

公益財団法人 水産無脊椎動物研究所

うみうし通信

2021.9
No.

112



イガグリウミウシ

奄美大島 2006.5 撮影/今本 淳

イノチヅナアミヤドリ (甲殻亜門: 等脚目: アミヤドリムシ科) の
寄生過程と産卵サイクル 星野 修・下村 通誉

日本産ヒョウモンダコのテトロドトキシン保有量:
TTX 不足時の生存戦略 山手 佑太・高谷 智裕・竹垣 毅

新発見! 餌でつながるハゼとテッポウエビの共生関係は
ワンパターンではなかった 山田 泰智・安房田 智司

財団からのお知らせ

2022年度 個別研究助成および
育成研究助成課題を募集します

イノチヅナアミヤドリ (甲殻亜門：等脚目：アミヤドリムシ科) の 寄生過程と産卵サイクル

Infection and reproductive cycle of the parasitic isopod,
Aspidophryxus izuensis Shimomura, 2017 (Crustacea: Dajidae)

ダイビングサービスチャップ 星野 修 (Hoshino, Osamu) 京都大学フィールド科学教育研究センター瀬戸臨海実験所 下村 通誉 (Shimomura, Michitaka)

はじめに

アミヤドリムシ科 Dajidae は海産の小型の等脚類であり主に遊泳性甲殻類 (アミ目・オキアミ目・十脚目) に外部寄生することによって知られている。成熟雌は5対の胸脚をもつこと、クリプトニクスス幼生は吸盤状の口器をもつことなどで定義付けられる。アミヤドリムシ科の雌は育房内に産卵し、孵化してエピカリディア幼生になるまで育房内で保持する。エピカリディア幼生はマイクロニクスス幼生を経て、クリプトニクスス幼生に変態する。クリプトニクスス幼生は海中を泳ぎ宿主となる甲殻類を探索する (下村ほか, 2019)。これまでにアミヤドリムシ科は世界からは20属59種が知られるが、日本近海では6属7種が知られる (下村・星野, 2017; Williams and Boyko, 2021)。イノチヅナアミヤドリ *Aspidophryxus izuensis* Shimomura, 2017は著者の星野により採集され、下村により記載された種であり、雌

イノチヅナアミヤドリの寄生過程と産卵サイクル (表1, 2)
観察地: 伊豆大島秋の浜
水深: 35 m
宿主: ホシノキバアミ
観察期間: 2021年3月1日～5月27日/観察延日数88日)

表1 宿主への付着・1回目の産卵と成長

月	日	水温	延日数	寄生行動～産卵・胚発生①	写真
3	1	16	1	アミの背部に先に寄生した雌となる幼生、頭部に後に雄となる幼生が付着。	1
	2	16	2	アミ背部の個体は雌への成長過程。頭部の幼生は変化なし。	2
	3	16	3		
	4	16	4	雌へと成長し眼が退化している。頭部にいた幼生が接触。	3
	5	16	5	幼生が雌の縁を探るようにしている。	4
	6	16	6	幼生の半分が雌に入り込んでいる。	5
	7	16	7		
	8	16	8	幼生は雌の中で雄への成長過程。	6
	9	16	9		
	10	16	10	雄は雌内に完全に入り、腹部の一部を掴んだまま外出。	
	11	16	11	動きは無いが雄は雌内の定位置。	
	12	16	12	産卵が始まっている模様。(A)	
	13	16	13		
	14	16	14	雌内に卵を確認。	
	15	16	15	卵が雌内に広がっている。	7
	16-18	16	16-18		
	19	16	19	雌内に卵がほぼ充満した。(B)	
	20-22	16	20-22		
	23	16	23		8
	24-26	16	24-26		
	27	16	27	卵が変形し胚発生が見られる。(C) 産卵②が始まる。	
	28-31	16	28-31		9
4	1-2	16	32-33		
	3	16	34	卵は見られなくなり孵化した模様。(D)	

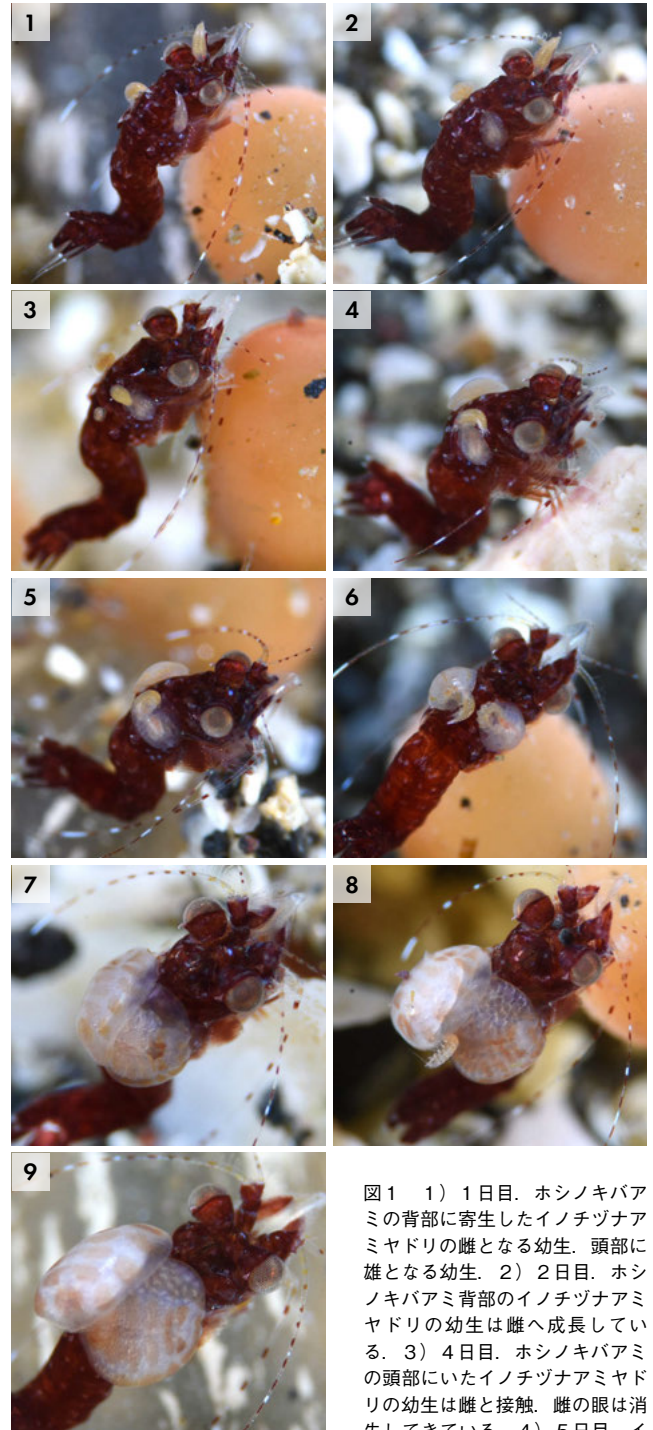


図1 1) 1日目。ホシノキバアミの背部に寄生したイノチヅナアミヤドリの雌となる幼生。頭部に雄となる幼生。2) 2日目。ホシノキバアミ背部のイノチヅナアミヤドリの幼生は雌へ成長している。3) 4日目。ホシノキバアミの頭部にいたイノチヅナアミヤドリの幼生は雌と接触。雌の眼は消失してきている。4) 5日目。イノチヅナアミヤドリの幼生が雌の縁を探っている。5) 6日目。イノチヅナアミヤドリの幼生が雌に入り込む。6) 8日目。イノチヅナアミヤドリの幼生は雌内で雄へ成長している。7) 15日目。イノチヅナアミヤドリの卵を確認、雌内に広がっている。8) 23日目。イノチヅナアミヤドリの雌内に卵が充満し、発生が進んでいる。9) 28日目。イノチヅナアミヤドリの卵はかなり発生が進んでいる。雌内に新たな卵が広がりつつある。

