

個体発生と系統発生を結ぶ論理

大阪市大・理・生物 団まりな (Marina Dan)

**Abstract:** Hierarchic structure of the animal body plan is discussed from the points of view of phylogeny and ontogeny. Four grades in order are recognized between Protozoa and Deuterocoelomates. They are ① diploid cell, ② epithelium, ③ mesenchymal coelom (= primitive coelom), and ④ epithelial coelom (= deuterocoel). The same four grades, with an additional lower one, are discernible in the course of development of animals. They are ① gametes (haploid cell), ② fertilized egg to morula (diploid cell), ③ blastula to gastrula (epithelium), ④ mesenchyme gastrula to trochophore larva, and ⑤ adult formes of the Schizocoelomates and dipleurula larva to adult forms of the Enterocoelomates.

The hierarchic relationship between these units are discussed.

動物のからだは、地球上に出現した物体の中で、おそらく最も複雑な構造と機能を持つものである。こうしたからだ

が、なんらかの階層的な秩序にのっとった構築段階をふまえて成立しているであろうことは、自然界の他の物質や物体との比較から当然予想されることである。しかも、これらのからだを生み出した系統発生の過程は、その道すじの随所に、それぞれの段階で完結し、その後の発展には参加しなかった動物群を切り離してきているのだから、その階層的秩序の何であるかを知るためには、現在、あるいは、かつて地球上に存在したことのある動物たちの体制を比較検討すればよいはずである。

ところで、現代生物学は、こうした動物のからだの成因を、長い生物進化の歴史の中で、連綿と続いてきたDNA複製の際の化学的なエラーと、宇宙線などによるDNA分子の損傷（つまり突然変異）の積み重ねによるものと説明する。この説明の是非を論じるのがここでの目的ではない。しかし、こうした無秩序、無方向的な説明が、動物の体制の階層構造を明らかにしようという生物学者の意欲を阻害してきたことは、指摘しておかねばならないだろう。

#### ＜1＞ 系統発生からみた動物のからだの基本構造

図1の中央に示した系統樹における各動物門の間の関係は、現在最も広く受け入れられているものをほとんどそのまま書き写してあり、最上段と二段目に書き込まれた体制のカテゴリ

リーも、一般に受け入れられているものである。第三段には筆者によるカテゴリーが示してあるが、これは上の二段を加味してのものである。そして、系統樹をはさんで最下段に、これらのカテゴリー間の階層関係を図示している。

