

[特集]

ヒトデ卵の余剰エネルギー

—エネルギー蓄積が退化を許容する—

白井 浩子*

Surplus energy in starfish eggs

Hiroko Shirai

Abstract

At least only 14 % of a whole egg could complete the whole development beyond metamorphosis in the starfish, *Asterina pectinifera*. Therefore, 86 % of the whole egg is surplus. Metamorphosis took place only after larvae had become ca. 1,000 μ m in body length (critical size), and larval durations were prolonged with decrease of the amount of initial cytoplasm of the development. These results indicate that the function of the surplus energy in eggs of the extant starfish is to shorten the time of larvae, and that of larvae is to accumulate nutritive energy necessary for adult formation. Since asteroid egg size distribution is clearly bimodal and species of larger eggs lack larval forms (Sewell and Young 1997), genes responsible for larval phenotypes in species of smaller eggs must be hidden or deteriorated as pseudogenes in species of larger eggs.

1. 本論文の要旨

- 1) ヒトデ卵の細胞質を減らしても発生が可能なこと.
- 2) 全卵の14%でも変態を含めて発生が完全なこと.
- 3) 幼生が必ず臨界サイズに達してから変態すること.
- 4) 卵のエネルギーを減らすと幼生期が長びくこと.
- 5) 卵余剰エネルギーの役目は幼生期短縮であること.
- 6) 卵エネルギーのさらなる増加は幼生の不要を招くと予測され, これは事実合うこと.
- 7) 以上を敷衍して, 生物の条件を考察し, 進化, 特に, 分子進化と表現形進化との関連ならびに獲得形質の遺伝的固定の経緯について論じること.

2. 正常発生

イトマキヒトデ (*Asterina pectinifera*) の発生は, 水温20℃で受精から10時間で胞胚となり, その1時間後に孵化し遊泳する (繊毛上皮性). 14時間後, 胞胚の植物極は平たく肥厚して植物極板を形成し, やがて植物極板から原腸陥入が起こり嚢胚となる (2胚葉体制). 次に原腸から中胚葉が分離して三胚葉体制となる. 中胚葉には間充細胞 (細胞接着なし) と上皮性体腔囊 (細胞接着あり) の2種があり, 両者を外・内胚葉ではないという意味で中胚葉とみなす. 原腸先端が外胚葉と融合して口が形成され, 消化管が貫通し, 摂餌を始め, ビビンナリアとなる. これは外胚葉の繊毛運動で移動する遊泳幼生であり, 次いでブラキオ

リア (中胚葉の筋肉運動で移動する匍匐幼生) を経て, 内部に成体芽を形成し, 変態して稚ヒトデとなる (白井, 1997).

卵は直径150-200 μ mで, 実験には200 μ mのものを用了. 植物極周辺域を全卵の約1/10切除して発生させると外胚葉性の細胞のみからなるいわゆる永久胞胚になり, 分化せず早晚死ぬ. 卵の植物極に, 原腸形成を経てそれ以降の発生を全うさせるための特殊な成分の局在が明らかにされている. これを原腸形成の決定因子の意味でDと呼び, Dを含む細胞質のことをD域と表す. 一方, 動物半球を除去した胚や, 動物極から赤道領域にかけて斜めに細胞質を除去した胚が発生を全うすることから, 植物極領域以外にはDのような, 発生に必要な因子の局在はないことが判明している. このため非D域は, 均質な細胞質とみなしうる. なお, 分裂に際して, 細胞質の配置が乱されないことは実験的に明らかにされている. 非D域も後述のように外胚葉, および内胚葉の形成のために一定量は必要である. D域のみを受け継いだ割球 (D細胞) は自律的に食道と中胚葉になり, かつ非D細胞質由来の細胞 (非D細胞) に対して誘導作用をおよぼし, その発生運命を外胚葉から内胚葉へ転換させる. すなわち, 三胚葉のうち外胚葉と内胚葉 (食道を除く) は, 非D細胞由来である (Shirai and Kiyomoto, 1997).

