
クサガメにおける系統分類学的研究の紹介

鈴木 大

005-8601 北海道札幌市南区南沢5条1-1-1 東海大学生物学部生物学科

Introduction of taxonomic and systematic studies on the Reeves' pond turtle, *Mauremys reevesii*

By Dai Suzuki

School of Biological Sciences, Department of Biology, Tokai University, 5 jou 1-1-1, Minamisawa, Minami, Sapporo, Hokkaido 005-8601, Japan

はじめに

クサガメ(*Mauremys reevesii*)は、日本国内では本州や四国、九州、それらの周辺の島の水辺では比較的目にする機会が多い淡水性カメ類の一種である。一方で、本種の日本列島集団についてはその在来性が疑われ、大陸に由来を持つ外来種である可能性が高いと指摘されている(Suzuki et al.,2011)。著者は、2020年2月24日に開催された第7回淡水ガメ情報交換会の公開シンポジウム「クサガメを知る」において、「クサガメにおける系統分類学的研究の紹介」というタイトルで講演の機会をいただいた。本稿では当時の講演の内容を踏まえながら、クサガメに関して、特に遺伝子に基づく系統分類学研究を中心に紹介する。

クサガメとはどんな生物か

クサガメの大きさは、最大で雄では背甲長20cm程度、雌では25cm程度となり、雌の方が大型化する。また、頭部や首の側面に複数の黄色い線状の模様が入る。ただし、性成熟した雄は体色が黒化し、全体的に真っ黒になる(性的二型)。河川や湖沼といった淡水域に生息し、雑食性で様々な動植物を食べる。初夏に産卵、夏から秋に孵化する。冬期は主に水中で越冬する。クサガメは東アジア地域に広く生息し、具体的には日本、朝鮮半島、中国、台湾などとなっている(Turtle Taxonomy Working Group, 2017)。これらの分布域うち、日本と台湾島の集団については外来起源である可能性が高いとされている。東アジア地域以外にも、フィリピン、パラオ、ティモール島に移入された記録がある(Turtle Taxonomy Working Group, 2017)。なお、朝鮮半島集団と中国大陸部集団の分布域は連続していない。近年の遺伝子解析による報告に基づくと、クサガメの近縁種は、中国南部に生息するカントクサガメ(*M. nigricans*)、中国、ベトナム、台湾に見られるハナガメ(*M. sinensis*)、日本のみに生息する固有種ニホンイシガメ(*M. japonica*)が挙げられている(Honda et al.,2002; Barth et al.,2004; Feldman and Parham,2004; Spinks et al.,2004; Sasaki et al.,2006【一部の種が解析に含まれていない研究も含む】)。

学名の変遷

学名は世界に共通の生物の名称であり、そのうち動物の学名は国際動物命名規約に則っている(動物命名法国際審議会, 2005)。一つの種に対して一つの学名が与えられる。しかし、同じ種に対して複数の学名がつけられてしまうことがある。これは、研究者間の交流や論文の入手に時間がかかり、すでに記載をされていたことを知らずに新種として記載されてしまったケースや、既知の種が有するとされる形質の特

徴とは異なった形質を有する個体が発見され、それを新種とみなして記載したが、後の研究によって別種とした根拠となる形質が既知種の種内変異の中に含まれることが明らかになったケースなどがある。学名は、原則としてもっとも先に発表したものが有効となり、その後同種に対して付けられた学名は新参異名として無効となる。なお、分類学の研究が進むにつれて、その種の属名が変更になることもあるが、種小名は変わらない。ただし、属の性別に合わせて語尾が変化する場合がある。このような学名に関する規則の詳細については、動物命名法国際審議会(2005)を参照頂きたい。

学名を記す際、属名と種小名の2つを合わせて示す。学名の後ろに、その学名を命名した人物の名前と、その学名が記載された年を記すこともある。なお、後の研究によって、記載された時の属名から別の属名へと変更が生じた場合は、命名者と記載年を括弧にいれて記載する。例えば、現在、世界的に広く使われているクサガメの学名は *Mauremys reevesii* (Gray, 1831) であるが、本種が初めて記載された時の学名は、*Emys reevesii* Gray, 1831, である。このように、命名者と記載年を囲む括弧の有無は、学名が記載された当時と変わらないものなのか、それとも属名に変更があったのかを判断することができる重要な役割を持っている。

