関西自然保護機構会誌 *26*（*1*）：*3*－*10*, *2004*

# 奈良県吉野川水系音無川でのナガレヒキガエルの産卵環境

梅花女子大学人間科学科　辻　　広　志

Spawning habitats of the stream-breeding toad *Bufo torrenticola* at the Otonashi River, a branch of the Yoshino River, in Nara prefecture. Hiroshi Tsuji（*Department of Human Science, Baika Women's College, Ibaraki, Osaka 567-8578, Japan*）

## はじめに

河川の流水環境は魚類や昆虫類をはじめとして，多くの分類群の生物によって利用されている。例えば，カエル類は29種類もの多様な繁殖様式を進化させているが，‘流水中での産卵と幼生の摂餌・発育’という方法は，‘止水中での産卵と幼生の摂餌・発育’に次いで一般的で，世界中の21科のカエル類のうち9科（42.9％）で採用されている（Duellman & Trueb, 1986）。日本には河川で繁殖を行うカエル類は10種類近く生息し，近畿地方にはそのうち3種類が分布している（前田・松井, 1999）。ナガレヒキガエル *Bufo torrenticola* もその一つで，このヒキガエルは山地渓流の流水中で繁殖活動を行い，幼生は流水中で発育し，変態上陸後，渓流の岸辺やその付近の森林で生活する（松井, 1988；前田・松井, 1999）。ヒキガエル類（*Bufo* 属）は汎世界的に分布し，現在200種以上が記載されているが，ほとんどの種は水溜まりや池の岸辺などの浅い止水環境で繁殖を行い，ナガレヒキガエルのように，流水環境で繁殖を行う種は稀である（Duellman & Trueb, 1986）。本種は発見されてまだ日が浅いためその生態はよくわかっておらず，最近になってようやく繁殖生態の一部が明らかになってきた（Tsuji & Kawamichi, 1996a, 1996b, 1998a, 1998b；南部ほか, 1998, 2002, 2003）。

ナガレヒキガエルは日本固有種で，近畿地方から中部地方西部にかけての山地だけに分布する（松井, 1988）。この地域の広い範囲にわたって生息が確認されているが，産卵場所が確認されている河川は少なく，産卵場所の環境が詳しく記載されている河川は，奈良県上北山村大台ヶ原のシオカラ谷（松井, 1976a），三重県美杉村の平倉川（Tsuji & Kawamichi, 1996a），富山県八尾町の野積川（南部ほか, 2002, 2003）等，ごく限られている。瀬と淵が連続する山地渓流は複雑な物理的環境要素から形成されており，多様な微環境が存在する（水野・御勢, 1993）。ナガレヒキガエルがどのような微環境を産卵場所として利用しているかを知ることは，本種の繁殖生態の解明だけでなく将来の保全において重要な意味を持つ。本論文では，奈良県吉野川水系の音無川での本種の産卵環境について記載し，他河川の産卵環境との比較を行う。

本研究は関西自然保護機構の研究助成を受けて行われた。記して謝意を表す。

## 材料と方法

調査を行った音無川は奈良県川上村の北東側に位置する。音無川は全長4 kmほどの比較的短い

河川で，下流部は河川改修されているが，「蜻蛉の滝」より上流部は淵と瀬が連続するAa型の山地渓流（水野・御勢, 1993）である。上流部の瀬の川幅は1～3mで，川の両岸はスギ植林と低灌木に覆われている（図1）。調査日における上流部の日中の水温は11℃前後であった。

1996年の4月30日に音無川の全域を踏査し，ナガレヒキガエルの卵塊の発見に努めた。水深の深い淵では，透明のプラスチックケースを箱メガネとして使用し，水面から卵塊を探索した。

