

イソギンチャクの分泌物がヤドカリの「宿」に!?

— 貝殻構造を作る, 驚くべきイソギンチャク —

Discovery of a shell-forming Sea Anemone from the Japanese Deep-Sea Floor

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)

はじめに

イソギンチャクとヤドカリの共生は、海洋生物の生物間相互作用の例として、とても有名である。イソギンチャクはヤドカリが使う貝殻の上に乗っており、ヤドカリのエサのおこぼれにありついたり、自分では移動できないような遠くまで運んでもらったりしている。一方で、ヤドカリにとってのイソギンチャクは、天敵のタコから身を守る武器としての役割を果たしている (Ross, 1971)。このように、両者にメリットがあることから、本共生系は「相利共生関係」にあると言われている。

近年、このよく知られた共生系において、ヤドカリの「宿」となる貝殻構造を作る驚くべきイソギンチャクの新種が発見された (Yoshikawa et al., 2022)。そこで本稿では、このユニークなイソギンチャクの分類と生態について紹介する。

ヤドカリの「宿」を作るイソギンチャク

今回新種として報告されたのは、ヒメキンカライソギンチャク *Stylobates calcifer* である (図1)。本種はジゴロウヤドカリが背負う貝殻の上で暮らしており、足盤部分からタンパク質やキチンを含んだ物質を分泌することで、ヤドカリが使う貝殻の構造を作り足している (Yoshikawa et al., 2018) (図1D)。またヒメキンカライソギンチャクは、自然下においてジゴロウヤドカリの貝殻の上からしか見つかっておらず、これらの2

種は互いにとても強い共生関係にあると考えられる。

本種は、実際は一般書であるイソギンチャクガイドブック (Uchida and Soyama, 2001) にて「ヒメキンカライソギンチャク」という和名で既に紹介されていた。しかしながら、これまで形態観察や分子系統解析が行われることなく、その分類学的位置は長らく不明であった。また、ガイドブックの中では *Isadamisia* sp. J として紹介されているが、出版当時 (2001年時点) で、すでに *Isadamisia* という属名は *Stylobates* の新参シノニムとされている (Dunn et al., 1980)。また、sp. の後に続く “J” が何を意味しているのかは不明である。

このような驚くべき代謝能力を持つヒメキンカライソギンチャクであるが、学術的には無名な状態であり、これまで注目を浴びることは少なかった。そこで私たちは、本種の形態やDNA配列の分析により、これが *Stylobates* 属の新種であることを突き止めた。また、今後、本種の生態・進化学的な研究を進めていく上で、本種の水槽内での長期間飼育するために必要となると思われる。そこで、分類学的研究と並行して、本種の摂餌様式や、宿主ヤドカリとの共生継続様式についての、基礎的な自然史的知見を拡充させた。

ヒメキンカライソギンチャクの特徴・見分け方

これまで *Stylobates* 属の種は、世界中から4種、*S. aeneus*, *S. birtlesii*, *S. cancrisocia*, *S. loisetteae* が知られていた。いずれ

