

令和 6 年 6 月 21 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2019～2023

課題番号：19K06800

研究課題名（和文）海の底から泳ぎ出す：小型底生甲殻類による泳ぐ矮雄の獲得と進化史

研究課題名（英文）Evolution of swimming dwarf males in small benthic crustaceans

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、タナイス目甲殻類で見出された「雌雄ともに生涯を通じて分散能力がとて  
も低い動物群による矮雄（メスの体サイズの半分以下しかない小さなオス）の獲得」という現象について、分類  
学的、系統学的、形態学的アプローチからその進化史を理解することを目的とした。研究期間中、タナイス目内  
の高次分類群間の信頼性の高い系統樹を作成したほか、複数の未記載種と複数種の性表現に関する記載を行い、  
タナイス目における矮雄が、従来考えられていたほど特殊な発生経路を経ない可能性があることを明らかにし  
た。

研究成果の学術的意義や社会的意義

矮小なオス、つまり矮雄は様々な動物群で知られるが、タナイス目の矮雄は、雌雄ともに生涯を通じて分散能力  
がとて低い動物群における矮雄の例として興味深い存在である。本研究期間中、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、タナイス目内の高次分類群間の信頼性の高い系統樹を作成したほか、  
複数の未記載種と複数種の性表現に関する記載を行い、タナイス目における矮雄が、従来考えられていたほど特  
殊な発生経路を経ない可能性があることを明らかにした。

研究成果の概要（英文）：This project aims to illustrate how tanaidaceans obtained the dwarf males.  
Through taxonomical, phylogenetical, and morphological approaches and rearing experiments, this  
project provided a robust phylogenetic tree for Tanaidacea, described several new species, and  
illustrated sexual and reproductive aspects of several tanaidaceans, suggesting that dwarf males may  
be produced by simpler developmental pathways than expected.

研究分野：動物系統分類学

キーワード：甲殻類 矮雄 系統進化 タナイス 分類 性表現

## 様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

メスの体サイズの半分以下しかない小さなオスである「矮雄」は様々な動物群で報告されており、有名なものとして魚類のチョウチンアンコウ、環形動物のボネリムシ、甲殻類のミョウガガイなどが挙げられる。後生動物において矮雄の獲得はどのような条件のもと起こるのか、またどのように進化してきたのかという問いは、現在も盛んに研究されているが、少なくともメスが定住性であることと性比がオスに偏っていることが強く関係しているとされ、さらにこれまで研究されてきた矮雄をもつ水生無脊椎動物は、浮遊幼生期を持つ動物群に限られていた。

タナイス目は、体長数ミリ程度の水生甲殻類の一群である。あらゆる海域に生息し、一部グループを除き、雌雄ともに海底中に棲管を作って住む底生生物である。性比に偏りはないか、メスに偏っているとされる。タナイス類はメスが体の腹側に育房を持ち、そこで卵を親に似た形の子供になるまで保育するため、浮遊幼生期を持たない。このように、性比がオスに偏っておらず、かつ浮遊幼生期を持たないタナイス類であるが、矮雄が知られていた。これまで研究されていた矮雄をもつ水生無脊椎動物とは異なる性質を持ったタナイス類における矮雄の研究は、後生動物における矮雄の進化を理解するうえで、非常に重要と考えられた。

### 2. 研究の目的

本研究は、タナイス類の矮雄の進化史を分類学的、系統学的、形態学的アプローチから理解することを目的とした。そのために、タナイス類を網羅的に採集し、対象種の種実体を明らかにし、性表現・生殖様式の記載を進め、分子系統学的解析を行った。

### 3. 研究の方法

本研究は、採集調査、形態観察、飼育実験、分子系統解析に大きく分けられる。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 学術研究船白鳳丸などの調査航海に参加し、底曳網を用いたサンプリングを実施した。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。飼育実験は、単離飼育と集団飼育を組み合わせで行った。分子系統解析については、単一分子マーカーを用いた解析、ミトコンドリアゲノム情報を用いた解析、トランスクリプトーム情報を用いた解析を行った。

