

[第3回]

琵琶湖流域の カワリヌマエビ類の現状

—遺伝情報が明らかにした 絶滅個体群の再発見と外来種の侵入

淡水エビ類は淡水生態系の重要な構成員であり、日本において50種以上の分布が確認されている非常に多様な分類群である。本稿では、まず淡水エビの種の多様性と外来種問題について簡単に紹介する。そして、琵琶湖周辺域において絶滅個体群の100年ぶりの発見と外来種の拡大を浮き彫りにしたカワリヌマエビ類の研究成果について解説する。

① 日本における淡水エビ類の多様性と 外来種問題

エビ、カニ、ザリガニに代表される淡水の十脚甲殻類は、食材として、水場での遊び相手として、またはペットとして、私たちに馴染み深い淡水生物の一つである。雪国から南の島まで、日本列島のほぼ全域で見ることができるのも、淡水甲殻類を身近に感じる要因だろう。これらの甲殻類は河川生態系の改変者として、また他の生物との捕食—被食関係を通して、私たちの生活に影響を及ぼしている^{1,2)}。淡水エビ類はその中でも特に種の多様性が高い分類群で、日本からはテナガエビ科から25種、ヌマエビ科から27種、テッポウエビ科から1種が報告されている（外来種を除く、図1）。これらのエビ類は、滝上から地下水系までさまざまな環境に進出・適応しており、多様な形態・生

態を見ることができる³⁾。

非常に高い多様性を誇る日本列島の淡水エビ類であるが、残念ながらその多様性は着実に失われつつある。国内における淡水エビ類の漁獲量は右肩下がりで、飲食店で提供される川えび料理には海外産のエビが目立つようになった。また、全体の3割の淡水エビ類（16種）が絶滅危惧種として環境省レッドリストに掲載されている。幸いなことに絶滅した種はいないものの、地域個体群レベルでの絶滅は少なからず生じている。こうした事態が生じた要因としては、生息環境の悪化や消失があげられるが、これについては広く知られていると思われる割愛して、近年取り沙汰されている外来の淡水エビ類の問題を紹介したい。

外来種とは、人為的な導入により自然分布域の外に生息するようになった生物種のことを指す。淡水エビ類では、現在少なくとも3種の国外外来



〈生き物 Profile〉

和名: ミナミヌマエビ

学名: *Neocaridina denticulata*
(De Haan, 1844)

科名: ヌマエビ科

属名: カワリヌマエビ属

英名: Freshwater shrimp

分布: 西日本

河川や湖沼、湿地などさまざまな淡水環境に生息する小型の可愛らしい甲殻類。一生を淡水域で過ごす。幼生は孵化後すぐに着底して、親エビと同じように生活する。ペットショップなどで販売されている「ミナミヌマエビ」は外国産のシナヌマエビであることが多い。飼育する際は、野外に逸出しないよう気をつけよう！
(写真: 福家悠介)



〈生き物 Profile〉

和名: シナヌマエビ

学名: *Neocaridina davidi*
(Bouvier, 1904)

科名: ヌマエビ科

属名: カワリヌマエビ属

英名: Freshwater shrimp

分布: 韓国, 中国, 台湾

ミナミヌマエビの近縁種。色彩変異を固定したカラフルな改良品種は「チエリーシュリンプ」という名称で観賞用に流通している。日本では、北海道から沖縄まで全国的に野外から見つかっており、爆発的に増殖し、もとからいた在来のエビたちを追いやっている。
(写真: 福家悠介)

