

うみうし通信

2019.9 No.104



ヤドカリの貝殻を介した共生関係(1)
海中の歩くキノコ? クサビライシ科サンゴの多様性
古典貝書から読み解くカサガイ類の分類学的変遷
うみうしくらぶより
2020年度個別研究助成及び育成研究助成の課題募集

吉川 晟弘
奥 裕太郎
中山 凌

ウデンミノウミウシ *Baedlidia rieae* 今本 淳 / 奄美大島 宇天ビーチ / 水深 7m / 2019.5

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。

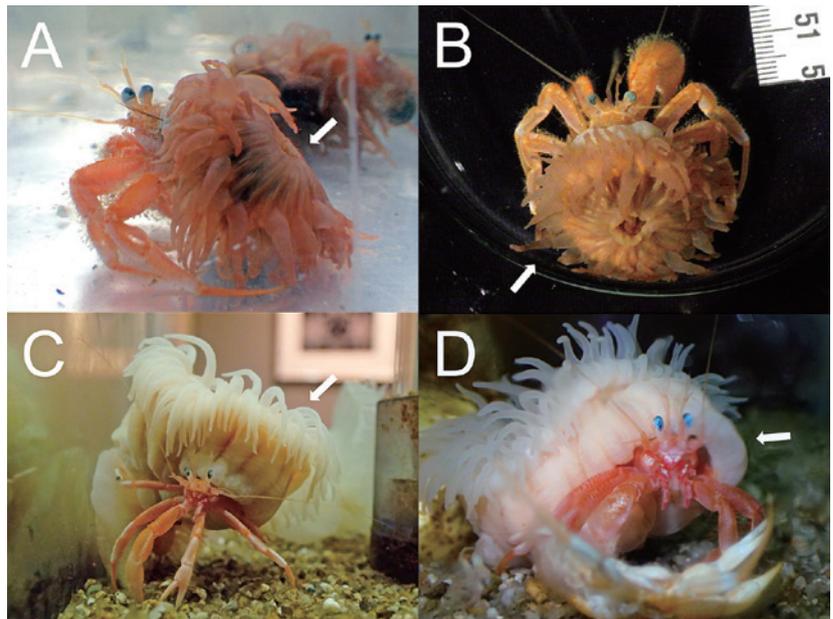


図1. ジンゴロウヤドカリと共生しているヒメキンカライソギンチャク(白矢印はヒメキンカライソギンチャクの付着位置を示している)。A, 採集後に船内で撮影された写真。B, 採集直後に船のデッキ上(屋外)で撮影された写真。CおよびD, 水槽内のヒメキンカライソギンチャクとジンゴロウヤドカリの様子(写真は鳥羽水族館・へんな生きもの研究所にて、森滝丈也氏提供)。

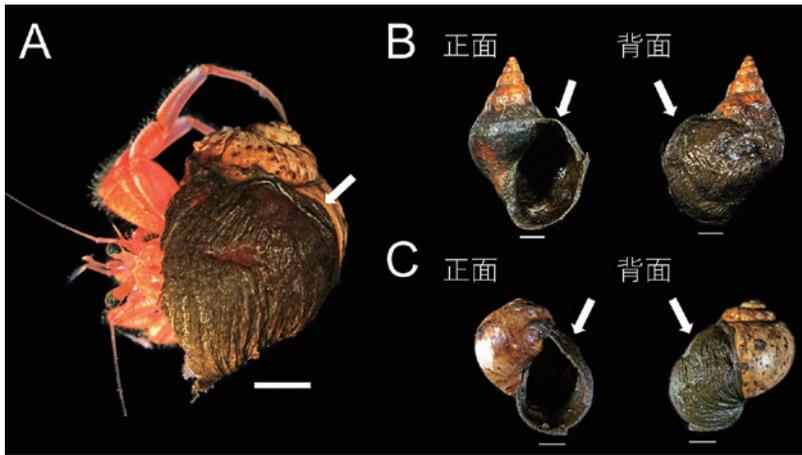


図2. ヒメキンカライソギンチャクが作り出した擬貝（白矢印は擬貝を示している）。A, ヒメキンカライソギンチャクを貝殻から取り外した写真（Yoshikawa *et al.*, 2019 より改変引用）。B~C, イソギンチャクとヤドカリを取り外した後の擬貝。貝殻の縁辺を延長させるように作り出されていることがわかる。

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）。また本種はジンゴロ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。

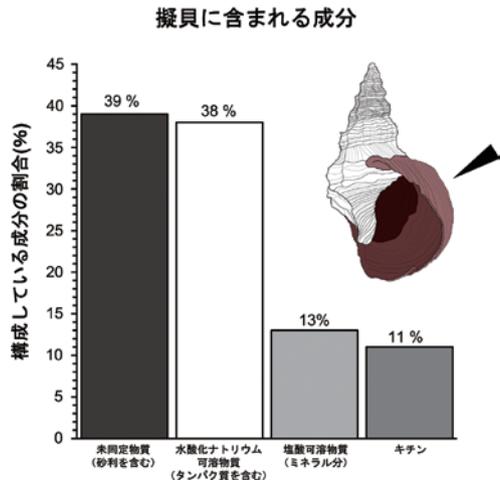


図4. 擬貝に含まれる成分の構成比.

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

海中の歩くキノコ？ クサビライシ科サンゴの多様性

宮崎大学大学院農学工学総合研究科 奥 裕太郎 (Oku, Yutaro)

はじめに

クサビライシという名前を聞いてサンゴの中の1つの科、もしくは科内の1種であると認識できる方はそう多くはないのではないでしょうか。クサビライシ科サンゴは刺胞動物花虫綱イシサンゴ目に所属する分類群であり、サンゴ礁を形成する造礁性サンゴ(以下、サンゴ)の仲間です。現在16属52種が知られており、日本では14属30種が報告されています(西平・Veron 1995)。今回はクサビライシ科サンゴの生活様式や形態について記述するとともに、2016年度育成助成を受けて行った沖縄周辺に生息する日本産クサビライシ科サンゴの種多様性の研究について紹介していきたいと思います。

クサビライシ科の特徴

クサビライシ科サンゴは熱帯～温帯までの広い地域で見られ、浅いサンゴ礁域では簡単に観察することができます。また、複数の種が集まって集団を形成していることが多く、場所によっては多くのクサビライシ科サンゴが積み重なっている光景を見ることができます(図1A)。