Turtle Taxonomy Working Group (2017)によると、これまでにクサガメに対して付けられた学名は以下の通りである。

- ・ *Emys reevesii* Gray, 1831
- ・ *Emys vulgaris picta* Shlegel, 1844
- ・ *Emys japonica* Duméril et Bibron, 1851
- ・ *Damonia unicolor* Gray, 1873
- ・ *Geoclemys grangeri* Schmidt, 1925
- ・ *Geoclemys paracaretta* Chang, 1929
- ・ *Chinemys megalcephala* Fang, 1934
- ・ *Chinemys macrocephala* Bourret, 1941
- ・ *Mauremys pritchardi* McCord 1997

1831年Grayによって、クサガメに初めて学名が付いた。上述の通り学名は原則として最も古くに記載されたものが有効であるため、この学名が発表された後に付けられた学名は新参異名として無効である。したがって、現在使用されている学名の種小名においても *reevesii* が用いられている。

これらクサガメに対して付けられた複数の学名において、その記載が形態的変異に由来するものが含まれる。例えば、*Damonia unicolor* は、当時すでに知られていたクサガメと似ているとしながらも、甲、頭部や頸部が黒いこと等を特徴とあげている(Gray, 1873)。おそらく、記載された当時はクサガメの雄が性成熟に伴い体色を黒化させることが知られていなかったのであろう。また、クサガメの生態的特徴として、貝類などの固い餌を食べることで頭幅が広がり、頭が巨大化することが知られている。*Chinemys megalcephala* は、この巨頭化したクサガメの標本から記載された学名であり、記載後の研究によってクサガメと頭部の形質のみでしか区別できない点や、遺伝子による系統解析によってクサガメの種内変異の中に内包される点より、現在は無効な学名となっている(Iverson et al., 1989; Barth et al., 2002)。*Mauremys pritchardi* は、遺伝子を調べた結果、クサガメとミナミイシガメの間に生じた交雑個体であること

が確認されている(Wink et al. 2001). 国際動物命名規約では, 雑種標本を扱うことを除外しており, すなわち雑種に学名はつかない. そのため, *M. pritchardii*は無効である.

属名の変更 — *Chinemys*属と*Mauremys*属 —

上述の通り, 研究が進むにつれて, 属名が変更されることがある. クサガメも, *Emys*属として初めに記載されてから何度も属が変更となり, 現在は*Mauremys*属に含まれている. そこで, 本稿では, 現在のクサガメの属名である*Mauremys*属と, その直前まで使われていた*Chinemys*属に焦点を当てて, 紹介したい. なお, クサガメの記載当時の属名である*Emys*属は, 現在では欧米に生息するヌマガメ科の仲間に用いられている.

現在の*Mauremys*属には, クサガメやカントクサガメ, ニホンイシガメ, ハナガメの他に, ミナミイシガメ(*M. mutica*), アンナンガメ(*M. annamensis*), チチュウカイイシガメ(*M. leprosa*), カスピイシガメ(*M. caspica*), ギリシャイシガメ(*M. rivulata*)が含まれる. しかしながら, 上述の通り, 最近までクサガメの学名は*Chinemys reevesii*という学名が使われていた. この*Chinemys*属は1931年にSmithより提唱され(Smith, 1931), 現生種ではクサガメとカントクサガメに使われていた. 同じく, 現在は*Mauremys*属に含まれるハナガメには, *Ocadia sinensis*という学名が用いられていた. これらクサガメやカントクサガメ, ハナガメが, *Mauremys*属に含まれるようになったのはおおよそ2000年以降である(そのため, それより前に発表された書籍や論文においては, *Chinemys*属や*Ocadia*属と記されている). この属名が変更になった根拠は, 遺伝子の系統解析の結果によるものである.

