

ユムシ(*Urechis unicinctus*) の人工受精、発生および長期飼育について

神奈川大学・理学部・生物科学科

風間 真、田澤栄五郎、竹村佐智子、日野晶也

序論

ユムシ動物門 (Echiura) のユムシ属 (*Urechis*) には、2種が知られている。日本の太平洋沿岸と朝鮮半島に *Urechis unicinctus* が棲息しており、北アメリカ大陸の太平洋沿岸に *Urechis caupo* が棲息していることが知られている。ユムシは釣り餌として、また朝鮮半島の一部では食用として好まれていながら、系統分類学や生態学的に、また発生学的に謎の多い動物群である。

ユムシは発生初期においてトロコフォア幼生を形成し、このトロコフォア幼生は肛門側から胚体が伸長し、分節を形成することが報告されている (Sakiyama, F. 1958; Gould-Sumero, 1975)。この時期のユムシ幼生は外見上、環形動物ゴカイの幼生と類似している。しかしユムシの成体は、ゴカイの成体とは形態的に大きく異なっている。ユムシ成体の外形は非分節性であり、肛門の位置などの違いを除いては、全体的に星口動物ホシムシと酷似している。分節性を持たない構造はユムシ成体の特徴の一つとされているが、成体へ至るまでの発生段階を詳細に観察した例はほとんどない。

本研究は、ユムシ *Urechis unicinctus* を 1998 年 6 月 22 日に受精してから現在 (2002 年 3 月) まで継続して飼育している。この間、ユムシの発生過程を形態変化について注目して観察を行った。ユムシの受精・初期発生からトロコフォア幼生、そして胚体伸長と分節形成の後に、分節が崩壊し、分節のない袋状の個体が生じた過程を記録した。さらにこの個体は序々に体壁の筋肉を発達させユムシの幼体になり、成体にまで成長した。生殖細胞の成熟は未確認であるが、このユムシは現在も飼育を続行中である。

材料と方法

ユムシ *Urechis unicinctus* は、日本の関東地方の太平洋岸では、1月から3月までが生殖時期とされている。本研究で用いたユムシは千葉県銚子沖で採集されたもので、外川漁協から提供を受けた。採集したユムシは、循環式の海水水槽で、常に 12℃ に保って、飼育を行った。この方法で、1月から3月までの間に採集した動物から得た卵および精子は、6月までは正常に受精し、発生をした。

ユムシは雌雄異体で、生殖時期には体の前部にある腎管に卵または精子が蓄えられる。ユムシの腎管は 2 対 4 本ある。採卵採精は、体の背側を切り開き、腎管を確認して、体腔液を海水で洗い、消化器官等を取り去ったのち、体壁に密着している腎管ごと小型の試験管 (10ml 容量) または、小型のシャーレに採取した。精子は海水で希釈せず dry sperm として保存し、使用に際して、受精に適した濃度に海水で希釈した後に使用した。卵も腎管ごとそのまま小型の試験管に採取し、海水を加えずに精子と同じ方法で保存した。

媒精した卵は、2 分間で受精したが、受精膜のそう挙、卵核胞の崩壊まで約 15 分を必要とした。発生には、20℃ のインキュベータを用いた。ユムシの卵や胚は、写真撮影及びビデオ装置を用いて、固定せず生きたまま記録を行った。

囊胚期以降の胚には、餌として珪藻 (*Chaetoceros gracilis*) を適宜与えた。発生の初期には海水を満したシャーレ中で飼育を行い、餌の投与に応じて 1 週間に 1 回以上の海水交換を行った。成体になった後のユムシは、シャーレに砂を入れ、その中にもぐった状態で飼育した。砂はおよそ 1.0-1.5mm 径のナイロンメッシュによってサイズを均一にして使用した。その後、個体の成長に応じて飼育容器を大きくして、砂の量も増やして、ユムシが砂の中に潜行しやすくして長期飼育を行った。

結果

ユムシの精子は、その頭部がほぼ球形状で、その先体中央には陥没した領域があった (Fig. 1)。未受精卵は1つまたは2ヶのへこみをもっていた (Fig. 2)。受精後、徐々に卵のへこみはなくなり、卵は球形になった。その後、受精膜がそう挙するが、しばらくは不規則な膜 (Fig. 3) が見られた。この受精膜は媒精後 15 分でほぼ球形になった (Fig. 4)。その後、卵核胞は崩壊し、囲卵腔内に第1極体及び第2極体が放出された (Fig. 4, 5)。

