東京湾奥部内湾干潟に優占するガタヅキ *Arthritica reikoe* (二枚貝綱：ザルガイ目) の繁殖特性と分布状況

Ecological Study on *Arthritica reikoe* (Bivalvia: Cardiida), the Dominant Microbivalve in the Inner Tidal Flats of Tokyo Bay, Japan.

景山良祐¹⁾・碓氷裕史²⁾・早瀬善正³⁾・西村 修²⁾・中瀬浩太⁴⁾・木村賢史^{5),*}

¹⁾ 東海大学大学院海洋学研究科水産学専攻. 〒424-8610 静岡県静岡市清水区折戸 3-20-1

²⁾ 東北大学大学院工学研究科土木工学専攻. 〒980-8579 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉 6-6-06

³⁾ 株式会社東海アクアノーツ. 〒424-0023 静岡県静岡市清水区八坂北 1-10-12

⁴⁾ 五洋建設株式会社環境事業部. 〒112-8576 東京都文京区後楽 2-2-8

⁵⁾ 東海大学海洋学部海洋生物学科. 〒424-8610 静岡県静岡市清水区折戸 3-20-1

Ryosuke KAGEYAMA¹⁾, Hiroshi USUI²⁾, Yoshimasa HAYASE³⁾, Kouta NAKASE⁴⁾,
Osamu NISHIMURA²⁾ and Kenshi KIMURA^{5),*}

¹⁾ Department of Marine Biology, Graduate School of Marine Science and Technology, Tokai University, 3-20-1 Orido, Shimizu, Shizuoka 424-8610, Japan

²⁾ Department of Civil Engineering, Graduate School of Engineering, Tohoku University, 6-6-06 Aoba, Sendai 980-8579, Japan

³⁾ Tokai Aquanauts, Inc., 1-10-12 Yasakita, Shimizu, Shizuoka 424-0023, Japan

⁴⁾ Penta-Ocean Construction Co., Ltd., 2-2-8 Koraku, Bunkyo, Tokyo 112-8576, Japan

⁵⁾ Department of Marine Biology, School of Marine Science and Technology, Tokai University, 3-20-1 Orido, Shimizu, Shizuoka 424-8610, Japan

Abstract: *Arthritica reikoe* (Suzuki & Kosuge 2010) is an ovoviviparous microbivalve inhabiting estuarine tidal flats in inner bays in Japan. Although *A. reikoe* is the dominant bivalve species in the tidal flats, its ecological characteristics remain largely unknown. We conducted ecological studies of populations in Tokyo Bay. The field research revealed that in the summer of 2010, more than 90% of adult *A. reikoe* bred as females. This species might be hermaphroditic similar to other congeneric species. Mature *A. reikoe* held 13.0 ± 5.7 (Mean $\pm$ S.D.) shelled larvae, and the shell length of the larvae just before release was about 0.3 mm. The breeding cycle was estimated to be 20 days based on laboratory culturing. *A. reikoe* produces large benthic larvae with limited dispersal but high survival. *A. reikoe* inhabits estuaries and brackish lakes where it may be exposed to a wide range of salinity. The results of a salinity tolerance experiment indicated that *A. reikoe* is euryhaline, which lets it inhabit such environments. The population density significantly increased through the breeding season, and the maximum density reached 1,578.4 indiv./100 cm² in the estuary of the Tama River.

Key Words: *Arthritica reikoe*, ecology, microbivalve, reproductive biology, tidal flat, Tokyo Bay

はじめに

ガタヅキ (コハギガイ) *Arthritica reikoe* は、ガンヅキ科 Leptonidae (近年ウロコガイ科 Galeommatidae に統一する見解も示されている; 日本ベントス学会 2012, p. 265) に属し、殻長は最大でも 1.5 mm 程度の極めて小型の二枚貝である。本種は江戸川放水路をタイプ産地とし、チリハギ属 *Lasaea* のコハギガイ *Lasaea reikoe* として記載された

が (Suzuki & Kosuge 2010), のちにガンヅキ属 *Arthritica* に変更された (日本ベントス学会 2012, p. 154)。ガタヅキという和名は宮城県石巻市の長面浦より未記載種 (*Arthritica* sp.) として本種が見出された際に提唱された (佐藤ら 2010)。現在までにガンヅキ属には、本邦産のガタヅキ、ガンヅキ *A. japonica* のほか、オセアニアを原産とする *A. semen*, *A. bifurca*, *A. crassiformis*, *A. hulmei* を含めた 6 種が知られているが、これらのうちガンヅキ, *A. bifurca*, *A. crassiformis*, *A. hulmei* の 4 種は種特有の共生対象を持ち、この共生種を多く含むという点は本属の目立った特徴となっている (Ponder 1965; Chanley & Chanley 1980; Lützen & Takahashi 2003)。しかしながらガタヅキは、これまでに

