

有羊膜類の進化における卵殻の多起源性

青木 良輔*

1. はじめに

爬虫類と、それから派生した鳥類や哺乳類では、卵の発生中に羊膜が形成される。このことから、それらは有羊膜類と総称され、その卵は有羊膜卵とよばれる。多くの爬虫類と鳥類のすべて、そして哺乳類の一部では、胚を中心とする羊膜とその内容は殻をともなって産み落とされる。これが有羊膜類における卵生である。一方、一部の爬虫類と大部分の哺乳類に見られるように、羊膜とその内容物が子宮もしくは子宮類似構造の中で発生をすすめる仔が生まだされるのを胎生という。中間的な出産の態様を卵胎生というが、積極的な意味がないので、最近ではあまり用いられないようである。また、もっと直截に、卵生を外発生、胎生を内発生ということもある。定義と、その背景については Yaron (1985) などを参照されたい。

通念的に理解されやすいせいか、胎生の有羊膜類は卵生の祖先に起源したと考えることが普通で、たとえば、Blackburn (1982) は、トカゲ類 (Sauria) だけで最低45回もの胎生へいたる別個の進化があったとしている。しかしながら、胎生種から卵生種が進化するという可能性については全く考慮しないのが普通のようなものである。文献の渉猟が充分ではないが、有羊膜類の範疇で、胎生種から卵生種が進化した可能性についてふれた文献は見出し得なかった。このことは、つまりカメの卵殻も、ヘビの卵殻も、また鳥類や一部の哺乳類の卵殻も、共通の祖先の卵殻から連続と受け継がれてくる過程で進化し、それぞれの多様性を示すようになったという考えが基本的な了解事項となっていることを示している。

私は、有羊膜類は起源的に胎生であり、その後の進化放散のなかで、卵生種から胎生種に進化するパターンと、胎生種から卵生種に進化するパターンが錯綜したと考えた(青木, 1974)。これは、胎生から卵生への進化が生じるたびに卵殻が出現したことを意味する。もちろん、卵殻の再獲得が復旧的な経路による体制の変更によってなされることもあるだろうから、新たな卵生種の卵殻と、それを派生させた胎生種の起源とな

ったかつての卵生種の卵殻はさほどの差異がない場合もあるだろう。しかし、ヘビやトカゲの仲間で普遍的に見られるマメの鞘のような、卵殻に対する通念からほど遠い構造は、あるいは、このような進化プロセスの所産とみることができのかもしれない。さまざまな有羊膜卵の卵殻構造の多様性のなかには、この仮説によって説明できる事例を見出し得る可能性がある。卵殻構造の多様性の詳細と、この仮説の有用性については今後の研究を持つこととし、ここでは、この仮説にいたる経緯について述べたい。

2. 『鶏が先か卵が先か』

魚類や両性類の卵は水中や湿度の高いところに産みつけられる。乾燥したところに産むものもあるが、その場合は干上がるのを防ぐために卵殻類似構造の発達が見られる。最初の有羊膜類、つまり最初の爬虫類も乾燥した環境で産卵するのに適応した動物であったと考えられている。現生の両生類には強靱な卵殻類似構造をもち、いわゆる閉鎖卵 (cleidoic egg) を構成するものがある。このような卵を産む種類のいくつかが山岳棲であることを捉えて、爬虫類の出現がペンシルバニア紀の造山運動と無縁ではないとする考え方もある。Szarski (1968) によると、有羊膜卵の起源は、まず尿膜の発達にあり、羊膜は卵の内壁に沿って展開した尿膜の裏側をなぞるように発達して胚を包むにいたったという。しかし、非閉鎖卵の優位性である簡便な排泄機構を尿膜の存在によって犠牲にしつつ、閉鎖卵の優位性である羊膜による胚の保護を獲得していない中間段階の卵に、どのような適応面があったかという説明はなされていない。棲息環境に独立の個体として放出された未完成の有羊膜卵の存在を仮定するよりも、母胎中の未完成の有羊膜胚の存在を仮定した方が、中間段階の経過が容易に説明できるのではないかと私は考えた(青木, 1974)。羊膜や尿膜などは母胎中の胚器官として発達したものが、卵内中の胚器官に移行的に進化したといことである。つまり、有羊膜類の祖先は、胎生の動物だったことになる。ペンシルバニア紀の造

Riosuke Aoki: The multiple origin of the eggshell in the amniote evolution.

