



学術変革領域研究 (A)

共進化表現型創発: 延長された表現型の分子機構解明

Co-evolutionary Emergence of Extended Phenotypes

CEEP Newsletter

Vol. 2 No. S1 (2025)



号外 雄ヤドカリを“雌化”する？

寄生性フジツボ「フクロムシ」による宿主ヤドカリの形態的雌化を実証

表紙 フサフクロムシ *Peltogasterella gracilis* (左)とナガフクロムシ *Peltogaster* sp. (右)
に寄生されたケアシホンヤドカリ *Pagurus lanuginosus* (上)とホンヤドカリ *Pagurus filholi*
(下) (写真: 広島大学 豊田賢治)

Morphological feminization in hermit crabs (family Paguridae) induced by rhizocephalan barnacles

Asami Kajimoto, Aiko Iwasaki, Tsuyoshi Ohira, Kenji Toyota

Zoological Letters (2025) 11, Article 6

<https://doi.org/10.1186/s40851-025-00252-5>

Rhizocephalans (Thecostraca: Cirripedia) are parasitic crustaceans that infect a wide range of decapod hosts, including hermit crabs, crabs, and shrimps. These parasites exert profound effects on their hosts, inducing parasitic castration, suppressing the development of secondary sexual characteristics, feminizing male crabs, and altering male behavior to resemble that of females. In the present study, we examined the secondary sexual characteristics of two hermit crab species—*Pagurus lanuginosus* from Asari (Hokkaido, Japan) on the Sea of Japan coast and *Pagurus filholi* from Chikura (Chiba, Japan) on the Pacific coast—parasitized by *Peltogasterella gracilis* and *Peltogaster* sp., respectively. Specifically, we assessed the presence of secondary pleopods and the length of the right large cheliped. Our findings demonstrate that male *P. lanuginosus* and *P. filholi* parasitized by *P. gracilis* and *Peltogaster* sp. exhibit morphological changes and characteristics of females, confirming morphological feminization. The magnitude of parasitic effects on morphological feminization varies between the two host species depending on the rhizocephalan genus. Thus, the extent of feminization varies depending on the parasite genus. Notably, different parasite genera induced varying degrees of host modification, even within the same host species. Similarly, the level of feminization caused by a single parasite genus differed between host species. These results highlight the importance of understanding the characteristics of both the hermit crab host and rhizocephalan parasite in developing insights into parasitically induced morphological feminization.

雄ヤドカリを“雌化”する？

寄生性フジツボ「フクロムシ」による宿主ヤドカリの形態的雌化を実証

概要

神奈川大学の梶本麻未客員研究員と大平剛教授、東北大学の岩崎藍子助教、広島大学の豊田賢治助教らの研究グループは、寄生性のフジツボ「フクロムシ類」が宿主であるヤドカリで引き起こす“雄の形態的雌化現象”に着目し、形態的雌化の程度は寄生するフクロムシの種や宿主であるホンヤドカリ類の種類によって異なることを明らかにしました。本研究は、フクロムシとヤドカリの組み合わせによって「宿主改変能力の強さ」が異なることを明らかにした初めての研究であり、寄生生物の進化的戦略や、宿主との相互作用を理解する上で重要な知見となります。今回の研究成果により、脳や神経系における分子メカニズムの解明や、より多くのフクロムシ種との比較研究により、寄生による宿主操作の全容が明らかになることが期待されます。

本研究成果は、2025 年 6 月 6 日付で科学誌「*Zoological Letters*」に掲載されました。

研究成果のポイント

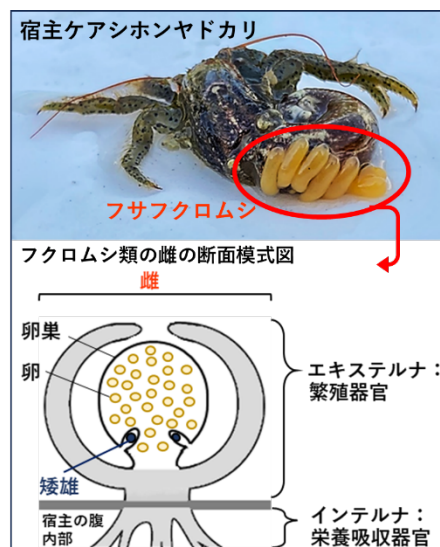
- フクロムシに寄生されたホンヤドカリ類の雄では、本来は雌にしか見られない第 2 腹肢の出現が確認された。特に、フサフクロムシに寄生された個体で出現頻度が高かった。
- フクロムシに寄生されたホンヤドカリ類の雄では、鉗脚の小型化(雌化傾向)が確認された。特に、フサフクロムシに寄生されたホンヤドカリでは、ケアシホンヤドカリよりも雌化が進んでいた。
- 寄生性のフジツボ「フクロムシ類」が引き起こす形態的雌化の程度は、寄生するフクロムシの種や宿主であるホンヤドカリ類の種類によって異なることが明らかになった。

