

両生類の核型進化 IV. カエル目（下）

（無尾類， Order Anura）

瀬戸 武司*

Takeshi SETO

Karyoevolution in Amphibia IV.

Anura. Part 2. (A Review)

13. コガネガエル科 *Brachycephalidae*

コガネガエル属 *Brachycephalus* と *Psilophryne* 属からなるが、いずれも単一種属である。陸生で生息地は限られておりブラジル南東部の海岸沿い、リオ・デ・ジャネイロからサン・パウロにかけての森林地帯に棲む。林床の腐食した植物層で発見されることが多い。体長が1～2 cmの小型のカエルで陸上に産卵するといわれている。

吻端が丸く、骨学的な類似性からヒキガエル科に近いグループと信じられていたが、骨格に変異があったりヒキガエル類でみられる精巣と脂肪体の中間にあるビダー器官を欠いていることから異なる科に分けられている。この科の両種の核型はまだよく知られていない。わずかに Nussbaum（未発表）がコガネガエル *B. epphippium* について $2n=22$ の染色体数を明らかにしているにすぎない。現在のところ大多数のヒキガエルと同じ染色体数であるが、核型の詳細は不明である。

14. ハナガエル科 *Rhinodermatidae*

南米チリと南アルゼンチン沿岸部のブナ林にみられるダーウィンハナガエル *Rhinoderma darwinii* と、南米チリの涼しい湿り気のある森林の限られた地域でしか発見されていない *R. rufum* の1属2種からなる。温暖な森林地帯に限って生息しており、ヒキガエルと深い関係にあると指摘する研究もある。

独特の生活史をもつハナガエルで系統分類学的には議論が分かれる。ダーウィングアエルはチャールス・ダーウィンが発見した3センチほどのカエルで、肉質の吻端が細く突出している。頭骨の骨化の度合いが弱い。水に依存した生殖様式から抜け出した特異な例として注目されている。すなわち、オスが20～30個のひと腹の卵を集め、数匹が貯蔵された卵の近くに集まって卵が孵化する直前までの10～12日間見張りをして守る。やがてそれぞれの雄が数個の卵を舌先で取り込み、鳴のう(vocal sac)の中にすべりこませる。つまりオスが大きくふくらませた鳴き袋で幼生を育て、オタマジャクシになるまで口腔内飼育をするという変わった習性をもつ。このときのオスは必ずしも自分の子を飼育するわけではない。核型に関して Formas (1976) による両種を比較分析した報告がある。彼は雌雄成体の腸上皮細胞の押しつぶし標本によって明瞭な核板を得ている。それによれば、ともに $2n=26$ で大型5対、小型8対でFNは52ではなく48であり、当然2本の単腕型が含まれることになる。これがハナガエルの大きな特徴で、*R. darwinii* はNo. 6が中型の大きさであることと小型のNos. 12, 13がT型であるのに対し、*R. rufum* ではNos. 8と13に相当するT型染色体がある。大型5対はMおよびSM型で小型8対の染色体との間にサイズの上でははっきりした区分がある。このような核型の特徴から、ユビナガガエル科に属するとする結論づけたり、ミズガエル亜科の核型との類似性を指摘する報告もある(Barrío and Rinaldi de Chieri 1971)。

* 島根大学教育学部生物学研究室

15. アベコベガエル科 *Pseudidae*

後肢に水かきが発達し、水中で生活し、水中に産卵するカエルである。

奇妙な名前の由来はオタマジャクシが急速に成長して、全長25cm余りになるが成体は僅か7cm程度で、大きさが逆になることからである。南アメリカのアンデスより東の熱帯の平地に棲息している。

2属4種からなるこのグループの類縁性についてははっきりせず、研究者によっては、ユビナガガエル科におかれたり、アオガエル科にいれられたりする。

染色体研究はアベコベガエル属 *Pseudis* 1種、とりサブサス属 *Lysapsus* 2種についてなされ、*P.*

paradoxa については核型が分析されている (Bogart 1973)。それによると、 $2n=24$ 、 $FN=48$ ですべて両腕型染色体でほとんどがM型、少数のSM型を含み、大型から小型にいたる大きさの違いは漸減型を示している。進化したカエルにみられる核型との共通した特徴がある。他の2種については同じ染色体数であることしか明らかになっていないが恐らく両腕型からなるとみられる。

16. アマガエル科 *Hylidae*

いま世界の各地でカエルの個体数が減っており、ある場所では完全に消滅しつつあるといわれている

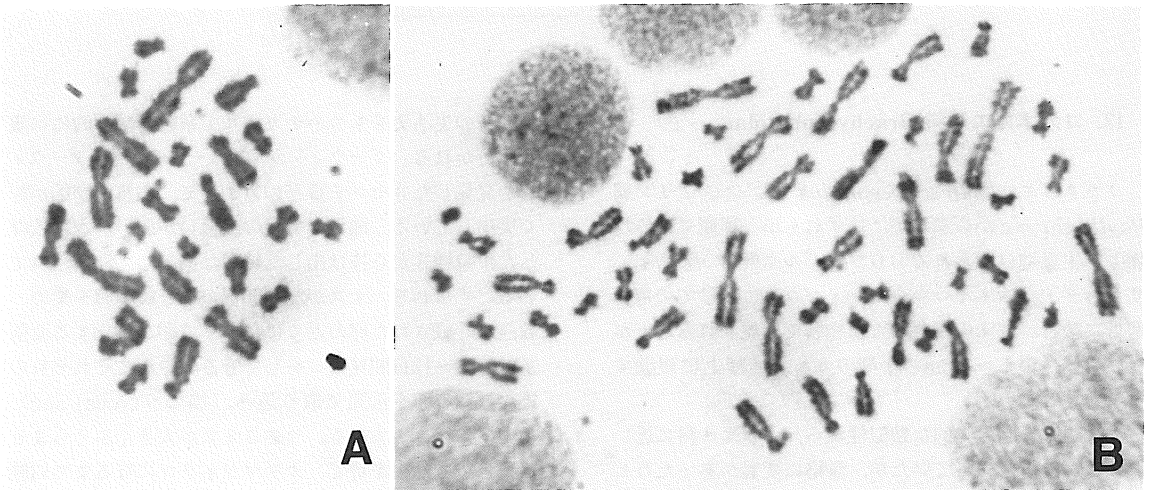


Fig. 16. Somatic chromosomes of the Japanese tree frog, *Hyla japonica*, from squash preparations with acetic dahlia. A: Mitotic metaphase from the testicular tissue ($2n=24$). B: A tetra ploid cell from the female kidney tissue ($4n=48$).

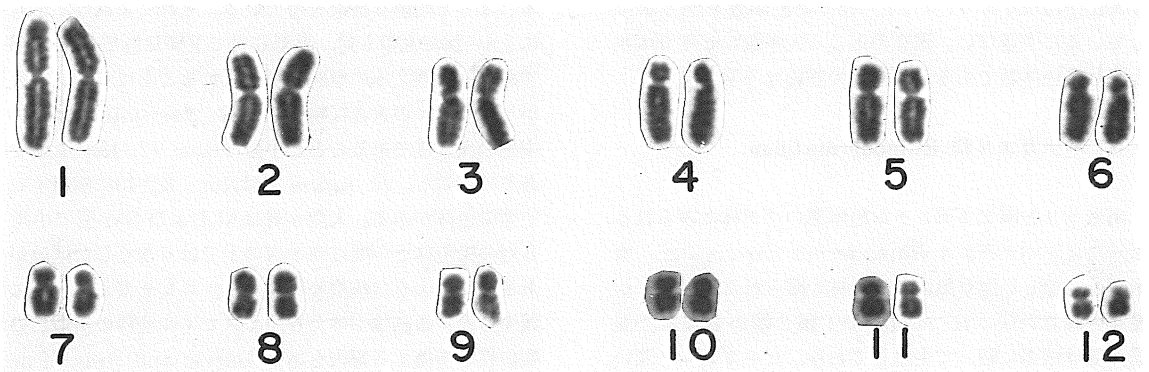


Fig. 17. A karyotype of *Hyla japonica* (♂).

(Blausterin and Wake 1995)。われわれの身のまわりにも昔よくみかけたカエルが見えなくなっていることは、日常実感することである。そのなかで、アマガエルは身近にもっともよく見かける唯一のカエルといてよい。無尾類の中でアマガエルは繁栄しているカエルであり、多様性に富んでいるグループである。また広い分布域をもち、南北アメリカ大陸からヨーロッパ、アジア、北アフリカ、西インド諸島、オーストラリア、ニューギニアなどに分布している。とくに中米、南米とオーストラリアに多数の種がみられ、そのなかで産卵習性にも変わった種が知られている。3属637種のアマガエルは現在4つの亜科に分けられている。

アマガエル亜科 Hyliinae には24属あるが、258種をかぞえるアマガエル属 *Hyla* と54種からなるオロリゴン属 *Oloolygon* を除いてはほとんど10種以下の小さな属である。わが国でもなじみの深いアマガエル属では75種が核型分析された報告がある。

アマガエル属では258種のうち75種が核型分析なされているが、概して染色体数には共通性があり、 $2n=24$ 、すべて両腕型で $FN=48$ である。核型を構成する染色体は M と SM 型で、それらのサイズは漸減型で大型と小型の区別がしにくい。このほか現在までに知られているところでは17種のアマガエルに $2n=30$ で $FN=52\sim 60$ の核型がみられる。

30型はかなり大きな染色体構造の変化を経ているものとみられ、基本数の変化にみられる特徴から、進化の過程での挟動原体逆位 (pericentric inversion) が起こった可能性が大きいと考えられる。

アマガエル属の多くの種ではすべて M か SM 型からなる染色体構成であるが、中には2倍性で染色体数が多く、類似のサイズの T 型染色体からなる種がみられる。*H. brunnea* がその例で、核型進化のもうひとつのメカニズムである動原体開裂 (図 31) の生起を推測させるような特異的な核型である。

Bogart (1973) によれば、北米、南米大陸の種群の研究からアマガエル属の核型は、基本的にはこの $2n=24$ 型と $2n=30$ 型に二分されるとしている。そしてごく僅かの種で 22-, 20-, 18-染色体型のアマガエルがみられるが、これらは個別に24型の近縁の種から由来したものであろうと推測している。そして彼らが調べた限りでは、多様な核型をもつアマガエル種の多い南アメリカ産からは24型と30型の中間の核型を持つ種はまだみつかっていない、と述べている。

米のロッキー山脈から東、カナダのオンタリオ州南部におもに生息するコロロギガエル属 *Acris* の2種 *A.*

crepitans と *A. gryllus* は $2n=22$, $FN=44$ である。両種はもともとアカガエル科に含められていた。

アマガエル属にはアメリカ合衆国東北部と中南部に生息する4倍性の種 *H. versicolor* $2n(4X)=48$ が知られており、広告音 (advertisement call) が異なることから Blair (1958) によって最初に *H. chrysoscelis* から分けられた。これら両種は、北米大陸の東部に生息するが分布域が広範囲にわたって重なっており、同質倍数性の個体なのかどうかこれまで議論の分かれるところであった。しかし、核小体形成部位を検出する NOR 染色による解析では、2倍性の *H. chrysoscelis* が No. 8 にスポットがあらわれるのに対し、4倍性個体は No. 6 にあらわれる染色体が3本、No. 8 に出現するのが1本と混合した構成になっているなど、核型からは4倍性個体は複雑な集団をうかがわせる結果となっている (King 1990)。Wiley (1982) が “G-band” と自称する分染法による分析では4倍性の *H. versicolor* は12組の4相同染色体からなる構成であることを示した。しかし No. 6 短腕にあらわれる二次狭窄だけが4相同染色体の2本にしか現れなかったと報告しており、きわめて類似しているが、全く等質の倍数性ではないことを示している。

本邦産のアマガエル属は2種ありニホンアマガエル *H. japonica* は北海道から九州、壱岐、対馬まで、沖縄を除く全域の高地から平地までどこでもみられる。ハロウエルアマガエル *H. hallowellii* は南西諸島特産のアマガエルで前者よりも体が細い。両種の核型は多数のアマガエルの仲間と類似しており、 $2n=24$, $FN=48$ で、4対の M, 7対の SM および1対の ST 型からなる (図16, 17)。ただ北米の種と異なる点は、ニホンアマガエルには No. 6 と 7 の間に大きさに段差があり、ハロウエルアマガエルは北米産の種の核型により類似していることである。

かつて Yosida (1957) はニホンアマガエル雄の核型には異型的な性染色体がみられると報告したが、その後 Seto (1964) が両性の体細胞を用いた分析の結果、性とは関係のない雌雄の核型にみられる常染色体の異型対であることがわかった。

オーストラリアとパプアニューギニアのみに分布するオセアニアアマガエル亜科 Pelodryadinae のグループは3属からなり、そのうちモグリアマガエル属 *Cyclorana* は最近までカメガエル科にふくめられていた。カメガエルはオーストラリアおよびその周辺地域に固有のカエルである。両グループはともに乾燥地に適応し、穴を掘って生活するカエルとしての形態的特徴が重視されたためであろう。しかしモグリアマガエル属の詳細

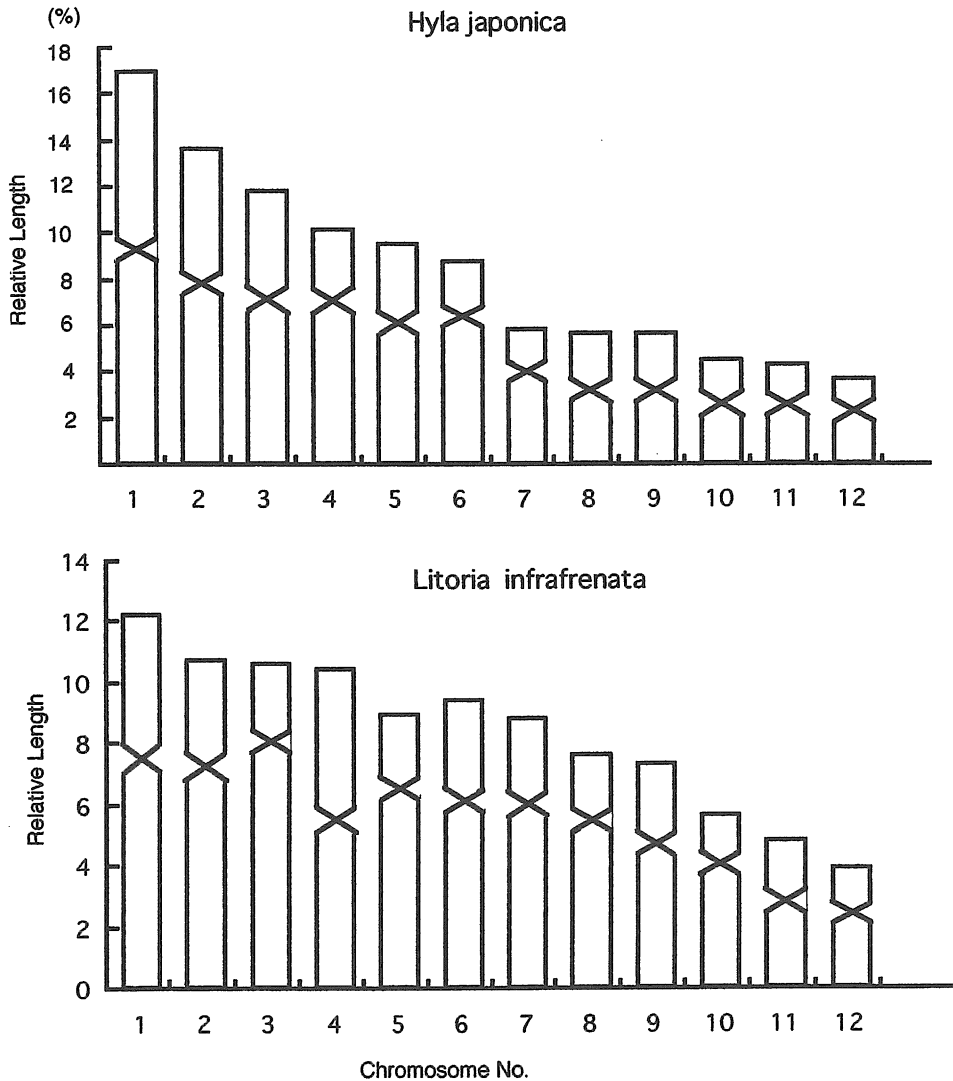
細な形態, 生化学, 核学的な検討から明らかにされたことは, まぎれもなくアマガエルであるということであって, 穴の中に生息するという特殊な習性から, アマガエルとしての判断対象となる多くの特徴を見落していたためであろうとみられている (King et al. 1979)。

