

令和元年5月12日現在

機関番号：10101

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K18597

研究課題名(和文)底生動物による海藻葉上固着生活獲得までの進化史の解明

研究課題名(英文)How did benthic animals obtain the tubicolous and epifaunal mode of life?

研究代表者

角井 敬知(Kakui, Keiichi)

北海道大学・理学研究院・講師

研究者番号：70723360

交付決定額(研究期間全体):(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文):本研究は、タナイス目甲殻類を対象に、底生動物である彼らがいかにして不安定な海藻葉上での固着生活を獲得するに至ったのかを明らかにすることを目的とした。研究期間中、固着生活に必須である糸分泌機構に特に注目し、分類学的、系統学的、形態学的研究、飼育実験を実施した。その結果、タナイス目で見つかっていなかった新規の糸分泌機構を発見したほか、数多くの日本未記録の糸分泌グループを発見し、タナイス目における糸分泌機構に関する進化史は、研究開始以前に考えられていたよりもかなり複雑であったことを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

海藻・海草からなる藻場は、非常に多様な生物に利用されており、沿岸生態系の生物多様性を考える上で重要な環境である。本研究は、タナイス目甲殻類を対象に、底生動物である彼らがいかにして不安定な海藻葉上での固着生活を獲得するに至ったのかを明らかにすることを目的とした。研究期間中、固着生活に必須である糸分泌機構に特に注目し、分類学的、系統学的、形態学的研究、飼育実験を実施した。その結果、タナイス目で見つかっていなかった新規の糸分泌機構を発見したほか、数多くの日本未記録の糸分泌グループを発見し、タナイス目における糸分泌機構に関する進化史はこれまで考えられていたよりも複雑であったことを明らかにした。

研究成果の概要(英文):This project aims to illustrate how benthic animals obtained the tubicolous and epifaunal mode of life, which focuses on the crustacean order Tanaidacea. During the project, the thread-producing system in this crustacean group was mainly investigated. Through taxonomical, phylogenetical, and morphological approaches and rearing experiments, this project discovered the novel mucus-secreting system in Tanaidacea and many tube-dwelling tanaidacean families/genera/species undiscovered in Japan, and revealed that the evolution of thread-producing system in Tanaidacea is more elaborate than previously assumed.

研究分野：動物系統分類学

キーワード：タナイス 糸分泌 タナイス目 分類 系統進化 適応

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

歩行・掘削生活を主とする底生動物にとって、潮流により絶えず揺れ動き不安定な海藻や海藻の葉上は進出の難しい環境であり、固着生活まで獲得した動物群は限られる。海藻葉上固着生活の獲得に成功した底生動物群の一つに、タナイス目甲殻類が挙げられる。タナイス類はヨコエビ類や等脚類などの含まれるフクロエビ上目に属する、主として海域に生息する体長数ミリメートル程度の小型底生動物である。底生のタナイス類には、単純なトンネルを作成しその中で生活するというグループ(トンネル生活者)に加え、粘液を分泌して管状の巣を作成しその中で生活するというグループ(棲管作成者)が知られる。棲管作成者の一部が、海藻葉上固着生活を獲得したと考えられている。

タナイス類の棲管作成者が備える粘液分泌システムとしては、長い間、胸部体節内に分泌腺を持ち、腺から伸びた導管が歩脚内を進み、歩脚末端にて開口する「胸節腺型」のみが知られていたが、2014年に研究代表者らにより、歩脚内に分泌腺を持つ「歩脚腺型」が発見された。海藻葉上固着生活を行うグループは胸節腺型の粘液分泌システムを備える。

タナイス目内の系統関係は未解明な部分が多いが、2011年に研究代表者らが行った18S rRNA遺伝子の配列情報をもとにした分子系統解析の結果、トンネル生活者、歩脚腺型粘液分泌システムを備えた底生の棲管作成者、胸節腺型粘液分泌システムを備えた底生の棲管作成者、同システムを備えた海藻葉上固着生活を行う棲管作成者の順に、タナイス類の進化史上現われてきた可能性が示唆されている。

2. 研究の目的

本研究の目的は、底生動物がいかにして不安定な海藻葉上での固着生活を獲得するに至ったかについて、タナイス目甲殻類をモデルに理解を試みることである。そのために、トンネル生活者から胸節腺型粘液分泌システムを備えた海藻葉上固着生活者までを網羅的に採集し、比較形態学的・分子系統学的研究を行い、タナイス目における底生生活から海藻葉上固着生活までの進化史解明を目指した。

