ISSN 1341-5972

公益財団法人　水産無脊椎動物研究所

うみうし通信

2022.12
No.
117

ヒメコモンウミウシ
奄美大島手広ビーチ　2021.9　撮影／今本 淳

イソギンチャクの分泌物がヤドカリの「宿」に！？　吉川 晟弘
海辺での出会い―シオダマリミジンコ属の配偶ペア形成行動研究―　坪子 理美
深海調査と博物館で探る「ハゲナマコ」の真の多様性　小川 晟人

財団NEWS

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）．本種はジン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，自然下においてジン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，基礎的な自然史学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. birtlesi*，*S. cancrisocia*，*S. loisetteae* が知られていた．いずれ

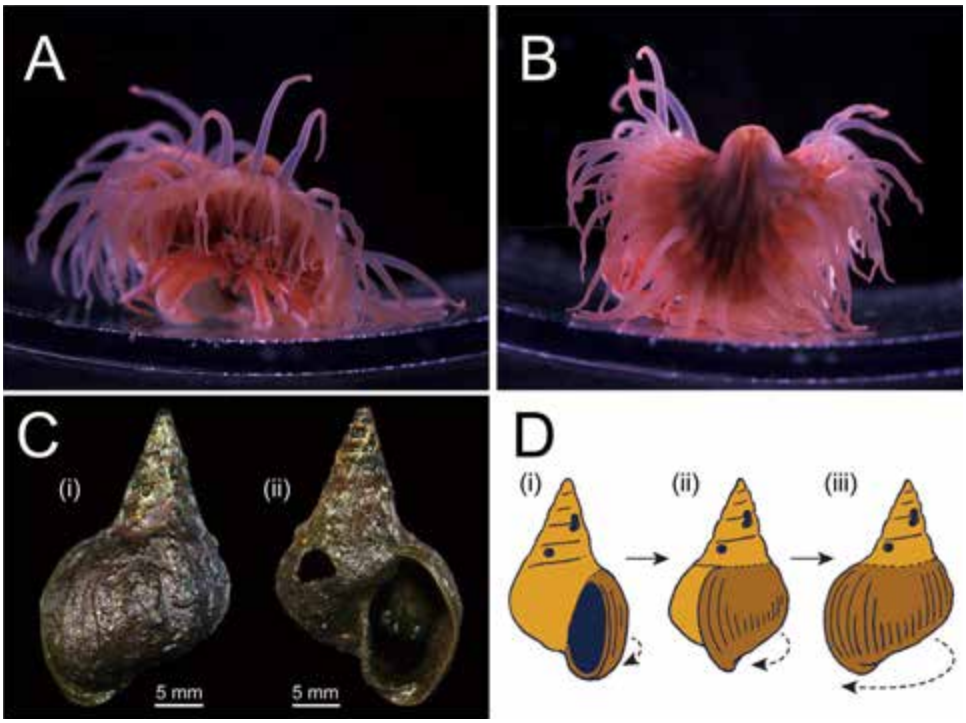

図１　ヒメキンカライソギンチャクの全体図．（A）宿主ヤドカリの前方から見た図，（B）宿主ヤドカリの左側から見た図，（C）ヒメキンカライソギンチャクが作り出した貝殻構造（ｉ＝ヤドカリの背側方向から見た図，ii＝ヤドカリの腹側方向から見た図），（D）ヒメキンカライソギンチャクの貝殻形成過程の模式図（イラスト・きのしたちひろ）．

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り出すことができる．*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て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，触手全体を縮め始め，最後には口全体が完全に閉じてエサを食べ始め

