

両生類の核型進化 I. アシナシイモリ目

（無足類, Order Gymnophiona）

瀬戸 武司*

Takesi SETO

Karyoevolution in Amphibia I. Gymnophiona.

(A Review)

Abstract: The present report emphasizes the divergence of karyological patterns in Gymnophiona, especially Typhlonectidae of the most advanced family on the one hand and Ichthyophiidae that is recognized as a primitive family on the other. This distinct differences between the karyotypes of the derived type *Ichthyophis orthoplicatus* and advanced type *Chthonerpeton indistinctum* are the existence of microchromosomes which reflects a variation in chromosome numbers and NF (Fundamental Number, i.e. number of chromosome arms). Morphological divergence and variety of life history in Gymnophiona generally reflect on the karyological variation in their respective family.

はじめに

現生の両生類はアシナシイモリ目（無足類, Gymnophiona）、サンショウウオ目（有尾類, Caudata）およびカエル目（無尾類, Anura）の3目（Order）に分けられる。

アシナシイモリ類は熱帯および亜熱帯地方に分布し、湿地の地中や少数ではあるが水中に隠れ棲む両生類で、四肢をもたず、体表は滑らかで環帯がみられ細長い円筒状の体形をしている（図1A）。1758年、この種類を最初に記載したリンネは、現在も用いられるCaeciliaの名を与えているが、ミミズの仲間として無脊椎動物に位置づけている。それほどミミズに類似した両生類である。

アシナシイモリ目は、外部形態（触手の位置、体節にみられる環帯の数と配列、尾の有無）や繁殖方法、皮下の鱗の有無、などの形質を標徴として分類されている。硬い頭骨をもち、地中にもぐり込む速さは有尾類の比ではなくすこぶる早い。またミミズなどを捕食するときの

敏捷さから到底、眼が退化しているとは思えないほどで、感覚器官としての触手の発達の程度を推測することができる。

通常は人目につくことはなく、不明な点が多い両生類であるが、その分類についても当初は1目1科という大まかな分けかたしかなされていなかった。しかしTaylor (1968) が広範な形態学的研究により4科48属約180種に分類し体系化した。その後の研究により5科34属163種 (Wake 1985)、あるいは6科34属154種 (Nussbaum 1991) の報告が生まれ、現在のところ6科34属約170種程度 (松井 1993) とされている。今後研究が進むにつれ更に新たな種が加わることは疑いなく、現在不明な稀少種の諸特徴が判明するに従い分類体系も確かなものになるであろう。

現存する両生類の種数のおよそ90%はカエルである。そのうち約半数の種について染色体分析がおこなわれて

* 島根大学教育学部生物学研究室

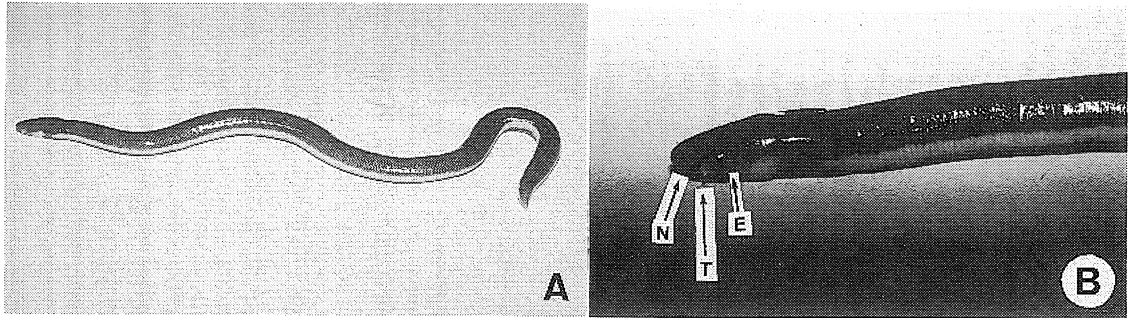


Fig. 1 A. *Ichthyophis glutinosus* from Sri Lanka, whole length was 38 cm. B. A lateral view of head and neck of *Ichthyophis glutinosus*, illustrating the positions of the eye (E), tentacular aperture (T) and external naris (N).

いと推定されるが、そのほとんどがカエル目を対象とした研究で、他の2目では研究報告が少ない。

ことにアシナシイモリ目は熱帯地方にのみ生息し、土中や水中に隠棲して夜行性のため極めて稀にしかみることのできない動物であるため、容易に材料が採取できないことからその系統学や生態学的な知見はもとより、細胞遺伝学的な研究報告は他の両生類に比べて極端に少ない。しかしながら両生類の核型を総覧するためには欠くことのできない動物群であり、かつわが国においてはこの両生類を取り上げた文献は乏しいので、これまでに報告されたアシナシイモリ目の染色体研究をまとめ総説することとした。

1. 染色体研究の歴史

動植物の染色体を調べることは、生物の長い進化の道筋をさぐる手段としても役立つ。また生物種固有の紋章である核型は一生変わらず、また何代世代をくりかえしても変化しないことから、核型でもって近縁な生物の類縁関係を推測することができる。

細胞の核には遺伝物質が蓄えられているが、細胞が増殖するにあたってそれらは正確に複製されたのち、染色体という引っ越し荷物に梱包され、細胞分裂にあたって次代の細胞に高度の正確さで遺伝物質(染色体)を均等配分することになる。この染色体の均等配分の正確さにより生物種は核型の一定性を厳密に保持してゆくのである。

