

[特集]

細胞数の最も少ない多細胞動物

—ニハイチュウの生活—

越田 豊*・古屋秀隆**・常木和日子**

A biology of dicyemids - Multicellular animals consisting of a minimum of cell number

Yutaka Koshida, Hidetaka Furuya and Kazuhiko Tsuneki

Abstract

Dicyemids, multicellular animals consisting of less than 45 cells, are parasitized in the kidney of benthic cephalopods, such as, octopi and cuttle fishes. Morphology, development, life history, phylogenetic position, and other biological characteristics of dicyemids are summarized briefly.

1. はじめに

二胚虫類はタコやイカの腎臓内をおもな生活の場とし、単純な体制と複雑な生活史をもつ体長0.2~8 mm、細胞総数が10数個から40数個でその数が種によって定まっている多細胞動物である。その発見は古く、18世紀末のイタリアでタコの体内にそれらしい蠕虫状の微小動物が見出されたことに遡るが、これらを記載して Dicyemida (二胚虫類) の名を与えたのはドイツの A. Krohne で、1839年のことである。その後、1876年にベルギーの Van Beneden が二胚虫類を原生動物と後生動物の中間に位置づけ、中生動物の名を与えた。中生動物門に二胚虫類と直泳類の2群が目または網の分類階級に位置づけられて来たが、現在では両群を互いに独立した門とし、中生動物を進化段階を示す名称とする見解が有力となっている。

和名のニハイチュウ(二胚虫)は胚に蠕虫型幼生と滴虫型幼生となる2型のあることによる(図1)。

2. 生活史

二胚虫類の生活史には宿主の腎臓内で成長と増殖が完結する蠕虫型段階と、新宿主への到達と感染にかかわる滴虫型段階がある。

宿主の腎臓内に寄生するニハイチュウの個体数があまり多くない状態では、菱形無性虫はほとんど見出されず、通常無性虫が無性生殖によって蠕虫型幼生を生じ、個体数を増加するが、個体数が多数となると通常無性虫は菱形無性虫に転換するとされる。菱形無性虫はインフゾリゲンとよぶ両性腺をそなえ、そこで形成された卵と精子の自家受精によって滴虫型幼生(図1)

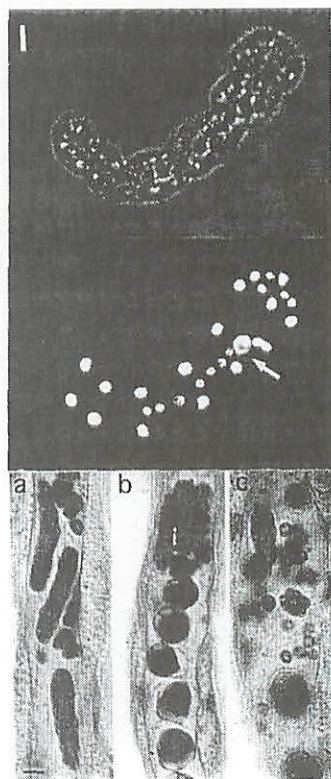


図1 ヤマトニハイチュウの形態 上:若い通常無性虫の位相差顕微鏡像。中:核を蛍光染色した上と同一個体、矢印:軸細胞核。下:軸細胞(一部)の光学顕微鏡写真。a:通常無性虫(蠕虫型胚)、b:菱形無性虫(インフゾリゲン)と滴虫型胚、c:菱形無性虫へ転換過程にある通常無性虫(退化中の蠕虫型胚と発生中の滴虫型胚)を含む。バー:10 μm。

* 〒782-8502 高知県香美郡土佐山田町 高知工科大学工学部物質環境システム工学科

** 〒560-0043 大阪府豊中市待兼町1-16 大阪大学大学院理学研究科生物科学専攻

を生じる。滴虫型幼生は宿主の尿とともに体外に放出され、新宿主に寄生するに至るが、どのような経路で新宿主の腎臓に達し、また、滴虫型幼生がどのような経過を経て通常無性虫となるかは未解明である（図2の点線部）。しかし、コウイカの未感染個体へのニハイチュウの感染が感染個体との同居の後に見られたことなどから中間宿主はないらしい。また、ヤマトニハイチュウの滴虫型幼生は尿中でも海水中でも14℃での生存期間が約2日であることから、滴虫型幼生が誕生から新宿主への到達に費やせる期間は長くないといえる。

