

論文 Article

瀬戸内海におけるムシロガイ科腹足類3種に共生するヒドロ虫類の生態学的研究

近藤裕介¹・米谷まり²・並河 洋³・大塚 攻¹

Ecological study of three hydrozoan species associated with three different nassariid gastropod species in the Seto Inland Sea

KONDO Yusuke¹, YONETANI Mari², NAMIKAWA Hiroshi³ and OHTSUKA Susumu¹

要旨：広島県竹原市近海において潮間帯に生息する腹足類アラムシロにエボシクラゲ属の1種、潮下帯に生息する腹足類ムシロガイ、キヌボラにそれぞれタマクラゲ、ミサキアミネウミヒドラのポリプが共生し、これらの調査期間中の共生率はそれぞれ9.1%、93.8%、83.8%であることが明らかとなった。これらの組合せには例外がみられず、宿主特異性は高かった。エボシクラゲ属の1種の生殖体は6、9月、タマクラゲは8月のみ出現していたが、ミサキアミネウミヒドラは4–7、9、11、12月と頻繁に出現していた。また、ムシロガイ、キヌボラに比べて、アラムシロが底質中に潜行している時間は長い傾向が認められた。3種のポリプのうち、エボシクラゲ属の1種のみ厚い囲皮を備えるが、この形態は宿主が潮間帯に生息するため、干出による乾燥への適応であるかもしれない。また、このことが本種の共生率が低い原因の一つとして考えられる。

キーワード： 囲皮、宿主特異性、生殖体、潜砂行動、プラヌラ、ポリプ

Abstract: Polyps of three hydrozoan species associated with three gastropod species of the family Nassariidae were observed in the Seto Inland Sea, Japan: (1) *Leuckartiara* sp. with *Nassarius festivus* occurring in the intertidal zone as well as (2) *Cytaeis uchidae* with *N. livescens* and (3) *Stylactaria misakiensis* with *N. japonicus* occurring in the sublittoral zone. Each hydrozoan species was highly host-specific, without any exceptional combination. The host utilization rates of the three hydrozoan species were markedly different; as such, the host utilization rate of *Leuckartiara* sp. occurring in the intertidal zone was less than 10%, whereas that of *C. uchidae* and *S. misakiensis* occurring in the subtidal zone ranged from 84% to 94%. Sexual reproduction was limited to summers in *Leuckartiara* sp. and *C. uchidae*, but it occurred year-round in *S. misakiensis*. The burying behavior of host shells differed among the three species; specifically, the intertidal *N. festivus* was buried in the sediments for over 20 h a day, while the subtidal *C. uchidae* and *S. misakiensis* were buried for less than 7 h a day. The ecological differences among the examined hydrozoan species associated with specific nassariid hosts likely strengthen their niche segregation.

Keywords: Burial behavior, Gonophore, Host specificity, Periderm, Planula, Polyp

I. 緒言

ヒドロ虫とは刺胞動物門ヒドロ虫綱に属する動物であり、ほとんどの種は固着生活するポリプ期に群体を形成する。群体の構成員（個虫という）は、基本的に基盤に固着するためのヒドロ根（hydrorhiza）、ヒドロ根から直立するヒドロ茎（hydrocaulus）、ヒドロ茎

の末端部分にあり口とそれを取り巻く触手をもつヒドロ花（hydranth）から構成されるが、ヒドロ茎をもたない場合もある（山田，1981；並河，2020）。多くの分類群のポリプは外膜から分泌したキチン質の囲皮（periderm）を有するが、花クラゲ目のヒドロ花は囲皮をもたないためにこの類を無鞘類ともいう（山田，

1 広島大学大学院統合生命科学研究所附属瀬戸内圏フィールド科学教育研究センター竹原ステーション；Takehara Station, Setouchi Field Center, Graduate School of Integrated Sciences for Life, Hiroshima University

2 広島大学大学院生物圏科学研究科附属瀬戸内圏フィールド科学教育研究センター竹原ステーション；Takehara Marine Science Station, Setouchi Field Center, Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University

3 国立科学博物館；National Museum of Nature and Science

1981)。また、この花クラゲ目のポリプ群体の多くはほかの生物を付着基盤として利用している（共生している）ことが知られている（Puce et al., 2008；大塚ほか, 2018）。とくに生きている腹足類の貝殻やヤドカリ類が利用している腹足類の貝殻が付着基盤として頻繁に利用されている（Rees, 1967；Puce et al., 2004）。日本では主に花クラゲ目刺糸亜目のヒドロ虫類が腹足類の貝殻上に共生しており、房総半島以南では腹足類エゾバイ科に属するシワホラダマシ *Cantharus mollis* (Gould, 1860) の生貝殻上に *Hydractinia epiconcha* Stechow, 1908 が、ニシキウズガイ科ウズイチモンジ *Trochus sacellus rota* Dunker, 1860 の生貝殻上に *Stylactaria carcinicola* (Hiro, 1939) が、また、東北から北海道にかけては、サザエ科エゾザンショウ *Homalopoma amussitatum* (Gould, 1861) の生貝殻上に *Stylactaria conchicola* (Yamada, 1947) が共生している（並河, 2012）。このような共生関係によって宿主である腹足類やヤドカリ類は捕食者から身を守ることができると考えられている（Rees, 1967）。とくにヤドカリ類ではポリプが貝殻の開口部を越えて群体を伸長させて殻を成長させるので、ヤドカリ類が新たに

大きな貝殻に移住する必要がなくなり、刺胞によって捕食者を撃退できるという利益を得ている（Williams and McDermott, 2004）。

瀬戸内海中央に位置する広島県竹原市の近海では3種のムシロガイ科腹足類の生貝にそれぞれ刺糸亜目のヒドロ虫類3種が共生していることが確認されている。つまり、アラムシロ *Nassarius festivus* (Powys, 1835) にエボシクラゲ属の1種 *Leuckartiara* sp., ムシロガイ *Nassarius livescens* (Philippi, 1849) にタマクラゲ *Cytaeis uchidae* Rees, 1962, キヌボラ *Nassarius japonicus* (A. Adams, 1852) にミサキアミネウミヒドラ *Stylactaria misakiensis* (Iwasa, 1934) がそれぞれ共生している（大塚ほか, 2018）（Fig. 1）。このような腹足類とヒドロ虫類の共生関係の実体がどのようなものか興味深いものであるが、生態的研究については例が少ない。我が国では、Inoue and Kakinuma (1992) が、鹿児島市の錦江湾に生息するムシロガイとタマクラゲ属の1種 *Cytaeis* sp. のポリプの共生状況について年間を通して観察し、貝殻上のポリプがムシロガイの産卵期である初夏に合わせて生殖を行っていることを明らかにした研究のみである。

