深海生物チューブワームのヘモグロビン

高 木 尚*

1. はじめに

深海は光が届かない暗黒の世界である。そこには光合成により炭素固定を行なう生物がいないので、生物が棲息するのに必要な食物がない。従って、深海は生物の棲めない海の砂漠と考えられていた。1977年アメリカの深海調査船アルビン号がガラパゴス島沖、水深2600メートルの海底を調査中、海嶺に沿った熱水孔の周りに、生物の群集を発見した。30センチ程のシロウリ貝が海底をびっしりと埋め、その間を色素を失った白い蟹が、動き回っている。更にこれ迄見た事のない生物がいた。1メートル程の細長い管状の先に二枚の真っ赤なえらの様な触手がついている。これらが10本、20本の群で立って、頭部の真っ赤な触手を熱水の噴出孔に近づけるように揺れている。それは生物の棲めないと考えられていた暗黒の深海に見出された生物のオアシスであった。

2. アメリカでの深海生物の研究

1) 形態、分類 アルビン号の持ち帰った試料について、アメリカでは深海生物のプロジェクトチームを作り研究に当たった。深海で発見された管状の生物は、その形状の示す通りチューブワーム (Tube Worm, 以下 TW と略す) と呼ばれる事となった。TW は硬い管状の外殻で覆われている。中には筒状の柔らかい身体があるだけで、それが飛出さないように触手の付け根の所を環状の筋肉が締めつけている[この筋肉を Vest(ベスト、日本語ではチョッキ、或いは羽織り)と呼ぶため TW の日本語としてはハオリムシの訳があるが、ここでは TW と呼ぶ]。そして TW には口、消化器、こう門がなかった(図1)。このような特異的な形態を示すため、TW はこれ迄に記載されたどの動物にも属しないとされ、新しく Vestimentifera(衣類を着ているの意)という門を作って分類された¹⁾。ガラパゴス沖で発見された

TW は *Riftia pachyptila* (ガラパゴスハオリムシ) と命名された。

2) 栄養 口、消化器、こう門のない TW は一体どの様にして栄養物を得ているのであろうか。その後の研究で、TW には体重のおよそ60%を占める多量の硫黄酸化細菌が共棲している事が分った。そして熱水孔から噴出する硫化水素を TW が取入れ、それを共棲している硫黄酸化細菌に渡し、細菌は硫化水素を酸化、二酸化炭素を還元する事により、光の無い状態で炭素固定を行ない、その細菌が合成したものを TW は栄養物として得ている事が明らかとなった²⁾。硫黄酸化細菌については、共棲関係ではないが、地上でも火山地帯の硫黄噴出孔附近で硫化水素を取込み、独立栄養生活をしている事は知られていた。深海ではそれが TW の中に共棲しているだけとも言える。TW 以外、深海の熱噴出孔に棲むシロウリ貝にもやはり同じ様に硫黄酸化細菌が共棲している。

3) 硫化水素とヘモグロビン 深海に棲む TW やシロウリ貝は酸素呼吸をしている。TW の先端にある触手が真っ赤に見えるのは、中で循環しているヘモグロビン(Hb)が透けて見えるためである。シロウリ貝も開けてみると真っ赤な体液が流れ出すが、これは体液中にある Hb の為であり、又この貝の筋肉は赤く、その中にはミオグロビン(Mb)が含まれている。この事は、これらの生物が酸素呼吸をしており、その運搬系(Hb)も充分に発達している事を示している。

酸素呼吸をしている生物にとっては、硫化水素は非常に猛毒である。これを共棲している細菌にいかにして運ぶかが問題であったが、幾つかの研究を重ねた後、TW の場合では Hb それ自身が硫化水素を運搬する事が明らかとなった。即ち Hb は本来の酸素を運搬する以外に、硫化水素も結合するという事

*Takashi TAKAGI, 東北大学理学部生物学教室(〒980 仙台市青葉区荒巻字青葉)

図1 TW(*R. pachyptila*)の模式図 硬い管状の外殻に覆われ先端のえら状の触手は、血液が透けて赤く見える。相模沖で採れたTWは触手が何本かに枝分れしている。A：えら状の触手，B：環状の筋肉(ベスト)，C：心臓，D：血管，E：体腔，F：外殻。

