Hox genes of the direct-type developing sea urchin Peronella japonica

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2018-11-19 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: Yamaguchi, Masaaki メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24517/00052839

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 3.0 International License.



Hox 遺伝子から探る棘皮動物の進化

（課題番号　１０８３６００９）

平成１０年度～平成１１年度科学研究費補助金（基盤研究 C）研究成果報告書

平成１２年３月

研究代表者　山　口　正　晃

著　者　寄贈

AKEN
999
70

はしがき

古生物学的なデータから、カンブリア紀初頭に多細胞動物とくに左右相称動物の大規模な放散、いわゆるカンブリア大爆発がおこったことが示されている。このような動物の基本的な体のつくり（ボディープラン）の多様化の背景には、個々の動物種のレベルでみれば、それに対応した発生プログラムの改変があったはずである。そのような観点から、分子発生学的な手法によって、とくに前後軸あるいは背腹軸といった動物のかたちをきめる基本メカニズムを比較することによって、多様なボディープランが生み出された謎を解き明かそうとする新しい分野、進化発生生物学が生まれつつある。

体の前後をきめるHox遺伝子群は，節足動物と脊索動物とで、作りも働きもかわらない。すなわち、いずれの動物においてもこの遺伝子群は染色体上でクラスター構造をつくっていて、そのクラスターにおける遺伝子の並び方と胚におけるその遺伝子の発現領域とのあいだにcolinearityがみられる。これは，ボディープランがちがうと考えられてきた前口動物と後口動物が，共通祖先の発生プログラムを保ち，それによって前後のかたち作りをしていることを示している。

棘皮動物は、五放射相称という他の生物にない形質を共有している。とはいっても、棘皮動物は脊索動物に近い後口動物のメンバーなので、左右相称の祖先から進化したのはまちがいない。この左右相称から放射相称へのボディープランの変化が、どのようにして起きたかについて、はげしく議論されているが、答えはでていない。個体発生でみると、この放射相称は、幼生が成体へと変態するとき、幼生の左側にできる成体原基の中で作られる。幼生の口が成体原基に移り成体の口となり、そのまわりに水管系が放射状につくられる。この研究は、ヨツアナカシパンというウニを使って、Hox クラスターの構成を明らかにし、幼生とくに成体をつくりだすウニ原基で、Hox 遺伝子がどのように発現するかを調べることによって、棘皮動物がいかにして放射相称になったのかを明らかにすることを目的としている。

棘皮動物の胚は変態して成体になるまで約２ヶ月かかるため，発生ステージのそろった後期胚をたくさん集めるのはむずかしい。ところが、ヨツアナカシパンは例外的にえさをたべずに３日で変態する。この直接発生型の日本特産種を使うことが，この研究のアイデアである。

5種のウニの研究から、これまでに8種のHox遺伝子がとられ、Hoxクラスターは1個であることがわかっていた。最近、Davidsonのグループによって Strongylocentrotus purpuratus ゲノムにおける Hox クラスターの構造が明らかにされ、そこには10個の遺伝子が含まれること、また、その構成は脊索動物のそれと本質的には変わりがないこと、ただし、Hox4-5タイプの遺伝子が1つしかないことが示された。Hox クラスターは数百キロベースにおよぶ巨大な遺伝子群である。ヨツアナカシパンの場合も、この配列をすべてきめれば、そこにある遺伝子の構造と正確な位置がわかり、それとは別に新しい事実もでてくるだろう。しかし、私が知りたいことは、棘皮動物が進化の歴史のなかで、前後を失い放射相称になった道すじである。それは、祖先の使っていたHox遺伝子の一部を捨てたからなのか、それとも使い方を変えただけなのか、あるいは、なにも変えずにかたちだけが変わったのか、ということであって、すべての配列情報が必要なわけではない。必要なことは、(1) ヨツアナカシパンのHoxクラスターには何個の遺伝子があるのか、(2) その遺伝子はクラスターのどの位置のものか、そして(3) その遺伝子は発現しているのか、ということである。それをはっきりさせたうえで、ウニ原基でのそれぞれの遺伝子の発現パターンを調べればよいのである。そのため、ゲノムライブラリーのスクリーニングというオーソドックスなやり方とはちがう、手軽にすます道を考えた。(1) ゲノム PCR で Hox 遺伝子の一部をふやし、その配列をきめ、個数を知る、(2) その配列をもとに、既知の Hox 遺伝子といっしょに系統樹をかき、クラスターでの位置を推定する、(3) RT-PCR でその遺伝子が胚で発現しているか調べる、というやり方である。

その結果、これまで6種のウニで単離された10個のHox遺伝子のすべてに対するヨツアナカシパンのオーソロガスな遺伝子と、後方グループに属する新規のHox遺伝子を単離・同定することに成功し、同時にそれぞれの遺伝子のクラスターにおける位置も推定できた。また、それらの遺伝子はすべて RT-PCR でも検出できたので、胚で発現していることも明らかになった。次に、それらの遺伝子の胚において発現する時期と場所を解析するために、各Hox遺伝子に対して特異的なプローブを作製する作業にかかった。PCR と RT-PCR で増幅したHox遺伝子のホメオドメインはお互いに相同性が高く、特異的なプローブとしては使えないため、3'-RACE 法によってそれぞれの遺伝子 cDNA のホメオドメインと3‘末端との間の配列を増幅・単離することを試みた。その結果、

これまでに 3 種の Hox 遺伝子の 3’ 側を単離することに成功した。それらの配列をプローブとしてノーザンブロット法によって胚での発現時期をしらべたが、残念ながら用意した RNA 量が少なかったため、シグナルを得ることはできなかった。次のヨツアナカシパンのシーズン（夏）では、いろいろな発生段階の胚から RNA を抽出すると同時に、in situ ハイブリダイゼーションに用いる固定胚を作り、胚発生での発現時期と場所を明らかにしたいと考えている。また、それまでに残りの 8 種の Hox 遺伝子の 3‘側も用意する予定である。

