

学位論文題名

Factors causing extinction of a freshwater pearl mussel,
Margaritifera laevis in Japan (Bivalvia: Unionoida)

(日本におけるカワシンジュガイ *Margaritifera laevis* の
絶滅要因 (二枚貝綱イシガイ目))

学位論文内容の要旨

世界的に絶滅が危惧されている二枚貝のほとんどは淡水性であり、日本国内でも多くの種類が環境省によって絶滅危惧種に指定されている。その中でも特に絶滅や個体群縮小などの報告が多いのはイシガイ目貝類である。彼らの生活史は非常に特異であり、宿主(魚類や両生類)の鰓や鰭に寄生する幼生期を経る。寄生後は宿主から脱落し、底生生活を送る。イシガイ目貝類の中でも保全研究が進んでいるグループは、カワシンジュガイ科である。この貝の幼生は養殖場で飼育魚の鰓に過剰に寄生して大量斃死させる原因になるため、かつては魚病としての研究が盛んに行なわれていた。しかし前世紀以降の急激な個体群絶滅が頻発しているため、近年では保全学的な研究が中心である。本科貝類に共通する大きな特徴は、多くの浮遊幼生を放出することと長寿命であることである。貧栄養の水域に生息するため繁殖に投資できるエネルギーが少なく、より小型の幼生を多数生産することで宿主への寄生効率を上げている。また、本科の寿命の最長記録は190歳であり、淡水性二枚貝の中では最も長い。繁殖活動は寿命に近い貝でも観察されている。本科は長期間に多数の幼生を放出することによって個体群サイズを安定させる生存戦略をとっている。本研究は、カワシンジュガイの絶滅に至る機構とその原因を明らかにし、カワシンジュガイ科貝類に特有の、絶滅しやすい特徴について考察することを目的とする。

カワシンジュガイ個体群の年齢組成を調べるため、カワシンジュガイの殻の成長線が年齢形質として利用できるかどうかを確かめた。標識個体の現場飼育により、1年間に増加する成長線の本数を計数した。成長線の計数は大型の貝では困難であったものの、1年間に1本ずつ増加していることが確認できた。また、標識時のストレスによる成長の低下によって、人為的な成長線の形成が見られたが、この線は細くて不連続であったため、本来の成長線と容易に区別することができた。以上の結果から、カワシンジュガイの殻表と靱帯切断面の成長線を利用して、年齢を推定できることが分かった。

日本国内のカワシンジュガイの現状を調べるために、水系の異なる14個体群の殻長組成と年齢組成を調べた。その結果、潜在的な繁殖能力の高さと関係なく、近年世代交代が行なわれていない個体群がいくつか確認できた。この結果は、現状のままでは絶滅に至ると思われる個体群が存在することを示していた。世代交代の行なわれないカワシンジュガイ科貝類の個体群は世界的に数多く観察されており、世代交代のできないことがカワシンジュガイを含むカワシンジュガイ科貝類の主な絶滅原因の1つであると考えられた。また、25mm未満の貝の存在を世代交代の有無の基準として目的変数とし、全リン、全窒素、年間平均気温、下流部の堰堤の数を説明変数としてロジスティック重回帰分析を行なった結果、下流部の堰堤の数が多く、水中の全窒素濃度が高いほど世代交代ができなくなる可能性が示された。

カワシンジュガイが世代交代をすることができなくなる機構とその原因を明らかにするため、世

交代の行なわれている千歳川の個体群と交代が行なわれていない安平川の個体群の比較を行った。両河川は北海道の道央に位置し、地理的に近い場所を流れているため、比較的气象条件は似ている。年間平均水温は、千歳川が9.5℃、安平川が7.2℃であった。両河川のカワシンジュガイの宿主は共にヤマメのみであることを確認した。安平川の貝には繁殖能力があり、野外で母貝の幼生の放出、幼生の宿主への寄生を確認した。また、幼生の寄生を受けたヤマメの室内飼育実験では、魚の鰓から稚貝が着底した。これらのことから、成貝の繁殖能力は、安平川で交代が起きないことの原因ではないと考えられた。この結果は、前述の14個体群を調査した結果を支持する。

