

希少淡水二枚貝カワシンジュガイにおける 絶滅・機能消失までの時間的な遅れ （最終報告）

三浦一輝

北海道

はじめに

イシガイ目は世界中の河川や湖沼などの淡水域に生息する二枚貝である。淡水域に棲む生物の中でも寿命が 4~190 年と長い。(Haag and Rypel 2011)。イシガイ目は河川生態系において非常に重要な機能を持つ。例えば、濾過食による強い水質浄化作用や貝殻が他の生物の生息地を提供すること、糞や擬糞を底質に供給することで藻類の生育を促進すること、潜行により河床の安定性を高めることなどが知られている (Vaughn and Hakenkamp 2001, Vaughn and Hoellein 2018)。しかし近年、イシガイ目は世界中で急激に数を減らし、世界で最も絶滅の恐れのある分類群と言われている (Ricciardi and Rasmussen 1999, Lydeard et al. 2004)。このため、イシガイ目のより効果的、効率的な保全が急務である。

イシガイ目の保全において、近年最も重要な課題とされるのが、再生産の停止である (Ferreira-Rodríguez et al. 2019)。世界中の二枚貝個体群において、ここ 10~20 年以内に生まれた稚貝が欠落する個体群が数多く確認されている (Strayer and Malcom 2012)。稚貝の欠落した個体群では何らかの理由により、稚貝の生産がうまく行えておらず、このままの状態が続けば、現在は親貝が生き残っているものの、近い将来に時間的な遅れを伴って個体群が絶滅することになる (Osterling et al. 2010)。近年、このような生物の絶滅の長いタイムラグ（数年～数百年）が、様々な分類群で示されつつある (Kuussaari et al. 2009)。絶滅の遅れが生じた場合、現在の個体群の数や個体数を調べても将来の絶滅のリスクを過小

評価することになる。イシガイ目においても、大きな個体群サイズや高い生息密度など、一見すると健全に見える個体群でさえ、稚貝が欠落していることがある。このため、淡水二枚貝種の効果的、効率的な保全には、各個体群の年齢構成を確認することが、保全の優先順位付けにおいて極めて重要となる。加えて、絶滅の遅れが発生した場合、対象生物の持つ機能も同様に、長い時間と共に失われることになる。このため、各個体群が持つ機能の相対的な大きさも同時に評価することで保全の優先順位付けのためのもう一つの判断材料となるなど、より効率的な保全のための情報となり得る。

本研究では、北海道に生息するイシガイ目二枚貝（以下、イシガイ目）、カワシンジュガイ属であるカワシンジュガイ (*Margaritifera laevis* (Haas, 1910)) とコガタカワシンジュガイ (*Margaritifera togakushiensis* Kondo and Kobayashi, 2005) 個体群を対象に、稚貝の欠落状況および相対的な機能 (i.e. 濾水量) の大きさを評価することで保全のための基礎情報を得ることを目的とした (図 1)。本属 2 種は近年、河川横断構造物設置に伴う分断化や河川改修、周辺土地利用の改変などによりその数を著しく減少させており、2018 年度版の環境省レッドリストでは両種共に絶滅危惧 I B 類 (EN) に選定され、保全対象とされている (Ministry of the Environment Japan 2018)。本 2 種の年齢構成を含む個体群の現状を調べた研究は極めて少なく、現状把握が緊急の課題とされている (三浦ほか, in press, Akiyama 2007)。なお、本研究では稚貝を 20 歳以下と定義した (Bauer 1988)。

調査対象地と方法

本調査は、北海道東部の 8 水系 24 河川で調査を行った (図 2)。近年、北海道ではカワシンジュガイ属が売買目的で大量に採集される事例が報告されており (平沖崇徳、千

歳民報「希少カワシンジュガイ、千歳川で大量捕獲」(2014年5月29日)、詳細な生息地の公開は個体群への乱獲に繋がる恐れがある。このことから、本報告書では河川の詳細な名称や位置は示さないこととした。本地域、河川はこれまでの筆者らの調査においてカワシンジュガイ属2種の同所的な生息河川が多く確認されており、本属の保全において重要な地域である(三浦ほか in press)。

