

別寒辺牛湿原に生息する淡水性貝形虫類(甲殻類)

の分類学的研究

山口 成能

東京大学海洋研究所 海洋生態系動態部門

〒164-8639 東京都中野区南台 1-15-1

(E-mail: yamayama@ori.u-tokyo.ac.jp)

要旨

別寒辺牛川流域で生息が確認された淡水産および汽水産貝形虫類 9 種を報告する。

はじめに

貝形虫類の背甲は石灰化しており、化石として多産するため、古生物学において重要な分類群の一つである。淡水性貝形虫類の分布や生態はヨーロッパでは非常に良く調べられており、その生息分布 (Kulkoyluoglu and Vinyard, 2000 など) や背甲の同位体分析 (Chivas *et al.*, 1986 など) から環境解析に用いられる可能性が指摘されている。一方、日本国内を含め東アジア地域の淡水性貝形虫類については、ほとんど調べられていないのが現状である。そこで、東アジア地域での淡水性貝形虫類の基礎研究を行うために、別寒辺牛湿原に生息する淡水性貝形虫類について分類学的検討を行なうことを目的とする。

材料と方法

2002年8月と11月に、別寒辺牛川の河口から上流の支流沿いに別寒辺牛湿原15地点で標本の採取を行った(図1)。川底や湿地の表層堆積物を、75 μ m以上1mm以下の堆積物にふるい分け、10%ホルマリンおよび70%エタノールで固定した。実体顕微鏡下でこれらの生体標本および固定標本に含まれる貝形虫類の抽出および形態観察を行なった。

抽出した貝形虫類の標本は実体顕微鏡下で解剖し、付属肢など軟体部は封入剤ネオシガラル(志賀昆虫普及社、東京)を用いてスライドガラスに封入し、生物顕微鏡下で観察した。また、解剖した標本の背甲は実体顕微鏡や走査型電子顕微鏡下で観察した。

別寒辺牛湿原貝形虫類各論

北海道東南部別寒辺牛湿原に生息することが確認された貝形虫類 9 種類の分類学的特徴を記載する。

Ishizakiella supralittoralis (Schornikov, 1974)

(図 2A)

所属科 : Leptocytheridae Hanai, 1957

所属亜科 : Leptocytherinae Hanai, 1957

Leptocytheridae 科の貝形虫類の背甲は、細長い亜長方形から亜腎臓形をしており、その表面は滑らかなものや、窪み (pit)、網状装飾 (reticulation)、梁 (ridge) があるものもいる。性的二型であり、雄は通常雌より小さく細長い。ヒンジは変形エントモドント型 (entomodont) であり、その前方小歯状突起 (toothlets) は種によって発達度合いが異なる。縁辺毛細管 (marginal pore

canales) はほとんど無いものから平均的な数のものまでである。四つの中央閉殻筋痕 (adductor muscle scars) はほぼ垂直の列に並び、V字形の前頭筋痕 (frontal muscle scar) は分裂していることもある。大顎支点 (fulcral point) がある。

第一触肢 (antennula) は太く、5節からなり、はさみ状の剛毛と柔軟な剛毛 (seta) が生えている。4節からなる第二触肢 (antenna) は、2本の末端はさみ状剛毛と2節からなる出糸突起 (spinneret) が生えている。大顎口肢鰓板 (mandible palpus branchial plate) には2本の剛毛が生えている。

Ishizakiella 属の貝形虫類の背甲は細長い豆形をしており、顕著な性的二型が見られ、雌が雄より大きい。その表面は小窩網状装飾 (foveoreticulation) があり、中央閉殻筋痕部が窪んでおり、前方背縁部に顕著な陥没溝 (sulcus) がある。内殻 (inner lamellae) はやや広めであり、多分岐した縁辺毛細管がある。眼瘤 (eye tubercle) は無い。

Ishizakiella 属の現生種は、日本列島、ニュージーランド、フィジーの河口域に生息している。本邦産 *Ishizakiella* 属は3種 (*I. miurensis*, *I. ryukyuensis*, *I. supralittoralis*) が確認されている (Tsukagoshi, 1994; Yamaguchi, 2000; 山口 2000, 2001)。*I. miurensis* は東北から九州にか