一個の体細胞核に含まれる染色体組(2n)は細胞分裂の中期に観察できる数と形によって核型 Karyotype としてとらえられる。染色体の形は核型を構成する各染色体の相対的な長さや動原体の位置 Centromere Index(CI)により決められ、次の4タイプに分けられる(CI=短腕長/染色体全長)。

M型: (Metacentric) 中部動原体染色体

CI=0.39~0.50

SM型: (Submetacentric) 次中部動原体染色体

CI=0.26~0.38

ST型: (Subtelocentric) 次端部動原体染色体

CI=0.13~0.25

T型: (Telocentric) 末端動原体染色体

CI=0.00~0.12

アシナシイモリの染色体研究については、カエル類の研究報告に比べて質・量ともに甚だしく乏しいのは、①材料として必要な生きた個体がなかなか得られないこと、②長期にわたる飼育が容易でないこと、③カエルのように骨髓、血液の細胞を培養して、季節にかかわらず簡単に分裂細胞を得ることは困難だからである。加えて安定した染色体標本作成技法がまだ確立されていないため明確な核型分析に至った例は10種余りしかないのが現状である。

アシナシイモリの染色体を最初に観察したのはインドの Seshachar (1937) で、アシナシイモリ属の *Ichthyophis glutinosus* (のち *I. beddomei* であることが判明。表2参照) を材料とする研究であった。当時の染色体観察にはホルマリン等の薬品で固定した精巣をパラフィンに包埋して、マイクロームで数ミクロンの厚さの切片にした精巣組織の標本を用いた。この固定一切片法による標本から分裂中期の精原細胞を観察するのであるが、熟達した研究者であったとしても染色体数の確認はできるものの、個々の染色体形態の明確な区別は困難であった(図2)。

1963年に Elayidom らがケララアシナシイモリ *Uraeotyphlus menoni* の精巣や幼体の肝臓組織を押しつぶし標本によって観察しているが、良好な染色体像を得るには技法はまだ十分ではなかった。1970年代以降の研究は腸上皮細胞や精原細胞の押しつぶし標本、血液

TABLE 1. Diversity of Families in Gymnophiona^a

| 科名 | 種数 | 鱗の有無 | 眼 | 触手開口部 | 尾 | 生殖 | 生息地域 |
|-----------------------------------|-------------------------------|---------------|------|--------------|------|---------------|-----------------------|
| Families | Genera & Sp. | Dermal scales | Eyes | Tentacules | Tail | Reproduction | Habitat or Range |
| Rhinatreumatidae オアシナシイモリ | 2 属 9 種 | 多数 | 明瞭 | 眼の前縁 | 明瞭 | 卵生 | 南アメリカカの北部 |
| Ichthyophiidae ヌメアアシナシイモリ | 2 属 36 種** [3 属 40 種]*** | 多数 | 明瞭 | 眼の前 鼻孔の後 | 明瞭 | 卵生 | 南アジア |
| Uraeotyphlidae ケララアアシナシイモリ | 1 属 4 種 [1 属 7 種] | 少数 | 不明瞭 | 鼻孔の下 | 明瞭 | 卵生 | インド南部地方 |
| Scolecormorphidae アフリカアアシナシイモリ | 2 属 5 種 | 少数の痕跡 または無 | 痕跡 | 鼻孔前縁 または下 | 無 | 胎生 一部不明 | カメルーン・ケニア タンザニア |
| Caeciliidae アアシナシイモリ | 23 属 88 種 [24 属 88 種] | 痕跡 または無 | 不明瞭 | 鼻孔の前 | 不明 | 卵生/胎生 変異あり | 中米、南米、アジア 赤道アフリカ |
| Typhlonectidae ミズアアシナシイモリ | 4 属 11 種 [4 属 19 種] | 無 | 無 | 鼻孔の前 | 無 | 卵胎生 | セイシェル群島、 インド、南アメリカ |

* Nussbaum (1985, 1991), Nussbaum & Wilkinson (1989) の資料に基づいて作成した. 和名は松井 (1993) による.
 ** Nussbaum (1991) による.
 *** Wake (1980) による.

培養—空気乾燥法により作製された標本 (Seto and Nussbaum 1978) によって、ようやく明瞭な染色体像が得られるようになった。現在もっとも成功率が高く、好ましい方法としてよく用いられるのは、もともと有尾類の染色体観察のため Kezer and Sessions (1979) が考案した腸上皮細胞の押しつぶし法であろう。

古典的なパラフィン切片法による研究では染色体数の確認をする以上のことは困難であるが、その方法によってすらまだ検討されていない種も多い。また精巣や腸上皮細胞の押しつぶし法による核型分析結果の報告の中には、その信頼性を疑うような中期核板を呈示しているものもある。さらに近年、細胞遺伝学の研究を大きく進展させた染色体分染法 Differential stainings による核型分析は、カエル類では活発に行われるようになったが (Schmid 1980)、アシナシイモリ類では一件もなされていず、染色体の質的分析による核学研究も大きくおこなわれているのが現状である。

現在までに知られているアシナシイモリ類6科34属約170種のうち染色体観察がおこなわれているのは4科14属21種 (13.6%) に過ぎず、アフリカアシナシイモリ科 *Scolecomorphidae* やオアシナシイモリ科 *Rhinatreumatidae* ではまだ研究が全くなされていない。また第2表に挙げた論文の中でも、明確な核型分析ができている研究はさらに少なく、核型の比較ができるのはこのうちの約半数の種である。従ってこの範囲での知見をまとめてみよう。

