

公益財団法人 水産無脊椎動物研究所

うみうし通信

2024.3
No.
122



ミヤコウミウシ

茨城県ひたちなか市 2023.9 撮影/片山英里

イカなのに歩く?! 海底をのんびり歩くハナイカの足の不思議——大村 文乃

ペルーの温泉から新種のヨコエビを発見——富川 光

海産環形動物の多様性——小林 元樹

財団からのお知らせ

イカなのに歩く?! 海底をのんびり歩くハナイカの足の不思議

The Morphology of the 'Hind Limb' in Paintpot Cuttlefish:
What Structures Enable Cuttlefish to Walk on the Sea Floor?

三重大学生物資源学研究所リサーチフェロー 大村 文乃 (Omura, Ayano)

はじめに イカの運動様式

「イカはしゃべるし、空も飛ぶ」という奥谷喬司氏の著書(2009)があるように、イカは非常に面白い動物である。海洋生物と言えば魚類を中心とした脊椎動物が関心を持たれやすいが、イカの面白さも脊椎動物に負けてはいない。発達した神経系を持ち、知能の高さからは海の霊長類と呼ばれ、墨を吐き、瞬時に体色変化を行うなんともユニークな生物である。

イカを含む頭足類は貝類から進化し、体を守る硬い殻を体内に収めた。これにより彼らは軟体動物の中で最も高い運動能力を有し、海洋を広く3次元的に利用することに成功した。運動能力はイカの繁栄の鍵となるため、イカの運動様式の知見はイ

カの多様性を理解する上で非常に重要である。

なんと、イカの運動様式は遊泳のみではない。飛ぶイカ、歩くイカ、砂に潜るイカ、上昇流を滑翔するイカ、漂うイカも存在するのだ(Hanlon and Messenger, 2018)。本稿では歩くイカについて私が行った研究を紹介する。

イカなのに四足歩行をするハナイカ

歩くイカにはハナイカ *Ascarosepion tullbergi* と近縁種のミナミハナイカ *Ascarosepion pfefferi* が挙げられる。両種とも外見と運動様式が非常に似ている。ミナミハナイカがインドネシアなどで見られるのに対し、ハナイカは国内で観察可能であり、紀伊半島以南から南シナ海まで分布する。彼らは鮮やかな黄色、ピンク、白、赤茶色の体色を持ち、その名の通り花のようにも見える(図1A)。本研究では国内で研究可能なハナイカを扱った。

上記に述べたとおり、ハナイカは歩行を行う。歩行様式は第IV腕(腹側の腕)を前肢、外套膜腹側後方に隆起する構造物を後肢とする四足歩行である。四足歩行時、ハナイカは他の陸上四足動物のように前肢と後肢を左右交互に動かす(図1B-D)。また、前進、後退、左右への方向転換も可能である(Roper and Hochberg, 1988)。この歩行により、ハナイカは平坦な砂地を歩くだけでなく、岩場に登ることもできる。

Roper and Hochberg (1988) は、この後肢として用いる突起を Ambulatory flap と命名した(Amble とは「のんびり歩く」という意味であり、単に walking flap にしなかったところに、イカへの Roper らの愛情を感じる)。のんびり歩きフラップと呼ぶと長いので、以下本稿では歩行フラップと呼ぶことにする。

歩行フラップは Roper and Hochberg (1988) により「筋性のフラップ」と記され、頭足類学の教科書等にそのまま引用されていた。確かに、一般に運動を担う組織は「筋」である。後肢として用いる器官であれば歩行フラップは筋性であると考えても自然である。しかし実際の構造は確かめられていないままであった。そこで、いったいハナイカはどのような構造の歩行フラップを持っているのだろうか? と考え、本研究テーマが生まれた。

仮説検証により振り出しに戻る

まず歩行フラップの構造を調べるために、解剖学的、組織学的に断面を観察してみた。すると、筋性であると考えられていた歩行フラップの位置には、大きな筋が見当たらない。その代わりに、歩行フラップの内部に細いコラーゲンのメッシュ構造が観察された(図2A)。このコラーゲンのメッシュ構造は、Thompson and Voight (2003) の論文のタコの交接腕構造に類似していた。彼らはこのコラーゲンのメッシュ構造を erectile tissue とみなし、ヒトの生殖器のように体液の流入により隆起すると考察していた。もしハナイカの歩行フラップがこの erectile tissue であれば、液体の流入により隆起して動く仕組

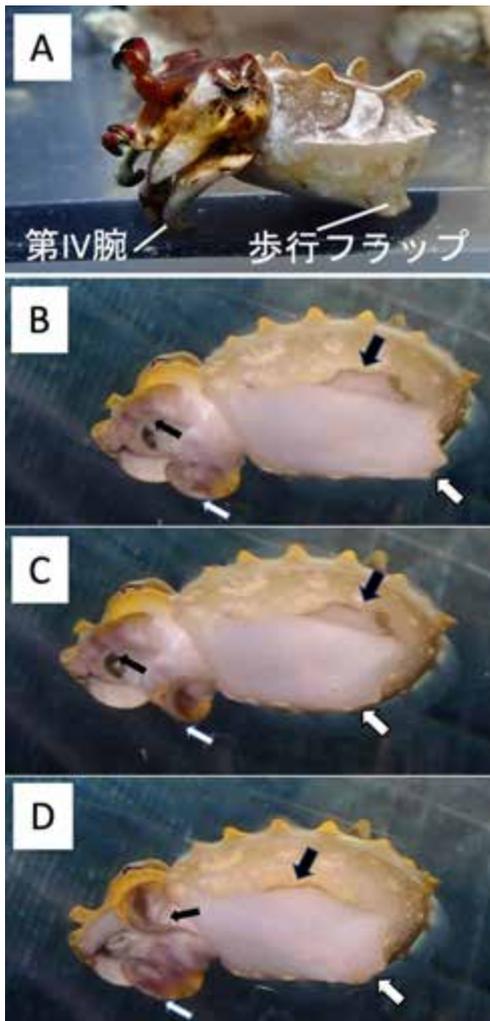


図1 ハナイカの歩行。A: 側面。第IV腕を前肢、歩行フラップを後肢として用いる。B-D: 腹面。第IV腕と歩行フラップを左右交互に動かして四足歩行する。黒矢印が左側、白矢印が右側。経時変化はBからD。(Omura et al., 2023より一部改変)