調査は、2018年6~11月に行った。各調査河川に20m以上の調査区間を2つ設定した。各調査区間に、5本のトランセクトを設け、各トランセクトに3つ(左岸、中央、右岸)のコドラート(30×30cm)を設定した(コドラート数の合計は15個)。各コドラートにおいて、サーバーネット(目合:370 μ m)を用いて、コドラートに含まれる全ての二枚貝および底質10cm以浅の土砂を全て採集した。採集した土砂は、目合10mmと2mmの篩いを重ね、土砂を篩って稚貝を含む二枚貝を全て採集した。採集した二枚貝個体は、平らな場所においた白いバットに定規および平衡器一緒に並べ、全ての個体の写真を撮影した。各河川において可能な限り、各種が30~50個体以上になるように採集を行い、もし、15コドラートで採集した個体が少なかった場合は、更に区間内をランダムに歩き、川底を箱メガネで確認しながら二枚貝を探した。二枚貝を一個体でも見つけた場合、そこを中心に同サイズのコドラートを設け、上述した方法と同様に二枚貝を採集した。採集した個体は撮影の後に全て元の区間に放流した。

カワシンジュガイ属2種は、外形が似通っている。本属2種の同定は、これまで貝殻の内側にある前閉殻筋痕の形状の違いを元に行われてきた(Kondo and Kobayashi 2005)。しかし、この方法での種同定は個体を殺す必要があることから、本研究のような多数の個体の種同定には不向きである。そこで、本研究では Miura et al. (in press)が作成した、非致

死的な種同定法を用いた。この手法は殻長と殻高の関係を用いて2種を判別する判別分析(40–100 mm: $y = -0.29 \times (\text{length}) + 0.53 \times (\text{height}) + 1.55$, <40 mm: $y = -0.93 \times (\text{length}) + 1.80 \times (\text{height}) - 1.17$) および最大殻長の違い (>100 mm はカワシンジュガイ) を用いて種同定を行う方法であり、調査対象地域においても、高い精度で種同定を行うことができる(北海道東部: 85–96%, mean: 92%)。撮影した写真から、全ての個体の殻長と殻高(mm)をImage Jソフトウェア(<https://imagej.nih.gov/ij/>; 2017年2月確認)を用いて計測した。本ソフトウェアはこれまでも、イシガイ目二枚貝の研究において用いられている(例えば、照井ほか 2011)。計測した形態値を用い、Miura et al. (in press)に従って種を同定した。

各個体群の齢構成を把握するために、カワシンジュガイ属2種の年齢推定を行った。本属二枚貝は貝殻に刻まれた成長線(年輪)と殻長から年齢を推定する推定式を作成ことができる(Hastie et al. 2000)。年齢を推定するために、各水系から様々な殻長の貝殻を5–30個体集めた。推定式の作成はAkiyama and Iwakuma(2009)の方法に従い、各種合計50個体以上の貝殻を用いて靱帯に刻まれた成長線を顕微鏡下で計数し、殻長と共に記録した。記録した成長線の数と殻長を用いて、4つの成長式(Hyperbolic saturation function, Gompertz function, Logistic function, von Bertalanffy function)で非線形回帰を行い、残渣平方和(RSS)が最も小さくなる式を選択した。

各個体群の持つ濾水量を評価するために、Kryger & Riisgard (1988)のfiltration rate(lh^{-1})の推定式($\text{filtration rate} = 1.10 \times (\text{dry weight, g})^{0.78}$)を用いて各個体群の持つ、水温20度時の単位面積、時間当たりの濾水量を推定した。推定の際に、二枚貝のdry weightを次の2つの推定式により算出した。カワシンジュガイ($\text{dry weight: } \ln(g) = 2.96 \times [\ln(\text{length, mm})] - 12.49$)、コガタカワシンジュガイ($\text{dry weight: } \ln(g) = 3.13 \times [\ln(\text{length, mm})] - 13.08$)。本式

は、筆者らの研究により作成され、現在投稿準備中であることから本報告書における詳細な作成方法等は省略した。

得られた種、年齢を元に、各個体群・種の年齢分布を作成した。この際、20歳以下の個体が複数確認されたかどうかを明示し、調査地図の河川と照合できるよう図示した。加えて、各個体群・種の親貝、稚貝の生息密度(N/m^2)および濾水量(lh^{-1})を調査地図の河川と照合できるよう表にまとめた。