### 4. 研究成果

採集調査の結果、日本未報告属を含む多数の未記載種が採集されたため、形態観察と並行してそれらの記載を進めた。具体的には、琉球列島の海底洞窟から得られた *Paradoxapseudes shimojiensis* の新種記載 (Kakui and Fujita 2020)、北海道沿岸から得られた *Zeuxo ezoensis* の新種記載 (Okamoto et al. 2020)、相模湾から得られた *Hamatipeda kohtsukai* の新種記載 (Kakui and Hiruta 2022a: Zool Sci)、西日本の汽水域から得られた *Sinelobus kisui* の新種記載 (Hirano and Kakui 2022)、千葉県沿岸から得られた *Zeuxo molybi* の新種記載 (Okamoto and Kakui 2022)、沖縄県沿岸と熊野灘から得られた *Chondrochelia sublitoralis* と *Neoleptocheilia japonica* の 2 新種記載 (Sato et al. 2023 (図 1))、水族館から得られた *Apseudes ranma* の新種記載 (Matsushima and Kakui 2024) までを研究期間中に実施した。

形態観察と飼育実験の結果に基づき、以下 3 報において性表現・生殖様式に関する記載を行った。具体的には、*Nesotanais* sp. aff. *ryukyuensis* については、(1) 雌性先熟型の性転換種であること、飼育個体・野外個体の結果から (2) 従来言われていた一次オスは存在せず、すべてのオスがメスからの性転換により生じる (つまりすべて二次オスに相当する) と考えられることなどを明らかにした (Kakui and Hiruta 2022b: Can J Zool) (図 2)。*Apseudes* 属の一種と *Apseudes nipponicus* の比較研究においては、(1) *Apseudes nipponicus* が同時的雌雄同体であること (2) ハサミ型付属肢に生じるオス化の程度が 2 種間で異なることを明らかにした (Kakui and Hiruta 2023); さらに相対的に小型である *Apseudes* 属の一種が、相対的に大型の幼体を放出することを明らかにした (Kakui and Hiruta 2024)。

分子系統解析については、単一分子マーカーを用いた内容を 2 報の論文に含めて公表した。Kakui and Hiruta (2022a: Zool Sci) では、パラプセウデス上科が複数のグループに分けられる可能性を示唆した。Matsushima and Kakui (2024) では、アプセウデス上科の解析では科内といったレベルでも複数遺伝子の情報を必要とする可能性が示唆された。タナイス目のミトコンドリアゲノム情報は、本研究課題期間中に初めて決定、Kakui and Kano (2021) として 1 種目にあたる *Arctotanais alascensis* のミトコンドリアゲノム全長配列に関する成果を公表した。その他の種については、現在アノテーションを進めている。タナイス目のトランスクリプトーム情報を用いた系統解析は、やはり本研究期間の成果として初めて公表された (Kakui et al. 2021)。同研究では、最終的に外群の等脚類 1 種と内群のタナイス類 22 種の情報を用いて系統解析を行い、2011 年に出版された単一分子マーカーを用いた研究 (Kakui et al. 2011: Zool Sci 28)

で明らかにできていなかった，各上科の単系統性と上科間の関係性を明らかにした（図3）。

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，報告の少ないタナイス類の被食事例（Kakui 2020；Shiraki and Kakui 2022），調査航海で得られた底生生物リスト（木村ら 2019），世界最深の自活性扁形動物（Kakui and Tsuyuki 2024），寄生性甲殻類に関する分類学的成果（Kakui et al. 2023；Kakui 2024），新規発音器様構造（Kakui and Shiraki 2021）について論文として公表した．また，文献調査の過程で明らかになった生活様式に関する内容を論文としてまとめた（Kakui 2021）．

