

特集

ホヤとナメクジウオ —脊椎動物のルーツを探る

文：西川輝昭
(東邦大学理学部生物学科)

最近、ホヤやナメクジウオが我々ヒト(脊椎動物)の祖先に近い生き物であることは知られるようになってきました。しかし、そうした研究はどのように行われ、どう進展してきたのでしょうか。そもそも、進化の神秘に迫る系統分類学とはどのような学問なのでしょうか。今号では、35年以上の長きに渡って海産無脊椎動物の分類研究に携わってこられた西川輝昭先生に、そうした難問を解説いただきました。

前口上

私はずっと、海産無脊椎動物の系統分類学に携わってきました。「動物」というと「けもの」つまり哺乳類のことかと誤解されるかもしれませんが、哺乳類は、これまで知られているすべての動物(専門用語では、多細胞体制をもった動物=後生動物)の現生既知種をまず約35ほどに大きく分けた「門」のうちのひとつ「脊索動物門」のなかの「脊椎動物亜門」のなかの「哺乳綱」にすぎませんから、「動物、動物といっても広うござんす」。こんなフレーズは股旅ものや寅さんの映画の愛好者でないとわかっていただけないかもしれませんが…。ともあれ、手前生国と発しますのは信州信濃、1949年にこの海なし県に生まれついたものの、なんの因果か海の動物に魅せられ、すっかりそれにはまってしまった人間です。以後お見知りいただき、キョウコウ万端よろしくお引きまわしの程…。

時代物のセリフまわしはこれくらいにして、海は生命の「うみの母」といわれ、先の35ほどの門のうち、約半数は海にしか生息しません。逆に、現在、陸にしか生息していないのは有爪動物門(カギムシ類)ただ一つ、しかしこれとて、昔は海にも住んでいたことが化石記録からわかっています。ことほど左様に、動物は海と切っても切り離せません。地表の7割を占め、深さ10,000mにおよぶ海

とそこに去来したさまざまな生物の多彩な形態や多様な生活の面白さは語っても語り尽くせませんが、それはさておき—。

系統分類学というのは、生物多様性が進化の結果であることを大前提として、その多様性を発見し、記載し、分類し、命名し、整理体系化する学問です。おかげさまで私は、ホヤの系統分類学なんか研究するのは「アホヤ!」などと(少なくとも面と向っては)言われることもなく、35年以上にわたってホヤやそれに近縁のナメクジウオ、ギボシムシ・フサカツギ(半索動物門)、さらには、環形動物門と関係深いと考えられているユムシ動物門や星口動物門など、海にしか住んでいない無脊椎動物、つまり背骨のない動物を研究対象にしてきました。

生物の系統とは

系統とは、進化の具体的な道筋のことをいいます。進化とは共通祖先からの変形を伴う分岐であるとするダーウイン進化論によって、系統は分岐を繰り返す樹木の「枝ぶり」として表現できます。系統「樹」といわれるゆえんです。この「枝ぶり」を業界用語で「樹形」ないしは「トポロジー」とよびますが、系統仮説としてどのトポロジーがより適切かをさまざまな手法で推定する研究は、系統学と呼ばれます。今「仮説」と

書いたのは、我々がタイムマシーンをもっていないからです。より確度の高い新仮説の提出が常に待たれているわけで、この歴史探究に特有のロマン溢れる開放性が系統学の一歩の魅力です。

なお、最近では、真核生物の起源やその多様化の出発点として、細胞内共生(別々の「枝」にある単細胞生物の間で一方が他方を取り込んで共生関係をつくること)が重要な役割を果たしてきたことが分かっています。つまり、系統樹の枝がどこかで癒合する「連理の枝」も起こりうるわけです。

系統分類学では、その時点で妥当と考えられる系統仮説に立脚して分類体系を作成しますから、体系はおのずと変わりうるものです。分類体系が変わったからといって、それは「学者の身勝手」ではなくて、生物の系統についての認識が深まった結果とご理解いただければ幸いです。

