# 腕足動物の起源とボディプラン進化

遠藤一佳

筑波大学大学院生命環境科学研究科地球進化科学専攻

# The origin and body plan evolution of brachiopods

## Kazuyoshi Endo

Doctoral program in Earth Evolution Science, Graduate School of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba, 1-1-1 Tennodai, Tsukuba 305-8572, Japan (endo@arsia.geo.tsukuba.ac.jp)

Abstract. Recent hypotheses regarding the origin and body plan evolution of brachiopods are reviewed. Brachiopods are firmly placed within the lophotrochozoa, one of three major bilaterian lineages revealed by molecular phylogeny. Comparisons of mitochondrial gene arrangements further suggest that brachiopods are closer to annelids than to molluscs, a scheme supported by morphological comparisons of Cambrian fossils, including those of halkieriids and wiwaxiids. Any scenario explaining the brachiopod origin may involve curling of the dorso-ventral axis along the anterior-posterior axis. This hypothesis could partly be tested by methods of molecular developmental biology. Some potential pitfalls of this approach are discussed with reference to the deuterostome-like features of brachiopods and to the ubiquity of co-option of developmentally important genes.

Key words: brachiopods, body plan evolution, dorso-ventral axis, halkieriids, metazoan evolution, mitochondrial gene arrangements

## はじめに

腕足類は二枚貝類と似ているが全く別の仲間だ,その証拠に,例えば二枚貝では二枚の殻の合わせめが体の左右の対称面である(二枚の殻は体の左側と右側にある)のに対し,腕足類では左右の対称面は二枚の殻の合わせ目に垂直になっている(二枚の殻は体の背側と腹側にある)といったことは古生物学の実習などで"常識"として教えられていることだろう.二枚貝とは違う仲間だとして,ではいったい何の仲間なのだろうか.また,長い方の殻が腹側,短い方の殻が背側というが(図1),脊椎動物や三葉虫,あるいはヒザラガイなどの動き回る仲間に比べると,直感的に背側腹側を理解することは難しい.腕足動物の背腹軸は他の動物の背腹軸とどう対応づけられ,どう進化したのだろうか.本小論では,腕足動物の起源とボディプラン進化に関する最近の仮説について,分子,遺伝子レベルの証拠を交えつつ紹介したい.

#### 腕足動物は環形動物や軟体動物と近縁である

腕足動物が環形動物や軟体動物などとともに左右相称 動物の三大系統の一つである冠輪動物(Lophotrochozoa; あとの二つは脱皮動物と後口動物)を構成することは 現在広く受け入れられている(斎藤,2007). 腕足動物 が後口動物の仲間だという主張は今でもなされている が(Nielsen,2001),体躯が三つの体腔領域に区分される



背側

図1. 腕足動物(有関節類)の体のつくりと伝統的方位. Williams *et al.* (1997)を改変.

など少数の形態的特徴に基づくものであり,18S rDNA, 28S rDNA, β-thymosin 遺伝子, Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> ATPase 遺伝子, Myosin class II 遺伝子, Hox 遺伝子やミトコンドリアゲ ノム上のタンパク質遺伝子などの数多くの形質が支持す る冠輪動物仮説(斎藤,2007)に比して,より強い根拠が あるとは思えない.

問題は、むしろ冠輪動物内での腕足動物の系統学的位置 だろう.残念ながら冠輪動物を構成する各動物門間の系統 関係について今のところ確実なことは言えない. 18SrDNA を始めとするどの分子マーカーの塩基配列を比較しても, 満足な分解能は得られず、各種解析の合意樹をとると冠輪 動物の各門は結局多分岐になってしまうからだ(たとえば Abouheif et al., 1998 参照). これは「カンブリア紀の爆発」 において各動物門の祖先が急速に分岐したがために, 分岐 順序を推定するに足る十分な系統学的情報(変異)が蓄積 されなかったのだと考えるのが一つの自然な解釈だろう (Philippe et al., 1994). Philippe et al.(1994)の試算による と、全長約2000塩基対のうち動物門間で変異を示す(つ まり比較に使える) ヌクレオチド数が 708 個の 18S rDNA の時間分解能は4千万年程度である.仮に100万年の時間 分解能を求めるのであれば、最低でも全長80000塩基対 分の18SrDNAに相当する塩基配列を比較する必要があ るという.

また,たとえば同じ 18S rDNA でもサイト(各ヌクレ オチド)ごとに進化速度(変異の蓄積する速度)が異なる ことが知られている.一般に機能的に重要なサイトは進化 速度が遅く、機能的制約の弱いサイトは進化速度が速い. 速く進化するサイトは比較的最近の分岐の推定には有用 だろうが、古い分岐の推定では多重置換の影響によりノ イズとして働くと考えられる. 逆に遅く進化するサイトは 古い分岐の推定には有用だろうが、最近の分岐の推定には 系統情報が蓄積していないため使えないはずだ.系統樹が 多分岐になるのは、これら進化速度の異なるサイトを混 ぜて分析している影響もあるに違いない(Abouheif et al., 1998). したがって、今後塩基配列の比較による冠輪動物 内の系統推定を進めるためには単に比較に用いる塩基の 数を桁違いに増やすだけでなく,進化速度に応じてサイト ごとにうまく重み付けを行う(あるいは進化速度の速す ぎるサイトをうまく除去する)ことが必要になると思われ る.

ここで求められているのは、5億4千万年前あるいは それより前に起きた変異で、その後の5億4千万年以上 の期間に渡ってかき消されてしまわなかった変異だ.か き消されないためには、希にしか起こらない変異で、一 度生じたら消失しにくいものであることが望ましい. こ のような変異は塩基配列やアミノ酸配列の点突然変異で も何とかかき集められるだろう. だが,希にしか起きず 後々まで影響が残るということでは、ゲノム上での DNA 断片の挿入,重複,移動,欠失などの,より大規模な変 異の方が有用かもしれない.たとえば、さまざまな哺乳類、 鳥類, 魚類などの系統解析で威力を発揮している SINE (Short INterspersed repetitive Element) 法 (ゲノム中で 自らのコピーを作って増幅するある種の反復 DNA の挿 入を派生形質として利用する方法: Nikaido et al., 2006 など)の応用や、さまざまなマイクロ RNA(遺伝子発現 制御に関与する短い RNA 分子)の系統学的分布の解析 (Sempere et al., 2006) などに、今後の研究のさらなる進 展が期待される.ここでは、これら比較的大規模な変異 によって系統を推定した例として、すでにいくつか興味 深い知見が得られているミトコンドリアゲノムの遺伝子 配置について紹介する.

