

公益財団法人 水産無脊椎動物研究所

うみうし通信

2021.3
No.

110



ヨイミヤミノヒラムシ

奄美大島 2020.8 撮影/今本 淳

環形動物門シリス科で見られる特殊な生殖様式：ストロナイゼーション

——中村 真悠子・小口 晃平・三浦 徹

海岸のハマトビムシが視物質の起源を教える——外山 美奈

ヒラムシの系統分類学——大矢 佑基

財団からのお知らせ

環形動物門シリス科で見られる特殊な生殖様式： ストロナイゼーション

東京大学三崎臨海実験所 中村 真悠子 (Nakamura, Mayuko)

産業技術総合研究所 小口 晃平 (Oguchi, Kohei)

東京大学三崎臨海実験所 三浦 徹 (Miura, Toru)

環形動物の多様性

環形動物と聞いてどのような動物かはっきりとイメージがつかない方も多いのではないだろうか。私たちに馴染みのある動物としてはミミズや、釣り餌として使われるゴカイなどが含まれる動物のグループを指す。ミミズをはじめとする環形動物は、同様の体節が繰り返される体のつくり（これを同規的体節構造とよぶ）をしている。

環形動物門は約17,000種にも及ぶとも言われており、深海から淡水、陸上に至るまで、様々な環境に棲息している (Weigert & Bleidorn, 2016)。その中でほとんどの種は海産のものであり、各体節に剛毛を持つ疣足を持つことから、特に多毛類と呼ばれる。多毛類は、生息環境に応じた多様な形態を持つだけでなく、多様な生殖様式を見せる。

多毛類に特徴的な生殖様式として、ゴカイ科とその近縁な種で見られる、生殖遊泳（エピガミー）という現象が知られている (Franke, 1999)。ゴカイは生涯の大半を砂の中や海藻などに付着し底生生活を送るが、繁殖期には一斉に水面に向かって泳ぎだし、卵や精子を放出する（図1）。この現象は、釣り業界では「パチ抜け」としても知られ、光に向かって遊泳してくるゴカイを目にしたことのある方も多いのではないだろうか。

遊泳の際にはゴカイの体は大きく変化し、生殖腺だけでなく遊泳のために筋肉・剛毛が発達し、さらには目までもが肥大する。こうした変化は、昆虫の「幼虫」から「成虫」への脱皮・変態の過程とも似ている。

シリスの特殊な生殖様式：ストロナイゼーション

一方でゴカイ科と近縁なシリス科の一部の種では、「ストロナイゼーション」とよばれる特殊な生殖様式が見られる。前述のエピガミーでは全身が遊泳に特化した形態へと変化するのに対して、ストロナイゼーションでは個体の一部のみが変化する。シリスは繁殖期になると、体の後端側のみで剛毛や筋肉そして生殖腺を発達させる。さらに、遊泳のための組織が発達した領域の前端には、新たな目などを持つ頭ができるのだ。このように変化した部位は、「ストロン」とよばれる遊泳繁殖個体として、やがて体から切り離される（図1、図2）。繁殖に特化した遊泳を行うストロンには雌雄の別があるため、卵または精子を放出したのちに死んでしまう。一方で、ストロンを切り離れた本体は、尾部を再生し再びストロンの形成と放出を行うことで、遊泳に伴う被食リスクを避けながら、繁殖を繰り返すことができる。このように、本体は生涯を通じ複数回ストロンを作るが、同じ個体が出すストロンの雌雄は変わりうるということが知られてい

