

スジエビ *Palaemon paucidens* の遺伝的分化

張 成年¹・柳本 卓¹・丸山智朗²・池田 実³・松谷紀明⁴・大貫貴清⁵・今井 正^{6*}

¹ 〒 236-8648 神奈川県横浜市金沢区福浦 2-12-4 中央水産研究所

² 〒 113-8657 東京都文京区弥生 1-1-1 東京大学農学部

³ 〒 986-2242 宮城県牡鹿郡女川町小乗浜字向 3-1 東北大学農学部附属複合生態フィールド教育研究センター

⁴ 〒 034-0041 青森県十和田市大字相坂字白上 344-10 青森県産業技術センター内水面研究所

⁵ 〒 424-8610 静岡県静岡市清水区折戸 3-20-1 東海大学海洋学部

⁶ 〒 761-0111 香川県高松市屋島東町 234 瀬戸内海区水産研究所

Genetic diversity in the freshwater shrimp *Palaemon paucidens*

Seinen Chow¹, Takashi Yanagimoto¹, Tomoaki Maruyama², Minoru Ikeda³,
Noriaki Matsuya⁴, Takakiyo Oonuki⁵ and Tadashi Imai^{6*}

¹ National Research Institute of Fisheries Science, 2-12-4 Fukuura, Kanazawa, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan

² Faculty of Agriculture, The University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo, Tokyo 113-8657, Japan.

³ Tohoku University, Ojika, Miyagi 986-2242, Japan

⁴ Aomori Prefectural Industrial Technology Research Center Inland Water Fisheries Institute, 344-10 Shiraue, Osaka, Towada, Aomori 034-0041, Japan

⁵ School of Marine Science and Technology, Tokai University, 3-20-1 Orido, Shimizu, Shizuoka 424-8610, Japan

⁶ National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, 234 Yashimahigashi-machi, Takamatsu, Kagawa 761-0111, Japan

Abstract. Genetically differentiated two types (designated by A and B) of the freshwater shrimp *Palaemon paucidens* in Japan have been determined by allozyme and 18S rDNA analyses. We analyzed mitochondrial 16S rDNA sequences of 120 type A and 49 type B individuals collected at 150 localities spanning Japan. Phylogenetic analysis based on 16S rDNA sequences was almost congruent with the results by 18S rDNA analysis, but specimens from Amami Islands previously designated by type A were revealed to be a distinct type (designated by type C). Kimura's two parameter distance (K2P) between these three types ranged from 5.5±1.0 to 6.8±1.2 (%±S.E.), suggesting the presence of cryptic diversity. Well supported subclades were observed in type B, indicating regional genetic differentiation. In type A, Lake Biwa haplotype was extensively observed in a wide area of Japan including isolated ponds and lakes, which has been probably caused by intentional and/or unintentional introduction by human.

Key words: *Palaemon paucidens*, three types, 16S rDNA, sequence difference

*連絡先 (Corresponding author) : imait@fra.affrc.go.jp

(要約)

アロザイム遺伝子及び 18S rDNA 分析により、日本に分布する淡水性スジエビ *Palaemon paucidens* に遺伝的に異なる 2 タイプ (A と B) の存在が知られている。日本全国にわたる 150 地点で収集され 18S rDNA 分析によって判定された A タイプ 120 個体と B タイプ 49 個体についてミトコンドリア DNA の 16S rDNA 部分配列を決定した。16S rDNA 塩基配列に基づき構築した系統樹は 18S rDNA 分析で分けられた A と B タイプに対応する 2 クレードに分かれたが、A タイプと判定された奄美大島標本は明らかに独立したクレードを形成し C タイプと定義した。これら 3 タイプ間の平均塩基置換率 ($K2P$) は 5.5 ± 1.0 から $6.8 \pm 1.2\%$ S.E. であり、国内スジエビには少なくとも 3 種が存在することが示唆された。明らかに異なるサブクレードが B タイプ内でも見られ、地域的な分化が示された。A タイプでは琵琶湖系のハプロタイプが全国的に見られ自然分布とは考えにくい孤立した湖沼にも分布していたことから、人間の関与による拡散が示唆された。

はじめに

本邦在来のテナガエビ科スジエビ属ではスジエビ *Palaemon paucidens* De Haan, 1844 が唯一の淡水性種であり、北海道から屋久島まで最も広く分布している種である。河川の下流域から上流のダム湖、閉鎖的な湖沼まで多種多様な内水面に分布している。特に採集効率の良い湖沼では観賞用、釣り餌や食用目的で漁獲され水産資源となっている。アロザイム遺伝子分析によって本種には遺伝的に異なる 2 タイプ (A と B) が存在することが明らかにされており (Chow & Fujio, 1985; Chow *et al.*, 1988; Fidhiany *et al.*, 1990), タイプ間には浮遊幼生期間や幼生の塩分耐性に顕著な差違があること、生殖隔離があることが報告されている (張・藤尾, 1986; Chow *et al.*, 1988; Fidhiany *et al.*, 1990, 1991)。分析地域標本数は限られるものの、A と B タイプ間で額角の長さに差異があることも報告されている (フィジニアニ・木島, 1990)。また、Fidhiany *et al.* (1989) は額角歯数、卵サイズ、ゾエア幼生サイズ、浮遊幼生期間といった形質において A と B タイプ間である程度の差異を報告しているものの、不連続な差異は観察されていない。最近、18S rDNA 部分領域を対象とした multiplex-PCR によって両タイプを簡便に判別できる手法が開発され、全国的な調査が行われた。その結果、両タイプ間の交雑個体は観察

されず、ともに北海道から九州にわたって広範囲に見られるが A タイプは湖沼や河川といった多様な内水面に分布する一方、B タイプは河川だけに分布するという違いが明らかになった (張ほか, 2018)。また、B タイプは標高が 50 m、河口からの距離が 20 km を超える地点には分布しないと推定された一方、A タイプは標高 454 m、河口からの距離 214 km の千曲川中流でも確認され、さらに自然分布とは考えにくい閉鎖的内水面にも分布していた (張ほか, 2018)。標高 1,200 m を超える中禅寺湖には明治初期から様々な魚類が移殖されており、明治 15 年には栃木県の赤間沼より 15,000 個体のスジエビが放流された記録が残っている (奥本ほか, 1989)。また、宍道湖には在来のスジエビが生息しているものの、漁業者によって琵琶湖から大量のスジエビが導入されたことがわかっている (Nishino, 1980)。記録には残されていないものの、このような移殖放流が日本各地で行われてきた可能性は高いであろう。また、魚類放流を介した非意図的なスジエビの分布拡大も考えられる。沖縄本島のスジエビは、コいの養殖種苗に混じって関西から持ち込まれたものと考えられている (幸地, 1997)。長年にわたって全国規模で行われてきた琵琶湖産稚アユの放流に伴ってスジエビが分布拡大した可能性も否定できない。韓国や中国からスジエビや近縁種であるチュウゴクスジエビ *Palaemon*

sinensis (Sollaud, 1911) が輸入されており (丹羽, 2010; 斉藤, 2011; Saito, 2017), 日本国内各地でチュウゴクスジエビが確認されている (大貫ほか, 2010, 2017; Imai & Oonuki, 2014; 長谷川ほか, 2016; 今井・大貫, 2017; 七里ほか, 2017; Saito, 2017; 張ほか, 2018; 斉藤, 2018; 平岡ほか, 2018). このことは国内産スジエビだけでなく外来スジエビも拡散していることを示唆する. 張ほか (2018) による 18S rDNA 部分領域の multiplex-PCR 法は簡便かつ明瞭に A と B タイプを判別できるが, スジエビ地域個体群やタイプ間の遺伝的分化, さらに外来個体について検討を行うためには多型的な DNA マーカーの応用が必要である. Song *et al.* (2016) は韓国全域の 21 地域から採集したスジエビ 202 個体のミトコンドリア DNA 16S rDNA の塩基配列を解析し, ハプロタイプ頻度が地域的に大きく異なることを報告している. 日本においてはチュウゴウスジエビとの比較のために多摩川産スジエビ 4 個体の 16S rDNA 配列分析が行われているにすぎず, さらに配列は公開されていない (平岡ほか, 2018). また, これら韓国および多摩川産のスジエビ個体がどちらのタイプに属するかについては検討されていない.

本研究では, 日本における本種の分布域を網羅して収集され 18S rDNA の multiplex-PCR 法によりタイプ判別された地域標本について 16S rDNA 配列の分析を行い, タイプ間及びタイプ内での遺伝的分化について検討した.