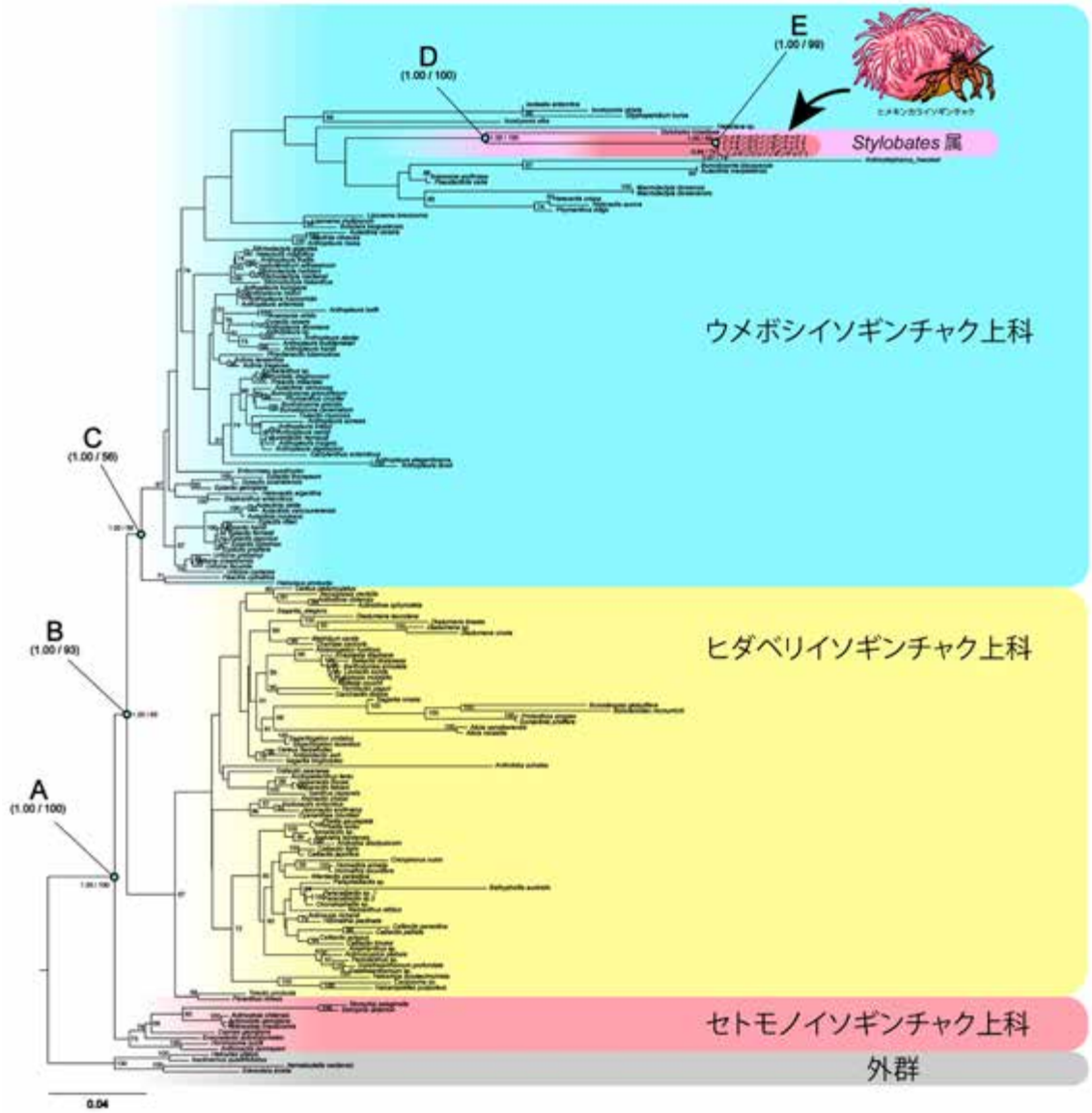

図２　複数遺伝子領域（18S および 28S，16SrRNA，12SrRNA，COIII）の塩基配列から最尤法により推定された系統樹．事後確率（BP ≧ 0.5）およびブートストラップ値（BS ≧ 50）を表示．Yoshikawa et al.（2022）を一部改変．

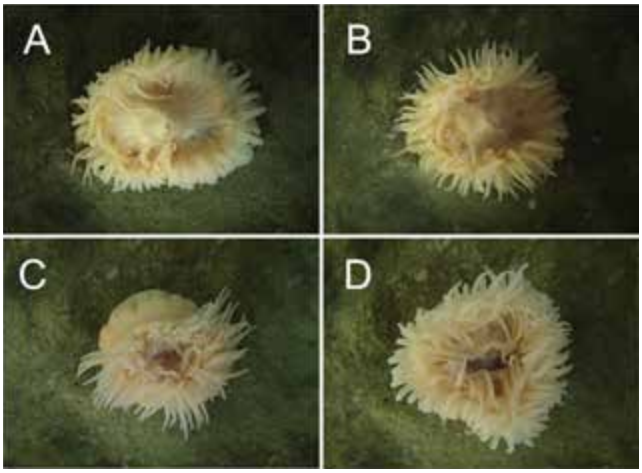

図３　ペースト状のエサに対するヒメキンカライソギンチャクの反応．（A）エサを与える前の状態，（B）ペースト状のエサへの反応，（C）摂餌行動の開始，（D）摂餌行動の終了．

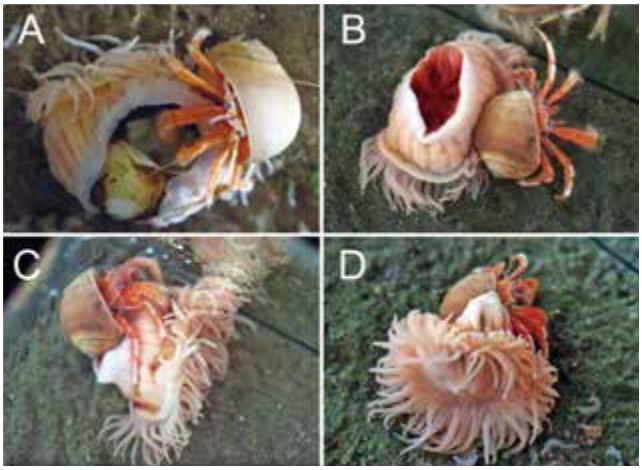

図４　貝殻引っ越し後にヒメキンカライソギンチャクを連れて行く宿主ヤドカリ（ジンゴロウヤドカリ）の行動様式．（A）ヒメキンカライソギンチャクに一定のリズムで刺激を与えつつ，引き剥がし始める，（B）ジンゴロウヤドカリの貝殻引っ越しから約43時間経過し，ヒメキンカライソギンチャクの引き剥がしが完了した，（C）ヒメキンカライソギンチャクの上に乗り，貝殻に取り付け始める，（D）貝殻に付着させた後，ヒメキンカライソギンチャクが上方を向くのを待つ．

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も，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，貝殻引っ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，貝殻引っ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，定期的に貝殻引っ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も，宿主ヤドカリが長期間同じ貝殻を使用することで，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まま一般書に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も，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.

Sci. 34: 379-388.
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) Carcinoecium-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ので，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辺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，ぜひ挑戦してみてほしい．

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．

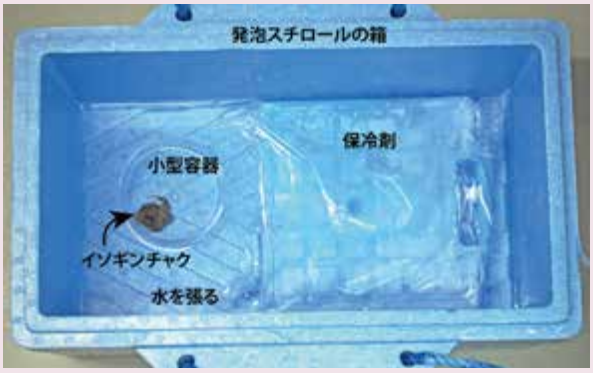

図２　深海で採集された種の標本を作成する手順．

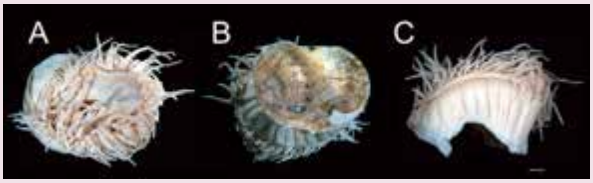

図３　ヒメキンカライソギンチャクの標本（貝殻から引き剥がし済み）．（A）口側から見た図，（B）足盤側から見た図，（C）宿主ヤドカリの後方側から見た図．

海辺での出会い
― シオダマリミジンコ属の配偶ペア形成行動研究 ―

Encounters by the sea: Studying mating pair formation in the genus *Tigriopus*

フリーランス英日翻訳者　坪子 理美（Tsuboko, Satomi）

潮溜まりの小さな主，シオダマリミジンコ

海と陸との間に点在し，岩のくぼみに海水をたたえる潮溜まり（図１）．その水面や水底に，オレンジ色のもやのようなものが広がっていることがあるのをご存知だろうか．目の細かい網ですくい上げると，鮮やかな色の正体が見えてくる．カイアシ亜綱（橈脚亜綱，Copepoda）に属する体長１mm ほどの甲殻類，シオダマリミジンコ属（*Tigriopus*）の個体たちだ．成体のメス（図２B）の触角は短く細いのに対し，成体のオス（図２A）の触角はぷっくりと太く，先端には鉤針のような突起がある．