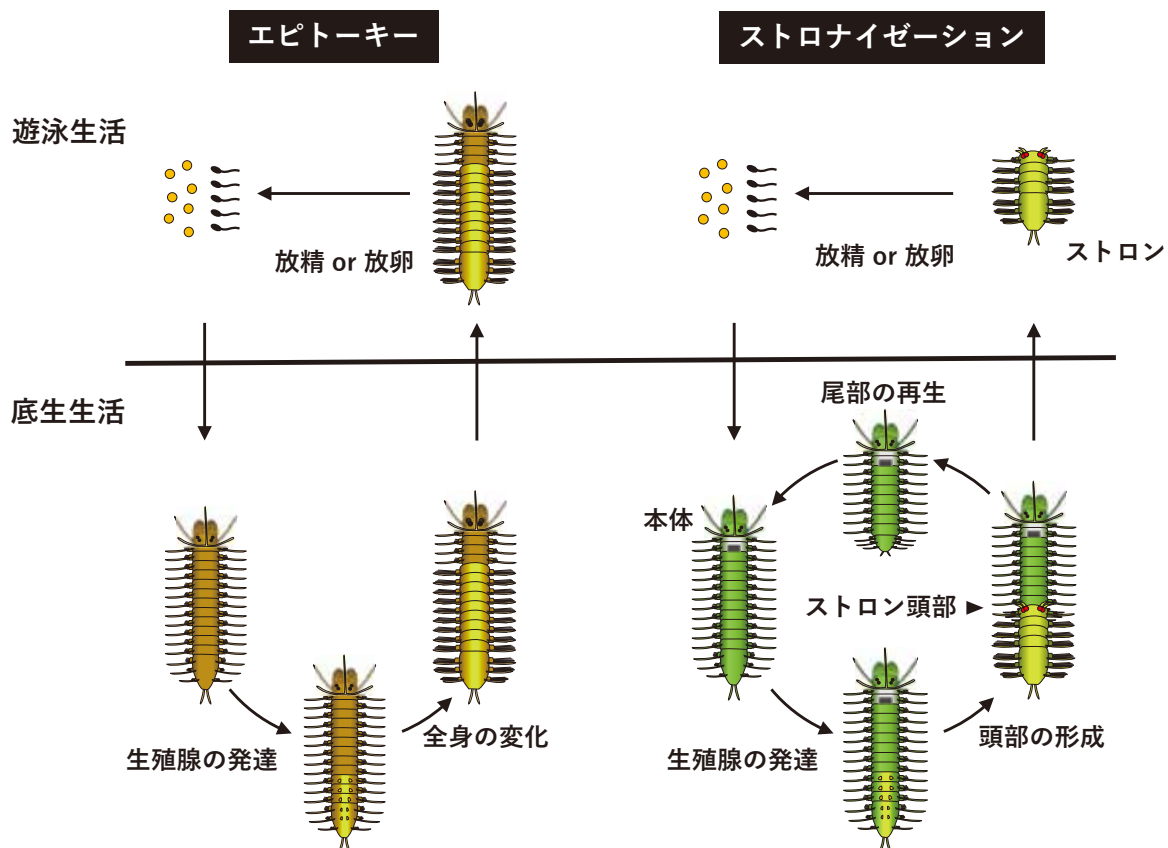


図1 多毛類の生活環：エピトキーとストロナイゼーション (Franke, 1999を改変)。

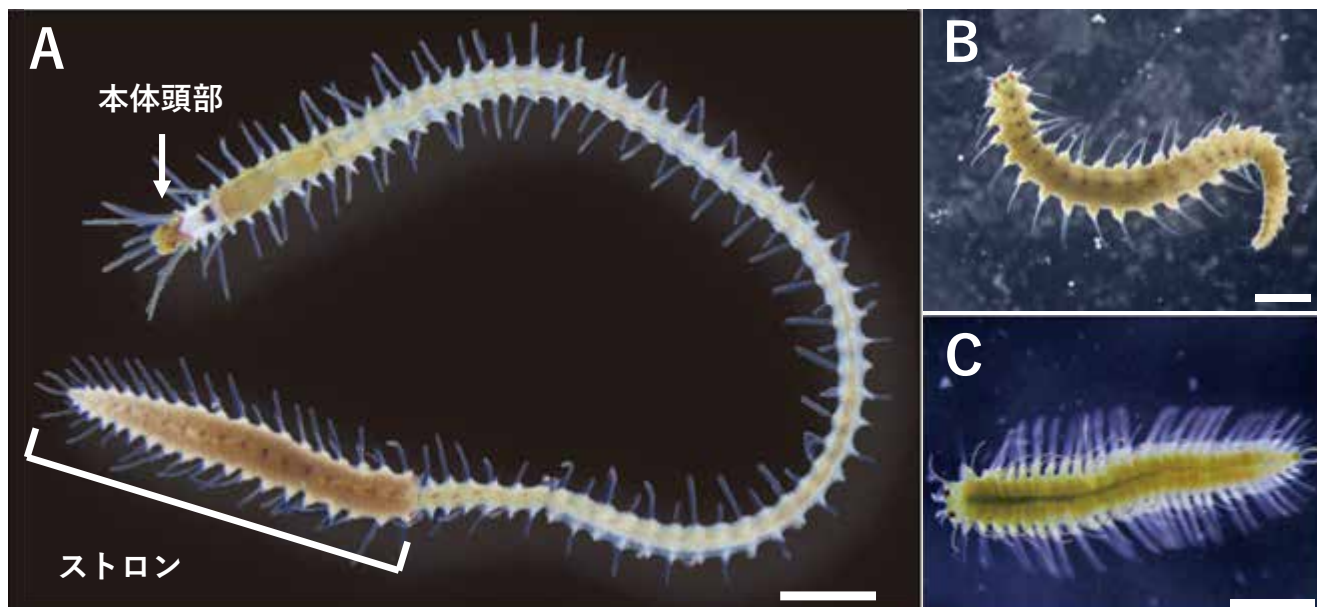


図2 シリスのストロナイゼーション（ミドリシリス *Megasyllis nipponica*）。A：体の後端にストロンを発達させたミドリシリス。B：雌のストロン。C：雄のストロン。スケールは1 mm.



図3 採集および飼育風景。A：三崎臨海実験所付近の磯（神奈川県三浦市）。B：シリス（矢尻）が付着している石灰藻。C：飼育容器内のミドリシリス。

る。しかしながら、ある種のシリス（*Typosyllis prolifera*）では、自然集団においてその性比は季節・地域に関わらず1:1に保たれているという報告がある（Franke, 1986）。このことから、本体は何らかの仕組みによってストロンの性を変化させ、集団内の性比を調節していることが予想される。そこで、筆者らはその仕組みを解明すべく、自然集団の生態調査および飼育実験によって、性決定要因の解析を試みている。

ストロンは肥大した眼、触角、発達した筋肉系、伸長した剛毛といった、遊泳と繁殖に特化した本体とは異なる形態を持つ。また、ストロンは異性のストロンの存在をきっかけとして激しく遊泳し放精・放卵を行うため（Miura *et al.*, 2019）、外的環境に応じて自らの行動を制御していると言える。ストロンが作られる過程では、新たな目や触角などストロンの頭が本体の体幹部の途中に形成され、この「新たな頭」がストロンの行動を制御する中枢となっていると考えられる。私たちヒトや昆虫など多くの動物は左右相称動物とよばれ、左右がほぼ対称であると同時に「前後」という方向性を持った体のつくりをしており、前方にある頭部は胚発生の過程で形成されるのが普通である。シリスを含む環形動物も左右相称動物だが、体の後方に、しかも成長の途中で「新たな頭」が形成されることは、発生学

の常識からすると驚異的な現象であると言える。では、ストロンの「新たな頭」はどのように生じるのだろうか？ その謎に迫るべく、筆者らは分子発生学的な実験を進めている。

飼育系の確立

このように、シリス科のストロナイゼーションは生態学的にも発生学的にも非常に興味深い現象であるが、これまでのシリス科の研究は分類学的な報告が中心であり（Aguado *et al.*, 2012）、その仕組みの多くが謎に包まれている。そこで筆者らははまず、日本においてシリス研究を立ち上げるべく、材料種の選定や飼育系の確立を試みた。全国各地の臨海実験所において、シリス類の採集・飼育を試みたところ、北海道大学忍路臨海実験所で採集されたミドリシリス *Megasyllis nipponica* が非常に容易に飼育できた。そこで、本種はシリス研究の材料種として適していると判断し、研究室内での飼育系の確立や累代飼育などを試みた。ミドリシリス自体は日本においては高知県から北海道に至るまでの潮間帯に広く分布することが知られており（Imajima, 1966）、その後、筆者らが所属する三崎臨海実験所付近の磯でも容易に採集することが確認できた。採集は、潮間帯から潮下帯に繁茂している石灰藻をむしり取り、バットの

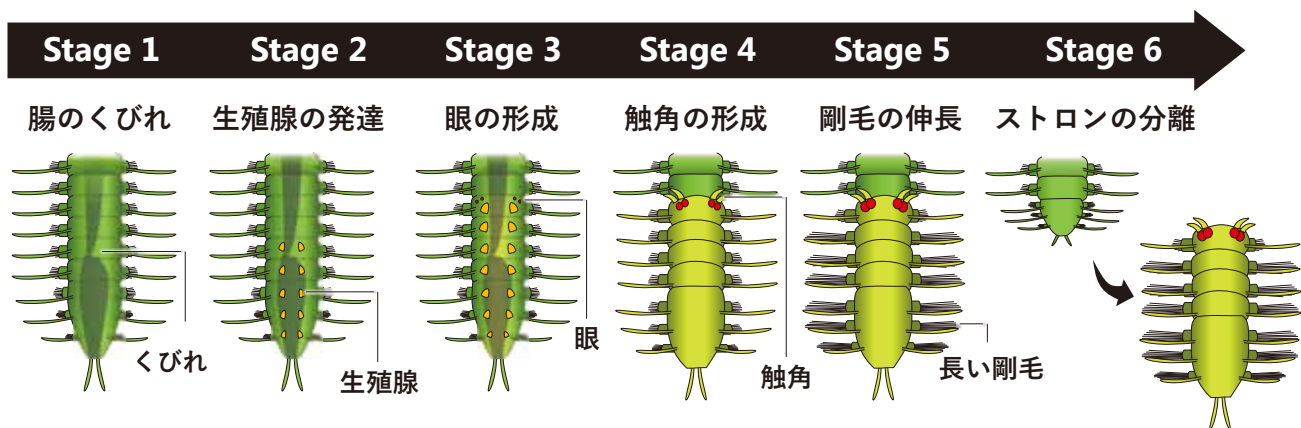


図4 ストロナイゼーションの過程の模式図。

上で洗い出すことを行っている (図3 A, B)。

採集したミドリシリスは、濾過海水を入れたプラスチック製の容器の中でエアレーションを行いながら、20℃、16h / 8hの長日条件下で飼育している (図3 C)。シリス類の飼育に成功している過去の知見 (Franke, 1980) を参考に、当初はほうれん草の乾燥粉末を餌として与えていた。しかし飼育している過程で、死亡した個体を他の個体がすぐに捕食していたため、雑食性であることが伺えた。そこで試しに動物性タンパクを含む熱帯魚用の固形飼料を与えたところ、食欲に固形飼料を食べその後も調子よく生育していた。このような研究室内での飼育条件下においても、ストロン形成を観察することができた。

ストロン形成の過程

そこで、本種をモデルにストロン形成過程の変化を明らかにすることを考えた。当初は一個体ごとに分けて飼育し、個体毎にストロンの形成過程を追跡しようと試みたが、シリスの個体識別は非常に困難であり、さらに興味深いことに、一個体ごとに分けて飼育するとストロン形成が見られなくなってしまった。この問題は複数個体で飼育すると解消されたため、ストロン形成には密度や個体間の相互作用などが必要であることが推察された。これは、上述の性転換との関連を示唆している。この複数個体の飼育系を用い、ストロン形成中の様々な段階の個体を観察し、形態学的特徴に基づいてストロン形成の特徴を調査した結果、ストロン形成は以下のような過程を経ることが明らかになった (図4)：腸のくびれ (ステージ1)、生殖腺の発達 (ステージ2)、ストロンの眼の形成 (ステージ3)、ストロン触角の形成 (ステージ4)、遊泳剛毛の伸長 (ステージ5)、ストロンの分離 (ステージ6)。この結果を踏まえると、ステージ1の「腸のくびれ」を起点とし、目の形成やストロン形成が起こると考えられる。ではこの腸のくびれはストロン形成や生殖腺の発達に関与しているのだろうか？ また、ストロンの目や触角といった感覚器官の形成は生殖腺の発達に続いて起こることから、生殖腺の発達がストロンの感覚器官の形成のきっかけになっているのではないだろうか？ 「腸のくびれ」、「生殖腺の発達」そして「感覚器官の形成」の関係性など、ストロン形成を理解する上で解決すべき様々な疑問が生じており、筆者らはそれらの疑問に答えるべく研究を推進している。

