

令和 2 年 6 月 5 日現在

機関番号：14602

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2018

課題番号：15H04416

研究課題名(和文)性表現の進化：フジツボ類における適応的意義と維持機構の解明

研究課題名(英文) Evolution of sexual systems: their adaptive significance and mechanism of maintenance in barnacles

研究代表者

遊佐 陽一 (Yusa, Yoichi)

奈良女子大学・自然科学系・教授

研究者番号：60355641

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,600,000円

研究成果の概要(和文)：(1) 雄性異体である複数の種において、新たに遺伝マーカーを開発した。マーカーを用いて雌雄同体と矮雄の繁殖成功度を評価し、また生存率などの生活史形質を比較した。(2) 性表現の進化に関与した要因を探るため、フジツボ類の多くの種で性表現の種間比較を行った。(3) 雄性異体種において、移植実験により性表現が可塑的であることを示した。(4) 雌雄同体から矮雄への進化過程を理論的に解析し、実証研究と合わせて総説としてまとめた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

フジツボ類の性表現については未知のことが多く、本研究の成果によって、当該分野は理論・実証研究とも、かなり進展したと言えるだろう。フジツボ類は性表現が多様で、動物における性の多様性を考えるうえで重要な位置を占めるため、本成果は、動物の性全体を理解する上でも有用である。本研究を進めるうえでデンマークや台湾など複数の研究者の参画も得られ、本研究はフジツボの性を研究する国際的な研究チームを形成する核となった。

研究成果の概要(英文)：(1) We developed novel microsatellite markers for some androdioecious barnacles. We also compared the reproductive success and other reproductive characteristics of males and hermaphrodites in them. (2) We performed interspecific comparisons of sexual systems in many barnacle species. (3) We showed by transplanting experiments that sexual expressions are plastic to some extent in two androdioecious species. (4) We theoretically analyzed the evolutionary transitions from hermaphrodites to dwarf males, and reviewed both theoretical and empirical studies on sexual systems in barnacles.

研究分野：進化生態学

キーワード：進化 フジツボ 性表現 雌雄同体

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

多細胞生物の個体は、雄や雌、同時的雌雄同体（以下、単に雌雄同体と呼ぶ）、性転換といった性表現を示す。個体群レベルで見ると、これらの共存の仕方によって、雌雄異体や雌雄同体、雌雄同体と雄個体の共存（雄性異体 androdioecy）など様々な性システムがみられる。個体レベルの性表現は、究極的には個体の成長・雄機能・雌機能への資源配分の問題と考えられ、また個体群レベルの性システムは、様々な性表現を示す個体の共存状態とみなせる。つまり生物の多様な性に関わる諸問題は、時間軸に沿ってどのように各個体が成長・雄機能・雌機能に資源を投資するのか、同一個体群に異なる投資パターンをもつ個体がどのように共存するのか、またそれらはなぜなのかという3つの問いに集約される。

従来の性表現や性システムに関する研究は、理論的にも実証面においても、性配分理論と生活史理論という異なる枠組みにおいてなされてきた。性配分理論とは、生物がどのように雄機能と雌機能に資源を投資すべきなのかを考える理論（Charnov 1982）であり、生活史理論とは、成長と繁殖の資源配分スケジュールなどを扱う（Roff 1992）。これらはほとんど別の理論体系として構築され、統合的かつ普遍的な理論はほとんど提唱されていない。しかし、生物の多くが雌雄同体であり、実際に成長と雌雄両機能への配分比を変えていることから、これら2つの理論体系を統合させる必要があることは明らかである。申請者らはこれらの統合を目指して新理論を構築したが（Yamaguchi et al. 2013）、その適用範囲は限定的であり、性表現の一般理論には至っていない。