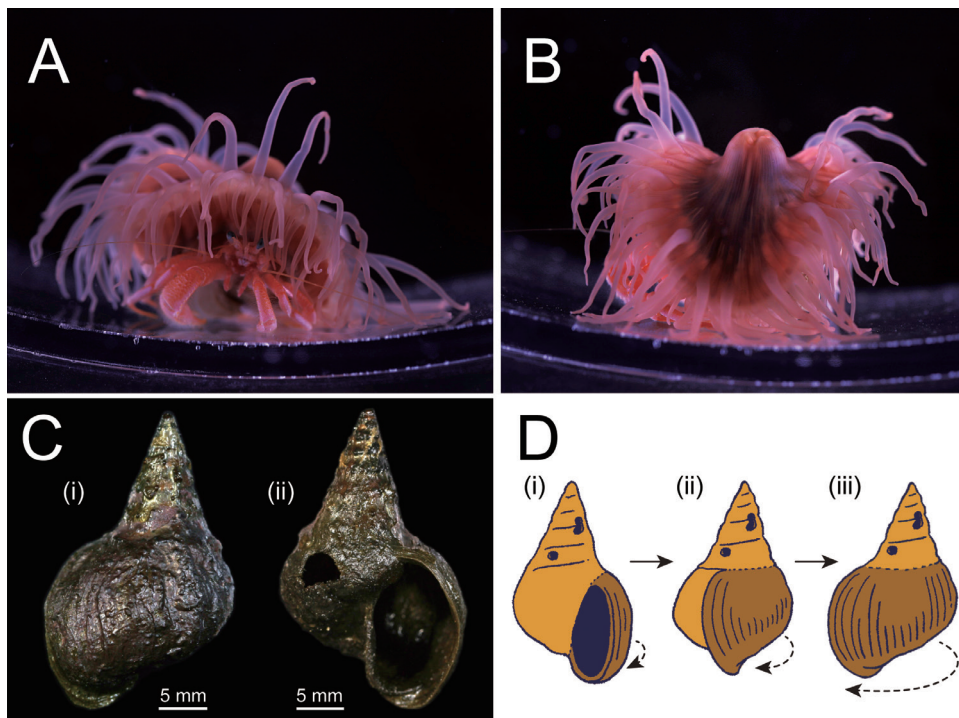


図1 ヒメキンカライソギンチャクの全体図。(A) 宿主ヤドカリの前方から見た図、(B) 宿主ヤドカリの左側から見た図、(C) ヒメキンカライソギンチャクが作り出した貝殻構造 (i = ヤドカリの背側方向から見た図, ii = ヤドカリの腹側方向から見た図)、(D) ヒメキンカライソギンチャクの貝殻形成過程の模式図 (イラスト・きのしたちひろ)。

の種も、水深約300 m～1000 mの砂泥環境に暮らすヤドカリと共生関係を築いている。そして、いずれの種も、ヤドカリの「宿」となる構造物を自身の分泌物で作出すことができる。*Stylobates* 属の種が作り出す貝殻構造は、本物の巻貝とそっくりであるため、ある時には、イソギンチャクによって造られた貝殻構造に基づいて軟体動物・腹足綱の種が記載されていたこともある (*S. aeneus* の学名は、当初は巻貝の種に付けられた名前であった)。

ヒメキンカライソギンチャクは、主に内胚葉性の口周筋の性状、刺胞カプセルの種類とサイズ、貝殻への付着位置の3つの形質の組み合わせによって、他の4種と識別することができる。具体的には、ヒメキンカライソギンチャクの口周筋に放射状に広がる短い軸があることで、*S. aeneus* と *S. birtlesi*、*S. loisetteae* には3種から識別することが可能である。また、ヒメキンカライソギンチャクの隔膜糸に基棘刺胞が見られないことで、*S. cancrisocia* と識別することができる。そして、ヒメキンカライソギンチャクは、口を常に上に向けた形で付着していることから、*S. aeneus* と *S. birtlesi*、*S. cancrisocia* から識別することができる (これら3種は、口を海底面に向けている)。また、ミトコンドリア遺伝子領域 (16SrRNA, 12SrRNA, COIII) と核遺伝子領域 (18S, 28S) の合計5領域の塩基配列

を組み合わせ実施した最尤法とベイズ法による分子系統解析においても、ヒメキンカライソギンチャクは *Stylobates* 属の他種と最も近縁なクレードに位置し、かつその単系統性が支持された (図2)。以上の結果から、ヒメキンカライソギンチャクが *Stylobates* 属の新たな種である事が証明された。

学名については、本種が特定の1種のヤドカリと共生すること、かつその家となる構造を作ることから、スタジオジブリの映画「ハウルの動く城」の原作となった小説「Howl's Moving Castle (日本語タイトル：魔法使いハウルと火の悪魔)」に登場する火の悪魔「カルシファー」に因んで、*Stylobates calcifer* と命名した。そして、和名については、これまで通り「ヒメキンカライソギンチャク」を使用することにした。

ヒメキンカライソギンチャクの摂餌行動

続いて、ヒメキンカライソギンチャクが深海底で何を・どのように食べているのかを知るために、飼育水槽内での摂餌行動の観察を行った。その結果、本種はペースト状のエサ (オキアミ類などをすり潰したもの) に対して、最もよく反応し、明確な摂餌行動を行った (図3)。ペースト状のエサが海水中に漂い、それが本種の触手や口の近くに堆積し始めた時に、触手全体を締め始め、最後には口全体が完全に閉じてエサを食べ始め