このような特殊なグループから, 陸上生活でも岩場に棲むもの, 熱帯雨林に適応した樹上性のカエルなどまでこのグループのアマガエルは実に幅広い生息環境と形態的な特徴をもっている。

しかし染色体をみるとモグリアマガエル属

Cyclorana 13種のうち8種の, アミメアマガエル属 *Nyctimystes* 26種のうち8種の核型が知られているが, すべて $2n = 26$, $FN = 52$, M と SM 型からなる構成で腕比もきわめてよく類似していた。つまり核型でみる限り高い類似性を示す。

オーストラリア産のミナミアマガエル属 *Litoria* でも104種のうち分析された46種は *L. infrafrenata* 一種を除きすべて $2n = 26$, $FN = 52$ のタイプであった。このように概して核型の類似性は高いものの, 同じ $2n = 26$ 染色体型でも二次狭窄の出現位置, Cバンドパターン



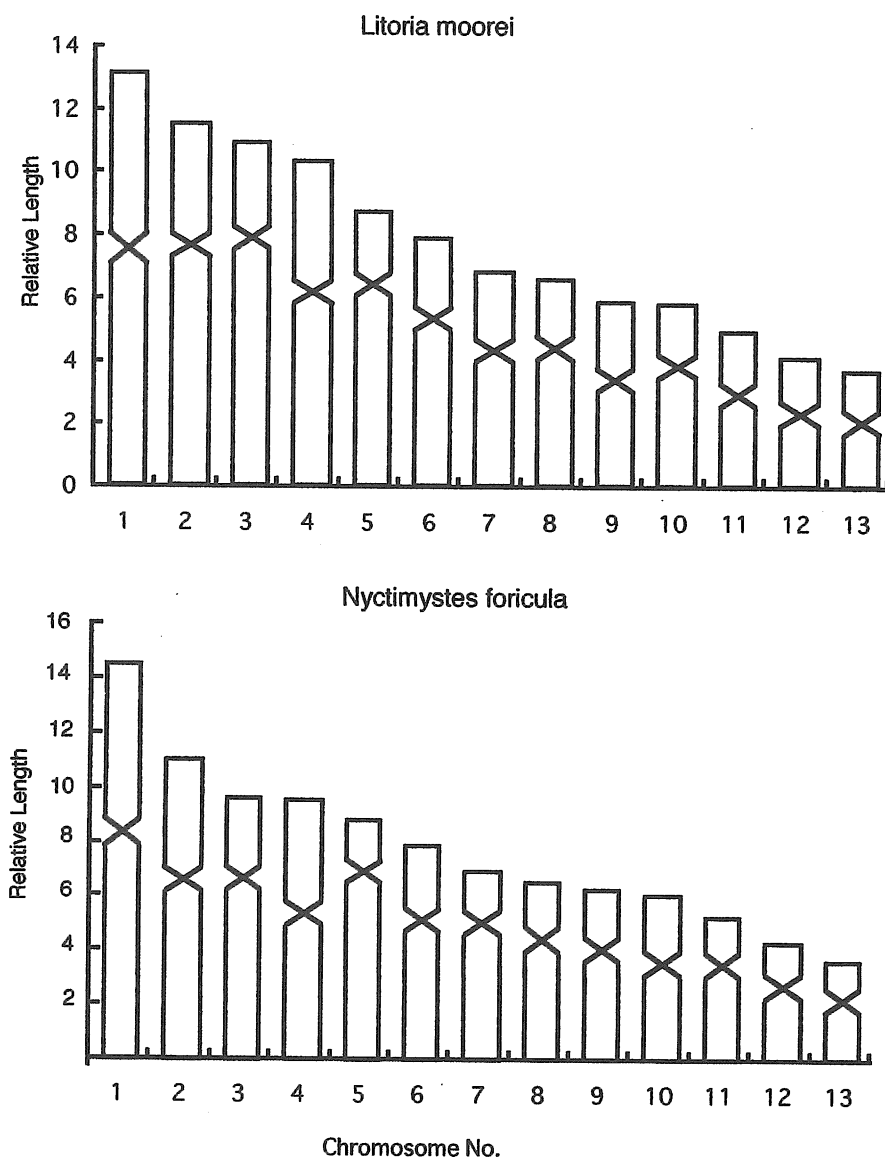
Figs. 18 & 19. Ideogram of karyotypes of four hylid species from Japan, Papua New Guinea and Australia. Drawn from the data of Seto (1964), Kuramoto and Allison (1991), and King (1980).

および Ag-NOR の陽性スポットの部位などを比較した結果、明らかにヘテロクロマチン部分での構造変化が種間でおきていることを伺わせる事実が観察された (King 1980)。ミナミアマガエル属のうち例外は *L. infrafrenata* と *L. genimaculata* の 2 種で $2n=24$, $FN=48$ であることが知られている (Menzies and Tippett 1976)。これら 24 染色体型の核型は、26 型とはほとんどの染色体で腕比や動原体位置は類似しているが、No. 4 染色体の長腕部全体が C 染色法により検出される構成的異質染色質で占められており、異質染色質部分の転

座による 26 染色体型からの進化ではないかと考えられている。

図 18 に示すように、ニホンアマガエルと 24 染色体型のミナミアマガエル *Litoria* の核型を比較すると、同じ基本数をもつ構成であっても個々の染色体形態は一見して大きな違いのあることがわかり、核型構成の変異は分染法によるかなり詳細な分析では更に大規模な相違であることが推測される。

Kuramoto and Allison (1991) によるパプアニューギニア産のミナミアマガエル 3 種、アミミアマガエル 2



種の核型分析の結果では、すべて $2n=26$ で大型と小型染色体の区分は明瞭ではなく両グループはきわめてよく類似している (図 18, 19)。しかしミナミアマガエルに比べアマミアマガエルの第1染色体は相対的に長く、第2染色体の腕比は小さいことを示している。そしてアマミアマガエルはミナミアマガエルから派生したものと考えている。またこの論文にはこれら26染色体型のオセアニアアマガエル亜科の核型は南米産のメズサアマガエル亜科 *Phyllomedusinae* のグループに類似しており、オーストラリア産カメガエル科よりは、南米産のユビナガガエル科のカエルの核型に近いことを指摘している。

中央アメリカおよび南アメリカ大陸にみられるメズサアマガエル亜科の染色体研究については、信頼できるデータは少ない。そのうちアカミアマガエル *Agalychnis* は $2n=24$ でメズサアマガエル属 *Phyllomedusa* は $2n=26$ FN=52 である。このグループもまた M あるいは SM 型の構成で染色体の大きさも No.1 から最小の No.13 まで漸減型の配列となる。ブラジル産の *P. burmeisteri* には4倍性の集団がみられるが、Batistic ら (1975) の研究では、減数分裂前期にはいずれも4価染色体形成がみられたことから、同質倍数体であろうと述べている。

ツノアマガエル亜科 *Hemiphractinae* は南アメリカに広く分布するアマガエルで、おもに熱帯下およびアンデス山脈、パナマなどにみられる。フクロアマガエル属 *Gastrotheca* を除いて単一種属であるかまたは数種からなる属に分けられる。この亜科のおよそ60種について染色体分析がなされており $2n=24$ から30, FN=42 から52 までの範囲に分散し変異に富んでいる。小型染色体にこのような多数の T 型を含むアマガエルは珍しい。

Schmid (1983) はエクアドル産のフクロガエル *G. riobambae* ($2n=26$) について染色体分染法を用い雌雄の核型を詳細にしらべた。それによると Nos. 1 から5 までの大型の M, SM, ST 5 対と Nos. 6 から13 までの SM と T 型染色体からなり、雄の核型で No. 4 に異型対が認められ、XY/XX 型の性染色体構成であることを報告している。しかも X 染色体短腕の二次狭窄部位に NORs が認められると述べている。

しかしアルゼンチン産のフクロガエル *G. gracillius* は $2n=26$ ですべて M または SM であった。Bogart (1973) によると、ブラジル南東部で採集したコモリアマガエル *Flectonotus fissilis* ($2n=30$, FN=44)、ヒダアマガエル *Fritziana goeldii* ($2n=26$, FN=42)、*F. ohausi* ($2n=28$, FN=44) にも T 型が見られる。ともあれツノアマガエルほど核型に種間変異が多くみられるグループは珍しく、アマガエルの中では高

い染色体数と T 型を含む核型であることから原始未分化の代表格として扱われる。どちらかというユビナガガエル科のグループに似た未分化で不安定な核型を持っていることが注目される。

17. アマガエルモドキ科 *Centrolenidae*

アメリカ大陸の熱帯地方に生息する小型で樹上性のカエルである。生息範囲はメキシコ南部、ブラジル南東部、南アメリカの北西部アンデス山脈に沿って分布している。

二つの属、アマガエルモドキ属 *Centrolenella* と腹面の皮膚が透明にちかいオオアマガエルモドキ属 *Centrolene* (単一種属) からなり、骨学的な特徴や生態などからアマガエルとの近縁性があると信じられている (Cynch 1973)。

染色体研究がおこなわれた例が少なく、一例を除いて扱われた5種についても精巢を用いた押しつぶし標本により染色体数 ($2n=20$) が知られているにすぎない (Duellman and Cole 1965, Duellman 1967)。核型分析された一例はアマガエルモドキの一種 *Centrolene eurygnatha* で、すべて両腕型で8対の大型 (M, SM, ST 型) と2対の小型 (M と SM 型) という特異的な構成であった (Bogart 1973)。このような小型染色体数の少ない特徴をもつ核型はあまり他に例をみない。僅かにブラジル・サンパウロ北東部に生息するアマガエル *Hyla albosignata* ($2n=20$) との類似性が指摘されている。

18. ヤドクガエル科 *Dendrobatidae*

多数の特徴ある属性をもっているために、系統分類学的な研究を行うにはうってつけのカエルである。

ヤドクガエル科は4属116種が記載されており、中米から南米北部にかけて生息している。多くの種は昼間活動し、親の背面で卵からオタマジャクシまで保護されて育つ。また自分のなわばりを持ち、進入する個体に対して攻撃をしかけたりする。

科の中で、あまり分化していない種から、より進化発達した種まで段階的にみられ、分化のレベルには連続性がある。その特殊化はひと腹の卵数や親ガエルによる卵・幼生の保護のありように関係している。あまり特殊化していないメンバーはオタマジャクシになるまで巣の中で卵を守り、成長すると近くの小川の流れに移す。より特殊化したグループは少数の卵を産み非常に複雑な卵の保護を雌雄ともにおこない、オタマジャクシに餌を与えた

りする。またテリトリーをつくり他の個体を攻撃する習性をもっている。

このように興味ある行動を示すことから、生活史の中でみせる繁殖戦略のあり方と進化の度合い、そして核型の変化との関連性を調べるには理想的なカエルであると考えられる。こうしたことから、科内 intrafamiliar はもちろんのこと、科間 interfamiliar での系統学的な類縁関係について議論されてきている (Bogart 1991)。

コオイガエル属 *Colostethus* は科内の他の属よりも多くの卵を産み、分布範囲も広く、集団を構成する個体数の大きい上、卵や幼生の保護はあまり発達していない。また他のヤドクガエルとは異なり、テリトリーを守る行動もあまりみられない。もし染色体の進化と核型の変異がこうした行動学や生態学的な要素によって影響をうけているならば、コオイガエル属は他の属よりも核型の変異は少ないものと推測される。

ヤドクガエル科の染色体は無尾類の中ではもっとも大きく、大型染色体で30 μ mに達する。ヒキガエルなどの約2倍の大きさで、有尾類にくらべ相対的に小さい無尾類の染色体のなかでは際立った特徴である。

ヤドクガエル科は5属116種が記載されているが、Bogart (1991) はホソユビヤドクガエル属 *Phdyllobates* を除く4属にわたって染色体を分析し、核型をあきらかにした。その結果、コオイガエル属 *Colostethus* 8種とエピペドバテス属 *Epipedobates* 4種はすべて $2n=24$ であった。しかし核型をみると大型染色体6対と小型6対からなる構成は共通しているものの、構成メンバーである染色体の形態を相互に比較すると、どれひとつとして全く同じ核型の種はない。たとえばすべてMかSM, STの両腕型染色体からなるFN=48の種であっても、コスタリカ産の *C. talamancae*, エクアドル産の *C. vertebralis*, コロンビア産の *C. palmatus* などは1~3本の染色体の形態に僅かな違いがある。

一方コロンビア産の *C. subpunctatus* のように小型6対のうち5対までが単腕型からなる核型 (FN=38) までその変異の幅は種間で大きなものがある。コスタリカ, エクアドル, コロンビア三国は赤道直下にあるが、生息環境が多様で同属でありながらそれぞれ大きく隔離された環境にある集団である。にもかかわらず24染色体

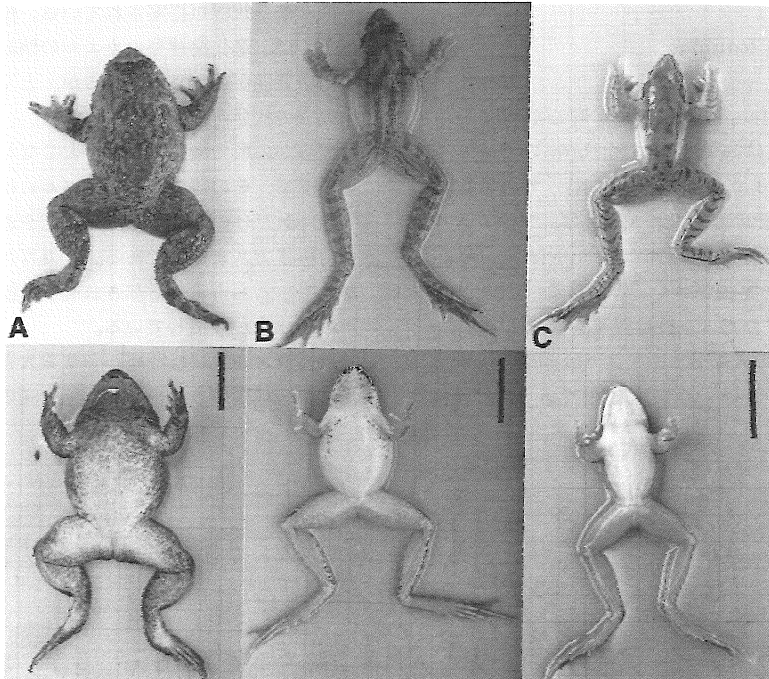


Fig. 20. Phenotype of three Japanese ranid frogs.

A: A female of *Rana namiyei* ($2n = 22$) from Okinawa.

B: A female of *R. ornativentris* ($2n = 24$) from Mt. Hakuba, Nagano-Pref.

C: A male of *R. japonica* ($2n = 26$) from Matsue. Vertical line on a respective figure indicates 3 cm.

