

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

三浦 一輝

北海道

はじめに

カワシンジュガイ属（イシガイ目カワシンジュガイ科）は北半球の冷涼な河川に生息する淡水二枚貝である（図 1, Strayer 2008）。殻長 100 mm を越える大型の二枚貝であり、寿命は最長で 190 年に達することが知られる（Haag and Rypel 2011）。本属は、しばしば川底に非常に高密度で生息する特徴を持ち、その局所密度は 80~170 個/m²を超える（Hastie and Toy 2008；三浦 未発表）。本属を含む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ことが知られる。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; Gutiérrez et al. 2003; Vaughn et al. 2004; Spooner and Vaughn 2006; Zimmerman and Szalay 2007）。しかし、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）。その中でもカワシンジュガイ属はとりわけ絶滅の危険性が高く、淡水貝類の中で特に絶滅の危機にあると言われ保全の必要性が高い（Geist 2010）。

我が国では、カワシンジュガイ属二枚貝として、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 & Kobayashi, 2005）の 2 種の生息が知られる。前者は山口県以东の本州と北海道で、後者は本州の長野県、岩手県、青森県および北海道からそれぞれ生息が確認されている（Kondo 2008; Sakai

et al. 2017)。近年、本 2 種はダム建設による分断化や河川改修、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者共に絶滅危惧 I B 類 (EN) に選定され、保全対象とされている (環境省 2018)。

国内のカワシンジュガイ属 2 種の生息地域のうち、北海道では現在も両種の個体群が比較的多く残存している (Akiyama 2007; 三浦ほか 投稿中)。しかし、これらの個体群の一部では、本属が高密度で生息しているにも関わらず、ここ 10~20 年以内に生まれた稚貝が欠落しているものが確認されており (Akiyama 2007; 三浦ほか 未発表)、何らかの理由により、稚貝の再生産がうまく行えていないと考えられる。このままの状態が続けば、現在は長寿命のために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。

近年、生物の絶滅には長いタイムラグ (数年~数百年) が生じ得ることが、様々な分類群で示されつつある (Kuussaari et al. 2009)。このような、“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 (Kuussaari et al. 2009)。国内のカワシンジュガイ属 2 種においても、個体群の数や残存する個体数で評価するだけでは、健全な個体群を誤って評価する可能性があり、本属の保全には、まず各個体群の稚貝の有無 (= 絶滅の遅れの指標) を評価する必要がある。しかし、我が国のカワシンジュガイ属 2 種の個体群における、稚貝の欠落状況を空間的に広く詳細に調べた研究は極めて少ない。そこで本研究では、現在も 2 種の個体群が多く残存する北海道東部地域を対象に (三浦ほか 投稿中)、各個体群の稚貝の有無を定量的に評価することで、各個体群の絶滅の遅れの状況を評価し、空間的に示すことを目的とした。

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、保全上も重要な地域である (三浦ほか 投稿中)。

調査は、2017 年 6 月～11 月の間に行った。各調査河川に 20 m 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 × 30 cm) 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 μm) 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 10 cm 以浅の土砂を全て採集した。採集した土砂は、目合 10 mm と 2 mm 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と一緒に並べ、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。したがって、本研究では筆者らが 2016~2017 年に作成した、殻長と殻高の比 (殻高/殻長) を用いた非致死的な種同定法を用いて種同定を行った (Miura et al. unpublished)。本方法は、2 種を最も分ける殻高/殻長の基準値を元に、基準値以上であればコガタカワシンジュガイ、基準値未満であればカワシンジュガイと同定できる。地域によって精度に差があるものの、本研究の対象地域における種同定の成功率は全ての殻長範囲で 88-97% に達する。このため、本研究ではこの方法を用いて種同定を行った。ただし、本方法は今後、学術論文として発表準備中の結果であることから、本報告書において詳細な同定基準値などの記述はしないこととした。

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)。計測した殻長と殻高から殻高/殻長を算出して種同定を行った。

