

奄美大島固有のCタイプを含む「スジエビ」の3タイプについて

Three types of *Palaemon paucidens* (sensu lato) including the C type endemic to Amami-Oshima Island.

東北大学大学院農学研究所附属女川フィールドセンター * 武田 真城 (Takeda, Masaki) 池田 実 (Ikeda, Minoru)

(* 現所属：徳島県立農林水産総合技術支援センター)

はじめに

日本列島のほぼ全域に分布する普通種「スジエビ」には、以前からAタイプおよびBタイプと呼称される隠蔽種が含まれていることが明らかにされている。本稿では、2タイプの生物学の特徴を述べ、さらに奄美大島で最近見つかった第3のCタイプについて私たちが行なった研究結果を紹介する。なお、後述するように「スジエビ」における3タイプの分類学的整理はまだ完了していない。そのため、各タイプが含まれた種群を総称する場合には、「スジエビ」として括弧書きで記述することをおことわりしておく。

「スジエビ」の2タイプ

Chow and Fujio (1985) はアロザイム分析により、仙台市の広瀬川や名取川に生息する「スジエビ」に遺伝的に異なった2集団が存在することを発見した。上流の集団と下流の集団では遺伝的組成が異なっており、両者が混在する地点においても各集団に特徴的な対立遺伝子をヘテロ型で保有する雑種個体が検出されないため、それぞれ別種であることが示唆され、便宜的に上流集団をAタイプ、下流集団をBタイプと名付けた。交配実験によると、同じタイプ内では交尾が起きて産み出された卵は正常に発生するが、異なるタイプ同士では交尾そのものが行われず、稀に交尾が行われても卵が発生せず、2タイプは互いに生殖隔離されていることが確認された (Chow et al., 1988)。ゾエア幼生の飼育実験では、Bタイプが海水を含んだ汽水中でしか生存・成長できないのに対し、Aタイプは淡水中でも汽水中でも生存・成長できることが明らかにされた (張・藤尾, 1986; Fidhyany et al., 1990)。この結果は、Bタイプが幼生期に海水を要求する両側回遊性の生活史を持つが、Aタイプは幼生期に淡水から汽水まで様々な水域で過ごすことが可能な生活様式を有していることを意味している。この結果は、Bタイプが海に直接注ぐ河川でしかみられないのに対し、Aタイプは河川や湖沼など様々な水域でみられるという生息状況の調査結果と整合している。また、Aタイプの集団間の遺伝的分化はBタイプに比べて大きく、卵サイズ(体積)はBタイプに比べてAタイプでは集団間のばらつきが大きいこと、額角下縁歯数を含む複数の形態形質にタイプ間で若干の違いがあることも認められている (Chow et al., 1988; フィジアニら, 1990)。

DNA 分析による研究

その後、「スジエビ」研究はDNA分析の時代を迎える。張ら (2018) は日本の153地点から「スジエビ」を集め、核ゲノム中の18S rRNAのマルチプレックスPCRにより2タイプを判別する方法を用いて、各タイプの地理的分布を網羅的に調べた。その結果、どちらも日本列島に広く分布しており、やはり雑種は見られないこと、Aタイプが様々な水域に生息している一方で、Bタイプの生息は河川下流域に限られていることを再確認

した。また、ミトコンドリアDNA (mtDNA) の16S rRNAの塩基配列分析も行われ、Bタイプでは、日本海沿岸から東北地方太平洋側の三陸海岸沿岸に分布するB-I系統と、太平洋側の仙台湾沿岸から屋久島まで分布するB-II系統が存在し、B-II系統はさらに2つのサブ系統(B-IIaとB-IIb)に分かれることが明らかにされた (張ら, 2018b)。一方、Aタイプでは地域ごとのハプロタイプのまとまりがなく、琵琶湖の集団が高頻度で保有しているハプロタイプが全国各地で検出されたため、釣り餌や食用として琵琶湖から各地に移殖放流がなされた可能性やアユをはじめとする琵琶湖産淡水魚の移殖に付随した非意図的な分布拡大の可能性が指摘されている (張ら, 2018b)。