*〒701-4303 岡山県邑久郡牛窓町鹿忍130-17 岡山大学理学部付属牛窓臨海実験所

3. 四つ子、八つ子の発生

受精後、初めの2回の分裂は動-植物極を通る分裂であり、この時の割球を切り離して別々に培養すると(双子、四つ子。それぞれ、1/2W、1/4Wと表記)、それらはいずれも稚ヒトデへと変態できる。では8細胞期ではどうか。

この場合は分裂が初めて動-植物を分離するように卵の赤道面で起こり、動物極側の4割球(動八つ子、1/8Aと表記)は永久胞胚となり約5日で死亡した(上述のようにDを持たず、分化せず、恐らくエネルギー欠乏が原因と思われる)。一方、植物極側の4割球(植八つ子、1/8Vと表記)は原腸形成ののち囊胚、ビピンナリアへと発生し、摂餌もするが、成体芽の形成なく、早晩、死亡した。このことから、1/4Wと1/8Vの非D細胞量に、発生が全うされるかどうかの境界があることが分った(どの1/4Wと1/8Vにも1/4のDが等分されていると仮定。後述)。

4. 卵の86%は余剰

そこで完全発生にとって、1/8Vに加えて、さらにどれほど非D細胞が必要かを実験的に調べた。具体的には、1個の1/8Vに、非D細胞を添えるのである。方法は、1/8Aを分離して細胞分裂を進行させ、順に細胞を分離して(1/nAと表記。nは細胞期)、1/8V由来の細胞塊に添える方法(並置培養法。細胞は合体して胚を形成)を用いた。すなわち非D割球である1/8A由来の、1/16A、1/32A、1/64A、1/128A、1/256Aの1細胞を添えて培養する。各種の並置培養の、発生開始時点の細胞質全量は、以下である。

- a) 1/8V + 1/16A = 18.7% (全卵に対する割合)
- b) 1/8V + 1/32A = 15.6% (同上)
- c) 1/8V + 1/64A = 14.0% (同上)
- d) 1/8V + 1/128A = 13.1% (同上)
- e) 1/8V + 1/256A = 12.9% (同上)

結果は、16, 32, 64細胞期の非D細胞を添えたものは稚ヒトデとなって発生を全うするものがあったが、128, 256細胞期の場合は、1/8Vのみと同様、ビピンナリア幼生で発生は止まり、やがて死亡した(表1)。

表1. 植八つ子の発生不全の非D細胞による救済

非D細胞	実験数	変態数	変態率	幼生期(日)
1/8Vのみ	696	0	0	ND ^{a)}
a)+1/16A	216	36	16.6	63.6
b)+1/32A	231	15	6.9	73.1
c)+1/64A	187	5	3.2	80.5
d)+1/128A	140	0	0	ND ^{a)}
e) 1/256A	50	0	0	ND ^{a)}

ND^{a)}: 死亡により測定不能。

以上により、発生を全うするのに必要な細胞質量は、全卵の約14% ($1/8 + 1/64 = 9/64$) であることが分り、全卵の86%の細胞質は余剰であることが分った(Dは全卵の1/4の場合。後述)。

5. 卵の余剰分の役目は幼生期の短縮

変態を起こす場合、ブラキオリアのサイズは、発生開始時点の細胞質量にかかわらずどれもほぼ等しいものであった(約1,000 μ m。臨界サイズ)。ただし、そのサイズに至るまでの時間は、出発時点の細胞質量が少ないほど長かった。したがって、初めに少ない細胞質量からスタートした胚では、臨界サイズへの有機物量の蓄積が長くかかることが理解された。出発の細胞質量が甚だしく少ない場合(1/8Vなど)は、幼生がたとえ開口し摂餌しても形成された消化管が小さかった。生存のための消費エネルギー(繊毛は運動継続)が、摂餌からの補給エネルギーより大きい可能性がある。なお前述のように、ビピンナリアの運動エネルギー形態は繊毛運動(チューブリン-ダイニン系)であり、ブラキオリアのそれは筋肉運動(アクチン-ミオシン系)である。この運動形態の転換の基礎である中胚葉分化および成体芽(後述)の形成が1/8Vで起こらないことは、興味深い事実である。

前述のように卵植物極には発生継続に必須なDの局在があるが、どの1/4Wもすべて発生を全うすることから、1/4Wを含むDは、全卵の場合の1/4ずつ互いに等しいはずであるが、実測した。Dは自律的に食道と中胚葉(間充織および体腔囊)になるので、中胚葉量の目安として間充織細胞の数を、1/4W、1/8Vで計測し比較した。その結果は、1/4W、1/8Vではそれぞれ約30個であった(表2)。全卵では約120個である(宮脇、私信)。

