広島県の主要産地（江田島市、竹原市）における絶滅危惧種カブトガニの生息状況

Occurrence of endangered tri-spine horseshoe crab in Etajima and Takehara Cities of Hiroshima Prefecture, western Japan

大塚 攻^{1),*}・西原直久²⁾・平山良太²⁾・田中隼人¹⁾・近藤裕介¹⁾・斉藤英俊³⁾・清水則雄⁴⁾・富川 光⁵⁾・飯田 健¹⁾・米谷まり¹⁾¹⁾広島大学大学院生物圏科学研究科附属瀬戸内圏フィールド科学教育研究センター竹原ステーション. 〒725-0024 竹原市港町 5-8-1²⁾大柿自然環境体験学習交流館「さとうみ科学館」. 〒737-2214 江田島市大柿町深江 1073-1³⁾広島大学大学院生物圏科学研究科. 〒739-8528 東広島市鏡山 1-4-4⁴⁾広島大学総合博物館. 〒739-8524 東広島市鏡山 1-1-1⁵⁾広島大学大学院教育学研究科. 〒739-8524 東広島市鏡山 1-1-1Susumu OHTSUKA^{1),*}, Naohisa NISHIHARA²⁾, Ryota HIRAYAMA²⁾, Hayato TANAKA¹⁾, Yusuke KONDO¹⁾, Hidetoshi SAITO³⁾, Norio SHIMIZU⁴⁾, Ko TOMIKAWA⁵⁾, Ken IIDA¹⁾ and Mari YONETANI¹⁾¹⁾ Takehara Station, Setouchi Field Science Center, Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University, 5-8-1 Minato-machi, Takehara, Hiroshima 725-0024, Japan²⁾ Satoumi Science Museum, 1073-1 Fukae, Ogaki-cho, Etajima, Hiroshima 737-2214, Japan³⁾ Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University, 1-4-4 Kagamiyama, Higashi-Hiroshima, Hiroshima 739-8528, Japan⁴⁾ Hiroshima University Museum, 1-1-1 Kagamiyama, Higashi-Hiroshima 739-8524, Japan⁵⁾ Graduate School of Education, Hiroshima University, 1-1-1 Kagamiyama, Higashi-Hiroshima, Hiroshima 739-8524, Japan

Abstract: The tri-spine horseshoe crab *Tachypleus tridentatus* is considered at risk and has been granted protection in Japan at least since the 1990s. The breeding areas in Okayama, Ehime and Saga prefectures, Japan, are protected by national and local laws, while in Hiroshima Prefecture the species has not been officially conserved by local administrations. However, its breeding has long been noticed at two sites there: Etajima and Takehara cities. We compiled data on the habitat of these two populations, using published literature, inquiries to the public, and our own research from 1999 to 2016. During the period of our investigation, breeding at Etajima City was observed only once, in July 2000. In Takehara City, a distinct recruitment of juveniles has been observed since 2015. The compiled data on this horseshoe crab in Hiroshima Prefecture confirms that juveniles up to the tenth-instar stage inhabit the mud flats and that adults appear in the habitat only during the summer, as similarly observed for populations in other regions of Japan. The Takehara population was genetically characterized with the AT-rich region of mitochondrial DNA by only one haplotype, inferring that the Seto Inland Sea populations exhibit the founder effect.

Key Words: conservation, Etajima, Hiroshima, horseshoe crab, genetic diversity, *Tachypleus tridentatus*, Takehara

はじめに

生きた化石としてよく知られるカブトガニ *Tachypleus tridentatus* (Leach, 1819) は世界に現生するカブトガニ類 4 種のうちの 1 種で、東アジア～東南アジアにかけて広く分

布する（関口 1984, 1991, 1993; 惣路 2015）。本種はカブトガニ類では最大種で、メスはオスより大型で全長 60 cm にも達する（惣路 2015）。日本では、1920 年～1930 年代までは瀬戸内海全域～九州北部において広く分布していたものの、1990 年代～現在にかけて各地の個体群は絶滅してしまい（関口 1991, 1993; 和田ら 1996; 日野 2008; 惣路 2015）、岡山県、広島県、山口県、大分県、福岡県、佐賀県、長崎県のごく限られた海域に生息するまでに激減した（関口 1993; 日野 2008; 惣路 2015）。環境省の選定する絶滅危惧 I 類に評価されており（環境省 2015）、特に瀬戸内海

Received 29 August 2016 Accepted 22 March 2017

* Corresponding author

E-mail: ohtsuka@hiroshima-u.ac.jp

個体群の絶滅が危惧されている（日本ベントス学会 2012）。1930 年には徳島県、香川県、愛媛県に分布し、1950～1960 年代では大阪府、兵庫県でも確認されていた（関口 1993; 日野 2008; 惣路 2015）。長崎県を除いて全県で絶滅危惧が最も懸念される絶滅危惧 I 類ないしは IA 類としてランク付けがされている。国が繁殖地を天然記念物に指定しているのは岡山県笠岡市（生江浜海岸は 1928 年指定、1994 年指定解除。神島水道は 1971 年追加指定）、佐賀県伊万里市（2015 年指定）の 2 箇所である（関口 1991, 1993; 惣路 2015）。愛媛県では西条市の繁殖地を 1949 年に県の天然記念物に指定している（愛媛県 2014）。長崎県では 2009 年の条例指定により種そのものを保護している（長崎県 2011）。しかし、広島県、山口県、福岡県では法的な保全措置が取られていない。

日本では 1920 年代からその学術的価値が指摘されていたが、生物多様性の重要性が近年になってようやく一般市民にも再認識されるまではカブトガニにとって受難の時代が続いたと言える。カブトガニの個体数減少の原因は、カブトガニの生活、餌場、繁殖の場を破壊し続けたことが大きな原因である（関口 1991, 1993; 中国新聞「新せとうち学」取材班 1998; 加藤 1999; 日野 2008; 惣路 2015）。過去には農業用肥料に利用されたり、家畜の餌料などに利用されたり、戦後食糧難のころは食用として地域的に利用されたこともあるとされる（関口 1991; 伊藤・伊藤 2009）。密度の高い海域では漁網などを破ることから漁師に疎まれて殺されている（関口 1991, 1993; 惣路 2015）。

近年、干潟のシンボリックな希少生物であることや生物多様性保全あるいは応用医学の観点から、国内のカブトガニ研究も活発である。特に大分県守江湾、福岡県中津湾、岡山県笠岡市における研究が多い。カブトガニの産卵場や幼生・幼体・成体の分布と物理環境との関連（清野ら 1998a, b, 2000, 2002, 2007; 前田ら 2000; 清野 2001; 和田ら 2010; 信田ら 2012; Wada et al. 2016）、行動（清野ら 1999; 渡辺ら 2013; 渡辺 2014; Wada et al. 2016）、保全方法の提言（清野・宇高 2001; 清野ら 2002, 2004; 日野 2008）、個体群の遺伝的特徴（Nishida & Koike 2009）などがある。また、カブトガニ類の血液が細菌類の内毒素への反応、所謂 LAL (*Limulus Amebocyte Lysate*), TAL (*Tachyleus Amoebocyte Lysate*) などの遺伝子レベルでの機構の詳細な研究なども行われている（例えば、Kawabata et al. 2009）。

