

五島列島福江島におけるミナミヌマエビの初記録

First record of freshwater shrimp *Neocaridina denticulata* (Crustacea: Decapoda: Atyidae) from Fukue-jima Island, Goto Islands, Japan福家悠介¹・岩崎朝生²・笹塚 諒³・山本佑治⁴

Yusuke Fuke, Tomoki Iwasaki, Makoto Sasazuka, and Yuji Yamamoto

ABSTRACT: *Neocaridina denticulata* (Decapoda: Atyidae) is a freshwater shrimp with a land-locked life-history and is widely distributed in western Japan. The taxonomic confusion of this species, caused by the loss of type specimens, unknown type locality, and genetic and morphological geographical variation, has led to inconveniences in biodiversity conservation and the identification of exotic species that recently invaded Japan. Therefore, it is important to clarify this species' distributional range and regional genetic and morphological characteristics to solve the problem. Here we report the first record of *N. denticulata* from Fukue-jima Island in the Goto Islands, Nagasaki Prefecture, Japan. Morphological analyses identified the population as *N. denticulata*, and mitochondrial DNA-based analyses suggested that the population was distinctly differentiated from the Kyushu populations. This population is essential for inferring the *N. denticulata* distribution formation and biota formation processes in the Goto Islands. On Fukue-jima Island, *N. denticulata* has only been found in one pond; thus, the Fukue-jima population is likely to be in critical condition.

Key Words: distribution, Goto Islands, mitochondrial DNA, *Neocaridina*, new record

はじめに

カワリヌマエビ属 *Neocaridina* は陸封型の生活史をもつ小型の十脚甲殻類で、日本からは以下の4種が報告されている。ミナミヌマエビ *N. denticulata* (De Haan, 1844) は西日本に広く分布する (上田, 1970)。イキシマカワリヌマエビ *N. ikiensis*, イシガキヌマエビ *N. ishigakiensis*, イリオモテヌマエビ *N. iriomotensis* はそれぞれ長崎県の壱岐島、沖縄県の石垣島、西表島に分布する固有種である (Cai & Shokita, 2006; Shih *et al.*, 2017)。また、1969年頃から韓国および中国からカワリヌマエビ類が釣り用活き餌として日本に輸入されており (丹羽, 2010)、2000年以降には外来カワリヌマエビ類の日本への侵入・定着を示唆する報告がされたが、本属の分類学的混乱から同定は行われていなかった (西野, 2017)。Klotz *et al.* (2013) はミナミヌマエビ類の分類をレビューし、ミナミヌマエビの亜種とされていた *N. de. davidi* (Bouvier, 1904) をシノタイプ精査した上で有効種とした。また、タイプ標本を用いた再検討が必要と留意しながら *N. de. sinensis* と *N. heteropoda heteropoda* が *N. davidi* のジュニアシノニムである可能性に言及した。これによって、本属の分類学的混乱の一部に整理がつき、近年、千葉県に定着した集団がシナヌマエビ *N. davidi* であることが報告された (Mitsugi *et al.*, 2017)。しかしながら、ミナミヌマエビの形態については、タイプ標本が失われているこ

¹ 京都大学大学院理学研究科動物生態学研究室
〒606-8502 京都市左京区北白川追分町
Laboratory of Animal Ecology, Graduate School of Science, Kyoto University, kitashirakawa-oiwake, Sakyo, Kyoto 606-8502, Japan
e-mail: yfa73986@gmail.com

² 福岡県福岡市

Fukuoka, Fukuoka, Japan

³ One's habitat, 長崎県長崎市

One's habitat, Nagasaki, Nagasaki, Japan

⁴ 福岡県飯塚市

Iizuka, Fukuoka, Japan

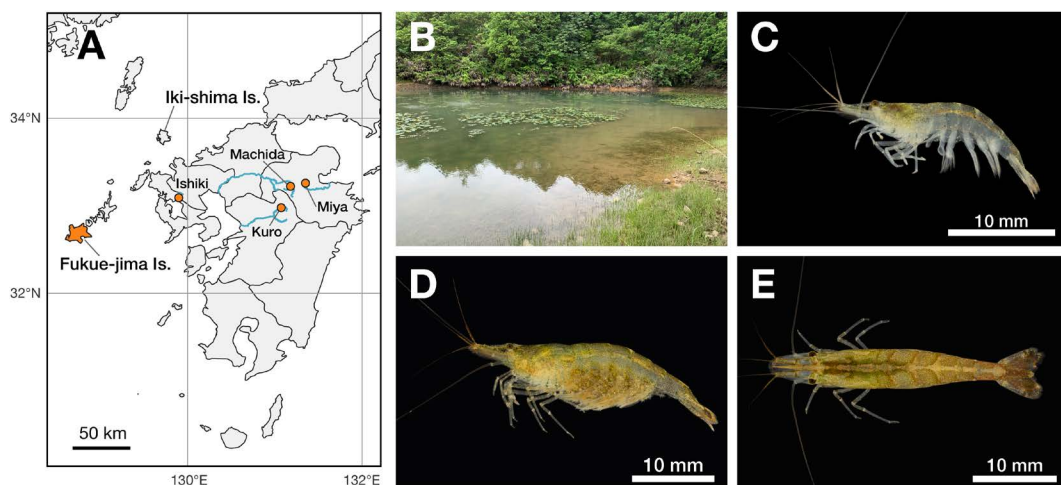


Fig. 1. Sampling sites and specimens of *Neocaridina denticulata* used in this study. A, map of the sampling site. Orange-filled sites represent the collection sites of specimens. B, habitat of *Neocaridina denticulata* in Fukue-jima Island; C, adult male *Neocaridina denticulata* collected from Fukue-jima Island [KUZ Z3783 (4), 4.6 mm cl]; D, same, ovigerous female [KUZ Z3782 (2), 6.8 mm cl]; E, same, dorsal view.

