

## 甲殻類における血球形態の多様性

近藤昌和<sup>†</sup>, 安本信哉, 高橋幸則

### Morphological Diversity of Hemocytes on Crustacea

Masakazu Kondo<sup>†</sup>, Shinya Yasumoto and Yukinori Takahashi

**Abstract** : Morphological characteristics of hemocytes in some crustaceans were examined by light microscopy. Only a single type of hemocyte (granulocyte) was observed in *Daphnia obtusa* (Cladocera, Phyllopoda, Branchiopoda), *Argulus* sp. (Arguloida, Branchiura, Maxillopoda) from threadfin shad *Konosirus punctatus*, four podocopids (*Heterocypris incongruens*, *Heterocypris attenuate*, *Hemicypris mizunoi* and *Stenocypris major*; Podocopa, Ostracoda, Maxillopoda), *Vargula hilgendorffii* (Myodocopa, Ostracoda), and *Neomysis japonica* (Mysida, Eumalacostraca, Malacostraca). On the other hand, plural hemocyte types were detected in some eumalacostracans, three cymothoids (Flabellifera, Isopoda, Eumalacostraca), *Porcellio scaber* (Oniscidea, Isopoda), five brachyurans (*Thalamita sima*, *Sphaerozius nitidus*, *Eriocheir sinensis*, *Chiromantes dehaani* and *Pachygrapsus crassipes*; Pleocyemata, Decapoda, Eumalacostraca) and two anomurans (*Spiropagurus spiriger* and *Paralithodes camtschaticus*; Pleocyemata). Based on these results and those of other crustaceans previously examined, we make a speculation about the evolutionary process of crustacean hemocytes as follows (a possible story).

1. Ancestor in Crustacean had only one type of hemocyte, because of single type of hemocyte was observed in the primitive crustaceans such as branchiopods, maxillipods and primitive malacostracan (phyllocarid).

2. Pluralism (=Increase) of hemocyte type occurred in the common ancestor species of both Hoplocarida and Eumalacostraca, and the ancestor had eight types of hemocytes, because of the hemocyte-type (type I) was observed in the stomatopods and some eumalacostracans.

3. Other hemocyte-types (type II, four hemocyte types; type III, three hemocyte types; type IV; two hemocyte types; type V, two hemocyte types; pseudomonohemocytic type) in eumalacostracans appeared as a result of simplification (=decrease) of hemocyte types.

**Key words** : Crustacea, hemocyte, morphology, diversity, evolution

### 緒 言

甲殻類<sup>\*1</sup>は一般に鰓脚綱Branchiopoda, ムカデエビ綱Remipedia, カシラエビ綱Cephalocarida, 顎脚綱Maxillopodaおよび軟甲綱Malacostracaの5綱に分類されている (Table 1)<sup>1,2)</sup>。著者らは前報においてこれら5綱のうち、採集が容易な鰓脚綱, 顎脚綱および軟甲綱に属する種々の甲殻類を用いて, 甲殻類の系統と血球形態の関係について仮説を提唱した<sup>3)</sup>。すなわち, ①甲殻類の祖先種は1種類の血球を有し, 鰓脚類や顎脚類では, 現生種においても血球は1種類である。②軟甲類の祖先種においても血

球種は1種類であり, この形質は原始的軟甲類の現生種であるコノハエビ*Nebalia japonensis* (コノハエビ亜綱Phyllocarida薄甲目Leptostraca) に受け継がれている。③コノハエビ類について出現した他の軟甲類の共通の祖先種では血球の種類数の増加が起こり, その型は, シャコ類 (トゲエビ亜綱Hoplocarida口脚目Stomatopoda) や, 真軟甲綱Eumalacostracaに属するホンエビ上目Eucarida十脚目Decapodaの中でも原始的なクルマエビ類 (根鰓亜目Dendrobranchiataクルマエビ下目Penaeidea) や同亜綱フクロエビ上目Peracaridaの等脚目Isopodaおよび端脚目Amphipodaといった甲殻類に広く認められる I 型であろ

水産大学校生物生産学科 (Department of Applied Aquabiology, National Fisheries University)

<sup>†</sup>別刷り請求先 (corresponding author) : kondom@fish-u.ac.jp

\*1 本論文における甲殻類の分類体系および用語は大塚と駒井<sup>1,2)</sup> に依った。

**Table 1.** Classification of subphylum Crustacea (modified after Ohtsuka and Komai<sup>2)</sup>)

<b>Class Branchiopoda</b>	Subclass Ostracoda
Subclass Sarsostraca	Superorder Myodocopa (two orders)
Order Anostraca and one extinct order	Order Myodocopida
Subclass Phyllopoda	Superorder Podocopa (three orders)
(four orders include two extinct orders)	Order Podocopida
Order Notostraca	Subclass Thecostraca (three infraclasses)
Order Diplostraca (four suborders)	Infraclass Cirripedia (three superorders)
Suborder Laevicaudata	Superorder Rhizocephala (two orders)
Suborder Cladocera	Order Kentrogonida
<b>Class Remipedia</b> (one order)	Superorder Thoracida
<b>Class Cephalocarida</b> (one order)	Order Pedunculata (one suborder)
<b>Class Maxillopoda</b>	Order Sessilia (three suborders)
Subclass Pentastoma (two orders)	Subclass Tantulocarida (one order)
Subclass Branchiura	<b>Class Malacostraca</b>
Order Arguloidea	Subclass Phyllocarida
Subclass Copepoda (two infraclasses)	Order Leptostraca
Infraclass Neocopepoda (two superorders)	Subclass Hoplocarida
Superorder Podoplea (nine orders)	Order Stomatopoda and two extinct orders
Order Cyclopoida	Subclass Eumalacostraca (three superorders)
Order Harpacticoida	Superorder Peracarida (nine orders)
Order Siphonostomatoida	Order Mysida
Subclass Mystacocarida (one order)	Order Isopoda
	Order Amphipoda
	Superorder Eucarida (three orders)
	Order Decapoda

う。④十脚目では血球の種類の違いから少なくとも5つの型に区別されるが、原始的十脚目のクルマエビ類がI型であり、十脚目は単系統であるとされていることから、他の型(II~V型)は、十脚目の中で起こった多様性であろう。以上の仮説を検証するために、種々の甲殻類について血球形態と血球の種類数を調べたところ<sup>4-7)</sup>、この仮説に修正が必要となった。本報告では、既報<sup>3-7)</sup>とともに新たに得られた知見を基に、甲殻類における血球形態の多様性に関する仮説を提唱する\*<sup>2)</sup>。

## 材料および方法

### 実験動物

水産大学の屋外淡水水槽に自然繁殖していたオナシミジンコ *Daphnia obtusa* (鰓脚綱葉脚亜綱Phyllopoda双殻目Diplostraca枝角亜目Cladocera: 採集時水温23℃) とカイミジンコ類 (顎脚綱貝虫亜綱Ostracodaポドコパ上目Podocopaポドコピダ目Podocopidaキブリス科Cyprididae) 4種 (コブカイミジンコ亜科Cyprinotinae:

\*<sup>2)</sup> 本研究の一部は、12th International Congress of the International Society of Developmental & Comparative Immunology (Kondo M, Yasumoto S, Takahashi Y: IVH-P3. Morphological diversity of crustacean haemocytes. Program and Abstracts, 130 (2012)) および日本水産増殖学会第12回大会 (近藤昌和, 安本信哉, 高橋幸則: P-02. 甲殻類の血球の多様性. 講演要旨集, 21 (2013)) において報告した。

イボカイミジンコ *Heterocypris incongruens* (採集時水温23℃), カワリイボカイミジンコ *Heterocypris attenuate* (採集時水温18℃), マルイボカイミジンコ *Hemicypris mizunoi* (採集時水温23℃); ホシクズカイミジンコ亜科 Herpetocypridinae: オオホソナガカイミジンコ *Stenocypris major* (採集時水温28℃)<sup>8)</sup> は採集直後に実験に供した。下関市沿岸で採取したウミボタル *Vargula hilgendorfi* (同亜綱ミオドコパ上目 Myodocopa ミオドコピダ目 Myodocopida), 熱帯魚店で購入したニホンイサザアミ *Neomysis japonica* (真軟甲亜綱フクロエビ上目アミ目 Mysida), 水産大学校構内で採取したワラジムシ *Porcellio scaber* (同亜綱フクロエビ上目等脚目ワラジムシ亜目 Oniscidea), 下関市沿岸で採取したチョウ属の一種 *Argulus* sp. (Fig. 1; 顎脚綱鰓尾亜綱 Branchiura チョウ目 Arguloidea)<sup>\*3)</sup>, ウオノエ類3種 (Fig. 2; 真軟甲亜綱フクロエビ上目有扇亜目 Flabellifera) とフタバベニツケガニ

*Thalamita sima* (同亜綱ホンエビ上目十脚目抱卵亜目 Pleocyemata 短尾下目 Brachyura ガザミ科 Portunidae), スベスベオウギガニ *Sphaerozius nitidus* (同下目オウギガニ科 Xanthidae), イワガニ *Pachygrapsus crassipes* (同下目イワガニ科 Grapsidae) およびクロベンケイガニ *Chiromantes dehaani* (同下目イワガニ科), 輸入業者から購入した中国産チュウゴクモクズガニ *Eriocheir sinensis* (同下目イワガニ科)<sup>\*4)</sup>, 有明海で採取したゼンマイヤドカリ *Spiropagurus spiriger* (同亜目異尾下目 Anomura ホンヤドカリ科 Paguridae), 活魚業者から購入したタラバガニ *Paralithodes camtschaticus* (同下目タラバガニ科 Lithodidae) を実験に用いた。

ワラジムシは採集直後に, ウミボタルとニホンイサザアミは水温23℃で1週間馴致飼育したのちに実験に供した。飼育期間中は, 配合飼料を適宜給餌した(ウミボタル, マリン6号(林兼産業); ニホンイサザアミ, 粉碎したエビ

