

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 21 日現在

機関番号：13801

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25400496

研究課題名(和文)球体化防御姿勢の進化形態学的研究：動きが関わる生物の形作り

研究課題名(英文)Evolutionary morphology of arthropod volvation: morphogenesis involving tergite movement patterns

研究代表者

鈴木 雄太郎 (SUZUKI, YUTARO)

静岡大学・理学部・准教授

研究者番号：50345807

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：外骨格を球状に丸める球体化防御姿勢は、過去5億年にわたって多くの節足動物が独自に採用してきた効果的な防御様式である。この成立には、異なる骨格部位に位置する凹凸を咬合させることが必要である。しかし、骨格の形状はそれぞれが独自にそして不可逆的に決定してゆくため、球体化を見越した凹凸を備えることは遺伝子の作用のみでは不可能である。現生甲殻類と化石節足動物の三葉虫は、咬合部位に接触感覚毛もしくはその痕跡を必ず伴っており、さらに、脱皮に伴う骨格硬化の遅速が、遠隔凹凸の形状に対応することが明らかとなった。つまり、骨格形状の最終決定には、その直前に知覚システムのフィードバック機構が介在することを示唆する。

研究成果の概要(英文)：Rolling up all the tergites into a ball-like manner, known as volvation, is an effective defensive strategy, which is repeatedly adopted by numbers of arthropod groups over five million years. For effective volvation, an arthropod requires ball-socket interrelationships between tergites, so called coaptative devices. Based on morphological observations of an extant isopod and extinct trilobites, it appeared that coaptative characters accompany mechanosensory setae or these traces. In addition, ball-socket relationship of coaptative devices for distantly situated tergites corresponds to hardened-yet hardened gap caused by phases of exoskeletal shedding during molting. These lines of evidences imply the feedback from perception system adjacent the completion of tergite morphology, and further the exaptative potential on volvation in arthropod body plan.

研究分野：進化古生物学・機能形態学

キーワード：形態形成 外骨格 接触感知 発生遺伝

1. 研究開始当初の背景

(1) 地球生命史における生物多様性は、環境の変化に応答できなかった生物種を絶滅へ導く外的要因と、新しい適応様式や生存戦略を獲得する内的な要因が大きな影響を与える。特に後者の場合、進化の過程で獲得された行動生態的な革新(鍵革新: key innovation)が、カンブリア爆発のような特定の分類群の多様性を劇的に増加させるイベントを導いてきた(Wainwright, 2007, Erwin, 2011など)。鍵革新をもたらす形態進化は、各分類群の遺伝的な背景を踏まえた上でしか起こりえない。

(2) 顕生累代初期のカンブリア爆発は、節足動物の急激な多様化によって特徴づけられる(Droser & Finnegan, 2003など)。その中でも三葉虫は、骨格と筋肉の関係に基づいた機能化によって様々な生態的特性を備え、カンブリア紀中期に著しく多様性を増大させた(Kaesler, 1997)。

一方、それとほぼ同時期には、ダンゴムシのように丸まる球体化防御姿勢

(図1)を取れる三葉虫が、多くのグループで出現した。形の多様化にもかかわらず、球体化防御姿勢が多くのグループに共通していたことを考慮すると、球体化する形と行動特性が新たな生存戦略をもたらす鍵革新となり(Emlen, 2008など)、カンブリア紀中期の三葉虫の急激な多様化に深く関与したと考えられる。形と動きの関係に注目すると、節足動物の球体化防御姿勢を可能にするためには、外骨格の各部位の位置関係を認識する知覚器官を適切に配置し、次にその情報を基にして動きを決定する必要がある(高畑, 2008など)。

さらに、外骨格を構成する頭部、多数の胸節、尾部といった各部位同士が適度な位置関係を保ちながら可動し、最終的に球体姿勢となる。したがって、球体化姿勢を成立させるためには、隣接する部位だけでなく、全ての部位の位置関係や凹凸の咬合具合を調整するような、遺伝子による働き(Hughes & Kaufman, 2002など)だけでは説明できない不自然な形づくりが求められる。個体ごとの微視的な形態には変異があることを考えれば、三葉虫の外骨格形態は、球体化に伴う形と動きの関係を常に調整するような設計原理に基づいて形づけられていたはずである。そこで、三葉虫の球体化防御姿勢の成立条件とその進化の全容解明を目指して、球体化に伴う感覚器の分布様式と外骨格の各パーツ同士の接触様式を明らかにする研究を立案した。得られる結果と、現生甲殻類における発生遺伝学、比較解剖学、神経行動学的知見を比較することで、球体化