である。酸素はHbのへみに結合するが、硫化水素は蛋白質即ちグロビンに結合し運搬される事が明らかとなった³⁾。

以上が我々が深海生物の研究に着手する前に既にアメリカで得られていた結果である。

3. 日本での研究

1) どの様にして始まったか アメリカのアルビン号が深海生物を発見したのが1977年であった。それから10年後、1987年、日本の“しんかい2000”が、相模沖1130mの深海でシロウリ貝、TWの群集を発見し、採取した。相模沖で発見されるまでの10年間、深海生物の研究はアメリカの独壇場であった。

1987年しんかい2000に乗込んでいたのは、東大海洋研の太田秀氏であった。彼の専門は海洋生態学である。従って陸に上がった彼がする事は、取ってきたTWを解剖して、その形態を観察する事であった。その時に流れ落ちる真っ赤な血液が気になって

仕方がない。誰かこの様な海産生物のHbをやっている人はいないかと友人に相談して、紹介されたのが高知大・理・生物の鈴木知彦氏であった。彼は東北大でHbの一次構造を手掛け、高知大に移ってから更に数多くのHb、Mbの構造を決定した。更に一番の強みは世界に先駆けてゴカイ(イトメ)の細胞外巨大Hbの構造をほぼ完成させたところであった。というのもTWの場合も細胞外巨大Hbであった事である。イトメは10月の産卵期には、海から河口に一斉に押掛けるので、簡単にバケツ数杯集められる。従ってHbの構造決定の際、ふんだんに材料を使える事である。しかしTWの場合は量が限られている。

一方私は種々の蛋白質の一次構造をやっていたが、苦勞した末にやっと微量で構造決定できる装置を導入し、その方法を確立した時期であった。そこで太田氏がTWの採取、鈴木氏が蛋白質、ペプチドを分離、私とその構造を決定する事にして、共同研究が始まった。

初めに断っておくが、アメリカのアルビン号が採取したTW、*Riftia pachyptila*は1mもある大きな物であったが、しんかい2000が相模沖で採取したTWは大きくて30cm程度で、形態も違っている。一応 *Lamellibrachia* sp. とされているが、種の同定は未だされていない。

2) 目的 我々の目的はHbの構造を通して、

- ①TWは本当に新たな門を作って分類するほどこれ迄に発見された事のない新しい生物なのか、
- ②もしその様に新しい生物なら、これ迄記載されているどの生物と類縁関があるのか、
- ③硫化水素はどの様にして運ばれるのか、を明らかにする事であった。

3) サブユニットの構成 TWのHbは環形動物のそれと同じ様に、細胞外Hbである。細胞外Hbの特徴は巨大分子であると言う事である。Hbをそのままゲルろ過してみると図2に示すように2つのピークに分れた⁴⁾。先に溶出されたピークAは環形動物のHbの溶出位置と一致し、分子量は300~400万であった。環形動物Hbは、このピークしかないが、TWの場合それ以外に分子量44万に相当するピークBが溶出される。*Riftia*の結果では、血液と体腔液を別々に採取し、体腔液をゲルろ過するとピークBのみが得られ、血液をゲルろ過するとピークAと少量のピークBが現れる。この時ピークBの量は採取毎に異なるが、これは血液を採取する際に、血

図2 HbのセファローズCL4Bによるゲルろ過 分子量マーカーはTYL: イトメのHb (390万), CAT: カタラーゼ (24万)。

図3 Hbのメルカプトエタノール存在下でのSDS-PAGE レーンA: 図2のピークA, レーンB: 図2のピークB。

図4 HbサブユニットのHPLCによる分離 カラムはコスモシル5C₁₈-300, 溶媒は0.1% トリフルオロ酢酸。試料は6M グアニジン存在下で脱ヘム後, DTTで還元したのを直接添加した。A: 図2のピークA, B: 図2のピークB。

液だけを集めるのは難しく、常に体腔液が混入するためと考えられる。従ってピークAは血液、ピークBは体腔液由来と考えてよい⁵⁾。我々の結果は血液と体腔液の混合物である。

