

二枚貝の外套腔をすみかとする カイヤドリヒドラ類

刺胞動物門Cnidaria、ヒドロ虫綱Hydrozoaは、多様性に富む分類群なのだが、その中でも、海洋生物学的研究の知られざる好適材料であり、「生命の神秘」と「種の問題」などを問い続けられるカイヤドリヒドラ類について、日本産の種類の形態、生活史、分布などに焦点をあてて紹介したい。

カイヤドリヒドラ類は、その名が示す通り、貝に宿るヒドラに類似した一群で、宿主はもっぱら海産の二枚貝であるカキやイガイ類などである。世界に広く分布しており、起源的に古い貝と緊密な生活をしていることから、太古の昔に共生生活が始まったと推察される。

共生は幼生の定着から始まる。幼生は、貝殻上ではなく、外套腔に入りこみ、軟体部に足盤を形成して付着し、ポリプとなる。このポリプは単体性であり、通常のヒドロ虫類のように走根を張り伸ばし、群体を形成しない。また、体を保護するキチン質のかたい囲皮を分泌することもない。したがって、ヒドラに似た、無鞘類Athecataに属する外見なのだが、実はクラゲをみるとはっきりとわかるように、有鞘類Thecataである。有鞘類の中では、ヒドロ根が足盤となっている特徴と囲皮を欠く特徴は唯一のものである。二枚貝の外套腔という生きた家への陳入者だと察知されないソフトな体のつくりなのであろう。カイヤドリヒドラ類との同居がみられるカクレガニ類の雌の殻が、たいへん柔らかいのも類似例である。

生存にまず不可欠なポリプの足盤は、単に宿主に付着するためだけのものではない。宿主内を移動する運動器官であり、宿主の粘液や繊毛運動に打ち勝ち、また、外套腔内を出入りする水流に抗して体外へ放り出されないように定着・移動を繰り返している。足盤は、増殖をは

かる部分でもある。娘ポリプの出芽部分で、分身を一個虫ずつ殖やしてクローンをつくってゆく。それぞれの個虫が、無性生殖を何度繰り返せるのか不明だが、宿主の軟体部の至るところに広がっている。宿主の口の両脇にある唇弁のような可動性の大きい、場合によっては摂食にまわされる危険性をはらんだ部分にさえも座着している。発達がとまったとはいえ、伸縮の激しい宿主の足部には、さすがにほとんどみられない。宿主は単一のクローンのすみ家になっていることもあるだろう。しかし、同時に移植するか、時を違えて移植するのか、複数のクローンが同居していることもある(Kubota, 1993b)。

外套腔内での生活は、衣食住3点セットであるので、上記の危険を容易に回避でき、近親者などとの折り合いがよいものならば快適であろう。

いったん宿主に入り込むと、宿主が死亡するまで定住し続けるようだが、放浪の時代もある。それは、水ぬるむ頃に始まり、温度が高い季節にずっとみられるクラゲづくりである。座着生活をする形とは似ても似つかぬ別個体をつくり出す引金は、水温がきいている。ポリプ自身の体をそっくり作り替えるのではなく、体の下半分から一本の短い柄を突出させ、その先にクラゲをつくる。いったんクラゲ芽が発達しはじめると、その完成まで二週間ほどとすばやい。最近わかったことなのだが、クラゲが宿主から遊離する時刻が決まっている(Kubota, 1996)。ポリプから、続いて宿主から離れたクラゲは、大海の中で漂泳生活を送り、有性生殖を行なって子孫を残す役目を負う。この目的と遊離時刻に関係があるようだ。クラゲはいつまでも漂泳するという訳にはいかず、おそかれはやかれ寿命が

尽きてしまう。ポリプのように長く生き続けられないし、無性生殖による増殖もしない。クラゲの命は、短いものでは数日、長いものでも数カ月程度である。

クラゲの放射管上に形成された生殖巣の卵は、たいへん小さい。しかし、そのぶん、数が多い。子孫が宿主へ定着する率を上げる効果があるだろう。海中で受精した卵は、一日で体中に繊毛を生やした囊胚段階の幼生となる。この幼生、プラヌラもクラゲと同じく漂白の子で、回転しながら漂泳する。やがて、適当な宿主に定着してポリプとなる。こうして生活史が完了する。

