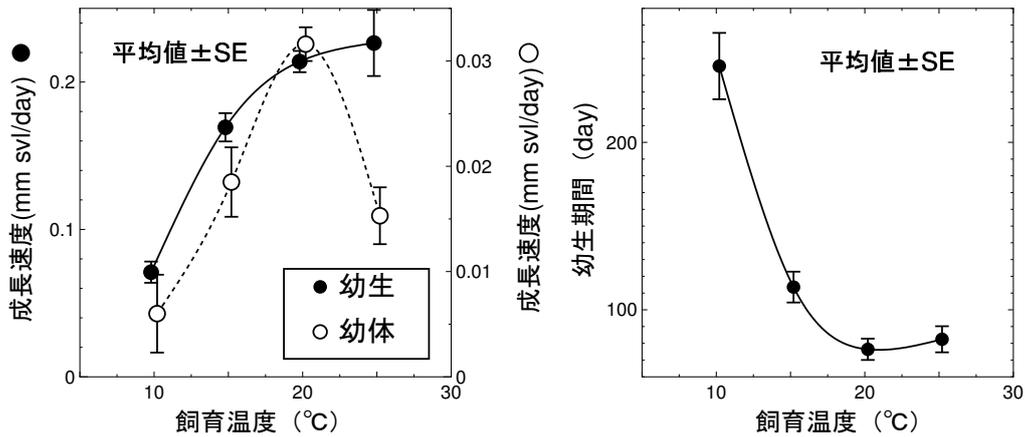


図 2.11: 幼生と変態後の幼体の飼育温度と成長の関係。文献 [31,33] より。

幼生期

孵化した卵は、全長 15mm ほど (14–17mm) の幼生になる (頭胴長では 9mm)。幼生は貪欲で、動物プランクトンや水生昆虫など、生きているもので口に入るものは何でも食べるが、特にユスリカの幼虫やカイミジンコ・巻貝・カゲロウ・トビケラの幼虫は良く食べられている (表 2.3)。また、池の上から落下して水面に落ちた、かなり大きな蛾の幼虫などを食べていたこともある。しかし何と言っても目立つのは、同種の幼生である。つまり、共食いをかなり頻繁に行っていることが食性調査からも明らかになっている。

個体による成長の差は大きい、水温にもその成長速度は大きく影響される。水温 20°C で飼育すると、頭胴長で 0.22mm/day で成長し平均 80 日ほどで変態する (図 2.11)。野外では 7-10 月にかけて変態上陸していく。ただし、年や場所により、その年のうちに変態せず幼生のまま越冬することも稀にある。その時は、翌年の初夏までに変態上陸することになる [31]。日の出町では、例年 8 月下旬–9 月下旬が最も上陸する個体が多かった。変態時の体サイズは個体により変異が大きく、頭胴長で 20–30mm の範囲で平均は 24.2mm であった。年による平均変態サイズの変異は、変態までに生き残った幼生の数と負の相関が見られる。つまり、多数の幼生が生き残った年は幼生間の餌を巡る競争が激しく成長が悪くなるため、小さいままで変態上陸する。それに対して、幼生の数が少なかった年は成長が良く、大きく成長して上陸することになる。また、餌を充分与えて飼育した幼生に比べて、野外の幼生の平均変態サイズが小さいことも、野外では幼生の餌条件が悪く餌を巡る競争が激しいことを示唆している [31–33]。

この幼生期は、餌だけでなく生き残ると言う面でもかなり厳しい時期である。ヤゴ・マツモムシなどの水生昆虫やイモリなどの捕食者に、多くの幼生が襲われる。特に孵化直後の時期は、体も小さく運動能力も劣るため、イモリの成体に頻繁に食べられてしまう。そのような捕食者だけでなく、前述したように同種の早めに孵化した幼生も彼らの重要な天敵となっている。すでに少し成長して体も口も大きく育ったサンショウウオの幼生が、後から孵化してくるものたちを激しく襲う。このようにして共食した幼生は、ますます成長が良くなり、一段と大きく育っていく。彼らは、同種の幼生を特に認識しておらず、自分の口で飲み込めるものは何でも食べてしまう [37]。また、イモリなどの他の捕食者も、幼生がある程度大きく育ち (頭胴長で 13–15mm 以上) 運動能力もついてくると、ほとんど捕食できなくなることが室内実験で確かめられている (図 2.12)。

