クロサンショウウオの透明型卵嚢*

南部 久男 富山市科学文化センター

Transparent Type Egg Sac of *Hynobius nigrescens* (Caudata, Hynobiidae), Honshyu Main Island of Japan

Hisao Nambu Toyama Science Museum

Geological distribution of spawnig pools in *H. nigrescens* with transparent type egg sac was investigated. In the southern part of the distribution of *H. nigrescens*, the transparent type egg sacs appear at high rate. It seems that the transparent type egg sac shows a relic type distribution. It is hypothesized that the form and color of the egg sacs in *H. nigrescens* have been transformed from transparent and ribbon type to white and spindle type (Fig.3). The inhabiting range of *H. nigrescens* with white type egg sacs roughly coincides with the edge of the area of much snowfall (Fig.2). Discussion was extended to the relationship between snowfall and distribution of *H. nigrescens*. In *H. sadoensis* distributing in Sado island which closly related to *H. nigrescens*, transparent type egg sacs were also found. As Sado island is isolated from Honshyu in some geological area. *H. sadoensis* give a key to solve the differentiation of egg sac in *H. nigrescens*.

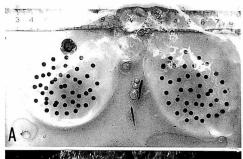
はじめに

クロサンショウウオ Hynobius nigrescens は本州東北部の日本海側を中心として分布する、Hynobius 属の中では大型の種である。クロサンショウウオの卵囊は、紡錘形を示し、ゼリー状の発達した透明な外層と白色で不透明な内層よりなり、紐条で透明な内層からなる他の Hynobius 属の静水産卵タイプの卵嚢と比較すると特異な形態を示す。しかしながら、地域によっては一産卵場所に内層が完全に透明な卵嚢や、白色型と透明型の中間的な色彩を示し、中の卵が透視できるタイプの卵嚢が混在する例が報告されている(富永,1984;加藤,1952;杵渕,1976;南部, 1984)

筆者は、1983年より主に富山県と岐阜県でこの透明型卵嚢の分布を調査してきたが、数カ所で透明型卵嚢を確認することができた。本報告では、これらの観察例を含め、現在までに明らかとなった透明型の分布について報告する。なお、岐阜県上宝村の確認例については別報で詳細に報告した(南部,1990)。

同種内にこのように種々のタイプの卵嚢が存在することは、生物学的に大変興味深いと考えられる。そのため、Hynobius 属の静水型サンショウウオの卵嚢と本種の卵嚢の関係、卵嚢の形態と環境との関係などを調査し、さらにその生物学的意義について論議した。

^{*}富山市科学文化センター研究業績第91号



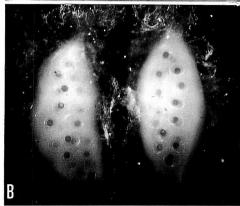




Fig. 1. Three types of egg sac. A, transparent type from Kamitakara-mura, Gifu Pref.; B, intermediate type from Shirakawa-mura, Gifu Pref.; C, white type, from Takaoka city, Toyama Pref.

なお、サドサンショウオ *H. sadoensis* においてもクロサンショウオと同様に透明型の卵

囊が報告されており(佐藤, 1943;岩沢, 1983)、その透明型の卵囊についても報告し、 クロサンショウウオとの関係についても論じ た。

調査方法

透明型卵嚢の分布調査は、1983年から1989年の3~6月に、主に富山県と岐阜県の山地帯で行った。サドサンショウウオの調査は1989年4月に佐渡島で行った。また、文献からの透明型卵嚢の報告例も調査した。

産卵場所において各タイプの卵嚢が混在して認められた場合、20~30個からなる数個の卵塊群を選び、各タイプの割合を調査し、産卵場所のおおよその全卵嚢数を数えた。

各タイプの卵嚢は次のよう定義した。

透明タイプ(transparent type、図1a):

内層(inner layer)は完全に透明で、卵が全て完全に認められる。

中間タイプ(intermediate type、図1b): 内層は白色に近いものから、透明に近いも のまで色々な段階を含む。卵は不完全なが ら認められる。

白色タイプ(white type、図1c):内層は白色で卵がほとんど認められない。

外層(outer layer)はいずれのタイプも透明である。

文献からの引用例は卵嚢のタイプ分けの定義に関する記述がない場合が多いが、その場合の卵嚢のタイプは原文から推察した。

結 果

透明型または中間型卵嚢の観察例(図2)

