

## 多毛類の多様性と干潟環境：カワゴカイ同胞種群の研究

佐藤正典

鹿児島大学理学部地球環境科学科

Diversity of polychaetes and environments in tidal flats: A study on the *Hediste* species group (Nereididae)

Masanori Sato

Department of Earth and Environmental Sciences, Faculty of Science, Kagoshima University, 1-21-35 Korimoto, Kagoshima 890-0065 (sato@sci.kagoshima-u.ac.jp)

**Abstract.** Nereidid polychaetes often dominate in benthic communities in estuarine tidal flats. For typical example, *Hediste* worms, in which five morphologically similar species are known in the North Temperate Zone, often attain high density and biomass. Asian *Hediste* worms were previously regarded as belonging to a single species. However, recent studies could distinguish three distinct species in them, i.e., *H. japonica* (Izuka, 1908), *H. diadroma* Sato and Nakashima, 2003, and *H. atoka* Sato and Nakashima, 2003. It seems to be ecologically significant that three *Hediste* species with different life histories inhabit the same or neighboring estuaries in eastern Asia. Spawning, fertilization and early development in *H. japonica* and *H. diadroma* occur in water column after reproductive swarming of mature adults. The distribution of *H. japonica* is restricted to muddy tidal flats in the inner part of Ariake Sea in Japan and Korean western coasts (Yellow Sea), where tidal ranges are the greatest in Asia (mean tidal range of around 3 m or more in the spring tides). In these tidal flats, the sediment surface is severely disturbed by water movement produced by the strong tidal current. Here, *H. atoka* has never been found, while *H. diadroma* coexists with *H. japonica* in some areas. In *H. atoka*, spawning, fertilization and early development occur within (or around) a burrow without reproductive swarming, and may be unsuccessful in the unstable muddy sediments because of the difficulty of maintaining an intact burrow during this process. Local tidal amplitudes are geographically and geo-historically different, mainly affected by co-oscillating effects in relation to the coastal topography (e.g., the size of a bay) and by a long-term change of the distance between the earth and the moon. The different tidal amplitudes may be one of major environmental factors affecting evolution for the closely related burrowing species. The recent rapid depletion of Asian tidal flats due to human impact (especially those located in semi-enclosed bays) is a serious problem resulting in extreme reduction in the distributional range of unique muddy shallow-water fauna.

**Key words:** polychaete, *Hediste*, estuary, life history, reproduction, tidal amplitude

## はじめに

内湾の干潟は、一見地味な世界だが、生物生産力がきわめて高い場所である。河川から流入する豊富な栄養物質（無機栄養塩や有機懸濁物）の多くは陸と海のはざまに位置する干潟生態系に取り込まれ、生物生産に使われる。そこでの食物連鎖や脱窒を通して、窒素やリンが系外に運び出される過程は、内湾の富栄養化を抑制する方向に働くので、「浄化作用」と呼ばれる（佐藤・田北, 2000; 佐藤, 2001, 佐藤ほか, 2001）。すなわち、この作用が大きければ、窒素やリンが湾内に過剰にたまることなく漁業資源に転換され、植物プランクトンの異常増殖（赤潮）や海底の嫌気化（ヘドロ化）が抑制される。底生動物（ベントス）、特に、現存量の多い多毛類（環形動物）、貝類（軟体動物）、エビ・カニ類（節足動物甲殻類）は、干潟生態系において中核となる生物群であり、浄化作用における物質輸送においても重要な役割を果たしていると考えられる。

多毛類は、世界から89科約8500種が知られており、その形態や生活様式はきわめて多様に分化している（三浦・白山, 2000）。日本からは、930種が知られている（今島, 2001）。内湾の干潟には、ゴカイ科Nereididae（カワゴカイ類*Hediste* spp. など）、イソメ科Eunicidae（イワムシ*Marphysa sanguinea* など）、ナナテイソメ科Onuphidae（スゴカイイソメ*Diopatra sugokai* など）、フサゴカイ科Terebellidae（ニッポンフサゴカイ*Thelepus* cf. *setosus* など）、タマシキゴカイ科Arenicolidae（タマシキゴカイ*Arenicola brasiliensis* など）、ツバサゴカイ科Chaetopteridae（ムギワラムシ*Mesochaetopterus japonicus* など）などの大型種がしばしば高密度に出現し、魚類や渡り鳥にとっての重要な食物資源になっている。

しかし多毛類の研究はまだ不十分であり、今後なお多数の未記載種が発見される可能性がある。他の主要な底生動物である貝類や甲殻類に比べて、多毛類は、硬い殻をもたないために、同定の頼りになる形態形質が乏しく、それが分類学的研究の遅れの一因になっているように思われる。

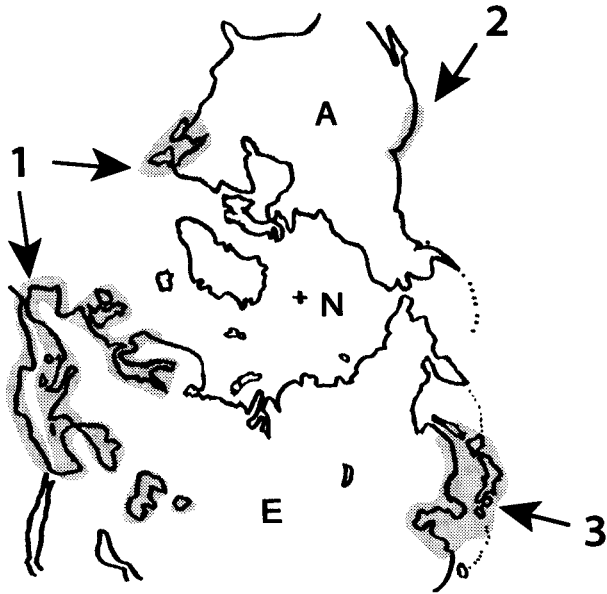


図1. 世界のカワゴカイ属の分布。1: セイヨウカワゴカイ *Hediste diversicolor*, 2: タンスイカワゴカイ *H. limnicola*, 3: 東アジアの3種群(アリアケカワゴカイ *H. japonica*, ヤマトカワゴカイ *H. diadroma*, ヒメヤマトカワゴカイ *H. atoka*)。N: 北極点, E: ユーラシア大陸, A: 北アメリカ大陸。

多毛類では、形態的にはほとんど区別できないまま生殖隔離が成立している別種(いわゆる同胞種 sibling species)の例も多い(Hoagland and Robertson, 1988; Knowlton, 1993)。