材料と方法

本研究で使用したスジエビ A と B タイプの標本情報を Appendix 1 と 2 にそれぞれ示した. 青森県大沼 (MAT), 鹿児島県馬渡川 (BAW), 沖縄県上ヌカー (OKN) の 3 地域標本以外は張ほか (2018) で収集されたものであり 18S rDNA 分析によってタイプ判別されている. 国内産スジエビで人為的な分布拡大の供給源と推定される琵琶湖 (BIW) と, 自然分布では

ないあるいは偶来種である可能性が示唆される奄美大島標本 (AM) (張ほか, 2018; 鈴木ほか, 2018) については各 10 個体の分析を行い, その他の地域標本からは 1 個体ずつ選別し分析した. 新たに追加したこれらの標本は張ほか (2018) の方法で処理しタイプ判別を行った. A タイプ (Appendix 1) は 62 河川と 40 湖沼 (A1-A102), B タイプ (Appendix 2) は 49 河川 (B1-B49) からの標本であり, これらの採集地点を Fig. 1 に示した. Palumbi *et al.* (1991) のプライマー (16sar-L と 16sbr-H) を用いてミトコンドリア DNA の 16S rDNA 部分領域の PCR 増幅を行った. PCR 増幅工程は, 94 °C で 4 分間の加熱変性, 35 サイクルの増幅反応 (94 °C で 30 秒の熱変性, 55 °C で 30 秒のアニーリング, 72 °C で 50 秒の伸長), 最後に 72 °C で 7 分間の伸長である. 増幅産物を ExoSAP-IT (GE ヘルスケア) で精製し, 16sbr-H を用いて BigDye Terminator Kit Ver3.1 (Applied Biosystems) によりシーケンス反応を行った. 得られた塩基配列間の距離 (Kimura's two parameter distance: K2P) の計算と最尤法ならびに近隣結合法による系統樹の構築は MEGA 6 (Tamura *et al.*, 2013) を用いて行った.

結果

18S rDNA 分析によって判定した A タイプ 120 個体, B タイプ 49 個体で決定した 16S rDNA 配列長は 483-484 bp であり, DNA Data Bank of Japan (DDBJ)/GenBank データベースに登録した (LC384631-LC384799). 検出されたハプロタイプは A タイプで 23 種 (JA1-JA23), B タイプで 18 種 (JB1-JB18) であった. これらのハプロタイプをアライメントしたところ, タイプ間で特異的な塩基置換が多く見られた (Fig. 2). また, 奄美大島標本 (AM) (ハプロタイプ JA23) は他のハプロタイプとはかなり異なる配列を示した. Song *et al.* (2016) が韓国産スジエビ 202 個体で検出した 23 種類のハ

スジエビの遺伝的分化

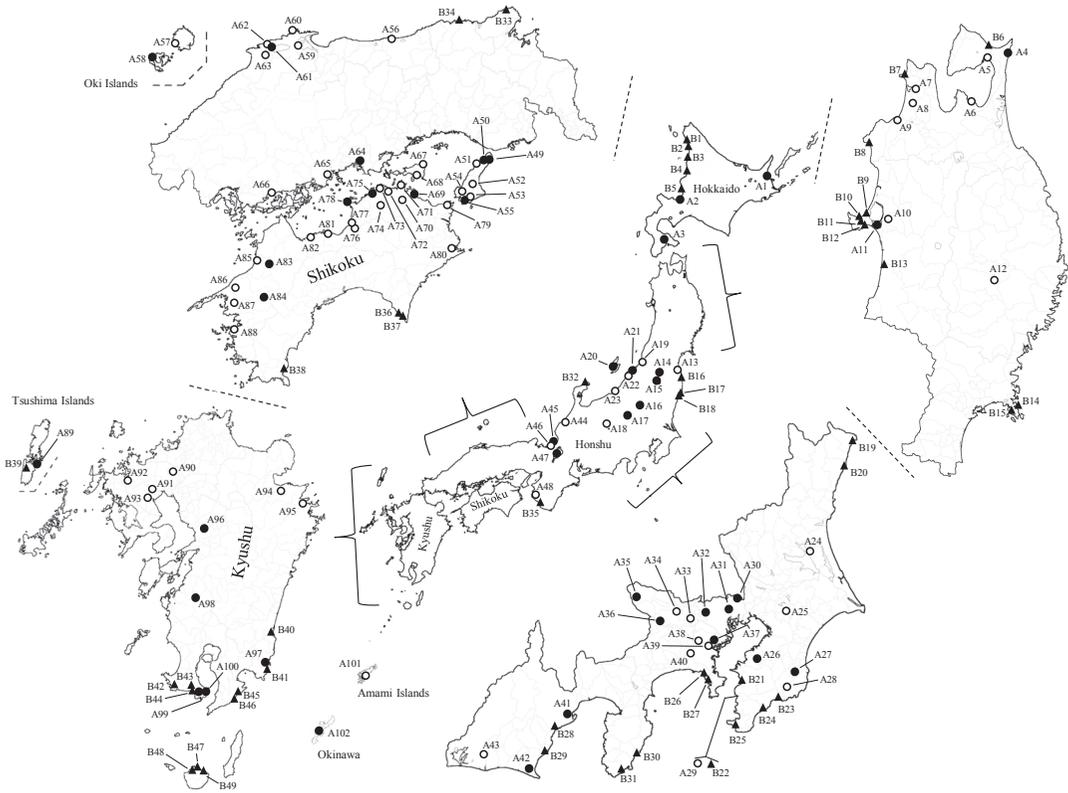


Fig. 1. Map showing collection localities of type A (circles) and type B (closed triangles) of *Palaemon paucidens* in Japan. Closed circles indicate pond or lake and open circles indicate river. See Appendices 1 and 2 for detailed locality and sample information.

プロタイプ (KPP) と本研究で得た全配列, そして Carvalho *et al.* (2017) が報告したチュウゴクスジエビの 16S rDNA 配列 (Accession No. KP178996) を外群として加えてアライメントを行い MEGA 6 を用いて最適モデルを探索した. 最適と判断された T92+G モデルを用いて構築した最尤系統樹を Fig. 3 に示した. 尚, K2P を用いた近隣接合法による系統樹もほぼ同様の形状を示した.

タイプ間の差異

系統樹には大きく分かれる 3 クレードが見られ, 奄美大島標本 (AM) 以外の A タイプ, 奄美大島標本, B タイプで構成されており, 奄美大島標本を除けば 18S rDNA 分析によるタイ

プ判別と一致した. 奄美大島標本を C タイプと定義した. 韓国産スジエビ (KPP) の 23 ハプロタイプは全て A タイプクレードに属した. チュウゴクスジエビ, 韓国産スジエビ, 日本産スジエビ 3 タイプ (A, B, C) のハプロタイプ間での平均 K2P を Table 1 に示した. チュウゴクスジエビと日本産スジエビ 3 タイプ (A, B, C) のハプロタイプ間の平均 K2P (% ± S.E.) はそれぞれ $12.6 \pm 1.6\%$, $14.6 \pm 1.7\%$, $15.0 \pm 1.8\%$ であった. 日本産スジエビ 3 タイプ間の平均 K2P は $5.5 \pm 1.0\%$ から $6.8 \pm 1.2\%$ であった. 韓国産スジエビと日本産スジエビ 3 タイプ (A, B, C) のハプロタイプ間の平均 K2P はそれぞれ $1.5 \pm 0.3\%$, $5.5 \pm 0.9\%$, $6.9 \pm 1.2\%$ であった.

スジエビの遺伝的分化

A-I サブクレード以外で極端に高いブートストラップ値で支持されるサブクレードはなかったが、韓国産スジエビのハプロタイプ (KPp) はまとまる傾向があった (Fig. 3). 対馬の溜池産標本 (TUS1), 大分県七瀬川標本 (NSG6), 桜

ヶ池標本 (SKP1), 隠岐ダム湖 (OKL1) は KPp のハプロタイプと一致した. A-I 以外での日本産スジエビ A タイプは北海道から九州中部以北までの 38 地域 (22 河川, 16 湖沼) で見られ, 16 湖沼のうち 4 地域は流出河川のない