各産卵場所において，「産卵場所のタイプ」，「推定卵塊数」，「胚の発生段階」，「卵塊の水深」，「卵塊の付着物」，「堆積物」，「底質」等を記録した。産卵場所のタイプは，‘淵’（深い水深をもつ広く淀んだ水域），‘瀬’（水深が浅く流れの速い水域），‘水溜まり’（本流から離れた止水域）の3タイプに分類した。ヒキガエル類は長い紐状の透明なゼリー層の中に多数の卵を包み込んだ状態で産卵するため，正確な卵塊数（産卵した雌の数）を数えるのは困難である。そのため，卵塊の体積及び胚の発生段階の違いから各産卵場所の卵塊数を推定した（詳細な方法については，Tsuji and Kawamichi, 1996aを参照）。胚の発生段階は岩澤（1987）が作成した新潟産アズマヒキガエルの発生段階表に従った。卵塊の水深は，最も浅い部分と最も深い部分を測定した。卵塊の付着物は，卵紐が主に何に巻き付いているかを記録した。堆積物は，落葉や枯枝の量を，‘ほとんどなし’，‘少し’，‘多い’，‘かなり多い’の4段階で評価した。底質は，水野・御勢（1993）の基準に従って，‘泥’，‘砂’（直径2mm以下），‘小礫’（2～4mm），‘中礫’（4～64mm），‘大礫’（64～256mm），‘巨礫’（256mm以上）に分類した。

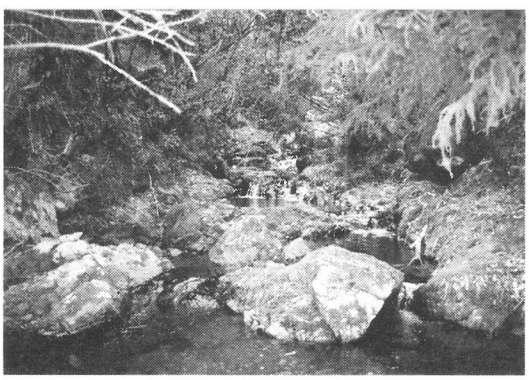


図1．音無川上流部の景観.

ナガレヒキガエルに近縁の止水繁殖性のニホンヒキガエルや，その亜種アズマヒキガエルも渓流沿いの水域で繁殖を行うことがある（松井, 1976b；南部ほか, 1998, 2002；辻, 未発表）。卵の段階では両種を識別することはできないが，十分に発育した幼生では口器の形状などで両種を区別することは容易である（Matsui, 1975；Iwasawa & Saito, 1989）。そこで，いくつかの産卵場所から10卵程度採集して持ち帰り，室温で後肢が発達するまで飼育して，ナガレヒキガエルの幼生であることを確認した。また，調査期間中にいくつかの淵からナガレヒキガエルの雄の成体は数個体確認しているが，ニホンヒキガエルやアズマヒキガエルは全く発見されなかったことから，本河川の卵塊はすべてナガレヒキガエルのものであると考えられた。

## 結　果

産卵場所が確認されたのは最上流部のみで，標高約550～600m，距離にして約200mの範囲に分布していた（この部分の瀬の川幅は約1～2m，瀬の水深は約10～20cm）。この範囲内で合計8カ所の産卵場所が確認された。表1に各産卵場所の環境特性を示す。

