

後口動物の系統論

——脊椎動物の起源をたずねて——

西川輝昭・和田洋

脊椎動物の起源について古くからさまざまな説が提唱されてきたがまだ決着がつかず、現在でも熱い論争が交わされている。ここでは後口動物、すなわち棘皮動物門、半索動物門および脊索動物門(尾索、頭索、脊椎の3亜門からなる)のなかにその起源をたどるとい立場で、形態と分子の両方からこのテーマに迫ってみた。後口動物という概念の歴史を素描したあと、これに属する動物群の形態の詳しい比較に基づいて後口動物系統論の代表的ないくつかの説を検討した。他方、18S rDNAを用いた分子系統学的解析の結果、後口動物は単系統群であり、脊椎動物の姉妹群は頭索動物で、尾索動物は単系統であってそのなかではオタマボヤ類が最初に分岐したことが強く支持された。これは、脊椎動物と頭索動物の共通祖先が自由生活性動物に由来したとのHaeckelや時岡の説と一致し、通説ともされ幼型成熟の進化を伴うGarstangの固着性動物起源説を否定するものである。

はじめに

ヒトもその一員である脊椎動物の起源の問題は、自らのルーツを遡^{さかのぼ}ってわれわれがたどりつく課題として古くから関心を集め、無脊椎動物のさまざまな動物群、たとえば節足動物の昆虫やクモ類、環形動物、あるいは紐形動物などもその候補にあげられてきた。しかしここでは、もっともふつうのアプローチとして、後口動物と呼ばれる一群のなかにその起

源をたずね、最新の分子系統学的研究の成果も取り入れて考察する。

以下、形態学の観点からは西川が、また分子系統学の観点からは和田が系統学の現状と問題点の解説を試みた。

1. 後口動物とは何か—その概念の歴史と内容

後口(新口)動物 Deuterostomia は、ダーウィンの友人であった T. H. Huxley (1875) が、海綿動物を除く後生動物のうち^{のう}囊胚の原口が成体の口にならないものに対する総称として初めて提唱した。deuter(o)はラテン語で第2番目の、あるいは後の、という意味で、口(stoma)が二次的に新生されることが表現されているが、棘皮動物や脊索動物のほか、現代とは違って軟体動物や節足動物も含められた。同時に、原口が口になるものを Archaeostomata と呼び、扁形動物や線形動物だけでなく刺胞動物までもが編入されている。

その後20世紀初頭ドイツで、左右相称動物を二つの単系統群に大別する体系(2分岐説)が各群の構成は同じだが名称を異にしていくつか提唱された。そのうち Grobben (1908) の用語が流布し、日本でも高校生物の教科書でつねに取りあげられている。彼は Huxley にまったく言及せず、後口動物という名称を使用したほか上記 Archaeostomata (ただし刺胞動物を除く)に対応するもう一方の群を前口(旧口、先口)動物 Protostomia と呼んだ。このとき後口動物には棘皮、毛顎、半索および脊索動物が含

表1 後口動物 (=棘皮動物+半索動物+脊索動物) の現生各群の比較。対照として触手動物 (=腕足動物+帚虫動物+苔虫動物) も掲げた。詳しい説明は本文参照。それぞれの形質がみられる場合は○, みられない場合は×, ? は未解明あるいは不詳を示す(ただし注記も参照)。なお, / は種による違いを, また+ は同一種に共に存在することを示す(例:腸/裂は腸体腔の種と裂体腔の種がある, また腸+裂は同一種で腸体腔と裂体腔が共存する)(西川原図¹⁾)。

門	腕足動物	帚虫動物	苔虫動物	棘皮動物					半索動物		
亜門											
綱				ウミユリ	ヒトデ	クモヒトデ	ウニ	ナマコ	ギボシムシ	フサカツギ	
それ以下											
放射卵割	○	○/×	○?	○	○	○	○	○	○	?	
卵の非決定性	○	○	○	?	○	?	○	?	○	?	
原口→肛門 ⁽⁴⁾	×	×	×	×	○	× ⁽⁵⁾	○ ⁽⁶⁾	○	○	?	
原口→口 ⁽⁹⁾	○ ⁽¹⁰⁾	○	○ ⁽¹⁰⁾	×	×	×/○	×	×	×	?	
真体腔の形成法 ⁽¹¹⁾	腸/裂	前:裂/? ⁽¹²⁾ 中:? 後:?	前:? 中:裂 後:? ⁽¹³⁾	前:裂 中:腸 後:裂	腸	腸/裂 ⁽¹⁴⁾	腸	腸	前:腸 中:腸/裂 後:腸/裂	前:腸 中:? 後:?	
3体節性	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
鰓裂	×	×	×	×	×	×	×	×	○	○/×	
脊索 ⁽¹⁶⁾	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	
中空神経管	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	
内柱	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	
囲鰓腔	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	
頭部分化	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	
中軸骨格	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	

門	脊索動物										
亜門	尾索動物					頭索動物		脊椎動物			
綱	ホヤ	オタマボヤ	タリア					メクラウナギ	ヤツメウナギ	両生	その他
それ以下			ウミダル	サルパ	ヒカリボヤ						
放射卵割	○	○	?	×	? ⁽²⁾	○ ⁽³⁾	? ⁽²⁾	○	○	○	? ⁽²⁾
卵の非決定性	×	?	?	?	?	○/×	?	?	○	○	○?
原口→肛門 ⁽⁴⁾	×	× ⁽⁷⁾	?	× ⁽⁸⁾	× ⁽⁷⁾	○	○	○	○	○	○
原口→口 ⁽⁹⁾	×	×	?	×	×	×	×	×	×	×	×
真体腔の形成法 ⁽¹¹⁾	裂/腸 ⁽¹⁵⁾	×	?	?	腸	腸+裂	?	腸+裂	裂	裂	裂
3体節性	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
鰓裂	○/×	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
脊索 ⁽¹⁶⁾	実	空	空	×	×	筋	実	実	実	実	実
中空神経管	○	○	?	○	○	○	○	○	○	○	○
内柱	○	○/×	○	○	○	○	×	○	×	×	×
囲鰓腔	○	×	○	○	○	○	×	×	×	×	×
頭部分化	×	×	×	×	×	×	×	○	○	○	○
中軸骨格	×	×	×	×	×	×	×	○	○	○	○