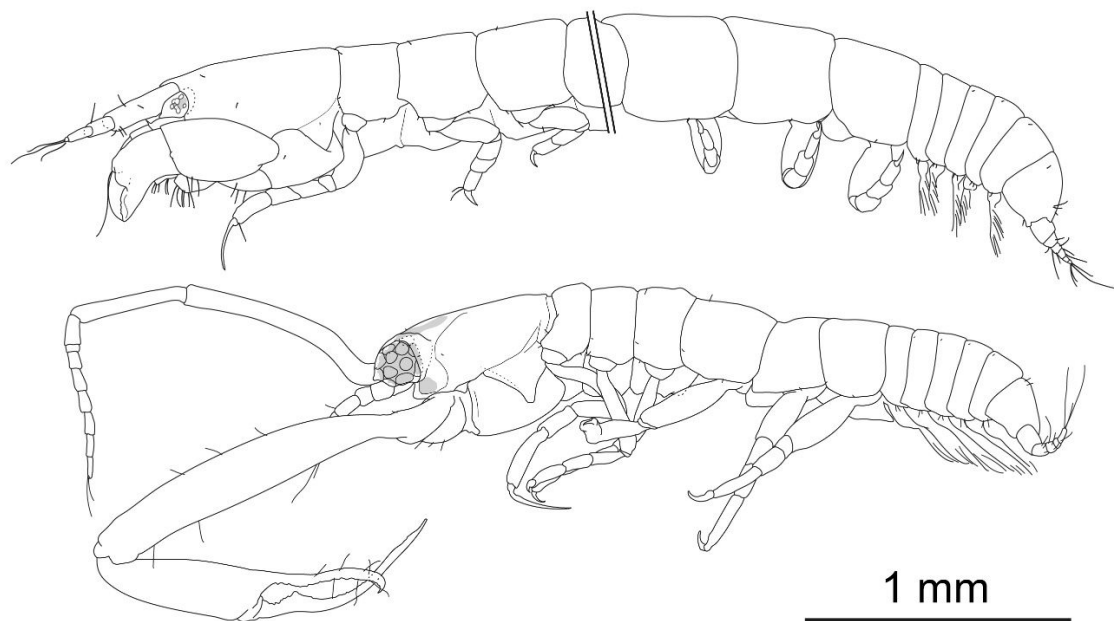


図1 . *Neoleptocheilia japonica* Sato, Arakawa, and Kakui, 2023 の側方図 . 上 , メス ; 下 , オス . Sato et al. (2023) より転載 .

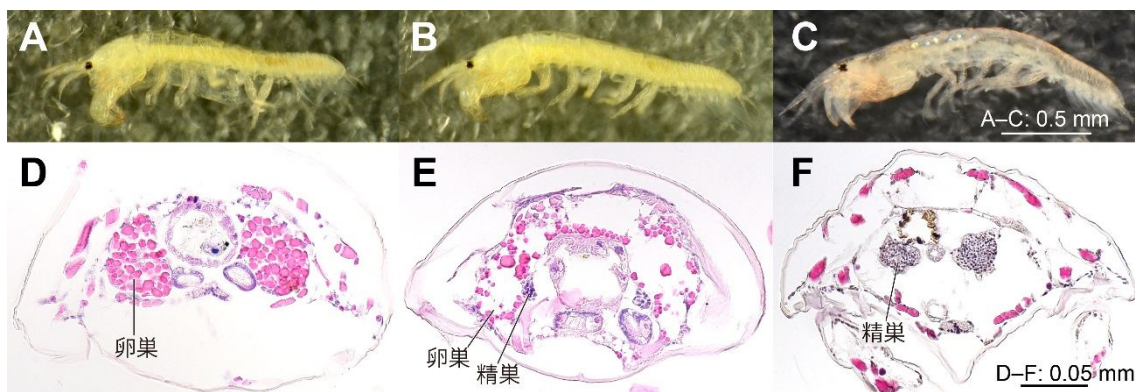


図2 . *Nesotanais* sp. aff. *ryukyuensis* の外観 (A-C) と内部生殖器官 (D-E). A, B. メスの外観を示す個体 (ブアン氏液で固定後). C, オスの外観を示す個体 (ブアン氏液で固定後). D-E, それぞれ A, B, C の個体の胸節断面のヘマトキシリン - エオシン染色像 . Kakui and Hiruta (2022b: Can J Zool) より改変・転載 .

