

# イソギンチャクの多様な共生戦略

## — モンバンイソギンチャクが共生を続ける方法 —

The symbiotic relationship of a hermit crab associated sea anemone *Verrillactis* sp.

東京大学大気海洋研究所附属国際・地域連携研究センター 吉川 晟弘 (Yoshikawa, Akihiro)

### イソギンチャクの多様な種間相互作用

イソギンチャクは刺胞動物門花虫綱に属する動物であり、主に軟体部で構成されている。極めて単純な体構造であるにも関わらず、多様な生活様式を持っており、いくつかの種では、さまざまな海洋生物と共生関係を築いている者もいる。例えば、これまでナマコや、巻貝、ヤドカリ、カニ、ワニ、ウミガメ、海草類のアマモまで、さまざまな水棲生物の体表面から発見されている（例えば、Patzner, 2004など）。移動能力の乏しいイソギンチャク類が、どのようにして特定の宿主との関係を構築するのか？ また、どのようにして関係を続けるのか？ ほとんどのペアにおいて、その相互作用の継続方法が未だ解明されていない。そこで本稿では、1つの事例として、モンバンイソギンチャクがヤドカリと共生を続ける方法と、本種の宿主のバリエーションについて紹介する。

### ヤドカリとイソギンチャクの共生

これまで、40種ほどのイソギンチャクがヤドカリと共生関係にあるとされており、イソギンチャクと共生するヤドカリも40種ほど報告されている (Williams & MacDermott, 2004)。イソギンチャクとヤドカリの共生は、104・105号で紹介したように両者にメリットがあるため、「相利共生関係」にあると言われている。しかしながら、ヤドカリは自身の成長に合わせてさらに大きな貝殻に引っ越ししなければならず、その都度、一時的に共生状態が解消されてしまう。そのため、共生するイソギンチャク類には、ヤドカリの「貝殻引っ越し」を乗り越えるような代謝能力や、行動様式が備わっている。

例えば、代謝能力については、深海に生息するヒメキンカライソギンチャクのように、ヤドカリの「宿」となる貝殻構造を自身の代謝物で作出す種が知られている (Yoshikawa et al., 2022a)。この共生系では、ヒメキンカライソギンチャクがヤドカリの貝殻構造を作り足していくため、ヤドカリの貝殻引っ越し頻度が下がっていると考えられる。

行動様式に関しては、ヤドカリの貝殻引っ越しの際に、ヤドカリから受ける刺激に反応し、自ら貝殻から剥がれて次の貝殻に着いていくという特徴的な行動を見せる種が知られている。具体的な行動の順番としては、①貝殻引っ越しの後に宿主ヤドカリが、古い貝殻に付くイソギンチャクに、ハサミ脚と歩脚を使って一定間隔の刺激を与える、②イソギンチャクはそれに応じてように接着部分を緩める、③宿主ヤドカリがイソギンチャクを引き剥がして、新しい貝殻に連れていくという3つのステップで共生関係が継続されている。

この特有の行動様式に関しては、主に浅海域に生息するベニヒモイソギンチャクの仲間 (*Calliactis* 属の種) (図1 A) と、それらと共生するヤドカリ類との間で確認されている。一方で、そのほかにも、浅海域には数多くの共生ペアが知られているが、それぞれがどのように共生を継続させているのかについては、ほとんど解明されていない。そこで私たちは、浅海域における

イソギンチャクの共生生態に関する知見を拡充させるために、イソギンチャクの仲間とは系統的に離れたモンバンイソギンチャクの共生継続方法を調査した。

### モンバンイソギンチャクの共生継続様式

モンバンイソギンチャクは、ナゲナワイソギンチャク科に属する種であり、ヤドカリが使う貝殻の入り口付近に付着している (図1)。この場所が、まるで門番をしているかのような位置であるため、「モンバンイソギンチャク」という和名が与えられたと考えられる。私たちの研究では、本種が、どのようにヤドカリと共生を続けるのかを明らかにするために、本種と共生しているカブトヤドカリの貝殻引っ越しと、その後の両者の行動を観察した。