(1)引用文献²⁾, 「無脊椎動物の発生(下)」(岡 勝麿 他編, 培風館, 1988), 「脊椎動物の発生(上)」(岡田節人編, 培風館, 1989) その他により編纂。(2)部分割するため不明。(3)左右相称卵割を含む。(4)原口あるいは原条後端付近から肛門が新生される場合も含む。(5)肛門をもたない。(6)ウニ原基では×。(7)原口を形成しない。(8)囊胚形成をしない。(9)原口付近から口が新生される場合も含む。(10)×とする見解がある。(11)「腸」は腸体腔, 「裂」は裂体腔, 「前」・「中」・「後」はそれぞれ前体腔・中体腔・後体腔を示す。注記のない場合はこれらすべて(3体節性をとる場合), あるいは体腔全体(これ以外の場合)についてその形成法を述べる。尾索類では注記のない限り囲心腔について述べる(オタマボヤは囲心腔をもたない)。(12)中胚葉細胞が遊走して外胚葉を直接裏打ちする。(13)幼生器官の一部から特殊な方法で再構成される。(14)裂体腔はつぎのような少数例で知られる: オキノテズルモズルの後体腔, イソコモクモヒトデで当初の3体腔のうち中体腔以外は退化するがその後再び出現(新生)する体腔。(15)囲心腔は裂体腔, 上心腔(もつ場合)は腸体腔。(16)「空」は中空, 「実」は中実, 「筋」は筋肉性の脊索の存在を示す。

【訂正】

表1 脊椎動物(亜門)その他(綱)の「放射卵割」の欄内の表示は、哺乳綱には以下の点であてはまらない。哺乳綱の卵割は、①全割であって、部分割ではない; ②回転(rotational)卵割という特殊な方法で行われる(この卵割様式が放射卵割というカテゴリーにはいるのかどうかは不明)。

p. 36 右、上から14行目: 脊髄→神経管

(1993. 12. | 西川)

められたが、後に Hyman (1959) は新知見を加えて検討し、後口動物を棘皮、半索、有鬚^{しゆ}および脊索の4動物門からなるとした。現在では、有鬚動物(ヒゲムシ類など)は前口動物の環形動物に近縁、ないしその一員であるとして後口動物から除く見解が一般的であるから、本稿では以下後口動物を棘皮、半索および脊索の3動物門からなる群としておく。なお、触手動物—腕足動物(シャミセンガイなど)、^{ほうき}帚虫動物(ハウキムシ)および苔虫動物(コケムシ)を一括してこう呼ぶ—を後口動物に含める用語法は、これらでは一般に原口が成体の口となるので(表1参照)あまり好ましくない。両者の近縁性を強調するのならばむしろ、[後口動物+触手動物]に対してしばしば使用される Radialia (放射卵割が語源)を採用するほうがよからう。

このように原口の個体発生的運命の違いに基づいて2分した各動物群は、その他の形質でも対照的な特徴をもつとされる。Hyman (1951) などによれば、前口動物は以下の特徴をもつ。1) 卵はモザイク的(決定的)でらせん卵割、2) しばしばトロコフォラ型幼生をもつ、3) 中胚葉は内胚葉から出た中実細胞塊から由来し体腔^{たいくう}をもつ場合でも腸体腔ではない(代表的なのが裂体腔)。一方後口動物は、1) 調整的(非決定的)で放射卵割、2) 幼生はディプリュールラ型、3) 中胚葉および体腔は腸体腔的に形成される。このほかの特徴も取りあげられることがあるがここでは省略する(詳しくは引用文献¹⁾参照)。ディプリュールラとは、E. Haeckel が棘皮動物の浮遊幼生に共通する性質を抽出して想定したこの動物の架空の幼生型で、左右相称、腸管の両脇に3対の体腔を備える。

2大動物群のこうした特徴には数多くの例外が知られ、たとえば、後口動物のはずの脊椎動物の体腔はほとんどの場合裂体腔であり、腸体腔はヤツメウナギ類の最前部でのみみられる。また、頭索動物(ナメクジウオ類)の幼生でも腸体腔は前方のいくつかに限られ、その後にはできるのは裂体腔である。さら

に、棘皮動物クモヒトデ綱の直接発生する1種では原口が口となり裂体腔である(Fell, 1941)。表1には真体腔形成法におけるその他の錯綜^{さうそう}もうかがえる。他方、前口動物のはずの巻貝ミスジタニシや甲殻類のあるもの、あるいは類線形動物(ハリガネムシ類)などでは原口あるいはその付近が肛門^{こうもん}となる。そもそも、囊胚形成において原口がまったく生じない発生様式すらある。2分岐説の支持者はこれらの例外を個体発生の融通性と解釈してきたが、個体発生の過程が「終りよければすべてよし」とばかりに変わりうるものであれば、それに系統的意義を見いだすところから出発した2分岐説はそもそもナンセンスという議論もありうる。系統発生と個体発生との関係という古くて新しい問題がここにも顔を出す。さらに、同じ名称で呼んでいる形質が相同(共通祖先に由来する)かどうかの再検討が必要である。いずれにせよ、後生動物の系統復元に際しては、2分岐説にこだわりすぎず、自由に議論を展開すべきだろう。

