

# 系統発生の源をさぐる

——ホヤの幼形進化による原始脊椎動物への進化——

西原克成

## はじめに

脊椎動物の源の生物は、従来、脊索類のホヤか無頭類のナメクジウオ、あるいは蠕態類のギボシムシと考えられていた。この3種類を変態の経過と形態学の観点から比較すると、ナメクジウオは、幼生がホヤの幼生に近似しているから原索類の特殊化したものと考えられる。一方ギボシムシは、腸鰓類とも呼ばれ、頭部にある鰓腸があまりにも複雑すぎて、シンプルな鰓腸部の構造をもつ脊椎動物に進化しそうにない。それに対してホヤの幼形は、有尾のまま変態して、消化管が開通すればそのまま原始脊椎動物に移行できる体制となっている<sup>1)</sup>。ホヤの変態は、幼形の尾が遺伝子発現によって縮小すると一連の変形が始まるから、何らかの刺激がアポトーシス（遺伝子発現によって起こる細胞死）の遺伝子発現の引き金となっているに違いない。この引き金が引かれないうようにすれば、尾が縮小しないまま変態が始まるかもしれない。そうすれば、幼形のまま変態することができる。これがたぶん幼形進化の実体であろうという作業仮説が立つ<sup>2)</sup>。

図1にホヤの幼形進化の模式図を示す。人為的に幼形進化をつくることができたなら、つぎにすることは、ホヤが泳いで、ついにはサメの源となる棘魚類の、さらにその前段階の異甲類になったことを検証することである。それには、高等生命体を分類することのできる生命体の基本構成物質、つまりヒドロキシアパタイトに着目すればよい。脊椎動物を定

義する基本物質は、ヒドロキシアパタイト（アパタイト）骨格物質つまり骨である。骨は石灰化した結合組織であるから、骨の前駆物質の軟骨も定義物質に含まれる。ホヤが脊椎動物の源の生物であるとしたら、これらの骨格系の物質が、ホヤに存在しなければならない。したがって幼形のまま変態を生ずるかどうかの実験に成功したら、つぎの段階としてホヤの骨格系物質の探索が必要となる<sup>2)</sup>。この三つが検証できれば、ホヤがわが脊椎動物の源（ori-

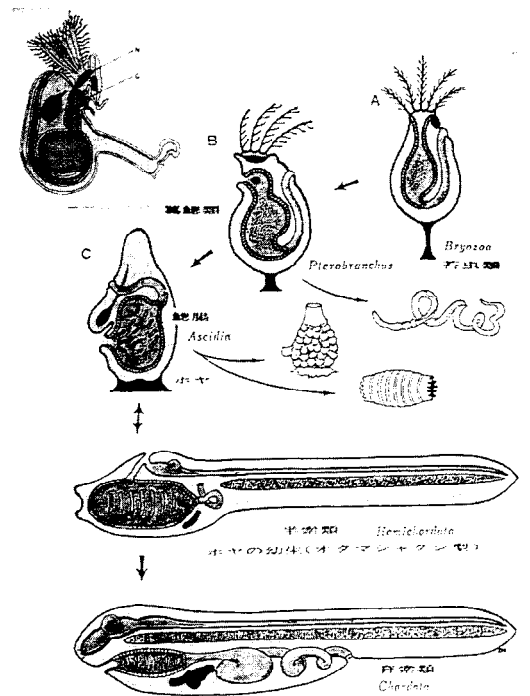


図1 ホヤの幼形進化の模式図（三木成夫原図）<sup>1)</sup>。A：苔虫類が取水孔を腸管に取り込み、Bの翼鰓類に進化する。翼鰓部の呼吸上皮が腸に移動して鰓腸が完成し、Cの原索類ホヤができる。

