

保育性コモチクモヒトデの生殖と発生

Reproduction and development of the brooding ophiuroid *Stegophiura vivipara*

元福井県立藤島高等学校 富永 英之 (Tominaga, Hideyuki) 東京大学大学院理学系研究科附属臨海実験所 幸塚 久典 (Kohtsuka, Hisanori)

保育習性を持つ棘皮動物

海産無脊椎動物、特に棘皮動物における親の保育習性は、厳しい生息環境の下で数少ない子を速やかに変態させ、確実に子孫を残すという観点で、適応進化した生殖戦略であると考えられる。棘皮動物での保育習性はウミユリ綱、ウニ綱、ヒトデ綱、クモヒトデ綱、ナマコ綱において見られ、子が保育される場所は、親の体表の棘の間やくぼみ（保育囊）、腕をすぼめて作る空間（保育室）、胃、生殖巣、体腔、体腔内に深く陥入した袋状構造（生殖囊：バルサ）など多様性に富んでいる (Hyman, 1955)。

保育習性を持つクモヒトデは卵胎生で雌雄同体種（雄性先熟雌雄同体種を含める）が多いが (Hendler, 1991)、雌雄異体種

の例もある (Hendler et al., 2001)。雌雄同体種では通常、精巣と卵巣が同時に成熟して生殖を行う。このタイプのよく知られた典型的な種は汎世界種である *Amphipholis squamata* やイソコモチクモヒトデ *A. japonica* であり、1年中連続して生殖行動が見られる (Fell, 1946; Oguro et al., 1982)。

コモチクモヒトデの生殖巣の発達

本種の成体（盤径約5mm）は2012年1月から2019年2月にかけて、相模湾城ヶ島沖の砂礫質海底（水深約80m）からドレッジにより採集された（観察個体数98）。盤口側の腕基部には1対計5対10個の生殖裂口が開き、この奥に盲管状のバルサが形成される（図1A）。本種は雌雄同体性で体腔内に精巣と卵巣が形成される（図1B）。生殖期は2月から6月にかけてであり、