を持つ種の中での形態的变化は、ヤドクガエル属 *Dendrobates* に比べればまだ小規模といえるかも知れない。

24-型の種が多数派を占めるこの科のなかで同じコロンビア産のヤドクガエルの2種 *D. historionicus* ($2n=20$) と *D. truncatus* ($2n=18$) との間では大型6対の染色体構成は変わらないものの、小型染色体1対の減少による変化がみられる (Rosotto et al. 1987)。

またコスタリカ産のヤドクガエルにもこのような変異があり、 $2n=18$ 型は *D. auratus* (Leon 1970) にみられ同じ $2n=20$ 型のコスタリカ産 *D. pumilio* とコロンビア産 *D. historionicus* はよく類似した核型を示す。

しかしこれまでのところ、ヤドクガエルの多様な属性と核型の変異の関連性については議論できるほどのデータはない。

ペルー産のエピペドバテス属3種は、基本構成は変わらないが小型6対の形態は種間変異があり、単腕型2対を含むもの (*E. trivittatus*, FN=44) と全て両腕型であるもの (*E. femoralis*, FN=48) がある。その中でも核型の多型現象が *E. femoralis* で見つかっており、このグループの核型の不安定さが推測できる。

19. アカガエル科 Ranidae

英語ではカエルを frogs と toads に呼び分けているが、もともと toads はヒキガエル属 *Bufo* のカエルを指し、frogs はアカガエル属 *Rana* に限っての名称であるらしい。従ってその他のカエル例えば、アマガエルは正しくは tree-frogs、ヒメアマガエルは narrow-mouthed toads と形容詞がつくことになる (Cochran 1961)。それほど、アカガエル科は普遍的な存在である。分布域はオセアニアの大部分と南アメリカ南部を除いてほぼ世界的といってよいくらい広範囲である。Frost

(1985) のリストでは39属603種が記載されているが、アカガエル属 *Rana* 1属でこれらの分布域をすべてカバーするくらいに広域分布する。

アカガエル科は6つの亜科に分けられているが、ここでは、これまでサエズリガエル科 Arthroleptidae として独立に扱われることのあったサエズリガエル Arthroleptinae とアフリカモリガエル Astylosterninae をそれぞれ亜科として、また同様に独立した科であったクチボソガエル Hemisinae も亜科としてアカガエル科に含めている。

King (1980) は北オーストラリアに1種のみみられるほか、南アメリカを除く世界各地でみられるなじみの深いアカガエル亜科 Raninae、マダガスカル、南部インド、スリランカに生息するマダガスカルガエル亜科 Mantellinae、サハラ砂漠から南のアフリカに分布するドロガエル Petropedetinae の3亜科のみをアカガエルとして扱っている。

いずれにせよ、無尾類の系統分類に関する研究で、形態的なデータと分子生物学的な技法、たとえば28s リボソーム DNA 遺伝子やミトコンドリア rRNA など、の分析結果と必ずしも一致するわけではなく、研究者により様々な系統樹が提案されている。松井 (1996) によればとくに、進化発達型のカエルの類縁関係についての研究の必要性が述べられているが、とくにアカガエル科の未完成の状態が指摘されている。

何らかの形で染色体観察がおこなわれた種はおおよそ20%程度で、その研究内容のレベルには大きな差があって染色体数だけの報告から、分染法や遺伝子レベルの詳細な分析までさまざまである。アカガエル属を用いた研究が、もっとも古くからなされ高度な技法による染色体分析のデータが集積している。

アカガエル亜科は22属からなる大きなグループであるが、単一種属が5つを含む10種未満の属が大半である。

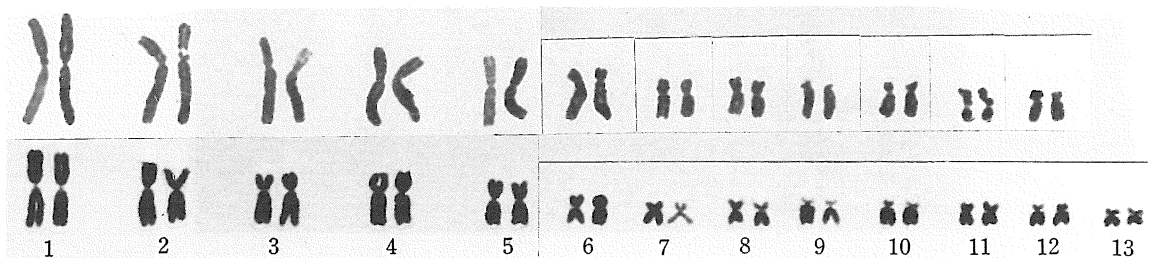


Fig. 21. Two representative karyotypes of the 24-chromosome type ranid frog and the 26-chromosome type from males of *R. ornativentris* and *R. japonica*.

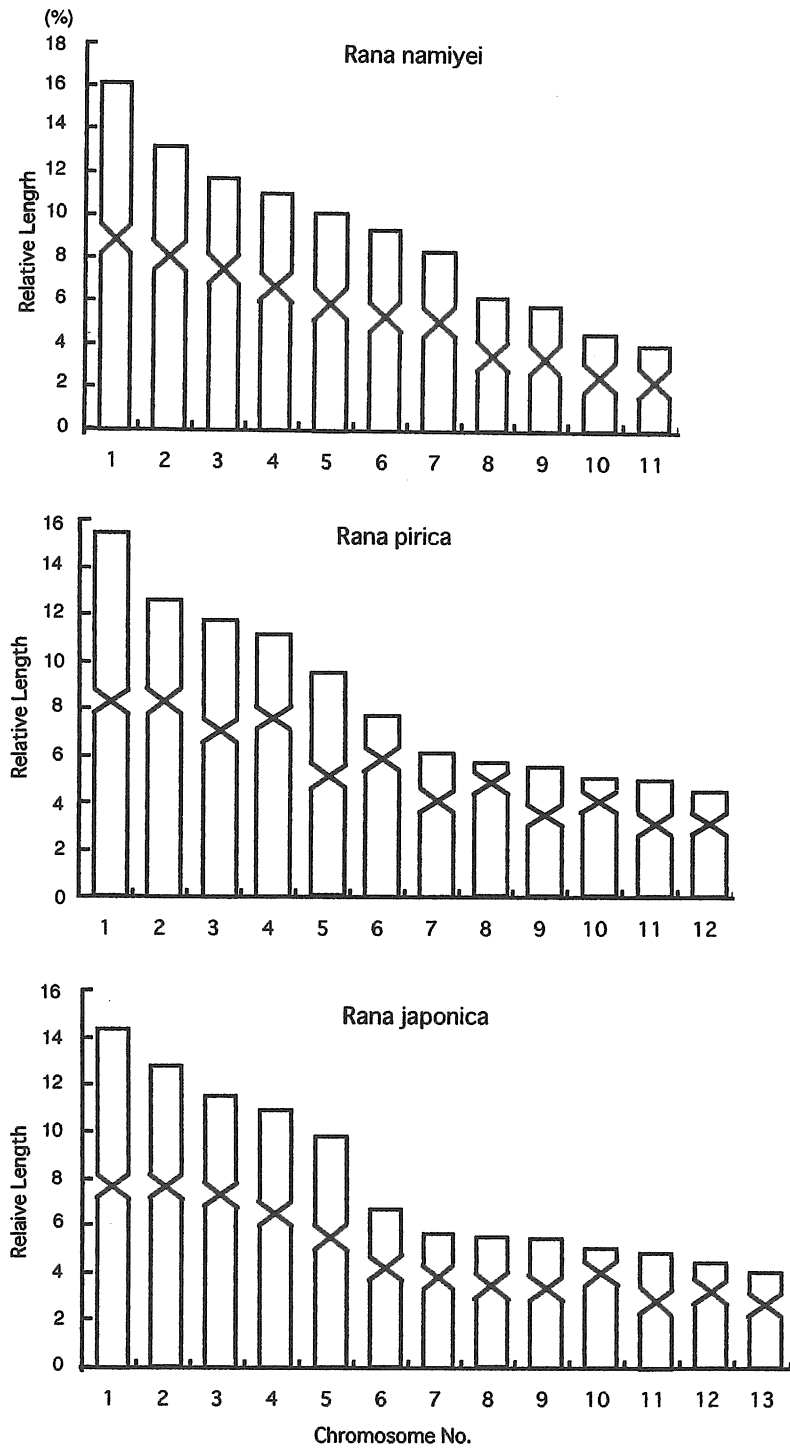
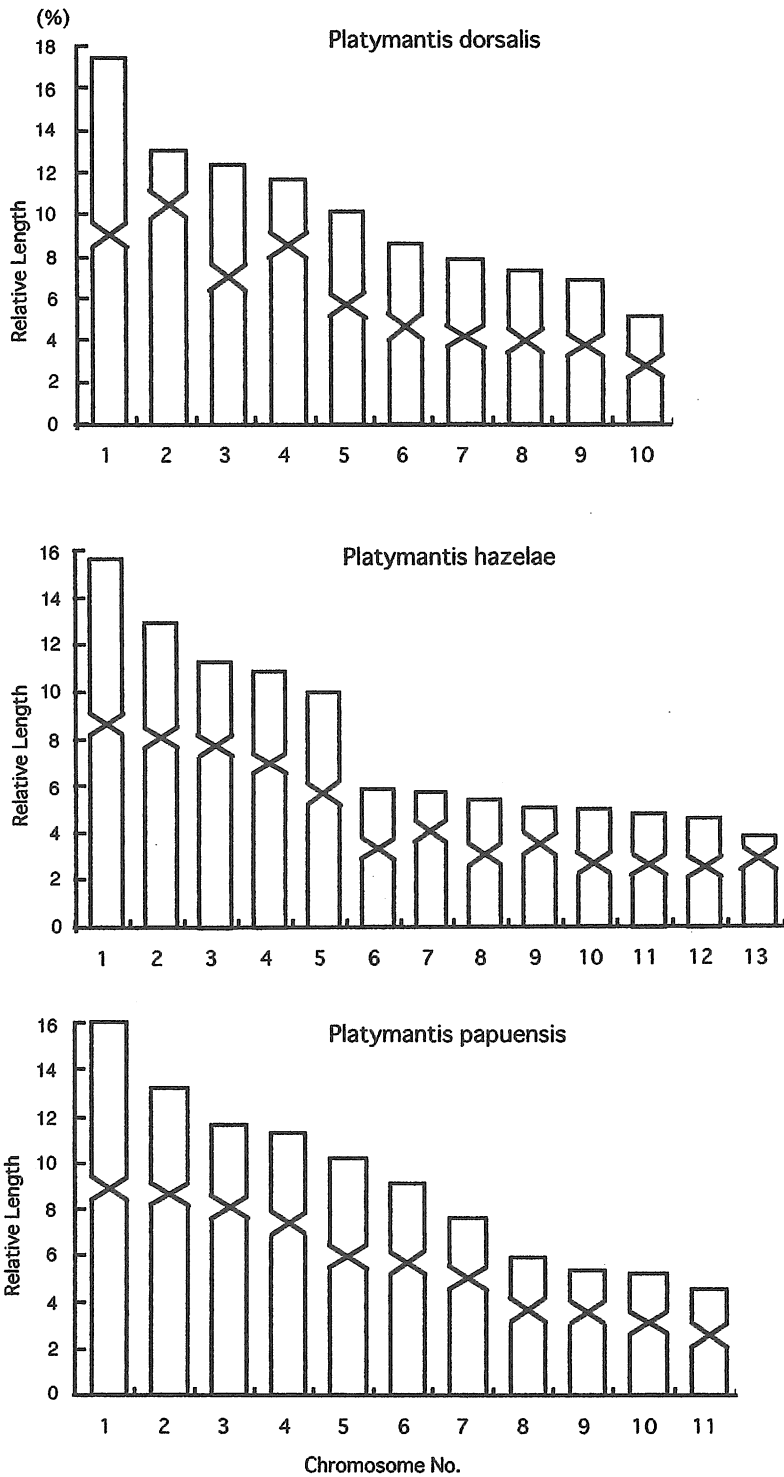


Fig. 22. Ideogram of karyotypes of three Japanese ranid frogs with different chromosome numbers.



Figs. 23 & 24. Ideogram of karyotypes of three platimantine frogs of genus *Platymantis* with different chromosome numbers from Philippines and Papua New Guinea. Drawn from the data in Table 1 of Kuramoto (1985).

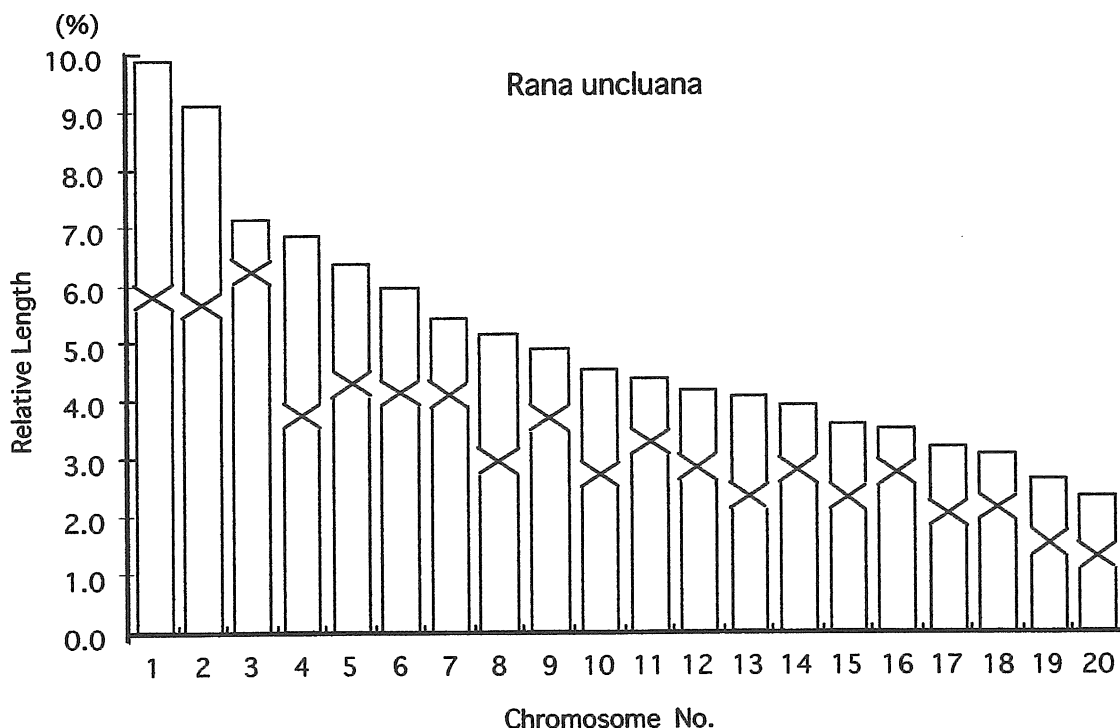


Fig. 24. Ideogram of remarkably different karyotype of a ranid frog from Yunnan Province, China. Drawn from the data in Table 1 of Liu *et al.* (1993).

染色体観察がおこなわれたのは22属のうち7属に過ぎない。これまでに明らかにされた結果では、核型構成は種をとおして比較的似ており、5対の大型と8対の小型からなり、すべて両腕型 (FN = 52) というのがアカガエルの一般的なパターンである。従って稀に $2n=20\sim24$ の変異を示す種がみられるが、アカガエル属の多数種がもつ安定した核型といえる。

例外的にアフリカアカガエル属 *Ptychadena* の多数の種は $2n=24$ (FN = 48) であるが、他の属は $2n=26$ 染色体型が圧倒的に多い。例えば北米、ヨーロッパ、アジア、アフリカ各大陸のアカガエル属約50種余りの核型をみると普遍性の高いパターンであるが、22-, 24-染色体型という例外はおもに東アジアに生息するアカガエルにみられる。(Seto 1964, Kuramoto 1972, 1980, 1984, 1989, 1990, Green 1983, Green and Borkin 1993, Iizuka 1989).