Received 27 November 2012 Accepted 5 March 2013

* Corresponding author

E-mail: kenshi@scc.u-tokai.ac.jp

分布や分類に関して若干の知見があるのみで（日本ベントス学会 2012, p. 154），その生態の大部分は未解明である．著者らが実施している東京湾内の人工干潟におけるベントスのモニタリング調査では，2009 年ごろからガタヅキの生息が確認されるようになり，翌年の 2010 年には生息数が急激に増加し，2011 年の干潟修復工事により激減することが確認された（未発表）．そのため，本種の生息状況や繁殖行動などの生態の詳細な把握は重要な課題である．さらに，ガタヅキは環境省第 4 次レッドリスト（環境省 2012）に評価 DD（情報不足）として記載され，今後の本種の希少性の評価を行う上でも多面的な情報の蓄積が求められる．本研究では，これまで明らかでなかったガタヅキの生態に関して特異な繁殖生態などの新たな知見を得たので報告する．

材料と方法

調査地の概要および調査期間

調査は，いずれも東京湾奥に位置する東京都大田区立大森ふるさとの浜辺公園（以下大森と呼称）内の造成海域（35°34'N, 139°44'E），江戸川放水路（35°41'N, 139°56'E），多摩川河口域（35°32'N, 139°46'E）の河口から約 3 km 上

流までの干潟上で行った（Fig. 1a）．

大森の造成海域には，海浜部（1.2 ha）・干潟部（1.0 ha）・浅場部（4.6 ha）が併設され，周辺は水深 4～5 m 程度の運河に囲まれている（Fig. 1b）．干潟部は同海域に存在した波除堤（延長約 400 m）の周囲に形成されていた約 1.0 ha の天然干潟を，岸から約 200 m の位置に新たに建設された護岸（延長約 300 m）に移設する形で造成された．海浜部と浅場部は千葉県君津産の山砂（中央粒径， $d_{50}=0.2$ mm）によって造成され，海浜部の A.P.+1.0 m より地盤の高い部分には周辺への飛砂防止のために香川県小豆島産の礫（ $d_{50}=4.0$ mm）が散布された．干潟部は 2002 年に移設工事が完了し，海浜部と浅場部については 2004 年に完成した．2007 年 3 月には海浜部，また 2011 年 2 月には干潟部と浅場部を対象に，地形改変や砂泥を補充する目的で千葉県君津産の山砂が追加覆砂された．

江戸川放水路は 1919 年に治水目的で開削された人工河川で，1957 年には開削以前の本流である旧江戸川との分岐部から 500 m 程度下流に可動堰が建設された．通常時，可動堰は締め切られ，放水路内は東京湾から潮汐に伴い海水が流出入する「入り江」のような構造となっている．可動堰は年に 1～2 回の頻度で上流の増水時に開放され，放水路の環境を大きく攪乱する．最近では 2011 年 9 月の台

Fig. 1. Maps showing the study area in Tokyo Bay, a : positional relationship of each study sites (Omori Artificial Tidal Flat, the Edo and Tama River Estuary), b: Omori Artificial Tidal Flat, c: Edo River Estuary, d: Tama River Estuary.

風接近に伴う出水時を最後に、本研究の終了まで可動堰は解放されていない。江戸川放水路には、可動堰直下に比較的大きなヨシ群落を伴う干潟が干出し、放水路中央から河口付近にかけてヨシ群落はあまり発達せず干潟の干出幅も狭いが、河口付近には比較的干出幅のある干潟が出現する (Fig. 1c)。

多摩川河口域の調査範囲内には、河口部から約 2.5 km 上流までの右岸、河口から約 3 km 上流の左岸にヨシ群落を伴う河口干潟が発達する (Fig. 1d)。多摩川には、河川の流れを妨げるような構造物はなく、可動堰の存在する江戸川よりも平時の河川水流下や増水による攪乱の影響を強く受ける。

調査は、大森では 2010 年 6 月から 2011 年 5 月、江戸川と多摩川では 2011 年 12 月から 2012 年 10 月にかけて、いずれも大潮の昼の干潮時に実施した。

繁殖生態に関する検討方法

ガタヅキの殻内で保育中の卵や胎貝は、ピンセット等を用いて親貝の殻を破壊することで比較的容易に観察することができる。そこで、本種の詳細な繁殖生態の把握を目的として、成貝の体内の卵および胎貝の保有状況について経時的な変化を調査した。この観察に際しては、殻長が 1.2 mm 以上の個体を成貝とした。成貝の基準については、殻長 1 mm を超えた個体が卵の保有を始めることから、確実な卵保有が期待できる 1.2 mm に設定した。

(1) 野外における繁殖生態調査方法

2010 年 6 月から 2011 年 5 月にかけて、大森の個体群を対象に卵および胎貝の保有状況を調査した。ガタヅキは 0.5 mm の篩を用いて 2010 年 6, 8, 9, 10, 11 月、2011 年 1, 2, 4, 5 月の各月 1 回採集し、10%ホルマリンで固定して研究室に持ち帰った。2010 年 6, 8, 9, 11 月、2011 年 2, 4, 5 月は同時に採集地直近の表層海水温を測定した。この調査では、得られた個体から成貝のみを抽出し、各月 100 個体を上限に体内の卵と胎貝の保有状況を調べ、胎貝を保有する場合は保有数を計数した。

