

日本産シオダマリミジンコ属（橈脚類，ソコミジンコ目） の分類，及び *Tigriopus japonicus* と *T. californicus* の関係について

伊 藤 立 則

Taxonomy within the genus *Tigriopus* (Copepoda: Harpacticoida) from Japan,
with reference to the relationship between
Tigriopus japonicus and *T. californicus*

TATSUNORI ITÔ

海岸の潮間帯より上，いわゆる飛沫帯のロックプールに生息する *Tigriopus* 属の橈脚類は，我国ではシオダマリミジンコあるいは俗に『赤コベ』などと称されて，古くから実験材料として使われ（武田1941， Matsutani 1961， 他多数），また海産魚養殖のための餌料として各地の水産関係施設で大量に培養されている（安楽1980を参照）。学名は *Tigriopus japonicus* Mori, 1938となっているが（再記載は Itô 1969），日本には少なくとももう1種 *Tigriopus* 属のものが産し（Itô 1977），さらに典型的な *T. japonicus* とは形態的に少し違うものが北海道太平洋岸などに分布することも知られており（伊藤1977, p.9），従来 *T. japonicus* として扱われてきたものすべてが本当にこの種であるかどうか疑問であった。また，*T. japonicus* は北米太平洋岸などに産する *T. californicus* (Baker, 1912) と同種ではないのか，という疑問もあった（Bozic 1960）。この点については，Ar-rushdi (1963) が *Tigriopus* 属の染色体に関する論文の中で，日本の *T. japonicus* とアメリカの *T. californicus*，そしてヨーロッパの *T. brevicornis* は “good species” であって交雑しない，と述べている。しかし，日本の材料の本当の産地はどこなのか，あるいはどのような

交配実験をしたのかなど，詳しいことは全く述べられておらず，簡単に信じるわけには行かない状態であった。このような事情を背景に，筆者は機会あるごとに日本各地の標本を集め，さらに *T. californicus* の生きた材料を入手して，それらの形態や交配能力の有無について調べてきた。その結果の詳細は別の機会に報告するが，今回はその予報という意味を込めて，日本産 *Tigriopus* の分類を解説し，さらに *T. californicus* との関係，交配実験の方法などを紹介したい。

本論に入るに先立ち，アメリカから生きた材料を2度にわたって送ってくれた E. Kramer 氏，及び日本各地の材料の収集で協力してくれた多数の方々に，ここで謝意を表したい。

1. 日本産シオダマリミジンコ属の分類

日本で記載されている種類は，*T. japonicus* Mori, 1938 と *T. igai* Itô, 1977 の2種である。和名は，前者が『シオダマリミジンコ』，後者は『イガシオダマリミジンコ』である。ついでながら，後者の種小名 *igai* の由来を『意外』だと思っている人がいるらしいが，これは伊賀幹夫氏（小笠原支庁）の姓をとったものである。

表1にシオダマリミジンコとイガシオダマリミジンコの成体の区別点がまとめてある。

両者は、第4胸肢と第5胸肢の刺毛数の違いによって簡単に識別することができる。雌の第5胸肢外肢の形もかなり違っており(第1図)、異常形があったとしてもこれらのうちのいずれかの特徴で同定できるであろう。