化石という直接的な証拠に基づいて、過去の生命の歴史をひも解いてゆく古生物学は、たいへん魅力的な学問であるが、それは、化石がきちんと保存され、その一部がたまたま発見されるという幸運に大きく依存している(フォーティ, 1997)。したがって、そこでは必然的に化石に残りやすい硬い殻をもった生物が対象になりやすい。多毛類については、巣穴や棲管などの生痕化石が発見される機会は少なくない(福田, 1981)、一部の分類群では、虫体の中で例外的な硬組織である口部の顎片の化石(scolecodonts)がオルドビス紀以降の地層からよく知られている(Glasby, 2000; Rouse and Pleijel, 2001)。しかし、虫体全体の化石が見つかるのは、よほど幸運な例外的な場合に限られるので(たとえば、カンブリア紀のバージェス頁岩動物群など; Rouse and Pleijel, 2001)、地質年代を通した多毛類の多様性は、貝類などに比べて、著しく過小評価されるおそれがある。したがって、現生の多毛類に注目し、化石記録に残りにくい多様性が潜在することを認識することは、古生物学者にとっても有益だろう。ここでは、日本の河口干潟で普通に見られるカワゴカイ属同胞種に関するこれまでの研究をまとめて紹介する。

### 河川感潮域で優占するゴカイ科多毛類

日本の河川感潮域(汽水域)の干潟では、ゴカイ科多毛類が高密度に出現することが多い。とりわけカワゴカイ属

の種 *Hediste* spp. は、全国各地の汽水域において、幅広い塩分環境下の感潮域全域にわたって出現し、しばしば、本属のみで高密度集団を形成する。その現存量(湿重量)は、たとえば三河湾では最大で  $620\text{g/m}^2$  (Nagai and Nagai, 1981)、有明海の大牟田川河口では、 $1700\text{g/m}^2$  (佐藤ほか, 未発表)に達する。

河口周辺(高塩分域)にはコケゴカイ *Ceratonereis erythraeensis* やスナイソゴカイ *Perinereis brevicirris* が多い。一方、感潮域上部の低塩分域にはイトメ *Tylorrhynchus heterochaetus* が単独で、あるいはカワゴカイ属に混じって、出現することがある。鹿児島県の奄美大島以南では、*Namalycastis hawaiiensis* が、汽水域だけでなく淡水域にも生息していることがある(Glasby, 1999)。

### 世界のカワゴカイ属の分布と生活史

カワゴカイ属は、北半球の温帯域からこれまで5種が記載されている(図1)。ヨーロッパと北アメリカ東岸には、セイヨウカワゴカイ *H. diversicolor* が分布し(Smith, 1977)、北アメリカ西岸にはタンスイカワゴカイ *H. limnicola* が分布する(Smith, 1958)。東アジアからは、アリアケカワゴカイ *H. japonica*、ヤマトカワゴカイ *H. diadroma*、ヒメヤマトカワゴカイ *H. atoka* の3種が知られている(Sato and Nakashima, 2003; 佐藤, 2004)(図2)。

これらの5種は、形態的にたいへんよく似ており(Smith, 1958; Sato and Nakashima, 2003)(表1, 図3-5)、いわゆる同胞種(sibling species)の関係にある(一部の種については、他種との識別が可能な形態形質の差異が見つかったので、厳密な意味では同胞種とは言えないが、その差異はわずかであるので、ここでは5種まとめて同胞種として扱う)。これらの種は、生活史特性において大きく異なる(表2)。タンスイカワゴカイは、雌雄同体で自家受精を行ない、親の体内で初期発生が進行した後、体長4-8mmに達した仔虫を出産する(Smith, 1950; Fong and Pearse, 1992)。この特異な生活史は、本種が汽水域だけでなく淡水域にまで分布を広げていることと関係しているように思われる。

他の4種はすべて雌雄異体で、汽水域に生息している。日本産の3種については、雄ヘテロ型(XX-XY型)の性染色体をもつことが知られており、それらの雄雌の性比は、ほぼ1:1である(Sato and Ikeda, 1992; Sato, 1999; Tosuji et al., 2004)。セイヨウカワゴカイの性決定様式はまだ不明であり、性比が著しく雌に偏っていることが知られている(Dales, 1950; Smith, 1964)。

すべての種が一生一回産卵であり、成体は生殖を終えた後に死ぬ。この特徴は、ゴカイ科全体に共通した特性である(Olive, 1983)。

### 東アジアのカワゴカイ属の生活史特性

アリアケカワゴカイとヤマトカワゴカイの2種は、冬か

特集:干潟の自然, その過去と現在

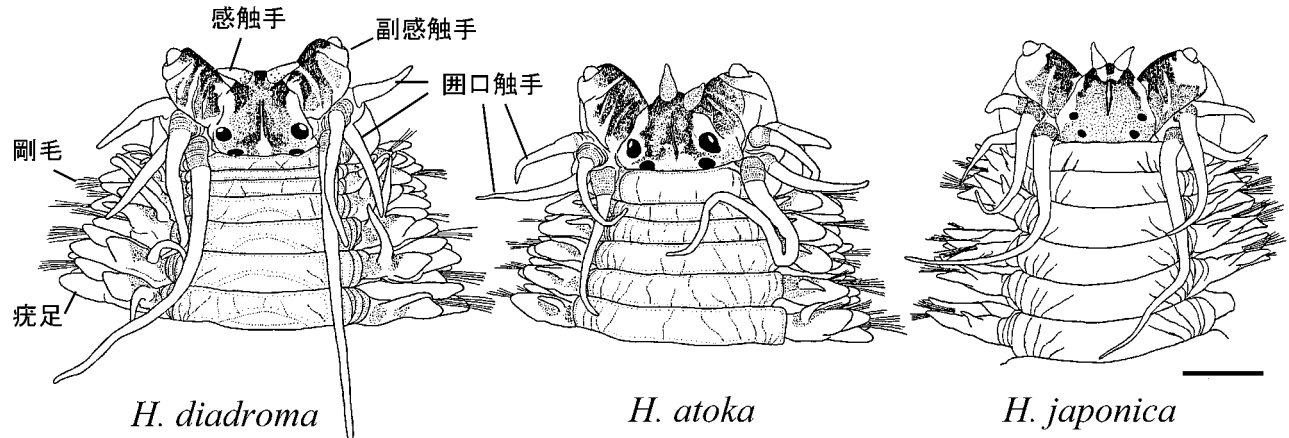


図2. 東アジアのカワゴカイ属3種。(左)*H. diadroma*: ヤマトカワゴカイ. 鹿児島県思川産。(中)*H. atoka*: ヒメヤマトカワゴカイ. 青森県新城川産。(右) *H. japonica*: アリアケカワゴカイ. 佐賀県大掬産. スケール: 1 cm. Sato and Nakashima (2003)を一部改変.

