

## 北海道で記録されたホロタイプ以来となる関東地方でのキタノオトヒメテッポウエビ (和名新称) *Automate hayashii* Anker and Komai, 2004 の発見

### Discovery of *Automate hayashii* Anker and Komai, 2004 (Caridea: Alpheidae) in the Kanto region, eastern Japan since the holotype specimen from Hokkaido, northern Japan

山下龍之丞<sup>1\*</sup>・外山太一郎<sup>2</sup>・山崎和哉<sup>3</sup>・今 孝悦<sup>4</sup>  
Ryunosuke Yamashita<sup>1\*</sup>, Taichiro Toyama<sup>2</sup>, Kazuya Yamazaki<sup>3</sup>, Koetsu Kon<sup>4</sup>

<sup>1</sup>東京海洋大学大学院海洋科学技術研究科海洋資源環境学専攻, 東京都港区港南 4-5-7

<sup>2</sup>茨城県農林水産部水産振興課, 茨城県水戸市笠原町 978-6

<sup>3</sup>茨城県水産試験場内水面支場, 茨城県行方市玉造甲 1560

<sup>4</sup>東京海洋大学海洋環境科学部門, 東京都港区港南 4-5-7

<sup>1</sup>Course of Marine Resources and Environment, Graduate School of Marine Science and Technology, Tokyo University of Marine Science and Technology, Konan 4-5-7, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan.

<sup>2</sup>Fisheries Promotion Division, Department of Agriculture Forestry and Fisheries, Ibaraki Prefectural Government, 978-6 Kasahara-cho, Mito, Ibaraki 310-8555, Japan. <sup>3</sup>Freshwater Fisheries Branch, Ibaraki Prefectural Fisheries Research Institute, 1560 Kou, Tamatsukuri, Namegata, Ibaraki 311-3512, Japan.

<sup>4</sup>Department of Ocean Sciences, Tokyo University of Marine Science and Technology, Konan 4-5-7, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan.

\*Corresponding author; e-mail: ryamashita0613@gmail.com, Tel: +81-80-9034-2998.

#### Abstract

The alpheid shrimp, *Automate hayashii* Anker and Komai, 2004, was previously known only from the holotype collected from Hakodate Bay, Hokkaido, northern Japan, and biological information on the species remained scarce. In this study, we report the second discovery of *A. hayashii* based on material from Ibaraki Prefecture and Chiba Prefecture, Japan, extending its geographical range to the south. All of the newly collected specimens were collected from intertidal rocky shore, as well as the holotype. We performed phylogenetic analysis using the mitochondrial 16S rDNA to infer the position of *A. hayashii* and to preliminarily assess the informal grouping within *Automate* based on the morphology.

**Key words:** *Automate hayashii*; intertidal; southernmost record; phylogenetic analysis; north western Pacific; 16S rDNA

#### 緒言

オトヒメテッポウエビ属 *Automate* De Man, 1888 はテッポウエビ科の一群であり、甲に眼蓋は形成されず、眼柄はほぼ完全に露出すること、第6腹節後端に関節板を欠くこと、第3顎脚の最終節の前背縁は棘状毛で覆われること、鉗脚は左右不相称で生時折りたたまれず、指節は不動指の上方に位置すること、雄の第2腹肢には雄性突起を欠くことで同科他属から識別される (Anker et al. 2006; Poddoubtchenko et al. 2009; De

Grave et al. 2023)。本属は、オトヒメテッポウエビモドキ属 *Bermudacaris*、*Coronalpheus* 属、*Leslibetaeus* 属および *Yagerocaris* 属とともにテッポウエビ科の基部系統群を形成することが示唆されており (Chow et al. 2021)、本科コエビ類の進化を考える上でも重要な一群といえる。他方、分子系統解析からオトヒメテッポウエビ属は側系統群であることが示唆されており (Chow et al. 2021)、形態からも一部の種の帰属を見直す必要性や、本属を複数の属に分割する必要性が指摘

されている (Anker and Komai 2004; Chow et al. 2021; Ashrafi and De Grave 2023)。実際に、属内には形態で識別される非公式な 3 種群が認められてきた (Anker and Komai 2004)。その中でも、*A. salomoni* Coutière, 1908、*A. hayashii* Anker and Komai, 2004 および *A. arturi* Ashrafi and De Grave, 2023 の 3 種から成る *A. hayashii* 種群は、額角が比較的大きく発達し、大きい三角形状ないしは幅広く、その先端は通常甲の前縁付近に達するか超えること、第 1 触角柄部第 1 節下縁に発達した歯をもつこと (*A. arturi* を除く)、触覚棘の先端は第 1 触角柄部第 1 節の前縁を超えること、触角鱗は比較的発達すること、尾肢外肢は明瞭に内肢を超えることなどで本属他種から識別される。同時に、これらの特徴は単一種 *Coronalpheus natator* Wicksten, 1999 から成る *Coronalpheus* 属と共通する (Anker and Komai 2004; Ashrafi and De Grave 2023)。さらに、複数の遺伝子座を基に行われた分子系統解析において *A. salomoni* と *C. natator* の単系統性が支持されているなど (Chow et al. 2021)、*A. hayashii* 種群はオトヒメテッポウエビ属と近縁属間の系統関係や属位分類を考える上で重要な一群だと考えられてきた (Anker and Komai 2004; Ashrafi and De Grave 2023)。その一方で、これまで本種群自体の単系統性は検証できていない。なぜなら、本種群のうち、*A. salomoni* と *A. arturi* については、これまでに複数の標本が得られているほか、いくつかの遺伝子の塩基配列情報も蓄積されているのに対し (Anker and Komai 2004; Chow et al. 2021; Ashrafi and De Grave 2023)、残る *A. hayashii* は、1991 年に北海道函館湾の潮間帯から得られた 1 標本の形態が知られるのみであり (Anker and Komai 2004)、塩基配列情報を含む他の生物学的知見全般が乏しかったあるいは全くなかったためである。

今回、著者らは日本の千葉県および茨城県の岩礁性海岸から *A. hayashii* に同定されるコエビ類の標本を複数得た。この結果は本種の分布南限を大きく更新するだけでなく、原記載以来の記録となる。また、その生息環境情報は本種の好適環境

特性を解明する上でも重要である。そのため、ここにその詳細な形態情報を生息環境情報とともに報告する。さらに、本種の遺伝子の塩基配列の情報は、*A. hayashii* 種群の系統的な位置を検証する上で重要と考えられた。そこで、本研究では、一部標本のミトコンドリア 16S rRNA 遺伝子の部分配列を決定し、一部の同属他種ならびに近縁属の種とともに系統解析を行った。

## 材料および方法

標本の採集にあたっては、採集方法不明の 1 個体を除き、すべて干潮時に潮間帯下部に堆積した岩をめくり、その下部にいる個体を徒手で採し採ることで行った。同時に、採集地点の塩分をポータブル電気伝導度計 (ES-51, HORIBA 株式会社) で計測した。得られた標本はすべて 70% エタノールで保存した。また、固定前に一部の標本の左体側から腹肢を外し、DNA 抽出用試料として 99% エタノール中に保存した。サイズの指標として、頭胸甲長 (carapace length: cl) を額角先端から頭胸甲背後縁までの距離として計測した。なお、計測はノギスを用いて 0.1 mm 単位で行った。生鮮時の色彩の記載における色名は、財団法人 日本色彩研究所 (1997) に従った。使用した標本はすべて千葉県立中央博物館 (CBM) に供託された。