動物のミトコンドリアゲノムは、一般に約17000 ± 3000 塩基対の環状 DNA (mtDNA)からなり、呼吸に 関係する13 個のタンパク質遺伝子およびミトコンドリア 独自の翻訳系に関与する2 個のrRNA 遺伝子と22 個の tRNA 遺伝子の合計37 個の遺伝子がコードされている. これらの遺伝子はすべて DNA の同じ鎖にコードされてい る場合もあるが、一部の遺伝子が反対側の鎖にコードされ ている場合もある。DNA の二本の鎖は逆平行の関係にあ るので、反対側の鎖にコードされている場合遺伝子の向き は逆向きになる.

これら37個の遺伝子のゲノム上での相対的な位置関係 は一般にきわめてよく保存されている. たとえば、たいて いの脊椎動物のミトコンドリアゲノムの37個の遺伝子配 置は、遺伝子の向きも含めて全く同一である.私たちの mtDNAの遺伝子配置は魚の遺伝子配置と同じだ. タンパ ク質遺伝子とrRNA 遺伝子の合計 15 個の遺伝子の配置を 抜き出すと以下のように書くことができる:1,2,3,4,5,6, 7,8,9,-10,11,12,13,14,15(数字はそれぞれ一つの遺伝 子を、マイナスは遺伝子の向きが逆であることを示す). 同様に節足動物でもハエとエビは同一の遺伝子配置であ り、tRNA 遺伝子を除けばその他多くの仲間も含め節足動 物は以下の同一の配置を示す:1,2,3,4,5,6,-9,-8,-7, 10,11,-14,-13,-12,15(数字は脊椎動物の遺伝子と対 応する). これらの遺伝子配置(あるいは遺伝子地図)を 比較すると、脊椎動物の3個の遺伝子ブロック(7-8-9 と-10と12-13-14)をそれぞれ逆にすると節足動物の 遺伝子配置と同じにできることがわかる.また同時に、こ のような類似性が系統推定に使えそうであることにも気 づくだろう.

実際, ミトコンドリアゲノムの遺伝子配置が動物の高次 分類群間の系統推定に使えそうだということは, いくつか の動物門の mtDNA 全塩基配列のデータが出始めた頃か ら言われてきた (Brown, 1985; Jacobs *et al.*, 1988; Sankoff *et al.*, 1992; Boore and Brown, 1998). また, 切断点距離 法 (Blanchette *et al.*, 1999), 分岐分析法 (Gallut *et al.*, 2000), ベイズ法 (Larget *et al.*, 2004) などさまざまな解 析手法が開発されてきた. しかし, いまだに決定打がなく, 急速にミトコンドリアゲノムのデータは増えつつあるに もかかわらず, 遺伝子配置による多細胞動物全体の系統樹 を自信をもって打ち出すに至っていない.

遺伝子配置の解析が困難なのは、可能な遺伝子配置の数が膨大であることが一つの理由である.たとえば 37 個の遺伝子の向きを区別して環状に並べる並べ方は 36! × 2<sup>36</sup> (= 2.6 × 10<sup>52</sup>)通りある.遺伝子を15 個に減 らしても14! × 2<sup>14</sup>(= 1.4 × 10<sup>15</sup>)通りだ.これがいわば 形質状態の数であり,遺伝子地図が偶然に一致する確率 は低い. その点では系統学的マーカーとして優れている が、たとえば形質状態間の遷移確率をヌクレオチド(形質 状態数4)やアミノ酸(同20)のような感覚で仮定する ことは極めて難しい. これは、ヌクレオチドやアミノ酸の 配列が無順序型の形質であるのに対し,遺伝子配置が順序 型の形質であるにもかかわらず, 形質状態間の順序を知 ることが一般に非常に困難であることによる.遺伝子配 置の変化は、逆位 (inversion: その場所での遺伝子ブロッ クの向きの逆転)と転位(transposition:別の場所への遺 伝子ブロックの平行移動)の二つの要素に分けて考えるこ とができる. ある遺伝子地図から別の遺伝子地図への変化 を逆位あるいは転位のステップの積み重ねとしてとらえ, 最小ステップで遺伝子地図を転換する経路を見つけ出す ことができれば、遺伝子配置の進化モデルも作りやすく なるに違いない.しかしながら、このような遺伝子地図 間の最小操作距離 (edit distance) とその経路については, すべてのステップが逆位の場合には最適解に到達できる アルゴリズムが開発されているものの(Hannenhalli and Pevzner, 1995; Kececioglu and Sankoff, 1995; Setubal and Meidanis, 2001), すべてのステップが転位の場合には, 精度保証付き近似アルゴリズム(最適解に到達する保証は ないが、出力解と最適解のステップ数の比がある範囲に収 まることが保証されている算法)があるに過ぎず (Bafna and Pevzner, 1998; Labarre, 2006),最も現実に近いと思 われる逆位と転位を組合せた最小操作距離に至っては精 度保証のない発見探索的なアルゴリズムがあるのみであ る (Sankoff et al., 1992; Blanchette et al., 1999). 遺伝子地 図間の最小操作距離を求めることは、この分野の研究者の 見果てぬ夢であるが、その先にはさらに、三つ以上の遺伝 子地図の中間点を求めることが NP 完全問題(短時間で計 算可能なアルゴリズムの発見が最も難しい問題) であると いう難題が控えている (Pe'er and Shamir, 1998).

では、どうしたらいいのだろうか.数値計算的に洗練さ れた解法がないとはいえ,問題の大きさを縮小してしまえ ば、考えられる最短経路をすべて列挙することができるだ ろう.上述の脊椎動物と節足動物の15個の遺伝子からな る遺伝子地図の比較では、3個の遺伝子ブロックの逆位で 遺伝子地図の転換が可能だが、この逆位をどの順番に起こ すかで可能な最短経路は6通り考えられる(いずれも3 ステップ).また、1個のブロックを転位させ、2個の遺 伝子ブロックをまとめて逆位させる経路も考えられる (残 りの遺伝子ブロックの逆位を含めて3ステップ).いずれ にせよ,遺伝子15個で数ステップ程度の変換ならば最短 経路をすべて数え上げることが可能だ.もし節足動物と脊 椎動物が共通祖先から最節約的に遺伝子地図を進化させ てきたとするなら、これらの最短経路のいずれかの経路を とったことになる. それでは, 冠輪動物の遺伝子地図は節 足動物や脊椎動物の遺伝子地図とどのような関係にある のだろうか.

