

種多様性研究と古生物学：間隙性貝形虫類を例として

塚越 哲

静岡大学理学部生物地球環境科学科

Species diversity and Paleontology: an example of interstitial Ostracoda

Akira Tsukagoshi

Department of Biology and Geosciences, Faculty of Sciences, Shizuoka University, Oya 836, Shizuoka 422-8529 (satukag@ipc.shizuoka.ac.jp)

Abstract. Our recognition on species diversity is very limited, because the known species which have the scientific name are probably only 1 to 2% of all the species that inhabit the earth. The interstitial fauna is not well-known in general but it contains more than 20 phyla including interstitial Ostracoda. Although research on interstitial Ostracoda started in the 1930's, only seven species have yet been reported from Japan. The small number of species recognized is merely dependent on the slow progress of research. The lack of recognition of interstitial Ostracoda is so prominent that out of the 19 species identified from two localities by the author, only one species has been reported in the previous literature. This indicates that the interstitial Ostracoda is the least studied fauna in Japan.

But the Ostracoda has the potential possibility to estimate the geohistory of interstitial animals because the Ostracoda is only taxon which is preserved as fossil.

Understanding of species diversity is one of the main problems we face. Description of species forms the basement of it.

Key words: interstitial fauna, species diversity, living fossil, optimum zone, Ostracoda, Crustacea

はじめに

地球上にいる生物は、種数にして一体何種くらいになるのだろうか？この単純な疑問について、実は私たちはほとんど解を持たないでいる。学名をつけて「種」と私たちが認識しているものは、20世紀末の時点で、動植物合わせて180万種ともいわれているが、では実在する種の数となると、全く見当がつかない。何人かの生物学者によって、その概数の算出が試みられているが、その結果は研究者によってまちまちで、数千万と答える者もいれば、また10億以上と答える者もいるという。19世紀までは、深海に生物は存在しないと考えられていたが、深海調査が進むとともに、そこには私たちの知らない夥しい生物が息することが明らかになった。同じように、極地方の氷塊中、地下の岩石中、熱水噴出口周辺など、私たちが全く予想していなかった環境にも、多くの生物の息が知られるようになり、学名のついていない生物種（未記載種）はかつて我々が想像もしていなかった数にのぼることがわかってきた。また同時に、地球環境と生物は密接な関係を築き上げていることも明らかになり、生物抜きで地球環境は語れないことに多くの科学者が気づいてきた。そして、地球上に息する生物の存在は、地球を「ガイア」という新しい概念で呼ぶべきであるという認識を確立させるまでに至った。すなわち、地球は単なる物理化学的な機械論・還元論だけで理解できるものではなく、そこに生きる多くの生命体によって地球環境の恒常性が維持され、また変革される一つ

の生命システムとして理解すべきであるという「ガイア理論」の登場である。生物多様性に関する問題は、単に生物学者の興味にとどまらず、それが人類全体の問題としてとらえられるまでになってきている。それは、折からの地球環境問題が、人類を含むすべての生物の問題であり、人類は多くの生物と共存しない限り生き延びて行くことはできないことに気づいたからでもある。しかし冒頭にも述べたように、「地球上にどんな生物種がどれだけ存在するのか」については、現在のところ私たちは高々1-2%程度の解しか持たないのである。このような現状から、ここ10年程で生物種の多様性を知るための国際的なプロジェクトがいくつも立ち上げられ、またこれに呼応するように国内でもプロジェクトが立ち上げられている。たとえば日本学術会議動物学研究連絡委員会が立ち上げている「ガイアリスト21計画」もその1つである。分類学者を育てながら、生物種の記載を効率化して生命科学全体のボトムアップを試みようというものである。

ここでは、このように変化してきた学界の中で、古生物学とその研究者はこの世界的な潮流に対して、どんな立場にあり、何ができるのか、について間隙性貝形虫研究を例にとって考えてみたい。