2. アシナシイモリ科の未分化型と進化型

アシナシイモリの6科は第1表に示したような外部形態や生活史、生殖方法からみて未分化型 (Primitive form) と進化型 (Advanced form) に大別される (Nussbaum 1991)。以下それぞれの科の特徴をまとめて染色体研究の有無について述べる。

未分化型 (未発達型) のグループとして次の3科があげられる。

(1) オアシナシイモリ科 *Rhinatreumatidae*

南アメリカ北部にのみ棲息する稀少種で、形態学的にも生活史からも、もっとも未分化型とみられている。例えば生殖方法は卵生であり、自由に遊泳できる幼生期を過ごし、明瞭な尾をもち、頭骨は多数の骨から構成され側頭窩があり、触手が目のすぐ前縁部にあるなど、原始的な特徴を示している。

オアシナシイモリ属は *Rhinatrema vibittatum* の1属1種でこれまでに採集されたのは10個体ならず

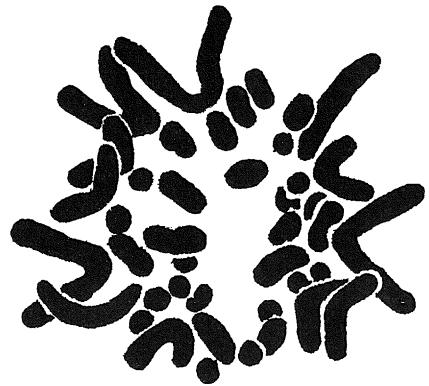


Fig.2. An early work of chromosomes in spermatogonia of *Ichthyophis beddomei*, as observed with the paraffin-sectioned preparation of testis. This figure originally drawn by B. R. Seshacher (1937).

である。コマカバアシナシイモリ属 *Epicrionops* は8種が知られているが、まだごく僅かな個体しか採集されていず、染色体研究はいずれの種でも全くなされていない。

(2) ヌメアシナシイモリ科 *Ichthyophiidae*

南東アジア (インド、スリランカ、ミャンマー)、中国雲南省南部、タイ、カンボジャ、ラオス、ヴェトナム、フィリピン、マレーシア群島 (ウオーレス線西部) に生息している。外見上はオアシナシイモリに似ているが、これより進化した形であるとみられる特徴がある。尾は短く、多数の鱗を体全長の皮下にもち、環帯は二次、三次帯に分けられている。触手開口部はオアシナシイモリ科よりも前に寄っており眼と鼻孔の間にあるのがこのグループの特徴である (図1b)。

ミジカオアシナシイモリ属 *Caudacaecilia* は5種からなるが、そのいずれも染色体観察はされていない。ヌメアシナシイモリ属 *Ichthyophis* は31種が知られているがそのうち4種が核型分析された。

(3) ケララアシナシイモリ科 *Uraeotyphlidae*

インド南部の半島に限って発見されている。オアシナシイモリ科とヌメアシナシイモリ科の中間型か、これらより進化型か、議論のあるところである。この科はケララアシナシイモリ属 *Uraeotyphlus* の1属のみで、4種が記載されているが、うち2種について染色体が研究されている。1種は古典的な方法によるもので染色体数しか明らかになっていない。 *U. menoni* ($2n = 36$; Elayidom et al. 1963) の核型からは中間型とするのが妥当であると思われる。

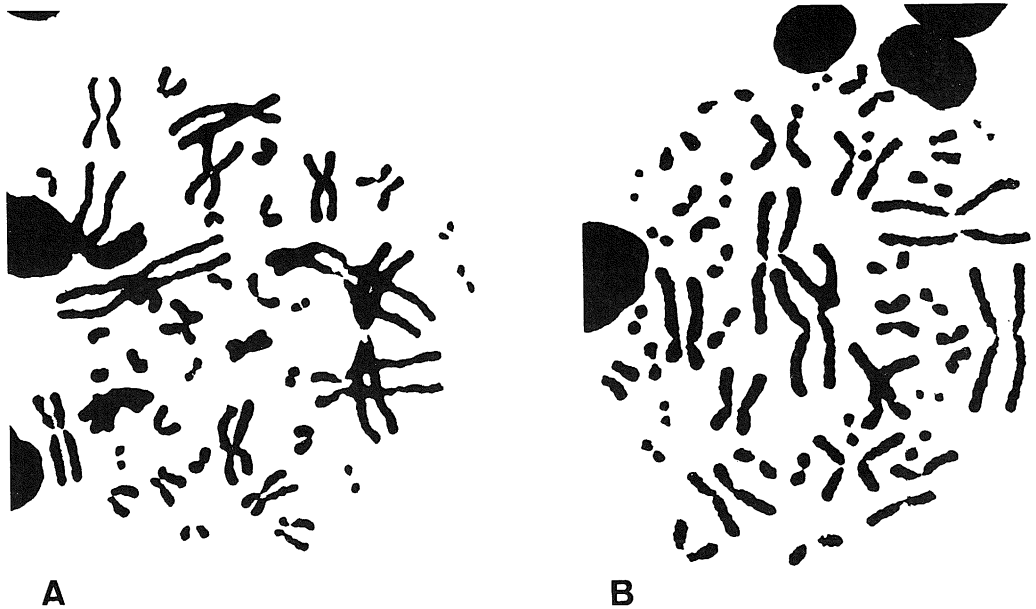


Fig. 3. Metaphase chromosomes from the cultured leucocytes *in vitro* of *Ichthyophis orthoplicatus*. Giemsa stain. 3A; female, 3B; male.