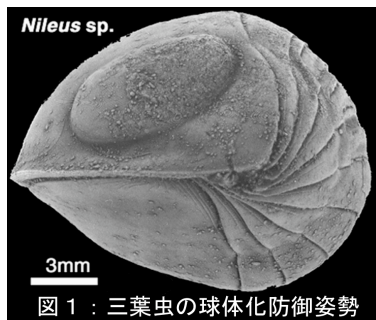


図1: 三葉虫の球体化防御姿勢

防御姿勢を構築する形態形成プロセスを進化形態学的に探ることができると考えた。

2. 研究の目的

球体化する外骨格の形の成立条件を明らかにするためには、外骨格部位の位置関係や凹凸の咬合具合をどのように認識しているのか、外骨格上の知覚器官の分布様式を明らかにしてその認識機構を推測することが必要である。そこで、同系統内において球体化姿勢の構築には相反する特徴を持つ二種、カンブリア紀中期のレドリキア類から球体化するエリプソセファルス(*Ellipsocephalus* 属)と球体化しないパラドキシデス(*Paradoxides* 属)を題材として、知覚器官に関わる微細構造の分布を明らかにし、球体姿勢の構築時における構造的な変化傾向を明らかにする。また、球体姿勢をとる現生甲殻類が各部位の位置関係をどのように制御していたのか知覚器官に基づいて検討し、三葉虫の球体化における知覚機構との相違関係を評価してゆく。これら一連の結果をもとに、球体化を行うための形づくりについて発生遺伝学的知見を踏まえた議論を行い、調節機構が副次的に組み込まれた形態形成モデルを提案する。

3. 研究の方法

球体化する防御姿勢をおこなわない三葉虫パラドキシデスと、近縁で球体化防御姿勢を進化させた三葉虫エリプソセファルスの形態解析によって(図2参照)、球体化に必要な部位の

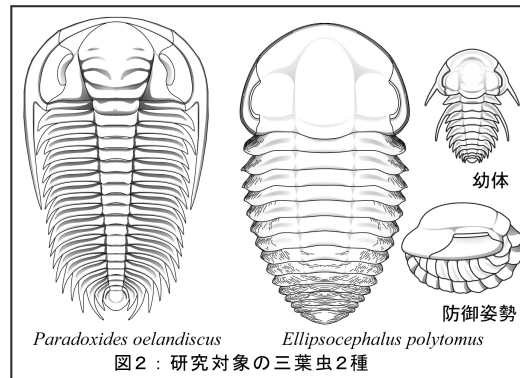


図2: 研究対象の三葉虫2種

特定と微細な知覚器官の分布様式を特定を行う。この結果をふまえて現生甲殻類とアナロジー解析を行い、節足動物に共通する球体化の成立と知覚器官の関係を見出してゆく。ここに形づくりの発生遺伝学および神経行動学の知見を組み込み、球体化防御姿勢の進化過程を推定する。

4. 研究成果

対象とした三葉虫二種は中期カンブリア紀のレドリキア目に属し、共通する形態的な特徴は、後方へと漸移的に狭幅化する多数の胸節で幅の最大と最小が約三倍程度、短く同規的な尾部である。パラドキシデスは外骨格を円筒状に丸めることはできるが、球体化しない。エリプソセファルスは、尾板とその前

方の二胸節をたたみ込んで頭部前部の腹側に、全14胸節はおおのこの側端がその前方下位に潜り込む臥瓦関係となる。臥瓦関係となる facet (臥瓦面) は漸移的に三角形形状が