浮遊幼生期から寄生幼生期を経て稚貝期にいたるまでの各成長段階の初期の生残率は、安平川個体群でより低く、これが安平川個体群の縮小の原因であると考えられた。そこで各成長段階から次の成長段階へ移行する間に、どのような要因が幼生や稚貝の生残率を低下させているのかを調べた。浮遊幼生期から寄生幼生期へ移行するためには、宿主へ寄生することが必須条件である。安平川個体群は浮遊幼生の生存時間は長かったものの、宿主の密度が千歳川の10%未満であり、宿主の分布範囲は貝の分布範囲の上流側半分に限定されていた。このことから、下流側に生息する成貝の放出した浮遊幼生はほぼ全滅し、上流側の成貝が放出した幼生も寄生成功率が低いことから生残率がより低下すると考えられた。寄生幼生期から稚貝期へ移行するためには、宿主の免疫による排除を避けながら成長し、変態を終えて宿主から脱落しなくてはならない。安平川では千歳川よりも宿主への寄生率が高く、宿主1個体あたりの寄生数も多かったものの、寄生時期の水温が低いために寄生期間が延び、幼生が免疫攻撃で排除される可能性が増大すると考えられた。また、水温を一定にした水槽飼育による安平川の幼生で死亡率が高かった原因は、安平川の宿主の平均尾叉長がより長かったためであると考えられた。より大型の宿主では、たとえ年齢が同じでも幼生を排除する能力が高いことが知られている。そのため、宿主がより大型である安平川では寄生期間中に、稚貝への変態が起こる前に幼生が脱落してしまうと考えられた。稚貝を野外で飼育した結果、稚貝の出身に関係なく、安平川で飼育した場合に生存時間が低下した。この結果は安平川環境が稚貝の生存に適していないことを示していた。

本研究より、カワシンジュガイの個体群縮小と、その結果起こる個体群絶滅は、成長段階初期の生残率の低さによって生じることが示唆された。そして成長段階の初期の生残率の低下には、特に宿主が深く関係していることが分かった。

本研究の結果をこれまでの報告と比較検討した結果、以下のことが明らかにされた。カワシンジュガイ科貝類は他のイシガイ目貝類と比べて宿主の科数が少ないため、宿主の動態はより小さな環境変動に対してより大きく変化すると考えられる。また、幼生のサイズが小さいため、寄生可能な部位の割合が、他のイシガイ目貝類のグロキディウム幼生よりも低い。さらにカワシンジュガイ科貝類の浮遊幼生の生存時間は短いため、より短時間の宿主の移動による影響を受けやすい。また、カワシンジュガイ科貝類の幼生は寄生期間中に十分成長するために、より長い寄生期間を要ので、宿主の免疫による排除を受けやすい。このように、カワシンジュガイ科貝類の浮遊幼生期と寄生幼生期の生残率はもともと低く、宿主の動態や生理的な反応によって大きく変動しやすい。こうしたカワシンジュガイ科貝類の特徴は、本科貝類の世界的な減少原因と関連していると考えられた。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 岩 熊 敏 夫

副 査 教 授 東 正 剛

副 査 教 授 齊 藤 隆

副 査 准教授 野 田 隆 史

副 査 技術顧問 栗 倉 輝 彦

(株式会社北開水工コンサルタント)

学 位 論 文 題 名

Factors causing extinction of a freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* in Japan (Bivalvia: Unionoida)

(日本におけるカワシンジュガイ *Margaritifera laevis* の
絶滅要因 (二枚貝綱イシガイ目))

淡水性二枚貝の1グループであるカワシンジュガイ科貝類は、世界的に絶滅の危機に瀕している。カワシンジュガイ科貝類は宿主（魚類）に寄生するグロキディウム幼生期を経て長期間の底生生活を送る。本研究はこの特異な生活史に着目しながら、カワシンジュガイの絶滅機構とその原因を明らかにすることを目的とした。

申請者はまずカワシンジュガイ個体群の年齢組成を調べるため、標識個体の野外飼育実験を行った。1年間に増加する成長線の本数を計数し、カワシンジュガイの殻表と靱帯切断面の成長線を利用して、年齢を推定できることを明らかにした。

