

## 両生類の核型進化 III. カエル目（上）

### （無尾類, Order Anura）

瀬戸 武司\*

---

Takesi SETO

Karyoevolution in Amphibia III.

Anura. Part 1. (A Review)

---

**Abstract:** Amphibian animals belonging to order Anura were listed 23 families, 302 genera and 3512 species (Frost 1985). In the whole amphibian species about 87% are anurans which distribute all over the world except the arctic and antarctic regions. Karyological studies have been accelerated in a couple of decades by the development of sophisticated techniques in anuran cytogenetics.

The present paper prepared for overviewing the modern karyological studies for considering the karyoevolution in frogs and toads, as well as the systematic relations among families and genera.

Duellman and Trueb (1986) described on hypothesized phylogenetic relationships of 22 families of anurans including Palaeobatrachidae. They grouped these families into 7 branches on the cladgram based on analyzing 16 characters according to osteological, anatomical and behavioral evidences. These are as follows: 1) Leiopelmatidae and Discoglossidae, 2) Rhinophrynidae and Papidae, 3) Pelobatidae and Pelodytidae, 4) Myobatrachidae, Heleophrynidae, and Sooglossidae, 5) Leptodactylidae, Bufonidae, Brachycephalidae, Rhinodermatidae, Pseudidae, Hylidae, and Centrolenidae, 6) Dendrobatidae, Ranidae, Hyperoliidae and Rhacophoridae, and 7) Microhylidae. Although ambiguous premise remains on the cladgram as they mentioned, I am describing the article following their grouping of 21 families of living frogs and toads.

The present paper concerns the karyological evidence of 11 families placed in the groups 1, 2, 3, 4 and two families of the group 5, as the first half part of the article on anuran karyoevolution.

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

[キーワード : カエル目、核型分析、系統学、核型進化]

#### はじめに

カエル目 (Order Anura) が、これまで述べてきたアシナシイモリ目やサンショウウオ目と比べて最も異なる点はどこか、と問われれば、その分布の広さや種数の

多さである。“Anura” という言葉の意味のとおり尾がないことは共通しており、原始未分化型のカエルも進化型のカエルも外部形態ではそう大きくは違わない。し

\* 島根大学教育学部生物学研究室

しかし生息場所や生活史、生態や行動は変化に富んでいる。カエル目を構成する科 (Family) が他の2目とは比較にならないほど多く、24科3800種以上に分化し (Duellman 1992)、両生類のなかでは大多数の種と個体数が無尾類で占められている。

極地を除けば、地球の至るところに生息し、多様な環境に適応しているカエル類の正確な種の数ここに挙げることはできない。また属や科のレベルで分類学的な議論がなされているグループがあり、毎年新しい種の発見が次々とある。各地で記載されている種数は、その地域の自然環境が多様な種の存在を許す条件をそなえていることは当然であるが、May (1992) が述べているようにその地域の両生類学の研究者層の厚さとも関係しているようである。

一口にカエルといっても、高山寺に伝来する鳥類戯画に描かれているカエルや、柳に飛びつく動物の逸話のように、日本人が古くからイメージしてきた親しみのあるカエルばかりではない。わが国に生息するのは5科8属34種5亜種とされているが (前田・松井 1989) いずれも進化程度の高いグループとみなされている。現生のカエル全体からみれば、われわれ日本人は極く限られたカエルしか目にしていない。

Duellmanらがおこなった調査では、南米エクアドルのアマゾン川流域にあるサンタ・セシリアで2平方キロ足らずの熱帯雨林のなかで40種以上のカエルが生息していることがわかった (Duellman 1992)。このように豊富な種類が生息する地域は特殊であるとしても、極域を除き全世界に分布し、ひとつの目 (Order) でこれほど種の分化が多様で生態・形態・生活史・繁殖行動などが多岐にわたる脊椎動物はほかにはいないであろう。

水中にしか生息しない種から、陸上生活に適応し、もっぱら地上、地中に生活するもの、そして樹上性の種までカエルの生活の場は実に多様である。しかしこれらの主たる生活の場の区分と分類の間には直接的な関係はないといわれている (倉本 1993)。

では核型からみると無尾類はこのような多様性を反映しているのだろうか。先の無足類と有尾類に関する綜説 (瀬戸 1994) に続き、両生類の染色体から進化の道筋をたどることを目的として、無尾類の核型を概観したい。

両生類全体の細胞遺伝学的研究をまとめた文献は少なく、Morescalchi (1973), Schmid (1980), King (1990), Green & Sessions (1991) らがすぐれた綜説や論文集を発表している。また、Kuramoto (1990) は無尾類の染色体研究論文を可能な限り渉猟し、これま

で最大の種類数の1000種におよぶカエルの染色体数のリストを作成した。

現在までに発表されている文献のうち、古典的な技法による研究の成果は牧野 (1956) を参照されたい。本稿では主として、1960年以降の報告の中で、引用されることの多い文献から、注目すべき知見を選び、種の分化と核型の変異について論じる。現世の無尾類の系統分類については、総括的にはすでにまとめられてはいるが、稀少種や特殊に分化したグループについては、その境界をどこで引くべきか、まだ議論の分かれるところであり、科の数さえ確かなものではない。どのような分類学上の位置づけがなされたとしても矛盾が生じるであろうし、今後の検討にまたなければならぬグループもある。

Duellman and Trueb (1986) は、脊椎骨、肋骨、頭骨、胸帯、口軟骨、舌、四肢の形態と骨、後肢大腿部の筋肉、幼生の尾を動かす筋肉、三叉神経節、ビダー器官、幼生の形、包接の位置、など16種類の形質をとりあげ、化石種を含む22の科 (Family) を比較した。これに基づいて類縁関係の分析をおこない、科のレベルでの系統学的関係を提案した。

それによって類別されたグループは、次の7群となっている。

- (1) ムカシガエル科、スズガエル科
- (2) メキシコジムグリガエル科、ピバ科
- (3) スキアシガエル科、パセリガエル科
- (4) カメガエル科、セーシェルガエル科  
ウスカワガエル科
- (5) ユビナガガエル科、ヒキガエル科、コガネガエル科、ハナガエル科、アベコベカエル科、アマガエル科、アマガエルモドキ科
- (6) ヤドクガエル科、アカガエル科、クサガエル科、アオガエル科
- (7) ヒメアマガエル科

本稿では前報に記した理由で、Frost (1985) の編纂によるリストの分類学的な位置づけに準拠して記述する。

Table 1. Numbers of species and genera in three orders of Amphibia, as listed in Frost (1985).

	Gymnophiona	Urodela	Anura	Total
Family	5	9	23	37
Genus	345	61	302	397
Species	163	357	3512	4032
% of sp.	4.0	8.9	87.1	100%

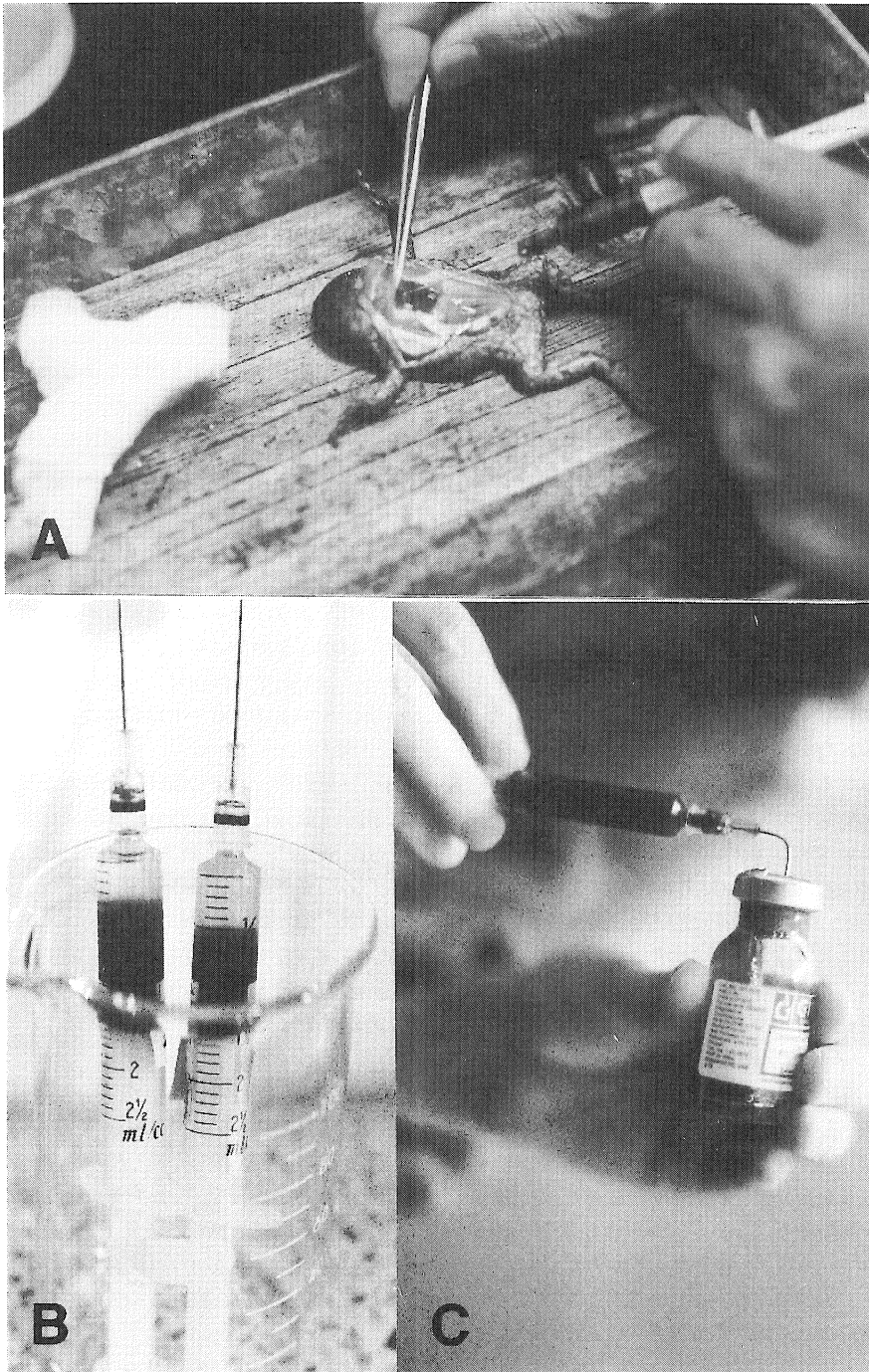


Fig. 1. Figures illustrating the blood-culture method of anurans. A: Blood is taken from the frog heart with a heparinized syringe (2.5ml). B: Plasma containing leukocytes is obtained by the sedimentation of erythrocytes at room temperature. C: The supernatant fluid is transferred into a 5ml of the culture medium (GIBCO; Chromosome Medium 1A). The culture vial is incubated at 26°C for 5 days.

この書物の価値については、倉本 (1987) が無尾類の分類学が抱える諸問題の指摘と併せて、分析的に詳しく解説している。

Frost (1985) のリストによればカエル目の両生類全体に占める属および種数の割合は表 1 にまとめられる。

### 1. 無尾類の染色体観察技法

無尾類の染色体を観察する方法は、有尾類や無足類の場合とはちがって、哺乳類の染色体観察技法をほぼ踏襲できるだけに有利である。

有尾類では、血液細胞や骨髓細胞を用いる方法は有効ではなく、前述したように、成体の腸上皮細胞を用いて押しつぶし標本作製する方法が現在のところ最も効果的であり、発生初期胚や幼生組織から得た遊離細胞から空気乾燥法により分裂中期像を得る方法とあわせて、実質的には二通りの技法に限られている。

しかし無尾類では古くから様々な材料と方法で染色体の観察がなされてきた。胚細胞やオタマジャクシの組織を用いた初期の方法をはじめ、生殖腺、脾臓などの成体組織を *in vivo* で colchicine 処理したのち、押しつぶして一時標本で観察することが1960年代初期まで続いた。

これらの技法は当然有用ではあるが、時期的な制約があったり、得られる分裂細胞の数も十分ではない。成体であれば骨髓細胞を用いて染色体を観察する方法 (Tjio & Whang 1962, 瀬戸 1965) や、培養血液細胞による方法 (Moorhead et al. 1960, 瀬戸 1964, Seto & Rounds 1968) が、多数の分裂細胞を獲得でき、しかも空気乾燥法による標本作製により、格段に鮮明な染色体像がえられることから、現在では日常的にこの二つの方法が用いられる。

カエルの眼の角膜上皮細胞を用いる方法は、Gay and Kaufmann (1950) が哺乳類の染色体研究で行った技法を多少修正して Bogard (1968) がよく用いている。この技法は、稀少種で個体そのものを標本として保存する必要の有る場合には、解剖せずに眼球だけの摘出ができるので有用である。しかし、得られる分裂細胞数が少数で限られていること、染色体の拡がりが必ずしも良好でないこと、大型のカエルにしか適用できないこと、分染法が染色体分析に常用される現在ではあまり効率のよい方法とは言えず人気がない。

また組織や血液の *in vitro* 培養には器具や塩類溶液・培養液の滅菌操作など繁雑さはまぬがれないし、雑菌の混入による失敗の頻度も高い。そのため一般的に幅広く培養されるには至っていないのが現状である。これらの

ことから、われわれが現在用いている比較的簡便で効果的な方法を記述する。必要な設備は低速の遠心分離器ぐらいであとはどこにでもあるガラス器具でことが足りる。

#### A. 血液培養法

(1) 市販の培養液 (GIBCO BRL 社のヒト核型分析用のメEDIUM 5 ml, LIFE TECHNOLOGIES 社扱い) に無菌的に二重蒸留水 1 ml を加える。ヒトの血液培養用に作られているため、両生類用に浸透圧の調整をおこなう必要がある。この培養液にはすでにリンパ球の増殖を促す PHA (Phytohemagglutinin) が添加されており、解凍してそのまま使えるようになっている。

(2) カエルの腹部を80% エタノールで拭き、滅菌したのち開胸する。滅菌した解剖器具を交換しながら心臓を露出させる。

(3) あらかじめヘパリンで内壁を濡らした滅菌済のディスプレイ注射器 (1~2.5ml用) を用いて心臓から採血する。このとき強く引いて注射針が心室の内壁に吸いつかないよう注意すると採取量が多くなる (図 1 A)。

(4) 注射筒を静かに回し、ヘパリンと血液を良く混ぜてから、注射針を上に向けゴム栓を刺して注射筒内を密閉する。そのまま室温で1時間静置すると赤血球が沈殿する (図 1 B)。

(5) 注射針をU字状に曲げ、上澄みと沈殿層の上部を押し出して直接培養瓶に移す。白血球を含むこれらの上澄み液0.5mlにつき、1瓶 (6 ml) 培養液を用いる。この操作は当然無菌的におこなう (図 1 C)。

(6) 26°Cで5日間培養したのち、コルセミド (10 μg/ml, GIBCO) を0.05mlを培養瓶に注入し、さらに6時間培養器に置き、分裂中期の細胞を獲得し、染色体標本の作製をおこなう。

#### B. 骨髓細胞培養法

通常、骨髓細胞を後肢の骨髓から採取して、低張液処理-固定処理の後、押しつぶし標本や空気乾燥法での直接観察がおこなわれる。しかしそのまま標本作製すると、染色体が凝縮しがちで拡がりが悪い。そのため下記のように短時間培養液にいれ保温することにより中期核板の伸展がよくなり、良好な染色体像をえることができる。

(1) 上記のヒト核型分析用メEDIUMを希釈したのち6 mlの希釈培養液にヘパリン0.025 mlとコルセミド0.05 mlを添加する。

(2) カエルの後肢大腿骨を坐骨との関節部分からはずし、皮膚を剥がす。膝及び踵の関節部分はずして筋肉

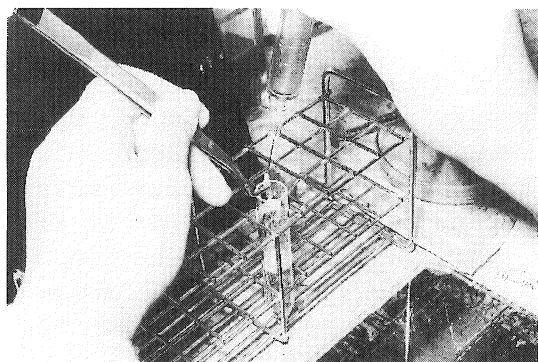


Fig. 2. Bone marrow cells are aspirated by several injections of the culture medium or balanced salt solution into bone marrow, and the cells are collected in a centrifuge tube.

