

オオサンショウウオ *Andrias japonicus* の繁殖行動の解析 —産卵行動の観察記録と動画資料の解説—

桑原一司^{1, 2)}・中越信和²⁾

¹⁾ 広島市安佐動物公園・²⁾ 広島大学大学院国際協力研究科

Analysis on Reproductive Behavior of Japanese Giant Salamander, *Andrias japonicus* — Observations on the Breeding Behavior and Notes on the Video Imagery —

Kazushi KUWABARA^{1,2)} and Nobukazu NAKAGOSHI²⁾

¹⁾ Hiroshima City Asa Zoological Park, Asakita-ku, Hiroshima 731-3355 and

²⁾ Department of Environmental Sciences, Faculty of Integrated Arts and Science, Hiroshima University,
1-7-1 Kagamiyama, Higashi-Hiroshima 739-8521

Abstract : In an artificial nest den in Matsuzagawa River in Kita Hiroshima-cho, Hiroshima Prefecture, Japan, we observed and video-taped four episodes of four female Japanese giant salamanders laying eggs between 31 August and 2 September, 2005. This marks the first direct observation in nature of the egg-laying of the species, the result of which has been analyzed and reported by the senior author in his doctoral dissertation to Hiroshima University. In this account, we will focus on the egg-laying and the supplemental notes on the videotaped behavior from these observations. The video imagery revealed the characteristic aggression of the den master inside the nest den. He fought vigorously and ejected invaders, regardless of their sexes. However, he accepted a female readying to deposit egg without any defensive posture; moreover, her entry into the den altered his aggression, as he allowed other males to enter. Once inside, the den master showed on aggression toward the visitor. Egg-laying was carried out as the female, the den master and other males clasped each other in one cluster and circled continuously. This seemed to suggest that the egg-laying female might have emitted a chemical substance to suppress aggression by the den master. On the other hand, a den master positioning himself at the entrance still displayed aggression even when an egg-laying female was inside the den. This seemed to indicate a strong connection between the stationary positioning and aggression. Stationary position means that a den master, facing outside, remaining in a defensive posture at the entrance of the den. After analyzing the video recording of the reproductive behavioral patterns, we classified nine specific behavioral elements, three of which are "Stationary positioning by a den master in relation to aggression", "Reciprocal behavior of a female" and "Ejection of invaders after egg-laying".

©2009 Kitahiroshima-cho Board of Education, All rights reserved.

はじめに

オオサンショウウオ *Andrias japonicus* の産卵行動に関しては、Sasaki (1887)、石川 (1903)、生駒 (1963) においては具体的な記述がなく、田子 (1931) が調査に基づく優れた推論をしているのみである。その後、近年になって 1976 年に日本動物園水族館協会が調査研究 (日本動物園水族館協会 1978) に取り組み始めて以降これまでに 5 つの報告がある。

玉井 (1978) は、1975 年 8 月 25 日に和歌山県田辺市の平井川の通称「立岩」の水中の深さ 1.5m の穴状の岩棚で、全長 98cm の雄と 85cm の雌が平行に並び産卵しているのを観察した。卵は水に流され、10m も川下になびいていた。平井川は生息数が極めて少なく、付近で見られたのはこの 2 頭のみである。これは、本種の産卵行動についての初めての観察報告であり、これまで踏襲されてきたペア産卵を想起させた。

小原ら広島市安佐動物公園の調査研究班は、1978 年 8 月 31 日から 9 月 3 日に広島県北広島町 (旧豊平町) 志路原の江の川水系松歳川の自然産卵巣穴・通称「ヒミツノイヤ」で巣穴の外から産卵行動の連続観察を行い、ヌシと呼ぶ雄が巣穴を占有しているが、産卵時にのみ他の雄が入巣するとして、本種の産卵はヌシと雌とその他複数の雄により行われる群産卵であることを報告した (桑原ほか 1980, 小原 1985)。

安佐動物公園は、1979 年 9 月 9 日から 9 月 11 日に北広島町志路原の志路原川の自然産卵巣穴・通称「コンヤイヤ」において連続観察を行い、4 回の産卵行動を巣穴の外から観察して、占有雄と雌とその他複数の雄により産卵が行われることを確認した (安佐動物公園 1980)。

上田 (1987) は、1986 年 9 月 2 日から 9 月 10 日に北広島町西宗の太田川水系吉木川の自然産卵巣穴「A」および「B」で巣穴の外から連続観察し、産卵時に複数の雄の侵入があることを報告した。川道らは占有雄が繁殖群中で群を抜く最大個体であることから侵入雄をスニーカーとし、スニーカー雄の侵入にはヌシの激しい攻撃的防衛があることを報告した (Kawamichi and Ueda 1998)。

増井・森永・柿木らは、1997 年 8 月 30 日から 9 月 1 日に北広島町志路原の江の川水系小見谷川の自然産卵巣穴・通称「カキノキイヤ」において連続観察を行い、1 回の産卵行動を巣穴の外で観察した (森永 1997)。ここでも、産卵時には複数の雄の侵入を確認し、その侵入雄の 50% 以上がヌシからの攻撃を伴うことから、侵入雄はスニーカーであるとしている。

以上 5 例の産卵行動の観察例を総括すると、玉井の観察は産卵シーンの直接の観察ではあるが、2 頭しかいない環境でのペア産卵と考えることが可能で、安佐動物公園を初見とする 4 例の観察はいずれも群による産卵を示唆している。しかし、安佐動物公園の小原・桑原らと川道・上田および増井・森永・柿木らとの間ではその解釈において基本的な隔たりがあった。すなわち、安佐動物公園は、産卵時の占有雄は攻撃性をもたず、侵入雄と一緒に産卵に参加するというものであり、川道らは、占有雄は侵入雄を死に至らしめるほどの激しい攻撃性をもって排除しているとするものである。安佐動物公園の主張は、1979 年から始まった飼育下産卵の観察 (小原ほか 1980, 小原 1985, Kuwabara *et al.* 1988, 足利 1999) により裏付けられており、川道らの主張は、栃本 (1995, 2005) の「首切り死体」の報告により補強された。両者は共に、産卵時の巣穴に侵入雄が出入りすることを認めながら、安佐動物公園は雌のフェロモンによるヌシの攻

撃性の抑制説（小原 1985）を主張し、川道らは侵入雄スニーカー説を主張した。しかし、問題は、だれも水面下の土中深くにある産卵巣内で行われるオオサンショウウオの産卵行動の実際を見ていないことであった。

著者らは、1985年に設置され安佐動物公園の管理の下に産卵が続いている松歳川の人工巣穴（若林 1986a, 1986b, 南方 1996, 桑原 2004, 2006）を2004年に観察が可能な構造に改造して、2005年に自然のオオサンショウウオの巣室内での産卵行動の観察を試みた。その結果は、桑原（2007）による博士論文「オオサンショウウオの繁殖行動の解析」として発表され、産卵時には占有雄による排除がなく、占有雄、雌、侵入雄が一体となって産卵することが示された。本論では、その中から4回の産卵行動と3回の非産卵行動を抽出し、文章による詳細な記述と動画映像資料の解説により産卵巣穴内での本種の産卵行動を説明する。

論文に動画映像を添付することは、まだ一般的ではないが、本論、第1著者の博士論文（桑原一司：オオサンショウウオの繁殖行動の解析）では、基礎となる観察資料そのものがビデオ映像として記録された。その映像資料のすべてを数値化あるいは記号化して紙面上に表現することは困難であり、動画として見ることのほうがより明瞭にその行動を理解することができるので、DVD 動画映像を資料として添付している。

調 査 地

調査地は、広島県山県郡北広島町志路原の松歳川の通称「松歳川中人工巣穴」（まつざいがわなかじんこうすあな）とその周辺である。松歳川は江の川水系志路原川の支川で、川幅1～

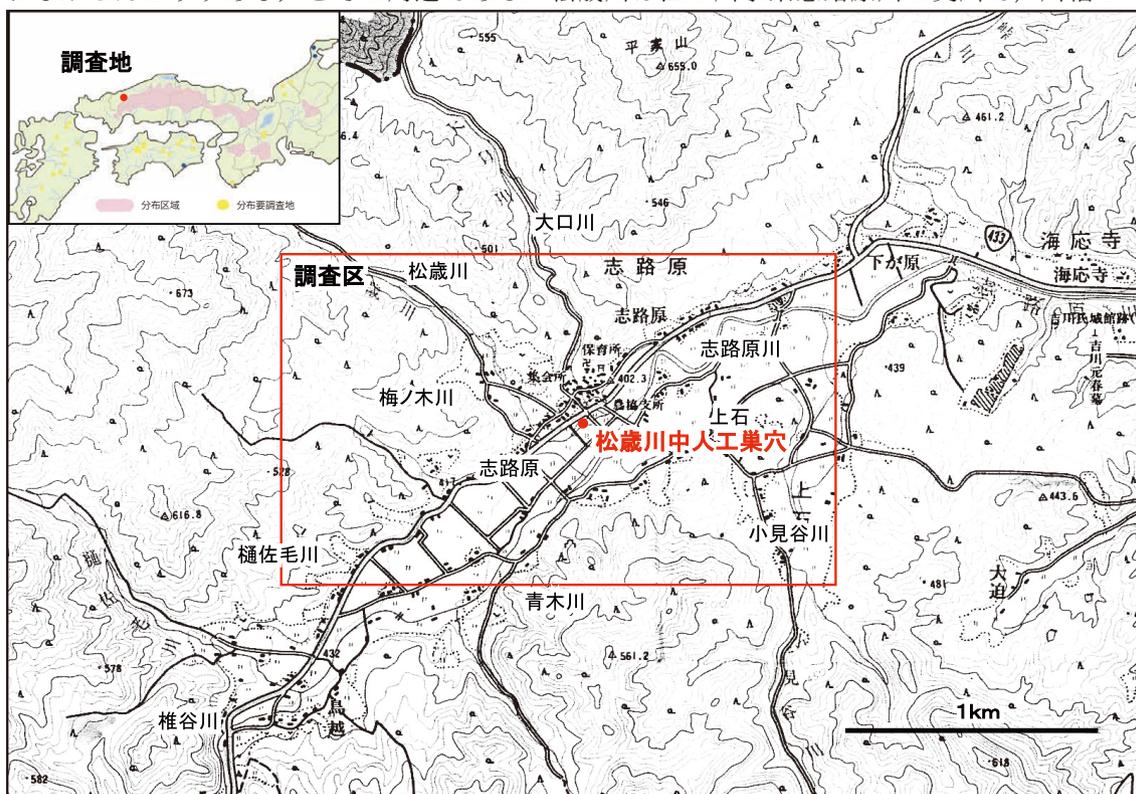


図1 調査地

3m, 流程約 5km の川である。志路原川への合流点から 180m 上流の地点でもう一つの支川である大口川と合流している。この合流点から 160m 上流に「松歳川中人工巢穴」がある（図 1, 図版 1-A）。

松歳川の大口川との合流点から上流部 290m の区間は 1985 年に河川改修された両岸コンクリート護岸の人工河川である。しかし、改修時に段差にはスロープを設置し、川岸に人工巢穴を設けるなど、オオサンショウウオの生息に配慮した河川となっている。「松歳川中人工巢穴」はこの改修時に設置され、その後、安佐動物公園の維持管理のもとに、毎年のようにオオサンショウウオの産卵、繁殖が続いている。

調査方法

1. 人工巢穴の構造と観察のための改造

観察に用いた中人工巢穴は、松歳川左岸のコンクリート護岸の土手に埋め込まれており、水深約 30cm の水面下に直径 15cm の入口が開口している。入口は 1 個で、奥に向かって長さ 50cm の塩化ビニール製の導管が続き、その奥に直径 60cm、高さ 70cm の円筒形コンクリート製の産室がある。産室には天井はあるが底はなく、地面にコップを伏せたような構造になっている（図 2）。

産卵行動を観察するために、2004 年 6 月にこの人工巢穴を掘り起こし、天井部を切断して開閉可能なコンクリート蓋に改造した。さらに、人工巢穴の上に小屋を建て、蓋を開けても巢穴の中に光が入らないようにした（図版 1-B）。この改造により、人工巢穴産室の観察が可能になった。なお、この改造は文化庁許可 13 委庁財第 4-195 号によっている。

