

カメを作った発生プログラムの進化

倉谷 滋*

Evolution of the developmental program to pattern turtle shells

Shigeru Kuratani*

Abstract

Turtles are characterized by possession of the shell, which has been obtained through modification of the thoracic ribs and vertebrae. This structure has been regarded as an example of evolutionary novelty for its unusual anatomical pattern, the reversed positions of the scapula and the ribcage. This review deals with this modification from paleontological and developmental biological perspectives.

Key words: morphology, turtle, carapace, scapula, development

カメ類にとって、甲はこのグループを定義づける派生的、かつユニークな形質であり、その進化の仕組みを知ることは、形態進化の本質を垣間見ることにつながる。とりわけ、甲の獲得にいたった、発生プログラムの変遷としてこれを理解することは、ゲノム型の進化がどのように表現型の進化に繋がるかを理解する上での礎ともなり得る。

カメの甲の背側部、すなわち背甲は、単に角質構造物としての鱗板や、外骨格が発達したものではなく、内骨格の要素である肋骨や脊柱をベースにした大規模な解剖学的再編成によって出来ている（図1）。そして、そこには構造の相対的位置関係の変化も含まれている。例えば、一般的な脊椎動物では胸郭（肋骨で出来た籠）の外側にできるはずの肩甲骨が、カメ類では一見、胸郭の中に出来ている。19世紀初期の比較解剖学者、ジョフロワ＝サンチレール以来、器官・構造の相同性はまず、位置関係や結合性により定義できるとされていたから、上のような位置の変化を経験したカメの骨格要素は、他の脊椎動物のものと比べて、形態学的相同性の決定が困難なものとなっていた。このように、保守的な器官形成のパターンを逸脱し、相同性を揺るがすレベルの変化を被ったものとして、カメの甲は、厳密な意味での進化的新規形質（Evolutionary

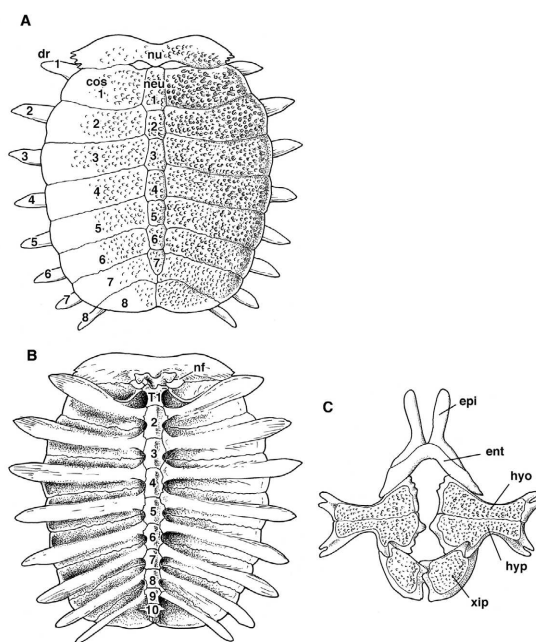


図1. ニホンスッポンの甲の骨格形態。A. 背甲の背側面。B. 腹側面。C. 腹甲腹側面。cos, 肋板; dr, 肋骨; ent, 内腹骨板; epi, 上腹骨板; hyo, 中腹骨板; hyp, 下腹骨板; neu, 椎骨板; nf, 項孔; nu, 項骨板; T, 胸椎; xip, 剣状腹骨板。「新版・動物進化形態学」（倉谷 2017）より転載。

2016年12月26日受付, 2017年4月5日受理

*理化学研究所 倉谷形態進化研究室 〒650-0047 神戸市中央区港島南2-2-3 C棟5F

Evolutionary Morphology Laboratory, RIKEN, 2-2-3 Minatogijima-minamimachi, Chuo-ku, Kobe, Hyogo 650-0047 Japan

