

[特集] カイヤドリウミグモ：大発生からの研究の動向

## カイヤドリウミグモの系統と分類

玉置雅紀<sup>1)</sup>・宮崎勝己<sup>2)</sup>・張成年<sup>3)</sup>

近年の分子系統学的解析により、かつてイソウミグモ科に組み込まれたトックリウミグモ科が再び独立した科として扱われると共に、カイヤドリウミグモが本科に属することが示された。一方、カイヤドリウミグモ属内の種分類については、形態的特徴の再精査によっても明確な結論は得られていない。本稿では、カイヤドリウミグモの系統と分類的位置について、その変遷と現状とを概観したうえで、残る問題点について提示する。

キーワード：カイヤドリウミグモ, 分子系統, 分類

カイヤドリウミグモ *Nymphonella tapetis* は、その幼生期において二枚貝に内部寄生を行うという特異な生活史を持つ。この寄生特性のためか、自由生活をする成体の外部形態についても、分節化してムチ状になった触肢及び第一歩脚末端節といった他のウミグモ類には見られない特徴を有する。また途中にくびれがあり体前方に突き出た吻や、体に比して太くて強大な鋏肢も特徴的である。このような他のウミグモには見られないさまざまな形態的特徴を有することから、カイヤドリウミグモ及びカイヤドリウミグモ属の分類学的位置については長いあいだ見解の一致が得られていなかった。

本稿では、産業上で問題となっている生物にもかかわらず（詳しくは後稿の鳥羽ほか 2019 を参

照）、その基礎生態について多くの謎を有するカイヤドリウミグモについて、その分類と系統に焦点を当て解説する。まず、カイヤドリウミグモの形態による系統分類の研究史を紹介した後、著者らが行った分子系統解析の結果に基づいて本種の科及び種分類について現状を整理した。そのうえで、系統分類上で残された問題点を提示する。

### 1. 系統分類の研究史

カイヤドリウミグモの発見・命名者である大島廣は、最初この種をユメムシ科 *Nymphonidae* の異常形態 (aberrant form) であると考えた (Ohshima 1927)。その後も何人かの研究者がカイヤドリウミグモをユメムシ科の一員としており (Helfer & Schlottke 1935, Arnaud & Bamber 1987, Bamber 2007)、たとえば Fry (1978) は数量分類学的解析によりカイヤドリウミグモ属はユメムシ科に含まれ、この科に属する他の種の形態との全体的類似度は高いという結果を示した。一方 Gordon (1932) は、Ohshima (1927) による幼体の記述に基づき、ユメムシ科としては発達が悪い鋏肢、9節からなる触肢 (ユメムシ科は5節)、腹側方向を向いた吻 (ユメムシ科では前方を向く) を根拠として、カイヤドリウミグモはユメムシ科ではなく *Eurycyidae* 科に属させるべきとの見解を示した。成体の比較ではないことから、たとえばカイヤドリウミグモ成体の吻は前方を向くなどこの見解の

Tamaoki Masanori, Miyazaki Katsumi & Chow  
Seinen : A Review of taxonomy and phylogeny in  
*Nymphonella tapetis*.

1) 〒963 - 7700 福島県田村郡三春町深作10-2  
国立環境研究所 福島支部

E - mail : mtamaoki@nies.go.jp

2) 〒950 - 2181 新潟県新潟市西区五十嵐2の町8050  
新潟大学 理学部

E - mail : miyazaki@env.sc.niigata-u.ac.jp

3) 〒236 - 8648 神奈川県横浜市金沢区福浦2-12-4  
水産研究・教育機構 中央水産研  
究所 水産遺伝子解析センター

E - mail : chow@affrc.go.jp

論拠は決して妥当ではないが、大島も自らが発見したカイヤドリウミグモ成体が、Eurycydidae科のいくつかの属と全体的な形態や腹部や歩脚の形状が類似することを指摘し、カイヤドリウミグモはEurycydidae科における aberrant form との見解を示した (Ohshima 1933). 後にEurycydidae科はイソウミグモ科 (Ammonotheidae) に編入され、その後何人かの研究者はカイヤドリウミグモ属をイソウミグモ科の一員として分類している (Stock 1959, Utinomi 1971, Munilla 1988, Müller 1993). このようにカイヤドリウミグモ属の科の所属については、ユメムシ科説とイソウミグモ科説が長年対立した状態にあった. なお大島は、カイヤドリウミグモの形態及び生活史の特異性から、カイヤドリウミグモ属 (当時はカイヤドリウミグモ1種) のみで構成されるカイヤドリウミグモ科 (Nymphonellidae) の新設を提唱したが (Ohshima 1938), この考えはその後の研究者には受け入れられていない.