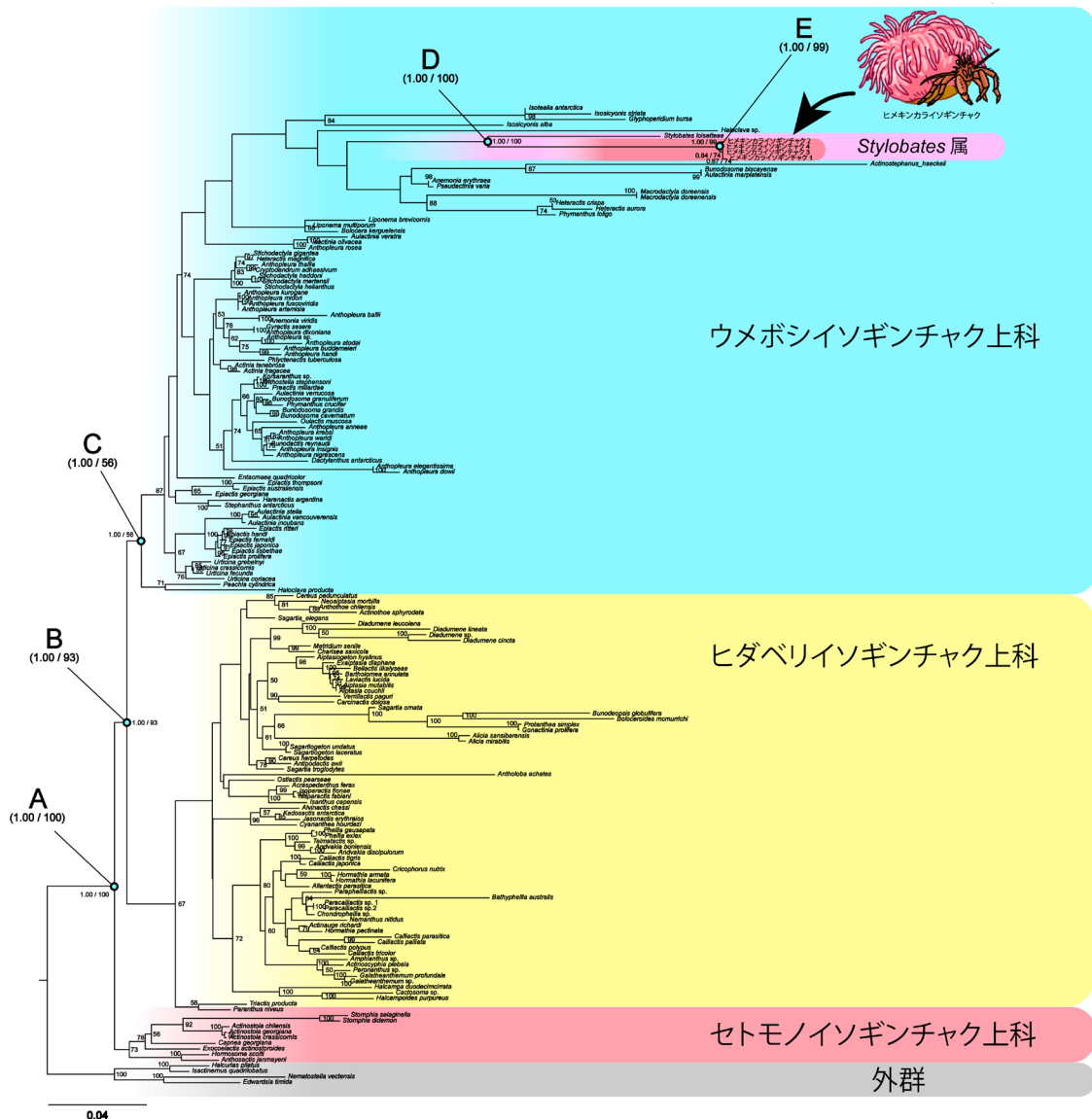


図2 複数遺伝子領域 (18S および 28S, 16SrRNA, 12SrRNA, COIII) の塩基配列から最尤法により推定された系統樹。事後確率 (BP ≥ 0.5) およびブートストラップ値 (BS ≥ 50) を表示。Yoshikawa et al. (2022) を一部改変。

