

令和元年6月19日現在

機関番号：13801

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K05588

研究課題名(和文) 球体化防御姿勢の成立におけるボディプランの制約と生体生理特性の調整機構の解明

研究課題名(英文) Biophysiological aspects for morphological solution in designing arthropod tergites to encapsulate into a defensive sphere.

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) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：球体化防御姿勢は節足動物で幾度も採用された効果的な防御手段であるが、成立には不合理性がひそんでいる。この不合理性は、外骨格上の凹凸を適切に咬合するよう見越した体づくりが不可能な点にある。この難問を解消する生体生理メカニズムの解明を形態学的検討にもとづいて行ったところ、咬合する凹凸部位は脱皮時の硬化タイミングのずれによる軟/硬関係と対応しており、これらの部位には接触を感知する機械受容器が必ず位置していることを明らかにした。機械受容器と脱皮の進化的な獲得タイミングは、節足動物の成立はるか以前のタイミングとなることから、いわゆる忘れ形見の生体的特徴を形態形成に組み込んだと著すことができる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物の進化・適応放散の原動力となる生命現象へのアプローチとして、ボディプランという動物の体づくりの根幹と生体生理機構の種固有性が、どのような統一的な機構のもとで特有の生命現象が成立するのか、両者の橋渡し機構を解き明かしてゆく点に学術的意義がある。また、化石および現生節足動物が検討対象となるため、長い時間スケールでの系統関係を考慮する必要があるため、時間をかけて緩やかに進行する生物進化の理解に対するの良好な研究例として将来的に捉えられるであろう。

研究成果の概要(英文)：Refitting the body tergites into a spherical stance known as volvation in arthropods is an effective defensive strategy repeatedly adopted by number of groups through the Phanerozoic. To transform tergites into a spherical ball, it is required parts of a tergites congruently coaptated, but this is an unreasonable requirement from the morphogenetic point of views. Detailed observations especially on those coaptating parts designated that in between the two, the difference in tergite hardness during the post-molt stage is predicted and there is mechanoreceptive monitoring likely to aid epigenetic morphogenesis of these parts. The achievement of tergite morphology that is capable of volvation is due to the epigenetic integration of the characters in deep homology status.

研究分野：進化形態学

キーワード：球体化防御姿勢 咬合関係 感覚器 脱皮 異時性 根本的な相同形質

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

カンブリア爆発は、全ての動物グループがそれぞれ独自のボディープランを確立した地球生命史の最重要イベントである (Morris, 1989 など). このイベントを契機として生物多様性が急速に発展し、現在の地球生命圏の豊かな生物多様性につながった (Erwin & Valentin, 2012 など). 一方、多様性の内訳に注目すると、この発展が開始したカンブリア紀において (Hou *et al.*, 2004), そして現在においても (Wilson, 2001 など), それぞれで節足動物が過半以上を占めている. このことは、節足動物のボディープランに多様性の拡大を導く高い潜在能力が備わっていたことを示している. 球体化防御姿勢は、カンブリア紀には三葉虫が、現代でも節足動物の四大グループ全てで採用されており、ボディープランの高い潜在性が具現化した行動生態的な鍵革新の一つである (Erwin, 2011 など). 鍵革新をもたらす形態進化は、各分類群の遺伝的背景を踏まえた上でしか起こりえない. したがって、長い時間スケールで認められる鍵革新と生物多様性の関係を理解するためには、各生物のボディープランに備わった生体生理特性をまず理解することが求められる.

節足動物は、地質時代には三葉虫が、現代は甲殻類・鋏角類・昆虫類・多足類の四大グループがあり、ボディープランを踏襲しながら、それぞれが固有の生体生理機構を確立している (Manton, 1977, Ax, 1996 など). これら各グループは、顕生代を通じて繰り返し独自に球体化防御姿勢を獲得している (Snodgrass, 1958 など). 生体生理機構の固有性を保ちながら、球体化防御姿勢を多くのグループが獲得していたことを考慮すると、ボディープランによる制約と生体生理機構の固有性の間に何らかの折衷策が講じられており、これが具現化した際に有利となる生存戦略をもたらす (Emlen, 2008 など), 多様性の拡大に深く関与してきたと考えられる. 節足動物のボディープランは、運動を司る筋肉系が納まる体節を癒合または反復させて、頭・胸・腹・尾部といった明瞭な体区分を構成しており、隣接する体節間では神経系がまたがる準体節区分 (parasegment) もある (Deutch, 2004 など). これら二区分が相互重複することで、高精度の高い運動性能が発揮されることになる. さらに、これらは成長に伴って断続的に脱皮することで、捨てる・作り直す行程を断続的に繰り返す. このボディープランのもとで球体化防御姿勢を成立させるには、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. 各節足動物グループで固有の生体システムと脱皮様式があり、さらに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、運動を司る準体節区分や神経系そのものがボディープランの制約と形態的固有性を橋渡しする設計原理が内包されていたはずである. しかし、両者の関係にもとづいた進化多様性の理解は進んでおらず、特にこの点の進展に焦点を当てた研究立案を行なった.