ピークA、Bの中身をSDS-PAGEで見ると、図3に示すような結果が得られた。Bには分子量15kDa付近に4本のバンドが見られる。これはSDS-PAGEによる分離であるが、一次構造の結果からは分子量によって分離しているわけではない。移動度の速い方からIからIV迄の番号を与えてある。一方Aには、Bと同じく15kDa付近に5本のバンドが見えるが、良く見るとバンドIVの量は、他のバンドI-IIIに比べ少なくその上のIV'と合せて他のバンドと同じくらいになるように見えるので、Vの番号でなく、IV'とした。従って、Aも15kDa付近の蛋白質はBと同じく主に4種類のサブユニットからなり、その内の一つ(IV)にはバリエーションがあると考えて良いのではないだろうか。環形動物の場合もやはり、15kDaに相当するサブユニットは4種類からなり、これら4つともヘムを持っている事が明らかになっている。Aの場合には15kDa以外に、分子量30kDa付近に更に2本のバンド(V, VI)が見える。これは非常に驚いた結果であった。それ迄論争であったリンカー鎖の存在を示すものであったからである。このリンカー鎖の話については後で触れる事にする。従ってBは4種類のヘムを持つサブユニットのみからなり、Aはバリエーションはあるが、4種類のヘムを持つサブユニットと2種類のヘムを持たないリンカー鎖からなっている事が明らかになった。

各サブユニットは、逆相のカラムを用いて、高速液クロ(HPLC)で分離した(図4)。Bでは、SDS-PAGEで4本に分れたのと同様に4つのピークが得られた。一方Aでは、SDS-PAGEで分れた以上にピークが得られ、調べてみるとA IとA Vが更に2成分に分離した事が分った。A VIは溶出されなかった⁴⁾。

4) サブユニットの中身 各サブユニットが分離できたので、アミノ酸組成とN-末端からのアミノ酸配列を分析してみると、TWのHbは他のどの生物のHbより、環形動物のHbに一番似ていることが分った^{4), 6)}。Hbを通して見る限り、TWは環形動物に非常に近い仲間ではないかと想像された。またAとBに共通しているサブユニットは、SDS-PAGEでの移動度、HPLCによる溶出位置、アミ

ノ酸組成、ならびにN-末端からのアミノ酸配列分析の結果からA IIとB II, A IIIとB IIIである事が分った。またリンカー鎖A V, A VIの配列は他のヘムを持ったサブユニットと類似が殆どない事が明らかとなった。

5) サブユニットのアミノ酸配列 TWは環形動物に近いと云う結果が出たので、これを確かめるため、また硫化水素がどの部位に付くのかを明らかにするために、各サブユニットの全構造を決定する事にした。HPLCで分離しやすいA III(B IIIと同じ)を決定し、引続きB I, B II(A IIと同じ), B IVおよびA V(リンカー鎖)の配列を決定した⁷⁾⁻⁹⁾。ヘムを持ったサブユニットについての配列結果を環形動物のと比較して図5に示してある。

この中で注目して戴きたいのは、システイン(C)の位置と数である。環形動物の4種類のヘムを持っているサブユニットは、1つが単量体で、残り3本は分子間S-S結合により3量体を形成している。そして4本とも分子内にS-S結合(図5の7番と141番のC)を持っておりフリーのSH基は存在しない¹⁰⁾。システインだけを書き抜いて示したのが図6 Aである。一方TWの4種類のヘムを持ったサブユニットは2本が単量体で、残り2本が分子間S-S結合により二量体を形成している。またサブユニットの中には、フリーのSH基を持っているのがある事がSH基と反応する蛍光試薬での結果から分っている^{6), 7)}。環形動物の分子内S-S結合に関与している7番と141番のシステインはTWも全てのサブユニットで保存されている。従って、これらは分子内S-S結合していると考えて良いであろう。また環形動物の分子間のS-S結合に関与している132番目のシステインもB I鎖とB II鎖に保存されているので、これにより分子間S-S結合を形成し2量体を作っていると考えられる。環形動物で3量体形成に必要な6番目のシステインは、TWでは他のアミノ酸に置き換わっている。TWには更にB II鎖の71番目とB III鎖の81番にS-S結合に関与しないシステインがある(図6 B)。この間で分子間S-S結合を形成していない事は、一方は単量体で、もう片方は2量体である事からも明らかである。従ってこの2つのシステインはフリーのSH基を持っている事になる。環形動物のHbには硫化水素は結合しない事が明らかになっている事、環形動物とTWのHbのアミノ酸配列の相同性、違いを合せて考えると、これらのSH基に硫化水素(H₂S)が結合し