間隙性生物の多様性研究

間隙性生物とは、堆積物粒子の隙間を満たす水の中で生活する生物群をさす。海水、陸水を問わず、この間隙水中

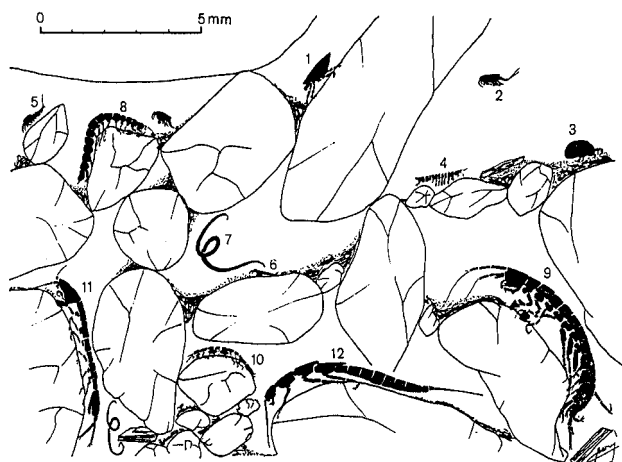


図1. 間隙性生物の概念図(Ward *et al.*, 2000より引用). 1: ダニ類, 2: 橈脚類, 3: 貝形虫類, 4: 軟甲類, 5, 6: 橈脚類, 7: 線虫類, 8, 9: 端脚類, 10, 11: 等脚類, 12: 昆虫類.

に棲む生物の存在が知られている(図1). 伊藤(1985)によれば, 間隙水中に生きる動物の研究は, 1900年代に入ってから開始されたという. 草分け的な存在であるドイツのRemaneは, 1930年前後から, 低潮線の砂底中に生息する生物を報告し, これを‘Mesopsammon’, すなわち「砂間生物」と呼んだ(ex. Remane, 1936). また同じ頃, イギリスのNicholls(1935)は, 橈脚類(Copepoda)の研究の中で, 初めて‘interstitial fauna’すなわち「間隙性動物群集」という言葉を用いた.

その後, 間隙性生物については記載研究が少しずつ進展し, 現在までに20以上の動物門(Phylum)が報告されている. 現在, 私たちが認識している動物門は, 全体で50門程度(研究者により多少異なる)と考えられている. ただし, この数には, 絶滅した化石分類群も含まれるため, 現生するものに限定すると, 約35の動物門が地球上に存在すると考えられている. これからすると, 間隙水中という狭い隠棲的環境に全動物門の半数以上の多様性が保たれていることになる. 間隙性生物の研究の歴史が比較的新しいことを勘案すれば, 研究の進展にあわせてさらに多くの動物門が発見される可能性は非常に高い.

日本における間隙性生物の研究は, 1930年代にキール大学のRemaneを訪れた北海道大学の内田亨によってもたらされたという. しかしその後, まとまった形で日本産間隙性生物の研究が世に出ることはなかった. 日本における間隙性生物の主要分類群の存在と生態については, 伊藤(1985)によって広く紹介され, その生物多様性研究についての高いポテンシャルが示されたことが, 日本人研究者による今日の研究の直接的な動機付けとなっている.

間隙性貝形虫類の自然史

研究概況

間隙性貝形虫類の最初の研究は, Klie and Pymont(1936)

表1. 海生間隙性貝形虫類の分類表(渡辺, 2002MSより改変).

亜綱	目	上科	科	属	種数		
Myodocopa	Myodocopida	Polycopoidea	Polycopidae	<i>Polycop</i>	56		
				<i>Parapolycope</i>	3		
				<i>Polycopsis</i>	3		
Podocopa	Podocopida	Sigillioidae	Sigilliidae	<i>Saipanetta</i>	5		
				<i>Birdoppilata</i>	1		
		Bairdioidea	Bairdiidae	<i>Neonesidea</i>	5		
				<i>Paranesidea</i>	3		
			<i>Trieberina</i>	3			
			<i>Pussellidae</i>	<i>Anchistrocheles</i>	6		
				<i>Danipussella</i>	1		
				<i>Pussella</i>	3		
		Cytheroidea	Cytheridae	Cytheridae	<i>Abditocythere</i>	1	
					<i>Corallicythere</i>	1	
					<i>Delamarcocythere</i>	1	
					<i>Microcytherura</i>	5	
						<i>Nannocythere</i>	1
					<i>Cytheromatidae</i>	<i>Pontocythereoma</i>	1
						<i>Microloxconcha</i>	7
					<i>Krithidae</i>	<i>Mesocorallicythere</i>	1
					<i>Microcytheridae</i>	<i>Microcythere</i>	21
<i>Psammocytheridae</i>	<i>Psammocythere</i>				3		
<i>Cobanocytheridae</i>	<i>Cobanocythere</i>				22		
	aff. <i>Cobanocythere</i>				2		
	<i>Paracobanocythere</i>				1		
<i>Loxconchidae</i>	<i>Loxconcha</i>				1		
	<i>Taberloxconcha</i>				1		
<i>Cytheruridae</i>	<i>Levocytherura</i>	2					
<i>Xestoleberidae</i>	<i>Xestoleberis</i>	5					
	<i>Microxestoleberis</i>	2					
	<i>Ornatoleberis</i>	1					
<i>Paradoxostomatidae</i>	<i>Cytherois</i>	11					
<i>Parvocytheridae</i>	<i>Parvocythere</i>	13					
	<i>Fernandiacythere</i>	1					
<i>Terrestriocytheroidea</i>	<i>Terrestriocytheridae</i>	<i>Terrestriocythere</i>	1				
<i>Cypridoidea</i>	<i>Candonidae</i>	<i>Coralliglaia</i>	1				
計					194		