この研究では時間がなく Hox 遺伝子の発現までは調べることができなかったが、ウニ原基での発現パターンについて、4 つを予想している。祖先の前後がウニのロー反口（肛門）であるとすると、(1) 口から放射状に前→後の遺伝子（5 匹のオタマジャクシが頭をくっつけたもの)、(2) 口から放射状に後→前の遺伝子（頭が 5 つのヤマタノオロチ)、(3) 同様に放射状であるが、中心が前と後の遺伝子、周辺が中間の遺伝子（3 体腔性の幼生の真ん中がウニ原基になるので、オタマジャクシの胸を放射状に横にひっぱり、前後につぶしたもの)、の 3 つが考えられる。また、幼生から成体へと変態するとき、口ー肛門が 90 度ねじれる。これを系統発生のなごりとすると、ウニの口ー反口は祖先の左右にあたる。この場合、Hox 遺伝子はウニ原基で放射状ではなく、幼生の前後にそって前→後の順に発現すると予想される。ヨツアナカシパンのウニ原基での放射相称のでき方は、一番ありえそうもない最後のものを臭わせる。そして、運よく予想した発現パターンのどれかになれば、進化発生生物学の光が、地球上に棘皮動物が現われた 5 億年前まで届くことを意味する。

研究組織

研究代表者　：　山口正晃（金沢大学理学部生物学科）

研究経費

平成１０年度　２、３００千円
平成１１年度　１、１００千円
計　　３、４００千円

研究発表

(1) 学会誌等

1. Yamaguchi, S., Hano, Y., Hayashi, A, and Yamaguchi, M. (2000) The Hox genes of the direct-type developing sea urchin *Peronella japonica*. Zygote, in press.
2. Yamaguchi, S., Hano, Y., Hayashi, A, and Yamaguchi, M. PCR-survey of the Hox genes of the direct-type developing sea urchin Peronella japonica.（投稿中）
3. Fijita, Y., Iijima, M., Nakajima, Y., Amemiya, S., and Yamaguchi, M. Three-dimensional analyses of formation of the archenteron and its derived structures of the sea urchin, Peronella japonica.（準備中）

(2) 口頭発表

1. 山口正太郎、羽野優子、林あかね、山口正晃
   ヨツアナカシパンの Hox 遺伝子の解析
   日本動物学会第７０回大会（平成１１年９月）
2. Yamaguchi, S., Hano, Y., Hayashi, A, and Yamaguchi, M.
   The Hox genes of the direct-type developing sea urchin *Peronella japonica*.
   The International Symposium on Development and Fertilization of Sea Urchin and Marine Invertebrates（平成１１年１２月）

研　究　成　果

（1）　ヨツアナカシパンの Hox 遺伝子の単離

ヨツアナカシパンの遺伝子を PCR 法および RT-PCR 法によって増幅するため、ホメオドメインでよく保存されている領域，第一，第三ヘリックスをタゲートにしたすべての Hox 遺伝子を増幅できる縮重プライマーを設計し，フォワードプライマーを Hox-S、リバースプライマーを HoxA1、Hox-A2 と命名した（図２)。それらのプライマーを 10μM になるようにしてヨツアナカシパンの精巣から得た genomic DNA（100ng）をテンプレートにして、dNTP は 0.2mM、Taq DNA ポリメラーゼは 1unit になるように 25μｌに調製し PCR を 94℃-2 分(92.5℃-30 秒, 50℃-2 分, 72℃-30 秒)×30, 72℃-20 分の条件で Hot start 法を用いて行なった。また、ヨツアナカシパンのの受精直後から 6 時間ごとに 72 時間までの段階の胚から Li-Urea 法を用いて得た Total RNA を Oligotex dT30 を使って Poly(A)+RNA に精製し、そのうち 1μg の Poly(A)+RNA を用いて cDNA を合成した。ここで合成された cDNA 約 10ng を使って Hox-S／HoxA1 プライマーを用いて RT-PCR を genomic PCR と同じ条件で行なった。この時 Hox1 に対してはより特異性の高いプライマー Hox-F0（図２）を Hox-S よりも少し上流に設計し 94℃-2 分（92.5℃-30 秒，50℃-2 分，72℃-30 秒)×30，72℃-20 分の条件 PCR を行なった．PCR 後、PCR 産物をアガロースゲルで電気泳動し目標のバンドを切り出し、Prep-A-gene（BIO-RAD）で精製した。その精製断片を Ligation kit（TAKARA）を用いて T-vector に組込み(16℃　2ｈ－4ｈ)、トランスフォーメーションして LB/Amp プレートにまいた。生じたホワイトコロニーを 37℃オーバーナイトで培養し、Quantnm Prep Mini Kit（BIO-RAD）を用いてプラスミドを調製した。そのプレップ産物をエタノール沈殿してシークエンスを行ない配列を決定した。

最初に行なった HoxS/HoxA1 のプライマーによる genomic PCR と RT-PCR でホメオドメインの間にイントロンがないと仮定すると 125bp の断片が得られる。そこで PCR 産物を電気泳動し，125bp のバンドを切り出しシークエンスまでもっていった結果、11 個の Hox-type 遺伝子が得られた。そこでその Hox-type 遺伝子を得られた順に Pj1-Pj11 と命名した。また，脊椎動物などで

は最前方に位置するHox1により特異性の高いプライマーHoxF0を用いたPCRの結果、さらに2つのHox-type遺伝子が得られ、そしてそれらをPj12，Pj13と命名した。Pj1-Pj13はすべてRT-PCRでも得られたので、これらの遺伝子は幼生で発現していることが明らかになった（図3）。またどのHox-type遺伝子に対しても少なくとも同一配列の2つ以上のクローンが得られたので、PCRによる突然変異の可能性は除外され、ホメオドメイン中の21番から47番アミノ酸まで28アミノ酸配列が確定された（図3）。