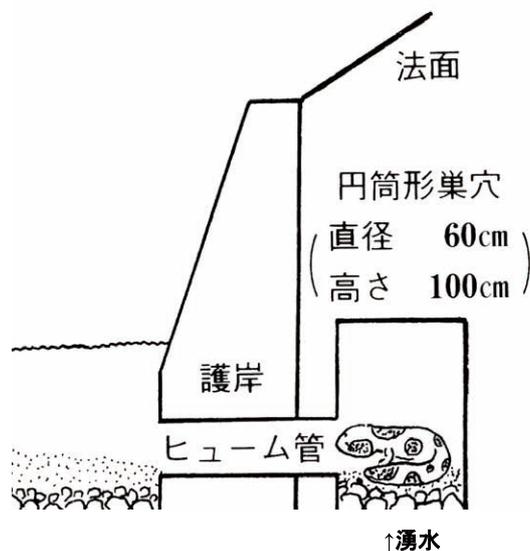


図 2 松歳川中人工巢穴の断面図。入口が一つで、導管部と奥に広間がある。

2. 観察日時と観察方法

2005年8月26日から9月2日までの間、毎日午前6時から午後10時まで、また、産卵行動時には24時間にわたり、常時2～5名の人員で人工巣穴の前の川岸からの目視による連続観察を行い（図版1-C, 1-D）、人工巣穴への個体の出入りとその周辺におけるオオサンショウウオの行動を記録した。巣穴前の川幅は約2m、水深は20～30cm、水は濁りなく透明であり、夜間は巣穴の上空2mに吊るした赤色光ライトと手持ちのライトで観察し、入り口周辺には遮蔽物がないので個体の巣穴への出入りは問題なく記録することができた。個体識別はトローバン社製マイクロチップにより行った。マイクロチップの装着や検出は、行動に支障が出ないように活動中を避けて行った。

入巣行動が見られた時には、小屋の中の人工巣穴の真上に設置した小型暗視ビデオカメラを作動させ、その行動を20m離れたところに設置したもう一つの小屋において記録した。巣室を覆う小屋の中の照明は、平常時は点灯しないで、観察時は20W白熱燈を点灯し、ビデオカメラ撮影時は20W～100Wの可変式白熱燈を点灯した。これらの照明による影響は2004年の産卵時に試験しており、産卵行動への直接的な影響はなかった。

産卵行動の解析は、ビデオフィルム記録の分析と巣穴の外からの目視記録の分析により行った。ビデオ記録はH-VHSテープを用いて収録し、DVDに転写して分析した。延べ6,610分のビデオ記録の中から、本論文では4回の産卵行動を中心とする647分を取り上げて経過を記述した。

人工巣穴内での行動を正確に記述するために、人工巣穴の各部に名称をつけた。人工巣穴の入り口に続くトンネル部分を「導管」と呼び、奥の産室となる広間を「巣室」と呼ぶ。「導管」は川と接している側を「外口」とし、巣室側を「内口」とする。次に、巣室産卵行動の記述上の用

表1 繁殖個体群の個体一覧

個体番号 No.	呼称	性	全長 (cm)	体重 (kg)
1	コモル	雄	74	3.5
2	イチモンジ	雄	53	0.95
3	アカネ	雌	60.5	2.2
4	マリア	雌	約 50	未計測
5	カエデ	雌	55	1.3
6	チョコ	雄	48	0.9
7	ツタ	雌	57	1.2
8	カワル	雄	85	3.7
9	クロベエ	雄	68	3.1
10	カツラ	雌	57.5	1.6
11	ムモン	雄	62	1.75
12	ミツモン	雄	51.5	0.85

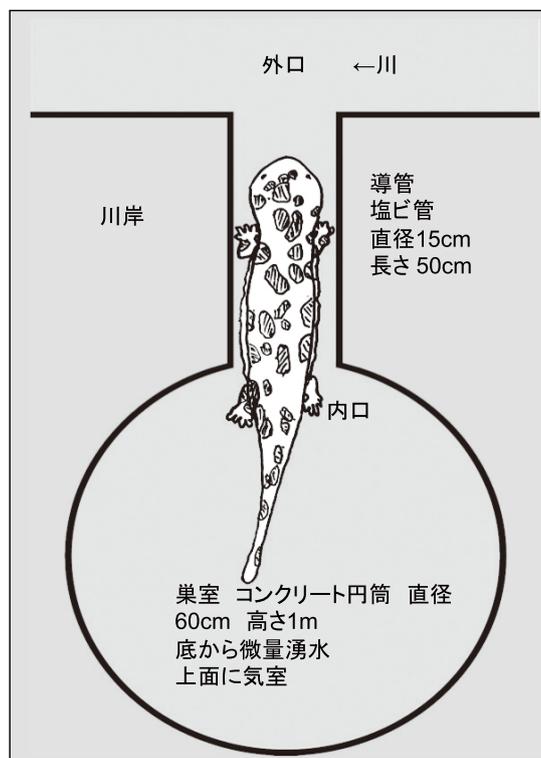


図3 人工巣穴の各部の名称（平面図）。人工巣穴は導管部と巣室部からなっている。導管部の内、川側の入口を外口、巣室側を内口とした。なお、本論文の映像資料の巣室内の画像では、下が内口、上が巣室の奥になっている。

語の一つとして、ヌシの「定位」という用語を作った。ここでいう「定位」とは、占有雄（ヌシ）が産卵巣穴の導管部に体を入れて外部を警戒している状態を指している。図3に人工巣穴の各部分の名称とヌシの定位の状態を示した。

結 果

1. 繁殖個体群

松歳川中人工巣穴に集合したオオサンショウウオは、雌5頭、雄7頭の計12頭である。それぞれの個体はマイクロチップ番号のほかに、観察記録用の個体番号と呼称をもっている。以下に、当論文で使用する個体番号（No.）と呼称を示す（表1）。

2. 産卵の経過

2005年8月26日06:00、人工巣穴の中には全長74cm、体重3.5kgの雄・コモル（No.1）がいて、巣穴を占有していた。コモル♂は8月10日頃からこの巣穴を占有していることを確認している。

8月27日16:47、イチモンジ♂（No.2）が巣穴前に到着。

8月28日10:44、最初の雌・アカネ（No.3）が到着。11:36にアカネ♀による最初の入巣行動が見られたが、占有雄に攻撃され1分後に出巣した（非産卵行動1）。

8月30日06:00, 占有雄が, 全長85cm, 体重3.7kgの雄・カワル(No.8)に交替した。巣穴内が強く濁っており, 付近で体側に裂傷を負った前占有雄・コモルが発見されたことから, 未明に闘争による交替があったと思われる。以後, カワル♂が中人工巣穴のヌシ(占有雄)となった。以後このカワル♂をヌシと呼ぶ。ヌシは時々, 巣穴を出て短時間, 巣穴周辺を徘徊する他は, 常時巣穴内にいた。

8月30日16:50, 2頭目の雌・マリア(No.4)が到着。

8月31日05:22, 3頭目の雌・カエデ(No.5)が現れ巣穴に入るが, ヌシの攻撃を受け出巢した(非産卵行動2)。

8月31日13:42, 4頭目の雌・ツタ(No.7)が現れ入巢。他に2頭の雄が入巢したが, 14:41に産卵しないままに雌が出巢した(非産卵行動3)。

8月31日15:49, ツタ♀が再度入巢。ヌシの他にイチモンジ♂が入巢し, 3頭で産卵。産卵後はヌシのみが巣に残った(産卵行動1)。

9月1日07:40, マリア♀が入巢。ヌシの他にイチモンジ♂とクロベエ♂(No.9)の2頭の雄が入巢し, 計4頭で産卵。産卵後はヌシのみが巣に残った(産卵行動2)。

9月1日20:40, 5頭目の雌・カツラ(No.10)が現れ入巢。ヌシの他にイチモンジ♂が入巢し, 3頭で産卵。産卵後はヌシのみが巣に残った(産卵行動3)。

9月2日12:11, カエデ♀(No.5)が入巢。ヌシの他にコモル♂, イチモンジ♂, ムモン♂(No.11), ミツモン♂(No.12)の4頭の雄が入巢し, 計6頭で産卵。産卵後はヌシのみが巣に残った(産卵行動4)。以後, 産卵行動はなく, 産み足しもなかった。

以上, 2005年の松歳川中人口巣穴の調査では, 8月31日から9月2日にかけて4頭の雌による4回の産卵が観察された。その4回の産卵行動を, 以後, 産卵行動1, 産卵行動2, 産卵行動3, 産卵行動4と呼ぶ。

3. 産卵行動の経過記録

以下は, 産卵行動1, 2, 3, 4の原簿記載記録である。同人工巣穴の外側から目視観察をした記録と人工巣穴内での行動記録とを合わせて記載した。

(1) 産卵行動1

2005年8月31日

14:50 ヌシ(カワル♂), 導管内に定位

15:03 チョコ♂が外口を覗く。ヌシ, 内口にて導管内を見ている。チョコ♂威圧を受けて逃走。

15:04 ヌシ, 巢室内にいる。イチモンジ♂が入ってきた。ヌシ, イチモンジ♂の体側に物を付け確認後, イチモンジ♂の尾に噛みつく。イチモンジ♂, 導管に入る。ヌシ, イチモンジ♂を追って導管に入り激しく噛みつく。イチモンジ♂, 巢から跳び出る。

15:05 ヌシも巣を出て, 川下に下る。

15:06 空の巢室にイチモンジ♂が入ってくる。ゆっくりと巢室内を回る。

15:13 ヌシが巢室に帰ってくる。イチモンジ♂の頭に物をつける。イチモンジ♂, 巢室内を逃げる。ヌシ, イチモンジ♂の尾に噛みつく。イチモンジ♂, 出巢。

15:17 ヌシ, 内口に頭を置いて静止。

15:21 イチモンジ♂が入ってくる。内口でヌシと頭をつき合わせる。ヌシが噛みつき攻撃。イチモンジ♂, 跳び出し, 川下に下る。

15:22 ヌシ, 定位。

- 15:27 ヌシ, 巢室に戻り, 内口に頭を置き静止.
- 15:33 イチモンジ♂, 導管に入る. ヌシ, 導管内に突進し, 攻撃. イチモンジ♂, 跳び出る.
- 15:35 ヌシ, 巢室内に戻り, 巢室内を回った後, 浅く定位. (以上, 保存ビデオ No. 4)
- 15:47 ヌシ, 浅く定位中.
- 15:48 イチモンジ♂が導管内に入ってくる. ヌシ, 突進して攻撃. イチモンジ♂跳び出し川下に下る. ヌシ, 深く定位.
- 15:49 ツタ♀が外口に入る. ヌシ, 巢室内に体を引いて内口を凝視. ツタ♀, ゆっくりと進み, 内口に頭を出したあと一気に入室. ヌシ, ツタ♀の総排出孔のあたりに吻をつけ確認行動. ツタ♀, 巢室の奥に逃げて, ヌシ, ツタ♀ともに静止.
- 15:50 ヌシがツタ♀の腹下に潜り込み, ツタ♀を押し回し始める.
- 15:52 イチモンジ♂が入巢してくる. ヌシは内口に頭を置いて見ていたが, 攻撃なし. ツタ♀とヌシとイチモンジ♂が一緒になってゆっくりと回り始める.
- 15:53 巢内にもやもやとした濁りが発生. 以下「モヤ」と呼ぶ. モヤは繊維状の濃淡を描きながら巢内に広がる.
- 15:54 3頭が一つの塊となってゆっくりと回転している.
- 15:55 ヌシ, 巢室の水面に吻端を出して呼吸.
(以後の「呼吸」の記述は巢室内水面での呼吸をいうこととする)
- 15:55 産卵が始まる. 繊維状のモヤで濁っている中に少数の卵が見える.
- 15:57 3頭が一体になってゆっくりと左回りに回転し, ツタ♀が押回され体を浮かされる中で産卵.
- 15:59 3頭が一つの塊となり左回りに回転し産卵中. 白い粘液状の濁りが発生. 放精. 多量の産みだたの卵塊がモヤと白い濁りの中に見える. ヌシの排除行動は全く見られず, イチモンジ♂もヌシと対等に産卵に参加している.
- 16:02 動きが止まり, ヌシが浅く定位. チョコ♂が外口を覗くが, ヌシの威圧を受け逃走.
- 16:03 ツタ♀とイチモンジ♂は時々ゆっくりと回る. ヌシは定位中.
- 16:05 コモル♂が外口に入る. 導管内でヌシの攻撃を受けて出巢. ヌシ, 巢室に戻る.
- 16:07 ヌシとイチモンジ♂が巢室内で寄り添い並んで静止.
- 16:09 ヌシ, 浅く定位. 巢内動きなし.
- 16:15 巢内の濁りがなくなり澄んできた.
- 16:17 ヌシ, 浅く定位し, イチモンジ♂がヌシに寄り添って静止している.
- 16:23 ヌシ, 深く定位.
- 16:26 ツタ♀, ヌシの体側に頭をつけて並んで静止.
- 16:27 ヌシ, 巢室に戻る.
- 16:28 ヌシ, ツタ♀を押し回し始める. 2頭で左回りに回転. 白い粘液が発生. 放精. 巢内が白濁しその中に新卵がたくさん見える. 2度目の産卵. イチモンジ♂は導管内にいる.
- 16:30 ヌシとツタ♀がゆっくり回転しながら産卵中. 巢内は新卵と白いモヤで濁っている.
- 16:31 イチモンジ♂, ゆっくりと出巢.
- 16:33 ヌシ, 呼吸.
- 16:35 回転が速くなる. ヌシがツタ♀の腹下に潜り込み, ツタ♀が体を浮かされて産卵中.
- 16:38 ヌシ, 呼吸.
- 16:42 動きが止まる. 新卵塊がよく見える.
- 16:43 ヌシ, 浅く定位.
- 16:44 ヌシ, 巢室内に戻り, ツタ♀を押し回す.
- 16:48 止ったり, 動いたりする.
- 16:54 ヌシ, 呼吸.
- 16:57 動きがほぼ止まった.
- 16:59 ヌシ, 呼吸.
- 17:04 ヌシ, 呼吸.
- 17:06 ツタ♀, 呼吸.
- 17:10 ヌシ, 定位.
- 17:12 ヌシ, 巢室内に戻り, ツタ♀を押し回す.
- 17:13 ツタ♀, 内口に来て外を覗う.
- 17:16 ツタ♀とヌシが内口に並んでいる. ツタ♀は出口を覗っている.
- 17:18 ツタ♀, 出巢. 出巢直後にツタ♀を捕獲, 計測する. (以上, 保存ビデオ No. 5)