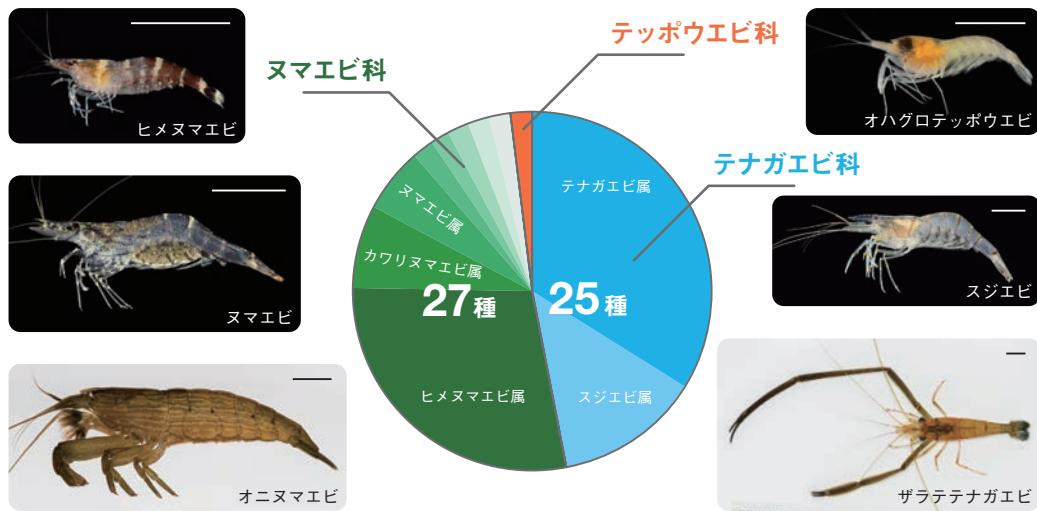


図1 日本で見られる淡水エビ類の組成

円グラフは属ごとに色分けしており、テナガエビ科は2属25種、ヌマエビ科は8属27種、テッポウエビ科は1属1種が日本の淡水域から報告されている。種数に外来種は含んでいない。スケールバーはすべて10 mm。

種、すなわちシナヌマエビ、ホンコンクロオビヌマエビ（ビーシュリンプ）、チュウゴクスジエビが確認されている^{4)~6)}。特にシナヌマエビは釣り餌やペットとして輸入されたものが意図的・非意図的に野外に逸出し、全国的に定着している。いずれの種も、在来の近縁種と同所的に生息するため、餌資源や生息場所を巡る種間競争や交雑による遺伝的搅乱、病原菌や寄生虫の付随的導入による在来種への悪影響が危惧されている⁷⁾⁸⁾。しかしながら、在来種との判別法が確立していないことや、そもそも淡水エビ類の研究者が少ない等の障壁があり、淡水エビ類における外来種問題の実態はいまだ不透明なままである。以下では、これらの現状を踏まえて、筆者らが琵琶湖周辺域でおこなった研究⁹⁾を紹介する。

2 絶滅したとされていた滋賀県のミナミヌマエビ

滋賀県に位置する琵琶湖は、日本で最も広く、また最も長い歴史を持つ湖であり、日本列島にお

ける淡水生物の多様性の中心地といえる。琵琶湖にはかつて4種の淡水エビ類が生息していた。すなわち、テナガエビ、スジエビ、ヌカエビ、ミナミヌマエビである。かつて、というのは、西日本の広域でごく普通に見られるミナミヌマエビは滋賀県内から絶滅したと考えられているからである¹⁰⁾。滋賀県におけるミナミヌマエビの報告は、琵琶湖で初めて網羅的な水生生物相を調べたことで有名なイギリスの動物学者ネルソン・アンデールによるものであった。アンデールは、1915年に大津臨湖実験所の川村多實二らとともに、琵琶湖の北部と南部でミナミヌマエビを採集した¹¹⁾¹²⁾。しかしながら、その後も水生生物の調査が継続的に実施されてきたにもかかわらず、これが滋賀県内のミナミヌマエビの最初で最後の文献記録となっている。絶滅の要因として、琵琶湖と接続した湿地帯である内湖の干拓による生息環境の消失や農薬の過剰利用による水質悪化が琵琶湖のミナミヌマエビに大きなダメージを与えた可能性がある¹³⁾¹⁴⁾。2000年代に入ると、追い打ちをかけるように、ミナミヌマエビに酷似する海外産の近縁種が琵琶湖の各地で見つかるようになった¹⁰⁾。

