

コケムシ類の群体形成

北大理学部 馬渡峻輔 (Shunsuke F. Mawatari)

はじめに

コケムシは、海藻や貝殻あるいは石などの水中の構造物の表面に付着して群体を作る動物です。一つの群体は無性出芽で形成された個虫と呼ばれるユニットが多数集まったものです。各個虫は触手冠を開いてガス交換を行い餌を取ります(図1)。各触手には繊毛の束が生えていて、その繊毛を協調して

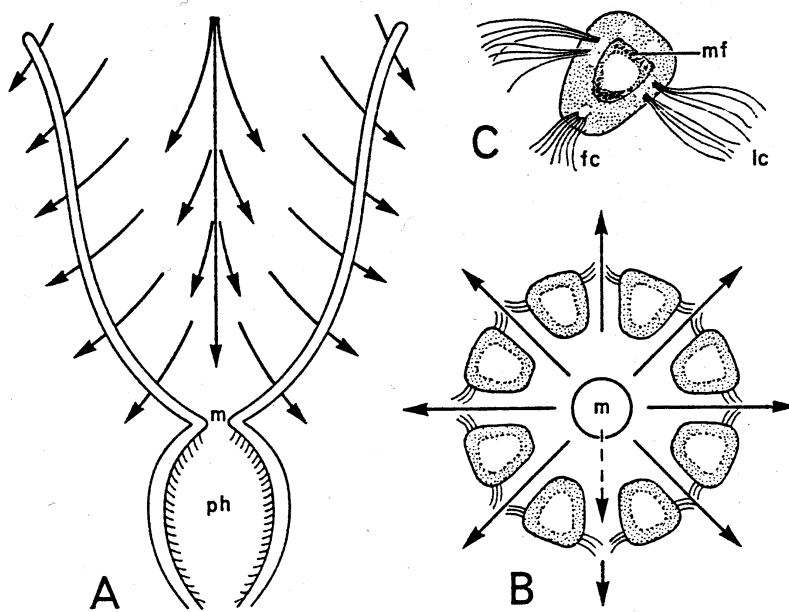


図1.
コケムシの起こす水流。
A, 開いた触手冠の縦断面図。矢印は水流。m: 口, ph: 咽頭。B, 触手冠の横断面図(口の直上で切ったもの)。矢印は水流。C, 一本の触手の横断面図。fc: 前繊毛, lc: 側繊毛, mf: 筋繊維。(Ryland, 1970)

動かすことで触手冠の開口部から口へ向い、触手の間を流って外へ流れ出す水流を起こします。そして水中にけんたくし

ている小さな有機物やプランクトンを口へ運びます。すなわちコケムシはサスペンションフィーダーです。腔腸動物のサンゴやヤギ類、あるいはヒドロ虫なども触手を持ち、水中のプランクトンを食べますが、彼らは自分で水流を起こすことはできません。かれらを passive suspension feeders とすれば、コケムシ類は active suspension feeders というカテゴリーに入ります。このことがコケムシの群体形と深くかかわってきます。

