

〔資料〕

トウキョウダルマガエルの発生段階図表

岩沢久彰・森田由美子

950-21 新潟市 新潟大学理学部生物学教室
 1979年5月21日受領
 1979年7月24日再受領

Normal Stages of Development in the Frog, *Rana brevipoda porosa* (Cope). HISAAKI IWASAWA AND YUMIKO MORITA (Biological Institute, Faculty of Science, Niigata University, Niigata 950-21)

ABSTRACT The fertilized eggs used in the present observation were obtained from adult frogs collected in Utsunomiya at the end of April. The temperature of the water in which the materials were reared was maintained at $19 \pm 1^\circ\text{C}$ from fertilization to the stage of spiracle formation, and at room temperature ($21-29^\circ\text{C}$) thereafter. The larvae were fed on a commercial diet used for tropical fish. Under the present conditions, the larvae metamorphosed at the age of 79 days on the average. The process of development from fertilization to completion of metamorphosis was divided into 45 stages. External characteristics in each stage were described in tabular form, and illustrated with sketches. (*Zool. Mag.* 89: 65-75, 1980)

両生類の卵、胚、幼生を研究対象とする場合に、その種、あるいは近縁種の発生段階図表があると便利である。トウキョウダルマガエル *Rana brevipoda porosa* (Cope) は以前、ダルマガエル *Rana brevipoda* Ito, トノサマガエル *Rana nigromaculata* Hallowell と混同されて一括、トノサマガエルと呼称されていたが、成体、幼生、卵の比較、分布、交配実験(守屋, 1955) などから、現在ではトウキョウダルマガエルは古い昔にトノサマガエルとダルマガエルが自然交雑したものの子孫であると考えられ、分類学的にはダルマガエルの亜種として扱われている(Kawamura, 1962)。本州、四国、九州の広い地域の水田などにはこれらの種類のいづ

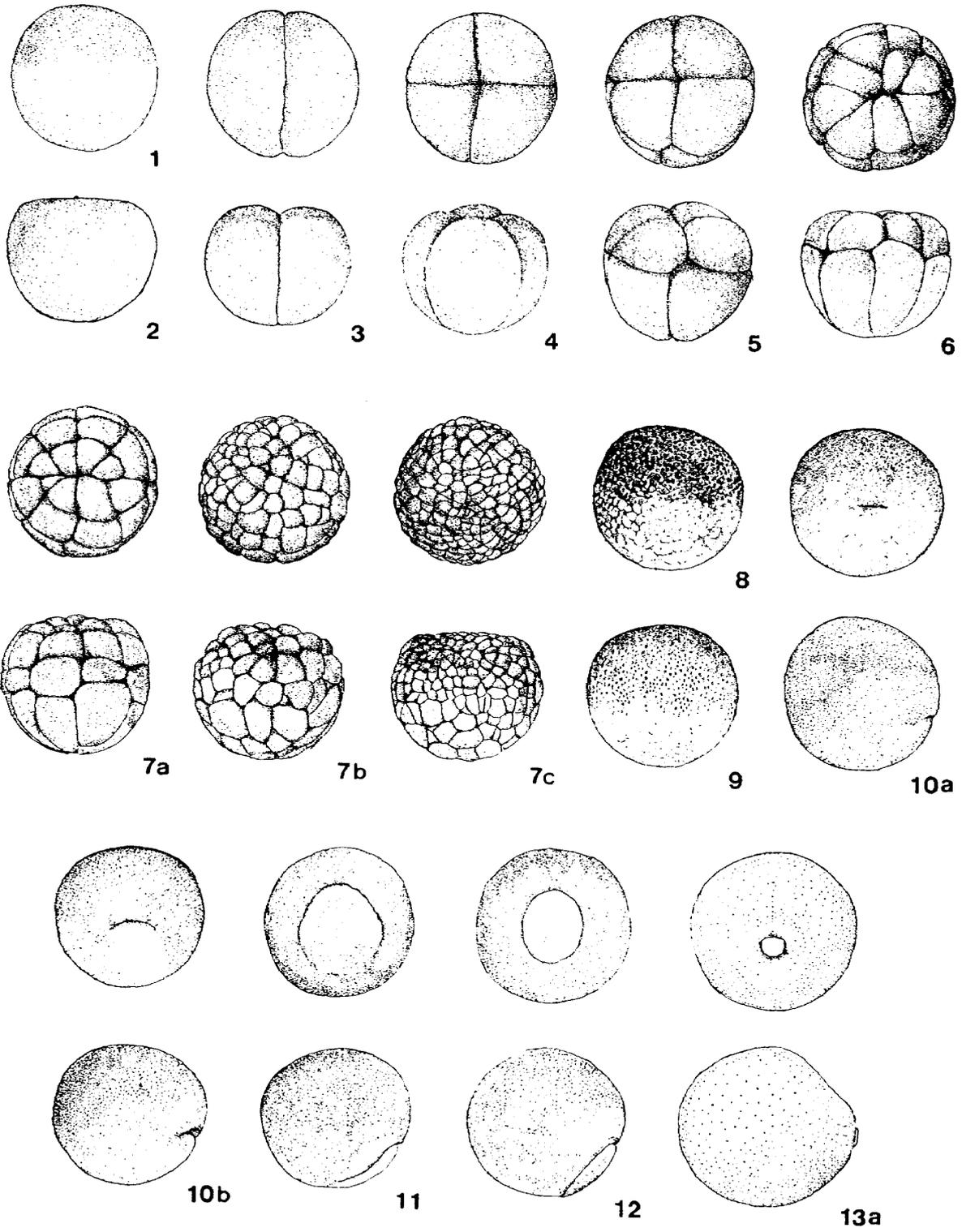
れかが分布し、これらの卵や幼生は各種の研究材料や教材として使用されることが多いのであるが、まだ発生段階図表は公表されていない。

