

# シッタカのかたち、色、そして種分化

東北大学東北アジア研究センター 山崎 大志 (Yamazaki, Daishi)

## 2015年、錦江湾にて

噴煙をあげ、聳える桜島。その少し南、薩摩・大隅の両半島に囲まれた錦江湾の磯干潟に私はいた。2015年早春のことである。その際、なぜかクマノコガイに目がとまった(図1)。こ



図1 錦江湾の磯干潟で撮影した褐色のクマノコガイ (2015年3月)

の巻貝はとりたてて珍しいような生き物ではないはずだが、なぜだろう。研究室に持ち帰りよく見ると、外洋に面した岩場に生息するクマノコガイはだいたい黒色の殻であるのに対し、錦江湾で得たそれは薄い茶褐色の殻を背負っていた。本稿で紹介させていただくのは、この褐色型のクマノコガイをきっかけに始めた研究である。

## 隣人の謎

日本近海は、世界的に見ても多様な海産生物が生息するホットスポットである (Fujikura et al. 2010)。磯遊びに出かければ、ちょっとした潮溜まりでも多様な生き物が観察できることはご承知の通りだ。こうした生物を、私たち列島弧の住民は古くから利用して暮らしてきた。特に巻貝類は貝塚から万葉の世を経て、現在でも食用とされる。しかしながらこうした身近な生き物であっても、その多様性に対する解像度は十分でない場合が多い。

今回注目するバテイラ属は、環太平洋域(東アジア～北米・中南米)にみられる中型の植食性巻貝である。日本列島を含む東アジアの種群(図2)はこの海域内で種分化してきたと考えられている (Hellberg 1998; Krug 2011)。これらは岩礁や海藻



図2 東アジア産バテイラ属巻貝。\*形態型が亜種とされる場合もある

群落など様々な環境に生息し、垂直方向にも潮間帯以深20メートルまで幅広くみられるグループだ。一部地域ではシツカ・シリタカなどと称され、市場に出回る身近な巻貝である。このバテイラ属各種の殻を観察すると、その殻表面が対照的な2つのパターンを示すことに気づく。すなわち表面がつるつるした平滑型と、ぼこぼこした彫刻型だ。それは種間だけでなく、種内でみられる場合もある（図2：クボガイ・バテイラ・コシダカガンガラ）。こうした目に見えて顕著な形態型は、先人たちの認知するところでもあり、それぞれ区別されることもある。しかしながら、これまで東アジアにおいては形態種の関係性はおろか、基礎的な種間関係すら不明瞭であった。

### かたちと色のマッピング

錦江湾にてクマノコガイの色彩2型に気づいたことをきっかけに、私はバテイラ属の種間・種内関係に興味を持つようになった。殻表面の形態型・色彩型は環境と関連しているのだろうか？ 種間、そして種内の各集団で遺伝的な関係性はどうか？ そこで日本沿岸域を中心に東アジアを調査し、遺伝的手法を用いて解明することとした。さらに形態と環境要因の関係性を知るため、調査地の波当たりの強さを定量的に算出し、形態型の分布パターンを統計的な手法を用いて解析した。研究手法の詳細は公表した論文を参照されたい（Yamazaki et al. 2019）。

殻表面の2型（平滑型・彫刻型）からみていこう。前述したように、この2型が種内でみられるのはクボガイ・バテイラ・コシダカガンガラの3種である（図3）。クボガイの2型は概ね異所的であるが、同所的に生息する集団（北海道留萌）もみられた。一方でバテイラ・コシダカガンガラは共に2型の分布は異所的であった。これまでバテイラは太平洋側・日本海側で

形態型が棲み分けていると考えられてきた。本研究は、彫刻型が太平洋側においても広く分布していることを示した。また、従来コシダカガンガラの2型の分布は十分明らかでなかったが、平滑型は北海道渡島半島東部～襟裳岬西部にかけての海域のみ生息していた。こうした殻表面の2型について、生息地の波当たり強度との間に関連性は得られなかった。なぜこうした分布パターンがみられるのか？ 巻貝類で観察される殻形態の変異には、波当たりの強度以外にも乾燥適応や捕食者の存在といった影響が示唆されている。上述したようにバテイラ属は幅広い環境に生息する。したがって、マイクロハビタットで生じた自然選択が分布パターン形成の重要な要因となっている可能性がある。