3. 体制と細胞構築

1) 蠕虫型段階

蠕虫型段階と呼ばれる菱形無性虫と通常無性虫および完成した蠕虫型幼生の形態はほとんど変わりなく、極帽とよぶ頭部とそれに続く長い胴部をもつ。極帽は絨毛を密生した通常8～9個の細胞からなり、極帽と胴部の間の体表には絨毛をもつ2個の側極細胞がある。胴部は内外2層からなり、通常1個の軸細胞とよぶ細長い細胞の外側に20～30個の絨毛細胞が取り囲んでいる。極帽を構成する細胞、側極細胞、軸細胞を取り囲む細胞を体皮細胞と総称する。両無性虫とも体内に腔所はない。両無性虫は体皮細胞の絨毛運動によ

て宿主の細尿管内や腎臓を取り囲む薄膜内（腎嚢内）を移動し、また、極帽によって細尿管壁に接着している。

通常無性虫の軸細胞内には1個の軸細胞核と非配偶子の軸芽細胞およびそれから無性的に発生して蠕虫型幼生となる胚が含まれており、その数は数個、ときには数10個に達する。一方、菱形無性虫の軸細胞内には1個の軸細胞核と通常1個のインフゾリゲンおよび滴虫型幼生となる胚がこれまた数個ないし数10個含まれている。軸細胞が他の細胞を入れ子にしたり、受精や胚発生が軸細胞内で起こることが二胚虫類の極めて特異な特徴である。

2) 蠕虫型段階

滴虫型幼生は蠕虫型段階の個体に比べ、体は極めて小さいが構成細胞の数が多く（表1）、体制も図2に示すようにより複雑である。蠕虫型幼生にくらべ、滴虫型幼生は左右相称が明らかで、滴虫型幼生の頭部に位置する頂端細胞には、マグネシウムを含む糖アルコールを蓄積した屈光体とよぶ小体を含む（図2）。滴虫型幼生が両無性虫より体制が複雑であることは成体の体制は寄生生活に適応して著しく退化しており、自由生活を営む滴虫型幼生の体制が宿主出現以前の二胚虫類の形態を示すのではないかと考えられる。

3) 微細構造

二胚虫類ではミトコンドリアの多くが短桿状でクリステは管状であり、核膜孔をそなえ、絨毛は9+2構造を示して基底小体をもつ。また、体皮細胞にはグリコーゲン果粒、粗面小胞体、ディクチオソームなどのほか、一般に電子密度の高い構造が少なく、多細胞体制の形成に際して重要な形質とされる細胞間の接着様式として二胚虫類にはギャップ結合、接着結合のほか、未分化ではあるがセプテイト結合が見出される。しかし、細胞外基質や基底膜構造は見られず、二胚虫類の