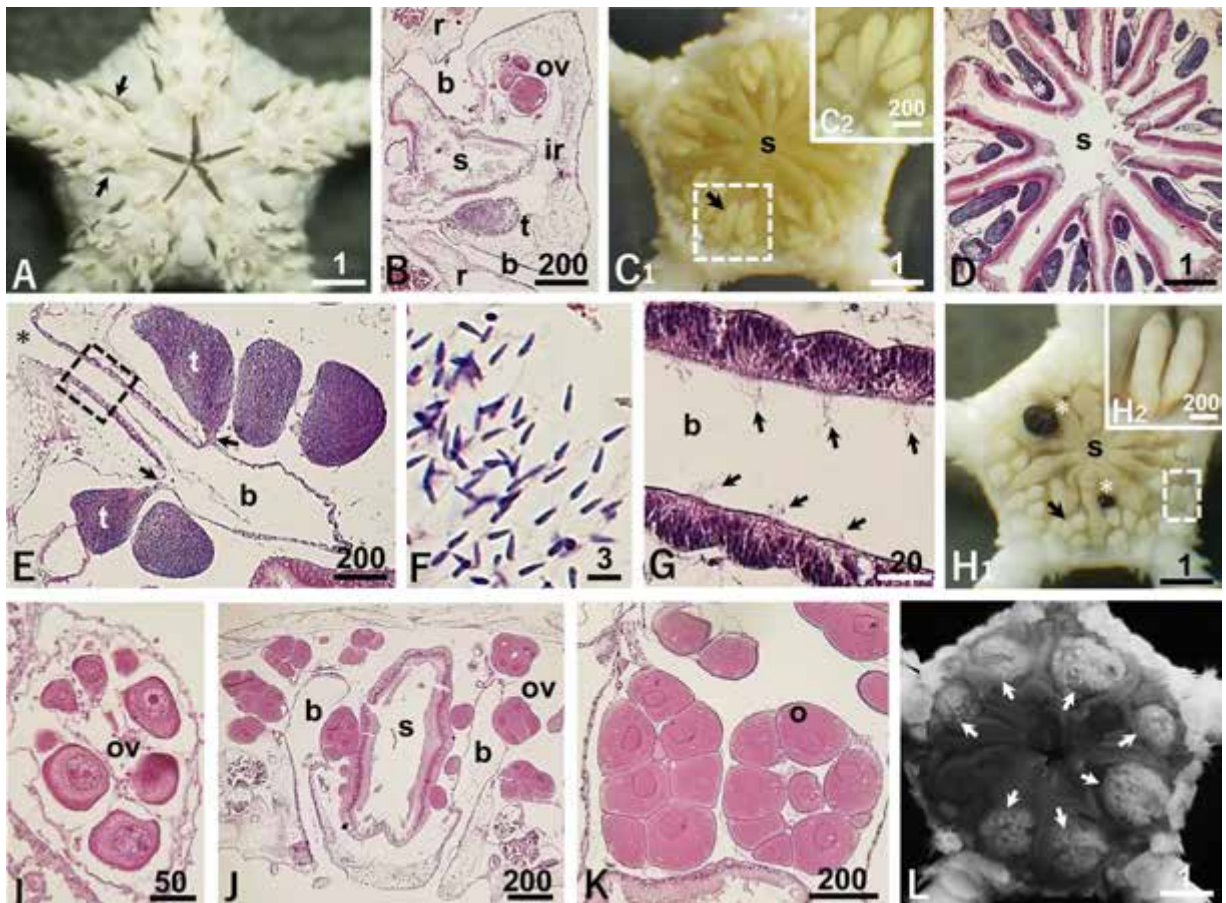


図1 コモチクモヒトデの生殖巣の発達。B, D-G, I, Kは水平断面、Jは縦断面の組織切片観察像（4 μ m, HE染色）。A. 口側腕基部に形成される生殖裂口（矢印）。ここから稚クモヒトデが体外に出る。この奥がバルサで受精後の胚や稚クモヒトデが保育される。B. 精巣（t）と卵巣（ov）。輻部（r）、間輻部（ir）。胃（s）。バルサ（b）。C. 反口側から見た生殖巣。盤を取り除いた個体。C1: 発達した精巣（矢印）。C2: C1棒部の拡大。10月採集個体。D. 胃周囲の発達した精巣（*）。11月採集個体。E. 生殖輸管（矢印）を経由してバルサ内に開口する発達した精巣（t）。生殖裂口（*）。2月採集個体。F. 受精直前の精子。頭部は円錐形。2月採集個体。G. E棒部の拡大。バルサ壁に形成される繊毛（矢印）。1月採集個体。H. 反口側から見た生殖巣。盤を取り除いた個体。バルサ内に取り込まれた砂利（*）。H1: 発達した卵巣（矢印）。H2: H1棒部の拡大。10月採集個体。I. 形成され始めた卵巣（ov）。6月採集個体。J. バルサ壁に沿って形成される卵巣（ov）。11月採集個体。K. 多数の卵母細胞（o）で構成される成熟した卵巣。2月採集個体。L. 反口側から見た保育されている稚クモヒトデ（矢印）。盤を取り除いた個体。3月採集個体。スケール：mm (A, C1, D, H1, L), μ m (B, C2, E-G, H2, I-K)。

生殖期が終了後再び新たな生殖細胞が形成され始める。採集した個体の解剖および組織切片観察結果より、11月までに精巣と卵巣のどちらかが発達し、ショウジョウバエの蛹状の精巣のみを持つ個体（図1C, D）と、ブドウの房状の卵巣のみを持つ個体（図1H, J）になる。成体反口側の盤を除去すると、バルサ内に複数の砂利が観察された（図1H）。この砂利は生殖裂口を経由してバルサ内に流入したと思われる。このことより、海底に蓄積したデトリタス等の流入も考えられ、バルサ内で保育される胚や稚クモヒトデの栄養源となることが考えられる。

成熟した精巣で作られた精子は生殖輸管を経由してバルサ内に放精され、生殖裂口から体外に放出される（図1E）。本種の精子の頭部の長径は3.4 μm である。Chia et al., (1975)はクモヒトデ11種（*Amphipholis squamata*も含む）の精子はすべて球形の頭部を持つことを報告している。しかしながら、本種の精子頭部の形態は円錐状である（図1F）。

