

Jesogammarus 属 (甲殻綱：端脚目： キタヨコエビ科) の分類と系統

富川 光

(2007年10月4日受理)

Taxonomy and Phylogeny of the Genus *Jesogammarus* (Crustacea: Amphipoda: Anisogammaridae)

Ko Tomikawa

Abstract. A taxonomical review of the genus *Jesogammarus* (Crustacea: Amphipoda) is provided, listing 17 species in two subgenera as valid. In addition, phylogenetic relationships among species in the genus are mentioned.

Key words: taxonomy, phylogeny, *Jesogammarus*, Amphipoda, Crustacea

キーワード：分類, 系統, *Jesogammarus*, 端脚目, 甲殻綱

はじめに

ヨコエビ類は、体が左右に扁平な小型甲殻類で、これまでに7000種以上が記載されている (Bousfield and Shih, 1994)。生息環境は幅広く、海水、汽水、淡水域から湿潤な陸域まで分布する。ヨコエビ類は浮遊幼生期をもたず、卵が雌の育児囊の中で発生し親と似た形でふ化することから、移動分散能力が低いと考えられている。生態系では、生物の死骸などを食べる分解者の役割を果たすと同時に、大型動物の餌としても重要である。

Jesogammarus 属は、日本、韓国および中国の汽水、淡水域に生息するヨコエビで、これまでに2亜属17種が知られている (Tomikawa *et al.*, 2007)。日本からは12種が報告され、いくつかの分類学の問題はあるものの、日本における *Jesogammarus* 相はかなりの程度解明されたと思われる。一方、中国、韓国からはそれぞれ2種および3種が報告されているが、未調査地域の広さを考えると、まだ多くの種の出現が予想される。

ここでは、*Jesogammarus* 属の分類について紹介し、著者らが行った分子系統解析の結果についても簡単にふれる。

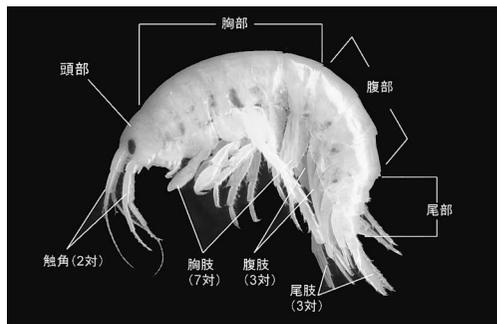


図1 *Jesogammarus* 属の一般体制

Jesogammarus 属の一般体制

体は頭部、胸部、腹部および尾部からなる (図1)。頭部には2対の触覚をもつ。胸部は本来8節から成るが、第1胸節は頭部と融合し、第1胸肢が顎脚となって大顎、第1、2小顎とともに口器を形成する。残りの7節に7対の胸肢がある。以降、この7対の胸肢について、頭部に近い順に第1胸肢から第7胸肢と呼ぶ。また、第1、2胸肢は第3~7胸肢とは形態が異なるため、咬脚とも呼ばれる。腹部および尾部はそれぞれ3節からなり、各節1対の腹肢および尾肢をもつ。

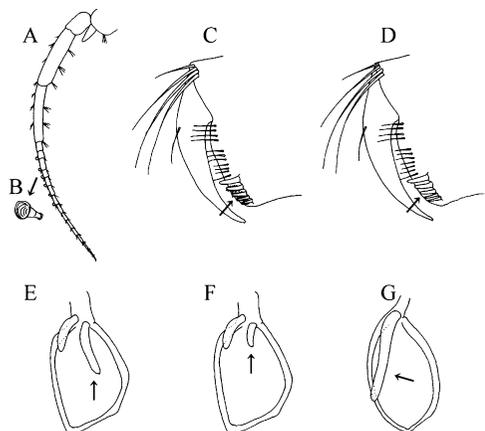


図2 *Jesogammarus* 属の各部の名称。A, 第2触角；B, calceolus (感覚器)；C, *Jesogammarus* 亜属の第2咬脚第6節掌縁 (矢印は櫛状棘)；D, *Annanogammarus* 亜属の雌の第2咬脚第6節掌縁 (矢印は通常棘)；E, *Jesogammarus* 亜属の第2~5底節鰓 (矢印は後部付属片)；F, *Annanogammarus* 亜属の第2~5底節鰓 (矢印は後部付属片)；G, 第6底節鰓。

分類

Genus *Jesogammarus* Bousfield, 1979

タイプ種：*Anisogammarus (Eogammarus) jesoensis* Schellenberg, 1937.