gin) であるということが検証されたことになる。

## 1. 実験進化学

脊椎動物には三つの謎<sup>なぞ</sup>がある。進化のシステムと免疫系と骨髄造血<sup>すい</sup>の謎である。

進化の過程は、系統発生と個体発生<sup>すい</sup>の過程で大略は辿ることができる。脊椎動物の進化は、形態系のほか器官系、機能系、代謝系、免疫系、リモデリング系、遺伝子系と変動する7種類の表現系があり、それぞれが異なる様式で進化する。系統発生<sup>すい</sup>の過程を形態系、器官系、機能系、代謝系、免疫系、リモデリング系、遺伝子系について観察すると、進化の起こる原因はかなり容易に察しがつく。骨髄造血は、脊椎動物の第二革命（後述）を経た高等な動物のみの造血システムである。脊椎動物の定義が「骨化の程度は異なるが、骨性の脊柱をもつ脊索動物」であるから、骨がわが宗族には本質的な物質である。この骨のもつ高次機能の骨髄造血の成立の原因を明らかにすれば、進化の謎は容易に解明され、ついでに免疫の謎までも解明されてしまうのである<sup>4-7)</sup>。何となれば、造血リンパ系は細胞レベルの消化・呼吸・代謝の要であり、これが免疫系の本体だからである<sup>6)</sup>。

骨髄造血の発生の引き金は、進化の過程で上陸に際して作動した重力 (1 G) という物理化学的刺激 (広義の生体力学) である<sup>2)</sup>。つまり進化は、重力をはじめとする光、温度、酸素、栄養物質を含めたあらゆる生体の内外から作用する物質によって起こっていたのである<sup>2-5)</sup>。これが従来環境因子と呼ばれていたものである。広義の生体力学で進化が生ずるのなら、現生の動物を用いて、進化の過程で生じた現象を実験的に再現することが可能なはずである。これが「実験進化学手法」である<sup>6)</sup>。生体のあらゆる機能は、究極では局所の器官や臓器を構成している細胞の遺伝子の発現による。この遺伝子の引き金は、従来環境因子と呼ばれた生体のエネルギーを含

む内的外的物質によって引かれる。実験進化学手法で、幼形進化を人為的に起こすこともできるし<sup>2)</sup>、骨髄造血系をもつはずのない原始脊椎動物に合成アパタイトの人工骨髄バイオチャンバーや電極バイオチャンバーを背部の筋肉内に移植手術することにより、脊椎軟骨部に骨髄造血系を軟骨細胞から誘導することも可能である<sup>4-7)</sup>。本稿では、脊椎動物の源の生物を実験進化学手法で確認し、同時にこの宗族を定義する骨 (アパタイトとその原器) を用いて、本当に尾索類やホヤが幼形進化して異甲類が生まれ、それが頭進 (頭の方向に向かって泳ぐこと) を続けた結果シルリア紀に至り棘魚類が誕生したことを検証したい。

## 2. 人為的幼形進化の実験

ホヤの変態はアポトーシスによる尾の短縮と考えられる。そこで自然界で起こりそうなアポトーシス阻止の引き金にはどんなものがあるかを考えると、1) 波の機械力による岩への付着の阻止 2) 海水の温度 3) 光の条件 4) 海水の塩類 (濃度) があげられる。

実験にはマボヤ (*Halocynthia roretzi*) とユウレイボヤ (*Ciona intestinalis*) を用いた。スターラーによる流水で付着を阻止しても水の動きで通常の変態<sup>\*1</sup>が起こり、光と温度の変化でも有尾変態<sup>\*1</sup>は起こらなかった。人工海水中のカルシウムイオン濃度を低下させるか、カルシウムイオンと競合するガドリニウムイオンを  $10^{-5}$  ミリモルを添加すると、マボヤで 500 個の卵から約 30 個体ほどの有尾変態が生じた<sup>2)</sup> (図 2)。

\* 1 通常の変態は、着床と同時に尾が吸収され、消化管が開口して口ができ、摂食と呼吸を始める。有尾変態では、尾の吸収の引き金が引かれずに消化管が開口し、摂食と鰓呼吸ができるようになる。