を除去する。

(3) 両生類用リンガー液で、大腿骨、脛骨・腓骨を洗い、骨頭部を切断する。

(4) 筒状の骨髓に注射器で(1)の培養液を注入し、骨髓細胞を洗い出し遠心管に受ける(図2)。

(5) 遠心管に入れたまま 26°Cで約6時間保温する。この間コルセミド処理も同時におこなわれる。

#### C. 染色体標本作製法—空気乾燥法

(1) 培養細胞をピペットで培養瓶から遠心管に移し、毎分700回転で10分間遠心分離する。

(2) 上澄み液を取り除き、あらかじめ26°Cに保温した低張液(0.05モル塩化カリウム水溶液)を3~4 ml加えて細胞を浮遊させ、15分間26°Cで低張液処理をする。

(3) 低張液中に浮遊した細胞に新鮮な固定液(酢酸—メタノール1:3混液)を加え、軽く固定したのち、1000rpmで遠心分離する。

(4) 上澄み液を除き、固定液と交換し、細胞を再浮遊させる。この操作を二三度くりかえす。

(5) 最後に1 ml程度の新しい固定液で細胞浮遊液を作り、あらかじめ脱脂処理した清浄なスライドガラスの上に一滴ずつ滴下する。これに呼吸を強く吹きつけて細胞をスライドガラス上に伸展させ、自然乾燥させる。

(6) 染色処理は完全に乾燥させたあとと随意おこなう。

#### D. 角膜上皮細胞による染色体観察法(Bogart 1968)

(1) 個体を麻酔したのち眼球を摘出し、直ちに0.006%コルヒチンを含む塩類溶液に入れ2時間おく。

(2) コルヒチン液から取り出した眼球を水切りしたのち、酢酸の蒸気に1分間あて軽く固定する。

(3) スライドガラス上におき蒸留水または低張液中で角膜上皮をカミソリではがし、2%酢酸オルセイン液を加えて固定・染色し、押しつぶす。押しつぶし標本に用いるカバーガラスは事前にシリコン(シリコナイズL-25; 富士システムズ)で処理をしておくと、永久標本作製の際に細胞はカバーガラスに付着せず、スライドガラスに残存させることができる。

## 2. ムカシガエル科 *Leiopelmatidae*

世界でもっとも原始的なカエルとして位置づけられている。外見からみてどこが原始的なのかはよくわからない。しかし骨学的な特徴、例えば背骨の数が多いこと、肋骨をもっていること、各脊椎骨の脊体の前方と後方表面が凹んでおり、これらの形態は他のカエル類にはない原始的な特徴である。また尾を持たなくとも尾を動かす筋肉が痕跡として残っていること、なども挙げられる。

生活史でも多様な特徴をあらわしている。ムカシガエル属 *Leiopelma* は湿った地上に産卵し、ゼリー層に包まれた卵の中で胚発生から変態するまで過ごすもの、幼生の段階で孵化し変態するまで雄の背にくっついて幼生が保護されるなど、水辺を離れて生活する種と、浅い水中で幼生期を過ごし水辺でよく見かける種がいる。

オガエル *Ascaphus* 属は完全に水中性で、体内受精を行い、雄に尾のような突出構造がある(図3)。これは尾ではなく総排泄腔が突出したもので、雌の排出孔に挿入して精子を入れるはたらきをする。また流水中で生活する幼生は大きな口器や吸盤を備えており、成体は水かきが発達している。

ムカシガエル科は2属4種からなる小さなグループである。このうちムカシガエル属は3種が知られており、いずれも稀少種でニュージーランドにのみ生息する。これら3種はいずれも核型分析がなされている(Stephenson et al. 1972, 1974, Green et al. 1987, Green 1988, Green and Sharbel 1988)。

*Leiopelma archeyi* と *L. hamiltoni* は、ともに  $2n=18$  で5対の大型と4対の小型染色体からなり、基本的にはM型であるが、1対の小型のTを含むので染色体腕数(FN)は34となる。これら両種は水辺を離れて生活する種であるのに対し、水辺でよくみかける *L. hochstetteri* は  $2n=22$ , FN=32である。この種の核型には個体により、1~12本のB-chromosomesと称された微小な過剰染色体がみられる(Stephenson et al. 1974)。

Green (1988) はニュージーランドの北島にいる *L. hochstetteri* の6集団について核型を調査したとこ

ろ、コロマンデル半島に生息する集団のみが多数の過剰染色体(1~16本)をもち、それ以外の集団では1本以上を有する個体は稀であると報告している。このように特定集団にみられる過剰染色体の成因については、減数分裂前期における相同染色体の対合の不安定と、後期における染色体不分離をあげている。

オガエル属は1属1種で、カナダ南西部から米国モンタナ州のロッキー山脈と、ワシントン州からオレゴン州にかけてのカスケード山脈の山地に限って生息している。オガエル (*Ascaphus truei*) の染色体については、1950年以降ですでに数人の研究者により観察されている (Morescalchi 1967, Bogart 1970, Green et al. 1980)。Morescalchi (1967) はオレゴン州の個体で  $2n=44$  と報告したが、その後 Bogart (1970) が同じオレゴン州ユージーンで採集した材料で分析した結果  $2n=46$  であった。この核型は5対の大型Mと18対の中型および小型Tからなり、FN=56という特徴ある核型を有する。両研究の違いは小型のT染色体1対の差によるもので、Green et al. (1980) は広範囲な生息地から個体を集めて追試した結果いずれも  $2n=46$  で、集団による違いはみられていない (図4)。

オガエルの核型の特徴は、両生類のなかで単腕型の染色体数が最も多いこと、しかも大型の両腕型5対 (Nos. 1-5) と単腕型とは際立った大きさの違いを示すこと、および進化型のカエルにはない微小染色体が多いこと、などである。従って核型だけでオガエルと識別できるほどの特徴をもっている。

ムカシガエル属とオガエル属の間で、生活史や生態には大きな違いがあり、また生息地が遠く隔たっているの、

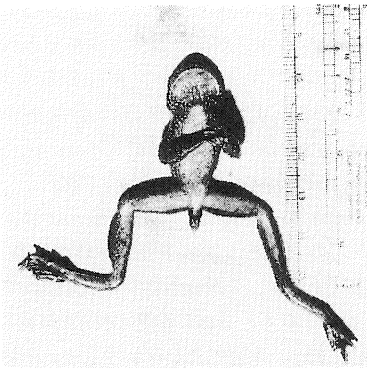


Fig. 3. Ventral side of a male of *Ascaphus truei*, collected in the suburbs of Eugene, Oregon. "Tailed frog" has a projection at the end of the body, which is an external cloaca that becomes a copulatory organ at breeding time.

研究者の中にはオガエルを独立した科 *Ascaphidae* として取り扱うことを提唱する人もいる。両属の核型を比較すると、染色体の数と形態の上ではっきりした違いがある (図5)。大型5対はともに類似の腕比をもつMかSM型であり、残りはT (acrocentricを含む) 型であるものの、腕数がFN=32と56という両者間の本質的な違いがある。もし *L. hochstetteri* にみられるB-染色体と推量されるものが、仮に微小のA染色体として数えたとしても、この種と *A. truei* の間でなお染色体腕数に10以上の食い違いがある。一方、Green (1987) はC-染色法による核型分析の結果から、*L. hochstetteri* のB-染色体の起源は、おそらく大型染色体の動原体部の断片化によるものと結論づけている。

以上述べた細胞遺伝学的な知見は、ムカシガエル属とオガエル属が互いに近縁であると主張する根拠とはならない。

### 3. スズガエル科 Discoglossidae

最も原始的なグループとして扱われており、5属14種しか記載されていない。分布は極めて広くヨーロッパ・アフリカ北部に4属8種、東アジアに1属4種、フィリピンとボルネオ南部カリマンタンに1属2種が生息することが知られている。このカエルは、椎骨が後方で凹み前方で突出していること、舌が円盤状で短く、幼生の呼吸孔は腹部の中心に開口しているなど独特の形態的特徴をもっている。また包接の方法が、雌の後肢の直前を抱く腰部包接型である点はまだ原始未分化型の特徴を残す。

アジア産のスズガエル *Bombina orientalis* は朝鮮半島、中国東北部、沿海州の山地の溪谷、湖沼の近辺に生息することが知られている。雄の鳴き声がコロコロと美しい音色をすることから、スズガエルとよばれている。

スズガエル科の染色体研究の興味ある点は、原始未分化型の形態的特徴をもち、ムカシガエル科と同じグループとみられているにも関わらず、スズガエル属 *Bombina* のように染色体数が少なく全て両腕型からなり、 $2n=24$ や26と少ない染色体数で、進化型の核型の特徴を示す種が含まれていることである。

スズガエル科の中でも、とくにスズガエル属は他の3属とは大きく異なった核型であって、ヨーロッパ産のイロワケガエル属 *Discoglossus*, サンバガエル属 *Alytes*, バレアルガエル属 *Baleaphryne* などは、染色体数の上でも形態においても大きな違いをみせ、原始未分化型に近い特徴を示す。

Schmid et al. (1987) はヨーロッパ産のこれら3属のカエルとスズガエル属の4属について、腸上皮細胞、培養血液細胞、生殖細胞などを用いて、染色体分染法により核型を分析し興味ある結果を報告している。

スズガエル科は属内で核型が比較的均一化しているものの、属の間では著しい違いがあり多様性がみられる。ドイツとフランスで採集されたサンバガエル *Alytes obstetricans* は  $2n=38$  で5対の大型のうち1対がT型(acrocentric)であるほか10対の中・小型の少なくとも5対はT型で残りの5対はST型である。このほか最も小さい4対の染色体はオガエルの微小染色体に類似した形態を示している。更に、彼らはドイツ産とフランス産のサンバガエルのC染色した核型を分析し、C-バンドパターンを比較したところNo.1長腕にみられる濃染スポットに種内変異がみられたことを報告している。

西南ヨーロッパ産のイロワケガエル *D. pictus* は  $2n=28$  でサンバガエルより数は少ないが、核型の中に1対のT型 (No.10) を含んでおり、他はMあるいはSM型である。大型から中型、小型と染色体の大きさには連続

的な差があって、大小がはっきりと類別できる段差がない。

この種の核型の著しい特徴は、B染色体を含むことである。Schmidら(1987)は11個体のイロワケガエルを調べ、そのうちの1個体(雌)の核型に、分析したすべての細胞でT型の過剰染色体(B染色体)がみられた。その長さは  $1\mu\text{m}$  程度でオガエル *A. truei* の微小染色体とよく似ている。

脊椎動物のゲノムにはB-染色体が認められるのは稀であって、両生類ではムカシガエル *Leiopelma hochstetteri* のほか2種しか今のところ知られていない。イロワケガエルの核型にまだB-染色体が認められることは、原始祖先型の痕跡をとどめていと見なすことを否定できないであろう。

スペイン南方の地中海にあるバレアーレス群島にのみ生息するバレアルガエル属は単一種属で、*Baleaphryne muletensis* のみ知られている。当初マリョルカ島で化石として発見されたが、1981年にこの島の北部山岳地帯の山中で生きたカエルの生息が認められた (Mayol

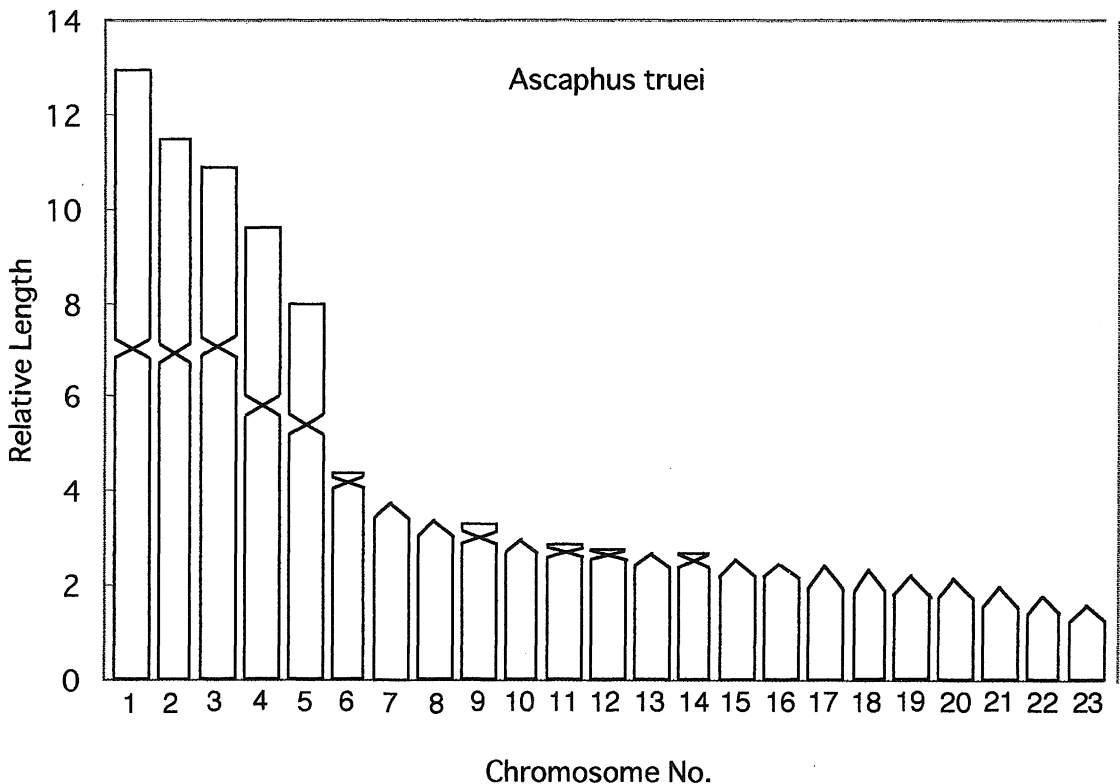


Fig. 4. Idiogram of the karyotype of *Ascaphus truei*, Leiopelmatidae. Drawn from the data in Table 1 of Green et al. (1980).

and Alcover 1981)。このカエルはさきに述べたサンバガエルと解剖学的な特徴、幼生の形態などはきわめてよく似ている。染色体構成もサンバガエルの  $2n=38$  と同じで核型もきわめてよく類似している。ただし、彼らはこの種については酢酸オルセイン染色による核型しか

得ていないので、C-染色法によるバンドパターンについては不明である。

スズガエル属の *B.variegana* はヨーロッパ産でアジア産の *B.orientaris* と共に  $2n=24$  で、この科の中では染色体数が最も少ない。しかも全て両腕型染色体から

