

ヤドカリの貝殻を介した共生関係 (2) ～ヤドカリの“宿”を借りるヒラフネガイ～

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

生態系の中のヤドカリ

ヤドカリ類は巻貝の貝殻を宿として暮らしている海産無脊椎動物である。ヤドカリが使う貝殻の表面および内部は、たくさんの動物が生活場として利用しており、これまでに少なくとも16の動物門に属する550種の無脊椎動物がヤドカリの巻貝から見つかっている (Williams and McDermott, 2004)。通常、死んだ巻貝の貝殻は海底に埋もれてしまい、他の生物に使われることは無い。しかし、ヤドカリがこれを利用することで、他の様々な生物もこれを住処として使うことが出来る。つまり、ヤドカリは生態系における環境の創設者 (ecosystem engineer) としての機能を果たしている。

ヤドカリの“宿”を借りる生物

ヤドカリの貝殻で暮らす生物のメリットとしては、安定的な食料の供給 (ヤドカリの食事のおこぼれや排泄物にありつける)、捕食回避、繁殖機会の増加などが挙げられる (Taylor, 1994; Williams and McDermott, 2004)。ヤドカリの貝殻で暮らす生物の中には、うみうし通信104号で紹介したイソギンチャクのような、同棲することでお互いにメリットがある「相利共生関係」(mutualism)を構築しているものもあれば (Antoniadou et al., 2013)、同棲者のみに利益があると思われる「片利共生関係」(commensalism)であるものも知られており (Goto et al., 2007) その関係性は様々である。

貝殻の中に住む巻貝の適応

軟体動物は、ヤドカリの貝殻から最も多く見つかる動物門である。これまで合計62種の軟体動物 (多板綱から1種、腹足綱から36種、二枚貝綱から25種) が知られており、なかでも腹足綱、つまり巻貝の仲間がその多くを占めている。これまでヤドカリの貝殻から見つかった腹足綱のうち、2種が必ず共生関係を必要とする種 (obligate associates)、25種が条件的に共生している種 (facultative associates)、9種が偶発的に同棲していた種 (incidental associates)、と言われている。

生物進化を考える上で、ユニークな環境で暮らす生物の、“生きざま”を知ることはとても重要である。硬い貝殻をもつ腹足綱の仲間が、ヤドカリが利用する巻貝の外部・内部という特殊な環境にどのように適応しているのだろうか?そこで私は、1つの事例研究として、ヤドカリの貝殻内部で暮らす巻貝の仲間、ヒラフネガイの狭隘空間への適応様式と、宿主 (貝殻や宿主ヤドカリ)との関わりについて調べてみた。

ヒラフネガイとは?

ヒラフネガイとは、カリバガサガイ科の巻貝である。彼らはヤドカリが使っている貝殻の内部壁面に、ベタッと貼り付いている (図1A, B)。一見すると二枚貝の片割れのようにも見えるが (図1C)、れっきとした巻貝の仲間である。じっくり観察してみると、殻頂が巻いていることがわかる (図1D)。また、科名に“カサガイ”という名前が入っているが、い

わゆる真のカサガイ (Patellogastropoda)とは異なるグループである。平らな笠型の貝殻を持つという点では共通しているが、カリバガサガイ科は殻口内部に隔板 (shelly septum) を持つため (図1E)、容易に見分けることができる。また、これがあたかもスリッパのように見えるということから、英語では slipper limpet と呼ばれている。さらにヒラフネガイは、雄性先熟の性転換を行うことが知られており、貝殻の入り口付近に見える大きな個体がメス、そしてメスの貝殻の上、もしくは貝殻奥にいる小さな個体がオスである (Yipp, 1980)。

そしてヒラフネガイは、ヤドカリと条件的な共生関係にある。条件的な共生とは、必ずしも全ての個体が共生している訳では無く、一部は共生せずとも単独で生活しているということである。本種の場合は、ヤドカリの貝殻内だけでは無く、二枚貝の死殻上で見つかった例が報告されている (Yipp, 1980)。ただし、この場