海からの水しぶきや空からの日差しにさらされる潮溜まりの環境は，地域や季節による差が大きく，一日の中でも水温や塩濃度の変動が激しい．世界各地でさまざまな環境条件に適応しながら，シオダマリミジンコ属は独自の進化を重ねてきた．例えば，日本やその周辺には *Tigriopus japonicus*，私が研究を行っていた北米・中米の西海岸には *Tigriopus californicus* という種が主に生息している．姿形は互いによく似ているが，これら２種の間では子孫を残すことができない（伊藤，1988）．さらに，同じ種どうしであっても，異なる地域の潮溜まりに生息する集団間では子孫ができにくいという事例も報告されている（Ganz and Burton, 1995; Peterson *et al.*, 2013）．

水中の駆け引き

海水中のシオダマリミジンコを観察していると，時折，２匹が連なった形で泳いでいるものが見つかる（図２D）．オスが触角の突起を使ってメスの背中を掴み，交配までの期間を雌雄ペアで過ごしているのだ．この行動は，オスが交配相手を確保するための「配偶者防衛行動」の一種とされる．わずか２ヶ月ほどとされるシオダマリミジンコ属の生涯のうち，ペアでの生活は最大で約２週間も続く．オスは交配後，別のメスと新たなペアを作ることもあるが，メスは生涯に一度しか交配せず，オスから受け取った精子を少しずつ使って数百個の卵を受精させていく（図３）．

こうした「ペア形成→交配→受精」というプロセスは過去数

図１　海と陸との間にある潮溜まり

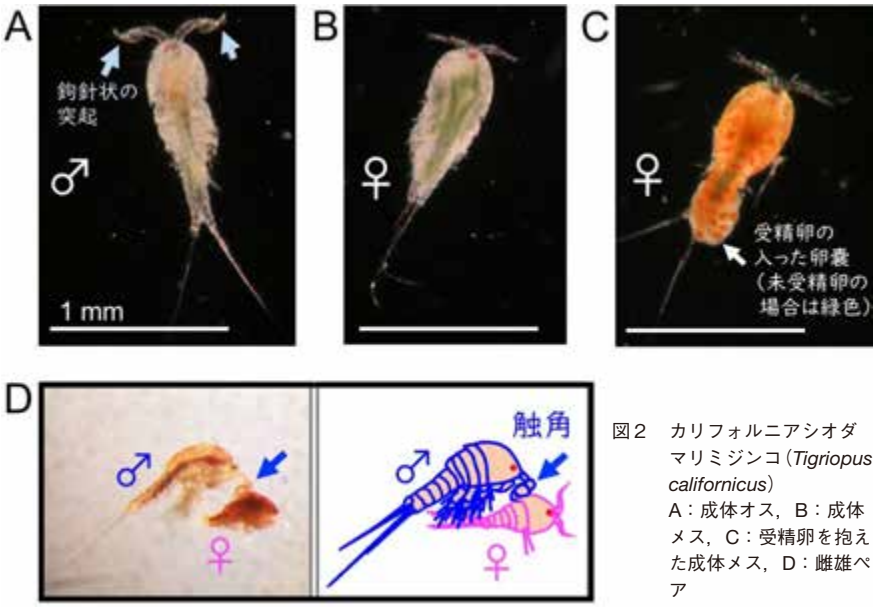

図２　カリフォルニアシオダマリミジンコ（*Tigriopus californicus*）
A：成体オス，B：成体メス，C：受精卵を抱えた成体メス，D：雌雄ペア

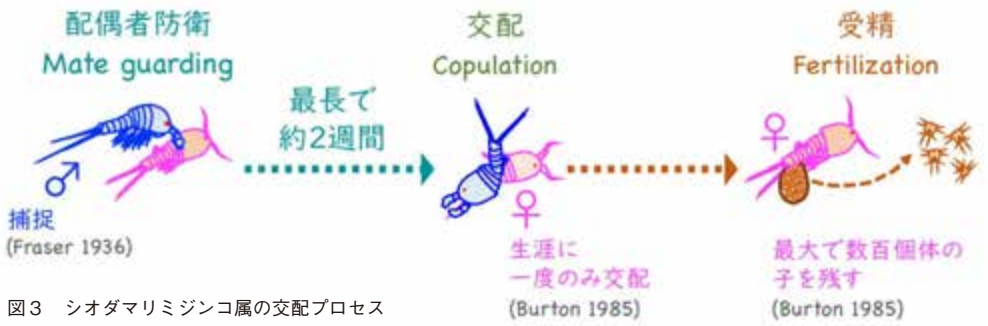

図３　シオダマリミジンコ属の交配プロセス

図４　行動観察・解析用の装置

十年にわたって知られていたが，その細部については謎に包まれている部分も多かった．たくさんのシオダマリミジンコが暮らす潮溜まりの中で，オスはパートナーとなるメスをどのように見つけているのだろう？

私が共同研究者の Ronald S. Burton 教授（カリフォルニア大学サンディエゴ校スクリプス海洋研究所）のもとで行動実験を行ったところ，いくつかの意外な発見が得られた．

オスからのアプローチは「手当たり次第」

先述のように，オスは触角を使ってメスを捕まえ，交配までの期間を共に過ごす．これまでの仮説では，オスは近くにいる個体の性別や交配経験の有無を何らかの方法で認識し，まだオスと交配したことのないメスを狙ってペア形成を試みていると考えられてきた．ところが，観察用の水槽の中にオスを入れ，メスに対する振る舞いを動画で撮影して詳細に解析してみたところ，オスは交配経験のないメスに対しても，すでに交配を経ている（＝もう交配できない）メスに対しても，同程度にアプローチを行うことがわかった．しかも，同様の行動は相手がオスであっても変わらず発揮される（Tsuboko-Ishii and Burton, 2017）．意外にも，オスはペアを作る相手をさほど選り好みしていないようだ．

アプローチされた側の行動が ペア成立の可否を左右する

とはいえ，潮溜まりや飼育水槽の中で実際に目にするペアはオスとメスの組み合わせばかりだ．また，受精卵を抱えた交配済みのメス（図２C）がオスと一緒に泳ぎ続けている様子も見当たらない．交配可能なペアが成立する決め手となるのは，アプローチを仕掛ける側ではなく，むしろアプローチを受ける側の対応なのではないだろうか．

