

鳥取市河川敷のアカハライモリ個体群で見られた繁殖池での活動の性差

Sexual Differences in Some Activities by the Japanese Newts *Cynops pyrrhogaster* in a Breeding Pond on a Lowland Riverbed

小林 朋道

KOBAYASHI Tomomichi

和文要旨：アカハライモリはシリケンイモリ、イボイモリと並んで日本固有の両生類であるが、その生態学的な研究はきわめて少ない。今回、鳥取市の低地河川敷のアカハライモリ個体群を対象に、繁殖池における、冬眠前後の移出や移入等の活動を、特に性差に注目して調べた。調査の結果、以下のような内容が明らかになった。(1) 冬を前にした繁殖池からの移出については、雌では11月終わりまでに完了したのに対し、雄ではその後も池に留まる個体が見られ、1月まで残っていた個体もいた。(2) 繁殖池の水中へのイモリの移入については、3月の終わりに雄個体をはじめて認められた。繁殖期の開始期には、水中に出ている個体は雌より雄のほうが多かったが、岸の草等の被いの下には雄よりも多くの雌がおり、全体としては、雌雄の個体数に有意な差はなかった。水中に出ている雄は、岸の被いの下にいた雄よりも有意に大きかった。(3) 5月から8月までの行動について、水中に出ている雌雄のイモリが、水面にいるか水底にいるかという点を中心に調査を行い、次のような結果を得た。(i)雄の求愛行動や雌の産卵行動は5月 - 6月に行われた。(ii)雌雄ともに日中よりも夜間に水中に出ることが多く、雄は雌よりも水底にいることが多かった。(iii)雄が日中に水底で過ごす時間は6月が過ぎると有意に低下した。

【キーワード】アカハライモリ、繁殖池、性差、鳥取

Abstract : In this study, I investigated the appearance and behavior in a breeding pond after the hibernation by Japanese fire-bellied newts *Cynops pyrrhogaster*, and their disappearance from the pond for the hibernation, with special attention to the sexual difference. The newts investigated in the study inhabited a small pond on a lowland riverbed in Tottori prefecture. The results obtained in the study were as follows. (1)The disappearance from the pond by females was completed earlier than males. Some males stayed in the pond till the middle of winter (January). (2)Newts which appeared in open water of the pond at the first time of the year were males. All the newts which stayed in various sites of the pond were captured in a few days later after their first appearance at the pond, and it was clarified that a greater number of males than females stayed in the open water of the pond and females tended to remain under the cover of the pond margin. There was no statistical difference between the numbers of males and females captured in the pond. Males captured in the open water were larger than those that remained under the cover of the pond margin. (3)The males tended to stay longer on the bed of the pond than females, and the tendency of males to stay on the pond bed was more conspicuous in the breeding period than non-breeding period.

【Keywords】 Japanese fire-bellied newts, sexual differences, breeding pond, Tottori

1. はじめに

アカハライモリ (*Cynops pyrrhogaster*) は日本固有の両生類であり、かつては水田や水路などの里地に多く見られた種であるが、近年は人為的な環境変化により、平野部を中心として個体数が急速に減少している (林 1996, 宇都宮・岡田 2002)。本州、四国、九州に広く生息するアカハライモリは、形態や求愛行動に地域変異があることが知られており (沢田1961, Sawada 1963 a,b)、遺伝的な地域変異の存在も確認されている (Hayashi and Matsui 1988, 1990)。また、高地に生息する個体群と低地に生息する個体群の間で、体長に差があることも明らかにされている (Marunouchi et al 2000)。生物多様性の見地からは、地域ごとの個体群や、また同地域においても低地と高地の個体群などが、それぞれ消滅しないような取り組みが必要である。

一方、そのようなアカハライモリの保護には生態や生活史についての十分な理解が必要であるが、生態・生活史についての研究はきわめて乏しく (田中 2005 小林・山下印刷中) 冬眠の場所や、春季の繁殖水場への移入、晩秋季の水場からの移出などについても、学術的な報告はほとんどない。また、これらの生態特性に関して、他のイモリ類やサンショウウオ類で明らかになっている雌雄間での行動特性の違い (秋田・宮崎 1995, Griffith 1996, Kusano 1980, 田中 1994) についてもほとんど報告されていない。田子 (1931) は、アカハライモリに関して、雄は雌に先立って繁殖池に現れると述べているが、具体的な事例や資料は記載されていない。小林 (2006) は、鳥取市の山中の水場で、繁殖期の初期と考えられる3月に、雌より明らかに多くの雄が見られたことを報告している。

アカハライモリにおける雌雄の個体数を調べる上で注意すべきことは、水場内で雌雄が過ごす場所の違いである。Tsutsui (1931) は、繁殖期には、日陰の水中を泳いでいる個体はほとんどが雄であり、雌は、水場の水際の岸の底を歩いているのが見られると述べている。したがって、水場の外からの観察では、雌が見えない可能性もある。さらに、一般的にアカハライモリは夜行性と考えられており (Tsutsui 1931) また、1日の時間帯によっても過ごす場所は大きく異なる (小林 未発表)。アカハライモリにおける雌雄の個体数の調査は、これらの点も考慮しておこなう必要があると考えられる。

