### 公益財団法人 水産無脊椎動物研究所

# うみうじ通信





砂の隙間に暮らす動物たち―多様性の宝庫,メイオベントス― 山崎 博史 ちょっとやってみての発見~オニヒトデの共生細菌とアオサンゴの種分化について~ 安田 仁奈 頭だけで生きられる!? 光合成ウミウシ"嚢舌類"の不思議な能力 三藤 清香

財団NEWS

2021年度 研究助成課題が決定しました

# 砂の隙間に暮らす動物たち 一多様性の宝庫、メイオベントス―

Meiobenthos — wonderful microscopic animals between the grains of sand —

九州大学基幹教育院 山崎 博史 (Yamasaki, Hiroshi)

#### 一握の砂

いのちなき砂のかなしさよ さらさらと

握れば指のあひだより落つ

この句は、かの有名な歌集「一握の砂」中に含まれる、石川啄木の代表歌の一つである。この歌の情景を頭に思い浮かべてみる。砂浜に行き、波打ち際の砂を一握りとり、持ち上げて手を開けば、指の隙間から砂がこぼれ落ちていく。石川啄木は、この様子を「いのちなき砂のかなしさ」と表現している。確かに砂には命がない。しかし砂の「隙間」に目を向けるとどうだろうか。筆者は福岡県福岡市にある寺山海岸で、実際に一握りの砂をとり、その中に含まれる生き物たちの観察を行ってみた(図1)。歌で詠まれているように、肉眼では生き物の姿を確認することは難しく、一見「いのちなき」砂の塊に見える。しかし、顕微鏡下で覗いてみればどうだろう? 実は砂の隙間には様々な生き物たちが暮らしており、豊かな生物多様性を垣間見ることができる。

これらの砂の隙間や海底の表面に暮らす顕微鏡サイズの動物 たちは、総称して「meiobenthos (メイオベントス)」あるい は「小型底生動物」と呼ばれている. もともとは生態学で用 いられていた用語であり、より詳しくは「目合い 1 mm の篩 をすり抜け、目合い64 μm あるいは32 μm の篩にとどまる底 生生物」のことを指す. 多細胞動物だけではなく、単細胞の有 孔虫などもメイオベントスとして扱う事も多い. その生息域は 砂浜のみにとどまらず、浅海底から深海底、淡水の河川や湖沼、 南極や北極などの極域から熱帯域まで、ありとあらゆる水域に わたる. またメイオベントスの生息密度もすさまじい. 前述の 寺山海岸からとった「一握の砂」を例にみてみよう. この「一 握の砂」は、体積およそ100 cm3であった。この中からメイオ ベントスを抽出し、そのごく一部(全体量のおよそ5%程度) をシャーレにとり、その中のさらに一部を撮影した写真が図1 Cである. 写真ではわかりにくいかもしれないが、この写真の 中には10匹以上のメイオベントスが含まれる. なおシャーレの 中には1000個体以上のメイオベントスが含まれていた. このこ とから概算すると、この「一握の砂」サンプル内には、おそら く数千から数万個体のメイオベントスが含まれていたと予想で きる. 砂浜全体や湾内規模で考えると, 莫大な個体数のメイオ ベントスが生息していることは間違いない.

#### メイオベントスに含まれる動物たち

それではメイオベントスには一体どんな動物たちが含まれているのだろうか? 図1D-Rには、寺山海岸の「一握の砂」から得られたメイオベントスの一部を紹介している。一見してわかる通り、実に様々な姿形のメイオベントスが含まれる。また図2に示す現生動物門の系統樹には、メイオベントス性の種を含む動物門とメイオベントス性種のみで構成される動物門を、それぞれ青色と赤色で記した。なお、現生動物の分類体系

や系統関係には諸説あるが、本稿では角井 (2018) で示された体系・系統関係に従っている。耳慣れない動物門も多いかもしれないが、ひとまず動物門の数に注目してほしい。全34動物門中、23動物門はメイオベントス性種を含み、7動物門はメイオベントスのみで構成されている。これはすなわち、(1)メイオベントスへの進化は様々な動物門で独立に何度も生じていること、また(2)メイオベントスサンプルからは非常に多様な動物たちが見つかる可能性があることを表している。なお図1D-Rに示したメイオベントスたちは、7動物門+有孔虫(原生生物)に分けられる。身近な砂浜の一握りの砂から、これほど多数の個体、多様な動物を得られれば、「メイオベントスはと参数の個体、多様な動物を得られれば、「メイオベントスはりのでは見えないため見逃されがちではあるが、筆者は「メイオベントスは生物多様性研究・教育に最適な動物である」と考えている。

#### メイオベントスの分類や種多様性

ではメイオベントスを材料に、どのような研究が展開されているのだろうか。本稿では特に種多様性に着目して紹介したいと思う。「世界中に何種のメイオベントスがいるのか?」という問いに対する。正確な答えは未だ誰も知らない。ただし、線形動物(メイオベントスサンプル中、最も個体数・種数が多くなることが多い動物群)を用いたある研究によれば、その総種数は100万種以上にものぼる可能性がある(Lambshead & Boucher, 2003)。一方で、メイオベントスは小型であるが故に、大型動物に比べて調査・研究数が少なく、その種多様性解明は遅れていると言わざるを得ない。調べれば調べるだけ、未記載種(=新種候補)が見つかる状態であり、世界中から毎年数多くの新種・新分類群が報告され続けている。この中には、深海や南極など明らかに研究の進んでいない地域からの新種報告も含むが、比較的メイオベントス研究の盛んな欧米からの報告も少なくない。

またメイオベントスは小型であるため、大型生物と比べて種 分類に用いられる形態形質数が少なく, 近縁種と形態的区別 がつかない分類群も珍しくなかった. これを克服すべく, 最 近では伝統的な形態形質に加えて、DNA情報を分類学や種多 様性解析に用いる研究も多い. 例えば、DNA 配列を基に近縁 種との種間境界を明らかにする解析(species delimitation)や、 DNA 配列を分類形質として扱う研究(DNA taxonomy) も盛 んになってきた. 形態形質と DNA 情報を総合して解析を行う 事で、種分類が難しいと考えられていた動物群でも種の記載が 進みつつある (例: Fontaneto et al. 2015; Worsaae et al. 2019). また次世代シーケンサーの普及と共に、メタバーコーディング (ある環境やサンプル中に含まれる DNA を網羅的に解析する 手法)による、メイオベントス相の網羅的解析研究も増えつつ ある (例: Carugati et al. 2015). これらの DNA 情報に基づく 多様性解析によって、メイオベントスが当初考えられていたよ りも、さらにはるかに高い種多様性をもつことが示されつつあ

