

ヤドカリの貝殻を介した共生関係(1) ～ヤドカリの“宿”を作る深海性イソギンチャク～

京都大学大学院理学研究科 吉川 晟弘 (Yoshikawa, Akihiro)

ヤドカリとは何か

ヤドカリはどれくらい世間に理解されているのだろうか。ときどき、「ヤドカリは貝の仲間ですか?」と聞かれることがあり、少し不安な気持ちになる。実のところヤドカリは貝(軟体動物門)の仲間ではなく、エビやカニと同じ節足動物門・甲殻亜門・軟甲綱・十脚目に属する甲殻類の仲間である。彼らは、痕跡的な外骨格に覆われた柔らかい腹部を、巻貝の空殻の“宿”の内部に入れ、貝殻を背負った体勢をとっている。ところが、宿である貝殻は自ら成長することは無いので、彼らは成長に合わせてさらに大きな貝殻に引っ越さなくてはならない。そのため、ヤドカリには貝殻の引っ越し行動や、他のヤドカリが使っている貝殻を奪うための闘争行動など、十脚目の甲殻類の中でも非常に特徴的な行動が備わっている。

イソギンチャクとの貝殻を介した共生関係

ヤドカリの貝殻は、その他の生物の生活の場にもなっている。つまりヤドカリが“借りている”宿をさらに“借りている”生物がたくさん存在する。例えば、軟体動物(ヘノジガイやヒラフネガイなど)や、環形動物(ゴカイやホシムシなど)など、これまで少なくとも550種の無脊椎動物がヤドカリの貝殻内部もしくは外部表面から見つかっている(Williams and McDermott, 2004)。

その中でも特に有名な例として、ヤドカリの貝殻表面で暮らしているイソギンチャクを挙げることができる。イソギンチャクがヤドカリの貝殻表面で暮らすことで、ヤドカリは天敵であるタコからの捕食を免れることが可能となり(タコはイソギンチャクがもつ刺胞毒が苦手)、イソギンチャクはヤドカリのご飯のお零れにありつくことが出来る上、自力で移動しなくてもヤドカリに住みよい環境に連れて行ってもらえる(Antoniadou *et al.*, 2013)。ちなみに、このようにお互いに利益がある異なる生物間の関係を生物学の用語で「相利共生」と言う。ただ、注意して欲しいのが、全てのヤドカリが必ずイソギンチャクと暮らしているのでは

なく、一部のヤドカリがある特定のイソギンチャクと共生関係を築いているということである(例えばソメンヤドカリとベニヒモイソギンチャクの共生関係)。

また、ヤドカリ-イソギンチャク共生系には風変わりな共生維持方法が備わっている。それはヤドカリが貝殻から引っ越す際に一緒に暮らしていたイソギンチャクも次の貝殻に連れて行くというものだ。さらにその際、イソギンチャク側も、ヤドカリの引っ越しに協力するような反応をすることが知られている。これについてもう少し詳しく説明すると、まずヤドカリは引っ越しを終えた後に元の貝殻上に残されたイソギンチャクを突き、イソギンチャクはその刺激に応えるかのように貝殻との接地部を緩める。するとヤドカリはイソギンチャクを貝殻から簡単に引き剥がすことができ、次の貝殻に連れて行くことができる(Ross, 1974)。このようなヤドカリとイソギンチャクの見事な連携プレーにより、彼らの相利共生関係は継続されている。

ヤドカリの“宿”を作る深海性イソギンチャク

深海のヤドカリ-イソギンチャク共生系ともなると、共生維持方法がさらにユニークになる。と言うのも、ヤドカリの宿を作る共生性イソギンチャク、ヒメキンカライソギンチャクが存在するのである(図1)。図2を見て欲しい。図の白矢印、金色もしくは黄土色に見える部分がヒメキンカライソギンチャクによって作られた貝殻状構造である(以後、擬貝と呼ぶ)。ヤドカリが使っている貝殻の構造を延長するように、擬貝が作られているのが分かると思う(図2)。このように、共生しているヒメキンカライソギンチャクが宿を作ってくれるので、ヤドカリは貝殻を引っ越さなくても良いと考えられている(Antoniadou *et al.*, 2013)。深海にはヤドカリが利用できる貝殻資源が少ないのだろうか?それとも、イソギンチャクにとって理想的な固着基盤が少ないのだろうか?いずれにせよ、深海での生存戦略として、とても合理的な共生維持方法のように思える。