表2. 四つ子、もしくは植八つ子の 間充織細胞の数

胚の種類	被観測胚数	間充織細胞の数(±s.e.)
四つ子(1/4W)	7	33(±3)
植八つ子(1/8V)	5	29(±2)

実際に間充織細胞の量は、1/4W、1/8Vにおいて等しいとみなし得る。したがって、1/4Wと1/8Vが発生を全うできるかどうかはDの量の差ではなく、非D細胞質の差であり、さらに、非D細胞由来の外胚葉か、内胚葉か、もしくは両者の不足にあることが明らかである。

6. 卵に余剰がさらに増えれば幼生は不要か

以上のように現生のイトマキヒトデ卵は少なくとも

全卵の14%で発生が全うされる。しかし、卵はそのおよそ7倍ものエネルギーを含み、この余剰分が幼生期間を著しく短縮していることが分った。また、変態時に起こることは、成体芽の急速な成長であるが、この際、幼生の組織が消化・吸収されるのである。特に消化管は胃を残して口、食道、腸、肛門が消えて数日間、外部からエネルギーの供給は途絶える。この間の必要エネルギーは手持ちのエネルギーで賄われなければならないが、これが幼生の組織なのである。

変態時の体内は細胞接着を持たない多くの細胞で満たされ（成体の間充細胞となる貪食細胞とみなされるが、詳細は未検討）、幼生体の消化・吸収はこれらの細胞に担われるようである（入江・白井, 1998）。いずれにせよ幼生というものが、成体生育のためのエネルギー貯蔵形態であることが理解される。

以上から、卵余剰エネルギーの機能は幼生期間の短縮であること、また幼生自体の機能は成体生育のためのエネルギー収集・蓄積であることが理解された。このことから、余剰エネルギーの蓄積がさらに進行すれば幼生は不要になることが予測される。何百種の現生ヒトデの発生型の観測によると、この予測は真である。すなわちおよそ250 μ mを境にして、それより大きい卵を持つヒトデ種は幼生形をもたず、小卵種は幼生形をもつ（Sewell and Young, 1997; Jaekle, 1995）。ヒトデ化石は5億年以前からの存在を示し、長い年月の結果、大卵種において幼生形の退化を招いていることが理解される。なお、この大卵種における幼生の退化・消失は、棘皮動物の他の綱においても、また前口動物群、脊椎動物群でも同様の傾向が認められる。また、まさに退化が進行中の例も見られる。例えばウニ綱では、小卵種の幼生には餌を集める腕と名づけられた構造が規則的に8腕あるのに対して、ヨツアナカシパン（卵サイズ：直径300-400 μ m）では、幼生腕数が0-4本など大幅な変異があり口も持たない。しかし、いずれも正常な成体になる（Mortensen, 1921）。幼生形質を担う諸遺伝子が、さまざまな組み合わせで劣化・潜在化するなど、いわゆる偽遺伝子となっていることが予測される。なお、退化器官がどの生物にも認められ、この点に関する考察は早くからダーウィンも論じ、また井尻によりなされている（井尻, 1982）。これらは現代のDNA技術で確認可能であろう。

7. 分子進化と表現形進化の関係について

タンパク質のアミノ酸配列やDNAの塩基配列の種間比較のデータは、変化の殆どが表現形に影響がおよばない事実を示し、また、種内の多形（何種かありその頻度がいろいろ）を示した。これは木村資生の「中立説」を支持した。これらは淘汰にかかわらず、偶然に

種集団内に固定すること（種内で頻度100%を示すこと。置換）を提唱する（木村, 1983）。続いて太田朋子は、「中立説」に満足できない点を克服するために「ほぼ中立説」を発展させた（Ohta, 1972）。これは、種集団が小さいほど、変化の置換している率の大きい事実を示し、これは小集団ほどその変化が有利である確率が大きいこと（もっとも、絶滅の確率も大きい）を示し、固定にいたる経緯で正の淘汰も含まれることを示した。

太田の最近の発言に以下がある（太田, 私信）。「ほぼ中立説」が市民権を得るところとなり（下記の諸学会、参照）、進化に関して次の課題は、それ（ほぼ中立説）と表現形質の進化との関連づけにあるというものである。つまり、何故その事実なのかを考えることである。本論文はそれを受けて、まさにその関連づけの点を、生物の持つ余剰エネルギーの観点から論じる意味をもつ。

- 1) The annual meeting of the American society of evolutionary studies in 1997 (in the US). "Slightly deleterious mutations"
- 2) 同上 in 1999 (in the US). "What about molecular clocks?"
- 3) The biennial meeting of European society of evolution in 1999 (in Spain). "Neutralism and selectionism: The end of debate?"