結果

全 24 河川 48 区間より、計 4086 個体のカワシンジュガイ属を採集した。種同定の結果、カワシンジュガイを 2590 個体、コガタカワシンジュガイを 2496 個体採集した。全 24 河川のうち、カワシンジュガイが確認されたのは 22 河川であり、コガタカワシンジュガイは 24 河川全てで確認された。

成長式の回帰および RSS の比較の結果、Hyperbolic saturation function (HSF) の残渣二乗和が、両種共に最も低かった。HSF による年齢推定より、両種が 20 歳に達するサイズは、カワシンジュガイで約 40 mm、コガタカワシンジュガイで約 43 mm であった。最長寿命はカワシンジュガイで 150 歳、コガタカワシンジュガイでは 100 歳に達した。

各種の各河川の年齢頻度分布を図 3、4 に示した。カワシンジュガイが確認された 22 河川のうち、20 歳以下の稚貝が複数確認されたのは 8 河川であった。一方で、コガタカワシンジュガイが確認された 24 河川のうち、稚貝が確認されたのは 21 河川とカワシンジュガイに比べて多かった。カワシンジュガイにおいては、30 歳以上の個体が見つかった河川が少なく、多くの河川で 30~50 歳以上の大型の個体が大半を占めた。

各河川、各種の生息密度および親貝と稚貝を分けた時の生息密度、各河川の単位面積あたり、時間あたりの濾水量を表 1 にまとめた。

考察

本調査より、北海道東部地域に残存する複数のカワシンジュガイ、コガタカワシンジュガイが個体群において稚貝の欠落が確認され、近い将来に複数の個体群が絶滅する可能性が極めて高いことが明らかになった。2 種のうち、カワシンジュガイにおいて稚貝が確認された河川はわずか 7 河川であり、本対象地域では再生産が行えていない個体群が多く存在することが明らかになった。一方で、コガタカワシンジュガイにおいては、稚貝が確認できた河川が 21 河川と比較的よく再生産が行えていたが、3 河川で稚貝の欠落する個体群が確認された。淡水二枚貝個体群における稚貝の欠落は、このままの状態が続けば近い将来に絶滅することを意味すると考えられ (Osterling et al. 2010)、北海道東部の地域ではカワシンジュガイ属 2 種の絶滅の遅れが複数の個体群で起きていると考えられる。また、本研究では表 1 のように生息密度および対象個体群が持っている濾水量の大きさを把握できた。これらの情報は今後、本属 2 種の保全に重要な基礎情報となり得る。

カワシンジュガイ属はイシガイ目二枚貝の中でも、とりわけ寿命が長い分類群であり、寿命は 100 年を超える (Haag and Rypel 2011)。国内のカワシンジュガイでも、これまでの寿命に関する研究では、北海道東部地域の個体群において 60 年以上生きることが推定されている (Akiyama and Iwakuma 2009)。一方で、本研究における年齢推定では、カワシンジュガイの推定年齢が 150 歳を超え得ることが示された。これまで国内で確認されていたどの地域よりも長寿命であることが分かった。コガタカワシンジュガイについては、これ

まで年齢推定を行った研究はなく、本調査により初めて寿命が明らかになった。本種においても、最長寿命が100年を超えることがわかった。一般的に、寿命の長い生物ほど、残っている個体が長く生き残るために絶滅の遅れが起きやすく、絶滅までの残り時間が長くなる (Kuussaari et al. 2009)。本調査対象地域におけるカワシンジュガイでは、稚貝の欠落していた個体群の推定年齢の範囲が30~150歳前後であった。このことから、稚貝の欠落するカワシンジュガイ個体群の絶滅には、今後120年前後を要すると予想される。コガタカワシンジュガイについても、稚貝の欠落する個体群の推定年齢範囲が25~100歳ほどであった。このため、コガタカワシンジュガイもカワシンジュガイ同様に、本種の稚貝の欠落する個体群の絶滅には、75年程度と長い期間を要する可能性がある。