広島県では、広島県レッドデータブック初版（広島県 1995）でカブトガニは希少種と位置づけられ、改訂された 2003 年版（広島県 2004）、2011 年版（広島県 2012）では環境省のカテゴリーに準じて絶滅危惧 I 類と分類されている。初版では生息地として、松永湾、生口島、竹原市、江田島湾が挙げられている。しかし、2003 年版では幼体の確実な生息地としては江田島湾のみとなり、1994 年には竹原市で産卵が確認されたが恒常的ではないとされている。また、県内の代表的な産卵場であった江田島湾では、

2000 年以降産卵および雌雄つがいの来遊は確認されていない（西原 2007; 平山・西原 2008, 2009）。一方、竹原市ハチ干潟（別名 ハチの干潟）では 2005 年以降（ハチ干潟調査隊 2016）からカブトガニの目撃が散発している。

広島県におけるカブトガニの出現報告は断片的であり、十分な調査も実施されてこなかった。本稿では、広島県において主要な生息地とされる江田島市および竹原市（広島県 2012）におけるカブトガニの最新の生息状況を経時的に報告する。また、竹原市ハチ干潟の個体群については遺伝子情報を瀬戸内海その他海域～九州北岸に生息する個体群と比較した。著者らは、本調査がカブトガニの生態を理解するための基礎的データを提供するだけでなく、今後の保全政策の一助となることを望む。

材料と方法

江田島市における生息状況

江田島湾は面積約 1,200 ha、干潮時には約 33.2 ha の干潟ができ（中国経済産業局 2005）、それに隣接した砂浜、小規模ではあるが 10 余りの河川が湾内に流入するなど、カブトガニの生息条件を満たした場所である（惣路 2015）。江田島湾の干潟におけるカブトガニ生息状況を明らかにするため、江田島湾最奥部の江南干潟において 2000 年 9 月、2005 年 9 月、および長瀬干潟において 2006～2016 年 3～10 月における日中の大潮干潮時刻の 1～2 時間前から干潮時刻までの間に生息調査および観察会を実施し、目視で確認した個体をカウントした（Fig. 1）。また、大柿自然環境体験学習交流館「さとうみ科学館」において、その前身の事業である「大柿町海辺の生き物調査団」の時期を含め、カブトガニ調査を含む広報活動としてニュースレターを 2000 年以降毎月 1～2 回発行してきており、江田島市内の小中学校、公民館および漁業協同組合などに配布してきた。本調査において、

Fig. 1. Study sites of the tri-spine horseshoe crab *Tachyleus tridentatus* in Hiroshima Prefecture, western Japan.

ニュースレターによってカブトガニ調査を知った江田島市民や漁業従事者から本種の情報が入るようになってきたため、実際に確認できた個体については捕獲された日時、場所および方法などの情報をデータとして含めた。生息調査や観察会において確認および市民や漁業従事者から情報提供されたカブトガニは、脱皮中の生体以外は実験室に持ち帰り、生体、死骸および脱皮殻の状態、前体幅長および外部形態（前体の前縁、歩脚、後体の縁棘）を記録し、生体および死骸には個体番号を付けた。また、カブトガニは、外部形態の特徴により、「幼体」と「成体（オス・メス）」を判別することができる。本調査では惣路（2015）に従い、最終脱皮を終えた「成体」の場合、オスは前体前縁に一對のくぼみを持ち、後体の長い縁棘は6対であるが、メスは前体前縁にくぼみはなく、後体の長い縁棘は3対であり、残りは短いという特徴を持つ。また、成体オスの場合、第1・第2歩脚の先端はハサミではなく、鉤爪のついた把持器になっている。「幼体」の場合、前体前縁部は成体メス（くぼみがない）、後体縁棘は成体オス（縁棘は6対）にみられる特徴をあわせもつことによって判断した。成長段階別の脱皮齢数と体サイズの関係については、既往文献では飼育条件下でのデータに基づいており（たとえば関口1984; 川原1984）、野外ではとくに成体サイズに近づくにしたがい個体による成長のバラツキが大きくなると思われる。本研究における脱皮齢数は、関口（1984）による前体幅長との関係から推定しているが、各脱皮齢の境界となるような個体については、前体幅長以外の前体部や後体部の長さも参考にして慎重に判断した。個体情報を記録した生体には標識として捕獲日および個体番号の明記されたプラスチック製のテープを前体部背面に瞬間接着材で貼り付けた後、再び江田島湾に放流し、再捕獲状況を記録した。

さらに、カブトガニの繁殖状況を確認するために、江田島湾最奥部の長瀬干潟および江南干潟において2000～2016年7～9月の大潮の前後数日間の夜間の満潮時刻の1～2時間前から満潮時刻までの間をライトで照らしながら目視調査を行った（Fig. 1）。

なお、これまでカブトガニの成体より若い個体が幼生（亜成体を除く）と呼ばれていたが（例えば、関口（1984））、1脱皮齢は「幼生」、それ以降は「幼体」と呼ぶことが節足動物学的には正しい。本稿ではこの考えを踏襲した。

竹原市における生息状況

竹原市ハチ干潟（Fig. 1）は竹原市竹原町南に位置する河口干潟で面積が約22 haである（ハチ干潟調査隊2016）。広島藩が竹原港の土砂による埋没を防ぐことと塩田開発のために賀茂川の流路を1742年から32年間の工期をかけて現在の位置に河口を変更し（「賀茂川の瀬替え」と呼ばれる）（竹原市2015）、それ以降の河川と海の相互作用によってハチ干潟が形成されていった。

竹原市ハチ干潟潮間帯において、2015年9月13日（調

査参加人数：3名：広島大学大学院生物圏科学研究科附属瀬戸内圏フィールド科学教育研究センター竹原ステーション（以後、竹原ステーションと略）所属教員・学生）、14日（3名：竹原ステーション所属教員・学生）および2016年2月25日（7名：竹原ステーション所属教員・学生）、4月22日（8名：竹原ステーション所属教員・学生）に幼体の有無、密度、成長段階組成を調査した。2015年9月にはカブトガニの生息密度は、カブトガニが生息したおよその場所をGoogle earth（version 7.1.5.1557）の距離測定ツールを使って正方形とみなして面積を求め、その場所で確認した全個体数を除して算出した。より正確な密度を算出するために、2016年4月22日には生息密度を算出するために携帯用GPS（m-241, Holux Technology, Inc.）を用いて生息域外周を測定し、その範囲の中で目視観察できる全個体を採取した。採取した個体の全長、前体幅長をノギスで測定後、電子天秤（PB602-S, Mettler-Toledo International Inc.）で湿重量を現場で測定した。測定後は元の生息場所へ放流した。2015年9月と2016年4月に測定したカブトガニの前体幅長、湿重量については有意水準 $\alpha=0.05$ とし、R software（version 3.0.1）を用いてMann-Whitney *U*-testによって平均値を比較した。また、2015年9月と2016年4月に観察したカブトガニについて成長段階組成（関口（1984）による1～17脱皮齢を識別）を比較するためにjs-STAR（version 2.9.9）により χ^2 検定および残差分析を行った。2015年9月および2016年4月の観測日以外に、カブトガニの幼体及び成体の出現の確認（個体サイズ、生息密度の測定は実施していない）は、2015年7月31日（48名：賀茂川流域環境保全事業参加者）、2016年7月21日（3名：竹原ステーション所属教員・学生）、8月5日（6名：竹原ステーション所属教員・学生）に同場所で行った。また、生息環境の調査として幼体の生息地2地点において、表層から深さ約3 cmまでの底質を約150 ml採取した。採取した底質は乾燥オープン（FS-405, Advantec, Inc.）を120℃に設定して3日間かけて乾燥後、直径が4.000, 2.000, 1.000, 0.500, 0.250, 0.125 mmのふるいを用いて粒度を測定し、中央粒径値を算出した。

