

両生類の核型進化 II. サンショウオ目

(有尾類, Order Caudata)

瀬戸 武司*

Takesi SETO

Karyoevolution in Amphibia II. Caudata

(A Review)

Abstract: Amphibian animals belonging to order Caudata were listed 9 families, 61 genera, and about 360 species at present (Frost 1985). Supposedly, less than 50% of these species were karyologically analysed. The present study overviewed current published data on salamander cytogenetics, which particularly have been undertaken with modern techniques of chromosomology, for understanding their course of the chromosome evolution.

Karyotypes of the salamander families demonstrated a considerable variety from a primitive type like Cryptobranchoidea to a derived type like Plethodontidae. The paper mainly describes how much karyological characters have affinity to phenotypical characters in consider to their phylogenetic position.

Systematic relations of caudate amphibians have been widely studied from both morphological and biochemical standpoints. We realized, however, that the karyological information has not been adequately obtained for illustrating the karyoevolution of these animals. The accumulation of molecular cytogenetic evidence will contribute the salamander phylogeny in future.

[Key words: Caudate Amphibia, Karyotypes, Phylogeny, Karyoevolution]

[キーワード：サンショウオ目、染色体、系統分類、核型進化]

はじめに

サンショウオ目は恐竜が栄えていた中世代ジュラ紀末から白亜紀にはすでに出現していたとみられる両生類である (Goin and Goin 1962)。カエル類のように極地を除く世界の至る所でみられるというわけではない。主たる生息地はアジアの北半球と北米大陸で亜寒帯から熱帯地方にいたる地域に分布するが、地域により生息す

る種群は明確に区分がなされている。とくにサンショウオ科 Hynobiidae は日本のほか極東アジアで多く種分化し、アメリカサンショウオ科 Plethodontidae は北米大陸に主要な種がみられる。イモリ科は最も広域に分布し南アフリカ、南アメリカ以外の各地域に生息する。また限られた地域にのみ見られるものとして、サイ

* 島根大学教育学部生物学研究室

レン科 Sirenidae はアメリカ合衆国東南部の特産であり、中南米にはネッタイキノボリサンショウウオなど少数の種が生息する。アフリカ、オーストラリア両大陸には有尾類は全くみられない。

サンショウウオ目のあるものは陸生 terrestrial であったり、あるグループは水生 aquatic であったり、両方に生息する種もあるが、いずれにしても乾燥地には生息せず、湿地か水中に産卵し水分の多い陸地や水中に隠れて生活するのが一般的である。

有尾類とも呼ばれるように変態後も尾を残し、成体では前肢のみのサイレンを除き短い四肢をもち、貧弱な胸骨がある。また肺をもたず皮膚呼吸をする種もあり、総じて肺が小さく発達は十分ではない。ほとんどが卵性で雄から精子の袋である精包 (spermatophore) を雌の総排泄腔内に送り込み、体内受精をおこなう進化型のタイプと原始的な体外受精をおこなうタイプとがある。

サンショウウオ目の系統分類については、形態学的にも生化学的にも多くの研究が行われており、近年では生態学、行動学の立場からの研究もなされている (cf. Duellman and Trueb 1986, Larson and Wilson 1989, Green and Sessions 1991)。しかしそれぞれの立場で独自に作られた系統図は、他の立場からのものと一致するわけではなく、これまでの研究成果を総合して矛盾のない一つの系統図にまとまてはいない。Hillis (1991) は形態学と生化学の両方の立場から得られた結果を検討し、それらを合一して新たな系統図を考えようとしたが、サンショウウオ目の類縁関係を明確に示せるほど十分な知見はまだ整っていない、と述べている。

このように変化に富むサンショウウオ類であるが、染色体構成を総覧すると、これらの動物の核型の分化は決してランダムにおこっているわけではなく、進化にともなう一つの傾向が認められる。細胞遺伝学的な研究の進展もまたこれらの類縁関係をあきらかにするひとつの手法として期待されてよいであろう。

両生類の細胞遺伝学の成果を俯瞰するとき直面する大きな問題は、分類上の位置関係を示す分類表のどれを選ぶのが適切かということである。有尾類の分類学もまた流動的な状態であるが、本稿では Frost (1985) の編纂になる "Amphibian Species of the World" の分類に基づいて記述する。この資料集は21カ国から59人の両生類学の研究者により検討・整理され記載されているもので、多くの支持が得られているからである。このため引用した論文で主張されている属や種数とは異なる場合があったが、統一性を保つために上記の内容にこだわった。また和名については、この本の執筆者の一人で

ある松井 (1993) の表記に従った。

サンショウウオ目は現在までのところ、9科60属、約360種が記載されている (Frost 1985)。

1. 有尾類の染色体観察技法

サンショウウオ類の染色体研究は古くから行われ、現在では大多数の属にわたる既知の種の約45%の種について染色体観察がなされ核型が明らかとなっている (King 1990)。有尾類の染色体観察は20世紀前半は専ら固定された精巣をパラフィン包埋し、薄切切片にして染色した標本をスライドプレパラートに作製して観察する、パラフィン切片法により行われた。大型の細胞を有するが故に動物細胞学、発生学の研究材料としてよく用いられたため、両生類細胞遺伝学研究の歴史はサンショウウオ類から始まったといつてよい。

近代的な脊椎動物の染色体観察技法である骨髄細胞による空気乾燥法や血液培養法は有尾類では有効でないため、専ら精巣か幼生組織などの押しつぶし法に頼るしかなかった。その結果、これらの方法を利用し効果的に研究できる無尾類に比べて大きな遅れがみられた。

しかし1970年代になって、腸上皮細胞を用い押しつぶし標本作製する方法が広く用いられるようになった

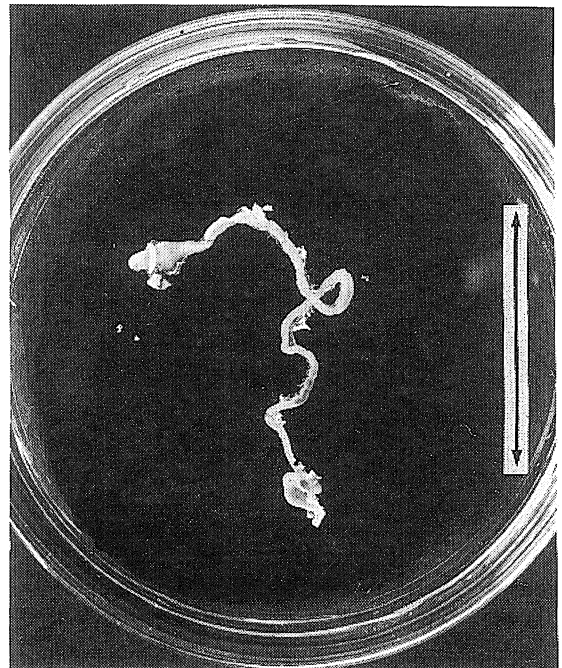


Fig.1. A gut tract of a newt, *Cynops pyrrhogaster*. Mitotic chromosomes for karyotype analyses were exclusively obtained from the gut epithelium of adult salamanders. Scale = 30 mm.

(Kezer and Sessions 1979)。それは従来の酢酸オルセイン液による固定・染色を同時に行う一時的標本とは異なり、酢酸-アルコール液で固定した材料を低温保存し無染色の押しつぶし標本を種々の染色処理ののち永久標本にする技法である。この活用により有尾類の染色体研究は急速に進展した。

この方法の利点は、①成体の腸上皮細胞を用いるために性別が明らかであること、②1個体で核型分析が可能であるので、貴重で少数の材料でも染色体観察に成功する可能性が高いこと、③有尾類の腸上皮細胞は細胞分裂の頻度は高くはないが、押しつぶし法に使用する細胞数も少なくすみ標本作製時の細胞のロスが少ないこと、④固定材料を長期にわたり保存でき、特別な機器を用いないこと、⑤血液、肝臓、筋肉等同じ個体からタンパク質やDNAなどの生化学的分析材料が同時に得られ核型と対比できること、などが挙げられる。

以下 Kezer and Sessions (1979) による標本作製方法を簡潔に記しておく。

- (1) 成体サンショウウオの腹腔内にコルヒチン水溶液 (2 mg/ml) を体重 1 g あたり 0.1 ml を注入し 24-48 時間 *in vivo* で処理する。
- (2) 麻酔をしたのち開腹し、消化管を摘出する。消化管は胃の上端部から直腸末端部までを切り離し、リンガー液に移す (図 1)。
- (3) 消化管を伸長させ、内腔が露出するようにハサミで管を縦に切り開き、内腔の粘膜上皮に付着する粘液や内容物などをリンガー液で充分に洗い落とす。
- (4) 低張液 (0.075 M KCl; pH = 7.0) に移し、室温で 30 分間処理する。
- (5) 新鮮な固定液 (エタノール 3 容 : 酢酸 1 容の混合液) に移し -20°C で保存する。
- (6) 材料を随時取り出し固定液中で腸管を 4-5 mm² 程度の組織片に細断する。
- (7) スライドガラス 1 枚につき 1 組織片をとり、45% 酢酸水溶液に 1~2 分間浸す。軟化した組織から上皮細胞をカミソリの刃で剥離しカバーガラスを載せる。
- (8) 濾紙の上からカバーガラスを垂直に押し、細胞を伸展させる。
- (9) ドライアイスでスライド標本を凍結させたのちカバーガラスを剥離する。
- (10) 直ちにスライドガラスを 95% エタノールに移し、細胞を約 5 分間再固定したのち自然乾燥させる。

以下適宜染色処理する。

本稿では古典的なパラフィン切片標本により観察された結果は染色体数だけにとどめ、押しつぶし法による核

型分析の結果から各科 (Family) ごとに核型の特徴をまとめてみよう。

2. サンショウウオ科 Hynobiidae

東アジアにのみ分布し、オオサンショウウオと近縁関係にある小型サンショウウオで体外受精をすることは共通している。幼生期は水中で過ごす成体は陸上生活するものがほとんどである。水温の低い溪流で長く生活するセイホウサンショウウオ属 *Ranodon* やハコネサンショウウオ属 *Onychodactylus* は例外的に肺をもたない。生息環境や卵囊の形態、産卵習性などは属内でも違いがある (図 2)。

我が国にもっとも多種類が生息する両生類であり、南西諸島を除くほぼ全域に分布し、離島にはオキサンショウウオ *Hynobius okiensis* やツシマサンショウウオ *H. tsuensis* など固有の種もみられる。それ故、細胞遺伝学的な研究もほとんど我が国の研究者によりなされており、古くは佐藤井岐雄 (1943)、牧野佐二郎 (1956) らによって 1930 年から 40 年代に行われた。近年の染色体研究技法の進歩により、本邦産の全種はもとより、中国、イラン産の 3 属以外はほとんどの種について核型分析がなされている (cf. Kohno et al. 1990, 1991)。

表 1 と 4 に示すように、8 属からなる比較的大きな科であるが *Hynobius* 以外の属は稀少種で生息地域が限定されているものが多い。

染色体数の上からも $2n=40$ から 78 までの種があり、属間の違いが甚だ大きくこの科のもつ核学的な多様性は有尾類の他の科とは比較にならないほどである。両生類全体を見渡しても異質のグループである。

我が国には 3 属 18 種が知られ、そのうちの 16 種はサンショウウオ属 *Hynobius* である。これらは殆どの種が繁殖期にのみ姿を現し、産卵後は陸上に隠棲するため成体をみかける期間が短く、水中で成長する幼生のみ人々の目にとまる。その産卵場所と幼生の形態、卵囊の形などからサンショウウオ属は静水型と溪流型に分けられ (佐藤 1943) ているが核型の上でもこの特徴はおおよそ平行している (表 1)。すなわち、静水型の種は $2n=56$ であるのに対し、溪流型は $2n=58$ であるといつてよい。しかし当然例外があり、溪流型とされながら静水型の特徴も併せもつオキサンショウウオは 56-染色体型であり、エゾサンショウウオ *H. retardatus* は他に類のない 40-染色体型である (図 3、4)。