産卵場所のタイプは瀬が5カ所，淵が3カ所

**表1．** 奈良県川上村の吉野川水系音無川でのナガレヒキガエルの産卵場所の環境特性.

| 産卵場所 | タイプ | 推定卵塊数 | 胚の発生段階 | 卵塊の位置 | 卵塊の水深(cm) | 卵塊の付着物 | 堆積物 | 主な底質 | 備考 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A | 瀬 | 1 | 抱胚中～後期 | 岸辺の巨礫のそば | 9～13 | 大礫，中礫 | ほとんどなし | 中礫，大礫 | 卵紐の表面に泥が少し付着 |
| B | 瀬 | 1 | 抱胚中～後期 | 岸辺の巨礫のそば | 9～17 | 中礫，スギの枯枝 | スギの枯枝少し | 小礫，中礫 | 卵紐の表面に泥が少し付着 |
| C | 瀬 | 3～5 | 抱胚中～後期 | 岸辺の岩盤の窪み | 14～22，一部は50 | スギの枯枝，落葉 | 落葉，スギの枯枝多い | 小礫，中礫 | |
| D | 淵 | 1 | 抱胚中～後期 | 岸辺のえぐれた岩壁の下 | 25～32 | 中礫，枯枝 | 落葉，枯枝少し | 中礫 | この淵の水中で雄3個体目撃 |
| E-a | 淵 | 10～15 | 主に抱胚中～後期，8～16細胞期少し | 岸辺の巨礫の間とその周囲 | 25～40，一部は70 | 枯枝，落葉 | 落葉，枯枝かなり多い | 小礫，中礫 | この淵の水中で雄5個体目撃 |
| E-b | 淵 | 5～10 | 主に抱胚中～後期，8～16細胞期少し | 岸辺の岩壁のそば | 5～15，一部は30 | 倒木，枯枝，落葉 | 落葉，枯枝かなり多い | 小礫，中礫 | 岩壁は倒木によって崩れかけ |
| F | 瀬 | 3～5 | 8～16細胞期と抱胚中～後期が半々 | 岸辺の倒木群の下 | 8～14 | 倒木，枯枝，落葉 | 倒木，枯枝，落葉多い | 砂，小礫，中礫 | |
| G | 瀬 | 1 | 抱胚中～後期 | 岸辺の岩壁のそば | 25～30 | 枯枝，落葉 | 落葉，枯枝多い | 小礫，中礫 | 広い川幅で流れの緩やかな瀬 |

（このうち2カ所は同じ淵）で，水溜まりでは産卵されていなかった。卵塊の合計数は25～40卵塊と推定された。このうちの約半数の卵塊は1つの淵（産卵場所E；図2）に集中して産卵されていた。推定卵塊数が1卵塊のみの産卵場所は4カ所で，このうち3カ所は瀬タイプであった。すべての卵塊はふ化前で，胚の発生段階は8～16細胞期と抱胚中～後期の2種類のみであった。

瀬と淵のいずれのタイプにおいても，産卵場所は岸辺のよどみの水の流れが緩やかかほとんどない場所に限られており，川の中央部の流れの速い場所には産卵されていなかった。卵塊は巨礫や岩壁に接する状態で産卵されており，卵紐は倒木や枯枝，礫，落葉に巻き付いていた。ほとんどの卵塊は水深30 cmまでの浅い場所に産卵されており，最も卵塊数の多い産卵場所E-aでのみ水深55～70 cmの深みに数卵塊分が産卵されていた。

2卵塊以上産卵されていた産卵場所（C, E-a, E-b, F）では落葉や枯枝等の堆積物が多い傾向にあった。どの産卵場所においても，主な底質は小礫と中礫であった。

以下に，各産卵場所の環境特性について記す。

産卵場所A（図3）：瀬の岸辺のよどみ。巨礫

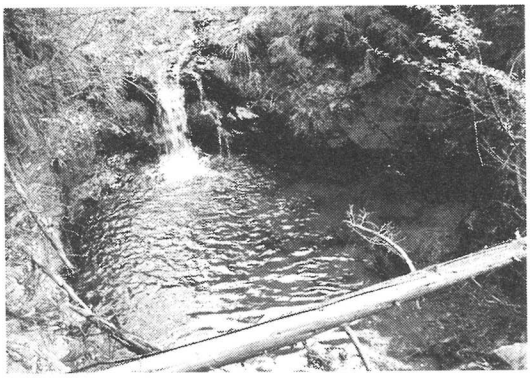


**図2．** 音無川で最も卵塊数の多かった産卵場所Eの淵. 下流側の両岸に産卵されていた.

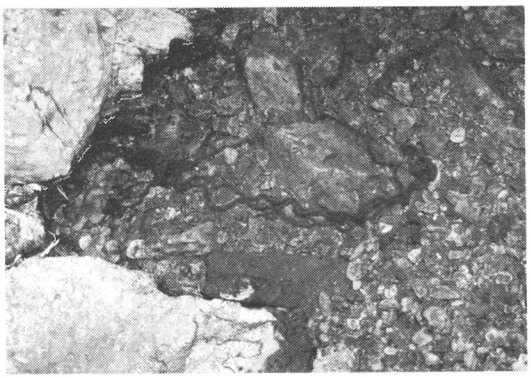


**図3．** 産卵場所A.

のそばに1卵塊が産卵されていた。卵紐は60×25 cmの範囲に広がり，大礫や中礫にゆるく巻き付いていた。卵塊の水深は9～13 cm。底質は主に中礫と大礫で泥が少し堆積している。胚の発生段階は抱胚中～後期。

