

深海で輝くナマコの発光現象と その生態・進化を探る

Exploring the Bioluminescence, Ecology, and Evolution of Glow-in-the-Deep Sea Cucumbers

東北大学学際科学フロンティア研究所 兼 生命科学研究所 別所-上原 学 (Bessho-Uehara, Manabu)

深海に潜む光るナマコとは？

生物発光とは、生体内で起こる化学反応により光が生み出される現象である。ウミホタルやホタルイカ、ハナデンシャなど海産無脊椎動物にも生物発光を行う生物、すなわち発光生物は多数知られている。読者の皆さんにとって発光生物はあまり馴染みがない存在だと思われるが、砂浜や潮溜りなど沿岸の環境においては発光生物を見つけるのは難しく、個体頻度でいえば1%程度である。しかし、海の大部分を占める200 m以深の海底では状況が大きく変わる。水深4000 mまでに生息するマクロ生物（肉眼で確認できるサイズの生物）のおよそ3割が発光生物であることが、近年の海底探査機による調査で明らかとなってきた (Martini et al. 2019)。発光する底生生物のうち最も高い頻度で観察されるのが棘皮動物と刺胞動物であり、棘皮動物のうちでもナマコ類の観察頻度は全体の11%を占める。意外と思われるかもしれないが、これらナマコ類には発光種が多く、場所によっては優先的な種であることもある。例えば、上述の調査では水深1350 mでは98%のナマコが発光種であった。もはや、光るナマコを知らずして海は語れないと言っても過言ではないであろう。しかしながら、ナマコ類における生物発光についてはほとんど研究が進んでいない。本稿では、最近の著者の研究成果も併せてナマコ類の発光種の多様性と進化について紹介したい。

発光ナマコの多様性

ナマコの生物発光について最初に観察されたのは19世紀後半に行われた深海調査の際で、板足目の一種 *Elpidia glacialis* の疣足（いぼあし）が発光したことが観察されている。その後、海洋生物学研究の大家である Peter Herring (1974) によって、50年前に9種の生きたナマコ類で報告された。底引き網によって捕獲されたナマコを機械的または塩化カリウム水溶液など用いて化学的に刺激したところ、青～青緑色の発光が体壁、特に疣足の前で強く発光が観察された。その後、同じく Herring によって、ナマコ類において発光種が30種報告された (Herring 1995)。

1992年には水中探査技術の進展により、それまでの底引網漁ではゼラチン質の体が崩れてしまうため生体観察が困難であったユメナマコが見つかり、本種の発光が報告された (Robison 1992)。ユメナマコは、透明な桃色をしており、泥が詰まったねじれた腸が透けて見るともナマコとは思えないような見た目をしている。海底から数メートル上を浮遊している姿が度々見つかっており、海底の泥を食べ、次の餌場に移動する際に海底面から数メートル浮き上がり、泳いで次の餌場に移動する生態をもつ。ユメナマコは体表に無数の微小な発光顆粒をもち、刺激に応答して全身を青く発光させる（最大波長=474 nm）。強い機械刺激（ガラス棒で水槽をかき回すなど）によって体表は剥がれてしまうが、剥がれた破片は十数秒明るく光り、その後数分で消えていく。捕食者に対する防御応答として発光を利用していると考えられているが、観察・実験的な証拠はな

い。ユメナマコの発光に関する報告以降、ナマコの生物発光に関して目立った進展は少なかった。ちなみに、これまで見つかった発光するナマコは全て深海に生息するものである。

最近、オーストラリア近海の深海調査により、新たに4目12種の発光種が見つかった。これまで発光種が報告されていなかった隠足目からシリプトイモナマコ *Molpadia musculus* が発光種として新たに見出されたことは、知られざる発光ナマコの多様性の奥深さを示唆しているのではないだろうか。大別すると、ナマコ綱では板足目 Elaspodida, Perciculida, 隠足目 Molpadidae, Synallactidae, Holothuroidea の5つの目は発光種を含むが、無足目 Apodida と樹手目 Dendrochirotida からは発光種は報告されていない (図1)。Herring らの報告から分類学的な整理が行われ当時の学名の変更などを整理すると、現在は発光ナマコは5目9科26属42種となる (Bessho-Uehara et al. 2024)。