56-, 58-染色体型の違いは小型染色体の一对の有無だけでなく、概して *Hynobius* 属の種間では核型の差

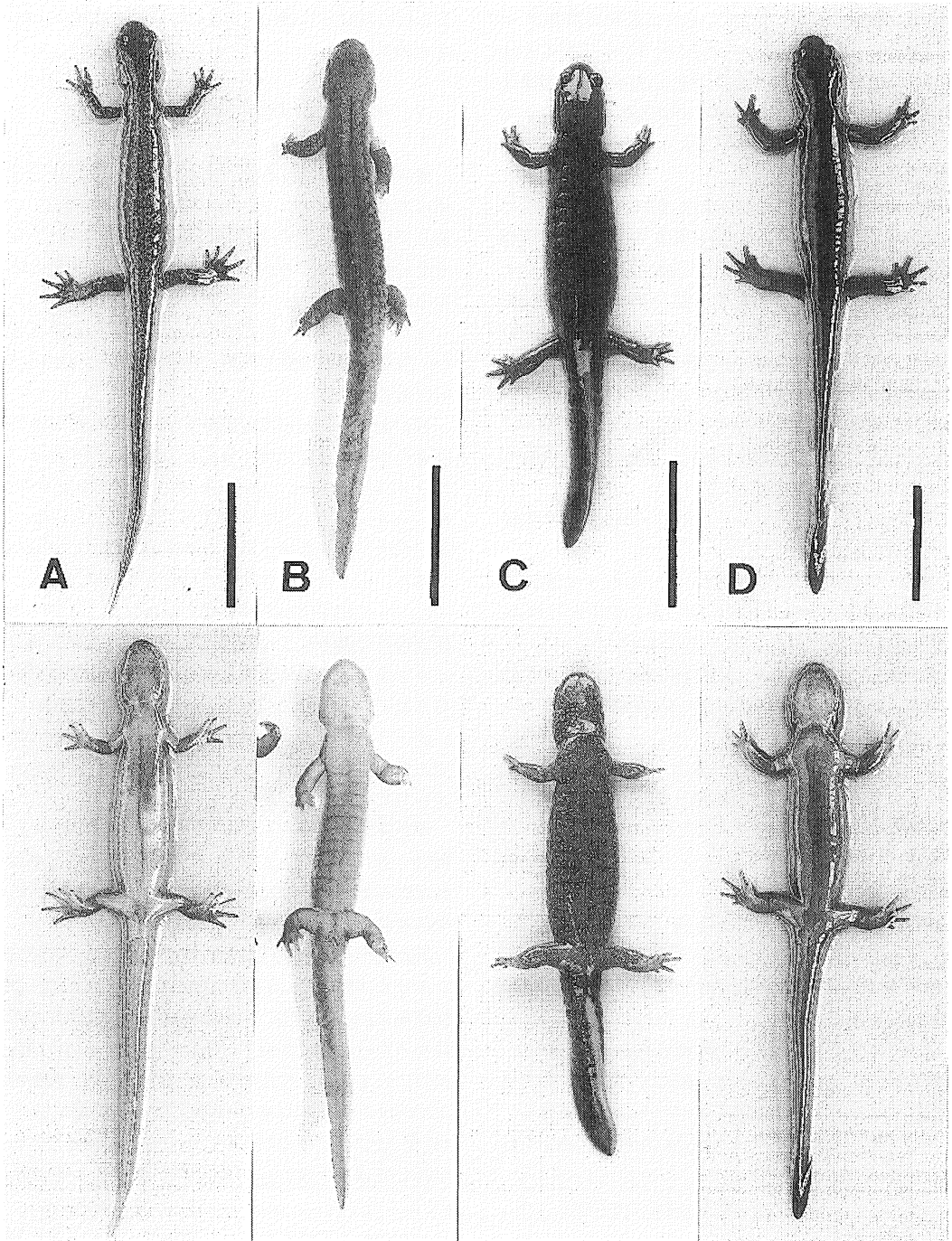


Fig. 2. Photographs of full-sized adult specimens of *Onychodactylus japonicus*, female (A); *Salamandrella keyserlingii*, male (B); *Hynobius nebulosus*, female (C); and *H. retardatus*, male (D). Upper four pictures are dorsal side, and lower ones are ventral side. Bar on each picture represents 30 mm.

は大きくはないが、溪流型の種の方が変異幅は大きい。

我が国にはこのほか北海道に生息するキタサンショウウオ *Salamandrella keyserlingii* は $2n=62$ で染色体数だけから見ると *Hynobius* 属との差は小さいが、核型は著しく異なり、大型の両腕型7対のほかは殆んど単腕型の染色体からなりサンショウウオ類の中でも特異的な核型を示す (図6)。ハコネサンショウウオ *O. japonicus* は本州・四国の山地の溪流に沿った地域に生息し、皮膚呼吸で生きられる環境の中で生活する特異的なサンショウウオで、両生類の中でもっとも多い染色体数 ($2n=78$) を有する (図5)。この核型には微小染色体が26対含まれており、また、大型3対のM,S M型が極端に大きく核型を構成する染色体の形態は不均一 (bimodal) である。肺をもたず、形態学的にも生態学的にも原始未分化型の特徴をもつハコネサンショウウオが、核型の上でもこのような特徴を示すことは、これが未分化な核型の典型とする好例の種といえる。

上記の属のほかサンショウウオ科 *Hynobiidae* には5属あり、タカネサンショウウオ属 *Batrachuperus*

($2n=62$) セイホウサンショウウオ属 *Ranodon* ($2n=66$) の染色体は観察されているが、中国やイランの高地に生息するリュウサンショウウオ属 *Liuvia*, フトサンショウウオ属 *Pachyhynobius*, コーカサスサンショウウオ属 *Paradactylodon* は稀少種でまだ核型分析はなされていない。これまでに明らかにされた染色体数を属間で比較すると表2の通りとなる。タカネサンショウウオ属やセイホウサンショウウオ属では現在のところ染色体数の種間変異は知られていない。

サンショウウオ科の各種を核学的に類別すると大きく3つのグループに分けることができる (表2)。第一はこの科の中では最小の染色体数をもつエゾサンショウウオ *H. retardatus* ($2n=40$) で北海道のみに生息する。核型にも特徴があり、同属の第二の種群とは単腕型と微小染色体数が極端に少ないことで大きく異なっている。第二のグループは最も多くの種からなるサンショウウオ属で、形態的には互いによく類似し、主として日本、韓国、中国に分布する染色体数が $2n=56/58$ をもつ種群である。これらの核DNA量 (C-value) はエゾサン

Table 1. Two Major Types of Hynobiid Salamanders in Japan, Korea and Taiwan.

平地性静水型*	2 n	山地性溪流型*	2 n
暖地平地性静水型 "nebulosus" group	カスミ <i>H. nebulosus</i> 56 トウキョウ <i>H. tokyoensis</i> 56 オオイタ <i>H. dunni</i> 56 ツシマ <i>H. tsuensis</i> 56	山地性溪流型 "naevius" group	ブチ <i>H. naevius</i> 58 ヒダ <i>H. kimurae</i> 58 ベッコウ <i>H. stejnegeri</i> 58 オキ <i>H. okiensis</i> 56 オオダイガハラ <i>H. boulengeri</i> 58 (<i>Pachypalaminus</i>)
寒地平地性静水型 "lichenatus" group	クロ <i>H. nigrescens</i> 56 トウホク <i>H. lichenatus</i> 56 ホクリク <i>H. takedai</i> 56 エゾ <i>H. retardatus</i> 40	[台湾産]	タイワン <i>H. formosanus</i> 58 アリサン <i>H. arisanensis</i> 58 ソナン <i>H. sonani</i> 58
[韓国産]	チョウセン <i>H. leechii</i> 56		

* 佐藤井岐雄 (1943) による。

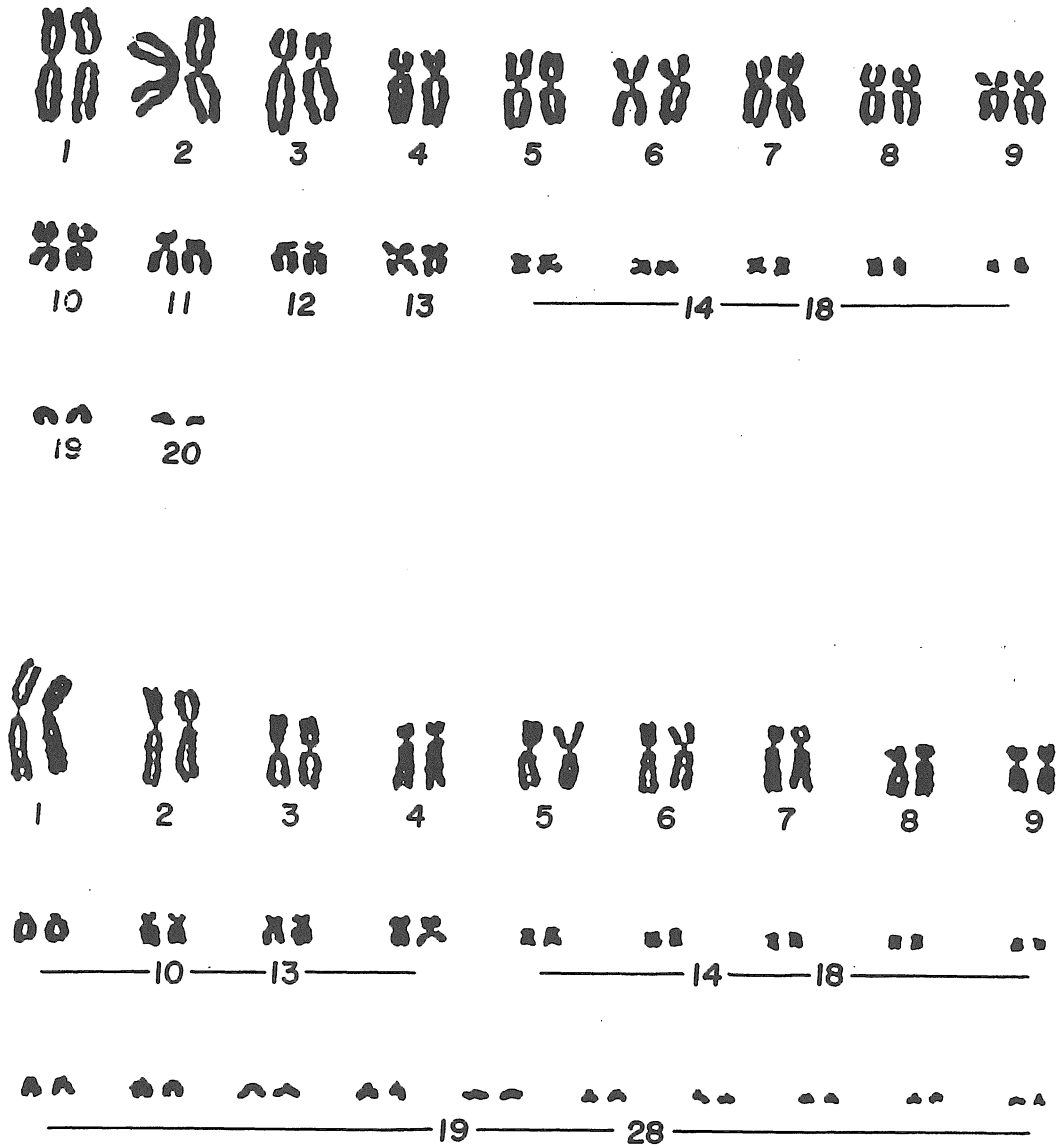


Fig. 3. Karyotype of *Hynobius retardatus*, male. Giemsa stain. $2n = 40$. Bar represents $10 \mu\text{m}$.

Fig. 4. Karyotype of *Hynobius abei*, male. Giemsa stain. $2n = 56$.