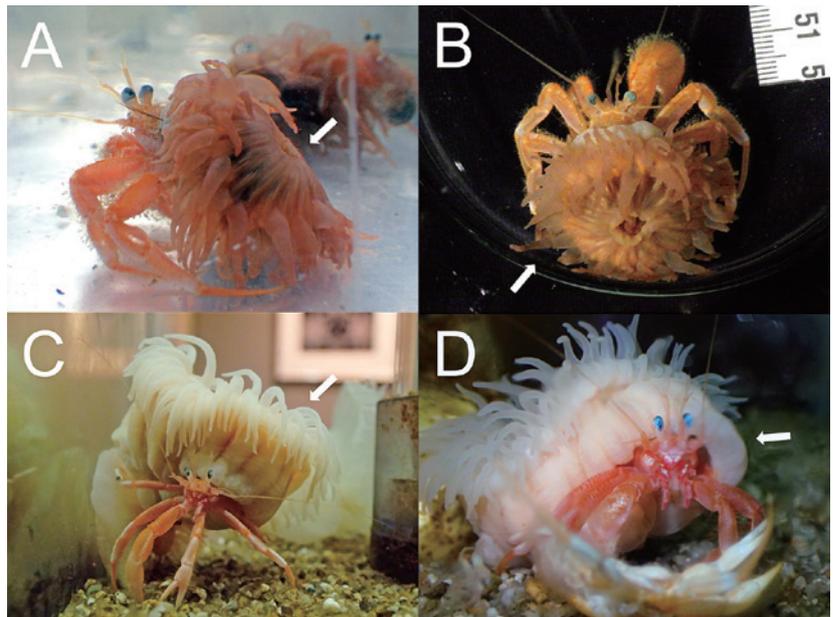


図1. ジンゴロウヤドカリと共生しているヒメキンカライソギンチャク(白矢印はヒメキンカライソギンチャクの付着位置を示している)。A, 採集後に船内で撮影された写真。B, 採集直後に船のデッキ上(屋外)で撮影された写真。CおよびD, 水槽内のヒメキンカライソギンチャクとジンゴロウヤドカリの様子(写真は鳥羽水族館・へんな生きもの研究所にて、森滝文也氏提供)。

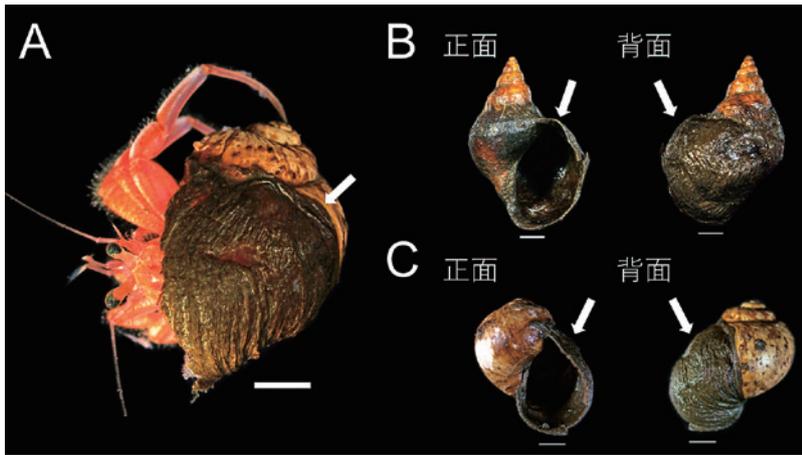


図2. ヒメキンカライソギンチャクが作り出した擬貝（白矢印は擬貝を示している）。A, ヒメキンカライソギンチャクを貝殻から取り外した写真（Yoshikawa *et al.*, 2019 より改変引用）。B~C, イソギンチャクとヤドカリを取り外した後の擬貝。貝殻の縁辺を延長させるように作り出されていることがわかる。

この擬貝を作るヒメキンカライソギンチャクは *Stylobates* 属というグループの1種である。本属にはこれまで、インド-西太平洋域から合計5種が報告されているが、日本近海から正式に発見報告されているのはヒメキンカライソギンチャク1種のみである（Crowther *et al.*, 2011; 内田・楚山, 2001; 柳, 2006）。また本種はジソウヤドカリが利用する貝殻上から見つかっている（内田・楚山, 2001; 柳, 2006）。

ヒメキンカライソギンチャクを研究する

私が初めてヒメキンカライソギンチャクと出会ったのは、2017年の11月、三重大学が所有する練習船勢水丸により実施された三重県熊野灘沖の深海生物相調査に参加した時であった（調査風景：図3）。その時私は、「ヤドカリの“宿”を作るイソギンチャクがいる！」という事に驚くと同時に、この生物の研究をしたいという気持ちが湧いてきた。一口に生物の研究と言っても、分類学や、行動学、生態学、生理学など、研究分野は多岐にわたる。そのため研究を始めるには、先行研究を深く勉強し、何がすでに知られており、何がまだ明らかにされていないのかをはっきりさせる必要がある。そこで私は、ヒメキンカライソギンチャクの仲間に関するこれまでの研究を読み漁り、勉強した。すると、どうやら擬貝がどのような成分で作られているのかがほとんど解明されていないということがわかった。ヒメキンカライソギンチャクではないが、同属の他種（*Stylobates aeneus* Dall, 1903）を用いた先行研究では、擬貝には約1.3%のキチン（甲殻類や昆虫類な

