

ヒラムシの系統分類学

北海道大学大学院理学研究院 大矢 佑基 (Oya, Yuki)

はじめに

ヒラムシ(多岐腸類)は扁形動物門に属する海産無脊椎動物の一群であり、世界から800種以上が記載されている。日本沿岸からは潮間帯をはじめとする浅海域を中心に150種以上が報告されており(例えば Kato, 1944; 小野, 2015)、磯遊び中やスキューバダイビング中に見かけることが多い。近縁な仲間には再生実験の教材によく用いられるプラナリア(三岐腸類)や寄生虫として有名なサナダムシ(条虫類)などが挙げられる。ちなみに水槽中にしばしば大量発生して熱帯魚愛好家を困らせるヒラムシは無腸動物(珍無腸動物門)を指すことがほとんどであり、本稿で取り上げるヒラムシ(扁形動物門)とは全く系統の異なる分類群である。

本稿では筆者がこれまで取り組んできたヒラムシの分類学的・系統学的研究の一部を紹介する。なお、筆者の専門の関係上、一部の分類群の話題が多くなってしまうことをご了承いただきたい。

ヒラムシの体制

本題に入る前に、簡単にヒラムシの体制を説明する。ヒラムシはその名前にあるように背腹軸に非常に平たい体を持ち、全身には分岐した腸が張り巡らされている。体長は10~60 mm 程度の種類が大部分であり、体形は長細いものから円形に近いものまで多様化している(図1)。頭部を見てみると、ほとんどのヒラムシは複数の眼点を持っているほか、一対の触手や「触葉」と呼ばれる頭部の体縁部が折れ曲がって触角のように見える構造を持つ種も少なくない。腹側には咽頭があり、その周辺に口が位置する(図2)。また咽頭の後方には雌雄の生殖孔が開く。ヒラムシは同時的雌雄同体であり、一つの体の中に雄性生殖器官(陰茎など)と雌性生殖器官(膣など)を同時に持っているが、後述するようにこれらの構造が種同定に重要である。

ヒラムシの分類・同定方法

ヒラムシは大別すると腹側にある吸盤様構造の有無によって吸盤亜目と無吸盤亜目に分類される(図2)。吸盤亜目の代表例としては、色や模様が多様性が高く、ウミウシの仲間とよく似ていることで一部のダイバーに人気のあるニセツノヒラムシ類(*Pseudoceros* 属など)が挙げられる。ニセツノヒラムシ類は200種以上が知られており、ヒラムシの中でも最大の分類群である。無吸盤亜目には潮間帯の転石裏でよく見かけるウスヒラムシ類(*Notoplana* 属など)やツノヒラムシ類(*Planocera* 属)などが含まれる。

ヒラムシの同定には生殖器官の構造が重視される。生殖器官は体内にあるため外部からは観察できない。そこで10%ホルマリンなどで固定したヒラムシからパラフィン連続切片を作製し、染色して組織切片標本(プレパラート)を作る。このプレパラートを光学顕微鏡で検鏡し、輸精管や輸卵管、膣といった管の走行や貯精嚢をはじめとする袋状器官の形状・内部構造、陰茎の形態などを観察する。またカラフルな外見を有するヒラムシではその多様な色や模様も分類形質となる。例えばニセツノヒラムシ類では、近縁種間の生殖器官を比較してみると形態差がほとんどない。そのため、種同定には体色や模様がよく用いられている。しかしながら、そういったヒラムシであっても科や属といった上位分類群を判断する上では生殖器官の構造が重要である。

組織切片標本に基づいた種同定の重要性がわかる例として、筆者の専門とする分類群の一つであるウスヒラムシ類を紹介する。ウスヒラムシ類は世界から60種以上が知られ、このうち10種が日本沿岸から報告されている(西村, 1992; Oya & Kajihara, 2017)。ここでは外見がよく似ており、地域によっては同所的に生息している3種のウスヒラムシ類を示した(図3)。見た目(図3 A, D, G)を比べただけではすべて同種と判断して

