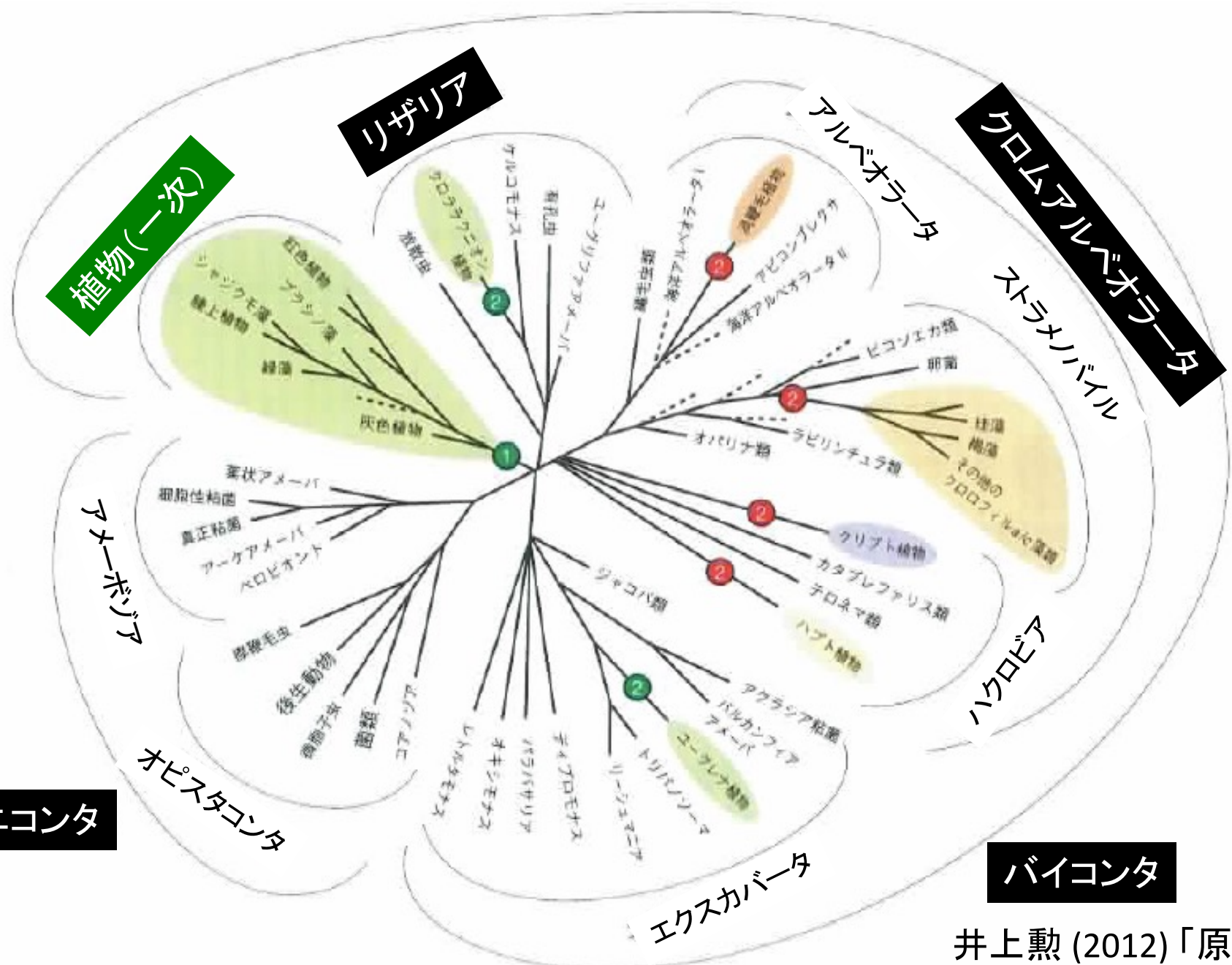




動物1

Animalia



井上勲 (2012)「原生動物」
遺伝 66, p439-444

真核生物の分子系統

ただし、紅色植物の二次共生はクロムアルベオラータの根元で起こったとある

動物の起源

二つの仮説

- 群体鞭毛虫仮説

(ガストレア説: colonial theory/gastrea theory)

エルンスト・ヘッケル

- 繊毛虫仮説

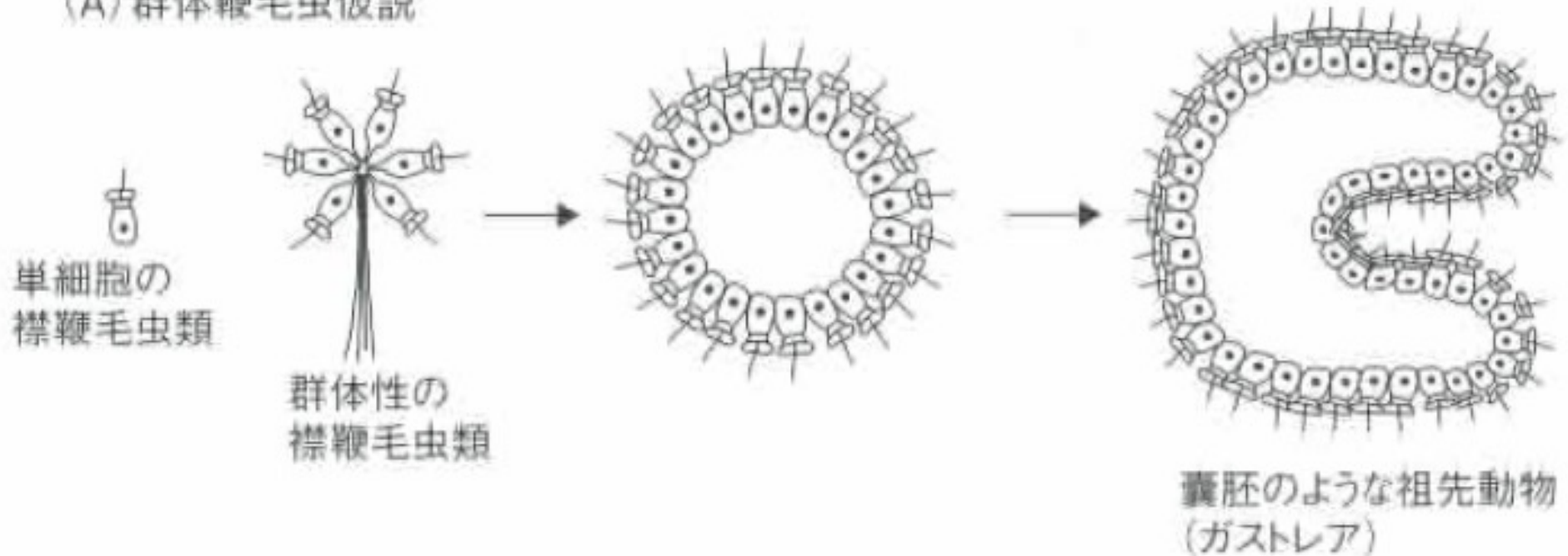
(ciliate theory)

ヨヴァン・ハッジ

群体鞭毛虫仮説

- 立襟鞭毛虫の集合体を動物界の祖先生物と見なし、多細胞動物は単系統と考えた。

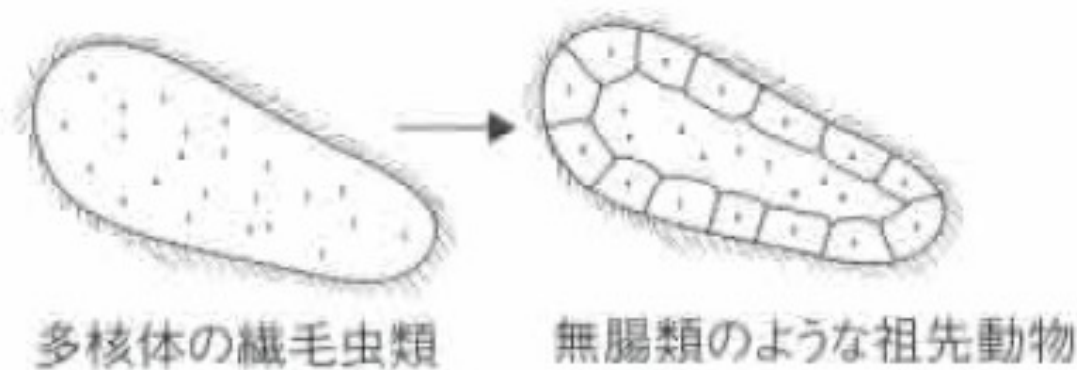
(A) 群体鞭毛虫仮説



繊毛虫仮説

繊毛虫が多核化して生じた扁形動物の無腸類に似た動物が後生動物の起源

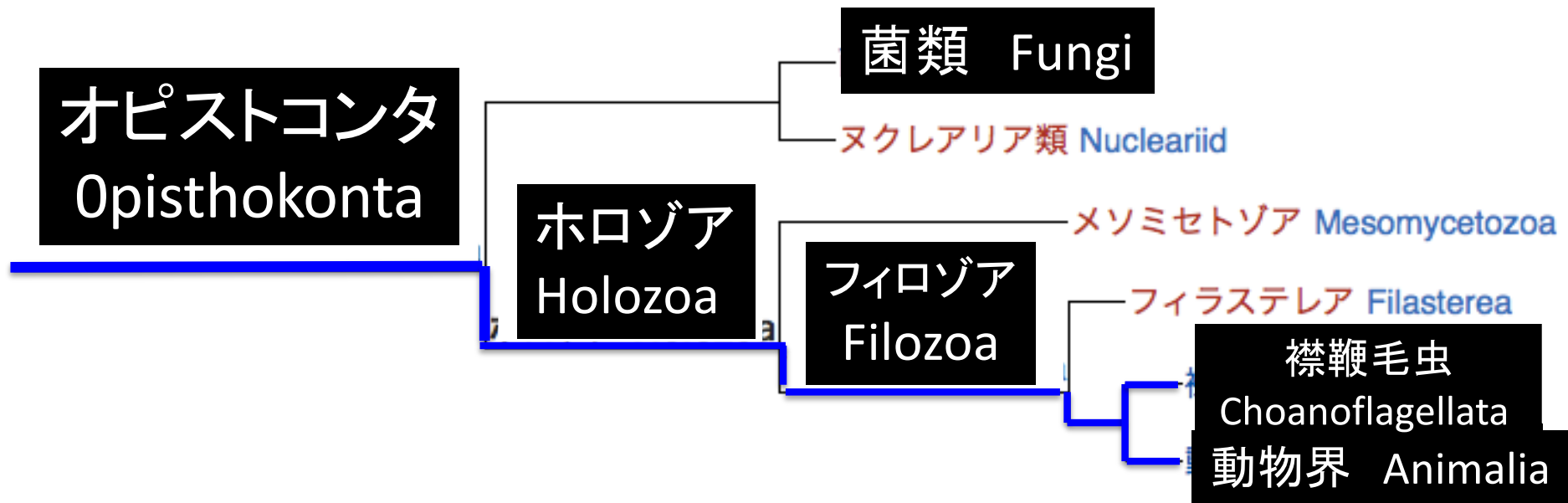
(B) 多核体繊毛虫仮説



ヘッケル説が有力

近年の分子系統解析がヘッケル説を支持

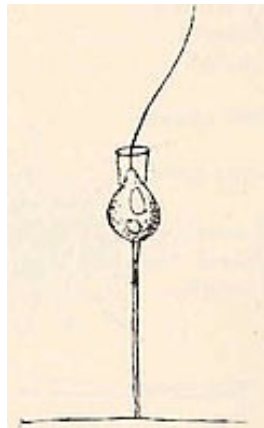
- 動物は海綿も含めて**単系統**
(以前は、海綿は他の後生動物とは別系統の可能性が考えられていた)
- 立襟鞭毛虫は、動物界の姉妹群



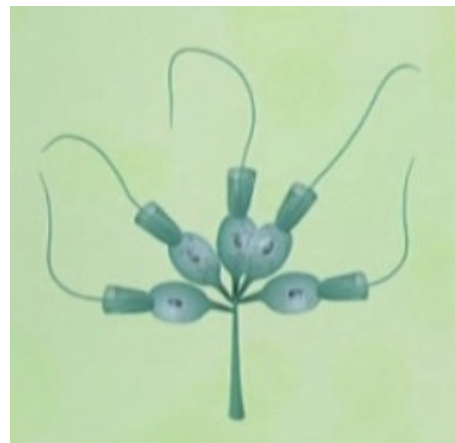
ホロゾア (Holozoa) はオピストコンタを二つに分類した系統の一つである。動物界と、それに近縁な単細胞生物を含む。オピストコンタは真菌類を含む系統と動物界を含む系統とに大きく分けることができるが、ホロゾアは動物界を含む系統のことを指す¹。ホロゾアは、動物に対して菌類よりも近縁な生物を全て含む分類群である。そのため研究者によっては、ホロゾアよりもコアノゾア (Choanozoa) のように動物の側系統群として(動物以外を)まとめることを好む場合もある

立襟鞭毛虫

- 1本の鞭毛を持っており、その基部を微絨毛 (tentacles あるいは microvilli) が環状に取り囲んで襟 (collar) と呼ばれる構造を形成
 - 鞭毛は水流を起こしてバクテリアなどの餌粒子を集め、これを襟が捕捉する事で摂食
- 固着性の種は鞭毛の反対側に柄を持ち、基物に付着したまま摂食
自由遊泳性の種では鞭毛は細胞の遊泳にも用いられる。この時鞭毛はヒトの精子と同様に細胞の進行方向の反対に向けられる。
- 古くは二本鞭毛であったと考えられているが、二本目の鞭毛は現在では退化しており、基底小体の痕跡が残る

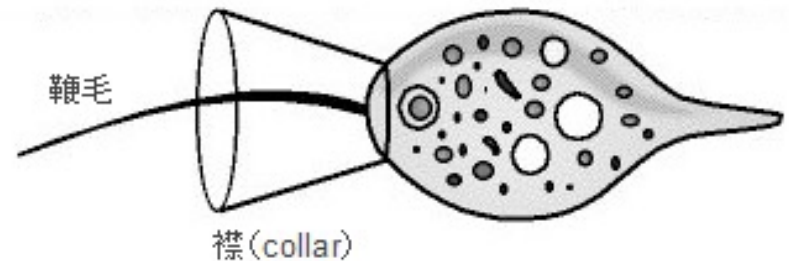


固着性

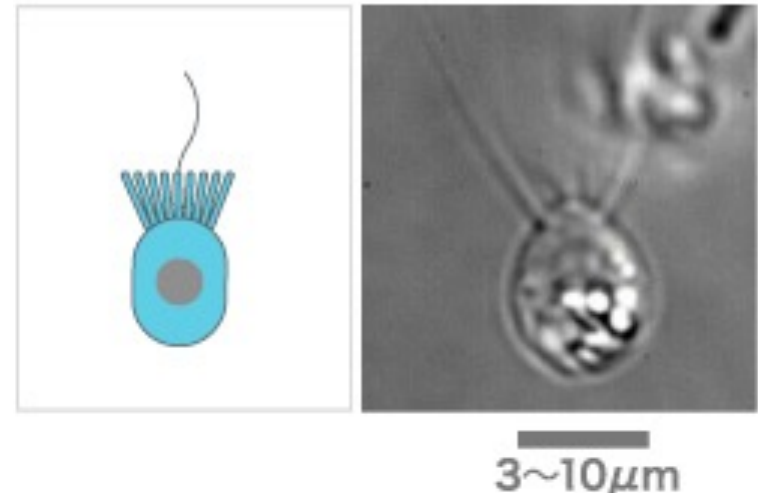
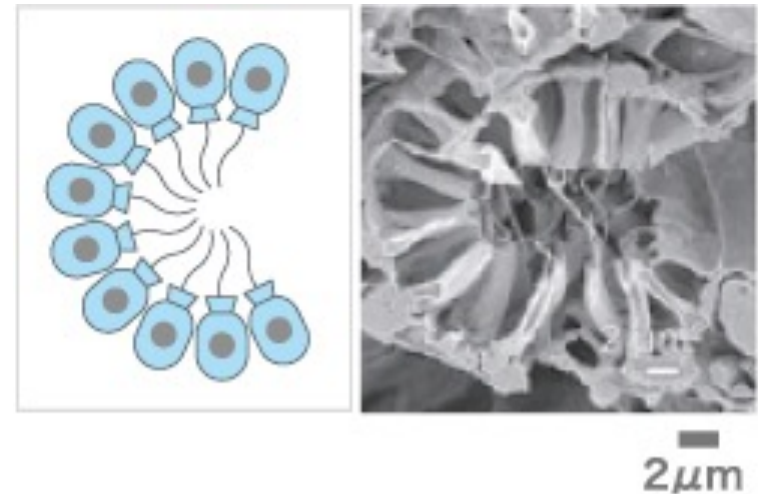
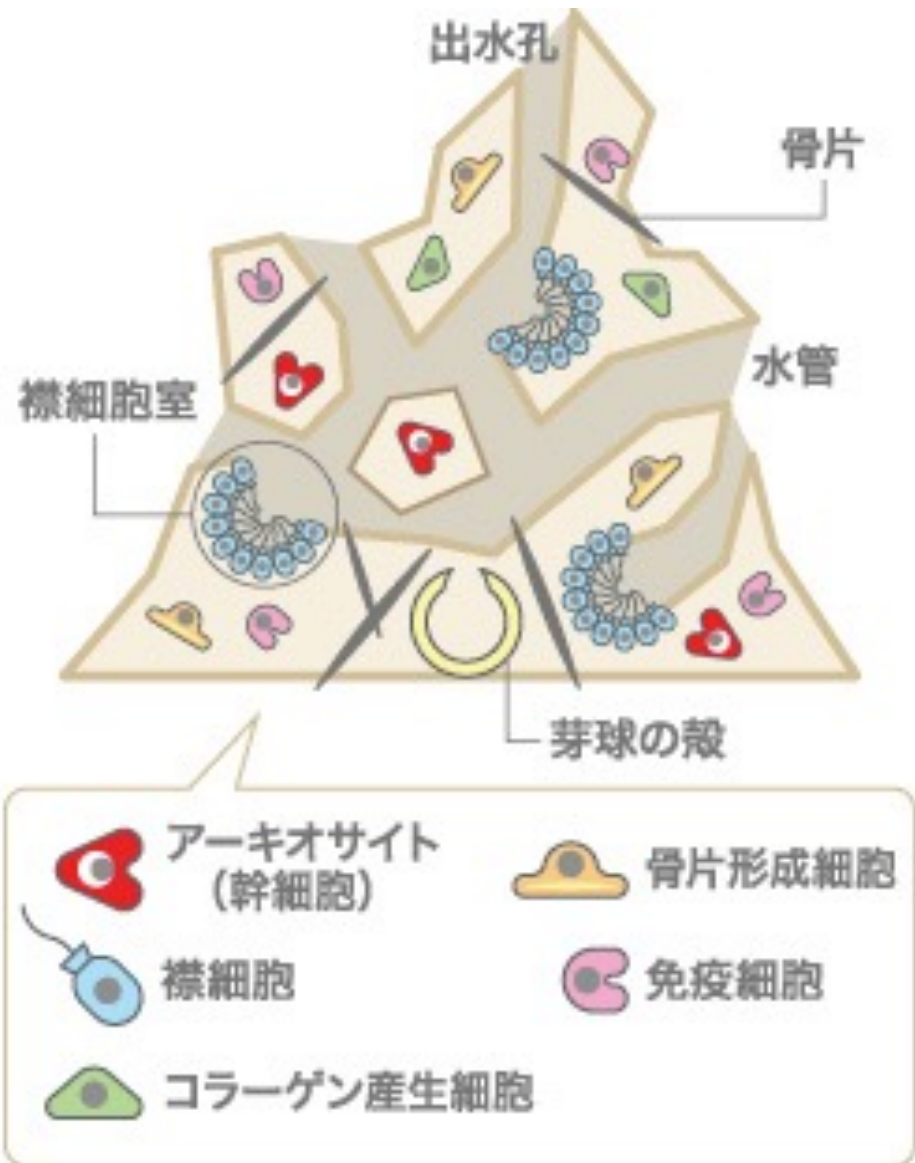


群体性立襟鞭毛虫

<http://ja.wikipedia.org/wiki/襟鞭毛虫>



カワカイメン個体の断面図



カイメンの襟細胞室と立襟鞭毛虫襟細胞室(上:電顕写真)を構成する襟細胞は鞭毛と襟をもち、この特徴が立襟鞭毛虫(下:光顕写真)と共通している。

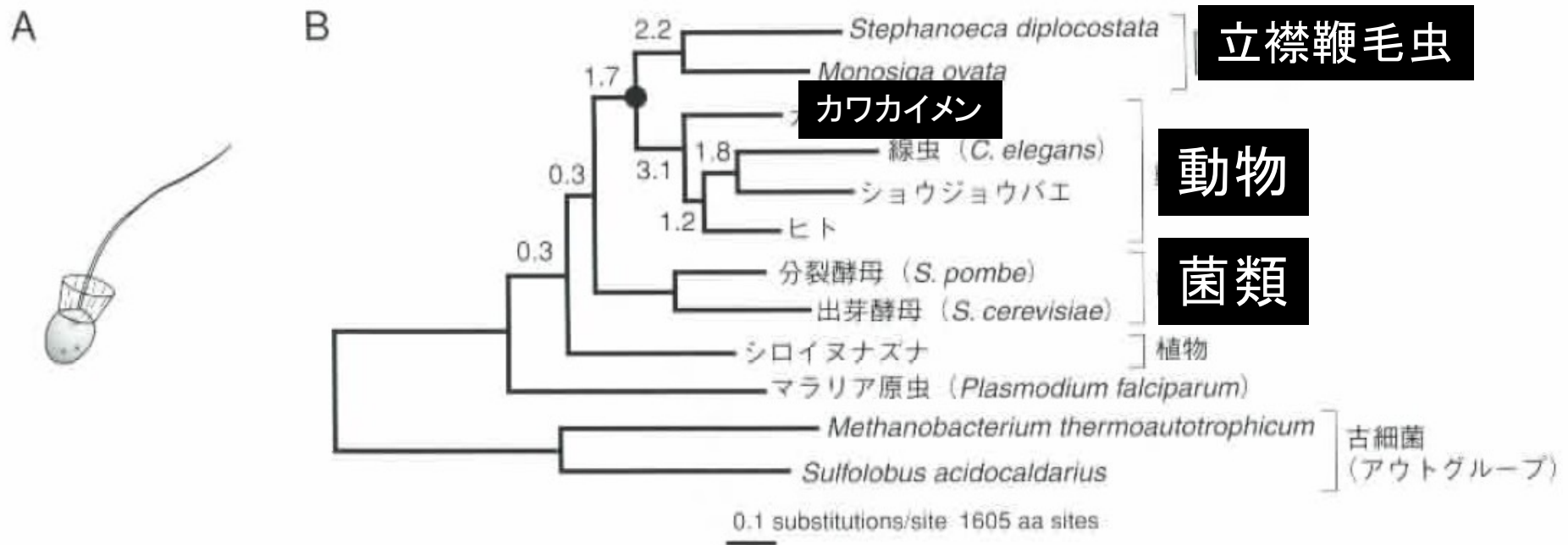


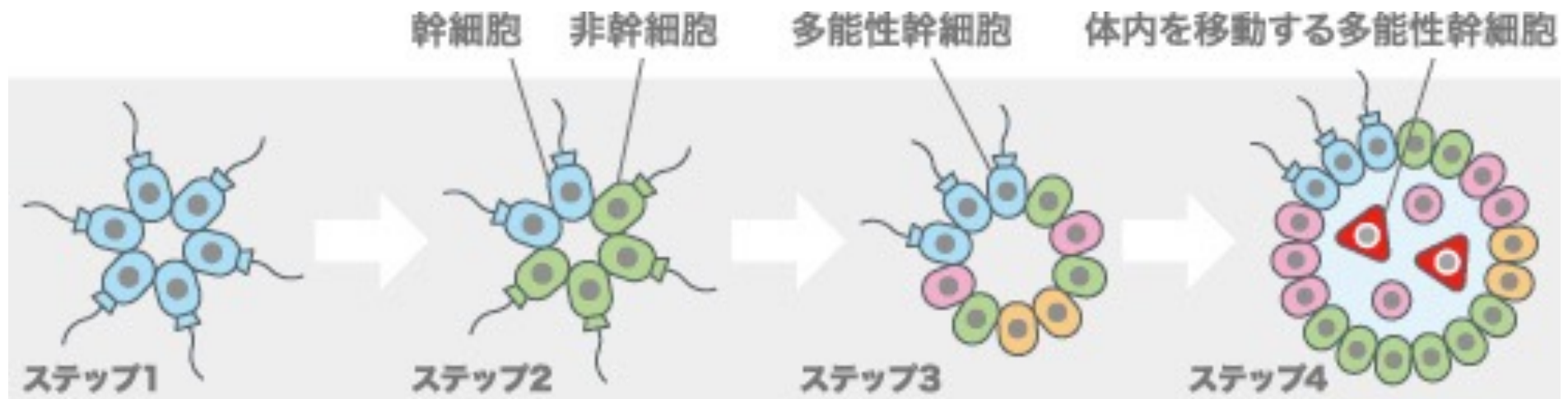
図4 立襟鞭毛虫の進化的位置と遺伝子の多様化

A: 立襟鞭毛虫の1種 *Monosiga ovata* の模式図。細胞からは1本のムチ型鞭毛が生えており、鞭毛基部は触毛様の原形質の輪(襟, collar)で囲まれている。(文献14より改変)

B: RNAポリメラーゼ I, II, III の largest subunit を用いて最尤法により推定した分子系統樹。合計で1,605アミノ酸座位を用い、“遺伝的アルゴリズムを用いた探索による最尤法¹⁵⁾”により推定した。系統樹上の数字はreliability index と呼ばれる数値で、系統樹上の枝の信頼性を表す指標である。数値の高い方がより信頼性が高く、1.0という数値は“枝の右側の生物群が単系統とならない樹形との(対数)尤度差が標準誤差の1.0倍ある”ことを意味する。黒丸は立襟鞭毛虫と動物の分岐。

岩部 et al. (2007)「分子進化と比較ゲノム – 立襟鞭毛虫の遺伝子から探る動物の多細胞化」In: “比較ゲノム学から読み解く生命システム (藤山秋佐夫 監修)”
 細胞工学別冊 秀潤社, pp.74 – 80.

- カイメンの襟細胞は、単細胞真核生物である立襟鞭毛虫に形態が類似
- 立襟鞭毛虫には集合体を形成する種もあり、現存する単細胞真核生物の中で最も多細胞動物に近い。



多細胞化のシナリオ

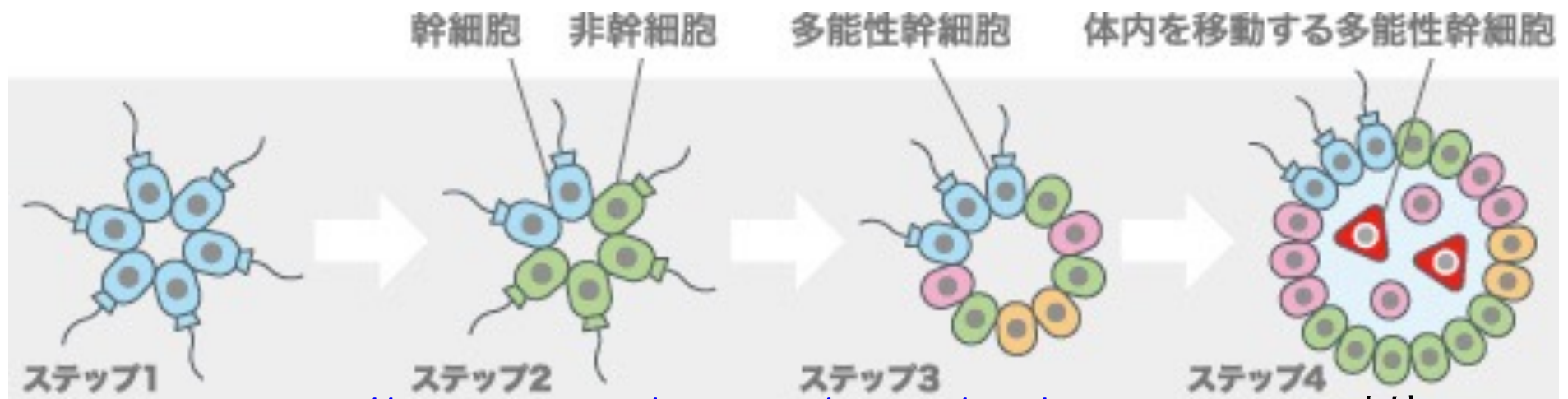
ステップ1: 立襟鞭毛虫のような細胞の集合体である起源的な多細胞動物

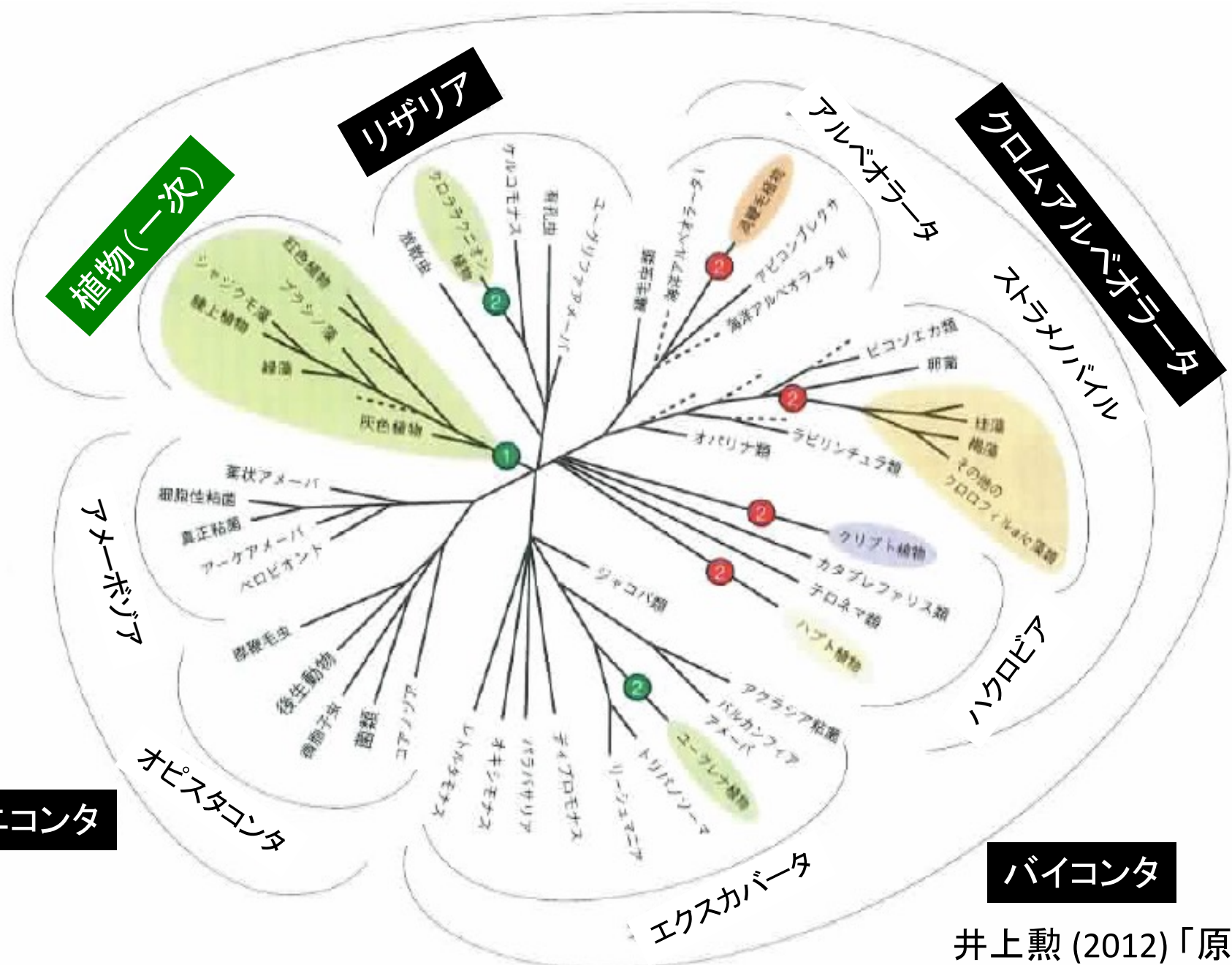
ステップ2: 自己複製(分裂)能力が一部の細胞に限られるようになり、自己複製できる細胞を「幹細胞」、できない細胞を「非幹細胞」に分化