図2 A: フラップ内部の組織像。細いコラーゲン（ピンク色に染色された繊維）によるメッシュ構造。スケール=100 μm。B: CTで撮影した画像の解析の様子。造影剤を入れた部分が青く可視化されている。C: 動画撮影中の様子。ハナイカを水槽に入れ、多方向から撮影と観察を行った。

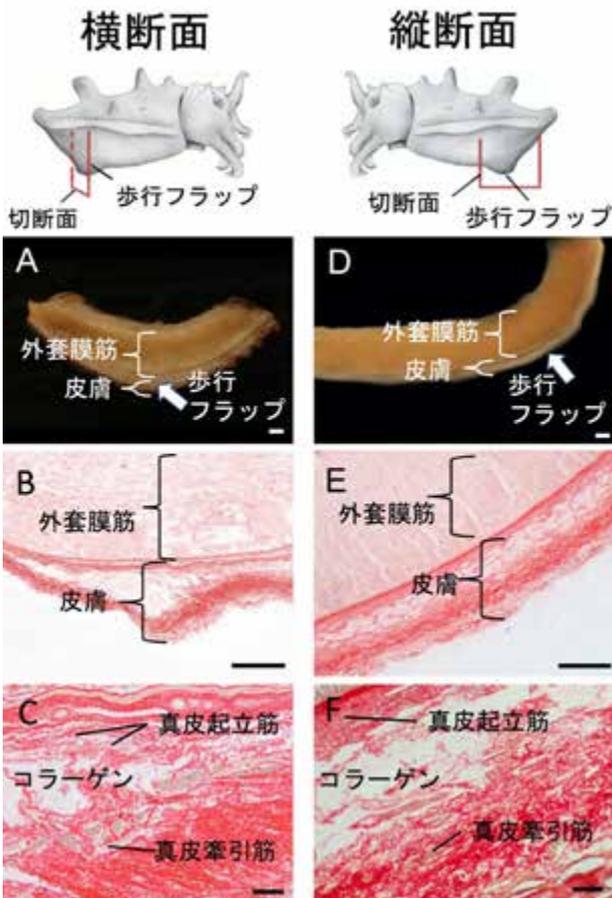


図3 ハナイカの歩行フラップの内部形態。左列が横断面、右列が断面。矢印は歩行フラップの位置を指す。A, D: ホルマリン固定標本。B, C, E, F: ピクロシ rius スレッドによる組織染色。B, E: 歩行フラップ付近の組織全体像。外套膜筋と皮膚がはっきり分かれている。C, F: 皮膚内組織拡大像。皮膚内に真皮起立筋と真皮牽引筋が観察される。A, B, D, E スケール=1 mm。C, F スケール=100 μm。(Omura et al., 2022より一部改変)

みがある筈である。そこで、この仮説を検証するために、液体を注入し、歩行フラップの形に隆起するかを調べた。しかし液体を注入しても、注入箇所付近の皮膚が液体で伸びてコブのように膨らむだけだった。また、歩行フラップ以外の箇所でも同様の結果であった。さらに、液体の経路を可視化するため、死亡したばかりの新鮮個体に造影剤を注入し医学部のCT (Computed Tomography: コンピュータ断層撮影) で撮影したが、腹側全体に一塊の造影剤の像が映ったのみで、液体の経路らしきものは可視化できなかった(図2B)。これでは歩行フラップの動く仕組みは説明できない。振り出しに戻ってしまった。

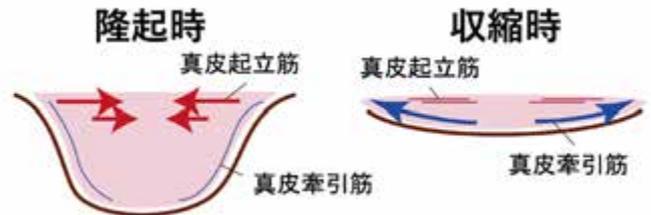


図4 歩行フラップの動く仕組みの模式図(仮説)。真皮起立筋(赤)と真皮牽引筋(青)が拮抗して働き、歩行フラップを隆起・伸縮させて動かす。矢印は筋の動く方向を示す。(Omura et al., 2022より一部改変)

皮膚が足となっている!

仮説が外れてしまったので、再びハナイカの行動を観察し直した(図2C)。すると彼らはフラップをかなり柔軟に伸縮させおり、その伸縮は背側と横側に存在する皮膚突起と類似しているのではないかと。

組織サンプルの皮膚内を注意深く観察すると、なんと皮膚内に筋の走行が観察された。これは頭足類の皮膚突起に特有の構造だ(皮膚突起に特有の構造とは、皮膚内に真皮起立筋とその拮抗筋である真皮牽引筋、およびコラーゲン等の柔軟な組織が存在する)(図3)。真皮起立筋と真皮牽引筋の伸縮弛緩により、皮膚突起を隆起・収縮させる仕組みである(Allen et al., 2013; 2014)(図4)。

また、歩行時は歩行フラップの白い模様がフラップの動きとともに変化していた。これにより皮膚が伸縮してフラップとなっていることがわかる(図5)。

以上の結果より、ハナイカの歩行フラップは皮膚突起であると結論付けた(Omura et al., 2022)。

ハナイカの歩行フラップの特徴

皮膚突起の役割 頭足類の皮膚突起の主な役割はカモフラージュだと考えられている。遊泳時は突起等の構造物が無い方が水の抵抗を減らすことができるため、停止時のみ3次元的に皮膚表面の凹凸を作る方が運動効率が良い。皮膚突起のその他の役割としてコミュニケーション、威嚇、擬態等が考えられている(Allen et al., 2013; 2014)。皮膚突起は体の背側もしくは横側に存在することが多い事からも、やはり外部からの見た目を変える役割が主だと推察される。一方ハナイカは背側と横側のみではなく、腹側にも皮膚突起(歩行フラップ)を持つ。そしてこの腹側の皮膚突起に運動の役割を持たせている。これは歩行を行うハナイカ特有の皮膚突起の使用法である。

