

# 新発見！ 餌でつながるハゼとテッポウエビの 共生関係はワンパターンではなかった

Diversity in the goby-shrimp feeding relationship

大阪市立大学大学院理学研究科 山田 泰智 (Yamada, Taichi) 安房田 智司 (Awata, Satoshi)

## はじめに

アリとアブラムシ、クマノミとイソギンチャクと聞くと、「共生」という言葉が思い浮かぶ人も多いだろう。アリはアブラムシを捕食者から防衛する代わりに、アブラムシは甘い蜜をアリに与える。また、クマノミはイソギンチャクの触手によって捕食者から守られる代わりに、イソギンチャクはクマノミの餌のおこぼれを得られる。このように、種の異なる生物が一緒に生活することで、互いに利益を得る関係を「相利共生」という。

海のテッポウエビとハゼの関係も、古くから知られる相利共生の一つである。エビは砂底に巣穴を掘って生活し、その巣穴を隠れ家や繁殖場所としてハゼに提供する。一方、ハゼは巣穴の入口で捕食者を警戒し、危険が近づくと尾を振ってエビに知らせる (Karplus, 2014)。長年このような関係にあると考えられてきたのだが、近年、筆者らによって、この通説を覆す新たな関係性が提唱された。

本稿では、エビ-ハゼ相利共生の新たな関係性を発見した研究成果を報告する。これまで考えられてきた以上に、エビとハゼが複雑かつ密接につながっていることを知る機会となれば幸いである。本題の前に、筆者らの調査地である室手湾と海洋研究所 UWA について、簡単に説明したいと思う。

## 室手湾と海洋研究所 UWA

調査地である室手湾のある愛南町は、愛媛県の最南端に位置し、高知県の宿毛市と接している。気候は温暖で、カツオや柑橘類、ヒオウギガイなどが特産品である。室手湾 (図1) で潜水すると、色とりどりの魚が出迎えてくれる。「愛南お魚図鑑」によると、日本水域に生息する海産魚の4分の1にあたる約850種が、四国南西部で確認されている (高木他, 2010)。こ

れほど魚類相が豊かな理由は、黒潮の流入によって、温帯性魚類だけではなく沖縄で見られるような熱帯性魚類も多いこと、リアス式海岸が多様な生息場所を作り出していることなどが挙げられる。また、室手湾は宇和海を代表する夕日の名所で、天候が良い日の夕焼けは、何度見ても感動するほど美しい。ここまでの説明を聞くとまるで楽園のように思えるかも知れない。しかし、実際はそんなことはない。

寝泊まりしていた海洋研究所 UWA は、室手湾の小さな集落の中に佇む小屋である (図2)。周囲は見渡す限りの自然で、学生の間では別名「屋根付きの森」と呼ばれている。スマホの電波は常に1本しか立たない。シャワー室の床には圧死したカニがこびりついているし、寝ているときにムカデが落ちてくることもある。ネズミやイタチはもちろん、イノシシやサルも現れてびっくりすることがある (他にも色々問題はあるが、挙げたらキリがない)。初めて訪れると、大抵の人はこんなところにしばらく住むのかと驚愕する。

とはいえ、「住めば都」ということわざがあるように、環境にはいずれ慣れるものである。都会ではなかなか見かけないカブトムシやクワガタムシにも出会える。それから、何と言っても魚がどれも安くて本当に美味しい。潜水中に魚を眺めながら、今日の夕食の魚を何にするか考えることも度々ある。都会でぬくぬくと育っていた大学生にとって最初は驚愕の地であるが、最終的には海洋研究所 UWA での生活の虜になった人も少なくない。

## ダテハゼとニシキテッポウエビの先行研究

さて、ハゼとテッポウエビに話を戻そう。室手湾の砂地でまじり目につく共生ハゼは、ダテハゼ *Amblyeleotris japonica* であり、ニシキテッポウエビ *Alpheus bellulus* と共生している (図3)。ハゼはエビの捕食者を警戒し、エビはハゼに巣穴を提供する (Karplus, 2014)。これが通説だったのだが、先行研究で新たな