これらの種類が属するアカガエル属 *Rana* の発生段階図表としては、最初に Pollister and Moore (1937) が *Rana sylvatica* Le Conte について受精から外鰓期までを作成した。ついで Shumway (1940) が *Rana pipiens* Schreber について受精から鰓蓋完成までを25段階に区分し、さらに Taylor and Kollros (1946) が同種について、その続きを変態完了まで25段階に区分して作成した。*Rana pipiens* についてはその後、Witschi (1956) が受精から変態までの全発生過程を32段階に区分、図示した。近年、研究材料として、無尾類では卵や胚よりも、むしろ幼生がしばしば用いられているようで、幼生期間の区分はある程度細かい方がよいと考えられ、この観点から Witschi (1956) の発生段階図表は発生過程後半の段階区分が疎にすぎると思われる。

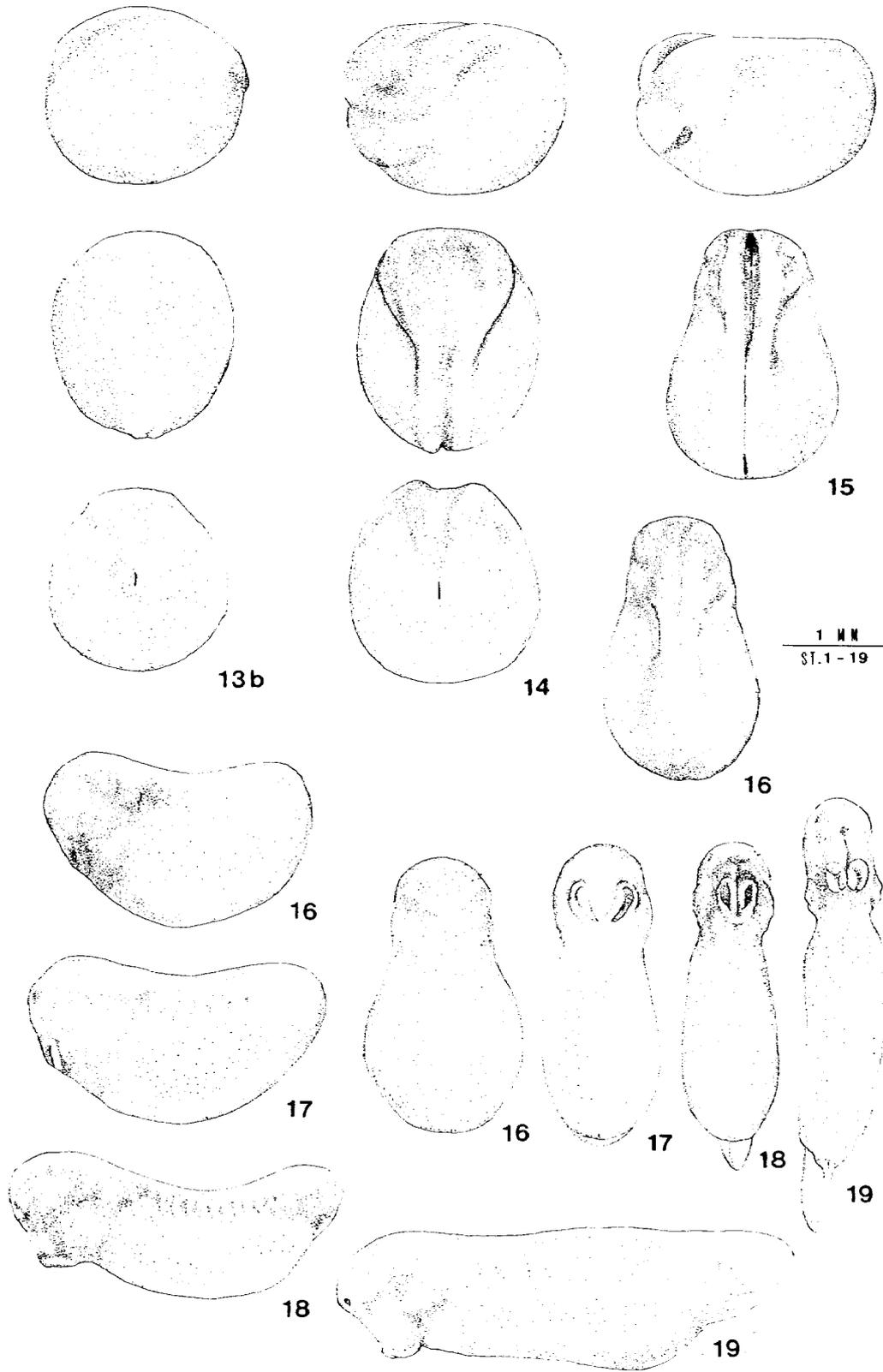
日本産の種類では、田原 (1959, 1974) がニホンアカガエル *Rana japonica* Günther について受精から変態完了までを45段階に区分する発生段階図表を作成した。トウキョウダルマガエルの発生過程はニホンアカガエルの場合と比べると、全体的に類似する点もあるが、口吸盤(粘着器)退化の過程や口器形成などに明らかな違いがみられ、ニホンアカガエルの発生段階図表によってトウキョウダルマガエルの発生段階を示すことには無理がある。それでこの発生段階図表を作成した。前述のようにトウキョウダルマガエルはダルマガエルおよびトノサマガエルと近縁の関係にあり、この発生段階図表はダルマガエルとトノサマガエルにも使用できると思われる。