分化型(発達型)とみなされるグループには次の3科があげられる。

(4) アフリカアシナシイモリ科 *Scolecophoridae*

2属からなりアフリカアシナシイモリ属 *Scolecophorus*は東赤道アフリカ(タンザニア、マラウィ、ケニア)に3種が生息するのが知られている。ある種は卵胎生である。*Crotaphatrema* 属は2種しか発見されていず、その生殖方法もいまなお不明である。西赤道アフリカ(カメルーン)に限って発見されたが、これまでに得られた個体数は6個体程度にしかすぎない。この科の個体には皮下の鱗は少数の痕跡的なものをもつか、または全くなく二次鱗もない。眼は痕跡的であり触手の開口部は鼻孔の下、吻の上部にみられる。このように祖先型と発達型の両方の形質を備えており、その系統分類的な位置づけは確定されていないので興味深いグループであるが染色体研究は全くなされていない。

(5) アシナシイモリ科 *Caeciliidae*

23属88種を数える最も大きなグループであり、二つの亜科—アシナシイモリ亜科とハダカアシナシイモリ亜科—に分けられている。属間の関係はほとんど知られていない。頭部骨格の特徴により分類されている。発達型の特徴として尾が無く、三次鱗(環帯)を欠き、

皮下の鱗を有するものもないものがある。生殖方法についても科内で変異があり、卵生と胎生の両方タイプが知られている。

この科の分布も広く、中南米の熱帯地方、東・西赤道アフリカ、ギニア湾諸島、セイシェル群島、インドなどでの棲息が確認されており、染色体研究もこれまでに10属15種について行われた。核型が明らかにされているのは東・西赤道アフリカ産各1種、インド産1種、中米産2種、南米産2種、セイシェル群島の6種を数える。同一地域の各種は類似の核型を示すのが注目すべき結果である。

(6) ミズアシナシイモリ科 *Typhlonectidae*

南アメリカのみにしか発見されていない。アシナシイモリ科の頭骨とはほぼ類似の形態・構造をしていることから以前は同一の科として扱われていた。アシナシイモリ科よりも進化したグループとされる幾つの特徴をもっている。例えば小さな触手を持ち、比較的大きな排出腔盤をもつが環帯の二次鱗も三次鱗もみられない。

4属からなり一般的には水生のグループとみられているが、この科の全ての種がそうであるとはいえず、ミズアシナシイモリ属 *Typhlonectes* の3種と、カワアシナシイモリ属 *Potomotyphlus* は1種のみが