(2) 飼育下での繁殖生態に関する検討方法

夏場を想定した加温条件下で繁殖休止期の個体を飼育し、飼育個体の繁殖活動がどのように進行するかを調べた。供試個体は 2012 年 1 月 28 日に江戸川放水路で採集した。得られた個体は生かしたまま実験室に持ち帰り、容量 3 L のプラスチック製容器に収容した。容器には現地の砂泥を約 2 cm の厚さで敷き、塩分 25 に調整した人工海水を満たした上で、水中ポンプ (流量 3.5 L/分) により水流の発生とエアレーションを施した。飼育水は汲み置いた水道水で人工海水を調整し、3 日に 1 回は全量の 1/3 程度を交換した。これらの飼育設備は低温インキュベーター (SUM-1331, SHIBATA) 内に設置して適時水温を調節した。飼育水温は初期値を採集時の水温に近い 10℃ に設定し、馴致期間として 1 月 29 日から毎日 2℃ 毎に段階的に水温を上

昇させ、2 月 7 日から実験終了までの 42 日間は野外における夏場の水温を想定した 28℃ の恒温条件で飼育を行った。また、あらかじめ採取しておいた現地の砂泥を冷凍保存しておき、毎日一定量容器内の砂泥と入れ換えた。この処理は、砂泥由来の有機物を容器内に供給し、水流により懸濁させることで飼育個体への給餌の代用となるよう行ったものである。実験では、2 月 8 日から 3 月 19 日にかけて、毎日飼育容器からガタヅキの成貝 10~13 個体取り出して 10%ホルマリンで固定し、体内の卵および胎貝の保有状況を調べた。

河口域における分布調査方法

野外でのガタヅキの生息実態を把握する目的で、江戸川放水路と多摩川河口域を対象とした分布調査を行った。まず、護岸あるいはヨシ群落の前面に干出した干潟上に河川流と垂直方向の調査ラインを、江戸川に 5 カ所、多摩川に 6 カ所設定した (Fig. 1c, d)。各ラインの河口からの距離は、調査後に地図上の距離と縮尺率から算出した。調査は各ライン上に 5~20 m 間隔で 2~5 カ所の地点を設け、2012 年 6, 7 月の夏期と、9, 10 月の秋期の計 2 回実施した。各地点では、内径 8.5 cm の円柱を用いて表層より 2 cm 深までの底泥を 3 回採取し (約 170 cm²)、0.5 mm 目の篩にかけたのち残存物を 10%ホルマリンで固定し持ち帰った。後日、得られたサンプルからすべてのガタヅキを拾い上げ、個体数を計数し、100 cm² あたりの換算値として各地点の生息密度を算出した。個体の生存確認として、殻に透明感がある若齢個体に関しては、殻の外から軟体部の有無を確認し、また、加齢や殻の汚れ等で同様の方法での確認が困難であった場合は、殻をピンセットで割り軟体部が存在することを確認した。野外調査では、同時に環境調査として各地点の底泥を 100 ml 持ち帰り、強熱減量、酸揮発性硫化物量、シルト・クレイ含有率を調べた。また、各ラインの延長線上の河川表層水の水温、塩分、DO、pH を多項目水質計 (650MDS+600QS, YSI Nanotech Inc.) を用いて調べた。

塩分耐性実験方法

塩分 0, 1, 3, 5, 10, 20, 30 の異なる 7 つの条件下での塩分耐性実験を 2011 年 12 月 1 日から 12 月 30 日にかけての 30 日間行った。実験には、2011 年 11 月 13 日に多摩川で採集し、実験開始まで現地の底泥と海水中で飼育した個体を使用した。各塩分の人工海水を満たした内径 8.5 cm のシャーレにガタヅキを 20 個体収容し、インキュベーター (SUM-1331, SHIBATA) を用いて採集時の野外水温に近い 20℃ の恒温条件で実験を行った。シャーレには完全に密閉しない程度の蓋をすることで、実験中の飼育水の蒸発を防止し、飼育水の塩分に変化が生じないように配慮した。飼育水は汲み置いた水道水と人工海水を用いて調整し、2 日に 1 回は全量の 1/3 程度を交換した。個体の生存確認は、毎

日正午に開殻あるいは軟体部の露出がみられる個体について針先で刺激を与え、その際に反応を示したかどうかで行った。なお、閉殻状態の個体については生存しているものとして判断した。