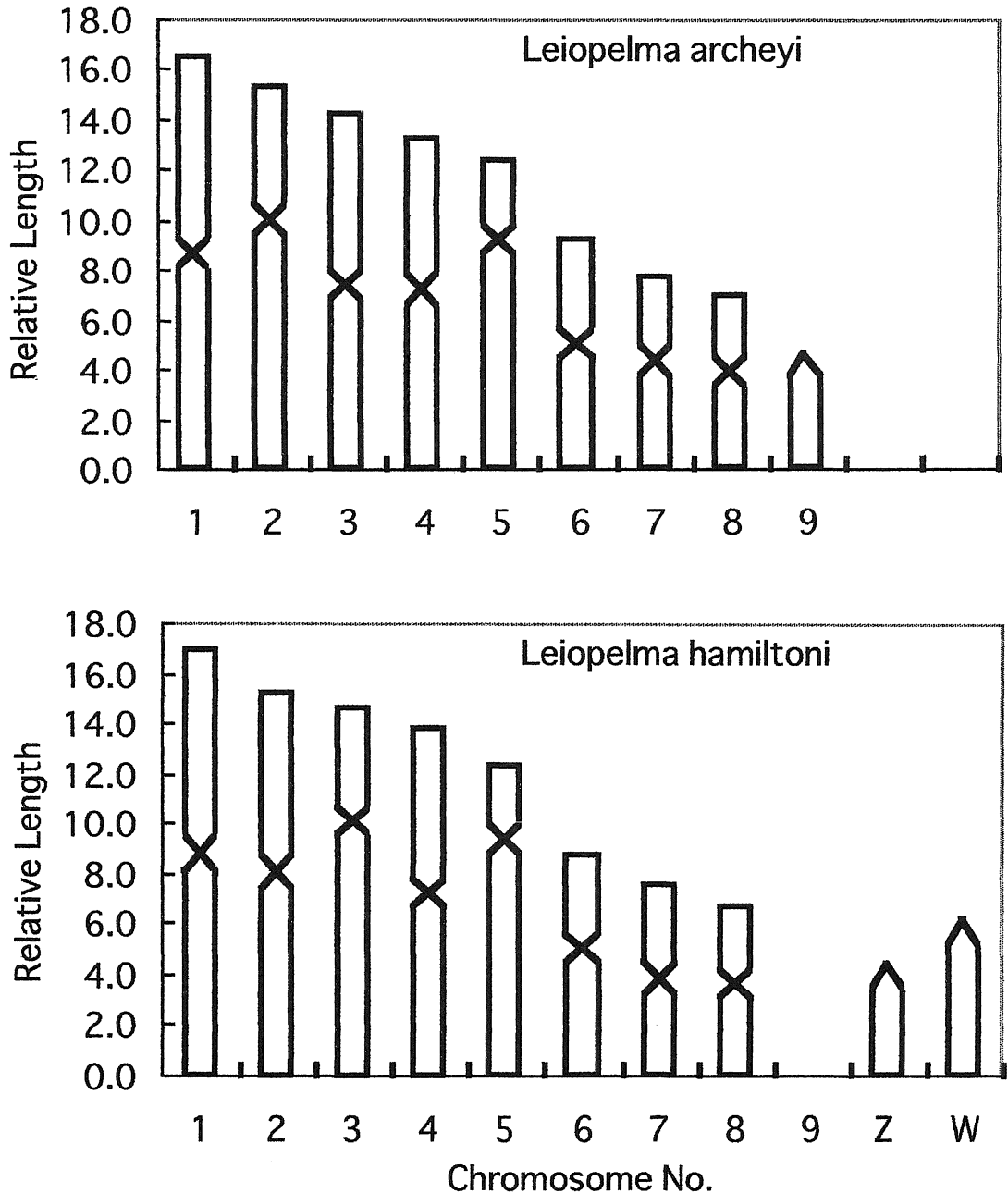


Fig. 5. Idiograms of the karyotypes of *Leiopelma archeyi* and *L. hamiltoni*. Leiopelmatidae. Drawn from the data in Tables of Green and Sharbel (1988) and Green (1988).



なる核型で、大型6対はMとSM型、No.7は中型のMで残り5対は小型というよりも微小染色体とするほうが妥当な大きさである。FN=48である点は進化型のカエルの核型に近い。スズガエル属の核型を一見したところスズガエル科の他のグループとは明確な違いがあり、これほど科内で核型の多様なグループは稀である。

#### 4. メキシコジムグリガエル科 *Rhinophryniidae*

1属1種の科で、テキサス南部からメキシコおよびグアテマラにいたる乾いた草原や、森林地帯の低木の繁みに穴を掘って地中に生息する。

メキシコジムグリガエル *Rhinophrynus dorsalis* が、なぜ独立した科として取り扱われるのであろうか。幼生の口の周囲にひげがあるのが特徴で、幼生の形態がピバ科に類似していることから、この科との近い類縁性を指摘する人もいる (Inger 1967)。

成体の形態では、原始的な特徴と進化発達型の特徴が混じり合った表現型を有するとされている。楕円形の体型をしており、一見したところ、どこに頭があるのかわからないほど体に不似合いな小さい頭をもつ。豚の鼻のようなのがった吻(ふん)があり、口先で自由に動かせる舌をもっていることが著しい特徴で、これによってシロアリを捕食する。地中に穴を掘って棲むため四肢は短く、後肢には鋤(すき)のように硬く角質化したつま先をもっており、穴掘りに便利な構造になっている。手でこのカエルを捕まえると、硬いシャベルのような後肢にすごい力をこめて後方に逃れようとする。

また夜行性であるため瞳孔が垂直で縦長をしており、弱い光にも反応して拡大する。椎骨はスズガエル科と同じく後方側が凹んでおり8個からなる。ムカシガエルやスズガエルには肋骨があるがこの科にはない。

Cole (1971) や Bogart and Nelson (1976) は *R. dorsalis* の核型を分析した結果、 $2n=22$ で大型染色体6対のうち、3対はM型 (Nos. 1, 2, 7) で4対はSM型 (Nos. 3, 4, 5, 6) でありT型を持たない。小型染色体4対のうちNo.10のST以外はすべてM型である。No.7は大型群の中に含まれる長さではなく、小型染色体群との中間のサイズとってよであろう。

ピバ科のカエルを含め、祖先型でありながら染色体数が少なく $2n=20\sim24$ の範囲内であって、大型で両腕型染色体の数が多くT型を持たない核型の特徴は、ピバ科のコンゴツメガエル属 *Hymenochirus* とメキシコジムグリガエルとの近縁性を暗示するが、セーシェルガエル科とは大きく異なっている。

#### 5. ピバ (コモリガエル) 科 *Pipidae*

原始的なカエルのグループに入れられている理由は、ほとんどの種が完全に水中生活をする習性があることのほか、骨格が未分化型の特徴を有する。

赤道直下の中南米とアフリカにだけ分布する4属26種からなるグループである。南アメリカにはピバ属 *Pipa* 7種が、アフリカにはツメガエル属 *Xenopus* 14種、コンゴツメガエル属 *Hymenochirus* 4種、コンゴツメガエルモドキ属 *Pseudhymenochirus* 1種が生息する。

南米のピバは、一生を水の中で過ごすカエルで、雌が卵を背中で保育しながら発生させることからコモリガエルとも称され、少数の卵で効率のよい繁殖をする特殊な習性をもっている。餌を与えると長い指をもつ前肢で、素早く口の中にかき込むが、舌はない。後肢は水かきが発達し、体表に側線器官をそなえているなど水中生活に適應した形態と機能をもっている。

後肢の指先に爪をもつことで知られるツメガエルは、我が国では今や実験動物として養殖が盛んにおこなわれているため、外来種でありながら、なじみの深いカエルである。生活力もたくましく、飼育条件も厳密にしなくとも繁殖しやすいカエルである。

非常に多様な核型をもつグループで、この科の核型を総覧して目立つことは、倍數性化 (polyploidization) がツメガエル属の進化と種分化に役割を果しているという特徴である。 $2n=20\sim108$ までの染色体数が記録されている (King 1990)。

ツメガエル属の染色体研究は Tymowska と彼女の協力者たちが、高度の技法を用いて鮮明な核型を提示している (Tymowska 1973, 1977, 1991, Tymowska and Kobel 1972, Tymowska and Fischberg 1973, Tymowska et al. 1977)。ツメガエル属の多数の種及び亜種は $2n=36$ の染色体数をもつ(図6&7)。しかし属の中で多くの変異があり、*X. tropicalis* の20、*X. wittei*、*X. vestitus* の72、そして $2n=108$ を有する *X. ruwenzoriensis* まで多様で、これほど染色体数が種間で変異を示す例はない。この異質性は $n=10$ の *X. tropicalis* を除き、基本数が $n=9$ の倍數関係にあり、最も多い $2n=36$ のタイプは2倍体化された4倍性の構成であり $2n=72$ は8倍性、108の種は12倍性の構成をもつことになる。このような倍數関係にあることは、DNA量の測定結果からも立証され、 $2n=36$ の *X. laevis* は $2n$ 核あたりのDNA量が6.35pgであるのに対し $2n=72$ の *X. vestitus* では12.83pg、そして $2n=108$ の *X. ruwenzoriensis* では16.25pgであった。この

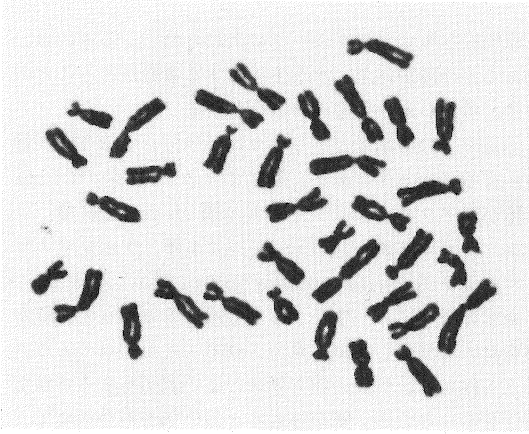


Fig. 6. A metaphase cell of a male *Xenopus laevis* ( $2n=36$ ), prepared with the cultured lung cells *in vitro* by an air-drying technique. Giemsa stain.

結果は  $2n=20$  の種 (3.35pg) の重複により生じたものであることが立証されている (Thieband and Fischberg 1977)。

基本的な 2 倍体である *X. tropicalis* ( $2n=20$ ) の核型は Pipidae の他属の核型とは本質的に異なっており、Nos. 1-8 までは大型の両腕型で Nos. 9, 10 の 2 対だけが小型の染色体からなる。このような染色体構成をもつ核型は両生類では他にない (Tymowska 1973)。

ピパ属の 7 種も種間での核型変異は著しい。*P. parva* は  $2n=30$ ,  $FN=30$  で 15 対はすべて T 型であるのに対し、*P. pipa* は  $2n=22$ , で 11 対のうち、7 対の T 型を持つ ( $FN=30$ )。更に *P. carvalhoi* は  $2n=20$ ,  $FN=30$  でこれらは小型の T を減じて両腕型が増えることにより、染色体数が少なくなっている。このことは、動原体融合または開裂によるロバートソン型転座が染色体構成を変えていることを示している。

南アフリカ産のコンゴツメガエル *Hymenochirus boettgeri* は、他の多くのカエルの核型と似て典型的な両腕型のみかなる  $2n=24$ ,  $FN=48$  の構成である。しかし、大型と小型の染色体の区分ができにくいくらいに、

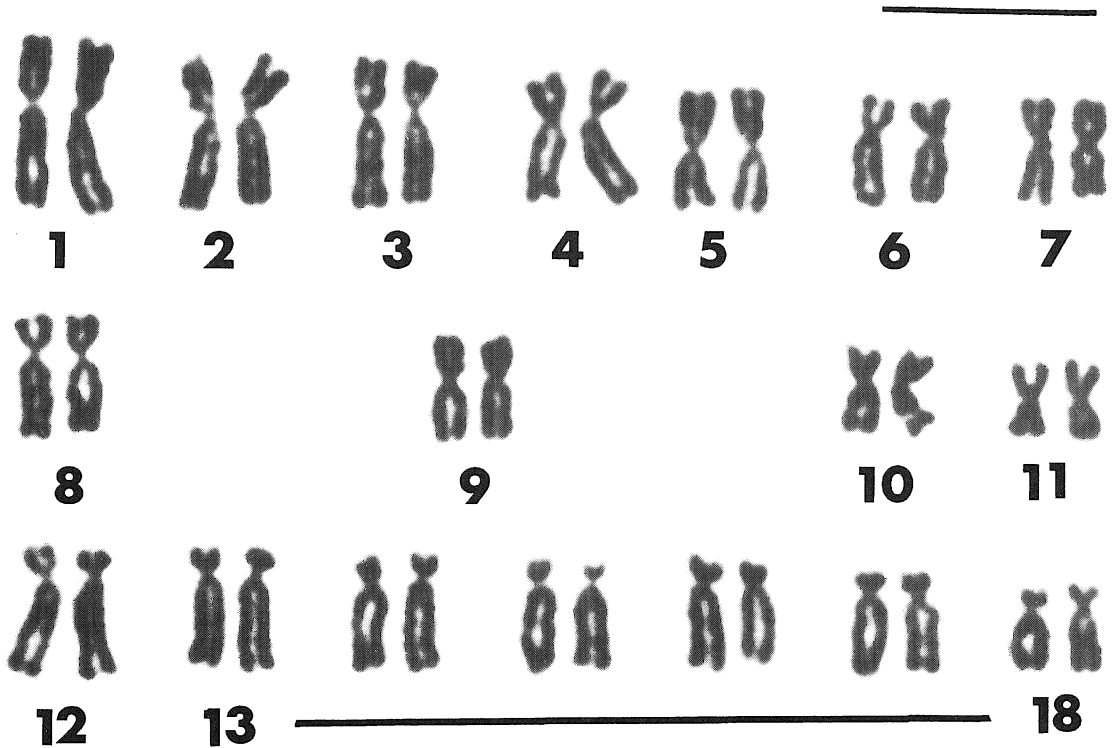


Fig. 7. A karyotype of *Xenopus laevis*, analyzed from Fig. 6. Upper right line represents  $10\mu\text{m}$ .

