

学位論文の要旨

専攻	黒潮圏総合科学専攻	ふりがな 氏名	きりはら そうた 桐原 聡太	㊟
学位論文題目	ハゼとテッポウエビの条件的相利共生に関する生態学的研究			

生物の共生関係は、利害関係から相利、片利、寄生に区別される。さらに、宿主の体や構築物を利用する関係では、住み場所から体表共生、体内共生、巣穴共生としても区別される。とくに、巣穴共生は宿主と共生者だけでなく、巣穴を介した関係であるため、体表共生や体内共生より複雑であるといえる。巣穴共生において、相利共生としてよく知られている例には、堆積物底に巣穴を掘る *Alpheus* 属のテッポウエビ科甲殻類のすみかにハゼ類が同居する関係がある。この関係において、ハゼ類は巣穴を隠れ家とする利益を得ており、一方のテッポウエビ類はハゼ類から危険を知らせる警告シグナル (尾鰭を振る **tail-flicks** や素早く頭から巣穴へ逃げ帰る **head-first entries**) を受ける利益を得ている。ここで、生物の共生関係には、宿主と共生者のお互いへの依存性から絶対共生、条件的共生という区分もある。テッポウエビ類とハゼ類の関係では、絶対共生のハゼは警告シグナルをどちらも行うが、条件的共生は **tail-flicks** を行わないとされている。しかしながら、条件的共生の関係では研究例が少なく、条件的共生のテッポウエビ類がハゼ類からどれだけ利益を得ているかは不確かである。

日本において条件的共生を行うハゼ類として、テッポウエビと共生するツマグロスジハゼが知られている。この関係は、分布データに基づく推定、実験水槽での観察が行われているものの、野外での定量的な行動観察は行われていない。そこで、本研究では、条件的共生の関係であるとされるテッポウエビとツマグロスジハゼについて、巣穴外活動の観察から種間関係を精査した。

論文は 5 章から構成されている。第 1 章では研究の背景と目的を示し、第 2 章ではこれまで巣穴構造の詳細な研究がなされていないマングローブテッポウエビの巣穴構造を解明し、テッポウエビの巣穴構造と比較することでその特徴を示した。第 3 章では分布データに基づき、条件的共生にテッポウエビの巣穴を利用しているとされていたツマグロスジハゼについて、巣穴外活動の観察から、テッポウエビの巣穴利用における行動様式を解明した。第 4 章ではテッポウエビに注目し、外出行動の共生ハゼの有無における比較などから、ツマグロスジハゼから得る利益について明確にした。第 5 章ではより明確になったテッポウエビとツマグロスジハゼの種間関係をこれまでの絶対共生や他の条件的共生の関係と比べ、テッポウエビ類とハゼ類の進化過程という観点から絶対共生と条件的共生の関係性について考察した。以下、2 章から順に解説する。

第 2 章第 1 節「マングローブテッポウエビ *Alpheus* sp. の巣穴構造」では、温帯から熱帯の干潟域に生息するマングローブテッポウエビの巣穴構造を、高知県宿毛市の干潟域で採取された樹脂による鋳型標本と、かつて和歌山県紀伊半島内之浦の干潟域で採取された同じく樹脂による鋳型標本の 2 体を計測することにより明らかにした。その結果、マングローブテッポウエビの巣穴は複雑な階層構造になっており、行き止まりである小枝の構造が多数あること、さらにループ構造をもつことが明らかになった。巣穴の階層構造や小枝の構造は巣穴を掘る堆積物食

(注) 和文 5,000 字又は英文 1,500 語程度でまとめること。(A 4 版 5~6 ページ, 図表掲載可)