ステップ3: 体が複雑になり、自己複製の可能な細胞が複数の細胞種を生み出せる多能性幹細胞が出現

ステップ4: 動物の体がより大きくなって体の内部にも細胞をもつようになり、上皮に存在する幹細胞がすべての細胞に分化して体を作ることが難しくなる。

-----→ 体内を移動できる幹細胞が発達した

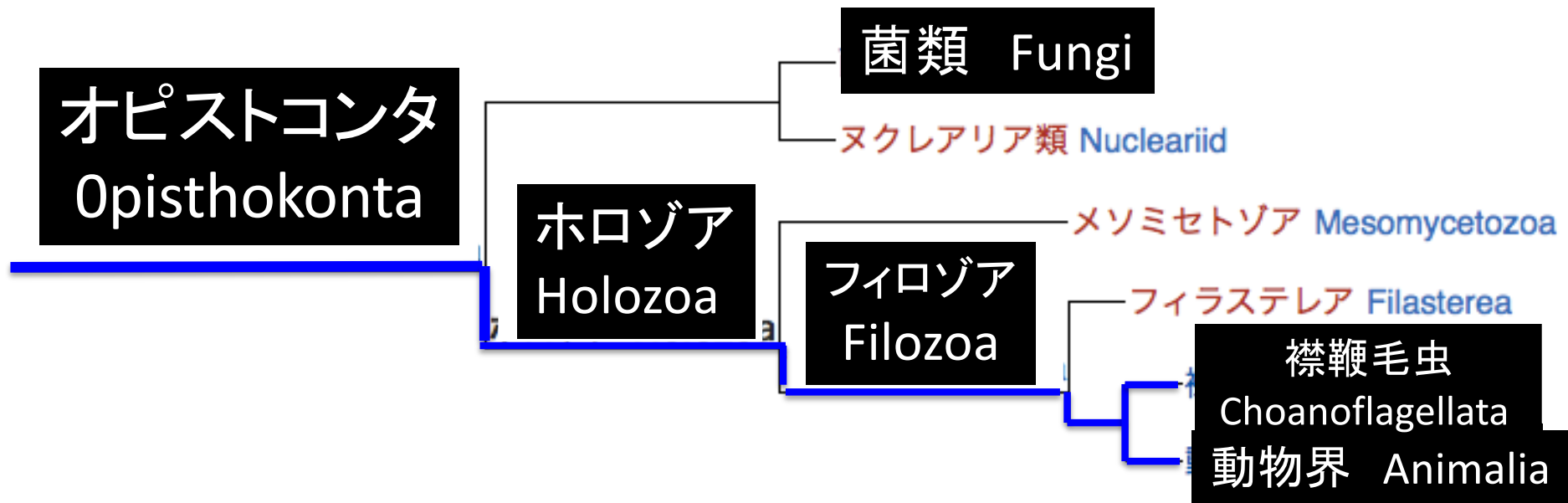




井上勲 (2012)「原生動物」
遺伝 66, p439-444

真核生物の分子系統

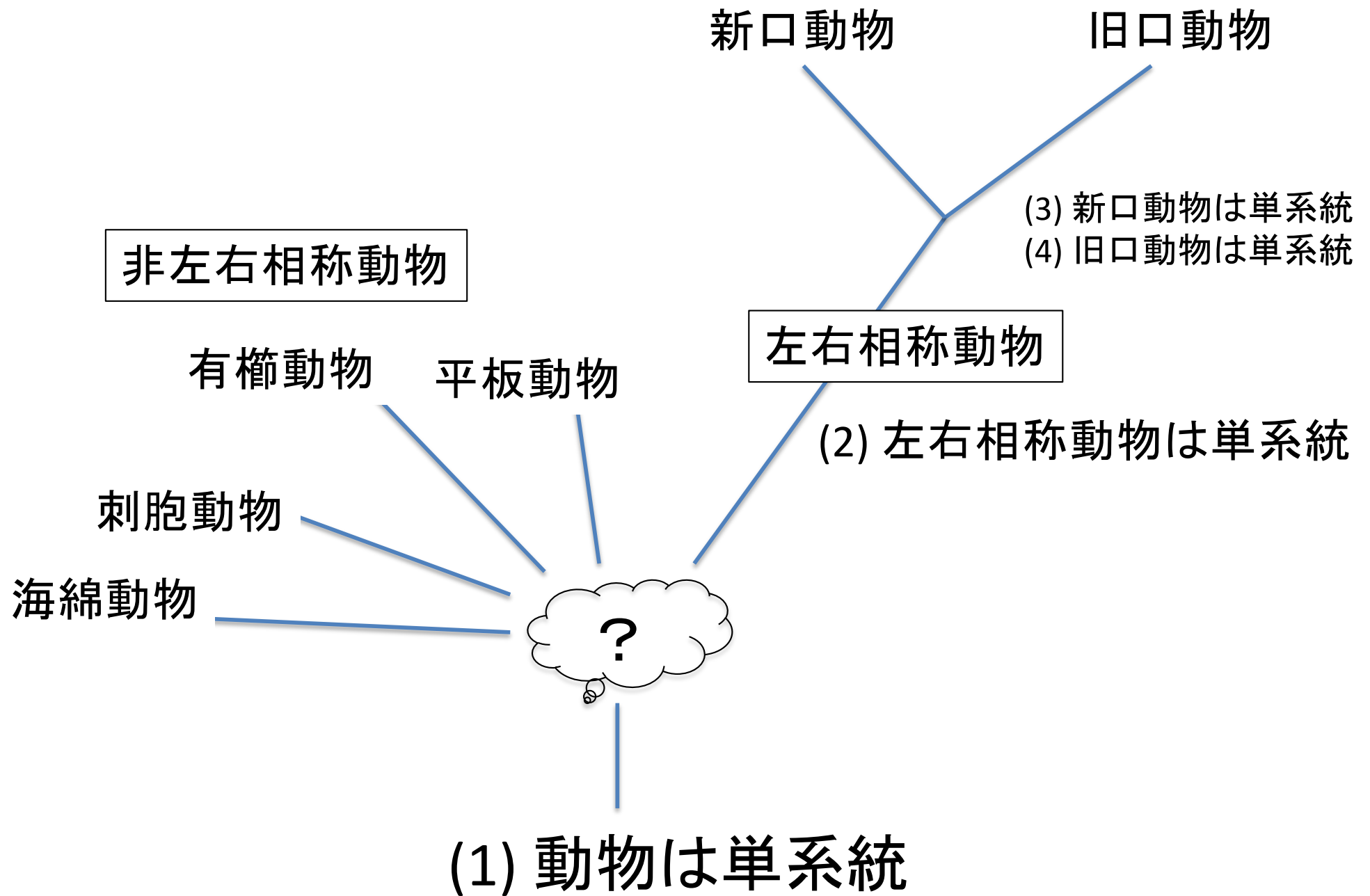
ただし、紅色植物の二次共生はクロムアルベオラータの根元で起こったとある



ホロゾア (Holozoa) はオピストコンタを二つに分類した系統の一つである。動物界と、それに近縁な単細胞生物を含む。オピストコンタは真菌類を含む系統と動物界を含む系統とに大きく分けることができるが、ホロゾアは動物界を含む系統のことを指す¹。ホロゾアは、動物に対して菌類よりも近縁な生物を全て含む分類群である。そのため研究者によっては、ホロゾアよりもコアノゾア (Choanozoa) のように動物の側系統群として(動物以外を)まとめることを好む場合もある

動物の分子系統解析

- 1990年代からrRNAなどを利用した分子系統解析により動物の分類が見直されてきた。



動物の分子系統解析で明らかになったこと 1

- 後生動物は単系統
- 左右相称動物は単系統
- 旧口動物、新口動物はそれぞれ単系統
- 左右相称動物を、体腔により無体腔類、偽体腔類、真体腔類の3つの単系統群に分類する考えは支持されない
- 旧口動物は、体腔のあり方と関係なく、脱皮動物と冠輪動物の2群に分かれる

動物のボディープランと進化

ボディープラン(体制): 基本的な体の構成

地球上の動物はボディープランをもとに30を超える門に分類され、形態や分子データからボディープランの進化が研究されてきた。

ボディプランに基づく動物の形態進化

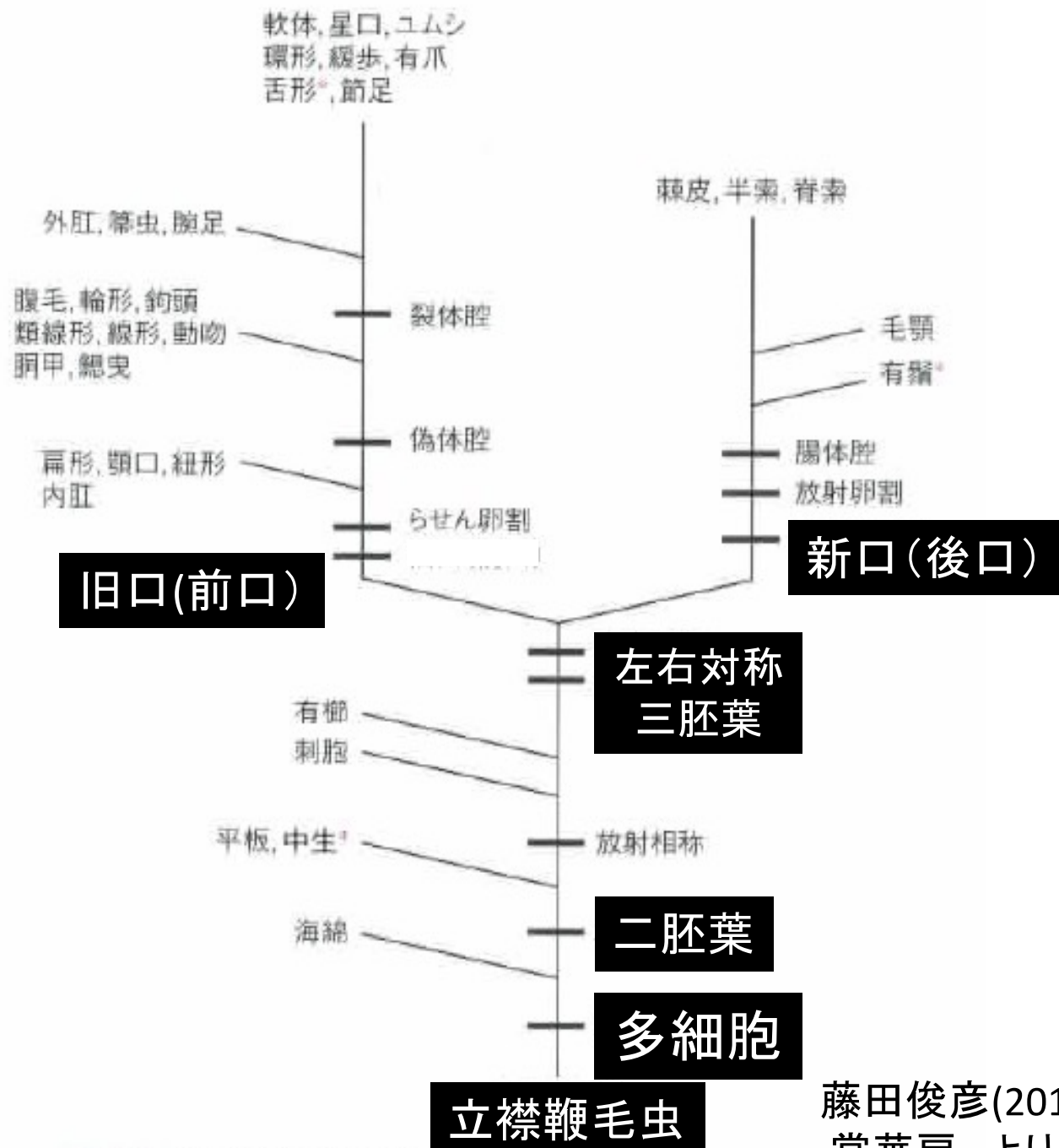
1 多細胞化

2 胚葉性

3 相称性

4 発生

5 体腔



藤田俊彦(2010) “動物の系統分類と進化”
裳華房 より

図 5.6 伝統的な二分岐説による動物界の系統樹
星印の動物門は本書では動物門としては扱っていないので注意。
(岩佐, 1977 を参考に作図)

ボディプランに基づく動物の形態進化

1. 多細胞化

単細胞生物の多細胞化

立襟鞭毛虫が集合して海綿動物のような多細胞動物が形成

- 大型化
- 細胞分化による機能の異なる組織の形成
組織が組み合わさって器官が形成

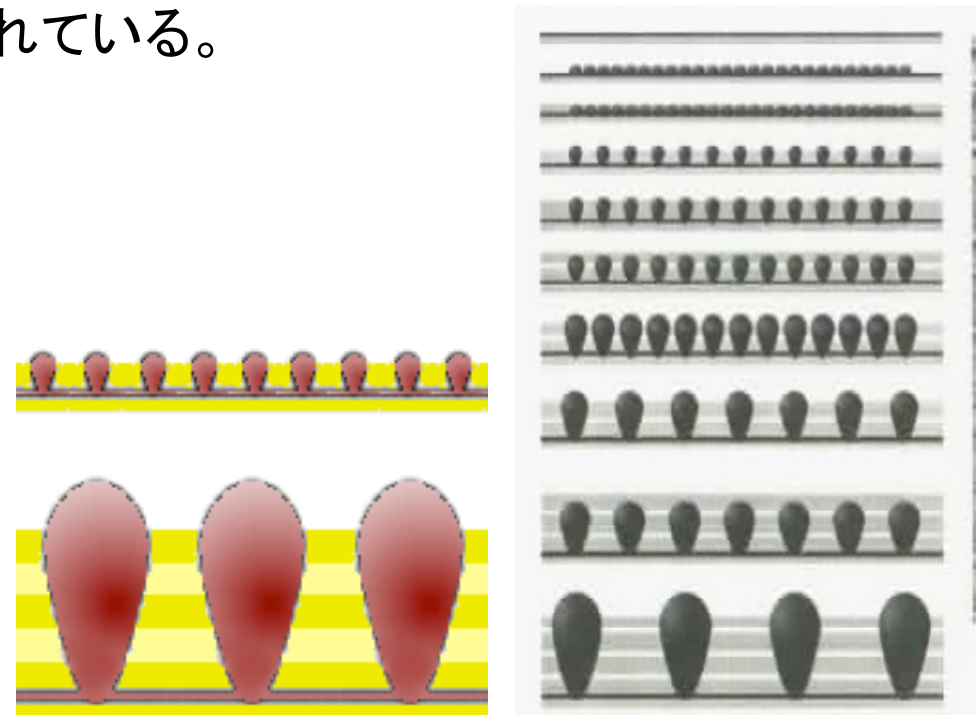
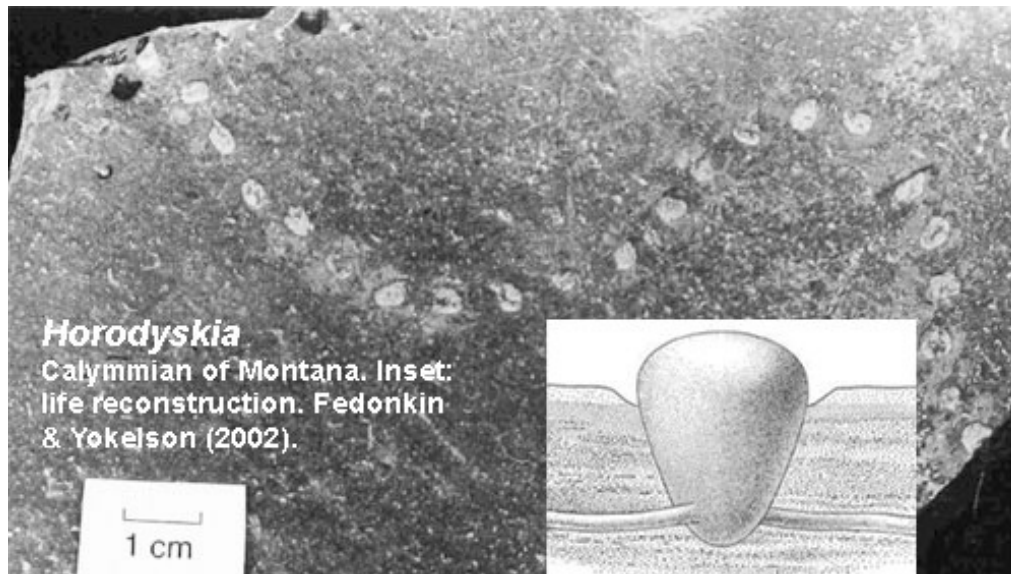
多細胞動物の化石

ホロディスクヤ (Horodyskia)

- エディアカラ紀以前 (15億年～9億年前) の化石
- 北米とオーストラリアで発見
- 別名「ビーズの糸 (string of beads)」
- 当初はつながった個体のコロニーだが、成長するにつれて個体が分離
ただし地中ではつながっていたと考えられている。

Kingdom: [Animalia](#)

Genus: *Horodyskia*



<http://palaeos.com/proterozoic/proterozoic.htm> および
宇佐見義之 (2008)「カンブリアン爆発の謎」 技術評論社

表 5.2 地質年代と主な出来事

累代	代	紀	世	年代	動物界の進化に関する主な出来事
顕生代	新生代	第四紀	完新世	1万 1700 年前～	大陸の位置は現在の形となる；くり返し氷河期となり海水面が下降；大型の哺乳類や鳥類の絶滅；人類の進化
			更新世	258 万 8000 年前～	
		新第三紀	鮮新世	533 万 2000 年前～	大陸の位置は現在の形へと近づく；気候が寒冷乾燥化。哺乳類、鳥類、ヘビ類、花粉媒介の昆虫類、真骨魚類の適応放散
			中新世	2303 万年前～	
		古第三紀	漸新世	3390 万年前～	
			始新世	5580 万年前～	
	中世代	白亜紀		1 億 4550 万年前～	隕石による大量絶滅
		ジュラ紀		1 億 9960 万年前～	パンゲア大陸の分裂、恐竜の繁栄、鳥類の出現
		三畳紀		2 億 5100 万年前～	哺乳類の出現、海洋動物の大量絶滅
	古生代	ペルム紀		2 億 9900 万年前～	パンゲア大陸の形成、爬虫類が繁栄；大量絶滅
		石炭紀		3 億 5920 万年前～	ゴンドワナ超大陸の形成、両生類が繁栄
		デボン紀		4 億 1600 万年前～	硬骨魚類の多様化；海洋動物の大量絶滅
		シルル紀		4 億 4370 万年前～	無顎類の多様化、最古の陸上節足動物化石（4 億 2800 万年前）
		オルドビス紀		4 億 8830 万年前～	海洋動物の適応放散；海洋動物の大量絶滅
カンブリア紀			5 億 4200 万年前～	カンブリアの大爆発（微小有殻化石、バージェス頁岩動物群）、ほとんどの動物門の出現、無顎類の出現	
原生代			25 億年前～	最古の真核生物の化石（21 億年前）、エディアカラ化石群（6 億 2000 万年前～5 億 4200 万年前）	
始生代			40 億年前～	最古の生痕化石（39 億年前）、最古の原核生物化石（35 億年前）	
冥王代			46 億年前～		

(Futuyama, 2005 を改変。年代は International Commission on Stratigraphy に基づく)

ボディプランに基づく動物の形態進化

2. 胚葉性

体に組織ができるようになると、発生にパターンが見られるようになる。

胞胚 (blastula): 上皮細胞に囲まれ体の内外の区別がつく状態

囊胚 (gastrula): 胞胚に原腸陥入が生じて内胚葉 (endoderm)と外胚葉 (ectoderm)が形成された状態

内胚葉あるいは外胚葉に由来する細胞から中胚葉 (mesoderm)が形成される

- 二胚葉性動物

口と消化管を生じ、外胚葉と内胚葉からなる動物

- 三胚葉性動物

さらに中胚葉を持つようになった動物

※ 胚葉 (germ layer): 多細胞動物の初期胚で、
卵割によって形成された多数の細胞が配列して形成される構造

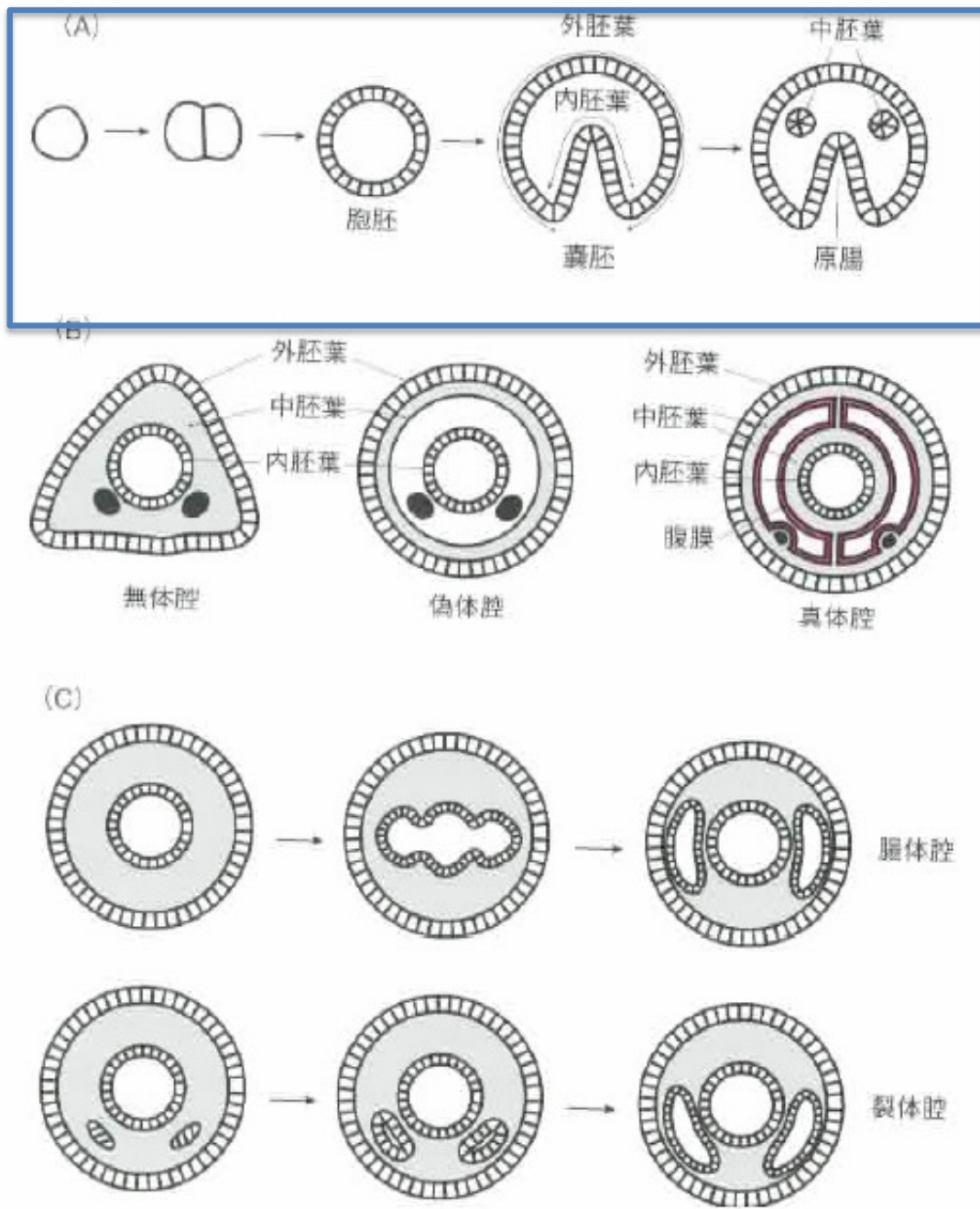


図 5.7 胚葉と体腔

A: 3つの胚葉の形成, B: 体腔の発達, 真体腔は上皮細胞の腹膜に囲まれる, C: 真体腔の2つの発生様式, 腸体腔は腸管の膨らみから, 裂体腔は中胚葉組織のかたまりから体腔が生じる, (白山, 2000; Brusca & Brusca, 2003 を改変)

藤田俊彦(2010) “動物の系統分類と進化”
裳華房 より

ボディプランに基づく動物の形態進化

3. 体の相称性

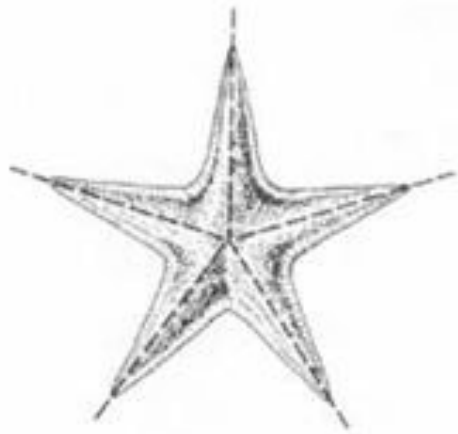
無相称



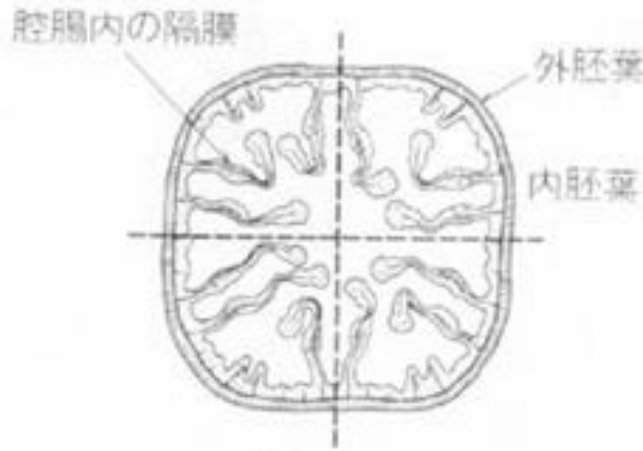
放射相称：固着生活、水中の浮遊生活に適す
移動には適さない



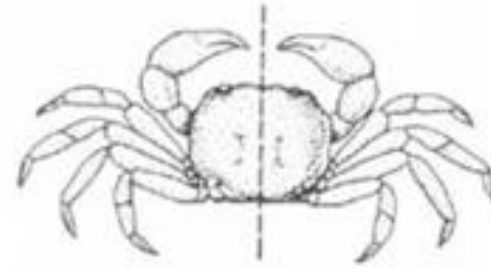
左右相称：移動に適す。中胚葉性の筋肉が
形成



ヒトデ
放射相称



若いイソギンチャクの
身体の断面
二放射相称



カニ類
左右相称

- ・放射相称型は、3つ以上の相称面をもつもの。ヒトデ・クラゲなどの刺胞動物や、ウニ・ヒトデなどのきよく皮動物。
- ・二放射相称型は、2つの相称面，すなわち2本の副軸をもつ型で，サンゴ虫類やクシクラゲ類。
- ・左右相称型は，両軸相称型ともいわれ，ただ1つの相称面をもつ型で，この相称面を正中面という。この型は，重力場における前進運動に適した型といわれ，水中・陸上・空中で生活する多くの動物で見られる典型的な形である。

ボディプランに基づく動物の形態進化

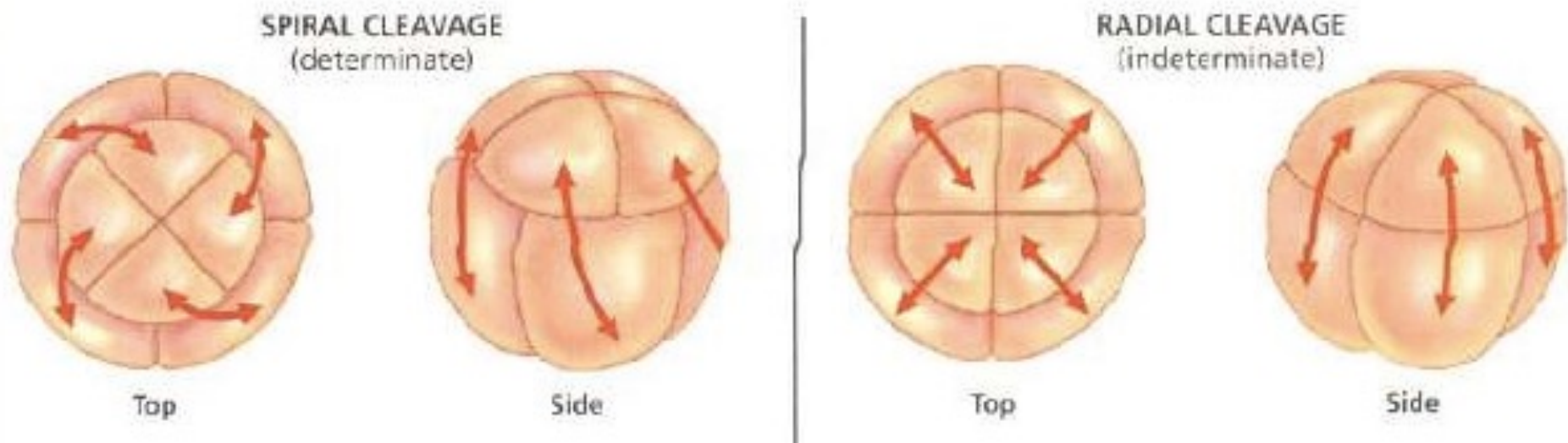
4. 発生

旧口動物 (前口動物 protostome) と新口動物 (後口動物 deuterostome)

- 旧口動物
 - 陥入により生じた原口がそのまま口となる
 - **らせん卵割**を行い、ほとんどは**トロコフォア幼生**となる
 - **裂体腔**
- 新口動物
 - 原口は口にならず、新たに口が開く
 - **放射卵割**を行い、**ディプリュールラ幼生**となる
 - **腸体腔**

※ 分類と必ずしも対応しない場合がある。例えば、旧口だからといって、全てがトロコフォア幼生になるわけではない旧口でも、口を後から形成する(後口)ものがある

らせん卵割と放射卵割



<http://spider.art.cocacn.jp/biology2/systematicsanimal.htm> より

放射卵割:たとえば両生類の場合、第二卵割で四個の細胞になったものを動物極側から見ると、次の卵割で生じた上の小割球は下の大割球の上にそのまま乗った形になる。これを放射卵割という。

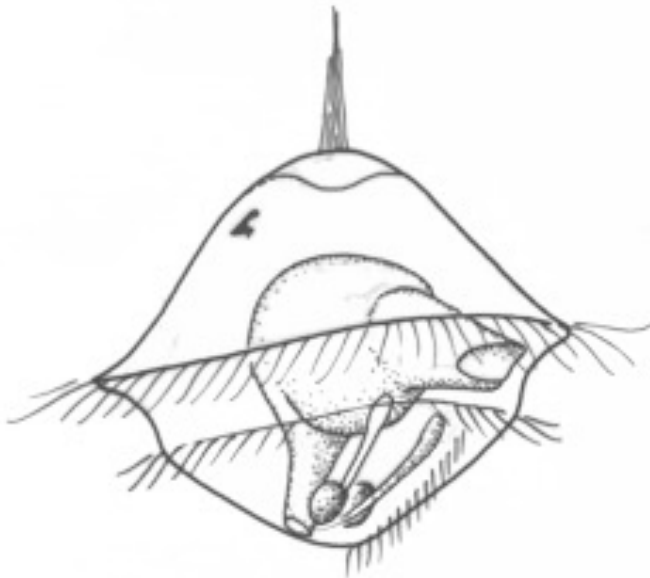
らせん卵割:これに対して、軟体動物では、第三卵割は動物極-植物極の軸に対して斜めに行われ、その際に生じる小割球は下の大割球の間に位置する。その結果、細胞が螺旋に配置するので、これをらせん卵割という。

<http://ja.wikipedia.org/wiki/卵割> より

※ 動物極 (animal pole)と植物極 (vegetal pole):動物極は、卵細胞で極体を形成する部分で卵黄が少ない。植物極は動物極の反対側で卵黄が多い。

トロコフォア幼生

Trochophore larva

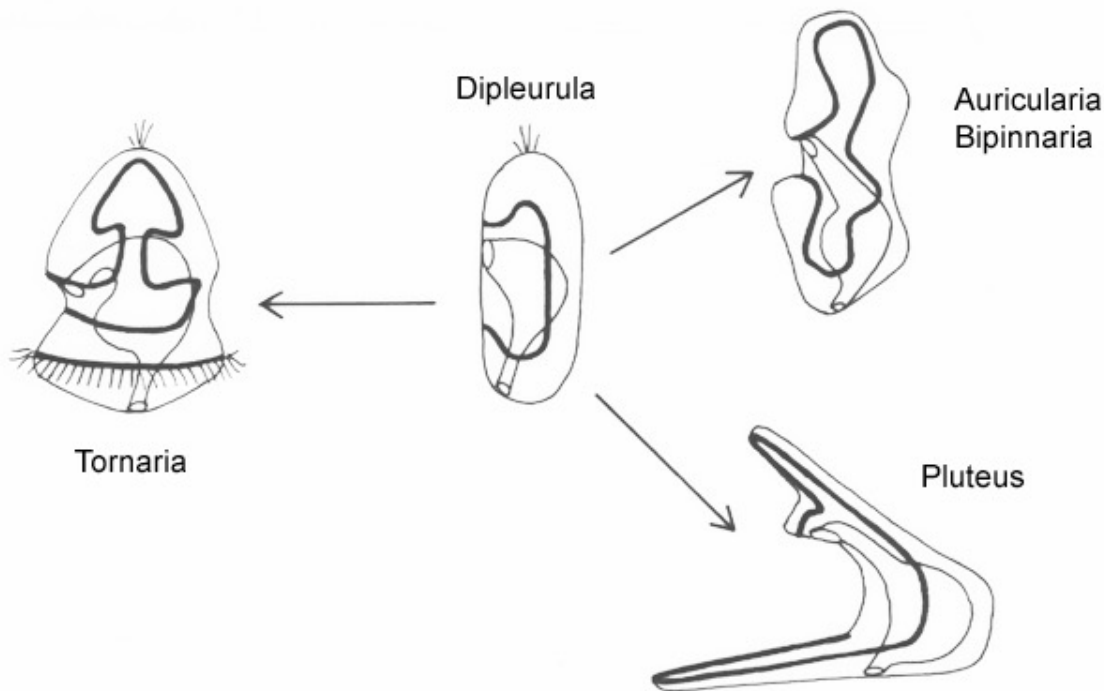


原腸胚期に続く幼生がトロコフォア幼生である。群によってやや形は異なるが、基本的には楕円形などの形で、あまり細長くはならず、中央部が幅広い。その中央部を横断するように、二列の纖毛帯が体を取り巻いている。この二列の間の腹面側に口が開く。口の前の纖毛帯を口前纖毛環、後ろのものを口後纖毛環というが、どちらかが欠けている場合もある。このほか、先端と後端にも纖毛束を持つことが多

http://scaa.usask.ca/gallery/lacalli/tutorial/tutorial_all.php

<http://ja.wikipedia.org/wiki/トロコフォア> より

ディプリュールラ幼生 Dipeleurula larva



下等な新口動物(棘皮動物と半索動物)のプランクトンを食べる幼生は、ディプリュールラと呼ばれる一般的なタイプのバリエーションである。口を囲むband(また場合によっては口とbandの間のoral fieldにも)繊毛が生えている。

http://scaa.usask.ca/gallery/lacalli/tutorial/tutorial_all.php

より

ボディプランに基づく動物の形態進化

5. 体腔(たいこう、たいくう)