どの外骨格に含まれる多糖類）が含まれているが、そのほか98%近くはどのような成分で構成されているのかがわかっていないようだった（Dunn and Liberman, 1983）。そのうえ、この未解明の部分にはタンパク質やミネラル分などが含まれている可能性が示唆されていたが、実際にそれらが含まれているのか、また含まれているのであればどれくらいの割合を占めているのかなど、詳しいことは依然として解明されていなかった。

私は「これだ！」と思った。その当時、ヒメキンカライソギンチャクをあまり採集できていなかったこと（採集個体が

少なかった）、すでにイソギンチャクが弱りかけていたこと（適切な飼育方法を知らなかった）等々、行動や生態の研究に手を出せなかったことに対する言い訳を書き出すとキリがないが、簡単な成分分析であれば今持っている標本でも出来そうだったと思った。しかし、私が在籍している京都大学瀬戸臨海実験所には擬貝の成分を分析できるようなノウハウもなければ、設備もない。そこで私は、その当時名古屋大学の菅島臨海実験所に在籍されていた中澤志織氏に協力を仰ぎ、擬貝の成分分析を実施することにした。

“擬貝”は何で作られているのか？

成分分析には、非常にシンプルな方法を採用した。まず擬貝を乾燥させ粉末化し、①塩酸処理（HCl）、②水酸化ナトリウム処理（NaOH）、③キチナーゼ処理を順番に行い、各過程での重量の減少量を記録した。①の塩酸処理（HCl）では炭酸カルシウムなどのミネラル分の重量が減少し、②の水酸化ナトリウム処理（NaOH）ではタンパク質などの重量が減少する。③のキチナーゼ処理では言うまでもなく、キチンの重量が減少する。そして②の水酸化ナトリウム処理で得られた上澄み液を、タンパク質が含まれるかどうかのテスト（キサントプロテイン反応、ビウレット反応）と、どのようなタンパク質が含まれているかの分析するための液体クロマトグラフィー質量分析法（LC/MS）に使用した。



図3. 三重大学の練習船、勢水丸での調査風景。A, 勢水丸の全体図。B, 調査地点へ向かう勢水丸。C, 底引き網を海底へ投入している風景。D, 網の中にいた生物を船内で選り分けている（ソーティング）風景。

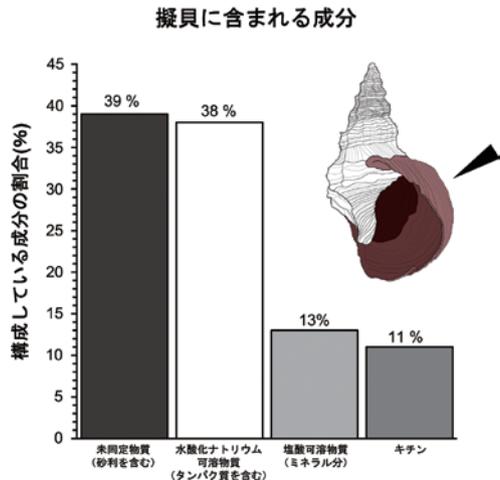


図4. 擬貝に含まれる成分の構成比.

その結果、ヒメキンカライソギンチャクが作る擬貝には、13%の塩酸可溶物質(処理中に泡が出たので炭酸カルシウムが含まれると思われる)、38%の水酸化ナトリウム可溶物質、11%のキチンが含まれていることが明らかとなった。しかし残りの39%は依然として同定することが出来なかった(図4)。この特定できなかった残渣を実体顕微鏡で観察してみると、砂利がたくさん含まれていたことから、ヒメキンカライソギンチャクは擬貝を作る過程で海底の砂利を巻き込んでいる可能性が考えられた(能動的か受動的かはわからない)。また②の水酸化ナトリウム処理で得られた上澄み液にタンパク質が含まれるかどうかを調べたところ、キサントプロテイン反応およびビウレット反応のいずれのテストにおいても陽性反応が出たため、擬貝にはタンパク質が含まれていることが証明された(図5)。しかし、LC/MSではどのタンパク質が含まれているかを明らかにすることができなかった。LC/MSに先立つ分析前処理、またはLCの工程でタンパク質が凝集してしまったか、もしくは未知の配列を持つタンパク質が主成分であったのか、いずれにせよさらなる調査が必要であるという結果となった(Yoshikawa et al., 2019)。