ら初春にかけて、生殖群泳 (reproductive swarming) を行なって一生を終える. すなわち、雌雄の成熟個体が多数、大潮の夜の満潮時刻の直後に一斉に水中に泳ぎだし、水中で放卵、放精を行なう (Izuka, 1908; Sato and Tsuchiya, 1987; Sato, 1999; 佐藤, 2001). 成熟個体の体壁はとても薄い皮のようになり、体内に充満した卵または精子の色が透けてみえる. そのため、群泳中の雌は緑色、雄は白色を呈する (図6). アリアケカワゴカイは、主に12月から1月にかけて生殖群泳を行なう (Sato and Nakashima, 2003). ヤマトカワゴカイの生殖時期は、地域によって多少異なるが、鹿児島では、2月末から4月にかけて、大潮ごとに生殖群泳が見られ、他の地方でもこの時期での記録が多い (Sato and Tsuchiya, 1987). ただし、有明海や瀬戸内海では、アリアケカワゴカイの生殖時期に重なる12月末-1月にも生殖群泳が見られ (Sato and Tsuchiya, 1987; 佐藤ほか, 未発表), 北海道では6月の記録がある (Sato and Nakashima, 2003).

アリアケカワゴカイとヤマトカワゴカイの2種は、発生様式においても、浮遊幼生期をもつという点で共通している. どちらも、幼生は、トロコフォア期 (trochophore) に水中を自由に泳ぎまわる生活を始め、ネクトキータ幼生 (nectochaeta) に変態した後、干潟に定着し、底生生活に移行する (Izuka, 1908; 香川, 1955; Sato and Tsuchiya, 1991). ただし、卵サイズの大きい (直径: 180-210 $\mu$ m) アリアケカワゴカイの浮遊期間は短く (約10日)、卵サイズの小さい (130-170 $\mu$ m) ヤマトカワゴカイの浮遊期間は長い (約1ヵ月). 両種とも、世代時間 (生まれてから生殖に参加するまでの期間) は1年と考えられ、比較的大きな体サイズに成長する (固定標本の最大体長: 約15cm).

一方、ヒメヤマトカワゴカイは、生殖群泳を行わず、雌が巣穴の中またはその周辺で産卵する (Sato and Tsuchiya, 1987) (図7). 雄は水中の底面を泳ぎながら体後部から精子を放出することが水槽中の飼育下で観察されているので、雄は雌の巣穴の入り口付近で精子を放出し、それが雌の巣穴の中に水流と共に取り込まれて受精が成立するのではな

いかと推測される (佐藤, 2001). 鹿児島県や宮城県では主に春 (4-5月) と秋 (9-10月)、青森県では主に初夏 (6月頃) に多くの成熟個体が採集されるが、その他の時期でも成熟個体が少数ながら見られる (Sato and Tsuchiya, 1987; Kikuchi, 1998). すくなくとも鹿児島の個体群では、真夏の一時期を除いて、ほとんど年間を通して生殖が行なわれている可能性が高い. 世代時間は半年程度か (Kikuchi, 1998), あるいはもっと短い可能性もあり、比較的小さい体サイズ (固定標本の最大体長: 約10cm) で性成熟に達する (佐藤, 2001).

ヒメヤマトカワゴカイの発生過程 (直達発生) には、浮遊幼生期がない (Sato and Tsuchiya, 1991). すなわち、大きな卵 (直径: 200-250 $\mu$ m) から発生した胚は、ゼリー層に包まれたままトロコフォア期を過ごし、3対の疣足をもつネクトキータ期に達した幼稚体がゼリー層に穴をあけて外に出て、ただちに底生生活に入る. ただし、4対以上の疣足をもつ段階になると、満潮時前後 (干潟の冠水時) に水中に遊ぎ出て、河川の汽水域全体に広く分散する (Kikuchi, 1998; Sato, 1999).

以上3種の生殖・発生様式を比較すると、明らかにアリアケカワゴカイとヤマトカワゴカイがよく似ている. しかし、これは必ずしも系統的な類縁関係を反映したものではないと思われる. 形態形質からは、ヤマトカワゴカイとヒメヤマトカワゴカイの近縁性が示唆される (Sato and Nakashima, 2003). さらに、生殖群泳に際して、ヤマトカワゴカイでは、成熟個体の体中部に、特殊な針状の生殖剛毛 (epitoke-specific sesquigomph spinigers) (図5c) が追加されるのに対して、アリアケカワゴカイでは、そのような特殊な剛毛が見られず、既存の剛毛の数が増加する. いずれにしても、これら2種の生殖群泳時における形態変化 (生殖変態: epitokous metamorphosis) は、ゴカイ科の中ではユニークなものである (Sato and Nakashima, 2003). ゴカイ科の他の多くの種では、種間に共通した生殖変態の特徴として、体中部および後部の疣足が顕著に変形し、その既存の剛毛が櫛状の葉身部をもつ生殖剛毛に置換される

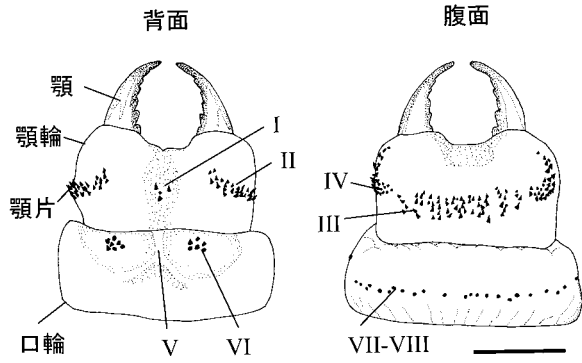


図3. カワゴカイ属の翻出した口吻。I-VIIIは、顎片の配列区分を示す。鹿児島県甲突川産のヒメヤマトカワゴカイ。スケール：1 mm。Sato and Nakashima (2003)を一部改変。

(その結果、遊泳能力が著しく増大する)。このような特徴をもたないカワゴカイ属の生殖群泳は、他の多くの種の生殖群泳とは独立に進化した可能性がある (Sato, 1999; Sato and Nakashima, 2003)。ただし、北日本沿岸に分布するジャムシ *Neanthes virens* の生殖変態の特徴は、ヤマトカワゴカイの特徴にたいへんよく似ている (Imajima, 1972)。この類似性が系統進化の近縁性を反映しているのか、今後の興味ある課題である。

生殖と月の光

多毛類の生殖の時期に影響を及ぼしている環境要因としては、温度、塩分、光周期 (日長の周期的変化)、月周期などが知られている (Schroeder and Hermans, 1975; Fong, 1991)。

アリアケカワゴカイとヤマトカワゴカイの生殖群泳は、前述のとおり、大潮 (新月または満月の前後) に同調しているため、何らかの形で月の周期が生殖の最終段階を支配していると考えられる。これらの種がどのようにして新月または満月の時期を認識しているのかはまだ調べられていないが、同じゴカイ科のイソツルヒゲゴカイ *Platynereis dumerilii* やアシナガゴカイ *Neanthes succinea* では、室内飼育下において夜間の照明 (人工月光) の周期を与えることによって、生殖群泳の同調性をコントロールすることができる (その周期に同調した内的リズムが形成される) (Hauenschild, 1960; Hardege *et al.*, 1990; Fischer and Dorrestein, 2004)。したがって、新月 (闇夜) と満月 (明夜) の間で変化する夜間の月の明るさの周期が生殖を同調させる環境因子として重要と考えられる。

