

## 特集

# 純淡水棲サワガニの驚きの進化史

## —陸路と海路の2つのルートを用いた分布拡大と2次的接触—

●文：竹中将起（信州大学理学部特任助教）

きれいな溪流に棲むサワガニは海に降りて産卵することなく一生を淡水域で過ごすカニとして知られています。そのサワガニが黒潮による海流によって分散したことが、広範囲な分布域の調査研究によって明らかになりました。身近なカニとして親しまれてきたサワガニですが、知られていないことも多く、今回、信州大学理学部の竹中将起先生に研究チームを代表して研究の概要を解説いただきました。

サワガニは、綺麗な溪流ならどこにでもいる身近な生き物ですが、その名の通り綺麗な“沢(サワ)”に生息する“カニ”で、一生を溪流で過ごす純淡水棲甲殻類です(図1)。サワガニは、日本人なら一度は見たことのある馴染みの生き物ですが、知られていないことがたくさんある興味深い生き物です。今回は、サワガニの知られざる魅力を紹介します。

### サワガニ類の分類

純淡水棲のサワガニ類は、多くの甲殻類、特にサワガニが属する十脚類(いわゆるエビ・カニ類)のようにプランクトン(浮遊)生活をする時期がなく、「直達発生」という幼生が成体とほぼ同じ姿で産まれてくるので、海に降りる必要はなく生涯を河川で過ごします。このようなサワガニ類は、世界中に約1,600種(6科)が記録されており(DecaNet 編, 2023)、日本にはサワガニ科Potamidae、サワガニ亜科 Potamiscinaeに分類される4属25種が分布し(豊田, 2019)、その多くは琉球列島の島々に分布しています。サワガニ *Geothelphusa dehaani* は、青森県の下北半島からトカラ列島の中之島までの広域に分布し、近年に北海道でも報告されましたが、その由来はわかりません(人為的移殖の可能性が高い)。サワガニは、主に山地溪流の細流に生息し、湿った山地内では河川沿いの陸域も利用し、雨の日にはよ

く陸地を歩く姿を見かけます。そんな身近なサワガニですが、様々な体色のサワガニがいることがわかっています。

### サワガニの体色変異

サワガニの体色は、青型(Blue Type)・赤型(Red Type)・茶型(Brown Type)の3型に大別され(一寸木, 1976; 鈴木・津田, 1991)、その他、紫色や黒色、黄色、そして金色の体色など、研究者によっては8型にも分類されています(図1; 一寸木, 1976)。分布域を網羅した互いの類縁性などに関する研究は報告されておらず、地域ごとに体色がやや異なることが報告されていますが、その要因については不明です(鈴木, 1992, 2011)。このように、サワガニは日本人にとって馴染みのある生き物であるにも関わらず、わかっていないことだらけです。そこで、まずサワガニがどこから日本にやってきたのか? その後どのようにして現在のような分布域となったのか、類縁関係(系統)と体色との関係はあるのかなどについて調べることを研究の目的としました。



図1 日本列島におけるサワガニの体色多型  
地域集団によって体色は多様  
A) 九州、B) 佐渡島、C) 長野県、D) 伊豆半島の地域集団

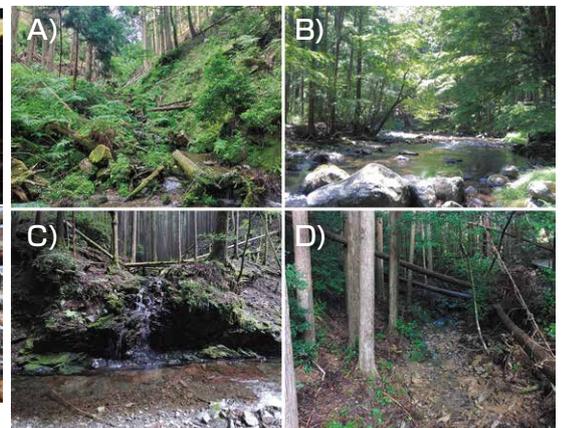


図2 各地のサワガニの生息環境  
A) 京都府、B) 愛知県、C) 高知県、D) 宮崎県

## 系統解析の結果

興味深い生態をもつサワガニの進化史や、体色との関係を調べるために、生物系統地理学研究を実施しました。生物系統地理 Phylogeography は、生物の様々な形質状態とその地理的な配置から、系統進化史を明らかにする学問で、分子マーカーを用いた系統解析を用いて、対象とする種や近縁種を含めた個体間の分子系統樹に基づき、種の進化史や種分化の要因を究明することが期待されています。そのために、まず日本列島広域からサワガニを採集しました(図2)。河川沿いで石をひっくり返せば、簡単に見つかります。日本列島広域の126地点(地域集団)から合計268個体のサワガニを試料として用い、遺伝子を抽出・精製し、分子系統解析を実施しました。

