

海にすむ「陸生」ワラジムシ, ヒゲナガワラジムシから探る ダンゴムシ・ワラジムシ類の陸上進出

Exploration of isopod terrestrialization:
the study focused on the *Olibrinus*, “terrestrial” isopods living in the sea

東京大学大学院理学系研究科附属臨海実験所 乾 直人 (Inui, Naoto) 三浦 徹 (Miura, Toru)

はじめに

ダンゴムシ・ワラジムシを知らない／見たことがない、という人はあまりいないであろう。生物に詳しい方はこの生き物がエビやカニなど甲殻類の仲間だということをご存知かと思う。筆者らは日常生活でもよく見かけるこのダンゴムシ・ワラジムシに着目して、動物の重要な進化イベントである陸上進出の過程やメカニズムを解き明かしたいと考えている。

我々人類も含めた全ての陸生の動物は海に起源を持ち、過去に海から陸に進出した生物の子孫にあたる。その中でなぜこの生物に着目したのか、本稿では陸上に生息するダンゴムシ・ワラジムシ類の特徴と、陸上進出過程を解明する鍵を握る（かもしれない）海にすむワラジムシ、ヒゲナガワラジムシ類について紹介したい。

ダンゴムシ・ワラジムシ類の特徴

ダンゴムシ・ワラジムシ類は等脚目 Isopoda ワラジムシ亜目 Oniscidea というグループに属する甲殻類で、地球上から現在約4,000種弱が知られている (Hornung, 2011)。例えば海岸や港で目にするフナムシ類もこのワラジムシ亜目に含まれるが、ごく少数の例外を除いてほぼ全種が陸上に生息している。このグループに比較的近い他の等脚目甲殻類はグソクムシ類、コブムシ類、ヘラムシ類などが知られるが、そのほとんどは海に生息している。これら水生の等脚類は小型の種が多く普段見かけることはあまりないが、「深海のダンゴムシ」として知られ

るオオグソクムシ属などは多少有名かもしれない。

ダンゴムシ・ワラジムシ類は水生の等脚類と大まかな体のつくりは共通している。体は頭部・胸部・腹部に分かれ、歩行に用いる7対の胸脚と、主に呼吸・浸透圧調節に用いる5対の腹肢を持つ (図1)。また、どちらも幼生期を持たない直達発生型の発生様式を取り、卵は親の育房で保育された後、親と似た姿の子供が生まれてくる。この発生様式は未熟な卵や幼体を乾燥から保護することにつながるため、陸上環境へ進出する前提条件として有利に働いたのではないかと推測されている。

その一方で、ダンゴムシ・ワラジムシ類は水生種とは異なるいくつかの形態的特徴を持つ (図1; Hornung, 2011)。例えば、水生の等脚類は2対の触角を持つが、ダンゴムシ・ワラジムシ類は第1触角がかなり退化しており、見た目には1対しかないように見える。また腹側の側面には吸収・排泄した水分を循環させるための剛毛列 (導水系: Water conducting system) が存在し、腹部に水分を供給している。腹肢で空気呼吸を行うため一部の種は腹肢に特異な表面構造を持つ。特に乾燥した環境にすむ種は腹肢の表皮が内部に陥入して肺を形成する (Inui et al., 2022)。その他、尾肢や顎などの形態も異なる。これらの形質は海から上がった後に、乾燥した陸上環境への適応に伴って獲得されたと考えられている。

