

中山人間科学振興財団創立35周年記念出版

『動物系統分類学』

Systematic Zoology

Comprehensive Guide to All Metazoan Phyla

編集主幹 島野智之 (法政大学国際文化学部・自然科学センター)
編 集 岡本 卓 (京都大学大学院理学研究科)
柁原 宏 (北海道大学大学院理学研究院)
自見直人 (名古屋大学大学院理学研究科附属臨海実験所)
中野隆文 (京都大学大学院理学研究科)
松沼瑞樹 (京都大学舞鶴水産実験所)
山崎博史 (九州大学基幹教育院)

B5 判／並製／4色刷／約 1,400頁／定価 4,500 円 (本体予価)

サンプルページ集

『動物系統分類学』(1961～2002 年) の該当項目頁を
ガイド。動物系統分類学の進歩がひとめでわかる

貴重なカラー写真を多数掲載

外部形態や体制はイラストや写真でわかりやすく
解説

全 34 動物門の「系統」と「分類」に言及

充実した引用文献のほか、項目ごとに「推奨文献」
を紹介

発行 中山人間科学振興財団／発売 中山書店

『動物系統分類学 Systematic Zoology』 おもな内容

【動物系統分類学 総論】

分類学と系統分類学(体系学)
系統分類学の過去・現在・未来
古生物学
系統分類学はなぜ可能なのか——進化発生学的試論
Evo-Devo 研究と系統分類学

柁原 宏
山崎博史
三上智之
倉谷 滋
三浦 徹

【動物系統分類学 各論】

有櫛動物門
海綿動物門
平板動物門
刺胞動物門
珍無腸動物門
直泳動物門
二胚動物門
扁形動物門
腹毛動物門
顎口動物門
輪形動物門
微顎動物門
毛顎動物門
苔虫動物門
筴虫動物門
腕足動物門
紐形動物門
軟体動物門
環形動物門
内肛動物門
有輪動物門
鰓曳動物門
動吻動物門
胴甲動物門
線形動物門
類線形動物門
緩歩動物門
有爪動物門
節足動物門

戸篠 祥
伊勢優史
中野裕昭
柳 研介／戸篠 祥／河村真理子／白樫 正
中野裕昭
中野裕昭
古屋秀隆
大矢佑基／佐々木瑞希／脇 司／新田理人
鈴木隆仁
Martin V. Sørensen ／中野隆文
Diego Fontaneto ／中野隆文／長澤和也
Martin V. Sørensen ／中野隆文
後藤太一郎／宮本洋臣／中野隆文
広瀬雅人
広瀬雅人
広瀬雅人／椎野勇太
柁原 宏
佐々木猛智
自見直人／中野隆文
伊勢戸徹
Martin V. Sørensen ／中野隆文
山崎博史
山崎博史
藤本心太
長谷川浩一／吉賀豊司／神崎菜摘
脇 司／佐藤拓哉
荒川和晴／藤本心太
Ivo de Sena Oliveira ／中野隆文

棘皮動物門

島野智之／宮崎勝己／小野展嗣／高久 元／奥村賢一／
塚本 将／大塚 攻／富川 光／田中隼人／若林香織／
神尾道也／大平 剛／朝倉 彰／鈴木雄太郎／吉澤和徳／
福井眞生子／武藤将道／藤田麻里／大出高弘／千頭康彦／
後藤慎介／今田弓女／竹中將起／東城幸治／大山 望
岡西政典／大路樹生／木暮陽一／若林香織／幸塚久典／
小川晟人

半索動物門
脊索動物上門
頭索動物門
尾索動物門
脊椎動物門

宮本教生
西川輝昭
西川輝昭
広瀬裕一
倉谷 滋／甲斐嘉晃／岡本 卓／松沼瑞樹／西川完途／
城野哲平／山崎剛史／本川雅治

動吻動物門 Kinorhyncha

系統と分類

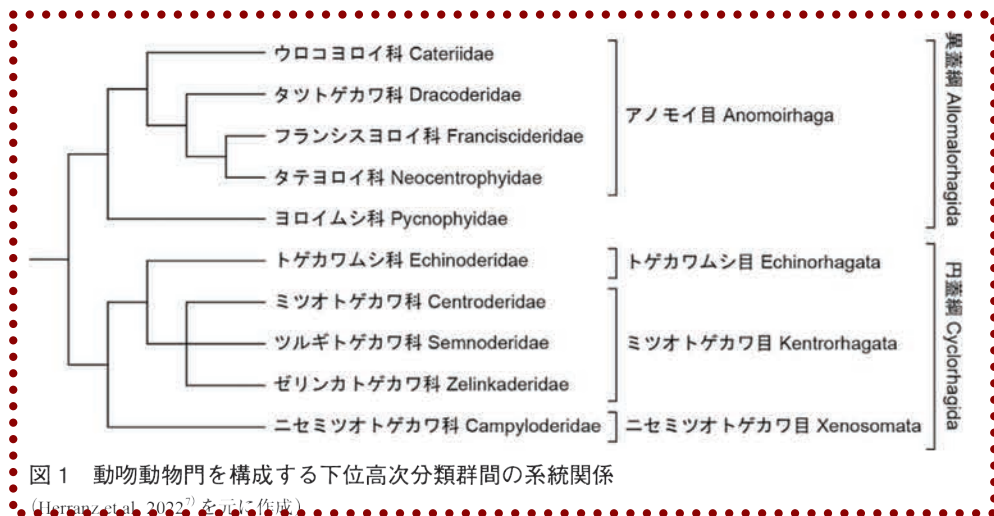
動吻動物門 phylum Kinorhyncha は、脱皮動物に属する一群で、全種が海産メイオセントス（小型底生動物）として生息している。頭部（吻部とも称される）を胴部に出し入れする動作からその名が付けられた。また、硬い外骨格で覆われた胴部や体の各所にある棘が東洋の竜を想起させるため、英名では「mud dragon」と呼ばれている。この動物群は 19 世紀中ごろにフランスで初めて発見され、「甲殻類と蠕虫の中間的な特徴をもつ動物」として報告された¹⁾。その後、一時は袋形動物 Aschelminthes の一綱として扱われたが（[図 1](#) **動物系統分類学** 第 4 巻『袋形動物』Pp.221-227）、現在では独立した動物門として認識され、鰓曳動物門 Priapulida、胴甲動物門 Loricifera と共に、有棘動物 Scalidophora を構成する一群として扱われる事が多い。ただし、有棘動物の単系統性には未だ議論があることに留意する必要がある^{2,3)}。

