

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「バチ抜け」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ることが知られてい

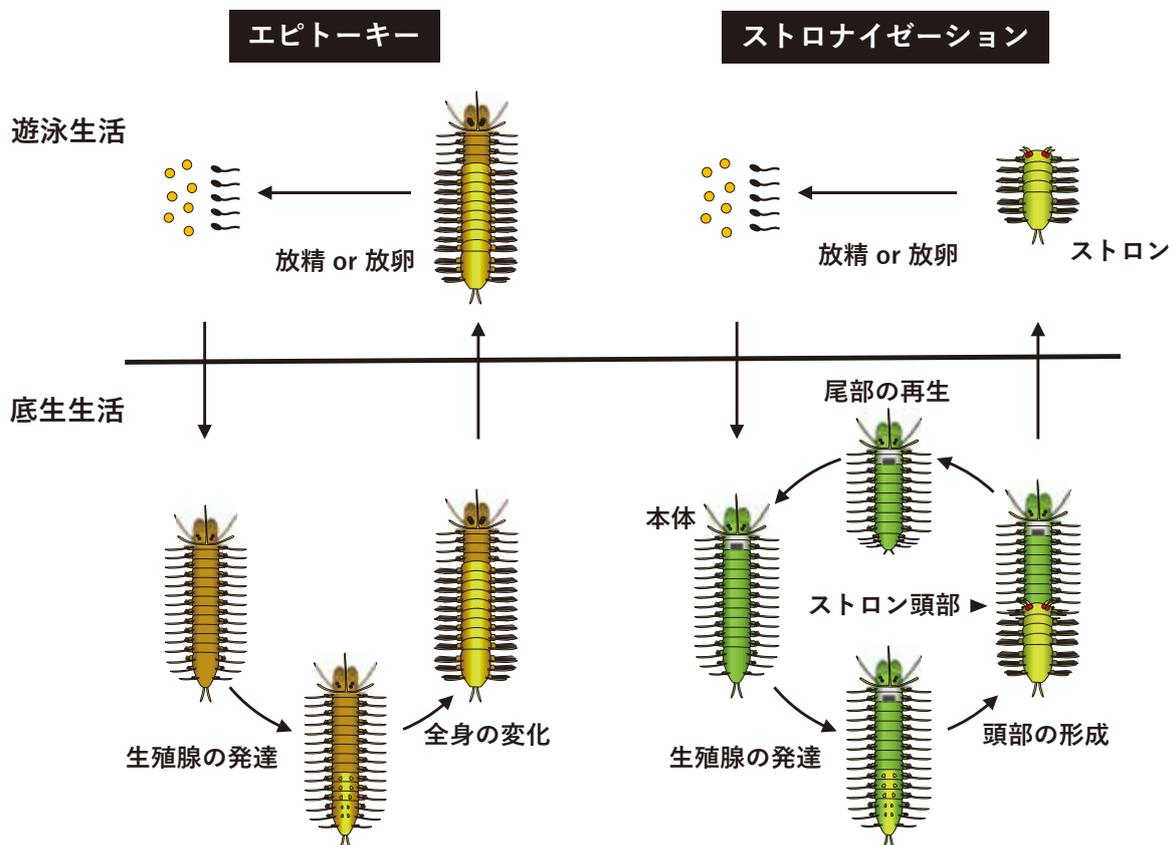


図1 多毛類の生活環：エピトーカーとストロナイゼーション (Franke, 1999を改変)。

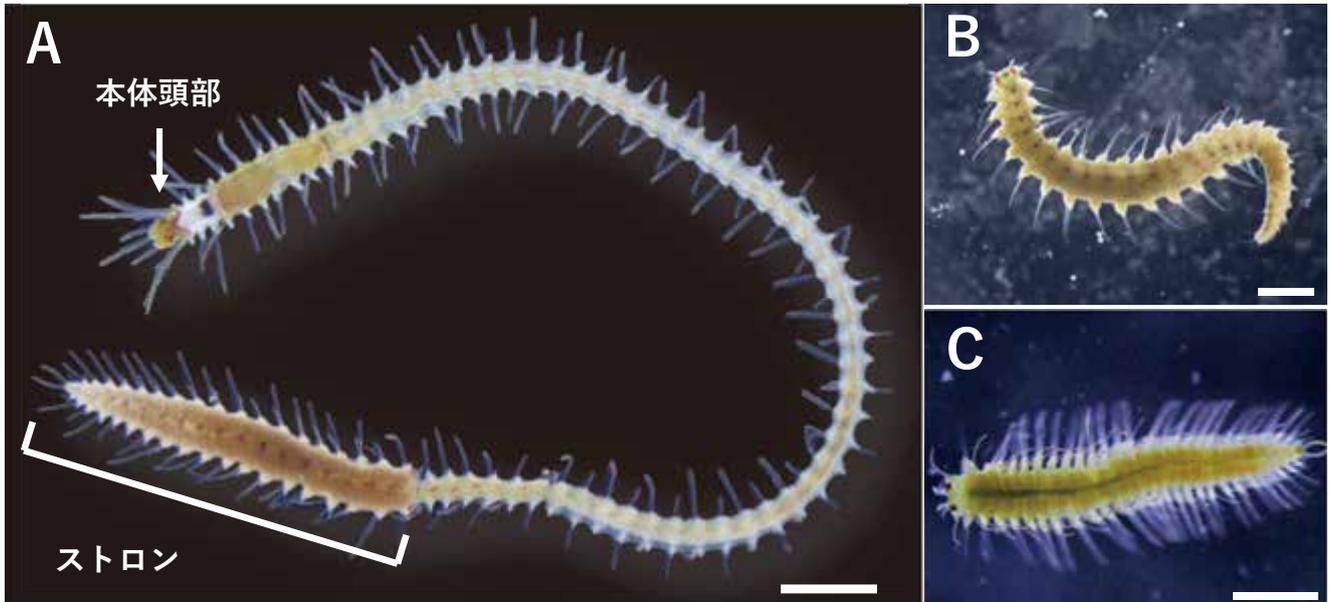


図2 シリスのストロナイゼーション (ミドリシリス *Megasyllis nipponica*). A: 体の後端にストロンを発達させたミドリシリス. B: 雌のストロン. C: 雄のストロン. スケールは1 mm.



