

コツブムシ類など海産小型甲殻類の発音行動

Acoustical behavior of small crustaceans with special reference to that of sphaeromatid isopods

株式会社ちとせ研究所 中町 健 (Nakamachi, Takeru)

海産無脊椎動物の発音行動

「海の底」、または「水の底」という比喩は、どちらかといえばとても静かな様子の例えに使われることが多いかと思う。しかし実際の海の底は、多くの無脊椎動物が発する音で満ちている。例えば、テッポウエビの高速ハサミ閉じ行動に伴う破裂音 (see, Dumortier, 1963 for review) やヤドカリが貝殻闘争で発する打撃音 (Briffa & Elwood, 2000; Briffa & Elwood, 2001) など、甲殻類の様々な分類群で発音する行動が知られている。テッポウエビの発音は水中の無脊椎動物由来の音としては研究の歴史が長い (Johnson *et al.*, 1947; Everest *et al.*, 1948)。しかしこの破裂音が高速ハサミ閉じにより発生する水流と、それに伴って発生するキャビテーション気泡崩壊により発生することは2000年代に入ってから検証された (Versluis *et al.*, 2000; Tang & Staak, 2019)。最近では多毛類のオトヒメゴカイの仲間が同種他個体で向かい合わせになったときに高速水流を口吻から放つことで発音する (Goto *et al.*, 2019) ことが知られ、音を出す構造と発音行動が甲殻類以外の水産無脊椎動物にも存在することが判明している。

甲殻類の生活における音の機能

音の役割については長らく、野外や水槽での観察から推量するほかなかったが、最近ではアメリカザリガニの発音 (Buscaino *et al.*, 2012) やヒラツメガニのなかまの発音 (Buscaino *et al.*, 2015)、それからハクセンシオマネキの発音 (Takeshita & Murai, 2016) で異性を引きつける信号として機能することが実験により検証されている。テッポウエビではテリトリーや菓

の防衛に音を用いている (Lillis *et al.*, 2017; Duffy *et al.*, 2002) ことが判明している。また、イセエビでは発音が捕食者であるタコの掴みかかりから逃れやすくする (Bouwma & Herrnkind, 2009) ことが示されている。

しかし、これまで発音行動の役割が研究された甲殻類は体が比較的大型 (体長数 cm ~ 数十 cm) で観察しやすい開けた環境に生息していて、観察される (聴かれる) 音は人間の耳にも聞き取りやすい大きな音を出すもの限られていた。潮間帯の岩場や潮下帯にいる端脚類や等脚類といったより小さな体の甲殻類 (ここでは体長数 mm ~ 1 cm を指すものとする) に発音行動が存在するか否かは、種数の多さもあってほとんどの種で知られていない。しかし古くから、端脚類のある種では咬脚に摩擦音を発生させるとしき構造 (Stephensen, 1938) が発見されている。また、タナイス類ではハサミの指節と前節をこすり合わせて音を出すと考えられる横溝 (Kakui *et al.*, 2010) が発見されている。最近では、等脚類のウミナナフシの一種でも摩擦発音器官と考えられる構造が見つかっている (Kakui & Shoki, 2021)。近年、ハイスピードカメラの撮影による研究の発展に伴い、端脚類の1種で咬脚を高速で閉じることでスナッピング音を発生させる (Longo *et al.*, 2021) ことが判明している。個人的にはまだまだ、多くの種で発音行動が観察されないままになっていると考えている。

コツブムシ類の生活における音の機能

水生の等脚類であるコツブムシの仲間では、いくつかの種のオスは、繁殖期の住処 (カイメンの胃腔やフジツボの死殻の穴) の入り口に頭をつっこみ、尾肢と尾節を外側に突き出す姿勢を



図1 フジツボの殻の中のニホンコツブムシ (赤○内)、オスが尾節の後ろ末端をフジツボ殻の開口部から外に出して定位している。写真は水槽の中に殻を置いた状態で撮影したもののだが、海中から採集した場合も同じ姿勢をとることが多い。



図2 ガラス水槽の壁に接着された、半分に切ったプラスチックチューブの中にある2匹のニホンコツプムシのオス。右のオスが先にチューブのなかにおいて、左のオスはあとから水槽に入れられた個体である。このときは、右のオスが発音した。右のオスの体についているピンク色のものは先に水槽に入れたことを示す塗料である。

