深海産線虫の生態的特徴*

白山 義久**

(東京大学海洋研究所)

1. はじめに

N. A. COBB (1)は“この地球上から線虫以外のすべての生物を除いたとしても、地表には線虫のフィルムがあり、どこに海が、また、どこに山があるか分かるだろう”という有名なフレーズを残しております。つまり、陸上にも海にもたくさんの線虫がいるということです。

今日お話するのは、多くの方にはあまりなじみではないと思いますが、海の線虫についてです。海の線虫は、陸上あるいは寄生性の線虫と大きく異なる分類群に属します。分類体系についての意見はいろいろありますが、線形動物門を大きくAdenophoreaとSecernenteaとに分けますと、海の線虫は、Secernenteaの種類としては、*Rhabditis marina*と*R. ehnenbaumi*の2種だけで、これ以外は全てAdenophoreaに属します。Adenophoreaの目のうち、海の線虫は、Dorylaimida目を除く5つの目、特に、Enoplida目とChromadorida目に多くが含まれます。これらは、どちらかというと原始的な線虫と考えられています。

2. 研究の現状

まず、海の線虫の研究の嘆かわしい状況をお話いたします。ヨーロッパでの研究によると、海産の線虫はどこの海域でもだいたい500種います。大西洋は地史的にみると大変に新しい海

で、太平洋と比べると生物の種類はどのようなものでも少なくなっています。サンゴや貝と比較しますと、だいたい1/20程度です。このようなことから、日本では、ある海域、たとえば東京湾で線虫を探すと、10,000種くらいはいるだろうと考えられます。しかし、いままで日本の海域で記録されたのは、全部かき集めても70種くらいです(13)。名前が分かっている線虫を日本で見つけるのは、宝くじを当てるようなものです。研究者も非常に少なく、専門に研究しているのは、札幌医大の鬼頭研二先生、宇部短大の吉村克生先生、それに私の3名に過ぎません。この他に、大学院の学生の方が若干いらっしゃいます。

海産の線虫の研究は、ドイツを中心に1940年代から50年代に発展しました。1973～4年にドイツのGERLACHとRIEMANN(3)は、海産と淡水産を含めた水棲線虫のチェックリストを作りました。その中で引用されている文献は約1,300ですが、国内にないことがはっきりしているのがそのうちの約1/3です。そういうことで、文献の欠如が海産の線虫の学問をやる際の非常に大きな問題でした。その後、GERLACHは、引退するので誰かに文献を全部あげるということでしたので、私は嘆願の手紙を書きまして、現在、この文献全部が私のところにございます。ですから、文献が日本国内にないので分類学の研究ができない、ということはありません。

3. メイオベントスの一員としての線虫

線虫は、海の生物の中で、ベントス(benthos)と呼ばれる底生生物の中の小さな方のサイズグ

* Ecological Characteristics of Deep-sea Nematodes

** Yoshihisa SHIRAYAMA (Ocean Research Institute, University of Tokyo)

ループである、メイオベントス (meiobenthos) の一員という位置付けになっています。このメイオベントスという言葉ができたのが1942年(6)ですから、学問としての出発からせいぜい半世紀の歴史しかないわけです。

実際の調査では、海底の堆積物を取ってきて、それを篩にかけ、篩の上に残ったものから生物を捜し出します。1 mmより大きな生物をマクロベントスと呼び、MAREがメイオベントスという用語を作った当時は、これが主な研究対象でした。ゴカイ、貝、甲殻類、クモヒトデなどです。メイオベントスは、1 mmの篩を通り抜けて32 μ mの篩に捕らえられる生物の総称です。

メイオベントスの代表は線虫ですが、その他に有孔虫類、橈脚類 (Copepoda) と呼ばれる甲殻類の特殊なものなどが含まれます。底生の橈脚類の仲間は、そこでの生活に特異的に適応しております。普通の橈脚類は体の長さと同じくらいの長いひげを持っているのに対して、底生のものではひげが非常に短くなっています。また、卵塊の中の卵の数が非常に少なくなっております。メイオベントスの変わり者としては、Loricifera (胴甲動物門) があります。これは、動物の分類の中で最も大きな単位である門としては、一番最近になって、つい10年前に記載されたものです(5)。現在、この門の動物は、世界中で約10種、日本の近海からも1種見つかって

