

フクロエビ類の生物学—企画趣旨と自由集会内容

Biology of Peracarida: Workshop objectives and contents

田中克彦¹・齋藤暢宏²

Katsuhiko Tanaka and Nobuhiro Saito

フクロエビ類はフクロエビ上目 Peracarida に属する甲殻類の一群である。甲殻類といっても、十脚類のように食用になるものは少なく、また、多くは数 mm～数 cm 程度と小型である。そのため、一般に目立ちにくく、ダイオウグソクムシ *Bathynomus giganteus* A. Milne Edwards, 1879 のように近年のマスコミ報道で有名になったものもあるが、全体として認知度は高くない。しかしながら、フクロエビ類は非常に“成功”した軟甲類であるといえ (Brusca *et al.*, 2016), その多様な形態・生態を理解することは生物の進化と適応を考える上でも有意義であると考えられる。また、フクロエビ類は陸上から深海まで地球上の様々な環境に多産し、しばしば生態系において重要な位置を占める。そのため、フクロエビ類に関する研究はもっと盛んになってもよいように思われるが、その多様性に比して、国内のフクロエビ類研究者はまだ少ないのではないだろうか。そこで、より多くの方々にフクロエビ類について興味を持っていただくとともに、今後の研究を盛り上げていくきっかけとなることを期待して、自由集會を企画した。

本自由集會においては、フクロエビ類を主要な研究対象として活発に活動されている方に講演を依頼

し、フクロエビ類の主要なグループについて、分類学的研究から生殖戦略など行動学的研究に関わるものまで様々な話題をご提供いただいた。以下にプログラムを掲載する。

プログラム

日本甲殻類学会第53回大会自由集會

「フクロエビ類の生物学」

2015年10月9日(金) 15:00–17:50

東京海洋大学品川キャンパス2号館2F200A会議室

田中克彦・齋藤暢宏(世話人)

- 1) 日本産ミズムシ亜目の多様性と分類
下村通誉(北九州市立自然史・歴史博物館)
 - 2) 日本産魚類に寄生するウオノエ科等脚類について
山内健生(兵庫県立大学/兵庫県立人と自然の博物館)
 - 3) ヨコエビとはどんな動物か?—形態・色彩・生態について—
有山啓之(大阪市立自然史博物館)
 - 4) ヒメオオメアミ *Idiomysis japonica* (アミ目, アミ科)の群れ構造とその動態
阪本真吾(東京大学)
 - 5) タナイスの多様性—特に生殖様式について
角井敬知(北海道大学)
 - 6) 日本産コツブムシ類の生活史を探る—一生殖戦略と種内コミュニケーション
中町 健(京都大学)
 - 7) エビヤドリムシ科等脚類の研究:だから寄生虫の研究はやめられない! (自由集會まとめにかえて)
齋藤暢宏(株式会社水士舎)
- なお、自由集會の開催にあたって、冒頭で世話人

¹ 東海大学海洋学部
〒424-8610 静岡県静岡市清水区折戸3-20-1
School of Marine Science and Technology, Tokai University, 3-20-1 Orido, Shimizu-ku, Shizuoka City, Shizuoka 424-8610, Japan
E-mail: ktanaka@tokai-u.jp

² 株式会社水士舎
〒214-0038 川崎市多摩区生田8-11-11
Suido-sha Co. Ltd., 8-11-11 Ikuta, Tama-ku, Kawasaki, Kanagawa 214-0038, Japan

