

二枚貝の外套腔をすみかとする不思議な カイヤドリヒドラ類の最近の話題

久保田 信

はじめに

カイヤドリヒドラ類という和名が示すように、“貝に宿るヒドラ”は、どこで・どのような貝に・如何に・宿っているのだろうか。これらは、貝に興味旺盛な「貝仲間」ならば必ず問いかける基本的な質問であろう。答えは、カイヤドリヒドラ類は世界の熱帯から暖帯までの浅海性のイガイ類を主な宿主として、カキ類やエガイ類、はたまた木材穿孔性のフナクイムシ類などといった様々な生活様式の二枚貝の外套腔軟体部上で生活している他、砂泥中にすんでいるアサリなどにさえも見られる。そして、貝の中で出芽による旺盛な無性生殖でクローンをつくり、外套膜をはじめ、鰓や唇弁や内臓塊など柔らかい貝の体のあちこちに多数のポリプが付着している(図1)。これらの“ヒドラ”(図2)は宿主を痛めつけることは基本的にはしないので、両者は片利共生の関係にあると推察される。

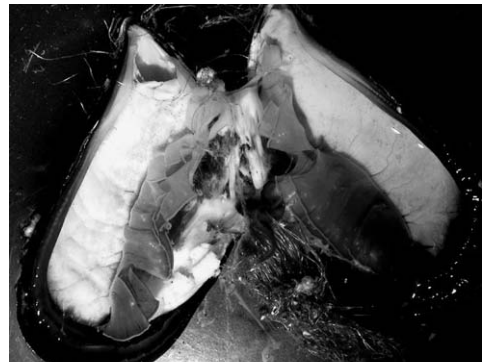


図1 主たる宿主二枚貝(ムラサキイガイ)の軟体部に付着するカイヤドリヒドラ類のポリプ群体

カイヤドリヒドラ類の不思議な“ヒドラ”=ポリプは、1935年にイタリアのナポリ近郊のアサリの1種から世界で初めて発見された。これ以来、太平洋、大西洋、インド洋などの世界中の海域で散発的ではあるがいくつかの種が記載されてきた。どの種も同じような姿のポリプなのだが、クラゲになると違いが顕著に現れる。それ以上はもう成長しない退化型の成熟クラゲを生み出すものが世界で最初にみつかったのだが、この種の発見以後は普通の姿の、つまり口も触手もあって成長・変態を行う未成熟クラゲを遊離させる種ばかりが見つかった。ただ、最も新しく新種となったのは、わが国から筆者が



図2 (左) カイヤドリヒドラクラゲのポリプ(若いクラゲ芽を1個形成中)

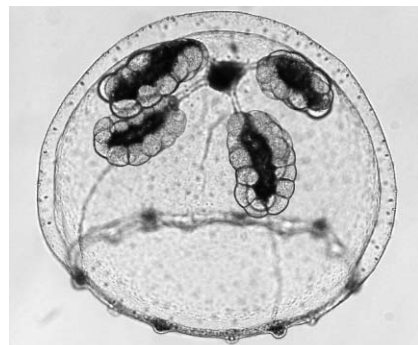


図3 (右) ポリプより遊離したばかりのカイヤドリヒドラクラゲの成熟した雌クラゲ

発見したもので、世界初種に続き、退化型の成熟クラゲをもつものだった(図3)。

若いクラゲを出すものといえば、それらがどのような姿に変わっていくのか、まったく不明なままだった。そのため1960年代に世界の全てのクラゲをまとめた大家のKrampは、カイヤドリヒドラ類を所属不明の分類群として取り扱った。したがって、誰もが望んだ「飼育による各種の生活史解明」の努力がなされた。その結果、驚くべきことに、実験室で得られた成熟クラゲが、既に別種として野外からの標本をもとに記載済みの種と同定できるものだったが、ポリプの形態がお互いに全く異なる可能性もあるといった複雑な様相もでてきた。クラゲとポリプは独立に分類体系があった特殊事情もこの類にはあって、ゆゆしき系統分類学的問題となり、わが国でも同様の状況に陥った。このような歴史的経緯の一部は、過去のこの方面の関連文献の大半を引用した久保田(1998)にまとめてあるので参考にして頂きたい。