他の四足歩行動物との比較 陸上四足歩行動物の後肢は、骨が

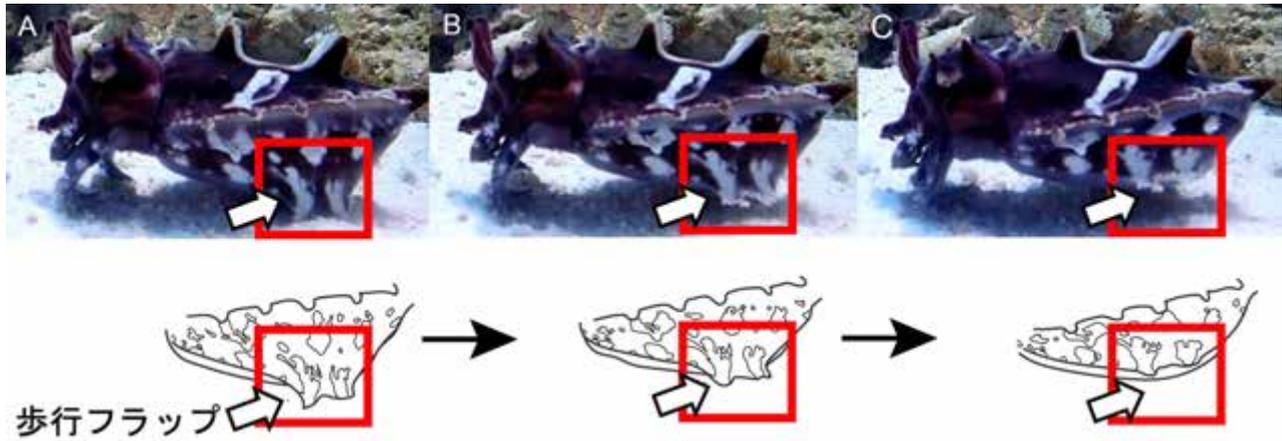


図5 ハナイカの歩行時のフラップ形態の変化。歩行フラップの動きに伴い、白い模様の変化している。経時変化はAからC。白矢印は歩行フラップを指す。(Omura et al., 2022より一部改変)

筋の起止や運動軸となり、筋が伸縮して動きを担う仕組みである。この構造により体重支持と四足歩行を可能とする (Liem et al., 2001)。しかしハナイカが後肢として使う歩行フラップは皮膚突起の構造を持ち、内部は柔軟な組織である。そのため歩行フラップの物理的強度は陸上四足動物より遥かに弱い可能性が高い。強度が弱いにもかかわらず皮膚突起構造を後肢として使用できるのは、水中の浮力により歩行フラップの体重支持の負荷が減るためだと考えられる。

まとめと今後の展望

本研究によりハナイカの歩行フラップは皮膚突起であることが明らかになった。皮膚突起を四足歩行に利用することは、底生生活に適応したハナイカのユニークな特徴である。本研究ではハナイカの歩行様式の一部が明らかになったに過ぎない。そこで現在はハナイカの発生学的調査や歩行フラップの3次元解析も進めている。今後はフィールド観察や成長に伴う変化等の知見を合わせ、ハナイカの運動機構や生態を総合的に解明していきたい。

最後に

この研究内容は私が昔から行いたかったものである。実行できたのはかなり後になってからだが、形にすることができて非常に嬉しい。

一般に研究助成金の申請はバックアップをもらえる所属がないと申請ができず、年齢や学位取得後の年数も加味されるため、中断期間が長いと不利になりやすい。研究中断理由として出産等は制度上考慮されるが、それ以外の事情は中断理由として考慮される事は少ない。しかし人生で起きる出来事やタイミングは人それぞれであり、誰もが人生前半で自分の夢を自分の為に追える状況にあるわけでも、制度通りの出来事が起きるわけでもない。そんな中、胸に持ち続けていた研究テーマに光を当ててください、論文出版の形になるまでご支援くださった公益財団法人無脊椎動物研究所個別研究助成は本当にありがたかった。人生には自分の力ではどうしようもないことも起きるが、その時その時にできる限りの事を行い、好奇心を持ち続けていれば、何らかの機会が訪れる事があるのかもしれない。今後はさらにイカの研究を進め、その成果を還元していきたい所存である。

謝辞

本研究の遂行にあたり、ハナイカの行動観察にご協力いただいた高野はるか氏 (水産庁)、岡慎一郎氏 (沖縄美ら島財団総

合研究所)、富田武照氏 (沖縄美ら島財団総合研究所)、宮本圭 (沖縄美ら島財団総合研究所)、笹井隆秀 (沖縄美ら島財団総合研究所)、研究の便宜を図ってくださった長谷川和範氏 (国立科学博物館)、瀬能宏氏 (神奈川県立生命の星地球博物館)、昆健志氏 (琉球大学)、船原大輔氏 (三重大学)、木村政司氏 (日本大学)、池田譲氏 (琉球大学)、岸田拓士氏 (日本大学)、標本観察でお世話になった川口亮氏 (琉球大学)、土屋幸太郎氏 (東京海洋大学)、武井史郎氏 (中部大学)、研究に有用な助言をくださった奥谷喬司氏 (国立科学博物館)、Jonathan Albert氏 (Natural History Museum, London)、Joseph Thompson氏 (Franklin & Marshall College)、窪守恒己氏 (国立科学博物館) に深謝申し上げます。本研究の一部は公益財団法人無脊椎動物研究所2021年度個別研究助成にご支援をいただきました。最後に、執筆機会をくださった公益財団法人水産無脊椎動物研究所の片山英里氏に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Allen, J. J., G. R. Bell, A. M. Kuzirian, R. T. Hanlon. 2013. Cuttlefish skin papilla morphology suggests a muscular hydrostatic function for rapid changeability. *J. Morphol.* 274: 645-656.
- Allen, J. J., G. R. Bell, A. M. Kuzirian, S. S. Velankar, and R. T. Hanlon. 2014. Comparative morphology of changeable skin papillae in octopus and cuttlefish. *J. Morphol.* 275: 371-390.
- Hanlon, R.T., and J. B. Messenger. 2018. *Cephalopod behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Liem, K. F., W. E. Bemis, W. B. Walker, and L. Grande. 2001. *Functional anatomy of the vertebrates: An evolutionary perspective third edition*. Brooks/Cole Publisher, USA.
- 奥谷喬司. 2009. イカはしゃべるし、空も飛ぶ。面白いイカ学入門。講談社。
- Omura, A., H. Takano, S. Oka, and S. Takei. 2022. Quadrupedal walking with the skin: The ambulatory flaps in "walking" cuttlefish (paintpot cuttlefish, *Metasepia tullbergi*). *Biol. Bull.* 243(1): 44-49.
- Omura, A., H. Takano, T. Tomita, T. Yamaguchi, and S. Oka. 2023. Ventral adhesive area in the limbs of walking cuttlefish (paintpot cuttlefish, *Ascarosepion tullbergi*): an adaptation for stable aquatic locomotion. *Acta Zool.* <https://doi.org/10.1111/azo.12491>.
- Roper, C. F. E., and F. G. Hochberg. 1988. Behavior and systematics of cephalopods from Lizard Island, Australia, based on color and body patterns. *Malacol.* 29: 153-193.
- Thompson, J. T., and J. R. Voight. 2003. Erectile tissue in an invertebrate animal: The octopus copulatory organ. *J. Zoo.* 261: 101-108.

