

# 小さな貝形虫の多様な生きざま — 共生性種に着目して —

Diverse lifestyles of tiny ostracods focusing on symbiotic species

葛西臨海水族園 田中 隼人 (Tanaka, Hayato)

貝形虫は二枚貝のような左右2枚の殻（背甲）に体が包まれた体制をとる甲殻類（図1）で、ほとんどの種が1 mm に満たないサイズの微小な生物である。あまり知名度が高い生物とはいえないが、ある程度一般に知られるものとしては、貝形虫綱の一群であるミオドコーパ亜綱に属する発光生物のウミホタルや深海生物のギガントキプリスがいる。また、もう一群のポドコーパ亜綱で淡水生のはカイミジンコとも呼ばれ、ときに淡水魚の水槽などで大量発生し問題となることがある。

貝形虫類の種多様性は高く、現生種では約9300種が認められている (Tran Van *et al.*, 2021)。また、化石種はオルドビス紀初期（約4億8000万年前）から産出し、節足動物門で唯一古生代から連綿と続く化石記録をもつ。生息域は広範で、磯や干潟、水田や池などの比較的身近な場所から、水深9000 m を超える超深海底 (Brandão *et al.*, 2019) や熱水噴出孔 (Tanaka *et al.*, 2019) といった極限環境まで、水がある場所であればあらゆる環境に生息している。ちなみに、水族館の水槽でも底砂の表面などに見られることもある。

これら様々な場所で見られる貝形虫のなかで、最近筆者は他の動物の体表に共生する種に関心を持ち研究を行い、これまで2属4種を新分類群として記載している (Tanaka & Arai, 2017; Tanaka & Hayashi, 2019; Tanaka *et al.*, 2020, 2021)。本稿では、これらの共生性の貝形虫類について3つのトピックスを紹介する。

## ウミユリ綱に共生する貝形虫の発見

共生性の貝形虫類は、棘皮動物、軟体動物、多毛類、甲殻類など様々な無脊椎動物の体表上から記録されている。2018年6月26日、袖山文彰氏によってウミシダ類のトゲバネウミシダ1

個体の体表上から貝形虫類が発見され、筆者のもとへと標本が届けられた。それまで棘皮動物に共生する貝形虫は、ウニ綱、ヒトデ綱、クモヒトデ綱から報告されていたが、トゲバネウミシダの属するウミユリ綱からは発見されていなかった。標本は、付属肢の形態的特徴から未記載種であることが分かり、*Obesostoma crinophilum* として記載された (Tanaka *et al.*, 2020)。

本種は10個体ほど得られたが、それらはトゲバネウミシダの羽枝の先端に1個体ずつ、口器をくっつけるようにして付着していた (図2)。本種の属するパラドクソストマ亜科 (Paradoxostomatinae) のほとんどは海草・海藻の表面を生活場とする葉上種である。針状になった大顎と吸盤を有する口器をもつことが特徴で、大顎を使って海草・海藻の表面を削り、付着珪藻や有機物、粘液などを吸い取って食べているといわれている (Whatley & Wall, 1975)。本亜科には共生性種も知られているが、それらは葉上種と同様の方法で宿主動物の粘液や浸み出した体液を摂食すると推測されている (Tanaka & Arai, 2017)。付着状況から判断すると、本種はトゲバネウミシダを栄養源とする共生性種であると考えられる。一方で、パラドクソストマ亜科の共生性種では、第二触角や歩脚の末端爪が鉤爪状に発達したり、背甲の腹側が平坦になったりと、他の動物にしがみつくにに適した形態的特徴がみられる。ところが本種では、第二触角や歩脚の末端爪はややフック状にはなっているが、背甲形態も含めて同属他種の葉上種のもの比べて著しく特殊化しているわけではなかった。また、共同研究者の幸塚久典氏によると、これまで3000個体以上のウミシダ類を顕微鏡で観察しているが、貝形虫が見られたのはこの一例のみだという。これらのことから、本種はトゲバネウミシダに絶対共生するものではなく、一時的に生息場所あるいは栄養源として利用する条件的共生をしていると考

