

## イモリにおける性行動の地域的差異

沢 田 昭 三

広島大学理学部動物学教室

昭和 36 年 5 月 1 日受領

著者らは、さきに、篠山、広島、鹿児島産のイモリ *Triturus pyrrhogaster* および奄美大島産のシリケンイモリ *T. ensicauda* の間に存在する性的隔離について調べ、篠山産のイモリは他のいずれのものとも性行動が異なり、また、それらとの間に極めて強い隔離があることを明らかにした (Kawamura and Sawada, '59)。その後、東日本各地のイモリを加え、わが国各地のイモリの性行動について比較したところ、それらの間はかなり著しい地域的差異が認められた。本稿においては、このような差異の概要について報告する。

本文に入るに先立ち、常に御懇篤な御指導を賜わり、また本稿の御校閲の労を戴いた川村智治郎教授に深く感謝する。また、材料の採集に御協力下さった石窪 繁 (鹿児島大・教育・生)、宮田澄男 (兵庫農大・動)、井原周済 (横浜・緑ヶ丘高)、本間義治 (新潟大・理・生) および鳥海 衷 (東北大・浅虫臨海実験所) の各氏に御礼申し上げる。

### 材 料 と 方 法

材料は鹿児島市、広島市、兵庫県篠山、愛知県渥美半島、神奈川県三浦半島 (以後、関東と呼ぶ)、新潟県関川および青森県浅虫の 7 地区から採集し、雄は婚姻色が顕著で総排出孔の大きくふくらんだものを、雌は産卵前の成熟したものをを用いた。性行動の観察には、日陰においたコンクリート水槽 (90×60×22 cm) を用い、1 個の水槽に、雌雄 5 匹ずつを入れて行った。1 回の観察は、30 分間連続して行い、これを繰返した。観察は 1958—1960 年の繁殖期に行い、期間中の水温は 12.2—24.5°C であった。イモリの性行動は、水中のみで行われ、水温の変動は性行動に全く影響を与えなかった。イモリは、同じ繁殖期間中に 1 匹の雄が何回も求愛また精子塊の放出を行い、また、1 匹の雌がたびたび雄の求愛に応じて精子塊を受入れることができるので、性的隔離の研究動物としては好適である。

### 観 察 結 果

#### 1. イモリの性行動の基本型

著者ら ('59) がさきに報告した西日本各地のイモリは、篠山をのぞいて、すべて類似の性行動を示したが、あらたに観察した地方のうち、新潟および青森産のイモリの性行動も、それらとほとんど同様であった。イモリの性行動は一連の複雑な行動であって、これを次のごとく区分することができる。

1) 識別 雄が他のイモリを認めると、それに近づき、鼻端を相手の体側面、主として総排出孔附近または頸部に接して雌雄を識別する。もしそれが雌であれば、雄は総排出孔を開きつつ雌の前方に移動する。開かれた総排出孔の内側には、数本の乳状突起がわずかにみられる。雌を識別する雄の行動には、地方による違いは全くみられない。

2) 求愛 雌であることを確認した雄は、雌の前方で横向きにとまり、雌の前進を阻むと同時に、求愛行動を始める。すなわち、雄は頸部の側面を雌の鼻端に接近させ、尾部を基部のあたりから雌の側に折り曲げ、それを左右に小さくしかも敏速に振動させる。この振動は断続的に行われ、振動中は極端に頸部を雌に近づけ、休止している時はいくらか離す。普通、求愛は雌が反応サインを示すまで繰返される。

雄の求愛行動に差異が認められたのは篠山および渥美産のイモリで、その他の地方の雄はいずれも上述の求愛行動と類似していた。

3) 反応 反応の意志をもつ雌は、雄の求愛を受けながら除々に総排出孔をのぼし、それが細い管状の突起に達する頃、雄に反応サインを送る。反応サインは雌がその鼻端ですぐ前方にある雄の頸部の側面を軽く押すことによって示される。多くの場合、1回の反応サインで雄はそれを感知するが、時として2、3回繰返されてやっと確認することがある。

関東をのぞく他のすべての地方の雌はほとんどこの方法によって反応サインを示す。

4) 従行 雌の反応を感知した雄は直ちに求愛を中止して雌から離れ、尾部を蛇行状にくねらせながら前進を始める。同時に雌はそのすぐ後方に従う。従行中の雌の鼻端は常に雄の尾部側面に接しており、この接触によってのみ雄は雌の従行を知ることができる。もし、雌がその接触をしばらく中断すると、雄は再びその雌に対して求愛を始める。