この図から見て取れるように、従来の系統の理解は、階層的な見地からした理解と決して大きくかけ離れてはいない。

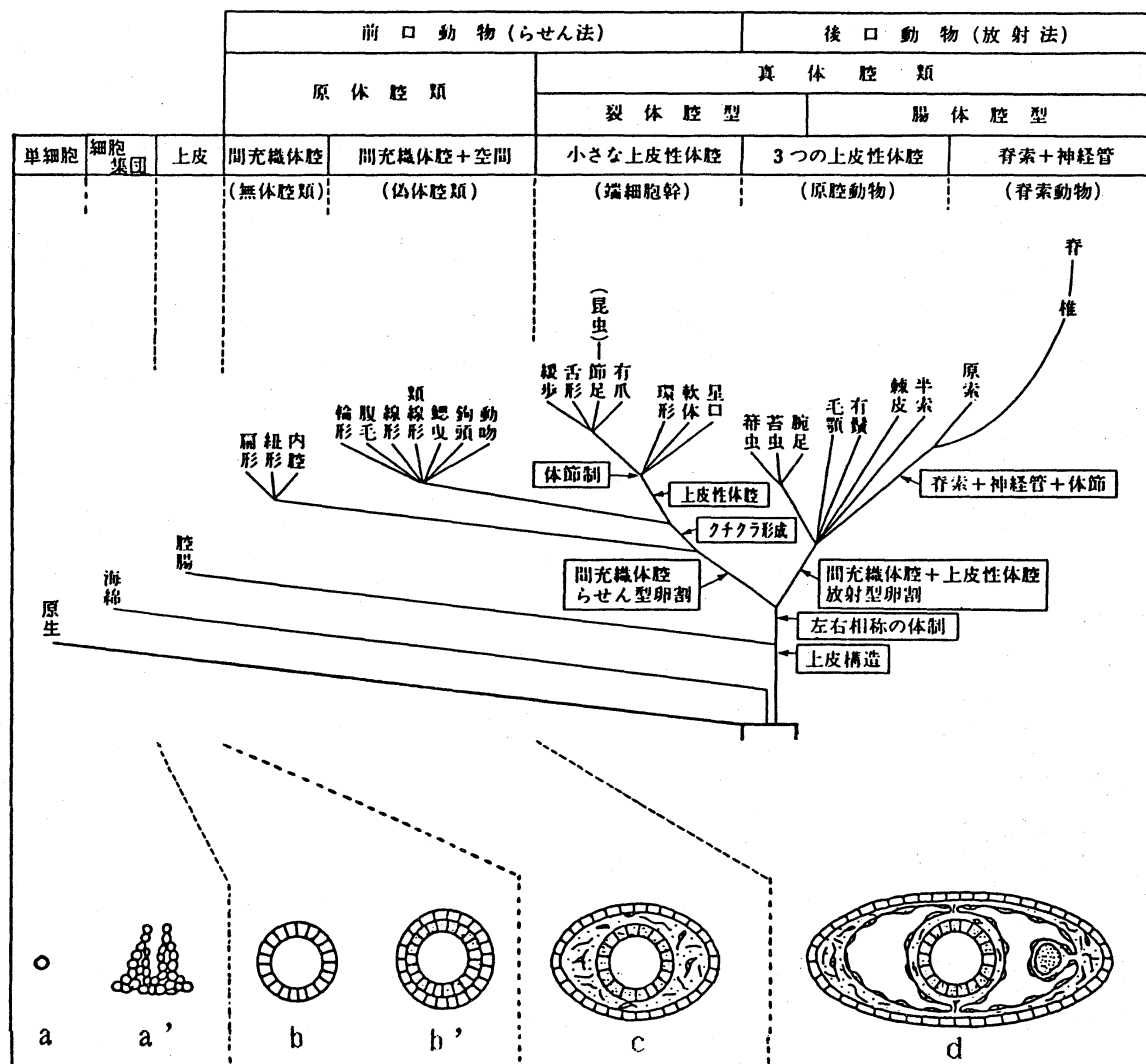


図 1 動物の系統と体制の進化

しかし、各動物門を単純から複雑に並べたその根拠は、階層的な概念に基づくものではなく、多分に多様性の概念にもとづいている。原生（単細胞）動物とそれ以外の後生（多細胞）動物の違いも、建築材料と建築物というはっきりした概念ではなく、もっとも原始的なものと、それ以後に出てきたものといった程度の差しか認めていない。従って本稿の前半の目的は、こうした従来の系統的な作業結果の中に、はっきりとした階層概念を持ち込むことである。

#### ディプロイド細胞

図1を左から右へ見て行くと、最左翼には単細胞の原生動物（図2）が位置する。この系統樹のグループからすると、このレベルは全体の最小構成単位

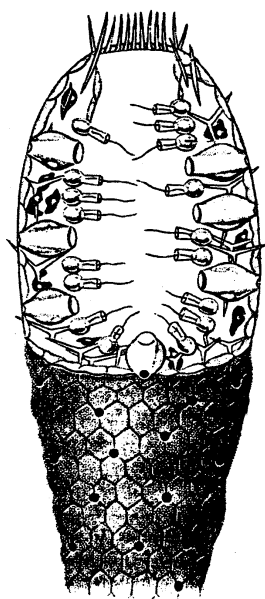


図3  
海綿動物

と等価である（図1a）。実は後述べるように、このステートメントそのものにも問題はあるのだが、ここでは一応こうしておこう。原生動物は系統樹の根元に位置をしめ、この仲間の祖先の一部からそれ以後の動物群が生じたと考えられる。

