

論文の内容の要旨

論文題目 日本産トウガタカワニナ科貝類の分類・幼生生態および
生物地理に関する研究
(Systematics, larval ecology and biogeography of Japanese
thiarid snails (Gastropoda: Cerithioidea))

氏 名 日高 裕華

淡水産貝類はその分布が局所的であるため、生息環境の消失や外来種の移入といった人為的な環境変化の影響を受けやすく、絶滅の危険性が高いと考えられており、保全の対象になっている。トウガタカワニナ科貝類は、腹足綱新生腹足上目吸腔目オニツノガイ上科に属し、熱帯から亜熱帯の島嶼河川の淡水および汽水域において、貝類ではアマオブネ類に次いで優占する分類群である。日本国内では、南西諸島の広い範囲に分布する普通種が存在する一方で、ごく狭い地域に固有な絶滅危惧種も含まれるとされる。平成24年に公表された環境省の第4次レッドリストでは、個体数および個体群の減少、生息条件の悪化などから、日本産本科12種中（増田・内山 2004）、6種が絶滅危惧Ⅰ類に、1種が絶滅危惧Ⅱ類に、4種が準絶滅危惧に指定されている。

しかしながら、トウガタカワニナ科においては、そもそも保全の必要性評価のための自然史情報の蓄積が十分でない。第一に、信頼性の高い種分類体系が確立されていない。貝殻の形態および標本の産地に依っている現行の種分類は、本科貝類における貝殻形態の高い変異性を反映していないと考えられるが、日本産種ではこれまでに遺伝子解析をあわせた客観的な種の判別は行われていない。第二に、本科の初期発生様式は包括的に解明されていない。これまでに得られた発生学的知見は、国外において侵略的外来種とされるものを含む数種に限られている。第三に、多様な生活史を把握できていない。本科の一部の種は、アマオブネ科腹足類と同様の「両側回遊」を行っていると考えられている。両側回遊とは、淡水中で孵化した幼生が海へ下って成長したのち、河口付近で着底し川を遡る生活環をさす。両側回遊は、浮遊幼生の海洋分散と加入によって集団を形成していると考えられるが、これまでに幼生の分散期間および距離を推定するような情報は蓄積されていない。第四に、人為的移入の可能性を評価できていない。本科貝類のうち準絶滅危惧に指定されている種の一部は、侵略的移入種としての側面を併せ持つとされる。在来／移入の判別には、世界各地の集団と塩基配列を比較することが有用であるとされるが、こうした研

究例は本科では非常に限られている。

以上のことから、本研究では、日本産トウガタカワニナ科貝類について、信頼性の高い種分類体系の構築および各種の初期発生様式の解明を行う。また、これらを踏まえて、両側回遊による幼生の海洋分散の可能性および人為的移入の有無を検討する。

第1章 種分類体系の構築

出来るだけ多くの形態種、変異および産地を網羅するように選出した日本産トウガタカワニナ科貝類の約250個体について、国外からの比較標本とあわせ、ミトコンドリアCOI領域・16S rRNA領域および核Histone H3 領域・ITS-1 領域を用いた分子系統解析を行った。その結果、これら独立の4マーカーによる系統樹は互いにはほぼ整合的であること、一方で既存の殻形態による種分類とは時に不整合であることが明らかとなった。日本にはアマミカワニナ、イボアヤカワニナ、イボアヤカワニナ近似種、オガサワラカワニナ、カスリカワニナ、カリントウカワニナ、シャジクカワニナ、スグカワニナ、台湾ンカワニナ、台湾ンカワニナ近似種、タケノコカワニナ (=ムチカワニナ)、トウガタカワニナ、トウガタカワニナ近似種、ヌノメカワニナ、ネジヒダカワニナ、ヨシカワニナを含む16種が生息する（以下では、各種の和名について「カワニナ」を除いて記す）。

第2章 種分類における遺伝子情報の有用性の検討

日本産種のうち、殻形態の差により別種とみなされてきた日本本土のタケノコと沖縄本島の「ムチ」は、上記第1章の遺伝子解析によって同種であると示唆された。そこで第2章では、タケノコと「ムチ」について、より詳細な遺伝子解析および殻計測値・表面彫刻形質の比較を行った。その結果、形態形質は二者間で連続的に変異しており、明瞭な区別は不可能であることが明らかになった。したがって、トウガタカワニナ科における種の認識には遺伝子情報が有用である。タケノコと「ムチ」の一部の遺伝子および形態形質でみられる微小かつ有意な差は、種内地理的変異の蓄積を示すものと考えられる。

