瀬戸内海の潮間帯におけるMelita属のヨコエビ4種の
識別と種間の繁殖的隔離^{1) 2)}

大 和 茂 之

(広島大学理学部向島臨海実験所)

Discrimination of four intertidal melitid species (Amphipoda: Melitidae)
in the Inland Sea of Japan, and evidence of their reproductive isolation.
(Preliminary Report)

Shigeyuki YAMATO

Mukaishima Marine Biological Station, Hiroshima University,
Onomichi P.O., Hiroshima 722, Japan.

Abstract

YAMATO, Shigeyuki (Mukaishima Marine Biological Station, Faculty of Science, Hiroshima University), 1985. Discrimination of four intertidal melitid species (Amphipoda: Melitidae) in the Inland Sea of Japan, and evidence of their reproductive isolation. (Preliminary report). Benthos Research (Bull. Jap. Assoc. Benthology), 28:36-41.

The intertidal amphipods, which were previously regarded as single species *Melita koreana*, were studied in the central part of the Inland Sea of Japan. As the result, occurrence of four species (*M. koreana*, *M. rylovae* and two unnamed species, sp. I and sp. II) were recognized. *M. rylovae* was treated as synonym of *M. koreana* by Nagata (1965), however, the differences are valid throughout the ontogenetic development, no intermediate form was observed. The four species reported here are distinguishable by morphological differences in male gnathopod 1 and female coxal plate 6. The adult body size is also different by species. The amphipods have precopulate habit before mating. Though there was little difference in breeding behavior among the species, no interspecific precopula was observed in cross-breeding experiment. Active selective response of males to females suggested that the males discriminated the conspecific females. These four closely related forms are reproductively isolated each other by ethological mechanism, and should be evaluated as discrete species.

1) 広島大学向島臨海実験所業績, No 217

2) この報文は、1983年11月東京大学海洋研究所で開催された「メイオベントス及び小型甲殻類の分類、生態、生活史に

関するシンポジウム」における講演の一部をとりまとめたものである。

カギメリタヨコエビ、*Melita Koreana* は、干潮線付近の石の下、カギ殻の間などに普通に見出されるヨコエビである（岩佐・永田, 1965）。Nagata (1965) は、瀬戸内海産の合計 103 個体の標本を *Melita koreana* Stephensen 1944 と同定した。その際いくつかの形質をとりあげ、その標本中に原記載と一致したものと、ずれを示すものとがともに見られたことから、それらの形質については、*M. koreana* は変異性を持った種であると考えた。そして *Melita rylovae* Bulychova 1955 を、*M. koreana* の生長段階上の変異の範囲に含まれるものと見なし、さらに両者が同一産地から採集されることも考慮に入れて、*M. rylovae* を *M. koreana* のシノニムとして扱っている。さらに *M. koreana* が、地中海産の *M. coroninii* のシノニムである可能性も示唆している。

筆者が、瀬戸内海向島周辺からの標本に基づいて、上述の記載内容に対して再検討を行なったところ、やはり同様の変異が見られた。しかし *M. koreana* と *M. rylovae* は、全生長段階を通じて形態上区別されうること、そして両者はともに原記載とよく一致していることが明らかになった。さらにこれらとは別に、形態が異なった新たな 2 つの集団が同所的に見い出された。

本報告では、上記 4 つの形態上区別された集団が、それぞれ独立の種であるとする根拠を述べてみたい。各種類の形態上

の記載などの厳密な分類上の取り扱いについては、準備中の別論文で述べたい。——以下の文章では便宜上、4 つの集団をそれぞれ、*koreana*, *rylovae*, *sp-1*, *sp-2* と呼び、種であるものとして述べる。

この文章をまとめるのに際し、多くの助言と教示をいただいた、広島大学稲葉明彦教授、北島芳朗氏、九州大学菊池泰二教授の各氏に感謝の意を表します。

形態上の区別点

4 種の成熟個体については、形態上の区別点として、いくつかの形質をあげることが出来る。今回は 4 種を指示する目的で一応以下の形質についてのみ述べる。

性的二型の出現する部位として、雌については、第 6 基節板 (coxal plate 6) のカギ状の突起の形状、雄については、第 1 咬脚 (gnathopod 1) の前節先端の形、棘の配列、によって 4 種はたがいに区別される (図 1)。

これらの付属肢は、後述の交接前行動であるプレコピュラにおいて、雄が雌を背後から抱きかかえるとき、引っかかり合う部位である。*Melita* 属の記載の多くで、これらは精密に図示されていないが、種を区別するうえでは有効な形質であると考ええる。

ちなみに岩佐・永田 (1965) のカギメリタヨコエビの図は、

Fig. 1. Morphological comparison of four *Melita* species on female coxal plate 6 (upper) and inner surface of male gnathopod 1 (lower).

Fig. 2. Size difference of female specimens of four *Melita* species collected from the intertidal site of Mukaishima Island. Black parts indicate immature specimens.