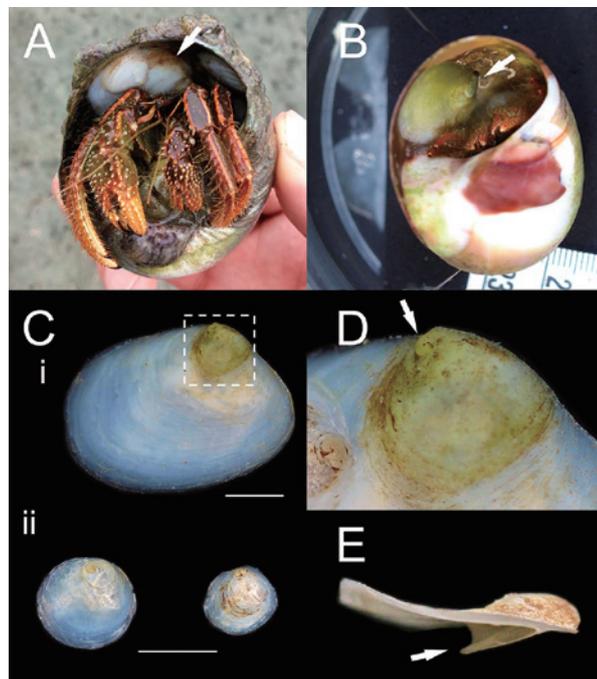


図1. ヒラフネガイの写真。A, 和歌浦干潟で採集、ツメタガイを利用しているコブヨコバサミと共生。B, 三重県鳥羽市菅島にて採集、同じくツメタガイを利用しているケブカヒメヨコバサミと共生 (矢印は付着部分を示す)。C-i, ii, ヒラフネガイの俯瞰図 (スケール = 5 mm)。D, C-i の白点線部分の拡大図。矢印は殻頂を示している。E, ヒラフネガイの隔板 (白矢印)。

合は捕食されやすく、かつ繁殖への参加が制限されることが観察されているため、ヒラフネガイの生存と繁殖の成功には、宿主のヤドカリの存在が重要であるように思える。

ヒラフネガイを集める

今回生物の採集に選んだ場所は、三重県鳥羽市の菅島と(図2A)、和歌山県和歌山市の和歌浦干潟(図2B, C)の2カ所である。菅島での調査地点の環境は、岩礁に隣接する砂泥環境であり、和歌浦干潟の環境は河口近くの砂泥環境であった。特に、この和歌浦干潟は近畿地方最大の干潟であり、希少な海洋生物がたくさん生息していることで有名である。私の出身は和歌山県であり、贅沢にも昔からよく和歌浦干潟で遊んでいた。そのため今回、故郷の干潟を調査地の1つにできたことを、大変嬉しく思っている。

ところが、野外でヒラフネガイを見つけるのは意外と難しかった。というのも、奥の方に隠れていたり、ひとつの貝殻の中に複数の個体が入っていたりするため、全てを見つけるのはなかなか厳しいためである。そこで私は、採集したヤドカリを一度研究室に持ち帰り、じっくりと探すことにした。用いた方法としては、貝殻を万力で片っ端から割りヒラフネガイを探すという手段だ(図2D)。ヤドカリには申し訳ないが(すでに標本になっていたが)、正直に言うとヒラフネガイが出てこないかと期待しながら貝殻を壊すのはとても楽しかった。

狭い空間にどのように適応しているか?