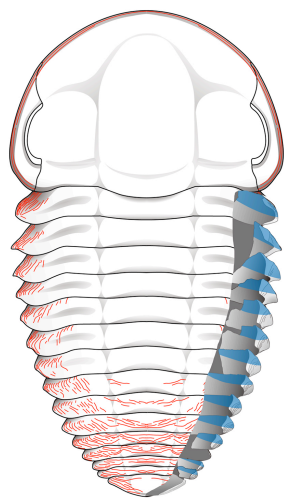


図3 エリプソセファルス三葉虫の球体化構築に関する諸形質
赤: 感覚器配列 グレー: 隣接咬合部

後方へと変化する。第1胸節の臥瓦面は鈍角二等辺三角形の輪郭で面の傾斜は比較的強い。第2から7胸節は前縁の長さがより後方の節ほど短くなり、鈍角の角度もより小さくなる。面の傾斜も緩くなる。第8から14胸節は前縁が後方へとより長く変化し、面の輪郭が直角三角形形状である。これら臥瓦面を含む骨格の表面には微細な稜線構造

(terrace ridge) が認められる。稜線構造の数と方向性は、骨格の位置によって異なるが、胸・尾部での全体的な傾向としては「U」状で、後方ほど中軸部まで稜線が走行する。一方頭部では、半円状の頭部輪郭付近と腹側への骨格折り返し部 (doubleure) に4、5本の輪郭にほぼ平行な稜線が認められた。胸・尾部の折り返し部は、第2～14胸節は後部の湾入部が後方へと縮小していた。第1胸節は湾入が広く折り返しの面積が著しく小さく異質性が高かった。このようにエリプソセファルス三葉虫では球体化において咬合する各位置において場当たりの形状となっているのに対し、球体化できないパラドキシデスはサイズや曲率の漸移的な変化はあるものの全て鞘状の側端部で同規性が極めて高い。また、エリプソセファルスの「U」状に分布する稜線構造は、球体化すると頭部縁辺との接触領域では全体的に半円状に分布することが明らかとなった (図4)。

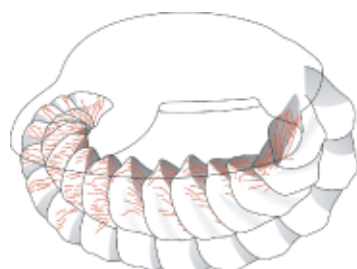


図4 エリプソセファルス三葉虫の球体化と稜線稜線(赤)

比較対象とする現生甲殻類ハマダンゴムシは二相性の脱皮を行っており、体の後半部を脱ぎ捨てた数日後に残りの前半分を脱ぎ捨てる (図5)。同規的な胸部六節の前後三節を境界として脱皮しており、形態は側端に位置する側板のサイズと形状が前後の三節間で異なる。この側板は節の前後で臥瓦関係にあり、裏側には臥瓦の際に咬合に適した起伏がある。また、縁と臥瓦面に接触を感知す

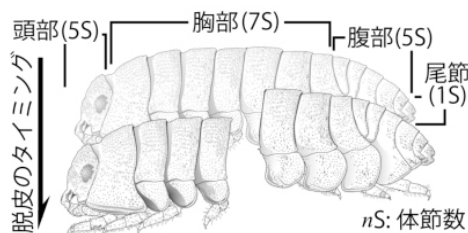


図5: 甲殻類ハマダンゴムシを例にした体区分と体節の関係

る感覚毛あり、可動する背板を最大限に屈曲させる球体化防御姿勢時にはこれらの感覚毛を介して自らの球体化を認識できることが明らかとなった。

胸部前方三節の側板裏側には、隣接する側板の咬合とは関わらない凹構造が認められる。この凹構造にも接触感覚毛が認められ、これは胸部後方三節の側板が咬合する構造的な対応関係にあることがさらに明らかになった。

化石および現生の節足動物双方において、球体化防御姿勢の構築時には、隣接する骨格部位の凹凸咬合構造と遠位の凹凸咬合構造があり、さらにこれら対応する構造には感覚メカニズムが介在することが示された。現生試料の検討結果と脱皮タイミングの異相性を踏まえると、骨格硬化のタイミングを利用して凹凸咬合構造を完成させ、さらに感覚メカニズムによって形態構築の完遂と球体化の自己受容を行っていると説明できる。化石節足動物の脱皮異相性は、頭部と胸・尾部となっており、遠隔凹凸咬合構造の位置関係と対応する。隣接する凹凸咬合構造は同一の神経支配領域となるパラセグメント内に位置している一方で(①)、遠隔の凹凸咬合構造は遺伝的な担保が備わっていない。そこで、遺伝的に担保された隣接凹凸咬合構造の形成に加えて、既存の感覚システムと脱皮の異相性が結合した、いわゆるその場しのぎの形態形成を加味して球体化防御姿勢の構築を完遂していると考えられる。つまり、運動性能が備わる強固な骨格を有する節足動物は、その動きを制御・監視する知覚神経機構が遺伝的に担保されており、脱皮の異相性を利用してその知覚システムを形態形成の最終局面に外挿することで球体化防御姿勢を可能とする骨格形態を低次の分類群で個別に獲得しているのであろう。