けて、*I. ryukyuensis*は主に南西諸島に、*I. supralittoralis*は北海道、北九州、能登半島に、それぞれ生息している。これらのうち *I. miurensis* と *I. ryukyuensis* の 2 種は、ミトコンドリア DNA 上の遺伝子 CO1 領域の分子系統解析の結果および生殖器の形態類似性から、互いに近縁であると考えられている (Yamaguchi, 2000; 山口 2000, 2001)。

I. supralittoralis に属する貝形虫類の背甲表面は多くの小さな窪 (pits) で覆われており、前方及び後方縁辺に沿って比較的弱い梁 (ridge) がある。縁辺帯 (marginal zone) は狭く、前庭 (vestibule) が発達している。縁辺毛細管は束状構造では無い。ヒンジ要素は未発達で歯が分化しておらず、特に中央要素が棒状になっている。

雄の生殖器はよく発達した渦巻き状の射精管 (*ductus ejaculatorius*) やヘラ状保持器官 (clasp apparatus) が生えている。

この貝形虫類の体色は橙色から茶褐色である。

体長：雌 0.58-0.67mm 雄 0.53-0.62mm

I. supralittoralis に属する貝形虫類は日本以外ではクリル諸島南部やウラジオストック周辺でも分布している。この貝形虫類は 0.48%~26.0%の塩分濃度の汽水域で生息が確認されている (Tsukagoshi, 1994)。

Cytheromorpha acupunctata (Brady, 1880)

(図 2B)

所属科 : Loxoconchidae Sars, 1925

所属亜科 : Loxoconchinae Sars, 1925

Loxoconchidae 科の貝形虫類の背甲は、腎臓形や卵形、長菱形、正方形をしており、尾導管 (caudal process) を持つものもいる。背甲表面は滑らかなものや、窪み (pit)、網状装飾があるものもいて、瘤状小突起 (tubercle) や翼翅 (ala) を持つものもいる。内殻は比較的広めであり、縁辺毛細管は少なく通常単純型であるが分岐しているものもいる。前庭は通常前方と後方にある。垂直毛細管 (normal pore canals) は単純型 (simple type) と篩型 (sieve type) があり、明確な毛開口部 (pore conuli) を持つものもいる。四つの中央閉殻筋痕は垂直または弓状にの列に並び、前頭筋痕は U 字や V 字、Y 字、C 字形のがあり、しばしば前頭筋痕前方に小さい球状痕がある。ヒンジ構造は

Loxoconchidae 科で典型的なゴンギロドント型 (gongylodont) であるが、時々アドント型 (adont) である。通常、眼瘤がある。

第一触肢は 5 または 6 節からなる。4 節からなる第二触肢内肢 (endopodite) は、2 本の末端はさみ状剛毛 (terminal chelate setae) が生え、出糸突起 (spinneret ; 外肢 exopodite) は 2 節からなる。大顎口肢鰓板には 4 本以下の剛毛が生えている。小顎 (maxillula) の鰓板 (branchial plate) には 1 本の反り返った剛毛が生えている。胸肢は通常細長く、尾叉 (furca) は 2 本の剛毛が生えている。

Cytheromorpha acupunctata に属する貝形虫類の背甲表面は密に小さな窪 (pits) で覆われており、一部の雄は雌や他の雄より小さい窪 (pits) で覆われている。背甲外縁は波形の梁 (undulate ridge) がある。性的二型が顕著で、背甲側面から見た外形は雄が雌より細長く、雄は細長い楕円形、雌は亜腎臓形をしている。背甲背縁はほぼ直線で、後方へ行く程低くなる。前方縁は広く丸みを帯び、後方縁は上部が縮まり、下部は丸い。腹縁は中央部近くで若干内側へ窪んでいる。縁辺帯の幅は平均並みで、前方が若干広い。重複帯 (duplication または fused zone) の幅は平均並みである。癒合線 (concrecence line) は波うっている。前庭は前方と後方腹部にある。縁辺毛細管は多く、未分岐で、

