

コケムシの多様な形と生き方

広瀬 雅人

はじめに

私の研究室には、各地の居酒屋や民宿でもらってきた貝殻が並んでいる。それらを手に取ってみると、表面にザラザラした硬いコケのようなものが付いている。まさかこれが動物で、しかも未記載種だと気付く人は、一体どれほどいるだろうか。これらはコケムシという、れっきとした動物で、その多様性は驚くほど高い。ここでは、知られざるコケムシの形と生き方の多様性を紹介し、そこから広がる応用の可能性なども交えて、少し変わったコケムシ世界の魅力に迫っていきたい。

コケムシとは

コケムシは体長1 mm弱の個虫が無性的な出芽を繰り返すことで群体を形成する水生固着動物である。個虫は繊毛の生えた触手がカップ状に並んだ触手冠をもち、これを用いて水中の懸濁物を濾過摂食する。個虫はそれぞれ虫室とよばれる部屋に入っており、虫室口という開口部から触手冠を出し入れすることができる(図1)。また、同一群体内の虫室間には連絡孔という孔があり、胃緒とよばれる間充織などを使って個虫間で栄養などのやりとりが行われる。コケムシはこうした形態的特徴から、苔虫動物門Bryozoa(または外肛動物門Ectoproctaとも)という独立した動物門に属している。世界中の淡水域および海水域に生息しており、淡水産種は約90種、海産種は約6000種の現生種が知られている¹⁾。これまでの調査研究から、日本にも1000種以上が生息していると考えられる²⁾。

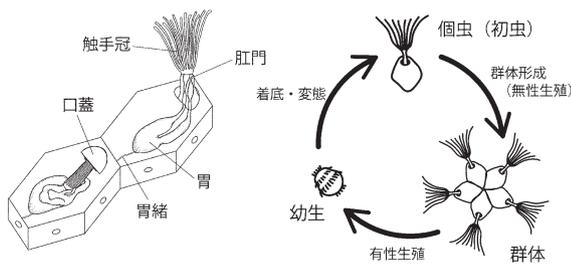


図1. コケムシの一般的な体制と生活史

コケムシが何に近縁な動物かと訊かれると、その回答はなかなか一筋縄ではいかない。コケムシは現在までに知られるすべての種が群体をつくることが知られ、その形態は生息環境や種によって大きく異なる。植物状の群体形態が似ていることから、古くは刺胞動物のヒドロ虫やサンゴとともに植虫類(Zoophyta)とされていた。その後、体腔や消化管をもつことなどから刺胞動物とは区別された。当初は触手冠の内側に肛門をもつもの(スズコケムシの仲間)と外側に肛門をもつものが共にコケムシとされたが、その後の研究でこれらも系統的に異なることが明らかとなっており、前者は曲形動物門(もしくは内肛動物門)として独立した門となり、後者がそのまま本来のコケムシとされた。コケムシはまた、同じく繊毛が密生した触手をもつ腕足動物門(シャミセンガイなどの仲間)や箒虫動物門(ホウキムシの仲間)とともに触手冠動物Lophophorata(もしくは触手動物Tentaculata)としてまとめられることもあった。しかし、これまた最新の分子系統学的研究では、これらの動物門との近縁性が必ずしも支持されないことが明らかとなっている。そのため、先述の質問の答えとしては、とりあえず軟体動物や環形動物と同じく冠輪動物(Lophotrochozoa)の一員であることは間違いのないようである。

コケムシの生活史と群体性

コケムシは、他の動物と同様に有性生殖も行う。多くの種が雌雄同体であり、胃緒にある精巣で形成された精子と表皮下の卵巣で成長した卵が受精する。水中に泳ぎ出た精子が別の群体に入って卵と受精すると考えられているが、その様子を観察した例は少ない³⁾。受精卵は海中に放出されるか、あるいは繊毛をもった幼生になるまで群体内で保育される。泳ぎ出た幼生は数時間から長いものでは1か月以上遊泳した後、適した基質に着底・変態して最初の個虫である初虫となる(図1)。着底から変態までは1時間から数時間という短い時間で完了し、その間に幼生の器官は一度すべて分解される。その後は数日で触手冠や消化管をもった虫体が形勢され、クチクラの虫室をもった初虫が完成する。