バルサの奥から稚クモヒトデの出口である生殖裂口間のバルサ内壁には、所々に繊毛が形成されている（図1G）。これらの繊毛の運動により、体外からバルサ内への海水の流れが引き起こされ（Walker et al., 1989）、保育されている胚や稚クモヒトデに新鮮で酸素を多く含んだ海水が供給されると推測される。

卵巣形成では、6月頃から卵原細胞が体腔内で輪状に配列され（図1I）、約10個の卵原細胞で1個の卵巣が形成される。卵原細胞は11月から翌年2月にかけてさらに発達した卵母細胞（長径約200 μm ）になり、バルサ内壁に沿って並ぶ（図1J, K）。*Amphipholis squamata*では、複数の卵母細胞から最終的に1個の卵母細胞が成熟して受精するが、本種では複数の卵母細胞が同時に成熟する。

本種の親1個体の体腔内に形成される精巣は約70、卵巣は約20である。親1個体のバルサ内で保育される稚クモヒトデは最大18個体である（図1L）。図2に1個体の親のバルサ内に保育される稚クモヒトデを示す。1つのバルサ内では複数の稚ク

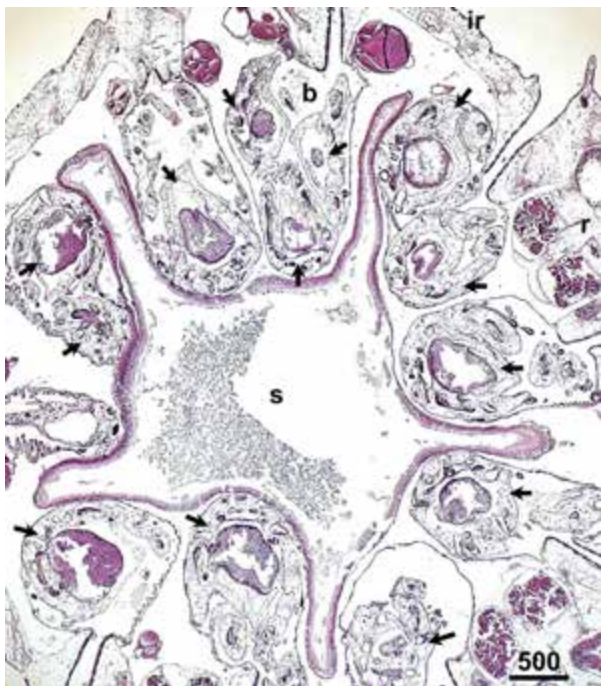


図2 コモチクモヒトデの親1個体中に保育される稚クモヒトデ。盤の水平断面の組織切片観察像（4 μm 、HE染色）。バルサ内に13個体の稚クモヒトデが保育されている（矢印）。親の胃（s）、輻部（r）、間輻部（ir）。バルサ（b）。スケール： μm 。

モヒトデが保育される場合がある。

本種は精巣と卵巣を持つ雌雄同体種であるが雄性先熟雌雄同体種ではない。前述したように生殖期前には成熟した精巣のみもしくは卵巣のみを持つ個体となるので、“一時的”な雌雄異体種であるといえる。Poulin et al., (1999)は*A. squamata*で分子生物学的解析により、自家受精と他家受精両方の可能性があることを報告している。しかしながら、本種は生殖巣の成熟を精巣、卵巣のどちらか一方に限定することで、結果として他家受精により生殖を行うと考えられる。

コモチクモヒトデの発生

クモヒトデ類の発生様式は、卵径が小さい貧黄卵で産卵数が多く、浮遊幼生であるオフィオプルテウス幼生や繊毛環を形成するピテラリア幼生を経る間接発生型と、卵径が大きい富黄卵で産卵数が少なく、胎生種に代表される直接発生型とに分けられる（山下ら, 1988）。前者は生息範囲を広げることが出来るが、変態までの時間が長い。しかし、後者では、簡略化された発生過程を経るため、変態までの時間は短い。