はじめに、日本のサワガニ類の起源について検討しました。東南アジア地域で種多様性が高いことやミトコンドリアの1遺伝子領域(16S rRNA領域)のみに基づく結果ではありませんが、大陸から台湾、琉球列島を経由して、最終的に本州にまで辿り着いたと推定されています(図3; Pan et al., 2022; Takenaka et al., 2023)。

続いて、日本の中でのサワガニ *G. dehaani* の進化史を調べるために、ミトコンドリアDNA COI領域、16S rRNA領域、および核DNA ITS, histone H3領域の塩基配列(合計1,796-bp)に基づく系統解析を実施しました(Takenaka et al., 2023)。これまで単一の種とされてきたサワガニは10系統に大きく遺伝分化し、基本的には本州・四国・九州といった島ごとに大きく分化していました(一部、島を跨いで分布する系統も検出: 図4)。一方で、陸続きである本州内においては地理的な傾向は検出されませんでした。このことに関しては、サワガニは陸上を歩行することができ、陸

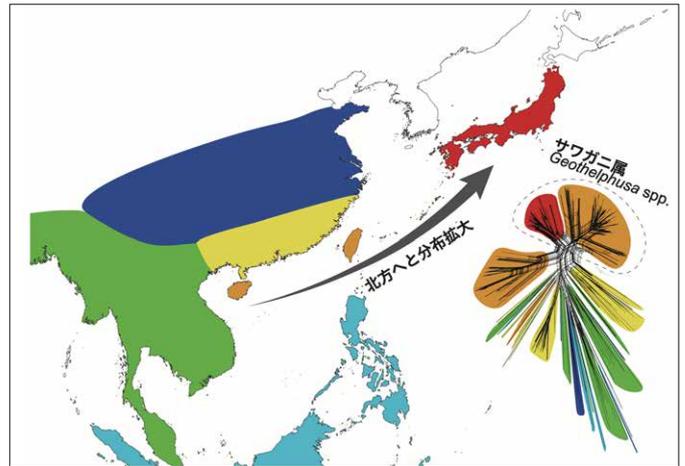


図3 アジア地域のサワガニ類の分布とミトコンドリア遺伝子16S rRNA領域に基づく系統関係

東南アジアから東アジアにかけての系統進化史としては種多様性の高い南方に起源し、種分化しながら分布域を北上させてきた(本州は、サワガニ類の分布北限に相当)

続きで森林面積が大きな島では、広域的に移動可能であることを示しています。つまり、サワガニは海峡が遺伝子流動の障壁(移動障壁)として機能していることが明示され、サワガニ類の一般的な傾向であると考えられます。

島間での系統分化は数百万年前であると推定されました(Takenaka et al., 2023)。この時代は、日本列島の地殻変動が活発で、特に日本列島西部において山岳形成が活発な時期に相当し、多くの生き物でも地域ごとに遺伝分化したと報告されています。また、この時代に中央構造線(本邦最大の断層)が活発に活動し、断層の横ずれ運動により現在の瀬戸内海のプロトタイプが形成されたと言われています(イメージとしては断層を境に水平方向に動くことで地表が削れて大きな谷が形成)。つまり、多くの生物と同様に、数百万年前の地殻変動がサワガニの分布に影響を与えたのです。