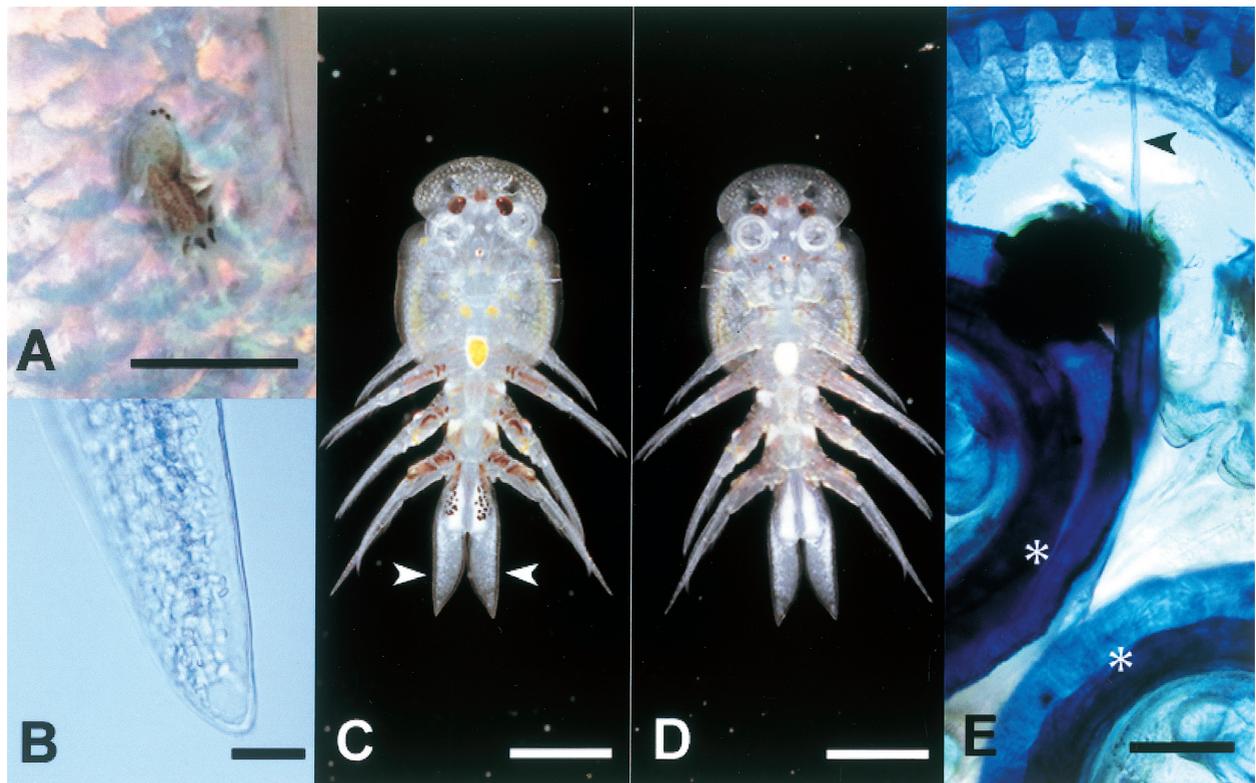
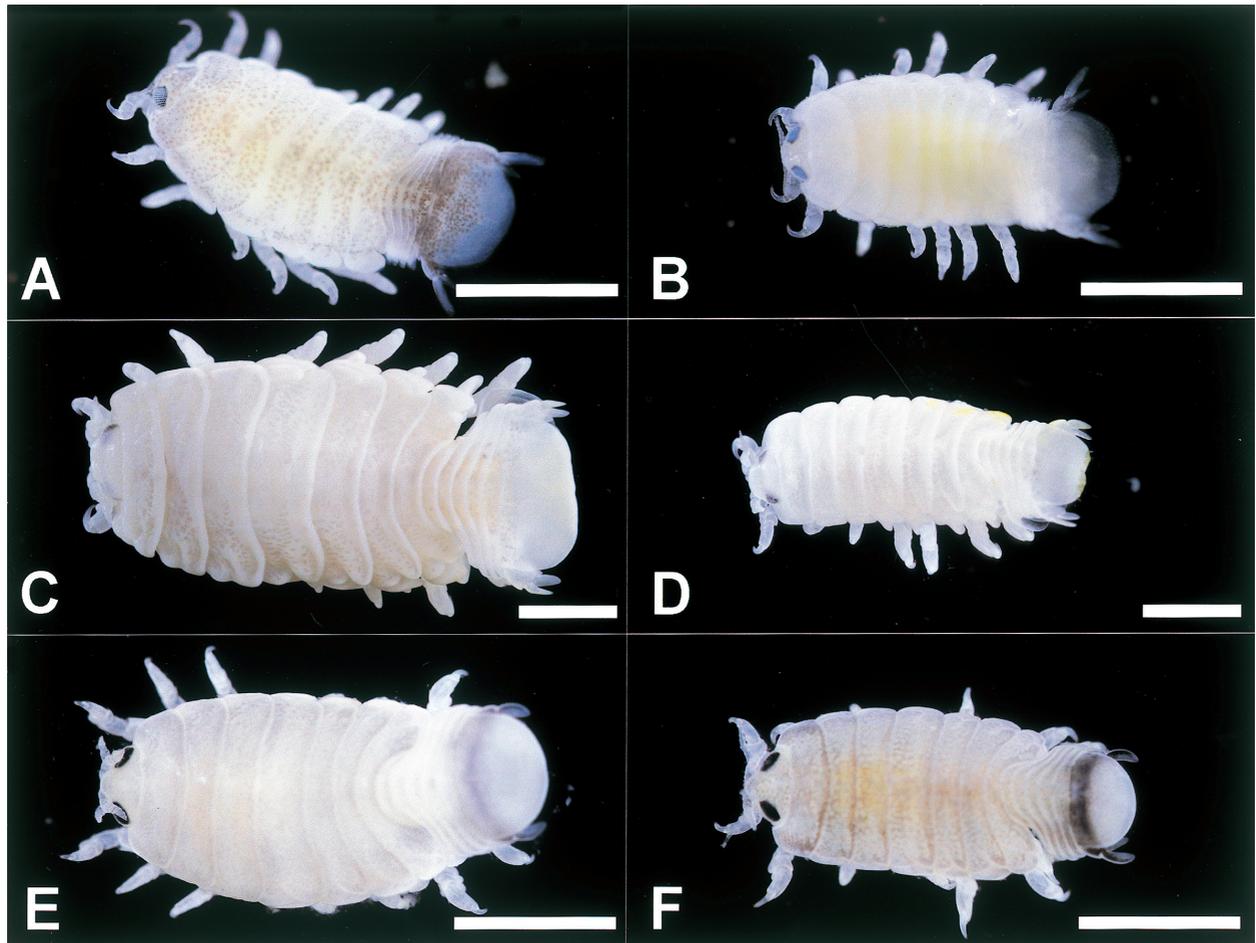


Fig. 1. *Argulus* sp. from threadfin shad *Konosirus punctatus*. A, *Argulus* sp. infested the body surface of threadfin shad (bar=5 mm); B-D, living *Argulus* sp. (B, abdomen (Note many circulating hemocytes, bar=50  $\mu$ m); C, dorsal view (arrowheads, abdomen; bar=2 mm); D, ventral view (bar=2 mm); E, pre-oral spine (arrowhead) and suction cup (\*)) of *Argulus* sp. (formalin-fixed specimen; methylene blue stain; ventral view; bar=50  $\mu$ m)).

\*<sup>3)</sup> このチョウ目甲殻類には吸盤 (suction cup) とともに針 (pre-oral spine) が観察されることから, チョウ属 (*Argulus*) に分類されるが<sup>9)</sup>, 西村<sup>10)</sup>に記載されているいずれの*Argulus*にも該当しなかったため, 本稿では*Argulus* sp.とする。

\*<sup>4)</sup> チュウゴクモクズガニの搬入および標本作成は, 特定外来生物法施行 (2005) 前に行った。



**Fig. 2.** Cymothoid isopods (living specimen, dorsal view). A & B, *Mothocya* sp. from opercular cavity of halfbeak *Hyporhamphus sajori* (A, female; B, male); C & D, *Rhexanella verrucosa* from buccal cavity of red sea-braem *Pagrus major* (C, female; D, male); E & F, cymothoid from oral cavity of finepatterned puffer *Takifugu poecilonotus* (E, female; F, male). Bars=5 mm.

アン協和 (協和発酵)。釣獲したコノシロ *Konosirus punctatus* の体表に寄生していた *Argulus* sp. をコノシロから剥離し、一晩海水中 (水温20℃) で飼育したのち実験に用いた (無給餌)。フタバベニツケガニ スベスベオウギガニ、イワガニ、クロベンケイガニ、チュウゴクモクスガニおよびゼンマイヤドカリには配合飼料 (エビアン協和) を適宜給餌して水温23℃で、トラバガニには市販のシーフードミックス (エビ、イカ、二枚貝) を適宜給餌して水温10℃で1週間馴致飼育したのちに実験に供した。ウオノ

エ類には、タモ網で採取したサヨリ *Hyporhamphus sajori* の鰓腔に寄生していたサヨリヤドリムシ属の一種 *Mothocya* sp.\*<sup>5</sup>、釣獲したマダイ *Pagrus major* の口腔内に寄生していたタイノエ *Rhexanella verrucosa* および釣獲したコモンフグ *Takifugu poecilonotus* の口腔内に寄生していたウオノエ類の一種 (cymothoid from *Takifugu poecilonotus* と称す)\*<sup>6</sup> を用いた。採集直後に斃死したサヨリから脱落した *Mothocya* sp. を一晩海水中 (水温20℃) で飼育したのち実験に用いた (無給餌)。タイノエが寄生し

\*<sup>5</sup> このウオノエ類の血球はすでに、10<sup>th</sup> Japan-Korea, Korea-Japan Joint Symposium on Aquaculture 2012 (Kondo M, Yasumoto S, Takahashi Y: P08. Morphological characteristics of haemocytes from parasitic crustaceans. Program and Abstracts, 22 (2012)) で報告したが、そこでは本ウオノエ類をサヨリヤドリムシ *Mothocya sajori* とした。しかし、本稿では、山内ら<sup>11)</sup> の見解にしたがって、*Mothocya* sp. とする。