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で形成され、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

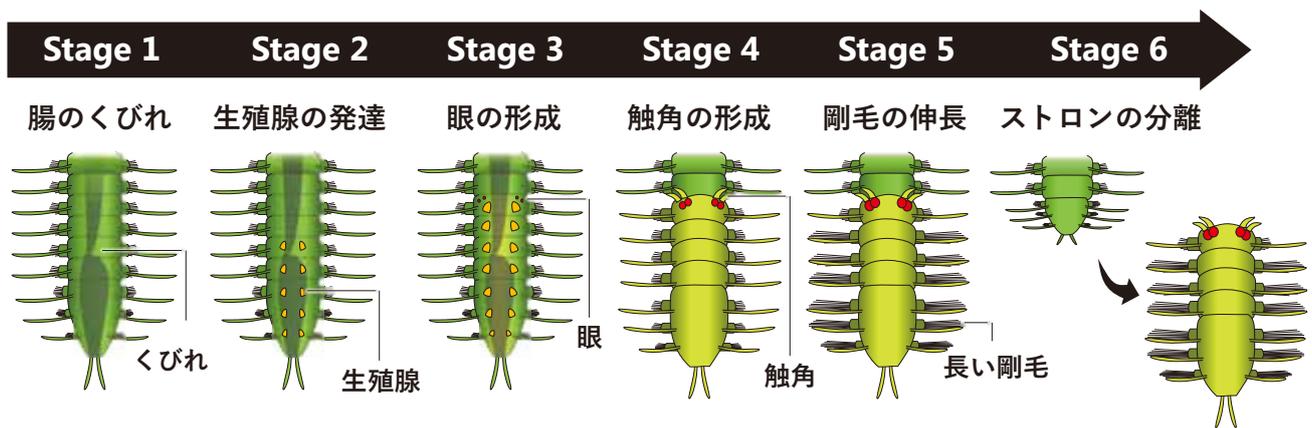


図4 ストロナイゼーションの過程の模式図。

上で洗い出すことで行っている (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、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的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>