

琵琶湖から現生カワニナの2新種を発見

—140年にわたる分類の混乱を解決—

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。琵琶湖のカワニナ属では1800年代に記載された古い種のカワニナ属の分類が混乱していましたが、記載時に用いられたタイプ標本の検討が近年行われ、分類の見直しが進展しています。しかし古い種のうち *Semisulcospira decipiens* は唯一、見直しが行わ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、福家悠介 同博士課程学生の研究グループは、タイプ標本の検討と集団遺伝解析、形態解析によって、本来はイボカワニナに与えられるはずである *S. decipiens* の学名が、これまでタテヒダカワニナと呼ばれていた種に誤って与えられていたことを明らかにしました。さらにタテヒダカワニナの中に、2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。そしてこれらを新種ケショウカワニナおよびシノビカワニナとして記載し、カワニナ属7種の定義、識別点、分布域を明確化しました。さらに琵琶湖のカワニナ属が構成する2つの近縁種群をヤマトカワニナグループおよびナカセコカワニナグループとして再定義しました。本研究により琵琶湖産カワニナ属が抱えていた分類学の問題の大部分が解決され、本属の種多様性や形態進化に関する知見が更新されました。

本研究は2022年12月16日に系統分類学の国際学術誌「*Invertebrate Systematics*」にオンライン掲載されました。



図：左からケショウカワニナの成貝殻標本、シノビカワニナの成貝殻標本、シノビカワニナの生体。

1. 背景

卵胎生の淡水生巻貝のカワニナ属 *Semisulcospira* は琵琶湖で爆発的な種多様化を遂げており、日本に生息する 22 種のうち 19 種が琵琶湖の固有種です。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。琵琶湖では 1876 年から 1995 年にかけて、カワニナ属の新種記載と既知種の再検討が複数の研究者によって行われてきました。このような分類の改訂を行う際には、種の記載者がどのような形態の標本に対して学名を与えたのかを確認するために学名の基準となる標本（以下、タイプ標本）の検討を行うことが重要です。しかし 1800 年代に記載された「古い」種ではタイプ標本が現存するのか、どの博物館に保存されているのかが不明であったことから、これらの研究ではタイプ標本が調査されないまま研究が進められました。古い種のタイプ標本のいくつかは 2020 年代に再発見され、それまでの種の定義とタイプ標本の形態や生息環境に齟齬があることが指摘された結果、複数の古い種の定義が大幅に改訂されています。

近年の遺伝情報を用いた研究によって琵琶湖固有のカワニナ属は共通祖先を異にする 2 つの近縁種群（ハベカワニナグループ *S. habei*-group、タテヒダカワニナグループ *S. decipiens*-group）を構成することが明らかとなっています。タテヒダカワニナ *S. decipiens* は 1883 年に記載されたタテヒダカワニナグループ最古の種として知られており、顕著な彫刻のある細長い成貝殻を持つことが特徴とされていました。しかしタテヒダカワニナのタイプ標本はこれまでに分類学的に検討されていません。また遺伝情報に基づいて定義された 2 種群は形態的な判別点が定義されていません。そこで本研究ではタテヒダカワニナのタイプ標本を検討し、遺伝解析と形態解析を組み合わせることでタテヒダカワニナとその近縁種および 2 種群の再定義を行いました。

2. 研究手法・成果

はじめにスウェーデン自然歴史博物館に保存されていたタテヒダカワニナのタイプ標本を検討しました。その結果、タイプ標本の殻は現在タテヒダカワニナと定義されている種ほど細長くなく、むしろハベカワニナ *S. habei* に類似することが示唆されました。この結果に基づき、タイプ標本とハベカワニナの詳しい関係や、これまでタテヒダカワニナとされていた種の正体を突き止めるため、ハベカワニナ、タテヒダカワニナとそれらの近縁種を琵琶湖から採集し、遺伝解析と形態解析を行いました（図 1）。

カワニナ属の成貝殻は殻長が 30–40 mm 程度まで成長するのに対し、タテヒダカワニナのタイプ標本は殻長約 20 mm の幼貝でした。カワニナ属は成長に伴って殻形態が変化する性質を持ち、同種であっても幼貝殻と成貝殻の形態が異なる場合があることが知られています。そこで幼貝殻どうしの形態を比較するため、タテヒダカワニナのタイプ産地と推定される大津市真野川の沖合から複数種の殻長 20 mm 前後の幼貝を採集しました。そして遺伝情報を用いて幼貝の種を同定し、タイプ標本との形態比較を行いました。種同定には 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的集団構造解析を用い、下記の他産地から得られた成貝との遺伝構造の比較によって同定を行いました。形態比較の結果、タテヒダカワニナのタイプ標本は殻の角度や巻数から、タイプ産地から得られた幼貝のうち、これまでハベカワニナと呼ばれていた種（後述のイボカワニナ）に最も類似すると推測されました（図 2）。