さらに、筆者らの研究室ではミドリシリスのトランスクリプトームのデータベースが構築されており、最新の分子生物学的手法を用いた解析にも着手している。今後は、筆者らが確立したミドリシリスの飼育系およびステージングを研究の基盤として、形態観察および分子発生の手法を用いることで、シリス

のストロナイゼーション機構の理解に迫りたいと考えている。

謝辞

研究を進めるにあたり、数々のご協力と有益な議論をいただいた北海道大学の越川滋行先生、Georg-August-Universität GöttingenのM. Teresa Aguado先生、トランスクリプトームデータを解析してくださった慶應義塾大学の林良信先生、採集のご支援をいただいた北海道大学北方生物圏フィールド科学センター・忍路臨海実験所の皆さま、日々の研究活動を支えてくださる東京大学三崎臨海実験所の岡良隆先生・吉田学先生・黒川大輔先生・岡西政典先生・関藤守様・幸塚久典様・川端美千代様・曲輪美秀様・他皆さまに深く感謝申し上げます。本稿の執筆機会をくださった、公益財団法人水産無脊椎動物研究所の片山英里氏に御礼申し上げます。

引用文献

- Aguado, M. T., Martín, G. S. & Siddall, M. E. (2012). Systematics and evolution of syllids (Annelida, Syllidae). *Cladistics*, 28, 234–250.
- Franke, H. D. (1980). Zur Determination der zeitlichen Verteilung von Fortpflanzungsprozessen in Laborkulturen des Polychaeten *Typosyllis prolifera*. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 34(1), 61–84. <https://doi.org/10.1007/BF01983542>
- Franke, H. D. (1986). Sex ratio and sex change in wild and laboratory populations of *Typosyllis prolifera* (Polychaeta). *Marine Biology*, 90(2), 197–208. <https://doi.org/10.1007/BF00569128>
- Franke, H. D. (1999). Reproduction of the Syllidae (Annelida: Polychaeta). *Hydrobiologia*, 402(2), 39–55. <https://doi.org/10.1023/A:1003732307286>
- Imajima, M. (1966). THE SYLLIDAE (POLYCHAETOUS ANNELIDS) FROM JAPAN (V) -SYLLINAE (2)-. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 14(4), 253–294. <https://doi.org/10.5134/175446>
- Miura, T., Oguchi, K., Nakamura, M., Jimi, N., Miura, S., Hayashi, Y., Koshikawa, S. & Aguado, M. T. (2019). Life Cycle of the Japanese Green Syllid, *Megasyllis nipponica* (Annelida: Syllidae): Field Collection and Establishment of Rearing System. *Zoological Science*, 36(5), 372. <https://doi.org/10.2108/zs190058>
- Weigert, A. & Bleidorn, C. (2016). Current status of annelid phylogeny. *Organisms Diversity and Evolution*, 16(2), 345–362. <https://doi.org/10.1007/s13127-016-0265-7>

海岸のハマトビムシが視物質の起源を教えてくれる

浜松医科大学医学部 総合人間科学講座 生物学 外山 美奈 (Toyama, Mina)

はじめに

地球上に存在する生物の約80%は節足動物である¹⁾。これまで昆虫類と甲殻類は進化的に遠いと考えられてきたが、近年、複数の分子系統解析の結果から、これらの2つの綱が近縁であることがわかり、これらを汎甲殻類 (Pancrustacea) とする分類が提唱されるようになった²⁾。

節足動物は視覚受容器として同じような構造の複眼をもち、昆虫類も甲殻類も例外ではない。複眼の構成単位は個眼であり、それぞれの個眼の表面には角膜と円錐晶体からなる2つのレンズ構造があり、レンズの下方にはいくつかの視細胞が存在している。それぞれの視細胞は多数の微絨毛 (microvilli) を突出させており、この微絨毛の集まりを感桿分体^{かんかんぶんたい}という。レンズから続く光路上に感桿分体が位置し、その感桿分体の集まりを感桿という。この視細胞が突出させている微絨毛上には光受容タンパク質である視物質が大量に含まれ、視覚応答はその視物質の光異性化から始まる。つまり解剖学的には、視物質が含まれる微絨毛が光受容の始まる部位といえる (図1 a)。

視物質は、オプシンと呼ばれるタンパク質部分に、ビタミンAのアルデヒド誘導体であるレチナールなどの発色団が結合したものである。オプシンは1本のポリペプチド鎖が、7回膜を貫通する構造をとっている (図1 b)。光を受容した視物質は、発色団が11-*cis*型から all-*trans*型に光異性化することで、ロドプシンから活性型メタロドプシンに変わる。活性型メタロドプシンが存在することで、細胞内伝達分子が信号を運び、細胞のチャネルを開閉し節足動物の視細胞は脱分極応答を示して、光受容した信号を脳へ送り、行動の変容を引き起こしている。

これまで視物質発色団は4種報告があり (図2)、節足動物ではレチナールは3種の同属体、レチナール (A1)、3,4-ジデ

ヒドロレチナール (A2)、3-ヒドロキシレチナール (A3) が知られている。4番目の視物質発色団である4-ヒドロキシレチナール (A4) は、深海に生息するホタルイカ類のみに発見されている³⁾。A1は、視物質発色団として Wald G.⁴⁾ によって最初に発見されたことが示すようにほとんどすべての生物がもっている。これまで視物質は昆虫類でたくさん研究されていて、ハエでA3が発見された⁵⁾ことをきっかけに、昆虫類にはA1とA3の存在が確認された^{6) 7)}。甲殻類でも例外ではなく、ほとんどがA1をもっていて、ザリガニなどの一部の甲殻類がA1とA2の両方をもつことが報告され、甲殻類はA1とA2のみの視物質発色団をもつと考えられていた。

分子系統解析により進化的に近いとされる昆虫類と甲殻類なのに、なぜ昆虫類だけがA3をもつのか? 筆者はこれまで、さまざまな環境に生息する魚類の視物質発色団を網羅的に分析し、海水魚はほぼすべてがA1のみをもつが、淡水魚にはA2をもつものがあることを明らかにしてきており⁸⁾、生物の生息環境と視物質の関係について注目してきた。そこで、環境適応能力が高く、海水に生息するものは砂浜から深海まで生息し、それ以外のものは淡水や陸上にまで地球上のあらゆる所に生息している甲殻類端脚目の生物を用いて、光環境と眼の関係について、視物質発色団に注目して調べることにした。

手始めにこれまで本研究室で研究材料とされてきた地中海沿岸を中心にヨーロッパ各地の海岸域に生息するハマトビムシ *Talitrus saltator* について、環境スペクトルと複眼の視物質発色団の関係を解析することを試みた。

甲殻類でのA3の発見

T. saltator は、地中海沿岸の砂浜の潮間帯上部に生息する一般的な端脚類である (図3)。*T. saltator* は乾燥することを避け

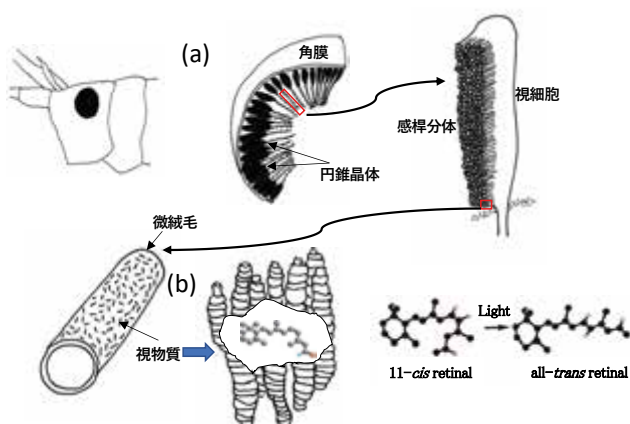


図1 視物質は網膜上にある

- (a) 複眼を構成する個眼は角膜と円錐晶体からなるレンズとその下方には視細胞が存在する。視細胞は多数の微絨毛を突出させており、この集まりを感桿という。微絨毛には光受容タンパク質である視物質が大量に含まれる。
- (b) 微絨毛に含まれる視物質は7回膜貫通型のタンパク質と発色団からなる。発色団は、光を受容すると11-*cis*から all-*trans*へと光異性化する。

