

水辺の環境保護に  
関連して

# 希少カワシンジュガイとサケ科魚類の

## 共生関係およびその保全

栗原 善宏・後藤 晃

(くりはら よしひろ)  
1981年広島県広島市生まれ。  
農林水産省水産大学校生物生産学科卒業。  
北海道大学大学院水産科学研究科修士課程修了。  
現在 同大学大学院水産科学研究科博士後期課程。  
(ごとう あきら)  
1947年大阪府東大阪市生まれ。  
北海道大学水産学部卒業。  
同大学大学院水産学研究科博士課程修了。  
現在 同大学北方生物圏FSセンター・同大学大学院水産科学研究科 教授。

### 要約

北方域の河川の底生動物相を特徴づける重要な構成種カワシンジュガイは、サケ科魚類との間に宿主-寄生という密接な共生関係を保ちながら河川生態系の構成員として生き続けている希少淡水二枚貝である。互いに強い生物間相互作用で結びつき、長い時間を経てこの共生関係を発達・維持させてきた両者は、北方域の河川生物群集の成り立ちや進化的プロセスを探る上でも貴重な生物群である。しかしながら、近年、多産するとされてきた北海道の河川においてもカワシンジュガイの希少化は急速に進行しており、その存続が危ぶまれている。ここでは、本種の興味深い生活史やサケ科魚類との共生関係を紹介すると共に、北海道におけるカワシンジュガイ個体群とその生息環境の現状および保全について話題提供したい。

### はじめに

カワシンジュガイという貝をご存知だろうか。黒褐色の地味な殻を持つ、シンジュとは似つかぬ外観をした二枚貝である。本種はサケ科魚類が生息している冷たい清流にのみ生息する淡水二枚貝で、一〇〇年ともみなされる長い一生をその川の中で完結させる。ドブガイやイシガイなどに代表されるイシガイ目の淡水二枚貝類の多くが湖沼や河川の止水的な環境に生息することを考えれば、流れの速い河川上流域から下流域にかけて生息している本種は、イシガイ目の中でも異質な存在であると言える。本種の地味な色をした殻は、他のイシガイ目貝類に比べて厚く頑丈であるが、細長い楕円状の二枚の殻を合わせた殻幅は比較的薄い。おそらく増水時に河床の石にぶつかって割れたりせぬように、また、流れの中でもうまく定住できるようにと適応した形なのであろう。しかし、一見するところ、分厚い殻に閉じこもり、人目に

つくことなくひっそりと生き抜いてきた生物群であることを想わせる。ところが外見とは異なって、本種は、強い流れのある川の中で河床に体の半分を埋めながら、上流に向かって外套膜を開き、プランクトンを濾しとりながら底生生活を送っている(写真1)。また、比較的流れの緩やかな中・下流域では、河床一面を覆いつくすほどの数で生息していて、見るものをあっと驚かすことさえある(写真2)。そして特筆すべきは、本種が、北方冷水域の代表的な魚類であるサケ科を宿主として利用しながら、流れのある川の中で巧みに生き抜いている生物の一種でもあるということである。

近年、イシガイ目に属する淡水二枚貝類の減少が世界各国で深刻な問題となっている。この淡水二枚貝類は、北米に生息するおよそ三〇〇種のうち七〇%の種がレッドリストに指定され、また、欧州やその他の地域においてもIUCNや各国のレッドリストに非常に多くの種が指定されていることから分かるように、危急度の高い保全対象生

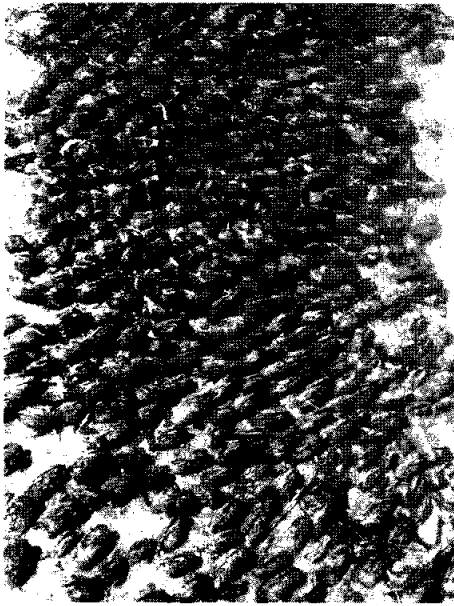


写真2 河床一面に密生するカワシンジュガイ (北海道東部の一河川)



