

博士論文（要約）

東京湾湾奥部における外来種ホンビノスガイ
(*Mercenaria mercenaria*)の生態に関する研究

杉原 奈央子

目次

第1章 緒言

1-1	海産外来種問題	1
1-2	日本における海産外来種問題	2
1-3	ホンビノスガイ	3
1-4	論文の構成	4

第2章 移入源の推定と遺伝的多様性の把握

2-1	はじめに	7
2-2	材料と方法	
2-2-1	試料採集	8
2-2-2	塩基配列の解析	8
2-2-3	データ解析	9
2-3	結果	
2-3-1	出現ハプロタイプ	10
2-3-2	遺伝的多様度	10
2-3-3	個体群の遺伝的構造	11
2-4	考察	
2-4-1	遺伝的多様性と東京湾の遺伝的個体群構造	11
2-4-1	移入手段と移入源の推定	12

第3章 個体群動態と生活史特性

3-1	はじめに	22
3-2	材料と方法	
3-2-1	野外調査	23
3-2-2	データ解析	24
3-3	結果	
3-3-1	採集個体数	25
3-3-2	ホンビノスガイ個体数密度の経月変化	26
3-3-3	殻長頻度組成の経月変化	26
3-3-4	各コホートの年間成長量	27
3-3-5	成長曲線	28
3-3-6	各コホートの生残率	28

3-3-7	環境項目	28
3-4	考察	
3-4-1	分布水深と個体数密度	30
3-4-2	加入	31
3-4-3	個体群構造	32
3-4-4	成長	33
3-4-5	環境	34
第4章	高水温および低塩分ストレスが成長に与える影響－貝殻微細成長線の解析－	
4-1	はじめに	55
4-2	材料方法	
4-2-1	標識再捕実験	56
4-2-2	微細成長線解析	57
4-2-3	環境項目	58
4-2-4	成熟度	59
4-2-5	グリコーゲン含量	59
4-3	結果	
4-3-1	標識再捕実験における再捕率	60
4-3-2	微細成長線解析	60
4-3-3	環境	61
4-3-4	成熟	62
4-3-5	グリコーゲン含量	63
4-3-6	成長と環境および成熟の関係	63
4-4	考察	64
第5章	総合考察	88
	要約	92
	謝辞	97
	引用文献	99

第1章 緒言

1-1 海産外来種問題

船舶航行や水産物の輸出入に伴って、海産外来種は世界の沿岸において増加し続けており、移入・定着先の生態系や経済に大きな影響を与えている (Carlton, 1989; Geller *et al.*, 2010)。外来種が生態系や在来種に与える影響として、捕食、競合、環境改変の3つが考えられる。例えば、捕食については、アメリカにおける外来種のヨーロッパミドリガニ (*Carcinus maenas*) がアメリカイチョウガニ (*Cancer magister*) の若齢個体に与える影響や (McDonald *et al.*, 2001)、タスマニアでのマヒトデ (*Asterias amurensis*) によるトリガイ (*Fulvia tenuicostata*) の減少などが知られている (Ross *et al.*, 2004)。競合については、軟体動物と藻類について多くの研究がなされており (Byers, 2009)、アメリカにおいて外来種であるアサリ (*Venerupis philippinarum*) が在来種のカナダアサリ (*Protothaca staminea*) の成長や生残率に与える影響などがある (Byers, 2005)。外来種が環境改変によって在来種に与える影響については様々である。例えば、サンフランシスコ湾では外来二枚貝である、コタマガイ (*Potamocorbula amurensis*) の摂餌によって、動物プランクトンの現存量が低下することなどが報告されている (Kimmerer *et al.*, 1994)。

このように、外来種は移入して、いったん定着すると、在来生態系や在来種に対して様々な影響を与える。しかし、定着に成功する外来種は一部であると言われている。外来種が定着するかどうかは、主に「環境耐性」と「生活史特性」によって決まると考えられている (Miller and Ruiz, 2009)。

1-2 日本における海産外来種問題

海産外来種の主な移動手段のひとつとしてはバラスト水があげられる。しかし、日本はバラスト水の輸出国であるため、我が国への外来種の移入は船体付着や水産物の移動によってもたらされることが多い（大谷, 2004）。

これまで、我が国からは 49 タクサの海産外来種が発見されている（岩崎, 2007）。その中には水産業や沿岸施設に被害をもたらす種も含まれている。例えば、中国および朝鮮半島を原産とするサキグロタマツメタ（*Euspira fortunei*）は、宮城県のアサリ漁場においてアサリを捕食し、潮干狩りを不可能にした（大越, 2007）。カサネカンザシゴカイ（*Hydroides elegans*）は 1928 年に移入し（岩崎, 2004）、1969 年から 1970 年にかけて瀬戸内海のマガキ（*Crassostrea gigas*）に付着して窒息死させるなどの被害を引き起こした（荒川, 1980）。また、付着性二枚貝のムラサキイガイ（*Mytilus galloprovincialis*）やミドリイガイ（*Perna viridis*）は発電施設等への付着によって被害を与えている（日本付着生物学会, 2001）。このため、我が国では「特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律」が 2005 年に施行され、対象となった生物については飼育や移動が制限されるようになった。しかし、海産外来種について対象となったものはなく、要注意外来生物リストに掲載されるのみである。これは海産外来種に関して知見が不足しているためであり、さらには外来種が多く生息する都市部の内湾域においては、在来種の生息数が少なく、外来種が在来種に及ぼす影響を正しく評価できないためである（風呂田, 2002a）。特に東京湾は日本最大の港湾であり、1 日 600 隻もの船舶が航行している（国土交通省関東地方整備局, HP）。航行数の多さは外来種に対して多くの移入チャンスを提供すると同時に、東京湾に移入した生物が国内の船舶航行や人為移動によって、

さらに国内移出する可能性があることを示唆している。例えば、イッカククモガニ (*Pyromaia tuberculata*) は 1970 年に神奈川県三浦半島で発見されて以降、1970 年代後半には大阪湾、広島県安芸宮島沖、福岡県博多湾に分布を拡大し、1980 年代になると西日本の瀬戸内海や中部日本にも出現するようになった(風呂田, 2002b)。したがって、東京湾における外来種の生態を把握し、防除することは、さらなる国内での拡散を防ぐうえで重要であると考えられる。

1-3 ホンビノスガイ

ホンビノスガイ (*Mercenaria mercenaria*) はマルスダレガイ科に属し、殻長 10 cm 程度の大型二枚貝である(図 1-1)。原生息地である北米東海岸では、セントローレンス湾からフロリダ半島にかけて広く分布し、潮下帯から水深 12 m までの砂質や砂泥質の海底に生息している(Harte, 2001)。北米では、カキやムール貝について重要な水産資源となっている。そのため、本来の生息地でない場所にも、古くから人為的に導入された。導入記録のある場所は、オランダ(Kaas, 1937)、フランス(Ruckerbysche, 1949; Merteil, 1956)、イギリス(Heppel, 1961; Ansell, 1964)、ベルギー(Tebble, 1966)、北米西海岸(Loosanoff, 1964)などであり、フランスのスードル川とイギリスのサウサンプトンでは定着している。また、最近では中国(Lin *et al.*, 2008)やイベリア半島(Andres and Nuria, 2012)にも導入されている。

ホンビノスガイは我が国においても生息が確認されている。西村(2003)によると、最初の発見は 1998 年で、千葉港において貝殻が採集された。2000 年には殻長 11 cm の生貝が千葉港でみつきり、その後、京浜運河、横浜港、多摩川から三番瀬にかけてのア

サリ漁場からも生息が報告されている(西村, 2005; Hiwatari *et al.*, 2006; 西ら, 2008)。このように、我が国におけるホンビノスガイの分布は現在、東京湾の湾奥部に限られている。東京湾への移入手段は不明であるが、船体付着や輸入水産種苗への混入による可能性が示唆されている(大谷, 2004; 大越, 2007)。現在、本種は、千葉県において資源量が激減したアサリに代わって、漁獲対象種となっている。今後、水産資源としての価値が高まれば、国内での人為移動による拡散が懸念される。

ホンビノスガイが分布する東京湾湾奥部では、夏季の貧酸素や高水温、降雨による塩分変動など、過酷な環境になっている(風呂田, 1987)。本種がそのような環境下でどのような生活史特性をもって生存しているかは、今後、本種の防除を行ううえで不可欠な情報である。しかし、そのような情報は、短期の野外飼育実験で得られた生残率があるだけで(樋渡・木幡, 2005; 中村ら, 2012)、ほとんどないのが現状である。そこで、本研究では東京湾湾奥部におけるホンビノスガイの個体群構造や生活史特性、環境耐性を明らかにし、本種の防除を行うための基礎的知見を得ることを目的とした。

1-4 論文の構成

本研究では、まず2章で本種の遺伝的多様性と移入源を推定するために、ミトコンドリア DNA COI 領域の解析を行った。得られた塩基配列を既知の原生息地(北米東海岸)の情報と比較することによって、東京湾個体群の塩基配列が北米のどの地点のものと類似しているかを調べた。3章では、東京湾湾奥部における本種の個体群動態と生活史特性を明らかにするために、定期採集データを用いてコホート解析を行った。また、4章では、貧酸素や高水温、低塩分といった環境が本種の成長に与える影響を調べるために、

野外標識再捕実験を行った。再捕した個体は貝殻断面の微細成長線解析を行い、成長と環境の関連性を詳細に調べた。5章では得られた知見をもとに、東京湾におけるホンビノスガイの生活史を概説し、東京湾湾奥部で本種が移入・定着できた要因を述べるとともに、今後の防除について検討した。



図1-1. ホンビノスガイ. 殻長は92.7 mm.

第2章 移入源の推定と遺伝的多様性の把握

2-1 はじめに

外来種の移入源の推定は、さらなる移入の防止を考えるうえで必要不可欠であり、その推定は外来種個体群の遺伝的構造を解析することで可能となる。例えば、北米に移入したホソウミニナ (*Batillaria attramentaria*) は、ミトコンドリア DNA (以下、mtDNA) COI 領域の解析を行うことによって、宮城県からのカキの輸入種苗に混入して持ち込まれたことが判明した (Miura *et al.*, 2006)。

一般的に、外来種の遺伝的解析を行う際には、原生息地と移入先双方の情報が必要である。原生息地 (北米東海岸) のホンビノスガイについては、遺伝学的手法を用いた個体群構造の解析が行われており、Humphy and Crenshaw (1989) が 11 の遺伝子座を調べ、マサチューセッツからフロリダにかけての個体群は遺伝的にあまり差がないことを示した。この結果はアロザイム解析によっても支持されている (Pesch, 1972; 1974)。一方で、Dillon and Manzi (1992) はマサチューセッツの南北で遺伝的な分断が起きていると報告し、北方の個体群では異型接合性が低く、遺伝子座の喪失が起きていることを明らかにした。近年、Baker *et al.* (2008) が行った mtDNA COI 領域の解析では、遺伝的な非連続性がハッターラス岬でみつかっており、コッド岬においてもわずかな非連続性が認められている。

本章では Baker *et al.* (2008) によって得られた遺伝子情報を用いて、1) ホンビノスガイの東京湾個体群の遺伝的構造と多様性を明らかにし、2) 原生息地での地理的な非連続性を用いて東京湾個体群の移入源を推定することを目的とした。

2-2 材料と方法

2-2-1 試料採集

試料は 2007 年 5 月から 2011 年 11 月にかけて、ホンビノスガイが高密度で生息することが確認されている東京湾湾奥部の 5 か所から集めた (図 2-1)。船橋 (千葉県船橋市)、京浜運河 (東京都品川区)、新富運河 (千葉県富津市) においては干潮時に潮間帯で熊手を用いて採集し、横浜港 (神奈川県横浜市) では横浜市の調査船「ひばり」の船上からエクスマンバージ採泥器によって採集した。お台場 (東京都港区) ではスクーバ潜水で、干潮時に水深約 2 m の場所で採集した。採集後、試料は実験室に持ち帰り、 -30°C の冷凍庫にて一旦冷凍し、解凍後閉殻筋を切り離し、80% エタノール中にて分析まで保存した。

2-2-2 塩基配列の解析

DNA 抽出はフェノール・クロロホルム法にて行い、mtDNA COI 領域の断片はポリメラーゼ連鎖 (PCR) 法にて増幅した。プライマーは Baker *et al.* (2008) が開発したものを used (forward: 5'TTTCTATTTGGGCAGGTCT3', reverse: 5'CCTAACCCCTACAGGATCGATAA3')。PCR 反応条件は、鋳型 DNA を 2.0 μl 、10x PCR buffer (Promega) を 1.5 μl 、2 mM の dNTP を 1.5 μl を加え、Taq Polymerase (TOYOBO 社) を 0.1 μl を添加した後に滅菌超純水で 15 μl になるようにメスアップした。PCR は DNA Thermal cycler (Takara 社) を用いて行い、反応条件は 94°C 1 分の後、 94°C 1 分、 48°C 1 分、 72°C 1 分を 35 サイクル、最後に 72°C 6 分とした。PCR 産物 8 μl に対し、4 μl の ExoSap-IT (Amersham Piscataway) を加え、 37°C 30 分、 80°C 20 分の反応条件で PCR 産物の精製を行った。シーケンス反応には Big Dye terminator v.3.1 Cycle Sequencing Kit (ABI PRISM) を使用し、ABI3100 (Applied Biosystems) を用いて電気泳動を行い、塩基配列を決定した。

2-2-3 データ解析

決定した塩基配列は CLUSTALW によるアラインメントを行った後 (Thompson, 1994)、フリーソフトウェア Bio Edit v.7.0.5.3 (<http://www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html>) による調整を行った。さらに、フリーソフトウェア DnaSP ver.4.0 を用いてハプロタイプ頻度を計算した (Rozas *et al.*, 2003)。原生息地のホンビノスガイ個体群の遺伝的構造は、GenBank (登録番号 EU360354-EU360438) から取得した配列データ、および Baker *et al.* (2008) に示されていたハプロタイプ頻度からデータセットを作成した。ハプロタイプ多様度および塩基多様度はフリーソフトウェア Arlequin v.3.1 を用いて求めた (Excoffier *et al.*, 2005)。

ハプロタイプネットワークは TCS v.2.1 を用いて再節約法で作成した (Clement *et al.*, 2000)。また、Analysis of molecular variance (AMOVA) を Arlequin で行った (Long, 1986)。AMOVA ではグループ間の差異、グループ内の個体群の差異、個体群内の差異の割合をそれぞれ計算し、地理的境界の有無を調べた。各個体群のグループ分けは次のとおりにした。

- A) 東京湾内 5 か所の個体群
- B) 東京湾個体群とハッターラス岬より北の個体群
- C) 東京湾個体群とハッターラス岬より南の個体群

A)は東京湾内での遺伝的構造の違いを明らかにするために、B)および C)は東京湾個体群が、遺伝的に異なる原生息地の二つの個体群 (Baker *et al.*, 2008) のどちらと類似性が高いかを調べるために行った。また、個体群間の遺伝的分化の程度を調べるために average pairwise differentiation および F_{st} を求めた (Weir and Cockerham, 1984)。標本間の有意差検定にはボンフェローニ補正を行った (Rice, 1984)。さらに無根系統樹を Kimura two-parameter distance の値を用いて (Kimura, 1980)、系統樹作成用のフリーソフトウェア Phylip v.3.6.9 (www.phylip.com) のプログラムパッケージ Fitch を用いて作

図した。

2-3 結果

2-3-1 出現ハプロタイプ

135 サンプルの mtDNA COI 領域の部分配列を解析した結果、東京湾内の個体群では 45 のハプロタイプと 44 の変異領域が見つかった。9 ハプロタイプ (1, 3, 5, 11, 12, 13, 29, 35, 53) は Baker *et al.* (2008) で報告されたものと同じであり、残りの 36 ハプロタイプ (A-TJ; Gen Bank 登録番号、AB670719-AB670734, AB685193-AB685212) は本研究で新たに確認できたものである。最も出現頻度が高かったのは、北米個体群と同様にハプロタイプ 1 であり、135 試料中 54 個体で出現した。また、原生息地ではハッターラス岬以北で出現しなかったハプロタイプ 3 が、東京湾の 5 地点すべてにおいて計 11 個体で確認できた。本研究で新たにみつかったハプロタイプについては、ハプロタイプ A が 4 地点で計 6 個体、ハプロタイプ E が 3 地点で計 4 個体出現した。残りは 3 個体以下の低頻度ハプロタイプであった。

2-3-2 遺伝的多様度

東京湾全体のハプロタイプ多様度は 0.828、塩基多様度は 0.00543 であった (表 2-1)。地点ごとの遺伝的多様度については、ハプロタイプ多様度がお台場では高く (0.917)、京浜運河 (0.770) と新富運河 (0.756) では低かった。塩基多様度も同様の結果を示し、最も高かったのはお台場 (0.00608) で、最も低かったのは京浜運河 (0.00445) であった。TCS でハプロタイプネットワークを描いた結果 (図 2-2)、多くの新規ハプロタイプはハプロタイプ 1 や 3 の 1 塩基置換であった。新規ハプロタイプの中で最も変異が大きかったのはハプロタイプ S であり、ハプロタイプ 1 の 7 塩基変異であった。

2-3-3 個体群の遺伝的構造

東京湾個体群の population average differentiation はお台場と京浜運河の間で最も高く (0.0124%)、京浜運河と新富運河の間で最も低かった (-0.0145%) (表 2-2)。ボンフェローニ補正後の F_{st} 値は、北米を含めたすべての地点間比較で有意差は認められなかった ($p>0.05$, 表 2-3)。ただし、AMOVA の結果は東京湾個体群とハッターラス岬より北方の個体群と比較した場合のみ有意差を示した ($p<0.05$) (表 2-4)。ハッターラス岬以南の個体群と比較した場合も $p<0.05$ であったが、百分率変化が 5%以下であったため有意な差ではなかった。Kimura two-parameter distance に基づく無根系統樹は、東京湾個体群がフロリダ半島付近の個体群に属することを示した (図 2-4)。

2-4 考察

2-4-1 遺伝的多様性と東京湾の遺伝的個体群構造

本研究では、45 のハプロタイプが東京湾のホンビノスガイで認められたが、最も頻度が高かったのは北米個体群と同様にハプロタイプ 1 であった。加えて 36 の新しいハプロタイプの存在が確認された。mtDNA の進化速度を考慮すると、これらの新しいハプロタイプは、東京湾に本種が移入した 1990 年代以降に生じたものではない可能性が高い。これらは、原生息地の北米個体群においても存在しているハプロタイプで、Baker *et al.* (2008) の研究ではたまたま検出されなかったものであると考えられる。

東京湾の 2 つの運河 (京浜運河と新富運河) では、遺伝的多様度が低かった (表 2-1)。これは本種の定着後の幼生分散による、分布拡大の可能性を示唆している。一方、5 地点間では個体群の遺伝的構造に違いがみられなかったことから、東京湾の個体群は同一の遺伝的構造をもつ個体群であることが明らかとなった。

外来種は小規模の個体群で移入するため、遺伝的多様度は低くなると言われている。例えば、カワホトトギスガイ (*Dreissena polymorpha*) において、原生息地の個体群では

10 のハプロタイプが存在するのに対して、北米五大湖の移入個体群では 2 つのハプロタイプしかみつかっていない (May *et al.*, 2006)。したがって、東京湾のホンビノスガイ個体群でも同様な結果が得られるものと予想された。しかし、結果は逆で、高い遺伝的多様度が認められた。この原因としては「パラドックス・ロスト」が考えられた (Roman and Darling, 2007)。海産外来種では、バラスト水での移動や船体付着に伴って反復移入や複数地点からの移入が起きるので、遺伝的多様度が原生息地と同程度に高くなることも知られている。このような「パラドックス・ロスト」はイガイ類や二枚貝などのいくつかの種で報告されている (Duda, 1994; Hoffman *et al.*, 2009)。したがって、東京湾のホンビノスガイも反復移入や複数地点からの移入が示唆され、散布体圧 (propagule pressure) が高かった可能性がある。Hiwatari *et al.* (2006) も本種の 16S リボソーム RNA の解析結果から、反復移入や複数地点からの移入の可能性を報告している。

2-4-2 移入手段と移入源の推定

ホンビノスガイの東京湾への移入手段は不明であるが、大谷 (2004) は自動車運搬船のシーチェストへの付着による可能性を示唆している。原生息地の北米東海岸から直接東京湾に運搬されたかどうかは不明であるが、東京湾個体群の遺伝的多様度の高さを考えると、船舶が移入手段となっている可能性は高い。しかし、その場合、東京湾と同規模の港湾である伊勢湾や大阪湾で本種が発見されていないことへの説明が困難となる (大谷, 2004)。一方、輸入水産種苗に混入して移入した可能性も指摘されている。本種は 1990 年代後半に中国に導入されている (Lin *et al.*, 2008)。サキグロタマツメタガイは、中国などからの輸入アサリとともに、我が国へ移入した可能性が高いことから (大越, 2007)、ホンビノスガイも同様であるかもしれないと言われている。

中国に導入された個体群の由来は Baker *et al.* (2008) の Patchogue Bay (NY) に近いと考えられ (Lin *et al.*, 2008)、ハッターラス岬以北である可能性が高い。東京湾の個体群

では、ハッターラス岬以南に出現するハプロタイプ 3 がみつかったことや、系統樹がフロリダ付近に集中したことから、由来は北米東海岸南部であると推定された。したがって、東京湾においては、中国からの移入の可能性は低いと考えられる。

表2-1. 各地点のサンプル数(m)、ハプロタイプ多様度(h)、塩基置換数(S)、塩基置換数(π)、塩基多様度(π)、塩基置換数(S)、出現ハプロタイプ。()内は出現個体数。

地点	n	h	π	S	ハプロタイプ
船橋	32	0.843	0.00559	20	I(12), 3(3), 29(1), 35(1), A(1), C(1), D(1), E(1), F(1), G(1), H(1), Q(1), R(1), S(1)
京浜運河	31	0.770	0.00445	19	I(15), 3(2), 5(1), 11(1), 13(1), 29(2), 53(1), A(1), B(1), E(1), H(1), I(1), J(1), T(1), U(1)
お台場	30	0.917	0.00608	24	I(8), 3(2), 12(1), 13(1), 29(1), 53(1), A(3), E(3), K(1), L(2), M(1), N(1), O(1), Q(1), V(1), W(1), X(1)
新富運河	22	0.756	0.00553	13	I(11), 3(2), 29(1), D(1), Y(1), Z(1), TA(1), TB(1), TC(1), TD(1), TE(1),
横浜	20	0.832	0.00562	16	I(8), 3(2), 53(1), 63(1), A(1), TF(1), TG(3), TH(1), TI(1), TJ(1),
東京湾全体	135	0.828	0.00543	44	

表2-2. 北米東海岸の個体群と東京湾個体群についてのaverage pairwise differentiation. 北米東海岸の地点については図2-3を参照.

