

オウギガニヤドリムシの寄生が オウギガニの形態と Lipofuscin 蓄積に与える影響

渡邊隆司*・横田賢史・浜崎活幸・Carlos A. STRÜSMANN・渡邊精一

Effects of the parasite *Xantion spadix* on the accumulation of the age pigment lipofuscin and external morphology of the host, *Leptodius exaratus*

Ryuji WATANABE*, Masashi YOKOTA, Katsuyuki HAMASAKI,
Carlos A. STRÜSSMANN, Seiichi WATANABE.

Abstract : The present study aimed to clarify the parasitic effects of *Xantion spadix* on the host, *Leptodius exaratus*, especially on its external morphology and the ratio of accumulation of the age pigment lipofuscin (LF). The crabs were collected from May 2009 to April 2010 at rocky shores near Banda, Tateyama Bay, Chiba Prefecture. Parasitized males showed abdominal widening and chela miniaturization whereas females had abdominal slimming. Further, parasitized individuals of both sexes showed decreased LF accumulation. These results indicate that *X. spadix* infection affects the secondary growth of *L. exaratus*. The effects on the accumulation of LF indicate that parasitized individuals should be excluded from LF-based age estimation.

Keywords : morphology, growth, parasite, *Xantion spadix*, *Leptodius exaratus*, age pigment, lipofuscin

1. 序論

オウギガニヤドリムシ *Xantion spadix* は等脚目ヤドリムシ亜目に属するカニヤドリムシ科の生物である。ヤドリムシ亜目は 1986 年の時点で約 500 種報告されている (Markham, 1986)。日本国内ではエビヤドリムシ科 Bopyridae, アミヤドリムシ科 Dajidae, カニヤドリムシ科 Entoniscidae, クリプトニスクス科 Cryptoniscidae, キプロニスクス科 Cyproniscidae, 及びフジツボヤドリムシ科 Hemioniscidae の 6 科 100 種あまりが報告されている (長澤, 1999; 齊藤ら, 2000)。そのうち約 90 種がエビヤドリムシ科であり, 短尾類を宿主とするものは 15 種が確認されている (溝口ら, 2002)。またカニヤドリムシ科についても日本からは短尾類または異尾類に寄生する 10

種が知られている (溝口ら, 2002)。オウギガニヤドリムシは房総半島から八重山列島, さらにインド・太平洋などの岩礁域やサンゴ礁などにみられる十脚類オウギガニ *Leptodius exaratus* に特異的に寄生する。カニヤドリムシ科の基本的な生活サイクルは椎野 (1964) が明らかにしており, 短尾類の体腔内から外界に向けて雌が育囊よりエビカリディア幼生を放出する。この幼生は中間宿主である橈脚類の側部に附着し, ミクロニスクス幼生に変態・成長後, クリプトニスクス幼生に変態し, 宿主の橈脚類から離れて遊泳し, 最終宿主である短尾類の体腔内に入り込み繁殖を行う。また, ヤドリムシ類では宿主特異性があり, オウギガニに寄生するものはオウギガニヤドリムシのみである。オウギガニを宿主とする寄生虫はこのオウギガニヤドリムシとオウギガニエラムシ *Grapsicephon rotundum* である。この 2 種については溝口ら (2002) が寄生によるオウギガニの形態変化について論じている。しかし, いずれの研究も詳細なデータは示されていない。また, 使

* 連絡先: 渡邊 隆司
〒108-8477 東京都港区港南 4-5-7
東京海洋大学品川キャンパス
E-mail: sinkaniwar@gmail.com

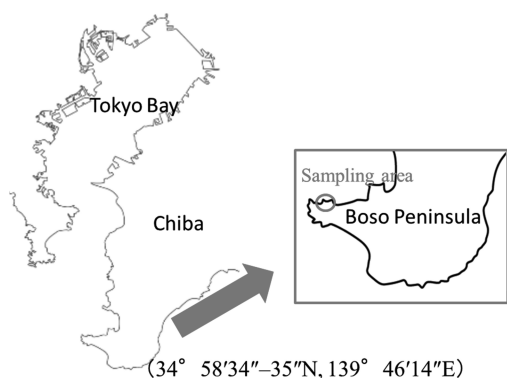


Fig. 1. Map showing the study site of Banda area ($34^{\circ} 58'34''-35^{\circ} N, 139^{\circ} 46'14''E$) at Boso Peninsula, Chiba Prefecture, Japan.