コケムシの群体は、こうして発生した初虫が何度も無性的な出芽を繰り返すことで大きく成長する。群体の形は地衣類のような被覆性のものから、海藻状の柔らかいもの、サンゴのように硬い起立性のものなど多種多様である(図2)。特に海産コケムシの多くは炭酸カルシウムの虫室を形成し、これが種の分類形質として用いられている。これら虫室の形や配置は美しく洗練されており、モダンな建築物の柱や壁を連想させる(図3)。

水中の生きた群体をルーペで拡大すると、個虫が触手冠をひろげた姿を観察できる。その様子はお花畑か綿毛のように愛らしく、いつまで眺めていても飽きることがない。しかし、この可愛らしい個虫の寿命は短く、数日から長くても2週間程度で、老いた個虫は褐色体とよばれる細胞塊となって、やがて吸収されてしまう。個虫が吸収された虫室は空き部屋となるが、その後、隣接する個虫から連絡孔を介した出芽により新たな個虫が生じ、空いていた虫室を再利用する。こうしてコケムシの群体は、個虫を更新しながら新たな個虫も出芽して成長していく。さらに、群体が捕食者などによる物理的ダメージを受けた場合も、周囲の個虫が生き残っていれば被食箇所を再生することができることもある。儂い個虫の命も、

群体としての生存が優先されるコケムシの性であるとも言える。

形と生活様式の多様性

個虫の機能分化 コケムシの個虫は先述のように、同一群体内であれば個虫間で栄養などのやりとりが可能である。そのため、コケムシの個虫には触手冠をもたない個虫(異形個虫)も存在する。これらは自身で餌をとることはできないが、他の触手冠をもつ個虫(常個虫)からの栄養によって生かされている。その代わりに、これら異形個虫は摂餌とは異なる機能や役割を有している。たとえば「卵室」には、幼生になるまで受精卵を保育する役割がある。また、「空個虫」は筋肉などの内部構造をほとんど持たず、群体を支えたり維持したりする役割を担う。「鳥頭体」は外敵への攻撃を担う個虫とされており、その名の通り、鳥のくちばしのような大きな顎を有している(図4)。これは、常個虫の虫室口にある口蓋というフタと相同の構造である。鳥頭体はこのくちばしを開閉することにより外敵を挟んで攻撃するため、口蓋を閉める筋肉が常個虫に比べて著しく発達している⁴⁾。「振鞭体」は鳥頭体のくちばし構造が鞭状に細長く伸びたものであり、群体表面の清掃を担う。

くっつかない群体 コケムシは基本的に固着性であるが、前述の異形個虫の存在により、中にはくっつかずに生活を送るものも存在する。たとえば、海底の砂泥底に生息しているスナツブコケムシやカエデコケムシの仲間、透明な根のような空個虫を用いて海底から立ち上がって生活している⁵⁾。これらの空個虫はクチクラでできたチューブ状であり、体腔液で内圧を高めることによってその強度を維持している。いわば、水風船で群体を支えているような構造である。そのため、炭酸カルシウムの骨格のように強い流れで折れてしまうことがなく、流れに柔軟に対応することができる。また、傷により体腔液が流れ出てしまった場合にも、内側に新たなクチクラの裏打ちを形成することで再生することが可能である(図5)。クチクラは硬い骨格よりも早く形成するこ

