

日本甲殻類学会・日本貝類学会

共催シンポジウム「捕食・被食と殻の役割」

プログラム・要旨集

2017 年 10 月 6 日（金） 13:00–17:50

東京大学 柏キャンパス 大気海洋研究所 2 階 講堂

はじめに

日本甲殻類学会と日本貝類学会は、それぞれ甲殻類および軟体動物の生物学を扱う学会として、ともに長い歴史があります。日本とその周辺域は、甲殻類および軟体動物の種多様性は非常に高く、海洋、陸水、陸上の生態系における重要な位置を占めており、古くからさかんに研究が行われています。またそうした生態系における甲殻類と軟体動物の関係は多種多様で、共生関係、寄生、捕食・被食関係、競争関係など、さまざまです。近年のこうした分類群間の研究によって、非常に興味深い、場合によってはわれわれの想像を超えた面白い現象が発見されています。

こうしたことに鑑み、日本甲殻類学会と日本貝類学会は合同でシンポジウムを開催することとなりました。第一回目の「共生、寄生関係に関する進化生物学」は、本年4月15日、和歌山県白浜町での貝類学会大会内にあわせ開催されました。第二回目となる今回のメインテーマは「捕食・被食と殻の役割」で、貝類・甲殻類間の捕食と被食、あるいはそれに関わる形態進化、または殻を利用した被食回避についてを主たる内容にしたものです。参加は両学会の会員・非会員にかかわらず無料、事前の申し込みも不要です。多くの皆様のご参加を期待いたします。

日本甲殻類学会会長 朝倉彰

日本貝類学会会長 大越健嗣

シンポジウムの趣旨

貝類（軟体動物）と甲殻類は、その名の示す通り、貝殻もしくは甲殻、すなわち堅い外骨格をもつ種を多く含む点で共通しています。両者の外骨格は、成長様式こそ根本的に異なり、前者は付加成長、後者は脱皮により大きくなりますが、体を保持し、捕食者あるいは非生物的な破壊から身を守るために機能している点では同じです。また、カラッパ、シャコ、アクリガイ類など、堅い外骨格を自らの捕食に用いるものもいます。海洋生物の進化における外骨格の重要性については、1970年代から90年代にかけて、特に古生物学的な観点から極めて多くの研究がなされましたが、ここでも貝類と甲殻類は研究対象の中心的存在でした。

本シンポジウムでは、その後20年間になされた外骨格研究の進展を俯瞰するとともに、貝類と甲殻類の捕食・被食関係、殻を利用した被食回避などについて、両学会の内外よりお招きした演者の皆様にご講演いただきます。シンポジウム前半は、本課題に共通する大きなテーマを、後半には、個別の自然史研究から全体に迫る話題をお楽しみ頂きたいと思います。

コンビナー 狩野泰則（大気海洋研究所）

プログラム

- 13:00-13:10 開会挨拶, シンポジウム趣旨紹介
- 13:10-13:40 入江貴博 (東京大学 大気海洋研究所)
誘導防御: いまさら訊けない蟹と貝のカンケイ
- 13:40-14:10 藤原慎一 (名古屋大学博物館)
カニのハサミのかたちと使い方の関係 ~
形態から見積もるハサミの破壊力と壊されにくさ
- 14:10-14:40 加賀谷勝史 (京都大学 白眉センター)
シャコの殻割り行動の制御機構
- 14:40-14:50 休憩
- 14:50-15:20 石川牧子 (ヤマザキ学園大学 動物看護学部)
太古の攻防を垣間見る: 生痕から見る貝・ヤドカリへの捕食圧
- 15:20-15:50 早川 淳[○]・大土直哉 (東京大学 大気海洋研究所)
大型甲殻類および肉食性巻貝類によるサザエの捕食とその痕跡
- 15:50-16:10 中山 凌[○]・中野智之 (京都大学 瀬戸臨海実験所)
捕食回避に見るカサガイの巻貝への付着行動
- 16:10-16:20 休憩
- 16:20-16:40 許 晃[○]・狩野泰則 (東京大学 大気海洋研究所)
イソダニ類の摂餌生態と貝形虫の被食痕
- 16:40-17:00 角井敬知 (北海道大学 理学部)
巻貝の殻を背負って生きるタナイス
- 17:00-17:30 遊佐陽一 (奈良女子大学 理学部)
寄生性フジツボ・トサカエボシのアグレッシブな摂食
- 17:30-17:45 AKI INOMATA
特別講演: ヤドカリの宿貝替え行動を用いたアート作品の制作
- 17:45-17:50 閉会挨拶
- 18:00-20:00 シンポジウム懇親会 (研究所内で開催, 一般2,000円, 学生1,500円)
申し込みは狩野 kanoあっとaori.u-tokyo.ac.jpまで. 参加費は当日受付でお支払い下さい.

[実行委員: 狩野泰則・猿渡敏郎・大土直哉・中野智之・福森啓晶・高野剛史・矢萩拓也]

誘導防御：いまさら訊けない蟹と貝のカンケイ

入江 貴博（東京大学 大気海洋研究所）

北米の両岸において 1980 年頃から研究が続けられている欧州原産の移入種チチュウカイミドリガニと、その被食者である潮間帯の腹足類に関する系は、甲殻類と腹足類の間での種間関係を取り上げる際には外すことできない話題である。チチュウカイミドリガニは、20 世紀の初頭に米国ボストン周辺での移入が確認された後、徐々にその分布域を拡大して、現在は北米の西岸でも見られる腹足類の捕食者である。Geerat J. Vermeij (1982) と Robin H. Seeley (1986) は、それぞれヨーロッパチヂミボラとコガネタマキビを対象に、チチュウカイミドリガニの移入が起こる前後で、貝殻に残る修復痕の頻度や貝殻形態に差が見られることを示した。特に殻形の変化に関しては、選択レジームの変化によって駆動された表現型の変化（つまり進化）の証拠である可能性が示唆されたが、両種を含む潮間帯の腹足類における貝殻誘導防御の発見によって、状況は複雑化の一途を辿ることとなる。

1988 年に Robert D. Appleton と Richard Palmer は、北米の太平洋岸に生息するヒレチヂミボラがイチョウガニの仲間 (*Cancer productus*) に対して示す貝殻誘導防御（捕食者からの化学シグナルに対して貝殻を厚くする表現型可塑性）の存在を初めて証明した。その後、ヨーロッパチヂミボラやコガネタマキビに関しても、捕食者からの化学シグナルに応じて貝殻形態が可塑的に変化することが実験的に示され、チチュウカイミドリガニの移入に伴う貝殻形態の変化を古典的な自然選択による説明のみで理解することは難しくなった。