コラム ～絵本の制作～

「イカ」 福音館書店 かがくのとも 2022年2月号 ぶん・え 大村文乃

サンゴ礁の大きなイカ、コブシメ *Ascarosepion latimanus* の生態について描いた絵本である (図A)。

一般に、イカと聞くと多くの人が細長いツツイカ類 (スルメイカなど。英語では squid) を思い浮かべる。しかし、海には様々な形のイカが存在する。そこで、イカの多様性を示すために、この絵本の主役にはあえて扁平な形のコウイカ類 (英語では cuttlefish) を選んだ。

実は私がコウイカ類の研究をしたと思ったのは、高校生の頃に「イカ・タコガイドブック」(土屋ら, 2002) でコウイカ科のコブシメやハナイカの写真を見た時である。当時私が知っていたイカといえはツツイカ類であり、コウイカ類を日常生活で目にするのは皆無であった。このガイドブックの写真を一目見たとき、その愛らしさに心を奪われた。それゆえ、このガイドブックで最初に紹介されるコブシメを絵本に描きたい思いもあった。

コブシメはコウイカ類の中で世界に2番目に大きい巨大種 (最大はオーストラリアコウイカ *Ascarosepion apama*) であり、サンゴ礁に生息するイカとして有名である。奄美諸島以南の熱帯インド太平洋のサンゴ礁域に分布する。沖縄では「くぶしみ」と呼ばれ親しまれており、コブシメという和名はくぶしみからきている。学名が *Ascarosepion latimanus* (*latus*: 幅広い, *manus*: 手)、英名が Broadclub cuttlefish であることから分かるように、コブシメは触腕の先端の掌部が他のコウイカと比べて幅広大きい。

以下、絵本製作時のエピソードを少しご紹介したい。

絵本制作にあたり、取材のために沖縄でダイビングを行った (図B, D)。また、沖縄県名護市場で新鮮個体を購入し、形態を観察した (図C)。

生態についての絵本は、コブシメのみではなく餌生物、捕食者、周囲の環境等も描くことになる。この捕食者の選定が少しやっかいであった。それはコブシメの天敵はゼブラウツボであるという説があったからである。しかし、成体のコブシメは外套長が50cm以上にまでなるため、ゼブラウツボが天敵になるのは幼体の時期のみだろう。成体の天敵になるとは考えにくい。そこで、サメがイカを捕食することは

一般に知られているため、サメにしようと考えた。しかし、サメがコブシメを捕食している映像がなかなか見つからない上に、サメの種類が特定できない。そこで魚類分類学を専門とする神奈川県立生命の星・地球博物館瀬能宏氏に相談し、サメの捕食痕があるコブシメの情報を収集するとともに、サメの機能形態学を専門とする美ら島財団富田武照氏から知見を得て、捕食者をカマストガリザメに決定することができた。

描く際に特に苦労したのは産卵シーンである。コブシメのメスは卵を腕に持ち、腕を伸ばしてサンゴの奥深くに産みつける (図E, F)。サンゴの奥深くに産みつけることで、ウミガメ等に捕食されるのを防ぐと考えられている。(インターネットで検索するとコブシメの卵がサンゴの上に乗っている写真があるが、あれは自然下ではあり得ない。人間が撮影用に取り出したものと考えられる。目立つ場所に産んでいたら、卵はすぐ捕食されてしまうだろう。) そのため、卵を生みつけている場面では、メスの腕の様子を外から観察しにくい。しかし、「産卵中であることを分かりやすくするために、メスが卵を持っている様子」という編集さんからの指摘があった。コブシメの行動生態の論文は多くあるが、産卵時の腕先端の様子がわかりにくい。そこで実際に産卵シーンを何度も観察すると、サンゴに腕を入れる直前にすでに腕の先端に卵を持っており、腕先端から卵が少し見える時があることがわかった。産卵シーンはその観察を基に描いている (図G)。

また、付録のポスターには多様な形態のイカを選定して描いた (図J)。これらのポスターは主に Natural History Museum, London と国立科学博物館の収蔵標本を基に描いている (図H, I)。

絵本を開き、沖縄の海中を旅する気分になりながら、イカの世界を少しでも楽しんでいただけたら幸いである。

参考

土屋幸太郎, 山本典暎, 阿部秀樹. (2002) イカ・タコガイドブック, 阪急コミュニケーションズ.