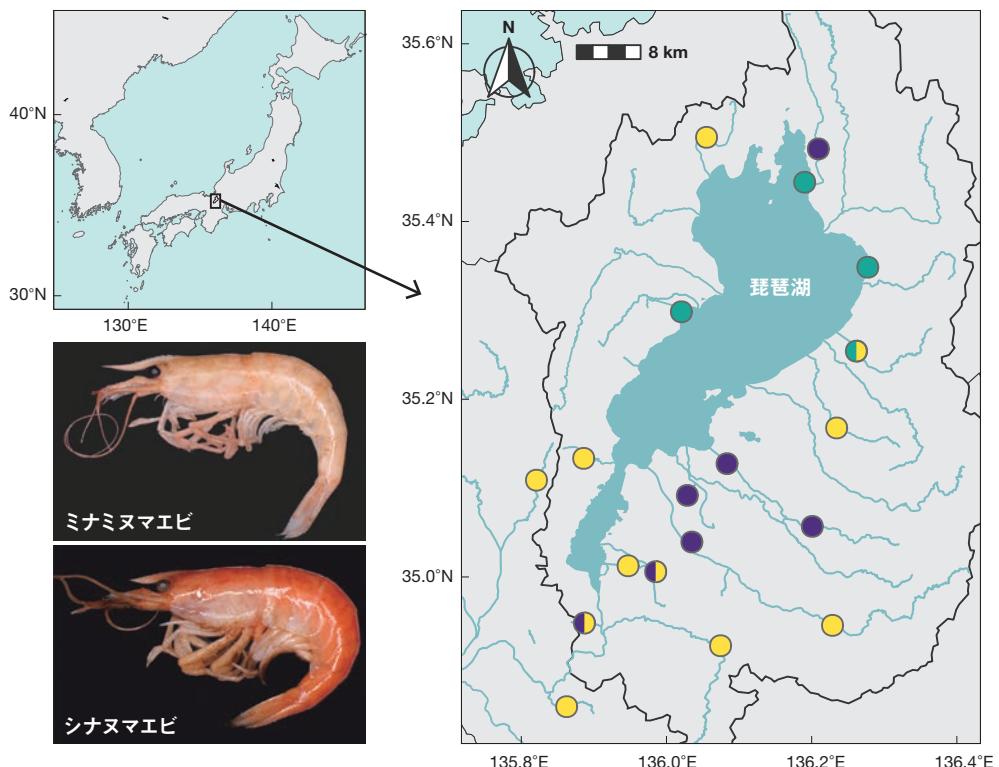


図2 琵琶湖周辺における調査地点

本研究のサンプリング地点。地点の色は得られたカワリヌマエビ類の系統を反映しており、黄色がミナミヌマエビ、それ以外がシナヌマエビを表す。左の写真はミナミヌマエビとシナヌマエビの雄個体の標本で、エタノールで固定したために赤くなっている。

ここで疑問なのは、他のエビ類は絶滅せずに残っているのに、本当に普通種であるはずのミナミヌマエビだけが絶滅してしまったのか、ということである。また、外来種が何者なのかを明らかにする必要もあった。

3 琵琶湖流域におけるミナミヌマエビの再発見

生き物に興味があろうとなかろうと、大抵の人は絶滅した生き物の再発見にロマンを感じるだろう。筆者らもそうであった。ちょうど琵琶湖まで1時間以内の距離に住んでいたということもあって、小手調べに琵琶湖に流入する近場の小河川でエビを探してみた。すると呆気なくミナミヌマエ

ビらしきエビが採れたのであった。しかし、このエビが在来であるかどうか、どうやって検証すればいいのだろうか。

ミナミヌマエビと海外産の近縁種（どちらもカワリヌマエビ属に属するので、以降は合わせてカワリヌマエビ類とよぶ）は、オスに限ればいくつかの外部形態で見分けることができると言われている。筆者らはまず、琵琶湖流域の広い範囲（図2）からカワリヌマエビ類を採集し、オスのミナミヌマエビの特徴として重要とされる五つの形態形質（額角の長さ、額角上縁歯数、第1胸脚のくぼみ具合、第3胸脚の曲がりの強さ、第1腹肢内肢の形状）を調べてみた。すると、たしかにミナミヌマエビに近い形態を示す個体もいるものの、海外産の近縁種の一つであるシナヌマエビに近い形態を示す個体やどちらともつかない個体もあり、形