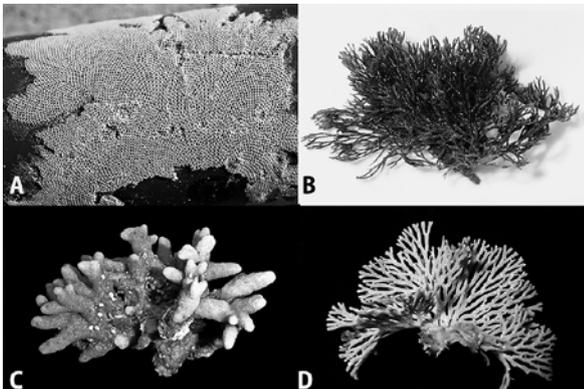


図2. さまざまな海産コケムシの群体。(A) マイタケコケムシ科の一種、(B) フサコケムシ、(C) コブコケムシ科の一種、(D) アミコケムシ科の一種。

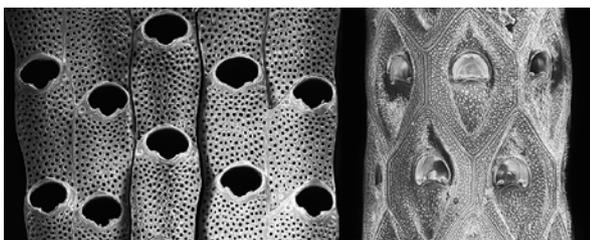


図3. コケムシの虫室。チゴケムシ(左)およびホソトクサコケムシ科の一種(右)。

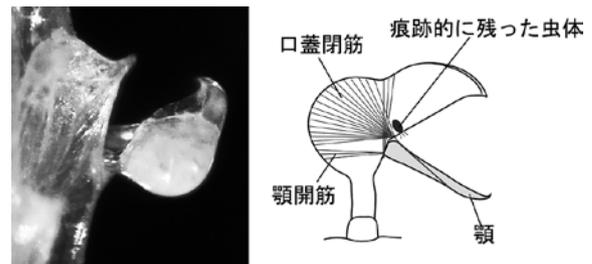


図4. フサコケムシ科の一種にみられる鳥頭体(左)と、その内部形態の模式図(右)。

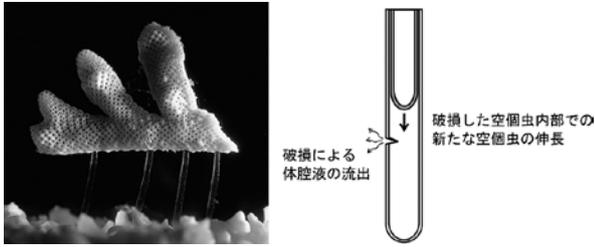


図5. 複数の空個虫を用いて立ち上がるスナツブコケムシ科 *Flabellopora* 属の一種(左)と、空個虫の再生様式の模式図(右).

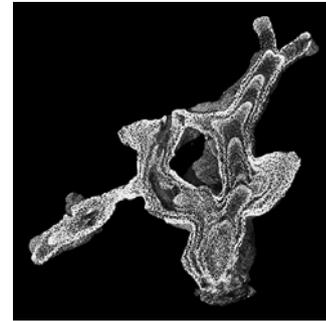


図6. 岩手県大槌湾で得られたコブコケムシ科の一種のマイクロCT画像(島津製作所提供).

とが可能であるため、再生や伸長により、砂泥底の激しい環境変化にも迅速に対応できる。

このほかにも、コケムシの中には歩く群体をつくるものもある。振鞭体の顎が極端に長く伸びた *Selenaria* 属の笠型群体は、これを用いて海底を移動したり、裏返った状態から起き上がったりが可能である⁶⁾。このように、コケムシでは、ただの細胞の集まりから機能分化した器官形成が起こると同様の現象が、多細胞の個虫という単位で起こっている。そして、こうした個虫の機能分化は、コケムシの生き方の多様性を生む重要な要素の一つでもある。