は宿主であるホシノキバアミ *Mysidella hoshinoi* Shimomura, 2016の胸部背面に懸着し、その雄は雌の腹部に懸着するのが特徴である (Shimomura, 2016, 2017)。

著者の星野は2014年より伊豆大島「秋の浜」水深35 mにてアミ類の一種に寄生する本種をスキューバダイビングにて継続観察している (2016年以降は宿主をホシノキバアミと同定)。本種のクリプトニスクス幼生が寄生を始め、その後雌に変態して産卵に至るまでの経過は幾度も観察してきた (下村・星野, 2017) が、今回、同一個体による宿主への付着・成長から産卵のサイクルまでを時系列に沿って確認できたので報告する。

観察方法、結果と考察

継続観察における個体識別の方法であるが、コンボウイソギンチャク科 Haloclavidae Verrill, 1899上に複数個体が見られる宿主のホシノキバアミについては体色に個体差が見られるため識別可能であった。また、1つの宿主に2ペアのイノチヅナアミヤドリの寄生が見られた場合は成長過程の差によりそれぞれ他個体と区別した。

イノチヅナアミヤドリのクリプトニスクス幼生は宿主の触角や尾部に付着を始め、先に胸部背面にたどり着いた個体が雌に変態して成長していく。その後、別の幼生は雌に近づき雄へ成長するべく雌内へと移動する。雌内にて雄に成長していくが雌腹部への付着位置は決まっており、成熟雄へと成長する。その後は雌の紐状の腹部の一部を掴んだまま幾度も外出する様子が

見られるが雌から離れることはないと考えられる。これが和名「イノチヅナ」の由来となる行動である。その後は交配が行われたと考えられ、雌内に卵の充満が見られる。雌の胸部中央から卵は周辺へと広がっていく。充分に産卵が行われた後、卵内で胚発生が進んでいく様子が見られた (図1)。

今回の観察でクリプトニスクス幼生の宿主への付着から雌へと成長し、別個体が雄に成長して繁殖できる状態になるまで8日間、最初の卵の確認から雌内に充満するまで約7日間、卵内で胚発生が進行し卵や幼生が確認できなくなるまで約13日を要した (表1)。

その後も同個体は産卵を繰り返すことが観察された。同一個体が何回産卵を繰り返すのか興味が深まり継続観察したところ、6回目の産卵を行った後、抱卵している途中の個体が宿主より離脱してしまった。産卵から胚発生が進行して孵化し個体が見られなくなるまでは各サイクルともに約20日間、それを6サイクル観察することができた (表2)。

おわりに

今回一定の観察環境にてイノチヅナアミヤドリの寄生から成長、産卵と回数に至るまでの時系列を追えたことは大変意義のあることと自負している。しかしながら水温による成長の違いや産卵の回数、孵化の状態や詳細な成長、交配方法などが明らかになっていない。フィールドでの観察に限界はあるが今後も出来ることを進めていきたいと思う。

表2 2回目以降の産卵と胚発生 (胚発生の状態は表1内 (A)~(D) に該当する)

月	日	水温	延日数	産卵・胚発生②	産卵・胚発生③	産卵・胚発生④	産卵・胚発生⑤	産卵・胚発生⑥
3	27	16	27	(A)				
	28-31	16	28-31					
4	1-2	16	32-33					
	3	16	34	(B)				
	4-8	16	35-39					
	9	16	40	(C)				
	10	16	41		(A)			
	11-15	16	42-46					
	16	16	47	(D)	(B)			
	17-22	16	48-52					
	22	16	53		(C)	(A)		
	23-27	16	54-58					
	28	16	59		(D)	(B)		
	29-30	16	60-61					
5	1-3	16	62-64					
	4	16	65				(A)	
	5	16	66			(C)		
	6-8	16	67-69					
	9	16	70				(B)	
	10	16	71					
	11	16	72			(D)		
	12-14	16	73-75					
	15	16	76					(A)
	16	16	77				(C)	
	17-19	16	78-80					
	20	18	81					
	21	17	82					(B)
	22	16	83					
	23-24	17	84-85					
	25	17	86					雌体色の 色彩が崩れる。
	26	17	87					
	27	17	88					宿主より脱落。

引用文献

Shimomura, M. 2016. *Mysidella hoshinoi*, a new species from Izu-Oshima Island, Japan (Crustacea, Mysidae, Mysidellinae). *Zookeys*, 620: 21-32.

Shimomura, M. 2017. A new species of *Aspidophryxus* (Isopoda, Dajidae), ectoparasitic on *Mysidella hoshinoi* (Mysidae) in Japan. *Zookeys*, 646: 109-118.

下村通誉・星野修. 2017. 伊豆大島のアミヤドリムシ科等脚類の一種 *Aspidophryxus izuensis* Shimomura, 2017 の野外観察記録. *Cancer*, 26: 1-6.

下村通誉・大塚攻・西川淳. 2019. 浮遊性および遊泳性甲殻類に寄生するアミヤドリムシ科等脚類. *海洋と生物*, 41(4): 317-323.

Williams, J. D. and Boyko, C. B. 2021. Out on a limb: novel morphology and position on appendages of two new genera and three new species of ectoparasitic isopods (Epicaridea: Dajidae) infesting isopod and decapod hosts. *Zoosystema*. 43(4): 79-100.

日本産ヒョウモンダコのテトロドトキシン保有量： TTX 不足時の生存戦略

Levels of tetrodotoxin in the blue-lined octopus *Hapalochlaena fasciata* in Japan:
The survival strategies under TTX deficiency

長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科 山手 佑太 (Yamate, Yuta) 高谷 智裕 (Takatani, Tomohiro) 竹垣 毅 (Takegaki, Takeshi)

はじめに

ヒョウモンダコ *Hapalochlaena fasciata* (Hoyle, 1886) は全長約10 cmの小型のタコで、普段は地味な体色をしているものの、刺激を受けると全身に黒い縞模様とヒョウ柄のような青いリング模様が現れ、相手を威嚇する(図1)。本種は日本と韓国、台湾、オーストラリアに分布しているが(窪寺, 2013; Kim et al., 2018; Jereb et al., 2014)、近年分類学的再検討が行われており、日本と韓国沿岸に分布する個体群は、オーストラリア個体群と区別するために *Hapalochlaena* sp.2と表記されることもある(Norman, 2000)。実際に、筆者らの研究グループによる分子系統学的研究でも、日本とオーストラリアの個体群は亜種あるいは別種である可能性が示唆されている(豊増ら、未発表データ)。日本国内では九州から房総半島にかけての太平洋側と、九州から能登半島にかけての日本海側で出現が確認されている。南西諸島および東南アジア周辺海域には同属他種のオオマルモンダコ *H. lunulata* が分布している。これら以外にはオーストラリア南部海域には *H. maculosa* が、インド洋沿岸には *H. nierstraszi* の分布が確認されている(Jereb et al., 2014)。