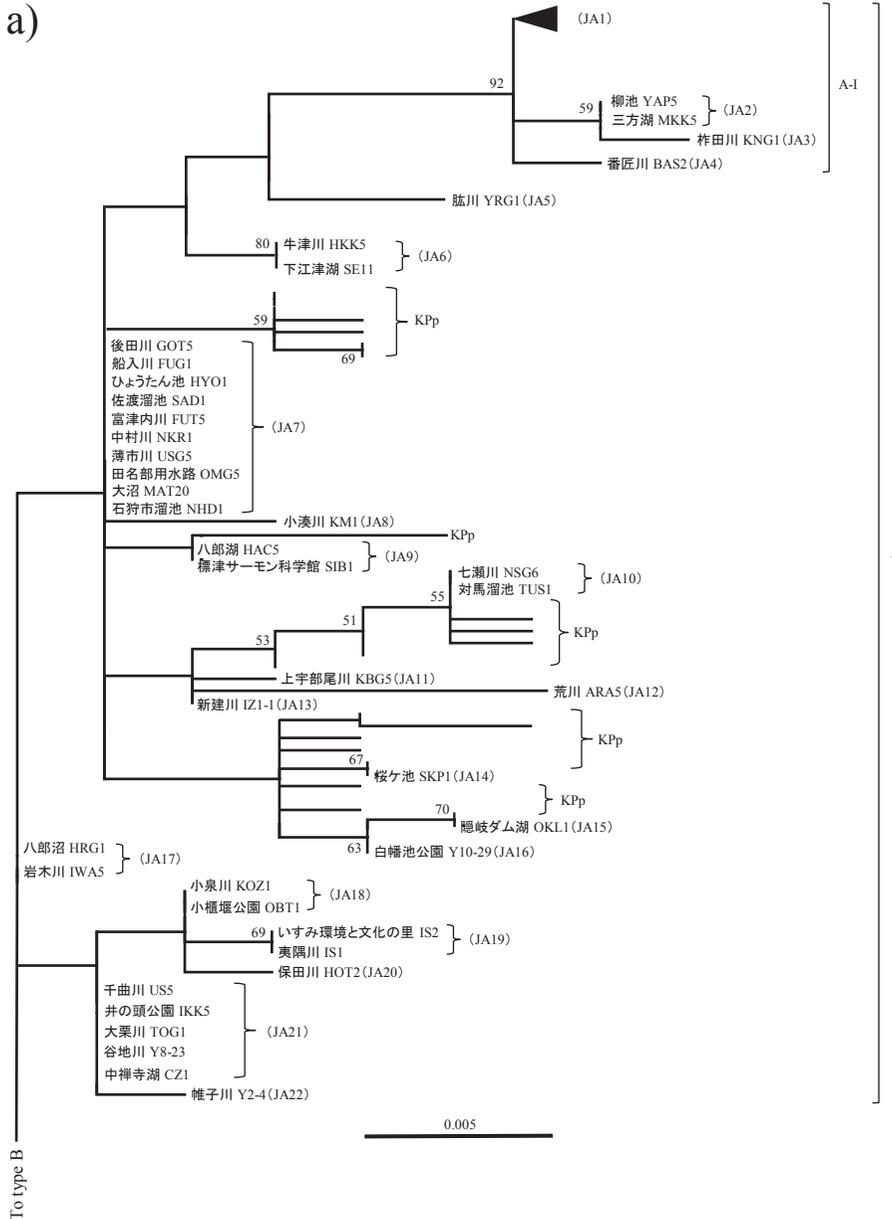
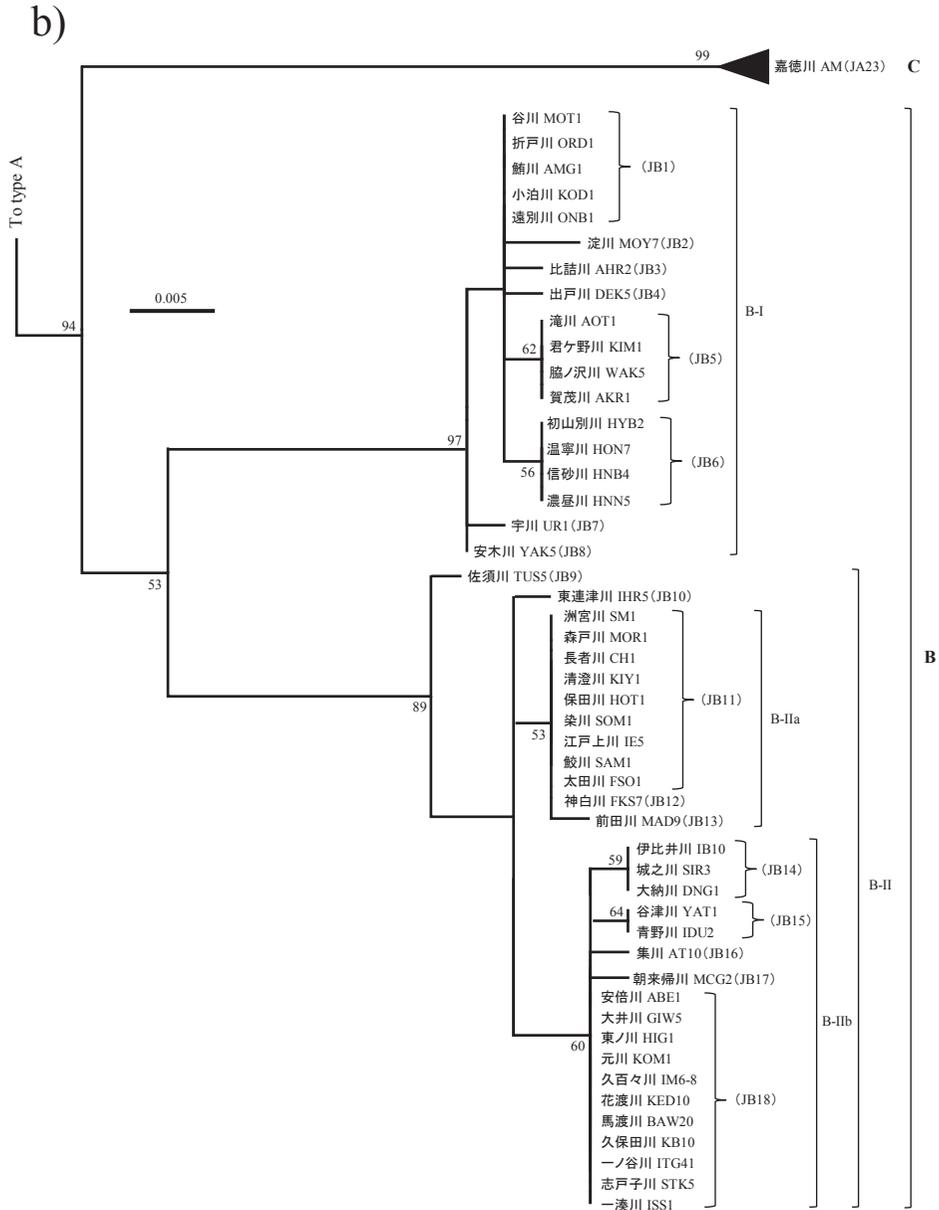


Fig. 3. Maximum likelihood (ML) phylogenetic tree (a: type A, b: types B and C) based on mitochondrial 16S rDNA sequences of 169 individuals of *Palaemon paucidens*. Haplotype number is shown in parenthesis. KPp is

湖沼であった (Appendix 1 参照). 38 個体で 18 種類のハプロタイプが見られ (JA5-JA22), ハプロタイプ多様度は 0.859, ハプロタイプ間の平均 K2P は $0.9 \pm 0.2\%$ であった.

サブクレード A-I とそれ以外の日本産スジエ

ビハプロタイプ間の平均 K2P は $1.5 \pm 0.4\%$ であった. KPp とサブクレード A-I ハプロタイプ間の平均 K2P は $1.8 \pm 0.4\%$, KPp とサブクレード A-I 以外の日本産スジエビハプロタイプ間の平均 K2P は $1.1 \pm 0.2\%$ であった.



Palaemon paucidens from Korea reported by Song *et al.* (2016). *Palaemon sinensis* used as an outgroup species is not shown. Bootstrap supports below 50% are not shown.

サブクレード A-I に属する個体とそれ以外の個体が同一水系内で見られる場合があった (Appendix 1 参照). 奥多摩湖標本 (OKT) は JA1 であったが多摩川の 2 標本 (TOG と Y8) は JA21 であった. 宍道湖周辺の多久川 (IZ2) 標本は JA1 であったが上宇部尾川 (KBG) と新建川 (IZ1) 標本はそれぞれ JA11 と JA13 であった. 横浜市の帷子川下流 (Y3) 標本は JA1 であったが上流 (Y2) 標本は JA22 であった.

B タイプ内の分化

B タイプには 18 ハプロタイプ (JB1-JB18) が見られた (Appendix 2 参照). ハプロタイプ多様度は 0.864 であり, ハプロタイプ間の平均 K2P は $2.2 \pm 0.4\%$ であった. B タイプクレードには高いブートストラップ値で支持される 2 つのサブクレード (B-I と B-II) が見られた (Fig. 3b). サブクレード B-I と B-II のハプロタイプ間の平均 K2P は $3.7 \pm 0.8\%$ であった. サブクレード B-I には宮城県以北と日本海側の 18 地域標本 18 個体が含まれ, 8 種のハプロタイプ (JB1-JB8) が見られた. サブクレード B-I のハプロタイプ多様度は 0.764 であり, ハプロタイプ間の平均 K2P は $0.5 \pm 0.2\%$ であった. サブクレード B-II には福島県以南の 31 地域標本の 31 個体が含まれ, 10 種のハプロタイプが見られた (JB9-JB18). サブクレード B-II のハプロタイプ多様度は 0.745 であり, ハプロタイプ間の平均 K2P は $0.7 \pm 0.2\%$ であった. 対馬と茨木の河川 (JB9 と JB10) を除いてサブクレード B-II はさらに福島県から神奈川県グループ (B-IIa) (JB11-JB13) と静岡県以南のグループ (B-IIb) (JB14-JB18) に分かれる傾向が見られ, これらグループのハプロタイプ間の平均 K2P は $0.9 \pm 0.4\%$ であった.