動吻動物門内の分類体系は 21 世紀に入って大きく変わっている。伝統的には平蓋目 Homal-

lorhagida と円蓋目 Cyclorhagida の 2 目に分ける体系が一般的であった⁴⁾。しかし、2013-2015 年に行われた、18S rRNA、28S rRNA に基づく分子系統学的研究ならびにこれらに形態データを加えたトータルエビデンスアプローチに基づく系統解析では、旧円蓋目内の一部分類群は、旧平蓋目とより近縁であることが示された^{5,6)}。この結果は、後に行われたトランスクリプトームデータに基づく系統解析でも支持されている⁷⁾。現在では、これらを反映し、本動物門を異蓋綱 Allomalorhagida と円蓋綱 Cyclorhagida の 2 綱に分け、その下位に 4 目 10 科を置く分類体系が採用されている（[図 1](#)）⁷⁾。

種レベルで見ると、2024 年の時点で、世界中から約 350 種が報告されている。特に 2010 年以降、研究者人口の増加、調査海域の拡大、新たな分類形質の発見が相まって、新種の記載数が急増している。欧州、北米、東アジア沿岸は動吻動物相が比較的良好に調べられている海域であるが、近年でもこれらの海域から新種が記載される例は珍しくない^{8,9)}。また最近では、分子データ

各動物門の系統関係に関する最新の知見を紹介



まだ時間がかかると考えられる。日本からは種レベルで報告されているものが26種、属レベルの同定にとどまっているものも含めれば、少なくとも31種が報告されている^{9,11)}。

形態

以下に成体における形態について記す。幼体時の形態は次項「発生・生殖・生活史」([図1 p8](#))

体は前方から頭部、頸部、11体節からなる胴部によって構成されている(図2)。古い文献(2000年代初め頃まで)では、頭部を第1体節、頸部を第2体節、胴部を第3-13体節として数えられている([図1 動物系統分類学第4巻『袋形動物』Pp.221-227](#))が、各部の体制が大きく異なるため、現在では第1体節は「胴部の第1体節」を意味する。このため、表記の違いに注意が必要である。成体の体長(胴部第1体節の長さ)は0.1~1.2 mm