最近、Davidsonらのグループは*Strongylocentrotus purpuratus*のゲノムにおけるHox遺伝子クラスターの構造を明らかにした。このクラスターは10個のHox遺伝子を含んでいる。これらの10個のHox遺伝子と今回得られたヨツアナカシパンの13個のHox-type遺伝子とを近隣結合法で比較してみた(図4)。その結果、*Strongylocentrotus purpuratus*の10個のHox遺伝子に対応するヨツアナカシパン遺伝子（オーソログ遺伝子）がそれぞれ1個ずつみつかった。しかし，Pj9とPj13は*Strongylocentrotus purpuratus*に対応するものがなく、新規のHox-type遺伝子と示唆された。そこで、ナメクジウオやマウスのHox遺伝子と系統解析を行った（図5）。その結果、Hox遺伝子はその配列から前方、中間、後方の3つのグループに大別され、Pj9は前方グループに、Pj13は後方グループに属することが明らかになった。　また、Pj9とPj13の配列を用いてデータベースを検索したところ、Pj9はナメクジウオのParaHoxであるXloxとアミノ酸配列が100%一致することが明らかになった（図6)。またPj13は後方グループのHox遺伝子と高い相同性を持つことが分かった。そこで、Pj9とPj13をナメクジウオのParaHox遺伝子とマウスのHox遺伝子と近隣結合法で比較した(図7)。この方法でもたしかにPj9はXloxとクレードを形成すること、またPj13は後方のParaHox遺伝子であるCdxとは遠く、データベース検索の結果同様，ParaHox遺伝子ではなく後方グループのHox遺伝子であることがはっきりした。

（2）　ヨツアナカシパンHox遺伝子の3‘側の単離

PCR法とRT-PCR法で　増幅したHox遺伝子断片はホメオドメインであるため、その配列は各遺伝子間で高い相同性をしめすため、ノーザン法あるいはin situ ハイブリダイゼーション法で各遺伝子の発現を調べるためのプローブとしては使用できない。そこで3’-RACE法によって各Hox遺伝子の3‘側の配列

を増幅、単離し、それらを特異的なプローブとして用いることにした。

RT-PCR と genomic PCR で得られた 13 個の Hox-type 遺伝子断片のそれぞれに特異的フォワードプライマー(Pj1-Pj13)を HoxS プライマーの少し下流に設計し（図 3)、3'-RACE System（Gibco BRL）を用いて各遺伝子の 3 '側を増幅した。3'末端の Poly(A)+ 配列の下流にあるアダプター配列にたいする 4 種のプライマー、AP-1、AP-1S、AP-2N、AUAP(dT)を用意し、プライマーの Tm 値の合うものをリバースプライマーにして 3'-RACE を行なった。PCR はプライマーを 0.4μM、dNTP は 0.2mM に調整し、cDNA10ng をテンプレートにして 94℃-2 分（92.5℃-30 秒，Tm-2℃-30 秒，72℃-2 分)×30，72℃-20 分の条件で行なった。この時、DNA ポリメラーゼは最初 15kb 位までの長い DNA が増幅できる ExTaq(TAKARA)を用いていたが，途中で通常の Taq DNA ポリメラーゼでも変わらないことが分かり、3'-RACE でも抗 Taq 抗体を用いた hot start で PCR 反応を行った。リバースプライマーはフォワードプライマーの Tm 値に合わせて使用することにした。その結果、Pj1 (760bp)、Pj4 (650bp)、Pj7 (520bp)、Pj9 (800bp)の 3'末端を得ることに成功した。しかし，他のものはリバースプライマーによる非特異的増幅が非常に多く見られ，特異的バンドを特定するにはいたらなかった。そこで、1st PCR として Hox-S/AP-1S のプライマーセットで PCR を行ない、すべての Hox-type 遺伝子の 3' 側を増幅し、Prep-A-Gene Kit（BIO-RAD）を用いて精製した。次に、それを鋳型として各遺伝子に特異的なプライマーを用いて 2nd PCR を行なった。しかし，これでも非特異的バンドが見られるため、特異的バンドを特定するために 2nd PCR 産物に対してサザンハイブリダイゼーションを行なった。プローブは先の RT-PCR や genomic PCR でえられた 125bp の各 Hox 遺伝子断片を DIG 標識したものを使った。しかしポジティブコントロール以外は検出されなかった。現在、それぞれの Hox 遺伝子に対する特異的なプライマーと実験条件等を検討し直し、必要であれば新たに合成してもう 1 回 3'-RACE を試みるつもりである。

（3） ヨツアナカシパン胚における原腸とそれに由来する構造の形成

ヨツアナカシパンは直接発生型のウニで、幼生は餌をとることなく 3 日で変態するため、後期発生とくにウニ原基形成過程を研究するためのよい実験系となる。この理由のためにわれわれはこのウニを材料として Hox 遺伝子の解析を

行っている。今後、Hox 遺伝子の幼生における発現様式を調べるにあたって、ヨツアナカシパンのウニ原基形成過程を理解していることが重要である。そこで共焦点レーザー蛍光顕微鏡を用いて、幼生における原腸とそれに由来する構造、特に将来ウニ原基を形成する体腔の形成過程を観察した。その結果、これまで報告されているものとは全く異なるやり方で体腔を形成することが明らかになった。初期原腸胚において、原腸の先端部に細胞塊がみられた。原腸は陥入するにしたがってそのほぼ中間で曲がり、先端の細胞塊は胚の左側に、原腸の原口側は胚の右側に位置するようになった。プリズム幼生期になると、細胞塊と原腸のそれぞれから全く異なる様式で体腔が形成された。まず原腸に由来するものは、原腸の先端が２つに枝分れすることによって作られた。１つの枝は短く左前方（口側）に突出するのに対して、他方は羊膜陥の下に沿って口側から反口側に向かって長く伸長した。一方、原腸の左側にあった細胞塊は、一部が原腸の右側に移動し、原腸基部をとりまくようになった。そのとき、細胞塊の内部に裂体腔的に空所が生じ、やがてその体腔から羊膜陥に向かって、そして原腸由来の体腔を取り囲むように、複数の枝が突出した。ウニ原基は外胚葉から陥入する羊膜陥と体腔の一部からできる水腔とによって形作られる。ヨツアナカシパンで観察された２系統の体腔のどちらが水腔に相当するかはいまのところ不明であるが、後口動物に属するウニにおいて細胞塊から前口動物的に裂体腔がつくられるのは非常に特殊なことで、その役割に興味がもたれる。

