

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和元年6月25日現在

機関番号：14401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2018

課題番号：26440216

研究課題名(和文)ニハイチュウの形態の収斂進化

研究課題名(英文)Convergent evolution in morphological characters of dicyemids

研究代表者

古屋 秀隆 (Furuya, Hidetaka)

大阪大学・理学研究科・准教授

研究者番号：20314354

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,000,000円

研究成果の概要(和文)：ニハイチュウは底棲の頭足類の腎嚢に片利共生する体長数ミリの多細胞動物である。生活場所をめぐる種間相互作用の結果、体の前部に位置する極帽の形が4つのタイプに多様化し、これらが頭足類ごとに生じることから収斂進化が示唆された。そこで、分子系統学的手法で、これら極帽タイプがどのような過程で多様化したか、その実態を明らかにした。その結果、ニハイチュウ類の種間の系統関係は、同じ宿主にみられる種間の類縁に近い種が多数みられ、極帽形態の類似と系統とは無関係であった。一方でニハイチュウ類の一部の種にはhost switchingが起き、極帽形態の類似現象の全てが収斂進化では説明できないことが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ニハイチュウ類は多細胞動物のなかで最も少数の細胞からなり、体制や発生が簡単である。そのため、ニハイチュウ類がもつ分類形質は形態的に明瞭で解析が容易である。また、動物系統学上の興味だけでなく、その生活様式が片利共生であるがゆえに、他の動物にはみられないユニークな特徴をもち、他の動物にない現象へのアプローチが可能である。本研究は、アフリカ巨大湖のカワスズメの形態における収斂現象に対して、微小環境での収斂現象のモデルとなる。

研究成果の概要(英文)：Dicyemids are microscopic animals and endoparasites that live only in the renal sacs of benthic cephalopod molluscs. The adult stage has a distinct anterior region termed a “calotte” by which they attach to the renal appendages of the host. Calotte shapes of dicyemids detected in different host species more closely resembled each other than in dicyemids found in the same host species. Species of dicyemids that possess similar calotte shapes are very rarely found together in a single host individual. This appears to be morphological convergence in calotte shapes. The molecular phylogenetic analyses indicated a close relationship among species living in the same host renal sacs. In addition, a host-switching likely occurs between species that have similar inhabitants in several species of host cephalopods. Thus, the calotte shape pattern of dicyemids may be formed by both convergent evolution and host-switching.

研究分野：動物系統分類学

キーワード：分類 形態形質 収斂 進化 ニハイチュウ 寄生虫 頭足類 棲み分け

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

1. 研究開始当初の背景

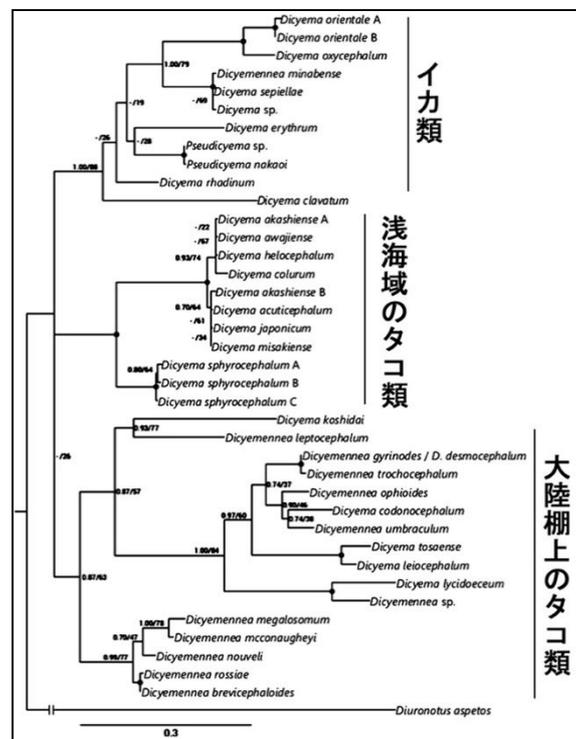
ニハイチュウ(二胚動物門)は、底棲の頭足類の腎囊に片利共生する体長数ミリの多細胞動物である。ニハイチュウ類の体の前頭部に位置する体皮細胞群は極帽と呼ばれ、その外形や細胞数は、種や属を分ける分類上重要な形質である。ニハイチュウは、この極帽部の繊毛を腎臓の上皮細胞に接触させ生活しているが、極帽の形によって生息場所が異なり、棲み分けがみられる。1種類の頭足類にみられるニハイチュウ類の種数は、頭足類の種により異なるが、最多で7種がみられる。腎囊内で同時に2種以上がみられるとき、同時にみられる種数と極帽の形態には一定のパターンが認められ、2種の場合、極帽の形態は円錐形+円盤形、3種の場合は円錐形+帽子形+円盤形、4種以上では、これら3タイプに不定形が加わる。このように、極帽の類似する種は共存せず、異なった頭足類の種間でみられることから、宿主間で極帽の形態が収斂していると考えられる。また、7種もの多くのニハイチュウ類がみられるクモダコには、1種が不定形タイプの極帽をもつ。この種は極帽の細胞を薄く伸展させ、個体どうしが接着し、シート状構造を形成する現象がみられる。この特異な構造は腎上皮の空いたスペースを占有するための適応であると考えられる。このように、ニハイチュウ類では、生活場所をめぐる種間相互作用の結果、体の先端部の極帽の形が多様化している。

