

公益財団法人 水産無脊椎動物研究所

# うみうし通信

2021.12  
No.

113



モザイクウミウシ

奄美大島 2021.9 撮影/今本 淳

動物なのに動かない？ ホヤの進化の謎を追え 長谷川 尚弘

餌から武器を盗んで利用するミノウミウシの防御機構 戸川 優弥子

藻場に生息するヨコエビ類の群集動態 小玉 将史

財団NEWS

# 動物なのに動かない？ ホヤの進化の謎を追え

An animal that doesn't move? Study the evolution of ascidians

北海道大学大学院理学院 長谷川 尚弘 (Hasegawa, Naohiro)

## ホヤって何？

ホヤと聞いて、「あの赤い貝でしょ。独特な味がするわよね？」と思った、そのあなたは東北地方あるいは北海道の出身であろう（図1）。ひょっとして、南米はチリのご出身でしょうか？ というのも、世界的にはほやを食材として扱うのは日本、韓国、フランス、チリの4か国である（Lambert, 2005）。日本国内でも珍味扱いをされるほやであるが、世界的にも食されることは稀である。日本人はいつからほやを食べるようになったのか？ 藤原京や平安京の時代に、ほやが当時の朝廷に献上されていたという記録が木簡に残されている（Nishikawa, 2017）。日本人とほやの付き合いは記録が残されているだけでも1300年を超える長きにわたるのだ。これが世界となると一気に

紀元前にまで遡る。紀元前300年頃にアリストテレスが世界中の動物たちについて紹介する『動物史』を著した。これには実在する生物だけでなく巨人やユニコーンといった空想上の生物も登場する。この書物の中での記述が世界で最も古いホヤの記録になる。

そもそもホヤとは何なのか？ 私が自己紹介の時などで「ホヤの研究をしています！」と言うと、「ホヤ、知ってるよ。貝の仲間でしょ？」と何度も言われてきた。いや違う。ホヤは貝の仲間ではない。分類学的には、脊索動物門尾索動物亜門ホヤ綱に属する動物である（図2）。ちなみに、貝は軟体動物門に属する。この脊索動物門には我々ヒトを含めた脊椎動物も含まれている。ホヤとヒトは遠い親戚の関係なのだ。キーワードは脊索で、これは体を支える柱状の器官である。ヒトの場合、胎



図1 食用にされるマボヤの水中写真。

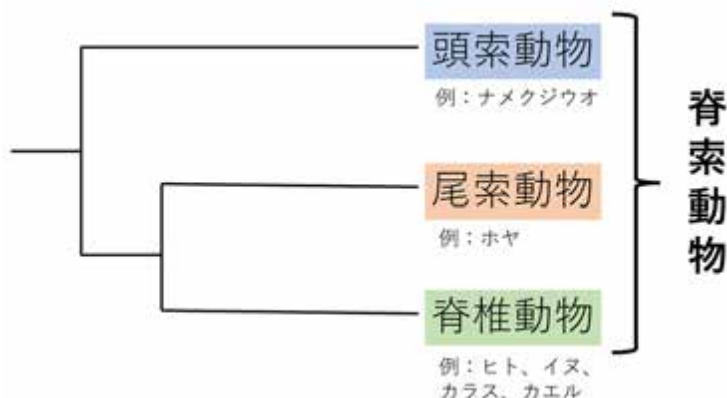


図2 脊索動物門の系統関係。





図3 オタマジャクシ型幼生。スケールバーは1 mm.

児の時に脊索を持っており、生まれる前に背骨に置き換わる。ホヤはどうなのかと言うと、赤ちゃん（オタマジャクシ型幼生と呼ばれる）の時に脊索を尻尾に持つ（図3）。オタマジャクシ型幼生は岩などにくっつくと、やがて変態を行い、大人のホヤになる。この変態の過程で脊索を含む尻尾は失われてしまう。ちなみに、脊索動物には脊索を生まれてから死ぬまで持っている頭索動物というグループも含まれており、その代表はナメクジウオである。かつてはナメクジウオが脊椎動物に最も近い無脊椎動物であると言われていたが、最近の研究でナメクジウオよりもホヤのほうが脊椎動物に近いことが分かってきた（e.g. Bourlat *et al.*, 2006; Edgecombe *et al.*, 2011; Pisani *et al.*, 2015）。

さて、ここまでで「ほや」と「ホヤ」の二つの表記がされていることに気が付いた方がいらっしゃるかと思うので、私がこれらを書き分けている意図を説明したい。ひらがなのほうの「ほや」では一般名をイメージしている。とりわけ、本文においては食材として想起される場合に「ほや」を使っている。カタカナのほうの「ホヤ」であるが、こちらは概念や分類群の和名を指す場合に使用している。「概念？」と疑問に思われるだろう。我々はイヌを触ることはできない。どういうことかと言うと、目の前に犬がいる時に我々はイヌの「脚が4本、毛が生えている、尻尾がある、…」という概念に照らし合わせてから、目の前の動物が犬であると認識する（ここでも犬とイヌで書き分けた）。このプロセスは特に深く考えることもなく自動的に脳内で行われる。他の犬を見た時にも同様に脳内で処理し、猫を見た時にはネコ概念と一致した時にネコと認識している。ホヤという概念は食べることも租として納めることもできない。こうした意味で書き分けた。要するに、専門用語として書かれているときはカタカナで「ホヤ」、それ以外の場合にはひらがなで「ほや」と書いているということである。また、生物学では生物の名前をカタカナで表記することが慣例となっていることも最後に付け加えておきたい。

### 群体性という性質

アリストテレスの記述から推測するに、彼は単体性のホヤを観察していたに違いない。単体性というのは精子と卵子が受精して子をなす有性生殖のみで増殖する性質である。これに対し、群体性を有するホヤが存在する。群体性というのは受精卵

を作ることなく、出芽や分裂といったものを行うことで子をなすことができる性質である。みなさんに馴染みが深い動物、例えば、イヌやネコは単体性である。群体性を有する動物で世間一般に最も有名なのはサンゴではないだろうか。サンゴはポリプと呼ばれる非常に小さいものが集まって群体を形成する。ホヤではこのポリプにあたるものを個虫と呼ぶ。ホヤやサンゴ以外ではコケムシやギボシムシといった動物が群体性を有しており、後生動物の中で見ると群体性は特段に珍しいわけでもなさそうである。

無性生殖で作られる個虫やポリプはクローンで、遺伝的には全く一緒である。我々ヒトは父親と母親の両方の血を引いているために、なんとなくどちらにも似ているが、我々自身は個体として父親とも母親とも全くの別物である。群体性の動物では、群体内で一つの個虫から複数の個虫が生み出される。個虫どうしは血管などで繋がっており、栄養などを共有しており、個虫の集合体である群体で一つの“個体”のように振る舞う。

ホヤ類は雌雄同体で、卵巣も精巣も持っている。単体性のホヤ類では、海水中に放精放卵を行い、その卵や精子は別な個体に由来する卵や精子と受精する。群体性のホヤ類では、前文の有性生殖を行うこともできる。群体内の個虫がそれぞれ卵巣と精巣を持っており、放精放卵を行う。群体がまさに個体のように振る舞うのである。単体性も群体性も受精卵からはオタマジャクシ型幼生が孵化し、岩などに付着すると変態を開始する。群体性のホヤ類の場合は、変態後に無性生殖を行い、群体を形成する。