分類群の形態的特徴を、イラストや写真でわかりやすく解説

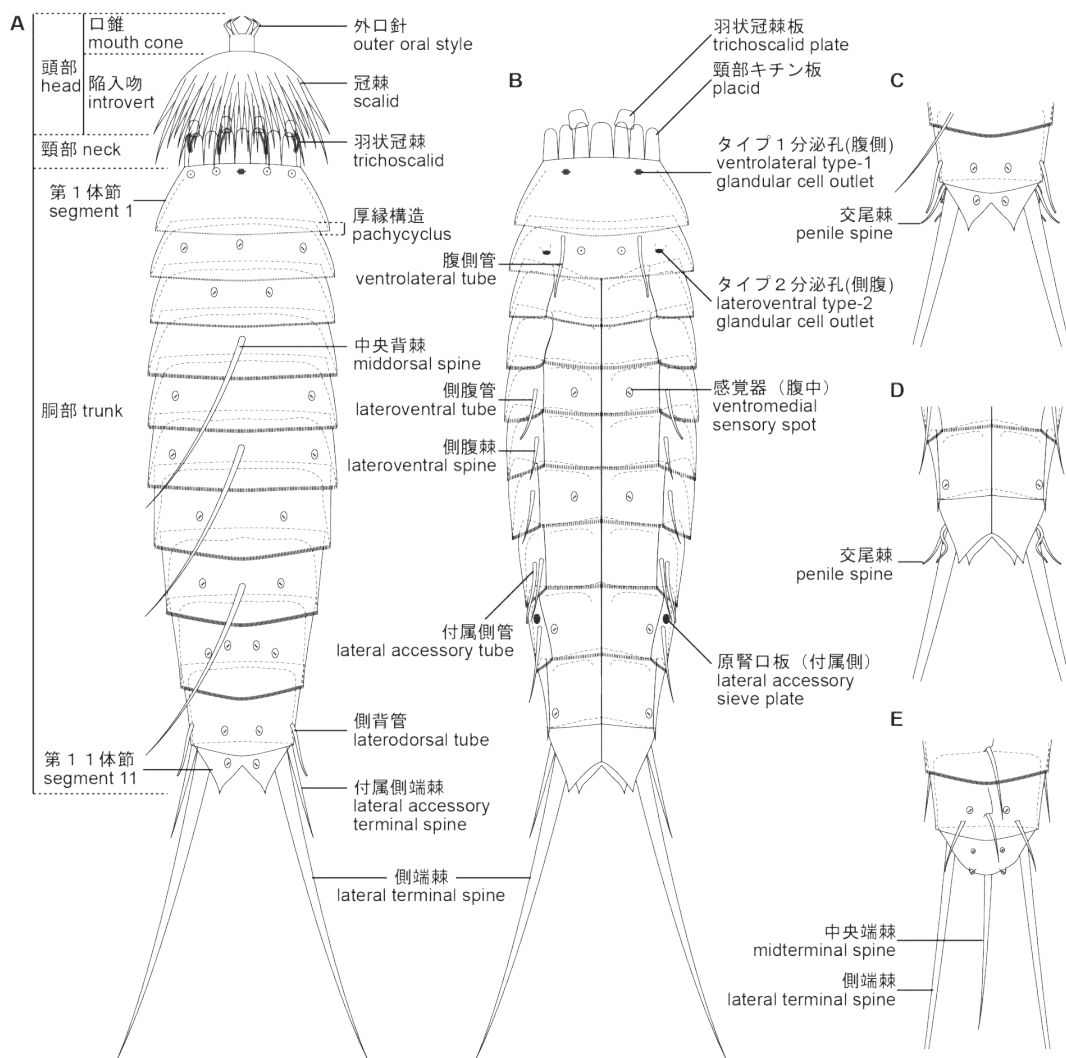


図2 動吻動物の外部形態の模式図

A: 頭部を出したトゲカワムシ科メスの背側, B: 頭部を胴部に収納したトゲカワムシ科メスの腹側, C: トゲカワムシ科オスの第10-11体節背側, D: トゲカワムシ科オスの第10-11体節腹側, E: ミツオトゲカワ科オスの第10-11体節背側。

(山崎 2022¹¹⁾ を改変)

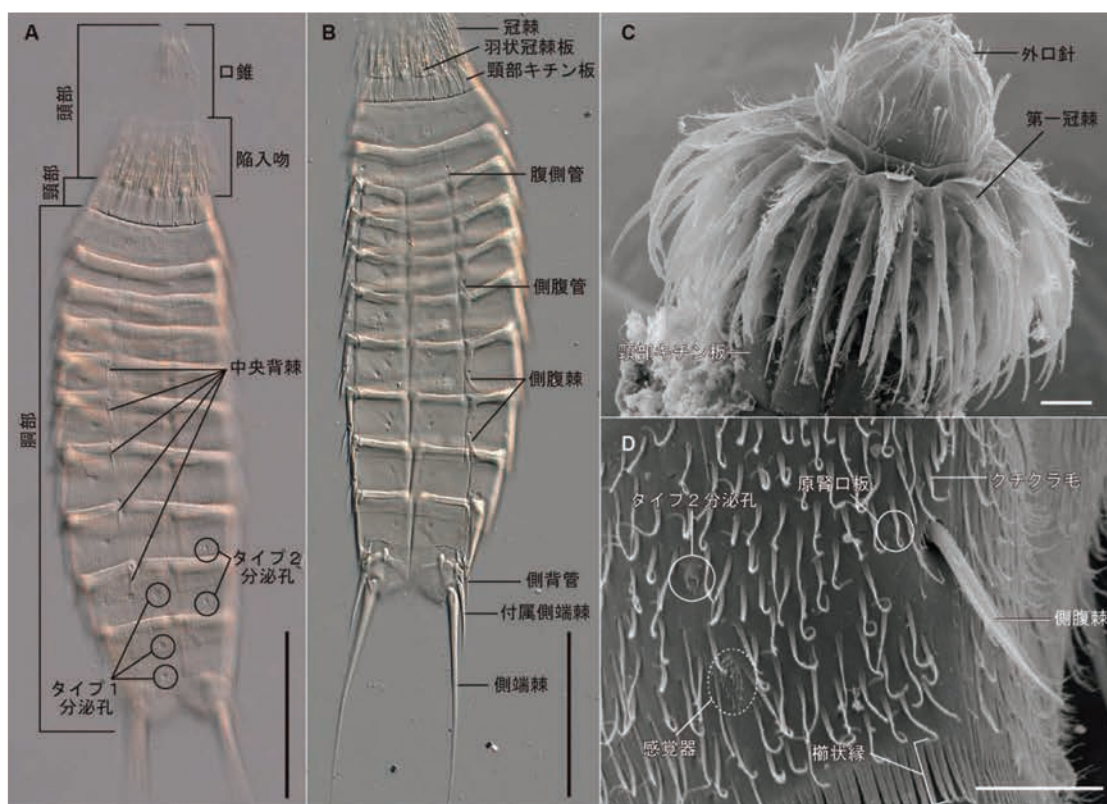


図5 ヒゲトゲカワの外部形態

A: メス背側, B: メス腹側, C: 頭部の拡大写真, D: 第9体節側面の拡大写真. スケールバー: A, Bは100 μm , C, Dは10 μm .

(山崎 2022¹¹⁾を改変)

長い管を持つ種もある。第11体節ではメスは生殖口を持つが、オスはもたない。またトゲカワムシ科ではこれに加えてメスのみが付属側端棘を持つ。トゲカワムシ科やヨロイムシ科のオスは2~3対の生殖棘を持つことが知られている。

内部形態

表皮

動物の外骨格であるクチクラ層は、外側から epicuticle, intracuticle, procuticle の3層からなる^{12,13)}。3層のうち epicuticle 層は最も薄く、粘液で覆われることもあるが、消失してしまうこともある^{12,14)}。intracuticle と procuticle はクチクラ層の主要部分を構成する。intracuticle は全体的に均質であるのに対して、procuticle は体節前方で分厚くなり、これが厚縁構造を形成

する。また、主要な胴部の体表構造の中で、棘は epicuticle, intracuticle, procuticle の3層で構成されるのに対して、管やクチクラ毛は epicuticle と intracuticle のみで構成されている。

筋組織

頭部および頸部には、頭部の出し入れに参与する筋組織が発達している(図6)¹⁵⁾。口錐は2つの環状筋と外口針基部につながった18の縦走筋を備え、口の開閉や外口針の動きを担う。陥入吻には陥入吻牽引筋、陥入吻環状筋、陥入吻環状筋牽引筋が存在する。陥入吻環状筋牽引筋は陥入吻環状筋から胴部第1体節まで伸び、陥入吻牽引筋は冠棘基部から胴部第3-5体節まで伸びる。これらの筋の収縮により、頭部が胴部に引き込まれる。陥入吻環状筋は主として陥入吻の伸縮や形状の維持を担う。頸部には頸部キチン板に接続した頸部環状筋があり、この収