用している標本に大型のものが見られないこともあり、生態学的知見は少ないと言える。本研究ではオウギガニの一年間のサンプルからオウギガニヤドリムシの寄生によるオウギガニの成長への影響を調べた。また、甲殻類の年齢指標として細胞質内の不飽和脂肪酸の過酸化によりリソソーム内に形成される不溶性蛍光色素 Lipofuscin が注目されている。リソソームによって細胞内消化された異物の残余物質であり、加齢性色素あるいは消耗性色素とも呼ばれる。肝細胞、心筋線維、神経細胞における固定性分裂終了細胞のリソソーム内に蓄積する (Sohal and Wolfe 1986; Terman and Brunk, 1998; 遠藤, 1991)。現在この Lipofuscin を年齢形質として、さまざまな種類の甲殻類の年齢群組成を推定する研究が行われている (Sheehy, 1990a, 1990b; 遠藤, 1991; Bluhm and Brey, 2001; Hartnoll, 2001; Kodama *et al.* 2005, 2006; Islam *et al.* 2007; Sheehy and Prior, 2008; Vogt, 2012)。また、オウギガニについても年齢形質としての有用性が示唆されている (渡邊ら, 2012)。本研究はオウギガニヤドリムシ寄生による最終宿主オウギガニの成長と Lipofuscin 蓄積への影響について報告する。

2. 材料と方法

2.1 標本の採取

2007年5月～2008年4月までの期間千葉県館山市の東京海洋大学水圏科学フィールド教育研究センター館山ステーション (坂田) 近郊の磯 ($34^{\circ} 58'34''-35^{\circ} N, 139^{\circ} 46'14''E$) (Fig. 1) にて毎月大潮前後の干潮時にオウギガニの採集を行い、10%中性ホルマリンで固定後甲幅、甲長、鉗脚長、鉗

脚幅、腹節幅 (第5腹節幅)、湿重量の測定を行った。その後解剖により体腔内におけるオウギガニヤドリムシ寄生の有無を確認した。

2.2 寄生による形態と成長への影響

調査期間における3か月ごとの甲幅組成を作成し、寄生されたオウギガニのサイズを明らかにするとともに寄生率を算出した。また、正常個体と被寄生個体の甲幅に対する各部及び湿重量の関係を共分散分析 (ANCOVA) にかけて回帰直線の傾きを比較することにより寄生による成長への影響を検討した。なおオウギガニは鉗脚に左右性があるためサイズの大きい方の鉗脚の正常個体と被寄生個体について比較した。また、宿主に融合前の未成熟な雌が体腔内に見られた個体やオウギガニエラムシが寄生している個体については計測から除外した。

2.3 寄生による Lipofuscin 蓄積への影響

2007年6～8月に採集したオウギガニ標本より脳神経節を摘出し、渡邊ら (2012) と同じく脳神経節組織内の嗅葉神経細胞塊 (OLCM) における Lipofuscin 顆粒の面積比から Lipofuscin の蓄積量を測定した。オウギガニの Lipofuscin 蓄積量を被寄生個体と正常個体と比較を行い、オウギガニヤドリムシの寄生がオウギガニの Lipofuscin 蓄積に対する影響の有無を検討した。

3. 結果

3.1 野外調査結果

オウギガニは合計533個体採集された。そのうち正常個体の雄は246個体、雌は219個体だった。被寄生個体は68個体で、そのうち雄は28個体、雌は40個体だった。採集したオウギガニの甲幅・甲長・湿重量への影響を見ると正常個体の甲幅サイズは雄が6.32～37.24 mm、雌が9.17～31.45 mm、被寄生個体では雄が9.68～23.88 mm、雌が11.44～28.44 mmであった。甲長では正常個体で雄が4.6～23.21 mm、雌が6.15～19.82 mm、被寄生個体では雄が6.51～15.58 mm、雌が7.88 mm～18.49 mmであった。湿重量は正常個体では雄が0.05～12.54 g、雌が0.23～9.8 g、被寄生個体では雄が0.25～4.13 g、雌が0.46～6.33 gであった。