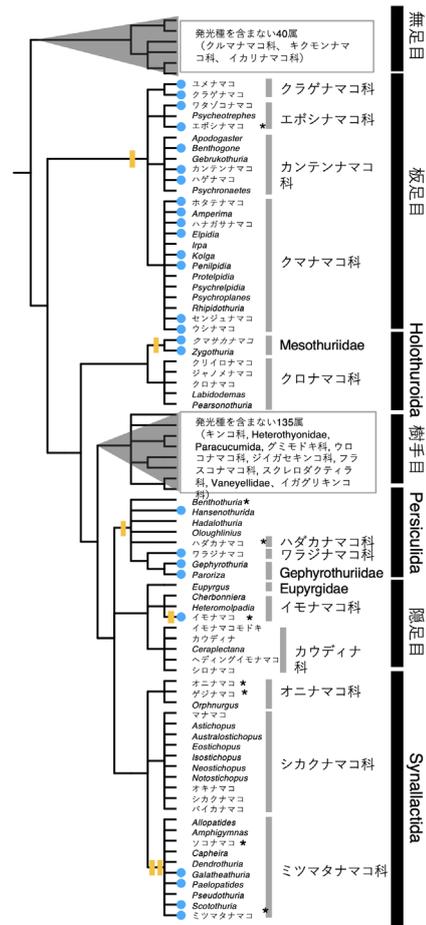


図1 発光するナマコの分類学的分布
ナマコ類における全属の系統関係は、WoRMS (2023年12月参照) の有効な分類と Miller et al. 2017 によって報告された分子系統に基づいて推測した。135属からなる無足目と樹手目の系統樹の枝をまとめている。発光種を含む属は青色で示されている。アスタリスクは、発光試験をしたが発光が観察されなかった種を含む属を示す (Bessho-Uehara et al. 2024より改変)。

ナマコはどのように光るのか

発光生物の自然な発光の様子を観察するのは、実はかなり難しい。特に深海に生息するナマコの場合は殊更である。これまでの多くの研究では、底引網などによって捕獲されたものが観察されている。つまり、石や他の硬い生き物と一緒に網に入ったまま、深海数千メートルの距離を数十分から数時間かけて船上に引き上げられる。この時の環境の劇的な変化（例えば水深1000 mならば水圧101気圧、水温4度以下）や、混獲されたものとの摩擦ストレスに耐えかねて生き延びたナマコは、船上の実験室でさらに突つかれたり、真水や飽和食塩水、塩化カリウム水溶液などに浸されたりして発光の試験に供される。つまり、最悪なコンディションで発光能力を試されているのである。そのような状態でも、全身の発光細胞を強制的に刺激することができれば、発光細胞がどこに分布するか、発光は何色かなどの重要な情報は得られる。発光が観察できなかった場合でも、上記のようなサンプリングの過程のストレスが原因である場合や、発光行動を誘導する条件が見つからない可能性を考えると、非発光種と決めつけることはできない。そういうわけで、自然下においてどのようにナマコが発光しているのか、その様子を知ることはこれまで困難であった。

しかし、現在では高感度カメラを遠隔操作探査機（Remotely Operated Vehicle, ROV）に搭載することで、生物発光を深海で直接観察することが可能になった。例えば、ハゲナマコ属の一種 *Pannychia* sp. は、水深547 mにおいてROVのロボットアームで刺激すると、ドラマチックな生物発光を示す（図2A）。オーロラが全身を巡るように体表のいくつかの点から青い光の波が発生し、約90 mm/sの速度で全身に広がる様子が観察された（Herring 1995）。ちなみに、このような波状の生物発光の伝播は、八放サンゴ類などいくつかの刺胞動物で知られている（Bessho-Uehara et al. 2020a）。特に、八放サンゴのウミシイタケでは、コロニー神経網システムと呼ばれる神経系がカテコールアミンという神経伝達物質を介して生物発光の波を制御しており、複雑な発光パターンを生み出す（Anctil 1987）。しかし、この生物発光の波を制御する生理学的メカニズムは完全には解明されていない。波状に広がる発光は、警報装置 *burglar alarm* としての生態学的な役割があると筆者は考えている。つまり、捕食者がナマコを捕食しようとした刺激にตอบสนองして発光することで、より高次の捕食者に知らせて呼び寄せることで、直接の捕食者を退治してもらおうという役割である。カムクラゲや八放サンゴ類では、ハゲナマコと同様な波状の発光を示し、これが警報装置としての役割を持つと考えられている（Herring and Widder 2004）。