表 1 動物動物門分類表

動物動物門 Kinorhyncha	
I. 異蓋綱 Allomalorhagida	
IA. アノモイ目 Anomoirhaga	
IAa. ウロコヨロイ科 Cateriidae	
IAb. タットゲカワ科 Dracoderidae 【アベタットゲカワ <i>Dracoderes abei</i> 】	
IAC. フランシスヨロイ科 Franciscideridae 【マワタリウスカワヨロイ <i>Gracilideres mawatarii</i> 】	
IAd. タテヨロイ科 Neocentrophyidae	
IB. 所属不明 <i>incertae cedis</i>	
IIBa. ヨロイムシ科 Pycnophyidae 【シワヨロイ <i>Cristaphyes yushini</i> 】	
II. 円蓋綱 Cyclorhagida	
IIA. トゲカワムシ目 Echinorhagata	
IIAa. トゲカワムシ科 Echinoderidae 【ヒゲトゲカワ <i>Echinoderes sensibilis</i> 】	
IIB. ミツオトゲカワ目 Kentrorhagata	
IIBa. ミツオトゲカワ科 Centroderidae 【セトザラトゲカワ <i>Condyloderes setoensis</i> 】	
IIBb. ツルギトゲカワ科 Semnoderidae 【ボセイドンクサビトゲカワ <i>Sphenoderes poseidon</i> 】	
IIBc. ゼリンカトゲカワ科 Zelinkaderidae	
IIC. ニセミツオトゲカワ目 Xenosomata	
IICa. ニセミツオトゲカワ科 Campyloderidae 【イエジマリユウグウトゲカワ <i>Ryuguderis iejimaensis</i> 】	

フランシスヨロイ科はウロコヨロイ科に似ており、融合し筒状になった頸部と細長い筒状の胴体を持つ（図 8B）。胴部各体節のうち、第 1, 2, 11 体節は切れ目のない完全な筒状の板で構成されているが、第 3-10 体節では腹側正中線上に切れ込み様の構造が見られる。

タテヨロイ科は 7 枚の頸部キチン板を持つ。胴部の横断面は三角形で、第 1 体節は背板 1 枚、腹板 1 枚で構成されており、腹板の前方に不完全な切れ込みをもつものもある。第 2-11 体節は 1 枚の背板と 2 枚の腹板で構成されている。

ヨロイムシ科は動物動物門の中で 2 番目に種多様性が高いグループである。この科の頸部キチン板は 6 枚で、胴部の概観はタテヨロイ科と似ているが、第 1 体節が背板 1 枚、腹板 3 枚で構成される点で異なる（図 8C）。第 2-11 体節は背板 1 枚、腹板 2 枚で構成されている。科内の分類は長らく側端棘の有無に基づいて *Pycnophyes* 属と *Kinorhynchus* 属に分けられていたが、2016 年の系統解析結果に基づいて分類体系が再編されている⁴⁷⁾。

円蓋綱

円蓋綱に含まれる 3 目は、頸部キチン板の枚数および第 11 体節の中央端棘の有無で分類さ

れている。

トゲカワムシ目トゲカワムシ科は頸部キチン板の枚数は 16 枚で、中央端棘を欠く（図 5）。現在、最も種多様性の高い動物動物グループであり、低緯度から高緯度地域、汽水域から超深海底まで、あらゆる海域で報告がある。

ミツオトゲカワ目は 16 枚の頸部キチン板を持ち、中央端棘を有する。この目の中でも特にツルギトゲカワ科は、胴部第 1 体節の背側および腹側の中央前縁部がそれぞれ凹んだ形状をとる（図 8D）。この凹みが二枚貝の蝶番部分のように機能し、胴部第 1 体節の前縁が殻のように合わさることで、胴部第 1 体節が頸部になって蓋の役割を果たす。またツルギトゲカワ科の胴部の横断面は逆さのハート形をとるものが多い。

ゼリンカトゲカワ科はウロコヨロイ科やフランシスヨロイ科と似た細長い筒状の胴体を持ち、胴部のクチクラも薄い。各頸部キチン板の境目は不明瞭なことが多いが、種によっては前縁部がさらに三深裂する。

ミツオトゲカワ科は比較的厚いクチクラを有し、第一体節の前縁部は凹まない。胴部横断面は円形から三角形となる。

ニセミツオトゲカワ目ニセミツオトゲカワ科

尾索動物門 Urochordata / Tunicata

尾索動物門 Urochordata (または被囊動物門 Tunicata) は「終生または生涯の一時期に脊索を尾部に持つ」ことを特徴とする動物群であるとされる。Kowalevsky¹⁾ がホヤのオタマジャクシ型幼生の系統的意義を明らかにしたことから、この仲間が脊索動物に含められるようになり (『動物系統分類学』第8巻下『半索動物 原索動物』p. 114), Chordata に「尾」を意味する uro- を付して Urochordata Haeckel, 1874 がつくられた。一方、ホヤやサルパなどをまとめた被囊動物 Tunicata Lamarck, 1816 は、ホヤの皮に相当する組織を被囊 tunic と呼ぶことに由来している。

なお、現行の分類体系で、脊索動物上門 Chordata を「門」とし、尾索(被囊)動物を「亜門」として扱うものも少なくない。例えば、World Register of Marine Species (WoRMS)²⁾ では脊索動物「門」のシステムを採用し、Tunicata を亜門としている。さらに Urochordata を無効 “un-accepted (Junior Synonym)” としているが、先取権の原理は上科よりも高位の分類群名には適用されないため、公表の日付をもって Urochordata と Tunicata のどちらかを取捨することはできない。脊椎動物の姉妹群という位置付けの研究では Urochordata が、生態学分野では Tunicata が用いられる傾向はあるが絶対ではない。

