

平成22年2月5日
筑波大学
(独) 森林総合研究所

カエルの指は何本？ —オットンガエル(*Babina subaspera*)における拇指の発生—

<発表者>

国立大学法人筑波大学 生命環境科学研究科 (動物形態学) 土岐田昌和助教
(独) 森林総合研究所 森林昆虫研究領域 昆虫生態研究室 岩井紀子研究員

<キーワード>

「カエル 5本目の指の正体を解明」

「暗殺者ガエルの武器形成を明らかに」

カエル (無尾目)、形態進化、四肢発生

<概要>

カエル類 (両生綱無尾目) は前肢に4本、後肢に5本の指を持っています。これはカエル類のほぼ全ての種 (約5850種、2010年1月現在 AmphibiaWeb (<http://amphibiaweb.org/lists/index.shtml>) より) に共通の特徴です。カエル類の体制 (ボディプラン) はたいへん保守的であるということがいえます。ところが、「前肢の指は4本」というカエル類におけるこの形態上の“ルール”を破る珍しいカエルが日本に棲んでいます。奄美大島と加計呂麻島 (鹿児島県) に棲息するオットンガエル (*Babina subaspera*) (図1)、そして沖縄島および渡嘉敷島 (沖縄県) に分布するホルストガエル (*B. holsti*) です。

旧来よりこれら2種のカエルは例外的に前肢に“5本”の指を持つことが知られていました (図2)。本研究ではオットンガエルの形態・発生学的な解析をとおして、5本目の指 (拇指、*pseud thumb*) のアイデンティティを再確認するとともに、その形成過程を観察することでカエル類における新規形態の創出機構を考察しました。

オットンガエルの幼体 (仔蛙) を観察したところ、拇指はすでに外部から確認できました。脊椎動物の四肢の骨は「軟骨性骨」です。つまり、成体の骨の鋳型がまず軟骨として形成され、のちにそれらの軟骨が骨に置き換わります。幼体の前肢の骨と軟骨を特殊な薬品を用いてそれぞれ赤色、青色に染色したところ、拇指内部の骨格 (拇指骨、*prepollex*) は青色に染色され、赤色に染色された残りの4本の指の骨とは明瞭に区別できました (図3B)。同じアカガエル科の拇指を欠く他種の幼体でも同様の骨格染色を行ったところ、4本の赤色に染まった指の骨の内側に青色に染まった軟骨が1本確認できました (図3A)。

このことからオットンガエルに存在する拇指は根本的には新規な構造ではなく、他種のカエルも持

っている拇指骨の形態を大きく変化させたものであることがわかりました。まず拇指骨のサイズが大きく異なります。ツチガエル(*Glandirana rugosa*)やウシガエル (*Lithobates catesbeiana*) など一般的なカエルでは拇指骨が短く、第1指の中手骨先端を越えることはありません。一方でオットンガエルの拇指骨は長く、第一指の中手骨先端付近まで達します。加えて、拇指骨の屈曲方向が一般的なカエルとオットンガエルでは異なります。前者では第一指の方向に曲がるのに対して (図3A)、後者では第一指の反対方向に曲がります (図3B)。

幼生 (オタマジャクシ) の段階で拇指はどうなっているのでしょうか? 幼生の鰓室内で発生中の前肢源基を摘出し、種間でその形態を比較しました。ツチガエルやウシガエルなど典型的なアカガエル科のカエルの幼生では成体のそれに対応する4本の指が確認できました (図4A)。オットンガエルの幼生前肢でも同様に4本の指が確認できましたが、最も内側の指 (第1指) のさらに内側、つまり将来拇指が形成される位置が“コブ”状に隆起していました (図4B)。組織切片を作成し、“コブ”の内部形態を調べたところ、軟骨細胞が凝集しつつある拇指骨の源基と表皮との間に未分化な間葉細胞が高密度で確認できました (図5)。同様の組織学的パターンは鳥類の羽毛源基などでも観察されており、オットンガエルの拇指が羽毛などの上皮性付属器とある程度共通する発生機構によって創出された可能性が考えられます。