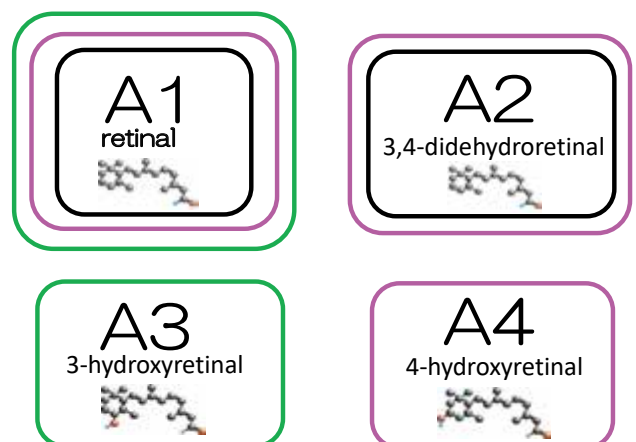


図2 視物質発色団の種類

視物質発色団はこれら4種が報告されている。黒色で示す脊椎動物ではA1とA2が、緑色で示す昆虫ではA1とA3が、赤色で示すホタルイカではA1、A2、A4の存在が確認されている。

て海へ移動し、また濡れすぎること避けて陸へ移動する習性があり、その際、太陽や月、天空のスペクトル分布や風景などの cue を使って、海と陸間を直線的に移動することが、イタリアを中心におこなわれてきた数多くの研究で明らかにされてきた^{9)~13)}。本種が視覚を用いて Orientation していることは行動学的に強く示唆されてきたが、複眼の詳細な研究はなされていなかった。そこで本種が光受容する波長帯域を検討するために、視物質発色団の光異性化する波長を特定する実験をおこなうこととした。これまで甲殻類では視物質発色団として A1 と A2 しか存在が確認されていなかったが、甲殻類と進化的に近いとされる昆虫類に A3 があることがわかっていたので、念のため、本種の複眼について A3 に関する化学分析も実施した。

視物質発色団の解析は、概ね Suzuki and Makino-Tasaka (1983)¹⁴⁾ の方法に従い、ホモゲナイザーを用いて眼をすり潰し、ヒドロキシルアミンによってオキシム化した発色団を抽出し、高速液体クロマトグラフィー (HPLC) を用いて a Water-type A-012 (SIL) packed column (6 mm × 150 mm, Yamamura Chemical Laboratories Co. Ltd.) を通過させて分析した。A1 は最初の 45 分の溶出液 (7% ジエチルエーテル, 0.075% エタノール / *n*-ヘキサン) で溶出され、A3 は同一のカラム内に停滞しており続く溶出液 (30% 酢酸エチル, 1% イソプロピルアルコール / *n*-ヘキサン) で次の 45 分間で溶出される。*T. saltator* の 30 匹分の頭部から抽出しオキシム化した視物質発色団を HPLC で分析した結果が図 4 である。驚いたことに、図 4 のクロマトグラムが示す通り、*T. saltator* は甲殻類でありながら、A1 に加え A3 ももっていることを見つけた。これらの視物質が実際に機能しているのかどうかを調べるために、375 nm, 450 nm, 526 nm, 580 nm, 655 nm の各波長の光を 30 分間照射して選択光照射 (selective-light-adaptation) 実験をおこなったところ、A1 は短波長の光でよく 11-*cis* 型から all-*trans* 型に光異性化することがわかり、また A3 は UV と長波長の光でよく 11-*cis* 型から all-*trans* 型へ光異性化することがわかった。この結果から、A1 も A3 も、視物質発色団として光応答性があり機能していることが確認でき (図 5), A3 が甲殻類の視物質発色団であることを世界ではじめて発見できた。



図 3 地中海沿岸に生息するハマトビムシ *Talitrus saltator*

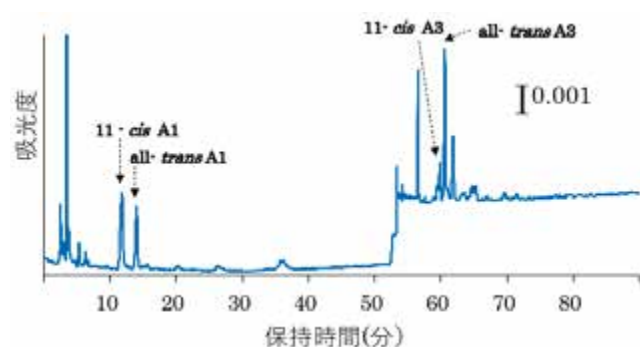


図 4 ハマトビムシの複眼の視物質発色団の分析
最初の 45 分の溶出液 (7% ジエチルエーテル, 0.075% エタノール / *n*-ヘキサン) で A1 が、次の 45 分の溶出液 (30% 酢酸エチル, 1% イソプロピルアルコール / *n*-ヘキサン) で A3 が検出された。

さまざまな光環境にいる甲殻類のもつ視物質発色団の関係を調べる

端脚目のハマトビムシで、初めて甲殻綱が視物質発色団として A3 をもつことを確認したが、では他の甲殻類の発色団はどうなのだろう？ 陸、湧水、砂浜、潮間帯、浅瀬、海、深海などのさまざまな光環境に生息する採集可能な甲殻類の端脚目 Amphipoda をはじめ、等脚目 Isopoda, 十脚目 Decapoda も A3 をもつのかどうか調べることにし、フィールド調査によりまた一部は購入して入手し、研究室で視物質発色団の分析をおこなった。

材料として用いた端脚目の生息環境は以下のとおりである。陸上種のおカトビムシ *Platorchestia humicola* は、大学構内の林の落ち葉の下 (図 6 a) から採集した。林床の落ち葉の下は暗く、常に湿った状態であった。淡水域のヒメアナンデールヨコエビ *Jesogammarus fluvialis* は湧水池 (図 6 b) に生息し、水温は年間を通じて 15℃ で、沈水性の水生植物が繁茂していた。海水域のうち、直射日光が当たる潮間帯に生息するニホンスナハマトビムシ *Sinorchestia nipponensis* およびタイリクスナハマトビムシ *Sinorchestia sinensis* は、潮間帯上部の砂浜 (図 6 c) の海草などの漂着物の下で多く見られた。また、ニホンヒメハマトビムシ *Platorchestia pachypus* およびヒメハマトビムシ *Platorchestia joi* は、潮間帯中部の砂利浜 (図 6 d) の漂着物の下に多く観察された。また、常に海水面下にあるアマモやアオサなどが繁茂しているいわゆるアマモ場 (図 6 e) では、ニッポンモバヨコエビ *Ampithoe lacertosa* やオオワレカラ *Caprella kroeyeri* が多く採集された。浜名湖のアマモ場は水深が浅く、大潮の満潮時でも水面から数 m 以内で光が届きやすい環

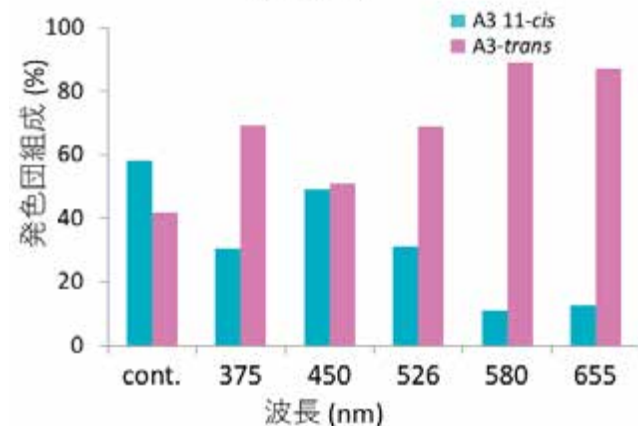
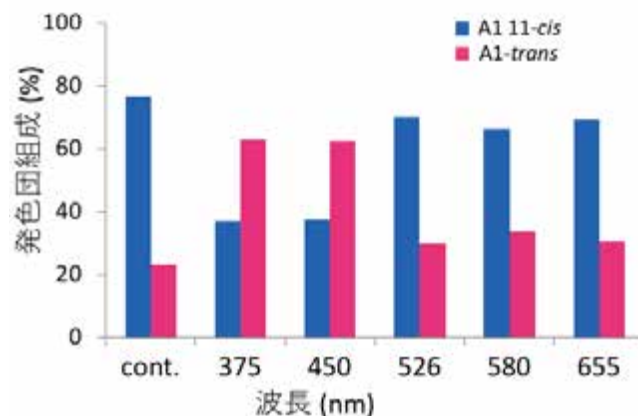