そこで今度は，オスに接近・接触された際の個体の挙動を動画上で観察してみた．すると，交配経験のないメスが比較的すんなりとオスを受け入れ，自分の背中を掴ませて同調的に泳ぎ始めることが多いのに対し，オスや交配済みのメスは素早く体の向きを変えながら水中を激しく動き回り，アプローチしてくるオスを振り払う様子が見られた（Tsuboko-Ishii and Burton, 2017; 2018）．オスや交配済みのメスにアプローチを仕掛けたオスが，相手の体に触れていられた時間は平均わずか十数秒．背中にしがみつくこともままならずに，ぽつんとその場に取り残される．そこに別の個体が現れればめげずに飛びつき，運良くペアが成立する機会を求め続けるようだ．

ちなみに，外洋に生息する別種のカイアシ類個体を試しに観察用水槽へと入れてみたところ，シオダマリミジンコ属のオスは何のためらいもない様子で相手に向かっていき，ペアの体勢をとろうとするようなそぶりを見せた．体の大きさが同程度で，活発に動く相手であればとりあえずアプローチを仕掛けてみる……．そんな行動パターンであっても，シオダマリミジンコ属のオスにとってはあまり支障がないのかもしれない．彼らが暮らす潮溜まりの中では，生息する動物プランクトンの大多数を同種の個体が占めており，他種の個体にはめったに遭遇しない．同種のオスや交配済みのメスであれば，向こうが自ら離れていってくれる．偶然の出会いと別れを重ねる中で，いつかペアとなる相手に巡り会うことができるのだろう．

偶然の出会いがもたらすもの

さて，ここまでシオダマリミジンコ属の交配行動について綴ってきたが，実は私がこの研究を始めたのは全くの偶然からだ．大学院時代は淡水魚であるメダカを使い，行動解析を通じて動物の「性格」と遺伝の関係を研究していた．博士号取得後は学生時代から関心を持っていた翻訳・執筆業に取り組み，家庭の

図５　スクリプス海洋研究所から望む太平洋と，実験スペースの様子

事情で米国カリフォルニア州サンディエゴに移住した．

翻訳の仕事が本格化する前には，現地で研究関連の仕事をする可能性も探っていた．だが，渡米前後の情報収集からわかったのは，米国では研究資金の「選択と集中」が日本以上に進み，特定の分野（例えば，がん，糖尿病，認知症などの疾患研究に関わるもの）以外では予算も職も限られているという現実だった．

そんな中，現地で見学した海洋研究所で出会ったのが，後に共同研究者となる Ronald S. Burton 教授（Ron）と，彼が遺伝学研究の材料の一つとして長年扱ってきたシオダマリミジンコ属だった．当初は魚の研究の話を聞きに行ったはずだったのだが，ペアとなって独特のリズムで泳ぐシオダマリミジンコ属の姿に私はすっかり惹きつけられてしまった．Ron も予算の都合で研究員の募集はしていなかったが，共同研究という形なら一緒にプロジェクトを始められそうだという．その後，幸いにして日本の２つの公益財団から助成をいただけることになり，シオダマリミジンコ属の交配行動をめぐる私たちの共同研究がスタートした．

採集や設備使用の都合から，研究所には無給の研究補助員（volunteer）という肩書きで籍を置かせてもらい，週に２，３回，本業の合間に数時間ずつラボに滞在して実験を行った．限られた時間の中ではあったが少なからぬ成果が得られ，ペア成立のしくみや行動実験の手法について２本の論文を発表できたほか，日本に帰国した現在もさらに１本の論文発表を控えている（学術誌に投稿中）．穏やかかつ前向きで，意外な発見を喜ぶ Ron との議論や，ラボの学生・スタッフとの交流もかけがえのない思い出となった．今後も仕事や研究を通じた偶然の出会いを楽しみながら，身近な生き物や生命現象の奥深さを知り，また伝えていきたい．

謝辞

本稿で紹介した研究は Ronald S. Burton教授（Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego）との共同研究による．研究の遂行にあたっては，公益財団法人水産無脊椎研究所 2017年度個別研究助成（17-KRIMI-10），および公益財団法人住友財団2015年度基礎科学研究助成（150932）を受けた．深く感謝申し上げる．

引用文献

伊藤立則（1988）日本産シオダマリミジンコ属（橈脚類，ソコミジンコ目）の分類及び *Tigriopus japonicus* と *T. californicus* の関係について．瀬戸臨海実験所年報．2: 28-35.

Burton, R. S. (1985) Mating system of the intertidal copepod *Tigriopus californicus*. Mar. Biol. 86: 247-252.

Fraser, J. H. (1936) The Occurrence, Ecology and Life History of *Tigriopus fulvus* (Fischer). J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 20: 523-536.

Ganz, H. H. and Burton, R. S. (1995) Genetic differentiation and reproductive incompatibility among Baja California populations of the copepod *Tigriopus californicus*. Mar. Biol. 123: 821-827.

Peterson, D. L., Kubow, K. B., Connolly, M. J., Kaplan, L. R., Wetkowski, M. M., Leong, W., Phillips, B. C., and Edmands, S. (2013) Reproductive and phylogenetic divergence of tidepool copepod populations across a narrow geographical boundary in Baja California. J. Biogeogr. 40: 1664-1675.

Tsuboko-Ishii, S. and Burton, R. S. (2017) Sex-specific rejection in mate-guarding pair formation in the intertidal copepod, *Tigriopus californicus*. PLoS One 12: e0183758.

Tsuboko-Ishii, S. and Burton, R. S. (2018) Individual Culturing of *Tigriopus* Copepods and Quantitative Analysis of Their Mate-guarding Behavior. J. Vis. Exp.