今回、平野部の河川敷にある小さな池で繁殖するアカハライモリの個体群について、2005年11月から2006年8月まで調査を行った。早春の池への出現の状況や、繁殖期を含めた池内滞在期間における雌雄の個体数等を、個

体が過す場所の違いや、調査の時間帯も考慮して調査した。

2. 方法

2-1 調査地

調査地は、鳥取市の平野部を流れる袋川 (川幅は水量に依存して10mから20m程度の範囲で変化) の河川敷に形成されている小さな池 (北緯35°28′, 東経134°17′, 標高4.5m) (図1) であった。河川敷の周辺は道路や民家に囲まれ、一部に田圃や畑も残っていた (図1b)。



図1 a : 調査が行われた鳥取市平野部の河川敷にある小池。池の大きさは約1m × 3mであった。
b : 調査地周辺の状況 (国土交通省中国地方整備局鳥取河川国道事務所より許可を得て掲載。図中の×は、調査地の小池の場所を示す)。

この池は、約10mほど離れた樋門から1年を通じて流れ出ている水が溜まってできている池であり、この池でアカハライモリが毎年繁殖活動を行ってきた。池の大き

さは、1.5m x 4 m程度であり、中央部の深さは樋門から出る水の量によって、20cmから40cm程度の範囲で変化した。池の岸边にはアゼスゲやイネ科数種の植物が茂っており、水際を被うように葉や茎が池の内側に張り出していた。イモリは、水際のそれらの葉や茎、根によってできた被いの下に入り込み、その奥で完全に身を隠すことができた。

2 - 2 池からのイモリの移出時の調査

2005年の10月ごろから、池内のイモリの個体数の顕著な減少が認められてきたため、11月2日から、4、5日おきに、21：00～23：00間に池を訪れ、個体数等を調べた(表1)。

表1 2005年11月から2006年2月までの各月に調査地のイモリがチェックされた回数。

	the first half	the second half
Nov.	5	4
Dec.	4	5
Jan.	5	4
Feb.	4	2

the first half, the second halfは、各々、その月の1日～15日、16日～を示す。

調査では、まず、携帯用電灯で水中を照らしながら池の周囲をゆっくり1周し、水中に出ているイモリの数と状態を雌雄ごとに記録し体長(吻端から総排出孔の前端までの長さ)を計測した。記録したイモリは、その場ですぐに、2本のタモ網を使って捕獲した。イモリの状態は次の2つに分類された： 水面に張り出した植物の上ののったり、水面近くを泳いだりしている(図2 a)、水底で何らかの行動をしている(図2 b)。

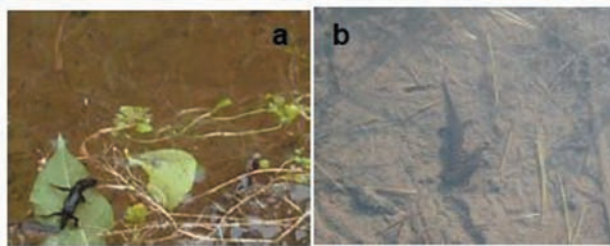


図2 水面に浮かんだ草の上で休息しているイモリ(a), および、水底で雌に求愛行動をしている雄(b)。

次に、池に入り、足で水際の底や岸から張り出した植物の下に身を隠している可能性のあるイモリを追い出すようにしながら、池の水際全体をくまなくタモ網ですくっていき、捕獲されたイモリの雌雄の数を記録した。体長の測定には、プラスチック定規を用い、1mmの精度で行った。測定後の個体はそのまま池に放された。

体が小さく未成熟で、雌雄の判別が難しい個体については、体長のみを測定し記録した。

2 - 3 池へのイモリの出現時の調査

筆者は2006年3月1日から、3、4日おきに午前中と夜に池を訪れ、水中にイモリが見られるかどうかを調べた。

はじめて水中にイモリが見られたのは3月27日の夜(21：30)であったが、その3日後の3月30日(15：00-16：00)に、水中に出ているイモリと、水際に身を隠しているイモリを、できるだけ漏れがないように捕獲した。まず、前者のイモリを2本のタモ網を使って岸から注意深く捕獲し、次に、後者のイモリを、隠れ場所から足で追い出すようにしながらタモ網で泥ごとすくい取って捕獲した。

捕獲されたイモリは研究室に持ち帰られ、p-アミノ安息香酸エチルで麻酔された後、性別と体長が調べられた。体長の測定には、デジタルノギスを用い、0.1mmの精度で行った。測定後の個体は、捕獲後2日後に池に戻された。体が小さく未成熟で性別が判断できない個体については、一部(18匹)を、7ヶ月ほど飼育し、成熟を待ってから性別を決定した。

2 - 4 繁殖期およびその後の池内滞在中のイモリの調査

2006年5月4日から8月17日までの間、3、4日おきに、さまざまな時刻に池を訪れ(表2)、以下のようにしてイモリの状態を調べた。

表2 2006年5月から8月までの各月に調査地のイモリがチェックされた回数。

	06:00-12:00	12:00-18:00	18:00-24:00	24:00-06:00
May	4	9	11	4
Jun.	7	11	6	6
Jul.	5	10	7	5
Aug.	4	5	5	3