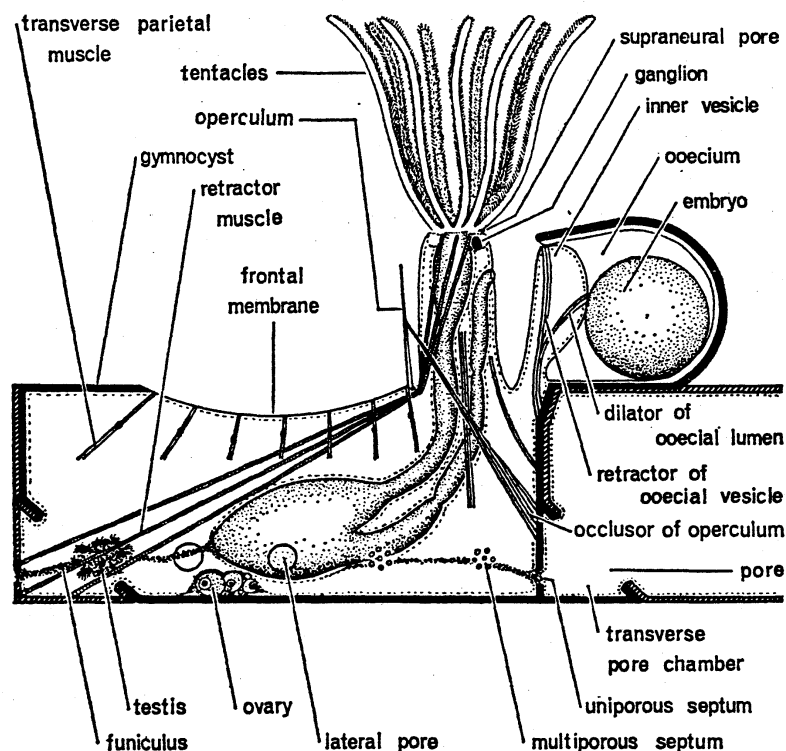


図2.
コケムシの体制。唇口目無囊亜目の個虫が触手を翻出したところ。
(Ryland, 1970)

コケムシの体制と生活史

図2はコケムシの個虫の断面図です。このような個虫が前後左右に多数連なって群体ができています。コケムシ群体はクローンです。各個虫は互いに遺伝的に等しく、基本的には形

も同じで、自活するための最低限の器官を備えています。触手冠および口から肛門へと続くU字形に曲がった消化管部分は特に、虫の本体という意味で虫体と呼ばれます。虫体のまわりには触手冠を出したり引っ込めたりするための筋肉系や雌雄の生殖腺があります。ちなみにコケムシの群体は雌雄同体です。これらの内臓を納めた部屋、これを虫室と呼びます。この虫室の壁はキチン質、カンテン質あるいは石灰質などで補強されています。また、種によっては卵を幼生になるまで保育するための卵室と呼ばれる構造を持ちます。

図2Aでは右方向が頭方向、あるいは前方すなわちdistal directionになります。したがって左方向はproximal、そして図の上方が腹側、つまりventralあるいはfrontal、下方がdorsalあるいはbasalとなります。

次に生活史を見てみます。例として図3に、北海道で養殖されているコンブに付着して被害を与えているヒラハコケムシ *Membranipora serrilamella* の生活史を模式的にあらわしました。この種は卵室を持ちません。成熟個虫の放出した卵は、他群体の個虫から出された精子で受精し、海中で卵割を終え、幼生になります。幼生は海中をしばらく泳いだ後に適当な付着基、この場合はコンブに付着し、変態して初虫となります。初虫とは群体のもととなる最初の個虫のことで、これから次々と無性出芽が繰り返されて大きな群体となるわけです。

