

## 【要約】

### エビ類の生活史戦略と遺伝的集団構造に関する分子生態学的研究

藤田 純太

エビ類は、節足動物門 甲殻亜門 軟甲綱 十脚目に属する産業上有用な無脊椎動物であり、陸水生態系から深海生態系まであらゆる水圏環境に生息している。エビ類は、それぞれの生活圏において異なる生活史戦略を有することが知られている。河川上流部に生息する純淡水性のエビ類は大卵少産型を示し、幼生期を卵内で過ごして、発育ステージの進んだ大型の幼生が産出される。また、河川下流部に分布することの多い両側回遊性のエビ類は、小卵多産型を示し、孵化した小型の幼生は川の流れによって海に流下して、幼生期を海洋環境で生活する。一方、海産エビ類においても卵サイズの差異が認められ、浅海性種は小卵多産型を、深海性種は大卵少産型を示す傾向が知られている。このように、エビ類では、分散性の差異を伴う生活史戦略が知られているにもかかわらず、エビ類の遺伝的集団構造を川から海までの生活史戦略という観点から調べた研究は極めて限られている。そこで、本研究では、エビ類の生息環境を河川上流から深海まで垂直方向に捉えて、各生活圏におけるエビ類の生活史戦略と遺伝的集団構造の関係を明らかにすることを目的とした。本研究では、淡水エビ類としてヌマエビ科エビ類を、海産エビ類としてエビジャコ科クロザコエビ属エビ類をモデルとした。これらのエビ類は、各生活圏で個体数が多く、分布域が重なるため、同所的に採集することで厳密な比較が可能となる。また、系統的に近縁であるため、分子マーカーの進化速度の差異が反映されにくい。したがって、遺伝的集団構造を比較するうえで優れたモデルといえる。本研究の成果は以下のようにまとめられる。

第 1 章では、研究の背景と目的を示し、第 2 章では、純淡水性種ミナミヌマエビ *Neocaridina* sp. と両側回遊性種ミゾレヌマエビ *Caridina leucosticta* の遺伝的集団構造を比較した。ミトコンドリア DNA (mtDNA) の NADH dehydrogenase subunit 2 (ND2) 遺伝子と ND5 遺伝子 (合計 744 bp) をもとに分子系統樹を推定したところ、大卵少産型で純淡水性を示すミナミヌマエビは、各河川から得られた個体が地域的にまとまったクレードを形成する傾向が示されたのに対し、小卵多産型で両側回遊性を示すミゾレヌマエビは、系統樹上で河川ごとにまとまらない結果となった。この結果は、遺伝的分化指数  $\Phi_{ST}$  において明確に示され、ミナミヌマエビでは  $\Phi_{ST} = 0.884$  ( $P < 0.001$ )、ミゾレヌマエビでは  $\Phi_{ST} = 0.021$  ( $P > 0.05$ ) となった。遺伝的多様度は、ミナミヌマエビで低く (ハプロタイプ多様度  $h = 0.00 \sim 0.75$ 、塩基多様度  $\pi = 0.00 \sim 2.9\%$ )、ミゾレヌマエビで高い傾向が明らかとなった ( $h = 0.83 \sim 0.93$ 、 $\pi = 0.33 \sim 0.48\%$ )。これらの違いは、ミゾレヌマエビが幼生期に海洋を分散し、河川間を遺伝的に交流していることによると考えられる。

すなわち、本研究により、陸水域で生活するヌマエビ類において、幼生期の海洋生活の有無が遺伝的分化や遺伝的多様性に大きな影響を与えることが明らかになった。

第2章の結果において、ミナミヌマエビは、河川内においても分散性が乏しいことが推測される。そこで、第3章では、京都府北部を流れる由良川をフィールドとして、第2章と同じ分子マーカーを用い、由良川の支流とその周辺河川からミナミヌマエビを採集して遺伝的組成を調査した。その結果、由良川のミナミヌマエビは、大きく2つの系統に分かれることが明らかとなった。由良川の下流部は、日本海側に注ぐ他の河川と同じ系統を示すのに対し、由良川の中流から上流部に生息するミナミヌマエビは、瀬戸内海側に注ぐ河川と同じ系統を示した。これは、由良川の中流から上流部が、今から約8~20万年前まで瀬戸内海に流れていたという地史と対応している。さらに、その時代の分水界が、現在のミナミヌマエビの日本海型-瀬戸内海型の境界線と一致する結果となった。したがって、由良川上流部が日本海に方向を転じて8~20万年もの間、ミナミヌマエビは由良川内の支流間をほとんど分散していない可能性が示唆された。