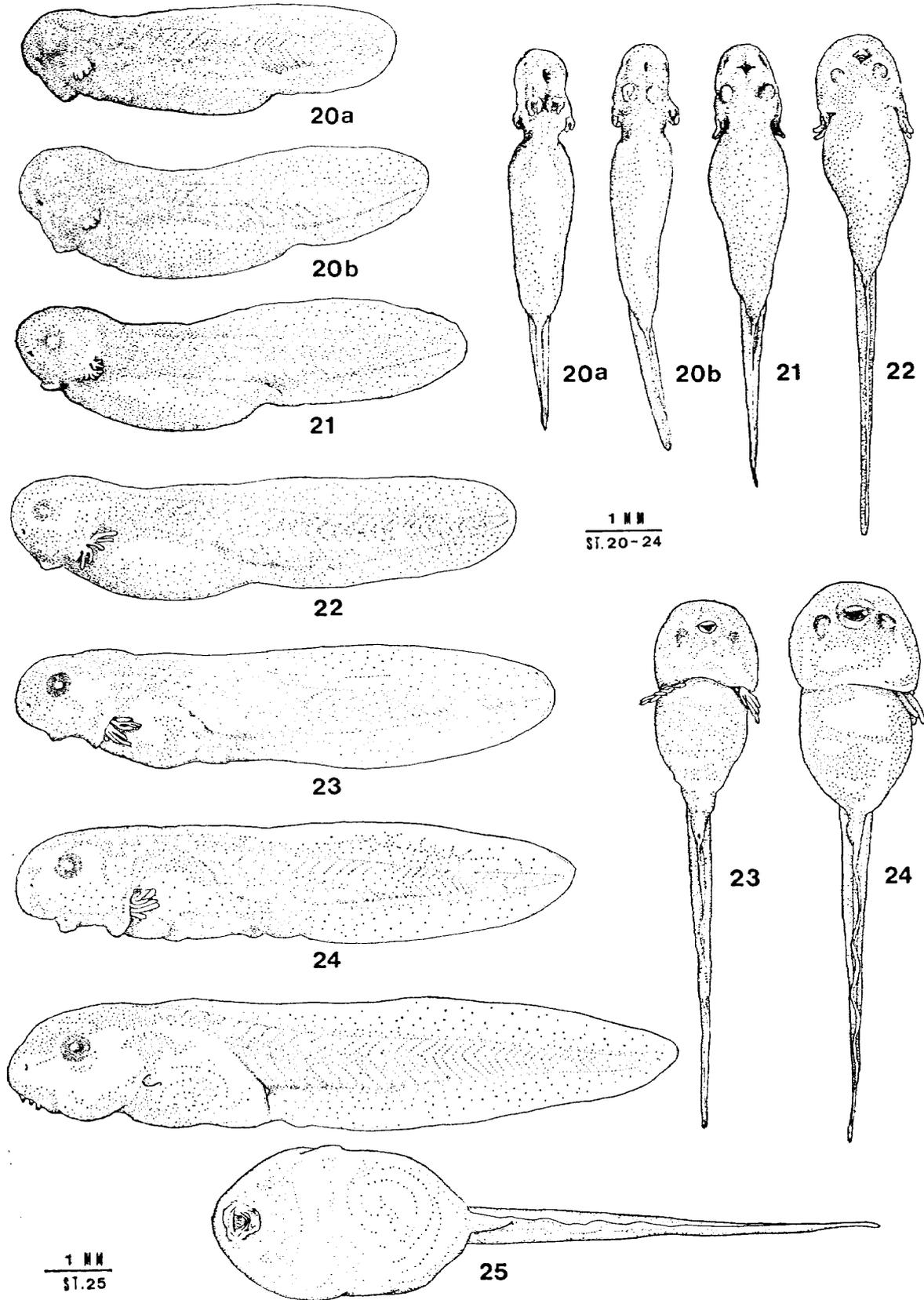
宇都宮市の水田で産卵期にあたる4月末にトウキョウダルマガエルの雌雄の成体を7匹ずつ採集し、これらにウツガエルの脳下垂体前葉を投与して、水槽内で抱接、産卵させ、これらの卵を観察材料とした。直径18cmのシャーレに1.5cmの深さに汲みおきの水道水を入れ、水温を $19 \pm 1^\circ\text{C}$ に保ち、この中で卵を発生させた。鰓蓋が完成し、摂食を始めた時期から55×180cmのステンレス水槽に移し、市販の熱帯魚用の餌を与えて室温($21-29^\circ\text{C}$)で飼育した。水は毎日 $\frac{1}{3}$ ずつを汲みおきの水道水と入れ換えた。

