

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 5月31日現在

機関番号：82401

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2010～2011

課題番号：22840052

研究課題名（和文） 鳥類に至る系統における胸郭の形態進化：機能形態学と発生生物学からのアプローチ

研究課題名（英文） Evolution of the ribcage morphology in the lineage toward birds: a study based on functional morphology and developmental biology

研究代表者

平沢 達矢 (HIRASAWA TATSUYA)

独立行政法人理化学研究所・形態進化研究グループ・基礎科学特別研究員

研究者番号：60585793

研究成果の概要（和文）：鳥類特有の胸郭構造とその祖先の胸郭構造の対応関係を解明するために、現生主竜類（ワニ、ニワトリ）の胚を用いて胸郭の発生過程を比較した。ワニ胚において肋骨の3分節パターンは神経や筋の位置と対応して生じており、鳥類型2分節の肋骨パターンとの差は、単なる骨化の程度の違いではないことが示唆された。中生代獣脚類化石からの復元によると、鳥類型2分節の肋骨パターンの成立が呼吸機能の進化にとって特に重要であったと考えられる。

研究成果の概要（英文）：I studied the ribcage development in the extant archosaurs (alligator and chicken), to understand the homologies between the avian-specific ribcage and the ancestral ribcage. In the alligator embryo, the three-segmented rib pattern develops in concordance with the positions of nerves and muscles, suggesting that the difference between this three-segmented and the avian two-segmented patterns is not due to the difference in ossification levels. Analyses on fossils of the Mesozoic theropods demonstrated that the acquisition of the avian two-segmented rib pattern was essential to the respiratory evolution in the lineage toward birds.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	1,090,000	327,000	1,417,000
2011年度	1,130,000	339,000	1,469,000
年度			
年度			
年度			
総計	2,220,000	666,000	2,886,000

研究分野：脊椎動物進化

科研費の分科・細目：層位・古生物学

キーワード：主竜類、鳥類、ワニ、恐竜、化石、胸郭、古脊椎動物学、発生生物学

## 1. 研究開始当初の背景

(1) 脊椎動物の進化史において、鳥類の起源と進化はボディアプランの大きな改変を伴っていた。中でも、気嚢を伴う特殊化した呼吸器の成立は、彼らの適応放散にとって重要な改変であったと考えられている。鳥類に至る系統では、先行研究により、鳥類の祖先である中生代獣脚類も気嚢を備えていたことが明らかとなっていたが、それを駆動する胸郭の筋骨格系の進化プロセスに関してはほとんど研究例がなかった。

他の羊膜類と異なり、現生鳥類では肋骨(vertebral rib)と胸部肋骨(sternal rib)の2節が椎骨、胸骨と関節して胸郭が構成されている。鳥類が呼吸をするときには、肋骨と胸部肋骨の間の関節が可動し、胸郭は背腹方向にも大きく変形することになる。この胸郭構造はすべての現生鳥類に共通しており、飛行や走行、潜水などの生態の違いに関わらず、現生鳥類を特徴づけるものである。

(2) 羊膜類の体幹部の筋骨格系は、もっぱら体節に由来するが、それが近位にあって自律的に形態形成を行うか(primaxial)、遠位にあって胚環境に従ったかたちづくりを行うか(abaxial)により、2つの異なった中胚葉細胞系譜よりなる。鳥類では、primaxial / abaxial の境界が2節の肋骨の可動関節部分と一致しているとされている。

一方、多くの爬虫類の肋骨は、vertebral rib(骨)、intermediate rib(軟骨)、sternal rib(軟骨)の3つに分節している。しかし、これがどのように発生するのかについては研究例がなく、鳥類と他の爬虫類の間における胸郭の筋骨格系の対応関係は未解明であった。

## 2. 研究の目的

(1) 現生動物の中で鳥類に最も近縁な動物であるワニも他の多くの爬虫類と同様に3節の肋骨パターンを持っている。したがって、系統関係を考慮すると、主竜類の共通祖先も3節の肋骨パターンを持っていたと考えられる。そこで、ワニの体幹部の筋骨格系の発生過程を調べ、ニワトリのものと比較することで、鳥類の胸郭を構成する骨や筋が、爬虫類のどの部分と相同であるのかを探る。