多くの専門書や図鑑類で述べられているように、オットンガエルの指はやはり“5本”なのでしょう? 拇指を“5本目の指”と言っているのでしょうか? その発生パターンを見る限りでは、軟骨が骨に置き換わるタイミングがその他の指に比べて遅いなど、拇指は本来の指とは異なる特徴をもっていました。上記の問いに答えるためには、指の個性を決定する遺伝子 (例えば *Hox* 遺伝子群など) の発現を調べるなどさらなる解析が必要だと考えられます。

オットンガエルとホルストガエルの系統において拇指が獲得された時期については不明ですが、拇指を持たない *Babina* 属他種の分布パターンなどから考えるとそれほど最近のことではないかもしれません。拇指のような特異な形態が一定の期間2種のカエルで維持されてきたとすれば、拇指は彼らの生活の上で何らかの機能を果たしていることが予想されます。すでに複数の研究者によって指摘されているように、これらのカエルを素手で捕まえようとすると、拇指から突出する拇指骨の鋭利な先端で皮膚を切り裂かれ怪我をすることがあります (図6)。拇指が対捕食者防御装置として進化した可能性も考えられますが、現時点では不明です。拇指の発生メカニズムの解明と同様、拇指がもつ適応的な意義を知りたいへん興味深いと思われれます。

本研究成果は、英国王立協会が発行する *Biology Letters* のオンライン版に2010年2月10日に掲載される予定です。

<オットンガエルの学術的重要性および本研究の意義>

オットンガエルは、近縁であるとされるホルストガエルとともに成体で体長10センチメートルを超えるアカガエル科(family Ranidae)バビナ属(genus *Babina*)の大型のカエルです。2種の最も大きな特徴が前肢の拇指であり、カエル類において雌雄ともに拇指をもつ種は世界的に見ても極めて珍しいの

です。本研究によって、オットンガエルの拇指は他種にも存在する構造（＝拇指骨）を長く伸ばし、第1指の反対方向に曲げることによって構築されていることが確認されました。われわれが快適な日常生活を送るためには、四肢を支える筋骨格系が調和的に機能する必要があります。筋肉や骨の位置が乱れれば四肢の自由な動きは制限されてしまいます。オットンガエルの拇指形成において中心的な役割を果たす分子メカニズムまでは今回特定できませんでしたが、今後それを調査することで全体としてまだ不明な点も多い脊椎動物の四肢骨格の形態パターン制御機構の一端を理解することができると思われます。

以上のように、オットンガエルとホルストガエルは生物学的にも貴重な存在です。2種ともに県指定天然記念物であり、環境省レッドリストの絶滅危惧種に指定されています。近年、棲息地の環境悪化も指摘されており、詳細な生態調査に加えて、積極的な保全活動が望まれます。