地点	Charlottown	Patchogue Bay	Mobjack Bay	New River	Wassaw Sound	Matanzas River	Rattlesnake Island	Indian River	Cedar Key	Seahorse Key	船橋	京浜運河	お台場	新富運河
Code	PEI	NY	VA	NC	GA	MR	RI	IR	CK	SK	FU	KU	OD	ST
FU	0.0398	0.0214	0.0120	0.0107	0.0142	0.0028	0.0044	0.0052	0.0284	-0.0041				
KU	0.0271	0.0082	0.0032	0.0223	0.0216	0.0037	0.0012	0.0083	0.0414	-0.0147	-0.0009			
OD	0.0394	0.0284	0.0177	0.0050	0.0170	0.0134	0.0116	0.0086	0.0127	0.0027	0.0002	0.0124		
ST	0.0294	0.0093	0.0038	0.0216	0.0198	-0.0067	0.0002	0.0064	0.0453	-0.0145	-0.0033	-0.0145	0.0022	
横浜	0.0348	0.0167	0.0058	0.0073	0.0119	-0.0029	-0.0008	0.0019	0.0305	-0.0055	-0.0012	-0.0040	0.0056	-0.00367

表2-3. 地点間のFst値、地点名は表2-2と同じ。

地点	Charlottown	Patchogue Bay	Mobjack Bay	New River	Wassaw Sound	Matanzas River	Rattlesnake Island	Indian River	Cedar Key	Seahorse Key	船橋	京浜運河	お台場	新富運河
Code	PEI	NY	VA	NC	GA	MR	RI	IR	CK	SK	FU	KU	OD	ST
FU	0.0474	0.2563	0.0141	0.0119	0.0166	0.0034	0.0053	0.0061	0.0322	-0.0050				
KU	0.3426	0.0104	0.0039	0.0254	0.0260	-0.0047	0.0015	0.0099	0.0487	-0.0177	-0.0011			
OD	0.4538	0.0326	0.0200	0.0054	0.0191	0.0015	0.0130	0.0098	0.0138	0.0182	0.0003	0.01454		
ST	0.3723	0.0162	0.0041	0.0232	0.0231	-0.0090	-0.0002	0.0068	0.0512	-0.0179	-0.0049	-0.0194	0.0238	
横浜	0.0432	0.0201	0.0070	0.0073	0.0138	-0.0033	-0.0009	0.0020	0.0332	-0.0066	-0.0016	-0.0043	0.0055	-0.00443

表2-4. AMOVAの結果. 地点コードは表2-2を参照.

変動因	Percentage of variation	p値	Fixation index
A			
Among groups	1.18		0.01185
Among population withih groups	4.3		0.04355
Within population	94.51	0.10362	0.05489
B			
Among groups	3.22		0.03216
Among population withih groups	3.09		0.03193
Within population	93.69	0.00587	0.06307
C			
Among groups	6.76		0.0773
Among population withih groups	2.15		0.0183
Within population	91.09	0.00098	0.0773

A: (CK, GA, IR, MR, NC, NY, PEI, RI, SK, VA) (FU, KU, OD, ST, YK)

B: (CK, GA, IR, MR, NC, RI, SK), (FU, KU, OD, ST, YK, PEI, VA, NY)

C: (CK, GA, IR, MR, NC, RI, SK, FU, KU, OD, ST, YK) (PEI, VA, NY)

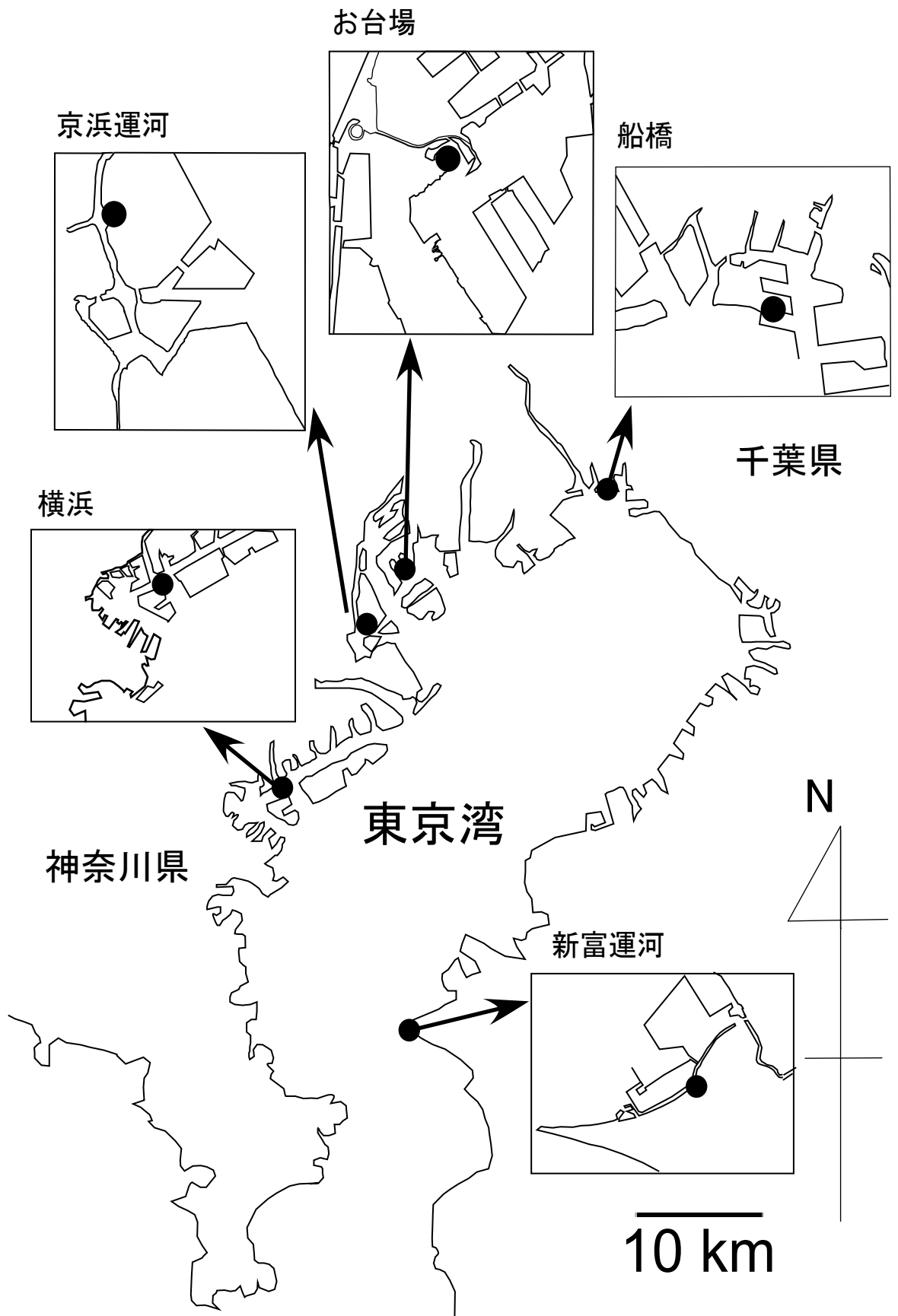


図2-1. 試料の採集地. 図の●地点において採集を行った.

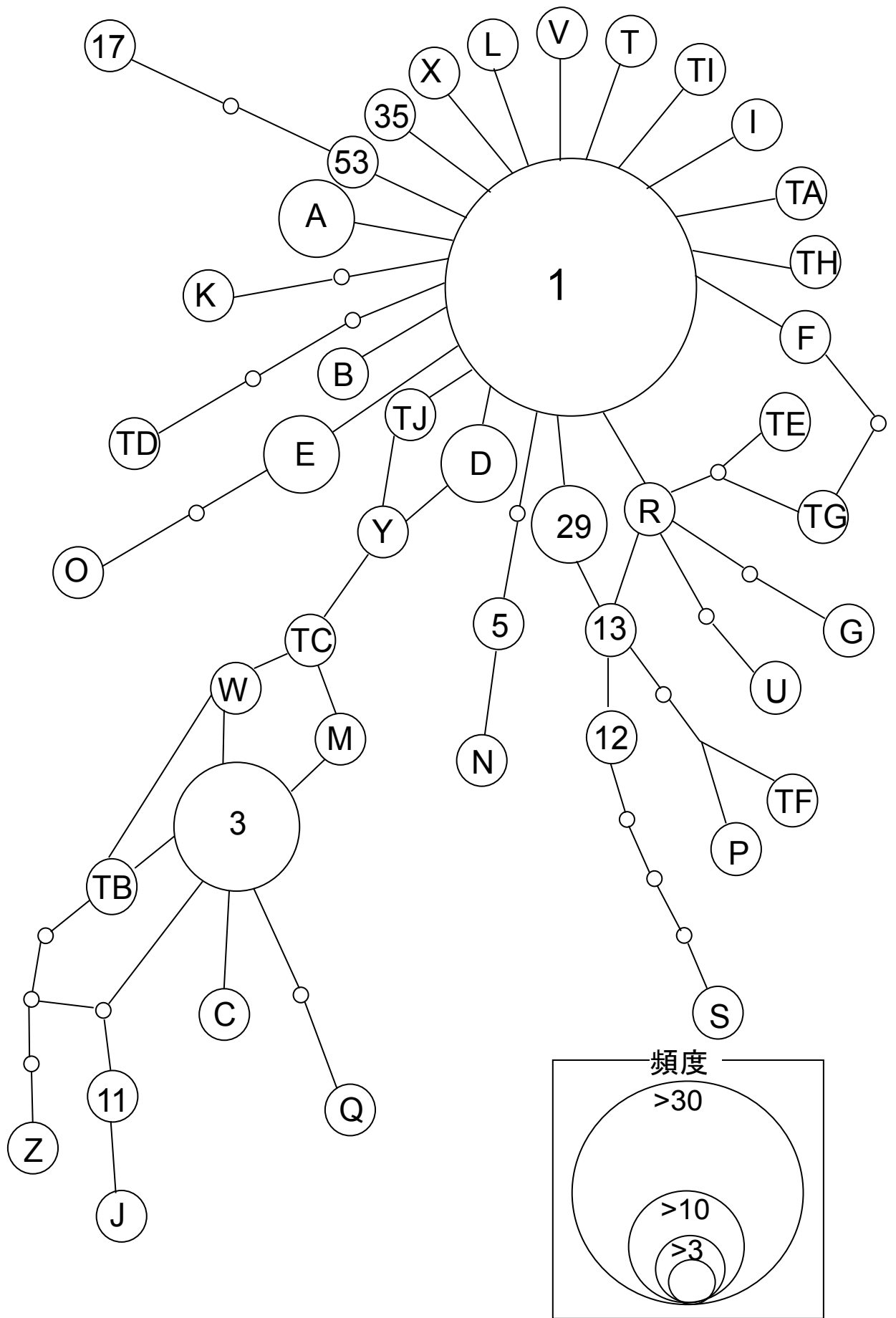


図2-2. ハプロタイプネットワーク。円内の数字およびアルファベットが1つのハプロタイプを表し、円の大きさが出現頻度を表す。数字はBaker et al. (2008)で報告されたものであり、アルファベットが本研究でみつかったものである。

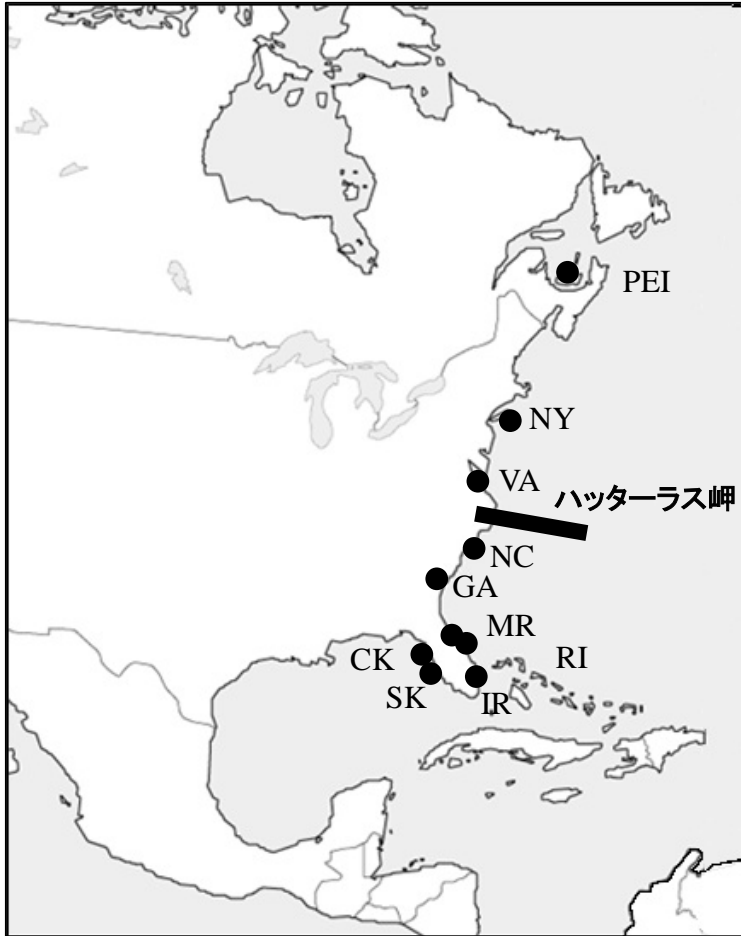


図2-3. 北米東海岸の試料採集地点. 各地点名は次のとおり. PEI, Charlottown; NY, Patchogue Bay; NC, New River; GA, Wassaw Sound; MR, Matanzas River; RI, Rattlesnake Island; IR, Indian River; CK, Ceder Key; SK, Seahorse Key.

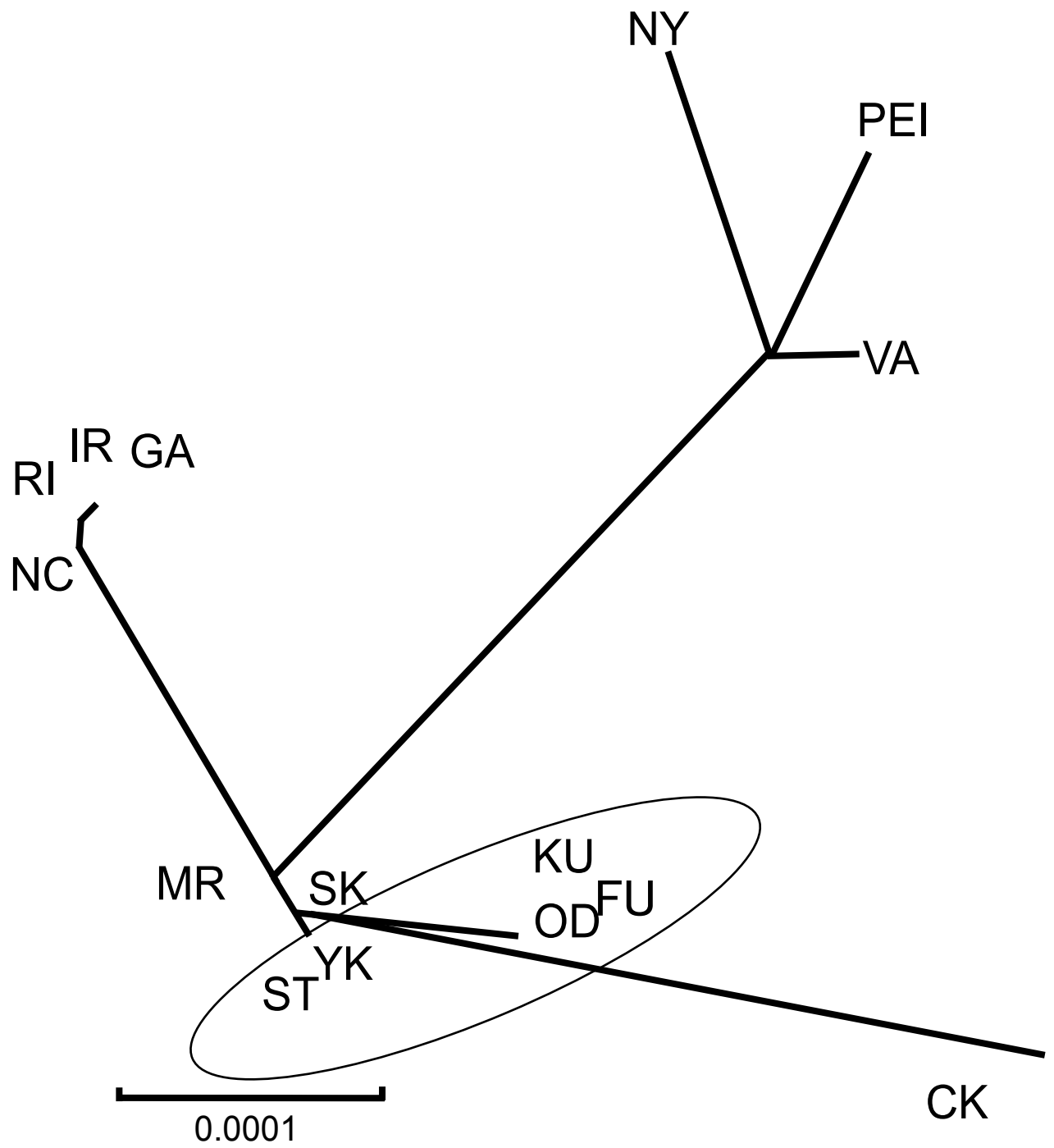


図2-4. Kimura two-parameter distanceに基づく系統樹。○で囲まれているのが東京湾個体群。地点コードは表2□2を参照。

第3章 個体群動態と生活史特性

3-1 はじめに

外来種の個体群動態と生活史特性（年齢、成長、生残率など）を把握することは分布拡大の予測を可能にし、深刻な被害の防止に役立つ（Sakai *et al.*, 2001）。例えば、Strayer and Malcom (2011) は外来種の個体群動態について boom-bust、cyclic、equilibrial、irregular、lag という 5 つのパターンを仮定し、北米・ハドソン川のカワホトトギスガイの個体群動態について、13 年間にわたって調査を行った。その結果、本種の個体群は 2~4 年周期で変動しており、この周期変動は成体と幼生の餌の競合によるものだということが明らかとなった。また、アジア原産の淡水二枚貝タイワンシジミ (*Crobcicula fluminea*) は南ヨーロッパの沿岸域で定着に成功しており、その要因としては環境耐性よりも、r 選択的な生活史特性が重要であったということが知られている（Morton, 1977）。

ホンビノスガイの生息密度やサイズ・年齢組成については、本種の原生息地である北米東海岸でこれまで広く調査されており、その知見はFegley (2001) の総説にまとめられている。生息密度は 5~15 個体/m²の地点が全体の 80%以上を占め、サイズ組成は環境や漁業の有無などによって異なるという。しかし、生息密度の長期変動については、一部の漁獲データから推定されているのみで、北米においても不明な点が多い。