と (Yamaguchi, 1993), 原記載の情報量が少ないこと, タイプ産地が日本という情報しかないこと (De Haan, 1844), 遺伝的・形態的な地域分化があることから (Fujita *et al.*, 2011a; 西野, 2017), 未だにコンセンサスは取れていない。また, 外来種と思われる個体の塩基配列にミナミヌマエビの種名をラベリングした先行研究に起因する混乱も新たに生じている (西野, 2017)。これらの問題を解決するために, ミナミヌマエビの分布情報および地域集団の遺伝的・形態的特徴の知見を蓄積することは極めて重要である。

本研究では九州西方に位置する五島列島福江島のため池から得られたミナミヌマエビを報告する。福江島における淡水エビ類の調査は河川を中心に行われており, これまでにミナミテナガエビ *Macrobrachium formosense*, ヒラテナガエビ *M. japonicum*, コンジテナガエビ *M. lar*, テナガエビ *M. nipponense*, ヌマエビ *Paratya compressa*, コテラヒメヌマエビ *Caridina celebensis*, ミズレヌマエビ *C. leucosticta*, ヤマトヌマエビ *C. multidentata*, トゲナシヌマエビ *C. typus* の9種の淡水コエビ類が報告されている (岩本・水江, 1968; 上田, 1970; 岩本ら, 1978; 岩本, 1989; 佐藤・加藤, 1996; 深川・小原, 2014)。また, 五島市の記録としてはスズエビB型 *Palaemon* sp. とヒメヌマエビ *C. serratiostris* が知られており (中原,

2012), 上記の種はいずれも両側回遊性の生活史をもつ (諸喜田, 1979; 林, 2007)。陸封型の生活史をもつカワリヌマエビ属については五島列島からの記録はなく, 本報告が初めての分布記録となる。

材料と方法

採集は五島列島の福江島で2020年7月と9月の2回行った。標本は島内の1ヶ所のため池のみから得られた (Fig. 1B)。採集地点の詳細な情報は標本ラベルに記載しているが, 本稿では公表を差し控える。遺伝的比較のために, 長崎県川棚川水系石木川, 熊本県白川水系黒川, 大分県筑後川水系町田川, 大分川水系宮川のミナミヌマエビ各8個体を解析に加えた (Fig. 1A; Table 1)。標本はクロールオイルによる麻酔下で撮影後, 70%エタノール中で保存した。保存標本の額角歯数の計数および頭胸甲長 (CL) の測定は光学顕微鏡下で行った。胸脚および腹肢の形態観察と測定は光学顕微鏡で撮影した画像を用いて行った。卵のサイズ (長径×短径) はVW-9000 (KEYENCE) を用いて計測した。本研究で用いた標本はすべて京都大学総合博物館 (KUZ) に収蔵した (Table 1)。標本写真は水生生物の生物多様性総合データベースである ffish.asia に登録した

Table 1. List of *Neocaridina* specimens used in the present study.

Specimen ID	Species	Sample size	Date	Locality	Accession number
KUZ Z3782	<i>Neocaridina denticulata</i>	4	19-Jul-2020	Fukue-jima Island, Goto, Nagasaki, Japan	LC612339–LC612342
KUZ Z3783	<i>Neocaridina denticulata</i>	6	20-Sep-2020	Fukue-jima Island, Goto, Nagasaki, Japan	LC612343–LC612348
KUZ Z3914	<i>Neocaridina</i> spp.	8	20-Sep-2020	Miya river, Yufuin, Oita, Japan	LC612373–LC612380
KUZ Z3915	<i>Neocaridina denticulata</i>	8	20-Sep-2020	Machida river, Kokonoe, Oita, Japan	LC612365–LC612372
KUZ Z3916	<i>Neocaridina denticulata</i>	8	20-Sep-2020	Kuro river, Aso, Kumamoto, Japan	LC612357–LC612364
KUZ Z3921	<i>Neocaridina denticulata</i>	8	21-Sep-2020	Ishiki river, Kawatana, Nagasaki, Japan	LC612349–LC612356

(<https://ffish.asia/NeocaridinaFUKUE>) (Watanabe *et al.*, 2010; Kano *et al.*, 2013).