本邦産の種 (図 20) では、山地に見られるヤマアカガエル *R. ornativentris*, 対馬に棲むチョウセンヤマアカガエル (ツシマヤマアカガエル) *R. dybowskii*, 北海道にのみ見られるエゾアカガエル *R. pirica* はいず

れも $2n=24$ で世界的にも珍しいほどに東アジアに集中してみられる (図 21)。これらはすべて両腕型の染色体からなるが、フィリピンのパラワン島に生息する *R. magana acanthi* にはNo11がT型が含まれ FN = 46 となる (Kuramoto 1989)。

さらに沖縄島に固有で、水中生活が多いナミエガエル *Rana namiyei* はアカガエル属では最小の染色体数 ($2n=22$, FN = 44) をもつ。これと類似の核型をもつカエルが台湾に生息するクールガエル *R. kuhlii* である。松井 (1996) ナミエガエルやヌマガエルをアカガエル属から独立させ、別の属とすることを提案している (図 20, 22)。

フィリピンとパプアニューギニアで得られたヒラタガエル属 *Platymantis* の3種の核型を分析した Kuramoto (1885) の結果はアカガエル亜科のなかでも特異的である。このカエルは繁殖様式が直接発生型で、卵膜の中でオタマジャクシから子ガエルになり孵化することで知られる。フィリピン産の2種 *P. hazelae* と *P. dorsalis* とパプアニューギニアの *P. papuensis* の核型をみると、*P. hazelae* ($2n=26$) はアカガエル属の多

数の核型と類似しているが、二次狭窄がみられないと述べている。*P. dorsalis* ($2n=20$) と *P. papuensis* ($2n=22$) はアカガエル科では他に類をみない核型を示している (図 23)。しかし Kuramoto (1985) によれば、26-型の *P. hazelae* と 22-型の *P. papuensis* は相互に関連があり、もし後者の Nos. 6, 7 が動原体部で切断し短腕部と長腕部を分けてそれぞれ 26-型の別個の染色体と比較すると、これらの長腕部が *P. hazelae* の Nos. 7, 10 に相当する相対長になり、短腕部は Nos. 12, 13 に匹敵するというのである。このことから、動原体融合と挟動原体逆位の二つの変化が生じた結果 26-型の *P. hazelae* から生じたものとし、20-型の *P. dorsalis* は更に複雑な構造変化の結果 26-型から生じたものと推測している。

アフリカアカガエル属やアカガエル属にみられるこのような 26-染色体型から 24-染色体型への変化は進化の早い時期に二分した遺物であるとする考え方 (Bogart and Tandy 1981) よりも、むしろ東アジアのアカガエルを中心に独立して染色体の減数がおこったと考える方が妥当であろう。Green (1983) によると、このような変化は二段階を経て達成されたのではないかと推測している。まずもっとも小さな 2 対の M 型染色体に挟動原体逆位がおこり T 型 2 対を生じる。そして次の段階で 2 対の T の動原体融合がおきて 1 対の M 型となり、大型でも小型でもない中間型の染色体を創造する。その結果小型の 2 対が減少し、大型と小型との間にはっきりした大きさの上での境界のない染色体構成をもつようになる、という説明である。

このような推測は先に Morescalchi (1981) や Bogart and Tandy (1981) が述べているが、Green (1983) は 26-染色体型と日本、韓国産の 24-型アカガエルの核型とを詳細に比較分析してこの経過の推論をおこなった。

ユーラシア大陸のアカガエルは形態的には保守的な集合体で、ヨーロッパアカガエル *R. temporaria* と近縁とみられる大多数のアカガエル属の種からなる。これらのほとんどは 26-染色体型であるが、数種が 24 の染色体をもつ。Green and Borkin (1993) はヨーロッパ、コーカサス、東アジアの各地方のアカガエルについて、アイソザイムにより 25 遺伝子座位について分析し、比較した結果、24-染色体型のアカガエルは系統的には単一のグループではないことがわかった。*R. arvalis* を除いて東アジア産の 24-型の種はヨーロッパアカガエル、ニホンアカガエル、タゴガエルなどと共通の祖先から進化した同一の生物群 (clade) であることがはっきりしてい

ると述べている。その証拠のひとつとして、NOR が共通して No.10 染色体の長腕にあるが *R. arvalis* だけが No. 2 にあることを挙げている。

$2n=22$ のナミエガエルの場合は他の 26-や 24-染色体型のアカガエルよりも二段階の構造変化が 2 対で同時に起こったことを暗示するような染色体サイズの変化と減数がおきている。

Morescalchi (1981) はアフリカウシガエル *Pyxicephalus adspersus* ($2n=26$) の核型には 2 対の小型 T 染色体が含まれていることから、これが $2n=26$ から 24-染色体型 ($FN=48$) に移行する過程にある一例であろうと考えている。しかしもしそうであるなら、4 本の T 型をもつ $2n=28$ の核型をもつ種が動原体開裂を起こした移行型として存在してもおかしくはないと Bogart and Tandy (1981) は考えているが、まだ見つかっていない。多分、小型 T の 2 本は消失したものとみなされている。

アカガエル属の核型で特徴的なことは、大多数の種が $2n=26$ で、共通した特徴として No.10 染色体長腕にギャップの大きな二次狭窄がみられることである。(小型で形態が Nos. 9-10 はきわめて類似しているため、ある報告では No. 9 であったり No. 11 であったりするが、同一染色体とみなされる。) そしてこの二次狭窄に核小体形成部位 (NOR) のあることが銀染色法により知られている。

このことから 26-染色体型のアカガエル属の核型の安定性は同時に NOR の遺伝子座位の一定性でもまた強固なものであることが知られる。もちろんこの“スタンダードな” No.10 の NOR のほかに付加的に Ag-NOR 陽性のスポットのある染色体をもつ種も知られてはいるが (Schmid 1978) これらは特殊な例と言えよう。おそらく卵形成の際に増幅された rDNA が分散して他の染色体上に転座した結果、小さなスポットとして現れたものと Schmid は推測している。

また C-染色された核型の比較ではいくつかの変異が 26-染色体の間で知られている。一例として、南西諸島に生息するイシカワガエル *R. ishikawae* は沖縄島と奄美大島とに隔離された個体群があり、外部形態や生態学的特徴の異なることが明らかにされている。これら二個体群の核型には差がみられないが、C-spot の出現が No. 9 長腕で異なっていることが明らかにされた (図 25, 瀬戸ほか 1984)。

少数の種であるが、基本型とは異なるアカガエル属の例もみられる。カリフォルニア産の *R. muscosa* は $2n=26$ であるが、小型の 3 対 (Nos. 11-13) がいずれも単腕型で $FN=42$ である (Haertel 1974)。

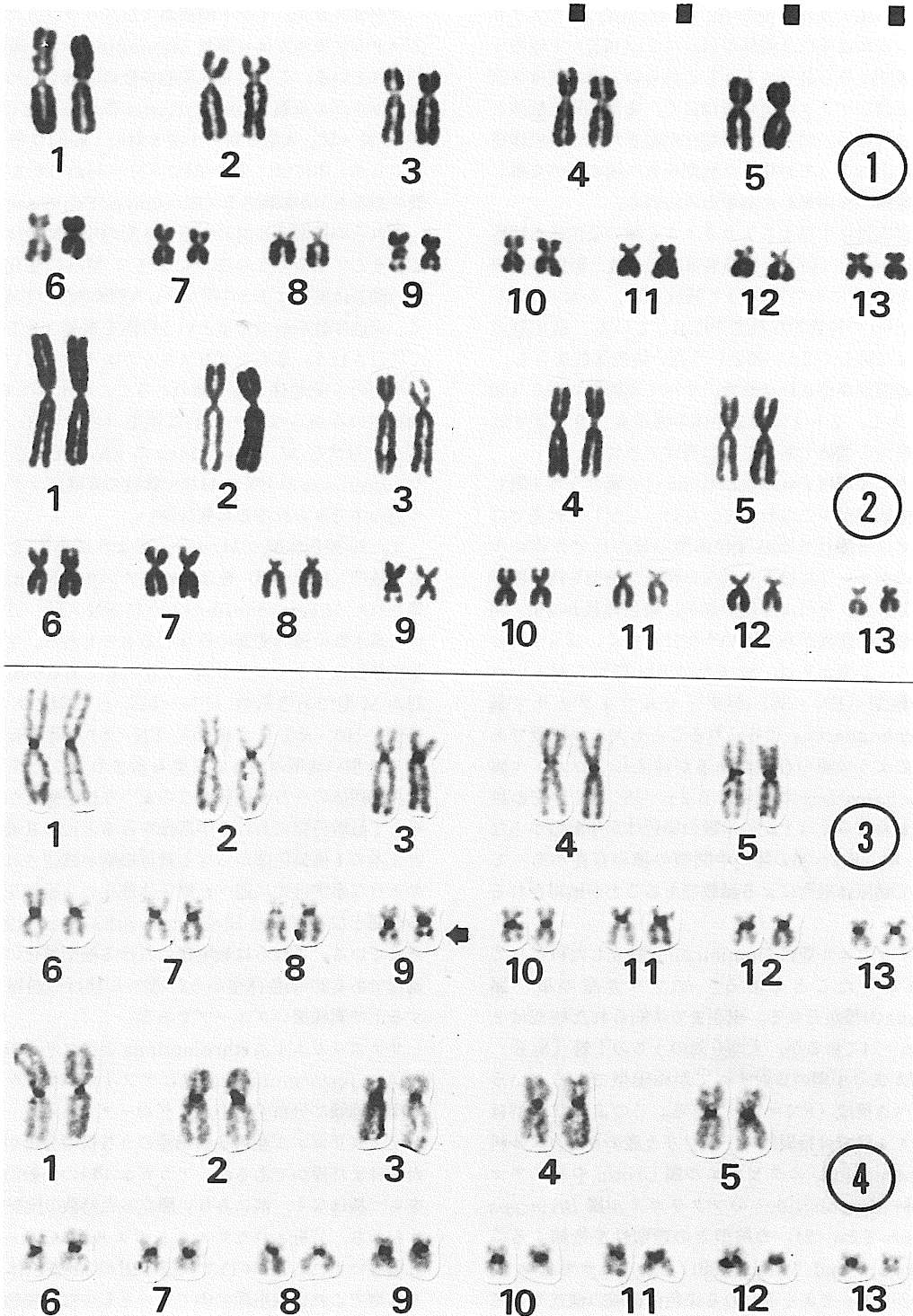


Fig. 25. Karyotypes of two populations of *Rana ishikawae* from Nansei Archipelago. The conventional Giemsa stain and C-staining. 1 & 3, male from Okinawajima. 2 & 4, female from Amami-oshima. Chromosome 9 in Fig. 3 shows the characteristic interstitial C-spot on the long arm (arrow).

アフリカ産アカガエルの *R. occipitalis* とアフリカウシガエルには共に 2 倍体のほかに $2n(4X) = 52$ の 4 倍体の集団がみられる。しかしこれらの 4 倍性種は 2 倍性種の正確なゲノムの倍化ではなく、また異質倍数体ともみなされない。おそらく倍数化が起きたあと染色体構造に変化がおこって分化した核型をもつ種の間で交雑してきた雑種から由来したものとみられる。

中国雲南省に生息するアカガエル 6 種の染色体を観察した Liu et al. (1993) の結果は、その数と形態の変異の大きいことにおいて極めて興味深い。かれらは *R. unculuana* の特異的な核型を提示している。進化的なカエルには珍しく $2n=40$ という高い染色体数を持ち、No. 3 の短腕部が小さいながら、すべて両腕型である (図 24)。しかし、3~4 本の染色体の構造変化を想定すれば、4 倍性の個体であることは否定できない。

ドロガエル亜科 Petropedetinae は 8 属のうち 4 属しか染色体観察がおこなわれていない。しかしこれまでに知られている限りでは 26-染色体型のほかにアカガエル科の他のグループにはみられない特殊な核型を持つ種が知られている。それは 3 属のなかに染色体数が $2n=16$ から 26 までの変異があるというだけでなく、 $2n=24$ の種のうち、T 型が 6 対、M または SM 型が 6 対という構成の核型 (FN=36) がディモルフオグナサス属 *Dimorphognathus* にみられることも大きな特徴である。このような種の存在があるがゆえにドロガエル属 *Phrynobatrachus* にみられる $2n=18$, FN=36 の核型の種もおそらくは上記の半数の染色体が単腕型からなる $2n=24$ FN=36 の種の中間型の種の存在があっはじめて動原体融合による減数であることが納得されるのである。

クチボソガエル亜科 Hemisinae は独立した科として扱われていたこともある。アフリカ産の単一属 *Hemisus* 24 種からなる。現在までに知られた核型は 2 種で $2n=24$ であるが、大型 6 対のうちの 1 対 (No. 6) に T 型があり小型の 6 対すべてが両腕型であるという注目すべき構成 (FN=46) である。このような核型はアカガエル科では特異的で、アフリカ産のカメガエル科 Myobatrachidae のチビガエル属 *Crinia* やヒメアマガエル科 Mycrohylidae のフクラガエル属 *Breviceps gibbosus* ($2n=24$) の核型との類似性を指摘する論文 (Bogart and Tandy 1981) や、クサガエル科 Hyperoliidae でよくみられる染色体構成の様式であるとのべている報告 (Morescalichi 1981) もある。しかしこのような指摘が類縁性を論じる際に果してどれほどの重みをもつものかは疑問である。

マダガスカル、インド南部およびスリランカに生息するマダガスカルガエル亜科 Mantellinae は 3 属 60 種が知られている。このうち圧倒的多数の 53 種を占めるマダガスカルガエル属 *Mantidactylus* のほとんどは $2n=26$, FN=52, 大型 5 対, 小型 8 対の一般的な構成である。しかし中には、 $2n=24$ で FN=44 から 48 までの変異のあるものが数種ある (Blommers-Schlösser 1978)。

これらの核型は 6 対の大型と 6 対の小型染色体からなる。そして小型のうち逆位による T 型への変化と、T 型の動原体融合による中型ないし大型染色体の形成によって、染色体数を減少するという段階を推測させる例として注目される。事実マダガスカルガエルのうちいくつかは小型の T 染色体をもつ種のあることが知られており、両腕型のみからなる一般的な核型 (FN=48) から T 型を 1 対含む *M. betsileanus* の FN=46, 2 対含む *M. ulcerosus* の FN=44 など腕数の変異がマダガスカル島の中でみられるのは興味深い。

また 26-染色体型の *M. asper* のように小型 T を 4 対もつ核型 (FN=46) をはじめ、アンカラトラ山脈で採集された *M. aerumnalis* のように FN=50, 51, 52 という基本数の種内変異のみられるものもある。すなわち染色体数は 3 タイプとも同じ $2n=26$ であるが No. 8 の 1 対が M 型であるもの (FN=52) と T 型である個体 (FN=50), そして $2n=52$, FN=51 の場合 No. 8 が T 型/M 型の異型対である核型も含まれることを意味する。19 個体のうち 9 個体がこのような核型構成であった。そして減数分裂における中期像をみると 12 の II 価染色体と 2 本の I 価染色体からなる精母細胞が確認された。このような事実は先に述べた染色体進化の 2 段階を説明する証拠となりうると Blommers-Schlösser (1978) は考えている。これらは無尾類における核型進化の重要な過程である 26-染色体型から 24-型への移行の過程を説明する上で興味深いグループである。

サエズリガエル Arthroleptinae とアフリカモリガエル *Astylosterminae* とは共にアフリカのサハラ砂漠より南の地域に分布する小さなグループである。

サエズリガエル亜科 3 属 48 種のうち核型分析がなされた種はまだ僅かであるが、アカガエル科の一般的な核型をもつ種はなく、他にみない際立った特徴の核型をもつ。すなわち、分析されたサエズリガエル属 *Arthroleptis* 3 種はいずれも $2n=14$ で大型 7 対の M 染色体からなる核型でこれは両生類の中でもっとも少ない染色体数である。No. 1 は顕著に大きい No. 2 から No. 7 まではほぼ類似のサイズの M 型である。Scheel (1971) は $2n=14$ (FN=28) のサエズリガエル属は、複数の両腕型染色体

体に起った挟動原体逆位による一連の T 型化とそれに続く動原体融合による構造変化によって $2n=26$ の基本型を祖先として由来したものと考えている。その根拠としてカーディオグロッサ属 *Cardioglossa* の *C. gracilis* ($2n=16$, FN=32) や *C. leucomystax* ($2n=18$, FN=32) が一連の変化の中間型を示すものとして挙げている。

アフリカモリガエル亜科は 5 属からなるが、そのうち 3 属が単一種属である。アフリカモリガエル *Astylosternus diadematus* は $2n=54$, FN=68 というもっとも例外的な核型をもち、多数の T 型を含んでいるのが特徴である。その染色体構成からみて、この種は 26-染色体型と 28-染色体型の種の間での交雑による異質 4 倍性の種と見られる (Bogart and Tandy 1981)。しかもこのような異質倍数体が生じた後も、染色体の構造変化が起こって多数の T 型染色体が出現したものであろうと考えられる。同じ亜科のニクティブテス属 *Nyctibates corrugatus* では $2n=28$, FN=52 の核型が明らかになっており、大型と小型の構成も一般的な核型のような段差がはっきりしていない。しかもその内容も異なり、Nos. 1, 2, 4 は ST 型であり、大型の T 型が 2 対 (Nos. 5 & 8) 含まれている。これも挟動原体逆位に始まる一連の変化への移行型とみることもできよう。