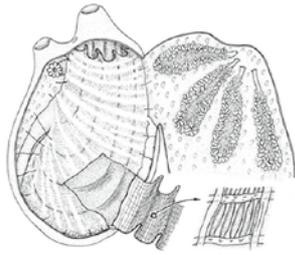
ホヤとナメクジウオ

本稿でご紹介するホヤ(広義)とナメクジウオ(図1)は、系統分類学的に言いますと、それぞれ脊索動物門という同じひとつの門の尾索動物亜門と頭索動物亜門にあたります。我々ヒトをはじめとした背骨(椎骨)を持つ脊椎動物は、前記のように、同じ門のもう一つの亜門に位置付けられます(図2)。脊椎動物は

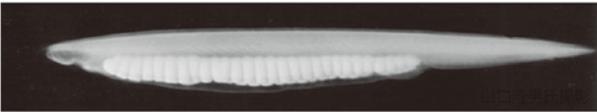
図1 ホヤとナメクジウオ



ベニボヤ *Herdmania momus*



シロボヤ *Styela plicata* の内部形態図



ヒガシナメクジウオ *Branchiostoma japonicum*
(山口隆男博士のご好意による)

びます)。そのうちホヤ綱は、オタマジャクシ型幼生とよばれる長さ数mmで尾部にのみ脊索をもつ浮遊幼生が、岩盤などに固着して変態する時に脊索もろとも尾部を失います(図3)。この幼生の浮遊期間は最長1日半ぐらいと短く、その間一切餌をとりません。尾

が大きく発達して鰓嚢とよばれる構造になり、そこに「えらあな」(鰓裂)が無数に開いています(図3)。この孔の縁には1mmの100分の1程度の長さの微小な繊毛がびっしり生え、多数を一斉に動かすことによって海水が口(入水孔)を経て鰓嚢に流入します。鰓嚢の内面には粘液のシートがしきつめられていて、餌粒子をキャッチします。鰓裂は魚類のように直接外界に開くのではなく、囲鰓腔とよばれる空間にかこまれていて、ここに鰓裂から出た海水が集まって出水孔から外界に出ます。この二重構造は、茶漉し付きのポットを連想していただくと分かりやすいかもしれません。お湯をそそぐ口が入水孔、茶漉しが鰓嚢、お茶のたまるところが囲鰓腔、お茶を注ぐ口が出水孔に相当します。

ホヤとナメクジウオの系統論

脊索をもつという特徴は、他の後生動物にはないユニークなものですから、脊索をもつ動物=脊索動物門は、よくまとまった群と考えられています。それは、近年の遺伝情報による解析(分子系統学的研究)でも支持されています。問題は、そのなかの3つの亜門の分岐の順序(トポロジー)です。言い換えますと、脊椎動物に近いのは尾索動物(広

一般に、子供から親になる過程で、脊索という棒状の器官がまず現れ、その周りにカルシウム分などが沈着して背骨ができますが、ホヤやナメクジウオでは脊索が出現するだけで、背骨は全くできません。ホヤでは脊索は体の後半部(尾部)に限られるので「尾」索動物、他方、ナメクジウオではそれが体の全長にわたって(つまり頭部にも)出現するので、「頭」索動物と総称されます。

尾索動物は現生既知約2500種を含んで形態的にも変化に富み、一生浮遊生活を送るオタマボヤ綱とタリア綱(ウミタル、サルパ、ヒカリボヤ)、および成体が固着するホヤ綱(狭義のホヤ、図3)に分けられます。尾索動物は被嚢動物と呼ばれることもありますが、それは、表皮が分泌する「被嚢」という特殊な組織で体全体が覆われることに由来します(その内側を筋膜と呼

索動物はほとんどが雌雄同体ですが、海中に卵と精子を放出して受精(放卵放精)する場合でも、体内受精する場合でも、自家受精はしません。無性生殖により群をつくることもあります(オタマボヤ綱を除く)。他方、頭索動物は、体長数cm、脊索を体全体にわたって生涯持ち続け、一見魚のようにも見えますが、背骨はもちろん、頭蓋も顎も歯も鱗も眼もありません(図1)。現生既知約30程度程度の小群で、形は互いに大変よく似ています。雌雄異体で、放卵放精し、発生をすすめて浮遊幼生として餌をとって成長しながら数カ月にわたって海中を漂い、時至れば変態して海底の砂中に潜りこみます。無性生殖はしません。