発光ナマコがどのような化学メカニズムによって発光するかについてはほとんどわかっていない。ホタルを初め多くの生物発光の分子メカニズムは、生化学反応であり、それぞれの物質はルシフェリン（発光基質）とルシフェラーゼ（発光酵素）と呼ばれている。オワンクラゲなど、一部の生物はその複合体の

ようなものを利用しており、特別にフォトプロテインと呼ばれている。これらの物質は、近縁種、つまり発光の進化的起源を共有している生物では共通しているが、そうでない場合は異なる場合が多い。また、一部の生物は餌からルシフェリンやルシフェラーゼを獲得し利用するものもある（Bessho-Uehara et al. 2020b）。その他の棘皮動物では、クモヒトデ綱の一部とウミシダ綱の一部でセレンテラジンというルシフェリンを用いることがわかっているが、ナマコにおいてセレンテラジンが発光に関与するとの報告はない。ナマコにおいては、上述の Herring によって *Kolga hyalina*, *Peniagone thieli*, *Laetmogone violacea* の3種で調べられたが、試験管内で発光反応を再現することができなかった。つまり、ナマコの発光については単純ではなさそうということ以外何もわかっていないことになる。

ナマコ類における生物発光の進化

生物発光は、バクテリアや原生動物から脊椎動物に至るまで、多くの分類群で見られる現象である。この発光は、様々な化学的および遺伝的メカニズムによって生み出されるため、進化の過程で何度も独立して出現したことが示唆されている。最近のレビューによれば、生命の系統樹全体で少なくとも94回もの独立した生物発光の起源が存在すると推定されている（Lau and Oakley 2021）。

ナマコ綱においては、発光能力の有無が系統的に調べられたことはなく、その進化についてはほとんどわかっていなかった。近年、大規模な分子系統解析により、ナマコ綱の分類系統関係の理解が大きく進展した（Miller et al. 2017）。これにより生物発光の進化を紐解くことが可能になった。そこで著者らは、分子系統データを用いて祖先形質推定法による解析を行なった。その結果、ナマコ綱では生物発光能力は独立に6回進化したことが推定された（図3のオレンジの四角）。板足目、Mesothuriidae、Paelopatides のそれぞれの共通祖先で、独立に生物発光能力を獲得した可能性が高い。また、ワラジナマコ科 Molpadiodermidae と Gephyrothuriidae の共通祖先も発光していた可能性がある。発光形質の有無は生息深度とよく相関しており、発光する種は全て深海生の種である（図3Bの緑色の箱）。

本解析では、発光が報告されていない種を非発光種として扱ったため（生物発光をもたないという報告はほとんどない）、祖先の発光形質の推定は過小評価されている可能性がある。したがって、今回の解析結果は今後の発光ナマコの探索の参考になる程度であり、これが最終的な答えではない。例えば、板足目の共通祖先が発光能力をもっていたと考えられるので、その子孫は発光能力を維持している可能性がある。したがって、板足目 *Rhipidothuria racovitzai* は非発光種と扱われているが、その祖先状態と生息分布が深海であることを考慮すると発光する可能性があるが、これはまだ確認されていない。同じ論理が他のグループにも適用できるなら、板足目、Perciculida、Synallactidae の多くの属・種が発光する可能性があり、その発光能力は調査されるべきである。これらのグループが全て発光