またカイヤドリウミグモ属には、種分類に関する問題が長年くすぶっている. Le Calvez (1950) は、1939年にフランス南部地中海側に位置するバニユルス・シュル・メール (Banyuls-sur-Mer) で採集されたウミグモを日本産カイヤドリウミグモと同じ *N. tapetis* と同定した. これに従い内海 (1965) は、カイヤドリウミグモの分布地のひとつとして南仏海岸をあげている. それに対し Guille & Soyer (1968) は同地で新たに採集された個体は新種の *N. lecalvezi* であると提案した. しかしながら、後年地中海において採集されたカイヤドリウミグモ属のウミグモは、すべて *N. tapetis* と同定されており (de Haro 1978, Arnaud 1988, Munilla 1993, Munilla & San Vicente 2000, Chimenz Gusso & Lattanzi 2003, Munilla & Soler-Membrives 2014, Soler-Membrives & Munilla 2015), 他に *N. lecalvezi* と同定されたのは、Munilla (1988) によるナミビアで採集された1個体のみである. ウミグモ類の分類に関するオンラインデータベースである Pycnobase (Bamber *et al.* 2018) でも、*N. lecalvezi* は *N. tapetis* の新参異名 (新参シノニム) として扱われているが、このシノニム化について明確な根拠が示されたこ

とは無い. これとは別に1959年には、南アフリカ北西部のランバーツ湾 (Lambert's Bay) で採集された個体に対して *N. lambertensis* が新たに記載された (Stock 1959). 本種は同地からの再採集 (Arnaud & Bamber 1987) に加え、ナミビアからも報告されている (Munilla 1988). これらこれまで記載された3種のカイヤドリウミグモ属の成体の形態は非常に類似しており、Stock (1959) は *N. lambertensis* が将来的には *N. tapetis* の亜種となる可能性を示唆すると共に、地中海産個体のいくつかの特徴は、日本産 *N. tapetis* と *N. lambertensis* の中間的であると述べている.

このようにカイヤドリウミグモ属の種分類については以下に示すように見解が大きく3つに分かれている. すなわち、(1) 採集記録がある日本・地中海・アフリカ南部産は独立した3つの種である、(2) 日本産のものと同種である、(3) 各産地産のものは同種の範囲内に収まる1種である、に分かれている.

## 2. トックリウミグモ科の復活とその単系統性

従来ウミグモ類の科の分類は、形態的特徴、とくに頭部附属肢の節数や有無に基づいて行われ、伝統的に以下の9科に分類されることが多かった.

### Pantopoda目 (皆脚目)

- ユメムシ科 Nymphonidae
- イソウミグモ科 Ammonotheidae
- ミドリウミグモ科 Endeidae
- カニノテウミグモ科 Callipallenidae
- ホソウミグモ科 Phoxichilidiidae
- スイクダウミグモ科 Austrodecidae
- オオウミグモ科 Colossendeidae
- イボウミグモ科 Rhynchothoracidae
- ヨロイウミグモ科 Pycnogonidae

しかしながら最近の分岐分類学及び分子系統学的解析から、これら伝統的な科のいくつかについて明らかな多系統性が指摘されている (Arango 2002, 2003, Arango & Wheeler 2007, Nakamura *et al.* 2007). 中でもイソウミグモ科からのトックリウミグモ属 (*Ascorhynchus*) と *Eurycyde* 属の分離は、形態に基づく分岐分類学、分子系統学及び形態と分子の複合的解析のいずれにおいても強く

支持されている (Arango 2002, Arango & Wheeler 2007, Nakamura *et al.* 2007).

この様な状況に対し, Nakamura *et al.* (2007) はこれら2つの属を所属させる科として, Hoek (1881) により設立されたトックリウミグモ科 (Ascorhynchidae) を復活させた. しかしながら, 彼らの作成した18S rRNAを用いた分子系統樹ではトックリウミグモ科は側系統群となっており, Arabi *et al.* (2010) は, このような側系統パターンの出現は, おそらく分子系統樹を描く際の, 外群の不適切な選択に基づく誤った樹形推定によるものであると指摘した. さらに張ほか (2012) のカイヤドリウミグモを含めた18S rDNAに基づく分子系統解析によってもトックリウミグモ科の単系統性は強く支持されなかったが, これは外群に用いたウミグモ種とトックリウミグモ科との塩基配列の類似性が高いことによって, 樹形の確率とブートストラップ値が低くなったためであると推測された (Nei & Kumar 2000). これらの解析結果を踏まえ, Miyazaki *et al.* (2015) では, 18S rRNAの塩基配列が入手可能なユメムシ科の3種 (*Nymphon striatum*, *N. kodanii*, *N. robustum*) 及びカニノテウミグモ科の2種 (*Callipallene brevis*, *C. sagamiensis*) を外群として分子系統解析を行った. その結果, カイヤドリウミグモを含めたトックリウミグモ科の単系統性が強く支持された (図). この図は最尤法によって作成されているが, 近隣結合法を用いた解析においても同一の樹形が得られるとともに, 同科の単系統性は強く支持されている.