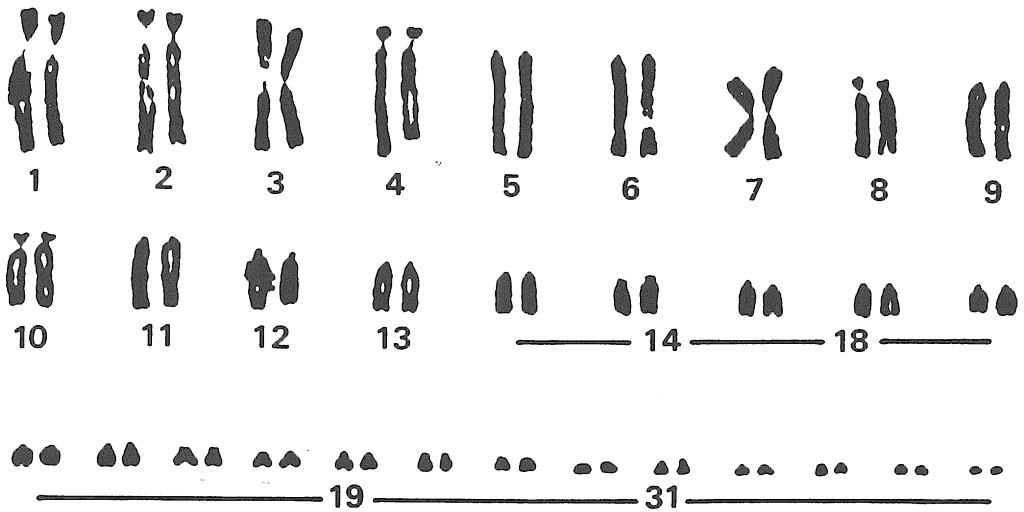
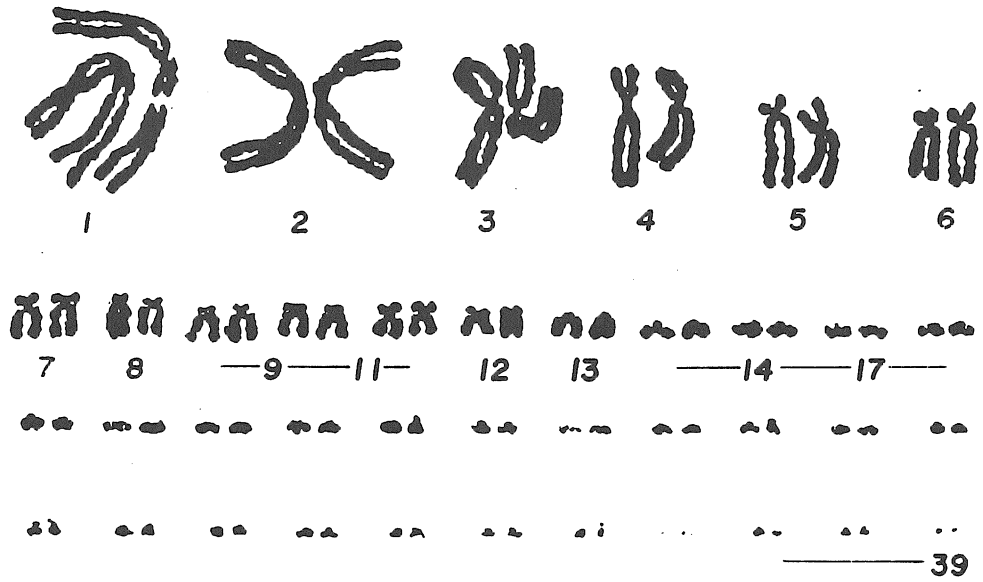


Fig. 5. Karyotype of *Onychodactylus japonicus*, male. Giemsa stain. $2n = 78$.

Fig. 6. Karyotype of *Salamandrella keyserlingii*, male stain. $2n = 62$.
Scale: one section = $10 \mu\text{m}$.

ショウウオとは大差はない。

第三のグループは両生類の中でも際立って多数の染色体数をもつ種からなり、山地溪流型のハコネサンショウウオ ($2n=78$) をはじめ主として中国に産するがセイホウサンショウウオ属 ($2n=66$) を含む。これらのグループでは、核型を構成する染色体のうち大・中の単腕型と微小染色体数の割合が属間で異なる。とくに微小染色体の減少により $2n$ 数を変えている傾向がみられる。染色体構成でははっきりした違いがあると同時に形態学的にも生態学的にも第二のグループとは異なり、低温の流水域に適応しておりオオサンショウウオ科の核型との類似性はもっとも高い。

Morescalchi (1975) によるとサンショウウオ亜目 Cryptobranchioidea では染色体数の多い種は表現型で原始的な特徴を示すことを指摘しており、もしこれが正しければ第二のグループは多分これより高い染色体数をもつ第三のグループから由来したものと考えられる。上記のうちエゾサンショウウオによって表徴される核型がサンショウウオ科に含まれることは、サンショウウオ類の各科が進化適応するうえで、独立した事象でありながら、核型進化が共通した方向性をもった変化であることは興味深い。

56-染色体型で代表される静水型のサンショウウオ属は更に暖地平地性静水型 (*nebulosus*-group) と寒地平地性静水型 (*lichenatus*-group) とに類別されている (佐藤1943)。この区分は生態学、形態学的な見地からなされたものであるが、核型からは明確に区分できない。しかし澱粉ゲル電気泳動法による本邦産静水型サン

ショウウオのアイソザイムを広範に分析した Matsui (1987) は17の遺伝子座位について比較し遺伝的距離を求めた結果、トウホクサンショウウオ *H. lichenatus* とカスミサンショウウオ *H. nebulosus* は大きく分かれるものの、佐藤 (1943) の区分とは一致しないフェノグラムを得た。核型と表現型による類別が容易でない静水型の種分化を検討するにはアイソザイムパターンの分析は精度が高く有効であることを示している。

サンショウウオ属の核型はこれまでにほぼ全種にわたり分析された。そこで明らかになったことは、一見安定しているかにみえる56-, 58-染色体型でも、広域分布をする種の間には核型に種内変異があるものが見つまっている (Kohno et al. 1987, Seto et al. 1988, 山本ほか 1988, Ikebe and Kohno 1991)。これはおもに中型染色体群 (Nos. 10-13) と小型染色体群 (Nos. 15-28/29) のうち両腕型と単腕型の構成の違いに注目してみると、同種であっても地域により差異が見いだされることによる。とくにNo. 10染色体がT型である個体群とST型のものがあり、県内のいくつかの生息地の間でも多型現象がみられることが明らかになっている (山本ほか1988)。No. 10の変異はサンショウウオ属の核型を比較する場合に最も注目される形態である。Ikebe et al. (1990) はC-染色法により検出されるNo. 10の短腕部に局在する構成的異質染色質の大きさから静水型サンショウウオの系統を論じようと試みている。しかし例えば同一地方でも差の生じる種もあり、材料の新鮮さによる C-spot の変異もあるので、正確に系統関係に言及するにはなお検討を要する問題が残されている。

Table 2. Difference in Chromosome Number among Genera.

Genera	Species	2 n	mono.mic
<i>H. retardatus</i>	1	4 0	2
<i>Hynobius</i> sp.	1 7	5 6 / 5 8	8 - 1 2
<i>Salamandrella</i>	1	6 2	1 0
<i>Batrachuperus</i>	6	6 2	1 9
<i>Ranodon</i>	2	6 6	1 9
<i>Onychodactylus</i>	2	7 8	2 6

3. オオサンショウウオ科 Cryptobranchidae

古生物学的にも、形態学的にも、現世の有尾類の中ではもっとも原始的な科であることが知られている。形態的には大型で偏平な体型をしており、とくに偏平な頭部と大きな口に特徴がある。体の側面の皮膚にはひだがあ

り尾は短い。貯精嚢をもたず、変態が不完全で幼生に似た形質を多くもっていることから、サンショウウオ科の祖先から由来し幼形進化 (paedomorphosis) したと考えられる特徴を有している (Noble 1931)。

オオサンショウウオ科は2属3種が知られており、アジア産はオオサンショウウオ属 *Andrias* で2種しか

なく、*A. davidianus* は中国、*A. japonicus* は日本に固有の種である。わが国では特別天然記念物に指定されているためよく知られた動物のひとつである。しかし細胞学的な研究材料とすることに大きな壁があることは残念である。両生類の中では最も巨大で成体では1mを超える体長をしており、地方によってはハンザキと呼ばれる(図7)。

アメリカオオサンショウウオ属 *Cryptobranchus* は1属1種でアメリカ合衆国東部に生息する *C. alleganiensis* だけである。この種はアジア産の *Andrias* 属よりも体長が小さくせいぜい70cm程度で溪流にすむ。不思議なことにこれら3種のオオサンショウウオは極東アジアと北米とに生息するという不連続な分布をしている。しかしヨーロッパで化石が発見されているので、かつては広範囲に分布していたものと推測されている。

北米大陸およびアジアから発見されているオオサンショウウオの化石をみると、現世の *Cryptobranchus* (crypto = 隠された; branchus = 鰓) よりも *Andrias* がより近い類似性をもつことが知られており、*Andrias* が最も古い形の有尾類であると見なされる。

これらの染色体研究については Morescalchi et al. (1977) と Sessions et al. (1982) によりなされ、Sessions らは香港のマーケットで入手した、*A. davidianus* の詳細な核型分析(図8)と、C-染色によるバンド分析、分子雑種法による5s RNA遺伝子の局在箇所を示している。オオサンショウウオ科の3種はいずれも $2n=60$ で核型も極めてよく類似しており、とくにオオサンショウウオ属 *Andrias* の2種の核型

Tabel 3. Chromosome constitution of 3 species in Cryptobranchidae ($2n = 60$).

Species	pair	L-m	M-m/sm	mono.	mic.	FN
<i>A. davidianus</i>	30	3	3	10	14	72
<i>A. japonicus</i>	30	3	3	10	14	72
<i>C. alleganiensis</i>	30	4	2	9	15	72

L-m:大型 M. M-m/sm: 中型 M, SM.
mono:単腕型. mic:微小染色体. FN:染色体腕数.

は同一とみなされる (Morescalchi et al. 1977)。しかし表3に示すようにアメリカオオサンショウウオの核型は大型のM-および SM-型が8本で、オオサンショウウオより1対多く、中型のM-, SM-型が1対少なくなっている点と微小染色体が1対多く含まれ30本であることで、オオサンショウウオ属とはわずかに異なる核型であると言える。

しかしこれらの染色体腕数 FN はすべて72となり、おそらく共通の祖先型の核型 FN=72から由来し動原体癒合の際に大型・中型のT-染色体の融合がおきた結果がアメリカオオサンショウウオ属の核型となり、中・小型のT-染色体の融合がオオサンショウウオ属の核型となったと考えることができ、単純なロバートソン型の転座が生じる際にそれに参加する中・単腕型染色体の相手が異なることが核型の違いをもたらしたと考えると納得がいく。

しかし *Cryptobranchus* と *Andrias* のいずれが進化型であるのか現時点では判断できる証拠はない。

一般に幼形成熟をする有尾類では核DNA量が他の有

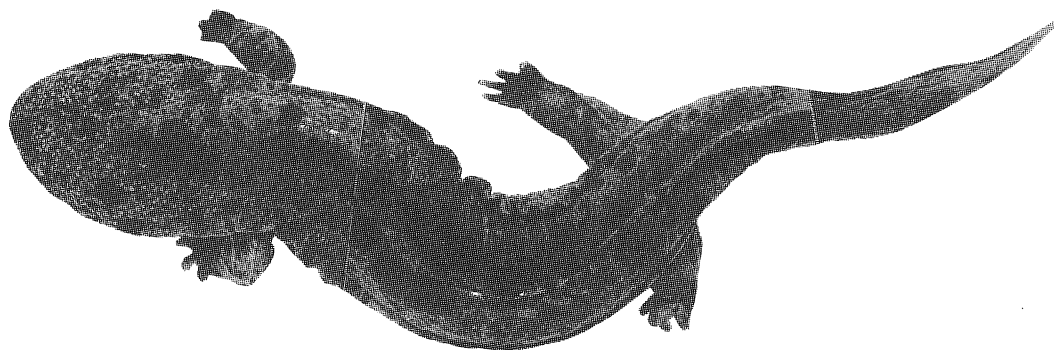


Fig. 7. Photograph of full-sized *Andrias japonicus*, a giant salamander sex unknown. Whole Length = 95 cm.

尾類に比べ圧倒的に多いことが知られている。オオサンショウウオでも多く、日本産は $92.9 \text{ pg}/2n$ 、中国産は $100.1 \text{ pg}/2n$ で、これよりも *Cryptobranchus* は多いDNA量 (112.5 pg) をもつのでこの科の中では、より核型が進化したものと Morescalchi (1977) は考えている。しかしDNAの蓄積が直ちに進化の証であるとは言いがたい。

有尾類の核学的な多様性の中でも、とりわけ注目されるこれらオオサンショウウオの核型は次の点で特徴がある。すなわち核型を構成する30対の染色体には両腕型と単腕型の両方がみられ、染色体の大きさも、大型・中型とはほぼ同数の微小染色体を含むのが特徴である。このことから染色体数が多く、染色体形態は不均一 (bimodal) であるという特徴から言えば、進化したサンショウウオとは全く異なる核型を有している。

4. サイレン科 Sirenidae

このサンショウウオは両生類のなかでも特異的な形態をしているばかりか、カエル類やサンショウウオ類とは違った特徴をもっている。あごの骨は小さく、目はわからない位に微小で、前肢は短小、後肢は完全に欠いている。後肢を支える腰帯もない。体表は滑らかで、成長してもいつまでも3対の外鰓が残り、成体としての形質が

ほとんど見られない、いわゆる幼形成熟 (neoteny) をすることで知られる。排泄器官の形態、交尾行動、産卵習性も他のサンショウウオ類とは異なる。精子の構造に至っては2本の鞭毛をもつなど脊椎動物ではみられないユニークなものである。

ヌマサイレン属 *Pseudobranchus* の1種とサイレン属 *Siren* 2種が記載されており (Frost 1985)、アメリカ合衆国の東海岸沿いから南東部とメキシコ北部に生息する。

