

日本学士院賞 受賞者

倉谷 滋

しげる



専攻学科学目 動物学

略歴	生年	年月	略歴	生年	年月
	昭和三十三年	九月		昭和三十三年	九月
	昭和五十六年	三月		昭和五十六年	三月
	同 六〇年	六月		同 六〇年	六月
	同 六二年一月	一月		同 六二年一月	一月
	同 六三年九月	九月		同 六三年九月	九月
	平成三年	五月		平成三年	五月
	同 五年	七月		同 五年	七月
	同 六年	四月		同 六年	四月
	同 一〇年	四月		同 一〇年	四月
	同 一三年	四月		同 一三年	四月
	同 二六年一月	一月		同 二六年一月	一月
	同 三〇年	四月		同 三〇年	四月
	令和六年	四月		令和六年	四月
	同 六年	四月		同 六年	四月
	同 六年	四月		同 六年	四月

京都大学理学部卒業  
琉球大学医学部助手  
理学博士（京都大学）  
米国ジョージア医科大学研究員  
米国ベイラー医科大学研究員  
米国ベイラー医科大学助教  
熊本大学医学部付属遺伝発生医学研究施設助教  
岡山大学理学部教授  
理化学研究所発生・再生科学総合研究センター・チームリーダー  
理化学研究所開拓本部主任研究員  
理化学研究所生命機能科学研究センター・チームリーダー（開拓本部兼務）  
理化学研究所生命機能科学研究センター客員主管研究員（現在に至る）  
東京医科歯科大学（現・東京科学大学）大学院医歯学総合研究科非常勤講師（現在に至る）  
理化学研究所名誉研究員

## 理学博士倉谷滋氏の「脊椎動物の形態進化のしくみを解明する発生学的研究」に対する授賞審査要旨

生物はどのような仕組みで姿を変えてきたのか。この素朴な疑問は、進化生物学における大命題である。倉谷滋氏は、この根源的な問題に取り組み、とりわけ「抜本的なパターンの改変」を含む進化現象の幾つかを題材として、形態進化に関する重要な発見を行い、本分野に多大な貢献をしてきた。

脊椎動物の進化における「顎の獲得」は、パターン改変の代表例で、進化史上重要な出来事のひとつとされている。顎をもつ「顎口類」は、顎を持たない祖先から進化したとされており、倉谷氏は、その進化過程を解明するため、顎を持たない円口類の一種ヤツメウナギを選んで、その胚発生の過程を、顎口類のニワトリやマウスと詳細に比較した。その結果、両者では、口器形成のために同じ遺伝子セットが用いられているにも関わらず、その発現場所が変わり、口器を作る間葉の素材が一致しなくなることを発見した。これに基づき倉谷氏は、顎口類では、遺伝子の発現場所が変位することによ

り顎が獲得された、とするヘテロトピー説を提唱。ヘテロトピー（異所性）とは、体の特定の構造の形成場所が、進化において変わるという概念だが、その実例と仕組みはあまり知られてはいなかった。倉谷氏の研究は、形態進化には、発生関連遺伝子の位置的制御のシフトが関わるというユニークな発見に繋がった。

また倉谷氏は、別の円口類ヌタウナギの胚を実験室で得ることに世界で初めて成功した。その胚発生の観察に基づき、ヤツメウナギとヌタウナギが脊椎動物の祖先的なパターンを彷彿とさせる胚段階を共有することを示し、円口類の形態を再定義すると共に、それによって脊椎動物の様々な器官構造の初期進化プロセスを説明することにも成功した。

倉谷氏のもう一つの重要な貢献は、カメ類の甲羅の進化的様式を説明することである。甲羅は単に外皮を肥厚させただけのものではなく、その背側部には肋骨が入り込んでいる。また、通常の動物の肩甲骨は、肋骨からなる胸部の外に位置するのに対し、カメでは肋骨の内側に変位しており、一見、形態的相同性が失われているように見える。このような、「構造どうしの相対的位置関係のズレ」は、カメの甲羅を新規な構造として際立たせており、その進化的起源が大きな謎とされてきた。

この問題を解明するため、倉谷氏はスポンを用い、カメ類の胚

が発生する時、他の羊膜類（哺乳類、鳥類、爬虫類）にはみられない独特の「体壁の折り曲げ」があることを発見した。さらに、通常の羊膜類の胚では、肋骨が外側体壁中を腹側に向かって伸びるのに対し、カメでは、外側へ伸長することにより、肋骨が肩甲骨原基に覆い被さるを見いだした。この「肩甲骨原基の閉じ込め」と、「体壁の折り曲げ」こそが、カメ類に特有な体の設計図の獲得に繋がったと倉谷氏は結論した。さらに、カメ類の祖先型と目される化石種オドントケリスが現生カメ類の発生の中間段階を彷彿とさせることを指摘し、現生カメ類の発生プロセスが、カメの進化過程の一段階を反復することが示唆されて、発生と進化の間に一定の関係があるという説に根拠を与えた。

さらに、倉谷氏が率いる研究グループは、様々な脊椎動物の発生過程で働く遺伝子の網羅的情報を取得し、大型計算機を活用して比較解析を行い、進化的に最も保存されている発生段階とは、「器官形成期」であるとする「発生砂時計モデル」に分子発生学的根拠を与えた。これは発生と進化の間に見られる法則性を検証可能な科学の組上に乗せる上で第一歩を記しただけでなく、生物進化において変化しにくいパターンがあるという現象の背景には、分子的な制約があることを示唆することにもなった。すなわち、動物の解剖学的構造には「相同性」と呼ばれる保守性があるのだが、その背景には、

進化を通じて変化できなかった特定の発生パターンが存在しているらしい。進化と発生の関係は、従来、思弁的な議論に終始しがちであったが、倉谷氏の研究以来、分子遺伝学的、発生生物学的な土俵の上で議論されるようになった。