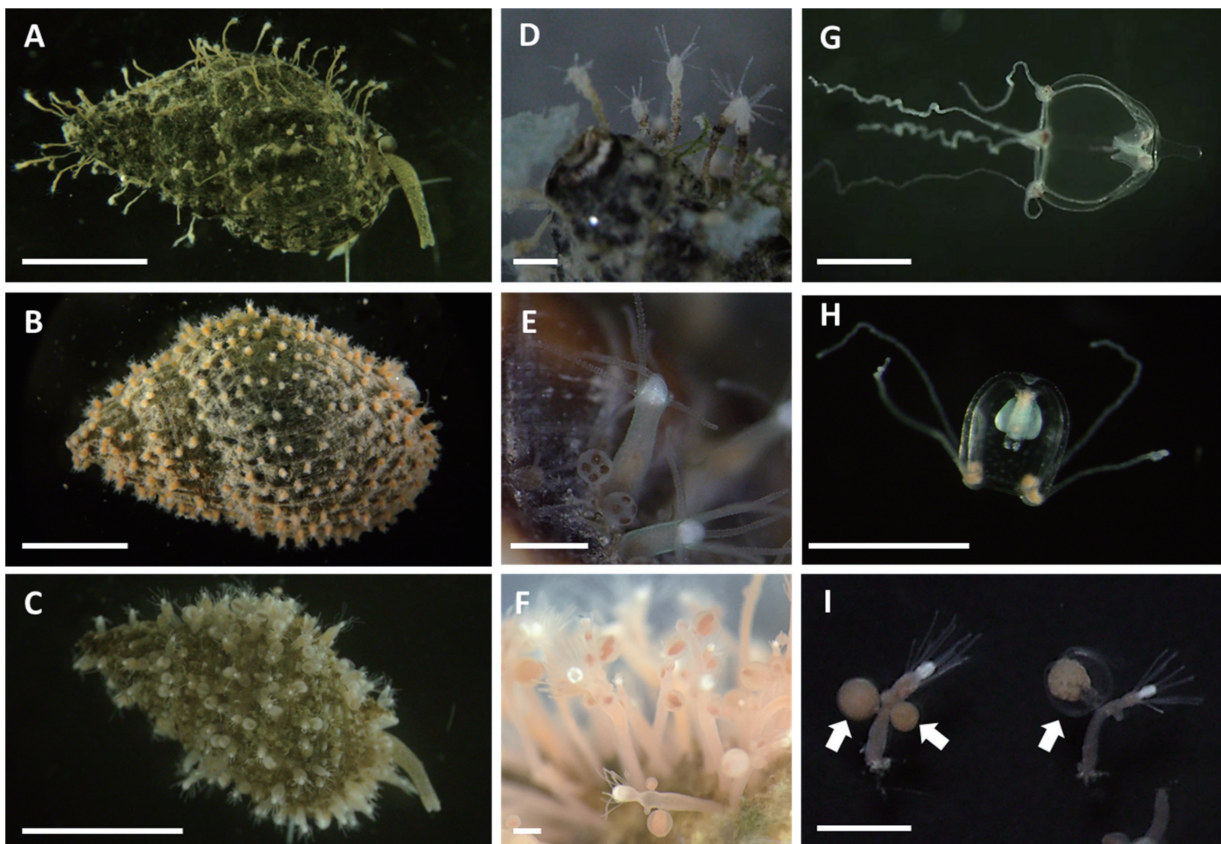


Fig. 1. Host nassariids: (A) *Nassarius festivus*, (B) *N. livescens*, (C) *N. japonicus*. Polyps of hydrozoans on host shells: (D) *Leuckartiara* sp., (E) *Cytaeis uchidae* (F) *Stylactaria misakiensis*. Gonophores of hydrozoans: (G) *Leuckartiara* sp., (H) *Cytaeis uchidae* (I) *Stylactaria misakiensis* (arrowed). Scale bars : A–C = 5 mm ; D–F = 0.5 mm ; G–I = 1 mm.

宿主であるムシロガイ科腹足類は一般に小型で、温帯から亜熱帯域の潮間帯から深海までの軟底に生息する(奥谷, 2000)。腐肉食性であり、底質上を這いまわって餌を探す(Hirai and Kakinuma, 1973; 奥谷, 2000)。

本研究では瀬戸内海に生息するムシロガイ科腹足類3種とヒドロ虫類3種の宿主特異性ならびにそれら腹足類の生息環境の違いに着目し、これらの動物間の共生関係の実体を明らかにすることを目的とし、それぞれの共生状況、生殖、また、生息環境の異なる宿主ムシロガイ科3種の行動など年間を通じた定期的な採



Fig. 2. Handmade baited traps placed in the intertidal zone (left) and the sublittoral zone (right).

集を行うことで腹足類とヒドロ虫類ポリプの共生関係の季節的な変動などについて調査を行った。

II. 材料と方法

II-1. ヒドロ虫類の宿主腹足類に対する共生状況

ムシロガイ科腹足類が腐肉食性であることを利用し(奥谷, 2000), 魚の切り身(サバ・アジなど)を餌としたベイトトラップにより宿主腹足類を採集した。ベイトトラップには500 mLおよび1 Lの広口T型瓶(直径90 mm × 高さ118 mm, 直径97 mm × 高さ167 mm)(アズワン株式会社)に約20 mm × 20 mmの角穴を5か所開けたものを使用した(Fig. 2)。採集は、2015年11月から2017年12月まで毎月1回実施した。潮間帯に生息するアラムシロは広島県竹原市ハチ干潟の2地点(標高2 m: 34°19'33.36"N, 132°53'52.60"E, 標高0 m: 34°19'25.21"N, 132°53'54.40"E)(標高は平均海面を標高0 mとしたときの高さであり、国土交通省国土地理院の地理院地図を参照した)の砂泥底で、潮下帯に生息するムシロガイとキヌボラは広島大学大学院統合生命科学研究科附属瀬戸内圏フィールド科学教育研究センター竹原ステーション近海(34°19'30.95"N, 132°55'21.34"E)の平均海面から水深約2 mの砂底で採集した(Fig. 3)。ハチ干潟では日中の干潮時にベイトトラップを横倒しにして30分間、竹原ステーション近海では日中にベイトトラップを砂底に垂直に沈め2時間設置した後、回収した。年間を