DNA の抽出は、前述の DNA 抽出用試料を基に DNeasy Blood and Tissue Kit (Qiagen 社) を用いて行った。抽出は全ての手順を抽出キットのプロトコルに従って行い、最終的に 100  $\mu$ L の抽出溶液を得た。16S rRNA の部分領域の増幅にはフォワードプライマーとして 16S-L2 (Schubart et al. 2002)、リバースプライマーとして 1472(H2) (Crandall and Fitzpatrick 1996) を用いた。PCR 反応液は全量 25  $\mu$ L で組成は KOD Fx Neo が 0.5  $\mu$ L、KOD Fx Buffer が 12.5  $\mu$ L、10  $\mu$ M のプライマーがそれぞれ 0.75  $\mu$ L、抽出 DNA が 4  $\mu$ L、dNTPs 溶液が 5  $\mu$ L、滅菌済 miliQ 水が 1.5  $\mu$ L である。PCR 反応はサイクル前変性を 95  $^{\circ}$ C で 2 分行った後、変性を 95  $^{\circ}$ C で 30 秒、アニーリングを 49  $^{\circ}$ C で 30 秒、伸長を 73  $^{\circ}$ C で 30 秒を行う

サイクルを 35 回行い、その後、最終伸長を 73 °C で 60 秒行った。PCR 産物は 1 %アガロースゲル電気泳動で増幅の成否を確認した後、Exosap-IT を用いてプライマーや未反応の dNTPs を除去した。その後、ユーロフィン社に PCR 産物を送付し、シーケンス外注サービスを利用することで塩基配列の決定を行った。得られた塩基配列に類似する配列を検索するために NCBI の Nucleotide BLAST を用いた。その後、得られた塩基配列情報を GenBank に登録した (Table 1)。

位においてギャップが総配列数の半数以上を占める場合、それを保存座位とみなさず、また保存座位が連続して 5 つ以上続かない領域は保存領域とみなさないよう設定した。系統樹は同領域を基に raxmlGUI v. 2.0 (Edler et al. 2020) を用いて最尤法で構築した。なお、系統樹の構築で使用する塩基置換モデルの選択には同ソフトウェア中の ModelTest-NG (Darriba et al. 2019) を用いた。また、1000 回の復元抽出に基づくブートストラップ法 (Felsenstein 1985) で得られた系統樹内の

Table 1. The list of species of *Automate* and *Coronalpheus* and outgroup taxon used for genetic or molecular phylogenetic analyses and their GenBank accession numbers and voucher specimen registration numbers.

Species	Accession number	specimen voucher number
<i>Automate hayashii</i>	LC833866	CBM-ZC 17876
<i>Automate hayashii</i>	LC833867	CBM-ZC 17877
<i>Automate dolichognatha</i>	MZ661674	OUMNH.ZC.2008-11-011
<i>Automate aff. dolichognatha</i>	MK971543	OUMNH.ZC:2008-14-109
<i>Automate arturi</i>	OR360733	MNHN-IU-2014-1265
<i>Automate salomoni</i>	MN994006	MNHN-IU-2018-654
<i>Coronalpheus natator</i>	MZ661685	OUMNH.ZC.2010-01-036
<i>Automate evermanni</i>	MZ661675	OUMNH.ZC.2015-01-003
<i>Automate rectifrons</i>	MZ661676	OUMNH.ZC.2007-20-067
<i>Automate anacanthopus</i>	MZ661673	UF29200
<i>Bermudacaris aff. britayevi</i>	MZ661679	(not vouchered)

CBM: Natural History Museum and Institute, Chiba; OUMNH: Oxford University Museum of Natural History; MNHN: National Museum of Natural History, France; ULLZ: University of Louisiana at Lafayette Zoological Collection; UF: University of Florida.

分子系統解析には、GenBank に登録されていた近縁種 2 属 8 種の配列をダウンロードして用いた (Table 1)。配列は MAFFT v. 7 (Katoh and Standley 2013) を用いてアライメントを行った後、遺伝的差異の程度指標として、Kimura 2 Parameter model を基にした遺伝的距離を MEGA 11 (Tamura et al. 2021) を用いて計算した。オトヒメテッポウエビモドキ属の 1 種 *Bermudacaris aff. britayevi* Anker, Poddoubtchenko & Marin, 2006 を外群として解析に含めた (Table 1)。はじめに、アライメント済配列から GBlocks v. 0.91b (Castresana 2000) を用いて配列保存領域の抽出を行った。なお、ある座

各ノードの信頼性評価を行った。得られた系統樹は、FigTree v. 1.4.4 (Rambaut 2018) を用いて描画および編集を行った。

## 結果

テッポウエビ科

Alpheidae Rafinesque, 1815

オトヒメテッポウエビ属

*Automate* De Man, 1888

キタノオトヒメテッポウエビ (和名新称)

*Automate hayashii* Anker and Komai, 2004

(Figs. 1–3)

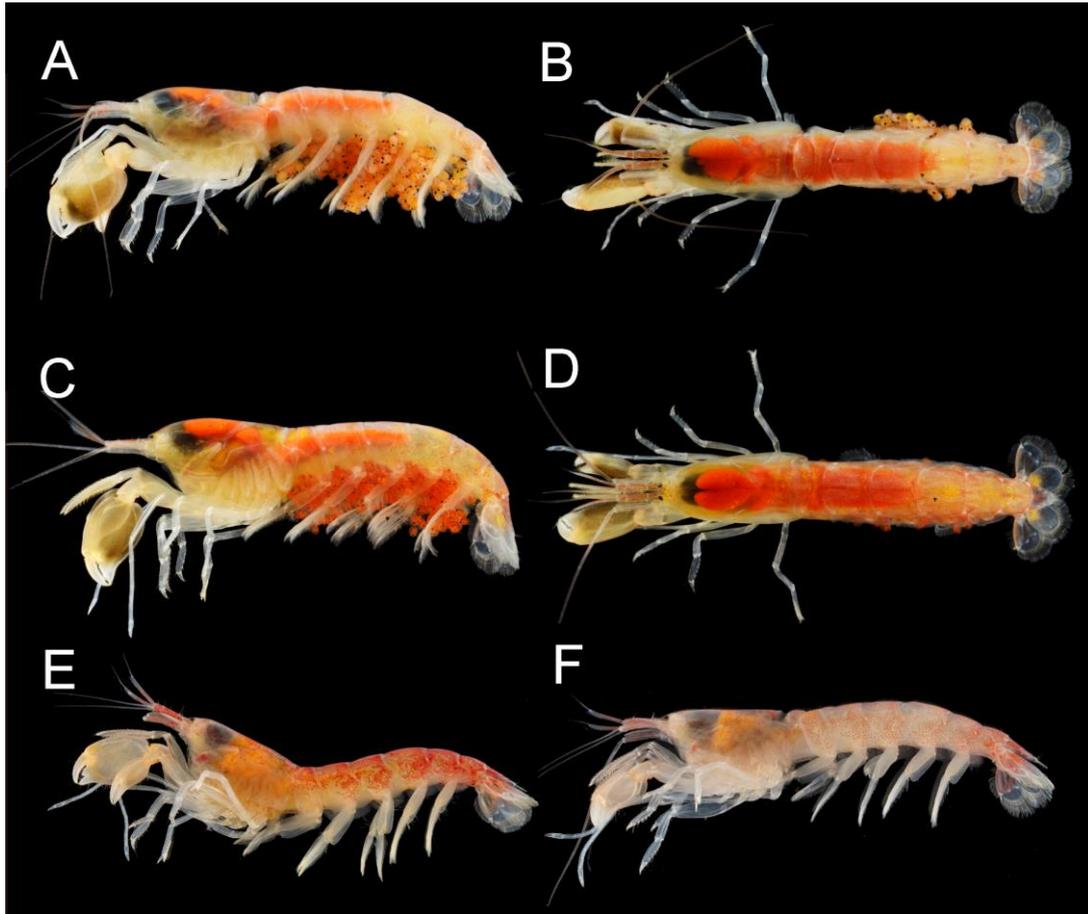


Fig. 1. Fresh specimens of *Automate hayashii*, newly recorded in the present study. A–B: CBM-ZC 17874, cl 9.0 mm, ovigerous female; C–D: CBM-ZC 17875, cl 10.5 mm, ovigerous female; E: CBM-ZC 17876, cl 8.4 mm, male; F: CBM-ZC 17877, cl 7.0 mm, male. A, C, E, F: left lateral view; B, D: dorsal view.