歯を使うコケムシ コケムシの基質利用の方法は、単に固着するだけではない。中には貝殻に穿孔する種もあり、そのような種は古生代から生痕化石として知られている。これらの種は炭酸カルシウムの骨格を形成せず、二枚貝や腕足動物の貝殻、生きた巻き貝、ヒザラガイ、多毛類の棲管など、他の生物の殻に虫室全体が穿孔し、触手冠のみを外側に出して摂餌を行う。穿孔の方法には二通りあり、化学的に貝殻などの石灰質を溶かすものと、歯のような硬い構造を用いて物理的に孔を穿つものが存在する。後者の場合は比較的柔らかい多毛類の棲管に穿孔するものが知られており、触手冠を出し入れする際に硬いクチクラの歯状構造が外側を削ることで、宿主の棲管に孔をあける⁷⁾。

形を調べてわかること

骨格に刻まれた記録 コケムシの個虫の寿命が短いことはすでに紹介したが、群体の寿命については種によっても大きく異なる。一般的に被覆性の群体や海藻のような房状の群体の寿命は数か月程度であるが、サンゴのような硬い起立性のもものでは何年もかけて群体を成長させるものが存在する。多くの海産コケムシが形成する炭酸カルシウムの骨格は、カルサイトもしくはアラゴナイト、あるいはその両方で構成される⁸⁾。この骨格は化石としても残ることから、化石種を含むと2万種におよ

ぶコケムシにおいて、成長履歴や古環境の推定などにも応用されている。サンゴ状のコケムシ群体の断面を切片やマイクロCTで観察すると、内部に年輪状の構造がみられる(図6)。酸素同位体比の分析の結果、これらの成長線の多くは年輪であることが明らかとなっており、これを数えることで群体の年齢を算出できるほか、石灰化の強度や成長量、方向性、さらに微量元素の分析により過去の環境を推定することも可能である。

構造から読み解く機能 ここまで主に海産コケムシについて紹介してきたが、淡水コケムシについても紹介しておこうと思う。実は、淡水コケムシは空を飛ぶこともできるのだ。もっとも、空を飛ぶと言っても自力で飛ぶわけではなく、水鳥の羽にひっかかるか、風で飛ばされて空へと運ばれる。

淡水コケムシの大部分を占める被喉綱の多くは夏に群体を形成し、冬は休芽 (statoblast) とよばれる休止芽を残して群体は死滅する。休芽は、卵黄顆粒や細胞が背腹をクチクラの殻で挟まれた直径0.5 mmほどの「最中」のような形態をしている(図7)。この場合、最中の中身の餡が卵黄と細胞にあたる。休芽は乾燥や低温への耐性を持ち合わせており、長いものでは十年以上も乾燥状態で保存されたものが生存していたとする報告もある⁹⁾。休芽は春先に水温が上昇することで発生を開始して、5日間ほどで初虫が発芽する。休芽には付着基質にそのまま残る付着性休芽と水面に浮く浮遊性休芽があり、特に後者はクチクラのカプセルが小さな空所で満たされた浮き輪(浮環)に囲まれた構造となっている。この空所にはガスが入っており、休芽が水中に放出されると直ちに水面に浮くことができる。さらに、浮遊性休芽には周囲に鉤状の棘をもつものもあり、この棘が水面を泳ぐ水鳥の羽にからまって運ばれる。そのため、淡水コケムシにとって休芽は休眠だけではなく、分散の役割も担っている。

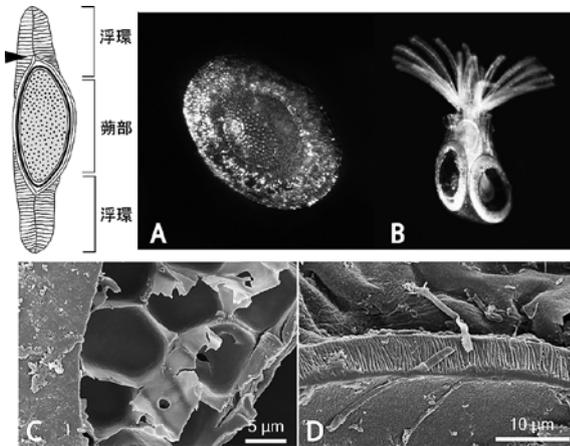


図7. 淡水コケムシの休芽の縦断面模式図と、ハネコケムシ科の浮遊性休芽 (A), 発芽して初虫が出た休芽 (B), 浮環内部の空所 (C) および休芽の殻の接合面 (模式図の矢尻部) (D) の走査型電子顕微鏡像。