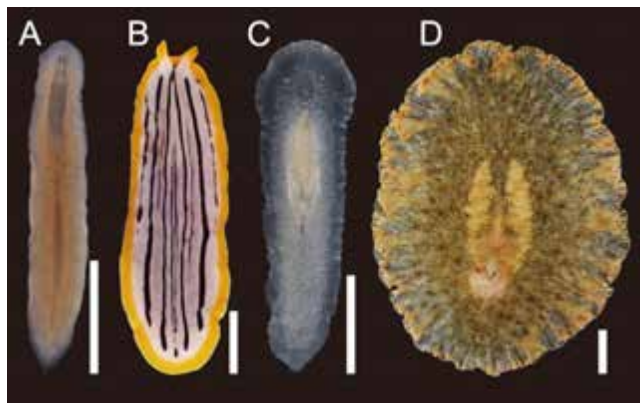


図1 日本沿岸で見られるヒラムシの例。A, ホソヒラムシの1種(*Prosthiosomum* sp.); B, ニセツノヒラムシの1種(*Pseudoceros* sp.); C, ウスヒラムシの1種(*Notoplana* sp.); D, チリメンヒラムシの1種(*Paraplanocera* sp.)。スケール: 5 mm。



図2 ヒラムシの体制。

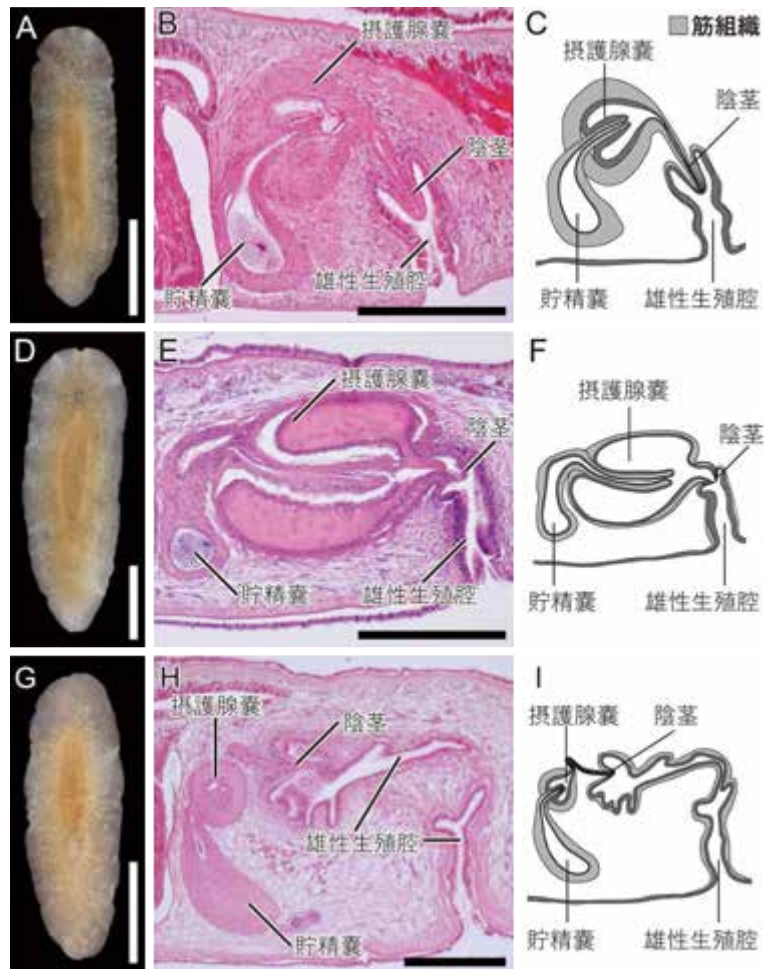


図3 同所的に生息するウスヒラムシ類の外部形態および雄性生殖器の組織切片像と筋組織を示した模式図(矢状面像)。A-C, *Notocomplana hagiyai*; D-F, *Notocomplana humilis*; G-I, *Notocomplana koreana*。組織切片像と模式図は左が頭部側である。スケール：5 mm (A, D, G), 300 μm (B, E, H)。