\*<sup>6</sup> コモンフグの口腔内に寄生するウオノエ類については文献が見当たらなかったため、本稿では、ウオノエ類の一種 (a cymothoid) とする。

ていたマダイとウオノエ類の一種が寄生していたコモンフグを水温20℃で1週間馴致飼育した。飼育期間中は、配合飼料を適宜給餌した（マダイ、マリン6号；コモンフグ、ラブ・ラバ7号（林兼産業））。宿主に麻酔（キナルジン）を施して口腔内からウオノエ類を採取して実験に供した。

#### 標本の作成

オナシミジンコ、カイミジンコ類、ウミボタルおよびニホンイサザアミはDavidson液<sup>12)</sup>で固定したのち、定法にしたがってパラフィン包埋切片（厚さ4 μm）を作成した。脱パラフィン後、親水化したのち風乾した。

*Argulus* sp. をゼラチン処理したスライドガラス上に載せ、これに氷冷した固定液（2%グルタルアルデヒド、2%パラホルムアルデヒドおよび10%（w/v）スクロースを含む0.2Mカコジル酸ナトリウム緩衝液（pH7.4）；GA/PFA）を滴下し、直ちに腹部をメスで切断し、流出した血液を固定液と混合した。これを、前報<sup>5)</sup>と同様の方法によって処理して塗抹標本を作製した。

ワラジムシまたはウオノエ類は、窪みを氷冷した固定液（GA/PFA）で満たしたホールスライドガラスの窪み付

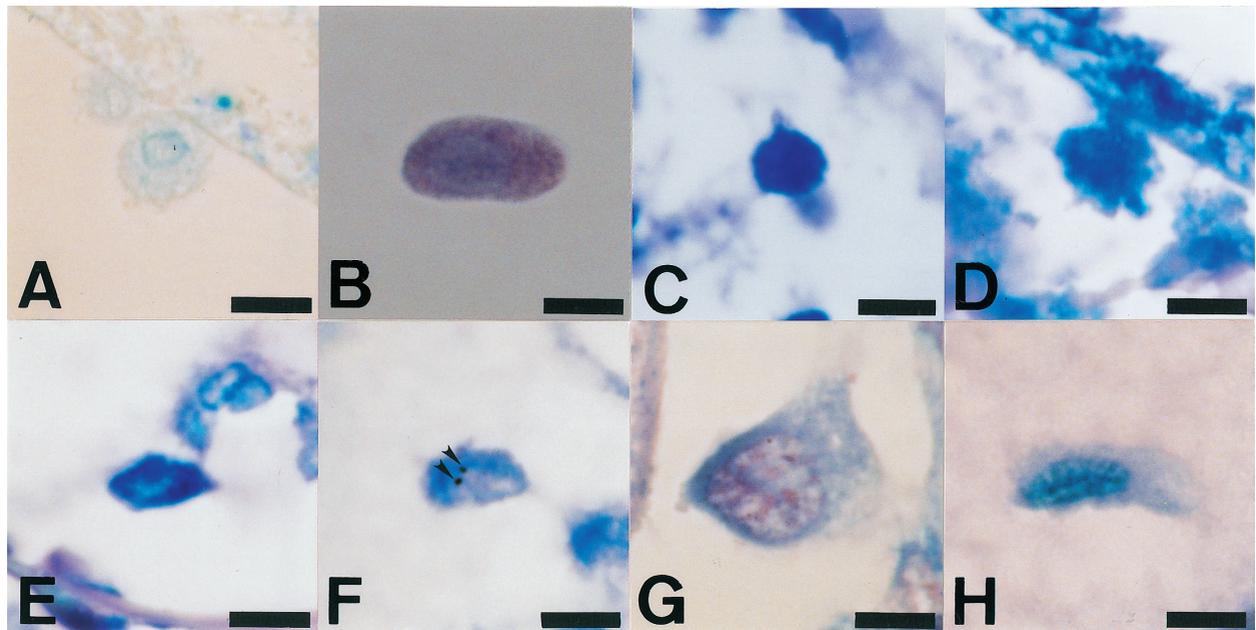
近に置いて、直ちに体側部にメスで切り込みを入れた。流出した血液を固定液と混合し、プラスチック製試験管に移して、氷水中で15分間固定した。Auto Smear CF-12D（Sakaura）を用いて1,000 rpmで5分間遠心してゼラチン処理スライドガラスに血球を付着させ、風乾して血液塗抹標本とした。

フタバベニツケガニ、スバズベオウギガニ、イワガニ、クロベンケイガニ、チュウゴクモクズガニ、ゼンマイヤドカリおよびタラバガニからの採血および血液塗抹標本の作成は近藤と高橋の方法<sup>3)</sup>に準じて行った。

これらの標本にMay-Grünwald（MG）液を1.5 ml載せ、5分後に<sup>1</sup>/<sub>15</sub>Mリン酸緩衝液（pH5.0）を1.5 ml追加・混合して10分間染色した。蒸留水で軽く水洗し、風乾後、合成樹脂で封入して光学顕微鏡で観察した。

## 結 果

オナシミジンコ、*Argulus* sp.、カイミジンコ類、ウミボタルおよびニホンイサザアミには1種類の血球のみが観察された（Fig. 3）。オナシミジンコの血球には直径0.5 μm以下の円形の難染色顆粒が認められた（Fig. 3A）。



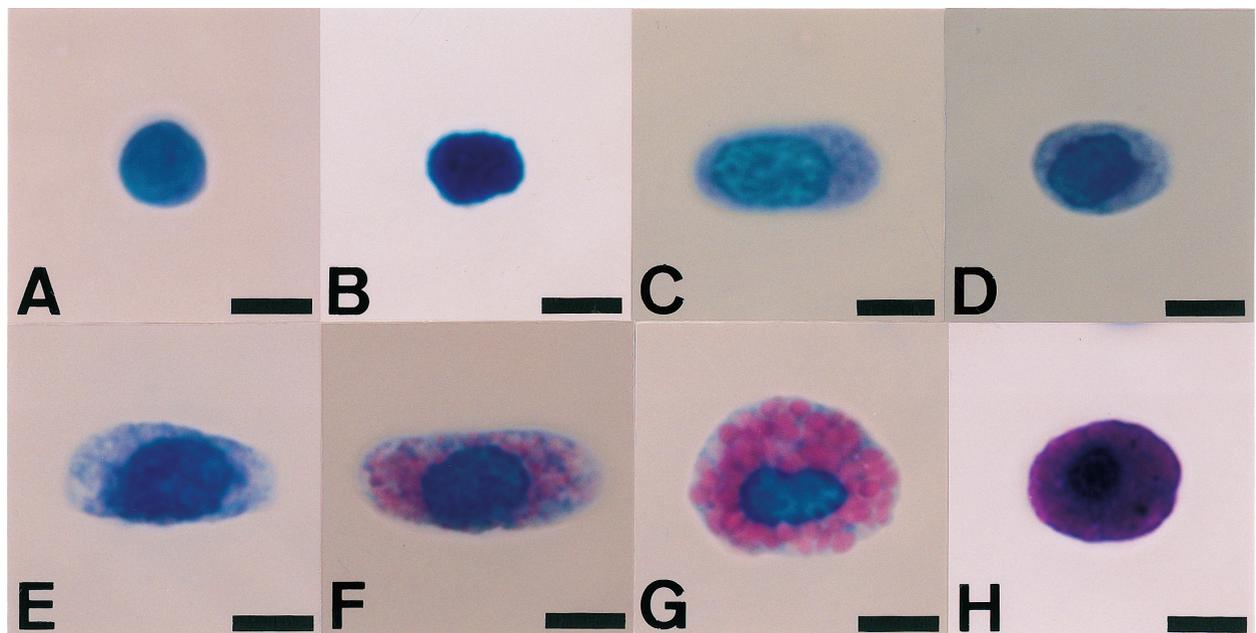
**Fig. 3.** Hemocytes of monoheumatic crustaceans in this report. A, *Daphnia obtuse*; B, *Argulus* sp. from threadfin shad; C, *Heterocypris incongruens*; D, *Heterocypris attenuate*; E, *Hemicypris mizunoi*; F, *Stenocypris major*; G, *Vargula hilgendorffii*; H, *Neomysis japonica*. A-G, eumonoheumatic crustaceans, H, pseudomonoheumatic crustacean. Note chromophobic granules (CG) in the hemocytes of water flea (A) and opossum shrimp (H), both CG and eosinophilic granules of *Argulus* sp. (B), basophilic granules (BG) of Podocopida (C-F), and both CG and BG of Myodocopida (G). May-Grünwald staining preparations (A & C-H, tissue section; B, blood smear). Arrowheads in F indicate lipofusutin-like particles. Bars=5 μm.