3.2 オウギガニヤドリムシの寄生状況

オウギガニヤドリムシの寄生率はオウギガニの繁殖期の初期である2007年5～7月では雄5.75%、雌18.18%、全体では10.00%となり年間を通して寄生率は最も低かった。繁殖期の後期で

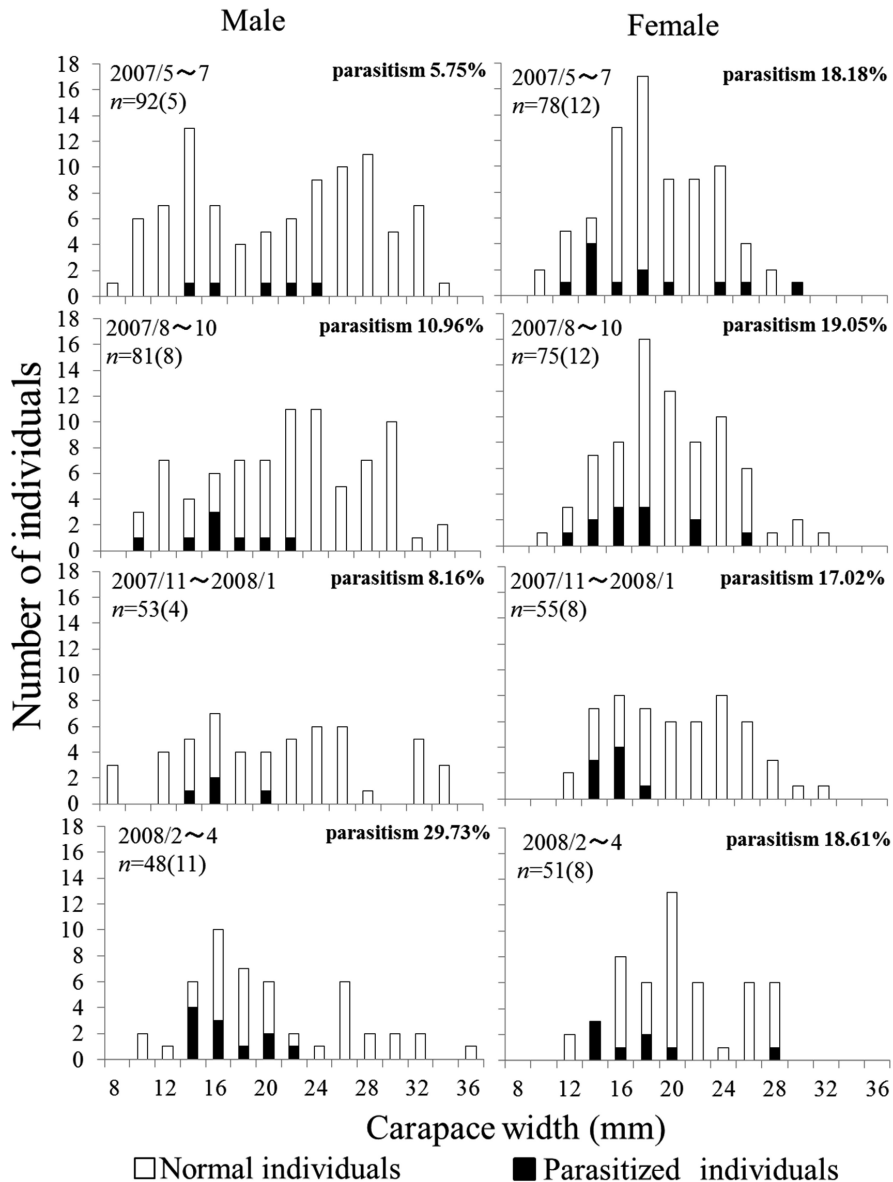


Fig. 2. Seasonal changes in size distribution of the crab, *Leptodius exaratus*. Shading indicates individuals parasitized by *Xanthion spadix*. “()” are the number of female individuals

ある 2007 年 8~10 月では雄 10.96%, 雌 19.05%, 全体で 12.82%であった。冬季である 2007 年 11~2008/1 月では雄 8.16%, 雌 17.02%, 全体で 11.11%であった。春先になり徐々に気温が上がることでオウギガニが成長・成熟を始める 2008 年 2~4 月では雄 29.73%, 雌 18.61%, 全体で