彼らにとって、変態までうまく生き残るためには、早く孵化しできるだけ早くある程度までの大きさに達することが重要である。このようにして繁殖場の水底一杯に見られた孵化幼生もみるみる減っていき、結局夏から秋までに変

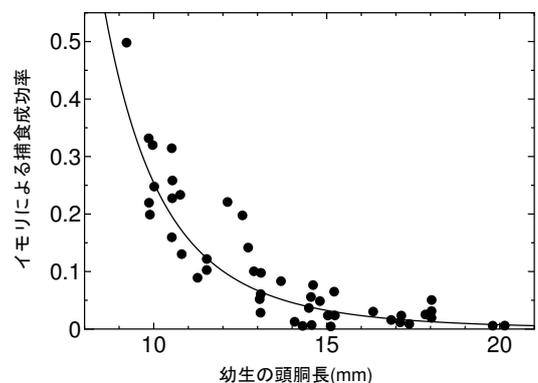


図 2.12: 幼生の体サイズとイモリによる捕食成功率の関係。文献 [31] より。

態し上陸できるのは産卵された卵のうち 0.2–10.7% (平均 5.5%) であった [31,32]。トウキョウサンショウウオの個体群動態の面からも、幼生期は重要な時期である。幼生期の死亡率は他のステージに比べて圧倒的に大きく、かつ年変動が激しいからである。1975 年から 7 シーズンのデータを見ると、変態開始時まで生き残っていた幼生の数は、16–800 頭と年により大きく変動した。図 2.13 から他のステージに比べて、この時期の変動が大きいことが分かるだろう*9。

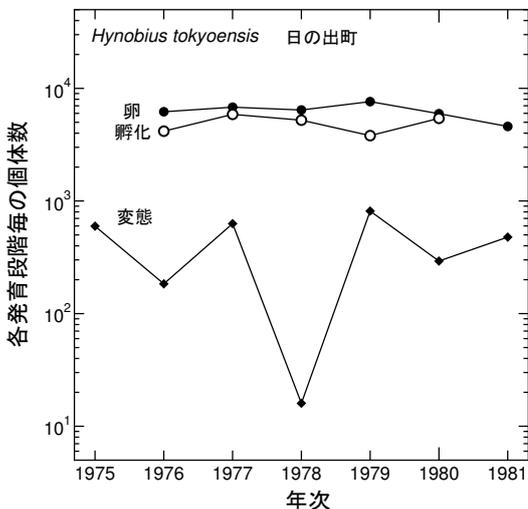


図 2.13: 日の出町の調査地における各发育段階の個体数の年次変動。文献 [31,32] より。

この変動は、越冬幼生の有無や、主要な捕食者であるイモリの出現個体数に関連している。この年の新しい幼生が孵化する時期まで越冬幼生が池に残っていたり、イモリの個体数が多かったりした年は、変態まで生き残るサンショウウオの幼生の数が減り、逆の場合は、多くの幼生が変態に成功することになる。このように、幼生期はトウキョウサンショウウオの個体数変動に大きな影響を与える可能性がある重要な時期である [31,32,40]。

変態後の生態

繁殖期や幼生期に比べて、変態後の非繁殖期の陸上での生活については、まだほとんど分かっていない。なぜならば、繁殖活動終了後の成体や変態後の幼体*10は、水場の周囲の森林に広く分散生活するため、発見や捕獲が大変困難なためだ。それでも、森林の林床を根気良く探すと、うまくすれば見付け出すことも不可能ではない。林床の落ち葉の堆積したリター層の下を良く見ると、小哺乳類やミミズの掘った地下トンネルがあちこちに見つかる。これらは、かなり複雑なトンネル・システムを形成しており、サンショウウオは他人の掘ったこのようなトンネル・システムを利用して生活している。

普段は、この地下のトンネルの中にももっているため滅多に姿を見られないが、雨の降った日や夜間に、地表に上がってきて地表のリター層で餌を探す成体や幼体を見かけることがある。特に越冬前の秋には、翌シーズンの繁殖のためにエネルギーを稼いでおかなければならないせいか、彼らの地表活動が高まるため発見しやすい [38,42,43]。