- A. 絵本表紙。コブシメのオスがサンゴ礁で泳いでいる姿を描いた。
- B. 沖縄の海中で取材中の様子。
- C. 沖縄名護市場。新鮮な魚類が並ぶ。コブシメが水揚げされない日も多いため、連日通う。一般人は立ち入れないので研究連携のある魚屋さんに競り落としていただく。
- D. コブシメのオス。ダイビングにより撮影。
- E. コブシメのメスの産卵の様子。メスは腕を伸ばし、サンゴの奥に卵を産みつける。
- F. コブシメの卵。ユビエダハマサンゴの奥に生みつけられている。上面から撮影。矢印は卵。
- G. 腕の先端に卵を持つメスのコブシメの原画。
- H. Natural History Museum, London.
- I. ポスター作成時に観察した Natural History Museum, London の標本。どの標本もガラスの標本瓶に入っている。これらを基にポスターを作成する。
- J. 付録のポスター。多様な形態のイカを選び描いた。

ペルーの温泉から新種のヨコエビを発見

New Species of hyalellid amphipod from an ancient hot spring in Peru

広島大学教育学部・大学院人間社会科学研究所 富川 光 (Tomikawa, Ko)

ヨコエビという生き物をご存知だろうか。多くの方は名前も聞いたことがないかもしれない。エビヤカニ、ミジンコなどと同じ甲殻類に分類されるが、彼らとは違いヨコエビは一般的にはマイナーな動物である。しかし、生態系では重要な役割を果たすなど、じつは人間生活を支える縁の下のような存在なのである。ヨコエビは基本的に冷水性の分類群であるため、高温環境にはほとんどみられない。ところが最近、私たちの研究グループは水温50℃を超える高温に生息するヨコエビを新種として発表した。本稿では、この興味深いヨコエビについて紹介したい。

ヨコエビとは

ヨコエビは名前に「エビ」と付けられているが、じつはエビとはあまり近縁ではなく、ダンゴムシやワラジムシなどに近いなかまである。体の左右どちらかを下にして水底などを素早く移動する姿からヨコエビとよばれるようになったようだ(富川2023)。

一般的にはあまり馴染みがなさそうなヨコエビであるが、生態系では動植物の枯死体などを食べる分解者として重要な役割を果たしている。また、サケやマス、ヒラメやタイなど水産上重要な魚類の餌生物としても欠かせない存在である。つまり、私たちの食卓はヨコエビに支えられているといっても過言ではないのである。

ヨコエビは、これまでに世界で1万種以上が知られている。これはエビヤカニなどが含まれる十脚類に匹敵する種数である。このことから、ヨコエビが大きな分類群であることがお分かりいただけるだろう。日本からは約400種が報告されている(Tomikawa 2017)。しかし、日本におけるヨコエビの分類学的

研究は不十分であり、未発見の種が多く残されていると考えられている。調査が進めば日本産種は1,000種を超えると思われている(石丸2001)。

ヨコエビはどこに生息しているのだろうか。ヨコエビの種多様性が最も高いのは海域である。浅海から深海まで、幅広い深度に適応した多様な種がみられる。マリアナ海溝のような水深1万メートルを超える深さにまで出現するから驚きである。河口などに形成される汽水域から河川の中・上流、湖沼などの淡水域にも多くの種が出現する。洞窟などには暗黒環境に適応して眼や体の色素が退化した地下水性種がみられる。さらに乾燥耐性を獲得することで陸域に進出したグループもある。このように地球上のあらゆる環境に適応し繁栄しているヨコエビであるが、基本的に冷涼な環境を好む分類群である。寒さにはめっぽう強く、氷に閉じ込められても、氷が解けるとふたたび元気に泳ぎ出したという記録もある。いっぽう暑さには弱く、特に淡水性の種は湧水や溪流などの冷たくてきれいな水に出現する傾向がある。

ペルーの温泉でヨコエビが見つかる

ところが、驚くべきことに高温の温泉に生息するヨコエビがいるのである。ペルー北部のカハマルカという都市に「インカの温泉(Baños del Inca)」とよばれる温泉がある。インカ帝国最後の皇帝アタワルパも好んで利用したというこの温泉からヨコエビが見つかったのだ(図1, 2)。

1989年、川崎義巳氏(健康と温泉フォーラム)らはインカの温泉の調査中に温水中を活発に泳ぐ小さな甲殻類を発見した。川崎氏らの調査により、この甲殻類はヒアレラ属(*Hyalella*)のヨコエビであることが突き止められた。2000年に静岡県で開



図1 インカの温泉から見つかった新種ヒアレラ・ヤシュマラ *Hyalella yashmara* (デーザ教授ご提供)。



図2 インカの温泉の冷却プール (川崎義巳氏ご提供).

催された「世界温泉ミュージアム&メッセ」においてペルーから空輸された生きた個体が展示されると、高温に生息する珍しい生き物ということで大きな話題になったという。高温水にすむこのヨコエビの生体の輸送は困難を極めたが、特製の輸送用保温瓶を開発するなど大きな苦勞を経て、ペルーから日本への輸送を実現したという。この経緯については川崎氏のご著書『アチチ君の温泉教室』(民事法研究会, 2002年)に詳しい。

インカの温泉に生息するヨコエビは、現地では古くから「皇帝のエビ」とよばれていたらしい(川崎 2002)。このヨコエビがヒアレラ属であることまでは明らかにされたが、残念ながら当時は種レベルの同定までは至らなかった。ヒアレラ属には100種近くが知られており、どの種も形態的によく似ているため、種の特定は極めて困難だったのである。

分類学的研究のスタート

2021年、著者は大森氏(東京海洋大学名誉教授)のご著書『エビとカニの博物誌—世界の切手になった甲殻類』(築地書館, 2021年)でインカの温泉に生息するこのヨコエビについて知った。正確には、大森氏からの依頼で出版前の原稿を拝見する機会をいただいたのであった。お送りいただいた原稿を拝読して驚いた。温泉という高温環境に生息するヨコエビがいるとは想像もしていなかったからである。

早速、大森氏を介して前述の川崎氏をご紹介いただき、温泉ヨコエビについての情報収集を始めた。川崎氏によると、ペルーから日本へ輸送された個体については展示後の行方は分からなく、おそらく標本も残っていないだろうとのことであった。そこで、川崎氏の温泉研究の共同研究者であるペルーのカハマルカ大学のニルトン・デーザ教授(Nilton Deza)に連絡を取ったところ、現在でもインカの温泉にはヨコエビが多数生息していることが分かった。川崎氏とデーザ教授のご協力をいただき、インカの温泉に生息する「皇帝のエビ」の正体を確かめる共同研究がスタートした。

温泉ヨコエビは新種だった

ヒアレラ属は、北米大陸と南米大陸の淡水域に広く分布する分類群である。地表水だけではなく地下水性種も知られており、さまざまな淡水環境を生息地として利用している。この属は100種以上を含む大きなグループで、特に南米大陸での種多様性が高い。そのため、ヒアレラ属は南米大陸起源と考えられてきた(Väinölä et al. 2008)。インカの温泉の種が既知種のどれ