以上, 産卵行動 1 を巢穴の外と巢穴の中で撮影したビデオ記録を, 動画映像資料 1 「オオサンショウウオの産卵行動 松歳川中人工巢穴前での記録」, 動画映像資料 2 「オオサンショウウオ

の産卵行動「松歳川中人工巣穴巣室内の記録」として、本論文に添付した。

(2) 産卵行動 2

2005年9月1日

- 07:40 巣室内で産卵行動中のヌシ、マリア♀、イチモンジ♂、クロベエ♂を発見。すでに産卵後で、産みだての第2卵塊があった。
- 07:59 ビデオ記録開始。
- 08:00 ヌシ、止まったり動いたりしながらイチモンジ♂とクロベエ♂を押回す。
- 08:01 イチモンジ♂、ゆっくりと導管に入り、そのまま出巢。
- 08:03 クロベエ♂、体半分を導管に入れる。
- 08:04 ヌシが導管内に入り、クロベエ♂が巣室に戻る。ヌシも巣室に戻る。クロベエ♂を真ん中にヌシ、マリア♀の3頭が内口に頭を寄せて並ぶ。ヌシが、クロベエ♂の上に乗る。
- 08:05 ヌシがマリア♀を攻撃し、マリア♀跳び出る。捕獲できず。
- 08:07 内口に頭を向けて静止しているヌシの横にクロベエ♂が来て並ぶ。
- 08:13 浅く定位していたヌシが巣室に戻る。
- 08:15 ヌシ、クロベエ♂の下に潜り込んだり、上に乗ったり、少し押ししたりする。
- 08:16 クロベエ♂、呼吸。
- 08:19 クロベエ♂、導管に入る。ヌシは、クロベエ♂を押し出すようにして導管に入り、クロベエ♂の尾に噛みつく。クロベエ♂出巢。
- 08:19 ヌシ、呼吸。
- 08:20 ヌシ、定位。
- 08:24 クロベエ♂、入巢しようとする。ヌシ、突進して攻撃。クロベエ♂逃走。ヌシ、定位。
- 08:25 ヌシ室に戻り、外を覗いている。
- 08:30 ヌシ定位。(以上、保存ビデオ No. 6)

(3) 産卵行動 3

2005年9月1日

- 20:36 ヌシ、浅く定位。
- 20:39 カツラ♀が入ってくる。ヌシ、ピクリと体を動かせ巣室に身を引き、内口を見て構えている。カツラ♀が巣室に入ってきた。ヌシ、カツラ♀の頭に吻をつけて確認をする。
- 20:40 カツラ♀、一気に入巢。ヌシ、カツラ♀の腹下に入り押回す。続いてイチモンジ♂が入室する。ヌシの攻撃なし。3頭でぐるぐる巣室内を回る。
- 20:41 動きが止まる。ヌシ、静止して内口を見ている。
- 20:42 ヌシ、定位。すぐ室に戻る。
- 20:43 3頭で一体になってぐるぐる回る。
- 20:45 ヌシ、時々カツラ♀の腹下に潜り込み、カツラ♀を浮かせる。イチモンジ♂も全く攻撃されることなく、3頭で回っている。
- 20:49 ヌシ、浅く定位。イチモンジ♂もヌシに寄り添っている。
- 20:51 ヌシは定位。カツラ♀とイチモンジ♂がゆっくりと回っている。ヌシ、室に戻り呼吸。カツラ♀を押回す。
- 20:53 カツラ♀、導管に入り、また室に戻る。
- 20:56 ヌシ、定位。イチモンジ♂、ヌシに寄り添っている。
- 20:57 カツラ♀、呼吸。
- 20:59 カツラ♀も定位中のヌシに寄り添っている。全く攻撃なし。
- 21:00 ヌシ、室に戻り、イチモンジ♂を押回す。
- 21:03 ヌシ、カツラ♀を押し回し、イチモンジ♂も一緒に回る。カツラ♀、浮かされる。
- 21:04 ヌシ、呼吸。
- 21:05 ヌシ、定位。イチモンジ♂、寄り添う。
- 21:06 イチモンジ♂、呼吸。
- 21:06 ヌシ、室に戻り、3頭が一体になってぐるぐる回る。ヌシは攻撃の機会は十分にあるのに、イチモンジ♂を全く排除せず。
- 21:09 カツラ♀、よく浮く。
- 21:14 巢内がやや濁ってきた。
- 21:15 3頭が回っている時にイチモンジ♂の頭が勢いよくヌシの口にぶつかる。ヌシがとっさに攻撃、イチモ

- ンジ♂は跳び退いて水面が波立つ。イチモンジ♂は一回りしてヌシの上に乗るがその後の攻撃なし。
- 21:17 ヌシ、定位。イチモンジ♂、ヌシの尾に寄り添っている。
- 21:21 ヌシ、室に戻り、カツラ♀を押回す。イチモンジ♂もカツラ♀を押回している。
- 21:22 カツラ♀、産卵。浮いた体勢で卵を放出。
- 21:23 イチモンジ♂、呼吸。
- 21:24 巢内がやや白く濁って粘液状に見える。放精。
- 21:25 カツラ♀、産卵中。濁りが増してきた。
- 21:27 ヌシ、呼吸。
- 21:28 多量の新卵塊が見える。
- 21:30 ほぼ動きが止まる。巢内は濁りが濃い。
- 21:32 ヌシ、呼吸。
- 21:33 動きが止まる。
- 21:34 ヌシ、深く定位。
- 21:37 イチモンジ♂、呼吸。定位中のヌシに寄り添う。
- 21:39 カツラ♀も寄り添い、3頭が並んで静止。
- 21:40 イチモンジ♂が定位中のヌシの上に乗って静止。ヌシの攻撃なし。
- 21:41 イチモンジ♂、呼吸。
- 21:42 イチモンジ♂、ヌシの上に乗って導管に入り静止。
- 21:44 小屋に入室して、カツラ♀を網ですくって捕獲。確認、計測。
- 21:46 イチモンジ♂は巢室に戻り、ヌシは定位したまま。
- 21:50 イチモンジ♂、呼吸。
- 21:51 イチモンジ♂、定位中のヌシに寄り添い静止。全く攻撃なし。
- 21:56 ヌシ、室に戻る。
- 21:58 ヌシ、イチモンジ♂の横を通って定位。
- 21:59 イチモンジ♂、呼吸。
- 22:00 イチモンジ♂、呼吸。
- 22:02 2頭並んで静止。
- 22:04 カツラ♀を巢室に戻す。
- 22:05 カツラ♀、すぐに導管に入り、そのまま出巢。攻撃なし。
- 22:07 イチモンジ♂、ゆっくりと巢室内を動く。
- 22:09 ヌシ、巢室に戻り呼吸。ゆっくりと動いている。
- 22:13 ヌシ、浅く定位。
- 22:15 動きなし。巢内、澄んできた。
- 22:17 ヌシ、巢室に戻り呼吸。静止している。動きなし。(以上、保存ビデオ No. 8)
- 22:35 ヌシとイチモンジ♂が巢室内で静止。
- 23:08 イチモンジ♂、出巢。攻撃なし。

(4) 産卵行動4

2005年9月2日

- 12:10 ヌシ、卵塊に潜り込み、卵を掻き混ぜている。
- 12:11 カエデ♀が入巢。巢室に頭を出したが、ヌシは気付かない様子。
- 12:12 カエデ♀の体全体が巢室に入った時にヌシが気づき、カエデ♀の腹部に吻をつけて確認行動。カエデ♀、逃げないで静止。攻撃もなし。
- 12:14 ヌシがカエデ♀を押回し始める。
- 12:19 ヌシ、定位。カエデ♀も静止している。(以上、保存ビデオ No. 9)
- 12:21 巢内、動きなし
- 12:24 ヌシ、室に戻り、呼吸した後、カエデ♀を押回す。
- 12:29 ヌシ、深く定位。
- 12:29 雄・チョコ♂が外口に入る。
- 12:30 ヌシ、導管内でチョコ♂を攻撃。チョコ♂、跳び出て下る。
- 12:32 カエデ♀、呼吸。定位中のヌシの尾に寄り添い静止。
- 12:34 イチモンジ♂が外口に入る。ヌシ、導管内で攻撃。イチモンジ♂、跳び出て下る。ヌシ、巢室に戻り、カエデ♀を押回す。

12:37 イチモンジ♂が巢室に頭を覗かせる。ヌシが攻撃して、イチモンジ♂は引っ込む。イチモンジ♂が再び巢室に頭を覗かせる。ヌシ、イチモンジ♂の頭に吻をつける。イチモンジ♂、そのまま入巢。直後にヌシがイチモンジ♂に噛みつき巢内は混乱。

12:38 攻撃はおさまり、イチモンジ♂は巢室内に落ち着く。

12:39 イチモンジ♂、呼吸。

12:41 3頭がゆっくりと回り始める。

12:44 動きがおさまる。3頭ともに攻撃もなく落ち着いている。

12:46 イチモンジ♂、呼吸。ヌシ、ゆっくりとカエデ♀を押回している。

12:48 ヌシは定位し、カエデ♀とイチモンジ♂が並んで静止している。

12:49 イチモンジ♂、ヌシの上に乗って呼吸。ヌシ、動きなし。

12:50 ヌシ、呼吸。

12:51 ヌシ、カエデ♀の腹下に潜って押回す。カエデ♀、浮く。

12:52 3頭が並んで静止。攻撃なし。また、押回し始める。

12:56 3頭の動きが速くなる。

12:58 ヌシ、カエデ♀を何度も突き上げ、カエデ♀が浮かされる。

13:00 カエデ♀、新卵を放出。産卵。

13:01 巢室内に白い粘液が発生。放精。

13:04 ヌシ、呼吸。巢内の動きが落ち着いてきた。巢室内に白い粘液状のモヤが顕著に見られる。

13:05 カエデ♀、新卵を引きずりながら、3頭でゆっくりと回っている。

13:06 ミツモン♂が巢室に入ってきた。ヌシは内口にいたが、全く攻撃なし。

13:07 4頭でゆっくりと回っている。

13:08 ヌシ、巢内が澄んできた。

13:10 動きが止まり、ヌシは定位。

13:13 ヌシは定位し、他の3頭も動きなし。

13:14 コモル♂が外口を入った。定位中のヌシは導管内で6回攻撃。コモル♂出巢。

13:16 チョコ♂が外口を覗くが、定位中のヌシの威圧により、跳び退いて下る。

13:17 定位中のヌシの上にイチモンジ♂が乗るが、ヌシは定位して動かず。

13:20 定位中のヌシを押し戻して、コモル♂が入巢。ヌシの攻撃はなかったが、巢内は混乱し濁る。

13:21 動きが激しくなり、カエデ♀が放卵。2度目の産卵が始まる。白い粘液状の濁りが巢内に発生。放精。新卵がよく見える。

13:23 動きが落ち着き、ゆっくりと回っている。内口の辺りに新卵塊が見える。

13:25 ヌシが定位。

13:26 ヌシ、室に戻り、ゆっくりと回る。

13:28 ミツモン♂、呼吸。

13:32 ヌシ、呼吸。

13:33 ヌシ、定位。コモル♂、ヌシと並んで内口に頭を向けて静止。

13:34 クロベエ♂が外口に入る。ヌシ、導管内で攻撃。クロベエ♂、出巢して下る。

13:36 ムモン♂が入る。定位中のヌシとコモル♂の間を通り入室。ヌシの攻撃なし。

13:37 コモル♂、巢室に戻り、呼吸。ムモン♂らはゆっくりと動いている。ヌシは定位中。

13:39 巢室内が濁ってきた。カエデ♀、産卵中。新卵が見える。ヌシは定位中。5頭がゆっくりと回りながら産卵している。白い粘液状の白濁が発生し放精。イチモンジ♂、呼吸。