カワシンジュガイ属は、幼生期に宿主魚類に寄生を必要とする特異な生活史を持つ。したがって、宿主魚の存在が再生産に必要不可欠である (Geist 2010)。特に、国内2種の場合、回遊性のサケ科魚類 (カワシンジュガイはヤマメ、コガタカワシンジュガイはイワナ、オショロコマ) に寄生するため (Kondo 2008)、ダムや堰堤のような河川横断構造物による分断化は絶滅の遅れを引き起こす重大な問題となり得る (Vaughn 2012)。しかし、本研究対象地域は緩勾配な河川が広がっており、回遊性魚類の移動を阻害するような河川横断構造物がほとんどなく、分断化による再生産の阻害が起きているとは考えにくい。代わりに、河川周辺を広く農地が占めている。カワシンジュガイ属の稚貝欠落には、これまでも河川水中の栄養塩や細粒土砂の増加が負の影響を及ぼす可能性が高いことが指摘されていることから (Osterling et al. 2010)、周辺農地からの栄養塩や細粒土砂の流入などが、稚貝の死亡率の上昇や宿主魚類の減少などを引き起こすことで、本属の再生産の停止を引き起こしているのかもしれない。

本研究における年齢推定では、カワシンジュガイの再生産の停止したのがおよそ30~60年前（殻長約60~90 mm）であることが示された。これはおよそ、1957年から1986年にあたる。この頃、本地域では農地（主に牧草地）の急激な拡大が起きている。中でも、1954年のパイロットファーム建設事業、1973年の新酪農建設事業という2回の大きな事業により農地が拡大した（長坂 2017）。1980年代後半までに現在に広がる農地面積の9割以上が完成しており、現在では、日本最大の酪農地帯が広がっている。カワシンジュガイの再生産の停止年代はこれらの農地開発の時期とよく一致しており、この点もカワシンジュガイ属の再生産の停止が農地と関連性を持つ可能性を示していると考えられる。

今後の課題および保全への提言

本研究で得られた、カワシンジュガイ属2種の個体群における稚貝欠落の状況は、本属の今後の保全における優先順位づけに大きな意義をもつと考えられる。今後、本属2種の保全を考える際には、今回稚貝が確認された健全な個体群の保全を特に優先させる必要があると言える。また、稚貝の欠落した個体群であっても、まだ繁殖可能な親個体が残っている状態にある（三浦ほか 未発表）。今後の両種の絶滅には数十年の時間が残されているため、今後、再生産の停止要因を解明し、その問題を緩和、あるいは原因を取り除くことで、再生産を再開させられる可能性も残されている。本結果は、本属2種の保全計画を立案する上で非常に重要な知見を与え得る。

参考文献

- Akiyama Y. 2007. Factors causing extinction of a freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* in Japan (Bivalvia: Unionoida). Hokkaido University, doctor's thesis
- Akiyama YB, Iwakuma T. 2009. Growth parameters of endangered freshwater pearl mussel (*Margaritifera laevis*, Unionoida). *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 175:295–305
- Bauer, G. 1988. Threats to the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L. in Central Europe. *Biological Conservation* 45:239–253.
- Ferreira-Rodríguez, N. et al. 2019. Research priorities for freshwater mussel conservation assessment. *Biological Conservation* 231:77–87.
- Geist J. 2010. Strategies for the conservation of endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* L.): a synthesis of conservation genetics and ecology. *Hydrobiologia*, 644:69-88
- Haag WR, Rypel AL. 2011. Growth and longevity in freshwater mussels: Evolutionary and conservation implications. *Biological Reviews*, 86:225–247
- Hastie LC, Young MR, Boon PJ. 2000. Growth characteristics of freshwater pearl mussels, *Margaritifera margaritifera* (L.). *Freshwater Biology*, 43:243-256
- Kondo T. 2008. Monograph of Unionoida in Japan (Mollusca: Bivalvia). Malacological Society of Japan, Tokyo
- Kondo, T., and O. Kobayashi. 2005. Revision of the Genus *Margaritifera* (Bivalvia: Margaritiferidae) of Japan, with Description of a New Species. *Venus (Journal of the*

Malacological Society of Japan) 64:135–140.

