

寄生性巻貝の多様性と生態を探る

目黒寄生虫館 高野 剛史 (Takano, Tsuyoshi)

動物間の宿主-寄生者関係は、地球上のあらゆる環境で見られる。寄生虫は一般的に小さく、また宿主の体内に生息し目立たないものも多いため、具体例をたくさん思いつく人は少ないのではと思う。ところが実際には、寄生虫は驚くほど多様で、寄生性でない動物の種数を上回るとの考えがあるほどだ (Windsor, 1998)。

アニサキスやサナダムシなどは、比較的良好に耳にするだろう。これらは線形動物門 (線虫) や扁形動物門 (吸虫・条虫など) に属するが、細長くて軟らかい体をもち、いわゆるイメージ通りの「寄生虫」なのかもしれない。しかし、そのイメージとはかけ離れたものも数多くいる。本稿では、寄生性の巻貝で構成されるハナゴウナ科 (軟体動物門: 腹足綱) と、同科を対象とした研究を紹介する。

他の動物に寄生する巻貝

巻貝の仲間には、意外にも10以上の寄生性の系統が知られている。ほとんどは宿主の体表に付着する外部寄生者で、他の巻貝と同様に硬い殻をもっている。

ハナゴウナ科は寄生性巻貝の中でも特に形態的・生態的に多様で、数千種が含まれると推定されている。同科貝類は潮間帯から水深8000 m を超える深海までのあらゆる海洋底に生息し、棘皮動物 (ウニ・ナマコ・ヒトデ・クモヒトデ・ウミシダなど) に寄生する。宿主を転々とする一時寄生性と、一個体の宿主に付着し続ける永続寄生性の両者が知られ、巻貝では珍しく内部寄生する種も含まれる。殻の形も様々であり、細長い塔

型から球形・笠型の種、さらには完全に殻を失った種も存在する (図1, 2; Warén, 1984)。興味深いことに、寄生様式と殻の形には関係性がみられる。すなわち、一時寄生種は細長い殻を、永続寄生種は球形の殻をもつ傾向が強い (図2)。そしてその両方が、ウニやナマコ、ヒトデといった各宿主グループを利用している (Warén, 1984)。なお、近縁な科との比較などから、ハナゴウナ科の祖先は細長い殻をもつ一時寄生性の巻貝と考えられている。

ハナゴウナ科貝類の進化仮説

ハナゴウナ科貝類はどのように進化を遂げてきたのだろうか? 1800年代半ばから同科貝類は次々新種として記載され、殻の特徴にもとづいて分類されてきた。そのため Warén (1984) による大規模な分類改変がなされる以前は、細長い種と球形の種は異なる系統と考えられていた (図3A)。他方、Warén (1984) は軟体部 (身) や生態を詳細に比較し、どの宿主グループに寄生しているかが分類に重要との仮説を提示した (図3B)。

現在筆者らは、DNA 情報にもとづきハナゴウナ科の進化を明らかにしようと試みている。研究を進めている段階であるため詳細は記さないが、図3に示した仮説よりも複雑な過程が明らかになりつつある。ところが、大きな問題に直面してしまった。多くの一時寄生性や深海性の種で、宿主がわかっていないのである。一時寄生種には、大半の時間を宿主から離れて過ごすため、生態情報が無いものも珍しくない (Warén, 1984)。ま