海面動物（図3）は、他の後生動物とは起源を異にすると考えられている。この仲間は、機能的に分化した5～6種類の細胞から成る



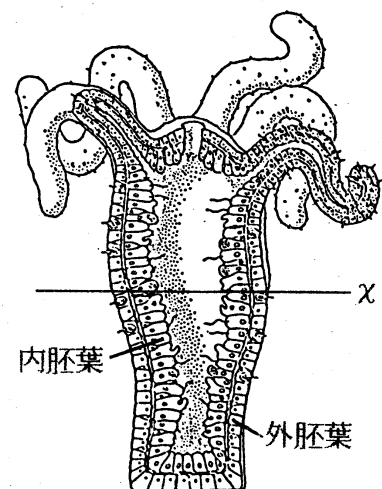
図2  
原生動物

が、組織化の度合が低く、鞭毛虫の群体に近いものとされている。従来も側生動物として他の後生動物からは一線を画されている。

### 上皮

腔腸動物（図4）は、他の後生動物の直接の祖先型から分離したと考えられる。この仲間のからだは、互いに機能分化した約10種の細胞から成るが、その大部分はシート状に結合されている。細胞がはっきりとした結合構造によってシート状に組織化されたものは、上皮と呼ばれる。上皮は細胞の原形質膜と同様に内外性をもち、その外側を常に外界に向けて、多細胞のからだの境界を形成している。腔腸動物のからだは、トポロジカルには球面である（図1b）。これが一箇所から深く折れ込んで壺状になっており（図4）、その上皮は、食物の消化・吸収をつかさどる内側部分（内胚葉）と、

外界に立ち向かう外側部分（外胚葉）に分化している。図4のからだをxの面で水平に切った切口が、図1のb'に相当する。上皮構造の獲得により、動物は3つの新しい機能を可能にした。つまり、①細胞外消化、②筋運動、そして③これを支配する神経細胞のネットワークである。 図4 腔腸動物



上皮細胞間の結合構造は、大小の分子の透過障壁となっていてるので、内胚葉の形成する袋（腸腔）の中に消化液を分泌することで、大きな獲物をまるごと消化することができる。このようにして、消化・吸収の効率を格段に上げることができるのである。一方、上皮細胞の基底部に作られたアクト・ミオシンの束は、隣接する細胞の束と呼応して、からだ全体の収縮・弛緩を可能にし、神経細胞の制御を得て触手を動かし、積極的な補食行動を生み出した。しかし、腔腸動物のからだはどこまでも上皮ばかりであるので、筋肉や神経もすべて平面的な形をとらざるを得ないという大きな制約を負っていた。

### 間充織体腔

原体腔類として一括される10の門は、腔腸動物の2枚の上皮の間につめものをいれて、からだ全体にふくらみを持たせた3次元の体制である（図5、図1c）。このつめものは細胞外マトリックスと呼ばれ、コラーゲン、ファイブロネクチンなどのタンパク質分子と、ヒアルロン酸などの糖質が形成する、立体的な網目構造である。こ

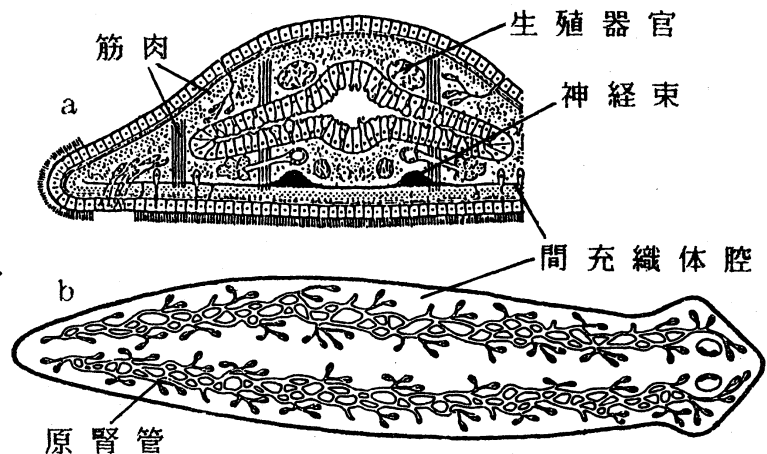


図5 扁形動物

の構造は、その内部に住みつく間充織細胞や、構造全体をとり囲む上皮細胞の足場となる一種の内骨格であり、細胞間の情報のやり取りの仲介役をもはたす。細胞外マトリックスによって満たされた体内の空間は、これより後に出現する真体腔に比べてより原始的であるという意味で原体腔と呼ばれているが、ここでは、階層単位としての意味合いと、その構造的、機能的側面を強調して、間充織体腔と呼ぶことにする。