*Argulus* sp.の血球には2種類の顆粒(難染性性顆粒と好酸性性顆粒)が観察された(Fig. 3B)。両顆粒ともに円形または卵円形であり,前者は直径 $0.5\ \mu\text{m}$ 以下,後者は直径 $0.3\ \mu\text{m}$ 以下であった。好酸性顆粒は赤色を呈した。いずれのカイミジンコ類においても,血球の細胞質にはMG染色によって濃青色を呈する顆粒(好塩基性顆粒)が多数観察された(Figs. 3C-3F)。また,細胞が貪食作用によって取り込んだ異物などの残渣小体に相当するリポフスチン様顆粒を有する血球も稀に認められた(Fig. 3F)。いずれのカイミジンコ類においても,顆粒の大きさは長径 $0.5\ \mu\text{m}$ 以下で円形または卵円形であった。ウミボタルには2種類の円形顆粒を有する血球が認められた(Fig. 3G)。それら顆粒は,大型の難染性顆粒(直径 $0.5\ \mu\text{m}$ 以下)と小型の好塩基性顆粒(直径 $0.3\ \mu\text{m}$ 以下)であった。ニホンイサザアミでは直径 $0.5\ \mu\text{m}$ 以下の円形の難染性顆粒が多数観察された(Fig. 3H)。

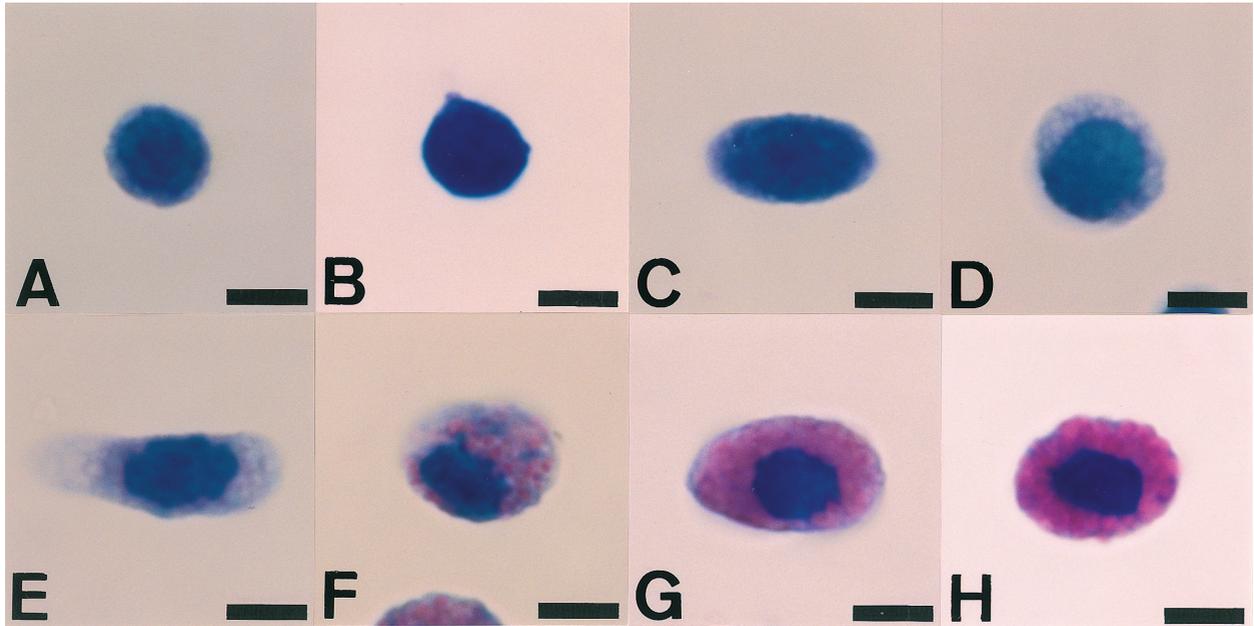
ワラジムシ,ウオノエ類3種,フタバベニツケガニおよびスベスベオウギガニでは8種類の(Figs. 4-6),ゼンマイヤドカリとタラバガニでは4種類の(Fig. 7),イワガニ,クロベンケイガニおよびチュウゴクモクズガニでは3種類の血球が観察され(Fig. 8),近藤と高橋<sup>3)</sup>の分類基準に基づいて,それぞれI型,II型およびIII型に同定された。

## 考 察

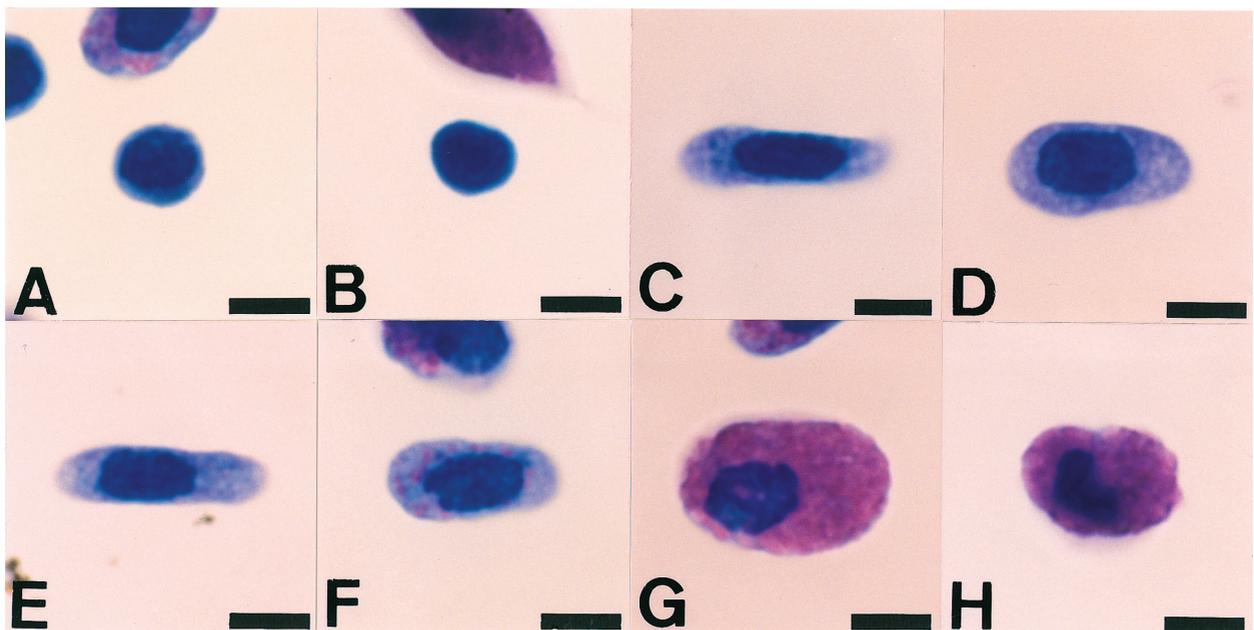
近藤と高橋<sup>3)</sup>は甲殻類を血球の種類数に基づいて,2つのグループに分けることを提案した。すなわち,1種類の血球を有する甲殻類を「単血球型甲殻類(monohemocytic crustacean) = 単血球類(monohemocytic group)」とし,複数の血球種を有する甲殻類を「多血球型甲殻類(polyhemocytic crustacean) = 多血球類(polyhemocytic group)」とした(Table 2)。その後,近藤ら<sup>7)</sup>は血液中を循環する血球を持たない甲殻類を数種観察し,これら甲殻類を「無血球型甲殻類(hemocyteless crustacean) = 無血球類(hemocyteless group)」とし,無血球型甲殻類を「真無血球型甲殻類(euhemocyteless crustacean) = 真無血球類(euhemocyteless group)」と「偽無血球型甲殻類(pseudohemocyteless crustacean) = 偽無血球類(pseudohemocyteless group)」に細分した(Table 2)。偽無血球類にはシオダマリミジンコ *Tigriopus japonicus* (カイアシ亜綱Copepoda新カイアシ下綱Neocopepoda後脚上目Podopleaハルパクチクス目Harpacticoida)とオナガケンミジンコ *Cyclops vicinus* (同上目キクロプス目Cyclopoida)が属し,これら甲殻類には循環血球は観察されないが,組織上や組織中に血球様の顆粒細胞が認められ



**Fig. 4.** Hemocytes of polyhemocytic crustacean (hemocyte-type I) in this report. Common rough woodlouse *Porcellio scaber*. A, basophilic fine granular cell (IBFG); B, basophilic plasma cell (IBP); C, basophilic granulocyte (IBG); D, chromophobic small granulocyte (ICSG); E, chromophobic large granulocyte (ICLG); F, basophilic and eosinophilic granulocyte (IBEG); G, eosinophilic granulocyte-type 1 (IEG1); H, eosinophilic granulocyte-type 2 (IEG2). Bars=5  $\mu\text{m}$ .



**Fig. 5.** Hemocytes of polyhemocytic crustacean (hemocyte-type I) in this report. Cymothoid isopod (*Rhexanella verrucosa*). A, basophilic fine granular cell (IBFG); B, basophilic plasma cell (IBP); C, basophilic granulocyte (IBG); D, chromophobic small granulocyte (ICSG); E, chromophobic large granulocyte (ICLG); F, basophilic and eosinophilic granulocyte (IBEG); G, eosinophilic granulocyte-type 1 (IEG1); H, eosinophilic granulocyte-type 2 (IEG2). Bars=5  $\mu$ m.



**Fig. 6.** Hemocytes of polyhemocytic crustacean (hemocyte-type I) in this report. Crab *Sphaerozius nitidus*. A, basophilic fine granular cell (IBFG); B, basophilic plasma cell (IBP); C, basophilic granulocyte (IBG); D, chromophobic small granulocyte (ICSG); E, chromophobic large granulocyte (ICLG); F, basophilic and eosinophilic granulocyte (IBEG); G, eosinophilic granulocyte-type 1 (IEG1); H, eosinophilic granulocyte-type 2 (IEG2). Bars=5  $\mu$ m.

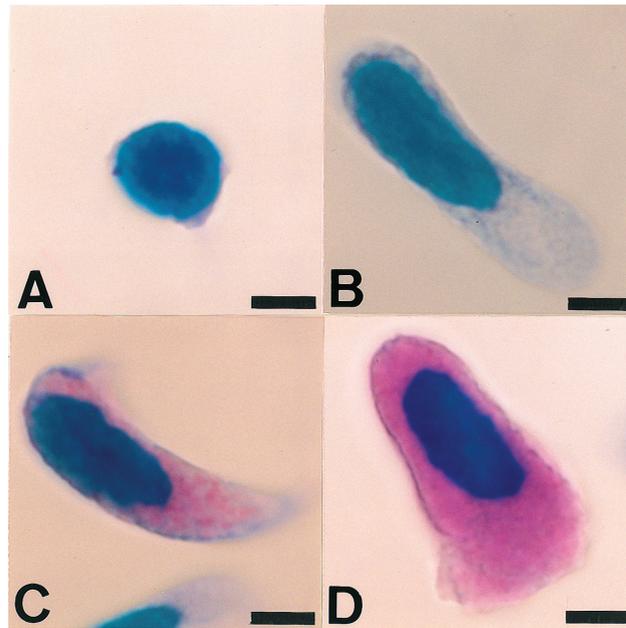


Fig. 7. Hemocytes of polyhemocytic crustacean (hemocyte-type II) in this report. Red king crab *Paralithodes camtschaticus*. A, small basophilic cell (IISBC); B, chromophobic granulocyte (IICG); C, eosinophilic small granulocyte (IIESG); D, eosinophilic large granulocyte (IIELG). Bars=5  $\mu$ m.