クサビライシ科サンゴの最も大きな特徴は自由生活型と呼ばれる独特の生活様式を持つことです。一般的なサンゴは配偶子が形成されたのちに遊泳能力を持つプラヌラ幼生になり、その幼生が基盤に着底し、以降は固着した状態で成長する固着型です。数は少ないもののクサビライシ科サンゴにも固着型の生活様式を持

つ種はいますが、多くは成長の過程で基盤から外れ、生活するようになります(図1B, C, D)。幼生が着底した後に茎が伸びていき、その後、円形～楕円形の本体部が形成されていきます。この際に見た目がキノコに見えることが、クサビライシという和名の由来にもなっています(クサビラ=草片=キノコ、イシはイシサンゴから)。また、英語でも Mushroom coral と呼ばれることから、固着しているクサビライシ科サンゴがキノコのように見えるのは万国共通のようです(図2)。その後、成長した本体部は一定の大きさ(約5 cm程度)で茎部から外れ、非固着状態になります。このような生活様式を自由生活型と呼びます。そしてタイトル

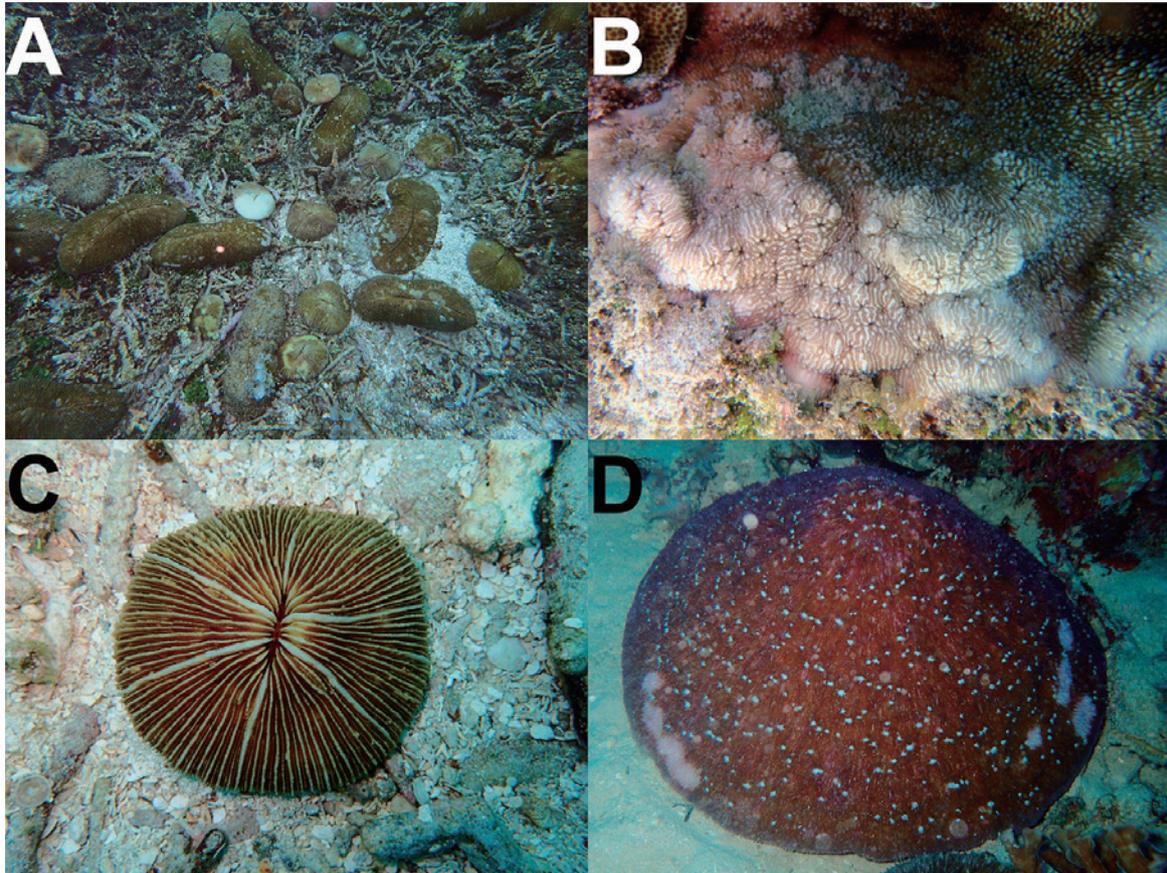


図1. クサビライシ科サンゴの生時写真. A: クサビライシ科サンゴの集団. 円形, 楕円形に見えるものが全てクサビライシ科サンゴである. B: 固着型多口性の種 *Cycloseris wellsi*. 黒い粒状の部分が口である. C: 自由生活型単口性の種 *Lithophyllon repanda*. 中央部の筋状の部分が口である. D: 自由生活型多口性の種 *Halomitra pileus*. 小さく白い円形部分が口である.



図2. 未成熟時のクサビライシ科サンゴの骨格写真. キノコのように見える.

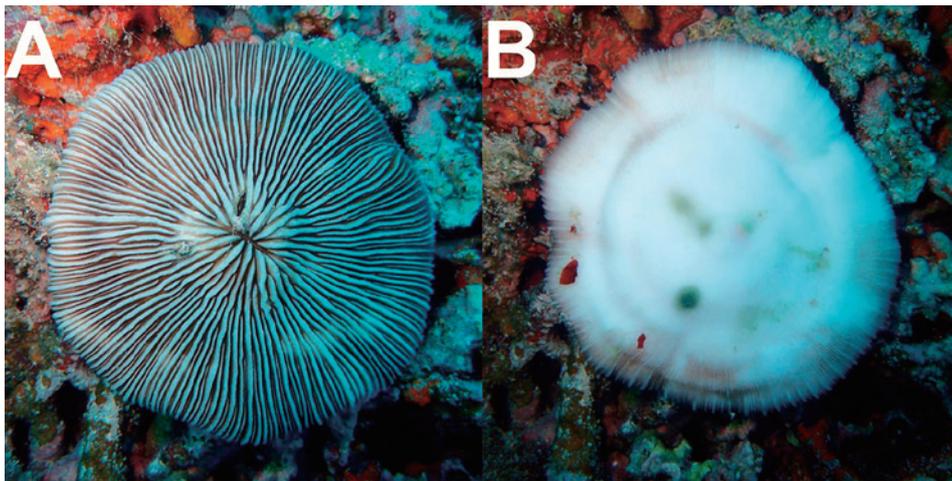


図3. クサビライシ科の1種 Fungiidae sp. の生時写真. A: 表面部. B: 底面部.