*連絡先: 〒238 横須賀市上町4-59

山活動に拘泥するつもりはないが、胎生という繁殖様式は山岳棲という点とも無関係ではない。両生類の中で最も完璧な胎生種として知られるのは、ヒキガエル科の *Nectophrynoides occidentalis* であるが、これもリベリアのニンバ山に棲息している (Lamott, 1959; Lamotte et Xavier, 1972)。また、*Salamandra* や *Mertensiella* のイモリでは標高の高いところに棲息する個体群だけが胎生であるという事例がある (Muskhelishvili, 1964; Özeti, 1979)。急峻な地形にともなう不安定な水環境とか、気候の急変に適応して強靱な卵や胎生への変更が生じるのではないかと思われる。

Colbert (1955) は *Seymouria* について述べるなかで、これが爬虫類か否かは、卵が有羊膜卵か否かによって『究極の解答』が得られると言っている。いうまでもなく、胎生の可能性については全く考慮していない。*Seymouria* が最初の爬虫類であったかどうかはさておき、爬虫類と両生類のリンク・グループが胎生であった可能性は無視すべきではない。『鶏が先か、卵が先か』のたとえをもってして、『爬虫類が先か、有羊膜卵が先か』を論ずるなら、とりあえずは爬虫類が先に出現したと考える立場がありうることである。これは、最古の爬虫類が最初の有羊膜卵に先行することも意味する。現在、私達が理解している爬虫類の概念は概ね成体の化石から得られた形態学的な諸々の知見にもとづいており、それなりに明瞭な輪郭をもちつつあるが、このなかで具体的に有羊膜卵の化石が関連して論じられたことはおそらくない。有羊膜卵は論議のなかに神の如く存在しているだけのようである。爬虫類とその派生群は有羊膜類と総称されるが、共通の祖先において思想的に規定された繁殖様式を前提とした奇妙な呼称と思えなくもない。将来、化石動物が有羊膜卵を生んでいたことを検出することが技術的に可能になるとすると、有羊膜卵を産む『発生的』爬虫類が古生物学の分野でも把握できるようになるかもしれないが、この辺りの進化プロセスに胎生が介在すると、現在のような『骨学的』爬虫類との間に著しい輪郭のズレが生じる可能性がある。

3. 卵歯と卵嘴

現生爬虫類のうち、カメ、ワニ、ムカシトカゲは全ての種が卵生で、胎生のはヘビやトカゲの仲間である有鱗類に限られる。Blackburn (1985) によれば、2,318種を数えるヘビ類の20.6%、3,307種にのぼるトカゲ類の19.8%が胎生だということである。

Blackburn (1982) がトカゲ類だけで最低45回もの胎生へいたる別個の進化があったと想定していることは先に述べた。また、卵生=下等、胎生=高等という図式があるせいか、胎生種から卵生種が進化したという

観点を踏まえた考察は皆無に等しかったことも先述した。ここで、有羊膜類の孵化仔の破殻突起に目をむけ、胎生から卵生に進化したという進化プロセスが単なる想像の産物ではないことを説明したい。

カメ、ワニ、ムカシトカゲ、そして鳥類では、吻端あるいは吻端に egg caruncle もしくは Eischwiele とよばれる上皮組織の角質化した突起がある。現在、日本で使用されている術語では、極めて不用意にも、卵嘴(らんし)と卵歯(らんし)と同音で呼称されるせいもあるのか、しばしば混乱がある。卵嘴はワニ類では黒褐色で、単一の突頂(カイマン類)、あるいは左右に並列した鋭い突頂をもつトゲのようなもので、孵化後に脱落・消失する(図1-A)。カメでは白色だが、形状は概ね類似する。いずれも破殻突起と表現したが、実際の機能は羊膜などの切開にあるらしい。卵歯(egg tooth もしくは Eizahn) は有鱗類に固有の破殻突起で、多くは正中線上に位置する不対の前上顎骨歯である。ヤモリの仲間などでは2本が対をなすが、いずれにせよ前方に突出した真正の歯で、卵嘴とは発生上の由来も全く異なる(図1-B)。ヤモリ類のような対性の卵歯は不対の卵歯に起源したとする説があり、これによると、左右の卵歯の間に痕跡的な正中歯が認められるからだという(Woerdeman, 1919; de Beer, 1949)。有鱗類では孵化後に歯は腹側に旋回し、ほかの前上顎骨歯と同列に位置するようになる。個々の種の卵歯や卵嘴については Fioroni (1962), Röse (1892), Sluiter (1893) 等に記載があるので、形態の詳細については、それらを参照されたい。