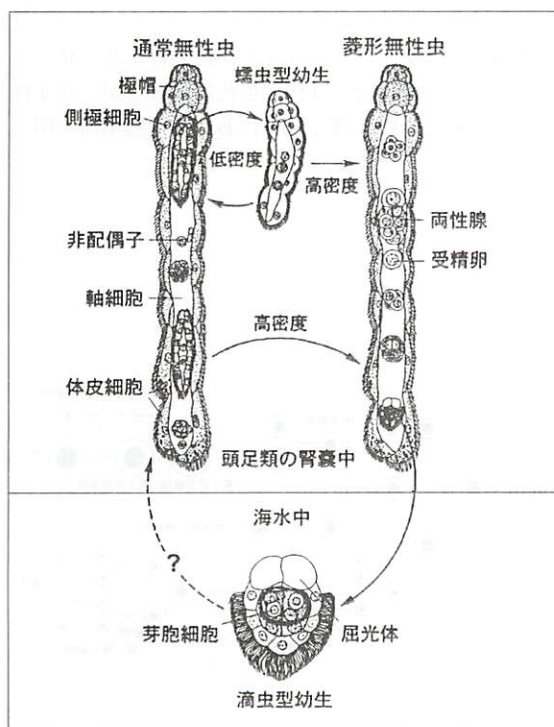


図2. ニハイチュウの生活史。

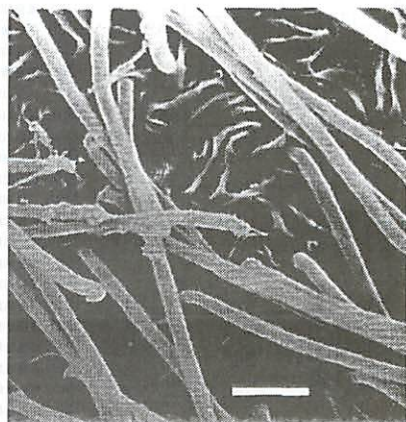


図3. 体皮細胞の絨毛と波状構造を示す走査型電子顕微鏡像。バー：1 μm。

表1. 邦産の主な二胚虫類

ニハイチュウ	宿主	蠕虫型段階		滴虫型幼生		
		体長 (mm)	体皮 細胞数	体長 (μ m)	細胞総数	芽胞嚢細胞 の核数
トガリニハイチュウ ¹⁾ (<i>Dicyma acuticephalum</i>)	マダコ	0.8	16~18	30	37	2
ヤマトニハイチュウ (<i>Dicyma japonicum</i>)	イイダコ	1.5	22	24	37	1
ミサキニハイチュウ (<i>Dicyma misakinse</i>)	マダコ	1.5	22	25	37	1
コンボウニハイチュウ (<i>Dicyma clavatum</i>)	テナガダコ	1	22	24	39	2
シャリンニハイチュウ ²⁾ (<i>Dicymeneta trochocephalum</i>)	アマダコ	8	25~29	31	39	2
ミズダコニハイチュウ (<i>Dicymodeca anthinocephalum</i>)	ミズダコ	3	24	33	42	2
コウイカニハイチュウ (<i>Pseudicyma nakaai</i>)	カミナリイカ	1	22	30	39	2
アオリイカニハイチュウ (<i>Dicyma orientale</i>)	アオリイカ	4	22	26	39	2

- 1) 蠕虫型段階の体皮細胞が16個以上の個体は、胴部の体皮の1個または2個がもう一度分裂することによる
- 2) 細胞系譜が未確定であるが、トガリニハイチュウと同様の理由によると思われる

細胞は組織の細胞構築をなしてはいない。細胞間の接着に関し、二胚虫類は海綿動物や板状動物などより進んだ段階にあるといえるが、組織や器官をもつ刺胞動物や扁形動物よりは未分化な状態にある。

二胚虫類では飲食作用や能動輸送、あるいは拡散によって栄養摂取や老廃物の排出が行われ、体皮細胞の外面に見られる波状構造は体表面積の増大にあずかっていると解される(図3)。

ニハイチュウは嫌気生物ではないが、溶存酸素量の高いことは生存に好ましくなく、タコの腎臓内のCO₂、O₂、N₂の分圧は0.5%CO₂、1.5%O₂、98%N₂の気相で飽和

された水にほぼ相当するという。

4. 生殖と発生

前述のように二胚虫類では蠕虫型幼生・滴虫型幼生とも無性虫の軸細胞内で形成される。完成した幼生の放出による軸細胞の傷口はすみやかに修復されるが、軸細胞を出た幼生がどのようにして体皮細胞を通り抜けるのかは不明である。