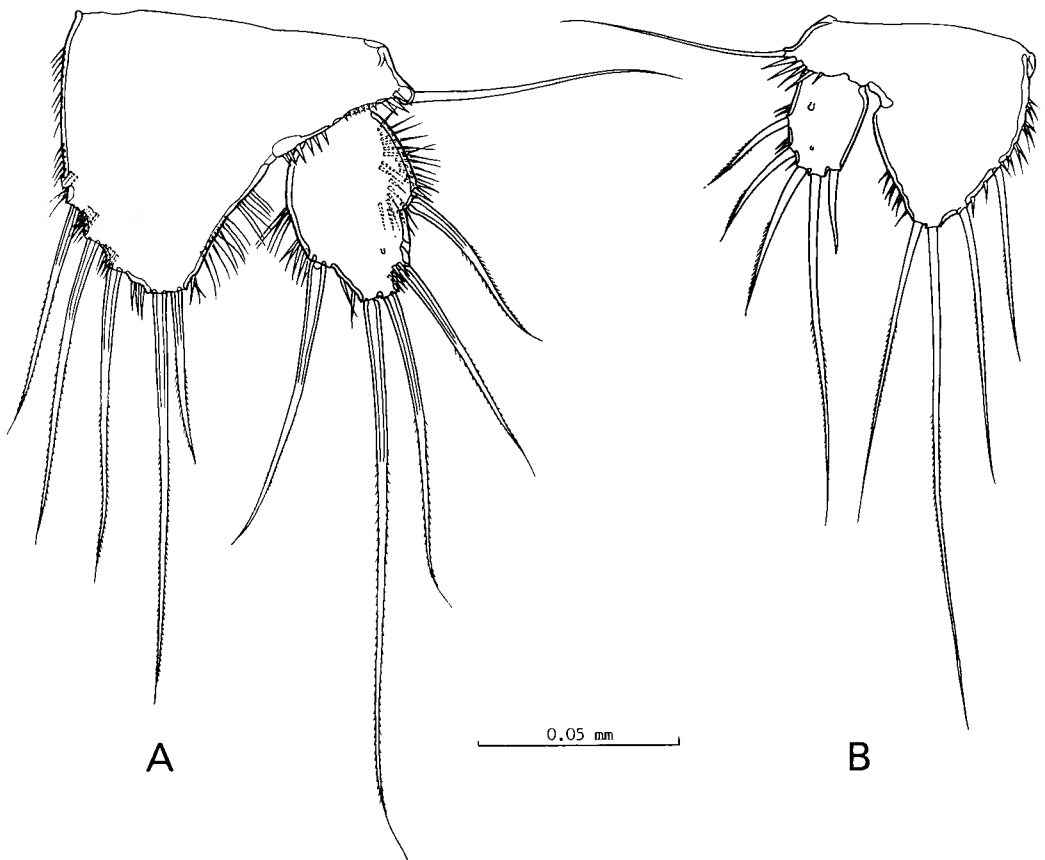
筆者が直接標本を調べることができた地域は、北海道の太平洋・日本海(離島を含む)・オホーツク海岸、本州では東北から和歌山までの太平洋岸・津軽海峡をまわって日本海岸を佐渡まで、他に八丈島、小笠原諸島などである。これらのうち、イガシオダマリミジンコが発見されたのは小笠原諸島だけで、他の場所では発見されなかった。イガシオダマリミジンコの分布の北限ははっきりしないが、

八丈島でシオダマリミジンコの生息が確認されていることから、少なくとも八丈島より南、小笠原諸島に至る南洋諸島のどこかに分布の北限があると考えて良いであろう。

2. シオダマリミジンコと

T. californicus の関係

T. californicus はカリフォルニア州のラグナビーチ(ロサンゼルスとサンディエゴの間)で採取された標本に基づいて記載されたものである(Baker, 1912)。この原記載はごく簡単で、分類形質として重要な雌の第5胸肢の形などは、ほとんど比較に耐えない。やはりカリフォルニアの標本(ラホヤ、又はサンフランシスコ)に基づいて再記載した Monk



第1図 日本産 *Tigrionus* 属2種の雌の第5胸肢の比較。
A: *T. japonicus* (伊豆下田産)。
B: *T. igai* (小笠原諸島, 弟島産. Itô 1977より)。

(1941)の図の方がもう少し信頼できそうであるが、いずれにせよ文献上の比較ではシオダマリミジンコと *T. californicus* の違いは、はっきりしない。そこで筆者は、1979年にサンフランシスコ産の生きた材料を空輸してもらい、形態の比較や交雑実験を試みた。以下の形態の議論で *T. californicus* に関する情報は、特に断らない限りすべて、このサンフランシスコ産の個体、あるいは飼育して得たその子孫に基づいている。

シオダマリミジンコと *T. californicus* の形態はあらゆる点で良く似ており、特に雄では全く違いを見つけることができない。雌では、第5胸肢外肢の形がわずかに違う。シオダマリミジンコの模式産地である伊豆下田産の個体(第1図A)および北海道忍路産の個体(第2図B)の第5胸肢を *T. californicus* のそれ(第2図C-D)と比べてみると分かるが、外肢の幅と長さの比率が違う。つまり、シオダマリミジンコの外肢は、*T. californicus* のそれより、相対的に長くなっている。外肢の輪郭に注目すると、シオダマリミジンコでは長卵形で、全体的になだらかな感じがするのに対して、*T. californicus* では寸づまりの角ばった印象を受ける。

