

TUMSAT-OACIS Repository - Tokyo

University of Marine Science and Technology

(東京海洋大学)

室内実験および野外観察から明らかにするテッポウエビ類の行動と巣穴形成機構

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2022-07-20 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 梅原, 実悠 メールアドレス: 所属:
URL	https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/2498

修士学位論文

室内実験および野外観察から明らかにする
テッポウエビ類の行動と巣穴形成機構

2021 年度
(2022 年 3 月)

東京海洋大学大学院
海洋科学技術研究科
海洋資源環境学専攻

梅原 実悠

修士学位論文

室内実験および野外観察から明らかにする
テッポウエビ類の行動と巣穴形成機構

2021 年度
(2022 年 3 月)

東京海洋大学大学院
海洋科学技術研究科
海洋資源環境学専攻

梅原 実悠

目次

1. はじめに	1
2. 材料と方法	3
2-1. 研究対象生物	3
2-2. 室内実験	5
2-2-1. 飼育	5
2-2-2. X線 CT スキャン	6
2-2-3. データ解析	7
2-3. 潜水調査	8
2-3-1. 調査概要	8
2-3-2. 巣穴修復過程の調査	10
2-3-3. 巣穴開口部の調査	10
3. 結果	13
3-1. 室内実験	13
3-1-1. 巣穴の経時的変化	13
3-1-2. 甲長と各パラメーターの関係	21
3-2. 潜水調査	22
3-2-1. 巣穴の修復	22
3-2-2. ダテハゼおよびニシキテッポウエビ間のコミュニケーション	31
3-2-3. 巣穴開口部	32
3-3. 飼育環境と自然環境における巣穴形成の比較	34
4. 考察	35
4-1. 室内実験	35
4-1-1. 巣穴の掘削活動	35
4-1-2. 巣穴の形状	37
4-1-3. 甲長と各パラメーターの相関	38
4-1-4. X線 CT の利点	40
4-2. 潜水調査	42
4-2-1. 巣穴の修復	42
4-2-2. ダテハゼおよびニシキテッポウエビ間のコミュニケーション	44
4-2-3. 巣穴開口部	45
4-3. 飼育環境と自然環境における巣穴形成の比較	46
5. 結論	49
6. 謝辞	52
参考文献	53

1. はじめに

海底に巣穴を形成する底生生物はカンブリア紀から生息しており (Seilacher, 2007)、現世では深海のメタンシープなどの極限環境においてもその生態系が確認されている (Zwicker et al., 2015; Seike et al., 2012)。こうした底生生物の生態を明らかにすることは、現在から過去における海洋生態系の主要な構成要素を理解することを意味している。

底生生物は、分類群あるいは摂餌様式によって特徴的な形状の巣穴を形成することが知られている (Nickel and Atkinson, 1995)。室内における巣穴発達の観察には、これまで幅 3.2 cm の薄い水槽を用いる手法 (Dworschak et al., 2006) や、大型の水槽で長期間飼育後に巣穴を樹脂で型取る手法が用いられてきた (Henmi et al., 2020 など)。薄い水槽を用いる方法では巣穴形状や開口部の開閉の変化などが観察されたが、この方法ではあくまで 2 次元的な巣穴形成という限られた情報しか得ることができなかった。また、巣穴を樹脂で型取る方法では、テッポウエビがそのサイズに厳密に一致する巣穴を形成することが統計的に示された。しかし、この方法は樹脂で型取った瞬間の巣穴形状しかわからず、巣穴の形成メカニズムを調べることは難しい。一方、野外における巣穴発達の観察は、潜水 (Karplus et al., 1974)、もしくは水面 (Preston, 1978) からの肉眼観察によって行われてきた。しかし、こうした手法は長時間の連続観察が難しい。また、人が

巣穴に近づいた際にハゼやエビが堆積物中に隠れてしまうといった、対象生物に与える人為的影響が大きく、自然状態における行動観察が困難であった。このように、底生生物の巣穴形成過程については未だ不明な点が多い。

近年の科学技術の発達により、底生成物の巣穴や行動の観察に新たな機器が導入され始めている。Minter et al. (2012) は、アリを飼育し連続的に X 線 CT スキャンを用いることで、巣穴の発達状況を 4 次元的に観察した。その結果、これまで不明であった、経時的なアリの巣穴拡大の様子が明らかになった。巣穴の形態観察に CT が有用であることが示された。また野外での直接観察が困難な生物には、水中カメラを用いた研究も行われている。例えば山根ほか (2004) は、小型の水中カメラを用いて河川に生息するギギ科魚類の観察を行った。ギギ科魚類は、大きな岩の下や河岸の岩などの隙間に巣を形成するためその繁殖行動を直接観察するのは非常に困難であった。彼らは、小型の水中カメラを巣付近に設置することでギギの自然河川における巣内を初めて撮影し、配偶行動及び卵・仔魚に対する保護行動といったその繁殖生態を明らかにした。このように、X 線 CT スキャナーや水中カメラは、観察困難な場所に生息する生物の生態解明の有効なツールとなり得る。

そこで本研究ではニシキテッポウエビ *Alpheus bellulus* を対象とし、最新の機器を用いて室内実験、潜水調査の両方から、その巣穴形成過程を明らかにする。

潮下帯に巣穴を形成するニシキテッポウエビは、日本沿岸に広く分布するため入手しやすく、飼育も容易であるため対象生物として最適である。室内実験においては、ニシキテッポウエビを水槽内で飼育し、X線CT撮影を連続的に行うことで巣穴の発達段階を明らかにした。また、潜水調査においては、海底に水中カメラを設置し水中映像を撮影することで、自然状態におけるニシキテッポウエビの巣穴形成行動を明らかにした。さらに、室内実験における飼育環境と、潜水調査における自然環境の巣穴形成について比較し、本手法が他の海洋底生生物にも有効であることを示す。本研究の成果は、様々な底生生物の巣穴の形成メカニズムを解明し、その生態のさらなる理解に貢献できる。

2. 材料と方法

2-1. 研究対象生物

本研究では、インド-西太平洋に広く分布する甲殻類ニシキテッポウエビ *Alpheus bellulus* (図1) を対象とした。ニシキテッポウエビは、伊豆半島(柳沢, 1992) や紀伊半島(Yanagisawa, 1984)、中九州の西部(Harada, 1969)、沖縄諸島(武田, 1993)、八重山諸島(野村, 2003)などに分布し、国外ではインドネシア(Gosliner et al., 1996)、モーリシャス(Debelius, 1999)などに分布が知られ

る。ニシキテッポウエビの生息地は潮下帯の砂、小石、珊瑚の破片、貝殻の破片が混在する海底であり、長さ 30-70 cm および深さ 70 cm 程度の巣穴を形成する (Yanagisawa, 1984)。その巣穴開口部は、半径 5cm から 10cm 程度の漏斗状であり、開口部上部に小石や貝殻片を屋根のように積み上げて崩れないよう補強される (Yanagisawa, 1984)。またニシキテッポウエビは、巣穴をダテハゼ (Yanagisawa, 1984) やハチマキダテハゼ (野村, 2003)、オニハゼ (Yanagisawa, 1984)、キツネメネジリンボウ (Iwata and Hirata, 1994) などとシェアして共生することが知られる。

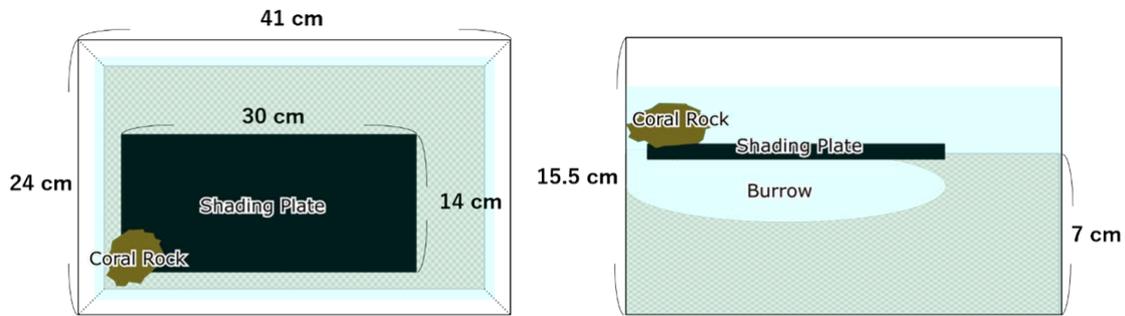


(図 1) ニシキテッポウエビ *Alpheus bellulus*。

2-2. 室内実験

2-2-1. 飼育

飼育にはニシキテッポウエビ計 5 匹を用い、それぞれの名称を個体 A、個体 B、個体 C、個体 D、個体 E とした。飼育開始時点の個体 A~E の甲長はそれぞれ、13.6 mm, 19.4 mm, 13.3 mm, 17.4 mm, 15.8 mm であった。個体 A、B は 2020 年 7 月 22 日、個体 C、D、E は 2020 年 9 月 17 日に飼育を開始した。プラスチック製の水槽 (41 cm×24 cm×15.5 cm) 5 つに対し、個体 A~E を 1 匹ずつ入れた。また、ニシキテッポウエビの逃走を防止するためラップで蓋をした。水槽には、底から 7 cm の厚さに細礫サイズのサンゴ砂を敷いた。また、テッポウエビ類の *Alpheus djiboutensis* には負の走光性が報告されているため (Karplus et al., 1972)、底砂の上に遮光プレート (14 cm×30 cm) を設置することでエビが巣穴を作りやすい環境を作った。さらにニシキテッポウエビは貝殻やサンゴ岩を使用して巣穴の開口部を補強するため、水槽の角にサンゴ岩を設置しエビが巣穴を掘り始める位置を固定した (図 2)。室温は約 25 度、塩分は約 34 に保った。餌は粒状の海水魚用飼料を週に 3 回程度、飽食量を与えた。なお、ニシキテッポウエビが巣穴を形成している際には餌に対する反応が認められなかった。



(図 2) 水槽の模式図 (左図は上面、右図は側面の模式図)。

2-2-2. X 線 CT スキャン

同一環境で 10 日間以上飼育して馴致した後、X 線 CT による実験を開始した。

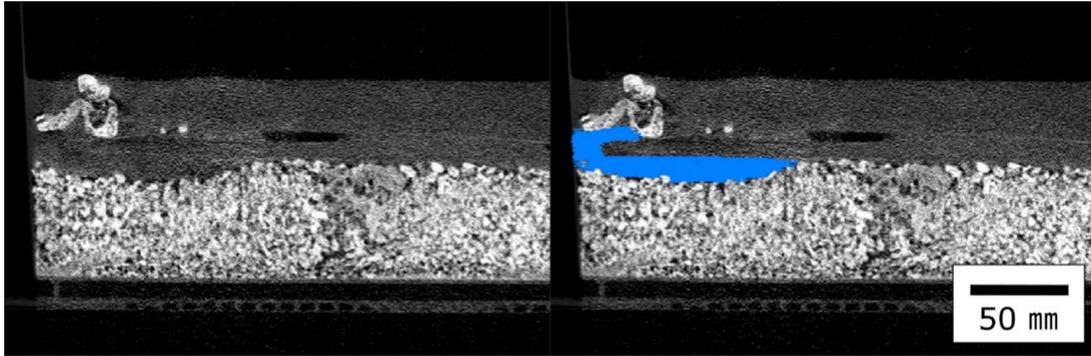
X 線 CT 撮影には、産業技術総合研究所地質調査総合センター共同実験室に設置されている株式会社日立製作所製の Supria Grande Premium を使用した。撮影条件は、電圧 80 kV、一定電流 250 mA、スライス厚 0.625 mm、FOV (field of view) は 300 mm であった。解像度は 512×512 ピクセルであり、1 ピクセル 0.59 mm²、1 ボクセル 0.37 mm³ であった。はじめに水槽内の底砂を平らに整地し、ニシキテッポウエビが巣穴の形成を始めてからスキャンを開始した。初めの 1 時間は 10 分間隔、その後 30 分は 15 分間隔、その後 3 時間は 30 分間隔 (巣穴形成開始後 0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 75, 90, 120, 150, 180, 210, 240, 270 分) でスキャンした。

実験終了後もニシキテッポウエビの飼育を継続し、実験前後で同じように巣穴

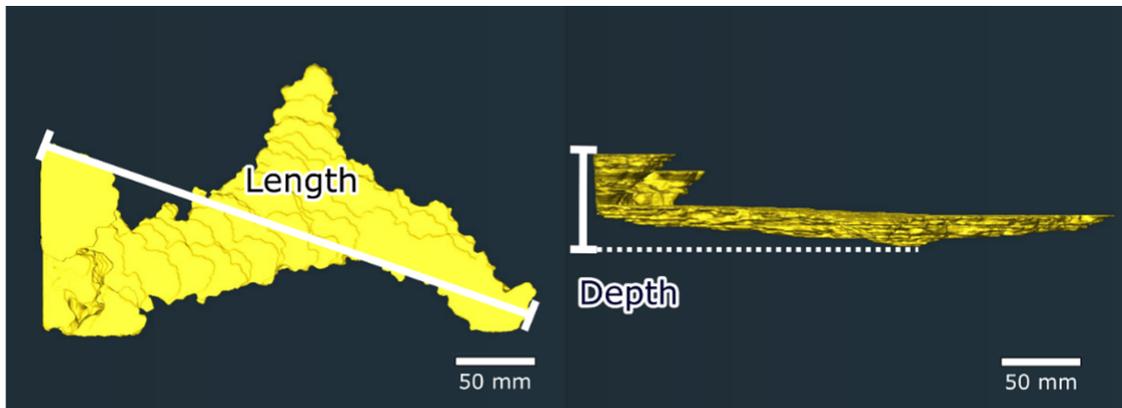
を形成することを確認した。それにより、X線 CT スキャンによるその後の行動への影響は無いと判断した。

2-2-3. データ解析

X線 CT実験により得られた巣穴の断面画像の解析には Thermo Fisher Scientific 社製の Amira2019.2 with X Image PAQ Extension を使用した。このソフトを用いて、巣穴断面の形をトレースしていくことで、各撮影時の巣穴の立体画像を構築した（図 3）。巣穴の表面形状を認識させた後、同ソフトの Surface Area Volume モジュール、Thickness Map モジュール、および Label Analysis モジュールを用いて表面積（S）、体積（V）、深さ（D）（図 4）、直径（DM）を計算した。また Adobe Illustrator を使用し、水平方向の巣穴画像について最も長い部分を計測し、長さ（L）とした（図 4）。さらに、各巣穴パラメーターにおける各撮影間の 1 分あたりの増加量をそれぞれ、表面積増加速度（S/min）、体積増加速度（V/min）、深さ増加速度（D/min）、長さ増加速度（L/min）とした。