2. 後口動物各群の形態の比較

表1に、後口動物に属する3門と上記の触手動物について、いくつかの形態的形質を比較した。幼生期に腸体腔がみられるので後口動物の一員とされることがある毛顎動物(ヤムシ類)もここに参加させるのが望ましいが、簡単のため省かざるをえない。この動物は現在、系統的位位置不明とされることが多い。

この表の説明を、後口動物3門の簡単な紹介から始めよう。まず棘皮動物は、炭酸カルシウム(方解石)のできた内骨格と水管系(管足など)、さらに現生種では5放射相称の体制をもつことで他に類をみない。すべて海産で、ウミユリ、ヒトデ、クモヒトデ、ウニ、ナマコの現生5綱のほか、化石綱が15ないし16を数える。

半索動物²⁾はギボシムシ綱、フサカツギ綱、および

棲管化石しか知られていないフデイシ綱からなり、すべて海産。フデイシ綱とフサカツギ綱との統合を示唆する見解もある³⁾。現生の2綱は基本的に左右相称だが、以下のように体制にかなりの違いがみられるので、本門の単系統性が疑われることがある。ギボシムシ類(図1A;口絵「脊椎動物の起源をたずねて」参照)は常に単独性で自由生活するが、フサカツギ類(口絵参照)は微小な個虫が群体をつくって棲管に生息するのが通例で、個虫同士が棲管壁に埋没した走根(ストロン)で結合するか、あるいは個虫が単独ないし出芽した芽体と連結したまま棲管

内を自由に移動する。フサカツギ類の中体には1対以上の触手腕が突出する。消化管はギボシムシ類で直走、フサカツギ類では背方にU字形に屈曲する。咽頭側壁の裂け目を鰓裂と呼ぶが、ギボシムシ類では種によりこれが700対にも及び、背方に開いたU字形で基底膜の肥厚による支持構造を備える点で頭索動物の鰓裂と酷似する。一方、フサカツギ類は鰓裂をもたないか、もつとしても単純な楕円形の1対だけで支持構造はない。神経中枢は不明である。

最後に、脊索動物は、一生の少なくとも一時期に、中軸器官である脊索、その背方を走る中空の神経管

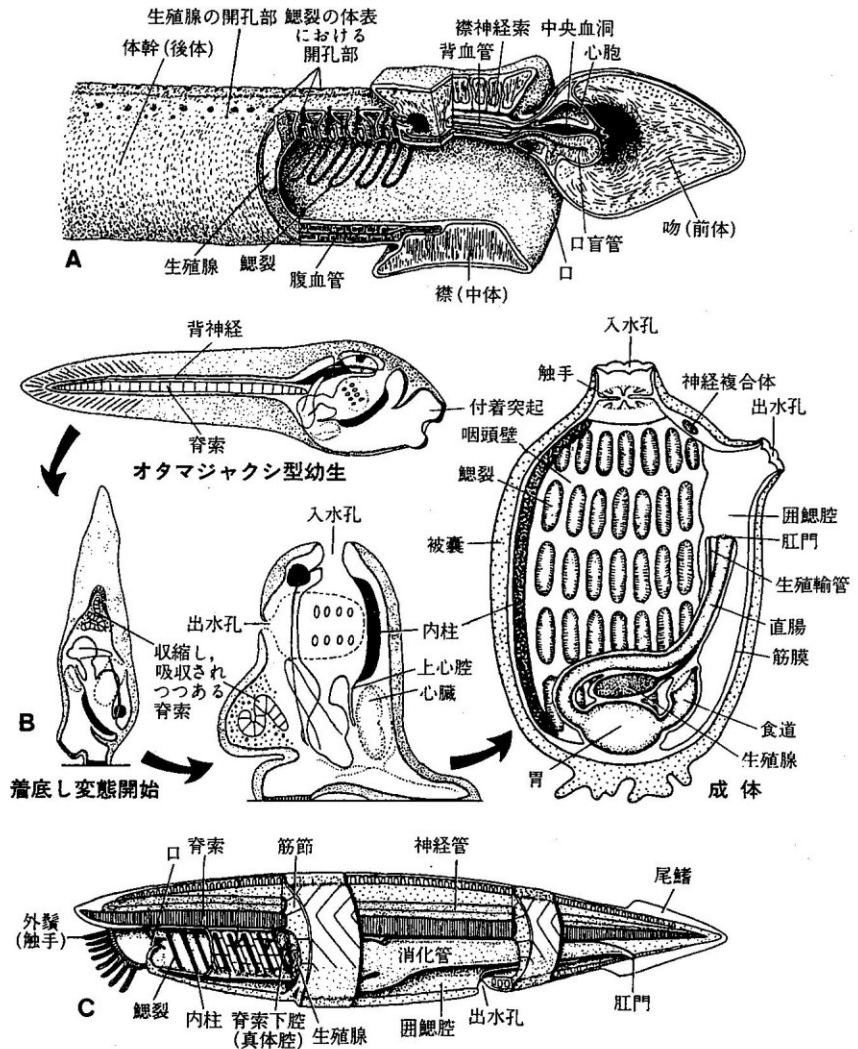


図1 後口動物のいくつかの動物群の形態模式図。
A:ギボシムシ類の成体。B:ホヤ類の一生。
C:ナメクジウオ類の成体(Riedl, 向井, Meglitch, Parker and Haswellの原図をいづれも改変)。