19.19%と寄生率が最も高かった。甲幅組成を見ると被寄生個体は 20 mm 以下の小型個体に多く、春先を除き雄の寄生率は雌よりも低かった。また 26 mm 以上の大型サイズの被寄生個体は雌のみにもみられた (Fig. 2)。

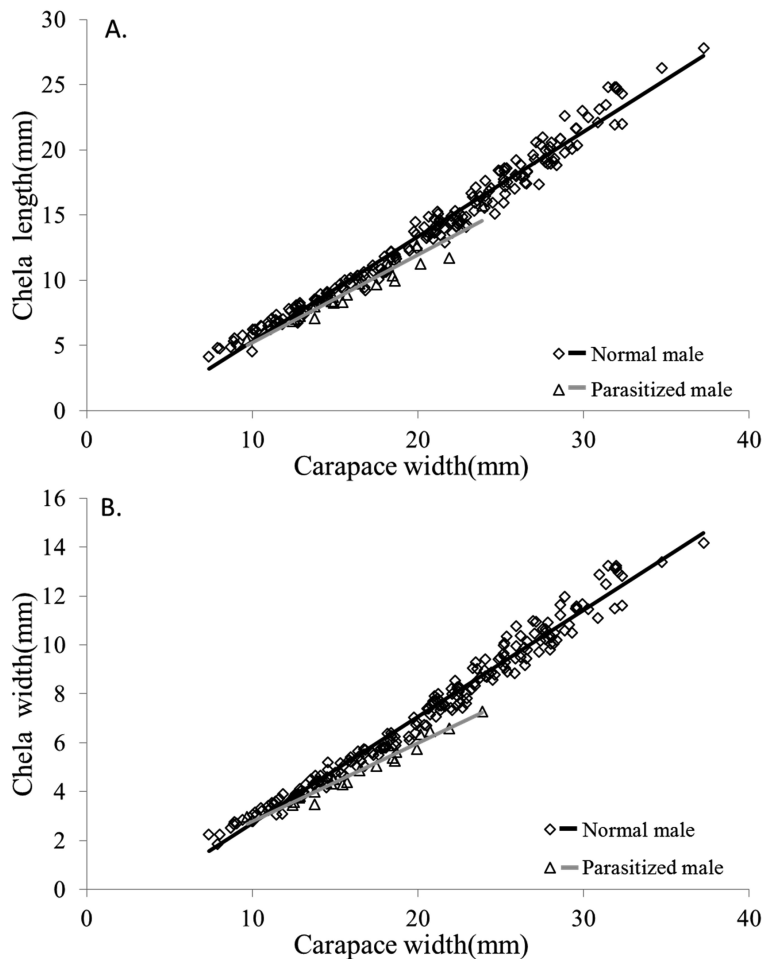


Fig. 3. Relationship of chela length (A) and width (B) on carapace width in normal and parasitized males of *Leptodius exaratus*.