冠輪動物のミトコンドリアゲノムの完全遺伝子地図は, 現在までに少なくとも軟体動物の25種(Akasaki et al., 2006; Boore, 2006; Bandyopadhyay et al., 2006, Table 1 参照), 環形動物の4種 (Jennings and Halanych, 2005; Bleidorn et al., 2006 参照), ユムシ (螠虫) 動物 (Boore, 2004), 箒虫動物 (Helfenbein and Boore, 2004), 苔虫動 物(Waeschenbach et al., 2006)の各1種,そして腕足動 物の4種(Endo et al., 2005参照)で明らかにされている. これらの遺伝子地図の中には, 著しく遺伝子配置が変化し たためほとんど他の動物と共通の配置を残していないも のもある(二枚貝類,陸貝類や苔虫類,多くの腕足類など). 一方, 軟体動物のヒザラガイ, アワビ, タコなどのように, あるいは環形動物の多毛類と貧毛類のように綱を越えて 遺伝子配置がほとんど同じ(一部のtRNA 遺伝子を除い て完全に一致する)ものもある.そこでここではこれら門 レベルの比較には使えないものや同一のものを除いた軟 体動物, 箒虫動物, 腕足動物, 環形動物, ユムシ動物を代 表する合計5個の遺伝子地図を節足動物,脊椎動物のもの と比較することにする.まずさきほどと同様、tRNA 遺伝 子を除いた15個の遺伝子の配置を比較し、すべての遺伝 子地図のペアについて, 逆位, 転位それぞれ1回の操作を 1ステップとして同一の地図に転換する最短の経路をす べて数え上げる.

この作業はある程度は紙と鉛筆で行うことができるが (Endo, 2001;遠藤, 2004), ここでは発見探索的なアルゴ リズムの Derange 2 (Sankoff et al., 1992) を改良したプ ログラム(山崎, 2004)を用いた結果を示す.改良点は 主に二つある.一つは可能な経路をすべて出力するよう にしたこと. Derange2では最短経路が複数ある場合でも 一つの道筋しか出力しない. もう一つは, 切断点 (break point)の数が減らないステップも探索するようにしたこ と.「切断点」とは二つの遺伝子地図を比較した時に遺伝 子の並び方が異なる場所を指す.同一の遺伝子地図同士に は切断点はない. また、切断点が多いほど遺伝子配列間の 共通部分が少ないことになる.ある遺伝子地図を別の遺伝 子地図に変換するということは、すなわち、切断点の数を 減らして最終的に0にすることである. Derange2では切 断点の数が減少するステップだけを探索するようになっ ている.しかし、切断点の減らないステップを含む経路が 最短経路になる可能性もある.たとえば1回の転位では最 大で切断点を3個減らすことができるが、切断点を減ら さない転位を1回行うことで初めて切断点を3個減らす 転位が可能になる場合があるのだ. これは切断点を1個減 らす転位を2回繰り返すよりも効率的である.この改良版 Derange2を用いて、すべての遺伝子地図の組合せについ て最小操作距離を求めた結果を表1に示す.

まず注目されるのは、軟体動物(M)と箒虫動物(P) そして軟体動物と腕足動物(B)がそれぞれ1ステップで 転換され、箒虫動物と腕足動物が2ステップで転換される ことだ.このことは、遺伝子地図同士を最短距離で結ぶと、 化石 81 号

遠藤一佳

表1. 各動物門の遺伝子地図間の最小操作距離.

	V	Ar	М	Ρ	В	An	E
脊椎動物(V)	0	3	4	5	4	5	6
節 足 動 物(Ar)		0	2	3	3	5	6
軟 体 動 物(M)			0	1	1	4	6
箒 虫 動 物 (P)				0	2	4	6
腕 足 動 物(B)					0	3	4
環 形 動 物(An)						0	3
ユムシ動 物(E)							0

P-M-Bという風に箒虫動物と腕足動物の間に軟体動物を 挟む形になることを意味する.軟体動物と箒虫動物は1個 の遺伝子の転位で、軟体動物と腕足動物は1個の大きな遺 伝子ブロックの逆位で転換される. これらを同じ1ステッ プとして扱うことの当否はともかく,これらの操作は独立 であるので, 腕足動物と箒虫動物を結ぶ最短距離の経路に は、軟体動物を経由するものと、もう一つこれらの操作を 逆の順序で行う経路(すなわち箒虫動物の1個の遺伝子ブ ロックを逆位させた、あるいは腕足動物の1個の遺伝子を 転位させた仮想的地図を経由するもの)があることが分か る. この中間的な遺伝子配置 X を持つものが見つかれば, P-X-Bという経路も考えうるが、Xを持つ生物が見つかっ ていない現状では遺伝子配置は P-M-B の経路をたどって 進化したと考えるのが合理的である.ただし、ここでは まだ進化の向きは問わない. つまり, Pが祖先かもしれな いし、Bが祖先かもしれないし、Mが祖先かもしれない. いずれにせよ. これら三者のいずれかが祖先的で他の二つ はその祖先的地図から派生したものだと言うことができ る.

次に、この P-M-Bの経路に近いのは節足動物である(表1). 節足動物は2回のステップで軟体動物につながる. 節足動 物から箒虫動物への距離と節足動物から腕足動物までの 距離はいずれも3であるが、これは、軟体動物を経由した と考えるとつじつまが合う. つまり, 軟体動物は, 節足動 物, 箒虫動物, 腕足動物の三者をつなぐ中間的な配置を持 つと言える. 同様にして, 脊椎動物は節足動物に3ステッ プでつながり、環形動物は腕足動物に3ステップでつな がり、さらに環形動物にユムシ動物が3ステップでつな がることが分かる.以上の遺伝子地図間の相互関係を示 したのが図2である.これは事実上,最小木 (minimum spanning tree: すべての地点をつなぐ木で、枝の長さの 和を最小にするもの)問題を解いたことに相当する.「す べての地点」が今回考察した7個の遺伝子地図で尽きてい るのであれば、これで問題解決である.だが、実際にはさ きほどの中間的な遺伝子配列 X のように、現在まだ見つ かっていない遺伝子配置や、絶滅した祖先の配置のように



図 2. 遺伝子地図間の相互関係. 各遺伝子地図中央の動物門名の略 号は表 1 参照. それぞれの数字は一つの遺伝子に対応し, 数字の 横の矢印は遺伝子の向きを示す. 遺伝子名(略号)との対応は以 下の通り:1.cox1,2.cox2,3.atp8,4.atp6,5.cox3,6.nad3,7.nad4L, 8.nad4,9.nad5,10.nad6,11.cob,12.rrnS,13.rrnL,14.nad1,15.nad2, 太い矢印の数は各遺伝子間をつなぐ最小ステップ数を表す. 腕足 動物(B), 箒虫動物(P), ユムシ動物(E)の遺伝子配置について は、Stechmann and Schlegel (1999), Helfenbein and Boore (2004), Boore (2004)をそれぞれ参照. それ以外の遺伝子配置については Boore (1999)参照.