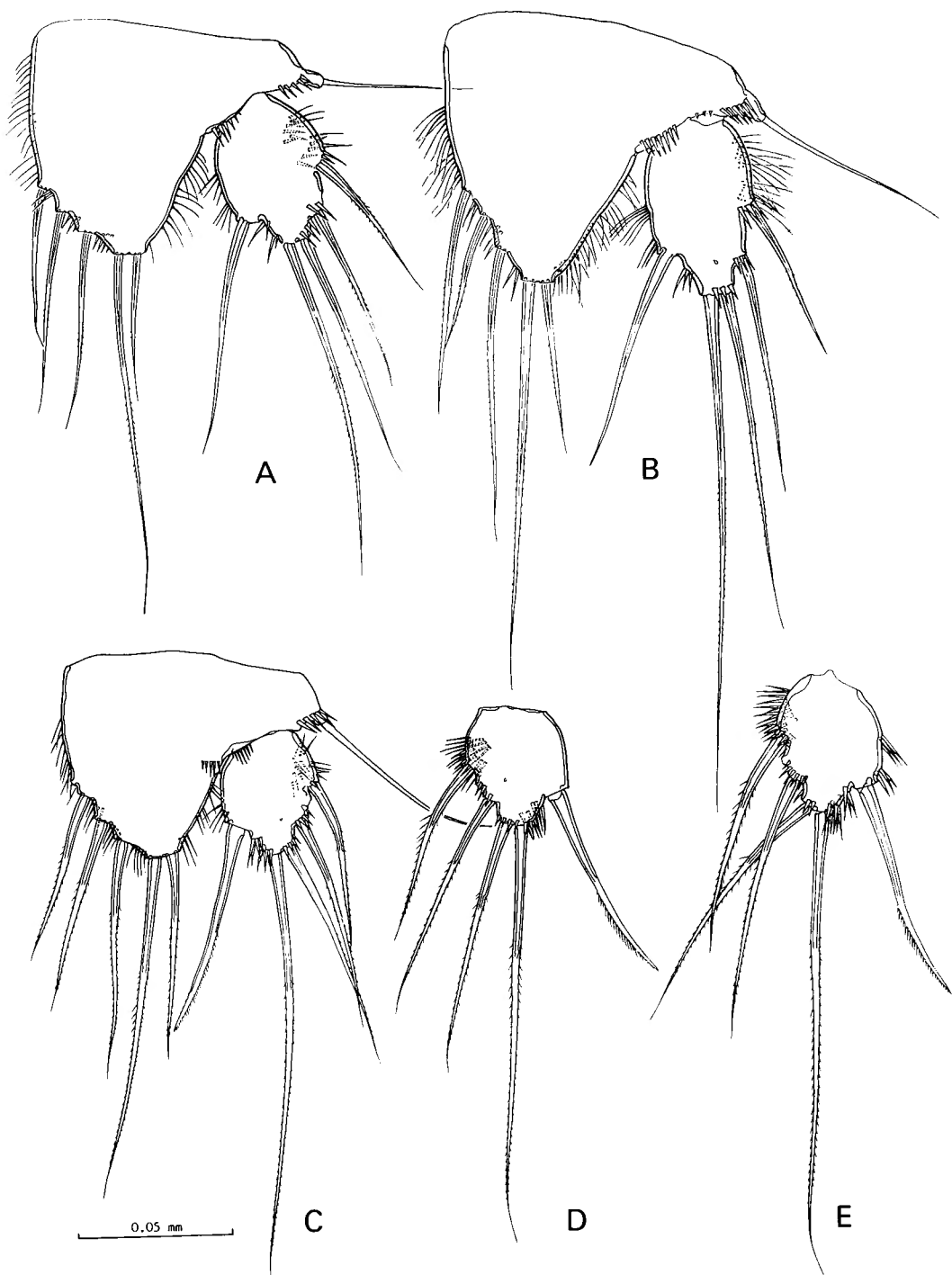
ところで、図だけを見ると小棘の生え方や数などで差があるように思えるが、実際には同一個体の左右の肢で違っていたり(第2図CとDを比較)、同一個体群内で少しずつ違うものが存在したりして、このような差は両者を分ける区別点にならない。ただし、この外肢内側から生える1本の刺毛には、わずかながら違いが認められる。*T. californicus* では、この刺毛の外縁に小棘が列生し、櫛の歯状に見えるが、シオダマリミジンコでは小棘が非常に小さく不明瞭で、ほとんど櫛の歯状には見えない。この違いは比較的安定しているようである。