20. クサガエル科 Hyperoliidae

あざやかな色や後肢の形、四肢の指端の吸盤などの外部形態はアオガエルやアマガエルに似ており、樹上性のカエルである。1970 年前までは、アオガエル科 Rhacophoridae のひとつの亜科として扱われていたが、骨学的な違いは科を異にするだけの違いがあるとされた。水の上の葉に産卵するものから、樹上の水たまりや地上に産卵して大雨の前に孵化し池に流れ込むなど多様な産卵習性のあるカエルのグループである。

14 属 219 種のクサガエル科のなかで半数以上の種を占めるクサガエル属 *Hyperolius* でみられる核型の特徴は、12 対の相同染色体の大型と小型の間に大きな段差がなく、No. 1 から 12 まで順次サイズが小さくなる漸減型である。これは 24-染色体型のアカガエルにもみられるパターンである。

しかし核型を構成する染色体を個々に比較すると、種間で大型の 4 対ないし 5 対の腕比に違いがみられ、M 型のみから構成されているものと ST 型が入り混じっている場合がある。従って FN=48 とはいえ個々の染色

体は同一形態であるとは言い難い。多くの核型では No. 1 は目立って大きな M 型である。

大多数のクサガエルはアフリカ大陸のサハラより南の地域に分布するが、そこから遠く離れたセーシェル諸島にのみ生息するセーシェルコオイガエル属 *Tachycnemis* (= *Megalixalus*) *seychellensis* (Nussbaum 1980) やマダガスカルに固有のマダガスカルクサガエル *Heterixalus* でも、クサガエルの一般的な核型構成である $2n=24$ ですべて両腕型という様式は変わらない。しかしクサガエル科全体について、属間あるいは種間でどれだけ分染法による subchromosomal な違いがあるかどうかの分析結果は報告されていない。

オオクサガエル属 *Leptopelis* には興味深い報告がある (Bogart and Tandy 1981)。核型分析された 11 種のうち一般的な $2n=24$, FN=48 の構成のほかに、種間変異がみられる。すなわち $2n=22$ から 30 までの染色体数の変化と、FN=44 から 40 までの形態の変化がこのグループで知られている。これらの種の分布はアフリカ各地に広範囲にわたっており、それぞれ種は必ずしも分布域が明確に異なっているとは言えない。もちろん、この科の系統分類はまだ十分になされていず、とくに中東部アフリカのクサガエル類の研究は少ないので地域的な核型の分布の違いを述べることはできない。例えば、 $2n=22$ で全て両腕型の *L. aubryi*, *L. boulengeri* はナイジェリアからザイールのかけての平地や熱帯雨林に広く分布するし、*L. bocageri* はこれらより東のタンザニアの山岳地帯の森林に生息する。

$2n=24$, FN=46 のタイプである *L. calcaratus* はギニア、カメルーンからナイジェリアまでの広い地域で、*L. vermiculata* はタンザニアの山岳地帯でみられ、*L. palmatus* はギニア湾の孤島プリシペ島にのみ生息する、などのように遠く隔たった地域でも生息環境の異なる地域でも共通の核型を有する。最も特異的な核型をもつ *L. parkeri* ($2n=30$, FN=40) はアフリカ東部のタンザニアの山岳地帯の雨の多い森林地帯に生息しており、24-染色体型の種と分布域が共通するところがある。*L. parkeri* の核型は 24-染色体型の多いクサガエル科の中では奇妙な構成である。これは 2 本の acrocentric を含む 10 対の T 型と 5 対の M 型からなり大型 6 対のうち 4 対、小型 9 対のうち 6 対が T 型という、進化発達型のカエルの中では最も特異的な核型である。

22-染色体型のオオクサガエルには M または SM 型の染色体のみからなる核型は、おそらく小型 T を 1 対含

む24.染色体型の中でT染色体の両腕型1対へのタンデム融合がおこり染色体数と基本数を減らしたのではないかと考えられる。その根拠として、このグループ($2n=22$)の核型には抜きんでて大きなNo.1染色体が含まれていることである。

オオクサガエル属にみられるこのような核型の変化はおそらく最も近い地質年代に起こったものと考えられ、あまり類をみない大型のT染色体の相対長が同属の多種のM型と変わらないことから、多分挟動原体逆位によって生じたとみることができ。もう一つの特徴である高染色体数化については、 $2n=24$ 型の中で3対の小型M染色体に動原体開裂がおこり6対のT型を生じたことによって染色体数の増加をみたと考えられる。事実 *L. parkeri* の核型をみるとそのような構成になっている。

アフリカ大陸に分布するこれらクサガエルのほかに、アフリカ大陸の東にあるマダガスカル島には、マダガスカルクサガエル属 *Heterixalus* とクサガエル属の一部が生息し、セーシェル諸島には単一種属のタクキネミス属が知られている。Blommers-Schlösser (1978) は

マダガスカルクサガエル *H. tricolor* と *H. betsileo* の2種の雌雄染色体を腸上皮細胞の押しつぶし標本から分析した。ともに6対の大型6対の小型のM, SM型からなり、No.1染色体と最小のNo.12の比が3倍以内で、アカガエル科の核型にみられるような大小の染色体群の間に著しい違いがない。これまでのところいずれも $2n=24$, FN=48で、これらの島に生息するクサガエルで異なる核型をもつ種は発見されていない。

Liem (1970) は形態学的な研究から、クサガエルはアカガエル科のアフリカモリガエル亜科から由来したものであろうと推測している。上述した通りクサガエル科の系統分類学はまだ十分に研究されていないし、細胞遺伝学的な分析もまだ未開拓といってよい状態で、極めて興味深いグループであることは確かである。研究の進展につれて両生類の核型進化を考えるうえでも重要な知見が得られるであろう。

21. アオガエル科 Rhacophoridae

旧大陸の熱帯地方やその周縁の島々、アフリカ、マダ

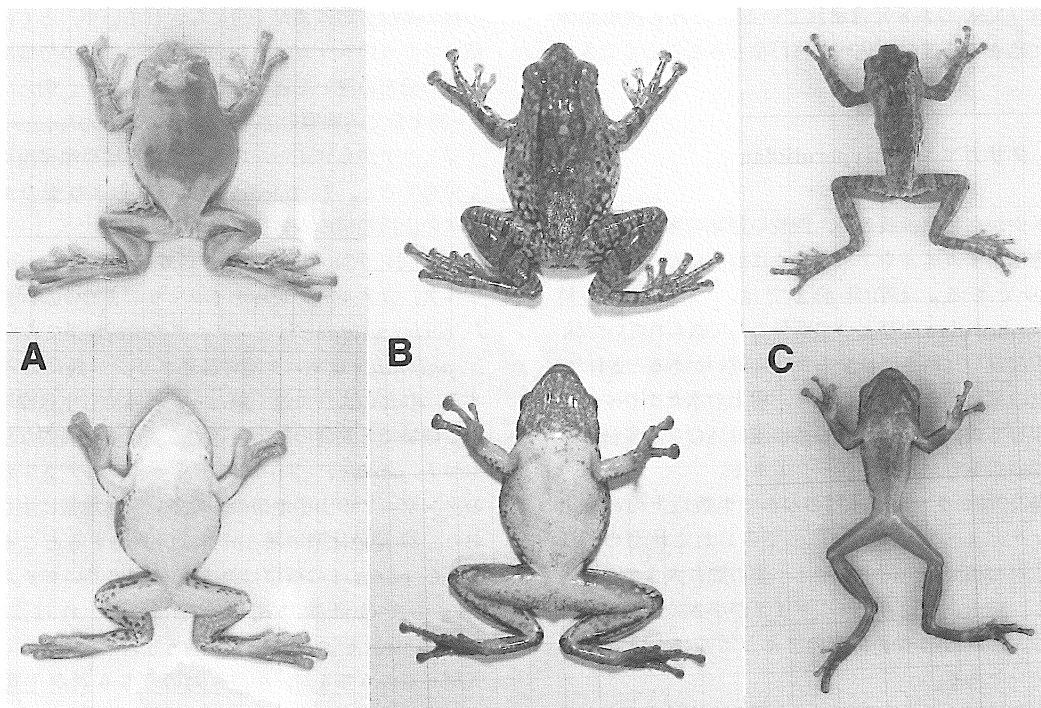


Fig. 26. Phenotype of three Japanese species of Rhacophoridae.

A: *Rhacophorus owstoni* ($2n = 26$) from

B: *Polypedates leucomystax* ($2n = 26$) from Borneo supplied by M. Matsui.

C: *Chirixalus eiffingeri* ($2n = 26$) from Chi-tow, Taiwan.

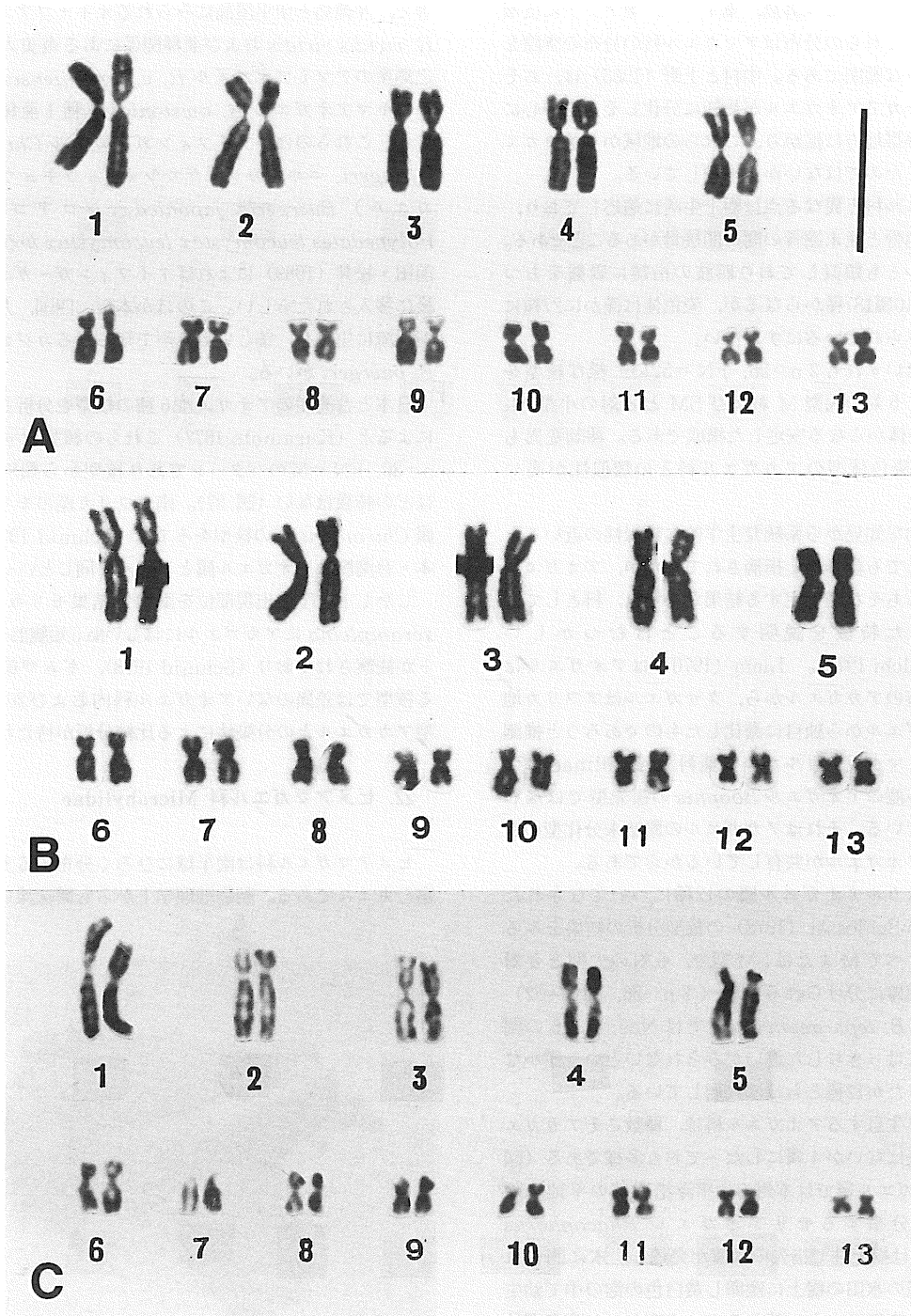


Fig. 27. Karyotypes of three species of Japanese green frogs. Giemsa stain. Bar on the upper right indicates 10 μ m.

A: A male of *Rhacophorus arboreas* from Nichihara, Shimane-Pref.

B: A female of *Rhacophorus viridis* from Mt. Yonaha-dake, Okinawa.

C: A male of *Buergeria buergeri* from Nichihara, Shimane-Pref.

ガスカル、セーシェル群島、東インド、東アジアに広域分布する。これらの分布はアマガエル科の分布の空隙を埋めるような範囲にある。中村と上野 (1963) は、おそらくアフリカでアオガエルが最初に分化しそこを中心にアジアの熱帯地方に拡がり、これらの地域からアマガエルを駆逐したのではないかと推測している。

アカガエル科と異なる点は樹上生活に適応しており、指趾の末端骨と亜末端骨の間に間接骨があることである。アマガエルとも類似しており四肢の指端に吸盤をもつ (図 26)。10属187種からなるが、染色体は僅かに27種について調べられているにすぎない。

この科はいずれも $2n=26$, $FN=52$ の様な核型をしており、5対の大型MおよびSMと8対の小型M, SM型染色体からなる安定した構成である。種間変異もなく、26-染色体型のアカガエル科との類似性が高い (図 27)。

形態学的な知見から系統発生的な類縁性の近いことは、これまでも繰り返して指摘されていたが、アオガエルの核型からもそれを肯定する結果が得られ、科としてこれといった特徴を説明することはむづかしい (Morescalchi 1973)。Liem (1970) はアオガエルはアジア地方のアカガエルから、クサガエルはアフリカ地方のアカガエルから独自に進化したものであろうと推測している。マダガスカルガエル亜科 Mantellinae はマダガスカル産のアオガエル *Boophis* の祖先型ではないかと考えている。それはアカガエルの原始未分化型の特徴をこのアオガエルが共有しているからである。

マダガスカルアオガエル属の12種についてなされた Bloomers-Schlösser (1978) の核型分析の結果をみると13対はすべてMまたはSM型で、5対の大型と8対の小型が明確に分けられる構成 ($2n=26$, $FN=52$) であった。*B. tephraeomystax* ではNos. 5と6の間で大きさにはっきりした違いがみられないという僅かな例外はあったが12種ともほぼ共通している。

我が国に生息するアオガエル科は、種数こそアカガエル科には及ばないが4属にわたっており多様である (図 26)。アオガエル属では本州の太平洋沿岸部の平地を除いて広く分布するモリアオガエル *Rhacophorus arboreus* は樹上性で指先の吸盤が発達し、木に囲まれた池や山際の水田の樹上に産卵し黄白色の泡の中で幼生まで過ごし変態後水中に落ちるといった変わった産卵習性でよく知られる。これより小型で水田のあぜなどに産卵し、黄白色の泡のかたまりの卵塊として発見されるシュレーゲルアオガエル *R. schlegelii* は本州、四国、九州の全域に生息する。南西諸島にはアオガエルの分化が顕

著で、沖縄島と伊平屋島にみられるオキナワアオガエル *R. viridis viridis* および亜種関係にある奄美大島と徳之島産のアマミアオガエル *R. v. amamiensis* およびヤエヤマアオガエル *R. owstoni* の4種1亜種が存在する。これらのほかアイフィンガーガエル *Chirixalus eiffingeri*、ニホンカジカガエル (リュウキュウカジカガエル) *Buergeria japonica*、シロアゴガエル *Polypedates leucomystax leucomystax* がみられる。前田・松井 (1989) によればアイフィンガーガエルは戦後に移入されたい。このほか本州、四国、九州の山地溪流に生息し、美しい鳴き声で知られるカジカガエル *B. buergeri* がいる。

日本と台湾産のアオガエル6種の核型を分析した結果によると (Kuramoto 1977) これらの核型はすべて $2n=26$, $FN=52$ のパターンであり核型から類別できるほどの特徴はない (図 27)。南アフリカ産のモリガエル属 *Chiromantis* の核型をみても (Schmid 1978)、日本・台湾産のアオガエル属とほとんど同じといってよい。