	1	10	20	30	40	50	60
Phe. I		DcNTLKRfKVKHQWQQVFSGE		HHRTEFSLHFWKEFLHDHPDLVSLFKRVQGE			
TW. BI		DcNILQRLKVKMQWAKAYGFG		AERAKFGNSLWTSIFNYAPDARELFDSVSKS			
TW. BIII		YEcGPLQRLKVKRQWAEAYGSG		NDREEFGHFIWTHVFKDAPSARDLFKRVRGD			
Lum. a		EclVTEGLKVKLQWASAFGHA		HQRVAFGLELWKGILREHPEIKAPFSRVRGD			
Lum. b		KKQcGVLEGLKVKSEWGRAYGSG		HDREAFSQAIWRATFAQVPESRSLFKRVHGD			
Tyl. I		TDcGILQRIKVKQQAQVYSVG		ESRTDFAIDVFNNFFRTNPD RSLFNRVNGD			
Tyl. IIA		SSDHcGPLQRLKVKQWAKAYGVG		HERVELGIALWKSMTAQDNDARDLFKRVHGE			
TW. BII		SSNScTTEDRREMQLMWANVWSAQF		TGRRLAIAQAVFKDLFAHVPAAGLFDVRHGT			
TW. BIV		SKFcSEGDAIVIKQWNQIYNAGISAGSRLTMGNKIFSTLFLKPKPESEALFSNVNVA					
Lum. c		DEHEHccSEEDHRIVQKQWDILWRDTESSKIKIGFGRLLLLTKLAKDIPDVNDLFKRV DIE					
Lum. d		ADDEDccSYEDRREIRHIWDDVWSSSF		TDRRAIVRAVFDLDFKHYPSTSKALFERVKID			
Tyl. IIB		DDccSAADRHEVLNWKGIWSAEF		TGRRVAIGQAI FQELFALDPNAKVGFGRVNVD			
Tyl. IIC		DTccSIEDRREVQALWRSIWSAED		TGRRTLIGRLLFEELFEIDGATKGLFKRVNVD			
		*	*			*	*
	70	80	90	100	110	120	
Phe. I		NIYSPEFQAHGIRVLAGLDSVIGVLDEDDTFTVQLAHLKAQHTER		GTKPEYFDLFGTQL			
TW. BI		EMQSPQFKAHVARVIGGLDRVISMLDNAEALNADLEHLKSQHDPR		GLDALNFAVFGKAL			
TW. BIII		NIHTPAFRAHATRVLGGLDMQIALLDDEGVLTQLAHLASQHSR		GVSAAQYDVVEHSV			
Lum. a		NIYSPQFGAHSQRVLSGLDITISMLDTPDMLAAQLAHLKVQHVER		NLKPEFFDIFLKHL			
Lum. b		DTSHPAFIAHAERVLGGLDIAISTLDQPATLKEELDHLQVQHEGR		KIPDNYFDAFKTAI			
Tyl. I		NVYSPEFKAHMVRVFAGFDILISVLDDKPVLDQALAHYA AFHKQF		GTIP FKAFGQTM			
Tyl. IIA		DVHSPAFAEHMARVFNGLDRVISSLTDEPVLNAQLEHLRQQH IKL		GITGHMFNLMRTGL			
TW. BII		DVNSNEFKAHQIRVVNGLDSAIGLLSDPSTLNDQLLHLATQH QERAGVT KGGFSAIAQSF					
TW. BIV		NMSSGAFHAHTVRVLSGLDMGINYLNDAAATLTSLTSHLATQH VARTGLKAVYFDAMGKVL					
Lum. c		HAEGPKFSAHALRILNGLDLAINLLDDPPALDAALDHLAHQHEVREGVQKAHFKKFGEIL					
Lum. d		EPESGEFKSHLVRVANGDLLINLLDDTLVLQSHLGHADQHIQRKGVTK EYFRGIG EAF					
Tyl. IIB		KPSEADWKAHVIRVINGLDLAVNLLDPKALQEELKHLARQHRERSGVKAVYFDEMEKAL					
Tyl. IIC		DTHSPEEF AH VRVVNGLD TLIGVLGDSDTLNSLIDHLAEQHKARAGFKTVYFKEFGKAL					
		* * * *	*		*	*	
	130	140	150				
Phe. I		FDILGDKLGTH FDQAARWdc	YAVIAAGIKPPP				
TW. BI		FATVGGKFGV cFDLPAWESC	YKVIAGKITGNDMFN				
TW. BIII		MMGVEHEIGQNVFDKDAWQAc	LDVITGGIQQN				
Lum. a		LHVLGDRDLGTH FDFGAWHdc	VDQIIDGIKDI				
Lum. b		LHVVAQLGR cYDREAWDac	IDHIEDGIKHH				
Tyl. I		FQTIAEHIHG ADIGAWRACYAEQIVTGITA					
Tyl. IIA		AYVLPQQLGR cFDKEAWAacWDEVYYPGIKHD					
TW. BII		LRVMPQVAS cFNPDAWSrc	FNRITNGMTEGLA				
TW. BIV		MTVLPALID NFNPDAWRNC	LLPLKSAIAEGLP				
Lum. c		ATGLPQVLD DYDALAWKSc	LKGILT KISSRLNA				
Lum. d		ARVLPQVLS cFNVDawnrc	FHRLVARIADLFP				
Tyl. IIB		LKVL PQVSS HFNSGAWDrc	FTRIADVIKAE LP				
Tyl. IIC		NHVLPEVAS cFNPEAWNHC	FDGLVDVISHRIDG				
		** *					