このような状況の中で、20世紀の中盤過ぎにおおよその基礎が築かれた日本産カイヤドリヒドラ類の系統分類学的研究は、生活史解明を主軸とし、日本全国の材料を取り扱った筆者の研究により、一言で言うてしまうと、20世紀末に2種4型として分類学的整理ができた(久保田, 1999)。本報告では、日本産のコノハクラゲ *Eutima japonica* Uchida, 1925(4地理的多型の生物学的话题は今回割愛)とカイヤドリヒドラクラゲ *Eugymnanthea japonica* Kubota, 1979、およびその近縁種で地中海に生息するチチュウカイカイヤドリヒドラクラゲ *Eugymnanthea inquilina* Palombi, 1935(久保田, 2003参照)に焦点をあて、近年、主に著者が主体となって展開した生物学的研究の成果の概要をまとめる。

1. 宿主二枚貝と生物地理学的知見

コノハクラゲのポリプは、ふしぎなことにマガキにはほとんど共生しない。しかし、ムラサキイガイを含む様々な二枚貝に見られる。瀬戸内海ではオオスダレガイなどにも入っているし、北海道の銭函ではシロガイに入ったりしている。でも、エゾイガイが北海道南西部沿岸では共生率が最も高く90%を超えるほどである。1個体1回だけの記録だが、北海道厚岸産のエゾイシカゲガイから発見されたこともある。

一方、カイヤドリヒドラクラゲはマガキによく入る。カリガネエガイにも共生し、この貝にはコノハクラゲも共生できる。意外なことに、イガイにはどちらもめったに入っていない。カイヤドリヒドラクラゲもコノハクラゲも片利共生と推察されているが、近年、北海道噴火湾の養殖ホタテガイに潜んでいたコノハクラゲのポリプは、貝の成長を相当妨げるので寄生関係というべきケースになった(Baba, *et al.*, 2007)。

ふしぎなことに、わが国の日本海沿岸各地では北海道南西部のみ除き、前世紀にこれら2種のカイヤドリヒドラ類がまったく発見されなかった。ところが、今世紀にはいってすぐ、地球温暖化や船舶の往来などの影響によってなどと推察されるが、2種ともが、出現域は違えども相次いで発見されている(小林ら, 2007; Kobayashi and Kubota, 2009)。また、低水温に弱いカイヤドリヒドラクラゲは、これまで瀬戸内海で見られなかったものの、近年に出現した(久

保田, 2004a)。

一方、近年、沖縄島泊港でのプランクトンサンプルから、日本で第3番目記録となった中間型コノハクラゲが珍しく発見され(Kubota, 2003)、同時期に沖縄島でカイヤドリヒドラクラゲの新宿主だと判明したノコギリガキも含めて(Kubota, *et al.*, 2003)、主としてカリガネエガイを採取し(九州以北の日本で主宿主とされているムラサキイガイは南西諸島には分布しないので)、カイヤドリヒドラ類のポリプの分布調査を実施した結果、ポリプはカイヤドリヒドラクラゲしか発見できないままとなった(久保田ほか, 2005)。しかも、南西諸島の多くの島嶼でのプランクトン調査でも、カイヤドリヒドラクラゲ1種だけのクラゲしか採取されてこない(Kubota, 2006)。

他方、ムラサキイガイやミドリイガイに入っていた台湾産のカイヤドリヒドラクラゲの生息記録(Kubota, *et al.*, 1999)に続き、近隣諸国を含む諸外国での調査を実施し、わが国の2種との関係を調査した。まずは、中国の廈門付近のマガキ属の1種から共生ポリプを発見し、室内飼育で成熟クラゲを得、初めて中国からカイヤドリヒドラクラゲが記載できた(久保田・Guo, 2007)。続いて中国からは、青島の潮間帯岩礁などに付着したムラサキイガイと共生するポリプを発見し、6ヵ月半の期間、一定条件下で飼育して多数のコノハクラゲを得、その型を成熟クラゲの形態を精査することで決定し、日本以外から初めてこの種の生活史を記載できた(久保田, 2008)。したがって、中国にはわが国に生息する2属2種とも分布していることがわかった。