この科の系統分類については前世紀末から長く議論されている。議論の分かれる点は、骨学的な知見から、空椎類 (Leptospondyli) に類似しているのでサイレン科は独立した目 (堅口類 Trachystomata) に置くべきだとする考え (Cope 1889, Goin and Goin 1971) と、他のサンショウウオ類との解剖学的な違いを明確にした上で、化石よりも現世の生きたサイレン類の形態学的な知見を重視すると、有尾目に残すべきだとする考え (Estes 1965) である。アデノシン・脱アミノ酵素類の研究からカエル類とサンショウウオ類は互いに類似するが、サイレン類だけはこれらの酵素にはかけ離れた違いがあることも明らかになっており (Goin and Goin 1971) 今後どのように位置づけられるか大きな問題である。

細胞遺伝学的な研究が進むにつれて、2属3種の分類

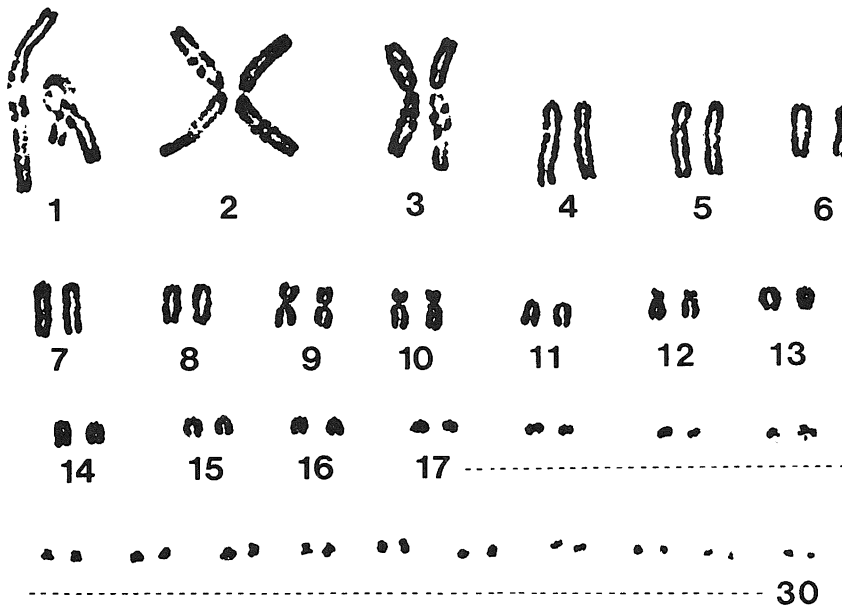


Fig. 8. Karyotype of *Andrias davidianus*, prepared from the female gut epithelium by Sessions et al. (1982).

のあり方についても疑問が提起されており、議論の多いグループである。

これら3種の染色体分析はすでに Morescalchi and Olmo(1974), Leon and Kezer (1974), Morescalchi et al.(1986), Moler and Kezer (1993) らによりなされている。これらの研究結果によると、コビトサイレン *Siren intermedia* は $2n = 46$ (FN=90) ですべて両腕型、オオサイレン *S. lacertina* は $2n = 52$ (FN=100) でT型が4本と形態を同じくする4本の染色体が13組あるために4倍性の構成をしていると推測している。ヌマサイレン *P. striatus* は $2n = 64$ でT型が増加することにより染色体数を増やしており、最も大型のM染色体対以外は4本の相同染色体組に分けられることから倍数性ではないかと主張している。これは可能性のある考えではあるが彼らのカリオグラムは核型を断定できるほど鮮明なものではない。とくにNo. 8とNo. 10の染色体4本は相対長と腕比からみて同型染色体であるとは言いがたい。これに対して Leon and Kezer (1974) はコビトサイレンを材料とし精巢の体細胞分裂と減数分裂細胞およびランプブラシ染色体(卵母細胞前期の染色体)の観察から $2n = 46$ (FN=92) $n = 23$ を報告し、微小染色体とT型染色体を含まない核型の特徴を示している。また雄の減数分裂中期(MI)や雌のランプブラシ染色体の観察では、23本の完全なII価染色体(bivalent)の形成を確認していることから、Leon and Kezer (1974) は倍数性にはとくに言及していない。

最近のヌマサイレン属 *Pseudobranchius* の染色体研究(Moler and Kezer 1993)では核型の上から、少なくとも二つの異なる種が含まれるのではないかと考えられる結果が報告されている。ひとつは $n = 24$ ($2n = 48$) で、他は $n = 32$ ($2n = 64$) の個体群で、両者はフロリダ半島の北部に同所的(synpatric)に生息するが、異なる繁殖域を占めており、採集した三地域のいずれでも2型は共存することが確認された。

64-染色体型のグループは48-染色体型よりも多くのT型とST型を核型に含むが、多分動原体開裂と動原体逆位により48-染色体型から変化したものであり、64-染色体型は倍数体と認められる確候はないと Moler and Kezer (1993) は述べている。

いずれにしても染色体構成の中に微小染色体をもたないこと、短腕型を含まないかあるいは少数であることから、サイレン亜目は核型の上からはサンショウウオ亜目よりもイモリ亜目の未分化なグループに近い類縁性をもつ。しかし単独の目(堅口類) Order Trachystomata にすべきかどうかの議論はここではできない。

5. ホライモリ科 Proteidae

成体になっても鰓と2対の鰓孔をもち、一生を水中で過ごすホライモリ科は小さなグループで、ホライモリ属 *Proteus* とマッドパピー属 *Necturus* の2属からなる。ホライモリ属は *P. anguinus* の1属1種で、旧ユーゴスラビアの地中海沿岸部と北部のトリエステ地方の洞窟中の溪流にのみ生息する有尾類である。目の発達がなく体表には色素胞が乏しいため白っぽい色をしている。

一方、マッドパピー属は4種からなるとされ、*N. punctatus*, *N. beyeri*, *N. lewisi*, *N. maculosus* のいずれも北アメリカの東部と中西部の湖や河川に生息する。黒褐色をして太めの体形でホライモリに比べると環境の変化にも耐え強靱である。

このように、ホライモリ科の両属は生息地域がともに限定され遠く隔たっており、生息環境や外部形態が大きく異なるけれども、共に変態をせず幼形成熟(neoteny)型であり、体内受精をし解剖学的な特徴に共通点がみられることから、分類上同一の科に含めるべきかどうか意見の分かれるところである。

ホライモリ科の染色体研究はこうした理由から注目されていたが、すでに核型の類似性が Kezer et al. (1965) により示されている。Kezer (1962) が精巢の押しつぶし標本によりホライモリ *P. anguinus* について、Seto et al. (1964), Sessions (1980), Morescalchi (1973, 1975) らがマッドパピー *N. maculosus* について核型分析をおこなっており、ことに Sessions (1980) は雌雄の核型を検討しXY型の性染色体の存在を確認した。

染色体数はともに $2n = 38$ で両属の核型を比較すると、19対の相同染色体のうち、大型・中型には13対のM, SM染色体があることは共通しており、残る6対については下記の点で異なる(図9)。マッドパピーは中型のT染色体5対と小型の1対であるのに対し、ホライモリは4対の中型Tと2対のSTで構成されており、従って染色体腕数はFN=64と68の差となる。このように、大・中の両腕型に差はなく、中型と小型の1対にわずかな違いがあるだけで両者の核型の類似性は高いものと言える。

さらにSessions & Wiley (1985) は *N. maculosus* 以外の種について核型を検討し種間変異のあることを明らかにした。そして上記の4種のほかに *N. alabamensis* を加え5種とすべきであると主張した。

細胞遺伝学的な知見に基づいて Kezerら (1965) は、ホライモリ科の2属間の類縁性について否定し平行進化

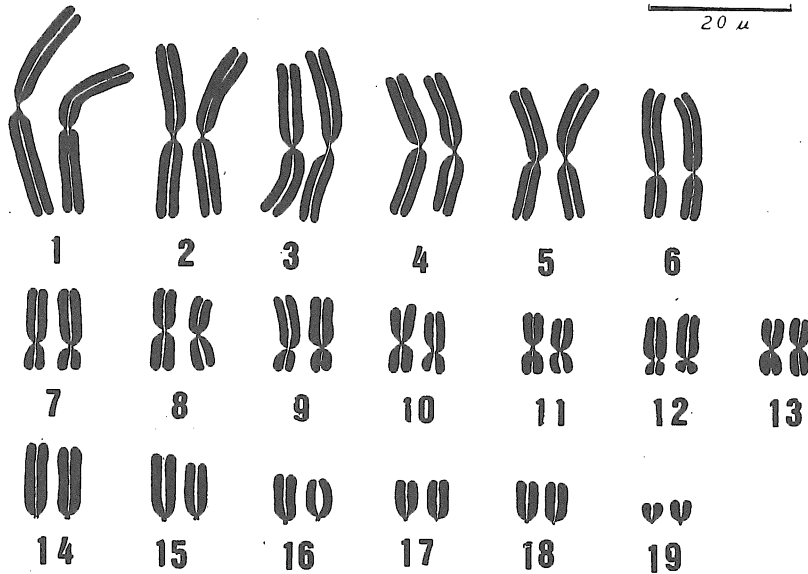


Fig. 9. Karyotype of female *Necturus maculosus*, the karyogram prepared from a camera lucida drawing of the metaphase cell. Air dried preparation of cultured leukocytes. Bar represents 20 μ m.

説を主張した Hecht (1957) の考えに反論している。両属の核型の僅かな違いは、未分化型の有尾類の属間でみられる違いに比べると決して大きなものとは言えず、別の進化の経路をたどったものとする考え方よりも同一の科に含まれる現在の分類の有効性が強調できる。

興味あることは、この科の染色体数は有尾類の中でも進化的で $2n=24\sim 26$ をもつグループと原始未分化型の $2n=56\sim 58$ のグループの中間型を示していることである。これは数的な面だけでなく、染色体形態でも進化したグループにはない単腕型の染色体を含む核型構成である点と、原始未分化型にみられる微小染色体が喪失している点に特徴的がある。

このことから、ホライモリ科は核学的な見地から考えると、サンショウウオ亜目のような原始未分化型から現在もっとも進化したアメリカサンショウウオ科やイモリ科などの分化型への中に位置する移行型のサンショウウオであると言える。

6. アンフューマ科 Amphiumidae

分類上、この科の位置づけについては従来からさまざまな意見がある。ひとつはホライモリ科やイモリ科と共にイモリ亜目 Salamandroidea に含める考えと、もう一つはアンフューマ科はホライモリ科と共に独自にアンフューマ亜目 Amphiumoidea とし、イモリ亜目と

は区分する、とする意見である。それほどアンフューマ科はこれらの科と決定的な差異がないことを意味する。ここでは前者の考えに従っている。

この科は1属3種しかなく、有尾類の中でもっとも小さいグループでありながら十分には知られていない。アンフューマ属 *Amphiuma* の3種はすべてアメリカ合衆国東南部に限って局在している。大型の種 *A. tridactylum* では全長が約1mあり、細長くウナギのような細長い体型をしておりコンゴウナギ (Congo eels) とも呼ばれる。四肢はあるが小さくて目立たず役に立っていない。成体になると鰓は消えるが鰓孔は残っている。

アンフューマの細胞学で特筆すべきことは、非常に大きな細胞をもつことである。哺乳類の細胞は分裂中期でせいぜい15 μ m でそれを超えることはない。押しつぶし標本や空気乾燥法で伸展した細胞でも35 μ m 以下が普通である。しかしアンフューマは大型の細胞をもつ有尾類のなかでも特に大きく直径100 μ m が普通である。染色体もこれに比例しており動物では他に類のない大きさで、中期細胞のもっとも凝縮した状態でもNo. 1染色体で平均35 μ m がある (Donnelly and Sparrow 1965)。

アンフューマ属3種のうち *A. means* と *A. tridactylum* の2種で核型分析がなされている (Donnelly & Sparrow 1965, Morescalchi et al. 1974)。両種はともに $2n=28$ でM, SM型の染色体14対

で構成されているのでFN=56となる。トラフサンショウウオやアメリカサンショウウオと極めてよく似た構成で、No. 6の染色体の腕比がこれらとは僅かに異なる程度である。このような核型の類縁性からみるとイモリ亜目のグループに含めることは妥当であるとみられる。

7. トラフサンショウウオ科 Ambystomatidae

かつては分類学上サンショウウオ科 Hynobiidae と同じグループに含まれていたほどで、外見上この科との類似性を思わせる点もある。トラフサンショウウオ科はメキシコ高地以北からカナダ、アラスカあたりまでの北緯50度から南の北米大陸に分布するので、サンショウウオ科とは生息地域に大きな隔りがある。

北米大陸に広域分布しもっとも豊富にみられるトラフサンショウウオ属 *Ambystoma* は28種、メキシコ高地にのみ生息し未分化な特徴を残しているメキシコヤマトラフサンショウウオ属 *Rhyacosiredon* は4種あり、トラフサンショウウオ科は2属32種からなる。

アホロートルとしてよく知られているのは *Ambystoma mexicanum* の幼生型でメキシコ高地の水温の低い湖に生息し、幼形成熟の個体である。*A. tigrinum* は北米の東海岸から西海岸まで分布し、いくつかの地方種族が知られる。