ホヤ(オタマボヤ綱とタリア綱の一部を除く)とナメクジウオはいずれも咽頭部

図2 脊索動物門の分類

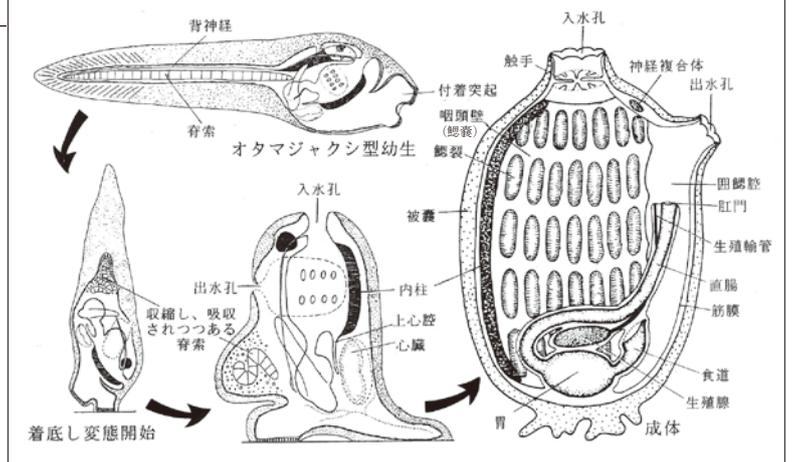
脊索動物門 Phylum Chordata

尾索動物亜門(現生既知種 約2,500)
Subphylum Urochordata (=Tunicata 被嚢動物)
ホヤ類、タリア類、オタマホヤ類; 海産のみ

頭索動物亜門(現生既知種 約30)
Subphylum Cephalochordata (=Acrania 無頭類)
ナメクジウオ類; 海産のみ、主に温暖な浅海

脊椎動物亜門(現生既知種 約43,150)
Subphylum Vertebrata (=Craniata 有頭類)

図3 ホヤ(狭義)の一生 (西川1998所収の図を改変)



義のホヤ)か頭索動物(ナメクジウオ)か、が問題です。最初の脊椎動物が魚のような形をしていたと考えると、これらのうちどちらが魚に似た形(基本構造)をしているか。いわずとしたナメクジウオでしよう—というのが系統分類学始まって以来の「常識」で、ミトコンドリア遺伝子を使った分子系統学的研究でも支持されていました。ところが近年、核遺伝子を網羅的に解読するゲノムプロジェクトがすすみ、ホヤ(広義)やナメクジウオでもデータが出てきました。その膨大な情報を使って系統解析したところ、なんと、ホヤの方が脊椎動物に近いという結果が得られ、今やこれが新しい「常識」になっています(図4)。

ところで、被嚢は、すでに触れましたようにホヤだけに見られるものですが、ここには、陸上植物などの細胞壁の構成成分として有名なセルロースが含まれます。動物界広しといえど、セルロースをもっているのはホヤだけです。これはなぜ?—という昔からの疑問に、最近やっとひとつの解答が出ました。セルロースを合成する酵素の遺伝子配列を京都大学のグループが調べたところ、陸上植物でも海藻でもカビ・キノコ類でもなくて、細菌とよく似ていることが

わかったのです。ホヤと細菌はどのように考えても大変遠く離れた「枝」にありますから、この類似性が共通祖先に由来すると考えるよりも、ある時ホヤの祖先のゲノムに細菌のセルロース合成酵素遺伝子が飛び込んだ(水平転移した)とする方が合理的です。それにしても、なぜホヤの祖先にだけこんなことが起こったのか、しかも、なぜその遺伝子が表皮の外表面でだけ働くようになったのか等々、疑問は尽きません。