Kuussaari, M., R. Bommarco, R. K. Heikkinen, A. Helm, J. Krauss, R. Lindborg, E. Öckinger, M. Pärtel, J. Pino, F. Rodà, C. Stefanescu, T. Teder, M. Zobel, and I. Steffan-Dewenter. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24:564–571.

Kryger J., & Riisgård H. U. 1988. Filtration rate capacities in 6 species of European freshwater bivalves. *Oecologia*, 77: 34–38.

Lydeard, C., R. H. Cowie, W. F. Ponder, A. E. Bogan, P. Bouchet, S. A. Clark, K. S. Cummings, T. J. Frest, O. Gargominy, D. G. Herbert, R. Hershler, K. E. Perez, B. Roth, M. Seddon, E. E. Strong, and F. G. Thompson. 2004. The Global Decline of Nonmarine Mollusks. *BioScience* 54:321–330.

Ministry of the Environment Japan. 2018. Red lists 2018.

<https://www.env.go.jp/press/files/jp/109278.pdf>.

三浦一輝, 石山信雄, 川尻啓太, 渥美圭佑, 長坂有, 折戸聖, 町田善康, 臼井平, 北市仁, Gao Yiyang, 能瀬晴菜, 根岸淳二郎, 中村太士. in press. 北海道における希少淡水二枚貝カワシングイ属 2 種 (*Margaritifera laevis*, *Margaritifera togakushiensis*) の同所的な生息地. 保全生態学研究

Miura K, Ishiyama N, Kawajiri K, Atsumi K, Tachibana M, Nagasaka Y, Machida Y, Gao Y, Negishi JN, Koizumi I, Nakamura F. in press. Simple non-lethal identification criteria for two endangered freshwater pearl mussels, *Margaritifera laevis* and *Margaritifera togakushiensis*, in Hokkaido, northern Japan. *Ecological Research*

- 長坂晶子. 2017. 風蓮湖流域の再生—川がつなぐ里・海・人— (長坂晶子 編著). 北海道
大学出版会. 札幌市
- Österling ME, Arvidsson BL, Greenberg LA. 2010. Habitat degradation and the decline of
the threatened mussel *Margaritifera margaritifera*: Influence of turbidity and
sedimentation on the mussel and its host. *Journal of Applied Ecology*, 47:759–768
- Ricciardi, A., and J. B. Rasmussen. 1999. Extinction rates of North American freshwater
fauna. *Conservation Biology* 13:1220–1222.
- Strayer, D. L., and H. M. Malcom. 2012. Causes of recruitment failure in freshwater
mussel populations in southeastern New York. *Ecological Applications* 22:1780–1790.
- 照井慧, 宮崎佑介, 松崎慎一郎, 鷲谷いづみ. 2011. 北海道朱太川水系におけるカワシンジ
ユガイ個体群の現況と局所密度に影響する要因. *保全生態学研究*, 16: 149-157
- Vaughn, C. C., and C. C. Hakenkamp. 2001. The functional role of burrowing bivalves in
freshwater ecosystems. *Freshwater Biology* 46:1431–1446.
- Vaughn CC. 2012. Life history traits and abundance can predict local colonisation
and extinction rates of freshwater mussels. *Freshwater Biology*, 57: 982-992
- Vaughn, C. C., and T. J. Hoellein. 2018. Bivalve Impacts in Freshwater and Marine
Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49:183–208.

