

本州からカワニナの3新種を発見

—琵琶湖に起源を持つ貝類の湖外での多様化—

概要

日本の中央に位置する古代湖の琵琶湖では、淡水性巻貝のカワニナ属が大規模な種の多様化を遂げています。カワニナ属では、琵琶湖に起源を持つ種はそのほとんどが現在も琵琶湖水系のみ分布していますが、クロダカワニナ *Semisulcospira kurodai* は唯一、琵琶湖固有種に近縁ながら、静岡県から岡山県までの広い範囲に分布することが知られていました。クロダカワニナでは、先行研究によって種内に遺伝的に異なる4つの系統が見つかったものの、それらが独立種であるのかは十分に評価されていませんでした。

京都大学大学院理学研究科 澤田直人 博士課程学生（研究当時、現 東京大学大学院理学系研究科 特任研究員）、福家悠介 博士課程学生（研究当時、現 国立遺伝学研究所 研究員）、高知大学 農林海洋科学部 三浦収教授の研究グループは、クロダカワニナの遺伝解析と形態解析によって、本種の分類学的位置を再定義するとともに、これまで学名がつけられていなかった3新種、タジマカワニナ *S. masudai*（兵庫県、鳥取県に分布）、サキガケカワニナ *S. praecursa*（静岡県、愛知県に分布）、ユメカワニナ *S. miurai*（岡山県に分布）を記載しました。

上記4種は成貝殻の角度や彫刻の形態、胎児殻や歯舌の形態で互いに識別され、いずれの種もメスがオスよりも大きい成貝殻を持ちます。また著者らはクロダカワニナ種内の遺伝解析によって、本種内には4つの地理的集団が含まれること、さらに琵琶湖から湖外への進出で形成されたと考えられていた、琵琶湖を取り囲むような本種の分布域が、実際には中国地方に生息していた祖先が東方へ分布を広げたことで形成された可能性が高いことを示しました。この研究成果によって、カワニナ属の種多様性が再評価されるとともに、琵琶湖に起源を持つカワニナ属が抱える複雑な多様化の歴史の一端が明らかにされました。

本研究成果は2025年1月21日に生物学の国際学術誌「*Systematics and Biodiversity*」にオンライン掲載されました。



図：左からクロダカワニナの成貝殻標本、新種タジマカワニナの成貝殻標本、新種サキガケカワニナの成貝殻標本、新種ユメカワニナの成貝殻標本、新種ユメカワニナの生体。

1. 背景

卵胎生の淡水生巻貝のカワニナ属 *Semisulcospira* は約 400 万年の歴史をもつ古代湖である琵琶湖で大規模な種多様化を遂げており、日本に生息する 22 種のうち 19 種が琵琶湖水系の固有種です。カワニナ属では、近年の遺伝情報を用いた研究によって多種の分類が見直されるとともに、日本産 22 種のうち 20 種が、琵琶湖で独立に多様化した 2 つの近縁種群（ヤマトカワニナグループ *S. niponica*-group、ナカセコカワニナグループ *S. nakasekoeae*-group）のいずれかに属することが分かっています。この 2 つのグループに属する種はそのほとんどが琵琶湖水系のみ分布していますが、例外的にヤマトカワニナグループのクロダカワニナ *S. kurodai* は静岡県から岡山県までの広い範囲に分布することが知られていました。

琵琶湖の固有種では近年に分類の見直しが進展しています。対してクロダカワニナでは、先行研究によって種内にヤマトカワニナグループの 3 単系統群とナカセコカワニナグループの 1 単系統群が見出され、両方のグループが湖外へ進出していることが示唆されていたものの、これらの単系統群が独立種であるのかは十分に評価されていませんでした。そこで、本研究ではクロダカワニナの分布域全体から標本を収集し、遺伝解析と形態解析を組み合わせることで本種の分類を見直しました。

2. 研究手法・成果

東海、近畿、中国、四国地方の 37 地点（図 1）でクロダカワニナの探索を行い、そのうち 26 地点で標本を収集するとともに生息環境を調査しました。クロダカワニナ 118 標本と先行研究のデータと組み合わせ、MIG-seq 法^{*1}を用いたゲノム縮約解読によって得られた一塩基多型に基づく遺伝解析を行いました。その結果、クロダカワニナ種内に遺伝的に明瞭に識別されるヤマトカワニナグループの 3 遺伝集団とナカセコカワニナグループの 1 遺伝集団が見出されました。次にこの 4 集団間の形態的差異を特定するために、機械学習（ランダムフォレスト法^{*2}）を用いた判別分析を行い、成貝殻の角度や彫刻の形態、胎児殻の大きさが種判別に有用であることを突き止めました。さらに歯舌形態の比較を行い、4 遺伝集団の一部が歯舌形態で識別されることを明らかにしました。