にあたるのか、あるいは名前の付けられていない未記載種なのか、これを判断するためには、この属に含まれるすべての既知種との比較が必要不可欠であった。

デーザ教授のご協力を得て、インカの温泉から新たにヨコエビを得ることができた。折しも新型コロナウイルス Covid-19の世界的流行により国際的な物流が制限される中で、何とか無事にペルーから日本へヨコエビの標本を輸送することができたことは幸運であった。

ヨコエビの分類には体のさまざまな部位の形質が使われる。しかも、ヒアレラ属のヨコエビは体長5mm前後とかなりサイズが小さい。そのため、各部の細かい形態、とりわけ付属肢(触角や脚などをまとめてこうよぶ)に生えた刺毛の数などの微細な特徴は顕微鏡でなければ観察が難しい。そこで、顕微鏡下で解剖して付属肢を外し、これをスライドガラス上に封入剤で封入してプレパラートを作成した後、光学顕微鏡を用いて観察を行った。

詳細な形態観察の結果、インカの温泉の種はペルーに分布する *H. meinerti* という種と形態的に最も類似することが分かった。しかし、インカの温泉の種は付属肢の形態などにより明確に区別できることが分かった。そこで新種記載論文を執筆し、2023年に新種ヒアレラ・ヤシュマラ *Hyaella yashumara* として公表した(Tomikawa et al. 2023)。

この新種ヨコエビについては、形態形質に基づく分類学的検討を行うとともに、DNAの塩基配列データを用いた分子系統解析を行い、進化史の解明を目指した。系統解析の結果、ヒアレラ・ヤシュマラは南米ペルーに分布するにもかかわらず、北米大陸に分布する複数の種と近縁であることが分かった(図3)。このことから、ヒアレラ属はヒアレラ・ヤシュマラに近縁な南米大陸の系統が北米大陸に侵入することで分布を拡大した可能性が高いことが明らかになった。ヒアレラ・ヤシュマラはヒアレラ属の進化を解明する上でも重要な種だったのである。

高温環境への適応

温度は生物の代謝に大きな影響を及ぼすため、高温環境に生息できる分類群は限られる。多細胞動物の場合、50℃以上の環境に出現する種は非常に少ない。

甲殻類は水中から陸上まで様々な環境に適応した多様な種がみられる分類群である。甲殻類のなかで最も高温に生息するのは、マレーシアの温泉から見つかったイデユソコミジンコ(*Thermomesochra reducta*)である。イデユソコミジンコの生

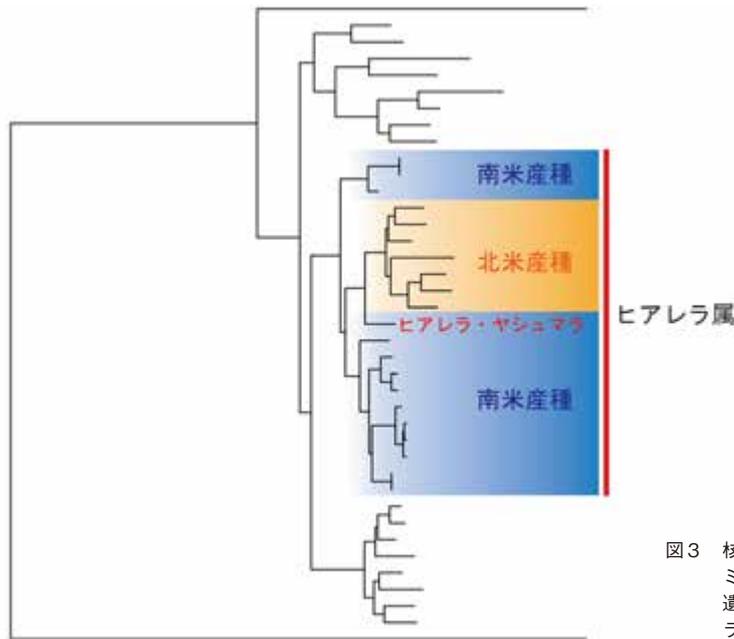


図3 核の28S rRNA およびミトコンドリアのCOI遺伝子に基づくヒアレラ属の系統樹。

息地の水温は38~58℃と報告されている (Itô and Burton 1980)。これに匹敵する高温に生息するのが、アフリカはコンゴの水温55℃の温泉から発見されたテルモสบアエナの一つである (Baker 1959)。このほか貝形虫やムカシエビ、等脚類といった分類群で高温環境に生息する種が知られている。

さて、ヨコエビにおける生息水温については、アメリカのエローストン公園の温泉にすむヨコエビ属 (*Gammarus*) の一種 *G. limnaeus* の38℃が最高記録であった。しかし、インカの温泉から見つかった新種ヒアレラ・ヤシユマラは、これを大きく上回る水温の環境に出現する。インカの温泉は源泉が約78℃と高温であるため、冷却用のプールで湯温を下げた後に入湯に利用される。ヒアレラ・ヤシユマラが見つかったのは冷却プールと周辺の小さな小川で、水温は35~50℃であった。実験室における予備的な実験では、本種が生存可能な水温は19.8~52.1℃であった。このことから、ヒアレラ・ヤシユマラは高水温環境に適応進化しており、およそ20℃以下の水温では生存できなくなってしまったと考えられる。本種の発見は、ヨコエビ類の生息可能な高水温記録を大きく更新したのである。

今後の展望

近年の温暖化による水温の上昇は、冷水環境を好む淡水生物の生存に対する脅威となっている。今後、ヒアレラ・ヤシユマラの生態や生理を詳しく調べることで、甲殻類における高温耐性のしくみが明らかにできることが期待される。これらの知見は、ヨコエビ類はもちろんのこと、トゲウオ科魚類やサンショウウオ類などの冷水性淡水生物の保全のための基礎的情報として非常に重要である。