DNA抽出は標本の第4, 5腹肢から Monarch Genomic DNA Purification Kit (New England Biolabs) を用いて行った。COI領域の増幅にはプライマーセット LCO-1490 (5'-GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATA TTG G-3') および HCO-2198 (5'-TAA ACT TCA GGG TGA CCA AAA AAT CA-3') を用いた (Folmer *et al.*, 1994)。アニーリング温度は 52℃ とし、PCR およびシーケンシングは Fuke & Sasazuka (2021) の手法に従った。

得られた塩基配列は Unipro UGENE 37.0 (Okonechnikov *et al.*, 2012) 内の MAFFT (Katoh & Standley, 2013) でアライメントした。比較のために、塩基配列データベースから宍岐島および海外のカワリヌマエビ類の塩基配列を解析に加えた (Shih & Cai, 2007; Shih *et al.*, 2017; Han *et al.*, 2019; Chen *et al.*, 2020)。宍岐島を除く国内のカワリヌマエビ類の登録塩基配列は種名ラベルの妥当性の判断が難しいものがあるため、今回の解析には含めなかった (考察参照)。系統関係の最尤推定は IQ-TREE 1.6.12 (Nguyen *et al.*, 2015) を用いて ModelFinder (Kalyaanamoorthy *et al.*, 2017) によって選ばれた HKY+F+I+G4 モデルに基づいて行った。系統樹の各節点の信頼度は 1000 回の Ultrafast bootstrap 法によって評価した (Hoang *et al.*, 2018)。本研究で決定した塩基配列は国際塩基配列データベース DDBJ/EMBL/GenBank に登録した (Table 1)。

結 果

ミナミヌマエビ

Neocaridina denticulata (De Haan, 1844)

(Fig. 1C, D, E)

供試標本。KUZ Z3782, 4メス (6.1–7.5 mm CL), 長崎県五島市 (福江島), 2020年7月19日, 岩崎朝生・山本佑治採集; KUZ Z3783, 3オス3メス (4.2–5.2 mm CL), 長崎県五島市 (福江島), 2020年9月20日, 笹塚諒・岩崎朝生採集。

生息環境。本種が得られた池は谷池で、時期によって水位変動が認められた。堤は法面保護工が施されていた。山側の流れ込みはごく浅く、堤に向かうにつれて深くなり、一番深い場所は 2 m ほどであった。流出部の様子はアクセスが難しく、確認できなかったが、下流側に位置する池ではコエビ類は確認されなかった。本池ではミナミヌマエビ以外の十脚類は確認されなかった。魚類ではトウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR が採集された。抽水植物ではオギノツメ *Hygrohila salicifolia*, ホソバウナギツカミ *Persicaria praetermissa*, ミズユキノシタ *Ludwigia ovalis*, シナミズニラ *Isoetes sinensis*, キクモ *Lemnophila sessiliflora*, ハリイ属の一種 *Eleocharis* sp., 浮葉植物ではヒシ *Trapa japonica*, オグラコウホネ *Nuphar oguraensis*, 沈水植物ではホソバミズヒキモ *Potamogeton octandrus*, オオトリゲモ *Najas oguraensis*, ホッスモ *Na. graminea*, シャジクモ属の一種 *Chara* sp., フラスコモ属の一種 *Nitella* sp. が確認された。