図3. 遺伝子地図の比較に基づく冠輪動物の系統関係. 本文参照.

図4. グリーンランドの下部カンブリア系から産出した Halkieria evangelista の復元図. Conway Morris and Peel (1995) より改変. 後部(右側)の殻の長さがおよそ1cm に相当する.

物に含めるべきだとの考えもあったが (Cohen, 2000), 再

<きは既知の配置同 考の余地が十分あることが強く示唆される.</li>
 間的な未知な配列
 一問題なのだ).と
 ハルキエリア類は腕足動物の祖先か?
 防足動物など
 防には中間的配列の
 応になったがるまれの
 応になったがるまれの
 下いことは、工知中ンゴルス変わらび見たわたかれたす。

近いことは、下部カンブリア系から発見されたハルキエ リア類(halkieriids)の完全標本の研究からも推察され ている (Conway Morris and Peel, 1995; Conway Morris, 1998). ハルキエリア類は下部カンブリア系の下部からそ の鱗片状あるいは棘状の硬皮 (sclerites) の化石が多産する ことが知られ、Poulsen(1967)による最初に記載ではヒオ リテス類の殻とされた.その後,小型節足動物の背甲や濾 過食者の殻との解釈もあったが、より大型の動物の骨格の 一部であると考えられるようになり,特に,すでに中部カ ンブリア系のバージェス頁岩などから完全標本(Conway Morris, 1985) が知られていたウィワクシア (Wiwaxia) の 硬皮と、中空で長軸方向に繊維状である点で構造的に類 似することから系統学的に近いと考えられ、この考えに基 づいて予察的なハルキエリアの体全体の復元がなされた (Bengtson and Conway Morris, 1984). この予言的とも 言える復元は1989年にグリーンランド北部の下部カンブ リア系ビュエン層 (Buen Formation) のシリウス・パセッ ト動物群から発見された Halkieria evangelista の完全標本 によってほぼ裏づけられたのだが (Conway Morris and Peel, 1990; 1995), このハルキエリアの完全標本には全く 予期しないものも見られた.体の前部と後部に一枚づつ貝 殻があったのである (図4).

二枚の貝殻のうち特に後部のものは、カンブリア紀前期 のある種の腕足動物の腹殻に概形が類似する.また,腕足 動物の殻体の縁辺部にはキチン質の剛毛(setae)が生え ており、これが環形動物多毛類,有鬚動物そしてユムシ動

本当に仮想的な(だが可能な)遺伝子配置も含めて考え なければならないだろう(つまり解くべきは既知の配置同 士を直接結ぶ最小木問題ではなく,中間的な未知な配列 をも含めて最短経路を探すシュタイナー問題なのだ).と はいえ, 節足動物, 軟体動物, 箒虫動物, 腕足動物 など が1ないし2ステップでつながる部分では中間的配列の 入り込む余地はない.また、3ステップでつながる部分 (脊椎動物,環形動物,ユムシ動物の結合部)では中間型 を介して隣接する遺伝子地図(たとえば脊椎動物の場合, 4ステップでつながる軟体動物や腕足動物)に結合し、合 計の枝の長さを短くすることも想定できなくはない. しか し、脊椎動物-節足動物間、脊椎動物-軟体動物間、そし て脊椎動物-腕足動物間のすべての可能な最短経路の中 間型を比較してみても、共通する中間型は見つからない. これは環形動物,ユムシ動物周辺の比較でも同様である. つまり図2で示した関係は、厳密にすべての経路を調べた わけではないにせよ、これら7個の遺伝子地図間を最短距 離でつないだものに限りなく近いと考えることができる.

この遺伝子地図間の関係はいわば無根系統樹である.こ れをもとに動物門間の系統を推定するためには系統樹に 根をつける必要がある.脊椎動物と節足動物をアプリオ リに外群として根をつけることもできるが,刺胞動物と海 綿動物を外群として有根化すると,これらの遺伝子地図の うち脊椎動物と節足動物のものだけが, cox2-atp8-atp6-cox という刺胞動物(Endo, 2001 参照)や海綿動物(Lavrov et al., 2005)と共通の遺伝子配置を持つことから,脊椎動 物と節足動物の遺伝子地図が原始的なものであると推定 できる.このようにして根をつけた系統樹を図3に示す. 冠輪動物が単系統群であること,腕足動物が軟体動物より も環形動物やユムシ動物に近縁であることが示唆される. また, 箒虫動物は18S rRNAの解析結果では,腕足動物 のシャミセンガイの仲間と姉妹群になることから腕足動

- 61 -

遠藤一佳



図5. 腕足動物 *Neocrania anomala* の幼生. A, 着底直前; B, 着底期. いずれも幼生を左横から見た図で右側が背側. スケールバーは 100µm を表す. Nielsen (1991) より改変.



原始的なハルキエリア類

図 6. ハルキエリアから 腕足動物への進化過程の模式図. Conway Morris (1998) より改変.

物などの剛毛(chaetae)と微細構造がほとんど同じであ ることは以前から知られていた. 多毛類の剛毛はウィワ クシアの硬皮に由来したと考えることができ (Butterfield, 1990),また上述のようにウィワクシアはハルキエリアと 近縁で、両者の硬皮は相同だと考えられる. さらに現生 腕足動物ネオクラニア(Neocrania anomala)の幼生では, 3対の剛毛があたかも多毛類の剛毛のように列をなして いる (Nielsen, 1991). しかも, このネオクラニアの幼生 は着底して変態する際に,腹側を内側にして体を強くカー ルさせる (図5; Nielsen, 1991). これらの証拠をもとにS. コンウェイ・モリスは、ハルキエリアが腕足動物の祖先で あると考え,前後軸のまっすぐ伸びたハルキエリアが中央 で折りたたまれて現在の腕足動物になったというシナリ オを示した(図6; Conway Morris, 1995; Conway Morris and Peel, 1995; Conway Morris, 1998;同じ考えに基づく Cohen and Lüter, 2003 も参照). そして, ハルキエリアと 近縁なウィワクシアから環形動物が派生したことから,腕 足動物は環形動物と姉妹群をなすと推測されたのである.