います。線虫だけではなく、メイオベントスについての分類学的研究は、どのグループもまだまだ非常に遅れています。これは、日本だけではなくて、世界的に見ても同じです。

メイオベントスにはどのような動物が見つかるかといいますと、脊索動物から有孔虫のような原生動物まで、全部で22の門が記録されております。動物の門の数は、意見の相違が多少ありますが、38から40程度ですので、この内の約半分がメイオベントスから見つかることになります。逆に、メイオベントスからしか見つからないのが7つあります。生物の世界としては非常に小さいにもかかわらず、多様性に富んだグループといえます。

4. いくつかのノウハウ

この海産の線虫を含めたメイオベントスを研究している研究者は、陸の線虫を研究されている方と違った道具を使っているのではないかと思います。そのいくつかを紹介しようと思います。まず、線虫に限りませんが、メイオベントスを拾う道具として、アーウィンのループというものがあります(第1図)(4)。これは、金属の細い針の先端に、直径0.1 mmくらいの金魚すくいの輪のようなものがついたものです。アーウィンというアメリカの方が作って、パテントを取って売っておりまして、1本25ドルするの

第1図 アーウィンのループ(4) (メイオベントスをピックアップするのに用いる)

A: 全体図、B: 先端部分の拡大図。先端部のループの直径は、0.1~0.5 mm位である。

第2図 HSスライド(11) (メイオベントスの永久スライドを作成するのに用いる)

A: 全体図、B: →の方向から見た拡大図。HS: HSスライド、CS: カバーガラス、G: グリセル、S: サンプル。

ですけれども、自作することもできます。これは大変に便利で、動物を壊さないで拾うことができます。これはまた、先端の輪に液体が溜って、その液体のフィルムの表面張力で動物を捕まえる仕組みになっているため、普通の針ですくうとすぐに乾いてしまうような蒸発しやすい液体のなかに動物が入っている場合にも、この道具を使って動物を扱えば、まず乾くことはありません。電顕の試料を用意する際、100%のエタノールの中に入っている線虫を移動させたりするときなどに便利なものです。

もう一つは、HS-スライドと名付けたプラスチック製のスライドです（第2図）（11）。従来、線虫をプレパラートにする際は、COBBのアルミニウムフレームを使っていました。しかし、これを作る道具がもう手に入らないので、私を含めて、これから線虫学をやろうとする人は、大変にこまっていました。このため、スミソニアンの Robert P. HIGGINS と私で鋳型を作りまして、関東理化という会社でこのスライドを製作してもらっています。これは、プラスチックの板の中央に四角の凹みがあり、この中にさらに四角の穴が開いているものです。この凹みに大きめのカバーガラスを置き、線虫を載せて、その上から少し小さなカバーガラスをかぶせて、周りをグリシールなどでシールします。そうしますと、裏から見たい時にはひっくり返せば、線虫を別の側からも見れるわけで、便利なものです。COBBのアルミニウムフレームよりこちらのほうが便利な点が二つあります。一つは、穴の周囲が摺り身になっていますから、ここに直接文字が書けること。もう一つは、アルミニウムフレームは非常に曲がりやすく、カバーガラスが割れることがあります、これはかなり丈夫で変形しませんから、扱いやすいことです。

5. 深海産線虫の生態

海産の線虫は、実にたくさんあります。たとえば、深さ200mくらいまでの浅海域ですと、10

cm²、直径にして約34mmの堆積物中に、10³のオーダーの線虫が見つかります。線虫は原生動物の有孔虫とともに多く、両者を合わせると全生物の9割くらいになります。そのほかの生物はわずかにいる程度です。線虫の数は、水深が増加するに従って減っていきます。2,000mを越える深海では、浅海域の1/5程度まで減ります。マクロベントスは、1/100くらいにまでなりますから、それに比べれば、メイオベントスの減り方は小さいといえます。

この原因として一番信じられている説は、彼らも多細胞生物ですので、雄と雌が会って生殖をしなくてはならない。このためには、ある程度、個体密度がないと雄と雌とが会える機会を失ってしまう。したがって、種を維持するための最低限度の密度というのがある。しかし、深海の生物は上の方から落ちてくるものを食べていますから、深海では、深さが増すにつれて、徐々に餌の供給量が減ってくるわけです。そうしますと、その時に生物の適応として、体を小さくして一個体当たりの使うエネルギー量を減らすことが、一番合理的だといえます。これが、主な理由と考えられています。実際に、浅海ではマクロベントスのサイズに入るような生物も、深海では小さくなって、メイオベントスに入ってしまう。

次に、群集構造ですが、多細胞生物で線虫以外で何が多いかをみると、圧倒的に橈脚類のHarpacticoida目です。このHarpacticoidaと線虫の比が、環境の指標として非常に有用だといわれています。一般に富栄養化が進んで海洋環境が悪くなると、線虫とHarpacticoidaとの比は、値が大きくなります。