13:44 巢内の動きが鎮静化してきた。ヌシは定位したまま。

13:46 動き止まる。コモル♂、ヌシに寄り添う。

13:49 ミツモン♂、定位中のヌシの上に乗って呼吸。

13:54 カエデ♀、卵塊の上に出て呼吸。

13:55 動きが止まっている。巢内が濁っている。

14:00 ヌシ、巢室に戻って、また定位。

14:02 イチモンジ♂、呼吸。

14:04 コモル♂、呼吸。巢内はゆっくりと動いている。

14:06 ヌシ、室に戻る。

14:09 ヌシ、定位。

14:11 コモル♂、呼吸。

14:17 コモル♂、定位中のヌシに寄り添い並んで静止。(以上、保存ビデオ No. 10)

14:25 コモル♂、呼吸。ムモン♂、呼吸。

14:26 カエデ♀、内口に来て出口を覗う。

- 14:28 コモル♂, 呼吸.
 14:31 巣内は動きが少ない.
 14:32 ヌシ, 室に戻り, ゆっくり回る.
 14:36 ヌシ, 呼吸. 動きが速くなる.
 14:37 カエデ♀, 出巢. 攻撃はなし.
 14:41 ヌシ, 呼吸.
 14:43 イチモンジ♂, 呼吸.
 14:45 巣内, ゆっくりと動いている.
 14:48 ムモン♂, 呼吸. ヌシは定位.
 14:50 イチモンジ♂, 呼吸.
 14:51 ミツモン♂, 呼吸.
 14:57 コモル♂, 呼吸.
 15:02 コモル♂, 呼吸.
 15:04 コモル♂, 定位中のヌシに寄り添い静止.
 15:05 ヌシ, 巣室に戻り, また, 定位.
 15:10 ヌシ, 巣室に戻る. 巣内の動きが活発になる.
 15:13 ヌシ, ムモン♂の下に潜り込む.
 15:14 ヌシ, 呼吸.
 15:17 ミツモン♂, 呼吸.
 15:18 ヌシ, 呼吸. ヌシ, 動き回る. イチモンジ♂, 卵塊の中に浮く.
 15:23 ヌシ, 突然攻撃. 最初に攻撃されたのはイチモンジ♂以外の個体であったが, 途中からイチモンジ♂が噛みつかれ振り回される. 攻撃は1分間にわたり, 巣内は大混乱. ムモン♂, ミツモン♂, イチモンジ♂が飛び出る. イチモンジ♂, 肩に裂傷. 巣内は混濁.
 15:28 コモル♂が浮き上がる.
 15:30 ヌシ, 定位. コモル♂, 内口に来て静止.
 15:33 コモル♂, 呼吸.
 15:36 ヌシが巣室に引くと, コモル♂が導管に入り, 出巢. ヌシはコモル♂の後を追うように, 導管に入る. 攻撃はなし.
 15:39 ヌシ, 深く定位. この後, 動きなし.

(5) 各産卵行動のまとめ

産卵行動1

雌・ツタの入巢以前においては, ヌシはすべての雄の入巢に対して噛みつきを含む攻撃を示したが, 雌の入巢後は雄・イチモンジの入巢にも攻撃がなく, ヌシ, ツタ♀, イチモンジ♂が一体になって産卵・放精した. 産卵は2度に分かれて行われ, 産卵と産卵との間に25分間の休息的な時間があったが, その間もヌシは, 巣室内にいるイチモンジ♂を全く攻撃しなかった.

産卵行動2

産卵途中からの観察で, 産卵後の行動のみが記録された. 初めヌシは巣室内のマリア♀, イチモンジ♂, クロベエ♂に無攻撃であったが, 観察開始から25分後に, ヌシは突然, マリア♀を攻撃し, マリア♀は産卵巣を飛び出した. その14分後にさらにクロベエ♂を攻撃し, 産卵後の時間経過とともにヌシに攻撃性が現れた.

産卵行動3

雌・カツラが入巢し, 続いて雄・イチモンジが入巢したが, ヌシは無攻撃であった. 43分後にヌシ, カツラ♀, イチモンジ♂が一体となって産卵・放精し, 産卵終了から31分後にカツラ♀が出巢, さらに63分後にイチモンジ♂が出巢して産卵行動が終了した. この149分間にヌシの攻撃は1度だけであった. その1度の攻撃も, 回転行動中にイチモンジ♂の頭がヌシの口元

にぶつかったための反応であり，産卵行動3においても基本的にヌシの攻撃が見られなかった．

産卵行動4

雌・カエデの入巣から産卵が始まるまでの時間が49分間と長く，この間，ヌシは定位したりカエデ♀を押回したりした．ヌシが定位中は雄の侵入に対して攻撃を加えたが，ヌシが巣室にいるときに侵入してきた雄・イチモンジには侵入直後に1度の攻撃を加えた後は攻撃せず，イチモンジ♂は巣室内に留まることができた．その後，3頭の雄が入巣し，産卵は3度に分かれて行われた．ヌシは巣室内ではこれらの雄を攻撃排除せず，ヌシとカエデ♀とその他の雄が一体になって産卵した．産卵と産卵との間の時間にはヌシの定位が見られたが，定位中のヌシは他の雄の入巣に対して攻撃することが多く，しかし，いったん入室すると無攻撃であった．産卵後は，巣室内での攻撃はなかったが，カエデ♀の出巣から46分後に突然ヌシが残留していた雄に噛みつき攻撃を加え，残留していた雄たちは産卵巣を飛び出した．

4. 非産卵行動の経過記録

2005年の産卵行動は，8月31日15：49から始まったが，それ以前に3回の雌の入巣が見られた．しかし，これらの入巣では産卵しなかったため，産卵行動とはせず，非産卵行動1，2，3として別に扱った．それらは産卵には至らなかったが，産卵行動の要素を含んでいるので，産卵行動の理解の補足とした．

(1) 非産卵行動1

2005年8月28日

- 10：44 雌・アカネ，遡上してきて巣穴前に現れる．巣穴を覗き，外口に入る．導管内でヌシ・コモル♂(No. 1)の攻撃を受けて出巢．この後，捕獲，計測，放流．
- 11：18 アカネ♀，再び巣穴前に現れる．
- 11：28 ヌシ・コモル♂は巣室内をゆっくりと回っている．
- 11：31 アカネ♀が外口を入巣．内口から巣室に頭を出す．初めコモル♂はアカネ♀に気付かず，やがて気付く．
- 11：32 アカネ♀，入室．コモル♂はアカネ♀を見ていたが，近づき突然アカネ♀の首に噛みつき振り回す．
- 11：33 アカネ♀，出巢．

非産卵行動1の11：28～11：32のビデオ記録を，動画映像資料3「非産卵雌の入巣行動」として添付した．

(2) 非産卵行動2

2005年8月31日(8月30日未明，ヌシがコモル♂からカワル♂に交替している．)

- 05：17 ヌシ・カワル♂(No. 8)が定位していたが，突然，巣室内に体を引く．
- 05：18 ヌシ，再び定位．
- 05：19 雌・カエデ，外口に入る．ヌシ，導管内でカエデ♀を攻撃．カエデ♀，出巢．
- 05：20 ヌシ，巣室内に引き，内口を見ている．
- 05：21 ヌシ，定位．
- 05：22 カエデ♀，再び外口に入る．ヌシ，室に引き内口を覗く．カエデ♀，入室してくる．ヌシ，カエデ♀の側腹に物を付け，押回す．
- 05：23 動きが止まる．

- 05：29 ヌシ、再びカエデ♀を押回し始める。
- 05：30 カエデ♀、ゆっくり導管に入る。ヌシ、内口付近に静止。
- 05：32 ヌシ、室内で呼吸。ヌシ、カエデ♀のいる導管に入る。
- 05：33 カエデ♀、出巢。ヌシの攻撃はなし。

(3) 非産卵行動3

2005年8月31日

- 13：42 気がつくくと、巢室内にツタ♀、イチモンジ♂、チョコ♂が入り、ヌシとともに4頭で巢内を回っている。巢内は繊維状のモヤでやや濁っているが、卵はなし。
- 13：43 ヌシ、定位。他の3頭はゆっくり動いている。
- 13：45 ヌシ、深く定位。ツタ♀、イチモンジ♂、内口で静止。
- 13：46 再び、繊維状のモヤが発生。ヌシ、室に戻り、4頭が回る。
- 13：50 動きが止まり、ヌシは定位。ツタ♀、チョコ♂、イチモンジ♂もヌシに寄り添い静止。
- 13：51 ヌシ以外の3頭が回る。
- 13：53 ヌシ、室に戻る。ツタ♀が内口を覗う。
- 13：54 ヌシ、突然イチモンジ♂の頭に噛みつき振り回す。巢室内は大混乱。ツタ♀が出巢。
- 13：58 イチモンジ♂、呼吸。
- 13：59 チョコ♂、導管に入る。
- 14：00 ヌシがチョコ♂の尾を攻撃。チョコ♂、室に戻る。
- 14：01 ヌシ、導管内で、攻撃。被攻撃個体は不明。イチモンジ♂、右側頭部に大きな傷を負い、出ようとして内口を覗う。
- 14：03 イチモンジ♂、呼吸。ヌシが、巢室に戻る。イチモンジ♂、導管に入り、出巢。
- 14：04 ヌシ、呼吸。チョコ♂、ヌシに寄り添う。イチモンジ♂、再び入巢してくる。ヌシの攻撃なし。
- 14：05 ヌシ、チョコ♂、イチモンジ♂が内口に頭を向けて並んで静止。
- 14：07 ヌシ、呼吸。
- 14：08 ヌシ、チョコ♂の尾を攻撃。チョコ♂、攻撃をかわす。ヌシ、定位。チョコ♂、イチモンジ♂もヌシの尾に寄り添い静止。
- 14：13 ヌシ、室に戻る。ヌシ、イチモンジ♂を攻撃。イチモンジ♂、攻撃をかわす。
- 14：14 ヌシ、イチモンジ♂に軽く噛みつき攻撃。イチモンジ♂、攻撃をかわす。ヌシ、再びイチモンジ♂に噛みつき攻撃。イチモンジ♂、攻撃をかわす。
- 14：15 ヌシ、チョコ♂に軽い噛みつき攻撃。
- 14：16 ヌシ、浅く定位。ヌシ、室に戻り、呼吸。
- 14：18 ヌシ、チョコ♂、イチモンジ♂の3頭が並んで外を覗っている。イチモンジ♂がチョコ♂に向かって軽い噛みつき様の行動をした。ヌシ、イチモンジ♂の腹側に噛みつき振り回す。巢内、大混乱。イチモンジ♂、チョコ♂、飛び出す。
- 14：20 ヌシ、深く定位。
- 14：21 イチモンジ♂が再び導管に入ってくる。ヌシ、攻撃。イチモンジ♂、飛び出る。
- 14：22 再びイチモンジ♂が導管に入る。ヌシ、攻撃。イチモンジ♂、ヌシに噛みつかれたまま飛び出し、ヌシとともに川下へ下る。
- 14：24 チョコ♂がヌシのいない巢室に入巢。
- 14：26 ヌシが巢に戻ってくる。チョコ♂はあわててヌシをかわして巢を出る。
- 14：27 ヌシ、定位。

非産卵行動3の13：53～13：55の部分を追出し行動として、動画映像資料4「オオサンショウウオの産卵行動の行動要素」に収録した。

(4) 非産卵行動のまとめ

非産卵行動1は、最後まで産卵にいたらなかった雌・アカネが入巢したもので、ヌシの反応は攻撃排除であった。非産卵行動2は、2日後に産卵した雌・カエデが入巢したもので、初めは攻撃、二度目の入巢は受入であった。しかし、カエデ♀は11分後に自ら出巢した。非産卵行動3は、2時間後に再度入巢して産卵した雌・ツタの1回目の入巢で、受け入れ後に雌が産卵しない状況の中でヌシの攻撃となり、雌の出巢につながった。雌が出巢した後の残留雄に対しては徐々に噛

みつき攻撃が現れ、2度目の追出し行動となった。以上、雌の受入れは雌の状態によりヌシの対応が異なり、産卵状態にない雌は、雌であっても攻撃排除の対象となった。これら3つの非産卵行動の事例より、非産卵雌の入巣行動を以下にまとめた。

非産卵雌の入巣1（産卵の状態にない雌の入巣）

- 1 非産卵雌が入巣
- 2 直ちにヌシが攻撃
- 3 雌の退出

非産卵雌の入巣2（産卵に近いが、まだ放卵状態にない雌の入巣）

- 1 非産卵雌が入巣
- 2 定位中のヌシが体を引いて雌を待つ（引き待ち行動）
- 3 雌が入室
- 4 ヌシが雌の下腹部に吻をつける（確認行動）
- 5 ヌシが雌を押し回す（押し回し行動）
- 6 時間の経過とともにヌシの攻撃性が増大
- 7 ヌシが攻撃
- 8 雌の退出