の一人である田中がフクロエビ類の一般的な特徴について紹介し、集会の企画趣旨について説明した。その内容に基づいて関連文献等を補足したものを以下に記す。

フクロエビ類の目レベルの分類には複数の見解があるが、Martin & Davis (2001)では、現生のものとして、スペレオグリフス目 *Spelaeogriphacea*、テルモスバエナ目 *Thermosbaenacea*、ミクトカリス目 *Mictacea*、ロフォガスター目 *Lophogastrida*、アミ目 *Mysida*、端脚目 *Amphipoda*、等脚目 *Isopoda*、タナイス目 *Tanaidacea*、クーマ目 *Cumacea*の9目が含まれる（ただし、近年ではミクトカリス目の一部およびアミ目の一部を独立させ、それぞれボクサ目 *Bochusacea*およびドウツアミ目 *Stygiomysida*とする見方が強い (Gutu, 2001; Meland *et al.*, 2015)）。これらフクロエビ類の一般的な特徴としては、成熟した雌の胸部腹側に保育嚢があり、卵は保育嚢中に生み出され、その後の胚発生もその中で進むことが挙げられる (Hessler & Watling, 1999; Johnson *et al.*, 2001)。ふ化後に保育嚢から這い出てきた幼体は、通常、親とほぼ同じ形態・生態を有しており、親と同様の生活を開始する。この点で成体と形態的に異なる浮遊幼生期をもつ他の多くの甲殻類と異なっており、親と子が共存する期間が生じやすい。そのため、後述するように、親による子の保護がみられることがある。

フクロエビ類の中には体長50 cmに達する等脚目のダイオウグソクムシや体長20 cmを超える端脚目のダイドラボッチ *Alicella gigantea* Chevreux, 1899のような大型種も知られているが (Barnard & Ingram, 1986; Lowry & Dempsey, 2006)、その多くは数cm以下と比較的小型である。海洋に多産するほか、汽水・淡水域はもちろん、陸域にまで進出しており、海洋の最深部であるマリアナ海溝のチャレンジャー海淵から端脚目ヨコエビ垂目の1種であるカイコウオオソコエビ *Hirondellea gigas* (Birstein & Vinogradov, 1925) が知られ (Kobayashi *et al.*, 2012)、甲殻類の生息地としてもっとも乾燥した場所とされる北アフリカから中東の砂漠には等脚目のレオミュールワラジムシ *Hemilepistus reaumuri* (Audouin, 1826) が分布する (Preston-Mafham & Preston-Mafham, 1993)。これらのことを考え合わせると、甲殻類のなかで

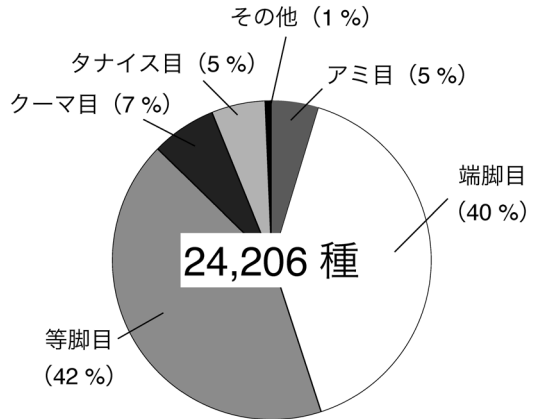


図1. フクロエビ類の総種数と各目の種数の割合 (WoRMSおよびCatalogue of Lifeのデータに基づいて集計)。

も、もっとも生息範囲の広いグループと言うことができるだろう。また、フクロエビ類は植食性、腐食性など分類群によって様々な食性を示し、より大型の動物の餌資源として各環境の生態系において重要な構成要素となっている（たとえば、Takahashi *et al.*, 1999）。さらに、等脚目のウオノエ科 *Cymothoidae* やエビヤドリムシ科 *Bopyridae* など寄生性のグループが知られるほか (Poulin, 2000)、特定の生物を生息場所として利用するものもおり（たとえば、Kumagai, 2008）、寄生・共生にとまなう種間関係を理解する上でも興味深い分類群と考えられる。