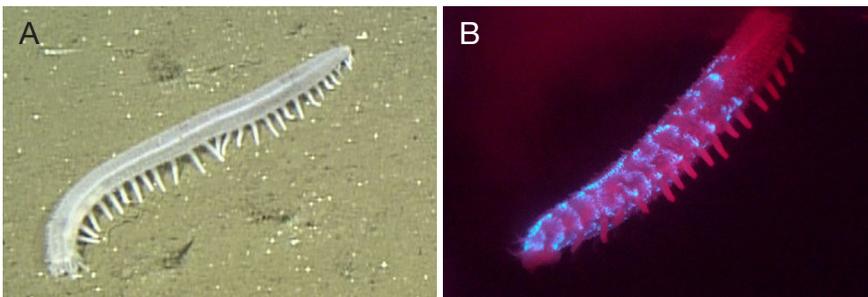


図2 ハゲナマコ属の一種の深海での発光の様子。ROVにより太平洋カリフォルニア湾水深547 mで撮影されたハゲナマコ属の一種(A)。ロボットアームによって掴まれた刺激により発光している。体表のいくつかの点を起点とし、青い発光の波が全身を駆け巡る(B)。写真提供：Steven Haddock / モントレー湾水族館研究所 (MBARI)。

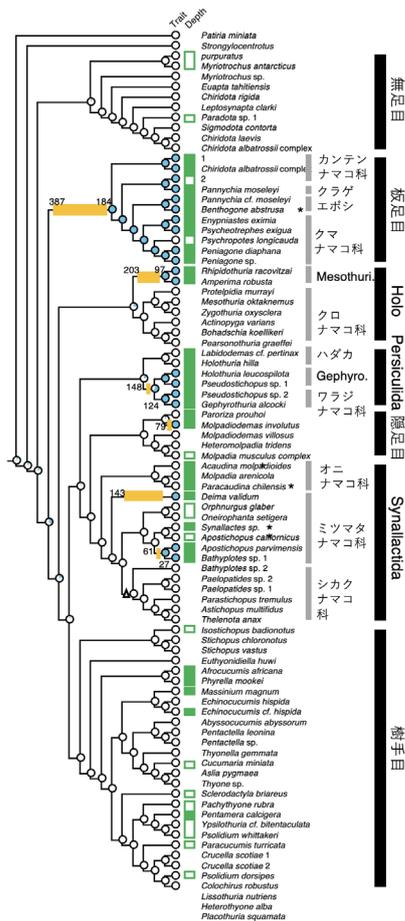


図3 ナマコ類における生物発光の祖先形質推定
 生物発光形質は Miller et al. 2017 で発表された分子系統樹を用いて祖先形質推定を行った。系統樹の枝先の円が青いものは、発光種である。オレンジ色のバーは、発光能力獲得の進化的起源を示している。分子時計と6つの化石記録を用いた較正によって、推定された分岐時期（数百万年前）が注目すべきノードに示されている。種名の左に示した緑の四角は生息深度が200-1000 m（塗りつぶしなし）と、1000 m以上（塗りつぶしあり）を示す。アスタリスクは、発光試験をしたが発光が観察されなかった種を含む属を示している。（Bessho-Uehara et al. 2024より改変）

するならば、ナマコ綱における発光種は200種を超える。既知の発光種が42種であることを考慮すると、ナマコ類における生物発光研究は大きな余白を残している。

祖先形質推定法による解析は、祖先のナマコ類が生物発光能力を獲得した時期も推定することが可能である。板足目、Mesothuriidae, Perciculida, 隠足目のそれぞれのグループにおける発光種の共通祖先は、それぞれ1.8-3.9億年前、9700万-2.0億年前、1.2-1.5億年前、7900万年前から現在に生物発光を進化させたと考えられる。Synallactida では2つの独立な起源があると推定され、*Synallactes* sp. を含む系統では1.4億年前から現在に、*Paelopatides* sp. を含む系統では2700-6100万年前に生物発光を進化させたと考えられる。これらの推測は、系統樹における不完全な分類群のサンプリングや、生物発光メカニズムの情報不足のため、今後の研究によって変動する可能性はある。逆に、光るナマコはどれも同じだと一括りにすることなく、これら6つの系統で生理学、組織学、化学などにも違いがあると考えて研究を進めることが重要である。