3.3 寄生による形態・成長への影響

正常個体と被寄生個体における甲幅 (CW) と甲長 (CL) の関係式は、雄では

$$CL = 0.608 CW + 0.889, R^2 = 0.996,$$

$$CL = 0.634 CW + 0.364, R^2 = 0.993$$

となり、雌では

$$CL = 0.615 CW + 0.798, R^2 = 0.995,$$

$$CL = 0.625 CW + 0.504, R^2 = 0.994$$

であった。雌雄とも正常個体と被寄生個体に有為差は認められなかった (傾き: ANCOVA; $P > 0.05$)。

正常個体と被寄生個体における甲幅 ($\log_{10}CW$) と湿重量 ($\log_{10}WW$) の関係式は、雄では

$$\log_{10}WW = 3.040 \log_{10}CW - 3.565, R^2 = 0.990,$$

$\log_{10}WW = 3.039 \log_{10}CW - 3.599, R^2 = 0.964$ となり、雌では

$$\log_{10}WW = 2.888 \log_{10}CW - 3.374, R^2 = 0.972,$$

$$\log_{10}WW = 2.933 \log_{10}CW - 3.481, R^2 = 0.980$$

となり、雌雄とも正常個体と被寄生個体に有為差は認められなかった (傾き: ANCOVA; $P > 0.05$)。

鉗脚への影響を見ると正常個体と被寄生個体における甲幅と鉗脚長 (Chl) の関係は (Fig. 3A), 雄では

$$Chl = 0.804 CW - 2.726, R^2 = 0.978,$$

$$Chl = 0.671 CW - 1.472, R^2 = 0.928$$

となり、雌では

$$Chl = 0.647 CW - 0.700, R^2 = 0.973,$$

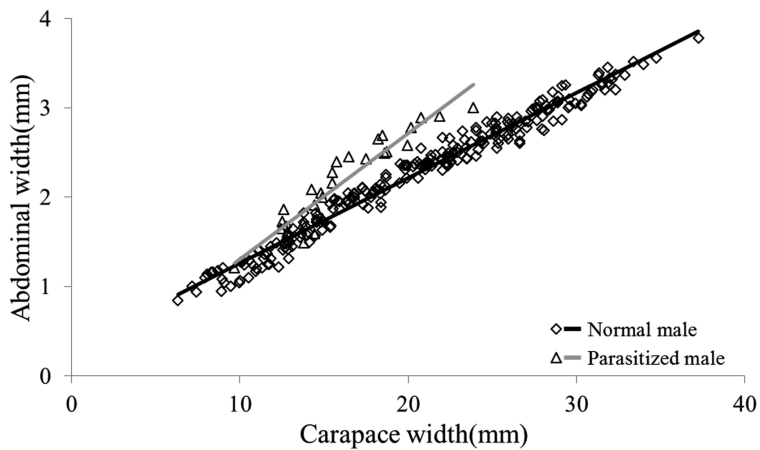


Fig. 4. Relationship of abdominal width on carapace width in normal and parasitized males of *Leptodius exaratus*.

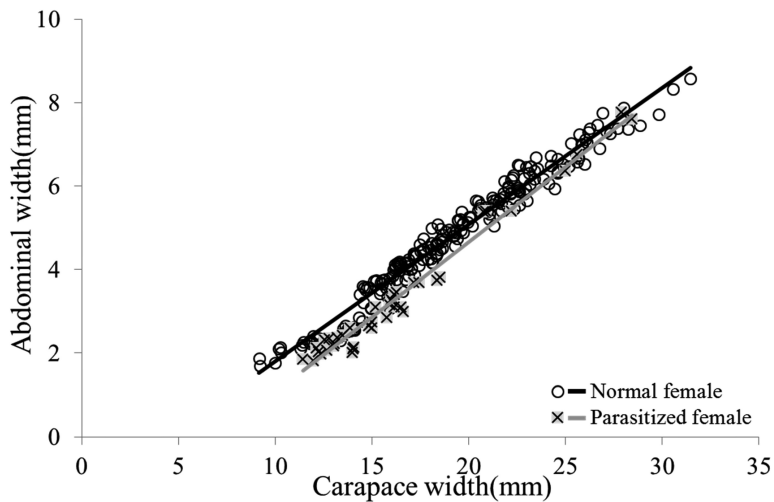


Fig. 5. Relationship of abdominal width on carapace width in normal and parasitized females of *Leptodius exaratus*.

$$\text{Chl} = 0.679 \text{ CW} - 1.686, R^2 = 0.969$$

となり雄の被寄生個体の鉗脚に発達不良がみられた (傾き: ANCOVA; $P < 0.01$)

正常個体と被寄生個体における甲幅と鉗脚幅 (Chw) の関係は (Fig. 3B), 雄では

$$\text{Chw} = 0.436 \text{ CW} - 1.654, R^2 = 0.980,$$

$$\text{Chw} = 0.320 \text{ CW} - 0.401, R^2 = 0.963$$

となり被寄生個体の鉗脚に発達不良がみられた (傾き: ANCOVA; $P < 0.01$)