成長についても、北米東海岸の広い範囲で調査されている（Ansell, 1968）。本種が漁獲対象サイズ（殻長約 48 mm）に達するまでに、フロリダでは 1.9 年しかかからないのに対し、カナダでは 13 年もかかるなど、地理的変異が大きいことが報告されている。また、本種が導入されたイギリスでも、いくつかの報告があり、サウサンプトンの成長速度が、カナダのプリンスエドワード島と同程度であることが明らかにされている（Hibbert, 1977; Brown, 2010）。

生残率については、野外飼育実験などから求められており、北米東海岸のプリンスエドワード島における殻長 35~45 mm の個体群の生残率は 42~92% であることが知られている (Landry *et al.*, 1993)。また、Walker and Heffernan (1990) は、殻長 19.5 mm 前後の個体を用いたジョージア州での野外実験の結果から、生残率は 75~88% であることを報告している。

このように、ホンビノスガイの個体群動態や生活史特性については、北米東海岸を中心に広く調査されているが、東京湾に移入したホンビノスガイについてはほとんど知見がない。そこで、本章では東京湾湾奥部にみられる個体群の動態と、年齢、成長、生残率をコホート解析から明らかにすることを目的とした。

3-2 材料と方法

3-2-1 野外調査

調査は千葉県船橋市三番瀬と東京都港区お台場で行った (図 3-1)。

船橋

三番瀬の海浜公園付近の潮間帯 (図 3-1、以下船橋) において、2007 年 5 月から 2009 年 1 月まで毎月、目合い 5 mm のプラスチックメッシュを取り付けた幅 15 cm の貝採り鋤簾を用いて、1 m × 1 m の方形枠内にみられた個体を採集した。採集総面積は一定数以上の個体数を得るため 4~8 m² とした。採集した個体は実験室に持ち帰り、デジタルノギス (Mitsutoyo CD-S10C) を用いて 0.01 mm の精度で殻長を測定し、湿重量を電子天秤 (Sartorius BJ3100) で秤量した。また採集時に水温、塩分、溶存酸素量を小型水質計 (YSI Model85) で測定した。

お台場

海浜公園と船の科学館において（図 3-1）、2008 年 5 月から 2010 年 5 月までの奇数月に調査を行った。0.3 m×0.4 m の方形枠内の底泥をスコップで採取し、目合い 5 mm のステンレス製かごでふるい、篩上の個体を回収した。採集は海浜公園では最大干潮線下水深 0.5 m、2 m、4 m の各水深で 5 回ずつ、船の科学館では水深 2~3 m の 5 地点で 5 回ずつ繰り返して行った。海浜公園では、ホンビノスガイ以外の軟体動物も同時に採集した。作業は SCUBA 潜水で行った。採集した二枚貝は現場でノギスおよびデジタルスケールを用いて、殻長および湿重量を測定した。

2009 年 5 月から 2010 年 5 月までの調査時には、表層と海底直上海水の植物色素量（クロロフィル a 量とフェオ色素量）、および有機炭素量と全窒素量を明らかにするために、表層水はバケツで、海底直上水は図 3-2 に示す水中採水器で採水した。試水をグラスファイバーフィルター（Whatman GF/C）でろ過し、フィルターを *N,N*-ジメチルホルムアミド（和光純薬）で抽出後、蛍光分光光度計（SHIMADZU RF1500）で蛍光光度を測定して植物色素量を求めた（日本海洋学会, 1986）。懸濁態有機炭素量と全窒素量は、懸濁物をトラップしたグラスファイバーフィルターを -80°C で冷凍、凍結乾燥した後に、C/N コーダー（柳本製作所 MT700）で測定した（日本海洋学会, 1986）。水温、塩分、および溶存酸素量については、お台場沖で毎月測定されている公共水域データ、および船の科学館開館日にほぼ毎日測定されていたデータを利用した。

3-2-2 データ解析

殻長 5 mm ごとのサイズ頻度分布をヒストグラムに表し、コホート解析を行った。解析にはフリーソフトウェア FISAT II package (FAO, 2002) を用いた。まず、同ソフト内の Bhattacharya の方法でコホートを分割し、正規分布曲線を割り当てた。次に、得られた各コホートの殻長中央値を求め、linking of means を用いてその中央値の推移から、

ソフトによる計算で各コホートの中央値の年齢を推定した。各コホートには、平均殻長が大きいものから順に地点名と番号を割り当てた。例えば、船橋の最もサイズの大きなコホートは F1、お台場海浜公園のコホートは K、船の科学館は M とした。

年間成長量は各コホートの平均殻長の経月変化を直線回帰し、その傾きとして mm/年で表した。また、得られた殻長の中央値と推定年齢をプロットし、それに FISAT II の *Analysys of length at age* を用いて von Bertalanffy の成長式をあてはめ、最大到達殻長 (L_{∞})、成長係数 (K)、殻長が 0 と推定される年齢 (t_0) を求めた (von Bertalanffy, 1938)。

$$L(t) = L_{\infty} [1 - \exp(-K(t-t_0))]$$

ただし、 t は年齢、 $L(t)$ は年齢 t における殻長である。

地点ごとの成長速度を比較するために、得られた L_{∞} と K を用い、 $\omega = L_{\infty} \times K$ を求めた。これは t_0 時の成長速度を示すものである (Gallucchi and Quinn, 1979)。なお、本種の成長に関しては、各コホートの年間成長量、および ω の双方で評価した。

各コホートの生残率は、各コホートの最初の個体数密度に対する最後の出現時の個体数密度の割合 (%) として算出した。

3-3 結果

3-3-1 採集個体数

船橋では 21 回の調査を行い、ホンビノスガイを計 1,841 個体採集した。お台場では 13 回の調査を行い、海浜公園で 624 個体、船の科学館で 1,847 個体の計 2,435 個体を採集した。

海浜公園では、ホンビノスガイ以外の軟体動物が 13 種 1,767 個体採集された。各月の出現種リストと 0.6 m^2 あたりの個体数密度を表 3-1 に、湿重量密度を表 3-2 に示す。これらの軟体動物は、調査期間を通して水深 0.5 m で 411 個体 (710.0 g)、水深 2 m で 584 個体 (917.0 g)、水深 4 m で 148 個体 (258.6 g) が採集された。この中では、アサリが

最も多く（合計 714 個体、900.8 g）、次いでカガミガイが多かった（合計 218 個体、277.4 g）。それに対してホンビノスガイは、水深 0.5 m においては 1 個体と少なかったものの、水深 2 m では 484 個体（26,669.4 g）、水深 4 m では 139 個体（5,836.1 g）が採集され、重量では圧倒的な優占種となっていた。

3-3-2 ホンビノスガイ個体数密度の経月変化

船橋におけるホンビノスガイの個体数密度は 2007 年 10 月に 41 個体/m² と最も高かったが、その後漸減する傾向を示し、2008 年 12 月に 12 個体/m² となり最も低かった（図 3-3）。お台場海浜公園では水深 4 m において、2008 年 5 月に 53 個体/m²、2009 年 9 月に 65 個体/m² と多かったが、2009 年 3 月には 0 個体/m² となった。それ以外の月は 3~23 個体/m² の範囲にあった。水深 2 m 地点では 2008 年 5 月に 0 個体/m²、2009 年 9 月に 3 個体/m² と低い密度の月もあったが、多くの月は 30~111 個体/m² であった（図 3-4A）。お台場の船の科学館では、2009 年 9 月に 63 個体/m² と最も高密度であったが、2009 年 11 月には 31 個体と最も低密度になった。しかし、おおむね 40~60 個体/m² の間で推移した（図 3-4B）。

3-3-3 殻長頻度組成の経月変化

コホート解析の結果、船橋では複数月に出現した 3 つのコホート（F1~F3）と、2007 年 10 月と 2008 年 9 月に 1 度だけ出現した小型個体からなるコホート（それぞれ平均殻長が 11.9 mm と 13.6 mm）の合計 5 つが分離された（図 3-5）。コホート F1 は 2007 年 8 月、12 月、2008 年 1 月のみ検出され、各月の平均殻長が約 75 mm で、調査期間を通じてほとんど殻長の変化はなかった。F2 は調査期間中ほぼ常に出現し、平均殻長は調査開始時の 2007 年 5 月に 35.5 mm であったものが、2008 年 12 月には 58.3 mm となった。F3 は 2007 年 5 月、2008 年 8 月、9 月、12 月に検出され、2007 年 5 月に平均殻長が 14.6

mm であったものが、2008 年 12 月には 45.2 mm となった。

お台場海浜公園では、K1~K4 の 4 つのコホートが検出された (図 3-6)。K1 は全期間を通じて出現し、平均殻長は調査開始時の 2008 年 5 月に 68.6 mm であったものが終了時の 2010 年 5 月には 79.0 mm になった。K2 は 4 回出現し、平均殻長は 2008 年 5 月に 43.5 mm であったものが、2010 年 1 月には 53.8 mm となった。K3 は 2008 年 11 月から出現し、2009 年 3 月、5 月、7 月、9 月、11 月、2010 年 3 月、5 月に出現した。平均殻長は 2008 年 11 月の 13.9 mm から 2010 年 5 月の 40.0 mm までになった。K4 は 2009 年 9 月に加入し、2010 年 5 月まですべての月で出現した。平均殻長は 2009 年 9 月の加入時に 10.3 mm であったものが、8 ヶ月後の 2010 年 5 月には 18.5 mm になった。

お台場船の科学館では、M1 と M2 の 2 つのコホートが検出されたほか、2009 年 9 月と 2010 年 5 月に 1 度だけ出現した小型個体のコホート (平均殻長はそれぞれ 19.0 mm と 22.1 mm) が存在した (図 3-7)。M1 は平均殻長が約 55 mm で、期間中ほとんど成長しなかった。M2 は 2008 年 5 月に平均殻長が 11.5 mm であったものが、2010 年 5 月には 41.4 mm となった (図 3-7)。

3-3-4 各コホートの年間成長量

各コホートにおける平均殻長の経月変化を図 3-8~3-10 に示した。これを直線回帰し、各コホートの年間成長量を算出した。船橋の大型のコホート F1 では、年間成長量はほとんどなかったのに対し、F2 では 14.4 mm/年、F3 では 18.0 mm/年あった (図 3-8)。お台場海浜公園では、調査開始時にすでに平均殻長が 68.6 mm あった K1 では、年間成長量はわずかかで、5.2 mm であった。また、2008 年 5 月に 43.5mm であった K2 の年間成長量は 11.1mm であった (図 3-9)。一方、平均殻長 10~15 mm で加入した K3 と K4 では、それぞれ 17.4 mm/年、12.3 mm/年の成長があった。船の科学館においては、調査開始時にすでに平均殻長が 51.5 mm であった M1 では、年間成長量は 5.0 mm であったの

に対し、平均殻長 11.5 mm で加入した M2 では 16.3 mm であった (図 3-10)。

3-3-5 成長曲線

コホート解析により得られた各地点の殻長中央値と推定年齢のデータに von Bertalanffy の成長式を近似させた (図 3-11)。その結果、それぞれの地点の成長パラメータは、船橋で $L_{\infty}=109.7$ 、 $K=0.30$ 、海浜公園で $L_{\infty}=80.8$ 、 $K=0.24$ 、船の科学館で $L_{\infty}=83.8$ 、 $K=0.24$ 、となった。

t_0 時の成長速度を示す指標 ω は、船橋が最も高く (32.9)、海浜公園 (19.4) と船の科学館 (20.1) ではほぼ同じであった。

3-3-6 各コホートの生残率

各地点の各コホートの密度変化を図 3-12~3-14 に示す。船橋ではコホート F2 が (図 3-12)、お台場海浜公園では K1 が (図 3-13)、船の科学館では M1 が卓越しており (図 3-14)、それらのコホートの生残率はそれぞれ 82%、97%、99% と高かった。また、出現頻度が比較的多かった海浜公園の K3 と K4、および船の科学館の M2 の生残率も高く、それぞれ 98%、87%、99% であった。

3-3-7 環境項目

船橋では水温、塩分、および溶存酸素量を測定した (図 3-15)。水温は、2008 年 1 月に 7.5°C と最も低く、2008 年 7 月に 30.5°C と最も高かった (図 3-15A)。塩分は 2007 年 9 月に 5.4 PSU、2008 年 11 月に 14.1 PSU と低くなったことを除いては、19.8~31.3 PSU の間で変化した (図 3-15B)。また、溶存酸素量は夏から秋にかけて低い傾向がみられ、2007 年 8 月から 11 月にかけては 4.75~5.38 mgO₂/L であった。2008 年 2 月から 4 月にかけては 10.06~11.67 mgO₂/L と高い値を示したものの、その後低下し、2008 年 7 月に

は 2.32 mgO₂/L となった (図 3-15C)。

お台場海浜公園沖の公共水域データの結果を図 3-16 に示す。表層の水温は 2008 年 8 月と 2009 年 8 月にそれぞれ 28.3°C、26.4°C と高かったが、2009 年 2 月および 2010 年 2 月にはいずれも 11.4°C と最低を記録した (図 3-16A)。底層 (水深約 10 m) の水温は、表層水温和異なり、1 ヶ月遅れて、2008 年 9 月に最高 (22.7°C) となった。一方、各年の最低水温和は 2009 年 2 月 (11.8°C) と 2010 年 3 月 (10.7°C) に記録された。表層の塩分は 2008 年、2009 年ともに 7 月にそれぞれ 14.4 PSU、17.9 PSU と年間で最も低い値となった (図 3-16B)。冬季は塩分が高くなる傾向がみられ、2009 年 1 月および 2010 年 1 月はどちらも 30.3 PSU となった。底層の塩分は 30.6~33.1 PSU と表層に比べて高く、変動が小さかった。溶存酸素量は表層では 2009 年 4 月に 12.3 mgO₂/L と高く、最も低かった 2009 年 11 月でも 5.1 mgO₂/L であった。これに対し、底層では 2008 年、2009 年ともに 7 月から 9 月にかけて 0.5 mgO₂/L 程度の低い期間が続いた (図 3-16C)。

お台場船の科学館で計測されていた環境項目を図 3-17 に示す。水温和塩分については、表層と水深 3 m で違いがほとんどみられず、水温和は 9.4~28.9°C、塩分は 11.0~35 PSU の範囲で変化した (図 3-17A, B)。溶存酸素量は、2009 年 6 月以降のデータが正確に計測できていなかったため、2009 年 5 月までの値のみを示した (図 3-17C)。表層では 5 月に 11.8 mgO₂/L と高く、9 月に低かった (0.6 mgO₂/L)。一方、水深 3 m では 8 月の後半から 11 月の半ばにかけて、2.0 mgO₂/L 以下の低い期間が続いた。

お台場海浜公園および船の科学館における海水中の植物色素量 (クロロフィル a 量とフェオ色素量) と懸濁態有機物量 (懸濁態有機炭素量と懸濁態全窒素量) の測定結果を図 3-18 に示す。クロロフィル a 量は 2009 年 9 月の船の科学館表層で 23.0 µg/L と高い値を示した。一方、最も低い値は 2009 年 7 月の海浜公園表層 (1.3 µg/L) で得られた。フェオ色素量はクロロフィル a 量と同様の傾向を示した。懸濁態有機炭素量は 2009 年 11 月に海浜公園の表層において 12.3 mgC/L と高く、懸濁態全窒素量も同様の傾向を示

した。懸濁態有機炭素量は両地点ともに表層よりも底層で高い傾向が、懸濁態全窒素量は表層で高い傾向がみられた。

3-4 考察

3-4-1 分布水深と個体数密度

船橋においては、水深 0.5 m 地点においても多くのホンビノスガイが生息していたのに対して（図 3-3）、お台場海浜公園の水深 0.5 m ではほとんどみられず、主に水深 2 m に分布していた（図 3-4）。また、海浜公園では、13 回の調査のうち 2 回は 4 m 地点でも優占していた。このことから、東京湾のホンビノスガイの生息水深は潮間帯から潮下帯にかけてであることが明らかとなった。Walker and Heffernan (1990) は、最大低潮線から平均低潮線にかけての異なる水深帯で、ホンビノスガイの生残率に差がないことを明らかにしており、低潮線付近の生息水深は本種の生残率に影響を与えることは少ないと考えられる。お台場海浜公園の水深 0.5 m で本種の個体数密度が低かったのは、潮間帯の底質の移動が大きく（杉原、私信）、それが攪乱要因として作用したためと考えられる。

原生息地である北米東海岸における個体数密度は、調査方法によっても異なるが、多くの地点で 15 個体/m²以下であり、ほとんどは 4~8 個体/m²であった（Fegley, 2001）。これに比べて船橋では 12~41 個体/m²（図 3-3）、お台場海浜公園においては最高で 111 個体/m²（図 3-4A）、船の科学館では 31~63 個体/m²（図 3-4B）と高密度となる傾向がみられた。ホンビノスガイが意図的に導入されたイギリスのサウサンプトンにおいては、成貝が 160 個体/m²と原生息地に比較して著しく多いことが報告されている（Mitchell, 1974）。これは、厳しい低温のために在来種の二枚貝が死亡し、ニッチが空いたためと考えられている。お台場海浜公園においては、9 月から 11 月にかけて本種以外の底生生物、特に二枚貝の個体数（表 3-1）および現存量（表 3-2）が減少する場合があった

ことから、在来底生生物の減少がホンビノスガイの高密度の生息を引き起こしている可能性が示唆された。

3-4-2 加入

コホート解析の結果、船橋では2007年5月（コホート F3）、2007年10月、2008年9月の3回、加入がみられた（図 3-5）。お台場海浜公園においては2008年11月（コホート K3）および2009年9月（コホート K4）の2回（図 3-6）、船の科学館においては2008年5月（コホート M2）、2009年9月、2010年3月の3回、加入があった（図 3-7）。すなわち、東京湾湾奥部では、殻長10～20 mm程度の個体が春と秋の2回程度出現するケースが多いことが明らかとなった。ホンビノスガイの産卵期については、原生息地である北米東海岸においても、水温などの影響で年1回または2回であることが知られている。本研究で採集に使用した鋤簾のメッシュサイズが5 mmであったため、コホートの加入時期から正確な産卵期を特定することはできないが、産卵は東京湾では年2回であると推測される。

加入したコホートのうち、その後の成長を追跡できたのは少なく、船橋では3回の加入のうちの1回（2007年5月のF2、図 3-5）、海浜公園では2回（2008年11月のK3と2009年9月のK4、図 3-6）、船の科学では3回のうち1回（2008年5月のM2、図 3-7）であった。海浜公園と船の科学館は距離的にも近く、2009年9月には両地点ともに加入がみられたが、船の科学館の加入コホートはその後存続することはなかった。このほかにも船橋の2007年10月、2008年9月、船の科学館の2010年3月の加入コホートはその後検出されることはなく、消失したものと考えられる。すなわち、東京湾のホンビノスガイ個体群では春と秋の年2回、小型個体の加入があるものの、船橋と船の科学館では消失する加入コホートが多いことが明らかになった。加入コホートの消失の原因は不明であるが、捕食あるいは環境条件による生残率の低下が考えられる。ただし、導入

個体群が生息するイギリスにおいては、加入間隔が最大で9年であったことから、東京湾でも加入間隔が長い可能性がある。

3-4-3 個体群構造

3地点のコホート解析を行った結果、船橋では3つのコホートが(図3-5)、お台場の海浜公園では4つのコホートが(図3-6)、船の科学館では2つのコホート(図3-7)が複数回検出された。しかしコホートの構成は、海浜公園においては多くの場合2~3のコホートがあまり偏りなく分布していたのに対して、船橋ではF2が、船の科学館ではM1が卓越し、コホート構成が偏っていた。船橋では、卓越コホートF2の密度が5.8~34.0個体/m²であったのに対し、調査期間中に加入したF3の密度は最大で13.8個体/m²であった(図3-12)。また、総個体数1,847個体のうち、F2を構成する個体数が1,596個体と全体の87%を占めた。船の科学館では、卓越コホートM1の密度が18.3~81.7個体/m²であったのに対し、もう一つのコホートであるM2の密度は7.0~28.3個体/m²であった(図3-14)。M1を構成する個体数は、全採集個体1,847個体に対して1,301個体と全体の70%を占めた。すなわち、東京湾湾奥部のホンビノスガイ個体群には、定期的な加入が起き、加入したコホートが成長して複数のコホートから構成されている海浜公園のような個体群と、定期的な加入はあるものの消失する加入コホートが多く、卓越コホートによって維持されている船橋や船の科学館のような個体群があることが明らかになった。また、各地点で出現頻度が高かったコホート(F2、K1、K3、K4、M1、M2)の生残率はすべて80~90%と高い値であったことから、東京湾湾奥部のホンビノスガイの個体群維持には生残率の高い、特定のコホートの存在が重要であると推察された。

本種の個体数密度を減少させる要因としては、漁獲、大型甲殻類による捕食、環境変動による死亡の3つが考えられる。漁獲については、漁業が操業されている地域とそうでない地域で殻長頻度組成が異なることが明らかになっている(Rice, 1989)。本本研究