その大きさの違いは連続的で、Nos. 7 と 8 の区分はかろうじてできるほどのわずかな違いである。

## 6. スキアシガエル科 Pelobatidae

スキアシガエル科は、原始未分化型のグループと進化発達型のグループとの中間の特徴をもっており、無尾類の進化を推測する上で重要な位置を占めることで注目される。

ヨーロッパの地中海沿岸諸国、北米南部から中米にかけての地域、および東南アジアなどに広く分布する地上性のカエルで、FrogではなくToadとよばれるもグループのひとつである。東南アジア産のコノハガエル亜科 Megophryinae 7 属と、スキアシガエル亜科 Pelobatidae 2 属に大別される。

スキアシガエル科の染色体研究は少なく、1960年代以前は精母細胞の染色体観察が主で  $n=13$  が多くの種類でみられている (Hughes 1962)。Morescalchi (1973)、Morescalchi et al. (1977) によれば、ウデナガガエル属 *Leptobrachium* では、*L. pelodytoides* ( $2n=24$ ) を除き他の 4 種は  $2n=26$  で、大型はおおむね M か SM 型から構成される。ただしウデナガガエル属の *L. hasselti* と *L. pelodytoides* は Nos. 5 と 10 は T 型 (acrocentric) で種間変異がある。これらの 2 種は大型染色体の腕比がよく類似しており、また Nos. 6 と 7 の間でサイズに段差があり、大型と小型染色体群が明確に二分される。これに対してコノハガエル属の *M. nasuta* は Nos. 5 と 6 の間のサイズに大きな違いがあり、はっきりと二分されており、ウデナガガエルの核型でみられる特徴とは顕著な違いがある。

アメリカ、テキサス州産のスキアシガエル属 *Scaphiopus* について、Hughes (1962) や Wasserman and Bogard (1968) は角膜上皮細胞とオタマジャクシの尾部組織を用い鮮明な核型を観察した。興味あることは、スキアシガエル 2 種 *S. holbrookii hurterii* と *S. couchii* はともに  $2n=26$  で大型 6 対と小型 7 対の両腕型染色体からなることは変わらないが、大型 6 対の形態に微妙な違いがあることを見いだした。*S. h. hurterii* では SM 型が 3 対 (Nos. 1, 5, 6)、S T 型が 3 対 (Nos. 2, 3, 4) であるのに対し、*S. couchii* は SM 型が 4 対 (Nos. 1, 2, 3, 5)、S T 型が 2 対 (Nos. 4, 6) であった。しかも No. 2 短腕には標識 (marker) となる種固有の特徴がみられるが、それも両種間で異なったものである。更に両種の F<sub>1</sub> 雑種をつくり、その核型を分析したときに、大型 6 対の染色体形態がそれぞれ核型の特徴が

ヘテロで出現したことで、この核型の違いの明確さが確かめられた。

Morescalchi (1973) はスキアシガエル科の核型には、二つのタイプがみられ、大型 6、小型 7 対のタイプと大型 5、小型 8 対のタイプがあると述べている。コノハガエルの *Megophrys nasuta* や北米産のスキアシガエルの *S. bammondi* や *S. holbrookii* ( $2n=26$ , FN=50-52) は後者の例である。

しかしながら、中国産のヒゲガエル属 *Vibrissaphora* 4 種 ( $2n=26$ , FN=52) を調べた Zao et al. (1983) の核型では No. 6 が大型と小型の中間のサイズであり、欧州産のように、大小二型に分けることはむづかしい (図 8)。また彼らはこれら 4 種の核型とコノハガエル属との類似性を指摘している。

西アジア産のニンニクガエル ( $2n=26$ , FN=52) とウデナガガエルの染色体構成はほとんど同じで、Nos. 6 と 7 の間でサイズの段差があることなどに核型の類似性を見る。これらの科の中で、染色体群を大型と小型に区分する位置が異なることは、進化の過程で逆位や転座が高い頻度でおこり、差異が生じたものと考えられる。上にのべたテキサス産のスキアシガエル 2 種の染色体形態の違いも、辺動原体逆位による変化が、大型 6 対の間に起こったものとみられている (Wasserman and Bogart 1968)。

Morescalchi et al. (1977) は Nos. 6 と 7 の間で二分される核型は、現存するスキアシガエル科のなかでもっとも原始的であり、スキアシガエル属とコノハガエル属にのみ見られ、Nos. 5 と 6 の間で二分できるものは、二つの亜科の中で独立して生じたものである、という仮説を出しているが、この考えを支持するものはほとんど居ない。

Bogart (1981, 1991) はテキサス産のスキアシガエル属 3 種とツノガエル亜科 (ユビナガガエル科であるが、Bogart の論文では独立した科 Ceratophrynidae として扱われている) のアルゼンチン産 2 種の核型を比較している。スキアシガエル属では種間で核型の変異がみられ、ある種のスキアシガエル *S. couchii* とツノガエルの 1 種 *Lepidobatrachus llanensis* との類似性の高いこと、またスキアシガエルの *S. bombifrons* と *S. hammondi* はツノガエルの *Chacophrys pierotti* と似ていると指摘している。前の類似性とは Nos. 6 と 7 の間で二分された核型であり、後の類似性とは Nos. 5 と 6 の間で二分された核型である点が大きな違いである。このように遠く隔たった生息地域の別の科のカエルとの核型の類似性の方が、同地域の同じ属の仲間よりも高い

Table 2. Chromosome Number (2n) and Fundamental Number of Genera in Order Anura (PART I)

FAMILIES/科名 <sup>a</sup>	GENERA	属名 <sup>a</sup>	種数 <sup>a</sup>	2n	FN <sup>b</sup>
<b>Leiopelmatidae</b>					
ムカシガエル科	<i>Leiopelma</i>	ムカシガエル属	3	18/22	34/32
	<i>Ascaphus</i>	オガエル属	1	46	56
<b>Discoglossidae</b>					
スズガエル科	<i>Bombina</i>	スズガエル属	6	24	48
	<i>Discoglossus</i>	イロワケガエル属	3	28	54
	<i>Barbourula</i>	バーバーガエル属	2	—	—
	<i>Alytes</i>	サンバガエル属	2	38	50/62/64
	<i>Baleaphryne</i>	バレアルガエル属	1	38	60
<b>Rhinophrynidae</b>					
メキシコジムグリガエル科	<i>Rhinophrynus</i>	メキシコジムグリガエル属	1	22	44
<b>Pipidae</b>					
ピパ(コモリガエル)科	<i>Pipa</i>	ピパ(コモリガエル)属	7	{ 20 22 30	{ — 30 30
	<i>Xenopus</i>	ツメガエル属	14	{ 20 36(4X) 72(8X) 108(12X)	{ 40 72 144 216
	<i>Hymenochirus</i>	コンゴツメガエル属	4	22/24	48
	<i>Pseudhymenochirus</i>	コンゴツメガエルモドキ属	1	—	—
<b>Pelobatidae</b>					
スキアシガエル科					
Pelobatinae	<i>Scaphiopus</i>	スキアシガエル属	6	26	50/52
スキアシガエル亜科	<i>Pelobates</i>	ニンニクガエル属	4	26	52
Megophryinae	<i>Megophrys</i>	コノハガエル属	22	26	48
コノハガエル亜科	<i>Leptobrachium</i>	ウデナガガエル属	11	24/26	44
	<i>Vibrissaphora</i>	ヒゲガエル属	—	6	52
	<i>Scutiger</i>	コメガエル属	29	—	—
	<i>Oreolalax</i>	オレオララックス属	—	—	—
	<i>Brachytarsophrys</i>	ブラキタルソフリス属	1	26	44
	<i>Leptobrachella</i>	レトブラケラ属	6	—	—
	<i>Leptolalax</i>	レプトララックス属	4	—	—
<b>Pelodytidae</b>					
パセリガエル科	<i>Pelodytes</i>	パセリガエル属	2	24	48
<b>Myobatrachidae</b>					
カメガエル科					
Myobatrachinae	<i>Myobatrachus</i>	カメガエル属	1	24	48

カメガエル亜科	<i>Crinia</i>	チビガエル属	14	24	48		
	<i>Pseudophryne</i>	ヒキガエルモドキ属	11	24	48		
	<i>Assa</i>	フクロガエル属	1	24	48		
	<i>Rheobatrachus</i>	イブクロコモリガエル属	2	24	40/42		
	<i>Uperoleia</i>	ヒシメガエル属	18	24	48		
	<i>Arenophryne</i>	サキユウガエル属	1	—	—		
	<i>Geocrinia</i>	ゲオクリニア属	4	24	48		
	<i>Paracrinia</i>	バラクリニア属	1	24	48		
	<i>Taudactylus</i>	タニガエル属	5	24	48		
<b>Limnodynastinae</b>							
ヌマチガエル亜科	<i>Limnodynastes</i>	ヌマチガエル属	12	22/24	44/48		
	<i>Heleiophorus</i>	アナガエル属	6	22/24	44/48		
	<i>Adelotus</i>	キバガエル属	1	24	48		
	<i>Kyarranus</i>	ヤマガエル属	3	—	—		
	<i>Neobatrachus</i>	アナホリガエル属	7	24/48(4X)	48/96(4X)		
	<i>Notaden</i>	カトリックガエル属	3	24	48		
	<i>Lechriodus</i>	レクリオダス属	4	22	44		
	<i>Megistolotis</i>	メギトロティス属	1	24	48		
	<i>Mixophyes</i>	ミクソフィエス属	4	24	48		
	<i>Philoria</i>	バウバウガエル属	1	24	48		
	<b>Heleophrynidae</b>						
ウスカワガエル科	<i>Heleophryne</i>	ウスカワガエル属	4	26	52		
<b>Sooglossidae</b>							
セーシェルガエル科	<i>Sooglossus</i>	セーシェルガエル属	2	26	42/44		
	<i>Nesomantis</i>	シマガエル属	1	26	44		
<b>Leptodactylidae</b>							
ユビナガガエル科	Leptodactylinae	<i>Leptodactylus</i>	ユビナガガエル属	50	22 36/38/42/44/46		
					24 34		
					26 34/40		
	ユビナガガエル亜科	<i>Physalaemus</i>	ニセメダマガエル属	33	22	44	
		<i>Pleurodema</i>	メダマガエル属	12	22/44(4X)	44/88(4X)	
		<i>Adenomera</i>	アデノメラ属	7	—	—	
		<i>Edalorhina</i>	エダロリナ属	2	—	—	
		<i>Hydrolaetare</i>	ヒドロラエタレ属	1	—	—	
		<i>Limnomedusa</i>	リムノメドゥサ属	1	26	—	
		<i>Lithodytes</i>	リソディテス属	1	18	—	
		<i>Paratelmatobius</i>	バラテルマトビウ属	2	24	48	
		<i>Pseudopaludicola</i>	プシュードパルディコラ属	5	18/20	—	
		<i>Vanzolinius</i>	ヴァンゾリニウス属	1	—	—	
		<b>Telmatobiinae</b>					
		ミズガエル亜科	<i>Telmatobius</i>	ミズガエル属	30	18/26	36/52

			18	36
			20	36/38
			22	36/38/40/44
			26	44/46/48/50/52
<i>Eleutherodactylus</i>	コヤスガエル属	405	28	36
			30	32/36/46/50
			32	32/36/38/40
			34	36/38
			36	36
<i>Odontophrynus</i>	ハガエル属	6	22/44(4X)	44/88(4X)
<i>Cyclorhamphus</i>	マルハシガエル属	23	26	52
<i>Caudiverbera</i>	ヘルメットガエル属	1	26	52
<i>Sminthillus</i>	キューバガエル属	1	—	—
<i>Proceratophrys</i>	ツノガエルモドキ属	10	22	44
<i>Adelophryne</i>	アデロフリン属	2	—	—
			22	44
<i>Alsodes</i>	アルソデス属	11	26	52
			34	56
<i>Atelognathus</i>	アテログナサス属	7	—	—
<i>Barycholos</i>	バリコロス属	2	—	—
<i>Batrachophrynus</i>	バトラコフリヌス属	1	—	—
<i>Batrachyla</i>	バトラキラ属	3	26	52
<i>Crossodactylodes</i>	クロッソダクティロデス属	3	—	—
<i>Dischidodactylus</i>	ディスクダクティルス属	1	—	—
<i>Euparkerella</i>	ユーバルケレラ属	1	—	—
			22	44
<i>Eupsophus</i>	ユーブソフス属	5	26	50/52
			28	54
			30	44
<i>Geobatrachus</i>	ゲオバトラクス属	1	—	—
<i>Holoaden</i>	ホロアデン属	2	18	36
<i>Hylactophryne</i>	ヒラクトフリン属	3	—	—
<i>Hylorina</i>	ヒロリナ属	1	—	—
<i>Insuetophrynus</i>	インスエトフリヌス属	1	26	52
<i>Phyllonastes</i>	フィロナステス属	2	—	—
<i>Phyzelaphryne</i>	フィゼラフリン属	1	—	—
<i>Scythrophrys</i>	スキスロフリス属	1	—	—
<i>Somuncuria</i>	ソムンクリア属	1	—	—
<i>Syrrhophus</i>	シロフス属	15	26/30	36/36
<i>Telmatobufo</i>	テルマトブフォ属	3	26	52
<i>Thoropa</i>	トロパ属	3	26	52
<i>Tomodactylus</i>	トモダクティルス属	9	22	44
<i>achaenus</i>	ザカエヌス属	3	26	52

	<i>Atopophrynus</i>	アトポフリヌス属	—	—	—
	<i>Ischnocnema</i>	イシュノクネマ属	3	—	—
	<i>Lynchophrys</i>	リンコフリヌス属	1	—	—
	<i>Macrogenioglothus</i>	マクロゲニオグロットウス属	1	—	—
	<i>Phrynopus</i>	フリノプス属	16	—	—
Hylodinae					
ブラジルガエル亜科	<i>Hylodes</i>	ブラジルガエル属	14	26	52
	<i>Crossodactylus</i>	トゲユビガエル属	5	26	52
	<i>Megaelosia</i>	メガエロシア属	1	—	—
Ceratophryinae					
ツノガエル亜科	<i>Ceratophrys</i>	ツノガエル属	6	26/104(8X)	52/208
	<i>Lepidobatrachus</i>	バゼットガエル属	3	26	—
Bufonidae					
ヒキガエル科	<i>Bufo</i>	ヒキガエル属	206	$\left\{ \begin{array}{l} 20/40(4X) \quad 40/80 \\ 22/44(4X) \quad 44/88 \\ 33(3X) \quad 66 \end{array} \right.$	
	<i>Atelopus</i>	ヤセヒキガエル属	43	22	44
	<i>Nectophrynoidea</i>	コモチヒキガエル属	8	20	40
	<i>Pelophryne</i>	ドロヒキガエル属	8	—	—
	<i>Pedostibes</i>	キノボリヒキガエル属	6	22	44
	<i>Ansonia</i>	コオロギヒキガエル属	17	—	—
	<i>Melanophryniscus</i>	クロヒキガエル属	8	22	44
	<i>Bufoidea</i>	ブフォイデス属	1	—	—
	<i>Leptophryne</i>	レプトフリヌス属	2	—	—
	<i>Pseudobufo</i>	プシュードブフォ属	1	—	—
	<i>Capensibufo</i>	カペンシフフォ属	2	—	—
	<i>Didynamipus</i>	ディディナミプス属	1	—	—
	<i>Laurentophryne</i>	ローレントフリヌス属	1	—	—
	<i>Mertensophryne</i>	メルテンソフリヌス属	2	—	—
	<i>Nectophryne</i>	ネクトフリヌス属	2	22	44
	<i>Schismaderma</i>	トキイロヒキガエル属	1	—	—
	<i>Stephopaedes</i>	ステフォパエデス属	1	—	—
	<i>Werneria</i>	ヴェルネリア属	4	—	—
	<i>Wolterstorffina</i>	ウォルターストルフィナ属	2	—	—
	<i>Crepidophryne</i>	クレピドフリヌス属	1	—	—
	<i>Dendrophryniscus</i>	デンドロフリニスクス属	3	—	—
	<i>Oreophrynella</i>	オレオフリネラ属	2	—	—
	<i>Osornophryne</i>	オソルノフリヌス属	2	—	—
	<i>Peltophryne</i>	ペルトフリヌス属	9	—	—
	<i>Rhamphophryne</i>	ランフォフリヌス属	6	—	—

(To be continued)

a. Frost (1985) による。和名は松井 (1993) に準拠した。

b. FN: Fundamental Number (the number of chromosome arms of a karyotype).