体腔 (celom): 内胚葉と外胚葉の間隙に、中胚葉によって形成された空洞

偽体腔

- 胞胚の時の胞胚腔がそのまま体腔となり上皮細胞で囲まれていない。
- 大きな体腔は作れない。

真体腔

- 上皮細胞で囲まれている。
- 大きな体腔を形成できる。
- 裂体腔と腸体腔に分かれる。

二分岐説では、**無体腔** ---→ **偽体腔** --→ **真体腔**と複雑な体制に進化すると考えられていたが、正しくない(後述)。

裂体腔と腸体腔

- 裂体腔

中胚葉性の細胞のかたまりの内部に空所ができる

→ 旧口動物に多く見られる

- 腸体腔

腸が膨らみくびれて切れることでできる

→ 新口動物に多く見られる

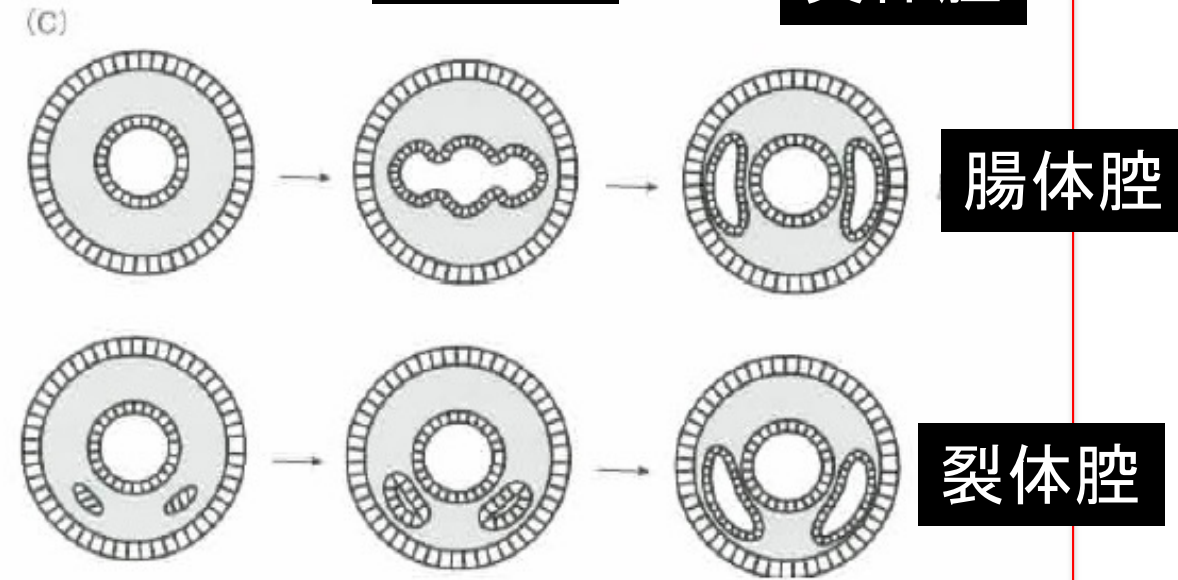
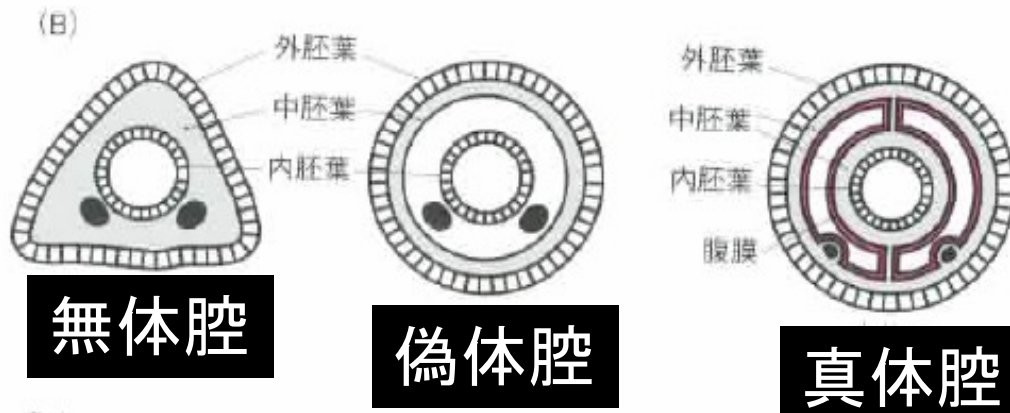
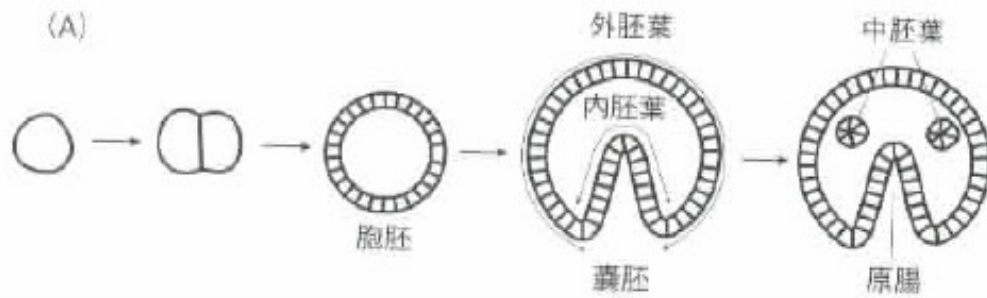
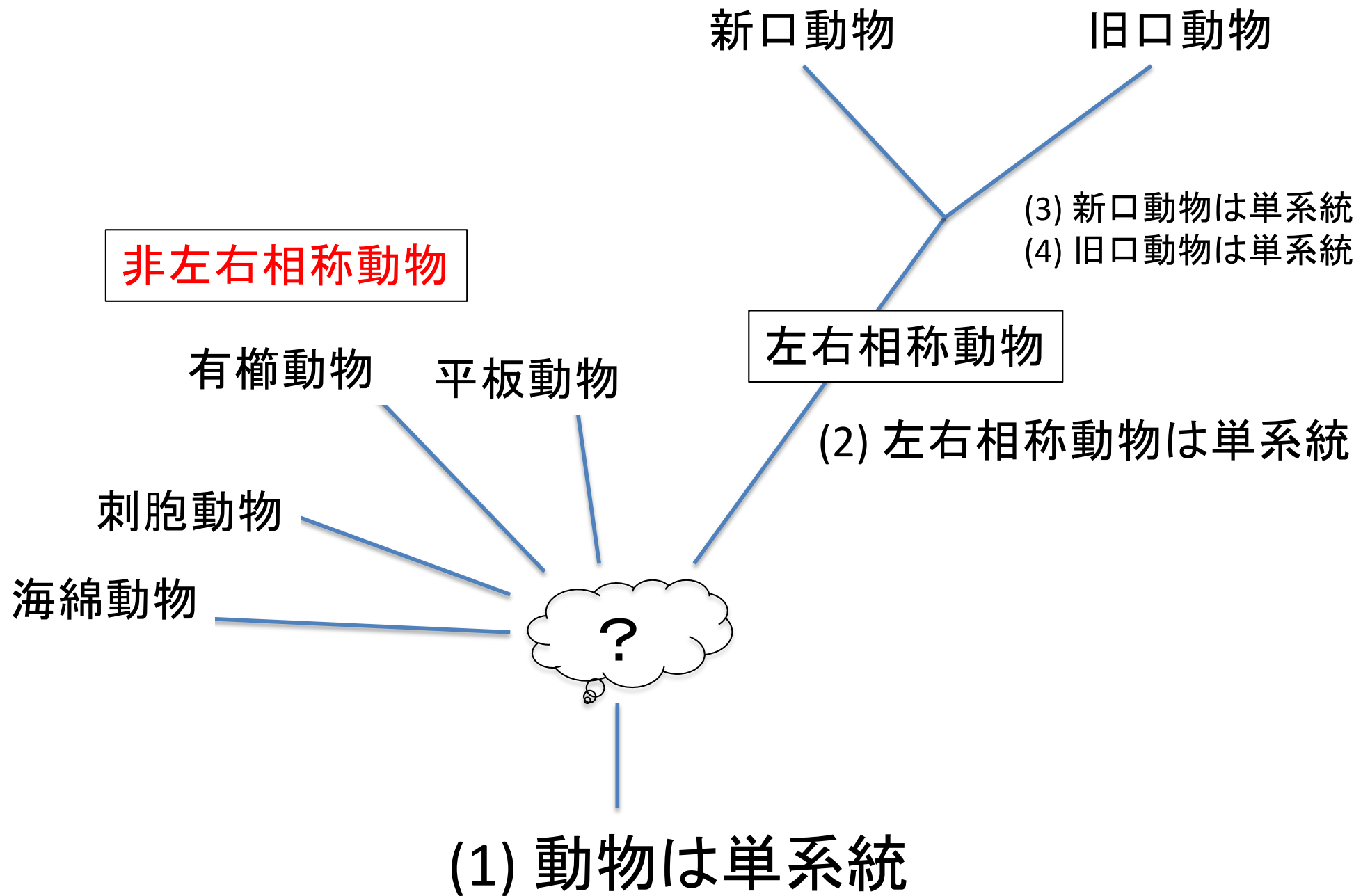


図 5.7 胚葉と体腔

A: 3つの胚葉の形成。B: 体腔の発達。真体腔は上皮細胞の腹膜に囲まれる。C: 真体腔の2つの発生様式。腸体腔は腸管の膨らみから、裂体腔は中胚葉組織のかたまりから体腔が生じる。(白山, 2000; Brusca & Brusca, 2003 を改変)

藤田俊彦(2010) “動物の系統分類と進化”
裳華房 より



非左右相称動物

海綿動物

刺胞動物

有櫛動物

平板動物

ミクソゾア？

海綿動物門(Phylum Porifera) の系統分類

発生の過程で胚葉が形成されず体に相称性もない多細胞動物
海または淡水に生息する固着生物
全能性を有する細胞を持つ

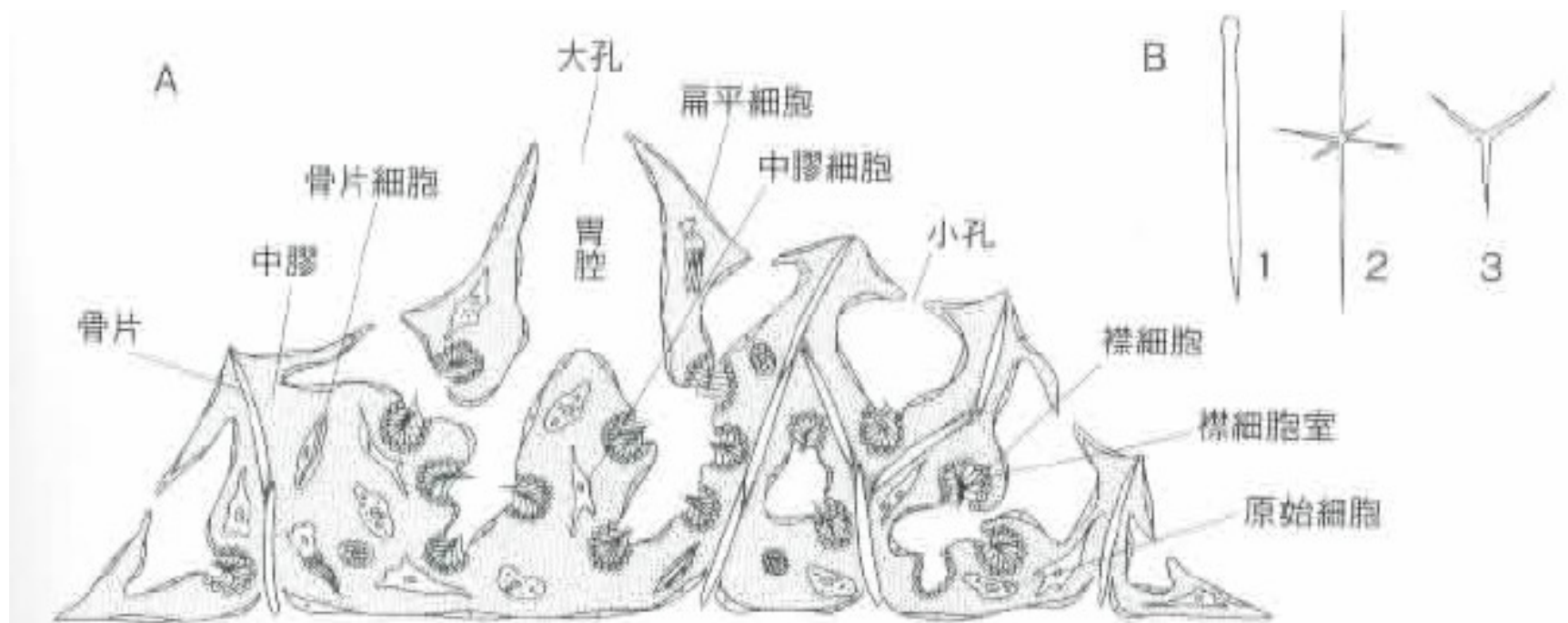


図 6.2 海綿動物門

A: 普通海綿の体制の模式図, B: 骨片, 1: 針状体 (普通海綿綱), 2: 六放体 (六放海綿綱), 3: 三放体 (石灰海綿綱), (渡辺, 2000 を改変: 川島作図)

海綿動物門(Phylum Porifera) の系統分類

有性生殖と出芽による無性生殖の両方を行う。

濾過摂食者であり、体内を通り抜ける水中から有機物微粒子や微生物を捕らえて栄養とする

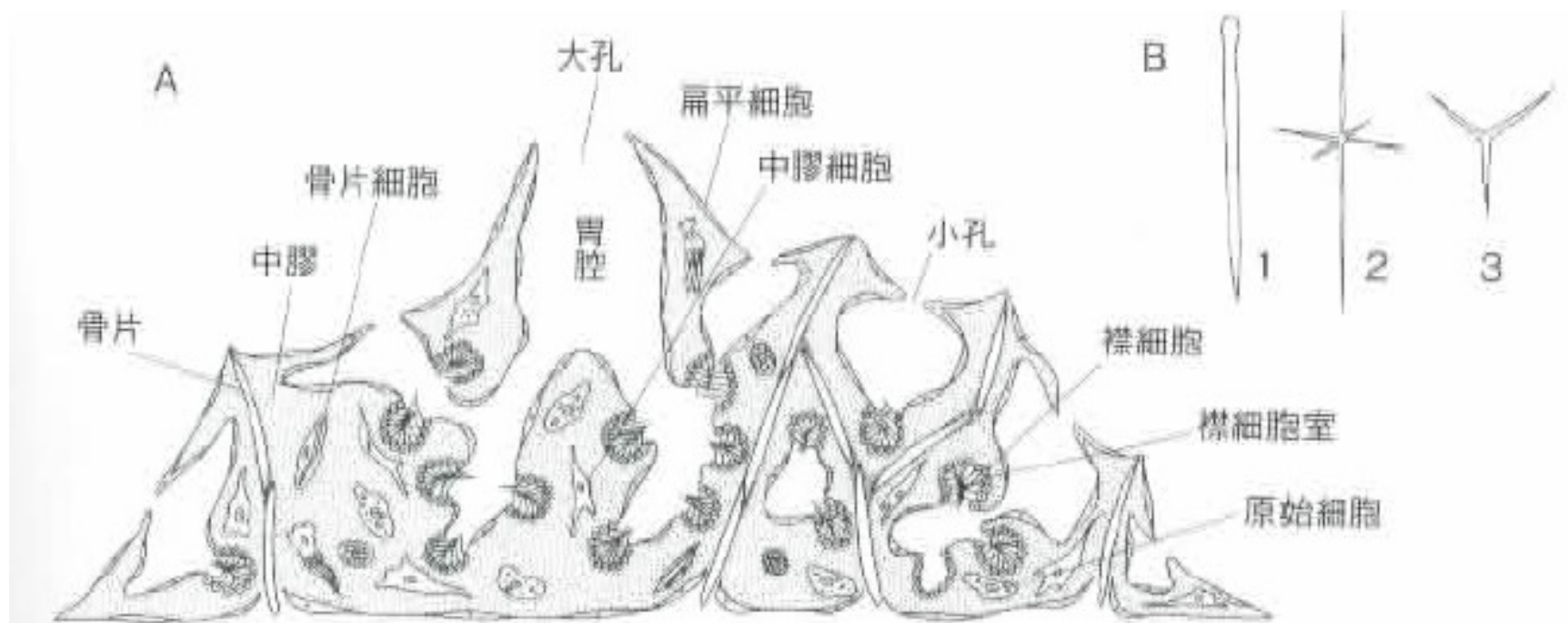


図 6.2 海綿動物門

A: 普通海綿の体制の模式図, B: 骨片, 1: 針状体 (普通海綿綱), 2: 六放体 (六放海綿綱), 3: 三放体 (石灰海綿綱), (渡辺, 2000 を改変: 川島作図)

海綿動物門の分類

石灰海綿綱： 骨格の主成分は炭酸カルシウムで海産

普通海綿綱： 現生する海綿の95%がこの綱に属す。

骨格は珪質び骨片とスポンジンとよばれるタンパク質からなる。

入浴に使用されるモクヨクカイメンはこの仲間

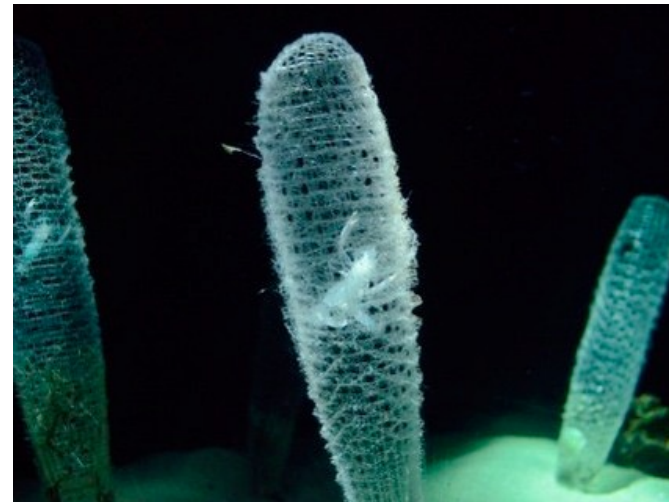
六放射海綿綱： 骨片は珪質でできた6放射形。体の大部分は細胞が融合した多核体(シンチウム)からなる。カイロウドウケツなど

同骨海綿綱： 基本的には珪質からなる4軸の骨片を持つ。近年、普通海綿綱から独立した。

※ 硬骨海綿綱：普通海綿に分類されることもある。ほとんどは化石種だが、わずかな現生種が海底洞窟等に生息。



モクヨクカイメン



カイロウドウケツ

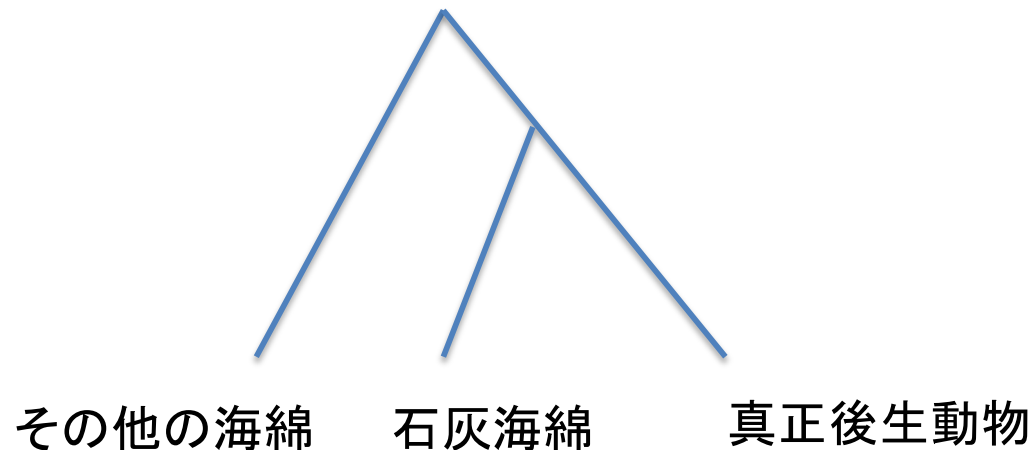
網状の体に雌雄一対のドウケツエビが生息

海綿動物門の分子系統解析

単系統群であるという結果と
側系統群であるという結果が得られている。

未解決

側系統群であるという結果では、石灰海綿綱が最も後に分岐し、
真正後生動物と姉妹群を形成している。



刺胞動物門

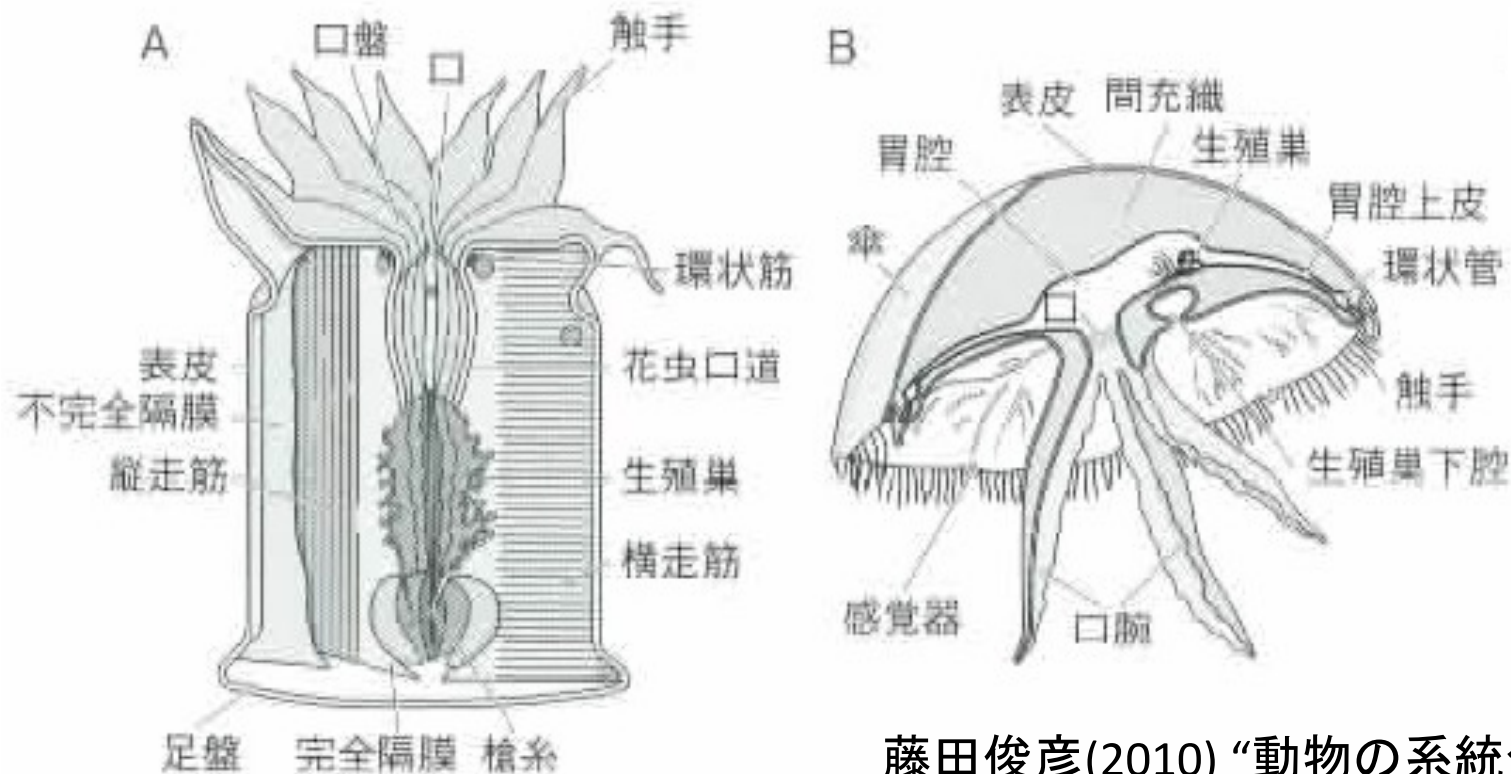
Phylum Cnidaria

放射相称の体を持つ

遊泳性の**クラゲ型**と付着性の**ポリプ型**の生活様式の異なる2種類がいる。

口の周囲に触手が並び、**両者は上下をひっくり返した関係**

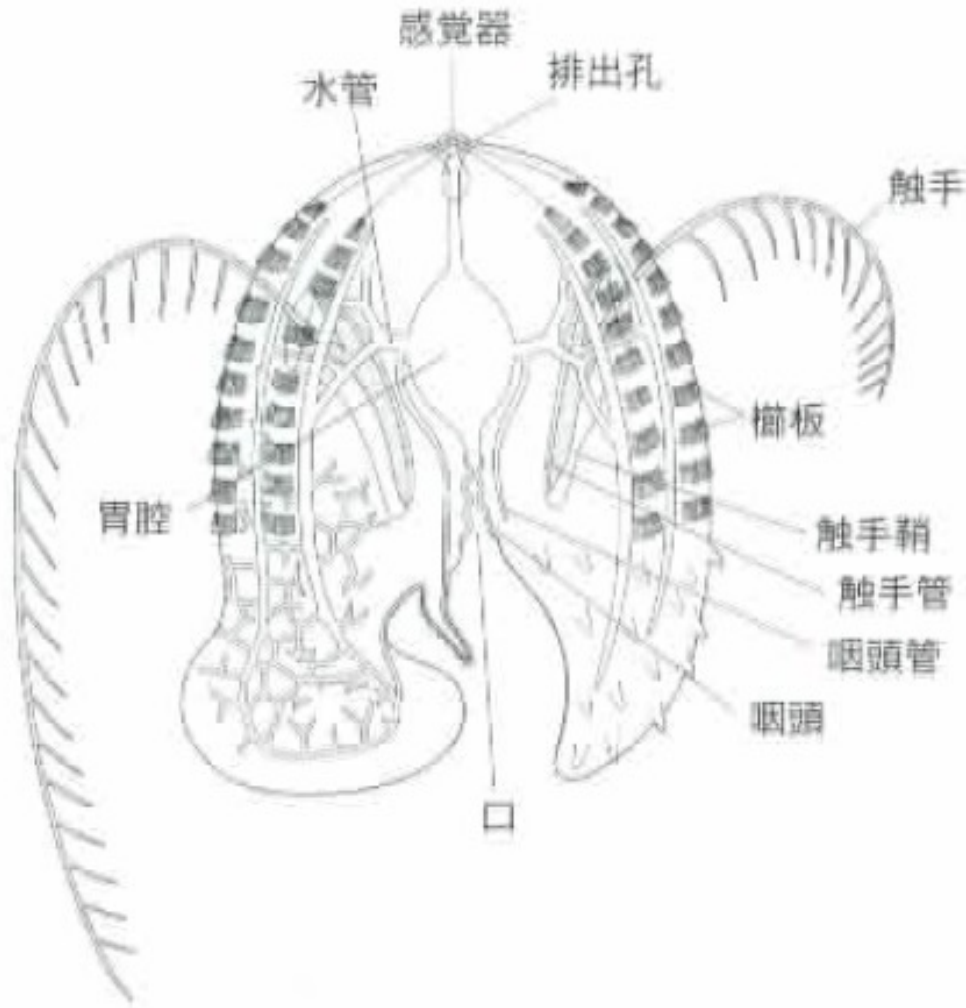
触手に**刺胞**という独自の毒液注入構造を持つ。



藤田俊彦(2010) “動物の系統分類と進化”
裳華房 より

有櫛(ゆうしつ)動物門

Phylum Ctenophora



刺胞動物のような二型はなく
クラゲ型の**二胚葉性**

二放射相称の透明で脆弱な体

雌雄同体、体外受精

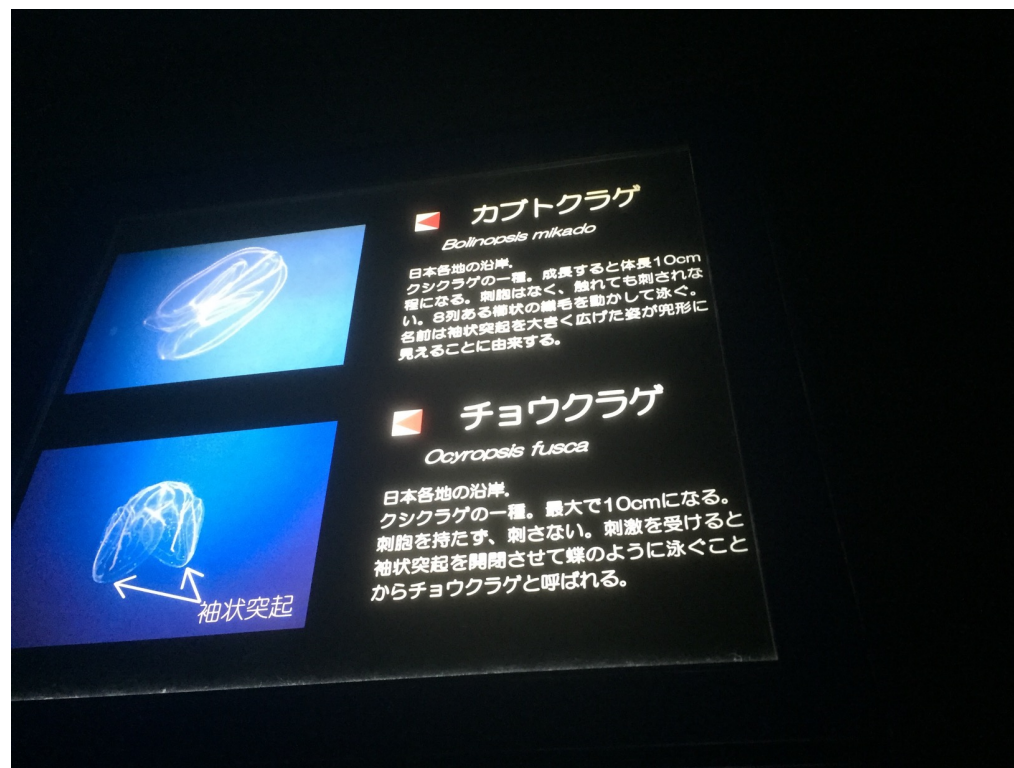
体腔はない

櫛板と呼ばれる繊毛の束をもち、
波打たせて遊泳

刺胞は持たない、決定性卵割(胚
発生において割球の発生運命が
定まっている卵割)を行うなど、
刺胞動物門と異なる特徴がある。

藤田俊彦(2010)“動物の系統分類と進化”
裳華房 より

須磨水族館にて撮影



須磨水族館にて撮影



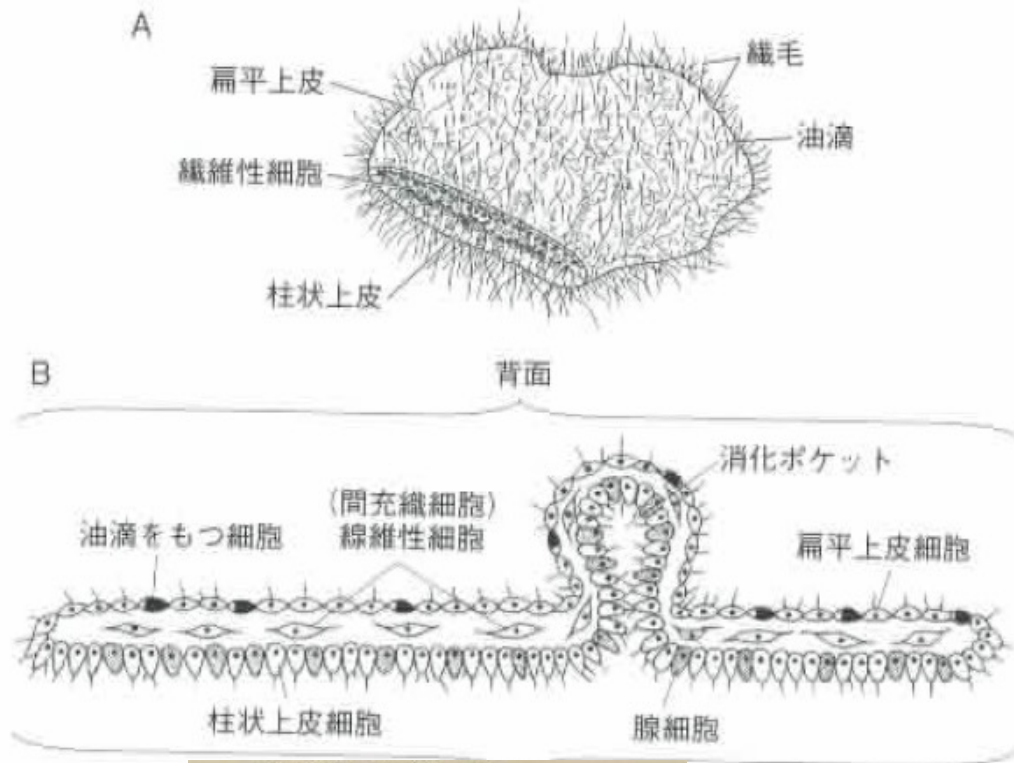
腔腸動物 = 刺胞動物 + 有櫛動物

当初は海綿動物も含んでいた。

分子系統解析から腔腸動物の単系統性が疑われ、刺胞動物と有櫛動物を独立な門として扱うようになったことから、刺胞動物の別名として使われるようになっていく。

平板(へいばん)動物門

Phylum Placozoa



現在、**センモウヒラムシ**1種からなる

1mmほどの薄い板状の体の多細胞動物

背腹の区別はあるが、左右の区別はない

サンゴ礁の海域の海に生息
分裂や出芽などの無性生殖と、有性生殖を行う

藤田俊彦(2010) “動物の系統分類と進化”
裳華房 より

大きなアメーバのような見かけ

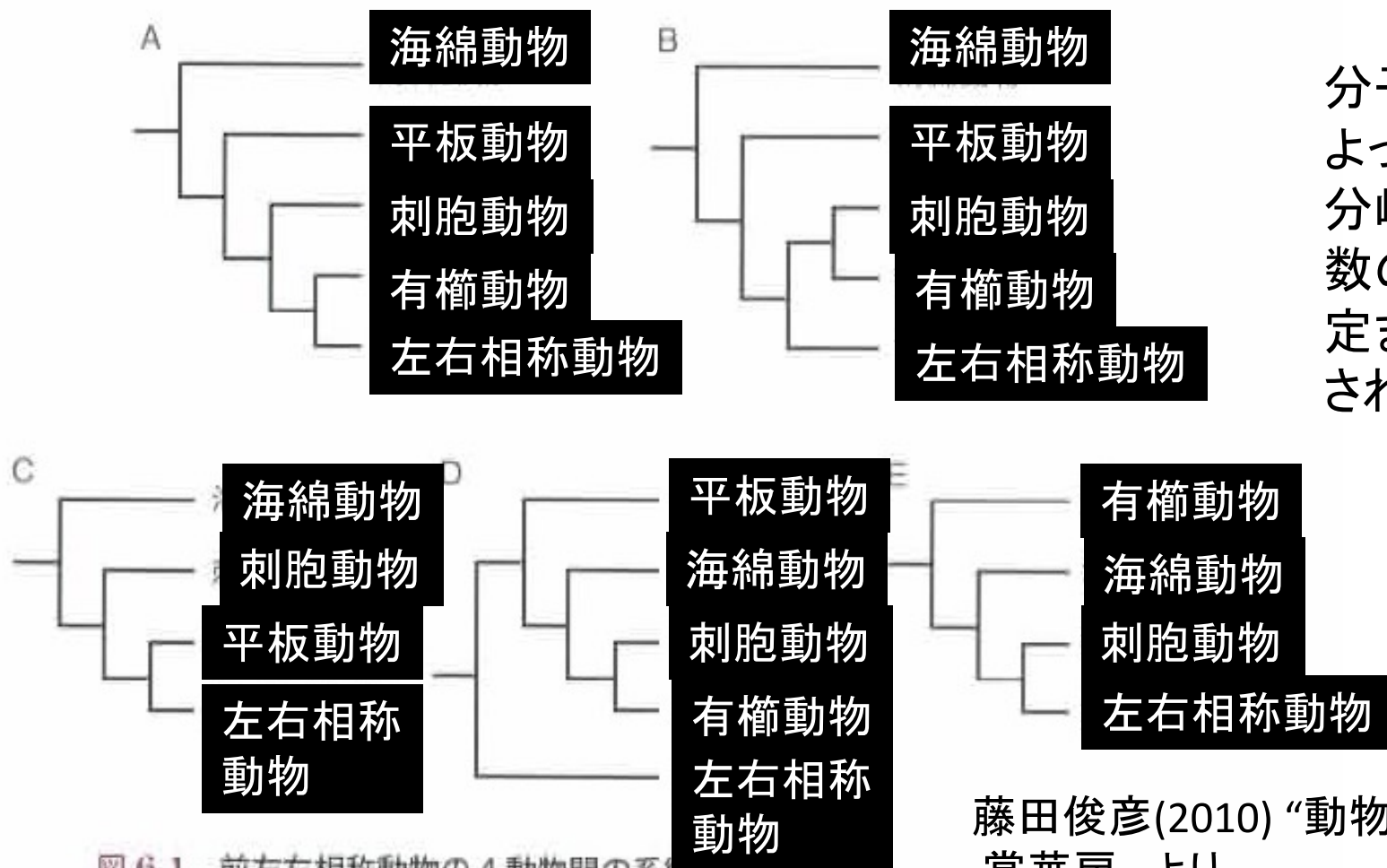
<http://ja.wikipedia.org/wiki/センモウヒラムシ> より

非左右相称動物と左右相称動物の系統関係

海綿動物門は、相称性も胚葉もない

刺胞動物門、有櫛動物門、平板動物門は基本的に二胚葉性。

刺胞動物門と有櫛動物門は放射相称だが、平板動物門には相称性はない



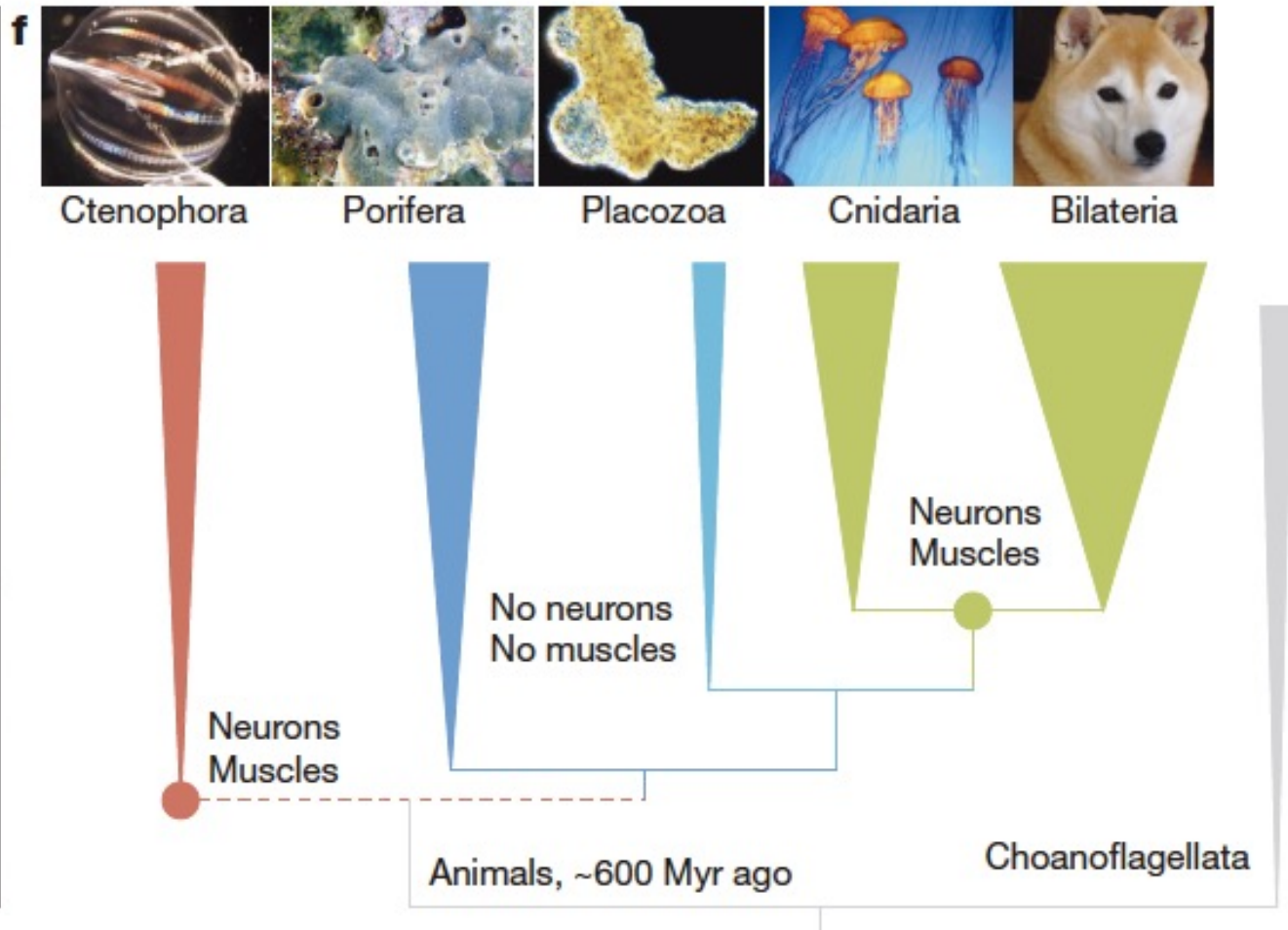
分子系統解析によっても、これらの分岐の順番には複数の見解があり定まっていなかった

