

オオエンコウガニの配偶行動とシンカイ
ヒバリガイの摂餌生態について
—「しんかい2000」ダイブ#542
(南奄西海丘 C 海凹) 潜航報告—

太田 秀*¹ 金 東成*¹

南西諸島 D 海域 (南奄西海丘: 28°23.50'N; 127°38.50'E, 700m) での「しんかい2000」のダイブ#542で、オオエンコウガニの雄が雌を抱擁し、運ぶ配偶行動が高い頻度で観察された。深海生物の繁殖の同調性・周期性を示唆するものとして注目される。

シンカイヒバリガイ類の鰓に共生するメタン酸化型化学合成細菌の観察中に、菌細胞が組織から遊離する現象を発見した。いずれこれら遊離細胞の大部分は経口的に消化管に再摂取されと考えられる。この機構はおそらく、1) 共生体の周辺細胞への感染、2) 共生体の過増殖による菌細胞破壊の危険の回避、3) 共生体や菌細胞の老化の処理機構である可能性があり、熱水噴出孔生物の細菌との「共生関係」のダイナミズムの視野を拡大するものである。

他の熱水性の軟体動物に比べシンカイヒバリガイ類は細菌を鰓に共生させ、化学合成的にエネルギー摂取ができると同時に、経口的に懸濁食を行いうる混合食者であった。この種が小卵多産型の幼生分散様式をもつこととあわせて、広範な地理学的分布と熱水活動の初期、極相期、さらには衰退期にも適応できるという生態学的特性と一致する。

Coupling behavior of deep-sea red crab and the nutritional
ecology of vent mussel observed during the Shinkai 2000
Dive #542 surveying hydrothermal vent fields on
the South Ensei Knoll, Okinawa Trough, Japan

Suguru OHTA*² Dong Sung KIM*²

During the dive #542 of the Shinkai 2000 surveying the hydrothermal vent fields on the South Ensei Knoll, Okinawa Trough, Japan (May 26, 1991: 28°23.50'N; 127°38.50'E, 700m), the coupling behavior of deep-sea red crab was observed, and the collected samples of vent mussels revealed several special adaptation mechanisms to the unstable vent environments.

The deep-sea red crab, *Geryon affinis granulatus* were encountered 4 times during the dive, and in two cases of the four in coupling behavior. Larger

* 1 東京大学海洋研究所

* 2 Ocean Research Institute, University of Tokyo

male embraced and carried smaller female within the span of its walking legs. The back of the female faced to the ventral side, and they were not in copulation. Probably this is one of the steps of the coupling behavior. During other observations, they were in copulation with their ventral sides facing each other. Further information is needed to ascertain the synchronization of copulation and/or breeding among the organisms of bathyal depths.

Vent mussels, *Bathymodiolus* sp. gregariously encircling the hydrothermal vents in a cauldron on the South Ensei Knoll housed chemosynthetic bacteria within the bacteriocytes on the gill filaments. TEM observations of stacked lamellae within the symbionts suggested methane-based chemosynthetic metabolism. It was also revealed that some part of the bacteriocytes left the endothelium of the gill, forming round free cells. Probably they must be again collected through filtering function of the gills, and ingested through functional digestive tract. The peculiar mechanism might serve to 1) infect another bacteriocytes and/or hosts; 2) evade the danger of over-population of symbionts within bacteriocytes; 3) to overcome the senility of the host and symbiont cells. This finding widens the dynamism of the mutualistic symbiosis among vent organisms. Together with the reproduction by vast numbers of planktotrophic small eggs, the mixotrophic nutrition of the mussel ensure the inhabitants during pioneering, thriving and declining phases of vent activity succession.

1. はじめに

地球内部からの湧水に含まれる物質を化学合成的に利用する生物群集の特異性については、現今ではいうを待たない事実となった。しかし、海洋の生物圏における化学合成生態系の量的な評価はなかなか困難である。筆者らは化学合成生態系における生物過程の特異性を明らかにすることを短期的目標に定め、生態学的に地球フラックスへの寄与および生物地理学的分布と系統進化学的観点を長期目標として各地の熱水噴出孔生物群集や冷湧水生物群集の比較研究を継続してきた。平成3年度の「しんかい2000」ダイブ#542による調査もこの一環をなし、沖縄海盆南奄西熱水噴出孔生物群集のマッピング・群集構造の解明・生物過程の調査用のサンプルを得ることをめざした。しかし、海況悪化のため、ダイブ調査を中断せざるをえない事情に迫られ、予定された観察・採集は必ずしも満足のゆくものではなかった。本海域の生態学的概説については他に譲ることにし、途中に出会ったオオエンコウガニの分布と配偶行動、南奄西熱水噴出孔生物群集の卓越種であるシンカイ