さらにハベカワニナ、タテヒダカワニナとそれらの近縁種を再定義するため、琵琶湖の 29 地点からハベカワニナグループの 7 種とタテヒダカワニナグループの 4 種を採集し、遺伝解析と形態解析を行いました（図 3）。その結果、ハベカワニナグループでは独立した遺伝構造を持つ 4 集団が認識され、ハベカワニナが琵琶湖と宇治川で異なる集団を形成すること、タテヒダカワニナのタイプ産地で得られたハベカワニナとイボカワニナ *S. multigranosa*、ヤマグチカワニナ *S. habei yamaguchi*、フトマキカワニナ *S. dilatata* が単一の集団を形

成することが明らかとなりました。タテヒダカワニナグループでは5集団が識別され、これまでタテヒダカワニナと呼ばれていた種とオオウラカワニナ *S. ourense* (後述の *S. ourensis*) が琵琶湖の中南部と北部でそれぞれ単一の集団を形成すること、ナカセコカワニナ *S. nakasekoeae* とナンゴウカワニナ *S. fluvialis* が単一の集団を形成すること、学名が付けられていない2集団が存在することが判明しました。遺伝集団間の形態差異を検出するために、機械学習(ランダムフォレスト法^{*2})を用いた殻形態の判別分析と歯舌形態の比較を行いました。その結果、ハベカワニナグループの4集団には胎児殻の彫刻が、タテヒダカワニナグループの5集団には成貝殻の伸長率や角度、歯舌の形態が判別に有用であることが突き止められ、各遺伝集団は独立種であると考えられました。また岩礁底、砂底、泥底といった多様な底質に生息する種では、同一種内でも底質によって成貝殻の彫刻数や巻数、歯舌形態が顕著に異なることが明らかとなりました(図4、5)。さらにナカセコカワニナでは成貝殻の太さや伸長率が水流の強度に関連することが分かりました。

上記の解析に基づき、これまでタテヒダカワニナと呼ばれていた種に与えられていた *S. decipiens* の学名は、琵琶湖でハベカワニナと呼ばれていた種に与えるのが適切であることが明らかとなりました。ハベカワニナ自体も琵琶湖と宇治川で別種に分化しており、ハベカワニナのタイプ産地が宇治川であること、*S. decipiens* とイボカワニナ *S. multigranosa* が同種であると判断されたことから、琵琶湖にイボカワニナ *S. decipiens* が、宇治川にハベカワニナ *S. habeii* が分布すると結論付けられました。またこの改訂によって *S. decipiens* の学名を有するイボカワニナがタテヒダカワニナグループ *S. decipiens*-group ではなく、ハベカワニナグループ *S. habeii*-group に所属するという複雑な対応関係が生じました。そこで琵琶湖のカワニナの2種群名と構成種の関係を整理するため、国際動物命名規約の種の集群に関する条文(条6.2 および例)に従い、各種群の最も古い構成種の学名を冠してハベカワニナグループをヤマトカワニナグループ *S. niponica*-group へ、タテヒダカワニナグループをナカセコカワニナグループ *S. nakasekoeae*-group へと改訂しました。さらに学名がついていない2種は未記載種と考えられたことから、それぞれ新種ケシヨウカワニナ *S. elongata*、シノビカワニナ *S. cryptica* として記載しました。琵琶湖のカワニナの2種群と、本研究で検討された9種のうち、十分な数の標本が検討された7種の分布域と識別点は以下のように改訂、明確化されました。

1. ヤマトカワニナグループ *Semisulcospira niponica*-group

螺層角16度以上の太い成貝殻と6本以下の少ない殻底部の彫刻(以下、殻底肋)および、尖った顆粒を持つ胎児殻によってナカセコカワニナグループや同属の他種から区別されます。ヤマトカワニナ *S. niponica*、イボカワニナ、カゴメカワニナ、クロダカワニナ *S. kurodai*、ハベカワニナ、タテジワカワニナ、クロカワニナ *S. fuscata*、トキタマカワニナ *S. watanabei*、チクブカワニナ *S. nakanoi*、コンペイトウカワニナ *S. salebrosa* の10種で構成されます。