#### 検討標本

計 5 標本、CBM-ZC 17874、抱卵雌、cl 9.0 mm、DNA voucher、茨城県ひたちなか市平磯町 (36°21'55.59"E, 140°37'20.6"N)、徒手、2024 年 6 月 8 日、山下龍之丞採集；CBM-ZC 17875、抱卵雌、cl 10.5 mm、DNA voucher、標本情報は CBM-ZC 17874 と同様；CBM-ZC 17876、雄、cl 8.4 mm、DNA voucher、採集地点は CBM-ZC 17874 と同様、徒手、2024 年 1 月 13 日、外山太郎・山崎和哉採集；CBM-ZC 17877、雄、cl 7.0 mm、DNA voucher、採集情報は CBM-ZC 17876 と同様；CBM-ZC 17878、雌、cl 4.9 mm、千葉県館山市坂田東京海洋大学水圏科学フィールド教育研究センター館山ステーション前海岸 (34°58'34.68"E, 139°46'07.74"N)、採集方法不明、1985 年 6 月 5 日、瀬川 進採集。

#### 比較標本

CBM-ZC 6559、ホロタイプ、雌、cl 8.5 mm、北海道上磯町 (現在の北斗市)、徒手、1991 年 5 月 16 日、五嶋聖治採集。

#### 記載

体 (Fig. 1) は本属他種と比較して大きく (最大で cl 10.5 mm)、わずかに側扁する。

頭胸甲 (Fig. 2A, B) には毛や彫刻をもたない；甲前縁には額角を備えるが、眼窩歯を欠く；額角と甲の間は大きくくぼむ。額角は本属の中では比較的発達し、幅広く、先端に向かい下曲し、先端は甲前縁付近に達する。前側縁は幅広く丸い。甲後端には発達した欠刻 (cardiac notch) をもつ。

第 1–第 5 腹節側板は丸い。第 6 腹節は後端に関節板を備えない。

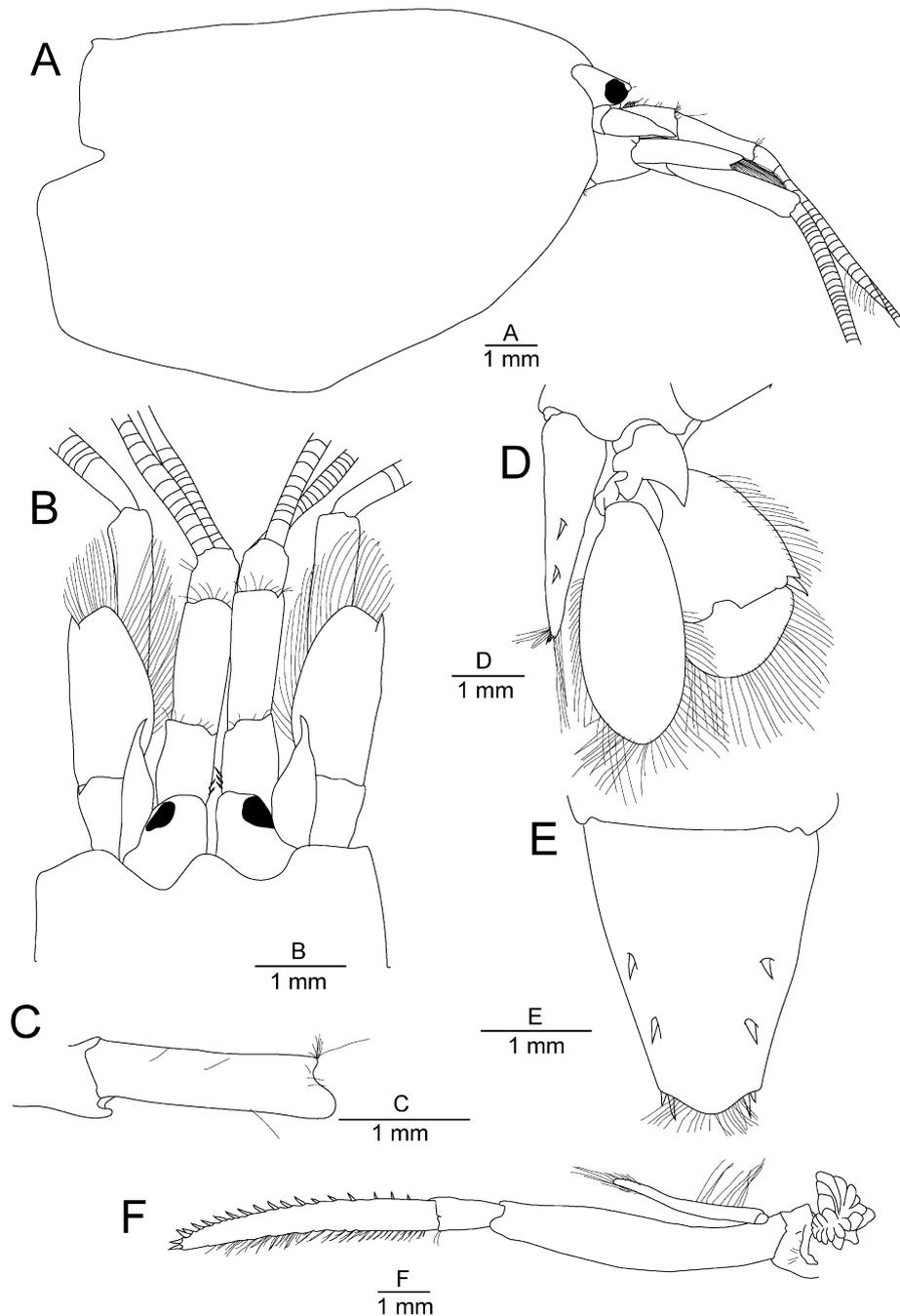


Fig. 2. *Automate hayashii*, CBM-ZC 17874, cl. 9.0 mm, ovigerous female. A: carapace and cephalic appendages, right lateral view; B: same, anterior part, dorsal view; C: tooth on mesioventral carina of antennular peduncle basal article, right lateral view; D: telson and uropods, lateral view; E: telson, dorsal view; F: left maxilliped 3, lateral view.