産卵場所B（図4）：瀬の岸辺のよどみ。巨礫のそばに1卵塊が産卵されていた。卵紐は40×20 cmの範囲に広がり，中礫とスギの枯枝に巻き付いていた。底質は主に小礫と中礫で泥が少し堆積している。卵塊の水深は9～17 cm。胚の発生段階は抱胚中～後期。

産卵場所C（図5）：淵のすぐ下流の瀬の岸辺のよどみ。岩盤の窪みに3～5卵塊が産卵されていた。卵紐は50×40 cmの塊状になり，そこから3方向に卵紐が約1 mほど伸びていた。卵紐は落葉やスギの枯枝に巻き付いていた。卵塊の水深は14～22 cmで，卵紐の一部は水深50 cmまで伸びていた。底質は主に小礫と中礫。水面上には草本類の葉が覆っている。胚の発生段階は抱胚中～後期。

産卵場所D（図6）：この川では中規模の淵（縦2 m×幅1.8 m，最大水深72 cm）の岸辺のえぐれた岩壁下のよどみに1卵塊が産卵されていた。卵紐は70×40 cmの範囲に広がり，中礫や枯枝に巻き付いていた。卵塊の水深は25～32 cm。底質は主に中礫。胚の発生段階は抱胚中～後期。この淵の水中で雄3個体を目撃した。

産卵場所E-a（図7）：この川では大規模な淵（長さ約5 m×幅約4 m，最大水深90 cm）の右岸（上流から見て）の岸辺のよどみに10～15卵塊が産卵されていた。卵紐は巨礫と巨礫の間の落葉や枯枝が多量に堆積した空間に50×30 cmの塊状になり，さらにその巨礫の周囲の水底にも広がっていた。卵塊は1本の太い枯枝を中心に，スギの枯枝，落葉，細い枯枝に巻き付いていた。卵塊の一部は巨礫の下に隠れていた。底質は主に小

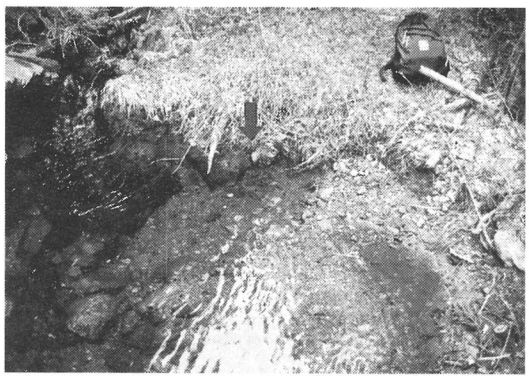


**図4．** 産卵場所B. 矢印の場所に産卵されている.

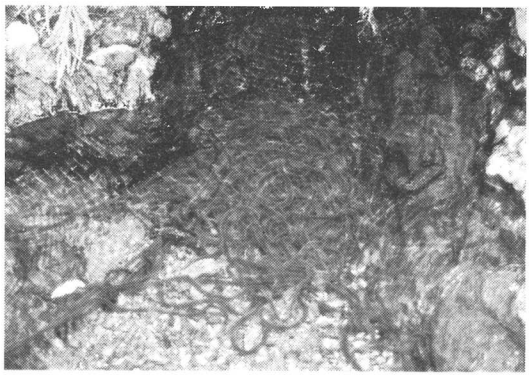


**図5．** 産卵場所C.



**図6．** 産卵場所D. 左岸のえぐれた岩壁下の水底に産卵されている.

礫と中礫。卵塊の水深は25～40 cmで，一部は水深55～70 cm。胚の発生段階は主に抱胚中～後期で，一部は8～16細胞期。この淵の水中で雄5個体を目撃した。

産卵場所E-b（図8）：上記の淵の左岸の岸辺のよどみに5～10卵塊が産卵されていた。卵紐は倒木によって崩れかけた岩壁下に50×40 cmの塊状になり，倒木，様々な太さの枯枝，落葉に巻き付いていた。底質は主に小礫と中礫。卵塊の水深は5～15 cmで，卵紐の一部は水深30 cmまで伸びていた。胚の発生段階は主に抱胚中～後期で，一部は8～16細胞期。