3. 研究の方法

本研究は大きく、採集調査、分子系統解析、形態観察に分けられる。採集調査は、浅海性グループについては潮間帯域での海藻などの基質の洗い出し採集、スクーバ潜水による海底基質採集などを行うことでサンプルを収集した。深海性グループについては、三重大学附属練習船勢水丸やJAMSTECの深海調査研究船かいれいなどの調査航海に参加し、底曳網や無人潜水艇を用いたサンプリングを実施した。分子系統解析については、複数の分子マーカーを用いた解析を目指した。形態観察は、走査型電子顕微鏡を用いた微細構造観察手法や組織学的手法を用いて進めた。

4. 研究成果

採集調査の結果、日本から報告の無かった高次分類群や海生脊椎動物(ウミガメ類)の体表生グループ、未記載属と判断される種などが多数採集されたため、形態観察と並行してそれらの記載を進めた。具体的には、北海道沿岸域より得られたTanaopsidae科に属する*Tanaopsis japonica* Kakui and Shimada, 2017の新種記載(雑誌論文)、屋久島に産卵のため上陸したアカウミガメ体表上より得られたタナイス科に属する*Hexapleomera urashima* Tanabe et al., 2017の新種記載(雑誌論文)および新しい生息環境の報告(雑誌論文)、下地島の海底洞窟より得られたチヂミタナイス科に属する*Haimormus shimojiensis* Kakui and Fujita, 2018の新属新種記載(雑誌論文)、東北太平洋岸沖の水深1890mより得られたAnarthruridae科に属する*Tsuranarthrura shinsei* Kakui and Tomioka, 2018の新属新種記載(雑誌論文)、西表島浅海域より得られたホソツメタナイス科に属する*Parakonarus*属の1種の新種記載(雑誌論文)までを研究期間中に実施した。

分子系統解析については、分子情報の全く無かったTanaopsidae科、Anarthruridae科においてそれぞれ18S rRNA、COI遺伝子の配列情報を公表したほか(雑誌論文)、その他の遺伝子についても配列決定を行った。また、分子マーカーの系統解析における解像度の評価の一環として、タナイス科におけるCOI遺伝子の部分配列情報の解像度について調査を行い、同分子マーカーは、タナイス科における属間系統関係の解析には不適であることを示した(雑誌論文)。上記に加え、本研究では、他の節足動物の高次分類群間の系統解析でよい成果を挙げていることを目指し、RNAサンプルの収集を進めていたが、2018年9月6日未明に起きた北海道胆振東部地震の影響による数日間わたる停電の結果、そのほとんどを失い、配列決定まで実施することは出来なかった。

形態観察については、歩脚腺型粘液分泌システムの三次元超微形態の観察を進めた。また採集地からの生体輸送の過程で、トンネル生活者だと考えられていた*Parapseudes algicola* (Shiino, 1952)(図1, Parapseudidae科)が粘液で棲管を作成している可能性を偶然見出したため、本種の形態について研究を行った。行動観察、走査型電子顕微鏡を用いた体外・体内の形態観察、組織学的観察の結果、本種は胸節腺型とも歩脚腺型とも異なる、腹尾節腺型の粘液分泌システムを備えた底生の棲管作成者であることが明らかとなった。具体的には、本種は

胸節内・歩脚内に大型の分泌器官を欠いていたが、体の最後方の節である腹尾節内に消化管に開口する一対の分泌腺を有し、肛門を同分泌腺からの分泌物（粘液）の射出口として用いるシステムであった（図2）（雑誌論文 ）。今回の発見により、タナイス目の粘液分泌システムには3種が知られることとなり（図3）、タナイス目における底生生活から海藻葉上固着生活までの進化史は、従来考えられていたよりも複雑なものであったことが明らかとなった。

以上の研究に加え、採集調査の過程で得られたサンプルに基づき、調査航海で得られた底生生物のリストや、原記載以来報告の無かった寄生性甲殻類に関する再記載を論文として公表した（雑誌論文 ）。



図1 . *Parapseudes algicola* (Shiino, 1952)の生時背面写真 . 矢印, 腹尾節 . スケール1 mm. Kakui and Hiruta (2017) より転載 .