池の周囲をゆっくりと1周し、水中に見られたイモリの性別と行動を記録した。夜間の観察は、光で水中を照らしながら行った。岸辺からの雌雄の判別は、頭部の形態（特に耳下腺の張り出し方）や尾の形状などによって行った。判別が難しい場合は、イモリをタモ網で捕獲して確認した。体が小さくて性別が判断できない個体についてはその行動だけを記録した。行動の内容は次の2つに分類された：水面に張り出した植物の上にとったり、水面近くを泳いだりしている（図2 a）。水底で何らかの行動をしている（図2 b）。イモリの行動は、筆者が目視した瞬間の状態について記録したが、この行動は比較的安定しており、少なくとも、記録のために池の周囲を一周する間（数分～数十分間）に、同一個体の行動がとの間で変化することはあまり見られなかった。

イモリの行動の中で、雄が雌に求愛したり、雌が産卵

をしているのが認められた場合には、特別にその内容を記録した。雄による求愛は、雄が尾をまげて左右にふるわず独特の行動の生起（Kawamura and Sawada 1959, 豊田・菊山2003）によって認識し、雌による産卵は、雌が水中の草に肛門と両足をこすりつける独特の行動（林2001）の生起によって認識した。

調査地は、8月18日に、除草のために河川敷に入れられた重機によって、池の形が変化するほどの攪乱を受けたため、その後の調査は中止された。

3. 結果

3-1 池からのイモリの移出

水中に見られた個体については、雄は12月の下旬まで池の中に見られたが、雌は11月の下旬には1匹も見られなくなった（図3 A）。水際の被いの下に潜んでいた個体については、雄は1月前半まで見られたが、雌は

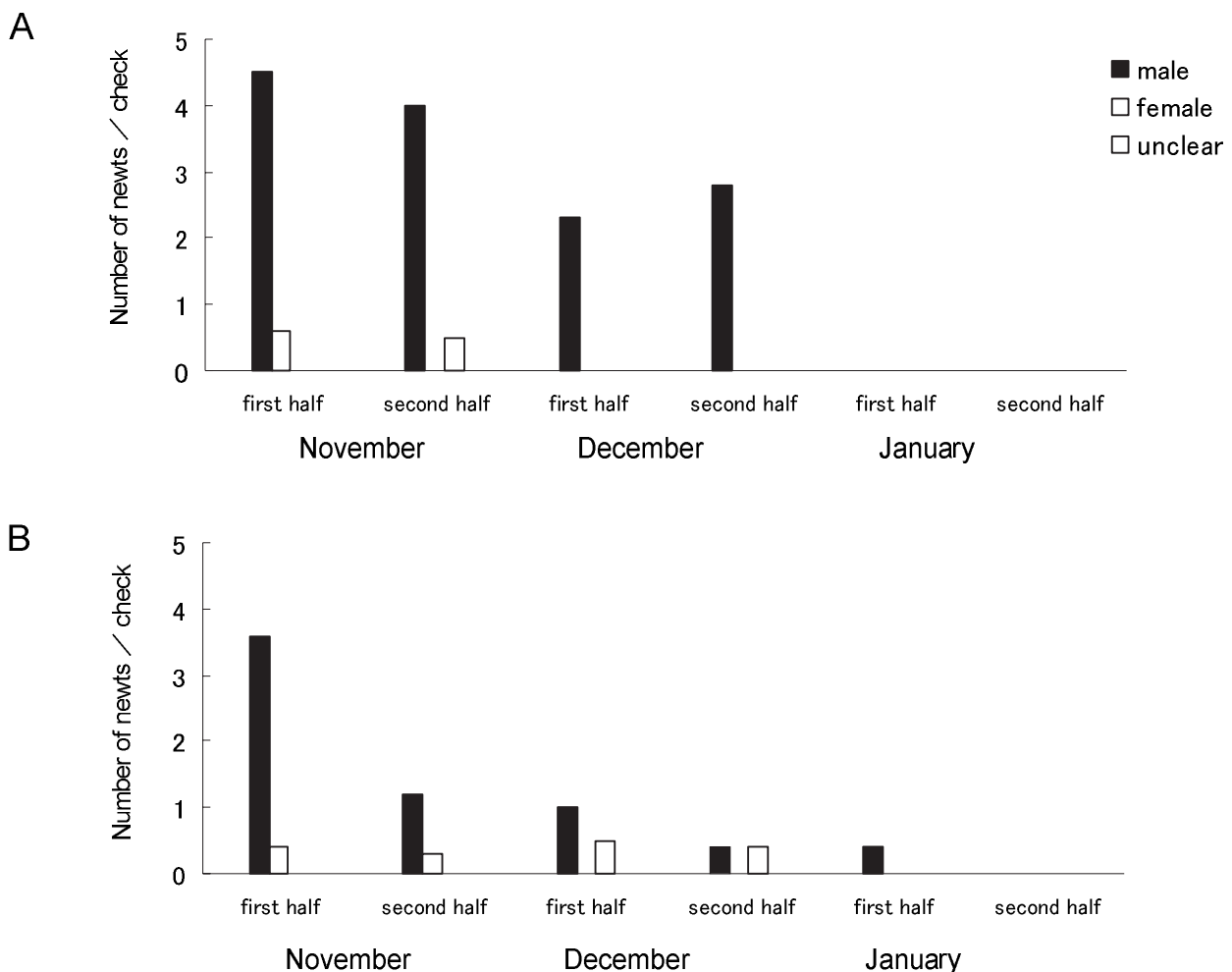


図3 A：池の開けた場所にいたイモリの個体数。各々の値は1回のチェックでの個体数に換算した平均値である。
B：池の水際の被いの下に入っていたイモリの個体数。各々の値は1回のチェックでの個体数に換算した平均値である。

