

無腸渦虫類の特異性について

山本雅道*

Unique characteristics of acoel turbellarians

Masamichi Yamamoto

Abstract

Acoel flatworms, a candidate of the earliest extant bilaterian metazoa, have many unique characteristics. They exhibit the duet mode of spiral cleavage, and lack extracellular matrix intervening the epidermis and underlying muscle cell layers. In the phylogenetic trees based on the 18S ribosomal DNA, the Acoela forms the sister group to the cluster of other plathyhelminth groups including the Turbellaria, Cestoda and Trematoda. The Acoela is different from other plathyhelminth groups in the amino acid assignment in two mitochondrial codons. These data, especially the last one, support the recently proposed idea that the Acoela does not belong to the Plathyhelminthes.

1. はじめに

単細胞動物がどのようにして多細胞動物へ進化したかという問題に関する考察には2つの流れがある。19世紀末Haeckelによって提唱された、原生動物鞭毛虫類のボルボックス様群体から原腸胚様の仮想動物ガストレアを経て刺胞動物が生じたとするガストレア説 (gastrea theory) は、現在、ガストレアに刺胞動物のプラヌラ幼生様動物を当てはめるプラヌラ説 (planula theory) へと発展している。1940年頃、Hadziはこれに対抗して無腸渦虫説 (Acoela theory) を唱えた (西村, 1982)。この説の要点は、原生動物繊毛虫が多核化し最初が多細胞動物として無腸類様の渦虫が生じたとするものである。現在のところ2説とも検証可能な裏付けに乏しくその当否を明確に論ずることは出来ない。

近年、リボソームRNA塩基配列の比較に基づく分子系統学的解析から動物門の間の系統関係が推定されるようになった。解析の結果から、多細胞動物 (後生動物) は共通の祖先から由来した単系統群であることや、体が三胚葉で構成される左右対称動物は、海綿動物、刺胞動物、有櫛動物、板状動物などのいわゆる二胚葉性動物とは別の単系統群としてまとまっていることが明らかにされている (Wainright, 1993)。しかしながら、分子系統学的解析からは、左右対称動物は、刺胞動物のような二胚葉性動物が徐々に複雑な体制へ進化して行った結果生じたものかどうかは明らかでなく、化石データは、むしろ二胚葉性動物と三胚葉性動物は独立に多様化していったことを示唆している (Morris, 1993)。

いずれにしろ、左右対称動物中でもっとも体制分化の度合の低い扁形動物が、左右対称動物の祖先動物に最も近いグループであるという見解は認められているようである。扁形動物は間充織細胞で充たされた背腹に扁平な体を持ち、無体節、無体腔で、消化管は体を貫通せず、体表は多繊毛性の上皮細胞で覆われている。系統発生的には、自由生活の渦虫綱から、寄生生活をする吸虫綱、条虫綱が進化してきたとされている。渦虫綱は、海産の大型渦虫 (ヒラムシ) を含む多岐腸目やいわゆる淡水産のプラナリアを含む三岐腸目と無腸目、カテヌラ目、多食目、棒腸目など数グループの小型渦虫から成っている (Brusca and Brusca, 1990)。従来、消化管、原腎管を欠くなど、体制の単純な無腸目が、渦虫綱の中で最も原始的な分類群であると考えられてきたが、近年、Axらは分岐分類学的考察から、カテヌラ目が最も原始的なグループであり、無腸目の単純な体制は、原始的なものであるというより、むしろ退化により二次的に生じたものであるという見解を述べている (Ax, 1987; 田近ら, 1993)。岡山大学牛窓臨海実験所付近の砂浜では無腸目の1種ナйкаウズムシ (*Convoluta naikaiensis* Yamasu) が容易に採集できる (Yamasu, 1982)。筆者は、この種を主な材料として無腸類の発生学および分子系統学的研究を進め、無腸類が多くのユニークな形質をもつことを確認した。筆者の知見は、無腸類は、渦虫綱中の退化的なグループというより、渦虫綱中の諸目とは異なる分類群に属しているものである可能性を示唆していると思われるので、ここに要約して紹介したい。