ただし、自家受精によって主に春に幼体を産出するタンスイカワゴカイの場合は、生殖のタイミングが月ではなく太陽の光周期 (日長) によって制御されることが飼育実験によって示されている (Fong and Pearse, 1992)。

いずれにしても、最近の干潟周辺での人工照明の増加は、これらのゴカイ類に、生殖リズムを乱す「光害」を引き起こしているかもしれない。

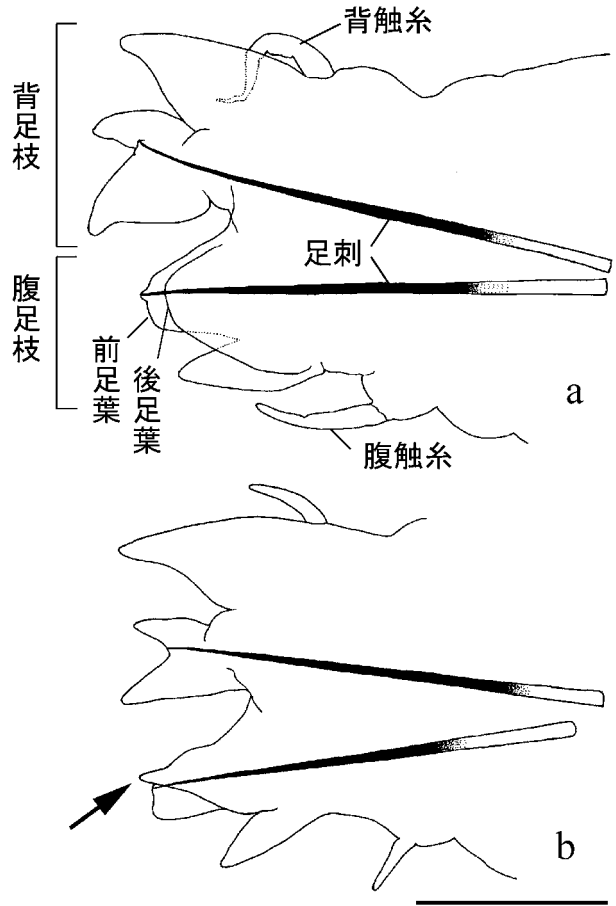


図4. カワゴカイ属の体中部の疣足の形態。左側の疣足を後方から見たところ。剛毛は省略してある。a: ヤマトカワゴカイの第32剛毛節。b: アリアケカワゴカイの第30剛毛節。矢印は、アリアケカワゴカイに特徴的な腹足枝の後足葉先端部の指状突起を示す。スケール：1 mm。Sato and Nakashima (2003)を一部改変。

日本産カワゴカイ属の分類研究の歴史と学名の混乱

日本のカワゴカイ属は、従来長い間、単一種と信じられてきた。それを最初に学界に報告したのは、Marenzeller (1879) である。彼は、日本産の標本 (Dr. Koerbl が尾張地方のMiya湾で採集したもの) を観察し、それをヨーロッパのセイヨウカワゴカイ (当時の学名は、*Nereis diversicolor*) と同一種とみなした。日本人の多毛類研究の草分けである飯塚啓も当初はその見解に従い、それに「ゴカイ」(沙蠶、現代常用漢字では沙蚕) という和名を与えたが (飯塚, 1898)、後に、その「ゴカイ」を新種として記載し、*Nereis japonica* という学名を与えた (Izuka, 1908, 1912)。これらの論文で、飯塚は、生殖群泳を行なう「ゴカイ」と群泳を行なわないセイヨウカワゴカイの生殖様式における差異も両種を別種とする根拠の一つとした。Izuka (1908) および飯塚 (1908) によれば、日本の「ゴカイ」は、東京近郊では地方名としてもゴカイと呼ばれ、ほぼ一年中、魚釣りの餌に用いられており、一方、岡山県の児島湾近郊ではウミビール (海ビール) と呼ばれ、成熟個体がイグサ栽培などのための肥料として広く用いられていた。

特集：干潟の自然、その過去と現在

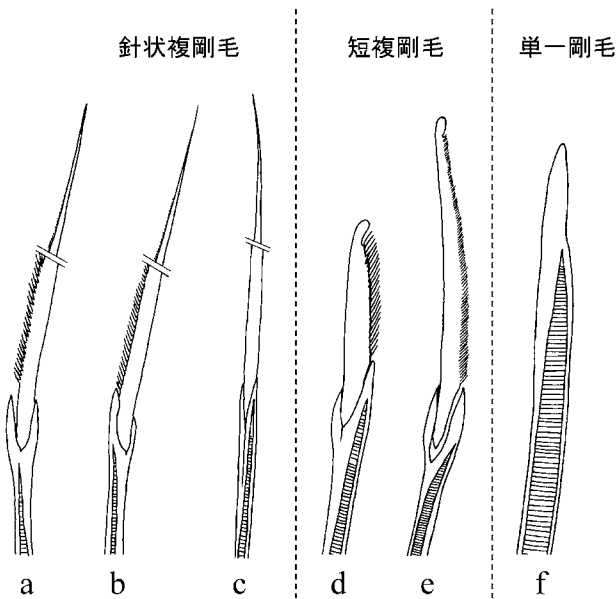


図5. カワゴカイ属の6種類の剛毛の模式図. a: Homogomph spiniger. b: Heterogomph spiniger. c: Epitoke-specific sesquigomph spiniger. ヤマトカワゴカイの成熟個体に特徴的な生殖剛毛. d: Heterogomph falciger. e: Homogomph falciger. アリアケカワゴカイに特有で、葉身部 (blade) がdに比べて細長い. f: Simple chaeta. カワゴカイ属の全種が共有する単一剛毛. これは、短複剛毛 (Heterogomph falciger, 図のd)の葉身部と柄部 (stalk)の融合、または葉身部脱落後の柄部の変型によって形成されると考えられている (Sato and Nakashima, 2003). 約300倍.