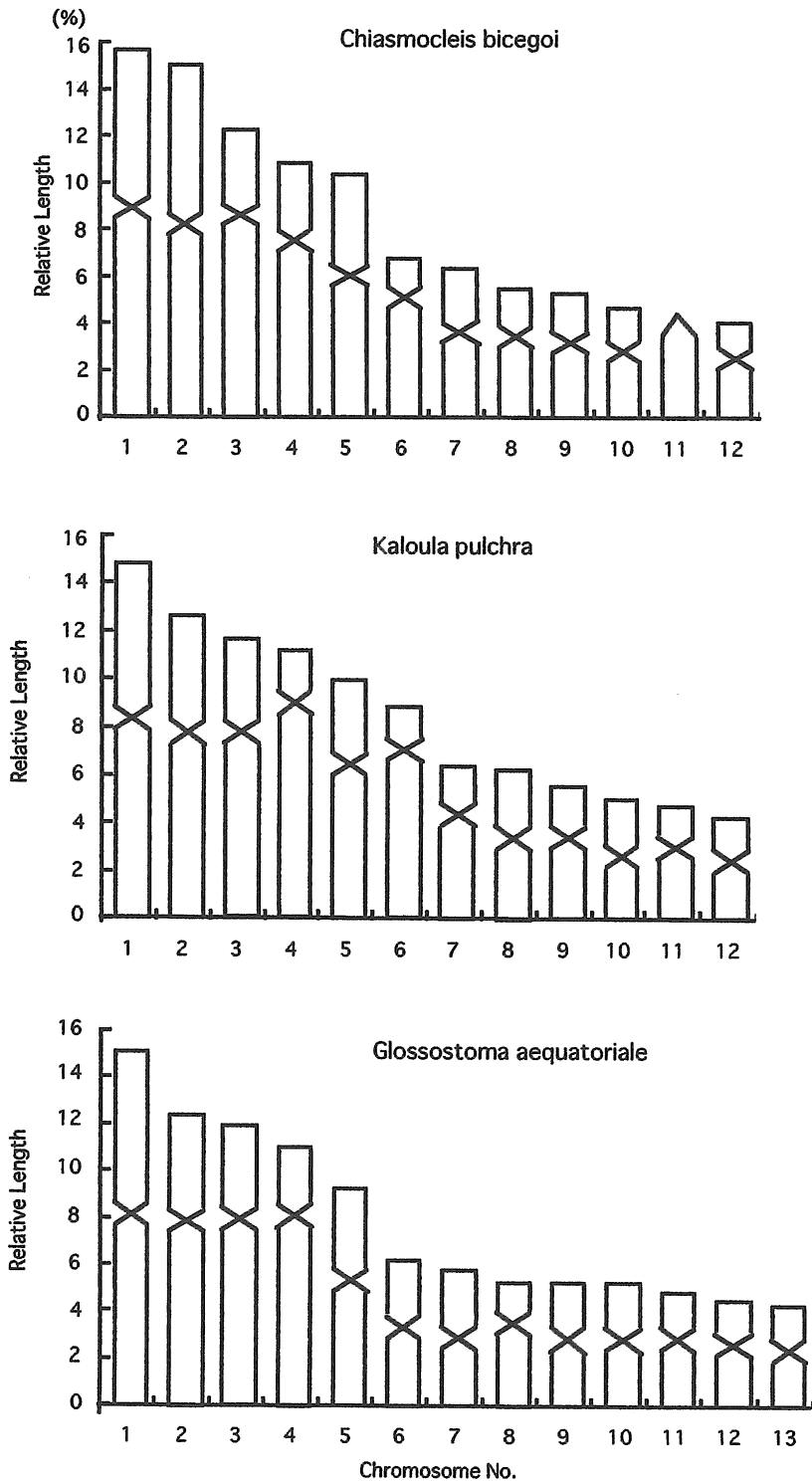
しかし NOR の出現部位を調べた結果モリガエル *C. xerampleina* にアカガエルにはないNo.5短腕部のスポットが観察されており (Schmid 1978)、ギムザ染色による核型では差異のないアオガエル科内および26-染色体型アカガエルとの分染法による比較分析が待たれる。

22. ヒメアマガエル科 Microhylidae

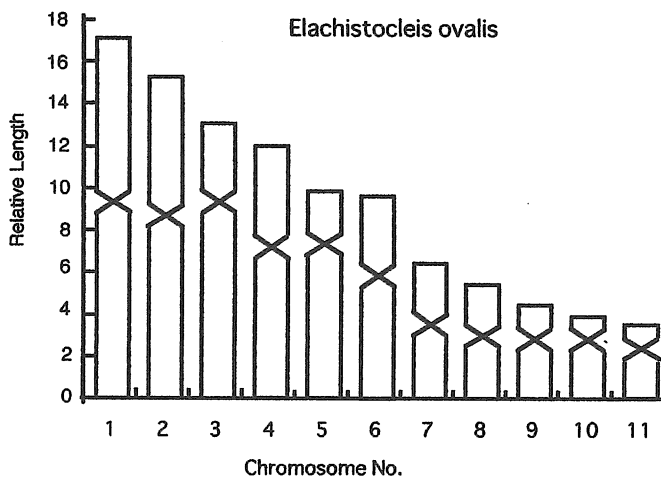
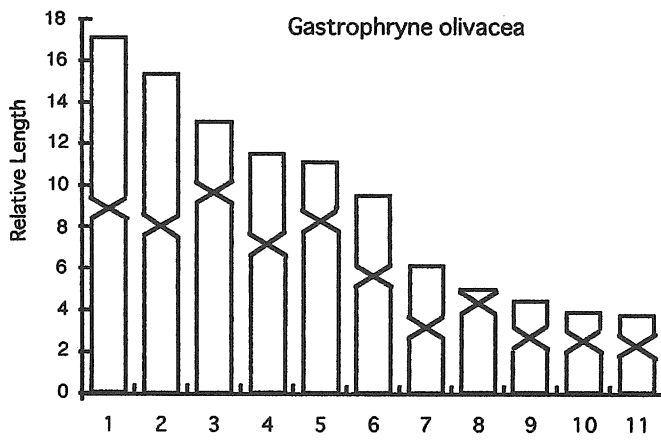
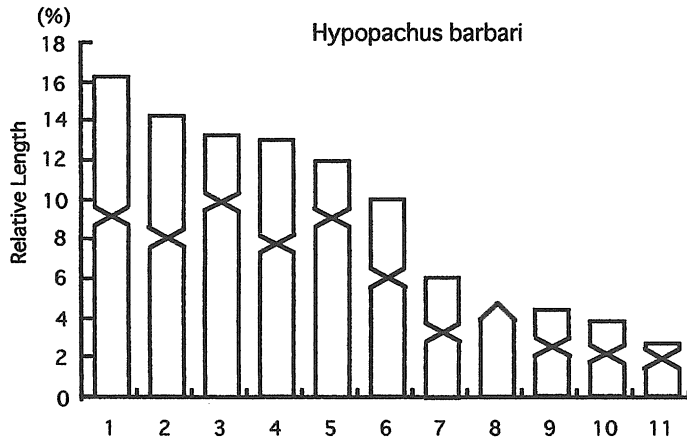
ヒメアマガエル科は南半球にひろく分布する多様性に富むカエルである。動物地理学上からも興味深い分布を



Fig. 28. Phenotype of *Kaloula pulchra*, Microhylidae, from Borneo supplied by M. Matsui.



Figs. 29 & 30. Ideogram of six different karyotypes of South-American microhylid frogs with the same chromosome number. Drawn from the data in Table 1 of Bogart and Nelson (1976).



しており、アジアやオーストラリアの一部、マダガスカル、そして南北アメリカに生息する。形態学的にも多様でアカガエル科に類属させる考えと、ヒメアマガエル科に独自の位置を考える研究者に分かれる。進化発達型のカエルとして位置づけられているが、このグループが他のどの科のカエルと類縁性をもつかについては定かな知見はまだ出ていない。Duellman (1975) や Sokol (1977) はアカガエル科の祖先型に近い典型的な Neobatrachians の仲間に入れている。

61属281種からなる大きな科で9亜科に分けられている。染色体研究が遅れている科で、現在までのところおよそ10数%程度の種について分析されているにすぎない。赤道直下のタンザニアや南インドにみられるクロヒメアマガエル亜科 Melanobatrachinae の3属については全く手が付けられていない。

東南アジアに生息するパプアヒメアマガエル亜科 Asterophryinae (49種) は特にニューギニアとインドネシアに限って見られ、オセアニアヒメアマガエル亜科 Genyophryinae (69種) はより広範囲に、フィリピン南部からセレベス、ニューギニア、北部オーストラリアに到るまで分布している。しかし両グループで染色体研究は僅かに3種について報告されているに過ぎない (King 1990)。

これまでのところ基本的には $2n=26$ の染色体数を有し、核型の構成も M 型と SM 型の両腕型染色体で大型5対、小型8対、FN = 52 という一般的なパターンがこの科を代表する核型である。しかし南北米大陸に分布するヒメアマガエル亜科では核型が多様で $2n=22$ から28までの種がみられる (Bogart and Nelson 1976)。このような変異、とくに $2n=22$ の種の存在はアメリカ大陸のヒメアマガエル亜科だけである (図 30)。

Bogart (1973) はヒメアマガエルは単独の科ではなく核型からみてルーツは2つあり、 $2n=22$ 型と26型の祖先であると述べているが、この結論には納得できる理由が見当たらない。確かにこれまでに明らかにされた核型分析の結果からヒメアマガエル科を概観すると上記の二つのタイプが多数を占めている。しかし中にはジムグリガエル *Kaloula pulchra* (図 28) やアメリカジムグリガエル *Gastrophryne olivacea* のように移行型とも思える $2n=24$ で FN = 48 と 46 の種や $2n=28$ (FN = 56) 型の種、例えば *Kaloula borealis* や *K. pulchra* もいたり、22-型のなかにも FN = 42 と 44 を数える種もあるなど (Bogart and Nelson 1976)、両タイプの間には中間型ともとれる種がヒメアマガエル亜科のなかに見いだされている (図 29, 30)。

アフリカのサハラ砂漠より南に分布しているクビナガガエル *Phrynomerus bifasciatus* もまた $2n=26$, FN = 52 で一般的な大型5対、小型8対の染色体構成であるが大・小の段差がある。

アフリカ産のフクラガエル亜科 Brevicipitinae のフクラガエル *Breviceps gibbosus* は $2n=24$, FN = 48 であるがその中身は変わっており、No. 1 は目立って大きく Nos. 4 から 6 は中間型で小型が Nos. 7 から 12, つまり $4l+3m+5s$ という相対長の上でユニークな構成になっている。

マダガスカルにのみ生息するヒメアマガエル亜科は7属33種みられるが核型分析がなされたのは12種である (Blommers-Schlösser 1976)。いずれも $2n=26$ であるがトマトガエル亜科 Dyscophina とマダガスカルヒメアマガエル亜科 Cophylinae とのあいだで構成に違いがある。前者はNo. 1 から13までの大きさが漸減型であるのに対し後者は Nos. 5 と 6 の間に大きさの上ではっきりした段差がみられる。

基本数はわずかに異なっていてアノドントヒラ属 *Anodonthyla* は大型5対、小型8対の両腕型からなる核型 (FN = 52) であるのに対し、マンティプス属 *Mantipus*, キノボリヒメアマガエル属 *Platypelis* ではNo. 4 染色体が T 型であるため FN = 50 を示している。またマダガスカルヒメアマガエル属 *Plethodontohyla* ではNo. 4 のほかにNo. 12 が T 型で更に低い基本数を示す。

このグループの染色体数は一定であるが、核型を構成する1, 2本の染色体に挟動原体逆位が生じた形跡があるとみられる。おそらく $2n=26$, FN = 52 の基本型からの変化と考える根拠は、同じ仲間の *P. tuberculata* でNo. 4 染色体が ST と T の異型対となっており、挟動原体逆位の結果であろうと推測している (Blommers-Schlösser 1976)。

トマトガエル亜科もマダガスカルと東南アジアに生息するヒメアマガエルである。核学的な知見は乏しいが分析されたトマトガエル属 *Dysscophus* の3種については基本的な核型 ($2n=26$ の両腕型) であるが、Nos. 5 と 6 の間のサイズの段差は大きくない。

ヒメアマガエルでは概してアジア産に $2n=28$ がみられ、南アメリカ産が22、インド、ニューギニア、マダガスカル産が26と分布域により染色体数の変化のあるのは他の科にはない特徴である。

おわりに

両生類は自然環境の変化に敏感な脊椎動物であり、水

質変化、森林破壊、紫外線量の増加、土壌汚染など、現在われわれが直面している多くの突然変異原 (mutagens) の影響を受けやすい生物であると言ってよい。その生活史や繁殖様式は多様で、発生初期の胚から成体に至るまで、両生類の個体にあらわれる変化は人間のへの影響を早期にしらせるセンサーとしての役割に注目すべきであろう。その意味からも両生類における種分化の研究の意義は大きい。

両生類の種分化について、松井 (1996) は「両生類の進化」に広範な知見のもとづく論理を展開し、両生類における種概念についても重要な指摘がなされている。そこでも両生類は、脊椎動物のなかでも変異性が高く、そこにみられる変異のなかには実にさまざまなものがある、と述べている。

両生類の系統分類学の進歩を支える手法として、(1)外部形態、(2)骨学、(3)交雑実験、(4)広告音の音響学、(5)皮膚腺の毒液、(6)血清タンパク質、(7)アイソザイム、(8)配偶行動、などの分析のほか、核型分析もひとつの有力な資料を提供する方法である。核型には生物の進化の歴史が刻まれていることは事実であるが、それだけで種の同定を云々することは到底できない。しかし細胞遺伝学が、あるときには生物種の類縁性や進化の道筋を説明する効果的な知見を提供するがゆえに重要な役割を期待されることもある。

本文は両生類にみられるさまざまな表現型の変異が核型においても見られ、現在までに明らかにされた各グループの核型の比較から、系統との関係でなんらかの傾向を明らかにするのが主題であった。

これまで繰り返しのべたように、無尾類の染色体研究についても、生息地域が南半球であるか北半球であるかによっても異なるが、科により研究の進展の度合いに著しい差がある。とくに興味のある熱帯雨林を主たる生息地とする種分化の多様な地域における個体に、これまで知られている範囲でも、特定される多数種のパターンとは違った例外的な核型をもつ種がいくつも知られており、特に特異的な生活史との関係での検討が興味深い。今後の研究の進展が期待される。

一般に分化発達型とされるカエルほど安定した染色体構成をしており、他の形質では明らかに種分化のある特徴を示しながら、核型ではまったく差が認められないという場合が多い。少なくとも、これまでの染色体数と相対長と腕比で示される染色体形態による核型比較では、というただし書きが必要であるが。

これまでヒトの染色体分析でなされてきたような精度の高い染色体分染法が、将来両生類においても実用化さ

れ、核型を構成する個々の染色体の内部構造 (subchromosomal structure) の差によって比較されるならば、種間、属間の類縁関係がより明瞭になるであろう。すでに年々効果的な研究技法を用いて、従来の伝統的な染色方法で示し得なかった新たな知見が広まりつつある (Schempp and Schmid 1981, Schmid 1990, Miura 1995)。またミトコンドリア DNA の比較も近縁種または種内変異の検討のために次第に進展している。

無尾類の核型を概観すると、無足類や有尾類に比べてはるかに複雑で一口にその特徴を言い表せない。もちろん他の2つの目 (order) に比して種数が格段に多いグループであるし、殊に熱帯地方に生息するカエルは多様に分化しているが、鍵となるこれらの種の核型の分析はおくれたままである。

Duellman and Trueb (1986) は、知りうる限りの形質を総合して、原始未分化的なタイプから分化発達タイプまで7つに類別している。その類別で第一のグループとされているムカシガエル科とスズガエル科を核学的な見地から構成をみると、表2に示したようにオガエル属が $2n=46$ 、サンバガエル属が38、そしてイロワケガエル属は28と数的にはひとつの連続した筋道を示す変化であり、染色体形態の上から微小染色体を多く含む不均一型 (bimodal) で非対称型から均一型 (unimodal)、両腕型からなる対称型の構成 (Morescalchi 1973) になっている。スズガエル ($2n=24$) がその典型であるといつてよい。

第一群と共に原始未分化型のグループである第二群のメキシコジムグリガエル科とピバ科では、更に染色体数を減らしている。*Pipa pipa* ($2n=30$) のような動原体開裂によるとみられる例外種や、ツメガエルのような倍数化した例外種があるものの、第一群よりも進化した核型の様式を示す。スキアシガエル科、パセリガエル

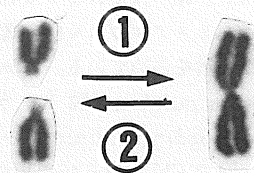


Fig. 31. Schematic indication of centric fusion ① and centric fission ②.