図 5 ハマトビムシの複眼の光異性化実験※
A1 は 375 nm, 450 nm の短波長でよく光異性化する。A3 は紫外光 375 nm と 526 nm, 580 nm, 655 nm の長波長でよく光異性化する。

境である。海水域に生息するヒトツメスガメ *Ampelisca cyclops* は、下田沖水深40 m の海底からドレッジ採泥し、実験室内で選別採集した(図6 f)。超深海種のカイコウオオソコエビ *Hirondellea gigas* はJAMSTEC との共同研究によりマリアナ海溝チャレンジャー海淵(水深10,900 m)から採集されたものである。さらに分析種を増やすため、淡水種の *Hyaella azteca* は購入して、潮間帯の *Orchestia montagui* と *Talorchestia ugolini* はイタリア・フィレンツェ大学の Ugolini 教授から送っていたいて解析に用いた。

比較として用いた等脚目と十脚目の種は、可能な限り前述の端脚目の生息地と同じ環境から採集したが、採集ができなかったものについては、近似した光環境に生息する種を入手し比較に用いた。等脚目では、陸上種としてオカダンゴムシ *Armadillidium vulgare*、淡水域ではミズムシ *Asellus hilgendorfi*、潮間帯上部ではハマダンゴムシ *Tylos granuliferus* (新潟県)、潮間帯中部ではキタフナムシ *Ligia cinerascens*、浅海ではイソハラムシ *Cleantiella isopus*、深海種はオオグソクムシ *Bathynomus doederlenii* を用いた。また、十脚目では、陸上種としてサワガニ *Geothelphusa dehaani*、淡水種としてモクズガニ *Eriocheir japonica* およびミナミヌマエビ *Neocaridina denticulata*、潮間帯上部の種としてコメツキガニ *Scopimera globosa*、潮間帯中部ではイソガニ *Hemigrapsus sanguineus*、浅海種ではアマモ場で採集されたテナガエビ *Macrobrachium nipponense*、ガザミ *Portunus trituberculatus*、モエビ *Metapenaeus moyebi*、イセエビ *Panulirus japonicus* の他、シャコ *Oratosquilla oratoria* (瀬戸内海産)を用い、海水域に生息する種としてケガニ *Erimacrus isenbeckii* (北海道産)、深海種としてサクラエビ *Sergia lucens* (駿河湾産)を用いた。

その結果が表1である。表1が示すように、実験に用いた等脚目と十脚目はすべてA1をもち、端脚目のみが、A1とA3をもつことがわかった。

図7は端脚目の生息環境と視物質発色団についてまとめた図である。この図のように端脚目の視物質発色団と生息域の関係に注目してみると、淡水、陸上、潮間帯に生息する種はA1とA3の両方もしくは、A3のみをもつことがわかった。また、海水に生息する種ではA1のみをもっていた。興味深いこ

とに超深海に生息するカイコウオオソコエビはA3をもっていた(論文投稿中)。昆虫類の視物質発色団のA3の分布に関して、Smith W.C. and Goldsmith T. H. が、生息域や属や科による関連はないことを報告している¹⁵⁾。昆虫類の、移動能力の高さが分布域に関連性をもたせていないのかその理由は明瞭ではないが、端脚目は地球上に広く分布しているがそれぞれの種の生息域は限定されてされていることが、今回の明瞭な結果を示したことに繋がったのかもしれない。

おわりに

本研究により、昆虫類でしか確認されていなかったA3を甲殻類のハマトビムシがもち、視物質発色団として機能していることを発見できた。また、甲殻類端脚目内でA3をもつ種が複数存在することが示されただけでなく、A3をもつ種は潮間帯から上部の陸域にわたって限られた環境内でのみ生息していることがわかった。一方、等脚目や十脚目ではA3をもつ種はみられなかった。

A3は地球大気酸素濃度が上昇した時に出現した昆虫類のみに存在する特有な発色団で、昆虫類が視物質発色団としてA3をもつ理由は酸素濃度環境の変化への適応だとこれまで考えられてきた¹⁶⁾が、昆虫類よりも進化学的に古く、種分化の際に酸素濃度上昇に曝されてない甲殻類がA3をもつことの発見は、A3が視物質発色団として昆虫類特有のものだけでなく、地質学年代の酸素上昇のイベントによって引き起こされたこととは異なる要因があったことを示唆する進化学的にも重要な発見である。今後、甲殻類全般の視物質発色団を探索すると同時に、分子系統解析や環境要因との関連などを広げることで、視物質の進化に迫ることができると考えている。

謝辞

本研究を行うにあたり、筑波大学下田臨海実験センターと琉球大学熱帯生物圏研究センター瀬底研究施設には野外調査の際、様々な便宜を図っていただいた。また、本研究は公益財団法人水産無脊椎動物研究所の2016年個別研究助成(2016KO-4)によって実施した。この場を借りて、感謝申し上げる。



図6 実験材料と生息場所と採集風景

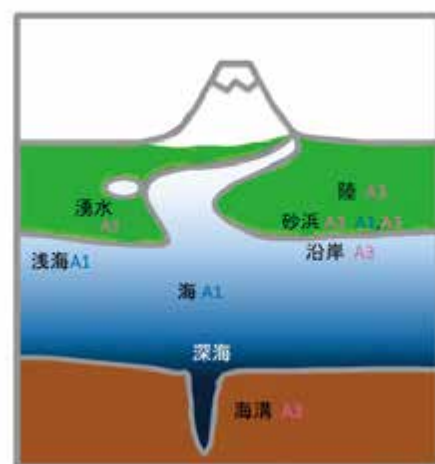


図7 端脚目の視物質発色団の地理的分布
端脚目では淡水、陸上、潮間帯に生息する種はA1とA3の両方もしくはA3のみを、海産のものはA1のみをもっていた。

表1 甲殻類の視物質発色団の種類と地理的分布の関係

生息地	端脚目 Amphipoda	発色団の種類	発色団の量 pmol/eye	等脚目 Isopoda	発色団の種類	発色団の量 pmol/eye	十脚目 Decapoda	発色団の種類	発色団の量 pmol/eye
陸生	<i>Platorchestia humicola</i> (オカトビムシ)	A3	2.75	<i>Armadillidium vulgare</i> (オカダンゴムシ)	A1	0.53	<i>Geothelphusa dehaani</i> (サワガニ)	A1	30.71
湧水	<i>Jesogammarus fluviatilis</i> (ヒメアナデールヨコエビ)	A3	2.85	<i>Asellus hilgendorfi</i> (ミズムシ)	A1	0.085	<i>Eriocheir japonica</i> (モクズガニ)	A1	111.35
	<i>Hyalella azteca</i>	A3	0.26				<i>Neocaridina denticulata</i> (ミナミヌマエビ)	A1	22.86
潮間帯上部	<i>Talitrus saltator</i> (ハマトビムシ)	A1, A3	0.70, 2.90	<i>Tylos granuliferus</i> (ハマダンゴムシ)	A1	2.12	<i>Scopimera globosa</i> (コメツギガニ)	A1	4.75
	<i>Sinorchestia nipponensis</i> (ニホンスナハマトビムシ)	A3	4.09						
	<i>Sinorchestia sinensis</i> (タイリクスナハマトビムシ)	A3	4.98						
潮間帯中部	<i>Platorchestia pachypus</i> (ニホンヒメハマトビムシ)	A3	2.15	<i>Ligia cinerascens</i> (キタフナムシ)	A1	11.6	<i>Hemigrapsus sanguineus</i> (イソガニ)	A1	20.22
	<i>Orchestia montagu</i> * イタリア	A3	4.92						
	<i>Platorchestia joi</i> (ヒメハマトビムシ)	A3	3.12						
	<i>Talorchestia ugalini</i> * イタリア	A3	9.66						
浅海	<i>Amphithoe lacertosa</i> (ニッポンモバヨコエビ)	A1	2.28	<i>Cleantiella isopus</i> (イソヘラムシ)	A1	0.26	<i>Oratosquilla oratoria</i> (シヤコ)	A1	92.23
	<i>Caprella kroeyeri</i> (オオフレカラ)	A1	0.60				<i>Macrobrachium nipponense</i> (テナガエビ)	A1	47.11
							<i>Portunus trituberculatus</i> (ガザミ)	A1	35.35
							<i>Metapenaeus moyebi</i> (モエビ)	A1	9.01
							<i>Panulirus japonicus</i> (イセエビ)	A1	48.44
海 (水深40~100m)	<i>Ampelisca cyclops</i> (ヒトツメスガメ)	A1	2.51				<i>Erimacrus isenbeckii</i> (ケガニ)	A1	681.84
深海	<i>Hirondellea gigas</i> (カイコウオオソコエビ)	A3	21.44	<i>Bathynomus doederlenii</i> (オオグソクムシ)	A1	300.27	<i>Sergia lucens</i> (サクラエビ)	A1	2.49

