

十脚甲殻類における遺伝的種内分化

張 成年 (東北大学農学部)

Intraspecific Genetic Diversity in Decapod Crustacea

Seinen CHOW

近年、水産動物においても遺伝子資源としての種及びその地域集団(分集団)が重要視されてきている。多くの種はいくつかの分集団から構成されていると考えられる。異なる地域集団の間にはさまざまな程度の遺伝子頻度組成の違いが認められ、さらに形態形質の差異が認められることがある。このような差異は種々の隔離要因と遺伝子型の選択によってもたらされるものと考えられる。地域集団の分化について、形態、生態、生理さらには分子レベルからの研究は着実に蓄積しつつあり、これらの要素を兼ね具えた複合的研究の重要性は認識されているところである。

アイソザイム遺伝子群を標識とした遺伝的種内分化の程度は遺伝子頻度から求めた遺伝的距離あるいは、全体の遺伝的変異量のうち地域集団間の違いによって生じる変異の割合を表す G_{ST} として推定できる。

日本のみならず、魚介類の種苗放流、移植が頻繁に行われるようになり、一部では過去にはあった地域集団が移植放流のためその地域の特徴を失ってしまった可能性も示唆されている。¹⁾ このような背景のもとで、地域集団の遺伝的関係についての情報は、水産資源の保全管理に重要である。さらに、形態、形質の分化が遺伝的種内分化に関連性がみられることが予想されるので、水産における遺伝子資源の開発の一助となりうると考えられる。

筆者は、十脚甲殻類を対象にして、アイソザイ

ム遺伝子頻度から推定した種による遺伝的種内分化の程度と移動能力との関係、地域集団間での成長の差異、形態的差異を明らかにしてきた。^{2,3,4,5)}

本稿では、1)種による遺伝的種内分化の差異とその生息域の特徴との関連、2)遺伝的種内分化に影響している要因、3)遺伝的種内分化といくつかの形質的種内分化との関連について述べる。

1) 遺伝的種内分化と生息域の特徴との関連

遺伝的種内分化の程度を表す尺度として、全体の遺伝的変異量のうち地域集団間の違いによって生じている変異の割合を表す G_{ST} (Coefficient of gene differentiation)⁶⁾を用いた。 G_{ST} は次の式で求められる。

$$G_{ST} = D_{ST} / H_T$$

$$D_{ST} = H_T - H_s$$

ここでは H_T は集団全体の平均ヘテロ接合体率であり、調査した全ロットからの平均遺伝子頻度から求める。 H_s は集団内の平均ヘテロ接合体率であり、ロットごとの平均ヘテロ接合体率を合計しロット数で平均したものである。

3ロット以上の標本が調査されている22種について、 H_T 、 H_s 、 G_{ST} を算出した結果をTable 1に示す。各種は3つのグループに類別される。すなわち、海産種(一生を海域で過ごす種)、両側回遊種(河川に生息し、浮遊幼生期をもつ種)、陸封種(湖沼に生息、あるいは浮遊幼生期をもたない種)である。

十 圓 甲 殼 類 に お け る 遺 傳 的 多 様 性 の 地 域 間 差 異

Table 1. Comparison of gene differentiation among local populations of various decapod species.