魚類や両生類の多くでは卵殻の発達は見られないので、仔は吻端から分泌される蛋白分解酵素の働きによって卵膜を破壊し孵化する。ところが、ミナミガエル科の *Eleutherodactylus* 属のカエルでは、オタマジャクシの段階を経ないで、卵からカエルのかたちで孵化する直達発生という様式で陸上で育ち、卵の外殻も有羊膜類のそれに相似している。これに対応して卵嘴に似

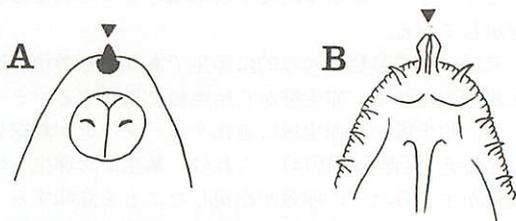


図1 A. スリナムメガネカイマン *Caiman crocodilus* の孵化仔の吻端背面の略図。▼が卵嘴を示す。
B. オオヤモリ *Gekko gekko* の孵化仔の吻端背面の略図。▼が対性卵歯を示す。

た構造物を孵化仔の吻端にみとめることができる。繁殖様式は似るが、系統的には異なるアカガエル科の *Rana opisthodon* でも相似的な破殻突起が発達する (Noble, 1926)。また、マダガスカルに分布するアオガエル科の *Hyperolius* 属で直達発生するものでは破殻突起が前腕部に発達するという (Boettger, 1913)。

有羊膜類における卵嘴と卵歯、そして有羊膜卵と擬似的な卵殻をもつ一部の両生類で卵嘴に似た景物が発達するということから明らかなように、卵殻と破殻突起は不可分の関係にある。ここで着目したいのは、ワニ類と鳥類ならまだしも、有鱗類と比較的に近いとされるムカシトカゲや、これらとは系統的に異なるとされるカメ類に卵嘴が発達するのに、なぜ有鱗類で卵歯が発達するのかということである。オウムの卵嘴については Geoffroy Saint-Hilaire (1820) による記載

があるという程で (Röse, 1892)、卵嘴と卵歯という用語の使い分けも前世紀からなされていた。にもかかわらず、この相似した器官の進化的な意味についての論及は非常に不思議なことに先述の不正規なものしかないようである (青木, 1974)。de Beer (1949) の論説も、卵嘴と卵歯を例に相同性の概念を論じたリンネ学会の会長講演であるが、破殻突起の形態的な比較にとどまり、卵殻の消長 (つまり卵生と胎生の交互変換) を論議に持ち込むには至っていない。一般には、卵嘴をもった有鱗類の祖先で卵歯がそれを補完するかたちで発達し、次第に置換して卵嘴が消失したということが漠然とした了解事項になっているらしい。