カイヤドリヒドラ類のポリプは、そのすみ場所が特殊なため、発見例は多くない。ただし、深海や両極に近い極寒な海からみつかることはないだろう。世界の熱帯から温帯にかけての沿岸部がその分布域である。しかし、わが国では、冬季の厳しい物理的条件に耐え、世界でもっとも北方の海域へ進出した一群となっている。単に暖かい季節だけを北日本の沿岸ですごしているのではない(Kubota, 1983)。南北に長く、四面を海に囲まれた日本では、さまざまな環境条件があり、また、日本列島とそれを取り巻く海の歴史が折り重なって、この類の種の分化がおこり、クラゲの形態に段階的な変化として現われている(図1)。獲物を捕らえる触手とそれを消化する口柄を備えた通常の形態のクラゲから、即座の有性生殖用に単純化したものまでみられる。日本では、ヒドロ虫類の研究が古くからなされてきたため、カイヤドリヒドラ類のクラゲがそれとはわかってはいなかったが、1925年に新種として記載されていた。そのポリプは、後に別属別種として独立に記載された。両者が同一のものだとはわかったのは近年の飼育による生活史の

解明によってである。両世代が結び合わされ、系統分類学上のさまざまな問題を解決する努力が重ねられた結果、現在、以下のような2種4型にまとめられている (Kubota, 1991, 1992a, b; 図1)。

1. カイヤドリヒドラクラゲ

Eugymnanthea japonica

この種は、型への分化がみられない。ポリプの形態では別種との区別ができないシンプルな形状である。似たような棲み場所だけに、収斂や平行進化の結果もありえない訳ではないのだが、両者の祖先が同じであったか、一方から他方が派

生したからそうなのであろう。体長は3.5mm以下で、口丘を取り囲んで一環列の糸状の触手が30本まで生じている。どのとなりあわせの触手の間の基部にも薄い膜が張られてある。この膜は、すべてのカイヤドリヒドラ類に共通した特徴であり、外見的に無鞘類から区別できる唯一の形質である。この膜の機能は不明だが、宿主の外套腔内に流入してくる食物をかき集めることなどにでも有効なのであらうか。主な宿主は、マガキ *Crassostrea gigas* とチレニアイガイ *Mytilus edulis galloprovincialis* である。

クラゲはポリプから遊離した時点で成体である。各々の放射管上に生殖巣が形成済みである。放卵放精は、ただ一度きりで、生殖巣の二度目の発達はなく、体は日を追って退化消失する。このクラゲの形態は、通常のものから逸脱しており、有性生殖を迅速に遂行するように変化してしまったため、獲物を捕らえる触手を備えず、口柄もきわめて小さなもので食物摂取も不能である。傘の直径は1mm程度と小さい。傘縁には、感覚器としての平衡胞が、通常、8個みられる。そして、各々の平衡胞の中には通常1個の平衡石が含まれている。平衡胞をもつことと生殖巣の体全体の中での形成部位は、本種が軟クラゲ目 *Leptomedusae* の特徴をもつことを示しており、ポリプにみられた触手間膜の存在と矛盾しない。

本種は、黒潮洗う南日本の太平洋岸に限って分布する。壱岐・対馬にもみられるのだが、九州から北海道にかけての日本海沿岸や房総半島以北の北日本の太平洋沿岸にはみられない。この理由を歴史的に問えば、日本海の古地理 (対馬海峡の陸橋化による閉鎖) と古気候 (低い表層水温) などが関係している (Kubota, 1987)。この他、海流の影響や冬季の低