この考えは、同じく下部カンブリア系のタニュオリナ 類(tannuolinids)の研究からも支持されている(Williams and Holmer, 2002; Holmer *et al.*, 2002; Ushatinskaya, 2002). タニュオリナ類はハルキエリア類と同様、いわゆ る SSF(small shelly fossils)としてその微小な貝殻片が 化石として産出するが、ハルキエリア類の鱗片が炭酸カル シウム質であるのに対し、タニュオリナ類の貝殻はリン酸 カルシウム質である.Williams and Holmer (2002)は、タ ニュオリナ類ミクリナ(*Micrina*)の貝殻の概形がハルキ エリアや腕足動物の貝殻と酷似すること、そしてミクリ ナの貝殻構造が有機物とアパタイトが層状に繰り返した 現生シャミセンガイ(*Lingula*:リン酸カルシウムの殻を 持つ)の貝殻構造と非常によく似ていることから、ミク リナの二種類の貝殻(三角形の sellate sclerite と平巻き状 の mitral sclerite)がそれぞれハルキエリアの前部と後部 の貝殻に相同で、ミクリナの仲間から腕足動物の舌殻亜門 (Linguliformea:蝶番構造のないリン酸カルシウムの殻を 持つ仲間)が進化したと考えた.ただし、ミクリナの完全 個体はまだ見つかっていないのでミクリナの貝殻の配置 は不明である.

グリーンランドから見つかったハルキエリアの完全個 体の鱗片と貝殻はいずれも印象のみで生体鉱物本体は 残っていないが、いっしょに産出する確実に炭酸カルシ ウム骨格を有していたと考えられる仲間(三葉虫とハリオ テス類)も常に骨格が溶けた状態で見つかることから、ハ ルキエリアの鱗片や貝殻も本来は炭酸カルシウムからで きていたと推察された(Conway Morris and Peel, 1995). もしハルキエリアの貝殻が炭酸カルシウムからできてい たとすると、ハルキエリアからリン酸カルシウム質の貝殻 を持つタニュオリナ類ミクリナが派生したとは考えにく い、グリーンランドのハルキエリアの貝殻には残念ながら 貝殻構造は残されていないため直接の比較はできないが、 Williams and Holmer (2002)は、ハルキエリアの鱗片は炭 酸カルシウム質だったにせよ、貝殻はリン酸カルシウム質 であったとしてもおかしくはないという解釈を示した.

一方,ハルキエリアが軟体動物(あるいはその祖先)で あるという説も根強い(Bengtson, 1992; Runnegar, 1996; Vinther and Nielsen, 2005). ハルキエリアと軟体動物と の類縁性は,完全標本の記載論文においても詳細な検討が 加えられ,類縁性の根拠として,ナメクジのような外観, 筋肉質の足,背側にある二枚の石灰質の殻,後部の殻の下 の櫛鰓にも見える構造,鎧のように並んだ鱗片などがあげ られている(Conway Morris and Peel, 1995). 歯舌の存 在はどちらとも言えない.しかし,多板類との類似性に ついては,ハルキエリア類の鱗片が中空であるのに対し, 多板類のガードルに埋め込まれた針骨は中まで硬いこと, 多板類の殻板が8枚であるのに対し,ハルキエリアの貝殻 は2枚であること,そしてハルキエリアの貝殻の形態が多 板類のどの殻板とも似ていないことなどから否定された. また、中空の針骨を持つ仲間もいる無板類との類似性につ いては、ハルキエリアの中空の部分には能動的に働く分泌 組織があったのに対し、無板類の中空の部分はクチクラの 出っ張りによって受動的に形成されたものであるとして、 やはり否定された(Conway Morris and Peel, 1995).一方、 シリウス・パセット(グリーンランド)の同じ標本を再 検討した Vinther and Nielsen (2005)は、これらの鱗片の 中空構造に関する論点に触れないまま、どちらかと言えば 頭ごなしにハルキエリアが軟体動物であると断定し、新綱 「二板類」(Diplacophora)を提唱しているように見受けら れる.このままではハルキエリアに関する議論は水掛け論 になってしまうだろう.今後、貝殻構造を残したハルキエ リアの完全個体など保存の良好な化石がさらに発見され、 建設的な議論の行われることが期待される.

#### 腕足動物の前後軸と背腹軸

ハルキエリアが腕足動物の祖先であろうとなかろうと, 腕足動物の祖先が固着生活を選択したことに伴い, 前後に 細長く,背腹の区別が明確だった体制から現在のような前 後背腹の不明確な体制に移行したことはほぼ間違いない. 腕足動物は、シャミセンガイの仲間が属する上述の舌殻 (リンギュラ) 亜門, 前節で幼生形態を紹介した Neocrania の属する頭殻 (クラニア) 亜門 (Craniiformea: 蝶番構 造のない炭酸カルシウムの殻を持つ仲間),そしてスピリ ファーやホウズキチョウチンガイなどの属する有関節亜 門 (Rhynchonelliformea: 蝶番構造でつながれた炭酸カル シウムの殻を持つ仲間)の三亜門に分類される(Williams et al., 2000). これらのうち, 頭殻類の肛門は体躯後端に 開くが、舌殻類と有関節類では消化管が U 字状に曲がる. 舌殻類の肛門は前部の外套腔に開き,有関節類の消化管は 盲端となる(図1). 腕足動物の前後軸は、口の相対的な 位置からかろうじて前部が認識されるものの、後部は伝統 的方位において前部の180度反対側というだけのことで、 前方に掘削しながら泥中を進むシャミセンガイ(Savazzi, 1991)や後方に肛門を持つ頭殻類はさておき、有関節類に おいては大きな意味をもたない. 背腹軸も同様で、口の開 く相対的な向きからかろうじて、いわば人為的に背腹の 区別がつけられるに過ぎない.実際に現生の有関節類は, 海底では伝統的方位でいうところの背側ではなくむしろ 腹側を上にして生活していることが多い. 口を上にしてエ サが降ってくるのを待っていると考えると合理的なよう に思えるかもしれないが,実際にはエサは触手冠からベル トコンベア式に運ばれるため、口が上を向いていることの 意味はあまりないと思われる. 頭殻類は背殻を上にして底 質に固着する.

もし,前節で述べた「腕足動物折りたたみ説」(Brachiopod fold hypothesis: Cohen and Lüter, 2003) が正しいとすると, 従来背殻, 腹殻と呼ばれていた二枚の殻は実はいずれも背 側にあり,(それぞれ背側前部,背側後部に相当する),腹 側は内側に折りたたまれていることになる.先ほど述べた ネオクラニアの幼生では実際に幼生の腹側が折りたたまれ ていることが観察されているが,ネオクラニアの背殻の生 じる部分は他の冠輪動物の背側前部に対応しているのだろ うか.また腹殻が生じる部分は他の冠輪動物の背側後部に はたして対応しているのだろうか.これらのことが分かれ ば,「折りたたみ説」検証の一助になるだろう.