図 6.1 前左右相称動物の 4 動物門の系統
 C の系統樹には有櫛動物門が、E には平板動物門が含まれていない。(A は Nielsen, 2008, B は Srivastava *et al.*, 2008, C は Ruiz-Trillo *et al.*, 2008, D は Schierwater *et al.*, 2009, E は Dunn *et al.*, 2008 より)

藤田俊彦(2010) “動物の系統分類と進化” 裳華房 より

The ctenophore genome and the evolutionary origins of neural systems

Leonid L. Moroz^{1,2,3}, Kevin M. Kocot⁴, Mathew R. Citarella¹, Sohn Dosung¹, Tigran P. Norekian^{1,3}, Inna S. Povolotskaya^{5,6}, Anastasia P. Grigorenko^{7,8}, Christopher Dailey⁹, Eugene Berezikov¹⁰, Katherine M. Buckley¹¹, Andrey Ptitsyn¹, Denis Reshetov⁸, Krishanu Mukherjee¹, Tatiana P. Moroz¹, Yelena Bobkova¹, Fahong Yu², Vladimir V. Kapitonov¹², Jerzy Jurka¹², Yuri V. Bobkov¹, Joshua J. Swore^{1,3}, David O. Girardo^{1,3}, Alexander Fodor¹, Fedor Gusev^{7,8}, Rachel Sanford¹, Rebecca Bruders^{1,3}, Ellen Kittler¹³, Claudia E. Mills³, Jonathan P. Rast¹¹, Romain Derelle^{5,6}, Victor V. Solovyev¹⁴, Fyodor A. Kondrashov^{5,6,15}, Billie J. Swalla³, Jonathan V. Sweedler⁹, Evgeny I. Rogaev^{7,8,16,17}, Kenneth M. Halanych⁴ & Andrea B. Kohn¹



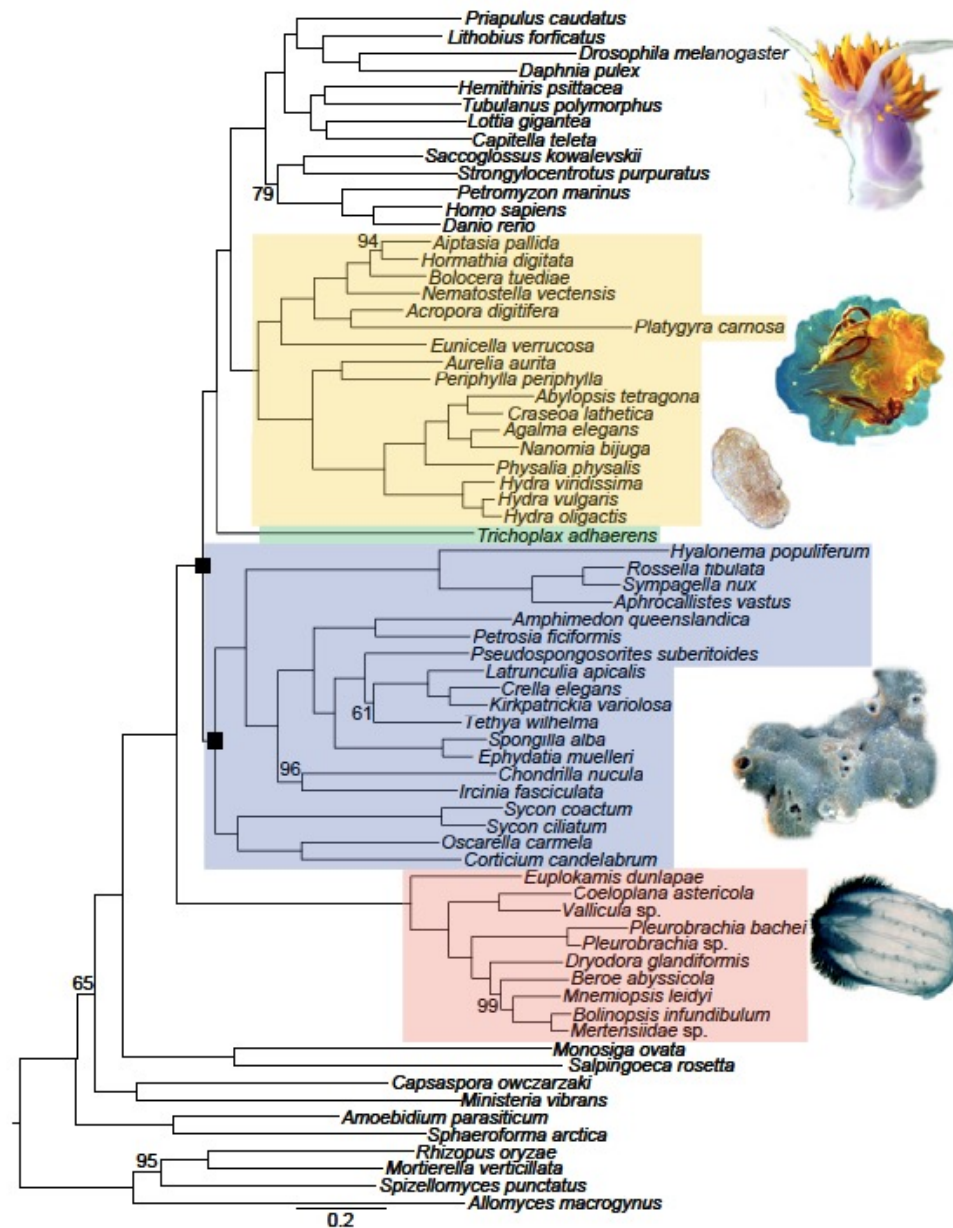
(1) 有櫛動物が、後生動物の中で最も初期に分岐

(2) 有櫛動物は、左右相称動物同様、神経系と筋肉系を有するが左右相称動物の神経特異的な遺伝子や神経伝達パスウェイに関わる遺伝子のほとんどを欠いているか、所有していても神経では発現していない

有櫛動物は、神経系と筋肉系を、左右相称動物とは独立に獲得した

Error, signal, and the placement of Ctenophora sister to all other animals

Nathan V. Whelan^{a,1}, Kevin M. Kocot^b, Leonid L. Moroz^c, and Kenneth M. Halanych^a



PNAS 112, 5773–5778 (2015)

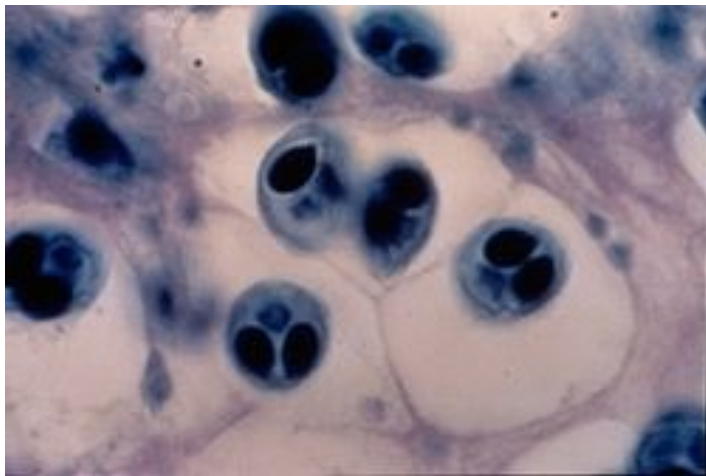
ミクソゾア門

Phylum Myxozoa

多細胞動物から単細胞動物への退化

ミクソゾア類は、魚類や環形動物に寄生する寄生性の生物で、単細胞の真核生物で構成されている原生生物に分類されていた。

ゾア(zoa)とは多細胞動物を意味するのだが、それはこの生き物が**多細胞の孢子**を持っており、その孢子が刺胞動物の刺胞によく似た**極囊**を持っていることに由来する。 ——> 二胚葉性の刺胞動物から退化した可能性



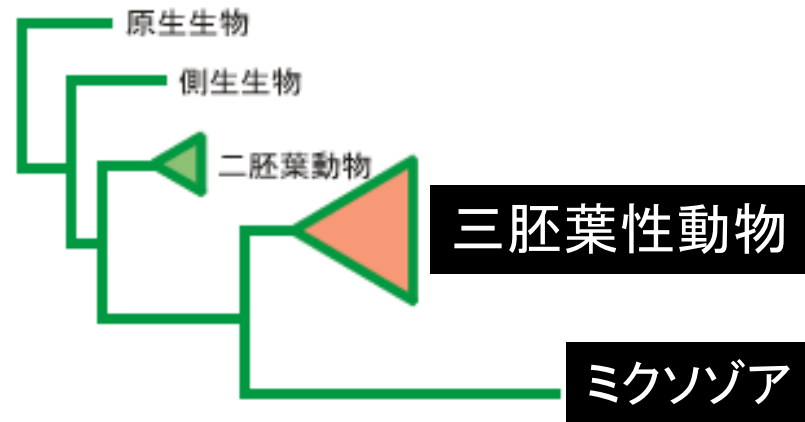
Myxobolus cerebralis



ミクソゾアの孢子の構造

藤田俊彦(2010) “動物の系統分類と進化”
裳華房 より

a.



(1) 18SrRNAによる分子系統解析

ミクソゾアが三胚葉性動物に近いことを示唆

(2) ミクソゾアからのHox遺伝子の発見
三胚葉性の左右相称動物起源？

(1)については、long branch attraction (長枝誘因:長い枝は、結合しやすい)とよばれる系統樹作成の体系的なエラーの可能性
がある。

(2) ミクソゾアは寄生性であるので、宿主のHox遺伝子のコンタミ
の可能性はある



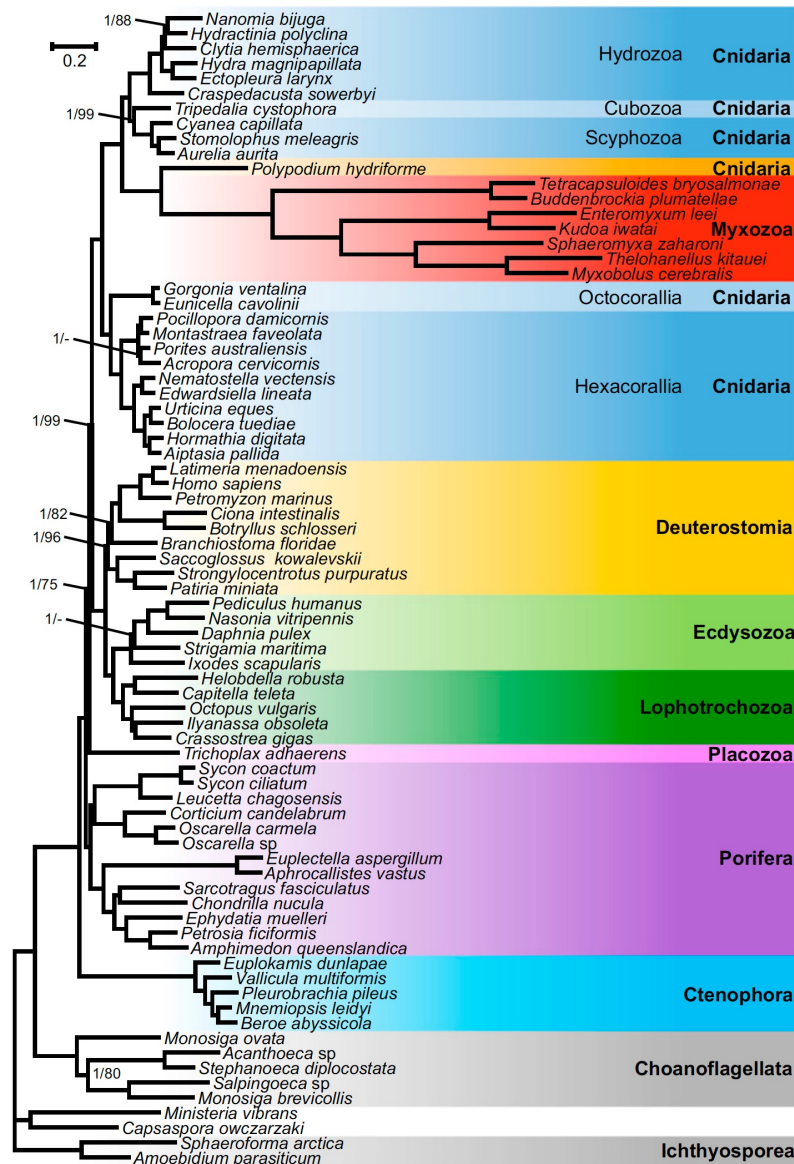
長枝誘因を避けるため、枝の長い三胚葉動物を除いて系統解析をしても、二胚葉動物にミクソゾアは近い

現時点で言えるのは、ミクソゾアは多細胞起源であるということだけ

Genomic insights into the evolutionary origin of Myxozoa within Cnidaria

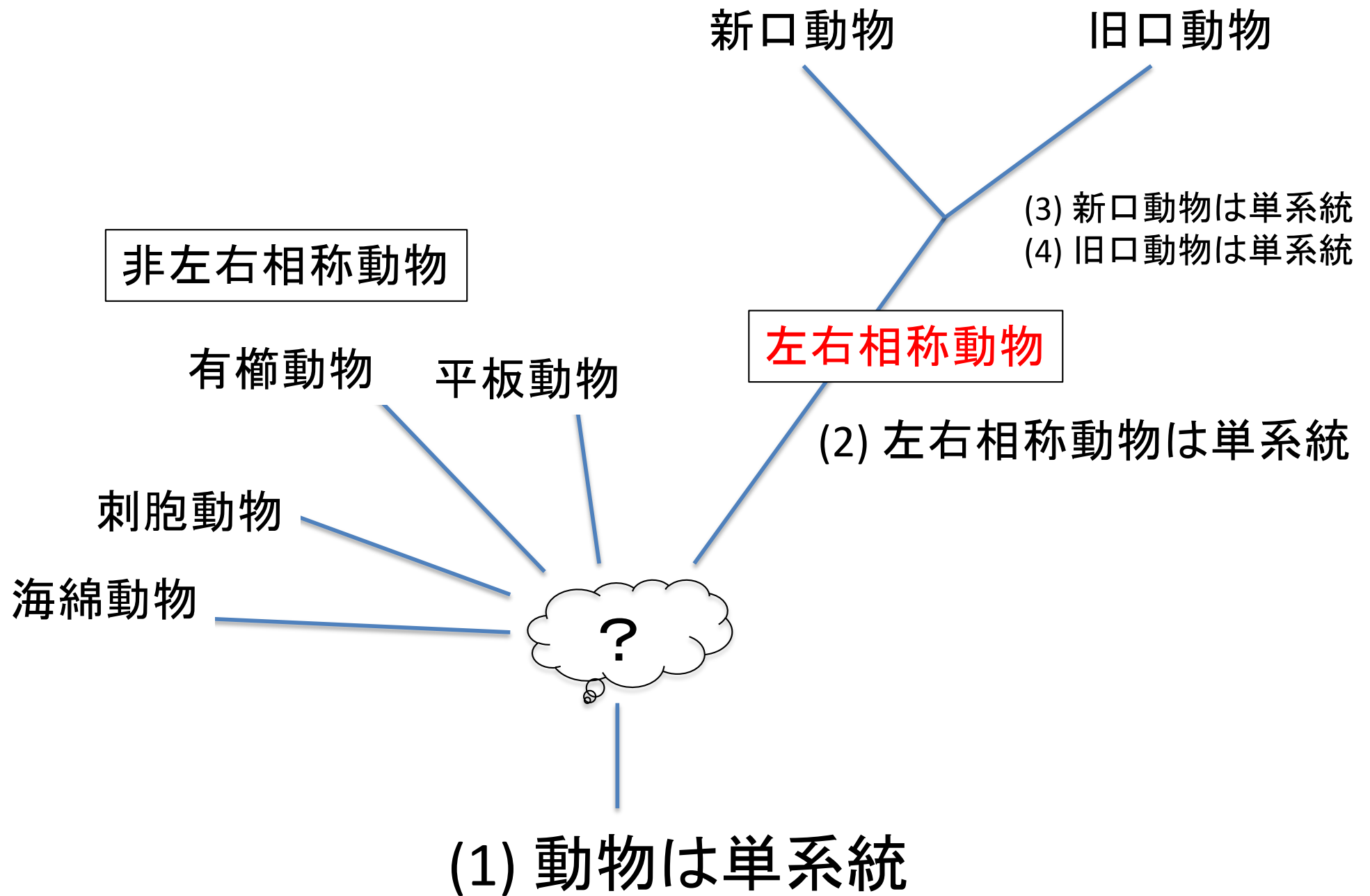
E. Sally Chang^a, Moran Neuhof^{b,c}, Nimrod D. Rubinstein^d, Arik Diamant^e, Hervé Philippe^{f,g}, Dorothee Huchon^{b,1}, and Pauly Cartwright^{a,1}

Proc. Natl. Acad. Sci. USA (2015) **112**, 14912-14917.



刺胞動物の中に含まれている

その後の論文でも刺胞動物の仲間として扱われている



左右相称動物のボディプラン EvoDevoの基礎とHox遺伝子

シマウマの縞、蝶の模様

ショーン・B・キャロル

光文社

DNAから解き明かされる

形づくりの進化の不思議

S.B.Carroll, J.K.Grenier, S.B.Weatherbee

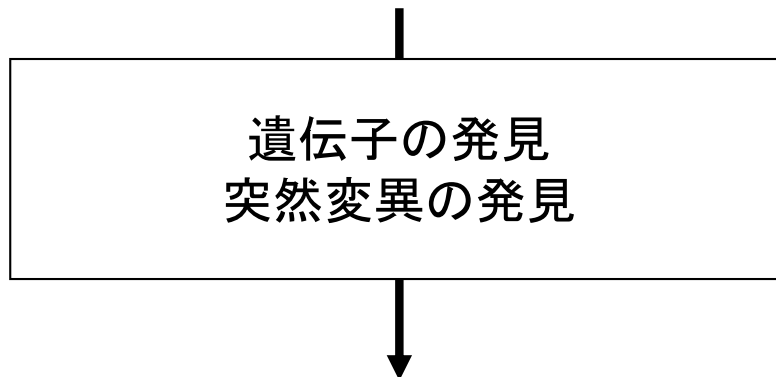
羊土社

進化生物学の発展 (1)

(1) ダーウィンによる進化論の提唱

「種の起源」(1859)

自然選択説(適者生存)



(2) 総合説(ネオ・ダーウィニズム)

- ・自然選択説が基本
- ・集団遺伝学、古生物学、系統分類学、生態学を統合した進化の説明

進化生物学の発展 (2)

(3) エボデボ革命

進化生物学と発生学の統合

進化発生生物学

(Evolutionary Developmental Biology = Evo Devo)

動物の形態の進化はどのようにして生じるのか？

= 動物の形態の多様性はどのように生み出されるか？

進化生物学の発展 (3)

(3) エボデボ革命

動物の形態の進化はどのようにして生じるのか？

= 動物の形態の多様性はどのように生み出されるか？

例えば、

ヒトとチンパンジーの間では

(1) ゲノムの配列は1.23%しか違いがない

(2) タンパク質は29%が完全に一致、残り71%はわずかな違いのみ

ゲノム中のどこに、形態の違いをもたらすものがあるのか？

進化生物学の発展 (5)

(3) エボデボ革命

エボデボがもたらしたもの

ヒトからハエまで、体の形成に関与する遺伝子は共通

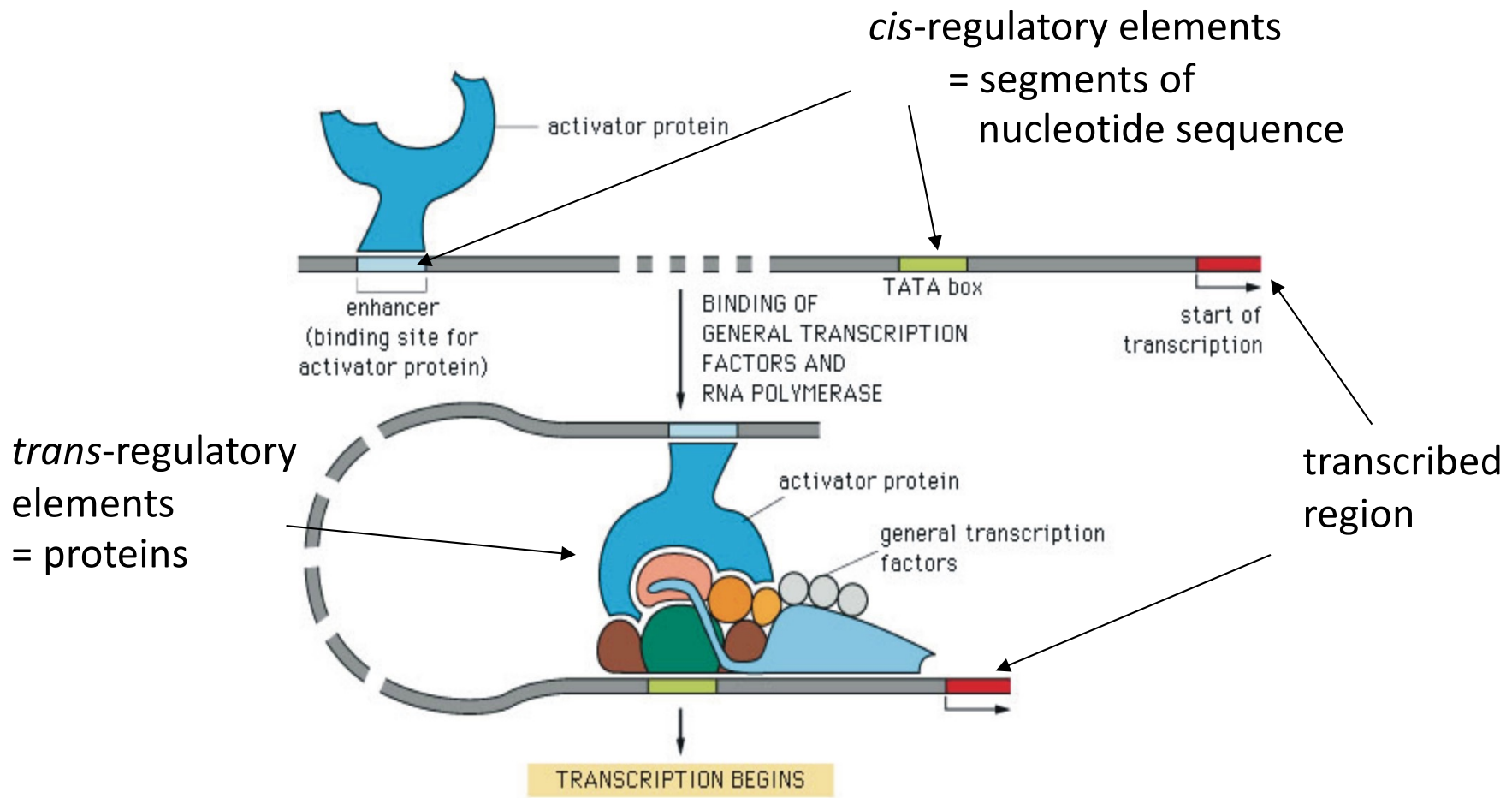
-----> ツールボックス(工具箱)遺伝子

何故、共通の道具(遺伝子)を使用しているのに

形態の多様性が生じるのか？

-----> 利用の仕方(場所とタイミング)の違い

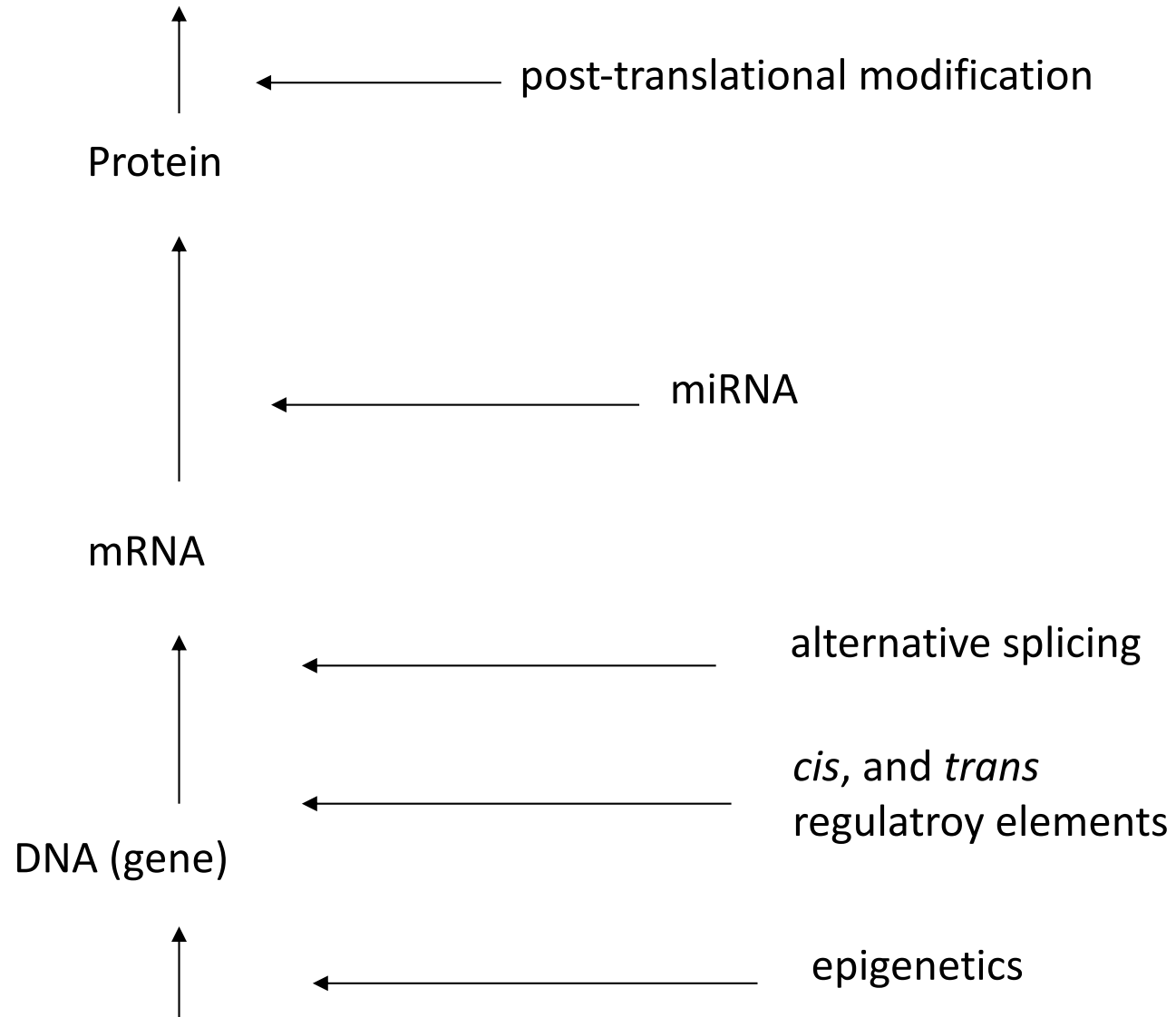
調節進化 (regulatory evolution)



©1998 GARLAND PUBLISHING

From http://xarquon.jcu.cz/edu/uvod/09nucleus/092function/gene_activation.htm

調節進化の作用するポイント



左右相称動物のボディプラン (1)

モジュール構造 と その繰り返し

||

ブロックやレンガを積み上げているイメージ

環形動物、節足動物、脊索動物

左右相称動物のボディプラン (2)

モジュール構造 と その繰り返し

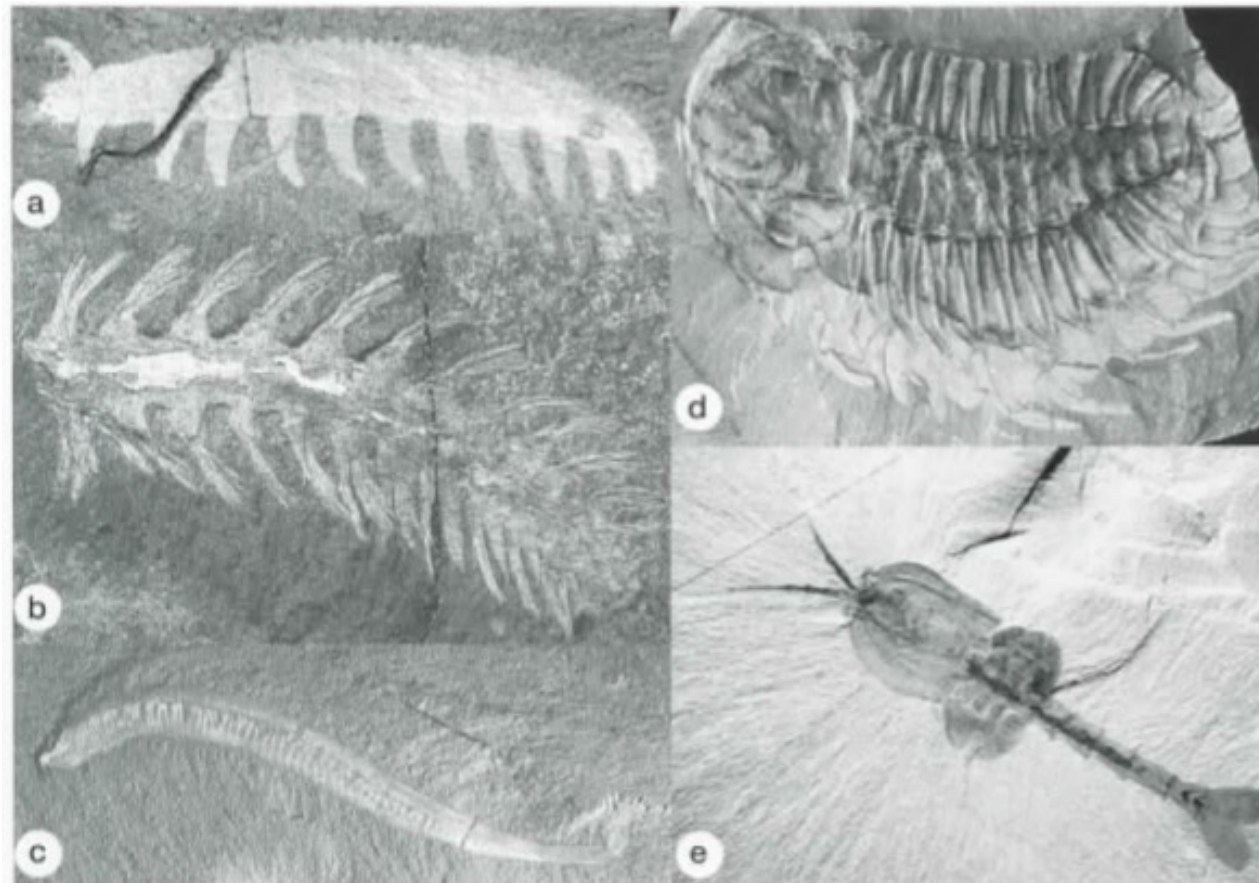
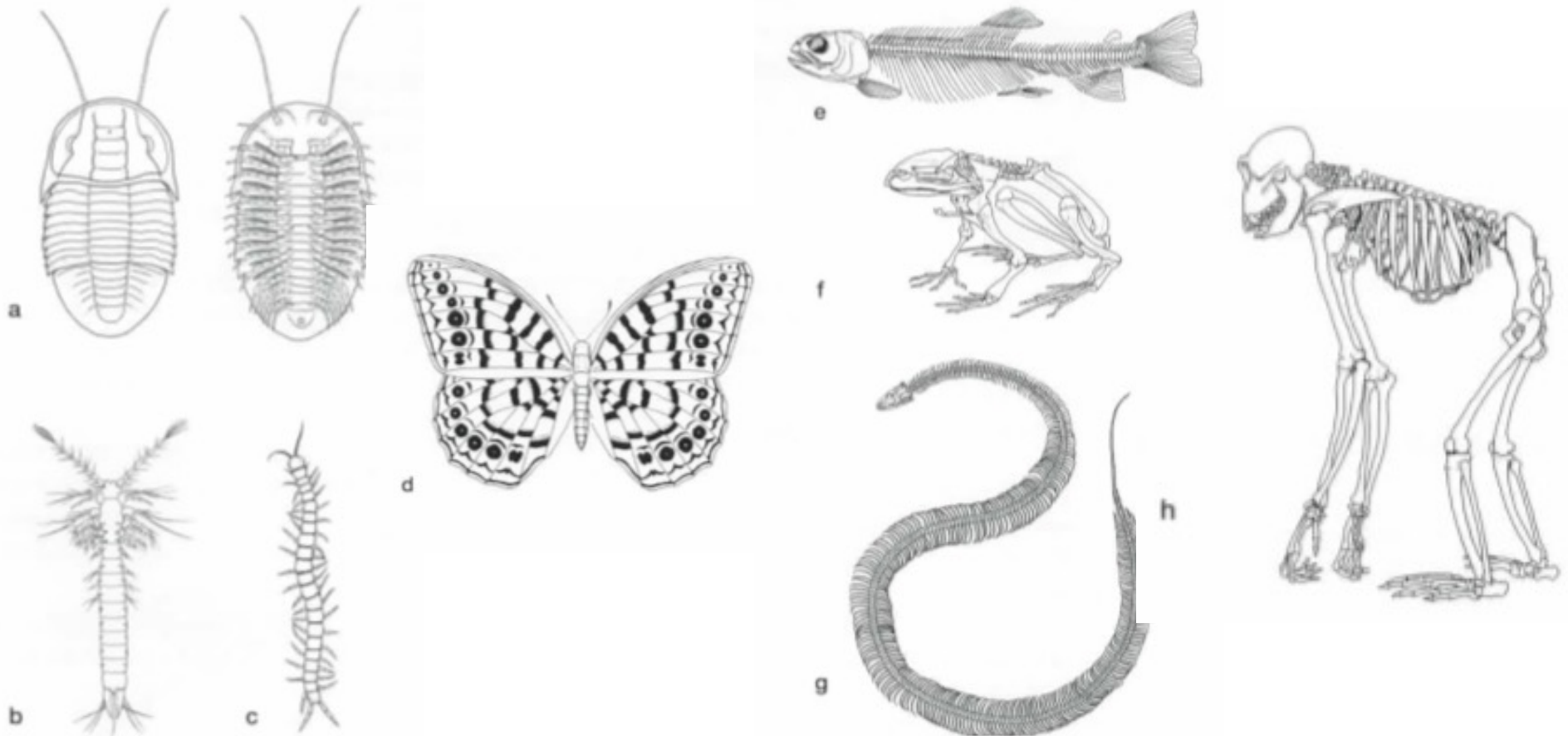