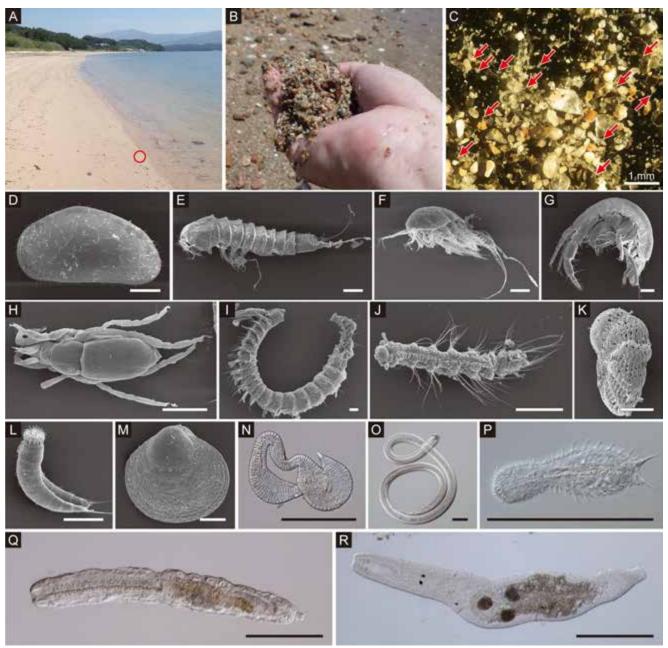


図1 福岡県寺山海岸で採集した、一握の砂のメイオベントス、A: 寺山海岸の砂浜、赤丸で示す地点が採集地点、B: サンプリングした一握の砂、C: 実体顕微鏡下で観察した際のサンプルの一部、メイオベントスは赤矢印で示す、D: 貝形虫の一種(節足動物門)、E: ソコミジンコの一種(節足動物門)、F: ソコミジンコの一種(節足動物門)、G: ヨコエビの一種(節足動物門)、H: ダニの一種(節足動物門)、I: 多毛類の一種(環形動物門)、J: 多毛類の一種(環形動物門)、K: 有孔虫の一種、L: トゲカワムシの一種(動吻動物門)、M: 二枚貝の一種(軟体動物門)、N: センチュウの一種(線形動物門)、O: センチュウの一種(線形動物門)、P: イタチムシの一種(腹毛動物門)、Q: オビムシの一種(腹毛動物門)、R: 扁形動物の一種(扁形動物門)、D-R のスケールバー: 100 μm.

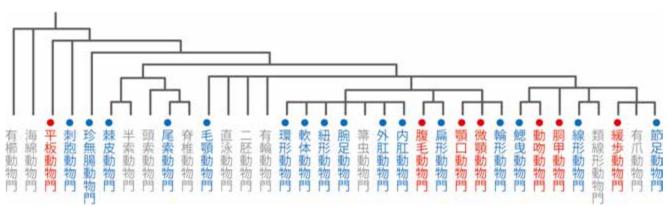


図2 現生34動物門の系統関係および、メイオベントスを含む系統(青色)と全種がメイオベントス性種のみで構成される動物門(赤色).

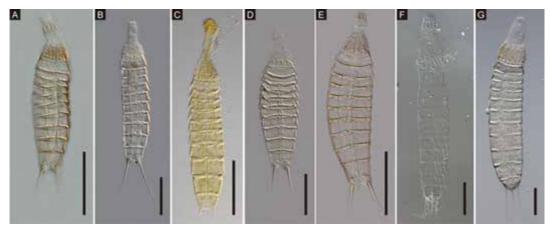


図3 2016年以降に日本から報告された動吻動物の一部. A: Echinoderes gama Yamasaki et al., 2020. B: Echinoderes kajiharai Yamasaki et al., 2020. C: Echinoderes rex Lundbye et al., 2011. D: Echinoderes songae Sørensen et al., 2020. E: Echinoderes uozumii Yamasaki et al., 2020. F: Gracilideres mawatarii Yamasaki, 2019. G: Ryuguderes iejimaensis Yamasaki, 2016. スケールバーは全て100 μm.

#### る (Fonseca et al. 2017).

日本のメイオベントス研究に目を向けてみると、21世紀に入 って以降も様々な動物群の新種報告がなされている。これらの 中には、これまで日本から全く、あるいはほとんど知られてい なかった動物門(腹毛動物門, 顎口動物門, 鰓曳動物門, 胴 甲動物門など)の新種報告も含まれる(Achatz & Sterrer 2015; Schmidt-Rhaesa et al. 2017; Yamauchi & Kajihara 2018; Fujimoto et al. 2020). 筆者はこれまで、メイオベントスの中でも動吻動 物の分類学を精力的に行ってきており、2015年には本誌上に 「日本の動吻動物」という記事を執筆させていただいた(山崎, 2015). この記事の中で「2015年現在,正式に公表された日本 産動吻動物は13属16種となり、わずか15年で約5倍の属・種 が知られるに至った」と述べたが、その6年後の現在、日本 産動吻動物総種数はさらに16属25種まで増加している (図3). また併せて、海底洞窟などの特殊環境に生息する動吻動物種の 報告や、潮間帯に生息する一部の種は東アジアからハワイまで 広域分布していることが明らかになるなど、種の"分類"だけ ではない、生物学的基礎情報についても蓄積が進んでいる。こ のように、我が国でもメイオベントス研究は少しずつ盛んにな りつつある。日本のメイオベントス相の全貌解明にはほど遠い とはいえ、毎年複数のメイオベントス新種報告がなされ、着実 に日本のメイオベントス相解明は進んでいるといえるだろう.