Smith (1958) も、新たに見出した形態形質の違いや上述の生活史特性の違いなどから、日本の「ゴカイ」、ヨーロッパ産のセイヨウカワゴカイ、北米産のタンスイカワゴカイの3種がそれぞれ独立した種であると結論すると共に、それらの属名を *Neanthes* に移した。ところが、Imajima and Hartman (1964) は、日本の「ゴカイ」をセイヨウカワゴカイのシノニムとし、それを汎世界的に分布する種 (cosmopolitan) として発表した (そのため、北隆館の新日本動物図鑑などでは、「ゴカイ」の学名が *Neanthes diversicolor* と表記されている)。しかし、その後再び、それらを別種として扱う Smith (1958) の見解が広く受け入れられ、*Neanthes japonica* の学名が一般に定着した (Imajima, 1972; 今島, 1996; Wu *et al.*, 1985)。ただし、属名に関しては、体後部の疣足に単一剛毛 (図5 f) をもつなどの形質を共有している「ゴカイ」、セイヨウカワゴカイ、タンスイカワゴカイを *Neanthes* 属から独立させて *Hediste* 属とすることが Fauchald (1977) によって提唱され、今ではそれが普及している (Fong and Garthwaite, 1994)。*Hediste* 属に対応したカワゴカイ属という和名は、佐藤正典 (2000a) が提唱した。

この「ゴカイ」は、実は単一の種ではなかった。まず、卵サイズが著しく異なる2型 (大卵型と小卵型) が認識され、続いて、その2型間では、生殖・発生様式や核型も異なることがわかった (Sato and Tsuchiya, 1987, 1991; Sato and Ikeda, 1992)。さらに、アロザイム分析の結果、大卵型と小卵型の間では、同所的な集団間においても遺伝的な交

流が全くないことがわかり、両者が別種であることが明白となった (Sato and Masuda, 1997)。

その後、有明海奥部や韓国の干潟から第3の種 (有明型) が見つかった (Sato, 1999; 佐藤正典, 2000a, 2001)。有明型は、アロザイム (乳酸脱水素酵素など) の電気泳動像だけでなく疣足や剛毛の形態においても他の2種と異なっていた。こうして、これまで単一種とされていた「ゴカイ」は、結局、形態的によく似た3種を含むという結論に至った。残された問題は、3種のうちどれが Izuka (1908) によって記載された既知種 (*H. japonica*) なのかということだった。Izuka (1908) の形態の記載はきわめて不十分であり、しかも模式標本は失われたと考えられていた。しかし、Izuka (1908) の論文には、著者自身が明治39年 (1906年) 12月17日に、岡山県児島湾において *H. japonica* の生殖群泳を観察した様子や、そこで得られた卵の直径 (140-160 $\mu$ m) および発生様式が記されていた。それに基づいて、Sato (1999) および佐藤正典 (2000a; 2001) は、小卵型が既知種 *H. japonica* であると判断し、それにヤマトカワゴカイという新しい和名を与えた (従来用いられてきたゴカイという和名は多毛類全体やゴカイ科全体を意味する総称としても使われるので、混乱を生じやすい)。それと同時に、その時点で未記載種と判断された大卵型と有明型にそれぞれヒメヤマトカワゴカイ (体サイズが比較的小さいことに由来する)、アリアケカワゴカイという和名を提唱した (佐藤正典, 2000a; 2001)。

しかし、この結論は、*H. japonica* の模式標本 (複数個体からなる syntype) が発見されたことによって、修正されることになった (Sato and Nakashima, 2003; 佐藤, 2004)。東京大学総合研究博物館から見つかった約100年前の飯塚コレクション (液浸標本) の多くが干からびたり、ラベルを失ったりしていた中で、幸運にもこの模式標本の入った瓶には固定液が残っており、そこには飯塚自身が1906年12月17日に児島湾で採集したことを記した鉛筆書きの紙片が入っていた。その標本 (図8) は、記載論文から推定された小卵型ではなく、すべて有明型だった。従って、最終的には、有明型 (アリアケカワゴカイ) が既知種 *H. japonica* として再記載され、他の2種が新種として記載された。すなわち、小卵型 (ヤマトカワゴカイ) が *H. diadroma*、大卵型 (ヒメヤマトカワゴカイ) が *H. atoka* として記載された (Sato and Nakashima, 2003) (図2)。このように、学名については、Sato (1999) および佐藤正典 (2000a; 2001) の見解が修正されたが、それらに対応した和名については、混乱を避けるために、変更されていない。これら3種は、まだ和文の図鑑などに掲載されていないので、その同定の手引きとしての検索表を表3に示す。

アリアケカワゴカイとヤマトカワゴカイの卵サイズは、明確に異なる (表2)。Izuka (1908) がアリアケカワゴカイの原記載論文に記した卵径 (140-160 $\mu$ m) は、模式標本の体腔中に残されていた卵の直径 (約190 $\mu$ m) や有明海産のアリアケカワゴカイの卵径 (190-210 $\mu$ m) よりも明らか

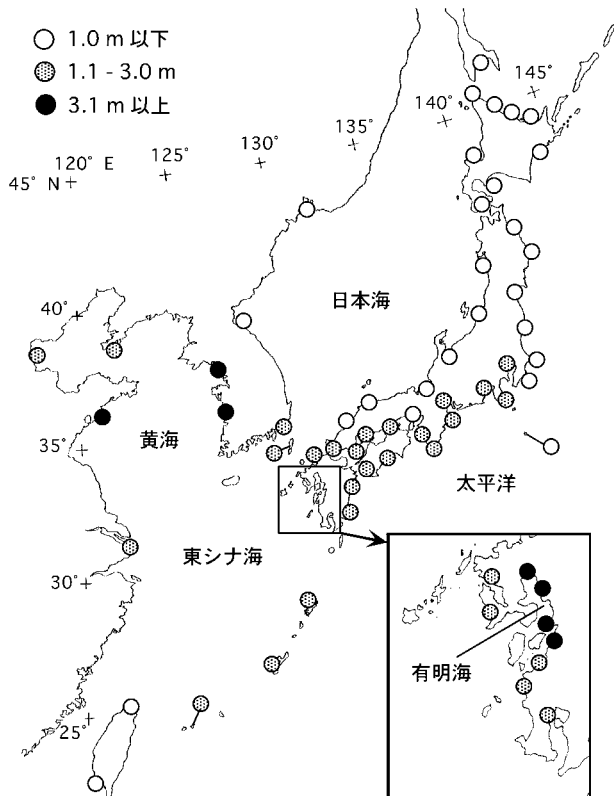


図11. 日本およびその周辺の大潮差. 大潮差とは、大潮時の潮差(干満差)の平均値である。佐藤・田北(2000)より引用。

する（そのため日本の個体群は、大陸沿岸性遺存種あるいは大陸系強内湾性種と呼ばれる）（下山, 2000）。アリアケカワゴカイもその代表的な例と言える。

アリアケカワゴカイと同様に他の大陸系強内湾性種についても、その分布には大きな潮差が関係している可能性が考えられる。たとえば、代表的な大陸系強内湾性の二枚貝であるハイガイ *Tagillarca granosa* は、約6000年前には、函館以南に広く分布していたが、現在の分布は、有明海奥部と不知火海北部にほぼ限られる（佐藤慎一, 2000a; 山下, 2004）。過去100年間の急速な分布縮小は人間の開発（干潟埋立など）の影響と考えられるが、人間の影響がおよぶ以前の生息域の縮小には、温度変化などの要因に加えて、潮差の変化も関係しているかもしれない。6000年前頃の海水準の上昇（いわゆる縄文海進）は、日本各地の内湾の面積を増大させ、潮汐の共振効果を増大させたと考えられる。現在の日本の内湾の固有周期は、瀬戸内海を除き、どこも潮汐（ $M_2$ 分潮）の周期よりも短い（宇野木, 2002, 2003）。したがって、海進によって湾の面積が大きくなれば、その固有周期が長くなって $M_2$ 分潮の周期に近づき、共振効果が増大したはずである。すなわち、縄文海進の頃の日本の多くの内湾では、潮差が、現在に比べて相当大きかったと予想される。そのことが、大陸系強内湾性種の当時の分布拡大に関係していたかもしれない。ハイガイの化石が多産する地層にアリアケカワゴカイ特有の剛毛（図5 e）の化石が残されていないかどうか、興味ある課題である。