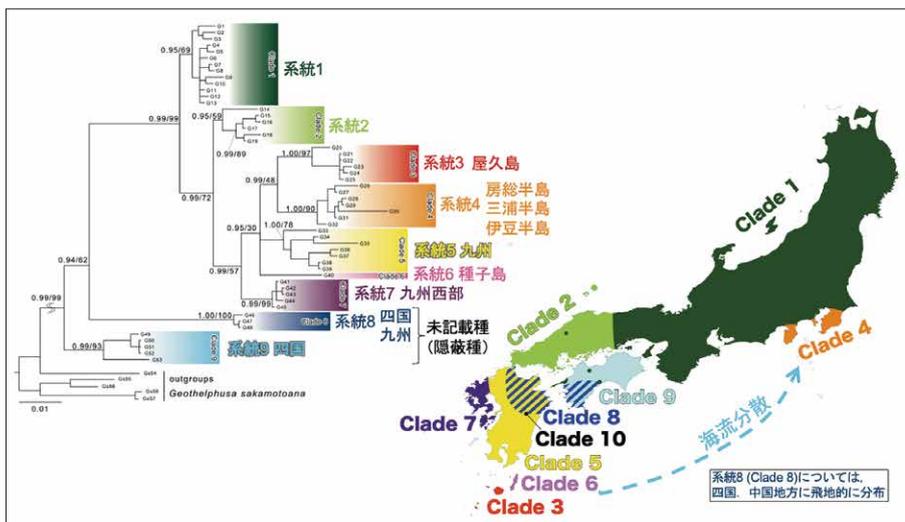


図4 日本列島内のサワガニ *Geothelphusa dehaani* の分子系統解析の結果

ミトコンドリアDNA COI領域、16S rRNA領域、および核DNA ITS, histone H3領域に基づく系統解析の結果と、それぞれの遺伝系統群(Clade)を構成する個体が採取された地域を示しており、系統樹の配色と地図上の生息域は対応している

## 予想外の結果：海流分散

そんな中で、全く予想していなかった例外的な発見もありました。系統4は、伊豆半島、三浦半島、そして房総半島から検出されていますが、この系統4に最も近縁であると評価されたのが、地理的に大きく離れた九州南部や、屋久島、種子島などの北琉球の集団でした。これらの半島が位置する本州に広く分布している系統1や2などを跨いで、近縁な系統同士が飛地的に分布していることや、系統4として検出された集団が全て、太平洋側へと突き出た半島部であることから、黒潮に

よる海流分散ではないかと予想しました(図5)。しかし前述の通り、一生を溪流で過ごすことや、文献によっては海水では生きていけないと記述されています。また、河川と海を行き来する両側回遊性の甲殻類であっても、いきなり淡水から海水への塩分濃度の異なる環境に移されると死ぬことが報告されているため、サワガニは海水では生きていけないという固定概念がありました。しかし、系統解析の結果からは、海流分散でないという説明が困難であることから、思い切って海水での飼育実験を実施してみました。

## 塩分耐性実験

実験前には、10匹実験して1匹でも生き残ればいいだろう!くらいの予想でしたが、結果は予想を大きく裏切りました。サワガニは海水と同程度の塩分濃度でも全く問題なく生存できることがわかりました。屋久島から伊豆半島までの黒潮の流路の地理的距離と海流の速度を考慮して、耐性実験については15日間のデータ取得計画に設定しましたが、1ヶ月以上生存することも確認しています。また、海水で15日間飼育した後に、淡水で15日間飼育しても生存していました。つまり、潜在的に河川から海に降り、再び河川(半島の河口部)に漂着したとしても、生存できることが示されました。北琉球や伊豆半島のような小さな島や半島部は、溪流のような景観のまま海に注ぐ小規模河川も多く、海岸線付近にもサワガニが多く生息しています。このような生息地では、洪水の際に何かしらの木片などとともに海へと流され、半島においても漂着した後に溪流に辿り着きやすいと考えられます。長い時間スケールの中では、黒潮の流路先へと漂流する可能性も十分にあるでしょう。

また、漂着したとしても新天地に定着できるかどうかの問題です。陸路で北上してきた集団が既に生息している紀伊半島や四国では、たとえ漂着したとしても、海流により辿り着いたわずかな個体が、大多数の個体のいる系統の遺伝的頻度を変えること(既存の集団の中に入り込み、その遺伝子型が定着すること)は困難です。一方で、海流分散した系統4はかつて本州から独立した島だった3つの半島から検出されています。例えば、伊豆半島は数百万年前に火山活動により形成され、数十万年前に本州に衝突するまで、独立した島でした。つまり、独立していた島ではサワガニが不在であり、空いたニッチを容易に利用できたと考えられます。そのため、島の溪流のような環境に辿り着ければ、定着する可能性も高いと考えられます。