1. 研究の背景

寄生虫は海洋生態系において極めて重要な役割を担い、宿主種の繁殖や個体群動態に大きな影響を及ぼすことがあります。なかでも、フジツボ下綱(Cirripedia: Rhizocephala)に分類され、ヤドカリ、カニ、エビなど多様な甲殻類に寄生するフクロムシ類は、寄生的去勢によって宿主の生殖能力を喪失させるため、宿主に深刻な影響を及ぼします。フクロムシ類はフジツボの仲間でありながら、甲殻類に特徴的な外骨格や体節を喪失しており、宿主への寄生に特化した形態を示します(図 1 上)。雌は宿主であるヤドカリの体内に根状の内部組織(インテルナ)を張り巡らせて栄養を吸収し、同時に神経支配を確立します。その後、宿主の腹部外側に袋状の卵嚢(エキステルナ)を形成します(図 1 上)。雄は雌と比べて著しく小さく(矮雄)、雌のエキステルナ内にある雄受容器に定着し、精子供給器官として機能します(図 1 下)。

フクロムシに寄生されたヤドカリでは、宿主である雄に対して二次性徴の形態的雌化が引き起こされることが知られています。例えば、雌に特有の卵保護器官である第 2 腹肢は、雄では通常痕跡的であるか、存在しません。しかし、フサフクロムシやナガフクロムシに寄生されたオホーツクホンヤドカリでは、雄にも第 2 腹肢が発達することが確認されています(Shiino, 1931; Oguro, 1955; Nielsen, 1970)。また、寄生されたオホーツクホンヤドカリの雄では、非寄生雄に比べて右鉗脚が短縮していることも報告されています(Oguro, 1955)。ただし、これまでの多くの研究は特定の宿主-寄生者ペアに焦点を当てたものであり、フクロムシの属間での影響の違いについては、依然として明らかにされていません。

本研究では、北海道小樽市朝里町で採集したケアシホンヤドカリ(図 2 上)と、千葉県南房総市千倉町で採集したホンヤドカリ(図 2 下)、ならびにそれぞれのヤドカリに寄生するフサフクロムシ(図 2 左)とナガフクロムシ(図 2 右)という 2 種のフクロムシに着目しました。これらの宿主ヤドカリについて、非寄生雄と、フクロムシ寄生雄における第 2 腹肢の出現頻度と、前甲長に対する鉗脚の長さを比較しました。さらに、2 種のフクロムシがそれぞれの宿主種に及ぼす形態変化の効果量を評価し、宿主に対する寄生効果の程度を明らかにしました。



