寄生虫と種の豊富さ: コメツキガニとホソウミニナ, 吸虫の関係

Parasite and Species Richness: Association of *Scopimera globosa* (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae), *Batillaria cumingi* (Mollusca: Gastropoda: Potamididae) and *Gynaecotyla squatarolae* (Trematoda: Digenea: Microphallidae)

古賀庸憲

和歌山大学教育学部生物学教室, 〒640-8510 和歌山市栄谷 930

Tsunenori KOGA

Laboratory of Biology, Faculty of Education, Wakayama University, 930 Sakaedani, Wakayama 640-8510

Abstract: The sand-bubbler crab *Scopimera globosa* is infected by the digenean trematode *Gynaecotyla squatarolae* in some tidal flats of Honshu and Kyushu Islands. The trematode utilizes three host taxa; potamidid snails (probably *Batillaria cumingi*) as the first intermediate host, *S. globosa* as the second, and some shorebirds as the third, definitive host. It may be hypothesized that the trematode occurs only in those habitats where all the hosts exist. In order to test the hypothesis, I examined the occurrence of crabs infected by the trematode in habitats with and without snails. The results demonstrated that infection of crabs by trematodes occurred only where snails were present. Therefore, trematode infection of *S. globosa* may imply high species richness in the local assemblages of the host species.

Key Words: parasites, species richness, trematode, sand-bubbler crab, potamidid snail

はじめに

寄生性動物の吸虫 (Platyhelminthes: Trematoda), 条虫 (Platyhelminthes: Cestoda), 線虫 (Nematoda), 鉤頭虫 (Acanthocephala) の中には, 生活史のステージに応じて複数種の宿主間を移動して利用するものが存在する (Thomas *et al.* 1997). これらの寄生虫においては, 現在感染中の宿主の行動に影響を与えていることを示す研究が, 幾つも報告されている. 寄生虫による宿主の行動の変化は, 寄生虫による宿主の「操作」であると解釈され, この操作によって寄生虫は次の宿主への感染率 (移動の成功率) を高めていると考えられている (Bethel & Holmes 1974; Curtis 1987; Thomas *et al.* 1995, 1997; Levri & Lively 1996; McCurdy *et al.* 1999). また, 寄生虫の種の豊富さと宿主個体群あるいは宿主群集の特徴との間の関係についてはここ数年の間に, 幾つかの魅力的な報告が出てきた. 例えば, 宿主において感染している寄生虫の種数が多い個体ほど, その宿主の基礎代謝が高く寿命が短い (Morand & Harvey 2000), 遺伝的多様性が低い種の宿主ほど感染する寄生虫の種数が多い (Poulin *et al.* 2000), 個体群密度が高いほど寄生虫の種数が多い (Morando & Poulin 1998), 群集の生産性と多様性が高

いほど, また食物網が複雑なほど寄生虫の種数が多く多様性が高い (Marcogliese 2001) 等である. このように寄生虫と宿主との生態学的関係についての研究は, 海外においてここ数~10年ほどの間に急増しているが, 日本においてはまだ極めて少ないように思われる.

上記のように複数種の宿主間を移動する寄生虫の中には, 干潟や河川などのように陸に近い水域を生活の場とするものが少なくない (Curtis 1987; Poulin 1993; Mouritsen 1997; 木船・古賀 1999, 2001a, b; Davies & Knowles 2001; Kim *et al.* 2001). その理由として, 陸に近い水域には比較的狭い範囲に寄生虫の宿主となる複数の種が高密度で生息しやすく, またそれらの種間における相互作用が盛んであることが考えられる. 干潟に生息する二生類吸虫 (Trematoda: Digenea) の中にはウミニナ・ヘナタリ類などの巻貝を第一中間宿主 (この体内で成長すると共に幼生生殖, つまり分裂を行い数を増やす), カニやヨコエビなどの甲殻類を第二中間宿主 (この中で被嚢し成熟する), シギ・チドリ類などの鳥類を終宿主 (この中で脱嚢し有性生殖, すなわち交尾を行い産卵する) として利用するものが存在する (Rankin Jr 1940; Curtis 1987; Thomas *et al.* 1997). これらの吸虫の中には巻貝から甲殻類へは自力で泳いで, 甲殻類から鳥へは捕食によって移動するものが多い. 鳥から貝へは, 鳥の糞と共に排出された吸虫の卵を巻貝が食べることであり, あるいは卵から孵化した幼生が自力で貝にたどり着く

Hypothesis: the trematode occurs only in the habitats where all the hosts exist.