等間隔に分布している。ヒンジ構造は Loxoconchidae 科で典型的なゴンギロドント型である。四つの中央閉殻筋痕はほぼ垂直の列に並ぶ。

第一触肢は太く、6節からなり、はさみ状の剛毛と柔軟な剛毛が生えている。4節からなる第二触肢は、2本の末端はさみ状剛毛と3節からなる出糸突起が生えている。4節からなる大顎口肢 (mandible palpus) には3本の鰓板繊維が生えている。雄生殖器は基部が顕著に大きく、2つの小さい突起がある。

この貝形虫類の体色は薄い茶褐色である。

体長：雌 0.50-0.54mm 雄 0.58-0.64mm

C. acupunctata に属する貝形虫類は日本やクリル諸島南部に分布し、底質が砂から泥の海岸の潮間帯に生息するが、河口域にも稀に生息し、別寒辺牛川河口で *Ishizakiella supralittoralis* と共産した。Schornikov (1974) によりクリル諸島南部から報告されている *Cytheromorpha lagunae* は *C. acupunctata* のシノニムだと思われる。クリル諸島の貝形虫類は0.48%の塩分濃度の汽水域で生息が確認されている (Schornikov, 1974)。

Metacypris cordata Brady & Robertson, 1870

(図 2C)

所属科 : Limnocytheridae Klie, 1938

所属亜科 : Matacypridinae Danielopl, 1965

Limnocytheridae 科の貝形虫類の背甲は、縁辺帯が狭く、四つの中央閉殻筋痕は垂直の列に並び、閉殻筋痕前方に V 字形の前頭筋痕がある。雌雄において 3 対の胸肢の長さや形は類似している。

Matacypridinae 亜科の貝形虫類は、背甲背面から見た外形が丸く太り、雌は洋梨状である。第一触肢は 5 または 6 節からなる。

Metacypris 属の貝形虫類は、背甲背面から見た外形が特に広く、雌は洋梨状である。第一触肢は 6 節からなる。

M. cordata に属する貝形虫類の雌は、背甲背面から見た外形が体長に比べ幅広で、後方部が最も広い。背甲側面から見た外形は後方部で最も広い。背甲表面には多くの小さな窪みの斑紋 (punctae) や剛毛がある。

雄の背甲背側から見た外形は雌程広くはなく、より中央部で最も広い。背甲側面から見た外形は雌より楕円形である。

この貝形虫類の体色は灰色から黄褐色であり、背側表面前端に沿って鞍状に暗褐色を帯びる。

体長：雌 0.56-0.57mm 雄 0.50-0.54mm

M. cordata に属する貝形虫類はヨーロッパ北部に分布している事が確認されており、寒冷な亜北極水域を好むと考えられている。淡水域にのみ生息する。

M. cordata は卵胎性であり、水深の浅い水域に生息することから、水鳥などに付着して生息域を広げたと考えられている (Horne *et al.*, 1998 など)。雌雄が一般に共産する事から有性生殖と考えられている。

Cypridopsis vidua (Müller, 1898)

(図 2D)

所属科：Cypridopsidae Kaufmann, 1960

所属亜科：Cypridopsinae Bronstein, 1960

Cypridopsidae 科の貝形虫類は小さく、その背甲外形は丸く、表面装飾が無

い。縁辺帯は前方末端で広く、重複帯は狭い。尾叉はやや縮退し、しばしば鞭状であるが、無いものもある。

Cypridopsinae 亜科の貝形虫類の尾叉 (furcae) は縮退し、一对の鞭状である。

Cypridopsis 属の貝形虫類の背甲は左右対称であり、左殻が右殻を覆っている。小顎の口肢 (palp) 末端節は円筒状であり、第五肢 (maxilliped) は縮退した5本以下の繊維からなる鰓板を持つ。第七肢 (cleaning leg) は細い剛毛や湾曲した剛毛 (bristle)、微細な刺 (spine) の生えた微細な第四節を持つ。尾叉 (furca) は縮退した鞭状である。