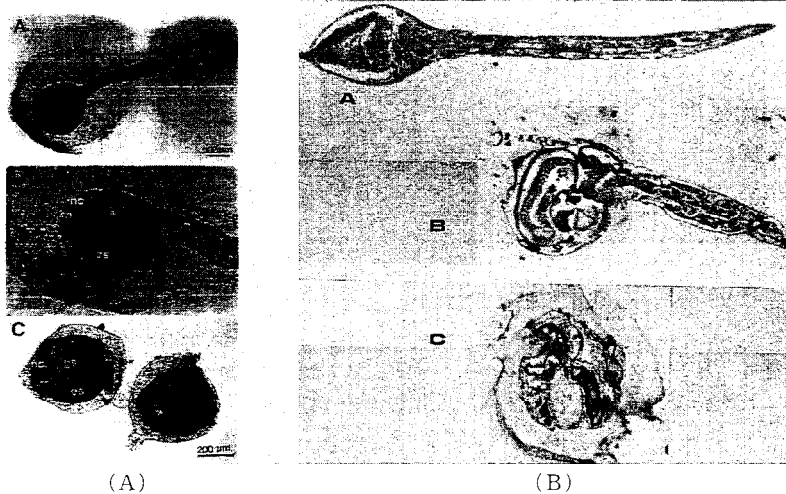


図2 マボヤの人為的幼形進化。(A)：実体顕微鏡写真。Bが有尾変態している。(B)：切片標本の顕微鏡写真。Bが有尾変態している。

### 3. ホヤ肌とサメ肌

ホヤの骨格物質がどのようになっているかをホヤ肌で観察した。太古の原始脊椎動物はオルドビス紀の異甲類に始まるが<sup>9,10)</sup>、この原始魚形生物の体表は、アスピディンと呼ばれるヒドロキシアパタイトからなる歯と骨の癒合した甲皮に覆われていた。この異甲類が頭進を続けるとシルリア紀に歯と顎のある棘魚類が誕生する。この棘魚類がさらに頭進を続けると、数千万年してサメが誕生する。デボン紀にサメが上陸すると総鱗類となり、それがさらに両生類のイクチオステガと硬骨魚類に分かれる。硬骨魚類の鰓は外鰓に蓋がついたものだから、淡水を経て水陸両用となったものが現存する両生類で、この系統の一方が淡水と海に回帰し硬骨魚類の道を歩み、原初の両生類のままの姿でとどまったのがイモリと考えられる<sup>2)</sup>。

ここで原索類の骨格物質と棘魚類の子孫のサメの外骨格について観察するために、ホヤ肌とサメ肌を比較して、棘魚類との関連を推察した。ホヤにはマボヤを用いた。口絵「ホヤ肌の形態」上写真Aにマボヤの模式図を示し、Dにマボヤの実物ならびに、B、Cに成体のマボヤの皮囊の表面の弱拡大と強拡大をそれぞれ示す。強拡大でホヤ肌が細胞性の

軟骨様物質からなる三錐歯状の棘状の突起であることがわかる。口絵中は幼若なマボヤの切片標本の写真(A)とそのSEM(走査電子顕微鏡)像(B)である。マイクロアナライザー(Kevex 8000)によるX線マップを用いた解析では、皮質部に著明な硫黄の蓄積(口絵下D)が認められ、カルシウム(A)とわずかのリン(C)の蓄積が皮囊部に認められた。