結 果

野外における繁殖生態調査

成貝体内にみられる卵の発育ステージは、直径が0.05～0.3 mm程度である「卵(eggs)」と、薄質の原殻(prodissoconch)が形成されはじめてから殻長約0.3 mmのD型幼生(D-shaped larvae)となるまでの「胎貝(shelled larvae)」とに大別可能であった(Fig. 2)。なお、ここでいう「卵」には成長途上の小型の卵から、発生開始直後の原殻を伴わない受精卵までが含まれており、卵径や形状、あるいは保育形態に差異がみられるが、本研究ではそれらを区別しなかった。親貝1個体内に確認された胎貝数は、 13.0 ± 5.7 個体(Mean $\pm$ S.D.; $n=148$)であり、最大で29個体の胎貝が1個体の成貝中に保育されていた。また、胎貝を保育する個体の中には、Fig. 2aのように新たな卵の形成が認められる場合もあった。このように、親貝内に世代の異なる卵と胎貝が同時期に存在することはあったが、同一世代の卵塊あるいは胎貝の間には目立った発育状況の差異は認められなかった。

大森の個体群における卵・胎貝保育率と周辺海水温の変動をFig. 3に示した。卵・胎貝保育率は夏場を中心に高くなり、冬場に低下するという季節的な変動が認められ、水温変動との高い相関が得られた($r=0.928$)。特に、水温が25℃を上まわった2010年6, 8, 9月に最も繁殖は活発で、その際の卵・胎貝保育率は90%前後と極めて高い値

Fig. 2. Developmental stage. a: Individual carrying eggs and shelled larvae, b: Eggs, c: Immature shelled larvae, d: Shelled larvae (D-shaped larvae). White bar indicates 0.1 mm.

を示した。さらにこの時期には、Fig. 2aのような卵と胎貝の双方を保育する個体が全体の14～25%程度と比較的高い割合で存在していた。それに対して、冬場の2011年1, 2月になると卵や胎貝を保育する個体はほとんど出現なくなり、この時期は繁殖に関して明らかな休止時期となっていた。しかし、水温が20℃程度まで上昇する4, 5月になると、卵・胎貝保育率は上昇に転じ、5月の段階では約半数の個体に卵ないし胎貝の保育が認められた。なお、2011年4月, 5月は採集地での個体数の減少により得られたサンプル数が少なく、観察に供することのできた個体数は4月が72個体, 5月が29個体にとどまった。

飼育下での繁殖生態に関する検討

夏場の高水温が本種の繁殖期を誘導することを明らかにするため、繁殖休止期の個体を10℃から28℃まで段階的に加温飼育した際にみられた卵・胎貝保育率の経日変化をFig. 4に示した。ここでは、卵が形成されてから成長した胎貝が親貝の殻外へ放出されるまでの期間を明確にするために、放出間際と考えられるD型幼生については発育途上の胎貝とは区別して表記した(Fig. 4, 黒塗部)。卵を保育する個体は28℃の恒温飼育を開始して12日目にはじめて1個体が確認された。その後、卵保育個体の割合は14～20日後にかけて徐々に上昇し、高い時には約80%の個体に卵保育が認められた。25日目には表面に薄い原殻の形成が認められる胎貝を保育する個体が1個体確認された。32日目にはD型幼生を保育する個体が2個体確認された。また、胎貝を保育する個体には同時に新たな卵塊の保育がみられる場合があり、D型幼生の保育が確認された25個体のうち16個体がこうした卵塊を保育していた(Fig. 4, 下図)。実験終盤の卵と胎貝の保育割合は、大森における野外調査の結果と同程度の約70～100%となった。このように、特にエネルギーを多く必要とする繁殖活動がみられたことは、飼育環境下における給餌等の実験条件がガタザ

Fig. 3. Seasonal changes of the percentage of mature *A. reikoe* that had eggs and shelled larvae, with surface temperature at the Omori Artificial Tidal Flat, during June 2010 to May 2011.

Fig. 4. Daily changes of the ratio of mature *A. reikoe* that had eggs and shelled larvae under captivity ($n=10-13$, respectively; total 497 indiv.) at 28°C. Black bar indicates D-shaped larvae that might have been about to be released.

Fig. 5. Distance from river mouth, and density of *A. reikoe* on each census line in the estuaries of the Edo River and the Tama River in June–July and September–October in 2012. Vertical bar indicates range, white marker (◇) indicates no individual.

キの繁殖活動の大きな支障とはならず、自然条件下と同様の繁殖活動が再現されているとみなされる。

河口域における分布状況と生息環境

河口域において、夏期（6, 7月）と秋期（9, 10月）に実施したガタヅキの水平分布調査結果を Fig. 5 に示した。江戸川では計 2 回実施したいずれの調査においても、ライン 1 を除くすべての調査ライン上でガタヅキの生息が確認され、生息密度は可動堰に近いライン 4 とライン 5 で高くなる傾向が認められた。この両ラインの生息密度の最大値は、夏期に 79.9～84.0 indiv./100 cm² であったものが、秋期になると 267.3～294.3 indiv./100 cm² まで増加していた。一

方多摩川では、江戸川とは異なり河口付近のライン 1～3 に生息が集中する傾向がみられた。多摩川のライン 4～6 では、夏期のライン 5 を除き生息個体が確認されたが、その数は極めて少数であった。江戸川と同様に多摩川でも、夏期から秋期にかけて生息密度の増加が確認された。特にライン 1 では、夏期に最大で 170.4 indiv./100 cm² であった生息密度が秋期には 1,578.4 indiv./100 cm² となり大幅な増加が認められた。

同時に実施した環境調査結果を Table 1 に示した。底質のシルト・クレイ含有率は、両河川とも河口から上流に向かうに従い増加する傾向を示した。江戸川は、ライン 2 より下流はシルト・クレイ分が 30% 以下の砂質～砂泥質の

Table 1. Silt-clay content and salinity along each census line in the estuaries of the Edo River and the Tama River in June–July and September–October 2012.