### 動かない動物の進化を研究する

私がホヤ類を研究し始めたのは、4年くらい前。私は黙って椅子に座って研究することができないタイプで、フィールドに出るような研究室を選んだ。その後は海に行っておヤを観察・採集する日々であった。ホヤ類の中では、群体性も単体性も含むシロボヤ科を対象に研究してきたのだが、ある日、群体性のホヤ類には群体の度合いが様々であることに気が付いた。ホヤ類は水を吸う孔＝入水孔と水を出す孔＝出水孔を持つ。群体性ホヤ類には、個虫一つ一つが入水孔と出水孔をもつ種と、共同出水孔と呼ばれる複数の個虫で出水孔を共有する種がある（図4, 5）。向井（2001）ではこの入水孔と出水孔をもつものは集合

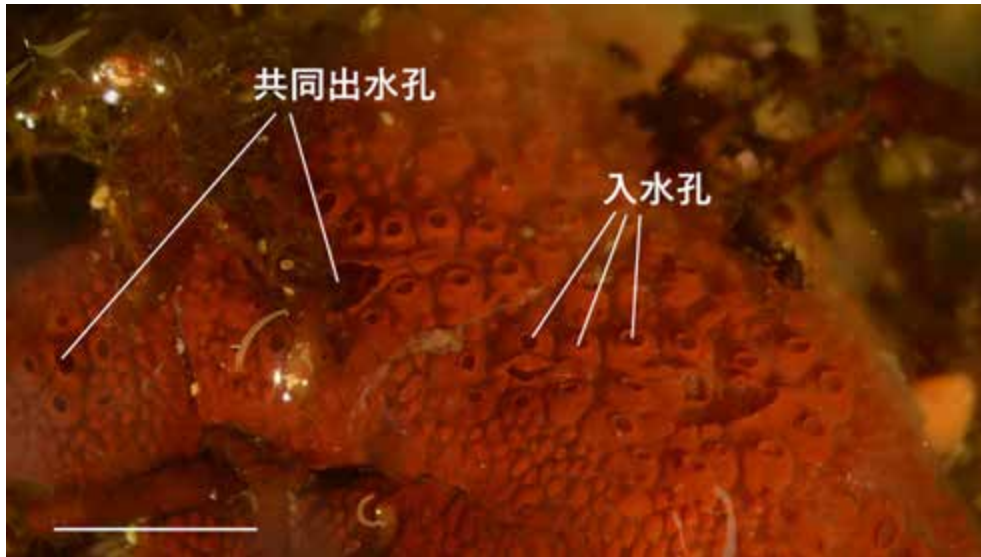


図4 群体ホヤ。イタボヤ *Botrylloides violaceus*。スケールバーは5 mm。

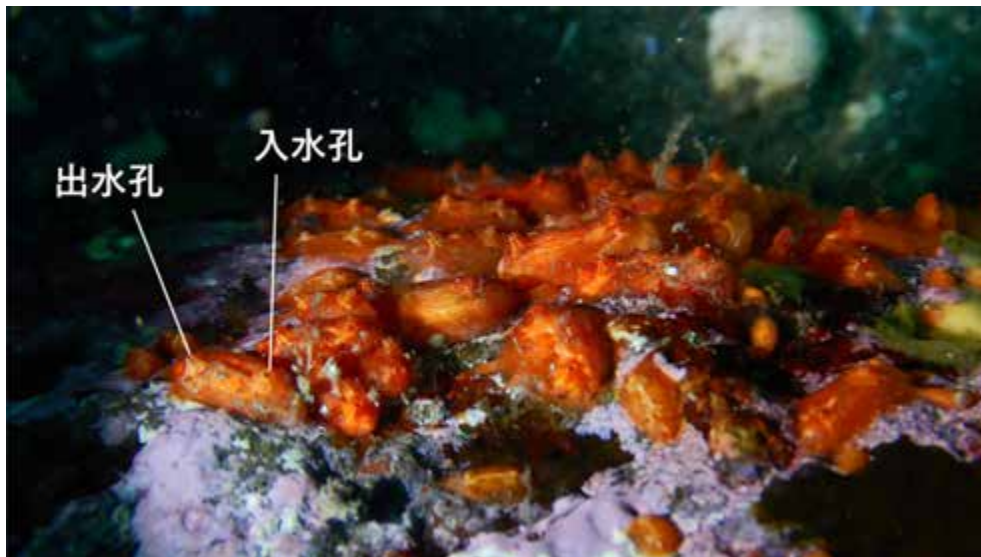


図5 集合ホヤ。ミサキマメイタボヤ *Poryandrocrpa misakiensis* の水中写真。

ホヤ、共同出水孔をもつものは群体ホヤと呼んでいる。シロボヤ科においては、伝統的に単体性ホヤ類を含むグループをシロボヤ亜科、集合ホヤ類をアラレボヤ亜科、群体性ホヤ類をイタボヤ亜科に分類してきた。これを私が遺伝子を利用した系統解析を行い、進化の過程を推測したところ、シロボヤ亜科とアラレボヤ亜科は系統関係を反映していないことや単体ホヤ類の中から集合ホヤへと進化した種が現れ、さらに集合ホヤの中から群体ホヤへと進化したこと、集合ホヤの中から単体ホヤへと先祖返りした種も存在することが推測された (Hasegawa & Kajihara, 2019)。この系統解析では、統計学的な支持率の高さが重要であるが、本研究の一部においてこの支持率がまだ低いという問題が残されている。

直近の研究目標はシロボヤ科内の分類体系の整理と系統解析の支持率を高くすることである。現在、この目標を達成するためには採集のために海に行く日々を相変わらず過ごしている。海洋生物愛好家の皆さんとはどこかの海でお会いする日があるかもしれない。

#### 参考文献

Bourlat S. J., Juliusdottir T., Lowe C. J., Freeman R., Aronowicz J., Kirschner M., Lander E. S., Thorndyke M., Nakano H., Kohn A.

B., Heyland A., Moroz L. L., Copley R. R. and Telford M. J. (2006) Deuterostome phylogeny reveals monophyletic chordates and the new phylum Xenoturbellida. *Nature* 444: 85-88.

Edgecombe G. D., Giribet G., Dunn C. W., Hejnol A., Kristensen R. M., Neves R. C., Rouse G. W., Worsaae K. and Sørensen M. V. (2011) Higher-level metazoan relationships: recent progress and remaining questions. *Organisms Diversity and Evolution* 11: 151-172.

Hasegawa N. and Kajihara H. (2019) A redescription of *Syncarpa composita* (Asciacea, Stolidobranchia) with an inference of its phylogenetic position within Styelidae. *ZooKeys* 857: 1-15.

Lambert G. (2005) Ecology and natural history of the protochordates. *Canadian Journal of Zoology* 83: 34-50.

Nishikawa T. (2017) Chapter 26 Taxonomy of ascidians (Urochordata: Asciacea) in Japan: Past, present, and future. In: Motokawa M. and Kajihara H. (eds.) *Species Diversity of Animals in Japan*. Springer Japan. Tokyo. 679-702.

Pisani D., Pett W., Dohrmann M., Feuda R., Rota-Stabelli O., Philippe H., Lartillot N. and Wörheide G. (2015) Genomic data do not support comb jellies as the sister group to all other animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112(50): 15402-15407.