従行中、特異な行動を示す雌が関東産のイモリに多くみられたが、他の地方のイモリでは全く地域的な差異は認められなかった。

5) 精子塊の放出 雌を伴って前進していた雄は、しばらく進んで停止し、尾部を引続きくねらせながらやや上にあげ、総排出孔から1個の精子塊を水中に放出する。放出直後の精子塊は極めて粘着性の高い乳白色の小さな線虫状のものであるが、しばらく放置されると膨潤し粘着力も失われる。

精子塊の放出はいずれの地方のイモリもすべて同様の方法で行われが、精子塊は地方によって大小があり、これは雄の体長の差とほぼ平行関係にある。

6) 精子塊の受入れ 精子塊放出後、雄は再び前進を始め、雌も前回と同様の方法でこれに従う。雌は精子塊の真上を通り、総排出孔がちようど精子塊の上に来た時、精子塊は総排出孔に付着し、やがてその内腔に吸い入れられる。1回の従行で通常、2—3個の精子塊が放出されるが、これらのすべてが雌の総排出孔に付着することはまれであった。すなわち、多くの場合、そこに付着するのは1—2個にとどまり、他の精子塊は雌の腹部下面、後肢あるいは尾部に付着したり、または雌の体に付着しないで水中に放置された。なお、観察したすべての地方のイモリでは、精子塊の授受の方法に差異は認められなかった。

雌雄の性行動が完了し、精子塊を受取った雌は、しばらくして産卵に適した水辺の植物を選び、それに受精卵を1個ずつみつめる。

## 2. 篠山および渥美産イモリの性行動

篠山産イモリの性行動の詳細については、さきに著者ら(59)が報告したが、同様の観察結果は、Tsutsui(31)によって発表されている。この地方のイモリの行動が特に他の地方と異なる点は、雄の求愛行動である。すなわち、雄は雌を識別すると、その側面から接近し、後肢の一方をかならず雌の背中にのせ、同じ側の前肢を雌の頭部の下側におく。雄は、このような姿勢をとると同時に、他の地方の雄と同様、尾部を雌の側に折り曲げてこれをはげしく振動させる。この求愛方法では、雌が雄から逃亡することが容易でないで、時には移動しながら求愛を続けることがある。したがって、篠山雄の求愛時間は他の地方の雄に比べて一般に長い。

つぎに、渥美産の雄は多くの場合、篠山のそれと同様の求愛行動を示した(Fig. 1a.)。ただ、いくらか異なる点は、篠山雄が例外なく上述の方法で求愛するのに対して、渥美雄は、他の地方の雄と同様の求愛行動を示すことがあった(Fig. 1b)。これら2種類の行動は同一の雄によって行われるが、求愛方法をかえる原因は見当らなかつた。なお、篠山および渥美産のイモリでは、雄の求愛行動以外の性行動はいずれも他地方のものと類似していた。

性行動の特徴とは直接の関係はないが、渥美産イモリは、光の明暗に対して極めて鋭敏な反応を示すことが観察された。渥美地方のイモリの性行動は明るい場所では全く見られず、もっぱら暗所でのみ行われる。そのため、性行動の観察は極めて困難で、暗夜に2燭光の電燈1個を水面より約50cmの高さまで近づけて観察した。写真撮影のため、性行動中の雌雄に100Wの電燈を当てると、しばらくは続けているが、やがて行動を中止し、物かげにかくれる。また、性行動だけでなく、日常の飼育にも、昼間はほとんど物かげ