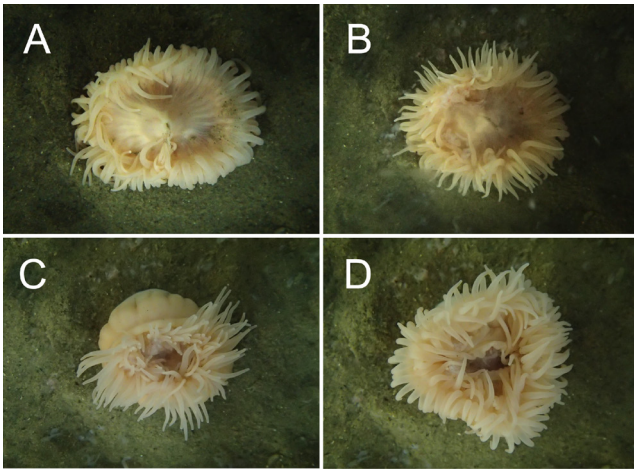


図3 ベースト状のエサに対するヒメキンカライソギンチャクの反応。(A) エサを与える前の状態、(B) ベースト状のエサへの反応、(C) 摂餌行動の開始、(D) 摂餌行動の終了。

た。オキアミ類を潰さずに与えた際にも摂餌行動は見られたが、宿主ヤドカリが動いたときにエサが触手から落ちてしまう場合や、宿主ヤドカリに奪われてしまう場合があり、エサを上手く食べられないことがあった。そのほか、魚の切り身や、ブラインシュリンプ、活きたエビ類、海藻類、クロレラなども与えたが、これらには全く反応を示さなかった。以上のことから、本種は主に甲殻類・動物プランクトンの死骸（マリンスノー）などを、食べているのではないかと考えられる。本種は、普段は口を上に向けた状態で貝殻に付着しているが、これは、もしかすると、上から降り注ぐエサを効率よくキャッチするためであるかもしれない。

一方で、宿主であるジンゴロウヤドカリはハサミ脚をシャベルのように使って、底に堆積した有機物を泥と一緒に口元の近くで巻き上げて口に運び、エサとして食べていた。両種が砂泥環境から採集されていることから、自然下においてジンゴロウヤドカリは、砂泥上に蓄積した細かな有機物をハサミ脚で掬いにとって食べている可能性が高い。室内の水槽で本共生ペアを長く飼育する際には、砂泥を敷き詰めることで、宿主ヤドカリの餓死を防ぐことができると考えられる。

ヒメキンカライソギンチャクの共生様式

これまで、*Stylobates* 属と共生するヤドカリは、貝殻を交換しなくて良いと考えられていた。しかしながら、今回の研究では、ヒメキンカライソギンチャクと共生するジンゴロウヤドカリにおいても、貝殻引越しを行うことが観察された。さらにその後、ヤドカリは、元の貝殻に残されたヒメキンカライソギンチャクを引き剥がし、新しい貝殻へと持ち運ぶことも確認された(図4)。

このことから、宿主ヤドカリは自身の成長を、ヒメキンカライソギンチャクの貝殻形成に完全には依存していないと予想できる。ヒメキンカライソギンチャクが貝殻形成構造を作ってくれることで、宿主ヤドカリは、貝殻引越しの頻度を下げることができているのかもしれない。

もしくは、ヤドカリの貝殻内部に侵入してくる片利共生・寄生者から逃れるために、定期的に貝殻引越しを行う可能性も考えられる。これまで、ゴカイ類などがヤドカリの貝殻に侵入し、ヤドカリのエサを横から奪い取ったり、ヤドカリの卵を捕食したりする事例が報告されている。実際に、本共生系においても、イッスンボウシウロコムシという種が貝殻内部から発見されていることから、宿主ヤドカリが長期間同じ貝殻を使用