一例として大阪湾を見ますと、ここには淡路島と、そのすぐ北に明石海峡があります。湾内には、潮流によって明石海峡を通して瀬戸内海の水が入ります。一方、湾の北部は、人口密集地帯から有機物、あるいは富栄養化物質の窒素やリン酸が流れて来ます。このため、北の方はヘドロが溜って、富栄養化が非常に激しい所で

す。一方、南の方は、外の新鮮な水が入ってきますので、それほど富栄養化が進んでいません。線虫と橈脚類の比は、湾の奥では値が1,000を超えます。ところが、明石海峡に近い辺りでは、値は高くても10で、非常に低くなっています。大阪湾の調査結果で見ると、この指標は海洋の状況と見事に呼応しています。

線虫を種まで同定するのはほとんど不可能ですが、これが線虫であるとか、これが *Harpacticoida* であるとかの同定は、初めての人でもそれほど難しいことはありません。このようなことから、線虫と橈脚類を用いたこの指標は、海洋環境の生物指標として、どんな人でも非常に有効に使えるものといえます。

先ほども申し上げました通り、水深が増しますと線虫などのメイオセントスは減ります。しかし、9,000mといった非常に深い海では、むしろ増えてきます。これは、このように深い海溝と呼ばれる地形の所では、周りから土砂が降り積もるため、太平洋底と呼ばれる海の真中より、有機物の供給が多くなるためです。このため、餌が多くなって、線虫などのメイオセントスも一般的に数が多いと説明されています。

そこで、メイオセントスの数が少ない、餌の供給もあまりない所で、線虫はどういう生活をしているのかを調べてみました。まず、エネルギーの供給が少ない所ですから、エネルギーの支出も少ないのではないかと普通に考えられます。たとえば、深海産の魚は浅海産のものに比べて、体重当たりの呼吸量が三桁くらい少ないことが知られています。線虫ではどうかということ調べてみました。

呼吸量測定法は、カーテシアンダイバー法と呼ばれる、 10^{-10} l/hr くらいの呼吸を測ることが出来る、非常に感度の高い方法を使いました。まず、直径1~2mm、長さ2cmくらいのガラス管の中に海水とともに線虫を入れ、途中に空気を入れて、他の端にアルカリを入れます。線虫によって管の中の気相の酸素が消費されて炭酸ガスが出ますと、後者はアルカリに吸収される

ので、ダイバー全体の体積が減ります。体積が減ると比重が増すので、ガラス管を密度勾配のある液体の中に浮かべておきますと、どんどん沈んで行きます。この沈む速度から呼吸量を測るのです。呼吸量は1nlの体積の線虫に換算して比べます(7、8)。

この方法で、深海産のものと浅海産のものの呼吸量を比較してみますと、浅海産の呼吸量の範囲に深海産の線虫の値も入って、呼吸量そのものはあまり変わりません。つまり、エネルギーの支出はあまり変わりません。深海産の線虫の呼吸の速さはどのくらいかといいますと、SC14という太平洋の真中の水深2,900mのところの例では、呼吸量から堆積物中の酸素の量を推定しますと、堆積物の表面から3mmくらい下で堆積物中の酸素がなくなってしまうくらいに、猛烈な勢いで酸素を消費しています。

それくらい酸素を使うのならたくさん餌を取っているだろうと想像されます。事実はどうかといいますと、あまり餌を取りません(8)。これは正確ではなくて、粒状あるいは固体状の餌はあまり取りません。アイソトープを使って調べた結果では、餌を取る量をバクテリアに換算しますと、ある種類の線虫では1時間当たり7,000cellくらいになります。浅海産のものでは60,000cellと、一桁高いので、深海産の線虫は非常に少ない量しか食べていないのが特徴といえます。

エネルギー換算しますと、摂食している炭素量は、呼吸で使う炭素量とほとんど同じ程度しかありません。そうしますと、成長に回せる分がないことになります。では、実際にはどのようにしているかといいますと、彼らは、周りの泥の中の間隙水に溶けている溶存体の有機物を相当な勢いで摂取していました。この量は炭素換算で、粒状の餌を食べるのとほぼ同量です。それで、エネルギーのバランスを取っているわけです。