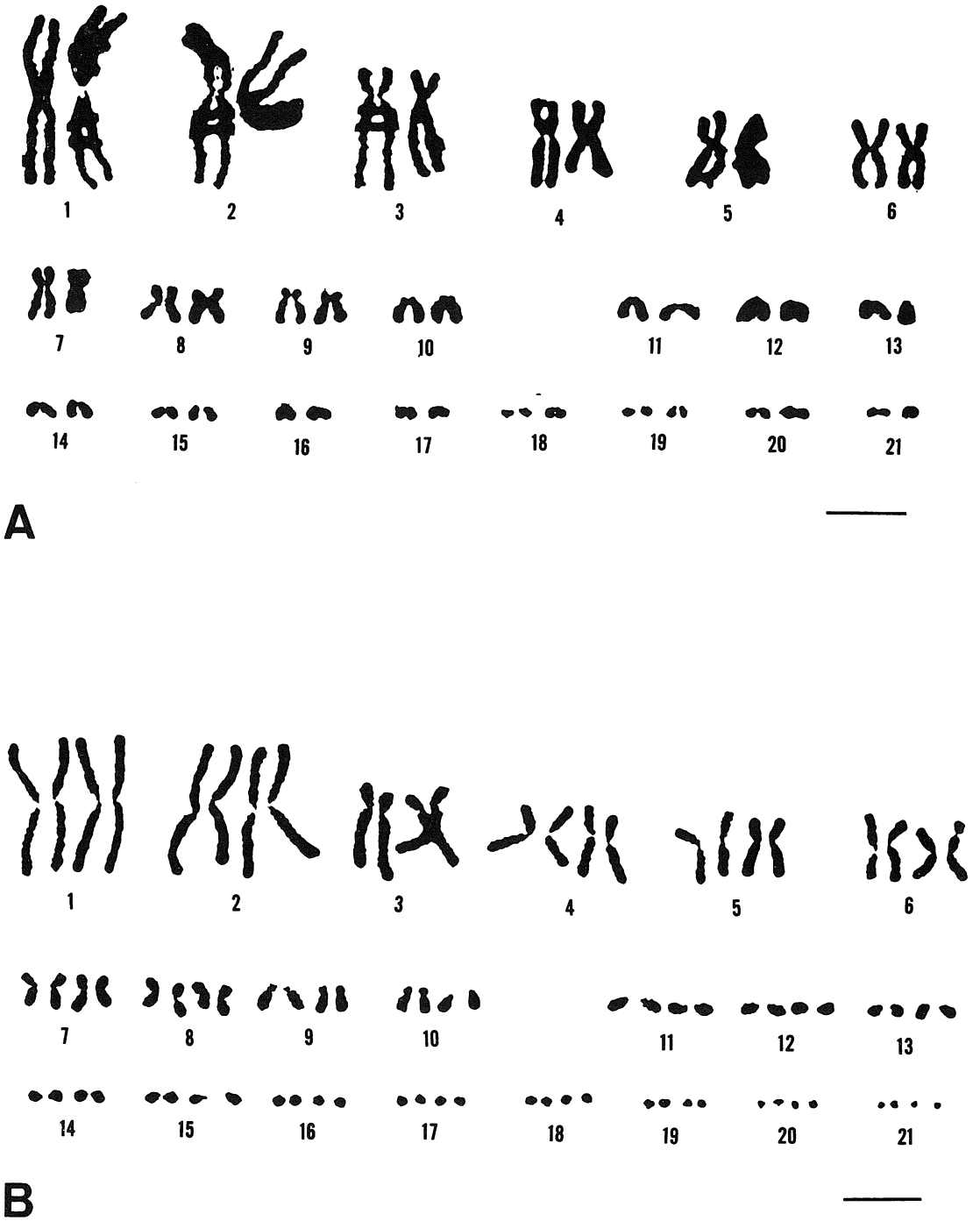


Fig. 4. Karyotypes of *Ichthyophis orthoplicatus* from the cells shown in Figs. 3A and 3B. A scale indicates 10 micra.

水中で生活するグループである。他の2属、キュウバンアシナシイモリ属 *Chthonerpeton* (6種) とオヨギアシナシイモリ属 *Nectocaecilia* (1種) は捕獲される場所は水中ではなく湿った土の中であり、幼生の時のみ水中生活をする半水棲か陸棲であるのが特徴である。

キュウバンアシナシイモリ *Chthonerpeton indistinctum* の核型はアシナシイモリ科では最小の染色体数からなり、遺伝子型からもっとも進化した種であることが知られる。

3. アシナシイモリ類の染色体数と核型

第2表はアシナシイモリ類の現在までの染色体研究を総覧したものである。ただしWake and Case (1975) が報告した種のうち明らかに不確実な結果と見なされるものは除外した。

アシナシイモリ目で染色体数が最も多いのはヌメアシナシイモリ科 Ichthyophiidae で、観察された4種はいずれも $2n=42$ である。一方最少の染色体数を有するのは、外部形態や生活史からみて最も進化したグループであるミズアシナシイモリ科 Typhlonectidae のキュウバンアシナシイモリ *Chthonerpeton indistinctum* で $2n=20$ である。これら未分化型と進化型の両科が示す染色体数 (42~20) の範囲内にある各グループの間で染色体数がどう違っているかをみてみよう。

最多の種数からなるアシナシイモリ科 Caeciliidae では、10属13種について染色体観察がなされているが、 $2n=24$ から38の変異がある。自然倍数体を除いて属間でこれだけの染色体数の変異がみられるのは珍しく、有尾類や無尾類では僅かな例があるにすぎない。

興味深いことに、アシナシイモリ科では、セシエル産でみられるように (Nussbaum and Ducey 1988) 属や種が異なっても生息地域が同じものはほぼ同一の染色体数を示しており核型もよく類似していることである。また同じ染色体数であっても、中米産のハダカアシナシイモリ *Dermophis mexicanus* やチュウベシアシナシイモリ *Gymnopsis multiplicata* ($2n=26$) とセシエル産のセシエルアシナシイモリ属 *Grandisonia* の核型を比較すると明瞭な違いが認められる。中米産の種では核型を構成する染色体の長さが最大のものから最小のものまで徐々に大きさを減じているのに対して、セシエルアシナシイモリの各種では大型4対と中型8対および微小染色体1対という大きさに明確な違いのある三群の染色体から構成されている点である。

インド南部地方のみに棲息するケララアシナシイモリ科の2種は未分化型のヌメアシナシイモリ科と発達型のアシナシイモリ科の中間に位置するが、染色体数に関しても $2n=36$ で中間型を示す。

現在記載されているアシナシイモリ目約170種のうち稀少種であるオアシナシイモリ類やアフリカアシナシイモリ類は外部形態や骨格、生活史からみてもっとも未発達な祖先型のグループとみなされている (Nussbaum 1985, 1989)。当然、核型進化の上からも興味深いグループであるにもかかわらず、ほとんど捕獲されることがなく染色体研究はまだ一件もなされていないのは残念なことである。

第2表に示したように染色体研究がなされた4科のうち、比較できるほど明確に核型分析された種は極めて少なく、ヌメアシナシイモリ科ではヌメアシナシイモリ *Ichthyophis orthoplicatus* (スリランカ産; Seto and Nussbaum 1976)、アシナシイモリ科ではトラアシナシイモリ *Geotrypetes seraphini* (西アフリカ産; Stingo 1974)、セシエルアシナシイモリ *Grandisonia alternans* などセシエル群島産の4種 (Nussbaum and Ducey 1988)、南米コロンビア産の *Caecilia occidentalis* (Barrio and Rinaldi-Chieri 1970) があり、そしてミズアシナシイモリ科ではキュウバンアシナシイモリ *Chthonerpeton indistinctum* (南米ブエノスアイレス産; Barrio et al. 1971) の1種が挙げられる。以下これらの代表的な研究結果からアシナシイモリ類の核型を概観し各科の特徴を示したい。

ヌメアシナシイモリ科では核型分析されているのは3種あるが、いずれも $2n=42$ で核型を構成する染色体の形態もほぼ同じである。すなわち10対の大型と中型のMまたはSM型と11対のT型の微小染色体からなる (図3、4)。ただし *I. glutinosus* には2対の他種とは形態の異なる染色体がふくまれるとの報告 (Nussbaum and Treisman 1981) があるが、発表された分裂中期核板をみると断定できるほど鮮明ではなく、これら3種はおおむね同一の核型をしているとみてよいであろう。