尾節 (Fig. 2D, E) は近位で幅広の台形状；背面に縦に並ぶ 2 対の棘状毛を備え、前方の対は尾節長の約半分、後方の対は尾節長の約 70 % に位置する；後縁は一様に丸く、中央に約 20 本の長毛をもつ、前側縁に 2 対の棘状毛を備え、内側の対の方が長く、外側の約 2.0 倍。

眼柄 (Fig. 2A, B) 大部分が露出し、前側縁には 2-3 本の小さい毛を備える。角膜は眼柄の外側前側に位置し、大きさは個体間で変異がある（背面で眼茎前方部の幅の 50-80 %）。

第 1 触角 (Fig. 2A, B) の柄部は本属の中では比較的短く、甲長の 40 % 以下；第 1 節 (basal article)

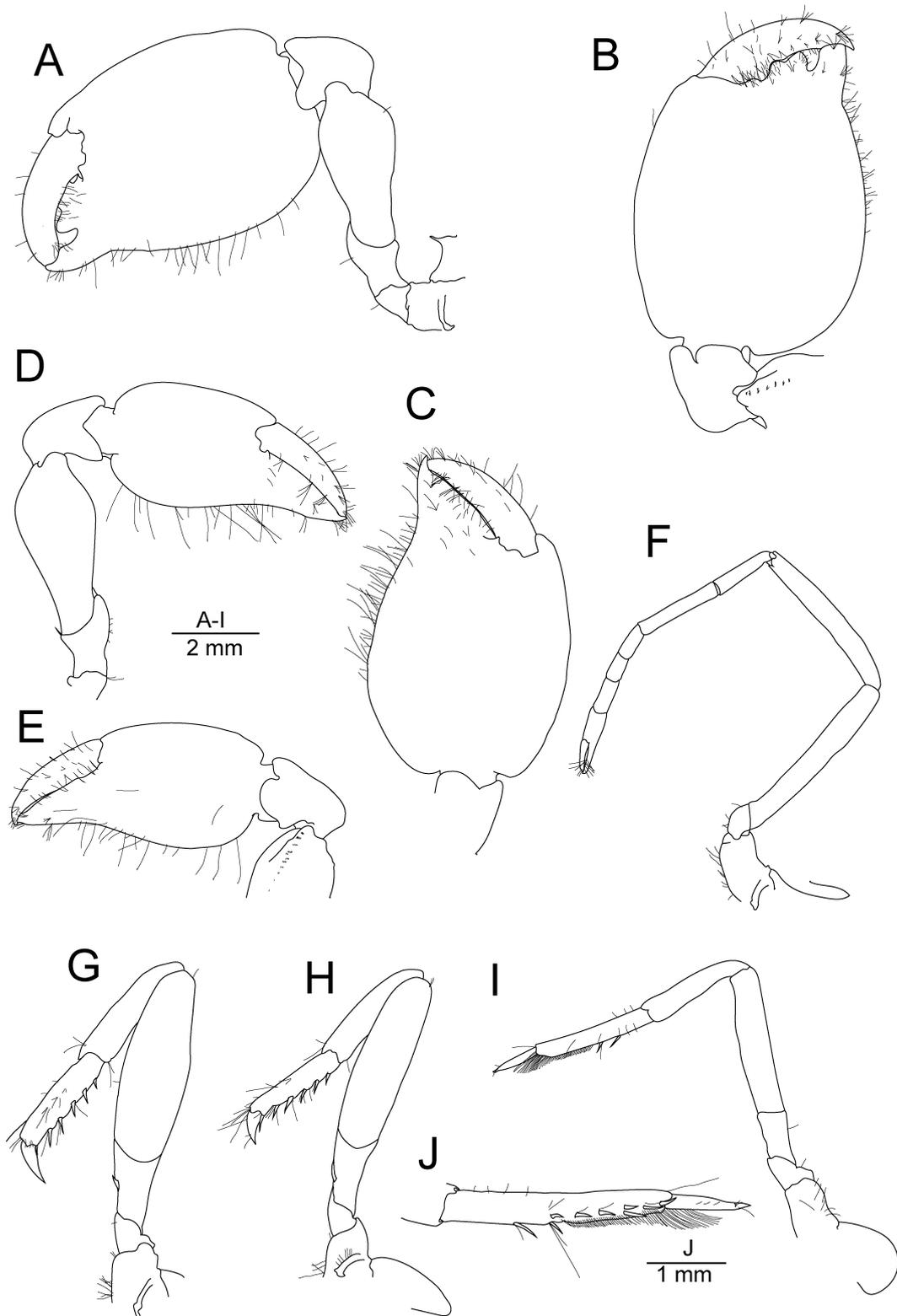


Fig. 3. *Automate hayashii*, A–B, D–I: CBM-ZC 17874, cl. 9.0 mm, ovigerous female; C: CBM-ZC 17875, cl. 10.5 mm, ovigerous female. A, C: left pereopod 1 (major cheliped), lateral view; B: same, mesial view; D: right pereopod 1 (minor cheliped), lateral view; E: same, mesial view; F: left pereopod 2, lateral view; G: left pereopod 3, lateral view; H: left pereopod 4, lateral view; I: left pereopod 5, lateral view; J: same, dactylus and propodus, mesial view.

は背面に 2-3 本の棘状毛をもち、腹側縁の隆起 (mesioventral carina : Fig. 2C) に前方を向く発達した歯を備える; 触角棘 (stylocerite) を備え、その先端は第 1 節の前縁付近に達する; 第 2 節 (penultimate article) は第 1 節の露出部より長く、第 1 節露出部の約 1.8 倍、長さは幅の約 2.4 倍; 第 3 節 (ultimate article) は短く、第 2 節の約 40% の長さ、長さとはほぼ同じ。

第 2 触角 (Fig. 2A, B) の鱗片基節 (basicerite) は下側縁に発達した歯をもつ; 触角鱗 (stylocerite) は発達し、第 1 触角柄部第 2 節前縁付近に達する、前側縁には歯をもつが、その先端は触角鱗前縁には達しない; 鱗片腕節 (carpocerite) は長く、第 1 触角柄部前縁をはるかに超える。

第 3 顎脚 (Fig. 2F) は著しく発達し、第 1 触角側方の鞭部短枝の先端を超える; 外肢をもち、その先端は最終第 3 節 (antepenultimate article) の半分を大きく超え、先端と側縁に長毛を備える; 最終第 3 節は細長く、著しく側扁し、長さは幅の約 10 倍; 最終第 2 節 (penultimate article) は短く、長さは最終第 3 節の約 20%、腹面下方には長毛列が縦に数列並ぶ; 最終節 (ultimate article) は長い、最終第 3 節よりは短く、その長さの約 90%、先端は先細りする、前縁から側縁にかけて約 20 本の棘状毛が並ぶ、腹面には長毛列が縦に並ぶ。

鉗脚 (= 第 1 胸脚 : Fig. 3A-E) は堅強で著しく左右不相称。大鉗 (Fig. 3A, B) は普通先端が第 3 顎脚の先端をはるかに超えるが、2 個体 (CBM-ZC 17876, 17877) は第 3 顎脚先端に届かない; 座節は短く棘状毛や歯を欠き、遠位で幅が広がる; 長節は堅強で長く、座節の 3 倍以上で、中央でわずかに幅が広がる、腹面前方に縦に並ぶ数列の短毛列がある; 腕節は堅強かつカップ状で短い、座節よりはわずかに長く、幅は長さの 80% 程度; 鉗部はやや側扁し、著しく大きく座節から腕節までとほぼ同長; 掌部は大きく膨れ、わずかに横長の楕円形、近位で幅が狭くなり、腹縁付近の毛が疎生する; 不動指は普通可動指との切断面に中央付近に 2 つの門歯状の鈍い歯をもち、先端付近に隙間があるが、2 個体 (CBM-ZC 17875, 17877) では明瞭な歯をもたず隙間もない (Fig.