備考：*Jesogammarus* 属の属するキタヨコエビ科 (*Anisogammaridae*) にはこれまで11属が知られているが、*Jesogammarus* 属は第2触覚に calceoli と呼ばれる感覚器をもつこと (図2 A, B), 第6胸肢底節鰓の付属片が1つであること (図2 G), 尾節背面は隆起しない (図1) などの点で区別される。

Subgenus *Jesogammarus* Bousfield, 1979

タイプ種：*Anisogammarus (Eogammarus) jesoensis* Schellenberg, 1937.

標徴：第2~5胸肢の底節鰓付属片の前片と後片の長さがほぼ等しいか後片の方が長く (図2 E), 雌の第2咬脚第6節掌縁に櫛状棘を備える (図2 C)。

Jesogammarus (J.) jesoensis (Schellenberg, 1937)

オオエゾヨコエビ

Anisogammarus (Eogammarus) jesoensis Schellenberg, 1937: 277-278, fig. 3.

Anisogammarus (Spinulogammarus) jesoensis:

Tzvetkova, 1975, 155-156, fig. 62.

Eogammarus jesoensis: Karaman, 1979, 34-38, figs. 5-7 (in part).

Jesogammarus (J.) jesoensis: Morino, 1985, 14-21, figs. 1-3.

標徴：第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状を呈する。大顎の鬚第1節に刺毛を備えない。第2節基部の刺毛は頑丈で棘状になることもある。胸節背面に長刺毛を備えない。腹節背面には微刺毛のみ。第3尾肢内肢の長さは外肢のおよそ1/4。第3尾肢外肢内縁に羽状刺毛を備える。尾節版の長さは最大幅より長い。

分布：本州中部以北および北海道。

備考：*J. (J.) jesoensis*, *J. (J.) hokurikuensis*, *Jesogammarus (J.) fujinoi* および *J. (J.) shonaiensis* は腹節背面の刺毛の形状, 第1, 2尾節背面の刺毛群の配置, 第2尾肢外肢の刺毛の有無などによって区別されてきた。しかし, これまで種を定義する形質として分類に用いられてきたこれらの形質には本種内で大きな変異があることが報告されており (草野・伊藤, 2003), 詳細な変異の調査が必要である。

Jesogammarus (J.) hokurikuensis Morino, 1985 ホクリクヨコエビ

Jesogammarus (J.) hokurikuensis Morino, 1985: 21-27, figs. 4-6.

標徴：第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状を呈する。大顎の鬚第1節に棘状の刺毛を備えない。胸節背面に長刺毛を備えない。第2, 3腹節背面に棘状の刺毛と微刺毛を備える。第3尾肢内肢の長さは外肢のおよそ1/5。第3尾肢外肢内縁に羽状刺毛を備える。尾節版の長さは最大幅より短い。

分布：北陸地方。

備考：湧水もしくは湧水の流入する河川に生息する。

Jesogammarus (J.) ilhoii Lee and Seo, 1992

Jesogammarus (J.) ilhoii Lee and Seo, 1992: 344-348, figs. 1-2.

標徴：第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状を呈する。大顎の鬚第1節に棘状の刺毛を備えない。胸節背面に長刺毛を備えない。第2, 3腹節背面に棘状の刺毛と微刺毛を備える。第3尾肢内肢の長さは外肢のおよそ1/4。第3尾肢外肢内縁に羽状刺毛を備える。尾節版の長さは最大幅とほぼ等しい。

分布：韓国。

備考：本種は前出の *Jesogammarus (J.) jesoensis* に酷似するが, 雄の第2咬脚第6節の掌縁に櫛歯状の剛毛を備えることで区別される。

***Jesogammarus (J.) fujinoi* Tomikawa and Morino, 2003**

フジノヨコエビ

Jesogammarus (J.) fujinoi Tomikawa and Morino, 2003: 229-235, figs. 1-5.

標徴: 第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状を呈することが多いが、棘状にならない個体群もある。大顎の鬚には刺毛を備えない。胸節背面に長刺毛を備えない。腹節背面には微刺毛のみ。第3尾肢内肢の長さは外肢のおよそ1/5。第3尾肢外肢内縁に羽状刺毛を備える。尾節版の長さは最大幅より短い。

分布: 山形県および新潟県の内陸部。

備考: 湧水および湧水の流入する河川に生息する。

***Jesogammarus (J.) shonaiensis* Tomikawa and Morino, 2003**

シウナイヨコエビ

Jesogammarus (J.) shonaiensis Tomikawa and Morino, 2003: 235-241, figs. 6-9.