このように「スジエビ」について新たな知見が集積される傍らで、宮城県気仙沼市の河川で採集された標本がキタノスジエビ *Palaemon septentrionalis* として新種記載された (Katogi et al., 2019)。キタノスジエビは、第2胸脚の鉗脚が長いという特徴を持ち、その16S rRNAの部分配列はDNAデータベースに登録されている「スジエビ」の配列とは明らかに異なっていた。この報告と相前後してChow et al. (2019a) は、オランダの国立民族学博物館に収蔵されているスジエビ *P. paucidens* のホロタイプ標本のDNA分析を行い、Aタイプであることを明らかにした。さらに張ら (2019b) は、キタノスジエビのDNA配列がB-I系統の中に含まれることを報告している。これらの結果をもとに、Aタイプ、Bタイプ、キタノスジエビの分類学的位置付けを検討してみると、Aタイプが狭義のスジエビで、Bタイプがキタノスジエビということになりそうである。しかし、キタノスジエビの記載の根拠とされた形態的特徴は成長に伴って顕在化する形質であることが指摘されており、体サイズが小さい場合にはキタノスジエビを他の「スジエビ」から区別することはできない。また、B-I系統とB-II系統の形態的差異や生殖隔離の有無についても不明なままであり、Bタイプをキタノスジエビとするにはさらに詳しい調査が必要である。

第3の「スジエビ」：Cタイプ

琉球列島には「スジエビ」は自然分布していないものと考えられてきた。しかし、鈴木ら (2015) は、奄美大島南東部の嘉徳川を含む4河川で「スジエビ」の生息を確認している。採集された「スジエビ」は少数かつ小型個体のみであったため、屋久島など本来生息している周辺島嶼から海を渡って偶来した可能性も指摘されていた。張ら (2018b) は嘉徳川で採集された「スジエビ」10個体の16S rRNAの塩基配列を調べ、日本列島のAやBタイプとは塩基置換率にしてそれぞれ6.8%および5.5%も異なっており、これらの値がコエビ下目の同種内の値(0~2%)と比較しても顕著に大きいことから、第3のタイプとしてCタイプと名付けた。しかし、18S rRNAのマルチプレックスPCRによるタイプ判別では、嘉徳川の「スジエビ」はAタイプであり、Cタイプと他の2タイプの遺伝的關係については不明な部分が残されていた。

奄美大島におけるCタイプの調査

そこで、奄美大島の「スジエビ」の生息状況や遺伝的特徴についてさらに詳しい知見を得るため、私たちは2021年4月に奄美大島と加計呂麻島の34河川37地点で「スジエビ」の分布調査を行い、採集できた「スジエビ」について先行研究と同様のDNA分析と18S rRNAの塩基配列分析を行なった(武田・池田, 2022)。その結果、「スジエビ」の生息を確認できたのは奄美大島南東部の嘉徳川のみであったが、それまでに見つかったいなかった大型の抱卵雌を含めて様々なサイズの個体を採集でき(図1)。この川で再生産を行なっていることが示唆された。採集した27個体についてDNA分析を行った結果、mtDNA分析では2個のハプロタイプが検出され、これらはAタイプやBタイプとは明らかに異なったクレードを形成し、Cタイプであることをあらためて確認できた。18S rRNAのマルチプレックスPCRでは、Aタイプと同じ増幅断片パターンを示したが、断片の塩基配列を決定して他の2タイプ間との系統関係を調べた結果、やはりAタイプやBタイプとは異なっていることが示された。分岐順序がmtDNAの場合とは異なっていたが、これは18S rRNAの塩基置換サイトが少ないためと考えており、核DNAレベルでの3タイプ間の系統関係については今後の課題である。

この調査によって抱卵雌を初めて採集できたが、孵化したゾエア幼生について海水要求性の有無を調べることができれば、Cタイプの生活史の一面を知ることができる。そこで、幼生を孵化させて飼育実験を試みるため、抱卵雌2個体を奄美大島か