イカ・タコ類の多くは唾液腺という器官に、アミンやタンパク質性毒素から構成される毒液を保有している(Juorio and Killick, 1973; Cariello and Zanetti, 1997)。タコは餌生物を採餌する際や捕食者に襲われた際に、キチン質でできた嘴(カラストンビ)で咬みついて、唾液腺の毒液を注入する。ヒョウモンダコ属の毒液には強力な神経毒であるテトロドトキシン(TTX)が含まれている(Williams and Caldwell, 2009)。TTXは「フグ毒」として知られており、神経や筋肉に存在するナトリウムチャネルの働きを阻害し、麻痺作用を引き起こす。オーストラリアではヒョウモンダコ属のタコに咬まれた人が死亡する事故も起こっており、日本でも危険生物として広く認知されている。本稿では、日本に生息するヒョウモンダコのTTX保有量と体内分布に関する研究を紹介し、TTXを利用した生存戦略について考察する。



図1 特徴的な黒い縞模様と青いリングをアピールするヒョウモンダコ(写真：豊増七奈)。

日本のヒョウモンダコのTTX保有量と体内分布 (Yamate et al., 2021)

筆者らは関東、関西、九州の異なる7地点から13個体のヒョウモンダコを収集し、各組織に含まれるTTX濃度を測定した(図2)。熊本県で採集された3個体のうち1個体が、採集後に産卵したため、孵化した稚ダコ3個体の全身のTTX濃度も併せて測定した。その結果、今回測定したすべてのヒョウモンダコからTTXが検出された。TTXは後部唾液腺、前部唾液腺、筋肉・皮、生殖腺と消化腺など全身の様々な器官・組織から検出された。後部唾液腺のTTX濃度は特に高く、成体タコの13個体中11個体で最も高い濃度を示した。また、外套膜と腕の筋肉・皮に含まれるTTX濃度は後部唾液腺ほど高くはなかったが、筋肉・皮はタコの体重の大部分を占める大きな組織であるため、個体の持つTTX量の約7割が全身の筋肉・皮に含まれていた。これらの結果はオーストラリア産個体を用いた先行研究ともおおそ一致しており(Williams and Caldwell, 2009)、ヒョウモンダコは後部唾液腺に高濃度のTTXを保有することによって餌生物の採餌と捕食者に襲われ際の反撃にTTXを利用していると推測される。別の研究ではヒョウモンダコの体表の粘液からもTTXが検出されており(山手ら、未発表データ)、筋肉・皮のTTXは粘液とともに体外に放出することで、捕食者に対する抑止力として機能する可能性がある。

興味深いことに、ヒョウモンダコが保有するTTX濃度には非常に大きな個体差がみられた。例えば後部唾液腺では、先行研究のオーストラリア産個体(Williams and Caldwell, 2009)と同程度の、ヒトに対して致命傷を与えかねない高濃度のTTXをもつ個体がみられた一方で、その1万分の1以下の低濃度のTTXしか持たない個体も見られた(図3A)。TTX保有量に大きな個体差がみられた要因として3つの可能性が推測される。1つ目は獲得できるTTX量が地域的または季節的に異なる可能性である。本種のTTXの起源は明らかになっていないが、「体内に共生するTTX産生細菌からの取り込み」か、

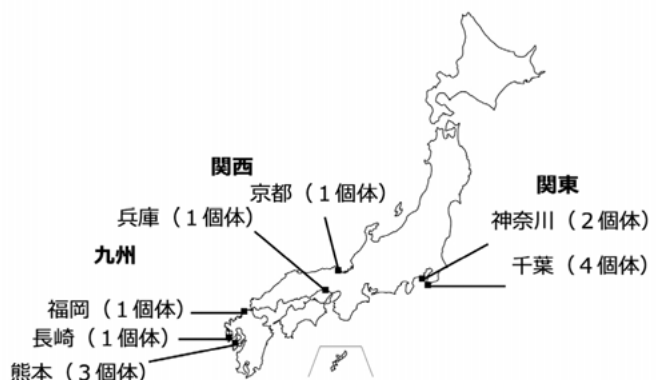


図2 本研究で測定したヒョウモンダコの採集場所と個体数。

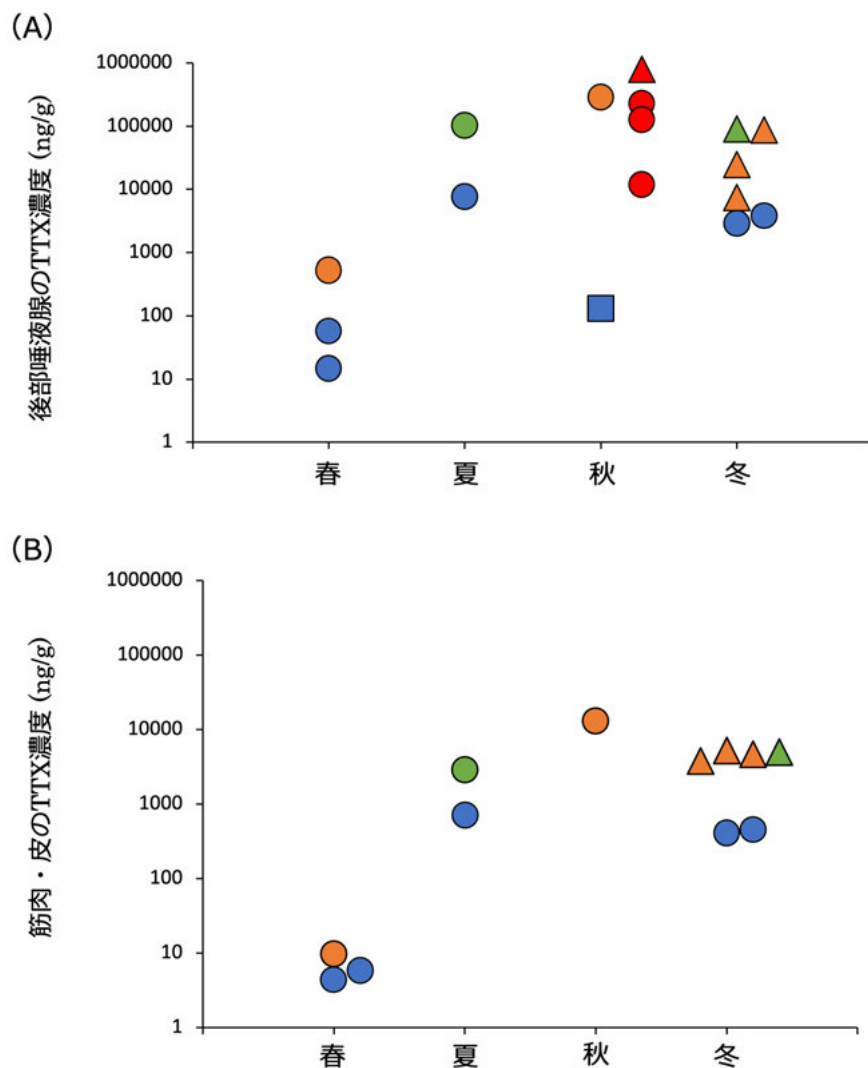


図3 日本産ヒョウモンダコの (A) 後部唾液腺と (B) 筋肉・皮の TTX 濃度 (ng/g) の季節変化
 プロットの形は雌雄を示し (○: 雄, △: 雌, □: 不明), 色は採集場所を示す (オレンジ: 九州, 青: 関東, 緑: 関西). 赤のプロットはオーストラリア産個体 (Williams and Caldwell, 2009) を示す.