Fig. 1. Life cycle and host taxa of the trematode *Gynaecotyla squatarolae* and the hypothesis concerning the parasite's occurrence.

ことにより、貝に感染する (Smyth 1994).

このような吸虫はその生活史の特徴からすべての宿主が揃う場所においてのみ存在することが期待される。すなわち、二生類吸虫が生息する場所は宿主となる種が豊富である可能性がある。本稿では、コメツキガニ *Scopimera globosa* (Decapoda: Ocypodidae) に感染する二生類吸虫の1種 *Gynaecotyla squatarolae* (Digenea: Microphallidae) を使って、この仮説の検証を試みた (Fig. 1).

コメツキガニに感染する *Gynaecotyla squatarolae* の 第一中間宿主

まず、材料を定める必要があるが、これが実は容易ではない。本州及び九州の幾つかの干潟では、コメツキガニは *G. squatarolae* の第二中間宿主であることが分かっているが (木船・古賀 1996, 2001a, b), その第一中間宿主についての確かな情報はない。それは二生類吸虫の一般的な特徴として、第一中間宿主内での最後のステージであるセルカリア幼生の形態と、その後の第二中間宿主内で見つかるシスト内の (正確にはシストから脱囊して出てきた) メタセルカリア (亜成体) の形態が大きく異なるからである。シストは昆虫の生活史に例えると完全変態するグループの蛹のようなものであり、その前後の形態は著しく異なっているため、継続観察 (感染実験など) あるいは DNA 解析をしない限り、巻貝中に見られる幼生が甲殻類のどの種に移動して、シスト及び成体になるのかを見極めるのは容易ではない。したがって、二生類吸虫においてはヒトに感染して発症するようなごく一部の種 (例えば肝吸虫など、医学的に重要なもの) を除くと、その生活史が正確に把握されて

いるものは稀である。

しかし、*G. squatarolae* の第一中間宿主はホソウミニナ *Batillaria cumingi* (Gastropoda: Potamididae) である可能性が高い。その推定の根拠を、博多湾和白干潟と和歌山の和歌川河口干潟の場合を取り上げて以下に示す。

まず、和白干潟については、

(1) 和白干潟に多数生息するコメツキガニ (数十万個体かそれ以上) における *G. squatarolae* の感染率は極めて高く、また感染吸虫数も1個体あたり約100と非常に多い (古賀, 未発表)。

(2) 複数個体のコメツキガニから検出した数十隻に及ぶ吸虫の全個体が *G. squatarolae* であった (木船・古賀 1996)。

(3) 200個体以上のコメツキガニにおける吸虫の感染部位がただ1カ所のみであり (体腔部で左右の眼窩の内側付近に脳を挟むように位置する。木船・古賀 1996), シストの形態や大きさに変異が殆どない。このことと (2) から、和白干潟のコメツキガニに感染する吸虫群集 (?) は、ほぼ *G. squatarolae* 1種から構成されている可能性が高い。

(4) コメツキガニの寿命は2~3年と比較的に短いため (Henmi & Kaneto 1989), 1個体のカニの中に多数のメタセルカリア (平均約100, 最大556) が感染するためには、*G. squatarolae* もかなり大きな個体群である必要があり、そのため第一中間宿主の個体群もかなり大きいと考えられる。

(5) 和白干潟で比較的大きな個体群を形成する巻貝は、ウミニナ *Batillaria multiformis*, ホソウミニナ, アラマキガイ *Hinia festiva* (Gastropoda: Pyrenidae) であり、その3種について吸虫の感染状況を調べたところ、ホソウミニナにおいてのみ吸虫の感染がそこそこ見られた (古賀, 未発表)。