図5 ヘムを持ったサブユニットのアミノ酸配列の比較 一番良く合うようコンピュータで並べてある。全てに共通のアミノ酸には*印を、S-S結合に参与するシステイン(C)は小文字で、硫化水素の結合に参与するC(71と81番)は下線で示した。Phe: シーボルトミミズ(*Pheretima sieboldi*)²¹⁾, TW: チューブワーム(*Lamellibrachia* sp.)^{7), 9)}, Lum: ツリミミズ(*Lumbricus terrestris*)^{19), 20)}, Tyl: イトメ(*Tylorrhynchus heterochaetus*)¹⁴⁾⁻¹⁷⁾。

図6 システインの配置 S-S結合は細線で示してある。*印のCは結合に関与しないシステイン。A：環形動物。環形動物は1つの単量体と残りは2カ所で分子間S-S結合するので3量体となる。B：TW。TWは2個の単量体と、分子間S-S結合をした2量体である。S-S結合に関与しないCが2カ所ある。

硫黄酸化細菌に運ばれると考えられるのではないだろうか。硫化水素はSH基と共有結合を形成するので、これを受け取る硫黄酸化細菌にも、多分SH基が関与するであろう受容体が存在するものと考えられる。

6) 系統樹 図5では各鎖の相同関係がはっきりしないので、配列の相同性に基づき系統樹で表したのが図7である。環形動物のミミズ、ゴカイ、それにTWの4種類のサブユニットは、2つずつA型とB型に分れる。この事は、現在の4種類のサブユニットは元々は1つの共通の祖先から由来し、それが遺伝子重複で、AとB型に分かれ、更にその各々が遺伝子重複を起こし4種類になったと考えられる¹⁰⁾。TWの場合には、未だアミノ酸配列は決定していないが、A IとA IVは2種類の成分からなっている事から、環形動物より更にもう一度遺伝子重複が起きていると考えて良いであろう。

またこの系統樹からTW、ミミズ、ゴカイの3者には全く差がない事が分かる。言い換えるとゴカイはTWよりは同じ環形動物のミミズの方に似ているとか、TWはミミズよりゴカイに似ている等という事はなく、3者とも等距離であるという事である。即ちTWは、環形動物のゴカイとミミズが分化するのと同じ時期にそれらの共通の祖先から分化した