標徴: 第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状を呈する。大顎の鬚には刺毛を備えない。胸節背面に長刺毛を備えない。第1-3腹節背面に棘状の刺毛と微刺毛を備える。第3尾肢内肢の長さは外肢のおよそ1/4。第3尾肢外肢内縁に羽状刺毛を備える。尾節版の長さは最大幅より長い。

分布: 山形県庄内地方および新潟県の沿岸部。

備考: 本属の中では大型の種。海岸近くの砂丘の湧水に生息する。

***Jesogammarus (J.) mikadoi* Tomikawa, Morino and Mawatari, 2003**

ミカドヨコエビ

Jesogammarus (J.) mikadoi Tomikawa, Morino and Mawatari, 2003: 925-933, figs. 1-8.

標徴: 第1触角柄部第1節末端の刺毛は普通棘状にならないが、岩手県北上市の個体群では棘状になる。大顎の鬚には刺毛を備えない。第5-7胸節背面に長刺毛を備える。第1-3腹節背面に長刺毛を備える。第3尾肢内肢の長さは外肢のおよそ1/5。第3尾肢外肢内縁に羽状刺毛を備える。尾節版の長さは最大幅より短い。

分布: 東北地方。

備考: 湧水および湧水の流入する河川に生息する。第5-7胸節背面に1対の長刺毛をもつことで、同属の他種と容易に区別できる。

***Jesogammarus (J.) paucisetulosus* Morino, 1984**

ヒメヨコエビ

Jesogammarus (J.) paucisetulosus Morino, 1984: 17-23, fig. 1.

標徴: 第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状にならない。大顎の鬚には刺毛を備えない。胸節背面には刺毛を備えない。腹節背面には微刺毛のみ。第3尾肢内肢の長さは外肢の1/4から1/5。第3尾肢外肢内縁に羽状刺毛を欠くか、あっても発達しない。尾節版の長さは最大幅より短い。

分布: 関東、北陸および東北地方。

備考: 比較的低地の河川に生息することもあるが、主に山間部の小さな流れに生息する。本属の中では唯一溪流性であり、草野(2001)も述べているように、体サイズが小型であること、体に棘状の刺毛が少ないこと、卵サイズが大きいくことなど溪流に適応したと考えられる特徴をもつ。

***Jesogammarus (J.) spinopalpus* Morino, 1985**

アゴトゲヨコエビ

Jesogammarus (J.) spinopalpus Morino, 1985: 27-34, figs. 7-9.

標徴: 第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状にならない。大顎の鬚には棘状の3刺毛を備える。胸節背面には刺毛を備えない。腹節背面には微刺毛のみ。第3尾肢内肢の長さは外肢のおよそ1/3。第3尾肢外肢内縁に羽状刺毛を備える。尾節版の長さは最大幅より長い。

分布: 関東地方。

備考: 低地の河川、湖沼に生息する。本種および次に述べる3種、*J. (J.) hinumensis*, *J. (J.) fontanus* および *J. (J.) hebeiensis* は、大顎の鬚第1節に棘状の刺毛を備えるという形質を共有する。

***Jesogammarus (J.) hinumensis* Morino, 1993**

ヒヌマヨコエビ

Jesogammarus (J.) hinumensis Morino, 1993: 9-15, figs. 1-4.

標徴: 第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状にならない。大顎の鬚第1節に1棘を備える。胸節背面に長刺毛を備えない。腹節背面には微刺毛のみ。第3尾肢内肢の長さは外肢の1/4以下。第3尾肢外肢内縁に羽状刺毛を備える。尾節版の長さは最大幅より長い。

分布: 濁沼(茨城県)、宍道湖(島根県)、徳島県

備考: 本属では唯一、汽水域に生息する。

***Jesogammarus (J.) fontanus* Hou and Li, 2004**

Jesogammarus (J.) fontanus Hou and Li, 2004: 455-461, figs. 1-4.