クマノコガイの色彩2型はどうだろうか。褐色型のクマノコガイの分布を調べると、錦江湾のみならず瀬戸内海や大村湾（長崎県）、浅茅湾（長崎県対馬）など内湾域の礫干潟のような遮蔽環境に生息していることがわかった（図4）。その一方で、黒色型のクマノコガイは波当たりの影響が強い外洋に面した開放的な環境に生息していた。この傾向は統計的にも支持され、色彩2型の生息地嗜好性は異なっているといえる。私がこれまでフィールドや図鑑で目にしてきたクマノコガイの多くは、外海に生息する黒色型であった。錦江湾で感じた違和感の正体は、そのハビタットにあったのだ。

### 遺伝的解析から何を知ったか

得られたサンプルから推定した系統関係は概ね形態種と対応したものとなった。しかしながら、クボガイ・バテイラ・コシダカガンガラでみられる殻表面の顕著な2型は、それぞれ遺伝的に区別されなかった。さらに、本研究では形態と系統の関係性においてとても興味深い以下の結果が得られた。

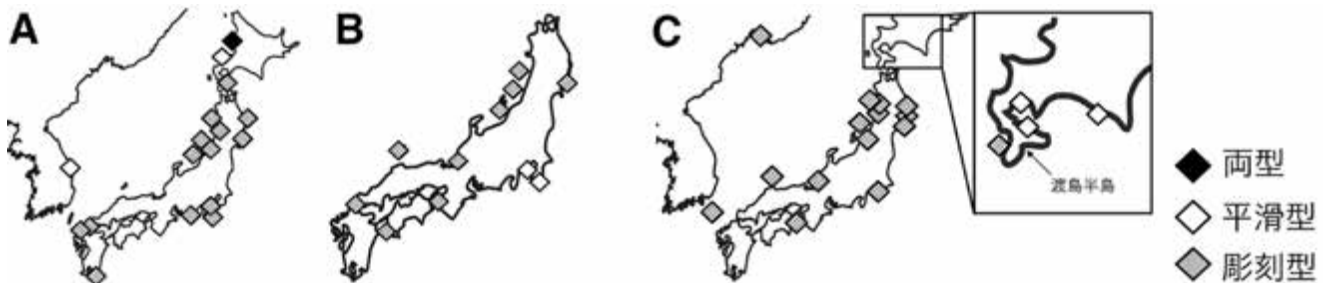


図3 殻表面の形態型の分布。A、クボガイ。B、バテイラ。C、コシダカガンガラ

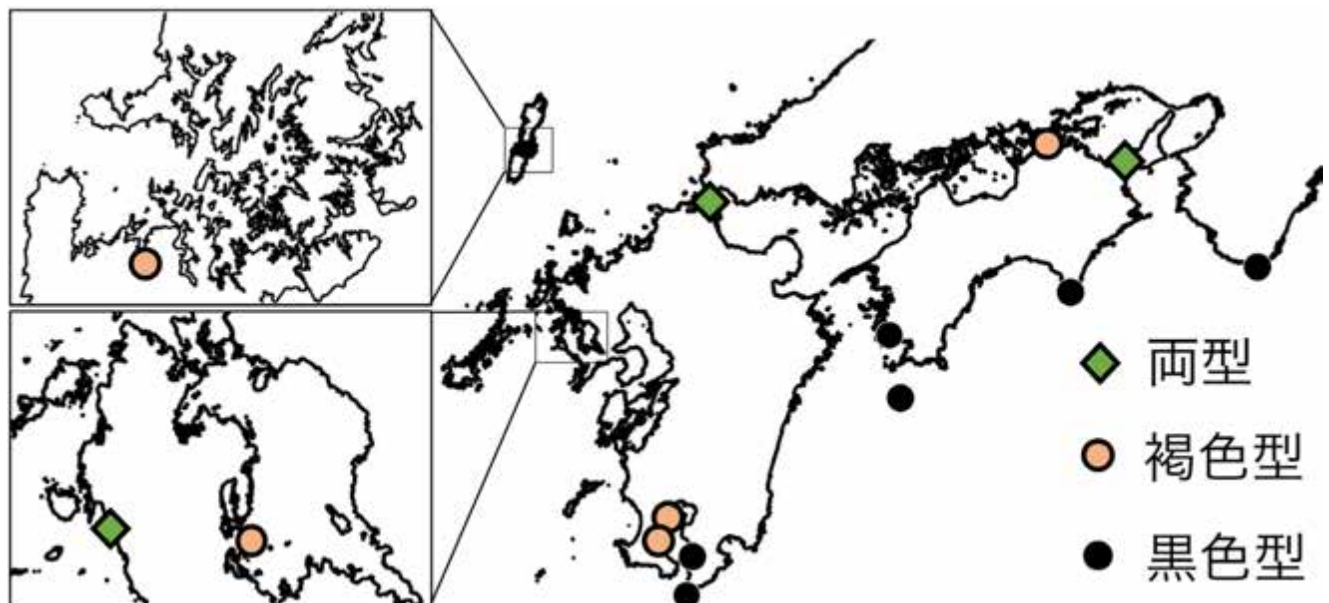


図4 クマノコガイにおける色彩2型の分布

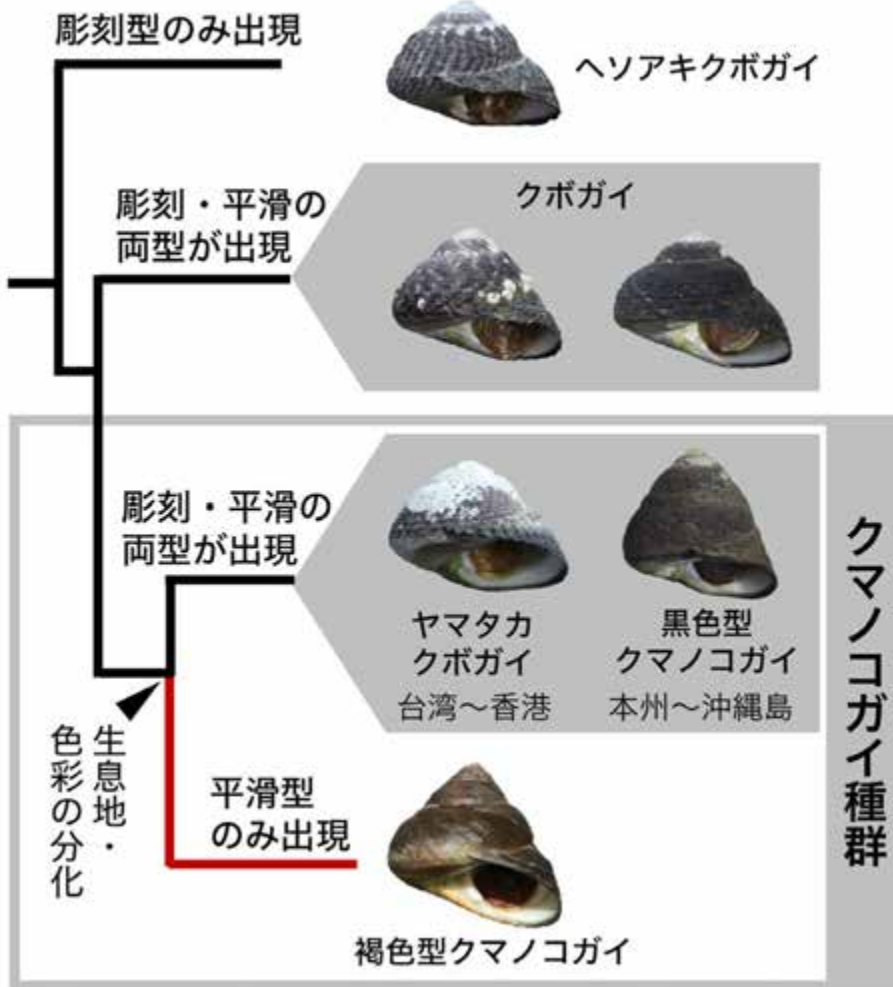


図5 バテイラ属の系統関係の模式図(抜粋)