冒頭では石川啄木の代表歌を紹介した. 歌の通り「砂」はいのちなきものだが、「砂の隙間」は多様な生き物で溢れかえっている. その中には未記載種や日本未報告種が含まれていることも珍しくない. 読者の皆様も、砂浜などで遊ぶ際は「小さなメイオベントスたち」の存在を思い出してほしい. 「砂浜で、一握りの砂をとり、砂の隙間の生き物たちに思いをめぐらせる.しかもその砂の隙間の生き物をよくよく観察してみれば、実は未記載種だった」という事も、冗談なしで起こり得る話である.

#### メイオベントスを探し、同定するための参考文献

筆者は2021年1月に開催された第20回 日本分類学会連合 公開シンポジウム「分類学のすすめ―未来の分類学者に向けて―」にて、砂の隙間に暮らすメイオベントスについてお話をさせていただいた。その際、数名の方から「メイオベントスについてもっと知りたい」「採集方法や同定方法を知りたい」といった質問をいただいた。本記事を読んで興味を持ってくださった読者の方に向けて、下記の論文・本を紹介しておきたい。

- ・メイオベントス全般について学べる教科書:伊藤(1985);Higgins & Thiel (1988); Giere (2009)
- ・メイオベントス採集方法を記した論文:山崎ほか(2019)

・メイオベントスの同定に役立つ、検索キーが掲載された本: Schmidt-Rhaesa (2020)

#### 参考文献

Achatz J.G., Sterrer W. (2015) New Austrognathiidae (Gnathostomulida: Conophoralia) from Hong Kong and Japan: microscopic anatomy, ultrastructure and evolutionary implications. Zootaxa, 3955, 267–282.

Carugati L., Corinaldesi C., Dell'Anno A., Danovaro R. (2015) Metagenetic tools for the census of marine meiofaunal biodiversity: An overview. Marine Genomics, 24, 11-20.

Fonseca V.G., Sinniger F., Gaspar J.M., Quince C., Creer S., Power D.M., Peck L.S., Clark M.S. (2017) Revealing higher than expected meiofaunal diversity in Antarctic sediments: a metabarcoding approach. Scientific Reports, 7, 60094.

Fontaneto D., Flot J.-F., Tang C.Q. (2015) Guidelines for DNA taxonomy, with a focus on the meiofauna. Marine Biodiversity, 45, 433–451.

Fujimoto S., Yamasaki H., Kimura T., Ohtsuka S., Kristensen R.M. (2020) A new genus and species of Loricifera (Nanaloricida: Pliciloricidae) from the deep waters of Japan. Marine Biodiversity, 50, 103.

Giere O. (2009) Meiobenthology. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. Higgins R.P., Thiel H. (1988) Introduction to the Study of Meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington DC.

伊藤立則 (1985) 砂のすきまの生きものたち. 海鳴社, 東京.

角井敬知(2018)動物界の分類群・系統―いまだに解けない古い関係. 公益社団法人 日本動物学会(編)動物学の百科事典. 丸善出版,東京,pp.54-57.

Lambshead P.J.D., Boucher G. (2003) Marine nematode deep-sea biodiversity - hyperdiverse or hype? Journal of Biogeography, 30, 475–785.

Schmidt-Rhaesa A. (2020) Guide to the Identification of Marine Meiofauna. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.

Schmidt-Rhaesa A., Panpeng S., Yamasaki H. (2017) Two new species of Tubiluchus (Priapulida) from Japan. Zoologischer Anzeiger, 267, 155–167.

Worsaae K., Mikkelsen M.D., Martínez A. (2019) Description of six new species of Mesonerilla (Nerillidae, Annelida) and an emended description of *M. intermedia* Wilke, 1953, from marine and cave environments. Marine Biodiversity, 49, 2141–2165.

山崎博史(2015)日本の動吻動物. うみうし通信, 89, 2-3.

山崎博史, 藤本心太, 田中隼人 (2019) 海産メイオベントス (小型 底生動物) の採集および抽出方法. タクサ 日本動物分類学会誌,

Yamauchi S., Kajihara H. (2018) Marine Macrodasyida (Gastrotricha) from Hokkaido, Northern Japan. Species Diversity, 23, 183-192.

## ちょっとやってみての発見~オニヒトデの共生細菌 とアオサンゴの種分化について~

Symbiotic bacteria of crown of thorns starfish and hidden speciation of a living fossil, blue coral ~discoveries from curiosity-driven science~

#### 宮崎大学農学部海洋生物環境学科 准教授 安田 仁奈 (Yasuda, Nina)

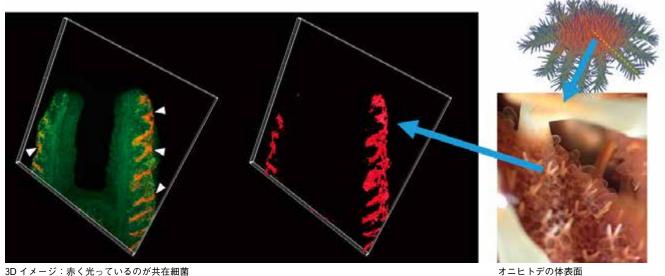
私が大学院生時代からずっと研究対象として関わり続けている対象種に、オニヒトデとアオサンゴがある。今回、これらの生物について、ちょっとした好奇心でやってみることで偶然的に見つけられて嬉しかったこと、楽しかったことを書かせていただきたい。