12月後半には見られなくなった(図3B)。2月は雌雄とも水中でも水際の被いの下でも見つからなかった。

11月に記録を取り始めてからは、雄個体についても雌個体についても、すべて水底におり、観察中にあまり動くことはなかった。水際に水面に草はたくさんあったが、その上に見られたことは一度もなかった。

性別が不明な小さい個体は、調査期間中にのべ6匹捕獲され、体長は3.1~3.6cmであった。それらの6個体の

中で、水中に出ていた個体は2匹で、他はすべて水際をタモ網で探ってはじめて捕獲された。

3 - 2 池へのイモリの出現

図4は、3月30日(池の中にはじめてイモリが見られた3月27日の3日後)、池内をくまなく調べて確認された個体の構成を示したものである。水中に出ていたイモリは、雄が13匹、雌が2匹であった。岸辺の被いの下に

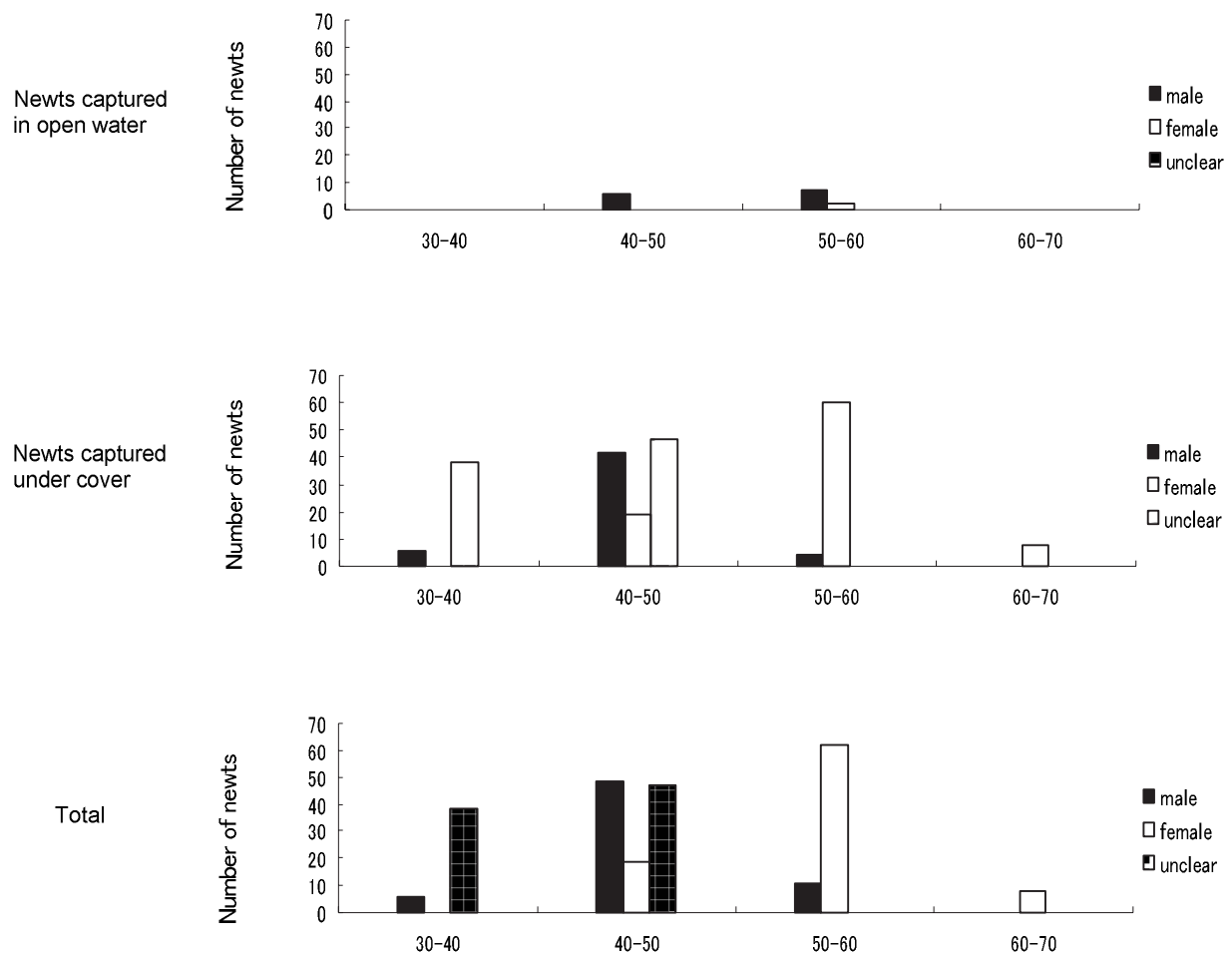


図4 春に最初のイモリが池に現れてから3日後に池で捕獲されたイモリの性別、体長別の個体数

入っていたイモリは、雄が54匹、雌が87匹であった。したがって池全体では、雄が89匹、雌が67匹であった。

性別が判断できなかった個体は合計71匹であったが、これら71匹のうちの18匹を研究室で10ヶ月間飼育した結果、7匹が雄、11匹が雌であることが判明した。