雌の第5胸肢以外の違いとしては体の大きさがあり、調べた限りでは *T. californicus*

の方が大きかった。しかし残念ながら、体の大きさは栄養条件などによってかなり変異するものである。また体長を測定するためには固定しなければならないが、その際にほとんどの個体はいろいろな程度に体を折り曲げ、さらに体節と体節の間が収縮する場合もあって、体の大きさというのはこの類の分類形質としては非常に使いにくいものである。しかし体の大きさの差は、後で述べるような交雑実験の際に両者を同じ容器に入れて観察していると、大変良く分かる。

結局、シオダマリミジンコと *T. californicus* の区別点としては第5胸肢外肢の形を頼りにするしかないが、ここで問題になるのは、日本には雌の第5胸肢外肢の形が *T. californicus* のそれに似た個体群が存在するというのである。これは北海道の太平洋岸、森町で最初に発見され、その後根室から襟裳岬、そして函館と、北海道太平洋岸全域から津軽海峡にまで分布することが確認された。さらに本州では、浅虫でその存在が確認されている。伊藤(1977, p.9)が、北海道の『太平洋側には別の寒流系と思われる別種がいることが最近わかった』と述べたのが、このことである。1例を第2図Aに示してあるが、下田や特に忍路産の個体で顕著な長卵形の外肢に比べて、森などで産するものでは、外肢がやや短縮しており、*T. californicus* に近い形になっている。以後、忍路などの個体で見られる長卵形の外肢を『長型』、森などの個体で見られる短縮した形の外肢を『短型』と呼ぶことにする。第5胸肢外肢内側の刺毛の小棘の状態や体の大きさは、短形の外肢を持つ個体と長形の外肢を持つ個体で特に差はない。

雌の第5胸肢外肢の形を比べてみると、短型は *T. californicus* の形と典型的なシオダマリミジンコの形(長形)の大体中間的な状態にある。ところで、この日本産のシオダマリミジンコの『2型』が個体群として明確に区別できるのなら問題は少し楽なのだが、実



第2図 *T. japonicus* と *T. californicus* の雌の第5胸肢の比較.
 A : *T. japonicus* (森産).
 B : *T. japonicus* (忍路産).
 C—D : *T. californicus* (サンフランシスコ産). CとDは同一個体, Eは約
 7年間日本で室内飼育を続けてきたストックから選び出した個体による.

際にはどちらにもつかないような個体が多少は含まれている。さらに、*T. californicus* とシオダマリミジンコの間の違いというのも、実は他の種との区別点に比べれば全く些細なものである。シオダマリミジンコとイガシオタマリミジンコの違い（表1）と比べてみると、これは良く理解できると思う。本当は、*T. californicus* と *T. japonicus* は最初から別種として記載されていたから別種として扱われてきたものの（*T. japonicus* を記載した森喬以氏は、*T. californicus* が記載されていたことを知らなかった）、形態分類でも両者の独立性は大変あやしいものであった。しかも、中間的なものの出現で、これはさらに困難な問題になった。そこで、これらの関係を生殖面から調べるべく、一連の交配実験を試みた。

表1 日本産シオダマリミジンコ属2種の区別点。（注、内肢突起：inner expansion of baseoendopodite）

	<i>T. japonicus</i>	<i>T. igai</i>
雌．第5胸肢の内肢突起の刺毛数	5本	4本
雌雄．第4胸肢，外肢第3節の内側の刺毛数	2本	3本
雄．第5胸肢，外肢の内側の刺毛数（外肢刺毛数合計）	1本 (5本)	0本 (4本)