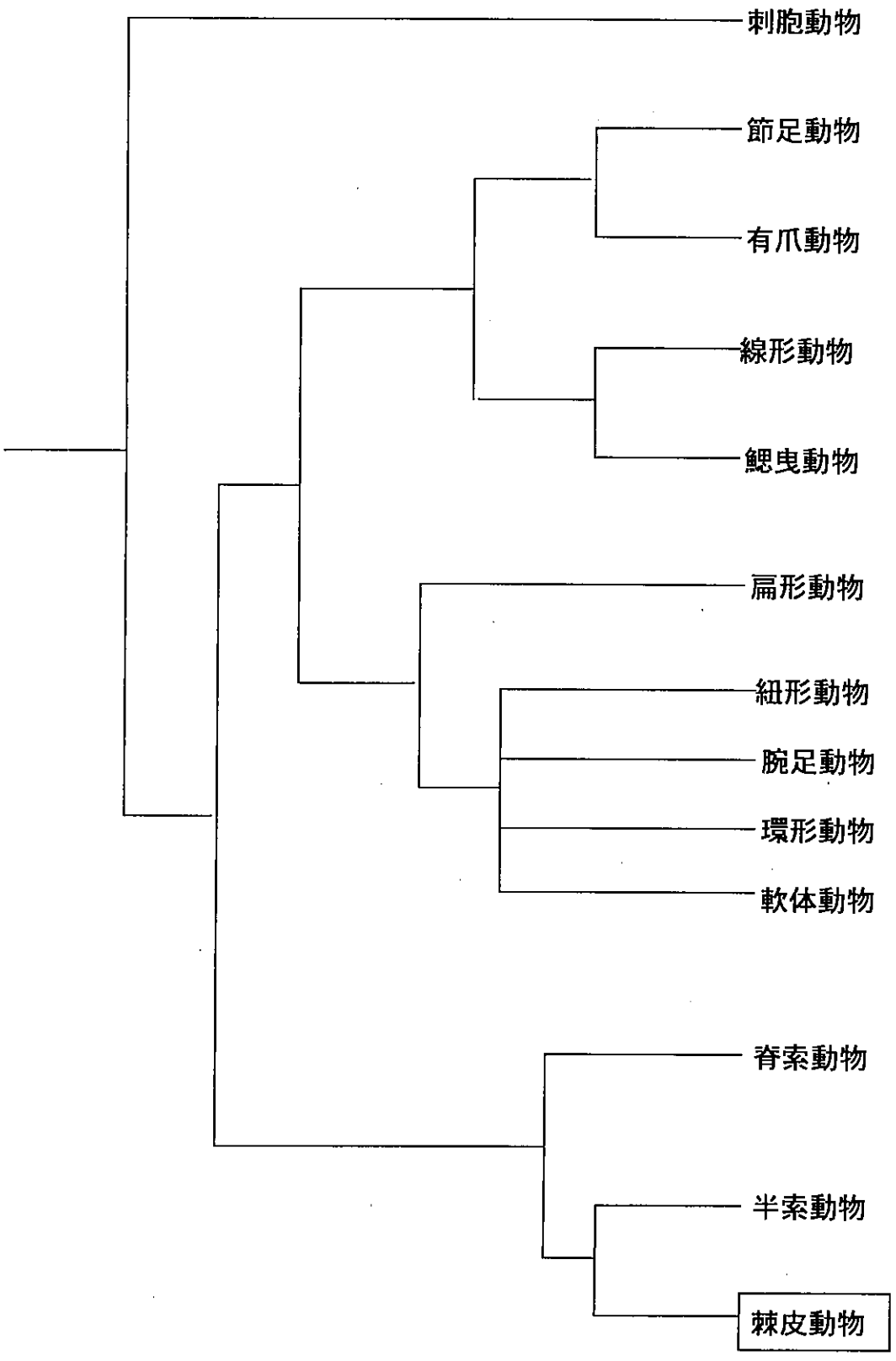
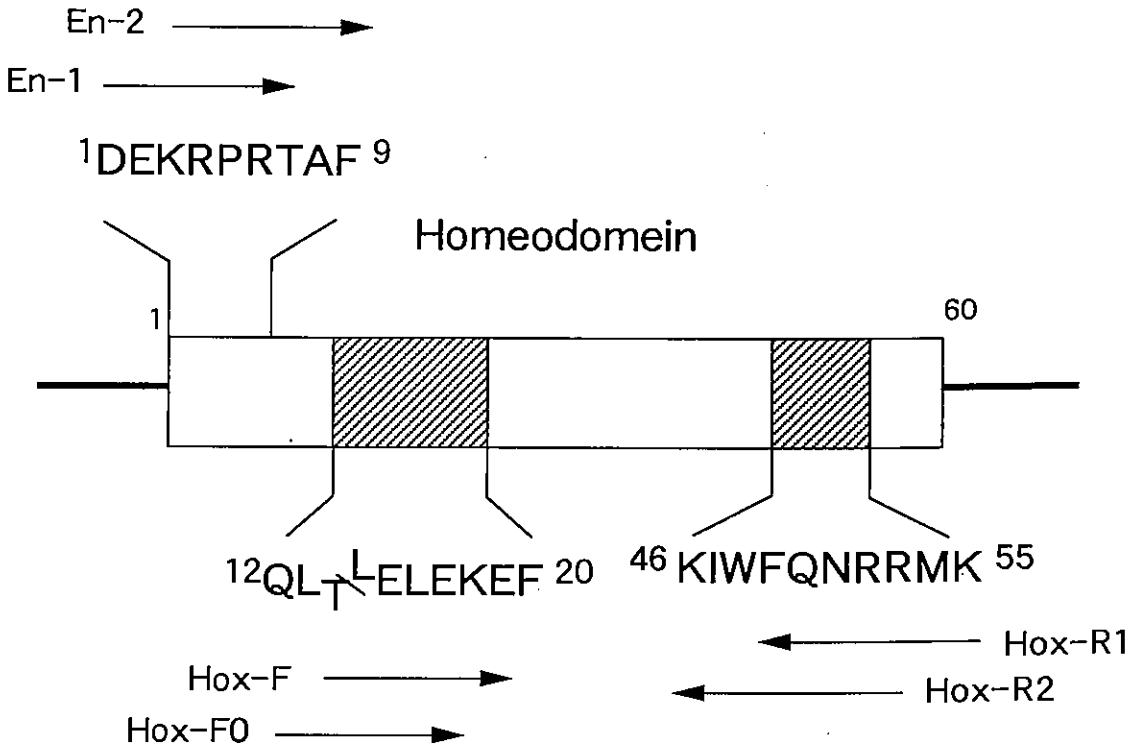