と考えられる。Hbは非常に多くの生物で一次構造が決定されており、それに基づいて上の様に系統樹を作成してみると、分類学で作成した系統樹と矛盾していない事が分っている。我々が作成したHbの系統樹でこれ迄に分類学の系統樹に合わないはシロウリ貝のものだけである^{12), 13)}。ヒトHbの α 鎖と β 鎖の相同性は45%であり、両者が分化したのはおよそ5億年前と考えられている。TW、ミミズ、ゴカイの3者で似ている鎖同志のアミノ酸配列の相同性を見ると45-50%である。従って、これらが共通の祖先から分化した時期はおおよそ5億年前と考えて良いのではないだろうか。

7) リンカー鎖 環形動物のHbの研究の歴史は古く、超遠心機が開発された時、また電子顕微鏡が開発された時、巨大分子であるためにヘモシアニン(Hc)と同様に格好の材料として用いられた。それ以来この巨大分子は何種類のサブユニットが何個集って出来ているのかというのは論争的であった。Hcの問題は別の機会に譲るとして、環形動物のHbは1980年代に入るとそれ迄超遠心、電子顕微鏡、電気泳動を用いての研究が中心であったが、各サブユニットを分離して、それらの一次構造を決定し、それから全体を見直そうという方向に研究が変わってきた。日本では主に多毛類のゴカイ(*Tylorrhyn-*

図7 アミノ酸配列の相同性を元に作成した系統樹。種名に付いては図5を参照。図5及び系統樹はFengとDoolittle³⁰⁾のアルゴリズムを用いてコンピュータで行なった。

chus heterochaetus)を、アメリカでは、貧毛類のミミズ(*Lumbricus terrestris*)を用いて、各サブユニットが単離され、次々と構造が決定された^(4)~21)。その結果、どちらも分子量15kDa程度の4種類のサブユニットからなっている事が明らかとなった。しかも4種類とも全てヘムを持っていた。

古くから知られている事であるが、環形動物のHbの蛋白量と、ヘム含量の関係を求めると、蛋白質15kDa当たりヘム1個という値より常にヘムの値は小さく、この事から環形動物のHbの中にはヘムを持たないサブユニットが存在しそれがヘムを持ったサブユニットを繋いでいる、即ちリンカー鎖が存在するとされて来た。しかし各サブユニットを分離後、一次構造を決定した結果は、全くリンカー鎖の存在を打消すものであった。それでもなおリンカー鎖の存在を主張し続けたグループがあった²²⁾。試料は同じものを使っているのに彼等の結果では、15kDaのサブユニット以外に30kDaの処にバンドが

見える。この様に一次構造の結果からはリンカー鎖の存在は否定的であったが、依然その存在を主張するグループもあり、ある、ないの水掛け論に近い状態であった。

そんな時にTWでリンカー鎖が明瞭に発見され、更にその構造も決定された²³⁾。すでにTWと環形動物のHbは非常に良く似ている事が分っているから、環形動物にもリンカー鎖は存在するであろう事は最早決定的となった。そしてあるという事を確信してやるとやはり取れるものである。一次構造のグループがリンカー鎖を取れなかった原因は、虫をすり潰す際にEDTAを加えていたため、CaあるいはMgイオンが取除かれ、リンカー鎖が外れてしまったものと考えられた。

ゴカイの場合、TWと同じく2種類のリンカー鎖があるが、TWと異なりその各々が分子間S-S結合によりホモダイマーを形成している²⁴⁾。TWのリンカー鎖(AV)がゴカイのと違うところは、糖を含

んでいる事とフリーのSH基を持っている事である。このSH基に硫化水素が結合すると考えられる。リンカー鎖は元々はヘムを持っていたが遺伝子重複で2倍の長さになり、最早ヘムを結合できなくなったと考えられる。ヘムを持ったサブユニットに比べアミノ酸配列の相同性が低いのは、ヘムを結合するという制約が外れたために、突然変異を受入れやすくなった為と言えるのではないだろうか。リンカー鎖の役割というのも未だ解明されていない。TWの場合、血液由来Hbはリンカー鎖を持ち分子量400万であり、体腔液由来Hbはリンカー鎖を持たず分子量44万である事が分っているので、この辺からリンカー鎖の役割の糸口が掴めるかもしれない。