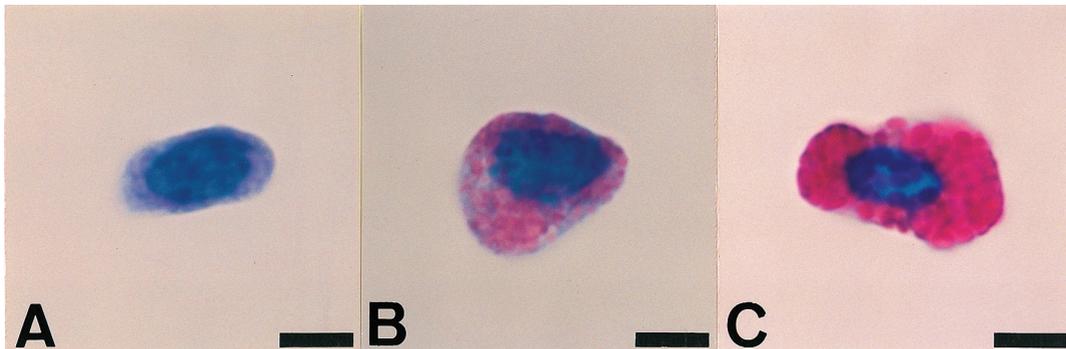


Fig. 8. Hemocytes of polyhemocytic crustacean (hemocyte-type III) in this report. Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis*. A, chromophobic granulocyte (IIICG); B, eosinophilic small granulocyte (IIIESG); C, eosinophilic large granulocyte (IIIELG). Bars=5  $\mu$ m.

ており、この細胞は、細胞の系譜としては血球に相当するのではないかと考えられている<sup>7)</sup>。一方、真無血球類にはウンモンフクロムシ *Sacculina confragosa* (顎脚綱鞘甲亜綱Thecostraca蔓脚下綱Cirripedia根頭上目Rhizocephalaケントロゴン目Kentrogonida) が含まれ、血球も血球様顆粒細胞も観察されていない<sup>7)</sup>。

上記の無血球型甲殻類を除き、鰓脚綱と顎脚綱に属する多くの甲殻類(鰓脚綱: プラインシユリンプ *Artemia salina* とホウネンエビ *Branchinellites kugenumaensis* (ともにサルソストラカ亜綱Sarsostraca無甲目Anostraca)、アジアカブトエビ *Triops granarius* (葉脚亜綱背甲目

Notostraca)、トゲカイエビ *Leptestheria kawachieusis* (同亜綱双殻目タマカイエビ亜目Laevicaudata)、ミジンコ *Daphnia pulex* (同目枝角亜目); 顎脚綱: チョウ *Argulus japonicus* とホソウミチヨウ *Argulus caecus* (鰓尾亜綱チヨウ目)、イカリムシ *Lernaea cyprinacea* (カイアシ亜綱新カイアシ下綱後脚上目キクロプス目)、*Pseudocaligus fugu* (同上目シフォノストム目Siphonostomatoida)、ウミボタル *Vargula hilgendorffii* (貝虫亜綱ミオドコパ上目ミオドコピダ目)、エボシガイ *Lepas anatifera* (鞘甲亜綱蔓脚下綱完胸上目Thoracida有柄目Pendunculata)、アカフジツボ *Megabalanus rosa* (同上目無柄目Sessilia) では、血球は

**Table 2.** Classification of crustaceans based on the hemocyte-types (modified after Kondo and Takahashi<sup>3)</sup>)

		Taxonomic group, species, and reference
Hemocyteless group (HLG)	Eu-HLG	Kentrogonida, Rhizocephala, Cirripedia, Thecostraca, Maxillopoda: <i>Sacculina confragosa</i> <sup>7)</sup>
	Pseudo-HLG	Cyclopoida, Podoplea, Neocopepoda, Copepoda, Maxillopoda: <i>Cyclops vicinus</i> <sup>7)</sup>
Monohemocytic group (MG)		Harpacticoida, Podoplea, Neocopepoda, Copepoda, Maxillopoda: <i>Tigriopus japonicus</i> <sup>7)</sup>
		Anostraca, Sarosostraca, Branchiopoda: <i>Artemia salina</i> , <i>Branchinellites kugenumaensis</i>
		Notostraca, Phylloppoda, Branchiopoda: <i>Triops granarius</i> (formerly described as <i>Triops numidicus</i> <sup>3)</sup> )
		Laevicaudata, Diplostraca, Phylloppoda, Branchiopoda: <i>Leptestheria kawachieusis</i>
		Cladocera, Diplostraca, Phylloppoda, Branchiopoda: <i>Daphnia pulex</i> <sup>7)</sup> , <i>Daphnia obtusa</i> *
		Arguloidea, Branchiura, Maxillopoda: <i>Argulus japonicus</i> , <i>Argulus caecus</i> <sup>5)</sup> , <i>Argulus</i> sp. from threadfin shad <i>Konosirus punctatus</i> *
		Cyclopoida, Podoplea, Neocopepoda, Copepoda, Maxillopoda: <i>Lernaea cyprinacea</i> <sup>7)</sup>
		Siphonostomatoida, Podoplea, Neocopepoda, Copepoda, Maxillopoda: <i>Pseudocaligus figu</i> <sup>7)</sup>
		Podocopida, Podocopa, Ostracoda, Maxillopoda: <i>Heterocypris incongruens</i> *, <i>Heterocypris attenuate</i> *, <i>Hemicypris mizunoi</i> *, <i>Stenocypris major</i> *
		Myodocopida, Myodocopa, Ostracoda, Maxillopoda: <i>Vargula hilgendorffii</i> *
		Pedunculata, Thoracida, Cirripedia, Thecostraca, Maxillopoda: <i>Lepas anatifera</i>
		Sessilia, Thoracida, Cirripedia, Thecostraca, Maxillopoda: <i>Megabalanus rosa</i>
		Leptostraca, Phyllocarida, Malacostraca: <i>Nebalia japonensis</i>
		Mysida, Peracarida, Eumalacostraca, Malacostraca: <i>Neomysis japonica</i> *
		Pseudo-MG

\*Present report.

1種類であり、これら甲殻類は単血球型甲殻類に分類される<sup>3,5,7)</sup> (Table 2)。また、これら甲殻類の血球の細胞質中には顆粒が存在する<sup>3,5,7)</sup>。単血球型甲殻類の血球形態、特に顆粒形態の比較をTable 3に示す。本研究においても、鰓脚綱に属するオナシジンコと、顎脚綱に属する *Argulus* sp., カイミジンコ類およびウミボタルには1種類の血球が観察された。このことから、これらの甲殻類も単血球型甲殻類に分類される (Table 2)。オナシジンコの血球形態は同属のミジンコのそれと類似していた。しかし、*Argulus* sp.の血球には2種類の顆粒 (難染性性顆粒と好酸性性顆粒) が観察され、1種類の顆粒 (難染性顆粒) が認められる同属のチョウとホソウミチョウの血球とは異なっていた<sup>3,5)</sup> (Table 3)。ウミボタルのパラフィン包埋切片をMG染色した標本上には、流出血液標本<sup>3)</sup>と同様な2種類の顆粒が血球に認められた。しかし、顆粒の大きさは、切片上の方が、流出血液標本よりも小型であった。これは、標本作成時の固定や脱水によるものと考えられる。ウ

ミボタルと同様に貝虫亜綱に属するが、異なる上目に分類されるカイミジンコ類では、血球に好塩基性顆粒のみが観察された。同様の血球 (または血球様顆粒細胞) はカイアシ類で観察されている<sup>7)</sup>。以上の本研究で示した、血液中に1種類の血球が観察される甲殻類は、単血球型甲殻類に分類される (Table 2, 3)。原始的軟甲類であるコノハエビにおいても血球は1種類の顆粒球であり、単血球型甲殻類に分類される<sup>3)</sup> (Table 2, 3)。

近藤と高橋の報告<sup>3)</sup>時点では、軟甲綱のうち、トゲエビ亜綱と真軟甲亜綱に属する甲殻類には、複数種の血球が認められ、多血球型甲殻類に分類された。また、多血球型甲殻類の血球は、血球種の組成に基づいて型分けされ (血球型, hemocyte-type), 血球型として5つの型 (I~V型) が報告された<sup>3)</sup>。各血球型の血球の形態をTable 4に示す。すなわち、8種類の血球 (好塩基性微細顆粒細胞basophilic fine granular cell (I BFG), 好塩基性形質細胞basophilic plasma cell (I BP), 好塩基性顆粒球basophilic

Table 2. Cont.

