

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 4 年 5 月 27 日現在

機関番号：32206

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2021

課題番号：18K06388

研究課題名(和文) 貝形虫類における大顎咀嚼系の構造進化 二枚殻節足動物の体制ジレンマの克服

研究課題名(英文) Structural evolution of the mandibular feeding system in Ostracoda &#8211; Overcome of the bauplan dilemma in bivalved arthropods-

研究代表者

山田 晋之介 (Yamada, Shinnosuke)

国際医療福祉大学・医学部・助教

研究者番号：30772123

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：現生貝形虫6上科における大顎咀嚼部のSEM観察を完遂し、これらの貝形虫類を素材に用いて、大顎咀嚼部におけるTEM観察の手法を確立し、内在する感覚神経系を把握することができた。また、光学顕微鏡連続切片から大顎筋-骨格系の立体再構築にも成功した。これらの観察結果から、貝形虫類の大顎は「最適化された切歯群」「多数の感覚子」「強靱な内転筋と外転筋」「強固な支点」を持ち、二枚殻節足動物の中では例外的と言える“噛むことができる大顎”を達成しており、これは広範な食物選択を可能にすると同時に、背甲の開殻運動にも活用されていることが分かった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究成果は、貝形虫類という微小甲殻類をモデルとして、二枚殻節足動物が如何にして“物を噛む”という基本的動作を達成しているかを明らかにした。本分類群の大顎と形態的に酷似した化石が、後期カンブリア紀の地層から産出している事実は、初期カンブリア紀に出現したとされる節足動物の大顎類は、後期カンブリア紀までに現生種と比肩するレベルの大顎咀嚼系を構築していたことを示す。我々脊椎動物の祖先がカンブリア紀に出現し、デボン紀に顎を獲得するまで3億年近い年月を要した事実と対比すると、節足動物に生じた「大顎革命」は、まさに異例と言える進化的イベントであることが、本研究成果によって明確に浮き彫りとなった。

研究成果の概要(英文)：I have carried out SEM observations of the mandibular gnathal edges in the 6 superfamilies of living Ostracoda and completely established the methods of TEM observations. Then, TEM observations of the mandibular gnathal edges also have done in these taxa to understand the ultrastructures of the sensory nervous system inside there. Further, I have succeeded in reconstruction of the mandibular skeleto-musculature system in some podocopids with the serial light-microscopic sections. Based on these results, it is concluded that some ostracods accomplish “mandible for biting”, which is an exceptional among the bivalved arthropods, due to “optimized incisors”, “numerous sensilla”, “powerful adductor and abductor muscles” and “stable fulcrum”. This mandible allows the ostracods to have a broader range of food choice than other bivalved arthropods and is also used in their valve opening system.

研究分野：形態学

キーワード：節足動物 貝形虫類 大顎類 カンブリア紀

1. 研究開始当初の背景

近年、古生物学および分子生物学分野の研究が著しく進み、節足動物において「大顎」の獲得は、系統進化の重要な転換点であることがわかってきた。大顎の外部形態やその発生過程での遺伝子発現に関する研究は、これまで幾つか存在する一方で、大顎の内部形態、特に組織学的な研究になるとその数は激減する。大顎の外部形態と内部組織について述べた研究は、国内外問わず極めて少なく、これまでの大顎の機能形態論は、専ら歯列形態の観察をもとに議論される傾向があった。このことが示す事実は、大顎の形態・構造を議論するにあたり、我々は決定的なピースを欠いていることに他ならない。本研究は、大顎の外部・内部の組織学的データと咀嚼動作を司る筋-骨格系のデータを統合することで、節足動物の摂食システムについて体系的な議論を行い、その構造進化の過程を明らかにする初の試みである。

2. 研究の目的

本研究の目的は「節足動物が動物体を覆う二枚殻体制の達成と同時に、その体制の制約下で如何に大顎咀嚼系を、各系統で洗練させてきたのかを解明する」ことである。具体的には微小甲殻類である貝形虫を用いて、(1)大顎歯列の構成ユニットを明らかにし、その歯列形態と食性との関連性を議論する。(2)電子顕微鏡を用いて大顎神経組織に関する解剖学的知見を得て、機能生理学的考察を行う。(3)連続光学顕微鏡切片から大顎筋-骨格系の立体再構築像を作成し、大顎の咀嚼運動について機能的考察を行う。