8) TWと有鬚動物 TWは深海に棲み、口、消化器、こう門がないという非常に特異的な生物に見えるが、果たしてこの様な生物は他にいないのだろうか。殆どの生物は、20世紀にはいる前に記載され、分類されている。ところがTW以外たった一つ、1900年になって初めて発見され、新しく分類された生物がある。それが有鬚動物(ゆうしゅうどうぶつ、Pogonophora)である。何故この生物の発見が遅れたかと云うのは、これが深海生物である事による。1940年代以降はソヴィエト船が北太平洋の海底をドレッジして更に多くの種が発見された。深海底からドレッジにより完全な形の有鬚動物を得るのは困難であったが、1964年によく完全な形で得る事に成功した。有鬚動物は10-80センチほどの細長い生物で、硬い殻で覆われ、先端に何本かの触手があり(これが鬚に見えるのでこの名前がある)、口、消化器、こう門がない。栄養物は触手で海中の有機物を吸収するのではないかとされているが、根拠はない。それにしても有鬚動物とTWは良く似ているのではないだろうか。驚く事はない、TWも最初是有鬚動物に分類されたのだ。それがその後スミソニアン博物館のジョーンズの研究により新しい門を作って分類するようになったのだが²⁶⁾、しかし、このジョーンズの分類に分類学者が必ずしも賛成しているわけではないようである²⁶⁾。では有鬚動物は分類上どんな位置にあるのか。日本の動物図鑑や、分類学の本では有鬚動物は奇妙な位置に分類されていて、環形動物とは全く関係がないところにある²⁷⁾。この原因は有鬚動物が発見された当時、原口動物か後口動物かはっきりしなかったためと思われる。そしてどちらを取るかによって分類上の位置は全く違ってしまふ。1964年完全の形で採る事に成功し、調べてみる

と環形動物に特徴的な体節が有鬚動物のしっぽ(こう呼んで良いかどうか分らないが)の先に見付かった。もちろんTWにもこの体節はある。この事から最近では環形動物に非常に近い位置に分類している²⁶⁾。

環形動物には海に棲んでいるゴカイの類(多毛綱)、淡水に棲むようになったヒルの類(ヒル綱)、更に陸に上がり棲み出したミミズの類(貧毛綱)があるとされている。これ以外に日本の本ではユムシの類(ユムシ綱)も環形動物に入れてあるが²⁷⁾、現在外しているのが多い²⁶⁾、²⁸⁾。Hbから見てもユムシは細胞内Hbであり²⁹⁾、細胞外Hbを持つ有鬚動物、TW等の方が環形動物に近いといえる。

4. おわりに

私たちはHbを通してTWを見てきたが、これ迄の結果から明らかなように有鬚動物のHbに関するデータがないのが一番痛いところである。しかし形態的な類似性、細胞外Hbを持っていると云う事から私はTWは有鬚動物に入れても良いのではないかと思っている。そしてTWを入れた有鬚動物は限りなく環形動物に近い。それはつい最近まで環形動物門の中に分類されていたユムシ綱より近い。Hbで見るとTWを入れた有鬚動物門は環形動物門の中の有鬚動物綱になるのではないかと考えている。そして環形動物門の中の各綱に分化する前の祖先は細胞外Hbを持っていた、その構成は既に4種類のヘムを持ったサブユニットと2種類のリンカー鎖を持っていたと言える。その祖先から現在迄海水に棲んでいる多毛綱、陸に上がった貧毛綱、淡水に棲むようになったヒル綱、それに深海に棲息するようになった有鬚綱が分化したと考えられるのではないだろうか。その分化の時期はおおよそ5億年前と考えられ、大陸が移動を始めた時期でもある。深海に棲むようになった有鬚綱は光が届かない貧栄養の中で、硫黄酸化細菌と共棲生活のため硫化水素を運搬する機能を獲得したに違いない。余り想像を広げるのは止めよう。深海生物の分子レベルでの研究は未だ始まったばかりである。