産卵場所F（図9）：瀬の岸辺の多数の倒木に覆われたよどみに3～5卵塊が産卵されていた。卵塊の広がりは40×40 cmで，倒木や枯枝，落葉に巻き付いていた。卵塊の水深は8～14 cm。底質は主に砂，小礫，中礫。胚の発生段階は8～16細胞期と抱胚中～後期。

産卵場所G（図10）：幅広く緩やかな流れの瀬の岸辺の岩盤のそばに1卵塊が産卵されていた。卵紐は60×30 cmの範囲に広がり，落葉や枯枝に巻き付いていた。卵塊の水深は25～30 cm。底質は主に小礫と中礫。胚の発生段階は抱胚中～

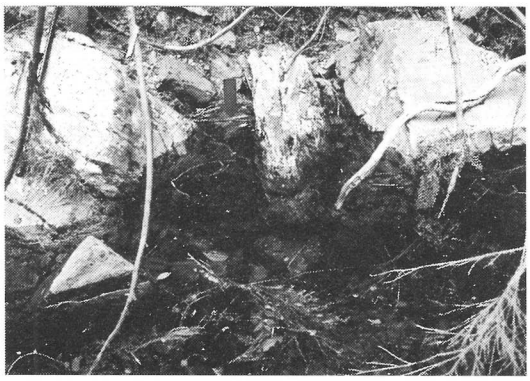


**図7．** 産卵場所E-a. 矢印の場所に産卵されている.



**図8．** 産卵場所E-b. 落葉が堆積している場所に産卵されている.



**図9．** 産卵場所F. 矢印の場所に産卵されている.



**図10.** 産卵場所G.

後期。

## 考　察

### 繁殖期

本調査地のナガレヒキガエルの胚の発生段階は，8～16細胞期と抱胚中～後期の2種類のみで，特に後者が圧倒的に多かった。ナガレヒキガエルの胚の発生は，野外の10℃前後の水温中では，受精後8～16細胞期までは1日，抱胚中～後期までは2日を要する（辻，未発表）ので，音無川でのこの年の産卵活動は4月28日に開始されたと推察される。本研究では1日しか調査を行わなかったので，繁殖活動期間については明らかにできなかった。

他の河川でのナガレヒキガエルの繁殖期は，三重県美杉村の平倉川（標高480～580 m）では4月初旬～中旬（Tsuji & Kawamichi, 1996b），奈良県大台ヶ原のシオカラ谷（標高約1400 m）では4月下旬～5月初旬（松井, 1976a），富山県八尾町の野積川（標高500 m程度）では4月下旬～5月下旬（南部ほか, 1998, 2002）であり，標高や緯度が高いほど遅くなる傾向がある。しかし，音無川の産卵場所の標高（約550～600 m）は平倉川より若干高い程度であるにも関わらず，繁殖期は約2～3週間ほど遅かった。繁殖期の決定には，標高や緯度以外にも，その地域の微気象や地形が影響しているのかもしれない。

### 産卵場所のタイプ

本河川における産卵場所のタイプは淵が3カ所で，瀬が5カ所と瀬の方がより多く利用されていたが，産卵された卵塊数で比較すると，半分以上の卵塊は淵に産卵されていた。平倉川の場合は，産卵場所として利用された数は淵，瀬，水溜まりともほぼ同数であったが，卵塊数では約80％は淵に産卵されていた（Tsuji & Kawamichi, 1996a）。音無川では水溜まりには全く産卵されていなかったが，これはこの河川が小規模の沢のため，岸辺の陸地に大きな水溜まりがほとんどなかったためであろう。