向井秀夫 (2001) 群体の生物学。群体の生物学刊行委員会。



# 餌から武器を盗んで利用する ミノウミウシの防御機構

Defense mechanism of Aeolids to steal weapons from cnidarian preys

筑波大学大学院 日本学術振興会特別研究員 (PD) 戸川 優弥子 (Togawa, Yumiko)

## ウミウシの色や形

巻貝という言葉を知るとほとんどの人は螺旋状の硬い殻を持つ生き物を思い浮かべるだろう。ところが中には貝殻を持たないグループも存在する。ウミウシがその一つである。ウミウシと言えば赤、黄色、青といった派手な色合いとユニークな形により多くの人々の注目を集めている。それは研究者も例外ではなく、これらの色や形にどのような生態学的意義があるのか、またどのような進化の過程を経て獲得されてきたのかなど様々な観点から研究が行われてきた。

それらの研究結果から、ウミウシの色や形は敵から身を守ることに役立っていることが分かってきた。まず派手な体色は、自然界において有毒あるいは不味である生き物の多くが持つ特徴（警戒色）であり、捕食者は経験的にそのような体色のものを避けるようになっているため被食回避につながっている。また、反対に目立たない体色は周囲の環境に紛れ込むのに適しており（隠蔽色）、敵に見つからないという利点がある。形も同様にウミウシが生息する場所の底質や他の生き物を模倣する役割を持ち、捕食者から逃れることに有利に働くようであるが、それ以外にも防御に役立つことがある。その一例として、ここではミノウミウシの盗刺胞について紹介したい。

## ミノウミウシの盗刺胞

私が研究対象とするミノウミウシは名前にもあるようにミノという突起を背中にもつ。この突起の役割については古くから議論されており、体表面積を広げて呼吸を効率的に行うためだという説がある。ところがミノの構造を見る限り、どうやら呼

吸のためだけに存在するわけではないようである。ミノウミウシの中でもオオミノウミウシ上科というグループに属する種のミノを顕微鏡で観察すると、ミノの先端には袋状の構造があることが分かる（図1）。そしてその中にはミノウミウシの餌である刺胞動物由来の刺胞が確認できる。刺胞動物とはクラゲやイソギンチャク、ヒドロ虫（図2左）などを含むグループで、多くの人をご存知の通りこれらに触ると皮膚が炎症を起こすことがある。これは刺胞動物特有の刺胞という武器細胞の仕業である。刺胞はカプセル状の細胞内器官であり、刺胞細胞にある刺針というセンサーが刺激を察知するとカプセル内に格納されている毒針が発射する仕組みになっている（図2右）。ミノウミウシはこれを体内に取り込んで武器として利用していると考えられている。このように餌から刺胞を盗むことから、盗刺胞現象と呼ぶようになった。刺胞が捕食者に対して実際どれくらいの効果を発揮しているかは、盗刺胞現象において非常に興味深いトピックの一つであるが、残念ながらそれを定量的に調べることは難しく、今のところ明確な答えは得られていない。

ミノウミウシのミノから刺胞が確認された当初は、ミノウミウシ自身が産生している可能性も否定できなかった。そこで研究者たちは刺胞の由来を明らかにすべく、長期間刺胞動物を与えずに飼育した個体や刺胞動物がない環境で育った個体のミノについて観察を行った。そして刺胞動物を与えなかったミノウミウシのミノには刺胞が存在しないことが分かり、盗刺胞現象の存在が認められるようになった（Grosvenor, 1903）。ちなみに、ミノウミウシ以外では、ヒラムシやクシクラゲの仲間で盗刺胞現象が確認されている。

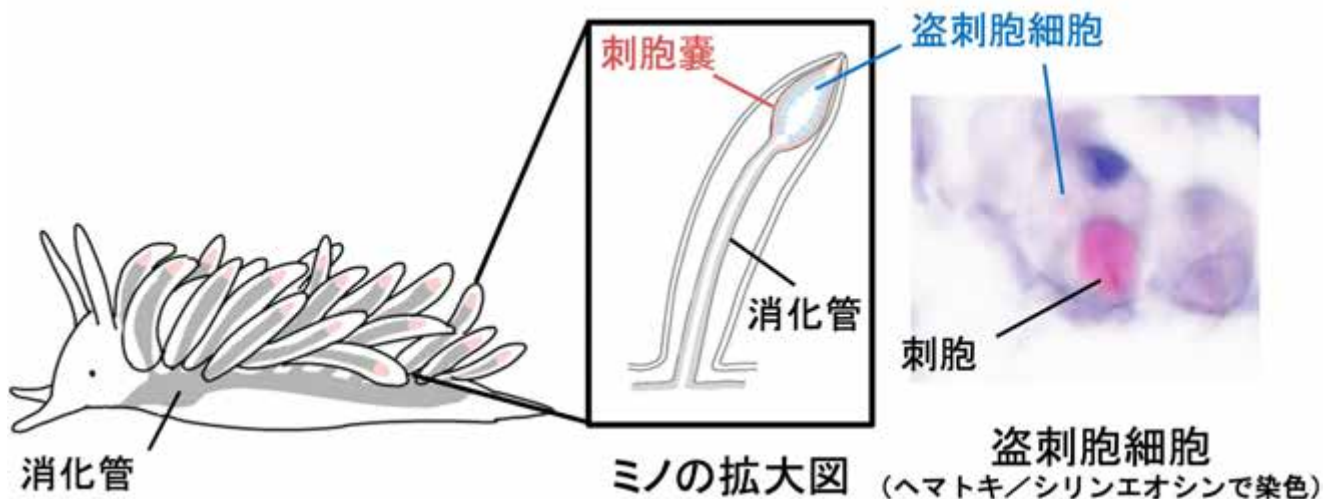


図1 ミノウミウシの消化管およびミノの模式図。

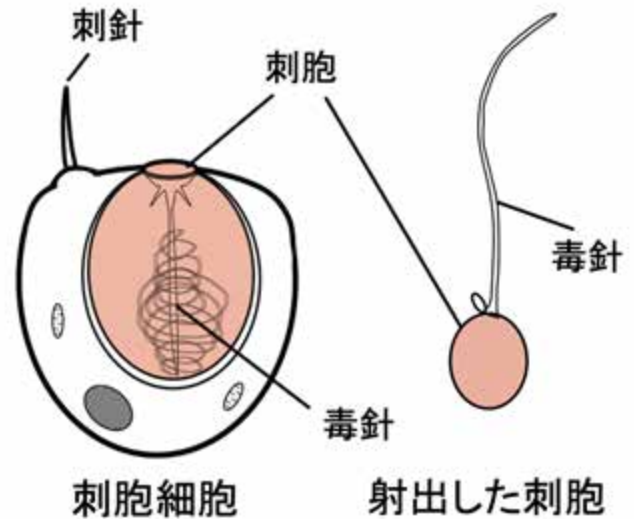
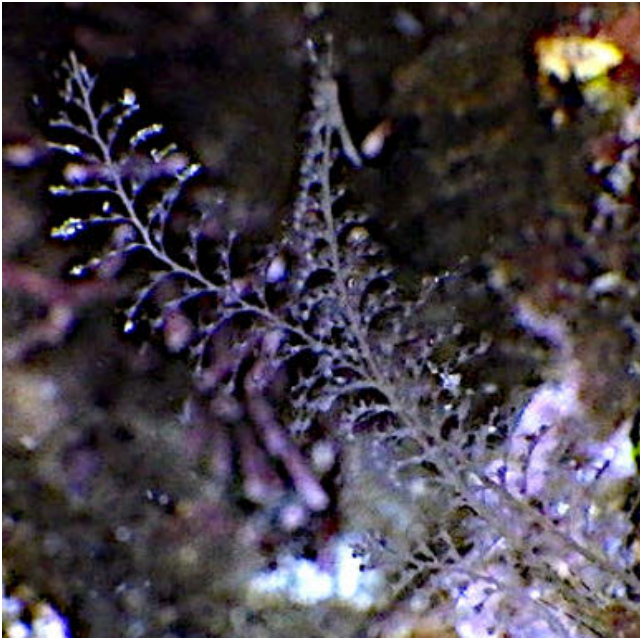