1-1. イボカワニナ *Semisulcospira decipiens* (Westerlund, 1883)

本研究以前はハベカワニナ *S. habeii* として扱われていました。滋賀県の固有種で琵琶湖全域の沿岸と沖合、離島、瀬田川、琵琶湖流入河川や内湖の岩礁底、転石底、砂底、泥底に広く分布します。成貝殻が大型で細長い三角形かつ縦方向の彫刻(以下、縦肋)数が17本前後と中程度で、1本の顕著な横方向の彫刻(以下、螺肋)と1列の顆粒列を持つ胎児殻が特徴です。成貝殻の彫刻は集団ごとに多様で、顕著な集団と全く存在しない集団が観察されています。泥底では成貝殻と胎児殻が大きく、尖った歯舌(側歯)先端を持ち、砂底では体サイズがより小さく、岩礁底では歯舌先端が平たくなる傾向があります(図4)。イボカワニナ *S. multigranosa*、ヤマグチカワニナ、フトマキカワニナは本種の新参異名であると判断されました。

1-2. ハベカワニナ *Semisulcospira habei* Davis, 1969

宇治川の転石底の3地点で生息が確認されている京都府の固有種です。大型の細長い三角形で20本程度の縦肋を持つ成貝殻と、1本の顕著な螺肋と2列以上の顆粒列を持つ胎児殻によって他種と区別されます。

2. ナカセコカワニナグループ *Semisulcospira nakasekoeae*-group

螺層角15度以下の細い成貝殻と6本以下の少ない殻底肋および、滑らかな顆粒または縦肋を持つ胎児殻によってヤマトカワニナグループや同属の他種から区別されます。ナカセコカワニナ、モリカワニナ *S. morii*、タテヒダカワニナ、オオウラカワニナ、シライシカワニナ *S. shiraishiensis*、タケシマカワニナ *S. takeshimensis*、サザナミカワニナ *S. davisii*、ケショウカワニナ、シノビカワニナの9種で構成されます。

2-1. タテヒダカワニナ *Semisulcospira arenicola* Watanabe & Nishino, 1995

本研究以前はタテヒダカワニナ *S. decipiens* として扱われていました。滋賀県の固有種で琵琶湖中南部の沿岸と沖合の岩礁底、砂底、泥底に広く分布します。成貝殻が中型で非常に細長く、縦肋数が16本前後と中程度であることから他種との判別が可能です。成貝殻の彫刻は集団ごとに多様で、顕著な集団と全く存在しない集団が観察されています。泥底では成貝殻の縦肋が多く、岩礁底では顕著に少なくなる傾向があります(図5)。

2-2. ナカセコカワニナ *Semisulcospira nakasekoeae* (Davis, 1929)

滋賀県、京都府、大阪府の固有種で瀬田川、宇治川、淀川、琵琶湖疏水の転石底、砂底、泥底で生息が確認されています。中型で太く、大きな伸長率を持つ成貝殻と、中程度の大きさで顕著な縦肋を有する洋梨型の胎児殻によって他種と区別されます。強い水流を受ける場所では成貝殻が球状になり、弱い場所では細長くなる傾向があります(図5)。ナンゴウカワニナは本種の新参異名であると判断されました。

2-3. オオウラカワニナ *Semisulcospira ourensis* Watanabe & Nishino, 1995

本種は *S. ourense* として記載されましたが、属名「*Semisulcospira*」は女性形の複合語であるのに対し、種小名「*ourense*」は中性形の形容詞です。国際動物命名規約の種階級群名の性に関する条文(条31.2および34.2)では、形容詞の種小名の性は属名に一致するよう変更しなければならないと規定されていることから、本種の種小名を女性形の「*ourensis*」に変更しました。

滋賀県の固有種で琵琶湖北部の沿岸と離島の岩礁底、転石底、泥底に広く分布します。成貝殻が中型で非常に細長く、14本程度の縦肋を持つことから他種との判別が可能です。従来、小さな胎児殻を有することが種の特徴とされていましたが、本研究によって胎児殻形態は判別に有効ではないことが明らかとなりました。泥底では成貝殻の縦肋が多く、岩礁底では少なくなる傾向が見られます。