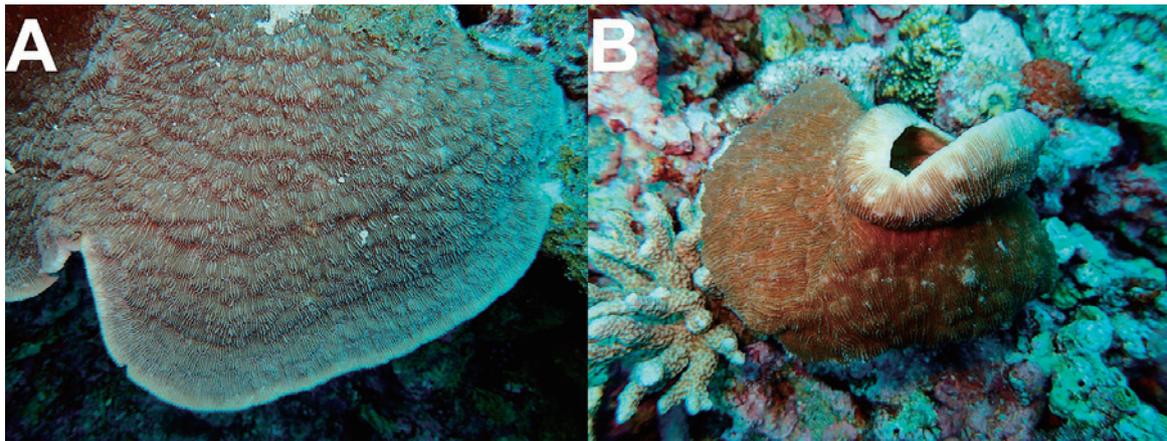


図4. ヤエヤマカワラサンゴ *Podabacia crustacea* の生時写真. A: 固着型群体. B: 自由生活型群体.

にもある通り、基盤から外れた個体は軟体部がぜん動運動を行うことでわずかにですが移動することができるようになります(Yamashiro and Nishihira 1995)。加えて、自身が砂に埋もれてしまった際

も、軟体部を膨張させることで堆積物を取り除くことができます(Bongaerts et al. 2012)。そのため、他のサンゴがあまり生息していない砂泥質の地点でも生息することが可能であり、このことからクサビ

ライシ科は初期のサンゴ礁形成に寄与していると考えられています (Hoeksema 2012a, b; Gilbert et al. 2015)。

クサビライシ科の分類

クサビライシ科サンゴは前述のように固着型、自由生活型の大きく2つのグループに分けることができます。また、それぞれのグループ内で一つの口を持つ単口性、複数の口を持つ多口性のグループが存在しています(図1B, C, D、固着型単口性の種は国内では未発見)。これらの特徴はクサビライシ科サンゴの分類の中でも最も簡単に種を識別できる特徴です。これらの特徴に加えて表面部、底面部の骨格構造の違いや骨格形質を用いて種同定が行われます。しかし属の定義は現在、少し複雑な状態にあります。これまでは形態的特徴を基に属の定義づけが行われてきました(Hoeksema 1989)。しかしながら、近年の分子系統解析を用いた解析により、クサビライシ科サンゴの分類体系は大幅に変更されました(Gittenberger et al. 2011; Benzoni et al. 2012; Oku et al. 2017)。この結果、これまでの分類体系とは大きく異なり、固着型と自由生活型、単口性と多口性が混在する属が複数生まれました。結果として属ごとの共通の形態が非常に曖昧な状態にあります。また、遺伝的に未解析な種も10種以上残っており、このこともクサビライシ科サンゴ全体の分類体系の把握を困難にしています。今後、クサビライシ科サンゴ全種を用いた詳細な形態比較と分子系統解析を合わせた包括的な分類体系の再検討を行う必要があります。

クサビライシ科の多様性

筆者はこれまでクサビライシ科サンゴの分子系統解析および、形態解析を行い、クサビライシ科サンゴの分類体系の再検討を行いつつ、国内のクサビライシ科サンゴの種多様性についても調査を行ってきました。2016年度育成研究助成を受けて行ったクサビライシの多様性の調査では、国内でイシサンゴ類の種多様性が高いとされている琉球諸島で調査を行い、その結果14属33種のクサビライシ科サンゴを発見することができました。これまでの日本の種組成の基盤となっている西平・Veron (1995)では30種が記載されていましたが、今回の研究では、そのうち28種を得ることができました。このことは1998年の大規模なサンゴの大白化現象以降もクサビライシ科サンゴの種多様性が維持されていることを表しています。

得られた試料を用いて遺伝子解析を行ったところ、これまでの分類体系とは遺伝的に異なる個体群が存在しました(図3)。現在、この種と形態的に一致す

る種が見つからないことから、さらなる調査が必要ではありますが、未記載種である可能性が高いです。このことを踏まえると今後も調査を継続することで、国内で見られるクサビライシ科サンゴはさらに多くなることでしょう。

既知種の中にもこれまでに見られない特徴を持った種が存在していました。固着型のみが知られているヤエヤマカワラサンゴ *Podabacia crustacea* において従来とは異なる自由生活型の群体を複数発見しました(図4)。群体の形状の不規則さから元々固着していた群体が割れた後に断片が再生し自由生活型になったと考えられます。一般的にサンゴは群体の一部が折れてしまっても、基盤に再固着し、再生することができます。しかしながら、今回の場合は再固着せずにそのまま成長しており、これまで見られたことのない再生様式です。これまでもヤエヤマカワラサンゴ属 *Podabacia* では固着型、自由生活型が混在する種が1種(*P. lankaensis*)報告されており、もしかしたらヤエヤマカワラサンゴ属のみがこの独特な再生様式を持つものかもしれません。今後の研究次第では同種内で固着型、自由生活型の形態を持つ初めての属になる可能性があり、継続した調査が必要です。