取る(図1)。オスが防衛する住みかの中には、複数のメスがあり、そこで繁殖する(Holdich, 1968; Shuster, 1989)。

ニホンコツプムシのオスでは、フジツボ内でほかのオスと出会ったときに発音をする(図2)ことが観察された(Nakamachi *et al.*, 2015)。体長10~20 mmほどのオスが発する音だが、水槽から離れた人間の耳にも届くほどの大きさで発音する。興味深いことには、片方のオスが発音すると、数秒後に他方のオスも発音することがある。発音が種内の社会関係においてどのように機能しているかは、「ライバルのオスや捕食者への威嚇」と推定されるにとどまっているが、摩擦音を媒介として、フジ

ツボの殻の所有を巡る何らかの信号のやり取りをしていることが暗示される。

シリケンウミセミのオスは、腹節の背中側に、体の後方に向かって伸びる1本のツノのような突起を持つ。さらに、オスの尾肢はメスのそれに比べて非常に大きく発達する。この種もまた、フジツボの死殻に1~数匹のオスと多数のメスからなる集団を作り、そこで繁殖をする(Nakamachi & Asakura, 2020)。プラスチックパイプを短く切って、水槽の壁際の底に断面を立てて接着し、パイプの中に1匹のオスを定位させ、しばらくしてから水槽に後から他の個体を入れると、先にパイプにいたオスと後から来たオスが争う様子を観察できる。元からいたオスはパイプの入り口で突起を素早く上下に振って、入ってこようとする個体を叩く行動をとる(図3)。突起をふりおろすのと同時に摩擦音が発生する。大きくても体長8 mmほどにしかならないシリケンウミセミのオスではあるが、この音もまた、人間の耳でも聞こえるほどの大きさである。イセエビなどでは、トゲのついた長い触角を外敵に振り下ろす際に、触角の発音器から摩擦音を出すことが知られており、魚など外敵に対しては触角による攻撃と発音による威嚇を組み合わせ、捕食者に攻撃をためらわせ、捕食を回避することに役立っていると考えられている(Bouwma, 2006)。シリケンウミセミのオスの発音もまた、外敵やほかのオスに対して、角で挟むという脅しとして働くのかもしれない。

より小さなサイズの甲殻類で、発音の役割を解明することは水中での音や振動による交信が現在知られているよりも多くの海産無脊椎動物で行われていることを明らかにするかもしれない。また、人間の海洋活動による音の影響が、多くの動物のそうした交信を攪乱していることを明瞭にするかもしれない。しかし個人的にはなにより、海底で行われているかもしれない生き物たちの「内緒話」を想像するのは非常に心が踊ると思う。



図3 水槽の底に接着した短いプラスチックチューブの上にいる、2匹のシリケンウミセミのオス。右のオスはチューブの中から尾肢(白矢印)とツノ状突起(赤矢印)をつきだして定位している。このようなときにほかの個体がチューブに入ろうとすると、ツノ状突起を勢いよく上下に振りながら摩擦音を発する。なお侵入する個体がメスでも、元からいたオスは発音する。

筆者は現在、コツプムシを始めとした海産動物の研究を職業としては行っていないが、何らかの形で研究を続けられればうれしいと思っている。

謝辞

ニホンコツプムシ研究に関しまして、島根大学在学中、また卒業後も島根大学隠岐臨海実験所の広橋教貴教授、吉田真明准教授、丸山好彦准教授、大津浩三名誉教授、西崎政則様をはじめ皆様に、また、シリケンウミセミの研究に関しまして、京都大学大学院在学中に京都大学瀬戸臨海実験所の朝倉彰教授をはじめ皆様に多大なご指導・ご鞭撻・ご協力を賜ったことをこの場を借りて深く御礼申し上げます。また、京都大学大学院在学中に行ったニホンコツプムシの研究に関しまして、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させていただいたことを感謝申し上げます。