Hendler (1991)は保育習性を持つクモヒトデ69種をまとめている。また、分類学的データベース WoRMS では *Stegophiura* 属が16種リストに挙げられている（Stöhr et al., 2022）。それらのうち2種（*S. nodosa* および *S. vivipara*）の生殖・発生に関する報告があるが（Mortensen, 1920）、内容は断片的である。また、胎生クモヒトデ *Amphiura carchara* や *Ophioderma wahlbergii* で、若い稚クモヒトデの腕節形成数により、いくつかの発生段階に分けた報告がある（Hendler et al., 2001; Landschoff et al., 2015）。さらに最近になって、相模湾の深海域から胎生種コンジコモチクモヒトデ *Ophiodelos okayoshitakai* が新種記載された（Okanishi et al., 2021）。しかしながら、胎生クモヒトデ類で発生過程が明らかにされているのは *Amphipholis squamata* と *A. japonica* のみにすぎず、これらの種を除いた詳細な発生の報告はない。本研究は *Stegophiura* 属クモヒトデの最初の発生観察である。

保育性クモヒトデ類の発生過程で見られる一般的な特徴として、（1）浮遊性のオフィオプルテウス幼生を生じない、（2）幼生は遊泳する必要がないため、体表面に繊毛帯を生じない、（3）痕跡的な幼生骨片（オフィオプルテウス幼生の骨格に相同）が見られる、（4）子（胚や稚クモヒトデ）が“着生柄：embryonic attachment”により親のバルサ内壁に固定されることなどが挙げられる。

受精はバルサ内で起こり、受精卵は洋梨形の胚（図3A, B, D）に成長する。バルサ内で保育される複数の胚はそれぞれバルサ壁と癒合している（図3A）。また胚の受精膜がバルサ壁と盃状の突起を介して癒合していると思われる組織切片像が観察された（図3B, C）。また、胚内部には幼生骨片に似た組織も観察された（図3D）。洋梨形の胚はオフィオプルテウス幼生を省略して口管足を持つ若い稚クモヒトデとなる（図3E）。1つのバルサ内には複数の発生段階が異なる子が保育され、発生は同調していない。バルサ内の稚クモヒトデはさらに成長し（図3F）、6個の腕節から成る腕を持つ稚クモヒトデに成長した後（図3G）、バルサ内から外部への出口である生殖裂口を通して体外に出る。

コモチクモヒトデとの発生過程の比較のため、雌雄同体性で保育習性を持つ *A. squamata* を福井県越前海岸（2002年8月～2004年3月採集。観察個体数75）および神奈川県三浦市（2015年10月および2016年9月採集。観察個体数20）の岩礁域（水深0.5 m）から採集した。このクモヒトデでは、同一個体内で周年、精子と卵が形成される（図4A）。バルサ内に放出された