図



図1 川底に群生するカワシンジュガイ属

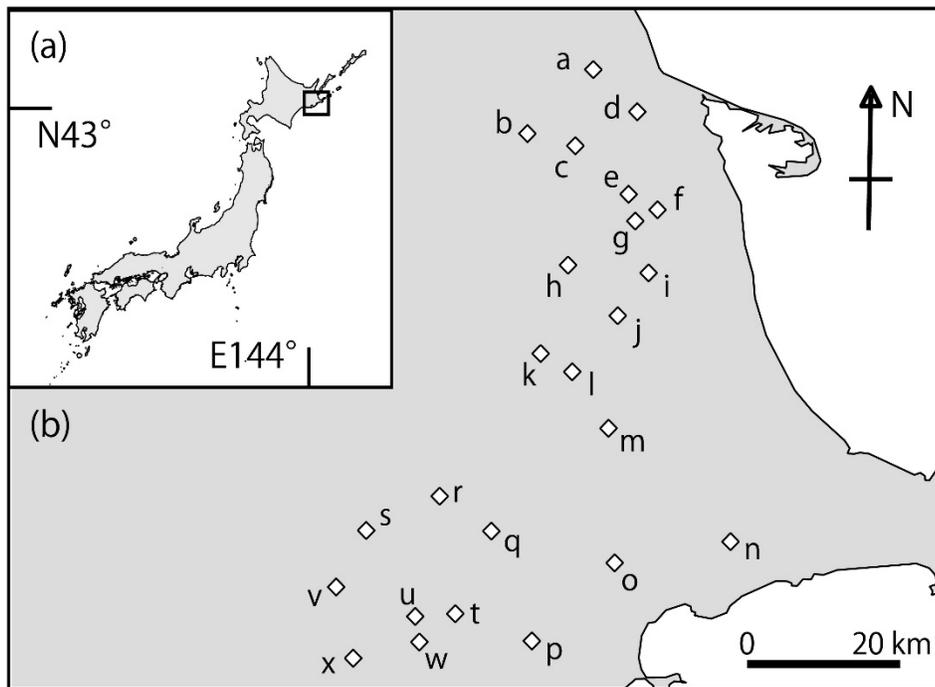


図2 調査対象河川および調査区間の地理的な位置



カワシンジュガイ

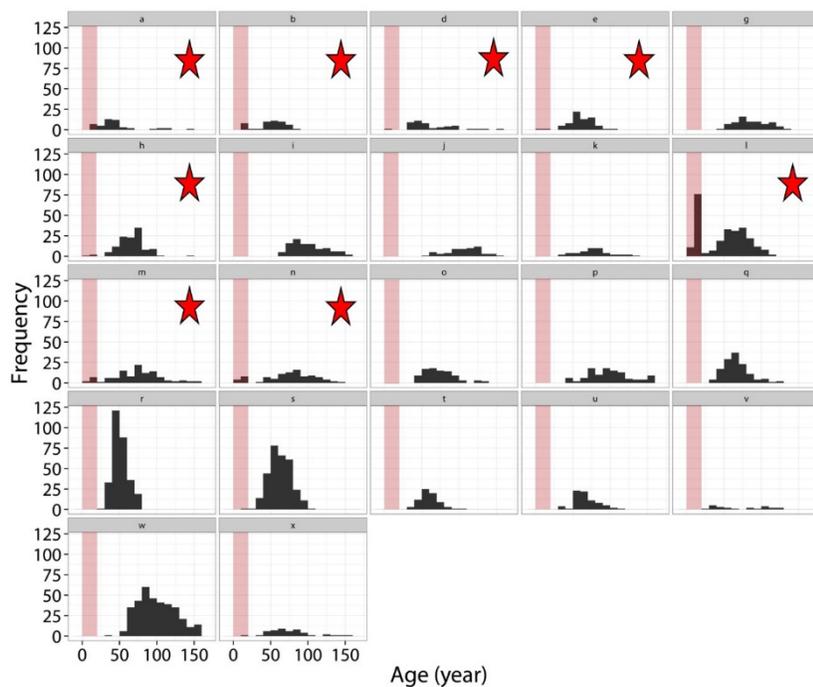


図 3 北海道東部の調査対象河川全 24 河川のうち、カワシンジュガイが確認された 22 河川の年齢頻度分布。赤い範囲は稚貝 (<20 歳) の範囲を示している。星は稚貝が複数確認された河川を示している。