引用文献

- Bouwma, P.E. (2006) Aspects of Antipredation in *Panulirus argus* and *Panulirus guttatus*: Behavior, Morphology, and Ontogeny (Ph.D. Dissertation), Florida State University, Tallahassee, FL.
- Bouwma, P.E., Herrnkind, W.F. (2009) Sound production in Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* and its role in escape during predatory attack by *Octopus briareus*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 43, 3-13.
- Briffa, M., Elwood, R.W. (2000) The power of shell rapping influences rates of eviction in hermit crabs. *Behavioral Ecology*, 11, 288-293.
- Briffa, M., Elwood, R.W. (2001) Motivational change during shell fights in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Animal behaviour*, 62, 505-510.
- Buscaino, G., Filiciotto, F., Buffa, G., Di Stefano, V., Alonge, G., D'Anqelo, S., Maccar-rone, V. (2012) The underwater acoustic activities of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii*. *Journal of the Acoustical Society of America*, 132, 1792-1798.
- Buscaino, G., Gavio, A., Galvan, D., Filiciotto, F., Maccarrone, V., de Vincenzi, G., Maz-zola, S., Orensanz, J.M. (2015) Acoustic signals and behaviour of *Ovalipes trimaculatus* in the context of reproduction. *Aquatic Biology*, 24, 61-73.
- Duffy, J.E., Morrison, C.L., Macdonald, K.S. (2002) Colony defense and behavioral differentiation in the eusocial shrimp *Synalpheus regalis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51, 488-495.
- Dumortier, B. (1963) Morphology of sound emission apparatus in Arthropoda, In: *Acoustic Behaviour of Animals*, ed. by R.G. Busnel (Elsevier, Amsterdam) pp. 277-345.
- Everest, F.A., Young, R.W., Johnson, M.W. (1948) Acoustical characteristics of noise produced by snapping shrimp. *Journal of the Acoustical Society of America*, 20, 137-142.
- Goto, R., Hirabayashi, I., Palmer, A.R. (2019) Remarkably loud snaps during mouth-fighting by a sponge-dwelling worm. *Current Biology*, 29, R617-R618.
- Holdich, D.M. (1968) Reproduction, growth, growth and bionomics of *Dynamene bidentata* (Crustacea: Isopoda). *Journal of Zoology*, 156, 137-153.
- Johnson, M.W., Everest, F.A., Young, R.W. (1947) The role of snapping shrimp (*Crangon* and *Synalpheus*) in the production of underwater noise in the sea. *Biological Bulletin*, 93, 122-138.
- Kakui, K., Kajihara, H., Mawatari, S.F. (2010) A new species of *Nesotanais Shiino*, 1968 (Crustacea, Tanaidacea) from Japan, with a key to species and a note on male chelipeds. *ZooKeys*, 33, 1-17.
- Kakui, K., Shoki, S. (2021) Presumptive stridulatory organs in *Paranthura* cf. *japonica* Richardson, 1909 (Isopoda: Cymothoida: Paranthuridae). *The Journal of Crustacean Biology*, 41, ruab026.
- Lillis A., Perelman, J.N., Panyi, A., Aran, M.T. (2017) Sound production patterns of big-clawed snapping shrimp (*Alpheus* spp.) are

influenced by time-of-day and social context. *Journal of the Acoustical Society of America*, 142, 3311.

- Longo, S.J., Ray, W., Farley, G.M., Harrison, J., Jorge, J., Kaji, T., Palmer, A.R., Patek, S.N. (2021) Snaps of a tiny amphipod push the boundary of ultrafast, repeatable movement. *Current Biology*, 31, R116-R117.
- Nakamachi, T., Asakura, A. (2020) Reproductive aggregations of *Dynoides dentisinus* (Crustacea: Peracarida), an intertidal isopod with remarkable sexual dimorphism. *Biological Bulletin*, 239, 40-50.
- Nakamachi, T., Ishida, H., Hirohashi, N. (2015) Sound production in the aquatic isopod *Cymodoce japonica* (Crustacea: Peracarida). *Biological Bulletin*, 229, 167-172.
- Shuster, S.M. (1989) Male alternative reproductive strategies in a marine isopod crustacean (*Paracerceis sculpta*): the use of genetic markers to measure differences in fertilization success among alpha, beta and gamma-males. *Evolution*, 43, 1683-1698.
- Stephensen, K. (1938) *Grandidierella japonica* n. sp., a new amphipod with stridulating (?) organs from brackish water in Japan. *Annotationes Zoologicae Japonenses*, 17, 179-184.
- Takeshita, F., Murai, M. (2016) The vibrational signals that male fiddler crabs (*Uca lactea*) use to attract females into their burrows. *The Science of Nature*, 103, 1-9.
- Tang, X., Staack, D. (2019) Bioinspired mechanical device generates plasma in water via cavitation. *Science Advances*, 5, eaau7765.
- Versluis, M., Schmitz, B., von der Heydt, A., & Lohse, D. (2000) How snapping shrimp snap: through cavitating bubbles, *Science*, 289, 2114-2117.