### 3. カイヤドリウミグモの科の所属と科内における系統的位置

張ほか (2012) は, カイヤドリウミグモの塩基配列を用いた最初の分子系統解析を行ったが, その中で彼らはミトコンドリアDNAのチトクロムC酸化酵素サブユニットI (COI) 及び16S rDNA, 核DNAの18S rDNAとリボゾームRNA遺伝子内部転写スペーサー1 (ITS1) 領域を分析対象とし, そのうち18S rDNA配列のみが本種の分類学的位置に関して有効な系統学的情報を有することを確認した. 彼らは外群として, Arabi *et al.* (2010)

の解析によってウミグモ綱内で早い段階で分岐したとされたスイクチュウミグモ科, ヨロイウミグモ科, イボウミグモ科及びオオウミグモ科を選択した. その結果カイヤドリウミグモがトックリウミグモ科に属するとともにトックリウミグモ属内に含まれる事が強く示唆されたが, トックリウミグモ科の単系統性とトックリウミグモ科内におけるカイヤドリウミグモの系統的 position については信頼性の高い結果が得られなかった.

一方, 種の系統関係を正確に再現するためには, 解析する遺伝子の数を増やすよりも, 解析対象生物の祖先的な種を加えて解析する事の方が, より重要である事が最近の研究で示されている (Pick *et al.* 2010). そこで Miyazaki *et al.* (2015) は18S rRNAの塩基配列を用いて, 前述のようにユメムシ科とカニノテウミグモ科を外群として選択した上で, 日本産カイヤドリウミグモ及び本種と近縁と考えられているトックリウミグモ属の3種 (*Ascorhynchus auchenicus*, *A. glaberrimus*, *A. japonicas*) の18S rRNA塩基配列約1.4 kbpを新たに決定し, さらにデータベース上にある既知の3種のトックリウミグモ属及び3種の *Eurycyde* 属の配列を加えて分子系統解析を行った. この解析ではトックリウミグモ科の単系統性が強く支持されるとともに, カイヤドリウミグモはトックリウミグモ科に含まれる事が示された (図). この結果と張ほか (2012) の結果とを考えあわせると, カイヤドリウミグモがトックリウミグモ科の一員であると結論づけられた.

一方, カイヤドリウミグモのトックリウミグモ科における系統的 position については, 張ら (2012) の解析ではトックリウミグモ科がトックリウミグモ属+カイヤドリウミグモと *Eurycyde* 属の二つのサブクレードに分かれたのに対し, Miyazaki *et al.* (2015) の解析ではトックリウミグモ属の一部とカイヤドリウミグモ, 及びトックリウミグモの残り と *Eurycyde* 属から成る二つのサブクレードが認められた (図). *Eurycyde* 属はいずれも単系統性を示したが, この属は吻が柄 (pedicel) を持つというユニークな形態的特徴を有し, 以前の分子系統解析による結果によっても単系統性が強く支持されていた (Arango & Wheeler 2007,