体の前後軸に関しては、Hox 遺伝子が、基本的にすべて の左右相称動物において前後軸に沿った体の領域の位置 の指定を行っていると考えられる(冠輪動物における発 現については例えば Hinman et al., 2003 参照). また, 体 の背腹軸に関しては, chordin 遺伝子 [= 節足動物の short gastrulation (sog) 遺伝子]およびそれと拮抗する BMP2-4 遺伝子 [=節足動物の decapentaplegic (dpp) 遺伝子] によ る背腹軸決定機構が少なくとも脊索動物、半索動物、節足 動物の間で保存されていることが知られる(Arendt and Nübler-Jung, 1994; de Robertis and Sasai, 1996; Ferguson, 1996; Lowe et al., 2006). また, 左右相称性を示すイソギ ンチャクなどの仲間においても Hox, chordin, BMP2-4 が入 れ子状の (Hox) あるいは非対称の (chordin, BMP2-4) 発 現パターンを示すことから (Finnery et al., 2004; Rentzsch et al., 2006; Matus et al., 2006), これらの遺伝子による前後軸, 背腹軸の制御は左右相称動物と刺胞動物の分岐以前に遡 る可能性がある. つまり, これらの遺伝子は冠輪動物にお いてもそれぞれ前後軸、背腹軸に沿った体の領域分けに関 与していると予想され、動物門間での体の各領域の相同性 の比較に使える可能性が高いと考えられる.

しかし、注意すべきことが二つある.一つは、「背側を 決める遺伝子」や「腹側を決める遺伝子」などというも のは実はないということだ. それらの遺伝子は初期発生 での体の領域分け(番地付け)に関与するが、それぞれの 領域がその動物にとっての背側になるか腹側になるかは, さらに発生が進み、口の開く向きが決まって初めて決ま るのだ. もちろん口がそのどちら側に開くかは、かなり 一定しており、たとえば脊椎動物では、原口(blastopore) の反対側に口が開く.これは最初にBMP2-4の発現が強 かった側に対応する.しかし、節足動物などの前口動物 では原口が結局そのまま成体の口になる. これは BMP2-4 (dpp) の発現の弱い側, すなわち chordin (sog) の発現の強 い側に相当する. つまり遺伝子発現のパターンを基準に 考えると,脊椎動物と節足動物では背腹軸が逆転してい る (Arendt and Nübler-Jung, 1994; de Robertis and Sasai, 1996; Ferguson, 1996). また, 前後軸に関しても, 刺胞動 物のヒドロ虫では, 左右相称動物の(あるいは同じ刺胞動 物のイソギンチャクでも共通の)いわゆる「前方の」Hox 遺伝子が,幼生の後端で発現しており,前後軸が逆転して いる. 腕足動物で前後軸が逆転している可能性はほぼない と言っていいだろうが、背腹軸は微妙である. 分子系統学 的に前口動物に含まれることがいくら確実になったとは 遠藤一佳

言え,たとえば上述のネオクラニアの発生では原口はその まま成体の口(や肛門)にならず,後から口が開くのであ る.これはシャミセンガイや有関節類の仲間でも同様だ. つまり,腕足動物が後口動物的な特徴を持つことに変わり はない.このことは背腹軸の決定に関与する遺伝子発現の パターンを解釈する際に影響を及ぼすかもしれない.

注意点の二つめは、ある同じ遺伝子の機能が脊椎動物と 節足動物で保存されているからといって、必ずしも腕足動 物や軟体動物で保存されているとは限らない、あるいはそ もそも背腹軸の決定機構が脊椎動物と節足動物で保存さ れていると言えるのかどうかも疑いがないわけではない ということだ. 個体発生に関与する遺伝子の比較研究が進 むにつれ,多くの遺伝子がもともとの機能とは別の用途 に「使いまわし」(co-opt) されていることが明らかになっ てきた. たとえば, sog/dpp の遺伝子システムはハエの翅 脈形成にも関与していることが知られる.もし sog/dpp の 相互作用がある種のシグナル伝達経路として幅広く太古 の昔から使われてきたとするなら、それが脊椎動物と節 足動物の背腹軸形成に独立に(そして逆向きに)利用され るようになった(つまりその他では背腹軸形成に関与して いない)としてもおかしくないかもしれない (Bang et al., 2000). また, 軟体動物においては, dpp が貝殻形成の起 きる領域の分画化という興味深い用途に使いまわしされ ていることが示唆されている (Nederbragt et al., 2002).

しかし、たとえ sog/dpp システムによる背腹軸形成が使 いまわしの結果であったとしても、たとえば、脊椎動物、 半索動物と節足動物の比較を見る限り, それが無秩序に 起きているとは思えない(Lowe et al., 2006). 相同な遺伝 子から相同でない構造が生じる現象について, S.J. グー ルドは「ファラオのレンガとコリント式の柱」の二種類 を区別している (Gould, 2002). 「ファラオのレンガ」は, 古代エジプト王のためにつくられた都市の, ピラミッドか ら公衆トイレにいたる建物を構成していた一個一個区別 のつかないレンガを指し,単純で多目的な単一の遺伝子の 使いまわし(収斂)を意味する.一方のコリント式の柱は, 古代ローマでも現代のマンハッタンでも一目で識別でき る独特のアカンサスの葉の柱頭を戴いたほっそりした柱 を指し、複雑で構造的制約や歴史的制約を受けた複数の複 雑な遺伝子相互作用の使いまわし(平行進化)を意味する. sog/dpp システムによる背腹軸形成がたとえ使いまわしで あったとしても, それは「コリント式の柱」のように特異 的な特徴からその歴史をたどることができるのではない だろうか.いずれにせよ,腕足動物の発生遺伝学は今後の 興味深い研究テーマである.

#### 謝辞

井龍康文博士(東北大学)には本稿執筆の機会を与えて いただき,有益な助言を賜った.更科 功博士(筑波大学) には粗稿を読んでいただき,貴重なコメントをいただい た.生形貴男博士(静岡大学)と島本昌憲博士(東北大学) には原稿の査読をしていただき,数々の具体的かつ建設的 なご指摘を賜った.これらの方々に厚く御礼申し上げる.