90 年代には生態学の諸分野において、「適応的な可塑性」に関する理論的な整備が進むとともに、植物・昆虫・両生類といった陸上生物を対象とした実証研究も盛んに進められた。この流れを受けて、2000 年頃から Geoffrey C. Turrsell がコガネタマキビを対象に緯度をまたいだ交換移植実験を導入することで、野外での表現型分散（緯度クライン）に対する遺伝 (G) と環境 (E) の影響を切り分けることに成功した。

カニとチヂミボラの系では 2010 年以降も興味深い知見が引き続き発表されており、そのひとつの例としては誘導防御に関する母性効果の検出が挙げられる。これは、母貝が経験した環境（捕食者からのシグナル）が子の貝殻形態を変化させるという現象であり、この発見によって、貝殻形態の表現型分散には遺伝 (G) と環境 (E) の影響に加えて母性効果 (M) を考

慮する必要が生じたわけである。誘導防御に関わる母性効果は行動形質にも見られることがわかり、継代的表現型可塑性 (transgenerational phenotypic plasticity) という呼称が与えられている。

本講演では、以上で紹介した貝殻誘導防御に関する一連の研究から金字塔となっている代表的な論文を選び、その内容を時系列に沿ってかいつまんで紹介する。また、捕食者による誘導防御が見られないにもかかわらず、著しい貝殻種内変異を示す例として、講演者自身が進めてきた潮間帯に生息するタカラガイの研究の成果を紹介したい。



カニのハサミのかたちと使い方の関係 ～ 形態から見積もるハサミの破壊力と壊されにくさ

藤原 慎一（名古屋大学博物館）

カニやエビ、ヤドカリを含む十脚類は甲殻類の仲間で、体の大きさや生態における多様化に成功したグループのひとつです。彼らの一番前の脚はハサミのような形をしており、これを摂食や闘争、威嚇など、様々な用途に用いています。例えば、カラッパやマンジュウガニの仲間は強力なハサミを使って巻貝や二枚貝の殻を割り、中身を食べています。一方で、シオマネキのオスは片方のハサミが大きく発達しており、メスへのアピールに使いますが、ハサミには大した破壊力はありません。ハサミの機能は、種によって違うこともあれば、性別、あるいは同一個体の左と右で異なることがあります。こうしたハサミの機能の多様化が、十脚類の生態の多様化に大きく貢献してきたと考えられます。

十脚類のハサミは、末端の指節と、そのひとつ手前の掌節からなります。指節と掌節は2点を軸とする蝶番関節をなして開閉します（図1）。十脚類のハサミを動かす仕組みは非常に単純ですが、ハサミの機能にどうしてこれほどの多様性が生まれているかについての理解は進んでいませんでした。

そこで、ハサミの「はさむ機能」に着目し、ハサミで「はさむ効率」と、2点でつながった指節と掌節の関節の「外れにくさ（壊れにくさ）の効率」を形態計測から見積もることで、十脚類のハサミのカたちと機能の関係を探りました。ハサミで物をはさむときの力強さの効率は、筋肉とハサミのテコの比で表すことができます（図1）。また、指節と掌節はたった2点で関節してい

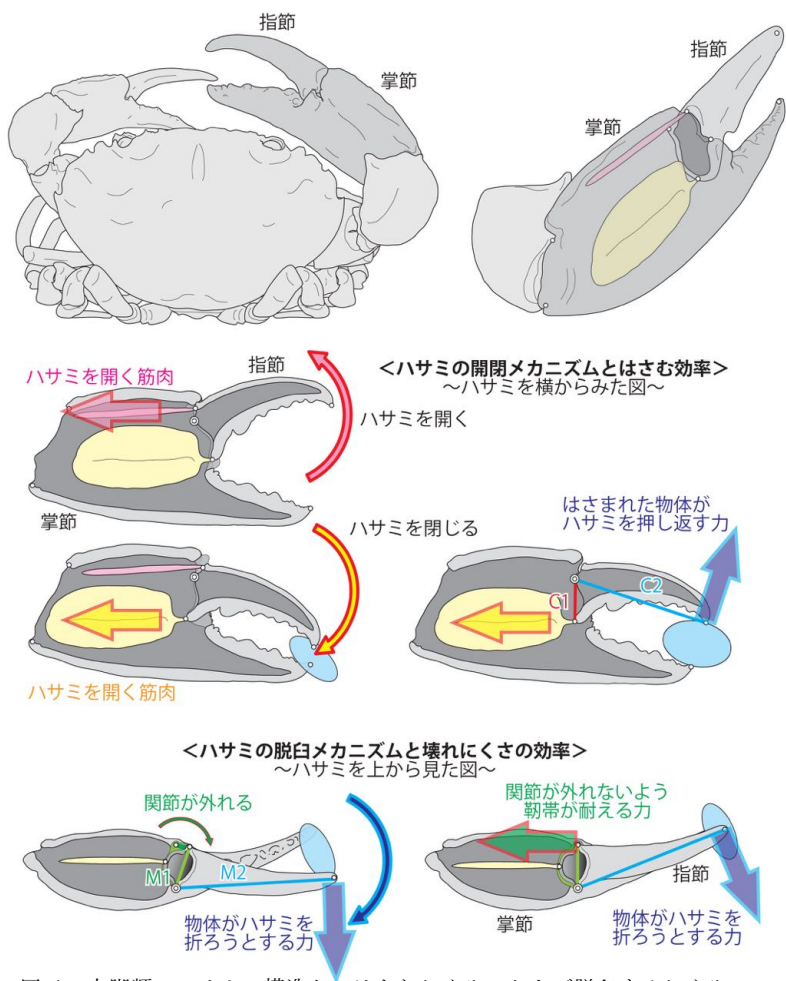


図1. 十脚類のハサミの構造と、はさむしくみ、および脱臼するしくみ。「C1/C2」がハサミで物をはさむときの力強さの効率を、「M1/M2」がハサミを脱臼させようとする力に対して靱帯が抵抗する力の効率（壊れにくさ）をそれぞれ表します。

るので、片方の関節が外れると脱臼してしまいます。この関節の外れにくさは、指節と掌節を結ぶ関節膜のテコと、ハサミを折ろうとする力のテコの比で表すことができます（図 1）。