筆者の調査により、クロサンショウウオでは全ての卵嚢が透明型である産卵場所2地点、各タイプが混在する産卵場所4地点、中間型のみの産卵場所1地点を確認した。サドサン

ショウウオでは混在産卵場所 2 地点を観察した。以下に著者の観察例と文献に記述のある例を示す。なお、著者の観察例の場合は観察地点の市町村名、標高、池の大きさ、各タイプの卵嚢数、総卵嚢数、観察年月日を記す。各タイプの卵嚢数は観察した卵嚢の個数を透明型、中間型、白色型の順に記し、()内に産卵場所で観察された総卵嚢数を記す。池の大きさは長径×短径×深さ(m)で示した。

クロサンショウウオ

福井県(1地点)

富永(1984):勝山市と大野市の境界に位置する経ケ岳、池の大沢湿原(標高1320m)のクロサンショウウオの卵囊を精査し、調査した卵嚢902個のうち、透明型770個(85.4%)、中間型84個(9.3%)、白色型48個(5.3%)が認められたことを報告している。

石川県(1地点)

加藤(1954):白峰村白山の標高約2000mの直径約6mの水溜りで確認した計10対の卵嚢のうち、8対が透明型、2対が中間型であると報告している。透明型は写真が掲載され、中間型は「内層がごく僅かに白濁していたが、それでもその内にある胚は明瞭に透視することができた」と記述している。

富山県(6地点)

筆者による観察:福光町、標高1060m、1983年6月、透明型、中間型、白色型のいずれのタイプも確認した。各タイプの割合は不明であるが、白色型は少ない印象を受けた。;利賀村、標高1380m、80-0-0(80)、1988年6月15日;利賀村、標高980m、14-28-25(340)、1988年6月15日;立山町、標高870m、5×5×0.2m、2-4-24(約200)、1989年5月1日;魚津市、標高1150m、34-12-8、1984年6月13日。

吉沢(1914):立山町の北アルプス剱岳、池の平(標高1980m)の卵嚢について次のような記述をしている。原文をそのまま引用すると「枯枝の周りに累各たる状は長経約2寸位の紡錘状をなし、稍々透明なる寒天質中に、卵球の黒点在せるを明視した卵塊の一房宛枯枝の周囲に付着せし」とある。卵嚢とともに成体も記載し、これをカスミサンショウウオとしているが、記述よりクロサンショウウオの誤認と思われる。卵嚢のタイプは原文から、透明型と思われる。

岐阜県(2地点)

筆者による観察:白川村、1230m、12-4-6(22)、1983年5月20日;上宝村、標高1600m、38-0-0(約354)、1984年6月4日(南部,1990で詳細に報告した)。

新潟県(1地域)

杵淵(1976):巻町と岩室村にまたがる日本海に面する角田山塊の23地点のクロサンショウウオの産卵場所の内、19箇所で透明型の卵嚢を確認している。透明型の出現した19地点のうち、観察卵嚢数に対する透明型の割合は、最小4.5%、最大100%で中央値は20.9%である。40%以下が17箇所、80%と100%の2箇所である。80%と100%の箇所の調査卵嚢数はそれぞれ8個、12個である。調査卵嚢数計2637個のうち、14%にあたる369個が透明型であったと報告している。

群馬県(1地点)

南部(1984):水上町(標高800m)で卵の約 半数が認められる中間型の卵嚢1対を報告し ている。

茨城県(1地点)

筆者による観察:里美村、標高750m、10m×4m×0.5m、0-20-0、1983年3月30日。

サドサンショウウオ 佐渡島(2地点)

筆者による観察:新潟県佐和田町乙和池、560m、50×80×1.5m、0-14-0(約120)、1989年4月19日。中間型は透明に近いものから白色に近いものまで様々であった。;新潟県相川町ドンデン山、標高860m、60×30×1.0m、2-16-8(約300個)、1989年4月19日。