おわりに

クサビライシ科サンゴはその特徴的な形態、生活様式に反して、分類体系や国内の種多様性に関しては未だ確立している状態とは言えません。近年、イシサンゴ目全体を通して、電子顕微鏡を用いた骨格の微細構造の比較が積極的に行われており、実際に新たな属の特徴として定義されている例がありますが、クサビライシ科サンゴではほとんど行われていないのが現状です。今後、これらの微細構造を利用することで現在曖昧な状態にある属の定義づけを行うことが可能になるかもしれません。また、国内のクサビライシ科サンゴの種多様性については、今回の研究で琉球諸島の高い種多様性が現在も維持されていることを確認することができました。加えて、未記載種と考えられる種や、これまでとは異なる形態の種も存在していたことから調査を継続していくことで、国内のクサビライシ科サンゴの種数は増えていくのではないかと考えています。今後は温帯域に焦点を当てつつ、亜熱帯域の調査を継続して行うことで国内の種多様性の全貌が明らかになると考えられます。

謝辞

本稿を執筆するにあたり深見裕伸先生にご指導いただきました。また、琉球諸島での研究においては成瀬貫先生、岩尾研二先生、James Davis Reimer 先生および日本造礁サンゴ分類研究会の皆様にご協力いただきました。また本稿で紹介させていただいた研究の一部は、公益財団法人水産無脊椎研究所2016年度育成研究助成によって行われました。ここに深く感謝申し上げます。

参考文献

- Benzoni F, Arrigoni R, Stefani F, Reijnen BT, Montano S, Hoeksema BW. (2012) Phylogenetic position and taxonomy of *Cycloseris explanulata* and *C. wellsii* (Scleractinia: Fungiidae) lost mushroom corals find their way home. *Contrib. Zool.* 81: 125-146.
- Bongaerts P, Hoeksema BW, Hay KB, Hoegh-Guldberg O. (2012) Mushroom corals overcome live burial through pulsed inflation. *Coral Reefs* 31: 399.
- Gilbert A, Heintz T, Hoeksema BW, Benzoni F, Fernandez JM, Fauvelot C, Andréfouët S. (2015) Endangered New Caledonian endemic mushroom coral *Cantharellus noumeae* in turbid, metal-rich, natural and artificial environments. *Mar. Pollut. Bull.* 100: 359-369
- Gittenberger A, Reijnen BT, Hoeksema BW. (2011) A molecularly based phylogeny reconstruction of mushroom corals (Scleractinia: Fungiidae) with taxonomic consequences and evolutionary implications for life history traits. *Contrib. Zool.* 80: 107-132.
- Hoeksema BW. (1989) Taxonomy, phylogeny and biogeography of mushroom corals (Scleractinia: Fungiidae). *Zool. Verh.* 254: 1-295.
- Hoeksema BW. (2012a) Distribution patterns of mushroom corals (Scleractinia: Fungiidae) across the Spermonde Shelf, South Sulawesi. *Raffles Bull. Zool.* 60: 183-212.
- Hoeksema BW. (2012b) Evolutionary trends in onshore-offshore distribution patterns of mushroom coral species (Scleractinia: Fungiidae). *Contrib. Zool.* 81: 199-221.
- 西平守孝・Veron JEN (1995) 『日本の造礁サンゴ類』。海遊社、東京。440 pp.
- Oku Y, Naruse T, Fukami H. (2017) Morphomolecular evidence for polymorphism in the mushroom coral *Cycloseris hexagonalis* (Scleractinia: Fungiidae), with a new phylogenetic position and the establishment of a new genus for this species. *Zool. Sci.* 34: 242-251.
- Yamashiro H, Nishihira M. (1995) Phototaxis in Fungiidae corals (Scleractinia). *Mar. Biol.* 124: 461-465.

古典貝書から読み解く カサガイ類の分類学的変遷

京都大学大学院 瀬戸臨海実験所 中山 凌 (Nakayama, Ryo)

はじめに

カサガイ類は笠形の殻を持つ巻貝の仲間であり、世界中の潮間帯から深海域に生息している。国内においては、主に潮間帯岩礁域でごく普通に見られる。従来、カサガイ類の種同定には、殻形態やその表面構造、歯舌の形状などが用いられてきた(佐々木, 1999)。しかし、形態形質については種間での類似や種内変異があるため、形態のみに基づく同定は困難な場合があり、しばしば分類学的混乱をもたらしてきた(例 シボリガイ種群: 波部, 1961; 波部・小菅, 1967; Nakano & Ozawa, 2005)。分子系統解析が普及した近年では、形態形質の違いに加えて、DNAの違いを調べることで、形態と遺伝子の両面から分類を行うことが一般的になっている(中野, 2018)。

カサガイ類に限らず、生物の分類は技術の進歩とともに発展を遂げてきた。その一方で、過去の分類体系や種認識がどのようなものであったか、特に日本の場合、現在用いられている二名法が普及する以前の分類や種の認識について目が向けられることは多くはない。しかしながら、これらは当時の博物学や分類学的概念を理解する上で重要な知見である。

四方を海に囲まれた日本では、古来より人々は文化や生活などの面で貝類と関わりを持ち、様々な古典で貝類に関する

記述が残されている。このため、古典に記された記述を調べれば、当時の貝類についての知見とその背景を垣間見ることができる。

現在、多数の古典がインターネット上で容易に閲覧が可能となっている(図1)。そこで私は、普通種であるが形態での分類が難しいカサガイ類に着目し、日本の古典貝書におけるカサガイ類の記述を調べることで、特に二名法が普及する以前の日本における、カサガイ類の分類および種認識の変遷に迫った。

1. 江戸時代以前

日本における貝類の分類学的概念は、江戸時代において、中国の本草書である本草綱目(李時珍著, 1596刊)を基盤とした本草学(薬物学)の発展に伴い形成されてきた(金丸, 1931; 磯野, 1999)。それ以前の博物学的な貝類の記録としては、平安前期に刊行された本草和名(深江輔仁撰, 918年刊)および倭名類聚抄(源順撰, 931-938年頃刊)などが挙げられる。この二書は薬学辞典としての側面が強く、貝類についてはそれぞれ約20種が掲載されている(金丸, 1931)。説明が簡素なため同定できないものもあるが、アワビ・サザエ・カキなどは既にこの名称で認知されている。また、江戸時代中期までの貝類は、カニ・ウニ・ヒトデな