Site		Distance from river mouth (km)	JUNE–JULY 2012			SEPTEMBER–OCTOBER 2012		
			Silt–Clay (%)		Salinity	Silt–Clay (%)		Salinity
			Mean	Range		Mean	Range	
Edo River	Line 1	0.5	12.5	7.1–16.5	29.2	18.9	14.3–26.6	26.6
	Line 2	1.0	19.8	15.9–23.6	28.8	9.4	0.5–16.0	27.8
	Line 3	1.6	26.0	5.5–41.2	29.2	21.8	12.0–27.7	28.4
	Line 4	2.1	37.1	16.6–50.3	29.0	23.3	6.1–34.8	28.2
	Line 5	2.8	27.4	10.1–45.0	26.6	25.3	16.3–31.2	25.9
Tama River	Line 1	0.3	6.5	1.5–19.6	16.9	7.2	0.8–23.1	12.7
	Line 2	0.7	8.0	4.5–12.5	18.7	14.8	9.0–24.3	11.7
	Line 3	1.4	18.1	9.3–26.9	21.6	22.7	19.2–26.3	9.6
	Line 4	1.9	62.1	44.7–73.1	15.8	53.5	31.3–69.2	9.0
	Line 5	2.5	40.0	9.8–70.2	11.9	46.2	28.9–63.5	7.7
	Line 6	2.8	25.7	1.9–63.0	8.7	61.2	42.3–78.2	9.9

Fig. 6. Results of salinity tolerance experiments under seven different salinity conditions during 30 days ($n=20$ in each condition).

底質であったが、ライン3より上流からはシルト・クレイ分が約30～50%程度となることもあり、比較的泥分に富む底質環境となっていた。多摩川の底質のシルト・クレイ分は、ライン3より下流の地点では30%以下と比較的低い値となったが、ライン4よりも上流では、60%以上のシルト・クレイ分を含む地点もみられ、軟泥質の底質となっていた。多摩川の塩分は、夏期調査時には塩分10～21、秋期調査時には塩分8～13の範囲にあり、いずれも上流に設定したラインで低くなる傾向がみられた。一方、可動堰により河川水の影響が著しく制限されている江戸川では、調査ライン、あるいは調査時期別にみても塩分の変動はほとんどみられなかった。

塩分耐性実験

30日間の実験期間では、塩分1～30試験区における個体の死亡率は極めて低く、実験開始11日目に塩分10試験区において1個体の死亡が確認されるにとどまった (Fig. 6)。それに対して、淡水の試験区では、実験開始17日目までは2個体の死亡がみられるのみであったが、それ以降は斃死率が高くなり、最終的には供試個体20個体のうち半数を上回る11個体が斃死した。しかしながら、淡水の

試験区においても30日間の実験期間では供試個体が全滅することはなかった。このように、実験全体を通してガタヅキが強い低塩分耐性を示す結果が得られており、本種が広塩性種であることが明らかとなった。

考 察

ガタヅキの繁殖生態

ガタヅキの繁殖生態について同属近縁種との比較検討を行った (Table 2)。

卵胎生と雌雄同体は、既知のガンヅキ属の種におおむね共通する繁殖様式である。これに関してガタヅキが同様の卵胎生種であることが、本研究の結果より明らかとなった。野外におけるガタヅキの卵・胎貝保有率には夏場の繁殖盛期と冬場の繁殖休止期が明瞭にみられ、特に6～9月にかけての卵・胎貝保有率は90%前後と極めて高い値で推移した。これは、本研究で成貝とした個体に極端な性比の偏りが生じていることを示しており、ガタヅキが同属他種と同様の雌雄同体の可能性があることを示唆している。

ガタヅキの体内で保育されるD型幼生は、最大でも殻長0.3 mm程度であり、幼生はこれを境として親貝から外部に放出されるものと推定される。また、複数の飼育実験下で放出直後と考えられる殻長0.3 mm程度の稚貝が飼育容器内で確認されており、それらの稚貝には親貝と同様に足で容器内をほふく移動する様子が認められたことから、ガタヅキの幼生は放出後に浮遊期をほとんど経ることなく底生生活を開始する直達発生型であるものと結論付けられる。同属他種で知られている放出前後の幼生サイズは、共生対象を持つ種であるガンヅキや *A. bifurca*, *A. crassiformis* が0.12～0.16 mmの範囲にあるのに対し、自由生活種である *A. semen* は0.2～0.5 mmと比較的大型の幼生を生産する傾向がある。また、共生種である *A. bifurca* や *A. crassiformis* は幼生が浮遊期を持つのに対し、*A. semen* の生活史には浮

Table 2. Ecological characteristics of *Arthritica* species.