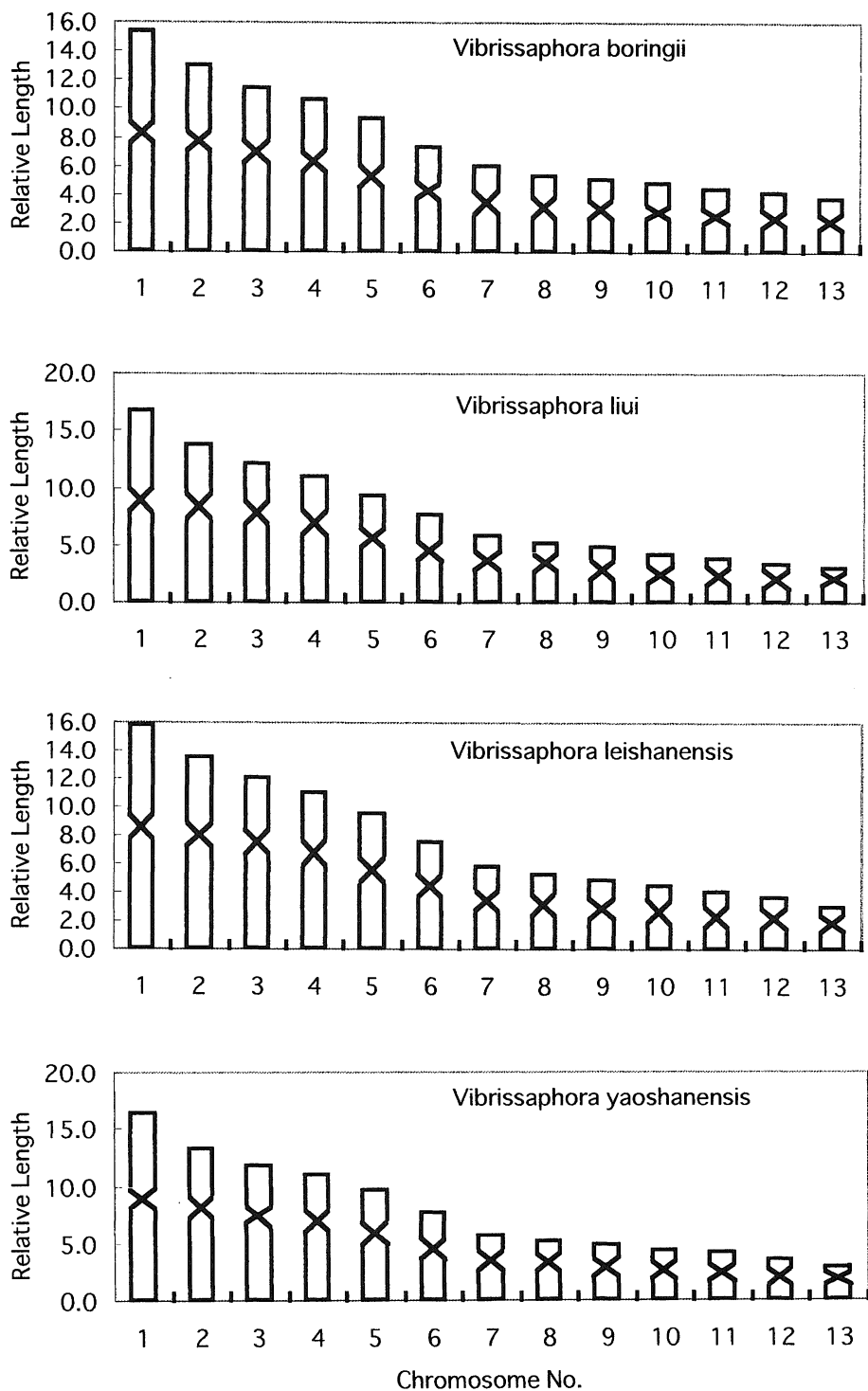


Fig. 8. Idiograms of four karyotypes of Chinese pelobatids, *Vibrissaphora*, Pelobatidae. Drawn from the data in Table 1 of Zhao et al. (1983).



ことから、スキアシガエルの分類上の再検討が必要であるとして Bogart (1991) は主張している。

スキアシガエル科の多くの種では、No. 7 に核小体形成領域 (Ag-NOR の陽性スポット出現部位) があることは、注目すべき事実である。このことは、スキアシガエルがスズガエルやイロワケガエルと同じ座位にリボソームRNA遺伝子をもつことから、スズガエルから由来したとの考えを支持する一つの証拠となるかも知れない。

ともに  $2n=24$  であるスズガエル科とスキアシガエル科との間に、染色体形態でおおよその類似性があることは否定できない。しかし 24-染色体型のカエルは他にも多くいる。Bogart (1973) はスキアシガエルのように 26-染色体をもつこれらのグループの核型から、カエル目の高等な科のすべての核型が由来した可能性があることを提唱している。

## 7. パセリガエル科 Pelodytidae

パセルガエル属 *Pelodytes* の *P. punctatus* と *P. caucasius* の 1 属 2 種からなる小さなグループである。*P. punctatus* は西ヨーロッパ産で、*P. caucasius* は西アジア、ロシアのコーカサス地方にみられる。

体は細長く、四肢は長い。後肢には水かきがほとんどなく、瞳孔は垂直型である。低木の間や草むらなど、わずかに湿った場所に生息する。

この科とスキアシガエル科はともに原始的な形質と、進化型の形質が共存しているという点で特異的である。これらは熱帯性で穴を掘るカエルである。

パセリガエルの両種の核型は Morescalchi et al. (1977) と Mazin et al. (1980) が観察している。両種はともに  $2n=24$ ,  $FN=48$  ですべて両腕型からなる。大型と小型染色体は Nos. 7 と 8 の間で明確に二分される。この大きさがはっきりした違いを示すという特徴は、スキアシガエルの核型との隔りを示している。

大型 7 対には SM 型が 4 対含まれ、他は M 型である。両種の染色体に二次狭窄の出現部位の違いがあり *P. punctatus* は Nos. 7 と 9 に、*P. caucasius* は No. 2 にみられる。C-染色法による分析はまだないが、構造上の違いが分析されるとおもしろいグループである。

## 8. カメガエル科 Myobatrachidae

オーストラリアを代表するカエルである。大陸から隔離したタスマニアにも 4 属、ニューギニアに 3 属が生息するが、これ以外の地域にはみられない。

カメガエル亜科 Myobatrachinae は 10 属 47 種、ヌマチガエル亜科 Limnodynastinae は 10 属 42 種が記録されている。このうち、単一種属が 6 属もあることからみても多様な分化が推測される。著しく多彩なグループで、とくに生殖・成育に特異な方法がみられるカエルがあり、無尾類の繁殖戦略と進化を考える上でも重要なグループである。

体の大きさにしても、フクロガエル *Assa darlingtoni* の頭胴長はわずか 20mm しかないが、ミクソフィエス属の *Mixoptyes iteratus* は 115mm もある。ほとんどが陸上性で、ある種のアナホリガエル *Neobatrachus* は穴を掘る。ヌマチガエル属 *Limnodynastes* などは沼地または低湿地に生息するが、カメガエル亜科のイブクロコモリガエル属 *Reobatrachus* やタニガエル属 *Taudactylus* は山地の溪流または溪流に沿って生息する溪流性であるなど、生態もさまざまである。

カメガエル科の染色体研究ほど、特定の研究者によって集中的になされた例はない。オーストラリアのマックワイヤー大学の Mahoney and Robinson (1980, 1986) はこの科の核型分析をおこない、現在までに核型が明らかにされた種の大半は、彼らの研究の成果である。おなじくオーストラリアの King (1990) が作成した両生類染色体数のリストでも、無尾類の中でカメガエル科のデータがもっとも充実している。

これらの資料によると、カメガエル亜科 Myobatrachinae の 10 属 47 種のうち、彼らは実に 30 種について調べており、単一種属のサキュウガエル *Arenophryne* を除くすべての属にわたっている。染色体数は全て  $2n=24$  で両腕型の  $FN=48$ 、大型 6 対小型 6 対で高度に安定している。ただし、彼らのリストではヌマチガエル亜科に含まれているイブクロコモリガエル属 *Rheobatrachus* の 2 種のうち、カモノハシガエル *R. silus* の核型に T 型が 3 本 (Nos. 6, 11, 12) 含まれ、 $FN=42$  の腕数をもつものがあり、もう 1 種の *R. vitellinus* では 4 本の端部着糸型が含まれて  $FN=40$  (Mahony and Robinson 1986) との報告がある。

この両種のみが端部着糸型の染色体をもつ例外的な核型である。カモノハシガエルは両生類の中でも特異的な子育てをすることで知られ、受精後の卵を雌が呑み込み、6 週間にわたって胃の中でオタマジャクシを育て、子ガエルとなって、母親の口から飛び出すという変わった繁殖様式をもつ (Duellman 1992)。しかし核型のうえでは、繁殖戦略を異にするセーシェルガエルと類似することを指摘する論文もある (Nussbaum 1979)。

一方ヌマチガエル亜科には属間、種間で変異がみられ

る。ヌマチガエル属 *Limnodynastes* には  $2n=22$ 型と24型の2つのタイプがあり、いずれも両腕型であるが小型の1対が少ない。二次狭窄をもつ染色体は、22-染色体型の種ではNos. 2, 7, 9であるのに対し、24型ではNo.11だけである、という点に違いがある。

アナガエル属 *Heleiophorus* にも22型と24型があり、すべて両腕型で  $FN=44/48$ である。この属の場合は二次狭窄をもつ4本の染色体 (Nos. 1, 2, 3, 11) は、2つのタイプとも共通している。

この科の染色体数の安定性は隔離された大陸間でも保たれ、例えばレクリオダス属3種で、オーストラリア大陸の *Lechriodus fletcheri* とニューギニアに生息する *L. aganopsis* および *L. melanopyga* の核型を比較してみると、遠く隔たった地域に生息するこれらのカエルにも種間変異はみられず、 $2n=22$ ,  $FN=44$ , No. 2に二次狭窄がある点まで共通している。

その他、カメガエル科の核型の特徴としては、倍数性の種がみられることである。アナホリガエル属 *Neobatrachus* は  $2n=24$ ,  $FN=48$ であるが二倍体と四倍体が種内でみられたり、四倍性のみの種 ( $2n=48$ ,  $FN=96$ ) なども存在する (表2)。

### 9. ウスカワガエル科 Heleophryinae

我が国ではなじみがなく、南アフリカの山地の溪流に生息する。大きさが6mm程度で、腹面の皮膚が非常に薄いために腹部の内蔵が透き通って見えるほどで、この名がつけられたのであろう。ユウレイガエルという名をつけられている *Heleophryne rosei* は、ケープタウンに近いテーブルマウンテンに生息しているが、生息地として知られる場所に行っても、滅多に成体の姿はみられないといわれる。溪流にはオタマジャクシがみられるが、他のカエルとは全く違った異様な形をしている。

ほとんどの水生のオタマジャクシは卵円状の体をしているが、ユウレイガエルは扁平な頭をもち、上部からみるとくさび状の外形をしている、など特異的な点が多いカエルである。

原始未分化型のカエルは腰部包接をするのが特徴であるが、このカエルは雌の前肢の腋のところ雄が抱える腕下包接をおこなう。進化したカエルの仲間に入れられており、ヒキガエル科やユビナガガエル科、アカガエル科に属していたこともある。しかし鋤骨 (じょこつ) には歯があるのに対し、ヒキガエルにはみられない。また解剖学的な特徴はユビナガガエル科やアカガエル科とは一線を画するものがある。あまり遭遇することのない稀

少種であるがゆえに研究も深くはおこなわれていないようである。

1属4種が知られているが、これまでにそのうちの1種ウスカワガエル *H. purcelli* の核型しか分析されていない (Bogart 1973, Morescalchi 1973)。

染色体数は  $2n=26$ で、いずれも両腕型からなるので  $FN=52$ である。大型7対と小型6対の間には大きさの上で明瞭な差異がある。小型染色体はほとんど同じ大きさである。大型のうち1対 (No.7) がST型、Nos. 4, 5はSMで、他はM型とみてよい。

この核型と類似のものを強いて探すと、カメガエル科のチビガエル *Crinia signifera* ( $2n=24$ ) であるがそのことについて検討された報告はない。

### 10. セーシェルガエル科 Sooglossidae

南緯4~5度、東経55~56度に位置する西インド洋のセーシェル群島のうち、二つの島に生息するカエルである。このグループはセーシェルガエル属 *Sooglossus* 2種とシマガエル属 *Nesomantis thomasseti* の1種の計2属3種からなる小さなグループである。

アフリカ東海岸から1600km、インド西部から2900kmも離れたところにあり、完全に隔離された小島にのみ生息する固有種であるところに、生物地理学的にも関心がもたれている。とくに、この群島の動物相にしても植物相にしても十分に研究されていない上、大陸との生物地理学的な関係は未解決となっているので、セーシェル群島のカエルが大陸のカエルとどのような類縁関係にあるのかを述べるのは困難である。

これらのカエルの系統分類学上の位置についてもいくたびかの変遷の経緯があり、当初はスキアシガエル科 Pelobatidae に含まれていた。その後の研究者により、ユビナガガエル科 Leptodactylidae やカメガエル科 Myobatrachidae に位置づけられ、近年までアカガエル科とされていたいきさつがある (Griffiths 1963)。いずれの分類が真の無尾類の系統を反映しているのかを断定することは困難であると Nussbaum (1979) は述べている。

彼はセーシェル群島産のカエル3種の核型を、腸上皮細胞を用いて正確に分析した結果、すべて  $2n=26$ で核型を構成する染色体の形態は互いに類似していることを明らかにした。5対の大型染色体はNos. 3, 4を除きいずれもM型をしており、小型の8対はこれらとは大きさの上で段差がある。染色体形態の特徴は微小染色体と呼んでもよい最も小型の4対 (Nos.10-13) がT型であることで、他

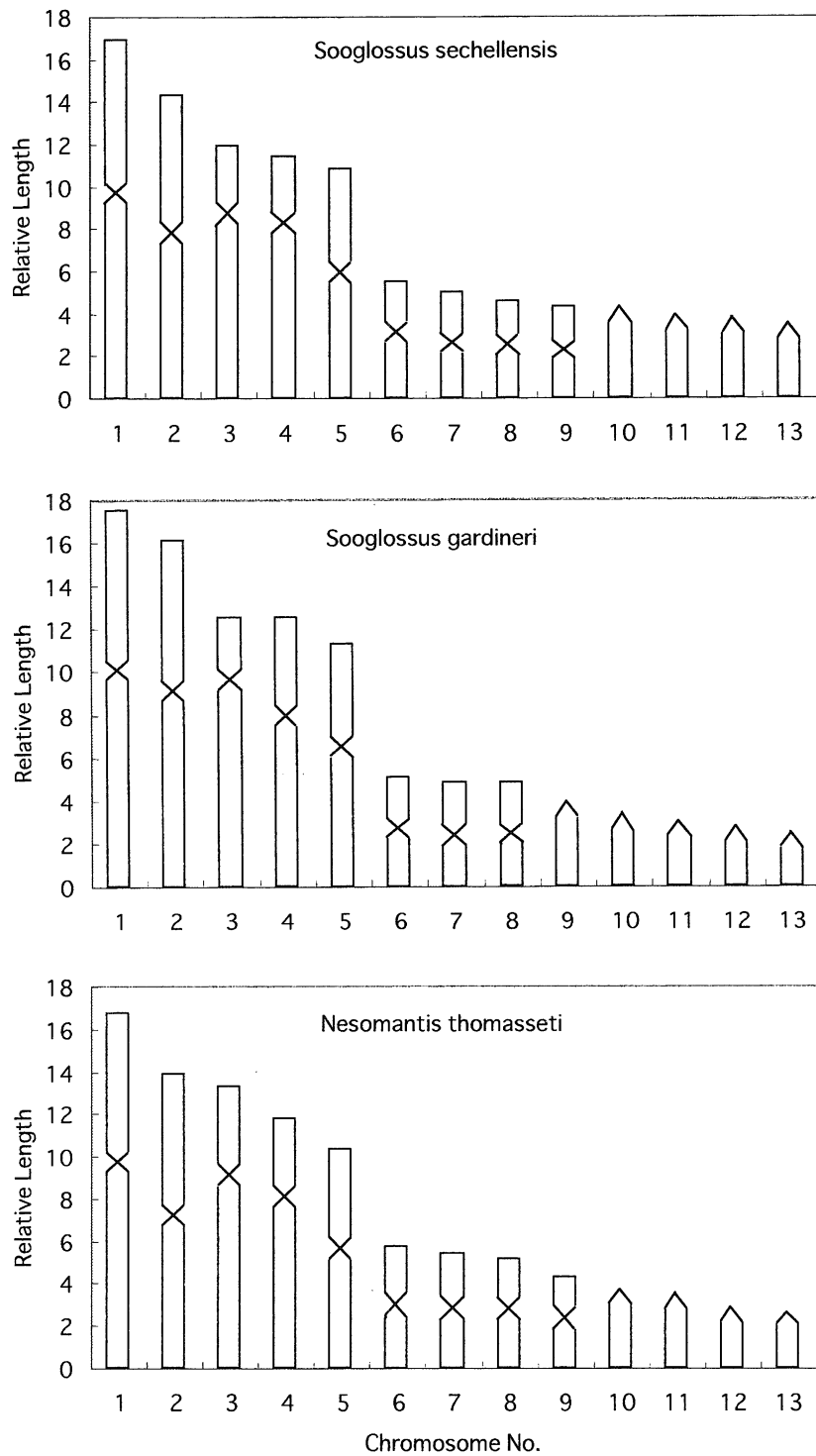


Fig. 9. Idiograms of the karyotypes of all three sooglossid species ( $2n=26$ ), Sooglossidae, living confined to Seychelles islands. Drawn from the data in Tables 1-3 of Nussbaum (1979).