ダンゴムシ・ワラジムシ類の系統と生息環境：海から陸へ

陸上進出を研究する上でダンゴムシ・ワラジムシ類を用いる最大の理由はその生息環境の多様性にある (図2)。普段目にする

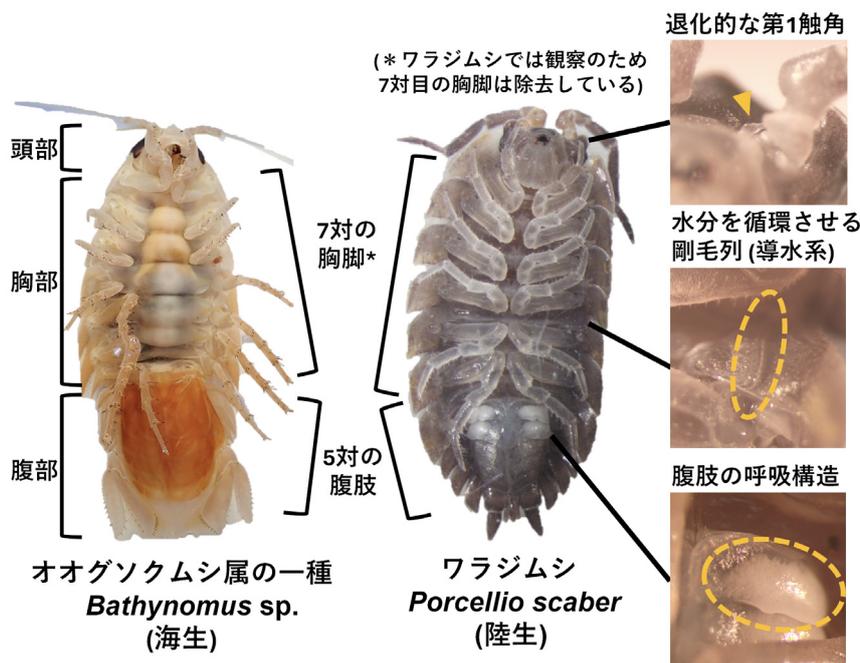


図1 ワラジムシ類に見られる陸上環境への適応形質

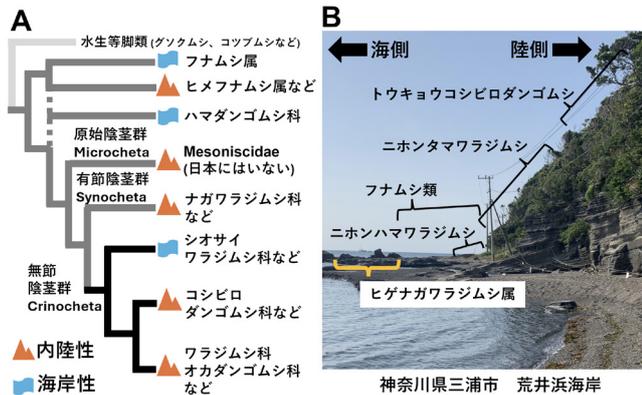


図2 ワラジムシ類の系統と生息環境
A: ワラジムシ亜目の系統関係 B: 三崎臨海実験所周辺の海岸に生息する種とその生息域

ダンゴムシ・ワラジムシ類であるオカダンゴムシ *Armadillidium vulgare*・ワラジムシ *Porcellio scaber* などは最も派生的な無節陰茎群 Crinocheta という系統に属している (布村, 2015)。ほとんどの種 (全体の約8割) はこの無節陰茎群に属するが、これ以外にもフナムシ科、ハマダンゴムシ科、原始陰茎群、有節陰茎群など異なる系統が存在し、系統全体では海岸から草地、森林、洞窟、砂漠など、様々な陸上環境に生息する種が確認されている。系統関係や化石情報からダンゴムシ・ワラジムシ類は海から海岸を経て直接陸へ進出したことが示唆されており (Broly et al., 2013; Sfenhourankis et al., 2020)、現生の様々なワラジムシ類を比較することで陸上進出の過程をある程度推測することができる。多くの陸生動物では比較的近縁な祖先形質を残す水生種や水生と陸生の間段階にあたる種が絶滅しているため、この特徴は大きなメリットとなる。

特に海岸の周辺に生息する種の多くは図1で挙げたような適応形質があまり発達せず、より水生種に近い形態をしている傾向がある。このような種は陸上進出初期の状態を反映している可能性があるため重要だが、複数の系統に海岸性の種が存在するため (図2A)、詳細な進化過程については議論が続いている。