#### オニヒトデから発見された謎の共生細菌について

オニヒトデはサンゴを食べる大型のヒトデで、インド洋・太 平洋に幅広く分布する生物である. オニヒトデは1960年代以降 オーストラリアを中心に時に大量発生してサンゴを食い荒らす 生物として認識されるようになる. 現在, この予測不能なオニ ヒトデの大量発生(図1参照)は、気候変動による高水温白化 などと並び、サンゴ礁生態系を脅かす最も大きな原因のひとつ として問題となっている. 私はこれまで、主に大量発生のカギ となるオニヒトデの子供時代、すなわち、プランクトン幼生期 の初期生態 (産卵から幼生分散の解明) について野外調査や集 団遺伝解析、海洋物理シミュレーションなどを組み合わせるこ とにより取り組んできた. その過程で、ゲノム支援により現九 州大学林哲也先生・久留米大学小椋義俊先生、東京工業大学の 伊藤武彦先生梶谷嶺先生, 国立遺伝学研究所豊田敦先生のご協 力の元、ご助力オニヒトデ全ゲノム解析をやっていただけるこ とになった.管足から抽出したゲノム DNA のデータを東京工 業大学の伊藤武彦先生のところで解析していただいたところ. オニヒトデ以外の謎の共生細菌の遺伝子が見つかった. 何か面 白そうだとは話していたものの、既知の細菌とはあまりにも系 統が離れていたため、遺伝情報からだけではどこで何をしてい る細菌なのかわからないまま、しばらく手を出せずにいた. し ばらくして、FISH 法(蛍光 in situ ハイブリダイゼーション: 蛍光物質などで標識した DNA プローブを用い、目的の遺伝子 とハイブリダイゼーションさせ蛍光顕微鏡でその遺伝子がどこ にあるのかを視覚的に検出する手法) を得意とするサンゴの病 気や細菌について研究していた現在台湾アカデミアシニカに所 属している和田直久博士が、3か月という短期間でありながら ポスドクとして私のところに来てくれた. せっかくなのでゲノ ム配列だけわかっている謎のオニヒトデの細菌が一体オニヒト デの体のどこにいるかを FISH で試してほしいとお願いしたと ころ、快諾してくれた、結果は、なんと、オニヒトデの体表を 覆うように細菌が光るという結果だった (図2). さらにオニ ヒトデの様々な体の部位を菌叢解析してみたところ、オニヒト デの体表胃袋を除く, 棘や管足, 体表面では, この細菌が単一 で優占していることがわかった.一方,内臓系にはあまり検出 されず、あくまで体表面をバイオフィルムのように覆って他の 細菌を排除しながらクチクラ層を占有していると考えられた. 単一菌種の細菌が、このように海洋生物の体表を覆っているこ とは非常に珍しいこと、またこの共在細菌の系統解析を行った 結果、海洋スピロヘータの仲間であることはわかったものの、 既知の細菌とは系統が大きく離れており、少なくとも未知の科 に属する細菌であることが推定された. 研究室内にあった. イ ンド洋太平洋各地のオニヒトデ DNA を用いて、この細菌の有 無を検出した結果、西はインド洋側の紅海から東は太平洋の中



図1 宮古島におけるオニヒトデの大量発生(梶原健二博士撮影).



3D イメージ: 赤く光っているのが共在細菌 図2 赤く光っているのがオニヒトデのゲノム解析から見つかった謎の共在細菌 (撮影:和田直久博士).

*Nanipora* が *Heliopora* と同じ目として報告されたものの、未だに Helioporidae は 1 科 1 属のままであった.

心に位置するハワイまで、全ての海域で PCR ポジティブとな り、太平洋種、インド洋種2種のオニヒトデにおいてこの細菌 がオニヒトデと共存していることがわかった. すなわち, 太平 洋種, インド洋種2種が種分化したと考えられる(「オニヒト デ」には、<br />
氷河期に種分化したと考えられるインド洋・太平洋 に複数種が含まれている)200万年以上前からオニヒトデとこ の共在細菌は共生してきた可能性がある. これらの結果は、無 事論文として発表出来たものの(Wada et al. 2020)まだこの謎 の細菌がオニヒトデの体表面で何をしているのかはわからない. 海洋生物の体表細菌は存在こそ知られており、栄養の供給やホ ストの免疫に関与するなど様々な仮説が立てられているが、実 証した例は少ない.一方,愛媛大学の三浦先生らの研究により, オニヒトデを入れている養殖用マダイの水槽では、マダイが白 点病にかかりにくく、成長速度も速いということが知られ、そ の原因として、オニヒトデの体表で作られる粘液には魚の免疫 を高める物質が含まれるということが指摘されている. まだ何 一つこの共在細菌の機能や役割は実証がなされている段階では ないが、今後、この偶然に発見した未知の共生細菌のオニヒト デとの共生関係と、こうした体表面の粘液を通じた他の生物と の相互作用から、これまで全く知られていなかった共生細菌を 通じた生態系の動態をもひそかに変動させ得る相互作用の存在 に気づかされる日が来るかもしれない.

生きる化石アオサンゴから次々と見つかった隠蔽種 について

2億年前のジュラ紀から現世種と形態の類似する化石のみつかる「生きる化石」アオサンゴ(Heliopora coerulea)に関してもちょっとやってみたかったからやってみて今に続く研究がある。サンゴ礁生態系には、イシサンゴと呼ばれる六放サンゴの仲間で、炭酸カルシウムの固い骨格を作りサンゴ礁生態系の基盤となるサンゴの仲間と、ソフトコーラルと呼ばれる、外骨格を作らない触ると柔らかい八放サンゴの仲間がいる。アオサンゴは、非常にかわりもので、八放サンゴの仲間でありながら唯一、六放サンゴと同様に固い石のような骨格を作るサンゴで、骨格は青色を呈す。このことから、1899年に Gregony が Proceedings of the Royal Society of London に書いた論文の緒言に、"Heliopora は現存する種の中で近縁の種というものが存在せず、祖先も何者なのかわからない生き物である"、と記述され、長らく1日1科1属1種であった。近年、Miyaza & Reimer (2015) によって、Heliopora と最も近縁な

時は少しさかのぼって、2003年、私が大学院に入ってすぐの 頃、当時所属研究室の助手だった現琉球大学准教授波利井先生 がアオサンゴの着底に関する実験を行っていて、お手伝いをさ せていただいた. アオサンゴは、基本的に雌雄異体で (実は近 年雌雄同体の群体も発見したのだが), 夏に雄が放精し, 雌の 体内で受精が起こり、雌は1週間ほどの間、幼生を保育し、そ の後幼生は水中に放出される (図3). 当時,造礁サンゴ類は, 他の動物の系統地理解析で利用されるミトコンドリア遺伝子は 進化速度が遅くて使えず、1990年代から台頭してきた高度多型 なリピート領域を増幅するマイクロサテライトマーカーについ ても遺伝子内に褐虫藻がコンタミすることなどから開発が困難 であった. 波利井先生の実験を手伝う中で、アオサンゴの幼生 は真っ白=褐虫藻をもっておらず、年に一度の産卵期を狙え ば、褐虫藻を含まないアオサンゴだけの DNA が取れることに 気が付き、せっかくなので試しにマイクロサテライトマーカー を開発して解析をしてみた. その結果. 思いがけずいくつかの 発見をすることができた. まず, 沖縄東岸の大浦湾で発見され た巨大アオサンゴ群落と石垣島西岸の大アオサンゴ群落で、4 mごとのトランゼクトラインを2本ひき,40サンプルずつ採 集して遺伝解析をしたところ、大浦湾では単一の遺伝子型しか 見つからなかったのに対し、石垣島では全て異なる遺伝子型を 持つことがわかった (図4). 同じような高密度の大群落であ っても、大浦湾と石垣島東岸の白保では、大浦湾では完全に無 性生殖で増えているのに対し、白保では頻繁な有性生殖による