トラフサンショウウオ科の細胞遺伝学的な報告はおもにトラフサンショウウオ属に関してみられ、Morescalchi (1975) によるとこの属の核型は種間でほとんど変わらず互いによく類似していると述べている。詳細な核型分析は Sessions (1982) が染色体分染法によりおこない、二倍体の種である *A. jeffersonianum* と *A. laterale* の正確な核型を示した。両種は共に $2n=28$ で大きさのほとんど変わらない大型6対はいずれもM染色体であり、これ以外の8対もサイズが漸減するM, SMおよびST型である。したがって、核型の特徴はすべて両腕型染色体からなりNo. 13, No. 14以外は大きさも大差なく微小染色体を含まないFN=56の構成である。

オハイオ州とミシガン州には *A. jeffersonianum* と *A. laterale* が同所的 (sympatric) に生息しており、この地域には三倍体ですべて雌の個体である2種の *A. platineum* と *A. tremblayi* がみられる。Sessions (1982) はこれらの核型を分析し、*A. platineum* は2組の *jeffersonianum* と1組の *laterale* の染色体組からなり、*A. tremblayi* は1組の *jeffersonianum* と2組の *laterale* のゲノムから構成される三倍体であることを立証した。

A. mexicanum や *A. macrodactylum* についてもランブラシ染色体や体細胞染色体により核型の分析がなされており (Callan 1966, Kezer et al. 1980) トラフサンショウウオ属の核型の高度な類似性が理解できる。

トラフサンショウウオ科とサンショウウオ科の形態学的な類似性にもかかわらず、染色体数が大きく異なり、核型の特徴にも大差があり、Hynobiidae から直接進化したものとは考えにくいほどの差が認められる。

8. オオトラフサンショウウオ科

Dicamptodontidae

オオトラフサンショウウオ属 *Dicamptodon* とオリンピアサンショウウオ属 *Rhyacotriton* からなり、共に1属1種で生息地もきわめて限定されており、カナダの南西部と北米の北西部に生息する。

トラフサンショウウオ *Ambystoma* と比べて、オオトラフサンショウウオ *Dicamptodon* は尾が押しつけられたように薄くなっており、腹部にみられるはずの肋条 (costal groove) がはっきりしない。オリンピアサンショウウオ *Rhyacotriton* は小型で山地溪流に生息し痕跡的な肺しかもっていない。そのため肺を膨らま

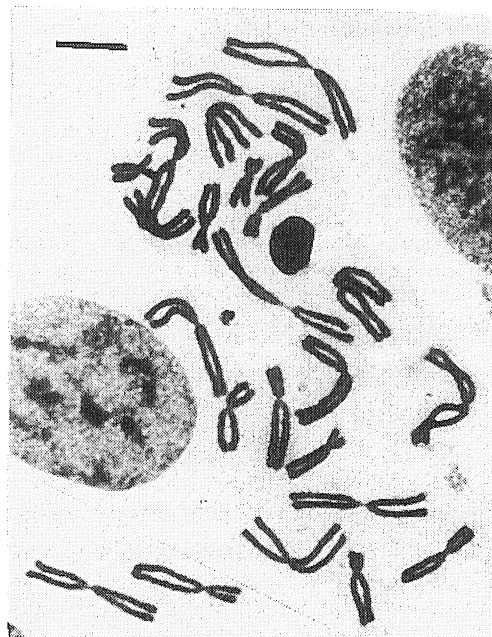


Fig. 10. A metaphase cell from a female *Cynops pyrrhogaster* intestine. Giemsa stain. Bar represents 10 μ m.

Table 4. Chromosome Number (2n) and C-value (2C) of Genera in Order Caudata.

FAMILIES/科名 ^a	GENERA	属名 ^a	種数 ^a	2n	C-value ^b
[Cryptobranchoidea サンショウウオ亜目]					
Hynobiidae	<i>Batrachuperus</i>	タカネサンショウウオ属	6	62	43
サンショウウオ科	<i>Hynobius</i>	サンショウウオ属	18	40/56/58	33-41
	<i>Liuiia</i>	リュウサンショウウオ属	1	-	-
	<i>Onychodactylus</i>	ハコネサンショウウオ属	2	78	-
	<i>Pachyhynobius</i>	フトサンショウウオ属	1	-	-
	<i>Paradactylodon</i>	コーカサスサンショウウオ属	1	-	-
	<i>Ranodon</i>	セイホウサンショウウオ属	2	66	51
	<i>Salamandrella</i>	キタサンショウウオ属	1	62	43
Cryptobranchidae					
オオサンショウウオ科	<i>Andrias</i>	オオサンショウウオ属	2	60	93-100
	<i>Cryptobranchus</i>	アメリカオオサンショウウオ属	3	60	112
[Sirenoidea サイレン亜目]					
Sirenoidea	<i>Pseudobranchus</i>	ヌマサイレン属	1	48/64	-
サイレン科	<i>Siren</i>	サイレン属	2	46/52/64	107-108
[Salamandroidea イモリ亜目]					
Proteidae	<i>Necturus</i>	マッドバピー属	5	38	165
ホライモリ科	<i>Proteus</i>	ホライモリ属	1	38	97
Amphiumidae	<i>Amphiuma</i>	アンフューマ属	3	28	150
アンフューマ科					
Ambystomatidae	<i>Ambystoma</i>	トラフサンショウウオ属	31	28	48-62
トラフサンショウウオ科	<i>Rhyacosiredon</i>	メキシコヤマトラフサンショウウオ属	4	28	-
Dicamptodontidae	<i>Dicamptodon</i>	オオトラフサンショウウオ属	3	28	-
オオトラフサンショウウオ科	<i>Rhyacotriton</i>	オリンピアサンショウウオ属	1	26	62(1c) ^c
Salamandridae	<i>Chioglossa</i>	キンスジサンショウウオ属	1	24	-
イモリ科	<i>Cynops</i>	イモリ属	7	24	35(1c) ^c
	<i>Euproctus</i>	ナガレイモリ属	3	24	46
	<i>Mertensiella</i>	ショウアジアサンショウウオ属	2	24	-
	<i>Neurergus</i>	ツエイモリ属	4	24	-
	<i>Notophthalmus</i>	ブチイモリ属	3	22	98 ^c
	<i>Pachytriton</i>	フトイモリ属	1	-	-
	<i>Paramesotriton</i>	コブイモリ属	5	24	68

	<i>Pleurodeles</i>	トゲイモリ属	2	24	30
	<i>Salamandra</i>	サラマンダラ属	2	24	65-66 ^d
	<i>Salamandrina</i>	メガネイモリ属	1	24	-
	<i>Taricha</i>	カリフォルニアイモリ属	3	22	56-59
	<i>Triturus</i>	ヨーロッパイモリ属	12	24	42-67 ^d
	<i>Tylototriton</i>	イボイモリ属	7	24	49
Plethodontidae					
アメリカサンショウウオ科					
Desmognathinae	<i>Desmognathus</i>	ウスグロサンショウウオ属	11	28	30-36
ウスグロサンショウウオ亜科	<i>Leurognathus</i>	スキバナサンショウウオ属	1	28	-
	<i>Phaeognathus</i>	レッドヒルサンショウウオ属	1	28	-
Plethodontinae	<i>Batrachoseps</i>	ホソサンショウウオ属	8	26	36-40 ^e
アメリカサンショウウオ亜科	<i>Bolitoglossa</i>	ネッタイキノボリサンショウウオ属	69	26	41-68 ^e
	<i>Bradytriton</i>	シシバナサンショウウオ属	1	26	-
	<i>Chiropetrotriton</i>	タコサンショウウオ属	9	26	25-28 ^e
	<i>Dendrotriton</i>	サルオガセモドキサンショウウオ属	5	-	37 ^e
	<i>Hydromantes</i>	ミズカキサンショウウオ属	8	28	50-77 ^e
	<i>Lineatriton</i>	ベラクルスサンショウウオ属	1	26	31 ^e
	<i>Nototriton</i>	ミナミサンショウウオ属	6	-	28 ^e
	<i>Nyctanolis</i>	アノールサンショウウオ属	1	-	28 ^e
	<i>Oedipina</i>	ネッタイサンショウウオ属	16	26	41-52 ^e
	<i>Parvimolge</i>	メキシコチビサンショウウオ属	1	-	21 ^e
	<i>Pseudoeurycea</i>	チュウベイサンショウウオ属	25	26	27-52 ^e
	<i>Thorius</i>	メキシコサンショウウオ属	9	26	25 ^e
	<i>Eurycea</i>	オナガサンショウウオ属	11	28	41
	<i>Gyrinophilus</i>	イズミサンショウウオ属	2	28	-
	<i>Haideotriton</i>	ジョージアメクラサンショウウオ属	1	28	-
	<i>Hemidactylium</i>	ヨツユビサンショウウオ属	1	28	-
	<i>Pseudotriton</i>	アカサンショウウオ属	2	28	-
	<i>Stereochilus</i>	スジサンショウウオ属	1	28	-
	<i>Typhlomolge</i>	テキサスメクラサンショウウオ属	2	-	-
	<i>Typhlotriton</i>	ホラアナサンショウウオ属	1	-	-
	<i>Aneides</i>	キノボリサンショウウオ属	5	28	86
	<i>Ensatina</i>	エスショルツサンショウウオ属	1	28	84
	<i>Plethodon</i>	アメリカサンショウウオ属	27	28	43-53 ^c

a : Frost (1985)による。和名は松井(1993)に準拠した。

b : C-value (2C in pg/N)は Olmo (1975)による。ただし c,d,e,は下記の文献による。

c : Horner & Macgregor (1983), d : Mancino et al. (1977), e : Sessions & Kezer (1991) (C in pg).

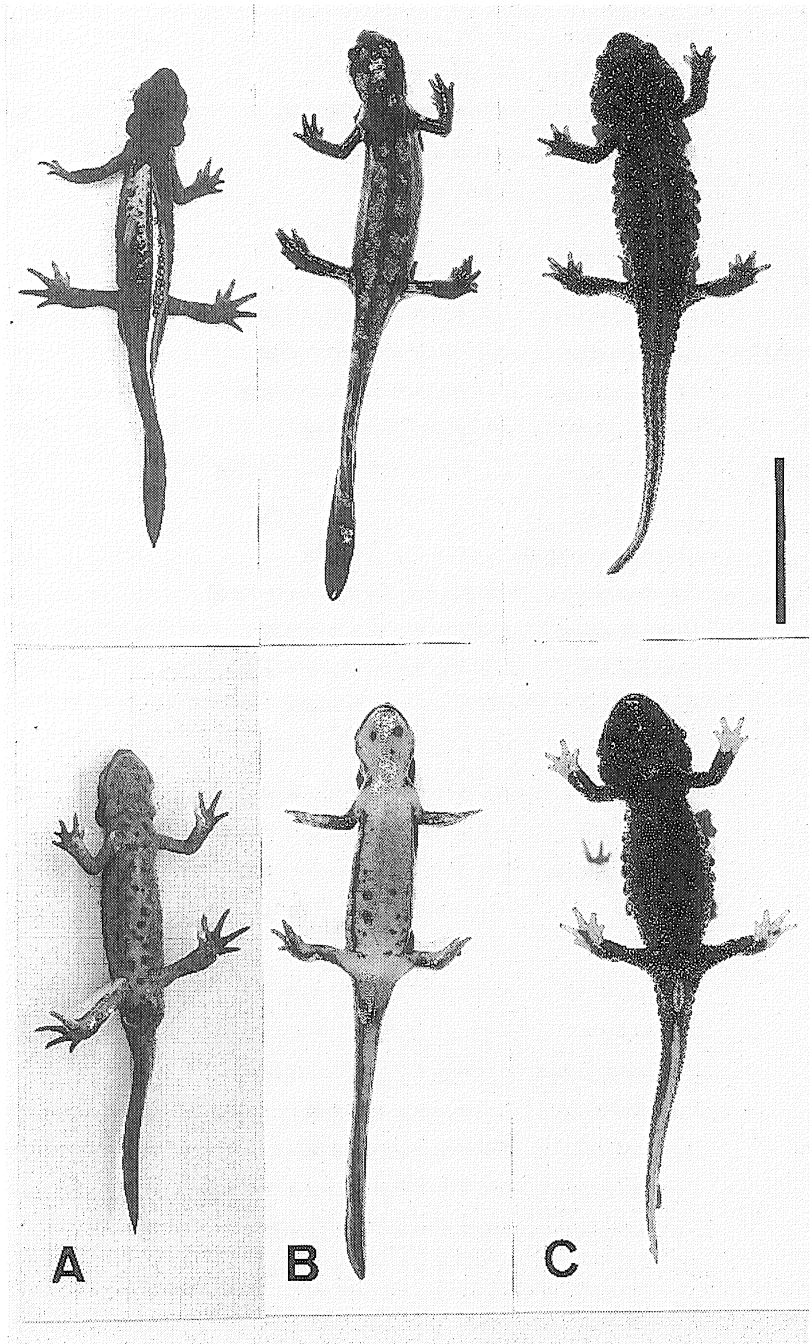


Fig. 11. Photographs of full-sized adult specimens of three Japanese species of newts, *Cynops pyrrogaster* from Shimane (A), *Cynops ensicauda* from Okinawa (B), *Tylototriton andersoni* from Tokunoshima (C). Bar represents 30 mm.