近年, 系統解析には遺伝子の塩基配列データを用いたものが主流であるが, それ以前は形態形質に基づいて行われてきた. クサガメが含まれるイシガメ科においては, 特に頭部形態形質によって大きく二つに別れるとされ(Hirayama, 1984), それらは2つの異なる亜科(旧バタゲールガメ亜科と旧イシガメ亜科)に相当するとされた(Gaffney and Meylan, 1988). すなわち, 顎の接合面が広く, 水棲傾向の強いグループを旧バタゲールガメ亜科とし, 一方で顎の接合面が狭く, 陸棲傾向の強いグループを旧イシガメ亜科とした(詳細については, 太田・高橋, 2006を参考にされたい). これらの形態形質による亜科分類でいうと,

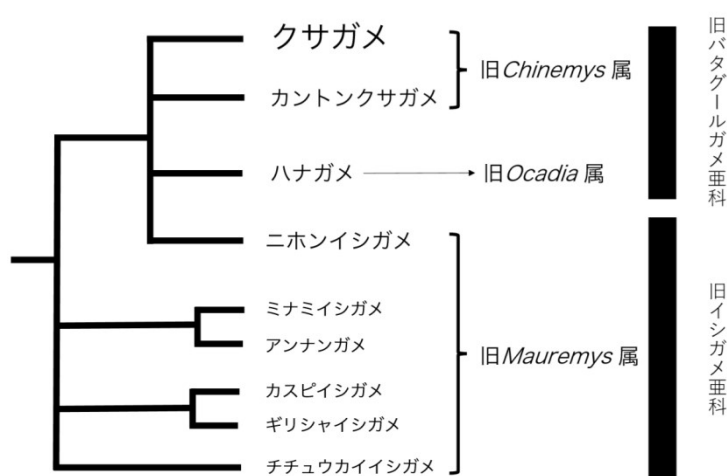


図1. 分子系統解析研究による*Mauremys*属各種の系統的位罫 (Barth et al., 2002を一部改変)

*Chinemys*属と*Ocadia*属は旧バタゲールガメ亜科に属していた。一方、*Chinemys*属と*Ocadia*属の各種が含まれる以前の旧*Mauremys*属は旧イシガメ亜科であった。すなわち、形態形質では異なる亜科に分けられるほど、*Chinemys*属と*Ocadia*属は、旧*Mauremys*属とは大きく異なるとされていたのである。しかしながら、上述の通り、遺伝子による解析によってこれら3属は近縁な一つの単系統群であり、そしてニホンイシガメは他の旧*Mauremys*属各種よりも、*Chinemys*属のクサガメやカントクサガメ、*Ocadia*属のハナガメと近縁であり、旧*Mauremys*属は側系統なグループとなった(図1【単系統とは共通の祖先から生じた全ての子孫を含む分類群を、側系統とは共通の祖先から生じた全ての子孫を含まない分類群を指す】)。Barth et al. (2004)はこの結果を踏まえて分類体系について2つの提案をしており、一つはこれらの種群を4つの属に細かく分割するもの(1:クサガメ、カントクサガメ、ハナガメ、ニホンイシガメ、2: ミナミイシガメ、アンナンガメ、3: カスピイシガメ、ギリシャイシガメ、4: チチュウカイイシガメ)、もう一方は3属をまとめて単系統のグループとして広義の*Mauremys*属(旧*Mauremys*属 + *Chinemys*属 + *Ocadia*属)というものであった。その後、Feldman and Parham(2004)やSpinks et al.(2004)は後者を取り入れ、結果として現在でもこの分類体系、すなわち*Chinemys*属と*Ocadia*属を無くし、それらと旧*Mauremys*属とまとめて一つの属、広義*Mauremys*属として扱うことが主流となっている。

以上より、クサガメなど3種が*Mauremys*属に属することになったのだが、現時点では*Mauremys*属を構成する種群を特徴付ける形質は遺伝子のみである。すなわち、形態形質で定義ができていない。そのため、化石などの形態形質が重要な形質として用いられる研究においては、広義の*Mauremys*属ではなく、現在でも*Chinemys*属と*Ocadia*属を旧*Mauremys*属と分けて扱う報告が多い(例えば、Hirayama et al., 2007)。一つの例として、化石標本が見つかった際、現生種のクサガメやカントクサガメと似ているが、明らかにそれら2種とは異なる、しかし新種として記載するには十分ではないものが見つかった場合(標本が骨の一部であった場合など)、それを報告する際に用いる学名は通常は学名の属名の後の種小名の部分に「~属の一種」という意味で「sp.」をつける。この時、広義の*Mauremys*属を認める考え方であれば上記の例の化石記録としては「*Mauremys* sp.」と記すことになるが、一方*Chinemys*属を有効であるとすれば「*Chinemys* sp.」となる。これら二つの名称を比較してみれば、後者の方がどのような形態的特徴を持った化石なのかを理解しやすい。今後はこのような問題を解決するためにも、DNAだけでなく、広義の*Mauremys*属種群をまとめることのできる、あるいはそれらの種群を系統ごとに分けることのできる形質の特徴を見つけ出すことが求められる。