ら私たちの研究室まで宅配輸送した。時期外れの台風の接近により到着が遅れたため、残念ながら1個体は死着であった。しかし、かろうじて生着した虎の子の1個体からは無事に幼生を孵化させることができ、様々な海水濃度の飼育水中での生残率を調べることができた。孵化したゾエア幼生は、淡水中では孵化後5日以内に全滅したが、100%海水中では30日目まで、70%海水中では55日目まで、30%海水中では脱皮を繰り返しながら36日目まで生残した。ポストラバには至らなかったものの、Cタイプのゾエア幼生の生存・成長のためには海水が必要なのは明らかで、Bタイプと同様に両側回遊性の生活史を持っていることが示唆された。

16S rRNAの系統樹における共通祖先からの各タイプの分岐順序と分岐年代(95%信頼区間)を推定した結果を図2に示す。まずAタイプが4.91 Ma (3.56-6.27 Ma)、次にCタイプが3.18 Ma (2.20-4.19 Ma)、そしてBタイプのB-IとB-IIが2.09 Ma (1.30-2.92 Ma)となった。信頼区間を含めたこれらの分岐年代は新第三紀中新世末期(7.246-5.333 Ma)から第四紀前期更新世(1.8-0.78 Ma)に相当する。この期間には、中新世前期以降、沈み込みによる大陸辺縁の分離が活発化して生じた古日本海の拡大が終わり、日本列島が現在の配置に近い状態になったと考えられている。また、後期中新世以降の沖縄トラフの拡大に伴ってトカラ海峡や慶良間海裂が形成され、中琉球に遺存固有的な陸生生物相が形成されたのもこの頃である。このような日本列島および琉球列島の地史が「スジエビ」3タイプの分化に深く関係していると考えられる。Cタイプの分岐についてみると、幅広い海水濃度で幼生が生存・成長可能なAタイプが