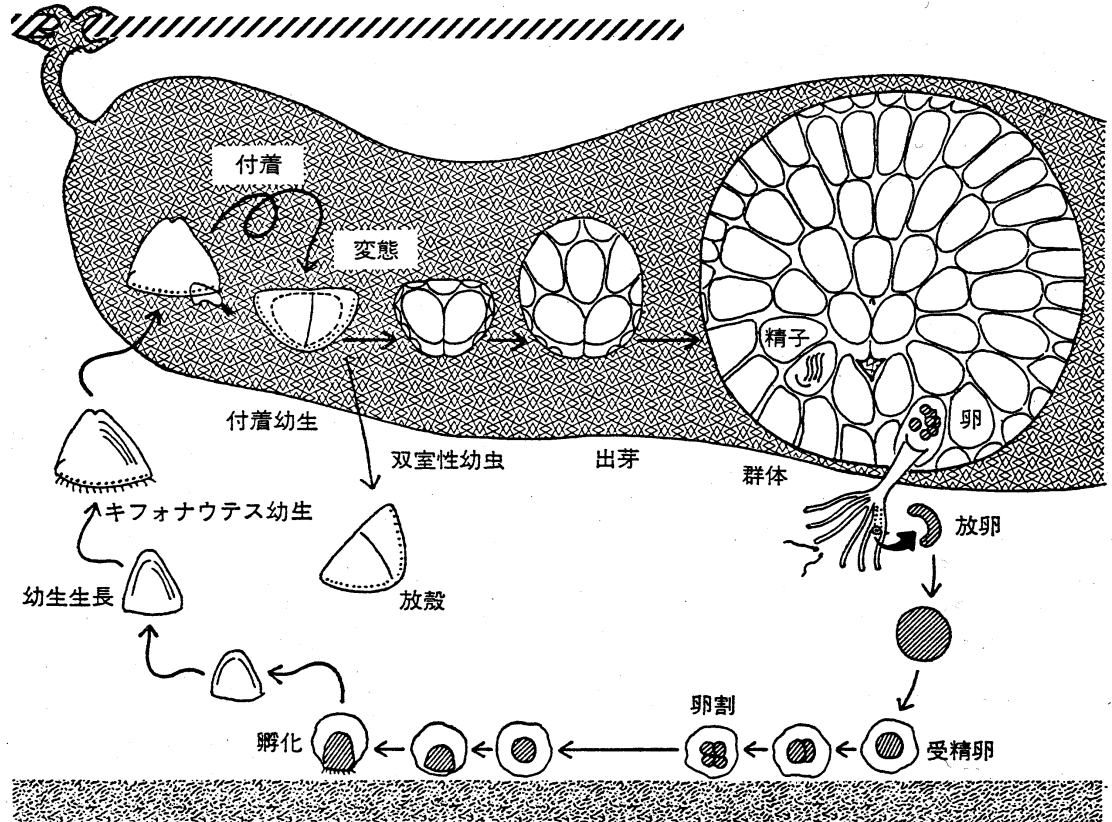


図3. ヒラハコケムシの生活史。(馬渡, 1973)

コケムシ類のほとんどにおいて、出芽は前方出芽、distal buddingが基本です。したがって出芽個虫は前後に連なる列をなします。一つの個虫は一つまたは二つの個虫を出芽します。二つの個虫を出芽すると、個虫列は二分岐することになります。ヒラハコケムシはコンブの表面を一層に覆ういわゆるシート状群体を作りますが、コケムシ類にはシート状ばかりでなく、様々な群体形が知られています。

群体形の種類

コケムシ類の群体形はまず大きく4つに分けられます。付着基の表面を平に覆う encrusting growth, 付着基上に立ち上

がる erect growth, 砂粒のような, きわめて小さな付着基上からその付着基の縁を越えて, 四方八方に突出するように出芽していく Free-living growth, そして, 砂泥中に一本の根を差し込み, その上に個虫を増やして行く Rooted growth の 4 タイプです.

さらに, encrusting growth は, 一本の個虫列が基本でそれがときどき分岐する runners と, 多数の個虫列が隙間なく付着基上に伸び広がる sheets とに分けられます. シートはまた, 単層と多層に区別されます.

一方, erect growth には, まず, encrusting growth のシートがそのまま立ち上がった unilaminate erect sheets と, それが背中合わせに接着した, bilaminate erect sheets があります. これらは本質的には encrusting sheets と変わりはなく, それが群体形を保ったまま何等かの理由で付着基を離れたものと解釈できます. erect growth の残りの二つは明かに起立生活への特有の適応によって獲得されたものです. まず, arborescent bilaminate colonies はその名の通り, 樹木の枝状あるいはシカの角状に三次元的に分岐した群体の表と裏両面に個虫がならぶものです. この群体形は, Adeona 属で典型的にみられるので, 別名 Adeoniform と呼ばれます. 一方, arborescent unilaminate colonies は, 基本的には片面に個虫をならべた枝が一平面上に配列したものです. その平面は必ず

しも平ではなく、カーブしていたり、あるいは一群体中にそのような平面がたくさん含まれていることもあります。各枝は基本的には細く、もちろん分岐します。

今回は紙数が限られているので、上述の群体形の内、runnersと unilaminate encrusting sheetsに 限って話を進めます。

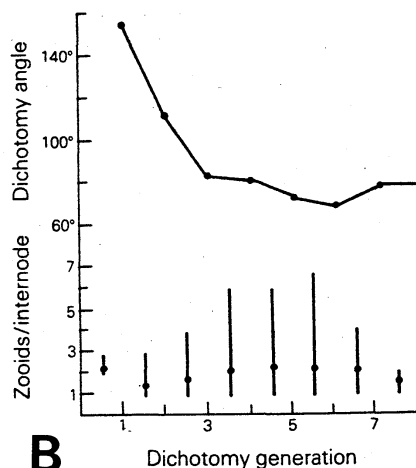
runners

ジュラ紀の化石コケムシ *Stomatopora* を例にとって runners の説明から始めます(図4)。グラフの横軸は分岐世代数を表わ



1mm

A



B

図4.