発生段階は主として外形の変化に基づき、田原 (1959, 1974) のニホンアカガエルの発生段階図表

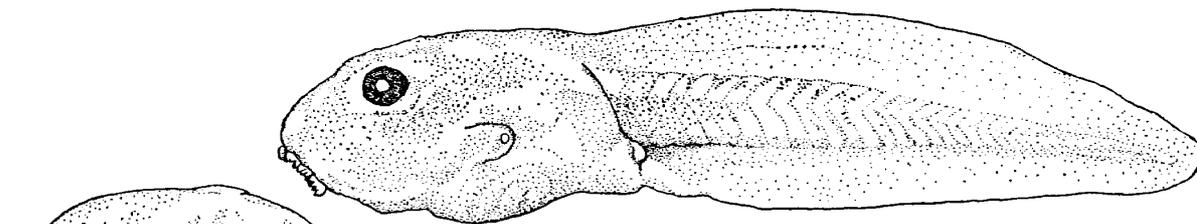


トウキョウダルマガエルの発生段階図表



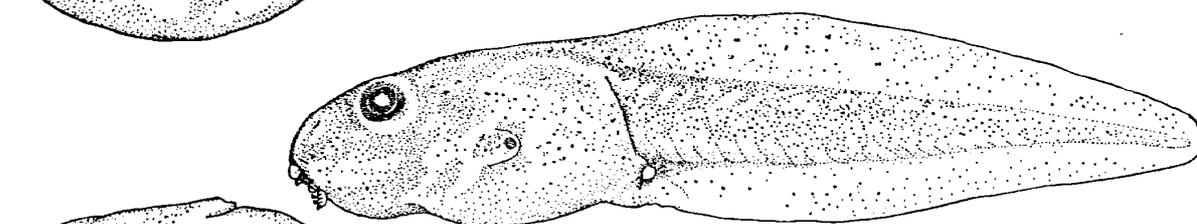


トウキョウダルマガエルの発生段階図表



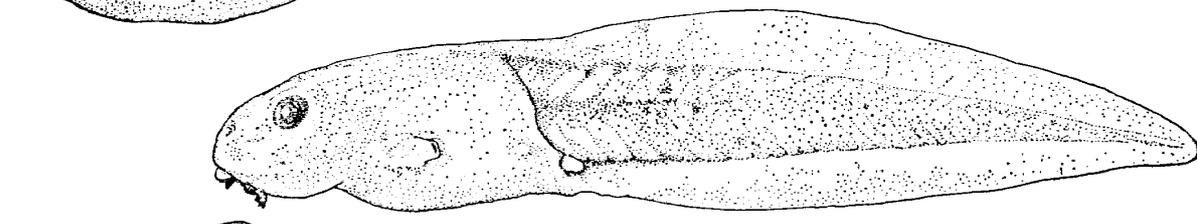
26

2 mm
St. 26

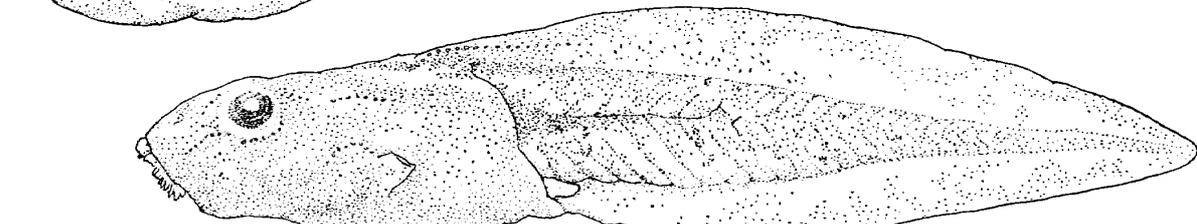


27

2 mm
St. 27

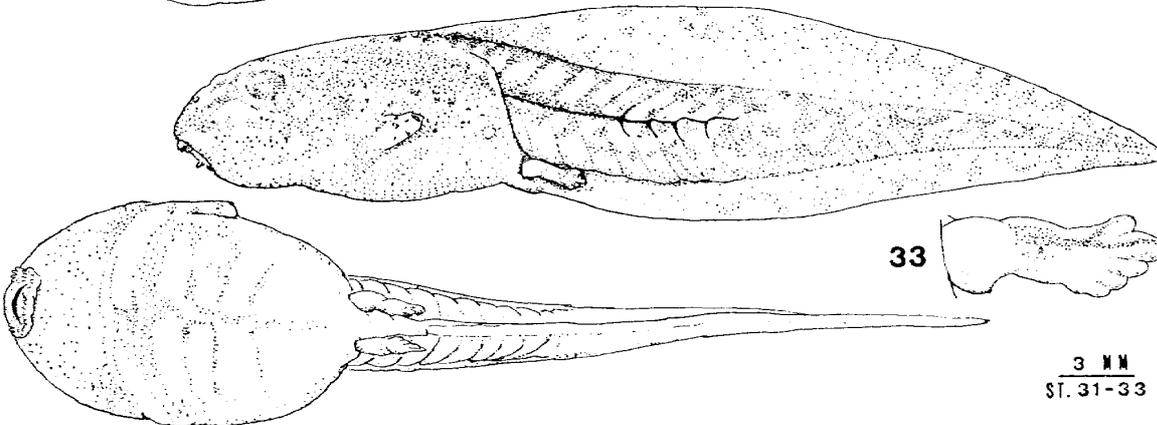
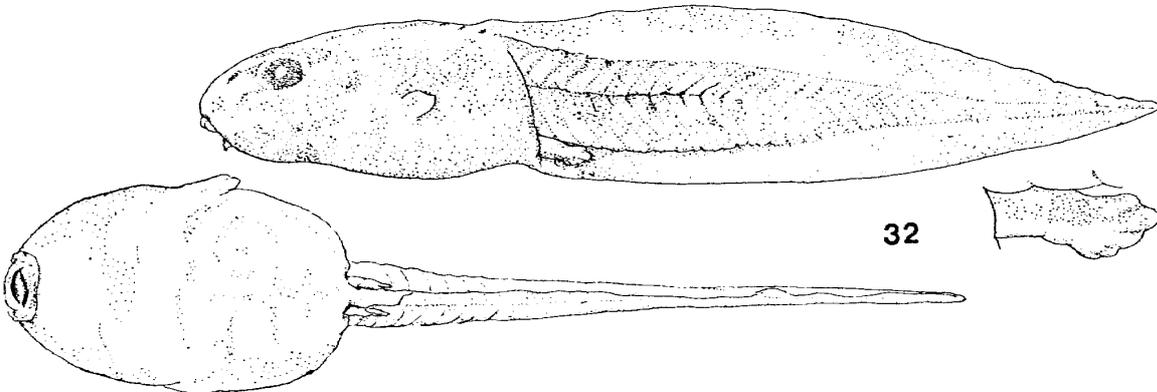
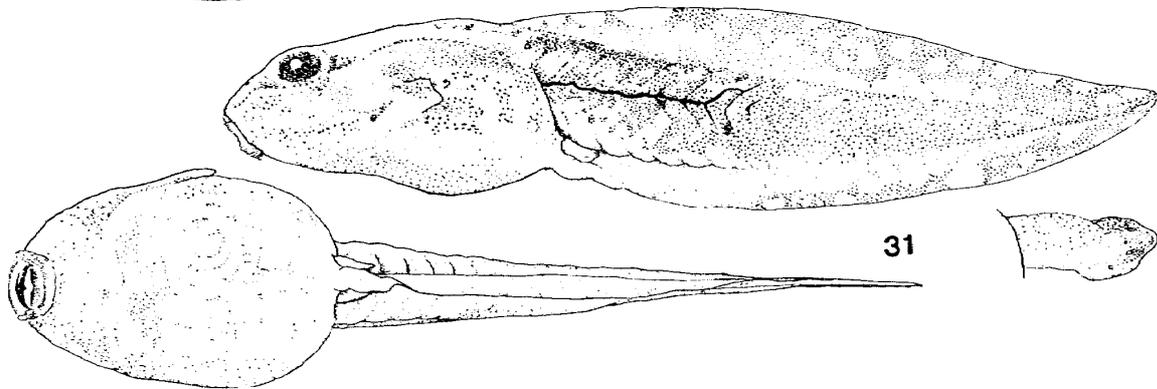
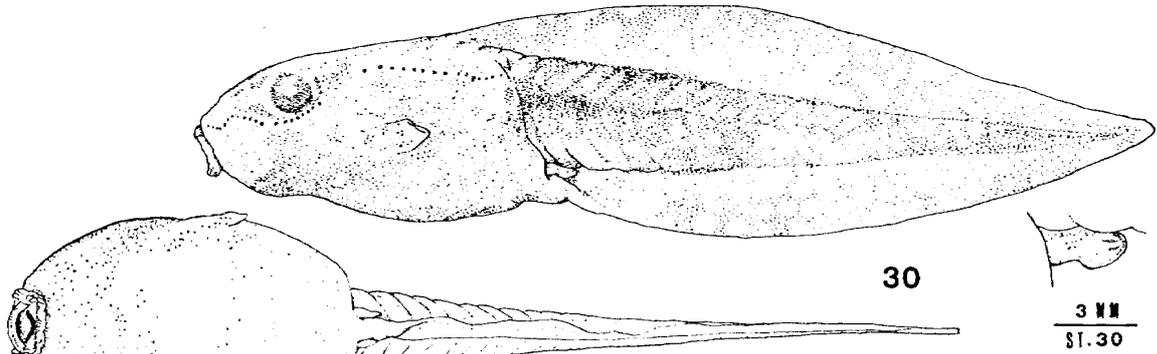