尾索動物亜門ホヤ綱の分類学

これ以降は、尾索動物亜門ホヤ綱、つまり狭義のホヤを「ホヤ」と略称し、それにしほってお話します。ホヤは全世界でこれまでに約2,400種が知られています(ずいぶんたくさんあるようですが、脊椎動物の全既知種の20分の1程度です)。このうちの約300種が日本近海から発見されており、その一つが、珍味として有名で養殖もされているマボヤです(図5)。体長15cm程度にまで成長し、ホヤの中でも大型に属します。このホヤは、遺跡から出土する木簡や古文献からみますと、奈良時代から上層階級の食卓に上っていたようです。

マボヤは、東北日本では天然でも採集しやすく、また、養殖されていて容易に大量を手に入れることから、生物学諸分野の研究材料として昔からよく使われ、成果も多く挙がっています。日本がホヤの発生学的研究で世界のトップを走っているのは、マボヤのおかげといっても過言ではないと思います。なお、近年、このホヤから高効率でとれるホヤプラズマローゲンが、ラットを使った実験によって、脳のアミロイドβ蓄積を軽減する作用があることがわかったそうです。この物質の蓄積がアルツハイマー病の原因とのことですから、その予防に役立つのかもしれない。また、他の外国産ホヤから抽出した物質をもとに、肉腫の治療薬がすでに市場に出ているとも聞きます。ホヤの恩恵は図りしれません。

ここでやっと、私が携わっている「ホヤの分類学的研究」をご紹介します。この研究は、標本を1個体ごとに解剖し、同定する(種名を決める)ところから始まります。ほとんどの場合、外形だけでは正確な同定はできません。必ず解剖し、内部の構造を詳しく観察することになります。こうして得た形態情報が分類学的判断の基盤となります。写真だけの情報で同定を依頼されることもあります。責任がもてないので原則としてお断りし、標本も、お願いしています。解剖は慣れればそんなに難しくはありませんが、時間がかかります。群体をつくるホヤの場合には1mm

図4 脊索動物の新しい系統仮説

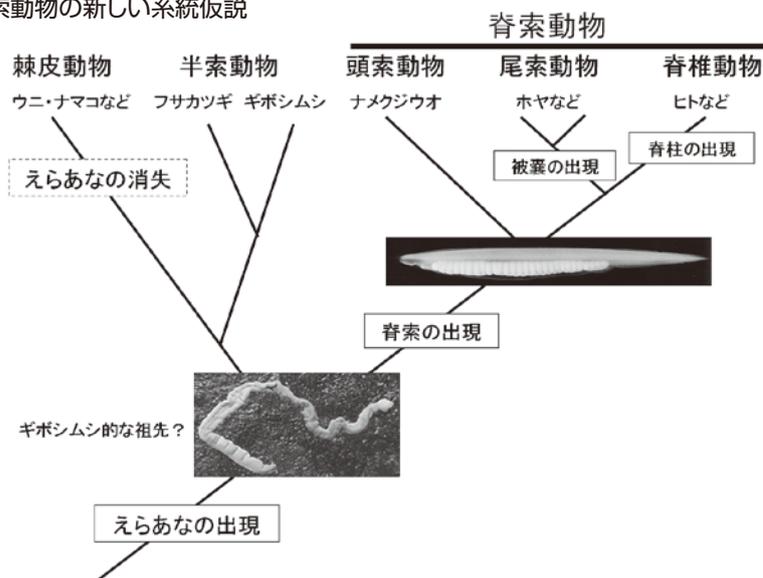
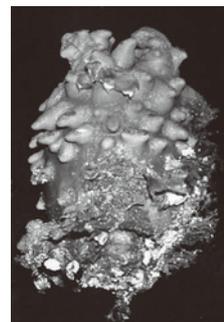


図5 マボヤ *Halocynthia roretzi* (Drasche, 1884)



の半分ぐらいのサイズの個虫を針で切り開いて内部を見る、というようなことも必要です。もちろん肉眼では無理で、実体顕微鏡の助けをかります。

普通種であればこの段階で同定ができますが、それ以外は、既往の文献にあたって、その記載と比較検討することになります。既往の文献といってもそのすべてというわけではもちろんなく、一般には属のレベルで該当種の候補を絞りこみ、その属についての全世界の既知種すべてを詳細に比較するのが原則です。比較検討してもついに一致する種が見当たらない場合には、新種として記載することになります(その一例を図6に示します)。属を分けるのに生殖腺の特徴を使うことも少なくありませんが、この場合には成熟していないとお手あげで、○○科の1種というような同定しかできません。ホヤ分類の泣き所です。記載には、人間がやることですから間違いもありますし、簡単すぎて実体が窺いしれないものもあります。国内や海外の博物館をたずね、あるいはそこから標本を送ってもらって、実物を実際に調べることは極めて有効です。私も、「やったぜ!」というたくさんの発見