学位論文題目は、外国語の場合は、その和訳を併記すること。

学位論文の要旨

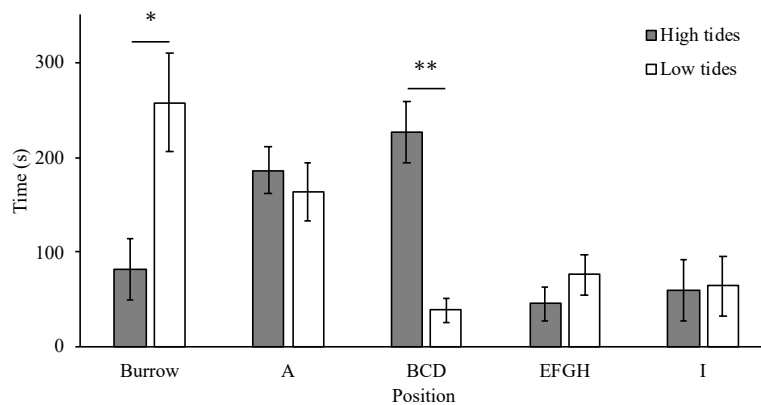
の動物にとって、効率よく摂餌するために機能する構造であることが知られている。テッポウエビ類は堆積物食であることが知られており、マングローブテッポウエビの巣穴に見られた階層構造や多数の小枝も深層での摂餌のために機能している構造であると推察される。

第2章第2節「テッポウエビ類の巣穴構造の種間比較」では、共生性ハゼ類のすみかとして、テッポウエビ類の巣穴構造を検討した。マングローブテッポウエビの巣穴は絶対共生のタビラクチが利用し、テッポウエビの巣穴は条件的共生のツマグロスジハゼやスジハゼが利用する。すでに高知県の干潟における研究で明らかにされているテッポウエビの巣穴構造と本研究で得られたマングローブテッポウエビの巣穴構造を比較した。その結果、階層構造や多数の小枝、ループ構造はテッポウエビの巣穴にはないマングローブテッポウエビの巣穴における特徴的な構造であることが示唆された。これは、両者の摂餌生態を反映していると考えられる。また、タビラクチは干潮時においては、外出せずに巣穴内で過ごすことが知られているため、内部構造の発達したマングローブテッポウエビがすみかとしてより適当であるかもしれない。

第3章「ツマグロスジハゼ *Acentrogobius* sp. 2 によるテッポウエビ *Alpheus brevicristatus* の巣穴利用」では、分布データと定性的な観察からテッポウエビの条件的な共生者であるされるツマグロスジハゼについて、テッポウエビの巣穴利用における行動様式を野外観察から定量的に調査した。その結果、満潮時でも干潮時でも捕食者の接近時に巣穴に逃げ込むことが観察され、テッポウエビの巣穴を捕食者回避の隠れ家として利用していることが示唆された。



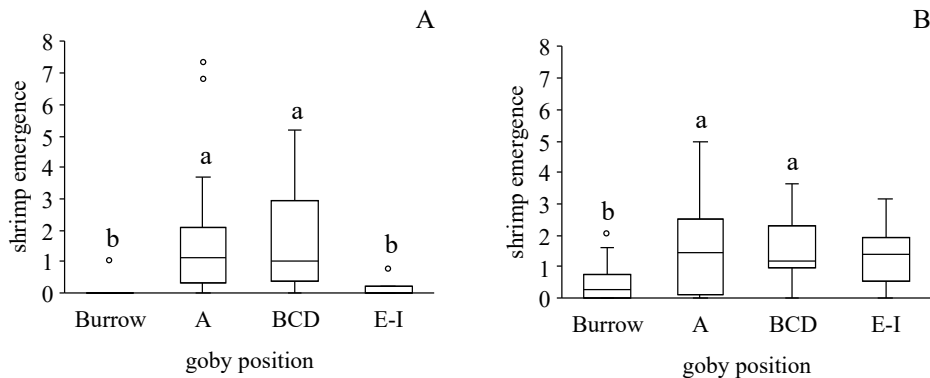
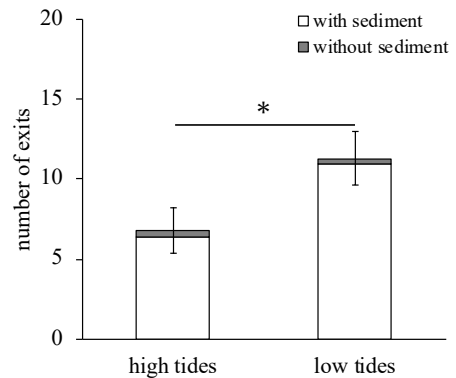
また、ほとんどの個体が巣穴から 10 cm 以上離れても、巣穴まで戻ってくる様子が観察された。一方で、これまで研究されてきた絶対共生のハゼはほとんどの時間を巣穴の前で過ごすのに対し、ツマグロスジハゼは 10 分間の観察時間のうち、およそ 30% の時間しか巣穴の前で過ごしていなかった (下図)。これらのことから、ツマグロスジハゼはテッポウエビの条件的な共生者であることが定量的な観察からも改めて確認された。さらに、ツマグロスジハゼは干潮時の方が満潮時よりも外出時間が短いことが観察された。干潟域の干潮時には、本研究でも確認されたトビハゼやカニ類のほか、鳥類も捕食者として活動している。ツマグロスジハゼが干潮時により長く巣穴内に隠れているのは、これらの捕食者を避けるためなのかもしれない。