水際の被いの下に入っていた雄イモリの体長は3.6~5.5cmで平均4.4cmであり、一方、水中に出ていた雄イモリの体長は4.2~5.8cmで平均5.1cmであった。前者と後者のイモリ群の間には統計的な有意差が認められた(p

< 0.05, Mann-Whitney U-検査)。

3 - 3 繁殖期およびその後の池内滞在中のイモリの活動

図5 A, Bは、水中に出ていたイモリについて、特に2つの行動のタイプ(水面に張り出した植物の上ののったり、水面近くを泳いだりしている。水底で何らかの行動をしている。)に注目して、雌雄別に頻度を比較したものである。

調査により以下のような結果が得られた。(1)雄と雌

いずれのイモリも、日中(06:00~18:00)よりも夜間(18:00~06:00)のほうが水中に出ていることが多い($p < 0.01$ Fisher 正確確率検定)。(2)日中に水中に出ている個体については、雌よりも雄のほうが多い(p

< 0.05 Fisher 正確確率検定)。(3)夜間は、雌雄ともに、水底にいる頻度より水面にいる頻度のほうが高い(雄: $p < 0.05$, 雌: $p < 0.01$ 二項検定)。(4)雄の場合、5月~6月の日中は、水面よりも水底で、より頻繁に観察され

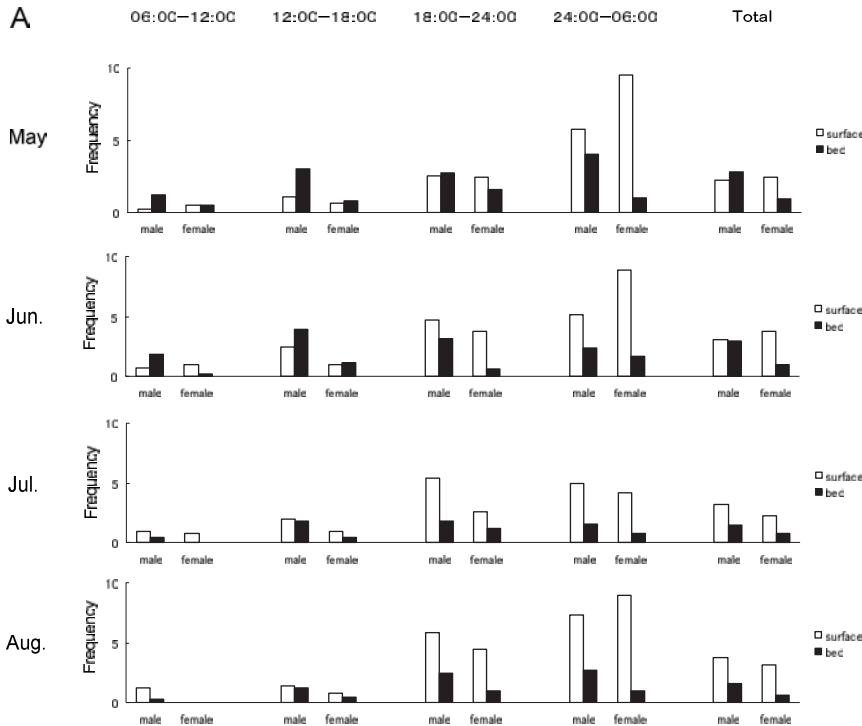
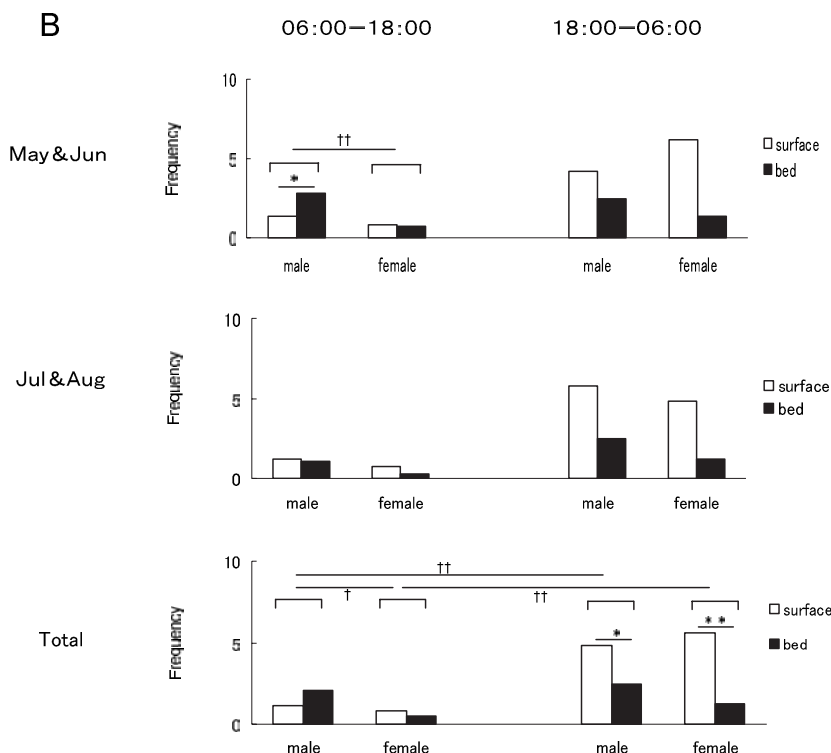


