

# 琵琶湖から現生カワニナの3新種を発見

## —古代湖における巻貝の種多様性を再評価—

### 概要

日本の中央に位置する琵琶湖で爆発的な種の多様化を遂げた淡水性巻貝のカワニナ属は、各種が湖内の様々な環境に適応しています。ヤマトカワニナはその中で最も古く 1876 年に記載されました。琵琶湖の岩場に広く分布するヤマトカワニナには、成貝殻の表面に存在する彫刻の形や大きさが異なる型（地理的変異）が知られていました。

京都大学大学院理学研究科 澤田直人 博士課程学生、福家悠介 同博士課程学生の研究グループは、集団遺伝解析と形態解析、さらに記載時に用いられたタイプ標本の検討によって、これまでヤマトカワニナと考えられていた種の中に、3 種の学名がついていない未記載種が含まれることを明らかにしました。そしてこれらを実験室で飼育した新種トキタマカワニナ、チクブカワニナおよびコンペイトウカワニナとして記載し、ヤマトカワニナとその近縁種クロカワニナとともに、種の定義、識別点、分布域を明確化しました。これら 5 種は琵琶湖の岩場に適した種であると考えられ、粗い顆粒や縦方向の彫刻を有する黒っぽい成貝殻や太い色帯を持つ胎児殻、歯の先端が平たい歯舌によって特徴づけられます。本研究成果によりカワニナ属の分類学的問題の一端が解決され、琵琶湖のカワニナ属の種多様性や進化、種間の相互作用に関する知見が更新されました。

本研究成果は 2022 年 8 月 22 日に比較動物学の国際学術誌「Contributions to Zoology」にオンライン掲載されました。



図：左からヤマトカワニナ、クロカワニナ、トキタマカワニナ、チクブカワニナ、コンペイトウカワニナ。  
上段が成貝殻、下段が胎児殻。

## 1. 背景

ゲンジボタルの幼虫が餌とすることで知られている淡水生巻貝のカワニナ属 *Semisulcospira* は、琵琶湖で爆発的な種多様化を遂げた貝類です。約 400 万年の歴史をもつ古代湖である琵琶湖は水深が深く、河川と比較して多様な環境を持ち、各種のカワニナがその環境に適応しています。1876 年に記載されたヤマトカワニナ *Semisulcospira niponica* は、琵琶湖固有の 16 種のカワニナ属の中で最初に記載された種です。このカワニナは湖岸や離島の岩場に生息し、表面に粗い顆粒を持つ黒っぽい成貝殻によって他種と区別されます。

ヤマトカワニナには湖岸に生息し、小さな顆粒を持つ通常の型（顆粒型）に加えて、湖岸で顆粒が連結する型（縦肋型）と、竹生島や多景島などの離島で顆粒が大きく発達する型（*biwae* 型）の 3 つの異なる彫刻型が知られていました。*biwae* 型は 1879 年に *Semisulcospira biwae*（以下 *biwae*）として記載され、その後はヤマトカワニナの種内変異とされています。しかし *biwae* の学名の基準となる 1879 年の論文で使用された標本（以下タイプ標本）は行方不明となっており、標本に基づいてヤマトカワニナと *biwae* の関係が検証されないまま現在の分類体系が構築されています。またヤマトカワニナのタイプ標本がどの彫刻型を持つのかさえ明らかにされていません。そこで本研究では *biwae* のタイプ標本の検索を行うとともに、2 種のタイプ標本とヤマトカワニナの 3 つの彫刻型の関係を検討しました。

## 2. 研究手法・成果

はじめにヤマトカワニナの 3 つの彫刻型が同種であるのか、それとも複数種を含むのかを検証しました。ヤマトカワニナの 3 彫刻型とヤマトカワニナの近縁種であるクロカワニナ *Semisulcospira fuscara* の間の遺伝的関係を推定するために、これらを琵琶湖とその下流に位置する瀬田川の 16 地点から採集し、MIG-seq 法<sup>\*1</sup>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的集団構造解析を行いました。その結果、ヤマトカワニナの顆粒型と縦肋型はそれぞれ独立した遺伝構造を有していることが明らかとなりました。また *biwae* 型は異なる遺伝構造を持つ 2 集団で構成され、ヤマトカワニナの 3 彫刻型には 4 種が含まれることが判明しました。次にこれら 4 種とクロカワニナの殻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<sup>\*2</sup>）を用いた判別分析を行い、成貝殻の彫刻型や角度および殻口のうねりの大きさが 5 種の判別に有用であることを突き止めました。

上記の解析によって、従来ヤマトカワニナと認識されていた種は 4 種から構成されることが分かりました。しかし 4 種の学名を決定するためには、どれが「真の」ヤマトカワニナおよび *biwae* であるのかを特定しなければなりません。そこでイギリスのロンドン自然史博物館に所蔵されていたヤマトカワニナのタイプ標本とドイツのセンケンベルグ自然博物館から発見した *biwae* のタイプ標本の検討を行いました。さらに判別分析によって、2 種のタイプ標本と野外で採集した 5 種の標本の形態的類似性を予測しました。その結果、ヤマトカワニナと *biwae* のタイプ標本の両方がヤマトカワニナの顆粒型に最も近い殻形態を有することが判明しました。したがって、これまで顆粒型と呼ばれていた種が「真の」ヤマトカワニナであり、*biwae* はヤマトカワニナの新参異名と考えられました。また縦肋型および *biwae* 型と呼ばれていた 3 種は学名がついていない未記載種と考えられ、それぞれ新種トキタマカワニナ *Semisulcospira watanabei*、チクブカワニナ *Semisulcospira nakanoi*、コンペイトウカワニナ *Semisulcospira salebrosa* として記載されました。本研究で検討された 5 種の分布域と識別点は以下のように明確化されました。