2-4. ケショウカワニナ *Semisulcospira elongata* Sawada in Sawada & Fuke

琵琶湖北中部の沿岸と沖合の4地点の砂底、泥底で生息が確認されている滋賀県の固有種です。成貝殻が大型で非常に細長く、縦肋が約20本と多いこと、歯舌先端が尖ることから他種との判別が可能です。成貝殻の彫刻は個体ごとに多様で、顕著な個体とほとんど存在しない個体が出現します。新しい学名は本種の成貝殻が非常に細長いことに由来します。新しい和名は本種の成貝殻が艶やかで「化粧」をしたように美しいこと、また多様な成貝殻の彫刻によって他種に化けて(化生)、これまで存在が認識されていなかったように思われるこ

とに由来します。本研究以前はタテヒダカワニナやイボカワニナと混同されていました。

2-5. シノビカワニナ *Semisulcospira cryptica* Sawada in Sawada & Fuke

滋賀県の固有種で琵琶湖の北部の沿岸と離島の2地点の岩礁底、泥底で生息が確認されています。成貝殻が大型で細長く、縦肋が15本前後と少ないこと、歯舌先端に丸い箇所があることから他種との判別が可能です。泥底では成貝殻の縦肋が多く、岩礁底では少なくなる傾向が観察されています(図5)。新しい学名と和名は著者の知る限り、これまでに本種が文献上一度も扱われておらず、その身を隠していたように感じられることに由来します。

本研究で行われた分類の更新によって、ハベカワニナやシノビカワニナの分布域が琵琶湖水系の中でも狭く限定されてい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。またヤマトカワニナグループとナカセコカワニナグループでは近縁種間で見られる形態差異や分布パターンが異なり、底質と形態の関連パターンが種間で異なることから、各種群および各種が単一の水系で独自の形態変化および種分化、分散を経験したことが示唆されました。さらに2種群で琵琶湖とその下流河川に別種が分布していることから、止水環境と流水環境の存在がカワニナ属の種多様性増大に貢献したことが推測されました。

3. 波及効果、今後の予定

本研究により、140年にわたって琵琶湖のカワニナ属が抱えていた分類学的問題の大部分が解決され、各種の実態がより明確になるとともに種多様性や形態変異に関する知見が更新されました。遺伝的、形態的な証拠に基づいて適切に種の境界を引き直すことで、カワニナの生き様や変異と進化のパターンの多様性を深く理解することができるようになります。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改訂の好例であり、本研究を地盤に古代湖における適応放散というカワニナが有する興味深い進化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) 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>

短い触覚を振り回しながら琵琶湖を這い回るつぶらな瞳のカワニナたち。眺めるだけで日々の疲れも吹き飛び

ます。私の「推し」であり、研究を進めることが「推し活」といっても過言ではありません。琵琶湖のように狭い範囲で多種のカワニナを観察できる場所は他になく、カワニナで見られる爆発的な種分化は世界的にも珍しい現象です。しかし彼らの生息環境は外来の水草や湖底の貧酸素化によって悪化しており、多くのカワニナが絶滅の危機にさらされています。この研究がカワニナの興味深さ、琵琶湖のかけがえなさを知り、カワニナを推していただくきっかけとなれば幸いです。(澤田)

<論文タイトルと著者>

タイトル：Systematic revision of the Japanese freshwater snail *Semisulcospira decipiens* (Mollusca: Semisulcospiridae): Implications for diversification in the ancient Lake Biwa (琵琶湖産淡水巻貝タテヒダカワニナ *Semisulcospira decipiens* (軟体動物門：カワニナ科) の分類学的再検討：古代湖における種多様化への洞察)