図1 晴れた日の室手湾



図2 海洋研究所 UWA

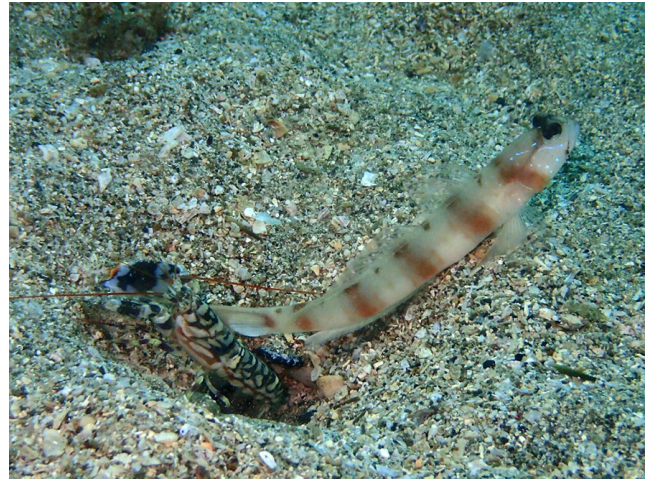


図3 ダテハゼとニシキテッポウエビ

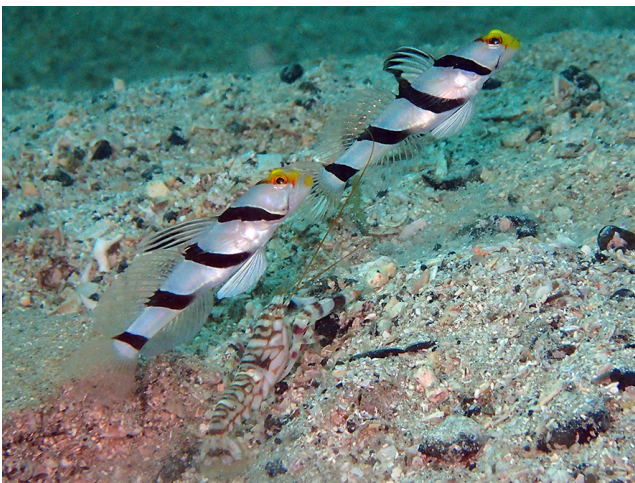


図4 ネジリンボウのペアとニシキテッポウエビ

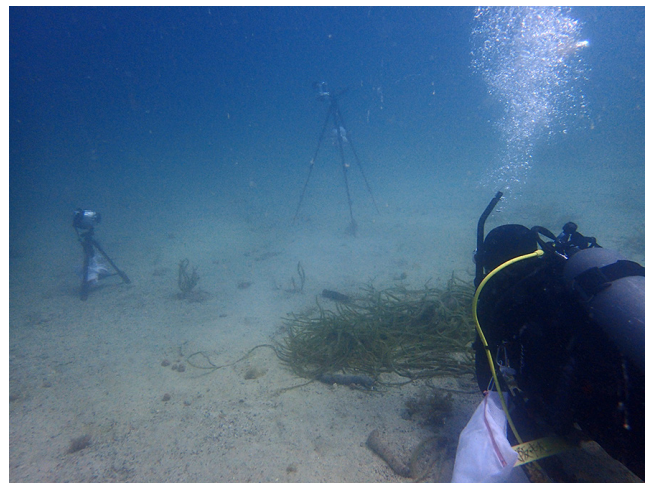


図5 潜水調査の様子。三脚とビデオカメラを設置し、エビとハゼの行動を記録する

仮説が提唱された。ハゼは自身の糞を餌としてエビに与え、代わりにエビは巣外で砂を掘り返して底生動物をハゼに与えるという、「双方向の給餌」仮説である。実際に、ハゼのみに餌を与えてもエビの体重は減少しないこと (Kohda et al., 2017)、エビが巣穴の外で砂を掘り返す「溝掘り」の頻度が増えると、ハゼが溝でヨコエビなどの底生動物を摂餌する頻度が高くなることなどが明らかになっている (山内, 2017)。

このような先行研究を踏まえ、筆者らは、ダテハゼの尾振りシグナルについて研究を行った。これまで、ハゼが発するシグナルは、エビに捕食者の接近を知らせる「警告」機能だけだと考えられてきた (Karplus, 2014) のだが、野外調査中に、ダテハゼが尾を振ると、巣内のエビが外に出てくる様子が何度も観察されていたからである。実際、尾振りシグナルには2種類あり、「警告」の機能以外にも、「溝掘り」をしてもらうためにエビを巣外へ呼び出すような「誘い出し」の機能もあることが明らかとなった (山田, 2018)。「警告」シグナルでは、ハゼが尾をバシッバシッと素早く振るのに対し、「誘い出し」シグナルでは、尾をユラユラとゆっくり動かす。エビはこのシグナルの違いをおそらく「理解」して、行動しているのだろう。上記の給餌関係を踏まえると、ハゼがエビを危険な巣外に誘い出す理由も説明できる。ハゼはエビに「溝掘り」してもらい、餌を得るために、わざわざ誘い出しているのである。