これは、形態から見ても明らかです。浅海産の線虫の *Desmoscolex laevis* では、体の表面に

ある *desmen* と呼ぶ構造に、たくさんの石を付けているように見えます。しかし、深海産の *Desmoscolex* では、浅海産のものより *desmen* の発達が悪く、口の周りを見ると *cephalic tubercle* という微小突起が非常によく発達しています(10)。これは、おそらく体の普通の表面はほとんど無機物で覆われているので、溶存体の有機物を吸収できないのですけれども、口の周りだけ微小突起があって、ここから効率よく溶存体の有機物を吸収しているのだらうと想像しています。ただ、いまのところ、証拠はありません。その他に、深海産の同じ属の線虫には、*desmen* を脱ぎ去ってしまったような種もあります。

海産線虫で興味深いこととして、少しでも環境が違うと、棲息している線虫の種類が全く違うことがあります。この一例として、相模湾の初島沖の1,200m くらいの海底の例を紹介します(12)。ここには、シロウリガイという20cm くらいの大きい貝が高密度で群生している場所があります。この貝は、普通は、熱水生態系と呼ばれる海底の温泉の周辺にいて、熱水に含まれる有機物、あるいは体内に共生させている化学合成細菌によって熱水中の硫化水素から作られる有機物で生活しています。初島の近くでは、この生態系に見られる生物と同じグループが、たまたま海底から冷たい湧水が出てきているところの周りの砂泥底で見つかりました。この周りは水深千数百m にもかかわらず、富栄養化していて、堆積物の臭いを嗅ぐと、硫化水素の強い臭いがします。このような場所と、そこから数 m 離れたシロウリガイがあまりいない所で線虫を比べると、大変おもしろいことが分かります。

シロウリガイがいっぱいいる所とそうでない所では、泥の中の線虫の種数が違います。内側が7種で、外側は19種です。サンプルの量は堆積物3g程度です。内側は環境条件としては良くありません。外側は深海底の一般的な状態の所で、多様性が高い所です。さらに、この海域

では、硫化水素の多いような環境に適応性のある線虫が、全体の8~9割になります。内側と外側の線虫は、同じ属が多いのですが、同じ種類は一つもありません。種類によって完全に棲み分けていました。

6. おわりに

このように、海産の線虫類は種の多様性が高く、また、生態的にも多様な特徴を持っています。最近では遺伝子の資源としても重要なのではないかとされています。つまり、種の多様性が高いということは、遺伝子の多様性も高いと考えられます。深海のようなところでも、それぞれの環境に見事に適応しており、適応放散や進化の研究にも十分使えます。また、先ほど申し上げましたように、環境へ見事に適応していることから、線虫、あるいはメイオオントス全体としても、環境の生物指標として、大変に重要ではないかといわれております。しかし、最初の方で申し上げた通りで、日本では研究者がごくわずかしかおりません。ぜひ、研究者を増やして、海産線虫の研究をさらに進めたいと思っています。

参考文献

- 1) COBB, N. A. (1915) Yearb. Deprt. Agr. 1914, 457-490.
- 2) GERLACH, S. A. (1980) Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. **18**, 249-255.
- 3) GERLACH, S. A. & RIEMANN, F. (1973-74) Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. suppl. **4**, 1-736.
- 4) HIGGINS, R. P. & THIEL, H. (eds.) (1988) *Introduction to the Study of Meiofauna*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C., 488 pp.
- 5) KRISTENSEN, R. M. (1983) Z. Zool. Syst. Evol. **21**, 163-180.
- 6) MARE, M. F. (1942) J. Mar. Biol. Ass. U. K. **25**, 517-554.
- 7) 白山義久 (1989) 日本海洋学会誌 **45**, 83-93.
- 9) SHIRAYAMA, Y. (1991) La Mer **29**, 170-173.

- 10) SHIRAYAMA, Y. (1992) Deep-sea Res. **39**, 781-788.
- 11) 白山義久・加来照明・ヒギンズ, R. P. (1993) 日本ベントス学会誌 **44**, 41-44.
- 12) SHIRAYAMA, Y. & OHTA, S. (1990) J. Oceanogr. Soc. Japan **46**, 118-124.
- 13) 吉川信博 (1992) In: 線虫研究の歩み (中園和年編)、日本線虫研究会、つくば、64-68.