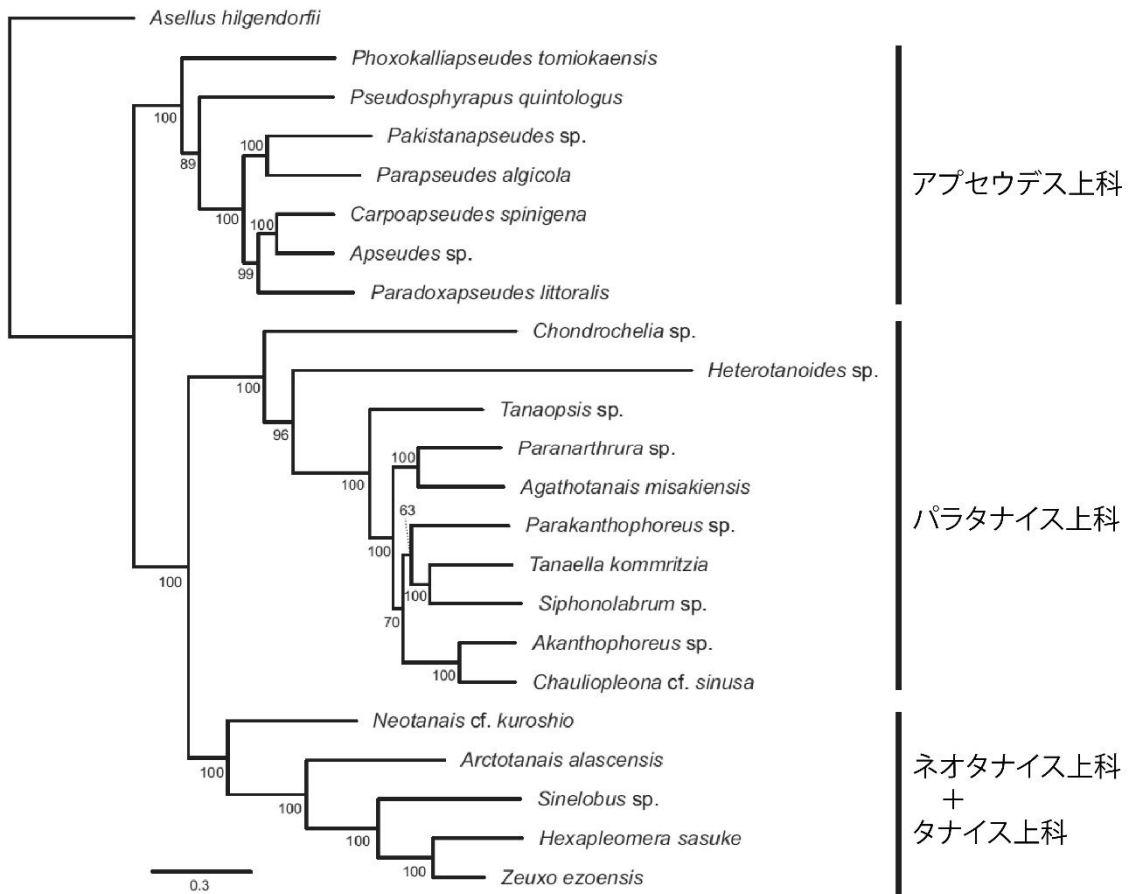


図3 . トランスクリプトーム情報に基づくタナイス目内の系統関係 . Kakui et al. (2021) より  
 改変・転載 .