竹原市で発見されたカブトガニ成体には外部共生生物が見られたが、これらは西村（1995）、Chan et al.（2009）を参照して同定した。

竹原市の個体群の遺伝的特徴

2016年4月22日の調査で竹原市ハチ干潟潮間帯から得られた10個体（前体幅長3.96～4.40 cmの幼体）の後体縁棘からそれぞれ約1 mm角の組織を採取し、DNA抽出を行った。DNA抽出にはDNeasy Blood and Tissue Kit（Qiagen, USA）を用い、方法はキット推奨のプロトコルに従った。PCR反応液は、KOD FX Neo（TOYOBO, 大阪）0.5 μ L, 2×Buffer for KOD FX Neo 12.5 μ L, 2 mM dNTP 5 μ L, プライマー（Forward, Reverse）各1 μ L（5 pmol）、滅

菌蒸留水 4 μ L, DNA テンプレート 1 μ L の計 25 μ L とした。

プライマーは、Nishida & Koike (2009) によってミトコンドリア遺伝子の AT リッチ反復配列部分をターゲットに設計された HC-mt12sl.hc (5'-GTCTAACC GCGGTAGCTG-GCACAATTTTG-3') と HC-mtRGl1.hc (5'-TTTTAGTGTA-AAGGCACATTGAATTTTG-3') を用いた。また、PCR 条件は Nishida & Koike (2009) に従った。得られた PCR 産物は FastGene Gel/PCR Extraction Kit (日本ジェネティクス, 東京) を用いて精製した後、DNA 塩基配列解析サービス (マクロジェン・ジャパン, 京都) に委託して塩基配列を決定した。

Nishida & Koike (2009) は、北九州～瀬戸内海西部に生息しているカブトガニの個体群の遺伝的集団構造をミトコンドリア遺伝子の AT リッチ反復配列部分 (369 bp) を用いて解析し、認識した計 7 ハプロタイプをそれぞれ AT1～AT7 とした。本研究では、竹原市ハチ干潟産のカブトガニが AT1～AT7 と同一かもしくは他のハプロタイプをもつかどうかを調べた。

なお、これらの個体については組織採取後、傷口を 99.5% エタノールで消毒して経過を 30～88 日間みたが、死亡する個体はなかった。

結 果

江田島市における生息状況

江田島では、1999～2016 年の調査期間に脱皮中の 4 個体を除く 77 個体を採集した (Fig. 2; Table 1)。年別にみると、2006 年までにカブトガニの生息が確認されたのは、沖合の漁網に掛かった計 13 個体であり、潮干狩りや海水浴客による干潟での確認例は 1 個体のみであった。2007 年と 2008 年は確認例が多く、干潟における生息調査や観察会によって計 47 個体が見つかったほか、潮干狩りや海水浴客によって計 4 個体、漁網に掛かった計 3 個体が確認された。2009～2016 年の期間は、カブトガニの確認例が少なく、長瀬干潟における生息調査や海水浴客として江南干潟における潮干狩り客によって計 5 個体、および漁

Fig. 2. Composition of carapace width of the tri-spine horseshoe crab *Tachypleus tridentatus* collected from Etajima Bay, Etajima City, Hiroshima Prefecture during 1999 to 2016.

Table 1. Collection data of tri-spine horseshoe crab *Tachypleus tridentatus* collected from Etajima City.

Collection year	Collection methods* ¹	Total number of investigations	Mean number of investigators	Number of horseshoe crabs				Exuviae
				Live		Dead		
				Juvenile	Adult	Juvenile	Adult	
1999	Offshore collecting by fisherman	1	1	1	0	0	0	0
2000	Offshore collecting by fisherman	3	1	0	3	0	0	0
	Intertidal collecting by clam digger, sea bather or citizen	1	1	0	1	0	0	0
	Intertidal observation meeting* ²	1	41	0	0	0	0	0
2001	Offshore collecting by fisherman	7	1	0	8	0	0	0
2002	Offshore collecting by fisherman	4	1	2	2	0	0	0
2003	No collecting	0	0	0	0	0	0	0
2004	Intertidal collecting by clam digger, sea bather or citizen	1	6	0	0	0	1	0
	Offshore collecting by fisherman	4	1	0	4	0	0	0
2005	Intertidal collecting by clam digger, sea bather or citizen	1	1	0	0	0	0	1
	Intertidal observation meeting* ²	1	19	0	0	0	0	0
2006	Intertidal observation meeting	1	15	0	0	0	0	18
2007	Intertidal collecting by clam digger, sea bather or citizen	4	3	2	0	0	0	3
	Intertidal observation meeting	4	24	10	1	0	0	0
	Intertidal sampling	9	1	4* ³	4	2	0	21
	Offshore collecting by fisherman	2	1	1	3	0	0	0
2008	Intertidal collecting by clam digger, sea bather or citizen	3	1	2	0	1	0	0
	Intertidal observation meeting	1	14	0	2	0	0	0
	Intertidal sampling	18	1	19	14	3	0	4
	Offshore collecting by fisherman	4	1	2	2	0	0	0
2009	Intertidal collecting by clam digger, sea bather or citizen	2	1	1	1	0	0	0
	Intertidal observation meeting	1	15	0	0	0	0	0
	Intertidal sampling	10	3	2	3	0	0	1
2010	Intertidal sampling	12	1	0	0	0	0	1
2011	Offshore collecting by fisherman	3	1	0	2	0	1	0
	Intertidal collecting by clam digger, sea bather or citizen	1	5	0	1	0	0	0
	Intertidal sampling	10	1	0	0	0	0	0
2012	Offshore collecting by fisherman	1	1	0	0	0	0	1
	Intertidal sampling	4	2	1	0	0	0	0
2013	Intertidal collecting by clam digger, sea bather or citizen	1	1	0	0	0	1	0
	Intertidal sampling	6	3	0	0	0	0	0
2014	Intertidal sampling	6	2	0	0	0	1	0
2015	Intertidal sampling	4	3	0	0	0	0	0
2016	Offshore collecting by fisherman	3	1	0	3	0	0	0
	Intertidal sampling	19	1	0	0	0	0	0

*¹ Intertidal collecting by clam digger was done at Kounan, and other intertidal data were obtained from Nagase, excluding intertidal observation meeting in 2000 and 2005.