および鰓裂をもつ動物群で、つぎの3亜門を含む。頭部分化がみられ、脊索の周囲に多くの場合軟骨あるいは骨性の中軸骨格が形成される脊椎動物亜門、およびこれらがまったくみられないもののうち、脊索が終生あるいは一時期尾部にだけある尾索動物亜門^{2, 4)} (図1B)と、脊索が終生体全長にわたって存在する頭索動物亜門²⁾ (図1C)である。後2者はすべて海産だが、脊椎動物は陸や空でも繁栄している。なお、頭部分化とは、脳と脊髄とが区別でき、脳が軟骨あるいは骨性の頭蓋^{がい}で囲まれることを意味する。尾索動物には表1に示すようにいろいろな動物群が含まれるが、成体が固着生活を営むのはホヤ綱(図1B)だけであり、脊索が終生残るのはオタマボヤ綱だけである。尾索動物の鰓裂は上記の支持構造をもたない。またホヤ類では稀に鰓裂のみられない種がある。

表1で3体節性とは、真体腔の配列などにより体がたとえ一時的にせよ前後に3区分できることを示す。このときそれぞれの区分を前体・中体・後体、それに対応する真体腔を前体腔・中体腔・後体腔と呼ぶ。この体制が成体でもよくわかるのは半索動物のギボシムシ綱であるが(図1A)、前体腔はただ一つ、中および後体腔はそれぞれ1対である(浮遊幼生でも同様の体腔配置であり、ディプリュール型といえる)。なお、半索動物の成体ではこれらの体腔は筋肉や結合組織で満たされ、空所はほとんどみられない。棘皮動物の幼生では、ウニ綱で右の中体腔がごく小型であるとはいえ3対計6個すべての体腔がそろっているのはほぼ典型的なディプリュール型であるが、他の綱では右中体腔あるいはこれと右前体腔とがない。これらの体腔は当初左右相称的に配列するが次第にそれが乱れ、変形したり退化する。退化はつねに右側で起き、もともと体腔がない場合それはつねに右側であることは、「左優位性」の代表例とされる(後に再論)。棘皮動物では一般に前体腔は成体の血洞系に、中体腔は口の周囲をぐるり

と取り巻いて水管系に、そして後体腔は内臓を広く取り囲む空所となる。原始体腔動物論^{5)*}によって解釈すれば3体節性は古い形質とみなされるので、これを共有する触手動物・棘皮動物・半索動物(表1参照)を一つの単系統群と認めないのがふつうである。

脊索は表1で明らかのように脊索動物に固有の器官であり、脊椎動物やホヤ類では多数の空胞細胞が中実棒状に集合したものである。ところが、尾索動物の一部では脊索細胞が1層の扁平上皮となって円柱状の空所を包む(表1では中空と表示)。さらに驚くべきことに頭索動物では脊索はコイン様の筋肉細胞がぎっしりつまってできており、各細胞から伸び出した突起が脊髄^{神経管}表面に接合する。このような多様性を、脊索と呼ばれている器官が複数の異なる起源をもち互いに相同ではないことの証拠と解釈して、この器官の共有によって特徴づけられる脊索動物は単系統ではないとする見解⁶⁾がある。また、半索動物において、ギボシムシやフサカツギの口腔の前背端正中壁が前方に向かい体内深く円柱状に陥入して口盲管^{もう}などと呼ばれるが、これが脊索と相同ではないかとの意見が、大方の否定論にもかかわらず根強くなる。この意見は脊索の起源論において無視できないが、いまは論じる余裕がない。

内柱は咽頭の腹正中にあって前後に長い棒状の器官で(図1B, C)、尾索動物と頭索動物では^ろ過摂餌のための粘液シートをつくる。ヤツメウナギ類のアンモシーテス幼生では内柱は咽頭壁にほとんど埋没した状態で存在し、幼生変態後、この一部から甲状腺^{せん}ができることから、内柱と脊椎動物の甲状腺とは相同とされるが、異論もある。

* 左右相称の真体腔動物は、四つの腸体腔を備えた浮遊性の4放射相称動物を経て、3体節性の動物として起源し(この直系の子孫を原始体腔動物と呼ぶ)、環形動物や脊索動物をはじめとした他の真体腔動物はすべてここから二次的に派生したとする説。イギリスのA. T. Mastermanが前世紀末に提唱した。

困鯰腔は鯰裂を備えた咽頭を取り囲む一つの空所で、口（入水孔）から咽頭に入り鯰裂を抜けた海水はいったんここを経由して外界に出る（図1 B, C）。鯰裂が直接外界と連絡する半索動物や脊椎動物との大きな違いである。困鯰腔の個体発生をみると、尾索動物の有性生殖でできた卵生個体（個虫）では、知られている限り、背方から陥入した外胚葉が内胚葉（咽頭壁）に接して鯰裂が形成されると共に陥入部の空所が困鯰腔となり、出水孔（困鯰腔門）は基本的には背方に開く。ただしサルパ類の無性生殖で産出された個虫では内胚葉の葉裂によるが（卵生個虫では不明）、この違いの系統的意味はいま評価できない。一方、頭索動物では外胚葉と内胚葉（咽頭壁）が接してできた鯰裂が体表腹面に並ぶという脊椎動物的な状況を経て、体表腹側部が堤防状に隆起して鯰裂を左右から囲み、その隆起がちょうどファスナーを閉じるように前方に向かい、腹正中で癒合して困鯰腔ができる。出水孔は腹面後方に開く。これら二つの動物群における困鯰腔の個体発生過程のこれ