著者：Naoto Sawada, Yusuke Fuke

掲載誌： *Invertebrate Systematics*

DOI: <https://doi.org/10.1071/IS22042>

< 参考図表 >

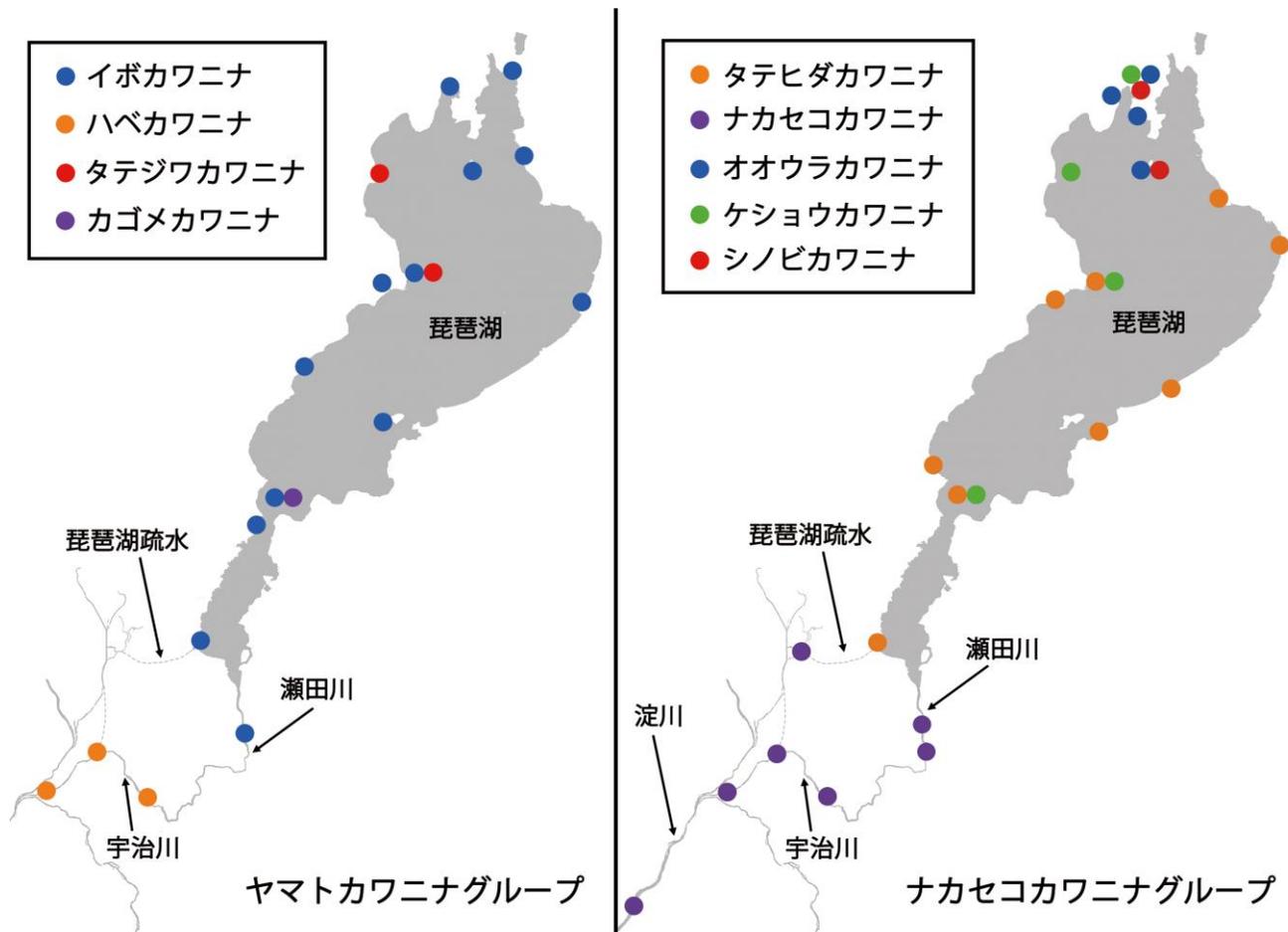