この研究は東大・海洋研・太田秀氏、高知大・鈴木知彦氏、東北大・岩浅央氏との共同研究で行なったものである。ここに感謝したい。

文 献

- 1) Jones, M.L.: Biol. Soc. Wash. Bull., 6, 117-158(1985)
- 2) Childress, J.J., Felbeck, H. & Somero, G.N.: Sci. Am., 256, 106-112(1987)
- 3) Arp, A.J. & Childress, J.J.: Science, 219, 295-297(1983)
- 4) Suzuki, T., Takagi, T. & Ohta, S.: Biochem. J., 255, 541-545(1988)
- 5) Arp, A.J., Childress, J.J. & Vetter, R.D.: J. Exp. Biol., 128, 106-112(1987)
- 6) Suzuki, T., Takagi, T., Okuda, K., Furukohri, T. & Ohta, S.: Zool. Sci., 6, 915-926(1989)
- 7) Suzuki, T., Takagi, T. & Ohta, S.: Biochem. J., 266, 221-225(1990)
- 8) Suzuki, T., Takagi, T. & Ohta, S.: J. Biol. Chem., 266, 1551-1555(1990)
- 9) Takagi, T., Iwaasa, H., Ohta, S. & Suzuki, T.: Structure and Function of Invertebrate Oxygen Carriers (Vinogradov, S.N. ed.) Escom Sci. Publishers, B. V., The Netherlands. pp. 247-252(1991)
- 10) Suzuki, T., Kapp, O.H. & Gotoh, T.: J. Biol. Chem. 263, 18524-18529(1988)
- 11) Gotoh, T., Shishikura, F., Snow, J.W., Erefej, K. & Vinogradov, S.N.: Biochem. J., 241, 441-445(1987)
- 12) Suzuki, T., Takagi, T. & Ohta, S.: Biochem. J., 260, 177-182(1989)
- 13) Suzuki, T., Takagi, T. & Ohta, S.: Biochim. Biophys. Acta, 999, 254-259(1989)
- 14) Suzuki, T., Takagi, T. & Gotoh, T.: Biochim. Biophys. Acta, 708, 253-258(1982)
- 15) Suzuki, T., Furukohri, T. & Gotoh, T.: J. Biol. Chem., 260, 3145-3154(1985)
- 16) Suzuki, T., Yasunaga, H., Furukohri, T., Nakamura, K. & Gotoh, T.: J. Biol. Chem., 260, 11481-11487(1985)
- 17) Suzuki, T. & Gotoh, T.: J. Biol. Chem., 261, 9257-9267(1986)
- 18) Shishikura, F., Snow, J.W., Gotoh, T., Vinogradov, S.N. & Walz, D.A.: J. Biol. Chem., 267, 3123-3131(1987)
- 19) Fushitani, K., Matsuura, M.S.A. & Riggs, A.F.: J. Biol. Chem., 263, 6502-6517(1988)
- 20) Suzuki, T.: Eur. J. Biochem., 185, 127-134(1989)
- 21) Jhiang, S.M., Garey, J.R. & Riggs, A.F.: Science, 240, 334-336(1988)
- 22) Vinogradov, S.N., Lugo, S.D., Mainwaring, M.G., Kapp, O.H. & Crewe, A.V.: Proc. Natl. Acad. Sci. (USA), 83, 8034-8038(1986)
- 23) Suzuki, T., Takagi, T. & Ohta, S.: J. Biol. Chem., 265, 1551-1555(1990)
- 24) Suzuki, T., Takagi, T. & Gotoh, T.: J. Biol. Chem., 265, 12168-12177(1990)
- 25) Jones, M.L.: The origins and relationship of lower invertebrates (Morris, S.C., George, J.D., Gibson, R. & Platt, H.M., ed.) Oxford Univ. Press, Oxford, pp. 327-342(1985)
- 26) Barnes, R.D.: Invertebrate Zoology (4th ed.) Saunders Colleges, Philadelphia & Holt-Saunders, Tokyo(1980)
- 27) 新編日本動物図鑑, 北隆館(昭和54年)
- 28) Pearse, V., Pearse, J., Buchsbaum, M. & Buchsbaum, R.: Living Invertebrate, Boxwood Press, CA(1987)
- 29) Garey, J.R. & Riggs, A.F.: J. Biol. Chem., 261, 16446-16450(1986)
- 30) Feng, D.-F. & Doolittle, R.F.: J. Mol. Evol., 25, 351-360(1987)