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計20件（うち査読付論文 19件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 20件）

1. 著者名 Kyoko Hirano, Keiichi Kakui	4. 巻 98
2. 論文標題 A new brackish tanaidacean, <i>Sinelobus kisui</i> sp. nov. (Crustacea, Peracarida, Tanaidacea), from Japan, with a key to <i>Sinelobus</i> species and barcode information from two loci	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Zoosystematics and Evolution	6. 最初と最後の頁 245 ~ 256
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/zse.98.84818	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 Nobuya Okamoto, Keiichi Kakui	4. 巻 77
2. 論文標題 Integrative taxonomy of <i>Zeuxo</i> (Crustacea: Peracarida: Tanaidacea) from Japan, with the description of a new species	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Biologia	6. 最初と最後の頁 2497 ~ 2506
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11756-022-01121-8	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 Keiichi Kakui, Chizue Hiruta	4. 巻 100
2. 論文標題 Protogynous hermaphroditism in Crustacea: a new example from Tanaidacea	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Canadian Journal of Zoology	6. 最初と最後の頁 481 ~ 487
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1139/cjz-2022-0033	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 Shoki Shiraki, Keiichi Kakui	4. 巻 39
2. 論文標題 Observations on Predation in <i>Paranthura japonica</i> Richardson, 1909 (Isopoda: Cymothoidea: Paranthuridae)	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Zoological Science	6. 最初と最後の頁 270 ~ 274
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2108/zs210122	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 Keiichi Kakui, Chizue Hiruta	4. 巻 39
2. 論文標題 Description of a New Hamatipeda Species, with an 18S Molecular Phylogeny (Crustacea: Tanaidacea: Typhlotanaidae)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Zoological Science	6. 最初と最後の頁 140 ~ 146
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2108/zs210065	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 Keiichi Kakui, James F Fleming, Masaru Mori, Yoshihiro Fujiwara, Kazuharu Arakawa	4. 巻 13
2. 論文標題 Comprehensive Transcriptome Sequencing of Tanaidacea with Proteomic Evidences for Their Silk	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Genome Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 evab281
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/gbe/evab281	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 Keiichi Kakui, Shoki Shiraki	4. 巻 41
2. 論文標題 Presumptive stridulatory organs in Paranthura cf. japonica Richardson, 1909 (Isopoda: Cymothoidea: Paranthuridae)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Crustacean Biology	6. 最初と最後の頁 ruab026
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jcbiol/ruab026	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 Nobuya Okamoto, Yuki Oya, Keiichi Kakui	4. 巻 16
2. 論文標題 A new species of Zeuxo (Crustacea: Peracarida: Tanaidacea) from Japan, with remarks on carapace pigmentation as a potentially useful taxonomic character	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Marine Biology Research	6. 最初と最後の頁 411 ~ 422
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/17451000.2020.1766693	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 Keiichi Kakui	4. 巻 AA2021
2. 論文標題 Tube-constructing paratanaoidean tanaidaceans (Crustacea: Peracarida): a brief review	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Aquatic Animals	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.34394/aquaticanimals.AA2021.0_AA2021-4_4	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 Keiichi Kakui, Yasunori Kano	4. 巻 38
2. 論文標題 First complete mitochondrial genome of a tanaidacean crustacean ( <i>Arctotanais alascensis</i> )	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Zoological Science	6. 最初と最後の頁 267 ~ 272
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2108/zs200167	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 木村妙子, 木村昭一, 角井敬知, 波々伯部夏美, 倉持利明, 藤田敏彦, 小川晟人, 小林格, 自見直人, 岡西政典, 山口悠, 広瀬雅人, 吉川晟弘, 福地順, 下村通善, 柏尾翔, 上野大輔, 藤原恭司, 成瀬貫, 榎田優花, 喜瀬浩輝, 前川陽一, 中村亨, 奥村順哉, 田中香月	4. 巻 17
2. 論文標題 紀伊水道南方海域および熊野灘の深海底生動物相 (第2報)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 三重大学フィールド研究・技術年報	6. 最初と最後の頁 1 ~ 29
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 オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Keiichi Kakui, Yoshihisa Fujita	4. 巻 16