雌では

$$\text{Chw} = 0.352 \text{ CW} - 0.721, R^2 = 0.966,$$

$$\text{Chw} = 0.358 \text{ CW} - 0.994, R^2 = 0.982$$

となり雌では寄生による影響は見られなかった (傾き: ANCOVA; $P > 0.01$)。

腹節を見ると, 甲幅と腹節幅 (AW) の関係は, 雄では

$$\text{AW} = 0.141 \text{ CW} - 0.100, R^2 = 0.883,$$

$$\text{AW} = 0.095 \text{ CW} + 0.310, R^2 = 0.974$$

となり被寄生個体の腹節幅が大きくなる傾向がみられた (傾き: ANCOVA; $P < 0.01$) (Fig. 4)。

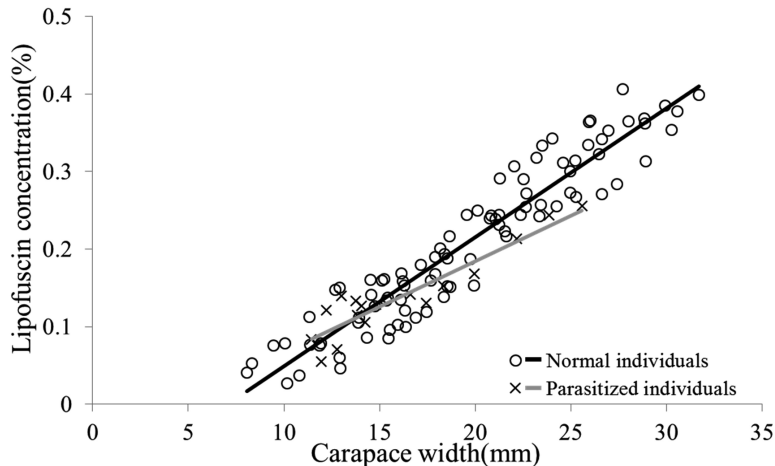


Fig. 6. Relationship of carapace width on lipofuscin accumulation in the olfactory lobe cell mass of normal and parasitized individuals of *Leptodius exaratus*.

雌では

$$AW = 0.328 CW - 1.478, R^2 = 0.968,$$

$$AW = 0.360 CW - 2.529, R^2 = 0.977$$

となり被寄生個体において 19 mm 以下の小型の個体のみ腹節幅の発達不良が見られたが 20 mm 以上の大型個体では正常個体との差が見られなくなった（傾き：ANCOVA; $P < 0.01$) (Fig. 5)。

3.4 寄生による Lipofuscin 蓄積への影響

Lipofuscin 蓄積への影響を見るとオウギガニの被寄生個体及び正常個体の甲幅と Lipofuscin 蓄積量 (LC) の関係式は

$$LC = 0.017 CW - 0.120, R^2 = 0.895,$$

$$LC = 0.012 CW - 0.051, R^2 = 0.871$$

となり被寄生個体と正常個体との間に有意差が見られ、被寄生個体では甲幅に対し、Lipofuscin が少ないという結果が得られた（傾き：ANCOVA; $P < 0.05$) (Fig. 6)。

4. 考察

4.1 オウギガニヤドリムシ寄生による形態・成長への影響

本研究の結果、オウギガニヤドリムシの寄生による影響を特に受けやすい部位は腹節と雄における鉗脚であった。他の部位および湿重量においては正常個体との明瞭な差はみられず甲のサイズや重さでは寄生の有無は判別不可能であると考えられる。オウギガニヤドリムシは寄生することで宿主の背甲の前胃域から肝域にかけて変形がみられ

るといわれている（溝口ら，2002）が、本研究で使用したオウギガニでは小型個体を除き変形は微々たる物であったため若年個体以外のオウギガニでは甲の形状からの寄生の有無を判別するのは難しいと考えられる。雄の鉗脚では寄生による成長の阻害が見られた。通常オウギガニは二次性徴に合わせて鉗脚の大型化が見られるが、被寄生個体では大型化への阻害が見られた。また、腹節をみると雄では腹節幅が大きくなる傾向が見られた。正常個体ではこのような腹節幅の拡大は雌のみに見られる特徴である。雌では腹節幅の成長に阻害が見られたが大型になるとともに正常個体との差は見られなくなっていった。オウギガニヤドリムシの雌は寄生後に宿主の生殖腺（造雄線を含む）を破壊し、その部位に卵嚢を形成する。一般的に甲殻類の雄では造雄線ホルモンによって雌化が抑制されることで雄としての形態形成が起こる。このことから被寄生個体の雄における形態変化は造雄線破壊による雌化であると考えられる（片倉，1985）。雌の腹節の成長不良については寄生による栄養不足であると考えられる。

