

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 6 年 6 月 3 日現在

機関番号：14401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2021～2023

課題番号：21K06303

研究課題名(和文)ニハイチュウの形態適応と生活史

研究課題名(英文)Morphological adaptation in dicyemid life cycle

研究代表者

古屋 秀隆 (Furuya, Hidetaka)

大阪大学・大学院理学研究科・教授

研究者番号：20314354

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：ニハイチュウ類の種分化過程を明らかにするために、ミトコンドリア遺伝子(CO1)の塩基配列を用いて種間の分子系統解析を行った。形態形質による分類は系統を反映しないことが明らかになった。また、頭足類とニハイチュウ類は厳密には共進化しておらず、一部の種は他の宿主にホストスイッチしていることが判明した。

ニハイチュウ類では、ふつう幼生は一定のサイズに成長した成体で生じるが、形態的に未分化な個体においても生殖腺が成熟し幼生を生じる個体を発見した。このプロジェネシス型個体は寿命の短い宿主に寄生する種に多くみられることから、これは生殖腺の成熟を早め、早い時期での幼生の形成を優先する適応と考えられる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

寄生生物は、ホストに適応するために複雑な生活史戦略を発展させる傾向があり、これはホストに依存する段階や特定の環境条件に適応するための戦略とみなされる。この複雑さは、寄生生物の生物学的進化や生態学的相互作用に関する理解を深める上で重要である。また、寄生生物は、ホストに適応するために特殊な形態を進化させるため、特殊な器官や構造の発達がみられる。これらの特殊化は、寄生生物がホストに対してどのように相互作用し、依存するかを理解する上で重要である。寄生生物をもたない動物はないと言われるほど、生態系の重要な一部であり、ホストに対する影響や寄生生活の進化メカニズムを理解することは、生態系の理解に必須である。

研究成果の概要(英文)：Interspecific relationships among dicyemids were studied by molecular phylogenetic analysis using mitochondrial gene (CO1) sequences. It suggested that classification based on morphological traits did not reflect real phylogeny. Furthermore, there is no strict coevolution between dicyemid species and their host cephalopod species, as some species have been found to switch hosts.

In dicyemids, typically larvae arise from adults that have reached a large size, but I found individuals with mature gonads producing larvae even in morphologically undifferentiated individuals. These progenetic individuals are often found in species parasitizing short-lived hosts, suggesting an adaptation to accelerate gonad maturation and prioritize early larval production.

研究分野：動物形態学

キーワード：ニハイチュウ 寄生虫 頭足類 共進化 ホストスイッチ プロジェネシス ヘテロクロニー 生活史

## 1. 研究開始当初の背景

二ハイチュウ(二胚動物門)は、底棲の頭足類の腎嚢に寄生(片利共生)する体長数ミリの多細胞動物である。この動物は体をつくる細胞が 10-40 個と少なく、極めて単純な体制をもつため、単細胞動物と多細胞動物をつなぐ中生動物として古くから知られてきた。しかし、二ハイチュウは三胚葉動物であることが明らかになった。二ハイチュウの体は単純で、後生動物にみられる器官に相当する構造が見られず、中心部に位置する円筒形の軸細胞と、それを囲む一層の 10-40 個の体皮細胞とからなる。この細胞数は多細胞動物の中では最少であり、その体制の単純さは解析を容易にする利点となる。また、その生活様式が寄生(片利共生)であるため、他の動物にはみられないユニークさがみられ、生物の多様性研究における多様な現象へのアプローチを可能とする。二ハイチュウが示す形質は腎嚢という生活環境への適応の顕われで、そこには棲み分けといった種間の相互作用など、複数の要素が絡み合って形成された結果であると考えられる。この *in vivo* では観察できない種間の棲み分けや競争的排除などの種間相互作用を観察するための培養系を作成し、実験的な解析も目指している。微小な寄生性多細胞動物を用いた種間相互作用の実験の報告はなく、本研究は生物の外観だけでは理解できない形態形質に隠された進化の道筋を解き明かす研究ともなる。

## 2. 研究の目的

### <二ハイチュウ類の形態形質の多様性と成り立ち>

二ハイチュウの形態がどのようなプロセスで進化してきたか、分類学的研究、形態学的研究、および系統学的研究を総合的に進め明らかにする。主要な分類形質である頭部の極帽に注目すると、同じ形の極帽をもつ種どうしは腎嚢内で共存できず、異なる形の極帽をもつ種が分化したときのみ共存(棲み分け)ができ、結果的にさまざまな極帽形態をもつ種が分化し、同じ腎嚢内に共存するようになったと考えられる。その形態は、個体発生と系統進化の関係から、幼生の形態を大型化した円錐形が原始的で、帽子形、円盤形、不定形の順で進化したと推測される。二ハイチュウ類の種間の系統関係は、同じ宿主にみられる種間の類縁が近く、極帽形態の類似と系統とは無関係であり、例外的にホストスイッチしてきた外来の種を除き、極帽形態の類似は宿主間での収斂と推測される。このことから、極帽は腎嚢という微小環境で棲み分けが可能な形態が選択されていると考えられる。これらの二ハイチュウ類の形態形質について、原始形質から派生形質への変遷を種間系統から明らかにする。