近年、既知の生物の学名をCatalogue of Life (Roskov *et al.*, 2014) やWorld Register of Marine Species (WoRMS Editorial Board, 2015) などのオンラインデータベースにとりまとめる取り組みが進められている。それらのデータベースに登録された情報に基づいて集計したところ、フクロエビ類中には2万4千を超える種が認められた (図1)。その内訳としては、等脚目と端脚目のそれぞれがフクロエビ類中の既知種の40%程度を占め、クーマ目 (約7%)、アミ目とタナイス目 (それぞれ約5%) が続いている (図1)。Zhang (2013) は甲殻類全体の既知種数を73,141種としているが、これを考慮すると、甲殻類中において、フクロエビ類はきわめて種多様性に富んだグループであると言えるだろう。ただし、フクロエビ類の種数を記載された年代毎に整理してみると、新種記載の数は19世紀後半から急速に増加

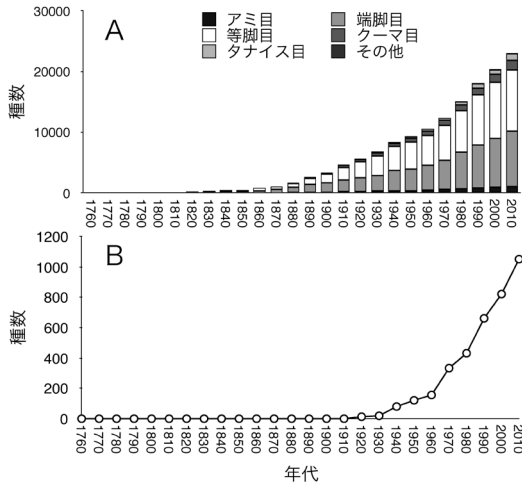


図2. 各年代（10年毎）におけるフクロエビ類の種数。A：全世界における各目の種数，B：国内の研究者が記載した累積種数。

し、2000年代以降もその数はますます増えている（図2A）。また、日本人研究者が記載したフクロエビ類の累積種数は、1930年代以降に増加し始め、1960年代に傾きを増して現在まで続いている（図2B）。したがって、まだまだ多数の未知種が存在するものと見込まれ、分類学的な研究はもちろんのこと、それらの生態学的研究も含めて大いに研究の余地があるグループとみられる。

生態学的な話題のなかでも、特に繁殖に関わる行動あるいは現象について、フクロエビ類は非常に話題に富んだ分類群である。多彩な性様式を示すグループであり、多くは雌雄異体であるが、等脚目のコツブムシ科 *Sphaeromatidae* やウミナナフシ科 *Anthuridae*、タナイス目などで雌性先熟性の性転換が知られ、端脚目ヨコエビ亜目 *Gammaridea* や等脚目のウオノエ科、ワラジムシ科 *Oniscidae* などでは雄性先熟性の性転換がみられるほか、同時的雌雄同体現象を示すものも報告されている（Brook *et al.*, 1994; Johnson *et al.*, 2001）。また、端脚目や等脚目、タナイス目、クーマ目などに属する多くの種ではしばしば明瞭な性的二型がみられ、雄が咬脚、鋏脚、あるいは大顎のような“武器”を発達させることも多い（Johnson *et al.*, 2001）。水棲の底生種では交尾前ガードも一般的で（Johnson *et al.*, 2001）、それに関連した雌雄間のコンフリクト（Jormalainen, 1998）

も行動生態学上の重要な研究課題の一つである。さらに、特定の生息場所中にハレムを形成する種の中には、ハレムを形成・防衛する大型の雄とそのハレムに侵入する小型の雄があり、その雄の多型が遺伝的な背景に基づくことが示唆されているものもある（Shuster & Wade, 1991; Tanaka & Nishi, 2011）。一方、クーマ類では、昼間は海底に生息する一方で、夜間に集団で水柱中に泳ぎ出すという特有の行動が報告されているが、この群泳行動が集団繁殖に寄与しているという見方があるなど（Valentin & Anger, 1977; Yoda & Aoki, 2002）、フクロエビ類の配偶行動は非常に多様である。