クマノコガイの色彩2型(黒色型・褐色型)は近縁な別種であり(図5), それぞれの生息地分化・形態分化が種分化と関連していることが明らかとなった。さらに, 黒色型クマノコガイ(平滑型の種)・ヤマタカクボガイ(彫刻型の種)の2種は同じ系統に含まれ, 遺伝的に区別できないことが分かった。これらはもちろん, 顕著な形態の違いからこれまで別種とされてきた種群である。また黒色型クマノコガイは本州から沖縄島に, ヤマタカクボガイは台湾から香港と, それぞれ異所的な分布パターンを示した。判別しやすい顕著な形態変異は同種の可能性がある一方で, 色彩の差異は種の違いと対応していることを示唆する。また現在, クマノコガイの色彩2型とヤマタカクボガイの遺伝的関係を詳細に議論するため, 高解像度のデータが得られる次世代シーケンサーを用いた遺伝的手法によって解析中である。

バテイラ・コシダカガンガラの一部の個体においては, 形態種と系統関係が一致しない場合があった。すなわち, 殻形態でバテイラと同定された個体がコシダカガンガラの遺伝子型をもっている場合があり, その逆もまたみられた。形態で明瞭に区別できる2種のこの不一致は不思議であるが, 交雑といった影響が仮説として考えられる。こちらも遺伝的な手法と生態学的な調査から研究を進めている。

以上のことからバテイラ属における, 亜種として区別されることもあった顕著な殻表面の形態型は遺伝的な違いが少ないことが分かった。一方で, クマノコガイの色彩2型のように殻形態はそっくりでも生息地嗜好性が異なり, さらに種の分化を生じる場合もあった。東アジア産のバテイラ属については, 包括的な分類学的再検討も必要であるといえる。こうした身近な貝



図6 ベトナム北部で得られたクマノコガイ様の巻貝の死殻(Larisa Prozorova 博士採集)

類でもなお, 隠蔽種の存在が示唆されるとは驚きであった。本研究は2017年度, 水産無脊椎動物研究所の育成研究助成を受け実施された。私が知りたかった, バテイラ属の殻のかたちと色の関係から隣人たちの多様性に迫ることができたこと, 深く御礼申し上げたい。

#### 2019年, ハロン湾にて

こうして2年間の助成期間を終えた私は昨年夏, 錦江湾から南へ約2600km, 幾つもの奇岩が聳える多島海にいた。共同研究者から, クマノコガイに類似した巻貝の死殻をベトナム北部にて拾ったという情報を聞き(図6), 実際にハロン湾周辺の調査に来たのだ。これまで紹介

した研究で分かっていることは, 平滑型であるクマノコガイは沖縄島以北に, 台湾から香港にかけては彫刻型(ヤマタカクボガイ)が生息していることだ。ベトナム北部にクマノコガイがいるということは, 香港より南で再び平滑型が出現することを示唆する。平行進化が生じているのだろうか? しかしながら今回, 生貝の発見には至らなかった。日本沿岸より深場に生息しているらしい。どうやら知ったつもりになるには早すぎるようだ。隣人たちの謎は, まだまだ尽きない。

#### 謝辞

本研究を助成いただいたこと, 改めて感謝申し上げます。また研究を進める過程で, サンプル・分布情報提供, 助言など, 大変多くの方々にお世話になった。紙面の都合で書き切れないのが心苦しいが, Yamazaki et al. (2019) に感謝の意を記している。

#### 引用文献

- Fujikura K., Lindsay D., Kitazato H., Nishida S. and Shirayama Y. (2010) Marine biodiversity in Japanese waters. PLoS ONE 5: e11836.  
 Hellberg M. E. (1998) Sympatric Sea Shells along the Sea's Shore: The Geography of Speciation in The Marine Gastropod *Tegula*. Evolution. 52: 1311-1324. doi: 10.2307/2411301  
 Krug P. J. (2011) Patterns of Speciation in Marine Gastropods: A Review of the Phylogenetic Evidence for Localized Radiations in the Sea. Am. Malacol. Bull. 29: 169-186  
 Yamazaki D., Hirano T., Uchida S., Miura O. and Chiba S. (2019) Relationship between contrasting morphotypes and the phylogeny of the marine gastropod genus *Tegula* (Vetigastropoda: Tegulidae) in East Asia. J. Molluscan. Stud. 85: 92-102.