C タイプ

奄美大島嘉徳川標本 (AM) 10 個体は全て同一の配列であった (ハプロタイプ JA23). 本タイプと類似するハプロタイプは他地域では検出

されなかった (Figs. 2, 3). C タイプと A および B タイプ間の K2P はそれぞれ $6.8 \pm 1.2\%$ と $5.5 \pm 1.0\%$ であった (Table 1). データベースとの相同性検索ではスジエビが上位に挙げられ, C タイプとの差異は 6-7% であった. スジエビの次に挙げられた類似種は *Palaemon zariquieyi* (Sollaud, 1938) とチュウゴクスジエビであり C タイプとの差異は 13% であった.

考 察

3 タイプ間の差異

18S rDNA 分析で判別されたスジエビの 2 タイプ (A と B) のミトコンドリア DNA の 16S rDNA 塩基配列分析を行った結果, A タイプと判定された個体中に第 3 のタイプ (C タイプ) が存在することが明らかになった. この C タイプは奄美大島だけに見られた. 16S rDNA 塩基配列分析ではスジエビ属 (*Palaemon*) やテナガエビ属 (*Macrobrachium*) 内種間での塩基置換率は 0.5% から 22% の範囲にあり, 多くは 10-15% 前後である (Murphy & Austin, 2002, 2003; Liu *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2009; Ashelby *et al.*, 2012). 一方, 形態的には同種と考えられてきた地域標本間でも大きな塩基置換率を示す場合があり, スジエビ属の 1 種 *Palaemon elegans* Rathke, 1837 では大西洋と地中海標本間で 2.5% の差異を示す場合や (Reushel *et al.*, 2010), *Palaemon atrinubes* (Bray, 1976) の豪州東西標本間では 18.5% もの差異が検出されている例がある (Ashelby *et al.*, 2012). これらは形態的には区別できない, あるいは形態的差異が見過ごされている別種すなわち隠蔽種 (cryptic species) であると考えられている. 分子分析が普及するに従って多くの動物群でこのような隠蔽種が発見されており報告例が飛躍的に増加している. 16S rDNA は進化速度がかなり遅い遺伝子のひとつであり (Page & Holmes, 1998), コエビ下目 (Caridea) に限っても同種の個体間差異は殆どの場合 0-2% 程度である (Morrison *et al.*, 2004;

Mathews & Anker, 2009; Cartaxana, 2015; Terossi *et al.*, 2017). スジエビのタイプ間の差異は6%前後あることから、原記載標本がAかBタイプかは不明であるが、それ以外に日本には少なくとも隠蔽種として2タイプが存在しているものと考えられる。特に、AとBタイプに関してはアイソザイム遺伝子分析により亜種レベルに分化していることが示唆されており (Chow *et al.*, 1988; Fidhiany *et al.*, 1988), 成体と幼生の塩分耐性や浮遊幼生期間に差異があること (張・藤尾, 1986; Fidhiany *et al.*, 1991), タイプ間で交尾する場合があるものの胚発生が進まないこと (Chow *et al.*, 1988; Fidhiany *et al.*, 1990) が実験的に観察されている。また、河川では両タイプが同所的に分布する場合もあることから (Chow *et al.*, 1988; 張ほか, 2018), 地理的隔離がAとBタイプ間の遺伝的差異を維持しているわけではない。以上のことから、別種であることは間違いない。地理的に隔離されているとはいえ奄美大島嘉徳川のCタイプは他のタイプとの異質性が大きく、やはり他のタイプとは生殖隔離している可能性が高い。今後、進化速度の速い領域を利用することによって、3タイプの進化系統地理的理解が進むことが期待される。また、スジエビの原記載標本がAとBのどちらのタイプであるのかを明らかにしなければならないが、採集地情報が付随していないこと、現状では形態によるタイプ判別が可能ではないことから、原記載標本の遺伝子解析が望まれる。

A タイプ内の分化

Aタイプでは標本の地理的配置とハプロタイプ間の類縁性にはほとんど関連性が無いように見える。過去のアイソザイム分析では、Aタイプ地域標本間の分化はBタイプのそれより顕著に大きいことが示されており、河川だけでなく地理的に隔離された湖沼にも分布するという特徴によるものと考えられている (Chow *et al.*, 1988; Fidhiany *et al.*, 1988)。また、標本間の遺伝的分化と地理的配置に関連性が少ないことは、

今回の16S rDNA分析による結果と類似している。高いブートストラップ値で支持されるサブクレードA-Iでさえ、地理的に離れた地域標本で構成されている (Appendix 1 参照)。分析個体数が多いにも関わらずA-Iには4種のハプロタイプ (JA1-JA4) のみが見られ、A-Iを構成する個体の殆どが琵琶湖個体と同じハプロタイプJA1であった。ハプロタイプJA1-JA4の個体が見られた湖沼標本の半数以上は流出河川の無い孤立した内水面であり、明らかに移入個体起源である沖縄標本 (OKN) は琵琶湖と同じハプロタイプJA1であった。比較的大型の湖沼は地質学的調査が行われており、曾原湖、猪苗代湖、中禅寺湖、榛名湖、池田湖、鰻池は数万年前からごく最近の火山活動でできた湖であることが知られている。また、奥多摩湖や津久井湖は近年建設された人工湖である。これらの湖沼は生成時期、標高、孤立性、河口からの距離という点からスジエビの自然分布がありそうにない場所である。魚類が息しなにかあるいは魚類相が貧弱な内水面では、その有効活用を目的として様々な魚類が放流されており、上記の湖沼には全て何らかの魚類が放流されている。琵琶湖産稚アユの放流もその一つであり、奥多摩湖、津久井湖や鰻池では放流された湖産アユが自然繁殖している (加藤, 1985; 相澤, 1996)。日本の国内外来魚としてリストアップされている57種のうちの実に14種が琵琶湖水系から日本各地へ導入されている (瀬能, 2013)。アユに限らずこのような魚類の放流に伴ってスジエビが拡散することは充分考えられ、JA1-JA4ハプロタイプが全国的に広範囲に見られることになったのではないだろうか。両生類以外に大型水生動物がいなかった中禅寺湖については前述したように、明治時代に栃木県からスジエビが導入されたことから琵琶湖系とは異なるハプロタイプの個体群が定着したのであろう。Song *et al.* (2016) が採集分析した韓国産スジエビ202個体にはJA1-JA4に類似するハプロタイプが見られず、系統樹におけるサブクレードA-Iの位

置も考慮すると JA1-JA4 ハプロタイプは日本で出現した可能性がある。もし全国的に見られる JA1-JA4 ハプロタイプ個体が琵琶湖由来だとするとこれらのタイプは琵琶湖固有だと言える。進化速度の速い領域を利用することによって A タイプ内の分化についての理解を深めることができるかもしれないが、A-I とそれ以外の A タイプが交雑しているのか隔離しているのかについては核 DNA マーカーの利用が必須である。韓国産スジエビと同じハプロタイプを持つ日本産スジエビ A タイプが少ないながら観察された。それらは静岡県 の桜ヶ池 (SKP)、鳥根県 隠岐のダム湖 (OKL)、長崎県 対馬の溜池 (TUS)、大分県 の七瀬川 (NSG) であり、日本各地に分散していた。これらが日本在来のハプロタイプなのか移入による個体なのか現状では区別できない。おそらく朝鮮半島と日本列島の個体群は地理的に隔離されてきた可能性が高いことから、今後、進化速度の速い領域を利用することによって明らかにできるかもしれない。

B タイプ内の分化

A タイプに比べ、B タイプ内には明瞭に異なるサブクレードが見られ、しかも地理的配置とも関連していた。初期のアイソザイム分析による集団解析では、河川のみ分布し両側回遊性である B タイプは A タイプに比べて地域個体群間の遺伝的分化レベルが低いことが示された (Chow *et al.*, 1988; Fidhiany *et al.*, 1988)。とはいえ、B タイプ内でも宮城県の北上川と鳴瀬川の 2 河川と宮城県の広瀬川から千葉県 の二タ間川 (清澄川として誤記載) までの 5 河川のグループ間で異なるクラスターを形成しており (Chow *et al.*, 1988)、本研究結果で見られる B-I と B-II サブクレードと符合する。しかし、Chow *et al.* (1988) では千葉県以北の B タイプ標本しか無く全国規模での地域分化については検討できなかった。その後、池田ほか (1993) が南東北から鹿児島県屋久島までの 7 河川 (岩手県気仙川、宮城県広瀬川、福島県高瀬川、千葉県二タ間

川、和歌山県古座川、屋久島の一湊川と永田川) の B タイプ標本についてアイソザイム分析を行ったところ、地域標本間の地理的距離と遺伝的距離がよく相関するとともに、気仙川、広瀬川～古座川、屋久島の 3 グループが示唆された。本研究では B-II サブクレード内で福島県から神奈川県 のグループ (B-IIa) と静岡県以南のグループ (B-IIb) が示され、池田ほか (1993) の結果と符合しない点が見られた。今後、B タイプ内での地域的分化を詳細に検討するためには分析個体数を増すとともに進化速度の速い領域の利用が必要であろう。