図3は上より順次、A：ドチザメの胴体の断面、

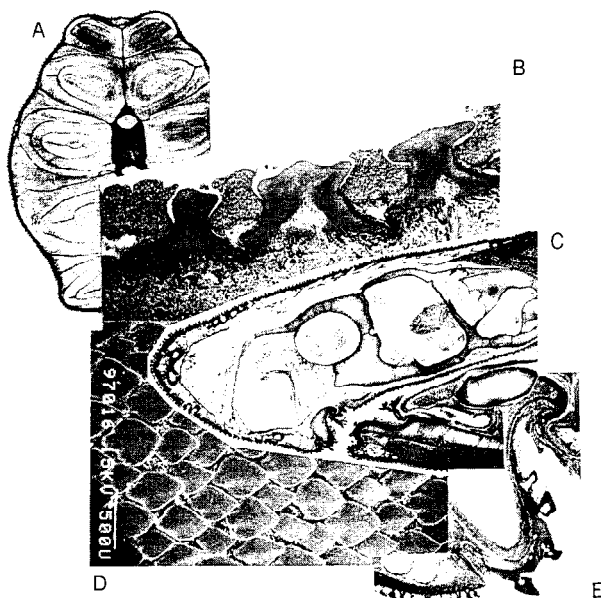


図3 ドチザメ。左上から下に順次、A：胴体の輪切り、B：胴部のサメ肌、C：サメの頭部の矢状断面標本、D：サメ肌のSEM像、およびE：サメ肌と歯(右下)。

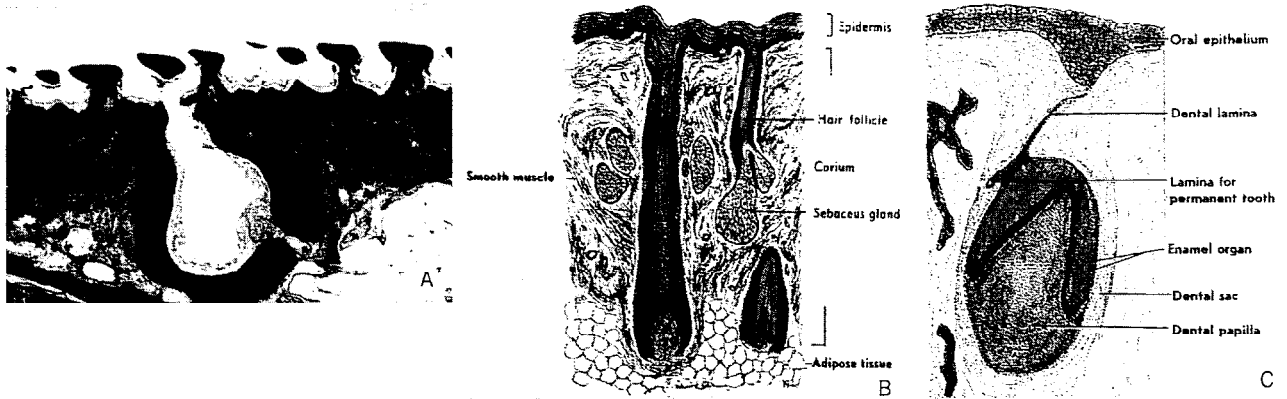


図4 A:サメ肌とロリンチーニ器官, B:ヒトの毛髪<sup>2)</sup>の組織図, C:ヒトの歯の発生の組織図。サメの楯鱗(歯の原器)とヒトの歯および毛髪はまったく同じ構造を示す。

B:サメ肌<sup>じゅんりん</sup>の楯鱗(歯の原器)の切片の強拡大,  
 C:サメの頭部の矢状断面標本とD:サメ肌のSEM像, およびE:サメの歯と楯鱗の切片標本の写真である。楯鱗が口の中で力学対応して歯となっているのがわかる。図4のAがサメの楯鱗を示し, Bがヒトの毛髪<sup>2)</sup>, Cが歯の組織の模式図である。ヒトの毛と歯はサメの歯と同じ構造からなる。毛はカルシウムの抜けた楯鱗であり, 汗腺がサメのロリンチーニ器官に由来することがこの図からわかる。ヒトの歯は, アスピディン<sup>\*2)</sup>から受け継いだ楯鱗の組成と構造を原始脊椎動物の昔から, 5億年間そのまま保った数少ない異甲類の遺産であることがこの模式図からわかる<sup>7,8)</sup>。

ホヤ肌もサメ肌も, 鰓呼吸で腸管から自動的に体内に取り込まれる過剰物質の皮膚への排出器官であると考えられる。腸管から律動的な蠕動運動によって営まれる鰓呼吸で, 酸素と同時に鰓器を通して自動的に多量にカルシウムが吸収されてくると, これを自動的に排出するシステムが楯鱗である。この酸素とカルシウムの鰓呼吸による呼吸のシステムが上陸で空気呼吸に変換されるのが脊椎動物の第二革命である。これにより, いくら呼吸しても鰓からのカ

ルシウムの吸収はびたりと止まる。楯鱗(皮歯)をつくる器官を構成する細胞は, 前と同じ遺伝子が機能してカルシウムなしの皮歯をつくるようになる。これが毛髪である。これが外的ないし内的要因で器官が異なる様態に変化する理由であり, 用不用の法則と呼ばれる現象の遺伝子レベルの発現様態である(この問題については後で詳しく論じる)。

#### 4. 円口類の皮膚

ホヤと同様の手法で円口類を研究すると, 軟骨様物質は内骨格と歯になっていることがわかる。図5のAにヤツメウナギの口を, Bにヌタウナギの口の切片標本を, Dに切片のマイクロアナライザー用のSEM像を示す。Eに口の部分の歯のマイクロアナライザーの分析結果を示し, Cにヌタウナギの胴体の切片のマイクロアナライザーの解析結果を示す。歯に硫黄の集積が認められ, その他の部分には椎骨に硫黄の集積がなく, 皮膚に少々集中しているのみである。従来円口類の歯は, 上皮の角化したものに過ぎないので角質歯として象牙質をもつ真歯と區別され, 偽歯とされていたが, サメの歯(真歯)の前段階のホヤ肌の進化した器官で, 軟骨からなることが明らかとなったから, アパタイト化する前段階の軟骨歯なのである<sup>2)</sup>。皮膚にも歯にも硫黄が多量に含まれているから, 軟骨成分のコンドロイチン硫酸