筆者らが所属する三崎臨海実験所周辺の海岸では海岸林から海まで連続した植生が存在し、海からの距離に応じて異なる環境に生息する様々な系統の種が観察できる (図2B)。海岸林にはトウキョウコシビロダンゴムシ *Spherillo obscurus* やハヤシワラジムシ類 *Lucasioides* sp. が生息し、それよりやや海に近い植生にはニホンタマワラジムシ *Alloniscus balssi* やニッポンヒイロワラジムシ *Littorophiloscia nipponensis* が、海岸の波打ち際にはニホンハマワラジムシ *Armadilloniscus* cf. *ellipticus*、広い海岸周り全域にフナムシ類 *Ligia* spp. が生息する。このうち最も海よりとみなせる、海岸の潮間帯に生息しているのが今回紹介するヒゲナガワラジムシの仲間である。

潮間帯に生息するヒゲナガワラジムシ

筆者らは臨海実験所周辺の海岸でワラジムシ類を探す過程で、オレンジ色をした小型のワラジムシ類を発見した (図3A)。海岸に生息するワラジムシ類としては岩礁や護岸を走り回るフナムシが有名だが、このオレンジ色のワラジムシはさらに海よりの潮間帯の埋もれた転石下から発見される (図3B, C)。形態を基に文献で調査すると、本種はヒゲナガワラジムシ科 Olibrinidae ヒゲナガワラジムシ属 *Olibrinus* に属する種であることが判明した。本属は現在日本からは未記載種を含む11種が

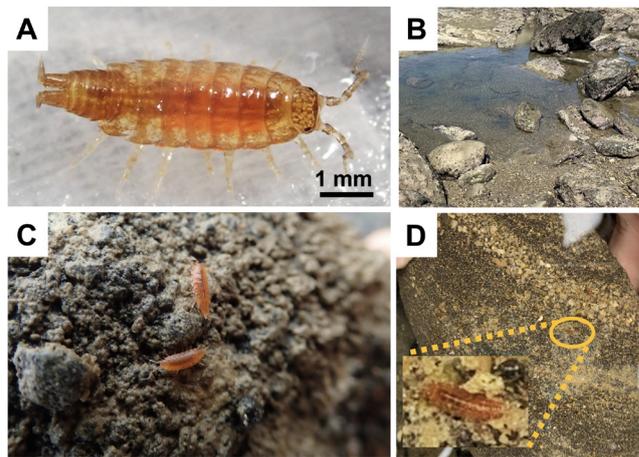


図3 潮間帯に生息するヒゲナガワラジムシ属の一種
A: ヒゲナガワラジムシ属の一種 *Olibrinus* sp. B: 本種が生息する環境 C: 転石下から見つかる本種 D: 満潮時に水中で確認される本種

認識されている (布村・下村, 2018) もの、形態的に類似する種が多く、三浦半島で採集される本種の種名は同定できていない。

本種が採集されるのは満潮時には水没する地点であり、潮が引いていないときに観察すると水中の石の下から発見される (図3D)。満ち引きに応じて陸地に移動しているわけではなく、ほぼ半陸生/半水生とみなせるような生態をしていると考えられる。また、見た目からわかるように体色が薄く、触角や尾肢が長いといった特徴があり、これは間隙環境に生息していることと対応している可能性が高い。

ダンゴムシ・ワラジムシ類の中でも特異な環境にすむヒゲナガワラジムシだが、このグループを対象にした研究は記載分類学的な研究が主で、系統的な位置 (どの種に近いのか) についても諸説ある。本種の生態は祖先的な状態を反映している可能性もあるが、二次的に陸から海に戻った可能性も考えられ、陸上進出の過程を考察する上で興味深い。そこで筆者らは本種の適応形質や系統的な位置を明らかにすることで、陸上進出過程への示唆が得られるのではないかと考えた。