本研究でクロダカワニナの 4 遺伝集団は形態的にも互いに識別されることから独立種であり、クロダカワニナ以外の 3 種は未記載種であると考えられました。しかし、先行研究ではクロダカワニナのタイプ産地^{*3}で 2 つの遺伝集団が見つかり、どちらの集団が真のクロダカワニナであるのか不明でした。そこで形態解析を用いて本研究の標本とクロダカワニナのタイプ標本^{*4}の形態的類似性を予測した結果、最も広域に分布する集団が真のクロダカワニナであると結論づけられました。本研究によって、これまでクロダカワニナと同定されていた 4 種の分布域と識別点が以下のように改訂、明確化されました。

(1) クロダカワニナ *Semisulcospira kurodai* Kajiyama & Habe, 1961

東海、近畿、中国、四国地方（愛知県西部、岐阜県、三重県、滋賀県、京都府、大阪府、和歌山県、兵庫県南部、岡山県、徳島県）に分布し、これまでクロダカワニナと同定されていた 4 種の中で最も広域に分布します。本研究では過去に記録のあった愛知県、岐阜県、三重県、和歌山県の生息地で、本種の生息を確認できず、本種の分布域は人為的影響によって縮小していると考えられます。本種は河川や池沼の流れの緩やかな泥底に生息することが多く、現在はタジマカワニナ、サキガケカワニナとは異所的に分布し、岡山県ではユメカワニナと同所的に観察されます。

本種はヤマトカワニナグループに属し、成貝殻が丸みを帯びた殻口を持つこと、殻底部の彫刻（殻底肋）の数が 6 本前後と中間的な数であること、胎児数が 60 個前後と多く、胎児殻が 1 列の顆粒を持つ傾向にあるこ

となどが特徴です。本種は殻や歯舌形態の種内変異が大きく、特に殻形態が類似するタジマカワニナとの識別が困難な場合もありますが、この2種間では本種の成貝殻はより大型で、胎児殻の彫刻数は少ない傾向にあります。

(2) タジマカワニナ *Semisulcospira masudai* Sawada & Miura in Sawada *et al.*

兵庫県と鳥取県の北部の狭い範囲に分布し、河川の流れの緩やかな砂礫底から見つかっています。本種はこれまでクロダカワニナと同定されていた他の3種とは異所的に分布します。

本種はヤマトカワニナグループに属し、成貝殻の殻底肋数が6本前後と中間的な数であること、胎児数が30個前後と少なく、胎児殻が強い彫刻を持つことなどが特徴です。新しい学名は本種を初めて発見し、本種の兵庫県内の分布状況を詳しく調査した姫路市立水族館の増田修氏へ献名されました。新しい和名は、このカワニナが兵庫県北部の但馬地方を中心に分布することに由来します。

(3) サキガケカワニナ *Semisulcospira praecursa* Sawada & Miura in Sawada *et al.*

静岡県西部と愛知県東部の狭い範囲に分布し、河川の比較的流れの速い砂礫底に生息します。本研究では過去に記録のあった愛知県の生息地で本種の生息を確認できず、本種の分布域は人為的影響によって縮小していると考えられます。本種は過去に愛知県東部でクロダカワニナと分布を接していた可能性があります。現在は他の3種とは異所的に分布します。

本種はヤマトカワニナグループに属し、成貝殻が細長い殻口を持つこと、殻底肋数が7本前後と中間的な数であること、胎児数が100個前後と多いこと、歯舌の先端が平たいことなどが特徴です。新しい学名と和名は本種が少なくともヤマトカワニナグループの現生種の中で最も早い時期に琵琶湖水系の外に進出したと推定されていることに因みます。