2. 研究の目的

極帽の形態と頭足類との間の関係から推測すると、生活場所をめぐる種間相互作用の結果、極帽の形が多様化し、しかも頭足類ごとに収斂した可能性がある。これら4つのタイプの極帽がどのようなプロセスで多様化したかを調べ、収斂現象の実態を明らかにすることを目的とした。併せて、ニハイチュウ類と宿主の頭足類が共進化しているのかを明らかにし、共種分化、ホストスイッチなど、共進化に関わる諸現象がみられるかどうかの解析も含め、共進化の実像を明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

本研究を進める上で基盤をなすものは「種」の知識である。それは、頭足類に何種のニハイチュウ類がみられ、それぞれの種は腎囊中のどのような場所で生活しているか、分類形質(細胞数や極帽)はどのようなものであるかという情報である。よって、分類学的研究を基礎とし、多くの種をもとに充実した分子系統樹を作成することで、より精度の高い解析を行なう。分子系統解析には、ミトコンドリア遺伝子(COI)と18S rDNAの塩基配列を利用し、系統解析はベイズ法とML法を用いた。



4. 研究成果

より多くの頭足類にみられるニハイチュウ類を材料とするため、分類学的研究を進め、クモダコから7種類のニハイチュウ類(*Dicyemella cryptocephalum*, *Dicyemella petalocephalum*, *Dicyemella acetabulum*, *Dicyemella anteronucleatum*, *Dicyemella mcconnaugheyi*, *Dicyemella megalosomum*, *Dicyemella leptocephalum*)とツノモチダコから4種類のニハイチュウ類(*Dicyemella desmocephalum*, *Dicyemella moritakii*, *Dicyemella tobaense*, *Dicyemella kukii*)の合計11新種を記載した。これまで記載した種も含め、分子系統学的手法を用いて種間の系統関係を明らかにし、これらニハイチュウ類の多様な極帽のタイプがどのような過程で多様化したか、その実態を予測した(上図)。その結果、ニハイチュウ類の種間の系統関係は、同じ宿主にみられる種間の類縁が近い種が多数みられ、極帽形態の類似と類縁とは無関係であった。一方でニハイチュウ類の一部の種にはホストスイッチが起き、極帽形態の類似現象の全てが収斂進化では説明できないことが明らかになった。つまり、ニハイチュウ類の多様な極帽のタイプは、基本的にニハイチュウ類と宿主との共進化によって多様化してきたが、生活環境が重複する頭足類の種間では、ニハイチュウ類は常に本来の宿主とは別種の頭足類にも侵入していると予測され、新たな頭足類で繁殖が成功すればホストスイッチが生じると考えられる。ただし、同じ腎囊内では同じタイプの極帽をもった種は共存できないルールがあるので、新たに宿主を変えて侵入する種は、その極帽の形がすでにニッチを埋めている種とは異なったタイプでないと、ホストスイッチは起こりえないと考えられる。