さて、間充織体腔の出現は、動物のからだに幾つかの大きな変革をもたらした。新しく生じた3次元の空間に、まず筋肉と神経が独立する(図5a)。腔腸動物においては、上皮細胞の細胞内器官でしかなかった筋肉が、独立の細胞となって体腔内に入り、筋繊維の束を形成する。一方、2つの上皮にはさまれて扁平な網目を形成していた神経が、束を成して体腔内に入り、梯子型のネットワークを作る。こうした集中化によってその効率を飛躍的に増大させた筋・神経系は、からだ全体の移動を可能にする。海底の地表を這いはじめた動物は、次第にからだの前方に神経と感覚器を集中させ、かつ接地面と背面を分化させて、左右相称のからだを作り出して行く。

一方、生物のからだは外界に比べて分子密度が高いので、常に水が流れ込んでいる。従って、細胞たちは普段から細胞

膜を細胞骨格にくくりつけて、膨圧に抗している。ところが、細胞密度が小さく、しかも分子密度の高い間充織体腔の広大な空間には、大量の水が容許なく流れ込んでくる。この水分を処理するために出現したのが、原腎管と呼ばれる排出器官である。原腎管は、体内から体外へ常に水を運搬し続けるフィルター細胞と、その水を体外へ運ぶ管からなっている（図5b）。間充織体腔内に出現する器官には、もう1つ、生殖器官があげられる。腔腸動物においては、親の体壁を破って外に出るしかなかった卵や精子は、それと決められた場所で作られ、しかるべき経路を通して親のからだの外に出られるようになる。また一部の種においては、複雑な交尾行動を経て精子をやり取りする、体内受精なども見られるようになる。さらに、比較的大型の種においては、からだの各部へ栄養や酸素を届けるための血管も、この体腔内に作られるようになる。



図6 線形動物

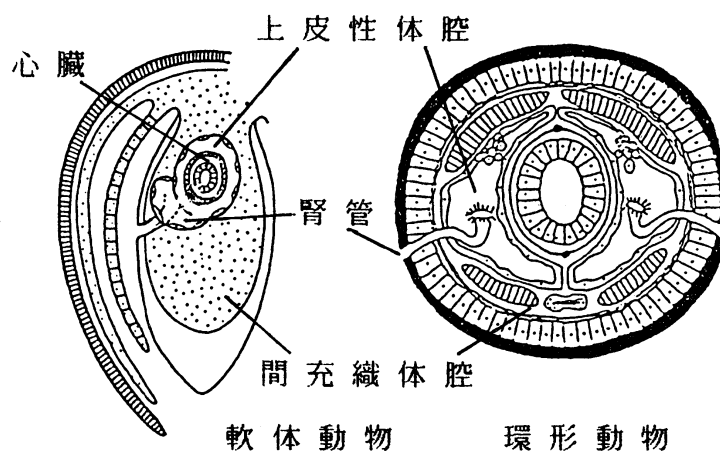
偽体腔類とは、こうした体制の上  
に、さらに外骨格であるクチクラを  
持つようになったものたちをいう（  
図6）。外側からの支持を獲得した  
この仲間は、内からの力でからだを  
持ち上げるかわりに、からだの主な



構造を体壁に付着させることによって、間充織体腔内に余分な空間（体液だけで満たされた細胞外マトリックスのない空間）を作り出すことができるようになった。後に出現する真体腔に似て否なるものであるため、この空間を偽体腔と呼んでいるのである。

### 上皮性体腔

以上に述べたもの以外の16動物門はすべて、間充織体腔の中に、さらに中胚葉性の薄い上皮で



軟体動物 環形動物

図7

裏打ちされた、体液だけで満たされた空間を備えている（図7、図8、図1d）。この空間は、われわれ高等動物が持つ体腔であるために真体腔と名づけられているが、ここではその構造をよりはっきりと反映させるため、上皮性体腔と呼ぶことにする。