### ① ヤマトカワニナ *Semisulcospira niponica* (Smith, 1876)

琵琶湖南部を中心に沿岸と瀬田川の上流部に広く分布します。成貝殻が太い三角形で中程度の大きさであるこ

とや、表面の小さな顆粒、殻口のうねりが小さいことが特徴です。

#### ② トキタマカワニナ *Semisulcospira watanabei* Sawada in Sawada & Fuke, 2022

琵琶湖の北部から中部の離れた4地点で生息が確認されています。太い三角形で小さい成貝殻や、連結して縦肋化する顆粒、小さい殻口のうねりによって他種と区別されます。新しい学名は1990年代に琵琶湖のカワニナ属の分類学的研究に尽力した故渡辺直博士へ献名されました。新しい和名はこのカワニナが琵琶湖で離散的に分布し、野外調査時に「ときたま」見つかることに由来します。

#### ③ チクブカワニナ *Semisulcospira nakanoi* Sawada in Sawada & Fuke, 2022

分布域は琵琶湖沖合の竹生島と沿岸の港の2箇所に限定されています。太い三角形で大きい成貝殻や、大きく発達する顆粒、中程度の殻口のうねりによって特徴づけられます。新しい学名は本研究に多くの助言をいただいた中野隆文博士へ献名されました。和名はこのカワニナのタイプ産地が竹生島であることに由来します。

#### ④ コンペイトウカワニナ *Semisulcospira salebrosa* Sawada in Sawada & Fuke, 2022

沖合の白石島と多景島の2箇所にのみ分布します。太い三角形で大きい成貝殻や、大きく発達する顆粒、大きな殻口のうねりを有します。新しい学名と和名はこのカワニナが成貝殻の表面に金平糖のような大きな顆粒を持つことに由来します。

#### ⑤ クロカワニナ *Semisulcospira fuscata* Watanabe & Nishino, 1995

琵琶湖の北部と余呉湖に分布します。成貝殻が大きく細長い点や、顕著な顆粒と殻口のうねりを持たない点で他種と区別されます。

ヤマトカワニナは従来、琵琶湖の岩場であれば、どこにでも生息する普通種だと考えられていましたが、実際にそのような分布を示すのは「真の」ヤマトカワニナのみでした。本研究で行われた分類の更新によって、ヤマトカワニナと混同されていたトキタマカワニナ、チクブカワニナ、コンペイトウカワニナは、琵琶湖の中でも分布域が狭く限定されている稀少種であることが明らかとなり、これまで見落とされていた琵琶湖のカワニナ属の稀少性や多様性が再評価されました。また5種は共通して岩場を好むにもかかわらず、複数種が共存する地点は少なく、単一種が優占する場所と複数種が共存する場所では殻の彫刻型の出現頻度が異なっていました。したがって5種の共通祖先は岩場に進出した後に種分化を遂げており、5種の現在の分布や殻形態は種間の相互作用の影響を受けていることが示唆されました。さらにチクブカワニナは沖合の竹生島と沿岸の港にまたがる奇妙な分布を示し、これらの生息地の間では漁船の往来があることから、カワニナの分布が人間の活動によって攪乱されている可能性が指摘されました。

### 3. 波及効果、今後の予定

本研究により、模式標本の検討の重要性が再確認されたとともに、カワニナ属が抱えていた分類学的問題の一端が解決され、琵琶湖のカワニナ属の種多様性や稀少性に関する知見が更新されました。しかしながら琵琶湖のカワニナ属には、そのタイプ標本の所在や遺伝的關係が不明な種が依然残されており、今後そのような種を対象としたタイプ標本の搜索および遺伝的關係の検討が必要であると考えられます。

### 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) および、水産無脊椎動物研究所 育成研究助成 (IKU 2021-01) 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) を大量に取得する手法。

※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。

### <研究者のコメント>

琵琶湖のカワニナ属は未解決の分類学的問題に加え、その種多様性の創出や種間の相互作用に関する興味深い問題を提示してくれます。著者らは今後も様々な方面からカワニナ属が抱える難問の解明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：Diversification in ancient Lake Biwa: integrative taxonomy reveals overlooked species diversity of the Japanese freshwater snail genus *Semisulcospira* (Mollusca: Semisulcospiridae) (古代湖琵琶湖での多様化：統合分類法によるカワニナ属 *Semisulcospira* (軟体動物門：カワニナ科) の見落とされていた種多様性の解明)

著者：Naoto Sawada, Yusuke Fuke

掲載誌：Contributions to Zoology DOI：10.1163/18759866-bja10035

### <参考図表>

本研究で確認された5種の生息地点。