<著者からのメッセージ>

2010年、今年は「国際生物多様性年」である。生物多様性の保全や生物多様性構成要素の持続可能な利用が叫ばれて久しい。地球上には名前がついているものだけでも200万を超える生物種が知られている。一方で、その姿かたち、存在すら知られずして地球上から姿を消していく生物種も多数に上ると思われる。日本固有種であるオットンガエルとホルストガエルは、その形態において、6000種近くが知られるカエル類の中でも極めて異端である。さしずめ“カエルの中のパンダ”といったところか。ジャイアントパンダ (*Ailuropoda melanoleuca*) はクマ科 (全8種) の哺乳類であるが、竹を中心とした草食傾向が強い点で他のクマ類とは大きく異なる。異なるのは食事だけではない。他のクマ類には見られない「偽の親指」を持つことでも知られている。それをめぐる歴史的背景やその生物学的新奇性については、惜しくも近年世を去った進化生物学の巨星、グールドのエッセイでも軽妙に語られている。またなんらかの接点を見出さずにはいられなかったのだが、パンダの「偽の親指」についてはその後日本人研究者によって解剖学的な再調査がなされ、その適応的な意義について新しい解釈が付与されることとなった。幸運にも、今回われわれは日本だけに棲息し、世界的に見てもたいへん変わった形態をもつカエルの研究を行うことができた。たいへん変わった形態をもつカエルであることは100年以上も昔から知られていたのである。しかし、今回の調査によって、オットンガエルの「偽の親指」の進化について、これまで知られていなかったさまざまな知見を得ることができた。それが可能であったのは、本種がおそらく人類の歴史をはるかに上回る長い期間絶滅することなく生き続けてくれたおかげである。本研究を通じて、私たちの身の回りにも学術的にユニークかつ貴重な生き物が棲んでいるかもしれないということ、ふだん意識することの少ない生き物がもつ形のおもしろさや形にみる多様性、そしてそれを創り出す生物進化の不思議を伝えることができれば嬉しい。

<謝辞>

本研究を遂行するにあたり、上野智章（アレフ動物病院）、川田伸一郎（国立科学博物館）、倉林敦（広島大学）、戸田守（琉球大学）、疋田努（京都大学）、樋口広芳（東京大学）、Matthew Brandley（イェール大学）、松井正文（京都大学）、Richard Schneider（カリフォルニア大学）、亘悠哉（森林総合研究所）の各氏（敬称略、あいうえお順）にお世話になりました。オットンガエルの標本採取は鹿児島県教育委員会の許可を受けて行われました。また、本研究の一部はPRO NATURA FUND 助成金(2004年度)の支援を受けて行われました。

<参考文献>

- 岩澤久彰、倉本満. 1996. 「動物系統分類学 第9巻下 A1 両生類 I」 中山書店.
- 遠藤秀紀. 2005. 「パンダの死体はよみがえる」 筑摩書房.
- Endo H, Yamagiwa D, Hayashi Y, Koie H, Yamaya Y, Kimura J. 1999. Role of the giant panda's 'pseudo-thumb'. *Nature*. 397: 309-10.
- ステイーヴン・J・グールド（櫻町翠軒訳）1986. 「パンダの親指（上）—進化論再考」 早川書房
- 千石正一、疋田努、松井正文、仲谷一宏（編集）. 1996. 「日本動物大百科 第5巻 両生類・爬虫類・軟骨魚類」 平凡社
- 前田憲男、松井正文. 1999. 「日本カエル図鑑（改訂版）」 文一総合出版.
- 松井正文. 2002. 「カエル—水辺の隣人」 中央公論新社.
- 松井正文、疋田努、太田英利. 2004. 「小学館の図鑑NEO 両生類はちゅう類」 小学館

<図の説明>

- 図1：オットンガエル(*Babina subaspera*)
- 図2：カエルの指の形態比較。(左) ヤエヤマハラブチガエル(*Babina okinavana*)の前肢。(中央) オットンガエルの前肢。拇指を矢頭で示す。(右) オットンガエルの前肢レントゲン写真。拇指骨を矢頭で示す。
- 図3：幼体の右前肢骨格形態の比較(腹面観) A:ツチガエル(*Glandirana rugosa*) B:オットンガエル。1, 第1指の中手骨; 2, 第2指の中手骨; 3, 第3指の中手骨; 4, 第4指の中手骨; cpl, 手根骨など。矢印は拇指骨の屈曲方向を示す。
- 図4：幼生の右前肢形態の比較(腹面観) A:ツチガエル。B:オットンガエル。1, 第1指; 2, 第2指; 3, 第3指; 4, 第4指。Bの矢頭は第1指内側に見られる隆起を示す。
- 図5：オットンガエル幼生の前肢第1指内側に見られる隆起(矢頭)の断面(組織切片)。1, 第1指; 2, 第2指
- 図6：オットンガエルの拇指骨によって切り傷を負った著者のひとさし指