M. rylovae の原記載と一致している。

4種の大きさは、年間を通じて相違が見られる。そのサイズ分布の一例として、同じ海岸から採集した標本(1mmの節に残ったもの)のうち、雌について、第6基節板によって4種を区別し、計測したものを示す(図2)。

全体的に、*rylovae*, *koreana*, *sp. 2*, *sp. 1*の順にサイズが小さくなる傾向が見られる。

一方、4種間で体長の範囲は重なりを示しており、このことから雌の上記形質が、生長段階で変化するものではないことも示されている。

分布、とくに同所的分布

前述のように Nagata (1965) は、*koreana* と *rylovae* が同一産地から採集されることを、両者が同一種であることの根拠のひとつとした。今回の4種についても、向島周辺の多くの海岸で、何種かが同時に採集された。

向島臨海実験所前の転石浜での、分布の一例を示す(図3)。転石帯の上縁(ほぼMLWN)から、水際(MLWSの少し上)まで潮位差約1mの範囲内で、傾斜面に沿って3mおきに、20

Fig. 3. Intertidal distribution of four *Melita* species on transect at Mukaishima Island. St. 1 is situated near MLWN and St. 5 is near MLWS.

×20cmのコードラートを用いて採集した。このうち1mmの節に残ったものを持ち帰り選別し、同定、計数した。

4種はここでは潮位に関して一応帯状の分布をしている。しかしこの採集地点では、裏山からの陸水の流入や、底質の違いなど、潮位以外の要因も分布に関与しているかも知れない。

分布の要因に関しては今後の課題であるが、4種のうち、*koreana*は、他種と比べて少し高い潮位の荒い砂の底質に、*sp. 1*は、湾奥部の多少汽水的な環境に、それぞれ分布する傾向が見られた。

各地点における4種の出現状況を見ると、最上部のst. 1が *koreana* 単独であることを除き、いずれの地点サンプルにも2~3種が混在していた(図3)。コードラートを置いた場所には石が数個ずつ含まれていたが、ひとつの石の下に注目して採集してみても、同様の混在性が見られ、石毎にすみ分けているよ

うな傾向は見られなかった。すなわち干潮時の石の下を見るかぎり、数種が同じ空間を共有しており、異種の個体同士が会合う可能性はおおいにあると思われる。

4 種間の繁殖的隔離

4 種の繁殖時期は、向島ではいずれもほぼ4月から11月までである。

繁殖行動の様式についても、4 種間で差は見られなかった。成熟に達した雌は、プレコピュラを間にはさんで、連続して何回かの産卵、放卵を行なっている（図4）。この様式は、プレコピュラを行なうヨコエビ類で報告されたものと、基本的には同じである。

脱皮から産卵にかけては、雌を単独で放置しておいても進んだ。しかしその卵は未受精卵のままと思われ、数日のうちに育

Fig. 4. Typical representation of the sequence of reproductive events in females. Duration of precopula was a few hours in summer to four days in spring.

房から消失してしまった。すなわち正常な繁殖のためには、産卵のたびに、プレコピュラを介しての雄の関与が必要である。

この繁殖行動に注目して、種間でプレコピュラが起こるかどうかによって、種間交雑の有無を調べた。

まず4種を混合条件下におきプレコピュラの形成を見た。4種の多数の個体を水槽中に混合して入れ、形成されたプレコピュラについて、雌雄の種を同定した。

この研究中、1000ペア近くを調べたが、異種によるペアはまったく出現しなかった。

次にプレコピュラを行なっているのを引き離し、異種の雌雄どうしを会わせる実験を行なった（図5）。観察には直径5 cmのシャーレを用いた。実験区1には、2種の5ペアずつを引き離し、それらすべてを混合して入れた。実験区2には、引き離した5ペアずつを異種の雌雄の組み合わせになるよう2つのシャーレに分けて入れた。そしてこれらを同時に観察した。

なお *rylovae* と *sp. 1* の組み合わせでは、*sp. 1* の雄よりも *rylovae* の雌のほうが大きくなり、サイズの差によってプレコ

ピュラが不可能となることから、この実験は行なわなかった。

この実験を考えられる5つの組み合わせについて行なったが結果はほぼ同様であった。

実験区1では、混合後すぐにプレコピュラが形成され、数時間のうちにすべてがペアになった。形成されたプレコピュラは別の容器に移し、雌雄の種を同定したが、ここでも異種のペアは出現しなかった。

実験区2では、観察中プレコピュラはまったく見られなかった。脱皮や産卵をする雌が一部出現したが、これは前述したように雌が単独で産卵したものであり、正常な繁殖ではない。

実験区1でプレコピュラがすべて形成されて後、実験区2の2組のシャーレの中味を混合して、実験区3とした。ここではじめて、いくつかのプレコピュラが形成された。そしてそれらも同種のペアであった。

ところで雄が同種の雌に出会ったときの反応は、非常に活発なものであり、産卵後まもない雌であっても、肢をひろげて抱きかかえに行く。そのような場合には、雌のほうが応じず、プ

Fig. 5. Schematic explanation of the procedures and the results on experimental precopula formation. The animals used in the present experiments were taken from pre-copulatory pairs. Newly formed precopula were removed. Exp. 1 (mixed of two species). All animals formed precopula for a few hours. Exp. 2 (cross breeding of two species). No precopula was observed during the same experimental time as in Exp. 1. Exp. 3 (combined of two dishes of Exp. 2). Some animals forms precopula.