ほどの違いを系統的にどう評価したらよいか、難問である。個体発生の融通性の一例とみて相同と即断するのはやはりためらわれる。なお肛門は、尾索動物では困鯰腔をもたないオタマボヤ類を別にしてつねに困鯰腔内に開くが、頭索動物ではこれと独立して体表に直接開く。

駆け足で後口動物各群の形態を比較してきたが、これをもとに後口動物の系統論に移ろう。

3. 後口動物の系統についての形態学的アプローチ

後口動物の単系統性は、異論も根強いものの、分岐主義者も含めて現在広く認められている。最近の異論として、Brusca ら⁷⁾によるコンピュータを使った分岐分析の結果を紹介する。節約原理（形質変化のステップ数の少ないものほど真実に近いとする仮説）に基づいて解析すると、棘皮、毛顎、触手、半索および脊索の各動物群はまとめて一つの単系統群となり、触手動物と半索動物フサカツギ類が共に触手腕をもつことなどから、棘皮動物ではなく触手動

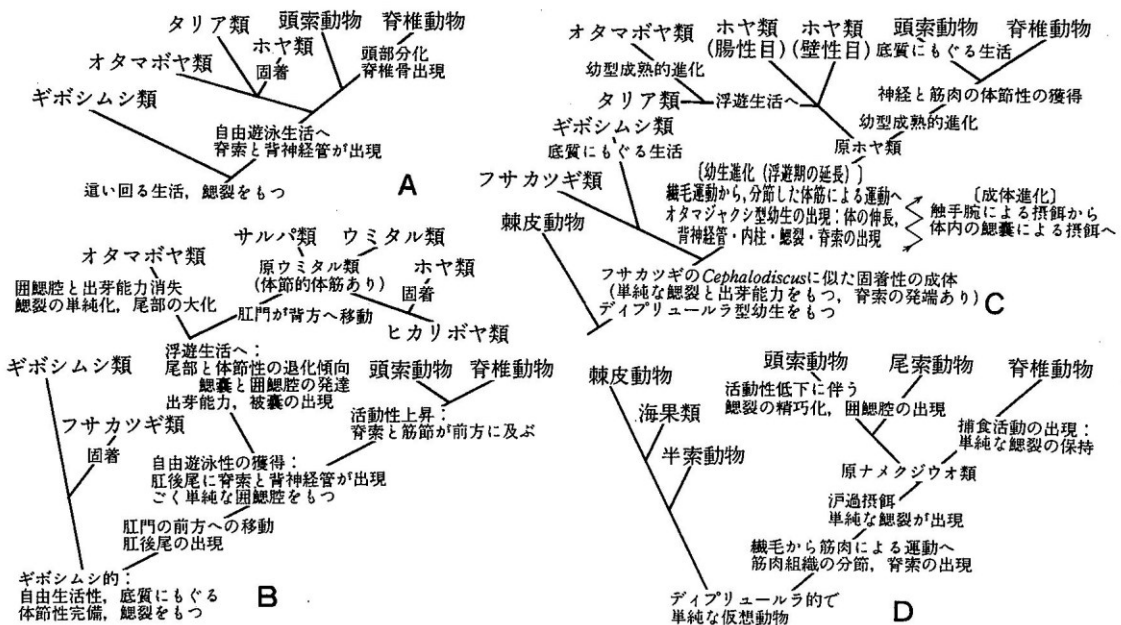


図2 形態や生態の比較に基づく後口動物系統論のいくつかの例。A: Haeckel (1868-1874) の説, B: 時岡 (1971) の説, C: Garstang (1894, 1928) の説, D: Jollie (1973, 1982) の説 (西川原図)。

物が[半索+脊索]の姉妹群になるという。また、同様の手法(ただしアルゴリズムは異なる)で無脊椎動物各群を分析した Schram⁹⁾によれば、形質の逆転を許さないという条件をつけると、単系統群[半索+棘皮]は脊索動物(ただし脊椎動物は対象外)ではなく、触手動物と姉妹群をつくった。しかし、この条件をつけずに解析すると、後口動物の単系統性を示す樹形が得られた。

ともかくも後口動物の単系統性を前提に、脊椎動物の起源に注目して従来の諸説⁹⁾からいくつかをピックアップしたのが図2である。後口動物を構成する3門の系統関係では、姉妹群をなすのが(a)脊索動物と半索動物、(b)脊索動物と棘皮動物、および(c)棘皮動物と半索動物、の3通りの組合せが考えられる。諸説をこの観点で整理すると、(a)が多数派であり、図では Haeckel 説(A)、時岡説(B)¹⁰⁾および Garstang 説(C)が該当する。(b)に当てはまるのは、石灰索類という化石の系統復元に基づく Jefferies 説¹¹⁾である。この説によると鰓裂は棘皮動物のラインで二次的に失われたとし、すでに述べた「左優位性」を脊索動物と棘皮動物の共有形質とみており、この形質は脊椎動物でも消失していないとする。確かに頭索動物の初期浮遊幼生にみられる著しい左右不相称性はこれに適合するかもしれないが、ホヤ類における根拠は薄弱であり、脊椎動物における具体例は明言されていない。最後に(c)は図では Jollie 説(D)^{12, 13)}であるが、鰓裂が脊索動物と半索動物のラインで別個に出現したことになる。この説によれば、先にふれた頭索動物とギホシムシ類との間の鰓裂構造の酷似は収斂ないし平行進化の結果ということとなるが、筆者(西川)はにわかには信じ難い。