(図3) X線CTにより得られた巣穴断面図のトレースの様子
(左図はトレース前、右図はトレース後)。

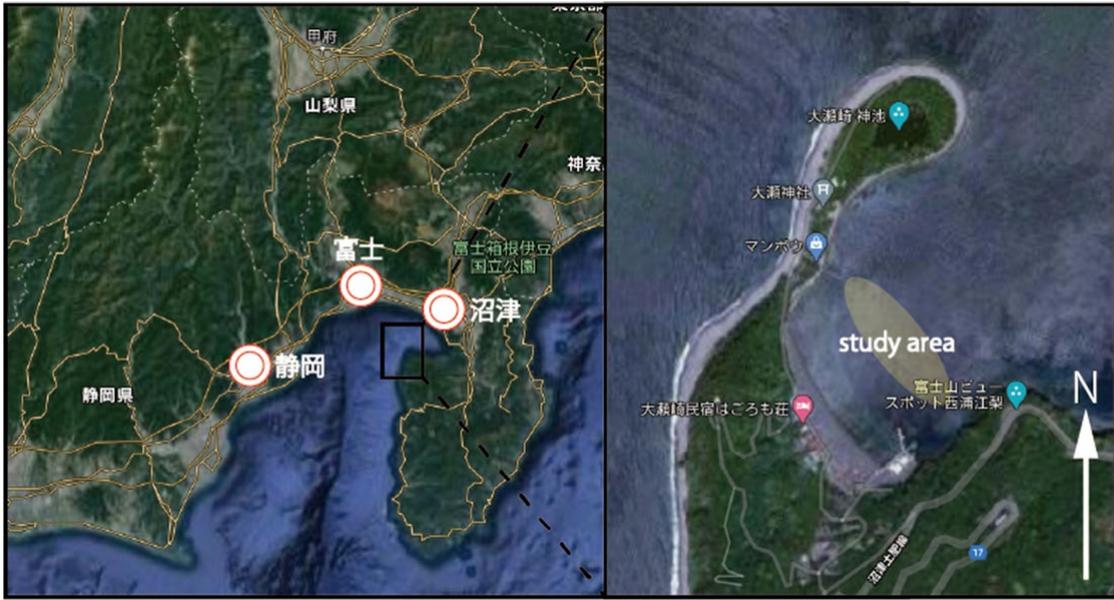


(図4) 巣穴の長さ、深さの計測部分 (左図は巣穴上面、右図は巣穴側面)。

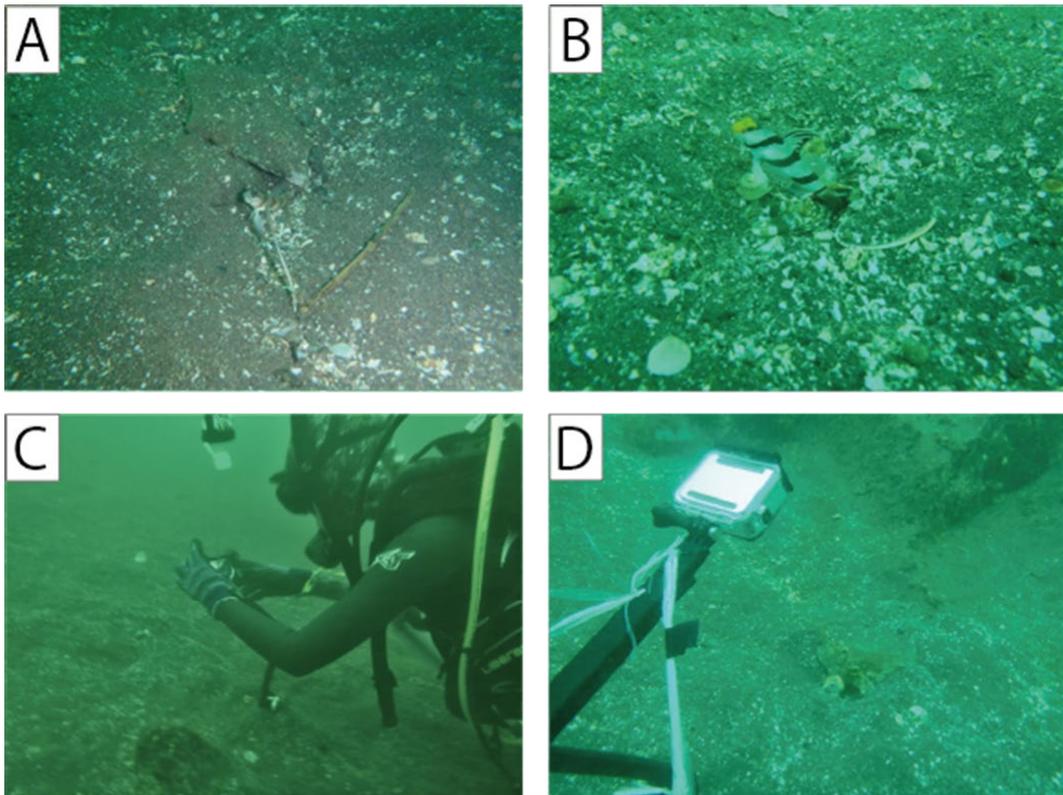
2-3. 潜水調査

2-3-1. 調査概要

2020年10月14～15日、静岡県沼津市大瀬崎内湾(図5)にて潜水を行い、ニシキテッポウエビとハゼ類の共生巣穴を調査した(図6)。調査エリアの水深は、8.4～10.2 m、底質は、小石や貝殻の破片が混在する砂底であった。



(図5) 静岡県沼津市大瀬崎内湾の調査エリア。



(図6) 調査の様子。

- (A)ニシキテッポウエビとダテハゼの共生巣穴。
- (B)ニシキテッポウエビとネジリンボウとの共生巣穴。
- (C), (D)水中カメラの設置。

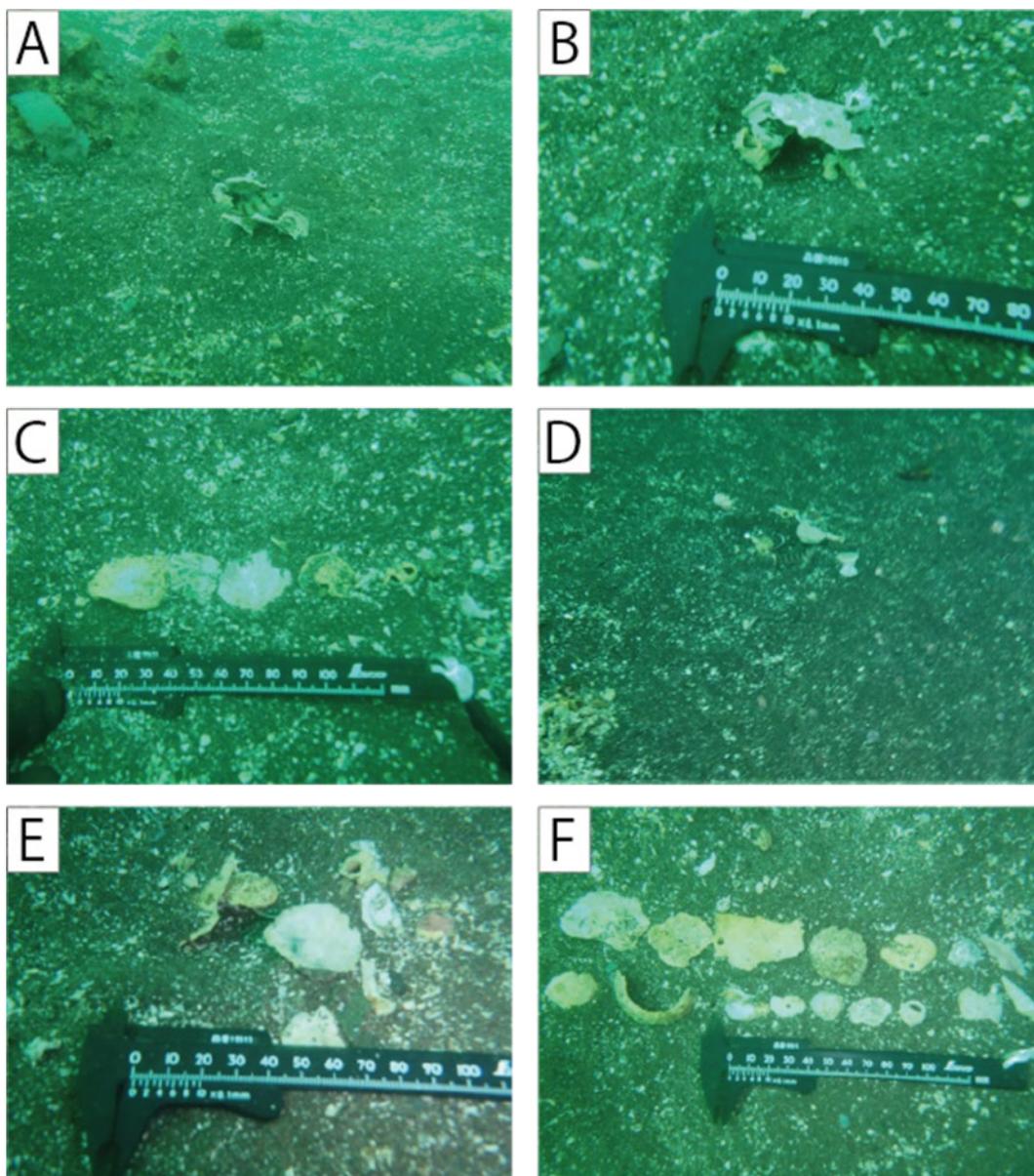
2-3-2. 巣穴修復過程の調査

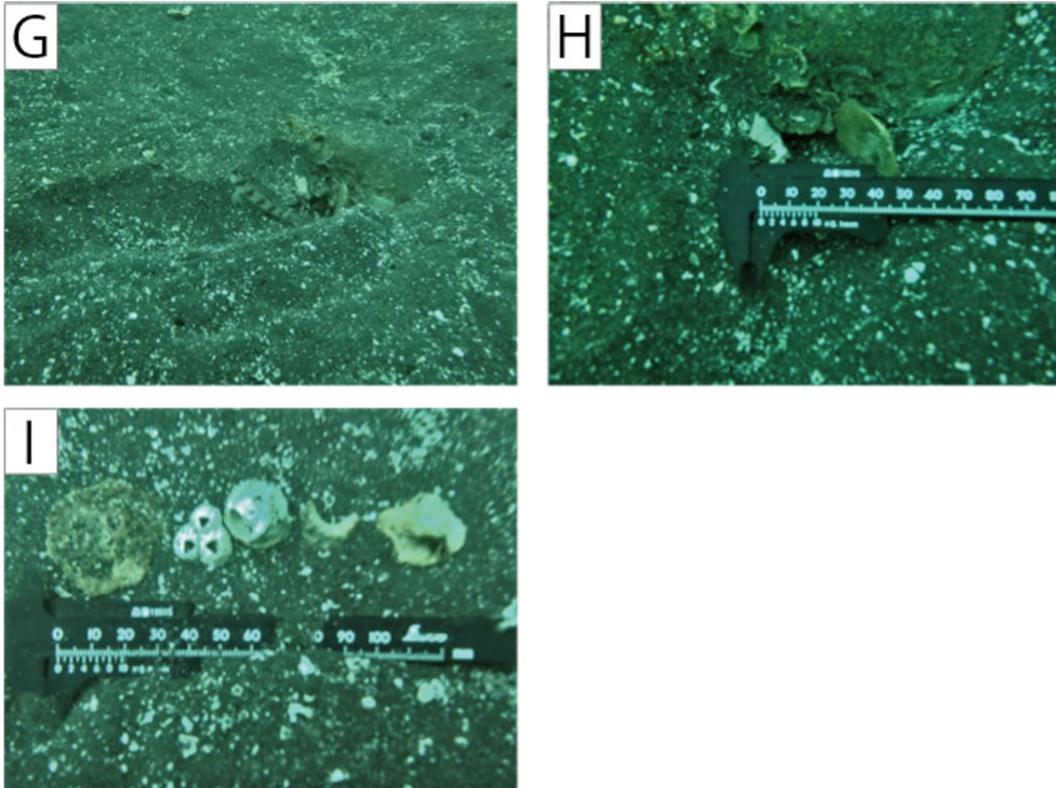
巣穴修復過程を観察するため、共生巣穴の開口部付近に水中カメラ（GoPro HERO4, GoPro HERO8 Black ; GoPro, Inc）を設置した（図 6D）。カメラを設置後、巣穴を崩して海底を平らにならし、ニシキテッポウエビとハゼ類の行動を撮影した。崩す前に巣穴開口部の補強に用いられていた貝殻や石は、周辺に並べた（図 7）。水中カメラを設置してから約 50 分後に交換を行い、計約 100 分の連続撮影を行った。この作業を 5 つの巣穴に対し行った。修復が開始された巣穴について、ニシキテッポウエビが巣穴内から底砂を運搬した回数、巣穴外で底砂を運搬した回数、貝殻・石を運搬した回数を 1 分ごとに計測した。巣穴内からの底砂運搬については、総運搬回数を 1 分間隔で計測した。さらにニシキテッポウエビの巣穴外滞在率を、1 匹以上出ていた場合と 2 匹とも出ていた場合に分け、1 分ごとに計測した。また、巣穴内の底砂、巣穴外の底砂、貝殻・石のそれぞれについて、1 分あたりの平均運搬回数を計測した。これらの計測は、ニシキテッポウエビが初めて巣穴から出てきた時間に開始した。

2-3-3. 巣穴開口部の調査

ニシキテッポウエビとハゼ類の共生巣穴 18 個に対し、水深、開口部の補強材料である貝殻や石の種類及びその個数を記録した。また共生巣穴 18 個の開口部・

の写真を撮影し、開口部の画像に対し画像解析ソフト Image J
(<https://imagej.nih.gov/ij/docs/faqs.html>) を用いて、開口部の直径と補強材料の面積をそれぞれ求めた。





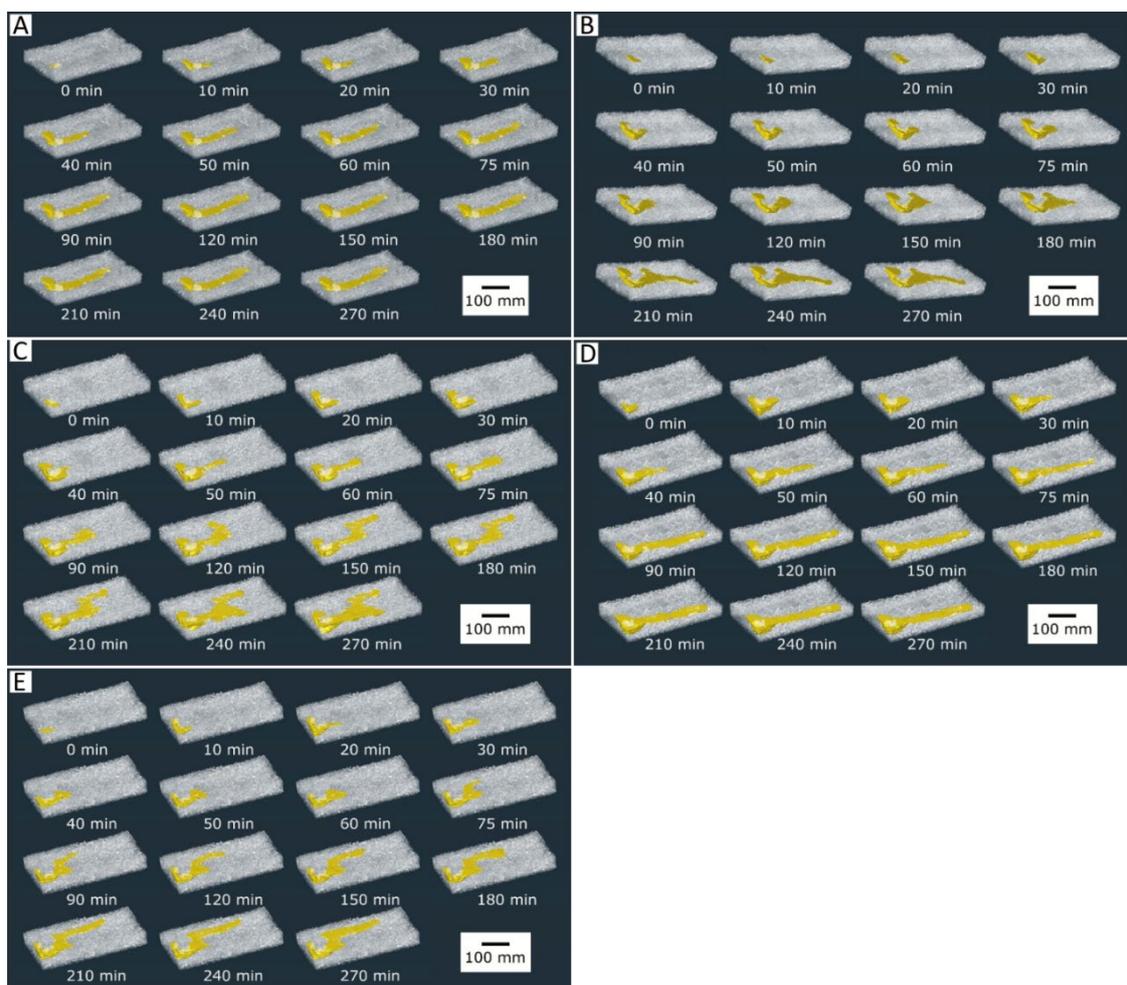
(図7) 巣穴1の崩す前(A), (B),崩した後(C)。
巣穴2の崩す前(D), (E), 崩した後(F)。
巣穴3の崩す前(G), (H),崩した後(I)。