性様式や配偶行動に加え、フクロエビ類においては、親による子の保護もしばしば報告されている。前述のレオミュールワラジムシは一夫一妻制だが、子供は親が地面に掘った巣穴内で暮らし、一方の親が周辺に採餌に出かけている間、もう一方の親が巣穴内で巣穴と子供を防御し、前者は獲得した食物を子に与える（Linsenmair, 2007）。また、端脚目のワレカラ科 *Caprellidae* や等脚目のオニナナフシ科 *Arcaturidae* では、成雌が幼稚体を体にしがみつさせるなどするほか、浮遊性の端脚類であるオオタルマワシ *Phronima sedentaria* (Forskål, 1775) は、サルバ・ウミタル類の組織を除去し、残った被囊の中で成体が子を保護することが知られる（Thiel, 2000; Johnson *et al.*, 2001）。アミ類の多くは海洋の近底層に浮遊して群れを形成するが、ある種のアミ類の雌は保育囊からこぼれ落ちた胚あるいは幼稚体（ただし、自らの保育囊からこぼれ落ちたものとは限らない）を成雌が拾い上げて保育囊に入れることが観察されており、同様の行動は端脚目においても報告されている（Thiel, 2011）。なお、配偶行動や親による子の保護やなどに関わる個体関係においては、血縁認知を含む同種個体間の識別・コミュニケーションが重要と考えられるが、この点についてはフェロモンなどの化学物質の介在が示唆されるほか、アミ類の群れの維持には視覚も重要であると考えられている（Thiel, 2010, 2011を参照）。しかしながら、断片的な報告も多く、まだ多くの課題が残されているとみられる。

ここまで述べた通り、フクロエビ類は形態、生態ともにきわめて多様で、研究上の話題に事欠かない

非常に魅力のある分類群である。また、浮遊幼生期を持たない直達発生型の甲殻類であるために、飼育が比較的容易であることも多く、実際に、その繁殖や生活史に関する知見の多くは室内飼育によって得られている。この室内飼育による行動観察や実験のしやすさはフクロエビ類を材料とした際の大きなメリットと言えるだろう。そうしたメリットを含め、より多くの方にフクロエビ類について興味をもってもらい、将来、多くの面白い知見が得られることを期待している。

謝 辞

自由集会開催について多大なご支援をいただきました朝倉 彰会長、東京海洋大学の浜崎活幸先生に深く感謝いたします。また、実施報告執筆の機会をくださいました下村通誉編集委員長に謝意を表します。