3C); 可動指 (= 指節) は不動指よりも上方に位置し、掌部と比較して明瞭に短く、長さは掌部のおよそ半分、中央付近でわずかにカーブし、先端は不動指と交差する。小鉗 (Fig. 3D, E) は鉗部を除いて大鉗と同様だが短く、先端は第 3 顎脚の先端を超えない; 掌部は大鉗と比べて膨らみが弱く、長さは幅の 1.4 倍; 不動指は切断面に明瞭な歯をもたない; 可動指は遠位でわずかにカーブし、掌部の約 60% の長さ。

第 2 胸脚 (Fig. 3F) は著しく長く、先端は大鉗の先端を超える; 座節は長く、長さは幅の約 8 倍; 長節は座節とほぼ同様の幅だが、わずかに短く、長さは座節の約 90%; 腕節は著しく長く、座節の長さの 1.3 倍、5 分節し、各節の長さの割合は近位から遠位にかけておよそ 2.4 : 3.3 : 1.2 : 1.0 : 1.3; 鉗部は腕節の先端の分節よりもわずかに長い、切断面には遠位に毛が密生する。第 3 胸脚 (Fig. 3G) は鱗片腕節の先端付近に達する; 座節は堅強で短く、遠位でわずかに幅が広がる、腹側縁に 1 本の棘状毛をもつ; 長節は頑強で長く、座節の長さの約 3.5 倍で棘状毛を欠く; 腕節は中庸に長く、長節の半分程の長さ; 前節は腕節よりもわずかに短く、腹縁に 5-6 本の棘状毛 (前縁の左右一对の小さな棘状毛を含む) をもつ; 指節は堅強な爪状でやや側扁する、遠位にわずかにカーブし、前節の約 40% の長さ。第 4 胸脚 (Fig. 3H) は第 3 胸脚とほぼ同様だが、わずかに短い。第 5 胸脚 (Fig. 3I, J) は第 3, 4 胸脚よりもわずかに長い; 座節は短く、棘状毛を備えない; 長節はやや細長く、長さは幅の約 4.8 倍で棘状毛を欠く; 腕節はやや細長く、長節の約 70% の長さで長さは幅の約 4.5 倍; 前節 (Fig. 3J) は腕節よりも長く、腹縁の前方に長毛が密生し、後方腹縁に 2 本、内側腹側縁の前方に 6 本の棘状毛をもつ; 指節はやや細長い爪状で、先端付近でわずかに先細りする。

尾肢 (Fig. 2D) は尾節後端を大きく超える; 外肢は明瞭に内肢を超える; 内肢の縫合線は中央付近の 2 点で後方に突出する、縫合線と内肢の癒合部には 1 本の棘状毛と、その外側に 1 本の歯をもつ。

### 生鮮時の色彩

体は一様にあざい黄みのオレンジ色またはあざいオレンジ。第1触角、頭胸甲および腹節、尾節および尾肢にはさえた黄みの赤色の色素胞が散在し、特に第1触角柄部背面に密集する。成熟雌では、頭胸甲中部から第3腹節付近まで体内のつよい赤みのオレンジ色の生殖腺が透けてみえる。鉗脚の掌部は大部分がブラウンみのオリーブ色または灰みのブラウン。眼の形成後-孵化直前 [小林 (2013) の発生段階 IV-V] の卵は内部の幼生の体部があざいオレンジ、胚の部分がさえた黄みのオレンジ、角膜の部分が黒色に透けてみえる (Fig. 1)。

### 分布

本種はこれまでに日本の北海道の函館湾 [上磯町 (現在の北斗市)] から得られたホロタイプのみが知られていた (Anker and Komai 2004)。本研究により新たに房総半島南端の館山および茨城県の太平洋沿岸から記録された。

### 生息環境

茨城県ひたちなか市平磯町の採集地点は、岩盤が比較的平坦に隆起した磯浜に岩礫が堆積した海岸である (Fig. 4A)。本種は潮間帯中部に深に堆積した荒砂から細礫に浅く埋まる岩下から得られた。採集時は干潮であり、同所は干出し、岩

下にも海水は滞留していないか、浅く (水深 5 cm 以内) 海水が滞留していた。近隣 (採集地点より 50–200 m 程度離れた地点) には陸から湧水由来の淡水の流入がみられるが、採集地点のうち、海水の滞留がみられる場所でもその塩分は 30 以上であり、淡水の影響はない、もしくはごくわずかだと考えられる。なお、2 個体 (CBM-ZC 17876、17877) は同じ岩の下から同時に得られた。また、第 2・3 著者により、同所で 2024 年 1 月 13 日には記載標本の他に本種 5–6 個体が確認されているほか、2023 年 1 月 (日不明) および 2024 年 1 月 9 日にも同所で各日複数個体が確認されている。

千葉県館山市坂田の採集地点は、岩盤がやや平坦に隆起した磯浜海岸であり、局所的に岩や砂礫の堆積がみられる (Fig. 4B)。本種は東京海洋大学水圏科学フィールド教育研究センター館山ステーション内飼育槽への海水取水口付近から得られたとされるが、採集当時の同環境の詳細は不明である。

なお、本種のタイプ産地 (北海道北斗市の海岸) は岩盤が平坦に隆起した磯浜海岸であり、本種のホロタイプ標本は同所の潮間帯に散在する岩下より得られたとされる (駒井智幸氏 私信)。

### 同定

記載標本は、眼蓋を欠く、第 6 腹節後端に関節

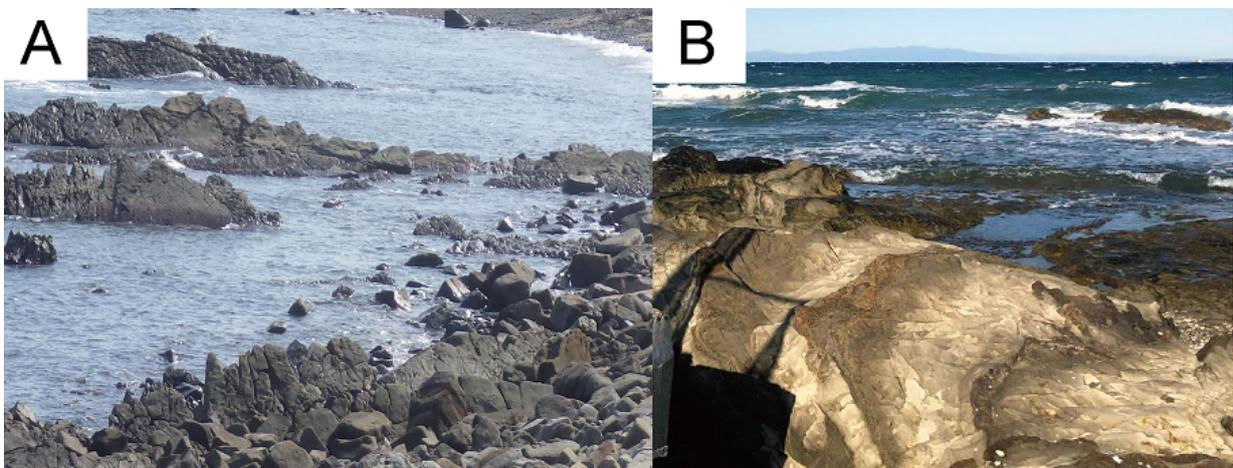


Fig. 4. Locations of rocky shores where *Automate hayashii* were newly recorded in the present study. A: Hiraiso, Hitachinaka, Ibaraki Prefecture, B: Banda, Tateyama, Chiba Prefecture, eastern Japan.