*〒701-4303 岡山県邑久郡牛窓町鹿忍130-17 岡山大学理学部付属牛窓臨海実験所

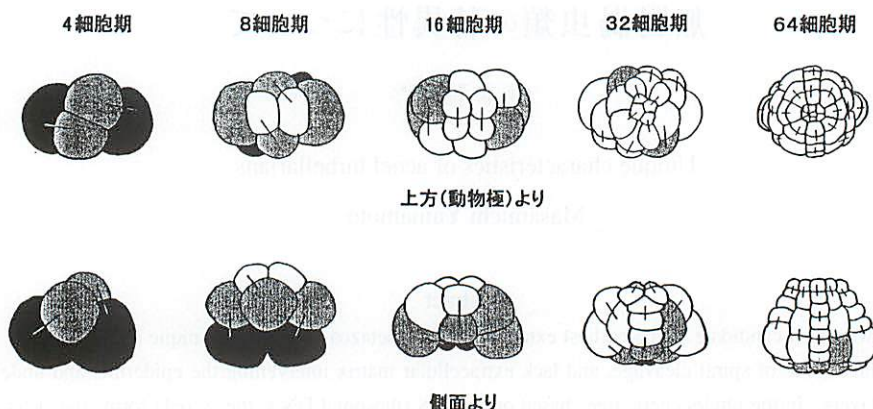


図1. ナイカイウズムシ *Convoluta naikaiensis* の卵割。

2. 卵割様式の特異性

渦虫綱は、卵の形式から、単一卵を生む古卵類（無腸目、カテスラ目、多岐腸目、多岐腸目、棒腸目）と複合卵を生む新卵類（卵黄皮目、順列目、三岐腸目、棒腸目）に分けられている。新卵類は卵巣と卵黄腺に分化した複雑な生殖器官を持つことから古卵類より進んだ進化段階にあるグループと考えられる（Thomas, 1986）。古卵類の卵割様式は無腸目を除いては典型的なラセン卵割で、4個の大割球（A, B, C, D）からなめの方向に小割球が順次4個ずつ生み出される。古卵類の中で無腸目の卵割だけはユニークで、大割球はA, B 2個しか出現せず、それが基になって小割球が順次2個ずつ生み出される。我々が観察したナイカイウズムシでは最初の小割球を結ぶ軸が第1卵割面に対して30～45°傾いており（図1）、この卵割がラセン卵割の変形であることを示しているが、*Amphiscolopus*属ではこの軸の傾きは90°で、胚の形は左右対称になるという（峯岸, 1965）。このような知見から、無腸目の卵割は放射型卵割とラセン卵割が完全に分化する前の原始的な様式を留めているものとも考えられる。

3. 表皮構造の特異性

一般に動物の上皮組織は表・裏の極性を示し、表面には繊毛、微絨毛などが存在し、裏面は細胞外基質（ECM）からなる基底膜（basal lamina）によってその下の結合組織から隔てられている。体表を覆う表皮も上皮組織であり、無腸目を除く渦虫綱各目において、表皮細胞層は基底膜によってその下の筋肉細胞層から

隔てられている。ところが無腸目の表皮細胞にはECMによる裏打ち構造は存在せず、縦走筋、輪状筋、背腹筋などすべての筋肉細胞は表皮細胞とデスモソーム様構造で直接結合して上皮-筋肉複合構造を形成している（Rieger *et al.*, 1991）。このような構造は動物界を見渡しても類を見ないものである。ナイカイウズムシにおいてこの構造が形成されてくる過程を電子顕微鏡で追跡した。表皮細胞と筋肉細胞は細胞系譜を異にし、前者は卵割過程で胚の表面を覆った細胞から分化し、後者は胚の内部に入り込んだのち表皮細胞直下に位置する細胞から分化してくる。筋肉細胞と表皮細胞は胚発生の過程で次第に上皮-筋肉複合構造を形成するが、両者の間に基底膜様構造が出現する時期はない。基底膜を持たない表皮構造の存在は無腸類の原始性を示すものなのか、または、このような構造は退化の結果生じたものなのかを明確にする論拠はないが、我々の発生過程の観察結果は、このような表皮構造が退化の結果生じたものではないことを示唆しているように考えられる。