知られざるコケムシ世界への誘い

最後に応用研究との関係について考えてみたい。コケムシは決してメジャーな動物ではないが、その恩恵を受ける生物も少なくない。たとえば、サンゴや海藻が生息できない少し深い水深帯や寒冷な海域では、複雑な形をしたコケムシの群体がコケムシ礁 (コケムシ林) を形成して、他の小型の動物の住み家として利用されていることが知られている¹⁰⁾。また、ヒトもコケムシの恩恵を受けようとしている動物の一員である。海藻状のフサコケムシの群体からは、その共生細菌が作り出す生理活性物質ブリオスタチンが得られており、がんの治療薬などとしての利用が期待されている¹¹⁾。

本稿ではコケムシの形と生き方の多様性について紹介してきた。それらはいずれも、群体性という体制に特化したコケムシならではのユニークなものである。その特性を活かせば、たとえば遺伝的に同一である同一群体内の個虫の評価試験への活用も期待できるだろう。また、コケムシ群体を用いた過去の環境の推定やコケムシ群体を生物群集の基質として用いた環境修復は、環境工学分野にも有用である。

コケムシの群体は虫室の集まりであるため多孔質であり、その骨格はサンゴのように硬くはなく脆い。そのた

め扱いづらい一面も持ち合わせている。一方で、小さなモジュールが集まって一つの生物として行動する機構は、工学分野への応用も期待できると考える。特に、個虫というモジュールが個別に修復・再生される点や、異形個虫のように個虫に機能分化がみられること、さらに異形個虫の配置が群体の行動や構造にも変化や多様性を与える点は、動物の進化という観点はもとより、情報工学や医療などの応用面においても興味深い事象と言える。また、淡水コケムシの休芽や海産コケムシの異形個虫の構造も、その特異性から、バイオミメティクスなどでの応用も可能かもしれない。

コケムシの研究者は世界的にも少なく、また、コケムシは未記載種が多いことから、現在も記載分類や生態などの基礎研究が主流となっている。一方で、ここまで述べてきたコケムシのユニークな点を応用に活かす研究は、未だほとんど行われていないのが現状である。まだまだ未知の共生細菌や生理活性物質を有している可能性もあることから、将来、居酒屋の貝殻に付いていたコケムシから有効な薬が開発されるかもしれない。私はこれまでライフワークとしてコケムシを研究してきたが、私一人が考えられる応用面には限界がある。これを機に、今後はこうした応用研究でもコケムシが利用され、多くの人にコケムシの魅力を知ってもらえることができればと願っている。

文 献

- 1) Bock, P. and Gordon, D.: *Zootaxa*, **3703**, 67 (2013).
- 2) Hirose, M.: *Species Diversity of Animals in Japan* (Motokawa, M., Kajihara, H. Eds.), p. 629, Springer (2016).
- 3) Silén, L.: *Ophelia*, **3**, 113 (1966).
- 4) Schack, C. et al.: *Biol. Rev.*, **94**, 773 (2019).
- 5) Hirose, M.: *Invertebr. Biol.*, **130**, 282 (2011).
- 6) Cook, P. and Chimonides, P.: *Cahiers de Biologie Marine*, **19**, 147 (1978).
- 7) Pröts, P. et al.: *Zoological Lett.*, **5**, 28 (2019).
- 8) Smith, A. et al.: *Earth-Sci. Rev.*, **78**, 287 (2006).
- 9) Rogick, M.: *Biodynamica*, **3**, 369 (1941).
- 10) Wood, A. and Probert, P.: *J. Roy. Soc. New Zeal.*, **43**, 231 (2013).
- 11) Mutter, R. and Wills, M.: *Bioorg. Med. Chem.*, **8**, 1841 (2000).