その結果、カブトヤドカリは貝殻を引っ越した後、即座にハサミ脚と歩脚でモンバンイソギンチャクを突き始めることが観察された。そして、モンバンイソギンチャクも、カブトヤドカリによる刺激に反応するように足盤 (貝殻表面に付着している部分) を緩めて貝殻から剥がれ始める行動が観察された。そして最終的には、宿主ヤドカリはモンバンイソギンチャクを新しい貝殻に移送し、貝殻引っ越し前と同様の貝殻の入り口付近に

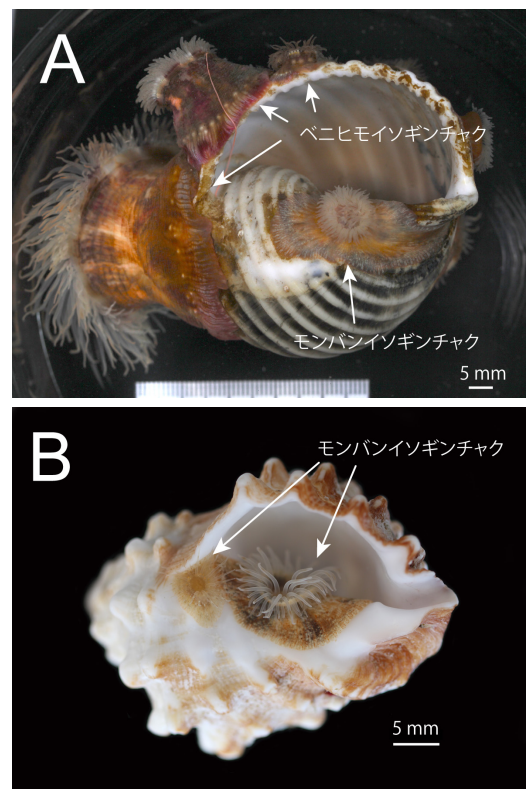


図1 ヤドカリ共生性イソギンチャクの貝殻への付着位置。(A) ベニヒモイソギンチャクとモンバンイソギンチャクの付着位置、(B) モンバンイソギンチャクの付着位置。

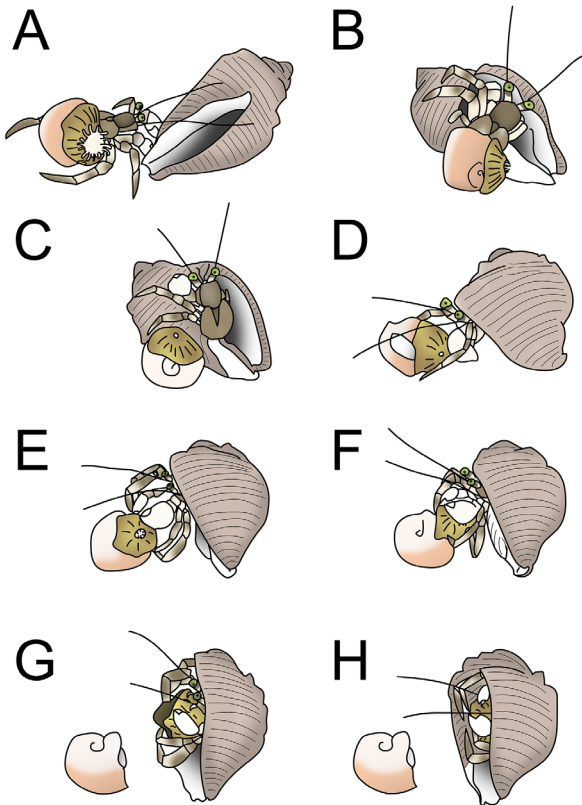


図2 カプトヤドカリの貝殻引っ越しから、モンバンイソギンチャクの移送までの一連の行動様式（模式図）。（A）-（B）ヤドカリによる貝殻の選定，（C）ヤドカリの引越し行動，（D）-（E）カプトヤドカリのモンバンイソギンチャクへの突き行動，（F）-（G）カプトヤドカリによるモンバンイソギンチャクの取り外し，（H）カプトヤドカリによるモンバンイソギンチャクの取り付け行動。Yoshikawa et al. (2018) を一部改変。