さらに脊椎動物の姉妹群は何かという観点から諸説をみると、頭索動物をあげるのが多数派であり、(図では Haeckel 説、時岡説、Garstang 説)、尾索動物(たとえば上記 Jefferies 説)や[頭索+尾索](図では Jollie 説)とする見解は少数である。これらを表

1で示した形質配置と見比べて単純に解釈すれば、前2者の見解では鰓裂は脊索動物の共通祖先の段階で新たに出現し脊椎動物のラインで二次的に失われたことになる一方、最後の見解では鰓裂はこの共通祖先にはなく[頭索+尾索]のラインで初めて獲得されたことになる。両者の鰓裂を相同と認めることを前提にその歴史的な消長プロセスだけからみれば、最後の見解がもっとも節約的である。ただし Jollie 自身は両者の鰓裂を、汙過摂餌の効率化に向かって平行的に出現したものとしている。また多数派のなかでも、脊椎動物と頭索動物の共通祖先が Haeckel 説や時岡説のように終生自由生活性なのか、あるいは Garstang 説のように浮遊幼生期を経て固着したか、が論点の一つとなっている。

形態情報に立脚したこれらの説を、分子系統学はどうみるか。

4. 後口動物の系統についての分子系統学的アプローチ

分子系統学で頻りに用いられている 18 S rRNA 分子は進化の過程でその塩基配列がよく保存されているので、広範囲の生物でそれを比較して系統関係を類推することができる。和田ら¹⁴⁾がこの分子をコードする遺伝子(18 S rDNA と呼ぶ)のほぼ全長に相当する約 1700 塩基対の配列を決め近隣結合法と最尤法¹⁵⁾によって系統樹を作成したところ、以下のことがわかった。

(1) 後口動物は単系統である: 図3Aに示すように、近隣結合法による系統樹をブーツストラップ検定したところ後口動物の単系統性は再現率 71.2%という高い値で支持された。同様の結論が最尤法によっても得られている。ただし今回の研究では、塩基配列未決定のため触手動物を除外している点で、この単系統性の証明が十分に厳密とはいえないことも筆者らはよく承知している。

分子系統学の先駆的で包括的な業績である堀ら¹⁵⁾

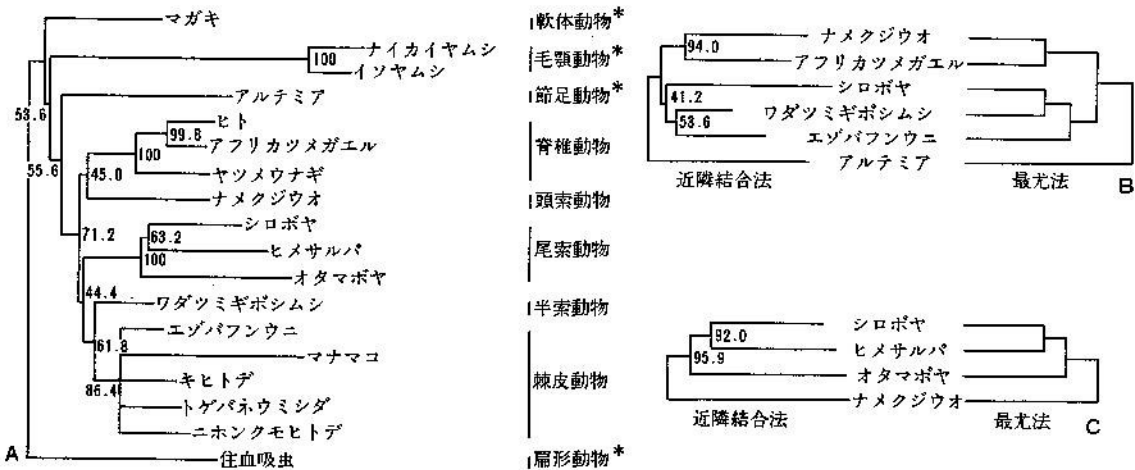


図3 18S rDNAの塩基配列の比較に基づく系統樹。分岐点の数字はブーツストラップ検定の再現率(%)を示し、100に近いほど信頼性が高い。A:前口動物のいくつかの動物群(*)に属する種も含めたもので、後口動物の単系統性が再現率71.2%という高い値で支持されている。B:後口動物のなかの系統関係を解析したもので、C:尾索動物のなかの系統関係を解析したもので、尾索動物の単系統性およびオタマボヤがもっとも早く分岐したことが高い再現率で支持されている(和田・佐藤原図)。

の5S rRNA分子系統樹では、尾索、半索および棘皮動物は脊椎動物より環形動物に近縁という結果が出ているが、これは5S rRNAの塩基数が小さすぎる(18S rRNAの約7%)ため誤差が大きくなってしまふことと、彼らの系統樹がUPGMA法という進化速度の一定性を仮定した方法で作成されたためと考えられる。解析の精度をあげる一つの方法は塩基数を増やすことだが、分子生物学の最近の進歩によって、目的の遺伝子を容易に単離、増幅できるPCR法(ポリメラーゼ連鎖反応法)という強い味方が現われ、また塩基配列の決定も簡単になったため今日ではこれが可能となっている¹⁶⁾。

さらに、いわゆる分子時計の不正確さが明らかになった今日、進化速度の一定性をアプリアリに仮定する危険性は指摘するまでもない。これに対抗して系統樹作成法の検討が進み、進化速度の違いに影響されにくいのは近隣結合法と最尤法であることがわかってきた。しかも近隣結合法が類似度を算出して得た距離行列をもとにするのに対して最尤法は塩基配列そのものから出発する(詳細は文献¹⁷⁾参照)と