で調査を行った地点のうち船橋では、遊漁者による潮干狩りが行われている。船橋の卓越コホートF2の生残率が他地点のどのコホートよりも低かったのは、このためであると考えられる。このように、採捕によって生残率は低下し、また卓越コホートは漁獲対象サイズに達していることから、本格的な漁業が実施された場合、本種の個体数密度は容易に減少するものと思われる。捕食の影響についてはKraeuter (2001) にレビューされており、原生息地においては大型甲殻類の存在がホンビノスガイの密度を減少させることが報告されている (Polyakov *et al.*, 2007)。本研究の調査地では、大型のホンビノスガイを捕食するような大型甲殻類は存在せず、成貝への捕食の影響は低いと考えられる。しかし、小型個体についてはアカエイ (*Dasyatis akajei*) や肉食性巻貝のアカニシ (*Rapana venosa*) によって捕食される可能性がある。原生息地では、移入生物であるアカニシに捕食されることが報告されている (McDonald *et al.*, 2001)

3-4-4 成長

本研究では2つの指標を用いて、成長を評価した。1つは、サイズごとの成長を明らかにするために、各コホートの年間成長量を求めたことである。もう1つは、地点ごとの成長パターンを得るために、von Bertalanffyの成長式を算定したことである。

コホートごとの年間成長量は、平均殻長の大きかったコホート (船橋のF1、お台場海浜公園のK1、船の科学館のM1)ではほとんどなかったか、あるいは5 mm程度であった (図 3-8~3-10)。船橋および船の科学館では、平均殻長が小さいコホートほど成長速度は速く (図 3-8, 3-10)、最大年間成長量は約18 mmであった。ニュージャージー州で行われた野外飼育実験の結果では、殻長26~35 mmの個体で年間19 mm成長した例が報告されている (Kraeuter *et al.*, 2009)。ただし、海浜公園のK4は平均殻長に対して成長速度が小さかった (図 3-9)。その原因としては、K4の加入が2009年9月であり、低温期であったため成長が遅くなったと考えられる。

von Bertalanffyの成長式を用いた解析は原生息地や導入先のイギリスからも多く報告されている (Henry and Nixon, 2008)。例えば、バージニア州では $L_{\infty}=67.5$ mm、 $K=0.32$ (Harding, 2007)、ロードアイランドでは $L_{\infty}=105.6$ mm (変換式を用いて最大到達殻高より求めた) (Jones *et al.*, 1989)、イギリスでは $L_{\infty}=100.1$ mm (最大到達殻高より求めた) (Brown and Thatje, 2010) であるという。東京湾では $L_{\infty}=80\sim 109$ mm、 $K=0.24\sim 0.30$ であり、原生息地やイギリスと同じような値であった。また、 t_0 時における成長速度 ω も東京湾 (19.4~32.9) と北米東海岸 (フロリダで 14.8~44.4、ロードアイランドで 11.3~21.9) との間で異ならなかった (Jones *et al.*, 1989, 1990; Arnold *et al.*, 1991)。したがって、東京湾の個体群は原生息地やイギリスとほぼ同様の成長を示すことが明らかとなった。

3-4-5 環境

東京湾湾奥部は夏季の高温、降雨による低塩分、貧酸素など、過酷な環境にさらされている。船橋では、2007年9月に塩分が5.4 PSUまで低下した (図3-15)。ホンビノスガイの個体数密度は2007年8月に35.5 個体/m²であったのが、2007年9月の低塩分直後には17.5 個体/m²まで減少したものの、個体群は維持された (図3-3)。お台場海浜公園および船の科学館では、夏季に溶存酸素量の低下がみられた (図3-16, 3-17)。特に船の科学館においては、溶存酸素量が2 mgO₂/Lとなった日が8月から10月頃までほぼ毎日続いていた。しかし、個体群は消滅しなかった (図3-4)。ホンビノスガイは貧酸素耐性をもつことによって、捕食者からの逃避に成功しているという報告がある (Altieri, 2008)。本研究の結果もこれを支持する。東京湾湾奥部は定期的に貧酸素化するため、成貝を捕食する大型甲殻類が生息できない。このため、貧酸素耐性をもつホンビノスガイはこの場所に侵入し、定着することができたのではないかと考えられる。

表3-1. お台場海浜公園で採集した軟体動物の種と個体数密度 (0.6 m²).

水深 (m)	和名	学名	2008年					2009年					2010年			合計
			5月	7月	9月	11月	1月	3月	5月	7月	9月	11月	1月	3月	5月	
0.5	カガミガイ	<i>Phacosoma japonicum</i>	2		19	1	2	6	1	1	1	1	1	1	1	34
	アサリ	<i>Ruditapes philippinarum</i>	30	12	48	11	7	19	20	3	12	104	6	2	13	287
	ホンビノスガイ	<i>Mercenaria mercenaria</i>			1											1
	シオフキガイ	<i>Macra veneriformis</i>		1	1					8	54	14	2	2		80
	バカガイ	<i>Macra chinensis</i>								3						3
	イソシジミ	<i>Nattalia japonica</i>												1	1	1
	ソトオリガイ	<i>Laternula marilina</i>			1											1
	ホトトギスガイ	<i>Musculista senhousia</i>									1				4	5
2	カガミガイ	<i>Phacosoma japonicum</i>	9	7	12	12	33	1	36	45	1	1	2	1	15	163
	アサリ	<i>Ruditapes philippinarum</i>	4	44	3	6	12	69	31	124	3	3	3	4	17	320
	ホンビノスガイ	<i>Mercenaria mercenaria</i>		25	29	51	61	18	31	62	2	67	49	38	51	484
	サルボウガイ	<i>Scapharca kagoshimensis</i>								1						1
	シオフキガイ	<i>Macra veneriformis</i>	3	6	1						39			2	2	53
	バカガイ	<i>Macra chinensis</i>									6					6
	ヒメシラトリガイ	<i>Macoma incongrua</i>		1					2	2			1		3	9
	オオノガイ	<i>Mya arenaria</i>	1													1
	ホトトギスガイ	<i>Musculista senhousia</i>									24		3	2	2	31
	4	カガミガイ	<i>Phacosoma japonicum</i>	11				7							1	1
アサリ		<i>Ruditapes philippinarum</i>	4	16			7	17	37	7			2	17	107	
ホンビノスガイ		<i>Mercenaria mercenaria</i>	32	8	5	6	4	2	5	39	2	11	14	11	139	
サルボウガイ		<i>Scapharca kagoshimensis</i>					2									2
シオフキガイ		<i>Macra veneriformis</i>	1				1							1	1	4
チヨノハナガイ		<i>Raetellops pulchellus</i>														2
ヒメシラトリガイ		<i>Macoma incongrua</i>	1	1										2	5	9
オオノガイ		<i>Mya arenaria</i>	1													1
シズクガイ		<i>Theora lata</i>													2	2

表3-2. お台場海浜公園で採集した軟体動物の種と湿重量密度 (g/0.6 m²). +は0.1g以下.

水深 (m)	和名	学名	2008年					2009年					2010年			合計
			5月	7月	9月	11月	1月	3月	5月	7月	9月	11月	1月	3月	5月	
0.5	カガミガイ	<i>Phacosoma japonicum</i>	2.5		3.5	3.5	0.1	0.5	2.5	1.3		1.5		2.2	5.4	19.5
	アサリ	<i>Ruditapes philippinarum</i>	7.5	5.5	24.2	10.5	4	4.5	14.5	15.6	2.2	224.8	31.2	0.6	4.8	349.9
	ホンビノスガイ	<i>Mercenaria mercenaria</i>			+											+
	シオフキガイ	<i>Macra veneriformis</i>		7.5		6.6					3.9	222.3	69.2	18.6		328.1
	バカガイ	<i>Macra chinensis</i>									9.8					9.8
	イソシジミ	<i>Nattalia japonica</i>												0.1		0.1
	ソトオリガイ	<i>Laternula marilina</i>			1.5											1.5
ホトトギスガイ	<i>Musculista senhousia</i>									0			1.0		1.0	
2	カガミガイ	<i>Phacosoma japonicum</i>	6.5	40		4.5	12.5	0.1	23	60.4	1.0	1.2	6	2	83.0	240.2
	アサリ	<i>Ruditapes philippinarum</i>	11	34.5	1.8	2	4	64.5	38.6	122.0	3.1		1.5	39.8	33.0	355.8
	ホンビノスガイ	<i>Mercenaria mercenaria</i>		1985	2750	2757	4785	1554	不明	1733.9	0.5	3750	1998	1894	3462.5	26669.4
	サルボウガイ	<i>Scapharca kagoshimensis</i>								18.2						18.2
	シオフキガイ	<i>Macra veneriformis</i>	28	65		0.5				67.5			41.3	26.3		228.6
	バカガイ	<i>Macra chinensis</i>								8.1						8.1
	ヒメシラトリガイ	<i>Macoma incongrua</i>		0.5					4	5.2			0.5	7.5		17.7
	オオノガイ	<i>Mya arenaria</i>	3													3.0
	ホトトギスガイ	<i>Musculista senhousia</i>									43.8		0.3	0.3	0.9	45.3
	カガミガイ	<i>Phacosoma japonicum</i>	9				0.5				3.3			4.8	0.1	17.7
4	アサリ	<i>Ruditapes philippinarum</i>	2	8			0.5		18	40.9	2.1		0.5	123.1	195.1	
	ホンビノスガイ	<i>Mercenaria mercenaria</i>	2165	405.1	38.6	369	215.5	+	4.9	1911.3	130.8	202	280.7	113.3	5836.1	
	サルボウガイ	<i>Scapharca kagoshimensis</i>	10.5				0.5						13.8	17.0	41.8	
	シオフキガイ	<i>Macra veneriformis</i>	+												+	
	チヨノハナガイ	<i>Raetellops pulchellus</i>					2								2.0	
	ヒメシラトリガイ	<i>Macoma incongrua</i>	+	1									0.2	0.4	1.6	
	オオノガイ	<i>Mya arenaria</i>												0.1	0.1	
	シズクガイ	<i>Theora lata</i>												0.3	0.3	

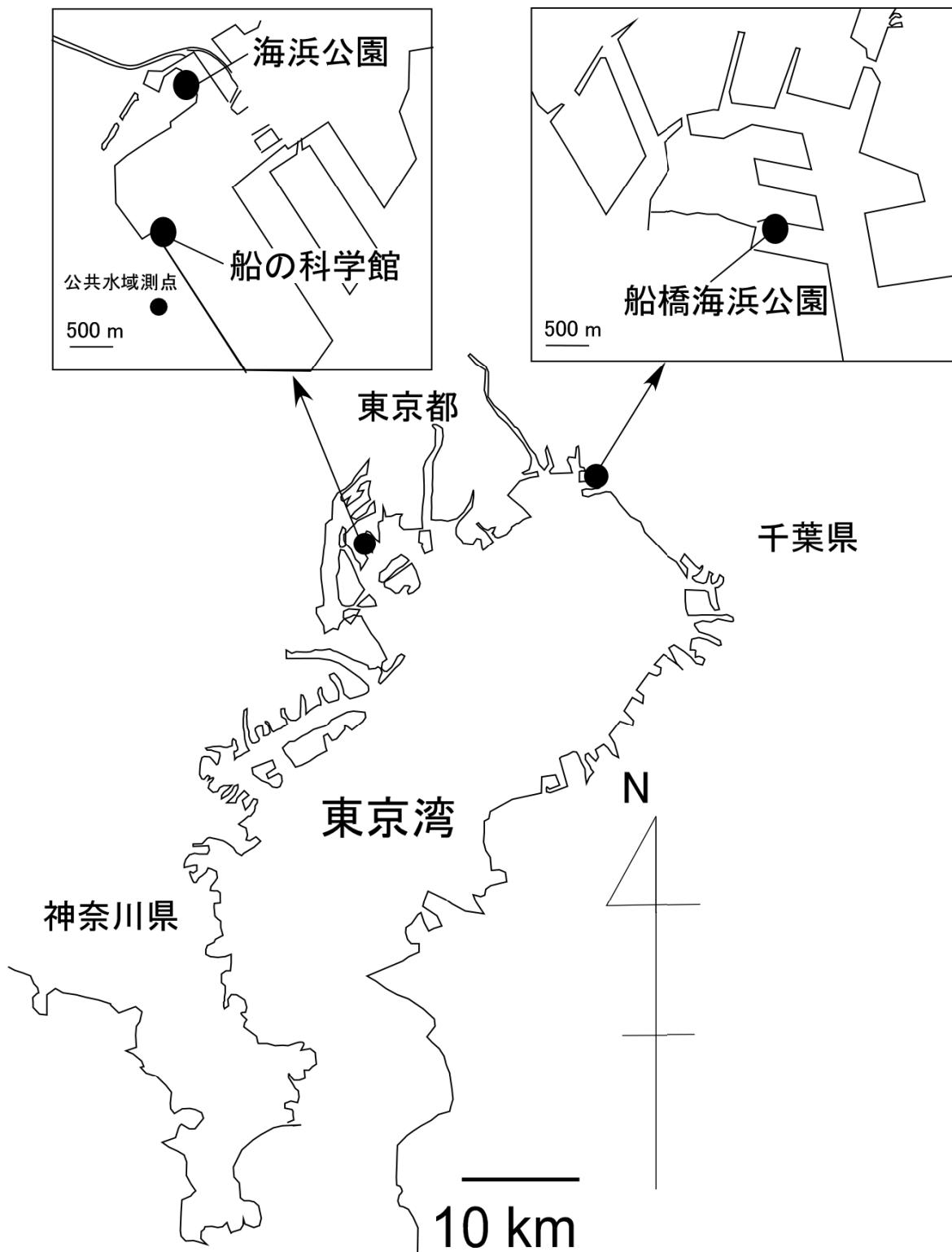


図3-1. 調査地の船橋海浜公園、お台場海浜公園および、お台場船の科学館。

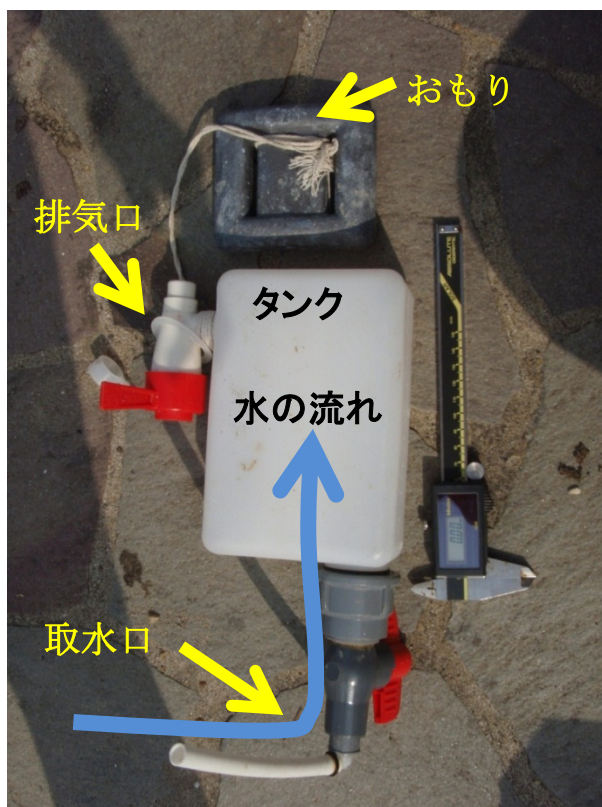


図3-2. 海底直上水を採水するために用いた採水器具.

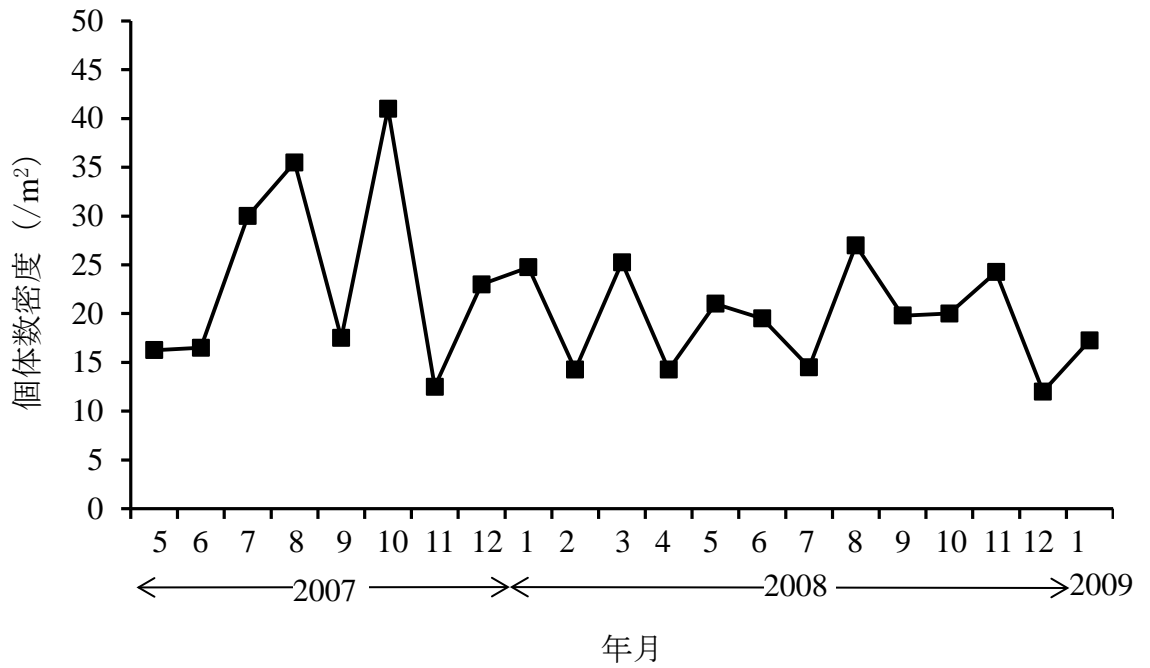


図3-3. 船橋におけるホンビノスガイ個体数密度の経月変化.

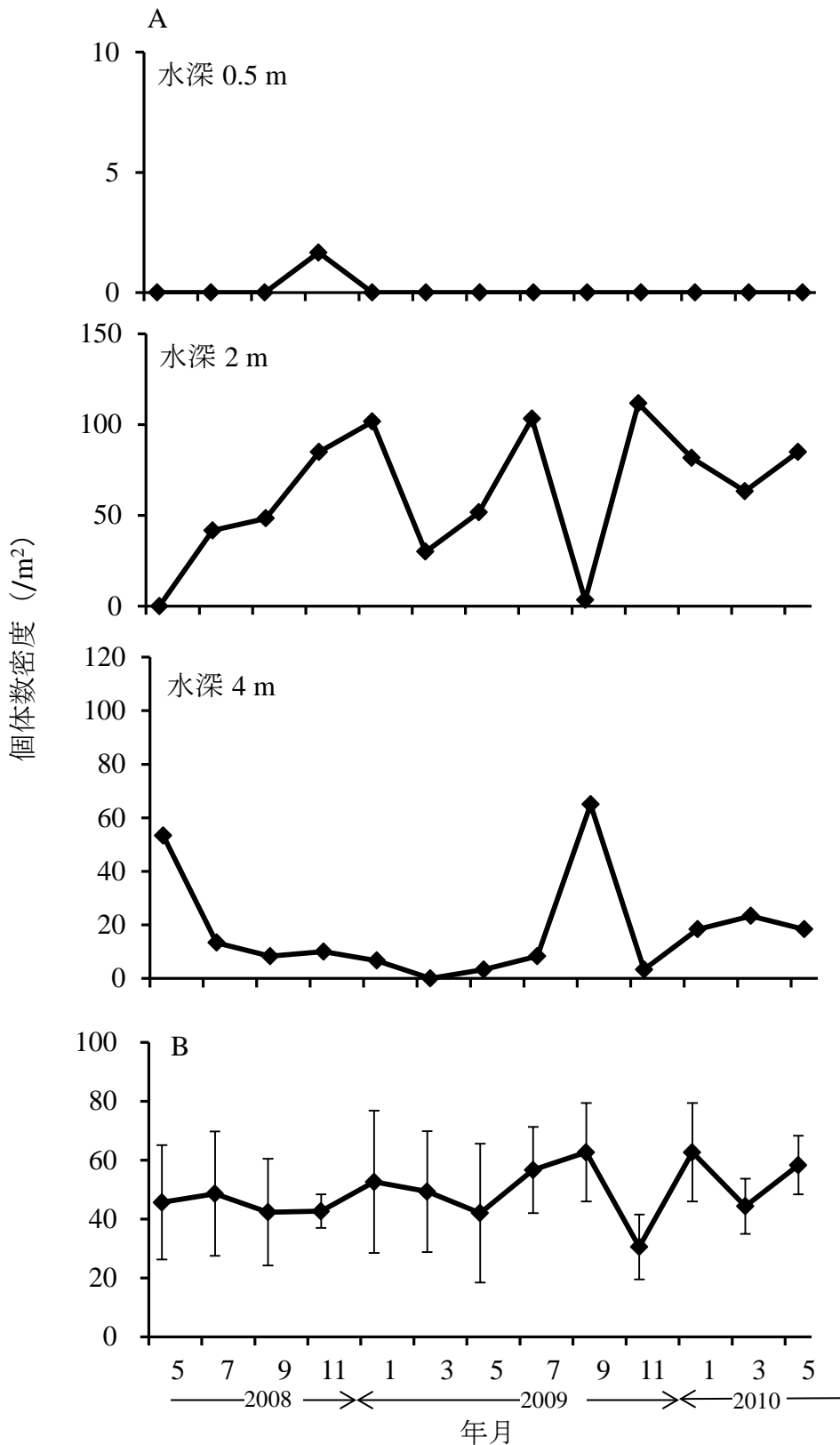


図3-4. お台場海浜公園と船の科学館におけるホンビノスガイ個体数密度の経月変化. (A)海浜公園は水深別に、(B)船の科学館は5地点（水深2~3 m）の平均値と標準偏差で示す.