図 1：本研究で検討された琵琶湖産カワニナ属 9 種の分布図。

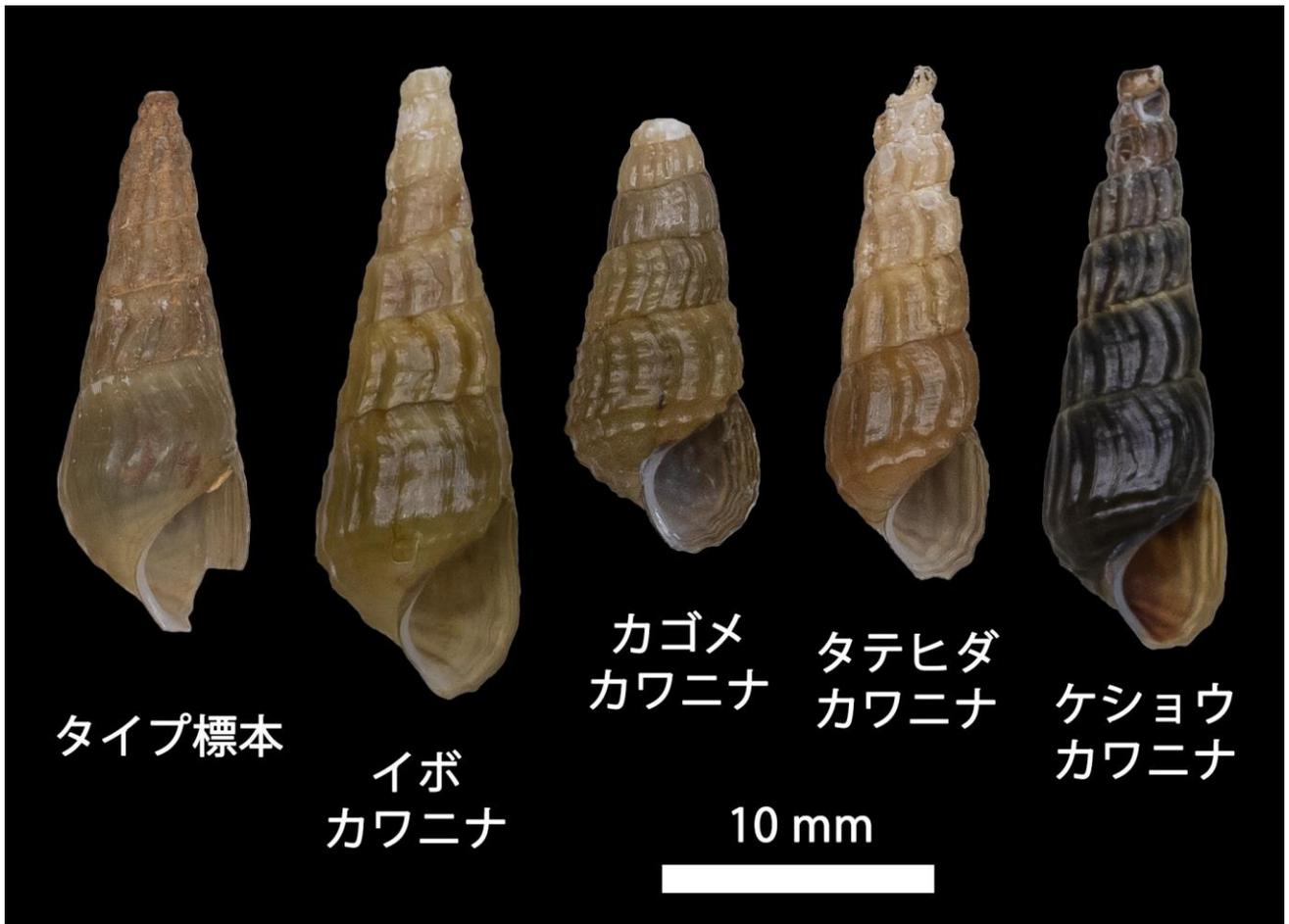


図 2 : *Semisulcospira decipiens* のタイプ標本と *S. decipiens* のタイプ産地（大津市真野川沖）から新たに得られたカワニナ属 4 種の幼貝。