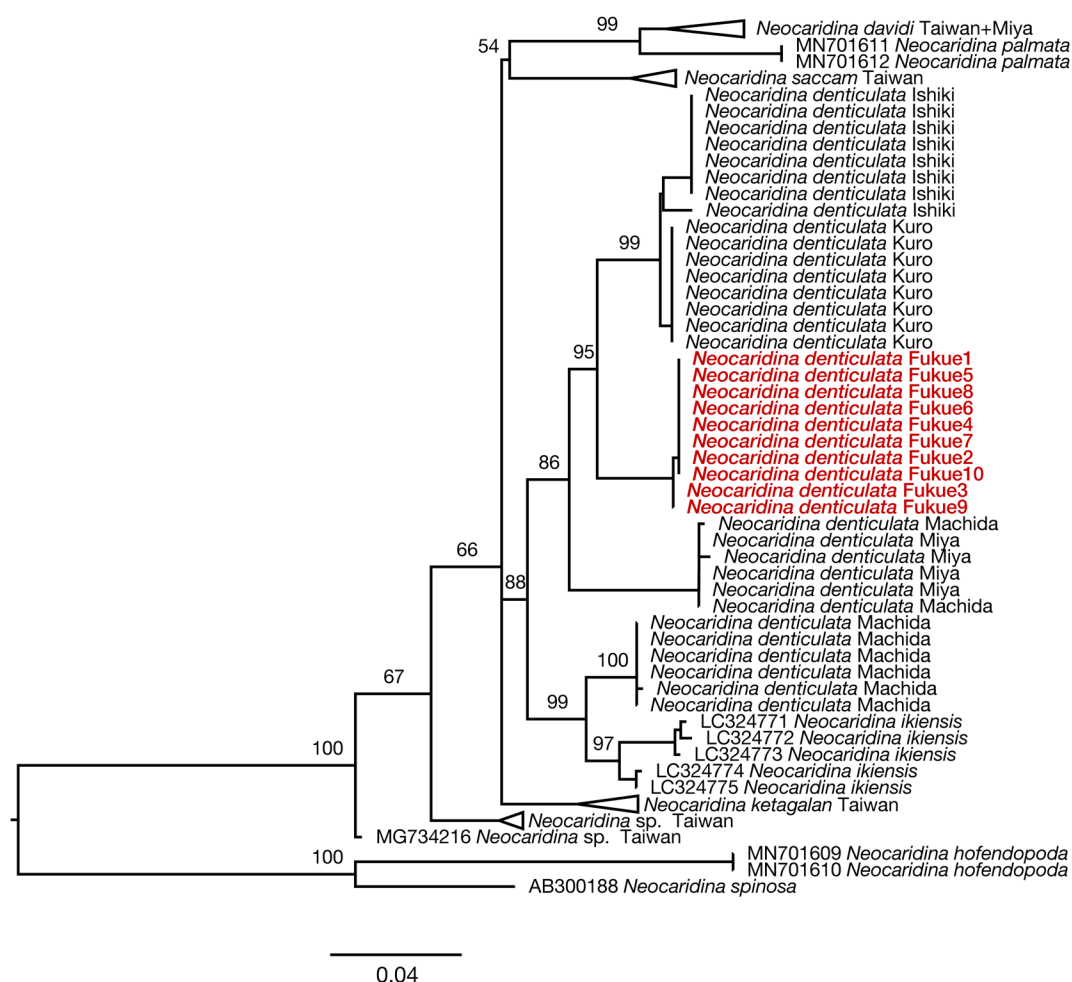


Fig. 2. Phylogenetic relationships of the *Neocardina* populations in Kyushu, Japan. The phylogenetic tree was estimated by the maximum likelihood method based on the 616 bp mitochondrial DNA COI region. The numbers in each node represent the support values estimated by the ultrafast bootstrap method 1000 times.

形態. 額角は細長く、その先端部はメスでは第一触角柄部を越え、オスでは第一触角柄部第三節の末端に達する。額角上縁歯数は10–15でそのうちの2–4歯は頭胸甲上に位置する。額角下縁歯数は3–7であった ($n=9$)。オスの第一胸脚腕節はハサミ側に凹みがあり、それは Mitsugi *et al.* (2017)に記載のあるシナヌマエビと比較すると浅かった。オスの第一胸脚指部の長さは掌部の1.4倍、第二胸脚指部の長さは掌部の1.3–1.4倍であった ($n=3$)。第三胸脚前節はメスでは直線状で、オスではわずかに湾曲した。オスの第一腹肢内肢は洋梨型で、その長さは幅の1.3–1.7倍であった ($n=3$)。11個の発眼卵の平均

サイズは1.08 mm × 0.78 mmであった。

系統関係. ミトコンドリアDNAのCOI領域616 bpに基づく最尤系統樹において、九州のミナヌマエビは概ね地域ごとに分化しており、高いブートストラップ値 (>85%) によって支持された (Fig. 2)。福江島の集団およびイキシマカワリヌマエビを含む九州のカワリヌマエビ属は宮川の4個体を除くと単系統性を示した。宮川の4個体は台湾のシナヌマエビと同一のクレードに含まれたことから、外来種であるシナヌマエビと思われる。福江島の集団は石木川集団および黒川集団と姉妹群を形成した。この3群の外側にはシナヌマエビと思われる個体を除く宮

川集団および町田川集団の一部からなるクレードが位置した。イキシマカワリヌマエビは町田川集団のみから構成されるクレードと姉妹群を形成した。

考 察

ミナミヌマエビは西日本に広く生息しており、地域によって形態に変異がある可能性が示唆されている（上田, 1970; 西野, 2017）。九州産のカワリヌマエビ属の形態に関する研究としては、長崎県佐世保産のミナミヌマエビの形態と発生を報告した Mizue & Iwamoto (1961) と九州各地のミナミヌマエビの形態を報告した上田（1970）がある。福江島の集団と佐世保集団（Mizue & Iwamoto, 1961）は、額角歯数（10–15/3–7 vs. 9–18/1–8）および成体オスの第一腹肢内肢の形状（共に洋梨型）において特徴がよく一致した。また、大分県由布院産の集団（上田, 1970）とは額角歯数（10–15/3–7 vs. 11–20/3–9）、第一胸脚および第二胸脚指部長に対する掌部長の割合（それぞれ、1.4 vs. 1.3, 1.3–1.4 vs. 1.3）において、類似性が認められた。長崎県の壱岐島からは固有種のイキシマカワリヌマエビが報告されている（Shih *et al.*, 2017）。福江島の集団とイキシマカワリヌマエビは、オスの第三胸脚前節の形態（わずかに湾曲する vs. 湾曲しない）、内肢の長さとの比率（1.3–1.7 vs. 1.7）、額角歯数（10–15 (2–4)/3–7 vs. 11–17 (2–4)/2–6）において類似していたが、額角の長さ（第一触角柄部第三節の末端に達するか超える vs. 第一触角柄部第二節の末端に達する）と遺伝的系統関係から区別できた（Fig. 2）。シナヌマエビの再記載を行った Klotz *et al.* (2013) はミナミヌマエビとの識別点として第一胸脚腕節の形状、第三胸脚前節の形状の性差、額角長の3点をあげた。福江島の集団は、第三胸脚前節の性差がわずかに見られたが、シナヌマエビの特徴であるオスの第三胸脚前節の強い湾曲は見られず、他の識別点ではミナミヌマエビによく一致した。以上のことから、福江島の集団は形態的にミナミヌマエビであると同定された。

ミトコンドリアDNAに基づく系統解析によって、九州各地から得られたミナミヌマエビは宮川集団と町田川集団を除いて明瞭な地域分化が認められたこ

とから、在来集団であると考えられた。宮川と町田川は異なる水系に属するが、これらの水系は水分峠にある分水嶺を挟んで隣接しており、河川争奪による遺伝的交流によって一部のハプロタイプを共有している可能性が考えられた。福江島から得られたカワリヌマエビ属集団は形態的にミナミヌマエビに同定されたこと、単系統群であること、九州北部のミナミヌマエビ集団と明瞭な遺伝的分化が認められたことから、在来集団であると考えられた。ただし、比較に用いた九州集団は地域網羅的にサンプリングできていないため、国内移入の可能性についても留意が必要である。