(図 1) フクロムシ類の形態



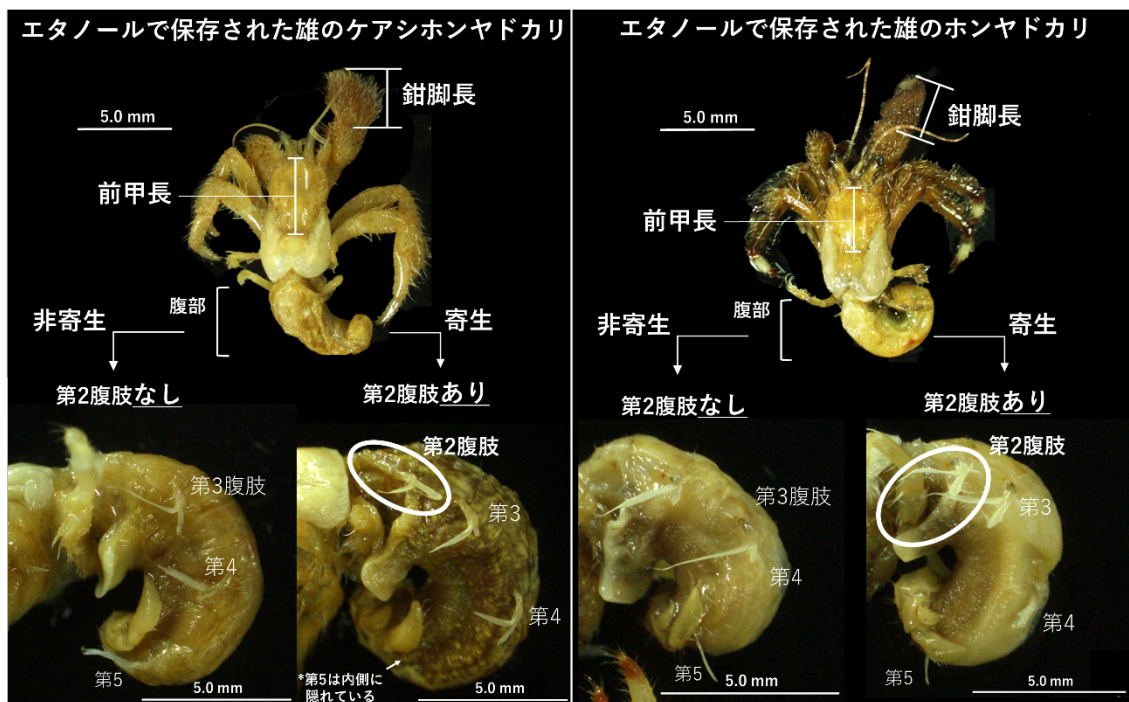
(図 2) フクロムシ類に寄生されたホンヤドカリ類

2. 研究手法

非寄生およびフクロムシ寄生ヤドカリについて、実体顕微鏡を用いて雌の生殖孔の有無を観察し、性判定を行いました。次に、第 2 腹肢(図 3)をもつ雄ヤドカリの出現頻度を記録し、寄生による雌化の指標としました。さらに、右側の鉗脚の長さ(図 3)をデジタルノギスで測定し、フクロムシの寄生が雄の形態に及ぼす影響、すなわち「どの程度雌らしい形態に変化したか」を定量的に評価しました。

第 2 腹肢の出現頻度については、非寄生雄と寄生雄の間で Fisher の正確確率検定を用いて統計的に比較しました。また、前甲長に対する相対的な鉗脚長の変化を評価するため、前甲長を共変量として用いて、回帰傾きの等質性を検定しました。寄生の有無による交互作用が認められなかった場合には、前甲長を共変量とした共分散分析(ANCOVA)を実施しました。

各ヤドカリ宿主種において、異なるフクロムシ種による形態的雌化の影響を比較するため、鉗脚長／前甲長の比に基づき効果量(Hedges' g)を算出しました。非寄生の雄および雌を基準とし、寄生雄との平均差を効果量として評価しました。



(図 3) 本研究で用いた雄ヤドカリの形態的雌化の指標 (Kajimoto et al., 2025 の図を改変)

3. 研究成果

1. 第2腹肢(Second pleopod, P2)の出現頻度

ケアシホンヤドカリおよびホンヤドカリの両種において、フクロムシに寄生された雄個体の一部に第2腹肢が確認されました。ケアシホンヤドカリでは、フサフクロムシに寄生された雄個体が、非寄生個体よりも有意に高頻度で第2腹肢を有していました(表1)。ナガフクロムシに寄生された個体では、フサフクロムシ寄生個体よりも有意に頻度が低い結果となりました。

ホンヤドカリにおいても同様に、フサフクロムシに寄生された雄では第2腹肢の出現頻度が非寄生個体よりも高く、ナガフクロムシ寄生個体ではフサフクロムシ寄生個体よりも頻度が著しく低い傾向が認められました。

2. 前甲長に対する相対的な鉗脚長の短縮

ケアシホンヤドカリにおいては、第2腹肢の有無にかかわらず、フサフクロムシ寄生雄で有意な鉗脚の短縮が認められ、その形態は雌に近づく傾向を示しました(図4左上)。一方、ナガフクロムシ寄生雄では鉗脚長に有意な変化はみられませんでした(図4左下)。

ホンヤドカリにおいても、フサフクロムシ寄生雄では第2腹肢の有無にかかわらず非寄生雄よりも鉗脚が短縮していました(図4右上)。ナガフクロムシ寄生雄でも同様の鉗脚の短縮が確認されました(図4右下)。