Species	No. of		H_T	H_S	G_{ST}
	loci	lots			
Marine					
<i>Penaeus aztecus</i> ²¹⁾	24	4	0.091	0.089	0.022
<i>Penaeus duorarum</i> ²¹⁾	24	4	0.085	0.084	0.012
<i>Penaeus setiferus</i> ²¹⁾	24	4	0.071	0.070	0.014
<i>Penaeus japonicus</i> ⁵⁾	19	3	0.044	0.044	0.000
<i>Palaemon adspersus</i> ²²⁾	18	5	0.082	0.074	0.098
<i>Palaemon squilla</i> ²²⁾	18	5	0.074	0.071	0.041
<i>Palaemon macrodactylus</i> ²⁾	15	3	0.080	0.080	0.000
<i>Palaemon serenus</i> ²³⁾	24	4	0.072	0.070	0.028
<i>Jasus edwardsii</i> ²⁴⁾	30	5	0.014	0.014	0.000
<i>Panulirus ornatus</i> ²⁵⁾	31	5	0.028	0.028	0.000
<i>Panulirus marginatus</i> ²⁶⁾	46	6	0.014	0.014	0.000
<i>Homarus americanus</i> ¹¹⁾	30	5	0.053	0.044	0.170
<i>Erimacrus isenbeckii</i> ⁵⁾	17	6	0.027	0.026	0.037
		mean	0.057	0.054	0.032
		±SD	0.028	0.027	0.050
Anadromous					
<i>Palaemonetes australis</i> ²³⁾	24	4	0.091	0.073	0.198
<i>Palaemon paucidens</i> (A type) ⁴⁾	15	3	0.093	0.079	0.177
<i>Palaemon paucidens</i> (B type) ⁴⁾	15	8	0.084	0.081	0.036
<i>Macrobrachium nipponense</i> ²⁾	15	4	0.065	0.056	0.123
<i>Macrobrachium formosense</i> ²⁾	15	4	0.064	0.062	0.031
<i>Macrobrachium japonicum</i> ²⁾	15	4	0.036	0.036	0.000
<i>Eriocheir japonica</i> ⁵⁾	18	5	0.046	0.043	0.065
		mean	0.068	0.061	0.090
		±SD	0.022	0.018	0.077
Landlocked					
<i>Palaemon paucidens</i> (A type) ⁴⁾	15	9	0.142	0.107	0.246
<i>Macrobrachium nipponense</i> ²⁾	15	4	0.037	0.029	0.216
<i>Orconectes propinquus</i> ²⁷⁾	22	6	0.071	0.053	0.254
<i>Orconectes immunis</i> ²⁷⁾	17	3	0.036	0.029	0.194
		mean	0.072	0.055	0.228
		±SD	0.050	0.037	0.028

全体の平均ヘテロ接合体率 (H_T) は 0.014 - 0.142、集団内平均ヘテロ接合体率 (H_s) は 0.014 - 0.107 であり、遺伝的変異の保有量は種によって大きく異なっていることがわかる。 G_{ST} に関しては、海産種が 0 - 0.17、平均 0.032、両側回遊種が 0 - 0.198、平均 0.098、陸封種が 0.194 - 0.254、平均 0.228 と、海産種から陸封種になるにしたがって G_{ST} が大きくなる傾向がみられた。この傾向は、魚類の遺伝的種内分化について再検討した結果⁷⁾ と非常によく一致している。スジエビ A タイプ (*Palaemon paucidens* A type) とテナガエビ (*Macrobrachium nipponense*) でみられるように、同一種内においても両側回遊と陸封では G_{ST} の差異が見られる。このことは、地理的隔離の強度の違いが遺伝的分化の差異をもたらしたものと推測できる。しかし、海産種、両側回遊種の中でも顕著に高い遺伝的分化を示す種については、単に地理的隔離からだけでは説明できない。

2) 種内分化に影響している要因

Gyllensten⁷⁾ は、地理的障害のない海洋においても高い遺伝的分化を示す種、あるいは遡河

性のサケ類に分化程度の大きな違いが見られることについて、氷河期における海域の分断、分布しはじめてからの時間経過の違いにその原因を求めているが、本稿では単純に移動性という面から考察してみることにする。

アメリカウミザリガニ (*Homarus americanus*) という大型の海産種は大きな移動能力を持つであろうという印象に反して、移動範囲がかなり限られていることが標識放流の結果から示唆されている。⁸⁾ その後も、広範囲な標識放流、形態分析、生化学的分析の結果、沿岸浅海域群は移動範囲がせまい一方、沖合深海域群は季節的な大移動をすること、さらにこれらの群内でも地域差があることが報告されている。^{9,10,11)} この種でみられた高い遺伝的分化は、群間での移動習性のちがいを、そして浅海域群内での限られた移動範囲によるものと考えられる。これは、生殖隔離のひとつであるといえる。¹²⁾ スジエビ (*Palaemon paucidens*) の A、B タイプ間にも生殖隔離がはたらいっていることが示唆されているので、^{4,13)} 別種として取り扱うのが妥当と考えられる。両タイプを同種とする