「TTX 源となる餌生物からの取り込み」の可能性が検討されている (Jal and Khora, 2015). そのため, 生息地域の TTX 産生細菌や TTX 源餌生物の密度, 餌生物の TTX 保有量が地域や季節によって異なることが, ヒョウモンダコの TTX 保有量に影響している可能性がある. 2つ目は TTX 消費量が地域的または季節的に異なる可能性である. 例えば, 獲得できる TTX 量に限りがあるならば, 捕食者が多い地域や季節では, 防衛のために TTX 消費量が増えて, TTX 保有量が減少するかもしれない. 一方で, TTX の獲得量に限りがなければ, TTX の消費量が多い場合にはそれを賄うために, TTX 保有量は増加する可能性もある. また, 本種の TTX 利用は餌生物の採餌のためでもあると推測されるため, 餌生物が持つ TTX 耐性も本種の TTX 保有量に影響する可能性がある. 例えば, 沿岸性の小型のカニであるイソガニ *Hemigrapsus sanguineus* は通常のカニの約1000倍の TTX 耐性を持つことが示されており (Yamamori et al., 1992), 生息場所にイソガニが多ければ採餌の際の TTX 消費量は多くなると予想される. 3つ目は繁殖による影響である. 日本では冬から春にかけてヒョウモンダコの産卵が確認されている (山手ら, 未発表データ). サンプル数は少ないものの, 今回の測定では, 冬に採集された雌の TTX 濃度は, 同じ季節の雄よりも高い傾向がみられた (図3). 詳細は後述するが,

すべての稚ダコからも TTX が検出されていることから, 雌親は自身の子に TTX を受け渡すために, 多くの TTX を繁殖期に獲得するのかもしれない.

稚ダコの TTX 保有量

今回 TTX を測定した雌個体は4個体すべてが冬に採集され, そのうちの1個体は産卵後の個体であった. この雌親の卵から孵化した稚ダコは3個体とも TTX を保有していたが (表1), 意外なことに産卵後の雌親もまた, 比較的高い濃度の TTX を保有していた (図3). 一般的にタコの産卵は一生に一度のみで, ヒョウモンダコの雌親は産卵すると腕で卵を抱えて保護する. 卵の保護は2か月程度続き, その間雌親は餌を口にせず,

表1 稚ダコの体重と各個体に含まれる TTX 濃度 (ng/g) と TTX 量 (ng)

個体番号	1	2	3
体重 (g)	0.02	0.02	0.03
TTX 濃度 (ng/g)	5100	41600	2270
TTX 量 (ng)	102	832	68.0

卵が孵化すると寿命が尽きる。そのため、雌親は自身が持っているすべてのTTXを子に受け渡した方が良くように思えるが、長い卵保護期間中を狙う捕食者から卵や自身を守るために必要な武器として、TTXを体内に残していると推察される。

TTX 不足時の生存戦略

日本で採集されたヒョウモンダコのTTX保有量には非常に大きな個体差がみられ、なかには極端にTTX濃度が低い個体がみられた。本種は全長約10 cmとタコの中でも小型であり、マダコなどのように発達した墨汁嚢を持っていない。つまり、ヒョウモンダコにとって十分な量のTTXを獲得できないことは生存上大きく不利になると考えられる。それでは、ヒョウモンダコはTTXを十分に保有できない状況下ではどのように自身の生存率を高めているのだろうか。

仮説1：TTXに頼らない生存戦略

TTXを十分に保有できない個体には、TTXに代わる他の武器が必要である。その武器として、TTXに代わる別の毒素の保有が挙げられる。同属の*H. maculosa*の後部唾液腺には、体内で合成可能なタンパク質性の毒素が含まれており、筋肉剥離作用のあるセリンプロテアーゼや、甲殻類に対して致死性のあるキチナーゼなどが発見されている(Whitelaw et al., 2016)。ヒョウモンダコの後部唾液腺では痛みや炎症の元となるヒスタミンとその前駆体であるヒスチジンが発見されている(山手ら、未発表データ)。ヒョウモンダコはTTX不足時にこれらの毒素を多く生産することで、TTXの代わりの武器として利用しているかもしれない。さらに、本種には特徴的な警告色があるため、ヒョウモンダコが危険なタコだと知っている捕食者なら、この派手なタコを襲うことはないだろう。

仮説2：効率的なTTX利用戦略

ヒョウモンダコの後部唾液腺のTTXは餌生物の採餌と捕食者に襲われた際の反撃に機能し、筋肉・皮のTTXは捕食者に対する抑止力として機能すると推測される。もし、その両方を賄うだけのTTXが獲得できない場合には、どちらかの機能を

優先して体内のTTX配分バランスを柔軟に変化させるという方法も考えられる。本種が体内のTTXを自由に移動させることができるなら、TTX不足時には筋肉・皮のTTXを後部唾液腺に集中させることで、採餌と反撃の機能を維持できるかもしれない。しかしながら興味深いことに、後部唾液腺と筋肉・皮のTTX濃度には強い正の相関関係がみられた(図4)。この相関関係は、各個体がTTX保有量によってどちらかの部位にTTXを集中させるのではなく、TTX保有量が多くても少なくとも後部唾液腺と筋肉・皮には一定の比率でTTXを持つことを示しており、先ほどの予想とは異なる結果である。本種の両部位のTTX濃度比率は、餌生物や捕食者に対応するための最適な配分として進化的にある程度固定されているのかもしれない。しかし、両部位のTTX濃度の関係性にまったくばらつきがみられないわけではない。実際に、卵保護後の雌親のTTXは他の個体に比べ、筋肉・皮に偏る傾向がみられた(図4)。本種は卵保護中に餌を口にしないため、後部唾液腺のTTXが卵保護中の捕食者防衛のために筋肉・皮に配分されたか、稚ダコの生存のために卵に輸送された可能性がある。

おわりに

生物にとって生き残ることは繁殖して子孫を残すことと同様に極めて重要なことである。毒保有生物にとって「毒」はその生存を高めるための化学兵器といえる。ヒョウモンダコは単一の毒素(TTX)を後部唾液腺と筋肉・皮という異なる部位に保有しており、それぞれが攻撃と防衛という異なる機能を持つという点で、他の毒保有生物とは一線を画す非常にユニークな生態を有している。本稿で紹介したヒョウモンダコのTTX保有量の大きな個体差の要因とTTX不足時の生存戦略に関する研究は、生物が攻撃や防衛のために毒という武器をいかにして効率的に利用し、またそのような形質がいかにして進化したかを理解するために不可欠である。筆者らは今後もヒョウモンダコに関するさらなる詳細な研究を継続し、彼らが限られたTTXをどのように利用し、その遺伝子を次世代に引き継いでいるかについて明らかにしていきたいと考えている。