図5

A: 各時間帯に surface と bed の各々の状態で確認された雄と雌のイモリの個体数. surfaceは、池の水面の草の上で休息している状態を意味し、bedは、池の水底で活動している状態を意味する. 頻度の値は、各々の状態にあるイモリの個体数を、5月、6月、7月、8月の各々の時間帯のチェック回数で割った平均値である.



B: 統計的比較のために、Aのデータを統合して示した図. 頻度の値は、各々の状態にあるイモリの個体数を、5-6月、7-8月の各々の時間帯のチェック回数で割った平均値である.

図中の は、surfaceのイモリの個体数とbedのイモリの個体数を加えた数を示す.

*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$ (二項検定). †: $p < 0.05$, ††: $p < 0.01$ (Fisher 正確確率検定).

雄と雌の個体数を比較するための Fisher 正確確率検定では、図4に示した、池の中で確認された雄の総個体数67匹と雌の総個体数89匹が性比の基準として利用された.

0:600-18:00と18:00-06:00に見られたイモリ数を比較する Fisher 正確確率検定では、5-6月のチェック総回数と7-8月のチェック総回数が考慮に入れられて検定がなされた.

たが ($p < 0.05$ 二項検定) 7月~8月の日中ではその現象は見られなくなった。

図6は、今回の調査期間中に確認された、雄の求愛行動と雌の産卵行動の頻度を示している。雄の求愛行動は、5月と6月の日中に多く確認され、雌の産卵行動は6月の夜間に多く確認された。いずれの行動も、7月以降は観察されなかった。

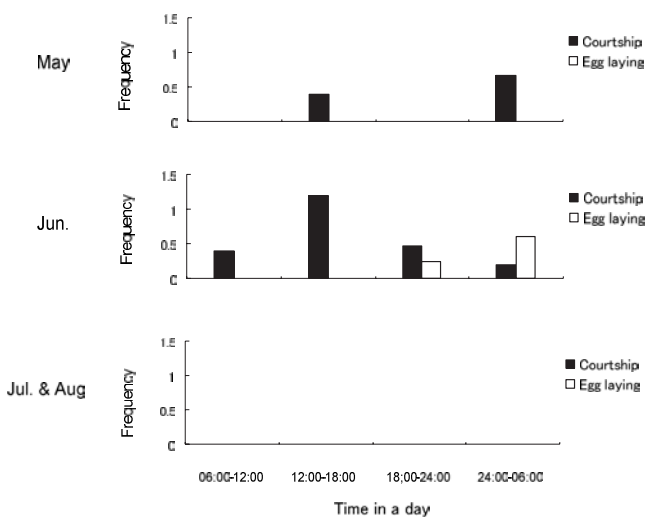


図6 雄による求愛行動と雌による産卵行動の出現の頻度

4. 考察

4-1 池からのイモリの移出

これまで、冬期に向かう温度低下に伴う、繁殖池からの移出を性差に注目して調べた研究はアカハライモリについては行われていない。

琉球列島に生息するシリケンイモリ *Cynops ensicauda* やイボイモリ *Tylototriton andersoni* について田中 (1994) は、瀬底島における調査から次のような結果を得ている。(1) 両種とも、冬期の12月あるいは1月に繁殖池に出現し、春期の5月頃までに池内に滞在して繁殖活動を行う。その後イボイモリでは池には見られなくなる。一方、シリケンイモリでは、6月以降も池内で見られることもあるが、個体数はごくわずかである。(2) 繁殖池に出現するイモリの個体数は、シリケンイモリでは雌より雄のほうが多く、イボイモリでは雌のほうが圧倒的に多い。

田中の論文中の図からは、春期における繁殖池からのイモリの移出の性差に関して、イボイモリでは、明らかに雌のほうが遅い時期まで池内に留まり、シリケンイモリでは雄のほうが池内に長く留まるという傾向が読み取れる。しかし、繁殖期に池に出現する個体数自体がイボイモリでは雌のほうが多く、シリケンイモリでは雄のほ

うが多いことを考慮すると、繁殖池からの移出の時期の性差は、池に出現する個体数の性差の単なる反映に過ぎない可能性もある。一方、今回、筆者が調査した繁殖池におけるアカハライモリでは、繁殖池に出現する雌雄の個体数はほぼ同じであり、その上で明らかに雄のほうが遅い時期まで池内に留まっていた。この事実は、池からの移出の時期に関する性差が何らかの生物学的な機能を持っていることを示唆している。