3. 交配実験の方法

シオダマリミジンコ属の交配実験の方法はBurton (1986) によって示されているが、筆者の方法は少し違う。筆者の方法はこれまで詳しく解説したことがないので、実際の手順だけでなく原理についても紹介しておく（生活史等はItô 1970を参照）。

シオダマリミジンコ属は6つのノープリウス期と6つのコペポダイト期を持ち、性的に成熟するのは第6コペポダイト期である。成体の雄は繰り返し交尾（精胞を雌の腹部につける）することが可能である。一方、雌は第6コペポダイト期になる脱皮をした直後が交

尾のチャンスで、成体になって時間が経つと交尾は成功しなくなる。交尾した雌は受精嚢に精子を貯えており、産卵のたびにそれを使って授精する。

成体の雄は第1触角が把握器になっており、これを使って若い雌の頭部をつかみ、雌が最後の脱皮をして交尾をするまで行動を共にする。この行動をペアリング（タンデム、生殖連接）と呼び、交尾とは区別される。ところが、雄が雌を認識する能力はあまり正確ではなく、ペアリングしている相手が脱皮をして成体になると雄であったということもたびたび起る。成体の雄や交尾不能な抱卵雌とペアリングしようとすることもある。雄のペアリング行動は成熟した第6コペポダイトだけが示し、それ以前の发育期のものでは把握器が完成していないので、ペアリング行動を示すことはない。生きて動きまわっている個体の性別を実体顕微鏡下で判別できるのは第6コペポダイト期で、第5コペポダイト期ではかなり難しく、第4コペポダイト期ではほとんど不可能である。以上のような条件を考慮して交配実験を行う。

例として、A個体群の雌とB個体群の雄を交配させる場合を仮定しよう。理論上はAの第5コペポダイト雌とBの成体雄をペアリングさせれば良いのだが、上で述べたように第5コペポダイト期で性別を確認するのは困難であるし、第5コペポダイト期であることを確認することも実際には困難である。本当は1個体ずつ幼生から飼育して脱皮殻を調べて行けば、发育段階と性別を正確に知ることができるのだが、これは大変に手間がかかるので多数の材料を扱うのに不便である。そこで次のような手順で作業を進める。

Aの抱卵雌を1個体ずつ分離する。ノープリウス幼生が孵化したら親は別の容器に移し、次の産卵を待つか、その必要がなければ固定する（形態を調べるため）。ノープリウス幼生が脱皮を繰り返し、第3～第4コペポ

ダイト期になった時を見計らって、それと同等あるいはそれ以上の B の成体雄を入れる。B の成体雄は、これより 2～3 日前にストックから分離して雄のみにしておいたものを使う（実験の目的によっては、特定の親から生れた幼生を育てて使うこともある）。

A の若いコペポダイトがいる容器に入れられた B の雄は、通常では見ている間にペアリングするので、ペアリングしたものをピペットで吸って、1 組ずつ別の容器に移す。数日経つうちに若いコペポダイトは脱皮を繰り返し、成体になる。この段階で A が雌であればすぐに交尾が行われ、通常はペアリングが解ける。ペアリングが解けていたら、B の雄を除去する（必要があれば固定する）。A が雄になってしまうこともあるが、雌であればそのまま飼育を続け、産卵するか、産卵したなら卵は発育するか（色が橙色に変わって行けば発育が進行している）、ノープリウス幼生が孵化するか、などの記録をとる。ノープリウス幼生が出たならば、成体になるまで生育するかどうか確認し、また生殖能力を知るために F1 同志やもどし交雑の実験に供する。

以上の実験は、21～22℃ に設定された恒温温室の中でおこなった。ストックとして多数個体をまとめて飼育する時以外、ガラス製平底蒸発皿（直径 75 mm）に濾過海水を入れ、ナンクロロブシス、イソクリシス、モノクリシス、ニッチア、イースト等を与えて飼育した。また、上記の交配実験をおこなうに際し、通常は同一個体群からの雌雄の組合せをいくつか用意し、コントロールとした。