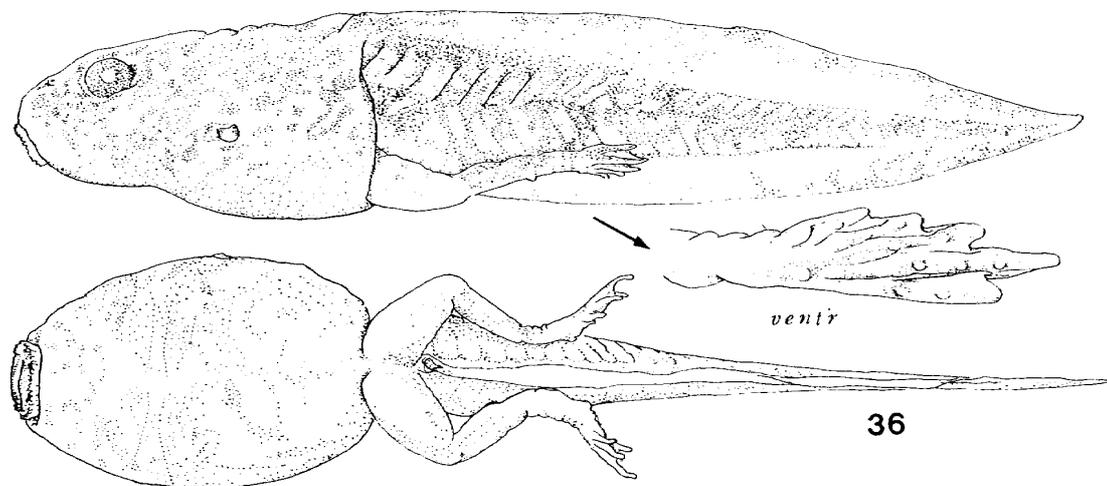
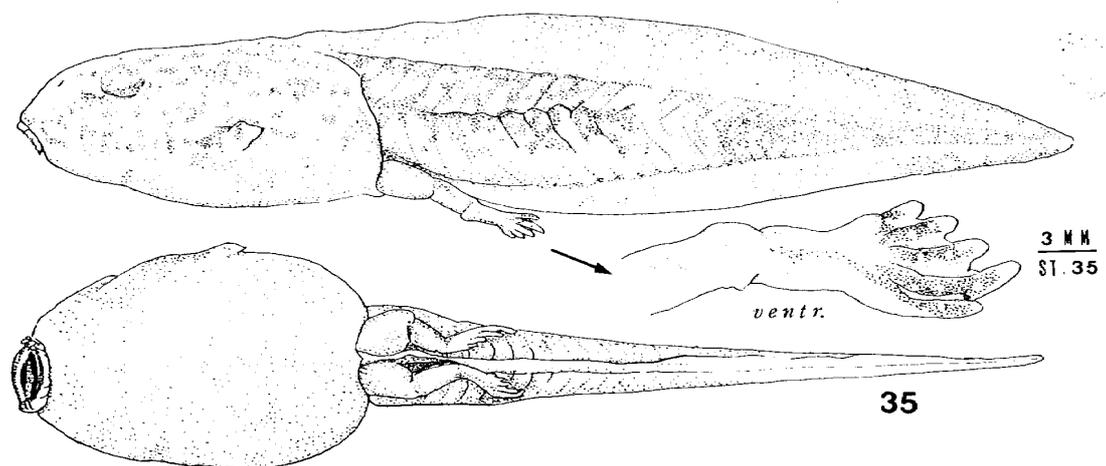
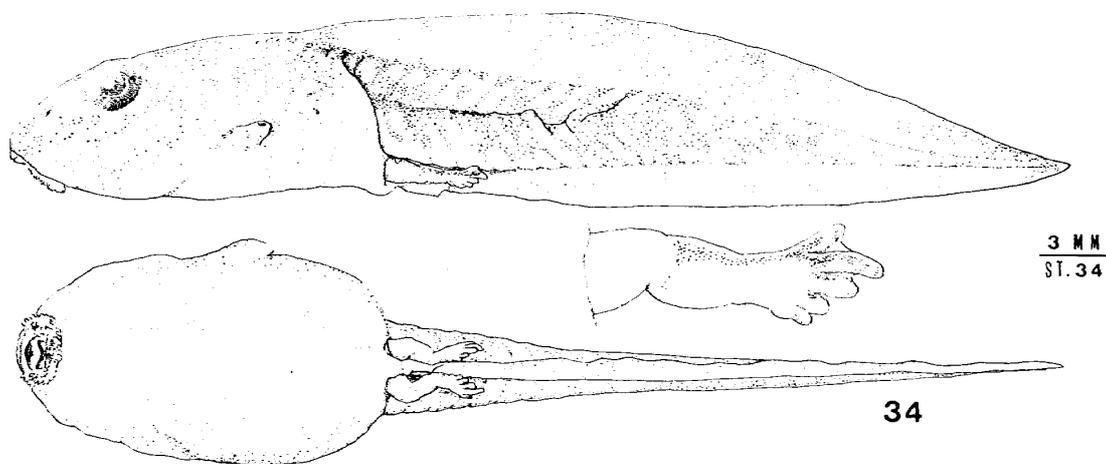
28