WoRMS をはじめ、一般的な現在の分類体系では、尾索(被囊)動物はホヤ綱 Ascidiacea, タリア綱 Thaliacea, オタマボヤ綱 Appendicularia の3綱で構成されている。少なくとも生涯の一時期に尾部にのみ脊索を有する動物群として尾索動物は位置付けられるが、タリア綱のヒカリボヤやサルパでは明瞭な脊索が認められる時期は知られていない。これは胚発生の過程が短縮・簡略化されたことで二次的に脊索が失われたと推定される。ホヤ綱でも尾を備えたオタマジャクシ型幼生を経ない直接発生が複数の系統で知られている。ホヤとウミタルでは幼生期に脊索

を有する尾を用いて遊泳するが、変態して固着生活や浮遊生活に移行する際に脊索ごと尾を消失する。オタマボヤは尾の運動で生じた水流を摂食に利用するので終生にわたって尾を持つ。現生の尾索動物で活発に遊泳・移動するものではなく、ホヤは固着性、タリアとオタマボヤは浮遊性である。

「咽頭に鰓裂を待つ」ことも、他の脊索動物と共通する特徴である。この咽頭の構造は口から取込んだ海水を鰓孔から排出する過程で海水中の餌粒子を濃縮し摂食することに適しており、尾索動物はいずれも懸濁物食者として海洋生態系の物質循環に大きな役割を果たす。ホヤ綱とタリア綱は咽頭内壁を覆う粘液のメッシュで、オタマボヤ綱ではハウス(包巣)と呼ばれる分泌性の採餌装置を利用して、海水中の微小な餌粒子を捕捉している。また、尾索動物は原則的に雌雄同体で同一の個体の生殖腺に精巣と卵巣が発達する。唯一知られている雌雄異体の尾索動物はオタマボヤ綱のワカレオタマボヤ *Oikopleura dioica* のみである。

セルロース合成能はすべての尾索動物が備える代表的な共有派生形質である。多様な後生動物の中でセルロースを合成することが知られているのは尾索動物だけであり、尾索動物の中でセルロース性の組織を持たない種も知られていない。したがって、現生の尾索動物の共通祖先がセルロース合成能を獲得したと考えられ、これは原核生物のセルロース合成酵素遺伝子の水平伝播によってもたらされたとされる^{3,4)}。ホヤ綱とタリア綱では表皮の外側全体を覆う被囊の主成分がセルロースである。オタマボヤ綱は被囊を持たないが、採餌装置として分泌するハウスの主成分がセルロースである。言うまでもなくセルロース性の被囊やハウスは他の後生動物に見られない尾索動物特有の組織である。

尾索動物内の系統関係を『動物系統分類学』第

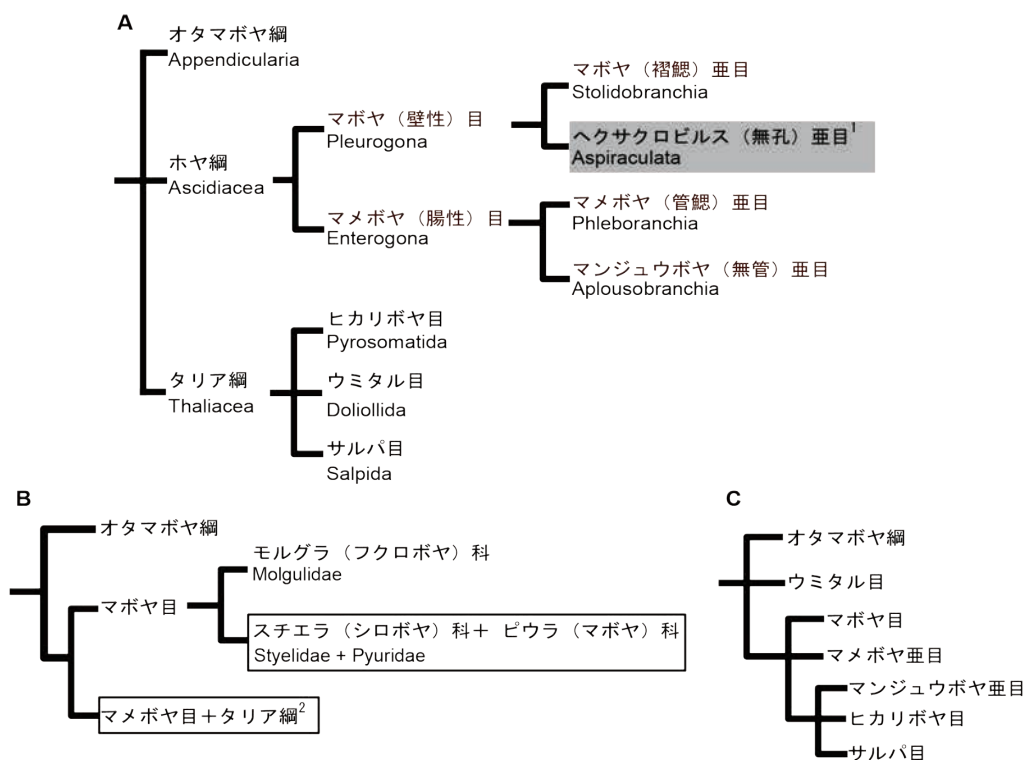


図1 尾索(被囊)動物門の系統(著者原図)

A: 従来の分類体系に沿った系統, B: 分子系統解析に基づく系統, C: 精子の構造から提唱される系統.

¹現在はマボヤ(褶鰓)亜目モルグラ科に編入される, ²タリア綱を単系統群としてマメボヤ(腸性)目から分岐させる場合がある.