*² Intertidal observation meeting was done at Kounan in 2000 and 2005.

*³ Four individuals were under exuviation.

業従事者の情報提供により漁網に掛かった計4個体が確認された。

確認されたカブトガニは、外部形態によって幼体40個体（前体幅長：3.5～24.7 cm）、成体オス29個体（前体幅長：21.0～25.0 cm）および成体メス8個体（前体幅長：24.0～26.5 cm）に区分された（Fig. 2）。前体幅長10.5 cm以下の幼体は4個体と少なかったが、このうち前体幅長

5.1 cmの個体は2007年5月1日、前体幅長8.1 cmの個体は2008年4月6日および10.5 cmの個体は2008年4月8日にそれぞれ江南干潟における潮干狩り客によって発見された。また、最も小型の前体幅長3.5 cmの個体は2012年8月31日に確認された。また、前体幅長から脱皮齢数を推定すると、江田島湾で確認されたカブトガニは8～17脱皮齢に相当した（Fig. 3）。

Fig. 3. Composition of individual instars of the tri-spine horseshoe crab *Tachypleus tridentatus* collected from Etajima Bay, Etajima City, Hiroshima Prefecture during 1999 to 2016. Instars defined by Sekiguchi (1984).

2016年に確認された3個体を除くカブトガニの生体74個体に標識を貼り付けて再び江田島湾に放流した結果、20個体がのべ53回再捕獲された (Table 2)。再捕獲された個体はすべて湾内での記録であり、湾外からの発見例はなかった。再捕獲日については、湾の沖合では5~7月および9~11月、長瀬干潟では5~8月に集中していた。最も再捕獲された期間が長かったNo. 37の個体は、2007年9月27日に長瀬干潟で成体オス (前体幅長23.0 cm) として初めて記録され、その後2009年7月6日および2014年6月15日に再捕獲された。また、No. 5の個体は、2000年11月19日に江田島湾で漁網により成体メス (前体幅長26.0 cm) として初めて記録され、その後2001年11月10日に再び湾内で漁網に掛かったところを確認され、最後に2004年11月10日に江田島小学校護岸に流れついた死骸として記録されていた。

カブトガニの繁殖状況について、調査期間中、カブトガニの来遊つがい、もしくは産卵を確認できたのは、2000年7月31日 (夜) の1回のみであり、他の調査日ではいずれも確認されなかった (Table 3)。

竹原市における生息状況

2015年、2016年の調査によって出現個体の時期、脱皮齢、生息密度などの知見が明らかになった。2016年4月において46個体の幼体、2015年7月には成体雌雄つがい1組、2016年7~8月には成体雌雄つがい2組と単独成体メス1個体が確認されるに至る。2015年7月31日、雌雄つがい1組は河口から約200 m離れたコアマモの繁茂する泥場で発見された。2016年7月21日、8月5日に確認された雌雄つがい2組はアマモが茂る潮間帯下部 (河口から約330 m) と幼体が生息する潮間帯の比較的上部 (河口から約100 m) から発見された。単独成体メスは2016年

Table 2. Recaptured data of tri-spine horseshoe crab *Tachypleus tridentatus* at Etajima City.

Individual Number	Collection date	Carapace width (cm) sex	Collecting zone	Notes
No. 5	2000 1119	26.0 ♀	Offshore of Etajima Bay	
	2001 1110		Offshore of Etajima Bay	
	2004 1110		Offshore of Etajima Bay	Dead specimen
No. 6	2001 0319	23.0 ♂	Offshore of Etajima Bay	
	0606		Offshore of Etajima Bay	
	1013		Offshore of Etajima Bay	
No. 7	2002 0628		Offshore of Etajima Bay	
	2001 0515	24.4 ♂	Offshore of Etajima Bay	
	0901		Offshore of Etajima Bay	
No. 12	2002 0707		Offshore of Etajima Bay	
	2005 0722	24.7 ♀	Offshore of Etajima Bay	
No. 16	1006		Offshore of Etajima Bay	
	2007 0501	23.0 ♂	Intertidal zone of Nagase	
No. 18	2008 0815		Offshore of Etajima Bay	
	2007 0501	22.0	Intertidal zone of Nagase	
No. 20	2008 0909		Intertidal zone of Nagase	Dead specimen
	2007 0501	19.0	Intertidal zone of Nagase	
No. 22	2008 0507		Intertidal zone of Nagase	
	0604		Intertidal zone of Nagase	
	0605		Intertidal zone of Nagase	
	0703		Intertidal zone of Nagase	Dead specimen
	2007 0531	20.0	Intertidal zone of Nagase	
No. 26	2008 0604		Intertidal zone of Nagase	
	0916		Intertidal zone of Nagase	Dead specimen
No. 27	2007 0811	23.0	Intertidal zone of Nagase	Under exuviation
	2008 0521		Intertidal zone of Nagase	
No. 29	2007 0811	23.1	Intertidal zone of Nagase	Under exuviation
	2009 0620		Intertidal zone of Nagase	
No. 30	2007 0829	24.0 ♂	Intertidal zone of Nagase	
	2009 0424		Intertidal zone of Nagase	
	2011 1125		Offshore of Etajima Bay	
No. 37	2007 0829	24.0 ♂	Intertidal zone of Nagase	
	2008 0701		Intertidal zone of Nagase	
	2011 1003		Offshore of Etajima Bay	
No. 43	2007 0927	23.0 ♂	Intertidal zone of Nagase	
	2009 0706		Intertidal zone of Nagase	
	2014 0615		Intertidal zone of Nagase	Dead specimen
No. 50	2008 0526	22.6 ♂	Offshore of Etajima Bay	
	0620		Intertidal zone of Nagase	
No. 57	2008 0605	22.8 ♂	Intertidal zone of Nagase	
	0830		Intertidal zone of Nagase	
No. 65	2008 0620	22.8 ♂	Intertidal zone of Nagase	
	0830		Intertidal zone of Nagase	
No. 66	2008 0716	21.7	Intertidal zone of Nagase	
	2009 1202		Offshore of Etajima Bay	
No. 68	2008 0716	22.7	Intertidal zone of Nagase	
	2009 0709		Intertidal zone of Nagase	
No. 70	2008 0829	23.3 ♂	Intertidal zone of Nagase	
	2009 0527		Intertidal zone of Nagase	
	0904		Offshore of Etajima Bay	
No. 70	2009 0427	24.5 ♂	Intertidal zone of Nagase	
	0818		Intertidal zone of Nagase	
	2011 0103		Offshore of Etajima Bay	Dead specimen

8月5日にアマモが茂る潮間帯下部 (河口から約290 m) で発見された。

2015年9月に記録したカブトガニの成長段階組成、生息密度などのデータは以下のようである。幼体は河口東西周辺の干潟に集中しており、沖合のアマモ場などでは確認することができなかった。2015年9月13、14両日に調査

Table 3. Records of reproductive activity of the horseshoe crab observed in intertidal zone of Nagase and Kounan, Etajima Island.