ハサミの大きさも用途も多様な、ザリガニ、ヤドカリ、アナジャコ、カニの仲間（34 科 63 属 92 種）を用いて、左右合わせて 317 のハサミの計測を行いました。その結果、貝殻を割ることに使われるハサミは、より力を発揮しやすく、かつ脱臼を起こしにくい設計のハサミであることがわかりました。一方、強くはさむことのない、ただ大きいだけのハサミは、はさむ力を発揮しにくく、しかも余計な力がかかると容易に脱臼してしまう設計になっていました（図 2）。この違いは、ハサミの指節の長さや幅広さ、上下の高さの違いによってもたらされています。このことから、わずかな形態の差異が、ハサミの機能の多様化につながっていることが示されました。また、十脚類のハサミは、その大きさや用途に関わらず、指節の深さと幅がほぼ同じ長さになっていることもわかりました。これは、ハサミではさむ力強さと、ハサミの壊れにくさに対応するようにデザインされた結果だと考えられます。このような、形態指標を用いることで、ハサミの機能がわからなかった絶滅した十脚類の生態を復元する際に、より確かな根拠を提示していくことができると期待されます。

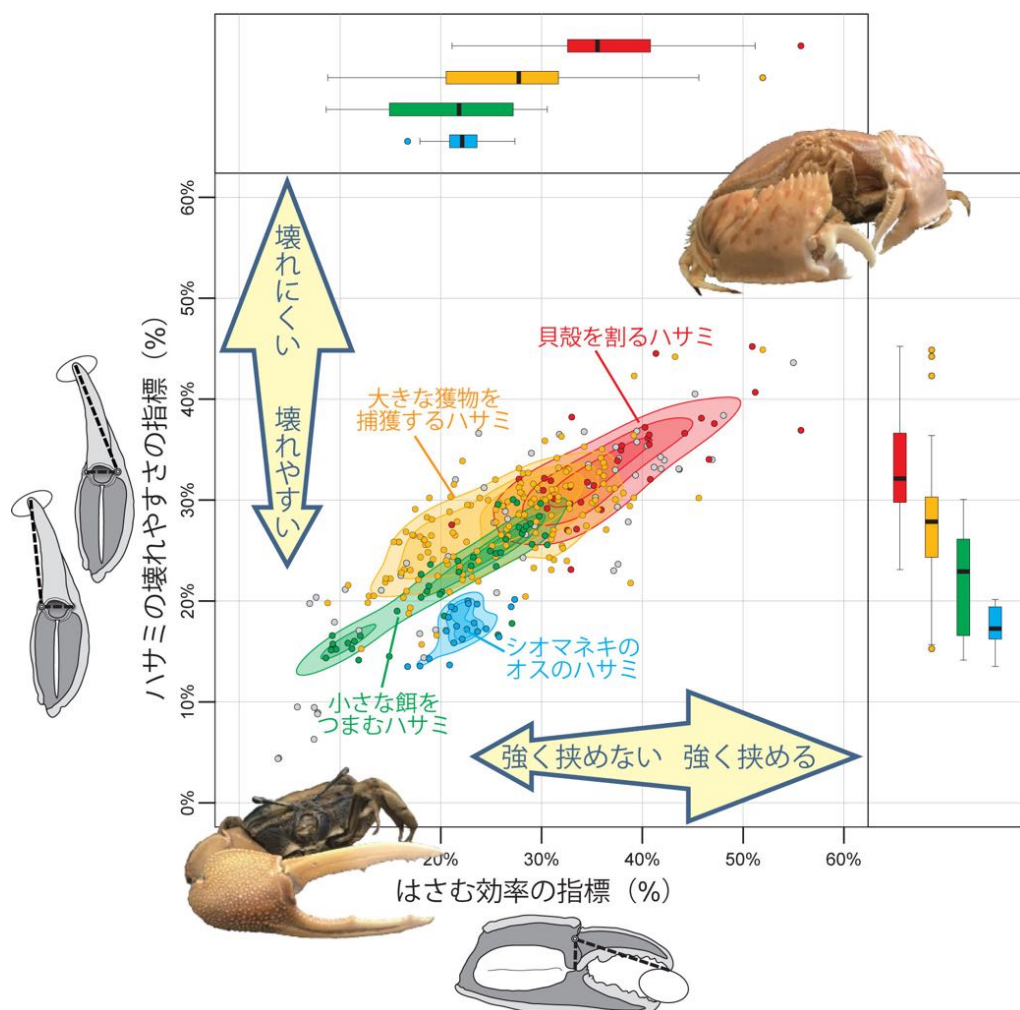


図 2. 十脚類のハサミの機能と「はさむ効率」および「ハサミの壊れやすさ」の指標の関係

シャコの殻割り行動の制御機構

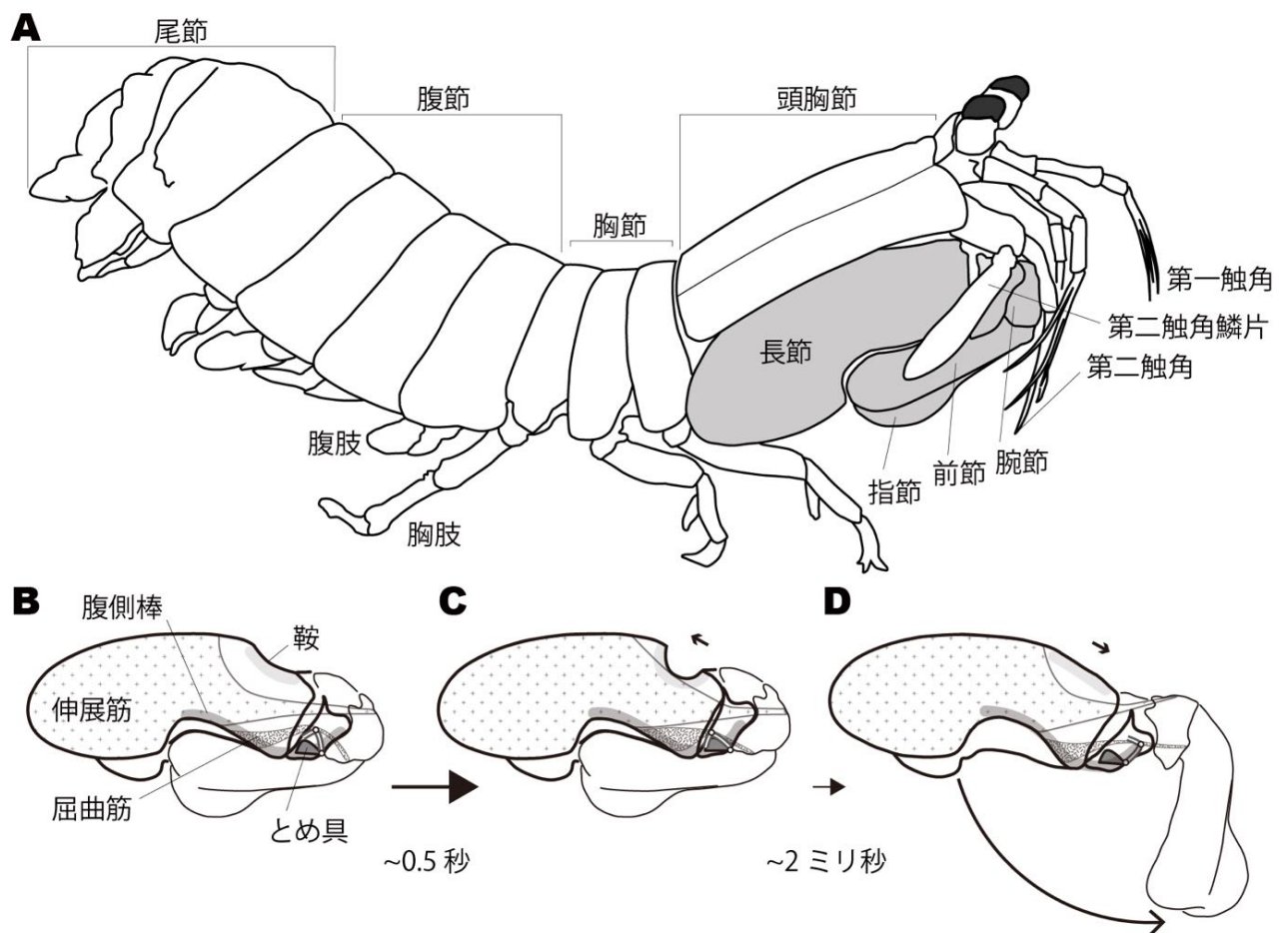
加賀谷 勝史（京都大学 白眉センター）

打撃型口脚類（図 A）の殻割り捕食行動は、動物界でも一二を争う付属肢の超高速運動を利用している。一般に、超高速運動は筋収縮の速度を超えており、身体のはね性質を核としたパワー増幅比を高めることで実現している。これは筋肉が身体ばねに弾性エネルギーを長時間かけて蓄積し、それを短時間で運動エネルギーとして変換するシステムである（図 B-D）。蓄積されるエネルギーと放出されるエネルギーをほぼ同じと仮定してしまえば、この変換効率は、蓄積にかける時間（図 B-C）と放出にかける時間（図 C-D）の比率になる。口脚類の打撃型以外にも、テッポウエビ、アギトアリ、ノミなどは極めて高い変換率（約 1000 倍から 10000 倍）を持っている。

今回私が紹介する打撃型口脚類は、貝類など基本的に殻の堅い生物を捕食する。一方、祖先型の刺撃型は、魚類など柔らかい生物を捕食する。打撃型と刺撃型では、打撃型のほうが、線形速度で約 7 倍程度素早く運動する。打撃型ではハンマー状の指節が発達しており、打撃による衝撃、および水との相互作用で生れる空洞現象による衝撃に耐えられる特殊な構造をもっている。数ヶ月の脱皮で損傷は修復されるものの、それでもコストがかかることを示している。このコストを克服するひとつの方法が、パンチ速度をさまざまな条件に応じて制御することである。

私は、行動生理学的なアプローチ、具体的には筋電図記録法と超高速撮影を同時に行うことによって、伸展筋と屈曲筋のはねの共収縮を調節することでパンチ速度が制御されることを明らかにしてきた。さらに、学習心理学的なアプローチでパンチの速度がダイナミックに変化することが判明した。