5. 産卵行動の行動要素

産卵行動期各期の行動要素の中から繰り返される定型的な行動を選択して類型化した。類型化できた行動は以下の9つである。それぞれの行動の様式を以下に述べる。

ヌシの定位行動

- 1 頭を外口に向けて導管内に静止
- 2 導管内口付近に頭部を置く「浅い定位」と外口付近に頭部を置く「深い定位」がある。
- 3 産卵雌の待ち受け中あるいは産卵巣穴の防衛中

定位中のヌシの攻撃行動

- 1 ヌシが定位中
- 2 侵入者の入巣
- 3 突進して噛みつき攻撃
- 4 侵入者の敗走

ヌシの出外行動

- 1 巣穴から出る
- 2 およそ決まったルートで決まった範囲を巡回
- 3 他の個体が隠れていそうな場所を覗く

4 巣穴に戻る

ヌシの砂出し行動

- 1 巣室内で奥に向かって定位
- 2 体を左右に振りながら、後肢で砂を内口に掻く
- 3 巣室の奥を掃鉢状にして産卵床を作る

ヌシの産卵雌の受入れ行動

- 1 産卵雌が入ってくる
- 2 ヌシは察知して、導管から巣室へと体を引いて雌を待つ（引き待ち行動）
- 3 雌が入室
- 4 ヌシが雌の下腹部に寄り付き、吻を付ける（確認行動）
- 5 雌は奥に逃げる
- 6 ヌシは雌を追いかけ、押し回す（押し回し行動）
- 7 約1分で静止

押し回し行動

- 1 ヌシが巣室内で雌を押し回す
- 2 他の雄も一緒になって押し回す

放卵・放精行動

- 1 ヌシが雌を押し回す
- 2 他の雄も一体になって回る
- 3 雄がメスの腹下に潜り込んで雌を浮かす
- 4 雌が産卵
- 5 雄が放精
- 6 動きが止まる
- 7 ヌシが定位

ヌシの追出し行動

- 1 産卵雌が出巣して時間が経過
- 2 ヌシがゆっくりと口を開け、残留雄を軽く攻撃
- 3 徐々に攻撃性が増大
- 4 突然激しい噛みつき攻撃
- 5 すべての残留個体が巣を跳び出る

ヌシの卵塊の攪拌行動

- 1 ヌシが卵塊の中に潜って卵塊を掻き混ぜる

2 卵塊は形を変えながら巣室内を漂う

以上、類型化できた行動要素のいくつかをまとめて動画映像資料4「オオサンショウウオの産卵行動の行動要素」として付した。

6. 動画映像資料の解説

(1) 動画映像資料1・2「オオサンショウウオの産卵行動 松歳川中人工巣穴前での記録・巣室内の記録」の構成

動画映像資料1・2は、8月31日の産卵行動1の15:45～16:05の部分をそれぞれ産卵巣穴の前のカメラと巣室内のカメラで撮影したものである。

動画映像資料1「オオサンショウウオの産卵行動 松歳川中人工巣穴前での記録」は、次の場面から構成されている。

- 雄・イチモンジが遡上し、入巣を試みるが、ヌシの攻撃を受けて敗走する場面（15:45～15:48）
- 雌・ツタが遡上し、入巣する場面（15:48～15:49）
- 雄・イチモンジが再遡上し、入巣する場面（15:51～15:52）
- 雄・チョコが遡上し巣穴を覗くが、入巣せず逃げる場面（16:00～16:02）
- 雄・コモルが遡上し入巣を試みるが、ヌシの攻撃を受けて敗走する場面（16:03～16:05）

動画映像資料2「オオサンショウウオの産卵行動 松歳川中人工巣穴・巣室内の記録」は、次の場面から構成されている。

- 巣室内内口に残り定位中のヌシがイチモンジ♂の入巣に気づき、外口に突進して攻撃をする場面（15:47～15:48）
- 定位中のヌシが、急に巣室内に体を引き、入巣してくるツタ♀を迎え入れる場面（15:48～15:49）
- 入室したツタ♀を、ヌシが押し回す場面（15:50～15:52）
- イチモンジ♂がヌシの目の前を通って入巣してくるが、ヌシは攻撃することなくイチモンジ♂の入巣を容認する場面（15:52～15:53）
- ヌシ、ツタ♀、イチモンジ♂による産卵・放精の場面（15:55～16:02、4倍速にて編集）

(2) 動画映像資料1・2「オオサンショウウオの産卵行動 松歳川中人工巣穴前での記録・巣室内の記録」の解説

松歳川中人工巣穴の前には、8月27日頃から繁殖群の集合が見られ、8月30日からは、ヌシ・カワル♂が巣穴を占有している。巣穴の周辺には、アカネ♀、マリア♀、カエデ♀の3頭の雌と、コモル♂、イチモンジ♂、チョコ♂の3頭の雄が確認されており、巣穴の付近に潜んでいる。ヌシは、時折、巣穴を出て、周辺の哨戒を繰り返していた。8月30日から、雌雄ともに活動が活発化しており、巣穴の前のうろつきや入巣行動を繰り返していたが、雌雄ともにいずれの場合も、ヌシの攻撃により撃退され、ヌシ・カワル♂による巣穴の占有が続いていた。

8月31日13:42に、新しく出現したツタ♀による入巣があり、ヌシ、チョコ♂、イチモンジ♂の3頭の雄との疑似産卵行動が見られたが、13:54にヌシの攻撃があり、ツタ♀は産卵しないままに出巣し、他の雄も退巣した（非産卵行動3として前述）。その後、14:50から本ビデオが始まる15:45までにチョコ♂が1回、イチモンジ♂が4回の入巣行動が見られたが、いずれもヌシの攻撃により撃退されている。

動画映像資料1は8月31日15:45のイチモンジ♂の遡上の場面から始まっている。イチモンジ♂はゆっくりと遡上し、用心深く巣穴外口を覗き、ゆっくりと入巣するが、15:47にいきなり巣から飛び出して川を下る。動画映像資料2は、この場面を巣穴の内側からとらえている。

15:47, 巢穴内口に浅く定位していたヌシは, イチモンジ♂の侵入を察知して, わずかに体を引いて導管内を注視する. イチモンジ♂が導管内に進入した時点で, ヌシは導管内に突進して攻撃した. これは外部からの侵入に対するヌシの攻撃を巢内からとらえた初めての映像である. 産卵雌のいない巢穴へのイチモンジ♂の侵入は, これで5回目で, 5回ともにヌシの攻撃により撃退されている.

続いて動画映像資料1は, 雌・ツタの遡上と入巢の場面を記録している. ツタは比較的速い速度で遡上し, ためらいなく入巢した. この場面を動画映像資料2は巢内からとらえている. 15:47, 導管内に深く定位していたヌシは, 雌・ツタの入巢を察知して, 巢室内に体を引き, 内口を注視する. そこへツタ♀が用心深く顔をのぞかせ, 一気に入室する. ヌシはツタ♀に駆け寄り, 総排出孔に吻をつけて押し回す. これは雌の確認行動である. 押し回しは1分ほどで終了し, 動きは鎮静化する. 以上は, 産卵雌の受け入れ行動である. 雄・イチモンジの侵入の時とは違って, ヌシは巢室内に体を引いて, 雌の入室を待っている. これを「引き待ち行動」と定義した. すなわち, 産卵雌の「受け入れ行動」は, 「引き待ち行動」と「確認行動」と「押し回し行動」からなり, 一分ほどで終了することが示された.

次に動画映像資料1は, イチモンジ♂の6回目の侵入の場面を記録している. 下流から再度遡上してきたイチモンジ♂は, 今度はスムーズに入巢した. この場面を, 動画映像資料2は巢内からとらえている. 巢室内で雌を押し回していたヌシは, イチモンジ♂の侵入に気づき, 内口に頭をおいて導管内を注視している. イチモンジ♂は内口にゆっくりと顔をのぞかせた後, ヌシの目の前を通過して入室する. ヌシは勢いよくイチモンジ♂を追いかけ, 吻をイチモンジ♂の体に押し付け押し回したが, 攻撃はしなかった. 6回目のイチモンジ♂の入巢へのヌシの対応は, 巢室内に雌がいないそれまでの5回の対応とは明らかに違っていた. 産卵雌・ツタがいる6回目の侵入では, ヌシはイチモンジ♂の入巢に気づき確認行動をとりながら, イチモンジ♂の入巢を容認した. 以後, 産卵が終了し, 16:31に出巢するまで, イチモンジ♂は攻撃されることなく, 巢室内にとどまった.

次に, 動画映像資料2は, 15:54~16:02のオオサンショウウオの産卵の場面を, 時間を4倍速に編集して記録している. イチモンジ♂の入巢が落ち着いた15:54ころからヌシの押し回しが本格的になり, ツタ♀の腹下に潜り込む行動が特徴的に見られた. イチモンジ♂もヌシと対等に押し回しに参加しており, 3頭が一体になって巢内を回転した. その中で雌が腹を上にして浮き, 総排出孔から卵の放出が見られて産卵が始まった. 産卵の始まりと前後して粘液状あるいはコロイド状の物質が放出されて, 回転による泥煙とあいまって巢内はひどく濁ってきた. 雌は断続的に卵を放出し, 約200個が産卵された. この間に, 3度にわたり, 放精による白濁が見られた. 産卵行動1の第1回目の産卵は16:02に鎮静化し, ヌシの定位をもって終了した. この後, 26分間の休息があり, 第2回目の産卵行動に入ったが, 動画映像資料2は第1回目の産卵行動のみを編集している. 以上は, 自然のオオサンショウウオの産卵行動を直接観察し撮影した初めての記録である.

動画映像資料1は次に, 16:02に雄・チョコが遡上し巢穴に侵入しようとして逃げる場面とさらに16:05に雄・コモルが遡上し入巢しようとしてヌシの攻撃を受けて敗走する場面をとらえている. この二つの場面は, 動画映像資料2の解析により, それが第1回目の産卵を終えて

ヌシの定位中の出来事であることがわかる。16:02のチョコ♂の退巢は、定位中のヌシの威圧により遁走したもので、ヌシは攻撃を加えていない。また、16:05のコモル♂の敗走は、導管内に定位中のヌシの攻撃により敗走したことがわかる。この間、イチモンジ♂は巢室内でツタ♀とともに休息しているが、ヌシからの攻撃は全く見られず、巢室内にいる雄と導管内に侵入してくる雄とではヌシの攻撃性が異なることが示された。

(3) 動画映像資料3「非産卵雌の入巢行動」の解説

動画映像資料3「非産卵雌の入巢行動」は、8月28日10:44から始まった非産卵行動1の11:28～11:32の部分を取録したものである。ヌシはコモル♂、雌はアカネである。アカネは雌では一番早く8月28日10:44に中人工巢穴前に到着し10:45に入巢したが、導管内でヌシの攻撃を受けて出巢し、11:18に再び遡上してきて、11:31に再入巢を試みた。動画映像資料3は、11:31の再入巢の場면을巢室内のビデオカメラでとらえたものである。

11:28、ヌシ・コモルは巢室の奥で産卵床を掘るような行動をしている。11:31、雌・アカネは外口に入り、ゆっくりと内口から巢室に頭を出す。コモル♂はアカネ♀が体の三分の一を巢室に入れているのに気付かず、40秒後に気付きアカネ♀を注視する。11:32、アカネ♀が体の三分の二を入れたところで、ヌシ・コモル♂が駆け寄りアカネ♀の頭に吻をつけた後、即座に首に咬み付き攻撃をした。アカネ♀はヌシを振り払い、導管内に逃げ込んで、11:33に退巢した。その後、アカネ♀は、29日まで活動が見られたが、産卵しないまま消息不明となった。

非産卵行動1は、示唆に富んだ映像資料である。まだ産卵状態にない雌が入巢したとき、雌であってもヌシの攻撃を受けることを著者らは主張してきたが、そのことを実証したばかりか、雌が入室したのにヌシが40秒間も気付かない事態を映し出している。また、産卵雌の入巢であれば必ず見られる、ヌシが雌の総排出孔に吻をつけて押し回すヌシの確認行動がないまま、アカネ♀はヌシの咬み付き攻撃を受けて退出している。

(4) 動画映像資料4「オオサンショウウオの産卵行動の行動要素」の解説

類型化した産卵行動の行動要素並びに繁殖行動の観察中に見られた特徴的な行動を動画映像資料4「オオサンショウウオの産卵行動の行動要素」として編集したので、これを解説する。

ヌシの定位と攻撃 (8月31日15:47～15:48)

場面は、産卵行動1が始まる直前である。ヌシが導管に入って定位している。雄・イチモンジ♂が外口から侵入し、これに気付いたヌシは、ぴくりとしたあと体を少し引き、続いて突進してイチモンジ♂を攻撃した。イチモンジ♂は攻撃を受けて、巢穴から跳び出した。定位中のヌシが、侵入者に気づき攻撃を加えるシーンを、巢穴内からとらえた映像資料である。

砂出し行動 (8月31日8:24～8:25)