(注) 和文 5,000 字又は英文 1,500 語程度でまとめること。(A 4 版 5~6 ページ, 図表掲載可)
学位論文題目は、外国語の場合は、その和訳を併記すること。

学位論文の要旨

第4章「ツマグロスジハゼによるテッポウエビの外出行動への影響」では、テッポウエビの外出行動に注目し、野外観察によるツマグロスジハゼとの共生の有無における比較から、ハゼがテッポウエビの外出行動に与える影響について評価した。その結果、テッポウエビは共生ハゼの存在が確認されなかった非共生個体でも、外出することが観察された(右図)。このことは、共生ハゼがないと外出しない絶対共生のテッポウエビと大きく異なる点であり、条件的共生のハゼとしか共生関係を持たないテッポウエビ特有の行動であるといえる。一方で、共生ハゼの存在が確認された共生個体では、共生ハゼが巣穴口付近にいるときに頻りに外出していた(下図)。ツマグロスジハゼの存在下で集中的に外出できることはテッポウエビが巣穴の修繕のために砂泥を排出すること、堆積物表面から餌などを集めて巣穴に帰ることができるため、テッポウエビにとって利益であると考えられる。つまり、この共生関係は条件的相利共生である。しかしながら、共生個体と非共生個体で外出回数を比較したところ、有意な差は見られなかった。これは、ツマグロスジハゼが巣穴口近くにいる時間が少ないためだと考えられる。つまり、テッポウエビはツマグロスジハゼとの共生により利益を得ているものの、その利益は絶対共生のテッポウエビと比べると小さく、また、ツマグロスジハゼが巣穴口付近にいるときに限られていた。



以上の野外観察に加え、本章では人工巣穴で飼育したテッポウエビとツマグロスジハゼに捕食者モデルを近づける室内実験により、捕食者接近時の行動についても検討した。その結果、6例でエビとハゼの巣穴外活動中に捕食者モデルを接近させることができ、そのうち2例で捕食者モデルの接近開始時から巣穴に逃げ込むまでの間、テッポウエビの触角が共生ハゼに触れ続けている様子が観察された。しかしながら、他の4例では触角による共生ハゼへの接触行動はいっさい観察されず、接触行動が観察された2例においても、捕食者モデルの接近前には観察されなかった。テッポウエビ類の触角による共生ハゼへの接触行動について、絶対共生のテッポウエビでは、捕食者の有無に関わらず外出時には常に共生ハゼに触角で触れ続けていることが分かっている。これに対し、条件的共生のハゼとしか共生しないテッポウエビでは、触角で触れずともハゼの行動を察知し、巣穴へ逃げ込むことができるのかもしれない。今後、実際の捕食者を使った実験なども踏まえ、観察事例を増やし、より精査する必要があるといえる。