本研究において定義するカワシンジュガイ属の稚貝 (<20 歳) の殻長を特定するために、カワシンジュガイ属 2 種の年齢推定を行った。カワシンジュガイ属二枚貝は貝殻に刻まれた成長線 (年輪) と殻長のサイズから年齢を推定する推定式を作成することができる (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新鮮な貝殻、または生息密度が高い河川では生きた個体の貝殻を 5-30 個体集めた。推定式の作成は Akiyama and

Iwakuma(2009)の方法を用いた。各種 50 個体分以上の貝殻を用い、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 function, Gompertz function, Logistic function, von Bertalanffy function) で非線形回帰し、最も残渣二乗和の低かったモデルを年齢の推定式として採用した。

得られた、種、殻長、推定年齢を元に、各個体群・種の殻長組成を作成し、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。

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。これらのうち、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残渣の比較の結果、von Bertalanffy Function の残渣二乗和が、両種共に最も低かった (カワシンジュガイ : 4591、コガタカワシンジュガイ : 2993)。推定式より、両種が 20 歳に達するサイズは、カワシンジュガイで 40 mm、コガタカワシンジュガイで 43 mm であった (図 3)。20 歳以下の殻長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 と推定され、本研究ではこれら以下の殻長個体を稚貝と定義した。2 種の寿命は、カワシンジュガイで 120 歳、コガタカワシンジュガイで 70 歳前後と推定された。

各種の各河川、個体群の殻長頻度分布を図 4、5 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 6 河川であった。一方で、コガタカワシンジュガイは確認された 24 河川のうち、稚貝が確認されたのは 17 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、50 mm 以上の個体が見つかった河川も少なく、多くの河川で 50 mm 以上の大型の個体が多くを占めた。

考察

本調査より、北海道東部地域に残存するカワシンジュガイ属個体群の多くで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 6 河川とコガタカワシンジュガイに比べて少なく、本対象地域では再生産が行えていない個体群がより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 17 河川と比較的よく再生産が行えていたが、6 河川で稚貝の欠落する個体群が確認された。カワシンジュガイ属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 種の絶滅の遅れが起きていると考えられる。

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

ジュガイの推定年齢が120歳を越え、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60年を超え、長寿命であることがわかった。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30~120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90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20~60歳前後であった。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、今後30年程度と長い期間を要することが明らかになった。但し、本結果の解釈には注意が必要である。本研究では、道東の地域全体の貝殻を集めて1つの年齢推定を行った。しかし、二枚貝の寿命は緯度や水温などに左右される (Haag and Rypel 2011)。また、コガタカワシンジュガイについては、殻長の大きな70~100 mmの個体が含まれておらず、寿命を過小評価している可能性が残されている。したがって今後、流域ごとに推定式を作成し、両種の殻長範囲をより広く含めるなど、年齢推定の精度を向上させる必要がある。

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おり、河川は周辺農地からの栄養塩や細粒土砂の流入による影響を受けている可能性が高いことが予想される。これまでの研究から、カワシンジュガイ属の稚貝欠落には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指摘されている (Osterling et al. 2010)。

本研究における年齢推定から、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) であることがわかった。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。本研究で明らかになった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、農地からの栄養塩や細粒土砂の流入といった生息環境の劣化が再生産の停止を引き起こしている可能性がある。

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。

本研究では、これまでにカワシンジュガイ属2種の稚貝の欠落状況を調べてきた。一方で、保全の優先順位付けをよりよく行うには、再生産の状況の他にも、生息密度や個体群サイズ、それらと河川流量のバランスによって決まる“水質浄化量”のようなカワシンジュガイ属の持つ機能の情報化も重要となる。今後、これらの情報を整理し、稚貝の欠落の情報と合わせて示していくことで、より効果的、効率的な保全のための基礎情報を得られると考えられる。また、本調査結果では年齢推定式が2種で1つずつである、また殻長範囲が狭いといった精度上の問題も残されている。今後、サンプリング及び解析を進めることで、これらの問題も解決していく。

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

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

Gutiérrez JL, Jones CG, Strayer DL, Iribarne OO (2003) Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, 101:79–90

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

Hastie LC, Toy KA (2008) Changes in density, age structure and age-specific mortality in two western pearlshell (*Margaritifera falcata*) populations in Washington (1995–2006). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18, 671–678

環境省 (2018) “[貝類]環境省レッドリスト 2018” .