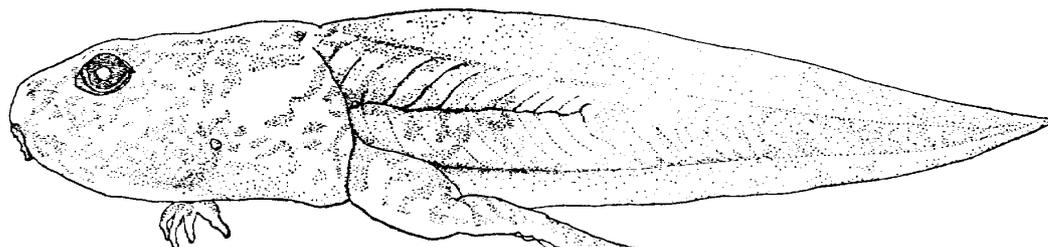


29

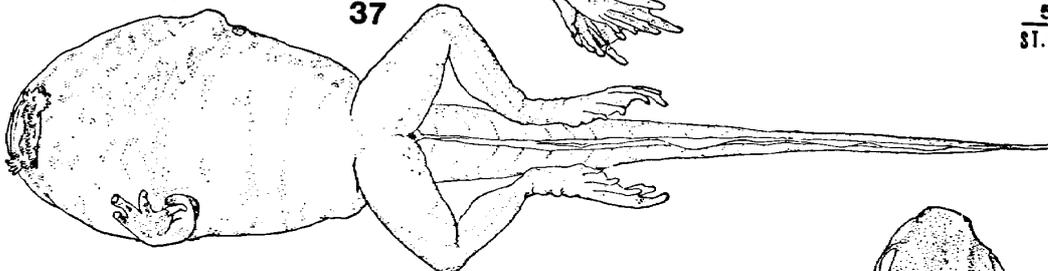
2 mm
St. 28, 29



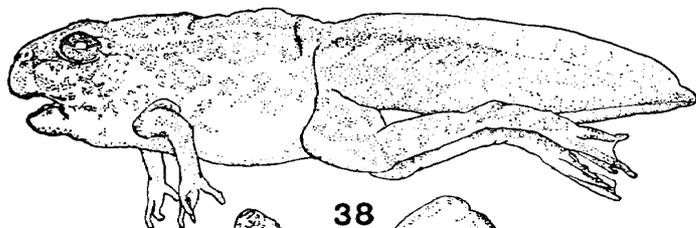




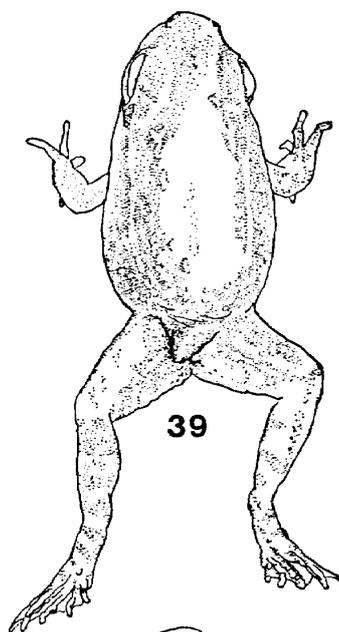
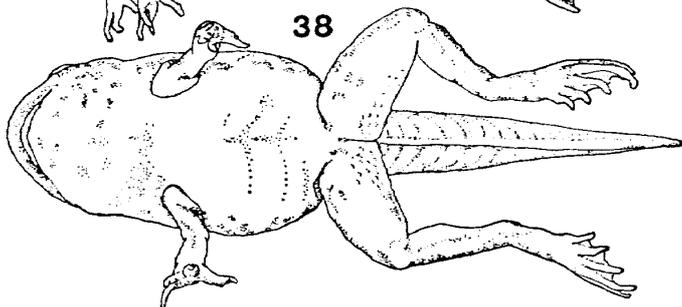
37