5 . 主な発表論文等

〔雑誌論文〕（計 5 件）

- ① Furuya, H. (2018) Eleven new species of dicyemid (Phylum Dicyemida) from *Octopus longispadiceus* and *O. tenuicirrus* (Mollusca: Cephalopoda: Octopoda) in Japanese waters. *Species Diversity* 23, 143-179. (査読あり)
- ② Lu T., M. Kanda, N. Satoh, H. Furuya (2017). The phylogenetic position of dicyemid mesozoans offers insights into spiralian evolution. *Zoological Letters*, 3(6). (査読あり)
- ③ Dhikra S., Florent I., Dellinger M., Justine J. L., Romdhane M. S., Grellier P., and Furuya H., (2016). Redescription of *Dicyemenea eledones* (Wagener, 1857) (Phylum Dicyemida) from *Eledone cirrhosa* (Lamarck, 1789) (Mollusca: Cephalopoda: Octopoda). *Systematic Parasitology*, 93: 905-915. (査読あり)
- ④ Dhikra S., Florent I., Dellinger M., Justine J. L., Romdhane M. S., Furuya H., and Grellier P. (2016). Diversity of apostome ciliates, *Chromidina* spp. (Oligohymenophorea, Opalinopsidae), parasites of cephalopods of the Mediterranean Sea. *Parasite*, 23, 33. (査読あり)
- ⑤ Castellanos-Martinez, S., Aguirre-Macedo, M. L. and Furuya, H. (2016). Two new species of dicyemid mesozoans (Dicyemida: Dicyemidae) from *Octopus maya* Voss and Solis-Ramirez (Octopodidae) off Yucatan, Mexico. *Systematic Parasitology*, 93: 551-564. (査読あり)

〔学会発表〕（計 7 件）

- ① 熊野灘産ヤワラボウズイカから発見された1種のニハイチュウ（二胚動物門）古屋秀隆
2018年 日本動物分類学会 鹿児島
- ② 熊野灘産コウイカ類にみられるにハイチュウ類 古屋秀隆、森滝丈也 2018年 日本動物学会 北海道
- ③ 熊野灘産底棲頭足類にみられるにハイチュウ類 古屋秀隆、森滝丈也 2017年 日本動物学会 富山
- ④ The phylogenetic and genomic analyses of dicyemid mesozoan, *Dicyema japonicum*. Tsai-Ming Lu, Hidetaka Furuya, Noriyuki Satoh, 2016年 日本動物学会 沖縄
- ⑤ Fine structure of irregularly shaped dicyemids (Phylum Dicyemida). Hiroaki Nakajima and Hidetaka Furuya, 2016年 日本動物学会 沖縄
- ⑥ ニハイチュウの頭部形態における生活場所をめぐる戦略 中島大暁、古屋秀隆 2015年 日本動物学会 新潟
- ⑦ ニハイチュウゲノミクスからの分子系統学的解析 呂在明、佐藤矩行、古屋秀隆、2015年 日本動物学会 新潟

〔図書〕（計 7 件）

- ① W. H. Sauer, Z. Doubleday, N. Downey-Breedt, G. Gillespie, I. G. Gleadall, M. Haimovici, C. M. Ibáñez, S. Leporati, M. Lipinski, U. Markaida, J. E. Ramos, R. Rosa, R. Villanueva, J. Arguelles, F. A. Briceño, S. A. Carrasco, L. J. Che, C. S. Chen, R. Cisneros, E. Conners, A. C. Crespi-Abril, E. N. Drobyazin, T. Emery, F. A. Fernández-Álvarez, H. Furuya, L. W. González, C. Gough, O. N. Katugin, P. Krishnan, V. V. Kulik, B. Kumar, C. C. Lu, K. S. Mohamed, J. Nabhitabhata, K. Noro, J. Petchkamnerd, D. Putra, S. Roccliffe, K. K. Sajikumar, H. Sakaguchi, D. Samuel, G. Sasikumar, T. Wada, Z. Xiaodong, A. Yamrungrueng. (2019) North-Western Pacific. World octopus fisheries. *Reviews in Fisheries Science and Aquaculture*. 1-221.
- ② Furuya H. (2019) Dicyemida Handbook of Zoology. Miscellaneous Invertebrates. Andreas Schmidt-Rhaesa (Ed.). Pp. 1-8. BDe Gruyter.

- ③ Furuya H. and Dhikra S. (2019) Chapter 11 Dicyemids. Handbook of Pathogens and Diseases in Cephalopods. 159-168.
- ④ Dhikra S. and Furuya H. (2019) Chapter 10 Protist (Ciliates) and Related Diseases. Handbook of Pathogens and Diseases in Cephalopods. 153-158. Springer
- ⑤ Springer 古屋秀隆 「直泳動物門」、「二胚動物門」動物学の百科事典 丸善出版 2018年, 60-61.
- ⑥ 古屋秀隆 わずか 20 数細胞の動物-二ハイチュウの適応進化 日本の科学者 2017年, 52: 3-11.
- ⑦ Furuya H. (2016) Diversity and morphological adaptation of dicyemids in Japan. Animal Diversity and Generality, Springer pp. 401-417.

〔産業財産権〕

出願状況（計 0 件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年：
国内外の別：

取得状況（計 0 件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年：
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

6 . 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名：なし

ローマ字氏名：

所属研究機関名：

部局名：

職名：

研究者番号（8桁）：

(2)研究協力者

研究協力者氏名：

ローマ字氏名：

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。