刺胞動物
節足動物
有爪動物
線形動物
鰓曳動物
扁形動物
紐形動物
腕足動物
環形動物
軟体動物
脊索動物
半索動物
棘皮動物

図１　後生動物の系統樹

PCR法に用いたHox遺伝子特異的プライマー
およびengrailed遺伝子特異的プライマー



Hox-F0	5'	-CAR YTN ACN GAR YTN GAR AA-	3'	Tm 52℃
Hox-F	5'	-YTN GAR YTN GAR AAR GAR TT-	3'	Tm 50℃
Hox-R1	5'	-TTC ATN CKN CKR TTY TGR TT -	3'	Tm 51℃
Hox-R2	5'	-CKR TTY TGR AAC CAD ATY-	3'	Tm50℃
En-1	5'	-GAY GAR AAR MGN CCN MG-	3'	
EN-2	5'	-MGY CCN MGN ACN GCN TT-	3'	

Y=C/T
N=A/C/G/T
R=A/G
K=G/T
D=A/G/T
M=A/C

図2　プライマー配列

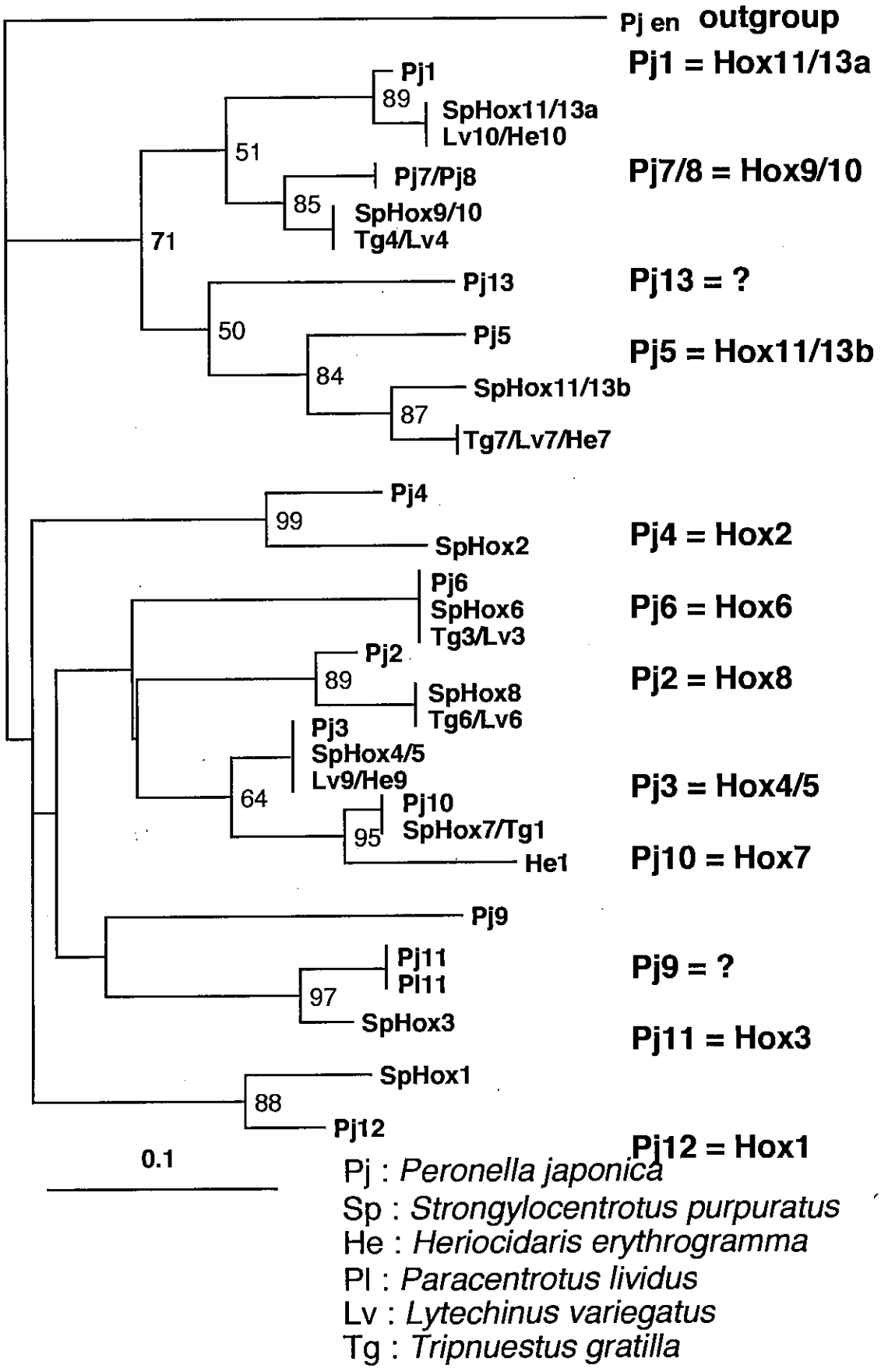
図3 確認されたHox遺伝子断片の塩基配列及びアミノ酸配列

塩基配列（白抜きの部分はプライマー配列を示す）

```
Pj1  CCTTTACAAC ATGTACCTCA CGCGTGATCG GCGCTCGCAT ATCGCCCGCG CTCTCAGTCT CACGGAGCGC CAGGTCAAGA TATGG Tm 59℃
Pj2  CCATTTCAAC CGCTACCTGA CGCGGAAGCG ACGCATCGAG ATCGCACAAG CTGTTTGCTT GACAGAACGA CAGATCAAGA TCTGG Tm 57℃
Pj3  CCATTTCAAC CGATATCTCA CCCGACGTCG ACGGATCGAG ATCGCCCACG CTCTCGGACT CACGGAGAGG CAGATCAAAA TTTGG Tm 53℃
Pj4  CCGACTCAAT AAATACCTCT GTCGACCCCG TCGGATCGAG ATCGCCGACT TCCTGGAGCT GTCAGAAAGA CAGGTCAAAA TATGGTm 62℃
Pj5  TCAGTCCAAC ATGTACCTGA CTCGAGATCG CCGGACCAAG ATGTCACAGG CCCTCGACCT CACGGAGCGA CAGGTCAAAA TCTGGTm60℃
Pj6  TCACTTCAGT CGTTACGTGA CGCGAAGGAG ACGCTTCGAG ATCGCACAGA GTCTCGGTCT CAGCGAACGT CAGATCAAGA TCTGGTm52℃
Pj7  CCTCTTCAAC ATGTACTTGA CCCGAGATCG ACGCCTCGAC ATCGCACGGA TGTTGAGCCT GACCGAGCGC CAAGTCAAGA TCTGGTm 55℃
Pj8  CCTCTTCAAC ATGTACTTGA CCCGAGATCG ACGCCTCGAC ATCGCACGGA TGCTGAGTCT GACCGAGCGT CAAGTCAAGA TCTGG