図2 左：刺胞動物の一種であるヒドロ虫、ハネウミヒドラ *Halocordyle disticha*, 右：刺胞細胞と射出した刺胞の模式図。

## 盗刺胞の何がすごい？

盗刺胞現象は生物学者にとって非常に興味深いテーマである。通常、食物は体内に取り込まれると胃や腸の中で消化を受けて細かく分解されるため、元の形や性質はほぼ失われた状態になる。そして最終的には栄養源として吸収されるか、不要なものは排泄物として体外に出される。したがって、私たちがりんごを食べた次の日に体液がりんごジュースに置き換わったり、それを体に貯めておいたりすることは不可能である。ところが盗刺胞現象はその限りではない。ミノウミウシは刺胞動物を食べて、特定の細胞をそのままの形で利用することが可能である。これは生物界全体で見ても極めて特殊な現象であり、その背景にある仕組みを解明できれば生物学に新しい概念をもたらすことに繋がるかもしれない。

## 刺胞嚢の構造

ミノウミウシの消化管は図1のように体幹部から枝分かれして、すべてのミノに入り込んでいる。ミノウミウシに食べられた刺胞動物の細胞のほとんどが消化される一方で、刺胞だけが消化されずにミノ先端の袋構造（刺胞嚢, cnidosac）まで運ばれる。さらに刺胞嚢の内部には盗刺胞細胞（cnidophage）という細胞が並んでおり、この細胞は刺胞を選択的に取り込む。ミノウミウシの種類によっては刺胞嚢に開口部が存在し、そこから刺胞を放出することで防御機構として使われる（Edmunds, 1966）。

## なぜ刺胞は射出しないのか？

刺胞が取り込まれる過程でまず疑問として挙げられるのが、なぜミノウミウシは刺胞動物の刺胞に刺されないのかという点である。実を言うと全く刺されない訳ではない。刺胞の何割かは摂食の際に発射してしまう。しかしミノウミウシの分泌する粘液には刺胞の射出を抑制する作用があり、それにより発射しなかった残りの刺胞を刺胞嚢に取り込んでいるのである（Greenwood, 2004）。また、まだ射出機能のない未成熟な刺胞を取り込んで刺胞嚢の中で成熟させているのではないかという

説（Obermann *et al.*, 2012）もあるが、これらについてはまだ未解明の部分が多く更なる調査が必要である。

## 最近の研究

### —盗刺胞細胞が刺胞を取り込む機構について—

盗刺胞におけるもう一つの疑問は、盗刺胞細胞がどのような働きによって刺胞だけを選択的に取り込んでいるのかということである。私はこれを解明するために盗刺胞細胞で特異的に発現する遺伝子について調査を行った。

まず発現遺伝子を調べるとはどのようなことを簡単に説明する。一個体の生物が持つほとんど全ての細胞は同一のDNA（生物の設計図のようなもの）を持っている。全ての細胞が同じ設計図をもとに作られているにもかかわらず、皮膚や内臓、脳といった全く異なる器官を形成できるのは、参照される設計図の範囲（遺伝子）が異なるからである。つまり細胞の種類によって利用されている（発現している）遺伝子が異なる。RNA-seq法という技術を用いれば標的の細胞で発現している遺伝子を網羅的に調べることができ、そこからその細胞の性質や役割を予測することも可能になる。

私はムカデミノウミウシ *Pteraeolidia semperi* というミノウミウシの一種（図3）を用いて、ミノの先端で特異的に発現している遺伝子を調べた。その結果、免疫システムに関連する遺伝子が高発現していることが分かった。免疫とは、異物が体内に入り込んだ時にそれを察知し、排除しようとする働きのことである。当然ながら私たち人間にもそのシステムは存在し、マクロファージなどがその役割を担う細胞として代表的なものである。マクロファージは異物を認識するとそれを飲み込み、内部で消化することができる。盗刺胞細胞はこのような免疫システムの、異物を認識する機能とそれを細胞内に取り込む機能を転用しているのではないかということが今回の実験結果から示唆された。

### 盗刺胞の能力はどうやって獲得されたか？

進化とは合目的に進むものではなく、その生物を取り囲む環境や遺伝子の関係でランダムに生じるとされている。つまり、





図3 ミノウミウシの一種。ムカデミノウミウシ *Pteraeolidia semperi*.

ミノウミウシが最初から刺胞を武器として利用するために狙って取り込むようになったわけではなく、偶然の出来事が重なり盗刺胞という形になったと考えるのが自然である。盗刺胞を行うウミウシが出現するに至ったシナリオは以下のような流れではないかと考えられる。

1. ウミウシの中で刺胞動物を食べる種が出現する。これは、他に刺胞動物を餌とする種が少なく競争率が低いために生存に有利な性質であると考えられる。
2. 刺胞が難消化性であるためにウミウシの体内に残留する。あるいは、刺胞を消化するとカプセル内の毒液がウミウシの体内に漏れ出し有害であるため、消化しない個体の方が有利であったとも考えられる。
3. 刺胞を消化しない種は捕食者に食べられる確率が下がり、種として繁栄するようになった。

現段階ではまだ仮説に過ぎないが、それぞれのプロセスの背景には、おそらく免疫システムの転用やミノ突起の獲得・構造改変に伴う遺伝子の変化がある。今後はそれらに着目し、さらに多角的な研究を進めることでより明確な答えに近づけると期待している。

### ウミウシ研究の難しさ —採集と飼育—

ウミウシの研究がなかなか進まない要因の一つに飼育が難しいということがある。ウミウシは種によって食べる餌が限られていることが多く、長期飼育のためにはまずそれを特定しなければならない。そして仮に餌が特定できたとしてもその確保が

難しいこともままある。また、継代飼育はさらに難易度が高く、より詳しい生態調査が必要になる。したがって、実験室内での飼育法が確立されていない種について研究を始めるには、多くの場合季節を問わず海に通い詰めなければならない。私は修士課程からウミウシ研究を始めて海に出るようになったが、実は水泳が苦手だったため少々苦勞した。それだけでなく冬の海での採集は過酷である。もし将来的にウミウシの研究者になりたいという人がいれば今のうちから、体力と肺活量、海での実地経験を積んでおくことを強くおすすめしたい。

### 引用文献

- Edmunds, M. (1966) Protective mechanisms in the Eolidacea (Mollusca Nudibranchia). *J. Lin. Soc. Lond. Zool.* 46: 27-71.
- Greenwood P. G., Garry K., Hunter A. and Jennings M. (2004) Adaptable defense: a nudibranch mucus inhibits nematocyst discharge and changes with prey type. *Biol. Bull.* 206: 113-120.
- Grosvenor G. H. (1903) On the nematocysts of aeolids. *Proc. R. Soc. Lond.* 72: 462-486.
- Obermann D., Bickmeyer U. and Wägele H. (2012) Incorporated nematocysts in *Aeolidiella stephanieae* (Gastropoda, Opisthobranchia, Aeolidioidea) mature by acidification shown by the pH sensitive fluorescing alkaloid Ageladine A. *Toxicol.* 60: 1108-1116.