上皮性体腔の生物学的な意味の1つは、細胞外マトリックス以上に強固な内骨格として、動物の体を支えることにある。外部から流れ込む水をあえて蓄え、その膨圧によって支えられたこの構造は、ぬいぐるみの中に水の詰まった風船をいれたようなもので、ある種の固さをからだに与えることになる。膨圧を利用したからだ作りは、また、廉価であることをも意

味する。薄い上皮性の膜だけそなえておけば、水はいくらでも体外から流れ込んでくる。こうして動物は、上皮性体腔をそなえる段階に至ってはじめて肉眼的な大きさに達し、脊椎動物はもとより、ウニやヒトデの棘皮動物、イカ、タコ、貝類の軟体動物、伊勢エビや高足ガニの節足動物など、それまでにない超大型の種を輩出することになる。この体腔の浸透圧の調節には、細胞のフィルターを持たない、開け放しの腎管が備えられる（図7）。

上皮性体腔の2つ目の意義は、からだの各器官の間に緩衝地帯を作ることにある。こうすることにより、各器官の自由な運動や形態を保証することができる。上皮性体腔の出現によって可能になった機能の代表的なものとして、消化管の蠕動運動と心臓の拍動があげられる。細胞外マトリックスは、からだの各部をつないで一体化させる働きがあるため、たとえば扁形動物（図5）の消化管が蠕動運動を行うと、その動きは直接体壁の筋肉の動きと拮抗してしまう。しかし、環形動物においては（図7）、消化管のまわりをとり巻く筋肉は、体腔液によって体壁の筋肉とは隔てられているため、独自の運動をすることができる。こうして、消化管は格段に大量の食物を処理しうるようになり、また、生涯を通じて休むことのない心臓はその拍動によって血液を送り、大きなからだの

隅々にまで栄養や酸素を配達することができるようになる。

真体腔類は裂体腔型と腸体腔型に分けられるが（図1）、これは系統樹の大きな分岐点で、個体発生の様式が、らせん卵割と放射卵割に二分することに関連して、上皮性体腔の個体発生上でのできかたが、やや違っていることを受けたものである。しかし、両者の体制の基本は変わらないので、ここではこれ以上論じない。ただ、裂体腔型の枝については1つだけ触れておきたいことがある。この枝では、偽体腔類で出現した外骨格（クチクラ）が大きな発展をとげるが、そのあおりを受けて、上皮性体腔は衰退の道をたどることになる。先にも論じたように、上皮性体腔の最大の役割は膨圧を利用した内骨格であるが、外骨格の発達には上皮性体腔のこの役割と真向から対立することになる。特に節足動物の伊勢エビや、昆虫にみられる強固な外骨格は、とうてい水の膨圧などで拮抗できるものではない。これらの動物では、上皮性体腔は痕跡的な器官に矮小化されてしまう。

腸体腔型の枝では、上皮性体腔はのびのびとした発達をとげるが、その中に脊索動物が

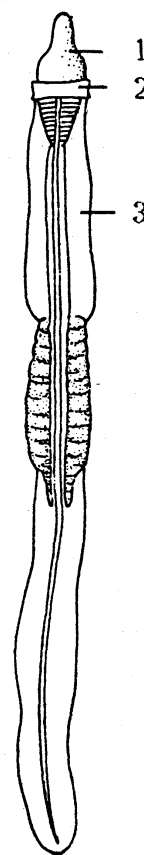
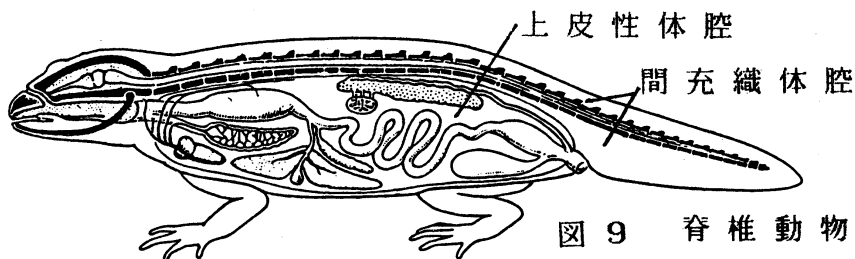