Pj9  CCACTTCAAC AAATACATCT CACGACCTCG ACGCATCGAA CTCGCAGCCA TGCTGAATCT CACCGAGCGT CACATCAAAA TTTGGTm 61℃
Pj10 CCACTTCAAC CGCTACCTAA CGCGACGACG ACGGATCGAA CTCAGCCACC TCGTCGGCTT GACAGAACGA CAGATCAAGA TCTGGTm 62℃
Pj11 CAATTTCAAC CGGTATTTGT GCCGACCTCG GAGGGTCGAA ATGGCTAAAT CACTGAGCCT AACCGAAAGA CAAATAAAAA TATGGTm 62℃
Pj12 TCATTTCAAC AAATATCTGA CGAGAGCAAG GAGAATAGAG ATTGCCGCCA TGTTGGGACT CAATGAAACG CAGGTCAAGA TCTGGTm 54℃
Pj13 CCAAGAAAAC ATGTACCTGA CGAGGGACCG AAGGAATAGG ATTTCCGAGG CATTGAACCT TAGTGAGAGA CAGGTTAAAA TCTGGTm 52℃
```

アミノ酸配列		genome PCR	RT-PCR
Pj1	LYNMY LTRDR RSHIA RALSL TERQV KIW	13 クローン	2 クローン
Pj2	HFNRY LTRKR RIEIA QAVCL TERQI KIW	4	3
Pj3	HFNRY LTRRR RIEIA HALGL TERQI KIW	6	1
Pj4	RLNKY LCRPR RIEIA DFLEL SERQV KIW	1	1
Pj5	QSNMY LTRDR RTKMF TGPRL TERQV KIW	1	2
Pj6	HFSRY VTRRR RFEIA QSLGL SERQI KIW	9	3
Pj7	LFNMY LTRDR RLDIA RMLSL TERQV KIW	8	16
Pj8	LFNMY LTRDR RLDIA RMLSL TERQV KIW	3	5
Pj9	HFNKY ISRPR RIELA AMLNL TERHI KIW	1	4
Pj10	HFNRY LTRRR RIELS HLLGL TERQI KIW	0	2
Pj11	NFNRY LCRPR RVEMA KSLSL TERQI KIW	0	4
Pj12	HFNKY LTRAR RIEIA AMLGL NETQV KIW	0	3
Pj13	QENMY LTRDR RNRIS EALNL SERQV KIW	0	6

図4　近隣結合法を用いた系統樹



Pj : *Peronella japonica*
Sp : *Strongylocentrotus purpuratus*
He : *Heriocidaris erythrogramma*
Pl : *Paracentrotus lividus*
Lv : *Lytechinus variegatus*
Tg : *Tripnuestus gratilla*