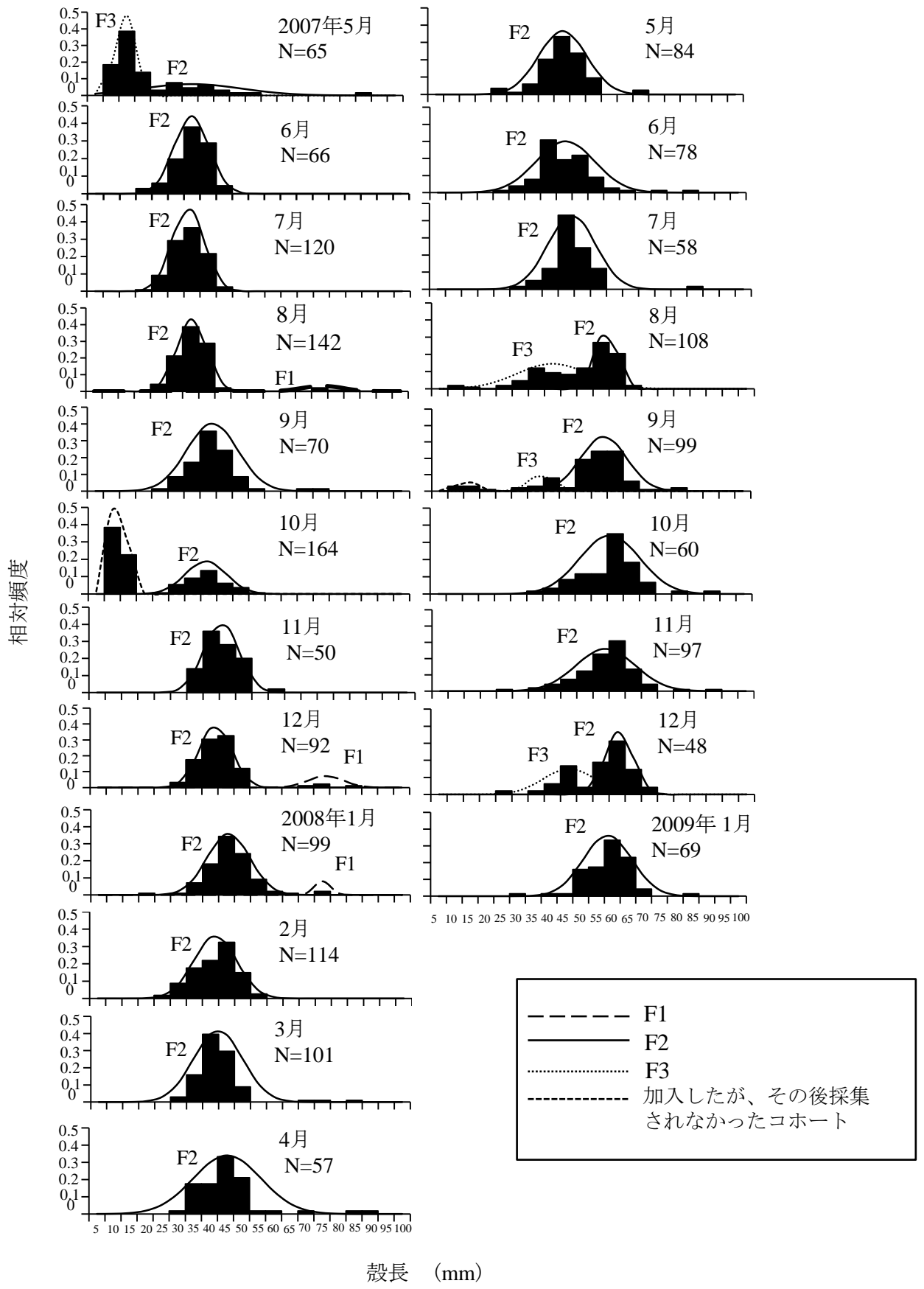


図3-5. 船橋における2007年5月から2009年1月までのホンビノスガイの殻長頻度ヒストグラムの経月変化. F1~F3は各コホートを示す.

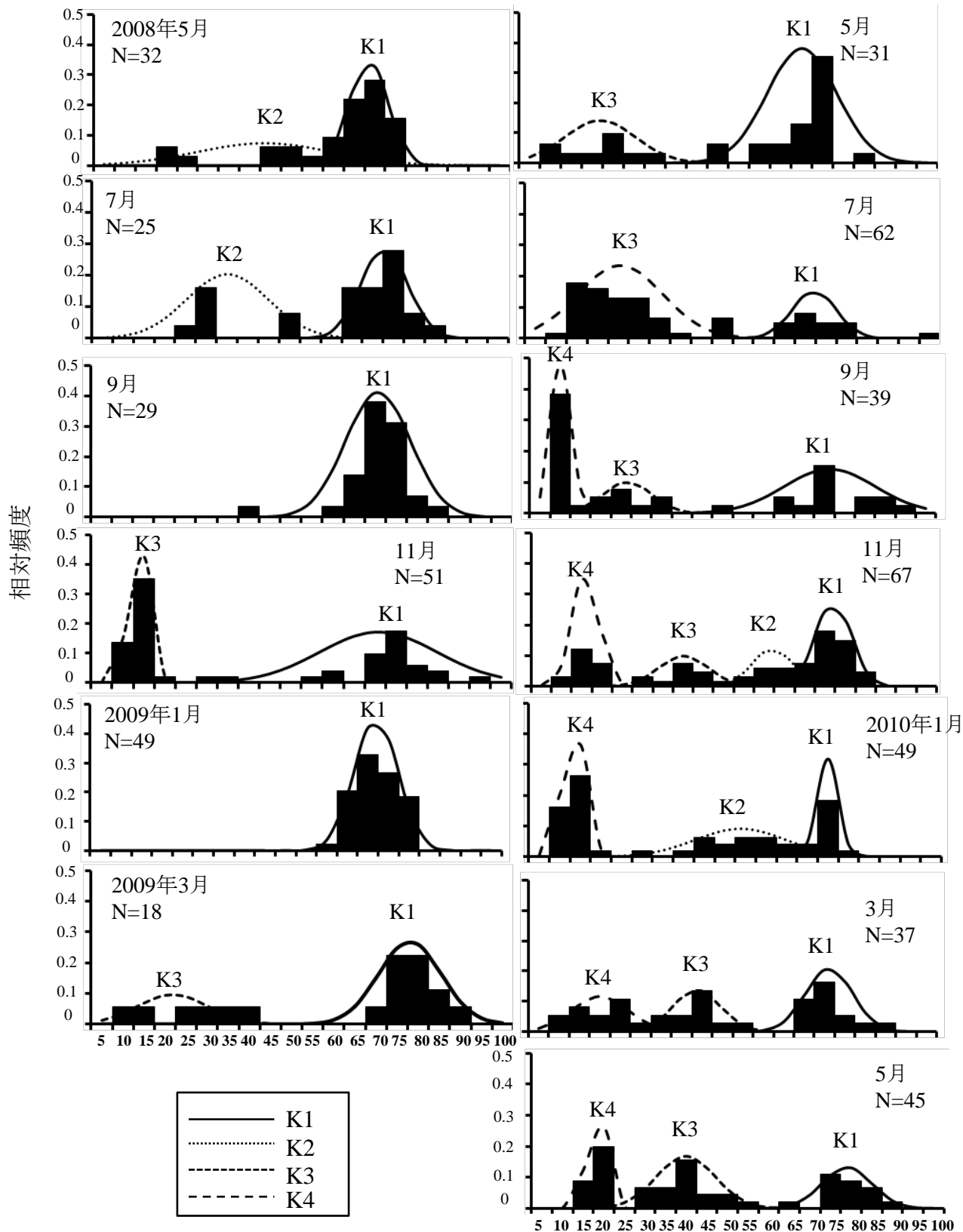


図3-6. お台場海浜公園における2008年5月から2010年5月までのホンビノスガイの殻長頻度ヒストグラムの経月変化. K1~K4は各コホートを示す.

相対頻度

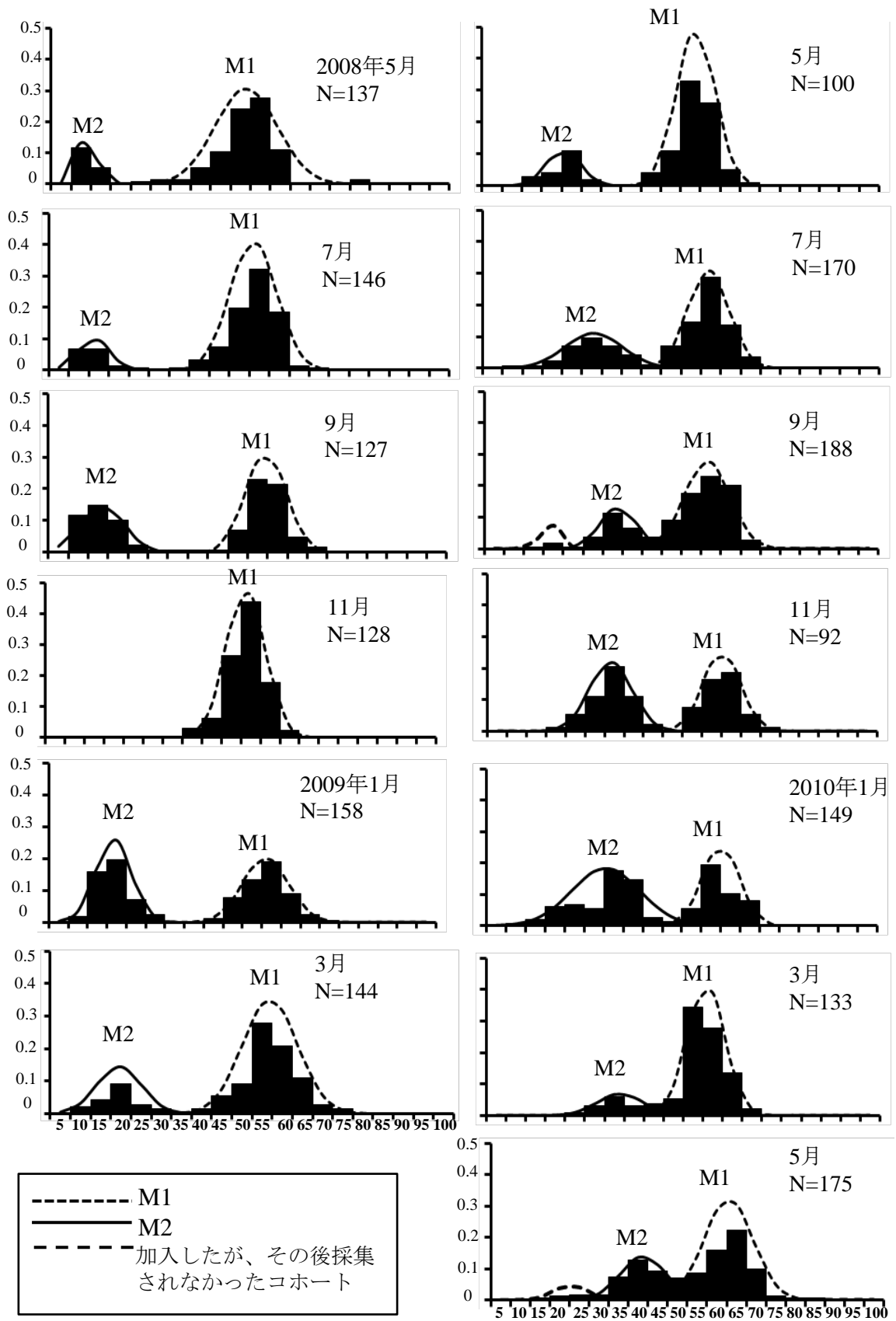


図3-7. お台場船の科学館における2008年5月から2010年5月までのホンビノスガイの殻長頻度ヒストグラムの経月変化. M1とM2はコホートを示す.

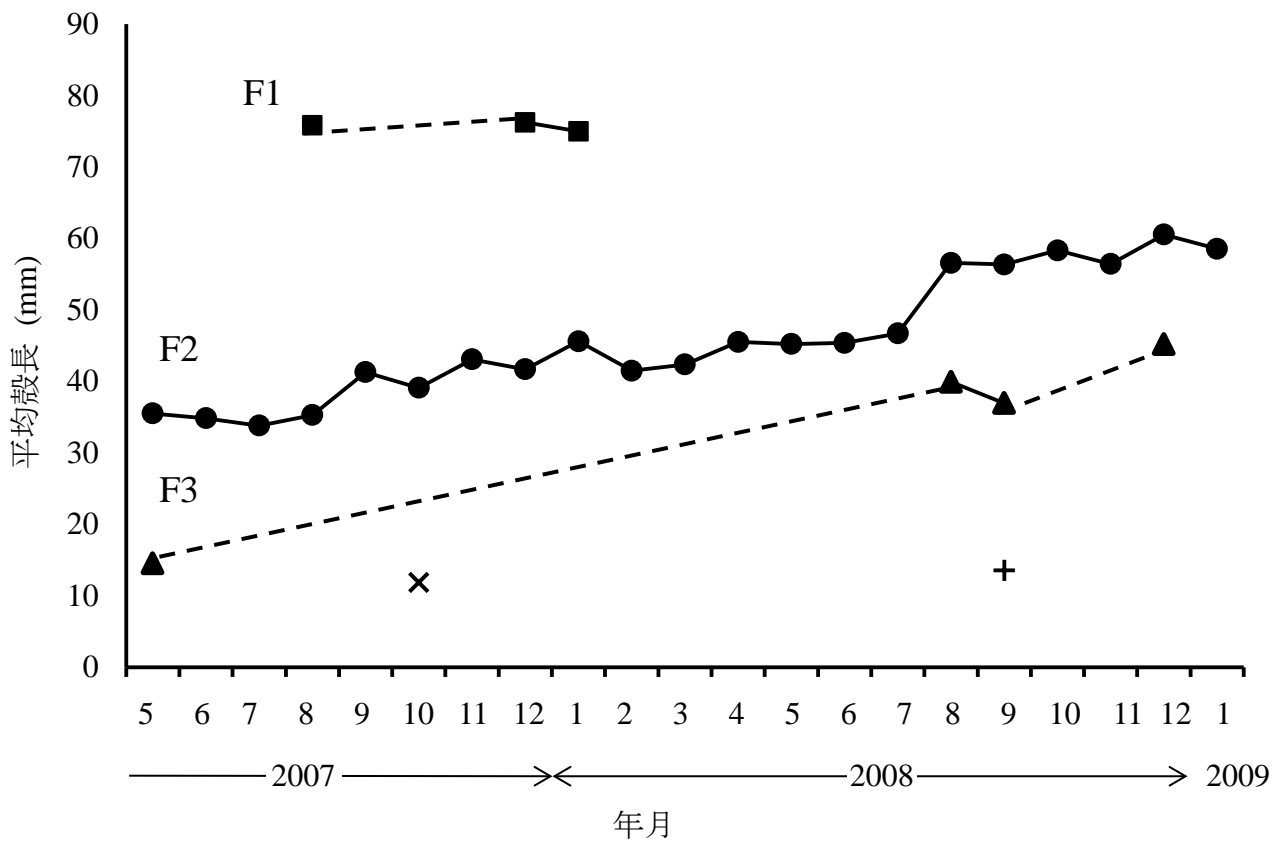


図3-8. 船橋における各コホート (F1~F3) の平均殻長の経月変化. ×と+は加入したが、その後確認されなかったコホートを示す.

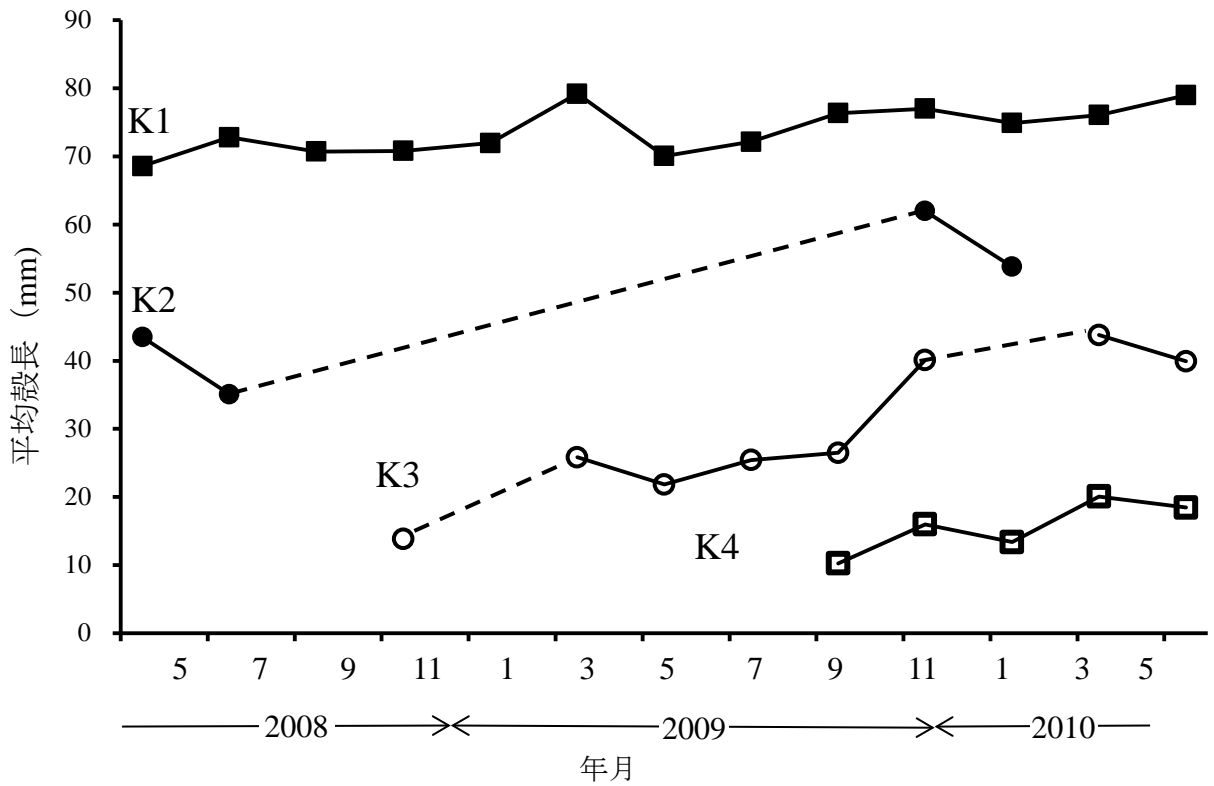


図3-9. お台場海浜公園における各コホート (K1~K4) の平均殻長の経月変化.