Song *et al.* (2016) が採集分析した韓国産スジエビ 202 個体には B タイプが存在しなかった。このことは韓国には B タイプが分布しないか極めて稀であることを示唆する。Song *et al.* (2016) は採集地点が河川か湖沼かの記載をしていないが、採集地点をみるかぎり内陸が多いようである。B タイプが河口から限られた範囲にしか分布しないという報告 (張ほか, 2018) から類推すると採集地域の偏りが影響しているのかもしれない。スジエビを商業利用するとすれば漁獲効率の良い湖沼での採集となるはずである。そのため、B タイプが韓国に分布するとしても、日本に輸入される可能性は非常に低いと考えられる。

C タイプ

鈴木ほか (2015) は奄美大島の 3 河川、加計呂麻島の 1 河川においてスジエビを確認し、本種の分布南限が種子島及び屋久島ではなく奄美大島であると報告した。しかし、その後の調査 (鈴木ほか, 2016, 2018) ではスジエビの採取個体数が非常に少なくかつ抱卵個体が出現しなかったことから偶来種である可能性が示唆されている (鈴木ほか, 2018)。C タイプは奄美大島以外では見られず、しかも A と B タイプとは塩基配列が大きく異なっていた。このことは、張ほか (2018) が予想した人為的移入個体群あるいは鈴木ほか (2018) が示唆する偶来種では

なく、鈴木ほか（2015）が報告したように在来個体群であることを示すものである。奄美群島には固有種が多く、水生動物では本土のアユとは形態学的及び遺伝学的に異なるリュウキュウアユが知られている（Nishida, 1985, 1988）。嘉徳川のスジエビも奄美群島固有の個体群であるかもしれない。今後、奄美群島での分布調査を行い分析地域標本数を増やすことによって、奄美群島内でのスジエビ個体群の地域間分化や固有性について検討すべきであろう。

謝 辞

標本の採集には下記の方々に協力いただきました。市村政樹氏（標津サーモン科学館）、斎藤和敬氏（秋田県農林水産部水産漁港課）、七里浩志氏、渾川直子氏、浦垣直子氏、川村顕子氏、市川竜也氏、潮田健太郎氏（横浜市環境科学研究所）、手賀太郎氏（福井県水産課）、中畑勝見氏（ホシザキグリーン財団）、中屋光裕氏（北海道大学）、箱山 洋氏、矢田 崇氏、丹羽健太郎氏（中央水産研究所）、樋口正仁氏（新潟県水産課）、平澤 桂氏、戸倉溪太氏（アクアマリンいなわしろカワセミ水族館）、槇宗市郎氏（東北大学大学院農学研究科）、松崎浩二氏（ふくしま海洋科学館）、武藤文人氏、野原健司氏（東海大学）、望岡典隆氏、日比野友亮氏、松重一輝氏（九州大学）、中曾雅之氏（クロレラ工業(株)）。ここに記して厚く御礼を申し上げます。

引用文献

相澤 康, 1996. 津久井湖のアユについて. 神奈川県淡水試報, **32**: 80–82.
 Ashelby, C. W., Page, T. J., De Grave, S., Hughes, J. M. & Johnson, M. L., 2012. Regional scale speciation reveals multiple invasions of freshwater in Palaemoninae (Decapoda). *Zoologica Scripta*, **41**: 293–306.
 Cartaxana, A., 2015. Morphometric and molecular

analyses for populations of *Palaemon longirostris* and *Palaemon garciacidi* (Crustacea, Palaemonidae): evidence for a single species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **154**: 194–204.
 Carvalho, F. L., De Grave, S. & Mantelatto, F. L., 2017. An integrative approach to the evolution of shrimps of the genus *Palaemon* (Decapoda, Palaemonidae). *Zoologica Scripta*, **46**: 473–485.
 Chen, R. T., Tsai, C. F. & Tzeng, W. N., 2009. 16S and 28S rDNA sequences in phylogenetic analyses of freshwater prawns (*Macrobrachium* Bate, 1868) from Taiwan. *Journal of Crustacean Biology*, **29**: 400–412.
 Chow, S. & Fujio, Y., 1985. Biochemical evidence of two types in the freshwater shrimp *Palaemon paucidens* inhabiting the same water system. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **51**: 1451–1460.
 張 成年・藤尾芳久, 1986. スジエビ (*Palaemon paucidens*) 地域集団間における幼期発生と成長の差異. 水産育種, **11**: 29–33.
 Chow, S., Nomura, T. & Fujio, Y., 1988. Reproductive isolation and distinct population structures in the freshwater shrimp *Palaemon paucidens*. *Evolution*, **42**: 804–813.
 張 成年・今井 正・池田 実・槇宗市郎・大貫貴清・武藤文人・野原健司・古澤千春・七里浩志・渾川直子・浦垣直子・川村顕子・市川竜也・潮田健太郎・樋口正仁・手賀太郎・児玉晃治・伊藤雅浩・市村政樹・松崎浩二・平澤 桂・戸倉溪太・中畑勝見・児玉紗希江・箱山 洋・矢田 崇・丹羽健太郎・長井 敏・柳本 卓・斎藤和敬・中屋光裕・丸山智朗, 2018. スジエビ *Palaemon paucidens* の2タイプを判別するためのDNA マーカーおよび日本における2タイプの分布. 日本水産学会誌, **84**: 674–681.
 フィジニアニルシア・木島明博, 1990. 淡水産スジエビ2型の形態による差異. 水産育種, **15**: 45–49.

- Fidhiany, L., Kijima, A. & Fujio, Y., 1988. Genetic divergence between two types in *Palaemon paucidens*. *Tohoku Journal of Agricultural Research*, **39**: 39–45.
- Fidhiany, L., Kijima, A. & Fujio, Y., 1989. Trait differences among localities in *Palaemon paucidens*. *Tohoku Journal of Agricultural Research*, **40**: 9–18.
- Fidhiany, L., Kijima, A. & Fujio, Y., 1990. Premating and postmating isolation among local populations of freshwater shrimp *Palaemon paucidens* in Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **56**: 1407–1411.
- Fidhiany, L., Kijima, A. & Fujio, Y., 1991. Adult salinity tolerance and larval salinity requirement of the freshwater shrimp *Palaemon paucidens* in Japan. *Tohoku Journal of Agricultural Research*, **42**: 17–24.
- 長谷川政智・森 晃・藤本泰文, 2016. 淡水エビのスジエビ *Palaemon paucidens* に酷似した外来淡水エビ *Palaemonetes sinensis* の宮城県における初確認. 伊豆沼・内沼研究報告, **10**: 59–66.
- 平岡礼鳥・奥 俊輔・亭島博彦, 2018. 形態的特徴と DNA バーコーディングにより同定された多摩川における外来淡水エビ, チュウゴクスジエビ *Palaemon sinensis* (Sollaud, 1911). 神奈川自然誌資料, **39**: 39–42.
- 池田 実・木島明博・藤尾芳久, 1993. スジエビ B タイプにおける地域集団の遺伝的分化. 水産育種, **19**: 21–27.
- Imai, T. & Oonuki, T., 2014. Records of Chinese grass shrimp, *Palaemonetes sinensis* (Sollaud, 1911) from western Japan and simple differentiation method with native freshwater shrimp, *Palaemon paucidens* De Haan, 1844 using eye size and carapace color pattern. *BioInvasions Records*, **3**: 163–168.
- 今井 正・大貫貴清, 2017. 愛媛県宇和島市岩松川水系で採集された淡水エビの移入種チュウゴクスジエビ (改称) *Palaemon sinensis* (Sollaud, 1911). 南紀生物, **59**: 82–86.
- 加藤憲司, 1985. 奥多摩湖における陸封アユの自然繁殖. 水産増殖, **33**: 139–142.
- 幸地良仁, 1997. スジエビ. 沖縄の帰化動物: 133–135. 沖縄出版, 沖縄.
- Liu, M. Y., Cai, Y. X. & Tzeng, C. S., 2007. Molecular systematics of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) inferred from mtDNA sequences, with emphasis on East Asian species. *Zoological Studies*, **46**: 272–289.
- Mathews, L. M. & Anker, A., 2009. Molecular phylogeny reveals extensive ancient and ongoing radiations in a snapping shrimp species complex (Crustacea, Alpheidae, *Alpheus armillatus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **50**: 268–281.
- Morrison, C. L., Rios, R. & Duffy, J. M., 2004. Phylogenetic evidence for an ancient rapid radiation of Caribbean sponge-dwelling snapping shrimps (*Synalpheus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **30**: 563–581.
- Murphy, N. P. & Austin, C. M., 2002. A preliminary study of 16S rRNA sequence variation in Australian *Macrobrachium* shrimps (Palaemonidae: Decapoda) reveals inconsistencies in their current classification. *Invertebrate Systematics*, **16**: 697–701.
- Murphy, N. P. & Austin, C. M., 2003. Molecular taxonomy and phylogenetics of some species of Australian palaemonid shrimps. *Journal of Crustacean Biology*, **23**: 169–177.
- Nishida, M., 1985. Substantial genetic differentiation in Ayu *Plecoglossus altivelis* of the Japan and Ryukyu Islands. *Bulletin of Japanese Society of Scientific Fisheries*, **51**: 1269–1274.
- Nishida, M., 1988. A new subspecies of the Ayu, *Plecoglossus altivelis*, (Plecoglossidae) from the Ryukyu Islands. *Japanese Journal of Ichthyology*, **35**: 236–242.