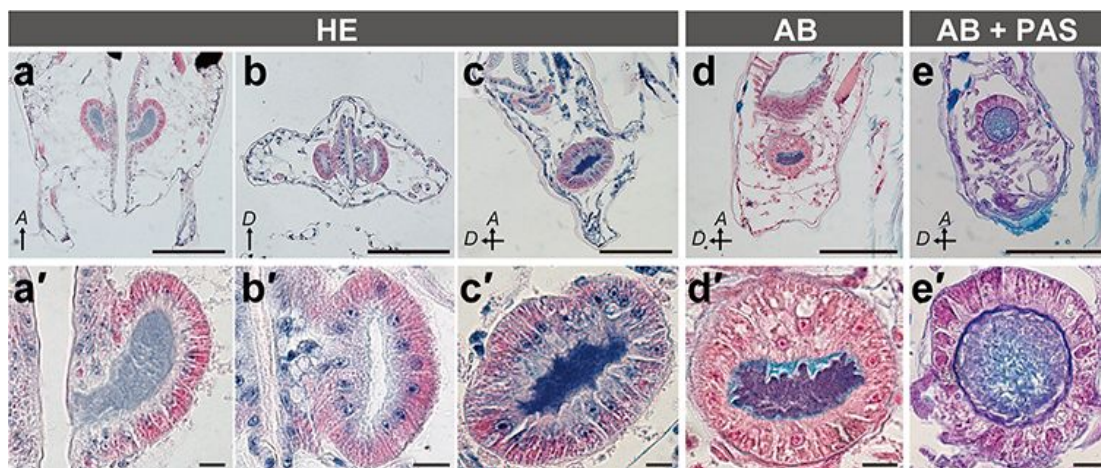


図2 . *Parapseudes algicola* (Shiino, 1952)の腹尾節の組織切片像 . a, 水平面 HE 染色像 ; b, 横断面 HE 染色像 ; c, 矢状面 HE 染色像 ; d, 矢状面アルシアンブルー染色像 ; e, 矢状面アルシアンブルー + PAS 染色像 ; a'-e' , a-e における分泌腺の拡大像 . スケール0.1 mm (a-e) ; 0.01 mm (a'-e') . A, 前方 ; D, 背側 . Kakui and Hiruta (2017) より転載 .

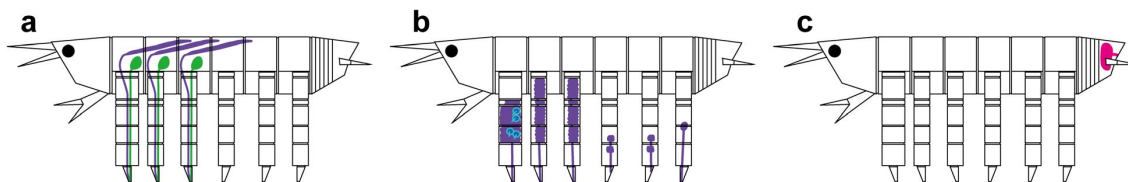


図3 . タナイス目甲殻類で知られる粘液分泌システム . a-c, 胸節腺型, 歩脚腺型, 腹尾節腺型 . Kakui and Hiruta (2017) より転載 .

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 9件)

Kakui K, Shimomura M, Kimura S, Kimura T (in press) Topotype-based DNA barcode of the parasitic isopod *Pseudione nephropsi* (Bopyridae), with a supplementary morphological description. *Species Diversity*. 【査読有り】

Kakui K, Uyeno D, Naruse T (in press) First molecularly confirmed conspecific male and female pair in Konariinae (Crustacea: Tanaidacea), with the description of a new species. *Species Diversity*. 【査読有り】

Kakui K, Tanabe Y (2018) First report of the chelonophilic tanaidid *Hexapleomera urashima* from an environment other than the surface of sea turtles. *Fauna Ryukyuan* 45: 5-8. 【査読有り】

Kimura T, Kimura S, Jimi N, **Kakui K**, Tomioka S, Oya Y, Matsumoto Y, Tanabe Y, Hasegawa N, Hookabe N, Homma R, Hosoda Y, Fujimoto S, Kuramochi T, Fujita T, Ogawa A, Kobayashi I, Ishida Y, Tanaka H, Onishi H, Shimetsugu M, Yoshikawa A, Tanaka M, Kushida Y, Maekawa Y, Nakamura R, Okumura J, Tanaka K. (2018) Benthic deep-sea fauna in the Sea of Kumano, Mie Prefecture, Japan. *Annals of Field Research and Technology Mie University* 16: 1-32. [In Japanese with English abstract] 【査読無し】