佐藤(1943):サドサンショウウオの卵囊について「水中において外皮を通じ灰褐色の卵を不顕著ながら透視することが出来ーー」と記述し、卵がぼんやりみえるサドサンショウウオの卵嚢を図示している。クロサンショウウオの卵嚢も図示しているが、卵は認められない。

岩沢(1983): 佐和田町乙和池のサドサンショウオの卵囊について「卵嚢の寒天質の透明度はまったく透明なものから濃い白色のものまで連続的にみられーーー」と述べている。

クロサンショウウオの透明型の卵嚢が認められた場合の観察卵嚢数に占める透明型卵嚢の割合は、データがはっきりしている筆者と加藤(1954)、富永(1984)の8例によれば、6.7、20.9、54.5、63.0、80、85.4、100、100%であった。透明型が認められた福井県、石川県、岐阜県、富山県の中部地方の山岳地帯の、計10地点の産卵場所の標高は、870、980、1060、1150、1230、1320、1380、1600、1980、2000mであった。

老 宓

透明型卵囊の地理的分布

クロサンショウウオの卵嚢は紡錘型で、透明な外層と白色の内層からなるものが多い。 しかしながら、内層が透明である卵嚢は福井県(富永,1984)、石川県(加藤,1954)、富山県、岐阜県、新潟県(杵淵,1976)で観察され た。観察例は少ないが中間型が群馬県(南部, 1984)と茨城県から報告されている。福井県、 石川県、富山県、岐阜県で透明型が出現した

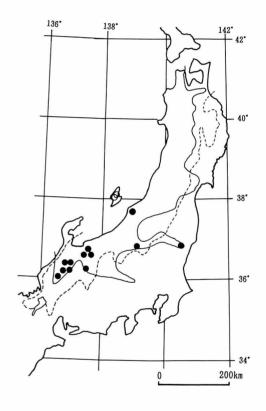


Fig. 2. Correlation of distribution of *H. nigresens* and volume of snowfall. Solide line shows the distribution of *H. nigrescens* by Iwasawa(1982). Broken line shows snow depth as deep as 50cm at maximum by Nakamura et al.(1986). Closed circle shows the locations where transparent or intermediate type egg sacs of *H. nigrescens* were observed. Open circle shows the location of transparent or intermediate type egg sacs of *H. sadoensis* were obseved.

産卵地点の標高は870~2000mの範囲内にあり、10地点中7地点が1000mを越した。現在まで筆者の観察によると、富山県においては、海岸付近の低山から内陸部の山地の標高800mまでクロサンショウウオの産卵場所の卵嚢は全て白色型であり(南部,未発表)、透明型はより内陸部の山地から出現する(図2)。

透明型が出現した地点の調査卵嚢数に占める透明型の割合は、中部地方では6.7~100%と大きな変異が認められるが、50%を越える産卵場所が8地点中6地点であった。それに比べ新潟県の角田山塊では透明型の出現する標高が20~100mと低く、しかも、中部地方の山岳地帯と比較すると透明型の占める割合は山塊全体で14%(杵淵,1976)と、中部地方と比べるとかなり低い。

以上のことから、透明型が出現する地域は、 クロサンショウウオの分布の南部、特に中部 地方の日本海側の標高の高い山岳地帯に見ら れる傾向がある。このように透明型卵嚢の出 現する地理的分布には規則性があるように思 われる。

東北地方などの中部地方の山地帯以外では、 透明型の卵嚢の報告はほとんどないことより、 この地域では白色型が多いと考えられる。

現在では一部の地域を除き、白色型が優勢

であり、透明型は何らかの原因で高山の寒冷 地に限って遺存的に存在していると推察され る。

白色型卵嚢への分化の過程

日本産 Hynobius 属のサンショウウオは、クロサンショウウオを含む静水産卵タイプと、流水産卵タイプに大別される(佐藤, 1943)。 筆者の観察によれば、クロサンショウウオ以外の静水産卵型のトウホクサンショウウオ、ホクリクサンショウウオ、トウキョウサンショウウオ、カスミサンショウウオなどの卵嚢の形態は、多少の変異は認められるが、基本的には紐状で、透明な内層と外皮からなり、外層はほとんど発達しない。また、これらのサンショウウオの産卵場所は、多少の湧水を伴う湿地などであり、産卵は水草の根元などで行われ、卵嚢はかくれていて、発見することが難しい場合が多い。