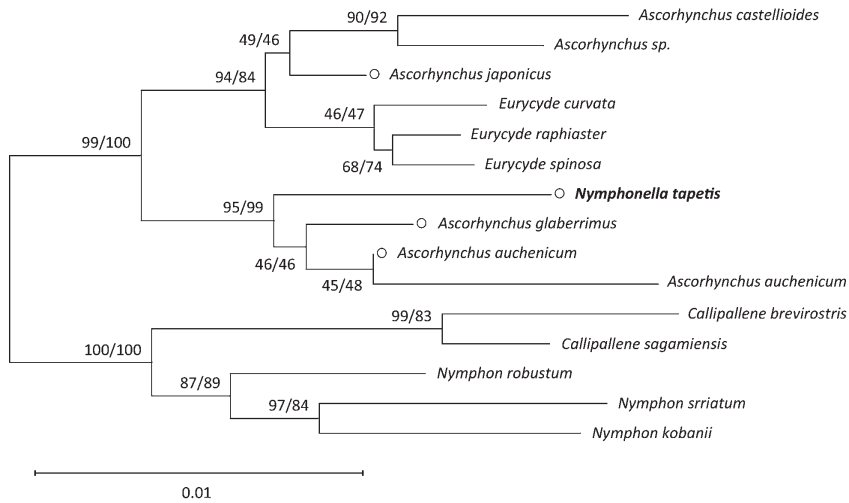


図 ウミグモの分子系統樹 分子系統樹は 18S rRNA の塩基配列を利用して、最尤法により作成した。Miyazaki *et al.* (2015) で新たに決定した種を○で示す。各節の数字は、最尤法 (左) 及び近隣接合法 (右) で求めたブートストラップ値を示す。

Nakamura *et al.* 2007). またカイヤドリウミグモ属のウミグモは、強固な鋏肢、触肢や第一歩脚の多分節化のように独特の形態学的特徴を共有していることから、属としての単系統性は間違いないであろう。これらのことから、トクリウミグモ属はトクリウミグモ科としての共有原始形質によってまとめられた属であり、*Eurycyde* 属とカイヤドリウミグモ属はトクリウミグモ科の中でそれぞれ独自の進化を遂げた特異な形態を有する属であると考えられる。トクリウミグモ属と *Eurycyde* 属はトクリウミグモ科中でも飛び抜けて種数が多い属であり、それぞれ78種及び19種が属する。またこれら以外に、この科内には1-5種から成る小さな属がある (*Bathyzetes*, *Boehmia*, *Calypsopycnon*, *Heterofragilia* 及び *Pycnofragilia* 属) (Bamber *et al.* 2018)。したがって、カイヤドリウミグモ属を含むトクリウミグモ科内の進化シナリオの解明には、すべての属を含んだ広範囲なタクソンサンプリングを行い、より信頼性の高い系統樹を作成することが必要である。

#### 4. 種分類に残る疑問

2. で述べたように、カイヤドリウミグモ属内の種分類に関しては、とくに日本産のものと地中海産の個体が同種か別種かについて意見が分かれ

ている。Guille & Soyer (1968) が *Nymphonella lecalvezi* を新種記載、すなわち地中海産の個体を日本産の個体と別種とした根拠は、触肢第7節と第6及び第8節との長さの比の違いと、担卵肢複合棘の分枝数の違いであった。しかしながら、彼らは日本産の個体のデータを実際の標本からでは無く、Ohshima (1935) 中の記述及び図からの計測より得ているため、信頼性は低いと考えられる。

そこで、Miyazaki (2011) は大発生以降大量に入手可能となった日本産の標本を使ってこれらの形質を再評価した。その結果、触肢節の比の違いについては日本産・地中海産の両者の差が大きく縮まったこと、複合棘分枝数の違いについては両者の範囲が重なったことが明らかになり、日本産と地中海産の個体が別種であることへの妥当性に疑問を呈した。さらにスペイン・バルセロナ自治大学の Tomás Munilla 教授から、第一基節基部の突起の有無、接脚突起のくぼみの有無、担卵肢複合棘数にも両者の間に違いが存在するとの指摘を受け、同教授提供のスペイン産雄1個体を含めた比較観察を行った。その結果、接脚突起くぼみの有無と複合棘数には実は違いが無いことが明らかとなったが、第一基節基部突起については指摘された違い (日本産は突起を有し、地中海産は欠く) が存在した (宮崎, 未発表)。引き続き同教



授の承諾を得て、提供されたスペイン産個体より遺伝子塩基配列の取得を図ったが、保存状態が悪かったためPCRによるDNA増幅を行うことができなかった(玉置, 私信). すなわち現時点では、カイヤドリウミグモ属の種分類問題に対する分子系統学的検討はいまだ行われていない. 今後は地中海及びアフリカ南部産の新規標本の入手が望まれるところである.

## 5. おわりに

系統と分類は、対象生物を理解するうえで最も基本となる研究であるが、カイヤドリウミグモについては他の研究分野同様、2007年の大発生後に慌てて分析・解析が行われたといういきさつがある. このことは、現在においては我が国で社会的問題となっていない種であっても、とくに寄生といった将来的に何らかの形でヒトの生活や産業などと関わる可能性がある特性を有した種については、その系統や分類をはじめ、さまざまな生物学的知見を蓄積させておく重要性を改めて認識させたのではないだろうか. その意味で、日本産カイヤドリウミグモと海外産のものが同種か別種かという問題は、将来的に海外でも日本と同様な漁業被害が引き起こされる可能性とも深く関わっており、重要な問題であると考えられる.