コガタカワシンジュガイ

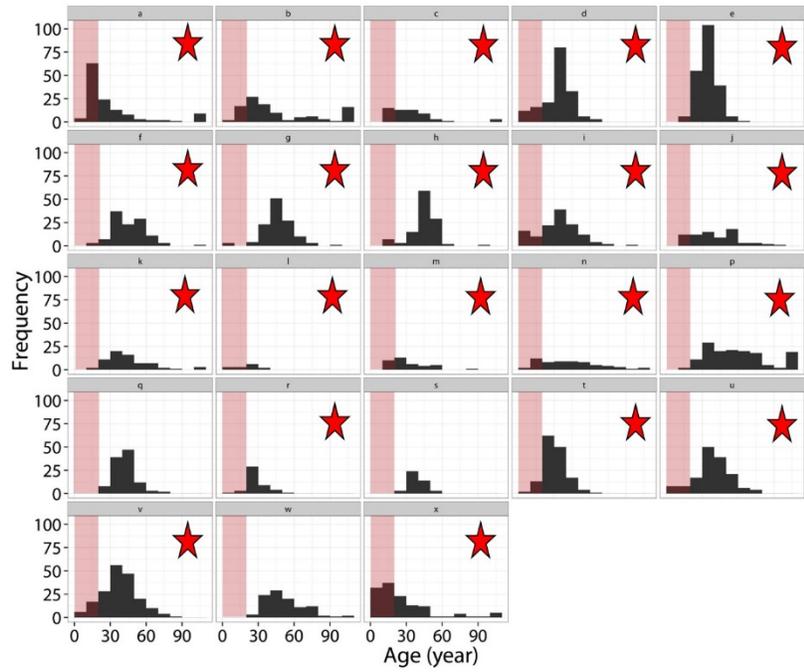


図 4 北海道東部の調査対象河川全 24 河川のうち、コガタカワシンジュガイが確認された 24 河川の年齢頻度分布。赤い範囲は稚貝 (<20 歳) の範囲を示している。星は稚貝が複数確認された河川を示している。

表 1. 24 河川におけるカワシシ属 2 種の生息密度と濾水量. カワはカワシシ属、コガタはコガタカワシシ属を示す.

流域	河川	カワシシ (N/m ²)	カワ親貝密度 (N/m ²)	カワ稚貝密度 (N/m ²)	コガタ生息密度 (N/m ²)	コガタ親貝密度 (N/m ²)	コガタ稚貝密度 (N/m ²)	濾水量(lh ⁻¹ m ²)
A	<i>a</i>	2.22	1.48	0.74	7.41	1.48	5.93	5.99
	<i>b</i>	1.85	1.11	0.74	5.18	4.44	0.74	6.84
	<i>c</i>	-	-	-	6.67	6.67	0.00	3.62
B	<i>d</i>	6.66	6.29	0.37	27.40	23.33	4.07	33.96
	<i>e</i>	9.25	9.25	0	37.77	37.03	0.74	56.32
D	<i>f</i>	-	-	-	25.55	24.44	1.11	26.70
	<i>g</i>	8.14	8.14	0	32.59	32.22	0.37	67.00
E	<i>h</i>	11.47	11.1	0.37	7.04	5.56	1.48	37.75
	<i>i</i>	3.7	3.7	31.82	13.70	11.11	2.59	27.64
	<i>j</i>	1.85	1.85	0	4.07	3.70	0.37	11.88
F	<i>k</i>	1.11	1.11	0	12.22	11.85	0.37	15.27
	<i>l</i>	96.2	64.38	0	5.18	2.96	2.22	172.61
G	<i>m</i>	9.62	7.4	2.22	2.59	1.48	1.11	20.38
	<i>n</i>	29.6	25.9	3.7	4.07	1.85	2.22	85.04
	<i>o</i>	15.91	15.91	0	3.33	2.96	0.37	42.92
H	<i>p</i>	27.75	27.75	0	5.18	5.18	0.00	116.78
	<i>q</i>	20.35	20.35	0	17.04	17.04	0.00	67.82
	<i>r</i>	109.89	109.89	0	5.56	5.18	0.37	210.08
	<i>s</i>	107.67	107.3	0.37	2.22	2.22	0.00	264.47
	<i>t</i>	2.22	2.22	0	14.44	11.85	2.59	16.21
	<i>u</i>	3.33	3.33	0	45.18	40.00	5.18	51.89
I	<i>v</i>	3.7	3.7	0	58.14	51.11	7.04	62.12
	<i>w</i>	129.87	129.87	0	11.85	11.85	0.00	503.02
	<i>x</i>	12.21	11.84	0.37	34.44	14.07	20.37	53.68