に出会うことができました。また、遺伝子の情報も活用できます。

このような地味な研究を続けていきましたと、ある海域にどんな種類のホヤがいるか(ホヤ相)がわかってきます。日本列島では沿岸各地で研究の蓄積がありますが、とりわけ、私の恩師である故時岡隆京大名誉教授が壮年のころにまとめられた相模湾東部、私が学位論文としてまとめた日本海、それに、恩師の仕事に私が追加してまとめた紀伊半島沿岸、などのホヤ相が詳しく解明されています。今私は卒業研究の学生さん達と、これまでほとんど知見がない、房総半島、特に外房のホヤ相の研究をはじめています(暴走族ならぬ房総族です)。日本沿岸の黒潮影響下最北端に位置するところですから、そのホヤ相に興味津々です。

系統分類学と外来種 —むすびにかえて

生物多様性を破壊する主因のひとつとして、外来種が挙げられます(西川, 2009)。2008年に北海道噴火湾のホタテ養殖場に突然大量に出現して被害を与えているホヤの1種は、当初、在来種「ザラボヤ」*Ascidia zara* と扱われていました。私は、インターネットなどでこの被害を知って外来種によるものではないかと考え、このホヤを調査研究されていた函館水産試験場において標本を送ってもらいました。調べてみますと、予想通り、在来種とは別属の *Ascidiella aspersa* という種に同定できましたので、和名を「ヨーロッパザラボヤ」として発表しました(菅原理恵子・西川輝昭、2010年3月、日本動物学会関東支部第62回大会)。種名がこの

ように確定したことによって、原産地ヨーロッパ沿岸冷温水域から世界のあちこちに侵入していることをはじめ、本種についてこれまで蓄積されてきた様々な情報があつという間に検索できました。分類学もなかなか役立つわけです。

私の心配は、日本のみならず世界的に、ホヤ(に限ったことではありませんが)の分類学者がもともと少ない上、高齢化していることです。特に若い世代にこの学問に加わってもらうのが私の仕事と考えています。同時に、系統分類学のようなお金儲け(特許、新産業創設…)に直結しない学問の存続には、社会的なご理解とご支援が不可欠です。拙文がそれに多少でも寄与できれば望外の幸せです。

なお、本稿ではナメクジウオについて詳しくふれることができませんでした。手始めにウェブ上の拙稿(<http://www.bio.sci.toho-u.ac.jp/information/019773.html>)をご覧ください。

引用文献

- 西川輝昭 1998 ホヤ類の体制と分類。
In: ホヤの生物学(佐藤矩行編), pp. 3-31, 東京大学出版会, 東京
西川輝昭 2009 外来ホヤ類研究の魅力と課題。
In: 海の外来生物—人間によって攪乱された地球の海(日本プランクトン学会・日本ベントス学会編), pp. 100-106, 東海大学出版会, 秦野



西川 輝昭
にしかわ てるあき

1949年長野市生まれ。長野県長野高等学校から京都大学理学部卒業、同大学院理学研究科単位取得退学、理学博士。名古屋大学教養部助手・講師・助教授、同大学院人間情報学研究科助教授・教授を経て、2000年4月より名古屋大学博物館教授、2006年4月より館長。2009年9月名古屋大学退職後ただちに、東邦大学理学部教授(現在に至る)。名古屋大学名誉教授。2006年1月より2009年12月まで日本動物分類学会会長。千葉県市川市在住。

図6 スジヒメボヤを新種記載した時の原画の一部

A: 個体の全体像、B: 柄部にある正体不明の器官、
C: 筋膜体の左側面、D: 筋膜体の右側面