せることを助ける腹面の軟骨が非常に小さく、肺をもたないサンショウウオのように未発達である。

もともとこの2属はトラフサンショウウオ科に組み入れられていたが、解剖学的には区別されるべき違いが多く認められることから、独立した科として位置づけされている。しかし分類上の位置は議論の分かれるところである (Frost 1985)。

染色体に関する情報は乏しく、Humphry (1958) がおこなった研究結果しかない。オオトラフサンショウウオ *D. ensatus* は $2n=28$ でいずれも両腕型の染色体から構成されており (FN=56)、トラフサンショウウオ科の核型に類似している。これに対し、オリンピアサンショウウオ *R. olympicus* は $2n=26$ でオオトラフサンショウウオの核型とは小型1対の染色体が減じた形となっており FN=56 となるだけでその他の違いはないとみられる。

9. イモリ科 Salamandridae

一般にもっともなじみの深い有尾類でヨーロッパ、アジア、北アメリカ、北アフリカなどに広域に分布する科である。肺をもち体内受精をおこなうグループで、雄が求愛行動ののちに精包を出し、雌がそれを体内にとりこみ貯精嚢に貯え受精させる。大多数の属では成体が水中で生活をし、一生のうちのある時期には陸上に棲むものもある。

最近までに14属が記載されており、アメリカサンショウウオ科 Plethodontidae に次いで大きな科である。ヨーロッパイモリ属 *Triturus* (12種)、イモリ属 *Cynops* (7種)、イボイモリ属 *Tylototriton* (7種) のほかは5種以下の小さな属からなり多彩な科である (Frost 1985)。

イモリ科の動物は古くから細胞学、発生学の実験材料としてよく用いられており、生物学研究の発展には欠かせない存在である。染色体研究についても有尾類のなかではもっとも多く報告があり、とくにヨーロッパイモリを用いた分子細胞遺伝学の分野の優れた研究が知られている (cf. Schmid 1980, 1990)。

イモリ科は53種のうち、フトイモリ属 *Pachytriton* を除くすべての属にわたり33種について染色体分析がお

こなわれている。図13に示したようにカリフォルニアイモリ属 *Taricha* とブチイモリ属 *Notophthalmus* だけが $2n=22$ (FN=44) で核型はおおむね大型のM染色体で構成されており、有尾類では最小の染色体数からなるグループである。残る12属については例外なく $2n=24$ (FN=48) で両腕型が1対加わっているに過ぎず、概してよく類似した核型である (図10)。

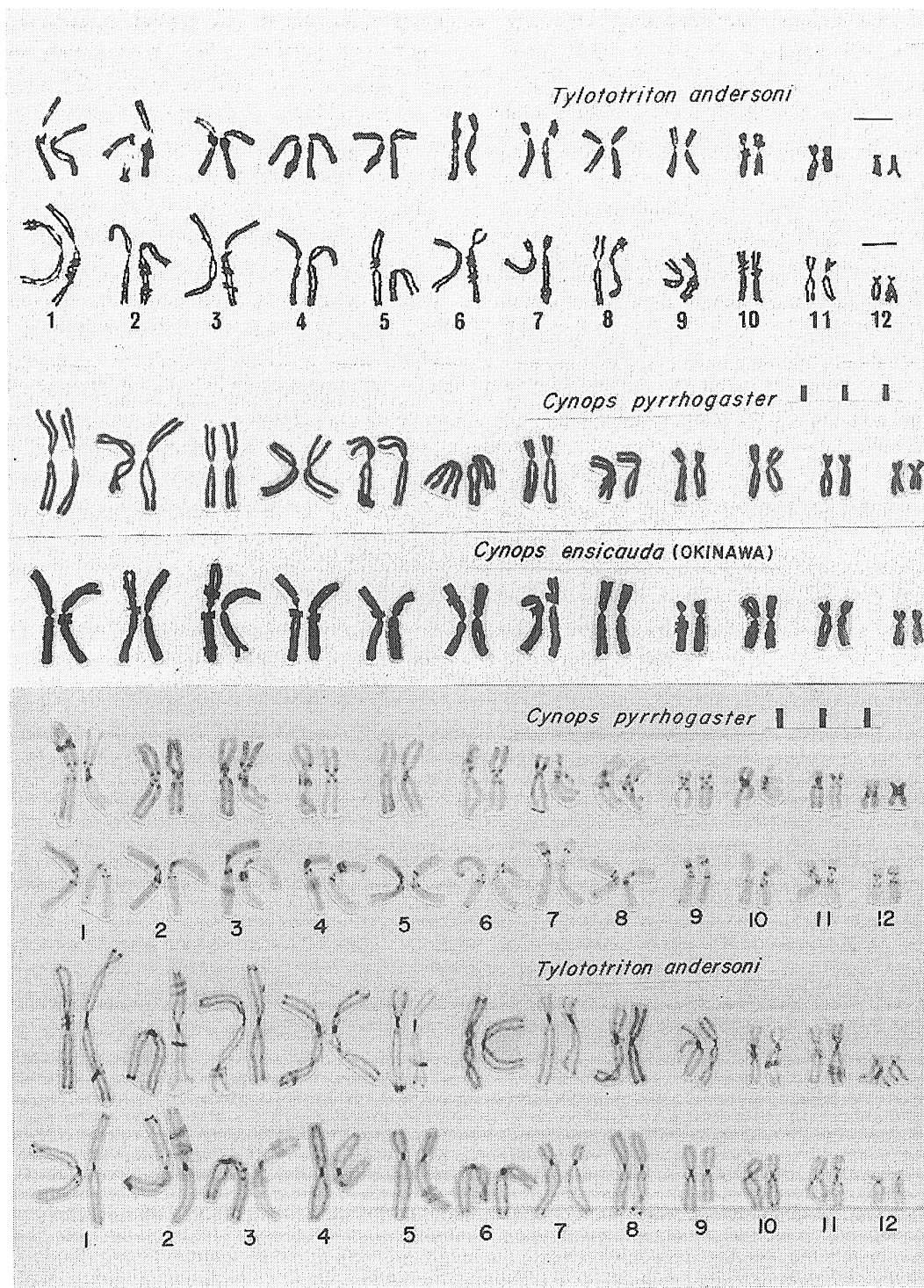
Wake & Ozeti (1969) はイモリ科の14属すべてについてそれぞれの表現型から40の形質をとりあげ、そのうち27の形質については摂食機能にかかわる構造 (feeding mechanisms) であるが、それらをすべて比較し、属間での差異を調べた上で系統分岐図を作成した。これによると、ブチイモリ属とカリフォルニアイモリ属がもっとも近い類縁関係になっており、核型の同一性とは一致する。この研究では、キンスジサンショウウオ属 *Chioglossa*、メガネイモリ属 *Salamandrina*、サラマンドラ属 *Salamandra* はもっとも進化した属であるとし、トゲイモリ属 *Pleurodeles* とイボイモリ属 *Tylototriton* は未分化型のグループであることが示されている。しかしギムザ染色による核型からはこの違いを説明できる差は認められない。

この系統分岐図でもっとも未分化な属と位置づけられている沖縄に生息するイボイモリ *T. andersoni* (図12) とその次に位置するヨーロッパ産のトゲイモリ *P. waltlii* の核型 (Gallien et al. 1965) とは、両種の生息地の距離は大きく隔たっているが属間での核型には違いは認められない。

わが国には北海道を除く各地に広く分布するイモリ *Cynops pyrrhogaster* と南西諸島に生息する *C. ensicauda* およびイボイモリの3種がみられる (図11)。これらを比較すると、イボイモリの核型では、イモリの No. 12がSM型 (Seto 1980) であるのに対しイボイモリはST型である点が異なっている程度であるが、C-染色によるバンドパターンには核型を構成する染色体すべてに違いがみられる (Seto et al. 1982)。

この例のようにギムザ染色された核型分析では染色体の“外部形態”でしか比較できず、相対長と腕比という見かけ上の形態では属間、種間での差が少なくほとんど見られない。特にこの科では従来からそのレベルで核型の類縁性を考察してきた (図3)。

Fig. 12. Karyotypes of three Japanese species of newts. From top to bottom; conventional Giemsa stained karyotypes of male and female *Tylototriton andersoni*, female *Cynops pyrrhogaster*, and male *Cynops ensicauda*. C-banded karyotypes of female and male *C. pyrrhogaster*, and of female and male *T. andersoni*. Bar or section represents $10\mu\text{m}$.



しかし有尾類でも次第に染色体分染法により表わされるバンドパターンから、とくに構成的異質染色質の分布の差異を比較することにより染色体の“質的”な違いを追求し、このレベルでの核型の差異が明らかにされつつある。このような研究がもっとも活発におこなわれているのがヨーロッパイモリ属とアメリカサンショウウオ属である (Schmid 1980, 1990, King 1991)。

Schmid et al. (1979) はヨーロッパイモリ属 *Triturus* の3種の間で構成的異質染色質の分布の違いをC-染色法により調べた。その結果これら3種の染色体すべてに共通したバンドが動原体部と辺動原体部(動原体辺縁部)に出現しC-染色核型でも3種間での差異は認められなかった。しかし *T. alpestris* ではNo. 4、*T. vulgaris* ではNo. 5の染色体で、雄にはCバンドパターンに異型性をしめす1本があり、雌には無いことを示した。更に精母細胞第一分裂前期で相同染色体の対合の仕方が異なる二価染色体があることが確認され、これらの種類には分染法で検出できる性染色体のあることが明らかとなった。

今後染色体分染法により、同一の染色体数と形態を有するイモリ類の属間、種間の変異が明らかになり、よりきめの細かい核型進化や性染色体の分化の道筋が浮かび上がるであろう。

染色体構成の基本的な特徴をみると、この科はアンフューマ科 ($2n=28$)、トラフサンショウウオ科 ($2n=28$)、アメリカサンショウウオ科 ($2n=26/28$) と同類であるとみてよい。そして細胞遺伝学的にはこれらは最も進化した有尾類であると考えねばならない。それは染色体数が有尾類の中でも最も少なく、染色体形態はおおむね大型・中型のMとSM型からなり、単腕型も微小染色体もこの科の核型には存在しないからである。この特徴は科内で例外なくみられ安定した核型であるといえる。

10. アメリカサンショウウオ科 Plethodontidae

この科はウスグロサンショウウオ亜科 Desmognathinae 3属とアメリカサンショウウオ亜科 Plethodontinae 24属、合わせて27属約224種が記載され有尾類では最大の科 family である (Frost 1985)。

肺をもたず、湿った地面に産卵するのが特徴である。水中で幼生期を過ごす他のサンショウウオとは違った習性で発生過程をたどり、他の科の個体よりもおおむね小型の成体形となるものが多い。ある種は水中で、あるものは森林の倒木や湿地の石の下、樹皮の下に隠れ棲むなど、生息地も変化に富んでいる。この科の大部分の種は北米大陸東部

に起源をもち現在もなお繁栄している。中・南米産の種はあきらかに北米に生息する種が南下し分布、適応しているものとみられる。またヨーロッパに達した種では、地中海沿岸に僅かに *Hydromates* の2種が生息している。

この科の生息環境は多岐にわたり、しかも形態的には多様で著しく種分化をしているにもかかわらず、その種の90%は一樣に両腕型の染色体をもち、染色体数も安定している。概して北方の温暖な地域に生息する種は28染色体型、亜熱帯の種は26染色体型である (Leon and Kezer 1978, Kezer and Sessions 1979) (図14)。

ネットアイキノボリサンショウウオ属 *Bolitoglossa* について、この科ではもっとも大きなグループであるアメリカサンショウウオ属 *Plethodon* はアメリカ合衆国の東海岸一帯および西海岸の北部に主要な分布域がある。アメリカ東部に生息する種は生息地域により、大型の種群と小型の種群、北部太平洋岸沿いに分布する種群とニューメキシコ州の Jemez 山にのみ見られる一種と4つのグループに分けられる。