# 藻場に生息する ヨコエビ類の群集動態

Dynamics of gammarid assemblage associated with macroalgal beds

鹿児島大学水産学部 小玉 将史 (Kodama, Masafumi)

## 藻場のヨコエビ類

うみうし通信の読者の皆さまは、「藻場」という言葉をご存知のことだろう。藻場とは、海藻や海草が繁茂する場所を指す言葉だ。藻場には、魚類や甲殻類、貝類、多毛類など、実に多種多様な生物たちが生息している。その中でも筆者が研究対象としているのは、ヨコエビ類という甲殻類の一群だ。ヨコエビ類とは、軟甲綱フクロエビ上目端脚目に属する動物群であり、その多くは成体でも体長10 mm以下と小型である。名前にエビと付いているが、十脚目のいわゆるエビ類とは上目レベルで異なり、どちらかというダンゴムシ類やアミ類などに近縁な動物群だ。ヨコエビ類の分類や生態、体制などの概略については、過去に本誌においても紹介されているのでぜひ参照されたい(有山, 2011)。

藻場の生物の中でもヨコエビ類の現存量はとりわけ膨大であり、しばしば藻場の葉上動物群集において個体数、生物量共に優占する。その高い生息密度から、海藻類や微細藻類などを食べ、魚類などに食べられることによって、低次生産者と高次捕食者を食物網においてつなぐ役割を担っている。ヨコエビ類は、藻場の食物網を支える極めて重要な分類群であり、藻場生態系のことを理解するためには、ヨコエビ類の知見が不可欠と言っても過言ではない。

また、ヨコエビ類は、ただ現存量が多いだけでなく、種数も非常に多い分類群だ。一つの海藻群落を調べただけでも数十種が出現することがある。その一方、日本において海産ヨコエビ類の分類学的研究は遅れている。未記載種や再検討が必要な種が多数存在しており、また、種同定のための初学者向けの資料も充実しているとは言い難い。そのため、ある程度習熟した者でなければ、ヨコエビ類の種同定はしばしば難しい(筆者も常に難儀している)。そのせいもあってか、国内においては、藻場のヨコエビ類の生態学的研究は、その重要性に比して必ずしも多くはない。

筆者は、ヨコエビ類が藻場生態系に果たす役割をより具体的に明らかにしたいと考え、岩手県大槌湾の藻場において研究をスタートさせた。研究を行うにあたっては、まず、その藻場にどのようなヨコエビ類が出現するのか把握する必要がある。そこで、まずは複数の海藻・海草類の群落を対象に、ヨコエビ類の出現動態やそのメカニズムを調べることにした。本稿では、特に、多年生ホンダワラ類のエゾノネジモクからなる海藻群落において行った研究について紹介したい。

## 海藻群落という生息場

海藻群落におけるヨコエビ類の出現動態を調べる上では、生息場としての海藻群落の特性を考慮することが重要だ。例えば、海藻群落を構成するのは生きた海藻なので、当然、季節的に生長したり枯れたりする(図1)。生息基質である海藻類の季節消長は、ヨコエビ類を含む葉上動物の生息環境を劇的に変化させ得る。このような海藻類の季節消長の影響を受けて葉上動物

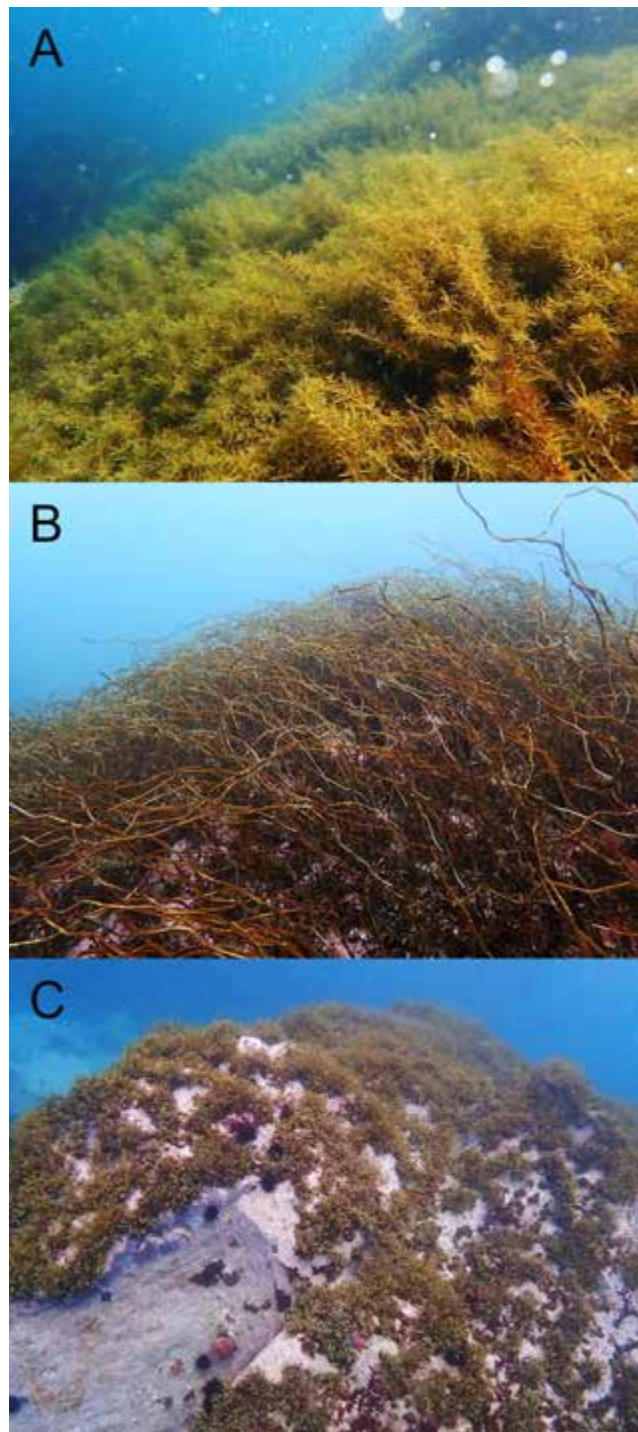


図1 エゾノネジモク群落の季節消長。A, 7月:最も繁茂する季節であり、藻体は多くの葉を備える。B, 9月:葉状部は枯死しつつあり、落葉した主枝と仮根部のみが残る。C, 12月:枯死した葉状部は全て流出し、新たに生じた新芽が伸びつつある。Kodama et al. (in press) より出版社の許可を得て引用。