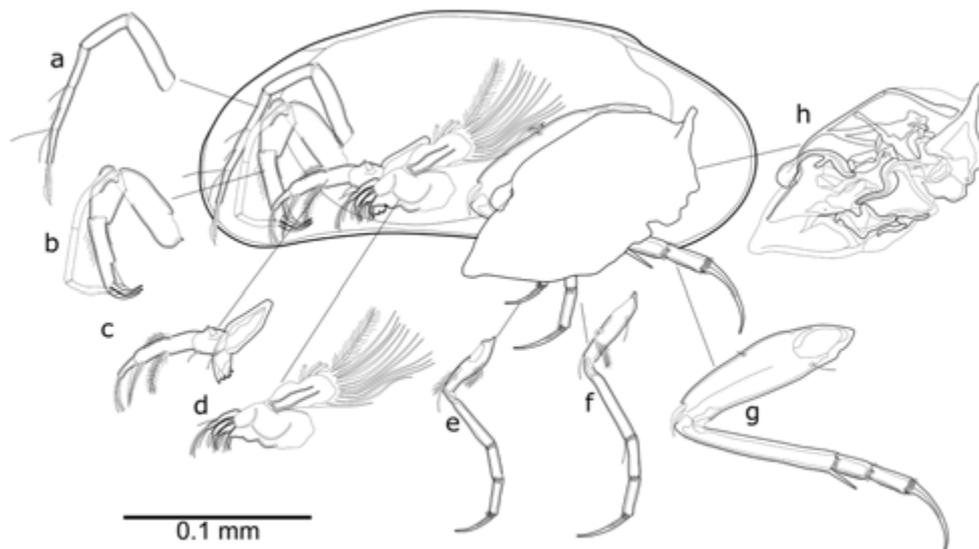


図1 貝形虫の体制図。 *Microloxoconcha toyoshioae*。左殻を取り除いてある。 a: 第一触角, b: 第二触角, c: 大顎, d: 小顎, e-g: 第5-7肢 (歩脚), h: 雄の交尾器。

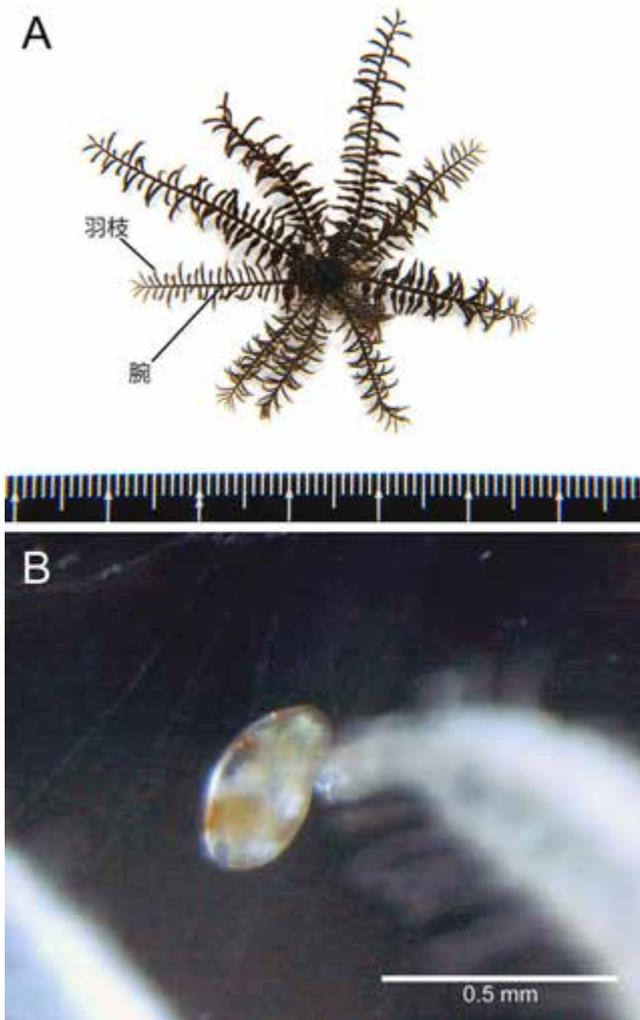


図2 ウミシダ共生の貝形虫。A: トゲバネウミシダ (撮影: 幸塚久典氏), B: トゲバネウミシダの羽枝先端部に付着する貝形虫 *Obesostoma crinophilum* (撮影: 袖山文彰氏)。