Collection year	Total number of investigations	Mean number of investigators	Number of pairs
2000	4	13	1
2001	11	6	0
2002	7	3	0
2003	4	4	0
2004	3	1	0
2005	7	1	0
2006	0	0	0
2007	2	4	0
2008	7	2	0
2009	2	2	0
2010	1	3	0
2011	1	2	0
2012	2	2	0
2013	1	2	0
2014	2	2	0
2015	1	2	0
2016	7	2	0

した結果では賀茂川河口東西のおおよそ $60 \times 60 = 3,600 \text{ m}^2$ の潮溜まりのある範囲にそれぞれ幼体が東側 21 個体、西側 18 個体確認されたので、密度は $0.58 \text{ 個体}/100 \text{ m}^2$ 、 $0.50 \text{ 個体}/100 \text{ m}^2$ であった。また、この調査時に捕獲したカブトガニ幼体の前体幅長、湿重量組成を Figs. 4, 5 に示す。最小前体幅長は 2.03 cm 、最大前体幅長は 5.05 cm 、平均 $2.87 \pm 0.56 \text{ cm}$ ($N=39$) であった。また、湿重量は $0.82 \sim 10.34 \text{ g}$ の範囲であり、平均は $2.43 \pm 1.64 \text{ g}$ ($N=39$) であった。2015 年 7 月 31 日に観察された成体雌雄 1 つがいについてはサイズを正確には計測していないが、ほぼ完全に掘り出したオスは全長約 50 cm 以上に達し、完全に泥から掘り出さなかったメスはさらに大型であった。

2016 年 2 月 25 日干潮時 (1530~1630) に同場所をくまなく調査したが、幼体、成体ともに底質表面上には発見できなかった。

2016 年 4 月 22 日には干潟において幼体が再び発見されたが、この時の海表面水温は約 15°C であった。幼体は河口東側の潮溜まりのある範囲 ($2,118.2 \text{ m}^2$) に 29 個体、西側 (79.1 m^2) で 14 個体発見することができた。このため、生息密度はそれぞれ $1.37 \text{ 個体}/100 \text{ m}^2$ 、 $2.06 \text{ 個体}/100 \text{ m}^2$ となった。これら幼体が生息している 2 箇所の底質表面付近の中央粒径値は 0.15 mm および 0.27 mm であった。2016 年 4 月に捕獲したカブトガニ幼体の前体幅長、湿重量の組成を Figs. 4, 5 に示す。生息密度を算出した潮溜まりから数十 m 離れた場所から発見された 3 個体も含めた全 46 個体の最小前体幅長は 1.60 cm 、最大前体幅長は 5.22 cm 、平均 $3.36 \pm 0.93 \text{ cm}$ であった。また、湿重量は $0.30 \sim 12.05 \text{ g}$ の範囲であり、平均は $4.09 \pm 2.47 \text{ g}$ ($N=46$) であった。2015 年 9 月に捕獲した個体と比較して前体幅長、湿重量ともに増加している (前体幅長: U 値 = 560.0, 湿重量: U

値 = 552.5, $p < 0.01$)。また、成長段階の組成についても 2015 年 9 月と 2016 年 4 月では異なり (χ^2 値 = 32.6, d.f. = 6, $p < 0.01$)、2016 年 4 月に観察したカブトガニでは 2015 年 9 月に比べて、7 脱皮齢の割合が低く、8, 9 脱皮齢の割合が高くなった (残差分析, $p < 0.05$)。2016 年 7 月 21 日、8 月 5 日にそれぞれ成体雌雄 1 つがいが発見された。これらの前体幅長 (前者: メス 23.6 cm , オス 20.6 cm ; 後者: メス 27.1 cm , オス 20.7 cm) であった 2016 年 8 月 5 日に発見された単独成体メスの前体幅長は 23.3 cm であった。また、後者のメスにはカニエラエボシ *Octolasmis cf. neptuni* (MacDonald, 1869) (遊佐 私信) の外部共生が見られた。さらに、後者のつがい両個体の前体部腹側、歩脚基部、蓋板裏側からカブトガニウズムシ *Ectoplana limuli* (Ijima & Kaburaki, 1916) が多数発見された。

竹原市の個体群の遺伝的特徴

本研究で得られた竹原市ハチ干潟の個体群では、解析した 10 個体全てが瀬戸内海西部に優占的にみられるハプロタイプ AT1 (Nishida & Koike 2009) を持つことが明らかとなった。なお、計 10 個体から得られた塩基配列は GenBank accession numbers: MF511092-MF511101 として国際塩基配列データベース (INSD) に登録された。

考 察

江田島市における生息状況

江田島では、1999~2016 年の調査期間に合計 77 個体のカブトガニを確認した。確認された個体数は、2006 年までの期間には 0~4 個体/年であったが、2007 年と 2008 年にはそれぞれ 23 個体/年および 31 個体/年と多くなり、2009~2016 年は 0~3 個体/年と少なくなっていた。笠岡湾における調査によると、カブトガニは孵化後に浮遊期を持たず、成体の行動範囲はほとんどの場合、湾周辺の 5 km の範囲内にあるとされている (惣路 2015)。後述するように江田島湾での標識放流調査において、再捕獲情報はすべて湾内からのものであり、湾外からの記録はなかった。加えて著者らの知る限り、本調査開始以降に他海域からの人為的なカブトガニの移入情報もない。これらのことを考慮すると、江田島湾のカブトガニの個体数変動は、湾内外からの移出入による影響の可能性は低く、湾内における産卵とその後の生残が影響していると考えられる。また、1999~2016 年の調査期間中にカブトガニの来遊つがい、もしくは産卵を確認できたのは、2000 年 7 月の 1 回のみであった。他海域の年間来遊つがい数は、福岡県津屋崎沿岸 (2005~2008 年) の 40~139 つがい (和田ら 2010)、福岡県曾根干潟 (1995~2013 年) の 24~1,581 つがい (林 2015) と報告されており、江田島湾における繁殖状況は、加入という観点からみると危うい状況にあることが示唆される。他地域と比べて調査回数の不足は否めないが、江田

島湾内の確認個体数が2007年と2008年を除くと0~4個体/年と少ないことや再捕獲個体を含んでいること、さらには2007年および2008年に多くの個体を確認することができた長瀬海岸（定点調査場所）において、ここ数年、個体を確認できていないことなどを考えると、現在の湾内に生息するカブトガニの個体数は極めて少ないと推測される。