貝殻内部でヤドカリと共に暮らすには、その狭い空間での生活に適応しなければならない。特に硬い殻をもつ貝類においては、その殻形態に適応への秘密が隠されているのではないだろうかと考えた。そこで注目したのが、彼らの貝殻の形成様式である。ヒラフネガイとその近縁種(ヤドカリの貝殻内部で暮らさない種)でこれを比較すれば、何か違いがあるかもしれないと思い、これを調べることにした。

方法としては、今回採集された標本や、博物館に保管されている本種および近縁種の標本を用いて、殻高と基質への接地面積を測定し(図3)、同じ科内の種間で比較を行なった。結果、本科のほとんどの種では殻高と接地面積がいずれも継続的に成長していることがわかる(図4)。しかし、ヒラフネガイでは基質への接地面積は継続的に成長しているものの、殻

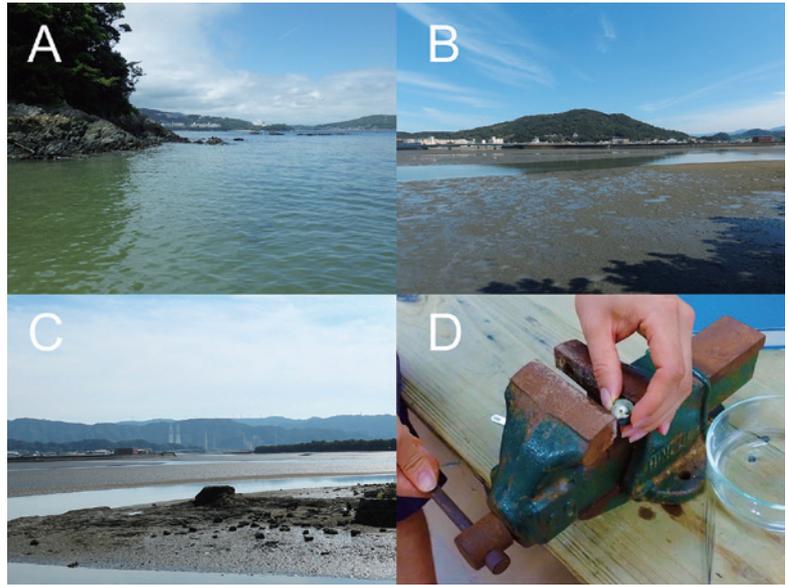


図2. A, 三重県鳥羽市菅島の海岸から安楽島町方面を望んだ風景. B, 和歌浦干潟の概観, 片男波公園入り口付近から草山を望んだ風景. C, 和歌浦干潟に建てられた観海閣に隣接している亀石. D, 研究室にてヤドカリの貝殻を万力で割る様子.

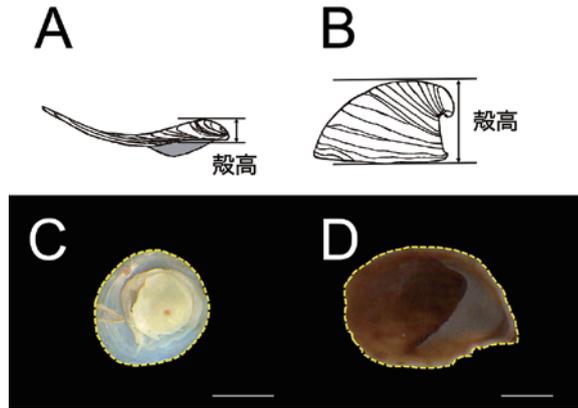


図3. 今回の研究で測定したカリバガサガイ科の部位. A-B: 殻高 (A, ヒラフネガイ; B, シマメノウフネガイ), C-D: 貝殻の基質への接地面積 (黄色の点線部分; C, ヒラフネガイ; D, シマメノウフネガイ. スケール=).