参考文献

- Chapin K. J. (2017) Arthropod life history, *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*, DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_820-1.
- Zrzavý J., Štys P. (1997) The basic body plan of arthropods: insights from evolutionary morphology and developmental biology, *J. evol. Biol.*, 10, 353-367.
- Matsui S., Seidou M., Uchiyama I., Sekiya N., Hiraki K., Yoshihara K., Kito Y. (1988) 4-Hydroxyretinal, a new visual pigment chromophore found in the bioluminescent squid, *Watasenia scintillans*, *Biochimica et Biophysica Acta*, 966, 370-374.
- Wald G. (1935) Carotenoids and the visual cycle, *J. Gen. Physiol.*, 19, 351-371.
- Vogt K., Kirschfeld K. (1984) Chemical identity of the chromophores of fly visual pigment, *Naturwissenschaften*, 71, 211-213.
- Gleadall I. G., Hariyama T., Tsukahara Y. (1989) The visual pigment chromophores in the retina of insect compound eyes, with special reference to the Coleoptera, *Journal of Insect Physiology*, 35, 787-795.
- Goldsmith T. H., Marks B.C., Bernard G. D. (1986) Separation and identification of geometric isomers of 3-hydroxyretinoids and occurrence in the eyes of insects, *Vision Research*, 26, 1763-1769.
- Toyama M., Hironaka M., Yamahama Y., Horiguchi H., Tsukada O., Uto N., Ueno Y., Tokunaga F., Seno K., Hariyama T. (2008) Presence of rodopsin and porphyropsin in the eyes of 164 fishes, representing marine, diadromous, coastal and freshwater species-A qualitative and comparative study, *Photochemistry and Photobiology*, 84, 996-1002.
- Pardi, L., Papi, F. (1952) Die sonne als kompass bei *Talitrus saltator* Montagu (Amphipoda Talitridae), *Naturwissenschaften*, 39, 262-263.
- Pardi, L., Papi, F. (1953) Ricerche sull'orientamento di *Talitrus saltator* Montagu (Crustacea, Amphipoda). I. L'orientamento durante il giorno in una popolazione del litorale tirrenico, *Z. Vergl. Physiol.*, 35, 459-489.
- Ugolini A., Scapini F., Pardi L. (1986) Interaction between solar orientation and landscape visibility in *Talitrus saltator* (Crustacea: Amphipoda), *Mar. Biol.*, 90, 449-460.
- Ugolini A., Melis C., Innocenti R. (1999) Moon orientation in adult and young sandhoppers, *J. Comp. Physiol. A*, 184, 9-12.
- Ugolini A., Galanti G., Mercatelli L. (2009) Difference in skylight intensity is a new celestial cue for sandhopper orientation (Amphipoda, Talitridae), *Anim. Behav.*, 77, 171-175.
- Suzuki T., Makino-Tasaka M. (1983) Analysis of retinal and 3-dehydroretinal in the retina by high-pressure liquid chromatography, *Anal. Biochem.*, 129, 111-119.
- Smith W. C., Goldsmith T. H. (1990) Phyletic aspects of the distribution of 3-hydroxyretinal in the class Insecta, *J. Mol. Evol.*, 30, 72-84.
- Seki T., Vogt K. (1998) Evolutionary aspects of the diversity of visual pigment chromophores in the class Insecta, *Comp. Biochem. Physiol. B*, 119, 53-64.

ヒラムシの系統分類学

北海道大学大学院理学研究院 大矢 佑基 (Oya, Yuki)

はじめに

ヒラムシ（多岐腸類）は扁形動物門に属する海産無脊椎動物の一群であり、世界から800種以上が記載されている。日本沿岸からは潮間帯をはじめとする浅海域を中心に150種以上が報告されており（例えば Kato, 1944; 小野, 2015）、磯遊び中やスキューバダイビング中に見かけることが多い。近縁な仲間には再生実験の教材によく用いられるプラナリア（三岐腸類）や寄生虫として有名なサナダムシ（条虫類）などが挙げられる。ちなみに水槽中にしばしば大量発生して熱帯魚愛好家を困らせるヒラムシは無腸動物（珍無腸動物門）を指すことがほとんどであり、本稿で取り上げるヒラムシ（扁形動物門）とは全く系統の異なる分類群である。

本稿では筆者がこれまで取り組んできたヒラムシの分類学的・系統学的研究の一部を紹介する。なお、筆者の専門の関係上、一部の分類群の話題が多くなってしまうことをご了承いただきたい。

ヒラムシの体制

本題に入る前に、簡単にヒラムシの体制を説明する。ヒラムシはその名前にあるように背腹軸に非常に平たい体を持ち、全身には分岐した腸が張り巡らされている。体長は10~60 mm 程度の種類が大部分であり、体形は長細いものから円形に近いものまで多様化している（図1）。頭部を見てみると、ほとんどのヒラムシは複数の眼点を持っているほか、一対の触手や「触葉」と呼ばれる頭部の体縁部が折れ曲がって触角のように見える構造を持つ種も少なくない。腹側には咽頭があり、その周辺に口が位置する（図2）。また咽頭の後方には雌雄の生殖孔が開く。ヒラムシは同時的雌雄同体であり、一つの体の中に雄性生殖器官（陰茎など）と雌性生殖器官（陰など）を同時に持っているが、後述するようにこれらの構造が種同定に重要である。

ヒラムシの分類・同定方法

ヒラムシは大別すると腹側にある吸盤様構造の有無によって吸盤亜目と無吸盤亜目に分類される（図2）。吸盤亜目の代表例としては、色や模様の多様性が高く、ウミウシの仲間とよく似ていることで一部のダイバーに人気のあるニセツノヒラムシ類（*Pseudoceros* 属など）が挙げられる。ニセツノヒラムシ類は200種以上が知られており、ヒラムシの中でも最大の分類群である。無吸盤亜目には潮間帯の転石裏でよく見かけるウスヒラムシ類（*Notoplana* 属など）やツノヒラムシ類（*Planocera* 属）などが含まれる。

ヒラムシの同定には生殖器官の構造が重視される。生殖器官は体内にあるため外部からは観察できない。そこで10%ホルマリンなどで固定したヒラムシからパラフィン連続切片を作製し、染色して組織切片標本（プレパラート）を作る。このプレパラートを光学顕微鏡で検鏡し、輸精管や輸卵管、陰とといった管の走行や貯精嚢をはじめとする袋状器官の形状・内部構造、陰茎の形態など観察する。またカラフルな外見を有するヒラムシではその多様な色や模様も分類形質となる。例えばニセツノヒラムシ類では、近縁種間の生殖器官を比較してみると形態差がほとんどない。そのため、種同定には体色や模様がよく用いられている。しかしながら、そういったヒラムシであっても科や属といった上位分類群を判断する上では生殖器官の構造が重要である。

組織切片標本に基づいた種同定の重要性がわかる例として、筆者の専門とする分類群の一つであるウスヒラムシ類を紹介する。ウスヒラムシ類は世界から60種以上が知られ、このうち10種が日本沿岸から報告されている（西村, 1992; Oya & Kajihara, 2017）。ここでは外見がよく似ており、地域によっては同所的に生息している3種のウスヒラムシ類を示した（図3）。見た目（図3 A, D, G）を比べただけではすべて同種と判断して