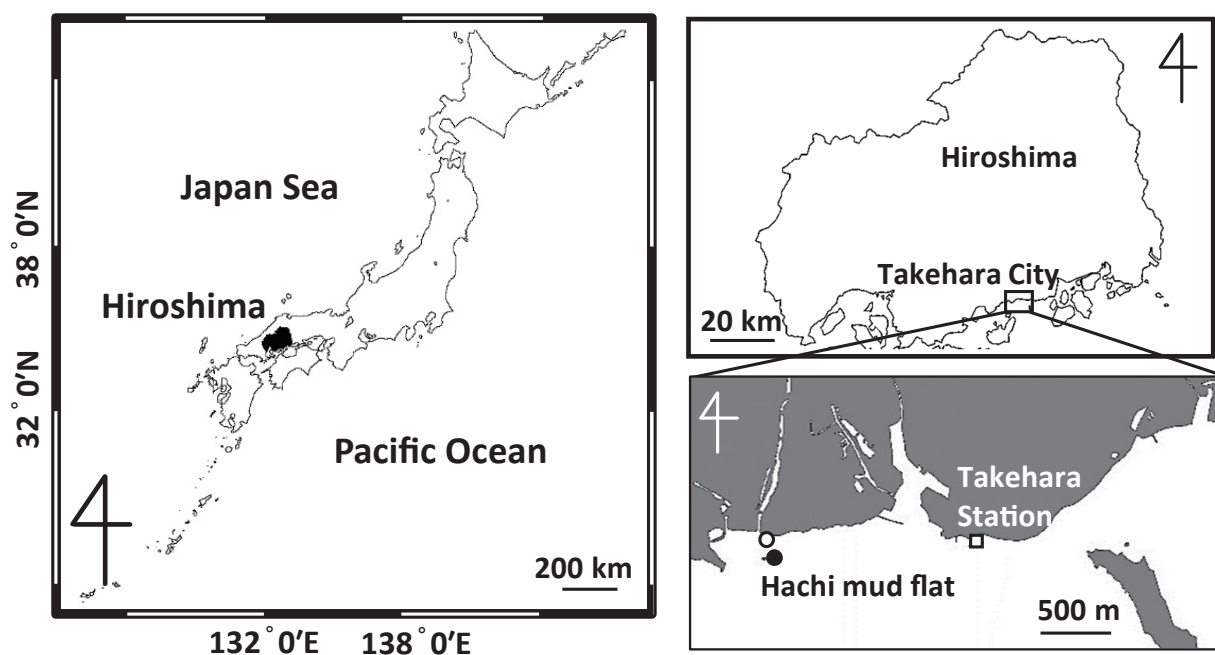


Fig. 3. Localities for collections of three species of host nassariids. ○: sampling site of *Nassarius festivus* at 2 m above sea level; ●: sampling site of *N. festivus* at 0 m above sea level; □: sampling site of *N. livescens* and *N. japonicus*.

通して採集した宿主腹足類は殻高と殻幅、ならびにポリプの共生状況を記録するとともに、ヒドロ虫類については生殖体（ヒドロ虫類における生殖巣）の有無を確認した。R software (version 3.5.0) を用いて、各宿主腹足類へのポリプの共生率は Chi-squared test, ポリプ共生の有無と殻長および殻幅の関係は Mann-Whitney *U* test により比較を行った。

また、環境データとして、アラムシロの採集地点では2016年10月から2017年12月にかけて水銀棒状温度計を用いて深さ30 mmの底質温度、ムシロガイとキヌボラの採集地点では2015年11月から2017年12月にかけて直読式水温塩分計 (ACTD-S, JFEアドバンテック株式会社) を用いて水深1 mの海水温および塩分をそれぞれ毎月1回測定した (Fig. 3)。

II-2. ヒドロ虫類3種のヒドロ根の観察

3種のムシロガイ科腹足類の殻表面とヒドロ根の伸長の関連を調べるために、2016年10月15日にエボシクラゲの1種が共生しているアラムシロおよびタマクラゲの共生しているムシロガイ、2017年4月28日にミサキアミネウミヒドラの共生しているキヌボラを上述の採集地点から同様の方法で採集し、5%中性ホルマリンで固定した。固定した腹足類は5%ギ酸水溶液に4時間程度浸すことで貝殻部分を溶解させ、剥離したヒドロ根を実体顕微鏡 (SZX7, オリンパス株式会社) によって観察した。

II-3. 宿主ムシロガイ科3種の行動観察

ムシロガイ科腹足類は砂泥中に潜る性質があるため、この行動様式とヒドロ虫類の共生状況とに関係性があるのかを明らかにするために、室内飼育実験により行動様式を解析した。この実験のために、2016年12月17日に標高0 m地点でエボシクラゲ属の1種が共生しているアラムシロ4個体 (殻高12.11–15.67

mm), 2016年12月30日にタマクラゲの共生しているムシロガイ3個体 (殻高15.75–19.50 mm) およびミサキアミネウミヒドラが共生しているキヌボラ4個体 (殻高8.84–11.49 mm) を上述の採集地点から同様の方法で採集した。底質は海底から採集して3日間天日干しした後、ゴミや海草などを除くために1 mmのフルイで濾したものをを用いた。宿主腹足類の行動観察は以下の方法で行った。まず、当該生息地の底質をそれぞれ約20 mmの高さまで入れた300 mLの広口T型瓶 (直径75 mm × 高さ92 mm) (アズワン株式会社) にアラムシロ、ムシロガイ、キヌボラを1個体ずつ入れ、目合い4 mmのメッシュ生地で蓋をした。これを直径30 cm、高さ15 cmの円形水槽に収容し、ガラス繊維ろ紙 (目合1.2 μm) (Whatman GF/C, GEヘルスケアライフサイエンス株式会社) にてろ過した海水を高さ13 cmまで入れた。採集後2日間、実験条件下で無給餌飼育を行い、馴致を行った。馴致および観察中はエアレーションを行い、酸素を十分に供給した。観察は、15分毎に腹足類が完全に底質上にいるか、貝殻のみ底質上にいるか、完全に底質中にいるかの確認を3秒以内で行い、それを24時間 (12時間明条件・12時間暗条件) 継続した。飼育水温は22–23°Cであった。また、飼育照度はデジタル照度計 (LX-1108, 株式会社マザーツール) を用いて測定し、水槽に箱をかぶせた暗条件下で0 Lux, 明条件では時間帯によって450–1000 Luxまで変化した。各腹足類の潜砂時間についてはR software (version 3.5.0) を用いた Tukey's test により比較を行った。

III. 結果

III-1. ヒドロ虫類の宿主腹足類に対する共生状況

底質温度は10.5°C (2016年12月) ~ 29.3°C (2017年8月) の範囲であった (Fig. 4)。水温は11.4°C (2017年3月) ~ 27.0°C (2017年9月) の範囲で変動した。