本講演で、パワー増幅の原理をどのような仕組みで実現しているのか、それがどのように進化してきたか、さらに、その仕組みを動的に制御する末梢神経系、筋肉系、外骨格系の構造と動作を、他の超高速運動の生物と比較しながら紹介したい。



太古の攻防を垣間見る：生痕から見る貝・ヤドカリへの捕食圧

石川 牧子（ヤマザキ学園大学 動物看護学部）

「食う－食われる」の関係は、現在の動物に見られる多様な形態や生態を進化させてきた。この進化史を追う上で、古生物学は強みを発揮する。捕食者と被食者双方の応答について、長大な時間軸を追えるからである。多くの生物組織は柔らかく、化石として保存されることは稀なため、連続的な追跡が難しいが、貝殻をもつ貝類は保存されやすい。貝殻は捕食者から物理的に身を守る鎧の役割も果たすため、カンブリア紀の出現以降の貝殻の変化は、被食者の応答とも捉えられる。

出現から数億年間、単純な形態の表層生活者だった貝類は、約1億年前（中生代白亜紀）を境に、強固な殻や隠蔽的な生態を持つものが優勢となったことが知られる。この現象を説明する有力な説は、貝類の進化は中生代の捕食者の急激な適応放散に応答して一気に進んだという「中生代の海洋革命」説（Vermeij, 1977）や、捕食者が強力になると被食者の防御も強力になるという共進化モデル（Vermeij, 1987）である。

「捕食痕」を使った貝類捕食の研究史と、行く手を阻むヤドカリ

貝類を捕食するためには、貝殻を何とかしなければならない。窒息させて痕跡を残さず捕食する、あるいは跡形もなく砕いてしまう捕食者もいるが、貝殻に穴を開ける、または一部分を砕くことによって軟体部を食べる捕食者も多い。そうした捕食の痕跡（捕食痕、図1）をもつ貝殻は地層中に多数保存されている。つまり、貝殻からは、捕食者についても間接的な手がかりが得られることになる。

カニによる捕食痕の化石記録は、「中生代の海洋革命」説の重要な証拠である。カニは巻貝の殻を鋏で砕き捕食する（図1A）。捕食圧の推定には、主に2種類の指標が使われている。“傷を持つ個体の割合”と、“1個体当たりの傷の平均値”である。“傷”とは、捕食を受けて修復された修復痕（図1B）、つまり、捕食されずに生き延びた証拠である。そのため、同じ指標から相反した結論が引き出される。「捕食頻度が高い（または捕食者が多い）」時も、「捕食による致死率が低い」時も指標は高くなり、「捕食頻度が低い」時も、「捕食による致死率が高く、傷が修復されなかった」時も指標は低くなるのである。

なぜ「捕食されていない証拠」から捕食圧を推定しなければならないのか？この一因となっているのがヤドカリの存在である。捕食圧は本来、捕食痕（砕かれた殻、図1A）の頻度か

ら推定されるべきだが、殻の二次利用者（ヤドカリ）も同様に捕食される。貝の死後、何世代ものヤドカリがその殻を利用し続けるために、見かけ上の「捕食痕」が累積してしまう。これを見分ける良い方法はないだろうか？