3. 結果

3-1. 室内実験

3-1-1. 巣穴の経時的変化

X線CTを用いた実験により、個体A～Eが形成した巣穴の経時的な立体形状が明らかになった（図8）。すべてのエビが、水槽内に設置したサンゴ岩付近で開口部を形成し、プレートの下に巣穴を形成した。5つの巣穴それぞれの表面積、



（図8）巣穴形状の経時変化。

（A）個体 A, （B）個体 B, （C）個体 C, （D）個体 D, （E）個体 E。

表面積増加速度、体積、体積増加速度、深さ、深さ増加速度、直径、長さ、長さ増加速度を求めた（表 1，図 9）。

まず、個体 A は直線型の巣穴を形成した。すべての巣穴パラメーターの増加速度は実験開始直後に最大を示した。90 分後まで、長さの増加に伴い表面積、体積が増加した。90 分後以降、長さの伸長が停止すると、90～120 分後にかけて表面積、体積は深さ方向の拡大に伴い増加した。実験終了時点で巣穴の拡大は停止していた。体積については、60 分、120 分に増加が緩やかになった。

個体 B は分岐型の巣穴を形成した。すべてのパラメーターにおいて実験開始直後の増加速度は小さく、40～50 分後で最大となった。75～90 分後には表面積、体積が一度横ばいになるが、150 分後に巣穴が分岐しはじめるとその後再び増加傾向を示した。180～210 分後には、分岐の枝が大きく伸長したことで長さと表面積が急激に増加した。実験終了時点で巣穴の拡大は停止していた。体積については、75 分、240 分に増加が緩やかになった。

個体 C は分岐型の巣穴を形成した。体積増加速度、深さ増加速度は実験開始直後に最大を示した。表面積増加速度は、長さが大きく伸長した 40～50 分後に最大を示し、分岐が形成され始めた 210～240 分後に再び増加がみられた。実験終了時点で深さ、表面積、体積は増加傾向にあった。体積については、40 分、75 分、120 分に増加が緩やかになった。

個体 D は直線型の巣穴を形成した。体積増加速度、深さ増加速度は実験開始直後に最大を示した。90 分後には長さの増加がほぼ停止した。長さの増加が止まったのち、90~120 分後には深さが大きく増加した。実験終了時点で巣穴の拡大は停止していた。体積については、60 分、150 分、240 分に増加が緩やかになった。

表 1. 各撮影時における S (mm³) , S/min (mm³/min) , V (mm³) , V/min (mm³/min) , D (mm) , D/min (mm/min) , DM (mm) , DM/min (mm/min) , L (mm) , L/min (mm/min) の値。

(A) 個体 A, (B) 個体 B, (C) 個体 C, (D) 個体 D, (E) 個体 E。

(A)

時間	S	S/min	V	V/min	D	D/min	DM	DM/min	L	L/min
0	2520.9	0	4304.7	0	7.6	0	5.9	0	55.4	0
10	11711.2	919.03	30124.5	2581.99	30.5	2.29	8.2	0.23	106.9	5.16
20	14895.0	318.38	43657.8	1353.33	31.7	0.12	11.7	0.35	125.4	1.85
30	20608.0	571.30	60482.3	1682.45	34.0	0.23	12.9	0.12	149.8	2.43
40	25108.1	450.01	76030.1	1554.78	36.4	0.23	11.7	-0.12	186.5	3.68
50	29918.3	481.02	90496.8	1446.67	37.6	0.12	12.9	0.12	229.3	4.28
60	33416.9	349.86	96485.3	598.85	37.6	0	10.6	-0.23	273.2	4.39
75	37351.0	262.27	114433.0	1196.51	41.1	0.23	10.6	0	286.9	0.91
90	41439.9	272.59	132910.0	1231.80	42.9	0.12	10.6	0	309.0	1.47
120	44771.8	111.06	148025.0	503.83	44.0	0.04	11.7	0.04	301.2	-0.26
150	42037.8	-91.13	143862.0	-138.77	43.4	-0.02	12.9	0.04	307.1	0.19
180	44081.3	68.12	154360.0	349.93	43.4	0	14.1	0.04	305.8	-0.04
210	44305.8	7.48	149640.0	-157.33	44.0	0.02	16.4	0.08	303.9	-0.07
240	44928.1	20.74	157630.0	266.33	45.2	0.04	14.1	-0.08	304.3	0.01
270	44875.1	-1.77	155005.0	-87.50	44.0	-0.04	15.3	0.04	305.7	0.05

(B)

時間	S	S/min	V	V/min	D	D/min	DM	DM/min	L	L/min
0	3608.4	0	6875.8	0	9.4	0	5.9	0	63.6	0
10	4241.7	63.33	9382.2	250.64	10.6	0.12	10.6	0.47	68.7	0.50
20	7585.5	334.38	22781.6	1339.94	14.7	0.41	11.7	0.12	80.2	1.15
30	11103.7	351.82	38982.4	1620.08	19.4	0.47	18.8	0.70	80.0	-0.03
40	21468.5	1036.48	76091.4	3710.90	36.4	1.70	14.1	-0.47	110.6	3.06
50	26656.6	518.81	92666.0	1657.46	37.6	0.12	11.7	-0.23	120.1	0.96
60	29926.6	327.00	103372.0	1070.60	39.9	0.23	10.6	-0.12	144.2	2.40
75	34091.7	277.67	118911.0	1035.93	41.1	0.08	12.9	0.16	171.9	1.85
90	35305.2	80.90	117137.0	-118.27	42.3	0.08	11.7	-0.08	189.3	1.16
120	40898.8	186.45	143788.0	888.37	40.5	-0.06	11.7	0	217.1	0.93
150	47113.7	207.16	166058.0	742.33	51.1	0.35	15.3	0.12	242.8	0.86
180	53627.0	217.11	185930.0	662.40	48.7	-0.08	11.7	-0.12	248.7	0.20
210	63569.0	331.40	201472.0	518.07	48.7	0	11.7	0	331.0	2.74
240	66601.0	101.07	225975.0	816.77	53.4	0.16	12.9	0.04	327.0	-0.13
270	63825.0	-92.53	225696.0	-9.30	55.2	0.06	12.9	0	326.6	-0.01

(C)

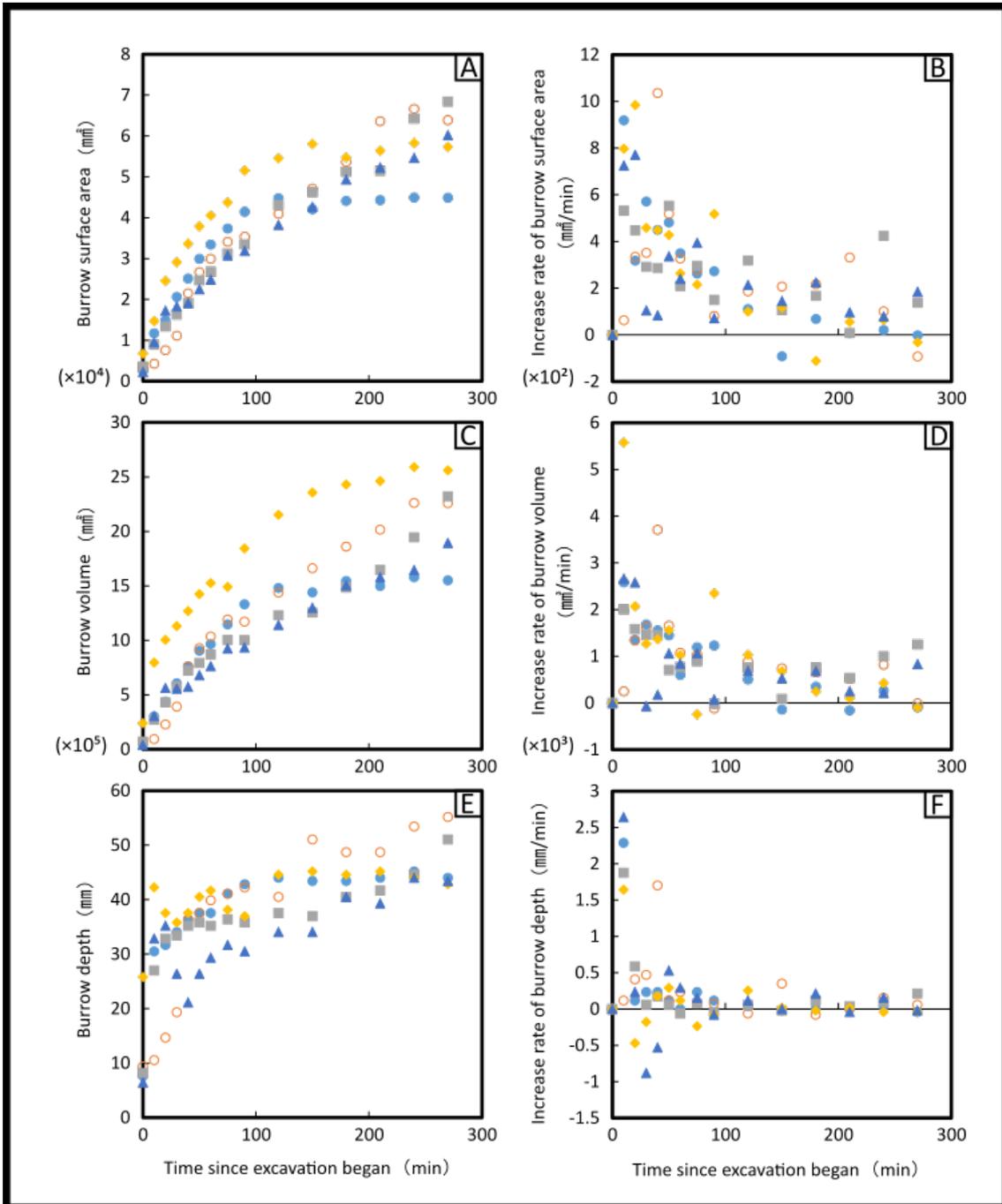
時間	S	S/min	V	V/min	D	D/min	DM	DM/min	L	L/min
0	3571.2	0	6959.0	0	8.2	0	8.22	0	56.5	0
10	8897.0	532.58	27037.6	2007.86	27.0	1.88	16.44	0.82	94.3	3.78
20	13370.9	447.39	42866.5	1582.89	32.9	0.59	8.22	-0.82	113.8	1.95
30	16291.2	292.03	57491.0	1462.45	33.5	0.06	15.26	0.70	115.5	0.17
40	19152.0	286.08	72069.2	1457.82	35.2	0.18	17.61	0.23	119.7	0.42
50	24679.4	552.74	79168.5	709.93	35.8	0.06	12.91	-0.47	206.2	8.65
60	26769.5	209.01	86878.7	771.02	35.2	-0.06	12.91	0	198.0	-0.82
75	31216.8	296.49	100387.0	900.55	36.4	0.08	16.44	0.23	218.1	1.34
90	33463.8	149.80	100174.0	-14.20	35.8	-0.04	10.57	-0.20	226.6	0.57
120	43037.3	319.12	122813.0	754.63	37.6	0.06	9.39	-0.04	248.4	0.73
150	46246.3	106.97	125495.0	89.40	37.0	-0.02	9.39	0	337.5	2.97
180	51269.0	167.42	148293.0	759.93	40.5	0.12	12.91	0.12	337.3	-0.01
210	51518.0	8.30	164431.0	537.93	41.7	0.04	15.26	0.08	339.6	0.08
240	64256.0	424.60	194468.0	1001.23	44.6	0.10	11.74	-0.12	336.0	-0.12
270	68398.0	138.07	232015.0	1251.57	51.1	0.22	14.09	0.08	338.7	0.09

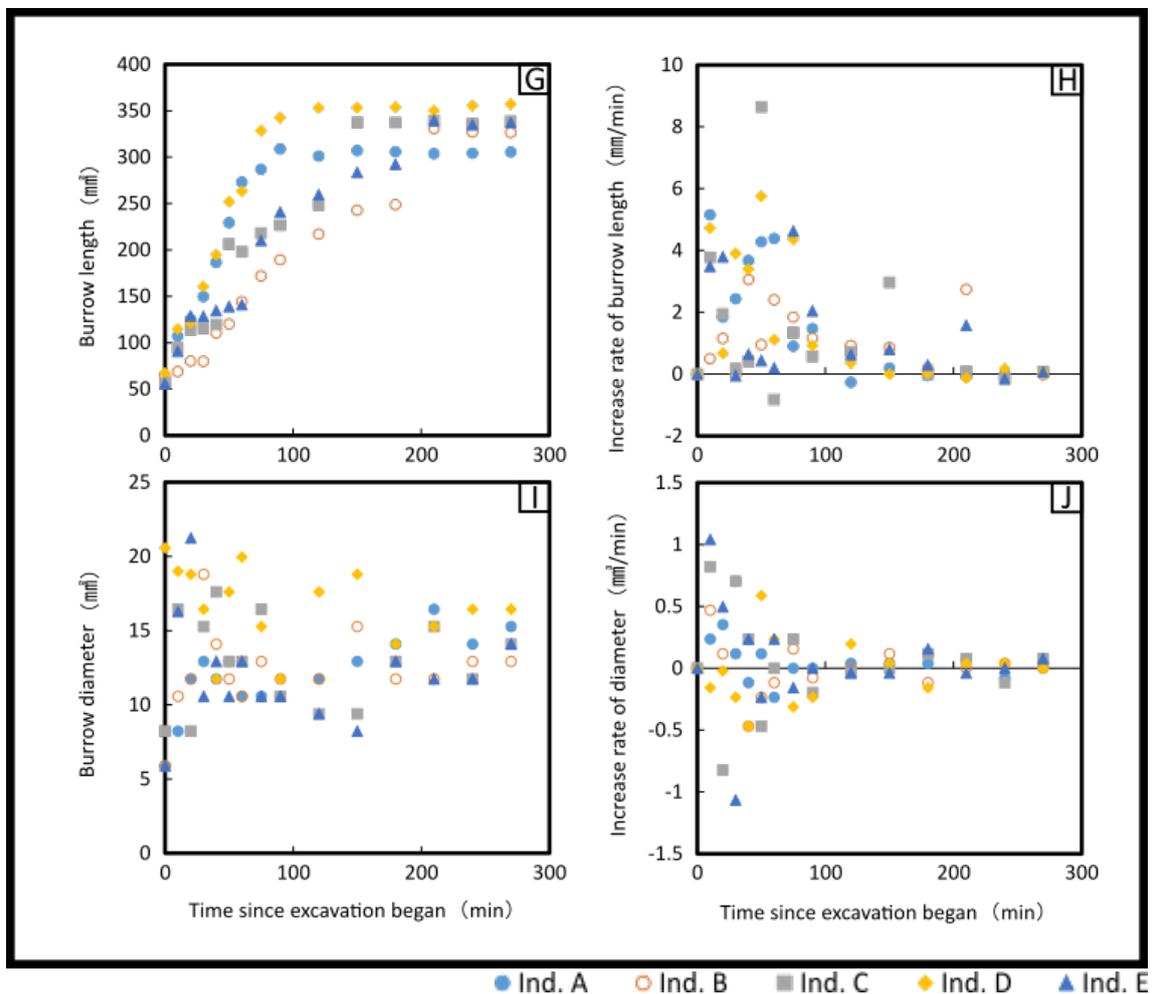
(D)