による北海・ヘルゴランド島における記載研究である. 以後世界各地から間隙性貝形虫類が報告され, 現在までに海生のもが2目17科約200種確認されている(表1). 200という数字が多いか少ないかについて評価するひとつの目安として, 動物命名規約上の有効名は, 海生貝形虫類について約50,000あるということがあげられる. 200種という種数は, 現生動物門の半数以上を擁するほど間隙性動物の多様性が高いことを勘案すれば, あまりにも少ないといえよう. 間隙性貝形虫類については, まだ絶対的な研究量が少ないことがわかる. 日本における間隙性貝形虫類の研究は, Schornikov(1975)が紀伊半島・田辺湾から2新種を記載したことに始まる. その後 Hiruta(1983: 広島), Hiruta(1989, 1991: 釧路), 山田ほか(2001: キシナベツ)によって, 4地点から7種の報告があるのみにとどまり, 表在性の貝形虫類の研究と比較して大きく立ち遅れている.

形態的特徴と行動様式

間隙性貝形虫類の特徴として, 一般的に体サイズが小さいことが第一にあげられる. 成体の大きさは, 大型のもので体長500μm程度, 小型のものでは200μmに満たないものもある. 大型のものは, 系統的に大型種が多い分類群(Bairdioidea)に属するものであり, 同一系統内では非常に小型である. 一般に大型のものは, 側方向に扁平であり, 小型のものは体軸方向に伸長する傾向がある(図2). また, 背甲は表面装飾に乏しく, 滑らかである. 蝶番構造に複雑な歯式は発達しない. 多くの種で眼が欠落する. 移動速度はきわめて速く, 体長の割合からすると, 表在性種の数倍から10倍以上の速さで移動するものもある.