一方、クロサンショウウオの卵嚢は紡錘型で、外層は透明であるが、内層は透明から白色、中間を示すものが認められた。また、クロサンショオウの産卵は雪解け水がつくるような池である場合が非常に多く、卵嚢は池の上にはりだした枝や、水中の水草の茎など容易に発見できる位置に産みつけられる。

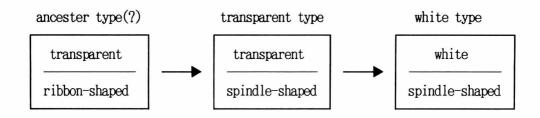


Fig. 3. Presumptive process of differentiation of egg sac in Hynobius nigrescens.

このように、クロサンショウウオと同属の近縁種の大部分が透明、紐型の卵嚢を持ち、クロサンショウウオが特異な形態の卵嚢を持つことから推察すると、クロサンショウウオの祖先型の卵嚢もこのような透明・紐型であり、その後、透明・紡錘型を経て、さらに白色・紡錘型へと分化していったと考えられる(図3)。

紐状の卵嚢は多少の流水を伴う環境や水草の間などに付着するのに適した形であり、紡錘型の卵嚢は完全に静水に適応した形態と考えられる。中間型は、透明型から白色型へ分化する途中の段階か、白色型と透明型との交雑の結果生じたものであるかを明らかにするためには、今後の調査を待たなければならない。

卵嚢の形態の分化の要因:降雪環境との関係

現在のクロサンショウウオの分布は中部地方以北日本海側の多雪地帯と非常によく一致する(図2)。図では、最大積雪深50cmを示してある。また、前述のように、クロサンショウウオの産卵場所が雪解け水がつくるような水溜りであることより、現在の分布は、降雪環境の変化にともなう産卵場所の変遷の結果であると考えられる。透明紐状から、透明・紡錘型、さらには白色・紡錘型へ分化していった過程と降雪環境の出現による産卵場所の変遷との関係は次のように推察される。

まず、第四紀に生じた降雪環境の出現にと もない、流水を伴う湿地のような本来の産卵 場所が減少し、雪解け水がつくるような池に 産卵場所が変化した。それにともない産卵部 位も本来の水草の根元などから、比較的開け た場所へと移っていった。水の安定的な供給 がないため雪解け水がつくる池の水位は変動 しやすいと考えられる。それにともない、祖 先形の紐状の卵囊は乾燥の危険にさらされ、 卵が死亡する危険性が高く、本来透明・紐状 であった卵囊が徐々に外層が発達した紡錘型に変化した。さらに、透明型の場合、卵は直接日光にさらされ、卵が死亡する危険性が大きい。そのため、日光をさえぎる白色型に変化していった。

このように、透明型卵嚢を持つクロサンショウウオの分布は、第四紀における降雪環境とそれにともない産卵場所が変化した結果、 多雪地帯と重なっていったことが推論される。

降雪環境は、第四紀における氷河時代と日本海の変遷、山地形成とが複雑に関係していると考えら、クロサンショウオの分布は第4紀における地史の変動の中でとらえることが必要であると考えられる。

サドサンショウウオとの関係

クロサンショウウオと近縁で、卵嚢の形 態も類似するサドサンショウウオにおいても 透明な卵嚢が観察された。サドサンショウウ オは佐藤(1943)により、新種記載され、その 後、クロサンショウウオと同種とする意見や 亜種とする意見があるが(中村・上野, 1963; 岡田, 1970)、その根拠は明らかではない。し かし、いずれにしても、本州のクロサンショ オウと共通の祖先を持ち、佐渡島が本州と陸 続きであった頃に分布を広げ、その後の隔離 によって現在にいたっているのは明らかであ る。サドサンショウウオにおいても透明型卵 囊と白色型卵囊が観察されていることより、 佐渡島が本州と完全に隔離された以前に透明 な卵嚢から分化したと考えられる白色型の卵 囊がすでに存在しており、佐渡島に分布を広 げていたと推察される。そのためクロサンシ ョオウの白色型の分化の年代や祖先型から透 明型の分化の時期を明らかにする上でサドサ ンショウウオは重要な位置を占めると考えら れる。