どの硬い体を有する無脊椎動物や、カメなどの甲羅を持つものと併せて「介類」として扱われており、例えば江戸時代前期の本草書である和漢三才図会(寺島良安編, 1712年頃刊)では、カメとカニを「介甲」として、ウニ・ヒトデ・貝を「介貝」として掲載している(図1参照)。このことより、本草学が発展する以前の貝類は、分類の体系化はなされておらず、食味や効能などの生活に関わる情報が重視されていたと言える。また、上記に挙げたいずれの書でも、カサガイ類についての記述は見られなかった。

2. 江戸時代前期~中期

現存する古典における、おそらく最初のカサガイ類の博物学的記録は、江戸時代前期に刊行された本朝食鑑(人見必大著, 1697年刊)に記された「石陰子」である。石陰子は通常、ウニ類に対して用いられる古名である(磯野, 2006)。しかし、本朝食鑑では石陰子について、「殻は一片で対がなく、肉は面に向かってつく(島田 訳, 1981)」と記述していること、ウニは「靈羸子」として記述していることから、石陰子がカサガイ類を指していることが分かる。また、漁民すら食用とせず、鷹などの鳥類が餌とするのみという記述もあり、食用としては用いないとしている。

さらに、後年発刊された日東魚譜(神田玄泉撰著, 1730-40年頃刊)においても、石陰子について「ヨメノサラ・カセカイ」の2つの名称を持つとしている(図2)。挿絵から判断するに、これはヨメガカサ科のマツバガイ *Cellana nigrolineata* もしくはヨメガカサ *Cellana toreuma* であると考えられる。これらの2種はいずれも潮間帯に生息しており、大型で認知しやすい種であることから、「カサガイ類」として最初に認識されたものと考えられる。また、本朝食鑑では明確に食用にしないとの記述があったのに対して、日東魚譜では食味に関する記述がある。このため、食用としての当時のカサガイ類の利用については不明である。

江戸時代中期には、日本で最初の貝類

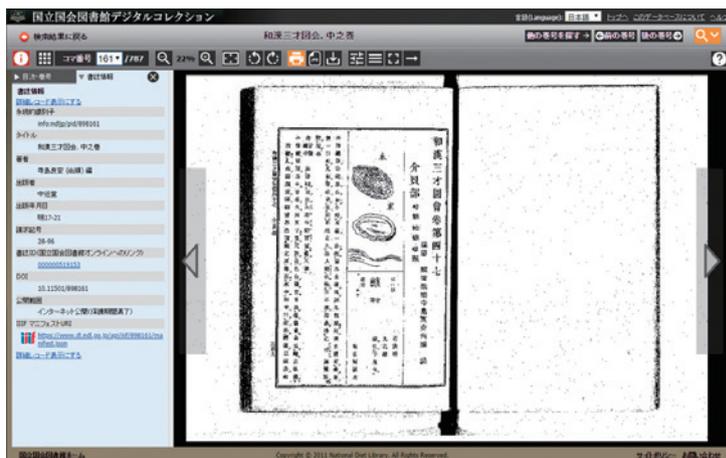


図1. オンライン上で閲覧できる古典貝書の一例(和漢三才図会 中之巻. 国立国会図書館デジタルコレクションより)。

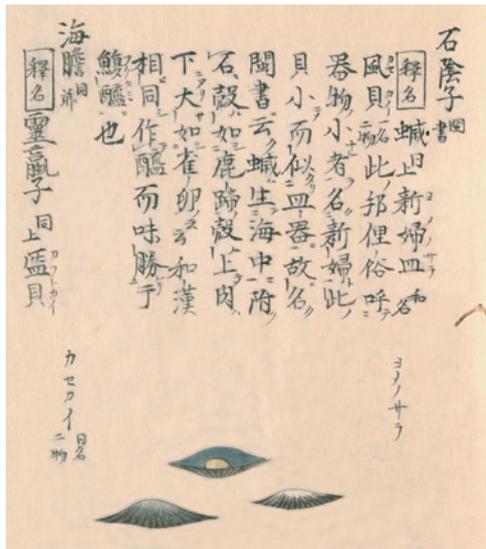


図2. 日東魚譜における石陰子. 図は1741年刊のもの. 蝸はカサガイ類を意味する漢字であり、現在でも中国の一部の地域で使用されている.



図4. 目八譜における嫁ヶ笠. ヨメガカサと同定可能である. また種内変異も掲載しており、種の認識が進んでいることが伺える.

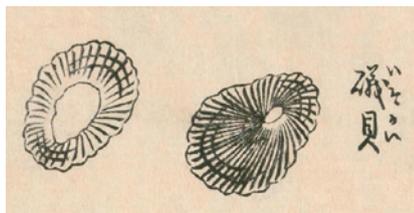


図3. 貝盡浦之錦における磯貝. 図が簡素なため、種の同定まではできない.



図5. ヨメガカサ *Cellana toreuma* の殻写真.

図鑑とも言われる貝盡浦之錦 (大枝流芳著, 1751年刊) が発刊される。本書は貝類とそれに関わる和歌の紹介に加え、約220種の貝類が図版とともに記されている。また、貝類を殻の形に基づいて、蚌 (細長い二枚貝)・蛤 (丸い二枚貝)・螺 (巻貝)・無對 (一片無對の殻を持つ貝類)・貝 (タカラガイ類)・異 (形) (その他の形状の貝類やフジツボ・カメノテなど) の6つに分類しており、この分類体系が日本の古典貝類分類の基礎となった (金丸, 1934)。本書では、カサガイ類は「磯貝」という名で、無對類であるとしている。ただし、ガンガラ (クボガイ類) についても磯貝という名を持つとしており、1つの名前に異なる2つの貝類が割り当てられている。カサガイ類の磯貝については、挿絵よりこちらもマツバガイもしくはヨメガカサと思われ (図3)、ヨメガカサ類がカサガイ類の一般像として認知されていたと推察される。