最後に、生物地理学的な謎となったが、中国でうまくいった研究成果(2度行って2度とも発見できた)とは対照的に、16年間(1990-2006年)にわたる韓国沿岸での調査で、全くこの類を発見できないままに終わっている(久保田ら, 2006)。韓国から最短距離で50kmほどしか離れていない対馬に2種の生息が継続的に確認されているのと極めて対照的である。しかし、韓国と同じく、インド、タイ、インドネシアをはじめとした東南アジア諸国や、とんで南アフリカ共和国など、この類の生息が期待された海域で(再)発見できなかった(Kubota, *et al.*, 2004, 2006, 久保田, 2004b, 2005, 2006)。また、貝類研究者や愛好家などがこの類の存在をあまりよく知らないことからみると、世界各国には普遍的にこの類が存在しないのかもしれない。

しかし、大西洋に面したブラジル沿岸においては、既知種の模式産地およびその周辺地域を調査したところ、かなりの苦労はあったものの、うまい具合に模式産地付近で発見できた。この新しい材料で生活史をまわし、ブラジルの共同研究者とともに再記載できた(Migotto, *et al.*, 2004)。この研究から、特にこのブラジル産の種をみても、大西洋産のカイヤドリヒドラ類は太平洋産の全種と異なり、クラゲは未成熟の時から糸状体をいっさい持たない特徴が確認できた。

2. ポリプの行動学的研究

宿主よりポリプを取り出すのは簡単で、ピペットですぐに吸い出せる。これを一定条件で室内飼育すると、調子がいよポリプ個体は飼育容器にびたりと付着できる。この単体性ポリプを用いて、カイヤドリヒドラクラゲとチチュウカイカイヤドリヒドラクラゲの同属2種で行動の比較観察をした。その結果、針でつついた機械的刺激やいろいろな強度の落射照明装置の光に対して、まったく逃避行動をおこさぬ不思議な、否、おっとりしたポリプであることがわかった。加えて、餌であるアルテミア幼生をおなかいっぱい食べて胃腔を満たしても、普通のポリプがするような体を縮めることはせず、触手さえも伸ばしたままといった変った特性が、これらのポリプで初めて認められた(Miglietta, *et al.*, 2006)。

次に、ポリプの室内飼育中にタイムラプスビデオや双眼実体顕微鏡を用いた移動の継時的観察を、カイヤドリヒドラクラゲとコノハクラゲのポリプで長時間・長期間行った。すると、クラゲ芽や娘ポリプを出芽しても、あるいはクラゲとして遊離させた後も、あるいは体の上半部が退化しても、ポリプは付着位置も動き方も大きく変えることがないことがわかった。ポリプは時計周りあるいは反時計回りに、1日中動いていることが、初めてわかった。しかし、親ポリプはほとんど居場所を変えないのに、娘ポリプは誕生後に直進的に移動する違いがあった。そのため親と娘ポリプは、時間の経過とともにお互いの距離が大きくなっていった。この特性は、二枚貝の外套腔といった外敵から保護されているものの、限られた生活空間で多数のポリプが込み合わない効果があると推察された(Kubota, 2008a)。

3. 生態学的研究

カイヤドリヒドラクラゲとチチュウカイカイヤドリヒドラクラゲで成熟クラゲの遊離時刻を調べた。2種ともに触手が欠如し口柄が退化した短命な成熟クラゲを遊離させ、有性生殖を行うのが主な役割であるが、まずはその遊離時刻が何時なのかを、繁殖時期終盤の秋季に野外あるいは室内で調査した。その結果、日が沈むのが早くなった秋季といえども2種とも成熟クラゲは夏季に記録された遊離時刻であった日の入り頃(19:30頃: Kubota, 1997)、つまり、すっかり暗くなった秋季の日の入り後2時間ほどの経過時に遊離し始めることがわかった。つまり、年間を通し周囲の明暗にかかわらず、成熟クラゲは繁殖時期には1日のうちの一定時刻に遊離していることになる。残念ながら、この時刻のタイミングをどうして決めているのかはわかっていない。光を感じとって急に暗くなる時刻にタイムリーに遊離しているのではなく、体内時計が働いている可能性も考えられる(Kubota, 2008b)。