「ゴカイ」を解く鍵

貝殻には、捕食痕以外にも様々な痕跡が残っている。これらは、しばしば捕食痕と誤認され、捕食圧の過大評価を引き起こすこともある。

現在の海には、ヤドカリと共生する特殊な生態を持つゴカイがいる。このゴカイの作る捕食痕様の穿孔痕は化石巻貝にも多く見られるが、内部構造が特徴的なため、容易に見分けられる。ある種の共生ゴカイは、巻貝の殻口部のみに穿孔する。演者らはこのゴカイの生態から、「ヤドカリが使っていた時の殻口の位置」が分かることを明らかにした。フィールドでヤドカリを集め、その殻口の部分に印をつけて再び撒き、後で回収してどのぐらいの割合が捕食されているかを調べるのは捕食の直接的な推定法だが、けっこう大変だ。でも、この作業をゴカイがやってくれていることがあるのだ。ヤドカリが出現した中生代以降は、ヤドカリに対する捕食を適切に分離しない限り、貝類への捕食圧の評価ができない。しかし、こうした生き物の特徴的な生態や痕跡を利用する事で、貝に対する捕食圧のみを抽出し、異なる環境、時代間で定量的に比較することが可能となる。

「傷」は強さの勲章

ところで、捕食圧を語る上で、あまり利用されてこなかった指標がある。捕食痕の頻度分布である。頻度分布の形は、捕食に関連する2つのパラメータ（捕食頻度と致死率）によって決まる。演者らのグループは現在、貝類の個体群ごとに、実測された捕食痕の頻度分布をとるパラメータ値の組み合わせを推定する方法を開発している。その過程で、「傷」が多い、つまり致死率が非常に低い貝類の存在が見えてきた。こうした貝類を詳しく調べると、捕食に対抗した様々な防御機構を発達させていることが明らかになってきた。本発表では、この手法と、そこから明らかになってきた貝類の防御機構についても紹介する。



A. カニによる破碎捕食痕
B. カニによる破碎の修復痕
C. タマガイ類による穿孔捕食痕

大型甲殻類および肉食性巻貝類によるサザエの捕食とその痕跡

早川 淳[○]・大土 直哉（東京大学 大気海洋研究所）

【背景と目的】

野外で採集されるサザエ稚貝の死殻には、その殻口部内唇に穿孔痕が残るものがしばしば認められる。この穿孔痕は肉食性巻貝であるヒメヨウラクの捕食に因ること、そしてヒメヨウラクによる捕食がサザエの主要な初期減耗要因であることが、我々の先行研究によって示されている。加えて、野外から採集されるサザエ稚貝の死殻には、貝殻が破損したものも高い頻度で認められ、これらの破損はサザエの貝殻を破壊可能な大型甲殻類による捕食痕跡であると考えられた。しかし、大型甲殻類によるサザエ稚貝の捕食や、捕食された貝殻に残る痕跡の形状などに関する知見は乏しく、その初期減耗要因としての重要性の評価も試みられていない。

本研究では、相模湾東部長井沿岸の岩礁域に生息する大型甲殻類を用いた室内実験により、それらのサザエ稚貝の捕食量、および捕食痕跡を調査し、野外から採集されたサザエ稚貝の死殻に残る捕食痕跡と比較することで、サザエ稚貝の減耗要因としての甲殻類による捕食の重要性を検討した。

【材料と方法】

相模湾東部長井沿岸において、サザエ稚貝が生息する岩礁域（水深約 8 m）周辺から採集した大型甲殻類 5 種（スベスベマンジュウガニ、ベニツケガニ、ショウジンガニ、イシダタミヤドカリ、イセエビ）それぞれ 1 個体とサザエ稚貝（平均殻高 10.5 mm、イセエビ区のみ平均殻高 17.1 mm）3 個体とを同一の容器内に収容して 7 日間飼育し、各甲殻類種によるサザエ稚貝の捕食量を調べた（繰り返し数 3）。加えて、各甲殻類種によるサザエの貝殻の捕食痕跡の形状を比較した。また、大型甲殻類を採集した調査地点周辺の海底から、殻高 20 mm 以下のサザエ死殻 245 個を採集し、死殻の破損の有無とその形状を調べた。野外から得られた死殻の破損状態と室内実験における捕食痕跡とを比較することで、各甲殻類種によって捕食されたと考えられる個体の割合を求めた。

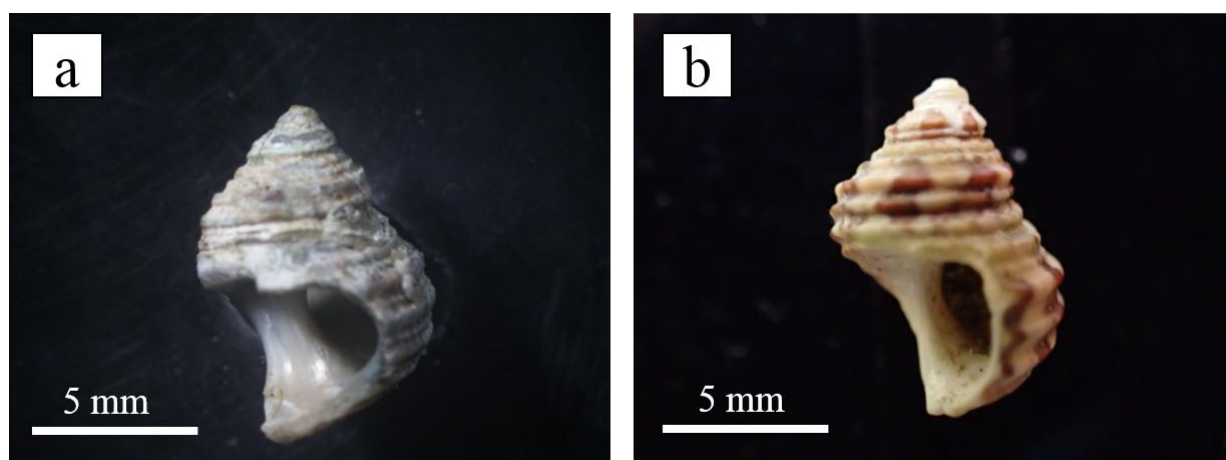
【結果と考察】

実験に供試した大型甲殻類 5 種のうち、スベスベマンジュウガニ、ベニツケガニおよびイセエビがサザエ稚貝を捕食し、ベニツケガニの捕食量が最も多かった。ベニツケガニに捕食

された個体は、貝殻全体が破砕、または殻頂部のみを残して破砕されていた（ベニツケガニ型）。これに対し、スベスベマンジュウガニに捕食された個体は、その殻口部外唇を破損されていた（スベスベマンジュウガニ型）。イセエビも殻口部外唇を破損させてサザエ稚貝を捕食したが、貝殻の破損の程度はスベスベマンジュウガニに比して著しく大きかった（イセエビ型）。