(2) 申請者のこれまでの研究の発展型として、化石記録から、鳥類に至る進化における胸郭構造とその機能の変遷を明らかにしていく。

## 3. 研究の方法

(1) ワニを扱った解剖学的、機能形態学的研究においては、特にアメリカアリゲーター(*Alligator mississippiensis*)が用いられることが多い。発生学の研究例もあり、発生ステージが確立されている。そこで、本研究でもこの種を研究対象にし、米国ルイジアナ州 Rockefeller Wildlife Refuge にてアメリカアリゲーターの各発生段階の胚(計119個体)を入手した。これらをFerguson (1985)による発生ステージにもとづき分類し、Ferguson Stage (FS) 11、13、15、17、19、22の各発生段階(図1)のサンプルについて頸部から腰部までの連続組織切片を作製した。肋間神経の分布も調べるために、免疫染色(抗チューブリン・アセチル化型抗体)を用いて神経細胞を可視化した。これらの連続組織切片を、コンピューターソフト Avizo を用いて3次元的に再構築し、体幹部の筋骨格系、肋間神経の発生過程を追跡した。

また、FS22 - 28の骨・軟骨染色透明標本(アリザリンレッド・アルシアンブルー染色)を作製し、後期胚における肋骨の分節パターンを調べた。



図 1. 連続組織切片を作製したアメリカアリゲーター(*Alligator mississippiensis*)胚。

(2) ニワトリ胚については、ワニとの比較のために各発生段階の連続組織切片を作製するとともに、in situ ハイブリダイゼーションで関節に特異的に発現する遺伝子 (*Wnt9a*, *Gdf5*) の発現パターンも調べた。

(3) 以下の博物館、研究機関を訪問し、所蔵されている化石標本の観察・計測を行った。

- ① Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina
- ② American Museum of Natural History, New York, USA
- ③ Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, USA
- ④ Ohio University, Athens, Ohio, USA
- ⑤ 中国科学院古脊椎動物・古人類学研究所, 北京, 中国

#### 4. 研究成果

(1) ワニの3つに分節した肋骨において、骨-軟骨間の境界（哺乳類の肋骨-肋軟骨境界と形態的に類似）である背側2節間 (vertebral rib - intermediate rib 間) の境界は、骨化が始まる早い段階（～Ferguson Stage 24）ですでに現れていた（図2）。

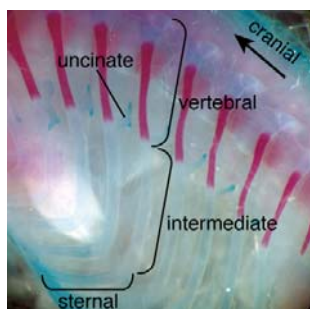


図2. アメリカアリゲーター、Ferguson Stage 24 胚の骨・軟骨染色透明標本。鉤状突起 (uncinate) の位置を基準に成体の肋骨と比較すると、すでに3節の分節パターンは完成していることが分かった。

また、胚の連続切片を3次的に再構成して発生を追っていったところ、この地点は肋間神経外側枝の分岐ポイントと一致するようであった。この境界も、単なる骨化の前線ではなく、それ以前の段階ですでに肋間神経の分枝と対応するような境界として現れてい

る可能性が考えられる。腹側2節間の境界の形成は、Ferguson Stage 17 までには成立しており（図3）、鳥類の2節の肋骨間にできる関節の形成と組織学的に似ていることが分かった。本研究は、3節に分節する肋骨の発生過程を調べた初めての例である。