時間	S	S/min	V	V/min	D	D/min	DM	DM/min	L	L/min
0	6711.0	0	23793.6	0	25.8	0	20.6	0	67.5	0
10	14681.4	797.04	79577.2	5578.36	42.3	1.64	19.0	-0.16	114.7	4.73
20	24521.2	983.98	100294.0	2071.68	37.6	-0.47	18.8	-0.02	121.6	0.68
30	29103.8	458.26	113035.0	1274.10	35.8	-0.18	16.4	-0.23	160.6	3.90
40	33590.6	448.68	126691.0	1365.60	37.6	0.18	11.7	-0.47	194.5	3.40
50	37871.7	428.11	142282.0	1559.10	40.5	0.29	17.6	0.59	252.0	5.75
60	40508.1	263.64	152539.0	1025.70	41.7	0.12	20.0	0.23	263.2	1.12
75	43742.6	215.63	148873.0	-244.40	38.2	-0.23	15.3	-0.31	328.6	4.36
90	51515.0	518.16	184091.0	2347.87	37.0	-0.08	11.7	-0.23	342.3	0.92
120	54516.0	100.03	215059.0	1032.27	44.6	0.25	17.6	0.20	353.2	0.36
150	58037.0	117.37	235581.0	684.07	45.2	0.02	18.8	0.04	353.3	0.00
180	54695.0	-111.40	242942.0	245.37	44.6	-0.02	14.1	-0.16	354.1	0.03
210	56376.0	56.03	246048.0	103.53	45.2	0.02	15.3	0.04	350.2	-0.13
240	58288.0	63.73	258764.0	423.87	44.0	-0.04	16.4	0.04	355.5	0.17
270	57334.0	-31.80	255850.0	-97.13	42.9	-0.04	16.4	0	357.3	0.06

(E)

時間	S	S/min	V	V/min	D	D/min	DM	DM/min	L	L/min
0	2250.0	0	3767.8	0	6.5	0	5.9	0	55.8	0
10	9504.7	725.47	30377.0	2660.92	32.9	2.64	16.3	1.04	90.7	3.49
20	17212.7	770.80	56171.2	2579.42	35.2	0.23	21.2	0.50	128.6	3.79
30	18260.0	104.73	55488.7	-68.25	26.4	-0.88	10.6	-1.07	128.1	-0.05
40	19094.1	83.41	57239.6	175.09	21.1	-0.53	12.9	0.23	134.5	0.64
50	22453.1	335.90	67824.4	1058.48	26.4	0.53	10.6	-0.23	138.9	0.44
60	24851.0	239.79	76273.3	844.89	29.4	0.29	12.9	0.23	140.8	0.20
75	30767.2	394.41	92287.8	1067.63	31.7	0.16	10.6	-0.16	210.2	4.62
90	31835.8	71.24	93376.8	72.60	30.5	-0.08	10.6	0	240.8	2.04
120	38247.9	213.74	113905.1	684.28	34.0	0.12	9.4	-0.04	259.5	0.62
150	42587.2	144.64	129761.0	528.53	34.0	0	8.2	-0.04	283.6	0.80
180	49312.2	224.17	150269.0	683.60	40.5	0.22	12.9	0.16	292.3	0.29
210	52218.0	96.86	157744.0	249.17	39.3	-0.04	11.7	-0.04	339.5	1.57
240	54607.0	79.63	164258.0	217.13	44.0	0.16	11.7	0	335.0	-0.15
270	60144.0	184.57	189234.0	832.53	43.4	-0.02	14.1	0.08	337.1	0.07





(図9) 巣穴パラメーターの経時的変化。(A)表面積、(B)表面積増加速度、(C)体積、(D)体積増加速度、(E)深さ、(F)深さ増加速度、(G)長さ、(H)長さ増加速度、(I)直径、(J)直径増加速度。

個体 E は折れ曲がり型の巣穴を形成した。表面積増加速度、体積増加速度、深さ増加速度は実験開始直後に最大の値を示した。長さ増加速度は開始直後と折れ曲がり部分が形成され始めた 60~75 分後に大きな値を示した。実験終了時点で長さ、深さの増加は認められなかったが、直径の増加により表面積、体積と

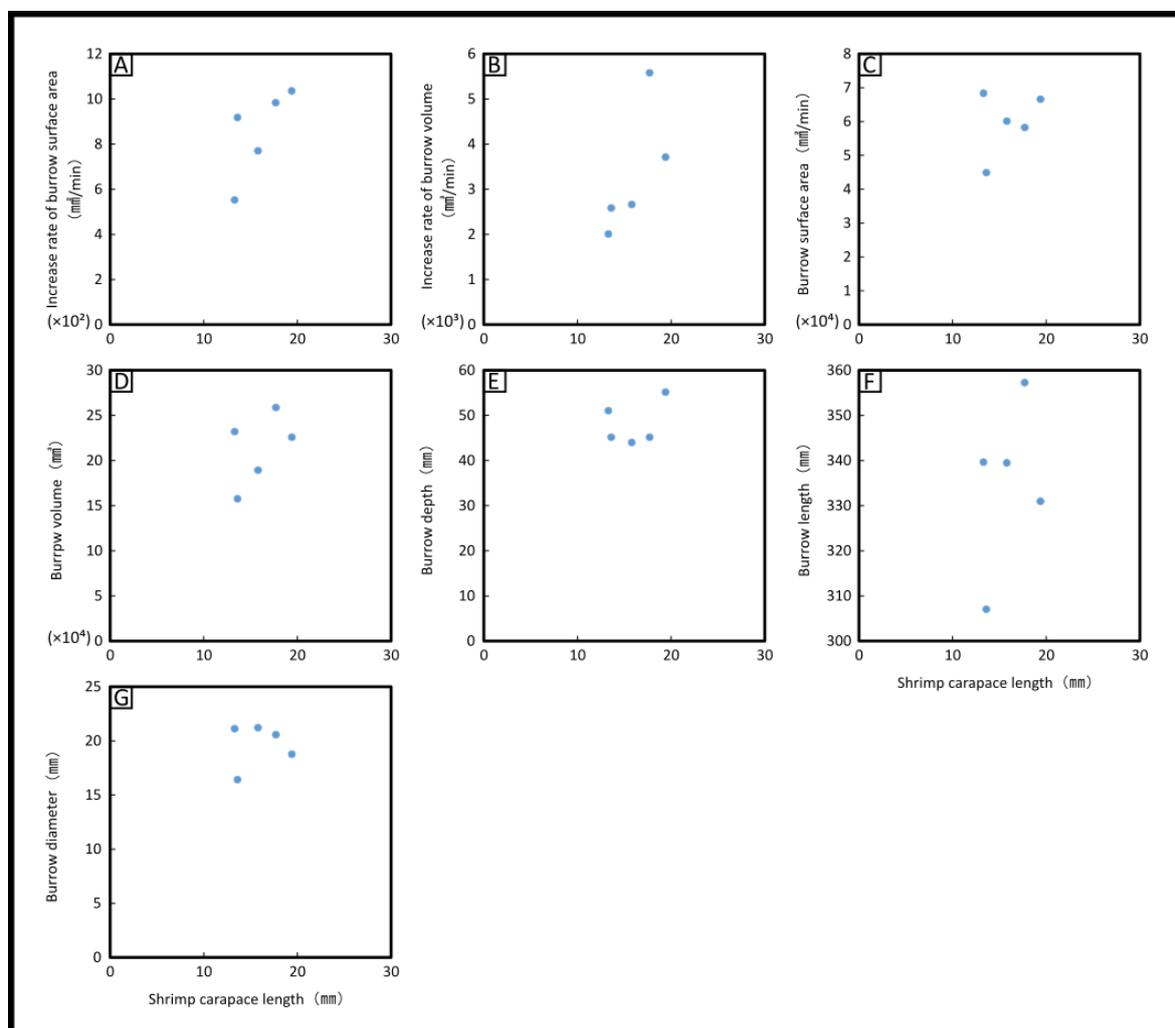
もに増加傾向にあった。体積については、20分、75分、180分に増加が緩やかになった。

個体A～Eにおいて、巣穴の拡大を最もよく表している体積、体積増加速度に着目すると、これらは巣穴形成初期に最も増加した。体積は、増加と維持を2～3回繰り返すことで段階的に増加していった。また、表面積、体積はすべての巣穴において実験開始直後から大きく増加するが、次第に増加速度は低下することがわかった。実験終了時点で、表面積、体積が増加傾向にある巣穴と、増加が停止している巣穴があった。直径は実験開始直後に巣穴間で差が見られたが、時間の経過とともに収束し、実験終了時点で12.9～16.4 mmであった。深さは、実験開始直後は急激に、その後は緩やかに増加していった。実験終了時点で、深さが増加傾向にある巣穴と、増加が停止している巣穴があった。長さはほとんどの巣穴で実験開始直後から大きく増加していったが、次第に増加量は減少した。また実験終了時点で、すべての巣穴において長さの増加が停止していた。表面積増加速度、体積増加速度、深さ増加速度は、ほとんどの巣穴において実験開始直後に大きな値を示した。長さ増加速度に関しては、実験開始直後だけでなく実験の中盤にも大きな値を示した。

3-1-2. 甲長と各パラメーターの関係

エビの甲長 (CL) と各巣穴パラメーターの最大値の関係性を調べた (図 10)。

甲長と、表面積増加速度 ($r = 0.740, p = 0.152$) ・体積増加速度 ($r = 0.717, p = 0.173$) の間には統計学的には有意ではないものの正の相関が認められた。一方、甲長と直径 ($r = 0.094, p = 0.864$) ・表面積 ($r = 0.339, p = 0.577$) ・体積 ($r = 0.502,$



(図 10) エビの甲長と巣穴パラメーター最大値の相関。

(A) 表面積増加速度、(B) 体積増加速度、(C) 表面積、(D)体積、
(E)深さ、(F) 長さ、(G) 直径。

$p=0.389$) ・ 深さ ($r=0.375, p=0.536$) ・ 長さ ($r=0.406, p=0.497$) との間にはほとんど相関がなかった。

3-2. 潜水調査

3-2-1. 巣穴の修復

崩した 5 つの巣穴のうち 3 つにおいて、ニシキテッポウエビは修復を開始した。この 3 つの巣穴をそれぞれ巣穴 1, 巣穴 2, 巣穴 3 とした。残り 2 つの巣穴は、約 100 分間の撮影中には変化が見られなかった。巣穴 1~3 には、ダテハゼ (*Amblyeleotris japonica*) 1 匹とニシキテッポウエビ 2 匹が共生していた。崩した巣穴からダテハゼとニシキテッポウエビが出てくるまでの時間を (表 2) に示した。撮影を開始してから平均 37 分 31 秒後、ダテハゼはニシキテッポウエビに先立ち、頭部で堆積物を押し出すようにして巣穴外に出てきた。その平均 1 分 54 秒後、ニシキテッポウエビは巣穴から出てくると同時に巣穴内からの底砂運搬を行い、修復を開始した。巣穴 3 の修復は、撮影開始後 11 分 48 秒と、3 つの巣穴の平均 39 分 26 秒と比べ非常に早い時期に開始された (表 2)。ニシキテッポウエビはまず、巣穴内からの底砂運搬を開始し、その後、巣穴外で底砂や貝殻・石の運搬を行った。

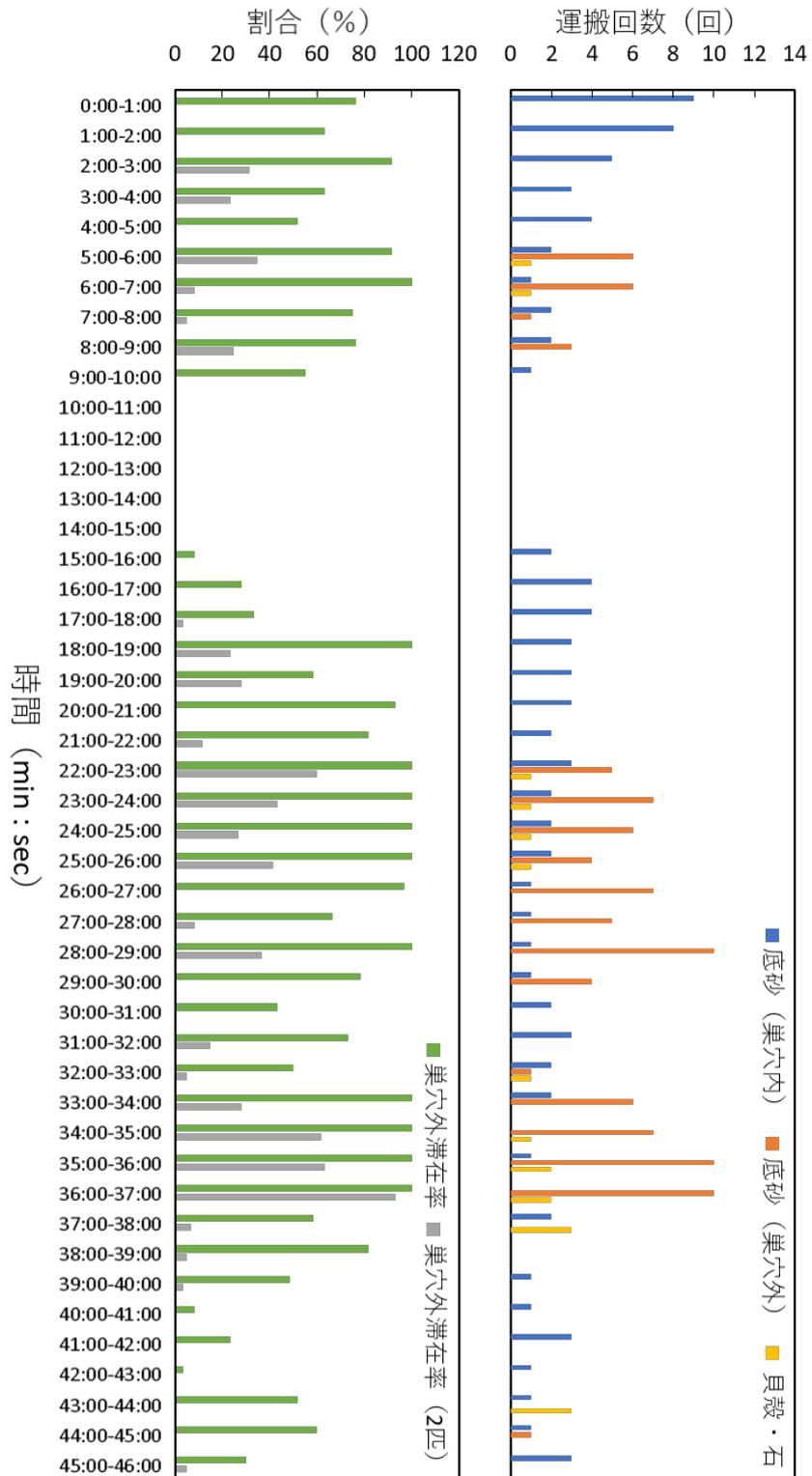
(表2) ダテハゼが巣穴から出てくるまでの時間と、ニシキテッポウエビが巣穴から出てくると同時に修復を開始した時間。

	ダテハゼ	ニシキテッポウエビ
巣穴1	0:30:03	0:33:51
巣穴2	1:11:36	1:12:38
巣穴3	0:10:55	0:11:48
平均	0:37:31	0:39:26

