

氏 名 伊藤 史博

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 2008 号

学位授与の日付 平成 30 年 3 月 23 日

学位授与の要件 生命科学研究科 遺伝学専攻
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 Evolution of developmental sequence in teleost fish lineage

論文審査委員 主 査 教授 平田 たつみ
教授 川上 浩一
准教授 池尾 一穂
助教 松本 知高
准教授 入江 直樹 東京大学 大学院
理学系研究科

論文の要旨

Summary (Abstract) of doctoral thesis contents

Morphology is consequence of sequential occurrence of developmental events, termed developmental sequence, and evolutionary changes in the sequence can generate morphological diversity. Because in general, evolutionary changes are recognized as a gradual and contingent process, it is assumed that developmental sequence also gradually evolved; closely related species would share both morphology and the sequence. However, there is mostly no information about empirical evaluation of evolutionary changes that actually occurred in developmental sequence. In particular, very few systematic comparisons have been made on the sequences of a wide range of developmental events that cover the whole body plan in any class of animals. Therefore, we have few clues to know how frequent developmental sequence experienced changes during the evolutionary history. Hence, estimating evolutionary changes of developmental sequence would help to untangle progressions for morphological evolution.

In this study, I examined evolutionary dynamics of developmental sequence at a macro-evolutionary scale using teleost fish. From the previous literatures describing development of 31 fish species, I extracted 20 landmark events occurred sequentially in the course of fish body planning. First, I generated parsimony phylogenetic tree from the collected developmental sequence dataset. The topology of this tree was quite different from molecular phylogenetic tree. This result implied that the developmental sequence of fishes had greatly rearranged during evolution, even between closely related species. Next, I parsimoniously reconstructed ancestral developmental sequences of fish molecular phylogenetic tree. The systematic comparisons of reconstructed ancestral sequences revealed that the frequent rearrangements of developmental sequences and the frequency of sequence changes differed widely depending on individual developmental events. Then, to detect the potential evolutionary shifts of the events in a parsimonious manner, namely “heterochronic shifts” in the developmental sequences, I conducted two different parsimonious methods, Parsimov and PGi. Both methods detected a significant number of heterochronic shifts, and these shifts were broadly distributed on almost all branches across the fish phylogeny. Collaborating with Dr. Tomotaka Matsumoto, we analyzed the distribution pattern of detected heterochronic shifts by a simulation-based approach. The simulation-based analysis revealed that the distribution of heterochronic shifts is not the result of the random accumulation over the phylogenetic time but exhibits a curious constant trend so that individual phylogenetic branches harbor similar numbers of heterochronic shifts regardless of their lengths. Furthermore, we examined the topological distribution of the heterochronic shifts on internal and terminal branches, respectively. In both of the branch types, the numbers of actual heterochronic shifts were basically in the range of the expected numbers in the simulation; there were little preferences for external localization. These simulation-based analyses suggested that heterochronic shift is branching related processes. Finally, I explored the relationship between developmental sequence, which was relative temporal order of events, and the duration of embryonic period. I reconstructed the evolutionary

(別紙様式 2)
(Separate Form 2)

history of relative shifts of hatch timing and short duration of embryonic period, and revealed that these two changes were expected to be a co-evolutionary phenomenon; evolution of earlier shifts in the relative hatch timing accompanied shortening the duration of embryonic period.

Summary of this study, I revealed that the developmental sequences are in fact frequently changeable during the course of fish evolution, and that these changes are associated with the four following characteristics. (1) The frequency of sequence changes differs widely depending on the individual developmental events. (2) The heterochronic shifts frequently occurred over the fish phylogeny. (3) By simulation-based analyses, distribution of heterochronic shifts is not the result of the random accumulation over the phylogenetic time and similar numbers of heterochronic shifts occurred in individual branches regardless of their lengths. (4) The earlier shifts of the relative hatch timing might be co-evolved with the shortening duration of embryonic period. This study provides an overview of evolution of the developmental sequence in fish lineages by systematic analyses and discusses the underpinnings of morphological evolution.

Summary of the results of the doctoral thesis screening

生物の発生は、形態的に特徴的なイベントの積み重ねとして記載される。ある生物種内のランドマークとしての発生イベントは、個体差なく同じ順番で繰り返されるので、イベントの順番、すなわち発生シーケンスには何らかの生物学的意味があると予想される。伊藤史博さんは、動物の形態の多様化と発生シーケンスの変化との関係に興味をもち、種が豊富で文献情報が充実した真骨魚類の発生シーケンスの系統解析を行なった。魚類は多様な形態を示すと同時に、共通のボディプランを備える。全ての種に共通する組織や器官を生み出す発生イベントに着目することで、ボディプランに関連した発生シーケンスの保存性や、進化を通して順序が変化し易い/しにくい発生イベントの傾向などを明らかにできるのではないかと考えて研究を行なった。

伊藤さんは、胚発生過程を詳細に記載した文献がある30種類の真骨魚類を解析の対象とした。発生イベントとしては、多くの文献で共通してランドマークとして使用されるもので、かつ、なるべく幅広く体全体の発生をカバーするという観点から20のイベントを選択した。文献情報からこれらのイベントについての記載を読み取り、発生シーケンスを取得した。まず、発生シーケンスの種間保存性を調べるために、各イベントの順位を現存の30種間で比較した。その結果、順位の変わりやすさはイベントごとに異なることがわかった。例えば、発生中期の咽頭胚期におきるイベントでは順位のばらつきが少ないことが示されたが、この時期は「発生砂時計モデル」において、脊椎動物において種間の多様性が最も減少するとされる時期に一致しており興味深い。逆に、種間で順位のばらつきが多い発生イベントは、ヒレの原基であるmedial finfoldの出現や、孵化のタイミングであった。さらに分子系統樹上で最節約的に祖先型の発生シーケンスを推定し、得られた祖先型発生シーケンスを用いて各発生イベントの順位解析を行なった場合にもほぼ同様の結果が得られた。

次に、現存種及び祖先型の発生シーケンスを比較して、各系統で起こったであろう発生イベントの順位の入替え(heterochronic shift:HS)をParsimov法により解析した。この手法は最節約法に基づくため最小数のHSを検出する。しかしそれにもかかわらず、魚類の発生シーケンスの進化を説明するためには相当数のHSが必要で、ほぼ全ての系統分岐において複数のHSがマップされた。検出されたHS数が多いので、伊藤さんは、HSは進化の過程で頻繁に起きる現象であり、進化時間の長さに応じて蓄積されていくのかもしれないと仮説を立て、共同研究でシミュレーションを行って検討した。その結果、予想に反して、HSの数は、系統進化の長さとは無関係に、枝ごとに同程度蓄積するという傾向が認められた。今のところ、この一見不思議な結果の解釈には至っていないが、伊藤さんは2つの可能性を考察している。一つは、HSが系統分岐にリンクする可能性である。これは種特異的な形態分化を考える上で魅力的な説である。もう一つは、実際上取りうる発生シーケンスの自由度が有限であることに加えて、最節約法による影響で、見かけ上のHSの数を制限してしまった可能性である。しかしたとえその影響があるとしても、この結果は、魚類の進化において発生シーケンスの変化が頻繁に起こってきたことを初めて示すものであり意義は大きい。

(別紙様式 3)

(Separate Form 3)

以上のように、伊藤さんの研究は、発生シーケンスというユニークな切り口で動物の形態進化の理解を目指すもので、独自性が高く、示唆に富む新規知見をもたらすものである。よって、博士号授与の要件を満たすと全会一致で判断した。