一般に、生命現象の理解のためには、適応的意義（なぜ？）だけでなく、機構（どのように？）についても明らかにする必要がある。性表現においては、メカニズムによる制約が性表現の最適化を阻む場合もあるため、メカニズムの解明はとりわけ重要な課題である。どのように性が決まるかというメカニズムのことを雌雄異体については性決定機構と呼んでいるが、一般化のためには、個体の性表現（雌や雄、雌雄同体など）がどのように決まるか、つまり「性表現決定機構」という広い枠組みの中で考えるべきである。

実証面において、このような性表現の諸問題に取り組むためには、大きく2つのアプローチがある。第1のアプローチは、特定の種を対象に、異なる性表現をとる個体の適応度を比較することである。第2のアプローチは、多くの種において性表現に影響する要因を調べる方法である。種は独立した単位ではないので、後者のためには系統関係を考慮した種間比較（系統的比較法）を行うことが必要である。しかし、申請者の知る限り、異なる性表現をとる個体間で適応度の比較は行われたことがない（雌雄異体を除く）。また、雌雄同体・雄性異体・雌雄異体など多様な性表現をとる動物における系統的比較研究は始まったばかりであり（Yusa et al. 2012）、性表現に影響する複数の要因を取り上げ、各要因の影響を評価した研究は、いまだに存在しない。

フジツボ類は、浅海から深海に住む固着性の甲殻類である。種（または個体群）ごとに、雌雄同体、雄性異体、雌雄異体という3つの異なる性システムが知られている。これらは Darwin が発見した（Darwin 1851）が、その意義や機構に関しては未解決のまま残されている。雄がいるときには、雄は同種の雌雄同体や雌よりも著しく小さく（矮雄と呼ばれる）、早いうちに成長から繁殖に資源投資を切り替えることから、生活史理論と性配分理論の統合を考える上でふさわしい材料である。また、雄が全く成長しないヨーロッパミョウガガイのような種から、成熟後も成長するオノガタウスエボシのような種まで種間変異が著しいため、雄の小型化を考える上でも興味深い進化系列を示している。以上より、フジツボ類は性表現を扱うのにふさわしい生物群である。

繁殖集団が小さくなると雌雄同体から雄性異体を経て雌雄異体になることが理論的に予測され（Charnov 1987）、実際にフジツボ類を用いた申請者らの研究で検証された（Yusa et al. 2012）。雄性異体は雌雄同体から雌雄異体への進化過程とみなせる点から特に重要であるが、実際の雄性異体は生物界でほとんど見られないとされている。しかし、その稀な雄性異体がフジツボ類では多く見られる（Weeks et al. 2006）。フジツボ類でなぜ雄性異体が多くみられるのかを理解することは、雌雄同体から雌雄異体への進化過程、さらには性表現の進化全般を考える上でキーとなる。

2. 研究の目的

本課題では、以下の実証研究と理論研究を進める。

(1) 適応度の評価：雄性異体のモデル種について、雌雄同体と矮雄の適応度を比較する。そのために、遺伝マーカーを開発し、父性判定によって繁殖成功率を評価する。また、異なる性表現をとる個体間で、生存率や成長量などの生活史形質を比較する。

(2) 種間比較：性表現の進化に関与してきた要因を探るため、フジツボ類の多くの種で性表現の種間比較を行う。

(3) 性表現の可塑性：雄性異体種において、移植実験により性表現決定機構を調べる。

(4) 理論研究：雌雄同体から矮雄への進化過程を解析する。また、性配分と生活史とを統一的に扱う理論を考案する。理論の予測を実際のデータを用いて検証する。

3. 研究の方法

(1) 適応度の評価

遺伝マーカーの開発：雄性異体種のオノガタウスエボシやハサミエボシなどにおいて、マイク

ロサテライトマーカー (MS) の開発を行った。ゲノム DNA からショットガンライブラリーを作製し、次世代 DNA シーケンサーを使ってシーケンスリード (塩基配列) を取得した。得られたリードのアセンブルを行い、得られたコンティグとシングルトンから MS 領域を探索した。リピートユニットが 2 から 6 塩基までという制約を設定し、検出された MS 領域を基に、PCR プライマーをソフトウェア上で設計した。それらのうち、一部について PCR プライマーを設計し、実際の DNA サンプルを用いてスクリーニングを行い、再現性やハーディ・ワインベルグ平衡を満たすなどの基準を基に、親子判定に利用できる MS マーカーを開発した。