両幼生の発生とインフゾリゲンにおける卵と精子の形成および受精の研究は1910年代に始まるが、邦産種について最近その詳細と発生における細胞系譜が明ら

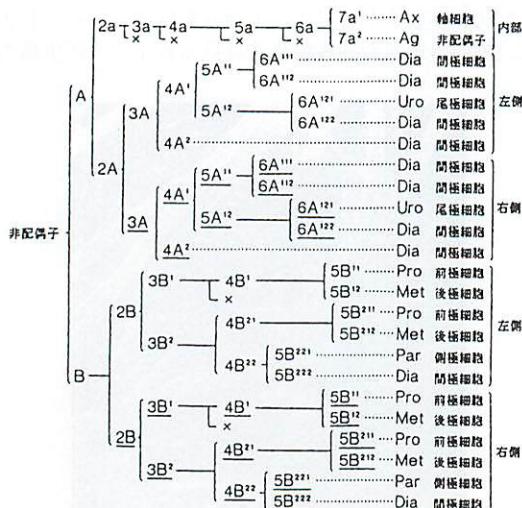


図4. ヤマトニハイチュウの蠕虫型幼生細胞系譜

×: 極端な不等分裂の結果、退化・消滅する小細胞。

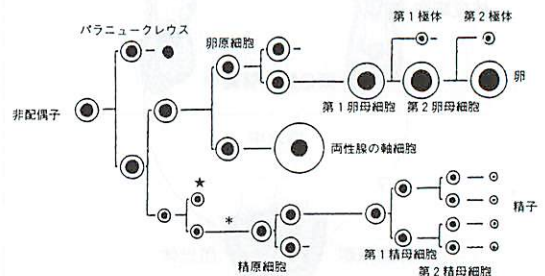


図5. ヤマトニハイチュウのインフゾリゲン細胞系譜

★: 退化・消滅する細胞, *: 精原細胞がインフゾリゲンに取り込まれる時期。

かとなった (Furuya *et al.*, 1996)。

非配偶子から無性的に生じるヤマトニハイチュウの蠕虫型幼生の細胞分裂は同調せず、初期はらせん型であるが、5細胞期以後は左右相称型となる。非配偶子と軸細胞の母細胞となる細胞は4回の極端な不等分裂を行い、その都度生じた小細胞は退化・消滅する。5回目の不等分裂の際に生じた大細胞が軸細胞となり、小細胞は大細胞(軸細胞)内に取りこまれて非配偶子となる。完成した蠕虫型幼生に至るまでの各細胞の分裂回数は種によって定まっており、これが種による細胞総数の一定を保証している。従って完成した蠕虫型幼生より通常無性虫または菱形無性虫への成長には細胞増殖は起こらず、肥大成長のみによる。その細胞系譜を図4に示す。

ヤマトニハイチュウのインフゾリゲンにおける卵と精子の形成に至る細胞系譜を図5に示す。インフゾリゲンは軸細胞内の軸芽細胞(非配偶子)から形成される。

その際、軸芽細胞は不等分裂を行い、小細胞は細胞質を失ってパラニュークレウスとなる。大細胞はさらに不等分裂を行い、その結果生じた大細胞は均等分裂を行ってインフゾリゲンの軸細胞(以後分裂せず)と卵原細胞の始祖となる。一方、小細胞は軸細胞内に取りこまれて精原細胞の始祖となる。卵原細胞と精原細胞は均等分裂を繰り返し、それぞれ第1卵母細胞と第1精母細胞となり、減数分裂の後に精子はアミープ運動によって卵に侵入し受精が完了する。滴虫型幼生はこの受精卵から発生する。この場合も卵割初期はらせん型の全等割であるが20~24細胞期以後は左右相称型で分裂は同調せず、ヤマトニハイチュウでは18種37個の細胞をもつ滴虫型幼生の完成に至る。

5. ニハイチュウの分類と宿主選好性

現在までに約60種の頭足類から約100種のニハイチュウが報告されており、3科8属に分類されている。

二胚虫類には特定の宿主にのみ寄生する種(例:アオリイカニハイチュウはアオリイカ以外から見出されていない)もあれば、複数の宿主に寄生する種(例:ヤマトニハイチュウはマダコにもイイダコにも見出されている)もある。また、マダコやイイダコなどでは1宿主に複数種が見られることもある(例:マダコにヤマトニハイチュウ、トガリニハイチュウ、ミサキニハイチュウが寄生)。