音無川全域の総卵塊数の約半分は1つの淵（産卵場所E）に産卵されていた。平倉川でも特定の淵が毎年‘大産卵場’となり，河川全域の総卵塊数（約170）の約3分の1を占めていた（Tsuji & Kawamichi, 1996a）。ナガレヒキガエルにおいて，特定の淵が繁殖場所として利用される理由としては，産卵場所として最適であるということ以外にも，繁殖個体がその場所に移動しやすい，幼生の餌資源（石に付着する藻類等）が豊富である，ということが考えられる。

### 産卵場所の微環境

音無川では淵や瀬にかかわらず，すべての産卵場所は岸辺のよどみで，倒木や枯枝，落葉などが多く堆積した環境であった。卵塊の多くは水深30 cmまでの浅い場所で，岩の隙間や堆積物に巻き付けられて産卵されていた。この傾向は平倉川（Tsuji & Kawamichi, 1996a）や野積川（南部ほか, 2003）でも同様であるが，大台ヶ原のシオカラ谷では淵の深い水底の巨大な岩の下や岩石の間に産卵されることが多い（水深10～200 cm, 平均70.5 cm；松井, 1976a）。これらの河川間で産卵場所の利用空間が異なる原因として，河川構造の違い（例えば，シオカラ谷の淵では浅い岸辺が少ない？）や産卵行動の違い（例えば，シオカラ谷では繁殖個体や卵塊を狙う地上性の捕食者を避けるために深い水底で産卵する習性がある？）などが考えられるが，現在のところ不明である。

### 流水環境への適応

止水環境と比較して流水環境での両生類の産卵

場所としての利点は，1）水が干上がる危険が少ない，2）水温が安定している，3）溶存酸素量が豊富である，4）捕食者が比較的少ない，といったことが考えられる。一方不利な点は，卵塊が水に流される危険性が高いことであろう。そのため渓流で繁殖を行うカエル類は，卵塊が流されない工夫をしている。例えば，渓流の平瀬で産卵を行うカジカガエルは石の裏に卵塊を付着させる（福山, 1993）。渓流の淵で産卵を行うナガレタゴガエルは，水中の岩の下面に卵塊を付着させる（草野, 1996）。ナガレヒキガエルでは水底の岩石や倒木，枯枝，落葉などに卵紐を巻き付けている（松井, 1976a ; Tsuji & Kawamichi, 1998a ; 南部ほか, 2003 ; 本研究）。しかしこの行動はナガレヒキガエルだけでなく，止水繁殖性のアズマヒキガエルでも見られる（辻, 未発表）。両種とも数千個もの大量の一腹卵を数回に分けて総排出腔から産み出し，卵紐の排出後のたびに倒木や枯枝，岩などの障害物の周りを歩き回ることによって卵紐がほどけて伸ばされ，結果的に卵紐はこれらの障害物に巻き付く（Tsuji & Kawamichi, 1998a）。この行動は，卵紐を伸ばすことによって胚の呼吸効率を高めたり（Seymour & Bradford, 1995），胚の孵化を助ける効果があると考えられるが，ナガレヒキガエルの場合は，卵紐が流水に流されるのを防ぐという二次的な適応的意義もあると思われる。

## 保全への提言

ナガレヒキガエルは現在のところ，分布域に広く生息し個体数も極端に少ないというわけではないので，国レベルでは保護対象種ではなく，地方レベルで下位のカテゴリーに選定されているに過ぎない（例えば，京都府では‘要注目種’；松井, 2002）。しかし，繁殖場所である渓流は水質悪化や河川改修工事等によって環境が急激に悪化する恐れがあるため，ある個体群が一気に衰退する危険性を常にはらんでいる。特に，河川改修による‘岸辺のよどみ’の消失は産卵場所の消失につながり，個体群の存続にとって致命的となりうる。また，砂防堰堤の設置は土砂の堆積等による河川環境の変化をまねき（南部ほか, 2002），繁殖活動や幼生の生活に悪影響を及ぼす可能性がある。さらに，河川周辺の森林環境も個体群を存続させる上で必要不可欠である。川岸の森林は非繁殖期の成体や幼体の生息場所となるだけではなく，産卵場所として必要な倒木や枯枝，落葉を提供するという機能も果たしている。実際，吉野川水系のいくつかの支流において，河川改修が行われていたり砂防堰堤が設置されている，あるいは舗装道路建設のため川の両岸が樹木で覆われていない場所ではナガレヒキガエルの卵塊は全く発見されなかった（辻, 未発表）。以上のような観点から，渓流繁殖性のナガレヒキガエルの保全においては，河川と森林の両方の環境に配慮した対策が必要であると考えられる。