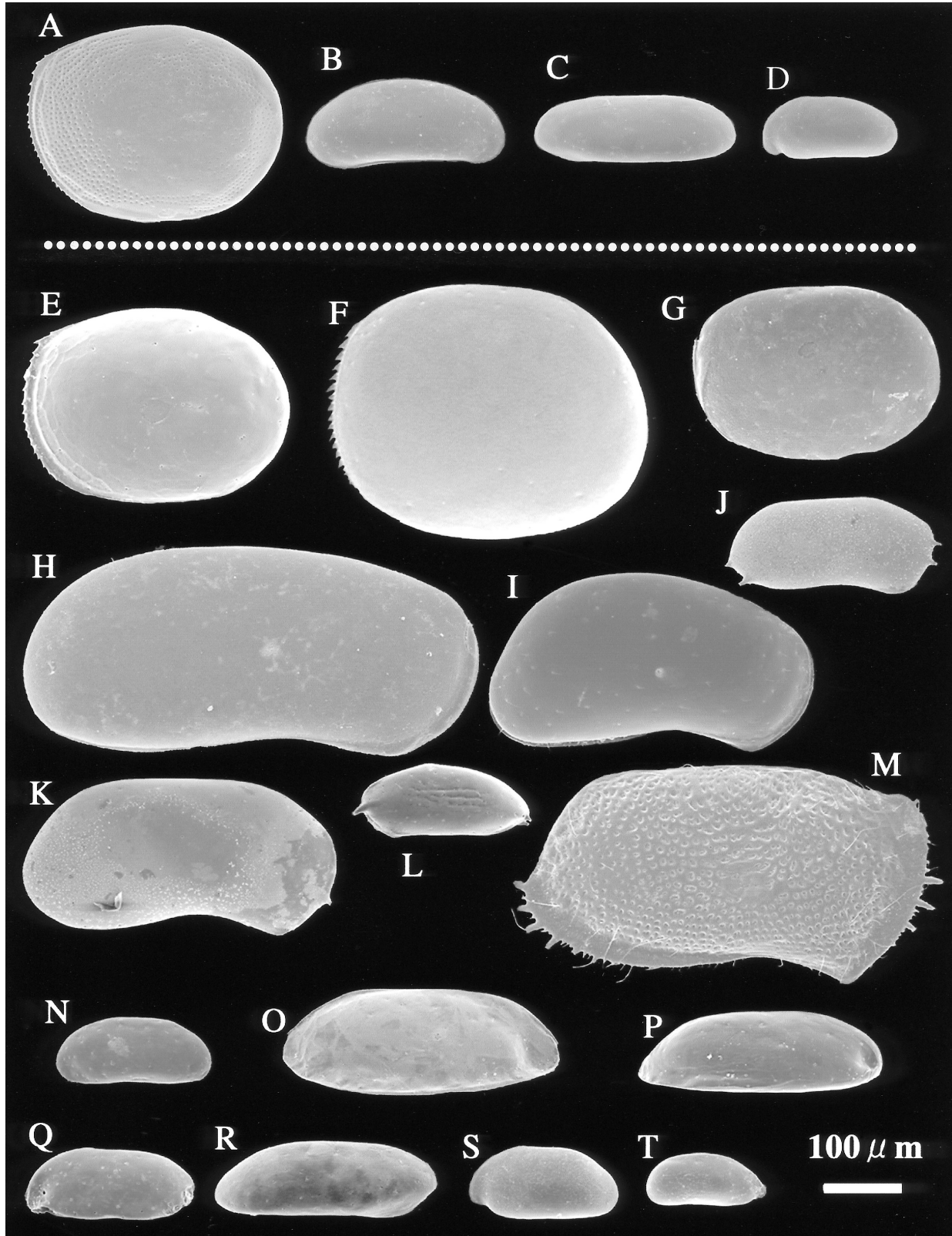


図2. 下田(A-D)および瀬底産(E-T)の間隙性貝形虫類のSEM写真(渡辺, 2002MS; 赤江, 2003MSより引用). A: *Polycope japonica* Hiruta, 1983 (LV). B: *Microloxoconcha* sp.1 (LV). C: *Paracobanocythere* sp.1 (LV). D: *Parvocythere* sp.1 (LV). E: *Polycope japonica* Hiruta, 1983 (LV). F: *Polycope* sp. (LV). G: *Axelheibergella* sp. (LV). H: *Anchistrocheles* sp.1 (RV). I: *Anchistrocheles* sp.2 (RV). J: *Pusella* sp.1 (RV). K: *Pusella* sp.2 (RV). L: *Pusella* sp.3 (LV). M: *Orlovibairdia* sp. (RV). N: *Microloxoconcha* sp.2 (LV). O: *Cytheroidea* sp.1 (RV). P: *Cytheroidea* sp.2 (RV). Q: *Cobanocythere* sp. (LV). R: *Paracobanocythere* sp.2 (RV). S: *Parvocythere* sp.2 (RV). T: *Parvocythere* sp.3 (LV). RV: 右殻, LV: 左殻.

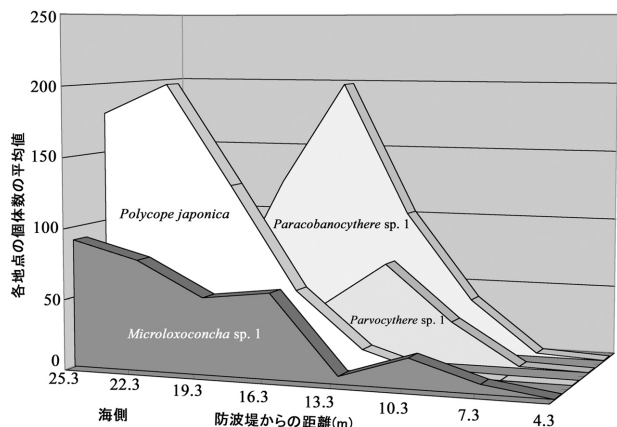


図3. 下田における間隙性貝形虫類4種の最適帯(渡辺, 2002MSより改変). 横軸に基準とする防波堤からの距離(左が海側), 縦軸に1年間の平均個体数(堆積物1,000 ccあたり)を示す. 汀線に垂直なライン上で, ほぼ等間隔に8カ所から試料を定期採集して個体数の平均値をとると, 各種ごとに最も個体数の多くなる場所が異なる.