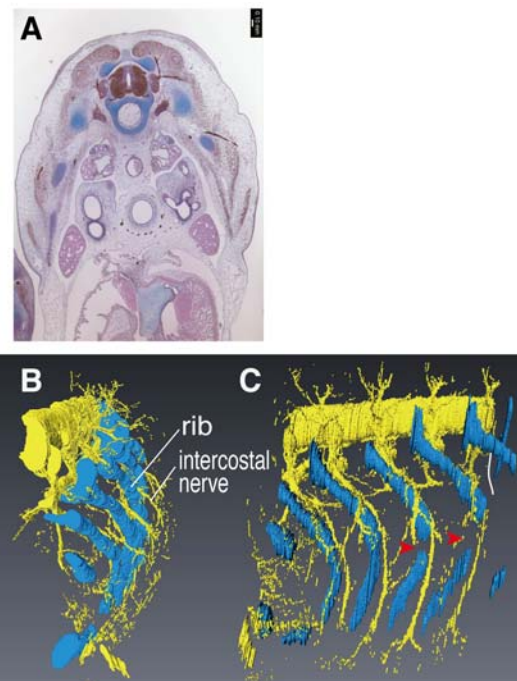


図3. アメリカアリゲーター、Ferguson Stage 17 胚。A. 組織切片（抗チューブリン・アセチル化抗体免疫染色＝茶色、H-E、アルシアンブルー染色）。B, C. 連続組織切片からの3次元再構成。軟骨（青色）と神経（黄色）を示してある。赤矢印＝intermediate rib - sternal rib 境界。

ニワトリ胚に対してはin situ ハイブリダイゼーションにより関節形成に関与する遺伝子 (*Wnt9a*, *Gdf5*) の発現パターンを調べたが、当初の予想と異なり肋骨間にできる関節では *Wnt9a*, *Gdf5* の発現は見られなかった。これについて、本研究を進めている間に、同様の結果が別の研究グループから発表されている。

(2) 化石記録によると、鳥類型の胸郭（2節に分節した肋骨とその間の可動関節を備える）は、派生的な（より鳥類に近縁な）獣脚類に限られることが、本研究でも確かめられた。それより基盤的な獣脚類について、計測値より肋骨の動きを復元してみると、鳥類の肋骨から実現される換気パターンはつくり出せないことも示唆された。

### (3) 本研究の意義と発展性

本研究では、多くの爬虫類に見られる3節の肋骨パターンと鳥類型の可動関節を備えた2節の肋骨パターンの対応関係について、胚発生と化石記録を調べて探った。これまでのところ、特有の呼吸機能と関連する鳥類型胸郭の成立は、肋骨の発生初期に生じる区画の変化により理解できる兆しが見られた。3節に分節した肋骨パターンの発生基盤についての理解がさらに進めば、四肢動物における胸郭の進化的起源や、哺乳類に至る系統における胸郭の進化、カメに見られる特有の胸郭構造をもたらした進化に関する研究も進展させることができると期待される。

また、本研究ではワニを用いた発生学研究を進めるための基盤を築くことができたが、これは分子発生学的研究も射程に入れた今後の研究にとって大いに役立つと思われる。

### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計1件)

平沢達矢. 鳥類に至る系統における呼吸器の進化, 科学, 80(11): 1091-1097, 2010年. 査読無

[学会発表] (計2件)

① Claessens, L. P. A. M. & T. Hirasawa. Ribcage anatomy, skeletal constraint and kinematics in extant and extinct archosaurs. 70th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology, Pittsburgh, Pennsylvania USA, 2010年10月12日.

② Hirasawa, T. The evolution of ribcage anatomy and breathing function in the Mesozoic theropods. 70th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology, Pittsburgh, Pennsylvania USA, 2010年10月11日.

[その他]

(1) アウトリーチ活動

① 平沢達矢. 中生代獣脚類恐竜から探る鳥類のからだの起源. 杉並区立科学館・自然科学ワークショップ「地球環境と生物多様性の変動史」, 東京, 2011年2月26日.

### 6. 研究組織

(1) 研究代表者

平沢 達矢 (HIRASAWA TATSUYA)

独立行政法人理化学研究所・形態進化研究グループ・基礎科学特別研究員

研究者番号: 60585793