本稿で紹介した研究結果は、日本に生息するほとんどすべて

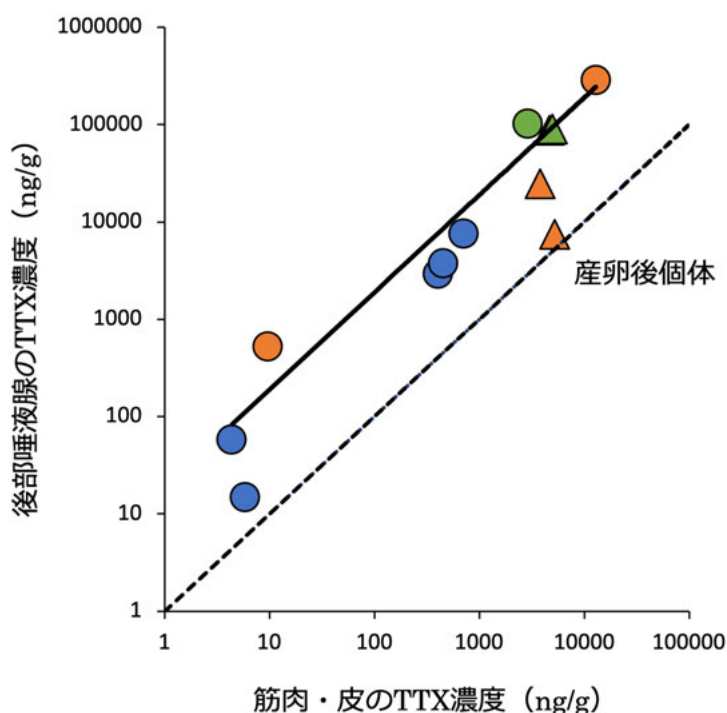


図4 後部唾液腺と筋肉・皮のTTX濃度 (ng/g) の関係性 ($r = 0.91$, $P < 0.0001$, $n = 12$)
実線は回帰直線、点線は $y=x$ を示す。プロットの形は雌雄を示し (○:雄, △:雌)、色は採集場所を示す (オレンジ:九州, 青:関東, 緑:関西)。

の個体がTTXを保有していることを示しており、高濃度のTTXを後部唾液腺に保有している個体が複数見られた。仮にこのような個体に人が咬まれれば致命傷となる可能性がある。ヒョウモンダコは日本でも、漁業で混獲されたり、イカ釣りの際に偶然釣れたり、潮だまりに姿を見せることもある。本種が積極的に人を襲うことはないものの、ヒョウモンダコを見かけた際には絶対に触らないよう注意が必要である。

謝辞

最後に、本研究を進めるにあたり、サンプルの収集にご協力いただいた、研究者、漁業関係者、各都道府県の自治体関係者の方々に心より感謝申し上げます。本稿で紹介した研究は公益財団法人水産無脊椎動物研究所の育成研究助成を受けて実施されました。

引用文献

Cariello, L. and Zanetti, L. (1997) α - and β -cephalotoxin: two paralyzing proteins from posterior salivary glands of *Octopus vulgaris*. Comp. Biochem. Physiol. 57C: 169-173.

Jal, S. and Khora, S. S. (2015) An overview on the origin and production of tetrodotoxin, a potent neurotoxin. J. Appl. Microbiol. 119: 907-916.

Jereb, P., Roper, C. F. E., Norman, M. D. and Finn, J. K. (2014) Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Vol. 3. Octopods and Vampire Squids. FAO species catalogue for fishery purposes No. 4, Vol. 3. FAO, Rome.

Juorio, A. V. and Killick, S. W. (1973) The distribution of monoamines and some of their acid metabolites in the posterior salivary glands and viscera of some cephalopods. Comp. Biochem. Physiol. 44A: 1059-1067.

Kim, H. S., Kwun, H. J., Bae, H. and Park, J. (2018) First reliable record of the blue-lined octopus, *Hapalochlaena fasciata* (Hoyle, 1886) (Cephalopoda: Octopodidae), from Jeju island, Korea. J. Asia. Pac. Biodivers. 11: 21-24.

窪寺恒己 (2013) 9章 日本のタコ図鑑. *In*: 日本のタコ学 (奥谷喬司 編著), 東海大学出版会, 神奈川, pp. 244-245.

Norman, M. D. (2000) Cephalopods: A World Guide. ConchBooks, Hackenheim, Germany.

Whitelaw, B. L., Strugnell, J. M., Faou, P., Da Fonseca, R. R., Hall, N. E., Norman, M., Finn, J. and Cooke, I. R. (2016) Combined transcriptomic and proteomic analysis of the posterior salivary gland from the southern blue-ringed octopus and the southern sand octopus. J. Proteome Res. 15: 3284-3297.

Williams, B. L. and Caldwell, R. L. (2009) Intra-organismal distribution of tetrodotoxin in two species of blue-ringed octopuses (*Hapalochlaena fasciata* and *H. lunulata*). Toxicon, 54: 343-353.

Yamamori, K., Yamaguchi, S., Maehara, E. and Matsui, T. (1992) Tolerance of shore crabs to tetrodotoxin and saxitoxin and antagonistic effect of their body fluid against the toxins. Nippon Suisan Gakkai Shi. 58: 1157-1162.

Yamate, Y., Takatani, T. and Takegaki, T. (2021) Levels and distribution of tetrodotoxin in the blue-lined octopus *Hapalochlaena fasciata* in Japan, with special reference to within body allocation. J. Molluscan Stud. 87: eyaa042.

新発見！ 餌でつながるハゼとテッポウエビの共生関係はワンパターンではなかった

Diversity in the goby-shrimp feeding relationship

大阪市立大学大学院理学研究科 山田 泰智 (Yamada, Taichi) 安房田 智司 (Awata, Satoshi)

はじめに

アリとアブラムシ、クマノミとイソギンチャクと聞くと、「共生」という言葉が思い浮かぶ人も多いだろう。アリはアブラムシを捕食者から防衛する代わりに、アブラムシは甘い蜜をアリに与える。また、クマノミはイソギンチャクの触手によって捕食者から守られる代わりに、イソギンチャクはクマノミの餌のおこぼれを得られる。このように、種の異なる生物が一緒に生活することで、互いに利益を得る関係を「相利共生」という。

海のテッポウエビとハゼの関係も、古くから知られる相利共生の一つである。エビは砂底に巣穴を掘って生活し、その巣穴を隠れ家や繁殖場所としてハゼに提供する。一方、ハゼは巣穴の入口で捕食者を警戒し、危険が近づくと尾を振ってエビに知らせる (Karplus, 2014)。長年このような関係にあると考えられてきたのだが、近年、筆者らによって、この通説を覆す新たな関係性が提唱された。