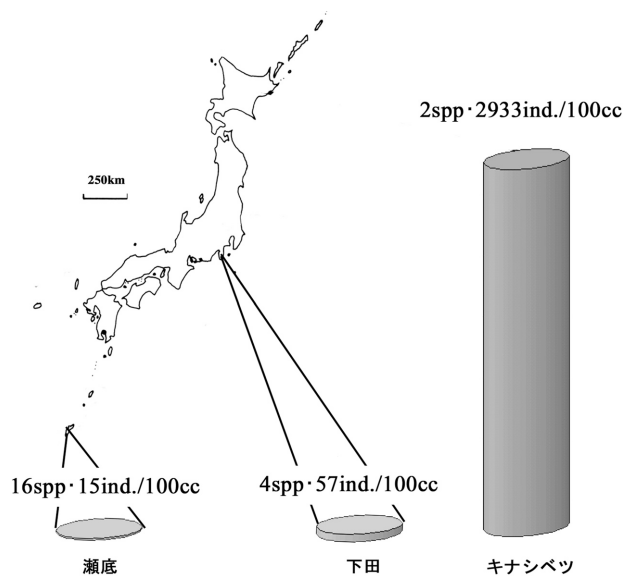


図5. 間隙性貝形虫類の個体数密度と種数. キナシベツ, 下田, 瀬底における堆積物100 ccあたりの個体数を円柱で表す. キナシベツでの個体数密度が極めて高い. 1地点から産出する種数では, 瀬底が極めて多い.

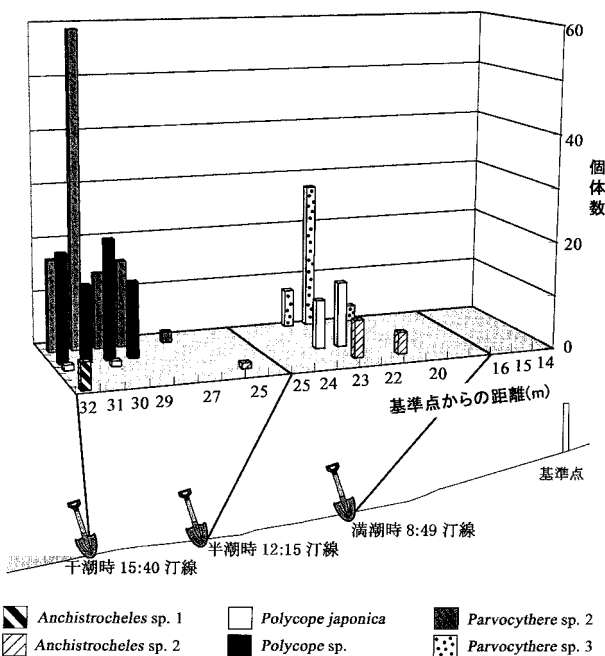


図4. 瀬底で見られた同属異種の最適帯(赤江, 2003MSより改変). 大潮の日に, 満潮時, 半潮時, 干潮時の3回, 汀線付近で堆積物を定量採集してその個体数を数えた. 横軸は基準点からの距離, 縦軸は堆積物1,000 ccあたりの個体数を表す. 同属異種同士の3つのペア(6種)の最適帯に注目すると, 同属異種は干潮時の汀線付近と半潮時の汀線付近の二箇所それぞれ最適帯をもって棲み分けている.

生息環境と生態

間隙性貝形虫類は, 世界的に見て海水域と陸水域の両方から産出報告があるが, これまでの筆者らの日本周辺における調査では, 淡水域(本栖湖, 柿田川), 汽水域(浜名湖)からはまだ産出せず, 海水域のみから産出している. また, 海水域でも内湾泥質域からは産出せず, 砂~砂礫浜に限られている. これは, 生活空間となる間隙の大きさや酸素供給量に依存しているためと考えられる. 渡辺(2002MS)は, 間隙性貝形虫類の生息は, 底質の粒度に大きく依存し, 粒径 2ϕ よりも細かい粒度の底質には生息しないことを示した. また, 下田市大浦海岸砂浜において4種(図2A-D)の間隙性貝形虫類の個体数頻度を定点観測し, 季節的に個体数が変動するとともに, 汀線からの距離がわかる環境勾配(たとえば堆積物粒度, 一日のうちでの冠水時間等)によって互いに異なる最適帯をもつことを明らかにした(図3). また, 赤江(2003MS)は沖縄・瀬底島において, 1地点における汀線に垂直な観測線上に16種(図2E-T)を確認した. この中の3属は複数の種(2種)を擁し, この同属異種間ではその最適帯が異なるという近縁種間での棲み分けの様子が観察され, 生態的な形質置換が起きていると考えられる(図4).