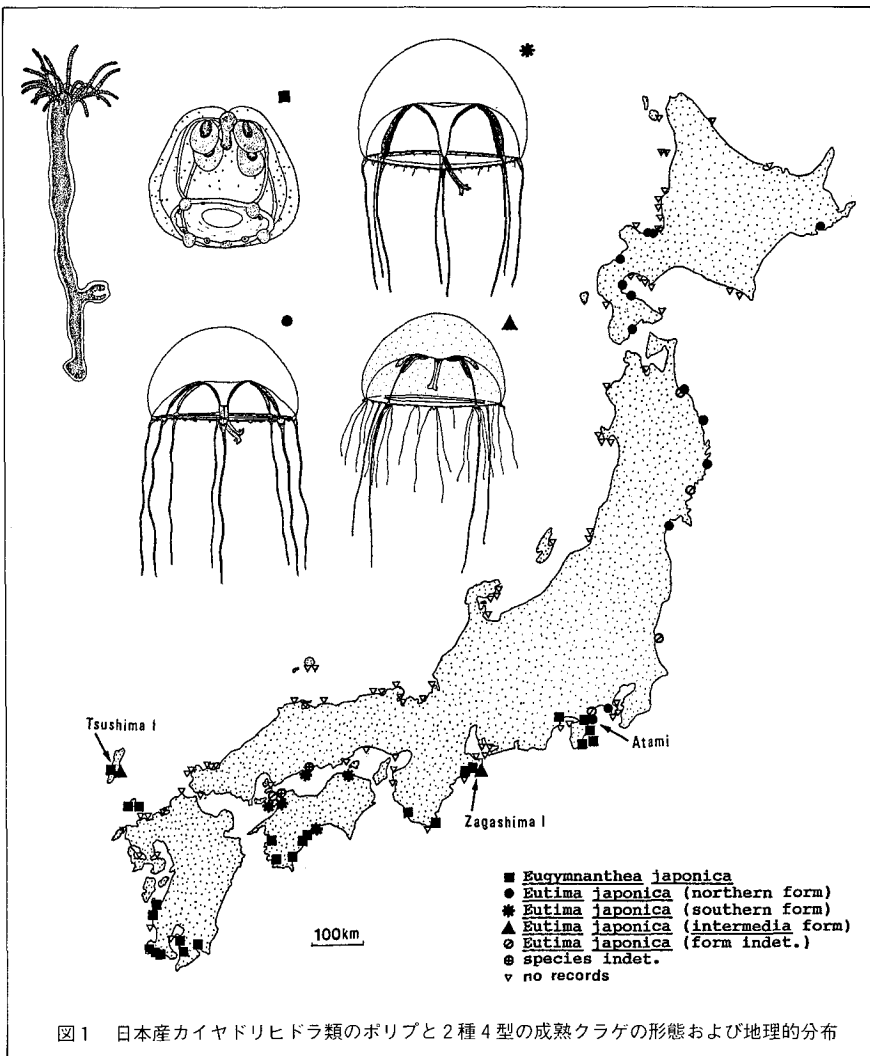


図1 日本産カイヤドリヒドラ類のポリプと2種4型の成熟クラゲの形態および地理的分布

水温への耐性などが制限要因になるだろう。

2. コノハクラゲ *Eutima japonica*

この種には、3つの地方型がみられる(図1)。本種は、2個体の成熟したクラゲをもとに、コノハクラゲ属の新種として、実は世界のカイヤドリヒドラ類の中ではもっとも古くに記載されていた。この原記載標本の型は、こぶりながらも南日本型である。この型は、主に瀬戸内海に分布しており、3型の内でもっとも大型で複雑な体制の成熟クラゲに成長し、最大直径14.6mm、触手数21本まで、触手瘤と傘縁瘤の総計103個まで、平衡器数21個まで、そして傘縁に多数の糸状体を備えるにいたる。

この型によく似た北日本型は、北海道南西部と伊豆半島以北の太平洋岸に分布する。南日本型より体制の複雑さがやや劣るが、成熟につれて糸状体が消失する特徴がある。糸状体の先端は膨らみ、軟クラゲ目に特有のタイプの刺胞が含まれている(Kubota, 1978)。その刺胞の機能は不明だが、実験室でアルテミア幼生を与えてみても糸状体で捕らえることはなかった。一種の感覚器の役割を果たしているのか、あるいは、南の暖かい海で、クラゲの浮力を増すための装置なのだろうか。

両型の中間型が三重県の英虞湾と対馬の浅茅湾にとど離れて分布する。この型の特徴は、口柄を支持する寒天質の柄がないことと、触手が上記2型の通常数の半分である4本しかみられないことである。さらには、口唇が襞のない十字型の簡単なものである。糸状体は多数あり消失しない。この型は、いわば南・北日本型が幼形で成熟したものに相当する。成熟もすばやく、1週間もあれば完了する。