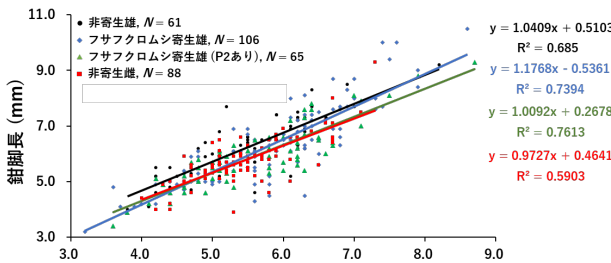
(表1) 第2腹肢(Second pleopod; P2)の出現頻度

(Kajimoto et al., 2025 の表を改変). * <0.01

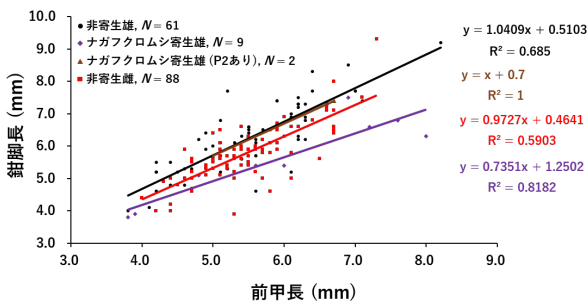
ヤドカリ		観察された個体数	
種	タイプ	P2 なし	P2 あり
ケアシホンヤドカリ	非寄生雄	61	4
	フサフクロムシ寄生雄	106	65
	ナガフクロムシ寄生雄	9	2
	非寄生雌	0	88
ホンヤドカリ	非寄生雄	40	10
	フサフクロムシ寄生雄	16	26
	ナガフクロムシ寄生雄	46	1
	非寄生雌	0	41

ケアシホンヤドカリ

非寄生雄 vs フサフクロムシ寄生雄

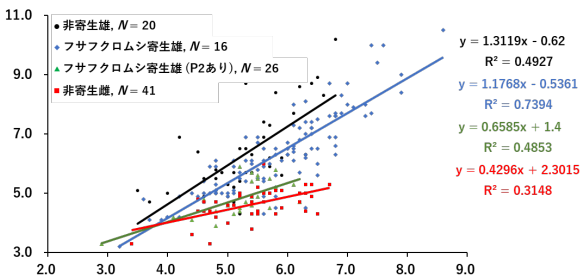


非寄生雄 vs ナガフクロムシ寄生雄

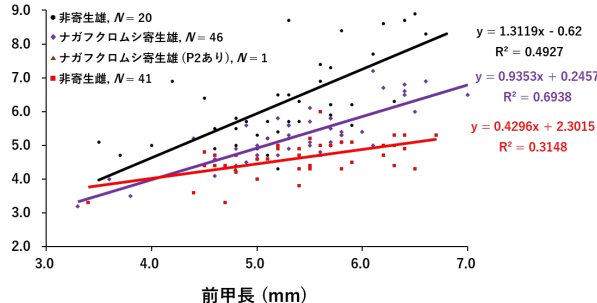


ホンヤドカリ

非寄生雄 vs フサフクロムシ寄生雄



非寄生雄 vs ナガフクロムシ寄生雄



(図4) フクロムシ寄生によるヤドカリ宿主の鉗脚長への影響 (Kajimoto et al., 2025 の図を改変).

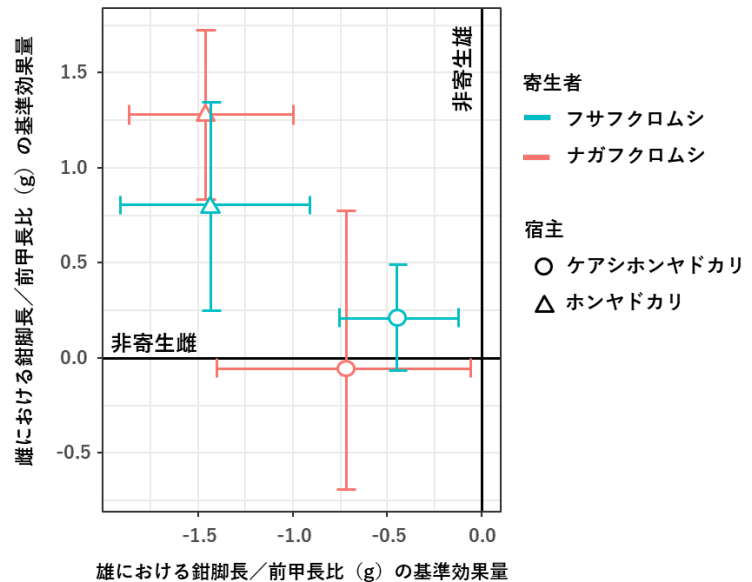
P2; 第2腹肢

3. 寄生効果量

フサフクロムシまたはナガフクロムシに寄生された雄では、両ヤドカリ宿主種において、非寄生雄よりも鉗脚長／前甲長比が有意に小さくなっていました(図5;x軸)。ただし、この形態的雌化の程度(x軸における負の効果量や、y軸における0からの乖離=非寄生雌への近さ)は、フクロムシの種と宿主種の組み合わせによって異なっていました。