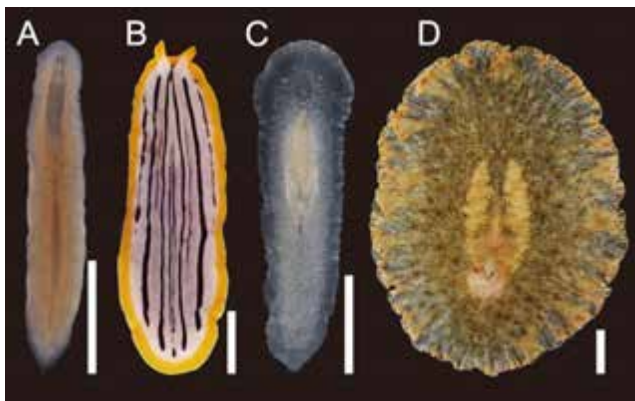


図1 日本沿岸でみられるヒラムシの例。A, ホソヒラムシの1種 (*Prosthiosomum* sp.); B, ニセツノヒラムシの1種 (*Pseudoceros* sp.); C, ウスヒラムシの1種 (*Notoplana* sp.); D, チリメンヒラムシの1種 (*Paraplanocera* sp.)。スケール: 5 mm。



図2 ヒラムシの体制。

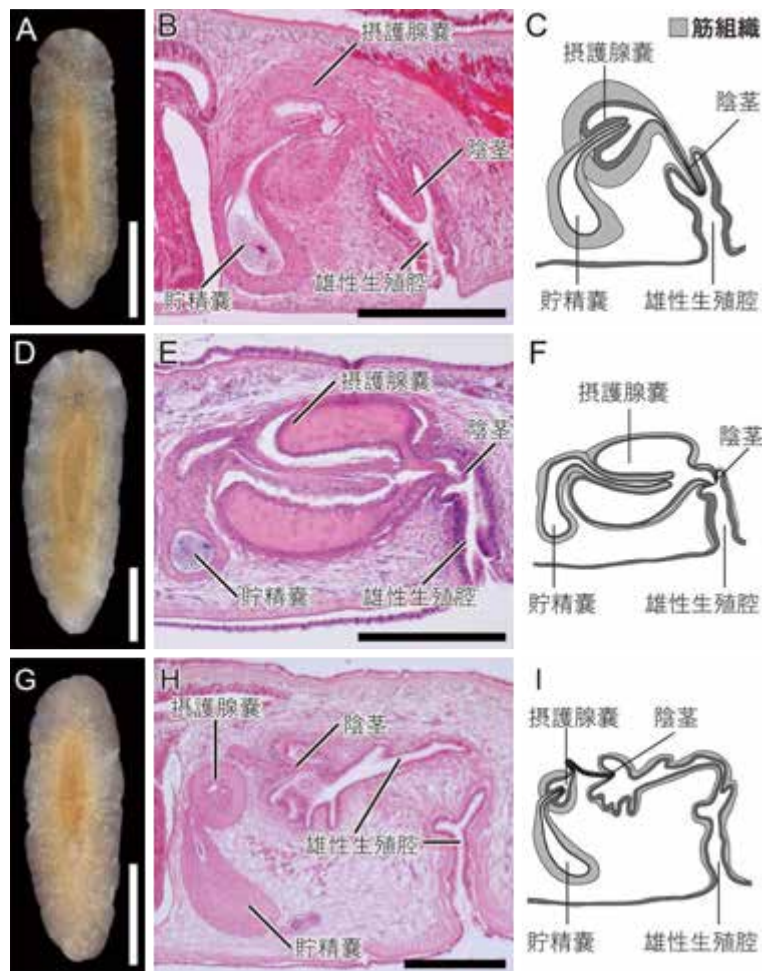


図3 同所的に生息するウスヒラムシ類の外部形態および雄性生殖器の組織切片像と筋組織を示した模式図(矢状面像)。A-C, *Notocomplana hagiya*; D-F, *Notocomplana humilis*; G-I, *Notocomplana koreana*。組織切片像と模式図は左が頭部側である。スケール：5 mm (A, D, G), 300 μm (B, E, H)。

しまうかもしれないが、生殖器官の構造は3種間で大きく異なっている。それぞれのヒラムシの雄性生殖器官を見てみると *Notocomplana hagiya* Oya & Kajihara, 2017 (図3 A - C) は摂護腺囊の筋壁が厚く、陰茎も明瞭であることが特徴的である。それに対し *N. humilis* (Stimpson, 1857) では摂護腺囊の筋壁が薄く、陰茎も目立たない(図3 D - F)。また *N. koreana* (Kato, 1937) は摂護腺囊が貯精囊よりも小さく、雄性生殖腔が非常に大きいことで他の2種と区別できる(図3 G - I)。

上で紹介した例のように、ヒラムシは磯遊びするような身近な環境であっても見た目がよく似た種類が複数生息している。しかし、生物相調査などでヒラムシが採集されたとしても外部形態による種同定がほとんどだろう。そのため、外見が似ている別の種類に同定されることも多いと思われる。したがって、日本沿岸にはまだ見逃されている種多様性があると予想される。ちなみに、ここで紹介した *N. humilis* (和名：ウスヒラムシ、図3 D - F) は北海道から九州、小笠原諸島まで分布する、日本沿岸でもっとも普通に見られるヒラムシの1つとされる(Kato, 1944)。しかしながら、北海道沿岸でウスヒラムシ類を採集してみると、*N. hagiya* や *N. koreana* が大部分を占め、*N. humilis* はほとんど見つからない。また関東以南では *N. humilis* が多く採集されるが、同じ場所から *N. humilis* と外見がよく似ている別のウスヒラムシの1種も見つかっている(大矢 未発表)。

分子系統解析による分類体系の再編

ヒラムシ類の分子系統学的研究は近年になって盛んに行われ

ている。最初の大規模な分子系統解析は Bahia et al. (2017) による研究であり、このとき上科レベルの再編が行われたり、一部の科については亜目レベルで所属が変わったりするなど、ヒラムシ体系学の転機となった。また、ほぼ同時期に Aguado et al. (2017) や Tsunashima et al. (2017) も分子系統学的研究を発表した。その後も解析に含める分類群や使用する遺伝子マーカーを追加した解析が行われている(Dittmann et al., 2019; Litvaitis et al., 2019)。

ここでは著者が取り組んだ無吸盤亜目ヒラムシの分子系統学的研究(Oya & Kajihara, 2020)の成果の概要を紹介する。本研究では16S, 18S, 28S rRNA およびシトクロム c オキシダーゼ・サブユニット I (COI) の計4遺伝子の部分配列を用いて16科27属を対象とした分子系統解析を実施した。その結果、解析に含めた分類群の少なくない数が単系統でないことが明らかになった(図4)。

まだ系統関係が不明瞭な部分も多いが、無吸盤亜目ヒラムシでは分類形質の大幅な見直しが必要であることは間違いない。これまで無吸盤亜目では生殖器官の構造を重視して科や属が定義されてきた。しかし分子系統解析が示したように、生殖器官の形態は進化の過程で頻繁に変化してきたと考えられる。生殖器官の構造を除くとヒラムシには形態的な多様性が少ない。そのため、微細構造などヒラムシでは今までほとんど記録されていない形質も視野に入れて分類形質を探していく必要があるだろう。もしかししたら触手の有無や咽頭・口の位置、体の形など、現在は種レベルの区別に使われているような形質が上位分類群

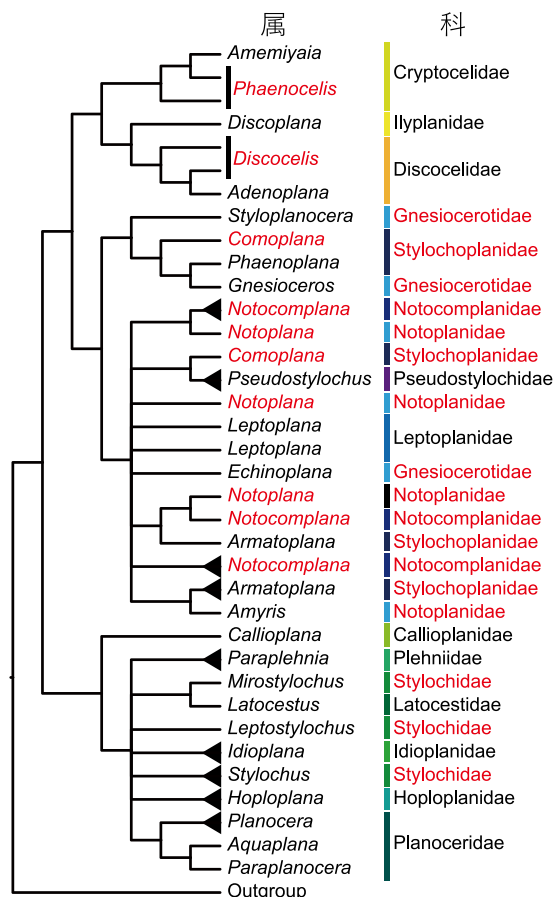


図4 Oya & Kajihara (2020) で推定された無吸盤亜目ヒラムシの系統関係（支持率がブートストラップ値70%未満かつ事後確率0.90未満の場合は多岐で示した）。非単系統である分類群は赤字で示した。