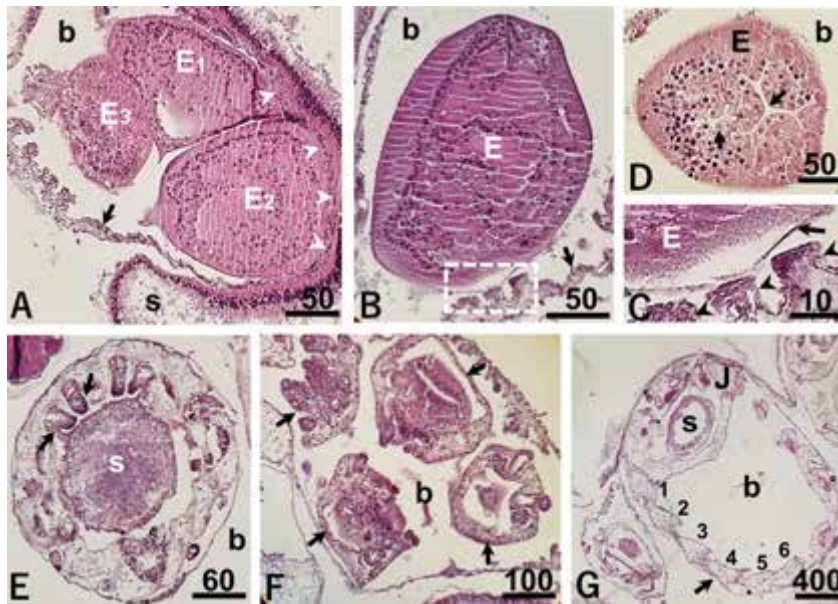


図3 コモチクモヒトデの発生. A, D, E, Gは水平断面, B, C, Fは縦断面の組織切片観察像(4 μ m, HE染色). A. バルサ(b)内で保育される3つの胚(E1-E3). 矢印はバルサ壁. 胚はバルサ壁と癒合している(矢じり). 親の胃(s). B. バルサ内の洋梨形胚(E). 矢印はバルサ壁. C. B 枠部の拡大. 胚の受精膜(矢印)が3つの盃状のバルサ壁(矢じり)と癒合していた痕跡が見られる. D. 洋梨形胚(E). 幼生骨片様の組織(矢印)が見られる. E. 若い稚クモヒトデ. 口管足(矢印)が形成されている. 稚クモヒトデの胃(s). F. 1つのバルサ内に保育されている4個体のやや若い稚クモヒトデ(矢印). G. 成長した稚クモヒトデ. 6個の腕節(矢印)から成る長い腕が形成されている. スケール: μ m (A-G).

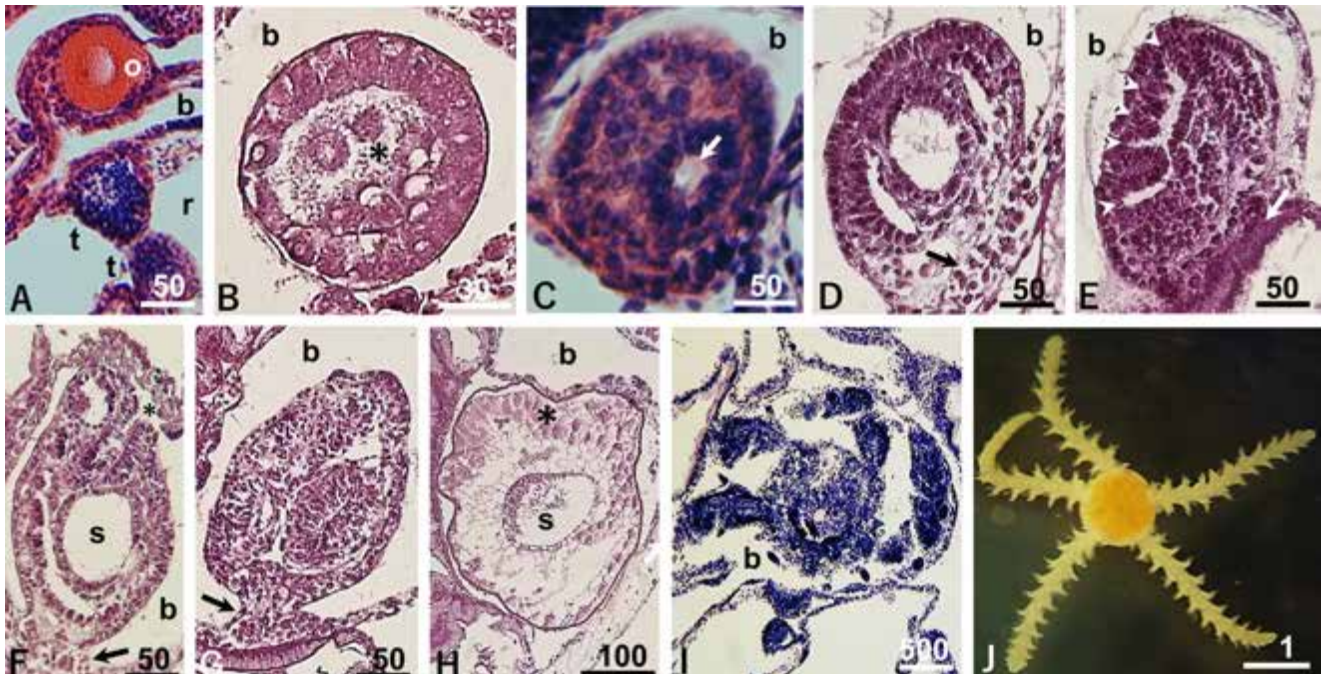


図4 *Amphipholis squamata*の発生. A, C, H, Iは水平断面, B, D-Gは縦断面の組織切片観察像(4 μ m, HE染色). A. 成熟した精巣(t)と卵母細胞(o). 輻部(r). バルサ(b). B. 胞胚. 胞胚腔(*). C. 原腸胚. 原口(矢印)が形成されている. D. 体腔嚢が形成されている胚. 胚はバルサ壁と癒合している(矢印). E. 水腔葉(矢じり)が形成されている胚. 胚はバルサ壁と癒合している(矢印). F. 口(*)が形成されている胚. 胚はバルサ壁と癒合している(矢印). G. やや若い稚クモヒトデ. バルサ壁と“着生柄”で繋がっている(矢印). H. やや若い稚クモヒトデ. 反口側の盤に骨板(*)が形成されている. I. 3個の腕節から成る腕を持つ若い稚クモヒトデ. J. 親のバルサから出た直後の稚クモヒトデ. スケール: mm (J), μ m (A-I).