書籍紹介――本稿筆者による近刊

訳書

クジラの海をゆく探究者たち（ハンター）
――『白鯨』でひもとく海の自然史　上下巻

リチャード・J・キング著，坪子理美訳（慶應義塾大学出版会）
四六判，カラー図版入り（電子書籍版あり）
定価：上巻 3,000円＋税，下巻 3,200円＋税

米文学を代表する長編小説『白鯨』．本書ではその航路をなぞりながら海の専門家たちを訪ね，マッコウクジラ，ダイオウイカ，アオイガイ，サンゴ虫，カイアシ類など，作中に登場する大小の海棲生物の生態を描き出す．自然科学の目を通して人間と海洋の関係を解体・俯瞰するノンフィクション．

共著書

遺伝子命名物語
――名前に秘められた生物学のドラマ

坪子理美＆石井健一著（中公新書ラクレ）
新書判
定価：900円＋税

私たちの生命を支える多種多様な遺伝子．その一つ一つに名前がついていることをご存知だろうか．数字とアルファベットを組み合わせた実務的な名前もあれば，「ムサシ」，「ファン・ゴッホ」など，ユーモアあふれる名前もある．遺伝子の名前を入り口に，発見者となった人々のドラマを覗いてみよう．新発見を目指して日夜鎬を削る研究者たちの姿を伝えたい．

深海調査と博物館で探る「ハゲナマコ」の真の多様性

The true diversity of deep-sea holothurian genus *Pannychia* exploring by deep-sea surveys and museum collections

国立科学博物館・海洋研究開発機構　小川 晟人（Ogawa, Akito）

はじめに

深海底は地球上で最大の生態系であり，棘皮動物ナマコ綱は深海底を代表する大型動物として知られている．著者はナマコ綱の中でもとりわけ深海域に広く適応し多様化した板足目に着目し，その日本周辺における多様性と系統分類に関する研究を進めてきた．板足目は両極域を含む世界中の深海底から知られ，水深70 m の沿岸域（Théel, 1876）から10000 m を超えるマリアナ海溝の最深部まで（Hansen, 1975）幅広い水深に生息する．これまでに世界から 4 科24属170種余りが知られている（WoRMS, 2022）．

本稿では板足目の中でも，日本周辺を含む北西太平洋の漸深海底（水深約200～2500 m）において優占するムラサキハゲナマコ *Pannychia moseleyi* Théel, 1882の分類を見直したので，その結果を紹介する．

ムラサキハゲナマコの分類学的課題

ムラサキハゲナマコ（図１A）は板足目カンテンナマコ科ハゲナマコ属 *Pannychia* Théel, 1882に属する深海性のナマコ類で，ハゲナマコ属にはこれまでに世界からムラサキハゲナマコと *P. taylorae* O'Loughlin in O'Loughlin et al., 2013の２種が有効種として認められてきた（O'Loughlin et al., 2013）．このうち，ムラサキハゲナマコが太平洋に広く分布し，タイプ産地（種名の基準となる標本の採集地）のシドニー沖から，フィリピン，日本，極東ロシア，アリューシャン列島，北米西岸，ハワイ，パナマ，ペルーに至るまで太平洋をぐるりと同じ種が分布すると考えられてきた（Hansen, 1975）．しかし，ムラサキハゲナマコには色彩や形態に大きな変異が知られており，以前はそれらが別々の７種 / 亜種と定義されていた．Hansen（1975）はそれらをすべてムラサキハゲナマコ１種の中の個体変異であると判断した．そのため，日本から知られていた２亜種，相模湾から報告されていたムラサキハゲナマコ（Mitsukuri, 1912）と，北海道と東北地方の沿岸から記載されたハゲナマコ *Pannychia moseleyi virgulifera* Ohshima, 1915（Ohshima, 1915）もムラサキハゲナマコの種内変異としてまとめられていた．「ハゲナマコ」という名前を聞くと，その和名からツルツルのナマコを想像する方もいるかもしれない．しかし，この和名は底曳き網（図１B）などでの採集時に「表皮が柔らかく容易に剥げる」（図１C）ことから名づけられたものであり（内海，1982），海底における真のその姿は体表に多数の突起（疣足）が並び，意外とフサフサしている（図１D）．決して禿海鼠ではないのだ．

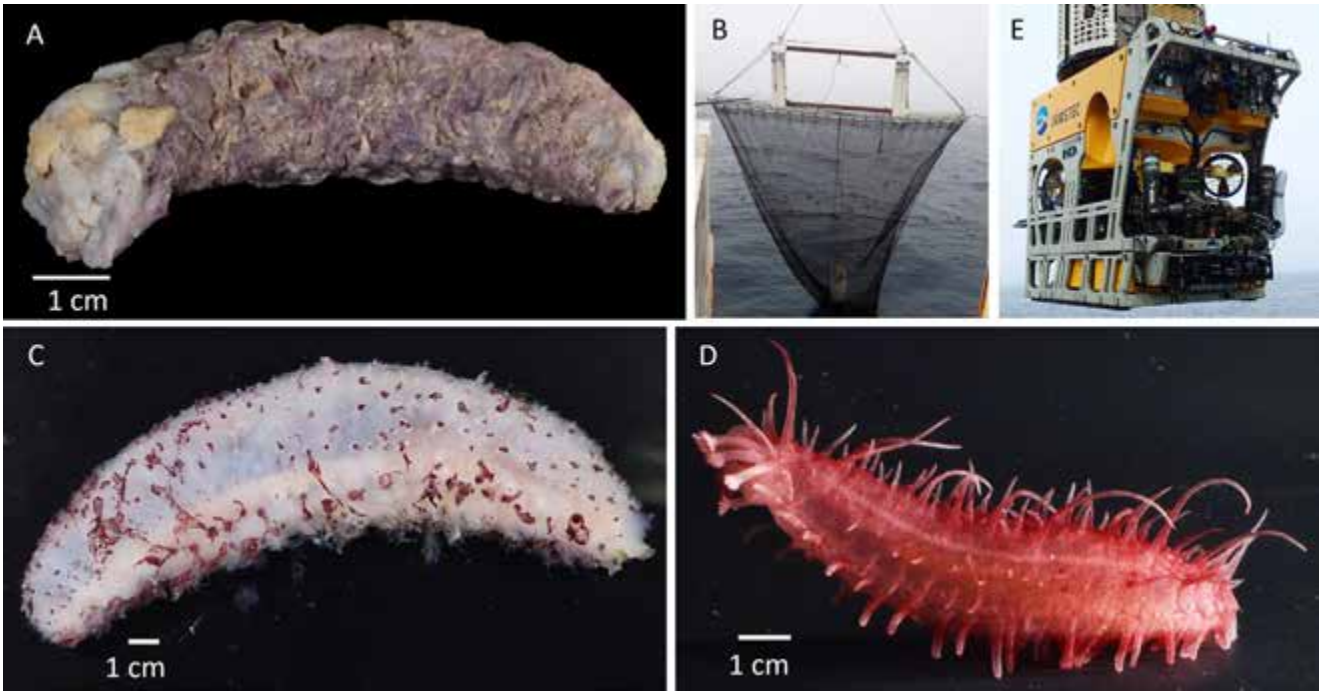

図１　南東オーストラリア産のムラサキハゲナマコの標本と底曳き網および無人探査機でされたハゲナマコの標本．A．南東オーストラリア産のムラサキハゲナマコの標本（豪ヴィクトリア博物館メルボルン博物館収蔵 NMV F136931）．B・C．底曳き網（B，水産研究・教育機構）で採集されたハゲナマコ *P. virgulifera*（C）．採集時に表皮の大半が剥がれ落ち，本来全身紫色の体色は疣足や管足の周囲のみに斑点状に表皮が残っている．D・E．損傷なく採集されたハゲナマコ（D）と採集に用いた無人探査機（E，海洋研究開発機構）．