Tomás Munilla教授にはスペイン産 *Nymphonella* 個体をご提供いただくとともに、カイヤドリウミグモの種分類に関していくつかの示唆をいただいた. また、Franz Krapp博士には、独文・仏文文献の内容についてご教示いただくとともに、同様に種分類に関する示唆をいただいた. ここに記して両氏に御礼申し上げる.

## 引用文献

- Arabi, J. *et al.* 2010 *Compt. Rend. Biol.* **333** : 438-453.
- Arango, C. P. 2002 *Org. Div. Evol.* **2** : 107-125.
- Arango, C. P. 2003 *Mol. Phylogenet. Evol.* **28** : 588-600.
- Arango C. P. & Wheeler, W. C. 2007 *Cladistics* **23** : 255-293.
- Arnaud F. 1988 *Mésogée* **47** : 37-58.
- Arnaud, F. & Bamber, R. N. 1987 *Adv. Mar. Biol.* **24** : 1-96.
- Bamber, R. N. 2007 *Zootaxa* **1668** : 295-312.
- Bamber, R. N. *et al.* 2018 *Pycnobase* : World Pycnogonida Database. Available online at <http://www.marinespecies.org/pycnobase/>
- Chimenz Gusso, C. & Lattanzi, L. 2003 *Biogeographia* **24** : 251-262.
- 張成年ほか 2012 *日本水産学会誌* **78** : 895-902.
- de Haro, A. 1978 *Zool. J. Linn. Soc.* **63** : 181-196.
- Fry, W. G. 1978 *Zool. J. Linn. Soc.* **63** : 35-58.
- Gordon I. 1932 *Discov. Rep.* **6** : 1-138.
- Guille, A. & Soyer, J. 1968 *Vie et Milieu* **18** : 345-353.
- Helfer, H. & Schlottke, E. 1935 *Arch. Zool. Exp. Gén.* **9** : 445-542.
- Hoek, P. P.C. 1881 *H. M.S. Challenger Rep.* **3** : 1-167.
- Le Calves, J. 1950 *Arch. Zool. Exp. Gén.* **86** : 114-117.
- Miyazaki, K. 2011 *Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn.* **46** : 35-37.
- Miyazaki, K. *et al.* 2015 *J. Crust. Biol.* **35** : 491-494.
- 宮崎勝己ほか 2019 *生物科学* **70** : 95-102.
- 宮崎勝己・山田勝雅 2019 *生物科学* **70** : 66-72.
- Müller, H.-G. 1993 *World catalogue and bibliography of the recent Pycnogonida*. Verlag H.-G. Müller, Wetzlar.
- Munilla, T. 1988 *Monogr. Zool. Mar.* **3** : 177-204.
- Munilla, T. 1993 *Annal. Mus. Civic. Storia Natur.* **89** : 445-455.
- Munilla, T. & San Vicente, C. 2000 *Cah. Biol. Mar.* **41** : 321-328.
- Munilla, T. & Soler-Membrives, A. 2014 *Fauna Ibérica, Vol. 39* : Pycnogonida. Mus. Nacion. Cien. Nat., Madrid.
- Nakamura, K. *et al.* 2007 *Mar. Biol.* **153** : 213-223.
- Nei, M. & Kumar, S. 2000 *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford Univ. Press, New York.
- Ohshima, H. 1927 *Annot. Zool. Japon.* **11** : 257-263.
- Ohshima, H. 1933 *Annot. Zool. Japon.* **14** : 53-60.
- Ohshima, H. 1935 *Annot. Zool. Japon.* **15** : 95-102.
- Ohshima, H. 1938 *Annot. Zool. Japon.* **17** : 229-233.
- Pick, K. S. *et al.* 2010 *Mol. Biol. Evol.* **27** : 1983-1987.
- Soler-Membrives, A. & Munilla, T. 2015 *PLoS ONE* **10** : e0120818.
- Stock, J. H. 1959 *Trans. Royal Soc. S. Afr.* **35** : 549-567.
- Stock, J. H. 1994 *Beaufortia* **44** : 17-77.
- 鳥羽光晴ほか 2019 *生物科学* **70** : 78-88.
- Utinomi, H. 1971 *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **18** : 317-347.
- 内海富士夫 1965『新日本動物図鑑(中)』, p. 338. 北隆館.
- 山田勝雅ほか 2019 *生物科学* **70** : 103-111.