しまうかもしれないが、生殖器官の構造は3種間で大きく異なっている。それぞれのヒラムシの雄性生殖器官を見てみると *Notocomplana hagiyai* Oya & Kajihara, 2017 (図3 A-C) は摂護腺囊の筋壁が厚く、陰茎も明瞭であることが特徴的である。それに対し *N. humilis* (Stimpson, 1857) では摂護腺囊の筋壁が薄く、陰茎も目立たない(図3 D-F)。また *N. koreana* (Kato, 1937) は摂護腺囊が貯精囊よりも小さく、雄性生殖腔が非常に大きいことで他の2種と区別できる(図3 G-I)。

上で紹介した例のように、ヒラムシは磯遊びするような身近な環境であっても見た目がよく似た種類が複数生息している。しかし、生物相調査などでヒラムシが採集されたとしても外部形態による種同定がほとんどだろう。そのため、外見が似ている別の種類に同定されることも多いと思われる。したがって、日本沿岸にはまだ見逃されている種多様性があると予想される。ちなみに、ここで紹介した *N. humilis* (和名：ウスヒラムシ、図3 D-F) は北海道から九州、小笠原諸島まで分布する、日本沿岸でもっとも普通に見られるヒラムシの1つとされる(Kato, 1944)。しかしながら、北海道沿岸でウスヒラムシ類を採集してみると、*N. hagiyai* や *N. koreana* が大部分を占め、*N. humilis* はほとんど見つからない。また関東以南では *N. humilis* が多く採集されるが、同じ場所から *N. humilis* と外見がよく似ている別のウスヒラムシの1種も見つかっている(大矢 未発表)。

分子系統解析による分類体系の再編

ヒラムシ類の分子系統学的研究は近年になって盛んに行われ

ている。最初の大規模な分子系統解析は Bahia et al. (2017) による研究であり、このとき上科レベルの再編が行われたり、一部の科については亜目レベルで所属が変わったりするなど、ヒラムシ体系学の転機となった。また、ほぼ同時期に Aguado et al. (2017) や Tsunashima et al. (2017) も分子系統学的研究を発表した。その後も解析に含める分類群や使用する遺伝子マーカーを追加した解析が行われている(Dittmann et al., 2019; Litvaitis et al., 2019)。

ここでは著者が取り組んだ無吸盤亜目ヒラムシの分子系統学的研究(Oya & Kajihara, 2020)の成果の概要を紹介する。本研究では16S, 18S, 28S rRNA およびシトクロムcオキシダーゼ・サブユニットI (COI) の計4遺伝子の部分配列を用いて16科27属を対象とした分子系統解析を実施した。その結果、解析に含めた分類群の少なくない数が単系統でないことが明らかになった(図4)。

まだ系統関係が不明瞭な部分も多いが、無吸盤亜目ヒラムシでは分類形質の大幅な見直しが必要であることは間違いない。これまで無吸盤亜目では生殖器官の構造を重視して科や属が定義されてきた。しかし分子系統解析が示したように、生殖器官の形態は進化の過程で頻繁に変化してきたと考えられる。生殖器官の構造を除くとヒラムシには形態的な多様性が少ない。そのため、微細構造などヒラムシでは今までほとんど記録されていない形質も視野に入れて分類形質を探していく必要があるだろう。もしかししたら触手の有無や咽頭・口の位置、体の形など、現在は種レベルの区別に使われているような形質が上位分類群