〔質 疑〕

Q. 線虫に対する圧力の影響はどのように考えればよいのでしょうか。

A. 圧力の影響には二つ側面があります。一つは、体内に気相があれば体積が大きく変化するので、生物に対する影響は強くなります。線虫は、体の中に気相はもっておりませんので、その点では圧力の影響はほとんどないといえます。もしあるとすれば、タンパク質の高次構造には圧力が影響する、と昔から言われていますので、その面での影響です。200気圧くらいでは影響はあまり無いのですが、500気圧、水深5,000 mくらいでは、タンパク質の高次構造にかなり影響があります。たとえば、圧力がかかることによって、酵素の立体構造が歪んで、縮んだり広がったするため、活性がなくなったり、落ちることがあります。液体については、粘性が変わることが知られています。先ほどの呼吸量や餌の摂食量の測定に使ったのは、2,000 m以下の海底から取った線虫を実験室に持ってきて実験した結果です。つまり、深海から取ってきた線虫を、水圧がかからない状態にしてもピンピンしています。

Q. *Desmoscolex* 属のリングの機能は何ですか。

A. *Desmoscolex* のグループがリングを造る理由は、よく分かりません。浅い海ではリングが次のように機能している感じもしています。この線虫は砂粒の隙間に棲んでいますので、波がきて砂粒の状態が変わると潰される危険が非常に高いので、独特の形態をしているのかも知れません。同じような環境にいるメイオセント

スには、多くの種類で似た形態的な特徴が見られます。しかし、水圧とは関係はないと思います。

Q. 陸上にいる線虫の中にも、*Desmoscolex* 属のように体の表面に鎧のような構造を持つ種類がありますので、必ずしも波の作用だけであるような形をしているのではないのではないのかという疑問があります。また、海底の線虫は、おもにどのような生活をしているのでしょうか。

A. ご指摘の通りです。*Desmoscolex* 属は、海洋環境では10%前後と、ほぼ一定の割合で検出される線虫です。また、この属は、唇の周りに microvillae を発達させているので特に取り上げましたが、海の線虫は、普通は他の線虫と同じように、表面が滑らかな種類がほとんどです。二つ目の質問ですが、基本的には自活性です。寄生性のものは私どもは扱っておりません。

Q. 深海の温度はどの程度でしょうか。

A. 温度は低く、2°C前後で、非常にコンスタントです。先ほどの実験も、温度はその温度でおこなっております。圧力に関しては、加圧はしておりません。

Q. 種類は、浅海と深海で違うものなのでしょうか。

A. 種類のレベルで話をするのは非常に難しいことです。*Desmoscolex* 属に関しては、東北の岩手県の沖で、200 mから7,000 m位まで見えます。そこでは約40種類、100個体程度を採集しました。採集した地点が変われば、種も変わります。浅いところから深い所までいる種類はありません。これは、zonation といいますが、非常にはっきりしています。線虫の分類群は、比較的限られていまして、*Desmoscolex* のグループは1割程度です。深海にいきますと比較的多いのが *Halalaimus* 属と *Comesomatidae* 科です。海の線虫については、多くのもので口の形から食性を推定する便宜的な方法がありますが、深海では犠牲となるような線虫そのものが少ないことから、肉食性の種は稀で、ほとんどの種は堆積物を選択的に食べているといえます。

Q. 浅海と深海で、目や科のレベルでの線虫相の違いはありますか。

A. これは生態ともつながる問題です。口の形態から見て肉食性の、Enoplida 目の Oncholaimidae 科は、浅海では目立ちますが、深海底にはほとんどいません。Monhysteridae 科は全部、淡水や陸上産で、海産の種は別の科 (Xyalidae) に入ることになっています。これらの科は、生殖腺と腸との位置関係によって分けられるのですが、深海にいくと、この特徴に混乱がみられ、それほどはっきり分けられなくなります。

Q. 日本で記録されている種類には、日本で新種記載されたものが含まれていますか。また、種を決めるのは絶望的ということでしたが、種を記載する見通しはないのでしょうか。

A. Cosmopolitan とよばれる種類は、海産線虫でも多いのですが、詳しく見ると必ず形態的な違いが見つかります。Cosmopolitan という表現はかなり気を付けた方がよいと思います。

日本産の70種の中には、新種がかなりたくさん含まれています (日本にしか記録のないものが35種)。日本の線虫の仕事で一番大きな仕事は、WIESER が白浜で行ったもので、新種が4種含まれています。STEINER も日本の海産線虫の論文を書いています。日本の海産線虫は、基本的には既知種でないことを前提に見ていくほうが早いと言えます。分類学的な記載についていえば、新種だけではなく、新属もいくらでもあります。GERLACH (2) は、世界中の海産線虫を分類学的に全て解明するためには、今の線虫学者の数と今の発見のペース、予想される海産線虫の種数から計算すると、今後150年かかると言っています。その間は、海産線虫の学問に関しては、分類学で言うところの記載の α 段階に留まることになります。ですから、海産線虫の生態を研究している人達は、名前を付けることは諦めています。属までの同定はどうにかなるので、○○属 ABC というレベルで勝負しようというのが基本的な姿勢となっております。