ケララアシナシイモリ科は2種が観察されており、ともにインド産で $2n=36$ と染色体数が少なくなっている。好例の *Uraeotyphlus menoni* (Elayidom et al. 1963) の核型では18対の相同染色体のうち、T型の微小染色体は7対に減じ、中型の両腕型 (MまたはSM型) が1対増加している。おそらく2対の単腕型 (T型) 微小染色体の動原体融合 Centric fusion によるものと

TABLE 2. Chromosome Studies of the Order Gymnophiona to Date.

| Species | Habitat | 2n | INVESTIGATORS materials and methods |
|-----------------------------------|--------------------|---------------|---|
| Ichthyophiidae ヌメアシナシイモリ科 | | | |
| <i>Ichthyophis beddomei</i> * | India | 42 | SESHACHAR (1937) testis, sectioned |
| <i>Ichthyophis glutinosus</i> | Sri Lanka | 42 | NUSSBAUM & TREISMAN (1981) intestine, squashed |
| <i>Ichthyophis orthoplicatus</i> | Sri Lanka | 42 | SETO & NUSSBAUM (1976) blood, culture in vitro |
| <i>Ichthyophis kohtaoensis</i> | Thailand | 42 | NUSSBAUM & TREISMAN (1981) intestine, squashed |
| Uraeotyphlidae ケララアシナシイモリ科 | | | |
| <i>Uraeotyphlus narayani</i> | India | 36 | SESHACHAR (1939) testis, sectioned |
| <i>Uraeotyphlus menoni</i> | India | 36 | ELAYIDOM et al. (1963) testis & liver, squashed |
| Caeciliidae アシナシイモリ科 | | | |
| <i>Geotrypetes seraphini</i> | West Africa | 38 | STINGO (1974) testis & intestine, squashed |
| <i>Geotrypetes seraphini</i> | Ghana | 38 (32-38) | WAKE & CASE (1975) intestine, cell spreads |
| <i>Afrocaecilia taitana</i> | East Africa | 34 | NUSSBAUM & DUCEY (1988) intestine, squashed |
| <i>Gegeneophis carnosus</i> | India | 30 | SESHACHAR (1944) testis, sectioned |
| <i>Caecilia occidentalis</i> | Colombia | 24 | BARRIO & RINALDI-CHIERI (1970) blood, culture in vitro |
| <i>Caecilia occidentalis</i> | Colombia | 22 (21-24) | WAKE & CASE (1975) intestine, cell spreads |
| <i>Gymnopsis multiplicata</i> | Central America | 24/26 | WAKE & CASE (1975) intestine, cell spreads |
| <i>Grandisonia alternans</i> | Seychelles | 26 | NUSSBAUM & DUCEY (1988) intestine, squashed |
| <i>Grandisonia brevis</i> | Seychelles | 26 | NUSSBAUM & DUCEY (1988) intestine, squashed |
| <i>Grandisonia larvata</i> | Seychelles | 26 | NUSSBAUM & DUCEY (1988) intestine, squashed |
| <i>Grandisonia sechellensis</i> | Seychelles | 26 | NUSSBAUM & DUCEY (1988) intestine, squashed |
| <i>Hypogeophis rostratus</i> | Seychelles | 26 | NUSSBAUM & DUCEY (1988) intestine, squashed |
| <i>Praslinia cooperi</i> | Seychelles | 26 | NUSSBAUM & DUCEY (1988) intestine, squashed |
| <i>Siphonops paulensis</i> | Argentina | 24 | BARRIO & RINALDI-CHIERI (1972) blood, culture in vitro |
| <i>Dermophis mexicanus</i> | Central America | 26 | WAKE & CASE (1975) intestine, cell spreads |
| Typhlonectidae ミズアシナシイモリ科 | | | |
| <i>Chthonerpeton indistinctum</i> | Argentina | 20 | BARRIO et al. (1971) blood, culture in vitro |
| <i>Typhlonectes natans</i> ** | South America | 28 | Wake et al. (1980) intestine, cell spreads |

* See taxonomic notes in Seto and Nussbaum (1976).

** Nussbaum and Ducey (1988) gave reasons to believe the data of Wake et al. (1980) are based on specimens not of *T. compressicauda* but of *T. natans*.

推察される。すなわち、2個の単腕型が動原体部位で融合し、1個の両腕型を形成して染色体数を減らす Robertsonian translocation が起こったとの見方である。また微小染色体が中型ないし大型染色体に転座することにより2n数を減らすことも可能性として残るが、分染法による検討ができない限り不明である。

アシナシイモリ科ではトラアシナシイモリ属 *Geotrypetes* (2n=38) とセーシェルアシナシイモリ属 *Grandisonia* (2n=26) のように科内での染色体数の変異が大きい。核型を比較してみると *Geotrypetes seraphini* の核型(西アフリカ産; Stingo 1974)には19対の相同染色体のうち7対の微小染色体が含まれているのに対し、*Grandisonia brevis* などセーシェル産では核型の13対のうち微小染色体が1対しかみられない。結局両者は、大型と中型の両腕型がともに12対から構成されており、染色体数の上での差は微小染色体数の増減によるものであることがわかる。またセーシェルアシナシイモリ属でも *G. brevis* や *G. larvata* では微小染色体が両腕型(M)であるのに対し他の2種は単腕型(T)であることが Nussbaum and Ducey (1988) により示されている。この違いは一見小さいようであるが染色体腕数(FN=fundamental number)からみると、一方はFN=54であるのに対し他方はFN=52の違いとなる。