種多様性と進化系統

日本における間隙性貝形虫類の種多様性についての研究は, 既に述べたようにまだ研究の絶対量が乏しく, その群集の地域差を検討できる段階にはないが, 山田ほか(2001)による北海道・キナシベツ, 渡辺(2002MS)による静岡・下田, 赤江(2003MS)による沖縄・瀬底島による各報告を

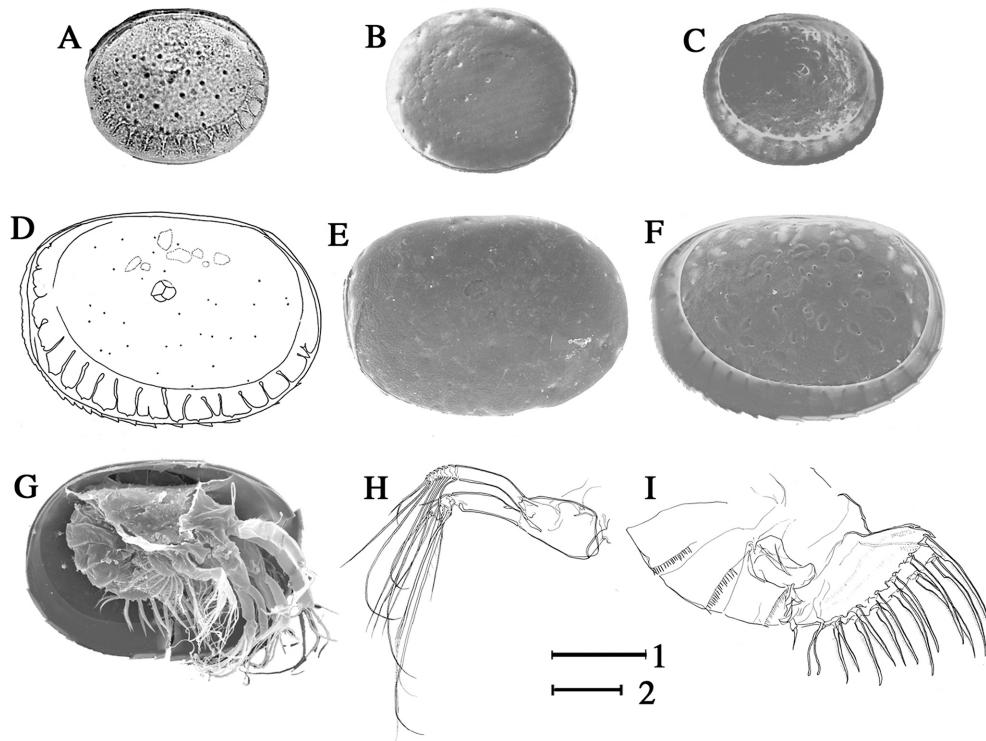


図6. *Axelheibergella* 属の2種. A-C: *Axelheibergella arctica* Briggs, 1997 (Briggs, 1997より引用). D-I: *Axelheibergella* sp. (赤江, 2003MSより引用). A: 右殻を内側から透過型光学顕微鏡で撮影(正基準標本). B: 右殻を外側からSEMで撮影. C: 左殻を内側からSEMで撮影. D: 右殻を内側から透過型光学顕微鏡でスケッチ. E: 左殻を外側からSEMで撮影. F: 右殻を外側からSEMで撮影. G: 右殻を除去して軟体部を露出させSEMで撮影. H: 第二触角を透過型光学顕微鏡でスケッチ. I: 胴部を透過型光学顕微鏡でスケッチ. スケールバー 1: A-Gに対して100 μ m. 2: H, Iに対して40 μ m.

