

多足類の卵巢に定説とは異なる構造的多様性を発見

ヤスデ類の一種であるヤマトタマヤスデの卵巢形態を詳細に観察・検討し、本種の卵母細胞を覆う細胞層に、これまで多足類での存在が否定的であった構造的多様性を発見しました。先行研究との比較を踏まえ、多足類の濾胞上皮では進化の過程で細胞の代謝活性が低下してきたとする仮説を提案しました。

卵巢は卵のもとである卵母細胞を産生する器官です。卵巢内における卵母細胞は濾胞（ろほう）上皮という体細胞層に覆われており、卵母細胞の成長に重要な働きを持つことが知られています。特に、昆虫類の濾胞上皮は、卵母細胞の成長に対して異なる役割を果たすいくつかの領域に分かれるといった特徴的な「構造的多様性」があり、高度に多機能化しています。一方で、昆虫類以外の節足動物である鋏角類（クモやダニの仲間）や多足類（ヤスデやムカデの仲間）、甲殻類（エビやミジンコの仲間）の濾胞上皮からは、構造的多様性は見いだされておらず、とりわけ、多足類については、多くの種で濾胞上皮が均質な構造であることから、濾胞上皮内の構造的多様性はないとする見解が一般的でした。

本研究では、ヤスデ類の一種であるヤマトタマヤスデの濾胞上皮を、透過型電子顕微鏡や組織化学的手法を駆使して詳細に観察・検討しました。その結果、本種の濾胞上皮は、ミトコンドリアや粗面小胞体など細胞小器官を多く備えた代謝活性の高い領域と、それらがほとんど認められない活性の低い領域に明確に分かれており、これまでの知見とは異なり、構造的多様性を持つことを発見しました。さらに先行研究との比較から、多足類の濾胞上皮の構造は種によって3タイプに分けられ、これらの系統学的位置から、進化の過程で細胞の代謝活性が低下してきたとする仮説を提示しました。

本成果は、従来の卵巢形態学の定説とは異なり、濾胞上皮の構造的多様性が昆虫類のみが持つ特徴とは限らないことを示唆しています。

研究代表者

筑波大学生命環境系

八畑 謙介 講師

千頭 康彦 生命環境科学研究科生物学専攻博士前期課程（研究当時、現：静岡大学理学部日本学術振興会特別研究員）

研究の背景

卵巣は、卵を産生し、私たちヒトを含めたほとんどの動物に存在する繁殖に必須の器官です。そのことを踏まえると、その形や性質は動物群を問わず、よく似ているように思われるかもしれませんが、実際には動物群間でその形は大きく異なっています。このような卵巣組織に認められる違いは、しばしば、動物群間の類縁関係をよく反映し、動物の進化史を語る上での有用な情報となります。しかしながら、卵巣組織と同様に動物群間の関係や動物の形態進化の情報を与える外部形態や胚発生と比べると、体の中にある卵巣に関する知見は限られた分類群や種に偏っており、多くの分類群では断片的なままです。そのため、現在でも新たな卵巣構造のタイプが見つかることは少なくありません。

節足動物門における卵巣形態は、他の無脊椎動物と比べると多くの知見があるものの、そのほとんどは昆虫類が対象です。昆虫類における卵巣組織の特徴の一つに、卵のもとである卵母細胞の周辺にある体細胞層（濾胞上皮、ろほうじょうひ）の領域化があります。昆虫類の濾胞上皮は、それぞれ特殊な形態を備えたいくつかの領域に分けられるといった複雑な「構造的多様性」を持ちます。一方で、この構造的多様性は昆虫類以外の節足動物からは報告がなく、昆虫類のみの特徴と見なされることもありました。

この見解に対して、光学顕微鏡レベルの観察からヤスデ類のタマヤスデ属 *Hyleoglomeris* において、濾胞上皮のごく一部が肥厚していることが最近報告されました。この肥厚部位は濾胞上皮の領域化の可能性を示唆するものですが、構造的・機能的な単位として領域化されているかは不明でした。そこで、本研究では、タマヤスデ属の一種であるヤマトタマヤスデ *Hyleoglomeris japonica* の濾胞上皮とその分化過程を、超微細構造並びに組織化学レベルで観察、検討しました。

研究内容と成果

まず、ヤマトタマヤスデ *Hyleoglomeris japonica* について、先行研究で報告された肥厚部位とその他の部位の超微細構造を観察しました。その結果、肥厚部位では、細胞内部に多数のミトコンドリアや粗面小胞体、ゴルジ体、さまざまな顆粒構造といった、一般的に物質の合成や分泌といった代謝活性機能に関わる構造が認められました。さらに、肥厚部位の頂端側（卵母細胞の面とは反対側）に微絨毛が密集していることも明らかになりました。一方で、肥厚部位以外の部位の細胞は、これらの細胞内小器官がないか、ごく少数しか持っていないものでした。

肥厚部位とその他の部位が構造的・機能的単位であるならば、その分化過程にも違いがあるはずですが、そこで、本種の濾胞上皮における分化過程を観察したところ、肥厚部位はそれ以外の部位と異なり、覆っている卵母細胞に卵黄が蓄積する以前から細胞が大きく成長していくことが分かりました。加えて、肥厚部位では覆っている卵母細胞に卵黄の蓄積が完了した後の時期に、卵母細胞との間にある基底膜^{注1)}を退縮させていることも分かりました。