		Taxonomic group and species
		Stomatopoda, Hoplocarida, Malacostraca: <i>Oratosquilla oratoria</i> , <i>Harpisquilla harpax</i>
		Flabellifera, Isopoda, Peracarida, Eumalacostraca, Malacostraca: <i>Mothocya</i> sp. from halfbeak <i>Hyporhamphus sajori</i> , <i>Rhexanella verrucosa</i> *, cymothoid from finepatterned puffer <i>Takifugu poecilonotus</i> *
		Oniscidea, Isopoda, Peracarida, Eumalacostraca, Malacostraca: <i>Ligia exotica</i> , <i>Armadillidium vulgare</i> , <i>Porcellio scaber</i> *
		Amphipoda, Peracarida, Eumalacostraca, Malacostraca: <i>Melita koreana</i>
Group I (PG type I)		Penaeidea, Dendrobranchiata, Decapoda, Eucarida, Eumalacostraca, Malacostraca: Penaeidae: <i>Marsupenaeus japonicus</i> , <i>Metapenaeopsis barbata</i> , <i>Trachysalambria curvirostris</i>
		Thalassinidea, Pleocyemata, Decapoda, Eucarida, Eumalacostraca, Malacostraca: Callianassidae: <i>Callianassa japonica</i> Upogebiidae: <i>Upogebia major</i>
		Brachyura, Pleocyemata, Decapoda, Eucarida, Eumalacostraca, Malacostraca: Calappidae: <i>Matuta lunaris</i> Leucosiidae: <i>Philyra pisum</i> Portunidae: <i>Charybdis japonica</i> , <i>Charybdis bimaculata</i> , <i>Portunus trituberculatus</i> , <i>Portunus pelagicus</i> , <i>Scylla serrata</i> , <i>Thalassidroma sima</i> *
Polyhemocytic group (PG)	Group II (PG type II)	Astacidea, Pleocyemata, Decapoda, Eucarida, Eumalacostraca, Malacostraca: Nephropidae: <i>Homarus americanus</i>
		Palinuridea, Pleocyemata, Decapoda, Eucarida, Eumalacostraca, Malacostraca Palinuridae: <i>Panulirus japonicus</i>
		Anomura, Pleocyemata, Decapoda, Eucarida, Eumalacostraca, Malacostraca: Paguridae: <i>Pagurus japonicus</i> , <i>Spiropagurus spiriger</i> * Lithodidae: <i>Paralithodes camtschaticus</i> *
Group III (PG type III)		Astacidea, Pleocyemata, Decapoda, Eucarida, Eumalacostraca, Malacostraca: Cambaridae: <i>Cambaroides japonicus</i> , <i>Procambarus clarkii</i>
		Brachyura, Pleocyemata, Decapoda, Eucarida, Eumalacostraca, Malacostraca: Grapsidae: <i>Eriocheir japonicus</i> , <i>Eriocheir sinensis</i> *, <i>Hemigrapsus sanguineus</i> , <i>Hemigrapsus penicillatus</i> , <i>Gaetice depressus</i> , <i>Chiromantes haematocheir</i> , <i>Chiromantes dehaani</i> *, <i>Pachygrapsus crassipes</i> *
		Potamidae: <i>Geothelphusa dehaani</i> Ocypodidae: <i>Ocypode stimpsoni</i>
Group IV (PG type IV)		Asellota, Isopoda, Peracarida, Eumalacostraca, Malacostraca: <i>Asellus hilgendorfi</i> <sup>4)</sup>
		Stenopodidea, Pleocyemata, Decapoda, Eucarida, Eumalacostraca, Malacostraca: Stenopodidae: <i>Stenopus hispidus</i>
Group V (PG type V)		Caridea, Pleocyemata, Decapoda, Eucarida, Eumalacostraca, Malacostraca: Atyidae: <i>Caridina japonica</i> , <i>Caridina denticulata</i> , <i>Caridina leucosticta</i> Palaemonidae: <i>Palaemon paucidens</i> , <i>Palaemon ortmanni</i> , <i>Macrobrachium formosense</i> , <i>Macrobrachium japonicum</i> , <i>Macrobrachium rosenbergii</i> , <i>Macrobrachium nipponense</i> Alpheidae: <i>Alpheus brevicristatus</i> , <i>Alpheus lobidens lobidens</i>
		Brachyura, Pleocyemata, Decapoda, Eucarida, Eumalacostraca, Malacostraca: Pinnotheridae: <i>Pinnotheres sinensis</i>

\*Present report.

**Table 3.** Comparison of morphological characteristics of granules in hemocytes from eumono-hemocytic and pseudomonohemocytic crustaceans, and in hemocyte-like granular cells from pseudohemocyteless crustaceans (May-Grünwald staining preparation)

		Species <sup>1</sup>											
		<i>As</i>	<i>Bk</i>	<i>Tg</i>	<i>Lk</i>	<i>Dp</i>	<i>Do</i> *	<i>Aj</i>	<i>Ac</i>	<i>A</i> sp.*	<i>Tj</i> <sup>2</sup>	<i>Cv</i> <sup>2</sup>	<i>Lc</i>
Staining and shape		Two types	One type	One type	One type	One type	One type	One type	One type	Two types	One type	One type	One type
(size, μm) <sup>3</sup>		E, r (2) or o	C, r	C, r	A, r to o	C, r (≦0.5)	C, r (≦0.5)	C, r (<0.5)	C, r (≦0.5)	E, r or o (≦0.3); C, r or o (≦0.5)	B, r or o	B, r or o	B, r or o
		(2-3 × 1-2); C, r (≦0.3)	(≦0.5)	(≦0.5)	(1.4 in length)						(≦1.0)	(≦0.5)	(≦1.0)
Sample <sup>4</sup>		BS	BS	BS	BS	TS	TS	BS	BS	BS	TS	TS	TS

Modified after Kondo and Takahashi<sup>3)</sup>.

<sup>1</sup>*As*, *Artemia salina* (brine shrimp); *Bk*, *Branchimelletes kugenumaensis* (fairly shrimp); *Tg*, *Triops granarius* (tadpole shrimp); *Lk*, *Leptostheria kawachiensis* (clam shrimp); *Dp*, *Daphnia pulex* (water flea)<sup>7)</sup>; *Do*, *Daphnia obtusa* (water flea); *Aj*, *Argulus japonicus* (fish louse); *Ac*, *Argulus caecus* (fish louse)<sup>5)</sup>; *A* sp., *Argulus* sp. (fish louse); *Tj*, *Tigriopus japonicus* (marine copepod)<sup>7)</sup>; *Cv*, *Cyclops vicinus* (freshwater copepod)<sup>7)</sup>; *Lc*, *Lernaea cyprinacea* (anchor worm)<sup>7)</sup>.

<sup>2</sup>Pseudohemocyteless crustacean.

<sup>3</sup>A, amphiphilic; B, basophilic; C, chromophobic; E, eosinophilic; o, oval; r, round.

<sup>4</sup>BS, blood smear; TS, tissue section (paraffin embedded section).

\*Present report.

**Table 3.** *Cont.*

		Species <sup>1</sup>										
		<i>Pf</i>	<i>Hi</i> *	<i>Ha</i> *	<i>Hm</i> *	<i>Sm</i> *	<i>Vh</i> *	<i>La</i>	<i>Mr</i>	<i>Nj</i>	<i>Nej</i> <sup>2*</sup>	<i>Cn</i> <sup>2</sup>
Staining and shape		One type	One type	One type	One type	One type	Two types	One type	One type	Two types	One type	Two types
(size, μm) <sup>3</sup>		B, r or o	B, r or o	B, r or o	B, r or o	B, r or o	B, r (<0.5); B, r (≦0.3); C, r	C, r	C, r	B, r (≦0.3); E, C, r	C, r	E, r (≦0.5); E, r
		(≦0.5)	(≦0.5)	(≦0.5)	(≦0.5)	(≦0.5)	C, r (1.0)	<0.5	(0.5)	r (≦0.3)	(≦0.5)	or o (≦1.0)
Sample <sup>4</sup>		TS	TS	TS	TS	TS	BS	BS	BS	BS	TS	BS

Modified after Kondo and Takahashi<sup>3)</sup>.

<sup>1</sup>*Pf*, *Pseudocaligus fugu* (parasitic copepod)<sup>7)</sup>; *Hi*, *Heterocypris incongruens* (freshwater seed shrimp); *Ha*, *Heterocypris attenuate* (freshwater seed shrimp); *Hm*, *Hemicypris mizumoi* (freshwater seed shrimp); *Sm*, *Stenocypris major* (freshwater seed shrimp); *Vh*, *Vargula hilgendorffii* (marine seed shrimp); *La*, *Lebas anatifera* (ship barnacle); *Mr*, *Megabalanus rosa* (balanomorph barnacle); *Nj*, *Nebalia japonensis* (leaf shrimp); *Nej*, *Neomysis japonica* (opossum shrimp); *Cn*, *Conchodytes nipponensis* (pontonine shrimp)<sup>6)</sup>.

<sup>2</sup>Pseudomonohemocytic crustacean.

<sup>3</sup>B, basophilic; C, chromophobic; E, eosinophilic; o, oval; r, round.

<sup>4</sup>BS, blood smear; TS, tissue section (paraffin embedded section).

\*Present report.

granulocyte ( I BG), 難染性小顆粒球 chromophobic small granulocyte ( I CSG), 難染性大顆粒球 chromophobic large granulocyte ( I CLG), 好塩基性好酸性顆粒球 basophilic and eosinophilic granulocyte ( I BEG), 1型好酸性顆粒球 eosinophilic granulocyte-type 1 ( I EG1), 2型好酸性顆粒球 eosinophilic granulocyte-type 2 ( I EG2)) からなる I型, 4種類の血球 (小型好塩基性細胞 small basophilic cell ( II SBC), 難染性顆粒球 chromophobic small granulocyte ( IICG), 好酸性小顆粒球 eosinophilic small granulocyte ( IIESG), 好酸性大顆粒球 eosinophilic large granulocyte ( IIELG)) からなる II型, 3種類の血球 (難染性顆粒球 chromophobic granulocyte ( III CG), 好酸性小顆粒球 eosinophilic small granulocyte ( III ESG), 好酸性大顆粒球 eosinophilic large granulocyte ( III ELG)) からなる III型, 難染性顆粒球 chromophobic granulocyte ( IVCG) と好酸性顆粒球 eosinophilic granulocyte ( IVEG) の2種類の血球からなる IV型, IV型とは異なる2種類の血球 (好酸性小顆粒球 eosinophilic small granulocyte ( VESG), 好酸性大顆粒球 eosinophilic large granulocyte ( VELG)) からなる V型に分類された (Table 4)。I型の血球型を有する甲殻類はI群に分類され, I群にはトゲエビ亜綱口脚目のシャコ *Oratosquilla oratoria* と トゲシャコ *Harpisquilla harpax*, 真軟甲亜綱フクロエビ上目等脚目ワラジムシ亜目のフナムシ *Ligia exotica* と オカダンゴムシ *Armadillidium vulgare*, 同上目端脚目のカギメリタヨコエビ *Melita koreana*, 真軟甲亜綱ホンエビ上目十脚目根鰓亜目クルマエビ下目クルマエビ科 Penaeidae のクルマエビ *Marsupenaeus japonicus*, アカエビ *Metapenaeopsis barbata* およびサルエビ *Trachysalambria curvirostris*, 同目抱卵亜目アナジャコ下目Thalassinideaのニホンスナモグリ *Callinassa japonica* (スナモグリ科