ハゲナマコの真の姿とその多様性

近年の無人探査機（図１E）などを用いた深海調査により，以前はボロボロに傷ついた姿（図１C）しか知られていなかった深海性のナマコ類についても，生きている個体の海底での観察が可能となり，損傷の少ない状態での標本採集（図１D）ができるようになった．これによって，東日本以北の太平洋に分布するムラサキハゲナマコには腹側を含む全身が濃い紫色の形態型（図２A）と腹側が白から淡い黄色で背側が半透明な淡い紫色の形態型（図２B）の色彩が異なる２つの形態型が観察されてきた．

著者らは，これらの２つの形態型を別種とするべきかを検証するために，研究航海によって採集された標本をもとに，東日本沿岸からベーリング海に至る北西太平洋の各地のムラサキハゲナマコの標本を比較検討した．まずミトコンドリア DNA の CO1（シトクロム c オキシダーゼサブユニット１）遺伝子の塩基配列を用いて，収集した北西太平洋の標本とムラサキハゲナマコのタイプ産地である南東オーストラリア産の標本（図１A）について，その遺伝的な違いを比較した．その結果，北西太平洋のムラサキハゲナマコには２つの遺伝的な集団が存在することが明らかとなり，どちらも南東オーストラリアの集団とは遺伝的に離れた集団であった（図２C）．

次にこれら３つの遺伝的な集団の形態の違いを検討したところ，北西太平洋の２集団はオーストラリアの集団から，背側に並ぶ疣足が最大８列に並ぶことと背側の体表に輪状骨片に加えて棒状骨片ももつ（図２D）という特徴で識別できた．さらに，北西太平洋の遺伝的な２集団は色彩による２つの形態型と一致した（図２C）．ムラサキハゲナマコに見つかったこれらの３集団は遺伝的にも形態的にも互いに明瞭に識別可能であることから，異なる３種に分けるべきであると判断できた（Ogawa et al., 2022）．

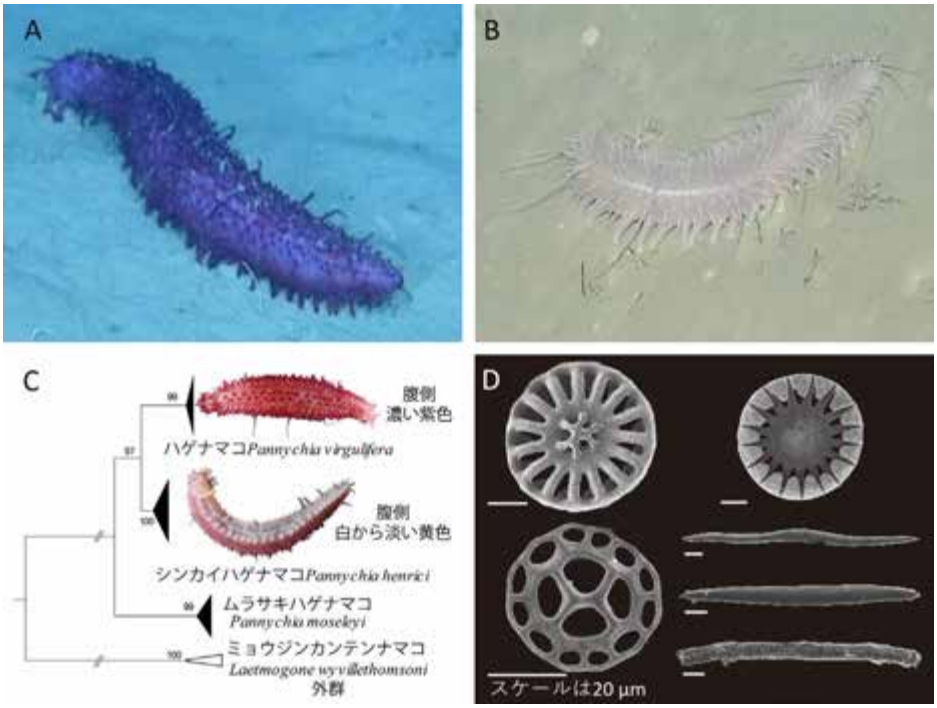

図２　分子と形態で認められた北西太平洋の２種のハゲナマコ属．A．ムラサキハゲナマコの腹側を含む全身が濃い紫色の形態型の深海底での観察画像（＝著者らによってハゲナマコ *P. virgulifera* として再定義）．B．ムラサキハゲナマコの腹側が白から淡い黄色で背側が淡い紫色の形態型の深海底での観察画像（＝著者らによってシンカイハゲナマコ *P. henrici* として再定義）．C．太平洋に分布するハゲナマコ属の系統．分子系統で認められた３つのクレードは，色彩による２型および背腹の体壁における棒状骨片の有無と一致し，ハゲナマコ，シンカイハゲナマコ，ムラサキハゲナマコ *P. moseleyi* に対応し，それぞれ別種として再定義できた．D．北西太平洋の２種の背側体壁の微小骨片．大小２型の輪状骨片に加えて，棒状骨片をもつ．