国ごとのクサガメ集団遺伝解析の研究事例の紹介

ここでは、クサガメが生息している、中国、台湾、韓国、そして日本における集団遺伝解析研究の事例を紹介する。なお、Lovich et al.(2011)において、クサガメの分類や生態、保全などがレビューされている。そこで、本稿では各国における研究事例を紹介するに際し、2011年以降のものを中心に扱った。

中国では古くより、国外に生息する種も含め様々なカメ類が食用や薬用、そしてペット用として商業利用されている(例えばGong et al., 2009)。そのため、中国のクサガメの野生集団は大きく個体数を減少させており、野生個体を見つけるのは困難であると報告されている(Bu et al., 2019)。また、Bu et al. (2019)では、中国各地の養殖場におけるクサガメの集団遺伝的変異を核遺伝子の中でも特に個体レベルでの変異を検出するのに適しているとされるマイクロサテライトマーカーを用いて調べているが、飼育

集団内に比較的高い遺伝的多様度があると述べている。中国国内に元々生息していたクサガメ集団には高い遺伝的多様性があり、それに関連して地理的な変異もあったのであろう。

クサガメは台湾島には自然分布しないと考えられているが、大陸に地理的に近い金門島ではある程度の個体数が生息するとされている(Lovich et al.,2011; Lee et al.,2019)。しかしながら、金門島では人為的に持ち込まれたハナガメも定着しており、このハナガメとクサガメの異種間交雑を介して、異なる種へ遺伝子が浸透する遺伝的攪乱により在来種クサガメの遺伝的独自性が失われる可能性が懸念されている(Fong and Chen,2010; Lee et al.,2019)。

朝鮮半島に生息しているクサガメのうち、韓国の集団についてOh et al.(2017)によって集団遺伝解析研究が発表されている。Oh et al.(2017)は、現在の韓国国内に生息するクサガメ集団のミトコンドリアDNAのチトクロム**b**遺伝子の塩基配列における遺伝的変異を調べた。それらのデータに加え、日本や中国、台湾といった産地のクサガメと比較も行った。その結果、韓国産クサガメ47個体の中より4つのハプロタイプ(遺伝子型)を検出しており、その中で最も多く見つかったハプロタイプ(47個体中の24個体【51.1%】)が韓国に在来のものであろうとしている。この韓国在来タイプは、日本や台湾のクサガメからは見つかったが、中国からは確認されていない。次に多かったハプロタイプ(47個体中の20個体【42.6%】)の配列は、中国のクサガメにおいて最も頻度の高いもの(解析に用いた中国産クサガメ40個体中34個体【85.0%】)と同じであったため、韓国で見つかったこの系統は国外の中国より持ち込まれたものに由来するであろうとしている。残る2つのハプロタイプについてはそれぞれ2個体と1個体からのみ確認されている。したがって、韓国国内には在来の系統が存在するが、それと同程度に近い数の外来の中国の系統が定着しているとされている。

日本国内のクサガメにおいては、Suzuki et al.(2011)によって報告されており、その内容は亀楽4号(鈴木, 2012)にて紹介しているのでこちらも参考いただきたい。その概要を記すと、現在クサガメは日本各地に広く分布しているが、一方で確実な化石記録が無いことや江戸時代以前には文献記録が無いことなどから、在来性が疑問視されていた。そこで遺伝的変異に着目し、クサガメが日本に在来であれば他国集団とは遺伝的に異なる、逆に外来であるのであれば他国集団と遺伝的に同一、あるいは極めて近縁であろうという考えに基づき、日本列島の19地点で得られたクサガメ132個体のミトコンドリア遺伝子のチトクロム**b**遺伝子およびコントロール領域の配列を調べた。また、韓国と台湾のクサガメ1個体ずつも調べると共に、さらにデータベースに登録された中国産クサガメの配列も解析に加えた。その結果、国内には遺伝的に大きく異なる3系統(Group A, B, Cとする)が確認された。それらのうち、Group A(132個体中の102個体【77.3%】)は韓国の個体と、Group B(28個体【21.2%】)は台湾および中国産として登録されたクサガメの配列と全く、あるいはほとんど同じであった。Group C(2個体【1.5%】)については、台湾で商業取引されていた甲羅(漢方薬として用いる甲の欠片)より得られた塩基配列と似ていたが、この甲羅は中国大陸部より輸入されたものとみられた。また、国内で見つかった3系統のそれぞれにおける系統内の遺伝的変異は極めて乏しかった。すなわち、日本のクサガメは国外のものと遺伝的にほとんど同じであり、国内で多様化している様子は確認されなかった。以上の結果から、日本列島に現在生息するクサガメは韓国や中国から持ち込まれた外来種であると考えられた。以上がSuzuki et al.(2011)にて報告されたものであるが、ここに上述のOh et al.(2017)の研究結果を合わせて考えてみたい。Oh et al.(2017)は、韓国と中国それぞれの国における在来のハプロタイプを1つずつ報告していたが、それらはSuzuki et al.(2011)にお