E-mail: saizo@cdb.riken.jp

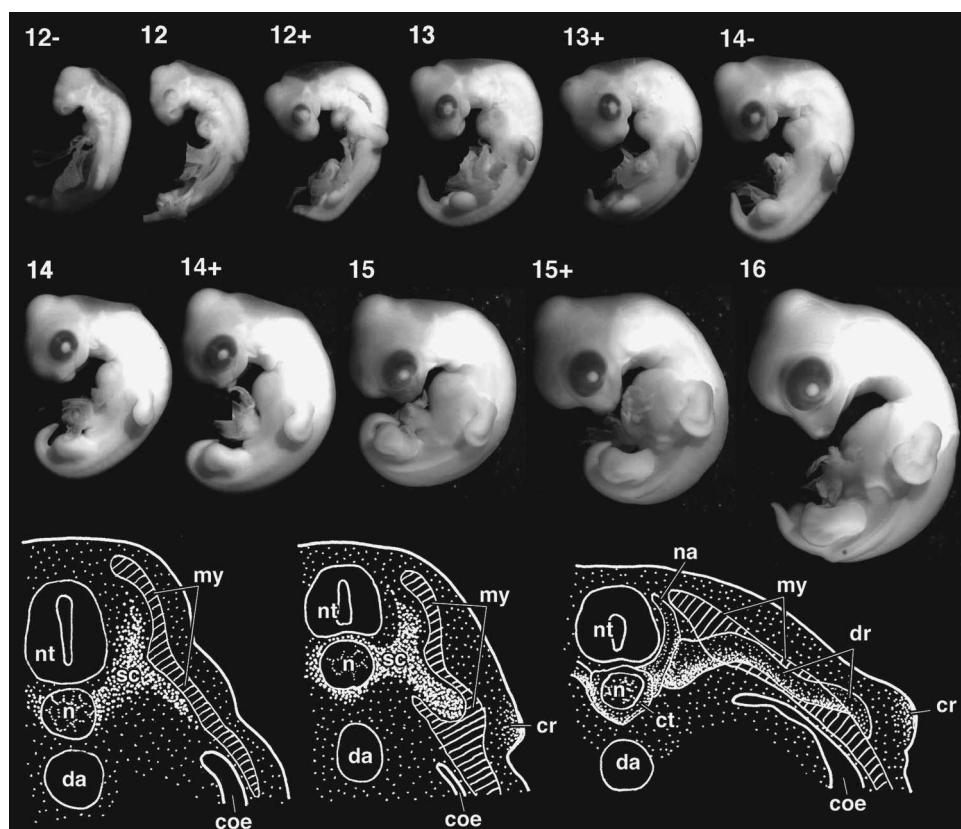


図2. ニホンスッポン胚の発生過程（上）と、現生カメ類における肋骨形成にみる「軸部閉じ込め」。coe, 体腔（腹膜腔）；cr, 甲稜；ct, 椎体；my, 甲稜；da, 背側大動脈；dr, 肋骨原基；my, 体節筋板；n, 脊索；na, 神経弓；nt, 神経管；sc, 体節の硬節。

Novelty) に相当する可能性がある。

このような進化を説明するには、発生過程に生じた何らかの抜本的な変化を考えなければならない。そこで私の研究室では、定期的に受精卵を養殖場から入手することのできるニホンスッポン (*Pelodiscus sinensis*) 胚を用い、比較発生学的検索を行った。まず、カメ類の肋骨は、他の羊膜類のそれと同様軸部 (axial part) に発するが、他の動物におけるように肋骨原基が外側体壁 (lateral body wall) に侵入することはない (図2)。つまり、カメ類の肋骨は軸部に留まったまま伸長するのである (この現象を「軸部閉じ込め - axial arrest」と呼ぶ - 図2)。その結果、体壁の基部が発生上内側に折れ込み、その過程で肩甲骨が胸郭の中に位置することが分かった。この過程で筋 (例えば前鋸筋) の付着位置に変化は起きず、骨格の位置のシフトに追従するのみである。すなわち、構造間の相対的位置関係には、本質的な変化はなく、単にカメ独特の「折れ込み」によって甲羅が出来ていることになる (「折れ込み説」 = folding theory; Nagashima

et al. 2009)。つまり、前鋸筋と肋骨、肩甲骨の見かけ上の相対的位置関係は、カメにおいて大きく変化しているように見えるが、これら構造の間の結合の順序は変化していない。つまり、ジョフロワの「結合一致の法則」を満たしていることになる。

興味深いことに、数年前に発見された化石、カメの祖先的系統に位置すると目されるオドントケリス (*Odontochelys*) は、発生後期過程のニホンスッポン胚と直接比較できるような解剖学的パターンを有していたことが分かった (Li et al. 2008; Nagashima et al. 2009; 図3)。これは、個体発生が系統発生を繰り返していることの一例と見ることができる。カメの後期咽頭胚では、体幹の側面、軸部と体壁の境界線上を前後軸方向に伸びる高まりが現れ、これを甲稜 (carapacial ridge = CR) と呼ぶ。組織学的に CR は肥厚した表皮と、その直下の間葉の凝集からなり、ニワトリ胚芽における、外胚葉性頂堤 (apical ectodermal ridge = AER) を思わせる。