C. vidua に属する貝形虫類の雌は、背甲背面から見た外形が卵形であり、前方に向かって尖っていると同時に中央部後方で最大幅となっている。背甲表面には装飾が無いが、多くの微細な剛毛がある。第二触肢には末端鍵爪 (terminal claws) 端にまで達する遊泳剛毛 (swimming setae) があり、第五肢の鰓板には5本の鰓板繊維がある。

この貝形虫類の体色は透明な白色から黄色味がかかった白色であり、背側表面上に3本の不均質な暗色の横縞がある。

体長：雌 0.54-0.72mm

C. vidua に属する貝形虫類はヨーロッパを含む北及び南半球の温帯に分布し、水草の生い茂った湖沼に生息する。一般には淡水に生息するが、若干の汽水域でも生息できる。成体は夏から秋にかけて生息密度が増し、また一年に二世代の繁殖が行われると考えられている。白色の球状卵は滑らかな表面に単独で付着する。*C. vidua* に属する貝形虫類は雑食性と思われる。単為生殖 (parthenogenesis) と考えられているが、雄を報告した研究例もある。

Candona candida (Müller, 1776)

(図 2E)

所属科 : Candonidae Kaufmann, 1900

所属亜科 : Candoninae Kaufmann, 1900

Candonidae 科の貝形虫類の背甲表面は滑らかで、放射毛細管 (radial pore canals) は単純型である。第七肢 (third thoracic limb) は清掃肢であり、異なる長さの 3 本の剛毛が生えている明確に区別できる四節からなる。尾叉は

よく発達した羽枝状で、2本の末端鍵爪と典型的な1本の歯根尖 (apical) と1本の背側剛毛 (dorsal seta) が生えている。背側剛毛は *Candonopsis* 属の貝形虫類には無い。ゼンカーズ器官 (Zenker's organ) の螺旋回数は8回以下である。

Candoninae 亜科の貝形虫類の背甲表面は典型的に滑らかである。縁辺帯は広く、重複帯は狭い。第二触肢は遊泳剛毛を欠き、雄の抱擁器官 (clasp ing organs ; 第五肢の内肢) は未節化している。

Candona 属の貝形虫類は底生種であり、遊泳しない。背甲には表面装飾が無く、通常滑らかである。その背甲は左右対称である。典型的に背甲表面の剛毛は細く、しばしばかなり散在している (*Candona insculpta* は例外)。第一触肢と第二触肢は這動に適している。第五肢の鰓板は縮退し、3本以下 (2本が典型的) の鰓板繊維があるが、これらの繊維のサイズはしばしば異なる。第七肢は四節を持つが、第三節は未分節のこともある。この第四節には、しばしば長さの異なる3本の剛毛がある。尾叉はよく発達し、それぞれ背側剛毛 (dorsal seta) 1本と歯根尖1本と末端鍵爪2本が生えている。

雄の外形はしばしば雌の外形と異なる。通常、第二触肢の第二節は分節している。これが分節していないものは、*Pseudocandona* 属に分類される。ゼンカ

一ズ器官の螺旋回数は7回である。第七肢の第二及び第三節にさらに一本の剛毛と第五肢に3本の鰓板繊維がある種は *Cryptocandona* 属に分類される。

Candona candida に属する貝形虫類の雌は、背甲側面から見た外形が背側で強く湾曲し、中央部近辺で最大高となっている。背甲表面は滑らかで光沢があり、背甲周辺にはいくつかの散在する壁孔 (pits) と細い剛毛がある。大顎口肢 (mandibular palp) は、第二節には五本からなる剛毛群と第三節には末端から中央部にかけて羽毛状剛毛 (bristle) がある。第七肢の第三節は未分節で、末端に1本の剛毛がある。

雄の背甲側面から見た外形は雌に比べより長く、後方部がより広い。

この貝形虫類の体色は不透明な真珠光沢のある白色である。

体長：雌 1.05-1.2mm 雄 1.17-1.22mm

C. candida に属する貝形虫類はヨーロッパや北アメリカに広く一般的に分布している。一般に底質が泥の淀んだ流れの淡水域に生息する (Fryer, 1980)。汽水域には生息しない。通常、単為生殖であるが、雄も稀にいる。ただし、単為生殖集団と有性生殖集団の生息地の環境の違いは認められていない (Geiger, 1998)。晩秋から冬にかけて成熟し、一年に一世代が繁殖する。

Fabaeformiscandona sp.