(4) ユメカワニナ *Semisulcospira miurai* Sawada in Sawada *et al.*

岡山県南部の狭い範囲に分布し、河川の流れの緩やかな泥底や流れの速い礫底でクロダカワニナと同所的に観察されます。

本種はナカセコカワニナグループに属し、細長い成貝殻が6本前後の殻底肋と11本前後の横方向の彫刻(螺肋)を持つこと、胎児数が20個前後と少なく、胎児殻が滑らかな縦肋を持つこと、歯舌の先端が平たいことなどが特徴です。新しい学名は本研究の著者で、カワニナ属の系統関係や進化史の解明に大きく貢献し、本種がナカセコカワニナグループの一員であることを初めて明らかにした高知大学の三浦収氏へ献名されました。新しい和名は、これまでヤマトカワニナグループのみが成功したと思われていた琵琶湖外への進出が、実際にはナカセコカワニナグループによっても遂げられており、その事実にもかかわらずのどのカワニナ研究者も気がつかなかった意外性に由来します。

著者らはさらに形態解析を用いて、4種それぞれの雌雄間で殻の大きさに違いがあり、いずれの種でもメスがオスよりも大きい成貝殻を持つことを示すとともに、クロダカワニナでは彫刻の形態などにも雌雄間の差異があることを明らかにしました。

またクロダカワニナの個体群間の遺伝的関係を推定した結果、本種内には4つの地理的集団(兵庫県中部、兵庫県中東部・京都府西部、岡山県、京都府中部以東・徳島県)が含まれることが突き止められました。さらに本種内では兵庫県中部の個体群が最も早い時期に分岐し、琵琶湖周辺の個体群は岐阜県や徳島県の個体群と

ともに単系統群を形成することが示されました。クロダカワニナの分布拡大の歴史の解明には更なる研究が必要ですが、本研究の結果から、これまで琵琶湖から直接的に湖外へ進出したことで形成されたと考えられていた琵琶湖を取り囲むような本種の分布域が、実際には中国地方に生息していた本種の祖先が東方へ分布を広げたことで形成されたことが示唆されました。

これらの研究成果によって、カワニナ属の種多様性が再評価されるとともに、琵琶湖に起源を持つカワニナ属が抱える複雑な多様化の歴史の一端が明らかにされました。さらに本研究の3新種はいずれも狭い範囲にしか分布せず、サキガケカワニナやクロダカワニナでは人為的な影響による分布域の縮小が示唆されたことから、今後これらのカワニナの更なる生息状況の調査や絶滅危険度の評価を進めていくことが重要であり、本研究の知見はカワニナ属の保全活動に大きく貢献すると考えられます。

3. 波及効果、今後の予定

本研究により、日本産カワニナ属の種多様性が再評価され、各種の実態がより明確になるとともに本属の琵琶湖外での多様化の様相に関する知見が更新されました。本研究は遺伝、形態情報に基づく統合的手法を用いた分類学的研究の好例であり、本研究を基盤に古代湖に起源するカワニナ属貝類の多様性の形成史を紐解く研究の発展が期待されます。

4. 研究プロジェクトについて

本研究は、日本学術研究振興会 科学研究費助成事業（JP21J22917、JP24KJ0045）の支援を受けて実施されました。

<用語解説>

※1 **MIG-seq (Multiplexed ISSR genotyping by sequencing) 法**：ポリメラーゼ連鎖反応（PCR）によってゲノム中の単純反復配列に挟まれた領域（ISSR）を増幅し、次世代シーケンサーを用いて配列を解読することで、ゲノム内の一塩基多型（SNP）を取得する手法。

※2 **ランダムフォレスト法**：機械学習を用いたデータ分類のアルゴリズム。入力されたデータから一部をランダムに選択（ブートストラップ・サンプリング）して構築される分類木を多数生成し、各木が予測する最適の分類方法の多数決をとることで、元のデータの最適な分類方法を決定する手法。

※3 **タイプ産地**：タイプ標本（※4 参照）が得られた場所。

※4 **タイプ標本**：ある種や亜種の学名の基準となる標本。ここではクロダカワニナが1961年に新種として発表された際に指定された1標本（ホロタイプ）を指す。

<研究者のコメント>

「カワニナ属の研究を始めた頃に「琵琶湖から外に出て行ったカワニナは本当にヤマトカワニナグループのクロダカワニナだけなのだろうか。ナカセコカワニナグループにもそんな種がいるという夢みたいな話があったらいいな。」とよく妄想していました。本研究でクロダカワニナに秘められていた予想外の種多様性を分類学的に整理することができ、ユメカワニナの妄想を現実にできたことを幸せに感じています。本研究の成果を土台に、今後もカワニナ属が辿ってきた進化史の解明に多角的に挑みたいと考えています。」（澤田直人）