3. 研究の方法

二枚殻外骨格を持つ甲殻類(貝形虫類)を素材として、次に記述した2つのアプローチを試みる。(1)大顎の形態学・組織学的構造を電子顕微鏡(SEM・TEM)観察で明らかにする。(2)連続光学顕微鏡切片のデータから、大顎の筋-骨格系を明らかにする。これらの研究結果を総括して、貝形虫類における大顎咀嚼系の機能形態学的考察を行い、二枚殻外骨格で動物体を覆った節足動物が、そのボディプランの制約下で如何なる大顎咀嚼系を構築して、食性の多様化を実現してきたのかを考察する。

4. 研究成果

(1)大顎咀嚼部のSEM観察

標本の入手が比較的容易である、カイミジンコ亜綱(Podocopa)の6上科に属する貝形虫の大顎底節にある咀嚼部のSEM観察を行った。これまでの予備観察で得られた結果に、幾つかの種の結果を加えることで、大顎咀嚼部における歯列形態は完全に把握することができた。PlatycopidaやDarwinulloideaの祖先的分類群においては、鋸歯状の切歯群と微細な櫛状突起が集まる臼歯の2要素によって構成されているのに対し、残りの派生的分類群では大きな切歯群と剛毛束が交互に配列されて歯列を為すことが判明した。後者の特徴は、特にCypridoideaとCytheroideaの最も派生的な分類群で顕著に観察される(図1)。比較的祖先的な上科とされるBaridioideaでは、剛毛列が確認されず、長い感覚毛の集まりが代替として発達している。この観察結果は、大顎歯列の形態進化の傾向をある程度反映したものと考えられる。すなわち、臼歯の縮退に伴って、切歯群の大型化と剛毛束の形成が生じ、極端に短くなって硬化した感覚毛から剛毛束の形成に至ったと推察される。6上科のうち、唯一の半陸生分類群であるTerrestrialcytheroideaでは、切歯と臼歯が共に縮退している代わりに、長い鉤爪状の突起が発達しており、他の分類群とは異なる形態の大顎歯列を持っていることが分かった。

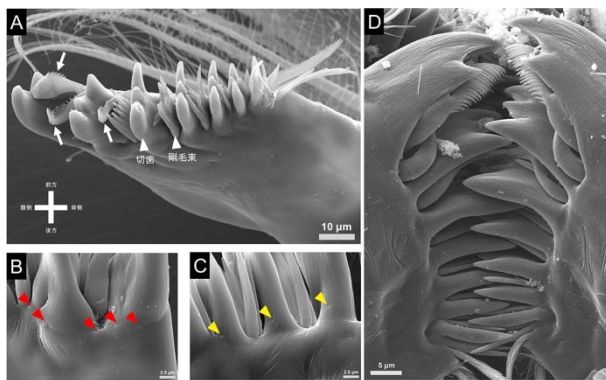


図1: 大顎咀嚼部のSEM画像。

A, 右大顎咀嚼部。切歯と剛毛束が交互に並ぶ。白矢印は感覚毛を指す。
B, 大顎咀嚼部の腹側表面。赤矢印は有桿感覚子(II)に繋がる脱皮孔。
C, 大顎咀嚼部の背側表面。黄矢印は有桿感覚子(I)に繋がる脱皮孔。
D, 大顎咀嚼部の咬合。咬合時には左右の切歯と剛毛束が接する。

(2)大顎咀嚼部のTEM観察

カイミジンコ亜綱のCypridoideaの大顎底節には、多数の感覚子が点在していることがわかった。この数は、先行研究で報告されている十脚類のゾエア幼生の大顎底節に分布する感覚子の