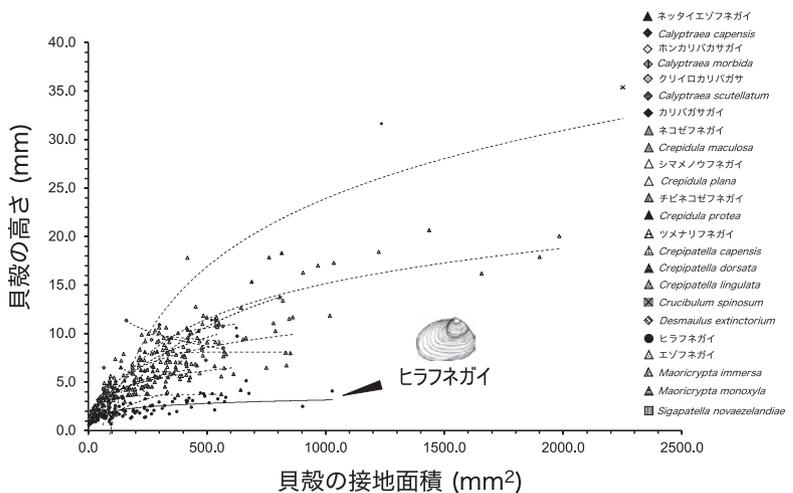


図4. カリバガサガイ科の貝殻形成パターン. 横軸が貝殻の基質への接地面積, 縦軸が殻高を示している. 実線はヒラフネガイ, 点線は他のカリバガサガイ科の貝殻形成パターンを対数近似曲線で表している.

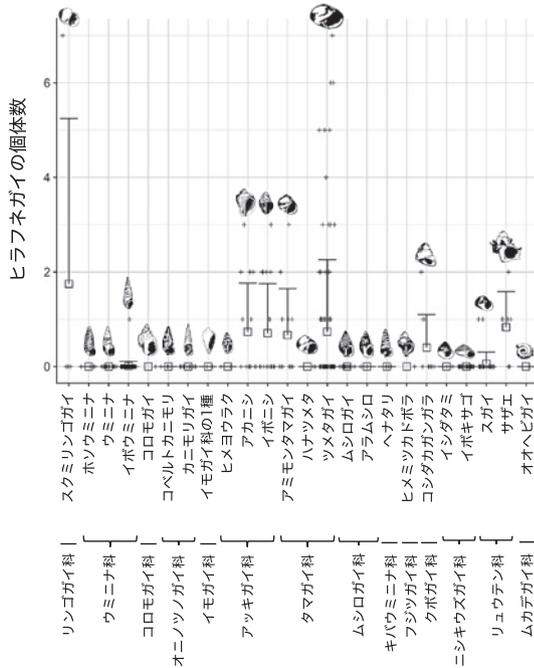


図5. それぞれの貝殻から見つかったヒラフネガイの個体数 (+: ヒラフネガイの個体数, □: 個体数の平均値, 水平線: 標準偏差の上限度).

高の成長が5.0~6.0 mm ほどで止まっている。これは、貝殻の高さが高くなり過ぎると、ヤドカリの居住スペースが狭くなるため、ヤドカリが貝殻を捨ててしまうためではないかと思われる。つまり、ヒラフネガイは他の種と比べて平らな貝殻を保つような成長様式を獲得することで、ヤドカリとの共生を可能な限り継続させていると考えられる。

利用する巻貝・宿主ヤドカリとの関係

続いて調べたのが、ヒラフネガイの宿主(ヤドカリと巻貝の貝殻)の利用パターンである。つまり、彼らがどのような巻貝を利用し、どの種類のヤドカリと共生しているのかを調査した。その結果、殻口が広いタイプの貝、例えば、ツメタガイやサザエ、アカニシ、スクミリングガイ(調査の一部は河口域で行なったため、淡水性貝類の殻を利用したヤドカリも採集されている)などに頻繁に現れる事が判明した。またこれらの貝殻では、2個体以上のヒラフネガイが入っている事が多かった(図5)。それに対し、ウミナヤやムシロガイのような殻口が小さい貝殻をもつ巻貝からは、ほとんど見つからなかった。ヤドカリがいない殻に入っていた個体もいくつかみられたが、基本的にはヤドカリと一緒に入っていた(図6)。