反対に最も姿を見付けにくいのが、夏の時期だ。この季節は、暗い森林の内部でも地表温が 25 °C を越え、高温や乾燥に弱いサンショウウオは地下に引きこもりほとんど地表に姿を現さなくなる。ちなみに飼育実験によると、トウキョウサンショウウオの幼体は、10 から 20 °C では温度が高いほど成長が速くなるが、25 °C になると高温阻害により逆に成長速度が落ち込む (図 2.11) [33]。つまり、彼らの成長の面から言うと、最適な温度は 20 °C 前後で、それ以上の高温になる夏場は彼らにとって厳しい季節のようだ*11。

繁殖場所からの分散距離は、その場所の地形や植生などの環境によりさまざまであると思われるが、日の出町での標識再捕調査の結果では、池から 100m 以内にとどまる個体が多く観察されている (図 2.14)。

ただし、この時期のサンショウウオは広く分散しているため再捕率も低く、この値は少々過小評価の傾向があるかもしれな

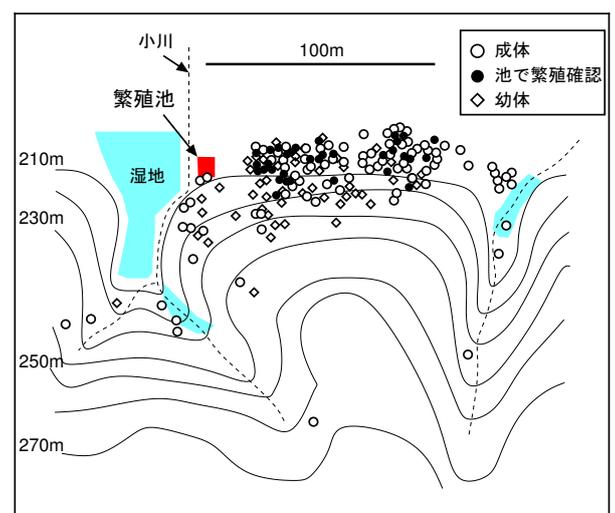


図 2.14: トウキョウサンショウウオの非繁殖期の分布。文献 [38] より。

*9 この図は縦軸が対数表示であることに注意。

*10 変態後、まだ未成熟な個体を幼体と呼ぶ。

*11 ただし、このような温度に対する反応は地域個体群間で異なる可能性がある。

表 2.4: サンショウウオ類の繁殖場からの分散距離。

種名	方法	分散距離 (m)		文献
		平均	最大距離	
トラフサンショウウオ	放射性同位元素		162 (一例)	[72]
	発信機	60.5	287	[51]
ジムグリサンショウウオ	放射性同位元素	178	287	[71]
マーブルサンショウウオ	放射性同位元素		30	[7]
	放射性同位元素	193.7	450	[80]
ジェファーソンサンショウウオ	放射性同位元素	252	625	[80]
	標識再捕	38.9	108	[77]
	放射性同位元素	250		[7]
キボシサンショウウオ	発信機	92.8	205	[4]
	放射性同位元素	64.2	125	[80]
	標識再捕	66.9	108	[77]
	放射性同位元素	150	220	[7]
	放射性同位元素	192	249	[26]
	発信機	118	210	[50]
	発信機	136.8	219	[4]
	発信機	62.5(M), 89.4(F) 102.3(M), 213.9(F)	146(M), 180(F) 304(M), 395(F)	[57]
カリフォルニアトラフサンショウウオ	発信機	114	248	[76]
クシイモリ	発信機	9.3–15.9*	95.7	[16]
マダライモリ	発信機	12.2–13.7*	146	[16]
トウキョウサンショウウオ	標識再捕		100	[38]
トウホクサンショウウオ	発信機		118	[65]

* 中央値を示す。

い。正確な分散距離を知るためには、できれば個体の移動を詳細に追跡する必要がある。日本では法律上実行不可能であるが、北米では放射性同位元素の針をサンショウウオの体に埋め込み、そこから出る放射線をたよりに移動行動が調査された。

また、最近では、比較的大型のサンショウウオの体内に小型の発信機を埋め込み、電波を頼りに、かなり長期間にわたって分散行動を追跡した研究成果が報告されている。それらによると、最大でも繁殖場からの分散距離は100–300m程度であった（表 2.4）。この値は、サンショウウオ類の繁殖集団の空間的な広がりを考える上で非常に参考になる値で、ある特定の地域の個体群の保全には必須の情報だろう。