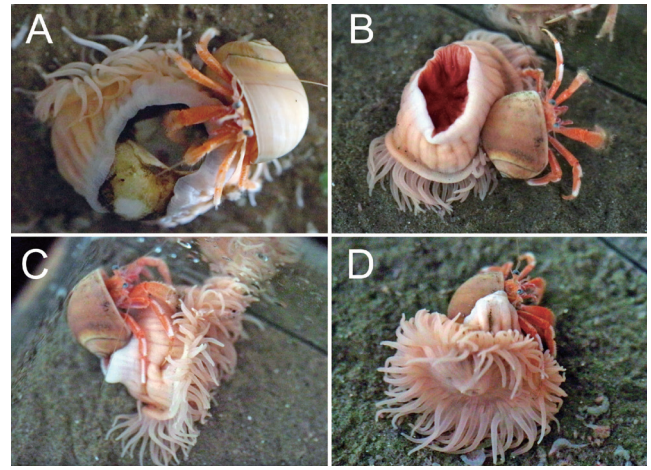


図4 貝殻引越し後にヒメキンカライソギンチャクを連れて行く宿主ヤドカリ（ジンゴロウヤドカリ）の行動様式。(A) ヒメキンカライソギンチャクに一定のリズムで刺激を与えつつ、引き剥がし始める、(B) ジンゴロウヤドカリの貝殻引越しから約43時間経過し、ヒメキンカライソギンチャクの引き剥がしが完了した、(C) ヒメキンカライソギンチャクの上に乗し、貝殻に取り付け始める、(D) 貝殻に付着させた後、ヒメキンカライソギンチャクが上方を向くのを待つ。

することで、ヤドカリにとって住み心地の悪い「宿」になってしまう可能性がある。今後は、ヒメキンカライソギンチャクとジンゴロウヤドカリの2者間だけでなく、その他の複数の共棲者との関わりも含めて、このユニークな共生がどのように維持されているのかを解明していきたい。

最後に

イソギンチャク類は標本作成や形態の観察が難しい。そのため、詳細な分類学的検討が行われないうまま一般書で紹介されることが多く、一般的な認識と、学術的な認識との間に大きな隔たりがある。特にヒメキンカライソギンチャクのように他種と共生する種では、その標本作成が特に困難であり、十分な分類学的検討がされていないものが数多く残っている。今回のように、和名があるのにも関わらず未記載種である場合もあることから、学術的に無名な種が、日本にはまだ数多く潜んでいると予想される。今後さらに多くの種を学術的に認められる形で報告し、各種の進化史や生態系での役割など、イソギンチャク類の未知なる部分を解明していきたい。

謝辞

本研究の論文執筆にあたり、イソギンチャク類の形態観察から分子系統解析にご協力を頂いた泉貴人博士（福山大学）、柳研介博士（千葉県立中央博物館）、深海での生物調査にご協力頂いた木村妙子博士（三重大学）、森滝丈也学芸員（鳥羽水族館）に、深く感謝申し上げます。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、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御礼申し上げます。また本研究は、公益財団法人無脊椎動物研究所2020年度個別研究助成、および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。

引用文献

Dunn D. F., Devaney D. M. and Roth R. (1980) *Stylobates*: a shell-forming sea anemone (Coelenterata, Anthozoa, Actiniidae). Pac.

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., Nakazawa S. and Asakura A. (2019) A brief description of surface structure and composition of the pseudo-snail shell

formed by a sea anemone *Stylobates* sp. symbiotic with hermit crab from the deep-sea floor. *Zool. Sci.* 36: 1-8.

Yoshikawa A., Izumi T., Moritaki T., Kimura T. and Yanagi K. (2022) 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.

コラム ～標本の作り方1～ 共生イソギンチャクの標本作成

本稿では、ヤドカリと共生するイソギンチャクの標本の作成方法について紹介する。分類研究に使用するためのイソギンチャク類の標本は、触手が開いた状態で固定されていることが望ましいが、このような標本を作るためには、まず触手が開いた状態で麻酔をかけ、その状態で固定液に入れるという複数のステップが必要となる。しかしながら、ヤドカリなどと共生するイソギンチャク類（以後、イソギンチャクと表記）は、宿主の動きに反応して触手が閉じてしまうため、状態の良い標本を作成することが難しい。そこで、以下の手順で標本を作成する。

標本作りに必要なものは、①小型容器、②宿主ヤドカリの足場（洗濯ネットなど）③駒込ピペットもしくはスポイト、④廃液入れ、⑤ピンセット、⑥麻酔液（73gの塩化マグネシウムを1Lの水に溶かしたもの）、⑦10%海水ホルマリン、⑧70%エタノール、⑨解剖バサミと、⑩99%エタノールが入った1.5 mlチューブ、⑪メス、である（図1）。