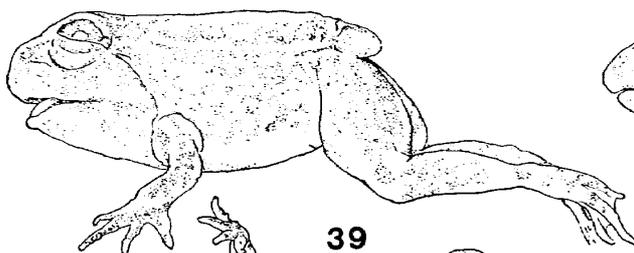
5 mm
SI.36-40



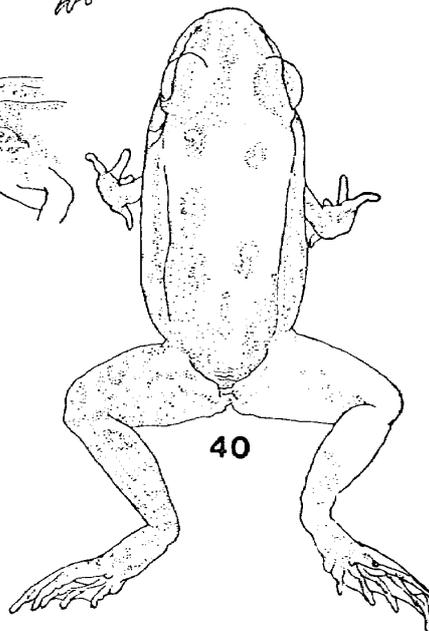
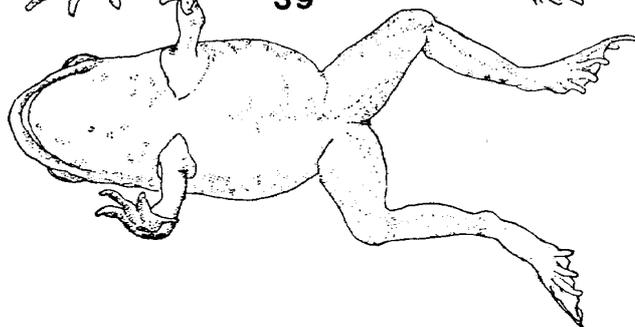
38



39



39



40

に準拠して、受精から変態完了までを25段階に区分した。それぞれの発生段階における受精後の平均的な経過時間と特徴を表1に、外形を図1—40に示す。

表1 トウキョウダルマガエルの発生段階

番号	時期	受精後の時間	主な特徴
〔Stages 1-25:19°C 飼育, 時:分表示, ()内は日齢〕			
1	未卵割前期	0:20	定位回転を完了, 動物極が上を向く。
2	未卵割後期	0:30	第2極体を放出, 卵上面が平坦化, 灰色新月環の形成が始まる。
3	2細胞期	2:15	第1卵割開始, 割溝は垂直に形成。
4	4細胞期	3:05	第2卵割開始, 垂直に卵割。
5	8細胞期	3:55	第3卵割開始, 水平に卵割, 割溝は赤道より動物極寄りに形成。
6	16細胞期	4:45	第4卵割開始, 垂直に卵割。
7a	32細胞期	6:05	第5卵割完了, 水平に卵割, 植物半球の割球の分裂は動物半球のそれより遅れ始める。
7b	桑実胚期	7:45	動物半球では第7卵割完了。
7c	胞胚初期	10:30	卵割が進み割球は小さくなる。
8	胞胚中期	13	卵割がさらに進む。
9	胞胚後期	17	動物半球では個々の細胞を識別し難くなる。
10a	原口出現期	22	背側の赤道下の一点に原口の陥没が認められる。
10b	鎌形原口期	24	原口の陥没はさらに深まる。
11	馬蹄形原口期	27	原口唇が左右に伸びて側唇を形成。
12	大卵黄栓期	30	原口唇が腹側で左右合着し腹唇を形成。
13a	小卵黄栓期	37	胚に前後方向の伸長が始まり背側の神経板域が平坦化, 卵黄栓は小さくなる。
13b	神経板期	46	第1次神経褶の隆起が明瞭化, 神経板はほとんど平坦, 卵黄栓は消失, 原口は小縦裂孔となる。
14	神経褶期	48	第1次神経褶の前半部に顎群・舌群・感覚板のふくらみが出現, 第2次神経褶が隆起。
15	神経褶合着期	53	左右の神経褶が全長にわたって正中面で合着, 口吸盤のくぼみになる部分が黒ずむ。
16	神経管期	56	神経管形成, 口吸盤原基が隆起, 第1・2鰓群, 眼胞, 耳胞のふくらみが, かすかに認められる。
17	尾芽胚初期	64 (2.7)	尾芽が明瞭化, 前腎のふくらみが認められ, 口吸盤原基が明瞭化し正中面に移動してくる, 体節は約8対, 全長約3mm。
18	尾芽胚後期	73 (3.0)	尾芽が伸長, 背腹のひれ原基が現れ, 口吸盤は正中面で合着, 体節は約12対, 全長約3.5mm。
19	鰓芽出現期	88 (3.7)	第1・2外鰓原基がやや突出, 外鼻孔の陥没がみられ, 体節は10数対, 全長約4mm。
20a	鰓芽分枝期	108 (4.5)	外鰓原基に分枝を生じ表皮を透して血液循環がみられる。尾は伸長し背腹のひれの幅が広がる。孵化するものが現われる。全長約5mm。

図1—40. トウキョウダルマガエルの正常発生段階(表1参照)。図の番号は表1の発生段階の番号と一致させてある。図に付したスケールは観察材料における平均的な大きさを示す。