写真1 河床で生活するカワシンジュガイ (北海道 尾幌川、桑原植知氏 撮影)

物として認識されている<sup>(1)(2)(3)(4)</sup>。日本列島においてもこの淡水二枚貝類の減少は深刻で、現在、日本に分布している種の半数以上が環境省のレッドリストに絶滅危惧種・準絶滅危惧種として指定されている。今回、紹介するカワシンジュガイもそのような希少淡水二枚貝の一種である。本稿では、北海道の河川生態系の重要な構成種であるカワシンジュガイについて、この貝のもつ興味深い生活史やサケ科魚類との共生関係を紹介すると共に、北海道に現存する個体群とその生息環境の現状と保全についても話題提供したい。

## へカワシンジュガイについて

カワシンジュガイ科 *Margaritifera* は北半球に周極分布する冷水性の淡水二枚貝グループである<sup>(5)</sup>。日本にはその一種 *Margaritifera lewisii* の生息が知られ、北海道から中国地方にかけて不連続的に分布している<sup>(6)(7)(8)</sup>。この濾過食者であるカワシンジュガイは、北方域の

河川の底生動物相を特徴づけ、また川水の浄化機能を有することから、河川生態系の重要な構成種といえる<sup>(9)(10)</sup>。しかしながら、近年、本種の分布域や現存個体群は著しい減少傾向にあり<sup>(11)(12)</sup>、本州の一部では既に個体群の絶滅も報告されていることから、本種は環境省のレッドリストでは絶滅危惧種Ⅱ類 (VU) に指定されている<sup>(13)(14)</sup>。

つい最近まで、日本列島に生息するこのカワシンジュガイ *M. lewisii* は一種であるとみなされてきた<sup>(15)(16)</sup>。しか

し、分布域全体をカバーする地域から採集された本種の標本について、アロザイム遺伝子マーカーを用いて遺伝的集団解析を行った結果、本種には二つの独立した遺伝的集団が認められ、同所的に生息する場合でもそれらの集団間には生殖的隔離が存在すること、および両者は固有の形態的特徴を持つことが明らかになった<sup>(17)(18)</sup>。このため、これらの遺伝的二集団は生物学的種の概念から見ても、それぞれ独立種であるとみなされる。現在、希少化が進行し存続が危ぶまれている本種に、二つの独立種が含まれていた事実は、その存続がより一層深刻な状況にあることを意味する。だから、これらカワシンジュガイ二種が比較的広く分布し、多くの河川で二種が同所的に生息する北海道はたいへん貴重な生息地と言える。

## へカワシンジュガイとサケ科魚類の宿主—寄生関係

カワシンジュガイは生活史の一部 (幼生期) に魚類に寄生する期間を有しており、この寄生関係が健全に保たれることによって誕生から死亡までの生涯が全うされる<sup>(19)(20)(21)</sup>。同様に北半球の冷水域に主に分布するサケ科魚類はカワシンジュガイ科貝類の代表的な宿主として知られ、その多くの地域でそれぞれの種の組み合わせで特有の宿主—寄生の対応関係が発達していることが知られている<sup>(22)</sup>。多様な環境の中で長い時間を経てこのような密接な共生関係を発達・維持させてきたカワシンジュガイ科とサケ科の魚類は、北方域の河川生物群集の成り立ちや進化的なプロセスを語る上でも鍵となる貴重な存在と言える。



写真3 アメマスの鰓に寄生したカワシンジュガイ幼生 (北海道 春別川)