産卵巢穴の前には、新しい砂が掻き出されており、ヌシが巢穴を掘って拡張することが推測されたが、実際の穴掘りの行動は観察されていなかった。今回の観察の中で、ヌシが砂を掻き出し産卵床を作る行動が見られた。

映像では、ヌシは巣室の奥に向かって定位して、後肢を前後に動かして、砂を内口に運んでいる。これにより、巣室内での砂の掻き出しは後肢を使うことがわかり、これを砂出し行動とした。

産卵雌の受入れ行動 1 (8月31日 05:21～05:23)

この映像は、8月31日 05:22 に非産卵雌のカエデが入巢する場面である。カエデ♀は 05:19 にも入巢しているが、この時は導管内でヌシに攻撃されて退出し、本映像は 2 度目の入巢の場面である。

ヌシ・カワル♂はカエデ♀の入巢に対して、引待ち、確認、押回しの完全な受入れ行動によりカエデ♀を受け入れた。このあとカエデ♀は 10 分後に自ら出巢し、2 日後に産卵した。結果として、この時カエデ♀は産卵しなかったし、1 度目の入巢では攻撃も受けているが、2 度目は産卵雌として受け入れられており、カエデは産卵雌と非産卵雌の中間的な状態にあったと考えられる。

産卵雌の受入れ行動 2 (9月1日 20:38～20:41)

場面は産卵行動 3 の始まりの部分で、内口に浅く定位していたヌシが雌・カツラの侵入に気づき、ぴくりと体を動かして巣室に体を引く。ヌシが内口を注視して待ち受ける中、カツラ♀が入室。ヌシは直ちにカツラ♀に駆け寄り頭に吻をつけたあと、入室したカツラ♀を追いかけ総排出孔に吻をつけて押し回す。このとき、雄・イチモンジが入巢してきた。イチモンジ♂の入巢に気づいたヌシはイチモンジ♂の後を追い、吻をつけて押し回したが攻撃はなく、3 頭でぐるぐる回り、1 分後には巣室内は鎮静化した。

この映像には、引待ち、確認、押回しの産卵雌の受入れ行動と、産卵雌が入巢した後は、ヌシが侵入雄の入室を容認する行動がとらえられている。

押回し行動 (8月31日 15:50～15:52)

映像は産卵行動 1 の雌・ツタの入室受け入れに続く場面である。いったん沈静化していた押回し行動は産卵に向かって激しくなっていく。押回し行動は雌の総排出孔を目標にしていると思われる。雄が産卵を促す行動と推測される。雄は雌の腹下に潜り込み雌の体を浮かせながら押し回し、一体となって回転する。

放卵・放精行動 1 (8月31日 15:55～15:59)

映像は産卵行動 1 の最初の産卵の場面である。濁り始めた巣室の中で、ヌシ・カワル♂が雌・ツタを押し回し、侵入雄・イチモンジも加わり 3 頭が一体になって回転している。ツタ♀の体が浮かされ、15:55 にツタ♀の総排出孔付近に卵が見えて放卵が始まった。回転は続き、卵数が増えていく中で、濁りはさらに増し、15:59 に放精と思われる白い濁りが発生し広がった。巣室内は、卵塊からのコロイド状あるいは粘液状の物資と放精による白濁と回転による泥の巻き上げによって濁りを増す中に、約 200 個の新卵が見える。16:02 に動きが止まり、ヌシが定位して産卵行動 1 の第 1 回目の放卵・放精が終了した。このあと 16:28 から第 2 回目の産卵が始まり合計約 500 個の卵が産卵された。

この映像で特に重要なのは、侵入雄・イチモンジ♂の行動である。イチモンジ♂は産卵時間中を通じてヌシの攻撃を受けることなく、雌を押し回し、一体となって産卵に参加している。イチモンジ♂は当然、放精したと推測される。

放卵・放精行動2 (9月2日 13:36～13:38)

映像は産卵行動4の3度目の産卵のシーンの後半をとらえている。濁った巣室内には、ヌシと4頭の侵入雄・イチモンジ、ムモン、ミツモン、コモルがいて、5頭の雄の関与のもとに雌・カエデ♀が産卵している。映像は、この産卵時にも巣室内でのヌシの攻撃や闘争がないことを示している。

休息 (8月31日 16:06～16:08)

場面は、ヌシ、雌・ツタ、侵入雄・イチモンジによる産卵行動1の第1回目の放卵・放精が終わり、3頭が休息に入っているシーンである。定位しているヌシの横に侵入雄・イチモンジが寄り添うように並び静止して休息している。ヌシはイチモンジ♂には無関心で、攻撃をしない。イチモンジ♂は巣室内を回り、再び、ヌシに寄り添い並んで休息している。休息に入って26分後に第2回目の産卵行動が始まる。この間、ヌシはイチモンジ♂に対して無攻撃であった。

追出し行動1 (8月31日 13:53～13:55)

本映像は、雌・ツタの入巢により引き起こされた非産卵行動3の一部で、巣室内にはイチモンジ♂とチョコ♂が侵入し、13:42以降、ヌシ、ツタ♀、イチモンジ♂、チョコ♂の4頭による押回しが断続的に続いたが、13:50にツタ♀が産卵しないままにヌシは定位し、産卵行動が中断していた。

本映像は、13:53にヌシが巣室に戻り、ツタ♀、チョコ♂、イチモンジ♂が出巢しようとして内口を覗く場面から始まっている。巣内でイチモンジ♂がチョコ♂の後肢を攻撃し、チョコ♂は導管内へと逃げたが、巣室に戻ってくる。13:54突然ヌシがイチモンジ♂の頭に咬み付き振り回す。これはヌシによる追出し攻撃である。巣内は大混乱に陥り、ツタ♀が出巢した。本映像は、ここで終了している。

この後、ヌシはイチモンジ♂とチョコ♂に6回の軽い攻撃を繰り返したあと、14:18にイチモンジ♂の腹側に咬み付き振り回す。これは2度目の追出し攻撃で、巣室の中に雌がいない状況の中で、侵入雄へのヌシの攻撃性が徐々に高まり、ついに2度目の追出し攻撃に発展していくようすとらえている。この攻撃により巣内に残留していた侵入雄すべてが退巢した。なお、雌・ツタは、2時間後に再び入巢し、産卵行動3により産卵した。

追出し行動2 (9月2日 15:22～15:25)

本映像は、産卵行動4の終盤の映像である。産卵を終えた雌・カエデが14:37に出巢したあと、巣内にイチモンジ、ムモン、ミツモン、コモルの4頭の侵入雄が残留していた。

映像は15:22、卵塊の中でイチモンジ♂が浮き上がり休息をしている場面から始まる。カエデ♀の出巢から46分が経過していたが、突然、ヌシの咬み付き攻撃が始まり、イチモンジ♂が

咬まれ振り回されて巣内は大混乱に陥る。これはヌシの追出し攻撃である。この攻撃により、イチモンジ♂、ムモン♂、ミツモン♂の3頭が巣外に飛び出した。この映像は、産卵雌の出巣後の時間経過とともにヌシの追出し攻撃が現れることを示している。

卵塊の掻混ぜ行動 (9月1日10:35～10:37)

この映像は、第2卵塊の産卵後の巣室内の映像である。ヌシが卵塊の中に頭を入れて卵をかきまぜている様子がとらえられている。産卵後の卵塊はヌシの保護にゆだねられ、常時ヌシが掻き混ぜることにより生育していく。掻き混ぜ行動は卵にまんべんなく酸素を与える行動と解釈できる。

考 察

安佐動物公園は、オオサンショウウオの産卵行動は、ヌシ(占有雄)と雌とその他の雄からなる群状産卵であり、産卵時にヌシは侵入雄を排除しないことを報告した(桑原ほか1980, 小原1980, 1985)。その後、Kawamichi and Ueda (1998)は占有雄が侵入雄を激しく攻撃排除することを観察し、侵入雄がスニーカーであるという説を発表した。増井・森永・柿木らも、産卵時の雄の侵入には、その50%以上が占有雄からの攻撃を伴うとした(森永1997)。これらの観察はいずれも、産卵巣穴の外側からの観察であり、巣室内での占有雄の攻撃の実際を正確に見たものではない。このたび、著者らは、産卵巣穴内の直接の観察を行い、ビデオ記録から、ヌシの攻撃性や産卵・放精行動の実際を解析した。なお、本論の観察は人工巣穴における産卵ではあるが、松歳川における野生のオオサンショウウオによる自然産卵である。その産卵の様式は、ヌシ(占有雄)が占有する産卵巣穴に1頭の雌が入り、続いてその他の雄が侵入する群による産卵行動であり、これまでの同水系の自然巣穴における産卵行動の観察結果と同じ様式であった(桑原ほか1980, 安佐動物公園1980, 小原1980, 1985)。以下に、その詳細を考察する。

ヌシの攻撃性の特徴

産卵巣への雄の侵入に対するヌシの攻撃性の特徴は、産卵行動1の記述および動画映像資料1・2がよく現している。すなわち、8月31日の14:50～15:47の間に2頭の雄が6回の入巣を試みたが、6回ともにヌシの攻撃を受けて入巣できなかった。このように産卵巣穴を防衛中のヌシは雄の侵入に対して完全な攻撃性をもっている。

一方、雌の侵入に対するヌシの攻撃性は、侵入する雌の産卵への準備状態によって違うことを非産卵行動と産卵行動の比較により知ることができる。すなわち、非産卵行動1は産卵状態にない雌が入巣した例で、ヌシは直ちにこの雌を攻撃排除し、一方、産卵行動1・3は産卵直前の状態にある雌が入巣した例で、ヌシは「引待ち行動」をして受け入れることが分かった。

さらに、雄の侵入に対するヌシの攻撃性が、産卵状態にある雌の入巣によって著しく変化することを産卵行動1は示している。すなわち、15:48に雌・ツタが入巣すると、雄・イチモンジ♂は入巣することができた。このときヌシは巣室内にいて、イチモンジ♂の侵入に気づいて内口を注視しながらも攻撃をしないで、イチモンジ♂の入巣を容認するようすが動画映像資料2にと

らえられている。以後、産卵が終了しイチモンジ♂が出巢する 16:31 まで、イチモンジ♂は攻撃されることなく、巢室内にとどまることができた。これは、産卵雌の入巢によりヌシの攻撃性が変化したことを示している。

また、産卵行動 4 は、産卵雌の入巢中においても、ヌシが巢室内にいる時と導管内に定位している時で、ヌシの攻撃性が異なることを示している。すなわち、産卵雌・カエデが入巢していた 12:12 ~ 14:37 の間において、巢室内では入巢している侵入雄に対するヌシの攻撃が全く見られないのに対し、ヌシが導管内に定位している時に侵入してくる雄に対しては 6 回中の 4 回において攻撃をしている。しかし、定位中のヌシの攻撃も絶対的な攻撃ではなく、2 頭の雄は攻撃するヌシを押しつけて入巢することができた。

以上の観察からヌシの攻撃性の特徴を以下のようにまとめることができる。産卵巣を防衛しているヌシは、雌雄に関係なく侵入者を攻撃排除する性質をもっている。しかし、産卵雌が訪れた時には攻撃しないでその雌を受け入れる。産卵雌が入巢すると、ヌシの攻撃性が変化し、侵入雄も入巢することができる。特に産卵雌のいる巢室内においては侵入雄に対するヌシの攻撃性が消失する。一方、産卵雌が入巢中であっても、定位している状態のヌシにはなお攻撃性が見られ、定位と攻撃性は強く結び付いていると考えられる。以上が、今回の観察により明らかになったヌシの攻撃性の特性である。すなわち、ヌシは産卵巣に侵入する何者に対しても強い攻撃性をもっているが、産卵雌の入巢によって攻撃性が抑制されると考えられる。

産卵・放精行動

本研究では、4 回の産卵行動を観察した。そのいずれの産卵時においてもヌシ以外に 1 ~ 4 頭の侵入雄の存在が認められた。巢室内での産卵行動については、占有雄が侵入雄を排除している（上田 1988, 森永 1997, Kawamichi and Ueda 1998）との推測が一般的であったが、今回の研究では、映像資料 2 に代表されるように、ヌシは侵入雄を排除することなく、ヌシと雌と侵入雄が一体となって回りながら産卵することがわかった。これは、自然産卵巣内における初めての産卵シーンの観察であり、安佐動物公園の飼育下での産卵の観察（小原ほか 1980, 小原 1985, Kuwabara et al. 1988, 足利 1999）と一致していた。

産卵は雄による雌の押し回し潜り込みなどの行動が激しくなったり緩やかになったりしながら行われ、産卵時には一体となって回転する放卵・放精行動となり、雌が浮かされる中で産卵していた。産卵中の行動には緩急があり、ヌシは常時、放精に夢中になっているわけではなく、他の雄を攻撃排除するチャンスは十分にあるが、産卵時のヌシは侵入者を攻撃しないことが分かった。