いて韓国由来としたGroup Aと中国由来としたGroup Bにそれぞれ一致している。さらにSuzuki et al. (2011)ではGroup Cも中国由来であろうとしているが、Oh et al.(2017)の報告をみると、このGroup Cと同じ塩基配列を持つ個体が、韓国集団から1個体(47個体中の2.1%相当)、中国集団から4個体(40個体中の10%相当)みつかったことがわかる。Oh et al.(2017)はこのハプロタイプの由来については言及していないものの、それぞれの国の集団に占める割合から考えるとSuzuki et al.(2011)の主張と同じく、中国に由来する可能性が高そうだ。

近年は遺伝子による解析技術が急速に発展し、その結果様々な地域で遺伝子解析が行われたことで、クサガメの詳細な種内変異が明らかになってきた。すなわち、自然分布域である中国や韓国のクサガメは、それぞれの地域に固有の遺伝的変異を持つことが示された。一方で、人為的な移入や、他種との交雑による遺伝的攪乱、商業目的の利用(人為的に行われる異なる系統間での交雑も含む)などもあり、クサガメがこれまでの進化の歴史の中で積み上げてきた遺伝的独自性は喪失の危機にあることも明らかとなった。遺伝的な違いは、将来的な種の分化に繋がる大切な要素でもある。今後は種の単位だけでなく、遺伝的な違いにも考慮した扱い、ならびにそれらの保全が求められるであろう。

謝辞

本稿に際し、第7回淡水ガメ情報交換会を運営された皆様へ御礼を申し上げます。

引用文献

- Barth, D., Bernhard, D., Fritzscht, G., and Fritz, U. 2004. The freshwater turtle genus *Mauremys* (Testudines, Geoemydidae) – a textbook example of an east–west disjunction or a taxonomic misconception? *Zoologica Scripta* 33: 213–221.
- Barth, D., Bernhard, D., Guicking, D., Stöck, M. and Fritz, U. 2002. Is *Chinemys megaloccephala* FANG, 1934 a valid species? New insights based on mitochondrial DNA sequence data. *Salamandra* 38: 213–232.
- Bu, X., Wang, X., Lu, W., Cai, W., Xia, X., and Nie, L. 2019. Genetic diversity of the captive Chinese pond turtle (*Mauremys reevesii*) populations in China assessed by microsatellite markers. *The Journal of Animal & Plant Science* 29: 1160–1168.
- 動物命名法国際審議会. 2005. 国際動物命名規約第4版日本語版[追補]. 日本分類学会連合, 東京. 135 pp.
- Feldman, C. R., and Parham, J. F. 2004. Molecular systematics of old world stripe-necked turtles (Testudines: *Mauremys*). *Asiatic Herpetological Research* 10: 28–37.
- Fong, J. J. and Chen, T.-H. 2010. DNA evidence for the hybridization of wild turtles in Taiwan: possible genetic pollution from trade animals. *Conservation Genetics* 11, 2061–2066.
- Gaffney, E. S., and P. A. Meylan. 1988. A phylogeny of turtles. p. 157–219. In: M. J. Benton (ed.) *The phylogeny and classification of the tetrapods*, Vol. 1. Oxford University Press, New York.
- Gong S. - P., Chow A. T., Fong J. J., and Shi H. - T. 2009. The chelonian trade in the largest pet market in China: scale, scope and impact on turtle conservation. *Oryx* 43: 213–216.
- Gray, J. E. 1873. *Damonia unicolor*, a new species of water-tortoise from China, sent by Mr. Swinhoe. *Annals and Magazine of Natural History* (4) 12: 77–78.
- Hirayama, R. 1984. Cladistic analysis of batagurine turtles (Batagurinae: Emydidae: Testudinoidea): a preliminary result. p. 141–157. In de Broin F. and Jiménez-Fuentes E. (eds.) *Studia Palaeocheloniologia, Studia Geologica Salmanticensia*, Vol. I. Salamanca: Ediciones Universidad de Salamanca.