の定義に役立つ可能性もある。また分類形質の妥当性を検証するには、まだ解析に含まれていない分類群を追加したより広範で詳細な系統関係の推定も必要である。

おわりに

近年はヒラムシを取り上げた書籍（例えば小野, 2015）が出版されるなど、ヒラムシも知名度が上がってきた印象を持つ。しかし種同定の難しさもあって、身近な環境であっても多数の未記載種が生息していると予想される。そのため、これからも地道に記載分類を進めていく必要がある。また分子系統学的研究も始まったばかりであり、分類体系の再編にはまだ時間がかかると思われる。筆者はこれまでの分類学的・系統学的研究を踏まえて、生殖器官の機能やそれが関連した交尾様式など、ヒラムシの生殖器官の形態が多様化してきた背景についても追究していきたいと考えている。最後に、本稿を通じて少しでもヒラムシに興味を持っていただけたら幸いである。

謝辞

これまで標本採集などにご協力をいただいた多くの方々に感謝申し上げます。また本稿執筆にあたり、コメントをいただいた露木葵唯氏（北海道大学）にお礼申し上げます。本稿で紹介した研究の遂行にあたり、ご支援をいただいた水産無脊椎動物研究所に深謝申し上げます。

引用文献

Aguado, M. T., Noreña, C., Alcaraz, L., Marquina, D., Brusa, F., Damborenea, C., Almon, B., Bleidorn, C. and Grande, C. (2017) Phylogeny of Polycladida (Platyhelminthes) based on mtDNA

data. *Organisms Diversity and Evolution* 17: 767–778.

Bahia, J., Padula, V. and Schrödl, M. (2017) Polycladida phylogeny and evolution: integrating evidence from 28S rDNA and morphology. *Organisms Diversity and Evolution* 17: 653–678.

Dittmann, I. L., Cuadrado, D., Aguado, M. T., Noreña, C. and Egger, B. (2019) Polyclad phylogeny persists to be problematic. *Organisms Diversity and Evolution* 19: 585–608.

Kato, K. (1944) Polycladida of Japan. *Journal of Sigenkagaku Kenkyusyo* 1: 257–319.

Litvaitis, M. K., Bolaños, D. M. and Quiroga, S. Y. (2019) Systematic congruence in Polycladida (Platyhelminthes, Rhabditophora): are DNA and morphology telling the same story? *Zoological Journal of the Linnean Society* 186: 865–891.

西村三郎 (編) (1992) 原色検索日本海岸動物図鑑 I. 保育社.

小野篤司 (2015) ヒラムシ—水中に舞う海の花びら—. 誠文堂新光社.

Oya, Y. and Kajihara, H. (2017) Description of a new *Notocomplana* species (Platyhelminthes: Acotylea), new combination and new records of Polycladida from the northeastern Sea of Japan, with a comparison of two different barcoding markers. *Zootaxa* 4282: 526–542.

Oya, Y. and Kajihara, H. (2020) Molecular phylogenetic analysis of Acotylea (Platyhelminthes: Polycladida). *Zoological Science* 37: 271–279.

Tsunashima, T., Hagiya, M., Yamada, R., Koito, T., Tsuyuki, N., Izawa, S., Kosoba, K., Itoi, S. and Sugita, H. (2017) A molecular framework for the taxonomy and systematics of Japanese marine turbellarian flatworms (Platyhelminthes, Polycladida). *Aquatic Biology* 26: 159–167.

財団からのお知らせ

図書紹介

世界一わかりやすいイカとタコの図鑑

ロジャー・ハンロン／
マイク・ベッキオーネ／
ルイズ・オールコック 著
水野 裕紀子 訳
池田 譲 監訳
定 価 本体4000円＋税
発行日 2020/11



イカやタコの仲間は食べてもおいしく、動きも可愛らしいことから、無脊椎動物の中でも人気の高い分類群の一つです。しかし、図鑑などが比較的少なく、まとまった情報が得にくいグループでしたが、本書はまさにイカ・タコの生物学的な教科書といえる図鑑だと思います。体の基本構造から行動、進化、生態的な情報まで、専門的な内容も含め、図や写真で分かりやすく説明されてい

ます。

一部を紹介すると、イカやタコが賢いといわれていますが、その複雑な行動を可能にしていることについて、4章では神経や脳の働き、実験による行動観察などにより説明されています。「カモフラージュに失敗したら」という項では、捕食者に見つかった際に自在に予測できない行動をとるといって、巧みな逃避を行う生態などが紹介されており、読み物として読んでうちに、詳しく知ることができます。また「監訳メモ」が付されている箇所があり、監訳者の池田譲先生による解説や最新研究からの補足が紹介されています。

本書は、各章の最後にそれぞれ関連した主要な種の紹介が挿入されているため、種を調べる目的としての図鑑とは異なることには注意が必要です。海外原書であるため、掲載されている種は日本産以外が多いものの、いずれの写真も非常に美しく、それらを眺めているだけでも満足することができます。イカやタコについて詳しく知りたい方に、ぜひおすすめの一冊です。

イベントのお知らせ

第14回親子で楽しむ海の生き物わくわくウォッチング

昨年は中止となりましたが、今年度は開催いたします。観音崎自然博物館に実施協力いただき、大人から子供まで楽しめる海の生物観察会です。潮だまりをのぞいて、色々な生き物を観察してみませんか。

【場所】観音崎自然博物館（神奈川県横須賀市鴨居4-1120）

【日時】2021年5月15日（土）10時～（9時45分受付開始）

【対象】4歳以上

【参加費】4歳～中学生400円、高校生以上600円

【定員】40名（定員に達し次第、締め切ります）

【申込締切】4月27日（金）※要申込

【申込・問合せ方法】4月1日より申込受付開始：Web サイト、メール等にてお申込み・お問い合わせください。大人の方お一人でも参加いただけます。

注：新型コロナウイルス感染症対策を行い、例年より人数を減らして実施します。変更等は財団ウェブサイト、SNS などでお知らせします。

観察会「ウミウシの観察」

例年行っている「磯の生物勉強会」は宿泊を伴うため、今年度は実施いたしません。今年は日帰りの大人向けウミウシ観察会を行います。ウミウシについてのレクチャー、磯でのウミウシ探しや野外での観察を行います。天神島（神奈川県天然記念物および名勝に指定）の散策も予定しています。

【講師】横須賀市自然・人文博物館 学芸員 萩原清司氏

【場所】横須賀市天神島臨海自然教育園

（神奈川県横須賀市佐島3-7-3）

【日時】2021年5月30日（日）10時～（9時45分受付開始）

【対象】中学生以上

【定員】20名（定員に達し次第、締め切ります）

【申込締切】5月17日（金）※要申込

【申込・問合せ方法】4月1日より申込受付開始。Web サイト、メール等にてお申込み・お問い合わせください。

イベントサイト：<https://www.rimi.or.jp/event/>
メール：event@rimi.or.jp

編集後記

今号の表紙、皆さんお気づきでしょうか。「ヒラムシの系統分類学」でヒラムシをご紹介いただいたので、扁形動物で、ヒラムシの仲間「ヨイミヤミノヒラムシ」にしてみました。小さな無脊椎動物を探して、磯で石などをひっくり返すと、石に張り付いたヒラムシを見つけることができます（動かし石は

元に戻します）。石についてアメーバのような動きで素早く逃げようとしても、意外と動きが速くて捕まえるのが難しい場合も多いです。ウミウシに擬態しているものもいるので、磯やダイビングなどに行った際には、ぜひヒラムシも探してみてください。（片山）