ヒアレラ・ヤシユマラの発見により、南米大陸北部の種の生物地理学的重要性が浮かび上がってきた。いっぽう、ヒアレラ属は北米大陸と南米大陸のほぼ全域に分布し、これまでに100種以上が知られている大きな分類群であるが、今回、人間生活に近いインカの温泉からも新種が見つかったことから、ペルーにおける種多様性はまだ十分に解明されていないことが明らかになった。未調査地域におけるフィールドワークと分類学的研究を進めることで、ヒアレラ属の真の種多様性を明らかにすることができるだろう。さらに、新たに発見される種を含めた詳細な遺伝子解析を行うことにより、本属の南米大陸から北米大

陸への分布域拡大過程がより明確に示され、種多様化の理解が進むことが期待される。

謝辞

本研究をスタートさせる重要なきっかけを与えてくださった故大森信氏 (東京海洋大学名誉教授) に厚くお礼申し上げる。共同研究者の川崎義巳氏 (健康と温泉フォーラム) とニルトン・デーザ教授 (カハマルカ大学) には、研究の計画段階からサンプルの収集と輸送、そして論文作成まで親身になってサポートいただいた。公益財団法人水産無脊椎動物研究所の片山英里氏には本稿の執筆の機会をいただくとともに、原稿のとりまとめまで大変お世話になった。心から感謝申し上げます。

引用文献

- Baker D. (1959) The distribution and systematic position of the Thermosbaenacea. *Hydrobiol.* 13: 209-235.
- 石丸信一 (2001) ヨコエビの分類学の発展—近年の動向。月刊海洋, 号外. vol. 26: 15-20.
- Itô T. and Burton J.J.S. (1980) A new genus and species of the family Canthocamptidae (Copepoda, Harpacticoida) from a hot spring at Dudun Tua, Selangor, Malaysia. *Zool. Jahrb., Abteilung Syst.* 107: 1-31.
- 川崎義巳 (2002) アチチ君の温泉教室—そこが知りたい温泉の見方、利用の仕方。民事法研究会, 223 pp.
- 大森信 (2021) エビとカニの博物誌—世界の切手になった甲殻類。築地書館, 208 pp.
- Tomikawa K. (2017) Chapter 9, Species diversity and phylogeny of freshwater and terrestrial gammaridean amphipods (Crustacea) in Japan, 249-266. Motokawa M. and Kajihara H. (eds.), *Species Diversity of Animals in Japan*, Springer.
- 富川光 (2023) ヨコエビはなぜ横になるのか。広島大学出版会。
- Tomikawa K., Kawasaki Y., Leiva A.M. and Deza N.A. (2023) Description of a new thermal species of the genus *Hyaella* from Peru with molecular phylogeny of the family Hyaellidae (Crustacea, Amphipoda). *Invertebr. Syst.* 37: 254-270.
- Väinölä R., Witt J.D.S., Grabowski M., Bradbury J.H., Jazdzewski K. and Sket B. (2008) Global diversity of amphipods (Amphipoda; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:241-255.

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

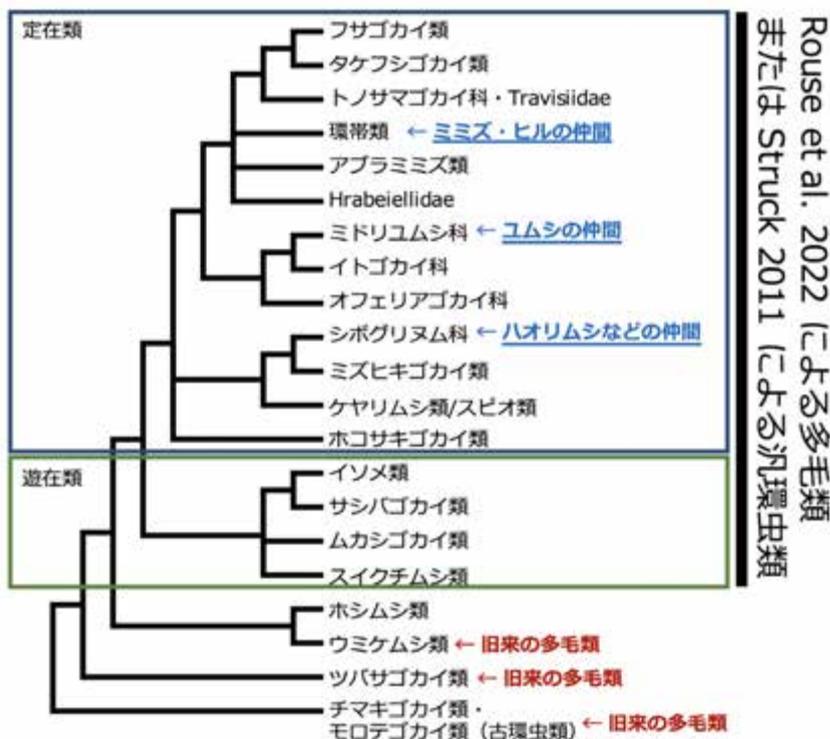


図1 環形動物の系統関係の抜粋。枝分かれが近いものが系統的に近縁であることを示す。見やすさのため横線をグループ名の位置まで伸ばしているため、線の長さは意味を持たない。一つの分岐に3つ以上の枝分かれがあるものは、それらの類縁性が不明であることを示す。Rouse et al. (2022) によって定義された多毛綱の内側に環帯類の仲間などが含まれるが、外側にウミケムシ類など旧来の多毛類が複数位置することが分かる。なお、ここに示した系統樹は、Struck (2019) や Rouse et al. (2022) を参考に、著者の判断により概述したものであり、研究者により見解が異なる箇所や、今後の研究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