実はごくまれだが、その後も成長しつづけるものがあり、南日本型に変化してしまう(Kubota, 1993a)。このことで、中間型がコノハクラゲとは属や科も異なるように分類されなかったのである。

ところで、本種のごく若いクラゲの形態は、どの型もほぼ同じで、大きさにも差がみられないのだが、触手数に違いがある。南日本に分布する南日本型と中間型が、たった2本だけの触手をもつのに対し、北日本産の北日本型は4本が備わっている。この幼クラゲから成体クラゲへと、成熟のタイミングをずらし、形態にずれが生じたものに育つ。北日本型の成長は、南日本型より少し速い。しかし、中間型のようなすばやさはなく、寒天質のりっぱな口柄支持柄を形成し、8本の触手をもつようになってから成熟する(Kubota, 1987)。南日本型はもっともゆっくり成熟する。南日本に分布するカイヤドリヒドラクラゲは、もっともすばやく成熟する。

チレニアイガイは3型に共通した宿主で、ヨーロッパからの今世紀の移入種なのだが、どの型にも好まれている(Kubota, 1992b)。在来の好適な宿主として、チレニアイガイと同属のイガイ *Mytilus coruscus* が候補に上がったのだが、さっぱり共生がみられない(Kubota, 1983, 1992b)。中間型は、赤い血液を持ったカリガネエガイ *Barbatia virescens* を通常の宿主として選択している。北日本型は、しいていえば、北日本に限り分布するエゾイガイ *Crenomytilus grayanus* に選択性が認められる。南日本型の在来の宿主についてはよくわかっていない。

世界のカイヤドリヒドラ類の中で、日本産のものは様々な謎がある。ポリプとクラゲのモザイク関係(Kubota, 1983)、

カイヤドリヒドラクラゲ属の平行進化の問題(Kubota, 1989)、糸状体の海域差(Kubota, 1987) などなど解明すべき謎は多い。

参考文献

- Kubota, S. 1978. The polyp and medusa of a commensal eutimid hydroid associated with a mussel form Oshoro, Hokkaido. Annot. zool. Japon., 52: 125-145.
- Kubota, S. 1983. Studies on life history and systematics of the Japanese commensal hydroids living in bivalves, with some reference to their evolution. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool., 23 (3): 296-402, Pl. X.
- Kubota, S. 1987. The origin and systematics of four Japanese bivalve-inhabiting hydroids. In: J. Bouillon, F. Boero, F. Cicogna, and P. F. S. Cornelius (eds.): Modern trends in systematics, ecology, and evolution of hydroids and hydromedusae. pp. 274-287. Oxford University Press, London.
- Kubota, S. 1989. Systematic study of a paedomorphic derivative hydrozoan *Eugymnanthea* (Thecata-Leptomedusae). Zool. Sci., 6: 147-154.
- Kubota, S. 1991. The stability of diagnostic characters of the medusa of a bivalve-inhabiting hydrozoan *Eugymnanthea japonica* Kubota in Japan. Proc. Japan. Soc. Syst. Zool., 44: 1-7.
- Kubota, S. 1992a. *Eucheilota intermedia* Kubota is a distinct taxon and the third form of *Eutima japonica* Uchida (Hydrozoa; Leptomedusae). Zool. Sci., 9: 231-235.
- Kubota, S. 1992b. Four bivalve-inhabiting hydrozoans in Japan differing in range and host preference. Sci. Mar., 56 (2-3): 149-159.
- Kubota, S. 1993a. The second example of metamorphosis of the medusa from the intermedia form to the southern form in *Eutima japonica* (Leptomedusae, Eirenidae). Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 36 (1/2): 95-97.
- Kubota, S. 1993b. Multiple colonization of a bivalve-inhabiting hydroid *Eugymnanthea japonica* (Leptomedusae: Eirenidae) in Japan. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 36 (3): 179-183.
- Kubota, S. 1996. Timing of medusa release in a hydroid *Eugymnanthea japonica* (Cnidaria, Leptomedusae, Eirenidae) commensal with a mussel. Sci. Mar., 60 (1), in press.

編集者注: 筆者の「南西諸島及び東シナ海・黄海沿岸産カイヤドリヒドラ類の生物地理学的研究」は、1995年度の(財)水産無脊椎動物研究所の助成対象となった。