科など第三群からは $2n=26$ の均一形態の染色体構成があらわれる。これらは微小染色体を含まない均一型で両腕型の13対ないしは12対の相同染色体からなる、基本的には普遍性をもつ構成様式である。というのは無尾類のなかでもひととき大きなグループである、ヒメアマガエル科、ヒキガエル科、アカガエル科が広く共通してもつ核型である。もちろん表2および表3に示した進化型のカエルとされる第五、第六、第七群の科を詳細にみると、基本的な型式からはずれた種がいくつかみられる。例えばサエズリガエル属 $2n=14$ やドロガエル属の16はその極端な例である。

一方、多様な形態的特徴をもち生活史も興味深い熱帯地方産のアカガエル科やヒキガエル科のなかには単腕型を含む核型がみられ、その染色体構成がT型(acrocentricを含む)の出現数に比例して染色体数が多くなる種もいくつか知られている。安定した核型をもつ進化型のカエルのグループのなかで突然こうした特異的な核型をもつ種が出現するには、動原体開裂によるものとは考えられない。そのことは染色体腕数(FN)と平行してみると納得できる(図31)。動原体開裂は染色体数を増やすが、細胞内のトータルな遺伝子量にはおおむね変化はない。しかし種分化の前提としての減数分裂前期における相同染色体の対合の際に支障が生じるには十分な変化であることは間違いない。

このことから環境変化が大きな熱帯産の種で動原体開裂の増加による核型の変化の結果が、ある種の分化の原動力となったと考えてもおかしくはない(Bogart 1973, 1981, Morescalchi 1990)。

Bogart (1981) はヤドクガエル科やアカガエル科にみられる熱帯産のカエルに特異的な繁殖習性を示す種があり、このような生活史と単腕型が多く含まれる核型との関連性を主張している。例外は勿論多いが、胚の初期から幼生期を経る過程で、親ガエルによって手厚く保護される時期をすくすくすることは、自然選択の圧迫から逃れるには都合が良く、そのようなカエルに特異的な核型を残

しやすいという考え方をしている。

無尾類の核型を概観するとき、とくに興味深いのは倍数体の種が多数みつまっていることである。ピバ科、ユビナガガエル科、ヒキガエル科、アカガエル科でこれまでに見いだされた倍数体が種分化と関係のあることは、Batisticら(1975)も指摘している。彼らは倍数化が短期間に起こり定着するという特徴をあげている。確かに、配偶子形成の過程あるいは初期発生胚において、染色体数の倍加を生じさせるような異常分裂は環境の変化、とくに温度、湿度、水質など気象条件の変化によって起こり、それによる染色体構成の変化が一群のカエルの間で生じた場合の倍数化の定着のスピードは、染色体構造の変化による種分化よりもはるかに速いスピードで起こるであろうことは理解できる。

ただ倍数化の可能性が高くなるのは、環境変化の激しい熱帯地方に種に多いことから、遺伝的な適応のひとつの形としてみるができる。

今回の総説には、倍数体の種に関する問題および形態的な異型性を示す性染色体の知見についてはほとんど触れられなかった。この面の研究成果が着実に進展しておりまた問題も大きい。両生類の性染色体に関する研究は近年に至って活発におこなわれており、数々の報告がみられる。通常のギムザ染色による核型分析では明らかな異型性をもつ種は無尾類において少ない。しかし染色体分染法による分析により、表面的には同形でありながら染色体上の構成的ヘテロクロマチンの分布の違いを示すCバンドパターンの異なる異型対、BrdU投与後のDNA複製パターンにみられる性染色体特有のlate-replicating regionの存在からの識別などが知られるようになった。

このような研究は、in vitroでの細胞培養が有尾類より容易な無尾類で多くなされており、とくにアカガエル科を材料とした研究成果の報告がみられる。本稿ではまったく触れなかったが、この問題については改めて別項としてとりあげることとする。

Table 3. Chromosome Number (2n) and Fundamental Number of Genera in Order Anura (PART II)

| FAMILIES/科名 ^a | GENERA | 属名 ^a | 種数 ^b | 2n | FN ^c |
|--------------------------|------------------------|-----------------|-----------------|---|--|
| Brachycephalidae | | | | | — |
| コガネガエル科 | <i>Brachycephalus</i> | コガネガエル属 | 1 | — | — |
| | <i>Psyllophryne</i> | プシロフリン属 | 1 | — | — |
| Rhinodermatidae | | | | | — |
| ハナガエル科 | <i>Rhinoderma</i> | ハナガエル属 | 2 | 26 | 48 |
| Pseudidae | | | | | — |
| アベコベガエル科 | <i>Pseudis</i> | アベコベガエル属 | 2 | 24 | 48 |
| | <i>Lysapsus</i> | リサブサス属 | 3 | 24 | 48 |
| Hylidae | | | | | |
| アマガエル科 | | | | | |
| Hylinae | | | | | |
| アマガエル亜科 | <i>Hyla</i> | アマガエル属 | 258 | 18 20 22 24/48(4x) 30 34 | 36 40 44 48/96(4X) 50/52/56/58 48 |
| | <i>Pseudacris</i> | コーラスガエル属 | 7 | 24/26 | 48/48 |
| | <i>Acris</i> | コオロギガエル属 | 2 | 22 | 44 |
| | <i>Anothea</i> | カンムリアマガエル属 | 1 | 24 | 48 |
| | <i>Allophryne</i> | アロフリン属 | 1 | — | — |
| | <i>Aparasphenodon</i> | アパラスフェノドン属 | 2 | — | — |
| | <i>Aplastodiscus</i> | アプラストディスクス属 | 1 | — | — |
| | <i>Argenteohyla</i> | アルゲンテオヒラ属 | 2 | — | — |
| | <i>Corythomantis</i> | コリソマンティス属 | 1 | — | — |
| | <i>Limnaeodius</i> | リムナオエダス属 | 1 | — | — |
| | <i>Nyctimantis</i> | ニクティマンティス属 | 1 | — | — |
| | <i>Ololygon</i> | オロリゴン属 | 54 | 24 | 48 |
| | <i>Osteocephalus</i> | オステオケフェルス属 | 6 | — | — |
| | <i>Osteopilus</i> | オステオピルス属 | 6 | — | — |
| | <i>Phrynohyas</i> | フリノヒアス属 | 5 | 24 | 48 |
| | <i>Phyllodytes</i> | フィロディティス属 | 4 | — | — |
| | <i>Plectrohyla</i> | プレクトヒラ属 | 13 | 24 | — |
| | <i>Pternohyla</i> | プテルノヒラ属 | 2 | 24 | 48 |
| | <i>Ptychohyla</i> | プティコヒラ属 | 6 | 24 | — |
| | <i>Smilisca</i> | スミリスカ属 | 6 | 24 | 48 |
| | <i>Sphaenorhynchus</i> | スフェノリンクス属 | 10 | — | — |
| | <i>Trachycephalus</i> | トラキケフェルス属 | 3 | — | — |
| | <i>Tripurion</i> | へらかブトアマガエル属 | 2 | 24 | 48 |
| Hemiphractinae | | | | | |
| ツノアマガエル亜科 | <i>Hemiphractus</i> | ツノアマガエル属 | 5 | — | — |
| | <i>Gastrotheca</i> | フクロアマガエル属 | 39 | 26 28 | 38/52 — |
| | <i>Fritziana</i> | ヒダアマガエル属 | 3 | 26 28 | 42 44 |
| | <i>Cryptobatrachus</i> | クリプトバトラス属 | 3 | 26 | 52 |
| | <i>Flectonotus</i> | コモリアマガエル属 | 2 | 30 | 44 |
| | <i>Stefania</i> | ステファニア属 | 7 | 26 | 52 |
| Phyllomedusinae | | | | | |
| メズサアマガエル亜科 (シロメアマガエル) | <i>Phyllomedusa</i> | メズサアマガエル属 | 33 | 24 | — |
| | <i>Agalychnis</i> | アカメアマガエル属 | 8 | 26/52(4x) | 52/104(4X) |
| | <i>Pachymedusa</i> | パキメズサ属 | 1 | — | — |
| Pelodyadinae | | | | | |
| オセアニアアマガエル亜科 | <i>Litoria</i> | ミナミアマガエル属 | 104 | 24/26 | 48/52 |
| | <i>Nyctimystes</i> | アミメアマガエル属 | 26 | 26 | 52 |

| | | | | | |
|----------------------|-------------------------|-------------|-----|------------------------|--|
| | <i>Cyclorana</i> | モグリアマガエル属 | 13 | 26 | 52 |
| Centrolenidae | | | | | |
| アマガエルモドキ科 | <i>Centrolenella</i> | アマガエルモドキ属 | 63 | 20 | 40 |
| | <i>Centrolene</i> | オオアマガエルモドキ属 | 1 | — | — |
| Dendrobatidae | | | | | |
| ヤドクガエル科 | <i>Dendrobates</i> | ヤドクガエル属 | 47 | { 18 20 | 36 38/40 |
| | <i>Phyllobates</i> | ホソユビヤドクガエル属 | 5 | — | — |
| | <i>Colostethus</i> | コオイガエル属 | 63 | 24 | { 38, 40 44, 46 48 |
| | <i>Epipedobates</i> | エビペドパテス属 | 4 | 24 | 44/48 |
| | <i>Minyobates</i> | ミニオパテス属 | 1 | 22 | 42 |
| Ranidae | | | | | |
| アカガエル科 | | | | { 22 24 26 40 | 44 46/48 46/52 80 |
| Raninae | <i>Rana</i> | アカガエル属 | 272 | | |
| アカガエル亜科 | | | | | |
| | <i>Amolops</i> | ハヤセガエル属 | 23 | — | — |
| | <i>Occidozyga</i> | ウキガエル属 | 9 | 26 | 52 |
| | <i>Platymantis</i> | ヒラタガエル属 | 39 | { 20 22 26 | 40 44 52 |
| | <i>Batrachylodes</i> | ソロモンガエル属 | 8 | — | — |
| | <i>Discodeles</i> | オオソロモンガエル属 | 5 | — | — |
| | <i>Ptychadena</i> | アフリカアカガエル属 | 38 | 24 | 48 |
| | <i>Pyxicephalus</i> | アフリカウシガエル属 | 2 | { 26 26 | 48 52 |
| | <i>Tomopterna</i> | スナガエル属 | 13 | 26 | 52 |
| | <i>Conrana</i> | ゴライアスガエル属 | 6 | 26 | 52 |
| | <i>Altirana</i> | タカネガエル属 | 1 | — | — |
| | <i>Ceratobatrachus</i> | ソロモンツノガエル属 | 1 | — | — |
| | <i>Elachyglossa</i> | エラキグロッサ属 | 1 | — | — |
| | <i>Micrixalus</i> | ミクリキサルス属 | 12 | — | — |
| | <i>Nannobatrachus</i> | ナンノバトラクス属 | 3 | — | — |
| | <i>Nannophrys</i> | ナンノフリス属 | 3 | — | — |
| | <i>Nanorana</i> | ナノララ属 | 1 | — | — |
| | <i>Nyctibatrachus</i> | ニクティバトラクス属 | 5 | — | — |
| | <i>Palmatorappia</i> | パルマトラッピア属 | 1 | — | — |
| | <i>Staurois</i> | ナガレガエル属 | 3 | 26 | 52 |
| | <i>Hildebrandtia</i> | ヒルデブランチア属 | 3 | — | — |
| | <i>Strongylopus</i> | ストロンギロプス属 | 5 | — | — |
| Petropedetinae | | | | | |
| ドロガエル亜科 | <i>Phrynobatrachus</i> | ドロガエル属 | 64 | { 16 18 20 | 32 36 40 |
| | <i>Petropedetes</i> | イワガエル属 | 7 | 26 | 52 |
| | <i>Anhydrophryne</i> | アンヒドロフリン属 | 1 | 26 | 52 |
| | <i>Arthroptella</i> | アースロレプテラ属 | 2 | — | — |
| | <i>Arthroleptides</i> | アースロレプティデス属 | 2 | — | — |
| | <i>Cacosternum</i> | カコガエル属 | 5 | — | — |
| | <i>Dimorphognathus</i> | ディモルフォグナサス属 | 1 | 24 | 36 |
| | <i>Microbatrachella</i> | マイクロバトラケラ属 | 1 | — | — |
| Hemisinae | | | | | |
| クチボソガエル亜科 | <i>Hemisus</i> | クチボソガエル属 | 8 | 24 | 46 |
| Mantellinae | | | | { 24 26 26 26 | 44/46/48 44/50/52 45 50/51/52 |
| マダガスカルガエル亜科 | <i>Mantidactylus</i> | マダガスカルガエル属 | 53 | | |

| | | | | | |
|------------------------|-------------------------|----------------|-----|--------|-------|
| | <i>Mantella</i> | キンイロマダガスカルガエル属 | 4 | 26 | 52 |
| | <i>Laurentmantis</i> | ローレントマンティス属 | 3 | — | — |
| Arthroleptinae | | | | | |
| サエズリガエル亜科 | <i>Arthroleptis</i> | サエズリガエル属 | 12 | 14 | 28 |
| | <i>Cardioglossa</i> | カーディオグロッサ属 | 16 | { 16 | 32 |
| | | | | { 18 | 32 |
| | <i>Shoutedenella</i> | ショウテデネラ属 | 20 | — | — |
| Astylosterminae | | | | | |
| アフリカモリガエル亜科 | <i>Astylosternus</i> | アフリカモリガエル属 | 11 | 54(4x) | 68 |
| | <i>Trichobatrachus</i> | ケガエル属 | 1 | — | — |
| | <i>Leptodactylodon</i> | レプトダクチロドン属 | 11 | — | — |
| | <i>Nyctibates</i> | ニクティバテス属 | 1 | 28 | 52 |
| | <i>Scotobleps</i> | スコトブレプス属 | 1 | — | — |
| Hyperoliidae | | | | | |
| クサガエル科 | <i>Hyperolius</i> | クサガエル属 | 118 | { 24 | 48 |
| | | | | { 26 | 52 ? |
| | <i>Afixalus</i> | バナナガエル属 | 24 | 24 | 48 |
| | <i>Heterixalus</i> | マダガスカルクサガエル属 | 8 | 24 | 48 |
| | <i>Kassina</i> | セネガルガエル属 | 12 | 24 | 48 |
| | | | | { 22 | 44 |
| | <i>Leptopelis</i> | オオクサガエル属 | 44 | { 24 | 44/46 |
| | | | | { 24 | 48 |
| | | | | { 30 | 40 |
| | <i>Acanthixalus</i> | アカンシキサルス属 | 1 | — | — |
| | <i>Callixalus</i> | カリキサルス属 | 1 | — | — |
| | <i>Chrysobatrachus</i> | クリソバトラクス属 | 1 | — | — |
| | <i>Cryptothylax</i> | クリプトシラックス属 | 2 | — | — |
| | <i>Kassinula</i> | カッシヌラ属 | 1 | — | — |
| | <i>Opisthothylax</i> | オピストシラックス属 | 1 | 24 | 48 |
| | <i>Phlyctimantis</i> | フリクティマンティス属 | 3 | 24 | 48 |
| | <i>Tachycnemis</i> | タキクネミス属 | 1 | 24 | 48 |
| | <i>Tornierella</i> | トルニエレラ属 | 2 | — | — |
| Rhacophoridae | | | | | |
| アオガエル科 | <i>Rhacophorus</i> | アオガエル属 | 57 | 26 | 52 |
| | <i>Polypedates</i> | シロアゴガエル属 | 12 | 26 | 52 |
| | <i>Buergeria</i> | カジカガエル属 | 4 | — | — |
| | <i>Chirixalus</i> | アイフィンガーガエル属 | 7 | — | — |
| | <i>Philautus</i> | コガタキガエル属 | 62 | — | — |
| | <i>Chiromantis</i> | モリガエル属 | 3 | 26 | 52 |
| | <i>Boophis</i> | マダガスカルアオガエル属 | 28 | 26 | 52 |
| | <i>Nyctixalus</i> | ニクティキサルス属 | 3 | — | — |
| | <i>Theroderma</i> | テロデルマ属 | 10 | — | — |
| | <i>Aglyptodactylus</i> | アグリプトダクチルス属 | 1 | 26 | 52 |
| Microhylidae | | | | | |
| ヒメアマガエル科 | | | | | |
| Microhyliinae | <i>Microhyla</i> | ヒメアマガエル属 | 21 | 26 | |
| ヒメアマガエル亜科 | <i>Kaloura</i> | ジムグリガエル属 | 9 | { 24 | 48 |
| | | | | { 28 | 56 |
| | <i>Kalophrynus</i> | チョボグチガエル属 | 10 | — | — |
| | <i>Gastrophryne</i> | アメリカジムグリガエル属 | 5 | 22 | 42 |
| | <i>Chaperina</i> | チャペリナ属 | 1 | — | — |
| | <i>Gastrophrynoides</i> | ガストロフリノイデス属 | 1 | — | — |
| | <i>Glossostoma</i> | グロッシストーマ属 | 2 | 26 | 52 |
| | <i>Glyphoglossus</i> | グリフォグロッサス属 | 1 | — | — |
| | <i>Metaphrynella</i> | メタフリネラ属 | 2 | — | — |
| | <i>Phrynella</i> | フリネラ属 | 1 | — | — |
| | <i>Ramanella</i> | ラマネラ属 | 8 | 26 | — |
| | <i>Uperodon</i> | ウペロドン属 | 2 | 26 | 52 |
| | <i>Arcovomer</i> | アーコボーマ属 | 1 | 22 | 42 |