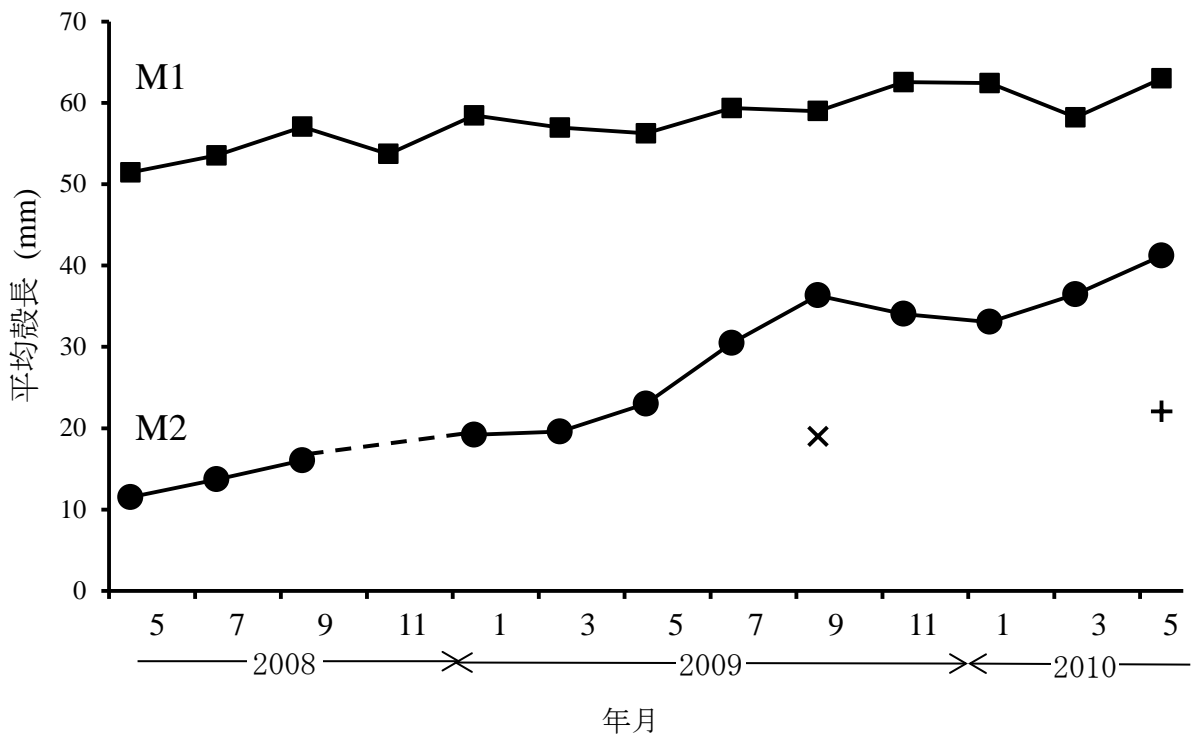


図3-10. お台場船の科学館における各コホート(M1とM2)の平均殻長の経月変化.
 ×と+は加入したが、その後採集されなかったコホートを示す.

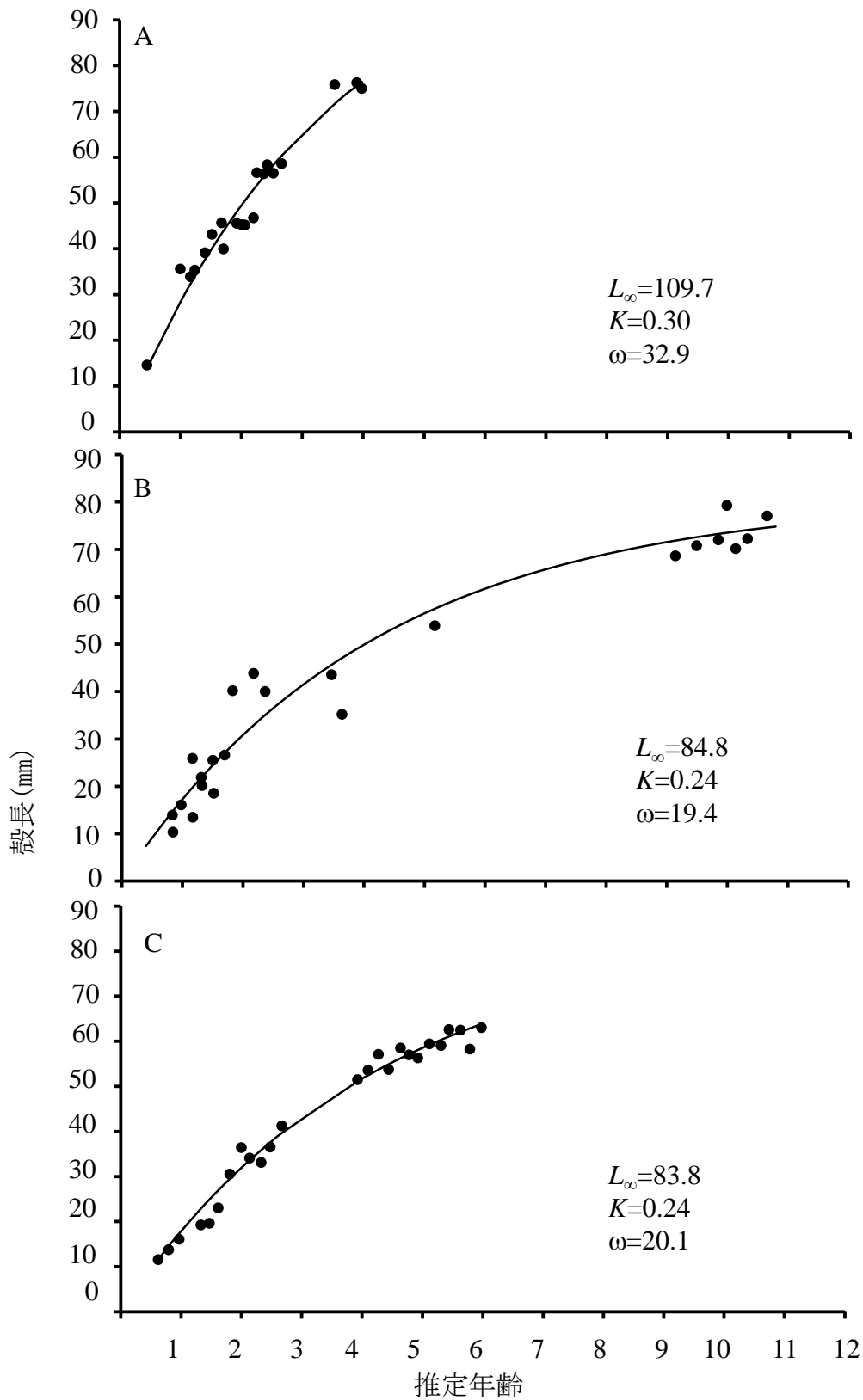


図3-11. (A) 船橋、(B) お台場海浜公園および (C) お台場船の科学館におけるホンピノスガイの成長曲線。コホート解析による各コホートの中央値から年齢を算出し、von Bertalanffyの成長式にあてはめた。

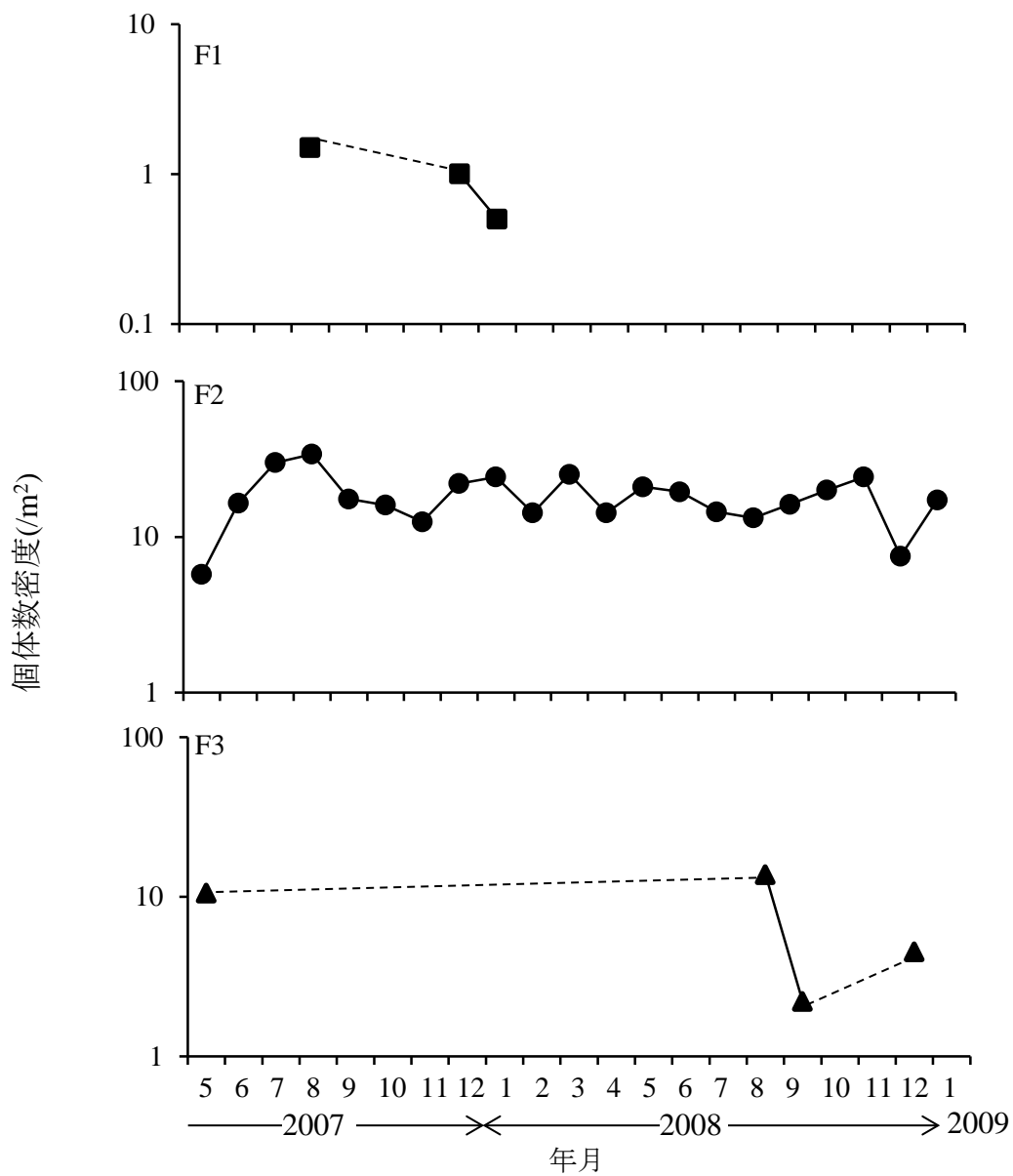


図3-12. 船橋における各コホート (F1~F3) の個体数密度の経月変化.

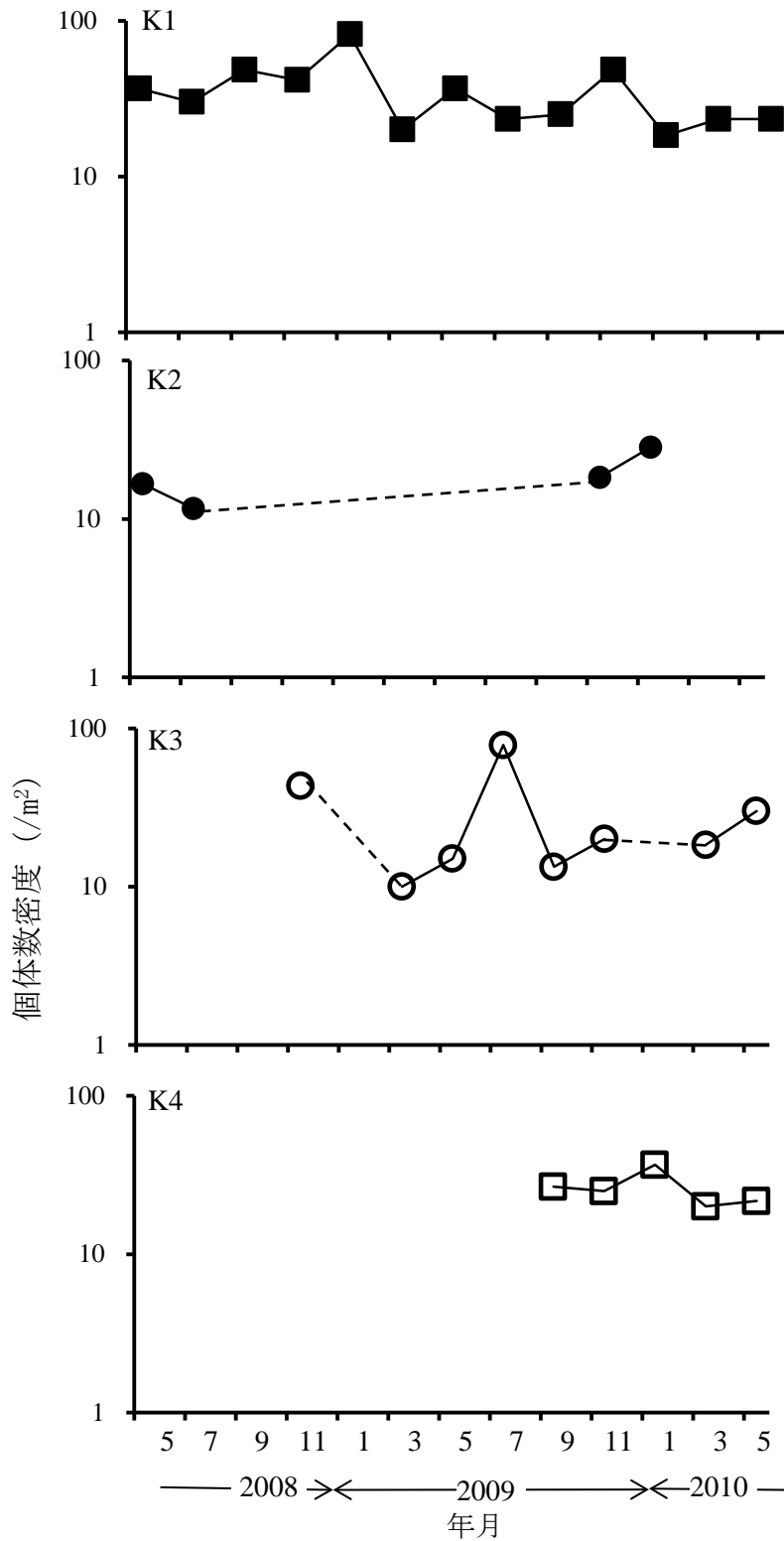


図3-13. お台場海浜公園における各コホート (K1~K4) の個体数密度の経月変化.

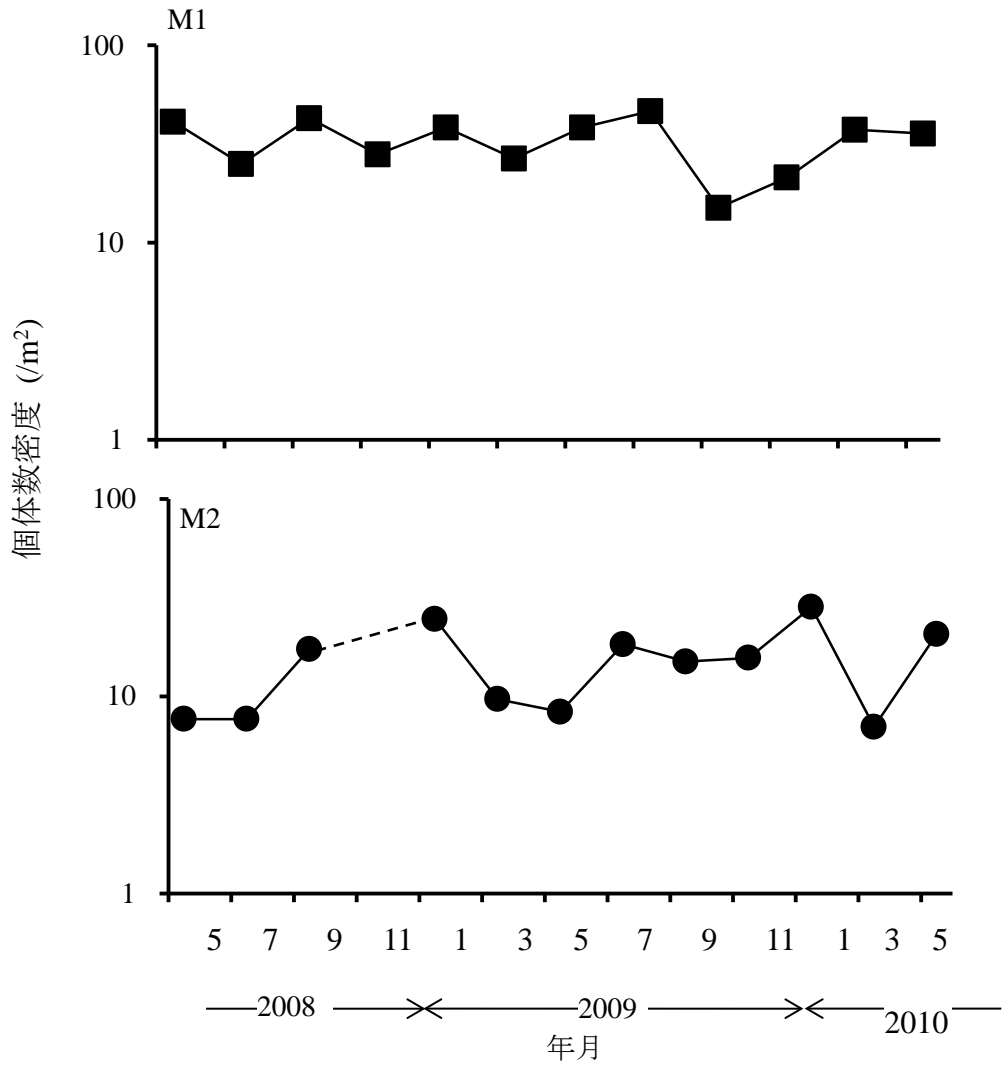


図3-14. お台場船の科学館における各コホート (M1とM2) の個体数密度の経月変化.