森林の林床で生活する幼体や成体の食性については、神奈川県三浦半島での伊原の詳細な研究がある [15]。伊原は、採集したサンショウウオを胃内洗浄法により胃内容物を吐き戻させ、その食性を分析した。それによると、最も捕食されていたのは、ワラジムシ類で個体数頻度では50%を越えていた。次いで、ヨコエビ目・イシムカデ目・ジムカデ目・ダンゴムシ類・ツムギヤスデ目・オビヤスデ目・アミメカゲロウ目・ハエ目などが捕食されていた。土壌動物をただ手当たり次第食べているのではなく、餌タイプにより選好性が異なることが示唆された。東京でも、ほぼ同じようなものが食べられているようだ。ただし、餌リストの中にミミズ類が出てこないのは疑問である。飼育個体はミミズを好むし、実際、野外調査中にもワラジムシやダンゴムシなどとともに、ミミズに食いついている成体も観察されている。ミミズなどの硬い殻を持たないような生き物は、消化されやすく胃内容物として残りにくいかもしれない。

変態して上陸した幼体の成長は、幼生時代と比べてゆっくりしたものになる。幼体の場合、標識再捕調査が難しいために野外で直接成長を追うことはほとんど不可能に近い。そのため、飼育実験の結果から幼体の成長を推定したところ（図 2.11）、頭胴長で約 25mm ほどの変態個体は、12–3 月までの越冬期間をのぞいた 8 ヶ月間活動し、年 8mm

成長すると推定された [31]。オスは頭胴長 48mm 以上で性成熟に達するので、3 才の秋にはこのサイズに達し、翌年 4 才時に初めて繁殖に参加すると考えられる。メスの成熟サイズはオスより少し大きく 55mm であるので、もし成長速度に性差がないのならばもう 1 年余分に成長に要し、5 才で繁殖に参加すると推定される [31]。1-3 才で繁殖するカエル類と比べて、トウキョウサンショウウオなどサンショウウオ類は幼体時の成長が遅く、遅成熟の傾向が強い。これは、彼らの生活史特性、特に変態後の高い生残率と関係していると考えられる [41]。実際、サンショウウオ類の変態後の年生残率は高く、40-90% 程度であることが知られている。トウキョウサンショウウオでも、日の出町での成体による調査では、変態後の年生残率は 70% とかなり高めであることが分かっている [33]。この時期の死亡はほとんど捕食によるものと思われるが、変態後の捕食者としては、モグラやヒミズをはじめタヌキなどの哺乳類 [38,61] や、タカチホヘビ・ヒバカリなどのヘビ類が報告されている [38]。最近では各地で外来種であるアライグマが増え、繁殖期に繁殖場集まる成体を捕食することが問題となり始めてきた。アライグマは繁殖個体だけでなく産卵された卵嚢も捕食し、一部の地域では深刻な被害が疑われ対策が急がれている [22,74]。

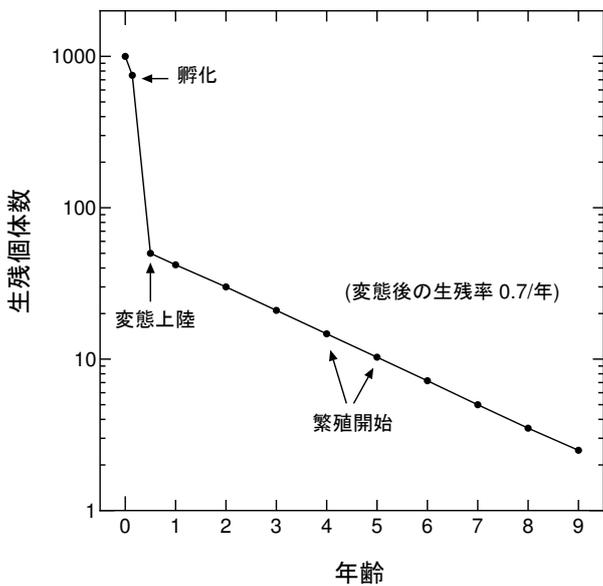


図 2.15: 日の出町の羽生におけるトウキョウサンショウウオの生残過程。文献 [31-33] より。

図 2.15 には、今までの調査から分かった生活史の各ステージでの生残率を用いて、1,000 個のサンショウウオの卵のその後のおおよその生残過程を、シマティックに示した。孵化直後のイモリによる捕食や共食いによる大きな死亡の後には、比較的低い減少率で徐々に数が減少していく様子が良く理解できるだろう。結局 1,000 卵のうち親まで生き残るのは、1% のたった 10 個体ほどである。

