

氏名(本籍)	伊藤敦(青森県)		
学位の種類	博士(理学)		
学位記番号	博甲第5361号		
学位授与年月日	平成22年3月25日		
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当		
審査研究科	生命環境科学研究科		
学位論文題目	Morphological Evolution of Caprellidea (Crustacea): Approaches from Molecular Phylogenetics and Developmental Biology (ワレカラ亜目(甲殻類)の形態進化: 分子系統解析と発生学的研究からのアプローチ)		
主査	筑波大学教授	博士(理学)	和田洋
副査	筑波大学教授	理学博士	井上勲
副査	筑波大学准教授	Ph.D.	遠藤一佳
副査	筑波大学准教授	理学博士	町田龍一郎

論文の内容の要旨

ワレカラ亜目は他の甲殻類には見られない、特異な形態的特徴を示す。通常、甲殻類の体は頭部・胸部・腹部に分けられ、またひとつの体節は1対の付属肢を持つ。しかし、ワレカラ類では第3-4胸脚が退縮し、第3-4胸節には鰓のみが発達する。また、腹部も著しく退化しており、瘤状の痕跡的な形態を残すのみとなっている。

一方で、ワレカラ類の中には上記の特徴が当てはまらない科も存在する。例えばヨコエビワレカラ科では第3-4胸脚は退縮しているが、腹部は複数の節からなり、付属肢も備えている。また、ムカシワレカラ科では腹部は痕跡的だが、第3-4胸脚が発達している。これらの事実は、ワレカラ類の系統内で収斂進化や先祖返りなどの現象が生じたことを示唆している。

そこで、まずヨコエビワレカラ科とムカシワレカラ科を含む7科10種のワレカラ類の18S rRNA 遺伝子塩基配列を用い、最尤法およびベイズ法で分子系統樹を構築した。この結果、ワレカラ類は三つの明確なクレードに分けられた。各クレードはいずれも高い信頼値で支持されたが、クレード間の系統関係は不明瞭であった。得られた系統樹を基にして最節約原理に基づく祖先形質復元を行った結果、ヨコエビワレカラ科とムカシワレカラ科で、腹部または第3-4胸脚が再獲得された可能性が示唆された。

ワレカラ類の1種であるトゲワレカラ *Caprella scaura* のミトコンドリアゲノム全長配列を決定し、系統推定のために有用と考えられる特徴を探索した。トゲワレカラのミトコンドリアゲノムは全長が15,079 bpで、13のタンパク質コード遺伝子、二つのrRNA 遺伝子、22のtRNA 遺伝子がコードされていた。これらの点は後生動物のミトコンドリアゲノムに一般的な特徴であるが、トゲワレカラに特有な点もいくつか見出された。トゲワレカラと、ワレカラ類の外群であるヨコエビ類のミトコンドリアゲノムには2遺伝子以上からなる保存的なブロックが3ヵ所見つかったが、ブロックの配置がヨコエビ類とトゲワレカラとでは異なっていた。また、トゲワレカラのミトコンドリアゲノムには配列が99%以上一致する調節領域が2コピー存在しており、これは甲殻類の中でも非常に稀な特徴であることが分かった。さらにtRNAの配置変動がワレカラ

類の系統内で頻繁に生じていることも示唆された。

典型的なワレカラ類の形態を示すトゲワレカラを用いて、胚発生過程を観察した。1細胞期から孵化までに、①全割から表割への移行、②胚盤の形成、③胚帯の伸張、④胚帯の屈曲・付属肢原基の形成、⑤付属肢原基の伸長・分節、⑥背閉鎖・頭部姿勢転換、といった一連の発生過程を明らかにした。これらのイベントは、ワレカラ類に近縁なヨコエビ類でも同様に見られるが、胸脚と腹部体節の形態形成においては両者で明らかな違いが見られた。ヨコエビ類では全ての付属肢原基が伸長・分節するのに対し、トゲワレカラの胚では全ての胸節に付属肢原基が形成されるが、第3-4胸脚原基では他の胸脚に見られるような伸長・分節が起こらず、鰓原基と思われる楕円型の構造のみが形成された。また、ヨコエビ類では付属肢原基が形成される時点で明瞭な腹部体節が確認されているが、トゲワレカラでは発生の全過程を通じて、第7胸節以後に発達した腹部体節の形成は観察されなかった。

以上の観察結果から、第3-4胸節では付属肢の基部（底節）と鰓が形成されるものの、先端部（端肢節）の伸長が起こらないことが予測された。この仮説を分子レベルから検証するため、端肢節の形成・維持に関わるとされている *Distal-less (Dll)* を単離し、発現パターンを *in situ hybridization* により調査した。この結果、第3-4胸節では付属肢が伸長するステージにおいて、*Dll* の発現が観察されないことが確認された。

系統解析と祖先形質復元の結果から、ワレカラ類では第3-4胸脚や腹部が一度失われた後に再獲得された可能性が示唆された。付属肢や体節などの複雑な形質は進化の過程で一度失われると、再び獲得されることはほとんど無いと考えられている（ドロの法則）が、ワレカラ類はこの一般則の例外であるかもしれない。

審 査 の 結 果 の 要 旨

本研究は、これまで分子生物学的な解析がほとんど行われてこなかった甲殻類ワレカラに新たな研究の局面を切り開いていくものであった。まず、分子系統学的な解析から、ワレカラ類の系棟関係を明らかにし、その解析の中から、ムカシワレカラやヨコエビワレカラに見られる特徴が、一度失われた形質が再獲得されたものである可能性を示唆する結果を得た。さらに、個体発生過程の詳細な解析も行い、*Dll* 遺伝子の発現の消失がワレカラ類を特徴付ける形態進化をもたらしたことを明らかにした。以上の研究成果は、動物多様性進化の研究に新しい方向性を示すものと高く評価された。

よって、著者は博士（理学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと認める。