ユムシの受精卵は、田澤の報告と同様に媒精後 70~90 分で2細胞になった (田澤, 1980)。その後 20℃で飼育すると、およそ 30 分ごとに卵割が繰り返された。4細胞期 (Fig. 6)、8細胞期 (Fig. 7) となった。8細胞期以降、卵割の様式は典型的な螺旋型が観察された (Fig. 7, 8)。

胞胚期になると繊毛による遊泳が観察された。この時期、ウニ胚などで観察される孵化という現象は見られず、受精膜をつらぬいて繊毛が生じ、胚体に受精膜が附着したまま遊泳することが知られている (田澤, 1980)。受精 12 時間ほどで観察された遊泳囊胚は遊泳速度が極めて速く、回転運動も伴っていた (Fig. 9, 10)。

受精 24 時間を経過した後、トロコフォア幼生となった。トロコフォア幼生は、肛門部が伸びて消化器官もそれにつれて伸長した。また胚体は、頂部繊毛環、口前、口後繊毛環および端部繊毛環が生じてきた。受精 3-5 日後には、口部繊毛環が発達しているのがよく観察された (Fig. 11, 12)。

トロコフォア幼生は後期に入ると、緑色色素が観察された (Fig. 13)。受精後 2 週間までの胚では、この色素は胚全体に観察された。その後は胚体の伸長に伴って、口部繊毛環より肛門側で縞模様の分布が見られるようになった (Fig. 14, 15)。一方で発生の同調性は悪く、また発生段階として類似していても体長が著しく違う個体がトロコフォア後期から見られた (Fig. 16)。

受精後 3 週間では、緑色色素の縞模様の分布はより顕著になり (Fig. 17, 18)、この縞模

様に沿うような形で分節構造が形成された (Fig. 19, 20)。同時に緑色色素の縞模様の分布もより明瞭となった (Fig. 21)。分節形成後には胚体の屈曲運動が観察された (Fig. 19, 20)。屈曲運動の他にも、遊泳時には繊毛運動と分節構造に応じた収縮運動が観察された。Fig. 22 は収縮時、Fig. 23 は伸長時を示す。形成された分節は頭部側、尾部側の両端の一節が不明瞭であるが、12 分節が確認された (Fig. 21, 24)。

分節構造は、受精後 3 週間から 3 ヶ月もの間観察された。これは個体ごとに発生・成長の速度が異なってきたものと考えられる。分節の崩壊に先立って、繊毛帯の消失が観察された (Fig. 24, 25)。その後、分節は崩壊を起こし、分節のない幼体となった。一方で、分節崩壊前に分節にそって見られた緑色の色素は、分節崩壊後も存在し続けた (Fig. 26)。分節が消失した後、消化器官は体腔内で伸長、収縮を繰り返しているのが観察された (Fig. 27, 28)。また、体腔は、成体と同様な伸縮運動が見られた (Fig. 27, 28)。成体と同様な伸縮運動が観察された時期にも緑色の色素は、口周辺部や肛門周辺部にわずかに見られた (Fig. 29)。その後緑色の色素は次第に消失したが、この時期になると、成体のユムシと同様な形態に近づいた。

受精 5 ヶ月後には、成長に伴い、体壁が序々に厚くなって体表も白濁化した (Fig. 30)。受精後 8 ヶ月後のユムシは、体壁がより厚さを増し、体表の白濁化はより顕著となった (Fig. 31, 32)。また、体腔内の体腔液が赤色を呈して、体壁の伸長運動に伴って体腔液の赤色が体壁を通して見られるようになった (Fig. 33)。その後もさらに成長を続け、飼育開始以来、3 年を経過した時点で、体長は収縮時でも 5cm 以上の大きさに達した (Fig. 34)。3 年半を経過した個体では、体表の色が褐色に見られるようになった (Fig. 35)。この個体の飼育は現在も続行中であるが、生殖細胞の成熟については未確認である。