野外からもこれらの被食個体と同様の捕食痕跡を持つサザエ稚貝の死殻が採集され、ベニツケガニ型の捕食痕跡を有する死殻が 20.0%、スベスベマンジュウガニ型の捕食痕跡を有する死殻が 17.1%、イセエビ型の捕食痕跡を有する死殻が 4.5%を占め、室内実験における種による捕食量の多寡の傾向と一致した。殻高が測定可能であった 194 個体の内、殻高 10 mm 以上のサザエ稚貝の死殻では、50%以上の貝殻にスベスベマンジュウガニ型の捕食痕跡が認められ、肉食性巻貝類による穿孔痕を有する死殻は出現しなかった。殻高を測定不可能なベニツケガニ型の死殻の出現頻度も考慮すると、殻高 10–20 mm のサザエにとってカニ類は主要な捕食者であると考えられた。一方で、殻高 10 mm 未満のサザエ死殻については、甲殻類による捕食痕跡の出現頻度は、穿孔痕を有する死殻の出現頻度よりも低く、20%未満であった。

サザエ稚貝の体サイズによって主要な捕食者が異なる要因としては、サザエが成長に伴って有節サンゴモ群落から移出し、大型甲殻類との遭遇頻度が高まること、および肉食性巻貝類が捕食可能な殻高範囲がおおよそ 15 mm 未満であることが考えられた。捕食痕跡による種レベルでの捕食者の特定には限界があるが、本研究の結果は、肉食性巻貝類に加えて、甲殻類による捕食がサザエ稚貝の主要な減耗要因であることを示している。



スベスベマンジュウガニに捕食され、殻口部外唇にU字型の切れ込みが残るサザエ稚貝の貝殻 (a) および同様の切れ込みが残る野外から採集されたサザエ死殻 (b)

捕食回避に見るカサガイの巻貝への付着行動

中山 凌[○]（京都大学大学院 理学研究科）・中野 智之（京大 瀬戸臨海実験所）

海洋における軟体動物と他生物との相互関係は、海洋生態学の重要なテーマとして、古くから海洋生物学者の興味を引いてきた。腹足綱カサガイ目に含まれるカサガイ類は、世界中の海域に分布しており、潮間帯から深海まで幅広い環境に生息している。特に潮間帯においては優占種となりうるグループの1つでもあるため、潮間帯における食物連鎖の重要な鍵種として、捕食-被食関係に着目した研究が行われてきた。潮間帯性カサガイ類の主な捕食者としては、ヒトデ、肉食性巻貝、鳥、魚、カニなどが知られており、カサガイ類はこれらの捕食者から身を守るために、捕食者ごとに特有の防御行動をとる。この防御行動は、ヒトデや肉食性巻貝などの動きの遅い生物には有効であるものの、それ以外の捕食者には有効ではない。

潮間帯性カサガイ類は、一般に岩礁表面に付着して生活しているが、一部には同所的に生息する軟体動物の殻表面に付着する種もある。コモレビコガモガイ *Lottia tenuisculpta*（以下、コモレビ）は、カサガイ目ユキノカサガイ科に含まれる殻長 1.5 cm 程度の小型のカサガイ類である。本種は北海道南部から九州にかけての潮間帯岩礁域に分布しており、幼貝が岩礁表面以外に、同所的に生息するクボガイ類やアッキガイ類の殻表面に付着する（図 1）。カサガイ類における巻貝への付着行動の適応的意義は解明されておらず、特に捕食回避に着目した研究例はない。



図 1：コモレビコガモガイ成貝（上）とヒメクボガイに付着する幼貝（下、矢印先）。各スケールは 1 cm

そこで本研究では、カサガイ類において巻貝へ付着することが、捕食回避となりうるかを検証するため、コモレビ、カニ、巻貝を用いた捕食実験を行った。

実験には、コモレビと、捕食者としてケブカガニ *Pilumnus vespertilio*（以下、ケブカ）、付着ホストとなる巻貝としてヒメクボガイ *Omphalius nigerrimus*（以下、ヒメクボ）を用いた。実験に用いた生物はそれぞれ体サイズを測定し、コモレビについては個体識別の為にマーキング処理を行った。その後、プラスチック製の容器にコモレビ 8 個体を付着させた礫を入れ、次の (A) ～ (E) の異なる 5 条件に従

って、それぞれケブカとヒメクボを最大 1 個体入れた。(A) コモレビ、ケブカ、ヒメクボ、(B) コモレビ、ネットに入れることで匂いだけが伝わるようにしたケブカ、ヒメクボ (C) コモレビ、ヒメクボ (D) コモレビ、ケブカ、接着剤を用いて生きたままケースに固定したヒメクボ、(E) コモレビ、ケブカの 5 つである (図 2)。これらの容器を掛け流し海水で満たした大型コンテナに沈め、実験開始とした。実験開始後、最初の 24 時間までは 3 時間ごと、それ以降は 48 時間、72 時間の時点でのコモレビの生残状態 (捕食、生残) および付着している基質 (礫、ケース、ヒメクボ) を記録した。

結果、実験期間中にヒメクボに付着したコモレビの被食率は、付着しなかった個体に比べ有意に低くなることが判明した。しかしながら、捕食者の有無と巻貝への付着率については、条件間で差が見られなかった。これより、コモレビの巻貝への付着は、甲殻類からの被食回避に有効であるものの、捕食者由来のキューが巻貝への付着行動に影響を与えている訳ではないことが判明した。また、ヒメクボをケースに固定した条件 (D) では、ヒメクボへの付着が 1 例も観察されなかったこと、ビデオ撮影では付着はヒメクボが近くを通った際に起こっていたことから、巻貝の移動がコモレビの付着における重要な条件であることが判明した。

捕食者と、被食者としての軟体動物の関係においては、捕食行動の成功率および捕食機会が防御行動および殻形態の進化において重要な要因となる。野外におけるヒメクボガイは潮間帯下部から潮下帯に生息しており、基本的に干出を避け、潮汐に合わせて潮間帯を移動している。このため、巻貝に付着しているコモレビが実際に捕食者に出会う機会は、実験条件下よりも低くなることが予想される。よって、コモレビに見られるヒメクボへの付着は、甲殻類による捕食の回避に繋がる適応的な行動であるといえる。