図8 半索動物

1, 2, 3の内部にそれぞれ1対ずつの上皮性体腔が入っている。

さらに分けられ  
ている。この2  
つの動物門では、



脊索という新しい構造の出現によって個体発生の様式が他と基本的に異なるものになっているが、これまでに述べてきた基本体制に関しては、何ら他と変わるところはない。脊索は我々の脊椎の前駆体であり、上皮性体腔とは比べものにならないほど強固な内骨格であるが、この構造は背側の大きな神経系との関係において、最も大きな生物学的意味をもつと考えられるので、本稿ではこれ以上立ち入らないことにする。

#### 各体制レベルの階層関係

以上に述べてきた動物界の4つの基本体制は、それぞれ隣り合った階層単位を成していると考えられる。図1のa～dに示したように、aはbの構成単位であり、bはaを上皮的に組織化したものである。また、bはcの構造の境界部を作る構成単位であり、cはbの2つの細胞シートに間充織を加えたものである。同様に、cはdの構造の前提を成すものであり、dはcに上皮性体腔を加えたものである。

#### <II> 個体発生がたどる体制の発展経路

さて、この4つの基本体制が本当に階層単位であるなら、それらは、これと同じ順序で個体発生過程の中にも現れてこ

なければならぬ。なぜなら、個体発生とは、系統発生によって得られた個々のボディープランを具体的に実在する動物のからだに作り上げる過程であるから、この2つの過程が本質的に別々の経路をたどることはありえない。本稿のここから先の目的は、さまざまな動物の個体発生過程にも、この同じ階層単位が同じ順序で出現することを検証することである。

#### ハプロイド細胞（配偶子）

動物は普通、卵と精子を作り、この両者の受精をもって個体発生をスタートさせる。この有性生殖の過程が個体発生に必須であるかという点には、異論もありうる。出芽やからだの二分裂による無性生殖という現象もある。また、原生動物においては、ディプロイド細胞そのものが分裂可能であるため、ディプロイドのまま無限に分裂できれば、有性生殖は不要になるからである。しかし、現実には多くの原生動物で有性生殖が知られており、無性生殖をするヒドラ（腔腸）やプラナリア（扁形）も、季節変化に応じて有性生殖を行う。この他さまざまな証拠から、ディプロイド細胞は無限には分裂できず、種ごとに許された分裂回数を使い果たしてしまうまえに、ハプロイド細胞から新しく作り直されなければならないと考えられる。

ハプロイド細胞とディプロイド細胞の構造は、現在知られ

ている限り、染色体が1組か2組かという違いしかない。しかし、機能的にみると、幾つかの決定的な違いが認められる。その第一は、すでに述べた細胞分裂回数が有限か無限かということ、第2は、細胞分化能の有無、そして第3は、互いに全く重複しない機能、つまりハプロイド細胞の接合能とディプロイド細胞の減数分裂能、をもつことである。

以上の機能的な違いと、有性生殖において2匹のハプロイド細胞がディプロイド細胞に吸収されてしまうこと、つまり、前者が後者の文字どおりの構成単位となっていることを考え合わせると、従来、真核細胞としてひとくくりに考えられているこの2種の細胞は、実は別々の階層単位であると考えるのが正しいと筆者は考えている。

#### ディプロイド細胞（受精卵）

動物の種によらず、卵と精子の接合、つまり受精、によって生じた受精卵は、構造的には単一のディプロイド細胞である。大きさが不自然に巨大であるとか、受精膜に閉じ込められて運動も栄養の摂取もできないというような性質は、二次的なものである。