### プランクトン食の共生ハゼ、ネジリンボウ

共生ハゼには、ダテハゼのように底生動物を主食とするハゼ

以外にも、プランクトンを主食とするハゼがいる。筆者らは、室手湾でニシキテッポウエビがプランクトン食のネジリンボウ *Stonogobiops xanthorhinica* とも共生していることを発見した (図4)。上述のように、「双方向の給餌」、特に、エビの「溝掘り」による給餌は、底生動物食のダテハゼだからこそ成り立つ。プランクトン食のネジリンボウでは、ダテハゼとは違った関係性が構築されているのだろうか？ ネジリンボウでもダテハゼと同様の調査を行い (図5)、異なるエビーハゼペアで行動を比較してみることにした。

### ネジリンボウーニシキテッポウエビの共生関係の実態

#### (1) ニシキテッポウエビはネジリンボウに給餌しない

まず、ネジリンボウは浮遊性のハゼ (図4) で、1時間に平均72回プランクトンを摂餌しており、底生生物をほとんど食べていなかった。ダテハゼーニシキテッポウエビでは、エビが巣内よりも巣の外にいる時の方が、また、エビが溝掘りをすればするほど、ハゼの底生動物を食べる頻度が高くなる。しかし、ネジリンボウーニシキテッポウエビでは、逆にエビが巣内にいる時の方が、ネジリンボウのプランクトンを食べる頻度が高かった。さらに、エビが溝を掘っても掘らなくても、ネジリンボウの摂餌頻度に違いはなかった。つまり、エビの溝掘りとネジリンボウの摂餌は全く関係がなく、むしろ、エビが巣の外に出ていることでハゼの警戒が増え、ハゼ自身の摂餌にマイナスに影響したと考えられる。以上より、ニシキテッポウエビは、ネジリンボウへ給餌していないことが判明した。