考察

ウニ胚は胞胚の時期に孵化酵素によって受精膜を溶解し、孵化をすることが知られている (Ishida, 1936, Yasumasu 1958, 1961)。ところが、ユムシ胚では胞胚の時期に、孵化酵素を胚体から放出することがない。胞胚の時期に孵化酵素の確認をしたが、確認できなかったとされている (田澤・安増; 未発表)。ウニ胞胚は繊毛が生じて受精膜から孵化をして遊泳するようになる。ユムシ胞胚は遊泳をするようになる。ユムシ胞胚には受精膜がそのまま存在して、繊毛は受精膜を通して生じていた (田澤, 1980)。受精膜と胚体はところで付着しているのが観察された。その後トロコフォア幼生になると受精膜様の膜は、顕微鏡で観察しても消失しているように見えた。しかし、高濃度の蔗糖海水 (1M 蔗糖液と等量の海水を加えた溶液) 中で観察すると胚体に受精膜様の膜が付着しているのが観察できた。それ以後、胚体の表面の一部として残るのか、また捨て去られるのかは不明である。環形動物門のゴカイ (*Neanthes japonica*) は、胚体から生じた繊毛は、ユムシ胚と同じく受精膜を貫いて生じている (田澤, 1980)。ユムシ胚、ゴカイ胚では、ウニ胚が孵化する胞胚期に、受精膜からの胚体の放出は見られず、胚体から生じた繊毛は、受精膜を貫いて生じている。そして、受精膜をつけたまま遊泳を開始する (田澤, 1980)。

体腔の形成において、ウニ類は腸体腔幹型であり、ユムシ類、ゴカイ類は端細胞幹型である。ユムシ類とゴカイ類の体腔の形成は類似点が多いが、発生の中期から大きく異なってくる。ゴカイ類は、トロコフォア幼生を頭部として、肛門部域から分節を形成する。そして、消化器官を形成しつつ、分節を増加させる。成体になっても分節構造は保持され、およそ 100 分節前後ある。本研究での結果、ユムシはトロコフォア幼生の肛門部域から分節を形成することが明らかになった。しかし 12 分節形成された後、突然消失する。そして、囊状の体壁でかこまれた体腔が形成される。囊状の成体の先端部に口が後端部に肛門がある。このことは、ゴカイの成体とは異なる。一方で、星口動物門のホシムシ類は、成体の構造は、全体としては、ユムシとの類似点がみられる。ホシムシは分節が不明瞭で、かつ

ユムシと同様に口が体の先端に開口している。しかし、ホシムシの肛門は体の側面に開口しておりユムシとは異なる。

本研究では、ユムシの発生過程を成体に至るまで観察できた。その結果、発生過程と成体の形態を他動物種と比較できた。しかし分節の形成・消失のメカニズムについては依然として未解明である。前後軸に沿った分節形成には、多くの動物種で HOM/Hox 遺伝子の関与が知られている。こういった遺伝子の発現パターンなどを明らかにすることで、ユムシの形態形成過程や他動物種との違いがより明確できると思われる。

文献

田澤栄五郎 (1980) 現代生物学体系, 11b, 発生分化 B, pp16-19, 中山書店

Sakiyama, F. j Rearing txperimento of *Urechis* larvae. Nat. Sci. Rep. Ochanomizu Univ. 9, 47-56 (1958)

Gould-Somero, M. : Echiura. In: Giese, A. C., Pearse, J. S. (Ed.), Reproduction of marine invertebrates III, 277-311. Annelids and Echiurans. Acad. Press, New York 1975.

Ishida, J., 1936: An enzyme dissolving the fertilization membrane of sea urchin eggs. Annot. Zool. Japon, 15, 453-457.

Yasumasu, I., 1958: Hatching enzyme of sea urchin, *Hemicentrotus pulcherrimus* and *Heriocardaris crassispina*. Bull. Mar. Biol. Start. Asamushi, Tohoku Univ. 9, 83-84.