両生類の仲間はわれわれ哺乳類と異なり、性成熟後も一生成長が続くと言われている。しかしながら、サンショウウオはひとたび性成熟すると、その後毎年繁殖に参加するため、かなりのエネルギーをそちらに取られてしまうようになる。そこで、体の成長にはほとんどエネルギーをまわせず、成長速度は大幅に低下する。特に卵を生産するメスで顕著だ。幼体の年成長が頭胴長で 8mm であるのに対し、成熟後はオスで平均 1.8mm、メスだと 1.1mm にしかならない [31,33]。性成熟後はこのようなゆっくりとした成長を続け、かなり長生きする個体もいるようだ。日の出町での標識再捕調査では、最初の捕獲から 5 年後も生存を確認できた個体もいた。初捕獲時にすでに 4-5 才以上 (成熟個体だったので) であると考えられるので、彼らは少なくとも 10 才まで生きたことは間違いないだろう。また、飼育個体

では 14 才の記録もあるが [73]、首都大学 (旧都立大学) で飼育中のオス・メス 1 個体づつは親で採集後 27 年後の現在も生存している。彼らは最低 31 才と考えられるので、生理的寿命は 30 年を軽く越えるだろう (2012 年現在) [44]。

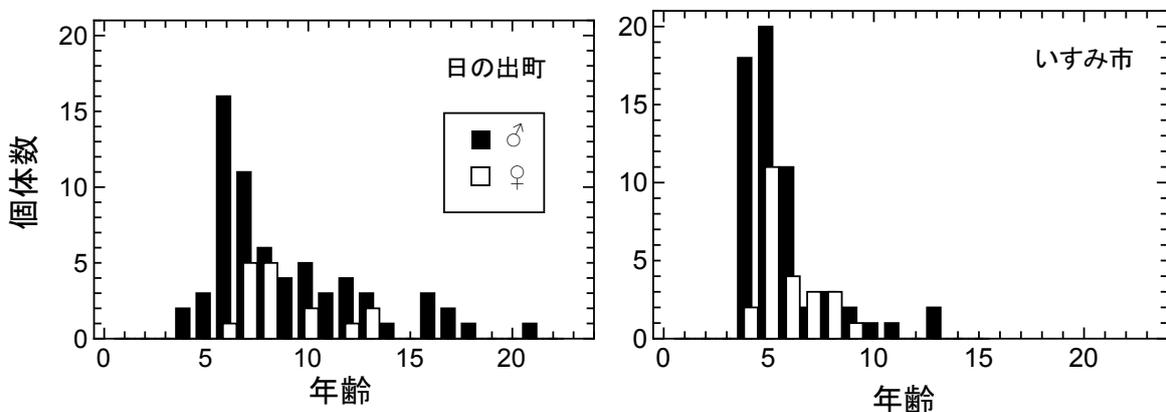


図 2.16: トウキョウサンショウウオの繁殖個体群の年齢構成。指骨の成長線により推定。文献 [39] より。

両生類の場合は、指骨の一部よりマイクロームで切片を作成し、ヘマトキシリン染色後顕微鏡下で観察すると成長線が観察できる。この成長線を数えることにより、その個体の年齢（正確には越冬回数）を推定できる [44]。この手法により（skeletochronology）、東京都日の出町羽生と千葉県いすみ市の個体群の繁殖個体の年齢構成が調べられた。日の出町羽生では、4 から 21 歳の個体が確認され、平均年齢は雌雄ともほぼ 9.0 歳だった。いすみ市では、4 から 13 歳で平均年齢は雌雄とも 6 歳弱で日の出町に比べ有意に若かった [39]（図 2.16）。メスの標本数は必ずしも多くないので参考程度としても、オスに関してはそれなりの信頼できる情報が得られた。地域により明らかに年齢構成が異なり、東京多摩地区では自然個体群でも 20 歳以上の長寿の個体がいることが分かった。10 歳以上の個体も珍しくなく、繁殖個体の 35% を占めていた。それに対して、温暖な房総半島のいすみ市では、最長でも 14 歳で 10 歳以上の個体は 7% 弱に過ぎず短命の傾向が見られた。年齢構成から Ricker (1975) の方法により [27]、繁殖個体の年生残率を推定すると、日の出町では 70% であるのに対し^{*12}、いすみ市では 50% 程度と低いことが分かる。この年齢構成の違いは捕食圧等の違いを反映したものかもしれない。

^{*12} 標識再捕調査でも同様な値が得られている（p.17 参照）。