田中 (1994) の調査結果は、シリケンイモリでは、繁殖池への滞在は繁殖期間とほぼ一致することを示しているが、アカハライモリの場合は、繁殖期間 (4月~6月) よりも、繁殖が行われた池内への滞在期間 (4月~12月) はかなり長い。したがって、今回アカハライモリで見られた、雄の繁殖池からの移出の遅れは、繁殖戦略以外の機能に関係するのかもしれない。

秋田 (2005) は、小型サンショウウオにおける形態の性差に関して、雄の尾部や頭部、胴部の表面積の増大は、皮膚呼吸の量の増大に結びつき、水中での活動に有利に働くのではないかと推察している。アカハライモリにおいても、雄の形態は雌の形態に比べ、尾部や頭部の形態をはじめとして表面積の増大につながる特性を備えている。したがって、アカハライモリにおいても雄は雌に比べ、水中での活動がより効率的に行える可能性が示唆される。一方、予備的な糞分析から、雄のみが水中に滞在する12月の、10以下になった水中においても雄のアカハライモリは水中の小動物 (タニシや水生昆虫等) を食べていることがわかっている (小林 未発表)。雄が雌より遅い時期まで池内に留まるのは、水中に留まって餌を探し、雌よりも効率的に栄養を摂取することができるためであるのかもしれない。

4-2 池へのイモリの出現

これまでのイモリ類、サンショウウオ類で明らかにされてきた知見に関連して、今回の調査から得られた結果は、以下のような意義をもつと考えられる。

(1) 田中 (1994) は、瀬底島に生息するイモリ類の調査から、繁殖池に出現する個体に関して、シリケンイモリでは雌より雄のほうが多く、イボイモリでは雌のほうが多かったと報告している。Griffiths (1996) は、*Triturus vulgaris* において、繁殖池への移入の初期および繁殖期全体をとおして、池には雌よりも雄のほうが多く見られることを報告している。一方、今回の筆者が調査した繁殖池のアカハライモリでは、繁殖期の初期においては、水中には雌よりも多くの雄が見られるが、雌は水際の被いの下に潜んでおり、これらの個体数を合計すると、

雌雄の個体数に有意差は認められなかった。田子(1931)はアカハライモリでは雄は雌に先立って繁殖池に現れると述べているが、それは、池の外側から見る事ができる水中の個体のみの観察に基づいている可能性がある。

(2)繁殖池への移入の初期に水中に出ている雄個体の体長が、水際の被いの下にいた雄個体の体長よりも大きかったという結果は、和田・宮崎(1995)によってサンショウウオ類で見出されている事実と関連する現象かもしれない。ホクリクサンショウウオ *Hynobius takedai* およびクロサンショウウオ *Hynobius nigrescens* では、体長の大きな雄ほど、長く水中で過ごす傾向があるという(和田・宮崎1995)。田中(2005)はこのような傾向が、より大きな雄が長期間にわたって繁殖に参加し、自らの繁殖成功率を高める戦略である可能性を示唆している。アカハライモリの雄では、他の雄を周辺の空間から排除するような行動は知られていないが、体長の大きい雄がその大きさを有利に使い、より早く水中に出て雌を獲得しようとする意味があるのかもしれない。

(3)池への出現の初期に池内で捕獲されたイモリに、体長が3.0未満の個体は見られなかったことは、平野部のアカハライモリでは、体長3.0cmまでの幼個体は陸上のみで生活し、それ以上の体長に成長したところから繁殖水場に入水するようになるという生活史を示唆している。

4 - 3 繁殖期およびその後の池内滞在中のイモリの活動

調査の結果は、アカハライモリが夜間に、より頻繁に水中に出て活動する動物であることを示している。アカハライモリは、草などの下に身をおいているときはあまり体を動かさず、捕食行動もほとんど行わない(小林未発表)。したがって、餌を探して水場を探索するのは、夜間により頻繁に行われていると考えられる。

林(1989)は、京都府の水路水場での調査をもとに以下のような結果を報告している。(1)アカハライモリは、日中よりも夜間のほうが、観察者が目視できる開けた場所に出現しやすい。(2)開けた場所に出現するのは、雌よりも雄のほうが多い。

(1)の結果は今回の調査結果と一致する。一方、(2)の結果は、今回、日中に認められた性差と一致するが、夜間の調査結果とは一致しない。

アカハライモリの繁殖時期、すなわち、雄による雌への求愛や雌による産卵が行われる時期は、今回の調査場所では4月～6月であることが示唆されたが、6月までの雄の行動と7月以降の雄の行動についての以下のような違いは興味深い。

調査が行われた5月～8月全体を通して、雄は雌より水底にいる頻度が高く、日中、水中に出ている頻度も高い。一方、雄だけの行動に注目すると、雄は5月、6月には日中に、水面よりも水底にいることが多かったが、7月、8月には水底にいる頻度が低下した。