この実験で考慮した最も重要な点は、ペアリングさせるタイミングである。同じ卵囊から生れた幼生でも、コペポダイト後期になると個体によって発育程度のずれが生じる。そのため、先に成熟した雄が同じ親から生れた雌と交尾してしまうことがあり得る。筆者は、この問題をさけるために、早目にペアリングさせて 1 組ずつ分離するようにしている。コ

ペポダイトの 3～4 期までは発育がほとんど同期しているので、この頃ペアリングさせて 1 組ずつ別にしておけば前記のような問題は絶対に起らない。また、ペアリングさせるより前に雌が成体になって時期を逸する、という失敗も避けられる。

筆者の方法と Burton（1986）の方法の違いは、上のことと関係している。Burton の方法では、すでにペアリングしているものを取り出し、雌を雄から強制的に切り離して、それを実験しようとする別の雄とペアリングさせている。これでは雌の親の情報（もちろん雄の親の情報も）が解らないし、ペアリングしているのを離す時のダメージも有り得る。また、雌はコペポダイト最後の脱皮をするまでは交尾しないとされているが、多数個体が一緒にいる状態では、ある雌が交尾してペアリングが解けた直後に別の雄が来てまたペアリング状態になることは有り得る。また、第 6 コペポダイトになった直後の雌はまだクチクラが硬化しておらず、泳いでいる状態では第 5 コペポダイト期と区別しにくい時がある。したがって、Burton の方法は、既交尾雌を交配実験に使ってしまう危険性を含んでいる。前述のように、筆者の方法ではこのような危険は全くない。

4. 交配実験の結果

シオダマリミジンコの『長型』個体群と『短型』個体群の間は、全く自由に交雑する。例えば、浅虫産の雌（短型）と焼尻島産の雄（雌は長型）の交配実験では、15 例中 15 例が産卵し、ノープリウス幼生が孵化した。この F1 は生殖能力ある成体にまで達し、F1 同志の交配でも、もどし交配でも、全く異常は認められなかった。森産の個体群（短型）と忍路産の個体群（長型）の間でも、同様であった。したがって、この『2 型』の間には、少なくともこの実験条件下では、生殖的隔離がないと判断できる。

一方、*T. californicus* とシオダマリミジ

ソコの間はどうであろうか。ペアリングはどのような組合せでも起り、雄がペアリング相手の同種・異種を識別している様子はない。しかし、*T. californicus*の方が一般的に大きいので、奇妙な現象が起る。*T. californicus*の雌とシオダマリミジンコの雄を組合せようとする、本来なら成体雄より少し小さいはずの第5コペポダイト期の雌が逆に少し大きくて、ペアリングしようとする雄が雌にふりまわされて、ペアリングが長続きしない。そのため、交尾の成功率はかなり低くなっている可能性がある。シオダマリミジンコの雌と*T. californicus*の雄の組合せの場合、雄の方が大きいので、前のような現象は起らない。しかし、交雑はしない。

結果の一部を示す。森産の雌（短型）と*T. californicus*の雄の交配実験では、24例中3例が産卵したが、卵は全く発育の徴候なく、数日後に卵嚢ごと母体から落ちてしまった。繰り返し産卵する例もあったが、すべて発育しなかった。*T. californicus*の雌と焼尻島産の雄（雌は長型）の組合せでは、11例中10例が産卵し、その卵の一部は橙色に変化して発育が進んでいるかのように見えたが、結局幼生が孵化した例は一つもなかった。他の組合せでも結果は同様で、シオダマリミジンコは長型・短型個体群を問わず、*T. californicus*とは交雑しないことがわかった。

5. 終りに

生物学的種概念からすると、*T. japonicus*と*T. californicus*は別種である。この点では、Ar-rushdi (1963)の記述は正しかった。一方、伊藤(1977)の北海道太平洋岸に『寒流系と思われる別種』がいるという記述だが、生物学的種概念からは、それは別種ではなかった。結局日本で確認できた*Tigriopus*は、*T. japonicus*と*T. igai*の2種だけである。両者の交配実験は試みていないが、前に述べたように形態的に全く違うので、この両者が同一種（生殖的にも）になる可能性はな