<https://www.env.go.jp/press/files/jp/109165.pdf> (2018年6月3日閲覧)

Kondo T (2008) Monograph of Unionoida in Japan (Mollusca: Bivalvia). Malacological Society of Japan, Tokyo

Kondo T, Kobayashi O (2005) Revision of the genus *Margaritifera* (Bivalvia: Margaritiferidae) of Japan, with description of a new species. *Venus*, 64:135–140

Kuussaari M, Bommarco R, Heikkinen RK, Helm A, Krauss J, Lindborg R, ... Stefanescu C

(2009) Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24:564-571

Lydeard C, Cowie RH, Ponder WF, Bogan AE, Bouchet P, Clark SA, Cummings KS, Frest TJ, Gargominy O, Herbert DG, Hershler R, Perez KE, Roth B, Seddon M, Strong EE, Thompson FG (2004) The global decline of nonmarine mollusks. *BioScience*, 54:321–330

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, 白井平, 北市仁, Gao Yiyang, 能瀬晴菜, 根岸淳二郎, 中村太士. (投稿中) 北海道における希少淡水二枚貝カワシンジユガイ属 2 種 (*Margaritifera laevis*, *Margaritifera togakushiensis*) の同所的な生息地. 保全生態学研究

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, Rasmussen JB (1999) Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology*, 13:1220–1222

Sakai H, Kurihara Y, Goto A (2017) Genetic diversity, divergence and population structure in the Japanese freshwater pearl mussels *Margaritifera laevis* and *M. togakushiensis*. *Venus*, 75:39–53

Strayer DL (2008). *Freshwater Mussel Ecology: A Multifactor Approach to Distribution and Abundance*. Berkeley, CA: University of California Press.

Spooner DE, Vaughn CC (2006) Context - dependent effects of freshwater mussels on stream benthic communities. *Freshwater Biology*, 51:1016–1024

照井慧, 宮崎佑介, 松崎慎一郎, 鷺谷いづみ (2011) 北海道朱太川水系におけるカワシンジュ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 CC (2012) Life history traits and abundance can predict local colonisation and extinction rates of freshwater mussels. *Freshwater Biology*, 57: 982-992

Vaughn CC, Hakenkamp CC (2001) The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, 46:1431–1446

Vaughn CC, Gido KB, Spooner DE (2004). Ecosystem processes performed by unionid mussels in stream mesocosms: species roles and effects of abundance. *Hydrobiologia*, 527:35-47

Zimmerman GF, de Szalay FA (2007) Influence of unionid mussels (Mollusca: Unionidae) on sediment stability: An artificial stream study. *Fundamental and Applied*