九州において、島嶼に生息するカワリヌマエビ属は福江島のミナミヌマエビと壱岐島のイキシマカワリヌマエビのみである（Shih *et al.*, 2017）。ミトコンドリアDNAの解析から、シナヌマエビを除く九州のカワリヌマエビ類2種は単系統群を形成したが、イキシマカワリヌマエビは九州のミナミヌマエビのクレードに内包された（Fig. 2）。すなわち、イキシマカワリヌマエビは九州のミナミヌマエビの一地域集団の可能性が考えられた。ミナミヌマエビはタイプ標本が失われているため（Yamaguchi, 1993）、Shih *et al.* (2017) は壱岐島から得られたカワリヌマエビ属を岐阜県、兵庫県、岡山県、広島県から得られたミナミヌマエビを含めた系統解析と岡山県のミナミヌマエビ2個体および鹿児島県の同25個体との形態比較に基づいてイキシマカワリヌマエビとして新種記載した。しかしながら、系統解析に用いられたミナミヌマエビは外来種の可能性がある（後述）。つまり、Shih *et al.* (2017) はミナミヌマエビの遺伝的・形態的な地域変異を考慮できていない可能性が高く、その分類の妥当性には疑問が残る。福江島のミナミヌマエビと近縁な他地域集団との遺伝的分化の程度は、イキシマカワリヌマエビとその近縁集団と同程度であるが、本集団の分類学的検討はミナミヌマエビの分布域網羅的な標本比較に基づいて慎重に行うべきであろう。

Shih & Cai (2007) および Shih *et al.* (2017) はミナミヌマエビがシナヌマエビの姉妹群であることを分子系統解析から示唆しているが、本研究の福江島および九州のミナミヌマエビはイキシマカワリヌマエビに最も近縁であり、先行研究の結果を支持しなかつ

た。これは、先行研究でミナミヌマエビとされた個体の誤同定に起因すると考えられる。西野 (2017) が指摘するように、Shih & Cai (2007) は琵琶湖から得られた個体をミナミヌマエビ *N. d. denticulata* として扱っているが、琵琶湖のカワリヌマエビ類はシナヌマエビ等の外来種に置き換わっていると考えられている (Nakai & Kaneko, 2020; 西野, 2021)。実際に、ミトコンドリア DNA の 16S rRNA および COI 領域を用いた系統解析では、この個体はシナヌマエビと同じクレードを形成する (Shih & Cai, 2007)。ただし、吉郷 (2011) は、琵琶湖北部流入河川のカワリヌマエビ類集団ではオスの額角は第一触角柄部第三節を超えることはなく、琵琶湖南部流入河川の集団では雌雄ともに9割以上の個体において額角が第一触角柄部第三節を超えることを報告しており、琵琶湖には少なくとも2群のカワリヌマエビ類が混在していることを指摘している。Shih *et al.* (2017) は、岐阜県、兵庫県、岡山県、広島県から得られた COI ハプロタイプ Ndt-1 および Ndt-2 をもつ個体をミナミヌマエビ *N. denticulata* と扱っているが、ハプロタイプ Ndt-1 は Shih & Cai (2007) の琵琶湖産の個体と同じハプロタイプ (Ndt-C) であることから、これらの個体もシナヌマエビである可能性がある。関根ら (2020) は埼玉県から得られたカワリヌマエビ類を COI 領域に基づいて同定を行ったが、同定は Shih *et al.* (2017) に従ったため、“ミナミヌマエビ” とシナヌマエビの両種を検出している。また、分子解析と併せて額角歯数を計数し、系統間で歯数に明瞭な差がないことを報告している。関根ら (2020) は形態差について、種間交雑の影響を指摘しているが、実際は2つの系統が同種であるためであると考えられる。上記のカワリヌマエビ類の系統解析を行った研究では Klotz *et al.* (2013) が提案するミナミヌマエビとシナヌマエビの判別形質の検討は行われていない。近年のミナミヌマエビの研究では、分子解析を行うことでかえって混乱が生じており、先行研究との塩基配列の比較を行う際には、種名ラベルの妥当性について細心の注意が必要である。このように、ミナミヌマエビにおいて、属内の系統関係および集団構造に関する信頼性の高い知見はこれまで得られていない。今後、本種の地域性を明らかにするために、分布域網羅的な遺伝解析および形態比較に基づ