文 献

- Barnard, J. L., & Ingram, C. L., 1986. The supergiant amphipod *Alicella gigantea* Chevreux from the North Pacific Gyre. *Journal of Crustacean Biology*, 6: 825–839.
- Brook, H. J., Rawlings, T. A., & Davies, R. W., 1994. Protogynous sex change in the intertidal isopod *Gnorimosphaeroma oregonense* (Crustacea: Isopoda). *Biological Bulletin*, 187: 99–111.
- Brusca, R. C., Moore, W., & Shuster, S. M., 2016. *Invertebrates*, 3rd edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, xx+1104 pp.
- Guțu, M., 2001. Emendations on the description of *Thetispelecaris remex* Guțu and Iliffe, 1998 and the diagnosis of the Order Bocheusea (Crustacea: Peracarida). *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, 43: 47–57.
- Hessler, R. R., & Watling L., 1999. Les Pécaricides: Un groupe controversé. In: J. Forest (ed.), *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Tome 7 Fascicule 3A Crustacés Pécaricides*. *Mémoires de l'Institut Oceanographique, Monaco*, 19: 1–10.
- Johnson, W. S., Stevens, M., & Watling, L., 2001. Reproduction and development of marine peracaridans. *Advances in Marine Biology*, 39: 105–260.
- Jormalainen, V., 1998. Precopulatory mate guarding in crustaceans: Male competitive strategy and intersexual conflict. *The Quarterly Review of Biology*, 73: 275–304.
- Kobayashi, H., Hatada, Y., Tsubouchi, T., Nagahama, T., & Takami, H., 2012. The hadal amphipod *Hirondellea gigas* possessing a unique cellulase for digesting wooden debris buried in the deepest seafloor. *PLoS ONE*, 7: e42727.
- Kumagai, N. H., 2008. Role of food source and predator avoidance in habitat specialization by an octocoral-associated amphipod. *Oecologia*, 155: 739–749.
- Linsenmair, K. E., 2007. Sociobiology of terrestrial isopods. In: J. E. Duffy, & M. Thiel (eds.), *Evolutionary ecology of social and sexual systems—crustaceans as model organisms*. Oxford University Press, New York, pp. 339–364.
- Lowry, J. K., & Dempsey, K., 2006. The giant deep-sea scavenger genus *Bathynomus* (Crustacea, Isopoda, Cirolanidae) in the Indo-West Pacific. In: R. de Forge, & J. L. Justine (eds.), *Tropical deep-sea benthos, volume 24. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 193: 163–192.
- Martin, J. W., & Davis, G. E., 2001. An updated classification of the recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Series*, 39: 1–123.
- Meland, K., Mees, J., Porter, M., & Wittmann, K. J., 2015. Taxonomic review of the orders Mysida and Stygiomysida (Crustacea, Peracarida). *PLoS ONE*, 10: e0124656.
- Poulin, R., 2000. The diversity of parasites. *The Quarterly Review of Biology*, 75: 277–293.
- Preston-Mafham, R., & Preston-Mafham, K., 1993. *The encyclopedia of land invertebrates behavior*. The MIT Press, Cambridge, 320 pp.
- Roskov, Y., Abucay, L., Orrell, T., Nicolson, D., Kunze, T., Culham, A., Bailly, N., Kirk, P., Bourgoin, T., DeWalt, R. E., Decock, W., & De Wever, A. (eds.) 2014. *Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2014 Annual Checklist*. Digital resource at <http://www.catalogueoflife.org/content/annual-checklist-archive>. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. Accessed 2015-09-15.
- Shuster, S. M., & Wade, M. J., 1991. Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod. *Nature*, 350: 608–610.
- Takahashi, K., Hirose, T., & Kawaguchi, K., 1999. The importance of intertidal sand-burrowing peracarid crustaceans as prey for fish in the surf-zone of a sandy beach in Otsuchi Bay, northeastern Japan. *Fisheries Science*, 65: 856–864.
- Tanaka, K., & Nishi, E., 2011. Male dimorphism in the harem-forming gnathiid isopod *Elaphognathia discolor* (Crustacea: Isopoda). *Zoological Science*, 28: 587–592.
- Thiel, M., 2000. Extended parental care behavior in crustaceans.—A comparative overview. In: J. C. von Vaupel Klein, & F. Schram (eds.), *The biodiversity crisis and Crustacea*, *Crustacean Issues* 12. Balkema, Rotterdam, pp. 211–226.
- Thiel, M., 2010. Chemical communication in peracarid crustaceans. In: T. Breithaupt, & M. Thiel (eds.), *Chemical communication in crustaceans*. Springer, New York, pp. 199–218.

- Thiel, M., 2011. The evolution of sociality: Peracarid crustaceans as model organisms. In: A. Asakura (ed.), *New frontiers in crustacean biology*. Brill, Leiden, pp. 285–297.
- Valentin, C., & Anger, K., 1977. In situ studies on the life cycle of *Diastylis rathkei* (Cumacea: Crustacea). *Marine Biology*, 39: 71–76.
- WoRMS Editorial Board, 2015. *World Register of Marine Species*. Available from <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2015-09-15.
- Yoda, M., & Aoki, M., 2002. Comparative study of benthic and pelagic populations of *Bodotria similis* (Cumacea) from Izu Peninsula, southern Japan. *Journal of Crustacean Biology*, 22: 543–552.
- Zhang, Z.-Q., 2013. Phylum Arthropoda. In: Z.-Q. Zhang (ed.), *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness* (addenda 2013). *Zootaxa*, 3703: 17–26.