取り付けた（図2）（Yoshikawa et al., 2018）。一連の行動様式は、ベニヒモイソギンチャクの仲間と、それらと共生するヤドカリ類に見られる行動様式とほぼ同様であった。以上のことから、ナゲナワイソギンチャク科のヤドカリ共生性イソギンチャクにおいても、ヤドカリの刺激に対する協調的な反応が進化していると言える。

一方で、カプトヤドカリは、ベニヒモイソギンチャクと共生する事例も報告されている。その際にカプトヤドカリは、ベニヒモイソギンチャクを貝殻の入り口ではなく、外側にも取り付けていることから、カプトヤドカリは共生イソギンチャクの種、もしくはサイズによって取り付ける位置を変えている可能性がある（ベニヒモイソギンチャクの方が、モンバンイソギンチャクよりも大きい）。ヤドカリにとって貝殻の入り口は、個体間の闘争や、捕食者から攻撃を受けた際の最大の弱点となり得るため、適したイソギンチャク類を選択的に取り付けることで、その弱点を補っているのかもしれない。

### モンバンイソギンチャクの新たな種間関係

モンバンイソギンチャクがヤドカリに反応できることが判明した一方で、近年、瀬戸内海東部の播磨灘・家島諸島付近の海域から採集されたオニオコゼの左側の体表に本種が付着していることが観察された（Yoshikawa et al., 2022b）（図3）。付着していたイソギンチャク類の特徴は、モンバンイソギンチャクと一致する点が多く（例えば、体壁や足盤の色など）、かつ複数遺伝子領域を用いた系統解析でもモンバンイソギンチャクと最も近縁なクレードに位置したため、本個体はモンバンイソギン

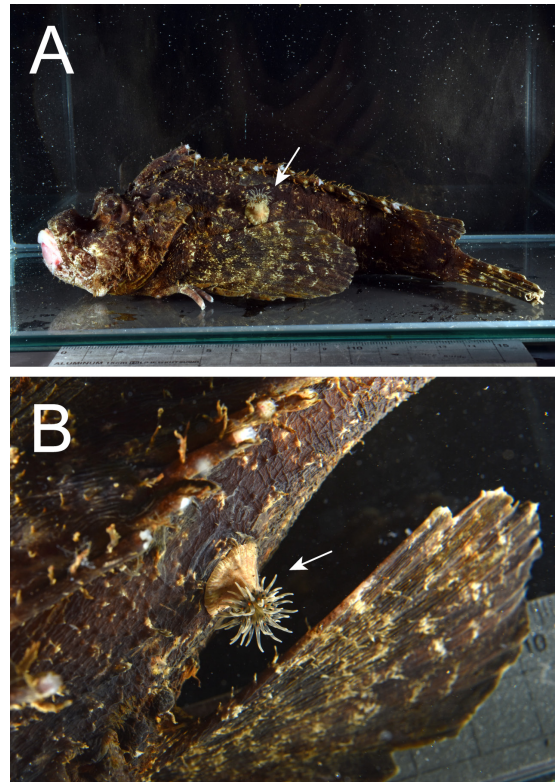


図3 モンバンイソギンチャクのオニオコゼへの付着位置。（A）オニオコゼの左側から見たモンバンイソギンチャクの付着位置，（B）オニオコゼの上側から見たモンバンイソギンチャクの付着位置。Yoshikawa et al. (2022b) を一部改変。