私の考えを繰り返してみる。有鱗類とムカシトカゲの共通祖先は卵生で卵嘴をもっていたが、これから分岐した有鱗類の祖先の段階で胎生になったと思われる。

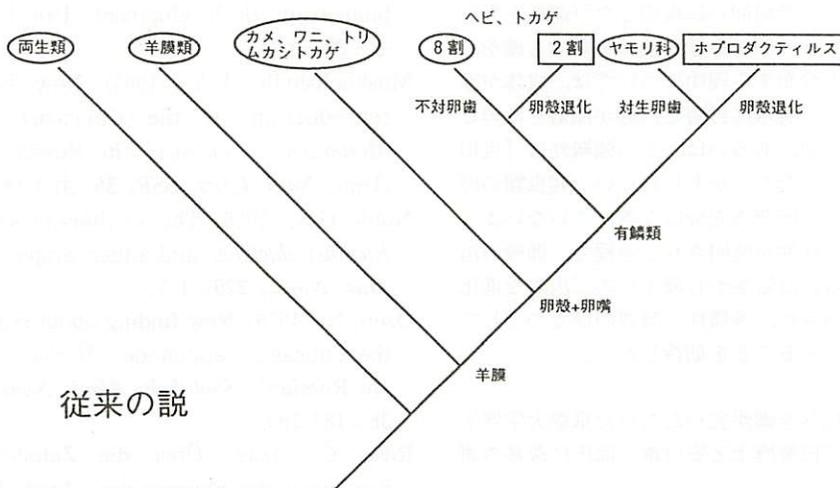
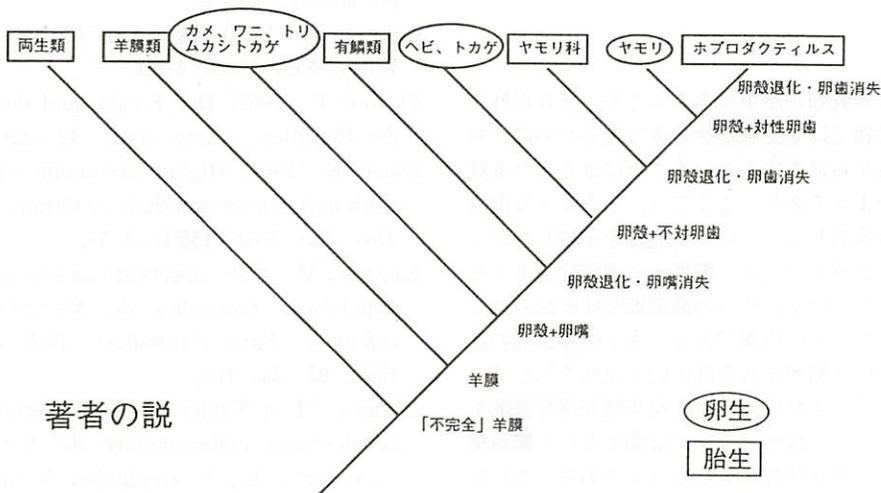


図 2

その過程で卵嘴が消失し、二次的に卵生に進化する過程で卵嘴が復元せず、前上顎骨歯の変形を持ってそれに代えたのではないかということである。現に胎生のヤモリの仲間 *Hoplodactylus* などでは、前上顎骨歯の前方への転位がみられない。つまり、卵歯が発達することがない (Kluge, 1967)。また、有鱗類において胎生の系統が頻発することは、祖先が胎生であることと関係があるのかもしれない。このように胎生から二次的に卵生に進化することもあると考えることができれば、それにとまなう卵歯の消長によって、ヤモリ類の対性の卵歯にもひとつの説明ができる。かれらの祖先は卵生であるが、それは不對の卵歯を失った胎生のトカゲに由来したため、対を成す卵歯を発達させるという『不完全な復元』をじてかしたのだろう。胎生のヤモリ *Hoplodactylus* にいたる卵生・胎生の変換の過程を、破殻突起の置換から推察したものを図示する (図 2)。

4. むすび

『高等』な哺乳類が胎生であることや、それ以外の下等な脊椎動物では胎生種が少数派であるために、胎生が常に卵生から派生するということにはさしたる疑問がなかったようである。ここでは、そのような前提が無条件には成立しないという可能性を示唆したかった。胎生にせよ卵生にせよ、環境への適応であることは自明であるが、胎生進化への適応面だけが語られている現状はあきらかに奇異である。多くの卵生種の存在は、卵生という繁殖様式の適応的な意味を示しているはずである。とすれば、胎生の祖先種が進化放散をとげていく過程で、環境によっては卵生という繁殖様式が適応的に有利な状況が生じたはずである。これは言うまでもなく、有羊膜類の進化の過程で卵殻が何回か失われ、そのうちの何回かは復旧した可能性をも意味している。ヤモリの卵殻の強靱性は実験でも確かめられ、海洋島にも分布する理由については、成体が漂流したのではなく、流木に付着した卵が漂着したのだと考えられているが、あるいは、この強靱性は『復旧の失敗』がもたらしたものかもしれない。爬虫類の卵殻の構造についての研究は充分になされていないようであるが、その多様性が解明される過程で、卵殻の消失と再獲得、あるいは胎生から卵生への二次的な進化という私の思いつきが、多様性の解説のひとつとして意味をもつものであることを期待したい。