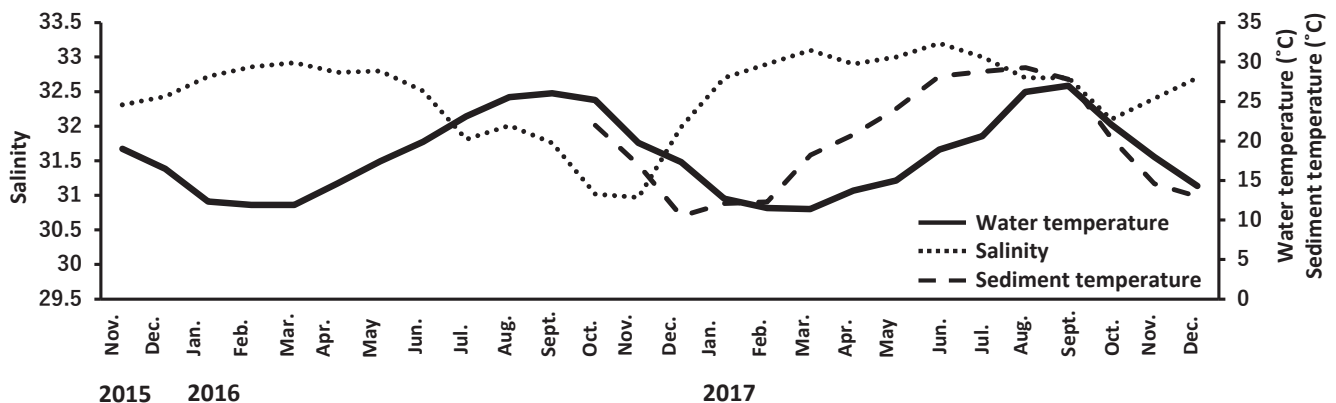


Fig. 4. Seasonal changes in water temperature, sediment temperature and salinity off Takehara City.

(Fig. 4)。塩分は調査期間を通じて30.97 (2016年11月)~33.20 (2017年6月)の範囲であった (Fig. 4)。

標高0 mの干潟で採集したアラムシロでは調査期間を通してのエボシクラゲ属の1種のポリプの共生率が9.1% (N = 1231)であった (Fig. 5)。共生率の最大値は2017年9月の30.9%で、最小値は2016年7月および2017年7月の0%である。より岸に近い標高2 m地点で採集したアラムシロでは共生率が0.21% (N = 1402)とさらに低く、2016年7月、2016年2月および2017年1月の3回のみ共生が確認された (Fig. 5)。このエボシクラゲ属の1種のポリプは厚い囲皮を持っていた (Fig. 1D)。水深約2 m地点で採集したムシロガイに共生しているタマクラゲのポリプは2016年の1月、4~8月、10月、12月に確認され、ムシロガイの採集数が少ないものの、93.8% (N = 16)と非常に高い共生率を示した (Fig. 5)。キヌボラに共生するミサキアミネウミヒドラにおいても高い共生率 [83.8% (N = 111)] がみられた (Fig. 5)。ムシロガイに共生するタマクラゲ、キヌボラに共生するミサキアミネウミヒドラのポリプの平均共生率はアラムシロに共生するエボシクラゲ属の1種のポリプの平均共生率に比べて有意に高かったが (Chi-squared test, $p < 0.05$)、ムシロガイに共生するタマクラゲとキヌボラに共生するミサキアミネウミヒドラとの間には有意差が認められなかった (Chi-squared test, $p > 0.05$)

アラムシロを宿主とするエボシクラゲ属の1種の生殖体 (クラゲ芽) は、ヒドロ根やヒドロ茎に形成され、やがてクラゲとなるが (Fig. 1G)、標高0 mの調査地点において2016年6月 (50%, N = 2)、2017年6月 (66.6%, N = 3)にのみ出現した (Fig. 5)。水深約2 m地点で採集したムシロガイに共生しているタマクラゲの生殖体 (クラゲ芽) は、ヒドロ根に形成、クラゲになるが (Fig. 1H)、2016年8月 (100%, N = 2)のみ出現した (Fig. 5)。キヌボラに共生するミサキアミネウミヒドラの生殖体 (子嚢) (Fig. 1I) は、生殖用に分化した生殖個虫の胴部に形成されるが、2015年11月、2016年5、6、12月、2017年4~7、9月に出現した (Fig. 5)。

III-2. ヒドロ虫類ポリプの共生と宿主腹足類のサイズとの関係

2017年1月から12月にかけて採集したポリプが共生しているアラムシロの殻高は 12.7 ± 1.2 mm (平均 \pm 標準偏差)、殻幅は 7.0 ± 0.7 mm (N = 67)、ポリプの共生のない個体の殻高は 11.1 ± 2.8 mm、殻幅は 6.2 ± 1.5 mm (N = 562)であった。ムシロガイの場合、ポリプが共生している個体の殻高は 13.5 ± 0.6 mm、殻幅は 8.7 ± 3.3 mm (N = 15)、共生していない個体の殻高は 15.0 mm、殻幅は 10 mm (N = 1)であった。ポリプが共生しているキヌボラの殻高は 9.8 ± 2.1 mm、殻幅は 5.2 ± 1.1 mm (N = 42)、ポリプ