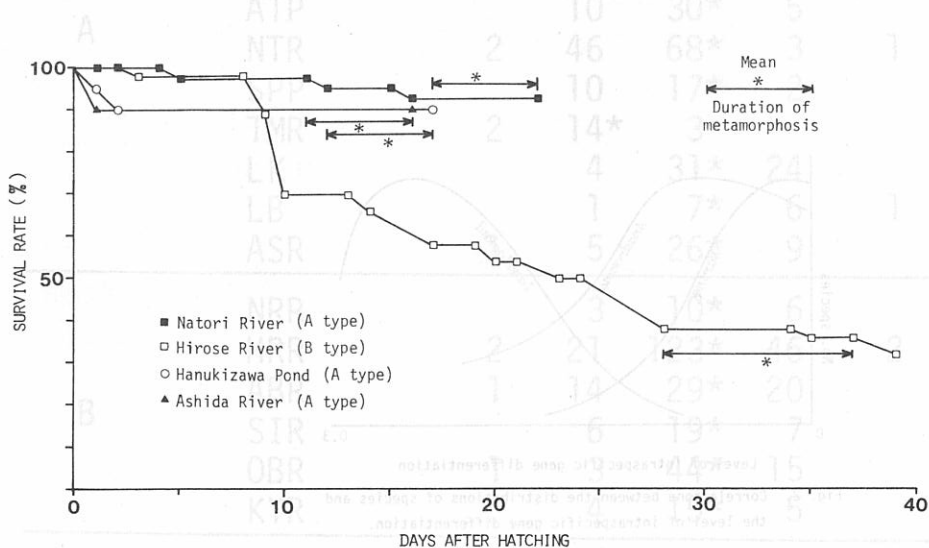


Fig. 1. Survival and metamorphosis of zoea larvae derived from four local populations.

と、両側回遊の11集団で G_{ST} は0.310にはねあがる。タイプ内では、Aタイプが0.177、Bタイプが0.036というように、生態的に区別できないにもかかわらず顕著な差異がみられる。河川間の移動が浮遊幼生期に行われるとすれば、幼生の分散範囲は浮遊期間と塩分に対する耐性に大きく依存しているものと考えられる。Fig. 1に示したように、Aタイプの浮遊幼生期間の平均は16日であるのに対して、Bタイプのそれは2倍の33日であった。同様にテナガエビ属 (*Macrobrachium*) の3種のうちで、テナガエビ (*Macrobrachium nipponense*) の幼生は他の2種 (*M. formosense*, *M. japonicum*) の幼生に比べて浮遊期間が短く高塩分に対して弱いことが報告されている^{14,15)}。これらの生理生態の違いは、遺伝的分化の違いとよく一致しており、おそらく遺伝的分化に影響しているひとつの要因であろうと考えられる。地理的隔離の強度、種特異的な移動能力を考慮したうえで遺伝的分化の種ごとの分布をFig. 2に模式的に示した。海産種の分布は最も分化程度の低い範囲にピークが見られるが、回遊習性の違いや、限られた生態系に見られる例えば寄生的な

生活をするもの、のために分集団化が進み、比較的高い分化程度を示す種も少ないがみられる。両側回遊種の分布のピークは海産種よりもやや分化程度の高い範囲にずれるが、明瞭なピークは見られない。このことは、浮遊幼生期に海域を通して広く分散できる殆ど海産種と変わらない種から、海域を利用しない、あるいはできないような本質的には陸封種とみなしうる種までが含まれているからであろうと考えられる。一方、陸封種の分布のピークは分化程度が最も高い範囲に見られ、海産種、両側回遊種とは明らかに異なった分布を示す。このことは、地理的隔離が最も大きな要因であることを示しているが、分集団がそれぞれの生息域に分布してからの時間経過、その間の集団の大きさの変動も、推定された分化程度に影響するであろうし、さらに水域をはなれて移動できる種では分化は低くなることも予想できる。このように、移動能力だけでなく、距離、時間、選択という要因ももちろん関与しているにちがいないが、ここでは、アイソザイム遺伝子を中立とみなした上で推定した分化程度の種による差異が、移動という面からうまく説明できることを述べるにとどめる。

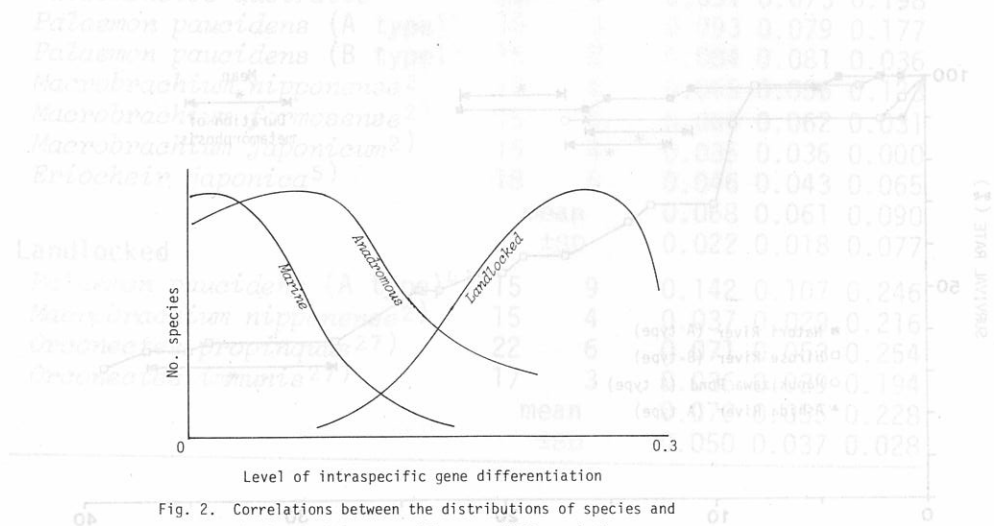


Fig. 2. Correlations between the distributions of species and the level of intraspecific gene differentiation.