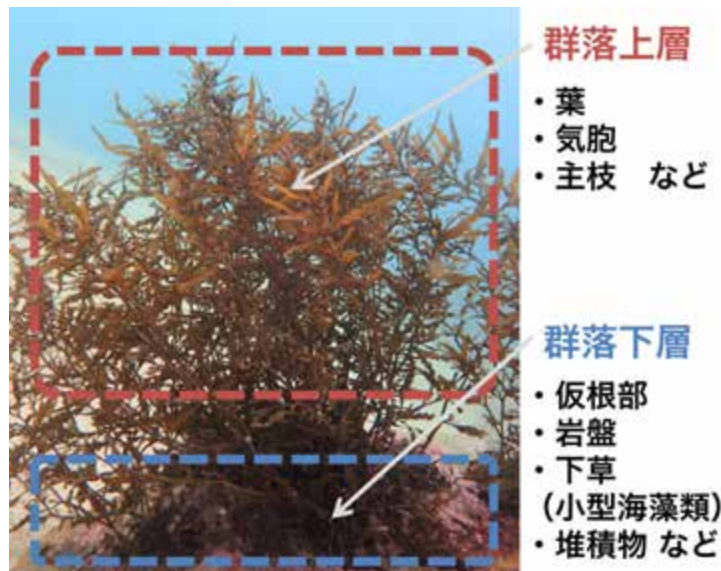


図2 エゾノネジモク群落内における上層と下層の環境の違い。

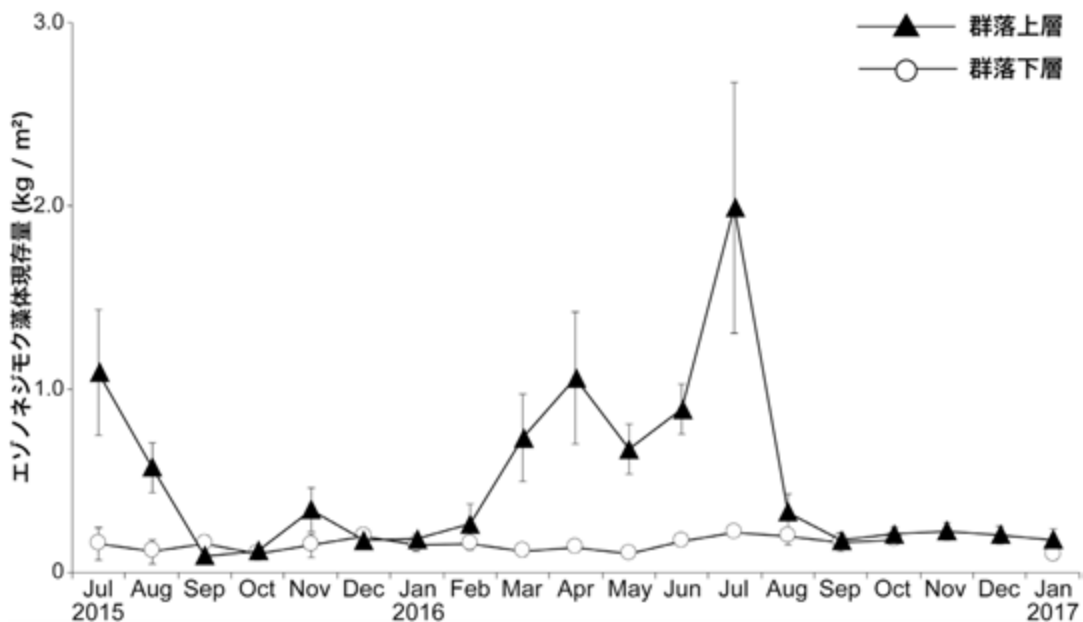


図3 エゾノネジモク藻体現存量の季節変化。誤差棒は標準偏差を示す。Kodama et al. (2020) より出版社の許可を得て改変引用。

の群集構造も大きく季節変化することが知られている (Taylor, 1998など)。

考慮すべき点は他にもある。海藻類の藻体は、ヨコエビ類のような小型葉上動物よりも遥かに大きいうえ、様々な器官に分化している。そのため、体サイズの小さなヨコエビ類にとって、海藻群落内部の環境は均質とは言い難い。例えば、同じ群落であっても、群落上層には葉や気胞などからなる葉状部が発達し、下層には付着器である仮根部のほか、下草となる小型海藻類、堆積物などが存在している (図2)。このような環境の違いを受けて、同じ海藻群落の中でも、群落上層と下層で全く異なる底生動物群集が形成されることがある (Hirst, 2007など)。

このように、ひとくちに海藻群落と言っても、体サイズの小さなヨコエビ類から見ると、群落内部の生息環境は空間的に不

均質であり、しかもその生息環境は季節的にも大きく変化する。本研究では、これらの点を踏まえ、エゾノネジモク群落を上層と下層に区別して、ヨコエビ類とエゾノネジモク藻体を毎月定量採集することとした。これにより、エゾノネジモク藻体の季節消長を明らかにするとともに、藻体の季節消長に伴って群落上層・下層のヨコエビ類の群集構造がどのように変化していくかを調べた (Kodama et al., 2020)。

### エゾノネジモクの季節消長とそれに対するヨコエビ類群集の応答

エゾノネジモク藻体の結果からみていこう (図1, 3)。群落上層では、エゾノネジモク葉状部の生長・枯死に伴って、藻体現存量が大きく季節変化した。秋に新芽が出て、翌年初夏ごろ

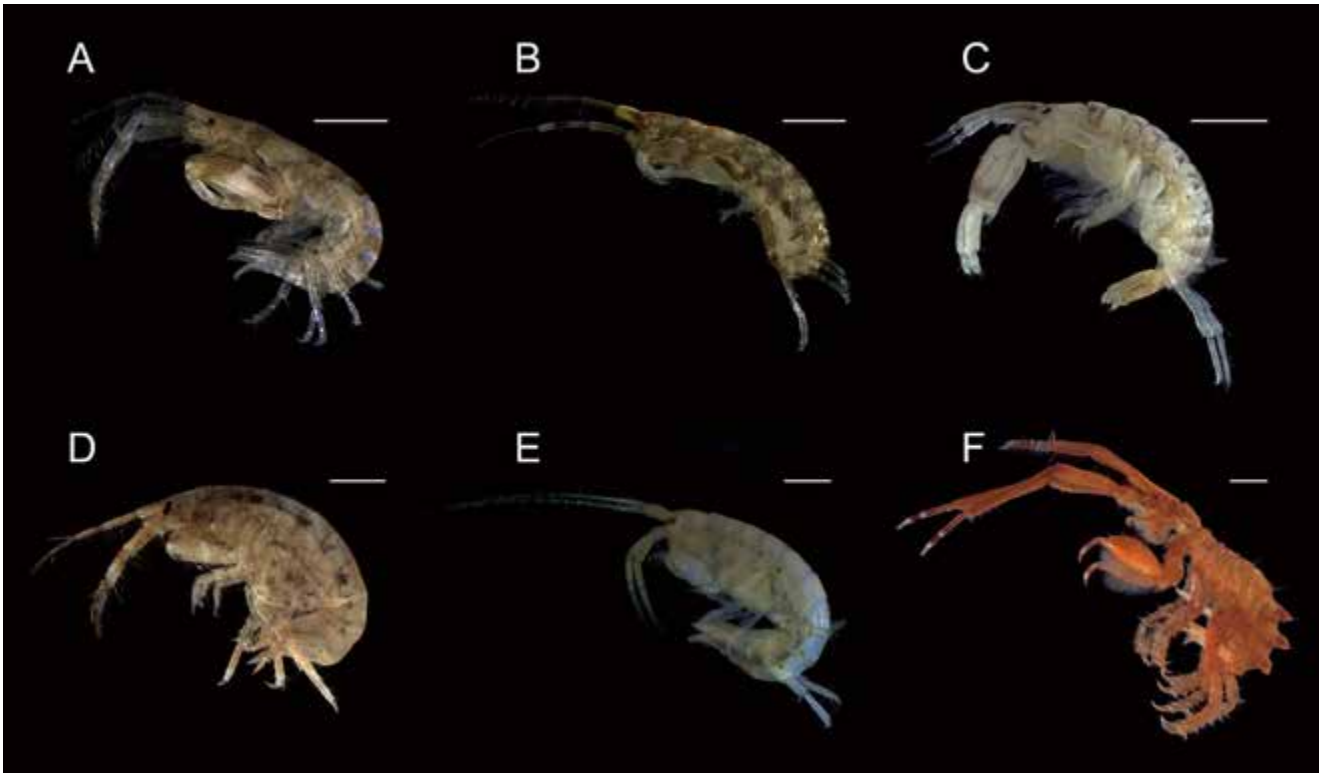


図4 エゾノネジモク群落に出現したヨコエビ類の一部の種. A, モリノカマキリヨコエビ *Jassa morinoi*. B, イソホソヨコエビ *Ericthonius pugnax*. C, *Monocorophium* 属の1種, D, ニホンソコエビ *Gammaropsis japonica*. E, ニセヒゲナガヨコエビ属 *Sunaphitoe* の1種. F, ドロノミ属 *Podocerus* の1種. スケールバーは1.0 mm. Kodama *et al.* (2020) より出版社の許可を得て改変引用.