フサフクロムシに寄生された雄ヤドカリのうち、ホンヤドカリの方がケアシホンヤドカリよりも、非寄生ヤドカリと比べて鉗脚がより小さくなっており、雌化がより進行していたことがわかりました。ナガフクロムシに寄生された場合にはこの傾向はみられませんでした(図5)。

これらの結果は、フクロムシの寄生が雄ヤドカリの形態に“雌化”を引き起こすこと、さらにその程度が寄生するフクロムシの種によって異なることを示しています。本研究は、フクロムシに寄生された雄のホンヤドカリ類において、体の一部が雌のように変化することを定量的に明らかにした初めての研究です。そして、雄のヤドカリが“どのフクロムシに寄生されるか(図6左)”によって、雌化の進行度が異なることを示しました。一方で、同じ種類のフクロムシが“どの種類のヤドカリに寄生するか(図6右)”によっても、雌化への進行度が異なることを明らかにしました。



(図5) 各ヤドカリ種におけるフクロムシ属間での寄生効果の大きさ(Kajimoto et al., 2025 の図を改変)

今後の展開

結果 1	ケアシホンヤドカリ				ホンヤドカリ			
	フサフクロムシ寄生		ナガフクロムシ寄生		フサフクロムシ寄生		ナガフクロムシ寄生	
第2腹肢をもつ雄ヤドカリの数	多	少	多	少	多	少	多	少
ハサミ脚のサイズ(未寄生の雄ヤドカリと比較)	小	変化なし	小	小	小	小	小	小
→ 同じ宿主の種類でも、寄生するフクロムシによって雌化の進行度が異なる								

結果 2	フサフクロムシが寄生する場合				ナガフクロムシが寄生する場合			
	ケアシホンヤドカリに寄生		ホンヤドカリに寄生		ケアシホンヤドカリに寄生		ホンヤドカリに寄生	
ハサミ脚の小型化の進行度	弱	強	弱	強	弱	強	弱	強
→ 同じフクロムシの種類でも、寄生対象のヤドカリによって雌化の進行度が異なる								

→ フクロムシとヤドカリの組み合わせによって「形態的雌化の程度」が異なることを証明

(図6) 本研究成果のまとめ

本研究は、フクロムシとヤドカリの組み合わせによって「宿主改変の強さ」が異なることを明らかにした初めての定量的比較研究です。これは、寄生生物の進化的戦略や、宿主との相互作用を理解する上で重要な知見です。今後は、脳や神経系における分子メカニズムの解明や、より多くのフクロムシ種との比較研究により、寄生による宿主操作の全容が明らかになることが期待されます。

掲載論文

題名: Morphological feminization in hermit crabs (family Paguridae) induced by rhizocephalan barnacles (フクロムシ類によるホンヤドカリ類の形態的雌化)

著者名: Asami Kajimoto, Aiko Iwasaki, Tsuyoshi Ohira, Kenji Toyota

掲載誌: Zoological Letters

掲載 URL: <https://doi.org/10.1186/s40851-025-00252-5>

問い合わせ先

梶本 麻未(かじもと あさみ)
神奈川大学総合理学研究所 客員研究員
TEL: 045-481-5661
E-mail: pt122365sl@jindai.jp

豊田 賢治(とよた けんじ)
広島大学大学院統合生命科学研究科 助教
TEL: 082-424-7894
E-mail: toyotak@hiroshima-u.ac.jp

CEEP Newsletter Vol. 2 No. S1

発 行:2025 年 7 月 14 日

発行者:学術変革領域(A)「共進化表現型創発:延長された表現型の分子機構解明」

(領域代表者 勝間 進)

編 集:CEEP Newsletter 編集委員会(編集責任者 深津 武馬)

領域 URL: <https://www.extended-phenotype.org/>