卵はそこで受精し、胞胚 (図4B), 原腸胚 (図4C) を経て体腔嚢が形成され (図4D), さらに5葉の水腔葉を持つ胚となる (図4E). その後, 口が形成され (図4F), 若い稚クモヒトデになる (図4G). 胚はバルサ内で親のバルサ壁と癒合しており (図4D-F), 若い稚クモヒトデでは“着生柄”が観察された (図4G). その後, 反口側に盤を構成する骨板が形成され (図4H), さらに複数の腕節から成る腕が形成される (図4I). バルサ内から親体外に出た直後の稚クモヒトデの盤径は0.9 mmである (図4J).

Amphipholis squamata の発生過程では, 受精卵から胞胚, 原腸胚を経た後, 浮遊性のオフィオプルテウス幼生を生じることなく水腔葉を形成して変態し, その後稚クモヒトデになる. このように, オフィオプルテウス幼生期のみを省略して変態し稚クモヒトデになるので, 間接発生型のやや省略されたタイプと言える. また, Fell (1941) は *A. squamata* よりもさらに省略された発生型を持つ例として未記載種“Kirkのクモヒトデ”を報告している. このクモヒトデは非保育性であり, 胞胚, 原腸胚は見られるが, オフィオプルテウス幼生や水腔葉を形成せずに変態する. また, オキノテヅルモヅル *Gorgonocephalus eucnemis* では胞胚, 原腸胚の後, 洋梨形, 三胚葉形, 傘形幼生を経て変態する (Patent, 1970). コモチクモヒトデでは *A. squamata* や *A. japonica* で見られる5葉の水腔葉を持つ胚は観察されなかった. それゆえ, コモチクモヒトデの発生過程は“Kirkのクモヒトデ”やオキノテヅルモヅルに類似したタイプの可能性がある.

バルサ内での保育

胎生クモヒトデはバルサ内で子を保育する. 卵には多量の卵黄が含まれ, あらかじめ発生に必要な栄養は蓄えられている. しかしながら, *Amphipholis squamata* では卵が小さく卵黄の蓄積量が少ないと考えられる. それゆえ, 親のバルサ壁から分泌される栄養物質が子に供給されるという (Fell, 1946). また, 子が共生バクテリアを栄養分として取り込んだり, バルサ内を満たす海水中から栄養分を直接吸収することが示唆されている (Walker et al., 1989).

Amphipholis squamata や *A. japonica* では胚が親のバルサ壁と“着生柄”で繋がっている (Fell, 1946; Oguro et al., 1982). Murakami (1940) は *A. japonica* で見られるこの“着生柄”を“umbilicus:へそ”と記述している. このような胚とバルサ壁間での“着生柄”を介した結合の意義に関して2つの考え方が提唱されている. 1つ目は胚や稚クモヒトデをバルサ内に固定し, それらのバルサ外への流失を防ぐという物理的な機能である. 2つ目は親から“着生柄”を経由して胚や稚クモヒトデの成長に必要な栄養物質供給の役目を担うという生理的な機能である. *Amphipholis squamata* や *A. japonica* では, “着生柄”は子をバルサ内に固定するためのアンカーであると考えられている (Fell, 1946; Oguro et al., 1982). コモチクモヒトデでの連続組織切片像では, 親と子がバルサ壁で癒合しており, 特異な歪状突起により局所的に結合していると思われる例も観察された. この歪状突起は *A. squamata* での“着生柄”に相当すると考えられる. 親と子のバルサ壁での結合は成長した稚クモヒトデになるまで続き, その後“着生柄”による結合ははずれる. Landschoff et al., (2015) は *Ophioderma wahlbergii* の若い稚クモヒトデの反口側に石灰化した柄状の組織が見られることを報告しているが, これは“着生柄”の名残に相当すると考えられる.“着生柄”が親から子への栄養物質供給の経路として機能していることを実験的に示した報告は見られない. ゆえに現時点ではコモチクモヒトデや *A. squamata*, *A. japonica* での“着