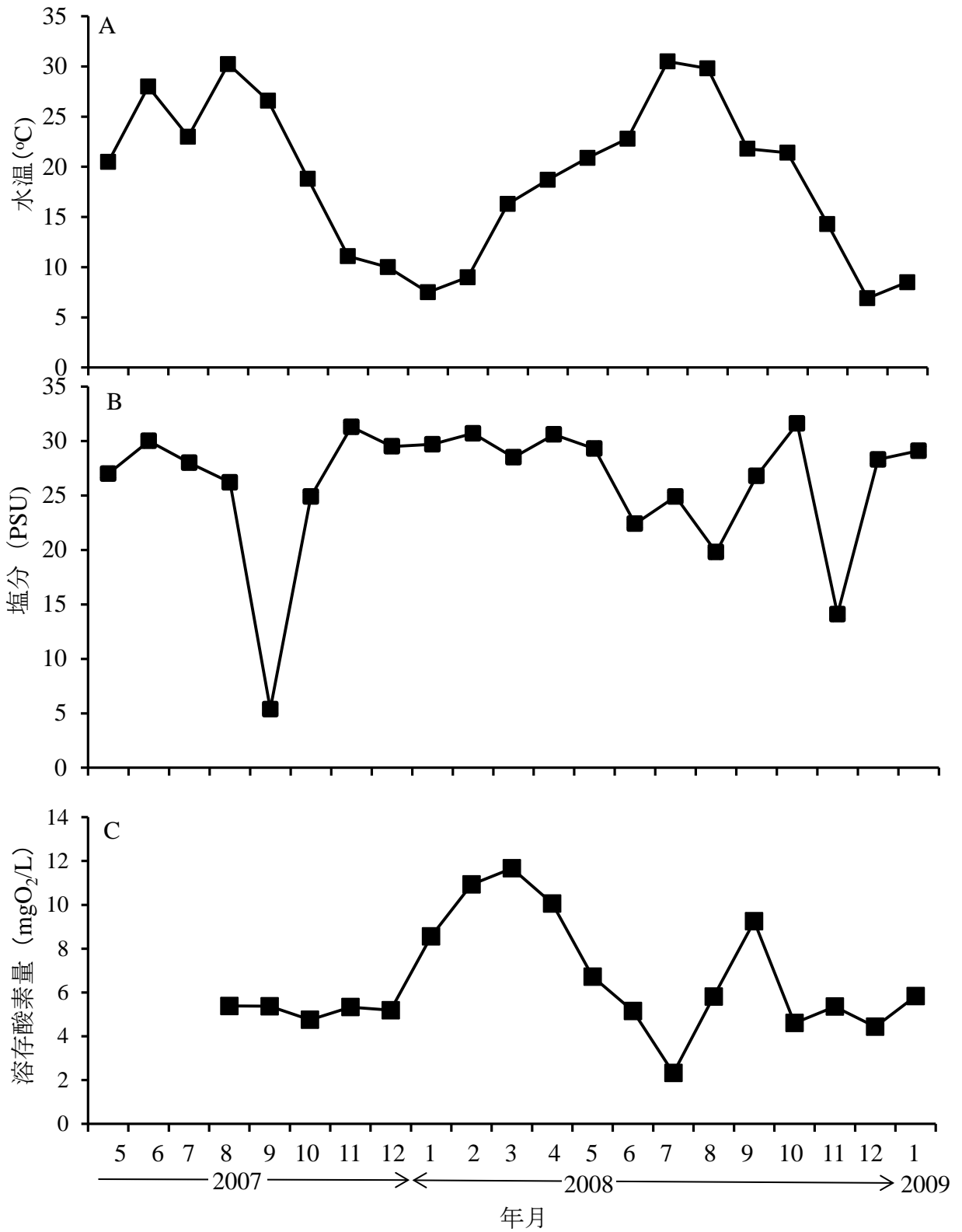


図3-15. 船橋における(A)水温、(B)塩分、および(C)溶存酸素量の経月変化。

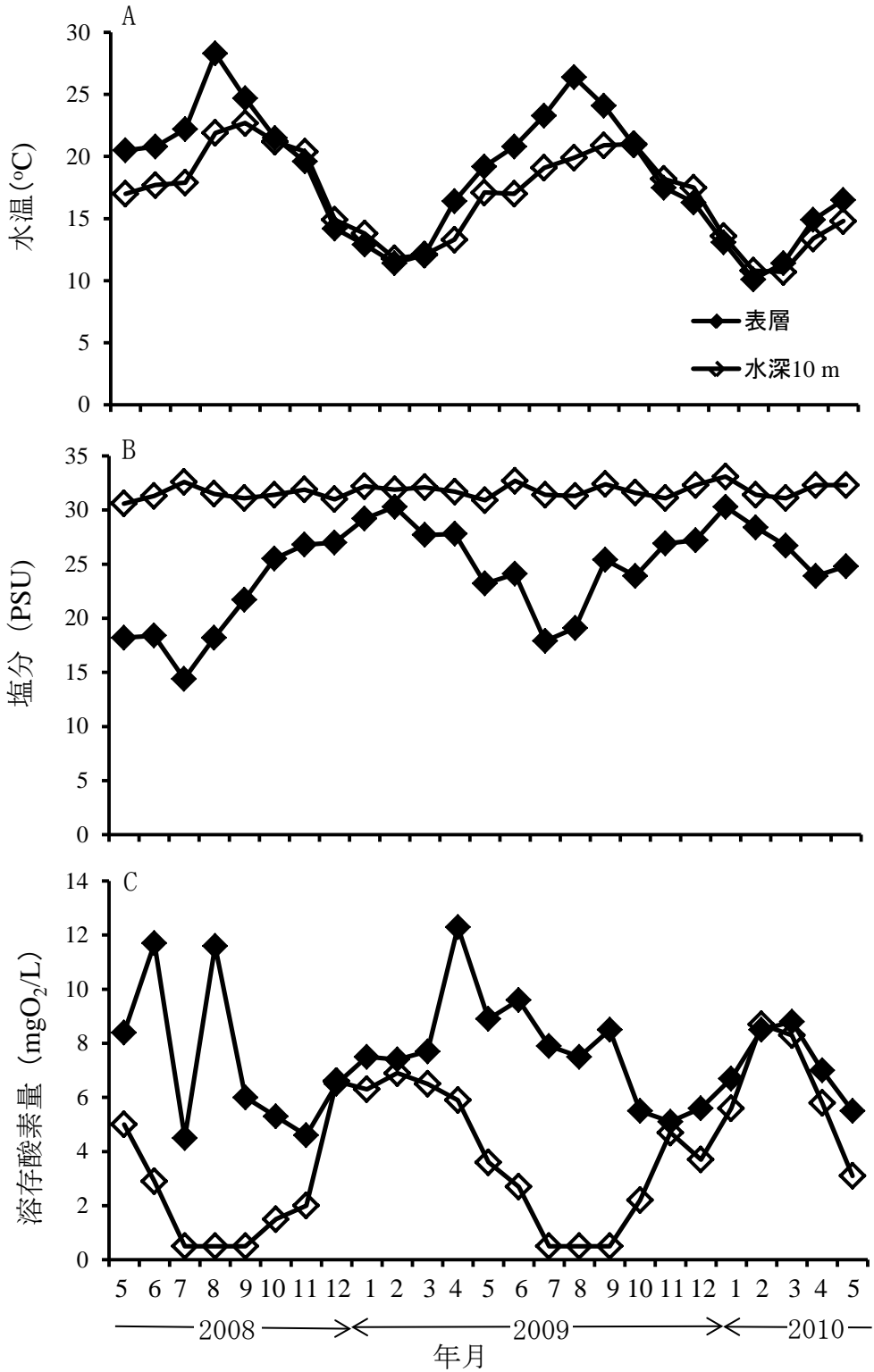


図3-16. お台場海浜公園沖における (A)水温、(B)塩分、および(C)溶存酸素量の経月変化.

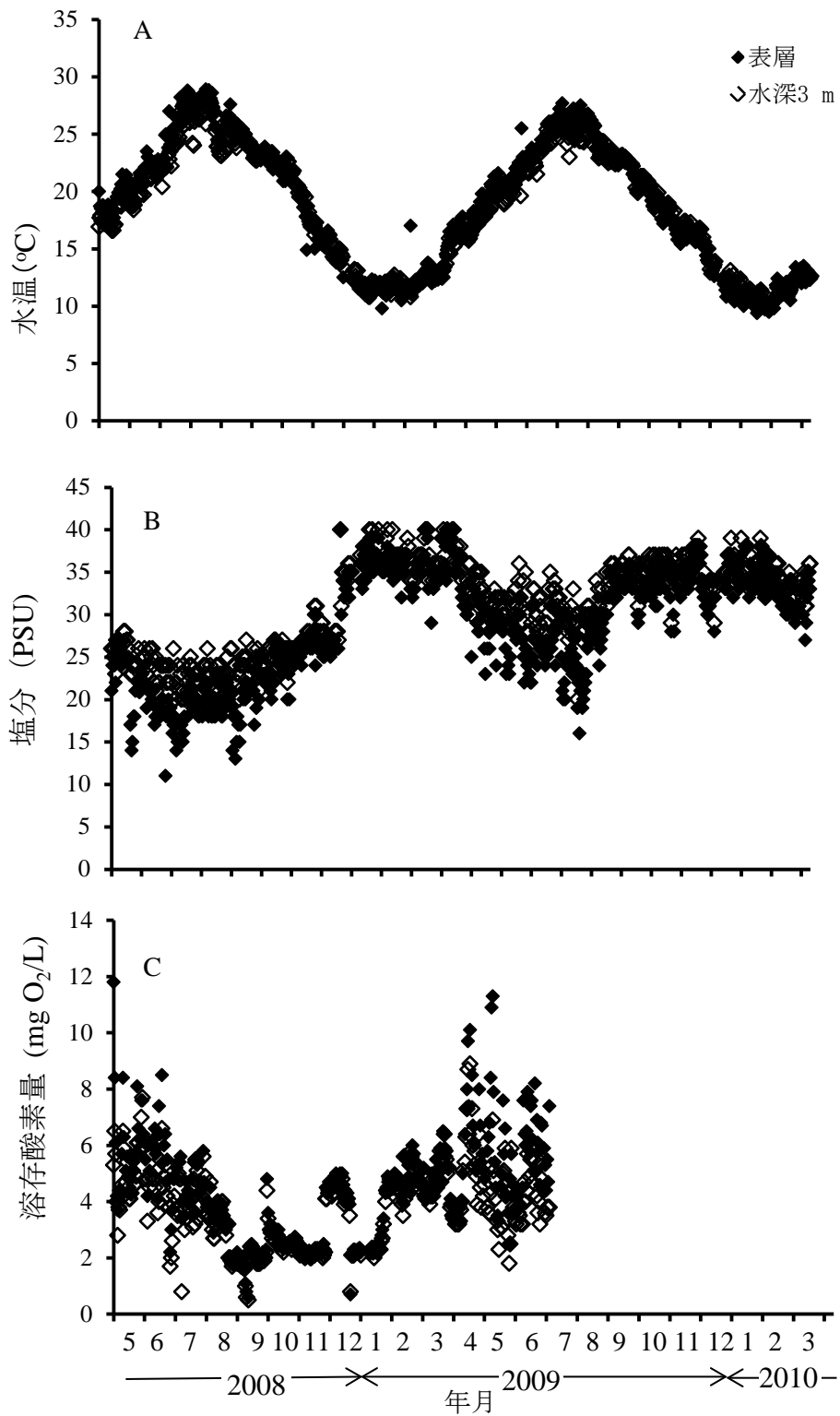


図3-17. お台場船の科学館における(A)水温、(B)塩分、および(C)溶存酸素量の経時変化。

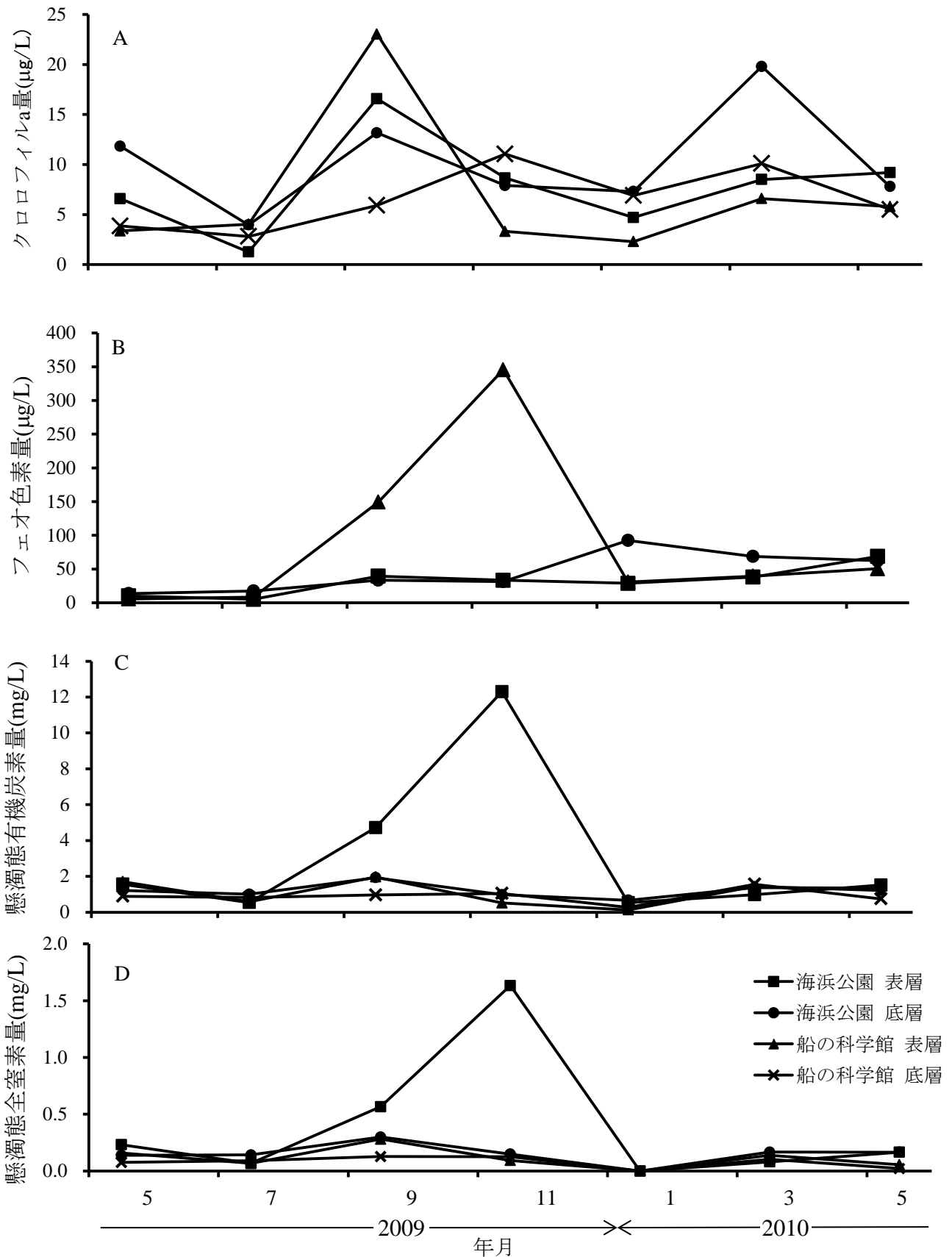


図3-18. お台場海浜公園と船の科学館における海水中の (A) クロロフィルa量、(B) フェオ色素量、(C) 懸濁態有機炭素量、(D) 懸濁態全窒素量の経月変化. 54

第 4 章の内容は、学術雑誌論文として出版する計画があるため公表できない。5 年以内に出版予定。

第5章 総合考察

5-1 生活史

本項の内容は、学術雑誌論文として出版する計画があるため公表できない。5年以内に出版予定。

5-2 環境耐性

本項の内容は、学術雑誌論文として出版する計画があるため公表できない。5年以内に出版予定。

5-3 今後の防除対策について

東京湾湾奥部のホンビノスガイは高い遺伝的多様性をもっていることが明らかとなった（第2章）。これは移入機会の多さを反映していると考えられる。したがって、本種の国内での分布を現状以上に拡げないためには、まずは移入手段を特定し、さらなる移入を防止することが重要であると考えられる。本研究では、大谷（2004）が指摘しているように、自動車運搬船のシーチェストへの付着など、船舶による移入の可能性が高いことが示唆された（第2章）。しかし、ホンビノスガイの東京湾への移入手段については、不明な点が多く、早急に解明しなければならない課題のひとつである。

海産外来種、特に浮遊幼生期をもつ種は、いったん移入・定着してしまうとその後の防除が非常に困難である。過去に海産外来種の撲滅に成功したのは、オーストラリア北部のダーウィン港内に移入したイガイダマシ（*Mytilopsis sallei*）の一例のみである（岩崎, 2007）。この付着性二枚貝は薬剤を用いて根絶された。東京湾湾奥部のホンビノスガイについては、開放的な複数地点で個体群を維持しているため、薬剤の使用は沿岸生態系への影響が大きく、使用は不可能である。しかし、本種の分布は東京湾湾奥部に限定

されており、さらにそれらの個体群は少数の卓越コホートによって維持されている（第3章）。よって、これらを積極的に取り除くことで、本種を撲滅させることができる可能性は高い。ホンビノスガイについては、千葉県ですでに漁業が行われており、卓越コホートは漁獲対象サイズとなっている。したがって、次の大規模加入が起きる前に、漁業や行政などによる駆除活動によって可能な限り「取り尽くす」ということが、本種を撲滅させるための有効な手段であると考えられる。

それに加えて、本研究から明らかになったホンビノスガイの環境耐性は、本州太平洋沿岸の内湾において本種の生残が可能であることを示している。本種を漁業資源として利用する際は逸出させないようにする事が重要である。販売の際には注意書きを添付するなど逸出防止のための啓発活動も必要である。

要約

海産外来種による生態的および経済的被害は世界的に問題になっている。日本においても、船体付着や水産資源の輸入に伴って多くの海産外来種が定着している。それらの多くは浮遊幼生期を持つことから、いったん移入・定着すると根絶させることが困難なため、移入経路、生活史、生態を把握した上で新たな移入や分布の拡大を防ぐことが求められる。ホンビノスガイ (*Mercenaria mercenaria*) は 1990 年代後半に東京湾への移入が確認された埋在性二枚貝である。本種の原生息地は北米東海岸のセントローレンス湾からフロリダ半島にかけて広く分布し、成長様式や繁殖期が生息地によって異なることが知られている。本種が移入した東京湾湾奥部では夏季の貧酸素や高水温、降雨による塩分変動など、生物にとって過酷な環境になっている。外来種が移入先で定着するためには、遺伝的多様性、生活史特性と環境耐性が重要であると考えられるが、東京湾湾奥部に生息するホンビノスガイについて、遺伝的多様性や野外における生態を明らかにした知見はほとんどない。一方、本種は日本国内で既に水産物として流通していることから、今後東京湾以外の海域にも人為的移動によって分布を拡大させる恐れがある。そこで本研究では東京湾湾奥部において、遺伝的手法を用いた個体群構造の把握、野外定期採集による個体群動態と生活史特性の把握および野外での標識再捕実験による環境耐性を明らかにすることにより、本種の防除を行うための基礎的知見を得ることを目的とした。

個体群構造

外来生物は一般に遺伝的多様性が低いと予測されるが、近年の研究によって海産外来種では、遺伝的多様度が高い事例が報告されている。これはバラスト水や船体付着による複数地点からの移入や、繰り返し移入によるものと推定されている。ホンビノスガイでは既に原生息地である北米東海岸のミトコンドリア DNA COI 領域の遺伝情報が

明らかにされていることから、東京湾個体群の遺伝情報を原生息地の情報と比較することによって東京湾個体群の遺伝的多様性を把握し、移入源の推定を行うことにした。東京湾湾奥部の 5 地点（横浜、京浜運河、お台場、船橋、富津）から採集した計 135 試料を解析した結果、45 のハプロタイプと 44 の変異領域が見つかった。このうち 9 ハプロタイプは北米東海岸で既に報告されているものであり、残りは新たに見つかったものであった。最も頻度が高かったものは、北米東海岸でも同様に頻度が高かったハプロタイプ 1 であり、出現頻度は 54 個体であった。次いで北米東海岸ではハッターラス岬以南でのみ出現が確認されたハプロタイプ 3 が、全ての地点で計 11 個体に見つかった。残りのハプロタイプの出現頻度は 3 個体以下であり、これらは、原生息地の北米個体群においても存在しているハプロタイプで、Baker *et al.* (2008) の研究ではたまたま検出されなかったものであると考えられる。また地点間の遺伝構造に有意差が見られなかったことから、東京湾湾奥部のホンビノスガイ個体群は同一のものであると考えられた。5 地点のハプロタイプ多様度は 0.828 と原生息地 (0.851) と同程度であったのに対し、塩基多様度は 0.0054 と原生息地 (0.0073) よりも低い値であった。また遺伝的多様度は奥まった運河で低くなる傾向が見られたことから、これらの場所には東京湾で生まれた浮遊幼生の分散によって分布が広がったものと考えられた。系統解析の結果、東京湾湾奥部の個体群はフロリダ半島周辺の個体群と類似性が高いことが明らかとなった。本種の移入については、遺伝的多様度の高さから、船舶に付随した繰り返し移入が起きている可能性が考えられた。

個体群動態と生活史特性

ホンビノスガイは 1990 年代後半に移入が確認された比較的新しい外来種である。本種の個体群動態を明らかにするために、湾奥部の人工海岸である千葉県船橋市三番瀬海浜公園の潮間帯（以下船橋）、東京都港区お台場海浜公園（以下海浜公園）の 3 水深 (0.5

m、2 m、4 m) およびお台場海浜公園近くの船の科学館の棧橋下 (以下船の科学館) 水深 2~4 m において毎月または隔月で採集を行い、得られた殻長頻度データをもとにコホート解析を行った。調査期間は船橋が 2007 年 5 月から 2009 年 1 月まで、お台場の 2 地点は 2008 年 5 月から 2010 年 5 月までとした。個体群密度は、船橋では 2007 年 10 月の最大密度 41 個体/m² から漸減する傾向が見られ、2008 年 12 月には 12 個体/m² となった。海浜公園では水深 2 m および 4 m に分布し、密度は 23~63 個体/m² であった。船の科学館では 31~63 個体/m² の間で密度が変化した。コホート解析の結果、船橋では 3 つのコホート、海浜公園では 5 つのコホート、船の科学館では 2 つのコホートが分離された。各コホートの平均殻長の変化を地点ごとに von Bertalanffy の成長式に近似させたところ、船橋の成長が最も良かった。船橋と船の科学館ではそれぞれ卓越コホートが存在し、それらは高い生残率を示した。調査地では夏季に溶存酸素濃度が著しく低下したが、個体群は維持されていた。加入は船橋において 2007 年 5 月、10 月、2008 年 10 月の 3 回確認され、お台場においても 5 月頃と 9 月~11 月にかけて加入した。しかし、加入しても消滅したコホートが多く、それらの密度は低いため、今後大規模な加入がなければ個体群が縮小する可能性が示唆された。

環境耐性

本項の内容は、学術雑誌論文として出版する計画があるため公表できない。5 年以内に出版予定。

謝辞

本研究を行うにあたり、東京大学大学院農学生命科学研究科の岡本研准教授には終始丁寧で辛抱強い御指導をいただきました。心より御礼申し上げます。同研究科の佐野光彦教授には日頃から有益な御助言や議論をしていただくとともに、丁寧な原稿の御校閲を賜りました。心より御礼申し上げます。同研究科の日野明德名誉教授には研究を始めるにあたって様々な助言を賜りました。心より御礼申し上げます。同研究科の青木茂助教には日頃から有益な御助言や議論をしていただきました。心より御礼申し上げます。東京大学大学院農学生命科学研究科生圏システム学専攻の鷺谷いづみ教授、水圏生物学専攻の山川卓教授には論文の御校閲を賜りました。心より御礼申し上げます。東邦大学東京湾生態系センターの風呂田利夫教授には野外調査手法を折に触れて御指導いただき、試料の採集をしていただきました。議論いただき論文のご校閲も賜りました。心より御礼申し上げます。2章の遺伝子解析では横浜の試料を横浜国立大学教育人間科学部西栄二郎准教授ならびに横浜市の小市佳延氏のご配慮で調査船「ひばり」に同乗する機会を与えていただき、入手することができました。乗組員の皆様にも心より感謝いたします。また分析にあたり、東京大学農学生命科学研究科森圏管理学研究室の井出雄二教授、斎藤陽子助教、黒河内寛之博士、内山憲太郎博士に機器使用の便宜を計っていただきました。心より感謝いたします。水域保全学研究室の藤木宣成博士には実験手法を御指導いただきました。心より感謝いたします。3章の個体群動態では船の科学館の皆様、須賀次郎氏には調査に関する手続きの労をとって頂きました。尾島沙海さんにはソーティングの補助をしていただきました。また東邦大学の多留聖典博士、中山聖子氏にご協力いただきました。心より感謝いたします。解析について国立環境研究所の山田勝雅博士に助言を賜りました。心より御礼申し上げます。4章の微細成長線解析では東京大学大学院理学系研究科 棚部一成名誉教授、宮地鼓博士に御指導賜りました。心より御礼申し上げます。有益な議論をして頂きました。また理学系研究科地球惑星科学専攻、古生物学研究室の皆様には折にふれて有益なご議論を賜りました。心より御礼申し上げ