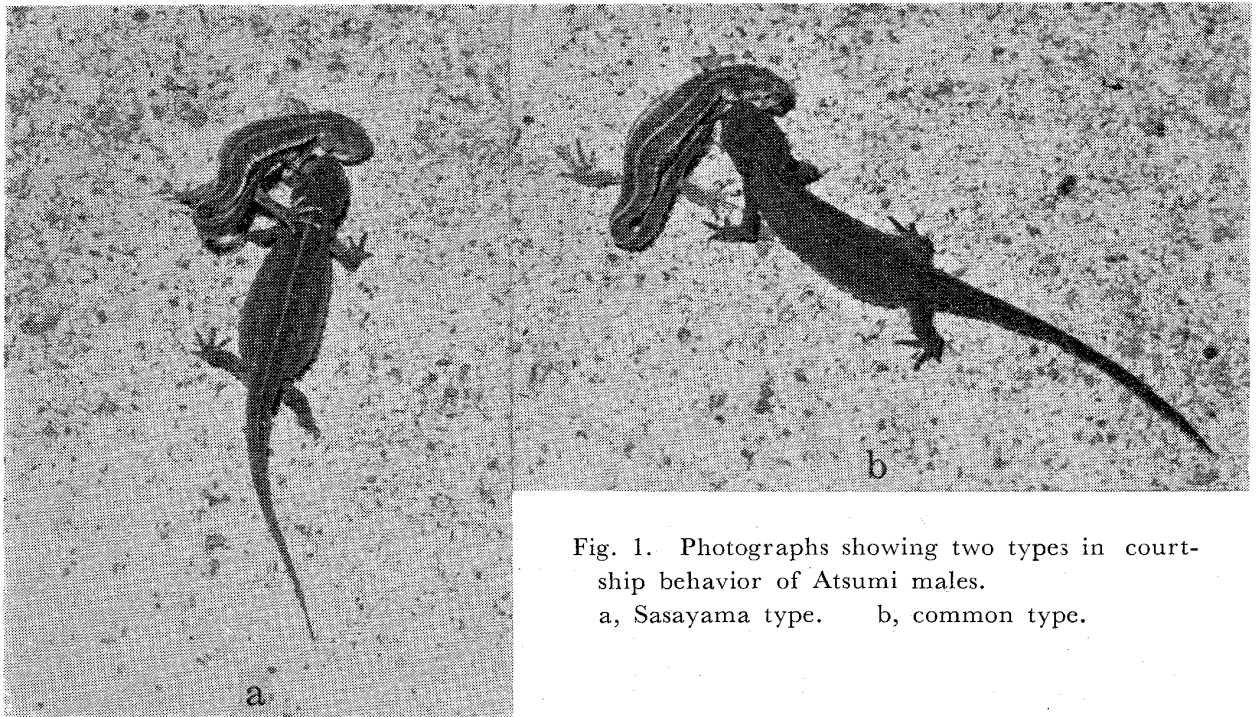


Fig. 1. Photographs showing two types in courtship behavior of Atsumi males.  
a, Sasayama type. b, common type.

にかくれていて、夜になると活動を始めた。このように、渥美産のイモリは自然光に限らず、天然光に対しても明らかに反応を示した。

### 3. 関東産イモリの性行動

関東産のイモリは一連の性行動の中で、雌の反応とそれに続く従行の方法が他の地方のイモリと異なっている。関東の雌は雄の求愛に対し2種類の反応サインを示し、一つは他地方の雌と同様に、鼻端で雄の頸部側面を軽く押すことにより、他の一つは関東特有のもので、雌が雄の頸部側面を軽くかむような恰好をしてサインを与える。これら2種類のサインが関東の雄に対して示される割合は、37回中、前者が10回(27%)、後者が27回(73%)で、軽くかむ形のサインの方が明らかに多かった。一方、関東の雄はこれら2種類の反応サインのほとんどすべてを感知し、かむ形のサインが雄に認知され得なかった例が3回あったにすぎなかった。つぎに、関東の雌は、従行中にも二通りのサインを雄におくることが観察された。関東以外のイモリでは、従行に入った雌は常にその鼻端を雄の尾部側面にふれ、この接触が雄に対する従行サインとなっているが、関東の雌は、このようなサインを関東雄に対して示すことは極めてまれで、多くは、雌がたびたび雄の尾部側面を軽くかむような形でサインを与えた。後者と類似の行動は、他の地方の雌でも時おりみられたが、それは明らかに従行サインとして示されたものではない。関東の雌におけるこのような従行サインの違いは、関東地方のイモリの雌雄間では、精子塊の受入れ率にほとんど関係がなかった(Table 1)。

以上のように、関東の雌は反応と従行についてそれぞれ2種類のサインを用いるが、これらはいずれも個体間の違いでなく、同一個体で2種類のサインがみられるのが普通であった。その使い分けの原因については、判明しなかった。多くは関東特有の、かむ形のサインで反応と従行を行うが、反応サインと従行サインとの間には一定の関係がなく、たとえ反応が押すサインでも、従行ではかむ形のサインを用いることが多くみられた。

### 4. 交雑における関東産雌の性行動

関東の雌が、7地方の雄に対して演じた反応および従行の様子は第1表に示した。交雑実験に使用した各地の雄には、雌に対する選択性が全くみられず、いずれの雄も無差別的に関東の雌に求愛した。これに対し