(図 2F)

所属科 : Candonidae Kaufmann, 1900

所属亜科 : Candoninae Kaufmann, 1900

分類学的位置付けは現在検討中である。

Cyclocypris ovum (Jurine, 1820)

(図 2G)

所属科 : Candonidae Kaufmann, 1900

所属亜科 : Cyclocypridinae Kaufmann, 1900

Cyclocypridinae 亜科の貝形虫類の背甲は一般に短く高い、そしてその表面

は滑らかであるか弱い彫刻がある。縁辺帯と重複帯は狭い。第二触肢は遊泳剛毛を持ち、その剛毛は通常末端鍵爪端より長い。雄の抱擁器官は二節からなり、入口がたまねぎ状に拡大したゼンカーズ器官の螺旋回数は7回である。

Cyclocypris 属の貝形虫類は小さく、背甲背面から見た外形が丸く太り、前方でより尖っている。眼ははっきりしている。背甲側面から見た外形は、背縁部がゆるやかに湾曲している。背甲表面は滑らかである。第一触肢と第二触肢には長い遊泳剛毛がある。第五肢の鰓板には、6本の鰓板繊維がある。第七肢の第四節は非常に長く、3本の剛毛を持つ。その最長の剛毛の長さは第二、第三、第四節を足した長さと同程度である。第七肢の第三節は、2本の剛毛を持つ。

C. ovum に属する貝形虫類は最も小さい貝形虫類の一つである。雌の背甲側面から見た外形は背縁が湾曲し、その腹縁はかなり直線である。背甲背面から見た外形は卵形である。背甲表面は滑らかで、細い剛毛が散在する。第七肢の第四節は第三節の半分くらいの長さで、第四節の最小の剛毛はS字型である。尾叉は非常に直線的で、背縁に沿って微細な剛毛が生えている。尾叉の付着部の分岐点には変異に富む形の蹴爪 (spur) がある。

雄の背甲の外形は雌に類似する。第二触肢の第三節は分節し、抱擁器官は非

対称である。

この貝形虫類の体色は茶色から暗めな茶色である。

体長：雌 0.45mm 雄 0.45mm

C. ovum に属する貝形虫類は北半球に一般的に分布し、湖沼の大小に関わらず豊富に淡水域に生息するが、流れのある水域や汽水域には生息しない。活発な遊泳貝形虫類である。成体は一年を通じて存在し、おそらく一年に二世代が繁殖する。寿命は約一年である (Mezquita *et al.*, 2002)。集団内での雌雄の個体数は同程度の割合であり、有性生殖する集団が知られている。

Cyclocypridinae sp.

(図 2H)

所属科：Candonidae Kaufmann, 1900

所属亜科：Cyclocypridinae Kaufmann, 1900

分類学的位置付けは現在検討中である。

Cypria exsculpta (Fischer, 1855)

(図 21)

所属科 : Candonidae Kaufmann, 1900

所属亜科 : Cyclocypridinae Kaufmann, 1900

Cypria 属の貝形虫類は、背甲側面から見た外形が背側で強く湾曲し、背甲背面から見た外形では幅が圧縮している。背甲側面は前方及び後方縁辺に沿って滑らかに丸みを帯び、重複帯は狭い。第一触肢と第二触肢には長い遊泳剛毛がある。第七肢の第三節は1本の剛毛を持ち (*Cyclocypris* spp. は2本)、ゼンカーズ器官の螺旋回数は7回である。