さらに地史を遡るならば、大きな潮差は、もっと広範に

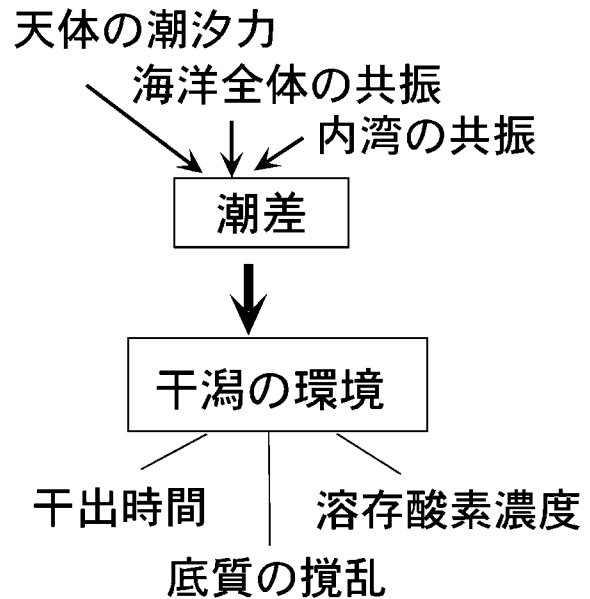


図12. 潮差と干潟の環境の関係を示す概念図。

存在していたかもしれない。地質年代を通して月が地球から徐々に遠ざかっていることや、地球表面での大陸移動に伴う海陸分布の変化は、海洋全体の潮汐に大きな影響をおよぼしていると考えられる（安部・水谷, 1994; 大江・安部, 2002）。多毛類進化の黎明期と考えられる5-10億年前には、地球と月の間の距離が現在よりも5-10%程度近かったと推測され、月の引力による潮汐力は、現在に比べて相当大きかったと思われる。

### カワゴカイ属同胞種群の多様性の生態学的意義

カワゴカイ属は、東アジアの河口干潟における底生動物群集の中で最も現存量の大きいものの一つであり、生態系における物質循環の要として重要な役割を果たしていると思われる。そのカワゴカイ属が単一の種ではなく、同胞種群として存在することが、生態系全体にとってどんな意味をもっているか考えてみたい。

カワゴカイ属は、昔から釣り餌として使われてきたことからわかるように、様々な魚類の食物となっていると思われる。また、それは、東アジアの河口干潟に毎年、秋から翌年の春にかけて飛来する多数の渡り鳥（特にシギ・チドリ類）にとっても、きわめて重要な食物となっている。たとえば、千葉県九十九里浜南部に位置する一宮川河口干潟でハマシギ *Calidris alpina* の糞100個の内容物を調べた研究によれば、その78%からカワゴカイ属のものと思われる顎、単一剛毛、複剛毛が見つかった（秋山, 2000）。同様の結果は、著者らの藤前干潟（名古屋市）での調査でも得られている（佐藤ほか, 未発表）。

カワゴカイ属の寿命はすべて1年またはそれ以内であり、生殖後に成体は死んでしまう。もし日本中にヤマトカワゴ

カイ1種だけしかいなければ、その生殖時期の直後（春）には、鳥が捕食できるような大型の個体は全くなくなるだろう。生活史の異なる3種が、同一の干潟または近接した場所に存在することによって、カワゴカイ属は鳥にとって安定して利用できる食物資源になっていると考えられる。前述のとおり、汽水域の干潟では、カワゴカイ属同胞種群が高密度に出現しそのニッチェを独占しており、他の大型底生動物がほとんど見られないことも珍しくない。食物源としてカワゴカイ属への依存度が高い捕食者にとっては、カワゴカイ属同胞種群の多様性はきわめて重要に思われる。

### 干潟保全の意義

有明海奥部からは、フサゴカイ科の大型種（チンチロフサゴカイ近似種、*Loimia* spp.）などにおいても、未記載種と思われる同胞種群が最近の私たちの研究で見ついている（佐藤正典, 2000a）。多毛類に限らず、そのような例はまだ多数存在するように思われる（大塚, 2000; 柳, 2000）。近年の日本の内湾域の急速な環境悪化は、これらの未知の種を、私たちが認識する前に絶滅させてしまうかもしれない。実際に、大陸系強内湾性種の多くは、近年の人間の開発の影響によって、急速に分布が縮小し、絶滅の危機に瀕している（福田, 2000; 陣野, 2000; 佐藤慎一, 2000a）。

現在の干潟生物の多様性は、天体の動きまでもが関係しながら過去の長い歴史が育んできたものである。私たちはまだその実態のほんの一端を知っているに過ぎないが、多くの種の長い歴史が、人間のわずか1-2世代によって、地質年代的にはほとんど瞬時のうちに、断ち切れようとしているのである。

社会一般では、一見地味な干潟の底生生物への関心は低いので、その絶滅の危機は、ほとんど注目されていない。その一方で、生物種の「大量絶滅」は、地質年代を通して何度も繰り返されてきたので、現生種の絶滅を過去の大量絶滅と同様の出来事として見ている人もいるかもしれない。しかし、人間自身の生存基盤が関係している生態系の保全という観点からは、現在の生物の絶滅を、過去の出来事と同列に扱うことはできない（佐藤慎一, 2000b）。

有明海、不知火海、瀬戸内海周防灘などは、人間の開発によって分布域が急速に縮小させられた多くの種にとって、日本に残された最後の「砦」となっている（佐藤正典, 2000b）。その保全は急務である。大規模干拓事業が進行中の諫早湾は、この観点からは、本来、まっ先に保全すべき場所だった。私は、今なお干拓事業の中止と干潟の復元をあきらめるべきではないと考えている（佐藤, 2004, 印刷中）。

### 謝辞

この論文は、日本古生物学会第153回例会で開催されたシンポジウム「干潟の自然、その過去と現在」（2004年1月、世話人：佐藤慎一・小松俊文・廣瀬浩司）の中で講演した内容を中心にまとめたものである。宇野木早苗氏（元東海大学海