4. 分子系統樹

我々は、渦虫綱9目17種類について18Sリボソーム遺伝子全長の塩基配列を決定し、条虫および吸虫のデータを加えて扁形動物グループの分子系統樹を作成した（Katayama *et al.*, 1996）。異なる3方法（NJ, ML, MP）で推定したいずれの系統樹でも、無腸目以外の渦虫綱諸目と条虫、吸虫が1つの単系統群としてのまとまりを形成し無腸目がそのまとまりに対して姉妹群を形成するという樹形が得られた（図2）。我々の解

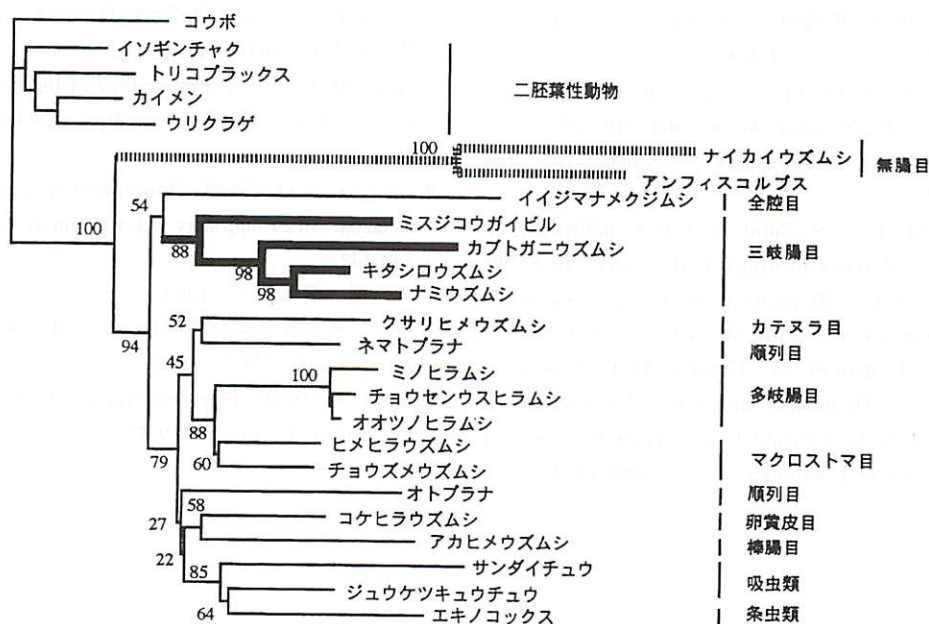


図2. 18Sリボソーム遺伝子1.1kbの塩基配列の比較に基づき、近隣結合法によって作成した扁形動物渦虫綱の分子系統樹。数字は分岐の信頼度を表すブーストラップ検定確率。

析結果は、系統樹作成時にアーティファクトを生じやすいといわれる塩基置換率の大きい種を含めて行われている点に問題が残すが、最近、塩基置換率が小さい18Sリボソーム遺伝子を持つ種のみを選択して作成された系統樹においても、無腸目は他の渦虫各目のグループとは全く別の枝を形成することが示されている (Ruiz-Trillo *et al.*, 1999)。