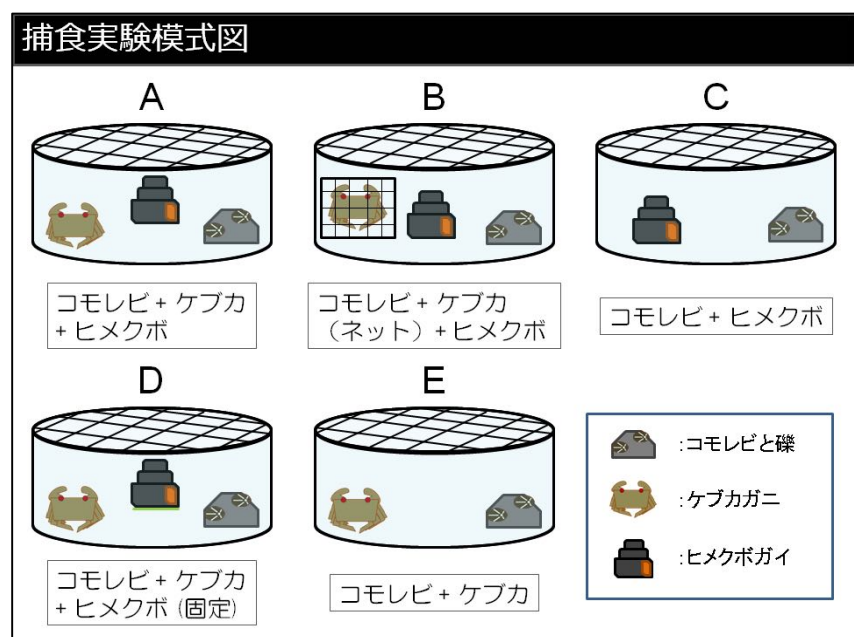


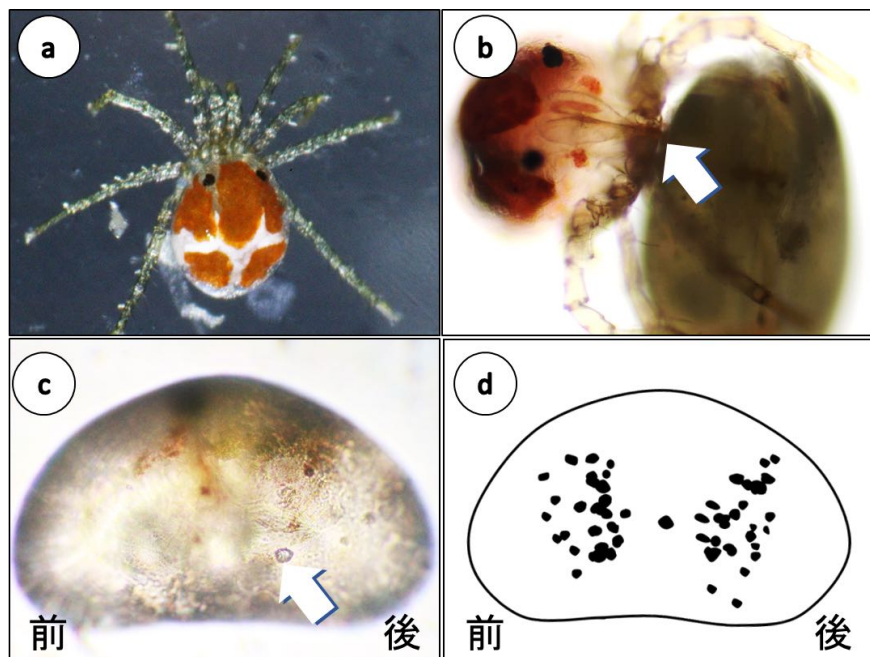
図 2：捕食実験の模式図

イソダニ類の摂餌生態と貝形虫の被食痕

許 晃[○]（東京大学 生物科学専攻）・狩野 泰則（東京大学 大気海洋研究所）

貝形虫 Ostracoda は一対の殻（背甲）をもつ小型甲殻類で、現生のみならず化石としても普遍的に産するため、堆積物の年代推定や古環境復元に広く用いられてきた。背甲は時に厚く石灰化し防御機構として機能するが、捕食に起因するとみられる貫通した穴も数多く見つっている。これら背甲の捕食痕は、貝殻に同様の穴を開けるタマガイ科・アクキガイ科腹足類によるものとされている（e.g. Livan 1937; Reyment 1963; Maddocks 1988; Reyment & Elewa 2002; Ruiz et al. 2010）。一方、Maddocks (1988) や田吹 (2000) は、さまざまな大きさや形状の被食痕を記載し、他の腹足類や頭足類、渦虫類あるいは線虫類も貝形虫を捕食している可能性を論じた。しかしながら、貝形虫背甲への穿孔を伴う捕食行動は、腹足類によるものも含め、実際に観察されたことがなかった。

演者らは、海生ダニ類の 1 種であるワダツミダニ（ミズダニ亜団：イソダニ科）が、貝形虫の背甲に穿孔し、これを捕食することを見出した。穴は円形で直径約 10 μm 、田吹 (2000) の報告した第四紀化石の被食痕と酷似する。ミズダニ亜団の一部の種による貝形虫捕食については既報があるが、いずれも附属肢からの体液吸引である（Proctor & Pritchard 1989）。そこで、イソダニ科の他種についても捕食行動観察を行ったところ、貝形虫の 2 枚の背甲の間に口器を挿入して体液を吸引するもの、カイアシ類を好んで捕食する種などが見出された。同科内の一部の系統において、貝形虫の堅い背甲に穿孔するための口器特殊化が起きたと考えられる。いずれにせよ、被食痕に基づく捕食者同定にあたっては、現生種による捕食行動観察が重要であることが再確認された。



a, ワダツミダニ。b, 貝形虫の左背甲に鉗角を突き刺している。c, 穿孔痕（矢印）。d, 穿孔痕の分布。

巻貝の殻を背負って生きるタナイス

角井 敬知（北海道大学 理学部）

巻貝の殻は、巻貝の死後も様々な動物に隠れ家として利用されている。巻貝殻を利用する甲殻類としては十脚目異尾下目の構成員、つまりヤドカリ類が有名であるが、実はヤドカリ類以外にも巻貝殻を利用する甲殻類は知られている。その一つに、タナイス目という体長数ミリ程度の動物群に含まれる巻貝殻利用者が挙げられる。

タナイス類は基本的に左右対称の細長いエビのような形をしており、海底に掘ったトンネルの中や、糸を分泌して作った棲管の中に隠れて生活している。ところが巻貝殻を利用するタナイス類は、右巻きにねじれた左右非対称な体をはじめヤドカリ類によく似た形をしており、落ちている巻貝殻に入るのみならず、やはりヤドカリ類と同じように巻貝殻を背負って歩くという生活を送っている。本講演では、タナイス目という一般にあまり知られていない動物群に含まれるさらにマイナーな巻貝殻利用者の、巻貝殻利用に関わる形態などについて紹介する。