A, ジュラ紀の化石コケムシ *Stomatopora dichotomoides* の群体. B, *Stomatopora bajocensis* と *S. dichotomoides* の分岐形質. 上側の折れ線は分岐世代ごとの分岐角度, 下側は各internodeにおける個虫数の平均値(点)とrange(棒)をプロットしたもの.(McKinney & Jackson, 1989)

します。すなわち、幼生由来の初虫から始まって初めて二分岐するまでが第一世代、次の分岐までが第二世代、第三分岐までが第三世代というわけです。分岐点から分岐点までの一本の枝をinternodeといますが、下側の縦軸には、その一本のinternodeを作る個虫の数があらわされています。internode中の個虫の数はかなりまちまちのようですが、平均値は2ぐ

らのところに落ちついています。一方、分岐の角度を縦軸に取ると上側の折れ線ができます。明かに分岐世代を経るごとに角度が小さくなっています。

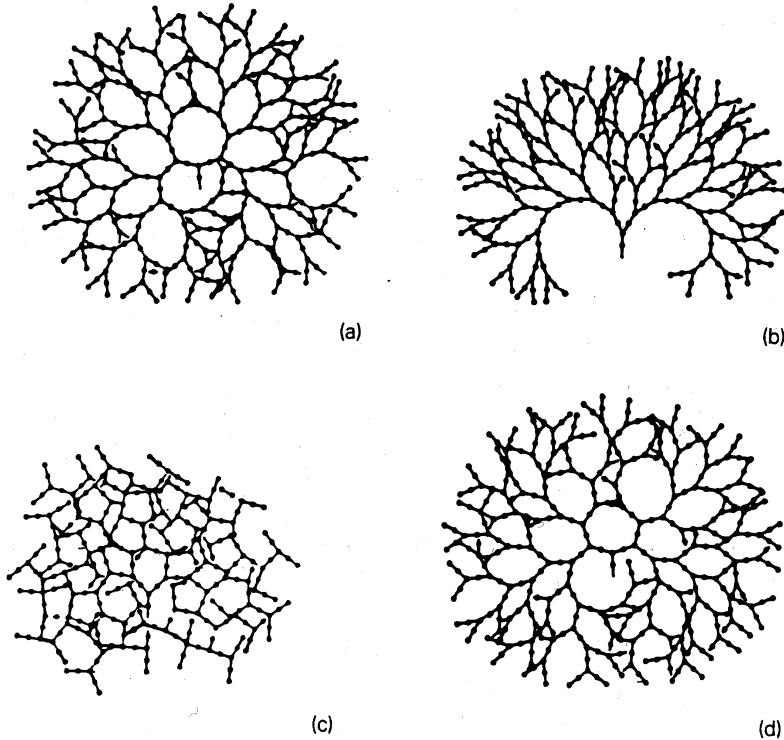


図5.
各internode中の個虫の数を平均値の2にし、分岐角度をいろいろ変えてrunnersをシミュレートした結果。(a): *Stomatopora*の実際の群体の一つをトレースしたもの、(b):分岐角度を一定にしたモデル、(c):分岐角度を世代を経るごとにコンスタントに増加させた結果、(d):エクスポネンシャルに分岐角度を減少させた結果。
(McKinney & Jackson, 1989)

図5は各internode中の個虫の数を平均値の2にし、分岐角度をいろいろ変えてrunnersをシミュレートした結果です。一目見ておわかりの様に、(d)のエクスポネンシャルに分岐角度を減少させたシミュレーション結果が現実(a)ときわめてよく一致しています。

世代を経るごとに分岐角を減少させると、成長端がぶつかるのが遅れます。runnersは二次元成長なので、成長端がぶつかるともはや成長できなくなります。分岐角度の減少は群体に含まれる個虫数を増やし、群体を大きくし、結果的に生殖

力を大きくするものと解釈されます。runnersは以上のように、きわめて簡単に群体形を説明できます。

単層被覆シート状群体

続いて、unilaminate encrusting sheetsを説明します。円形になった一層群体では、その縁でほぼ同率で個虫が追加され、円の直径が増してきます。この時、隣会った個虫の間には隙間ができませんので、先ほどのrunnersの群体形に大きく影響した分岐角度は、このようなシート状群体では関係ないことになります。しかし、出芽が起こる事に群体の円周は増加するわけですから、一個虫の幅が一定だとすれば、個虫の数を増やさなければ隙間ができてしまいます。そこでどこかで一つの個虫が二つの個虫を出芽すること、すなわち二分岐が起こります。二分岐の頻度や起こる位置などを特定することで、シート状群体の出芽パターンを数理解析しようとして、立命館の中島先生と共同研究を始めたところでした。