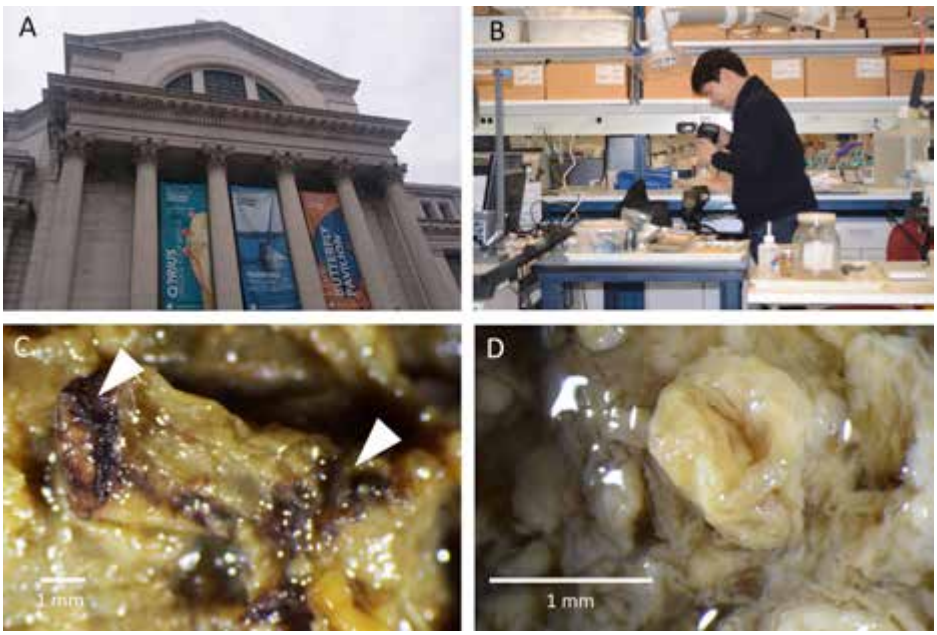

図３　スミソニアン博物館米国国立自然史博物館でのタイプ標本調査．
A．タイプ標本を調査した米国国立自然史博物館．B．米国国立自然史博物館での標本調査の様子（藤田敏彦氏撮影）．C．*Pannychia moseleyi virgulifera* のタイプ標本の体色（USNM E16975A）．管足の周囲に紫色の表皮が残る（白色三角）．D．*Pannychia moseleyi henrici* のタイプ標本の体色（USNM 18223）．管足や周囲の表皮全体は淡黄色で，紫色の色素は見られない．

博物館でのタイプ標本の観察

太平洋のハゲナマコ属は３種に分けるべきことは明らかとなったが，次に各種をどの学名と対応させるべきなのかを確認する必要があった．これらのうち，まず真のムラサキハゲナマコ *P. moseleyi* はタイプ産地の標本を含む南東オーストラリアの種であることが，形態学的にも背側の疣足が４列に並び，背側の体表に棒状骨片をもたない点で Théel（1882）の原記載の特徴と合致することから判断できた．しかし，残りの北西太平洋の２種に用いるべき学名を確定させるため，Hansen（1975）によってムラサキハゲナマコに統合されていた種や亜種と比較を行う必要があった．そこで著者らは米国自然史博物館（図３A）とハーバード大学比較動物学博物館に収蔵されていたハゲナマコ *P. moseleyi virgulifera* と *P. moseleyi henrici* Ludwig, 1894の２亜種のタイプ標本（種名の基準となる標本）と北西太平洋の２種との比較を行った（図３B）．２亜種のタイプ標本の体壁からは輪状骨片に加えて棒状骨片が観察され，ムラサキハゲナマコとは明瞭に識別できた．さらに，ハゲナマコのタイプ標本の腹側では濃い紫色の色素が観察できた一方（図３C の白三角），*P. moseleyi henrici* のタイプ標本の腹側は白色で紫色の色素は観察されなかったことから（図３D），北西太平洋の２種は全身が濃い紫色のハゲナマコ *P. virgulifera*（図２A）と腹側が白から淡い黄色のシンカイハゲナマコ *P. henrici*（図２B）とすべきであると結論づけられた（Ogawa et al., 2022）．Mitsukuri（1912）が相模湾から報告したムラサキハゲナマコの標本についても東京大学総合研究博物館において標本調査を実施したが，保存状態の問題から詳細な再観察と再同定はできなかった．

ハゲナマコ属の多様性の解明と深海性ナマコ分類の課題

ここまでの説明通り，ムラサキハゲナマコ１種とされていた太平洋のハゲナマコ属をムラサキハゲナマコ，ハゲナマコ，シンカイハゲナマコの３種に再編できた．しかし，依然としてムラサキハゲナマコには過去に別種として記載されていた３つの新参異名（既知種に後からつけられたとして無効となった学名）など，今後さらなる分類学的検討を行う必要がある．著者らのその後の研究の進展においても，日本やオーストラリア，南極海などに未記載種とみられる種が分布していることも明らかになりつつある（Ogawa et al., 未発表）．

深海底生環境は長らく変化の乏しい安定した環境であると考えられていたため，そこに生息する底生生物は広域に分布する種が多いとされ，深海性ナマコ類の中にも同じ種が複数の大洋に跨るような地理的分布をもつ種が多く報告されてきた（e.g. Hansen 1967; 1975）．しかし，大型の研究船の使用が不可欠な深海底からの標本採集の機会は限られ，地球規模に広がった地理的分布域を網羅するような採集調査の実施は難しい．さらに柔らかく傷つきやすい深海性ナマコ類は不完全な状態の標本として採集されることも多く，従来の形態比較のみによる分類学的見直しを妨げていた．近年の分子系統学的な手法の発達によって，形態的な類似性が高くとも遺伝的に分化した種の存在が認められ，過小評価されていた遺伝的な多様性の再評価が進められつつある（e.g. Gebruk et al., 2020; Ogawa et al., 2022）．深海性ナマコ類の真の多様性を解明するためには正確な記載や形態情報と紐づけされた塩基配列情報を，今後積み重ねていく必要がある．著者らも深海におけるナマコ類の多様性やその多様化・進化の様式についてさらに追究していきたいと考えている．最後に本稿を通じて，深海性ナマコ類に興味をもっていただくとともに，不可欠な研究インフラである研究船，博物館などの科学的重要性についても少しでも理解が広がってくれることを期待する．

謝辞

これまで採集調査，博物館調査などでご協力をいただいた多くの方々に感謝申し上げる．また現在までの著者のナマコ類の系統分類における研究を指導・支援していただき，本稿にも助言をいただいた藤田敏彦氏（国立科学博物館）に厚くお礼申し上げる．本稿の改稿にあたっては嶋田大輔氏（国立科学博物館）にもご協力いただいた．本稿で扱った研究の一部は文部科学省東北マリンサイエンス拠点形成事業 JPMXD1111105260の助成を受けて行うとともに，研究の遂行にあたり水産無脊椎動物研究所2017年度育成研究助成にご支援をいただいた．深謝申し上げる．

引用文献

Gebruk, A. V., Kremenetskaia, A. and Rouse, G. W. (2020) A group of species "*Psychropotes longicauda*" (Psychropotidae, Elasipodida, Holothuroidea) from the Kuril-Kamchatka Trench area (North-West Pacific). Progress in Oceanography 180: 102222.

Hansen, B. (1967) The taxonomy and zoogeography of the deep sea holothurians in their evolutionary aspects. Studies in Tropical Oceanography 5: 480–501.