洋学部）には潮汐について多くの御教示をいただいた。面高俊宏氏（鹿児島大学理学部）と佐藤慎一氏（東北大学総合学術博物館）には天体の挙動についての文献を御教示いただいた。西栄二郎氏（横浜国立大学附属理科教育実習施設）には飯塚の文献について御教示いただいた。中畠研之氏（佐賀県立佐賀東高等学校）には貴重な写真を提供していただいた。三浦知之氏（宮崎大学農学部）には原稿をまとめるにあたって助言をいただいた。Simon Vamam氏には英文要旨を校閲していただいた。これらの方々に深謝する。

### 文献

- 安部正真・水谷 仁, 1994. 地球史における1日の長さの変化 潮汐が引き起こす地球一月系の力学進化. *科学*, **64**, 495-503.
- 秋山章男, 2000. シギ・チドリ類の採食行動（一宮川河口干潟周辺における調査）. *海洋と生物*, **22**, 332-339.
- Bartels-Hardege, H. D. and Zeeck, E., 1990. Reproductive behavior of *Nereis diversicolor* (Annelida: Polychaeta). *Marine Biology*, **106**, 409-412.
- Dales, R. P., 1950. The reproduction and larval development of *Nereis diversicolor* O. F. Müller. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **29**, 321-360.
- Fauchald, K., 1977. *The Polychaete Worms. Definitions and Keys to the Orders, Families and Genera*. 188p., Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles.
- Fischer, A. and Dorresteijn, A., 2004. The polychaete *Platynereis dumerilii* (Annelida): a laboratory animal with spiralian cleavage, lifelong segment proliferation and a mixed benthic/pelagic life cycle. *BioEssays*, **26**, 314-325.
- Fong, P. P., 1991. The effects of salinity, temperature, and photoperiod on epitokal metamorphosis in *Neanthes succinea* (Frey et Leuckart) from San Francisco Bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **149**, 177-190.
- Fong, P. P. and Garthwaite, R. L., 1994. Allozyme electrophoretic analysis of the *Hediste limnicola* - *H. diversicolor* - *H. japonica* species complex (Polychaeta: Nereididae). *Marine Biology*, **118**, 463-470.
- Fong, P. P. and Pearce, J. S., 1992. Photoperiodic regulation of parturition in the self-fertilizing viviparous polychaete *Neanthes limnicola* from central California. *Marine Biology*, **112**, 81-89.
- フォーティ, R., 1997. 生命40億年全史. 渡辺政隆（訳）, 493 p., 草思社.
- 福田 宏, 2000. 巻貝類I—総論. 佐藤正典, 有明海の生きものたち：干潟・河口域の生物多様性, 100-137. 海游舎.
- 福田芳生, 1981. 生痕化石の世界. 150 p., 築地書館.
- Glasby, C. J., 1999. The namanereidinae (Polychaeta: Nereididae). Part 1, Taxonomy and Phylogeny. *Records of the Australian Museum, Supplement*, **25**, 1-129.
- Glasby, C. J., 2000. Fossil records. In Beesley, P. L., Ross, G. J. B. and Glasby, C. J., eds., *Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula*, 43-45. CSIRO Publishing, Melbourne.
- Hardege, J. D., Bartels-Hardege, H. D., Zeeck, E. and Grimm, F. T., 1990. Induction of swarming of *Nereis succinea*. *Marine Biology*, **104**, 291-295.
- Hauenschild, C., 1960. Lunar periodicity. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **25**, 491-497.
- Hoagland, K. E. and Robertson, R., 1988. An assessment of poecilogony in marine invertebrates: phenomenon or fantasy? *Biological Bulletin*, **174**, 109-125.
- Imajima, M., 1972. Review of the annelid worms of the family Nereididae of Japan, with descriptions of five new species or subspecies. *Bulletin of the National Science Museum Tokyo*, **15**, 37-153.
- 今島 実, 1996. 環形動物多毛類. 530 p., 生物研究社.

