

東北地方を中心としたスジエビの研究事情

東北大学大学院農学研究科附属女川フィールドセンター

池田 実・武田真城

1. はじめに

「種」については様々な概念が提唱されており、現在も議論が絶えませんが、最も広く受け入れられているのは「生物学的種概念」です。この概念は、「種」を「実際にあるいは潜在的に相互交配する自然集団のグループであり、他の同様の集団から生殖的に隔離されている」¹⁾とするものです。この概念に従えば、姿かたちがよく似ているグループであっても生殖的に隔離されていれば別種という扱いになります。形態的にはほとんど区別ができないけれど、生殖的に隔離されているような種は、同胞種あるいは隠蔽種と呼ばれます。古くからシヨウジョウバエなどで知られていましたが、集団中の遺伝的変異や集団間の遺伝的差異を分子生物学的な手法により検出できるようになった 1960 年代から多くの事例が見つかり始めました。さらに、1980 年代半ばには PCR 法により DNA の変異が比較的簡単に検出できるようになり、多くの生物群で同胞種や隠蔽種が報告されるようになりました。

スジエビ（図 1）は、食用や釣り餌、あるいは観賞用として用いられる淡水エビの一種です。日本では河川や湖沼といった幅広い内水面に生息しており、「普通種」と呼ばれるポピュラーなエビです。皆



図 1. 北上川にて採集したスジエビの雌

さんの中には川やため池でこのエビを捕まえたことのある人が結構いるのではないかと思います。しかし、このありふれたスジエビには形のよく似た同胞種が含まれています。この同胞種の発見をはじめとするスジエビ研究ですが、実は東北地方（特に宮城県）が主要な舞台となって展開されてきました。本講演では、スジエビ同胞種の発見からその後の研究の展開、私たちが最近取り組んでいる東北地方太平洋沿岸のスジエビの研究について簡単に紹介します。

2. スジエビに見られる地理的変異

いわゆる「普通種」のスジエビですが、生態学的に興味深い発見がなされたのは、1980 年代のことです。京都大学の西野麻知子さんはサハリンや択捉島を

含む全国各地のスジエビ個体群の一腹卵数と卵のサイズ（体積）を調べ、顕著な地理的変異があることを発見しました。²⁾ 高緯度になるほど卵サイズが大きくなり卵数は少なくなるという特徴が見られたのですが、琵琶湖の個体群では他の個体群に比べて著しく卵サイズが小さく卵数は多くなっていました。西野さんは、このような変異が高緯度地域における低水温や琵琶湖内の特殊な環境への適応の結果によるものと考察しましたが、生物学的にとっても興味深く、スジエビが脚光を浴びる契機となりました。

3. 遺伝的に異なった2タイプの発見

Nishino (1981)から4年後、当時、東北大学大学院農学研究科の大学院生であった張成年さんは、藤尾芳久先生の主宰する水産育種学研究室で様々な大型甲殻類（エビやカニの仲間）の遺伝的変異性を酵素タンパクの分析法（アロザイム分析と言います）を用いて調べていました。その過程で、仙台市の広瀬川や名取川に生息するスジエビの中に遺伝的に異なった2群があることを発見しました。³⁾ 上流のエビと下流のエビでは持っているアロザイム遺伝子が異なっており、両者が混在する地点でも雑種は存在していないようなのです。それぞれ別種であることを示唆する結果ですが、外見からは区別することが難しいため、上流のエビをAタイプ、下流のエビをBタイプと便宜的に名付けました。その後、張さんは2タイプのお見合い実験を行い、同じタイプのオスとメスでは交尾が行われ、産まれた卵も正常に発生しますが、異なったタイプ同士では交尾そのものも行われず、たまに交尾が行われても産まれた卵が発生しないことを確かめました。⁴⁾ 2タイプはやはり生殖隔離された別種であることが明らかにされたのです。さらに張さんは、Bタイプの幼生が海水の混ざった飼育水中でしか生存できない両側回遊性（一生涯のほとんどが川であり、生まれも産卵も川ですが、ある期間だけ海で生活する回遊形態のこと）生活史を持つのに対し、Aタイプは飼育水が淡水であってもある程度海水が混ざっていても変態・成長できることを見出しました。⁵⁾ Bタイプが海に直接注ぐ川でしか見られないのに対し、Aタイプは様々な水域に見られるという観察結果とも整合します。張さんの発見はこれらだけに留まらず、Aタイプの地域間の遺伝的分化はBタイプに比べて大きく、琵琶湖のAタイプは他のAタイプに比べて特異な位置付けにあること、卵サイズはBタイプに比べてAタイプでは個体群間のばらつきが大きいこと、形態形質にもタイプ間で若干の違いがあることを次々と報告しました。その後、張さんの後輩であるルシア・フィディアニさんもスジエビ2タイプの研究を行い、2タイプを確実に識別できるアロザイム遺伝子⁶⁾ や同じAタイプであっても地理的に離れた個体群同士では交尾の成功率が低いことを見つけています⁷⁾。筆者の一人（池田）もお二人のお鉢を継ぐ形で、各