このように、江戸時代初期～中期は、食用などの有用種以外にも目が向けられるようになり、さらにそれらを体系化するという博物学的概念が認められること

から、日本の貝類学の萌芽期であると考えられている (金丸, 1933)。カサガイ類についても、種を分けるには至っていないものの、この時代の文献から記述が見られ始めることより (他の例: ヨメノサラ; 大和本草, 貝原益軒編著, 1709年刊)、貝類学の発展に伴い、博物的な記録が始まったと考えられる。また、この時代におけるカサガイ類の呼び名は多数あるものの、多くの文献で「ヨメノサラ」の呼称が見られた。このことより、この時代では、カサガイ類を総称してヨメノサラと呼称していたと考えられる。

3. 江戸時代後期

江戸時代後期には貝類学は急激に発展し、中でも目八譜 (武蔵石壽著, 1843年刊) は精緻な図と詳細な解説が記されており (図4, 5参照)、当時の貝類学を知るうえで極めて重要な資料であるとされる (黒田, 1961; 石井, 2005)。種の認識もかなり進んでいることが伺え、目八譜ではカサガイ類だけで約20の名称が掲載されており、そのうち8つはほぼ同一の名前で現在も使用されている (表1)。一

方で、カサガイ類も含めて、大きさ・色彩の変異・殻の状態によって、同種と見做しているものに対して異なる名前を充てている場合や (黒田, 1961; 表1参照)、1つの名前に異なる複数種が充てられている場合 (例: カサガイ類の「鳩貝」と二枚貝の「鳩貝」) も散見される。このことより、この時代では依然として名称の混乱はあるものの、殻形態に基づいて貝類を分類することで、種レベルの認識が進んでいる一方で、同一種の認識がありながらも異なる名称を与えている場合が見られたことから、生物としての種で分類することよりも、標本として名前があることが重視されていたと推察される。

4. 明治時代

明治時代になると、西洋貝類学が本格的に流入し、それに伴い日本の貝類分類体系は徐々に廃れていくこととなる。1900年初頭には、東京帝室博物館 (現: 東京国立博物館) の貝類標本の目録作成に際して、従来用いられていた和名と学名の対応付けおよび整理が行われた (岩川, 1900, 1905, 1909, 1919)。そしてそれが普及したことで、日本の貝類分類体系は二名法に基づく現在のものに近い形となった (金丸, 1951)。また、現在標準和名として用いられている貝類和名の多くは、ここで固定された。カサガイ類においても、深海性種についてはまだ記述が見られないものの、潮間帯に生息する普通種のうち、殻形態で判別が容易につく種は概ね出揃っており、江戸時代に見られたような名前に関する混乱もほぼ解消されている。これより、西洋の知識の普及に伴い、近代的な分類体系に従う日本の新しい貝類学が始まったと言え、カサガイ類についても今日の分類体系の基礎が固まったといえる。

5. 近代～現代

明治時代以降は、1960年代後半頃からの電子顕微鏡による微細形態の観察 (Runham & Thornton, 1967) や、1990年頃からの分子系統解析による遺伝的アプローチ (Davis, 1994) によって、より多くの形質を用いた貝類の分類が可能となった。分類体系は、このような新たな技術がもたらす知見をその都度反映し、変化を繰り返すことで現在の形に至って

表 1. 目八譜におけるカサガイ類の名称と対応する現在の和名

目八譜での名称	現在の和名	備考
よめがさら 嫁ヶ皿	カサガイ類	目八以前のカサガイ類の総称
まつばがい 松葉介	マツバガイ	
べにこさら 紅小皿	マツバガイ、ベッコウガサなど	赤みがかったヨメガカサ類
よめがかさ 嫁ヶ笠	ヨメガカサ	
べっこうまだらがい 鼈甲(斑)介	ベッコウガサ	
あみがさ 網笠	カサガイ	
きんざら 金皿	ヨメガカサ類?	黄色みがかったヨメガカサ類か? 図が無いため詳細不詳
ぎんざら 銀皿	マツバガイ、ベッコウガサなど	裏面の光沢が強い、または白色のヨメガカサ類
ひめこさら 姫小皿	ヒメコザラ 他多数	ヒメコザラ以外にも別種が多数混在
いながい 鳩介	コガモガイ類	コガモガイ類の総称
けりがい / かもがい 鳧介	カモガイ	
せいらん / あおさぎ 青鸞	アオガイ類	アオガイ類の総称
しじりがい 絞介	シボリガイモドキ	
まわてい / うしひづめ 牛蹄	マツバガイ	マツバガイの大型個体
ゆきのかさ 雪ノ笠	ユキノカサガイ	
はながさ 花笠	ユキノカサガイ	海藻の付着したユキノカサガイ
もみじがい 紅葉介	ウノアシ	
うのあし 鵜ノ足	ウノアシ、キクノハナ	
つたのは 鳶ノ葉	ツタノハガイ	
ツボミ	ツボミ	

いる。カサガイ類についても、形態的な差異に基づく新種記載や深海性種の報告(波部, 1944; 波部, 1948)によって種レベルの認識が深まっていき、時代が進むにつれて、より詳細な内部形態の観察や分子系統解析による分類学的再検討や整理が行われたこと(Sasaki & Okutani, 1993; Nakano & Sasaki, 2011)、現在の分類体系へと変遷していった。

おわりに

インターネットの発達とデータベースの拡充により、本稿で取り上げた貝書以外にも、数多くの古典が今や誰でも気軽に閲覧が可能となっている。我々が従っている分類体系が、果たしてどのような過程を経て今日の形に至ったのか、時には過去に目を向けてみるのもよいだろう。

謝辞

本稿を作成するにあたり、内容や古典の解説についてご助言を下された2018年度軟体動物多様性学会参加者の皆様、京都大学総合博物館の佐藤崇博士、原稿をご校閲いただいた京都大学瀬戸臨海実験所の中野智之助教、大阪市立自然史博物館の石田悠学芸員に深くお礼申し上げます。なお、本稿で使用した貝書の図は、国立国会図書館デジタルコレクションより許諾を得て転載した。