体を構成する細胞数の減少傾向の確認や頭部形態の進化過程を明らかにするために二ハイチュウ類の種間の分子系統解析を行う。ミトコンドリア遺伝子(COI)と 18SrDNA の塩基配列を決定し、それら塩基配列を利用して系統解析を行う。また、分子系統解析により系統を反映する形質と収斂した形質が明瞭に区別される。これら結果から分類体系の見直しを行なう。二胚動物門 2 科 6 属について分類体系を見直し新たな体系を構築する。より精度の高い解析を行なうために、より多くの種をもとに、より充実した分子系統樹を作成する。そのためにも分類学研究を行い、二ハイチュウ類の多様性を明らかにしながら研究を進めなければならない。

二ハイチュウ類の形態学的な適応にも迫る。二ハイチュウ類の多くの種で、体の成長がみられない個体の性成熟が観察できる。幼生よりやや大きなサイズで生殖する個体がみら

れる。これはヘテロクロニーのカテゴリーではプロジェネシスと考えられる。この現象の適応的意義を明らかにする。また、二ハイチュウ類は成体の軸細胞内で幼生が発生する卵胎生である。ところが、二ハイチュウ類には生殖口が形成されない。これは特殊化した現象と考えられるが、どのような適応的な意味をもつのか、これら各幼生はどのようにして親個体から逸出するのか明らかにする。

### 3. 研究の方法

(1)多くの頭足類を採集し、寄生する種を記載し、種の記載と種の多様性を明らかにして、体系化した。

(2)より多くの二ハイチュウ種について、ミトコンドリア遺伝子(COI)の塩基配列に基づく系統解析を行った。二胚動物門2科6属について分類体系を見直し新たな体系を構築した。

(3)二ハイチュウ類の形態観察は、固定した標本や生きている個体をスライドグラス上で飼育しながら観察した。

### 4. 研究成果

#### (1)大陸棚上に生息するコウイカ類にみられる二ハイチュウ種の新種の記載

本州の紀伊半島沖、熊野灘で採集されたコウイカ類7種から14種の新種を記載した。ヒメコウイカから *Dicyema bacterocephalum*、*Dicyema gozaense*、および *Pseudicyema anemophilum*、ウデボソコウイカから *Dicyema conocephalum* と *Dicyema tenuipoeceum*、ヤワラボウズイカから *Dicyema hyalocephalum*、ウスベニコウイカから *Dicyema lorigeroeceum*、*Dicyema tympanocephalum* および *Pseudicyema cuplacephalum*、トサウデボソコウイカから *Dicyema miense*、ハクテンコウイカから *Pseudicyema jinshoae* と *Pseudicyema daioense*、ハリイカから *Dicyema shimaense* と *Pseudicyema physocaudatum* を新種として記載した。この結果は以下の論文として報告した。

Furuya H. and Moritaki T. (2022) Fourteen New Species of Dicyemids (Phylum: Dicyemida) from Seven Species of Decapodiformes (Mollusca: Cephalopoda) in the Kumano Sea, Japan. *Species Diversity* 27: 181–226.

#### (2)二ハイチュウ類の種間系統と形態形質

日本海域のイカ類(十腕型類)8種とタコ類(八腕型類)12種から二ハイチュウ類を採集し、ミトコンドリア遺伝子(COI)の塩基配列を用い、二ハイチュウ科4属37種の系統樹を作成した。COI遺伝子の解析から得られた系統樹では、二ハイチュウ類は3つの主要なクレードに分けられ、最も一般的な属である *Dicyema* 属と *Dicyemeneae* 属は、それぞれ単系統ではないことを示唆した。したがって、形態学的形質に基づく分類は、これら2属の系統関係を反映していないことが明らかとなった。このことは、異なる宿主の間で二ハイチュウ類の形態形質が収斂していることが明らかになった。

二ハイチュウ科4属37種の系統樹から頭足類と二ハイチュウ類の共進化の実態を明らかにした。本研究結果では、両者は厳密には共進化しておらず、ある種の二ハイチュウは他の宿主に移るホストスイッチを行なっていることが示唆された。二ハイチュウ類の種の種分化は、単一の宿主種内で基本的に生じるが、宿主のホストスイッチは八腕型目・十腕型目間、あるいは八腕型目・十腕型目内で起こっていた。つまり、腎嚢内の種構成は、ある祖先種から種分化した種群に加え、新たにホストスイッチしてきた外来の種からの2系統の要素から成る。種分化した種とホストスイッチによって移入する外来種では、腎嚢上の空いたニッチに合う形質“形態”が選択されることが示唆されている。この結果は以下の

論文として報告した。

Nakajima H., Fukui A., Suzuki K., Tirta R. Y. K., and Furuya H. (2024) Host Switching in Dicyemids (Phylum Dicyemida) *Journal of Parasitology* 110: 159–169.