本研究は、卵に蓄積されたエネルギーがある量を超えると、一転して、幼生不要という事態をもたらすことを示した。幼生不要という事態は、幼生機能を代替するものが準備されて初めて可能になる。しかし、この代替機能としての卵の大型化は（正確にはエネルギーの質も問題であって、大型卵の方が脂質に富むことが明らかにされている）（Jaekle, 1995）、幼生機能の廃止を目指して進行するものではなく、成体の生存に付随したエネルギー蓄積である。これを敷衍して、進化を微分的に捉えたと、どの時点でも、表現形質における何らかの目的とされない蓄積（生物の生活形に依る。最も主要なものは何をどう食べるか、そのためにどうエネルギーを使うかにより出現する非必須物としての生体部域）が先行し、その生活形に合うようにDNA変化が許容され、再編成が進行すると理解される。

この蓄積された変化が、有性生殖を介して編成が進み新しい機能が成立する経緯、すなわち種の分化に関しては、2分岐とは限らず、むしろ多方向への変化の方が捉えやすい（進化の断続的進行。古生物分野では古くから周知の事実）（井尻, 1982, 1988-92）。この局面で作用するダーウィン淘汰（正の淘汰）を、木村も当然ながら認めている：“それどころか生命が依存

している分子機構のすばらしい機能は正のダーウィン淘汰の産物にちがいない。……(木村, 1983, p.132)”。続いて“今、われわれが研究している大部分の分子はるか太古にその本質的設計図を完成させてしまったものであり、その後の変化はほとんどが同じ主題についての変奏曲にたとえられる。”と書き、現存の生物が変化を続ける分子機構として、偶然的浮動を強調している。

表現形質が必須機能を担う間はそれを規定するDNA域に起こる変化は集団から排除され(機能的制約のため変化が許容されない)、それらは現存の生物には検出されない。不要もしくは必須機能が減った表現形質域を決めるDNA域の変化や、表現形質に微弱有害な影響をおよぼすDNA変化は、排除を免れて維持される確率が大きいので検出される。ただし、変化の生起時点で生体が全体としてエネルギー余剰をすでに保有しており、その変化域を維持しても生存のエネルギー収支(個体の全生活史中)に破綻を来たさない前提のもとに維持が続くのである。従って諸DNA変化が検出される時はすでに、許容というフィルターがかかっている。許容が可能なのはあらかじめエネルギー蓄積があるからなのである。

非必須の表現形質を担うDNA域には、点変異に限らず、まとまった量のDNA欠損、移入、重複なども起こり得て、それらは質的機能としてでなく量的存在自体が機能であり得る。現在は機能が知られていなくてもAGTCの偏らない蓄積が塩基素材として量的機能を持つことも十分考えられる。例えばイントロン域の削除や、AT対への置換などで塩基を偏らせ、その生物に現れる支障を解析することで量的機能の解析が可能と思われるがどうであろう。

8. 獲得形質の遺伝的固定の経緯について

上に紹介した、木村の太古とは、生命成立の経緯をさすと思われる。今は紙面の都合で多くを言及しえないが、分子形成でも、分子の結合エネルギー分を過不足なく寄せ集めるだけで形成させられるものではなく、変化はエネルギーの壁を越えてから現状レベルに落ち着くように進行する(活性化エネルギーを思い起こして欲しい)。ただし、分子と生体では、エネルギー蓄積形態が異なる。

いずれにせよ生き物はいつも現在を生きるなのであって、この現在は太古に遡り得る。生物がどのように原始的で、未発達な時代でも、それなりに余剰エネルギー蓄積が先行し、それが新機能成立への前提となる経緯でしか進化は進行しないであろう。過去に莫大な生物が消滅していることを思うべきである。以上の考察は、生命の本質ならびに獲得形質の遺伝的転化に関す