えられる。トゲバネウミシダの幼生はカジメやアラメなど大型褐藻類の仮根部に着生し、成体の多くもそこに生息することが知られている (幸塚, 2011)。すなわち、普段 *O. crinophilum* は大型褐藻類の仮根部に生息し、機能的にトゲバネウミシダの体表に付着しているのではないかと推測される。また、本種が発見された時期はトゲバネウミシダの生殖期間にあたることから、なんらかの化学的なシグナルが本種の付着を誘導しているのかもしれない。今後、トゲバネウミシダの生息する大型褐藻類の貝形虫相を様々な季節で調査することによって、*O. crinophilum* の自然史をより詳しく明らかにすることができると考えている。

### 宿主とともに深海にたどり着いた？

海岸に流れ着いたり、海底に沈んだりした木は、多くの海産無脊椎動物によって生息場や餌資源として利用される。なかには、軟体動物のフナクイムシのように流木や沈木などの木材に強く依存して生活しているものもある。

筆者は、ドイツの海洋調査船 Sonne 号での調査において、千島海溝の水深約5100 m の深海底から回収された沈木から多数の貝形虫を発見し、2種を新種として記載した (Tanaka *et al.*, 2021)。このうち *Redekea abyssalis* とした名づけた種は沈木や沈木に穿孔していた等脚類のキクイムシの一種の体表を洗ったところ見つかった。*Redekea* 属は他に2種が報告されているが、どちらも浅海の木材に穿孔するキクイムシ類の体表に共生することが知られている (図3)。採集された状況や同属他種の生態を考慮すると、*R. abyssalis* も共生性種である可能性が非常に高い。本種の背甲や付属肢の形態は浅海種の *R. californica* と極めてよく似ていたことから、浅海と深海をつなぐ分散経路あるいは進化的道筋があることが示唆される。この類似性は進化的飛び石仮説 (Distel *et al.*, 2000; 藤原・河戸, 2010) によって説明できるのではないかと考えている。推測しているストーリーは以下のとおりである。(1) 木材が海底に沈むとき、そこを生息場としているキクイムシ類もともに海底へと沈んでいく。(2) 周辺の海底に転々とする沈木を生息場として利用