Yasumasu, I., 1961: Crystallization of hatching enzyme of the sea urchin *Anthocardaris crassispina*. Sci. Papers of Collage of Gen. Educ. Univ. Tokyo. 11, 275-280

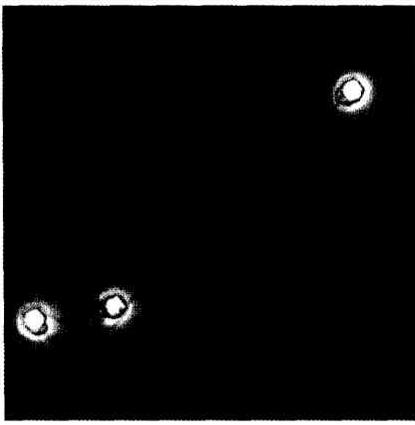


Fig. 1

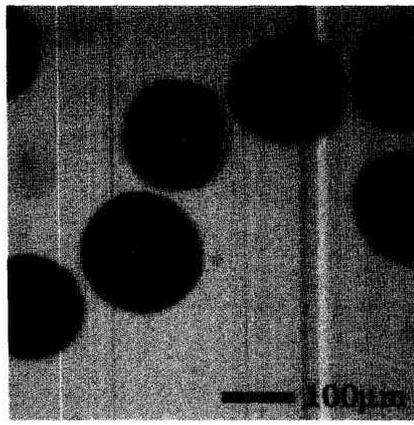


Fig. 2

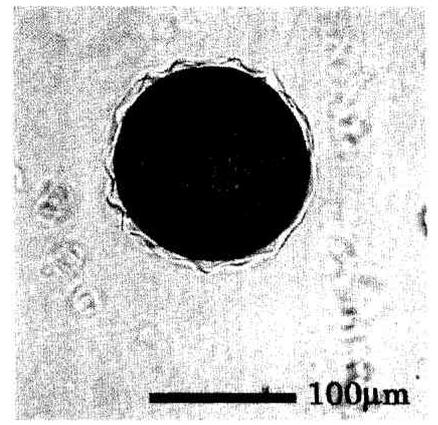


Fig. 3

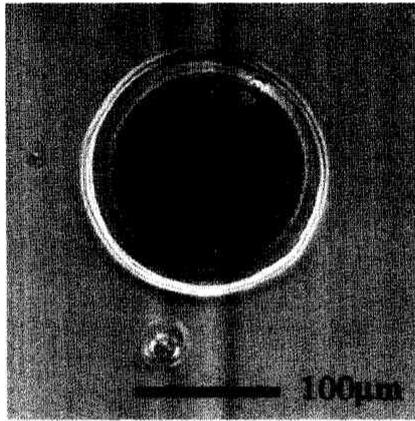


Fig. 4

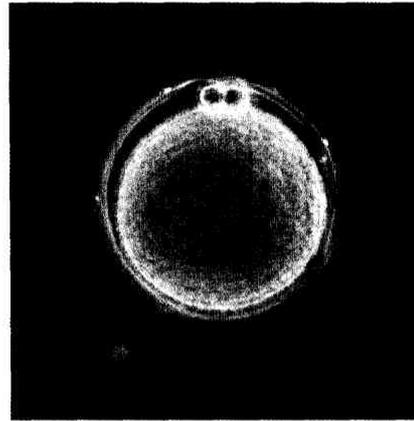