本稿では、エビ-ハゼ相利共生の新たな関係性を発見した研究成果を報告する。これまで考えられてきた以上に、エビとハゼが複雑かつ密接につながっていることを知る機会となれば幸いである。本題の前に、筆者らの調査地である室手湾と海洋研究所 UWA について、簡単に説明したいと思う。

室手湾と海洋研究所 UWA

調査地である室手湾のある愛南町は、愛媛県の最南端に位置し、高知県の宿毛市と接している。気候は温暖で、カツオや柑橘類、ヒオウギガイなどが特産品である。室手湾 (図 1) で潜水すると、色とりどりの魚が出迎えてくれる。「愛南お魚図鑑」によると、日本水域に生息する海産魚の 4 分の 1 にあたる約 850 種が、四国南西部で確認されている (高木他, 2010)。こ

れほど魚類相が豊かな理由は、黒潮の流入によって、温帯性魚類だけではなく沖縄で見られるような熱帯性魚類も多いこと、リアス式海岸が多様な生息場所を作り出していることなどが挙げられる。また、室手湾は宇和海を代表する夕日の名所で、天候が良い日の夕焼けは、何度見ても感動するほど美しい。ここまでの説明を聞くとまるで楽園のように思えるかも知れない。しかし、実際はそんなことはない。

寝泊まりしていた海洋研究所 UWA は、室手湾の小さな集落の中に佇む小屋である (図 2)。周囲は見渡す限りの自然で、学生の間では別名「屋根付きの森」と呼ばれている。スマホの電波は常に 1 本しか立たない。シャワー室の床には圧死したカニがこびりついているし、寝ているときにムカデが落ちてくることもある。ネズミやイタチはもちろん、イノシシやサルも現れてびっくりすることがある (他にも色々問題はありますが、挙げたらキリがない)。初めて訪れると、大抵の人はこんなところにしばらく住むのかと驚愕する。

とはいえ、「住めば都」ということわざがあるように、環境にはいずれ慣れるものである。都会ではなかなか見かけないカブトムシやクワガタムシにも出会える。それから、何と言っても魚がどれも安くて本当に美味しい。潜水中に魚を眺めながら、今日の夕食の魚を何にするか考えることも度々ある。都会でぬくぬくと育っていた大学生にとって最初は驚愕の地であるが、最終的には海洋研究所 UWA での生活の虜になった人も少なくない。

ダテハゼとニシキテッポウエビの先行研究

さて、ハゼとテッポウエビに話を戻そう。室手湾の砂地でまず目につく共生ハゼは、ダテハゼ *Amblyeleotris japonica* であり、ニシキテッポウエビ *Alpheus bellulus* と共生している (図 3)。ハゼはエビの捕食者を警戒し、エビはハゼに巣穴を提供する (Karplus, 2014)。これが通説だったのだが、先行研究で新たな



図 1 晴れた日の室手湾



図2 海洋研究所 UWA

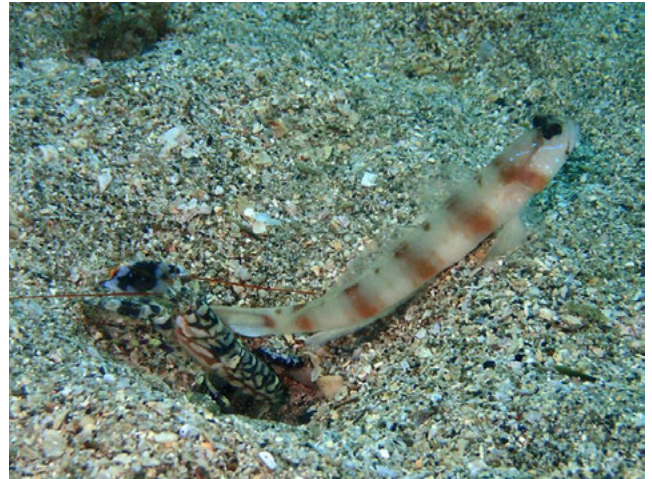


図3 タテハゼとニシキテッポウエビ

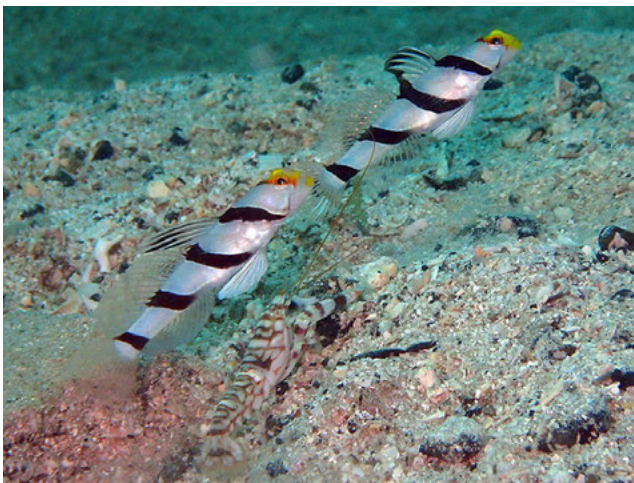


図4 ネジリンボウのペアとニシキテッポウエビ



図5 潜水調査の様子。三脚とビデオカメラを設置し、エビとハゼの行動を記録する

仮説が提唱された。ハゼは自身の糞を餌としてエビに与え、代わりにエビは巣外で砂を掘り返して底生動物をハゼに与えるという、「双方向の給餌」仮説である。実際に、ハゼのみに餌を与えてもエビの体重は減少しないこと (Kohda et al., 2017)、エビが巣穴の外で砂を掘り返す「溝掘り」の頻度が増えると、ハゼが溝でヨコエビなどの底生動物を摂餌する頻度が高くなることなどが明らかになっている (山内, 2017)。

このような先行研究を踏まえ、筆者らは、タテハゼの尾振りシグナルについて研究を行った。これまで、ハゼが発するシグナルは、エビに捕食者の接近を知らせる「警告」機能だけだと考えられてきた (Karplus, 2014) のだが、野外調査中に、タテハゼが尾を振ると、巣内のエビが外に出てくる様子が何度も観察されていたからである。実際、尾振りシグナルには2種類あり、「警告」の機能以外にも、「溝掘り」をしてもらうためにエビを巣外へ呼び出すような「誘い出し」の機能もあることが明らかとなった (山田, 2018)。「警告」シグナルでは、ハゼが尾をバシッバシッと素早く振るのに対し、「誘い出し」シグナルでは、尾をユラユラとゆっくり動かす。エビはこのシグナルの違いをおそらく「理解」して、行動しているのだろう。上記の給餌関係を踏まえると、ハゼがエビを危険な巣外に誘い出す理由も説明できる。ハゼはエビに「溝掘り」してもらい、餌を得るために、わざわざ誘い出しているのである。

プランクトン食の共生ハゼ、ネジリンボウ

共生ハゼには、タテハゼのように底生動物を主食とするハゼ

以外にも、プランクトンを主食とするハゼがいる。筆者らは、室手湾でニシキテッポウエビがプランクトン食のネジリンボウ *Stonogobiops xanthorhinica* と共生していることを発見した (図4)。上述のように、「双方向の給餌」、特に、エビの「溝掘り」による給餌は、底生動物食のタテハゼだからこそ成り立つ。プランクトン食のネジリンボウでは、タテハゼとは違った関係性が構築されているのだろうか？ ネジリンボウでもタテハゼと同様の調査を行い (図5)、異なるエビーハゼペアで行動を比較してみることにした。