い。

*T. japonicus*と*T. californicus*は、染色体の形にはほんのわずかな部分があるとされており（Ar-rushdi 1963）、交配実験の結果はうなずける。しかし、形態に基づくソコミジンコ類の分類の常識からすれば、これらの第5胸肢外肢の形の違いなどは『変異の範囲内』にされてしまうようなものにすぎない。にもかかわらず生殖的隔離があるということは、裏返せば、『変異の範囲内』とされるような形態の違いも分類上決して無視できないということを示している。実は*T. californicus*には多数のシノニムがあり、陸水に住むものまで同一種にされている（Lang 1945 参照）。形態と交配能力の観点から、それらを調べなおしてみる必要がある。

シオダマリミジンコ属の個体群は、他の海産橈脚類に比べると、その生息場所の特性から非常に不連続な分布をしている。そのせいであろうが、場所によって少しずつ違う特徴が見られる。日本のシオダマリミジンコの変異について今回は、*T. californicus*と比較するために雌の第5胸肢の『2型』にしか触れなかったが、実際には他の形質での変異も存在する。アメリカではすでに*T. californicus*を使った集団遺伝学的な研究が始められているが（Burton & Feldman 1981, Burton & Swisher 1984, Burton et al. 1979, Burton 1986）、日本でもこれまでに蓄積された生理学的実験や培養技術の豊富な経験を生かして、シオダマリミジンコやイガシオダマリミジンコを使った詳細な研究が行われることを期待したい。

引用文献

- 安楽正照 1980. プランクトン研究ノート。
（6）動物プランクトンの大量培養。海洋と生物10：388-391。
Ar-rushdi, A. H. 1963. The cytology of achiasmatic meiosis in the female *Tigriopus* (Copepoda). *Chromosoma* (Berl.), 13：526-539.

- Baker, C. F. 1912. Notes on the Crustacea of Laguna beach. First Ann. Rep. Laguna Mar. Lab. : 100-117.
- Burton, R. S. 1986. Evolutionary consequences of restricted gene flow among natural populations of the copepod, *Tigriopus californicus*. Bull. Mar. Sci., 39 : 526-535.
- & M. W. Feldman. 1981. Population genetics of *Tigriopus californicus* : II. Differentiation among neighboring populations. Evolution, 35 : 1192-1205.
- , —— & J. W. Curtsinger. 1979. Population genetics of *Tigriopus californicus* (Copepoda : Harpacticoida) : I. Population structure along the central California coast. Mar. Ecol. Prog. Ser., 1 : 29-39.
- , —— & S. G. Swisher 1984. Population structure of the intertidal copepod *Tigriopus californicus* as revealed by field manipulation of allele frequencies. Oecologia, 65 : 108-111.
- Bozic, B. 1960. Le genre *Tigriopus* Norman (Copépodes Harpacticoides) et ses formes européennes recherches morphologiques et expérimentales. Arch. Zool. Exp. Gén., 98 : 167-269.
- Itô, T. 1969. Descriptions and records of marine harpacticoid copepods from Hokkaido, II. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. VI, 17 : 58-77.
- 1970. The biology of a harpacticoid copepod, *Tigriopus japonicus* Mori. Ibid., 17 : 474-500, pls VII-VIII.
- 1977. New species of marine harpacticoid copepods of the genera *Harpacticella* and *Tigriopus* from the Bonin Islands, with reference to the morphology of copepodid stages. Ibid., 21 : 61-91.
- 伊藤立則 1977. しおだまりみじんこーなげ海にすまぬのか. 動物と自然 7 (3) : 6-12.
- Lang, K. 1948. Monographie der Harpacticiden. 2 vols, 1682 pp. Hakan Ohlssons Boktryckeri, Lund.
- Matsutani, K. 1961. Studies on the heat resistance of *Tigriopus japonicus*. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 9 : 379-411, pls 16-17.
- Monk, C. R. 1941. Marine harpacticoid copepods from California. Trans. Amer. Microsc. Soc., 60 : 75-99.
- Mori, T. 1938. *Tigriopus japonicus*, a new species of neritic Copepoda. Zool. Mag., 50 : 294-295, pl. 9.
- 武田信之 1941. 海産橈脚類 *Tigriopus japonicus* Mori の雌雄性に及ぼす外界の影響 (I) 塩素酸加里及び塩化加里の影響. Ibid., 53 : 22-31.