

海産環形動物の多様性

Diversity of marine annelids

石巻専修大学 共創研究センター 小林 元樹 (Kobayashi, Genki)

はじめに

環形動物と聞くと、ミミズの仲間や釣り餌で用いられるゴカイの仲間など、ニョロニョロとしたものを思い浮かべる人が多いであろう。しかし、環形動物門は名前（学名）がついている種だけでも100以上の科から2万種以上が知られており、単純に“ニョロニョロ”とは形容できないような見た目を持つような種も含まれる、実に多様性が高い分類群である。本稿では、環形動物門の分類体系（と、そもそもなぜ分類体系が大事であるか）を簡単に解説し、環形動物の形態や生態のめぐるめく多様性の一部を紹介する。なお、編集上の都合により文献の引用がごく一部に限られてしまうこと、および分類体系に関しては著者の考えを中心に紹介することをご了承いただきたい。

環形動物の分類体系

環形動物の多様性に関する話題を進めるためには、環形動物門の分類体系に関する話題提供が避けては通れない。生物を対象として研究を行う場合、階級分けに基づく分類体系が非常に役立つ。本質は異なるが、スーパーマーケットで目的の商品を探す場合を考えると、階層分けが検索・整理を行う上で、便利

なシステムであることを理解しやすいかもしれない。例えば、ある銘柄のビールをスーパーで購入したい場合、まずは飲料コーナーを探し、その中にある酒コーナーから（ノンアルコールとは別の売り場にされている場合もあるが）、ビールコーナーにある目的の銘柄にたどり着くことになるだろう。また、ビールコーナーを見渡せば、目的の銘柄の他にも色々な銘柄のビールを見つけることができる。分類体系を階層的にまとめることで、この例のように、特定の種の帰属を知り、それと系統的に近縁な種（例えば、同じ属や科の他種）との比較や、それらに関する知見を体系的に利用することができるようになる。

環形動物門では分類体系の整理は一筋縄ではいかず、未だ研究者の総意が得られている分類体系がない状況である。環形動物門の綱は、ゴカイの仲間などを含む“多毛綱”やミミズやヒルの仲間を含む“環帯綱”などが提唱されていた。かつて提唱された多毛綱には、環帯綱などが含まれ、一つの共通祖先のみによらないグルーピングであることが20世紀の終わり頃に明らかになった（図1）。したがって、これらを綱として扱うのは実は不適切である。ごく最近、環形動物門全体の新しい分類体系が提唱され、遊在類と定在類と呼ばれるグループが多毛綱に含まれた（Rouse et al. 2022）。この多毛綱には、環帯類（類は一