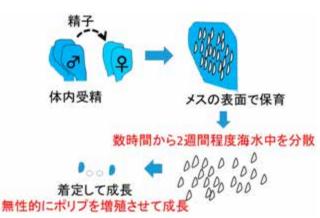


図3 赤ちゃんである幼生保育をするアオサンゴの生活史.



図4 生殖様式の大きく異なるアオサンゴ大群落.左:大浦湾のアオサンゴ群落(谷中絢貴撮影).右:石垣島東岸白保で大群落を形成するアオサンゴ.

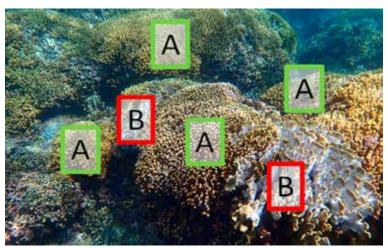


図5 同じ環境下で産卵期の異なるアオサンゴ. 同所的に分布していても、アオサンゴ B は 保育行動をしている(白い部分)のに、アオサンゴ A は全く保育行動をしていない.

群落の形成がなされていることがわかった.次に、黒潮流域の あちこちでアオサンゴを採集し、集団遺伝解析を行ったところ, 地理的な距離とは関連のない2系統の存在が浮き彫りとなった. 当時1目1科1属1種と考えられていた孤独(そうに見える) アオサンゴには実は隠蔽種が存在していたのだ. さらに現地調 査を行っていた際, この2系統の間には全く同じ環境下で同所 的に存在していても産卵期が約1か月異なるということがわか った(図5). すなわち遺伝的にプログラムされた産卵期の違 いが、全く同じ環境下でも異なる産卵時期の違いを生み、生殖 隔離を成立させているということを意味する. その後, 西オー ストラリアの海域で白いちょっと変わったアオサンゴがいるの で解析してほしいと依頼が来て、調べてみたところ、やはり同 所的にいても遺伝的に大きく異なる系統であることがわかった. そして、やはり西オーストラリアにおいてもこれら2系統は、 生殖時期が異なることが示唆された. さらにそののち、博士課 程の谷中絢貴君がゲノムワイドな系統解析を進めてくれたとこ ろ、インド洋・太平洋において、アオサンゴには大きくわけて 3系統存在し、さらにその中にも生理的・生態学的に異なる系 統が、少なくとも8系統程度はいることがわかった.大きな系 統は生殖時期の異なる異時性をもった生殖隔離が、小さな系統 は、生理学的な違いなど、より局所的な適応分化による分化が

カギとなり、細かい系統へと種分化してきたのではないかと考えられた。かくして、長らく1目1科1属1種として孤立した種として認識されていたアオサンゴが実は異時性や異所性、生態学的生理学的な遺伝的分化(種分化)をインド太平洋各地で遂げている可能性が見えてきた。

研究ではちょっと面白そうだからやってみて、思いがけない 展開があるとワクワクする。自然界には思いがけない事実があ ちこちにある。近年、研究環境は金銭的・時間的にもなかなか 厳しくなる傾向にあるが、ちょっとやってみたいな、と思った ことは大事にして、ひとまずやってみることができることは本 当にありがたいと思う。

#### 引用文献

Wada, N., Yuasa, H., Kajitani, R., Gotoh, Y., Ogura, Y., Yoshimura, D., ... & Yasuda, N. (2020). A ubiquitous subcuticular bacterial symbiont of a coral predator, the crown-of-thorns starfish, in the Indo-Pacific. *Microbiome*, 8(1), 1–14.

Miyazaki, Y. & Reimer, J. D. (2015). A new genus and species of octocoral with aragonite calcium-carbonate skeleton (Octocorallia, Helioporacea) from Okinawa, Japan. *ZooKeys*, (511), 1.

# 頭だけで生きられる!? 光合成ウミウシ"嚢舌類"の不思議な能力

Surviving only with the head!? The wonderful abilities of the sacoglossan sea slugs

奈良女子大学大学院 博士後期課程 三藤 清香 (Mitoh, Sayaka)

#### はじめに

皆さんは、"ウミウシ"と聞くとどのような動物を思い浮かべるだろうか。多くの人は、背中に花のようなエラを背負った青やピンクの華やかな色の動物が思い浮かぶのではないだろうか。近年はキャラクターグッズで目にすることも多いかもしれない。もしくは、磯遊びの際にたまに目にする、大きくて黒っぽい牛のような形をした動物だろうか。いじめると紫の汁を出す、というイメージをもっている人も多いだろう。どちらもウミウシの仲間に間違いないが、ウミウシにはさらに多種多様な仲間が存在している。そのうちのひとつ、少しマイナーなウミウシのグループが、今回紹介する"嚢舌類"である。

#### かわいい嚢舌類

嚢舌類は、餌を食べる際に使用する"歯舌"という尖った特殊な歯と、使い終わった歯舌を収納する"舌嚢"という袋状構造をもつことからその名前が付いた。多くの種は大きくても全長2cm程度で、比較的小型である。頭部には耳のような形をした1対の触角を備え、触角の後ろには小さな黒い目がのぞく(図1)。その顔は一見ウサギのようで愛らしい。さらに体の周囲を側足というひらひらした構造で覆われるものや、二枚貝のような貝殻をもったもの、背中に多数の突起を背負った羊のような顔をしたものと、嚢舌類の中にも様々なウミウシが存在す

るが、いずれも愛嬌のある見た目をしている.