Limnology/Archiv für Hydrobiologia, 168:299–306



図1 川底に群生するカワシンジュガイ属

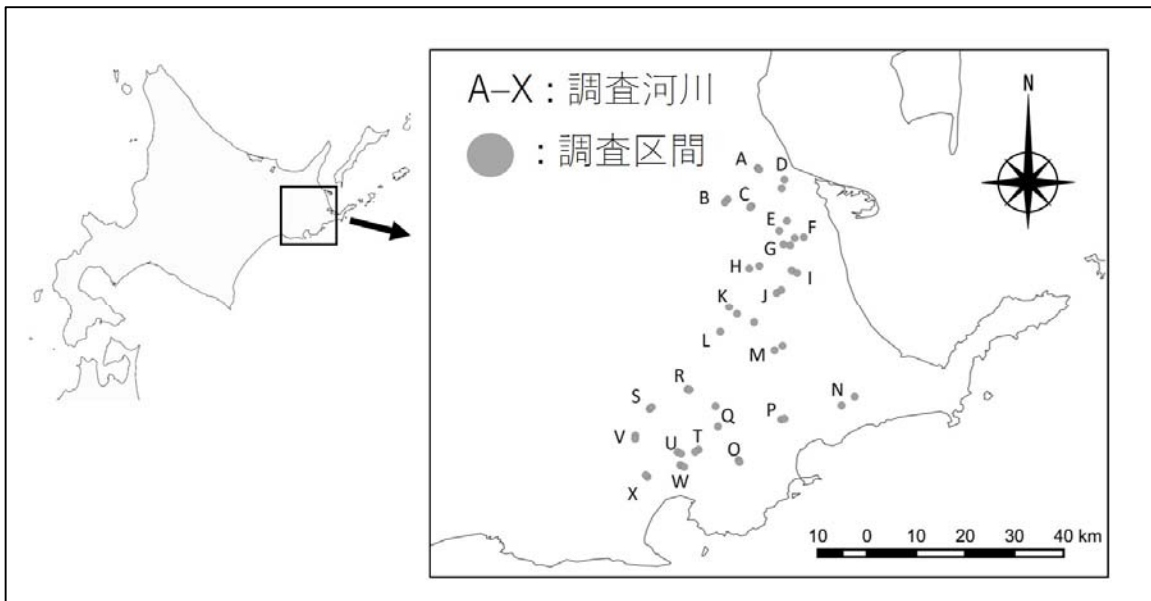


図2 調査対象河川および調査区間の地理的な位置

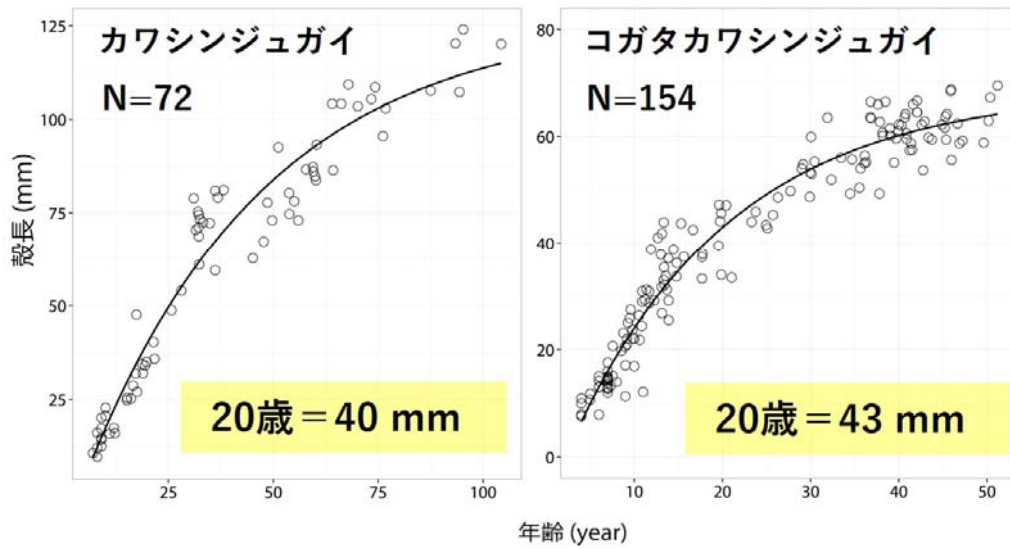


図3 北海道東部地域におけるカワシンジュガイ属2種の von Bertalanffy Function による非線形回帰曲線。

カワシンジュガイ