20b	外鰓伸長第1期	124 (5.2)	外鰓はやや伸長, 口吸盤は左右に分離, 背びれの後半が広がる。遊泳可能, 全長約 5.5 mm。
21	外鰓伸長第2期	146 (6.1)	外鰓は伸長し扇状に広がる。口窩が開通, 上・下顎嘴の原基が発生, 角膜のレンズ域が透明化, ひれ, 体部の表皮が透明化し始める。胃・十二指腸のふくらみにより胴部は左右不相称となる。全長約 6 mm。
22	外鰓伸長第3期	166 (6.9)	外鰓はさらに伸長, 上・下顎嘴の原基が明瞭化, 胴部の不相称が著しい。自発性運動可能, 全長約 6.5 mm。
23	鰓蓋形成初期	193 (8.0)	左右の鰓蓋褶が腹側正中面で合着, 表皮の透明化がさらに進む, 消化管の回旋が進んで胴は丸くなる。全長約 7 mm。
24	鰓蓋形成中期	213 (8.9)	鰓蓋褶は右の外鰓をおおう。上・下顎嘴の角質化が始まる, 肛門は右を向く。全長約 7.5 mm。
25	鰓蓋完成期	254 (10.6)	左の外鰓が鰓蓋褶におおわれ, 呼吸孔を残して鰓蓋が完成, 上唇に1列, 下唇に2列の歯列原基が隆起, 後肢芽がわずかに突出, 肛門が開通し, 最初の脱糞がみられる。全長約 10 mm。
〔Stages 26-40: 21-29°C 飼育, 日齢表示〕			
26	いぼ状肢芽期	11	後肢芽はいぼ状突起となり, 長さは基部幅の $\frac{1}{2}$, 口吸盤は退化し色素斑が残存, 上唇に1列, 下唇に2列の角質歯が発生, 尾の基部付近に多くの黒色素胞が出現。
27	円錐状肢芽期	22	後肢芽の長さは基部幅に等しい。下唇に角質歯が1列付加, 尾全体に黒色素胞が出現。
28	膝関節出現肢芽期	33	後肢芽の膝関節部がわずかな屈曲として認められる。後肢芽の長さは基部幅の 1.5 倍, 角質歯が完成, 歯式は $\frac{1}{2} : 1+1$, 尾に黒色素胞の白斑が出現。
29	へら状肢芽期	39	後肢芽に扁平な蹠板が発生, 後肢芽の長さは基部幅の 2 倍, 尾では黒色素胞を欠く部分が斑紋状に明瞭となる。
30	第4・5趾出現期	44	蹠板周縁に第3・4趾および第4・5趾の境界を示すかすかなくぼみが出現, 後肢長は肛門管長の $\frac{1}{2}$ 。
31	第3趾出現期	47	蹠板周縁に第2・3趾の境界を示すかすかなくぼみが出現。
32	第1・2趾出現期	51	蹠板周縁に第1・2趾の境界を示すかすかなくぼみが出現, 大腿部, 脛部, 跗部が区別される。
33	番外趾出現期	58	番外趾を示す突起が出現, 後肢長は肛門管の長さに等しい。
34	肛門管退化初期	64	肛門管基部に退化の徴候(彎入)がみられる。後肢は伸長し脛部後端が肛門管後端に達する。趾間にみずかきが発生, 眼鼻線が明瞭となる。
35	肛門管退化後期	67	肛門管の退化が進行し細まる。後肢腹面の趾関節部に色素を欠く円形の部分が生じ瘤起が出現し始める。胴に背側線の隆条が出現, 皮膚の斑紋がはっきりしてくる。
36	肛門管消失期	69	肛門管が消失し腹面から肛門を認めうる。顎嘴, 角質歯が脱落, 趾部の瘤起が明瞭な突起となる。前肢の肘が皮膚を内方から押し込んでいる。
37	尾退化初期	71	前肢出現, 尾の吸収開始, 幼生型口器が退化し成体型への移行が進む, 後肢の縞模様が明瞭となる。
38	尾退化中期	73	尾は後肢より短くなる。尾の背面は黒ずみ, ひれ幅は狭まり腹びれはほとんど消失, 口器は成体型に変わり, 口裂の両端は眼の前縁レベルに達する。前肢出現の跡はふさがり, 癒着部にひだ

39	尾退化後期	75	残る。瞬膜形成，眼球は突出してくる。 尾は小突起状となり，腹面からはみえない。口裂の両端は眼の中央レベルに達する。眼後端から前肢基部にかけて皮膚隆起が出現，胴が細まり体型は成体に近づく。
40	変態完了期	79	尾の吸収が完了し背面から肛門を認めうる。口裂の両端は眼の後端レベルに達する。鼓膜形成，前肢出現の跡のひだはほとんど消失。

文 献

- KAWAMURA, T. (1962) On the names of some Japanese frogs. *J. Sci. Hiroshima Univ.*, Ser. B, Div.1, **20**: 181-193.
- 守屋勝太 (1955) 日本産トノサマガエルの地方種族とその分布. 日本生物地理学会会報 **16-19**: 354-359.
- POLLISTER, A. W. AND J. A. MOORE (1937) Tables for the normal development of *Rana sylvatica*. *Anat. Rec.* **68**: 489-496.
- SHUMWAY, W. (1940) Stages in the normal development of *Rana pipiens*. I. External form. *Anat. Rec.* **78**: 139-147.
- 田原 胖 (1959) ニホンアカガエルの正常発生段階表 I. 初期発生 (Stages 1-25). 実験形態学誌 **13**: 49-60.
- 田原 胖 (1974) ニホンアカガエルの正常発生段階表 II. 後期発生 (Stages 26-40). 大阪教育大学紀要 **23**: (III): 33-53.
- TAYLOR, A. C. AND J. J. KOLLROS (1946) Stages in the normal development of *Rana pipiens* larvae. *Anat. Rec.* **94**: 7-23.
- WITSCHI, E. (1956) *Development of Vertebrates*, W. B. Saunders Company, Philadelphia, pp. 78-84.