4. 系統分類学的研究

同属別種のカイヤドリヒドラクラゲとチチュウカイカイヤドリヒドラクラゲは、一生を通じて、どの発育段階でも類似している。しかし、分布域が互いに異なり、太平洋と大西洋にきれいに分れている。これら類似の2種は、コノハクラゲのような普通のクラゲを遊離させる祖先

型種から、両洋で幼形成熟をおこして誕生した(平行進化)と推定している(Kubota, 2000)。2種は、目下、成熟クラゲでのみ形態学的精査で区別ができるものの(Kubota, 2004)、まれにどちらともいえない個体の存在も確かに認められる。ムラサキイガイという主宿主が地中海からわが国へ侵入したことは周知の知見(日本付着生物学会, 2001)なので、これに伴う瓶首効果の及んだ“カイヤドリヒドラ”の定着の可能性が否定できがたい。

そこで、2種の16 SrDNA塩基配列を比べてみた。すると、確かに種レベルに相当する相違があるとわかった(Govindarajyan, *et al.*, 2005)。さらには、蛍光顕微鏡を用いて全発育段階の蛍光パターンをつぶさに調べた。その結果、ポリプ、プラヌラ、卵では蛍光はなかったが、両種は成熟クラゲやクラゲ芽の発育段階で100%区別できた。つまり、種特異的な蛍光パターンを示したのである。チチュウカイカイヤドリヒドラクラゲは4個の生殖巣と傘縁が輝くが、カイヤドリヒドラクラゲは内傘全体に散在して輝く細胞があり、一目で区別ができる。このような蛍光特性を活用すると、今後、たとえ形態的区別が困難な近縁種間であれ、蛍光顕微鏡さえあれば弁別ができ応用範囲が広がるだろう(Kubota *et al.*, 2008)。

蛇足ながら、このような不思議なカイヤドリヒドラ類の一生などを歌った曲ができており、本年中、まもなくCDとなっておめみえ予定である。既にCDやDVDとしてリリースしている、ベニクラゲというカイヤドリヒドラ類の親戚のクラゲで、「不老不死の神秘の特性」をもっている歌もよく記憶しておいてほしい。これら歌の試聴などができるホームページにアクセスされたい：<http://www.benikurage.com>

概 要

1. 20世紀に出現記録がなかった本州日本海沿岸各地で、2002年以降にコノハクラゲ *Eutima japonica* を相次ぎ発見した。最近、中国産のマガキ属の1種と共生するカイヤドリヒドラクラゲ *Eugymnanthea japonica*、ムラサキイガイに共生するコノハクラゲ(北日本型)を記載した。中国に日本と同じ2属2種が生息するのは対照的に、ごく近隣の韓国沿岸で全くこの類を発見できないままである。台湾で記録したカイヤドリヒドラクラゲを除き、これまで記録があるインドを含む東南アジア諸国からも発見されていない。

2. カイヤドリヒドラクラゲとチチュウカイカイヤドリヒドラクラゲ *Eugymnanthea inquilina* のポリプは、機械的刺激や光に対して逃避行動をおこさず、他のヒドロポリプと異なり、満腹時でも体を縮めず触手も伸ばしたままといった行動を示した。コノハクラゲとカイヤドリヒドラクラゲのポリプは、クラゲ芽や娘ポリプを出芽しても、クラゲを遊離させた後も、体の上半部が退化しても、付着位置も動き方も大きく変えず、時計周りあるいは反時計回りに1日中動くが、娘ポリプは直進的行動により親ポリプから離れ去ってゆき、生息空間を込み合わないようになっている。

3. カイヤドリヒドラクラゲやチチュウカイカイヤドリヒドラクラゲは、季節を問わず、繁殖時期では1日のうちの一定時刻になると成熟クラゲが遊離し、周囲の明暗にかかわらず遊離時刻が決まっていることがわかった。

4. カイヤドリヒドラクラゲとチチュウカイカイヤドリヒドラクラゲは、16 SrDNAの塩基配列で種レベルの違いがあったことに加え、蛍光顕微鏡を用いた蛍光パターンにより、2種の成熟クラゲやクラゲ芽が100%区別できることがわかった。