のように立脚する論理がまったく違うので、これらを併用して同様の結論を得た今回の研究は信頼性がさらに高いと考えられる。

Fieldら¹⁸⁾による18S rRNA分子の一部の塩基配列(塩基数は5S rRNAの約10倍)を用いた研究では、後口動物(ただし半索動物は扱っていない)の単系統性は確認されなかった。真正後生動物は脊索動物、棘皮動物、節足動物、および節足動物以外の前口動物の4群に分けられるということはわかったが、これらの分岐点の位置は群を代表させる種や塩基の解析に使う部分をいろいろに取り換えると変動ばかりして安定しなかった。そのため脊索動物と棘皮動物が姉妹群をなすと結論できなかったのである。彼らはこうして「安定性」という非定量的な指標を使って分子系統樹の分岐一言い換えれば樹形一の信頼性を評価したが、定量的評価が望ましいことはいままでもない。幸い今日われわれはこのためにブーツストラップ法をはじめいくつかの検定法を手に行っている。また最尤法では各樹形に対して尤度が与えられるので、これを比較して樹形の差が統計的

に意味のあるものかどうか判断できる。なお、Fieldらとまったく同じデータを用いて進化速度の影響をより受けにくい方法で解析し直した Lake¹⁹⁾によれば、脊索動物と棘皮動物が姉妹群をなし、これと別に節足動物や環形動物は軟体動物、有鬚動物および腕足動物と共に一つの単系統群をつくるという結論を得ている。

まだ歴史の浅い分子系統学も、こうして試行錯誤を繰り返しつつ、使用する分子種および系統樹作成法における問題点を克服し始めているのである。

(2) 毛顎動物は後口動物と近縁ではない：近隣結合法により両者は姉妹群をつくらないことが示され(図3A)、また最尤法による解析でもこのことが確認された。ただし、毛顎動物が他のどの動物ともっとも近縁かの分析にはまだデータが不足している。

(3) 脊椎動物の姉妹群は頭索動物である：後口動物の単系統性が確認されたので、つぎにはこのなかの各動物群の系統関係を調べた。図3Bは、図3Aで示される解析により単系統性を確認できた動物群について単純化のためそれを1種で代表させた結果である。ここから脊椎動物と頭索動物が姉妹群を構成することが明らかとなった。近隣結合法のブーツストラップ検定でも高い値(90.4%)で支持されている。この点に関しては上で述べた形態学的解析における多数派の見解とも一致する。

他方、二つの方法が一致して、シロボヤで代表される尾索動物が[脊椎+頭索]の姉妹群ではないことを示す樹形、すなわち、これら3動物群で構成される脊索動物の単系統性がうかがえない樹形を得ている。この結果は形態学的解析による常識に反しており、分類学者には、にわかには受け入れ難いものである。しかし、常識はつねに疑うべきであり、すでにふれた脊索の多様性やギボシムシ類の口盲管と脊索との相同性いかんの問題を思い起こせば、形態レベルからみてまったくありえない話でもない。とは

いえ、近隣結合法で尾索動物が[棘皮+半索]の姉妹群であることを支持するブーツストラップの値は低い(図3Aの解析で44.4%, Bで41.2%)。さらに図3Bから明らかなように、これら3者間の系統関係について二つの方法で一致した樹形が得られていない。したがって、今回の分子系統学的研究は脊索動物の単系統性を必ずしも否定するものではない、と結論しておく。明解な解決にはもっと情報量の大きな別の遺伝子による研究が必要であり、筆者(和田)らも模索中である。

(4) 尾索動物は単系統であり、そのうちではオタマボヤ類がもっとも早く分岐した：図3Aから尾索動物が単系統であることは明瞭^{りょう}に示されている。そしてシロボヤ、ヒメサルパおよびオタマボヤについて、ナメクジウオを外群にとって系統樹をつくると、二つの方法で一致して前2種が姉妹群となる樹形が得られ、近隣結合法におけるブーツストラップ検定の値もかなり高い(図3C)。すなわち、尾索動物においてオタマボヤ類がもっとも早く分岐したことを強く推測させる。同様の結論は、精子の微細構造や卵膜の性質の比較によっても得られている^{20, 21)}。なお、通説ではタリア綱を単系統と考えるので、この綱を構成するウミタル類、サルパ類およびヒカリボヤ類は他のどの群とよりも互いに近縁であることになるが、時間説(図2B)ではこれと違ってホヤ綱とヒカリボヤ類とを姉妹群とみなす。これを知れば、ウミタル類やヒカリボヤ類のデータも加えたいっそう詳しい分子系統学的解析が望まれるわけで、筆者(和田)らも現在準備中である。

5. 脊椎動物の起源

筆者(和田)らによる18S rDNAを使った分子系統学的研究で得られたこれらの結論を、すでに紹介した脊椎動物の起源に関する諸説と比べてみよう。脊椎動物の姉妹群は頭索動物であるとの結論に基づき、これらの共通祖先は直接にどんな動物に由来し

たか、ということに限定して考察を進める。

現在の通説によれば脊椎動物は、頭索動物および尾索動物と共に脊索動物門を構成している。したがってわれわれの探すべき動物は〔脊椎+頭索〕の姉妹群である尾索動物ということになるが、これは脊索動物門の単系統性を前提にしての話であり、今回の研究は実はこれにはっきりした支持を与えていない。しかし同時に、明確な否定もしていない。したがってここではその単系統性を仮定し、尾索動物に注目して考察を進めよう。