ヌシが産卵時に侵入雄を排除しないということは、遺伝子は利己的であるとする現代の進化理論（ドーキンス 1981, 1985）からすると、極めて不思議な現象である。このことについて、著者らは、これまで小原（1985）をはじめとする安佐動物公園が主張してきたように、産卵雌がヌシあるいは雄の攻撃性を抑制する物質を放出していると推論した。

攻撃抑制物質について

ヌシの攻撃性は、産卵直前の雌は攻撃を受けないが、まだ産卵の状態にない非産卵雌は攻撃を受けることから、雌の状態により異なると解され、産卵雌はヌシの攻撃性を抑制する何らかの物質を発していることが示唆された。このことは非産卵行動 1 (動画映像資料 3) において、巣室の奥にいたヌシが非産卵雌の入巣に気付かず、40 秒後に気づき注視して攻撃する映像からも支持される。

ヌシの攻撃性を抑制する物質について、著者らは当初、その物質は雌から発せられ効果的にヌシの攻撃性を抑制することができる物質と考えていたが、非産卵雌が攻撃を受けることから、この物質は雌が自由に発することができる物質ではないと思われる。それは、卵塊に含まれているか、産卵時に一緒に排出される物質で、比較的短時間のうちに効果が消失する物質であると考えられる。この物質は、産卵前期には雌の総排出孔からすでに漏れ出してフェロモンとして働いていると思われる。サンショウウオ属 (*Hynobius*) では、雄は卵嚢が雌の総排出腔から出始めるまで、雌に興味を示さないという (松井 1996)。このことはフェロモンが卵嚢に含まれている可能性を示唆しており、著者らの推論と一致する。イモリでは雄の総排出腔腺から雌を誘引する化学物質が抽出されており (Kikuyama *et al.* 1995)、また、ズキンアマガエルでも同様の物質が発見されている (Wabniz *et al.* 1999) など、一部の両生類においてはすでに性フェロモンの存在が確認されている。

ヌシの攻撃性は産卵雌によって抑制されたと考えられるが、雌がヌシの攻撃性を抑制する理由は、自らが強大なヌシの攻撃性を回避して入巣しなければならない点にあると考えられる。生物は一般的に個々の単位にありながら、生殖のために雌雄が接近する必要性をもっている。雌雄であっても相手からの攻撃を回避するために、求愛ディスプレイという視覚的サインを発したり、性フェロモンのような相手を誘引する化学物質を発する方法を発達させている (マニング 1975)。オオサンショウウオの場合、今回の観察においても産卵巣への入巣時にディスプレイは見られず、ヌシの攻撃を抑制する化学物質を発して入巣時の攻撃を回避していると考えられる。

産卵行動の行動要素

産卵行動の行動要素の分析においては、9つの行動要素を類型化した。その行動の目的は、放卵・放精行動など一部を除いて憶測の域を出ない。特に、出外行動は、これまでもいくつかの報告があり (桑原 1980, 上田 1988)、一般になわばり行動とされているが、今回の観察に限れば、第 1 回目の産卵までに限り見られた行動であり、産卵を促すための行動のようにも解される。ヌシの定位行動と定位からの攻撃行動は、産卵巣穴の防衛行動と解されるが、今回これを類型化したことには大きな意義があったと考える。すなわちこれまでは、ヌシの定位と攻撃は「巣穴の中にヌシがいて巣穴を守っている」としか表現できなかったことに、どのような位置で守っていて、侵入者に対してどのように反応しているのかを具体的に示すことができた。砂出し行動は、佐藤 (1943) による記述はあるが、実際の観察例として示されたのは初めてである。佐藤 (1943) によると、四肢、尾、頭などを使い掻き出すとされるが、今回の観察により、少なくとも後肢を使うことが示された。

産卵雌の受入れ行動は、ヌシの「引き待ち」「確認」「押回し」の行動から構成されている定型

的な行動であった。産卵雌の入巣に対するヌシの敏感な「引き待ち」は、産卵雌が性フェロモンを放出しながら入巣してくることを示唆している。また、産卵・放精行動については「押回し」の後に産卵・放精行動がおこるが、「押回し」の時にヌシは雌の下腹部に潜り込む。その目標は総排出腔と思われ、総排出腔からの臭い物質の存在が窺える。その他、オオサンショウウオの産卵行動においては特別な求愛行動がないことが、安佐動物公園での飼育下産卵の観察など（小原 1985, 松井 1996）から指摘されていたが、今回の自然産卵の観察でも、そのことが確認された。

巣室内観察の意義

本研究は、これまで憶測しかできなかった産卵行動の詳細を、明瞭に捉えて示すことになった。その中で、もっとも興味深いのは、ヌシの攻撃性についての知見である。「定位行動」はこれまででは、曖昧な表現の事象であったが、その概念と攻撃性の実際を提示することができた。「砂出し行動」は、ヌシの産卵床づくりの方法の一端を始めて観察したものである。「産卵雌の受入行動」は「引き待ち、吻つけ確認、押し回し」からなる 1 分程度の行動要素として類型化できた。産卵行動の核心部である放卵・放精行動が 6 回にわたり観察され、ヌシ、雌、その他の複数の雄が一体となって回りながら産卵する様子が示された。「追出し行動」に概念が与えられ、類型化できたことも意義深い。初めての産卵巣室内での産卵行動の観察により、多くの事象が観察され、不十分ながらもそれらの行動に形が与えられ意味づけがなされた。

本研究では、多くの知見を得て考察を行ったが、広島市安佐動物公園の飼育下繁殖での記録を除いては、チュウゴクオオサンショウウオ *Andrias davidianus* やアメリカオオサンショウウオ *Cryptobranchus alleganiensis* を含めても直接に比較検討できる報告が乏しい（金ほか 1996, Bishop 1969, Nichersonn *et al.* 1986, 2003, Peterson 1988, Humphries *et al.* 2004）。今後、それぞれの行動について、さらに検証が加えられ、深く意味づけされることを期待する。

謝 辞

本研究は、広島市安佐動物公園が 37 年間にわたり実施してきたオオサンショウウオの繁殖行動の研究を継承し発展させたものである。本研究の成果の多くは、広島市安佐動物公園での飼育下および野外での産卵行動の観察に原型がある。安佐動物公園のオオサンショウウオ研究を指導し、第 1 著者らを育成していただいた初代園長の小原二郎博士、元飼育課長の鈴木信義氏、現園長の福本幸夫博士ならびに本研究をともに進めていただいた安佐動物公園オオサンショウウオ研究班の足利和英氏、大丸秀士氏、南 心司氏、南方延宣氏、嶋田浩明氏、鎌田 博氏、中西正人氏、井上 孝氏、故若林文典氏に深くお礼申し上げる。さらに、本研究をご支援いただいた安佐動物公園のすべての職員諸氏と久保田守常務理事を始めとする財団法人広島市動植物園・公園協会の皆様に感謝の意を表わす。特に、足利和英氏には、本研究に係る初期の調査から今回の調査に至るまで、著者・桑原と労苦を共にしていただいた。また、竹内輝明氏には卓越したパソコンの指導により本研究を支えていただいた。

本研究は、広島大学大学院国際協力研究科中越・井鷲研究室の皆様の支援のもとに進めることができた。現京都大学大学院農学研究科の井鷲裕司教授と共同研究の一端を担っていただいた奥

村尚子氏および兼子伸吾博士氏，研究の支援をいただいた菊池亜希良博士，近藤俊明博士，渡邊園子博士，故守谷節男博士，山田 守博士，新井章吾氏，波多江智子氏ら研究室のすべての学友諸氏に心より感謝する。

また，本研究は，人工巣穴の改造や維持管理や調査の支援など生息地域の住民の皆様により支えられた。福長幸男氏，渡 忠義氏を始めとする「三ちゃん's村」および志路原・上石の皆様ならびに調査時の生活の世話をしていただいた浄土寺の朝枝思善・喜代香ご夫妻に感謝の意を表す。また，人工巣穴改造を許可し本研究を推進していただいた北広島町教育委員会および広島県教育委員会にお礼申し上げる。さらに，人工巣穴内のビデオ記録の基盤を作っていたNHK 元広島支局の安斎 直ディレクター，植松秀樹ディレクター，油木慎治カメラマンに感謝する。

最後に，本研究を実施するにあたり有益な助言をいただいた，京都大学大学院人間・科学研究科の松井正文教授，広島大学大学院附属両生類研究施設の住田正行教授，日本ハンザケ研究所長の栃本武良氏，京都大学大学院の田口勇輝氏，鳥取大学大学院の岡田 純氏，文化庁記念物課の江戸謙顕氏および英文への助言をいただいた米国在住の川田 健氏，Michael Davenport 氏にお礼申し上げる。

摘 要

1. 広島県北広島町の松歳川の人工巣穴で，2005年8月31日から9月2日の間に4頭の雌による4回の産卵があり，巣穴内部で行われる産卵行動を観察し，ビデオ映像に記録した。これは自然のオオサンショウウオの産卵行動を直接に観察した初めての記録である。
2. 占有雄は巣穴に侵入してくるものに対して，雌雄に関係なく攻撃・排除した。しかし，雌が産卵直前の状態にある時は無攻撃で受け入れ，その雌が入巣すると，ヌシの攻撃性が変化し，侵入雄も入巣することができた。
3. 産卵は，占有雄と雌と侵入雄が一体になってぐるぐると回りながら行われた。その時の巣室内においては侵入雄に対するヌシの攻撃性が見られず，このことから，産卵の状態にある雌は，占有雄の攻撃性を抑制する化学物質を出していることが示唆された。
4. 産卵雌が巣室にいても，巣穴入口に定位している状態のヌシにはなお攻撃性が見られ，定位と攻撃性は強く結び付いていると考えられた。
5. ビデオ映像資料の分析により，繁殖行動の中から「占有雄の定位・攻撃行動」や「雌の受入れ行動」，産卵後の「追出し行動」など，9つの行動要素を類型化した。
6. これらの観察記録をDVD 動画映像資料として添付した。

引用文献

- 安佐動物公園 1980 野外における繁殖行動の一例 オオサンショウウオの保護増殖に関する調査報告：11-17
- 安佐動物公園 1988 オオサンショウウオ調査記録集 第1号. 37pp. 広島市動物園協会
- 足利和英 1999. オオサンショウウオ 新施設での繁殖 すづくり 28 (2) : 4-6

- Bishop S.C. 1969 Handbook of Salamanders. 555pp. Cornell Univ. Press Ithaca
- ドーキンス R. (日高敏隆訳) 1991 利己的な遺伝子 548pp. 紀伊国屋書店 東京
- ドーキンス R. (垂水雄二訳) 1995 遺伝子の川 238pp. 草思社 東京
- Humphries W.J. and Pauley T.K. 2004 Life History of the Hellbender, *Cryptobranchus alleganiensis* in a West Virginia Stream. *Am. Midl. Nat.* 154: 135-142
- 生駒義博 1963 ハンザキ (一名オオサンショウウオ) の研究 10pp. 津山科学教育博物館研究報告 1
- 石川千代松 1903 はんざき調査報告 32pp. 東京帝室博物館
- Kawamichi T. and Ueda H. 1998 Spawning at Nests of Extra-large Males in the Giant Salamander *Andrias japonicus*. *Journal of Herpetology* 32(1): 133-136
- Kikuyama S., Toyoda F., Ohmiya Y., Matsuda K., Tanaka S., Hayashi H. 1995. Sodefrin: A Female-Attracting Peptide Pheromone in Newt Cloacal Glands. *Science* 267: 1643-1645
- 金 立成・汪 建国 1996 大げい生物学興養殖実用技術 203pp. 水産出版社 台北
- 小原二郎・足利和英・井上 孝・若林文典・桑原一司・鈴木信義 1980 広島県のオオサンショウウオの保護に関する調査研究 その5 飼育下での産卵 動水誌 22 (3) : 67-71
- 小原二郎 1985 大山椒魚 オオサンショウウオ 236pp. 凸版印刷 東京
- 桑原一司・井上 孝・若林文典・足利和英・鈴木信義・小原二郎 1980 広島県のオオサンショウウオの保護に関する調査研究 その4 松歳川における繁殖行動の観察 動水誌 22 (3) : 55-66
- 桑原一司 2004 オオサンショウウオの人工巣穴と動物園の地域活動 すづくり 33 (2) : 4-6
- 桑原一司 2006 域外保全活動・オオサンショウウオ 畜産の研究 60 (1) : 69-73
- Kuwabara K., Suzuki N., Wakabayashi F., Ashikaga K., Inoue T. and Kobara K. 1989 Breeding the Japanese giant salamander at Asa Zoological Park. *Int. Zoo Yb.* 28:22-31
- マニング A. (堀田凱樹・千葉豊子訳) 1975 動物行動学入門 312pp. 培風館 東京
- 松井正文 1996 両生類の進化. 332pp. 東京大学出版 東京
- 南方延宣 1996 オオサンショウウオ その後の松歳川 すづくり 25 (1) : 4-6
- 森永太一 1997 小見谷川に生息するオオサンショウウオの繁殖行動について 7pp. 麻布大学獣医学部動物応用化学科卒業論文
- Nickerson M. N. and Tohulka M. D. 1986 The Nests and Nest Site Selection by Ozark Hellbenders, *Cryptobranchus alleganiensis bishopi* Grobman. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 89 (1-2): 66-69
- Nickerson M. A., Krysko K. L. and Owen R. D. 2003 Habitat Differences Affecting Age Class Distribution of the Hellbender Salamander *Cryptobranchus alleganiensis*. *Southeastern Naturalist* 2(4): 619-629
- 日本動物園水族館協会 1978 稀少動物の保護増殖に関する調査研究報告書 オオサンショウウオに関する調査資料 338pp. 日本動物園水族館協会
- Peterson C.L. 1988 Breeding Activities of the Hellbender in Missouri. *Herp. Review* 19(2):28-29
- Sasaki C. 1887 Some Notes on the Giant Salamander of Japan (*Cryptobatrachus japonicus* Van der Hoeven) *J. Sci. Imperial University Japan.* Tokyo