Table 1. Mating behavior of females of Kantô newts mated with males from seven localities

Partner (♂♂)	No. of females	Females which responded to males		Kind of consent signs given by females after courtship of males				Kind of signs by females when they accompany males				
				Biting action		Pushing		Biting action		Touching		?
		No.	Fre- quency	Fre- quency	I	Fre- quency	I	Fre- quency	II	Fre- quency	II	
Kantô %	55	21	37	27 73.0	24 88.9	10 27.0	10 100.0	28 90.3	14 50.0	3 9.7	2 66.7	3
Aomori %	31	7	9	7 77.8	1 14.3	2 22.2	2 100.0	1 50.0	0 0.0	1 50.0	0 0.0	1
Niigata %	50	9	17	14 82.4	0 0.0	3 17.6	0 0.0	0	0	0	0	0
Atsumi %	20	2	6	5 83.3	0 0.0	1 16.7	1 100.0	1 100.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0
Sasayama %	50	9	20	15 75.0	2 13.3	5 25.5	3 60.0	3 60.0	0 0.0	2 40.0	1 50.0	0
Hiroshima %	50	17	30	21 70.0	3 14.3	9 30.0	9 100.0	8 66.7	2 25.0	4 33.3	4 100.0	0
Kagoshima %	60	13	33	23 69.7	6 26.1	10 30.3	10 100.0	11 73.3	3 27.3	4 26.7	1 25.0	1

I. Frequency and percentage of recognition by males after the consent signs of females.

II. Frequency and percentage of reception of sperm masses by females after accompanying males.

て関東の雌は、各地の雄に対してかなりの程度の反応を示した。また、第1表に示すように、雌の2種類の反応サインは、同地方の雄に示したものとほとんど同じ割合で、各地の雄に反応した。しかし、これら2種類の反応サインのうち、関東特有のかむ形のサインが他の地方の雄に確認されることは極めて少なく、ここに明らかな性行動の不調和が認められた。すなわち、このような場合には、雌が次の従行に移ることは不可能で、雄の求愛は不成功に終る。雌の反応サインを確認し得なかった雄は求愛を中止して雌から離れるか、または引き続き求愛して強くかみつかれ、あわて、逃亡することがしばしば見られた。他方、関東の雌が、他の地方の雌と同様に、押すサインによって反応した時は、新潟の雄を除き、各地方の雄はいずれも容易にそのサインを受け、次の行動に移った。しかし、上に述べたように、関東の雌の反応は、かむ形のサインによる場合が多く、他方、そのサインが各地方の雄に受け入れられることが極めて少ないので、雌が従行に入る機会は著しく限定される。

従行に入った関東の雌は、各地方の雄に対しても2種類のサインを示した。その割合は、接するサインよりもかむ形のサインの回数が多くみられ、その関係は、関東の雄に示した割合と類似していた。しかし、これら2種類の従行サインは、雌の精子塊受入率と深い関係があつて、かむ形のサインによって行われた従行では受入れ率がかかなり低かった。接するサインで従行する時でも、受入れ率は決して良くないが、かむ形のサインによる従行に比べると高く、特に広島雄に従行する時には100%の受入れ率を示した。かむ形のサインによって従行する雌が精子塊の受入れに失敗する原因のおもなものは、従行に入って間のない雌が、

先行している雄の尾部に強くかみつぎ、そのため、雄の前進が中断され、雌が口を離すとたんに逃亡することによる。これに反して、関東の雌雄では同様の例が見られないこともないが、その回数は極めて少なく、多くの雄は、たくみに雌の従行サインを感知しながら前進を続ける。このようにして、関東産の雌は、従行においても各地の雄との間に明らかな不適合が認められ、精子塊の受入れをますます困難にしている。

### 考 察

わが国のイモリ *Triturus pyrrhogaster* には形態・色彩・斑紋などによりかなり大きい地方変異がみられ、それによっていくつかの地方種族に分けられている。これらの地方種族間には、現在までのところ、交雑実験による雑種障害は認められていないが(渡辺 '50, 川村 '56), 著者ら (Kawamura and Sawada, '59) は、西日本各地のイモリの中に、種々の程度の性的隔離機構が確立されていることを確かめた。イモリの性的隔離は、主として雌が他地方の雄の求愛に反応しないことによるが、それ以外に、雌雄間の性行動の不調和が関与していることもしばしば観察された。二つの地方のイモリの性行動がたとえ類似していても、両者の性行動の間にわずかなく違いが生じたために、精子塊の授受に失敗する例は少なくない。したがって、性行動を異にする地方のイモリ間では、さらに不調和の度合は高くなり、性的隔離は一層強められる結果となる。これの好例は関東産の雌であって、各地の雄にかなりの反応を示しながらも、雌の反応サインに対する雄の不確認、それに続く従行サインの不徹底などが原因で、けっきょく、精子塊の授受に成功したものは極めてまれとなっている。