惣路（2015）の室内飼育の記録によると、カブトガニの成長は、オスの場合13年で15回の脱皮をして16脱皮齢で成体になり、メスの場合14年で16回の脱皮をして17脱皮齢で成体になるとされている。江田島湾で確認されたカブトガニの成長段階別の脱皮齢数と体サイズの間をみると、15脱皮齢までの幼体23個体（前体幅長：3.5~21.0 cm）、16脱皮齢幼体17個体（前体幅長：21.5~24.7 cm）および成体オス（16脱皮齢）29個体（前体幅長：21.0~25.0 cm）、成体メス（17脱皮齢）8個体（前体幅長：24.0~26.5 cm）に区分された。このようにメスはオスよりも最終脱皮までの脱皮回数が1回多いため（惣路2015）、16脱皮齢幼体と成体オス（16脱皮齢）の前体幅長の範囲と重複する現象が起こるが、16脱皮齢幼体は最終脱皮後に成体メスになるものと推測された。なお、16脱皮齢幼体の最大前体幅長個体（No. 32：前体幅長24.7 cm）は16脱皮齢幼体の中でも比較的大型の個体であるため、成体メスの小型個体（Nos. 11, 75：前体幅長24.0 cm, No. 12：前体幅長24.7 cm）と前体幅長が逆転または重複する現象が起きている。また、2007~2008年に確認された10~13脱皮齢の3個体は、孵化後7~10年の個体と推定されており、2000年7月の産卵後に孵化して成長した幼体である可能性が高い。2013年の干潟調査により確認された8脱皮齢の1個体は、孵化後4~6年の大きさであることから、2000年以降も江田島湾内で産卵が行われたことを示唆するものである。したがって、今回の調査期間中に確認されたカブトガニは、15~16脱皮齢幼体・成体の世代（1990年代後半産）、10~13脱皮齢幼体の世代（2000年代前半産）、8脱皮齢幼体の世代（2000年代後半産）、少なくとも3つの異なる時期に産卵・孵化した個体群が含まれる可能性が示唆された。

本調査において、標識を貼り付けて再び江田島湾に放流されたカブトガニ74個体の中で、20個体が湾内で再捕獲された。最も再捕獲された期間が長かったNo. 37の個体は、2007年9月に長瀬干潟で成体オスとして初めて記録され、その後2009年7月および2014年6月に再捕獲された。したがって、カブトガニは最終脱皮を終えて成体になってから少なくとも7年は生存していることがわかった。カブトガニの成体がどの程度生残できるかについては情報が少ない。伊万里湾における成体の標識調査によって3年は生存することが確認されている（関口1991）。寿命は数十年とも言われているが、科学的根拠に乏しい（日野2008）。今後、寿命と総産卵回数や総産卵数などに関連する調査がなされるべきである。

カブトガニの生活史について、潮間帯で産卵後に孵化した幼生は、脱皮を繰り返しながら前体幅長7 cmになる幼体まで成長し、その後は生活場所を潮下帯へ移動させること、および最終脱皮齢に近い幼体や成体は水温18℃以上になると浅場へと移動し始めると考えられている（関口1984; 川原1982, 1984）。また、笠岡湾におけるカブトガニ成体にロガーを装着した行動追跡調査によると、10月または11月から5月の間は水深10 m未満の浅海底で休眠することが明らかになっている（惣路2015）。江田島湾において、少なくとも13脱皮齢以上のカブトガニは、5月下旬には干潟で確認できるようになり、10月以降は生体や死骸、脱皮殻のいずれも確認できなくなることや、標識放流個体の再捕獲情報が湾の沖合では5~7月および9~11月、干潟では5~8月に集中していたことから、定点調査地である長瀬干潟でみられたカブトガニの挙動変化は、関口（1984）および川原（1982, 1984）によって示唆されている成長段階による生息場所の変化を示したものかもしれない。

竹原市における生息状況

本調査によって竹原市ハチ干潟では4~10脱皮齢カブトガニ幼体が発見されたことから産卵がここ数年連続して行われていると推測できる。ハチ干潟で発見された最長齢の10脱皮齢は5歳齢と推測されているので（川原1982; 和田ら2008）、2011年以降に産卵が連続して行われていたと推定される。

本調査以前の生息状況については過去の文献である程度判明した。竹原市では、カブトガニの成体は1950~1960年代には多産し、1970年代には激減したことが清瀬

Fig. 4. Relationships between carapace widths and instars of individuals of the tri-spine horseshoe crab *Tachypleus tridentatus* collected from Hachi Estuary at Takehara City, Hiroshima Prefecture on 13, 14 September 2015 (upper) and 22 April 2016 (lower). Instars defined by Sekiguchi (1984).

Fig. 5. Relationships between wet weight and instars of individuals of the tri-spine horseshoe crab *Tachypleus tridentatus* collected from Hachi Estuary at Takehara City, Hiroshima Prefecture on 13, 14 September 2015 (upper) and 22 April 2016 (lower). Instars defined by Sekiguchi (1984).

(1994) によって明らかになっている。1980年代は比較的安定していた(清瀬 1994)。ハチ干潟より約3 km 西方に位置し、以前から産卵場になっていることが指摘されていた吉名町では1993年に産卵が確認され、1998年には全長5 cmの幼体(7脱皮齢)が発見されており(中国新聞 1998)、さらに筆頭著者らも2001年6月23日、幼体複数個体を同所で確認している(大塚・森廣 未発表)。また、1993年以降(年代特定できず)、ハチ干潟～吉名の沖合ではさし網に多くの成体が掛かっていたと漁師の証言があり、竹原市沖合にある生野島、大崎上島でも生息していたという(湯浅 1993)。最近では、ハチ干潟では2005年に成体雌雄つがいが市民によって発見されたが(ハチ干潟調査隊 2016)、その後しばらく出現記録は途絶えた。再度、2013年10月に幼体発見の記録がある(Oh! 素晴らしい企画 2016)。

本調査におけるハチ干潟に出現した幼体は、関口(1984)に従うと、2015年9月は5～9脱皮齢、2016年4月は4～10脱皮齢(Figs. 4, 5)に相当する。ハチ干潟では冬眠前後を比較すると前体幅長、湿重量ともに後者が増加しており(Figs. 4, 5 参照)、越冬から目覚めた直後から摂食して脱皮、成長が開始されると推定される。ハチ干潟における幼体および成体つがいの季節的出現は九州の杵築湾(川原 1982, 1984)、津屋崎干潟(和田ら 2008)、曾根干潟(林 2015)での野外観察結果とよく一致する。つまり、幼体は春～秋に干潟の底質表面上に出現し、成体つがいは7～8月に干潟に産卵のために出現するというパターンである。また、冬には成体は江田島市同様に潮下帯に移動、幼

体は底質中に埋没して越冬すると考えられる。竹原市周辺の海表面水温は最低約10℃なので10～15℃以下では幼体は底質中に潜りこんでいると考えられる。

今回のハチ干潟の調査において、幼体が分布する場所の底質の中央粒径値は0.15 mm および0.27 mm であった。この値は、曾根干潟において幼体を観測した地点での1995年～2013年の間の平均中央粒径値0.067 mm(自然環境定量評価研究会 2014)と比較するとやや粗い。大分県守江湾においてカブトガニの成体の産卵に適した底質の中央粒径値のレンジは0.4～1.0 mm、平均0.7 mmと判明している(清野ら 2000)。したがって、カブトガニの成体が産卵し、さらに幼体が生育する干潟には幅広い粒径を持った底質が必要であることがわかる。

