

脊椎動物骨格筋の進化：祖先的新口動物からの考察

※1

研究代表者：尾内 隆行（医学部形態機能医科学講座解剖学分野・助教）

共同研究者：飯野 哲（医学部形態機能医科学講座解剖学分野・教授）

概 要
脊椎動物の進化はその明瞭な頭部に代表される。頭部は頭蓋、脳、特殊感覚器、顎そして頭部骨格筋(咀嚼筋、外眼筋)などで構成され、これら解剖要素の独自の連絡が脊椎動物の成立と深く関係している。このような頭部形態の進化の過程を知る為には、脊椎動物の祖先がどのような形態をしていたかを知る事が重要である。円口類は顎を持たない脊椎動物であり、化石証拠などから初期脊椎動物に近いと考えられている。また頭索類は脊索をもつが椎骨をもたない無脊椎脊索動物であり、脊索動物の進化を理解するために重要である。また半索動物は、新口動物の初期進化の時点で現れたと考えられている。これらの動物の解剖、発生を比較することで、脊椎動物の頭部骨格筋の進化を明らかにする事が本研究の目的である。
関連キーワード
脊椎動物、頭部骨格筋、頭索類、半索動物、中胚葉

研究の背景および目的

我々はいつ、どこからやってきたのか？人類は自分たちの存在の意味を常に問い続ける。少なくとも18世紀後半には、キリスト教的な神がヒトを作ったという世界が壊れはじめた。例えばドイツの詩人ゲーテは、transformationism と呼ばれる形態学の教義をたてた。彼によれば、動物の体には、変容する力が宿っていて、頭蓋の骨は、椎骨が二次的に変わったものだと考えた。その思想の背景には、プラトン主義があったため、理想主義的原型論がこの思考を覆っていた。ダーウィン以降動物の関係性は歴史科学をもって理解される。そしてマスタマン(1889)は、脊椎動物は高度に分節的な形態をしていると主張し、頭索類や半索動物にみられる分節構造と進化的に関係していると主張し

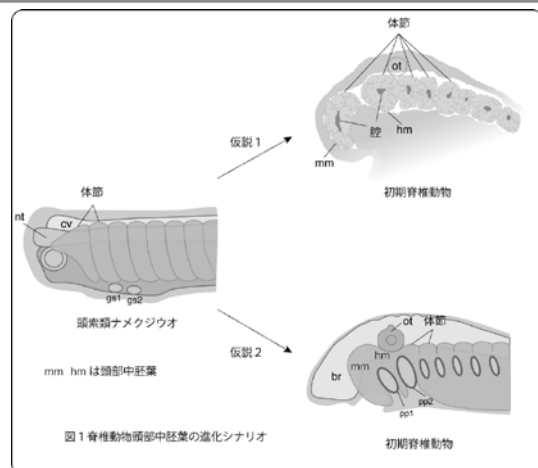
た。しかしながら、当時進化研究を行う者たちに共通してみられた観念論は、科学の客観性からはほど遠いものであった。

21世紀に入り、ゲノム解読が進んだことで、動物の類縁関係が遺伝情報をもとに再度研究され、これまでの仮説を否定することも度々おきた。また分子比較発生学は、観念的な研究を、分子の言葉でより科学的にするという流れを作った。このような時流にあつて、申請者は、マスタマンに代表される古典的な脊椎動物の進化に関する理論を再度検証する。そして現代の context において脊椎動物頭部骨格筋の進化の歴史を明らかにする。

研究の内容および成果

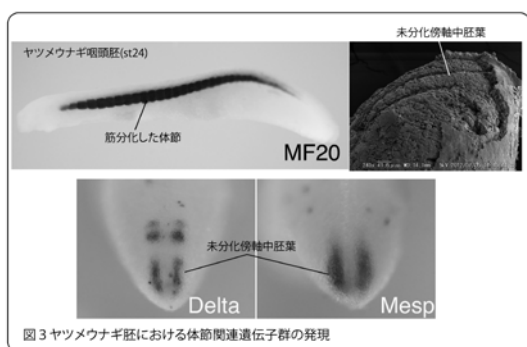
まず、脊椎動物の頭部形態の初期進化を明らかにする研究を行った。近年のカンブリア紀の化石群の再解釈から、メタスプリギナ、ミロクミンギアなどの stem vertebrate は三分岐を示し、円口類や顎口類と独立の系統を示す事がわかっている(Conway Morris et al., 2014)。しかしこれらの動物はすでに絶滅しており、その発生、解剖の詳細はわからない。円口類は、形態的に顎をもたず、鰭もないなど、stem vertebrate に近い状態を維持していると考えられている。そして現存するグループ(ヤツメウナギ)の研究は、初期脊椎動物の進化を明らかにする可能性を十分に持っている。