ヒバリガイの摂餌・化学合成細菌との共生法の特異性についての新たな知見を報告する。

2. 研究方法および潜航

ダイブ#542は平成3年5月26日、艇長桜井利明氏、艇長補佐鈴木晋一氏、観察者は太田の組合わせで、南西諸島D海域（南奄西海丘：28°23.50'N；127°38.50'E；700m）を中心に行われた。サンプルバスケットには塩ビ製保温密閉容器および簡易型ベイトトラップ3台を装備した。

事前打ち合わせによる作業目標は、1) 熱水性生物群集のおもな構成要員であるシロウリガイ類・シンカイヒバリガイ類・ハオリムシ類・十脚甲殻類等をなるべく多種採集すること、2) 熱水成分の化学合成的利用共生細菌の検索のための材料を採取すること、3) 外付けスチルカメラおよびTVにより良好な映像記録を撮影し、マッピングと定量化を図ることであった。

09:47に潜航を開始し、10:47に目標地点の近く、C海門（海釜）の東北東内壁676mに着底した。その内壁は爆裂火口状の急峻なものであり、

白い鹿角珊瑚状および巨大なイソカイメン状のおびただしい海綿類（白色および黄色）に被覆された灰褐色の岩質は流紋岩・デイサイト質を思わせるが、直感的には軽石・凝灰岩様の岩体で、*in situ*で曲隆しつつ巨大なスラブ（5×5×1 m級）に破碎したものに見える。約700mで平坦となる海凹底の底質は軽石状の露岩間にスコリア性の細礫（褐色）もしくは粗砂（灰緑褐色）が覆っている。壁面のガリから供給され、かなりの強さの底層流でリニエーションを伴って均されたこの細礫・粗砂の被覆が薄いものであることは、鹿角状の海綿が低い小露岩に付着しつつ万遍なく見えることから判定できる。着底時の水温は7.70℃、流向流速240°方向へ0.1 knotであった。僅かな液状二酸化炭素のバブリングが観察窓を通過するが、活発な熱水の兆候は特になかった。ただし、海凹底にはシンカイヒバリガイの死殻の炭酸カルシウム分が溶食され、殻皮のみが海苔巻状に取り残されたものが散乱する。おそらく高濃度の炭酸による海水のpHが低いのであろう。また、白色変色域がそこそこに視認される。

褐色の堆積物が貯留する内壁上の小さなベンチにシロウリガイの死殻がおびただしく散乱するのを数箇所視認したが、生貝は極めて疎らで、着座して採集するのは不可能に近い。高密度のシロウリガイ類、シンカイヒバリガイ類、ハオリムシ類を指標として、濃密な熱水噴出孔生物群集を発見すべく、ほぼ260°方向に探索を続けた。

その途次配偶行動 coupling 中のオオエンコウガニに数回出会い、観察を行いつつ海凹底の北西部の熱水生物群集に近づき、シンカイヒバリガイ・エンセイエゾイバラガニを優占種とする群集で採集と観察を開始した。しかし、この作業に入った直後、海況悪化のため調査を中断し、浮上を開始せよとの連絡をうけた。13:31に離底、14:03に浮上した。

3. 観察と成果

3.1 概 説

潜航中であつた代表的な大型生物は次のようなものであった。

非熱水群集成分：

ムラサキヌタウナギ、メクラウナギ、アカギンザ

メ、ギンザメ、ギス、ソトオリイワシ（頭部を下に鰓を広げ、海底上1～3 mに静止している）、オキアナゴ、ソコダラ類（*Nezumia nigrodorsalis* ?）、ギンメダイ、クズアナゴ、トビツカエ、カジカ科の1種、イモリザメ、カナガシラ類、17cm級の側扁したイタチウオ、ゴカクヒトデ科の中型ヒトデ類、ミノエビ、トゲエビ類など。

熱水群集成分：

シンカイヒバリガイ類 *Bathymodiolus* sp., シロウリガイ類 *Calypogena* sp., オウナガイ類 *Conchochele* sp., 細くねじれたハオリムシ類、ゴエモンコシオリエビ "*Munidopsis*" sp., 笠貝類など。