カブトガニが日本各地で絶滅危惧種と選定されているので、宿主特異性の高いカブトガニウズムシも岡山県、福岡県では同様に絶滅危惧種とされている(岡山県 2009; 福岡県 2014)。竹原市ハチ干潟における今回の調査では、本種はカブトガニ幼体には全く寄生が見られず、成体のみに寄生が確認された。今後、生物多様性保全の観点から宿主の成長段階別に寄生状況や生活史の詳細なデータを収集する必要がある。

竹原市の個体群の遺伝的特徴

Nishida & Koike (2009) による日本産カブトガニのミトコンドリア遺伝子ATリッチ反復配列部分の解析の結果、ハプロタイプ多様性は九州西岸で最も高く、瀬戸内海西部に位置する山口湾、和間干潟では低いことを明らかにした。広島県、岡山県の個体群はさらに瀬戸内海中央部に生息しているため、遺伝的多様性は瀬戸内海西部の個体群と類似すると推測される。実際に、本研究で得られた竹原市ハチ干潟の個体群では、解析した10個体全てが瀬戸内海西部2地点に優占的にみられるハプロタイプ(AT1: Nishida & Koike 2009 参照)を持つことが明らかとなった。これは、祖先集団の一部が地質学的には比較的最近の完新世になって九州北部から瀬戸内海に進出していったというNishida & Koike (2009)の仮説(創始者効果)とは矛盾しない結果となった。

本研究では10個体の遺伝子配列を決定したが、これはNishida & Koike (2009)の解析で用いられた一地点ごとの個体数(7～69)と比較してもサンプルサイズが著しく少ないわけではない。今後、広島県竹原市ハチ干潟産のカブトガニについて追加の遺伝子解析を行うとともに、ハチ干潟よりも東部に生息する個体あるいは過去に生息した天然個体群の標本の遺伝子解析が行われることによって、日本産カブトガニの生物地理がより明らかになると期待される。

ま と め

今回の広島県におけるカブトガニ調査によって、(1) 近年

の新規加入そしておそらく産卵活動は竹原市ハチ干潟で明確であるものの、産卵つがいは毎年数ペアという小規模であること、(2) 江田島市では幼体が極めて少ないことから産卵、新規加入は稀か全く起こっていない状態と推測される。

広島県の生息地のみならず西日本に産するカブトガニの保全は喫緊の課題である。地域個体群の絶滅を防ぐためには、カブトガニの生息状況のモニタリングを継続することはもとより、全成長段階の生息環境、行動、生殖などに関する長期的な科学的データの蓄積、さらにそれに基づく公的法規制の施行が必要であろう。もう1つの柱としては研究者、一般市民、保護団体、行政者が連携、一致結束して息の長い保全活動を実施していくことであり、関口(1993)が強調するように生息地周辺の住民の保全に対する熱意が最も重要である。

謝辞：本研究は公益財団法人福武財団「瀬戸内海文化研究・活動支援助成」によって行われたのでここに感謝を記す。本研究は笠岡市立カブトガニ博物館惣路紀通氏、福山大学渡辺伸一准教授、日本カブトガニを守る会福岡支部の林修氏、高橋俊吾氏、北九州市立自然史・歴史博物館の武石全慈博士、下村通博博士、九十九水族館の岩岡千香子氏、長崎大学石松惇教授、奈良女子大学遊佐陽一教授など多くの方々の情報提供によって完成することができた。また、竹原市でのカブトガニ生息状況のアンケートに協力くださった末森康明氏、廿日出郁夫氏、岡崎孝映氏、その他匿名の方に対してここに謝意を表す。草稿に貴重なコメントをいただいた鹿児島大学佐藤正典教授、2名の査読者の方にも心から感謝申し上げる。

引用文献

- Chan, B.K.K., R. E. Prabowo and K.-S. Lee 2009. *Crustacean Fauna of Taiwan: Barnacles, Volume I-Cirripedia: Thoracica Excluding the Pyrgomatidae and Acastinae*. National Taiwan University, Keelung, 297 pp.
- 中国経済産業局 2005. 平成 16 年度産業公害防止対策調査瀬戸内海臨海部における水質・底質汚濁防止及び環境浄化・修復技術手法の検討調査, 中国経済産業局, 広島市, 142 pp.
- 中国新聞 1998. 「竹原もカブトガニ繁殖地」.(1998 年 5 月 11 日掲載)
- 中国新聞「新せとうち学」取材班 1998. 海からの伝言—新せとうち学—, 中国新聞社, 広島市, 127 pp.
- 愛媛県 2014. 愛媛県レッドデータブック. 愛媛県の絶滅のおそれのある野生生物. <http://www.pref.ehime.jp/reddatabook2014/top.html> (2016 年 5 月 13 日閲覧)
- 福岡県 2014. 福岡県レッドデータブック 2014 (改訂版). <http://www.fihes.pref.fukuoka.jp/~kankyouseibutsu/rdb/rdb.html> (2016 年 5 月 13 日閲覧)
- ハチ干潟調査隊 2016. <http://www.geocities.jp/pipipopo227/index.html> (2016 年 5 月 13 日閲覧)
- 林 修 2015. 1995 年～2013 年曾根干潟カブトガニ産卵調査の記録, 自費出版, 188 pp.
- 日野明日香 2008. 絶滅危惧海生生物種保護に関する一考察—カブトガニ保護を事例として—. 海洋政策研究, 6: 49–68.
- 平山良太・西原直久 2008. 能美町長瀬海岸干潟におけるカブトガニの生息状況について. 大柿自然環境体験学習交流館報, 3: 5–16.
- 平山良太・西原直久 2009. 能美町長瀬海岸干潟におけるカブトガ