もう一点, 嚢舌類の見た目の大きな特徴を挙げるとすれば, 緑色をしていることだ. しかしこの緑色は, 嚢舌類自身がもつ色ではない. 嚢舌類は歯舌で藻類の細胞壁に穴をあけ, 中身を吸い出すという摂餌方法をとる. この時取り込まれた葉緑体の色が透けて見えるため, 嚢舌類は緑色をしているのだ. 多くの種は, 葉緑体だけ体細胞に取り込み, 他の細胞内容物は消化してしまう. では, なぜ葉緑体だけ取り込むのだろうか? これは嚢舌類の一風変わった能力, "盗葉緑体現象"に関連している.

#### 自分で光合成するソーラーパワー・ウミウシ

盗葉緑体現象は読んで字のごとく、餌とする藻類の葉緑体を盗み、自身で光合成を行う特殊な餌の利用方法である。光合成を行う藻類などの生物と共生し、その栄養を受け取る生物はサンゴのように数多く存在するが、葉緑体だけを取り出して光合成に利用する動物は非常に珍しい。この現象が発見されたのは1960年代のことである。岡山大学の川口博士らが嚢舌類の一種クロミドリガイ(Elysia atroviridis、図2)の細胞を電子顕微鏡で観察したところ、細胞内に餌のミル(Codium fragile)の葉緑体が存在することを発見したのだ(Kawaguti & Yamasu,1965)。他生物を自身の細胞に取り込み利用する様子は、細胞内共生の過程に類似している。そのため細胞内共生の進化の過



図1 嚢舌類の一種,コノハミドリガイ(Elysia cf. marginata). 当研究室で継代飼育を行っている.

程を解き明かす手がかりとしても注目され、その後は生理学や遺伝学的な多くの研究が行われてきた、現在では繊毛虫、渦鞭毛藻、有孔虫等も盗葉緑体現象を示すことが発見されているが、動物でこの現象を示すものは依然稀であり、現在論文報告されているのは、嚢舌類42種およびヒラムシ類2種のみである(Christa *et al.*, 2014; Van Steenkiste *et al.*, 2019).

このように, 嚢舌類は盗葉緑体現象の担い手として長い間注目を浴びてきた. しかし今回, 嚢舌類の新たな能力が発見されたのである.



図2 嚢舌類の一種, クロミドリガイ (Elysia atroviridis). 本州の潮間帯 でよく観察される.

#### 大規模な自切と驚異的な再生能力

筆者は2018年頃より、多数の嚢舌類を繁殖・飼育してきた. そのうちの一種コノハミドリガイ(Elysia cf. marginata)は、 嚢舌類の中では比較的大型で成長速度が速い、この種を1個体 ずつ小さな容器に隔離して飼育を行っていたところ、ある日突 然頭と体に分かれていたのである(Mitoh & Yusa, 2021).

驚くべきことに、コノハミドリガイは元気であった. 通常, ウミウシが死ぬときには体が縮んだり、溶けたりする. しかし この頭だけになったウミウシは切り口がふさがっており、少し 動きづらそうにしているものの、他のウミウシと同じように餌 を食べていたのである. その上, ちぎれた体側も刺激に反応し てかすかに動くだけでなく、心臓の鼓動まで観察された。筆者 は不思議に思いつつ、この頭と体を普段通りに飼育し続けた. その結果, 頭の切断面から再生が始まり, 1週間後に, 頭から 再生した心臓が鼓動する様子も確認した. 頭はその後も再生を 続け、発見から約3週間経つ頃には、ややいびつながらも完全 な体を再生することができた(図3).一方で、切り離された 体側では再生が見られず、次第に縮んで色あせてゆき、約2週 間後には溶けてしまった。このような自切が、この個体を含め て6個体(全飼育個体の約38%)のコノハミドリガイで観察さ れた. その中で比較的若い個体(とはいっても,いずれも孵化 後半年を超える高齢である) は同様に体が再生し、より高齢な 個体は再生しないまま数日のうちに死亡した.

これと同様の現象を、クロミドリガイでも観察した。こちらは少し状況が異なっており、寄生者との関係を調べる実験中にあったのだが、内部寄生者であるカイアシ類が体内に入り込んでいる寄生個体82個体中3個体(4%)で自切が見られた。そのうち2個体はコノハミドリガイ同様に約1週間で心臓の再生を始め、最終的に完全な体を再生することができた。興味深いのは、カイアシ類に寄生されていない64個体では、自切が全く見られなかったことである。

自切は、自切面となる首元の溝を細い糸で軽く締めることでも誘導可能であった(図4)、 孵化後5か月程度の若いコノハミドリガイ6個体に首絞めの操作を行ったところ、糸がずれた1個体を除く5個体において、20時間ほどで自切が生じた、切り離された体は、元の体全体の約80%にも及んでいた。自切し







図3 コノハミドリガイ (Elysia cf. marginata) の再生の様子(図中の矢印は心臓を指す)。a:自切直後,b:自切から7日目,c:自切から22日目.

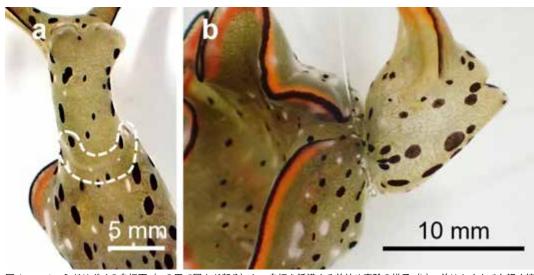


図4 コノハミドリガイの自切面(a の円で囲んだ部分)と,自切を誘導する首絞め実験の様子(b).首はあくまでも軽く締 めただけで、糸でくびり切ったわけではない.

た頭はいずれも、約1週間で心臓を再生し、約3週間で完全な 体を再生した. 捕食者の攻撃を模して、ピンセットで側足を傷 つけたり頭をつまんでみたりもしたものの、こちらでは自切は 誘導されなかった.