Hansen, B. (1975) Systematics and biology of the deep-sea holothurinas Part. 1 Elasipoda, in: Wolff, T. (Ed.), Galathea Report Volume 13. Scientific Results of the Danish Deep-Sea Expedition Round the World 1950–52. The Galathea Committee, Copenhagen, pp. 1–262. https://doi.org/10.2307/1986281

Ludwig, H. (1894) The Holothurioidea. Reports on an exploration off the west coasts of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands, in charge of Alexander Agassiz, by the U. S. fish commission steamer "Albatross" during 1891, lieut. commander Z. L. Tanner, U. S. N., commanding. Memoirs of the Museum of Comparative Zoölogy, at Harvard College. 17 (3): 1–183.

Mitsukuri, K. (1912) Studies on Actinopodous Holothurioidea. Journal of the College of Science, Imperial University of Tokyo. 29, 1–284.

O'Loughlin, P. M., Mackenzie, M., VandenSpiegel, D. (2013) New sea cucumber species from the seamounts on the Southwest Indian Ocean Ridge (Echinodermata: Holothuroidea: Aspidochirotida, Elasipodida, Dendrochirotida). Memoirs of Museum Victoria 70, 37–50. https://doi.org/10.24199/j.mmv.2013.70.04

Ohshima, H. (1915) Report on the holothurians collected by the United States fisheries steamer "Albatross" in the northwestern Pacific during the summer of 1906. Proceedings of the National Museum 48, 212–291.

Ogawa, A., Kremenetskaia, A., Hiruta, S. F., Shibata, Y., Narimatsu, Y., Miki, S., Morita, T., Tsuchida, S., Fujiwara, Y. and Fujita, T. (2022) Rehabilitation of two deep-sea holothurian species in genus *Pannychia* from the northwest Pacific Ocean, Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 202, 105099. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2022.105099

Théel, H. (1876) Note sur l'*Elpidia*, genre nouveau du groupe des holothuries. Bihang Till Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar 4(4): 1–7.

Théel, H. (1882) Report on the Holothuroidea dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873–1876. Part I. Report of the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873–76, Zoology. 4, 1–172.

内海富士夫（1982）棘皮動物海鼠綱　In. 岡田要，内田清之助，内田亨．新日本動物図鑑　下巻．北隆館．pp. 82–99.

WoRMS (2022) Elasipodida. Accessed at: https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=123112 on 2022-10-20.

イベント報告

新型コロナウイルス感染症の蔓延により延期していた磯の観察会イベントを３年ぶりに開催しました．その様子を簡単に紹介します．報告の詳細は当財団のウェブサイト（https://www.rimi.or.jp/event/）でご覧いただけます．

親子で楽しむ海の生き物わくわくウォッチング2022

2022 年 5 月 21 日に観音崎自然博物館（神奈川県横須賀市）にて親子向け観察会を行いました．

久しぶりのわくわくウォッチングは例年通り，観音崎自然博物館の山田和彦氏はじめ，スタッフの皆さまに実施していただきました．参加人数を例年より減らして行い，当日の参加者は 30 名（中学生以下９名，大人 21 名）でした．

今年は干潮がお昼ごろだったため，最初に貝類（ウミウシを含む）のレクチャーを受けた後，ユカリの海藻の標本づくりを行いました．レクチャーの際には，ウミウシが好きなお子さんも多く，大人顔負けの知識を披露してくれました．

午後から磯に出て観察を行いました．今回は海水の透明度が高く，また天気も観察に適した曇り空だったので，夢中で観察と採集を行い，予定の時間を超えるほどでした．ウミウシを中心とした貝類やカニなどの甲殻類など，さまざまな生物が採集されました．最後に容器に入れて観察しながら説明を聞いて（図１），観察会を終えました．

図１　採集した生き物をケースに入れて観察中

磯の観察会「ウミウシの観察」

2022 年 6 月 18 日（土曜）に横須賀市自然・人文博物館付属天神島臨海自然教育園（神奈川県）にて，大人向け観察会「ウミウシの観察」を行いました．

当日はやや雨が心配な曇り空でしたが，無事に実施することができました．参加者は 20 名で，四国や関西からも参加いただきました．この観察会は中学生以上を対象とし，観察する生物を貝類の「ウミウシ」中心としたものです．講師の萩原清司氏（同博物館）にウミウシについてのレクチャーをいただき，そのあと，磯に出てウミウシの探し方などの説明を聞きながら観察を行いました．

この日は潮がよく引いたことと，曇り空のおかげで，ここ最近では１番という収穫でした．たくさんのアオウミウシをはじめ，オトメウミウシ，サラサウミウシ，リュウモンイロウミウシ，オカダウミウシなど 15 種（＋１色彩変異型）が観察されました（図２）．

午後にはオプションとして，天神島臨海自然教育園のツアーを行い，植物，地質や軽石，鳥のお話など幅広く貴重なお話を聞くことができました．

図２　採集されたウミウシ類（アオウミウシが多数）

これらの観察会を行って，改めて野外に出て生き物に触れる大切さを感じました．ご参加いただいた皆さま，また実施にご協力いただいたスタッフの皆さまありがとうございました．現在は来年度の観察会を計画中です．お楽しみに．

編集後記

今号の表紙はヒメコモンウミウシです．観察会でよく見かけるコモンウミウシに似ていますが，鰓が白色であることで見分けることができます．写真を撮影された今本さんによると，奄美ではコモンウミウシではなく，ヒメコモンウミウシを普通に見かけるそうです．関東ではヒメコモンウミウシが少ないので，地域によっても出現が異なっていておもしろいですね．

今年最後の「うみうし通信」発行です．早いもので，もう年末ですね．今年は観察会や野外調査に出ることもでき，少しずつ感覚が戻ってきました．しかし，この２年間で着ていなかった自分のウエットスーツがすっかり固くきつくなってしまい，着るのが大変な状況になっていました．2023年もより活発な年にできたらいいなと思います．

うみうし通信
No.117

発行日　2022年12月31日
発行人　池田　友之
編集人　片山　英里
発行所　公益財団法人　水産無脊椎動物研究所〔Research Institute of Marine Invertebrates（Tokyo）〕
〒104-0043　東京都中央区湊1-3-14-801　Tel 03-3537-1791　Fax 03-3537-1792
e-mail maininfo@rimi.or.jp　URL http://www.rimi.or.jp/
印　刷　港北メディアサービス（株）　Tel 03-5466-2201