数の2倍近くになる(図2)．さらに、その分布様式も特徴的であることがわかった．Cypridoideaの大顎歯列は、切歯群と剛毛束から構成されているのだが、切歯群における感覚子は両端部と中央部に分布している一方で、剛毛束については感覚子が中央に分布するのみであることが判明した．しかし、剛毛束は大顎底節内部にてクチクラネットワークを形成しており、中央部の感覚子はクチクラネットワークの歪みの伝達により、端部の物理的的刺激まで感じ取ることができると考えられる．また、感覚子は1つの受容細胞と2つの鞘細胞から構成されるタイプ(単神経感覚子)と、2つの受容細胞と2つの鞘細胞で構成されるタイプ(双神経感覚子)の2種類が存在することもわかった．受容細胞の外節にある軸子が9+0構造を持ち、かつ電子密度の高いAチューブにアームが認められること、受容細胞内節には太い繊毛小根が含まれ、繊毛小根は鞘細胞中の有桿体とデスモゾームで接着すること、これらの機械受容器として機能する受容細胞に見られる典型的な超微細構造であり、単神経感覚子と双神経感覚子の受容細胞に構造的な違いが観察されなかったことから、受容細胞の数に関わらず両者は機械受容器としてのみ機能していることがわかった(図3)．しかしながら、両者の間では空間分布の違いが観察され、双神経感覚子は大顎切歯の歯根部の感覚を支配しているのに対し、単神経感覚子は大顎切歯内部の感覚を支配していることが判明し、この空間分布の違いは機械受容する刺激の違いを表していると考えられる．すなわち、双神経感覚子は大顎底節にかかる圧力を感じ(圧覚)するのに対し、単神経感覚子は切歯が物に触れる刺激を感じ(触覚)する．

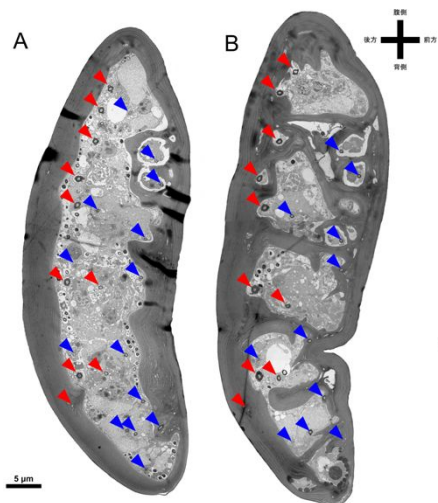


図2: 大顎咀嚼部における有桿感覚子の分布.
A, 大顎咀嚼部近位の横断面. B, 大顎咀嚼部遠位の横断面.
赤矢尻は有桿感覚子(Ⅱ) 青矢尻は有桿感覚子(Ⅰ)を示す.

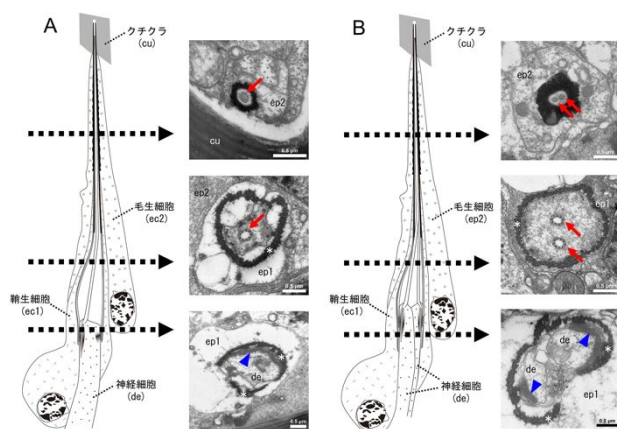


図3: 大顎咀嚼部に分布する有桿感覚子の超微細構造.
A, 有桿感覚子(Ⅰ)の模式図と断面写真. B, 有桿感覚子(Ⅱ)の模式図と断面写真.
TEM画像は各々の点矢印のレベルでの断面を捉えた写真. 赤矢印は神経細胞外節を指しており、アスタリスクは有桿体、青矢尻は繊毛小根を示している.