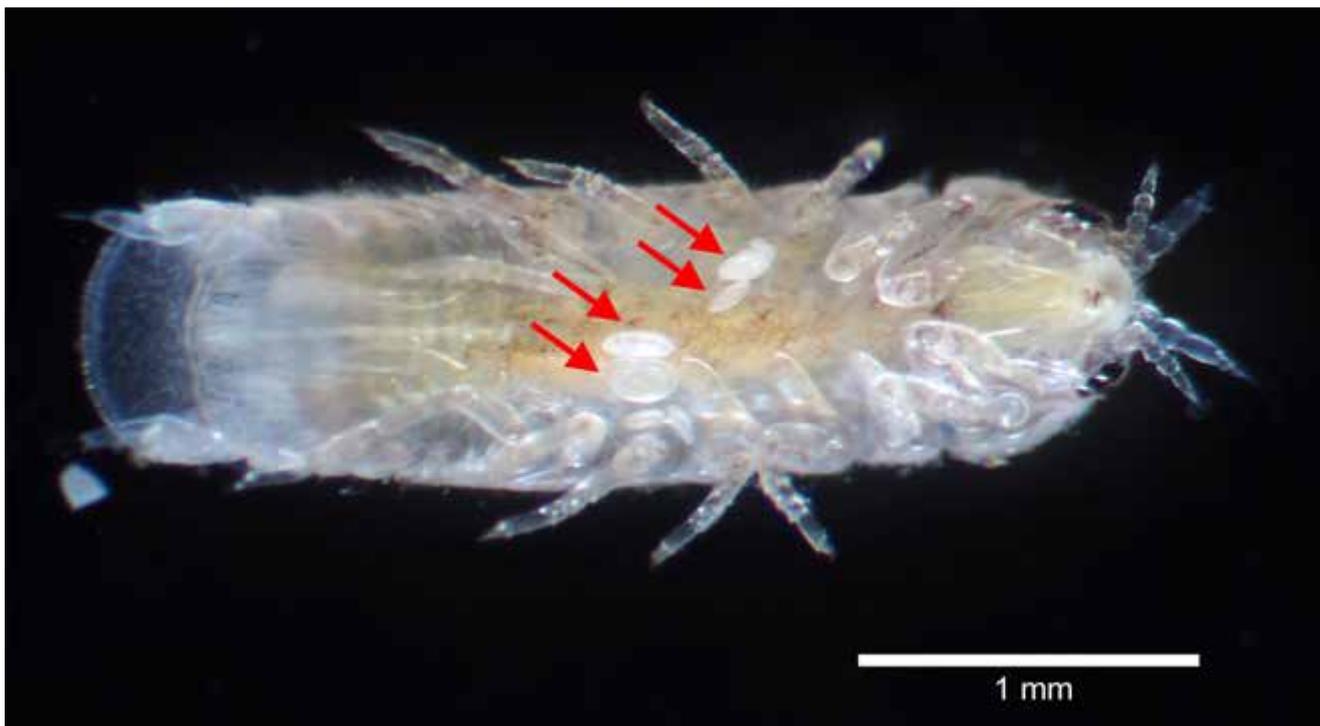


図3 キクイムシ共生の貝形虫 (撮影: 富岡森理氏)。矢印はキクイムシ類の腹部に付着する貝形虫 *Redekea californica* を指している。

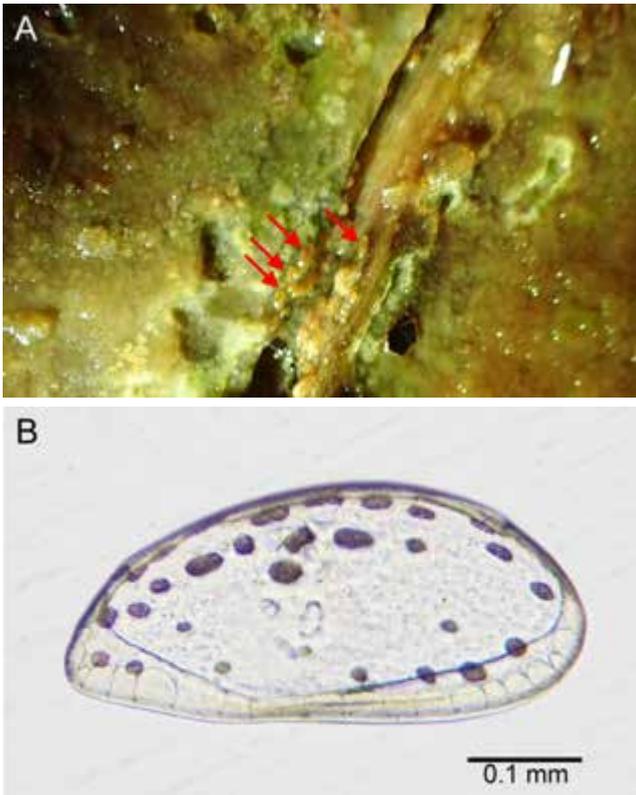


図4 ウミガメ共生の貝形虫。A：アカウミガメの甲羅の表面（撮影：上野大輔氏）。矢印は付着する貝形虫 *Chelonocytheroidea omutai* を指している。B：貝形虫 *C. omutai*，右殻内側視。

しながら、徐々に低温で高圧の深海環境に適応していった。(3) 結果的に、*Redekea abyssalis* の祖先種はキクイムシ類に共生していたがために、木材に依存して生きている宿主とともに水深5000 m を超える深海底にたどり着いた。

木材依存の宿主とともに共生性種が深海底に進出したことを示す報告はこれまでにない。*Redekea abyssalis* の事例は、海洋生物の極限環境への進出プロセスに対して一つのヒントを与えるものであると考えている。

### アカウミガメは微小生物の乗り物

貝形虫類は無脊椎動物だけでなく、大型の脊椎動物の体表からも発見されている。特にウミガメ類の甲羅上には多数生息していることが知られており、微小な表在生物のなかでは代表的なものの一つであるといわれている (Corrêa *et al.*, 2014)。しかしながら、これまでの研究では綱レベルでの同定にとどまり、どのような種が生息しているのか実態がまったく分かっていなかった。

2016年7月、田邊優航氏と角井敬知氏によって屋久島のアカウミガメ5個体の甲羅上の藻類から貝形虫類が多数発見され、筆者のもとへ標本が届いた。得られた貝形虫類は、背甲表面に多数の大きな楕円形の感覚孔があることや軟体部の特徴から属レベルで未記載であることが分かり、Tanaka & Hayashi (2019) によって *Chelonocytheroidea omutai* として記載された (図4)。また、本種は木下千尋氏によって採取された岩手県船越湾の定置網に入ったアカウミガメ2個体の甲羅上の藻類からも得られた。屋久島でも岩手でも、得られた *C. omutai* は幼体から成体まで多数の個体が含まれていた。貝形虫類は浮遊幼生期を持たず、本種の属するシセレ上科 (Cytheroidea) は遊泳能力を持たない。これらのことから、本種は生活史を通してアカウミガメの背中に乗りながら、少なくとも屋久島と岩手県の間