熱水会合・周辺成分：

カイメン類、エゾバイ類、エンセイエゾイバラガニ *Paralomis jamsteci* など。

非熱水群集成分としては魚類が目だったが、これは熱水生物群集をとりまいて、そこから流れ出る有機エネルギーフラックスを期待してのことであらう。熱水会合・周辺成分は、熱水噴出孔域にも群集するが、周辺にも出現する種類である。おそらく、カイメン類は懸濁細菌を捕らえているものであり、巻貝、イバラガニ類はその大きな運動性に裏付けられた行動であらう。

3.2 オオエンコウガニについて

潜航中、海凹の東北東内壁の斜面でオオエンコウガニに4回遭遇し、うち2例は配偶行動中と思われた。10:55に単独性の雄オオエンコウガニ、10:59には大型の雄オオエンコウガニが極めて小型の雌個体を鉗脚と歩脚のスパンのなかに抱擁しているものを発見し、11:16には単独で歩行中の雄オオエンコウガニを、そして11:16には抱擁中のオオエンコウガニを停船し、詳しく観察・記録した。オオエンコウガニ属は深海性の大型の短尾類で、大西洋の東岸および西岸の種は水産的に利用されているが、本邦周辺では水産上重要な資源とみなされながら、多産する海域や生態が不詳で、水産的には実質上未利用の状態にある。

まず、その形質をレビューしてみよう（Miyake, 1973；Sakai, 1976；Takeda, 1975, 1982；Takeda and Okutani, 1983）。オオエンコウガニ *Geryon affinis granulatus* Sakai, 1978はオオエンコ

ウガニ科に含められ、雄は甲長15cm、甲幅18cm。雌はやや小さく甲幅13cm級で、軽度の性的二型を示す。体色は黄褐色の個体と深紅色の個体と二様あり、さらに若い個体は紫色を帯びるが、同種と考えられる。甲長は甲幅よりもわずかに短く、甲羅は丸みを帯び、あまり固くない。甲面は肝域と後側縁で低く、胃域から側方へかけて隆起していて、甲域はやや明瞭に分かれている。甲の前縁の額に4歯あり、中央2歯は小さく接近する。両側歯は眼上棘となる。この眼上棘を含めて甲の前側縁には5歯があるが、第2、第4歯が若い個体で既に他歯より小さく、両第5歯が甲の最大歯となる。大型個体では特に第2、第4歯が摩滅し不明瞭な盛り上がり過ぎなくなる。後側縁は前側縁より長い。甲羅の後半部は大小の粒で覆われる。鉗脚は腕節の内隅に強大な1棘を有し、鉗部では基部に近く臼歯状の歯があり、中位から末端にかけては鋭い三角状の歯がある。歩脚には棘や顆粒はない。雄の生殖孔は第5脚の底節に開口している。本邦周辺では水深80～850mに棲息し、深海底曳網に時折かかっている。水深300～400mが分布の中心と思われる。地理的分布は東京湾・相模湾・三河湾・南紀南部（みなべ）・土佐湾・東シナ海、南シナ海・インドネシア沿岸である。

本種は従来 *Geryon trispinosus* (Herbst, 1803) の学名で知られていたが、*G. affinis* A. Milne-Edwards & Bouvier, 1894に改められた。その後さらに、日本産のものは鰓・胃・心域に顆粒塊が顕著にみられることから、新亜種 *G. affinis granulatus* Sakai, 1978がたてられた。また、本属は従来エンコウガイ科の1属として扱われていたが、オウギガニ科との中間的な位置と考えられ、オオエンコウガニ科 Geryonidae Balss, 1957として独立し、オオエンコウガニ属 *Geryon* Krøyer, 1835のみからなっている。属名の由来はギリシア神話のヘラクレス12冒険譚の第10話で彼の棍棒で退治される胴体以外が3人分の部分からなる牛番の怪物 Geryon である。

世界的にはこの他に、ノバスコシアからメキシコ湾、ブラジル沖までの大西洋西部の水深200～1000m程にアメリカオオエンコウガニ *G. quinquequedens* Smith, 1879、大西洋東部にアフリカオオエンコウガニ *G. maritae* Manning & Holthuis, そ