和歌川河口干潟においても、コメツキガニには *G.*

squatarolae が多数感染しており (木船・古賀 2001b), 上記の (1)~(4) と同じ条件が揃っている (中内・古賀, 未発表). 更に, 和歌川河口干潟において比較的大きな個体群を形成する巻貝には, ウミニナ, ホソウミニナ, ヘナタリ *Cerithideopsis cingulata* (Gastropoda: Potamididae) などがあり, その3種について吸虫の感染状況を調べたところ, やはりホソウミニナにおいてのみ吸虫の感染がそこそこ見られた (古賀・信貴, 未発表). イボウミニナ *Batillaria zonalis* においてもホソウミニナと同程度に吸虫の感染が見られたが (古賀・信貴, 未発表), イボウミニナの個体群はホソウミニナと比べるとかなり小さいので, 吸虫個体群への寄与は大きくないと考えられる.

原田・村主 (1989) によると, 香川県のホソウミニナからは4種のセルカリアが確認されている. 和白干潟と和歌川河口干潟に生息するホソウミニナにもそれぞれ複数種のセルカリアが感染しており (2つの場所で見つかったセルカリアの中には同種のものが複数含まれていそうである), そのうちの1種がコメツキガニに移動・感染するものと考えられる. *G. squatarolae* のサイズと (木船・古賀 1996), 原田・村主 (1989) に記載された4種のセルカリアの体部と尾部のサイズ, それから今回実体顕微鏡下で観察されたセルカリアの体部と尾部のサイズから判断すると, *Cercaria yamagutii* が *G. squatarolae* ではないかと考えられる. 感染実験を試みているが, まだ成功していない. *C. yamagutii* はホソウミニナ以外にもウミニナ, ヘナタリ, クロヘナタリ *Cerithidea largillierii* (Gastropoda: Potamididae), カワアイ *Cerithideopsis djadjariensis* からも検出されているが (森下ら 1962), 今回の吸虫感染率の調査からは, これらホソウミニナ以外の種の, 和白干潟や和歌川河口干潟における第一中間宿主としての重要性は極めて低いといえる. ちなみにクロヘナタリとカワアイはどちらの干潟にも現在生息していない.

また, 巻貝だけでなく二枚貝のアサリにおいても3種のセルカリアの感染が報告されているが (志村ら 1982), このうちの2種は同定されており (*C. pectinata* と *C. tapidis*), サイズ的にみても終宿主の分類群からみても *G. squatarolae* であるとは考えにくい. 残りの1種 (*Cercaria* sp.) はアサリにおける感染率が非常に低いことから (志村ら 1982), やはり *G. squatarolae* であるとは考えにくい. この種のような先端が2つに分かれる形態の尾部を持つセルカリアはホソウミニナからは殆ど見つからなかった.

コメツキガニにおける *Gynaecotyla squatarolae* の感染と ホソウミニナの生息状況

材料が定まったので, いよいよコメツキガニにおける吸虫の感染状況とホソウミニナの生息状況との関連について述べることにする. 調査地は東京湾千葉県側の新浜野鳥の楽

園, 三番瀬 (船橋海浜公園), 江戸川放水路, 谷津干潟, 盤州干潟, 新富水路, 富津海岸, それから周防灘の山陽町植生の干潟, 佐波川河口干潟, 東岐波の干潟, 丸尾の干潟, 富海海岸, 島田川河口干潟, 山口県日本海側の油谷湾付近 (浅井川河口), 博多湾の和白干潟, 和歌山の和歌川および紀ノ川河口干潟で, 現在までに17箇所分のデータがある. 調査地については, シギ・チドリ類によるコメツキガニの捕食行動をそれぞれの場所で観察しなくても, 鳥が確実にコメツキガニを捕食していると仮定できるよう, コメツキガニの個体群が比較的大きな場所 (個体数が多い場所) を選んだ. それにより, ホソウミニナ (第一中間宿主) の有無のみが *G. squatarolae* の有無に反映されることになる.