5. ミトコンドリア遺伝暗号の特殊性

ミトコンドリアの遺伝暗号には核ゲノムの遺伝暗号と共通な普遍コードの他に、核のコードとは別のアミノ酸を指定するいくつかの変則コードの存在が知られている。変則コードは動物グループ毎にかなりの変異が見られる。線形動物、軟体動物、節足動物、原索動物、脊椎動物などを含む多くの動物門のミトコンドリアゲノムにおいては、ATA, AAAは核ゲノムとは異なり、各々イソロイシン、アスパラギンをコードしているが、扁形動物と棘皮動物は例外で、核ゲノムと共通に各々メチオニン、リジンをコードしていることが知られている (渡辺, 横堀, 1993)。我々は無腸目ナイカイウズムシをふくむ渦虫綱6目についてミトコンドリアゲノム中のチトクロームオキシダーゼ1 (CO1) 遺伝子の塩基配列をもとに遺伝暗号を推定した。その結果、無腸目以外は従来の扁形動物の結果を支持して

いたが、無腸目のみは従来の結果とは異なり、ATA, AAAは、各々イソロイシン、アスパラギンをコードしていた。無腸目の遺伝暗号が扁形動物のものとは異なり他の多くの動物門と共通であるというこの結果は、無腸類が扁形動物として特殊化する以前の段階の動物であることを示唆している。

6. まとめ

最近, Ruiz-Trillo *et al.* (1999) は、18Sリボソーム遺伝子の塩基配列の比較から、無腸類は扁形動物とは別なきわめて原始的な分類群であるという考えを提唱している。我々がナイカイウズムシで確認した無腸類のユニークな形質、特に遺伝暗号が2つのコドンで他の扁形動物のものと異なっているという知見はこの考えを支持している。

文 献

- Ax, P. (1987) *The phylogenetic system. The systematization of organisms on the basis of their phylogenesis.* John Wiley & Sons, New York.
- Brusca, R. C. and Brusca G. J. (1990) *Invertebrates.* Sinauer Assoc., Massachusetts.
- Katayama, T., Nishioka, M. and Yamamoto, M. (1996) Phylogenetic relationships of turbellarian orders inferred

- from 18S rDNA sequences. *Zool. Sci.*, **13**, 747-756.
- 峯岸秀雄 (1965) 無腸渦虫 (Turbellaria, Acoela) の発生. 動物分類学会誌, **1**, 6-8.
- Morris, C. S. (1993) The fossil record and the early evolution of the Metazoa. *Nature*, **361**, 219-225.
- 西村三郎 (1982) 動物の起源論. 中公新書. 中央公論社, 東京.
- Rieger, R. M., Tyler, S., Smith III, J. P. S. and Rieger, G. E. (1991) Platyhelminthes: Turbellaria. In F. W. Harrison and B. J. Blogitsh eds. *Microscopic anatomy of invertebrates*, Vol. 3, 7-140, Wiley-Liss, New York.
- Ruiz-Trillo, I., Ruitort, M., Timothy, D. Littlewood, J. Elizabeth, A., Herniou, A. and Bagna, J. (1999) Acoel flatworm: earliest extant bilaterian metazoans, not members of platyhelminthes. *Science*, **283**, 1919-1923.
- 田近謙一・小林麻理・片山智恵・佐藤矩行 (1993) 無体腔動物の系統論. 多細胞動物の起源, 左右対称動物の祖先形, 遺伝, **47**, 12-20.
- Thomas, M. B. (1986) Embryology of the turbellaria and its phylogenetic significance. *Hydrobiologia*, **132**, 12-21.
- Wainright, P. O. (1993) Monophyletic origins of the metazoa: An evolutionary link with fungi. *Science*, **260**, 340-342.
- 渡辺公綱・横堀伸一 (1993) ミトコンドリア遺伝子の進化. 新生化学実験講座16, 分子進化実験法, 241-260, 東京化学同人, 東京.
- Yamasu, T. (1982) Five new species of acoel flatworms from Japan. *Galaxea*, **1**, 29-43.