の26-染色体型のカエルにはない特異的な構成である。

また3種の核型を比較すると(図9)、セーシェルガエル属の *S. sechellensis* とシマガエル属の *N. thomasseti* の間ではほとんど同一といってもよい類似性を示す(FN=44)のに対し、セーシェルガエル属の他種 *S. gardineri* には、No.3にSMではなくST型の1対があり、さらに小型のT染色体が上記2種とは異なり5対ある(Nos.10-13)。従ってFN=42となり、セーシェルガエル2種の間で異なる核型を有するといえる。

しかもこれら3種のうち、同じMahé島で採集された *S. sechellensis* と *S. gardineri* は、生息場所を共有する同所性 sympatric であるにもかかわらず、核型に明確な違いがあることは興味深い。Nassubaum (1979)によれば、どの種にも過剰染色体はないことが確認され、原始未分化型のムカシガエルやスズガエル科の核型と比較すると、僅かに小型のT染色体が含まれる以外には類似性があるとは言いがたい。

## 11. ユビナガガエル科 Leptodactylidae

北アメリカ南部から中・南米および西インド諸島にかけて広く分布しており、一般的には南米のカエルとして知られ、51属720種余りをかぞえる無尾類最大の科である。

生息地域も中央アメリカ・南アメリカの熱帯雨林から乾燥地まで、また平地から高地にまでひろがりを見せ、地上生活をするもの、水中生活や樹上生活をするものまで様々である。発生過程の態様についても泡状の卵塊を産み幼生期を水中で過ごすものから、陸上に産卵しオタマジャクシが水辺に移動するもの、陸上で卵が発生し幼生期も陸上で過ごすもの、子ガエルを産むものなど、繁殖戦略も実に多彩である。

また表2に示す通り、倍数性のカエルのいることでも知られている。分類学的にもまだ問題が多く残されており、大所帯であるがゆえに明確な属や科の位置づけがなされないものもあり、いわば疑問の多い複雑なグループで今後議論され続けるであろう。

ユビナガガエル科の染色体研究については、現在までのところ723種のうち核型分析がなされているのは20%あまりにすぎない。しかし核型と系統学的な類縁関係とか、属間・種間変異などについて論じるにはきわめて興味深いグループである。

両生類では26-染色体型が多いが、数の上では同一であっても、核型を構成する染色体の形態には大きな差があり、明確な核型分析がなされない限り、類縁性を論じ

る場合の有用なデータとはなりえないことを端的に物語る研究がある。

Bogart (1974) はユビナガガエル属 *Leptodactylus* の19種について、眼の角膜上皮細胞を用い核型分析をおこない、Heyer (1970) が示した5つの種群を核型の上から検討を加えている。この結果の興味ある点は、

(1) この属のなかで核型の種間変異がはっきりしており  $2n=22, 24, 26$  の3つのグループがある。

(2) また  $2n=22$  の種群のなかでもすべて両腕型とは限らず、*L. latinus* のように小型に1対のT型染色体が含まれる種から、*L. wagneri*, *L. podicipinus* のように4対のT型をもつ種まで様々で、 $2n=22$  のグループであってもFN=36, 38, 42, 44と多様である(図10)。

(3)  $2n=24$  および26の染色体数を有する *marmoratus* 種群では中型および小型染色体のほとんどは単腕型で、*L. hylaedactylus* に至っては13対のうち、大型の4対を除きすべてT型で構成されている。26-染色体型の種でこのように低い染色体腕数(FN=34)を持つ種は他の科にはみられない(図11)。

ユビナガガエル属の核型の共通した特徴を指摘することはむつかしく、大型染色体の構成にしても7対、6対5対と変異があり、ST型を1本含むものと2本含むもの、大型と小型の区別がはっきりせず、大きさが漸減しているもの、など通常は属内では比較的安定した形態を示す大型染色体にもこのように種間変異がみられるのがこの属の特徴といえよう。またHeyer (1970) が形態学的な研究から行った5種群の分類の結果と、核型からみた類縁性とは必ずしも一致していない。

南米のハガエル属 *Odontophrynus* についてはRuiz & Beçak (1976), Ruiz et al. (1981) がC-染色法により、ブラジル産の *O. americanus* と *O. cultripes* の核型(ともに  $2n=22$ )を比較している。興味あることは4倍性の *O. americanus* は2倍性の種とC-バンド陽性部位が異なり、4n種はNo.11に、2n種はNo.4に出現すること、またこれらと近縁とみられている *O. cultripes* は4n種と同じNo.11のほか、3染色体について異なるバンドが出現すると報告している。またRuiz et al. (1982) によると、アルゼンチンのハガエル *O. occidentalis* も  $2n=22$ , FN=44で大型6対、小型5対であるが、西部アルゼンチンの7地方から採集したハガエルのC-染色された核型を比較したところ、Nos. 1, 2, 3, 6, 9 に出現するC-バンドが、集団ごとに変異があり、構成的異質染色質の分布の多型現象がみられると報告している。

この科には51属が記載されているが、このうち18属が単一種属 monospecific genera であることからみても、いかに多様な分化が起きているグループであるかが推測できる。核型の上でも先に述べたユビナガガエル属に劣らず多彩な種間変異が報告されている(Bogart 1970)。彼は、マルハシガエル属 *Cyclorhamphus*, バトラキラ属 *Batrachyla*, ユーブソフス属 *Eupsophus*, トロパ属 *Thoropa*, トゲユビガエル属 *Crossodactylus*, シロフス属 *Syrrhophus* の5属にまたがる10種の核型を分析した。その結果ユーブソフス属では、分析した南米チリ産の5種でいずれも異なる核型 ( $2n=22, 26, 28, 30$ ) を示した。すなわち、 $2n=22, FN=44$  の *E. nodosus* の例もあれば、 $2n=26$  で大型5対、小型6対の両腕型構成 ( $FN=52$ ) という一般的な核型をもつ *E. coppingeri*, これに対し同じ地域で採集した *E.*

*vertebralis* は  $2n=28, FN=54$  という、大きな違いを示す種が混棲している。この *E. vertebralis* の核型は、大型No.3にT染色体を含むほか3対の大型STを有する特徴がある(図12)。

更にシロフス属の *Syrrhophus marnocki* に至っては15対のうち両腕型がわずかに3対 (Nos. 1, 9, 11) で12対は単腕型であることが示され  $2n=30, FN=36$  という特異的な核型を有する種がこのユビナガガエル科に含まれる。

以上のような多彩な生態的特徴のほかにも、染色体構成においてもこれほど多様な分化を種間、属間で示す科は両生類では他に例がない。もっとも顕著な例は、中米と南米の熱帯地方に生息するコヤスガエル属 *Eleutherodactylus* である。このグループは、染色体数が  $2n=18, 20, 22, 26, 28, 30, 32, 34, 36$  と種間変異があり、形態的にも  $2n=$

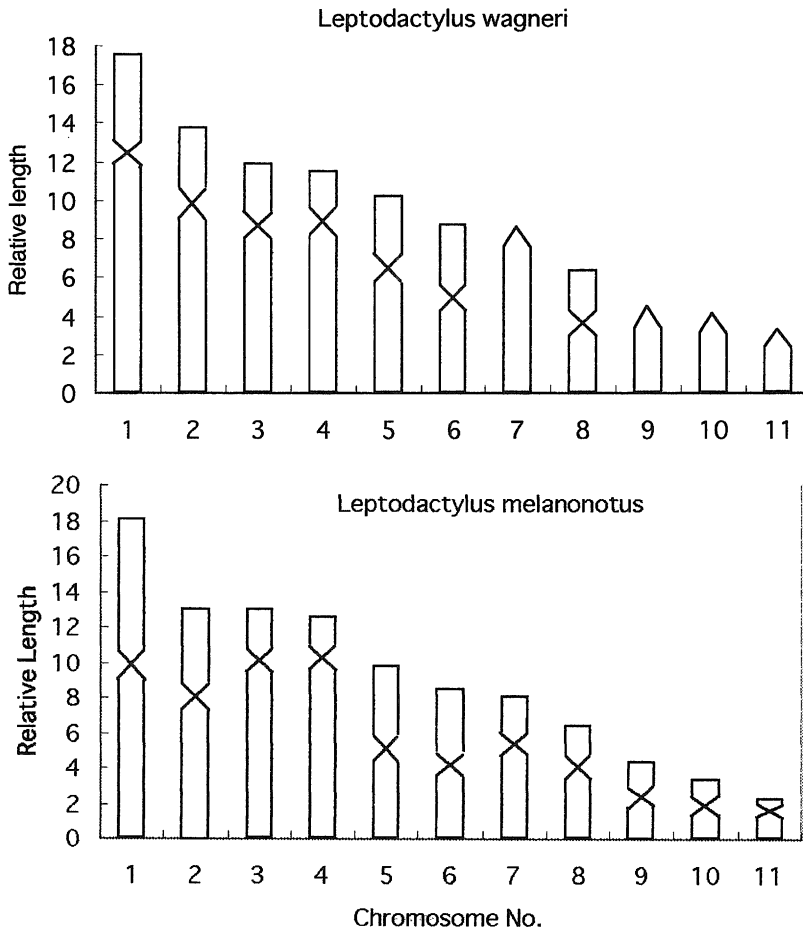


Fig.10. Idiograms of two species of *Leptodactylus* ( $2n=22$ ), *L. wagneri* from Huanuco Prov., Peru., and *L. melanonotus* from Vera Cruz Prov., Mexico. Drawn from the data in Table 1 of Bogart (1974).

18ですべての染色体が両腕型からなる種から、 $2n=36$ でありながらすべて単腕型である種があって、ともにFN=36という腕数となっている。一方、 $2n=26$ であっても、種によってはFN=44,46,48,50,52と多様な染色体構成がみられるなど、核型のおどろくべき変異を示す属がある (De Weeze 1975, Bogart 1981, Miyamoto 1983, 1984, etc.)。しかも中米産のコヤスガエルも南米産も同じように多彩な核型をもつ種が生息している。

このような種間変異が明らかになると、Morescalchi

(1980) が主張する「単腕型染色体の存在は、原始未分化型の核型の特徴である」とする説にも該当しない例外が、このグループでは珍しくないのである。

Bogart (1974) によれば、ユビナガガエル科の属間の核型の類似性を検討すると、ユビナガガエル属の26-染色体型はこの科の基本型であり、核型の進化から行動・生態学的な側面をながめると、多分陸生から水生へと変遷したグループであろうと推測している。

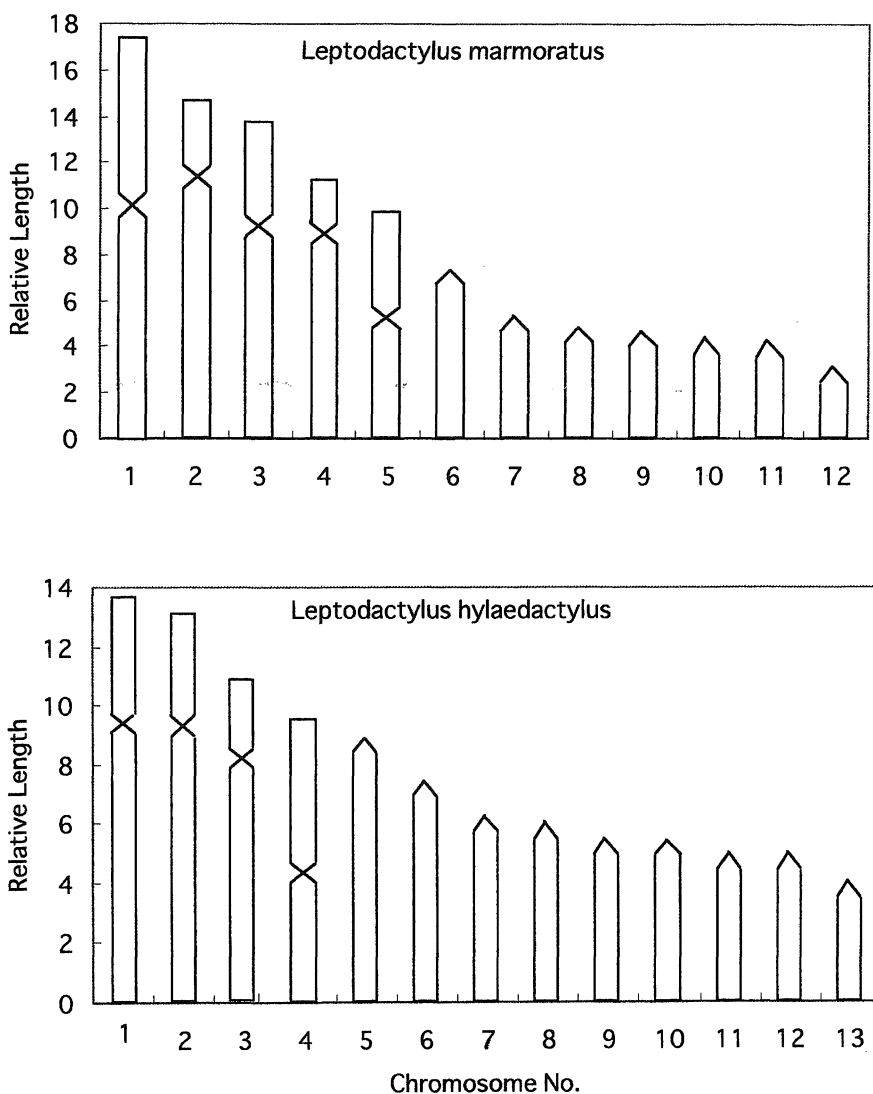


Fig.11. Idiograms of two species of *Leptodactylus*, *L. marmoratus* ( $2n=24$ ) from Sao Paulo Prov., Brazil, and *L. hylaedactylus* ( $2n=26$ ) from Huanuco Prov., Peru. Drawn from the data in Table 1 of Bogart (1974).