\*2 原初の脊椎動物の甲皮で, 歯と骨の複合体のカニの甲羅のようなもの。これが分化して棘魚類の棘→サメ肌の楯鱗と歯→真獣類の毛髪と歯になる。

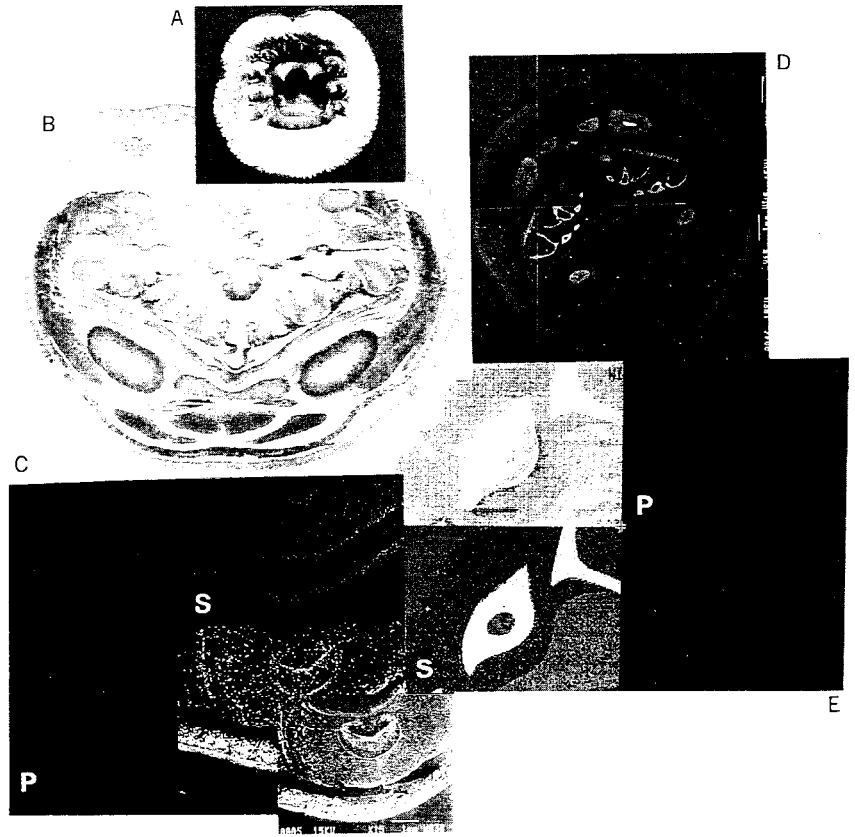


図5 円口類. A: ヤツメウナギの口 (前田健康・藤田恒夫写真), B: スタウナギの頭部の切片標本, C: スタウナギ胸部のマイクロアナライザー X線マップ. 皮膚近くに硫黄 (S) の集積が少しみられる. リン (P) とカルシウム (左上黒い図) はほとんど沈着がない. D: スタウナギ頭部のマイクロアナライザー用の切片の SEM 像. E: 歯の部分の構造では硫黄 (S) が明瞭にとらえられリン (P) が少々ありカルシウム (右下黒い図) はほとんど観察されない.

の集積であろう。円口類もサメも、海水中に発がん物質を投与しても、共にがんの発生がないといわれている。円口類では、鰓腸で吸収した物質を多糖類と共に体表外に排出するが、サメでは皮膚（サメ肌）に楯鱗という形をとって排出される。呼吸のたびに入ってきたカルシウムイオンを皮膚に排除しているのだが、陸に上れば空気呼吸となるため水中で酸素と共に入ってきていたカルシウムが入ってこなくなる。

同じ遺伝子をもつ動物でも環境因子が変わると形も器官も機能も変わってしまう。この現象は一般に適応といわれているが、この変化の様態の本質を深く考える必要がある。適応とは、環境の変化に対応して適合することである。適応能とは、変化を感じたうえでその差を克服する対応能力のことである。つまり個体の体制のうちで、環境変化に対応するあらゆる生体反応の基準値を至適状態へと変化さ