標徴：第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状にならない。大顎の鬚第1節に棘状の3刺毛を備える。胸節背面に長刺毛を備えない。腹節背面には微刺毛のみ。第3尾肢内肢の長さは外肢のおよそ1/4。第3尾肢外肢内縁に羽状刺毛を備える。尾節版の長さは最大幅より長い。

分布：中国シャンシー省。

備考：本種は、井戸から採集された個体に基づいて記載された。地下水性種に共通する形質状態（眼の退化や付属肢の脆弱化など）は示さない。底節鰓付属片はあまり発達しない。

***Jesogammarus (J.) hebeiensis* Hou and Li, 2004**

Jesogammarus (J.) hebeiensis Hou and Li, 2004: 461-465, figs. 5-8.

標徴：第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状にならない。大顎の鬚第1節に棘状の2刺毛を備える。胸節背面に長刺毛を備えない。腹節背面には微刺毛のみ。第3尾肢内肢の長さは外肢のおよそ1/3。尾節版の長さは最大幅より長い。

分布：中国河北省。

備考：分子系統解析の結果、本種は後述する *J. (J.) spinopalpus* と遺伝的に近縁であることが分かった (Tomikawa *et al.*, 2007)。

Subgenus *Annanogammarus* Bousfield, 1979

タイプ種：*Gammarus annandalei* Tattersal, 1922.

標徴：第2～5胸肢の底節鰓付属片の前片と後片の長さが異なり、後片はしばしば退化的になる (図2F)。雌の第2咬脚第6節掌縁に櫛状棘を備えない (図2D)。

Jesogammarus (A.) annandalei* (Tattersall, 1922)*アナンデルヨコエビ**

Gammarus annandalei Tattersal, 1922: 445-451, pl. XX, figs. 1-18 (in part).

Anisogammarus (Eogammarus) annandalei: Schellenberg, 1937, 274.

Anisogammarus (Spinulogammarus) annandalei: Tzvetkova, 1972, 152-155, fig. 61.

Eogammarus annandalei: Karaman, 1979, 28-33, figs. 3-4.

Annanogammarus annandalei: Bousfield, 1979, 336-337.

標徴：第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状にならない。第7胸肢第2節の後末端に長刺毛を備える。腹節背面には微刺毛のみ。第3尾肢内肢の長さは外肢の1/4以下。尾節版の長さは最大幅より長い。

分布：琵琶湖。

備考：冬季は湖岸にも現れるが、繁殖は夏季に水深数十メートル以深で行う (Narita, 1976)。

Jesogammarus (A.) naritai* Morino, 1985*ナリタヨコエビ**

Jesogammarus (A.) naritai Morino, 1985: 41-48, figs. 12-14.

標徴：第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状にならない。第7胸肢第2節の後末端に長刺毛を欠く。第3腹節背面には棘状の刺毛と微刺毛を備える。第3尾肢内肢の長さは外肢のおよそ1/5。尾節版の長さは最大幅より長い。

分布：琵琶湖。

備考：前種と異なり年間を通して湖岸に出現する。繁殖は冬季に湖岸で行う (Narita, 1976)。環境省のレッドリストの希少種に登録されている。

Jesogammarus (A.) suwaensis* Morino, 1986*スワヨコエビ**

標徴：第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状にならない。第7胸肢第2節の後末端に長刺毛を欠く。第3腹節背面（まれに第2腹節背面にも）には棘状の刺毛と微刺毛を備える。第3尾肢内肢の長さは外肢のおよそ1/3。尾節版の長さは最大幅より長い。

分布：諏訪湖および河口湖。

備考：本種は *J. (A.) naritai* と形態的に酷似しており、生息環境が湖岸であるという性質も共有する。*Jesogammarus (A.) naritai* と *J. (A.) suwaensis* は、触角後縁の刺毛の長さおよび腹節背面の刺毛の分布によって区別されてきたが、これらの形質には連続的な変異が見られることが分かってきた (富川, 未発表)。環境省のレッドリストの希少種に登録されている。

Jesogammarus (A.) fluvialis* Morino, 1985*ヒメアナンデルヨコエビ**

Jesogammarus (A.) fluvialis Morino, 1985: 48-figs. 54, 15-18.

標徴：第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状にならない。第7胸肢第2節の後末端に長刺毛を欠く。第1, 2腹節背面には1対の、第3腹節背面には2対の

刺毛を備える。第3尾肢内肢の長さは外肢のおよそ1/3。尾節版の長さは最大幅より長い。

分布: 東海地方。

備考: 湧水もしくは湧水の流入する河川に生息する。

Jesogammarus (A.) koreaensis Lee and Seo, 1990

Jesogammarus (A.) koreaensis Lee and Seo, 1990: 253-258, figs. 2-4.