第3章 初期発生様式の解明

日本に分布するトウガタカワニナ科貝類のうち、オガサワラ、トウガタ近似種とヨシを除く13種について成貝を飼育し、初期発生を観察した。その結果、アマミ、イボアヤ近似種、カスリ、カリントウ、シャジク、スグ、タケノコの7種は浮遊幼生（ベリジャー）として母貝の育児囊から孵出する「浮遊発生型」であり、イボアヤ、台湾ン、台湾ン近似種、トウガタ、ヌノメ、ネジヒダの6種は変態後の幼体（稚貝）として孵出する「底生発生型」であることが明らかになった。

第4章 浮遊発生性幼生における海洋分散の推定

第3章で浮遊発生型と同定された7種のトウガタカワニナ科貝類について、海洋での幼生の挙動

を推定するために、海水・汽水（1/2 海水）・淡水の各条件にて浮遊幼生の飼育実験を行った。その結果、いずれの種でも淡水中では成長が見られず、全個体が2週間以内に死亡する一方、海水中では顕著なサイズ増大が見られ、2~3週間で足を形成しペディベリジャーとなることが判明した。汽水中における成長・生残率は種によって異なり、カスリとスグは足の形成前に死亡したが、他の5種は海水条件と同じく成長した。なお、これらのペディベリジャーは飼育開始60日後においても遊泳器官を保持したままであったため、完全変態および着底には何らかの誘起因子が必要であると考えられる。また、個体群間の幼生の移動を把握するために、ミトコンドリアCOI遺伝子を用いた遺伝的構造の検討を行った。その結果、カスリ、スグにおいて各地域集団内に高い遺伝的多様性を持つことが明らかになった。これは、2種が上記の初期発生に完全な海水環境を必要とし、足を形成するまでの期間がより長いことと整合的である。以上の結果は、上記の浮遊発生性トウガタカワニナ科貝類7種が両側回遊性であることを支持し、種ごとに異なる海洋分散能力をもつことを示す。

第5章 底生発生種における人為的移入

日本に分布するトウガタカワニナ科貝類のうち底生発生型の6種について、ミトコンドリアCOI・16S rRNA 領域を用いた地域集団間の塩基配列比較を行った。その結果、いずれの種においても、種内の遺伝的多様性が極めて低く、ハプロタイプに地理的分布パターンは見られなかった。また、イボアヤ、タイワン、ヌノメ、ネジヒダでは、16S rRNA 領域において外国産個体とハプロタイプを共有することが示された。さらに、侵略性を高める繁殖特性である単為生殖の可能性を性比の偏りから検討するために、同6種について育児嚢内に胚・幼生・稚貝を保育している雌個体の割合を算出した。その結果、いずれの種も大部分が雌個体から構成されていることが明らかになり、極めて低い遺伝的多様性が示されたことと整合的であった。以上の結果は、底生発生型トウガタカワニナ科貝類がいずれも移入種かつ単為生殖種の特徴をもつことを示し、また国内地点間および国境を越えた人為的な移動を強く示唆する。

本研究により、日本産のトウガタカワニナ科貝類について、遺伝子情報を用いた客観的な分類体系が確立された。また、邦産種において初めて遺伝的集団構造解析を行い、すべての底生発生種で人為的な集団攪乱が起きていることが示された。今後、より解像度の高い分子マーカーを用いた解析を行うことで、移入のルートやパターンを解明することが望まれる。また本研究は、両側回遊性貝類において初となる、ペディベリジャー期までの幼生飼育に成功し、同科の回遊種が2~3週間で着底可能となることを示した。2~3か月以上の浮遊期を持つとされる回遊性アマオブネ類に比べ、本科貝類の幼生海洋分散は限定的であることを初めて示唆した。遺伝的構造解析の結果からも、国内・国外個体群間の交流の頻度は低いと考えられ、国内個体群の固有性と保全の重要性が示された。こうした知見は、熱帯・亜熱帯島嶼河川生態系における淡水産貝類相の維持・管理に重要な役割を果たすと考えられる。