繁殖成功度と生活史の比較：雄性異体種ハサミエボシなどのモデル種について、野外採集個体より DNA を抽出し、雌雄同体と矮雄の繁殖成功度を開発された MS マーカーを用いて比較した。また、異なる性表現をとる個体間で、生存率や成長量などの生活史形質を室内での飼育により比較を行った。

(2) 種間比較：多くのフジツボ類について、基本的な性表現のデータを集めた。なかでもミョウガガイ類は性表現が多様であるが、深海性で採集されることが稀なため、十分な情報が得られていない。博物館や共同研究者のサンプルを用いて、解剖により性表現を明らかにした。また、標本から DNA を抽出し、4 遺伝子を用いてフジツボ類の系統樹を描き、系統的種間比較によってフジツボ類の性表現の進化を解明した。

(3) 性表現の可塑性：雄性異体種であるヨーロッパミョウガガイおよびオノガタウスエボシにおいて、雄と雌雄同体を未成熟のうちに移植実験を行って、どの程度性表現が可塑的かどうかについて調べた。また、モデル生物化を意図して、ハサミエボシにおいて、卵から成体までの完全飼育を試みた。

(4) 理論研究：雌雄同体から矮雄への進化過程について、ダーウィン以来の既存の文献を網羅し、理論および実証研究の概観を試みた。また、性配分と生活史とを統一的に扱う理論について、時間的に変化する資源配分モデルを用いて解析した。さらに、配偶子を放出して受精する場合の性配分について、交尾する動物についての従来のモデルを改変して、モデルの作成を試みた。

4. 研究成果

(1) 適応度の評価

遺伝マーカーの開発：MS マーカーの開発をミョウガガイ属のヨーロッパミョウガガイおよびミョウガガイで行った。次世代シーケンサーで多量の塩基配列データを取得し、前者では 8 組、後者では 11 組の、父性判定に利用可能な MS マーカーを開発した。同様に、ウスエボシ属であるハサミエボシおよびオノガタウスエボシについても行い、前者で 8 組、後者では 11 組のマーカーを開発した。

繁殖成功度と生活史の比較：雄性異体種ハサミエボシにおいて、開発されたマーカーを用いて、10 集団について父性判定を行った。その結果、矮雄は雌雄同体の雄機能と同等以上の繁殖成功を得ていることが示唆された。また、矮雄と雌雄同体の生活史を室内飼育によって比較したところ、矮雄のほうが短命であることが示唆された。矮雄はほとんど成長しないが、雌雄同体の幼個体は大きく成長し、産卵もみられた。さらに、ヨーロッパミョウガガイの雄と雌雄同体が進化的に共存できる機構について考察し (Dreyer et al. 2017)、ミョウガガイ科 2 種の生活史の解明を行った (Yusa et al. 2019)。

(2) 種間比較：フジツボ類 20 種以上の性表現について、新たに知見を得た (Lin et al. 2015; Sawada et al. 2015; Dreyer et al. 2018)。これらを含め、かつ既存の文献を取りまとめ、多くの種で性表現や生活史、環境要因に関するデータを蓄積し、データベース化した。さらに、標本より DNA を抽出し、4 遺伝子を用いて系統的種間比較を行った結果、特に深海への進出とともに繁殖集団サイズが小さくなり、雌雄同体から矮雄および雌の進化がもたらされたことが示唆された (Lin et al. 2015)。