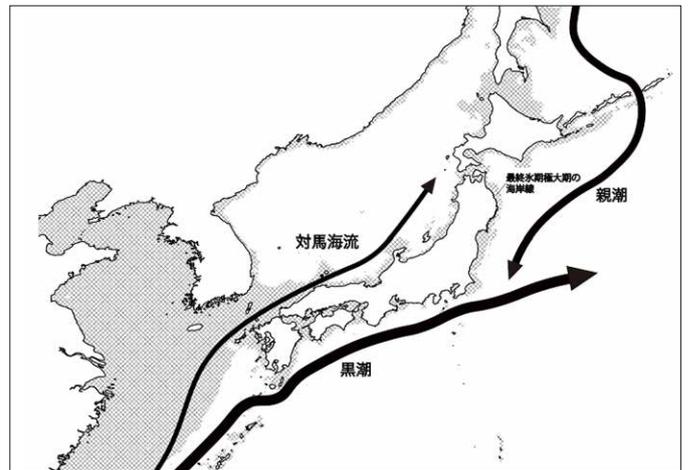


図5 日本列島周辺の海流の流路

興味深いことに、海流分散した系統4や、その起源となる北琉球のサワガニは、青型の個体が優占していました。これは、創始者効果や、もしかしたら海流分散に関わるような適応的な意義も考えられますが、未解明の課題です。青型のサワガニは他の地域からも記録されており、先行研究で体色の地域性が報告されていた四国や九州においては、本研究の結果からは体色と遺伝的な差異は無関係でした。例えば、四国では同一地点において、青型と茶型のサワガニから同じ遺伝子型が検出されました(図6)。そんな中でも、神奈川県内で報告されている青型のサワガニ集団は本州の系統1でしたが、伊豆半島の集団(系統4)から連続して青型のサワガニが分布しています。青型の個体が海流によって伊豆半島に定着し、伊豆半島が本州と陸続きになった後で、両系統が交雑し青型の形質が浸透した可能性も考えられます。交雑による遺伝的多様性の創出や表現型進化への役割などの重要性も注目されており(Seehausen et al., 2008; Meier et al., 2017)、この地域は海流分散した系統4と陸路分散の系統1との大きく異なる分散経路をたどった系統が2次的に接触する興味深い地域



図6 四国地方のサワガニ  
異なる体色のサワガニが同一地点で確認できるが、同じ遺伝子型(写真:野田聖氏提供)

です。果たして、青型のサワガニからは青型のサワガニのみが産まれるのでしょうか? 青型と赤型のサワガニは交配できるのでしょうか? 詳しくはこれからの課題ですが、間違いなのは海流分散由来のサワガニ集団は、青型が優占していることです。みなさんの地域のサワガニは

何色でしょうか？特に海沿いの地域では要チェックかもしれません。

## 種多様性、遺伝的多様性の発掘

本研究から複数の未記載種、もしくは隠蔽種を発見しました。従来、サワガニ *G. dehaani* と扱われてきた種内において、四国や九州の集団は別種レベルに匹敵するほどに遺伝分化していることが明らかとなりました。また、琉球列島では島ごとに種分化していると述べましたが、海峡を超えて複数の島に分布する種もあります(例、サカモトサワガニ *Geothelphusa sakamotoanus*)。これらの種は本当に1種で良いのでしょうか？詳しく調べた人はいません。

サワガニ類では、オスの第一腹節(付属肢) first gonopodsの形態が分類学上の鍵形質として種識別されているため、今後はこうした形質にも注目して分類学的な再検討を進めることで、さらなる種多様性や遺伝的多様性を発見できると期待しています。

今回明らかにしたサワガニの進化史をまとめると、陸地が連続的に接続していた時代に、サワガニ類の祖先系統が分布域を北上させ、その後の地殻変動による海峡形成などにより分布域が分断化され、系統分化、種分化しました。そして、当時独立していた伊豆半島などに北琉球や九州南部地域から海流を介した分布拡大が生まれました(図7)。小さな島嶼や半島の特殊な環境においてごく稀に生じたイベントであったと言えます。この成果は遺伝子解析や、耐塩実験、定着した地域の地史などを複合的に考慮することで、常識を覆す進化シナリオを提唱できました。さらに、陸域に生息している生き物の中でも、海岸線沿いに生息する生き物の中には、海流を使った移動をすることがあります。しかし、サワガニの場合には、陸路で分布拡大した系統と、海路を介して移動した系統の2つの系統が2次的に接触していたのです。ここまで異質な分散様式を併用した生き物を聞いたことがありませんでした。こんなにも身近なサワガニですら、想像していなかった進化史を有し、まだわからないことがたくさんある魅力的な生き物だったのです。さて、みなさんも溪流でサワガニを見た時には、数百万年の複雑な進化史を感じながら、観察してみたいはかがでしょうか？少しサワガニに対する見方が変わるかもしれません。