参考文献

- Davis, G. M. 1994. Molecular genetics and taxonomic discrimination. *The Nautilus* 108 (supple 2): 3-23.
- 波部忠重. 1944. 日本産ウノアシ科 Lottiidae (= Acmaeidae) に就いて. *Venus* 13 (5-8): 171-187.
- 波部忠重. 1948. ワタゾコアミガサに就いて. *Venus* 15 (5-8): 67-68.
- 波部忠重. 1961. 続原色貝類図鑑. 183 pp. 保育社.
- 波部忠重・小菅貞男. 1967. 標準原色図鑑全集 第3巻 貝. 223 pp. 保育社.
- 石井寿美子. 2005. 武蔵石壽の貝類図譜と分類への志向: 近世後期における博物学の受容と伝播. *法政史学* 63: 20-44.
- 磯野直秀. 1999. 日本博物誌雑話 (4). *タクサ* 6: 14-18.
- 磯野直秀. 2006. タコノマクラ考: ウニやヒトデの古名. *慶應義塾大学日吉紀要・自然科学* (39): 53-79.
- 岩川友太郎. 1900. 東京帝室博物館天産部海産貝類標本目録 第壹編(頭足類翼足類及楯鰐類). 84 pp. 東京帝室博物館.
- 岩川友太郎. 1905. 東京帝室博物館天産部海産貝類標本目録 第貳編(從楯鰐類至弁鰐類). 89 pp. 東京帝室博物館.
- 岩川友太郎. 1909. 東京帝室博物館天産部日本産貝類標本目録 第参編(海産腹足類及掘足綱). 135 pp. 東京帝室博物館.
- 岩川友太郎. 1919. 日本産貝類標本目録. 473 pp. 東京帝室博物館.
- 金丸但馬. 1931. 日本貝類学史(8). *Venus* 3 (1): 32-38.

- 金丸但馬. 1933. 日本貝類学史(13). *Venus* 4 (3): 161-167.
- 金丸但馬. 1934. 日本貝類学史(14). *Venus* 4 (4): 244-247.
- 金丸但馬. 1951. 日本貝類学史(30). *Venus* 16 (5-8): 112-123.
- 黒田徳米. 1961. 目八譜昭和同定録. *Venus* 21 (4): 365-388.
- 中野智之. 2018. カサガイ目概説. *ちりぼたん* 48 (1-4): 1-19.
- Nakano, T. & Ozawa, T. 2005. Systematic revision of *Patelloida pygmaea* (Dunker, 1860) (Gastropoda: Lottiidae), with a description of a new species. *Journal of Molluscan Studies* 71 (4): 357-370.
- Nakano, T. & Sasaki, T. 2011. Recent advances in molecular phylogeny, systematics and evolution of patellogastropod limpets. *Journal of Molluscan Studies* 77 (3): 203-217.
- Runham, N. W. & Thornton, P. R. 1967. Mechanical wear of the gastropod radula: a scanning electron microscope study. *Journal of Zoology* 153 (4): 445-452.
- 佐々木猛智. 1999. 日本産カサガイ類の分類学. In 奥谷・太田・土島(編著). *水産無脊椎動物の最新学*. 101-119. 東海大学出版会.
- Sasaki, T. & Okutani, T. 1993. New genus *Nippo-nacmea* (Gastropoda, Lottiidae): a revision of Japanese limpets hitherto allocated in *Notoacmea*. *Venus* 52 (1), 1-40.
- 島田勇雄. 1981. 本朝食鑑 5. 423 pp. 平凡社.

第25回磯の生物勉強会(6月22～23日)を実施しました

東京海洋大学水圏科学フィールド教育研究センター坂田ステーション(千葉県坂田)にて一泊二日の日程で「磯の生物勉強会」を行いました。参加者は19名(うち事務局2名)でした。今回は館山ステーションの教員である須之部先生に講師をお願いし、ステーション前の海岸で生き物の観察と、レクチャーをしていただきました。

1日目に集合した後、磯の観察と地曳網じびきあみを行いました。館山の磯は、磯がねのような固いもので叩くと簡単に割れるような泥岩の地質で、表面には穿孔貝が開けた多くの丸い穴がみられました(図、右上)。その後、勉強会では初めての地曳網による採集を行いました。1回目の収穫物の少なさに少し心配になりましたが、最後は皆で力を合わせてクサフグ大漁で終わりました。

2日目には先生と学生さんの案内で、施設見学を行いました。その後、須之部先生のご専門である魚類の性転換についてのお

話をさせていただきました。ベニハゼはメスからオスへ、またはその反対の方向に、状況によって性別を変える双方向の性転換をすることなどを、映像を交えてわかりやすくお話していただきました。今回は初参加の方も多く、サポートをしてくれた学生さんも多かったので、賑やかな会となりました。

高岡生物研究会の自然観察会に参加しました

高岡生物研究会は、高岡高等学校(富山県)の生物クラブOBで結成された研究会で、後鰓類の研究者であった故馬場菊太郎博士とともに長年、日本海各地で後鰓類の調査・研究をされてきました。毎年行われている夏季遠征自然観察会が、今年は8月4～6日(二泊三日)に福井県の越前海岸にて行われました。

今回は、私を含め多くの外部の方も参加をされていて、総勢32名という賑やかな会でした。私は2年前にも参加させていただき、その時にウミウシの探し方を教えてもらっていたので、今年はどんなウミウシを見つけられるか楽しみに参加しました。

夏の日本海は非常に穏やかで、潮の干満がほとんどないため長い時間海に浸かって観察をすることができます。今回は36種のウミウシが観察され、そのうち3種は既知の種に同定できない不明種でした。私自身は、初めてツマグロモウミウシやリュウモンイロウミウシなどを見ました。今回、シラユキモドキが産卵のためなのか、岩の影に多く集まっているのをどのポイントでも観察できましたが、このようなことは初めてだとのこと。

夜は両日とも「おもしろゼミ」と題して、話題提供のお話を聞きしました。きしわだ自然資料館の柏尾さんによる外国からきたウミウシについてや研究会の泉さんによる馬場菊太郎先生のお話など、どのお話も非常に勉強になりました。また、東尋坊や雄島などの陸上の地形や植物にも触れる時間もありました。会の皆さんの植物や昆虫、歴史など、後鰓類以外の知識の広さに驚かされました。様々な情報が得られ、実りのある3日間となりました。

高岡生物研究会は、今年で70周年という節目の年を迎えられましたが、この遠征観察会は今回で最後にされるとのことです。ウミウシだけでなく地域の自然について学ぶ機会を与えてくださった研究会の皆さんに感謝です。

(片山 英里)