図1.1 カンブリア紀の動物の化石

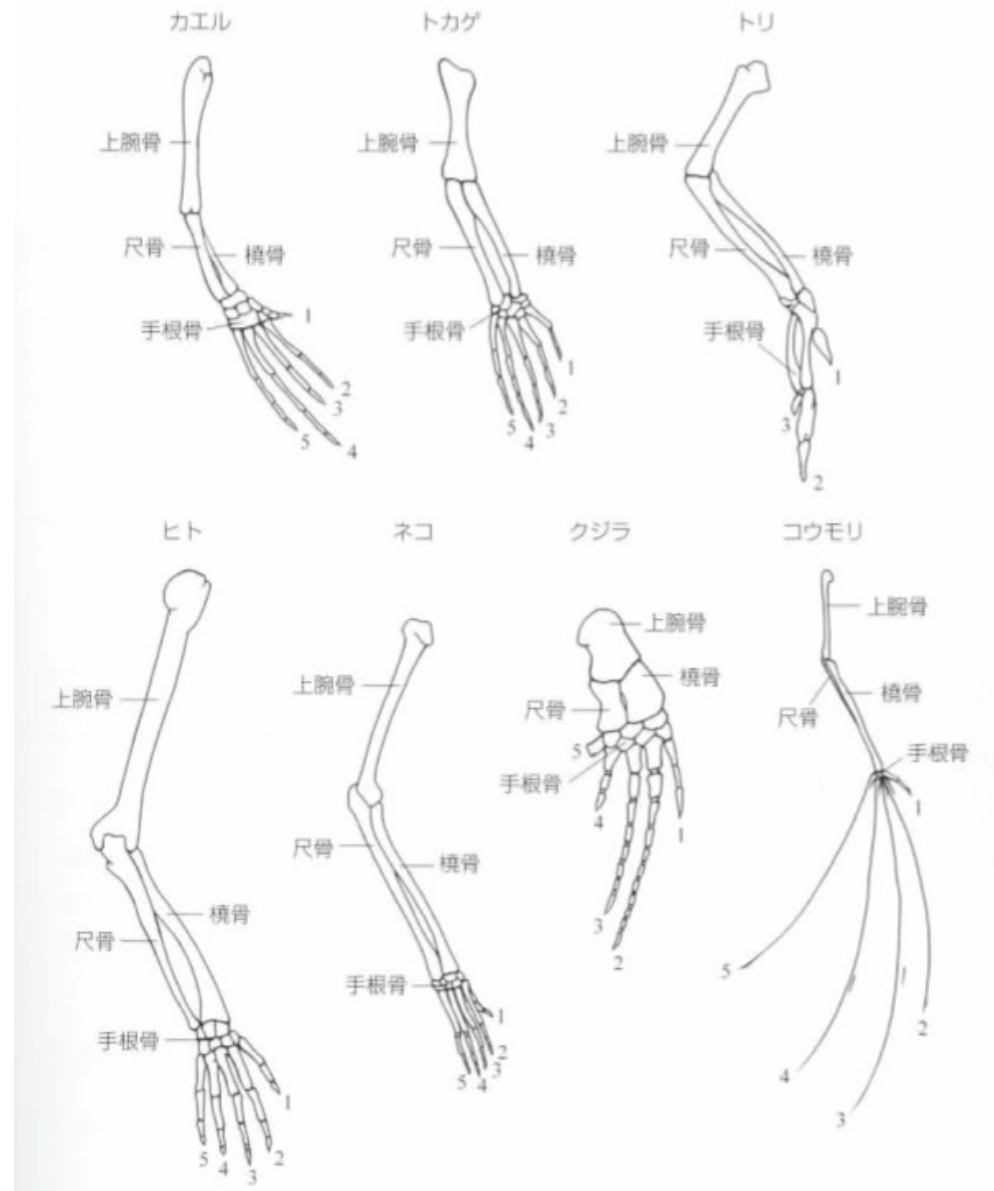
左右相称動物のボディプラン (3)

モジュールの種類と数を変化させて進化



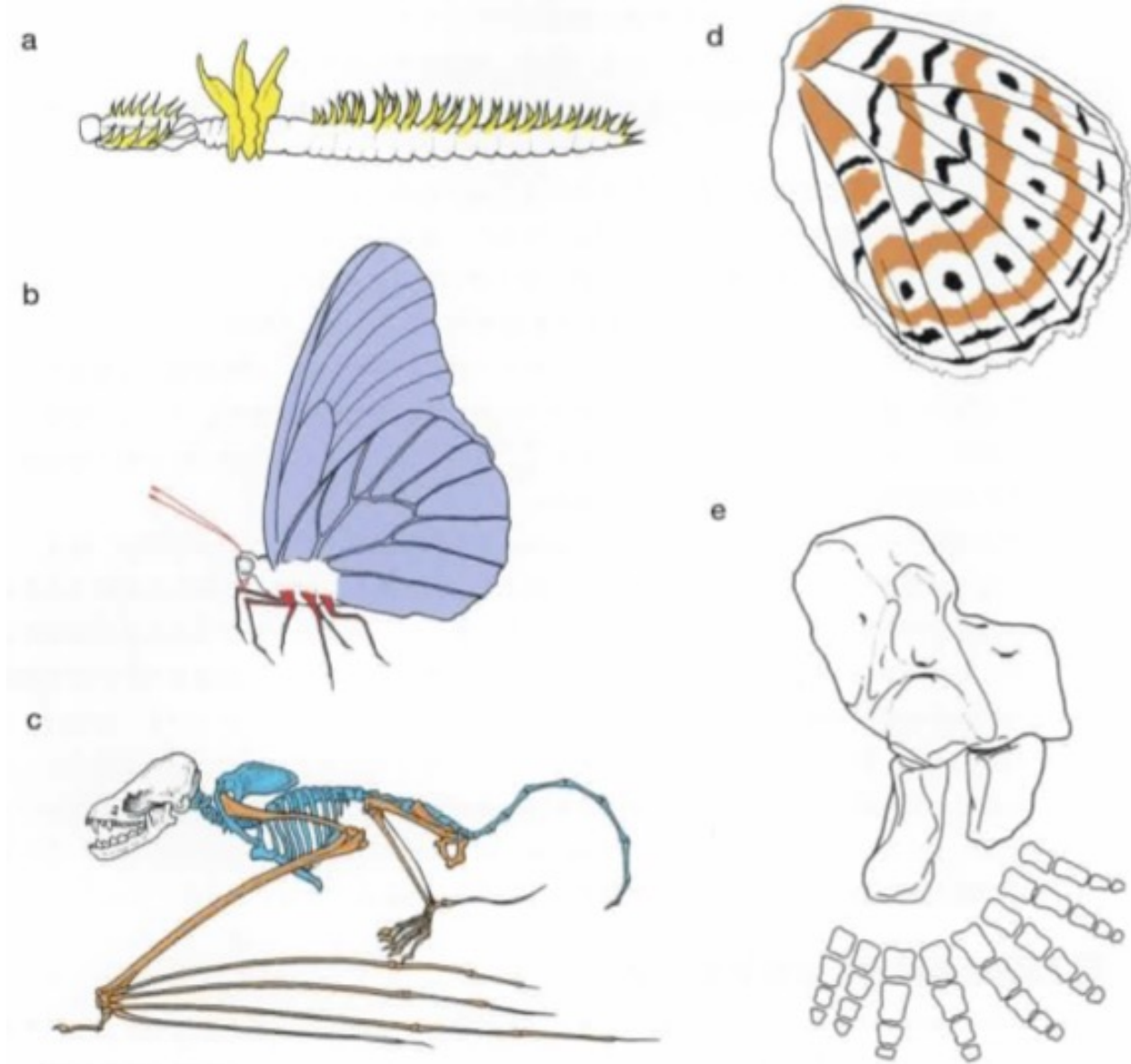
左右相称動物のボディプラン (4)

種間の対応するモジュール = 相同器官



左右相称動物のボディプラン (5)

一個体内のモジュールの繰り返し = 連続相同器官



Hox遺伝子群の発見 (1)

ホメオティック突然変異 (homeotic mutation)



連続相同形質の一つが
別の相同形質に置き換わる
突然変異



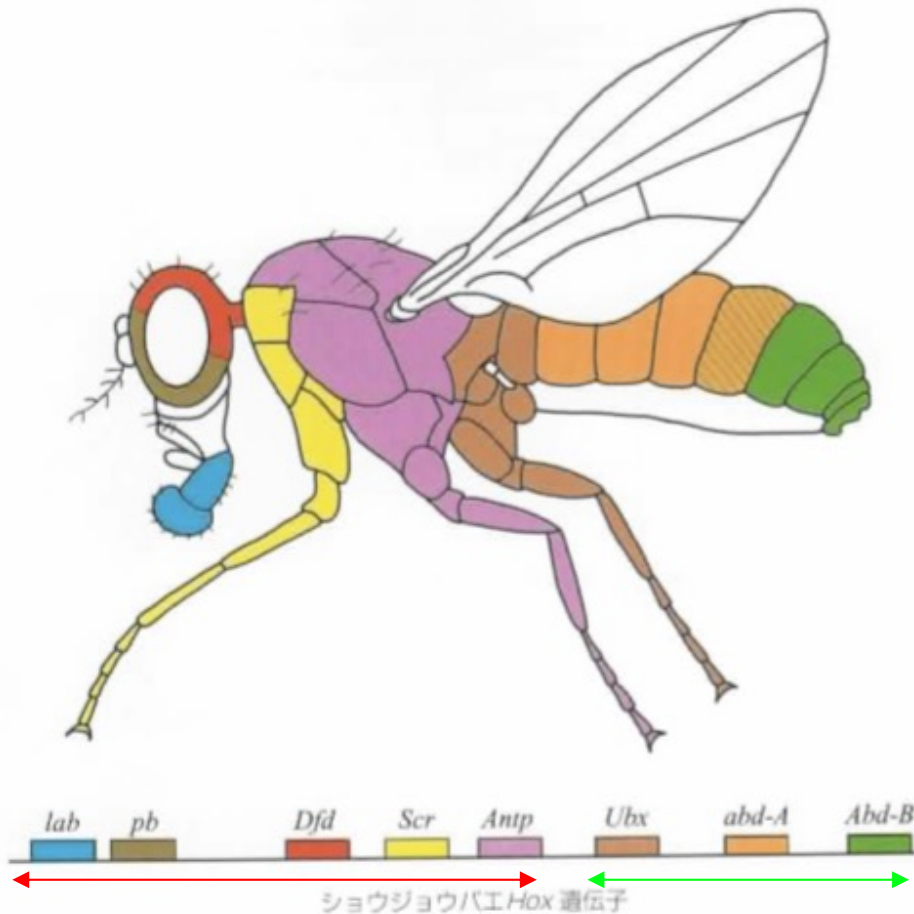
前翅に似た後翅を形成
バイソラックス突然変異
正確には第三胸節が第二胸節に変換



触角が脚に
アンテナペディア突然変異

Hox遺伝子群の発見 (2)

ホメオティック突然変異の原因遺伝子の同定



(1) ショウジョウバエの第三染色体に原因遺伝子が同定

(2) 二つの集団を構成
アンテナペディア遺伝子群 (赤)
バイソラックス遺伝子群 (緑)

(3) 遺伝子の並び順が、影響を及ぼす体の部位の並び順にほぼ対応 (コリニアリティ)

(4) コードされているタンパク質には高い共通性を示す180bpの領域 (ホメオボックス) が存在



Hox遺伝子群の発見 (3)

ホメオティック突然変異の原因遺伝子の同定

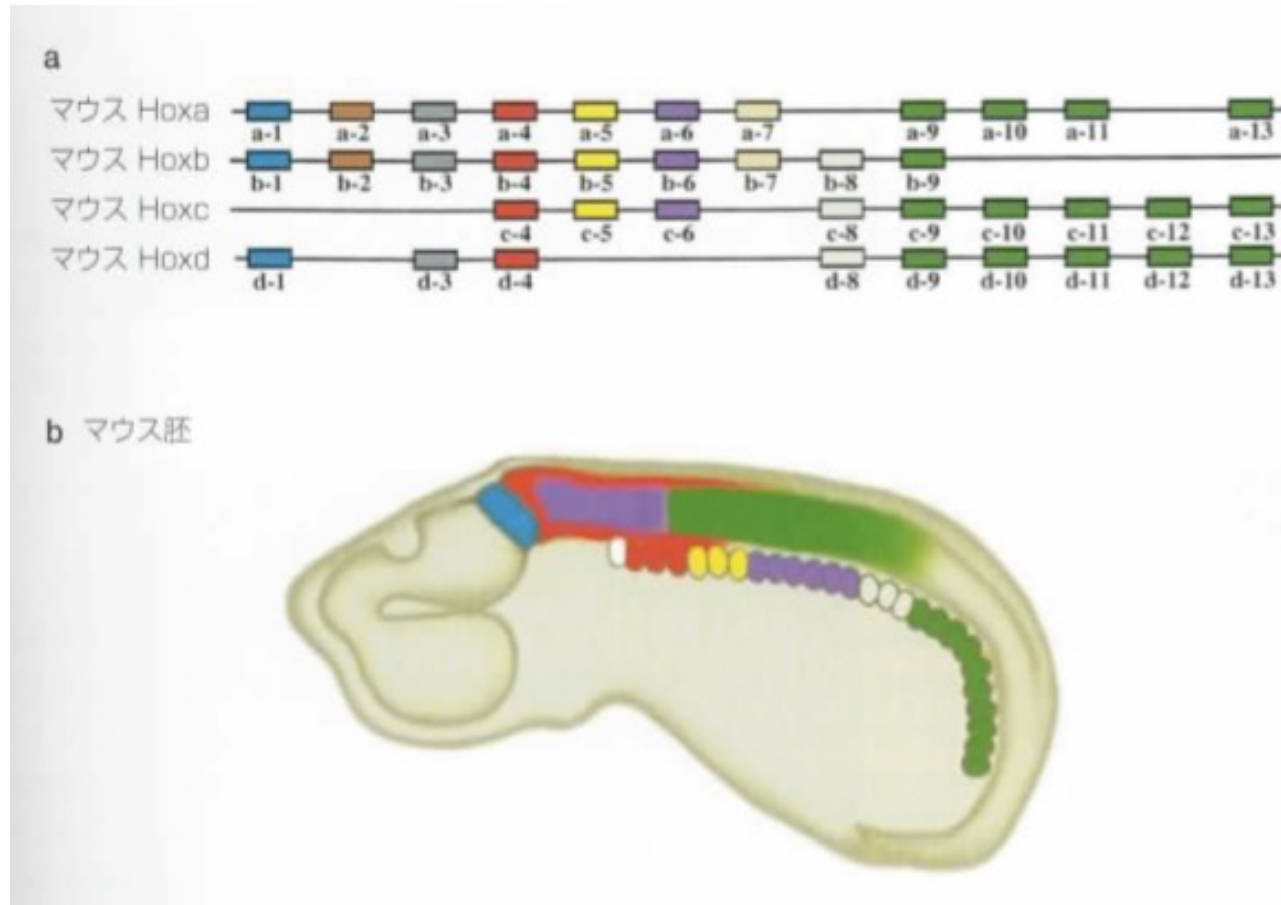


(4) 180bpのホメオボックスに相当するタンパク質の領域 = **ホメオドメイン**

(5) ホメオドメインはDNA結合ドメインであり、ホメオティック遺伝子の産物は、転写制御因子として働く

Hox遺伝子群の発見 (4)

マウスからのホメオティック遺伝子の同定



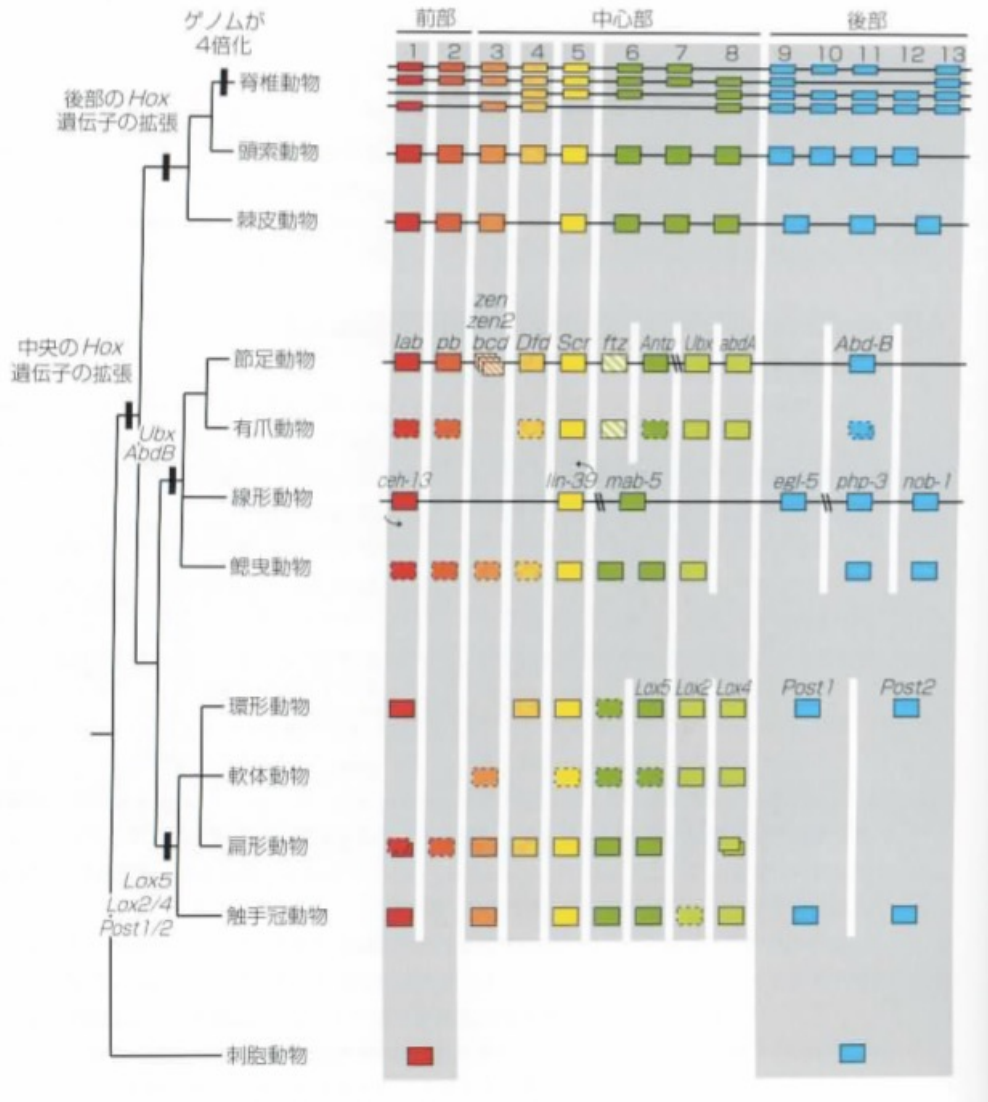
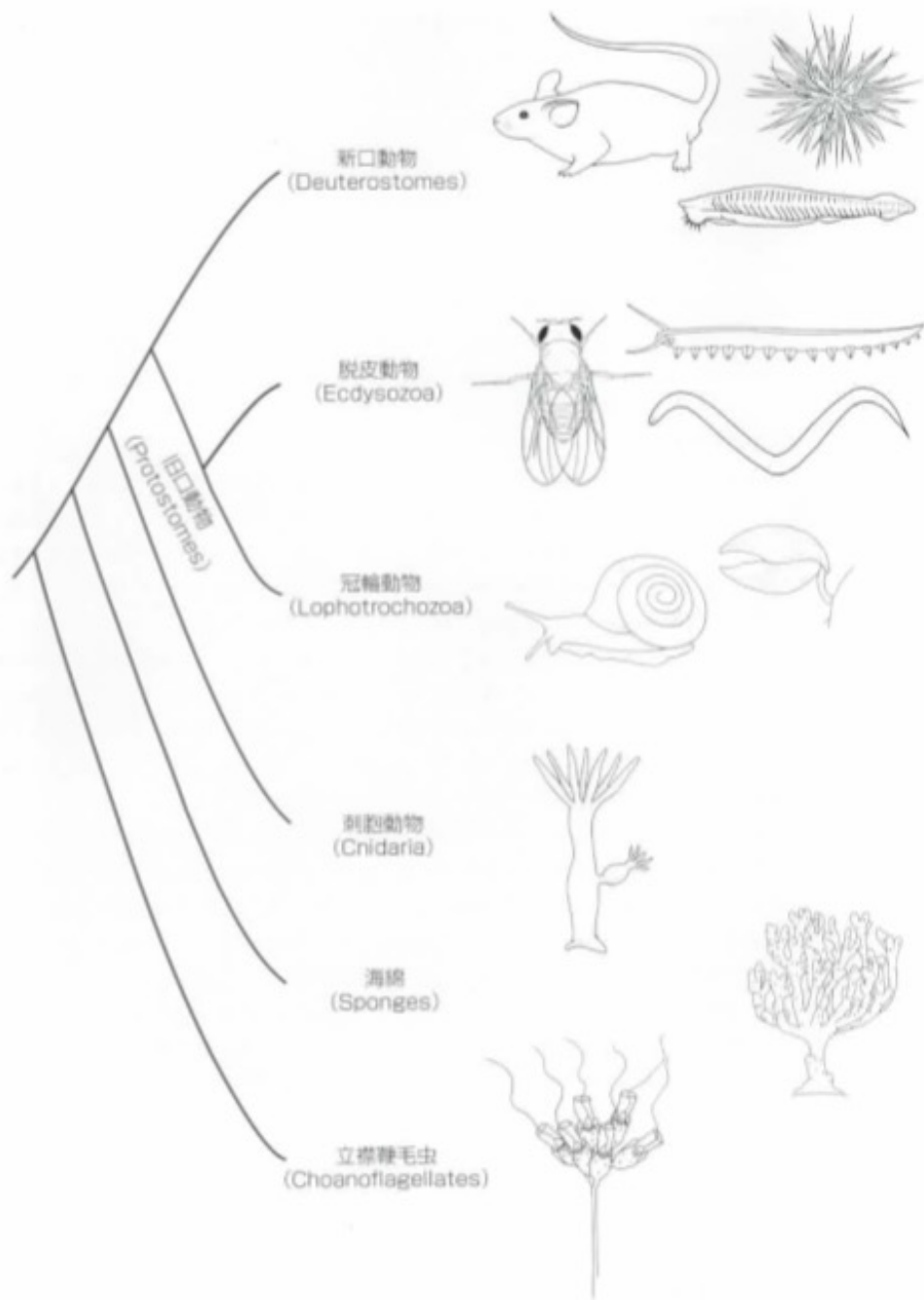
- (1) ハエと同じく遺伝子群を形成(ただし4ヶ所で)
 - (2) ホックス遺伝子の並び順は、発現する体の部位の並び順に対応(コリアリティ)
- ※ ホメオボックス遺伝子を略してHox (ホックス) 遺伝子と呼ぶ

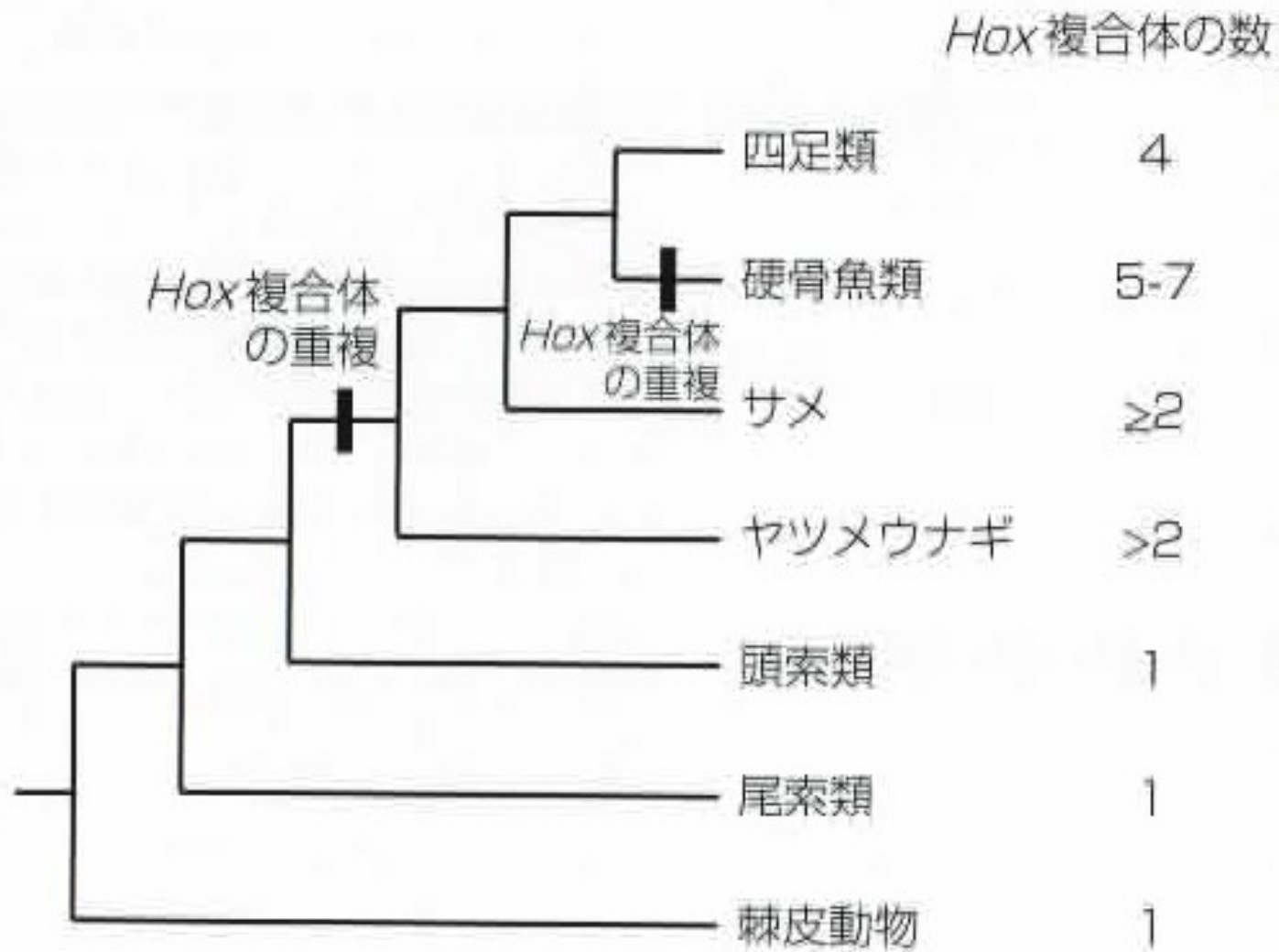
Hox遺伝子群の発見 (5)

ハエ Dfd	PKRRTAYTRHOLELEKEPHYNRYLTRRRRVEIAHTLVLSERQIKIWFQNRMMKWKDH	KLPNTKIVR
ナメクジウオ Hox4	TKRSRTAYTRQQVLELEKEPHENRYLTRRRRVEIAHSLGLTERQIKIWFQNRMMKWKDH	KLPNTKIRS
マウス HoxB4	PKRSRTAYTRQQVLELEKEPHYNRYLTRRRRVEIAHALCLSERQIKIWFQNRMMKWKDH	KLPNTKIRS
ヒト HoxB4	PKRSRTAYTRQQVLELEKEPHYNRYLTRRRRVEIAHALCLSERQIKIWFQNRMMKWKDH	KLPNTKIRS
ニワトリ HoxB4	PKRSRTAYTRQQVLELEKEPHYNRYLTRRRRVEIAHSLCLSERQIKIWFQNRMMKWKDH	KLPNTKIRS
カエル HoxB4	PKRSRTAYTRQQVLELEKEPHYNRYLTRRRRVEIAHTLVLSERQIKIWFQNRMMKWKDH	KLPNTKIRS
フグ HoxB4	PKRSRTAYTRQQVLELEKEPHYNRYLTRRRRVEIAHTLVCLSERQIKIWFQNRMMKWKDH	KLPNTKIRS
ゼブラフィッシュ HoxB4	PKRSRTAYTRQQVLELEKEPHYNRYLTRRRRVEIAHTLVLSERQIKIWFQNRMMKWKDH	KLPNTKIRS

図2.21 ショウジョウバエと脊椎動物のHoxタンパク質配列の類似

脊椎動物のHox4とショウジョウバエのDfd間での
ホメオドメインとC末領域のアミノ酸配列の保存





Hox遺伝子群の発見 (6)

20種程度のホメオドメインを持つタンパク質ファミリーが同定

Ex)

※それぞれホメオドメインを含む

※同じファミリーに属すタンパク質は、動物の種の違いを越えて類似

Hox遺伝子群の発見 (7)

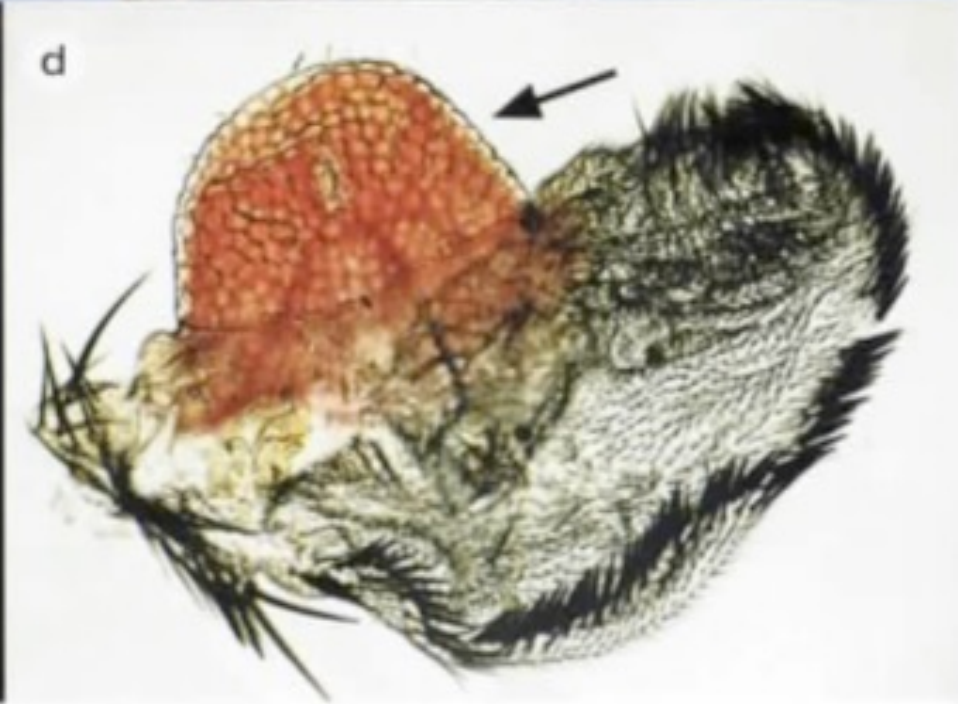
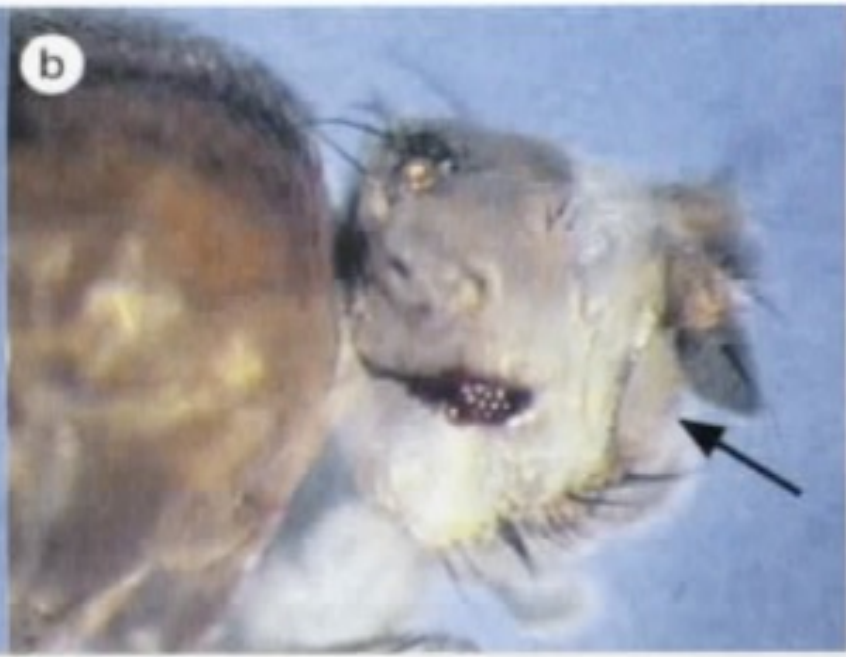
パックス6タンパク質ファミリー

- (1) ショウジョウバエ アイレス遺伝子
突然変異により眼のないハエが生まれる
- (2) ヒト アニリディリア遺伝子
突然変異により虹彩のサイズが減少するか欠損する
- (3) マウス スモールアイ遺伝子
突然変異により眼のサイズが小さくなるか欠損する

※アイレス遺伝子をハエの体の他の部分で発現させると、翅や脚など他の部位で眼の組織が形成

※マウスのスモールアイ遺伝子をハエに導入すると複眼が形成

脊椎動物の眼はカメラ型で、ハエは複眼という構造の違いにも関わらず、同じ遺伝子が眼の形成を支配



Hox遺伝子群の発見 (8)

ディスタルレスタンパク質ファミリー

ハエ 突然変異により脚の先端部位を欠失
昆虫だけでなく、甲殻類、クモ、多足類でも脚の形成に関与

ニワトリの脚、魚の鰭、ウミウシの側足、ホヤのサイフォン、
ウニの管足 など 胴体から突き出す構造(付属肢)の形成
に関与

Hox遺伝子群の発見 (9)

ティンマンタンパク質ファミリー

ハエ 背脈管：背面内側にある体内部に体液を送り出す心臓
ティンマン遺伝子の変異すると心臓が形成されない

脊椎動物 NK2 遺伝子ファミリー
心臓の形成に関与

心臓の形態も循環システムも全く異なるが、心臓の形成に同じタイプの遺伝子を使用されている。

Hox遺伝子群の発見 (10)