標徴: 第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状を呈す

る。第7胸肢第2節の後末端に長刺毛を欠く。腹節背面には多数の刺毛を備える。第3尾肢内肢の長さは外肢のおよそ1/3。尾節版の長さは最大幅より長い。

分布: 韓国。

備考: 湧水および湖沼(?)に生息する。

Jesogammarus (A.) debilis Hou and Li, 2005

Jesogammarus (A.) debilis Hou and Li, 2005: 3262-3271, figs. 1-6.

標徴: 第1触角柄部第1節末端の刺毛は棘状になら

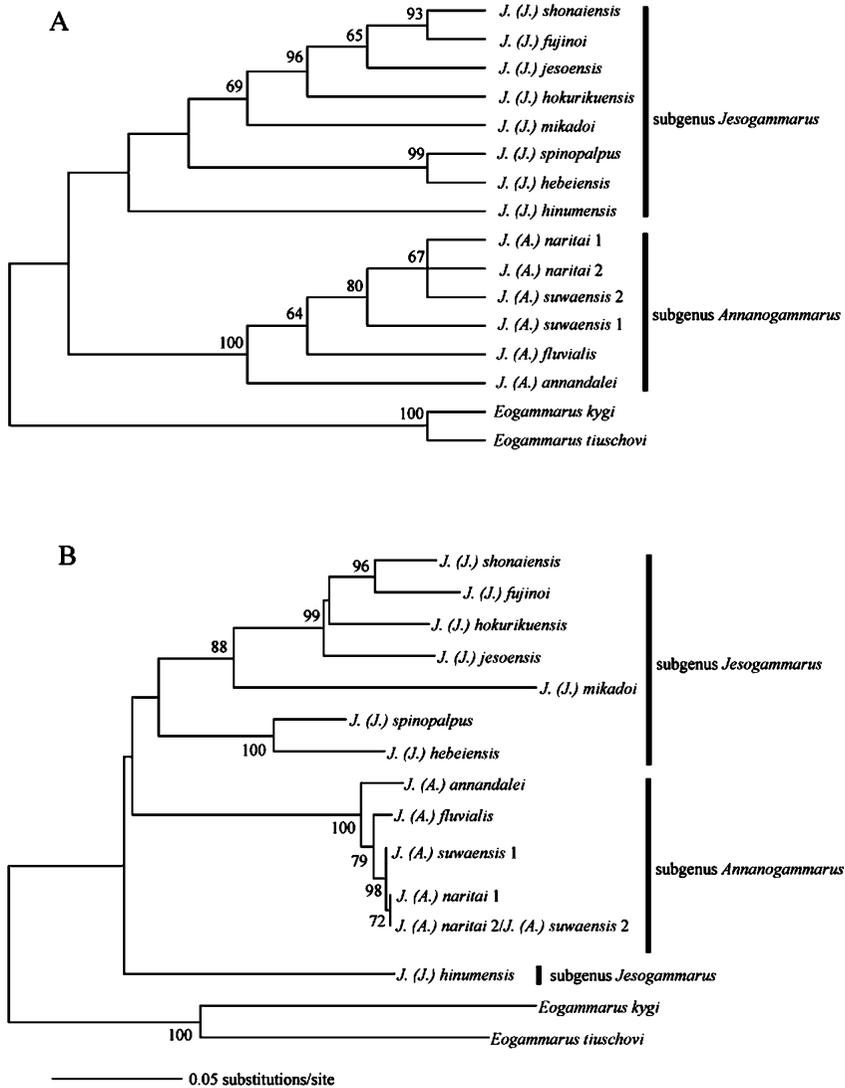


図3 COI および 12S rRNA データに基づく系統樹 (Tomikawa et al. 2007より). A, 最節約樹; B, 近隣結合樹. 外群は *Eogammarus kygi* および *E. tiuschovi*.