(注) 和文 5,000 字又は英文 1,500 語程度でまとめること。(A 4 版 5~6 ページ, 図表掲載可)

学位論文題目は、外国語の場合は、その和訳を併記すること。

学位論文の要旨

これらの結果を総合して、第 5 章でテッポウエビ類とハゼ類の関係の進化過程について言及した。本研究の結果より、テッポウエビがツマグロスジハゼから得る利益は、ハゼの位置により限定的で、小さいことが明らかになった。また、室内実験による観察では、外出時にテッポウエビの触角がハゼの体に触れていないことが多く、触角を通した警戒システムは未発達であることが想定される。また、先行研究により、飼育実験からはツマグロスジハゼの共生により、テッポウエビの巣穴構造に悪影響があることも示されている。つまり、相利共生としては明らかに未熟な段階であると考えられる。テッポウエビ類とハゼ類の共生関係の進化過程については、ほとんど巣穴内で生活していた自由生活性のテッポウエビ類の巣穴にハゼ類が入り込み条件的共生となり、その後、テッポウエビ類による触角でハゼ類の体に触れる行動やハゼ類の tail-flicks が発達し絶対共生に共進化したとする説が唱えられている。本研究のテッポウエビは非共生個体でも共生個体と変わらず外出しているが、ツマグロスジハゼがより巣穴口近くに位置するように進化した際には、ツマグロスジハゼとの共生が強化されると考えることもできる。

テッポウエビ類とハゼ類の進化過程には、もう一つ、絶対共生の関係は何らかの形質による前適応の結果であり、条件的共生が絶対共生に進化することはないとする説がある。絶対共生が発達するための鍵となる行動形質は、ハゼ類による巣穴利用、head-first entry、tail-flicks の 3 つであると考えられる。甲殻類の巣穴利用はハゼ類で何度も独立に進化しておりツマグロスジハゼが属する *Gobiopsis*-lineage でも、すでに巣穴利用生態を前適応として有していた可能性も高い。また、head-first entry についても、巣穴に逃げ込む際に head-first であることはむしろ普通の行動であり、すでに備わっていたと考えられる。テッポウエビとツマグロスジハゼの関係では、最後に、tail-flicks 行動が欠如しているようである。この行動をハゼ類が行い、テッポウエビ類が触覚で情報を受け取るようになることが、共進化の結果生じるものか、もともとハゼ類が前適応として有しているかが、今後の研究の焦点となりうる。また、テッポウエビとツマグロスジハゼにおけるさらなる詳細な行動観察だけでなく、近縁種であるスジハゼやモヨウハゼとの比較が進むことでも、テッポウエビ類とハゼ類の共生関係の進化過程を解明する糸口が得られるかもしれない。

なお、学位論文を構成する参考論文として、以下の 2 本の論文が受理され、うち 1 本が学術雑誌に掲載済みである。

1. Kirihara, S., Itani, G., Nunobe, J., Nomoto, A., Aldea, K. Q., Murakami, R., Sakata, H. and Henmi, Y. (2021) Burrow morphology of an alpheid shrimp at muddy tidal flats in western Japan. *Kuroshio Science*, 14, in press. (accepted on November 2, 2020)
2. Kirihara, S., Henmi, Y. and Itani, G. (2020) Behavioral observation of a facultatively symbiotic goby at a shrimp burrow entrance. *La mer*, 58: 115-123.

(注) 和文 5,000 字又は英文 1,500 語程度でまとめること。(A 4 版 5~6 ページ, 図表掲載可)
学位論文題目は、外国語の場合は、その和訳を併記すること。

学位論文の要旨

(注) 和文 5,000 字又は英文 1,500 語程度でまとめること。(A 4 版 5~6 ページ, 図表掲載可)
学位論文題目は、外国語の場合は、その和訳を併記すること。