

[特集]

ヤツメウナギの関葉系と頭部形態の進化

倉谷 滋*

Mesenchymal system of the lamprey and the evolution of vertebrate head

Shigeru Kuratani

Abstract

Through the molecular embryological survey, the vertebrate phylotypic stage was found to be shared in the lamprey development and no fundamental difference was obvious between gnathostome and agnathan embryos. The later development, however, shows enormous rearrangement of the head mesenchyme, thus obliterating the anatomical homologies of structures between these two animal groups. Understanding of jaw evolution, therefore, should involve analyses of epigenetic changes that leads to ontogenetic repatterning.

脊椎動物の頭部はどのような進化を経てきたのだろうか。この問題に発生学的に答えるためには、動物群の系統関係を意識した上で、現生脊椎動物の発生プログラムを、形態・細胞・分子レベルで比較することが必要である。とりわけ、一旦忘れ去られた比較発生学的手法は、今日、新しい技術とコンセプトを導入することによって、進化と形態の理解に打開をもたらす可能性を秘めた重要な分野である。

脊椎動物の頭部は、基本的に分節のプランを有しているとの考えが支配的であった。そのなかでも最も極端なセオリーでは、頭部にも体幹と同じ分節の基本ユニットが存在しており、それが体軸の前端で著しく変形していると考えられた。このような方針に基づく一連の理解を「分節説」と称する。有名なゲーテの頭蓋骨・骨説も、この範疇に入るものである。現在、頭部の形態プランを見直すに当たって、その最も有力なもののひとつであった Goodrich のスキーム（それは、20世紀初頭までの見解の集大成的、最終的結論でもあった）を吟味することから始めることが妥当であろう。このセオリーを支えていた根拠にはいくつかのものがある。ひとつは、板鰓類胚に頭腔と呼ばれる中胚葉性の分節的体腔が存在すること、ナメクジウオという祖先的動物が現存すること、ナメクジウオとサメをつなぐ中間存在としてのヤツメウナギのアンモシーテス幼生が、一見頭部に筋節を持ち、たしかに、頭部から徐々に一時的分節が失われていったように見えることなどである。

そこで、実際にヤツメウナギ類の一種、カワヤツメ (*Lampetra japonica*) を用い、その発生過程とホメオボ

ックス遺伝子群 (*Otx*, *Dlx*, *Emx*) の発現を詳細に観察し、頭部の関葉系の成立を検索した。その結果、ヤツメウナギ類には明瞭なロンボメアと、顎口類に典型的な神経堤細胞の空間的分布が見られること、神経堤細胞は移動前に前後軸に沿ってオーガナイズされ、しかもホメオボックス遺伝子の発現は細胞系譜とともにあり、特定の咽頭弓での発現と符合すること、中胚葉の分節は体幹に限られ、すべての筋節は、後耳領域に限られること、頭部中胚葉の一部は索前板より由来する、脊椎動物独特のものであることが判明した。とりわけ、アンモシーテス幼生に見られる吻方の筋節は、体幹の本物の筋節が二次的に移動したものに過ぎず、ナメクジウオに類似した特徴は一切ない。すなわち、ヤツメウナギ類を含めた脊椎動物すべては、きわめてコンパクトな、画一的ボディプランを有し、頭部中胚葉の分節は顎口類に見られるものと同じく、分節されるのではなく、むしろエビジェネティックに領域化されるのみである。従ってヤツメウナギ類をもって、「進化の途上にある中間的動物」とすることは不適切であるばかりか、それは顎口類と同等に（あるいはそれ以上に）特殊化した動物なのである。言い換えれば、我々がなじんでいる脊椎動物の形の基本的な設計プランのオリジンは、きわめて由来が古いらしい。上から分かるように、少なくとも、それはサメとヤツメウナギ類の共通祖先にまで遡ることができる。そしてその進化の痕跡は相変わらず不明である。顎の成立を含めた初期の脊椎動物の形態進化は、咽頭胚という保守的な胚発生プランが共通祖先に成立したのちに、各動物系統の中で独立に進行したのである。

*〒700-8530 岡山市津島中3-1-10 岡山大学理学部生物学教室

ならば、咽頭胚期以降のカワヤツメの口器の発生過程から、脊椎動物の顎の起源を考察することができるかも知れない。逆に、顎の起源の解明にあたって、ヤツメウナギ類と顎口類の個体発生過程のうち、何がどこまで保守的かを探ることで、ヒントが得られるはずである。例えば突起（顔の原基）が現れる。哺乳類に限らず、サメも含め、外側、内側鼻隆起、上顎突起、下顎突起を確認することができる。いわば、顎口類の顔のタイプとすることができる。しかし、これに相当するものはヤツメウナギには存在しない。それに遡る咽頭胚期、頭部最前方に位置する神経堤間葉の分布にまで遡ればなんとか、顔面各領域の細胞群を同定することができる。問題は、これら神経堤細胞の各集団が、後の個体発生においてどのように顔と顎を作っていくかである。

顎口類においては、顎は単純に上顎と下顎からなり、それは咽頭胚期の顎骨弓という咽頭弓の最前の要素に由来する。とりわけ、上顎部は顎骨弓の背側部が二次的に前方に成長したものに過ぎない。一方で、ヤツメウナギのアンモシーテス幼生には、上顎下顎に相当するように見える上唇と下唇に加え、顎口類の口咽頭膜に相当するところに発達する縁膜が存在する。これが二分化して上顎と下顎を進化させたという説があった。本研究において、アンモシーテス幼生と顎口類の対応する神経堤細胞集団の形態形成過程を観察することによって、前者の上唇と呼ばれる部分が、我々の鼻中隔、もしくは梁軟骨に相当するものから由来するら

しいことが伺われた。すなわち、ヤツメウナギと顎口類の口器の形態要素の間には単純な1:1の関係は存在せず、顎の進化を推察する上で、解剖学的研究に限界があることを示唆している。むしろ、顎の進化においては（それがどのような状態から出発したかに関わらず）、発生上の大規模な間葉系の再編成があったには違いなく、それが相同関係を無効にしているのである。このような発生プログラムの背景には、おそらく鼻下垂体の発生経過の違いが関わっている。ヤツメウナギ類では顎口とは異なり、この構造は1つの構造としてまとまって発生し、その分離がきわめて遅い。その上皮構造の変更のゆえに間葉の分布に大きな差違が生じものと理解できる。いわばヘテロクロニーがヘテロトピーを惹起し、それまで存在しなかったまったく新しい上皮間葉相互作用をもたらしたのではなかろうか。このような革新的進化過程の背景にある、適応的論理についても考察したい。

文 献

- 倉谷 滋・大隅典子（1997）神経堤細胞：脊椎動物のボディプランを支えるもの *Neural crest cells: Bases of the vertebrate body plan*, UP BIOLOGY 97, 東京大学出版会, 東京。
- 倉谷 滋（1997）ゲノムから進化を考える2：かたちの進化の設計図, 岩波書店, 東京。
- Hall, B. K. (1998) *Evolutionary developmental biology*, 2nd Ed., Chapman & Hall.