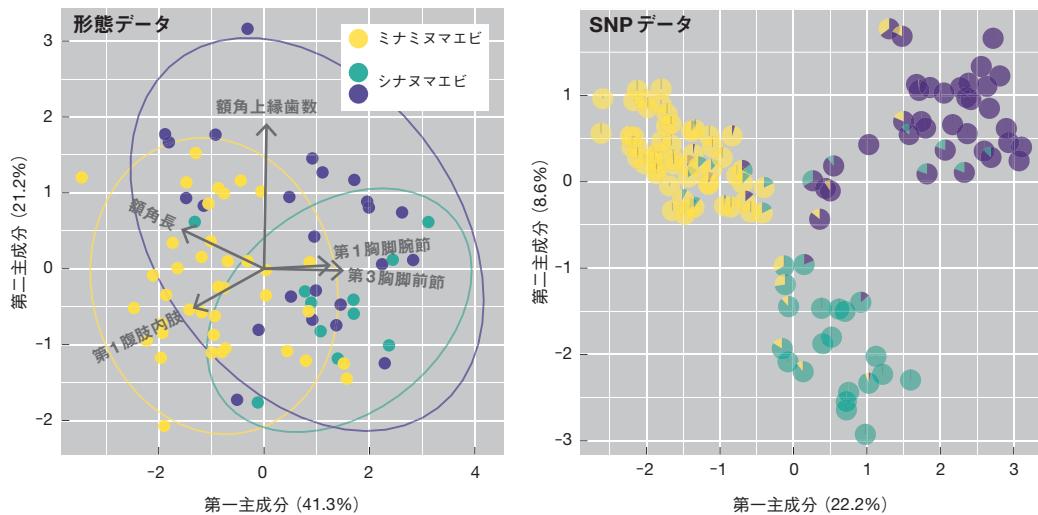


図3 形態形質（左）とSNPデータ（右）の主成分分析

どちらも一つのプロットが1個体に対応する。左の図は計測した五つの形態形質の測定値に基づく主成分分析の結果を表しており、遺伝データによって同定された種で色分けしている。形態では、完全には種を識別することができないことがわかる。右の図はゲノムワイドに得られた一塩基多型 (SNP) データに基づく結果で、プロットのバイチャートはADMIXTURE解析で推定された遺伝的要素を表している。明瞭な三つのまとまりが見て取れる。

態だけではグループ分けが困難なことがわかった（図3左）。

そこで、遺伝情報を用いて琵琶湖流域のカワリヌマエビ類をグループ分けし、種の同定を試みることにした。筆者らは、採集したサンプルからDNAを抽出し、ミトコンドリアDNAのCOI領域の部分配列と核ゲノム中の塩基多型 (SNP) 情報を取得した。得られたデータに基づいてグループ分けをしてみると、カワリヌマエビ類はどちらのデータでも大きく三つの遺伝的グループに分けられ、これらのグループは概ね対応していた（図3右、図4）。このことから、琵琶湖流域には遺伝的に分けられる3グループのカワリヌマエビ類がいることが明らかになつた。

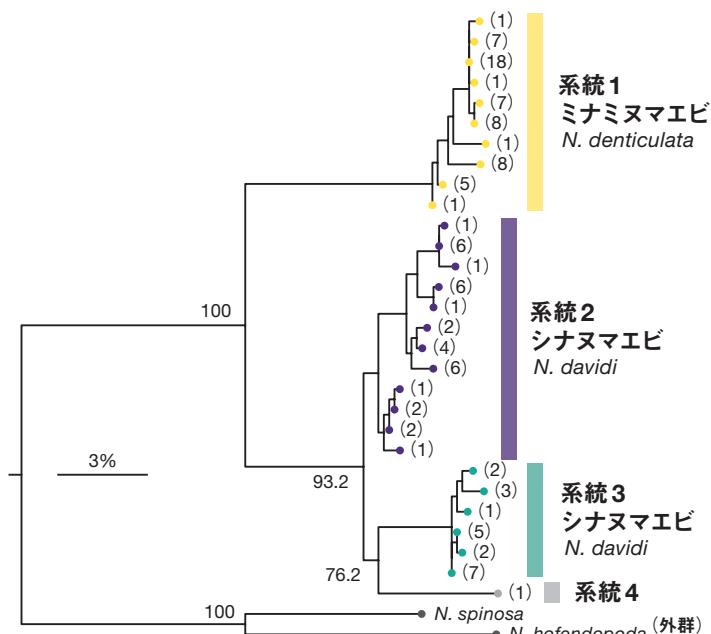


図4 ミトコンドリアDNAの系統樹

琵琶湖周辺域のカワリヌマエビ類について、ミトコンドリアDNA COI領域に基づく系統関係を最も法によって推定した。系統樹下部の2種は国外産で、外群として解析に加えた。琵琶湖周辺からは四つの系統が検出された。末端の括弧内の数字は個体数を、節点の数値は分歧の信頼度を表す。