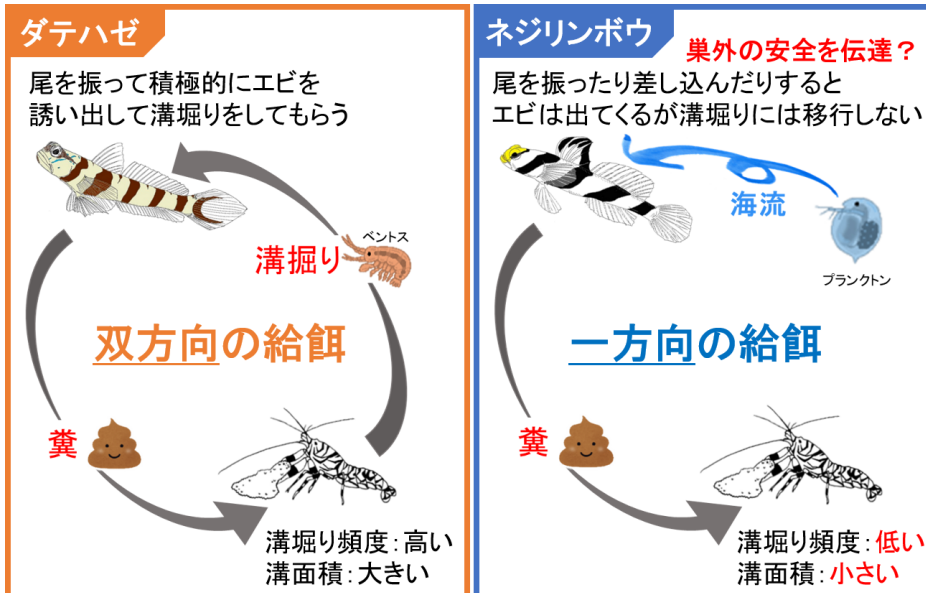


図6 ダテハゼーニシキテッポウエビとネジリンボウーニシキテッポウエビの共生関係の違い

## (2) ニシキテッポウエビは共生ハゼの種類によって溝掘り頻度を変化させる

では、ニシキテッポウエビはネジリンボウと共生する場合と、ダテハゼと共生する場合とで、砂を掘る行動に違いがあるのだろうか？ エビの砂掘り行動は、巣内での「巣の修復」と巣外で底生動物を掘り返す「溝掘り」に大別される。巣の修復頻度は、共生相手がネジリンボウの場合とダテハゼの場合とで違わなかった。エビは、必要に応じて巣の修復をする必要があるため、共生相手が違って修復頻度に差がないのは当然の結果であろう。一方で、共生相手がネジリンボウの場合には、溝掘りの頻度が低く、掘った溝の面積は明らかに小さかった。これらの結果から、ニシキテッポウエビは共生ハゼの種類によって溝掘り頻度を変化させることが明らかになった。

## (3) ネジリンボウはエビに「誘い出し」シグナルを出さない

上述のように、ダテハゼは「警告」と「誘い出し」の2種類の尾振りシグナルを発するが(山田, 2018), ネジリンボウでも「警告」シグナルは頻繁に観察された。この尾振りは、回数が少なく、持続時間が短い(尾をバシッバシッと素早く振る)のが特徴であり、ダテハゼの「警告」シグナルと同様の結果である。一方で、エビが巣内にいた場合、ネジリンボウの尾振りはほとんど観察されなかった。その代わりに、巣の入り口に尾を差し込む行動が観察され、その後すぐにエビが巣の外に出てきた。しかし、その後のネジリンボウの摂餌とは全く関係がなかった。つまり、ネジリンボウのこの行動は「誘い出し」ではなく、単に巣の外の「安全を伝達」するだけの機能だと考えられる。このように、ハゼのシグナルの種類や伝達方法が、プランクトン食と底生動物食で異なること、シグナルの種類によってエビの行動が変化することが、初めて明らかになった。

## まとめ

本研究は、同じ宿主種を利用するプランクトン食の共生ハゼと底生動物食のハゼの行動を比較する研究から、エビーハゼ相利共生の給餌関係の多様性を明らかにした初めての報告である。ダテハゼーニシキテッポウエビはお互いに餌を与え合う「双方向の給餌」であるのに対し、ネジリンボウーニシキテッポウエ

ビはネジリンボウからエビへの「一方向の給餌」であった(図6)。ニシキテッポウエビは、共生ハゼの摂餌生態によって自身の行動を柔軟に変化させていた。これまでエビはステレオタイプにしか行動しないと考えられてきたことから、本研究は、これまでの常識を覆すような発見と言っても過言ではないだろう。また、エビーハゼの関係が、今まで考えられていたより密接かつ複雑に構築されていることが明らかとなった。エビとハゼが餌によりつながっている理由として、珊瑚礁の餌環境の乏しさが考えられる。世界には約120種の共生ハゼが知られている(Karplus, 2014)。今後、異なる環境、例えば餌が豊富である干潟や内湾など、に生息するエビとハゼの摂餌生態を調査することで、エビーハゼ相利共生系における餌の重要性を示すことができるだろう。

## 謝辞

本研究は、公益財団法人水産無脊椎動物研究所の2020年度個別研究助成、および公益財団法人日本科学協会の2020年度笹川科学研究助成を受けて行った。改めて、心よりお礼申し上げます。また、研究を進めるにあたり、幸田正典教授、平田智法・しおり夫妻をはじめ、多くの方にご指導やご助言を賜った。この場を借りて、お礼申し上げます。

## 参考文献

- Karplus I. (2014) Symbiosis in fishes: the biology of interspecific partnerships. John Wiley & Sons, 449 pp.
- Kohda M., Yamanouchi H., Hirata T., Satoh S., and Ota K. (2017) A novel aspect of goby-shrimp symbiosis: gobies provide droppings in their burrows as vital food for their partner shrimps. Mar. Biol. 164: 1-6.
- 高木基裕, 平田智法, 平田しおり, 中田親 (2010) えひめ愛南お魚図鑑. 創風社出版, 松山, 249 pp.
- 山田泰智 (2018) エビと相利共生関係にあるハゼの尾振りシグナルの新たな機能: 警告だけではなく。2018年度大阪市立大学理学部生物学科卒業論文。
- 山内宏子 (2017) エビーハゼ共生関係での新発見: エビもハゼに給餌していた。2017年度大阪市立大学大学院理学研究科生物地球系専攻修士論文。