**Table 4.** Comparison of morphological characteristics of hemocytes from polyhemocytic crustaceans (May-Grünwald staining preparation, from Kondo and Takahashi<sup>3)</sup>)

Hemocyte type <sup>2</sup> , staining of granule <sup>3</sup> (shape <sup>4</sup> , size (μm)) and other charaters	Group (Hemocyte-type) <sup>1</sup>				
	I (Eight types of hemocytes)	II (Four types of hemocytes)	III (Three types of hemocyte)	IV (Two types of hemocytes)	V (Two types of hemocytes)
IBFG; B (r, ≦0.3)	IISBC; agranular; basophilic hyaloplasm	IICG; C (r or rod-shaped, ≦1.0)	IIICG; C (r, ≦1.0)	IVCG; C (r to o, ≦1.0)	VESG; E (r, ≦0.5)
IBP; B (a few, r, 0.5); basophilic hyaloplasm					
IBG; B (r, 0.3-0.5)	IICG; C (r or rod-shaped, ≦1.0)				
ICSG; C (r, 0.3-0.5)					
ICLG; C (r, 0.5-1.0)	IIESG; E (r, ≦0.5)				
IBEG; E (r, 0.3-0.5) and B (r, 0.3-0.5)					
IEG1; E (r, 0.5-1.0); fine chromatin-meshed nucleus	IHELG; E (r, ≦1.0)			IVEG; E (r to o, ≦1.0)	VELG; E (r to o, ≦1.5)
IEG2; E (r, 0.5-1.0); dense nucleus					

<sup>1</sup>See Table 2.  
<sup>2</sup>BEG, basophilic and eosinophilic granulocyte; BFG, basophilic fine granular cell; BG, basophilic granulocyte; BP, basophilic plasma cell; CG, chromophobic granulocyte; CLG, chromophobic large granulocyte; CSG, chromophobic small granulocyte; EG, eosinophilic granulocyte; EGI, eosinophilic granulocyte-type 1; EG2, eosinophilic granulocyte-type 2; ELG, eosinophilic large granulocyte; ESG, eosinophilic small granulocyte; SBC, small basophilic cell.  
<sup>3</sup>B, basophilic; C, chromophobic; E, eosinophilic.  
<sup>4</sup>r, round; o, oval.

Callianassidae) とアナジャコ *Upogebia major* (アナジャコ科 Upogebiidae), 同亜目短尾下目のキンセンガニ *Matuta lunaris* (カラッパ科 Calappidae), マメコブシガニ *Philyra pisum* (コブシガニ科 Leucosiidae), 同下目ガザミ科のイシガニ *Charybdis japonica*, フタホシイシガニ *Charybdis bimaculata*, ガザミ *Portunus trituberculatus*, タイワンガザミ *Portunus pelagicus*, ノコギリガザミ *Scylla serrata*, オウギガニ科のオウギガニ *Leptodius exaratus* が属する (Table 2)。同様に, II 群には十脚目抱卵亜目ザリガニ下目 Astacidea アカザエビ科 Nephropidae のアメリカンロブスター *Homarus americanus*, 同亜目イセエビ下目 Palinuridea イセエビ科 Palinuridae のイセエビ *Panulirus japonicus*, 同亜目異尾下目ホンヤドカリ科のヤマトホンヤドカリ *Pagurus japonicus* が含まれる (Table 2)。また, III 群には十脚目抱卵亜目ザリガニ下目アメリカザリガニ科 Cambaridae のザリガニ *Cambaroides japonicus* とアメリカザリガニ *Procambarus clarkia*, 同亜目短尾下目イワガニ科のモクズガニ *Eriocheir japonicus*, イソガニ *Hemigrapsus sanguineus*, ケフサイソガニ *Hemigrapsus penicillatus*, ヒライソガニ *Gaetece depressus*, アカテガニ *Chiromantes haematocheir*, 同下目サワガニ科 Potamidae のサワガニ *Geothelphusa dehaani*, 同下目スナガニ科 Ocypodidae のスナガニ *Ocypode stimpsoni* が属し, IV 群には十脚目抱卵亜目オトヒメエビ下目 Stenopodidea オトヒメエビ科 Stenopodidae のオトヒメエビ *Stenopus hispidus*, 同亜目コエビ下目 Caridea スマエビ科 Atyidae のヤマトスマエビ *Caridina japonica*, ミナミヌマエビ *Caridina denticulata*, ミゾレスマエビ *Caridina leucosticta*, 同下目テナガエビ科 Palaemonidae のスジエビ *Palaemon paucidens*, アシナガスジエビ *Palaemon ortmanni*, ミナミテナガエビ *Macrobrachium formosense*, ヒラテナガエビ *Macrobrachium japonicum*, オニテナガエビ *Macrobrachium rosenbergii*, テナガエビ *Macrobrachium nipponense*, 同下目テッポウエビ科 Alpheidae のテッポウエビ *Alpheus brevicristatus* とイソテッポウエビ *Alpheus lobidens lobidens* が, V 群には十脚目抱卵亜目短尾下目カクレガニ科 Pinnotheridae のオオシロピンノ *Pinnotheres sinensis* が含まれる (Table 2)。

本研究においても, 短尾下目ガザミ科のフタバベニツケガニは, ガザミなどのガザミ科の甲殻類と同様に, 同下目オウギガニ科のスベスベオウギガニは同じ科のオウギガニと同様に I 群に属した。ゼンマイヤドカリとタラバガニ

は, これら甲殻類と同じ異尾下目に属するホンヤドカリ科のヤマトホンヤドカリと同様に II 群に, 短尾下目イワガニ科のイワガニ, クロベンケイガニおよびチュウゴクモクズガニはモクズガニなどのイワガニ科の甲殻類と同じく III 群に分類された (Table 2)。また, 等脚目ワラジムシ亜目のワラジムシと, 同目有扇亜目のウオノエ類3種は, 同目ワラジムシ亜目のフナムシやオカダンゴムシと同様に I 群に属した (Table 2)。

近藤と高橋<sup>3)</sup>以降, フクロエビ上目等脚目ミズムシ亜目 Asellota のミズムシ *Asellus hilgendorffii* において, 2種類の血球が観察され, ミズムシは多血球型甲殻類の IV 群に分類された<sup>4)</sup> (Table 2)。また, 本研究において, フクロエビ上目アミ目のニホンイサザアミには1種類の血球が認められた。これらの結果は, フクロエビ上目の中においてもホンエビ上目十脚目の甲殻類と同様に, 血球型に多様性があることを示している。さらに, 近藤ら<sup>6)</sup>は, 近藤と高橋<sup>3)</sup>が IV 群に分類したテナガエビ類と同様にテナガエビ科に属するカクレエビ *Conchodytes nipponensis* に1種類の血球のみ観察している (Table 2, 3)。ニホンイサザアミとカクレエビはともに1種類の血球を有していることから, 近藤と高橋<sup>3)</sup>にしたがうと, これら甲殻類は単血球型甲殻類に分類される。しかし, 近藤と高橋<sup>3)</sup>の仮説③ (本稿緒言参照) が事実であれば, ニホンイサザアミとカクレエビの1種類の血球は, 鰓脚類や顎脚類の1種類の血球とは異なり, 複数種の血球 (I 型) から種類数が減少した結果, 1種類になったと考えられる。したがって, 本研究では, ニホンイサザアミとカクレエビを, 鰓脚類や顎脚類といった単血球型甲殻類と区別するために, 単血球型甲殻類を「真単血球型甲殻類 (eumono-hemocytic crustacean) = 真単血球類 (eumono-hemocytic group)」と「偽単血球型甲殻類 (pseudomono-hemocytic crustacean) = 偽単血球類 (pseudomono-hemocytic group)」に細分して, 鰓脚類や顎脚類といった単血球型甲殻類を真単血球型甲殻類とし, ニホンイサザアミとカクレエビを偽単血球型甲殻類に分類した。 (Table 2, 3)。

以上の観察結果および考察から, 本稿の緒言にも記した近藤と高橋<sup>3)</sup>の仮説を, 以下の通り改変する。①甲殻類の祖先種は1種類の血球を有する真単血球型甲殻類であった。②軟甲綱トゲエビ亜綱と同綱真軟甲亜綱の共通の祖先種において「血球の種類数の増加 (血球種の複数化)」が起こり, その血球型は I 型であった。③ I 型の祖先種から分岐した各動物群において, 「血球の種類数の減少 (血球

種の単純化」が起こり、血球の種類数に多様性が生じた。

仮説①の根拠として、鰓脚類や顎脚類の現生種において、血球を有する場合には、血球は1種類であることが挙げられる (Table 2, 3)。仮説②は、原始的軟甲類 (コノハエビ類) の現生種において、血球は1種類であり (Table 2, 3)、コノハエビ類について出現した他の軟甲類 (トゲエビ亜綱や真軟甲亜綱) の多くに複数種の血球 (I型) が観察されることによる (Table 2, 4; Figs. 9, 10)。仮説③の根拠には、フクロエビ上目では等脚目ワラジムシ亜目と有扇亜目および端脚目にI型が、同上目アミ目では単血球型 (偽単血球型) が認められ (Table 2, 4)、ホンエビ上目十脚目では、多血球型として5つの型 (I~V型) とともに、単血球型 (偽単血球型) が観察されること (Table 2-4; Figs. 9, 10)、II~V型および単血球型 (偽単血球型) の血球の種類数はいずれもI型よりも少ないこと (Table 2-4)、十脚目においてI型は原始的なクルマエビ下目 (根鰓亜目) のみならず、抱卵亜目のアナジャコ下目や短尾下目にも観察されることが挙げられる (Table 2; Fig. 10)。すなわち、少なくとも十脚目では、各下目間の共通祖先の血球はI型であり、各下目に見られる他の血球型は、下目