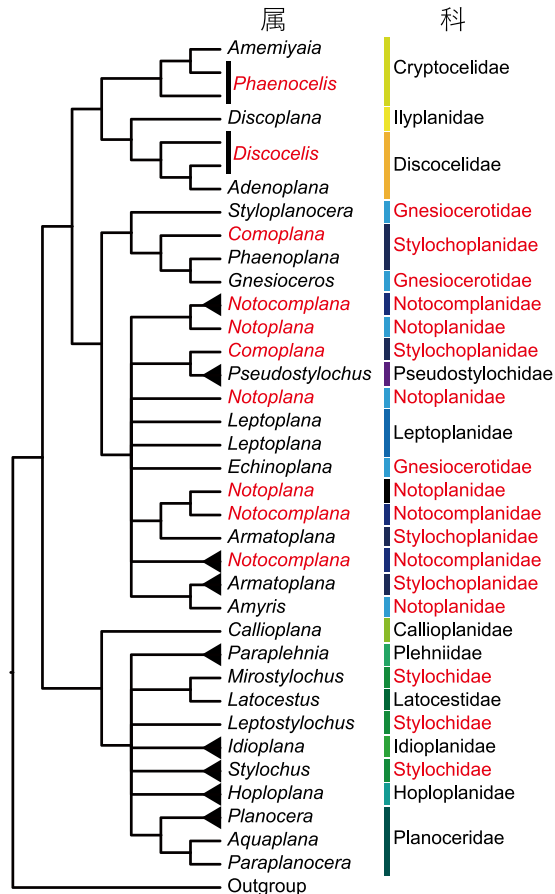


図4 Oya & Kajihara (2020) で推定された無吸盤亜目ヒラムシの系統関係 (支持率がブートストラップ値70%未満かつ事後確率0.90未満の場合は多岐で示した). 非単系統である分類群は赤字で示した.

の定義に役立つ可能性もある。また分類形質の妥当性を検証するには、まだ解析に含まれていない分類群を追加したより広範で詳細な系統関係の推定も必要である。

おわりに

近年はヒラムシを取り上げた書籍 (例えば小野, 2015) が出版されるなど、ヒラムシも知名度が上がってきた印象を持つ。しかし種同定の難しさもあって、身近な環境であっても多数の未記載種が生息していると予想される。そのため、これからも地道に記載分類を進めていく必要がある。また分子系統学的研究も始まったばかりであり、分類体系の再編にはまだ時間がかかると思われる。筆者はこれまでの分類学的・系統学的研究を踏まえて、生殖器官の機能やそれが関連した交尾様式など、ヒラムシの生殖器官の形態が多様化してきた背景についても追究していきたいと考えている。最後に、本稿を通じて少しでもヒラムシに興味を持っていただけたら幸いである。

謝辞

これまで標本採集などにご協力をいただいた多くの方々に感謝申し上げます。また本稿執筆にあたり、コメントをいただいた露木葵唯氏 (北海道大学) にお礼申し上げます。本稿で紹介した研究の遂行にあたり、ご支援をいただいた水産無脊椎動物研究所に深謝申し上げます。

引用文献

Aguado, M. T., Noreña, C., Alcaraz, L., Marquina, D., Brusa, F., Damborenea, C., Almon, B., Bleidorn, C. and Grande, C. (2017) Phylogeny of Polycladida (Platyhelminthes) based on mtDNA

data. *Organisms Diversity and Evolution* 17: 767-778.

Bahia, J., Padula, V. and Schrödl, M. (2017) Polycladida phylogeny and evolution: integrating evidence from 28S rDNA and morphology. *Organisms Diversity and Evolution* 17: 653-678.

Dittmann, I. L., Cuadrado, D., Aguado, M. T., Noreña, C. and Egger, B. (2019) Polyclad phylogeny persists to be problematic. *Organisms Diversity and Evolution* 19: 585-608.

Kato, K. (1944) Polycladida of Japan. *Journal of Sigenkagaku Kenkyusyo* 1: 257-319.

Litvaitis, M. K., Bolaños, D. M. and Quiroga, S. Y. (2019) Systematic congruence in Polycladida (Platyhelminthes, Rhabditophora): are DNA and morphology telling the same story? *Zoological Journal of the Linnean Society* 186: 865-891.

西村三郎 (編) (1992) 原色検索日本海岸動物図鑑 I. 保育社.

小野篤司 (2015) ヒラムシ—水中に舞う海の花びら—. 誠文堂新光社.

Oya, Y. and Kajihara, H. (2017) Description of a new *Notocomplana* species (Platyhelminthes: Acotylea), new combination and new records of Polycladida from the northeastern Sea of Japan, with a comparison of two different barcoding markers. *Zootaxa* 4282: 526-542.

Oya, Y. and Kajihara, H. (2020) Molecular phylogenetic analysis of Acotylea (Platyhelminthes: Polycladida). *Zoological Science* 37: 271-279.

Tsunashima, T., Hagiya, M., Yamada, R., Koito, T., Tsuyuki, N., Izawa, S., Kosoba, K., Itoi, S. and Sugita, H. (2017) A molecular framework for the taxonomy and systematics of Japanese marine turbellarian flatworms (Platyhelminthes, Polycladida). *Aquatic Biology* 26: 159-167.