## 日本列島のサワガニの進化史

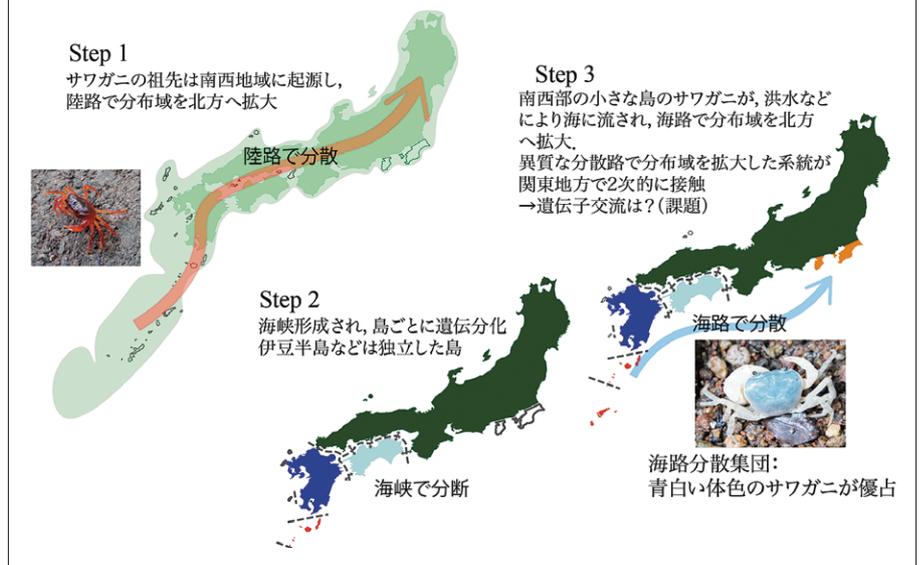


図7 本研究において推定された日本列島のサワガニの進化史

**謝辞** 本研究や執筆に関しては、東城幸治教授(信州大学)と谷野宏樹博士(基礎生物学研究所)には多くのご助言をいただきました。心から感謝いたします。

## 引用文献

- DecaNet eds., 2023. DecaNet. Accessed through: World Register of Marine Species. Available at: (<https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=443051>) (accessed 4 Jan 2024).
- 一寸木肇 (1976) サワガニ *Geothelphusa dehani* (White) の体色変異とその分布について(予報). 甲殻類の研究, 7, 177-183.
- Meier J.L., Marques D.A., Mwaiko S., Wagner C.E., Excoffier L., Seehausen O. (2017) Ancient hybridization fuels rapid cichlid fish adaptive radiations. *Nature Communications*, 8:14363
- Pan, D., Shi, B., Du, S., Gu, T., Wang, R., Xing, Y., Zhang, Z., Chen, J., Cumberlidge, N., Sun, H. (2022) Mitogenome phylogeny reveals Indochina Peninsula origin and spatiotemporal diversification of freshwater crabs (Potamidae: Potamiscinae) in China. *Cladistics* 38, 1-12. <https://doi.org/10.1111/clc.12475>.
- Seehausen, O.L.E., Takimoto, G., Roy, D., Jokela, J. (2008) Speciation reversal and biodiversity dynamics with hybridization in changing environments. *Molecular Ecology*, 17, 30-44.
- 鈴木惟司 (1992) 神奈川県表丹沢花水川水系におけるサワガニ体色変異集団の分布パターン. 神奈川自然誌資料, 13, 55-64.
- 鈴木廣志・津田英治 (1991) 鹿児島県におけるサワガニの体色変異とその分布. 日本ベントス学会誌, 1991, 37-46.
- Suzuki, H., Kawai, T. (2011) Two new freshwater crabs of the genus *Geothelphusa* Stimpson, 1858 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Potamidae) from islands of southern Kyushu, Japan. *Crustacean Research* 40, 21-31.
- Takenaka, M., Yano, K., Tojo, K. (2023) Phylogeography of the true freshwater crab, *Geothelphusa dehaani*: Detected dual dispersal routes via land and sea. *Zoology*, 160, 126118.
- 豊田幸詞, 関慎太郎, 駒井智幸 (2019). 日本産淡水性・汽水性: エビ・カニ図鑑. 緑書房, 東京

## 竹中 將起 たけなか まさき

信州大学理学部特任助教  
信州大学総合工学系研究科博士課程修了。博士(理学)取得。  
基礎生物学研究所進化発生研究部門日本学術振興会特別研究員PD、筑波大学生命環境系特任助教を経て現職。日本動物学会、日本昆虫学会、日本陸水学会に所属。専門は生物系統地理学、進化生物学。

