

カメの初期進化と肋骨の"axial arrest"

平沢 達矢

650-0047 兵庫県神戸市中央区港島南町2-2-3 理化学研究所 倉谷形態進化研究室

The early evolution of the turtles and the "axial arrest" of the rib.

By Tatsuya HIRASAWA

Evolutionary Morphology Laboratory, RIKEN, 2-2-3 Minatojima-minami, Chuo-ku, Kobe Hyogo 650-0047, JAPAN

鳥類は恐竜から進化してきたことは最近では常識となったが、一方で、どこからどのように進化してきたのか未だに不明な点が残されている動物がいる。—カメである。2013年にカメのゲノムが解読され、カメは爬虫類の中でもワニや恐竜(つまり鳥類も)が含まれるグループである主竜類しゅりゅうるいと近縁であることが分かった(Wang et al.,2013)。それまでは、カメは、ヘビやカゲが含まれる鱗竜類りんりゅうるいというグループと近縁であるとの説や、爬虫類の二大グループである主竜類や鱗竜類が分岐する前の原始的な爬虫類から独自に進化してきたのだという説もあり、研究者の中でも意見が分かれていたので、その論争に終止符を打ったという点でこれは快挙である。しかし、謎はまだ続いているのである。

主竜類とカメが共通祖先を持つことは分かったが、主竜類といっても地質時代に目を向ければさまざまなグループに分けられる。カメは、ワニ-鳥類(つまり恐竜も含まれる)グループよりも原始的な主竜類系統から分岐したようだが、そのあたりの原始的なメンバーの系統関係はよく分かっていない。具体的にどのような動物が論争的かという点、クビナガリュウきりゅうるい(鱗竜類)や魚竜などである。これらの海生爬虫類は、主竜類系統の原始的メンバーに含まれると主張する研究もあるし、鱗竜類系統の原始的メンバーなのだとする研究もある。そのような中、複数の系統解析結果で支持される可能性としては、カメはクビナガリュウの系統と近縁であるらしい(Rieppel and Reisz,1999など; 図1)。今後新たな化石種の発見等により、絶滅したグループの系統関係を解明できれば、カメの初期進化の謎解明にまた一歩近づけよう。

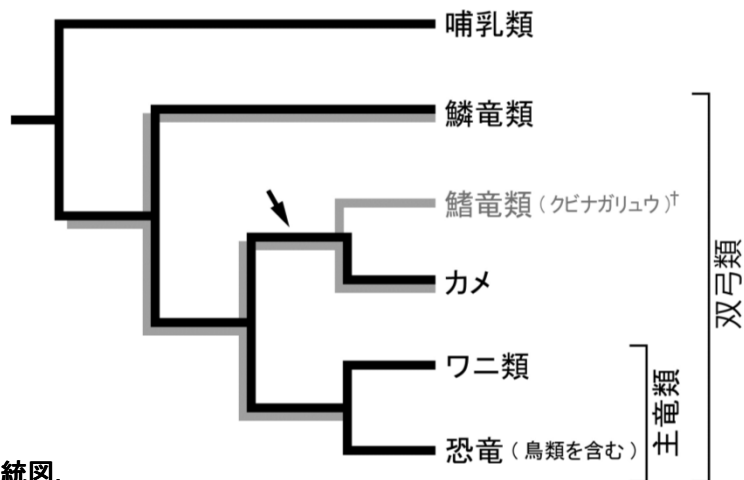


図1. 羊膜類の系統図.