第2章では、ヌマエビ類に見られる生活史の差異が、どの程度遺伝的集団構造や遺伝的多様度に影響するかが明らかとなった。しかし、両側回遊性種であるミゾレヌマエビは、他の両側回遊性ヌマエビ類に比べて幼生期が短く、分布が広域に広がりにくいなど、河川間の幼生分散が制限されていることを示唆する生態的知見が示されている。そこで、第4章では、両側回遊性種でも種によって幼生分散が異なることを明らかにすることを目的として、両側回遊性のミゾレヌマエビ、トゲナシヌマエビ *Caridina typus*、ヤマトヌマエビ *Caridina multidentata* を対象に、種間の遺伝的多様性を比較した。南西諸島から日本本土まで同じ河川から3種20個体ずつ採集し、mtDNA Cytochrome c oxidase subunit I (COI) 遺伝子 (571 bp) により分析した結果、ミゾレヌマエビでは南西諸島において出現する系統の頻度が不均一であるのに対し、トゲナシヌマエビでは系統の頻度が南西諸島から日本本土まで均一であった。 $\Phi_{ST}$  値においても幼生分散の程度に種間差があることが明らかになった (ミゾレ:  $\Phi_{ST} = 0.333$  [ $P < 0.001$ ]、トゲナシ:  $\Phi_{ST} = 0.019$  [ $P > 0.05$ ]、ヤマト:  $\Phi_{ST} = 0.003$  [ $P > 0.05$ ])。また、本研究は、幼生分散の遺伝的評価が、幼生期の長さ、幼生の発育に必要な塩分、地理的分布の広がりや密接に関連することを示した。

第5章では、ヌマエビ類で示された生活史戦略と遺伝的多様性の関係が、深海性エビ類でも当てはまるのではないかと推測し、日本海深部に分布するクロザコエビ *Argis lar* とトゲザコエビ *Argis toyamaensis* に注目した。クロザコエビ (水深200~250 m) とトゲザコエビ (水深250~1250 m) は、水深帯を分かちように棲み分けており、体サイズが同程度であるにもかかわらず、卵サイズと卵数に違いが見られる (クロザコ: 平均  $1.5 \times 1.2$  mm · 1575 個、トゲザコ:  $2.2 \times 2.0$  mm · 124 個)。トゲザコエビは日本海固有種であるが、クロザコエビは、オホーツク海や道東沖、ベーリング海やアラスカ湾にまで分布することが知られている。そこで、本研究では、クロザコエビを、分布を網羅するように広域から採集し、mtDNA COI 遺伝子 (571 bp) により遺伝的組成を調査した。その結果、形

態でクロザコエビと識別した個体は、概ね各海域と対応した3つの系統(系統A:日本海、系統B:太平洋西部海域、系統C:ベーリング海・アラスカ湾)に遺伝的に分かれることが明らかとなった。このうち、日本列島周辺海域においては、系統Aと系統Bの地理的組成が海流構造と対応しており(系統A-対馬海流と津軽海流、系統B-親潮)、日本列島周辺海域におけるクロザコエビの分布は海流の影響を受けることが示唆された。このことは、クロザコエビが、より海流の影響を受けやすい浅い水深帯に分布し、トゲザコエビと比べて卵サイズが小さく、個体発生初期における幼生期の分散性が高いという予測と一致する結果となった。

第6章では、日本海の複数地点からクロザコエビとトゲザコエビを同所的に採集し、DNA変異量の多いmtDNA Control Region (552 bp)をもとに海域間の分散性を評価したところ、クロザコエビは日本海内部では遺伝的分化が認められないのに対し、トゲザコエビは統計的に有意な遺伝的分化が検出された(クロザコ:  $\Phi_{ST} = 0.0016$  [ $P > 0.05$ ]、トゲザコ:  $\Phi_{ST} = 0.0743$  [ $P < 0.01$ ])。したがって、トゲザコエビは卵を大型にすることによって、より分散性の低い発生ステージの進んだ段階で稚仔を産出することが示唆された。トゲザコエビは、低温で太陽光が全く届かないために一次生産量がほとんど無く、沈降有機物に依存する深海性の底生無脊椎動物である。深海環境では餌生物が極端に少ないため、トゲザコエビは卵サイズを大型にすることで生活史初期の飢餓耐性を高める繁殖・生き残り戦略をとっていることが考えられる。一方、遺伝的多様度については、種間で明確な差がないことから(クロザコ:  $h = 0.28 \sim 0.76$ 、 $\pi = 0.072 \sim 0.214\%$ 、トゲザコ:  $h = 0.37 \sim 0.68$ 、 $\pi = 0.073 \sim 0.245\%$ )、海産エビ類の遺伝的多様度の傾向は、ヌマエビ類ほど顕著な差にはならないことが示唆された。

以上の結果より、エビ類の生息環境は、河川上流 - 下流 - 沿岸域 - 深海底と移行するにつれて、卵サイズ・卵数の関係は、大卵少産型 - 小卵多産型 - 大卵少産型と変化する傾向があり、それらは遺伝的集団構造の特徴と深く関係することが明らかとなった。今後は、エビ類の卵サイズ変異を生み出す遺伝子を特定し、遺伝子レベルで自然選択がどのように働くかを系統ごとに調べ、マクロな視点で遺伝的多様性を捉える研究をさらに押し進めて行く必要があると考える。