関東雌にみられる従行サインの特異性は、この地方の雄の尾部の形と深い関係があると思われる。すなわち、関東地方一帯に分布しているイモリの雄の尾部は、他の地方の雄と比較して短かく、上下の高さは極めて大で、しかも先端部は丸味を帯びているので、従行する雌から尾の一部にかむ形のサインを受けるとき、あやまってかみつかる危険が比較的少ない。

篠山地方の雄の求愛行動が、他の地方の雄と異なっていることは、さきに報告したが (Kawamura and Sawada, '59), 渥美産の雄は篠山雄と類似の求愛行動をする。両者に共通な特色の一つとして、求愛方法の関係から、一般に求愛時間が長いことがあげられる。雄の求愛が長く続くと、雌の反応する機会が増すように思われるが、篠山の雄と他の地方の雌との交雑では、反応した雌は極めてまれであった。このように、たとえ長時間の求愛によっても雌の反応を導き得ないことは、明らかに隔離の度合が高いことを示している。

性行動が環境要因によって支配される例として、渥美産イモリの性行動が光の明暗に影響されることがあげられる。一般に、繁殖の最盛期には、渥美以外のどの地方でも、イモリの性行動は昼間に多くみられる。これに反して、渥美産のイモリでは、性行動は昼間は全くみられず、常に夜間に限られていた。明暗の違いが性的隔離に与える影響については、*Drosophila* で報告されているが (Patterson and Stone, '52), 渥美産のイモリにおいても同様な現象が存在することは十分に推測される。

### 摘 要

1. イモリの地方種族間の性的隔離機構を調べる目的で、わが国の7地方から採集した材料について、性行動を比較観察した。
2. 鹿兒島、広島、新潟および青森産のイモリはいずれも類似の性行動を示すが、篠山および渥美産の雄の求愛行動は、他の地方のものと異なっている。また渥美産のイモリの性行動は、他の地方のものと異なり、暗所でのみ行ふ。
3. 関東産の雌は、雄の求愛に対する反応と従行において、多くの場合、特有のサインを示し、このサインは、他の地方の雌によって受入れられることは極めてまれである。

4. 上の観察から、イモリにおける性行動の地域的差異は、性的隔離に大きな役割を演じているものと考えられる。

### 文 献

- 川村智治郎 '56 集団遺伝学 (培風館), 143. **Kawamura, T. and S. Sawada** '59 Jour. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 1, **18**, 17. **Patterson, J. T. and W. S. Stone** '52 Evolution in the genus *Drosophila*. Macmillan Co. **TsuTsui, Y.** '39 Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ., Ser. B, **7**, 159. **渡辺強三** '50 静岡大教育学部報告, **1**, 100.

### Résumé

## On Local Variation of the Mating Behavior in the Japanese Newt, *Triturus pyrrhogaster* BOIE

Shôzô SAWADA

Zoological Laboratory, Faculty of Science, Hiroshima University

1. The mating behavior of newts collected from 7 localities of Japan was observed in detail with the purpose of studying the mechanisms of the sexual isolation among them.
2. Kagoshima, Hiroshima, Niigata and Aomori newts are very similar to one another in the mating behavior. Males of Sasayama and Atsumi newts somewhat differ from those of other localities in the courtship behavior. The mating behavior of Atsumi newts is always performed in the dark.
3. Females of Kantô newts answer the courtship of males with either of the two kinds of consent signs, that is, biting or pushing action against the lateral side of the neck of a male. The biting sign is very frequently used by females of Kantô newts, while it is scarcely found among females from other localities. This kind of sign given by females of Kantô newts is hardly recognized by any males other than those of Kantô.
4. Females of Kantô newts give a sign by biting action or touch against the lateral sides of the tails of males when they accompany the males. However, the biting sign given by the females is also hardly recognized by any male newts other than those of Kantô. Accordingly, acceptance of sperm masses by females scarcely occur when females of Kantô newts are in company with males of newts from other localities.
5. From these observations, difference in mating behavior seems to be an important cause of the sexual isolation found between different local races of the Japanese newts.