<引用文献>

① Deutch, J.S., Segments and parasegments in arthropods: a functional perspective, *BioEssays*, vol. 26, 1117-1125.

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計4件)

① Yuta Shiino, Yutaro Suzuki, A rectifying

effect by internal structures for passive feeding flows in a concave-convex brachiopod, *Paleontological Research*, 査読有、2015、Vol.19、No.4、pp.283-287、DOI:10.2517/2015PR011

- ② Seike Koji, Shiino Yuta, Yutaro Suzuki, *Crinicomarginus giberti*: tubular trace fossil armored with crinoid stem plates from the Upper Permian Kamiyasse Formation, northeastern Japan, *Spanish Journal of Palaeontology*, 査読有、Vol.29、No.1、2014、pp.45-50、
- ③ Shiino Yuta, Osamu Kuwazuru, Yutaro Suzuki, Satoshi Ono, Chihiro Masuda, Pelagic or benthic? Mode of life of the remopleurid trilobite *Hypodicranotus striatulus*, *Bulletin of Geosciences*, 査読有、Vol.89、No.2、2014、pp.207-218、DOI:10.3140/bull/geosci.1409
- ④ Shiino Yuta, Yutaro Suzuki, David Harper, Hideki Mori, Jan Bergström, Late Ordovician *Holorhynchus* succession in the Siljan district, Sweden: facies, faunas and a latest Katian event, *GFF*, 査読有、Vol.137、No.1、2014、pp.25-35、DOI:10.1080/11035897.2014.945619

[学会発表] (計8件)

- ① 阿部貴洋、鈴木雄太郎、行動発現の前駆段階：体性感覚機構にもとづく *Nileus* 三葉虫の行動特性の理解、日本古生物学会、2016年1月31日、京都大学（京都府）
- ② 阿部貴洋、鈴木雄太郎、軟泥底性三葉虫 *Nileus armadillo* における体性感覚器の分布様式、日本古生物学会、2016年1月31日、京都大学（京都府）
- ③ 大友翔平、阿部貴洋、大森康智、鈴木雄太郎、椎野勇太、桑水流理、高速遊泳性三葉虫 *Hypodicranotus striatulus* の hypostome：なぜ進化的鍵革新形質になり損ねたのか、日本古生物学会、2016年1月31日、京都大学（京都府）
- ④ 椎野勇太、鈴木雄太郎、デビッド・パーカー、腕足動物シゾクラニアの体づくりと個生態、日本古生物学会、2015年2月1日、豊橋市自然史博物館（愛知県）
- ⑤ 阿部貴洋、鈴木雄太郎、三葉虫 *Nileus armadillo* の外骨格性感覚器の分布様式、日本古生物学会、2015年1月31日、豊橋市自然史博物館（愛知県）
- ⑥ 今井亮太、阿部貴洋、鈴木雄太郎、顆粒装飾型三葉虫 *Amphilichas wahlenbergi* の生態的特性の解明、日本古生物学会、2015年1月31日、豊橋市自然史博物館（愛知県）
- ⑦ 大野悟志、鈴木雄太郎、三葉虫 *Eobronteus laticauda* の複眼：ランドルト環形状離れ目の視覚特性とは？、日本古生物学会、2013年6月30日、熊本大学（熊本県）
- ⑧ 増田智洋、鈴木雄太郎、大野悟志、椎野勇太、遊泳性三葉虫 *Remopleurides* 複眼：転

輪羅針儀機能発現か？、日本古生物学会、2013年6月29日、熊本大学（熊本県）

6. 研究組織

(1) 研究代表者

鈴木 雄太郎 (SUZUKI, Yutaro)

静岡大学・理学部・准教授

研究者番号：50345807