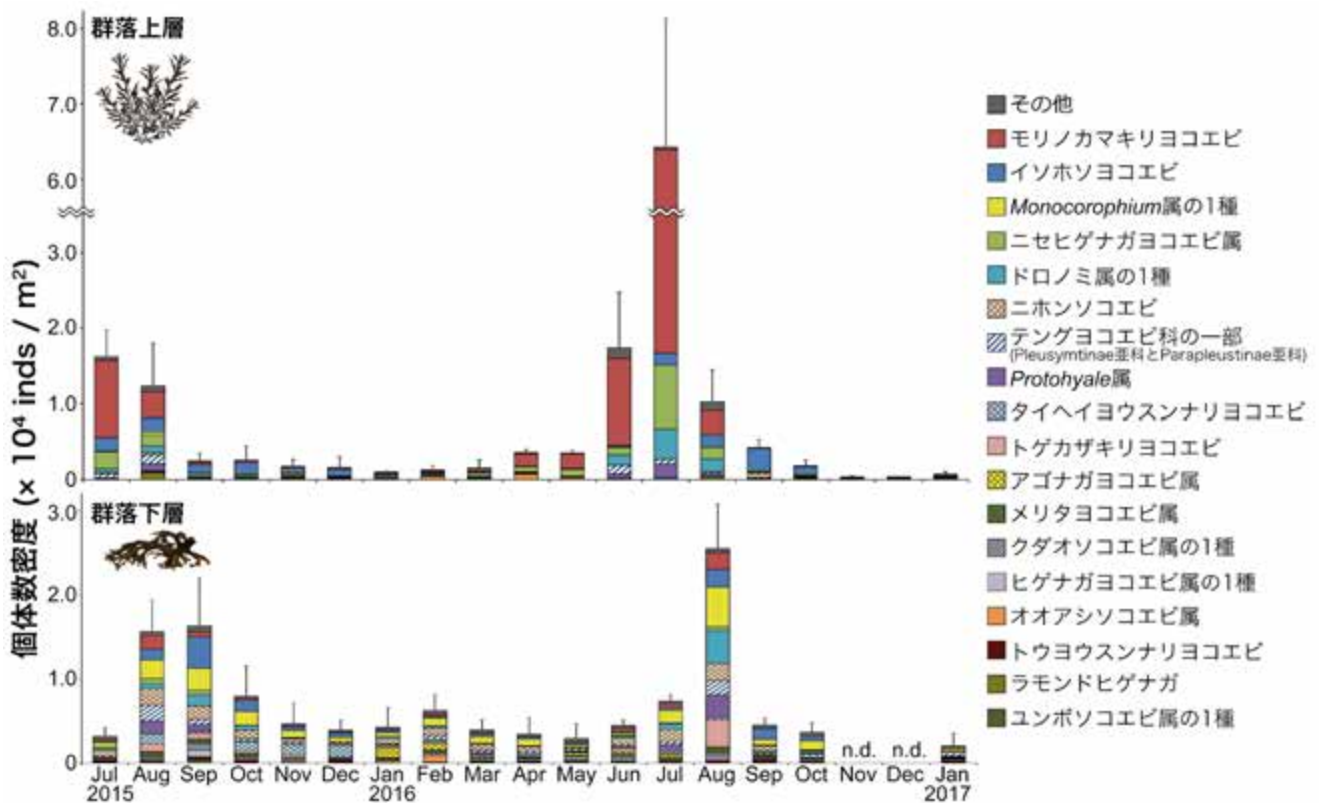


図5 エゾノネジモク群落におけるヨコエビ類の群集構造の季節変化. 誤差棒は標準偏差を示す. Kodama *et al.* (2020) より出版社の許可を得て改変引用.



まで大きく生長したのち、晩夏から秋にかけて枯死脱落する、という季節消長パターンを確認することができた。一方、群落下層では、エゾノネジモクの現存量は一年を通して低水準で安定していた。これは、群落下層には主に仮根が存在し、仮根は季節的にあまり生長・枯死しないためと考えられる。

それでは、エゾノネジモクの季節消長に対して、ヨコエビ類はどのように応答していたのだろうか(図4, 5)。ヨコエビ類の群集構造やその季節変動のパターンは、群落上層と下層とで大きく異なった。群落上層では、ヨコエビ類の個体数密度と藻体現存量の季節変動パターンはよく合致しており、藻体が繁茂する春から夏にかけて個体数密度が増加し、藻体が枯死する晩夏から秋には個体数密度も激減した。この合致は、藻体現存量の増減がヨコエビ類の生息可能空間の増減に直結するためと考えられる。個体数密度が高い時期には、優占種モリノカマキリヨコエビが全体の7割程度を占めた。群落上層におけるヨコエビ類全体の急激な増減は、主に本種の増減によるものであったと言えよう。

群落下層では、上層とは全く異なるヨコエビ類群集が形成され、総じて上層よりも多様な種が出現した。仮根部の現存量が周年安定していた群落下層においても、ヨコエビ類の群集構造は季節変化し、特に、上層の藻体が枯死する晩夏において、下層のヨコエビ類の個体数密度が急激に増加していた。これはおそらく、上層で枯死した藻体やそれに由来するデトリタスの一部が沈降・堆積し、群落下層のヨコエビ類に餌料や一時的な生息場を供給したためではないかと考えているが、今後さらなる検証が必要である。

## 消えたヨコエビ達はどこへ?

エゾノネジモク藻体が枯れると、群落上層においてヨコエビ類は減少し、逆に群落下層においてヨコエビ類は増加することが分かってきた。この結果を色々な方にお見せして議論を交わすと、決まってお質問いただいた事柄がある。それは「海藻が枯れた際、群落上層で減少したヨコエビたちはどこに行ったのか?」という点だ。友人や先生方との議論、学会発表での質疑、学位論文審査会の質疑、あらゆる場でこのご質問をいただいた。もっともな疑問だ。私も答えを知りたい。

既往研究においては、葉上動物が季節的に減少するメカニズムは、主に死亡(特に魚類などによる捕食)と群落外への移動によって説明されている。つまり、食べられて死んでしまったか、あるいは、どこか別の場所に移動してしまったから葉上動物は減ったのだ、という説明だ。このうち、捕食による死亡が葉上動物を減少させるかについては、捕食者を排除する実験を行うことである程度検証されてきた(Edgar & Aoki, 1993など)。その一方、群落外への移動については、ほとんど実験的に確かめられていない。