ナマコ綱の中では、板足目が最も発光の起源が古いと考えられ、遅くとも白亜紀には発光能力をもっていたと考えられる。したがって、ナマコ類は比較的長い生物発光の歴史をもっており、深海底環境での光の適応的側面を多様に発展させた可能性がある。例えば、カニの幼体やウロコムシ（環形動物）の一種

が発光ナマコにくっついて生活している例が観察されている。これらの生物の共生と発光の具体的な役割は不明であるが、生物発光を用いた異種間コミュニケーションは、深海という環境で最も有効な手段の1つだと考えられる。

最後に、本稿ではナマコ類における生物発光研究の現状を紹介した。生態学的な重要性の割に、どの分野においてもほとんど研究が進んでいないことがわかりいただけたと思う。今後、ナマコ類の発光研究を多分野で推し進めることは急務である。近年注目されている深海開発では掘削により堆積物が巻き上げられ、微小な砂や泥が年単位で浮遊し、光環境が汚染されてしまう。視界が塞がれてしまった深海底では、数億年間続いてきた発光コミュニケーションが阻害されてしまい、その影響はナマコだけでなくその発光を利用する多様な種に及ぶことが想像される。彼らが地球から姿を消す前に、ナマコの生物発光を理解し、深海底生態系を守るための道筋が照らされることを願いたい。

謝辞

本研究を進めるにあたり、深海のナマコ類の発光観察に協力いただいた Steven Haddock 博士（モンレー湾水族館研究所、米国）、Jerome Mallefet 博士（ルーヴァン・カトリック大学・ベルギー王国）に感謝申し上げます。本稿で扱った研究は、JST ACT-X 事業（JPMJAX211F）、創発的研究支援事業（JPMJFR214D）、David and Lucile Packard Foundation、およびオーストラリア政府による National Environmental Science Program (NESP) の Marine Biodiversity Hub の支援を受けたものである。

引用文献

Ancil, M. (1987) Neural control mechanisms in bioluminescence. In M. A. Ali (Ed.), *Nervous systems in invertebrates* (pp. 573-602). Plenum Press.

Bessho-Uehara, M., Francis, W. R., & Haddock, S. H. D. (2020a) Biochemical characterization of diverse deep-sea anthozoan bioluminescence systems. *Marine Biology*, 167(8), 114.

Bessho-Uehara, M., Yamamoto, N., Shigenobu, S., Mori, H., Kuwata, K., & Oba, Y. (2020b) Kleptoprotein bioluminescence: Parapriacanthus lsh obtain luciferase from ostracod prey. *Science Advances*, 6(2), eaax4942.

Bessho-Uehara, M., Mallefet, J., & Haddock, S. H. (2024) Glowing sea cucumbers: Bioluminescence in the Holothuroidea. In *The world of Sea cucumbers* (pp. 361-375). Academic Press.

Herring, P. J. (1974) New observations on the bioluminescence of echinoderms. *Journal of Zoology*, 172(3), 401-418.

Herring, P. J. (1995) Bioluminescent echinoderms: Unity of function in diversity of expression. In R. H. Emson, A. B. Smith, & A. C. Campbell (Eds.), *Echinoderm research* (pp. 9-17). Balkema.

Herring, P. J., & Widder, E. A. (2004) Bioluminescence of deep-sea coronate medusae (Cnidaria: Scyphozoa). *Marine Biology*, 146, 39-51.

Lau, E. S., & Oakley, T. H. (2021) Multi-level convergence of complex traits and the evolution of bioluminescence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 96(2), 673-691.

Martini, S., Kuhn, L., Mallefet, J., & Haddock, S. H. D. (2019) Distribution and quantification of bioluminescence as an ecological trait in the deep sea benthos. *Scientific Reports*, 9(1), 14654.

Miller, A. K., Kerr, A. M., Paulay, G., Reich, M., Wilson, N. G., Carvajal, J. I., & Rouse, G. W. (2017) Molecular phylogeny of extant Holothuroidea (Echinodermata). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 111, 110-131.

Robison, B. H. (1992) Bioluminescence in the benthopelagic holothurian *Enypniastes eximia*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 72(2), 463-472.