#### 文献

- Abouheif, E., Zardoya, R. and Meyer, A., 1998. Limitation of metazoan 18S rRNA sequence data: implications for reconstructing a phylogeny of the animal kingdom and inferring the reality of the Cambrian explosion. *Journal of Molecular Evolution*, **47**, 394-405.
- Akasaki, T., Nikaido, M., Tsuchiya, K., Segawa, S., Hasegawa, M. and Okada, N., 2006. Extensive mitochondrial gene arrangements in coleoid Cephalopoda and their phylogenetic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38, 648-658.
- Arendt, D. and Nübler-Jung, K., 1994. Inversion of dorsoventral axis? *Nature*, **371**, 26.
- Bafna, V. and Pevzner, P. A., 1998. Sorting by transpositions. SIAM Journal of Discrete Mathematics, 11, 224–240.
- Bandyopadhyay, P. K., Stevenson, B. J., Cady, M. T., Olivera, B. M. and Wolstenholme, D. R., 2006. Complete mitochondrial DNA sequence of a conoidean gastropod, *Lophiotoma* (*Xenuroturris*) cerithiformis: gene order and gastropod phylogeny. *Toxicon*, 48, 29-43.
- Bang, R., DeSalle, R. and Wheeler, W., 2000. Transformationalism, taxism, and developmental biology in systematics. *Systematic Biology*, **49**, 19-27.
- Bengtson, S., 1992. The cap-shaped Cambrian fossil *Maikhanella* and the relationship between coeloscleritophorans and molluscs. *Lethaia*, **25**, 401-420.
- Bengtson, S. and Conway Morris, S., 1984. A comparative study of Lower Cambrian *Halkieria* and Middle Cambrian *Wiwaxia*. *Lethaia*, **17**, 307-329.
- Blanchette, M., Kunisawa, T. and Sankoff, D., 1999. Gene order breakpoint evidence in animal mitochondrial phylogeny. *Journal* of *Molecular Evolution*, **49**, 193-203.
- Bleidorn, C., Podsiadlowski, L. and Bartolomaeus, T., 2006. The complete mitochondrial genome of the orbiniid polychaete *Orbinia latreillii* (Annelida, Orbiniidae) – a novel gene order for Annelida and implications for annelid phylogeny. *Gene*, 370, 96-103.
- Boore, J. L., 1999. Animal mitochondrial genomes. Nucleic Acids Research, 27, 1767-1780.
- Boore, J. L., 2004. Complete mitochondrial genome sequence of Urechis caupo, a representative of the phylum Echiura. BMC Genomics, 5, 67.
- Boore, J. L., 2006. The complete sequence of the mitochondrial genome of *Nautilus macromphalus* (Mollusca: Cephalopoda). *BMC Genomics*, **7**, 182.
- Boore, J. L. and Brown, W. M., 1998. Big trees from little genomes: mitochondrial gene order as a phylogenetic tool. *Current Opinion in Genetics & Development*, 8, 668-674.
- Brown, W. M., 1985. The mitochondrial genome of animals. In MacIntyre, R. J., ed., Molecular Evolutionary Genetics, 95-130. Plenum Press, New York.
- Butterfield, N. J., 1990. A reassessment of the enigmatic Burgess Shale fossil Wiwaxia corrugata (Matthew) and its relationship to the polychaete Canadia spinosa Walcott. Paleobiology, 16, 287-303.
- Cohen, B. L., 2000. Monophyly of brachiopods and phoronids: reconciliation of molecular evidence with Linnaean classification (the subphylum Phoroniformea nov.). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **267**, 225-231.
- Cohen, B. L. and Lüter, C., 2003. The brachiopod fold: a neglected body plan hypothesis. *Palaeontology*, **46**, 59-65.

- Conway Morris, S., 1985. The Middle Cambrian metazoan *Wiwaxia* corrugata (Matthew) from the Burgess Shale and Ogygopsis Shale, British Columbia, Canada. *Philosophical Transactions of the* Royal Society of London, Series B, **307**, 507-586.
- Conway Morris, S., 1995. Nailing the lophophorates. *Nature*, **375**, 365-366.
- Conway Morris, S., 1998. The crucible of creation. The Burgess Shale and the rise of animals. 242p., Oxford University Press, Oxford.[邦 訳:サイモン・コンウェイ・モリス(松井孝典監訳), 1997. カ ンブリア紀の怪物たち. 301p., 講談社現代新書]
- Conway Morris, S. and Peel, J. S., 1990. Articulated halkieriids from the Lower Cambrian of north Greenland. *Nature*, **345**, 802-805.
- Conway Morris, S. and Peel, J. S., 1995. Articulated halkieriids from the Lower Cambrian of North Greenland and their role in early protostome evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **347**, 305-358.
- De Robertis, E. M. and Sasai, Y., 1996. A common plan for dorsoventral patterning in Bilateria. *Nature*, **380**, 37-40.
- Endo, K., 2001. The phylogenetic position of brachiopods inferred from mitochondrial gene orders. In Brunton, C. H. C., Cocks, L. R. M. and Long, S. L., eds., Brachiopods: past and present (The Systematic Association Special volume), 142-149. Taylor & Francis, London.
- 遠藤一佳,2004.生体高分子と歴史情報.小沢智生・瀬戸口烈司・速 水格編,古生物の科学4.古生物の進化,111-138,朝倉書店.
- Endo, K., Noguchi, Y., Rei Ueshima, R. and Jacobs, H. T., 2005. Novel repetitive structures, deviant protein-encoding sequences and unidentified ORFs in the mitochondrial genome of the brachiopod *Lingula anatina*. *Journal of Molecular Evolution*, **61**, 36-53.
- Ferguson, E. L., 1996. Conservation of dorsal-ventral patterning in arthropods and chordates. *Current Opinion in Genetics & Development*, 6, 424-431.
- Finnerty, F. R., Pang, K., Burton, P., Paulson, D. and Martindale, M. Q., 2004. Origins of bilateral symmetry: *Hox* and *dpp* expression in a sea anemone. *Science*, **304**, 1335-1337.
- Gallut, C., Barriel, V. and Vignes, R., 2000. Gene order and phylogenetic information. *In* Sankoff, D. and Nadeau, J. H., *eds.*, *Comparative Genomics*, 123-132. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Gould, S. J., 2002. The structure of evolutionary theory. 1433p., The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Hannenhalli, S. and Pevzner, P., 1995. Transforming cabbage into turnip (polynomial algorithm for sorting signed permutations by reversals). *Proceedings of the 27th Annual ACM symposium on the Theory of Computing*, 178-187. ACM Press, New York.
- Helfenbein, K. G. and Boore, J. L., 2004. The mitochondrial genome of Phoronis architecta – comparisons demonstrate that phoronids are lophotrochozoan protostomes. *Molecular Biology* and Evolution, 21, 153-157.
- Hinman, V. F., O'Brien, E. K., Richards, G. S. and Degnan, B. M., 2003. Expression of anterior Hox genes during larval development of the gastropod Haliotis asinina. Evolution & Development, 5, 508-521.
- Holmer, L. E., Skovsted, C. B. and Williams, A., 2002. A stem group brachiopod from the Lower Cambrian: support for a *Micrina* (halkieriid) ancestry. *Palaeontology*, 45, 875-882.
- Jacobs, H. T., Balfe, P., Cohen, B. L., Farquharson, A. and Comito, L., 1988. Phylogenetic implications of genome rearrangement and sequence evolution in echinoderm mitochondrial DNA. *In* Paul, C. R. C. and Smith, A. B., *eds., Echinoderm Phylogeny and Evolutionary Biology*, 121-137. Clarendon Press, Oxford.
- Jennings, R. M. and Halanych, K. M., 2005. Mitochondrial genomes of *Clymenella torquata* (Maldanidae) and *Riftia pachyptila* (Siboglinidae): evidence for conserved gene order in Annelida.