黒色の線は、分子系統樹で解明された系統関係、灰色の線は化石種を含めた系統関係を表している。カメは鱗竜類が分岐した後で主竜類と分岐したことに注意。矢印は、肋骨の"axial arrest"が生じるようになったと推定されるポイントを示している。(Hirasawa et al., 2015をもとに作成)。

現在までに報告されている中で最も原始的なカメは、中国の後期三畳紀の地層から産出したオドントケリス(*Odontochelys*)である (Li et al., 2008). この動物の化石標本は北京にある中国科学院古脊椎動物・古人類研究所(IVPP)に所蔵されており、2011年私も標本の調査を行った。オドントケリスの甲羅の骨格はカメの甲羅の一般的なイメージと少し異なっていて、腹甲が相対的によく発達し、背甲は隙間だらけであった。だが、その背甲骨格を構成する肋骨の形態は、胚発生時に現生のカメの肋骨(肋板)と同様の過程でつくられたことを強く示唆するものだ。

通常ようまくるいの羊膜類では、肋骨は腹側までまわり込んで胸郭を構成している(図2A)。これは、胚発生時に肋骨原基が腹側体壁内でも形成されるからである。そして、肋骨には体壁筋(肋間筋、斜筋、横筋)が付着し、呼吸時の換気や体重支持といった役割を果たしている。一方、私たちの研究室が展開している発生学研究によると、カメの肋骨原基は腹側体壁内では形成されず、もっぱら傍軸部(胚において脊椎のまわり、背側の部分)だけで生じる(総説としてHirasawa et al., 2015)。これは、スッポンでもアカミミガメでもクサガメでもアカウミガメでもニシキマゲクビガメでも同様に確認された発生過程である。この、肋骨原基が傍軸部にとどまるという現象を、私たちは"axial arrest"と呼んでいる。なお、カメでも筋原基は腹側体壁にも侵入し体壁筋を生じるが、形成されるのは一層のみ(横筋系)である(Hirasawa et al., 2015)。

オドントケリスの肋骨は、肋骨そのものの形状や椎骨との関節面の方向をもとにすると、腹側までまわり

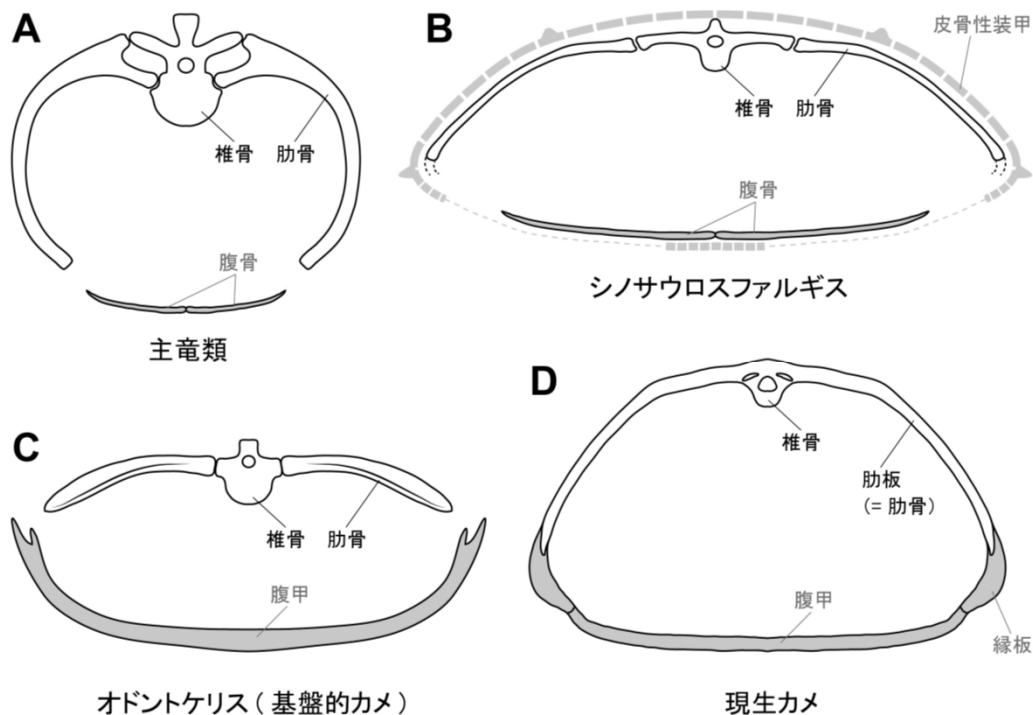


図2. 体幹の断面の比較.

