

回遊・渡り・帰巢（全 12 回）

第 5 回 両生類の産卵行動

浦野明央（北海道大学名誉教授）

サンショウウオやイモリなどの有尾類、あるいはカエルやヒキガエルなどの無尾類は、水中と陸上の両方で生きていけるので両生類（Amphibia）¹⁾とよばれるとされているが、京都大学の松井正文教授によれば、「水中と陸上の両方で生活できるような気のきいた動物ではなく、原則として、これら両方の環境がなければ生活できない、情けない動物なのである。（松井，1996）」という。

実際、両生類は、初めに水中から陸上に進出した脊椎動物の動物群であるためか、魚類と同じように、卵には羊膜²⁾がなく、裸と言ってもいい状態で水中に産み出される。というよりは、むしろ、産卵には水のある場所が必要で、ほとんどの種の幼生、オタマジャクシ、は水中生活を送る。

このように、多くの種で、幼生が水のある場所を必要とする。そのため、両生類が一生の間に時間的、空間的に通過する経路、すなわち生まれてから死ぬまでの移動の跡である「生涯軌跡」は、1) 生まれた池か流れの中でオタマジャクシとして行う行動、2) まだ若い未成熟個体としての行動、および3) 成熟個体としての行動、という3つの段階に分けられている（Baker, 1980）。第2段階では、変態を完了したイモリやカエルが陸に上がり、索餌や冬眠の場所を見つける。第3段階になると、生活の場所と繁殖のための水域との間を、季節的に移動するパターンを確立するが、多くの種が、オタマジャクシとして過ごした場所を繁殖場所として選ぶことが示されている（Twitty, 1959；石居進, 1997）。本稿では、かつて筆者も関わったことのある、ヒキガエルの生活の場所から繁殖のための水域への移動を中心に話を進めよう。

繁殖期のイモリやヒキガエルの移動行動

両生類とは言うが、多くの種の成体は、水から離れた生活を送り、繁殖期にだけ水に入る。イモリの中には、アメリカの東部に生息するブチイモリ属のように、オタマジャクシが変態して陸上型（エフトとよばれる）になり、何年か陸の上で生活するが、成熟して繁殖期を迎えると、生まれた水域に戻るものが

いる。水域に戻る時には、尾鰭の幅が広がって遊泳に適した形になり、水中の音や振動を感じる側線系の機能が復活して、水中生活向きの体型になる。ヒキガエルなどの無尾類には、このような変態は見られないが、皮膚などが水中生活に向けて変化する。

行動の概略：ヒキガエルの話に入ろう³⁾。厳しい冬が過ぎ、梅の花が咲き誇る時季が近づくと、繁殖池の周辺では、地面の下からクックッというヒキガエルの鳴き声が聞こえてくるようになる。やがて、ある暖かい日の夕方、冬眠から覚めたヒキガエルが、穴から出てくる。冬眠から覚めて出てくるのは、東京都内では、地温が6℃を越えるようになる頃で、湿度の高い暖かい晩に穴から出てくる（久居宣夫，1987）。穴から出てきたヒキガエルは、まっすぐ産卵池に向かうわけではない。少しずつ池の方に向かって移動するが、夜が更けて気温が低くなってくると、穴を掘って地面の下に潜ってしまう（図1）。こういった行動を繰り返しながら、何週間かかけて生まれた池にたどり着く。雄の方が雌より早く池に着き、雌がやってくるのを待つのだが、中には他の雄より早く雌を見つけるために、池の手前で雌を待ち構えているものもある（図2）。

餌を取ったり冬眠したりする生活場所と産卵池は、時には数 km も離れていることがある。イギリスでは、ヒキガエルの生活場所と産卵池の間に道路を作ってしまったので、多くのヒキガエルが車に轢かれて死んだことがある。そのため、道路の下にヒキガエルの通り道ができたという。



図1 産卵池への移動途中のヒキガエルのカップル。雄にマウントされた雌が、雄を背中に乗せたまま地面の下に潜ろうとしている。雄の背中の番号は、池への移動行動を追いかけるために貼り付けられたもの。



図2 左は産卵池の中で雌を待つ雄。右は生活場所から産卵池に向かう途中で雌を待つ雄。このように個体によって相手を捕まえる戦略が異なるので、池への移動行動の解析も容易ではない。

本当に生まれた池に戻るのか？：繁殖期になると、カリフォルニアイモリ属の1種 (*Taricha rivularis*) やヒキガエル⁴⁾の同じ個体が、ほとんど毎年、流れや池の中の同じ産卵場所を訪れることが、野外の標識実験によって確認されている (Packer, 1963; 石居 進, 1987, 参照)。しかも、流れの中に産卵場所があるカリフォルニアイモリでは、繁殖のために集まった個体を、1.5 マイル離れた下流や2 マイル離れた別の流れに移しても、翌年以降の繁殖期には60~80%の個体が、元の場所に集まってきたという (Twitty 他, 1964)。