地の B タイプの遺伝的多様性をアロザイム分析によって調べ、集団間の地理的距離と遺伝的距離には正の相関があり、両側回遊性の B タイプであっても広い範囲で見た場合には遺伝的分化が起きていることを報告しました。⁸⁾ このように同じ研究室でスジエビの研究が 10 年近くの間続き、多くの成果が出ていたのですが、いろいろな事情があり、その後四半世紀にわたってスジエビ研究は沈黙することになります。

4. 研究の再開と新種発表

この長い沈黙を破り、スジエビ研究の歯車を再び回し始めたのはやはり張さんでした。張さんは各地の研究者（池田もその一人です）の協力のもと、北海道から奄美大島に至る 153 もの地点からスジエビを集め、2 タイプを判別する DNA 分析法を開発した上で、2 タイプの詳細な地理的分布を調べたのです。⁹⁾ その結果、両者は日本全国に分布しており、やはり雑種は見られないこと、従来観察されていたように A タイプが様々な水域に生息している一方で、B タイプの生息は主に河川の下流域に限られていることをさらに確かなものにししました。続いて張さんはミトコンドリア DNA 分析により A タイプと B タイプそれぞれの遺伝的分化を全国レベルで調べました。¹⁰⁾ これまでの 2 タイプの生息場所の情報から予測されるのは、A タイプでは近縁なハプロタイプ（ミトコンドリア DNA の型）が地域ごとにまとまり、逆に B タイプでは海を通じて遺伝的な交流があるために地域ごとのハプロタイプのまとまりは見られないということでした。しかし、予想に反して A タイプでは地域ごとのハプロタイプのまとまりが見られず、B タイプでは地域ごとにハプロタイプがまとまっている傾向があったのです。A タイプの方では、琵琶湖の個体群が高頻度で持つハプロタイプが全国各地で検出されました。琵琶湖のスジエビの移殖放流に関する公式記録は宍道湖の例を除いてほとんどないのですが、釣り餌や食用として用いられるので、各地に移殖放流がなされた可能性は高いと考えられています。また、意図的ではなくてもアユをはじめとする琵琶湖産淡水魚の移殖を介して分布拡大した可能性も大いにあります。一方、B タイプのハプロタイプは、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 つの系統（B-IIa と B-IIb）に分かれることがわかりました。

このように張さんにより DNA レベルでのスジエビ研究が粛々と進められていく傍らで、意外なことに東京農業大学の研究室を中心とするグループが宮城県気仙沼周辺の河川に生息するスジエビを新種「キタノスジエビ」として論文発表しました。¹¹⁾ キタノスジエビは、過去の論文に記載されているスジエビの特徴とは異なり、第 2 胸脚のハサミがスジエビより 1~4 割長いという特徴を持

っています。また、DNA データバンクに登録されているスジエビのミトコンドリア DNA の塩基配列とも明らかに異なっていました。ただし、このキタノスジエビがこれまでに述べてきた A タイプと B タイプのどちらなのかについては言及がなく、わからないままでした。これに関連して、張さんは、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のタイプ標本の DNA 分析を行って A タイプであることを明らかにし、¹²⁾ さらにキタノスジエビの DNA 配列が B-I 系統の中に含まれることを報告しました。¹³⁾ これらの結果から、スジエビ、キタノスジエビ、A タイプ、B タイプの分類学的位置付けを考察してみると、A タイプが本来のスジエビで、B タイプが新種キタノスジエビということになりそうです。しかし、この結論を導くためには全国各地の標本について形態と DNA の塩基配列を比較することが必要で、決着までにはもう少し時間がかかりそうです。