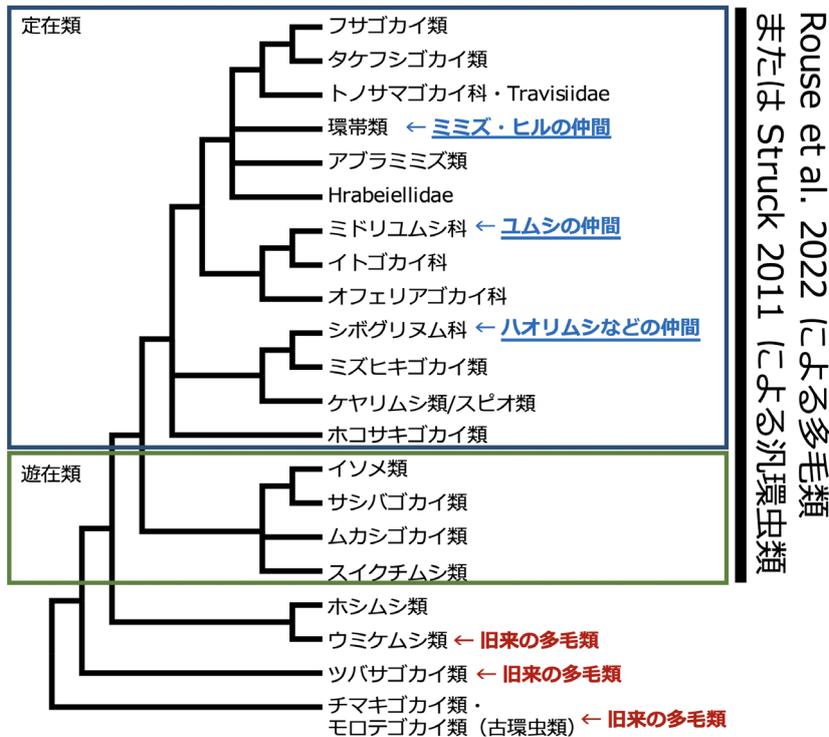


図1 環形動物の系統関係の抜粋。枝分かれが近いものが系統的に近縁であることを示す。見やすさのため横線をグループ名の位置まで伸ばしているため、線の長さは意味を持たない。一つの分岐に3つ以上の枝分かれがあるものは、それらの類縁性が不明であることを示す。Rouse et al. (2022) によって定義された多毛綱の内側に環帯類の仲間などが含まれるが、外側にウミケムシ類など旧来の多毛類が複数位置することが分かる。なお、ここに示した系統樹は、Struck (2019) や Rouse et al. (2022) を参考に、著者の判断により概述したものであり、研究者により見解が異なる箇所や、今後の研究の進展により各グループの系統的な位置および系統群名が変更される可能性があることに留意されたい。

般名詞としてそのグループの仲間を指す際に用いる) やユムシ類も含まれる一方で、ツバサゴカイ科 Chaetopteridae やウミケムシ科 Amphinomidae など、“多毛類”として馴染みがある仲間が含まれていなかった(図1)。そのため、“多毛類”という語句を使うとき、旧来の多毛綱のことか、Rouseらの多毛綱のことか、よく分からない状況になっている(後者の意図だと、ミミズの仲間も多毛類である)。なお、理科年表2024では、遊在類と定在類に対してStruck(2011)が提唱したPleistoannelida(Struckは階級を与えていない)が、汎環虫綱として採用されている(田中2023)。汎環虫綱を用いると、旧来の多毛綱と、ユムシ類や環帯類などを内包する遊在類と定在類からなる系統群(Rouseらの多毛綱)を区別しやすいため、著者も多毛綱ではなく汎環虫綱を用いたほうが混乱は少ないのではないかと考えている。なお、旧来の多毛綱は一つの祖先にまとまらないため、旧来の多毛綱を指す意図の“多毛類”は系統を反映した意味は持たないが、魚類や爬虫類などのように、便宜的に用いる際に便利である。

以上のように、環形動物における分類体系は長らく整理されていないままであった。筆者の推測でしかないが、環形動物門の分類体系の大幅な整理がされてこなかったのには、2つの理由が大きいのではないかと考えている。(1)科や目レベルに相当するグループ間で系統関係が明らかになっていないものが多い(多かった)こと。かつて、生物の進化の道筋を明らかにするために、形態情報に基づく系統解析が行われていた。系統関係を推測する際には、比べる形質が同じ起源を持つ(相同である)ことが必要である。しかし、収斂進化や遠縁なグループ間における相同形質の特定の難しさなどの影響から、形態形質に基づく系統解析では、相同性を誤解し誤った結果が導かれるおそれがある。近年では、相同性を担保しやすい遺伝子情報に基づく系統解析(分子系統解析)が中心になっている。残念ながら、2010年前後まで主流であった、いくつかの遺伝子のみに基づいた解析では情報量が不十分であり、環形動物の科や目に相当する高次の系統関係は不明瞭であった。ここ数十年で、数百の遺伝子の配列情報に基づく大規模な系統解析が行いやすくなり、ようやく環形動物門の系統関係の全貌が明らかになりつつあるが、それでも一部の科はどの科と近縁であるか不明のままである。(2)綱として認識されていた各グループの形態や生態が大きく異なり、研究者のコミュニティがそれぞれ異なること。環形動物を扱う研究者は、多毛類・貧毛類・ホシムシ類・ユムシ類といったグループのいずれかを専門的に研究し、コミュニティも異なる場合が多いようである。しかしながら、環形動物門の分類体系を整理する上で、多毛類や貧毛類など各グループの扱いを変更する必要があるため、異なるコミュニティの研究者から賛成を得られる体系の提唱が必要であると考えられる。2022年に提唱された体系は査読がなされない書籍で発表されており、著者は多毛類を専門とした研究者のみであった(環形動物門の仲間幅広く造詣が深い著者らではあるが)。環形動物の多様性をより統合的に整理・理解するためには、各コミュニティの研究者が互いに歩み寄り、幅広く受け入れられる分類体系を構築することが必要かもしれない。