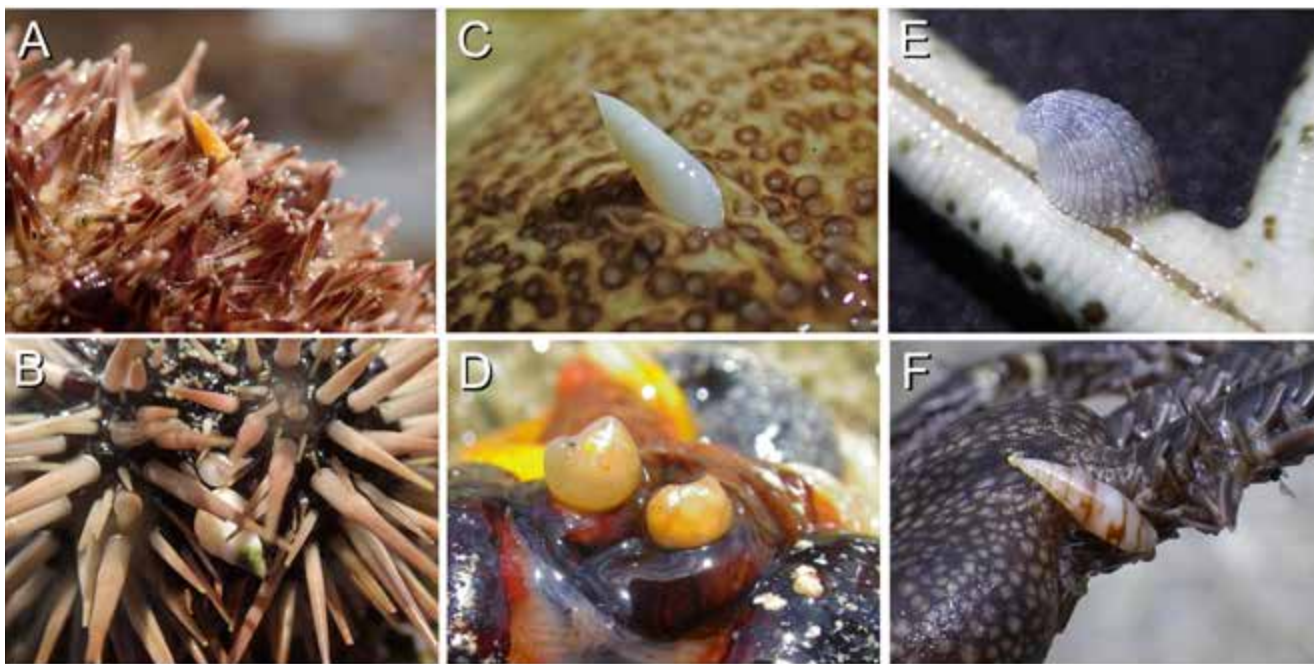


図1 宿主に付着するハナゴウナ科貝類。A, キンイロセトモノガイ, バフンウニに外部寄生 (茨城県平磯町)。B, ガンガゼヤドリナ属の一種, ホンナガウニに外部寄生 (沖縄県国頭村)。C, オオツマミガイ, フタスジナマコに外部寄生 (沖縄県本部町)。D, *Megadenus atrae*, クロナマコに内部寄生 (沖縄県竹富町)。E, ヒトデナカセ, ゴマフヒトデに外部寄生 (東京都小笠原村)。F, クテンハナゴウナ, ゴマフクモヒトデに外部寄生 (鹿児島県瀬戸内町)。

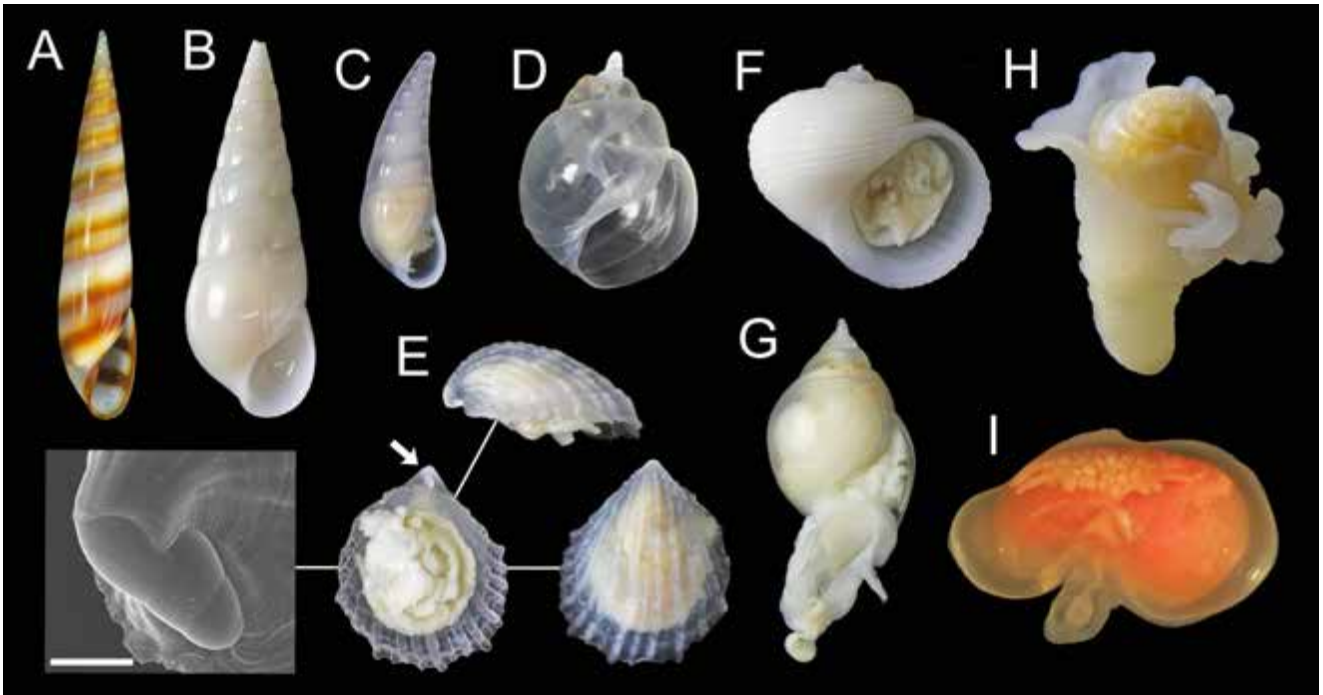
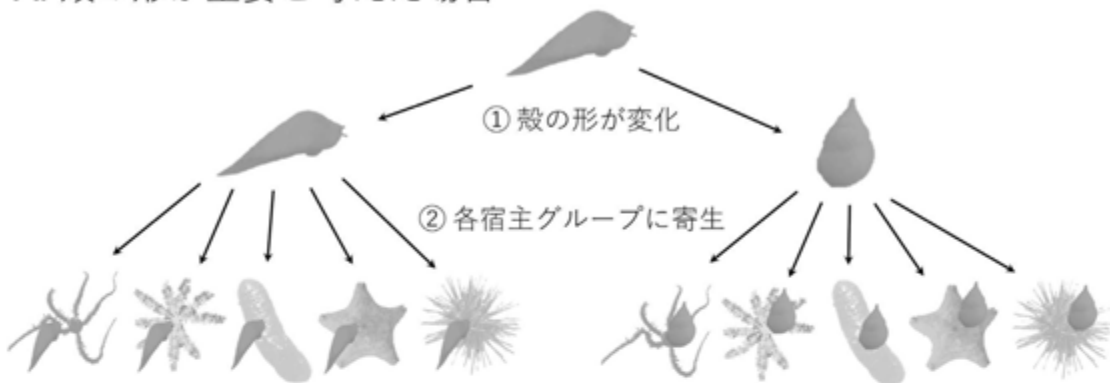