AER は、四肢の発生において成長とパターン形成

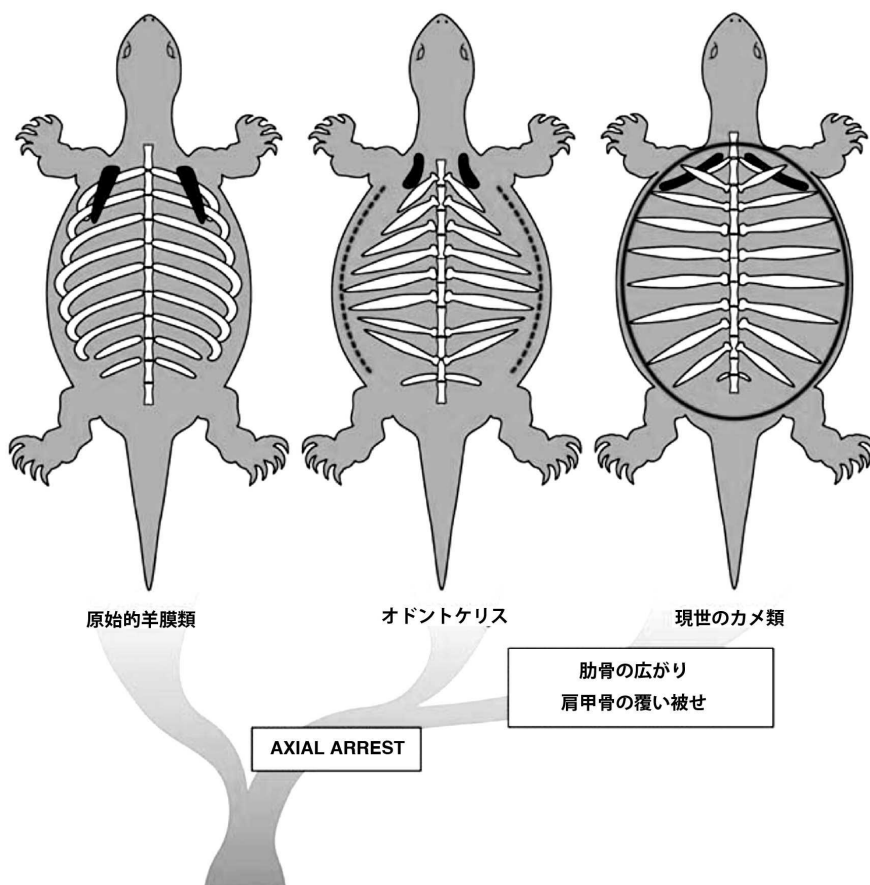


図3. オドントケリスとカメの進化. オドントケリスにおいてはおそらくすでに axial arrest が生じており、それに伴い甲稜もある程度は発生していたと思われる（破線）。が、発生後期において甲稜の機能は大きくなく、そのため肋骨が肩甲骨を覆うにはいたらない。カメの甲を得るには、発生後期の甲稜の機能が必須であり、それがオドントケリス的な段階以降において、現生カメ類の系統にもたらされた付加的な発生プログラムの変更であると考えられる。そのため、オドントケリスの解剖学的パターンは、現生のカメ類の後期胚のそれに似るのであろう。（Nagashima et al. 2009より改変）

に機能するため、その類推から CR にも同様の機能が仮定されてきた。確かにスッポンの CR においては、特異的に幾つかの発生制御遺伝子が発現し、それが Wnt シグナリング経路のコンポーネントを成すことが分かった（Kuraku et al. 2005）。実際、その中のひとつ Lef1 遺伝子の機能を阻害すると、肋骨の伸長、背甲円周の成長が抑制されるに至る。それもまたオドントケリスの肋骨と同様のパターンということができる。つまり、オドントケリスには、現生のカメ類の個体発生後期に生ずる「何か」が欠けており、それが CR の後期発生過程における機能であるらしい。つまり、現生カメ発生後期の遺伝子機能の阻害がオドントケリスの表現型模写となっており、阻害された発生プログラムが、オドントケリスの段階以降の進化過程において追加された発生的変更に対応するか、もしくはその変更内容の必須の一部を構成するという可能性を

強く示している。すなわち、発生後期に加えられた変更が、カメの甲の完成を導いたことになる。これは、ヘッケルの言う、「終末付加」（反復現象をもたらす）に相当する。

さらに、ニホンスッポンのゲノムを解析し、発生過程におけるトランスクリプトームの変遷を、マウス、ニワトリなどと比較したところ、カメ特異的なプロファイルは、脊椎動物全てに共通する胚段階であるファイロティビックスステージまで、他種とあまり変わらず、変更はその後に付加されていることが分かった（Wang et al. 2013）。つまり、カメの進化は、脊椎動物の基本型を維持しつつ、胚発生におけるその成立のあとに独自の変更を追加することによってもたらされる。そのために、祖先的動物と比較したとき、反復説的効果を見ることができると考えられるのである。

文献

- Kuraku S, Usuda R, Kuratani S (2005) Comprehensive survey of carapacial ridge-specific genes in turtle implies co-option of some regulatory genes in carapace evolution. *Evolution & Development* 7, 3-17
- Li C, Wu XC, Rieppel O, Wang LT, Zhao LJ (2008) An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature* 456, 497-501
- Nagashima H, Sugahara F, Takechi M, Ericsson R, Kawashima-Ohya Y, Narita Y, Kuratani S (2009) Evolution of the turtle body plan by the folding and creation of new muscle connections. *Science* 325, 193-196
- Wang Z, Pascual-Anaya J, Zadissa A, Li W, Niimura Y, Huang Z, Li C, White S, Xiong Z, Fang D, Wang B, Ming Y, Chen Y, Zheng Y, Kuraku S, Pignatelli M, Herrero J, Nozawa M, Juan Wang J, Zhang H, Yu L, Shigenobu S, Wang J, Liu J, Flicek P, Searle S, Wang J, Kuratani S, Yin Y, Aken B, Zhang G, Irie N (2013) Development and evolution of turtle-specific body plan assessed by genome-wide analyses. *Nature Genetics* 45, 701-706