海産環形動物の外見の多様性

環形動物は形態・生態ともに著しい多様化を遂げている。まず海産環形動物の多様性で興味を惹かれるのは、その見た目だと思ふ。外部形態を頭側から紹介していくと、フサゴカイ科 Terebellidae の仲間のように、頭部に多数の触手を持つ仲間(図2A)や、イトミミズ科 Capitellidae のように付属物を持たないグループなど様々である。体に目を向けると、ゴカイ科

Nereididae やイソメ科 Eunicidae の仲間など遊在類の多くは、細長い体に疣足(いぼあし)を持っており、匍匐する。その一方で、ケヤリムシ科 Sabellidae やイトゴカイ科の仲間など定在類の多くは、疣足が発達せず、ほとんど移動しない、または蠕動運動により移動する。環形動物の移動メカニズムは、ロボットに応用する目的などから工学的な視点による研究も行われている。体の外見も単純ではなく、ウロコムシ科 Polynoidae の仲間は背中に規則正しく並んだ鱗を持っていたり(図2B)、コガネウロコムシ科 Aphroditidae にはフェルト状の毛で覆われている仲間がいる(図2C)。ダルマのような形をしたダルマゴカイ科 Sternaspidae のように、“ニョロニョロ”というゴカイのイメージからかけ離れた仲間も存在する(図2D)。

海産環形動物の生態の多様性

環形動物の仲間は、生態特性も興味深いものが多数報告されている。潮間帯はもちろん、水深10,000 m 以深までの砂泥底・泥底・岩礁・サンゴ礁・化学合成生態系(熱水噴出域、冷湧域や鯨骨など、メタンや硫化水素からエネルギーを得るバクテリアにより成立する生態系)など、非常に幅広い環境に進出している。さらに、一生を海中に漂う浮遊生活で終えるグループも知られている。定在類の仲間の多くは、巣穴や、砂泥などを粘液で固めた棲管と呼ばれる管の中で生活する。棲管をつくる種には、カンムリゴカイ科 Sabellariidae やカンザシゴカイ科 Serpulidae の仲間のように群生する種があり、これらの種は大規模な礁を形成する可能性があるため、生態系に与える影響が大きいことは想像に難くない。また、タケフシゴカイ科 Maldanidae のフウシャタケフシゴカイ属 *Praxillura* には風車のような管を作り、粘液の網を張って粒子を捕食する仲間も知られている(図2E)。他の生物と共生・寄生関係を構築する環形動物も数多く知られており、2017年までに多毛類だけで600種以上が報告されている。寄生性の環形動物の中には、環形動物の体腔に寄生するセグロイソメ科 Oeonidae やサシバゴカイ科 Phyllococidae の仲間まで知られている。その一方で、巣穴を作るグループはしばしば他の生物の宿主になることから、英語で innkeeper worm と呼ばれるユムシの仲間もいる。

甲殻類や貝類などの他の海の底生生物と比べると研究例は少ないようだが、環形動物の行動に関する研究も行われており、個体間で干渉する行動を取る種も知られている。ツバサゴカイ科の一種に共生するウロコムシ科の一種から、同種他個体への攻撃などの縄張り行動が観察されている。オトヒメゴカイ科の一種キムラハナカゴオトヒメゴカイ *Leocratides kimuraorum* は種内闘争を行い、その際に大きな音を伴うマウスアタック(口吻で弾き飛ばす行動)を行うことが報告されている。その他に珍しい行動として、セイヨウカワゴカイ *Hediste diversicolor* は、イネ科植物の種子を埋めて“ガーデニング”を行い、食べ物として利用することが確認されている。