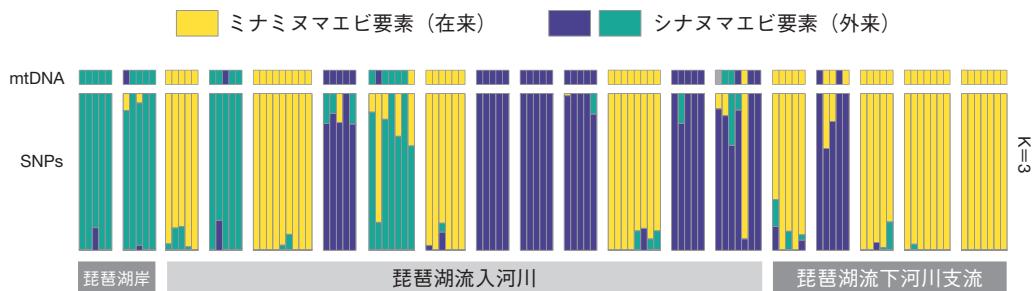


図5 SNPデータに基づくクラスター分析の結果

ゲノムワイドに得られた一塩基多型 (SNP) データを用いて、個体の遺伝的要素をグルーピングするADMIXTURE解析をおこなった。一つのバーが1個体を表し、同じ地点から得られた個体はまとめて表示している。ミトコンドリアDNA (mtDNA) の解析で検出された四つの系統をバーの上に表した。この図から、琵琶湖周辺域の広範囲にシナヌマエビが侵入していること、そしてミナミヌマエビとシナヌマエビの両方の遺伝的要素を持つ個体 (交雑個体と推定される) が見られることがわかる。

こうなると気になるのは、三つの遺伝的グループと種名の対応である。さっそく先ほど計測した形態のデータをこの3グループごとに照らし合わせてみると、一つのグループはミナミヌマエビらしい形態、残る二つのグループはシナヌマエビらしい形態を示すことが明らかになった。遺伝情報のデータベースを参照してみたところ、前者の遺伝的グループは日本のみから、後者の遺伝的グループは海外からも見つかっている系統であることがわかった。さらに、ミナミヌマエビらしい形態を示す遺伝的グループの形態は、1915年に採集された琵琶湖産のミナミヌマエビの標本ともよく似ていた。これらの証拠から、筆者らは一つ目のグループはミナミヌマエビ、残りのグループはシナヌマエビであると結論づけた。

わかったことは三つある。まず、琵琶湖流域には在来のミナミヌマエビが現存していること。次に、海外産の近縁種シナヌマエビの遺伝的に異なる2系統が琵琶湖流域に侵入していること。最後に、外部形態にはグループ間に差があるものの、形質値がオーバーラップしており、外見だけからでは3グループの完全な判別は難しいということである。つまり、琵琶湖流域の在来ミナミヌマエビはまだ絶滅してはいなかったのだ。1915年以来、約1世紀ぶりの再発見である。

4 淡水エビ類に対する外来種の脅威

琵琶湖流域から絶滅したと考えられていたミナミヌマエビを再び確認できたのは、大変うれしい発見だった。しかし、遺伝的なデータでいえば、もう一つ重要な情報を付け加えなければならない。いくつかの個体では、ミトコンドリアDNAから推定されたグループとSNPデータから推定されたグループが食い違っており、SNPのデータでは複数のグループの遺伝的要素を持つこともあった(図5)。このデータが示唆するのは、種間交雑である。種間交雫と戻し交配が起こると、ミトコンドリアDNAが母系遺伝する一方、核ゲノムは組換によって混ざり合っていき、先述したパターンが観察される。筆者らの研究は、遺伝的には明瞭に分化しているにも関わらずミナミヌマエビとシナヌマエビは交配可能であること、そして交雫が野外で生じていることを初めて明らかにした。外来種シナヌマエビは琵琶湖の広範囲に侵入・定着しており、再発見された琵琶湖流域のミナミヌマエビは、外来種との競合や交雫による遺伝的搅乱のリスクに晒されているのである。

このような状況は、琵琶湖流域に限定されるものでも、ミナミヌマエビという種に限定されるものでもないことは想像に難くない。先述のとおりシナヌマエビは全国的な侵入が知られている種で

はあるが、筆者らの研究でも裏づけられたような外見での判別の難しさから、分布調査すらままならない状況にある。仮にミナミヌマエビの分布域に侵入している場合、侵入の事実が把握されない隠蔽的侵入となっている可能性が高い。そして、琵琶湖流域で示唆されたような種間交雑による遺伝的搅乱が人知れず生じているかもしれない。同様の問題は、同じく近縁の外来種の侵入が確認されているスジエビなど、他の淡水エビ類でも生じうる。