比較すると、その概略を知ることができる。3つの地点で堆積物の単位体積(100cc)あたりに生息する個体数と種数は、釧路において2,933個体/2種、下田において57個体/4種、瀬底島において15個体/16種であった(図5)。一般的に貝形虫類は高緯度では多様性が低いが個体数密度が高く、低緯度ではその逆の傾向が見られるが、間隙性種ではその傾向が更に顕著である。まだ3地点のみからの比較ではあるが、共通種は非常に少ない。唯一、Hiruta(1983)が瀬戸内海から報告した*Polycope japonica*が下田と瀬底島とに共通しているだけである。全体として間隙性貝形虫群集は地域固有性が高いと思われるが、これを確かめるためには中間地域の群集を知る必要がある。

前述したように、世界の間隙性貝形虫類は、現在17科に分類されているが、そのうち表在性の分類群と同一上科を構成するものは4科である。ただし間隙性貝形虫類は、いずれも高次分類上の重要形質を含む背甲の蝶番構造や表面装飾が極端に単純化しているため、表在性分類群との比較をする上で困難な点が多い。これらの形質以外を使って評価すれば、表在性分類群との系統関係ももっと明確になるとと思われる。

間隙性貝形虫類の中には、遺存的な分類群も含まれる。McKenzie(1975)が深海から報告した遺存的分類群*Saipanetta*属もこれに含まれることが指摘されている(Danielopol and Wouters, 1992)。赤江(2003MS)によ

て報告された瀬底島産間隙性貝形虫類16種のうち7種も、また別の遺存的な系統に含まれるものである。特に*Axelheibergella* sp. は、北極海の水深1,000mの堆積物中からその背甲が発見されたものと同属異種である。背甲形質の原始性は発見者Briggs(1997)によって指摘されているが、瀬底島産の種からは、その軟体部がついたもの(すなわち生体)が採集され、二叉型付属肢、明瞭な胴部体節などが観察され、軟体部からも「生きた化石」的な状態が追認された(図6)。このような系統的に密接に関連していると考えられる種が、地理的にも環境的にも懸隔のある場所で生息している現象は、深海や海底洞窟に棲む生物間にも見られるため、間隙性生物の成り立ちや分散などと何か共通性を示すものであるのかもしれない。

間隙性貝形虫類は石灰化した背甲を持つため、間隙性生物の中で唯一化石に残る分類群である。Pokony(1989)がボヘミアの白亜紀の地層から報告した*Pusella*属の種は、後に現生の同属異種が発見されたことによって、間隙性種であることがわかった(Danielopol and Wouters, 1992)。同様に日本からも化石間隙性貝形虫類の報告例がある。Yajima(1987)が報告した渥美層群産の化石貝形虫群集には、その形態から明らかに間隙性種と判断できるものが含まれている。間隙性生物の歴史性については、貝形虫類以外には全く手がかりがないが、これまで2世紀にわたって報告さ

れた化石貝形虫群集中にはまだ多くの間隙性種が含まれていることが予想され、これによって間隙性生物の地史的情報が蓄積されれば、間隙性生物全体の自然史に関する理解は格段に進展するであろう。

間隙性貝形虫類から考えること

ここで貝形虫類を例にとって、間隙性生物について概説したが、伊藤（1985）も指摘している通り、生物は人間が理解し易いように、「間隙性」と「非間隙性」との2つのカテゴリーに厳密に分かれて存在しているわけではない。ここで紹介した貝形虫類にも、厳密な生活様式を調べれば、あるときは表在性的な行動をとる場合もあると考えられる。眼をもつ分類群などは特にその可能性が高い。たとえば、潮汐や昼夜といったサイクルによって、砂の隙間から堆積物表面に現れるものもあるかもしれない。

間隙性貝形虫類の研究を通してわかったことは、皮肉にも「わからないことが夥しくある」ということである。しかし、堆積物粒子の間隙水中には、私たちが目に見える表在性の生物群とはまったく別の、巨大な未知の動物群が存在していることもわかった。これらを前にして言うことは、まず種の記載（厳密には標本の記載）が急務であるということであり、また記載の重要性は、Pokony（1989）やYajima（1987）の研究例からも明らかであるように、記載こそが新しい学問に発展するポテンシャルを持っているということである。記載は生物の多様性を知らせる最も基本的かつ重要な手段である。そして生物学者の多くが記載を疎んじる風潮にある今、古生物学者こそ記載を最も重視し、その手法に熟達した研究者集団であるといえる。