C. exsculpta に属する貝形虫類の背甲は0.8mm以上の長さである。雌の背甲側面から見た外形は背縁で強く凸状になり、腹縁ではほぼ直線である。背甲の中央部で最大高となっている。背甲は側方へ圧縮している。背甲には特徴的な縦縞がある。

雄の背甲側面から見た外形は雄に比べ後方部でより直線的に隆起し、より後方で最大高となっている。

この貝形虫類の体色は薄い茶色から暗めな紫がかった茶色である。

体長：雌 0.85mm 雄 0.85mm

C. exsculpta に属する貝形虫類はヨーロッパ北部、アジア北部、アメリカ北部に分布する。淡水性の湖沼に一般的に見られる。活発な遊泳貝形虫類である。雄も通常存在し、有性生殖する。

まとめ

本研究により、別寒辺牛湿原には少なくとも 9 種類の貝形虫類が生息することが確認された。ヨーロッパに生息する貝形虫類と同種と思われる貝形虫類数種の生息を日本でも確認した。*Cypridopsis vidua* の背甲の Mg/Ca 比は水温と相関があり (Palacios-Fest and Dettman, 2001 など)、また *Candona candida* の背甲の炭素同位体比は水温と相関があるため (Keatings *et al.*,

2002 など)、これらは環境分析に用いられている。さらに本邦産非海性貝形虫類の分類学的特徴を明らかにすると共に、ヨーロッパおよび日本に生息する貝形虫類の生態学的特徴や背甲の同位体の特徴を比較することで、北半球の環境を現在及び地質時代を通してより正確に分析する事が今後可能になると期待される。

謝辞

本研究の一部に厚岸湖・別寒辺牛湿原学術研究奨励補助金を用いた。

参考文献

Chivas, A. R., De Deckker, P. and Shelley, J. M. G. (1986) Magnesium

content of non-marine ostracods: a new palaeosalinometer and palaeothermometer. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **54**: 43-61.

Fryer, G. (1980) Acidity and species diversity in freshwater crustacean faunas. *Freshwater Biology* **10**: 41-45.

Geiger, W. (1998) Population dynamics, life histories and reproductive modes. Pp. 215-228 *in* K. Martens, ed. *Sex and parthenogenesis: evolutionary ecology of reproductive modes in non-marine ostracods*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.

Horne, D. J., Danielopol, D. L., and Martens, K. (1998) Reproductive behaviour. Pp. 157-195 *in* K. Martens, ed. *Sex and parthenogenesis: evolutionary ecology of reproductive modes in non-marine ostracods*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.

Keatings, K. W., Heaton, T. H. E., and Holmes, J. A. (2002) Carbon and oxygen isotope fractionation in non-marine ostracods: results

from a 'natural culture' environment. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 66: 1701-1711.

Kulkoyluoglu O., and Vinyard, G. L. (2000) Distribution and ecology of freshwater Ostracoda (Crustacea) collected from springs of Nevada, Idaho, and Oregon: a preliminary study. *Western North American Naturalist* 60: 291-303.

Mezquita, F., Boronat, M. D., and Miracle, M. R. (2002) The life history of *Cyclocypris ovum* (Ostracoda) in a permanent karstic lake. *Archiv fur Hydrobiologie*. 155: 687-704.

Palacios-Fest, M. R., and Dettman, D. L. (2001) Temperature controls monthly variation in Ostracode valve Mg/Ca: *Cypridopsis vidua* from a small lake in Sonora, Mexico. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 65: 2499-2507

Schornikov, E. I. (1974) On the study of ostracods (Crustacea) from the intertidal zone of the Kurile Islands. *Transactions of the Academy of Science of the U. S. S. R., Far East Science Center, Institute of Marine Biology*, 1. Flora and fauna in the intertidal

zone of the Kuril Islands: 137-214. Novosibirsk, Russia. [In Russian.]

Tsukagoshi, A. (1994) Natural history of the brackish-water ostracode genus *Ishizakiella* from East Asia: evidence for heterochrony. *Journal of Crustacean Biology* **14**: 295-313.

Yamaguchi, S. (2000) Phylogenetic and biogeographical history of the genus *Ishizakiella* (Ostracoda) inferred from mitochondrial COI gene sequences. *Journal of Crustacean Biology* **20**: 357-384.

山口 成能 (2000) 貝形虫類 *Ishizakiella* 属の分子生物地理学的研究. 月刊海洋 **32**: 219-224.