尾索動物は単系統であり、そのなかでもっとも早く分岐したのはオタマボヤ類であるとの結論から、脊椎動物と頭索動物の共通祖先は一生自由生活を送ったと考えられる。尾索動物のなかで終生浮遊生活を送りしかも脊索をもち続けるのはオタマボヤ類だけだからである。このようなオタマボヤの祖先から〔脊椎+頭索〕のラインへの移行には生活様式の変更を必要としない。また尾索動物のラインでは終生自由生活から成体期に固着する生活へという劇的といえる変化を最低ただ1度想定すればよい。脊索動物門全体のなかで成体が固着する唯一の動物群であるホヤ類の出現は、こうして可能となる。仮に固着性の(ホヤ的な)動物から出発すると、尾索動物の単系統性を認める限り、〔脊椎+頭索〕のラインとオタマボヤ類/タリア類のラインのそれぞれにおいて、すなわち少なくとも2回、成体期に固着する生活から終生自由生活へという変化が必要となる。こうして、想定される進化過程の簡明さにおいては、進化ステップ数の少ない自由生活起源説が勝っている。

いま述べた筆者らの結論は Haeckel や時岡の説とよく整合し、通説ともされ固着性の祖先を想定する Garstang 説には合わない(図2参照)。Garstang は尾索動物のなかでもっとも早く分岐したのはホヤ類であるとし、脊椎動物のラインにおける固着生活から自由生活へという変化の機構として幼型成熟的進化を想定している。一方 Haeckel は尾索動物の系

統を自ら創始した‘反復説’の論理によって類推するので、彼の系統論ではホヤのオタマジャクシ型幼生に似たオタマボヤ的な祖先は〔脊椎+頭索〕の共通祖先へと無理なく連続する。また時岡は尾索動物およびその近縁群における幼型成熟的進化自体を明白に否定している(根拠は原論文参照¹⁰⁾)。幼型成熟的進化をめぐるいろいろな議論があるが、今回の分子系統学的研究による限り、脊椎動物の起源に至る過程では幼型成熟的進化を必要としないようである。

さらに、Haeckel 説や時岡説で示された系統樹によれば、困鯉腔は尾索動物と頭索動物とのラインでそれぞれ独立して出現した形質であると解釈することが可能である。これはすでに述べた困鯉腔の個体発生過程における両動物間の顕著な差異をうまく説明できる。もちろん時岡のように、脊索動物のもっとも新しい共通祖先がすでに困鯉腔をもっており、それがオタマボヤ類のラインと脊椎動物のラインとで消失したとするもう一つの解釈も不可能ではない。

今後、系統復元の方法論をさらに深く検討し、枚挙的な比較形態学的研究を進めると共に、分子系統学の対象とする種をもっと多彩にし、使用する遺伝子も多様にして、脊椎動物の起源という興味深い課題にさらに総合的に迫っていきたい。

引用文献

- 1) 団まりな：動物の系統と個体発生。東京大学出版会(1987)。
- 2) 石川 優ほか：動物系統分類学 8巻(下) 半索動物・原索動物。中山書店(1986)。
- 3) Dilly, P. N.: *Cephalodiscus graptolitooides* sp. nov. a probable extant graptolite. J. Zool., Lond., 229, 69-78 (1993)。
- 4) 西川輝昭・星野善一郎：ホヤ類の形態と分類。遺伝, 38(7), 9-17 (1984)。
- 5) 西村三郎：動物の起源論。中公新書(1983)。

- 6) Løvtrup, S.: The phylogeny of Vertebrata. John Wiley & Sons (1977).
 - 7) Brusca, R. C. and G. J. Brusca: Invertebrates. Sinauer Associates (1990).
 - 8) Meglitsch, P. A. and F. R. Schram: Invertebrate Zoology. 3rd ed., Oxford Univ. Press (1991).
 - 9) 西川輝昭: 脊索動物の系統をめぐる話題から—ホヤ類を中心として—, 海鞘(ホヤの生物学談話会誌), 8, 1-14 (1991).
 - 10) Tokioka, T.: Phylogenetic speculation of the Tunicata. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 19, 43-63 (1971).
 - 11) Jefferies, R. P. S.: The ancestry of the vertebrates. British Museum (Nat. Hist.) (1986).
 - 12) Jollie, M.: The origin of the chordates. Acta Zoologica, 54, 81-100 (1973).
 - 13) Jollie, M.: What are the 'Calcichordata'? and the larger question of the origin of chordates. Zool. J. Linn. Soc., 75, 167-188 (1982).
 - 14) 和田 洋・佐藤矩行: 多細胞生物の誕生と脊椎動物への道. 科学, 63, 230-237 (1993).
 - 15) Hori, H. and S. Osawa: Origin and evolution of organisms as deduced from 5S ribosomal RNA sequences. Mol. Biol. Evol., 4, 445-472 (1987).
 - 16) 和田 洋ほか: 18 S rDNA 分子からたどる動物の系統・類縁関係. 遺伝, 46(10), 51-56 (1992).
 - 17) 根井正利: 分子進化遺伝学. 培風館 (1984).
 - 18) Field, K. G. *et al.*: Molecular phylogeny of the animal kingdom. Science, 239, 748-753 (1988).
 - 19) Lake, J. A.: Origin of the Metazoa. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 87, 763-766 (1990).
 - 20) Holland, N. D. and L. Z. Holland: Fine structural study of the cortical reaction and formation of the egg coats in a lancelet, *Branchiostoma floridae*. Biol. Bull., 176, 111-122 (1989).
 - 21) Holland, L. Z.: Spermatogenesis in *Pyrosoma atlantica*: Implications for tunicate phylogeny. Mar. Biol., 105, 451-470 (1990).
- (にしかわてるあき,
名古屋大学 人間情報学研究科 物質・生命情報学専攻;
わだひろし, 京都大学 理学部 動物学教室)