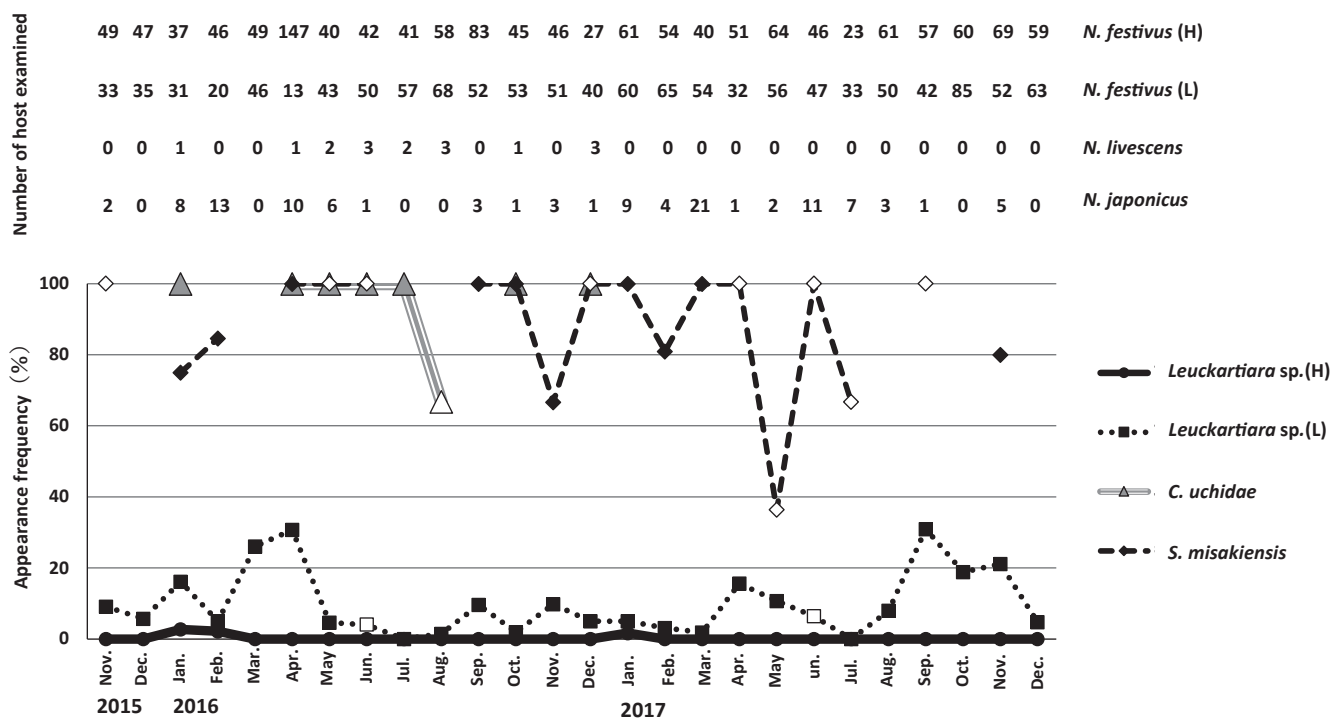


Fig. 5. Seasonal changes in occurrence of polyps of three species of hydrozoans. (H) : *Nassarius festivus* collected at 2 m above sea level ; (L) : *N. festivus* collected at 0 m above sea level. Open symbols indicate the occurrence of gonophores.

の共生のない個体の殻高は 5.9 ± 2.2 mm, 殻幅 3.2 ± 1.0 mm (N = 13) であった。アラムシロとキヌボラについて, ポリプが共生している個体としていない個体の貝殻の殻高および殻幅を比較したところ, 両種ともにポリプが共生している個体の方が有意に大きかった (Mann-Whitney *U* Test, $p < 0.01$) (Fig. 6)。

Ⅲ-3. 宿主ムシロガイ科3種の潜行行動とヒドロ根の観察

宿主ムシロガイ科3種の行動観察では宿主腹足類3種とも底質への潜行と底質表面上の匍匐を繰り返した。潜行中は動き回ることなく静止していることが多かった。アラムシロが底質に潜行している時間は 1203.7 ± 228.3 分 (平均 \pm 標準偏差) (N = 4), ムシロガイでは 415.0 ± 281.7 分 (N = 3), キヌボラは 330.0 ± 294.5 分 (N = 4) であり (Fig. 7), それぞれ総観察時間の 83.5%, 28.8%, 22.9% の時間底質へ潜行していた。アラムシロはムシロガイ, キヌボラに比べて底質中に潜行していた時間が表面上にいた時間より有意に長かった (Tukey's test, $p < 0.05$)。一方, ムシロガイとキヌボラの底質中に潜行していた時間には差が見られなかった (Tukey's test, $p > 0.05$)。

各宿主腹足類の殻表を比較すると, ムシロガイとキヌボラでは細かい溝が格子状に走っているのに対し (Fig. 8B, C), アラムシロはその名が示すように殻表が粗く溝が顕著ではない (Fig. 8A)。タマクラゲとミサキアミネウミヒドラの群体では, ヒドロ根がそれらの宿主の細かい溝の中を通っているのに対し (Fig. 8D, E), エボシクラゲの1種の場合は, ヒドロ根が溝以外の殻表にも伸長していることが観察される (Fig. 8F)。

Ⅳ. 考察

本研究では, 約2年間を通してベイトトラップによる採集を続けたが, この方法ではアラムシロ (N = 2633) にエボシクラゲ属の1種 (Fig. 1A, D), ムシロガイ (N = 16) にタマクラゲ (Fig. 1B, E), キヌボラ (N = 111) にミサキアミネウミヒドラ (Fig. 1C, F) が共生している組合せしかみられず, 宿主腹足類とヒドロ虫類間でほかの組合せは全く観察されなかった。したがって, 竹原市近海においては, 上記3例の腹足類とヒドロ虫類の共生関係における宿主特異性は, とくに同所的に採集されるタマクラゲとミサキアミネウミヒドラが明確に相異なる宿主腹足類を利用してい

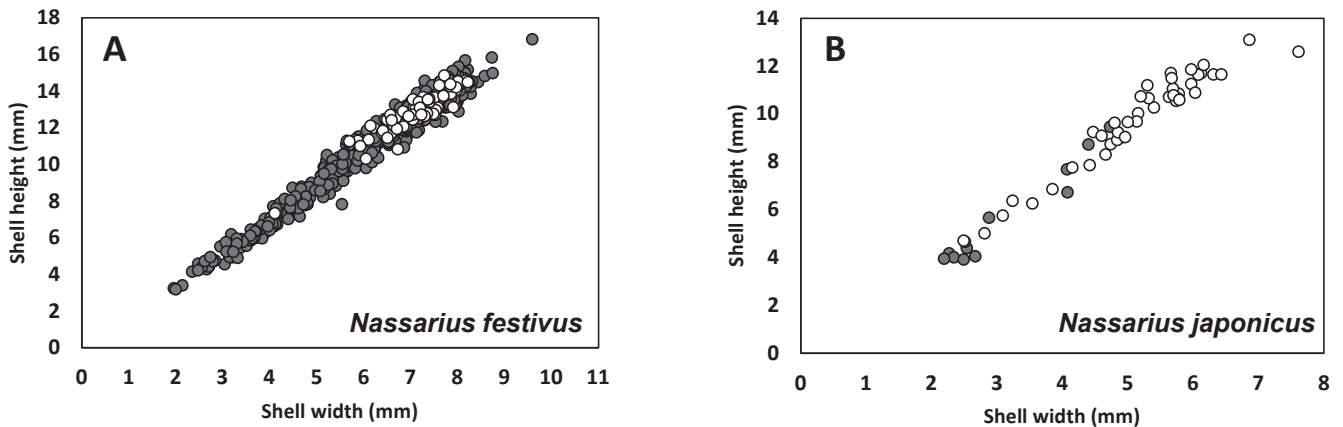


Fig. 6. Relationships between presence/absence of associated hydrozoan polyps and size of host gastropods. (A) *Nassarius festivus*, (B) *Nassarius japonicus*. Open circles : polyps on the shell ; closed circle : no polyp on the shell.