ツールキット遺伝子

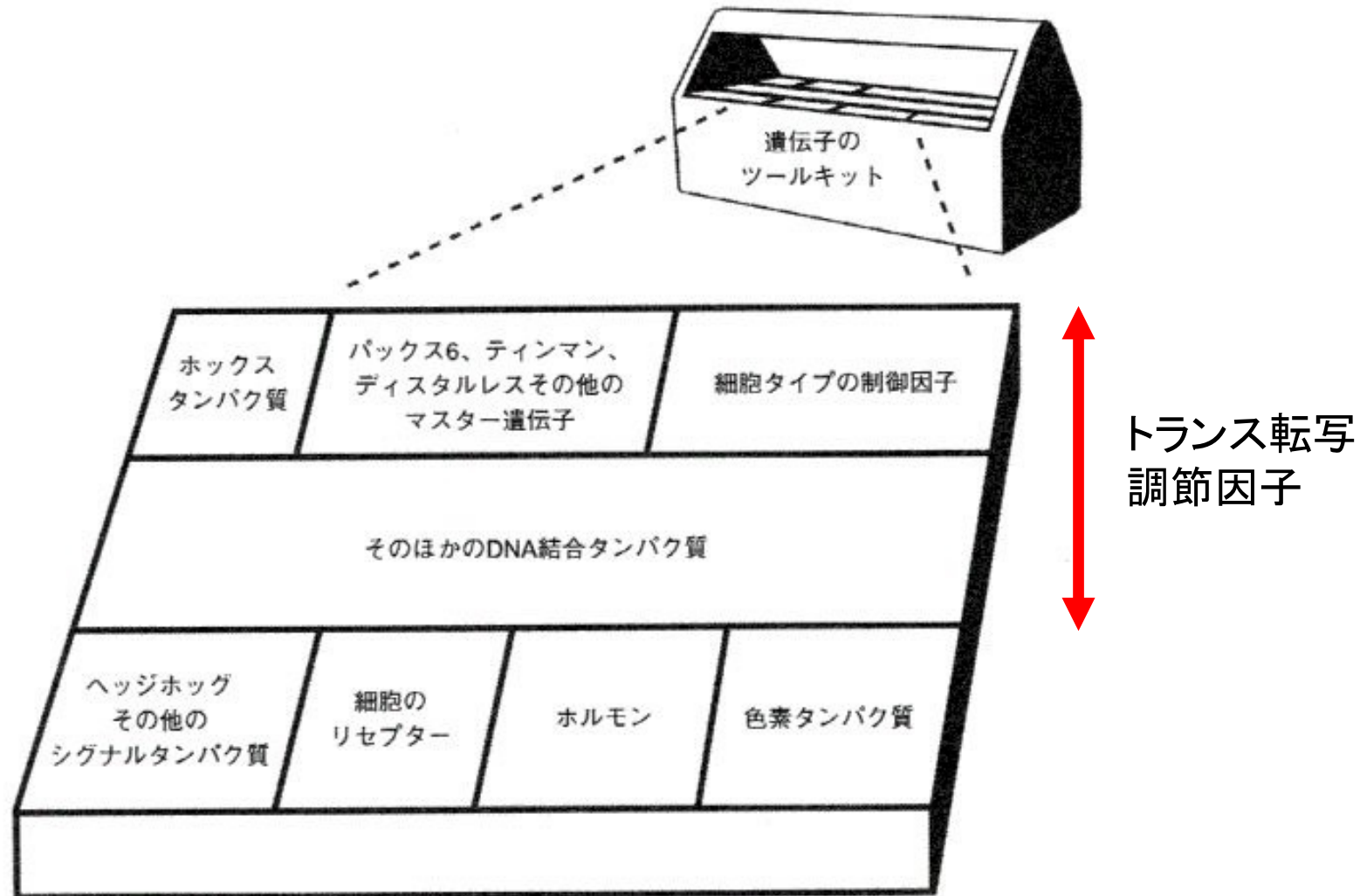


図3-7 動物の発生を決めるツールキット 動物体の構築とパターン形成は、ツールキット中の何種類かのタンパク質によって制御されている。(ジョシュ・クライス画)

ツールキット遺伝子

発生におけるパターン形成や分化に関与する遺伝子

(1) 転写因子かシグナル分子が大部分

他の遺伝子の発現をオンあるいはオフにする

(2) 多くは、動物門を越えて保存されている。

転写調節の基礎

トランス転写調節因子 = タンパク質

Activator: 対応する部位に結合すると転写を活性化

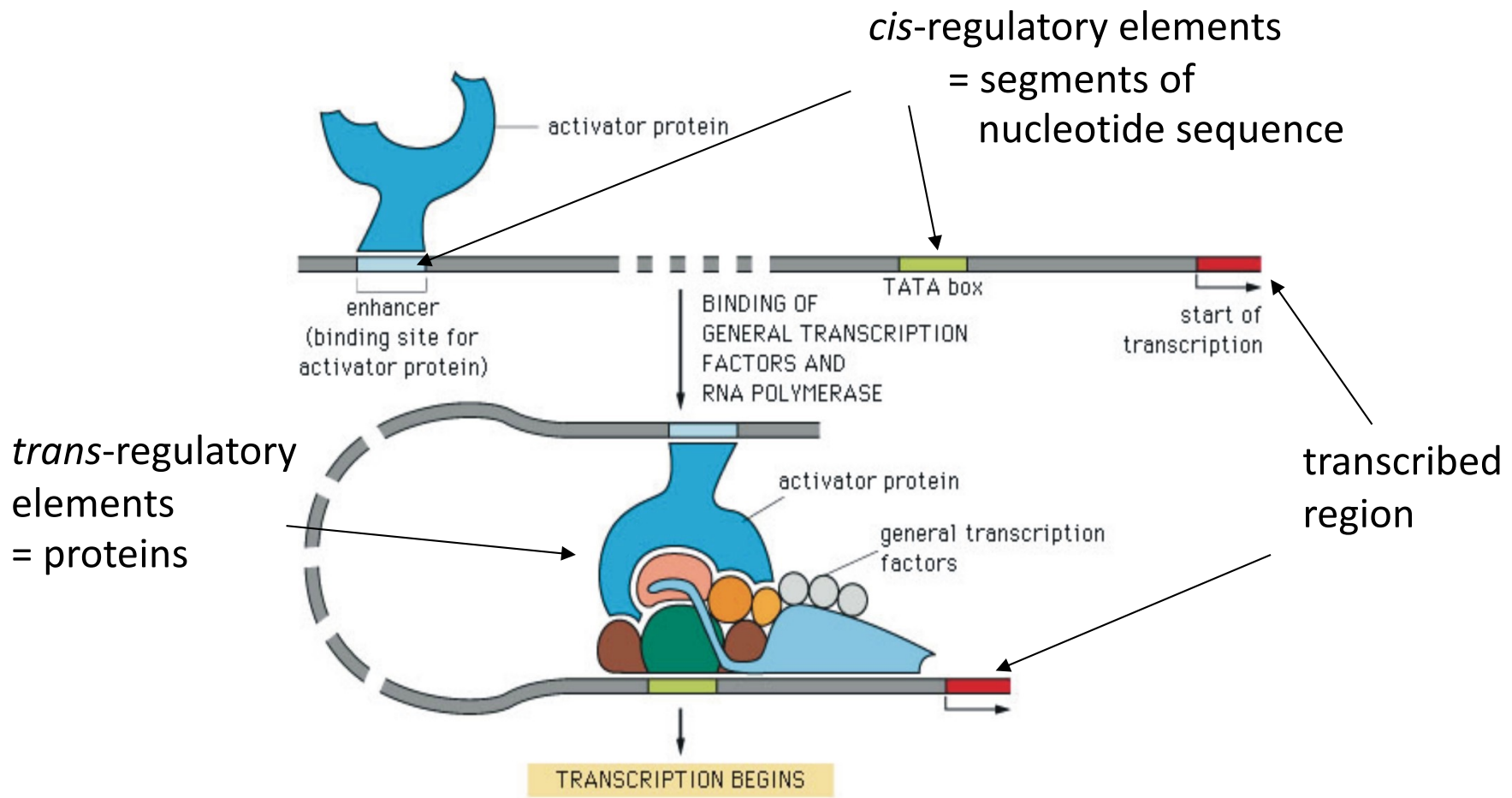
Repressor: 対応する部位に結合すると転写を抑制

Repressor: 対応する部位に結合すると、Activatorが結合しても遺伝子の転写は活性化されない

ActivatorもRepressorも結合していない遺伝子の転写は活性化されない。

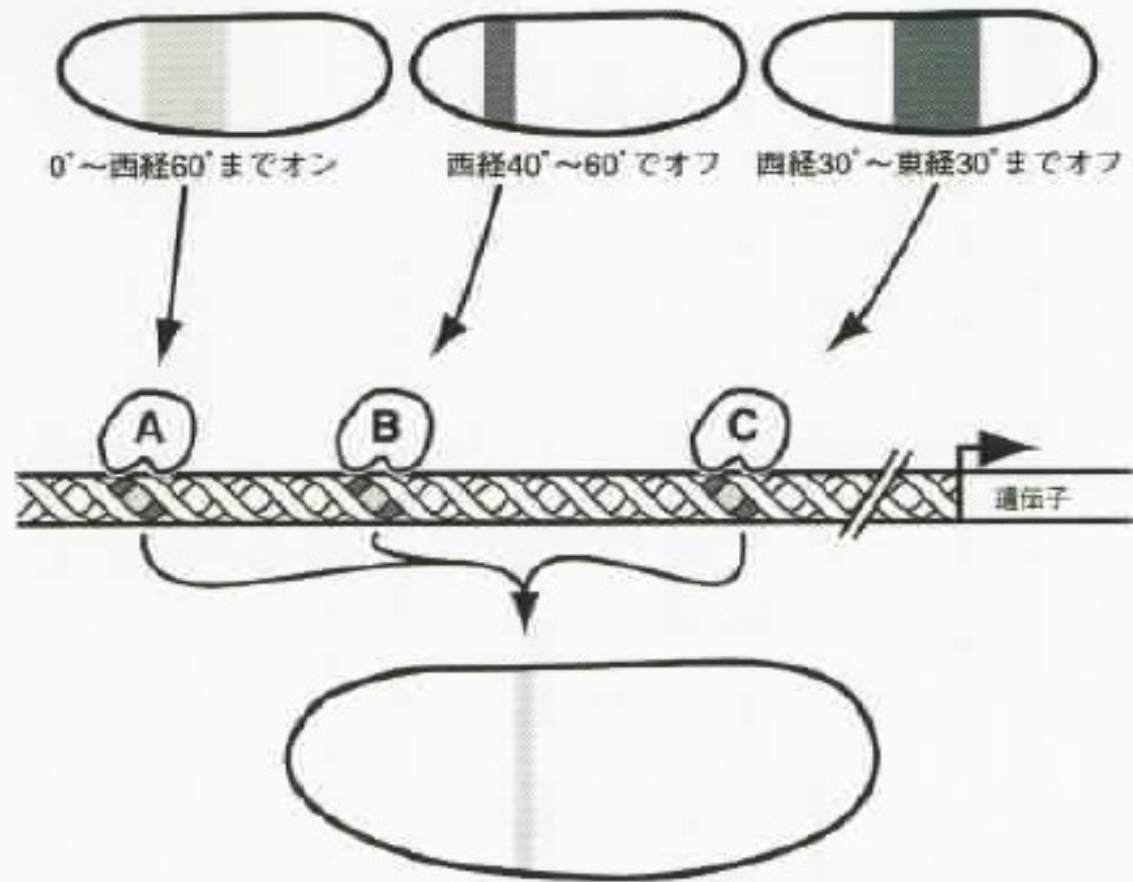
シス転写調節因子 = DNA

トランス調節因子が認識、結合するDNAの領域



©1998 GARLAND PUBLISHING

From http://xarquon.jcu.cz/edu/uvod/09nucleus/092function/gene_activation.htm



西経30° ~ 40°で縞状に発現

図5-2 スイッチが統合的なインプットをし、縞状の遺伝子発現を描き出す 1個のアクチベーター (A) と2個のリプレッサー (BとC) が経度上の異なる部位で発現する結果として、細い縞状の遺伝子発現を誘導する。(ジョシュ・クライス画)

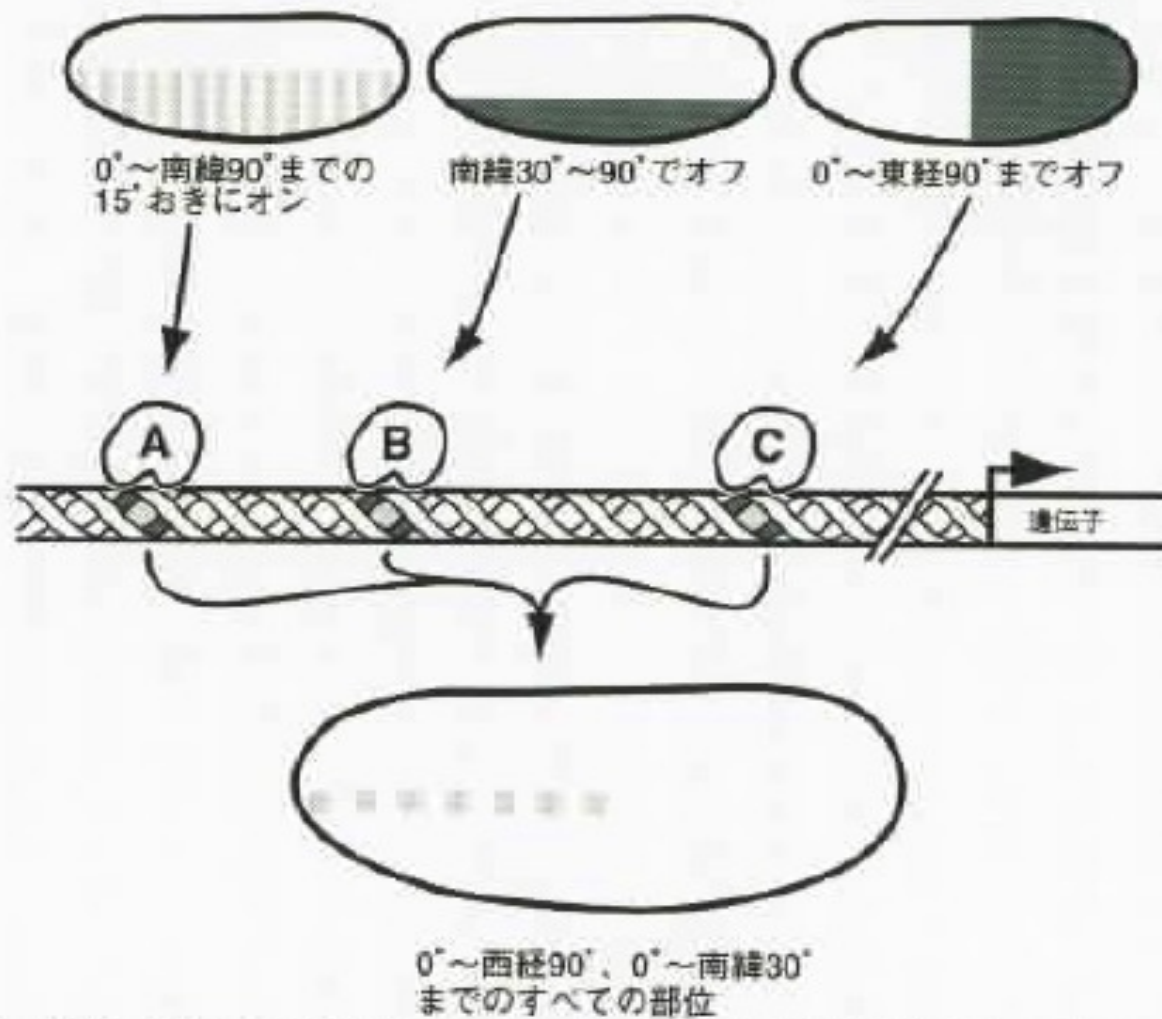
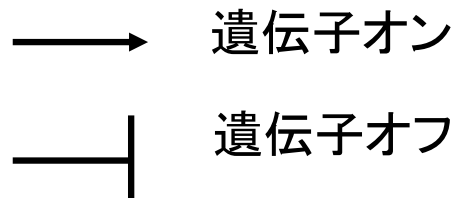
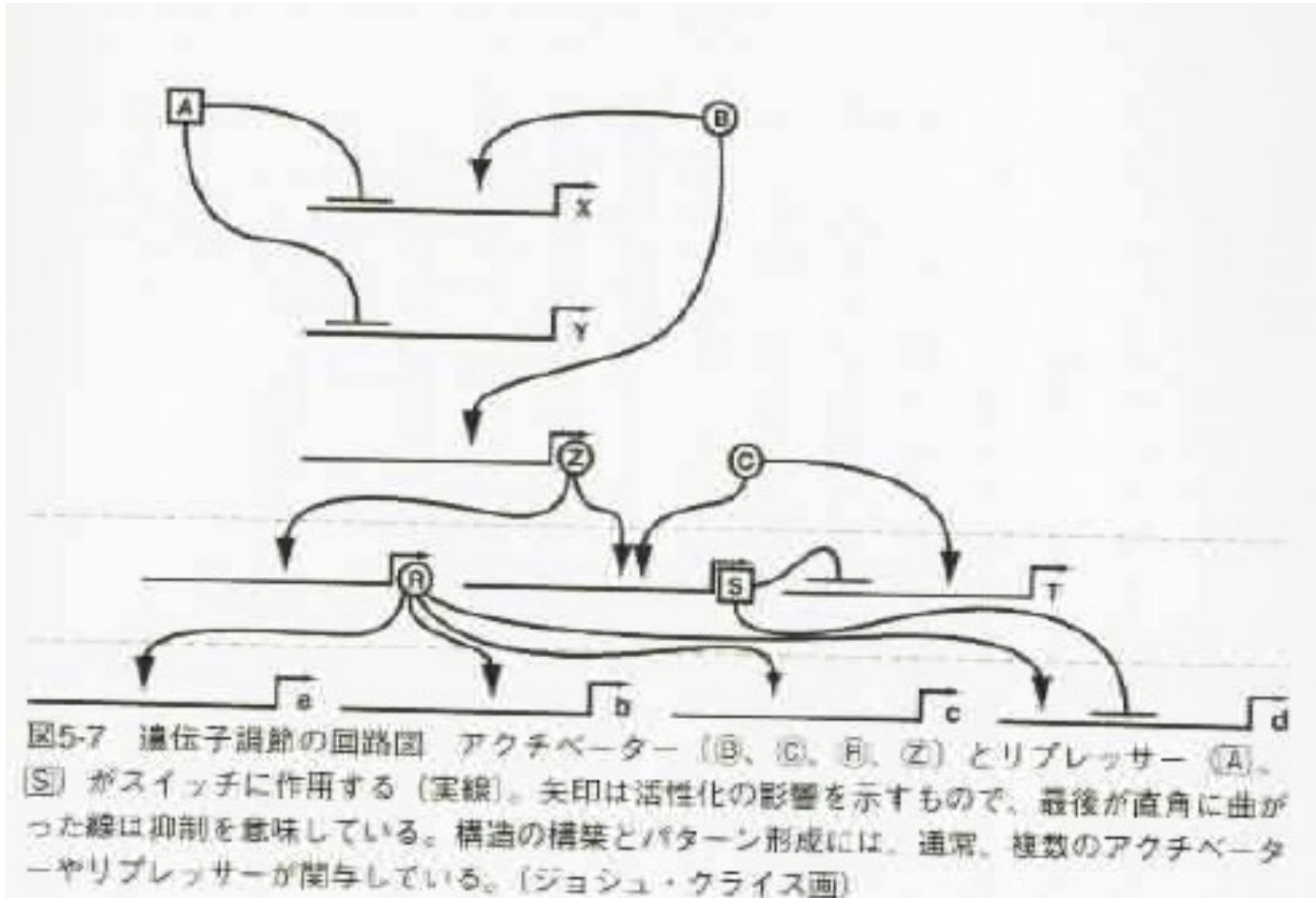


図5-3 経度と緯度の組み合わせが膜になる細胞小集団の位置を決定する。(ジョシュ・ク
ライス画)

遺伝子回路 (gene circuit)

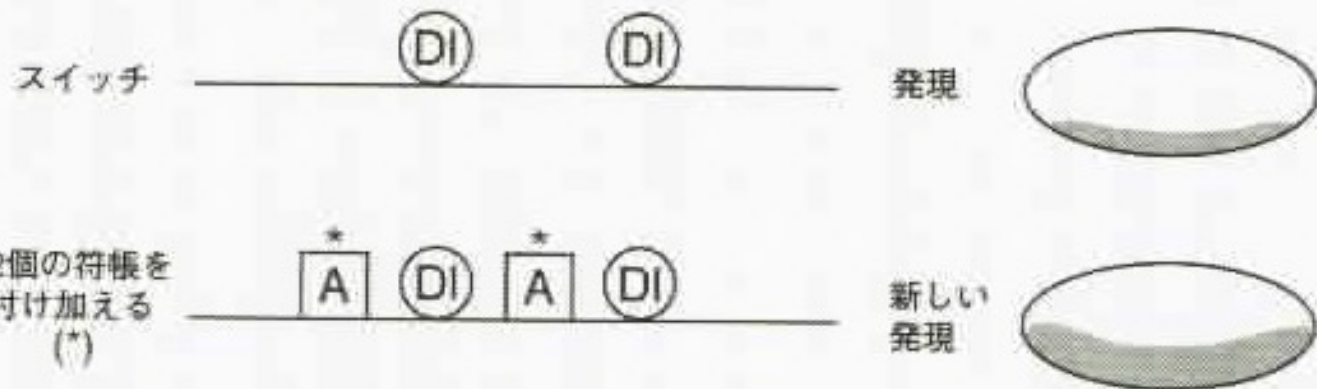


電気回路とのアナロジー

シス調節因子の変更による調節進化 1

A

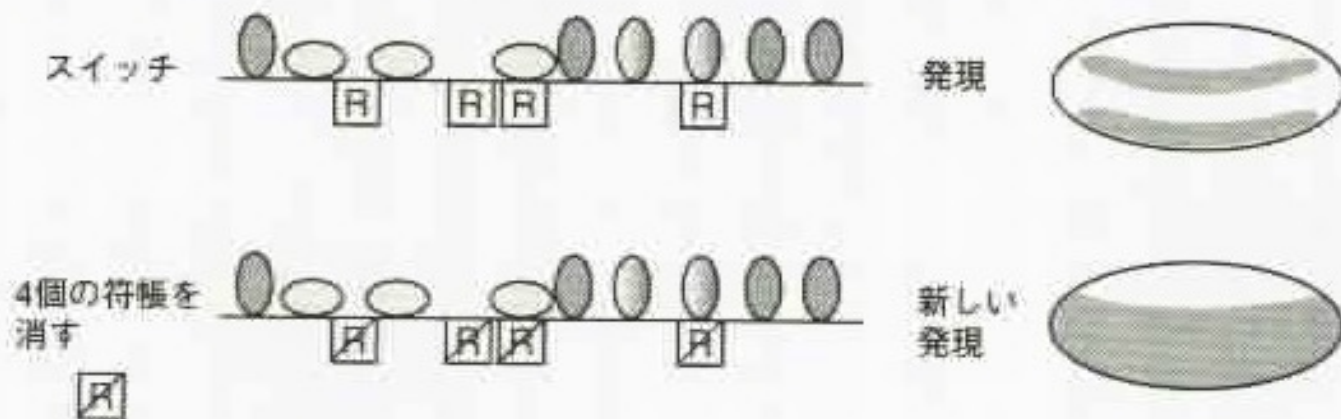
アクチベーターの符帳配列を加える



B

リプレッサーの符帳配列を減らす

(記号が重複している箇所は記号を上下に描き分けてある)



シス調節因子の変更による調節進化 2

C

リプレッサーの符帳配列を付け加える

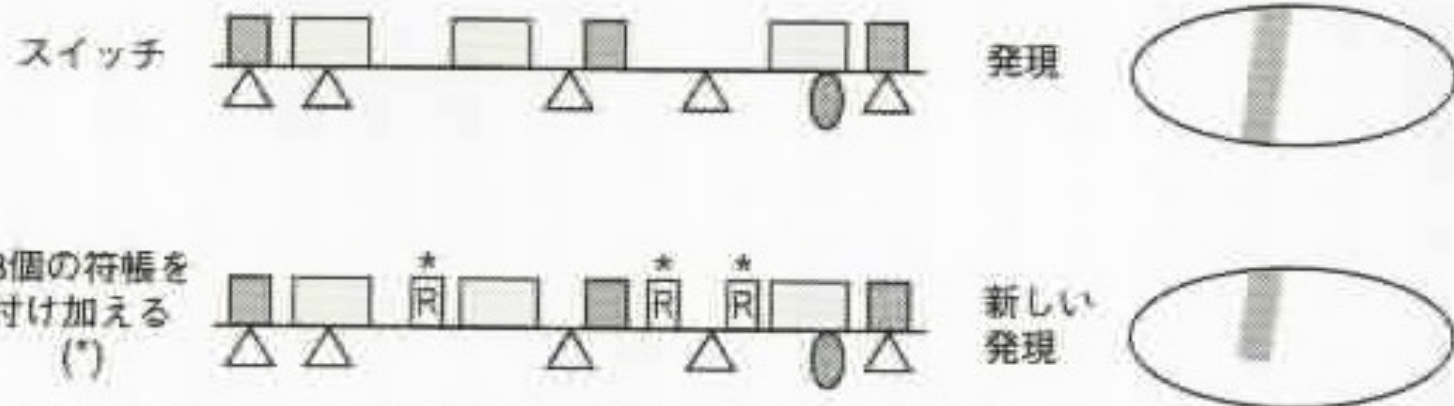
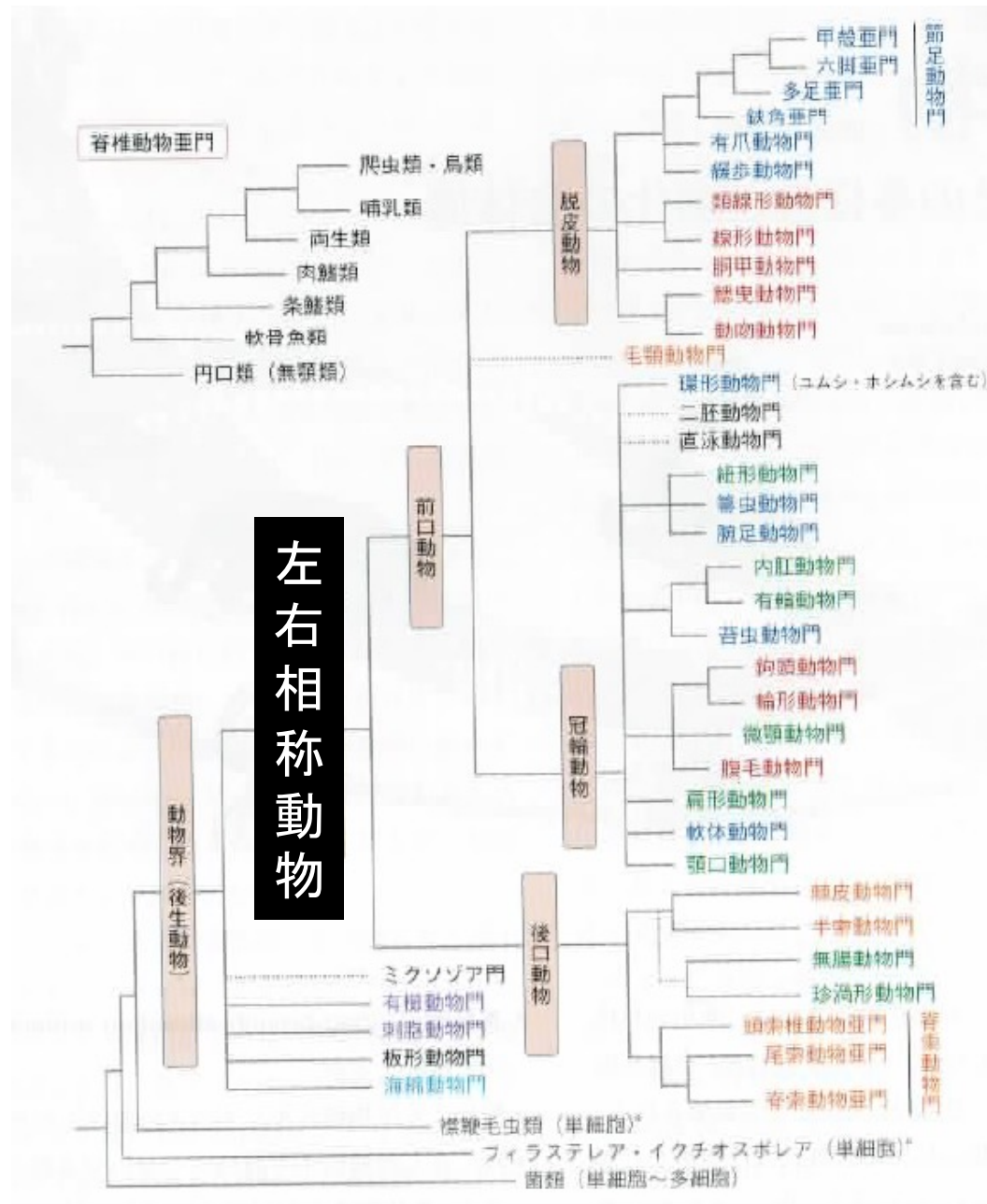


図5-4 A: アクチベーターの符帳配列を付け加えると、遺伝子発現のパターンが拡大する。B: リプレッサーの符帳配列を減らすと遺伝子発現のパターンが拡大する。C: リプレッサーの符帳配列を付け加えると遺伝子発現パターンの一部が消える。[ジョシュ・クライス画]

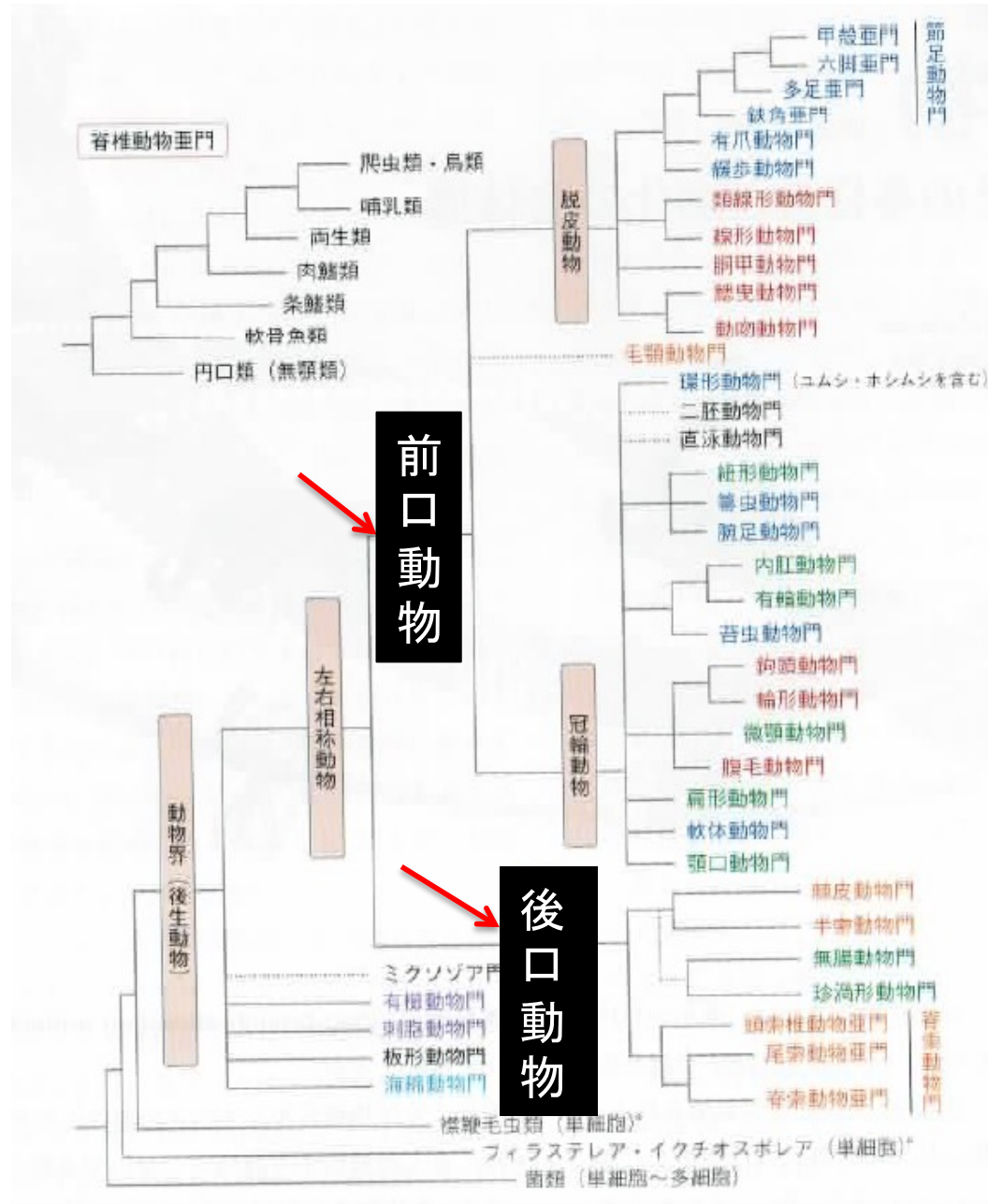
左右相称動物

左右相称動物 (bilateria)は単系統



西川輝昭 (2013) 「動物」
遺伝 67, p89-94

旧口動物、新口動物はそれぞれ単系統

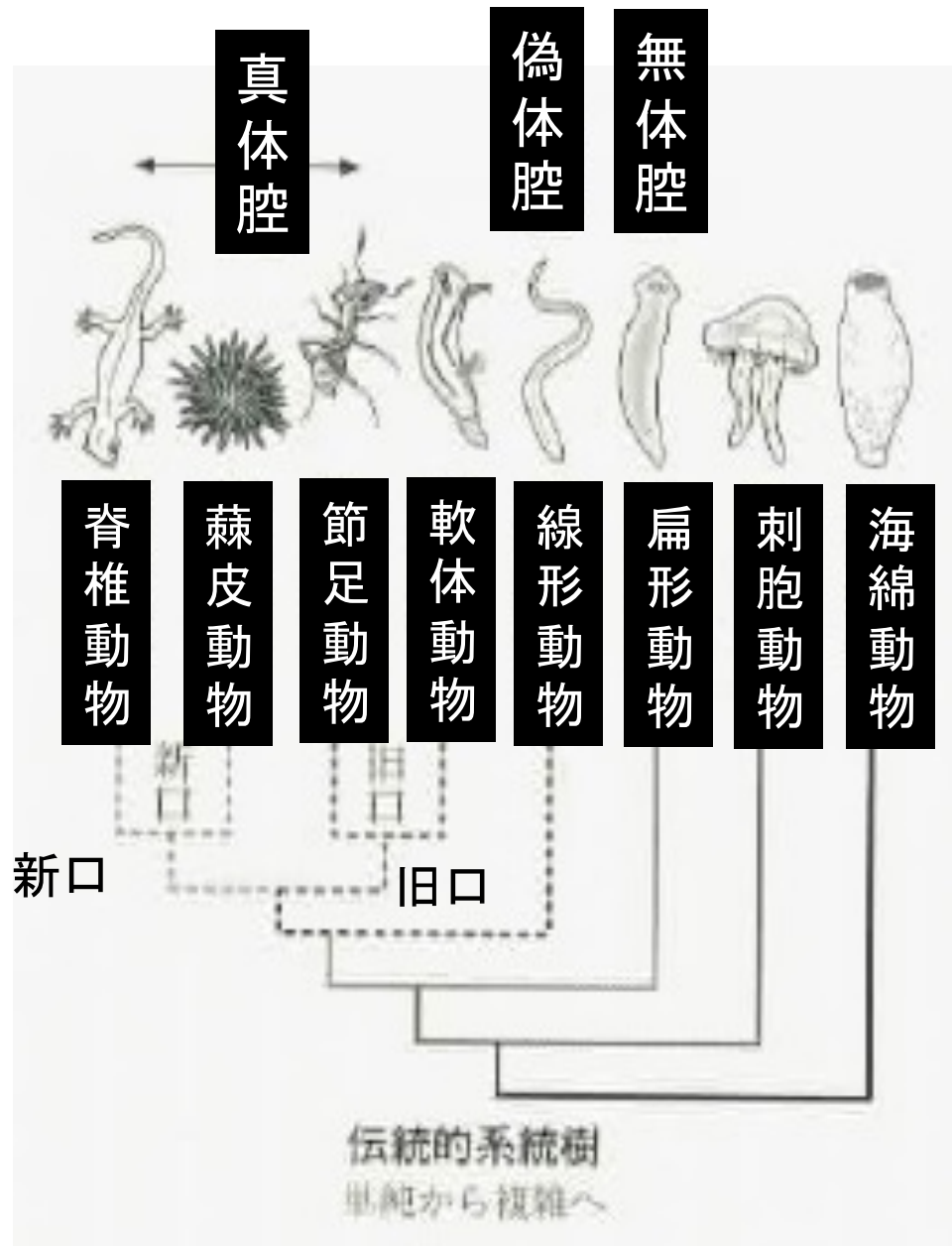


前口=旧口

後口=新口

西川輝昭 (2013) 「動物」
遺伝 67, p89-94

体腔は系統関係を反映しない



動物は、
無体腔動物 → 偽体腔動物
→ 真体腔動物
と複雑な体制に進化
したと考えられてきたが、
無体腔や偽体腔は、真体腔
から退化して生じたなど
異なる説もあった。