生柄”はバルサ内での子の固定に用いられると思われる. 今後の展望として, あらかじめ蛍光物質を含ませた餌を親に経口投与により摂取・吸収させ, その後, バルサ内の“着生柄”と子の内部に蛍光が見られるかどうかを観察するなど, 蛍光標識法等の可視化技術を用いて検証することが望まれる.

謝辞

コモチクモヒトデの採集では, 東京大学大学院理学系研究科附属臨海実験所のスタッフ一同にご協力頂きました. また本稿の執筆にあたり, 海辺の自然史研究舎主宰中地シュウ氏にご指導頂きました. 厚くお礼申し上げます.

引用文献

- Chia, F. S., D. Atwood and B. Crawford (1975) Comparative morphology of echinoderm sperm and possible phylogenetic implications. *Amer. Zool.* 15: 553-565.
- Fell, H. B. (1941) The direct development of a New Zealand ophiuroid. *Quart. J. micr. Sci.* 82: 377-441.
- Fell, H. B. (1946) The Embryology of the viviparous ophiuroid *Amphipholis squamata* Delle Chiaje. *Trans. Roy. Soc. New Zealand.* 75: 419-464.
- Hendler, G. (1991) Echinodermata: Ophiuroidea. In Giese AC., J. S. Pearse and V. B. Pearse (ed.) *Reproduction of marine invertebrates*. Boxwood Press, Pacific Grove, California. 355-511.
- Hendler, G. and L. U. Tran (2001) Reproductive biology of a deep-sea brittle star *Amphiura carchara* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Mar. Biol.* 138: 113-123.
- Hyman, L. H. (1955) Ophiuroidea. In *The Invertebrates: Echinodermata*. vol. 4. McGraw-Hill, London. 589-689.
- Landschoff, L. and C. L. Griffiths (2015) Brooding behavior in the shallow-water brittle star *Ophioderma wahlbergii*. *Invert. Biol.* 134 (2): 168-179.
- Mortensen, T. H. (1920) On hermaphroditism in viviparous ophiuroids. *Acta zool. Stockholm.* 1: 1-19.
- Murakami, S. (1940) On the development of the calcareous plates of an ophiuran, *Amphipholis japonica* Matsumoto. *Jap. J. Zool.* 9: 19-33.
- Oguro, C., T. Shōsaku and M. Komatsu (1982) Development of the brittle star, *Amphipholis japonica* Matsumoto. In Lawrence, J. M. (ed.) *Echinoderms*, Balkema, Rotterdam. 491-496.
- Okanishi, M. and H. Kohtsuka (2021) Description of a new brooding species of *Ophiodelos* (Echinodermata: Ophiuroidea) from Japan. *Zool. Sci.* 38 (4): 1-7.
- Patent, D. H. (1970) The early embryology of the basket star *Gorgonocephalus caryi* (Echinodermata, Ophiuroidea). *Mar. Biol.* 6: 262-267.
- Poulin, E., J-P Féral., M. Florensa and L. Cornudella (1999) Selfing and outcrossing in the brood protecting ophiuroid *Amphipholis squamata*. In Camevali C and Bonasoro (ed.) *Echinoderm Research*, Balkema, Rotterdam. 147-150.
- Stöhr, S., T. O'Hara and B. Thuy (ed.) (2022) *Stegophiura Matsumoto*, 1915. In *World Ophiuroidea Database*. Accessed through: <http://www.marinespecies.org/ophiuroida/aphia.php?p=taxdetails&id=123576> on 2022-02-18.
- Walker, C. W. and M. P. Lesser (1989) Nutrition and development of brooded embryos in the brittlestar *Amphipholis squamata*: do endosymbiotic bacteria play a role? *Mar. Biol.* 103: 519-530.
- 山下正兼・岩田文男 (1988) 15. 棘皮動物, C. クモヒトデ (蛇尾) 類. 無脊椎動物の発生 下. 団 勝磨他編, 培風館, 東京. 357-367.