して、ノルウェー沖からベルデ岬諸島までの大西洋東部、南アフリカ、インド洋東部、オーストラリア東岸、北太平洋中部（天皇海山列1100m）にかけてオオエンコウガニモドキ *G. affinis* A. Milne-Edwards & Bouvier, 1894 [syn. *G. trispinosus* (Herbst, 1803)] が知られている。いずれも大型種で互いに類似した種であり、漁獲対象とされている。

高知県水産試験場によるカニ籠網によってオオエンコウガニの水産的利用の予備調査が行われた (Niiya, 1981)。それによると、室戸沖の水深435～610m、さらに足摺岬周辺で漁獲されたが、土佐湾中央部の泥底500m以深での漁獲はなかった。調査の時期が冬季に限られていたこと、少数回の試験操業ではあったが、オオエンコウガニが本来、海丘の縁や大陸斜面の傾斜地の露岩のあるところに多く、海丘の頂上あるいは平坦地の泥底は好まないという経験的事実に対応すると思われる。本潜航では南奄西海門の東北東内壁の岩質の斜面で、シェルターとして利用できる立体的な岩塊もしくは露岩のある地域に観察され、海凹底の平坦面ではみられなかった。相模湾中央部の相模堆縁辺での深海カメラ調査でも、露岩のある地域にまとまって観測され (Ohta, 1978)、一方軟質の泥底が卓越する駿河湾伊豆半島側斜面ではほとんど採集・撮影されていない (Ohta, 1983)。

本潜航中に会った密度から概算すると、一見籠網による水産利用が期待できそうだが、おそらく彼らの資源再生産力はそれほど高くないであろう。相模湾ではかつて470～850mの籠網による試験的操業でかなりまとまった漁獲があったが、短期的な操業ですぐに資源が枯渇している（渡部元私信）。また、Ortmannによる東京湾での報告、さらに伝聞で30年程前に80m前後での漁獲報告があるが、現在これらの陸棚上水深での漁獲はまず期待できず、分布水深範囲も実際にはそれほど広くないようである。

潜航中に会った4例中、2例が配偶行動中であつた（前年と同時期の翌1992年5月29日のダイブにおいても配偶行動中のものが記録された）ことから、深海生物の交尾・配偶行動の同調性と季節的繁殖が示唆された。しかし、例数が少なく、これを検証することは難しい。一般に本邦周辺の

200m 以深の漸深海底生生物の多くは、常時低い割合の個体が抱卵しており、抱卵雌の頻度に季節性があることを積極的に示す証拠が希薄で、陸上の季節性に同調したリズムを積極的に支持する証拠が極めて少ないというのが実状である。

さて、前述の配偶行動は少なくとも2つのステップからなると思われる。10:59および11:16の行動は抱擁 embracing もしくは確保 securing の状態であり、大型の雄個体が、やや小型（甲幅にして3/4~1/2）の雌個体を自分の腹面に抱え歩いたり、海底に着座した雌を自分の鉄脚の範囲内に確保するものである（写真1参照）。雌は甲背面を雄の腹面に向ける。従って交尾は行っていない。おそらく交尾前の1ステップであろう。近づく潜水艇に対し、雄は雌を抱えて露岩のオーバーハングに逃げ込もうとする。1992年の観察例では、雄と雌とは正面に向き合い、双方とも腹部を下に開いて明らかに交尾姿勢をとっていた。

3. 3 シンカイヒバリガイの化学合成細菌との共生機構の特異性

本潜航で採集されたシンカイヒバリガイ *Bathymodiolus* sp. について、解剖により食性を調査し、鰓の透過型電子顕微鏡と光学顕微鏡観察による共生化学合成細菌の検索を行った。

シンカイヒバリガイ類は機能的な餌の濾過と呼吸のための糸鰓型の鰓と、さらには消化管をもっている。従って周辺海水に懸濁する化学合成細菌の菌塊の濾過食だけでも、個体の維持に必要なエネルギーのかなりの部分が賄えると想像される。しかし、その鰓糸横断面は長軸方向に著しく伸長し、鰓の大部分を単層上皮組織をなす菌細胞 bacteriocytes が占めていることが光顕・電顕観察から示された。共生細菌は菌細胞の外側に集中し、また、菌体内の stacked lamellae 構造の存在から形態学的にメタン酸化型化学合成細菌と判定された（写真2, 3参照）。共生菌体は比較的大きく、菌細胞あたりの内在共生体数はシロウリガイ類 (*Calyptogena soyoe*: Endow et al., 1987; *Calyptogena* spp. (金・太田:未発表)), ハオリムシ *Lamellibrachia* sp. や ヒゲムシ (*pogonophorans*) 類 (金・太田:未発表), ワダツミリングガイ *Alviniconcha hessleri* (Stein et al.,