Species	Life style	Reproductive strategy		Larval form	Size of larvae	Brood size	Breeding cycle
<i>Arthritica reikoe</i> ¹	Free living	Ovoviviparous	Hermaphroditic?	Benthic	ca. 0.3 mm	Ave. 13.0	ca. 20 days
<i>A. semen</i> ²	Free living	Ovoviviparous	Hermaphroditic	Benthic	0.2–0.5 mm	—	—
<i>A. bifurca</i> ^{3, 4}	Commensal	Ovoviviparous	Hermaphroditic	Planktonic	Ave. 0.12 mm	5–5,016	11–21 days
<i>A. crassiformis</i> ^{3, 4}	Commensal	Ovoviviparous	Hermaphroditic	Planktonic	Ave. 0.15 mm	245–3,120	8.5–20 days
<i>A. japonica</i> ⁵	Commensal	Ovoviviparous	Hermaphroditic	—	ca. 0.16 mm	—	—
<i>A. hulmei</i> ³	Commensal	Ovoviviparous	—	—	—	—	—

1, present study; 2, Wells and Threlfall (1982b); 3, Ponder (1965); 4, Chanley and Chanley (1980); 5, Lützen and Takahashi (2003)

遊幼生期が存在しないことが知られている。ガタヅキは野外での生息状況や飼育下での繁殖からみて *A. semen* と同様の自由生活種とみなされる。このような比較的大型の直達発生型幼生の生産は、ガンヅキ属の中での自由生活種に共通する繁殖様式といえる。自由生活種の幼生は分散能が低く、親貝近辺の生息適地に直接加入できるほか、幼生自体も大型なので、放出直後の幼生の生残率は比較的高いものと推定される。これは、1回に多くても数10個体の幼生しか保育しないガタヅキの生存戦略として、幼生の親個体群への同所的加入成功率を高めるという点で有利である。Furota *et al.* (2002) は、プランクトン発生をするウミニナ *Batillaria multiformis* と直達発生であるホソウミナ *B. cumingi* について、東京湾奥の隔離された干潟環境におけるそれぞれの個体群動態を比較し、親の生息場で同所的な再生産が可能な直達発生は、孤立した環境での個体群サイズの増加と維持に有利に働くことを指摘している。今回調査されたガタヅキの生息地は、江戸川放水路、多摩川河口、大森と湾内に分離的に点在しており、中でも大森の造成海域は面積も小さく（約6.8 ha）周囲を夏場になると貧酸素化によりベントスがほとんど確認されない運河に囲まれている（中瀬ら 2008; 中瀬ら 2010）ことから環境は際立って孤立的である。しかし、そのような環境下でも多数のガタヅキが確認される場合があり、浮遊幼生期を欠くことで可能となる親貝近辺への直接的な加入は、ホソウミナの例と同様に隔離された環境において一旦個体群が形成された後の再生産に適応的であることが言える。しかし、分散能が乏しい繁殖戦略は、生息適地が豪雨による土砂流出などの環境攪乱によって個体群が大きなダメージを受けた場合、個体群規模が激減さらには消滅するという危険性も有している。大森のベントスモニタリング調査では、2011年2月の干潟修復工事を境にガタヅキの生息数が減少し、その後1年間は個体数の回復はみられていない（未発表）。しかし、江戸川や多摩川のように、夏場の繁殖盛期に群集の一部が残されているような状況では、直後約3か月間の内に大幅な生息密度の増加が確認されている（Fig. 5）。幼生の分散能が低いガタヅキは、生息地に母集団が存在する状況では同所的加入により速やかな個体群の増大が可能となる一方、個体群が極めて大きなダメージを受けた際には他の生息地からの加入が見込めないために回

復が遅れるものと考えられる。

繁殖休止期にあたるガタヅキを夏場の水温を想定した28℃の恒温条件で飼育した結果、実験供試個体の47.3%（ $n=497$ ）で卵や胎貝の保育といった繁殖活動が確認された。この結果は、野外での繁殖活動の消長と周辺海水温との相関が高かった（ $r=0.928$ ）（Fig. 3）ことを併せて、夏場の繁殖期が季節的な水温の上昇により引き起こされていることを強く示唆している。飼育下の個体では、卵保育個体が確認されてから約20日間でD型幼生を保育する個体が出現し、このD型幼生を保育する個体の多くが体内に新たな卵を保有していた。このことは、ガタヅキが約20日間周期で連続的に繰り返し繁殖するという、比較的小さい繁殖周期を有していることを示唆している。近縁種の *A. crassiformis* では幼生放出から数えて11–21日、*A. bifurca* では8.5–20日の間隔をおいて次の幼生を放出するとの報告があり（Table 2）、これを繁殖周期とすると、ガタヅキの繁殖周期は同属他種とも比較的類似している。