3) 遺伝的分化といくつかの形態的分化

生理、生態、形態は、個体差、系統差、品種差として表される。その差異が育種素材として用いられてきた。ここでは、地域集団間での比較がなされている種をとりあげ、アイソザイム遺伝子頻度から推定した遺伝的分化程度と比較検討する。

Cooper and Uermann¹⁰⁾ は、アメリカウミザリガ (= *H. americanus*) において、沖合深海群の方が沿岸浅海群の個体に較べて、脱皮時の成長量が大きくまた脱皮頻度が高いことを示唆している。

また、多変量解析を用いた形態分析によって沖合群と沿岸群間、沿岸群内の地域間で差異が見い出されている。⁹⁾ 同様に、判別分析による形態分析と Esterase-アイソザイムの表現型によって、北大西洋のズワイガニ (*Chionoecetes opilio*) が、調査した範囲で2ないし4つの分集団に分けられることが示唆されている。¹⁶⁾ 生理的な面では、テナガエビ (*Macrobrachium nipponense*) 幼生の塩分に対する耐性と浮遊幼生期間に地域差があり (Fig. 3)、また、これらの地域間で幼生の大きさに

Table 2. Number of the upper rostrum teeth in each local population of *P. paucidens*.

Type	Abbreviated locality name	Teeth number				
		4	5	6	7	8
A	IHP		6	8*		
	HNP	3	38*	25	4	
	KMP	1	26*	23	4	
	HKP	1	6	21*	2	
	TTP		17	29*	2	
	ATP		10	30*	5	
	NTR	2	46	68*	3	1
	SPP		10	17*	2	
	TMR	2	14*	3		
	LK		4	31*	24	
	LB		1	7*	6	1
	ASR	1	5	26*	9	
	B	NRR		3	10*	6
HRR		2	21	123*	46	2
ABR		1	14	29*	20	
SIR			6	19*	7	
OBR		1	3	44*	15	
KYR		4	15*	5		

*Mode (cited from Chow *et al.*⁴⁾).

も有意差が見られている。¹⁷⁾ 日本の内水面にごく普通にみられるスジエビ (*Palaemon Paucidens*) では、よりはっきりとした遺伝的分化と形態的分化の相関が見られている。この種は以前より卵と幼生の大きさに非常に大きな地方変異が知られているが、^{18,19,20)} その後、遺伝的にAとBのタイプ

に分けられた。^{4,13)} さらに、Tables 2, 3に示したように、高いG_{ST}を示すAタイプでは、卵サイズ、額角指数に大きな地域差が見られる一方、低いG_{ST}を示すBタイプでは地域差が見られなかった。

Table 3. Mean egg volumes in each local population of *P. paucidens*.

Type	Abbreviated locality name	No. of individual	Mean egg volume mm ³ ±SD
A	IHP	4	0.956 0.075
	HNP	4	0.993 0.053
	HKP	1	0.860 0.061
	TTP	14	0.998 0.111
	ATP	3	0.991 0.010
	NTR	24	0.975 0.186
	TMR	1	0.946 0.066
	LK	5	0.659 0.072
	LB	5	0.142 0.093
B	ASR	3	0.426 0.047
	KKR	5	0.520 0.038
	NRR	3	0.619 0.050
	HRR	25	0.497 0.068
	ABR	6	0.538 0.034

(cited from Chow *et al.* 4)).