<発表論文>

“Development of the pseudthumb in frogs” (Masayoshi Tokita & Noriko Iwai) *Biology Letters* (2010)



図1. オットンガエル (*Babina subaspera*)

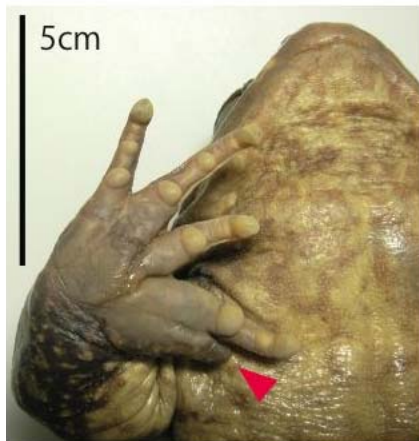


図2. オットンガエルの拇指 (左) とその内部の拇指骨 (右)

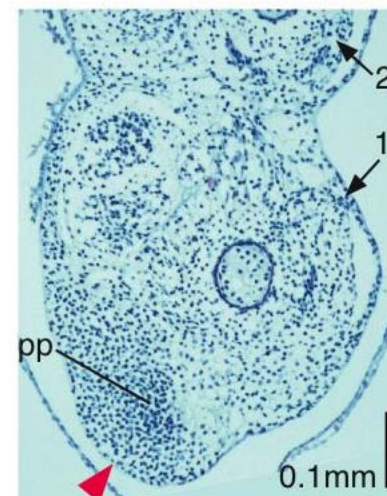


図5. オットンガエル幼生の前肢第1指内側に見られる隆起 (矢頭) の断面

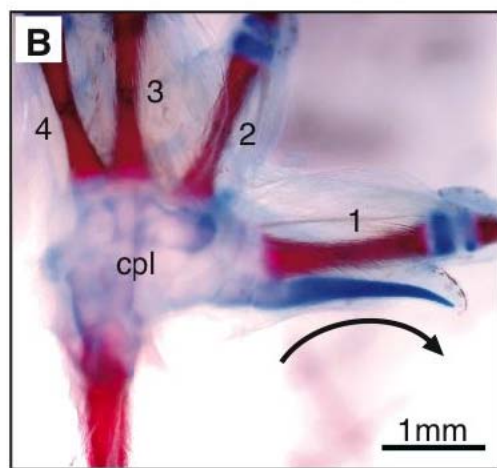
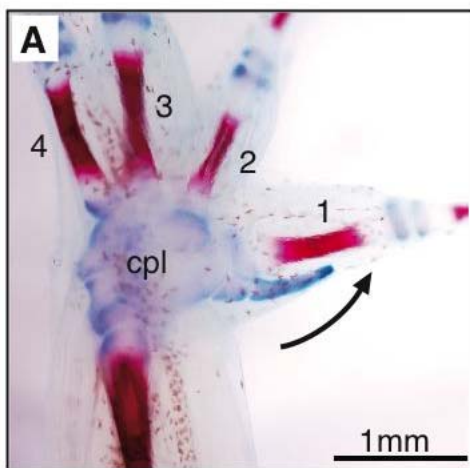


図3. 幼体の右前肢骨格形態の比較 (腹面観)

A: ツチガエル (*Glandirana rugosa*) B: オットンガエル (*Babina subaspera*)
 1, 第1指の中手骨; 2, 第2指の中手骨; 3, 第3指の中手骨;
 4, 第4指の中手骨; cpl, 手根骨など。矢印は拇指骨の屈曲方向を示す。



図4. 幼生の右前肢形態の比較 (腹面観)

A: ツチガエル (*Glandirana rugosa*)
 B: オットンガエル (*Babina subaspera*)
 1, 第1指; 2, 第2指; 3, 第3指; 4, 第4指
 矢頭は第1指内側に見られる隆起を示す。



図6. オットンガエルの拇指骨によって切り傷を負った著者の指