#### この発見の意義

自切は一般的に,「体の一部, 手足, 付属肢などを自発的に 切り離すこと」と定義される (Fleming et al., 2007; Higham et al., 2013). 自切と聞くと、トカゲの尻尾切りを思い浮かべる 人が多いのではないだろうか、ほとんどの自切はトカゲの場合 と同じく、捕食者から身を守るために行われる、また、自切が 起こるのは事前に形成された自切面に沿った場所であり、続い て再生が起こる例も多い. トカゲ以外には、クモやカニのよう な節足動物の脚の自切やヒトデの腕の自切等も有名であるが, いずれも切り離されるのは体の末端部分で、その後に再生が起 こる. 再生能力に限れば、ゴカイやプラナリアは2つに分かれ た体の両方から完全な体を再生することができるが、これは通 常, 自切ではなく無性生殖の一種の"分裂"として扱われる (Brocks, 1997). また, これらの動物は心室のある一つの臓器 となった心臓を備えていない。他の動物をみても、このような 完全な心臓をもつ動物が自切で心臓を失って再生するという例 は、存在していないようである.

今回嚢舌類で発見された自切・再生は、これまでの例から 大きく外れている. まず. 「体の一部を自発的に切り離してい る」ので、この現象が自切であることは間違いないだろう. し かし、切り離したのは心臓を含む体全体の約80%であり、決し て体の末端部分とは言えない。また、捕食を模した操作で自切 が誘導されず、自切開始から完了までに約20時間と非常に長い 時間がかかることから、捕食者から逃れることを目的として行 っているとも考えづらい.

#### 今後の展望

なぜ嚢舌類にだけこのような大規模な自切・再生が可能なの だろうか? 嚢舌類は何のためにこのようなリスクの高い自切 を行うのだろうか? 他に同じ現象を示す動物はいないのだろ うか? この新たに見つかった自切と再生には、多くの謎が存 在している. 筆者たちは、この驚異的な能力には、嚢舌類に特 異な盗葉緑体現象が自切後の栄養獲得経路として関係している のではないかと推測している. 今後はこの自切・再生現象のメ カニズムや盗葉緑体現象の関連を探るべく、研究を進めていく

予定である.

#### 斜辞

本研究の論文執筆にあたり、ウミウシやカイアシ類の情報提 供にご協力頂いた平野弥生博士, 中野理枝博士, 須藤耕佑博士, 藻類培養にご協力頂いた神谷充伸博士、ウミウシと藻類の採集 にご協力頂いた田川訓史博士を始めとする広島大学大学院統合 生命科学研究科附属臨海実験所の皆様に,感謝申し上げます. また、本稿執筆にあたりコメントを頂きました指導教員の遊佐 陽一教授に感謝申し上げます.

#### 引用文献

Brockes, J. P. (1997) Amphibian limb regeneration: rebuilding a complex structure. Science 276: 81-87.

Christa, G., Händeler, K., Kück, P., Vleugels, M., Franken, J., Karmeinski, D. and Wägele, H. (2014) Phylogenetic evidence for multiple independent origins of functional kleptoplasty in Sacoglossa (Heterobranchia, Gastropoda). Org. Divers. Evol. 15:

Fleming, P. A., Muller, D. and Bateman, P. W. (2007) Leave it all behind: a taxonomic perspective of autotomy in invertebrates. Biol. Rev. 82: 481-510.

Higham, T. E., Russell, A. P. and Zani, P. A. (2013) Integrative biology of tail autotomy in lizards. Physiol. Biochem. Zool. 86: 603-610.

Kawaguti, S. and Yamasu, T. (1965) Electron microscopy on the symbiosis between an Elysioid Gastropod and chloroplasts of a green alga. Biol. J. Okayama Univ. 11: 57-65.

Mitoh, S. and Yusa, Y. (2021) Extreme autotomy and whole-body regeneration in photosynthetic sea slugs. Curr. Biol. 31: R233-R234.

Van Steenkiste, N. W. L., Stephenson, I., Harranz, M., Husnik, F., Keeling, P. J. and Leander, B. S. (2019) A new case of kleptoplasty in animals: Marine flatworms steal functional plastids from diatoms. Sci. Adv. 5: eaaw4337.

## 三浦半島周辺で観察されるウミウシ類

今年度の実施を予定していた観察会「親子で楽しむ海の生き物わくわくウォッチング」と「ウミウシの観察会」について、新型コロナウイルス感染症再拡大の影響に伴い、参加される方の安全面を考慮し、昨年に引き続き今年も開催を中止といたしました。参加を楽しみにされていた皆様には、残念なお知らせとなりましたことをお詫び申し上げます

ここでは、これら観察会を行う予定であった神奈川県横須賀市の三浦半島周辺で観察されるウミウシについて、過去の観察会の記録から簡単にご紹介します。今回は磯に行くことができませんでしたが、写真とともに海に行った気分を楽しんでいただけたらと思います。来年以降になりますが同イベントの開催を企画いたしますので、その際は奮ってご参加ください。

#### 観音崎公園周辺

毎年5月頃に子供向けの観察会「わくわくウォッチング」を開催しています。年によって出現するウミウシが少し異なりますが、よく見られるのはアオウミウシ、イソウミウシ、サガミミノウミウシなどです(図1A、B)。青色や橙色、ピンク色で目立つので比較的見つけやすいです。また同じウミウシを食べてしまうキヌハダウミウシもよく観察されています。平べったい体をしたドーリスの仲間、サンシキウミウシ(図1C)やクロシタナシウミウシが見られます。これらはウミウシの仲間の中では比較的大きめで、石の裏に付着していることが多く、地味な色で目立たないので少し見つけにくいかもしれません。また、白色のオトメウミウシやシロウミウシ、体色が様々なゴマフビロードウミウシ(図1D)などが観察されたり、海藻からはアズキウミウシが見つかります(図1E)。

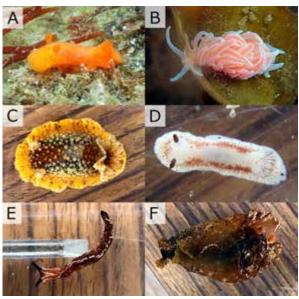


図1 A: イソウミウシ, B: サガミミノウミウシ, C: サンシキウミ ウシ, D: ゴマフビロードウミウシ, E: アズキウミウシ, F: ミドリアメフラシ.