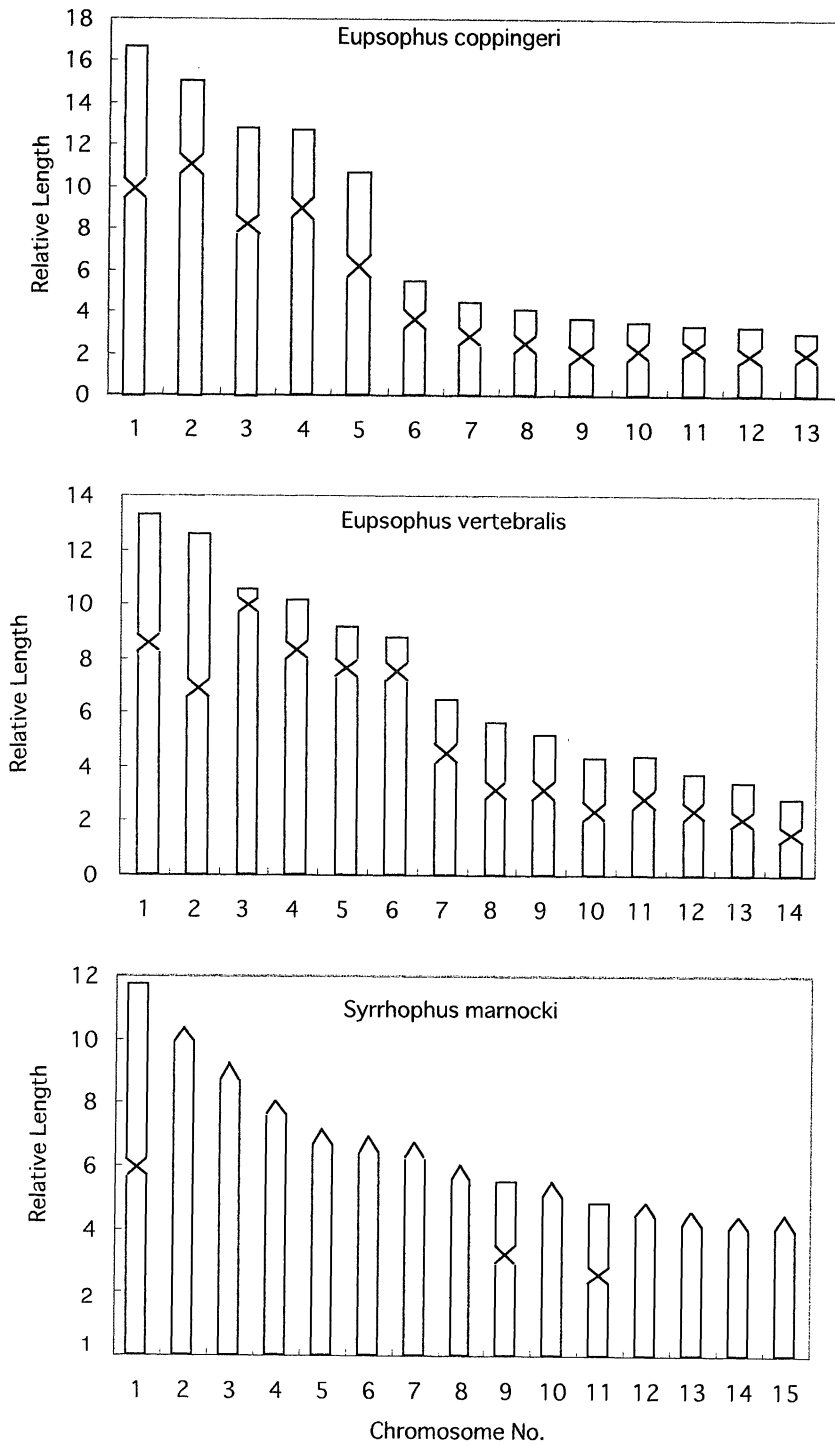


Fig.12. Idiograms of three species of family Leptodactylidae, *Eupsophus coppingeri* ( $2n=26$ ) and *E. vertebralis* ( $2n=28$ ) are from Mehuin, Chile, *Syrrhophus marnocki* ( $2n=30$ ) from Texas, U.S.A. Drawn from the data in Table 1 of Bogart (1970).

12. ヒキガエル科 *Bufo*idae

オーストラリア、マダガスカル、および極域を除くほぼ世界の全地域に分布するカエルである。*Bufo*idae はか2, 3のグループはFrogではなくToadと呼ばれる。もちろん我が国でも馴染みの深いカエルでもあり、ガマとかガマガエルという俗称で通っている。

多くは地上性の種であるが、流水適応の種や樹上性の種もみられる。我が国にもナガレヒキガエル *Bufo torrenticola* のように水中で繁殖行動をおこない、幼生期も山地の溪流で過ごす特異的な種が生息している。

Dowling and Duellman (1974) によるとヒキガエル科はユビナガガエルの原始型から由来したものであるという考えを述べており、現在までのところ、異論は聞かれない。

ヒキガエル属は頭骨の形態によって広頭型 (broad-skulled type) と狭頭型 (narrow-skulled type) に大きく二分されており、広頭型は主として熱帯域に狭頭型は温帯域の多く分布している (Martin 1972)。

松井 (1987) によれば、日本には1属4種1亜種のヒキガエルしか生息しておらず、山陰から近畿を結ぶ線より東北本州にみられるアズマヒキガエル *B. japonicus formosus* とそれより西南部の本州、四国、九州に分布するニホンヒキガエル *B. j. japonicus* が、日常われ

われの目に触れるヒキガエルである。このほか本州中央部の山地溪流付近に生息する特異な繁殖行動をするナガレヒキガエル *B. torrenticola*、および沖縄県宮古島と伊良部島に生息するミヤコヒキガエル *B. gargarizans miyakonis* が知られる。これらはいずれも狭頭型で、ヨーロッパから中国にかけて分布するヒキガエル類と系統的に近縁である (松井 1979) (図13)。このほか広頭型で小笠原諸島、東・北大東島に生息するオオオヒキガエル *B. marinus* がいるが、これは人為的に移入されたもので、もともと南米からサトウキビの害虫駆除のために各地に持ち込まれた外来種と見なされている。

分布域が広く、大型のカエルでどこでも見られるせいか、発生学・生理学などの実験材料としてよく用いられる動物であり、細胞遺伝学的研究についても世界では比較的広範におこなわれている。

ヒキガエル科25属339種のうち6属88種について染色体分析がなされ、そのうち80種がヒキガエル属 *Bufo* である (King 1990)。当然、染色体分染法による核型分析の結果も、無尾類の中では多くなされているグループである (Schmid 1978, Matsui et al. 1985, etc.)。

ヒキガエル属のうち、アフリカ産の *Bufo regularis* 種群 ( $2n=20$ ) 以外はすべて  $2n=22$  で、生態学的な多様性と分布域の広さにも関わらず、他の科にはみられない染色体数の安定性は不思議なほどである。それだけにアフリカに生息する *B. regularis* 種群の染色体数は

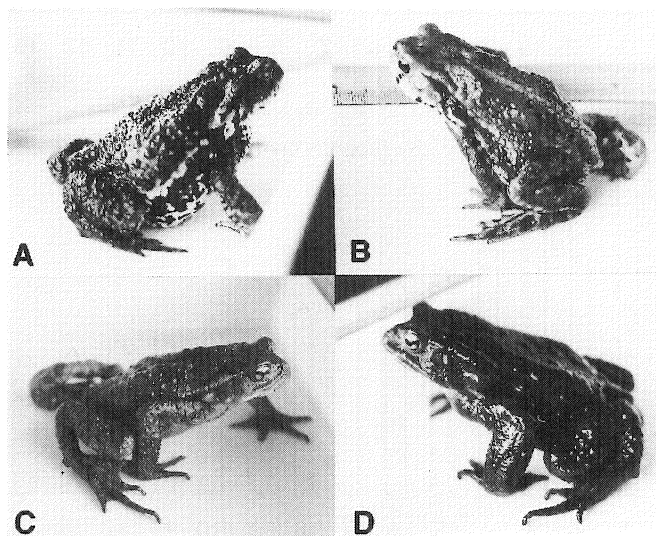


Fig.13. Phenotypes of four forms of Japanese toads.

- A: *Bufo japonicus japonicus*, a female from Kagoshima Pref.  
 B: *Bufo gargarizans miyakonis*, a male from Minami-Daitohjima.  
 C: *Bufo torrenticola*, a male from Ohdaigahara, Nara Pref.  
 D: *B. j. formosus*, a male from Mitani, Kyoto Pref.



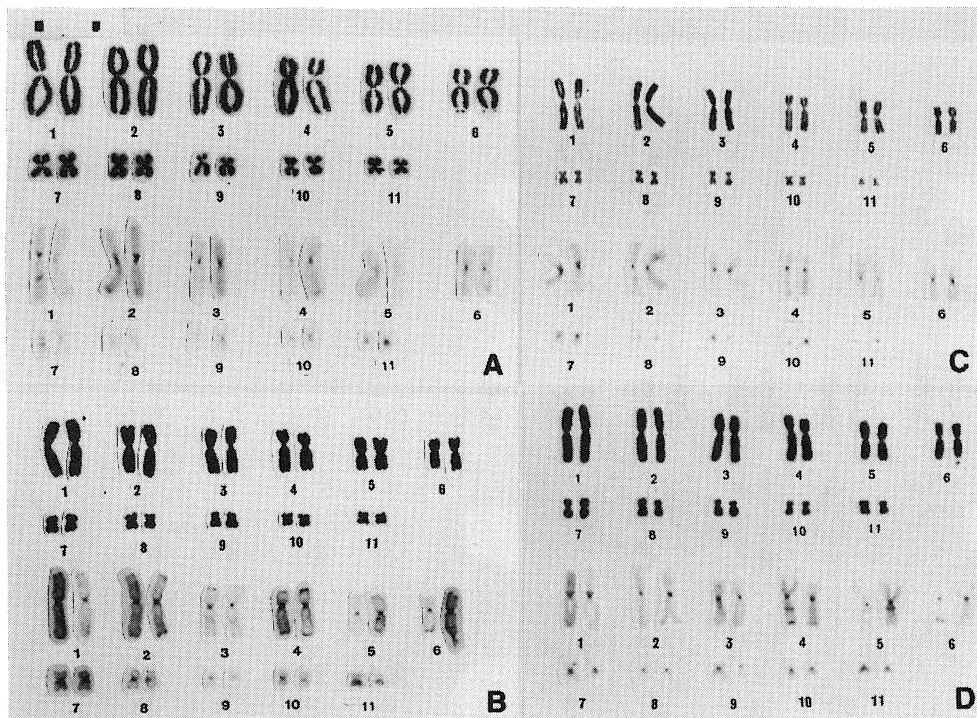


Fig.14. Karyotypes of four forms of Japanese toads. Both conventional Giemsa stained and C-stained chromosomes are comparatively illustrated. A: *Bufo japonicus* (♀). B: *B. formosus* (♀). C: *B. g. miyakonis* (♀). D: *B. torrenticola* (♂).

特異的で、Bogart (1968) によれば、この種群に属するエジプト産 *B. regularis*, ケニア産 *B. gutturalis*, ロードシア産 *B. garmani*, 南アフリカ産 *B. rangeri*, タンザニア産 *B. brauni*, ナイジェリア産 *B. perreti* の6種は全く同じ核型であった。これらの種群と大多数のヒキガエルの染色体数の違いは異なった祖先から由来したものとは考えにくく、22-染色体型を祖先種として、比較的近い年代で生じた核型の変化とみるべきであろう、とBogart (1968, 1972) は述べている。

核型を構成する染色体の形態は類似しており、すべて両腕型で大型6対は22-染色体型でも20-型でも変わらない。結局、小型の1対が少なくなり、20-染色体型となっているのであるが、おそらく最も小さいNo.11の有無によるものとみられる。ヨーロッパ産、アフリカ産のヒキガエルには4倍性や3倍性の個体を含む種が報告されているが、20型は $4X=40$ であり、22型は $4X=44$ でいずれも正倍数性を示す。

Schmid (1978)はBufo属17種について染色体分染法による核型の比較をおこない、C-バンドパターン、Ag-NORの濃染部位を示している。そのなかで核小体形成

領域を検出するAg-NORのスポットは $2n=22$ 型では、No.1長腕辺動原体部のほか種間でその位置が多少異なっているが、 $2n=20$ 型では共通してNo.6長腕介在部にスポットが出現する。C-バンドパターンは全ての染色体の動原体部と一部染色体の短腕が長腕末端部に出現するが、種特有のパターンといったものは無く、それほど大きな差異はみとめられていない。

またボルネオ産のキノボリヒキガエル *Pedostibes hosii* ( $2n=22$ ) についても Schmid (1978) は分染法で核型分析しており、No.6長腕辺動原体部に強いC-バンドが出現するほかは目立った特徴はない。この種のAg-NORのスポットはNo.10長腕末端部に見られる。このように分染法によってもキノボリヒキガエル属がヒキガエル属と異なる点はごく僅かで、核型からは明確な特徴は見いだせない。

我が国に生息する4種のヒキガエル(アズマヒキガエル、ニホンヒキガエル、ナガレヒキガエル、およびミヤコヒキガエル)はヨーロッパから中国にかけて分布するヒキガエル類と系統的に近縁なもので、ヨーロッパヒキガエル種群 *Bufo bufo complex* とよばれるグループ

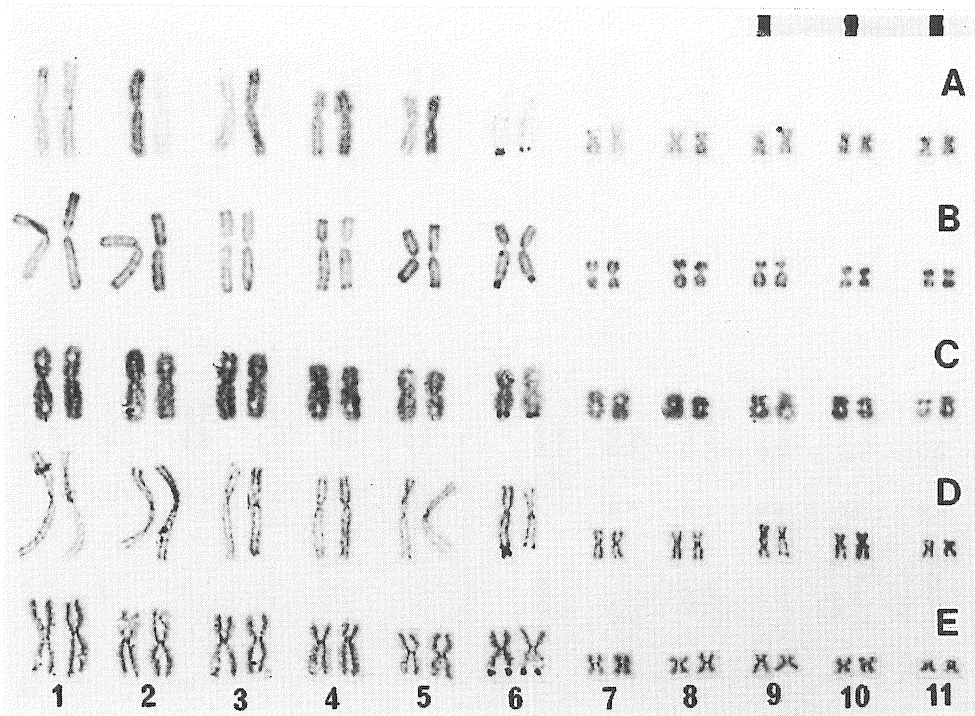


Fig.15. Karyotypes of *Bufo bufo* complex after silver staining demonstrating NORs on the telomere region of the chromosome 6. A: *B. j. formosus* from Mitani, Kyoto (♂). B: *B. j. formosus* from Tokorozawa, Saitama (♂). C: *B. j. japonicus* from Kagoshima City (♀). D: *B. b. verrucosissimus* from Caucasus, Russia (♀). E: *B. g. miyakonis* from Minami-Daitohjima (♂)