板を欠く、眼茎の大部分は露出する、角膜は発達  
が弱い、第1触角柄部第1節背面に2-3本の棘状  
毛をもつ、第3顎脚背縁は広く棘状毛に覆われる、  
鉗脚は左右不称で生時折りたたまれず、長節は幅  
や厚みが大きく堅強で、腕節腹縁には彫刻を欠き、  
可動指は不動指よりも上方に位置する形態的特  
徴をもつことから、Anker et al. (2006)、

Poddoubtchenko et al. (2009) および De Grave et al.  
(2023) に従い、オトヒメテッポウエビ属に同定  
された。また、第1触角柄部第1節の腹側縁の隆  
起に発達した歯をもつこと、額角は先端が甲前縁  
付近まで達すること、触角棘の先端は第1触角柄  
部第1節前縁を超えること、触角鱗は比較的よく  
発達すること、第3胸脚前節には棘状毛列をもつ  
こと、尾肢外肢は内肢よりも明瞭に長いこと、尾  
肢内肢の縫合線は2点の突出部をもつことから  
Anker and Komai (2004) の *A. hayashii* 種群に同定  
された。さらに、額角は幅広く、上下に強くカー  
ブせず、また甲前縁を大きく超えないこと、触角  
鱗の前側縁の歯は触覚鱗の前端には達しないこ  
と、鉗脚の座節には突出部がないこと、第3胸脚  
は幅や厚みが大きく、堅強であること、体色の透  
明感是比较的弱く、一様にオレンジ系であるこ  
とで、Anker and Komai (2004) および Ashrafi and De  
Grave (2023) に従い、*A. hayashii* Anker and Komai,  
2004 に同定された。なお、本研究の記載標本の形  
態的特徴は Anker and Komai (2004) の *A. hayashii*  
の原記載に概ね一致するが、以下の点で異なる。

(1) 角膜はより大きいこと (Fig. 2A, B) [*A.*  
*hayashii* のホロタイプ標本ではより小さい (Anker  
and Komai 2004, figs. 2A–C)], (2) 大鉗の掌部腹  
縁後方は円滑であること (Fig. 3A–C) [*A. hayashii*  
のホロタイプ標本ではしわをもつ (Anker and  
Komai 2004, fig. 3A)], (3) 鉗脚長節内側に微小  
毛列をもつこと (Fig. 3B, E) [*A. hayashii* の原記  
載では言及および図示されていない (Anker and  
Komai 2004, fig. 3D)], (4) 第5胸脚前節の内側  
の腹側縁前方に複数の棘状毛をもつこと (Fig. 3J)  
[*A. hayashii* の原記載では言及および図示されて  
いない (Anker and Komai 2004, fig. 3G)]。しかし、  
1点目については、上述のとおり、本研究の記載

標本間でも大きく変異する (眼柄の幅の半分–約  
8割) ことから、これを *A. hayashii* の種内変異の  
範囲とみなした。2点目については、鉗脚の構造  
や大きさは本属では種内変異が大きいことが多  
く (e.g. Ashrafi and De Grave 2023)、上述のと  
おり、本研究の記載標本間でも不動指の歯の有無や  
大きさなどに大きな変異がある。そのため、上記  
の変異も本種の種内変異とみなした。3点目およ  
び4点目については、第1著者による観察の結  
果、本種のホロタイプ標本も本研究の記載標本と  
同様の形質をもつことが明らかとなった。

## 標準和名

*Automate hayashii* は日本から得られた標本に基  
づいて記載されたものの、これまで同種に対し和  
名が提唱されることはなかった。そこで、本研究  
では、同種のホロタイプ標本 (CBM-ZC 6559) を  
基準として、標準和名「キタノオトヒメテッポ  
ウエビ」を提唱する。なお、この標準和名は、本種  
が同属他種と比べて最も北方まで分布すること  
(Anker and Komai 2004; Koo and Kim 2004; Wang  
and Sha 2017; Ramos-Tafur 2018; 平岡 2020;  
Komai et al. 2020; Ashrafi and De Grave 2023) に因  
む。

## 分子系統解析

2標本で決定した16S rRNA 遺伝子配列間 (458–  
476 bp) に塩基置換は無かった。これらの配列に  
ついてBLAST検索を行ったところ、最上位ヒッ  
ト配列は *A. arturi* Ashrafi and De Grave, 2023 であ  
り、相同性は82%であった。アライメント情報  
を [Supplement 1](#) に示した。キタノオトヒメテッポ  
ウエビと同属他種および *C. natator* 間の遺伝的距  
離 (K2P) は25.4–43.9%であった (Table 2)。

ModelTest-NG の解析により、最適な塩基置換  
モデルとして HKY+G4 が選ばれた。同モデルに  
基づく最尤法による系統樹を Fig. 5 に示した (対  
数尤度: -2430.8059)。その中でキタノオトヒメ  
テッポウエビは、*A. arturi* + *A. dolichognatha* + *A.*  
*aff. dolichognatha* のクレードと姉妹群を形成した  
ものの、同群のブートストラップ確率は67%と

Table 2. The K2P genetic divergences of partial 16S rRNA gene sequences (439 bp in final dataset) among eight species of *Automate* and *Coronalpheus natator*. The rate variation among sites was modeled with a gamma distribution (shape parameter = 1).

Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. <i>Automate hayashii</i> (LC833866)									
2. <i>Automate hayashii</i> (LC833867)	0.0000								
3. <i>Automate dolichognatha</i> (MZ661674)	0.2686	0.2544							
4. <i>Automate</i> aff. <i>dolichognatha</i> (MK971543)	0.3005	0.2830	0.0107						
5. <i>Automate arturi</i> (OR360733)	0.2648	0.2546	0.2072	0.2120					
6. <i>Automate salomoni</i> (MN994006)	0.3327	0.3234	0.4466	0.4329	0.2977				
7. <i>Coronalpheus natator</i> (MZ661685)	0.2771	0.2712	0.2999	0.3154	0.3220	0.1716			
8. <i>Automate evermanni</i> (MZ661675)	0.4079	0.3939	0.4586	0.5068	0.4613	0.4348	0.3782		
9. <i>Automate rectifrons</i> (MZ661676)	0.3957	0.3879	0.4476	0.4979	0.3976	0.4472	0.3615	0.2029	
10. <i>Automate anacanthopus</i> (MZ661673)	0.4388	0.4229	0.4459	0.4788	0.4364	0.4400	0.4007	0.2304	0.2710