クロサンショウウオは、Hynobius 属では

最も標高の高い地点まで生息するサンショウウオであり、現在知られている最も高い産卵場所は富山県の北アルプス奥大日岳の標高2605mの地点である(植木,1964)。また、標高2420mの長野県白馬大池など中部地方では2000mを越す地点に産卵場所があることが確認されている(岩沢,1982)。透明型の卵嚢の分布の中心が中部地方の山地帯であることが示唆されたが、このことをより明らかにするためには、中部地方の高山帯における透明型卵嚢の詳細な分布調査が必要と思われる。

本州に生息する、トウホクサンショウウオ H. lichenatus、ホクリクサンショウウオ、H. tokyoensis, $\lambda \lambda \in \mathcal{A}$ $\lambda \in \mathcal{A}$ $\lambda \in \mathcal{A}$ nebulosus は頭骨の形態などより、互いに近 縁で本州各地で共通の祖先より分化したと考 えられ(南部、未発表)、その地理的分布には 比較的連続性が認められる。しかし、クロサ ンショウウオでは、これらのサンショウウオ と同程度の近縁性を示す種は認められず、ま たその分布は本州東北部の日本海側に偏寄っ ている。しかし、上述したように透明型卵嚢 は白色型の祖先型であると考えられ、その分 布の中心が中部地方の山地帯であることより、 現在知られている中部地方の分布の南限より さらに南の地域に祖先型が生息している可能 性もあり、この地域での分布調査が必要であ ると思われる。

また、新潟県において透明型が占める率が低いことから(杵淵, 1976)、従来確認されている白色型の分布域の中にも透明型が存在する可能性もあり、この地域での透明型卵嚢の分布調査が必要であると思われる。

クロサンショウウオの卵嚢の形態に、種々のタイプが認められたが、卵嚢のみならず、 成体の形態にも分化が認められるのか、各タイプの卵嚢を持つクロサンショオウの成体の形態についても精査する必要があると思われる。

謝辞

原稿を校閲していただいた富山大学理学部 教授小黒千足博士、現地を案内していただき、 調査に御協力いただいた茨城県結城東中学校 早瀬長利氏、サドサンショウウオの調査について御教示いただいた新潟大学理学部教授本 間義治博士に厚くお礼申し上げる。

本研究は、平成元年度文部省科学研究費補助金(奨励研究B:課題番号01917029)の一部を使用した。

文 献

加藤正昭, 1954. 加賀白山で採集した珍しい サンショウウオの卵嚢. 採集と飼育 16(9): 274.

杵淵謙二郎,1976. 角田山塊の両生・ハ虫類. 角田山塊の自然. 角田山塊自然総合調査報 告書.179-193.

岩沢久彰, 1982. クロサンショウウオ. 解説. 日本の重要な両生・ハ虫類の分布, 全国版. 環境庁. 89-92.

岩沢久彰, 1983. 乙和池. 解説. 新潟県発行 新潟のすぐれた自然, 動物(昆虫類、両生類 編), 240-241.

中村建児・上野俊一,1963。原色日本両生・ 爬虫類図鑑。保育社。pp.214, pls. 42. 中村和郎・木村竜治・内島善兵衛,1986。日 本の気候。岩波書店。pp.237。

南部久男, 1984. トウホクサンショウウオと クロサンショウウオの混合産卵及び同所で 得られた両種の卵囊, トウホクサンショウ ウオの成体の形態. 富山市科学文化センタ 一研究報告(6):73-78.

岡田弥一郎, 1970. 日光カスミサンショウウオとサドサンショウウオとの関係についての再査(講演要旨). 爬虫両棲類学雑誌(3):31-32.

佐藤井岐雄, 1943. 日本産有尾類総説. 第一書房. pp.520. pls.31.

南部 久男

沢野十蔵, 1943. 東北山椒魚の発生段階図. 鶴文庫. 札幌. pp.7, pls.7.

富永英之,1984. 池の大沢湿原のクロサンショウウオ. 福井県理科研究会誌 (27):28-33.

植木忠夫, 1964. 立山山系とその周辺地域(T

KA地域)の小哺乳類および有尾両生類.北 アルプスの自然. 193-204. 富山大学学術調 査団.

吉澤庄作, 1914. 越中に産するサンセウウヲ の種類. 動雑, 26(311): 451-454.