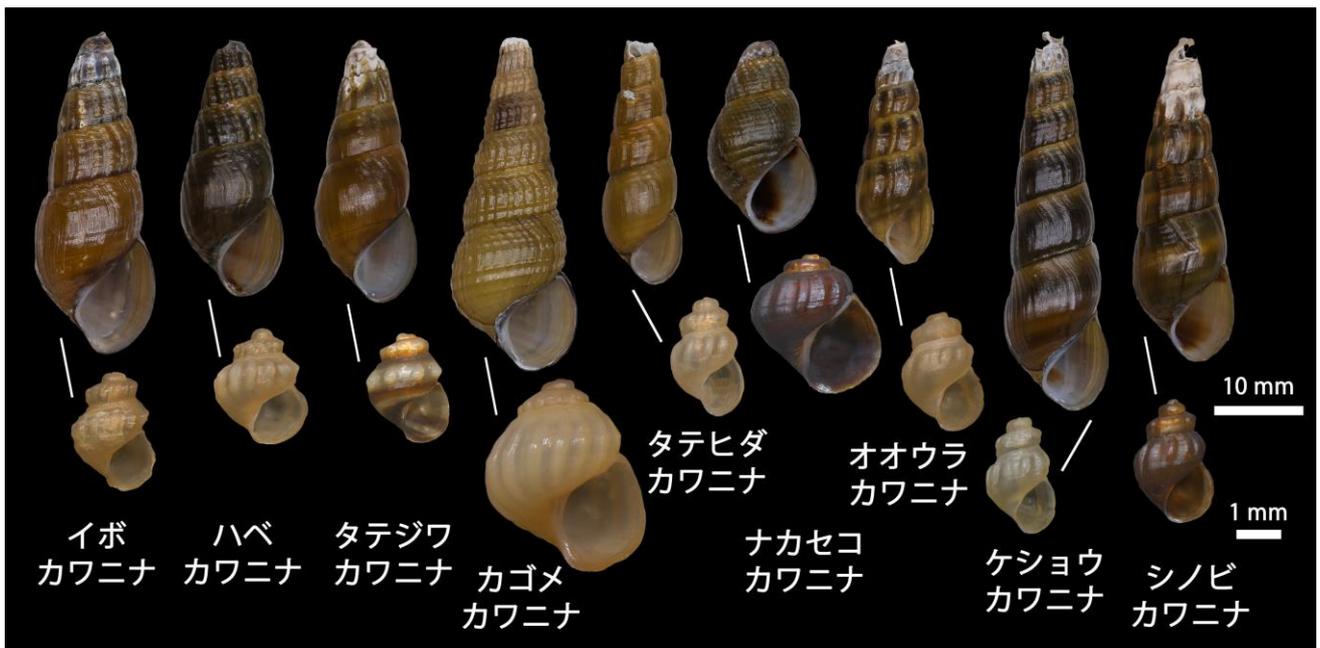


図 3 : 本研究で検討された琵琶湖産カワニナ属 9 種の標本。上段が成貝殻、下段が胎児殻。

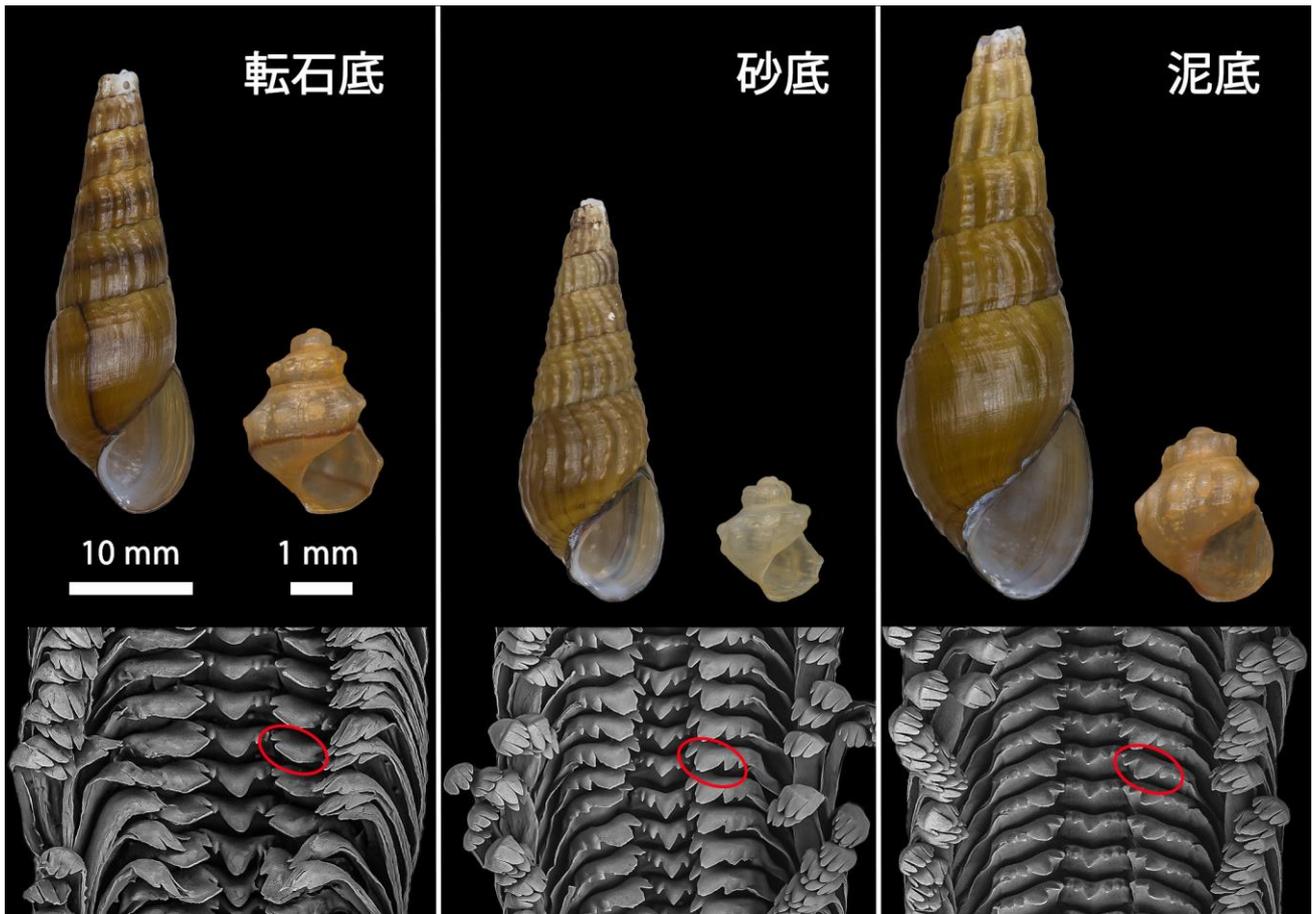


図 4：異なる底質から得られたイボカワニナ。