Mizuno & Macgregor (1974) は染色体、DNA量および分子雑種法によるDNA塩基配列の類似性などについてアメリカサンショウウオ属27種のうち15種を材料として、綿密に調査しこの属の種分化について興味ある結果を報告している。 $2n=28$ の染色体構成では種間での変異はほとんど認められないが、核DNA量 (C-value) は東部の小型の種群 (*P. cinereus*, *P. hoffmani*, *P. n. shenandoah*, *P. richmondi*) は18-20pgであるのに対し大型の種群 (*P. wehrlei*, *P. ouachitae*, *P. yonahlosse*, *P. glutinosus*, *P. jordani*) は20-36pgの範囲内とやや大きくなり、西海岸沿いの種群 (*P. vandykei*, *P. larselli*, *P. vehiculum*, *P. dunnii*, *P. elongatus*) では33-69pgといずれの種も相対的に大きな値を示しており、分布域の異なる種群により核DNA量の違いがあることを立証した。

さらに彼らはDNA : DNA分子雑種法によって、東部産小型の *P. cinereus* のDNAが他種とどの程度共通性があるかについて、おもに高度反復DNAの塩基配列を対象にその類似性について調べた。このDNAは染色体の構成的異質染色質の部分に局在する。

その結果、同一種群の中では60ないし90%の塩基配列が共通しているのに対し、東部の大・小二つの種群の間では40-60%が共通していた。しかし西部の種群との間で共通する塩基配列は10%以下であったことを明らかにした。このことは、核型の上では差はみられなくとも、アメリカサンショウウオ属の種群の間ではDNAレベルで歴然とした差異があり、種分化が進んでいることを示

している。

アメリカサンショウウオ科の大部分の種は新世界に分布するが、ミズカキサンショウウオ属 *Hydromantes* はヨーロッパにも生息する。この属はこれまでに8種が記載されているが、うち2種はヨーロッパで、他は遠く離れたカリフォルニア州に生息する種である。染色体数はいずれも $2n=28$ である。*H. italicus* はフランス南東部と北部イタリアのごく限られた狭い地域に生息し、*H. genei* は地中海のサルディニア島にのみみられる。両種ともいくつかの地方種族があり、ヨーロッパ大陸種は *H. italicus* と *H. ambrosii*、サルディニア島産は *H. genei* のほかに3種に分けるべきだと主張もあるが、Nardi et al. (1986) は分染法による核型分析から全くサルディニア島の *H. flavus* 以外は差がないことを明らかにしている。

これらと同属のカリフォルニアの *Hydromantes* とは地理的な隔たりが大きいため、両大陸の種間の比較は興味がそそられる。ミズカキサンショウウオ属の中で、ヨーロッパ産とアメリカ産の進化学的な関係や、アメリ

カサンショウウオ科のヨーロッパ大陸への進出経緯についてはすでに幾つかの報告がある。Wake et al. (1978) は両大陸の種は、形態学的見地からみて二つのグループに分化しているとみており、核型からはヨーロッパの種群では *H. flavus* 以外は Ag-NOR (核小体形成部位) や 5s RNA 遺伝子部位にも差がないことから、核型は数的にも質的にも安定性を保っていると Nardi et al. (1986) は考えている。

このようにアメリカサンショウウオ科では数千万年もの間にわたって属間および属内の両面での著しい遺伝的分化があった (Larson et al. 1981) にもかかわらず、核型の同一性を持続していることは不思議なことである。果してこの科の核型は光学顕微鏡レベルでの見かけ上の安定性を保っているのか、染色体の構造変化がおこることを抑制されているのか、あるいは染色体変化を引き起こすほどの大きなゲノムの変化がなかったのか、その点についてはあまり論じられなかった。

しかしこうした疑問をもとに、Kezer 一派は北米西海岸のカナダからオレゴン・カリフォルニア両州、ニュー

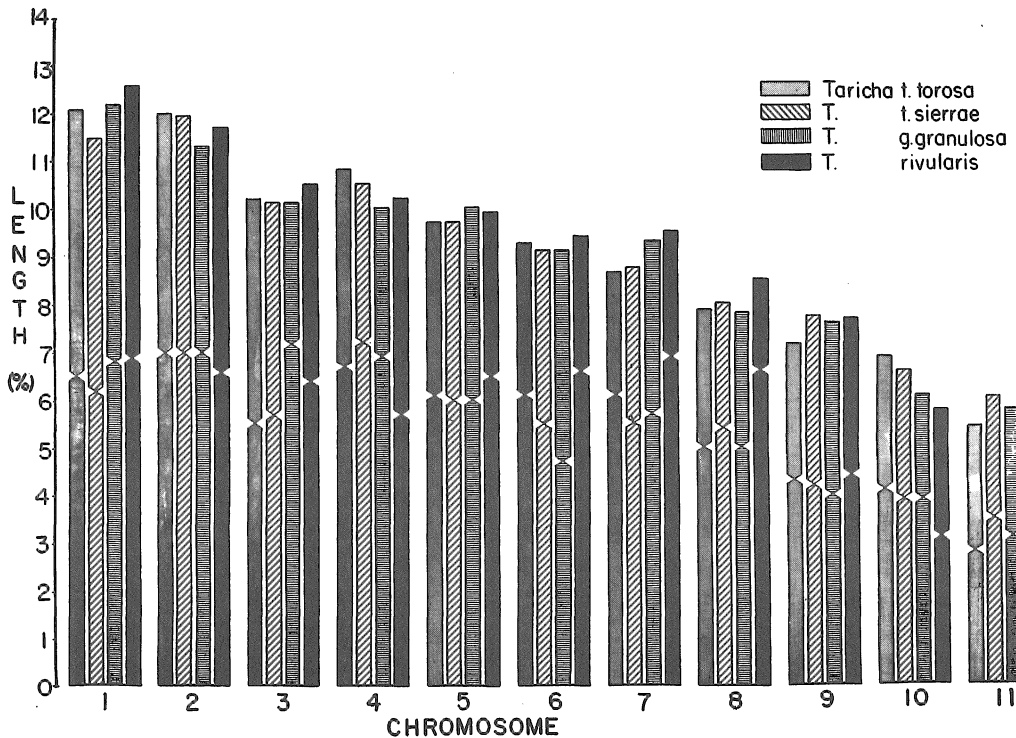


Fig. 13. Ideogram of four forms of California newts, genus *Taricha*. These species, *T. torosa*, *T. g. granulosa*, and *T. rivularis* are characterized by having the smallest chromosome number in Caudata, $2n = 22$. The ideogram is based on the quantitative data of Seto and Pomerat (1965).

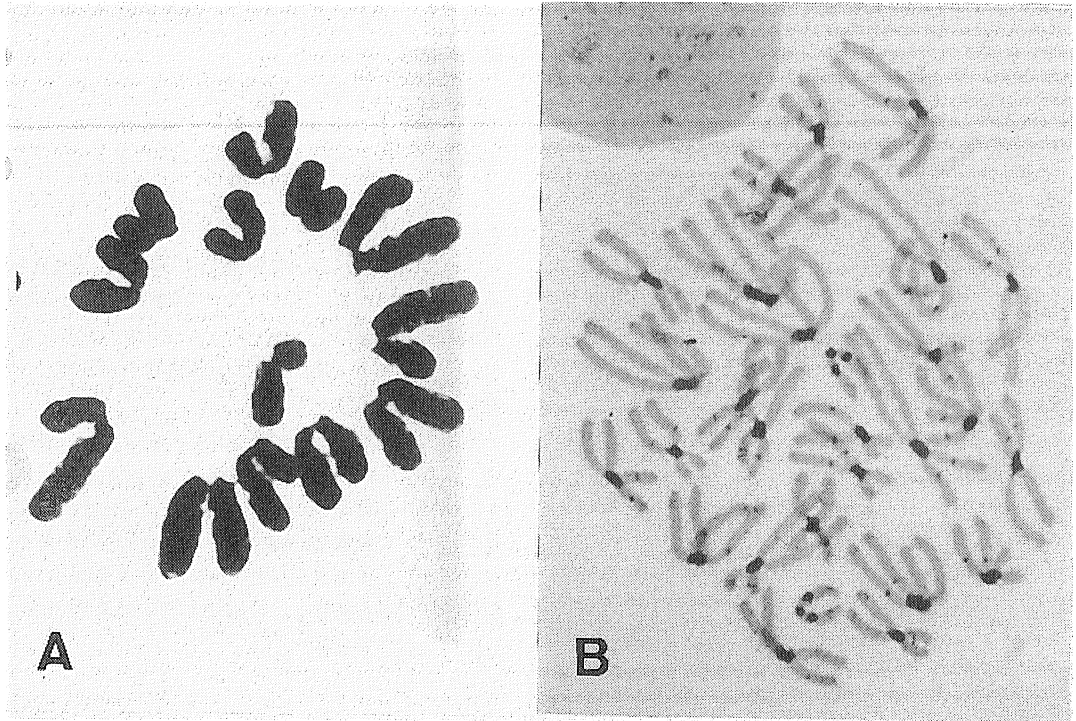


Fig. 14. A: Meiotic chromosomes of male *Bolitoglossa rufescens* from Orizaba, Mexico. Squashed preparation of spermatocytes, $n = 13$. B: C-banded chromosomes of *Aneides aenens* from southeastern Kentucky. Squash preparation of gut epithelium, $2n = 28$.

メキシコとアパラチア山脈一帯に生息するキノボリサンショウウオ属 *Aneides* の5種について隔離された生息地域間の個体別に核型を詳細に分析し、種間変異、および種内変異のあることを明示した。とくに26-染色体型は基本的にはすべてM型とSM型から構成されているにも関わらずT型を含む個体を *A. ferreus* や *A. lugubris* で発見し大規模な染色体多型現象のあることを報告している(Kezer and Sessions 1979, Sessions and Kezer 1987)。そしてこの染色体変異は含動原体逆位などによる染色体の再配列によって生じたことをC-染色(構成的異質染色質の染色)や Ag-NOR などの分染法により証明している。そして種分化は染色体の多型現象によって生じた新しい形態の染色体が固定されることによって行われ、このような染色体変化が種分化、ひいては核型進化において重要な役割を果している、と主張している。

おわりに

サンショウウオ目の現生種は9科に分けられており、とくに原始未分化型のサンショウウオ科とオオサンショウウオ科は際立って高い染色体数を有し、例外なく単腕型と微

小染色体を含んでいるのが特徴である。なかでもハコネサンショウウオ属は両生類では最多の染色体数78を示す。生きた化石といわれるオオサンショウウオ科は $2n=60$ であるが、大型のT染色体を10本含んでいるところが他種の核型にはない特徴である。サンショウウオ目全体からみるとこれらは特殊なグループであり、 $FN=72\sim 94$ と腕数が多い。サンショウウオ科で渓流性のブチサンショウウオ ($2n=58$) などとは数的には近似していても、核型は著しく異なっているのである。しかもゲノムサイズ(体細胞核のDNA量)はオオサンショウウオは100pgであるのに対し、ブチサンショウウオは40pg程度で、大きな違いがあることには驚く。おそらく構成的異質染色質の蓄積によるものと考えられるが高DNA量をもつ種の間にははっきりした類縁性がなく、どのように蓄積されたかその理由はわからない。

トラフサンショウウオ科やアメリカサンショウウオ科は大半の種が陸生であり体内受精をするので、進化型のサンショウウオ類として知られており、核型にもそのような特徴が明瞭にみられる。染色体数は $2n=28$ 、か26でほとんどの種は中部動原体型と次中部動原体型の染色体からなり、微小染色体と単腕型が姿を消している。核型からみて、もっとも進化しているのはイモリ科で染色

体数はさらに少なく $2n=24$ か22、例外なく大型と中型の両腕型染色体で構成されており、科内では安定した核型を示す。またサイレン科の核型は特殊で染色体数が多い ($2n=52, 48, 46$) にもかかわらず、ほとんどすべてが両腕型であり、微小染色体も含まれない。これらは恐らく $2n=24$ の種由来の自然4倍体あるいは近4倍体ではないかとする考えもある。

サンショウウオの核型を概観すると、核型を構成する染色体は不均一型 (bimodal) から均一型 (unimodal) へと変化する様式はアシナシモリ目と同じである。そのプロセスをみると、不均一型を形成するメンバー、例えば小型のT型、ST型染色体や微小染色体が両腕型染色体に変換することで姿を消し、しかも小型染色体が融合により大型化し形態的に均一化する方向をたどる、という Morescalchi (1975) の提唱した考えはここでも受入れられる。

進化的で、染色体数の少ないサンショウウオ類では微小染色体や単腕型が全くないか、極めて稀にしかみられない。このように染色体変化の機能的意味とはなにかを理解するためには、サンショウウオ類のゲノムの中で微

小染色体と単腕型染色体のもつ機能を理解するための知識の蓄積が必要であろう。

染色体の突然変異 (構造変化) がおこるためには、おそらく多くのメカニズムが働いているであろう。もっとも共通して引き合いに出される二つのメカニズムはロバートソン型転座 (Robertsonian translocation) のひとつである動原体融合 (centric fusion) である。それによって二本の単腕型が動原体部で融合し両腕型をつくる。もうひとつは動原体付近での切断後、逆の切断端との融合 (挟動原体逆位 pericentric inversion) がおこり、それによって染色体上の動原体位置が変化し、形態変化が生じるのである。