(3) カイミジンコ亜綱の大顎筋-骨格系

Cypridoideaの光学顕微鏡連続切片から大顎底節の外来筋系の立体再構築像を作成した．大顎底節は強靱な adductor muscles による内転運動が可能である一方、長大な remotor muscles によって外転運動を行っていることがわかった．このことは、本種が強力な咀嚼能力を有する直接的な証拠であると同時に、本種の広範な食物選択を可能にしている．大顎底節に内在する多数の感覚神経と複雑な歯列群に加え、強靱な内転運動を可能にする外来筋系の存在は、本種における精密な大顎咬合が強力な咀嚼部として機能することを示す．その一方で、この大顎咀嚼部は左右の歯列群が噛み合うことで、開殻運動における強固な支点としても機能することが裏付けられた．

上記(1)から(3)の結果から、カイミジンコ亜綱貝形虫は大顎筋-骨格系に2つの機能を有していることが明確に示される．ひとつは強靱な adductor muscles による力で大顎底節を内転させながら、大顎咬合面を作用点、背甲内側のフルクラルポイントを支点として利用することで、食物を咀嚼する“大顎咀嚼系”として、もうひとつは強靱な adductor muscles による力で大顎底節を内転させながら、背甲内側のフルクラルポイントを作用点、大顎咬合面を支点として利用することで、二枚殻背甲の開殻を行う“開殻運動系”として働く、筋-骨格系の二重機能である．支点と作用点の逆転によって1つの筋-骨格系に二重機能を持たせることは、結果として第二触角や小顎の機能的解放に繋がり、派生的分類群における付属肢機能の多様化を可能にしたと考えられる．カンブリア紀に出現した節足動物には、二枚殻体制を持つ所謂“Cambrian bivalved arthropods”と呼ばれる分類群が多数存在しており、その中の Hymenocarina の系統から大顎を獲得した系統が出現し、それが現在の大顎類の祖先であるとされている．後期カンブリア紀の地層からは、貝形虫類の大顎に酷似する節足動物の大顎化石が見つかっており、本研究の成果と結びつけて考察すると、節足動物はカンブリア紀の間に脆弱な祖先の大顎から、現生種に比肩する強力な大顎を進化させていた可能性が高い．今後さらに広い範囲で、現生する二枚殻節足動物の大顎咀嚼系を調査することにより、生態系食物網が急速に発展したカンブリア紀に起きた「大顎革命」を詳細に解明できると確信している．

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Shinnosuke Yamada	4. 巻 280
2. 論文標題 Ultrastructure and cuticle formation of the carapace in the myodocopan ostracod exemplified by <i>Euphilomedes japonica</i> (Crustacea: Ostracoda)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Morphology	6. 最初と最後の頁 809-826
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/jmor.20985	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計9件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 山田晋之介
2. 発表標題 貝形虫類の背甲開閉システムにおける支点の形成
3. 学会等名 日本古生物学会2021年度例会シンポジウム「関節の科学」（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 山田晋之介
2. 発表標題 貝形虫の大顎は何を感知するのか？
3. 学会等名 日本古生物学会2021年度年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山田晋之介
2. 発表標題 Cypris上科貝形虫における大顎咀嚼部の神経解剖学
3. 学会等名 日本動物分類学会第56回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山田晋之介
2. 発表標題 貝形虫類における閉殻筋付着域の構造的多様性
3. 学会等名 日本動物分類学会第55回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山田晋之介
2. 発表標題 ウミホタルモドキEuphilomedes japonica (甲殻亜門: 貝形虫綱) における背甲形成
3. 学会等名 日本節足動物発生学会第55回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Shinnosuke Yamada
2. 発表標題 Cuticle structure and its formation of the myodocopan carapace exemplified by Euphilomedes japonica
3. 学会等名 9th European Ostracodologists' Meeting (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山田晋之介
2. 発表標題 ウミホタル上目貝形虫における背甲構造の多様性
3. 学会等名 日本動物分類学会第54回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 山田晋之介
2. 発表標題 ウミホタル上目貝形虫の背甲超微細構造
3. 学会等名 日本古生物学会2018年度年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Shinnosuke Yamada
2. 発表標題 Cuticle structure and its formation of the myodocopan carapace exemplified by Euphilomedes japonica
3. 学会等名 The 3rd Asian Ostracod Meeting (国際学会)
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
連携研究者	塚越 哲 (Tsukagoshi Akira) (90212050)	静岡大学・理学部・教授 (13801)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------