- 今島 実, 2001. 環形動物多毛類 II. 542 p., 生物研究社.
- Imajima, M. and Hartman, O., 1964. The polychaetous annelids of Japan. Part I and II. *Allan Hancock Foundation Publications, Occasional Papers*, **26**, 1-452.
- 飯塚 啓, 1898. 沙蠶 (*Nereis diversicolor* O. F. Müll.) ニ就テ. 動物学雑誌, **10**, 417-424.
- 飯塚 啓, 1905. 兒島灣に群泳をなす環節蟲類. 動物学雑誌, **17**, 181.
- Izuka, A., 1908. On the breeding habit and development of *Nereis japonica* n. sp. *Annotationes Zoologica Japonenses*, **6**, 295-305.
- 飯塚 啓, 1908. 兒島灣の「海ビール」の生殖群泳及其発生. 動物学雑誌, **20**, 390.
- Izuka, A., 1912. The errantiate polychaeta of Japan. *Journal of the College of Science, Imperial University of Tokyo*, **30**, 1-262.
- 陣野信孝, 2000. 塩生植物—シチメンソウ. 佐藤正典, 有明海の生きものたち: 干潟・河口域の生物多様性, 50-68. 海游舎.
- 香川義信, 1955. 汽水性ゴカイ *Neanthes japonica* の成体及び幼生にたいする生存塩分域について. 徳島大学学芸紀要 (自然科学), **6**, 11-16.
- Kikuchi, E., 1998. Life history and dispersal pattern of the polychaete worm *Neanthes japonica* (Izuka) in the Nanakita River Estuary, Miyagi Prefecture. *The Japanese Journal of Limnology*, **59**, 125-146.
- Knowlton, N., 1993. Sibling species in the sea. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**, 189-216.
- Marenzeller, E., 1879. Süd-japanische Anneliden. I. *Denkschriften der Mathematisch-naturwissenschaftlichen classe der Kaiserliche Akademie der Wissenschaften, Wien*, **41**, 109-154.
- 三浦知之・白山義久, 2000. 環形動物門. 白山義久, 無脊椎動物の多様性と系統, 203-211. 裳華房.
- Nagai, S. and Nagai, Y., 1981. Population change and growth of the marine polychaetous annelid *Neanthes japonica* Izuka in a natural habitat. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, **47**, 1023-1028.
- 大江昌嗣・安部正真, 2002. 月—地球力学系の潮汐進化. 熊沢峰夫・伊藤孝士・吉田茂生, 全地球史解説, 162-187. 東京大学出版会.
- 岡田克弘, 1960. 位相差顕微鏡によるゴカイ卵の受精反応顕微写真像. 徳島大学学芸紀要 (自然科学), **10**, 63-71.
- Olive, P. J. W., 1983. Annelida-Polychaeta. In Adiyodi, K. G. and Adiyodi, R. G., eds., *Reproductive Biology of Invertebrates. Vol. I: Oogenesis, Oviposition, and Oosorption*, 357-422. John Wiley and Sons, Chichester.
- 大塚泰介, 2000. 諫早湾の干潟の珪藻. 佐藤正典, 有明海の生きものたち: 干潟・河口域の生物多様性, 69-71. 海游舎.
- Qiu, J. and Wu, B., 1993. Population dynamics and production of *Neanthes japonica* (Izuka) in a shrimp pond. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, **11**, 360-367.
- Rouse, G. W. and Pleijel, F., 2001. *Polychaetes*. 354 p., Oxford University Press, New York.
- Sato, M., 1999. Divergence of reproductive and developmental characteristics and speciation in *Hediste* species group. *Hydrobiologia*, **402**, 129-143.
- 佐藤正典, 2000a. 多毛類. 佐藤正典, 有明海の生きものたち: 干潟・河口域の生物多様性, 10-35. 海游舎.
- 佐藤正典, 2000b. 干潟のベントスの多様性—有明海特産種・準特産種の保全の意義—. 月刊海洋, **32**, 687-693.
- 佐藤正典, 2001. 同胞種間の比較: カワゴカイ属. 後藤晃・井口恵一朗, 水生動物の卵サイズ: 生活史の変異・種分化の生物学, 66-86. 海游舎.
- 佐藤正典, 2004. 海の生き物たち—豊かな自然の原風景. 原田正純, 水俣学講義, 209-238. 日本評論社.
- 佐藤正典, 印刷中. 有明海の豊かさとその危機. 佐賀自然史研究.
- 佐藤正典・東 幹夫・佐藤慎一・加藤夏絵・市川敏弘, 2001. 諫早湾・有明海で何がおこっているのか? 科学, **71**, 882-894.
- Sato, M. and Ikeda, M., 1992. Chromosome complements of two forms of *Neanthes japonica* (Polychaeta, Nereididae) with evidence of male-heterogametic sex chromosomes. *Marine Biology*, **112**, 299-307.
- Sato, M. and Koh, C.-H., in press. Biological richness of the Asian tidal flats and its crisis by human impacts. *Proceedings of 8th INTECOL Congress*.
- Sato, M. and Masuda, Y., 1997. Genetic differentiation in two sibling species of the brackish-water polychaete *Hediste japonica* complex (Nereididae). *Marine Biology*, **130**, 163-170.
- Sato, M. and Nakashima, A., 2003. A review of Asian *Hediste* species complex (Nereididae, Polychaeta) with descriptions of two new species and a redescription of *Hediste japonica* (Izuka, 1908). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **137**, 403-445.
- 佐藤正典・田北 徹, 2000. 有明海の生物相と環境. 佐藤正典, 有明海の生きものたち: 干潟・河口域の生物多様性, 10-35. 海游舎.
- Sato, M. and Tsuchiya, M., 1987. Reproductive behavior and salinity favorable for early development in two types of the brackish-water polychaete *Neanthes japonica* (Izuka). *Benthos Research*, **31**, 29-42.
- Sato, M. and Tsuchiya, M., 1991. Two patterns of early development in nereidid polychaetes keying out to *Neanthes japonica* (Izuka). *Ophelia, Supplement*, **5**, 371-382.
- 佐藤慎一, 2000a. 二枚貝類—特に諫早湾について. 佐藤正典, 有明海の生きものたち: 干潟・河口域の生物多様性, 150-183. 海游舎.
- 佐藤慎一, 2000b. 化石記録から見た生物多様性の実態. 佐藤正典, 有明海の生きものたち: 干潟・河口域の生物多様性, 338-339. 海游舎.
- Schroeder, P. C. and Hermans, C. O., 1975. Annelida: Polychaeta. In Giese, A. C. and Pearse, J. S., eds., *Reproduction of Marine Invertebrates. Vol. III: Annelids and Echiurans*, 1-213. Academic Press, New York.
- 下山正一, 2000. 有明海の地史と特産種の成立. 佐藤正典, 有明海の生きものたち: 干潟・河口域の生物多様性, 37-48. 海游舎.
- Smith, R. I., 1950. Embryonic development in the viviparous nereid polychaete, *Neanthes lighti* Hartman. *Journal of Morphology*, **87**, 417-466.
- Smith, R. I., 1958. On reproductive pattern as a specific characteristic among nereid polychaetes. *Systematic Zoology*, **7**, 60-73.
- Smith, R. I., 1964. On the early development of *Nereis diversicolor* in different salinities. *Journal of Morphology*, **114**, 437-464.
- Smith, R. I., 1977. Physiological and reproductive adaptations of *Nereis diversicolor* to life in the Baltic Sea and adjacent waters. In Reish, D. J. and Fauchald, K., eds., *Essays on Polychaetous Annelids in Memory of Dr. Olga Hartman*, 373-390. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles.
- 菅野 徹, 1981. 有明海 自然・生物・観察ガイド. 194 p., 東海大学出版会.
- Sun, R. Wu, B. and Yang, D., 1980. Study of the morphology and larval development of the *Neanthes japonica* (Izuka) from the China Sea. *Journal of Shandong College of Oceanology*, **10**, 100-110. (In Chinese, English summary)
- 玉置昭夫, 2000. 有明海のスナモグリ類. 佐藤正典, 有明海の生きものたち: 干潟・河口域の生物多様性, 95-97. 海游舎.
- Tosuji, H., Miyamoto, J., Hayata, Y. and Sato, M., 2004. Karyotyping of female and male *Hediste japonica* (Polychaeta, Annelida) in comparison with those of two closely related species, *H. diadroma* and *H. atoka*. *Zoological Science*, **21**, 147-152.
- Tsuchiya, M. and Kurihara, Y., 1979. The feeding habits and food sources of the deposit-feeding polychaete, *Neanthes japonica* (Izuka). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **36**, 79-89.
- 宇野木早苗, 2001. 湾域の環境を決める海水の流れ. 科学, **71**, 912-920.
- 宇野木早苗, 2002. 有明海における潮汐と流れの変化—諫早湾干拓事業の影響を中心にして—. 海と空, **78**, 19-30.
- 宇野木早苗, 2003. 有明海の潮汐と潮流はなぜ減少したか. 海の研究, **12**, 85-96.
- Wu, B.-L., Sun, R. and Yang, D., 1985. The Nereidae (Polychaetous Annelids) of the Chinese Coast. 234 p., China Ocean Press, Beijing.
- 山下博由, 2004. 不知火海の貝類相と生物地理学的特性, 化石, (76), 107-121.
- 柳 研介, 2000. 有明海のイソギンチャク. 佐藤正典, 有明海の生きものたち: 干潟・河口域の生物多様性, 148-149. 海游舎.

(2004年4月14日受付, 2004年6月22日受理)