以上より、本研究ではタマヤスデ目^{注2)}における濾胞上皮の微細構造学的特性を初めて明らかにし、ヤマトタマヤスデの濾胞上皮は肥厚部位とその他の部位の二領域に構造的・機能的に明確に分かれることを明らかにしました。すなわち、これまでの節足動物における卵巣形態学の定説とは異なり、本種の濾胞上皮は、構造的・機能的にまとまる複数の領域を持つと解釈できます。本成果は、単一の濾胞上皮の領域化を多足類ひいては昆虫類以外の節足動物で初めて示した例であり、濾胞上皮の構造的多様化は節足動物では昆虫類だけに限られた特徴ではないことを示唆しています。

さらに、先行研究と本成果を比較し、多足類の濾胞上皮の構造多様性が、種によって、①細胞の代謝活性の高い均質な上皮、②細胞の代謝活性の低い均質な上皮、③細胞の代謝活性が高い領域と低い領域を備えた異質な上皮、という少なくとも3つのタイプに分けられることを提案しました。そして、それぞれ

のタイプを持つ種の系統学的位置を踏まえ、多足類の濾胞上皮では進化の過程で細胞の代謝活性が低下してきたとする一仮説を提示しました。

今後の展開

本成果は、構造的・機能的多様性という観点から節足動物全体の卵巢形態の解釈に再考を迫る発見であり、今後、昆虫類以外のさまざまな節足動物で濾胞上皮の構造と機能を再検討していく必要があります。これにより、卵巢形態の進化のみならず、未だ混沌とする部分も残る節足動物内部の類縁関係について、卵巢形態という視点から根拠を与えられると期待されます。

参考図

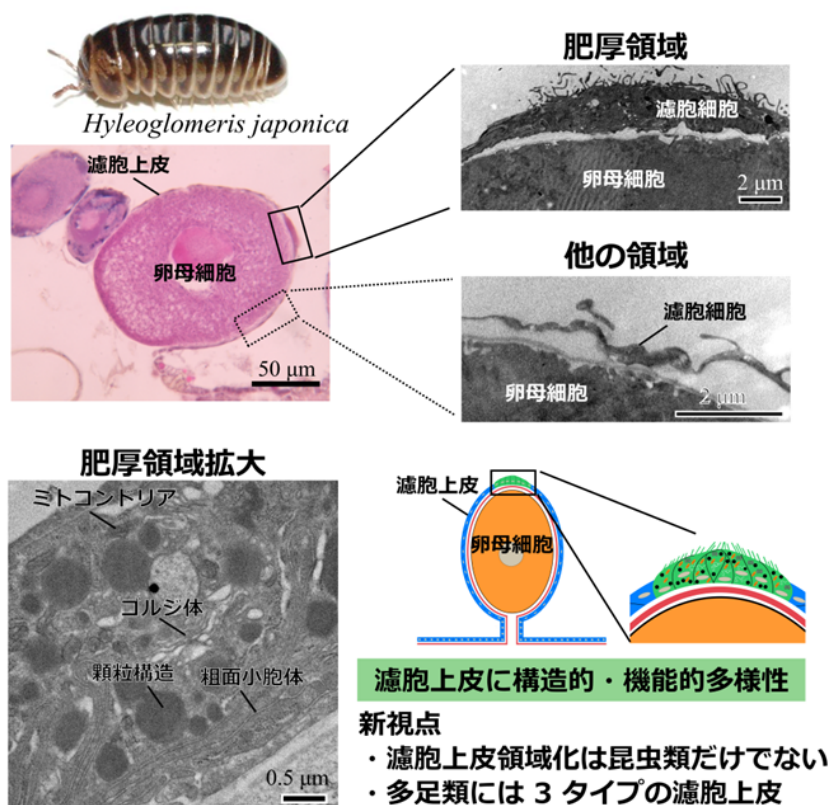


図 本研究の概要

微細構造学的解析を中心にした形態学的検討により、ヤマトタマヤスデの濾胞上皮は肥厚領域とその他の領域の明確な二領域に分かれることが明らかとなった。

用語解説

注1) 基底膜

動物の器官を覆う上皮細胞はしばしば、頂端側と基底側に分かれる。頂端側では接着結合という特徴的な細胞間接着構造で上皮細胞間が結合し、また微絨毛や細胞質突起が伸びており、基底側はコラーゲンなどの繊維性タンパク質や多糖類からなる膜（基底膜）に覆われる。基底膜は、上皮を支える足場であり、さらに一般的に物質の移動や上皮細胞と他の細胞との接触を妨げるバリアとして働く。

注2) タマヤスデ目

多足亜門倍脚綱（ヤスデ綱）の一目。頭部のすぐ後ろの背版が大きくなっていたり、体がダンゴムシのように丸まることができたりするという特徴を持つ。本邦には約 10 種ほどが記録されている。ヤスデ

綱の系統関係では最初にフサヤスデ目が分かれるが、タマヤスデ目はそれ以外の分類群の中で最初に分かれたグループに含まれる。

研究資金

なし。

掲載論文

【題名】 The structural and functional modularity of ovarian follicle epithelium in the pill-millipede *Hyleoglomeris japonica* Verhoeff, 1936 (Diplopoda: Glomerida: Glomeridae)

(ヤマトタマヤスデにおける卵巢濾胞上皮の構造的・機能的領域化)

【著者名】 Y. Chikami, K. Yahata

【掲載誌】 *Tissue and Cell*

【掲載日】 2024年3月30日（オンライン先行公開）

【DOI】 10.1016/j.tice.2024.102372

問い合わせ先

【研究に関すること】

八畑 謙介（やはた けんすけ）

筑波大学 生命環境系 講師

URL: <https://sites.google.com/site/yahatalab/home>

【取材・報道に関すること】

筑波大学広報局

TEL: 029-853-2040

E-mail: kohositu@un.tsukuba.ac.jp