【引用・参考文献】

- Baba, K., Miyazono, A., Matsuyama, K., Kohno, and Kubota S. 2007 : Occurrence and detrimental effects of the bivalve-inhabiting hydroid *Eutima japonica* on juvenile of the Japanese scallop *Mizuhopecten yessoensis* in Funka Bay, Japan: relationship to juvenile massive mortality in 2003. *Marine Biology*, 151 : 1977-1987.
- Govindarajyan, A. F., Piraino, S., Gravili, C. and Kubota, S. 2005 : Species identification of bivalve-inhabiting marine hydrozoans of the genus *Eugymnanthea*. *Invertebrate Biology*, 124(1) : 1-10.
- 小林亜玲・五箇公一・久保田 信 2007 : コノハクラゲ(ヒドロ虫綱, 軟クラゲ目)のポリプの本州中部日本海側沿岸とその沖合いの島嶼への新たな出現. *日本生物地理学会会報*, 62 : 101-104.
- Kobayashi, A. and Kubota, S. 2009 : Relation between expanding range of bivalve-inhabiting hydrozoans and water temperature. *Biogeography*, 10 : in press.
- Kubota, S. 1997 : Two forms of bivalve-inhabiting hydrozoans that differ in timing of medusa release. In Den Hartog, J.C.(ed.) "Proc. of the 6th International Conference on Coelenterate Biology, Nat. Natuur-historish Mus., Leiden, The Netherlands, 1997", pp. 295-299.
- 久保田 信 1998 : ヒドロ虫類(刺胞動物門)の系統・分類.(1)カイヤドリヒドラクラゲ. *海洋と生物*, 20(4) : 310-320.
- 久保田 信 1999 : 日本産カイヤドリヒドラ類(刺胞動物門、ヒドロ虫綱)の生物地理学的研究. 「水棲無脊椎動物学の最新学」. 奥谷喬司・太田秀・上島励編著, 東海大学出版会, pp. 35-39.
- Kubota, S. 2000 : Parallel, pedomorphic evolutionary processes of the bivalve-inhabiting hydrozoans (Leptomedusae, Eirenidae) deduced from the morphology, life cycle and biogeography, with special reference to taxonomic treatment of *Eugymnanthea*. *Sci. Mar.*, 64(Supl. 1) : 241-247
- Kubota, S. 2003 : A new occurrence of the medusa of the "intermedia" form of *Eutima japonica* (Hydrozoa, Leptomedusae, Eirenidae) at Okinawa Island, Japan. *Biol. Mag.*

- Okinawa, (41) : 55-59.
- 久保田 信 2003 : 南イタリア、レッツェ大学でヒドロ虫類(刺胞動物門)を研究 – チチュウカイカイヤドリヒドラクラゲ(軟クラゲ目, エイレネクラゲ科)はベニクラゲの如く若返らず – . 日伊生物学会会報, 20 : 11-17.
- Kubota, S. 2004 : Some new and reconfirmed biological observations in two species of *Eugymnanthea* (Hydrozoa, Leptomedusae, Eirenidae) associated with bivalves. Biogeography, 6 : 1-5.
- 久保田 信 2004a : 瀬戸内海におけるカイヤドリヒドラクラゲ(ヒドロ虫綱, 軟クラゲ目)の分布初記録. 日本生物地理学会会報, 59 : 71-74.
- 久保田 信 2004b : 緑色のイガイ類にまつわる幾つかの話題. かいなかま, 38 (1) : 7-10.
- 久保田 信 2005 : 幻のインド産カイヤドリヒドラ類. かいなかま, 38 (2) : 43-48.
- Kubota, S. 2006 : Hydrozoan fauna of the Nansei Islands. Proceedings of 10th International Coral Reef Symposium : 197-201.
- 久保田 信 2006 : 年末にタイでフィールド調査. In “宝の海から 白浜で出会った生き物たち”. 紀伊民報, 田辺市, 和歌山県, pp. 132-133.
- 久保田 信 2008 : 中国青島産コノハクラゲ(ヒドロ虫綱, 軟クラゲ目)の生活環と型の決定. 日本生物地理学会会報, 63 : 145-149.
- Kubota, S., Pagliara, P. and Gravili, C. 2008 : Fluorescence distribution pattern allows to distinguish two species of *Eugymnanthea* (Leptomedusae Eirenidae). J. Mar. Biol. Ass. UK, 88 (8) : 1743-1746.
- Kubota, S. 2008a : Constant timing of medusa release in bivalve-inhabiting hydrozoans of the genus *Eugymnanthea* (Hydrozoa: Leptomedusae: Eirenidae). J. Mar. Biol. Ass. UK, 88 (8) : 1607-1609.
- Kubota, S. 2008b : Basal-disc creeping combined with rotation, an undescribed behaviour with preferred directionality in bivalve-inhabiting hydrozoans (Cnidaria: Hydrozoa : Leptomedusae). J. Mar. Biol. Ass. UK, 88 (8) : 1737-1741.
- Kubota, S., Dai, C.-F., Lin, C.-L. & Ho, J.-S. 1999 : The first occurrence of the paedomorphic derivative hydrozoan *Eugymnanthea* (Leptomedusae, Eirenidae) from Taiwan, with a report of a new host. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 38 (5/6) : 219-222.
- Kubota, S., Iwanaga, S., Oshiro, N. and Torigoe, K. 2003 : New association of *Eugymnanthea japonica* (Hydrozoa, Leptomedusae, Eirenidae) with an oyster, *Dendrostrea sandvichensis* (Bivalvia, Ostreoida, Ostreidae), in Okinawa Island, Japan. Biol. Mag. Okinawa, (41) : 51-54.
- Kubota, S. and Buecher, E. 2004 : Hydroids and pearls from the mussel *Mytilus galloprovincialis* in SW coast of South Africa. Biol. Mag. Okinawa, (42) : 17-24.