宮田隆 (2014)
「分子からみた生物進化」 講談社

体腔は系統関係を反映しない

アグイナルド： 18S rRNAを用いて三胚葉性動物の分子系統樹を構築（長枝誘引を避けるため、進化速度の早い生物は除去）

従来の系統樹と異なる点

(1) 新口動物と旧口動物の分岐は、三胚葉動物の進化の最初期で生じた。

(2) その後、旧口動物は、冠輪動物と脱皮動物に分岐するが、それぞれのグループに真体腔、偽体腔、無体腔が入り交じっている。

-----→ 体腔の形態は系統を反映しない

(3) この系統樹から真体腔の獲得は、三胚葉動物の初期進化で生じ、その後に偽体腔や無体腔への退化が生じたと考えられる。

その後の分子系統解析も、（今のところ）この結果を支持

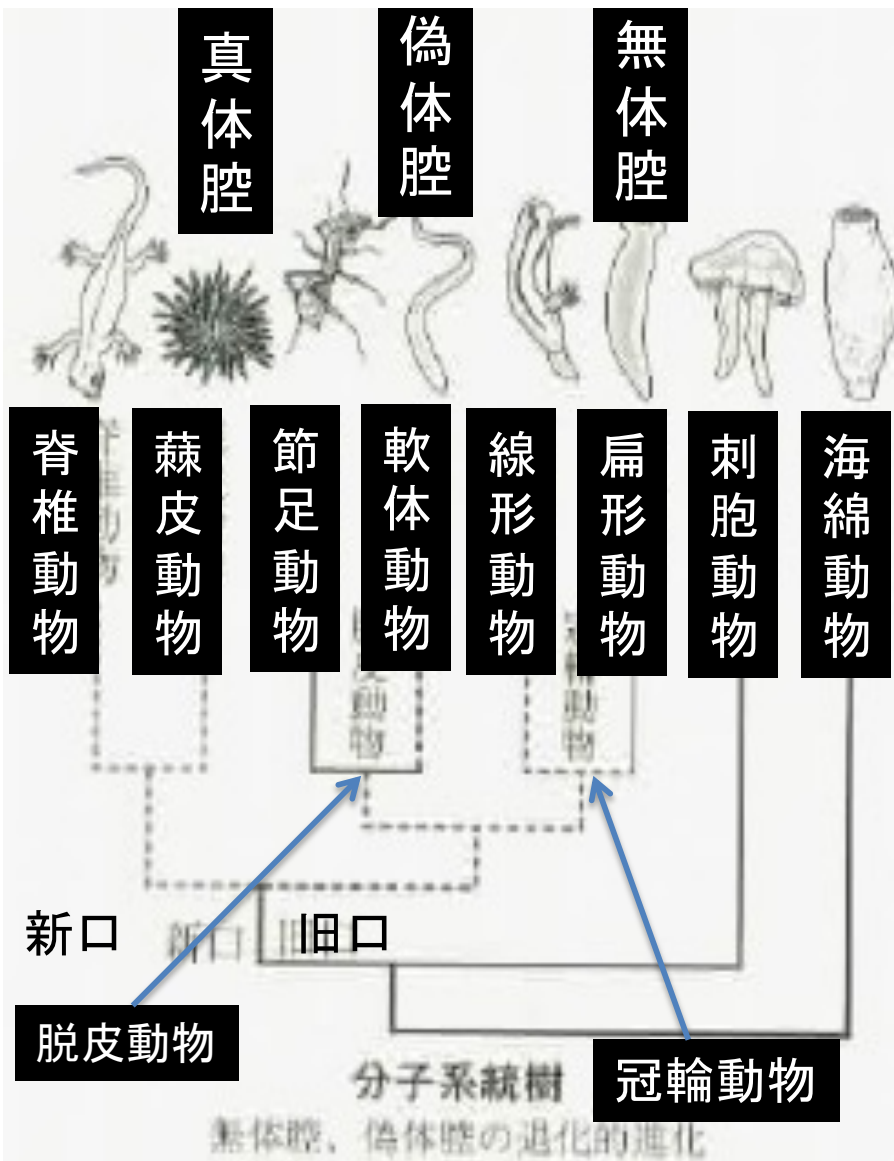
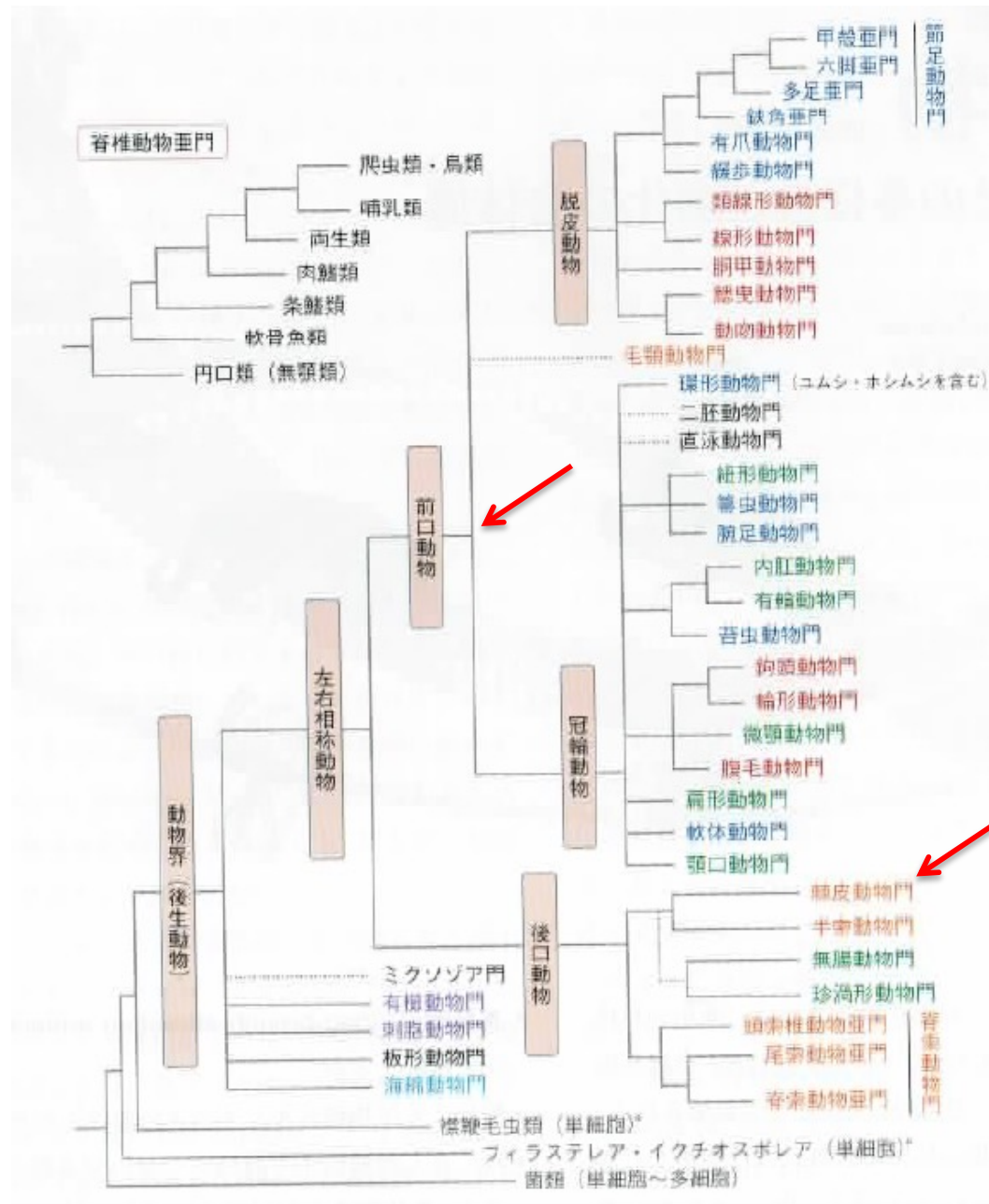


図19-4 後生動物の伝統的系統樹（上）とアグイナルドらの系統樹（下）の比較

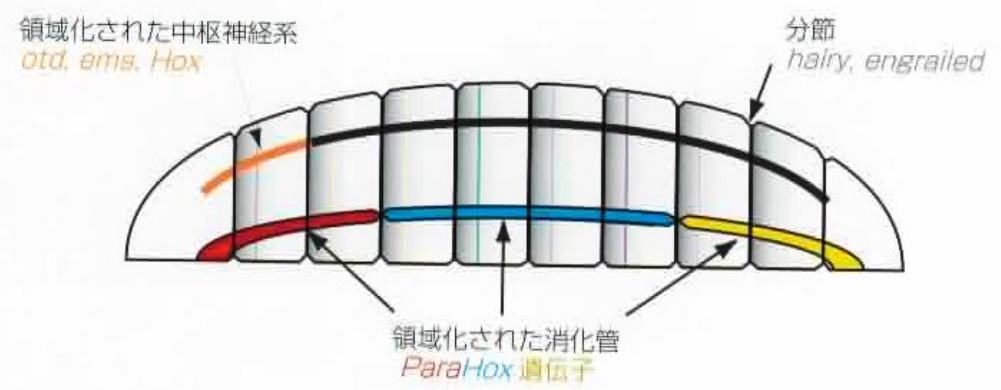
左右相称動物 (bilateria)は単系統



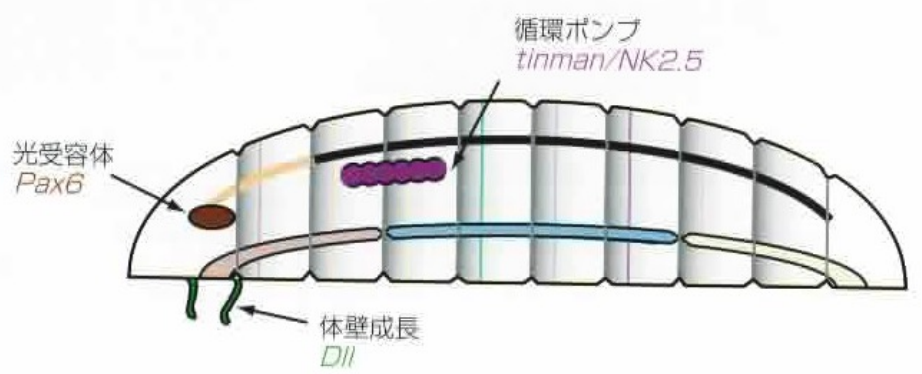
西川輝昭 (2013) 「動物」
遺伝 67, p89-94



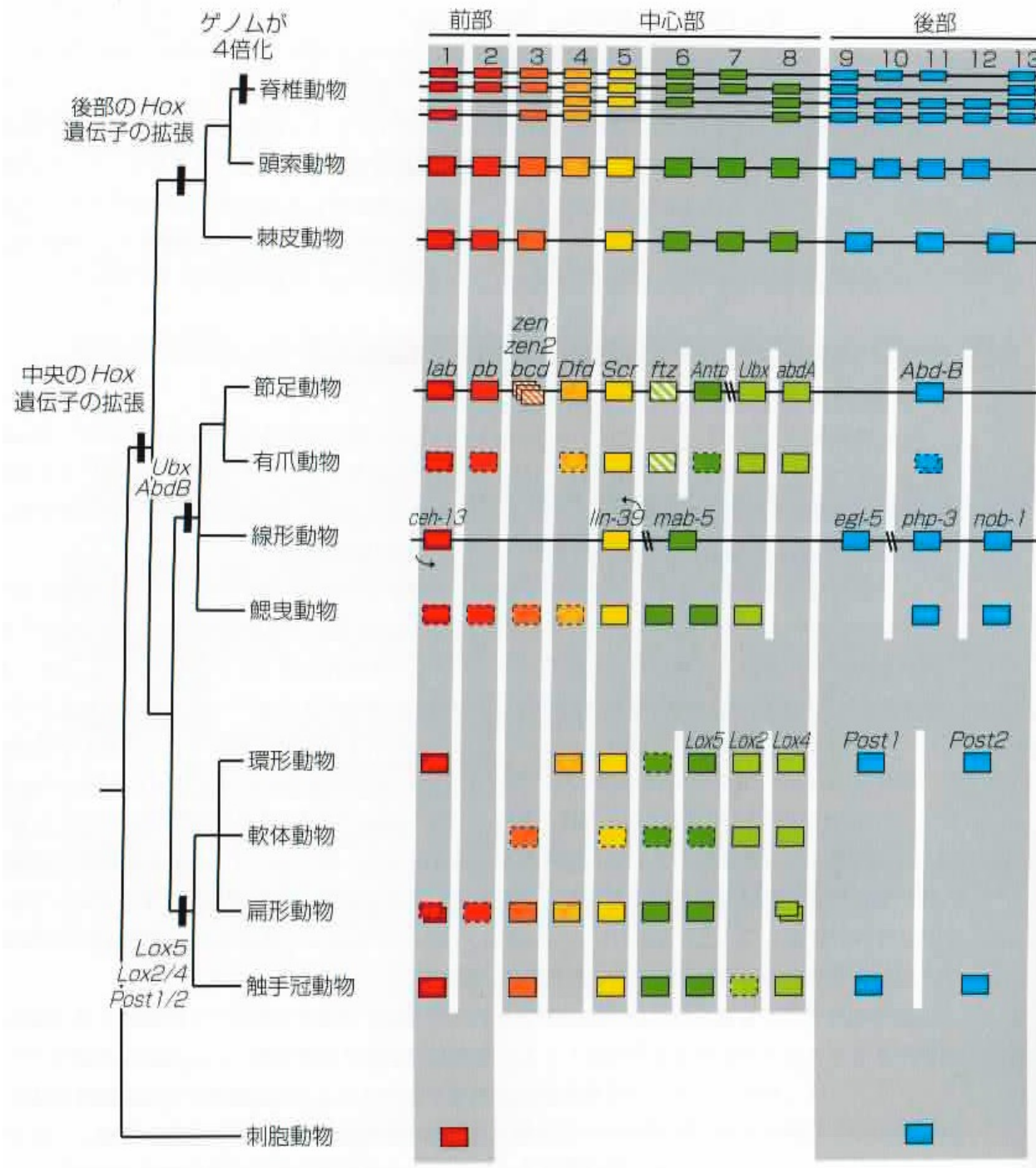
+



+



左右相称動物の仮想的祖先ウルバイラテリア



Hoxのコリニアリティは左右相称動物で保存されており、祖先的な特徴と考えられる。

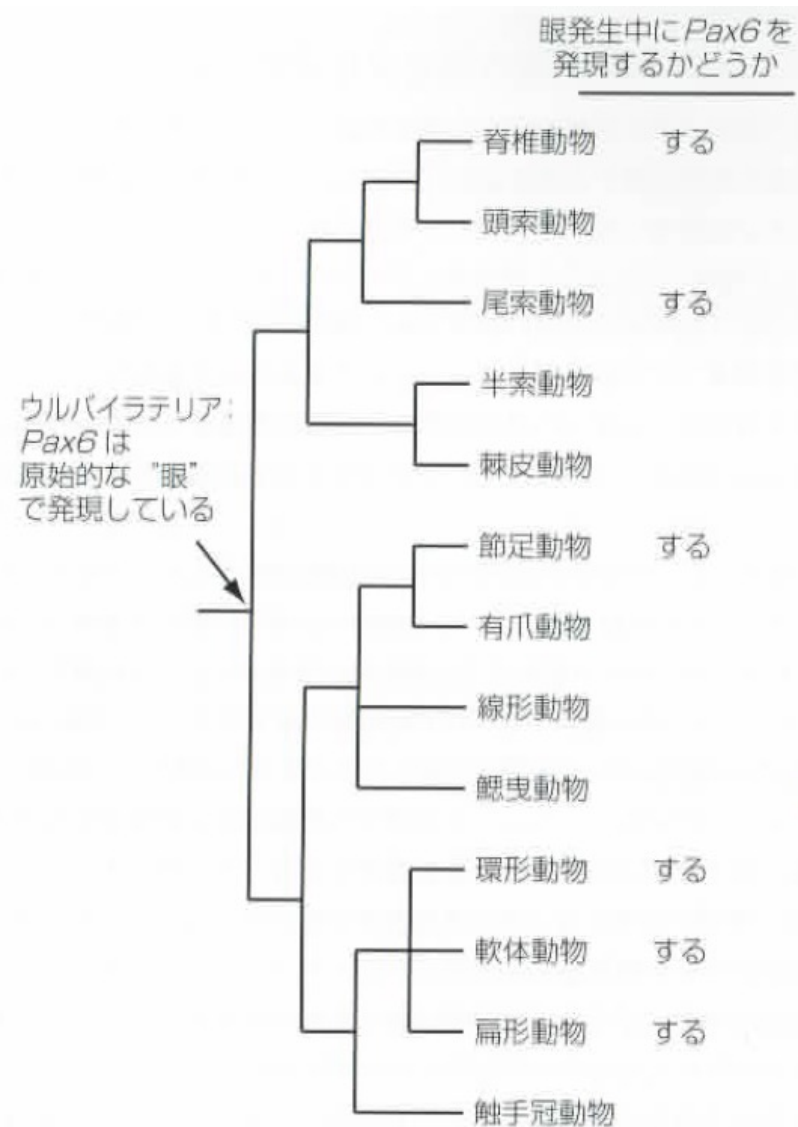
体節構造を持つ動物についての注意

旧口動物の中で体節の繰り返し構造を持つのは

節足動物 と
環形動物

新口動物の中で体節の繰り返しを持つのは
脊索動物

※ 全ての動物が体節を持つわけではないことに注意



その他のツールキット遺伝子の左右相称動物での保存

- short gastrulation/chrdinとTGF- β による背腹軸形成
- 内胚葉、外胚葉、神経系の前後軸形成に関わる因子
ParaHox遺伝子 (Gsx, Xlox, Cdx)
一部の分節遺伝子(hairy, engrailed)
脳パターン形成遺伝子(emz, otx, Hox)
が保存
- 中枢神経の前後軸形成 (vnd, ind, msh, netrins)
- 循環器系(tinnman/Nkx2.5)や付属肢形成(Dill)に関わる遺伝子が両方で保存

以上の性質からウルバイラテリアでも、これらの性質を持つものと考えられる。

珍無腸動物門の系統的 position 付けと ウルバイラテリアの形質

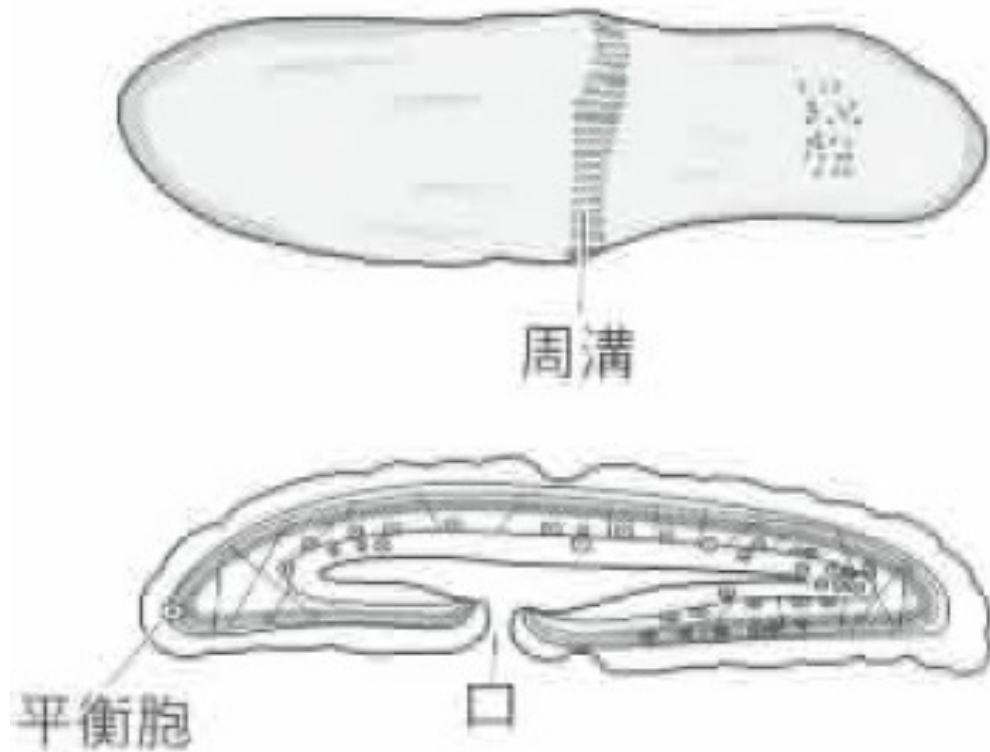
Cannon *et al.* “Xenacoelomorpha is the sister group to Nephrozoa”
Nature (2016) **530**, 89-93

珍無腸動物門は、他の全ての左右相称動物 (= Nephrozoa = 旧口動物と新口動物) の姉妹群

新口動物内のクレードの1つだとする仮説と対立していたが、最尤法およびベイズ推定法による分子系統解析により、上の仮説が強く支持された。

珍無腸動物門 = 珍渦虫 + 無腸動物

珍渦虫



ちんうずむし あるいは ちんかちゅう
と読む

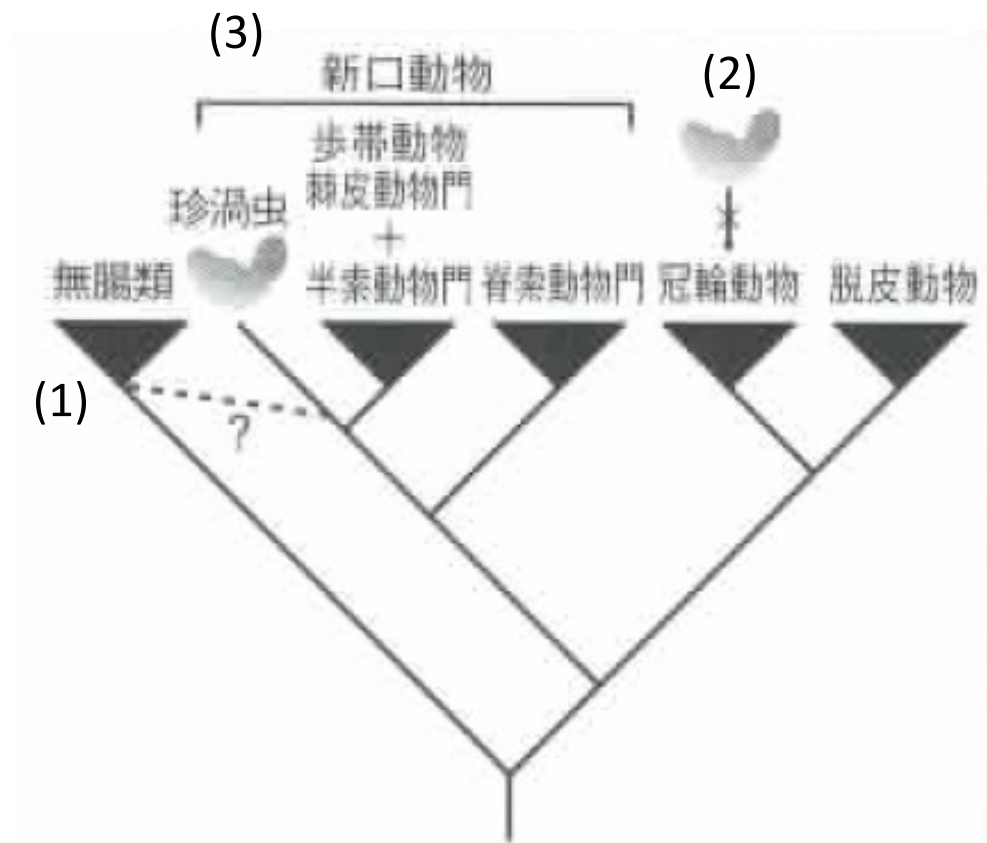
体制は非常に単純

- 表面に繊毛があり、それを使って移動
- 口はあり消化管が体内に広がる
- 体腔、中枢神経、生殖器はない
- 器官としては平衡胞のみ確認できる

(1)当初は扁形動物の渦虫(プラナリア
など)の一種と考えられた。

※ 半索動物や棘皮動物という説もあった。

珍渦虫。上は背側からみた外観
(*Xenoturbella westbladi*, Israelsson,
1999 を改変)。下は縦断面の模式
図 (*Xenoturbella bocki*, Westblad,
1949 を改変)。



珍渦虫の系統上の位置.
(Telford, 2008 を改変)

(2) ミトコンドリアや核のDNAを抽出しその分子系統解析が行われた。

軟体動物の二枚貝に近縁であることがわかり、退化した二枚貝と考えられるようになった。

(3) 珍渦虫が、海底で二枚貝を食べており、そのDNAが検出された可能性が検討された。

その結果、二枚貝類似の配列は、消化した餌に由来するもので、珍渦虫そのものの配列は、半索動物や棘皮動物に近いことがわかった。

新口動物の一員として、無腸動物と珍無腸動物門を形成し、新口動物に含まれるという説が提唱されていた。

無腸動物

小さく平たい生物で、通常は2mm以下の長さ

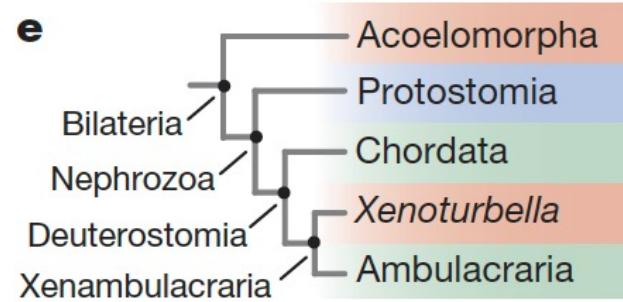
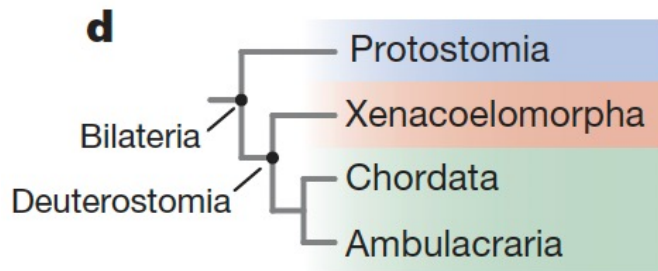
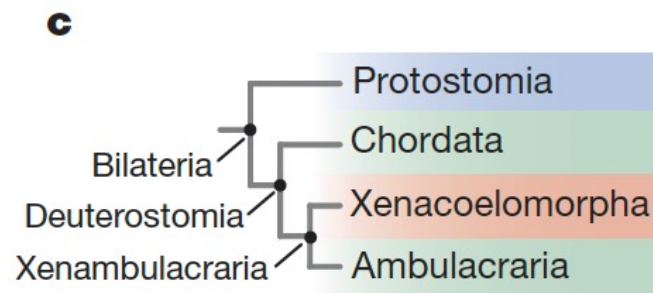
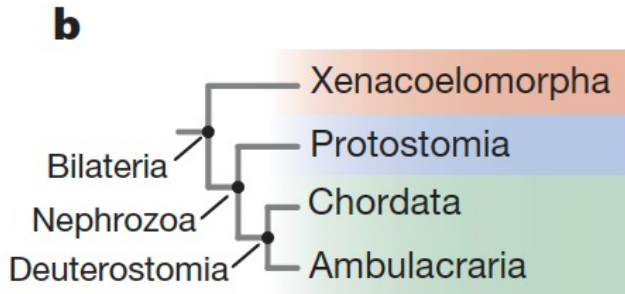
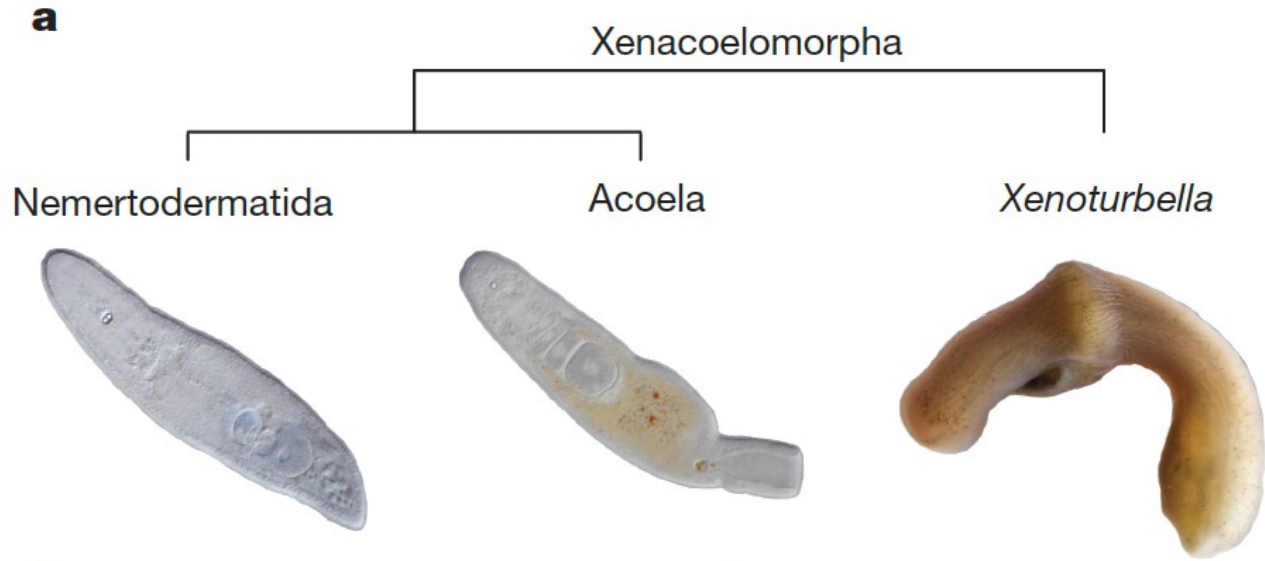
腸はなく、取り込まれた食物の消化は合胞体(動物細胞に見られる複数の核よりなる細胞(syncytium))で行われる。

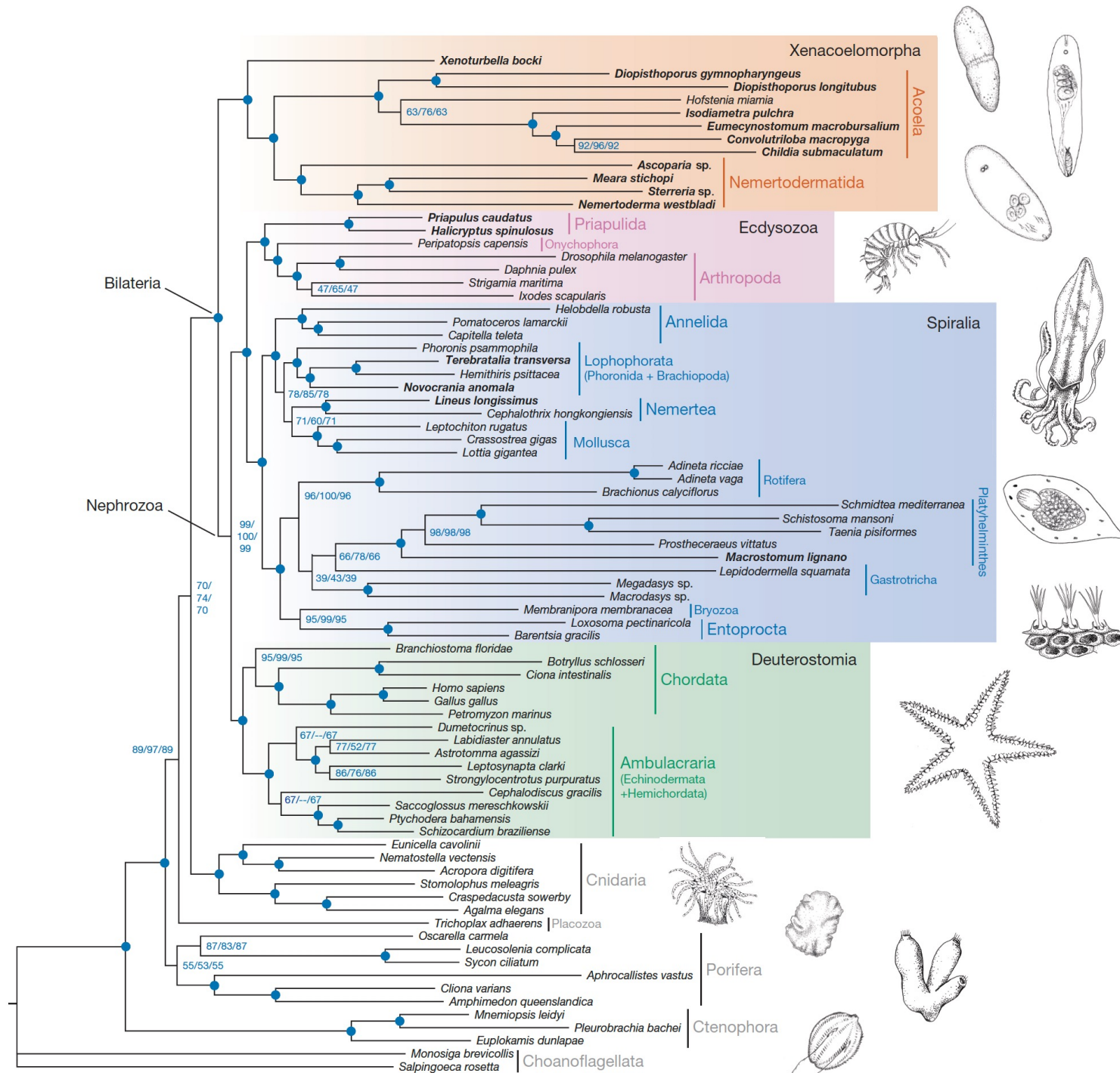
循環器、呼吸器、排出器も欠いている。

脳や神経節はなく、表皮の下に単純な神経ネットワークがあるが、後方から前方に向かって集中的になっている。

扁形動物(次回)の一員と考えられていたが。2004年に左右相称動物の新しい門に位置づけられた

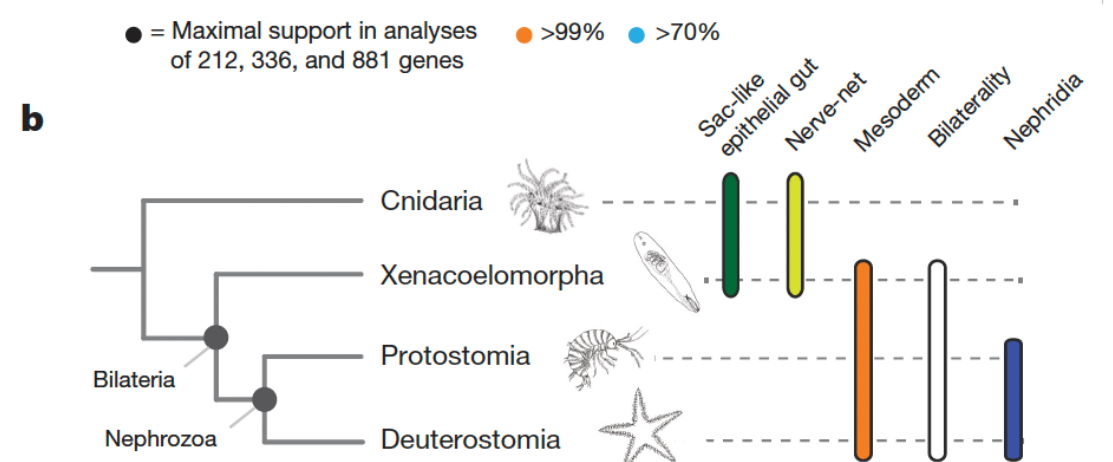
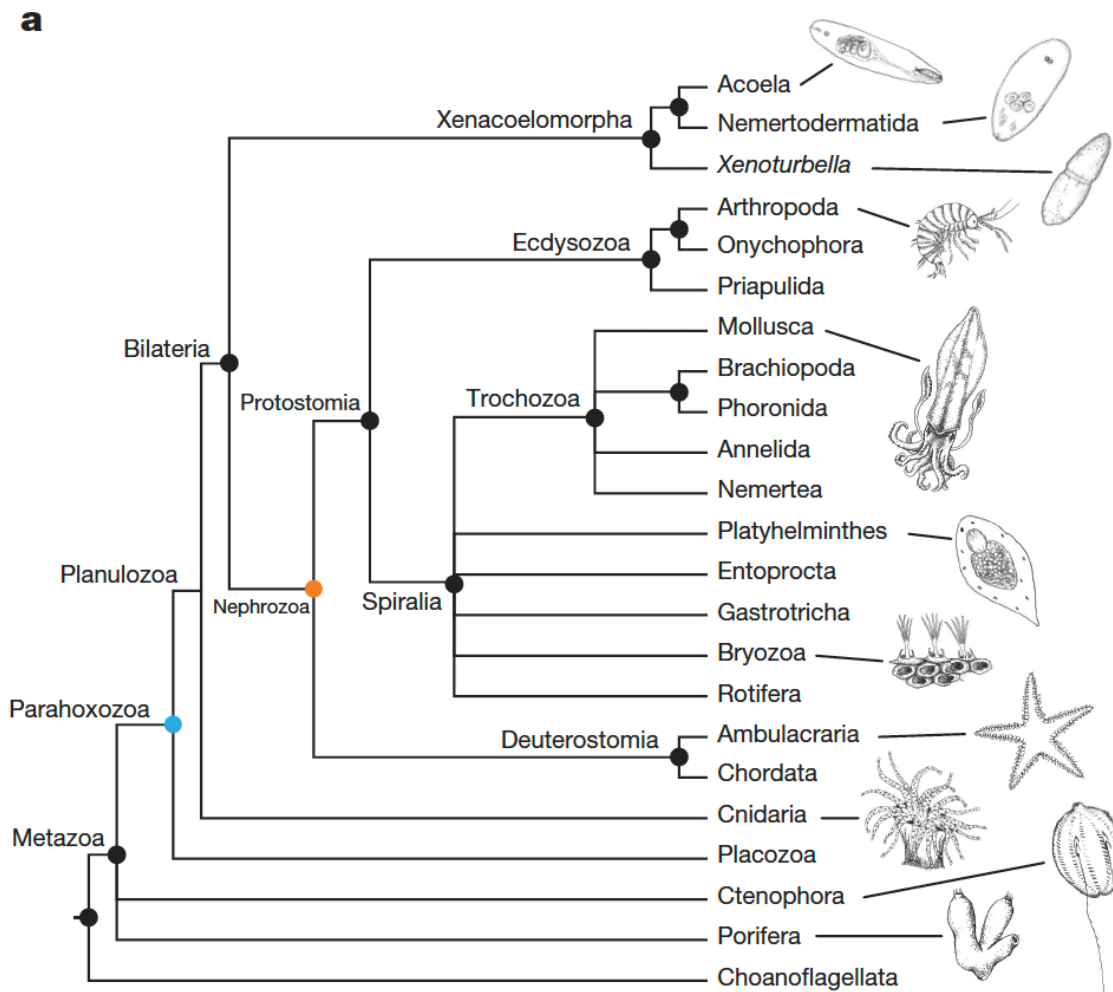
AcoelaとNemertodermatidaよりなる (2007)