カワシンジュガイの幼生(グロキジュウム幼生)は母貝から放出されると、サケ科魚類の鰓におよそ一ヶ月間寄生して生活する(写真3)。寄生期を終えた幼生は変態した後、宿主の鰓から離脱して、河床での生活ステージへと移行する。それゆえに、カワシンジュガイが生活環を成り立たせ、河川に稚貝を安定してリクルートさせるためには、この宿主としてのサケ科魚類の存在が不可欠なのである。さらに、成貝の移動能力が乏しいカワシンジュガイにとって、河川内での分散や支流間での遺伝子流動の機会の殆どは、この寄生期間において、宿主であるサケ科魚類の移動によってもたらされている。ここでもまた、宿主魚類は重要な役割を果たしていることが分かるだろう。例えば、着底後、増水などによって必然的に下流へ押し流され

てゆくカワシンジュガイにとって、宿主魚類により上流域へと幼生が運ばれ、着底する機会が与えられることは、個体群を流れるある河川内上・中流域に留める上で大変重要なイベントなのである。このように宿主サケ科魚類がカワシンジュガイ個体群に果たす生物間作用は重要であり、カワシンジュガイ種群の生物多様性とその保全を考える上で、この宿主―寄生関係が健全に保たれているか否かは大きな関心事と言える。

日本列島に生息するカワシンジュガイについては、これまで数種のサケ科魚類に寄生することが知られてきた<sup>14,15</sup>。しかしながら、これまで単一の種として扱われてきた日本列島のカワシンジュガイに二つの独立種が見出されたことから<sup>16,17</sup>、これら二種とサケ科魚類の宿主―寄生関係およびその種特異性を明らかにする必要がある。カワシンジュガイ二種が同所的に生息する北海道の河川において、生息する全ての魚種について寄生の有無や期間を定性的に調査したところ、調査を行ったいずれの河川においても、カワシンジュガイ幼生の寄生はサクラマス、アメマス、オシロコマのみで認められ、同所的に生息するウグイ、トミヨなどの他の在来魚類や、移入されたサケ科魚類(ニジマスやブラウントラウト)への寄生は認められなかった<sup>18</sup>。そこで、寄生していた幼生を研究室に持ち帰り、ミトコンドリア遺伝子マーカーを用いた幼生の種判別法によりカワシンジュガイ二種の宿主を特定した結果、カワシンジュガイ二種とこれらのサケ科魚類の間には種特異的な対応関係があることが見出された<sup>19</sup>。すなわち、一方の種の幼生はサクラマス種群を、もう一方の種のそれはイワナ種群を宿主として利用していることが明

らかになったのである。

興味深いことに、これまでの調査によって、サケ科魚類の方がカワシンジュガイに果たすポジティブな生物間作用の存在も新たに見出されている。例えば、カワシンジュガイの河川内分布や個体群組成にはそれぞれの宿主魚類(サクラマス種群とイワナ種群)の違いが顕著に現れていた。また、同種のカワシンジュガイ個体群であっても幼生の放出時期が河川間で異なっていることが見出されている。これは、各河川におけるサクラマスの幼魚やアメマスなどが海へと降下する時期の終了期とよく一致していること、また、降海する個体の出現する割合が高い個体群ほど顕著であることから、それぞれの河川で幼生放出のタイミングが宿主魚類の降海に関わる淘汰を受けているためであろうと考えられる<sup>20</sup>。

今後、このような種特異的な寄生関係が発達してきた進化的プロセスや、宿主―寄生者双方が互いの個体群動態に果たす役割を明らかにし、これらの生物群集の形成・維持メカニズムを理解していくことが、この生物群集の保全を図る上で重要な課題となるだろう。そして、少なくとも現時点においては、カワシンジュガイ二種とサケ科魚類の間に見出された特異的な宿主―寄生関係を踏まえたうえで、それぞれの宿主魚類の個体群ならびに両者間の生物間相互作用を好適に維持することが、現存するカワシンジュガイ個体群の保全のために必要であると言える。