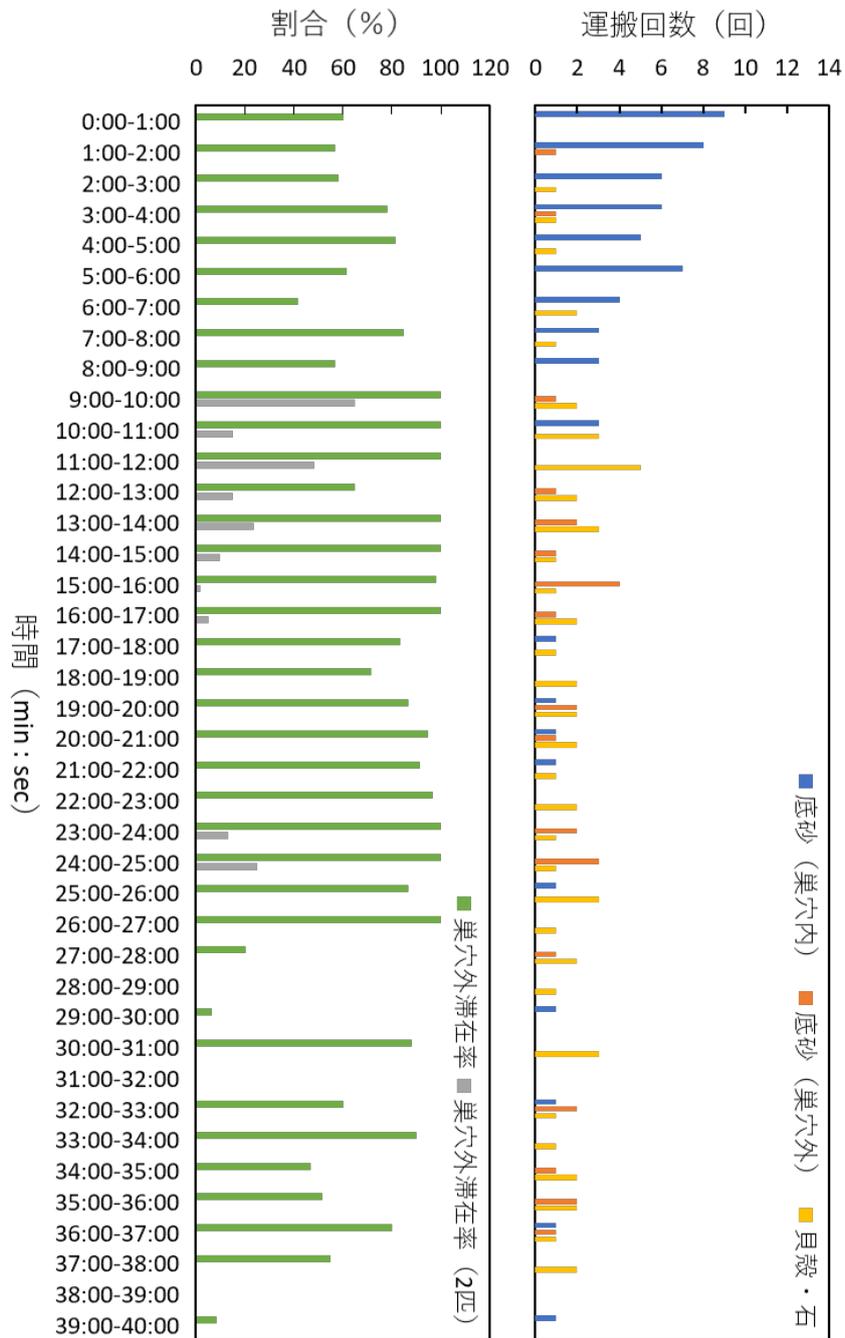
巣穴1～3について、ニシキテッポウエビによる巣穴内底砂運搬回数、巣穴外底砂運搬回数、貝殻・石運搬回数を(図11)、巣穴内底砂運搬合計運搬回数を(図12)、ニシキテッポウエビの巣穴外滞在率を(図11)に示す。巣穴内底砂、巣穴外底砂、貝殻・石の1分あたりの平均運搬回数は(表3)の通りである。これらの計測は、ニシキテッポウエビが初めて巣穴から出てきた時間(表2)に開始した。

巣穴1においては、巣穴内からの底砂運搬回数は計測開始直後である0～1分に最大となる9回を示し、その後徐々に減少していった。巣穴内の底砂総運搬回数は、カメラ交換の際にハゼとエビが巣穴内に隠れた9分55秒まで大きく増加した。その後、15分22秒までエビはすべての活動を停止していたが、再び、計測終了時点の46分まで増加を続けた。巣穴外の底砂運搬回数は、28～29分、35～36分、36～37分に最大となる10回を示した。

(A)

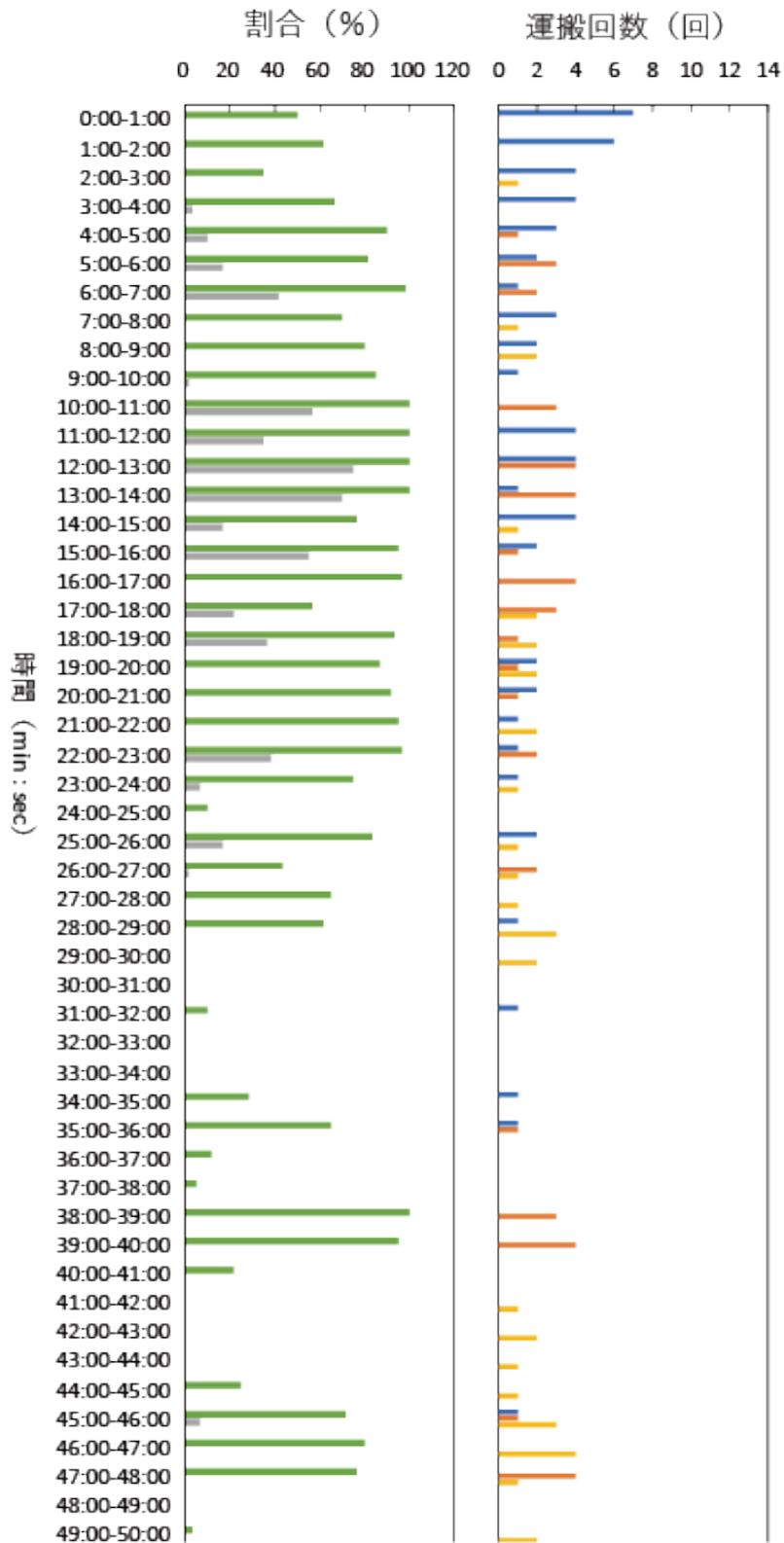


(B)



巢穴2

(C)



巢穴3

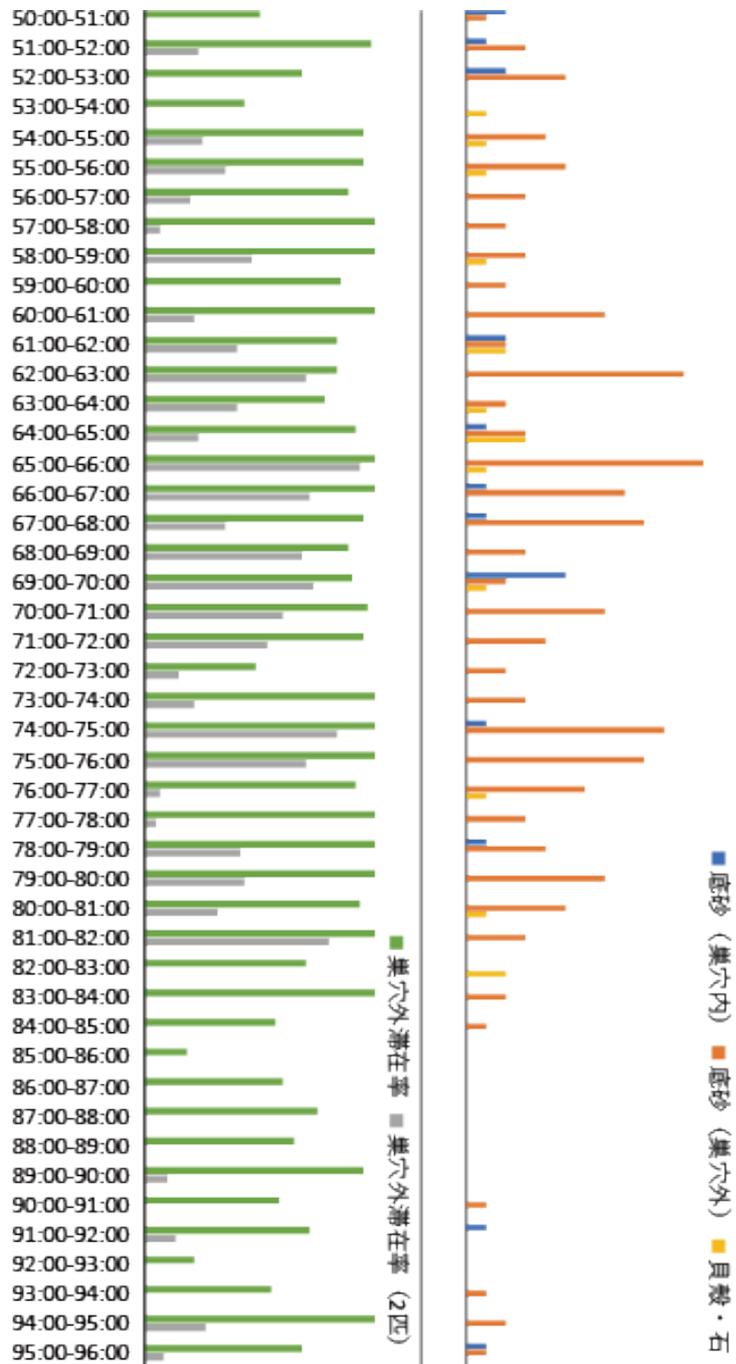


図 11. 巣穴 1~3 におけるニシキテッポウエビによる巣穴内の底砂、
 巣穴外の底砂、及び貝殻・石の運搬回数と巣穴外滞在率。
 (A)巣穴 1、(B)巣穴 2、(C)巣穴 3。

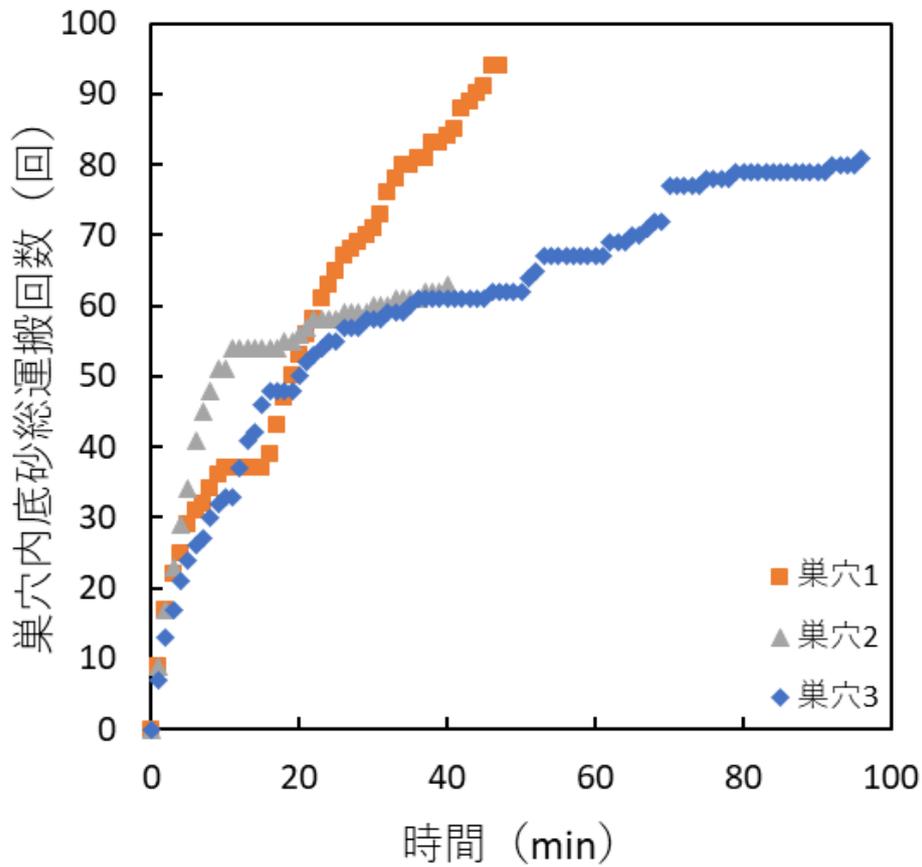


図 12. 巣穴 1~3 における巣穴内底砂総運搬回数。

表 3. 巣穴 1~3 における 1 分あたりの巣穴内の底砂, 巣穴外の底砂, 及び貝殻・石の運搬回数の平均 (回/min)。

	巣穴内	巣穴外	貝殻・石
巣穴1	2.04	2.15	0.39
巣穴2	1.58	0.68	1.40
巣穴3	0.84	2.11	0.55
平均	1.49	1.65	0.78

巣穴 2 においては、巣穴内底砂運搬回数は計測開始直後である 0~1 分に最大となる 9 回を示し、その後徐々に減少していった。巣穴内底砂合計運搬回数は、10 分まで大きく増加したが、その後増加速度は徐々に低下していった。巣穴外の底砂運搬回数は、15~16 分に最大となる 4 回を示したが、巣穴 1, 3 と比較すると顕著に小さい値を示した。巣穴 2 は巣穴 1, 3 と比較して、貝殻・石の運搬回数が多く、巣穴外の底砂運搬回数が少ない（表 3）。

巣穴 3 においては、巣穴内底砂運搬回数は計測開始直後である 0~1 分に最大となる 7 回を示し、その後徐々に減少していった。巣穴内底砂合計運搬回数は、計測開始直後から 30 分まで大きく増加し、段階的に増加していった。増加速度は 30 分、55 分、70 分の 3 回低下した。計測を終了した 96 分時点で、巣穴内底砂総運搬回数はほぼ増加しなかった。巣穴外の底砂運搬回数は、65~66 分に最大となる 12 回を示した。