チムニーの形成

次に、シート状群体に特有な、興味深い現象の一つをお話します。

個虫配列パターンをよくみると、各個虫は互い違いに並んでいることがわかります。なぜこのような配列になるか、そ

の理由は、翻出した触手冠が互いにぶつからずに隙間なくうまく並ぶためのようです(図6)。

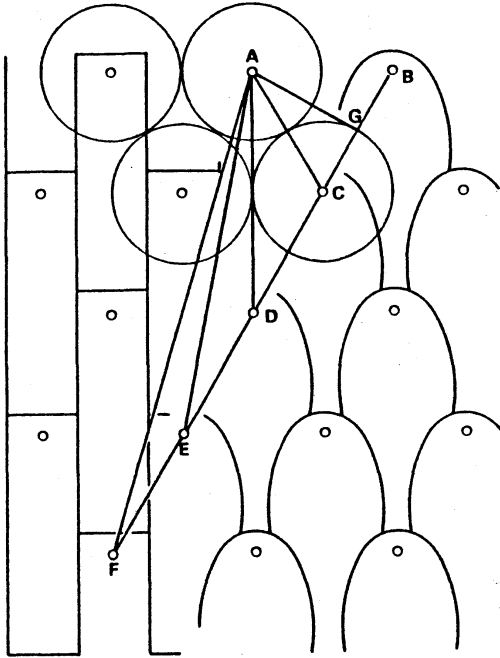


図6.
個虫配列と触手冠配列との関係。小丸は口の位置、大丸は開いた触手冠、長方形と楕円形は個虫を表わす。(Thorpe & Ryland, 1987)

さてこのように隙間なく触手が並ぶと、コケムシ群体の上
に一枚のフィルターができたことになります。各触手に生え
た繊毛の運動により、そのフィルターを通して上から下へ向
かう水流の円柱ができます。フィルターを通った水は群体表
面と突出した触手との間の隙間を今度は群体表面にそって横
に流れ、最後は群体の縁から外へ出て行きます(図7A)。

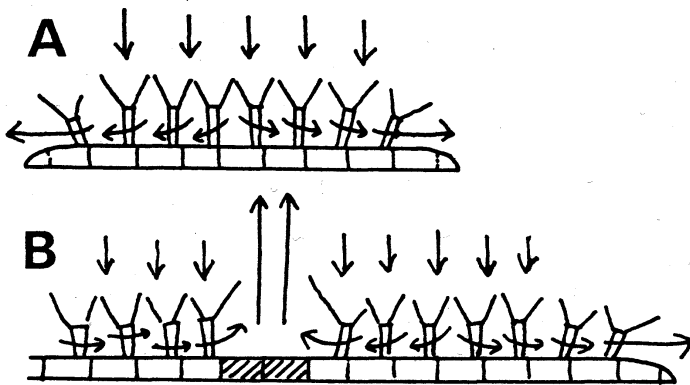


図7.
単層被覆群体の断面図。
矢印は水流を、その長さは流
速を表わす。A、チムニーの
ない小群体。B、チムニーを
持つ大群体の縁の部分。斜線
部は虫体が退化した個虫。

群体が大きさを増すと、水を取り入れる面積は群体半径の自乗に比例して増加しますが、水がでて行くところの面積は半径に比例して増えるだけですから、収支が合わなくなります。どこか他の所から水を逃がしてやる必要が生じます。そこでコケムシは一生懸命知恵をしぼり、うまい方法を考え付きました。

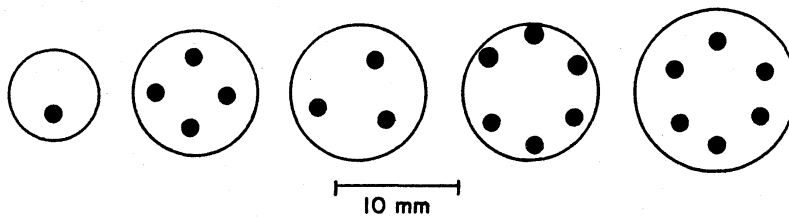


図8.