(3) ハサミエボシをモデル生物化するため、完全飼育を試みた。その結果、卵から幼生までの全ステージを得ることができたが、定着・変態には至らなかった (Wijayanti et al. 2017)。また、オノガタウスエボシの矮雄と雌雄同体のともに幼若個体について、相互交換実験を行った。その結果、矮雄と雌雄同体という性表現は固定的なものではなく、着生場所という環境要因によって影響を受ける形質であることが判明した (Wijayanti and Yusa 2016)。また、ヨーロッパミョウガガイにおいても、雄と雌雄同体の定着後の形態変化について詳細な観察を行い (Dreyer et al. 2018)、また移植実験を行った。その結果、性表現は環境要因によって影響されることが判明した (Hoeg et al. 2016)。

(4) 雌雄同体から矮雄への進化過程を資源配分モデルで解析した。進化的に安定な資源配分を

持つ同時的雌雄同体の繁殖集団の中に、1 個体だけ他人の体の上に着生する小さな雌雄同体が現れたとする。その個体の繁殖成功を最大にするような資源配分を計算した結果、体サイズが小さい雌雄同体は、雄機能への投資を促進させて矮雄になるということを示した。また、配偶子を放出して受精する場合の性配分について、基礎となるモデルを作成した。すべての個体は同じサイズで、同じ資源量 R を持つとする。また、個体間の距離が長くなるほど、精子到達割合（あるいは受精成功率）が低くなると仮定した。そのとき、最適な性配分を解析的に求めることができた。この解は精子到達割合の関数形によるので、その関数形を具体的に当てはめて、解の形を知る必要がある。また、精子が遠く届いて、受精成功が下らない場合（ランダム配偶）、最適性配分は 0.5 になり、フィッシャー性比に対応することがわかった。

さらに、フジツボ類の多様な性表現、および海産動物の性表現に関する理論的研究に関する知見を、それぞれ日本語および英語の総説論文としてまとめた（山口 2015; 遊佐 2017; Yamaguchi 2019; Yusa 2019）。

以上より、フジツボ類の性表現について、理論・実証研究ともに多くの知見が得られ、国際的にも当該分野を大きく進展させることができたと考えられる。しかし他方で、フジツボ類は多くの種を含む多様なグループである。深海性や寄生性の種を含め、広義のフジツボ類（Thecostraca）まで視野を広げると、ほとんど分かっていないことばかりである。また、モデル生物としてハサミエボシやヨーロッパミョウガガイについて理解を深めることができたが、室内での完全飼育には成功していないため、性分化や性決定機構などについては不明のままである。今後、対象を広義のフジツボ類に広げつつ、特定種についての研究をさらに深化させ、さらにフジツボ類をモデルとしつつ海洋生物全般の性表現について考える必要がある。

< 引用文献 >

- (1) Charnov EL. 1982. *The Theory of Sex Allocation*. Princeton Univ. Press.
- (2) Roff D. 1992. *Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Springer.
- (3) Yamaguchi S. et al. 2013. *J. Theor. Biol.* 320, 1-9.
- (4) Yusa Y. et al. 2012. *Proc. Royal Soc. B.* 279, 959-966.
- (5) Darwin C. 1851. *A Monograph on the Sub-class Cirripedia. I. The Lepadidae*. Ray Society.
- (6) Charnov EL. 1987. In: Southward, A.J. (Ed.), *Barnacle Biology*. Belkema.
- (7) Weeks SC et al. 2006. *Integr. Comp. Biol.* 46, 449-464.