すべての巣穴で、巣穴内底砂運搬回数は計測開始直後に最大を示し、1~4 回にわたり増加を示した（図 11）。増加速度は時間と共に低下したものの、計測終了まで継続して巣穴内からの底砂運搬が行われていた。一方、巣穴外底砂運搬回数は中盤に最大を示し、中盤~終盤にかけて 2, 3 回増加を示した（図 11）。巣穴外の底砂運搬回数と、貝殻・石の運搬回数増加のタイミングはほぼ一致していた（図 11）。また巣穴 1, 3 では、巣穴外の底砂運搬回数とエビ 2 匹の巣穴外

滞在率に相関が認められた (図 13A, C)。巣穴 1 においては $r = 0.739, p = 4.54 \times 10^{-9}$ 、巣穴 2 においては $r = 0.194, p = 0.229$ 、巣穴 3 においては $r = 0.699, p = 2.26 \times 10^{-15}$ であった。

巣穴修復過程のハゼ、エビの行動について、計測開始初期にはハゼは常に巣穴開口部付近に留まっていた。さらにこの期間には、エビは巣穴内の底砂運搬以外

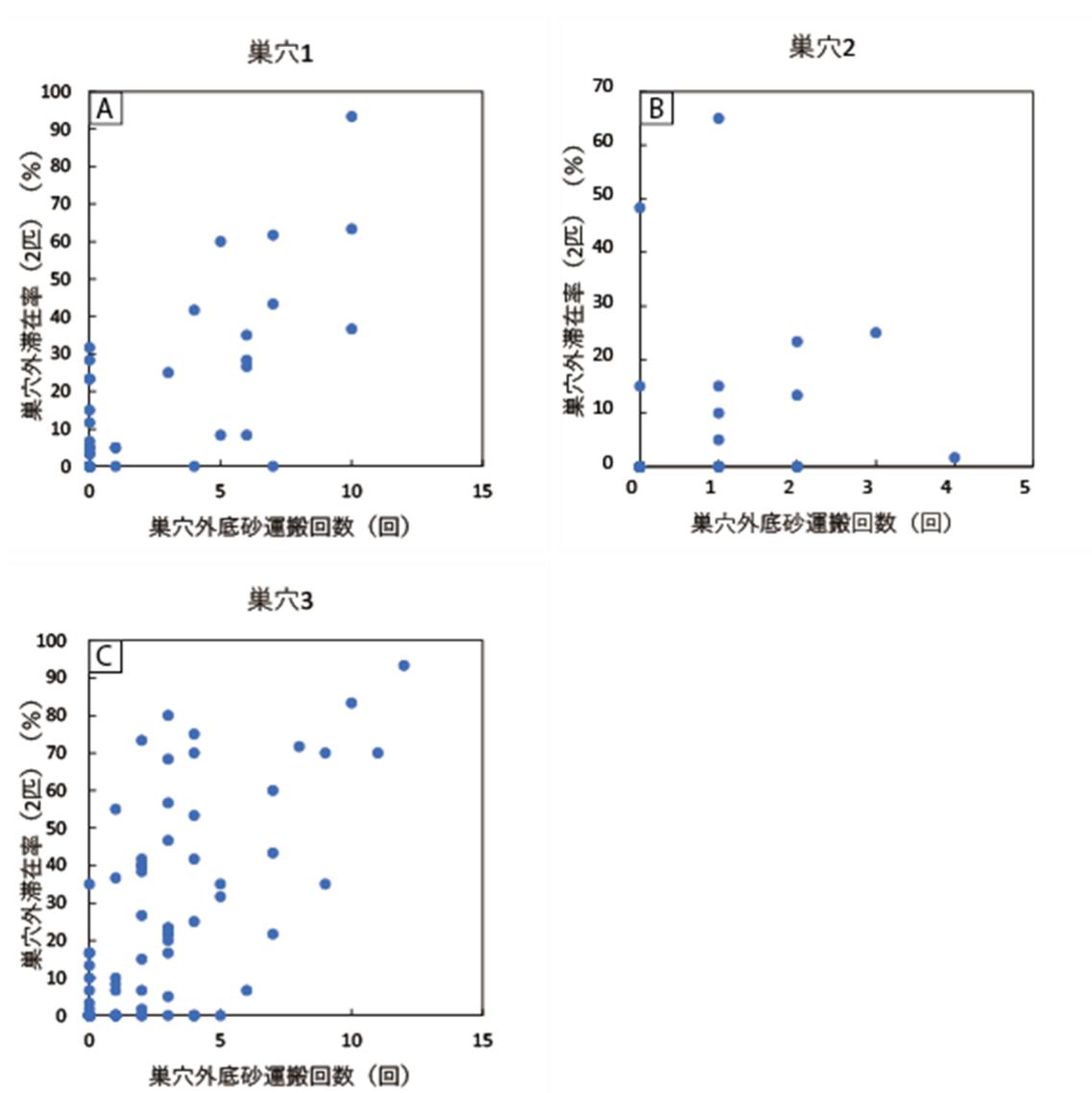


図 13. 巣穴 1 (A)、巣穴 2 (B)、巣穴 3 (C) における巣穴外滞在率 (2 匹) と巣穴外底砂運搬回数の相関。

の行動をほとんどとらなかった。巣穴内からの底砂運搬回数の増加は巣穴の拡大を意味しており、この期間を「巣穴拡大ステージ」とした。

計測中盤～終盤には巣穴外の底砂運搬回数、貝殻・石の運搬回数が増加し、この期間、ハゼは比較的巣穴開口部から離れた場所に留まっていた。この期間には、エビが巣穴外の底砂運搬により掘り出した貝殻・石を巣穴開口部に運搬し、また、掘り返された堆積物や無脊椎動物をハゼが摂餌する様子を観察できた。運搬された貝殻・石は巣穴開口部の補強材料として、屋根のようにして用いられ、さらに、巣穴の側面にも埋め込まれていた。そのため、巣穴外の底砂運搬回数、貝殻・石の運搬回数が増加した期間をそれぞれ「補強材料・餌探索ステージ」、「開口部補強ステージ」とする。巣穴2においては、「補強材料・餌探索ステージ」に該当する巣穴外の底砂運搬の増加は認められなかった。

3-2-2. ダテハゼおよびニシキテッポウエビ間のコミュニケーション

水中映像の観察により、エビが巣穴内に逃げ込む行動には、3つのパターンがあることが分かった。まず、ハゼが巣穴内に逃げ込んだときには、ニシキテッポウエビは必ず巣穴内に逃げ込んだ（パターン①）。また、ハゼが尾鰭を細かく1～4回程度、振動させたときには、エビはほとんどの場合、1度で巣穴内に逃げ込んだ（パターン②）。このパターン②においては、捕食者である *Canthigaster*

rivulata (キタマクラ) が巣穴に近づいた際に、ハゼは尾鰭を細かく振動させ、その直後にエビが巣穴内に逃げ込む様子を観察できた。エビがそのまま活動を続けた場合、ハゼは 1~4 回程度の尾鰭の振動を 2~5 度繰り返し行うことでエビが巣穴内に逃げ込む様子を観察できた (パターン③)。これらの状況では、エビは必ずハゼよりも先に巣穴内に逃げ込んだ。パターン①のように、どちらも巣穴内に逃げ込んだ場合には、しばらくした後エビより先にまずハゼが出てきた。崩壊させた巣穴からハゼ、エビが出てくる際にも同様の順番であったことから、常にハゼはエビに先立って出てくること明らかになった。

また、エビが巣穴内にいるときにも、ハゼは尾鰭を振動させることがあった。この行動は、パターン②、パターン③の尾鰭の振動よりも比較的大きくゆっくりであり、回数は 1~3 回程度であった。その直後には、エビが巣穴から出てくる様子を観察できた。

3-2-3. 巣穴開口部

共生巣穴 18 個の水深、開口部の直径、および補強材料の種類、個数、面積を (表 4) に示した。これらはすべてニシキテッポウエビにより形成された巣穴であり、14 個はダテハゼとのペア、3 個はネジリンボウとのペア、1 個はハゼを観察することができなかつたため種類は不明である。巣穴開口部の補強材料には、

表 4. 巣穴の水深，開口部の直径，および補強材料の種類，個数，面積。

巣穴	水深 (m)	開口部の直径 (cm)	補強材料の種類					合計個数 (個)	平均面積 (mm ²)	合計面積 (mm ²)
			二枚貝 (個)	巻き貝 (個)	石 (個)	フジツボ (個)	不明 (個)			
1	9.7	28.7	1	2	0	0	3	7	304.1	1824.7
2	9.7	18.9	3	1	1	0	2	7	154.2	1079.1
3	8.6	26.9	4	1	0	0	1	6	517.0	3102.3
4	9.5	23.2	0	2	1	0	0	3	217.3	652.0
5	10.0	18.8	3	0	0	0	0	3	492.3	1476.9
6	8.7	20.8	0	0	1	2	1	5	385.3	1541.3
7	8.4	31.2	3	0	0	2	5	10	312.4	3124.0
8	8.4	34.8	2	2	0	1	7	14	280.8	3369.3
9	9.5	37.9	7	1	2	2	13	24	235.7	5892.3
10	9.5	24.0	3	1	0	0	3	7	389.9	2729.3
11	9.4	31.5	1	0	0	0	0	1	224.6	224.6
12	9.9	15.0	2	2	3	0	3	12	55.1	591.5
13	9.0	23.1	1	0	0	0	4	5	212.6	1062.9
14	9.4	38.2	2	2	0	2	13	19	362.9	6895.2
15	9.6	30.3	2	0	1	0	2	6	383.7	1918.5
16	8.0	38.6	2	0	0	0	7	9	298.0	2682.0
17	10.2	35.1	3	0	1	0	0	6	889.8	3559.3
18	9.9	33.4	2	0	2	0	3	7	465.5	3258.7
各巣穴の平均	9.3	28.4	2.3	0.8	0.7	0.5	3.7	8.4	343.4	2499.1

多いものから順に、二枚貝、巻貝、石、フジツボが用いられることが分かった。

これらのうち、ニシキテッポウエビは大きな二枚貝等を巣穴開口部において屋根のようにして用いた（図 6A,B）。さらに、開口部の直径と補強材料の平均面積、合計面積、個数の相関を調べた（図 14）。開口部の直径と補強材料の合計面積との間に正の相関が認められた ($p=0.717, r=0.001$) が、平均面積 ($p=0.308, r=0.213$) および個数 ($p=0.480, r=0.0435$) との間に相関は認められなかった。

3-3. 飼育環境と自然環境における巣穴形成の比較

飼育環境及び自然環境における巣穴形成過程の違いを調べるため、巣穴の拡大パターンについて比較を行った。本研究の潜水調査において計測した、ニシキテッポウエビによる巣穴内からの底砂運搬は巣穴の拡大を意味する。よって本研究では、室内実験における巣穴の体積（図9C）と、潜水調査における巣穴内

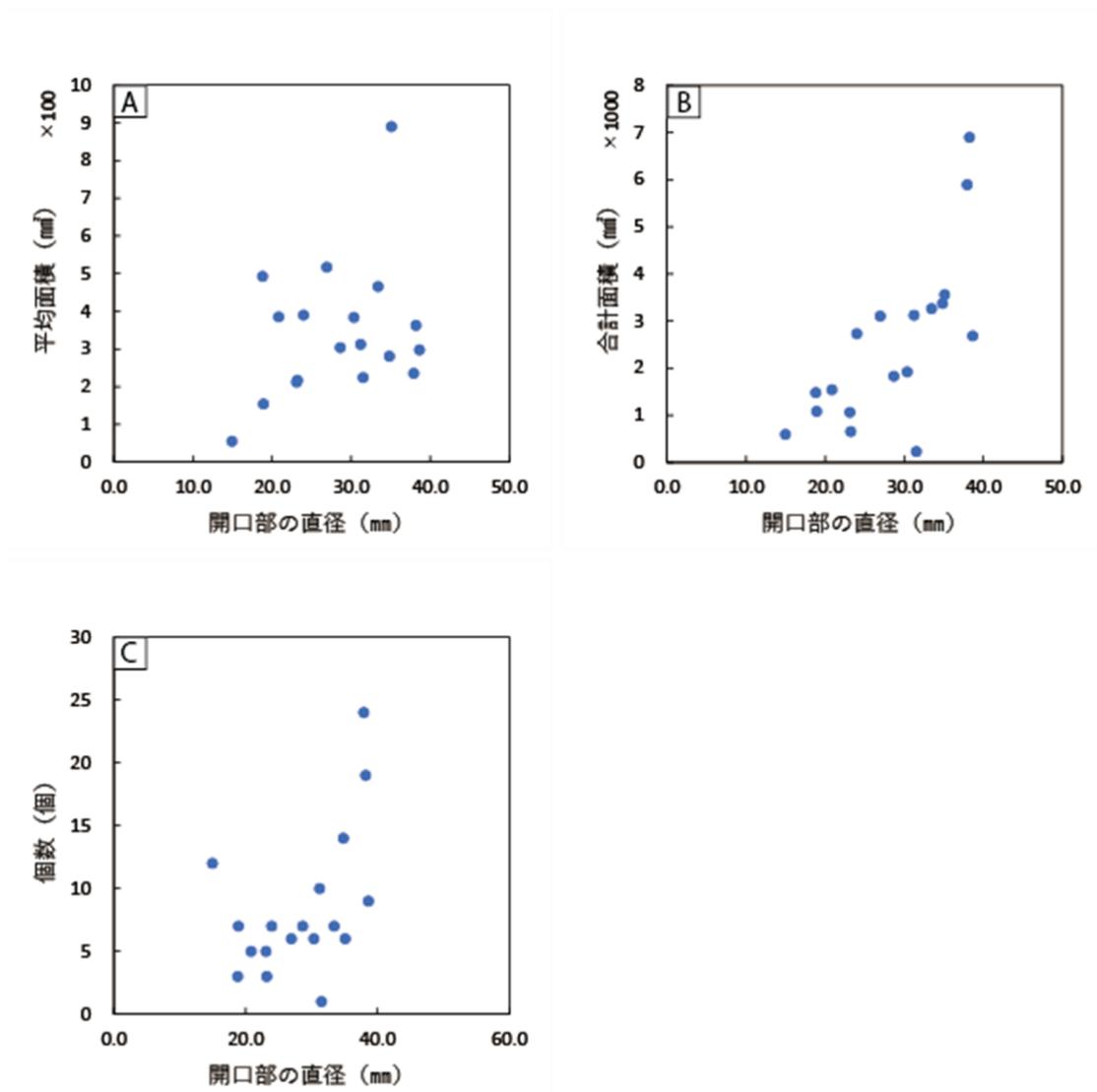


図 14. 開口部の直径と補強材料の平均面積 (A)、合計面積 (B)、個数の相関 (C)。

底砂合計運搬回数（図 12）を比較した。その結果、飼育環境と自然環境の両方において、それぞれ巣穴形成初期に最も増加速度が大きくなり、その後徐々に低下していくことが明らかになった。また、どちらの環境においてもグラフの値は増加と維持を 1～3 回繰り返すことが明らかになった。さらに、巣穴拡大の段階を比較するため、それぞれの巣穴の拡大速度が低下した時間を示す（図 15）。その結果、自然環境においては比較的短い時間で巣穴内底砂運搬回数の増加速度が低下することが分かった。これらの特徴をまとめると、自然環境と飼育環境では、巣穴内底砂合計運搬回数、巣穴体積の増加速度が低下するまでの時間に違いはあるものの、それらの値は段階的に増加し徐々に増加速度が低下していく点が共通することが分かった。