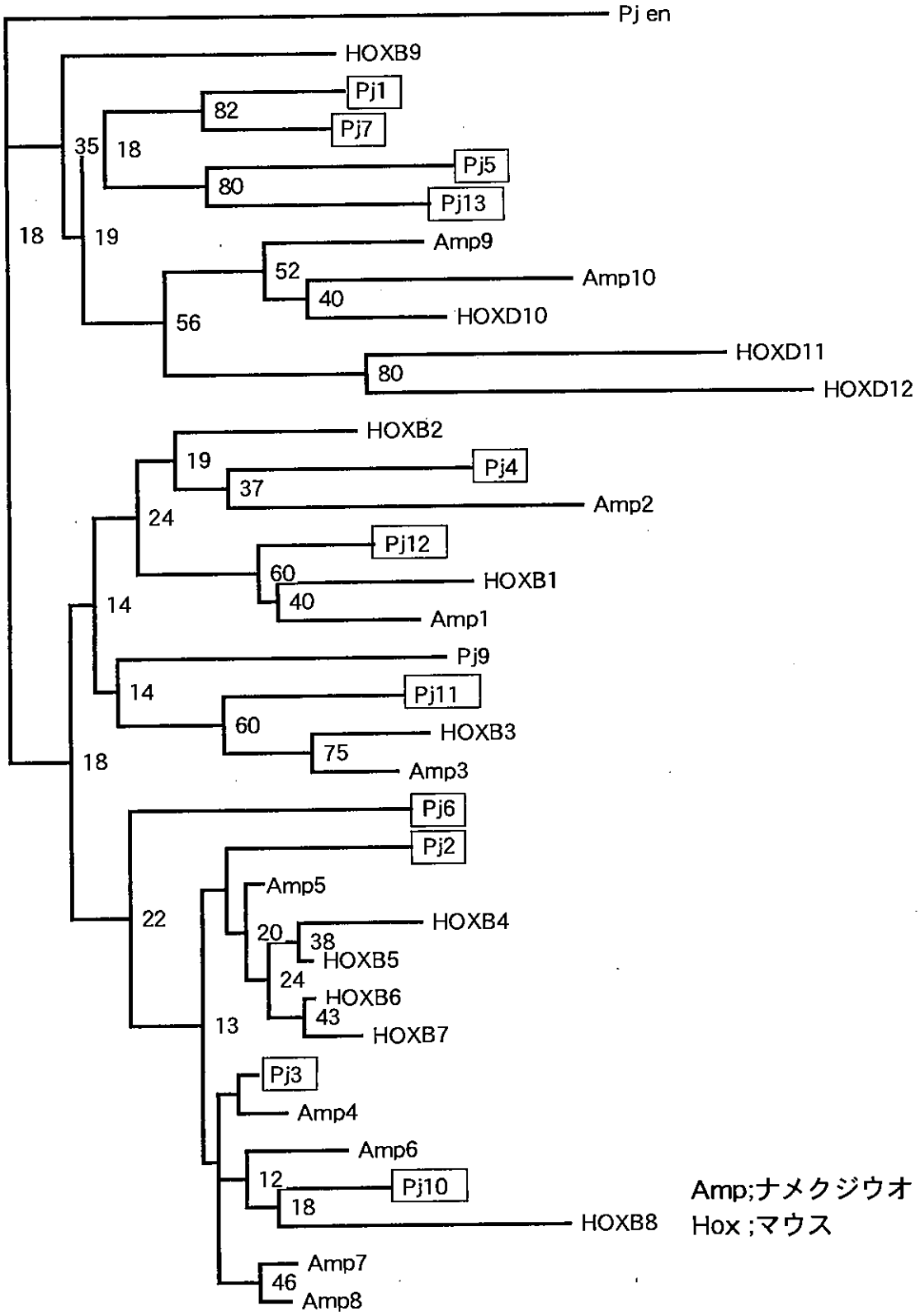


図5　ヨツアナカシパンとmouseとAmphioxusのHox遺伝子

図6

塩基配列の相同率　75.2％

```
Pj9     CCACTTCAAC AAATACATCT CACGACCTCG ACGCATCGAA CTCGCAGCCA TGCTGAATCT CACCGAGCGT CACATCAAAA TTTGG
Xlox    TCACTTCAAC AAGTACATTT CCCGTCCGCG CAGGATAGAG CTAGCCGCCA TGCTCAACCT CACAGAGAGA CACATCAAAA TCTGG
```

アミノ酸配列の相同率　100％

```
Pj9                                HFNKYISRPRRIELAAMLNLTERHIKIWFQNRRMKWKKEQ—
Xlox  —NKRTRTAYTRGQLLELEKEFHFNKYISRPRRIELAAMLNLTERHIKIWFQNRRMKWKKEQ—
```