1987; Endow & Ohta, 1989), ヨモツヘグイガイ (*Oligaconcha tufari* [*Ifremeria nautilei*]) (金・太田:未発表) などと比較して、2桁ほど数が少ない。また、菌細胞には微絨毛がなく、介在細胞にのみ見られる。リソゾーム中にも共生細菌が見えるが、これは増えた共生体が溶かされ、宿主に有機エネルギーが渡されると同時に、細胞内の共生体密度を制御しているものと思われる。

たいへん興味深いことに、どのシンカイヒバリガイでも、高頻度で菌細胞が鰓組織から抜け出し、丸みを帯びた遊離細胞となることが注目された（写真2, 3参照）。遊離細胞中にも共生体やリソゾームや核が見られる。しかしその核に分裂像が見えないことから増殖によるものではなく、また、遊離細胞の体積が鰓組織の細菌共生細胞とほぼ同じ大きさであることから、その破片でもない。ちなみに、この観察はその後、伊平屋海嶺や北フィジー海盆の熱水噴出孔から採集したシンカイヒバリガイ類でも確認され、この類においては正常におこる現象と考えられる。

いずれこれら遊離細胞の大部分は鰓の元来の機能である濾過（および呼吸）作用によって再び集められ、経口的に消化管に再摂取されると考えられる。現在消化管内容の光学顕微鏡、電子顕微鏡観察を実施中である。この機構はおそらく、1) 共生体を周辺細胞に感染させる機構、2) 共生体の過増殖による菌細胞破壊の危険を回避する機構、あるいは3) 共生体や菌細胞が老化した場合の処理機構の可能性がある。さらには周辺へ化学合成エネルギーが漏れ出る1つのメカニズムとして、物質フラックスの生態学評価にも極めて重要であろう。

他の熱水性の軟体動物に比べ、シンカイヒバリガイ類の食性は特異である。つまり、メタン酸化型共生細菌を鰓に持ち、化学合成的に栄養摂取ができると同時に、経口的に懸濁食を行いうる混合食者である。この種が小卵多産型の幼生分散様式をもつとともに、食性の切り換えができることは、広範な地理学的分布と熱水活動の遷移の初期には先駆者 (pioneers) としても、さらには極相および熱水活動の衰退期にも適応できるという生態学的知見に対応する。浅海に比べ一般に餌が不足する深海で、予想を超えた密度で群生する適

応機構の一面が理解できよう。また、本研究によって熱水噴出孔生物と細菌との「共生関係」がダイナミックなものであり、その実体のスペクトラムをひろげることができた。

4. 謝 辞

本研究の実施に当たり、海洋科学技術センター 深海研究部橋本 惇副主幹は南奄西熱水域の情報ならびにシービームマップを快く提供してくれた。段野洲興司令以下「しんかい2000」の運航・サポートチーム、船長以下「なつしま」の士官・乗組員一同に厚く感謝する。また、東京大学理学部動物学科の渡部 元君は相模湾における漁業活動の近況を提供してくれた。