河口における分布状況

河口域を対象とした分布調査では、特に繁殖期後の秋期調査において、ガタヅキが高密度で集中するという生息特性が認められた（Fig. 5）。ガタヅキと似た直達発生の繁殖生態を持つ *A. semen* では、オーストラリア南西の Peel Inlet において1 m²あたりの生息密度が40,000個体を超える場合もあり（Wells & Threlfall 1982a）、ガタヅキに関してもその繁殖特性の結果として高密度の生息状況が生じたものと考えられる。また、本調査で確認された100 cm²あたり1,500個体（1 m²換算では150,000個体）を上まわるような極めて高密度での生息状況は、他の二枚貝類の成員ではほとんど例のないことであるが、これに関しては上述の繁殖生態もさることながら、ガタヅキそれ自体が微小であるために成熟までの期間が短く、かつ個体間の干渉や資源をめぐる競争が生じにくいことも一つの要因となると推測される。

本邦におけるガタヅキの分布は、河口域あるいは汽水湖といった沿岸の汽水域に多く知られている（日本ベントス学会 2012, p. 154）。このような環境に生息するガタヅキは、潮汐変動や降雨に関係して大きな塩分変化にさらされる。今回の塩分耐性実験では、ガタヅキは純淡水を除く広

範囲の塩分条件下において生存可能な広塩性種であることが示された。これは、ガタヅキが汽水域特有の塩分変化の中にあっても生息可能な種であり、本種が汽水環境においても個体群を維持することが可能な汽水性種であることを明確に示している。河口域調査時の塩分濃度は、瞬間値ではあるが、いずれも塩分耐性実験により本種の生存が可能とされる範囲内にある (Table 1)。しかし、ガタヅキの実際の分布状況には明瞭な偏在傾向が認められている (Fig. 5)。多摩川では上流に向かうに従い、江戸川では可動堰付近において塩分が低下するというように、両河川には緩やかな塩分勾配が存在する。しかし、塩分耐性の実験結果も併せて、こうした塩分の空間変異から本種の生息が両河川ともに河口から 1.5~2 km を境に急激に変化する点を説明することは難しい。多摩川におけるガタヅキの生息密度は、シルト・クレイ分が顕著に高くなるライン 4 から上流において著しい減少傾向がみられる (Table 1)。そのため、本種は軟泥質の底質環境を好まないものと考えられる。一方江戸川では、可動堰に近い上流の地点において生息密度が高まる傾向がみられた。可動堰付近は河口と比較して奥まった環境で、ヨシ群落といった構造物が発達する。直達発生である本種にとって、環境攪乱からの避難場所の存在は重要であると考えられる。そのため、江戸川では可動堰開放時や平時における攪乱の影響を緩和するヨシ群落が存在し、また海域からの波浪等の影響が少ない可動堰付近に分布が集中したものと推測される。

外来種である可能性

日本ベントス学会 (2012, p. 154) はガタヅキに関して、近年まで発見例がなく、環境悪化の著しい東京湾奥で増殖したことから外来種の疑いがあると指摘している。近年まで確認されなかったことに関しては、本種の生息する河口干潟を対象としたベントス群集調査がこれまであまり行われてこなかった点や、本種が微小であり通常の 1 mm 目の篩を用いた調査では採捕しにくいこと、夏場に増殖するため従来の春から初夏にかけてのベントス調査では発見が難しいこと、そして同一河川内であっても分布が偏ることなどから本種の発見は容易ではないと考えられる。したがって、近年発見例が増えたとしても、過去に本種の生息がなかったかどうかは明らかではなく、現時点では本種を外来種であるとする根拠には乏しい。大森海域の造成は 2004 年に完了し、干潟面の安定後約 5 年間ガタヅキの生息が確認されなかったが、2009 年になると多数の個体が出現するようになった。このことは、本種が直達発生であっても、隔離された汽水域にある小さな干潟に自然分散により広がる可能性があることを示唆している。また、岡本 (2012) は本種の生息を東京湾内の小櫃川河口や千葉県外房の小規模河川などから報告している。そのため、本種が各地の小規模な生息場間で交流を持ちながら、メタ個体群として存在していた可能性は十分に考えられる。これらの