胚発生過程における器官原基の配置のわずかな位置的变化が、結果的に大きな形態変化に至るといふ、形態進化の新しい仕組みを明らかにした倉谷氏による一連の発見は、古典的な比較動物学と実証主義的現代生物学を融合させることによって初めて可能となったもので、学術的知見を大きく塗り替えたものとして高く評価され、生物学の教科書として世界的スタンダードとなっている「Campbell Biology」や M. J. Benton 著「Vertebrate Paleontology 第四版」においても取り上げられている。

また、倉谷氏の研究グループは人体解剖学や古生物学をも射程に置き、哺乳類の中耳や顔面、横隔膜の進化過程を解明し、さらに、謎の脊椎動物として長年注目されていた中期デボン紀の化石種パレオスポンデイルスの頭骨形態の全貌を明らかにして、その系統的位相を特定することにも成功した。

倉谷氏は、進化形態発生研究で世界を牽引してきただけでなく、動物学分野における学術成果の発信のためには、日本も国際的に重要な役割を担うべきとの信念から、二〇一五年に国際誌 *Zoological*

Lettersを創刊、現在も編集長を務めている。さらに、倉谷氏は多くの国際会議から基調講演などに招かれるなど、本分野における国際的なリーダーシップを発揮している。

以上、進化形態発生学における新研究分野を開拓し、いくつものブレイクスルーを達成しながら世界的レベルで活躍している倉谷氏の業績は日本学士院賞にふさわしいものである。

## 主要な論文の目録

倉谷氏には、二二五一篇の原著論文と総説があり、表題研究に関する代表的な論文は以下のとおりである。

- Hirasawa, T., Hu, Y., Giles, S., Uesugi, K., Hoshino, M., Manabe, M., and Kuratani, S. (2022). Morphology of *Palaeospondylus* shows affinity to tetrapod ancestors. *Nature* **606**: 109–112.
- Higuchi, S., Sugahara, F., Oisi, Y., Pascual Anaya, J., Takagi, W., and Kuratani, S. (2019). Inner ear development in cyclostome and the evolution of vertebrate semicircular canals. *Nature* **565**: 347–350.
- Pascual-Anaya, J., Sato, I., Papps, J., Yandong, R., Sugahara, F., Higuchi, S., Takagi, W., Ruiz-Villalba, A., Ota, K. G., Wang, W., and Kuratani, S. (2018). Hagfish and lamprey Hox genes reveal conservation of temporal colinearity in vertebrates. *Nat. Ecol. Evol.* **2**: 859–866.
- Sugahara, F., Pascual-Anaya, J., Oisi, Y., Kuraku, S., Aota, S., Adachi, N., Takagi, W., Hirai, T., Sato, N., Murakami, Y., and Kuratani, S. (2016). Evidence from cyclostomes for complex regionalization of the ancestral vertebrate brain. *Nature* **531**: 97–100.
- Kitazawa, T., Takechi, M., Hirasawa, T., Hirai, T., Narboux-Nême, N., Kume, H., Oikawa, S., Maeda, K., Miyagawa-Tomita, S., Kurihara, Y., Hitomi, J., Levi, G., Kuratani, S., and Kurihara, H. (2015). Developmental genetic bases behind the independent origin of the tympanic membrane in mammals and diposids. *Nat. Commun.* **6**: 6853.
- Kuratani, S. (2013). Evolution. A muscular perspective on vertebrate evolution. *Science* **341**: 139–140.
- Hirasawa, T., Nagashima, H., and Kuratani, S. (2013). The endoskeletal origin of the turtle carapace. *Nat. Commun.* **4**: 2107.
- Wang, Z. \*, Pascual-Anaya, J. \*, Zedlisa, A., Li, W., Nimura, 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., and Irie, N. (\*equal contributions) (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. *Nat. Genet.* **45**: 701–706.
- Oisi, Y., Ota, K. G., Kuraku, S., Fujimoto, S., and Kuratani, S. (2013). Craniofacial development of hagfishes and the evolution of vertebrates. *Nature* **493**: 175–180.
- Ota, K. G., Fujimoto, S., Oisi, Y., and Kuratani, S. (2011). Identification of vertebra-like elements and their possible differentiation from sclerotomes in the hagfish. *Nat. Commun.* **2**: 373.
- Irie, N. and Kuratani, S. (2011). Comparative transcriptome analysis reveals vertebrate phylotypic period during organogenesis. *Nat. Commun.* **2**: 248.
- Nagashima, H., Sugahara, F., Takechi, M., Ericsson, R., Kawashima-Ohya, Y., Narita, Y. and Kuratani, S. (2009). Evolution of the turtle body plan by the

- folding and creation of new muscle connections. *Science* **325**: 193–196.
13. Kuraku, S., Takio, Y., Tamura, K., Aono, H., Meyer, A., and Kuratani, S. (2008). Non-canonical role of Hox14 by its expression pattern in lamprey and shark. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **105**: 6679–6683.
  14. Ota, K. G., Kuraku, S., and Kuratani, S. (2007). Hagfish embryology with reference to the evolution of the neural crest. *Nature* **446**: 672–675.
  15. Shigetani, Y., Sugahara, F., Kawakami, Y., Murakami, Y., Hirano, S., and Kuratani, S. (2002). Heterotopic shift of epithelial-mesenchymal interactions for vertebrate jaw evolution. *Science* **296**: 1316–1319.
  16. Kuratani, S. (1997). Spatial distribution of postotic crest cells defines the head/trunk interface of the vertebrate body: embryological interpretation of peripheral nerve morphology and evolution of the vertebrate head. *Anat. Embryol.* **195**: 1–13.