身近な淡水生物でありながら、淡水エビが今どのような状況にあるのかは十分に調べられておらず、蓋を開けてみればその実危機的状況に陥っている、などということも多分にありうる話なのだ。未来に淡水エビ類の多様性を残すためには、遺伝情報分析を活用して、多様性の解明を進めると同時に外来種問題の実態を把握し、適切な保全策を講じていくことが重要である。

[文献]

- 1) Hammerschlag, N. *et al.* Ecosystem Function and Services of Aquatic Predators in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution* **34**, 369–383 (2019).
- 2) Uno, H., Fukushima, K., Kawamura, M., Kurasawa, A. & Sato, T. Direct and indirect effects of amphidromous shrimps on nutrient mineralization in streams in Japan. *Oecologia* **198**, 493–505 (2022).
- 3) 豊田幸詞, 関慎太郎, 駒井智幸. 日本産淡水性・汽水性エビ・カニ図鑑. (緑書房, 2019).
- 4) Imai, T. & Oonuki, T. *Records of Chinese grass shrimp, Palaemonetes sinensis* (Sollaud, 1911) from western Japan and simple differentiation method with native freshwater shrimp, *Palaemon paucidens* De Haan, 1844 using eye size and carapace color pattern. *BIR* **3**, 163–168 (2014).
- 5) Mitsugi, M., Hisamoto, Y. & Suzuki, H. An invasive freshwater shrimp of the genus *Neocaridina* Kubo, 1938 (Decapoda: Caridea: Atyidae) collected from Boso Peninsula, Tateyama City, Chiba Prefecture, eastern Japan. *Crust Res* **46**, 83–94 (2017).
- 6) 尾山大知, 丸山智朗, 井口卓摩. 荒川水系において採集されたホンコンクロオビヌマエビ(新称) *Cardina logemannii*. 伊豆沼・内沼研究報告 **15**, 121–129 (2021).
- 7) Manchester, S. J. & Bullock, J. M. The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. *Journal of Applied Ecology* **37**, 845–864 (2000).
- 8) Havel, J. E., Kovalenko, K. E., Thomaz, S. M., Amalfitano, S. & Kats, L. B. Aquatic invasive species: challenges for the future. *Hydrobiologia* **750**, 147–170 (2015).
- 9) Onuki, K. & Fuke, Y. Rediscovery of a native freshwater shrimp, *Neocaridina denticulata*, and expansion of an invasive species in and around Lake Biwa, Japan: genetic and morphological approach. *Conserv Genet* **23**, 967–980 (2022).
- 10) Nishino, M. in Lake Biwa: Interactions between Nature and People (eds Kawanabe, H., Nishino, M., Maehata, M.) 165–166 (Springer, Cham, 2020).
- 11) Kemp, B. A. Zoological results of a tour in the Far East. Crustacea Decapoda and Stomatopoda. *Memoirs of the Asiatic Society of Bengal* **6**, 219–297 (1918).
- 12) Annandale, N. The macroscopic fauna of Lake Biwa. *Annotationes zoologicae japonenses* **10**, 127–153 (1922).
- 13) 津田泰三. 琵琶湖における農薬の変遷. *環境化学* **27**, 103–109 (2017).
- 14) Nishino, M., Azuma, Y., Tatsumi, M., Kaneko, Y. in Lake Biwa: Interactions between Nature and People (eds Kawanabe, H., Nishino, M., Maehata, M.) 261–264 (Springer, Cham, 2020).

福家 悠介 *Yusuke Fuke*

国立遺伝学研究所 生態遺伝学研究室
日本学術振興会特別研究員 PD

琉球大学理学部卒業。京都大学大学院理学研究科博士課程修了。博士(理学)。専門分野は、生物地理学、生態学。主な著書に、増補改訂版 琉球の爬虫両生類図鑑 沖縄諸島編(個人出版, 2020)がある。

大貫 溪介 *Keisuke Onuki*

京都大学大学院 理学研究科 動物生態学研究室
日本学術振興会特別研究員 DC1

東京大学農学部卒業。京都大学大学院理学研究科博士課程在籍中。専門分野は、進化生態学。