ヒゲナガワラジムシから探るダンゴムシ・ワラジムシの陸上進出

本種の持つ適応形質について走査型電子顕微鏡を用いて観察したところ、本種も他種と同様に導水系を持つが、剛毛の数が

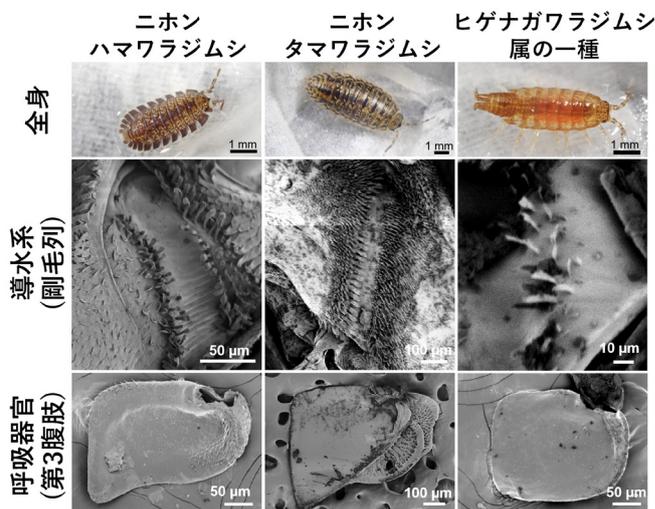


図4 ヒゲナガワラジムシ属における陸上適応形質

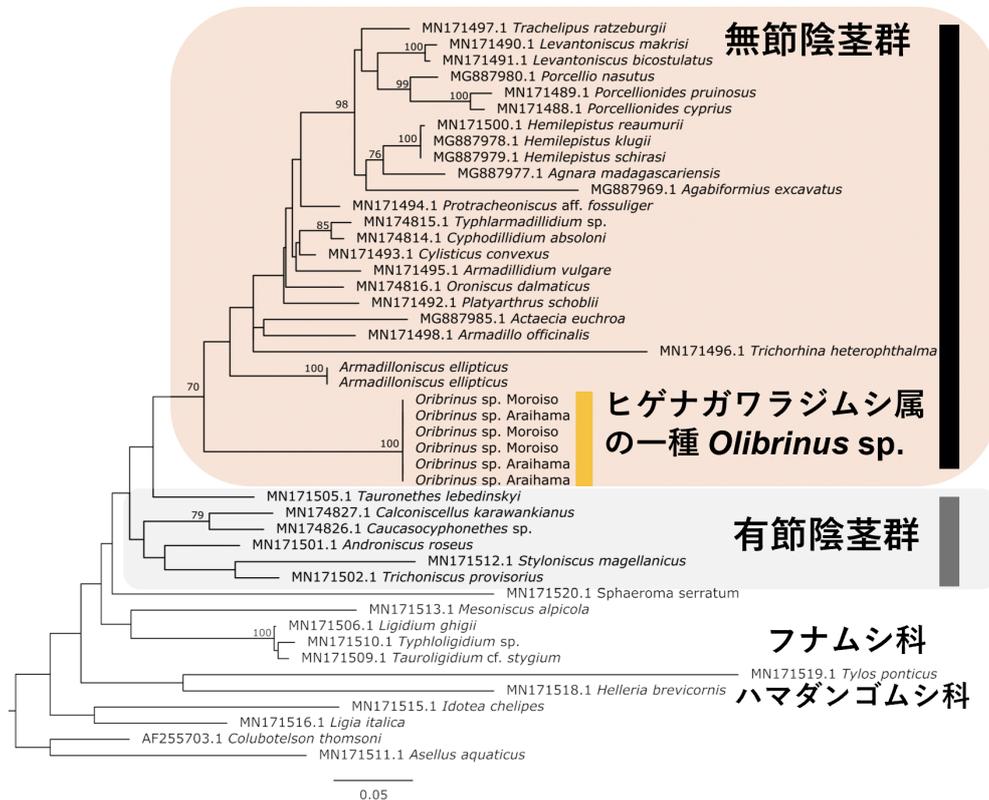


図5 ヒゲナガワラジムシ属の系統的位
 系統樹は3遺伝子983サイトに基づいて最尤法により作成した。Bootstrap 1,000回を反復し、Bootstrap 値70%以上を表示した。