さらに彼らは同じセーシェル産のツチアシナシイモリ属 *Hypogeophis* やクーバーアシナシイモリ属 *Praslinia* の核型もきわめてよく類似していることを示しており、隔離されたインド洋の島の中では属間ですら核型の類似性が見られることは興味深い。

進化型のミズアシナシイモリ科では2種は共に微小染色体を欠いている点がこのグループの核型を特徴づけるものであるが、ミズアシナシイモリ *Typhlonectes natans* (2n=28) とキュウバンアシナシイモリ *Chthonerpeton indistinctum* (2n=20) を比較してみると両者の核型には類似性がない。まず大型染色体の形態が異なっていること、すなわちミズアシナシイモリでは2対の顕著な大きさのM型があり、核型のなかでこのような特徴的な染色体をもつ種がアシナシイモリ科、ケララアシナシイモリ科、ヌメアシナシイモリ科にもみられるにもかかわらず同じ科内のキュウバンアシナシイモリには欠いている。さらにミズアシナシイモリでは核

型を構成する染色体は大きさから3群に分けられ全て両腕型であるのに対し、キュウバンアシナシイモリでは大型1対のT型が含まれている点は大きな違いであると言える。このような例は進化型のアシナシイモリでは特異的であり、恐らく動原体部位での逆位によりST型からT型への変化がおきたと考える方が動原体部の開裂により短腕が無くなったとみるより妥当であろう。

これら各科を代表する核型を比較すると興味深い傾向が見られる。第5図には代表的な3種の核型を模式図で示した。

原始的なキスジアシナシイモリやヌメアシナシイモリから進化型のアシナシイモリやミズアシナシイモリまで、それぞれの核型の違いには段階的な傾向がみられる。原始型では染色体数が多く、進化型では少ない。核型を構成する染色体の形態についても、大きさと形の異なる染色体が核型の中に混在し、かつ2ミクロン以下の微小染色体を多数含んでいる不均一型(bimodal)のグループと、核型の個々の染色体形態が比較的共通したサイズで大型の両腕型であり、微小染色体を含んでいない均一型(unimodal)のグループがある。

これまでに得られた知見から、両生類における核型進化が主として動原体部位での融合(Robertsonian translocation)によりおきること、すなわち染色体数を減らす方向であること、原始未分化型の核型に多くみられる微小染色体をふくむ不均一型から少数の大型と中型の両腕型染色体のみの構成になる均一型へと収斂してゆくという考え(Morescalchi 1970, '71, '73)は無尾類や有尾類の研究結果から導かれたものであるが、現在までの無足類の知見からだけでも、この考えに沿った結果が得られていることは指摘しておきたい。

しかし、核型以外の諸形質からみたアシナシイモリ類の系統進化の程度と、染色体数の減少の度合いとは完全に並行していると断定できるまでには研究がまだ行われていない。ひとつには、染色体研究が未知のオアシナシイモリ科 Rhinatrematidae やアフリカアシナシイモリ科 Scolecomorphidae のような原始未分化のグループについての研究が行われていないこと、各科の中に多くの核学的知見の空白があることである。これらの空白を埋めることがアシナシイモリ類の核型進化説を確かなものにする鍵となろう。