Fig. 5

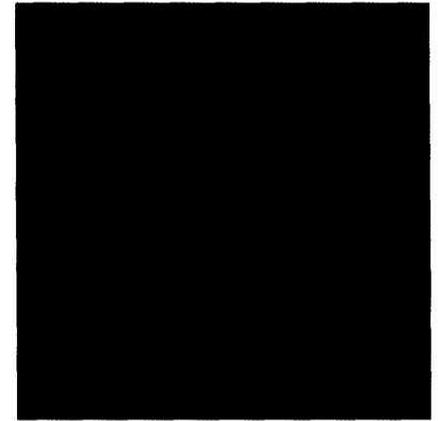


Fig. 6

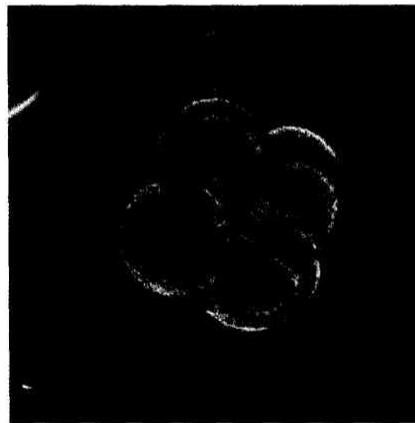


Fig. 7

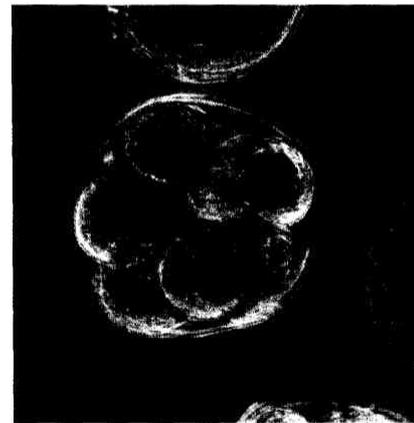


Fig. 8

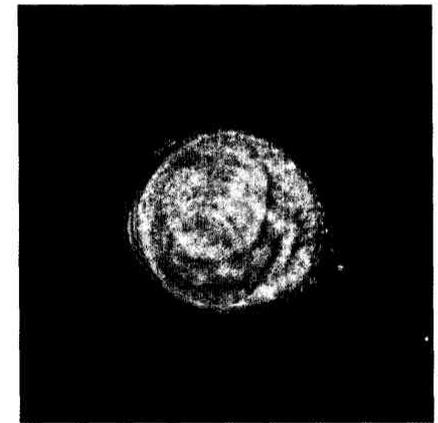


Fig. 9

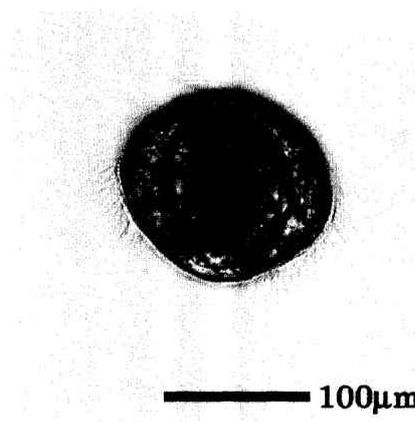


Fig. 10

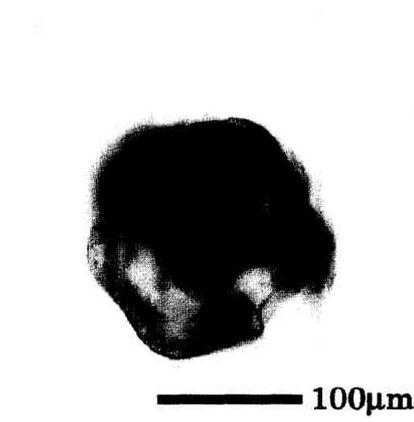


Fig. 11

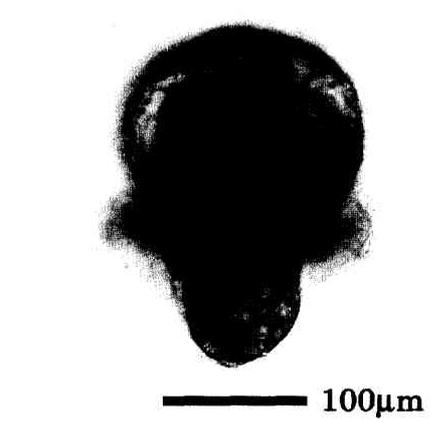


Fig. 12

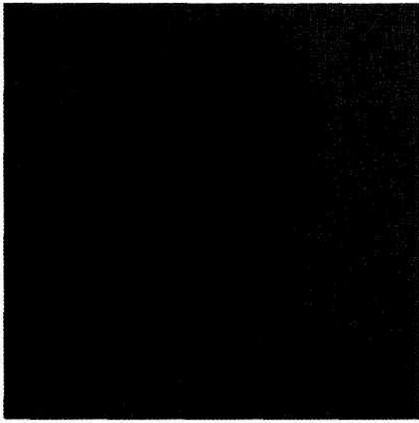