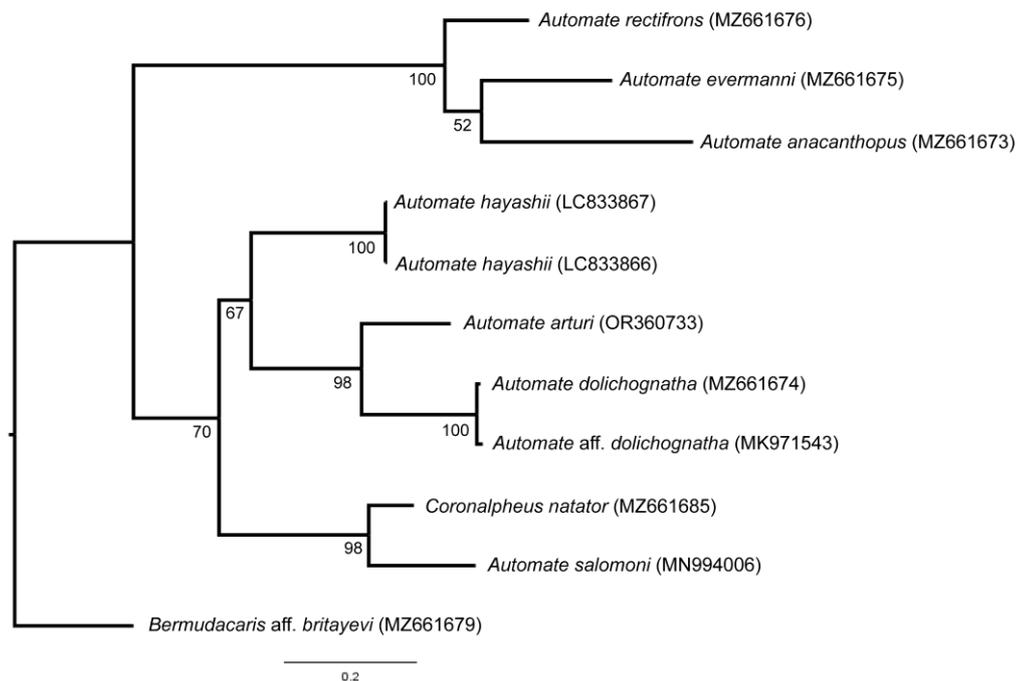


Fig 5. The ML phylogenetic tree based on partial 16S rRNA gene sequences (439 bp) of eight species of *Automate* and *Coronalpheus natator* with *Bermudacaris* aff. *britayevi* as an outgroup taxon. Accession numbers are shown in the parenthesis. Bootstrap values are shown at each node.

低かった。他方、同じく *A. hayashii* 種群に属する *A. salomoni* は *C. natator* と姉妹群を形成し、そのクレードのブートストラップ確率は 98% と高かった。また、

Anker and Komai (2004) の *A. dolichognatha* 種群に属する *A. dolichognatha* および *A. aff. dolichognatha* ならびに *A. evermanni* 種群に属する

*A. anacanthopus* Wang and Sha, 2017, *A. evermanni* Rathbun, 1901, *A. rectifrons* Chace, 1972 はいずれも単系統群を形成し、同群のブートストラップ確率はともに 100% であった。

### 考察

分布の項で示した通りキタノオトヒメテッポウエビはこれまで北海道の函館湾から 1991 年に得られた 1 個体のみが知られていた (Anker and Komai 2004)。そのため、今回の結果は本種の 33 年ぶり 2 度目の記録であり、特に千葉県館山市から得られた標本は本種の分布南限を 700 km 以上更新するものである。

今回本種が記録された千葉県館山市の地点では、東京海洋大学 (旧東京水産大学) の学生実習の一環で学部生および大学院生により、潮間帯および潮下帯浅所の動物相調査が少なくとも 1980 年代から 2024 年現在まで至るまでほぼ毎年行われている。その中で得られた動物標本資料は学生により同定された後、同所から記録のない種に同定されたものや、一部の未同定種については同大学の水圏科学フィールド教育研究センター館山ステーションに標本が収蔵されている (土屋光太郎氏 私信)。本研究で検討した 1 個体は、テッポウエビ科未同定種として同ステーションに収蔵されていたものであり、第 1 著者による同ステーション内標本の検討の結果、他に本種に同定される標本は確認できなかった。そのため、本種は同所において生息個体数が極めて少ない可能性もある。採集努力量の不足や誤同定、または標本が保存されていない可能性もあることから、今後、保存標本の精査や採集努力の強化が必要である。

他方、茨城県ひたちなか市の採集地点では、長期間 (少なくとも 1 年以上) にわたり、どの調査日でも本種が複数個体確認されている。加えて、同市では、2023 年には 1 月に最低気温を記録しており (ひたちなか市 2024)、本研究において 2023 年および 2024 年の 1 月に複数個体が確認されている。そのため、同所において本種が冬季の低気温で死滅している可能性は低い。

加えて、6 月には本種の孵化直前の卵をもつ雌個体が複数確認されていることから、本種が同所内で再生産を行っている可能性が極めて高い。他方、夏季においては、同所で十分な採集調査を行えておらず、本種の越夏は確認できていない。仮に本種が同所で夏季の高気温により死滅している場合、寒冷な北方地域からの浮遊幼生供給を前提とした無効分散である可能性が考えられる。しかし、近年黒潮続流が北上しており (Kawakami et al. 2013)、少なくとも 2022 年秋季以降には沿岸付近で三陸以北まで延伸し、同所への南向きの流れはほぼ通年妨げられている (気象庁 2024)。さらに、黒潮およびその続流は、それを横断もしくは逆流する方向への生物、とりわけ遊泳能力の低い浮遊幼生に対して分散の障壁になると示唆されている (瀬能・松浦 2007)。したがって、同所の個体群は無効分散によるものではなく、安定的に維持されている可能性が高い。

また、同所の環境特性 (平坦に隆起した岩盤間に岩や礫の堆積がみられる海岸) は、千葉県館山市の採集地点および本種のホロタイプ産地の特性と共通しており (Anker and Komai 2004; 駒井智幸氏 私信)、同様の環境特性を持つ海岸が本種の生息に好適である可能性がある。今後、本種が選好する環境特性を明らかにするために、現在の本種の分布空白地域でも採集調査を行い、その生息環境情報の蓄積および比較が求められる。

キタノオトヒメテッポウエビ、同種に形態が近似する他の *A. hayashii* 種群の 2 種、ならびに *Coronalpheus natator* 間の 16S rDNA 断片配列の遺伝的距離は 25.5% 以上であり、種内差 (0%) と比べ非常に大きいことが明らかとなった。さらに、分子系統解析で推定された系統関係においても、キタノオトヒメテッポウエビは、それらの種の属するクレード (*A. salomoni* + *C. natator* および *A. arturi* + *A. dolichognatha* + *A. aff. dolichognatha*) とは異なる、単一種からなるクレードを形成した。さらに、それらのクレードのブートストラップ確率はいずれも非常に高い

(98%以上) ことも判明した。以上のことから、キタノオトヒメテッポウエビの有効性が形態だけでなく遺伝的にも支持されたといえる。また、同解析において、*A. hayashii* 種群は側系統群となり、それらを支持する枝のブートストラップ確率も高かった。このことから、同種群の系統的な妥当性は低い可能性がある。他方、*A. dolichognatha* 種群ならびに *A. evermanni* 種群はいずれも単系統群となり、それらのブートストラップ確率も高かったが、いずれの種群も配列情報が登録されている種は種群が含む種全体の半数に満たない [*A. dolichognatha* 種群: 少なくとも3種以上 (Anker and Komai 2004; Komai et al. 2020)、*A. evermanni* 種群: 8種 (Komai 2020)]。加えて、ミトコンドリア DNA は母系遺伝すること、ミトコンドリア自体がそれをもつ生物とは独立に自然選択を受ける (中立的ではない) 可能性があること、不完全な系統仕分けが起こる可能性があることなどから、必ずしもその系統は種の系統を反映しないことが指摘されている (Ballard and Whitlock 2004)。そのため、本研究の結果だけを基にオトヒメテッポウエビ属内の非公式な3種群の系統的な妥当性を断じることはできない。今後、これらの種群の系統的な妥当性を明らかにするために、より多くの種を対象に含めるとともに、複数の核遺伝子等に基づく系統解析が求められる。