4. 考察

4-1. 室内実験

4-1-1. 巣穴の掘削活動

表面積増加速度、体積増加速度、深さ増加速度、長さ増加速度はほとんどの巣穴が実験開始直後に大きな値を示した。また、エビは巣穴を形成している際に

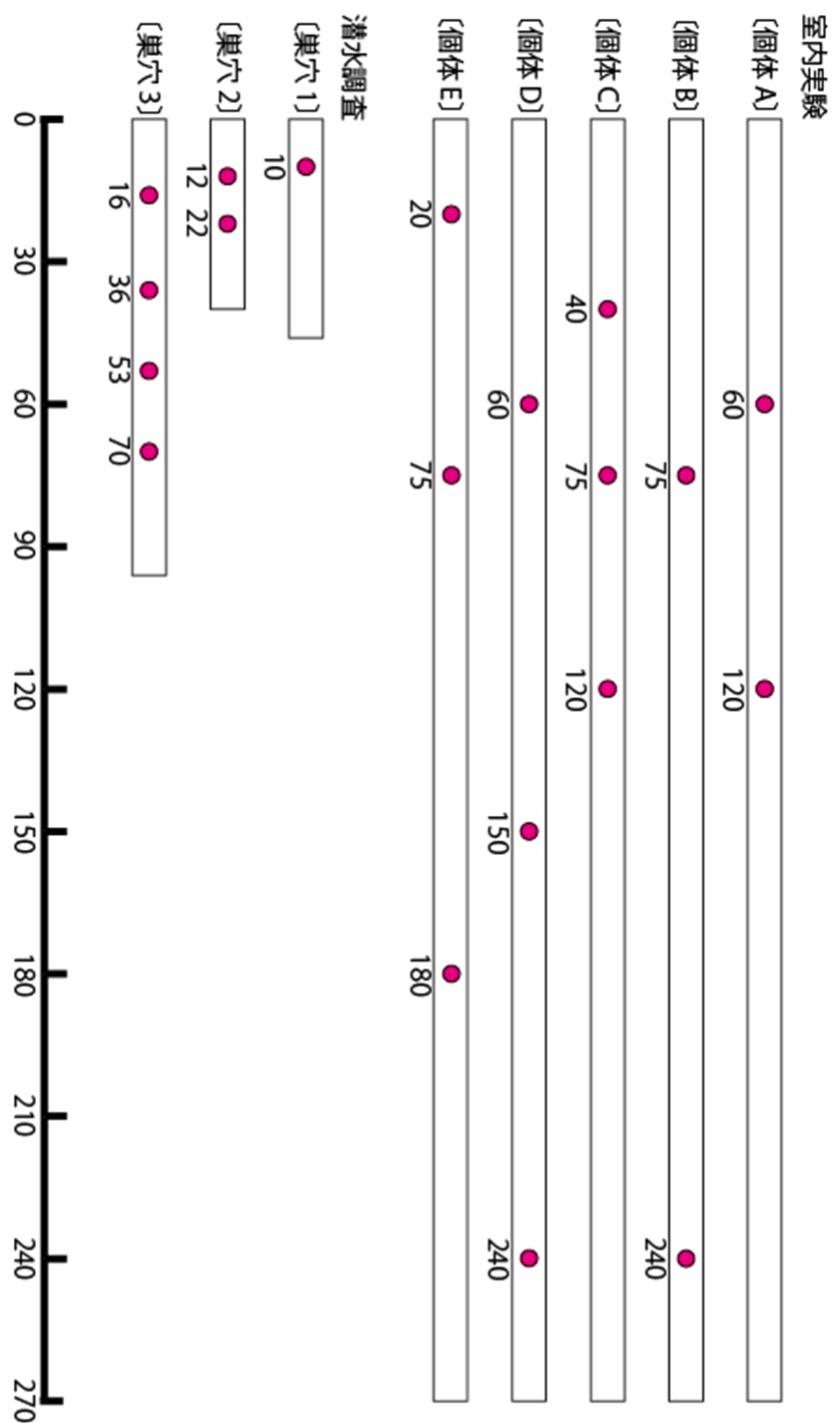


図 15. 室内実験と潜水調査において、それぞれ巣穴の体積、巣穴外底砂運搬回数の増加速度が低下した時間(min)。

は餌に反応しない。これらのことから、エビにとって巣穴の形成は摂餌や休息などの他の活動に比べ優先度が高いといえる。同様の現象は、*Alpheus macellarius* (Palomar et al., 2005) や *Alpheus glaber* (Atkinson et al. 2003)においても報告されている。こうした巣穴拡大のパターンは、外敵から身を守るという巣穴の役割が関係していると考えられる。Karplus (1987)によれば、特にパートナーの魚を失ったテッポウエビ類は、視覚が乏しく触覚だけに頼るため、自然環境下では捕食されやすく、速やかに巣穴を作るとされる。実験開始直後はエビが無防備な状態にあり、できるだけ早く捕食者から身を隠すための十分な大きさの巣穴を掘る必要がある。そのため、実験開始直後に表面積増加速度、体積増加速度、深さ増加速度、長さ増加速度が最大を示したと考えられる。

4-1-2. 巣穴の形状

自然環境下におけるニシキテッポウエビの巣穴形状は、巣穴型取りによりすでに明らかになっている (Yanagisawa, 1984)。野外での本種の巣穴は、漏斗状の開口部から地下のチャンバー (chamber) に向かい枝が延びるような形状をとる開口部が漏斗状である点は、本研究で得られた飼育下における巣穴と同様である。地下のチャンバーについては、自然環境下ではサンゴ岩やタコノマクラの殻のような硬い物質の下に形成されることが報告されている (Yanagisawa, 1984)。

本研究では巣穴の大部分がプレートの下に形成されており、これは自然環境下における巣穴のチャンバーに該当すると考えられる。しかし、本研究の巣穴にはチャンバーへと延びる長い枝が認められず、開口部は直接チャンバーに接続されていた。Yanagisawa (1984) によれば巣穴の構造は、チャンバーの形成に用いられるような硬い物質の分布により決定される可能性が示唆されている。本研究ではプレートが「硬い物質」に相当すると考えられ、プレートを底砂の上に設置したことでエビはその直下にチャンバーを形成した。その結果、開口部との接続部分である枝が形成されなかったと考えられる。

4-1-3. 甲長と各パラメーターの相関

本研究では、巣穴形状の経時的な変化を測定し、ニシキテッポウエビが形成した巣穴の表面積増加速度、体積増加速度と甲長の間に関係を認めた。すなわち、サイズの大きなエビほど堆積物を掘る速度が速いことを示唆し、巣穴の形成スピードが速いといえる。

Henmi et al. (2020) は、飼育下におけるテッポウエビ *Alpheus brevicristatus* の巣穴の樹脂鋳型を作成し、甲長と巣穴の体積、深さ、長さ、直径の間に正の相関があることを明らかにした。本研究では甲長と体積、深さ、長さ、直径に関してはほぼ無相関であった。

本研究で甲長と深さの間に相関が認められなかったのは、形成された巣穴が未完成あるいは発達段階だったためと考えられる。Henmi et al. (2020) では、実験開始後 3 週間が経過した巣穴の樹脂鋳型に対し、深さの計測が行なわれている。そのため、十分に発達した巣穴の形状を観察できている。本研究では、エビが巣穴を掘り出してから 4.5 時間時点の深さの最大値を用いており、深さは実験終了時点でまだ増加傾向にあった。また、本研究では堆積物の厚さを 70 mm に設定したが、実験終了時点で巣穴の深さは最大約 55 mm であった。実験終了時点で深さが増加傾向にあったことを考慮すると、エビが十分に発達した巣穴を掘るためには、十分な堆積物の厚さを確保できるだけのさらに大きな水槽が必要であると考えられる。すなわち、エビが十分な深さの巣穴を掘るだけの実験期間や水槽を設けた場合には、Henmi et al. (2020) のように甲長との相関が強く現れる可能性がある。

また、甲長と長さの間に相関が認められなかったのは、実験に使用したプレートによる制限が大きく影響していると考えられる。本研究のエビはすべて、サンゴ岩付近を開口部としプレートの下にのみ巣穴を形成した。プレートの対角線の長さ（約 330 mm）とサンゴ岩の直径（約 30 mm）を考慮すると、長さは最大でも約 360 mm になると考えられる。個体 E については 120 分時点ですでにこ

の最大値に達しており、巣穴の長さはプレートによる制限を受けているといえる。

さらに、甲長と直径が無相関だったのは、ニシキテッポウエビとテッポウエビでは巣穴構造が異なるためであると考えられる。テッポウエビは巣穴の直径が体のサイズに一致する枝状の構造を形成するとされる (Henmi et al., 2020)。しかし、本研究で得られたニシキテッポウエビの巣穴は体のサイズに影響を受けるとされる枝状部分が存在せず、プレートの下に作られたチャンバーが巣穴全体の大部分を占める。そのため、甲長と直径の間に相関が現れなかったと考えられる。

4-1-4. X線CTの利点

今回の巣穴形態観察に用いた機器は一般的な医療用の X 線 CT スキャナーであり、最大で幅 500 mm、長さ 150 cm までのサイズの撮影が可能である (今泉ほか, 2016)。従って、さらに大きな水槽を用いて実験をすれば、より大型の底生生物および巣穴の形状の把握およびその経時的な変化を明らかにすることができる。そして、医療用の X 線 CT スキャナーは一般に普及しているので、活用もしやすい。

Minter et al. (2012) は、X 線 CT を用い、アリ *Lasius flavus* の巣穴発達過程を観察するとともに、堆積物の境界といった外因性の環境の特徴が巣構造に影響を与えることを明らかにした。このように、X 線 CT は、対象を破壊することなく 4 次元的に内部構造の変化を観察できる (Cnudde and Boone, 2013)。巣穴形成生物は堆積物中に隠れているため巣穴内部の観察が困難であるが、本研究では X 線 CT 用いることで、ニシキテツポウエビの巣穴形成の経時的過程を視覚的かつ定量的に観察することができた。巣穴形態を大まかなカテゴリーに分けると、直線型、分岐型、折れ曲がり型といった異なる巣穴構造が存在することが分かった。定量的観点からは、巣穴の発達段階ごとの巣穴パラメーターの変動が明らかになった。さらに、アリ *Lasius flavus* の巣穴形成活動には、X 線 CT を用いたことによる被曝の影響が無かったことが報告されている。本研究の場合でも、X 線 CT スキャン後もニシキテツポウエビは巣穴を活発に形成した。したがって、本実験程度の被曝では、ニシキテツポウエビを含む大型甲殻類の生存及び活動に負の影響は無いと判断できる。他の巣穴形成生物に対しては検証が必要であるが、巣穴形成活動に被曝による影響が無いと仮定した場合、定量的な 4 次元データを短時間で得ることができる本手法は有用性・汎用性が高いといえる。

4-2. 潜水調査

4-2-1. 巣穴の修復

巣穴修復の開始にあたっては、ニシキテッポウエビに先立ちダテハゼが頭部で堆積物を押し出すようにして巣穴外に出てきた。こうした行動は実際の自然環境においても報告されている (Karplus and Thompson, 2011)。エビとハゼは日中のみ活動し夜間はどちらも巣穴に留まることから、開口部は波の影響で崩壊、もしくは、エビが意図的に封鎖している (Yanagisawa, 1984; Karplus, 1987)。日の出の頃になると、まずハゼが頭部で堆積物を突き破り、続いてすぐにエビが開口部を広げ巣穴外での活動を再開するとされる (Karplus and Thompson, 2011)。本研究における巣穴を意図的に崩す調査は、夜間に閉じた巣穴が早朝に再び修復される過程を疑似的に再現している。巣穴 3 の修復については、撮影開始後 11 分 48 秒と、3 つの巣穴の平均 39 分 26 秒と比べ非常に早い時期に開始された (表 2)。巣穴 3 は大きな岩の下に形成されており、巣穴 1,2 と比べ、崩れていない空間が多く存在していた可能性がある (図 16)。そのため、ハゼとニシキテッポウエビが巣穴外に出てくるまでの時間が短くなり、早期に修復が開始されたと考えられる。

また本研究では、水中映像により明らかとなった行動様式に基づき、巣穴修復過程を、「巣穴拡大ステージ」、「補強材料・餌探索ステージ」、「開口部補強

ステージ」の3つの段階に分けた。計測開始直後の「巣穴拡大ステージ」において、エビは巣穴内の底砂運搬以外の行動をほとんどとらなかった。このことから、修復開始初期にはエビは巣穴の拡大を最優先させるといえる。同様の行動はテッポウエビ類の *Alpheus macellarius* (Palomar et al., 2005) や、*Alpheus glaber* (Atkinson et al., 2003) においても報告されている。

「補強材料・餌探索ステージ」について、巣穴2にはこのステージが存在しなかった。巣穴2は巣穴1,3と比較して、貝殻・石の運搬回数が多く、巣穴外の底砂運搬回数が少ない(表3)。これは、巣穴2の周辺には巣穴1,3よりも多くの貝殻・石が存在しており(図7)、エビが補強材料の探索を行う必要がなかったためであると考えられる。

巣穴1,3において、巣穴外の底砂運搬回数とエビ2匹の巣穴外滞在率に相関が認められた(図14)ことから、これらの巣穴では巣穴外の活動はエビ2匹で同時に行うといえる。しかし、巣穴2においては相関が認められなかった。これは巣穴2には「補強材料・餌探索ステージ」が存在せず巣穴外底砂運搬回数が少なかったためであると考えられる。

4-2-2. ダテハゼおよびニシキテッポウエビ間のコミュニケーション

本研究では巣穴形成の過程を観察するために巣穴を崩し、その後のエビとハゼの活動を観察した。崩された巣穴からは常にハゼ、エビの順で出てくることが明らかになった。また、すべての場合において、これは、見張り役としてのハゼが巣穴外の安全を確認した後にエビが出てくるためであると考えられる。

Preston (1978) は、ハゼ *Psilogobius mainlandi* と共生する 2 種類のエビ *Alpheus rapax*, *Alpheus rapacida* の行動について、定量的な調査を行った。それによると、ハゼはエビとコミュニケーションを行うにあたり、尾鰭の振動を利用する。Preston (1978) が示した行動様式のうち、「Tail flick」は警告信号とされており、この信号が発せられるとエビは巣穴内に逃げ込むが、エビのいないところでは、ハゼは決して警告信号を発しない。本研究においては、捕食者である *Canthigaster rivulata* (キタマクラ) が巣穴に近づいた際に、ハゼは尾鰭を細かく振動させた。その直後に、エビは巣穴内に逃げ込んだ。よって、これは警告信号である「Tail flick」に該当すると考えられる。Preston (1978) はまた、巣穴の入り口にハゼがいることを伝える信号として「Tail wave」を示した。この「Tail wave」は *Alpheus rapax* が巣穴内にいる場合にも発生するとされる。本研究においては、カメラ交換の際にハゼとエビが巣穴内に隠れ、その後エビに先立って出てきたハゼが尾

鰭を振動させた直後に、エビが巣穴内からでてくる様子を観察できた。よって、この信号は「Tail wave」に該当すると考えられる。

4-2-3. 巣穴開口部

本研究において、巣穴開口部の直径と補強材料の合計面積との間に正の相関が認められた（図 14）。すなわち、巣穴開口部の直径は補強材料の合計面積に比例しており、頑丈で崩れにくい巣穴開口部の形成には補強材料の合計面積が重要であるといえる。一方で、巣穴開口部の直径と補強材料の平均面積、個数との間に相関が認められなかった（図 14）。巣穴修復の水中映像からは、大きな貝殻の土台として小さな石や貝殻などの破片を壁の側面に立て掛ける様子が観察された。これは、崩れやすい開口部の維持には、大きな材料だけでなく、それを支える小さな材料も必要であることを示唆する。また、補強材料の個数が多くても一つ一つの大きさが小さい場合には、開口部を維持することが難しいといえる。そのため、開口部の直径と補強材料の平均面積、個数との間には相関が認められなかったと考えられる。

また Karplus et al. (1974)は、テッポウエビ類の巣穴開口部について、その形状から、対称のチューブ状開口部、対称の漏斗状開口部、非対称の開口部の3つに分類した。これらのうち非対称の巣穴開口部では、サンゴや貝殻の破片など粗い