生理学的な観点からも興味深い特性が報告されている。環形動物の仲間は高い再生能力を持つものが多く、ほんの一体節のみから全身を再生することができる種すらも報告されている。また、発光する種も異なる系統から知られており、ノーベル化学賞を受賞した下村脩博士も発光するゴカイに関する論文を発表されている。有名なのはシリス科 Syllidae の *Odontosyllis* 属の仲間で、月齢と関連して発光しながら遊泳して繁殖行動を取る例が、日本からも報告されている。Travisiidae 科(和名なし)の仲間は特徴に乏しい見たくをしているが、英名では stink worm と言われており、腐った卵またはアンモニア臭に似たような、忘れられない独特な匂いを漂わせる(図2F)。姿が見えなくても匂いで泥の中にいるのが分かり、標本の固定

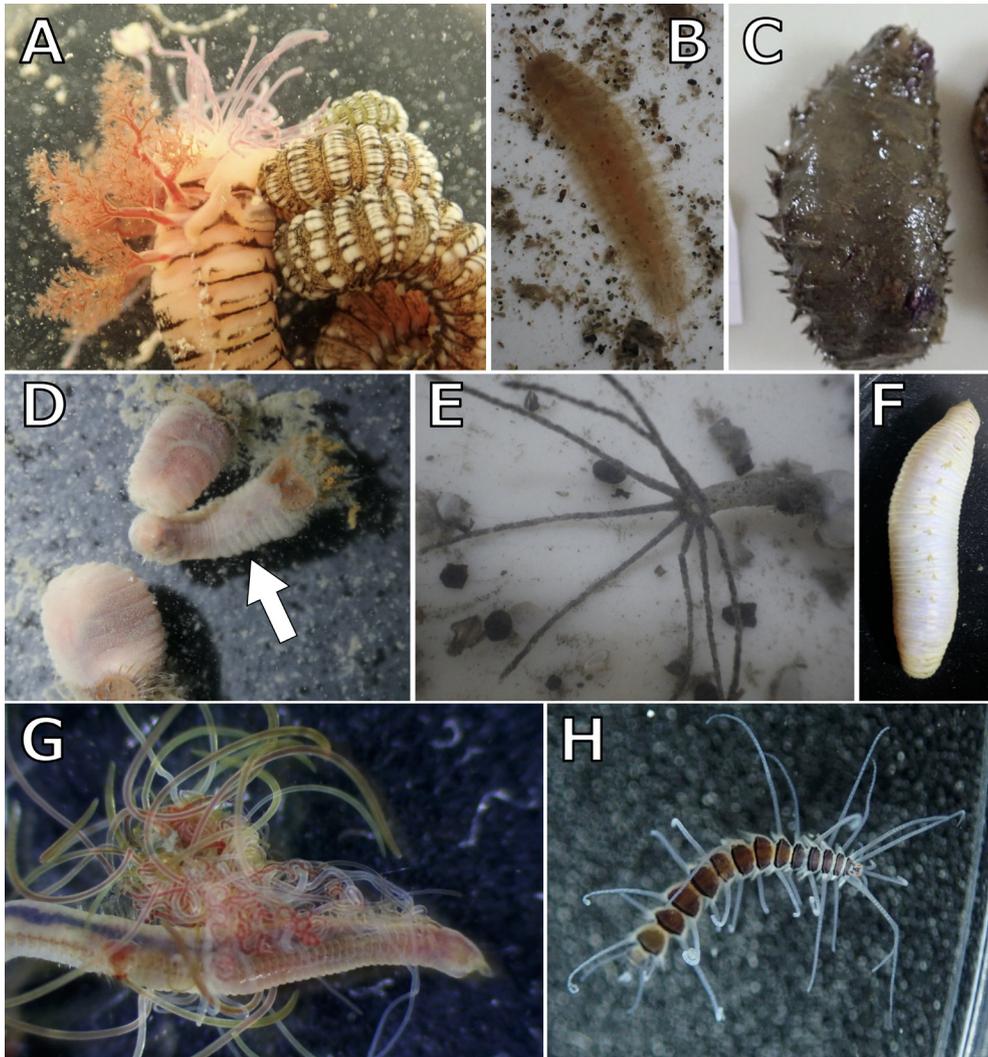


図2 環形動物の様々なグループ。
 A, フサゴカイ科。B, ウロコムシ科。C, コガネウロコムシ科。D, ダルマゴカイ科。左端の個体は口吻が出していない状態で、口吻が出た状態では矢印をつけた個体のような見た目になる。E, タケフシゴカイ科フウシャケフシゴカイ属の砂泥で作られた棲管。左側の放射状の棘のような部分と右側の主軸の一部を海底から突出させる。F, Travisidae 科。G, ミズヒキゴカイ科。H, シリス科。

に使ったエタノールにも匂いが移るほど強烈である。この特徴的な匂いは、捕食者に対する防御やフェロモンとしての役割が提唱されているが、いずれも実証はされていない。

視点を変えると、環形動物では遺伝子の塩基配列や構造にも特異性や多様性が見られるようである。例えば、ミトコンドリア遺伝子は環状二本鎖であり、それぞれの遺伝情報がどちらかにコードされているが、環形動物では報告されているほとんどの種で、すべての遺伝子が片側のみ見られる。また、動物のミトコンドリア遺伝子には通常イントロンが含まれないが、環形動物では複数の独立な系統でイントロンの存在が確認されている。環形動物のゲノム解析も続々と進められているようであり、環形動物の多様性と遺伝的背景の関連についても、今後さらに解明されていくものと期待される。

おわりに