その他、結果で引用した本研究課題の成果については、「主な発表論文等」を参照のこと。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計17件（うち査読付論文 15件 / うち国際共著 8件 / うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Dreyer N, Yusa Y, Gale A, Melzer RR, Yamato S, Hoeg JT	4. 巻 184
2. 論文標題 In the footsteps of Darwin: dwarf male attachment sites in scalpellid barnacles (Crustacea: Cirripedia: Thoracica) -implications for phylogeny and the evolution of sexual systems	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Zoological Journal of the Linnean Society	6. 最初と最後の頁 999-1023
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/zoolinnean/zly018	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Dreyer N, Hoeg JT, Hess M, Sorensen S, Spremberg U, Yusa Y	4. 巻 18
2. 論文標題 When dwarf males and hermaphrodites copulate: first record of mating behaviour in a dwarf male using the androdioecious barnacle Scalpellum scalpellum (Crustacea: Cirripedia: Thoracica)	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Organisms Diversity & Evolution	6. 最初と最後の頁 115 ~ 123
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s13127-017-0349-z	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Uchino T, Hosoda E, Nakamura Y, Yasuike M, Mekuchi M, Sekino M, Fujiwara A, Sugaya T, Tanaka Y, Kumon K, Agawa Y, Sawada Y, Sano M, Sakamoto T	4. 巻 49
2. 論文標題 Genotyping-by-sequencing for construction of a new genetic linkage map and QTL analysis of growth-related traits in Pacific bluefin tuna	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Aquaculture Research	6. 最初と最後の頁 1293 ~ 1301
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/are.13584	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 關野正志, 中道礼一郎, 藤原篤志, 西木一生, 松原和純, 岩崎裕貴, 鈴木伸明	4. 巻 46
2. 論文標題 DNA親子判別における一塩基多型(SNPs)の有効性の検証	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 水産育種	6. 最初と最後の頁 79 ~ 85
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 安藤大樹, 池田 実, 關野正志, 菅谷琢磨, 片町太輔, 與世田兼三, 木島明博	4. 巻 46
2. 論文標題 ヒラメ集団における遺伝的多様性評価のためのマイクロサテライトDNAマルチプレックスPCRシステムの構築	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 水産育種	6. 最初と最後の頁 65 ~ 76
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 遊佐陽一	4. 巻 34
2. 論文標題 フジツボ類にみられる性表現とその多様性	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Sessile Organisms	6. 最初と最後の頁 13-18
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.4282/sosj.34.13	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Wijayanti, H., Yusa, Y., Kado, R.	4. 巻 90
2. 論文標題 Larval development of the epizoic barnacle <i>Octolasmis unguisiformis</i> Kobayashi & Kato, 2003 (Cirripedia: Pedunculata)	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Crustaceana	6. 最初と最後の頁 321-336
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1163/15685403-00003654	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Nielsen, S., Hoeg, J. T., Yusa, Y.	4. 巻 55/ 14
2. 論文標題 Host relation, size and reproduction in the burrowing barnacle <i>Trypetesa lampas</i> (Hancock) (Crustacea Cirripedia Acrothoracica).	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Zoological Studies	6. 最初と最後の頁 1-10
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.6620/ZS.2016.55-14	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Nanami, A., Saitoh, K., Sekino, M.	4. 巻 33
2. 論文標題 Development of 18 microsatellite markers for the white-streaked grouper, <i>Epinephelus ongus</i> (Bloch, 1790).	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Applied Ichthyology	6. 最初と最後の頁 121-123
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 山口幸・吉田隆太・遊佐陽一	4. 巻 25
2. 論文標題 サテライトシンポジウム報告「フジツボ類(蔓脚亜綱)の生物学」	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Cancer	6. 最初と最後の頁 1-6
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Wijayanti, H., Yusa, Y.	4. 巻 230
2. 論文標題 Plastic Sexual Expression in the Androdioecious Barnacle <i>Octolasmis warwickii</i> (Cirripedia: Pedunculata)	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Biological Bulletin	6. 最初と最後の頁 51-55
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yasuda, N., Miyamoto, N., Fujiwara, Y., Yamamoto, T., Yusa, Y.	4. 巻 108
2. 論文標題 Effects of food availability on growth and reproduction of the deep-sea pedunculate barnacle <i>Heteralepas canci</i>	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Deep Sea Research Part I	6. 最初と最後の頁 53-57
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.dsr.2015.12.008	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Hoeg, J. T., Yusa, Y., Dreyer, N.	4. 巻 118
2. 論文標題 Sex determination in the androdioecious barnacle <i>Scalpellum scalpellum</i> (Crustacea Cirripedia)	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Biological Journal of the Linnean Society	6. 最初と最後の頁 359-368
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Lin, H.-C., Hoeg, J. T., Yusa, Y., Chan, B. K. K.	4. 巻 91
2. 論文標題 The origins and evolution of dwarf males and habitat use in thoracican barnacles	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Molecular Phylogenetics and Evolution	6. 最初と最後の頁 1-11
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ympcv.2015.04.026	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Sawada, K., Yoshida, R., Yasuda, K., Yamaguchi, S., Yusa, Y.	4. 巻 134
2. 論文標題 Dwarf males in the epizoic barnacle <i>Octolasmis unguisiformis</i> and their implication for sexual system evolution	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Invertebrate Biology	6. 最初と最後の頁 162-167
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ivb.12083	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Dreyer, N., Sorensen S., Yusa Y., Sawada K., Nash D. R., Svennevig N., Hoeg J. T.	4. 巻 124
2. 論文標題 Sex allocation and maintenance of androdioecy in the pedunculated barnacle <i>Scalpellum scalpellum</i> (Crustacea: Cirripedia: Thoracica)	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biological Journal of the Linnean Society	6. 最初と最後の頁 776-788
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/biolinnean/bly081	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Yusa, Y., Yasuda, N., Yamamoto, T., Watanabe, H. K., Higashiji, T., Kaneko, A., Hoeg, J. T.	4. 巻 57
2. 論文標題 Direct growth measurements of two deep-sea scalpellid barnacles, <i>Scalpellum stearnsii</i> and <i>Graviscalpellum pedunculatum</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Zoological Studies	6. 最初と最後の頁 1-8
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.6620/ZS.2018.57-29	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計6件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 遊佐陽一
2. 発表標題 寄生性フジツボ・トサカエボシのアグレッシブな摂食
3. 学会等名 日本甲殻類学会・日本貝類学会共催シンポジウム「捕食・被食と殻の役割」(招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 關野 正志, 中道 礼一郎, 黒川 忠英, 干川裕
2. 発表標題 DNA親子判別に基づくエゾアワビの再生産の検証
3. 学会等名 日本水産学会春季大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Wijayanti, H., Yusa, Y.
2. 発表標題 Plastic sexual expression in the androdioecious barnacle <i>Octolasmis warwickii</i>
3. 学会等名 日本甲殻類学会
4. 発表年 2015年