- Nishino, M., 1980. Geographic variations in body size, brood size and egg size of a freshwater shrimp, *Palaemon paucidens* De Haan, with some discussion on brood habit. *Japanese Journal of Limnology*, **41**: 185–202.
- 丹羽信彰, 2010. 外来輸入エビ, カワリヌマエビ属エビ (*Neocaridina* spp.) および *Palaemonidae* spp. の輸入実態と国内の流通ルート. *Cancer*, **19**: 75–80.
- 奥本直人・鹿間俊夫・織田三郎・丸山為三・佐藤達朗・合摩 明・室根昭弘・室井克己・山崎 充・赤坂 毅・神山公行, 1989. 中禅寺湖産ヒメマス資源管理のための漁業と増養殖に関する考察. *養殖研資料*, **6**: 49–65.
- 大貫貴清・鈴木伸洋・秋山信彦, 2010. 静岡県浜松市の溜池で新たに発見された移入種 *Palaemonetes sinensis* の雌の生殖周期. *水産増殖*, **58**: 509–516.
- 大貫貴清・宮島尚貴・立川淳也・今井 正, 2017. 大分県佐伯市で確認された淡水性テナガエビ亜科の移入種 *Palaemonetes sinensis* (Sollaud, 1911). *Bungoensis*, **2**: 63–66.
- Page, R. D. M. & Holmes, E. C., 1998. *Molecular Evolution: A Phylogenetic Approach*, 352pp. Blackwell Science, Oxford.
- Palumbi, S., Martin, A., Romano, S., McMillan, W. O., Stice, L. & Grabowski, G., 1991. *The Simple Fool's Guide to PCR, Version 2*, 45pp. Department of Zoology and Kewalo Marine Laboratory, University of Hawaii, Honolulu.
- Reuschel, S., Cuesta, J. A. & Schubart, C. D., 2010. Marine biogeographic boundaries and human introduction along the European coast revealed by phylogeography of the prawn *Palaemon elegans*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **55**: 765–775.
- Saito, H., 2017. Occurrence of the exotic freshwater shrimp *Palaemon sinensis* in central Hiroshima Prefecture, Japan. *Fisheries Science*, **83**: 837–843.
- 齊藤英俊, 2018. 外来釣り餌動物チュウゴクスジエビ *Palaemon sinensis* の流通に及ぼす新輸入貿易制度の影響. *日本水産学会誌*, **84**: 87–93.
- 齊藤英俊・丹羽信彰・河合幸一郎・今林博道, 2011. 西日本における釣り餌として流通される水生動物の現状. *広島大学総合博物館研究報告*, **3**: 45–57.
- 瀬能 宏, 2013. 国内外来魚とは何か. 見えない脅威“国内外来魚” — どう守る地域の生物多様性 (日本魚類学会自然保護委員会編): 3–18. 東海大学出版会, 秦野市.
- 七里浩志・渾川直子・市川竜也・樋口文夫, 2017. 横浜市内における外来性スジエビ近似種 *Palaemonetes sinensis* の確認状況について. *横浜市環境科学研究所報*, **41**: 45–49.
- Song, K. H., Jung, J. & Kim, W., 2016. Genetic variation in a freshwater prawn species, *Palaemon paucidens*, in South Korea. *Biochemical Systematics and Ecology*, **65**: 23–32.
- 鈴木廣志・大元一樹・光木愛理, 2015. テナガエビ科スジエビの奄美大島における初記録. *Nature of Kagoshima*, **41**: 191–193.
- 鈴木廣志・岡野智和・大元一樹, 2016. 奄美大島嘉徳川の甲殻十脚類について. *南太平洋海域調査研究報告*, **57**: 81–82.
- 鈴木廣志・豊福真也・岡野智和・岡野和夏, 2018. 奄美大島嘉徳川における陸水産甲殻十脚類の生息状況と下流域の利用. *Nature of Kagoshima*, **44**: 215–219.
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A. & Kumar, S., 2013. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, **30**: 2725–2729.
- Terossi, M., De Grave, S. & Mantelatto, L., 2017. Global biogeography, cryptic species and systematic issues in the shrimp genus *Hippolyte* Leach, 1814 (Decapoda Caridea: Hippolytidae) by multimarker analyses. *Scientific Reports*, **7**: 6697.
- (2018年7月31日受領, 2018年8月6日受理)

スジエビの遺伝的分化

Appendix 1. Descriptions of type A samples of *Palaemon paucidens* used in this study.