げます。谷津干潟での野外調査の折には谷津干潟自然観察センターの皆様にもいつも暖かく迎えていただきました。また東邦大学の卒業生である藤巻亮氏には夜間の調査に同行していただき、ベントスデータなどを提供していただきました。河村大介氏にはホンビノスガイの分布データをご提供いただきました。心より感謝いたします。生殖腺の観察について、東京大学大学院農学生命科学研究科水圏生物学専攻 金子豊二教授には技術指導を賜り、実験室の使用の便宜を計って頂きました。

調査の補助や精神的に支えて下さった水域保全学研究室の卒業生の皆様、在学生の皆様に心より感謝いたします。特に石原孝博士、堀越綾香博士、中根幸則博士、南條楠土博士、植松幸希氏にはお世話になりました。感謝いたします。

また東京大学大気海洋研究所 国際沿岸海洋研究センターの白井厚太郎助教、同底生生物分野の清家弘治助教には折にふれて激励を賜りました。感謝いたします。

最後に、精神的・経済的な支援をしてくれた夫、健一と家族に心より感謝いたします。

引用文献

- Ansell D. A. (1964) Studies on the hard-shell clam, *Venus mercenaria* in British waters 1., Growth and reproduction in natural and experimental colonies. *Journal of Applied Biology*, 1 : 63-79.
- Ansell D. A. (1968) The rate of growth of the hard clam throughout the geographical range. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 31: 369–409.
- Altieri A. H. (2008) Dead zones enhance key fisheries species by providing predation refuge. *Ecology*, 89: 2808–2018.
- Andrés A., Nuria A. (2012) First Record of *Mercenaria mercenaria* (Bivalvia : Veneridae) and *Ensis directus* (Bivalvia : Pharidae) on Bay of Biscay , Iberian Peninsula. *Atlantic*, 31: 57–60.
- 荒川好満 (1980) 日本近海における海産付着動物の移入について. 付着生物研究, 2: 29-37.
- Arnold W. S., Marelli D. C., Bert T. M., Jones, D. S., and Quitmyer, I. R. (1991) Habitat-specific growth of hard clams *Mercenaria mercenaria* (L .) from the Indian River , Florida. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 147: 245–265.
- Baker P., Austin J. D., Bowen B. W., and Baker S. M. (2008) Range-wide population structure and history of the northern quahog (*Merceneria merceneria*) inferred from mitochondrial DNA sequence data. *ICES Journal of Marine Science*, 65: 155-163.
- Brown A., Heilmayer O. and Thatje S. (2010) Metabolic rate and growth in the temperate bivalvi *Mercenaria mercenaria* at a biographical limit, from the English Channel. *Journal of the biological association of the United Kingdom*, 90: 1019-1023.

- Byers J.E. (2005) Marine reserves enhance abundance but not competitive impacts of a harvested nonindigenous species. *Ecology*, 86: 487-500.
- Byers J.E. (2009) Competition in marine invasion. Rilov G. and Crooks J. (eds) *Biological invasions in marine ecosystems Ecological, management and geographic perspectives*, Springer. Berlin, pp.245-260.
- Carlton J.T. (1989) Man's role in changing the face of the ocean-biological invasions and implications for conservation of near-shore environments. *Conservation Biology*, 3: 265-273.
- Castagna M. and Chanley P. (1973) Salinity tolerance of some marine bivalves from inshore estuarine environments in Virginia waters on the western mid-Atlantic coast *Malacologia*, 12: 47-96.
- Clark II, G.R. (1979) Seasonal growth variations in the shells of recent and prehistoric specimens of *Mercenaria mercenaria* from St. Catherines Island, Georgia. *Anthropological papers of the American Museum of Natural History*, 56: 161-179.
- Clement M., Posada D., and Crandall K.A. (2000) TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*, 9: 1657-1659.
- Congnetti G. and Maltagliati F. (2000) Biodiversity and adaptive mechanisms in brackish water fauna. *Marine Pollution Bulletin*, 40: 7-14.
- Devillers N., Eversole A. G. and Isely J. J. (1998) A comparison of four growth models for evaluating growth of the northern quahog *Mercenaria mercenaria* (L.). *Journal of Shellfish Research*, 17: 191-194.

Dillon Jr. R.T. and Manzi J.J. (1992) Population genetics of the hard clam, *Mercenaria mercenaria*, at the northern limit of its range. *Canadian Journal of Fish Aquatic Sciences* 49: 2574-2578.

Duda T. F. (1994) Genetic population structure of the recently introduced Asian clam, *Potamocorbula amurensis*, in San Francisco Bay. *Marine Biology*, 119: 235–241.

Excoffier L., Laval G., and Schneider S. (2005) Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol Bioinformatics*, 1: 47-50

Fegrey S. R. (2001) Demography and dynamics of hard clam populations. Kraeuter J.N. and Castagna M. (eds.) *Biology of the hard clam*, Elsevier, Amsterdam, pp.383-418.

Felsenstein J (1993) Phylogeny inference package (PHYLIP), version 3.6.9. University of Washington, Seattle.

Fritz L.W., and Haven D.S. (1983) Hard clam, *Mercenaria mercenaria*: shell growth patterns in Chesapeake Bay. *Fisheries Bulletin*. 81:697-708.

藤巻亮 (2011) 東京湾谷津干潟におけるアオサ類 *Ulva spp.* 堆積が底生動物群集に与える影響に関する論文. 東邦大学大学院理学研究科, 修士論文.

風呂田利夫 (1987) 東京湾における青潮の発生. *水質汚濁研究*, 10: 470-474.

風呂田利夫 (1988) 東京湾における貧酸素水の底生・付着動物群集に与える影響について (シンポジウム: 東京湾の物質循環と環境). *沿岸海洋研究ノート*, 25: 104-113.

風呂田利夫 (2002a) 東京湾 外来種ハンドブック 日本生態学会編 村上興正、鷺谷いづみ監修 地人書館, 東京, pp.275.

風呂田利夫 (2002b) イッカククモガニ 外来種ハンドブック 日本生態学会編 村上興正、鷺谷いづみ監修 地人書館, 東京, pp.183

Geller J. B., Darling J. A., and Carlton, J. T. (2010) Genetic Perspectives on Marine Biological Invasions. *Annual Review of Marine Science*. 2: 367–393.

Gallucci V. F. and Quinn II (1979) Reparameterizing fitting, and testing a simple growth model. *Trans am fish soc*, 108: 14-25.

Grizzle R.E., Bricelj V.M. and Shumway S.E. (2001) Physiological ecology of *Mercenaria mercenaria*. Biology of the hard clam. Kraeuter J.N. and Castagna M. (eds.) *Biology of the hard clam*, Elsevier, Amsterdam, pp.305-330

Goodwin D.H., Flessa K.W., Schöne B.R. and Dettman D.L. (2001) Cross calibration of daily growth increments, stable isotope variation, and temperature in the Gulf of California bivalve mollusk *Chione cortezi*: implications for paleoenvironmental analysis. *Palaios*, 16: 387-398.

Hamwi A. and Huskin H.H. (1969) Oxygen Consumption and pumping rate in the hard clam *Mercenaria mercenaria*: a direct method. *Science*, 163: 823-824.

Harding J. M. (2007) Northern quahog (=hard clam) *Mercenaria mercenaria* age at length relationships and growth patterns in the New York river, Virginia 1954 to 1970. *Journal of shellfish research*, 26: 101-107.

Harte M.E. (2001) Systematics and taxonomy. Kraeuter J N and Castagna M (eds) *Biology of the hard clam*, Elsevier, Amsterdam, pp3-43.

Henry K. M., and Nixon S. W. (2008) A Half Century Assessment of Hard Clam, *Mercenaria mercenaria*, Growth in Narragansett Bay, Rhode Island. *Estuaries and Coasts*, 31: 755–766.

Hemphy C.M. and Crenshaw Jr. J. W. (1989) Clam genetics . Manzi J.J. and Castagna M. (eds) *Clam mariculture in north Amrica*, Elsevier, Amsterdam, pp326-356.

Heppel D., (1961) The naturalization in Europe of the quahog *Mercenaria mercenaria* (L). *Journal of Conchology*, 25:21-34.

Hibbert C. J. (1977) Growth and survivorship in a tidal-flat population of the bivalve *Mercenaria mercenaria* from Southampton water. *Marine biology*, 44:71-76.

樋渡武彦・木幡邦男 (2005) 東京湾に移入した外来大型二枚貝ホンビノスガイについて. *日本水環境学会誌*, 20:614-617.

Hiwatari T., Shinotsuka Y., Kohata K., and Watanabe M. (2006) Exotic hard clam in Tokyo Bay identified as *Mercenaria mercenaria* by genetic analysis. *Fisheries Science*, 72: 578–584.

Hoffman E.A., Gillis N.K., Walters L.J., Fernandes F.C. (2009) Higher genetic diversity in introduced than in native populations of the mussel *Mytella charruana*: evidence of population admixture at introduction sites. *Divers Distrib*, 15: 784-795.

Hemphrey C. M. and Crenshw Jr.,J.W. (1989) Clam genetics. In:Manzi J.J. and Castagna M. (eds.) *Clam mariculture in North America*. Elsevier, Amsterdam, pp.323-356.

岩崎 敬二・木村妙子・木下今日子・山口寿之・西川輝昭・西榮二郎・山西良平・林育夫・大越健嗣・小菅丈治・鈴木孝男・逸見泰久 (2004) 日本における海産生物の人為的移入と分散：日本ベントス学会自然環境保全委員会によるアンケート調査の結果から. *日本ベントス学会誌*, 59: 22-44.

岩崎敬二 (2007). 日本に移入された外来海洋生物と 在来生態系や産業に対する被害について. *日本水産学会誌*, 73: 121–1124.

岩崎敬二 (2009) 海の外来生物 Q & A. 海の外来生物, 日本プランクトン学会・日本ベントス学会編 東海大学出版会, 神奈川, pp.4-18.

Jones D.S., Aruther M.A., and Allard D.J. (1989) Sclerochronological records of temperature and growth from shells of *Mercenaria mercenaria* from Narrangansett Bay, Rhodeisland. *Marine Biology*, 102: 225-234.

Jones D.S., Quitmyer I.R., Arnold W.S. and Merelli D.C. (1990) Annual shell banding, age, and growth rate of hard clams (*Mercenaria spp.*) from Florida. *Journal of Shellfish Research*, 9: 215-225.

Kaas P. (1937) *Venus mercenaria L.*, een nieuwe mollusk voor de Nederlandshe Fauna. *Basteria*, 2: 58-60.

Kanazawa T. and Sato S. (2008) Environmental and Physiological copntrols on shell microgrowth pattern of *Ruditapes phillipinarum* (Bivalve: Veneridae) from Japan. *Journal od Mollscan Studies*, 74: 89-95.

河村大介 (2009) 東京湾奥部谷津干潟におけるホンビノスガイ *Mercenaria mercenaria* の成長速度解析. 東邦大学理学部卒業論文

Kimura M. (1980) A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16: 111-120.

Kimmerer W.J., Gartside E. and Ores J.J. (1994) Predation by an introduced clam as the likely cause of substantial declines in zooplankton of San Fransisco Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 113: 81-93.

国土交通省関東地方整備局東京湾口航路事務所 数字で見る東京湾

(http://www.pa.ktr.mlit.go.jp/wankou/toukyou_wankoukouro/suujidemiru.htm)

Kraeuter J N (2001) Pradator and predation. The biology of the hard clam. Kraeuter J.N. and Castagna M. (eds.) *Biology of the hard clam*, Elsevier, Amsterdam, pp.441-535.

Kraeuter J. N., Flimlin G., Kennish M. J., Macaluso R., and Viggiano J. (2009). Sustainability of Northern Quahogs (= Hard Clams) *Mercenaria mercenaria* , Linnaeus in Raritan Bay , New Jersey : Assessment of size specific growth and mortality. *Journal of Shellfish Research*, 28: 273–287.

黒田伸郎・甲斐正信・原保 (1998) 漁場環境変動に伴うアサリのグリコーゲン含量の変動. 愛知県水試研報告, 5: 35-39.

Landry T., Sephton T. W., and Jones D. A. (1993) Growth and mortality of nothern quahog, (Linnaeus,1758) *Mercenaria mercenaria* in Prince Edward Island. *Journal of Shellfish Research*, 12: 321–327.

Lin Z., Lu Z., Chai X., Fang Jun X., and Jiong Ming. (2008) Karyotypes of Diploid and Triploid *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus). *Journal of Shellfish Research*, 27: 297–300.

Loosanoff V. L. (1964) Commercial clams of the Atlantic coast of the United States. *US department interior fish wildlife service fish leafl*, 13: 1-12

Luts R. A. and Rhoads (1980) Grwoth patterns within molluscan shell. An overview. Rhoads D.C. and Luts R.A. (eds.) *Skeletal grwoth of aquatic organisms*, pp. 203-254. Plenum press, New York.

May G. E., Gelembiuk G. W., Panov V. E., Orlova, M. I. and Lee, C. E. (2006) Molecular ecology of zebra mussel invasions. *Molecular Ecology*, 15: 1021–31.

McDonald P. S., Jensen G. C., and Armstrong D. (2001) The competitive and predatory impacts of the nonindigenous crab *Carcinus maenas* (L.) on early benthic phase Dungeness crab *Cancer magister*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 258: 39–54.

Miller A. W. and Ruiz G. M. (2009) Differentiation successful and failed invaders: species pools and importance of defining vector, source and recipient regions. Rilov G. and Crooks J. (eds) *Biological invasions in marine ecosystems Ecological, management and geographic perspectives*, Springer. Berlin, pp. 153-170.

Mitchell (1974) Aspects of the ecology of the lamellibranch *Mercenaria mercenaria* (L.) in British waters. *Hydrobiolgy Bulletin*, 8: 124-138.

Miura, O., Torchin, M. E., Kuris, A. M., Hechinger, R. F. and Chiba, S. (2006) Introduced cryptic species of parasites exhibit different invasion pathways. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103: 19818–19823.

Miyaji T., Tanabe K. and Schöne B.R. (2007) Environmental controls on daily shell growth of *Phacosoma japonicum* (Bivalve: Veneridae) from Japan. *Marine Ecology Progress Series* 336: 141-150.

宮地鼓・棚部一成 (2008) 成長縞を用いた二枚貝の成長と環境情報の高時間制度復元. 月刊地球号外, 59: 58-68.

Morton (1987) Comparative life history traits and sexual strategies of the fresh and brackish water bivalve fauna of Hong Kong and Southern China. *American Malacology Bulletin*, 5: 91-99.

中村幹雄・品川明・戸田顕史・中尾繁 (1977) ヤマトシジミの貧酸素耐性. 水産増殖, 45: 9-15.

中村泰男・金谷弦・小泉知義・牧秀明 (2012) 大井人工干潟（京浜運河・東京湾）周辺
の環境変動と二枚貝の生残：特に溶存酸素と底泥硫化物に着目して．水環境学会誌, 35:
127-134.

日本付着生物学会編 (2001) 黒装束の侵入者, pp.27, 恒星厚生閣, 東京

日本海洋学会編 (1986) 沿岸環境調査マニュアル, 1 底質篇. 恒星厚生閣, 東京.

日本海洋学会編 (1986) 沿岸環境調査マニュアル, 2 水質・微生物篇. 恒星厚生閣, 東京.

西栄二郎・坂本昭夫・水尾寛巳・小市佳延・下村光一郎・下迫健一郎・室井雅弘・渡部
昌治 (2009) 横浜構内で定着が確認された外来大型二枚貝ホンビノスガイ．神奈川自然
誌資料, 29: 181-183.

西村和久 (2003) 東京湾奥のホンビノスガイ（移入種）について．ひたちおび, 94:13-17.

西村 和久. (2005). 東京湾奥アサリ漁場に生息するホンビノスガイ(移入種)について.
ちりぼたん, 36: 63-66.

大木慎平 (2007) 谷津干潟における外来大型二枚貝 *Mercenaria mercenaria* の生息と底質
環境．東邦大学理学部卒業論文.

大越健嗣 (2007) 非意図的移入種による水産被害の実例—サキグロタマツメタ．日本水
産学会誌, 73: 1129-1132.

大谷道夫 (2004) 日本の海洋移入生物とその移入過程について．日本ベントス学会誌,
59: 45-57.

Pesch G. (1972) Isozymes of lactate dehydrogenase in the hard clam, *Mercenaria mercenaria*. *Comparive Biochemistry and Physiology*, 43B: 33-38

Pesch G (1974) Protein polymorphisms in the hard clams *Mercenaria mercenaria*.and *Mercenaria campechiensis*. *Biological Bulltain* 146: 393-403.

Paavola M., Olenin S., and Leppakoski E. (2005) Are invasive species most successful in habitats of low native species richness across European brackish water seas? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64: 738–750.

Peterson C.H., Duncan P. B., Summerson H.C.and Safrit Jr. G.W. (1983) A mark recapture test of annual periodicity of internal growth band deposition in shells of hard clam, *Mercenaria mercenaria*, from a population along the southeastern United States. *Fishery Bulletin*, 81: 65-779

Peterson C.H., Duncan P. B., Summerson H.C.and Beal B. F. (1985) Annual band deposition within shells of the hard clam *Mercenaria mercenaria*: consistency across habitat near Cape Lookout, North Carolina. *Fishery Bulletin*, 83: 71-677.

Polyakov A. O., Kraeuter J. N., Hofmann E. E., Buckner S. C., Bricelj V. M., Powell E. N. and Klinck J. M. (2007) Benthic predators and nothern quahog(=hard clam) (*Mercenaria mercenaria*, Linnaeus, 1758) populations. *Journal of Shellfish Research*,, 26: 995–1010.

Rice W.R. (1989) Analyzing tables of statistical test. *Evolution*, 43: 223-225.

Roman J., & Darling J. A. (2007) Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 454–64.

- Ross D. J., Johnson C.R., Hewit C.L., Ruiz G.M. (2004) Interaction and impacts of two introduced species on a soft-sediment marine assemblage in SE Tasmania. *Marine Biology*, 144: 747-756.
- Rozas J., Sanchez-Delbarrio J.C., Messeguer X. and Rozas R. (2003) DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics*, 19: 2496-2497.
- Ruckenbusche H. (1949) Le clam. Note sur *Venus mercenaria* L. Son introduction et son élevage dans le bassin de la Sudre. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 15:99-117.
- Savini D., Harding J. M., and Mann R (2002) Rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1946) predation rates on hard clams *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758). *Journal of Shellfish Research*, 21: 777-779.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., Baughman, S. (2011) The population biology of invasive species. *Annual review of Ecology and Systematics*, 32: 305–332.
- Schöne B.R., Dunca E., Fiebig J. and Pfeiffer M. (2005a) Mutvei's solution: An ideal agent for resolving microgrowth structures of biogenic carbonates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 228: 149-166.
- Schöne B.R., Houk S.D., Freyre Castro, A.D., Fiebig J., Kroncke I., Dreyer W. and Oschmann W. (2005b) Daily growth rates in shells of *Arctica islandica*: assessing subseasonal environmental controls on a long-lived bivalve mollusk. *Palaios*, 20: 78-92.
- Seifter S., Dayton S., Novic B. and Muntwyler E. (1949) The estimation of glycogen with the anthrone reagent. *Archives Biochemistry*, 25: 191-200.

Strayer D. L., & Malcom H. M. (2006) Long-term demography of a zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population. *Freshwater Biology*, 51: 117–130.

Tanabe K. (1988) Age and growth rate determinations of an intertidal bivalve, *Phacosoma japonicum* using internal shell increments. *Lethaia*, 21:231-241.

玉井恭一 (1993) シズクガイの貧酸素耐性. 日本水産学会誌, 59: 615-620.

Tebble N. (1966) British Bivalve Seashells. Alden press, London.pp. 212

Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. (1994) CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Ressearch*, 22: 4673-4680

von Bertalanffy L. (1938) A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II) *Human Biology*, 10:181-213.

Walker and Heffernan. (1990). Intertidal Growth and Survival of Northern Quahogs *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus1758) and Atlantic surf clams *Spisula solidissima* (Dillwyn 1817) in Georgia. *Journal of the World Aquaculture Society*, 21: 307–313.

Weir B.S, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population-structure. *Evolution* 38: 1358-1370.

Wright S. (1965) The Interpretation of population-structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, 19: 395-420.