<論文タイトルと著者>

タイトル：Integrative taxonomy of *Semisulcospira kurodai* (Mollusca, Semisulcospiridae) with insights into its geographical variation and description of three new species from Japan (クロダカワニナ *Semisulcospira kurodai* (軟体動物門、カワニナ科) の分類学的再検討と本種の地理的変異への洞察および日本産カワニナ属 3 新種の記載)

著者：Naoto Sawada, Yusuke Fuke, Osamu Miura

掲載誌： *Systematics and Biodiversity*

DOI：10.1080/14772000.2024.2436684

<参考図表>

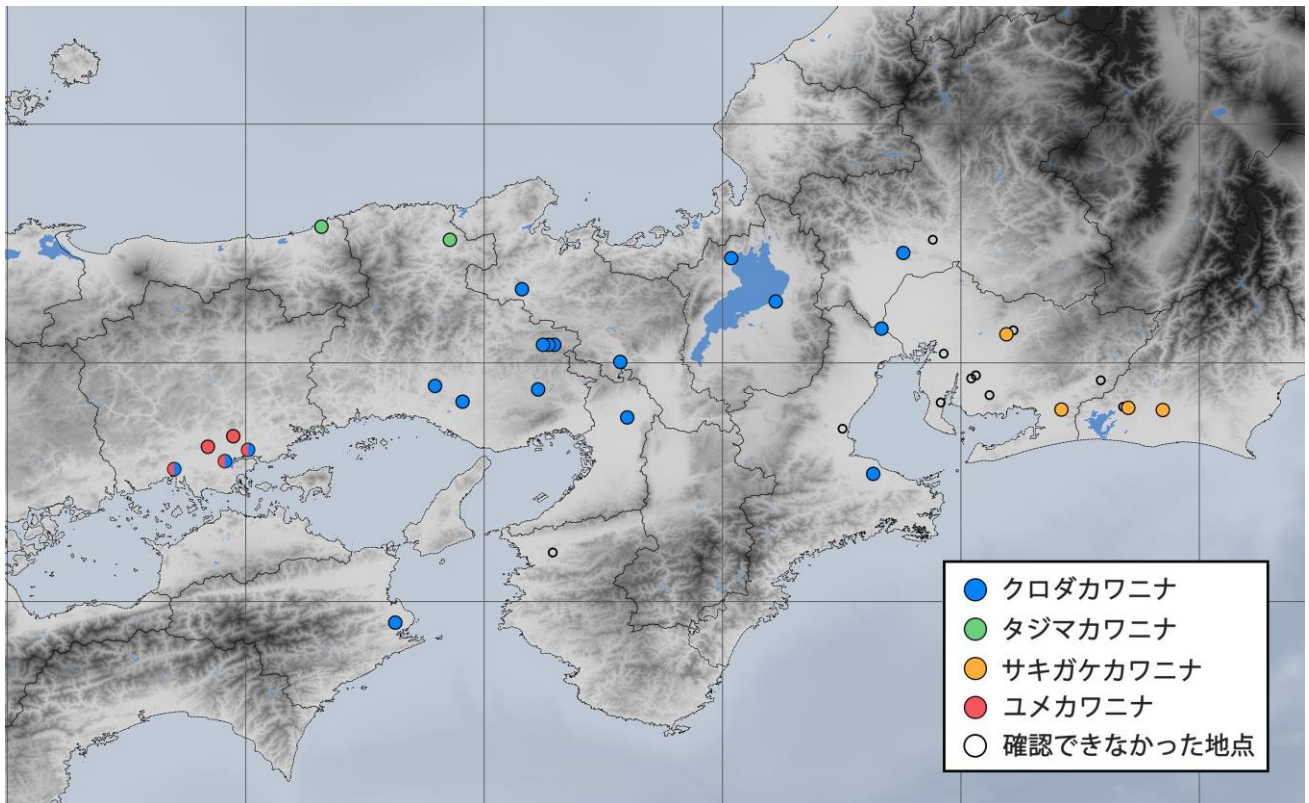


図 1：本研究におけるカワニナ属 4 種の調査地点.