A. 主竜類; B. 中期三畳紀の海生爬虫類シノサウロスファルギス (Hirasawa et al., 2013をもとに作成); C. オドントケリス; D. 現生カメ (Hirasawa et al., 2015をもとに作成). B, Cの肋骨パターンはDと同様に胚発生時に"axial arrest"を経て形成されたと考えられる。内骨格性の骨(椎骨, 肋骨)は白色, 外骨格性の骨(腹骨(ガストラリア), 腹甲骨格, 縁板骨)は灰色で示してある。内骨格と外骨格の定義については, Hirasawa and Kuratani (2015) を参照。

込まず側方へ伸びていたと復元される(図2C). これは, オドントケリスの胚発生時, 肋骨原基が通常の羊膜類のようなものではなく"axial arrest"のパターンであったことを示している. また, 化石をよく観察すると, 肋骨と椎骨の関節の可動性は乏しかったようであり, すでに通常の羊膜類の胸郭とは機能的にも異なっていたらしい(Hirasawa et al., 2013).

さらに, カメの系統から外に目を向けてみると, カメと近縁である可能性が高いクビナガリュウを含むグループも, 側方に伸びる肋骨を持っていた. 私たちは, 北京でオドントケリスとともに中期三畳紀の海生爬虫類シノサウロスファルギス(*Sinosauropsphargis*)の化石も研究したが, 復元されるシノサウロスファルギスの肋骨パターンも"axial arrest"を経て形成されたものであると考えられた(図2B; Hirasawa et al., 2013). その他, いわゆる「クビナガリュウ」と言って一般にイメージされるような海生爬虫類の肋骨も側方に伸びており腹側までまわり込んでいない. したがって, 現在最ももっともらしい系統関係に当てはめると, 肋骨の"axial arrest"は, カメやクビナガリュウを含むグループ(図1矢印)に起源があることになる. 言い換えれば, この発生学の視点から見出される"axial arrest"に由来する特徴は, カメとクビナガリュウ等の共有派生形質(共通祖先に由来する系統特有の特徴)である可能性が高い.

そのように進化上重要な分かれ目となっただろう"axial arrest"であるが, 通常の羊膜類の肋骨パターンと"axial arrest"を分ける発生機構の差異についてはまだ分からないことが多い. 私たちの研究室は, 現在, 細胞レベル, 分子レベルの発生学研究から, その謎の解明に取り組んでいる.

引用文献

- Hirasawa, T. and Kuratani, S. 2015. Evolution of the vertebrate skeleton: morphology, embryology, and development. *Zoological Letters* 1: 2.
- Hirasawa, T., Nagashima, H., and Kuratani, S. 2013. The endoskeletal origin of the turtle carapace. *Nature Communications* 4: 2107.
- Hirasawa, T., Pascual-Anaya, J., Kamezaki, N., Taniguchi, M., Mine, K., and Kuratani, S. 2015 (in press). The evolutionary origin of the turtle shell and its dependence on the axial arrest of the embryonic rib cage. *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution*.
- Li, C., Wu, X.C., Rieppel, O., Wang, L.T., and Zhao, L.J. 2008. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature* 456: 497-501.
- Rieppel, O., and Reisz, R.R. 1999. The origin and early evolution of turtles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 1-22.
- Wang, Z. et al. 2013. The draft genomes of soft-shell turtle and green sea turtle yield insights into the development and evolution of the turtle-specific body plan. *Nature Genetics* 45: 701-706.

参照

- プレスリリース「ゲノム解読から明らかになったカメの進化」理化学研究所 2013年4月29日
http://www.riken.jp/pr/press/2013/20130429_1/
- プレスリリース「胚発生過程と化石記録から解き明かされたカメの甲羅の初期進化」理化学研究所 2013年7月9日 http://www.riken.jp/pr/press/2013/20130709_1/