6. 二胚虫類の類縁

二胚虫類を中生動物とする位置づけはこの動物が原生動物と後生動物の中間段階にあり、細胞分化の程度が低く、後生動物の初期発生に見られる桑実胚か中実

胞胚に相当すると見なす考えに基づく。Hyman (1959) は二胚虫類が原始的な後生動物であるなら、進化の初期の多細胞動物は体細胞が生殖細胞を取り囲む中実な構造であったと考えたが、この考えはE. Haeckelの囊祖説の否定を意味する。一方、Nouvel (1947) らは生活史の類似から二胚虫類を扁形動物のおそらく吸虫様動物が退化したものと主張したが、これには吸虫類と同様の生息場所を占める二胚虫類が吸虫類以上に退化した体制をもつことへの説得性不足の指摘がある。

卵割様式の比較から二胚虫類がらせん型卵割動物群と対比され、また、種によって細胞総数が一定で細胞系譜に予定細胞死が見られることなどの点から二胚虫類と線形動物と類縁に近いとする主張がある(McConnaughey, 1951)。微細構造の比較に基づく二胚虫類の類縁については上述した。

ニハイチュウのGC含量(核酸の塩基総量に対するグアニンとシトシンの合計量)の測定結果は二胚虫類と原生動物の絨毛虫類との類縁の近さを示唆し(Lapan and Morowitz, 1975)、5SrRNAの塩基配列に基づく研究ではニハイチュウは最も原始的な多細胞動物とされた(Hori and Osawa, 1987)が、18SrDNAの塩基配列に基づく研究では扁形動物の一員に位置付けられた(Katayama *et al.*, 1995)。また、動物の形態形成にあずかるHox遺伝子の解析では二胚虫類が三胚葉性動物のらせん型卵割動物群に共通するタイプのHox遺伝子をもつことが明らかにされた(Kobayashi *et al.*, 1999)。

伝統的手法に基づく研究によっても、また、分子生物学的手法を用いた研究によっても、二胚虫類の系統上の位置については統一的理解に達したとは言いが、三胚葉性多細胞動物が寄生によって退化したとする見解が有力となりつつある。

文 献

- Furuya, H., Tsuneki, K. and Koshida, Y. (1996) The cell lineages of two types of embryo and a hermaphroditic gonad in dicyemid mesozoans. *Dev. Growth Differ.* **38**, 453-463.
- 古屋秀隆・常木和日子・越田豊(2000) 中生動物ニハイチュウ研究の展開、遺伝, **54**, 印刷中。
- Hori, H. and Osawa, S. (1987) Origin and evolution of organisms as deduced from 5S ribosomal RNA sequences. *Mol. Biol. Evol.* **4**, 455-472.
- Hyman, L. H. (1959) The mesozoa. *The Invertebrates vol.* **5**, 713-715, McGraw-Hill, N.Y.
- Katayama, T., Wada, H. Furuya, H. Sato, N. and Yamamoto, M. (1995) Phylogenetic position of the dicyemid Mesozoa inferred from 18SrDNA sequences.

- Biol. Bull.* **189**, 81-90.
- Kobayashi, M. Furuya, H. and Holland, W. (1999) Dicyemids are higher animals. *Nature*, **401**, 762.
- 越田 豊・常木和日子・古屋秀隆 (1993) 二胚虫類—原生動物と後生動物をつなぐ動物, 遺伝, **47**(5): 44-52.
- 越田 豊・古屋秀隆 (1999) 二胚虫類. 動物系統分類学追補版, 8-36, 中山書店, 東京.
- Lapan, E. A. and Morowitz, H. J. (1975) The dicyemid Mesozoa as an integrated system for morphogenetic studies. I. Description, isolation and maintenance. *J. Exp. Zool.*, **193**, 147-160.
- McConnaughey, B.H. (1951) The life cycle of the dicyemid mesozoa. *Univ. Calif. Pub. Zool.*, **55**, 295-336.
- Nouvel, H. (1947) Les Dicyemides, 1er partie. *Arch. Biol.*, **58**, 59-220