2. 論文標題 <i>Paradoxapseudes shimojiensis</i> sp. nov. (Crustacea: Tanaidacea: Apseudidae) from a submarine limestone cave in Japan, with notes on its chelipedal morphology and sexual system	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Marine Biology Research	6. 最初と最後の頁 195 ~ 207
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/17451000.2020.1720249	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 Keiichi Kakui	4. 巻 18
2. 論文標題 First record of a tanaidacean crustacean fed upon by an arrow worm (Chaetognatha)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History Series A (Natural History)	6. 最初と最後の頁 1~4
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 オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Keiichi Kakui, Jun Fukuchi, Mizuki Ohta	4. 巻 68
2. 論文標題 Diexanthea hakuomaruae sp. nov. (Copepoda: Siphonostomatoidea: Nicothoidae) from the Hadal Zone in the Northwestern Pacific, with an 18S Molecular Phylogeny	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Acta Parasitologica	6. 最初と最後の頁 413~419
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11686-023-00676-z	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 Keiichi Kakui, Chizue Hiruta	4. 巻 305
2. 論文標題 Differential masculinization of the chelipeds in two simultaneously hermaphroditic Apeudes tanaidaceans (Crustacea: Malacostraca)	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Zoologischer Anzeiger	6. 最初と最後の頁 23~27
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jcz.2023.05.004	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 Akari Sato, Kazuharu Arakawa, Keiichi Kakui	4. 巻 306
2. 論文標題 Two new species in Leptocheliidae (Crustacea: Peracarida: Tanaidacea) from Japan, with notes on their phylogenetic position and aspects of morphology	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Zoologischer Anzeiger	6. 最初と最後の頁 51~68
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jcz.2023.06.006	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 Keiichi Kakui, Aoi Tsuyuki	4. 巻 20
2. 論文標題 Flatworm cocoons in the abyss: same plan under pressure	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Biology Letters	6. 最初と最後の頁 20230506
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsbl.2023.0506	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 Keiichi Kakui, Chizue Hiruta	4. 巻 65
2. 論文標題 A smaller species releases proportionally larger juveniles in Apseudes (Crustacea: Peracarida: Tanaidacea)	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 CBM-Cahiers de Biologie Marine	6. 最初と最後の頁 35 ~ 37
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.21411/CBM.A.F7E539FB	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 Keiichi Kakui	4. 巻 100
2. 論文標題 A new parasitic barnacle (Crustacea, Cirripedia, Rhizocephala, Mycetomorpha) from the abyssal zone in the northwestern Pacific	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Zoosystematics and Evolution	6. 最初と最後の頁 385 ~ 390
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/zse.100.120887	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 Yoshinobu Matsushima, Keiichi Kakui	4. 巻 100
2. 論文標題 Apseudes ranma sp. nov. (Tanaidacea: Apseudidae) found in a public aquarium, with notes on phylogeny and a presumptive stridulatory organ	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Bulletin of Marine Science	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5343/bms.2024.0030	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 -

〔学会発表〕 計5件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 角井敬知
2. 発表標題 甲殻類の多様性と系統
3. 学会等名 日本昆虫学会 第81回大会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 角井敬知・蛭田千鶴江
2. 発表標題 タナイス目甲殻類2種における性表現について
3. 学会等名 日本動物学会第91回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 角井敬知
2. 発表標題 「常識」を可視化する 分類学者による現象の記載の重要性
3. 学会等名 日本動物学会 第90回大会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Keiichi Kakui, Shinri Tomioka
2. 発表標題 Diversity of Nesotanais tanaidacean crustaceans in the Ryukyu Islands, Japan
3. 学会等名 4th Asian Marine Biology Symposium（国際学会）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松島吉伸・角井敬知
2. 発表標題 名古屋港水族館で発見されたApseudes属（甲殻亜門タナイス目アプセウデス科）の分類学的研究
3. 学会等名 日本動物分類学会第58回大会
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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	蛭田 千鶴江  (Hiruta Chizue)	北海道大学・理学研究院・特別研究員 (RPD)	
	(20723018)	(10101)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------