ヒラハコケムシの若い群体におけるチムニーの位置。大きな円は群体を、小さな黒丸はチムニーの位置を示す。(Dick, 1987)

出水のための煙突を作り、そこから反対向きに水を吐き出すという方法です(図7B)。このチムニーの下に当たる個虫は逆向きの水流にさらされ、当然餌を取れませんかから虫体が退化します。するとヒラハコケムシの場合、その部分だけコンブ表面が透けて黒く見え、肉眼では群体に黒っぽい点が散在しているように見えます。

流体力学から考えると、最適なチムニーの位置は群体の大きさによって変化するはずですが、図8が実際の群体にみられたチムニーの位置をプロットしたものです。図9のグラフはコケムシ群体に入って来る水流と出て行く水流の早さを実測した結果を表わしています。横軸は群体表面からの垂直距離、縦軸は水流の早さをlogで表わしています。チムニーを上昇する

水流は入って来る水流より何倍も早いことがわかります。

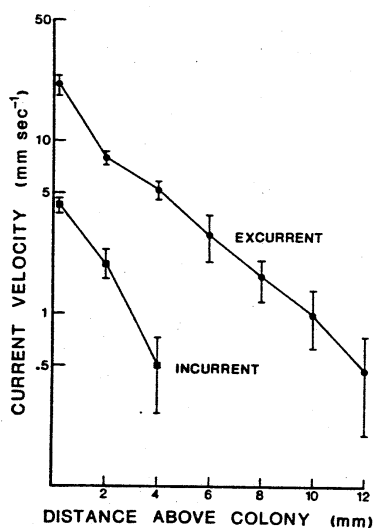


図9. ヒラハコケムシ群体における入水および出水強度. グラフ中の点は7群体における25回の計測値の平均値, 縦棒はその95%信頼限界を表わす. (Lidgard, 1981)

他物にべったりと張り付いて成長するシート状群体は、流体力学で境界層と呼ばれる、流速のきわめて遅い層に触手を翻出し、その水を濾過して餌を取っています。チムニーを作って濾過した後の水をジェットで吐き出し、境界層より遙か上の水流の早い層に送り込めば、濾過した後の、栄養物を含んでいない水が再び他の個虫に到達することをふせげます。

まったく理に叶ったすばらしい方法でコケムシのシート状群体は周辺の水をコントロールしているといえましょう。

このチムニーの存在を今度は社会生物学的に考えてみます。チムニーの土台となった個虫たちは、自分の所属する群体の利益のために、具体的には群体全体としてより効率よく餌を取ることのために、自分が生きることを犠牲にしたといえます。すなわち、この個虫は他の個虫を生かすために利他的に

振舞ったことになります。これもコケムシの群体がクローンであること、すなわち個虫同志の近縁度が1であることにその理由が存在します。

まとめ

さて、さきに述べたrunnersでは分岐角度と一本の枝の長さが群体形を決めるパラメーターでした。しかしシート状群体では、如何に効率よく餌を取るか、言い換えれば、如何に効率よく水を流すか、ということが群体中の個虫の配列パターンを左右していました。そのほかの群体形もこの摂食効率と水流の関係をそれぞれ別の角度から追求して行った結果であると考えることができます。すなわち、コケムシの群体形はコケムシがactive suspension feedersであることとときわめて深い関係にあるといえます。

文 献

- Dick, M. H., 1987: A proposed mechanism for chimney formation in encrusting bryozoan colonies. *In*: Ross, J. R. P. (ed.) "Bryozoa: Present and Past". Western Washington Univ., Bellingham, 73-80.
- Lidgard, S., 1981: Water flow, feeding, and colony form in an encrusting cheilostome. *In*: Gilbert P. Larwood & C. Nielsen (eds.) "Recent and Fossile Bryozoa". Olsen & Olsen, Fredensborg, 135-142.
- 馬渡駿介, 1973: ヒラハコケムシの生活史—応用から基礎へ—. 動物と自然, 3(9), 14-17.
- McKinney, F. & J. Jackson, 1989: Bryozoan Evolution. Unwin Hyman, Boston, Pp. 1-238.
- Thorpe, J. P. & J. S. Ryland, 1987: Some theoretical limitations on the arrangement of zooids in encrusting Bryozoa. *In*: Ross, J. R. P. (ed.) "Bryozoa: Present and Past". Western Washington Univ., Bellingham, 277-283.