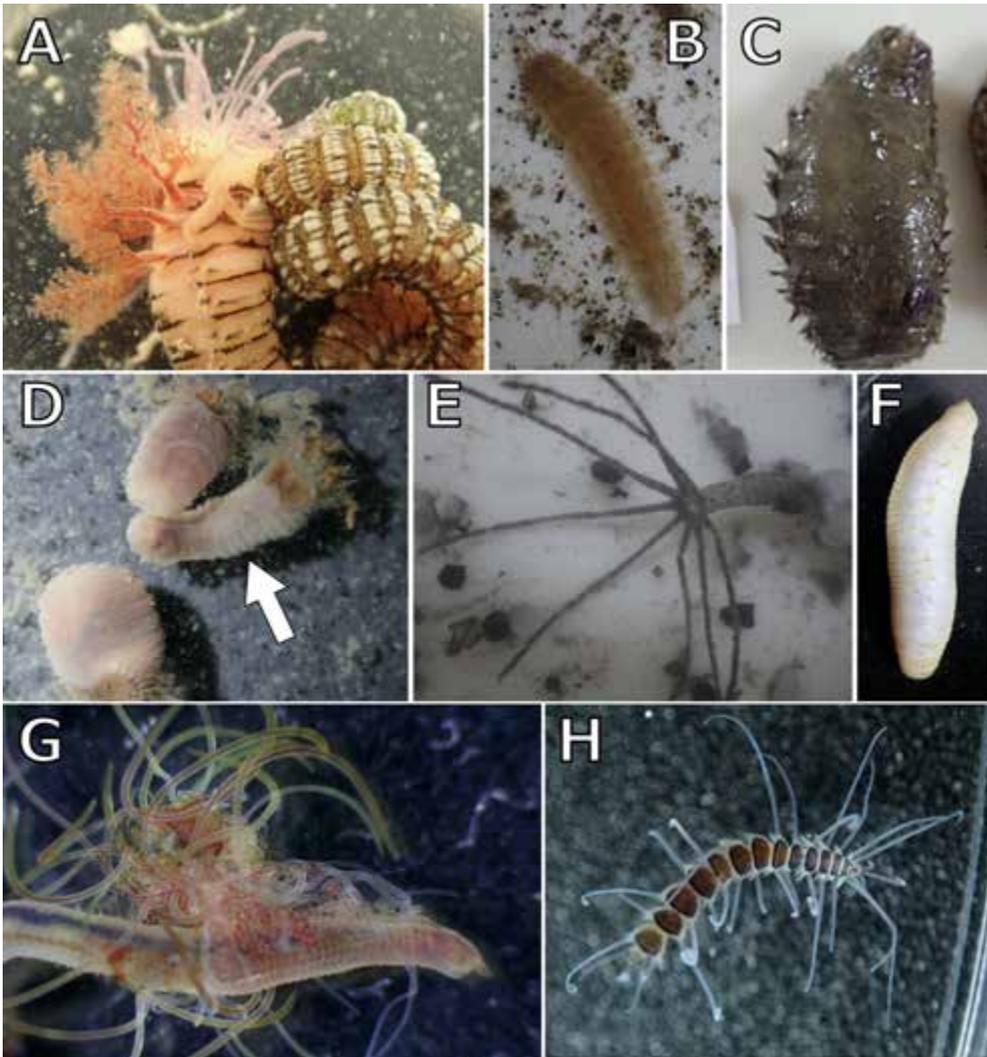


図2 環形動物の様々なグループ。
A, フサゴカイ科。B, ウロコムシ科。C, コガネウロコムシ科。D, ダルマゴカイ科。左端の個体は口吻が出ていない状態で、口吻が出た状態では矢印をつけた個体のような見た目になる。E, タケフシゴカイ科フウシャケフシゴカイ属の砂泥で作られた棲管。左側の放射状の棘のような部分と右側の主軸の一部を海底から突出させる。F, Travisiiidae 科。G, ミズヒキゴカイ科。H, シリス科。

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.

財団からのお知らせ

イベント案内

2024年度は「親子で楽しむ海の生き物わくわくウォッチング」（神奈川県横須賀市）と大人向け磯の観察会（茨城県ひたちなか市）を開催いたします。皆さまぜひご参加ください。

詳細は財団 Web サイト、会員メーリングリストでお知らせいたします。

■ 第16回「親子で楽しむ海の生き物わくわくウォッチング2024」

観音崎自然博物館にて毎年行っている観察会で、大人から子供まで海の生物を楽しめる観察会です。大人お一人でも参加いただけます。イソギンチャクや貝をはじめ、ウミウシ、カニや魚などさまざまな生物が観察できます。

- 【場 所】 観音崎自然博物館（神奈川県横須賀市鴨居4-1120）
 【日 時】 2024年5月11日（土） 10:00～14:30ごろ
 【対 象】 4歳以上
 【参 加 費】 小人（中学生以下）500円、大人（高校生以上）1000円
 【定 員】 60名（先着順、定員に達し次第締め切ります）
 【申込締切】 4月30日（月） ※要申込
 【申込・問合せ方法】 Web サイト、メール等



■ 大人向け観察会「磯の生物勉強会」

大人向けの磯の観察会です。昨年と同じ場所での開催ですが、協力団体も増え、磯での観察から採集された動物の解説まで、内容をより充実させて行います。今年はどうな生き物が見られるでしょうか？

共催（予定）：ミュージアムパーク茨城県自然博物館、アクアワールド茨城県大洗水族館、地球レーベル、茨城の海産動物研究会

- 【場 所】 ひたちなか市の海岸（茨城県ひたちなか市）
 【日 時】 2024年6月8日（土） 10:00集合予定
 【対 象】 中学生以上
 【定 員】 30名（先着順、定員に達し次第締め切ります）
 【申込締切】 5月20日（金） ※要申込
 【申込・問合せ方法】 Web サイト、メール等（4/15受付開始）



同海岸では、当財団共催の他団体による観察会が下記の日程で行われます。

詳細は各主催者のウェブサイト等をご確認ください。

5月25日（土）主催：ミュージアムパーク茨城県自然博物館 (<https://www.nat.museum.ibk.ed.jp/>)

5月26日（日）主催：地球レーベル (<https://chikyulabel126014918.wordpress.com/>)

編集後記

今号の表紙はミヤコウミウシ *Dendrodoris krusensternii* です。大きさが10cmほどになる普通種で、磯でも比較的に見つけやすい種です。体色の変異も多く、図鑑などで多様なパターンの写真が見られます。実際にこのウミウシを見ると引き込まれそうなほどの綺麗な体色をしています。撮影地である茨城県の中中部では、昨年、多く観察されました。

今年も上記の観察会を2つ開催予定です。ご都合の合う方はぜひご参加ください。昨年の「わくわくウォッチング」は異例の台風の影響により、中止せざるを得ない状況になってしまいました。今年は天気に恵まれることを願うばかりです。また、見学会など、他のイベントも計画をしておりますので、どうぞお楽しみに！