チャクであると推定できた（図4）。

生活史の中でモンバンイソギンチャクは、いつ、どのようにしてオニオコゼに付着するのかはわからない。また一度魚の体表に付着した後で、本種が他の基質に移動することができるのかどうかも不明である。オニオコゼは、あまり泳ぎ回ることがなく海底でじっとしていることが多い魚種であり、過去に行われた標識再捕獲調査では、3年間で3～10 kmの距離を移動していると推定されている。そのため本種が、状況に応じて、魚の体表への付着・剥離できるとした場合、この範囲であれば、集団間との遺伝的な交流や、新天地への分布拡大が可能になると予想できる。

これまでイソギンチャク類と魚類の相互作用としては、クマノミ類とサンゴイソギンチャク類の相利共生例のみが知られていた（サンゴイソギンチャク類はクマノミ類に隠れ家を提供し、クマノミ類はサンゴイソギンチャク類の天敵を追い払う）。魚類の体表にイソギンチャクが付着する事例はこれが初めての報告であり、イソギンチャク類の魚類との関わりの多様さを知る上で、本成果は貴重な知見である。今後は、本ペアでは両者にどのようなメリット・デメリットがあるのか、および相互作用の継続様式などについても、引き続き解明していきたい。

### 謝辞

本研究の論文執筆にあたり、イソギンチャク類とヤドカリの行動観察にご協力頂いた朝倉彰博士（京都大学）、後藤龍太郎博士（京都大学）、イソギンチャク類の形態観察から分子系統解析にご協力を頂いた柳研介博士（千葉県立中央博物館）、泉貴人博士（福山大学）、生物調査にご協力頂いた安田明和博士（播磨海洋牧場）、向井昭博氏（播磨海洋牧場）、北村彰悟氏に、感謝申し上げます。また日々の研究を支えてくださった、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の皆様、