2. 研究の目的

ボディープランとは、各動物門の形態において根幹のデザインを踏襲させる制約がかかる. 一方で節足動物のボディープランには、幾度もの鍵革新を導く高い潜在能力が備わっており、これによって顕生代の生物多様性の拡大に大きく貢献してきたことが知られている. 本研究は、その潜在性が具現化した球体化防御姿勢について、生体システムの固有性が高い節足動物の五グループの比較形態学的・実験行動学的な検討を行ってゆき、共有されるボディープランの制約と固有性の高い形態がどのような生理・行動的な機構を必要としながら成立するのかを明らかにする. この結果をもとに、形態進化における制約と新奇性の関係が、生物多様性に果たす役割について議論を進展させてゆく.

3. 研究の方法

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把握する形態学的検討に加えて、球体化を成立させるために必須な脱皮様式とその直後の行動様式を把握することが必要である. そこで、現生節足動物で球体化防御姿勢を構築する甲殻類ハマダンゴムシ (*Tylos graniliferus*), 昆虫類マンマルコガネ (*Madrasostes kazumai hisamatsui*), 鋏角類オオイレコダニ (*Phthiracarus setosus*), 多足類は外国産のタマヤスデ (*Glomeris marginata*) において、神経系の情報入力部となる知覚器官の種類と分布様式、さらに表面形状の凹凸の咬合様式を高精度で解明し、また脱皮様式と脱皮前後の行動特性を飼育環境下で解明する. 三葉虫では、知覚器官の分布について詳細な検討が可能なカリメネ類を用いて、同様の形態学的検討を行う. さらに、球体姿勢に至る外骨格の可動具合と知覚器官の関係性について、座標化した三次元形態データに基づく可動シミュレーションと、脱皮前後の行動様式観察の結果を統合し、球体化におけるボディープランの制約と生体生理機構の固有性との折衷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.

4. 研究成果

球体化防御姿勢は、異なるボディープランの節足動物で繰り返し採用されてきた効果的な防御手段である. その成立には、外骨格上の凹凸を過不足なく咬合することが必要であるが、このような完成形をあらかじめ見越した形態形成は不可能である. では、どうして繰り返し獲得で

きたのか、この進化形態学的に興味深い問題について形態学的な観点から理解を深めることが本研究の目的である。

化石三葉虫、現生甲殻類ハマダンゴムシ、現生多足類ヤマトタマヤスデのボディープランが大きく異なる三者において共通する特徴を見出した。その特徴は、骨格形態上で咬合関係となる領域が側方突出部に限定されること、さらにその咬合する対応関係にある凹部と凸部それぞれで感覚器官が特有の分布様式となることである。感覚器官の分布様式については、側方突出部その物の凸部では輪郭形状に則る配列になり、骨格裏側に位置する凹部では高密度の一様分布となる。つまり球体化を成立させるためには、異なるボディープラン間で共有する特徴にもとづいて、球体化の成立に必要な形態的特徴を産み出すことが求められる。

動物の形態形成において、先端部や輪郭の位置決定には機械受容器の発現が足がかりとなっていることが発生遺伝学的に明らかになっている。また、咬合する凹凸部位は脱皮時の外骨格の硬化タイミングの異時性による軟/硬関係と対応する。両特徴の獲得を生物進化のタイミングと対応させると、機械受容器発現の獲得は後生動物の共有派生形質であり、脱皮の獲得は脱皮動物下界の共有派生形質であることが知られており、節足動物の上位分類階級の根本的な相同形質を異なるボディープランに組み込んで成立していると結論づけられた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 0件)

〔学会発表〕(計 5件)

椎野勇太, 小西雄二, 鈴木雄太郎, 大型三葉虫 *Isotelus* に想定された捕食者仮説の実現可能性, 日本古生物学会 2019 年年会, 2019 年.

新垣裕康, 鈴木雄太郎, 遊泳性三葉虫 *Pricyclopyge gallica* (Tjernvik, 1956) 複眼における成長様式: 新奇性獲得との関係, 日本古生物学会 2019 年年会, 2019 年.

平野広大, 鈴木雄太郎, 椎野勇太, *Isotelus* 属三葉虫のマウスガード様骨格パーツの知覚系の分布様式とその機能形態学的検討, 日本古生物学会 2019 年年会, 2019 年.

新垣裕康, 鈴木雄太郎, 遊泳性三葉虫 *Pricyclopyge gallica* (Tjernvik, 1956): 複眼の形態解析, 日本古生物学会 2018 年年会, 2018 年.

臼井彩佳, 鈴木雄太郎, ヤマトタマヤスデ *Hyleoglomeris japonica* の球体化防御姿勢: “うごき” が関わる節足動物の形づくり, 日本古生物学会 2018 年年会, 2018 年.

〔図書〕(計 0件)

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年:
国内外の別:

取得状況 (計 0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
取得年:
国内外の別:

〔その他〕

ホームページ等
鈴木雄太郎研究室

6 . 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名：

ローマ字氏名：

所属研究機関名：

部局名：

職名：

研究者番号（8桁）：

(2)研究協力者

研究協力者氏名：新垣裕康

ローマ字氏名：Hiroyasu Arakaki

研究協力者氏名：臼井彩佳

ローマ字氏名：Ayaka Usui

研究協力者氏名：椎野勇太

ローマ字氏名：Yuta Shiino

研究協力者氏名：平野広大

ローマ字氏名：Kodai Hirano

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。