上段が成貝殻と胎児殻、下段が歯舌。赤丸で囲まれた部位が歯舌（側歯）先端。

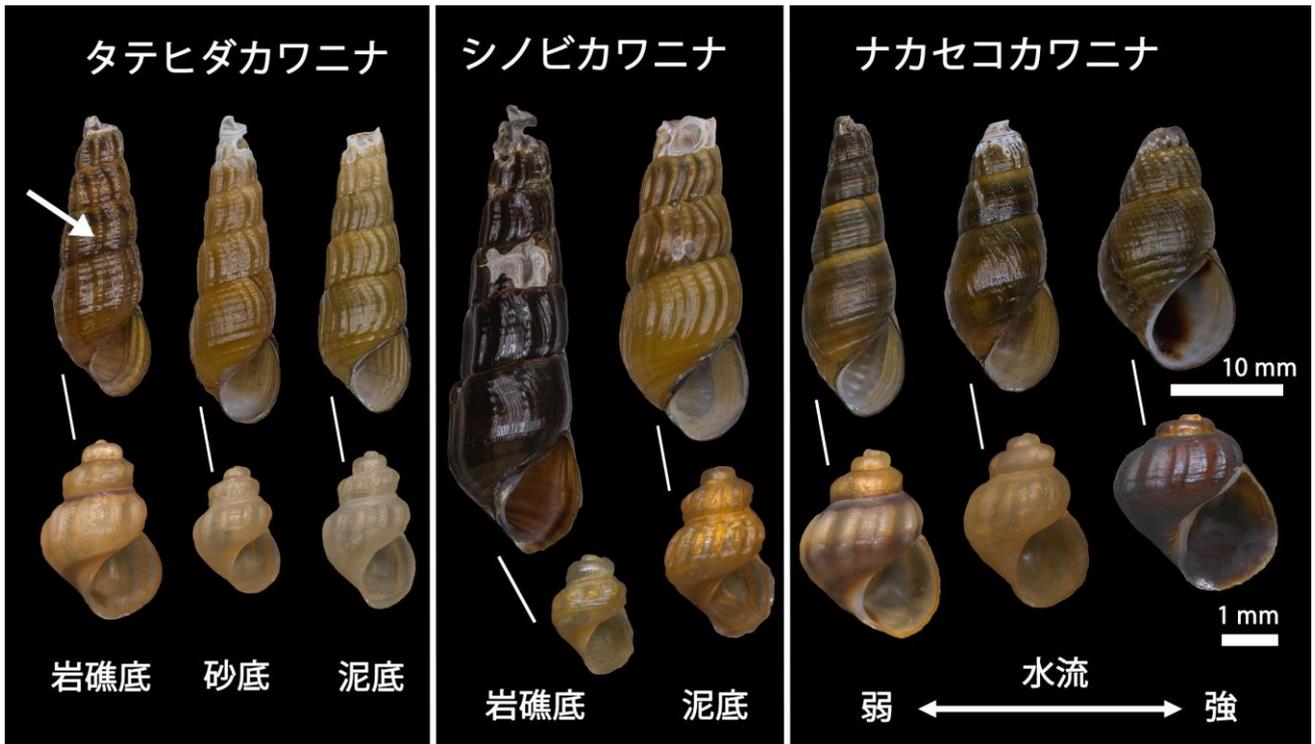


図5：異なる底質から得られたタテヒダカワニナ、シノビカワニナと異なる水流強度の環境から得られたナカセコカワニナ。上段が成貝殻、下段が胎児殻。殻への矢印は縦肋（縦方向の彫刻）を指す。