図7

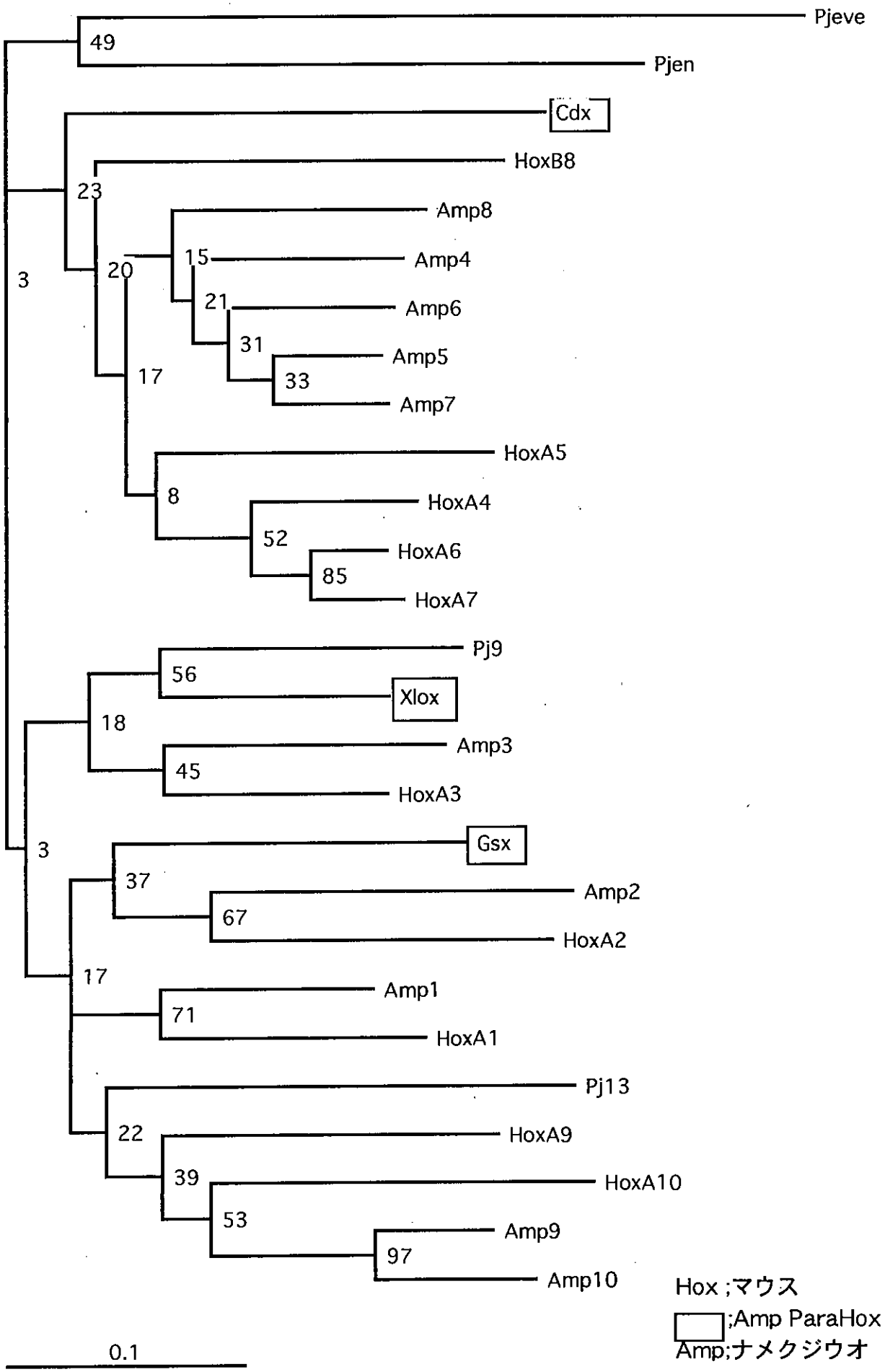
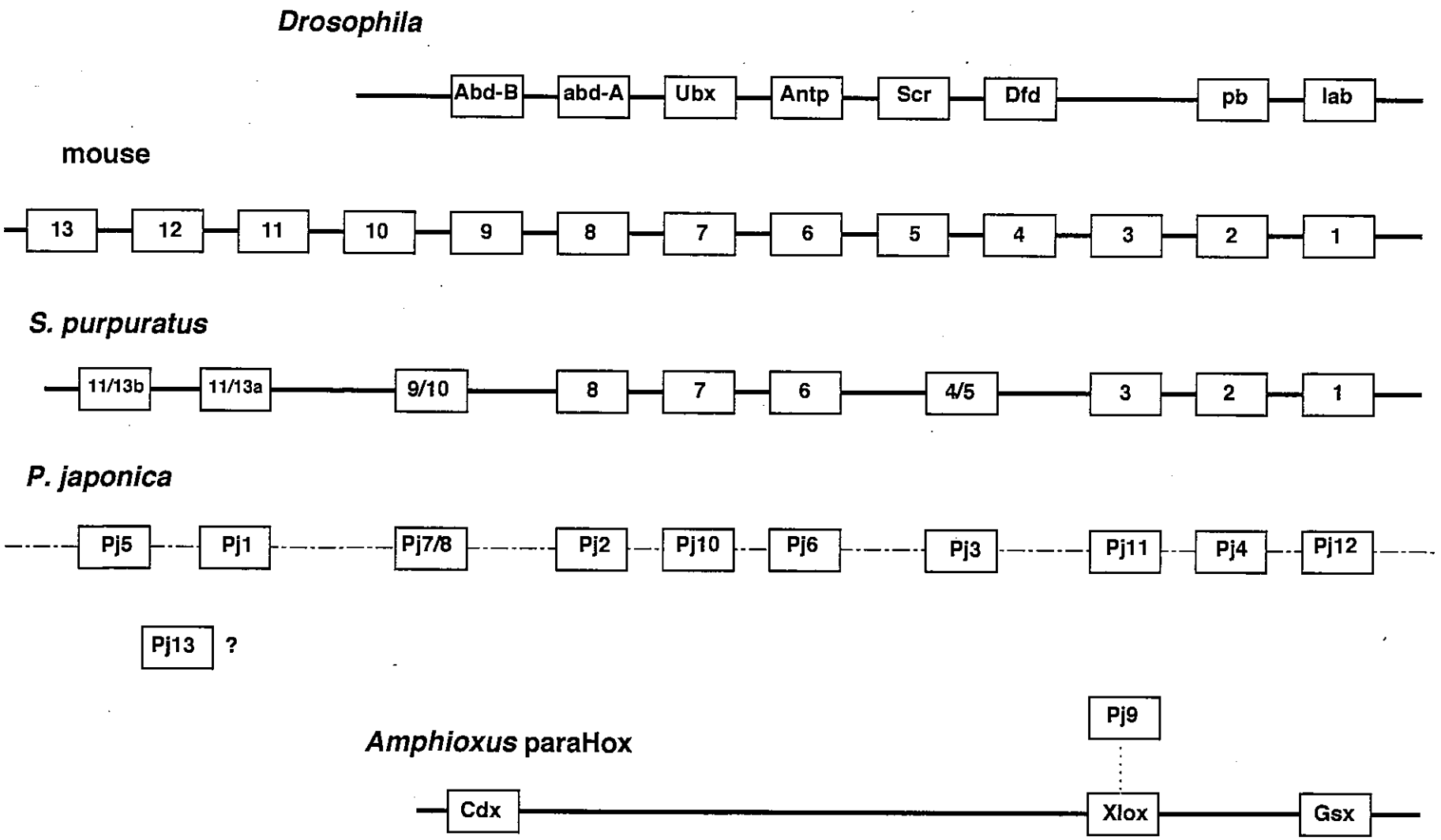

Pjeve
49
Pjen
Cdx
HoxB8
23
Amp8
15
Amp4
3
20
21
Amp6
31
Amp5
17
33
Amp7
HoxA5
8
HoxA4
52
HoxA6
85
HoxA7
Pj9
56
Xlox
18
Amp3
45
HoxA3
3
Gsx
37
Amp2
67
HoxA2
17
Amp1
71
HoxA1
Pj13
22
HoxA9
39
HoxA10
53
Amp9
97
Amp10
0.1
Hox ;マウス
;Amp ParaHox
Amp;ナメクジウオ

図8


Drosophila
Abd-B
abd-A
Ubx
Antp
Scr
Dfd
pb
lab
mouse
13
12
11
10
9
8
7
6
5
4
3
2
1
S. purpuratus
11/13b
11/13a
9/10
8
7
6
4/5
3
2
1
P. japonica
Pj5
Pj1
Pj7/8
Pj2
Pj10
Pj6
Pj3
Pj11
Pj4
Pj12
Pj13
?
Amphioxus paraHox
Pj9
Cdx
Xlox
Gsx