謝 辞：文献の複写を御便宜いただいた京都大学理学部動物学教室の正田努博士と安川雄一郎氏に深甚の謝意を表する。

文 献

- 青木良輔 (1974) 爬虫類有羊膜卵の起源に就いての仮説。爬虫両生類雑記(3) : 33.
- de Beer, G.R. (1949) Caruncles and egg tooth : some aspects of the concept of homology. *Proc. Linnean Soc. Lond.*, 161(2) : 218-224.
- Blackburn, D.G. (1982) Evolutionary origin of viviparity in the Reptilia. I. Sauria. *Amphibia-Reptilia*, 3 : 185-205.
- Blackburn, D.G. (1985) Evolutionary origin of viviparity in the Reptilia. II. Serpentes, Amphibia, and Ichthyosauria. *Amphibia-Reptilia*, 6 : 259-291.
- Boettger, O. (1913) "Reptilien und Amphibien von Madagascar, den Inseln und dem Festland Ostafrika" in Voeltzkow "Reise in Ostafrika" III, pp. 269-375. 3 pls.
- Colbert, E. (1955) Evolution of the vertebrates. Wiley, New York, 479p.
- Fioroni, P. (1962) Der Eizahn und die Eischwiele der Reptilien. *Acta, Anat.*, 49 : 328-366.
- Kluge, K. (1967) Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 135(1) : 1-59.
- Lamotte, M. (1959) observations ecologique sur les populations naturelles de *Nectophrynoides occidentalis* (Fam. Bufonides). *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 93 : 355-413.
- Lamotte, M. et Xavier F. (1972) Recherches sur le developement embryonnaire de *Nectophrynoides occidentalis* Angel, Amphibien Anoure vivipare. I - Les principaux traits morphologiques et biometrique de developement. *Ann. Embr. Morph.*, 5 : 315-340.
- Muskhelishvili, T.A. (1964) New finding about reproduction of the Caucasus salamander *Mertensiella caucasica* (in Russian). *Soobshch. Akad. Nauk Gruz, SSR*, 36 : 183-185.
- Noble, G.K. (1926) The hatching process in *Alytes*, *Eleutherodactylus* and other amphibians. *Amer. Mus. Novit.*, 229 : 1-7.
- Özeti, N. (1979) New finding about reproduction of the Caucasus salamander *Mertensiella caucasica* (in Russian). *Soobshch. Akad. Nauk Gruz, SSR*, 36 : 183-185.
- Röse, C. (1892) Über die Zahnleiste und die Eischwiele der Sauropsiden. *Anat. Anz.*, 7 : 748-758.

Sluiter, C.P. (1893) Über den Eizahn und die Eischwiele einiger Reptilien. *Morph. Jahrb.*, 20 : 75-89.

Szarski, H. (1968) The origin of vertebrate foetal membranes. *Evolution.*, 22 : 211-214.

Yaron, Z. (1985) Reptilian placentation and gestation: structure, function, and endocrine control. In "*Biology of the Reptilia 15*", Wiley, New York, pp. 528-603.

Abstract

The early evolutional stage of amniote extraembryonic membranes (amnion, chorion and allantois) is hypothetically interpreted as viviparous organ. It postulates that the earliest reptilians are viviparous. The amniote egg shell might be established in the succeeding evolutionary stages. It is meaning that the oviparity could be derived from the viviparous ancestry. Such a change of reproductive mode is also conjectured in the early evolution of Squamata. The first squamate ancestry is viviparous, and their neonates are missing the egg caruncle which is universally occurred in other oviparous amniote hatchlings. The succeeding squamate ancestry is oviparous, and then, the egg tooth, instead with the egg caruncle, is developed in their neonates. Such an evolutional reciprocation between oviparity and viviparity, and thus the vicissitude of egg shell, might be evidenced with the displacement of egg caruncle with egg tooth and/or variety (ex. paired vs. unpaired) of egg tooth.