8巻下『半索動物 原索動物』Pp. 115-337で採用されている分類体系をもとにまとめたのが図1Aである。WoRMSなど現行の一般的な分類体系も概ねこれと同様である。しかし、近年の様々な分子系統解析に基づく知見によって、系統関係の理解は大きく変容しつつある(図1B)。

まず、尾索動物が単系統群であることは多くの研究で支持されている^{5,6)}など。尾索動物内で最も早く分岐するのはオタマボヤ綱であり⁷⁾など、これは117種の表現形質を基にした分岐分類学的解析でも支持されている⁸⁾。次に、ホヤ綱のマボヤ(壁性)目Pleurogonaと「ホヤ綱マメボヤ(腸性)目Enterogona+タリア綱」の2つに分岐するが、「マメボヤ目+タリア綱」内の系統関係はまだ曖昧で、タリア綱が単系統群としてマメボヤ目から分岐した可能性と、タリア綱を構成する3つの目(ヒカリボヤ目、ウミタル目、サルパ目)がそれぞれ独立にマメボヤ目か

ら分岐した可能性(タリア綱が多系統群となる)がある。前述の分岐分類学的解析でもタリア綱を多系統群としている。精子の構造から推定された系統⁹⁾でもタリア綱は多系統群とされ、ウミタル目が最も初期にホヤを含む系統から分岐し、その後ヒカリボヤ目とサルパ目が分岐したとしている(図1C)。

尾索動物の共通祖先の体制や生活様式がどのようなものであったか、さらには脊椎動物との共通祖先がどのような姿をしていたのか興味深いところではあるが、現生種のみでこれを議論するのは難しいだろう。しかし、尾索動物は硬組織が乏しいため化石から得られる情報が少なく、その化石が「本当に尾索動物の化石なのか」にも疑問が残るため、ここで化石情報は取り上げない。

頭索動物よりも尾索動物のほうが脊椎動物に近縁であると認識される以前は、尾索動物の祖

先が固着性であったと推定し、浮遊幼生の時期が延長された末に幼形成熟によって脊椎動物や頭索動物の原型が生じたとする説が有力であった¹⁰⁾など、このシナリオでは、固着性の成体が浮遊性になることでタリア綱が生じ、幼形成熟でオタマボヤ綱が生じたと推定している。しかし、自由生活性

充実した引用文献のほか、項目ごとに「推奨文献」を紹介

分子系統解析に基づく系統樹ではオタマボヤ綱が最も早く分岐するが、これによってオタマボヤの仲間が最も祖先的な特性を備え、尾索動物全体の共通祖先がオタマボヤのような浮遊生活を持っていたと断定することはできない。他の尾索動物とは大きく異なる様々な形質を備えるオタマボヤ綱は尾索動物の系統の中で極めて特化したグループである。ワカレオタマボヤのゲノムでは後生動物に普遍的なゲノム構成における特徴が劇的に変化している¹¹⁾。これはオタマボヤの系統では遺伝的な進化速度が他の系統よりも格段に速いことを示唆しており、分子系統解析におけるオタマボヤ綱の早い分岐が「見かけ上」のものである可能性も考慮しなければならないだろう。

一方、「脊索を持つ尾」が運動器官であると考えれば、尾索動物の祖先は海中を遊泳するか海底を這い回っていたのかも知れない。Satoh¹²⁾は尾索動物と脊椎動物の共通祖先がナメジウオに似た体制を持ち、脊椎動物の祖先は「頭部を前にして泳ぐ動物」へ、尾索動物の祖先は「自由生活性の濾過摂食者」へと進化したとしている。これに対し、Stach ほか¹³⁾はオタマジャクシ型の幼生が固着性の成体へ変態していたことを示す痕跡がワカレオタマボヤの発生過程に認められるとして、尾索動物の共通祖先が固着性であったと推定している。

いずれにせよ、尾索動物は共通祖先がセルロース合成能を獲得した単系統群であり、セルロース性組織（被囊、ハウス）を持つようになった一方で、これに依存した体制・生活様式から逸脱した進化・多様化ができなくなったのではないだろうか。これは他の脊索動物が運動

性に富む生活様式を持つのに対して、尾索動物の生活様式が固着性または浮遊性に限られる理由の一つかも知れない。だとすれば、セルロース合成能の獲得は尾索動物の進化・多様化の契機であったと同時に、その方向を限定したと考えることもできる。

■引用文献

- 1) Kowalevsky A 1866. Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. *Mem l'Acad St Petersburg Ser*, 7 10: 1-19.
- 2) WoRMS Editorial Board 2024. World Register of Marine Species. [2024-11-27 閲覧]. Available from: <https://www.marinespecies.org>
- 3) Nakashima K *et al.* 2004. The evolutionary origin of animal cellulose synthase. *Dev Genes Evol*, 214: 81-88.
- 4) Inoue J *et al.* 2019. ORTHOSCOPE analysis reveals the presence of the cellulose synthase gene in all tunicate genomes but not in other animal genomes. *Genes (Basel)*, 10: 294.
- 5) Swalla BJ *et al.* 2000. Urochordates are monophyletic within the deuterostomes. *Syst Biol*, 49: 52-64.
- 6) Delsuc F *et al.* 2018. A phylogenomic framework and timescale for comparative studies of tunicates. *BMC Biol*, 16: 39.
- 7) Wada H 1998. Evolutionary history of free-swimming and sessile lifestyles in urochordates as deduced from 18S rDNA molecular phylogeny. *Mol Biol Evol*, 15: 1189-1194.
- 8) Braun K *et al.* 2020. Phylogenetic analysis of phenotypic characters of Tunicata supports basal Appendicularia and monophyletic Ascidacea. *Cladistics*, 36: 259-300.
- 9) Holland LZ 1991. The phylogenetic significance of tunicate sperm morphology. In: Baccetti B (ed), *Comparative Spermatology 20 Years After (Seroni Symposia Publications from Raven Press. 75)*. Raven Press. Pp. 961-965.
- 10) Garstang W 1928. The morphology of the Tunicata, and its bearings on the phylogeny of the Chordata. *Quart J Microsc Sci*, 72: 51-187.
- 11) Denoeud F *et al.* 2010. Plasticity of animal genome architecture unmasked by rapid evolution of a pelagic tunicate. *Science*, 330: 1381-1385.
- 12) Satoh N 2009. An advanced filter-feeder hypothesis for urochordate evolution. *Zool Sci*, 26: 97-111.
- 13) Stach T *et al.* 2008. Embryology of a planktonic tunicate reveals traces of sessility. *PNAS*, 105: 7229-7234.