Kakui K, Tomioka S (2018) *Tsuranarthrura shinsei*, a new genus and species in Anarthruridae (Crustacea: Tanaidacea) from the Northwestern Pacific. *Species Diversity* 23: 61-68. 【査読有り】

Kakui K, Fujita Y (2018) *Haimormus shimojiensis*, a new genus and species of Pseudozeuxidae (Crustacea: Tanaidacea) from a submarine limestone cave in Northwestern Pacific. *PeerJ* 6: e4720. doi: 10.7717/peerj.4720 【査読有り】

Tanabe Y, Hayashi R, Tomioka S, **Kakui K** (2017) *Hexapleomera urashima* sp. nov. (Crustacea: Tanaidacea), a tanaidid epibiotic on loggerhead sea turtles at Yakushima Island, Japan. *Zootaxa* 4353: 146-160. 【査読有り】

Kakui K, Hiruta C (2017) Tube construction by a tanaidacean crustacean using a novel mucus secretion system involving the anal opening. *Zoological Letters* 3: 20. doi: 10.1186/s40851-017-0082-7 【査読有り】

Kakui K, Shimada D (2017) A new species of *Tanaopsis* (Crustacea: Tanaidacea) from Japan, with remarks on the functions of serial ridges and grooves on the appendages. *Zootaxa* 4282: 324-336. 【査読有り】

<https://eprints.lib.hokudai.ac.jp/dspace/handle/2115/66369>

〔学会発表〕(計 7件)

角井敬知, 自見直人, 大矢佑基, 藤原義弘, 矢吹彬憲, 下村通誉, 柳 研介, 上野大輔, 広瀬雅人, 田中隼人, 藤本心太, 小川晟人, 岡本章玄, 久野光輝 (2019) かいれい KR18-15 航海により南西諸島周辺から得られた深海生物. *ブルーアースサイエンス・テク* 2019.

嶋田大輔, **角井敬知**, 藤原義弘 (2018) 研究船「みらい」調査航海で得られた海産自由生活性線虫の生物多様性. 日本線虫学会 第 26 回大会.

角井敬知, 蛭田千鶴江 (2017) タナイス目甲殻類で見つかった新規の粘液分泌機構. 日本動物学会 第 88 回大会.

角井敬知, 蛭田千鶴江 (2017) パラブセウデス科(甲殻亜門タナイス目)で見つかった棲管性種について. 日本動物分類学会 第 53 回大会.

田邊優航, 林 亮太, 富岡森理, **角井敬知** (2017) “体長 3 mm の浦島太郎”アカウミガメ背甲上より得られた *Hexapleomera* (タナイス目) の 1 未記載種. 日本動物分類学会 第 53 回大会.

角井敬知, 嶋田大輔 (2016) Tanaopsidae (タナイス目) の 1 未記載種の報告と摩擦音器様構造について. 日本動物分類学会 第 52 回大会.

角井敬知, 蛭田千鶴江 (2016) 日本産 *Nesotanais* (タナイス目) の分類学的・生殖生物学的研究. 日本動物分類学会 第 52 回大会.

〔図書〕(計 0件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0件)

取得状況(計 0件)

〔その他〕

○一般公開講演会・セミナー等での招待講演(計 2件)

未知の現象を記載する重要性. 2018 年度 秋山財団贈呈式. 2018 年 9 月 5 日.

参考: <http://www.akiyama-foundation.org/news/3275.html>

タナイス目甲殻類による糸利用. 第 283 回三崎談話会. 2018 年 2 月 21 日.

参考: http://www.mmbs.s.u-tokyo.ac.jp/research/MiuraLab/mmbs_seminar283.html

○所属機関プレスリリース(計 2 件)

琉球列島の海底洞窟から新種のタナイス目甲殻類を発見. 2018 年 5 月 21 日.

参考: <https://www2.sci.hokudai.ac.jp/faculty/research-news/2662>

「体長数ミリの浦島太郎」アカウミガメの甲羅の上からタナイス目甲殻類の新種を発見.
2017 年 11 月 22 日.

参考: <https://www2.sci.hokudai.ac.jp/faculty/research-news/2679>

6. 研究組織

(1)研究分担者 無し

(2)研究協力者 無し

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。