| | | | | | |
|-------------------|------------------------|----------------|----|----|----|
| | <i>Chiasmocleis</i> | キアスモクレイス属 | 12 | 24 | 46 |
| | <i>Ctenophryne</i> | クテノフリン属 | 1 | — | — |
| | <i>Dasytops</i> | ダシポプス属 | 1 | — | — |
| | <i>Dermatonotus</i> | デルマトノータス属 | 1 | 22 | 42 |
| | <i>Elachistochleis</i> | エラキストクレイス属 | 4 | 22 | 42 |
| | <i>Nelsonophryne</i> | ネルソノフリン属 | — | — | — |
| | <i>Hamptophryne</i> | ハンプトフリン属 | 1 | 22 | 42 |
| | <i>Hyophryne</i> | ヒオフリン属 | 1 | — | — |
| | <i>Hypopachus</i> | ヒポバクス属 | 2 | 22 | 42 |
| | <i>Myersiella</i> | ミエルシエラ属 | 1 | — | — |
| | <i>Synapturanus</i> | シナプチュラヌス属 | 3 | — | — |
| | <i>Syncope</i> | シンコープ属 | 2 | — | — |
| Asterophryinae | <i>Phrynomantis</i> | パプアヒメアマガエル属 | 15 | — | — |
| パプアヒメアマガエル亜科 | <i>Barygenys</i> | パプアジムグリガエル属 | 7 | — | — |
| | <i>Asterophrys</i> | アステロフリス属 | 1 | 26 | 52 |
| | <i>Hylophorbus</i> | ヒロフォルブス属 | 1 | — | — |
| | <i>Pherohapsis</i> | フェロハプシス属 | 1 | — | — |
| | <i>Xenobatrachus</i> | ゼノバトラクス属 | 9 | — | — |
| | <i>Xenorhina</i> | ゼノリナ属 | 6 | — | — |
| Genyophryinae | <i>Cophixalus</i> | オセアニアヒメアマガエル属 | 23 | 26 | 52 |
| オセアニアヒメアマガエル亜科 | <i>Oreophryne</i> | オノマヒメアマガエル属 | 24 | — | — |
| | <i>Sphenophryne</i> | マルユビガエル属 | 17 | 26 | 52 |
| | <i>Choerophryne</i> | コエロフリン属 | 1 | — | — |
| | <i>Copiula</i> | コピウラ属 | 3 | — | — |
| | <i>Genyophryne</i> | ゼニオフリン属 | 1 | — | — |
| Brevicipitinae | <i>Breviceps</i> | フクラガエル属 | 12 | 24 | 48 |
| フクラガエル亜科 | <i>Callulina</i> | カルリナ属 | 1 | — | — |
| | <i>Probreviceps</i> | プロブレビケプス属 | 3 | — | — |
| | <i>Spelaeophryne</i> | スペラエオフリン属 | 1 | — | — |
| Phrynomerinae | <i>Phrynomerus</i> | クビナガガエル属 | 4 | 26 | 52 |
| クビナガガエル亜科 | | | | | |
| Melanobatrachinae | <i>Melanobatrachus</i> | クロヒメアマガエル属 | 1 | — | — |
| クロヒメアマガエル亜科 | <i>Hoplophryne</i> | ホプロフリン属 | 2 | — | — |
| | <i>Parhoplophryne</i> | パルホプロフリン属 | 1 | — | — |
| Cophylinae | <i>Plethodontohyla</i> | マダガスカルヒメアマガエル属 | 7 | 26 | 48 |
| マダガスカルヒメアマガエル亜科 | <i>Platypelis</i> | キノボリヒメアマガエル属 | 9 | 26 | 50 |
| | <i>Anodonthyla</i> | アノドントヒラ属 | 3 | 26 | 52 |
| | <i>Cophyla</i> | コフィラ属 | 1 | — | — |
| | <i>Madecassophryne</i> | マデカッソフリン属 | 1 | — | — |
| | <i>Mantipus</i> | マンティプス属 | 7 | 26 | 50 |
| | <i>Stumpffia</i> | スタンピア属 | 5 | — | — |
| Scaphiophryinae | <i>Scaphiophryne</i> | スキアシヒメアマガエル属 | 1 | — | — |
| スキアシヒメアマガエル亜科 | <i>Pseudohemisus</i> | ニセクチボンガエル属 | 6 | — | — |
| Dyscophinae | <i>Dyscophus</i> | トマトガエル属 | 3 | 26 | 52 |
| トマトガエル亜科 | <i>Calluela</i> | コガタジムグリガエル属 | 6 | — | — |

a 和名は倉本 (1993) による。

b Frost (1985) による。

c FN: Fundamental Number (the number of chromosome arms of a karyotype)。

引用文献

- Anderson, K. and Moler, P.E.: Natural hybrids of the pine baren's treefrog, *Hyla andersonii* with *H. cinerea* and *H. femoralis* (Anura, Hylidae): Morphological and chromosomal evidence. *Copeia* 1986(1):70-76 (1986).
- Barrio, A. and Pistol de Rubel, D.: Características del cariotipo de los pseudidos (Amphibia, Anura). *Physis* 29: 505-510 (1970).
- Barrio, A. and Rinaldi de Chieri, P.: Elucidation of the taxophyletic position of some Patagonian amphibians, family Leptodactylidae, based on the karyotypic analysis. *Physis* 30:673-685 (1971).
- Batistic, R.F., Soma, M., Beçak, M.L. and Beçak, W.: Further studies on polyploid amphibians. A diploid population of *Phyllomedusa burmeisteri*. *J. Hered.* 66:160-162 (1975).
- Blaustein, A.R. and Wake, D.B. (松井正文訳): 両生類はなぜ減っているか. *日経サイエンス* 25(6): 24-31 (1995).
- Blommers-Schlösser, R.M.A.: Chromosomal analysis of twelve species of Microhylidae (Anura) from Madagascar. *Genetica* 46:199-210 (1976).
- Blommers-Schlösser, R.M.A.: Cytotaxonomy of the Ranidae, Rhacophoridae, Hyperoliidae (Anura) from Madagascar with a note on the karyotype of two Amphibians of the Seychelles. *Genetica* 48:23-40 (1978).
- 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. and Tandy, M.: Chromosome lineages African Ranoid frogs. *Monit. Zool. Ital. Suppl.* 15:55-91 (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. *Herpetol. Rev.* 3:37-38 (1971).
- Cole, C.J.: Chromosome evolution in selected tree frogs, including Casque-headed species (*Pteribihyla*, *Tripriion*, *Hyla* and *Smilisca*). *Amer. Mus. Nat. Hist. Nov.* 2541:1-10 (1974).
- Cole, C.J. and Zweifel, R.G.: Chromosomes of a New Guinean microhylid frog, *Cophixalus riparius* Zweifel. *Herpetol. Rev.* 3:15-16 (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 Cole, C.J.: Studies of chromosomes of some anuran amphibians (Hylidae and Centrolenidae). *Syst. Zool.* 14:139-143 (1965).
- Duellman, W.E.: Additional studies of chromosomes of anuran amphibians. *Syst. Zool.* 16:38-43 (1967).
- Duellman, W.E.: On the classification of frogs. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 42:1-14

- (1975).
- 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).
- Formas, J.R.: New karyological data of *Rhinoderma*: the chromosomes of *Rhinoderma rufum*. *Experientia* 32:1000-1002 (1976).
- 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.: Evidence for chromosome number reduction and chromosomal homosequentiality in the 24-chromosome Korean frog *Rana dybowskii* and related species. *Chromosoma* 88:222-226 (1983).
- 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).
- Green, D.M. and Borkin, L.J.: Evolutionary relationships of Eastern Palearctic Brown Frogs, genus *Rana*: paraphyly of the 24-chromosome species group and the significance of chromosome number change. *Zool. J. Linnean Soc.* 109:1-25 (1993).
- Griffiths, I.: The phylogeny of the Salientia. *Biol. Rev.* 38:241-292 (1963).
- Haertel, J.D., Owczarzak, A. and Storm, R.M.: A comparative study of the chromosomes from five species of genus *Rana* (Amphibia, Salientia). *Copeia* 1974(1):109-114 (1974).
- 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.: C-banding studies on Australian hylid frogs: Secondary constriction structure and the concept of euchromatin transformation. *Chromosoma* 80:191-217 (1980).
- King, M.: Amphibia. In "Animal Cytogenetics 4." B. John & C. Gwent (eds.), Gebruder Borntraeger, Berlin. p.241 (1990).
- Kuramoto, M.: karyotypes of the six species of frogs (Genus *Rana*) endemic to the Ryukyu Islands. *Caryologia* 25:547-559 (1972a).
- Kuramoto, M.: Karyotypes of three leptodactylid frogs from Chile, with a discussion on the chromosome numbers of the family Leptodactylidae. *Bull. Fukuoka Univ. Educ.* 21:133-141 (1972b).
- Kuramoto, M.: A comparative study of karyotypes in the tree frogs (family Rhacophoridae) from Japan and Taiwan. *Caryologia* 30:333-342 (1977).
- Kuramoto, M.: karyotypes of several frogs from Korea, Taiwan and the Philippines. *Experientia* 36:826-827 (1980).
- Kuramoto, M.: *Rana namiyei* and *Rana kuhlii* (Anura:Ranidae): Hybridization, gonadal differentiation karyology and serum proteins. *Bull. Fukuoka Univ. Educ.* 33:29-39 (1984).

- Kuramoto, M.: Karyological divergence in three Platymantine frogs, family Ranidae. Amph. Rep. 6:355-361 (1985a)
- Kuramoto, M.: Karyotypes of two Rhacophorid frogs, *Rhacophorus taipeianus* and *R. molterichti*. Bull. Inst. Zool., Acad. Sinica 24:63-68 (1985b).
- Kuramoto, M.: Karyological studies on some Philippine frogs. In "Current Herpetology in East Asia." Herpet. Soc. Japan, pp.115-121 (1989).
- Kuramoto, M.: A list of chromosome numbers of anuran amphibians. Bull. Fukuoka Univ. Educ. 39:83-127 (1990).
- Kuramoto, M. and Allison, A.: Karyotypes of five hylid frogs from Papua New Guinea, with a discussion on their systematic implications. Jpn. J. Herpet. 14:6-11 (1991).
- Kuramoto, M. and Yong, H.-S.: Karyotypes of several frog species from Peninsular Malaysia. Herpetologica 48:434-438 (1992).
- 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).
- 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).
- Liem, S.S.: The morphology, systematics and evolution of the old world tree frog (Rhacophoridae and Hyperoliidae). Fieldiana, Zool. 57:1-145 (1970).
- 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. and Seto, T.: Karyotype of Asian ranid frog, *Staurois latopalmatus*. Jpn. J. Herpet. 11:1-4 (1985)
- Matsui, M., Seto, T., Kohsaka, Y. and Borokin, 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).
- Matsui, M., Seto, T. and Utsunomiya, T.: Acoustic and karyotypic evidence for specific separation of *Polypedates megacephlus* from *P. leucomystax*. J. Herpetol. 20:483-489 (1986).
- 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).
- 松井正文: 両生類の進化. 東京大学出版会 302頁 (1996).
- 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).
- Menzies, J.I. and Tippett, J.: Chromosome numbers of Papuan Hylid Frogs and the karyotype of *Litoria infrafrenata* (Amphibia, Anura, Hylidae). J. Herpetol. 10:167-173 (1976).
- 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* 1984 (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).
- Morescalchi, A.: Cytogenetics and the problem of Lissamphibian relationships. In "Cytogenetics of Amphibians and Reptiles" E. Olmo (ed.) Birkhauser Verlag, Basel, pp.21-45 (1990).
- Nussbaum, R.A.: Mitotic chromosomes of Sooglossidae (Amphibia: Anura). *Caryologia* 32:279-298 (1979).
- Nussbaum, R.A.: Cytotaxonomy of the Seychelles tree frog, *Megalizalus sechellensis* (Dumeril and Bibron) (Amphibia: Hyperoliidae). *Experientia* 36:400-401 (1980).
- Rosotto, M.B., Cardellini, P. and Sata, M.: Karyotypes of five species of Dendrobatidae (Anura: Amphibia). *Herpetologica* 43:177-182 (1987).
- Ruiz, I.R.G. and Beçak, W.: Futher 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 Beçak, 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 Beçak, W.: Chromosomal evolution in allopatric populations of the *Odontophrynus occidentalis* group (Amphibia, Anura) from western Argentina. *Cytogenet. Cell Genet.* 33:303-311 (1982).
- Scheel, J.J.: The seven chromosome karyotype of the African frog *Arthroleptis*, a probable derivative of the thirteen-chromosome karyotype of *Rana*. *Hereditas* 67:287-290 (1971).
- Schmid, M.: Chromosome banding in Amphibia I. Constitutive heterochromatin and nucleolus organizer regions in *Bufo* and *Hyla*. *Chromosoma* 66:361-388 (1978a).
- Schmid, M.: Chromosome banding in Amphibia II. Constitutive heterochromatin and nucleolus organizer regions in Ranidae, Microhylidae and Rhacophoridae. *Chromosoma* 68:131-148 (1978b).
- 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 VIII. An unusual XY/XX-sex chromosome system in *Gastrotheca riobambae* (Anura, Hylidae). *Chromosoma* 88:69-82 (1983).
- 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).
- Seto, T.: The karyotype of *Hyla arborea japonica* with some remarks on heteromorphism of the sex chromosome. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*,

- Ser. VI, Zool. 15:366-373 (1964).
- Seto, T.: Cytogenetic studies in lower vertebrates II. Karyological studies of several species of frogs (Ranidae). *Cytologia* 30:437-446 (1965).
- 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・宇都宮妙子・宇都宮泰明: C染色の核型に見出されたイシカワガエル二個体群(奄美・沖縄)の差異. *爬虫両棲類学雑誌* 10:67-72 (1984).
- 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).
- 瀬戸武司: 両生類の核型進化 III. カエル目(上)(無尾類, Order Anura). *島根大学教育学部紀要(自然科学編)* 29:1-29 (1995).
- Sokol, O.M.: A subordinal classification of frogs (Amphibia: Anura). *J. Zool., Lond.* 182:505-508 (1977).
- 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* (Duadin), 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).
- Wiley, J.E.: Chromosome banding patterns of tree frogs (Hylidae) of the eastern United States. *Herpetologica* 38:507-520 (1982).
- Yosida, Y.H.: Sex chromosomes of the tree frog, *Hyla arborea japonica*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* 13:352-358 (1957).
- 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)