1. 発表者名 Larsen, S., Hoeg, J. T., Yusa, Y.
2. 発表標題 Host relation, size, and reproduction in the burrowing barnacle <i>Trypetesa lampas</i> (Hancock) (Acrothoracica)
3. 学会等名 Symposium on the Biology of Cirripedia
4. 発表年 2015年

1. 発表者名 Yoichi Yusa
2. 発表標題 Why be androdioecious?: the barnacle case
3. 学会等名 International Symposium of Frontiers in Biology and Ecology of Thecostraca (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 松野(為近)昌美, 和田哲, 遊佐陽一
2. 発表標題 同時的雌雄同体 ミネフジツボ <i>Balanus rostratus</i> の性配分
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計3件

1. 著者名 日本甲殻類学会	4. 発行年 2017年
2. 出版社 成山堂書店	5. 総ページ数 171
3. 書名 エビ・カニの疑問50	

1. 著者名 山口幸	4. 発行年 2015年
2. 出版社 共立出版	5. 総ページ数 163
3. 書名 海の生き物はなぜ多様な性を示すのか	

1. 著者名 Leonard JL	4. 発行年 2019年
2. 出版社 Springer Nature	5. 総ページ数 450
3. 書名 Transitions Between Sexual Systems	

〔産業財産権〕

〔その他〕

奈良女子大学水圏生態学研究室 http://www.nara-wu.ac.jp/bio/yusa/index.html

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	關野 正志 (Sekino Masashi) (90371799)	国立研究開発法人水産研究・教育機構・中央水産研究所・グループ長 (82708)	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分 担 者	山口 幸 (Yamaguchi Sachi) (20709191)	奈良女子大学・大和・紀伊半島学研究所・協力研究員 (14602)	