次に申請者は日本国内の14のカワシンジュガイ個体群の殻長組成と年齢組成を調べ、潜在的な繁殖能力の高さとは関係なく、近年世代交代が行なわれていない個体群がいくつかあることを確認した。25 mm未満の貝の有無を世代交代の有無の基準とした目的変数とし、河川水中の全リン濃度、全窒素濃度、年間平均気温、下流部の堰堤の数を説明変数としてロジスティック重回帰分析を行なった。その結果、下流部の堰堤の数が多く、全窒素濃度が高いほど世代交代ができなくなる可能性が高くなることが示された。

申請者はカワシンジュガイが世代交代をすることができなくなる機構とその原因を明らかにするため、世代交代の行なわれている千歳川の個体群と世代交代の行なわれていない安平川の個体群の比較を行なった。年間平均水温は、千歳川よりも安平川が低かった。両河川のカワシンジュガイの宿主は共にヤマメのみであった。安平川の個体群で母貝の幼生の放出および幼生の宿主への寄生を確認した。また、室内でヤマメの飼育実験を行い、稚貝が鰓から

脱落することを確認した。安平川の成貝には繁殖能力があるため、世代交代が起きない原因は別にあると考えられた。また稚貝を野外で飼育すると、稚貝の出身河川に関係なく、安平川で飼育した場合に生存時間が低下した。

さらに申請者は、成長初期の各成長段階から次の成長段階へ移行する間に、どのような要因が幼生や稚貝の生残率を低下させているのかを調べた。安平川個体群では浮遊幼生の生存時間は長かったものの、宿主の密度が千歳川の約7%と低く、宿主の分布範囲は貝の分布範囲の上流側半分に限定されていた。安平川では千歳川よりも宿主への寄生率が高く、宿主1個体あたりの寄生数も多かった一方で、寄生時期の水温が低いために寄生期間が長く、幼生が免疫攻撃で排除される可能性が増大すると考えられた。また安平川の宿主のサイズは千歳川のそれよりも大きかった。より大型の宿主では、たとえ年齢が同じでも幼生を排除する能力が高いことが知られている。そのため、宿主がより大型である安平川では寄生期間中に、稚貝への変態が起こる前に幼生が排除されてしまうものと考えられた。

以上、申請者の一連の観察と実験により、カワシンジュガイの個体群縮小の要因とその影響を及ぼす過程が明らかにされた。すなわち、貝の個体群縮小は成長段階初期の生残率の低さによってもたらされ、それには特に宿主が深く関係していた。堰堤が増えると、ヤマメの降海型である繁殖能力の高いサクラマスの上上が妨げられてしまう。したがって下流部に堰堤が多いことはヤマメの生息密度を低下させ、稚貝の生残率を低下させる効果がある。また全窒素濃度が高くなるとカワシンジュガイやヤマメの死亡率を上昇させるため、これらも貝の若齢個体数を減少させる。

申請者はさらに、カワシンジュガイ科貝類ではなぜ絶滅が起きやすいのか、その要因を考察した。カワシンジュガイ科貝類は他のイシガイ目貝類と比べて宿主の科数が少ないこと、幼生のサイズが小さいために、寄生可能な部位の割合が他のイシガイ目貝類のグロキディウム幼生よりも低いこと、さらにカワシンジュガイ科貝類の浮遊幼生の生存時間は短いため、より短時間の宿主の移動による影響を受けやすいこと、などが絶滅しやすい要因であることを指摘した。また寄生期間が長く、寄生幼生が宿主の免疫により排除されやすいことも、絶滅しやすい要因の一つであると考えられた。

申請者は野外と室内において丹念に観察と実験を積み重ね、カワシンジュガイの成長、繁殖、死亡など個体群の動態に関わる諸過程について様々な角度から検討を加えた。また宿主であるヤマメとの相互作用も明らかにするなど、これまでに例を見ない緻密な研究を行い、保全生態学上、貴重な新知見をもたらした。申請者の研究手法は様々な生物の保全のための研究にも応用可能であり、今後の発展が期待される。

審査委員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、また大学院過程における研鑽や習得単位ともあわせ、申請者が博士（地球環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。