Fig. 13

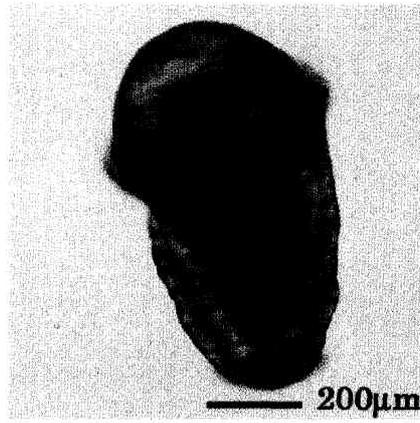


Fig. 14

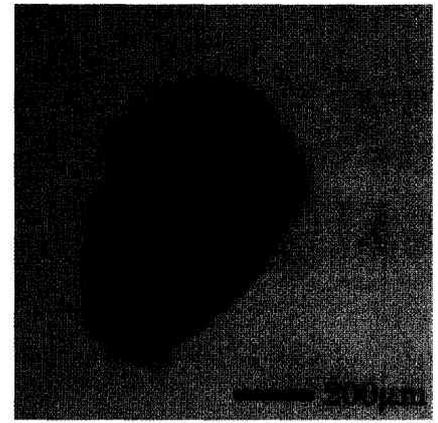


Fig. 15

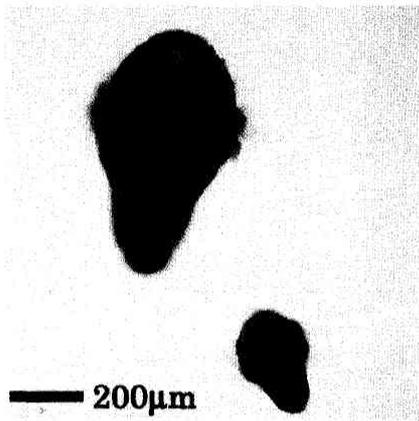


Fig. 16

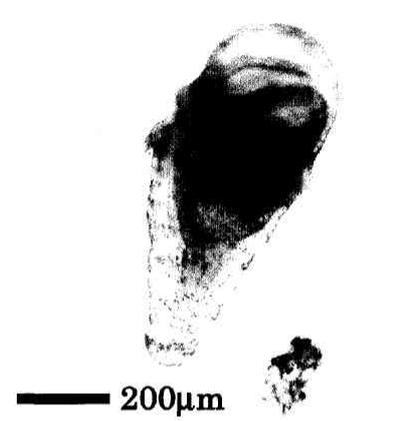


Fig. 17

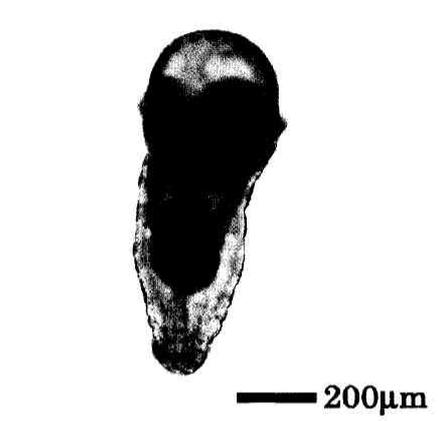


Fig. 18



Fig. 19



Fig. 20

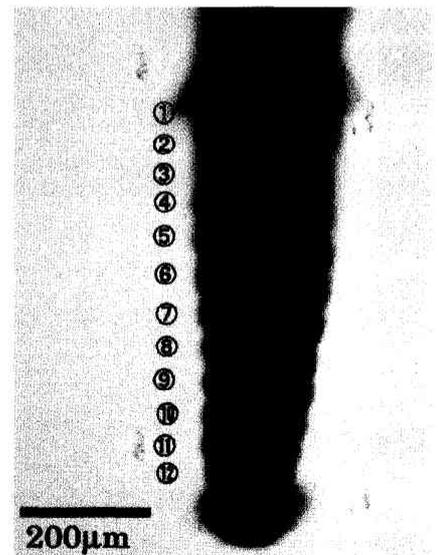
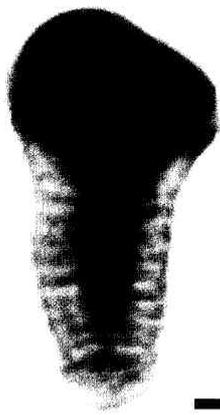
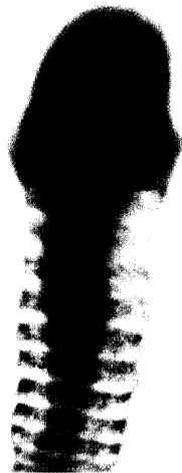