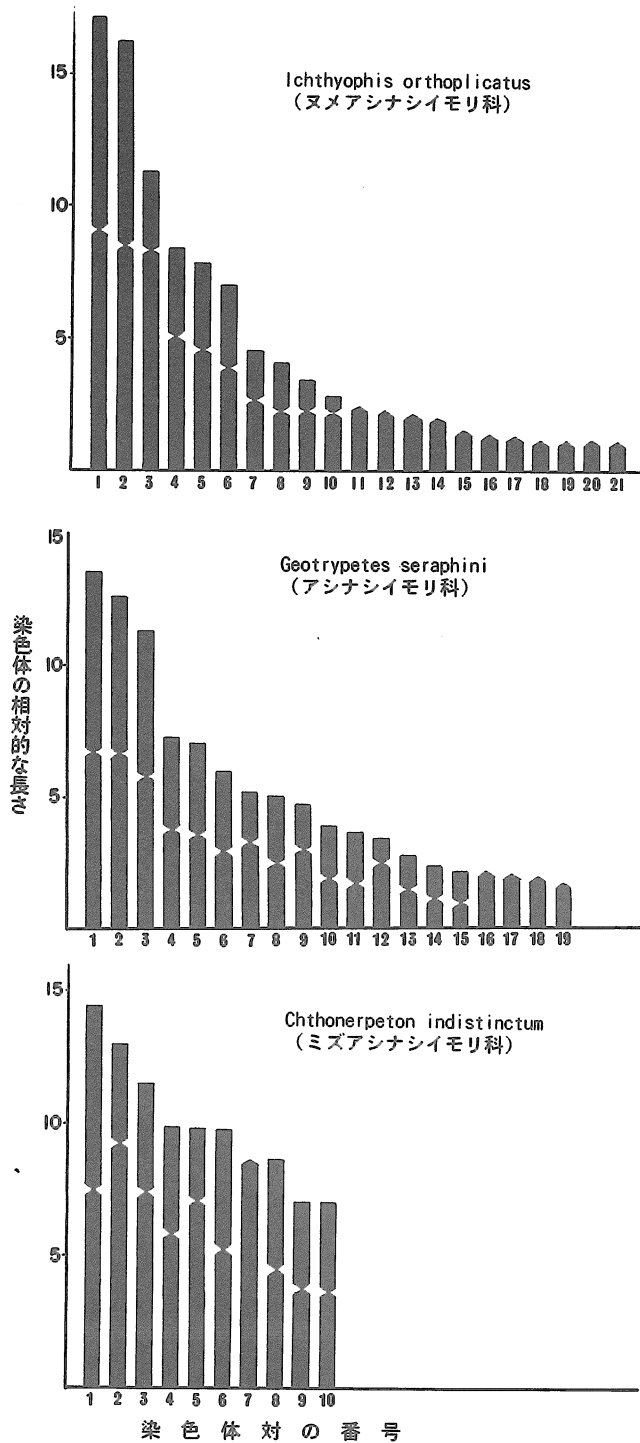


Fig. 5. Ideogram of representative karyotypes of three families in Order Gymnophiona. The figure derived from the data of following papers. A; *Ichthyophis orthoplicatus*, 2n=42 (Seto and Nussbaum 1976) B; *Geotrypetes seraphini*, 2n=38 (Stingo 1974) C; *Chthonerpeton indistinctum*, 2n=20 (Barrio et al. 1971)

引用文献

- Barrio, A. and Rinaldi-Chieri, P.: Etudio cromosomico de *Caecilia occidentalis*. (Gymnophiona, Caeciliidae). Physis 30:305-307 (1970).
- Barrio, A., Saez, F.A. and Rinaldi-Chieri, P.: The cytogenetics of *Chthonerpeton indistinctum* (Amphibia; Gymnophiona). Caryologia 24:435-445 (1971).
- Barrio, A. and Rinaldi-Chieri, P.: El complemento cromosomico de *Siphonops paulensis* (Gymnophiona, Caeciliidae). Physis 31:273-275 (1972).
- Elayidom, N. S., Royan-Subramaniam, S. and Subramaniam, M.K.: The chromosome number of *Uraeotyphlus menoni* Annandale. Current Science 32:274-276 (1963).
- Kezer, J. and Sessions, S.K.: Chromosome variation in the plethodontid salamander, *Aneides ferreus*. Chromosoma (Berl.) 71:65-80 (1978).
- 松井正文: 両生類・爬虫類 1. アシナシイモリ・サンショウウオ. 動物たちの地球(朝日新聞社)第5巻97号, 6-7頁(1993).
- Morescalchi, A.: Karyology and vertebrate phylogeny. Boll. Zool.(Italy) 37(1):1-28. (1970).
- Morescalchi, A.: Comparative karyology of the Amphibia. Boll. Zool.(Italy) 38:317-320 (1971).
- Morescalchi, A.: Amphibia. In Chiarelli, A.B. and E. Capanna (ed.) "Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution." (Academic Press, N. Y.) pp. 233-348 (1973).
- Nussbaum, R. A. and Treisman, G.: Cytotaxonomy of *Ichthyophis glutinosus* and *I. kohtoensis*, two primitive caecilians from southeast Asia. J. Herpet. 15(1):109-113 (1981).
- Nussbaum, R. A.: Systematics of caecilians (Amphibia: Gymnophiona) of the family Scolecomorphidae. Occ. Pap. Mus. Zool., Univ. Michigan, No.713, pp.1-49(1985).
- Nussbaum, R. A. and Ducey, P, K.: Cytological evidence for monophyly of the caecilians (Amphibia: Gymnophiona) of the Seychelles Archipelago. Herpetologica 44(3):290-296 (1988).
- Nussbaum, R. A. and Wilkinson, M.: On the classification and phylogeny of caecilians (Amphibia: Gymnophiona). A critical review. Herpet. Monogr. 1989 No. 3, pp.1-42 (1989).
- Nussbaum, R. A.: Cytotaxonomy of caecilians. In D.M. Green and S. K. Sessions (ed.) "Amphibian Cytogenetics and Evolution" (Academic Press, N.Y.) pp.33-63 (1991).
- Schmid, M.: Chromosome evolution in Amphibia. In H. Muller (ed.) "Cytogenetics of Vertebrates" (Birkhauser Verlag, Basel) pp. 4-27 (1980).
- Seshachar, B. R.: The chromosomes of *Ichthyophis glutinosus* (Linn.). Cytologia (Tokyo) 8:327-330 (1937).
- Seshachar, B. R.: The chromosomes of *Gegenophis carnosus* Bedd. J. Mysore Univ. 5:251-253 (1944).
- Seto, T. and Nussbaum, R.A.: Mitotic and meiotic chromosomes of *Ichthyophis orthoplicatus* Taylor (Amphibia: Gymnophiona). Caryologia (Firenze) 29:317-331 (1976).
- Stingo, V.: Karyology of *Geotrypetes seraphinii* (Amphibia, Apoda). Caryologia (Firenze) 27:485-492 (1974).
- Taylor, E.H.: The Caecilians of the World. A Taxonomic Review. Univ. of Kansas Press, Lawrence (1968).
- Wake, M.H. and Case, S.M.: The chromosomes of caecilians (Amphibia: Gymnophiona). Copeia, 1975, No.3:510-516 (1975).
- Wake, M.H., Hafner, J.C., Hafner, M.S., Klosterman, L.L. and Pattom, J.L.: The karyotype of *Typhlonectes compressicauda*, (Amphibia: Gymnophiona) with comments on chromosome evolution in caecilians. Experientia 36:171-172 (1980).
- Wake, M.H.: Order Gymnophiona. In D.R. Frost (ed.) Amphibian Species of the World. (Allen Press and The Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas) pp. 619-641 (1985).