- ニの生息状況について (2). 大柿自然環境体験学習交流館報, 4: 5–13.
- 広島県 1995. 広島県の絶滅のおそれのある野生生物. レッドデータブックひろしま, 広島県, 437 pp.
- 広島県 2004. 改訂・広島県の絶滅のおそれのある野生生物. レッドデータブックひろしま 2003, 広島県, 515 pp.
- 広島県 2012. 広島県の絶滅のおそれのある野生生物 (第 3 版). レッドデータブックひろしま 2011, 広島県, 633 pp.
- 伊藤剛史・伊藤大吾 2009. 歴史の中のカブトガニ. 古文書でたどるカブトガニ, サイエンスハウス, 東京, 186 pp.
- 加藤 真 1999. 日本の渚—失われてゆく海辺の自然—, 岩波書店, 東京, 220 pp.
- 環境省 2015. 環境省レッドリスト 2015. その他無脊椎動物. <http://www.env.go.jp/press/files/jp/28074.pdf> (2017 年 3 月 14 日閲覧)
- Kawabata, S., T. Koshiba and T. Shibata 2009. The lipopolysaccharide-activated innate immune response network of the horseshoe crab. *Invertebrate Survival Journal*, 6: 59–77.
- 川原 大 1982. カブトガニ幼生の生態調査. 海洋と生物, 4: 380–382.
- 川原 大 1984. カブトガニの成長と日周期性の変化. 動物と自然, 14: 22–26.
- 清瀬祥三 1994. 瀬戸内海リゾート構想からカブトガニ, ハクセンシオマネキなどの希少な野生生物の生息地を守る運動. 日教組第 43 次教育研究全国集会報告書, 34: 4–9.
- 前田耕作・清野聡子・西原繁朝・日野明日香 2000. カブトガニ *Tachypleus tridentatus* (Leach) の孵化幼生の生態と物理環境との関連. 日本ベントス学会誌, 55: 15–24.
- 長崎県 2011. 長崎県レッドリスト. <https://www.pref.nagasaki.jp/bunrui/kurashi-kankyo/shizenkankyo-doshokubutsu/rarespecies/reddata/68122.html> (2016 年 5 月 13 日閲覧)
- 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, 東京, 285 pp.
- 西原直久 2007. 江田島湾に生息するカブトガニ *Tachypleus tridentatus* について. 大柿自然環境体験学習交流館報, 2: 5–20.
- Nishida, S and H. Koike 2009. Genetic structure of Japanese populations of *Tachypleus tridentatus* by mtDNA AT-rich region sequence analysis. In *Biology and Conservation of Horseshoe Crabs*, Tanacredi, J. T., M. L. Botton and D. Smith (eds.), Springer, Dordrecht, pp. 183–196.
- 西村三郎 (編著) 1995. 原色検索日本海岸動物図鑑 [II], 保育社, 大阪市, 663 pp.
- 信田紗希・神野有生・山本浩一・田中陽二・関根雅彦 2012. 山口湾における 3 次元流動モデルの構築と浮遊幼生の輸送特性に関する数値実験. 土木学会論文集 G (環境), 68: III_297–III_305.
- Oh! すばらしい企画 2016. <http://housyanou28.seesaa.net/article/376674874.html> (2016 年 5 月 13 日閲覧)
- 岡山県 2009. 岡山県版レッドデータブック 2009. <http://www.pref.okayama.jp/seikatsu/sizen/reddatabook/> (2016 年 5 月 13 日)
- 清野聡子 2001. カブトガニの形態・生態と流れの関係. ながれ, 20: 365–374.
- 清野聡子・足利由紀子・山下博由・土屋康文・花輪伸一 2002. 大分県中津干潟における市民計画型干潟生物調査と海岸環境保全策の提案. 海洋工学論文集, 49: 1136–1140.
- 清野聡子・前田耕作・日野明日香・宇多高明・真間修一・山田伸雄 1998a. カブトガニは何故その岸辺に産卵するのか?—産卵地の地形・堆積物・波・流れの特性—. 海岸工学論文集, 45: 1091–1095.
- 清野聡子・宇多高明 2001. カブトガニ産卵地造成ミティゲーシオン手法に係わる指針案の提案. 海洋工学論文集, 48: 1381–1385.
- 清野聡子・宇多高明・足利由紀子・神田康嗣・和田太一・城野博之 2007. 干潟緑辺部における砂州で囲まれた塩性湿地の生物環境条件. 海洋工学論文集, 54: 1271–1275.
- 清野聡子・宇多高明・真間修一・三波俊郎・芹沢真澄・古池銅・前田耕作・日野明日香 1998b. 絶滅危惧生物カブトガニの生

- 息地として見た守江湾干潟の地形・波浪特性. 海岸工学論文集, 45: 1096-1100.
- 清野聡子・宇多高明・土屋康文・前田耕作・三波俊郎 2000. カブトガニ産卵地の地形特性と孵化幼生の分散観測—希少生物生息地のミティゲーション計画のために—. 応用生態工学, 3: 7-19.
- 清野聡子・宇多高明・佐藤慎司・鳥居謙一・加藤史訓・笛田俊治・丸山 準 2004. 自然共生型海岸づくりにおける希少生物生息地の生態工学的保全手法. 海岸工学論文集, 51: 1341-1345.
- 清野聡子・土屋康文・O'Dor, R.・宇多高明・西原繁朝・釘宮浩三・渡辺憲隆 1999. 電波超音波バイ型バイオメトリーシステムによるカブトガニの行動モニタリング. 海岸工学論文集, 46: 1296-1300.
- 関口晃一 1984. カブトガニの生物学, サイエンスハウス, 東京, 346 pp.
- 関口晃一 1991. カブトガニの不思議—「生きている化石」は警告する—, 岩波書店, 東京, 229 pp.
- 関口晃一 1993. 日本のカブトガニの現況 (増補版), 日本カブトガニを守る会, 岡山, 229 pp.
- 自然環境定量評価研究会 2014. 曾根干潟における貴重種の特定と保護・保全活動. 平成 25 年度活動報告書, 49 pp.
- 惣路紀通 2015. カブトガニの謎. 2 億年前から形を変えずに生き続けたわけ, 誠文堂新光社, 東京, 143 pp.
- 竹原市 2015. 第 2 章 竹原市の維持及び向上すべき歴史的風致. 竹原市歴史的な通知維持向上計画. 竹原市, pp. 40-106.
- 和田恵次・西平守孝・風呂田利夫・野島 哲・山西良平・西川輝昭・五嶋聖治・鈴木孝男・加藤 真・島村賢正・福田 宏 1996. 日本における干潟海岸とそこに生息する底生生物の現状. WWF Japan Science Report, 3: 1-181.
- 和田年史・板谷晋嗣・秀野真理 2010. 福岡県津屋崎沿岸におけるカブトガニの産卵場所および来浜ペア数の年変動. 保全生態学研究, 15: 163-171.
- Wada, T., T. Mitsushio, S. Inoue, H. Koike and R. Kawabe 2016. Movement patterns and residency of critically endangered horseshoe crab *Tachypleus tridentatus* in a semi-enclosed bay determined using acoustic telemetry. *Plos ONE*. Doi: 10.1371/journal.pone.0147429
- 和田年史・米山太平・橋口大佑・野村俊介・板谷晋嗣・秀野真理 2008. 福岡県津屋崎干潟におけるカブトガニ幼生の成長とモニタリング手法の開発. 保全生態学研究, 13: 199-205.
- 渡辺伸一 2014. 絶滅危惧種カブトガニをキーストーン種とした沿岸生態系の保全. 科学研究費助成事業研究報告書, 4 pp.
- 渡辺伸一・片山統貴・野本智也 2013. 水中撮影による飼育動物の行動評価: カブトガニ類の活動率と利用場所の推定. 福山大学内海生物資源研究所報告, 23: 1-6.
- 湯浅一郎 1993. ヒロシマにカブトガニの生息地. 技術と人間, 22: 58-66.