図2 様々な形態のハナゴウナ科貝類。A-C：一時寄生性，D-F：永続的な外部寄生性，G-I：内部寄生性。A，ハナゴウナ（殻長11.8 mm）。B，オオクリムシ（殻長23.2 mm）。C，キンイロセトモノガイ（殻長4.2 mm）。D，ホンナゴウニヤドリナ（殻長2.7 mm）。E，ヒトデナカセ（殻高2.3 mm），電子顕微鏡写真は殻頂（白矢印）に残る浮遊幼生の時の殻，スケールバーは200 μ m。F，ウラシマカタベ（殻長6.9 mm）。G，ウチノミヤドリナ（殻長4.2 mm）。H，シクナマコノワタヤドリナ（上下約16 mm），吻が大きく発達し殻を覆う。I，フクロヤドリナ（上下約7 mm），下中央部に突出しているのが吻。殻は完全に失っている（提供：佐々木猛智氏，室研太郎氏）。

A. 殻の形が重要と考えた場合



B. 宿主が重要と考えた場合

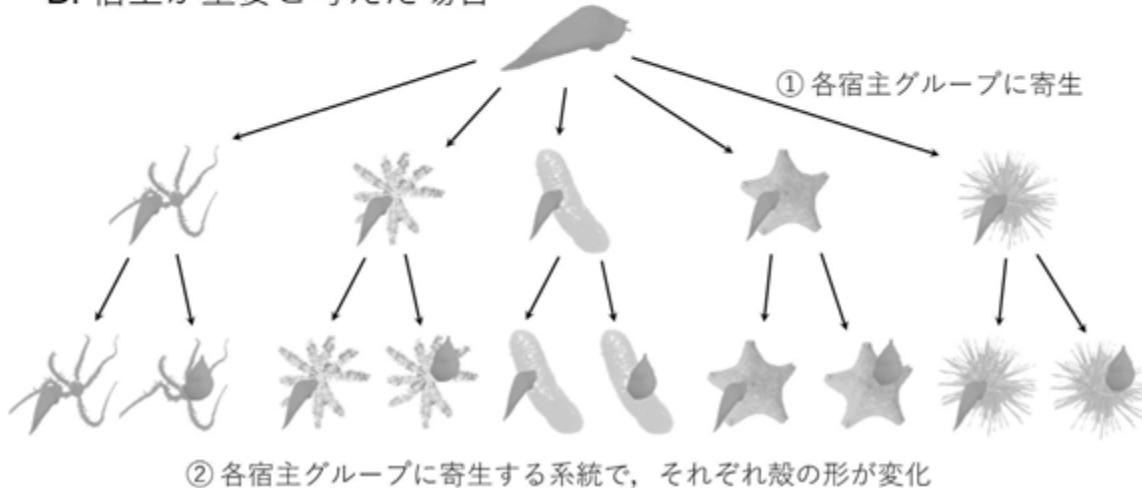


図3 ハナゴウナ科貝類の進化仮説



図4 調査風景。A. 潮間帯での徒手採捕（沖縄県本部町；提供：福森啓晶氏）。B. 潮下帯サンゴ礁域（東京都小笠原村）。C. トロール（底引き網）を用いた深海生物の採集（白丸丸 KH-14-2次航海）。