まず、海水が入った小型容器の中に宿主ヤドカリの足場を作り（ヤドカリは足場があるとじっとしていることが多いため、イソギンチャクの固定作業を妨害されにくくなる）、その中に共生ペアを入れる。そして、イソギンチャクが触手を開くのをひたすら待つ。共生イソギンチャクの触手が開いた後は、必要に応じて生体の写真撮影し、その後、駒込ピペットを用いて静かに麻酔液を容器内に滴下する。そして容器内で海水と麻酔液をゆっくりと混合して数分間静置し、滴下した麻酔液と同じ量の海水を吸い出して取り除く（廃液入れに入れる）。これをイソギンチャクの反応がなくなるまで繰り返す（イソギンチャクの種によって麻酔が効くまでの時間が異なる）。麻酔をかけている最中に、何かの拍子で水槽に振動が伝わり、触手が萎んでしまった場合は、一度イソギンチャクを海水の中にもどして麻酔を解き、もう一度、麻酔液を滴下するところからやり直す。前稿に登場したヒメキンカライソギンチャクの場合は普段からあまり触手を引っ込めないため、麻酔中に多少刺激を与えても萎んでしまうことは無く、かつ麻酔がかかるまでの時間もとても早い（30分ほど）。

イソギンチャクの反応が無くなれば、小型容器内にある液（海水と麻酔液が混ざったもの）を2/3ほど捨て、同じ量の麻酔液を入れてから10～20分ほど静置する。DNA解析用の組織を採取する場合は、この時に解剖バサミを用いてイソギンチャクの触手を切り取り、切り取った触手を99%エタノールが入った組織保存用容器に入れる（採取したDNA解析用の組織は、容器と共に冷凍庫内で保存する）。そしてイソギンチャクの本体をヤドカリごと10%海水ホルマリンが入った保存容器の中に入れる。イソギンチャクが大型である場合は、体内にホルマリンが浸透するより早く、内側が腐り始めてしまうので、メスを使ってイソギンチャクの体壁に切れ込みを入れる。これで一旦、標本作成作業は終わり、後はイソギンチャクの体内にホルマリンが浸透するのを待つ。

深海で採集された種などは、低水温下で処理を行わなければならない。その場合は、保冷剤を入れた発泡スチロールの箱内に水を張り、その中に共生ペアが入った小型容器を入れて、上述の工程を行う（図2）。また、作業に用いる海水および麻酔液、10%海水ホルマリンは、固定するサンプルが入った海水の温度と同じにしておくことが好ましい。水深100 m～400 mほどの海底で採集される共生ペアについては、各液の温度を10℃前後に保つととても綺麗な状態の標本を作ることができる。

イソギンチャクをホルマリンに浸してから2週間ほど経った後に、イソギンチャクの本体を10%海水ホルマリンから取り出し、一晩流水のもと放置してホルマリンを抜く。翌日、70%エタノールを入れた保存容器に本体を入れて、標本作成の全工程が終了となる。宿主の体表から剥がす際には、ピンセットを使って足盤の縁の部分からゆっくりと剥がし取る。イソギンチャクを分離した後に（図3）、内部形態の観察を目的とした切片標本の作成に着手する。

以上の手順により、分類研究にも使用できるイソギンチャク類の標本が完成する。ステップが多く、時間も掛かるので大変であるが、キレイな標本が完成した時には大きな達成感を得ることができる。機会があれば、ぜひ挑戦してみてください。



図1 ヤドカリと共生するイソギンチャクの標本作成に必要な道具。

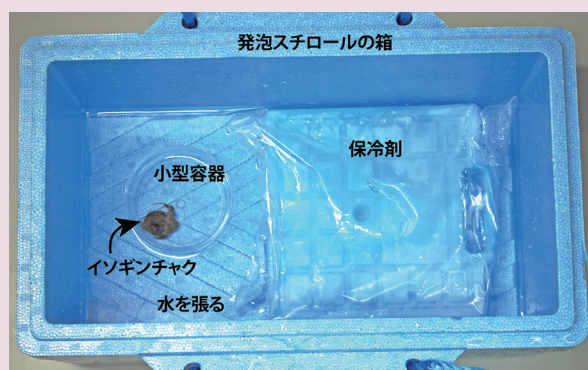


図2 深海で採集された種の標本作成する手順。

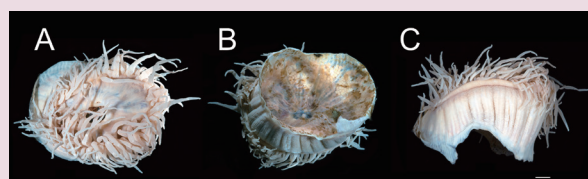


図3 ヒメキンカライソギンチャクの標本（貝殻から引き剥がし済み）。(A) 口側から見た図、(B) 足盤側から見た図、(C) 宿主ヤドカリの後方側から見た図。