くより詳細な調査が必要である。

福江島は五島列島最大の島で、東部には更新世チバニアン以降に形成された鬼岳火山群を有する (長岡・古山, 2004)。福江島の形成年代は明らかになっていないが、170 万年–100 万年前までは九州と地続きであったと考えられている (木村, 1996)。五島列島の固有種は甲殻類では確認されていないが、昆虫類では8種が知られている (今坂ら, 1994)。また、固有種ではないが、他地域の集団と分化している種もあり、ゲンジボタルでは五島列島の集団と九州集団の間で、遺伝的・生態的に分化していることが知られている (Ohba *et al.*, 2020)。非飛翔性の昆虫であるオサムシ類や、爬虫類のヤマカガシ *Rhabdophis tigrinus*、両生類のシュレーゲルアオガエル *Zhangixalus schlegelii*、タゴガエル *Rana tagoi tagoi*、カスミサンショウウオ *Hynobius nebulosus*、アカハライモリ *Cynops pyrrhogaster*、淡水魚類であるミナミメダカ *Oryzias latipes* においては系統地理学的研究によって、五島列島の集団は独自の系統群を形成もしくは固有のハプロタイプを保有していることが明らかになっている (Eto *et al.*, 2012; Takeuchi *et al.*, 2012; Tominaga *et al.*, 2013; Okuzaki *et al.*, 2015; Katsumura *et al.*, 2019; Matsui *et al.*, 2019a, 2019b)。また、海産の魚類においても生息環境や産卵場所を潮溜まりや河口域に依存しているアゴハゼ *Chaenogobius annularis* やシロウオ *Leucopsarion petersii* では五島列島に固有のクレードが認められている (Kokita & Nohara, 2011; Kato *et al.*, 2021)。これらの種は、福江島が長期に渡って隔離環境を維持してきた証拠を提供する。一方で、地上性であるにも関わらず、爬虫類のアオダイショウ *Elaphe climacophora*、両生類のツチガエル *Glandirana rugosa*、カジカガエル *Buergeria buergeri* では五島列島と九州の間で明瞭な分化は見られず、後期更新世における遺伝的交流が示唆される (Nishizawa *et al.*, 2011; Moriyama *et al.*, 2018; Oike *et al.*, 2020)。ミナミヌマエビが属するカワリヌマエビ属は全種が陸封型の生活史を持っており (Liang, 2004)、海洋や山脈といった地理的障壁によって容易に集団が隔離される (Fujita *et al.*, 2011b)。福江島のミナミヌマエビは九州の集団と明瞭に遺伝的分化しており、本地域の独自性を支持した (Fig. 2)。生息が淡水環境に制限され、海洋分散

ができないミナミヌマエビは、五島列島の生物多様性や固有性の形成を調べる上で重要なモデルになると考えられる。また、本土と島嶼の両方に生息するミナミヌマエビは、生活史や生態を詳細に比較することで、甲殻類における島嶼適応を調べる良いモデルとなるかもしれない。

一般に島嶼の生態系は本土地域と比べて人為的影響を強く受ける可能性が高い（例えば、Kier *et al.*, 2009）。福江島のミナミヌマエビは島内の1ヶ所のため池のみでしか確認されなかったことから、本地域集団は危機的な状況にある可能性が高い。今後、福江島における本種の詳細な分布域の調査が必要である。また、福江島集団の長期存続のために、生息環境の保全とカワリヌマエビ類の国内・国外外来集団の島内への移入防止が求められる。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、渡辺勝敏氏（京都大学）には分子実験の実施にご協力いただいた。今井正氏（水産研究・教育機構）、小原良典氏（長崎市立鳴見台小）、林成多氏（ホンザキグリーン財団）には文献の入手にご協力いただいた。匿名の査読者には多くの重要なお指摘をいただいた。この場を借りて厚く御礼申し上げる。

引用文献

- Cai, Y., & Shokita, S., 2006. Atyid shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) of the Ryukyu Islands, southern Japan, with descriptions of two new species. *Journal of Natural History*, 40: 2123–2172.
- Chen, Q.-H., Chen, W.-J., Zheng, X.-Z., & Guo, Z.-L., 2020. Two freshwater shrimp species of the genus *Caridina* (Decapoda, Caridea, Atyidae) from Dawanshan Island, Guangdong, China, with the description of a new species. *ZooKeys*, 923: 15–32.
- De Haan, W., 1833–1850. Crustacea. In: Von Siebold, P. F., (ed.), *Fauna Japonica sive Descriptio Animalium, quae in Itinere per Japoniam, jussu et auspiciis superiorum, qui summum in India Batava imperium tenent, suscepto, annis 1823–1830 collegit, notis, observationibus et adumbrationibus illustravit*, vii–xvii, i–xxxii, ix–xvi, 1–243, plates A–J, L–Q, 1–55.
- Eto, K., Matsui, M., Sugahara, T., & Tanaka-Ueno, T., 2012. Highly complex mitochondrial DNA genealogy in an endemic Japanese subterranean breeding brown frog *Rana Tagoi* (Amphibia, Anura, Ranidae). *Zoological Science*, 29: 662–671.
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz R., & Vrijenhoek, R., 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3: 294–299.
- Fujita, J., Nakayama, K., Kai, Y., Ueno, M., & Yamashita, Y., 2011a. Comparison of genetic population structures between the landlocked shrimp, *Neocaridina denticulata denticulata*, and the amphidromous shrimp, *Caridina leucosticta* (Decapoda, Atyidae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *New Frontiers in Crustacean Biology*, 183–196.
- Fujita, J., Nakayama, K., Kai, Y., Ueno, M., & Yamashita, Y., 2011b. Geographical distributions of mitochondrial DNA lineages reflect ancient directions of river flow: a case study of the Japanese freshwater shrimp *Neocaridina denticulata denticulata* (Decapoda: Atyidae). *Zoological Science*, 28: 712–718.
- 深川元太郎・小原良典, 2014. 長崎県におけるコンジテンナガエビの記録. *長崎県生物学会誌*, 75: 58–60.
- Fuke, Y., & Sasazuka, M., 2021. First record of *Macrobrachium grandimanus* (Randall, 1840) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) from Guam, Micronesia. *Check List*, 17: 759–763.
- Han, C. C., Hsu, K. C., Fang, L. S., Cheng, I. M., & Lin, H. D., 2019. Geographical and temporal origins of *Neocaridina* species (Decapoda: Caridea: Atyidae) in Taiwan. *BMC Genetics*, 20: 86.
- 林 健一, 2007. 日本産エビ類の分類と生態II. コエビ亜目 (1). 生物研究社, 東京, 292 pp.
- Hoang, D. T., Chernomor, O., von Haeseler, A., Minh, B. Q., & Vinh, L. S., 2018. UFBoot2: improving the ultrafast bootstrap approximation. *Molecular Biology and Evolution*, 35: 518–522.
- 今坂正一・青木良夫・池崎善博・楠井善久・日下部良康・桃下 大・野田正美・田中 清・長崎北陽台高校生物部, 1994. 五島列島において1982年から1994年に新たに採集と報告された甲虫 (2). *長崎県生物学会誌*, 44: 77–93.
- 岩本泰雄, 1989. 長崎県の淡水エビ類. 長崎県の生物 (長崎県生物学会「長崎県の生物」編集委員会編). 長崎県生物学会, 長崎, pp. 141–146.
- 岩本泰雄・肥喜里秀明・末永安博, 1978. 淡水エビ類についてI長崎県に生息する淡水エビ類の分布と生態に関する研究. 長崎県高等学校教育研究会水産部会研究報告, 15: 1–14.
- 岩本泰雄・水江一弘, 1968. ミナミヌマエビの増殖について II. 水産増殖, 15: 1–7.
- Kalyaanamoorthy, S., Minh, B. Q., Wong, T. K. F., von Haeseler, A., & Jermini, L. S., 2017. ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods*, 14: 587–589.