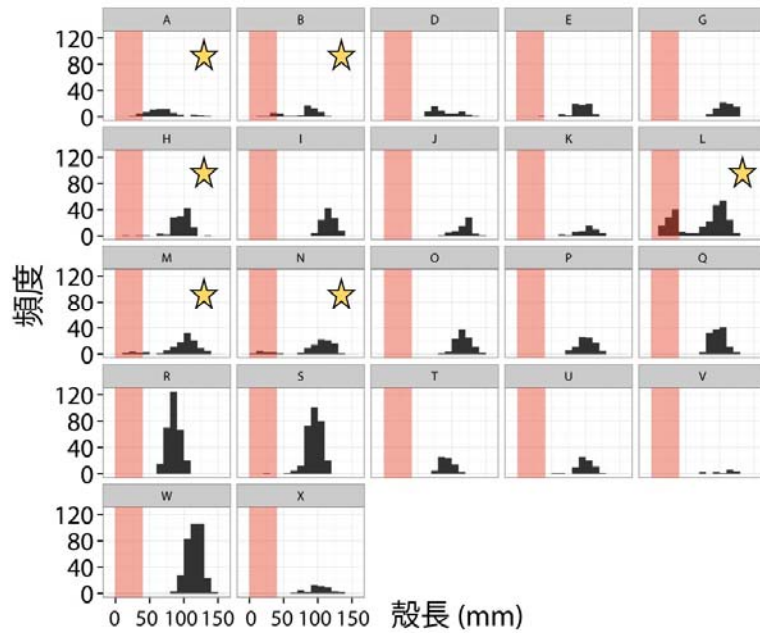


図4 北海道東部の調査対象河川全 24 河川のうち、カワシンジュガイが確認された 22 河川の殻長頻度分布。赤い範囲は稚貝 (<20 歳) の範囲を示している。星は稚貝が複数確認された河川を示している。

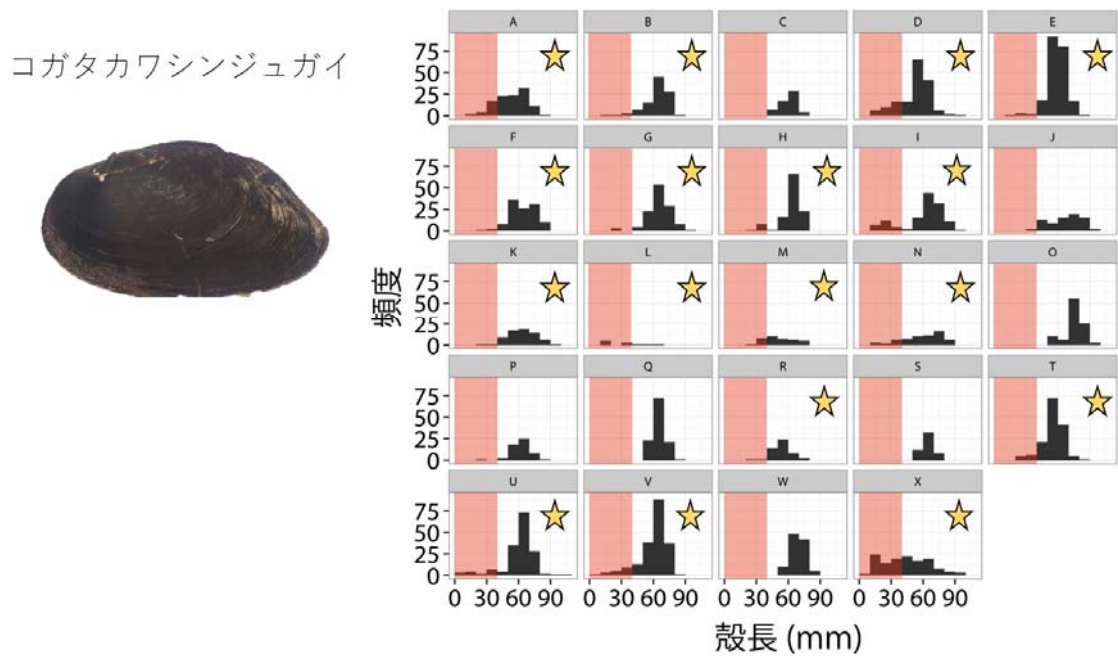


図5 北海道東部の調査対象河川全 24 河川のうち、コガタカワシンジュガイが確認された 24 河川の殻長頻度分布。赤い範囲は稚貝 (<20 歳) の範囲を示している。星は稚貝が複数確認された河川を示している。