ネジリンボウーニシキテッポウエビの共生関係の実態

(1) ニシキテッポウエビはネジリンボウに給餌しない

まず、ネジリンボウは浮遊性のハゼ (図4) で、1時間に平均72回プランクトンを摂餌しており、底生生物をほとんど食べていなかった。タテハゼーニシキテッポウエビでは、エビが巣内よりも巣の外にいる時の方が、また、エビが溝掘りをすればするほど、ハゼの底生動物を食べる頻度が高くなる。しかし、ネジリンボウーニシキテッポウエビでは、逆にエビが巣内にいる時の方が、ネジリンボウのプランクトンを食べる頻度が高かった。さらに、エビが溝を掘っても掘らなくても、ネジリンボウの摂餌頻度に違いはなかった。つまり、エビの溝掘りとネジリンボウの摂餌は全く関係がなく、むしろ、エビが巣の外に出ていることでハゼの警戒が増え、ハゼ自身の摂餌にマイナスに影響したと考えられる。以上より、ニシキテッポウエビは、ネジリンボウへ給餌していないことが判明した。

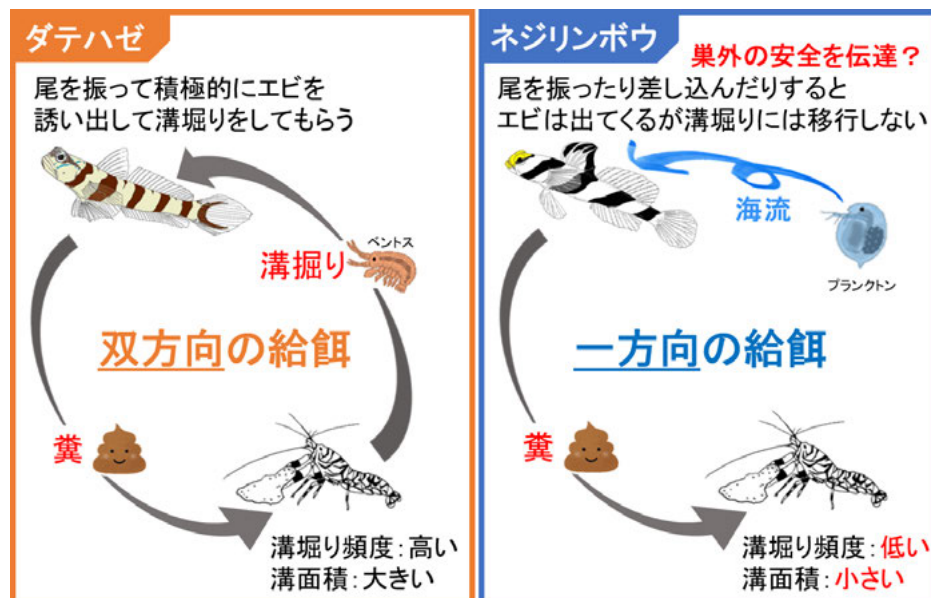


図6 ダテハゼーニシキテッポウエビとネジリンボウーニシキテッポウエビの共生関係の違い

(2) ニシキテッポウエビは共生ハゼの種類によって溝掘り頻度を変化させる

では、ニシキテッポウエビはネジリンボウと共生する場合と、ダテハゼと共生する場合とで、砂を掘る行動に違いがあるのだろうか？ エビの砂掘り行動は、巣内での「巣の修復」と巣外で底生動物を掘り返す「溝掘り」に大別される。巣の修復頻度は、共生相手がネジリンボウの場合とダテハゼの場合とで違わなかった。エビは、必要に応じて巣の修復をする必要があるため、共生相手が違って修復頻度に差がないのは当然の結果であろう。一方で、共生相手がネジリンボウの場合には、溝掘りの頻度が低く、掘った溝の面積は明らかに小さかった。これらの結果から、ニシキテッポウエビは共生ハゼの種類によって溝掘り頻度を変化させることが明らかになった。

(3) ネジリンボウはエビに「誘い出し」シグナルを出さない

上述のように、ダテハゼは「警告」と「誘い出し」の2種類の尾振りシグナルを発するが（山田，2018），ネジリンボウでも「警告」シグナルは頻繁に観察された。この尾振りは、回数が少なく、持続時間が短い（尾をバシッバシッと素早く振る）のが特徴であり、ダテハゼの「警告」シグナルと同様の結果である。一方で、エビが巣内にいた場合、ネジリンボウの尾振りはほとんど観察されなかった。その代わり、巣の入り口に尾を差し込む行動が観察され、その後すぐにエビが巣の外に出てきた。しかし、その後のネジリンボウの摂餌とは全く関係がなかった。つまり、ネジリンボウのこの行動は「誘い出し」ではなく、単に巣の外の「安全を伝達」するだけの機能だと考えられる。このように、ハゼのシグナルの種類や伝達方法が、プランクトン食と底生動物食で異なること、シグナルの種類によってエビの行動が変化することが、初めて明らかになった。

まとめ

本研究は、同じ宿主種を利用するプランクトン食の共生ハゼと底生動物食のハゼの行動を比較する研究から、エビーハゼ相利共生の給餌関係の多様性を明らかにした初めての報告である。ダテハゼーニシキテッポウエビはお互いに餌を与え合う「双方向の給餌」であるのに対し、ネジリンボウーニシキテッポウエ

ビはネジリンボウからエビへの「一方向の給餌」であった（図6）。ニシキテッポウエビは、共生ハゼの摂餌生態によって自身の行動を柔軟に変化させていた。これまでエビはステレオタイプにしか行動しないと考えられてきたことから、本研究は、これまでの常識を覆すような発見と言っても過言ではないだろう。また、エビーハゼの関係が、今まで考えられていたより密接かつ複雑に構築されていることが明らかとなった。エビとハゼが餌によりつながっている理由として、珊瑚礁の餌環境の乏しさが考えられる。世界には約120種の共生ハゼが知られている（Karplus, 2014）。今後、異なる環境、例えば餌が豊富である干潟や内湾など、に生息するエビとハゼの摂餌生態を調査することで、エビーハゼ相利共生系における餌の重要性を示すことができるだろう。

謝辞

本研究は、公益財団法人水産無脊椎動物研究所の2020年度個別研究助成、および公益財団法人日本科学協会の2020年度笹川科学研究助成を受けて行った。改めて、心よりお礼申し上げる。また、研究を進めるにあたり、幸田正典教授、平田智法・しおり夫妻をはじめ、多くの方にご指導やご助言を賜った。この場を借りて、お礼申し上げる。