Fig. 21



200 μ m

Fig. 22



200 μ m

Fig. 23

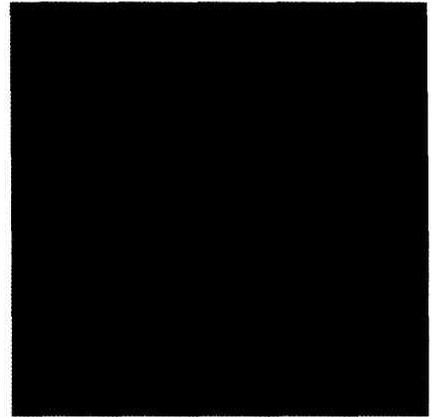


Fig. 24

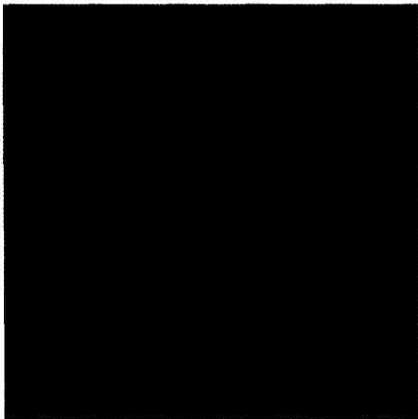
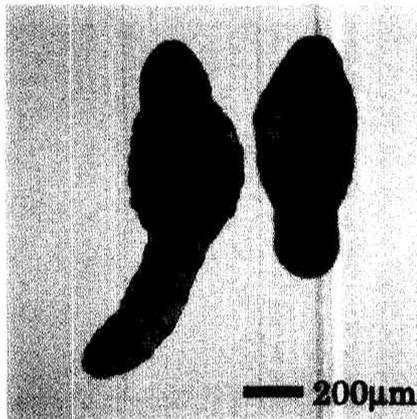
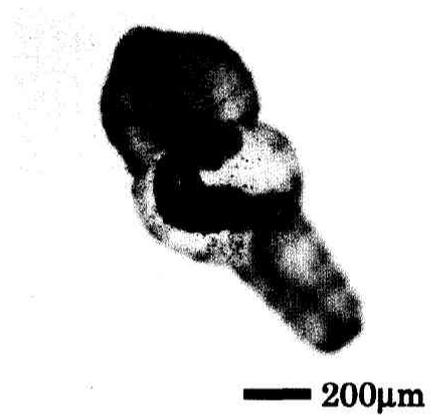