### 謝辞

千葉県立中央博物館の駒井智幸博士には本研究に使用した標本の登録および同博物館の収蔵標本の観察において便宜を図って頂くとともに、収蔵標本情報についてご教示頂いた。東京海洋大学海洋環境科学部門の土屋光太郎博士には、東京海洋大学水圏科学フィールド教育研究センター館山ステーション収蔵標本の観察およびその移管において便宜を図って頂くとともに、学生実習に関する情報をご教示頂いた。京都水族館の岡本未来氏には千葉県館山市坂田の海岸写真を頂いた。東京海洋大学大学院海洋科学技術研究科の長坂忠之助氏ならびに東京大学大気海洋研究所海

洋生態系科学部門の佐藤宏樹氏には採集調査にご協力頂いた。以上の方々に謹んで御礼申し上げます。なお、本研究は JSPS 科研費 JP23K23632 の助成を受けて行われた。

### 引用文献

- Anker, A., Komai, T. (2004). Descriptions of two new species of alpheid shrimps from Japan and Australia, with notes on taxonomy of *Automate* De Man, *Coronalpheus* Wicksten and *Bermudacaris* Anker and Iliffe (Crustacea: Decapoda: Caridea). *J. Nat. Hist.* 38: 1895–1914.
- Anker, A., Poddoubtchenko, D., Marin, I. N. (2006). On the presence of the alpheid shrimp genus *Bermudacaris* Anker and Iliffe, (Crustacea: Decapoda: Caridea) in the Pacific Ocean, with description of a new species from Vietnam. *J. Nat. Hist.* 40: 1675–1686.
- Ashrafi, H., De Grave, S. (2023). A new species of *Automate* (Crustacea: Decapoda) from the Persian Gulf. *Crust. Res.* 52: 79–89.
- Ballard, J. W. O., Whitlock, M. C. (2004). The incomplete natural history of mitochondria. *Mol. Ecol.* 13: 729–744.
- Castresana, J. (2000). Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Mol. Biol. Evol.* 17: 540–552.
- Crandall, K. A., Fitzpatrick Jr, J. F. (1996). Crayfish molecular systematics: using a combination of procedures to estimate phylogeny. *Syst. Biol.* 45: 1–26.
- Chow, L. H., De Grave, S., Anker, A., Poon, K. K. Y., Ma, K. Y., Chu, K. H., Chan, T.-Y., Tsang, L. M. (2021). Distinct suites of pre-and post-adaptations indicate independent evolutionary pathways of snapping claws in the shrimp family Alpheidae (Decapoda: Caridea). *Evolution* 75: 2898–2910.
- Darriba, D., Posada, D., Kozlov, A. M., Stamatakis, A., Morel, B., Flouri, T. (2020). ModelTest-NG: a new and scalable tool for the selection of DNA and protein evolutionary models. *Mol. Boil. Evol.* 37: 291–294.
- De Grave, S., Li, C. P., Tsang, L. M., Chu, K. H., Chan, T. Y., Holthuis, L. B. (2023). Alpheidae Rafinesque, 1815. In: Poore, G. C., and Ah Yong, S. T. (Ed.), *Marine Decapod Crustacea: A Guide to Families and Genera of the World*. CSIRO publishing, Clayton South, pp. 65–80.
- Edler, D., Klein, J., Antonelli, A., Silvestro, D. (2021).

- raxmlGUI 2.0: a graphical interface and toolkit for phylogenetic analyses using RAxML. *Methods Ecol. Evol.* 12: 373–377.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791.
- 平岡礼鳥 (2020). 形態的特徴および DNA バーコーディングにより同定したオトヒメテッポウエビの新産地報告. *日本海洋生物研究所年報* 2020: 34–37.
- ひたちなか市 (2024). 統計ひたちなか (土地・気象). [https://www.city.hitachinaka.lg.jp/open\\_data/1001555/1007955/1001583.html](https://www.city.hitachinaka.lg.jp/open_data/1001555/1007955/1001583.html). (accessed on 29 July 2024).
- Katoh, K., Standley, D. M. (2013). MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Mol. Biol. Evol.* 30: 772–780.
- Kawakami, Y., Nakano, H., Urakawa, L. S., Toyoda, T., Aoki, K., Usui, N. (2023). Northward shift of the Kuroshio Extension during 1993–2021. *Sci. Rep.* 13: 16223.
- 気象庁 (2024). 海水温・海流のデータ 旬平均海流. [https://www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyou/data/db/kaikyo/jun/current\\_HQ.html](https://www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyou/data/db/kaikyo/jun/current_HQ.html). (accessed on 25 August 2024).
- 小林 哲 (2013). 玄界灘の砂浜海岸におけるキンセンガニ *Matuta victor* の繁殖生態. *日本ベントス学会誌* 67: 56–65.
- Komai, T., Tamego, T., Hanano, K. (2020). A new species of the alpheid shrimp genus *Automate* de Man, 1888 (Decapoda: Caridea) from Japan. *Zootaxa* 4820: 305–322.
- Koo, H., Kim, W. (2004). First record of snapping shrimp, *Automate dolichognatha* (Decapoda: Caridea: Alpheidae) in Korea. *Anim. Syst. Evol. Divers.* 20: 39–44.
- Poddoubtchenko, D., Anker, A., Wehrtmann, I. S. (2008). A new record of the rare alpheid shrimp *Coronalpheus natator* Wicksten from from Isla Coiba, Panama, with remarks on *Coronalpheus* and *Automate* (Crustacea: Decapoda). *Rev. Biol. Trop.* 56 (Suppl. 4): 297–304.
- Rambaut, A. (2018) FigTree. Version 1.4.4. University of Edinburgh, Edinburgh. Available from: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> (accessed 16 July 2024).
- Ramos-Tafur, G. E. (2018). Description of a new alpheid shrimp, *Automate isabelae* sp. nov. (Decapoda, Caridea, Alpheidae) found in fish stomach contents of the lane snapper *Lutjanus synagris* (Linnaeus, 1758), from the west coast of Florida, Gulf of Mexico. *Zootaxa* 4446: 233–246.
- Schubart, C. D., Cuesta, J. A., Felder, D. L. (2002). Glyptograpsidae, a new brachyuran family from Central America: larval and adult morphology, and a molecular phylogeny of the Grapsoidea. *J. Crust. Biol.* 22: 28–44.
- 瀬能 宏・松浦啓一 (2007). 第12章 相模湾の魚たちと黒潮—ベルトコンベヤーか障壁か—。相模湾動物誌, (編) 国立科学博物館. 東海大学出版会, 神奈川県, p. 121–133.
- Tamura, K., Stecher, G., Kumar, S. (2021). MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Mol. Biol. Evol.* 38: 3022–3027.
- Wang, Y. R., Sha, Z. L. (2017). Description of two new species of the genus *Automate* De Man, 1888 (Crustacea: Decapoda: Caridea) from the South China Sea. *Zootaxa* 4238: 30–42.
- 財団法人 日本色彩研究所 (1997). 改訂版 色名小事典, 日本色研事業株式会社, 東京.

Received: 29 August 2024 | Accepted: 30 September 2024 | Published: 3 October 2024