表紙写真

「ウテンミノウミウシ *Baeolidia rieae* Carmona et al., 2014」(体長7mm)

表紙の写真はウテンミノウミウシです。ウテンという名前を聞いたことがある方もおられるかもしれません。

この種は2014年に奄美大島の宇天で採集された個体を元にスペインの研究者らによって新種記載され、2017年にこの模式産地である宇天の名前にちなんで和名「ウテンミノウミウシ」が提唱されました(中野ほか、2017)。

学名や和名が地名や人物に因んでつけられることも多く、この種の学名もまた、標本の提供者である中野理枝さんに献名され、「rieae」(語尾aeはラテン語で女性名詞を示す)という学名がつけられました。

この写真は今年の5月に今本氏によって撮影されたもので、ウテンミノウミウシが名前の由来となった宇天ビーチに確実にいることを確認できたそうです。

西南諸島に分布し、スナギンチャク類に着くそうです。スナギンチャク類をじっくり観察していると出会えるかもしれませんね。



図 左上：採集風景、右上：シラユキウミウシの集まり、左下：リュウモンイロウミウシ

2020年度 個別研究助成 及び 育成研究助成の課題募集 (募集要領)

1. 助成の趣旨

この研究助成の目的は、水棲の無脊椎動物に関する知識を充実させ、自然への理解を深めるとともに、将来人類福祉のための利用に資することを視野に入れた、独創性ある研究を広く掘り起こし、その研究の育成と促進を図ることです。

フィールドで生物そのものを対象に行う調査・研究や、マイナーな生物群や分野の研究も支援します。

2. 助成の内容

(1) 個別研究助成

水産(水棲)無脊椎動物(昆虫類を除く)の形態・発生・生理・分類・系統・生態・行動などに関するフィールドでの生物学的な調査研究(10件程度)に対して、1課題あたり上限70万円の助成を1年間行います。

(2) 育成研究助成

水産(水棲)無脊椎動物(昆虫類を除く)の形態・発生・生理・分類・系統・生態・行動などに関するフィールドでの生物学的な調査研究を行っている大学院生(3件程度)に対して、2年間継続して1年目に100万円、2年目に100万円の研究費を助成します。

なお、個別研究助成と育成研究助成の両方に同時に応募することはできません。

3. 助成期間

(1) 個別研究助成

2020年4月1日～2021年3月31日

(2) 育成研究助成

2020年4月1日～2022年3月31日

4. 応募資格

(1) 個別研究助成

特に年齢や資格の制限はありません。

大学や研究所に勤務する研究者等については、若手研究者からの活発な応募を期待します。研究機関等に所属していないため、研究上の便宜の少ない立場の研究者も対象となります。

(2) 育成研究助成

大学院課程在籍中の学生で、大学院研究科指導教員、またはこれに準ずる方の推薦を受けられる方。

5. 助成金の使途と支給日

申請された研究に直接必要な経費に使うことができます。ただし、間接経費には使用できませんのでご注意ください。

支給日は各年度4月上旬です。

6. 応募の手続き・申請書の請求

(1) 応募書類

応募申請書は、当研究所ホームページの助成課題募集ページ末尾(10. 問い合わせ先, URL参照)のWordのファイルをご使用ください。ダウンロードができない方は、「個別」・「育成」の別を明記して、当研究所の事務局助成金担当宛(jyosei@rimi.or.jp)にご請求ください。

(2) 申請締切

2020年1月8日(水)24:00までに助成金担当(jyosei@rimi.or.jp)へメール添付にてPDF形式で提出してください。送付の際は件名に「研究助成申請書」と明記してください。(昨年度までと提出方法が異なります。ご注意ください)

一週間以内にメールにて受領のご連絡をいたします。

メールでの提出ができない方は下記送付先に郵送でお送りください(1月8日必着。片面に印刷し、ホッチキス止めはしないでください)

7. 助成の決定と通知・発表

応募締め切り後、専門委員会で審査選考を行って候補課題を理事会に推薦し、理事会にて決定いたします(2020年3月頃)。課題の採択・不採択の通知は、応募者全員に直接文書でお知らせし、採択課題は当研究所ホームページに公表いたします。

8. 研究結果の報告

(1) 助成を受けた方は、その期間終了後2ヶ月以内に、研究結果の報告(2,000字以上)、会計報告書および助成金の使途明細をメール添付にて提出してください。なお、報告書は当財団および専門委員会でのみ閲覧し、公開することはありません。

研究報告の内容により、機関誌「[うみうし通信](#)」に要約して発表していただくことがあります。

(2) 助成期間中の研究を他の刊行物に発表する場合は、当研究所の助成によるものであることを明らかにし、別刷りなどの寄贈をお願いいたします。

財団正式名称

「公益財団法人 水産無脊椎動物研究所」
財団英文名

「Research Institute of Marine Invertebrates」

9. 個人情報の取り扱いについて

申請書等に記載された個人情報は、本応募に関わる業務等に限定して取り扱います。また、本助成が決定した場合は、機関紙「[うみうし通信](#)」および当研究所ホームページにて、採択者および共同研究者等の氏名、所属、研究課題名等を公開いたします。

10. 問い合わせ・提出先

○申請書ダウンロード

<http://www.rimi.or.jp/jyosei2020>

○提出先

jyosei@rimi.or.jp (研究助成担当)

○問い合わせ・書類送付先

〒104-0043 東京都中央区湊1-3-14-801

公益財団法人 水産無脊椎動物研究所

jyosei@rimi.or.jp 03-3537-1791

参考 過去5年間の応募課題数と採択課題数

	年度	2015	2016	2017	2018	2019
個別研究助成	応募数	55	54	40	63	63
	採択数	8	8	9	12	11
育成研究助成	応募数	19	21	19	15	21
	採択数	3	3	4	3	3



うみうし通信 No.104

発行日 2019年9月30日

発行人 池田 友之

編集人 片山 英里

発行所 公益財団法人 水産無脊椎動物研究所

Research Institute of Marine Invertebrates (Tokyo)

〒104-0043 東京都中央区湊1-3-14-801 Tel.03-3537-1791 Fax.03-3537-1792

e-mail maininfo@rimi.or.jp URL <http://www.rimi.or.jp/>

印刷 中西印刷(株) Tel.075-441-3155