- 上田常一, 1970. 日本淡水エビ類の研究改訂増補版. 園山書店, 松江, 213 pp.
- Kano, Y., Adnan, M. S., Grudpan, C., Grudpan, J., Magtoon, W., Musikasinthorn, P., Natori, Y., Ottomanski, S., Praxaysonbath, B., Phongsa, K., Rangsiruji, A., Shibukawa, K., Shimatani, Y., So, N., Suvarnaraksha, A., Thach, P., Thanh, P. N., Tran, D. D., Utsugi, K., & Yamashita, T., 2013. An online database on freshwater fish diversity and distribution in Mainland Southeast Asia. *Ichthyological Research*, 60: 293–295.
- Kato, S., Arakaki, S., Kikuchi, K., & Hirase, S., 2021. Complex phylogeographic patterns in the intertidal goby *Chaenogobius annularis* around Kyushu Island as a boundary zone of three different seas. *Ichthyological Research*, 68: 86–100.
- Katoh, K., & Standley, D. M., 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30: 772–780.
- Katsumura, T., Oda, S., Mitani, H., & Oota, H., 2019. Medaka population genome structure and demographic history described via genotyping-by-sequencing. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 9: 217–228.
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T. M., Jetz, W., Ibisich, P. L., Nowicki, C., Mutke, J., & Barthlott, W., 2009. A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 9322–9327.
- 木村政昭, 1996. 琉球弧の第四紀古地理. *地学雑誌*, 105: 259–285.
- Klotz, W., Miesen, F. W., Hüllen, S., & Herder, F., 2013. Two Asian fresh water shrimp species found in a thermally polluted stream system in North Rhine-Westphalia, Germany. *Aquatic Invasions*, 8: 333–339.
- Kokita, T., & 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.
- Liang, X. Q., 2004. *Fauna Sinica. Invertebrata. Vol. 36. Crustacea. Decapoda. Atyidae*. Science Press, Beijing, China, 375 pp.
- Matsui, M., Kawahara, Y., Nishikawa, K., Ikeda, S., Eto, K., & Mizuno, Y., 2019a. Molecular phylogeny and evolution of two *Rhacophorus* species endemic to mainland Japan. *Asian Herpetological Research*, 10: 86–104.
- Matsui, M., Okawa, H., Nishikawa, K., Aoki, G., Eto, K., Yoshikawa, N., Tanabe, S., Misawa, Y., & Tominaga, A., 2019b. Systematics of the widely distributed Japanese clouded salamander, *Hynobius nebulosus* (Amphibia: Caudata: Hynobiidae), and its closest relatives. *Current Herpetology*, 38: 32–90.
- Mitsugi, M., Hisamoto, Y., & Suzuki, H., 2017. An invasive freshwater shrimp of the genus *Neocaridina* Kubo, 1938 (Decapoda: Caridea: Atyidae) collected from Boso Peninsula, Tateyama City, Chiba Prefecture, eastern Japan. *Crustacean Research*, 46: 83–94.
- Mizue, K., & Iwamoto, Y., 1961. On the development and growth of *Neocaridina denticulata* De Haan. *Bulletin of the Faculty of Fisheries, Nagasaki University*, 10: 15–24.
- Moriyama, J., Takeuchi, H., Ogura-Katayama, A., & Hikida, T., 2018. Phylogeography of the Japanese ratsnake, *Elaphe climacophora* (Serpentes: Colubridae): impacts of Pleistocene climatic oscillations and sea-level fluctuations on geographical range. *Biological Journal of the Linnean Society*, 124: 174–187, 559.
- 長岡信治・古山勝彦, 2004. 五島列島福江島, 鬼岳火山群の噴火史. *地学雑誌*, 113: 349–382.
- 中原泰彦, 2012. 甲殻類・剣尾類・その他の無脊椎動物. 長崎県レッドデータブック2011ながさきの希少な野生動物 普及版. 長崎新聞社, 長崎, pp. 112–118, 186.
- Nakai, K., & Kaneko, Y., 2020. Non-indigenous species in and around Lake Biwa. In: H. Kawanabe, M. Nishino & M. Maehata, (eds.), *Lake Biwa: Interactions between Nature and People*, Springer, Cham, pp. 299–312.
- Nguyen, L. T., Schmidt, H. A., von Haeseler, A., & Minh, B. Q., 2015. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 32: 268–274.
- 西野麻知子, 2017. 日本への外来カワリヌマエビ属 (*Neocaridina* spp.) の侵入とその分類学的課題. *地域自然史と保全*, 39: 21–28.
- 西野麻知子, 2021. ミナミヌマエビ. 滋賀県で大切にすべき野生動物 滋賀県レッドデータブック2020年版. サンライズ出版, 彦根, pp. 654.
- Nishizawa, T., Kurabayashi, A., Kunihara, T., Sano, N., Fujii, T., & Sumida, M., 2011. Mitochondrial DNA diversification, molecular phylogeny, and biogeography of the primitive rhacophorid genus *Buergeria* in East Asia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59: 139–147.
- 丹羽信彰, 2010. 外来輸入エビ, カワリヌマエビ属エビ (*Neocaridina* spp.) および Palaemonidae spp. の輸入実態と国内の流通ルート. *Cancer*, 19: 75–80.
- Ohba, S., Numata, K., & Kawano, K., 2020. Variation in flash speed of Japanese firefly, *Luciola cruciata* (Coleoptera: Lampyridae), identifies distinct southern “quick - flash” population on Goto Islands, Japan. *Entomological Science*, 23: 119–127.
- Oike, A., Mochizuki, M., Tojo, K., Matsuo, T., Nakamura, Y., Yasumasu, S., Ito, E., Arai, T., & Nakamura, M., 2020. A phylogenetically distinct group of *Glandirana rugosa* found in Kyushu, Japan. *Zoological Science*, 37: 193–202.
- Okonechnikov, K., Golosova, O., Fursov, M., & the UGENE team, 2012. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit. *Bioinformatics*, 28: 1166–1167.
- Okuzaki, Y., Sugawara, H., & Sota, T., 2015. Body size evolution under character release in the ground beetle *Carabus japonicus*. *Journal of Biogeography*, 42:

- 2145–2158.
- 佐藤仁志・加藤琢矛, 1996. 上田常一動物標本コレクション目録甲殻類. 島根県立三瓶自然館収蔵資料目録, 1: 1–138.
- 関根一希・小林拳大・山口力丸, 2020. 立正大学熊谷キャンパス水路に生息する外来生物カワリヌマエビ *Neocaridina* spp. 一遺伝的2系統の生息とHRM解析法による簡易同定. 地球環境研究, 22: 133–139.
- Shih, H. T., & Cai, Y., 2007. Two new species of the land-locked freshwater shrimps genus, *Neocaridina* Kubo, 1938 (Decapoda: Caridea: Atyidae), from Taiwan, with notes on speciation on the island. Zoological Studies, 46: 680–694.
- Shih, H. T., Cai, Y., Niwa, N., & Nakahara, Y., 2017. A new species of land-locked freshwater shrimp of the genus *Neocaridina* (Decapoda: Caridea: Atyidae) from Iki Island, Kyushu, Japan. Zoological Studies, 56: 1–14.
- 諸喜田茂充, 1979. 琉球列島の陸水エビ類の分布と種分化について–II. 琉球大学理学部紀要, 28: 193–278.
- Takeuchi, H., Ota, H., Oh, H.-S., & Hikida, T., 2012. Extensive genetic divergence in the East Asian natricine snake, *Rhabdophis tigrinus* (Serpentes: Colubridae), with special reference to prominent geographical differentiation of the mitochondrial cytochrome *b* gene in Japanese populations. Biological Journal of the Linnean Society, 105: 395–408.
- Tominaga, A., Matsui, M., Yoshikawa, N., Nishikawa, K., Hayashi, T., Misawa, Y., Tanabe, S., & Ota, H., 2013. Phylogeny and historical demography of *Cynops pyrrhogaster* (Amphibia: Urodela): Taxonomic relationships and distributional changes associated with climatic oscillations. Molecular Phylogenetics and Evolution, 66: 654–667.
- Watanabe, K., Kano, Y., Takahashi, H., Mukai, T., Kakioka, R., & Tominaga, K., 2010. GEDIMAP: a database of genetic diversity for Japanese freshwater fishes. Ichthyological Research, 57: 107–109.
- Yamaguchi, T., 1993. A list of species described in the crustacea volume of Fauna Japonica as belonging to the Japanese fauna. In: T. Yamaguchi (ed.), Ph. F. von Siebold and natural history of Japan crustacea. The Carcinological Society of Japan, Japan, pp. 571–598.
- 吉郷英範, 2011. 広島県瀬野川水域で採集されたカワリヌマエビ属の形態と釣餌用エビ類に混入していた魚類. 比婆科学, 239: 9–29.