ヒキガエルでは、開発や工事で産卵池が埋め立てられたのに、産卵期になると、ないはずの池に集まってくるのが、何年か後まで観察されている (石居 進, 1987, 1997)。また、移動経路上にある池や水溜まりには目もくれず、毎年訪れている産卵池に集まるし、池に入る時と出ていく時の道筋が同じであることを示す結果も得られている。

進路の決定：上に述べたことは、変態して陸に上がったイモリやヒキガエルの若い個体が、流れや池から離れて生活場所を探索した経路を覚えており、成体になると、その記憶を呼び出して産卵場所に戻る可能性を示している。それでは、何を目印にして産卵場所の位置を記憶しているのだろうか。これまでに報告されている多くの研究報告を見ると、地磁気を用いているという説、産卵場所から聞こえる雄の合唱など池から出される信号に引き寄せられるという説、におい物質の地理的分布を記憶しているという説などが有力であったが、鼻をだ

めにする、あるいは嗅神経を切断すると産卵場所にたどりつけなくなる、産卵の時期には嗅覚機能が高まっている、といった研究から、「におい」が大切だということが分かってきた。幼いイモリや子ガエルは、生まれた池だけでなく池を出てから生活場所を見つけるまでの「におい」を順に記憶し、それを逆にたどって生まれた場所に帰ってくるのであろう (Grant 他, 1968 ; 石居 進, 1997)。

陸から水への移動—ウオータードライブ

ヒキガエルが冬眠から覚め、陸上の生活場所から繁殖のために生まれた池に帰ろうという時には、産卵場所に移動しようとする衝動が生じていると考えられている。ウオータードライブ⁵⁾と呼ばれるこの衝動は、特定の方向に向かって行動を引き起こそうという脳の活動である。まだその実体が明らかになっているとは言い難いが、どのようなものなのか、またどのようにして生じているのかを考えてみよう。

どのようなものか：脳の一般的な活動、とくに休止状態なのか活動状態なのかは、脳波に現れる。冬眠中のヒキガエルの脳波は、静止状態と言ってもいいほどに振幅が小さいが、冬眠から覚めた個体は周期が短く振幅の大きな脳波を見せる (図3)。このことから、ヒキガエルが冬眠から覚め、穴から出てきて池に向かおうとする時には、脳全体の活動レベルが上がっているのだろうと考え