### (3)ニハイチュウ類にみられるプロゲネシス

寄生虫におけるプロゲネシスの現象は、古くから線虫類で知られていたが、この現象は、Giard (1887) により、体の成長がみられない動物の性成熟を説明するために提唱された。その後、このプロゲネシスの概念は多くの動物分類群で広く用いられ、多くの例が報告されている。現在、Gould (1977)が提唱している定義、すなわち有性成熟はまだ形態的に若い段階で起こるとされる。プロゲネシスはネオテニーと混同されることが多いが、ネオテニー個体では、最初の生殖は通常の個体と同じ年齢で起こるが、体性発達は遅れている。このプロゲネシスがニハイチュウ類で生じていることを発見し記載した。両性生殖腺の早熟な発達は、これまでに 17 種の頭足類から 40 種のダイセミ類の幼生および小型の幼生で見られ、ニハイチュウ類では、プロゲネシスは通常の現象である。早熟個体の発生と形態学的特徴から、このような早熟発生は前駆個体（ヘテロクロニーの一種）である。一般に、子孫を残す個体は通常の個体よりもサイズが小さいため、繁殖力が非常に低く、不利な生殖形質であるように思われる。それにもかかわらず、子孫個体の数は個体群の 30% から 50% を占め、これは比較的大きな割合であることから、子孫個体の存在はおそらく生活史戦略に重要な役割を果たしていると考えられる。プロゲネシスにみられる早熟な発育は成長時間を大幅に短縮し、早期の成熟を可能にする。よってプロゲネシスは短命な頭足類によく見られ、早熟な発生はニハイチュウ類に適し、宿主の寿命が尽きる前に幼生を素早く放出できる。このことが、ニハイチュウ類の成熟様式や形態の適応進化に寄与したと考えられる。この結果は以下の論文として報告した。

Furuya H. (2024) Progenesis in dicyemids. *Invertebrate Biology* 143:e12419.

### (4)生殖口をもたないニハイチュウ類の幼生の逸出方法

ニハイチュウ類は成体の軸細胞内で発生する vermiform と infusoriform と呼ばれる 2 つの異なる幼生を生じる。ところが、ニハイチュウ類は生殖口をもたない。これはどのような意味をもつのか、これら各幼生はどのようにして親個体から逸出するのか興味深い。この方法を *Dicyema japonicum* と *Dicyema misakiense* を用いて明らかにした。種間や幼生のタイプ間で逸出手段の違いは見られなかったが、これは親が同じような体制をもつ形態的な制約によると考えられる。逸出は成体の隣接する周辺細胞の間隙を通り、軸細胞膜と幼生を包む膜を破って行われた。幼生が逸出した後、その道は幼生が残した包膜によって閉じられる。幼生は体のどの部位からも逸出できるが、後方よりも前方からの逸出が多く観察された。Infusoriform 幼生は、軸細胞の前方領域と後方領域の両方から逸出するが、後方領域からの逸出がより多く観察された。2 つのタイプの幼生で逸出部位が異なるのは、成体では生殖口がないため、それぞれのタイプの幼生が適切な逸出部位をもっていることに関係している。この結果は以下の論文として報告した。

Hisayama N. and Furuya H. (2023). Escape Processes in Embryos of Dicyemids (Phylum Dicyemida) *Journal of Parasitology*. 109: 496–505.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Hidetaka Furuya and Takeya Moritaki	4. 巻 27
2. 論文標題 Fourteen New Species of Dicyemids (Phylum: Dicyemida) from Seven Species of Decapodiformes (Mollusca: Cephalopoda) in the Kumano Sea, Japan	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Species Diversity	6. 最初と最後の頁 181-226
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.12782/specdiv.27.181	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Naoki Hisayama and Hidetaka Furuya	4. 巻 109
2. 論文標題 Escape Processes in Embryos of Dicyemids (Phylum Dicyemida)	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Parasitology	6. 最初と最後の頁 496-505
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1645/23-30	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Hidetaka Furuya	4. 巻 143
2. 論文標題 Progenesis in dicyemids	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Invertebrate Biology	6. 最初と最後の頁 e12419
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ivb.12419	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Hiroaki Nakajima, Ayako Fukui, Kazutaka Suzuki, Tirta R. Y. K., and Hidetaka Furuya	4. 巻 110
2. 論文標題 Host Switching in Dicyemids (Phylum Dicyemida)	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Journal of Parasitology	6. 最初と最後の頁 159-169
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1645/23-52	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計3件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 古屋秀隆
2. 発表標題 ニハイチュウのプロジェネシス
3. 学会等名 日本動物学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 久山尚紀、古屋秀隆
2. 発表標題 ニハイチュウ幼生における成体からの逸出
3. 学会等名 日本動物学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 古屋 秀隆
2. 発表標題 ニハイチュウにみられるプロジェネシス型個体
3. 学会等名 日本動物学会92回大会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------