| location ¹ | code | date | Prefectures | locality | coordinate (N, E) | connected to | N | haplotype |
|-----------------------|--------|------------|-------------|------------------------|-------------------|------------------|----|-----------|
| A1 | SIB1 | 2017/8/17 | Hokkaido | Shibetsu Salmon Park | 43.6610, 145.1160 | Shibetsu River | 1 | JA9 |
| A2 | NHD1 | 2017/6/19 | Hokkaido | anonymous pond | 43.2363, 141.4282 | Ishikari River | 1 | JA7 |
| A3 | HRG1 | 2017/9/28 | Hokkaido | Hachiro Swamp | 41.8888, 140.6140 | Ohno River | 1 | JA17 |
| A4 | MAT20 | 2017/8/26 | Aomori | Ohnuma | 41.3161, 141.4126 | Ohnuma River | 1 | JA7 |
| A5 | OMG5 | 2016/5/21 | Aomori | canal in Tanabu | 41.2742, 141.2290 | Shintanabu River | 1 | JA7 |
| A6 | KM1 | 2017/11/4 | Aomori | Kominato River | 40.9269, 141.0146 | | 1 | JA8 |
| A7 | USG5 | 2016/6/30 | Aomori | Usuichi River | 41.0126, 140.4164 | Ju-san Lake | 1 | JA7 |
| A8 | IWA5 | 2016/6/30 | Aomori | Iwaki River | 40.8696, 140.4029 | Jyusan Lake | 1 | JA17 |
| A9 | NKR1 | 2016/6/30 | Aomori | Nakamura River | 40.7381, 140.2349 | | 1 | JA7 |
| A10 | FUT5 | 2016/6/29 | Akita | Futtsuuchi River | 39.9492, 140.1307 | Lake Hachiro | 1 | JA7 |
| A11 | HAC5 | 2017/11/16 | Akita | Babame River | 39.9195, 139.9932 | Lake Hachiro | 1 | JA9 |
| A12 | SAR5 | 2016/6/12 | Iwate | Sarugaishi River | 39.3774, 141.2312 | Kitakami River | 1 | JA1 |
| A13 | KOZ1 | 2016/6/8 | Fukushima | Koizumi River | 37.8122, 140.9039 | | 1 | JA18 |
| A14 | SOH7 | 2016/6/11 | Fukushima | Lake Sohara | 37.6873, 140.0734 | - | 1 | JA1 |
| A15 | FIH1 | 2016/6/11 | Fukushima | Lake Inawashiro | 37.5217, 140.0240 | - | 1 | JA1 |
| A16 | CZ1 | 2017/8/4 | Tochigi | Lake Chuzeji | 36.7524, 139.4534 | Tone River | 1 | JA21 |
| A17 | HRN1 | 2017/8/7 | Gunma | Lake Haruna | 36.4695, 138.8703 | Tone River | 1 | JA1 |
| A18 | US5 | 2017/9/10 | Nagano | anonymous canal | 36.3804, 138.2611 | Chikuma River | 1 | JA21 |
| A19 | ARA5 | 2017/6/16 | Niigata | Ara River | 38.0762, 139.5814 | | 1 | JA12 |
| A20 | SAD1 | 2014/8/15 | Niigata | anonymous pond | 37.9929, 138.4177 | - | 1 | JA7 |
| A21 | HYO1 | 2017/9/23 | Niigata | Hyotan Pond | 37.9600, 139.1368 | - | 1 | JA7 |
| A22 | GOT5 | 2017/9/23 | Niigata | Ushiroda River | 37.7686, 139.1222 | Noshiro River | 1 | JA7 |
| A23 | FUG1 | 2017/10/1 | Niigata | Funaire River | 37.2172, 138.3574 | | 1 | JA7 |
| A24 | IBA1 | 2017/12/3 | Ibaraki | anonymous canal | 36.0876, 140.4161 | Lake Kasumigaura | 1 | JA1 |
| A25 | INB5 | 2017/10/15 | Chiba | anonymous canal | 35.7044, 140.2037 | Imba Swamp | 1 | JA1 |
| A26 | OBT1 | 2017/8/10 | Chiba | Obitsuzeki Park | 35.3947, 139.9539 | Obitsu River | 1 | JA18 |
| A27 | IS2 | 2017/8/10 | Chiba | anonymous pond | 35.2921, 140.3357 | Isumi River | 1 | JA19 |
| A28 | IS1 | 2017/8/10 | Chiba | Isumi River | 35.1630, 140.2622 | | 1 | JA19 |
| A29 | HOT2 | 2017/8/10 | Chiba | Hota River | 35.1373, 139.8428 | | 1 | JA20 |
| A30 | MZ1 | 2017/8/3 | Tokyo | Mizumoto Park | 35.7829, 139.8696 | Edo River | 1 | JA1 |
| A31 | SZ5 | 2017/8/21 | Tokyo | Shinobazu Park | 35.7120, 139.7705 | - | 1 | JA1 |
| A32 | IKK5 | 2017/8/5 | Tokyo | Inokashira Park | 35.6999, 139.5778 | Sumida River | 1 | JA21 |
| A33 | TOG1 | 2017/7/15 | Tokyo | Ohguri River | 35.6495, 139.4646 | Tama River | 1 | JA21 |
| A34 | Y8-23 | 2017/9/24 | Tokyo | Yaji River | 35.6865, 139.3900 | Tama River | 1 | JA21 |
| A35 | OKT1 | 2017/8/24 | Tokyo | Lake Okutama | 35.7779, 138.9896 | Tama River | 1 | JA1 |
| A36 | TUK1 | 2017/8/17 | Kanagawa | Lake Tsukui | 35.5889, 139.2714 | Sagami River | 1 | JA1 |
| A37 | Y10-29 | 2017/9/28 | Kanagawa | Shirahataike Park | 35.4921, 139.6282 | - | 1 | JA16 |
| A38 | Y2-4 | 2017/8/29 | Kanagawa | Katabira River | 35.4824, 139.5235 | | 1 | JA22 |
| A39 | Y3-38 | 2017/11/13 | Kanagawa | Katabira River | 35.4631, 139.5902 | | 1 | JA1 |
| A40 | Y5-41 | 2017/11/25 | Kanagawa | Sakai River | 35.3874, 139.4842 | | 1 | JA1 |
| A41 | SOT7 | 2017/11/13 | Shizuoka | Sotan Pond | 35.0103, 138.4592 | - | 1 | JA1 |
| A42 | SKP1 | 2017/11/18 | Shizuoka | Sakuraga Pond | 34.6416, 138.1439 | - | 1 | JA14 |
| A43 | TRY5 | 2017/5/6 | Shizuoka | Tenryu River | 34.8102, 137.8484 | | 1 | JA1 |
| A44 | TEG2 | 2017/8/12 | Fukui | Asuwa River | 36.0486, 136.2369 | Kuzuryu River | 1 | JA1 |
| A45 | MKK5 | 2017/9/30 | Fukui | Lake Mikata | 35.5600, 135.8934 | | 1 | JA2 |
| A46 | TEK5 | 2017/9/30 | Fukui | Hasu River | 35.5312, 135.9004 | Lake Mikata | 1 | JA1 |
| A47 | BIW | 2017/6/17 | Shiga | Lake Biwa | 35.4574, 136.0822 | | 10 | JA1 |
| A48 | HID1 | 2017/10/8 | Wakayama | Hidaka River | 33.9173, 135.2170 | | 1 | JA1 |
| A49 | ANP1 | 2017/10/15 | Hyogo | anonymous pond | 34.5365, 134.9672 | - | 1 | JA1 |
| A50 | TOP5 | 2017/10/15 | Hyogo | Tougeuwa Pond | 34.5350, 134.9404 | Toshima River | 1 | JA1 |
| A51 | MUG5 | 2017/10/15 | Hyogo | Murotsu River | 34.5173, 134.8844 | | 1 | JA1 |
| A52 | OSA5 | 2017/10/8 | Hyogo | Sumoto River | 34.3342, 134.8423 | | 1 | JA1 |
| A53 | MG1-1 | 2017/10/16 | Hyogo | Mihara River | 34.2464, 134.7976 | Yuzuruha Dam | 1 | JA1 |
| A54 | MG2-5 | 2017/10/16 | Hyogo | Mihara River | 34.2776, 134.7394 | | 1 | JA1 |
| A55 | IKP5 | 2017/10/16 | Hyogo | Ikeda Pond | 34.2259, 134.7328 | - | 1 | JA1 |
| A56 | TTK1 | 2016/5/5 | Shimane | Katsumi River | 35.4868, 134.0519 | | 1 | JA1 |
| A57 | OKR5 | 2017/3/26 | Shimane | Tsuma River | 36.1956, 133.2260 | | 1 | JA1 |
| A58 | OKL1 | 2017/3/31 | Shimane | Ooyama Dam | 36.0878, 133.0412 | anonymous river | 1 | JA15 |
| A59 | KBG5 | 2017/10/23 | Shimane | Kamiubeo River | 35.4852, 133.1196 | Naka-umi | 1 | JA11 |
| A60 | CJ7 | 2017/10/23 | Shimane | Chikumiji River | 35.5793, 133.0995 | | 1 | JA1 |
| A61 | SZK1 | 2017/9/19 | Shimane | Shinjiko Nature Museum | 35.4475, 132.8641 | - | 1 | JA1 |
| A62 | IZ2-5 | 2017/10/22 | Shimane | Taku River | 35.4596, 132.8420 | Lake Shinji | 1 | JA1 |
| A63 | IZ1-1 | 2017/10/22 | Shimane | Shintate River | 35.3792, 132.8215 | Lake Shinji | 1 | JA13 |
| A64 | HBP5 | 2017/10/19 | Okayama | Hon-buchi Pond | 34.5295, 133.7676 | Hakken River | 1 | JA1 |

Appendix 1. Continued.

| location ¹ | code | date | Prefectures | locality | coordinate (N, E) | connected to | N | haplotype |
|-----------------------|--------|------------|-------------|-----------------|-------------------|-----------------|----|-----------|
| A65 | IM1-2 | 2017/11/25 | Hiroshima | Mitsuoh River | 34.3271, 132.8182 | | 1 | JA1 |
| A66 | ASH1 | 2017/10/18 | Hiroshima | Ashida River | 34.4673, 133.3595 | | 1 | JA1 |
| A67 | IM3-11 | 2017/11/16 | Kagawa | Izu River | 34.5430, 134.3400 | | 1 | JA1 |
| A68 | YA10 | 2017/11/16 | Kagawa | Yasudaoh River | 34.4793, 134.3195 | | 1 | JA1 |
| A69 | SSP1 | 2017/8/20 | Kagawa | Sakashita Pond | 34.2667, 134.2885 | - | 1 | JA1 |
| A70 | SHK5 | 2017/8/13 | Kagawa | Shin River | 34.2188, 134.1540 | | 1 | JA1 |
| A71 | SIN1 | 2017/8/13 | Kagawa | Shin River | 34.3357, 134.0953 | | 1 | JA1 |
| A72 | GTK5 | 2017/8/13 | Kagawa | Kotoh River | 34.3244, 134.0088 | | 1 | JA1 |
| A73 | NOD5 | 2017/8/13 | Kagawa | Noda River | 34.3745, 133.9036 | | 1 | JA1 |
| A74 | KKG7 | 2017/8/13 | Kagawa | Kanakura River | 34.1510, 133.8999 | Man-no Pond | 1 | JA1 |
| A75 | YAP5 | 2017/8/13 | Kagawa | Yanagi Pond | 34.2757, 133.8362 | - | 1 | JA2 |
| A76 | KNG1 | 2017/8/13 | Kagawa | Kunita River | 34.0385, 133.6974 | Honen Dam | 1 | JA3 |
| A77 | SHG5 | 2017/8/13 | Kagawa | Shihodo River | 34.0563, 133.6358 | | 1 | JA1 |
| A78 | OP1 | 2017/8/13 | Kagawa | Oh Pond | 34.2336, 133.6161 | - | 1 | JA1 |
| A79 | AKK5 | 2017/8/20 | Tokushima | Akinokami River | 34.2031, 134.5708 | | 1 | JA1 |
| A80 | KWA5 | 2017/9/24 | Tokushima | Kuwano River | 33.8677, 134.5852 | | 1 | JA1 |
| A81 | SEK5 | 2017/9/30 | Ehime | Seki River | 33.9671, 133.4249 | | 1 | JA1 |
| A82 | HGG5 | 2017/9/30 | Ehime | Higashi River | 33.9537, 133.2786 | | 1 | JA1 |
| A83 | IM4-4 | 2017/11/17 | Ehime | anonymous pond | 33.7695, 132.8858 | - | 1 | JA1 |
| A84 | IM5-6 | 2017/11/17 | Ehime | anonymous pond | 33.3828, 132.7637 | - | 1 | JA1 |
| A85 | IM8-3 | 2017/11/17 | Ehime | Mori River | 33.7139, 132.7089 | | 1 | JA1 |
| A86 | YRG1 | 2017/8/23 | Ehime | Hiji River | 33.5357, 132.5636 | | 1 | JA5 |
| A87 | IM7-1 | 2017/11/17 | Ehime | Uwa River | 33.3779, 132.5001 | Nomura Dam | 1 | JA1 |
| A88 | TO10 | 2017/11/19 | Ehime | Toyoura River | 33.1671, 132.5048 | | 1 | JA1 |
| A89 | TUS1 | 2014/9/21 | Nagasaki | anonymous pond | 34.2831, 129.3201 | anonymous river | 1 | JA10 |
| A90 | SHA1 | 2017/9/10 | Saga | Johbaru River | 33.3378, 130.3639 | | 1 | JA1 |
| A91 | HKK5 | 2017/9/10 | Saga | Ushizu River | 33.2603, 130.1768 | | 1 | JA6 |
| A92 | SOG1 | 2017/9/10 | Saga | Shiota River | 33.1241, 130.0556 | | 1 | JA1 |
| A93 | KIS5 | 2017/9/10 | Saga | Kisu River | 33.2894, 129.8514 | | 1 | JA1 |
| A94 | NSG6 | 2017/8/20 | Oita | Nanase River | 33.1823, 131.5730 | Oita River | 1 | JA10 |
| A95 | BAS2 | 2017/8/21 | Oita | Banjo River | 32.9631, 131.8384 | | 1 | JA4 |
| A96 | SE11 | 2017/11/24 | Kumamoto | Lake Shimoezu | 32.7666, 130.7566 | Midori River | 1 | JA6 |
| A97 | TB10 | 2017/11/23 | Miyazaki | Tsuboko Pond | 31.4995, 131.3593 | anonymous river | 1 | JA1 |
| A98 | JS10 | 2017/11/24 | Kagoshima | Jyusso Pond | 32.1135, 130.6058 | Sendai River | 1 | JA1 |
| A99 | IKT5 | 2017/8/1 | Kagoshima | Lake Ikeda | 31.2514, 130.5549 | - | 1 | JA1 |
| A100 | UNG5 | 2017/8/1 | Kagoshima | Unagi Pond | 31.2258, 130.6107 | - | 1 | JA1 |
| A101 | AM | 2014/7/28 | Kagoshima | Katoku River | 28.1994, 129.3925 | | 10 | JA23 |
| A102 | OKN1 | 2017/3/3 | Okinawa | Uinuka | 26.3912, 127.7591 | - | 1 | JA1 |