調査の結果, ホソウミニナが生息する場所のコメツキガニには *G. squatarolae* が感染していたのに対し, ホソウミニナが生息しない場所のコメツキガニには感染していないという, 統計上有意な傾向が得られた. したがって仮説は支持された. しかし, ホソウミニナが生息していないのにコメツキガニに *G. squatarolae* が感染している場所 (富津海岸と植生の干潟) や, ホソウミニナが高密度に生息するにも関わらずコメツキガニに *G. squatarolae* が感染していない場所 (谷津干潟) が少ないながら存在した. 富津海岸と植生の干潟にはホソウミニナだけでなくその近縁種 (ウミニナ類・ヘナタリ類) も殆ど生息していない (古賀, 未発表). また, 東京湾奥部においてはホソウミニナが生息するのは谷津干潟だけであるが (新浜には風呂田氏らが導入しているが, その場所はコメツキガニの生息地から離れている), そのコメツキガニに吸虫は感染していなかった. なぜこのようなことが起こっているのか, 理由を幾つか考えることはできるが, その証明は必ずしも容易ではない.

今後の課題

今後, 感染実験やDNA解析などを行うことにより, セルカリアとメタセルカリア及び成体との繋がり (第一中間宿主と第二中間宿主との対応関係) を解明していくことが必要である.

また, 今回, *G. squatarolae* がコメツキガニ (とホソウミニナ) を利用する系を調べたわけだが, 他のカニ (と貝) を利用する場合も同様の傾向が得られるのか, それから, 他の吸虫 (条虫や線虫, 鉤頭虫など) ではどうなのか等も調べる価値があるだろう. 他の多くの系でも仮説が支持された場合, 次のことが示唆されるだろう. 二生類吸虫を含む蠕虫類が生息する場所は種の多様性が高い場所であり, これら寄生虫の存在が生物多様性のバロメータになる. “寄生虫” は忌み嫌われることが多いが, 今回の結果からは「いた方が良い環境」になる可能性があり (多くの宿主が迷惑を被ることには変わらないが), 寄生虫の存在価値が

高まる（株が上がる？）かも知れない。

謝 辞：木船悌嗣氏には、寄生虫について様々なことを教えていただき、研究の遂行に大変役立った。また、初稿段階の本原稿へのコメントもいただいた。深く感謝する。レフェリーと編集委員会のコメントは本稿の改訂に役立った。渡慶次陸範氏にも、原稿を部分的に修正していただき、コメントもいただいた。高田宜武氏には多数の、浦部美佐子氏と浜口昌巳氏には一部の文献の情報をいただいた。福田宏氏と彼の研究室の学生諸氏には、一部の調査地における採集を手伝っていただいた。ここに感謝の意を表する。この研究は日本学術振興会（特別研究員および奨励（A）、課題番号 13740441）と科学技術振興事業団（特別研究員）の支援を受けた。