Fig. 25



200 μ m

Fig. 26



200 μ m

Fig. 27



200 μ m

Fig. 28



Fig. 29

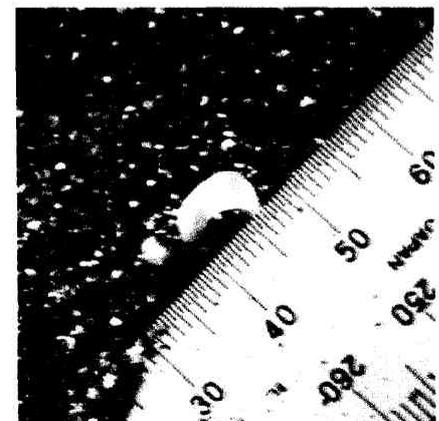


Fig. 30

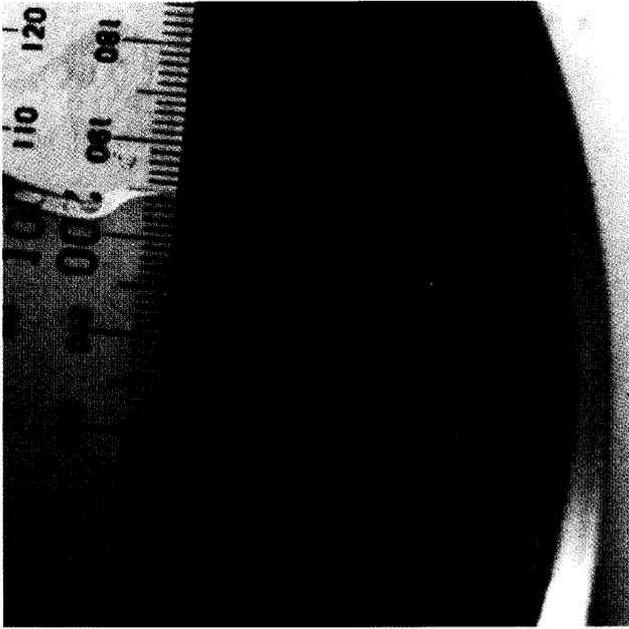


Fig. 31



Fig. 32

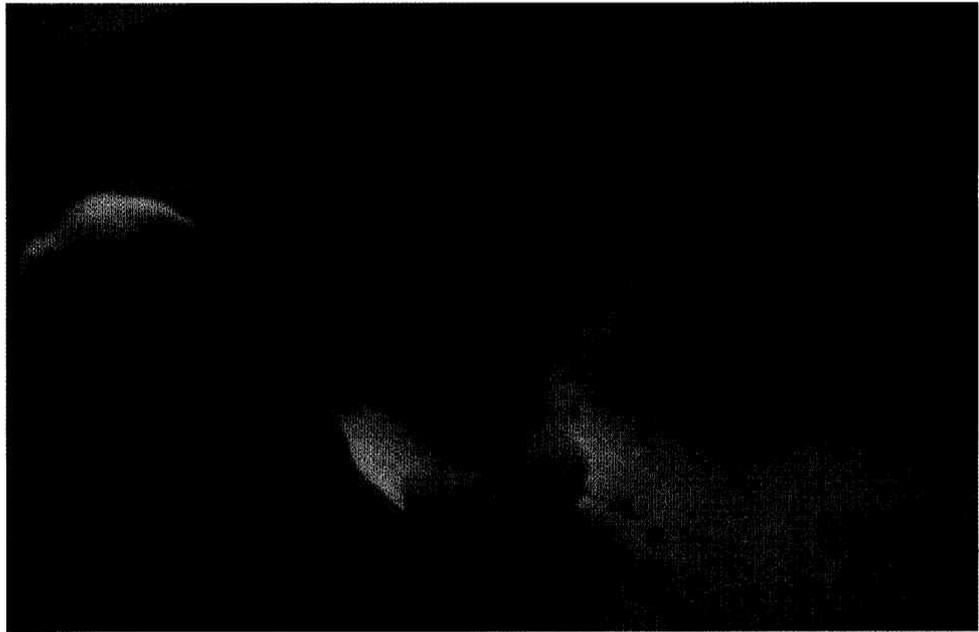


Fig. 33

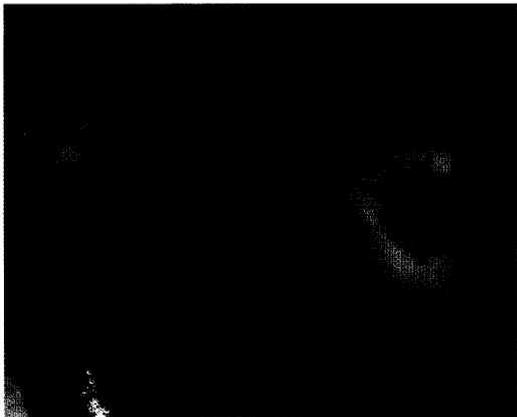


Fig. 34

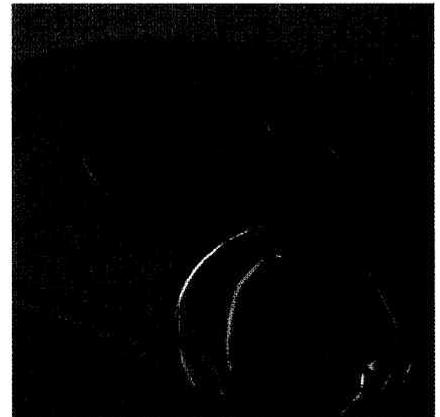


Fig. 35