物質や砂が巣穴開口部を中心に非対称に分布し、珊瑚や貝殻の破片は巣穴開口部の上の支柱になるとされる。本研究において大瀬崎のニシキテッポウエビが形成した開口部は、貝殻やフジツボなどが巣穴開口部の屋根として用いられ、より細粒な貝殻や石などの一部は壁の側面に埋め込まれていた。Karplus et al. (1974) と比較すると、サンゴや貝殻の破片が巣穴開口部を中心に非対称に分布し、これらが巣穴開口部の上の支柱として用いられるという特徴が一致する。よって、本研究の大瀬崎においてニシキテッポウエビが形成した巣穴は、Karplus et al. (1974) の非対称の開口部に該当する。

4-3. 飼育環境と自然環境における巣穴形成の比較

飼育環境と自然環境の巣穴形成について、それぞれ巣穴の体積、巣穴外底砂合計運搬回数の増加速度が低下するまでの時間に違いがあることが明らかになった。飼育環境においては巣穴の体積増加速度が最初に低下するまでの時間が 20～75 分と、自然環境の 10～16 分と比較して長かった (図 15)。これは、室内と野外での巣穴の崩し方の違いが影響していたためと考えられる。室内実験では底砂を平らに整地し、完全に巣穴を破壊した状態から再び形成される過程を観察した。対する潜水調査では、開口部を崩して平らにならした巣穴の修復過程を観察したが、実際には巣穴内部に空間が存在していた可能性がある (図 16)。

そのため潜水調査においては、エビやハゼにとって必要最低限の大きさの巣穴を形成するためにかかる時間が短くなったと考えられる。

また、環境への「慣れ」が巣穴の拡大行動に影響している可能性がある。Palomar et al. (2005)によれば、実験水槽に導入された直後のエビは新しい環境に慣れようとし、徘徊・調査行動をとるとされる。この行動により小規模な環境の地形を学習することで、縄張りのどこからでも巣穴に戻ることができる。本研究における室内実験では、プレートやサンゴ岩が設置された環境で10日以上馴致させたエビを用いたため、実験開始前に徘徊・調査行動はすでに完了していたと考えられる。また、巣穴は捕食者から身を守るシェルターでありその形成は最優先されるが (Palomar et al., 2005; Atkinson et al., 2003)、飼育環境のエビは捕食者が不在である環境に慣れていたと考えられる。そのため、必要最低限の巣穴を形成するスピードが自然環境と比較し長くなった可能性がある。また、このプレートやサンゴ岩の存在により、野外における「補強材料探索」と「開口部補強」が必要な

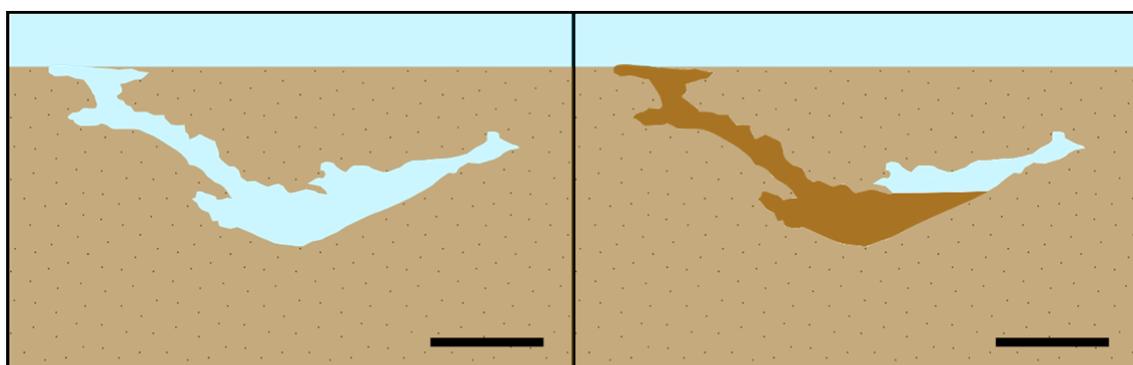


図 16. 水平方向における巣穴内部の模式図 (Yanagisawa, 1984 を改変)。
崩す前 (左図) と崩した後 (右図)。

かったと考えられる。これらのことから、野外において徘徊・調査行動、補強材料探索、開口部補強が行われていた時間は、室内においては巣穴形成に費やされた可能性があるこの可能性について検証するには、室内実験においても水槽にカメラを設置し、エビの巣穴外での行動を観察する必要がある。

さらに自然環境と飼育環境において、それぞれ巣穴内底砂合計運搬回数、体積の値は段階的に増加し、増加速度は徐々に低下していく点が共通していた。しかし、この増加の挙動を比較すると（図 9, 図 12, 図 15）、飼育環境においては、一段階の増加に費やす時間が長い。対する自然環境においては、一段階の増加の間隔が短く、増加と維持を細かく繰り返す。段階的な増加の挙動が異なる点について、飼育環境と自然環境ではエビの数に違いがあった。飼育環境では 1 匹、自然環境では 2 匹のエビが形成する巣穴の形成過程を観察した。自然環境において 2 匹のエビが巣穴を掘るタイミングには、少なからず「ずれ」が生じると考えられる。そのため、自然環境における巣穴内底砂合計運搬回数は、細かく短い間隔の増加を示した可能性がある。

また、自然環境においては、初期に巣穴内底砂運搬が行われ、その後巣穴外底砂、貝殻・石の運搬に移行していく。初期には、巣穴の形成が最優先される（Palomar et al., 2005; Atkinson et al., 2003）ことから、エビやハゼにとって必要最低限の巣穴空間は「補強材料・餌探索ステージ」、「開口部補強ステージ」に移

行する前に形成される可能性が高い。自然環境における巣穴内底砂合計運搬回数は必要最低限の巣穴空間が形成された後も増加するが、必ずしも巣穴の拡大のみを表していないことに留意する必要がある。最低限の巣穴空間形成後に巣穴内底砂合計運搬回数が増加する時期には、実際には巣穴は拡大しておらず、例えば、波や、ハゼが巣穴内に後退する際に損傷（Henmi et al., 2020）した部分の修復が行われている可能性がある。この可能性について検証するには、室内においてもさらに短い間隔でCTスキャンを行い、データのプロット数を増やす必要がある。さらに、水槽内にハゼを設置した場合の巣穴形成の違いについても検討すべきである。また今回、自然環境における観察は最大で96分間であったが、さらに観察を続けた場合、飼育環境同様、明らかに段階的な巣穴の拡大を示す可能性があるため、今後はさらに長時間の撮影が必要である。

5. 結論

本研究では、室内実験による飼育環境、潜水調査による自然環境におけるニシキテッポウエビの巣穴形成過程を明らかにした。

室内実験においては、飼育環境におけるニシキテッポウエビの巣穴構造の3次元的な発達過程が明らかになった。ニシキテッポウエビにとって巣穴の形成は

優先度の高い活動であり、巣穴形成初期には外敵から身を隠すために深さ方向の拡大が優先される可能性がある。また、甲長と表面積増加速度、体積増加速度との間に弱い正の相関関係が認められたことから、サイズの大きなエビほど堆積物を掘る速度が速いと考えられる。

また、室内実験において巣穴形態観察に用いた機器は、一般的な医療用の X 線 CT スキャナーであり、最大で幅 500 mm、長さ 150 cm までのサイズの撮影が可能である（今泉ほか, 2016）。したがって、さらに大きな水槽を用いた実験を行うことで、より大型の底生生物の巣穴形状の把握、およびその経時的な変化を明らかにすることができる。そして、医療用の X 線 CT スキャナーは一般に普及しているので、活用もしやすい。さらに、X 線 CT スキャナーは、対象を破壊することなく 4 次元的な内部構造の変化を観察できる (Cnudde and Boone, 2013)。巣穴形成生物は堆積物中に隠れているため巣穴内部の観察が困難であるが、本研究では X 線 CT スキャナーを用いることで、ニシキテッポウエビの巣穴形成の経時的過程を視覚的かつ定量的に観察することができた。巣穴形態を大まかなカテゴリーに分けると、直線型、分岐型、折れ曲がり型といった異なる巣穴構造が存在することが分かった。定量的観点からは、巣穴の発達段階ごとの巣穴パラメーターの変動が明らかになった。さらに、X 線 CT スキャン後もニシキテッポウエビは巣穴を活発に形成した。したがって、本実験程度の被爆では、ニシキ

テッポウエビを含む大型甲殻類の生存及び活動に負の影響は無いと判断できる。巣穴形成活動に被爆による影響が無いと仮定した場合、定量的な 4 次元データを短時間で得ることができる本手法は有用性・汎用性が高いといえる。

潜水調査においては、自然環境における連続的な巣穴形成行動について定量的に明らかにした。巣穴の拡大を示す巣穴内底砂運搬回数は、巣穴修復開始直後に最も大きな値を示したことから、初期には巣穴の修復が優先されることが分かった。また、巣穴修復過程について、初期には巣穴内底砂運搬回数が増加する「巣穴拡大ステージ」、その後、それぞれ巣穴外底砂運搬回数、貝殻・石運搬回数が増加する「補強材料・餌探索ステージ」、「開口部補強ステージ」に分けることができた。また、巣穴開口部の直径と補強材料の合計面積との間に正の相関が認められたが、補強材料の平均面積、個数の間には相関は認められなかった。このことから、崩れやすい開口部を維持するためには、屋根として用いられる大きい補強材料と、それを支える小さい補強材料が必要であると考えられる。

さらに、飼育環境、自然環境の巣穴形成について、どちらも初期に巣穴の拡大速度が最大となることが分かった。ニシキテッポウエビにとっては、摂餌や休息よりも捕食リスクを回避することの方が重要であるため、巣穴の形成が最も優先されたと考えられる。また、巣穴の体積と巣穴内底砂合計運搬回数はどちらも段階的な増加を示した。増加の挙動について比較すると、巣穴の体積は、最初に

増加速度が低下するまでの時間が長かった。また、巣穴内底砂合計運搬回数は、最初に増加速度が低下するまでの時間が短く、増加の間隔が短かった。こうした増加の挙動の違いについては、エビの数やハゼの有無、捕食者の有無、波による影響などが関係している可能性がある。今後は、こうした条件を一致させ X 線 CT による連続撮影を行うことで、自然環境における底生生物の巣穴発達段階の推定が可能である。

また、本研究の X 線 CT を用いた室内実験や水中カメラを用いた潜水調査の手法は様々な巣穴形成生物に対し適用可能であり、生物ごとの巣穴構造や形成過程の違いについて新たな知見を得ることができる。これは、生痕化石の記録から過去の環境を推定する際に大いに役立つと思われる。また、様々な底生生物の巣穴について発達段階を明らかにすることで、巣穴形成生物全般に波及する知見が得られ、浅海だけでなく深海底、さらには海底熱水系の底生生物の生態へのさらなる理解が期待される。

6. 謝辞

産業技術総合研究所地質情報研究部門の横井久美氏には、水槽実験の X 線 CT スキャンをしていただいた。X 線 CT スキャンは、産業技術総合研究所地質調査

総合センター共同実験室の機器を使用した。なお、本研究の実施に当たっては JSPS 科研費 17H04859 および 20K14595、文部科学省・卓越研究員研究環境整備費を使用した。

参考文献

Atkinson RJA, Gramitto ME, Froggia C (2003) Aspects of the biology of the burrowing shrimp *Alpheus glaber* (Olivi) (decapoda: caridea: alpheidae) from the Central Adriatic. *Opheia* 57 : 27–42.

Cnudde V, Boone MN (2013) High-resolution X-ray computed tomography in geosciences: A review of the current technology and applications. *Earth-Science Review* 123 : 1–17.

Debelius H (1999) Rad Sea reef guide: 321. UW-Archiv-ikan, Frankfurt.

Dworschak PC, Koller H, Navandi DA (2006) Burrow structure, burrowing and feeding behaviour of *Corallianassa longiventris* and *Pestarella tyrrhena* (Crustacea, Thalassinidea, Callianassidae). *Marine Biology* 148: 1369–1382.

Gosliner TM, Behrens DW, Williams GC (1996) Coral reef animals of the Indo-Pacific. A Sea Challengers Pub: 314. California.

Harada E (1969) ON THE INTERSPECIFIC ASSOCIATION OF A SNAPPING SHRIMP AND GOBIOID FISHES. PUBLICATIONS OF THE SETO MARINE BIOLOGICAL LABORATORY 16(5): 315–334.

Henmi Y, Fujiwara C, Itani G (2020) Mesocosm experiments revealed a possible negative effect exerted by the facultatively symbiotic goby on the host alpheid shrimp burrow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 527.

Iwata A, Hirata T (1994) A new gobiid fish, *Stonogobiops pentafasciata*, from Kashiwajima Island, Kochi Prefecture, Japan. *Japanese Journal of Ichthyology* 41 : 189-193.

今泉秀紀, 岡本秀一, 中島邦佳, 近藤英雄, 藤井英明, 井上敦詞 (2016) CT 装置 Supria および Supria Grande の最新機能. *MEDIX* 65: 23–26.

Karplus I (1987) The association between gobiid fishes and burrowing alpheid shrimps. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 25: 507–562.

Karplus I, Szlep R, Tsumamal M (1974) The Burrows of Alpheid Shrimp Associated with Gobiid Fish in the Northern Red Sea. *Marine Biology* 24: 259–268.

Karplus I, Thompson AR (2011) The Partnership between Gobiid Fishes and Burrowing Alpheid Shrimps. *The Biology of Gobies* 4.4: 559–607.

Karplus I, Tsumamal M, Szlep R (1972) Analysis of the Mutual Attraction in the Association of the Fish *Cryptocentrus cryptocentrus* (Gobiidae) and the Shrimp *Alpheus diiboutensis* (Alpheidae). *Marine Biology* 17: 275–283.

Masuda H (1999) *Marine Biology Guidebook*. TOKAI UNIVERSITY PRESS 404pp.

Minter NJ, Franks NR, Brown KAR (2012) Morphogenesis of an extended phenotype: four-dimensional ant nest architecture. *JOURNAL OF THE ROYAL SOCIETY Interface* 9 : 586–595.

Nickell LA, Atkinson RJA (1995) Functional morphology of burrows and trophic modes of three thalassinidean shrimp species, and a new approach to the classification of thalassinidean burrow morphology. *MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES* 128 : 181–197.

野村恵一 (2003) 日本に産するハゼ類と共生するテッポウエビ類の分類学的検討. *日本生物地理学会報*第 58 卷.

Palomar NK, Meñez MAJ, Karplus I (2005) Behavior of the burrowing shrimp *Alpheus macellarius* in varying gravel substrate conditions. *Japan Ethological Society and Springer-Verlag Tokyo* 23: 173–180.

Preston JL (1978) COMMUNICATION SYSTEMS AND SOCIAL INTERACTIONS
IN A GOBY-SHRIMP SYMBIOSIS. ANIMAL BEHAVIOUR 26(3): 791–803.

Seike K, Jenkins RG, Watanabe H, Nomaki H, Sato K (2012) Novel use of burrow casting
as a research tool in deep-sea ecology. Biology Letters 8: 648–651.

Seilacher A (2007) Arthropod Tunnel Systems, Trace fossil analysis : 45–60.

武田正倫 (1993) 節足動物 エビ類. フィールド図鑑 海岸動物 (改訂版) : 99–
118. 東海出版社, 東京.

山根英征, 横山正, 長田芳和, 山田卓三 (2004) ギギの繁殖生態と初期生活史.
魚類学雑誌 51(2) : 135–147.

Yanagisawa S (1984) Studies on the interspecific relationship between gobiid fish and
snapping shrimp II. Life history and pair formation of snapping shrimp *Alpheus*
bellulus. PUBLICATIONS OF THE SETO MARINE BIOLOGICAL
LABORATORY 29: 93–116.

柳沢康信 (1992) ハゼと同居するテッポウエビ. 朝日動物たちの地球 63 : 244–
245. 朝日新聞社, 東京.

Zwicker J, Smrzka D, Gier S, Goedert JL, Peckmann J (2015) Mineralized conduits are part of the uppermost plumbing system of Oligocene methane-seep deposits, Washington State (USA). *Marine and Petroleum Geology* 66 : 616–630.