- 久保田 信・小林亜玲・岩永節子・大城直雅・鳥越兼治 2005：沖縄島およびその周囲の離島におけるカイヤドリヒドラ類(ヒドロ虫綱、軟クラゲ目)のポリプの地理的分布. 沖縄生物学会誌, (43)：65-70.
- 久保田 信・李 知珉・張 千永 2006：韓国沿岸におけるカイヤドリヒドラ類(ヒドロ虫綱, 軟クラゲ目)の分布不在の謎. 日本生物地理学会会報, 61：71-74.
- Kubota, S., Sanpanich, K and Putchakarn, S. 2006：Notes on high numbers of pearls and blister pearls from *Perna viridis* and preliminary survey of bivalve-inhabiting hydroids in the eastern coasts of the Gulf of Thailand. Biol. Mag. Okinawa, (44)：39-44.
- 久保田 信・Guo, D. 2007：中国南部沿岸におけるカイヤドリヒドラクラゲ(ヒドロ虫綱, 軟クラゲ目)の記録. 日本生物地理学会会報, 62：63-66.
- Kubota, S., Pagliara, P. and Gravili, C. 2008：Fluorescence distribution pattern allows to distinguish two species of *Eugymnanthea* (Leptomedusae: Eirenidae). J. Mar. Biol. Ass.UK, 88 (8)：1743-1746.
- Miglietta, M. P., Cinzia, G. and Kubota, S. 2006：Unique behaviours of the hydroids of *Eugymnanthea* (Hydrozoa, Leptomedusae, Eirenidae) living in the mantle cavity of bivalves. Thalassia Salentina, 29：107-112.
- Migotto, A. E., Caobelli, J. F. & Kubota, S. 2004：Redescription and life cycle of *Eutima sapinha* Narchi and Hebling, 1975 (Cnidaria: Hydrozoa, Leptotheca)：a hydroid commensal with *Tivela mactroides* (Born) (Mollusca, Bivalvia, Veneridae). J. Nat. Hist., 38：2533-2545.
- 日本付着生物学会編 2001：黒装束の侵入者 外来付着性二枚貝最新学：125. 恒星社厚生閣, 東京.
- なお、最新の参考文献として以下を紹介したい。
- 小林亜玲・五箇公一・久保田 信 2009：我が国の日本海沿岸へ分布拡大したコノハクラゲ(ヒドロ虫綱, 軟クラゲ目)の起源. 月刊海洋, 41 (5)：243-248.
- 久保田 信 2009：二枚貝共生性カイヤドリヒドラ類(ヒドロ虫綱, 軟クラゲ目)に関する最近の生物学的研究. 月刊海洋, 41 (5)：236-242.