ない。第7胸肢第2節の後末端に長刺毛を欠く。腹節背面には多数の刺毛を備える。第3尾肢内肢の長さは外肢のおよそ1/3。尾節版の長さは最大幅より長い。

分布：中国ファンシャン地方。

備考：原記載論文では本種の生息環境は明記されていない。

分子系統解析

Jesogammarus 属の系統関係については、Morino (1994) による形態形質に基づく系統解析のみで、分子データに基づく解析は行われてこなかった。著者らは、ミトコンドリアのCOIおよび12S rRNAを用いて、日本産11種、中国産1種の計12種の系統類縁関係の推定を行った。その結果、*Annanogammarus* 亜属の単系統性が強く支持された(図3, 4)。一方、*Jesogammarus* 亜属の単系統性は、近隣結合法で作成した系統樹では*J. (J.) hinumensis*の系統的位

きりしないため判断できなかったが(図3B)、最尤法(図4)および最節約法(図3A)で作成した系統樹ではブートストラップ値は低いものの支持された(Tomikawa *et al.*, 2007)。

形態のよく似ている4種、*J. (J.) fujinoi*, *J. (J.) hokurikuensis*, *J. (J.) jesoensis* および *J. (J.) shonaiensis* はすべての解析法で単系統群を形成することが強く支持されたが、それぞれの種の分岐は比較的深い(図3B, 4)。これは、上記の4種は湧水に隔離的に分布するため、長期間にわたって種間の遺伝的な交流が無かったことに起因すると考えられる。実際、同種内でも、湧水に隔離的に分布する個体群間では遺伝的な分化が進んでいることが分かってきた(富川, 未発表)。

分子系統解析の結果、*J. (A.) naritai* と *J. (A.) suwaensis* は遺伝的にほとんど差がないことが分かった。両種の塩基置換数は僅かで、12S rRNA で0、COI で1塩基のみであった。上述のように、これら2種は形態的にも遺伝的にも差異が僅かであることから、同種である

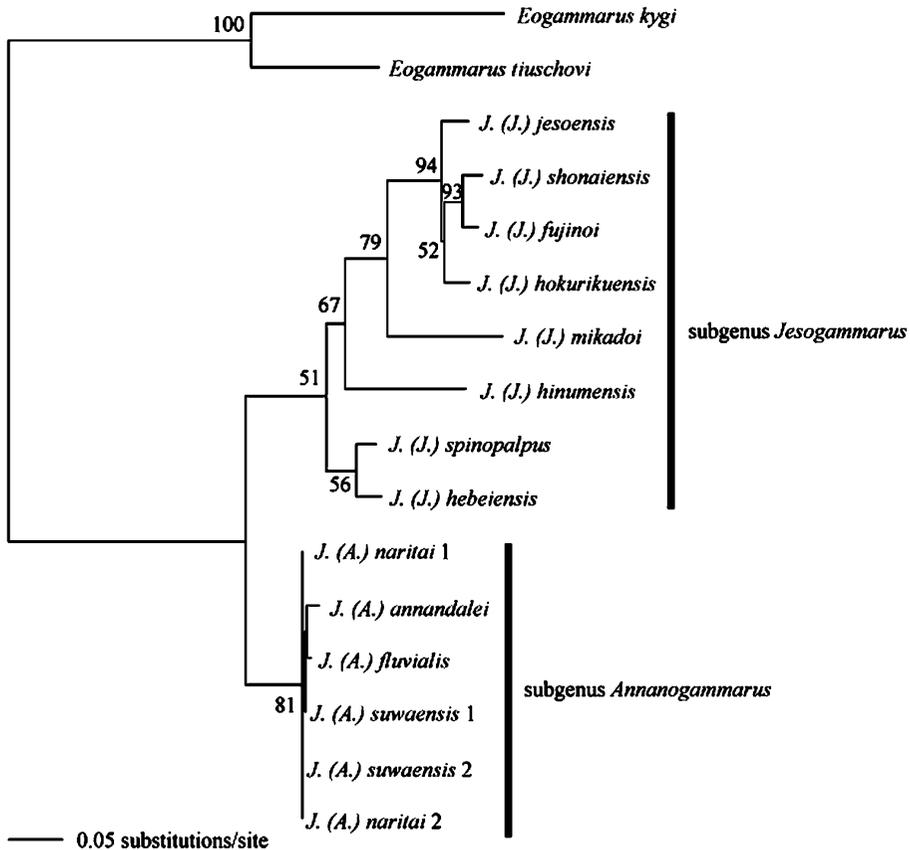


図4 COIおよび12S rRNA データに基づく最尤樹 (Tomikawa *et al.* 2007より)。外群は *Eogammarus kygi* および *E. tiuschovi*。