せる能力のことである。これは脊椎動物では骨格器官の機能適応形態が唯一 Wolff の法則（後述）として知られているのみで、他の反応系についてはいっさい考慮されたことがなかった。

## 5. 骨格系物質と進化

ホヤ肌が軟骨物質からなるということは、この原索類はすでに脊椎動物の道を歩み始めているのである。骨と軟骨・筋肉には機能適応形態として Wolff の法則がある<sup>10)</sup>。これは遺伝子で決まっている体の概形が骨格系の使い方というソフトの情報系によって二次的に変形するという法則であり、したがって遺伝子の突然変異と自然選択で進化が起こるとするネオ・ダーウィニズムとは二律背反の法則である<sup>2)</sup>。

長期にわたる体の使い方の偏り（機能）で機能適応形態をとる身体の変形の一代限りのものが Wolff の法則と呼ばれ<sup>10)</sup>、累代に及ぶものがラマルク用の

不用の法則である<sup>11)</sup>。一方、ホヤの幼形進化も、環境因子として海水中のカルシウムイオン濃度が低かったり、ガドリニウムイオンが存在すると、同じ遺伝子をもったまま成長過程の形態が変わってしまう。これもラマルクの用不用の法則と一致する。ラマルクは「外的要因（環境因子）と内的要因（体の使い方＝行動様式や摂取する栄養分等）により生命体の形は変わる。この変形は次代に生殖を経て伝えられる」と述べている<sup>11)</sup>。20世紀にはこれを「獲得形質の遺伝」として誤訳したために大混乱が生じた。これは、この変形は「外的要因か内的要因を伝えさえすれば」、次代に伝えられるという言葉がラマルクが省略したために生じた解釈の誤りであった。この言葉を補足すれば、この法則は今日的にも正しい。外的・内的要因とはソフトの情報系のことであり、教育までも含めた物理化学的刺激的の総称である。ハードの情報系が遺伝子である。このソフトの情報系は化石にも細胞の形の中にも、顕微鏡などで光学的に把握できるような痕跡をどこにも残さない。肉眼的な骨格系の構造と形態の変形のみがソフトの情報系の痕跡として残るのである。そこでこれまでの研究者が見落としてしまったのである。

脊椎動物の形の進化は外的・内的要因つまりソフトの情報系と遺伝子のハードの情報系の二重支配であった。行動様式を変えたり環境因子が変わると、動物の形や器官が自動的に局所の論理で変化し、それが数千万年のオーダーで継続すると、形は著明に変化する。その間に生殖細胞の数ある遺伝子も少しずつ少しずつ一定の比率で、時間の作用として無目的に突然変異を起こす。これらが長い時間（数千万

年）で積もり積もると、形の変化を後追いついて起こる遺伝子の変化もかなり大きなものになる。行動様式の変化がすっかり定着すると、結果として、まるで進化で獲得した形質が見かけ上単純に遺伝するごとく見えるようになるのである。行動様式を変えると形が変わり、後追いついて遺伝子がコピーミス等諸々のシステムで変化する。これらの総合が進化と呼ばれていたものであり、これが脊椎動物の進化様式である。

## 引用文献

- 1) 三木成夫：生命形態学序説—根源形象とメタモルフォーゼー。うぶすな書院（1993）。
  - 2) 西原克成：重力ラマルキズム—実験進化学と生命科学の統一理論。最新進化論，学研（1997）。
  - 3) 西原克成：顔の科学。日本教文社（1996）。
  - 4) 西原克成・丹下 剛ほか：日口診誌，9(2)，217-231（1996）。
  - 5) 西原克成・田中順三・広田和士：日口診誌，9(2)，232-249（1996）。
  - 6) 西原克成・丹下 剛ほか：人工蔵器，25(3)，753-758（1996）。
  - 7) 西原克成：人工蔵器，26(4)，840-848（1997）。
  - 8) Halstead, L. B.：脊椎動物の進化様式。第1版。出隅本生 監訳，法政大学出版局（1984）。
  - 9) アルフレッド S. ローマー：脊椎動物の歴史。川島 誠一郎 訳，動物社（1981）。
  - 10) Wolff, J.：Archivs fur Klin Chirurgie，42，302-324（1891）。
  - 11) バルテルミ＝マドール，M.：ラマルクと進化論。横山輝雄・寺田元一 訳，朝日新聞社（1993）。
- (にしはら かつなり，東京大学 医学部 口腔外科)