Molecular Biology and Evolution, 22, 210-222.

- Kececioglu, J. and Sankoff, D., 1995. Exact and approximation algorithms for sorting by reversals, with application to genome rearrangement. *Algorithmica*, **13**, 180-210.
- Labarre, A., 2006. New bounds and tractable instances for the transposition distance. *IEEE/ACM Transactions on Computational Biology and Bioinformatics*, **3**, 380-394.
- Larget, B., Simon, D. L., Kadane, J. B. and Sweet, D., 2004. A Bayesian analysis of metazoan mitochondrial genome arrangements. *Molecular Biology and Evolution*, 22, 486-495.
- Lowe, C. J. et al. (12 others), 2006. Dorsoventral patterning in hemichordates: insight into early chordate evolution. *PLoS Biology*, 4, 1603-1619.
- Lavrov, D. V., Forget, L., Kelly, M. and Lang B. F., 2005. Mitochondrial genomes of two demosponges provide insights into an early stage of animal evolution. *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 1231-1239.
- Matus, D. Q., Pang, K., Marlow, H., Dunn, C. W., Thomsen, G. H. and Martindale, M. Q., 2006. Molecular evidence for deep evolutionary roots of bilaterality in animal development. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 103, 11195-11200.
- Nederbragt, A. J., van Loon, A. E. and Dictus, W., A. G., 2002. Expression of Patella vulgata orhologs of *engrailed* and *dpp-BMP* 2/4 in adjacent domains during molluscan shell development suggests a conserved compartment boundary mechanism. *Developmental Biology*, **246**, 341-355.
- Nielsen, C., 1991. The development of the brachiopod Crania (Neocrania) anomala (O. F. Müller) and its phylogenetic significance. Acta Zoologica (Stockholm), 72, 7-28.
- Nielsen, C., 2001. Animal Evolution: interrelationships of the living phyla. Second edition. 563p., Oxford University Press, Oxford.
- Nikaido, M., Hamilton, H., Makino, H., Sasaki, T., Takahashi, K., Goto, M., Kanda, N., Pastene, L. A. and Okada, N., 2006. Baleen whale phylogeny and a past extensive radiation event revealed by SINE insertion analysis. *Molecular Biology and Evolution*, 23, 866-872.
- Pe'er, I. and Shamir, R., 1998. The median problems for breakpoints are NP-complete. *Electronic Colloquim on Computational Complexity*, Report (71), 1-16.
- Philippe, H., Chyenuil, A. and Adoutte, A., 1994. Can the Cambrian explosion be inferred through molecular phylogeny? *Development*, 120 (Supplement), 15-25.
- Poulsen, C., 1967. Fossils from the Lower Cambrian of Bornholm. Danske Videnskabernes Selskab, Matematisk-Fysiske Meddelelser, 36, 1-48.
- Rentzsch, F., Anton, R., Saina, M., Hammerschmidt, M., Holstein, T. W. and Technau, U., 2006. Asymmetric expression of the BMP antagonists *chordin* and *gremlin* in the sea anemone *Nematostella vectensis*: implications for the evolution of axial patterning. *Developmental Biology*, **296**, 375-387.
- Runnegar, B., 1996. Early evolution of the Mollusca: the fossil record. In Taylor, J., ed., Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca, 77-87. Oxford University Press, Oxford.
- 斎藤道子,2007. 触手冠動物の起源と腕足動物の進化.西田睦編, 海洋生命系のダイナミクスシリーズ第1巻:海洋の生命史ー生命 は海でどう進化したか,東海大学出版会.(印刷中)
- Sankoff, D., Leduc, G., Antoine, N., Paquin, B., Lang, B. F. and Cedergren, R. J., 1992. Gene order comparisons for phylogenetic inference: evolution of the mitochondrial genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 89, 6575-6579.
- Savazzi, E., 1991. Burrowing in the inarticulate brachiopod Lingula anatina. Palaaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 85, 101-106.
- Sempere, L. F., Cole, C. N., McPeek, M. A. and Peterson, K. J., 2006. The phylogenetic distribution of metazoan microRNAs: insight into evolutionary complexity and constraint. *Journal of*

Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.), 306B, 575-578.

- Setubal, J. C. and Meidanis, J., 2001. 分子生物学のためのバイオイ ンフォマティクス入門(五条堀孝監訳/遠藤俊徳代表訳). 268p., 共立出版.
- Stechmann, A. and Schlegel, M., 1999. Analysis of the complete mitochondrial DNA sequence of the brachiopod *Terebratulina retusa* places Brachiopoda within the protostomes. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 266, 2043-2052.
- Ushatinskaya, G. T., 2002. Genus *Micrina* (small shelly fossils) from the Lower Cambrian of South Australia: morphology, microstructures, and possible relation to halkieriids. *Paleontological Journal*, **36**, 9-19.
- Vinther, J. and Nielsen, C., 2005. The early Cambrian Halkieria is a mollusc. Zoologica Scripta, 34, 81-89.
- Waeschenbach, A., Telford, M. J., Porter, J. S. and Littlewood, D. T. J., 2006. The complete mitochondrial genome of Flustrellidra hispida and the phylogenetic position of Bryozoa among the

Metazoa. Molecular Phylogenetics and Evolution, 40, 195-207.

- Williams, A. et al. (14 others), 1997. Brachiopoda (Introduction). In Kaesler, R. L., ed., Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, revised, Volume 1, 1-539. Geological Society of America, Boulder, and University of Kansas Press, Lawrence.
- Williams, A. et al. (17 others), 2000. Brachiopoda Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part). In Kaesler, R. L., ed., Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, revised, Volume 2, 1-423. Geological Society of America, Boulder, and University of Kansas Press, Lawrence.
- Williams, A. and Holmer, L. E., 2002. Shell structure and inferred growth, functions and affinities of the sclerites of the problematic *Micrina*. *Palaeontology*, 45, 845-873.
- 山崎貴史,2004. ミトコンドリア DNA の遺伝子再配列に基づく後 生動物の系統分類. 筑波大学自然学類地球科学主専攻平成 15 年 卒業論文,1-22.