そこで、エゾノネジモクが枯れる際にヨコエビ類が群落の外に移動しているかを明らかにしようと考え、群落外に移動していくヨコエビ類をトラップする野外実験を実施した。詳細はKodama *et al.*, (in press) をご参照いただきたいが、結論だけ書くと、少なくとも一部のヨコエビ類は、エゾノネジモクが枯れると群落の外に移動していることが明らかとなった。また、藻体の枯死に伴って群落外に移動する種がいる一方で、あまり枯死の影響を受けず、枯死後も群落内に高密度で出現し続ける種も確認された。どうやらヨコエビ類各種の生態の違いに応じて、枯死によって受ける影響が異なるようだ。まだまだ更なる調査が必要だが、捕食による死亡と群落外への移動はどちらも生じているらしい。これらのうち、どちらがより大きく影響するのかについては、今後明らかにしていきたいと考えている。

## 今後の展望

研究をスタートさせたのは、ヨコエビ類が藻場生態系に果たす役割をもっと具体的に明らかにしたいと考えたからだったが、ヨコエビ類の群集動態を調べるだけでかなりの時間を費やしてしまった。最近では、出現したヨコエビ類の生態系内での役割を明らかにするべく、彼らが具体的に何を食べ、何に食べられているのかについても研究を進めている。調査中の内容が多いため詳細には触れないが、これらの点においてもやはり群落上層と下層で違いがありそうだ。例えば、ヨコエビ類とその捕食者である魚類との被食-捕食関係を調べたところ、大変興味深いことに、どうやら群落上層と下層に出現するヨコエビ類は、それぞれ別の魚種に捕食されているらしいことが明らかとなりつつある(小玉ほか, 2021)。これらの結果については、いずれ学術論文として公表したいと考えているので、それまで楽しみにお待ちいただきたい。

## 謝辞

本研究を実施するにあたり、東京大学大気海洋研究所の河村知彦教授、早川淳助教、大土直哉助教、中本健太博士には、研究のご指導を頂くとともに野外調査にご助力いただいた。また、野外調査においては、東京大学国際沿岸海洋研究センターの技術職員の方々にお力添えをいただいた。本稿に用いた図の一部は、Inter-Research Science Publisher の許可を得て、学術論文上の図から一部改変の上で掲載した。本研究の一部は、公益財団法人水産無脊椎研究所2016年度個別研究助成によって行われた。ここに深く感謝を申し上げる。

## 引用文献

- 有山啓之(2011)日本におけるヨコエビ類の多様性—スベヨコエビ科を例にして—。うみうし通信 75: 5-7.
- Edgar G. J. and Aoki M. (1993) Resource limitation and fish predation: their importance to mobile epifauna associated with Japanese *Sargassum*. *Oecologia* 95: 122-133.
- Hirst A. J. (2007) Vertical stratification of mobile epiphytal arthropod assemblages between the canopy and understory of subtidal macroalgae. *Mar. Biol.* 150: 427-441.
- Kodama M., Hayakawa J., Oba S. and Kawamura T. (in press) Seasonal dispersal of gammaridean amphipods away from *Sargassum* beds in relation to macroalgal host defoliation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* DOI: 10.3354/meps13903.
- Kodama M., Kawamura T., Nakamoto K., Ohtsuchi N., Hayakawa J., Kanki T., Kitagawa T. and Watanabe Y. (2020) Effect of algal phenology on seasonal dynamics of gammarid assemblages: differences between canopy and understory strata in a *Sargassum yezeense* bed. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 634: 63-76.
- 小玉将史, 中本健太, 大土直哉, 早川淳, 河村知彦 (2021) エゾノネジモク群落に生息するヨコエビ類と魚類の被食-捕食関係。日本甲殻類学会第59回大会, オンライン開催。
- Taylor R. B. (1998) Seasonal variation in assemblages of mobile epifauna inhabiting three subtidal brown seaweeds in northeastern New Zealand. *Hydrobiologia* 361: 25-35.

## 昨今の研究助成事業について

当財団の研究助成事業は、1988年の当財団の設立と共に開始され、水棲の無脊椎動物に関する独創性ある研究の発掘・育成・促進を目的として、研究者個人や学生に対して助成を行ってきています。2021年度で30回目となり、累計助成数253件、助成総額約2億6千万円となっています。ここでは、近年の研究助成の状況や実施内容などをご紹介します。

### 研究助成の応募と交付状況

この5年間で安定して毎年計80件ほどの応募があり、過去25年と比べると、約1.5倍になっています(表1)。採択率は17%前後で、毎年、継続も含め16件程度約1500万円を交付しています。また、海外に在住する個人の研究者や日本に在住する留学生からの応募もあり、助成に至った課題もあります。このように、他機関から助成を受けにくい方などへも助成しています。

### 申請書について

- 評価を行う委員は、水棲動物研究分野の第一人者を中心に構成されていますが、必ずしも課題の対象生物の専門ではない場合があります。背景や目的などは分かりやすく、調査や実験の計画は具体的な記述をお願いします。
- マイナーな分類群や新規性の高い研究へも助成しています。評価の際に伝わりやすいよう、独創性やその研究の面白さも伝えてください。
- 当助成は1年ないし2年間で行われる研究を対象として

います。期間内に実施可能な研究計画を立てていただくようお願いしたいと思います。

### 実施後の報告書について

報告書も専門委員会で評価を行いません。よい成果があるにも関わらず、論理的に書かれていない報告書もあり、残念との意見も挙がることがあります。2020年度から評価コメントは、助成者へフィードバックしています。

### コロナ禍での助成課題の実施

2020年以降、私たちは新型コロナウイルス感染症の影響により、研究活動に様々な困難が生じています。この状況下においても助成者の皆さんには課題を進めようと工夫をしていただいております。事務局としても延長や実施内容の変更などに柔軟に対応しています。

また、新型コロナウイルスに限らず、フィールドでは、特に近年、台風や気象など様々な要因で調査が中断する事例が生じています。そうした対応も念頭に入れた研究計画が、今後求められるかもしれません。

### 今後に向けて

当助成では、今後もこの分野の研究を応援し、より活発に、発展していくことを願っています。当財団の財源のほとんどは寄付金と会費によりまかなっておりますので、今後も安定した研究助成を行うため、引き続き皆さまからのご支援とご協力をいただけますと幸いです。

(助成担当 片山 英里)

表1 近年の研究助成の状況

		2016までの平均*	2017	2018	2019	2020	2021
応募数	個別	34	40	63	63	63	48
	育成	19	19	15	21	19	29
	合計	53	59	78	84	82	77
採択数 (採択率)	個別	5 (16%)	9 (22%)	12 (19%)	11 (17%)	11 (17%)	9 (17%)
	育成	2 (13%)	4 (21%)	3 (20%)	3 (14%)	3 (16%)	4 (14%)
	合計	7 (15%)	13 (22%)	15 (19%)	14 (17%)	14 (17%)	13 (17%)

\*1995年の現行形式以降

### 編集後記

113号の表紙はモザイクウミウシ *Halgerda tessellata* です。学名の *tessellata* はラテン語で碁盤の目という意味があり、和名の由来になっているようです。海の中で目立つのではないかと疑問に思うぐらい鮮やかですね。

2021年もいよいよ年末となり、新年を迎える準備で忙しい時期になりました。2022年には、再び観察会を開催できればと願いながら計画しております。