七甲類における遺伝的種内分化

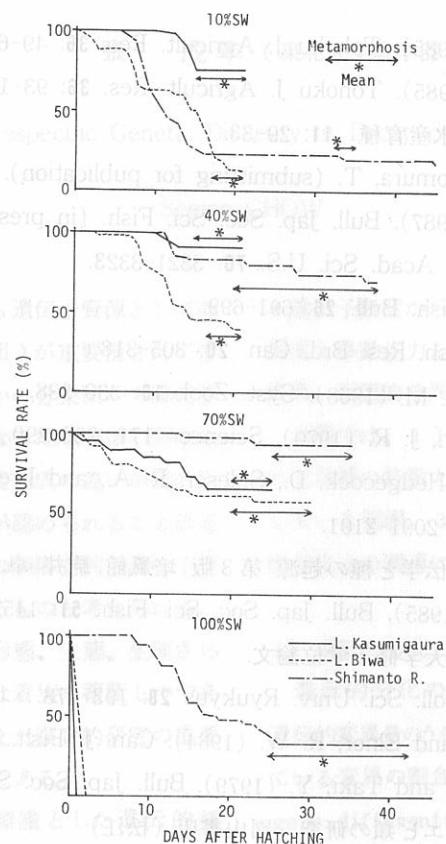


Fig. 3. Survival patterns of larval *M. nipponense* from three localities reared with sufficient feeding in different sea water dilutions (cited from Ogasawara *et al.* with some modification and abbreviation).

以上のように、アイソザイム遺伝子を標識として遺伝的分化程度をあきらかにすることは種々の経済的形質における遺伝的特性の分化を予測するために役立つことが強く示唆できる。また、形質における分化の程度は、その種の保有する全体の

遺伝的変異量の多寡と関連があるように思えるが、このことについては資料不足であり、今後の研究がまたれるところである。

本稿をまとめるにあたって終始御鞭達御指導戴いた東北大学農学部藤尾芳久教授に感謝致します。

参考文献は、七甲類を対象として、アイソザイ

ムをもちたい種)である。

文 献

- 1) Ozaki, H., and Fujio, Y. (1985). *Tohoku J. Agricult. Res.* **36**: 49-61.
- 2) Chow, S., and Fujio, Y. (1985). *Tohoku J. Agricult. Res.* **36**: 93-108.
- 3) 張成年・藤尾芳久 (1986). *水産育種* **11**: 29-33.
- 4) Chow, S., Fujio, Y., and Nomura, T. (submitting for publication).
- 5) Chow, S., and Fujio, Y. (1987). *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* (in press).
- 6) Nei, M. (1973). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.* **70**: 3321-3323.
- 7) Gyllensten, U. (1985). *J. Fish. Bull.* **26**: 691-699.
- 8) Wilder, D. G. (1963). *J. Fish. Res. Bd. Can.* **20**: 305-318.
- 9) Saila, S. B. and Flowers, J. M. (1968). *Syst. Zool.* **18**: 330-338.
- 10) Cooper, R. A., and Uzman, J. R. (1970). *Science* **171**: 288-290.
- 11) Tracey, M. L., Nelson, K., Hedgecock, D., Shleser, R. A., and Pressick, M. L. (1975). *J. Fish. Res. Bd. Can.* **32**: 2091-2101.
- 12) Dobzhansky, T. (1953). *遺伝学と種の起源* 第3版 培風館 駒井 卓・高橋隆平訳
- 13) Chow, S., and Fujio, Y. (1985). *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* **51**: 1451-1460.
- 14) 越塩俊介 (1977). 東京水産大学修士学位論文.
- 15) Shokita, S. (1979). *Bull. Coll. Sci. Univ. Ryukyus* **28**: 193-278.
- 16) Davidson, K., Roff, J. C., and Elner, R. W. (1984). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42**: 474-482.
- 17) Ogasawara, Y., Koshio, S., and Taki, Y. (1979). *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* **45**: 937-943.
- 18) 上田常一 (1969). *日本淡水エビ類の研究* 園山書店 (松江)
- 19) Nishino, M. (1980). *Jap. J. Limnol.* **41**: 185-202.
- 20) Nishino, M. (1984). *Lake Biwa Study Monogr.* **1**: 1-118.
- 21) Lester, L. J. (1979). *J. Hered.* **70**: 175-180.
- 22) Berglund, A., and Lagercrantz, U. (1983). *Mar. Biol.* **77**: 49-57.
- 23) Boulton, A., and Knott, B. (1984). *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* **35**: 769-783.
- 24) Smith, P. J., Mckoy, J. L., and Machin, P. J. (1980). *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.* **14**: 55-63.
- 25) Salini, J., Rintoul, G., Shaklee, J., and Phillips, B. (1985). *Torres Strait Fisheries Seminar* (11-14, Feb., 1985). A. K. Haines, G. C. Williams and D. Coates (eds).
- 26) Shaklee, J., and Samollow, P. B. (1984). *Fish. Bull.* **82**: 693-702.
- 27) Nemeth, S. T., and Tacey, M. L. (1979). *J. Hered.* **70**: 37-43.