本稿では、環形動物門の分類体系に関する最近の話題と、海産環形動物の多様性について紹介した。なお、分類体系は研究の進展とともに更新されていくため、ここで紹介した分類に関する話題は、遠くない将来に古い情報となる可能性が大いにあることに留意されたい。とくに2022年に新しい分類体系が提唱されたばかりであり、これが定着するのか、ほかの分類体系が提唱されるのか、まだ判断が難しい状況であるといえる。また、環形動物の剛毛（疣足に見られる硬い毛）などの細かい形態、摂食様式や繁殖様式も多様であり魅力的であるが、紙面の都合上触れていない。本稿をお読みいただき、環形動物の多様性に

興味を持たれた方は、ぜひ今後も環形動物に関する研究をフォローしていただければ幸いである。また、環形動物門のふるいとスコープを持って身近な海岸に出かけて、実際の海産環形動物の多様性に触れてみてほしい。著者も、学部生時代に参加した内湾潮下帯の底生生物調査にて、環形動物の驚くべき多様性に魅了された一人である。なお、web上で無料で閲覧できる最近の和文では、環形動物の分類を行う際の手法などは自見(2023)、環形動物門の高次系統関係に関しては小林(2021)がある。

引用文献

- 自見直人 (2023) ゴカイ道。タクサ, 55: 1-8.
 小林元樹 (2021) 環形動物門の高次系統に関する概説。Edaphologia, 109: 9-17.
 Rouse G, Pleijel F, Tilic E (2022) Annelida. Oxford University Press, Oxford, 496 pp.
 Struck TH (2011) Direction of evolution within Annelida and the definition of Pleistoannelida. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 49: 340-345.
 Struck TH (2019) Phylogeny. In: Handbook of Zoology/ Annelida: Basal Groups and Pleistoannelida, Sedentaria I. In: Purschke G, Böggemann M, Westheide W (eds). De Gruyter, Berlin, Germany, 37-68.
 田中正敦 (2023) 動物分類表 環形動物門. In: 国立天文台 (編) 理科年表 2024 第97冊. 丸善出版, 東京, p. 923.