両生類の染色体の形態変化はこのように動原体融合によって起こる場合が大きな流れであるが、すでに述べたように時には動原体開裂 (centric fission) による変化が科内での変異を説明するのに有効な場合がある。しかしながら、さまざまなサンショウウオ類におけるT型染色体の出現頻度と、系統発生的な傾向と密接に合致しているわけではない。

引用文献

- Callan, H.G.: Chromosomes and nucleoli of the axolotl, *Ambystoma mexicanum*. J. Cell Sci. 1:85-108 (1966).
- Cope, E.D.: The batrachia of North America. Bull. Acad. U. S. Natl. Mus. 34:1-525 (1889).
- Donnelly, G.M. and Sparrow, A.H.: Mitotic and meiotic chromosomes of *Amphiuma*. J. Hered. 56:91-98 (1965).
- Duellman, W.E. and Trueb, L.: "Biology of Amphibians." McGraw-Hill, N.Y. p.670 (1986).
- Frost, D.R. (ed.): "Amphibian Species of the World." Allen Press, Inc. and Assoc. Syst. Coll., Lawrence, Kansas, USA. p.732 (1985).
- Gallien, L., Labrousse, M., Picheral, B. and Lacroix, J.C.: Modifications experimentales du caryotype chez un Amphibien Urodele *Pleurodeles waltlii* Michah. par irradiation de l'oeuf et la greffe nucleaire. Rev. Suisse Zool. 72:59-66 (1965).
- Goin, C.J. and Goin, O.B.: "Introduction to Herpetology." 2nd ed., W.H. Freeman and Co., San Francisco. p.353 (1971).
- Green, D.M. and Sessions, S.K. (eds.): "Amphibian Cytogenetics and Evolution." Academic Press, N.Y., p. 456. (1991).
- Hecht, M.K.: A case of parallel evolution in salamanders. Proc. Zool. Soc., Calcutta, Mookerjee Memorial Vol.: 283-292 (1957).
- Hillis, D.M.: The phylogeny of amphibians: Current knowledge and the role of cytogenetics. In "Amphibian Cytogenetics and Evolution." D.M. Green & S.K. Sessions (eds.), Academic Press, N.Y., pp.7-31 (1991).
- Horner, H.A. and Macgregor, H.C.: C value and cell volume; their significance in the evolution and development of Amphibians. J. Cell Sci. 63:135-146 (1983).
- Humphrey, D.G.: New chromosome number for the order Caudata. Science 128:304 (1958).
- Ikebe, C., Kuro-o, M., Yamada, H. and Kohno, S.: Cytogenetic studies of Hynobiidae (Urodela). X. Morphological variation of chromosome 10 in ten pond-type *Hynobius* from Korea and

- Japan, with comments on phylogenetic relationships. *J. Evol. Biol.* 3:155-170 (1990)
- Ikebe, C. and Kohno, S.: Interspecific karyotype variation in *Hynobius kimurae* Dunn (Urodela, Hynobiidae) by analysis of C-banding. *Zool. Sci.* 8:967-972 (1991).
- Kezer, J.: The chromosome number of the European cave salamander, *Proteus anguinus* Laurenti. *Bioloski Vestnik* 10:45-48 (1962).
- Kezer, J., Seto, T. and Pomerat, C.M.: Cytological evidence against parallel evolution of *Necturus* and *Proteus*. *Am. Naturalist* 99:153-158 (1965).
- Kezer, J. and Sessions, S.K.: Chromosome variation in the plethodontid salamander, *Aneides ferreus*. *Chromosoma (Berl.)* 71:65-80 (1979).
- Kezer, J., Leon, P.E. and Sessions, S.K.: Structural differentiation of the meiotic and mitotic chromosomes of the salamander, *Ambystoma macrodactylum*. *Chromosoma (Berl.)* 81:177-197 (1980).
- King, M.: Amphibia. In "Animal Cytogenetics 4." B. John & C. Gwent (eds.), Gebruder Borntraeger, Berlin. p.241 (1990).
- King, M.: The evolution of heterochromatin in the amphibian genome. In "Amphibian Cytogenetics and Evolution" D.G. Green & S.K. Sessions (eds.), Academic Press, N. Y., pp. 259-391 (1991).
- Kohno, S., Kuro-o, M., Ikebe, C., Katakura, R., Izumisawa, Y., Yamamoto, T., Lee, H.-Y., and Yang, S.-Y.: Banding karyotype of Korean salamander: *Hynobius leechii* Boulenger. *Zool. Sci.* 4:81-86 (1987).
- Kohno, S., Ikebe, C. and Kuro-o, M.: Banding karyotypes and phylogenetic relationships of Hynobiidae from Japan and Korea. In "Cytogenetics of Amphibians and Reptiles." E. Olmo (ed.), Birkhauser Verlag, Basel. pp.47-60 (1990).
- Kohno, S., Kuro-o, M., and Ikebe, C.: Cytogenetics and evolution of hynobiid salamanders. In "Amphibian Cytogenetics and Evolution" D.G. Green & S.K. Sessions (eds.), Academic Press, N. Y., pp.67-88 (1991).
- Larson, A., Wake, D.B., Maxson, L.R. and Highton, R.: A molecular phylogenetic perspective on the origins of morphological novelties in the salamanders of the tribe Plethodontini (Amphibia, Plethodontidae). *Evolution* 35:405-422 (1981).
- Larson, A. and Wilson, A.C.: Patterns of ribosomal RNA evolution in salamanders. *Mol. Biol. Evol.* 6:131-154 (1989).
- Leon, P. and Kezer, J.: The chromosomes of *Siren intermedia* Nettingi (Goin) and their significance to comparative salamander karyology. *Herpetologica* 30:1-11 (1974).
- Leon, P. and Kezer, J.: Localization of 5S RNA genes on chromosomes of plethodontid salamanders. *Chromosoma (Berl.)* 65:213-230 (1978).
- Macgregor, H.C. and Jones, C.: Chromosomes, DNA sequences, and evolution in salamanders of the genus *Aneides*. *Chromosoma (Berl.)* 63:1-9 (1977).
- 牧野佐二郎: 動物染色体数綜覧 (増補改訂版), 北隆館・東京, 300頁 (1956).
- Mancino, G., Raghianti, M. and Bucchi-Innocenti, S.: Cytotaxonomy and cytogenetics in European newt species. In "The Reproductive Biology of Amphibians." D.H. Taylor & E.I. Guttman (eds.), Plenum Press, N.Y., pp.411-448 (1977).
- Matsui, M.: Isozyme variation in salamanders of the *nebulosus-lichenatus* complex of the genus *Hynobius* from eastern Honshu, Japan, with a description of a new species. *Jpn. J. Herpet.* 12:50-64 (1987).
- 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, 30-32頁. (1993).
- Mizuno, S. and Macgregor, H.C.: Chromosomes, DNA sequences, and evolution in salamanders of the genus *Plethodon*. *Chromosoma (Berl.)* 48:239-296 (1974).
- Morescalchi, A.: Amphibia. In "Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution." Chiarelli, A.B. and E. Capanna (eds.), Academic Press, N. Y. pp. 233-348 (1973).
- Morescalchi, A. and Olmo, E.: Sirenids; a family of polyploid urodeles? *Experientia* 30:491-492 (1974).
- Morescalchi, A., Olmo, E. and Serra, V.: Chromosomes and DNA of the Ambystomatoid salamanders. *Experientia* 30:619-620 (1974).
- Morescalchi, A.: Chromosome evolution in the caudate Amphibia. In "Evolutionary Biology, Vol. 8." T. Dobzansky, M.K. Hecht and W. C. Steere (eds.), Plenum Publ., N.Y. pp.339-387 (1975).
- Morescalchi, A., Odierna, G., and Olmo E.: Karyological relationships between the cryptobranchid salamanders. *Experientia* 33: 1579-1581(1977).

- Morescalchi, A., Odierna, G., and Olmo, E.: Karyology of the primitive salamanders family Hynobiidae. *Experientia* 35, 1434-1436 (1979).
- Morescalchi, A.: Evolution and karyology of the amphibians. *Boll. Zool.* 47 (suppl.):113-126 (1980).
- Morescalchi, A., Olmo, E., Odierna, G. and Rosati, C.: On the polyploidy in the family Sirenidae (Amphibia: Caudata). In "Studies in Herpetology." Z. Rocek (ed.) Charles Univ., Prague, Czechoslovakia, pp.165-170 (1986).
- Moler, P.E. and Kezer, J.: Karyology and systematics of the salamander genus *Pseudobranchius* (Sirenidae). *Copeia* 1993 (1):39-47 (1993).
- Nardi, I., Andronico, F., De Lucchini, S. and Batistoni, R.: Cytogenetics of the European plethodontid salamanders of the genus *Hydromantes* (Amphibia, Urodela). *Chromosoma* (Berl.) 94:377-388 (1986).
- Noble, G. K.: The Biology of the Amphibia. Dover Publ. Inc., N.Y. p.577 (1931).
- Olmo, E. and Morescalchi, A.: Evolution of the genome and cell size in salamanders. *Experientia* 31:804-806 (1975).
- 佐藤井岐雄: 日本産有尾類總説 (昭和52年複製版). 第一書房・東京, 520 頁 (1943)
- Schmid, M., Olert, J. and Klett, C.: Chromosome banding in Amphibia III. Sex chromosomes in *Triturus*. *Chromosoma* (Berl.) 71:29-55 (1979).
- Schmid, M.: Chromosome evolution in Amphibia. In "Cytogenetics of Vertebrates" H. Muller (ed.) Birkhauser Verlag, Basel, pp. 4-27 (1980).
- Schmid, M.: Chromosome banding in Amphibia. In "Cytogenetics of Amphibians and Reptiles" E. Olmo (ed.) Birkhauser Verlag, Basel, pp.21-45 (1990).
- Sessions, S.K.: Evidence for a highly differentiated sex chromosome heteromorphism in the salamander *Necturus maculosus* (Rafinesque). *Chromosoma* (Berl.) 77:157-168 (1980).
- Sessions, S.K.: Cytogenetics of diploid and triploid salamanders of the *Ambystoma jeffersonianum* complex. *Chromosoma* (Berl.) 84:599-621 (1982).
- Sessions, S., Leon, P.E. and Kezer, J.: Cytogenetics of the Chinese giant salamander, *Andrias davidianus* (Blanchard); the evolutionary significance of cryptobranchoid karyotypes. *Chromosoma* 86, 341-357 (1982).
- Sessions, S.K. and Wiley, J.E.: Chromosome evolution in salamanders of the genus *Necturus*. *Brimleyana* 10:37-57 (1985).
- Sessions, S.K. and Kezer, J.: Cytogenetic evolution in the plethodontid salamander genus *Aneides*. *Chromosoma* (Berl.) 95:17-30 (1987).
- Sessions, S.K. and Kezer, J.: Evolutionary cytogenetics of Bolitoglossine salamanders (Family Plethodontidae). In "Amphibian Cytogenetics and Evolution." D.M. Green & S.K. Sessions (eds.), Academic Press, N.Y., pp.89-130 (1991).
- Seto, T., Pomerat, C.M. and Kezer, J.: The chromosomes of *Necturus maculosus* as revealed in cultures of leukocytes. *Am. Nat.* 98:71-78 (1964).
- Seto, T. and Pomerat, C.M.: In vitro study of somatic chromosomes in newts, genus *Taricha*. *Copeia* 1965 (4):415-421 (1965).
- Seto, T.: Karyotypes and localization of constitutive heterochromatin on the mitotic and meiotic chromosomes in *Cynops pyrrhogaster*. *Mem. Fac. Sci. Shimane Univ. (Nat. Sci.)* 14:5-11 (1980).
- Seto, T., Utsunomiya, Y. and Utsunomiya, T.: Karyotypes and banding patterns of *Tylotriton andersoni* Boulenger, a newt endemic to the Ryukyu islands. *Jpn. J. Genet.* 57:527-534 (1982).
- Seto, T. and Matsui, M. and Kakegawa, M.: The karyotype of *Hynobius hidamontanus*, with comments on the karyotypic variation within the *nebulosus-lichenatus* complex of the genus *Hynobius*. *Jpn. J. Herpet.* 12:142-146 (1988).
- Wake, D.B.: Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, family Plethodontidae. *Mem. Southern Calif. Acad. Sci.* 4:1-111 (1966).
- Wake, D.B. and özeti, N.: Evolutionary relationships in the family Salamandridae. *Copeia*, 1969 (1):124-137 (1969).
- 山本忠生・益子 治・飯塚光司: 北関東に生息するトウキョウサンショウウオに見られた染色体多型現象. 爬虫両棲類学雑誌 12:108-114 (1988).