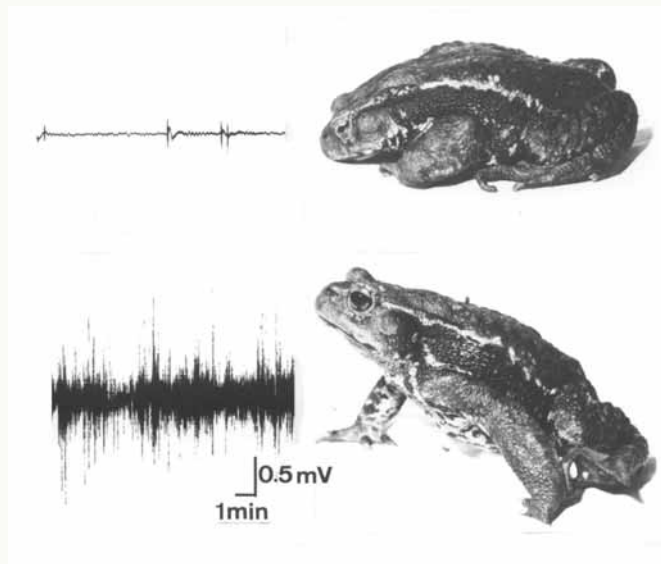


図3 冬眠中 (上) および冬眠から覚めた (下) ヒキガエルの脳波。説明は本文。

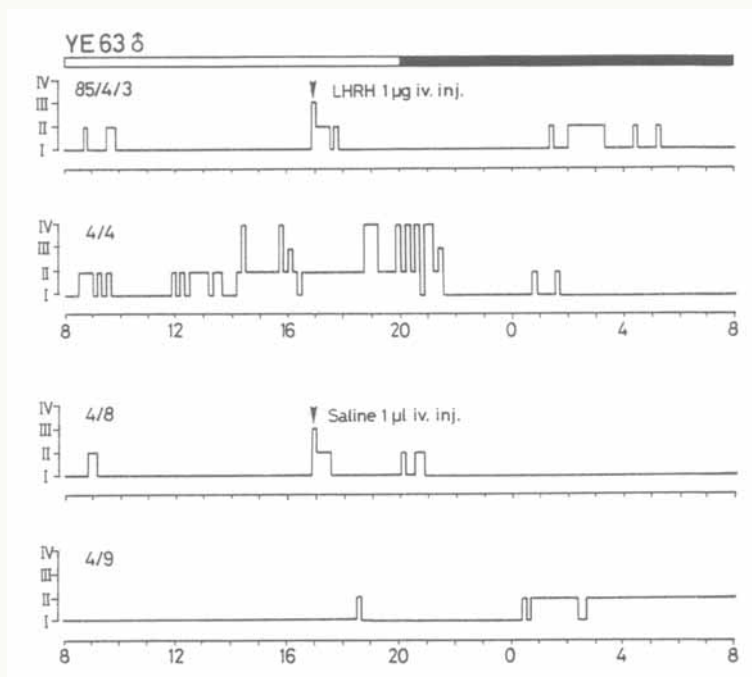


図4 冬眠状態のヒキガエル脳内へのGnRHの微量注入による脳波の活性化。脳波はその振幅によってIからIVまでの4段階に分けてある。段階IVが最も高振幅。脳波の活性化が、GnRHの投与直後ではなく24時間後に見られることに注意。なお、対照である生理食塩水(Saline)の投与では、脳波の活性化は起きていない。横軸は時間、それぞれのパネルの左上の85/4/3といった数字は実験の日付。

られる。

この時、脳全体の活動を高めているのは、脳全体に線維を張り巡らしている幾つかのニューロン集団の中でも、神経ホルモンの一つである生殖腺刺激ホルモン放出ホルモン(GnRH)を分泌しているグループであろう。冬眠中のヒキガエルの脳内にGnRHを微量注入すると、脳波の活性化、すなわち脳の活動レベルの上昇が引き起こされるのである(図4)。おそらく、それにともないウオータードライブに関わる神経回路、と言ってもまだ同定されていないが、が活性化されると思われる。

両生類の脳は、解剖学的にも、生理学的にも、脊椎動物の脳の基本型であるとされている。一方、年周性の生活場所と繁殖場所との往復は、回遊や渡りと同等の生物現象である。したがって、両生類は回遊や渡りの機構を明らかにするよいモデル生物になるのだが、環境の変動、とくに酸性雨の影響で、生息数が減っているのは残念である。

註

- 1) 現生の両生類には、有尾類と無尾類の他に、足や長い尾をもたない無足類とよばれる動物群がいるが、その分布はごく限られている。
- 2) 四肢動物のうち、爬虫類、鳥類および哺乳類では、その胚が、羊水で満たされた羊膜に包まれている。爬虫類と鳥類の胚は、羊膜の外側がさらに殻に包まれているので、陸上で産卵されても、水に囲まれた環境中で発生を続けることができる。
- 3) ある繁殖池に限って見ると、ヒキガエルの繁殖期の長さは数日間と短い、多くの個体が集まってきて、「蛙合戦」とよばれるような爆発的な繁殖活動を見せる。
- 4) 世界各地のヒキガエルの仲間と同じような報告があるので、本稿ではそれらの種を区別せず、一括してヒキガエルと記した。
- 5) 学術用語・動物学では、ウオータードライブの訳に入水衝動という言葉当てているが、一般的ではないので、本稿ではウオータードライブを用いる。

参考文献

- 石居 進：Ⅲ・3生殖行動 ヒキガエルの生物学（浦野明央・石原勝敏 編）、裳華房（1987）
- 石居 進：カエルの鼻 八坂書房（1997）
- 久居宣夫：Ⅰ・4行動生態学 ヒキガエルの生物学（浦野明央・石原勝敏 編）、裳華房（1987）
- 松井正文：両生類の進化 東京大学出版会（1996）
- Baker, R. ed.: The Mystery of Migration (1980) 訳：桑原萬壽太郎：図説 生物の行動百科 渡りをする生きものたち、朝倉書展（1983）
- Grant, D., Anderson, O., Twitty, V.: Homing orientation by olfaction in newts (*Taricha rivularis*) . Science 160: 1354-1356 (1968)

Packer, W.C.: Observation on the breeding migration of *Taricha rivularis*. *Copeia* 1963 No.2: 378-382 (1963)

Twitty, V.C.: Migration and speciation in newts. *Science* 130: 1735-1743 (1959)

Twitty, V., Grant, D., Anderson, O.: Long distance homing in the newt *Taricha rivularis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 51: 51-58 (1964)

本稿へのコメント・質問は aurano@sci.hokudai.ac.jp でお待ちしています。