レコピュラは長続きしない。一方異種の雌雄が出会った場合には、そのような反応がまったく見られなかった。すなわち何らかのかたちで、雄は同種の雌を識別している可能性が示唆されている。

以上のことから、異種間ではプレコピュラが起らないことによって、交配前の隔離が保たれていると考えられる。その隔離機構としては、別種の雌雄が出会っても反応しないことから Mayr (1970) の区分によれば、行動的隔離と見なされる。

この結果は、ヨーロッパの *Gammarus* のいくつかの種類での報告 (Spooner, 1947; Kinne, 1954; Meijering, 1972) で、異種間のプレコピュラが起り、産卵まで進むが、その後の発生が進まなくなる交配後の隔離の例と対照的である。

おわりに

以上述べて来たことから、形態上区別された4つの集団は、その分布が接している向島では、繁殖的に隔離されており、それぞれ独立の種であると考えることが出来る。

Nagata (1965) で述べられた *M. koreana* の変異性は、今回の4種のうち何種かを含んだ標本を、単一種のものと考えたために生じたものと思われる。そして4種間で見られるサイズの段階性を、生長段階と見なしたことも、その混同の原因となっているのかも知れない。

Mayr (1970) は、繁殖的隔離は全体としては多様な機構の複合と考えられるが、動物では行動的隔離がもっとも重要であると述べている。本4種でも、雄が同種の雌を識別していることが、隔離の主要な部分であると思われる。どのような要因によって識別しているかは、今後の課題である。一方副次的に隔離に関与するものとして、微細分布のずれや、サイズの違い、プレコピュラで用いられる付属肢の形態、などが考えられる。付属肢の形態については、その形の不一致が、機械的隔離を引き起こすとも思われるが、筆者は、いったんプレコピュラを始めて、形の不一致からプレコピュラを中断するような例を見ない。また *Melita zeylanica* の雌で、カギ状の突起をつぶした実験でも、他の部分を引っかけてプレコピュラを行なっている。(Krishnan & John 1974)。

この研究では、向島周辺という限られた地域で、4種を考えた。そこでは種全体の空間的なひろがりとしての要素は、無視されている。しかし今回のような種を区別する目的のためには、4種がひとつの海岸という非常に狭い範囲内に、共存していたことこそが重要である。すなわちその形態差が地理的変異や生態型である可能性を除外して考えることが出来る。また生物学的種概念の適用においても、個体群間の遺伝子の交換の程度を調べるという厄介な問題に触れなくてもすむ。

分類学の発展段階から見て、日本の *Melita* 属の分類は、なお新種の記載を必要とする段階にあると思われる。実際に筆者は、今回の4種以外にも、瀬戸内海からだけでいくつかの未記載種を採集している。一方 *Melita* 属そのものも再検討されて来ており、従来 *Melita* 属とされて来たものが、いくつかの属に分けられている (Karaman 1981)。日本からの以前の報告も、所属を再検討する必要がある。今後、記載と再検討の両方の作業が必要のように思われる。

引用文献

- Bulycheva, A. I. 1955. *Novye vidy boko-plavov (Amphipoda, Gammaridea) iz Japonskogo Morya*. II. Akad. Nauk SSSR, Trudy Zool. Inst., 21:193-207.

岩佐正夫・永田樹三, 1965. 新日本動物図鑑, 北隆館, 東京。

- Karaman, G. S. 1981. Redescription of Melita planaterga Kunkel 1910 from Bermuda Islands with revision of genera Melita Leach and Abludomelita n. gen. (Contribution to the knowledge of the Amphipoda 119). *Polijoprivreda i Sumarstvo*, 27:29-50.
- Kinne, O. 1954. Die Gammarus-Arten der Kieler Bucht. *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 82:405-424.
- Krishnan, L. and P. A. John 1974. Observations on the breeding biology of Melita zeylanica Stebbing, a brackish water amphipod. *Hydrobiologia*, 44:413-430.
- Mayr, E. 1970. *Populations, species, and evolution*. Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- Meijering, M. P. D. 1972. Physiologische Beiträge zur Frage der systematischen Stellung von Gammarus pullex (L.) und Gammarus fossarum Koch (Amphipoda). *Crustaceana, Suppl.* 3:313-325.
- Nagata, K. 1965. Studies on marine gammaridean Amphipoda of the Seto Inland Sea. III. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 13:291-326.
- Spooner, G. M. 1947. The distribution of Gammarus species in estuaries. Part. I. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 27:1-52.
- Stephensen, K. 1944. Some Japanese Amphipoda. *Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren.*, 108:25-88.