か、極めて近年に種分化した可能性が高いと考えられる。

琵琶湖からは、諏訪湖へはゲンゴロウブナとビワヒガイ、河口湖へはホンモロコが移植されたことが知られている(倉沢・沖野, 1982; 細谷, 2000)。*Jesogammarus* (*A.*) *naritai* は、これらの魚種とともに琵琶湖から諏訪湖および河口湖へ移入されたのかもしれない。今後、諏訪湖および河口湖の個体群の遺伝的構成を調査することで、ボトルネック効果が生じたかどうかなども明らかになると考える。

【謝辞】

本論文は、著者の北海道大学審査学位論文の内容の一部を要約・改訂して書き上げたものであり、学位論文ならびに本論文執筆にあたり御指導、御助言いただいた北海道大学大学院理学院の馬渡峻輔教授に厚く御礼申し上げる次第である。また、図の転載を許可してくださった日本動物学会に感謝申し上げます。

【引用文献】

- Bousfield, E. L. and Shih, C.-t. 1994. The phyletic classification of amphipod crustaceans: problems in resolution. *Amphipacifica*, 1: 76-134.
- 細谷和海 2000. コイ科. 中坊徹次編: 日本産魚類検索全種の同定 第二版. 東海大学出版会, pp. 253-271.
- Hou, Z. E. and Li, S. 2004. Two new freshwater species of the genus *Jesogammarus* (Crustacea: Amphipoda: Anisogammaridae) from China. *Raffles Bulletin of Zoology*, 52: 455-466.
- Hou, Z. E. and Li, S. 2005. Amphipod crustaceans (Gammaridea) from Beijing, P. R. China. *Journal of Natural History*, 39: 3255-3274.
- 草野晴美 2001. 淡水性ヨコエビの生息環境. 海洋, 26: 244-248.
- 倉沢秀夫・沖野外輝夫 1982. 諏訪の自然誌. 陸水編. 諏訪教育会, 566 pp.
- Lee, K. S. and Seo, I. S. 1990. One new species of freshwater *Jesogammarus* (Crustacea, Amphipoda, Anisogammaridae) from South Korea. *Korean Journal of Systematic Zoology*, 6: 251-260.
- Lee, K. S. and Seo, I. S. 1992. One new species of freshwater *Jesogammarus* (Crustacea, Amphipoda, Anisogammaridae) from South Korea. *Korean Journal of Systematic Zoology*, 35: 344-349.
- Morino, H. 1984. On a new freshwater species of Anisogammaridae (Gammaroidea: Amphipoda) from central Japan. *Publication of Itako Hydrobiological Station, Ibaraki University*, 1: 17-23.
- Morino, H. 1985. Revisional studies on *Jesogammarus-Annanogammarus* group (Amphipoda: Gammaroidea) with descriptions of four new species from Japan. *Publication of Itako Hydrobiological Station, Ibaraki University*, 2: 9-55.
- Morino, H. 1986. A new species of the subgenus *Annanogammarus* (Amphipoda: Anisogammaridae) from Lake Suwa, Japan. *Publication of Itako Hydrobiological Station, Ibaraki University*, 3: 1-11.
- Morino, H. 1993. A new species of the genus *Jesogammarus* (Amphipoda: Anisogammaridae) from brackish waters of Japan. *Publication of Itako Hydrobiological Station, Ibaraki University*, 6: 9-16.
- Narita, T. 1976. Occurrence of two ecological forms of *Anisogammarus annandalei* (Tattersall) (Crustacea: Amphipoda) in Lake Biwa. *Physiology and Ecology Japan*, 17: 551-556.
- Tattersall, W. M. 1922. Zoological results of a tour in the Far East. Part 8. Amphipoda with notes on an additional species of Isopoda. *Memoirs of the Asiatic Society of Bengal*, 6: 435-459.
- Tomikawa, K and Morino, H. 2003. Two new freshwater species of the genus *Jesogammarus* (Crustacea: Amphipoda: Anisogammaridae) from northern Japan. *Zoological Science*, 20: 229-241.
- Tomikawa, K, Morino, H and Mawatari, S. F. 2003. A new freshwater species of the genus *Jesogammarus* (Crustacea: Amphipoda: Anisogammaridae) from northern Japan. *Zoological Science*, 20: 925-933.
- Tomikawa, K., Kobayashi, N., Morino, H., Hou, Z. E. and Mawatari, S. F. 2007. Phylogenetic relationships within the genus *Jesogammarus* (Crustacea, Amphipoda, Anisogammaridae) deduced from mitochondrial COI and 12S sequences. *Zoological Science*, 24: 173-180.