ことから、ガタヅキは外来種の可能性もあるが、現状では湾内での在来の個体群を形成していた可能性も高いため、今の時点では本種を外来種であると判断することは難しい。

ま と め

野外調査の結果から、夏場の繁殖期に 90% の成貝が雌性として繁殖に加わっていることから、ガタヅキは同属他種と同様の雌雄同体であると推定された。親貝が一度に保育する胎貝数は 13.0 ± 5.7 個体 (Mean $\pm$ S.D.; $n=148$) と少数であり、放出間際の幼生サイズは殻長 0.3 mm 程度と同属他種の中でも比較的大型であった。冬場の繁殖休止期の個体を 28℃ の加温条件下で飼育したところ、夏場と同様の繁殖活動がみられたことから、ガタヅキの繁殖期は季節的な水温の上昇に誘導されるものとみなされた。また、飼育実験では本種の繰り返し行われる繁殖の周期は約 20 日間であった。野外でのガタヅキの生息密度は、繁殖期後に大きく増加し、多摩川では最大で 100 cm² あたり 1,500 個体を超えるような高密度での生息が認められた。ガタヅキは大型の幼生を生産する卵胎生種であるため、比較的幼生の加入成功率が高く、また幼生の分散能が低いことから親と同所での高密度の生息状況が生じやすいものと考えられる。塩分耐性実験の結果、ガタヅキは広塩性であり、環境の変化が激しい汽水域においても個体群の維持が可能である。河口域におけるガタヅキの分布には偏在傾向がみられるが、これに関しては底質性状の変化や攪乱からの避難場所の有無が本種の生息に影響していることが推測される。近年になって確認報告が増えたことから、ガタヅキは外来種ではないかとの疑いもあるが、本種は微小なため発見が容易ではないなどから、現時点では在来の個体群である可能性も否定できない。

謝辞: 岡山大学農学部福田宏准教授には、大森のベントスモニタリング調査で不明種として出現したガタヅキを同定していただき、本研究に有益となる知見・資料を多数紹介していただきました。また、岡本正豊様には貴重な資料・サンプル等を提供していただきました。ここに深く御礼申し上げます。東海大学海洋学部海洋生物学科の田中彰教授には電子顕微鏡撮影時にご指導をいただきました。同研究科の赤川泉教授には英文等の表現に有益な助言をいただきました。東海大学海洋学部海洋生物学科木村研究室の江澤増美氏、長沼美穂氏にはサンプリングとその後のソーティングに多大な協力をいただきました。ここに感謝申し上げます。また、本論の取りまとめに有益なご指摘、コメント等をいただいた 2 名のレフェリーに感謝申し上げます。

引用文献

- Chanley, P. and M. Chanley 1980. Reproductive biology of *Arthritica crassiformis* and *A. bifurca*, two commensal bivalve molluscs (Leptonacea). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 14: 31-43.

- Furota, T., T. Sunobe and S. Arita 2002. Contrasting population status between the planktonic and direct-developing Batillariid snails *Batillaria multiformis* (Lischke) and *B. cumingi* (Crosse) on an isolated tidal flat in Tokyo Bay. *Venus: journal of the Malacological Society of Japan*, 61: 15–23.
- 環境省 2012. 第4次レッドリスト. http://www.biodic.go.jp/rdb/rdb_f.html
- Lützen, J. and T. Takahashi 2003. *Arthritica japonica*, sp. nov. (Bivalvia: Galeommatoidea: Leptonidae), a commensal with the pinnotherid crab *Xenophthalmus pinnotheroides* White, 1846. *The Yuriyagai*, 9: 11–19.
- 中瀬浩太・金山 進・木村賢史・山本英司 2008. 都市内湾域に再生された浅場・干潟の環境モニタリング. 海洋開発論文集, 24: 765–770.
- 中瀬浩太・金山 進・木村賢史・上野淳一・石橋克己 2010. 都市内湾域の人工干潟水域における水質環境と生物に関するモニタリング. 海洋開発論文集, 26: 729–734.
- 日本ベントス学会 (編) 2012. 干潟の絶滅危惧動物図鑑—海岸ベントスのレッドデータブック, 東海大学出版会, 秦野, 285 pp.
- 岡本正豊 2012. 微小二枚貝コハギガイの千葉県4河口における棲息状況, 岡本正豊, 柏, 44 pp.
- Ponder, W. 1965. The biology of the genus *Arthritica*. *Transactions of the Royal Society of New Zealand Zoology*, 6: 75–86.
- 佐藤慎一・多留聖典・福田 宏・多々良有紀 2010. 2009年度軟体動物多様性学会夏季例会 (南三陸) 報告. *Molluscan Diversity*, 1: 54–60.
- Suzuki, T. and S. Kosuge 2010. Description of a new species of *Lasaea reikoeae* Suzuki & Kosuge n. sp. from estuary area of Edogawa River, Tokyo Bay (Bivalvia, Erycinidae). *Bulletin of the Institute of Malacology Tokyo*, 3: 147–148.
- Wells, F. E. and T. J. Threlfall 1982a. Density fluctuations, growth and dry tissue production of *Hydrococcus brazieri* (Tenison Woods, 1876) and *Arthritica semen* (Menke, 1843) in Peel Inlet, Western Australia. *Journal of Molluscan Studies*, 48: 310–320.
- Wells, F. E. and T. J. Threlfall 1982b. Reproductive strategies of *Hydrococcus brazieri* (Tenison Woods, 1876) and *Arthritica semen* (Menke, 1843) in Peel Inlet, Western Australia. *Journal of the Malacological Society of Australia*, 5: 157–166.