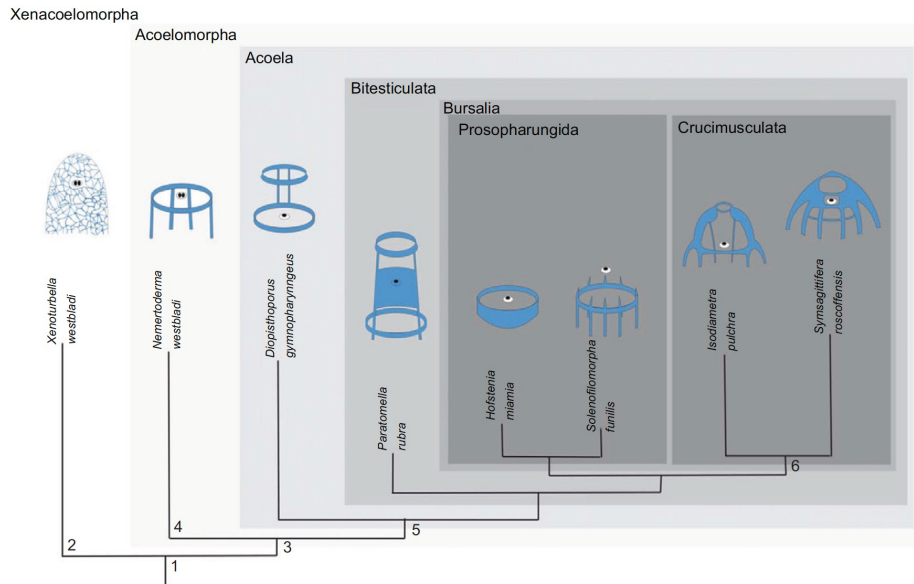


BS support ● =100% all models, ProtTest/LG4X/LG

0.2

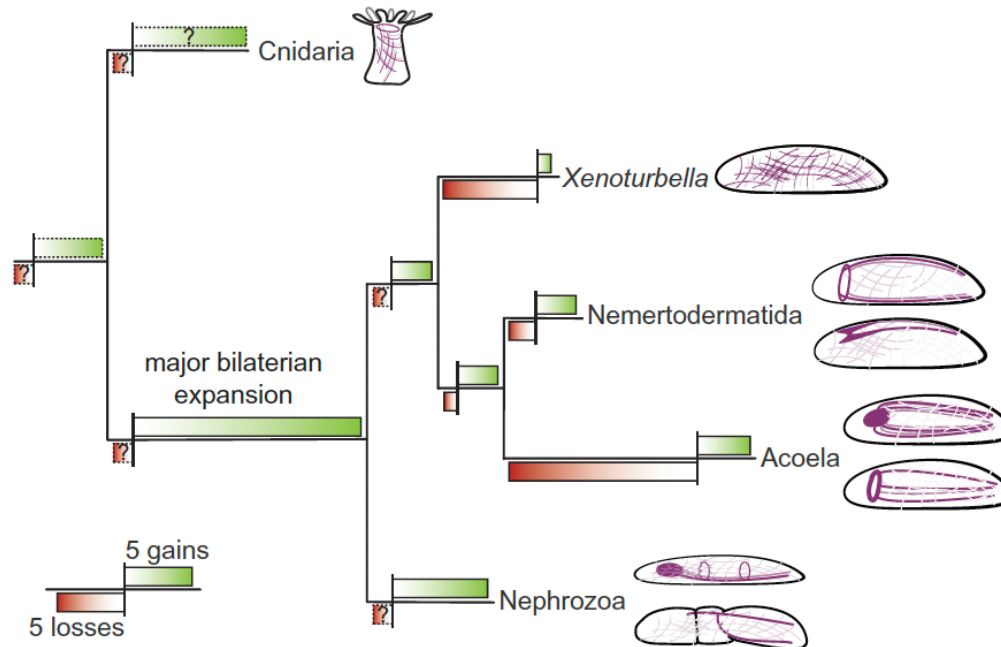


Nephridium (腎管)
 動物の排出器官
 体外に開口



Perea-Atienza *et al.* (2015) The nervous system of Xenacoelomorpha: a genomic perspective. *J. Experiment. Biol.* **218**, 618-628

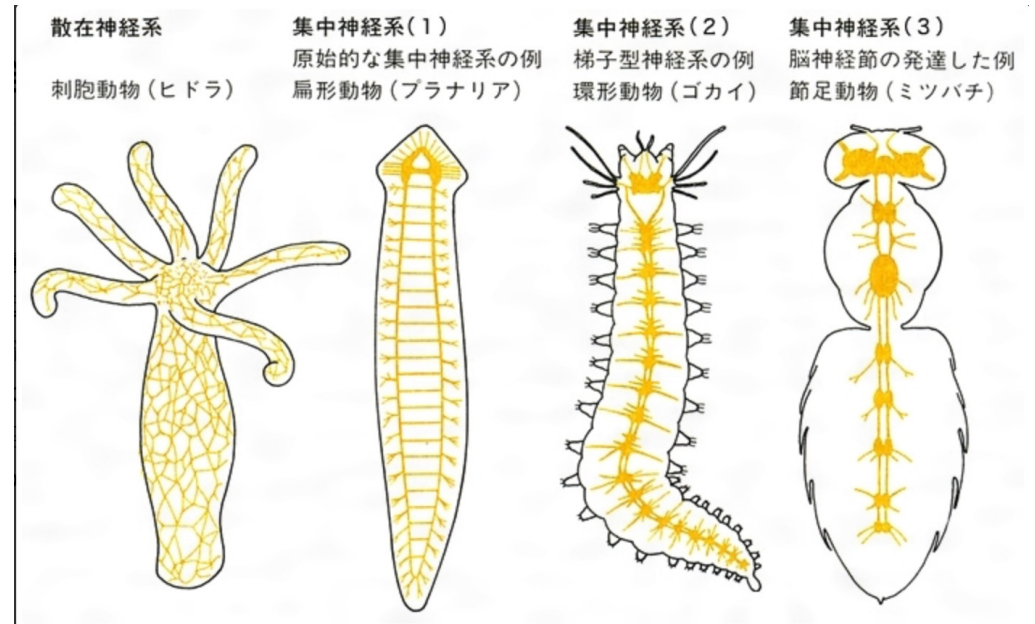
Thiel *et al.* (2018) "Xenacoelomorph Neuropeptidomes Reveal a Major Expansion of Neuropeptide Systems during Early Bilaterian Evolution" *Mol. Biol. Evol.* **35**, 2528–2543.



神経系の起源と進化:散在神経系よりの考察

小泉修 (2016) 比較生理生化学 33, 116-125.

散在神経系	環状神経系	刺胞動物 有櫛動物
	放射状神経系	棘皮動物 半索動物 (注1)
集中神経系	かご状神経系	扁形動物 線形動物
	はしご状神経系	環形動物 節足動物 軟体動物 (注2)
背側神経系	管状神経系	尾索動物 頭索動物 脊椎動物



出典 小学館 日本大百科全書(ニッポニカ)

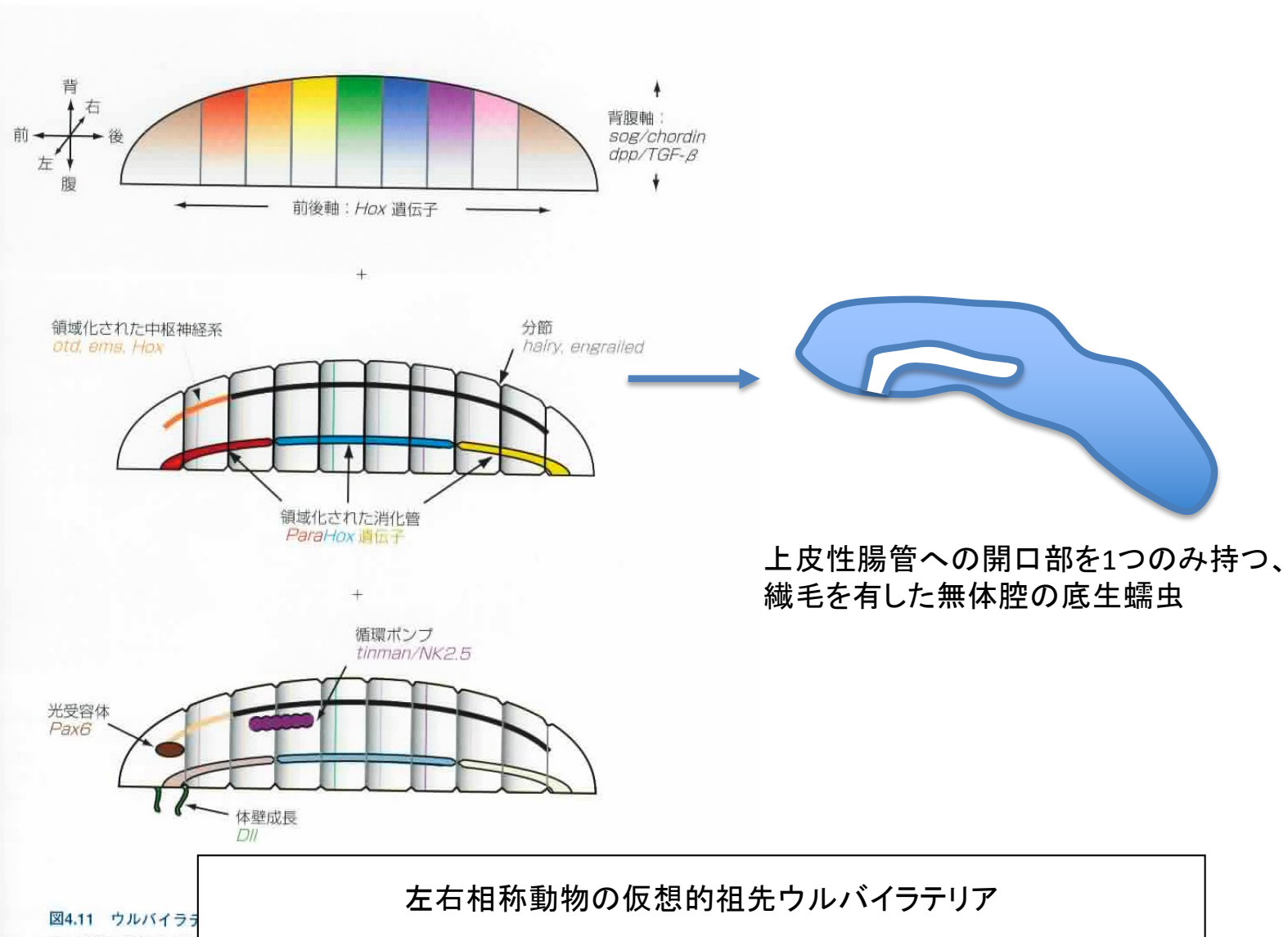
珍無腸動物門の系統的位罫から 推測されるウルバイラテリアの形質

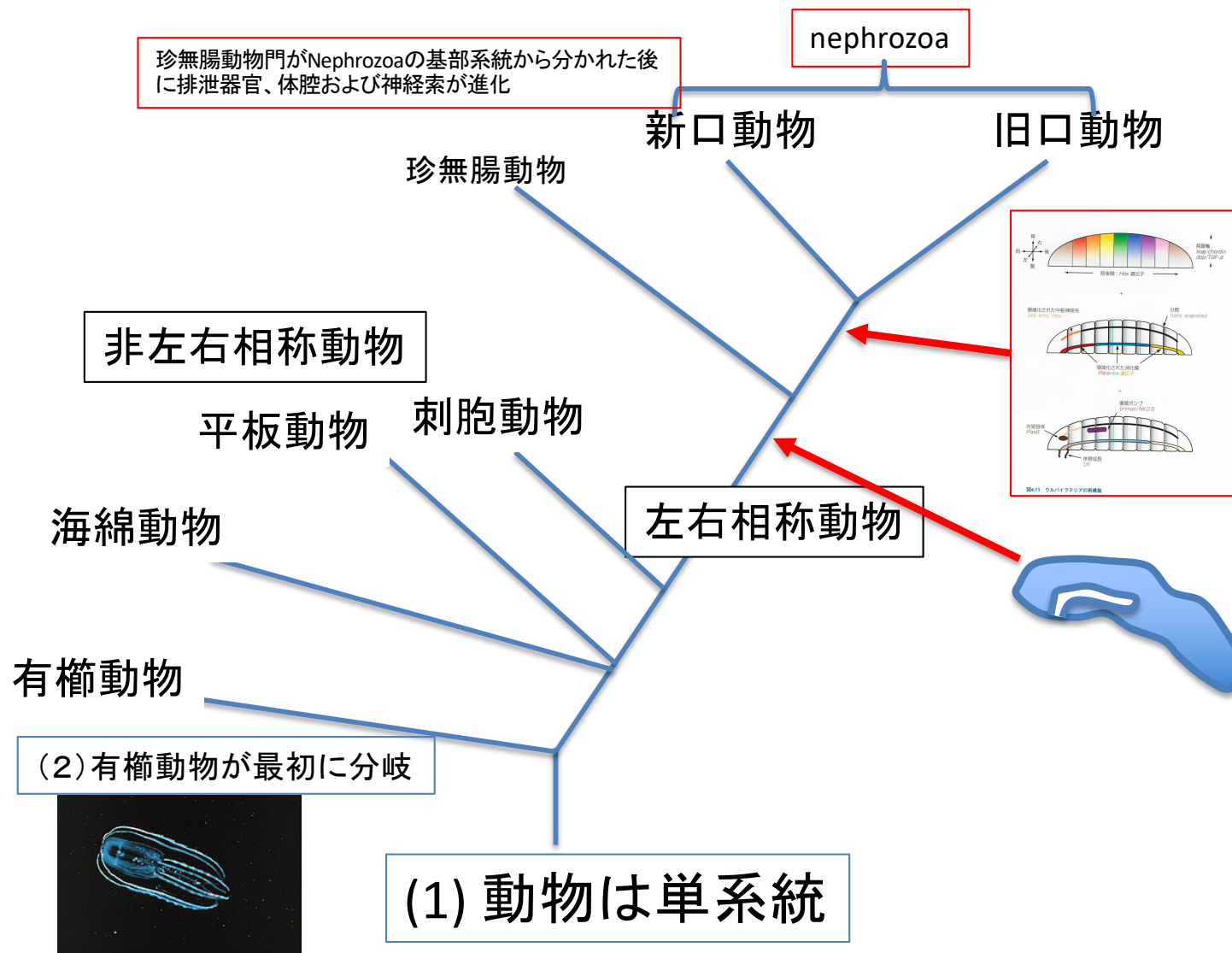
左右相称動物の最終共通祖先(ウルバイラテリア)は、上皮性腸管への開口部を1つのみ持つ、繊毛を有した無体腔の底生蠕虫であった

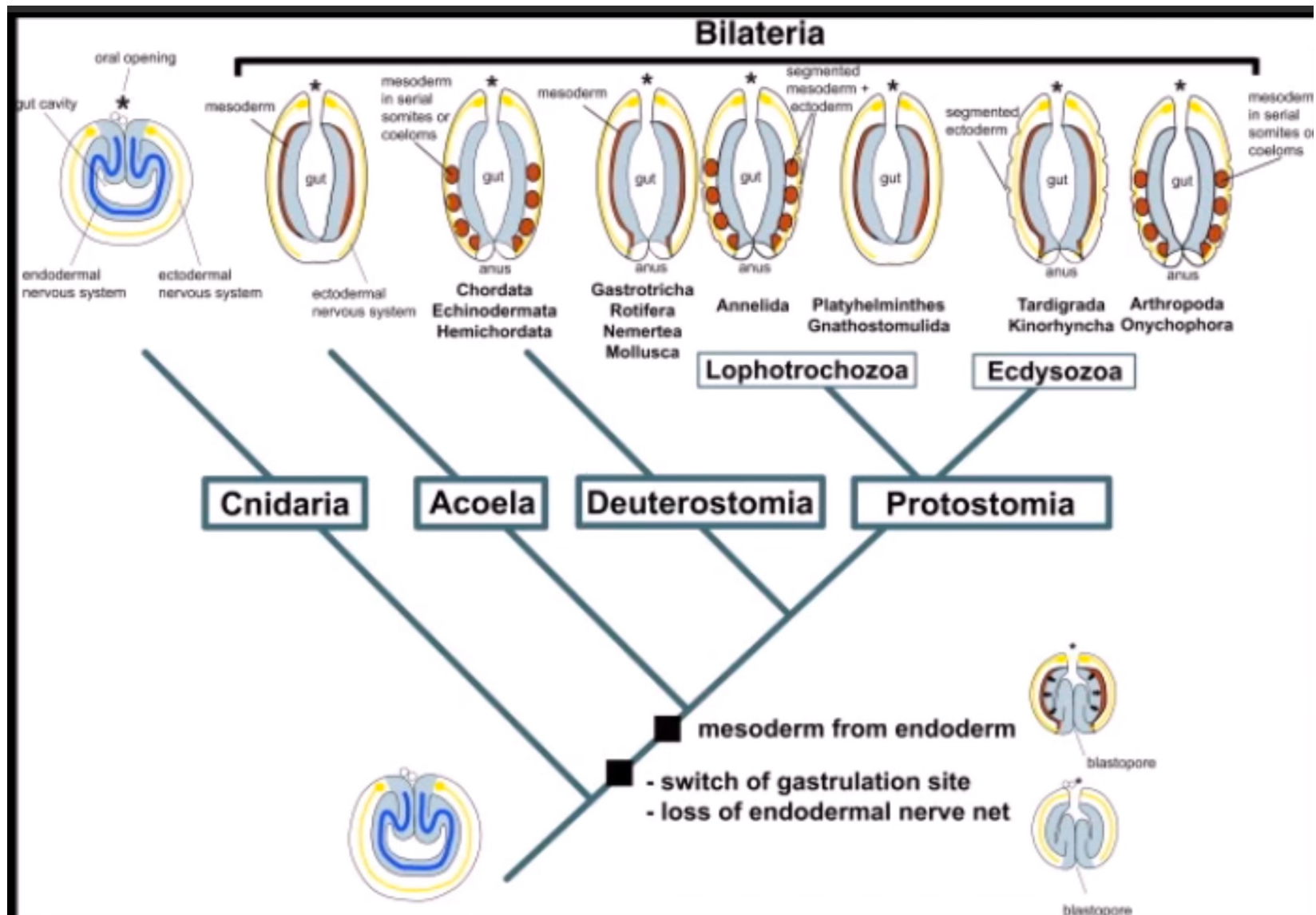
珍無腸動物門がNephrozoaの基部系統から分かれた後に排泄器官、体腔および神経索が進化した

先に説明したのは、Nephrozoaの最終共通祖先としてのウルバイラテリアであり、珍無腸動物門を含めた最終共通祖先としてのウルバイラテリアの描像とは異なることに注意

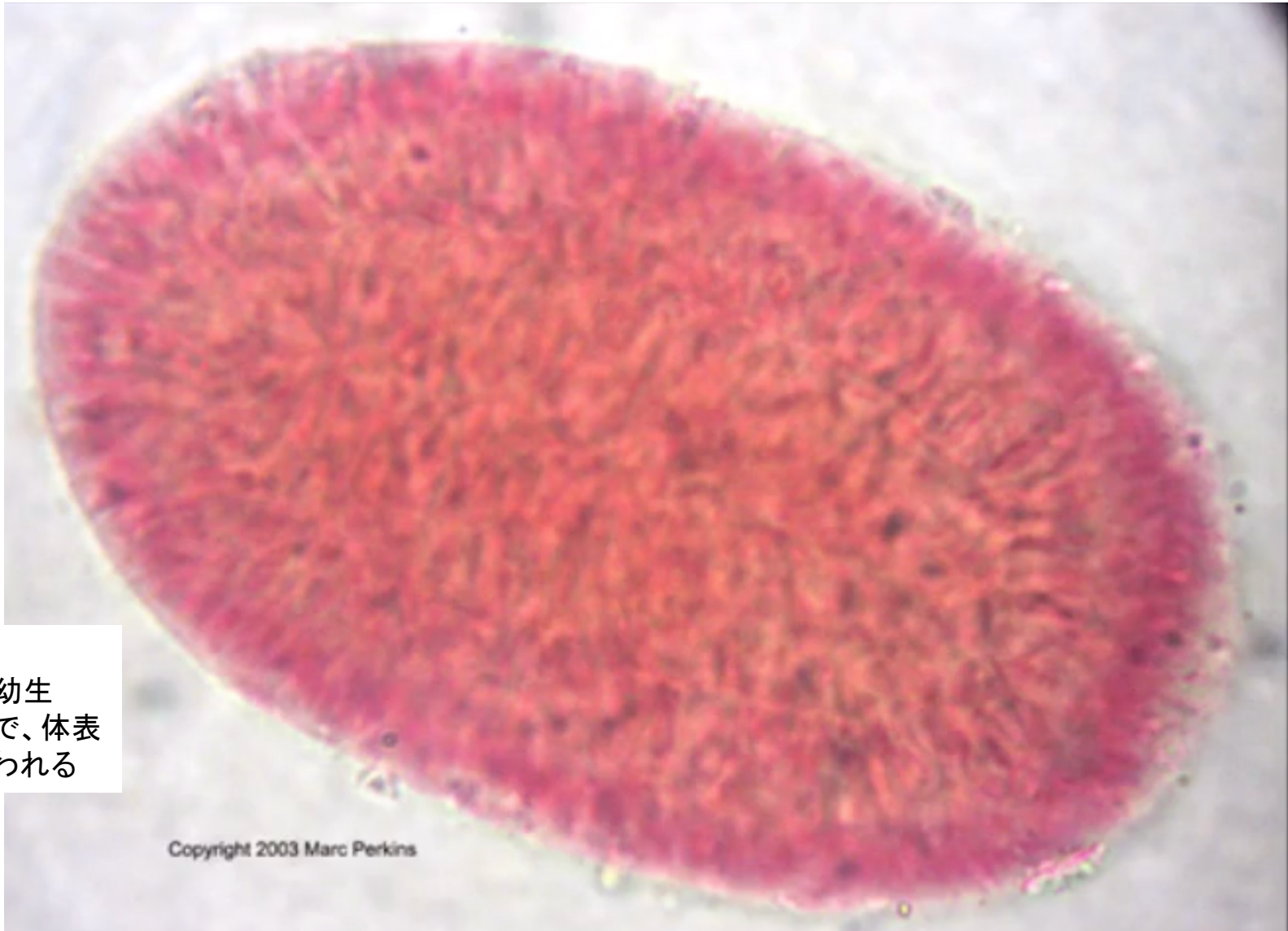
ウルバイラテリアは前口か後口か？



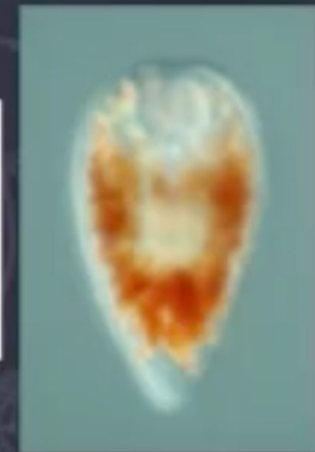
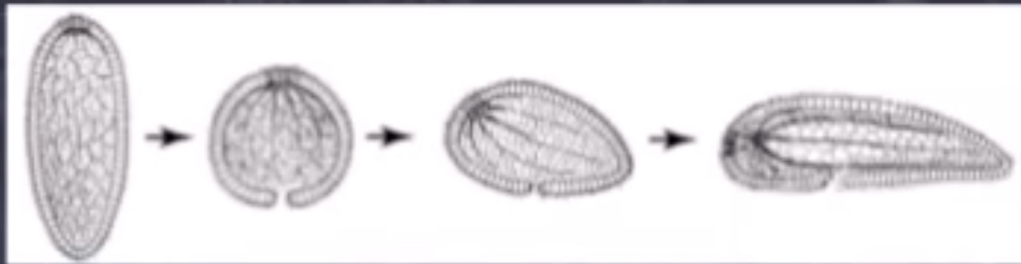




プラヌラ
刺胞動物の幼生
楕円形の体で、体表
は繊毛で覆われる



Scenarios of bilaterian evolution



The Acoeloid-Planuloid-Hypothesis

(von Graff, Lankester, Beklemishev, Salvini-Plawen)

Hyman 1951



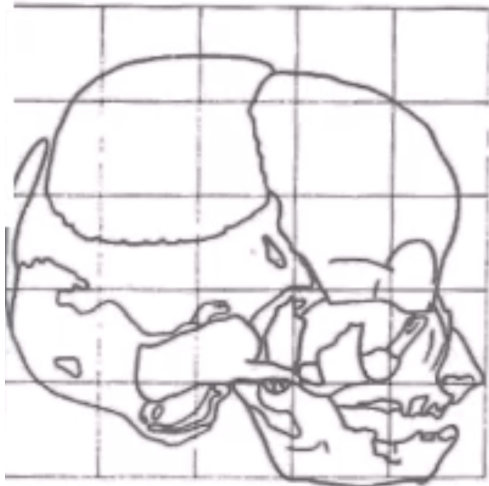
ネオテニー(neoteny)

動物において、性的に完全に成熟した個体でありながら非生殖器官に未成熟な、つまり幼生や幼体の性質が残る現象のこと。**幼形成熟、幼態成熟**ともいう。両生類の幼生は鰓を持ち鰓呼吸を行うが、変態し肺や皮膚による呼吸を行う。しかし有尾目内には変態をせずに幼生の形態を残したまま性成熟する種や個体群があり、例としてメキシコサラマンダーが挙げられる。またメキシコサラマンダーを含むトラフサンショウウオ科の幼形成熟個体は**アホロートル**と呼称される。

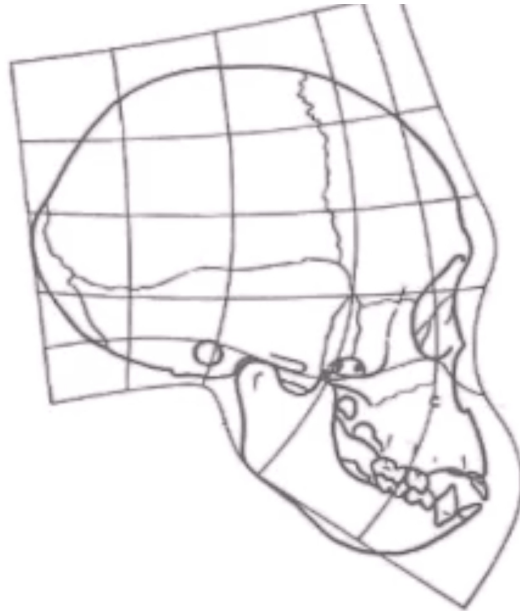
進化論においてネオテニーは**進化の過程**に重要な役割を果たすという説がある。

1920年にL・ボルクが「**人類ネオテニー説**」を提唱した。チンパンジーの幼形が人類と似ている点が多いため、ヒトはチンパンジーのネオテニーだという説である¹。すなわち、ヒトの進化のなかで、幼児のような形態のまま性的に成熟するようになる進化が起こったという。

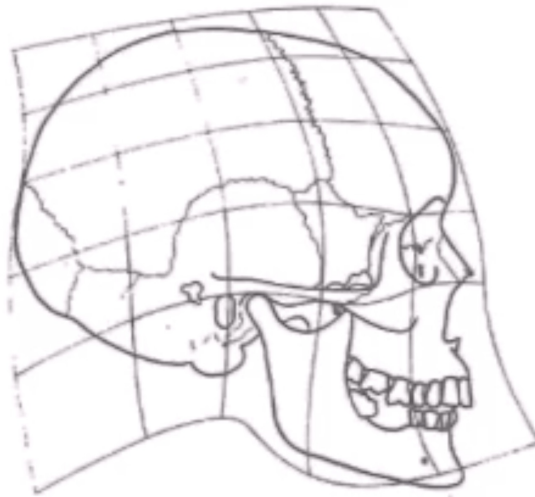




Pan



Homo



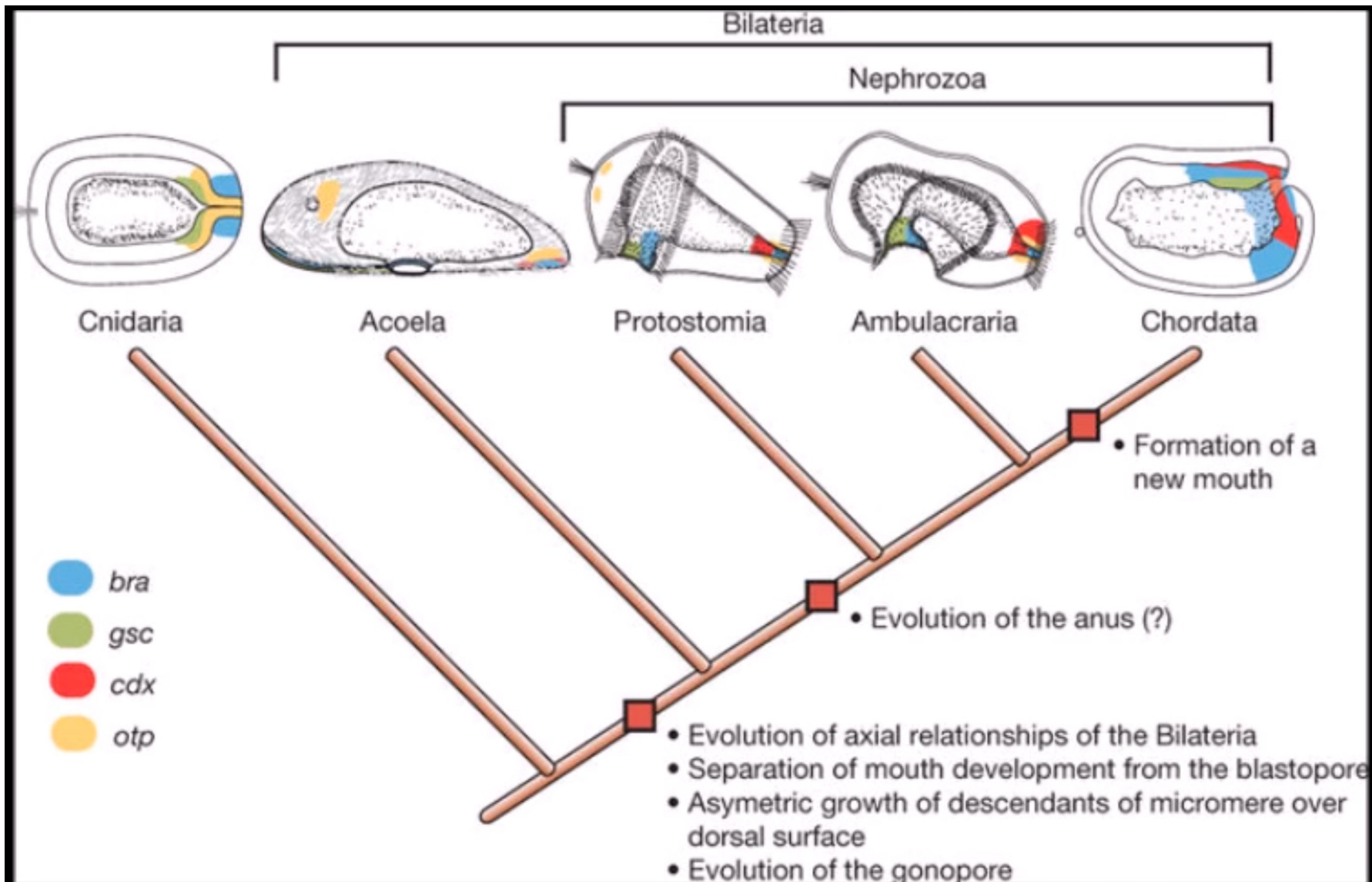
ドードー

マダガスカル沖のモーリシャス島に生息していたハト目のトリ
翼は退化し飛べない。顔面は額まで皮膚が露出
1680年までに絶滅



ハトの雛

ドードーはハト近縁種のネオテニーか？



Report

Filtering artifactual signal increases support for Xenacoelomorpha and Ambulacraria sister relationship in the animal tree of life

Peter O. Mulhair,^{1,2,4} Charley G.P. McCarthy,^{1,4} Karen Siu-Ting,³ Christopher J. Creevey,³ and Mary J. O’Connell^{1,2,5,*}