¹see Fig. 1.Appendix 2. Descriptions of type B samples of *Palaemon paucidens* used in this study.

| location ¹ | code | date | Prefectures | locality | coordinate (N, E) | N | haplotype |
|-----------------------|------|-----------|-------------|-------------------|-------------------|---|-----------|
| B1 | ONB1 | 2015/6/27 | Hokkaido | Enbetsu River | 44.7176, 141.7922 | 1 | JB1 |
| B2 | HYB2 | 2015/6/27 | Hokkaido | Shozanbetsu River | 44.5301, 141.7689 | 1 | JB6 |
| B3 | HON7 | 2015/6/26 | Hokkaido | Onne River | 44.1539, 141.6629 | 1 | JB6 |
| B4 | HNB4 | 2015/6/26 | Hokkaido | Nobusha River | 43.8754, 141.5889 | 1 | JB6 |
| B5 | HNN5 | 2015/6/26 | Hokkaido | Gokibiru River | 43.4783, 141.3920 | 1 | JB6 |
| B6 | DEK5 | 2016/5/21 | Aomori | Dedo River | 41.3610, 141.1977 | 1 | JB4 |
| B7 | KOD1 | 2017/11/4 | Aomori | Kodomari River | 41.1264, 140.3090 | 1 | JB1 |
| B8 | WAK5 | 2017/8/13 | Aomori | Wakinozawa River | 40.5858, 139.9196 | 1 | JB5 |
| B9 | AMG1 | 2017/8/14 | Akita | Shibi River | 39.9846, 139.8728 | 1 | JB1 |
| B10 | AKR1 | 2017/8/14 | Akita | Kamo River | 39.9633, 139.7840 | 1 | JB5 |
| B11 | AOT1 | 2016/6/29 | Akita | Taki River | 39.9358, 139.8354 | 1 | JB5 |
| B12 | AHR2 | 2017/8/15 | Akita | Hizume River | 39.9055, 139.8612 | 1 | JB3 |
| B13 | KIM1 | 2017/11/4 | Akita | Kimigano River | 39.5496, 140.0707 | 1 | JB5 |
| B14 | MOT1 | 2016/4/27 | Miyagi | Tani River | 38.3659, 141.4842 | 1 | JB1 |
| B15 | MOY7 | 2016/4/27 | Miyagi | Yodo River | 38.3123, 141.4931 | 1 | JB2 |

スジエビの遺伝的分化

Appendix 2. Continued.

| location ¹ | code | date | Prefectures | locality | coordinate (N, E) | N | haplotype |
|-----------------------|-------|------------|-------------|-------------------------------|-------------------|---|-----------|
| B16 | FSO1 | 2016/5/29 | Fukushima | Oota River | 37.5980, 140.9260 | 1 | JB11 |
| B17 | FKS7 | 2015/9/19 | Fukushima | Kashiho River | 36.9487, 140.9229 | 1 | JB12 |
| B18 | SAM1 | 2016/5/29 | Fukushima | Same River | 36.9287, 140.7385 | 1 | JB11 |
| B19 | IE5 | 2015/9/19 | Ibaraki | Edokami River | 36.8331, 140.7715 | 1 | JB11 |
| B20 | IHR5 | 2015/9/20 | Ibaraki | Tourenzu River | 36.6445, 140.6909 | 1 | JB10 |
| B21 | SOM1 | 2017/8/10 | Chiba | Some River | 35.2540, 139.8737 | 1 | JB11 |
| B22 | HOT1 | 2017/8/10 | Chiba | Hota River | 35.1373, 139.8428 | 1 | JB11 |
| B23 | KIY1 | 2017/8/10 | Chiba | Fukurogura River ² | 35.1205, 140.1486 | 1 | JB11 |
| B24 | CH1 | 2017/8/10 | Chiba | Choja River | 35.0487, 140.0251 | 1 | JB11 |
| B25 | SM1 | 2017/9/30 | Chiba | Sunomiya River | 34.9403, 139.8200 | 1 | JB11 |
| B26 | MOR1 | 2015/3/2 | Kanagawa | Morito River | 35.2824, 139.5790 | 1 | JB11 |
| B27 | MAD9 | 2017/11/1 | Kanagawa | Maeda River | 35.2362, 139.6042 | 1 | JB13 |
| B28 | ABE1 | 2017/11/18 | Shizuoka | Abe River | 34.9589, 138.3652 | 1 | JB18 |
| B29 | GIW5 | 2017/11/18 | Shizuoka | Ooi River | 34.7693, 138.2856 | 1 | JB18 |
| B30 | YAT1 | 2017/9/24 | Shizuoka | Yatsu River | 34.7461, 138.9930 | 1 | JB15 |
| B31 | IDU2 | 2017/10/27 | Shizuoka | anonymous tributary | 34.6431, 138.8688 | 1 | JB15 |
| B32 | ORD1 | 2017/10/29 | Ishikawa | Orito River | 37.5244, 137.2803 | 1 | JB1 |
| B33 | UR1 | 2015/8/20 | Kyoto | U River | 35.7487, 135.1650 | 1 | JB7 |
| B34 | YAK5 | 2016/5/4 | Hyogo | Yasuki River | 35.6514, 134.7041 | 1 | JB8 |
| B35 | MCG2 | 2017/10/8 | Wakayama | Asaragi River | 33.6071, 135.3953 | 1 | JB17 |
| B36 | HIG1 | 2017/9/24 | Kochi | Higashino River | 33.3287, 134.1021 | 1 | JB18 |
| B37 | KOM1 | 2017/9/24 | Kochi | Moto River | 33.3004, 134.1284 | 1 | JB18 |
| B38 | IM6-8 | 2017/11/20 | Kochi | Kumomo River | 32.8451, 132.9520 | 1 | JB18 |
| B39 | TUS5 | 2014/9/21 | Nagasaki | Sasu River | 34.2301, 129.2105 | 1 | JB9 |
| B40 | IB10 | 2017/11/23 | Miyazaki | Ibii River | 31.7096, 131.4516 | 1 | JB14 |
| B41 | DNG1 | 2017/9/11 | Miyazaki | Ohno River | 31.4155, 131.3457 | 1 | JB14 |
| B42 | KED10 | 2017/11/24 | Kagoshima | Kedo River | 31.2959, 130.2836 | 1 | JB18 |
| B43 | BAW20 | 2017/11/8 | Kagoshima | Mawatari River | 31.2704, 130.4862 | 1 | JB18 |
| B44 | AT10 | 2017/11/24 | Kagoshima | Atsumari River | 31.2317, 130.4939 | 1 | JB16 |
| B45 | KB10 | 2017/11/23 | Kagoshima | Kubota River | 31.2263, 131.0120 | 1 | JB18 |
| B46 | ITG41 | 2017/8/22 | Kagoshima | Ichinotani River | 31.1629, 130.9705 | 1 | JB18 |
| B47 | STK5 | 2017/8/3 | Kagoshima | Shidoko River | 30.4411, 130.5191 | 1 | JB18 |
| B48 | ISS1 | 2017/8/3 | Kagoshima | Issou River | 30.4401, 130.4724 | 1 | JB18 |
| B49 | SIR3 | 2017/8/4 | Kagoshima | Shirono River | 30.4107, 130.5969 | 1 | JB14 |

¹see Fig. 1.²Previously described as Kiyosumi River, but correctly it is Futama River and Fukurogura River is the tributary.