4.2 寄生の季節性、宿主サイズとの関係、繁殖・生存率への影響

オウギガニヤドリムシの年間寄生率を見ると雌では季節による大きな変動は見られなかった。雄では春先の 2~4 月に高い寄生率が見られた。甲幅組成を見るとほとんどの月で雄よりも雌のほうが寄生率が高かったが 2008 年 2~4 月の気温上昇とともに前年度の個体群の成長が再開される時期

には雄の寄生率もまた高くなっていた。また、ほかの時期では総じて雄の寄生率が低いことからこの時期にオウギガニヤドリムシの寄生が行われているとともに寄生を受けた雄は短命であるものが多いのではないかと考えられる。一方雌では大型の個体においても被寄生個体が多く確認された。この原因としては寄生により生殖腺が破壊されたことにより抱卵ができないことが考えられる。抱卵が生体にかかる負荷は大きく、正常個体においても抱卵を行う雌のほうが短命であることが多い(渡邊ら, 2012)。被寄生個体の甲幅組成を見ると主な甲幅サイズは12 mm~22 mmのものが多いことから雌における大型個体を除き多くの被寄生個体が22 mm以上のサイズになれず死亡しているケースが多いと考えられる。被寄生個体の体内において雌のヤドリムシの新規加入が繰り返しているかは不明であるが大型の被寄生個体が雌のみ見られることからオウギガニの雌は体内におけるヤドリムシの寄生による個体の維持や卵嚢形成による消費に耐えられると考えられる。

4.3 寄生による Lipofuscin 蓄積への影響

Lipofuscin の蓄積では甲幅 15 mm 程度の若年個体においては被寄生個体と正常個体の差はあまり見られないがそれ以上の甲幅の個体では正常個体より低い蓄積量を示していた。正常個体の Lipofuscin は雌雄差なく年間の蓄積量はほぼ一定であることが確認されている(渡邊ら, 2012)。また、Lipofuscin は高温下や過剰ストレスにより蓄積率上昇がみられ(遠藤, 1991)、栄養不足の個体においては Lipofuscin 蓄積量が少ないという結果が淡水産ザリガニの飼育実験にてえられている(Sheehy, 1990)。これらを踏まえて原因を考察すると3つの可能性が考えられる①被寄生個体は卵巣・精巣の破壊の結果繁殖活動に参加できないため、雄ならば闘争、雌ならば抱卵などを行わなくなり正常個体で掛かるストレスが少なくなる。また、同じ理由によりエネルギーのロスが少なくなった結果、通常の成長が良くなるという可能性。②一部の寄生虫は宿主の行動を制御することがある。さらに Lipofuscin は脳神経内の活動が活発な部位に蓄積することから被寄生個体は正常個体と違う行動パターンで生活している可能性などが考えられる。③被寄生個体はヤドリムシの成長・抱卵・卵嚢形成などで多くのエネルギーを奪われていると考えられるため栄養不良の個体と同じ状態にある可能性がある。しかし、この原因を明らかにするには実際に被寄生個体と正常個体の生態に変化が見られるかを検証する必要がある。いずれにせよ本研究において宿主に対して強い影

響力を持つ寄生虫に寄生された生物は Lipofuscin による年齢推定を阻害する要因になると考えられる。本研究では時間経過により成長していく甲幅を比較対象として被寄生個体と正常個体の Lipofuscin 蓄積量の比較を行ったが甲幅などの体サイズは個体差が大きい。このため被寄生個体における Lipofuscin 蓄積量の低下を実証するには年齢を把握している宿主を使用した飼育実験が理想的である。しかし、内部寄生を行うオウギガニヤドリムシでは寄生するタイミングがつかめない上に寄生の有無を確かめるには解剖するしかないことなどからこの方法は非常に困難である。