を移動分散していることが示唆される。これまでウミガメの甲羅上の微小生物はほとんど無視されてきたが、分類学者が種レベルの解像度で調査を行えば、さらなる未知の種の発見や微小生物の自然史が明らかになると考えている。

### おわりに

筆者らの研究によって、貝形虫類はこれまで知られているよりももっと多様な生態をもつことが明らかになってきた。これらの発見は、筆者一人では成し遂げられなかったものがほとんどである。様々な分類群を専門とする分類学者や生態学者の観察眼がなければ、トゲバネウミシダやアカウミガメの体表上から貝形虫を見つけることなどできなかっただろう。

多様な生物を研究している人がいるからこそ新たな発見があり、生物たちの知られざる生きざまを明らかにすることができるのだと実感している。

### 引用文献

- Brandão S. N., Hoppema M., Kamenov G., Karanovic I., Riehl T., Tanaka H., Vital H., Yoo H. and Brandt A. (2019) Review of Ostracoda (Crustacea) living below the Carbonate Compensation Depth and the deepest record of a calcified ostracod. *Prog. Oceanogr.* 178: 102144.
- Corrêa G. V. V., Ingels J., Valdes Y. V., Fonsêca-Genevois V. G., Farrapeira C. M. R. and Santos G. A. P. (2014) Diversity and composition of macro- and meiofaunal carapace epibionts of the hawksbill sea turtle (*Eretmochelys imbricata* Linnaeus, 1822) in Atlantic waters. *Mar. Biodivers.* 44: 391-401.
- Distel D. L., Baco A. R., Chuang E., Morrill W., Cavanaugh C. and Smith C. R. (2000) Do mussels take wooden steps to deep-sea vents? *Nature* 403: 725-726.
- 藤原義弘, 河戸勝 (2010) 鯨骨生物群集と二つの「飛び石」仮説。高圧力の科学と技術, 20: 315-320.
- 幸塚久典 (2011) トゲバネウミシダ *Antedon serrata* (棘皮動物門：ウミユリ綱) の幼生はカジメとアラメの仮根部に着底する。タクサ日本動物分類学会誌, 31: 13-18.
- Tanaka H. and Arai M. (2017) A new commensal ostracod *Asterositus ohtsukai* n. g., n. sp. (Paradoxostomatidae) on the sea star *Sclerasterias euplecta* (Fisher) (Asteroidea) and its feeding habits. *Syst. Parasitology* 94: 263-274.
- Tanaka H. and Hayashi R. (2019) *Chelonocytheroidea omutai* gen. et sp. nov. (Crustacea: Ostracoda) from the back of loggerhead sea turtle. *Zootaxa*, 4624: 507-522.
- Tanaka H., Lelièvre Y. and Yasuhara M. (2019) *Xylocythere sarrazinae*, a new cytherurid ostracod (Crustacea) from a hydrothermal vent field on the Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific Ocean, and its phylogenetic position within Cytheroidea. *Mar. Biodivers.* 46: 2571-2586.
- Tanaka H., Sodeyama F. and Kohtsuka H. (2020) A new species of ostracod (Crustacea) associated with a feather star: first report of Ostracoda from Crinoidea. *Zool. Sci.* 37: 496-503.
- Tanaka H., Yoo H., Pham H. T. M. and Karanovic I. (2021) Two new xylophile cytheroid ostracods (Crustacea) from Kuril-Kamchatka Trench, with remarks on the systematics and phylogeny of the family Keysercytheridae, Limnocytheridae, and Paradoxostomatidae. *Arthropod Syst. Phylogeny* 79: e62282.
- Tran Van P., Anselmetti Y., Bast J., Dumas Z., Galtier N., Jaron K. S., Martens K., Parker D. J., Robinson-Rechavi M., Schwander T., Simion P. and Schön I. (2021) First annotated draft genomes of nonmarine ostracods (Ostracoda, Crustacea) with different reproductive modes. *G3 (Bethesda)* 11: jkab043.
- Whatley R. C. and Wall D. R. (1975) The relationship between Ostracoda and algae in littoral and sublittoral marine environments. *Bull. Am. Paleontol.* 65: 173-203.