に含まれる。これらヒキガエル種群の主要な分布域内での系統的な類縁関係を明らかにするために、Matsui (1980) および Matsui et al. (1985) は、ギムザ染色および染色体分染法により日本産、ヨーロッパ産、中国(台湾)産のヒキガエル類について核型を比較検討した。

Matsui (1980) はフランス、ベルギー、台湾産を含む6種について、骨髓細胞を用いて分析し、Matsui et al. (1985) は血液細胞培養法により分裂細胞を獲得し、C-染色法とAg-NOR染色法で処理して核型分析をおこなった。その結果、ギムザ染色による核型分析では際立った違いはみられず、相互に類似しているが、染色体腕比や相対長の数値を統計的に処理すると、フランス、ベルギー産のヨーロッパヒキガエル *B. b. bufo* はアジア産のアズマヒキガエルやニホンヒキガエルとは差異があった。また生態学的にはこれらとは異なるナガレヒキガエルもアジア産とは殆ど同じ核型であったと報告している (Matsui 1980)。

更に、Matsuiら (1985) の染色体分染法による日本とヨーロッパ産のヒキガエル類の核型分析の結果では、

次のような差異がみられた (図14)。すなわち、(1)通常のギムザ染色による核型では、違いの見られない京都、埼玉産のアズマヒキガエルと鹿児島産ニホンヒキガエルの間で、C-band pattern が少なくとも2対の染色体 (Nos. 5 & 7) について異なっている。(2)ニホンヒキガエルと南大東島産のミヤコヒキガエルでは少なくとも2対 (Nos. 2 & 7) についてバンドの出現部位の違いがみられた。(3)またヨーロッパヒキガエルやコーカサスヒキガエル *B. b. verrucosissimus* と日本産のニホンヒキガエルの間でも2対以上の染色体 (Nos. 3, or 4, & 7) で明瞭な差異があった。

しかし、Ag-NOR染色法による検討では、これらの核型はいずれもNo.6の長腕末端部の二次狭窄部位に核小体形成領域のあることがわかった (図15)。

以上のことから、22-染色体型が大多数をしめるヒキガエルの種間で構成的異質染色質の分布に差異があることが知られ、個々の染色体の質的な違いの検討がこの科の分化を知る上で有意義であろう。

【続】

## 引用文献

- Bogart, J.P.: Chromosome number difference in the amphibian genus *Bufo*: The *Bufo regularis* species group. *Evolution* 22:42-45 (1968)
- Bogart, J.P.: Systematic problems in the amphibian family Leptodactylidae (Anura) as indicated by karyotypic analysis. *Cytogenetics* 9:369-383 (1970).
- Bogart, J.P.: Karyotypes. In "Evolution in the Genus *Bufo*" W. F. Blair (ed.), Univ. of Texas Press, Austin. pp.171-195 (1972).
- Bogart, J.P.: Evolutions of anuran karyotypes. In "Evolutionary biology of the anurans." J. L. Vial (ed.), Univ. of Missouri Press, Columbia. pp.337-349 (1973).
- Bogart, J.P.: A karyosystematic study of frogs in the genus *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae). *Copeia* 1974(3):728-737 (1974).
- Bogart, J.P. and Nelson, C.E.: Evolutionary implications from karyotypic analysis of frogs of the families Microhylidae and Rhinophrynidae. *Herpetologica* 32:199-208 (1976).
- Bogart, J.P.: Chromosome studies in *Sminthillus* from Cuba and *Eleutherodactylus* from Cuba and Puerto Rico (Anura: Leptodactylidae). *Life Sci. Contrib.* 129:1-22 (1981).
- Bogart, J.P.: The influence of life history on karyotypic evolution in frogs. In "Amphibian Cytogenetics and Evolution." Green, D.M. and Sessions, S.K.(eds.) Academic Press, N.Y., pp. 233-258 (1991).
- Cole, J. C.: Chromosomes of rhinophrynid frog, *Rhinophrynus dorsalis* Dumeril and Bibron. *Herptol. Rev.* 3:37-38 (1971).
- De Weese, J.: Chromosomes in *Eleutherodactylus* (Anura, Leptodactylidae). *Mamm. Chrom. News.* 16:121-123 (1975).
- Dowling, H.G. and Duellman, W.E.: Systematic herpetology: A synopsis of families and higher categories. *Publ. Herpetol.* 7:1-118 (1974).
- Duellman, W.E. and Trueb, L.: "Biology of Amphibians." McGraw-Hill, N.Y. p.670 (1986).
- Duellman, W.E. (松井正文訳) : カエルたちの多彩な繁殖戦略. *日経サイエンス* 22(9):78-89 (1992).
- Frost, D.R. (ed.): "Amphibian Species of the World." Allen Press, Inc. and Assoc. Syst. Coll., Lawrence, Kansas, USA. p.732 (1985).
- Gay, H. and Kaufmann, B.P.: The corneal epithelium as an source of mammalian somatic mitoses. *Stain Tech.* 25:209-216 (1950).
- Green, D.M., Daugherty, C.H. and Bogart, J.P.: Karyology and systematic relationships of the tailed frog *Ascaphus truei*. *Herpetologica* 36(4):346-352 (1980).
- Green, D.M.: Cytogenetics of the endemic New Zealand frog, *Leiopelma hochstetteri*: extraordinary supernumerary chromosome variation and a unique sex-chromosome system. *Chromosoma* 97:55-70 (1988).
- Green, D.M. and Sharbel, T.F.: Comparative cytogenetics of the primitive frog, *Leiopelma archeyi* (Anura, Leiopelmatidae). *Cytogenet. Cell Genet.* 47:212-216 (1988).
- Green, D.M., Kezer, J. and Nussbaum, R.A.: Supernumerary chromosome variation and heterochromatin distribution in the endemic New Zealand frog *Leiopelma hochstetteri*. *Chromosoma* 95:339-344 (1987).
- Green, D.M. and Sessions, S.K.(eds.): "Amphibian Cytogenetics and Evolution." Academic Press, N.Y., p. 456 (1991).
- Griffiths, I.: The phylogeny of the Salientia. *Biol. Rev.* 38:241-292 (1963).
- Heyer, W.R.: Studies on the frogs of the genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). VI. Biosystematics of the *melanonotus* group. *Cont. Sci. Los Angeles Co. Mus.* 191:1-48 (1970).
- Hughes, N.: The number and form of chromosomes in the genus *Scaphiopus*. *Texas J. Sci.* 14:225-228 (1962).
- Inger, R. F.: The development of a phylogeny of frogs. *Evolution* 21:369-384 (1967).
- Kezer, J. and Sessions, S.K.: Chromosome variation in the plethodontid salamander, *Aneides ferreus*. *Chromosoma* 71:65-80 (1979).
- King, M.: Amphibia. In "Animal Cytogenetics

- 4." B. John & C. Gwent (eds.), Gebruder Borntraeger, Berlin. p.241 (1990).
- 倉本 満: 書評 "Amphibian species of the world: A taxonomic and geographical reference, by Frost, D.R. (ed.) 1985". 爬虫両棲類学雑誌 12:108-114 (1987).
- Kuramoto, M.: A list of chromosome numbers of anuran amphibians. Bull. Fukuoka Univ. Educ. 39:83-127 (1990).
- 倉本 満 (編著): 両生類・爬虫類 2. スズガエル・ヒキガエル. 動物たちの地球(朝日新聞社) 5巻98号36-64頁 (1993).
- 前田憲男・松井正文: 日本カエル図鑑. Frogs and Toads of Japan. 文一総合出版(東京). 206頁 (1989).
- Mahony, M.J. and Robinson, E.S.: Polyploidy in the Australian leptodactylid frog genus *Neobatrachus*. Chromosoma 81:199-212 (1980).
- Mahony, M.J. and Robinson, E.S.: Nucleolar organizer region (NOR) location in karyotypes of Australian ground frogs (Family Myobatrachidae). Genetica 68:119-127 (1986).
- 牧野佐二郎: 動物染色体数総覧 (増補改訂版), 北隆館・東京, 300頁 (1956).
- Martin, R.F.: Evidence from osteology. In "Evolution in the genus *Bufo*." Blair, W. F. (ed.), Univ. Texas Press, Austin. pp.37-70 (1972).
- 松井正文: 日本のヒキガエル. 動物と自然 9 (6)13-17 (1979).
- Matsui, M.: Karyology of Eurasian toads of the *Bufo bufo* complex. Annot. Zool. Jap. 53:56-68 (1980).
- Matsui, M., Seto, T., Kohsaka, Y. and Borikin, L.J.: Bearing of chromosome C-banding patterns on the classification of Eurasian toads of the *Bufo bufo* complex. Amphib. Rept. 6:23-33 (1985).
- 松井正文: 日本のヒキガエル. 1.1 種類と分布. ヒキガエルの生物学 (浦野明央・石原勝敏編著) 裳華房. pp.1-18 (1987).
- 松井正文 (編著): 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).
- May, R. M. (巖佐 庸訳) : 地球上には何種の生物がいるのか. 日経サイエンス 22(12):40-49 (1992).
- Mayol, J. and Alcover, J. A.: Survival of *Baleaphryne* Sanchiz and Adrover, 1979 (Amphibia: Anura: Discoglossidae) on Mallorca. Amphib. Rept. 3/4: 343-345 (1981).
- Mazin, A.L., Birstein, V.J. and Alexandrovskaya, T.O.: Karyotype and genome size of *Pelodytes caucasicus* (Amphibia: Pelobatidae). Genetica 54:75-77 (1980).
- Miyamoto, M.M.: Frogs of the *Eleutherodactylus rugulosus* group: A cladistic study of allozyme, morphological and karyological data. Syst. Zool. 32:109-124 (1983).
- Miyamoto, M.M. and Tenannt, M.R.: Phylogenetic relationships of the lower central american rain frog *Eleutherodactylus melanostictus*. Copeia 1983 (3):765-768 (1984).
- Moorhead, P.S., Nowell, P.C., Mellman, W.J.: Chromosome preparations of leukocytes cultured from human peripheral blood. Exp. Cell. Res. 20:613-616 (1960).
- Morescalchi, A.: Note citotassonomiche su *Ascaphus truei* Stejn. (Amphibia Salientia.) Atti. Soc. perlorit. Sci. fis. mat. nat. 13:23-30 (1967).
- Morescalchi, A.: Hypotheses on the phylogeny of the Salientia, based on karyological data. Experientia 24:964-966 (1968).
- 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., Olmo, E. and Stingo, V.: Trends of karyological evolution in pelobatoid frogs. Experientia 33:1577-1578 (1977).
- Morescalchi, A.: Evolution and karyology of the amphibians. Boll. Zool. 47(suppl.):113-126 (1980).
- Nussbaum, R.A.: Mitotic chromosomes of Sooglossidae (Amphibia: Anura). Caryologia 32:279-298 (1979).
- Ruiz, I.R.G. and Becak, W.: Further studies on polyploid Amphibians V. C-banding in diploid and tetraploid species on *Odontophrynus*. Chromosoma 54:69-74 (1976).

- Ruiz, I.R.G., Soma, M. and Becak, W.: Nucleolar organizer region and constitutive heterochromatin in polyploidy species of the genus *Odontophrynus*. (Amphibia, Anura). Cytogenet. Cell Genet. 29:84-98 (1981).
- Ruiz, I.R.G., Ceis, J.M. and Becak, W.: Chromosomal evolution in allopatric populations of the *Odontophrynus occidentalis* group (Amphibia, Anura) from western Argentina. Cytogenet. Cell Genet. 33:303-311 (1982).
- Schmid, M.: Chromosome banding in Amphibia I. Constitutive heterochromatin and nucleolus organizer regions in *Bufo* and *Hyla*. Chromosoma 66:361-388 (1978).
- Schmid, M.: Chromosome evolution in Amphibia. In "Cytogenetics of Vertebrates." H. Muller (ed.) Birkhauser Verlag, Basel, pp. 4-27 (1980).
- Schmid, M., Vitelli, L. and Batistoni, R.: Chromosome banding in Amphibia XI. Constitutive heterochromatin and nucleolus organizers, 18S + 28S and 5S ribosomal RNA genes in Ascaphidae, Pipidae, Discoglossidae and Pelobatidae. Chromosoma 95:271-284 (1987).
- Schmid, M.: Chromosome banding in Amphibia. In "Cytogenetics of Amphibians and Reptiles" E. Olmo(ed.) Birkhauser Verlag, Basel, pp.21-45 (1990).
- 瀬戸武司: 冷血動物の組織培養、特に両生類の培養法について. 遺伝学雑誌 39:268-275 (1964).
- 瀬戸武司: 両生類の骨髓細胞の染色体観察法. 動物学雑誌 74 (7):243-244 (1965).
- Seto, T. and Rounds, D.E.: Cultivation of tissues and leukocytes from amphibians. In "Methods in Cell Physiology, Vol. 3." D.M. Prescott, (ed.) Academic Press, N.Y. pp.75-94 (1968).
- 瀬戸武司: 両生類の核型進化II. サンショウウオ目 (有尾類, Order Caudata). 島根大学教育学部紀要 (自然科学編) 28:1-24 (1994).
- Stephenson, E.M., Robinson, E.S. and Stephenson, N.G.: Karyotypic variation within the genus *Leiopelma* (Amphibia: Anura). Can. J. Genet. Cytol. 14:691-702 (1972).
- Stephenson, E.M., Robinson, E.S. and Stephenson, N.G.: Inter-specific relationships of *Leiopelma* (Amphibia: Anura): Further karyological evidence. Experientia 30:1248-1250 (1974).
- Thieband, Ch.H. and Fischberg, M.: DNA content in the genus *Xenopus*. Chromosoma 59:253-257 (1977).
- Tjio, J.H. and Whang, J.: Chromosome preparations of bone marrow cells without prior *in vitro* culture or *in vivo* colchicine administration. Stain Techn. 37:17-20 (1962).
- Tymowska, J. and Kobel, H.R.: Karyotype analysis of *Xenopus muelleri* (Peters) and *Xenopus laevis* (Daudin), Pipidae. Cytogenetics 11:270-278 (1972).
- Tymowska, J.: Karyotype analysis of *Xenopus tropicalis* Gray, (Pipidae). Cytogenet. Cell Genet. 12:297-304 (1973).
- Tymowska, J. and Fischberg, M.: Chromosome complements of the genus *Xenopus*. Chromosoma 44:335-342 (1973).
- Tymowska, J.: A comparative study of the karyotypes of eight *Xenopus* species and subspecies possessing a 36-chromosome complement. Cytogenet. Cell Genet. 18:165-181 (1977).
- Tymowska, J., Fischberg, M. and Tinsley, R.C.: The karyotype of the tetraploid species *Xenopus vestitus* Laurent (Anura: Pipidae). Cytogenet. Cell Genet. 19:344-354 (1977).
- Wasserman, A.O. and Bogart, J.P.: Chromosomes of two species of spadefoot toads (Genus *Scaphiopus*) and their hybrid. Copeia 1968 (2):303-306 (1968).
- Zhao, E., Wu, G. and Yang, W.: A comparative study of the karyotypes of the genus *Vibrissaphora*. Acta Herpet. Sinica 2:15-20 (1983). (in Chinese)