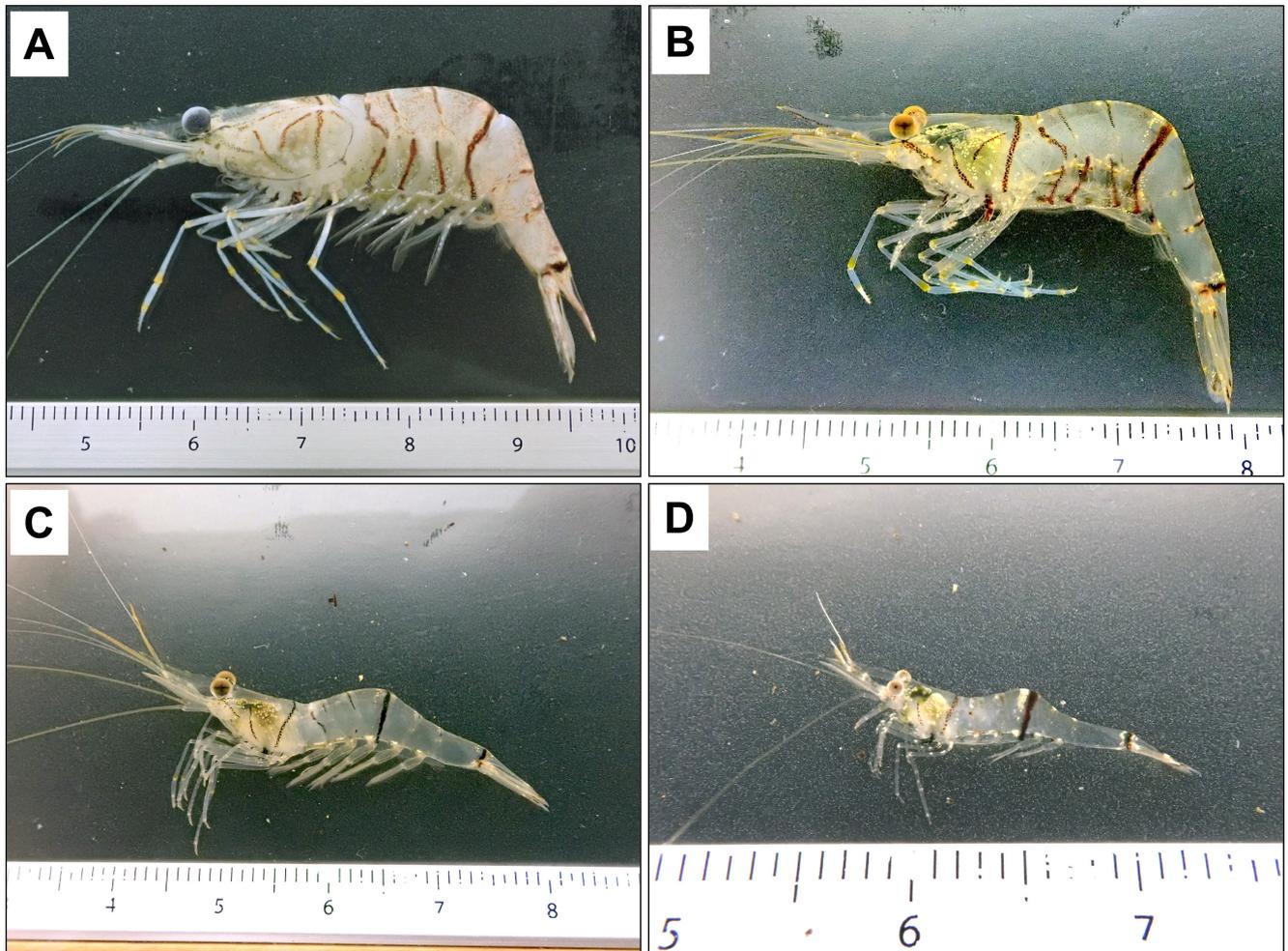


図1 奄美大島の嘉徳川で採集された様々な体サイズの「スジエビ」Cタイプ(武田・池田, 2022)。A: 大型の抱卵雌; B: 大型個体; C: 中型個体; D: 小型個体。

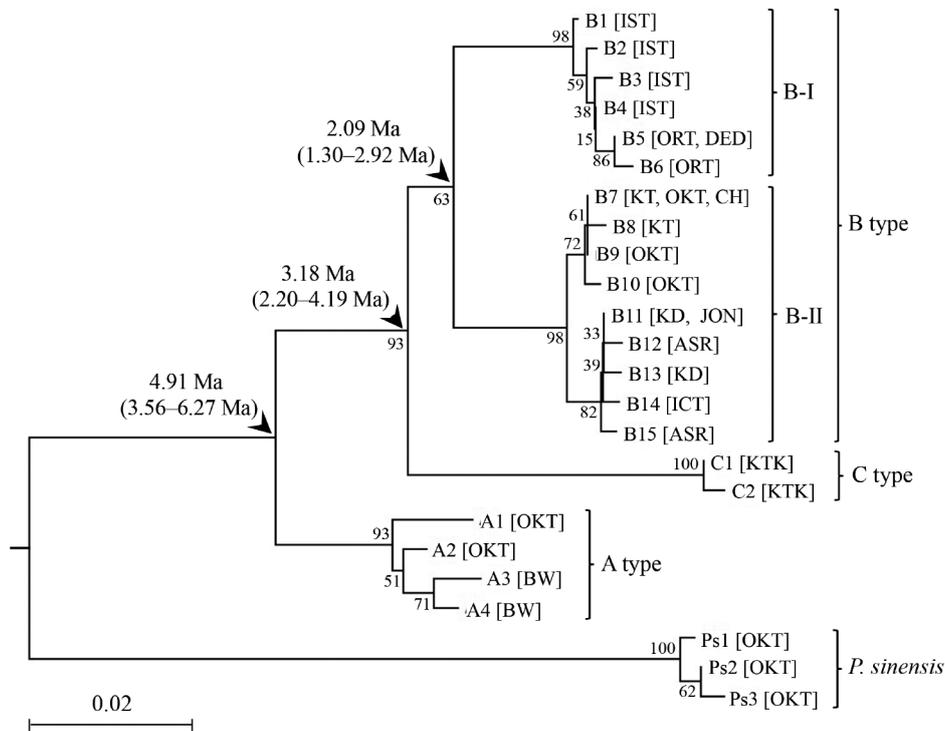


図2 「スジエビ」3タイプにおけるミトコンドリア DNA の16S rRNA ハプロタイプの系統樹と分岐年代。スケールバーは塩基置換率、各ノードの数字はブートストラップ確率(%)を表す。ベイズ法で求めた各タイプの分岐年代(Maは100万年前、括弧内に95%信頼区間)を矢印で示してある。各タイプの採集地を含めた詳細は武田・池田(2022)を参照されたい。