引用文献

- Bluhm, B. A., T. Brey, M. Klages, and W. E. Arntz (2001) : Occurrence of the autofluorescent pigment, lipofuscinin polar crustaceans and its potential as an age marker. *Polar Biology*, **24**, 642-649.
- 遠藤宜成 (1991) : 甲殻類の年齢を決める老化色素 Lipofuscin の利用. *化学と生物*, **29**, 237-239.
- Hartnoll, R. G (2001) : Growth in crustacea - twenty years on. *Hydrobiologia*, **449**, 111-122.
- Islam, M. S., K. Kodama and H. Kurokura (2007) : Preliminary assessment for age estimation of wild population of mud crab (*Scylla olivacea*) in Pak Phanang Bay, Thailand, using histologically quantified lipofuscin as age marker. *La mer*, **45**, 185-195.
- 片倉康寿 (1985) : 甲殻類の性決定因子—雄雄腺ホルモン—. *科学と生物*, **23**, 309-310.
- Kodama, K., T. Yamakawa, T. Shimizu, and I. Aoki (2005) : Age estimation of the wild population of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* (Crustacea: Stomatopoda) in Tokyo Bay, Japan, using lipofuscin as an age marker. *Fisheries Science*, **71**, 141-150.
- Kodama, K., H. Shiraiishi, M. Morita and T. Horiguchi (2006) : Verification of lipofuscin-based crustacean ageing: seasonality of lipofuscin accumulation in the stomatopod *Oratosquilla oratoria* in relation to water temperature. *Marine Biology*, **150**, 131-140.
- Markham, J. C. (1975) : Bopyrid isopods infesting porcellaind crabs in the northwestern Atlantic. *Crustaceana*, **28**, 252-270.
- 溝口幸一郎, 逸見泰久, 山口隆男 (2002) : 短尾類に寄生するヤドリムシ類 (等脚目: ヤドリムシ亜目) の寄生状況と宿主に与える影響. *日本ベントス学会誌*, **57**, 79-84.
- 永沢和也 (1999) : 寄生性甲殻類. *日本における寄生生物学の研究* 第6巻. 財団法人目黒寄生虫館, 東京, pp. 163-168.

- 齋藤鴨宏, 伊谷行, 布村昇 (2000) : 日本産等脚類 (予報). 富山市科学文化センター研究報告, **23**, 11-107.
- Sheehy, M. R. J. (1990) : Individual variation in, and the effect of rearing temperature and body size on, the concentration of fluorescent morphological lipofuscin in the brains of freshwater crayfish *Cherax cuspidatus* (Crustacea; Parastacidae). *Journal of Comparative Biochemistry and Physiology*, **96A**, 281-286.
- Sheehy, M. R. J. (1990a) : Widespread occurrence of fluorescent morphological lipofuscin in the crustacean brain. *Journal of Crustacean Biology*, **10**, 613-622.
- Sheehy, M. R. J. (1990b) : Potential of morphological lipofuscin age-pigment as an index of crustacean age. *Marine Biology*, **107**, 439-442.
- Sheehy, M. R. J. and A. E. Prior (2008) : Progress on an old question for stock assessment of the edible crab *Cancer pagurus*. *Marine Ecology Progress Series*, **353**, 191-202.
- 椎野季雄 (1964) : 等脚類. 内田 亨 (編), 動物系統分類学 7 (上) : 節足動物 (1) 総説・甲殻類, 中山書店, 東京, pp. 193-217.
- Sohal, R. S. and L. S. Wolfe (1986) : Lipofuscin: characteristics and significance. In: Swaab, D. F., E. Fliers, M. Mirmirn, W. A. Van gool, F. Van Haaren, (eds.) *Progress in Brain Research*, vol. 70. Elsevier, Amsterdam, pp. 171-183.
- Terman, A., and U. T. Brunk (1998) Lipofuscin: mechanisms of formation and increase with age. *Acta Pathologica, Microbiologica et Immunologica Scandinavica*, **106**, 265-276.
- Vogt, G. (2012) : Ageing and longevity in the decapoda (Crustacea) : A review. *Zoologischer Anzeiger - Journal of Comparative Zoology*, **251** (1), 1-25.
- 渡邊隆司, 浜崎活幸, 横田賢史, Carlos A. Strüßmann, 渡邊精一 (2012) : Lipofuscin を年齢形質としたオウギガニの年級群推定. *Cancer*, **21**, 7-12.

受付 : 平成 26 年 7 月 31 日

受理 : 平成 26 年 11 月 29 日