内で起こった多様性であると考えられる (Table 2; Fig. 10)。

以上の仮説を検証するために、仮説①については、系統が他の甲殻類とは大きく異なり、六脚類 (六脚亜門 Hexapoda (= 広義の昆虫類)) と単系統群を形成するムカデエビ綱とカシラエビ綱 (Fig. 9)<sup>13)</sup>、ならびに単系統性が支持されない顎脚綱に含まれる舌形亜綱 Pentastoma, ヒゲエビ亜綱 Mystacocarida およびヒメヤドリエビ亜綱 Tantulocarida に含まれ、採集が困難な甲殻類の血球に関する知見が必要である<sup>13)</sup>。また、甲殻類と六脚類が単系統群 (汎甲殻類 Pancrustacea) を形成することが報告されていることから (Fig. 9)<sup>13)</sup>、原始的な六脚類についても調べる必要がある。仮説②と仮説③の検証のためには、真軟甲亜綱に含まれる多くの分類群について、血球形態を調べなくてはならないが (真軟甲亜綱は3上目14目に分類されているが (Table 1)<sup>2)</sup>、著者らが研究に用いた真軟甲類は2上目4目にすぎず、十脚目内においても、センジュエビ科 Polychelidae (イセエビ下目) については検討していない)、仮説②の「血球種の複数化」と仮説③の「血球種の単純化」が事実であれば、それらが生じた要因が染色質に

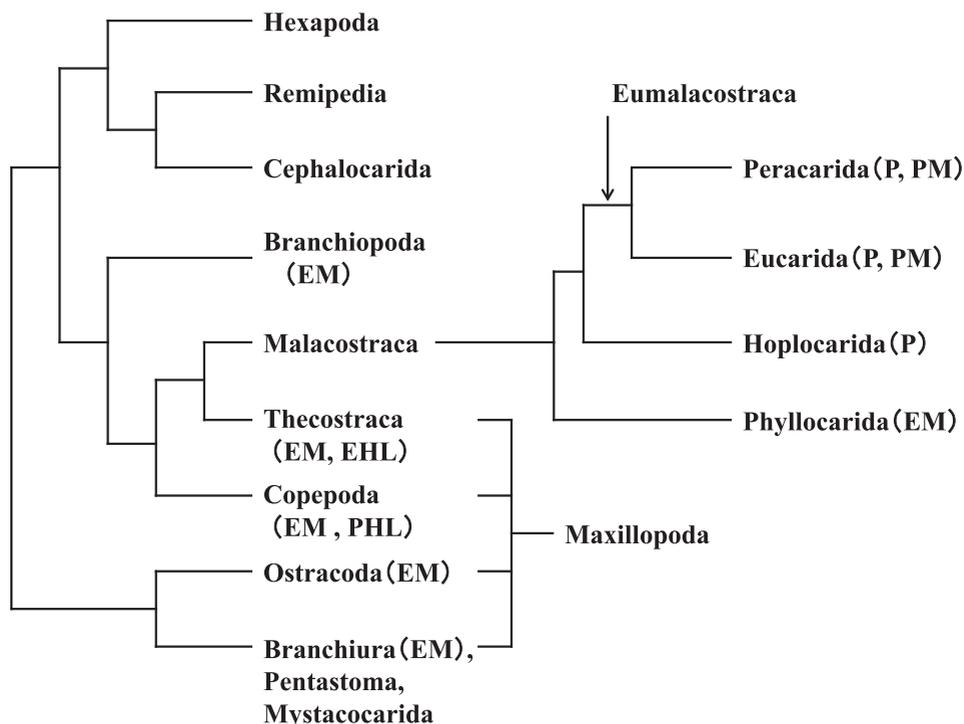


Fig. 9. Molecular phylogenetic trees of Pancrustacea (modified after Regier et al.<sup>13)</sup>) and hemocyte-types of crustaceans (Table 2). EM, euomonohemocytic crustacean; PM, pseudomonohemocytic crustacean; EHL, euhemocyteless crustacean (without hemocyte and hemocyte-like granular cell); PHL, pseudo-hemocyteless crustacean (with hemocyte-like granular cell); P, polyhemocytic crustacean.

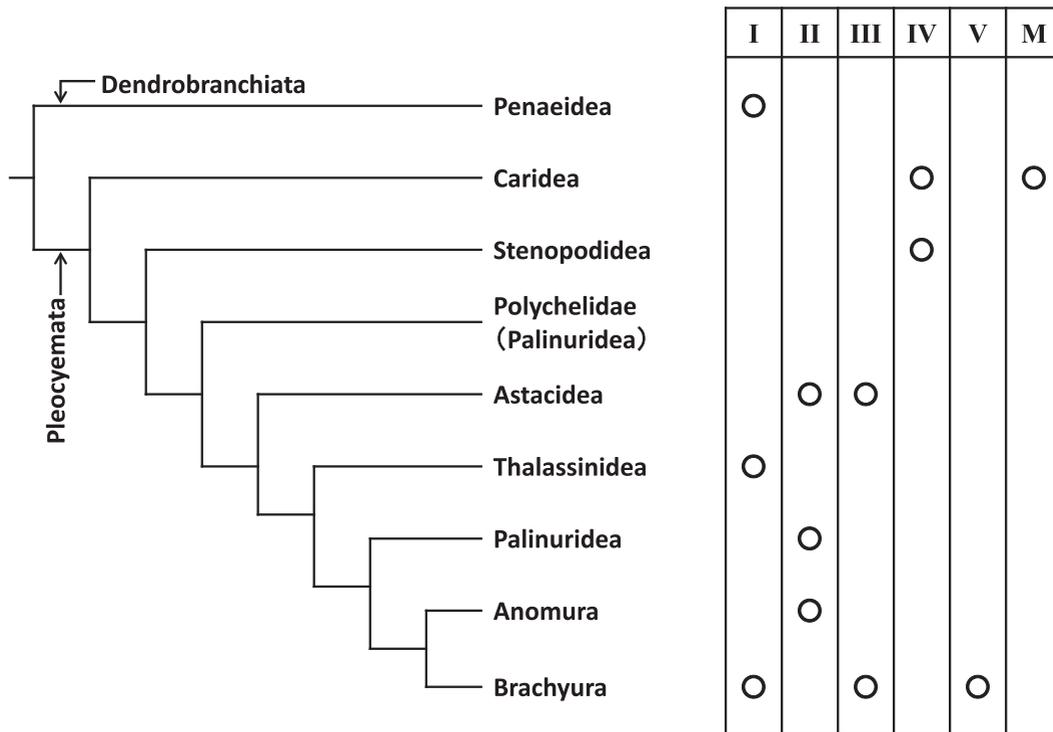


Fig. 10. Phylogenetic hypothesis of decapods based on the cladistics analysis (modified after Dixon et al.<sup>14)</sup> and hemocyte-types of decapods (Table 2). I-V, hemocyte-types of polyhemocytic crustacean; PM, pseudomonohemocytic crustacean.

記されているはずである。仮説②が生じた要因が明らかになれば、仮説①の検証に用いることができる。すなわち、仮説②が生じた染色質上の要因が真単血球類に認められなければ、仮説①を証明することとなる。

文 献

- 大塚 攻, 駒井智幸: 甲殻亜門, 石川良輔 (編), 節足動物の多様性と系統. 裳華房, 東京, 172-275 (2008)
- 大塚 攻, 駒井智幸: 甲殻亜門分類表. 石川良輔 (編), 節足動物の多様性と系統. 裳華房, 東京, 421-422 (2008)
- 近藤昌和, 高橋幸則: コノハエビとオオシロピンノの血球の形態学的特徴. 水大校研報, 60, 137-143 (2012)
- 近藤昌和, 安本信哉, 高橋幸則: ミズムシ (甲殻亜門等脚目ミズムシ亜目) の血球の形態学的特徴. 水大校研報, 61, 79-80 (2013)
- 近藤昌和, 安本信哉, 高橋幸則: ホソウミチヨウ *Argulus caecus* (甲殻亜門顎脚綱鰓尾亜綱チヨウ目) の血球の形態学的特徴. 水大校研報, 61, 157-159 (2013)
- 近藤昌和, 安本信哉, 高橋幸則: カクレエビ *Conchodytes nipponensis* の血球の形態学的特徴. 水大校研報, 62, 85-86 (2014)
- 近藤昌和, 安本信哉, 高橋幸則: カイアシ類の血球の形態学的特徴. 水大校研報, 62, 129-135 (2014)
- 大久保一郎: カイムシ亜綱. 水野寿彦, 高橋永治 (編), 日本淡水動物プランクトン検索図鑑. 東海大学出版会, 東京, 96-123 (2000)
- Swanepoel JH, Avenant-Oldewage A: Comments on the morphology of the pre-oral spine in *Argulus* (Crustacea: Branchiura). *J Morphol*, 212, 155-162 (1992)
- 西村三郎: 鰓尾亜綱. 西村三郎 (編著), 原色検索日本海岸動物図鑑[II]. 保育社, 大阪, 113-115 (1995)
- 山内健生, 大塚 攻, 仲達宣人: 瀬戸内海のウオノエ科魚類寄生虫. 広大FSC報告, 1, 1-9 (2004)
- Bell TA, Lightner DV: Techniques. *In: A Handbook of Normal Penaeid Shrimp*. World Aquaculture Society, Louisiana, 2-5 (1988)
- Regier JC, Shultz JW, Zwick A, Hussey A, Ball B, Wetzer R, Martin JW, Cunningham CW: *Arthropod*

relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature*, 463, 1079-1083 (2010)

14) Dixon CJ, Ahyong ST, Schram FR: A new hypothesis of decapod phylogeny. *Crustaceana*, 76, 935-975 (2003)