受精卵は、他に類を見ない速さで細胞分裂をくりかえす。この時の細胞分裂（卵割）にはさまざまな様式が知られているが、これは、栄養（卵黄）の含まれ方が分裂の仕方に影響

をあたえた結果であって、卵割の目的と結果が、細胞数を増やすことであることに違いはない。

#### 上皮（胞胚～原腸胚）

細胞数がある程度増えると、無脊椎動物では、胚は通常、受精膜を破って（孵化）泳ぎ始める（図10a～d、最下段）。この胞胚期の胚の構造を調べると、全ての細胞（図10a、d）または卵の動物極がわ（図の上方）に由来する細胞群（b、c）が上皮化している。哺乳類以外の脊椎動物では、孵化はこれよりも遅れるが、やはりこの時期に胚の最も外側に面した細胞群が上皮化する。

上皮化した胞胚では、やがて、上皮の一部（図10a、d、e）あるいは、植物極側の大きな細胞（b、c）が胞胚腔内に落ち込んで、内胚葉の上皮（原腸）を形成する（図10、第2段）。腔腸動物では、この段階で成体を形成する。

#### 間充織体腔（間充織原腸胚）

扁形動物や環形動物では（図10b、c）、胞胚腔内に落ち込んだ細胞が上皮化するときに、間充織細胞が取り残されるかたちで分離し、原腸の完成とともに間充織体腔も形成される。一方、最も典型的な個体発生様式をもつ棘皮動物では（図10d）、原腸の形成にともなって細胞外マトリックスが分泌され、やがて原腸の先端から間充織細胞が胞胚腔内に