本研究の一部は文部省科学研究補助費重点領域(1)オーシャンフラックスの補助によって実施された。

参考文献

- Baba, K., K. Hayashi and M. Toriyama, 1986. Decapod Crustaceans from Continental Shelf and Slope around Japan - The Intensive Research of Unexploited Fishery Resources on Continental Slopes -. Japan Fisheries Resource Conservation Association, Tokyo, 336pp.
- Endow, K. and S. Ohta, 1989. The symbiotic relationship between bacteria and a mesogastropod snail, *Alviniconcha hessleri*, collected from hydrothermal vents of the Mariana Back-arc Basin. Bulletin of Japanese Society of Microbial Ecology, 3 : 73-82.
- Endow, K., H. Sakai and S. Ohta, 1987. A simple detection method for symbiotic bacteria in epoxy resin-embedded tissues using acridine orange staining. JAMSTECR Deepsea Research, No. 3 : 61-68 (in Japanese with English abstract and legends) .
- Hashimoto, J., K. Fujikura and H. Hotta, 1990. Observations of deep sea biological communities at the Minami-Ensei Knoll. JAMSTECR Deepsea Research No. 6, 167-179 (in Japanese with English abstract and legends) .
- Miyake, S., 1973. Japanese Crustacean Decapods and Stomatopods in Color, Hoikusha, Osaka, Japan, 277pp. (in Japanese) .
- Niiya, Y. 1981. Shrimp and crab resources on the continental shelf off Shikoku. In, Report on Intensive Research of Unexploited Fishery Resource Conservation Association, Fisheries Agency of Japan, Tokyo, pp. 186-192 (in Japanese) .
- Ohta, S., 1980. Photographic census of the larger-sized epibenthos on the Pacific coast of central Japan. The KUROSHIO VI (Proceedings of the 4th CSK Symposium, Tokyo 1979) , ed. by Japan Academy, Saikonsha, Tokyo, pp. 602-620.
- Ohta, S., 1983. Photographic census of large-sized benthic organisms in the bathyal zone of Suruba Bay, central Japan. Bulletin of the Ocean Research Institute, University of Tokyo, No. 15, 244pp.
- Sakai, T., 1976. Crabs of Japan and the Adjacent Seas, Kodansya, Tokyo, 461pp. (in Japanese) +251pls.+773pp. (in English) .
- Stein, J., S. C. Carey, R. R. Hessler, S. Ohta, R. D. Vetter, J. J. Childress and H. Felbeck, 1988. Chemoautotrophic symbiosis in a hydrothermal vent gastropod. Biological Bulletin, 174 : 373-378.
- Takeda, M., 1975. In "Aquatic Animals in Color" , ed. by F. Utinomi, Gakken, Tokyo, 342pp. (in Japanese) .
- Takeda, M., 1982. Keys to the Japanese and Foreign Crustaceans Fully Illustrated in Color. Hokuryukan, Tokyo, 284pp. (in Japanese) .
- Takeda, M. and T. Okutani, 1983. Crustaceans and Mollusks Trawled off Suriname and French Guiana. Japan Marine Fishery Resource Research Center, Tokyo, 354pp.



写真1 オオエンコウガニ *Geryon affinis granulatus* の
配偶行動。雄が雌を抱擁し、つれて歩く。

Photo 1 Coupling behavior of the deep-sea red crab, *Geryon affinis granulatus*. The larger male embraces and carries smaller female.

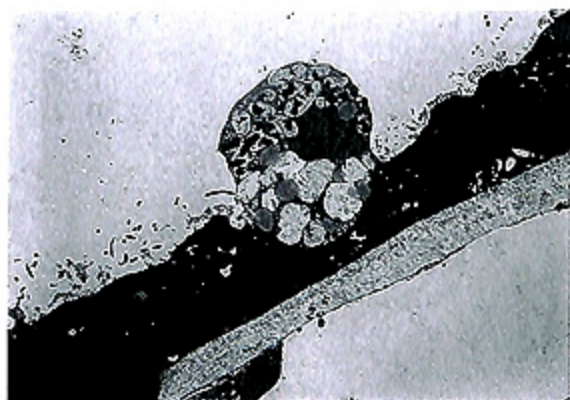


写真2 シンカイヒバリガイ類 *Bathymodiolus* sp. の鰓
の菌細胞 bacteriocytes の透過型電子顕微鏡写真。
Photo 2 TEM micrograph of a bacteriocyte bearing
symbiotic chemoautotrophs in the gill tissue
of a vent mussel, *Bathymodiolus* sp. The cell
started to leave the tissue.

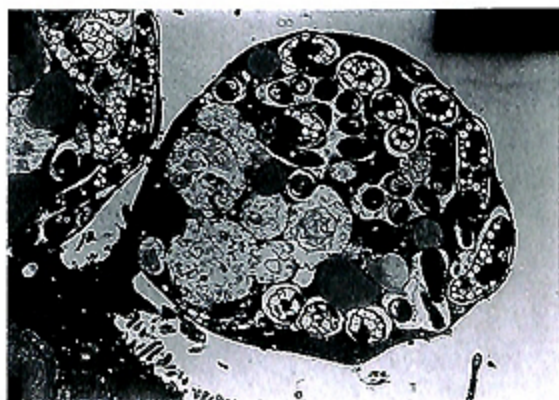


写真3 シンカイヒバリガイ類 *Bathymodiolus* sp. の鰓
の菌細胞 bacteriocytes の透過型電子顕微鏡写真。
Photo 3 TEM micrograph showing the rounded bac-
teriocyte almost free from the gill tissue of a
vent mussel, *Bathymodiolus* sp.