■推奨文献

- Berrill NJ 1950. The Tunicata: with an Account of the British species. Ray Society.
【尾索動物全体をカバーしており、現在も有用な基礎となる古典】
- 時岡隆 1965. 原索動物. In: 岡田要ほか (監). 新日本動物図鑑 (下). 北隆館. Pp. 100-134.

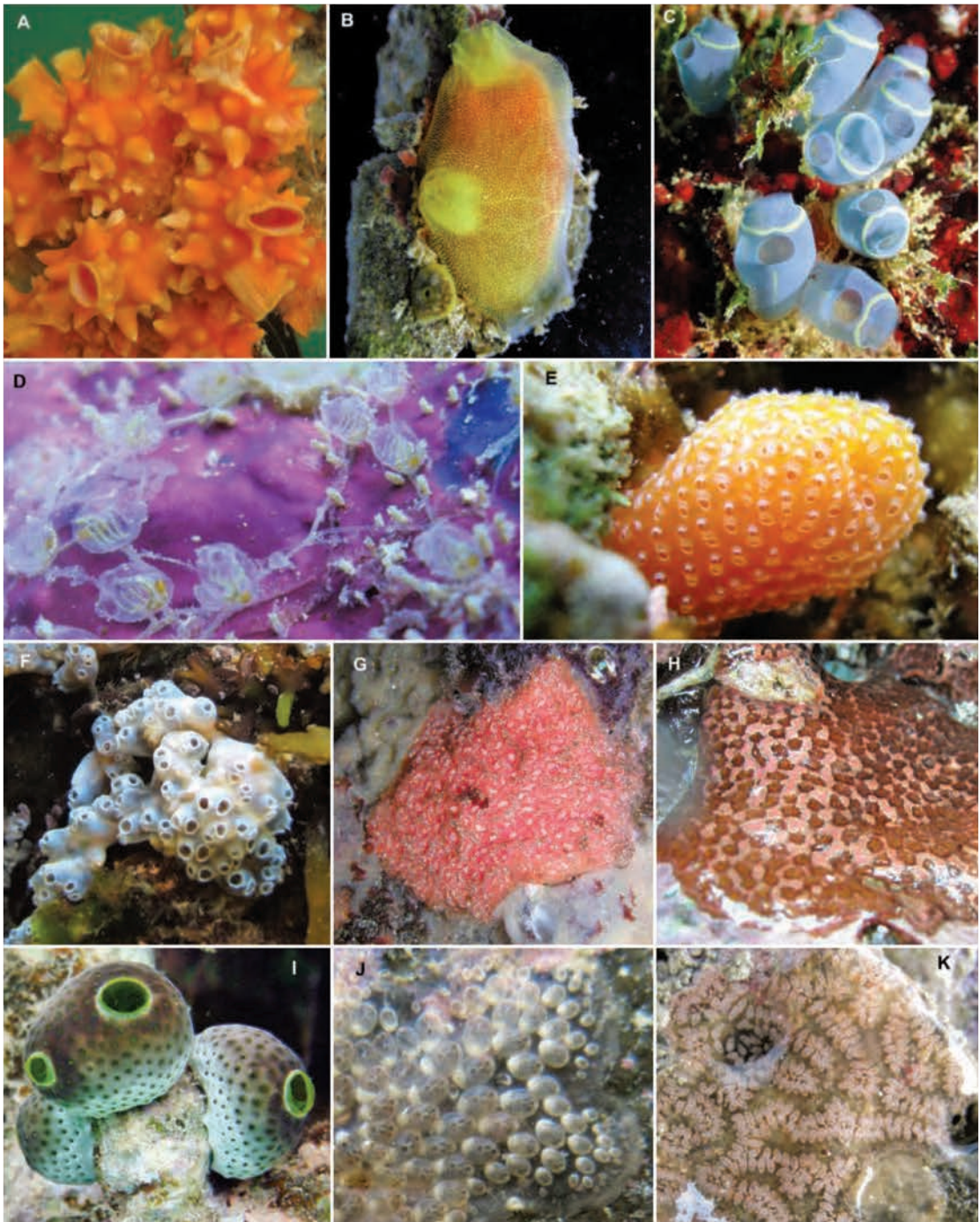


図2 単体性ホヤ (A, B) と群体性ホヤ (C-K) (著者原図)

A: マボヤ *Halocynthia roretzi*, B: *Ascidia kragra*, C: ワモンクラベラ *Clavelina cylus* (撮影: 千原周), D: タイワンマメボヤ *Perophora multiclathrata*, E: イチゴボヤ *Pseudodistoma kanoko*, F: ヘンゲボヤ *Polycitor proliferus*, G: マンジュウボヤ *Aplidium pliciferum*, H: チラシボヤ *Distaplia dubia*, I: チャツボヤ *Symplesma reptans*, K: *Botryllus scalaris*.