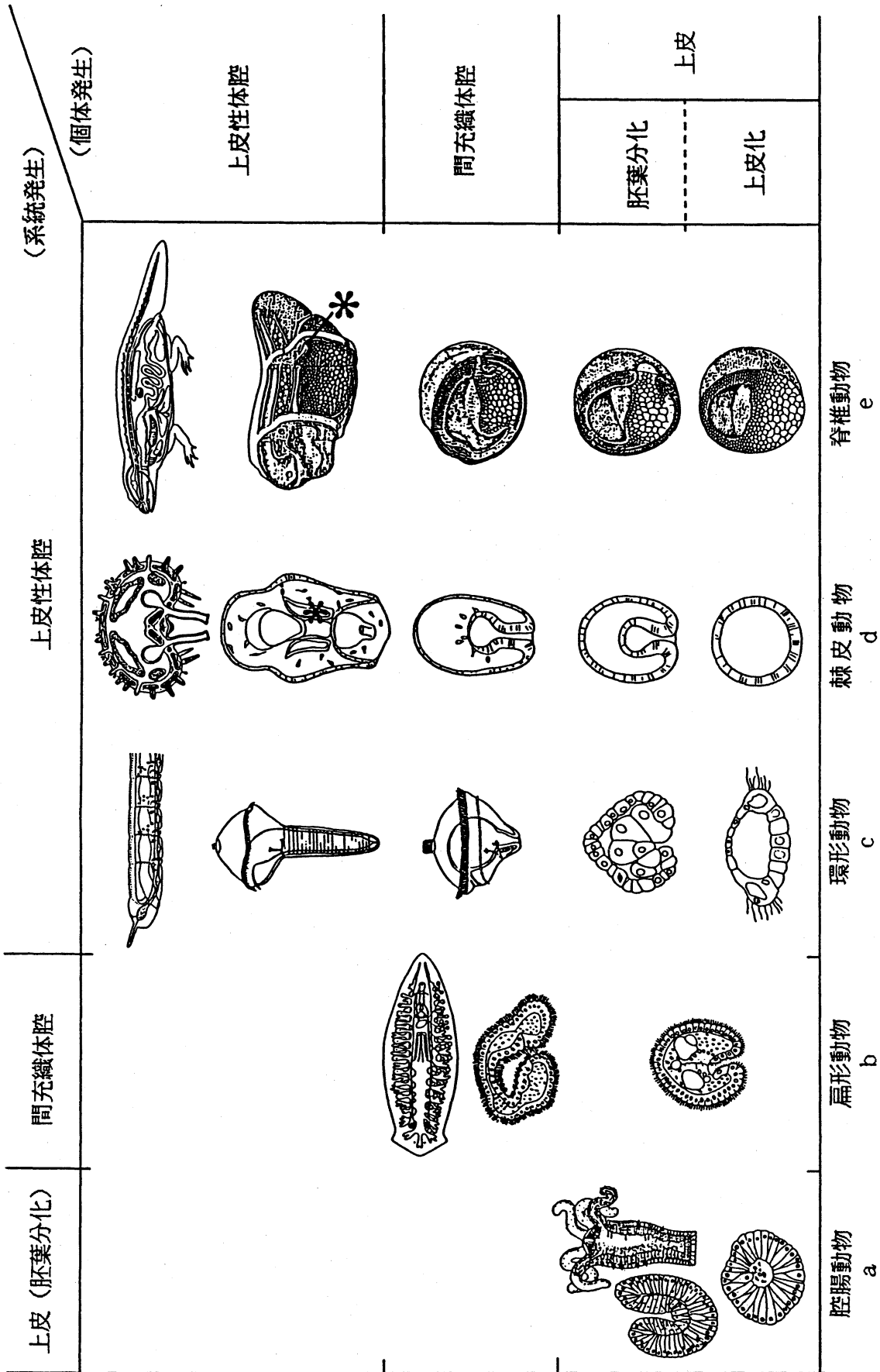


图 1 0 个体发生と系統発生の上皮段階以上をしめす



移動していく（図10、第3段）。両生類の場合（図10e）も、原腸形成の後半に間充織体腔が形成される。

原体腔類の動物たちは、この発生段階のまま成体としての諸器官を付け加える。また、環形動物や軟体動物では、この体制でトロコフォア幼生を形成し、餌をとってエネルギーの補給をはかる。

#### 上皮性体腔（幼生）

しばらく餌をとって泳ぎ回ったトロコフォアは、やがて変態の過程にはいる。環形動物では、この時、からだの後方に次々と上皮性体腔の対を付け加えて、長虫状の成体に至る（図10c、第4段）。軟体動物でも、このときに、心臓を取り囲む小さな上皮性体腔が形成される。

棘皮動物においては、間充織細胞を放出した原腸の先端部に薄い中胚葉性の上皮が残り、これが口形成期における内外両胚葉の接続のさいにはじき出される具合に左右に膨出し、やがて原腸から独立して2つの上皮性体腔となる（図10d、第4段、アステリスク）。この仲間では、この段階で幼生を形成する（図はヒトデのピピンナリア幼生）。この仲間の幼生は、比較的長い間（1.5～3ヶ月）餌をとった後に変態して、広大な上皮性体腔をもつ成体を形成する。

脊椎動物においては、背部正中にはしる脊索の両側の中胚

葉は分節して筋節を形成するが、これよりさらに側方から腹方にかけて移動した間充織状の細胞が、やがて頭尾に連続した薄い2枚の上皮となり、その間に上皮性体腔を形成する（図10e、第4段、アステリスク）。この時には、まだ内胚葉内に大きな細胞塊があって上皮性体腔の拡大をさまたげているが、やがて、ここに含まれる栄養分が吸収されて消化管がすっきりするにつれて、上皮性体腔はその体積を増し、やがて、我々の腹腔や胸腔に相当する大きな体腔を形成する。

#### 〈III〉 個体発生と系統発生の関係

以上見てきたように、個体発生過程にも、系統発生過程と全く同様の階層単位の積み重ねがみられる。さきに述べたように、これは、個体発生過程が、系統発生の到達したボディプランの実現の過程であることを思えば、当然のことである。従って問題は、このことが生物学において正しくそのように認識されていないところにあるといえる。

「個体発生は系統発生の短縮されたくり返しである」というハッケルの直感も、おそらく、動物の体制のこの基本的な発展の様子を指したものではなかったろうか。

無方向な突然変異と自然淘汰を骨子とする現代生物学の進化学説は、それ自身きわめて魅力に富んだものではある。しかし、その一方で、進化には何らかの定向性があるのではな

いかという思いを捨てきれずにいる人々も、案外多いと思われる。突然変異の成因は無方向であるにしても、その結果が生物学的な意味を持つための範囲は、個々の生物がそれまでに到達した立地点に応じて次第に制約されていくというようなことがあるのかも知れない。いずれにせよ、本稿に述べた階層構造の出現を説明する説を立てない限り、人々の心の隅にうずくまる進化の無方向性への疑念は、晴らされることはないだろう。