るラマルクの深い認識を思い起こさせる(ラマルク, 1809)。ラマルクはダーウィンに先立つこと50年、膨大な標本の観測の結果、生物の本質の考察をすすめて、非生物とは決定的に違う特質、すなわち生物の前進的・法則的な複雑化(階層性と捉えられる)を認め、かつ個々の具体的存在としての多様性に関して獲得形質の遺伝的転化を認めたのであった。時代の制約もあり、前進的進行の原因として生物の向上する意志という表現をしたことは観念的で評判が悪いのは当然である。しかし今、生物の本質を、エネルギー代謝の持続状態、すなわち消耗したエネルギーを補充するために、さらにエネルギーを消耗しなければならない矛盾した状態として捉え得る。現存のどの機能もあらかじめ目的されたのではなく、生活の持続により、非必須物(構造や成分)を転用しつつ必要が獲得される(遺伝的に固定にいたる)のである。意図なしの付随したエネルギー蓄積を、次の発展の前提として、新機能を獲得するような存在方式を、生命は続けているのである。ラマルクの生物認識をこのように捉えるべきではないか。

飼育・栽培とは、上述の、補充エネルギー獲得のための消耗エネルギーを減らす恩恵を生物に与えることである。だからこの場合は、それこそランダムに起こるDNA変化のうち、自然下でよりも一層多く許容されうことは当然である。変り種が、保護をなくした自然下では生存できぬことの理由はここにある。ダーウィンは自然淘汰を説くにあたって、まず、飼育下の生物の変異を述べている。このことはダーウィンが、「生物が変化すること」に焦点をあて、自然下と栽培下での共通点を抽出したものであることが分る。これは一方では、変化が維持される原因と、生存の本質を統一するまで考察を進めていないことの証拠と捉えられる。この、変化の局面に力点をおいて、ネオ・ダーウィニズム(偶然のDNA変化のうち、有利の生残)が成立した。

生物の現状は主要な傾向の中に常に萌芽と退化を含みもつ。だから生物の対応はいつも、可能なら許容する方式である。付随的な蓄積がある量を超えた時点で生物の生活形態に依り利用可能となり、次第にそれぞれの特異化として必須機能化(可能性という偶然の範囲から必然への転化)が進行する。だから最適者の生存だけでなく、可能なら生存する豊かな多様性の出現と生物の本質は切り離せない。ラマルクの生物に対する認識を正に評価することは続いている(越田, 1998)。就中、井尻の進化に対する考察は真髓を得ていると思われる(井尻, 1982, 1988-92)。今後、私もが進む方向は、「或る生物に、どれほどの蓄積をさせ、何を不要とさせ、そこに特定の新しい機能を制

御・誘導させる条件を知る」ような、真の「実験進化学」を築くことではないだろうか。この方向への指針も、井尻が早くから示している（井尻，1988-92）。

この論文を井尻正二に捧げる。

文 献

井尻正二（1982）井尻正二選集，1-10巻，大月書店，東京。

井尻正二（1988-92）古生物学進化論の体系（その1～6）。化石研究会会誌，**21**，2-4，21-23；**23**，2-9；**24**，1-6；**25**，1-7，8-14。

入江洋史・白井浩子（1998）イトマキヒトデの変態。岡山大学牛窓臨海実験所業績，**36**，9-19。

Jaekle, W. B. (1995) Variation in the size, energy content, and biochemical composition of invertebrate egg: Correlates to the mode of larval development. In McEdward, L. ed., *Ecology of marine invertebrate*

larvae, 49-77, CRC Press LLC, Boca.

木村資生（1983）分子進化の中立説，紀伊国屋書店，東京。

越田豊（1998）教養の生物学。培風館，東京。

ラマルク（1809）動物哲学（小泉丹・山田吉彦訳，1958）岩波文庫，岩波書店，東京。

Mortensen, T. (1921) Studies of the development and larval forms of echinoderms. G.E.C.GAD, 1-113, Copenhagen.

Ohta, T. (1972) Population size and rate of evolution. *J. Molec. Evolution*, **1**, 305-314.

Sewell, M. and Young, C. M. (1997) Are echinoderm egg size distribution bimodal? *Biol. Bull.*, **193**, 297- 305.

白井浩子（1997）イトマキヒトデ発生の特徴。化石研究会誌，**30**，67-70。

Shirai, H. and Kiyomoto, M. (1997) Cellular differentiation in early development of starfish. *Recent advances in marine biotechnology*, **1**, 343-367.