貴重なカラー写真を多数掲載



A: 単体ホヤの左側面図, B: 被囊と筋膜, C: 鰓嚢内面の拡大, D: 鰓嚢横断面(内柱側), E: 鰓嚢横断面(背膜側), F: 神経複合体, D, E の破線矢印は鰓嚢内壁の粘液メッシュとその流れを示す。

an: 肛門 anus, as: 出水管 atrial siphon, bm: 体壁 muscle, brs: 鳃囊 branchial sac, bs: 入水管 branchial siphon, eg: 腦神經節 cerebral ganglion, egr: 纖毛溝 ciliated groove, eu: 被囊ククラ tunic cuticle, dl: 背膜 dorsal lamina, ds: 背索 dorsal strand, ec: エンドカルブ endocarp, en: 内柱 endostyle, ep: 表皮 epidermis, es: 食道 esophagus, fc: 糞粒 fecal pellet, he: 血球 hemocyte, int: 腸管 intestine, low: 縦走血管 longitudinal vessel, ma: 体壁 mantle, me: 間充織空間 (結合組織) mesenchymal space, ng: 神経線 neural gland, ov: 卵巢 ovary, pb: 咽鰓腔 peribranchial cavity, pbe: 咽鰓腔上皮 peribranchial epithelium, pp: 一次突起 primary papilla, st: 鰓孔 stigma, sto: 胃 stomach, tc: 触手 tentacle, trv: 横走血管 transverse vessel, ts: 精巢 testis, tu: 被囊 tunic, tv: 被囊内血管 tunic vessel.

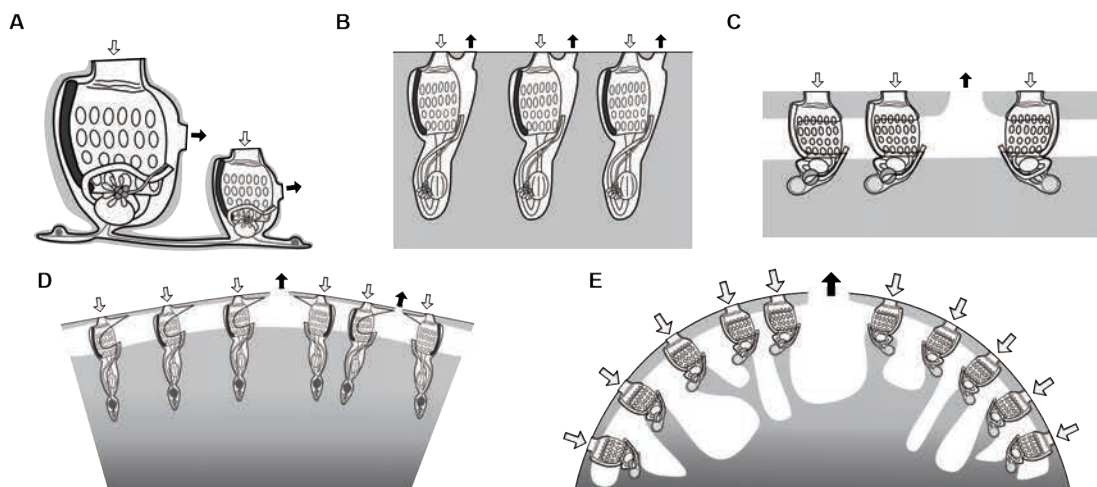


図4 ホヤの群体の体制 (著者原図)

A: 個虫が芽茎でつながる群体 (マメボヤの仲間など), B: 出水管をもつ個虫が被囊に埋没する群体 (イチゴボヤやヘンゲボヤなど), C: 個虫が出水口を共有するシート型の群体 (チラシボヤ, ネンエキボヤ, イタボヤの仲間など), D: 個虫が出水口を共有する塊状の群体 (マンジュウボヤなど), 個虫が出水口を共有するドーム型の群体 (チャツボボヤなど). 白矢印は海水が群体に取り込まれる入口を, 黒矢印は群体から海水が排出される出口を示す.

ホヤは開放血管系なので心臓から鰓囊や内臓へ送り出された血液は結合組織内を循環する⁴²⁾. 血液には貪食細胞や色素細胞を含む複数のタイプの血球が含まれ, Cima⁴³⁾ は, ①未分化細胞 (hemoblast), ②貪食細胞 (phagocyte), ③細胞障害性細胞 (morula cell, granulocyte など), ④貯蔵細胞 (pigment cell など) の4系列に大別している. 形態や酵素, 表面糖鎖などに注目した血球の分類が行われているが, 同種のホヤでも研究者によって血球の名称やタイプ分けは必ずしも一致しない. これは注目する機能が異なることや, 血球の分化段階の細分方法の違いによると考えられる.

生殖系 (図3A)

ホヤは雌雄同体であり, 同一の個体内に精巣と卵巣を含む生殖腺が発達する. 種によって精巣と卵巣の領域がある程度区分されているものと入り混じっているものがある. 単体性ホヤでは生殖腺内にさまざまな発達段階の卵細胞や精細胞が認められる. 輸卵管, 輸精管は直腸に沿って伸び, 出水口近傍の開鰓腔に開口する. ほとんどの群体性ホヤは卵胎生または胎生で, 胚はオタマジャクシ型幼生に発生するまで群体

内で保育される.

群体 (図2C-K, 図4)

出芽による無性生殖を行う個体において, 芽体 bud が機能的な個体に成長した後も親個体との組織的な繋がりを維持することで群体が形成される. 個体間を繋ぐ組織は被囊だけの種もあれば, 被囊内血管で連結して群体内を血球が循環する種もあり, 群体の形状は極めて多様である.

個体の単位である個虫 zooid の構造は単体性ホヤの個体と基本的に同じであるが, サイズが小さいため単純化する傾向がある.

出芽を行う器官は科によって多様である. 個虫が比較的独立していて, 薄い被囊 (マメイタボヤの仲間) や芽茎 stolon だけで連結する群体 (クラベラ (ツツボヤ) 亜科 Claveliniaceae やペロフォラ (マメボヤ) 科 Perophoridae (図2C-D, 図4A)) もあるが, 多くの群体性ホヤではシート状・ドーム状の被囊の塊に多数の個虫が埋め込まれた群体を形成する. イチゴボヤ *Pseudodistoma kanoko* やヘンゲボヤ *Polycitor proliferus* (図2E, F) では各個虫の出水管が群体表面に開口するが (図4B), マンジュウボヤ