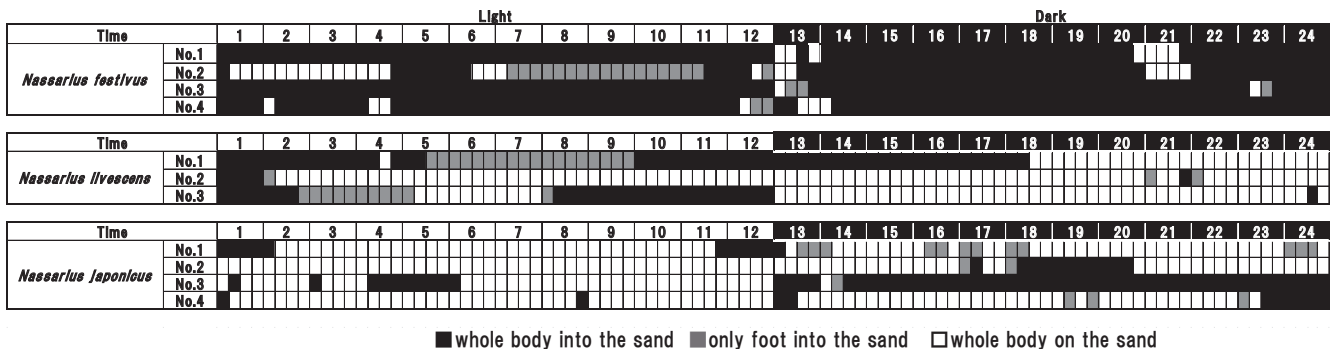


Fig. 7. Burial time of three species of host nassariid gastropods in the sediments.

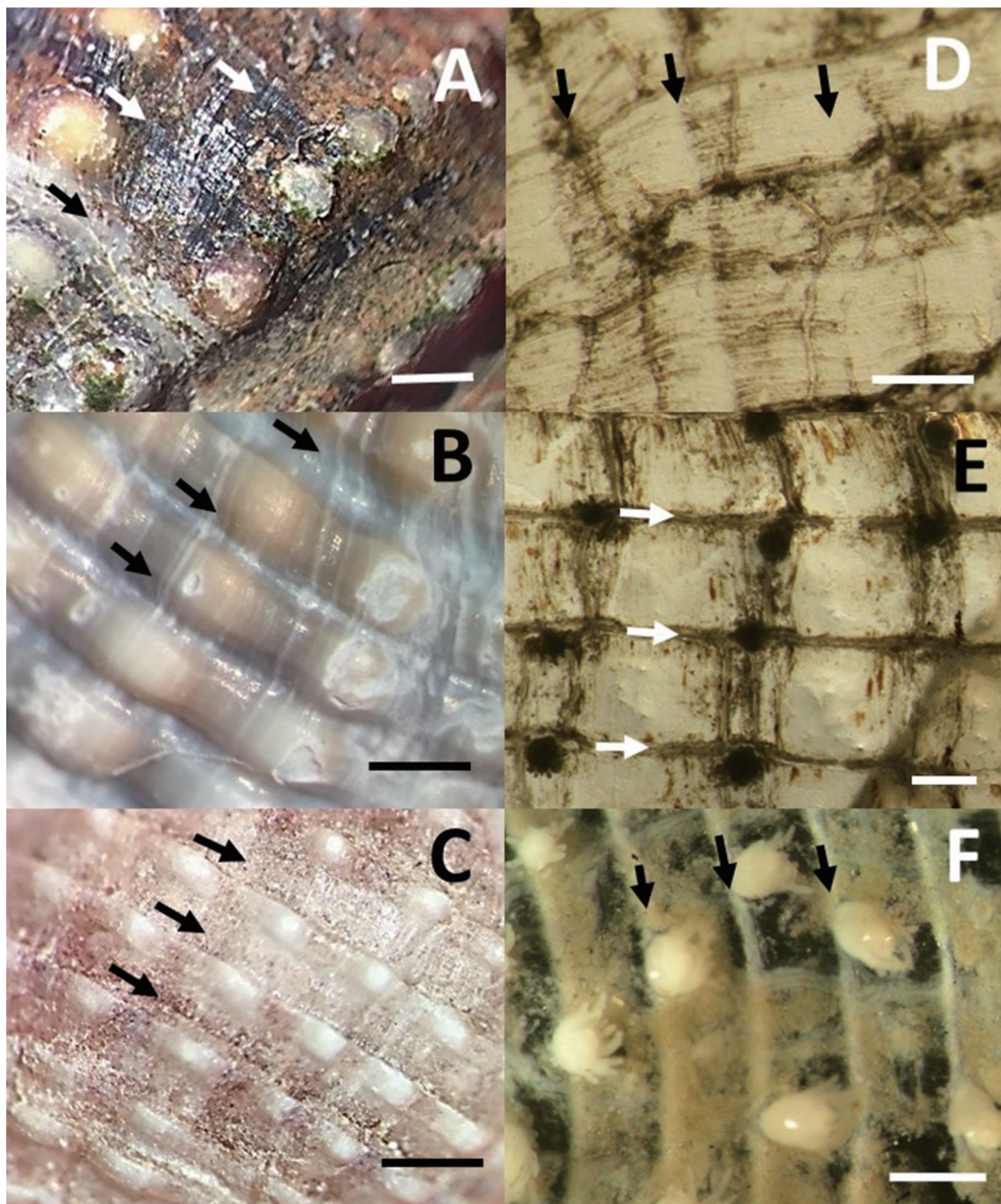


Fig. 8. Shell surface of host nassariids: (A) *Nassarius festivus*, (B) *N. livescens*, (C) *N. japonica*. Hydrorhizae of hydrozoans: (D) *Leuckartiara* sp., (E) *Cytaeis uchidae* (F) *Stylectaria misakiensis*. Black and white arrows show spiral groove.