5. 私たちのスジエビ研究

張さんの協力のもと、私たちもスジエビを研究することになりました。私たちの研究室は、牡鹿半島の付け根にある女川町にあります。この牡鹿半島の沿岸ですが、北からの親潮（千島海流）と南からの黒潮、日本海側の黒潮（対馬暖流）が津軽海峡を經由して太平洋側に流れ込む津軽暖流の 3 つの海流が出会う場所です。そのため、牡鹿半島沿岸に生息する海洋生物も北方要素、南方要素、日本海要素から成り立っており、豊かな生物多様性が育まれています。また、日本海ですが、前期更新世（260 万年前）以降、何度も訪れた氷期の海水面の大きな低下により日本列島と大陸の間に陸橋が形成あるいはそれに近い状態となり、複数回にわたって太平洋とは隔離された過去があります。氷期後の温暖化により海水面が上昇すると、長期にわたって日本海に閉じ込められていた個体群が津軽海峡の成立と津軽暖流によって太平洋側に運ばれることとなります。長い間隔離されていた個体群が再び出会った時、交配して子孫を残せるのか、あるいは生殖的隔離が生じるのかどうかは種分化の問題に関わる大変興味深い課題です。日本海の隔離がきっかけとなって、日本海側の個体群と太平洋側の個体群に大きな遺伝的分化が生じている例としてはイトヨ¹⁴⁾ やシロウオ、¹⁵⁾アゴハゼ、¹⁶⁾ やドロメ¹⁷⁾ などが挙げられますが、実際に生殖隔離が生じている場合もあれば、交雑して交雑帯が形成されている場合もあります。スジエビに目を向けると、B タイプのミトコンドリア DNA 分析により、B-I 系統が日本海沿岸から東北地方太平洋沿岸の牡鹿半島付近まで、B-II 系統が太平洋側の仙台湾沿岸から屋久島まで分布することがわかっています。このような分布をもとに考えてみると、B-I は日本海の隔離によって生じた系統と見なすことができそうです。B-I と B-II の分岐年代を計算すると、日本海の隔離が起きた前期

更新世の時期に相当する約 230 万年前となり、整合的です。

私たちは、これら 2 系統が出会っているのは牡鹿半島周辺の河川であるという仮説を立て、東北地方の太平洋沿岸における 44 の河川でエビの採集を試み、DNA 分析を行なって 2 系統の分布調査を行いました。その結果、やはり 2 系統

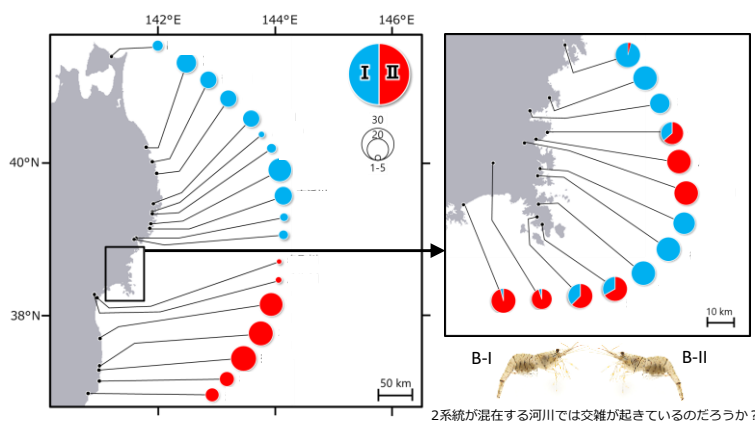


図 2. 東北地方太平洋沿岸におけるスジエビ B タイプの系統の分布

が混在するのは牡鹿半島周辺であることを突き止めました (図 2)。このような河川のエビについてミトコンドリア DNA だけではなく、核 DNA も分析に加えることによって 2 系統が交雑しているかどうかの手がかりを得ることができます。もし、2 系統の間に交雑がなく、生殖的隔離が生じていることがわかれば、B-I と B-II は別種となります。キタノスジエビが B-I の系統であることが先に示されているので、B-II がさらに新しい種となるかもしれません。もちろん生殖隔離されていない可能性もあります。その場合であっても、交雑している河川が牡鹿半島周辺に限られている理由は何故か？あるいは今後両系統が交雑を介して分布域をさらに拡大していくのか？といった疑問が生じることになり、興味は尽きません。核 DNA の分析は現在進行中であり、その結果については機会を改めて紹介したいと思います。