た深海の種では、生物ドレッジやトロール（底引き網；図4 C）での採捕中に宿主から離脱してしまうことがある。生態不明の種ばかりでは、進化過程は議論できない。

生態情報の補完

解決策の1つは、繰り返し野外調査に勤しむことだ。上述の通りハナゴウナ科貝類はあらゆる水深帯に生息するため、その方法は多岐にわたる（図4）。上手くいけば未知の宿主-寄生者関係を実際に観察でき、それは貴重な情報である。これまでに複数の種で宿主を初めて明らかにし、報告してきた（e.g. Takano et al., 2020）。もちろん、何の成果もあげられないこともある。もしかすると効率はあまりよくないのかもしれないが、野外調査の積み重ねは寄生生物の多様性研究にとって大変重要である。

他には、分子生物学的手法を用いた宿主の同定が挙げられる。ハナゴウナ科貝類の多くは細長い吻（口）を宿主に刺しこみ、その体液を吸引している（Warén, 1984）。であれば、寄生貝の吻や消化管に宿主のDNAが付着している可能性があり、それを分析することで、各個体が何に寄生していたか明らかになるはずだ。例えば、深海性の *Crinolamia* 属の一種は、これまで一度も宿主に付着した状態で見つかったことがなかったが、同所的に生息するセンジュナマコ類に寄生することが判明した（Takano et al., 2018）。巻貝と棘皮動物は系統的に遠く離れており、DNAの塩基配列も大きく異なる。これが幸いし、宿主のDNAのみを分析することができた。この方法は近年筆者らによって検討されたもので、研究例はまだ多くない。

寄生貝の中に残る宿主のDNAを分析する手法は、哺乳類の血を吸う蚊やブユの先行研究から着想したものである。これらの昆虫は、吸血を通じ家畜や野生動物の病気を媒介することがある。体内に蓄えられた血液のDNAを調べれば、どんな動物から吸血したかを知ることができ、衛生学上重要というわけだ。陸上昆虫と海の貝、一見あまり接点はなさそうであるが、研究を進めていると意外なところで繋がってくる。

寄生貝研究の意義

巻貝は、寄生生物の中ではあまり認知されていないグループかもしれない。しかし、寄生の進化を解き明かす上で、貝ならではの重要な特徴がある。

寄生性巻貝はほとんどが硬い殻をもっており、それらは化石として長期間残る。化石情報を用いれば、どういった形の種がいつどこに存在していたか、また現生種と比べるとどれに近そうかといった、古生物学的な考察をすることができる。寄生性の昆虫やダニなども化石として残るが、寄生虫の代表格である線虫・吸虫・条虫は固い組織に乏しく、同様のアプローチは困難である。加えて、特にハナゴウナ科に目を向けると、寄生性

巻貝はその進化において大きな形態的・生態的変遷を遂げてきたことがわかる。今後も巻貝を対象とした研究を通し、寄生生物が多様化したプロセスに迫っていききたい。

謝辞

本稿執筆に際しコメントをいただいた佐田直也氏（目黒寄生虫館）、写真を提供いただいた佐々木猛智氏（東京大学）、室研太郎氏（富山大学）、福森啓晶氏（琉球大学）に感謝の意を表す。

引用文献

- Takano, T., Itoh, H., Kano, Y. (2018) DNA-based identification of an echinoderm host for a deep-sea parasitic snail (Gastropoda: Eulimidae). *Mollus. Res.* 38: 212-217.
- Takano, T., Kimura, S., Kano, Y. (2020) Host identification for the deep-sea snail genus *Haliella* with description of a new species. *ZooKeys* 908: 19-30.
- Warén, A. (1984) A generic revision of the family Eulimidae (Gastropoda, Prosobranchia). *J. Mollus. Stud. Suppl.* 13: 1-96.
- Windsor, D. A. (1998) Controversies in parasitology: Most of the species on Earth are parasites. *Int. J. Parasitol.* 28: 1939-1941.