引用文献

- Bethel, W. M. and J. C., Holmes 1974. Correlation of development of altered evasive behaviour in *Gammarus lacustris* (Amphipoda) harboring systacanthos of *Polymorphus paradoxus* (Acanthocephala) with the infectivity to the definitive host. *Journal of Parasitology*, 60: 272–274.
- Curtis, L. A. 1987. Vertical distribution of an estuarine snail altered by a parasite. *Science*, 235: 1509–1511.
- Davies, M. S. and A. J., Knowles 2001. Effects of trematode parasitism on the behaviour and ecology of a common marine snail (*Littorina littorea* (L.)). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 260: 155–167.
- 原田正和・村主節雄 1989. 香川県の汽水産巻貝類におけるセルカリアの種類と寄生率調査. *寄生虫学雑誌*, 38: 388–391.
- Henmi, Y. and M., Kaneto 1989. Reproductive ecology of three ocypodid crabs I. The influence of activity differences on reproductive traits. *Ecological Research*, 4: 17–29.
- 木船悌嗣・古賀庸憲 1996. 福岡市東部沿岸産コメツキガニに寄生する微小二生吸虫 *Gynaecotyla squatarolae* の被囊幼虫. *長崎県生物学会誌*, (47): 51–54.
- 木船悌嗣・古賀庸憲 1999. 福岡市東部沿岸産チゴガニに寄生する *Microphalloides japonicus* の被囊幼虫（吸虫綱：Microphallidae）. *長崎県生物学会誌*, (50): 5–8.
- 木船悌嗣・古賀庸憲 2001a. 南西諸島のコメツキガニに寄生する *Maritrema* 属（吸虫綱：Microphallidae）の被囊幼虫 3 種について. *長崎県生物学会誌*, (53): 12–16.
- 木船悌嗣・古賀庸憲 2001b. 千葉県東部の東京湾沿岸部と和歌山県和歌川河口干潟で得られたコメツキガニに寄生する Microphallidae（扁形動物門：吸虫綱）の被囊幼虫について. *長崎県生物学会誌*, (53): 50–53.
- Kim, K.-H., K.-J., Ahn and C.-S., Kim 2001. Seasonal abundances of *Proso microcotyla gotoi* (Monogenea) and *Opecoelus sphaericus* (Digenea) from greenlings *Hexagrammos otakii* in a southern coastal area in Korea. *Aquaculture*, 192: 147–153.
- Levri, E. P. and C. M., Lively 1996. The effects of size, reproductive condition, and parasitism on foraging behaviour in a freshwater snail, *Potamopyrgus antipodarum*. *Animal Behaviour*, 51: 891–901.
- Marcogliese, D. J. 2001. Pursuing parasites up the food chain: Implications of food web structure and function on parasite communities in aquatic systems. *Acta Parasitologica*, 46: 82–93.
- McCurdy, D. G., M. R., Forbes and J. S., Boates 1999. Evidence that the parasitic nematode *Skrjabinoclava* manipulates host *Corophium* behavior to increase transmission to the sandpiper, *Calidris pusilla*. *Behavioral Ecology*, 10: 351–357.
- Morand, S. and P. H., Harvey 2000. Mammalian metabolism, longevity and parasite species richness. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 267: 1999–2003.
- Morand, S. and Poulin, R. 1998. Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. *Evolutionary Ecology*, 12: 717–727.
- 森下 薫・小宮義孝・松林久吉（編）1962. 日本における寄生虫学の研究 II. 目黒寄生虫館, 東京, 577 pp.
- Mouritsen, K. M. 1997. Crawling behaviour in the bivalve *Macoma balthica*: The parasite-manipulation hypothesis revisited. *Oikos*, 79: 513–520.
- Poulin, R. 1993. Age-dependent effects of parasites on anti-predator responses in two New Zealand freshwater fish. *Oecologia*, 96: 431–438.
- Poulin, R., L. J., Marshall and H. G., Spencer 2000. Metazoan parasite species richness and genetic variation among freshwater fish species: Cause or consequence? *International Journal for Parasitology*, 30: 697–703.
- Rankin, J. S. Jr. 1940. Studies on the trematode family Microphallidae Travassos, 1921. IV. The life cycle and ecology of *Gynaecotyla nassicola* (Cable and Hunninen, 1938) Yamaguti, 1939. *Biological Bulletin*, 79: 439–451.
- 志村 茂・良永知義・若林久嗣 1982. 浜名湖産アサリのセルカリア 3 種の形態と寄生状況. *魚病研究*, 17: 129–137.
- Smyth, J. D. 1994. Introduction to animal parasitology. Third edition, Cambridge University Press, Cambridge, 549 pp.
- Thomas, F., F., Renaud, J. M., Derothe, A., Lambert, T., de Meeüs, and F., Cézilly 1995. Assortative pairing in *Gammarus insensibilis* (Amphipoda) infected by a trematode parasite. *Oecologia*, 104: 259–264.
- Thomas, F., F., Cézilly, T., de Meeüs, A., Crivelli, and F., Renaud, 1997. Parasitism and ecology of wetlands: A review. *Estuaries*, 20: 646–654.