全体の共通祖先から最初に分岐した後に、両側回遊性のCタイプが同じ両側回遊性のB-IやB-IIよりも先に分岐しており、「スジエビ」における生活史の多様化とその進化的背景を探る上で重要な位置付けにあると考えられる。

Cタイプは奄美大島固有の集団で他のタイプとは分布域が異なっているため、自然環境の中でAやBタイプとの間の生殖隔離を検証することはできない。しかし、遺伝的分化のレベルが同属種間の値と比べても明らかに大きいことから、Cタイプも別種として扱うのが適切であろう。分類学的に別種として見なすためには他のタイプとの間に何らかの形態的不連続性を見出す必要があるが、現在検討を行なっているところである。

おわりに

以上述べてきたように、日本全国に分布するいわゆる普通種の「スジエビ」には隠蔽種と考えられるA、B、Cの3タイプが含まれているが、分類学的な整理は完了していない。そのような状況下ではあるが、奄美大島のCタイプは、日本列島の他の2タイプから大きな遺伝的分化を遂げた固有性の高いグループであることは疑いがなく、さらに詳しい調査が必要だが、Cタイプは嘉徳川にしか生息していない可能性が高く、このタイプの存続可能性を維持または高めるためには河口域を含めた河川環境の保全が不可欠である。

謝辞

本稿中、私たちのCタイプに関する研究は、公益財団法人水産無脊椎動物研究所の助成(令和3年度個別研究助成: KO2021-02)を受けて実施した。本稿の執筆機会をいただいたことと併せて厚く御礼申し上げる。

引用文献

Chow S. and Fujio Y. (1985) Biochemical evidence of two types in the freshwater shrimp *Palaemon paucidens* inhabiting the same water

system. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 51: 1451-1460.

張成年・藤尾芳久(1986)スジエビ(*Palaemon paucidens*)地域集団間における幼期発生と成長の差異。水産育種, 11: 29-33.

Chow S., Nomura T., and Fujio Y. (1988) Reproductive isolation and distinct population structures in the freshwater shrimp *Palaemon paucidens*. *Evolution*, 42: 804-813.

張成年 他31名(2018a)スジエビ *Palaemon paucidens* の2タイプを判別するためのDNAマーカーおよび日本における2タイプの分布。日本水産学会誌, 84: 674-681.

張成年・柳本卓・丸山智朗・池田実・松谷紀明・大貫貴清・今井正(2018b)スジエビ *Palaemon paucidens* の遺伝的分化。日本生物地理学会報, 73: 1-16.

Chow S., Yanagimoto T., Konishi K., Fransen CHJM. (2019a) On the type specimens of the common freshwater shrimp *Palaemon paucidens* De Haan, 1844 collected by Von Siebold and deposited in Naturalis Biodiversity Center. *Aquatic Animals*, AA2019-7.

張成年・柳本卓・小西光一・市川卓・小松典彦・丸山智朗・池田実・野原健司・大貫貴清・今井正(2019b)スジエビ *Palaemon paucidens* のBタイプにおける遺伝的分化。水生動物, AA2019-11.

Fidhiany L., Kijima A., and Fujio Y. (1991) Adult salinity tolerance and larval salinity requirement of the freshwater shrimp *Palaemon paucidens* in Japan. *Tohoku J. Agric. Res.*, 42: 17-24.

フィジアニルシア・木島明博(1990)淡水性スジエビの2型の形態による差異。水産育種, 15: 45-50.

Katogi Y., Chiba S., Yokoyama K., Hatakeyama M., Shirai S. and Komai T. (2019) A new freshwater shrimp species of the genus *Palaemon* Weber, 1795 (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) from northeastern Japan. *Zootaxa*, 4576: 239-256.

鈴木廣志・大元一樹・光木愛理(2015)テナガエビ科スジエビの奄美大島における初記録。Nature of Kagoshima, 41: 191-193.

武田真城・池田実(2022)奄美大島と加計呂麻島におけるスジエビ *Palaemon paucidens* Cタイプの分布と遺伝的特徴ならびに幼生の海水要求性。水生動物, AA2022-2.