明らかに少なくあまり発達していないことが判明した(図4)。また、呼吸に用いる腹肢についても観察したが、表面に明確な構造を持たず、これはニホンハマワラジムシなどの小型種とよく似ていた。海岸性の種でもニホンタマワラジムシなどは腹肢に網目状の構造を持つ。総じて水没する間隙環境に生息していることとよく合致した形態が認められた。

さらに、周辺の海岸で採集された個体からDNAを抽出し、核遺伝子である18S rRNA, 28S rRNA, NKA 遺伝子の部分配列を解読して本属を含めたワラジムシ類全体の分子系統樹を構築した。この結果、ヒゲナガワラジムシ類はワラジムシ亜目の中で最も派生的な無節陰茎群に含まれることが示唆された(図5)。一方で、無節陰茎群の中では最も初期に分岐しており、遺伝的な距離も他種と離れていることから、本種の形態・生態はワラジムシ類全体の中で祖先的かはわからないものの、無節陰茎群の祖先的な状態を反映している可能性が考えられる。ただし、全体的に樹形の支持率は低く、今後使用する種・配列情報を増やした解析を行う必要がある。煮え切らない曖昧な結論になってしまったが、陸上進出過程を推測する上で重要なグループであることは間違いない。

おわりに

ダンゴムシ・ワラジムシ類はその知名度の割には専門とする研究者が少なく、種や生態の記載、系統分類のような基礎的な情報も含めて重要な研究課題が多く残されている。筆者らは現在、特に腹肢の形態進化を中心に研究を進めており、各種の形態形成過程の観察や、ゲノム・トランスクリプトームデータの収集、分子発生実験の検討などを行っている。本稿をきっかけとして、今後日常でダンゴムシ・ワラジムシを見かけた際は、彼らの故郷である海や、そのそばで暮らす様々なワラジムシ類についても思いをはせていただければ幸いである。

謝辞

本研究を進めるにあたり、日常の研究活動を支えてくださった吉田学先生・黒川大輔先生・関藤守様・幸塚久典様・川端美千代様・小林格様・曲輪美秀様・三崎臨海実験所の皆様、東海大学の小口晃平先生ならびに広島修道大学の岡西政典先生にお礼申し上げます。また、海岸性のワラジムシ類の採集に関してご協力いただいたみうら漁業協同組合の皆様にご感謝申し上げます。最後に、本研究のご支援をいただいた水産無脊椎動物研究所と、本稿の執筆機会をくださった同研究所の片山英里氏に深謝申し上げます。

引用文献

- Broly P, Deville P, Maillet S. (2013) The origin of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). *Evol. Ecol.* 27: 461-476.
- Hornung E. (2011) Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: structure, physiology and behavior. *Terr. Arthropod Rev.*, 4: 95-130.
- Inui N, Kimbara R, Yamaguchi H, Miura T. (2022) Pleopodal lung development in a terrestrial isopod, *Porcellio scaber* (Oniscidea). *Arthropod. Struc. Dev.*, 71: 101210.
- 布村昇 (2015) 甲殻綱 Crustacea・ワラジムシ目(等脚目) Isopoda 日本産土壌動物第二版一分類のための図解検索(青木淳一編), 東海大学出版会, pp. 997-1065.
- 布村昇, 下村通誉 (2018) 日本産等脚目甲殻類の分類(49) —ワラジムシ亜目・ヒゲナガワラジムシ科1・ヒゲナガワラジムシ属1 海洋と生物, 40: 101-104.
- Sfenthourakis S, Myers AA, Taiti S, Lowry, JK. (2020) Terrestrial environments. M. Thiel, G. Poore (Eds.), *Evolution and Biogeography of the Crustacea, the Natural History of the Crustacea*, Oxford University Press, Oxford; UK pp. 375-404.