- 佐藤井岐雄 1943 ハンザキ (オオサンショウウオ) 日本産有尾類総説 320-367pp. 日本出版社
東京
- 田子勝弥 1931 大山椒魚 いもりと山椒魚 37-67. 芸草堂 東京
- 玉井済夫 1978 オオサンショウウオの産卵の観察 稀少動物の保護増殖に関する調査研究報告書
338pp. 日本動物園水族館協会
- 栃本武良 1995 兵庫県市川水系におけるオオサンショウウオの生態 繁殖生態について (2) 闘争
動水誌 36 (2) : 51-57
- 栃本武良 2005 オオサンショウウオの生態 これからの両棲類学, 松井正文編 28-39 裳華房 東
京
- 上田弘隆 1988 オオサンショウウオの繁殖生態 大阪市立大学理学部生物学科卒論 大阪市立大学.
- 若林文典 1986a オオサンショウウオ 野外生息地での人工河川における産卵 すづくり 15 (1) :
4-6
- 若林文典 1986b 河川改修後の人工巣穴におけるオオサンショウウオの産卵 安佐動物公園飼育記録
集 15 : 20-25
- Webnitz P. A., Bowie J. H., Tyler M. J., Wallace J. C. and Smith B. P. 1999 Aquatic sex pheromone
from a male tree frog. Nature 401: 444-445

2008年12月26日受付; 2009年2月2日受理

図 版 1

- A: 調査地の景観. 中央の川が松歳川. 広島県北広島町 (旧豊平町) 志路原・上石.
- B: 人工巣穴の改造: 巣室上部を開口し, 巣穴の上を小屋で覆う.
- C: 巣穴の前での産卵行動の観察. 地域住民の支援を受けて. 松歳川中人工巣穴前 2005年8月30日
- D: オオサンショウウオの産卵行動. 産卵巣穴に入ろうとする雄と遡上してきた雌.
松歳川中人工巣穴前 2005年8月31日 15:49



A



B



C



↓ 人工巣穴入口

↑ 遡上してきた雌

↑ 入巣を試みる雄

D

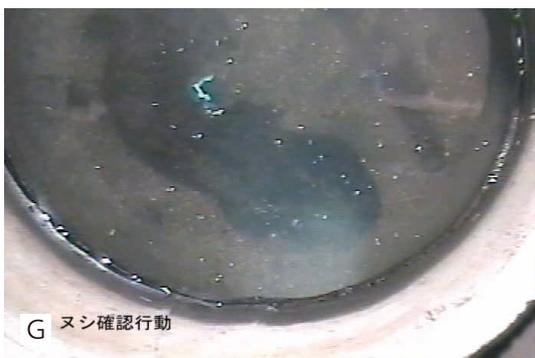
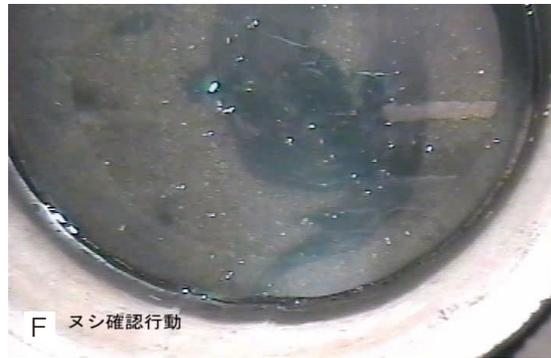
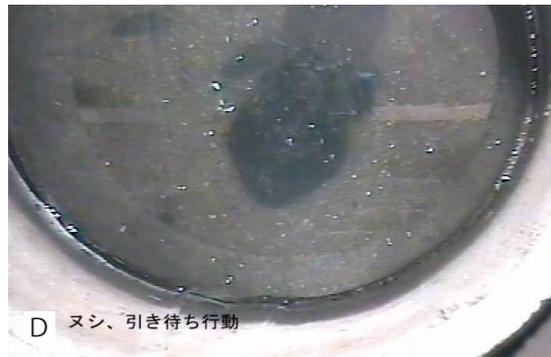
動画映像資料2 オオサンショウウオの産卵行動 巣室内の記録

産卵行動1 ヌシ♂による侵入雄の攻撃排除と産卵雌の受入れ行動

松歳川中人工巣穴 2005年8月31日15:45～16:05

- A: ヌシが定位中
- B: イチモンジ♂が導管内に入ってくる
- C: ヌシ, 導管内に突進してイチモンジ♂を攻撃. イチモンジ♂, 飛び出る
- D: ツタ♀が導管内に入ってくる. ヌシ, 巣室に体を引き, 雌を待つ(引き待ち行動)
- E: ツタ♀, 巣室に入ってくる
- F: ヌシは, 雌に駆け寄り, 雌の総排出孔のあたりに吻をつける(確認行動)
- G: 数秒間, ヌシの行動が止まる
- H: ヌシは, 雌を押し回す(押し回し行動)

図 版 2



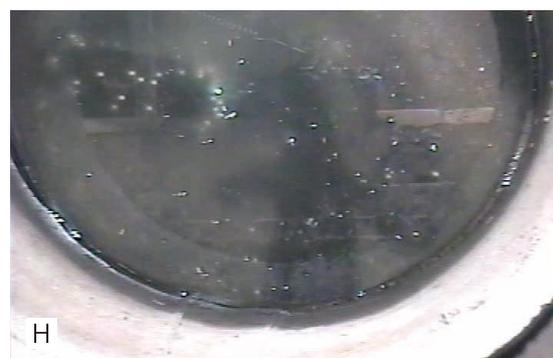
動画映像資料2 オオサンショウウオの産卵行動 巣室内の記録

産卵行動1 産卵雌の入室中における雄の侵入の容認と群状の産卵・放精行動

松歳川中人工巣穴 2005年8月31日15:45～16:05

- A: ヌシの目の前を通過して、侵入雄・イチモンジが入室してくる
- B: ヌシはイチモンジを追うが、攻撃はしない
- C: 少量の卵が放出され、産卵が始まる
- D: ヌシ、雌、侵入雄の3頭が一体になって回り、雄の潜り込みにより雌の体が浮かされる
- E: 100卵ほどの卵塊が放出される
- F: 精子が放出される
- G: 動きが沈静化して一度目の産卵が終わる
- H: ヌシが定位して、他の個体も寄り添って休息する。ヌシの攻撃は見られない

図 版 3



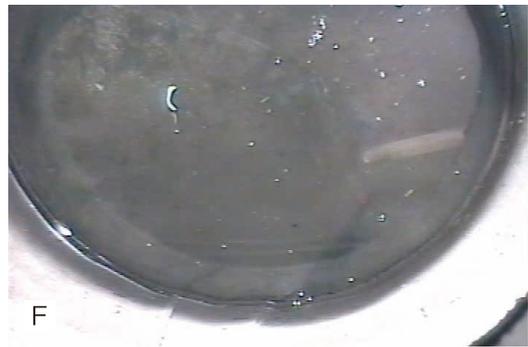
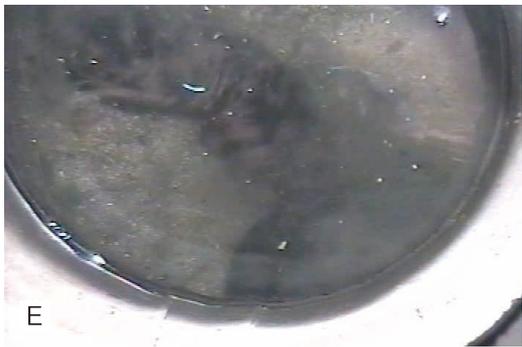
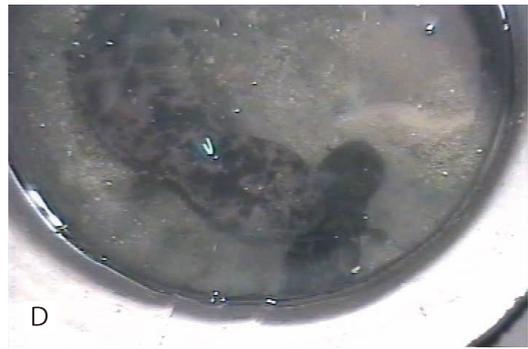
動画映像資料 3 非産卵雌の入巣行動

非産卵行動 1

2005 年 8 月 28 日 11:31 ~ 11:33

- A: すぐに産卵する状態にない非産卵雌が入室してきたが、巣室の奥にいるメスは気づかない
- B: 40 秒後に気づき、メスが雌を見据える
- C: メスは雌に駆け寄り、吻をつけて確認行動をとる
- D: 直後に、雌の首筋にメスが咬みつく
- E: 咬みついたまま雌を振り回す
- F: 雌が退巢する

图 版 4



動画映像資料 4 オオサンショウウオの産卵行動の行動要素 3

産卵行動 1 産卵雌の受入れ行動 1

2005 年 8 月 31 日 15 : 49 ~ 15 : 50

A : ヌシが定位中

B : 導管内に産卵状態にある雌（産卵雌）が入ってくる。ヌシは巢室に身を引き構えて待つ（引き待ち行動）

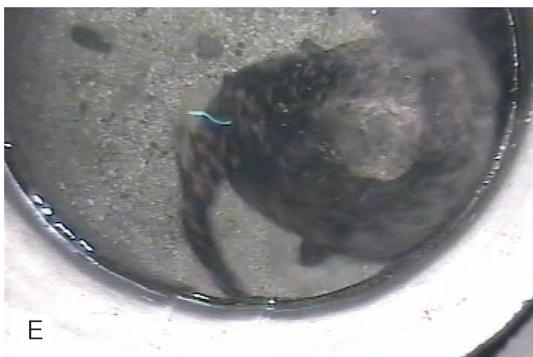
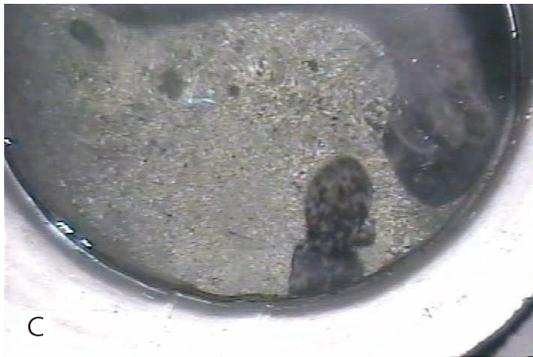
C : 雌が入室してくる

D : ヌシが雌に駆け寄り、雌の総排出孔付近に吻をつける（確認行動）

E : ヌシは雌の腹下に潜り込み、押し回す（押し回し行動）

F : 1 分くらいで沈静化し、受入れ行動が終了する

图 版 5



動画映像資料 4 オオサンショウウオの産卵行動の行動要素 10

産卵行動 4 追出し行動 2

2005年9月2日 15:20～15:23

- A: 第4卵塊の産卵後, 産卵雌の出巢から41分が経過. 巢室内には, ヌシ, イチモンジ♂, ムモン♂, ミツモン♂, コモル♂の5頭が休息している. 卵塊の中央にイチモンジ♂が見える
- B: 突然, ヌシがイチモンジ♂に咬みつき攻撃を加えた
- C: 巢室内は大混乱となる
- D: 混乱は2分間続き, イチモンジ♂, ムモン♂, ミツモン♂が飛び出した
- E: 巢内は沈静化し, ヌシとコモル♂が残留した

動画映像資料 4 オオサンショウウオの産卵行動の行動要素 11

産卵行動 2 と産卵行動 3 との間の定常期 卵塊の掻混ぜ行動

2005年9月1日 10:35～10:37

- F: ヌシが, 第1卵塊と第2卵塊の合一した卵塊に頭を突っ込み遊動させている
- G: 卵塊に頭を入れて掻き回す. 卵索はヌシの体に絡まっても容易に抜ける

图 版 6