## 〈本種個体群とその生息環境の緊急な保全〉

北海道には現在もなおカワシンジュガイが多産する河川がわりと残っており、比較的流れの緩やかな中・下流域で河床一面にカワシンジュガイが生息しているのを目にすることもめずらしくはない(写真2)。しかしながら、この北海道の河川でさえも、その分布域や個体群サイズは確実に、急速に縮小している。たとえ高密度で生息している河川であっても、個体群組成において稚貝および小型個体の生息が全く、あるいはごく僅かしか認められないケースが殆どであり、ここ十数年間の稚貝のリクルートが正常に行われてないことが強く懸念されるからである。寿命が一〇〇年にも達するとみなされるカワシンジュガイは、現在はまだ中・大型の個体が残っているために、あたかも生息個体群が健全に維持されていると見えるかも知れない。しかし、このような個体群における稚貝の欠如は、現在、北海道内に広く認められる深刻な問題であり、このままの状態が続けば、北海道のほとんどの生息河川からカワシンジュガイが絶滅すると予測される。現時点において大切なことは、カワシンジュガイ二種の存在やそれぞれの宿主との対応関係を踏まえた上で、これらの個体群とその生息環境を好適に保全すると共に、稚貝のリクルートを妨げているメカニズムを解明して、稚貝から大型の貝によって構成される健全な個体群を復元し、その絶滅への道を回避しなければならぬということである。

## 〈おわりに〉

河川生態系に限らず、生物群集の全ての構成種は他種の生物と様々な関係をもちながら個体を維持し、個体群を存続させ、他種と共存している。生物群集はこのような生物間の相互作用ばかりでなく、気候・地質・水質といった多様な非生物環境の作用によっても調節を受けて、その構造や存続が決定・維持される。貝類と魚類にみられる生物間の相互作用も、絶え間ない変化をつづけ、長い年月を経てこの北海道において形成されてきたに違いない。それゆえ、これら河川生物群集を今後も適切に保全していくためには、そこにある生物群集内の種間相互作用や非生物環境との関係を十分に保障すると共に、それぞれの生物群集がどのように形成・維持されてきたかを明らかにすることを基盤として、より正確な生物学的根拠に基づく保全策を構築していくことが大切であると言えるだろう。

### 引用文献

- (1) Bogan, A.E. (1998) Freshwater molluscan conservation in North America: problems and practices. In I. J. Killeen, M. B. Seddon, & A. M. Holmes (Eds.), Molluscan conservation: A strategy for the 21st century. *Journal of conchology. Special publication*, 2: 223-230.
- (2) Vaughn, C.C. & Taylor, C.M. (1999) Impoundments and the decline of freshwater mussels: a case study of an extinction gradient. *Conservation biology*, 13: 912-920.
- (3) Killeen, I.M., Seddon, M.B. & Holmes, A.M. (1998) Molluscan conservation: A strategy for the 21st century. *Journal of conchology. Special publication 2*. Dorchester, UK: Dorset Press.
- (4) Stein, B.A., Master, L.L. & Morse, L.E. (2002). Taxonomic bias and vulnerable species. *Science*, 297: 1807.
- (5) Smith, D.G. (2001) Systematics and distribution of the recent Margaritiferidae. In: *Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoida* (G. Bauer & K. Wächter, eds), 33-49. Springer, Berlin.
- (6) 環境庁 (1991) 日本の絶滅のおそれのある野生生物 ―レッドデータブック― 無脊椎動物編、274。
- (7) 水産庁 (1994) 日本の希少な野生水生生物に関する基礎資料(1)分冊 - I. 軟体動物一、3-12。
- (8) 日本水産資源保護協会 (1998) 日本の希少な野生水生生物に関するデータブック(水産庁編)、48-49。