参考文献

- Karplus I. (2014) Symbiosis in fishes: the biology of interspecific partnerships. John Wiley & Sons, 449 pp.
- Kohda M., Yamanouchi H., Hirata T., Satoh S., and Ota K. (2017) A novel aspect of goby-shrimp symbiosis: gobies provide droppings in their burrows as vital food for their partner shrimps. Mar. Biol. 164: 1-6.
- 高木基裕, 平田智法, 平田しおり, 中田親 (2010) えひめ愛南お魚図鑑. 創風社出版, 松山, 249 pp.
- 山田泰智 (2018) エビと相利共生関係にあるハゼの尾振りシグナルの新たな機能: 警告だけではなく。2018年度大阪市立大学理学部生物学科卒業論文。
- 山内宏子 (2017) エビーハゼ共生関係での新発見: エビもハゼに給餌していた。2017年度大阪市立大学大学院理学研究科生物地球系専攻修士論文。

財団からのお知らせ

図書紹介

カイメン すてきなスカスカ

椿 玲未 著
岩波書店 岩波科学ライ
ブラリー306
定 価 本体1,600円+税
発行日 2021/8



「カイメンって動物なのですか?」と、よく磯の観察会などで質問される。岩の裏に付着する橙色、黄色や灰色の穴が空いた不思議なでこぼこの物体が、このカイメンである。カイメンについて調べようと思っても、図鑑の一部に数種類が記載されているだけで、読み物として書かれた一般向けの書籍がなかった。今回出版された本書について簡単に新刊紹介したい。

本書は5章からなり、人との関りから、形態、行動、共生、生態など幅広く紹介されている。各章には「COFFEE BREAK」という、ちょっとしたトピックのようなコーナーがあり、分類の問題や長寿のカイメン、他の生き物との関わりなどが著者の考えも含めて書かれていて、ジミにすごい存在であることを教えてくれる。

身近にみられるカイメンといえば、切手を貼る時に使う事務用スポンジが昔はこのカイメンだったとご存知であろうか? 最近はほとんど人工のスポンジになってしまったが、化粧用に天然ものを見かけることがある。実は薬にも利用されているそうで、意外とカイメンは私たちの生活に近い生物なのだ。カイメンは生活に利用されているため、養殖もされているそうである。

カイメンの体にはたくさんの穴が開いていて、体の中にも水路があり、本の題名にあるようにスポンジのようにスカスカなのである。しかし、その水路は非常に重要で、水を循環させて酸素や小さな有機物を取り込む役割がある。そう聞くと動物らしさを感じるが、彼らには神経系がなく、すりつぶしても死なないそうだ。詳しい説明はぜひ本書をご覧ください。

カイメンの系統関係については、複数の説があるそうで、近年のDNA研究による仮説なども紹介されている。また、カイメンの行動や生活についても具体的に書かれていて、付着生活ならではの戦略にとっても興味を惹かれる。

生物の生きている姿が想像できるような素敵なイラスト(やまねよしこ氏による)にも触れたい。表紙のカラフルなイラストが思わず手に取りたくなる。また、本文でもカラーの説明図がたくさん使われていて、理解しやすく、海の世界がなんだかポップに見えるのも、このイラストならではのポイントだろう。

そして、ウミウシ好きにもぜひカイメンを知っていただきたいと思う。ウミウシはカイメンを餌とするものも多い。本書では共生や利用する生物たちとの関りが紹介されていて、ウミウシはじめ、多くの生物のすみかや餌になっている。逆に別の生物を利用していたりすることを知って、彼らは生態系の重要な一部を担っていることを理解することができる。

多くの生物に共通することだが、まだ解明されていない謎がカイメンにもあるということである。本書は、そんな謎に迫りつつ、経験談なども交えながら面白く伝えてくれる。入門書として、ぜひ読んでいただきたい一冊である。また、日本におけるカイメンの研究者は少ないのが現状であり、当財団のこれまでの研究助成でもカイメンをテーマにしたものは数えるほどである。こうした本が出版されることで、カイメンに興味を持つ人が増えることもまた期待したい。

(片山 英里)

お詫びと訂正

うみうし通信 No.111 (2021年6月末発行)の「ちょっとやってみての発見～オニヒトデの共生細菌とアオサンゴの種分化について～」(安田仁奈氏)の一部に誤りがありました。関係者の方々には大変なご迷惑をおかけし、また誤って掲載いたしましたことを、謹んでお詫び申し上げますとともに、下記のように訂正いたします。

訂正箇所: 7 ページ図4 (左図) 大浦湾のアオサンゴ群落の撮影者

【正】ダイビングチームすなっくスナフキン撮影

【誤】安部真理子博士撮影

2022年度 個別研究助成および育成研究助成課題を募集します

この研究助成は、水棲の無脊椎動物に関する独創性ある研究の発掘・育成・促進を目的とし、この分野での知識充実や、自然への理解及び人類福祉への利用を視野に研究助成を継続しています。

フィールドでの調査・研究、マイナーな生物群や分野の研究も積極的に支援しています。

応募要領は下記の通りです。ぜひご応募ください。

助成の内容

(1)個別研究助成（10件程度）

水棲の無脊椎動物（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（3件程度）

水棲の無脊椎動物（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に対して、2年間継続して1年目に上限100万円、2年目に上限100万円の研究費を助成します。

助成期間

(1)個別研究助成

2022年4月1日～2023年3月31日

(2)育成研究助成

2022年4月1日～2024年3月31日

助成金の使途

助成金は研究の遂行に直接必要な物品、調査や研究発表等の旅費や採集補助などの人件費などに使うことができます。

応募資格

(1)個別研究助成

日本に居住する方であれば、特に年齢や資格の制限はありません。海外に居住し、日本国籍を有する方も対象となります。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

採択される年度に国内の大学院課程に在籍する学生で、大学院研究科の指導教員、またはこれに準ずる方の推薦を受けられる方。

申請期間

2021年10月1日（金）～2022年1月7日（金）24:00 必着

参考 過去5年間の応募課題数と採択課題数

	年度	2017	2018	2019	2020	2021
個別研究助成	応募数	40	63	63	63	48
	採択数	9	12	11	11	9
育成研究助成	応募数	19	15	21	19	29
	採択数	4	3	3	3	4

応募方法

当財団ホームページ（下記 URL 参照）から申請書ファイルをダウンロードし、記入要領等をよく確認の上、申請書を作成してください。

申請書は下記助成担当へ、メール添付にて提出してください。

申請書ダウンロード ▶ <https://www.rimi.or.jp/josei/>

申請書提出・問い合わせ ▶ jjyosei@rimi.or.jp（研究助成担当）

編集後記

今号の表紙写真は「イガグリウミウシ」です。9月号なので、この季節らしいウミウシをと思い、食欲の秋ということでこのウミウシに決めました。イガグリほどトゲトゲではなく可愛らしいこのウミウシは、実はカイメンを食べるそうです。カイメンを食べるウミウシは他にもいて、それぞれ好みのカイメンがあり、どのカイメンでも食べるというわけではありません。代表的なウミウシのアオウミウシはクロイソカイメンを好んで食べるようです。

新刊紹介では、「カイメン すてきなスカスカ」をご紹介しました。著者である椿氏とイラストを描かれた山根氏には、以前、当財団の30周年記念シンポジウム（2018年）でご協力をいただきました。その時のカウントダウンイベントで、とても素敵な「サンゴとサンゴ礁の生き物たち」のコラムとイラストを作ってくださいました（財団 HP に掲載中）。この本を読んで、改めて生きたカイメンをじっくり見てみようと思いました。調査に行ける状況になることを心待ちにしたいと思います。