宿主ヤドカリとの関係については、ある特定の種への偏りはほとんど見られなかった。しかし、ほとんどの場合、コバ

ヨコバサミやケブカヨコバサミなどのその環境における比較的大型の種と共生していることが多かった。そして、小型のヤドカリ(テナガツノヤドカリやブチヒメヨコバサミ)とは、全く共生が確認されなかった(図6)。したがって、ヒラフネガイの出現は、ヤドカリの体サイズと、それに準ずる貝殻の大きさに大きく左右されていると思われる(Yoshikawa, et al., 2018)。すなわち、ヒラフネガイにとっては、ヤドカリの種よりも、貝殻の大きさの方が重要なだろう。

おわりに

今回は、ヤドカリが利用する貝殻内部の生き物に焦点を当て、その生活様式の解明を試みた。今後は、それを踏まえた上で、さらに詳細な研究、例えば本種の幼生の着底時の選考性や、ヤドカリの有無による適応度の違いなどを解明し、ヤドカリの貝殻内部という従来見過ごされがちであった空間を利用するために、生物がどのように適応しているのかをさらに解明していきたい。

謝辞

本稿を執筆するにあたり京都大学瀬戸臨海実験所の朝倉彰先生および後藤龍太郎先生には、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。また、貝類の記述に関して多くの助言をい

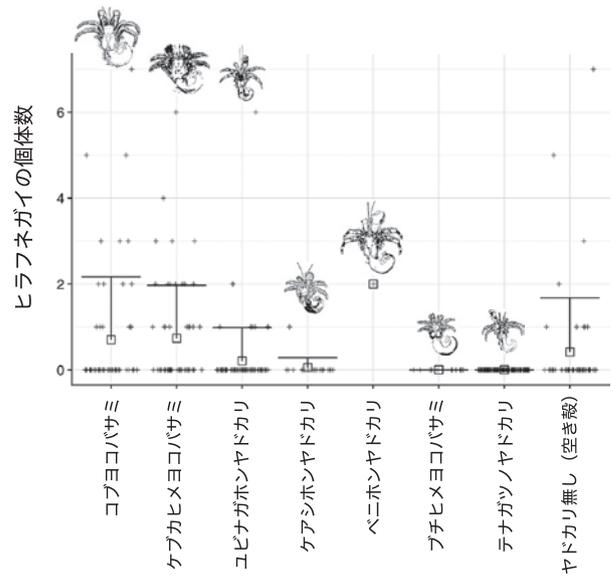


図6. それぞれのヤドカリから見つかったヒラフネガイの個体数 (+: ヒラフネガイの個体数, □: 個体数の平均値, 水平線: 標準偏差の上限度). 菅島においてはケブカヒメヨコバサミ, 和歌浦ではコバヨコバサミが、それぞれの環境における比較的大型の種であった。

ただきました瀬戸臨海実験所の中山凌氏、および生物の採集にご協力頂きました名古屋大学菅島臨海実験所の福岡雅史氏、カリバガサガイ科の標本をお貸し頂いた西宮貝類館の渡部哲也氏、千葉県立博物館の黒住耐二氏に、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, Pedrosa CC (eds), Symbiosis, Evolution, Biology and Ecological Effects, NOVA Science, New York, pp 95-118

Goto R, Hamamura Y, Kato M (2007) Obligate commensalism of *Curveysella paula* (Bivalvia: Galeommatidae) with hermit crabs. Mar Biol 151: 1615-1622

Taylor PD (1994) Evolutionary palaeoecology of symbioses between bryozoans and hermit crabs. Hist Biol 9:157-205

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

Yipp MW (1980) The functional morphology of the organs of feeding and digestion in *Crepidula walshi* (Prosobranchia: Calyptraeidae). In: Morton B (ed), Proceedings of the First International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China. Hong Kong University Press, Hong Kong, pp 221-252

Yoshikawa A, Goto R, Asakura A (2018) Morphology and habitats of the hermit-crab-associated calyptraeid gastropod *Ergaea walshi*. Zool Sci 35(6): 494-504