高々一つの種を記載するための労力が並大抵のものではないことは、経験者なら誰もが知ることである。研究の効率が叫ばれる昨今では、記載という時間のかかる仕事は、若い研究者からは敬遠されてしまうかもしれない。しかし、記載することを通して「モノを見る目」が磨かれることは確かであり、特に形態を重視する古生物学の世界では、記載の重要性を次の世代に伝えていかなければならないであろう。同時に、記載のスピードアップを図るために、これまでの記載のスタイルを根本的に変える約束事を世界レベルで見直す時期に来ていることもまた確かであり、そのための模索もしなければならない。生物の分類が出来る研究者の急増は残念ながら当分期待できないが、未記載種の発見数はこれからも増加の一途をたどることは間違いない。

謝辞

本稿は、渡辺 聡君（2002年静岡大学理学部卒業）と赤江美紀さん（2003年静岡大学理学部卒業）の2人の卒業研

究のデータに基づいている。野外調査にあたっては、筑波大学下田臨海実験センターおよび琉球大学熱帯生物圏研究センター瀬底実験所のスタッフに大きな便宜を受けた。ここにあつく御礼を申し上げる。また、本研究の一部は平成14-16年度文部科学省科学研究費補助金・萌芽研究「日本産海生間隙性貝形虫類（甲殻類）の分類、生態および時空分布に関する基礎研究」（課題番号4654179）によってまかなわれている。

文献

- 赤江美紀, 2003MS. 沖縄産間隙性貝形虫類（甲殻類：節足動物）の分類と生態。静岡大学理学部生物地球環境科学科卒業論文, 68p.
- Briggs, Jr. W. M., 1997. *Axelheibergella* (Ostracoda, Crustacea), a new genus of marginally septate cladocopid ostracods from the central Arctic Ocean. *Journal of Micropalaeontology*, **16**, 109-120.
- Danielopol, D. L. and Wouters, K., 1992. Evolutionary (Paleo) Biology of marine interstitial Ostracoda. *Geobios*, **25**, 207-211.
- Hiruta, S., 1983. A new species of the genus *Polycopse* Sars from the Inland Sea of Japan (Ostracoda: Cladocopina). *Proceedings of the Japanese Society of Systematic Zoology*, **26**, 1-10.
- Hiruta, S. 1989. A new species of marine interstitial Ostracoda of the genus *Microloxococoncha* Hartmann from Hokkaido, Japan. *Proceedings of the Japanese Society of Systematic Zoology*, **39**, 29-36.
- Hiruta, S. 1991. A new species of marine interstitial Ostracoda of the genus *Psammocythere* Klie from Hokkaido, Japan. *Zoological Science*, **8**, 113-120.
- 伊藤立則, 1985. 砂の隙間の生き物たち. 241p., 海鳴社.
- Klie, V. W. and Pymont, B., 1936. Ostracoden der Familie Cytheridae aus Sand und Shell von Helgoland. *Kieler Meeresforschungen I*, **3**, 49-72.
- McKenzie, K. G., 1975. *Saipanetta* and the classification of podocopid Ostracoda: a reply to Schornikov and Gramm (1974). *Crustaceana*, **29**, 222-224.
- Nicholls, A. G., 1935. Copepods from the interstitial fauna of sandy beach. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **20**, 379-405.
- Pokony, V., 1989. *Pussella* and *Saipanetta* (Ostracoda, Crustacea) in the Lower Turonian of Bohemia, Czechoslovakia. *Casopis pro Mineralogii a Geologii*, **34**, 225-234.
- Remane, A., 1936. *Monobryozoon ambulans* n. g. n. sp., ein eigenartiges Bryozoon des Meeressandes. *Zoologischer Anzeiger*, **113**, 161-167.
- Schornikov, E. I., 1975. Ostracod fauna of the interstitial zone in the vicinity of the Seto Marine Biological Laboratory. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, **22**, 1-30.
- Ward, J. V., Malard, F., Stanford J. A. and Gonser, T., 2000. Interstitial aquatic fauna of shallow unconsolidated sediments, particularly hyporheic biotopes. In Wilkens, H., Culver, D. C. and Humphreys, W. F., eds., *Subterranean Ecosystems*, 41-58. Elsevier, Amsterdam.
- 渡辺 聡, 2002MS. 下田産間隙性貝形虫類（甲殻類：節足動物）の分類と生態。静岡大学理学部生物地球環境科学科卒業論文, 43p.
- Yajima, M., 1987. Pleistocene Ostracoda from the Atsumi Peninsula, Central Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (146), 49-76.
- 山田守雄・蛭田眞一・堀 一道, 2001. 北海道東部太平洋岸キシナベツ海岸の海産間隙動物について。環境教育研究, **4**, 33-41.

(2003年10月3日受付, 2003年12月3日受理)