磯で一番よく見かけるアメフラシもウミウシの仲間です. 触っていると紫色の液体を出すので、観察会ではいたるところで海水が染まっているのを目にします. よく似たミドリアメフラシという最大5cm程度の種もいるので、小さいアメフラシを見つけたらどの種であるか、しっかり確認します(図 1 F).

観察会では小さなお子さんたちでも様々な種類のウミウシを見つけることができ、親子で楽しんでいただけるかと思います.

#### 天神島臨海自然教育園(天神島)

今年の5月下旬に「ウミウシの観察 | を実施予定だった 天神島で見られたウミウシを紹介します. 以前、見学した 横須賀市自然・人文博物館の観察会では、約20種のウミウ シが観察されました. 観音崎公園でも見られるような前述 の種のほかに、大型になるネズミウミウシやクモガタウミ ウシなどが見られますが(図2A, B), これらは岩の裏な どに付着しています. 最大体長が5mm以下のオカダウ ミウシも観察されましたが、非常に小さいので見つけるの は困難です. ウズマキゴカイの棲管を生息場所とするため, まずはこれを見つけて探します、そのほか、シロウミウシ (図2C), サラサウミウシ, コモンウミウシ, ダイダイウ ミウシ、ユビウミウシなどが観察されました(天神島周辺 は県の天然記念物に指定されている保護区であるため、観 察したウミウシは海へ戻します). 天神島は斜めに走る岩 盤が様々な生物の住処や隠れ家になるため、それらに付着 するウミウシもまた多く観察できると考えられます(図 2D).

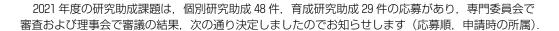
毎年の観察会で見られるウミウシは年によって変化しますが、水温や開催日などによる影響があると思われます. 磯の観察会では大人数で観察するため、たくさんの情報を得ることができます.今後も、どんな生物が観察されたのか、ウミウシ以外の無脊椎動物も含め記録を残していきたいと考えています.

(片山英里)



図2 A:ネズミウミウシ, B: クモガタウミウシ, C: シロウミウシ, D: 自然教育園から見える天神島の海岸.

## 2021年度 研究助成課題が決定しました



#### 個別研究助成(1年間)

1000 (1 1 100)			
氏 名	所 属	課題	助成金額 (万円)
西野 康人	東京農業大学生物産業学部 教授	北海道羅臼における天然ホタテガイの移動要因と 摂餌生態の解明	70
武田 真城 共同研究者:池田 実	東北大学大学院農学研究科 博士課程前期 1 年	奄美大島に生息するスジエビ個体群の実態解明: 分布・形態・DNA・生活史	70
藤井 夏鈴	広島大学大学院統合生命科学研究科 博士課程後期 1 年	ミズクラゲのストロビレーションを誘導する温度 条件と生育環境水温の関連の解明	70
宮澤 秀幸 共同研究者:中野 裕昭	大学共同利用機関法人情報・システム研究機構国立遺伝学研究所先端ゲ ノミクス推進センター 特任研究員	生態とゲノムから挑む平板動物の種多様性の解明	70
坂上 登亮 共同研究者:安藤 元紀, 濱田 麻友子,畑生 俊光	岡山大学大学院教育学研究科 博士課程前期2年	無腸動物の刺激受容応答機構の解明とその利用	70
北之坊 誠也 共同研究者:守田 昌哉	琉球大学 (独)日本学術振興会特別研究員PD	ミドリイシ属サンゴにおける野外での受精成功要 因と次世代の遺伝的多様性の解明	70
池永 潤平	東京大学大学院理学系研究科 附属臨海実験所 博士 2 年	2種のヒモムシ K. alborostrata と K. fulva の共存を可能にしているであろう摂食様式の差異の解明	66
北詰 美加 共同研究者:田中 広樹, 柏尾 翔,増田 泰久	公益社団法人大阪自然環境保全協会 ボランティア	市民科学による大阪湾のウミウシ類調査記録	70
大村 文乃	日本大学芸術学部 研究員	四足動物のように歩くイカ「ハナイカ」の運動機構の解明:形態と動画解析からのアプローチ	70

#### 育成研究助成(2年間、金額は1年目交付額)

氏 名	所属	課題	助成金額 (万円)	
澤田 直人		琵琶湖産カワニナ属の核型の変異を介した種分化 機構の解明	100	
		ホヤ卵透明性の進化と生態学的・遺伝的要因の 解明	100	
鈴木 瞭冴	東京海洋大学海洋資源環境学部 学部4年	カミクラゲの化学防御機構の解明	99.6	
乾直人	修士 1 年	水生と陸生の境界から探る等脚類の陸上進出: 潮間帯に生息するヒゲナガワラジムシ属における 呼吸器官の進化発生学的研究	100	

#### 編集後記

111号の表紙は夏色の「アカフチミドリガイ」です. 光合成 ウミウシであるコノハミドリガイと同じ嚢舌首チドリミドリガ イ科の仲間です. 主に熱帯域に分布する種で, 奄美では2003年 ~2005年に見られたそうです. 橙色と青色のコントラストがき れいで、いかにも熱帯の海にいそうなウミウシです.

今号の研究紹介は、研究の楽しさを垣間見ることができる内 容でした、特に、光合成ウミウシの自切と再生能力については、 先頃、メディアでも取り上げられており、注目されていたよう です、生物にはまだ知られざる能力があり、研究によって解明 される経過をここでは知ることができます. 小さな砂の中に暮 らす未知の動物たちや、オニヒトデ体表の共在細菌などのよう に、海の生物の能力や機能、生態は未解明なものも多く、さら なる研究が望まれます.

うみうし通信 No.111

発行日 2021年0月30日 発行人 池田 友之 編集人 片山 英里 発行所 公益財団法人 水産無脊椎動物研究所 [Research Institute of Marine Invertebrates (Tokyo)] 〒104-0043 東京都中央区湊1-3-14-801 Tel 03-3537-1791 Fax 03-3537-1792 e-mail maininfo@rimi.or.jp URL http://www.rimi.or.jp/

印 刷 港北出版印刷(株) Tel 03-5466-2201