- Hirayama R., Kaneko N., and Okazaki H. 2007. *Ocadia nipponica*, a new species of aquatic turtle (Testudines: Testudinoidea: Geoemydidae) from the Middle Pleistocene of Chiba Prefecture, central Japan. *Paleontological Research* 11(1):1–19.
- Honda, M., Yasukawa, Y., and Ota, H. 2002. Phylogeny of the freshwater turtles of the genus *Mauremys* Gray, 1869 (Testudines), with special reference to a close affinity of *M. japonica* with *Chinemys reevesii*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 40:195–200.
- Iverson, J. B., Ernst, C. H., Gotte, S. and Lovich, J. E. 1989. The validity of *Chinemys megaloccephala*. *Copeia* 1989: 494–498.
- Lee Y., Lin J. - W., Tseng S. - P., Chen T. - S., and Lin S. - M. 2019. Human disturbance as a possible cause of genetic introgression from exotic into native *Mauremys* turtles. *Animal Conservation* 22: 556–567.
- Lovich, J. E., Yasukawa, Y., and Ota, H. 2011. *Mauremys reevesii* (Gray 1831) — Reeves' turtle, Chinese three-keeled pond turtle. pp. 050.1–050.10. In: Rhodin, A. G. J., Prichard, P. C. H., van Dijk, P. P., Saumure, R. A., Buhlmann, K. A., and Iverson, J. B. (eds.). *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. Chelonian Research Monographs. No. 5. Chelonian Research Foundation, Lunenburg, MA.
- Oh, H.- S., Park S.- M., and Han, S. - H. 2017. Mitochondrial haplotype distribution and phylogenetic relationship of an endangered species Reeve's turtle (*Mauremys reevesii*) in East Asia. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity* 10: 27–31.
- 太田英利・高橋亮雄. 2006. カメの分類: 特に邦産種の学名の変更を中心に. *爬虫両棲類学会報* 2006 (2): 131–139.
- Sasaki, T., Yasukawa, Y., Takahashi, K., Miura, S., Shedlock, A. M., and Okada, N. 2006. Extensive morphological convergence and rapid radiation in the evolutionary history of the family Geoemydidae (old world pond turtles) revealed by SINE insertion analysis. *Systematic Biology* 55: 912–927.
- Smith, M. A. 1931. *The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Reptilia and Amphibia. Vol. I. Loricata, Testudines.* Taylor and Francis, London.
- Spinks, P. Q., Shaffer, H. B., Iverson, J. B., and McCord, W. P. 2004. Phylogenetic hypotheses for the turtle family Geoemydidae. *Molecular Phylogeny Evolution* 32: 164–177.
- 鈴木大. 2012. クサガメ日本集団の起源. *亀楽* 4: 1–7.
- Suzuki, D., Ota, H., Oh, H. - S. and Hikida, T. 2011. Origin of Japanese populations of Reeves' pond turtle, *Mauremys reevesii* (Reptilia: Geoemydidae), as inferred by a molecular approach. *Chelonian Conservation and Biology* 10: 237–249.
- Turtle Taxonomy Working Group. 2017. *Turtles of the World: Annotated Checklist and Atlas of Taxonomy, Synonymy, Distribution, and Conservation Status (8th Ed.)*. In: Rhodin, A.G.J., Iverson, J.B., van Dijk, P.P., Saumure, R.A., Buhlmann, K.A., Pritchard, P.C.H., and Mittermeier, R.A. (Eds.). *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. Chelonian Research Monographs 7:1–292.
- Wink, M., Guicking, D. and Fritz, U. 2001. Molecular evidence for hybrid origin of *Mauremys iversoni* Pritchard et McCord, 1991, and *Mauremys pritchardi* McCord, 1997 (Reptilia: Testudines: Bataguridae). *Zoologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde Dresden*. 51: 41–49