引用文献

- 1) Mayr, E. (1942) *Systematics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York.
- 2) Nishino, M. (1980) Geographic variations in body size, brood size and egg size of a freshwater shrimp, *Palaemon paucidens* De Haan, with some discussion on brood habit. *Japanese Journal of Lomnology*, 41: 185–202.
- 3) 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.
- 4) Chow, S., Nomura, T. and Fujio, Y. (1988) Reproductive isolation and distinct population structures in the freshwater shrimp *Palaemon paucidens*. *Evolution*, 42:

- 804–813.
- 5) 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.
 - 6) Fidhiany, L., Kijima, A. and Fujio, Y. (1988) Genetic divergence between two types in *Palaemon paucidens*. *Tohoku Journal of Agricultural Research*, 39: 39–45.
 - 7) Fidhiany, L., Kijima, A. and Fujio, Y. (1990) Premating and postmating isolation among local populations of freshwater shrimp *Palaemon paucidens* in Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56: 1407–1411.
 - 8) 池田 実・木島明博・藤尾芳久 (1993) スジエビ B タイプにおける地域集団の遺伝的分化. 水産育種, 19: 21–27.
 - 9) 張 成年・今井 正・池田 実・榎 宗市郎・大貫貴清・武藤文人・野原健司・古澤千春・七里浩志・渾川直子・浦垣直子・川村颯子・市川竜也・潮田健太郎・樋口正仁・手賀太郎・児玉晃治・伊藤雅浩・市村政樹・松崎浩二・平澤桂・戸倉溪太・中畑勝見・児玉紗希江・箱山 洋・矢田 崇・丹羽健太郎・長井 敏・柳本 卓・斎藤和敬・中屋光裕・丸山智朗 (2018) 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.
 - 10) 張 成年・柳本 卓・丸山智朗・池田 実・松谷紀明・大貫貴清・今井 正 (2018) スジエビ *Palaemon paucidens* の遺伝的分化. 日本生物地理学会会報, 73: 1–16.
 - 11) 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.
 - 12) Chow, S., Yanagimoto, T., Konishi, K. and Fransen, C.H.J.M (2019) 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.
 - 13) 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 (2019) 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.
 - 14) Higuchi, M. and Goto A. (1996) Genetic evidence supporting the existence of two distinct species in the genus *Gasterosteus* around Japan. *Environmental Biology of Fishes*, 47: 1–16.
 - 15) Kokita T. and Nohara, K. (2011) Phylogeography and historical demography of the anadromous fish *Leucopsarion petersii* in relation to geological history and oceanography around the Japanese Archipelago. *Molecular Ecology*, 20: 143–164.
 - 16) Hirase, S., Ikeda, M., Kanno, M. and Kijima A. (2012) Phylogeography of the

intertidal goby *Chaenogobius annularis* associated with paleoenvironmental change around the Japanese Archipelago. *Marine Ecology Progress Series*, 450: 167-179.

- 17) Hirase, S. and Ikeda, M. (2014) Divergence of mitochondrial DNA lineage of the rocky intertidal goby *Chaenogobius gulosus* around the Japanese Archipelago: reference to multiple Pleistocene isolation events in the Sea of Japan. *Marine Biology*, 161: 565–574.

追記：本文中には引用していませんが、張さんが書かれた下記の2冊は、スジエビ2タイプの発見にまつわるエピソードやその後の研究の進展について詳しく述べられています。興味がある方はぜひお読みになってください。どちらもamazon.co.jpから購入できます。

- ・スジエビのひみつ (MyISBN-デザインエッグ社)
- ・水生動物の四方山話:水生動物の謎と秘密 (MyISBN-デザインエッグ社)