雄の雌に対する求愛では、雄が雌の後を追いかけて雌の進路を頭部でふさいで尾を折り曲げて小刻みにふるわせ、雌が応じれば、雄が精包を総排出孔から放出する。つづいて雌は、下に落ちている雄からの精包を自分の総排出孔から吸い入れる(Kawamura and Sawada 1959, 豊田・菊山 2003)。したがって、雄による求愛行動は、池の底面のような、比較的平らな基盤の上でなければ成立しない。

このような事実を考慮すると、雄が繁殖期(5～6月)に、非繁殖期(7～8月)よりも水底にいることが多いのは、雄が、より多くの雌に求愛行動を行おうとするための繁殖戦略である可能性がある。

草野ら(1992)は、東京都立大学キャンパス内の繁殖池での調査から、雄の求愛行動は4月～6月、および、9月～11月に観察されたことを報告している。今回の調査では、8月後半以降の調査ができなかったが、これまでの断片的な観察から、今回の調査繁殖池で9月や1月にも雄の求愛行動は行われることを確認している(小林未発表)。雄による求愛行動の詳細については今後の研究が必要である。

本研究の一部は鳥取県環境学術研究振興事業(研究課題番号b0602)の補助を受けて行われた。

参考文献

- 秋田喜憲(2005)「小型サンショウウオの繁殖生態」
In: 松井正文(編)『これからの両棲類学』裳華房
pp. 40-51.
- 秋田喜憲・宮崎光二(1995)「同所性のホクリクサンショウウオとクロサンショウウオにおける産卵の比較」
『石川県高等学校生物部会部会誌』31: pp.37-46.
- Griffith, R.A. (1996) *Newts and salamanders of Europe*.
Academic Press, London. pp. 51-53.
- 林光武(1989)「野外のイモリの日周活動」『爬虫両棲類学雑誌(日本爬虫両棲類学会大会講演要旨集)』13: pp.47-48.
- 林光武(1996)「イモリ」In: 日高敏隆(監修)『日本動物大百科 第5巻. 両生類・爬虫類・軟骨魚類』平凡社. pp. 24-25.
- Hayashi, T. and Matsui, M. (1988) Biochemical differentiation in the Japanese newts, Genus *Cynops* (Sa-

- lamandridae). Zool. Sci. 5: 1121-1136.
- Hayashi, T. and Matsui, M. (1990) Genetic differentiations within and between two local races of the Japanese newts, *Cynops pyrrhogaster*, in Eastern Japan. *Herpetologica*, 46(4): 423-430.
- 小林朋道 (2006) 「鳥取市湖山池津生島で確認された脊椎動物」『山陰自然史研究』2 : pp.1-4.
- 小林朋道・山下裕介 (2007) 「鳥取市の低地河川敷で見られたアカハライモリにおける変態後の幼体の移動場所」『自然環境科学研究』20 : pp.19-24 .
- Kusano, T. (1980) Breeding and egg survival of population of a salamander, *Hynobius nebulosus tokyoensis* TAGO. Res. Popul. Ecol. , 21: pp.181-196.
- 草野保・金子繁則・須藤美由紀 (1992) 「イモリの生活史と個体群動態」『爬虫両棲類学雑誌 (日本爬虫両棲類学会大会講演要旨集)』, 14 : 212p .
- Kawamura, T. and Sawada, S. (1959) On sexual isolation among different species and local races of Japanese newts. J. Sci. Hiroshima Univ. 18: pp.17-30.
- Marunouchi, J., Ueda, H. and Ochi, O. (2000) Variation in age and size breeding populations at different altitudes in the Japanese newts, *Cynops pyrrhogaster*. *Amphibia-Reptilia*, 21: pp.381-396.
- 沢田昭三 (1961) 「イモリにおける性行動の地域的変異」『動物学雑誌』70(10) : pp.20-25 .
- Sawada, S. (1963a) Studies on the local races of the Japanese newts, *Cynops pyrrhogaster* BOIE I. Morphological characters. . J. Sci. Hiroshima Univ., 21: pp. 135-165.
- Sawada, S. (1963b) Studies on the local races of the Japanese newts, *Cynops pyrrhogaster* BOIE II. Sexual isolation mechanisms. J. Sci. Hiroshima Univ., 21: pp.167-180.
- 田子勝彌 (1931) 『蝶鰻と山椒魚』芸艸堂 . pp.1-28 .
- 田中聡 (1994) 「瀬底島におけるイボイモリとシリケンイモリの生態についての予備的観察」『沖縄生物教育研究会誌』26 : pp.13-21 .
- 田中聡 (2005) 「イモリ類の繁殖生態」In : 松井正文(編) 『これからの両棲類学』裳華房 pp.60-71 .
- 豊田ふみよ・菊山榮 (2003) 「イモリのフェロモンと生殖行動」『生物の科学 遺伝』別冊16号 , pp .92-99 .
- Tsutsui, Y. (1931) Notes on the behavior of the common Japanese newts, *Cynops pyrrhogaster* BOIE I. Breeding habit. Memory of the college of science, Kyoto Imperial Univ., 7(4): pp.159-178.
- 宇都宮妙子・岡田純 (2002) 「イモリ」 In : 鳥取県自然環境調査研究会動物調査部会 (編) 『レッドデータブックとっとり動物編』鳥取県 . 214p .

(2008年1月24日受理)