図. 棲管内に住むタナイス（左）と巻貝殻を利用するタナイス（右）

寄生性フジツボ・トサカエボシのアグレッシブな摂食

遊佐 陽一（奈良女子大学 理学部）

海洋生態系には、ヤドカリとイソギンチャクをはじめとして共生関係が広くみられる。フジツボ類は基本的にプランクトンなどを食べる懸濁物食者であるが、他の生物と共生する種の中には、共生相手から食物を搾取し、あるいは相手を食物として利用する例も知られている。例えば、ヌノメアカガイなどの二枚貝の殻内に住んでいるカイエボシは、宿主の集めた有機物を搾取するとされており、クラゲエボシは宿主であるクラゲの一部をかじり取る。

有柄フジツボ類のトサカエボシ *Koleolepas avis* は、ヨコスジヤドカリなど大型のヤドカリ類と共生するヤドカリイソギンチャクの足盤と、それが着生する巻貝の貝殻との間に挟まって生きている。Hiro (1931,1933) の発見以来、報告例はほとんどなかったが、和歌山県みなべ町のイセエビ刺し網で採集されることが分かったので、飼育下で行動観察をおこなった (Yusa and Yamato 1999, Biol. Bull.)。その結果、本種は、宿主の触手を引っ張って食いちぎるという特異な食性をもつことが明らかになった。トサカエボシはその学名や和名の通り、鶏の頭に似た形をしているが、その「嘴」部分は触手を挟んで食いちぎるために適した構造であると考えられる。また、本種の全形は左右不相称であるが、「嘴」が右向きのタイプは宿主の右側に、左向きのタイプは左側に着生していることが多く、これも特異な食性に対する適応であると考えられた (Yusa et al. 2001, JMBA)。

ところでトサカエボシには、ベニヒモイソギンチャクと共生する近縁種 *Koleolepas* sp. (仮称：ベニヒモエボシ) がいる。本種は、トサカエボシに特徴的な「嘴」を欠いており、宿主の触手を捕食することが困難だと予想された。飼育下での観察の結果、本種は宿主が敵に襲われた際に防御のために放出する槍糸（紅色の紐状のもの）をすするように食べることが判明した。観察例が少ないため、他のものを食べるかどうか明らかでないが、本種は宿主が敵に襲われないと餌を食べられない、情けない寄生者である可能性がある。

両種の違いは性表現にもみられ、トサカエボシでは大型の雌雄同体に小さな雄（矮雄）が着生するが、ベニヒモエボシでは雌に矮雄が着生する。この違いは、両者の生息密度により説明できる。トサカエボシは基本的に数個体が 1 個体の宿主と共生し、ベニヒモエボシは単独で生活していることが多い。理論的には、トサカエボシのように少数の雌雄同体個体で繁

殖する場合には精子競争のレベルが下がり矮雄が進化でき、ベニヒモエボシのように極めて低密度の場合には大型個体同士の交尾機会がほとんどないため、大型個体は雄機能を持たずに雌になるのが有利である。

まとめると、これらの2種のトサカエボシ類は、それぞれ特異なマイクロハビタットに対応した食性をもち、それに応じて、形態や性表現も特殊化している。イソギンチャクはヤドカリの餌の食べ残しを得て成長し、ヤドカリの摂食中によく触手を伸ばす。このため、トサカエボシはこの有名な共生関係に寄生すると結論できるだろう（本講演もそうかもしれない）。同様に、ベニヒモエボシは捕食－被食関係に寄生すると言えそうだが、困ったことにヤドカリは条件によってはイソギンチャクを捕食する。すなわちベニヒモエボシが心待ちにしている「敵」とは、実はヤドカリなのかもしれない。



特別講演

ヤドカリの宿貝替え行動を用いたアート作品の制作

AKI INOMATA

AKI INOMATA

現代美術家。東京藝術大学大学院 先端芸術表現専攻修了。

多摩美術大学非常勤講師。早稲田大学嘱託研究員。

ヤドカリ、ミノムシ、インコなどの生物との協働作業によって、社会におけるさまざまな境界を問いかけるプロジェクトを展開している。本講演では、3D プリンタを用いて都市をかたどったヤドカリの殻をつくり実際に引っ越しをさせる「やどかりに『やど』をわたしてみる」について、作品概要と制作プロセスを紹介する。

他作品に、飼犬の毛と作家自身の髪でケーブルを作ってお互いが着用する「犬の毛を私がまとい、私の髪を犬がまとう」、ミノムシに女性服のハギレから巣筒をつくらせる「girl, girl, girl,,」などがある。

近年参加した主な展覧会に、「KENPOKU ART 2016 茨城県北芸術祭」(2016)、「ECO EXPANDED CITY」(WRO Art Center, ヴロツワフ, ポーランド, 2016)、「エマージェンシーズ! 025 『Inter-Nature Communication』 AKI INOMATA」(NTT インターコミュニケーション・センター [ICC], 東京, 2015)、「第4回 デジタル・ショック -リアル・ファクトリ-」(アンスティチュ・フランセ東京, 2015)、「アルスエレクトロニカ」(リンツ, 2014), ほか多数。

<http://www.aki-inomata.com/>

付記（朝倉彰）

INOMATA 氏は、生物と芸術のコラボ的な作品に取り組んでこられ、かねてより日本貝類学会の大越健嗣会長のラボで、二枚貝の切断面にみられる成長曲線の現れ方とアートについて

取り組んでいました (<http://3710lab.com/702>). またヤドカリと貝殻にこだわった作品を作られていて、京都大学白浜水族館で「ヤドカリと貝殻：生態と芸術」と題した企画展を行っています。これは京都大学瀬戸臨海実験所および白浜水族館でのヤドカリの貝殻利用に関する学術的成果と、INOMATA 氏のアートをコラボさせたものです。

ヤドカリ類にとって貝殻は、魚や他の甲殻類の捕食から身を守るポータブルなシェルターです。これがあるおかげで、ヤドカリ類は捕食の危険にされされることなく、昼間でも岩などに身を隠すことなく活動ができます。INOMATA 氏は、この貝殻に自身のアート作品である世界の都市の建物を乗せたものを背負わせることによって、自然物と人工物の非調和が生み出す特殊な効果を表現しています。

熱帯に起源を発する人間は原始の時代には、大型の捕食者の危険にさらされることがありましたが、文明の発達とともに、みずから築き上げた集落で安全に暮らすようになり、それが発展して現代の都市になりました。しかし一方で大都市で暮らす人間は、自然をもとめてそこに回帰しようとする心理が働くことがあり、ある意味での矛盾した心理かもしれません。INOMATA 作品の特殊な人工物を背負うヤドカリの姿は、現代文明の「都市」で生きる人間の生活のようでもあり、非常に象徴的です。



installation view of KENPOKU ART 2016
photo: Keizo Kioku