マスタマンの理論によると、脊椎動物の頭部は、高度に分節的であり、頭索類と比較可能であるという。特に発生過程において、将来筋に分化する中



胚葉と呼ばれる細胞集団が、体の前後軸に沿って体節と呼ばれるブロック上の塊として分布すると主張した(図 1)。しかしながら、卵黄の多い円口類ヤツメウナギの初期胚は、切片を作る過程で組織が破れやすく、これまでの観察の結果は議論の余地が残る。もし初期脊椎動物が、体節とは異なる中胚葉を頭部において進化させたのであれば、これまで考えられてきた進化シナリオは大きく書き換える必要が出てくる。そこで本研究計画では、レーザー顕微鏡を用い、胚の切片を作成することで、胚本来の状態を保持したまま観察し、ヤツメウナギの頭部中胚葉の分節性について考察した。

図 2 は初期咽頭胚期におけるヤツメウナギの頭部中胚葉の切片像である。これまで言われていたような頭部中胚葉に腔は存在しないことがわかった。またその他の発生ステージでも同様に頭部中胚葉に腔は存在しないことが観察された。このこ



とは、脊椎動物の頭部は、頭索類のような祖先的動物から同じ発生機構を利用して進化していることを否定する。そして脊椎動物の頭部中胚葉は、祖先的脊索動物の発生機構の根底的な変更によって成立したと考えられる。

また現在、ヤツメウナギ胚において頭部中胚葉の発生を制御しているであろうと思われる遺伝子群を単離し、その発現パターンを解析中である。具

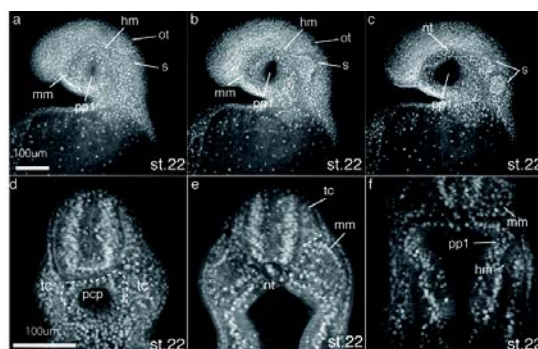


図 2 共焦点レーザー顕微鏡によるヤツメウナギ胚の観察

体的には体節形成関連遺伝子である *delta*, *Mesp*, *Lfng*, *hairy*, *Notch* を単離し、Whole mount in situ hybridization によってその発現を解析している。現在のところ、これらの遺伝子群は前体節未分化中胚葉に発現することがわかってきた。今後は頭部中胚葉に発現しているかどうかを調べる。またヤツメウナギの中胚葉の形成過程を SEM によっても観察している。このデータは遺伝子発現のデータと照らし合わせる事で、中胚葉形成過程の形態学的特徴と、その背景にある遺伝的機構との対応があるのかわかる(図 3)。

本助成による主な発表論文等、特記事項および競争的資金・研究助成への申請・獲得状況

「主な発表論文等」

Onai T. Adachi N, Kuratani S. Metamerism in cephalochordates and the problem of the vertebrate head. *Int. Journal. Dev. Biol.* 61:621-632. doi: 10.1387/ijdb.170121to (2017)

Onai T. The evolutionary origin of chordate segmentation: Revisiting the enterocoel theory.

Theory in

Biosciences. <https://doi.org/10.1007/s12064-018-0260-y> (2018)

Onai T. Canonical Wnt/ β -catenin signaling regulates animal/vegetal axial patterning in the cephalochordate amphioxus. (Under revision)

Onai T. and Sugahara F. Mesoderm formation in cyclostomes and the evolution of the vertebrate head (in prep).

Onai T. Yu JK, Su YH. Ancient origin of the chordate segmental mesoderm. (in prep)

「特記事項」

なし

「競争的資金・研究助成への申請・獲得状況」

助成組織: 日本学術振興会 助成制度: 科研費 基盤 C 研究課題: 脊椎動物体節の進化的起源の解明 代表 採否状況: 未決定

助成組織: 日本学術振興会 助成制度: 科研費 新学術領域研究 3D 形態ロジック 研究課題: 脊椎動物体節を主題とした生物進化と新規三次元形態創発の仕組みの解明代表 採否状況: 未決定