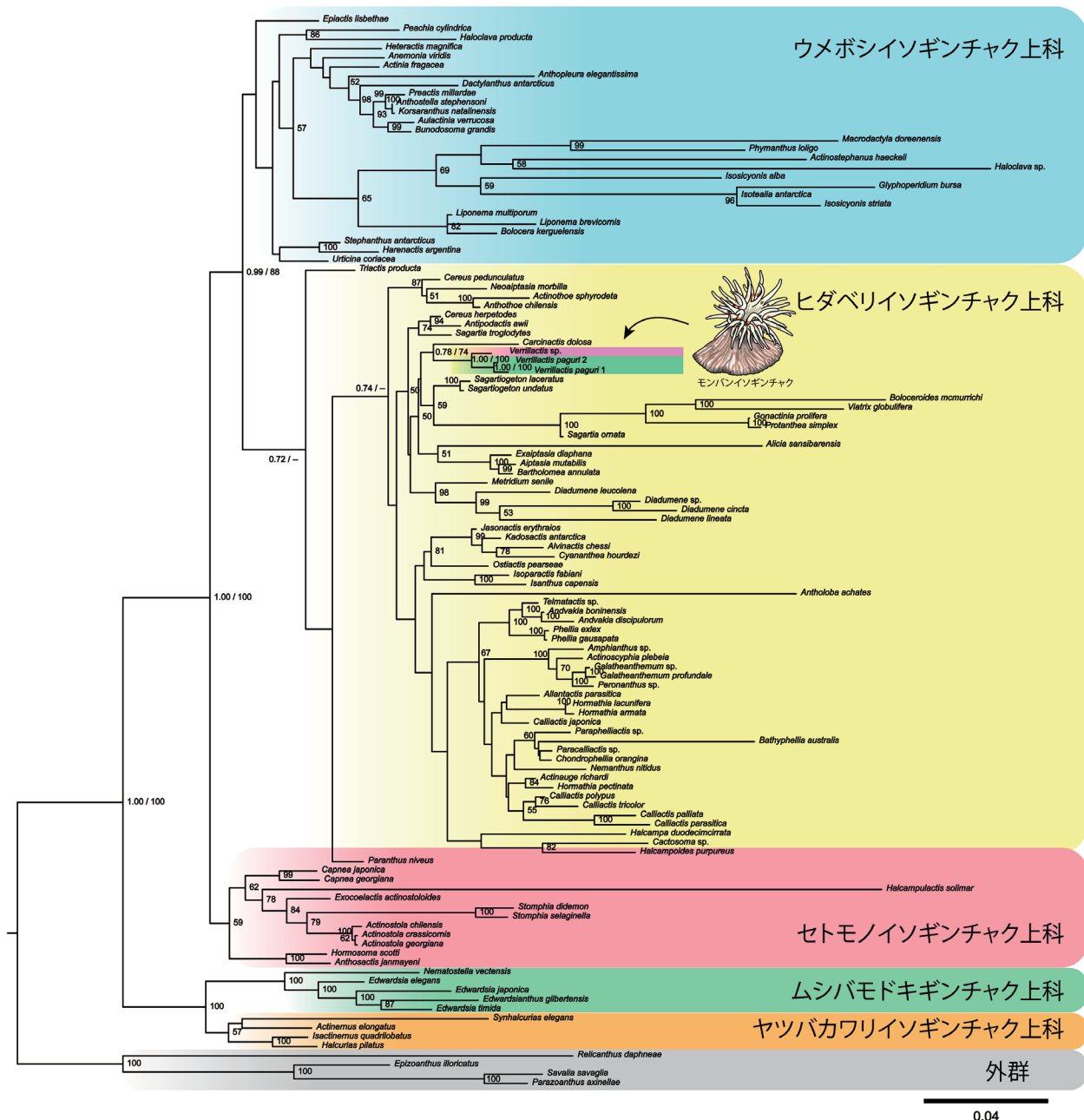


図4 複数遺伝子領域 (18S および 28S, 16Sr RNA, 12Sr RNA, COIII) の塩基配列から最尤法により推定された系統樹。事後確率 (BP  $\geq$  0.5) およびブートストラップ値 (BS  $\geq$  50) を表示。Yoshikawa et al. (2022b) を一部改変。

および東京大学大気海洋研究所附属国際・地域連携研究センター地域連携研究部門大槌研究拠点の皆様にご挨拶申し上げます。また本研究の一部は、JSPS 科研費 (課題番号: 21K20591) の助成を受けて実施しました。最後に、本稿の執筆機会をくださった、公益財団法人水産無脊椎動物研究所の片山英里氏に厚く御礼申し上げます。

#### 文献

Patzner R. A. (2004) Associations with sea anemones in the Mediterranean Sea: A review. *Ophelia* 58: 1-11.  
 Ross D. M. (1971) Protection of hermit crabs (*Dardanus* spp.) from octopus by commensal sea anemones (*Calliactis* spp.). *Nature* 230: 401-402.  
 Uchida H., and Soyama I. (2001) Sea Anemones in Japanese Water. TBS, Japan.  
 Yoshikawa A., Goto R., and Asakura A. (2018) Transfer of the

gatekeeper sea anemone *Verrillactis* sp. (Cnidaria: Actiniaria: Sagartiidae) between shells by the host hermit crab *Dardanus deformis* (H. Milne Edwards, 1836) (Decapoda: Anomura: Diogenidae). *Crust. Res.* 47: 55-64.  
 Yoshikawa A., Izumi T., Moritaki T., Kimura T., and Yanagi K. (2022a) Carcinocium-forming sea anemone *Stylobates calcifer* sp. nov. (Cnidaria, Actiniaria, Actiniidae) from the Japanese deep-sea floor: a taxonomical description with its ecological observations. *Biol. Bull.* 242(2): 127-152.  
 Yoshikawa A., Yasuda A., Izumi T., Yanagi K. (2022b) A novel epibiotic association in the benthic community: The sea anemone *Verrillactis* sp. (Actiniaria: Sagartiidae) on the necto-benthic fish, *Inimicus japonicus*. *Plankton Benthos Res.* 17(2): 208-213.  
 Williams J. D., and McDermott J. J. (2004) Hermit crab biocoenoses: a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 305: 1-128.