ることから、非常に強いことがわかった。ムシロガイとタマクラゲの共生は相模湾や陸奥湾、下田などでも確認されており (Hirai and Kakinuma, 1973; 裕仁, 1988; Namikawa, 2005), キヌボラとミサキアミネウミヒドラの共生は伊豆半島の鍋田湾, 房総半島の館山湾から報告されている (Namikawa, 2012)。一方, アラムシロは北海道以南の潮間帯および干潟で普通に生息が確認されているが (富田・富山, 2014), 相模湾においてタマクラゲやミサキアミネウミヒドラ (イナバアミネウミヒドラとして報告) が共生する事例が

あった (裕仁, 1988)。本研究でみられたアラムシロとエボシクラゲ属の1種の共生は, 現時点で広島県竹原市ハチ干潟でのみ観察されている (大塚ほか, 2018; 本研究)。このように本研究では潮間帯に生息するアラムシロは潮下帯に生息するムシロガイ, キヌボラよりも極めてヒドロ虫類のポリプの共生率が低いことが明らかとなった (Fig. 5)。また, 同じ潮間帯でも標高2 m地点で採集したアラムシロの方が, 標高0 m地点で採集したアラムシロよりエボシクラゲ属の1種のポリプの共生率が低かった (Fig. 5)。エボシクラ

ゲ *Leuckartiara octona* のポリプの場合、腹足類の貝殻、ほかのヒドロ虫類、カニ類、魚類、岩など幅広い基質を付着基盤として利用しており、宿主特異性は低い (裕仁, 1988)。一方、他地域において潮下帯に生息するアラムシロ上に他種ヒドロ虫類が約 50% の共生率で生息していることもあるが、日本各地の潮間帯に生息するアラムシロにはヒドロ虫類が共生している例はほとんど知られていない (大塚ほか, 2018; 並河, 未発表)。このように本調査地域でアラムシロが潮間帯という環境に生息していることを含めると、この共生率の低さは潮間帯という環境において遊泳性プラヌラ幼生の宿主探索および付着の機会が、海水が満ちた状態に限定されることが要因となる可能性が示唆された。

タマクラゲは青森県以南の太平洋岸に広く見られ、ポリプはムシロガイ上で比較的普通に見られる (岡田ほか, 1965)。Hirai and Kakinuma (1973) は浅虫でムシロガイとタマクラゲとの共生関係が春から秋にかけて見られ、観察されたムシロガイはすべてタマクラゲのポリプが共生していたことを報告している。また、タマクラゲのポリプはガラス、塩化ビニール、イガイ類の殻、軟体部を取り除いたムシロガイの殻上では長生きできない (Hirai and Kakinuma, 1973)。本調査においてもタマクラゲのポリプはムシロガイに対し高い共生率を示しており (Fig. 5)、生きたムシロガイがタマクラゲのポリプの維持に必須であることが示唆される。共生が観察された期間について、Hirai and Kakinuma (1973) では春から秋にかけてであったが、本研究では年間を通じて共生が確認された。Hirai and Kakinuma (1973) では宿主であるムシロガイは水温が 10°C 以上の場合は餌を探して砂地から這い出てくるが、10°C よりも低くなると餌があっても砂地から出てこないことを確認している。本調査海域では調査期間中、水温が 10°C を下回することはなかった (Fig. 4)。このため冬の期間中もベイトトラップによる宿主ムシロガイの採集が可能であり、ムシロガイ上でタマクラゲのポリプを確認することができたと思われる。

キヌボラとミサキアミネウミヒドラの共生は広島県竹原市近海のほか、伊豆半島の鍋田湾、房総半島の館山湾から報告されている (Namikawa, 2012)。本研究ではムシロガイとタマクラゲの共生率と同様にキヌボラとミサキアミネウミヒドラでも高い共生率を示した (Fig. 5)。

次にヒドロ虫類の繁殖時期 (生殖体の形成時期) と宿主腹足類との関係について述べる。Inoue and Kakinuma (1992) は、ムシロガイとタマクラゲ属の

1 種のポリプの共生について年間を通して観察し、ポリプは初夏～夏季にかけて増殖し、同時期に生殖体 (クラゲ芽) が出現すると報告している。タマクラゲ属の 1 種の生殖体出現時期とムシロガイの産卵時期はともに初夏であり、さらに、プラヌラ幼生の貝殻への着生実験でムシロガイのベリジャー幼生および着底直後の幼貝に対するプラヌラ幼生の着生率が 89% を占めたことから、タマクラゲ属の 1 種がムシロガイの産卵時期に合わせて有性生殖をしている可能性が示唆されている (Inoue and Kakinuma, 1992)。瀬戸内海においてアラムシロおよびムシロガイの産卵時期はそれぞれ 4~7 月、6~8 月であるため (網尾, 1957)、エボシクラゲ類の 1 種とタマクラゲの有性生殖時期も宿主腹足類の産卵に合わせて行っていると推測される。キヌボラに共生するミサキアミネウミヒドラは生殖体として退化的で遊泳しない子嚢しか持たず (山田・久保, 1981; 裕仁, 1988)、プラヌラ幼生も匍匐型で遊泳型と比べると分散能力は低い (Namikawa, 2000)。本種の遊泳しない生殖体は非常に短命であり、匍匐型のプラヌラ幼生は海底で宿主となる腹足類を待ち伏せする方法をとる (大塚ほか, 2018)。このため宿主への付着確率を上げるために 1 年中生殖体を生じているという可能性が考えられる。

宿主腹足類に対するヒドロ虫類のポリプの影響について考えてみると、タマクラゲ属の 1 種ではプラヌラ幼生の宿主への付着確率はムシロガイが浮遊生活から底生生活に移行する直前から直後にかけてのベリジャー幼生もしくは幼貝の時に最も高くなることが報告されており、飼育実験においてタマクラゲ属の 1 種と共生に成功したムシロガイ幼貝は生残率が 100%、共生に失敗した幼貝では生残率が 7% しかなかった (Inoue and Kakinuma, 1992)。このように、ヒドロ虫類のプラヌラ幼生と宿主腹足類との共生は腹足類の生活史初期に開始し、生残にも関わってくる可能性がある。アラムシロ、キヌボラの両種ともポリプの共生していた個体の方が貝殻サイズも大きかったことから、ヒドロ虫類の共生は腹足類の貝殻成長の阻害原因にはならないと考えられる。ヤドカリ類では貝殻上のヒドロ虫のポリプを捕食者から身を守るために利用している (Grant and Pontier, 1973; Brooks and Mariscal, 1985)。アラムシロの捕食者としてマヒトデ *Asterias amurensis* Lütken, 1871 が知られるが (山本, 1981)、北西大西洋に生息するヨーロッパエゾバイ *Buccinum undatum* Linnaeus, 1758 では貝殻上にイソギンチャク類 *Allantactis parasitica* Danielssen, 1890 を共生させることでヒトデ類 *Leptasterias polaris* (Müller and

Table 1. Summary of morphological and reproductive features and habitats of three species of hydrozoans associated with three different nassariid hosts.