## 引用文献


Duellman, W. E. & Trueb, L. 1986. Biology of Amphibians. 670 pp. McGraw-Hill, New York.

福山欣司. 1993. 渓流での繁殖なわばり—カジカガエル.「週刊朝日百科 動物たちの地球 第99号 両生類・爬虫類3 トノサマガエル，モリアオガエルほか」（倉本満編），88－89. 朝日新聞社, 東京.

岩澤久彰. 1987. 発生段階表.「ヒキガエルの生物学」（浦野明央・石原勝敏編），256－265. 裳華房, 東京.

Iwasawa, H. & Saito, K. 1989. Adaptive characteristics related to a torrential habitat

in *Bufo torrenticola* larvae: comparison with those of the still water-breeding species *Bufo japonicus formosus*. Science Reports of Niigata University, Series D (Biology), No. 26 : 13－25.

草野保. 1996. ナガレタゴガエル.「日本動物大百科 第5巻 両生類・爬虫類・軟骨魚類」(千石正一・疋田努・松井正文・仲谷一宏編), 34－35. 平凡社, 東京.

前田憲男・松井正文. 1999. 改訂版 日本カエル図鑑. 223pp. 文一総合出版, 東京.

Matsui, M. 1975. A new type of Japanese toad larvae living in mountain torrents. Zoological Magazine, 84(3) : 196－204.

松井正文. 1976a. ナガレヒキガエル―日本産ヒキガエルのニューフェース (その1). Nature Study, 22(9) : 5－10.

――. 1976b. ヒキガエルの自然史寸見―同一地域内の異なる棲息場所における幼生の発育・成長について. 両生爬虫類愛好会誌, No.4 : 17－20.

――. 1988. ナガレヒキガエル. 日本の生物, 2(8) : 48－55.

――. 2002. ナガレヒキガエル.「京都府レッドデータブック 上巻 野生生物編」(京都府企画環境部環境企画課編), 128. 京都府, 京都.

水野信彦・御勢久右衛門. 1993. 河川の生態学 補訂版. 247pp. 築地書館, 東京.

南部久男・福田保・荒木克昌. 1998. 富山県野積川におけるナガレヒキガエルとアズマヒキガエルの繁殖生態 (予報). 富山市科学文化センター研究報告, 21 : 111－118.

――・――・――. 2002. 渓流におけるヒキガエル類の繁殖生態 I. アズマヒキガエルとナガレヒキガエルの雑種の出現. 両生類誌, 9 : 15－24.

――・――・――. 2003. 富山県野積川におけるナガレヒキガエルの産卵場所. 爬虫両棲類学会報, 2003(1) : 33. (講演要旨)

Seymour, R. S. & Bradford, D. F. 1995. Respiration of amphibian eggs. Physiological Zoology, 68(1) : 1－25.

Tsuji, H. & Kawamichi, T. 1996a. Breeding habitats of a stream-breeding toad, *Bufo torrenticola*, in an Asian mountain torrent. Journal of Herpetology, 30(3) : 451－454.

―― & ――. 1996b. Breeding activity of a stream-breeding toad, *Bufo torrenticola*. Japanese Journal of Herpetology, 16(4) : 117－128.

―― & ――. 1998a. Field observations of the spawning behavior of stream toads, *Bufo torrenticola*. Journal of Herpetology, 32(1) : 34－40.

―― & ――. 1998b. Underwater breeding behavior of the Japanese stream-breeding toad (*Bufo torrenticola*). Herpetological Review, 29(3) : 144－146.