今回用いた方法は非常に古典的な方法であり(成分分析を専門にしている方には笑われてしまうかもしれない)、手法において改善すべき点はまだまだたくさんある。そのうえ、どのようなミネラル分や、何というタンパク質が含まれているのかといった詳細な成分までは解明することが出来ず、今回は定性的な成分分析の結果を報告するに留まった。しかし

他の種の研究で約1.3%しか含まれないとされていたキチンが、ヒメキンカライソギンチャクの擬貝には11%も含まれていたことや、擬貝内のタンパク質の存在が証明できたことは、本研究で初めて解明された知見である。

おわりに

今回の研究は、まだまだ改善の余地がある。研究設備に限界があったということもあるが、同じ環境であってももう少したくさんの標本があればできたこともあっただろう。また擬貝の成分以外にも、ヒメキンカライソギンチャクの基礎的な生態やジゴロウヤドカリとの関わり方については、未だ解明されていないところが多い。そのため今後は、地道に標本を集めながら、今回の問題点を克服した新たな研究や、彼らの生活史や生態・行動の研究など、様々な切り口で彼らの“未知”な部分を解明していきたいと企んでいる。

謝辞

本稿を執筆するにあたり中澤志織氏、および朝倉彰先生には、多大なるお力添えをいただきました。心より感謝申し上げます。本研究で使用させていただきました標本は、三重大学が所有する練習船、勢水丸で採集されたものです。勢水丸の船長である前川洋一氏を始め、船員の皆様、木村妙子先生、木村昭一先生には、私に深海生物相調査の機会を与えて頂きましたこと、心より感謝申し上げます。また名古屋大学菅島臨海実験所の皆様には、本研究を遂行する機会を与えて頂きましたこと、心より感謝申し上げます。

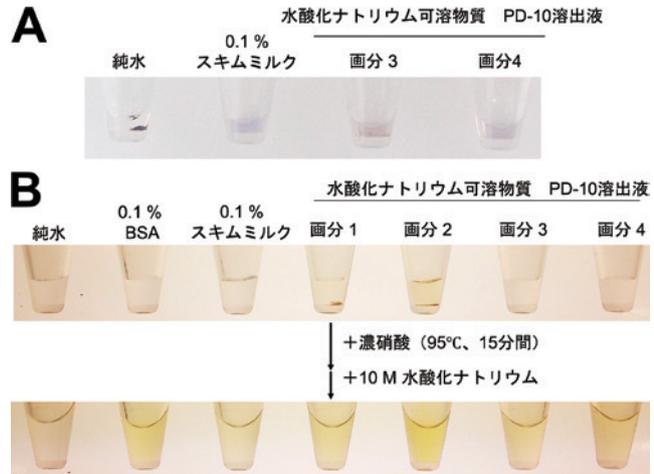


図5. ビウレット反応およびキサントプロテイン反応の結果. A, ビウレット反応の結果. B, キサントプロテイン反応の結果. いずれの結果も陽性であり、擬貝内にはタンパク質が含まれていることを示している(Yoshikawa et al., 2019より改変引用).

す。最後になってしまい恐縮ではございますが、大変貴重な写真を提供していただきました鳥羽水族館・飼育研究部の森滝丈也氏に、心よりお礼申し上げます。

引用文献

- Antoniadou C, Vafeiadou AM, Chintiroglou C. (2013) Symbiosis of sea anemones and hermit crabs in temperate seas. In: Camisào AF, Pedroso CC. (eds), Symbiosis, Evolution, Biology and Ecological Effects: NOVA Science, New York, pp. 95-118
- Crowther A, Fautin DG, Wallace CC. (2011) *Stylobates birtlesi* sp. n., a new species of carcinoecium-forming sea anemone (Cnidaria, Actiniaria, Actiniidae) from eastern Australia. ZooKeys 89: 33-48
- Dunn DF, Liberman MF. (1983) Chitin in sea anemone shells. Science 221(4606): 157-159
- Ross DM. (1974) Behavior patterns in associations and interactions with other animals. In: Muscatine L, Lenhoff HM. (eds.), Coelenterate Biology: Reviews and New Perspectives, Academic Press, New York, pp. 281- 312
- 内田紘臣, 楚山勇. (2001) イソギンチャクガイドブック. TBS, プリタニカ, 東京, pp. 159
- 柳研介. (2006) 相模灘のイソギンチャク相と本邦産のイソギンチャク分類の現状について. 国立科博専報 (40): 113- 173
- Yoshikawa A, Nakazawa S, Asakura A. (2019) A brief description of surface structure and composition of the pseudo-snail shell formed by a sea anemone *Stylobates* sp. symbiotic with hermit crab from the deep-sea floor. Zool. Sci. 36: 1-8
- Williams JD, McDermott JJ. (2004) Hermit crab biocoenoses: a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 305: 1-128