	<i>Leuckartiara</i> sp.	<i>Cytaeis uchidae</i>	<i>Stylactaria misakiensis</i>
Thick periderm on the hydrorhiza and hydrocaulus	Present	Absent	
Gonophore	Medusae		Eumedusoid (sporosac)
Planula	Planktonic planula		Creeping planula
Sexual reproduction period	Jun.	Aug.	Apr.–Jul., Sept., Nov., Dec.
Host gastropods	<i>Nassarius festivus</i>	<i>Nassarius livescens</i>	<i>Nassarius japonicus</i>
Utilization rate of host	Low	High	
Habitat of host	Mud flat (intertidal zone)	Sandy bottom (subtidal zone)	
Burial time of host	Long	Short	

Troschel, 1842) からの捕食を回避している (Mercier and Hamel, 2008)。本研究でみられたポリプが共生している宿主腹足類の貝殻が有意に大きいという結果は、ポリプがあることによって捕食されずにより成長したことが一つの要因として推測される。

宿主腹足類3種の潜行行動には個体差があるが、底質中への潜行時間は種間で顕著な差があった (Fig. 7)。アラムシロは干満による底質表面の変化や干出時の直射日光による温度変化が激しい干潟で生息しているので (富田・富山, 2014)、このような環境変化に対応するために底質中に潜っている時間が長いことが示唆された。本研究で調査したヒドロ虫類3種のうち、アラムシロに共生するエボシクラゲ属の1種のみが厚い囲皮をもっていることは (大塚ほか, 2018)、干潟において干出時に乾燥から身を守っていると考えられる。一方、水深約2mの干出ししない底質に生息するムシロガイ、キヌボラは天敵からの防御のために底質に潜行することはあるものの (Atema and Stenzler, 1977)、比較的底質上にいる時間が長いと考えられる。Hirai and Kakinuma (1973) でも浅虫での野外観察において水温が17°C以上の時はムシロガイが底質上に現れ、這いまわっていることが報告されており、本実験結果ともよく一致している。

竹原市近海に生息する3種のムシロガイ科腹足類とそれに共生するヒドロ虫類について、アラムシロに共生するエボシクラゲ属の1種は干潟 (潮間帯)、ムシロガイに共生するタマクラゲ、キヌボラに共生する

ミサキアミネウミヒドらは水深約2mの潮下帯から採集したものであり、それぞれポリプの共生率、生殖体の出現時期および形態、宿主腹足類の行動において顕著な相違があることが分かった (Table 1)。本調査地域でムシロガイ科3種と共生するヒドロ虫類は宿主特異性が高く、これら3種のヒドロ虫類の共生状況や形態は宿主腹足類の生息環境や行動に影響を受けており、さらには生殖体の出現頻度などの繁殖戦略も宿主腹足類の生活にそれぞれ対応していると考えられる。

【引用文献】

- 網尾 勝 (1957): アラムシロ *Tritia* (*Hinia*) *festivus* (Powys), ムシロガイ *Nassarius livescens* (Philippi) の卵囊および孵化幼生に就いて. 水産学研究報告, 6, 123-132.
- 大塚 攻・近藤裕介・米谷まり・並河 洋 (2018): 刺胞動物と他動物とのさまざまな共生関係. 海洋と生物, 40, 542-548.
- 岡田 要・内田清之助・内田 亨 (1965): 『新日本動物図鑑 [上]』北隆館.
- 奥谷喬司 (2000): 『日本近海産貝類図鑑』東海大学出版会.
- 富田悠斗・富山清升 (2014): 鹿児島市喜入町の河口干潟におけるアラムシロガイの生活史. *Nature of Kagoshima*, 40, 155-158.
- 並河 洋 (2012): カイウミヒドら類. 針山孝彦・小柳光正・嬉正勝・妹尾圭司・小泉修・日本比較生理生化学会編: 『研究者が教える動物飼育. 第1巻. ゴウリムシ, ヒドら,

- 貝, エビなど』共立出版株式会社, 46-50.
- 並河 洋 (2020) : 刺胞動物のクラゲとは何か? 遺伝, 74, 386-393.
- 裕仁 (1988) : 『相模湾産ヒドロ虫類』皇居内生物学研究所.
- 山田真弓 (1981) : 付着動物の種類査定方法 (6) ヒドロ虫類. 付着生物研究, 3, 97-105.
- 山田真弓・久保田信 (1981) : 日本近海産ヒドロクラゲとその生活史 (2) 花水母類・刺糸類. 海洋と生物, 3, 9-14.
- 山本 翠 (1981) : ヒトデの摂餌生態に関する基礎的研究—I. 山口県内海水産試験場報告. 8, 63-72.
- Atema, J. and Stenzler, D. (1977) : Alarm substance of the marine mud snail, *Nassarius obsoletus*: biological characterization and possible evolution. *Journal of Chemical Ecology*, 3, 173-187.
- Brooks, W. R. and Mariscal, R. N. (1985) : Protection of the hermit crab *Pagurus pollicaris* Say from predators by hydroid-colonized shells. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 87, 111-118.
- Grant, W. C. and Pontier, P. J. (1973) : Fitness in the hermit crab *Pagurus acadianus* with reference to *Hydractinia echinate*. *Bulletin of the Mount Desert Island Biological Laboratory*, 13, 50-53.
- Hirai, E. and Kakinuma, Y. (1973) : Differentiation and symbiosis in two hydrozoans. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 20, 257-273.
- Inoue, C. and Kakinuma, Y. (1992) : Symbiosis between *Cytaeis* sp. (Hydrozoa) and *Niotha livescens* (Gastropoda) starts during their larval stage. *Zoological Science*, 9, 757-764.
- Mercier, A. and Hamel, J. F. (2008) : Nature and role of newly described symbiotic associations between a sea anemone and gastropods at bathyal depths in the NW Atlantic. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 358, 57-69.
- Namikawa, H. (2000) : Larvae and cnidome of *Stylactaria misakiensis* (IWASA, 1934) (Cnidaria, Hydrozoa) from Japan. *Memoirs of the National Science Museum*, 32, 135-140.
- Namikawa, H. (2005) : Heteromorphic polyps discovered in *Cytaeis uchidae* Rees, 1962 (Hydrozoa; Cytaeidae) from Japan. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science*, 31, 1-6.
- Namikawa, H. (2012) : *Stylactaria misakiensis* (Hydrozoa, Hydractiniidae) having hydrorhizae changed in morphology by host replacement. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science*, 38, 1-6.
- Puce, S., Arillo, A., Cerrano, C., Romagnoli, R. and Bavestrello, G. (2004) : Description and ecology of *Cytaeis capitata* n. sp. (Hydrozoa, Cytaeidae) from Bunaken Marine Park (North Sulawesi, Indonesia). *Hydrobiologia*, 530, 530-531.
- Puce, S., Cerrano, C., Camillo, C. G. Di. and Bavestrello, G. (2008) : Hydroidomedusae (Cnidaria: Hydrozoa) symbiotic radiation. *Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88, 1715-1721.
- Rees, W. J. (1967) : A brief survey of the symbiotic associations of Cnidaria with Mollusca. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 37, 213-231.
- Williams, J. D. and McDermott, J. J. (2004) : Hermit crab biocoenoses: a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 305, 1-128.

(2020年 8月31日受付)

(2020年 12月16日受理)