- (9) McMahon, R. F. (1991) Mollusca: Bivalvia. - In: Thorp J. H. and Covich, A. P. (eds), Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. *Academic Press*. pp. 315-390
- (10) Vogatov, V.V., Prozorova, L.A. & Starobogatov, Y.I. (2003) The family Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia) in Russia. *Ruthenica*, 13(1): 41-52.
- (11) 環境庁 (2000) 日本の絶滅の恐れのある野生生物のレッドリスト。
- (12) 環境省 (2003) 改訂・日本の絶滅の恐れのある野生生物のレッドデータブック。
- (13) Kurihara, Y., Sakai H., Kitano S., Kobayashi O. & A. Goto. (2005) Genetic and morphological divergence in the freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* (Bivalvia, Margaritiferidae), with reference to the existence of two distinct species. *Venus*, 64: 55-62.
- (14) Kurihara, Y., Sakai, H., Goto, A. & Takahashi, H. (2003) Morphological and genetic differences between two groups of a freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis*. *Proceedings of the Seventy-Fourth Annual Meeting of the Zoological Society of Japan, Zoological Science*, 20(12): 1533.
- (15) Ziganov, V., Zotin, A., Nezhlin, L. & Tretiakov, V. (1994) *The freshwater pearl mussels and their relationships with salmonid fish*. VNIRO Publishing House, Moscow.
- (16) Bauer, G. (1997) Host relationships at reversed generation times: *Margaritifera* (Bivalvia) and salmonids. In: *Vertical food web interactions: evolutionary patterns and driving forces* (Dertner, K. Bauer G. & Völkl, W. eds.), 69-79. Springer Verlag, Berlin.
- (17) Araujo, R., Bragado, D. & Ramos, M.A. (2001) Identification of the river blenny, *Salaria fluviatilis*, as a host to the glochidia of *Margaritifera auricularia*. *Journal of Molluscan Studies*, 67: 128-129.
- (18) Araujo, R., Cámara, N. & Ramos, M.A. (2002) Glochidium metamorphosis in the endangered freshwater mussel *Margaritifera auricularia* (Spengler, 1793): a histological and scanning electron microscopy study. *Journal of Morphology*, 254: 259-265.
- (19) Hendelberg, J. (1961) The fresh-water pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.). On the localization, age, and growth of the individual and on the composition of the population according to an investigation in Pärälven in Arctic Sweden. *Reports of the Institute of Freshwater Research of Drottningholm*, 41: 149-171.
- (20) Taylor, D.W. & Teruya, U. (1965) Evolution of host specificity of freshwater salmonid fishes and mussels in the North Pacific region. *Venus*, 24: 199-209.
- (21) 栗倉輝彦 (1964) サケ科魚類に寄生したカワシンジュガイ幼生について。北海道水産孵化上研報 19 : 1-16。
- (22) Stober, Q. J. (1972) Distribution and age of *Margaritifera margaritifera* (L.) in a Madison River (Montana, U.S.A.) mussel bed. *Malacologia*, 11: 343-350.
- (23) Lucey, J. (1993) The distribution of *Margaritifera margaritifera* (L.) in southern Irish rivers and streams. *Journal of Conchology*, 34: 301-310.
- (24) Watters, G.T. (1994) Small dams as barriers to freshwater mussels (Bivalvia, Unionoida) and their hosts. *Biological Conservation*, 75: 79-85.
- (25) Kondo, T., Yamada, M., Kusano, Y. & Sakai, K. (2000) Fish host of the freshwater pearl mussels *Margaritifera laevis* (Bivalvia: Margaritiferidae) in the Furebetsu River, Hokkaido. *Venus*, 59: 177-179.
- (26) Altaba, C. R., LÓPEZ, M. A. & Monserrat, S. (2001) Giant pearl mussel's last chance. In: *Die Flussperlmuschel in Europa: Bestandssituation und Schutzmaßnahmen. Ergebnisse des Kongresses vom 16.-18.10.2000 in Hof* (G. Bauer, ed.), 224-229. Albert-Ludwigs-Universität Freiburg and Wasserwirtschaftsamt Hof.
- (27) Kobayashi, O. & Kondo, T. (2005) Difference in host preference between two populations of the freshwater pearl mussel *Margaritifera laevis* (Bivalvia: Margaritiferidae) in the Shinano River system, Japan. *Venus*, 64: 63-70.
- (28) Kurihara, Y., Sakai, H. & Goto, A. (2006) Host-parasite association and its species-specific properties of freshwater pearl mussels. *Margaritifera laevis*. *Proceedings of the Seventy-Fourth Annual Meeting of the Zoological Society of Japan, Zoological Science*, 22(12): 1513.
- (29) Kurihara, Y., Sakai, H. & Goto, A. (2006) Host-parasite association and its species-specific properties of freshwater pearl mussels. Biodiversity and Origin of Freshwater Fishes in Eastern Asia, Workshop in Hakodate, Japan.