山口 成能 (2001) 分子生物地理に基づいた貝形虫類 *Ishizakiella* 属の分散と形態進化. 月刊海洋 号外 No. **26**: 40-47.

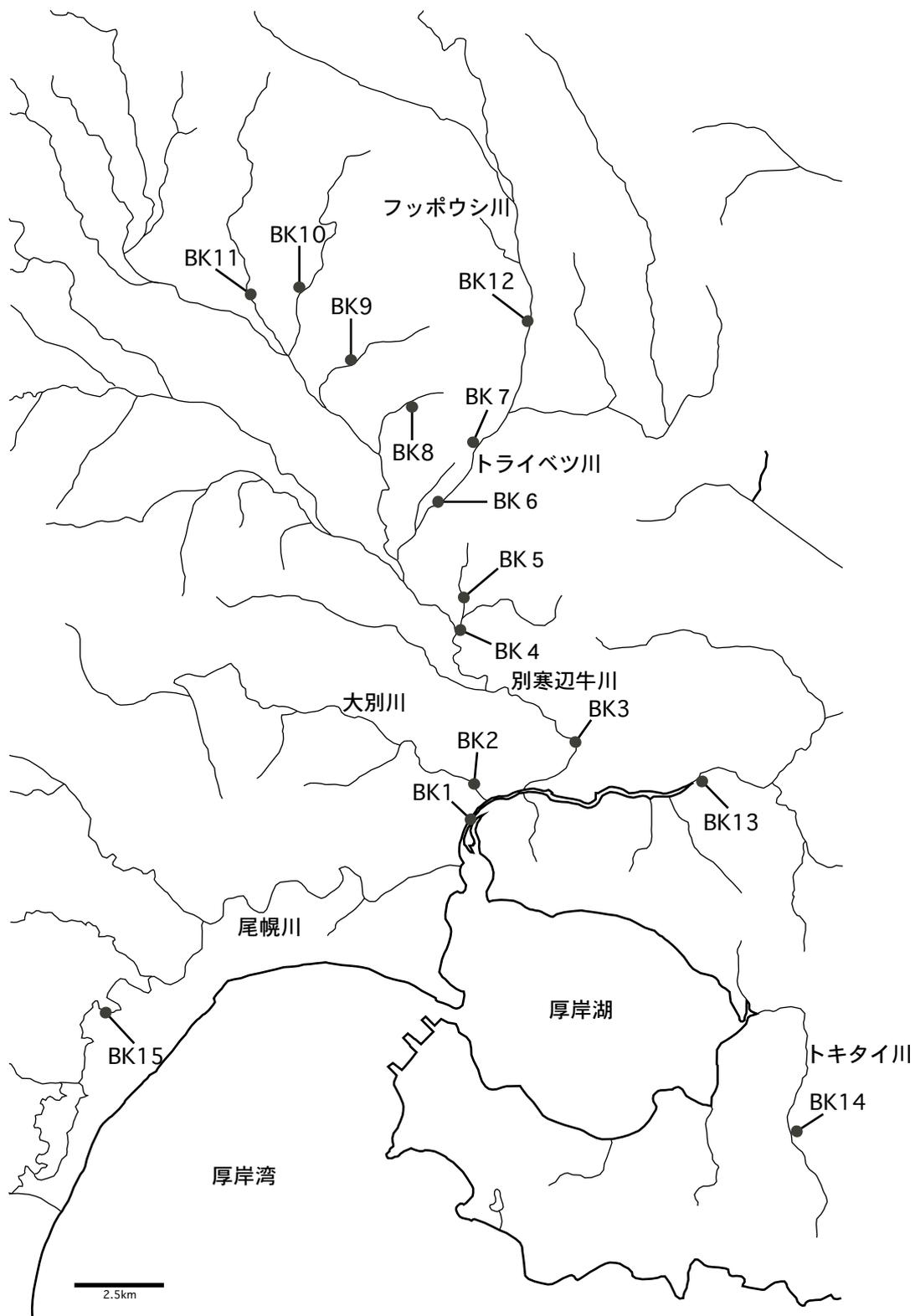


図1. 採取地

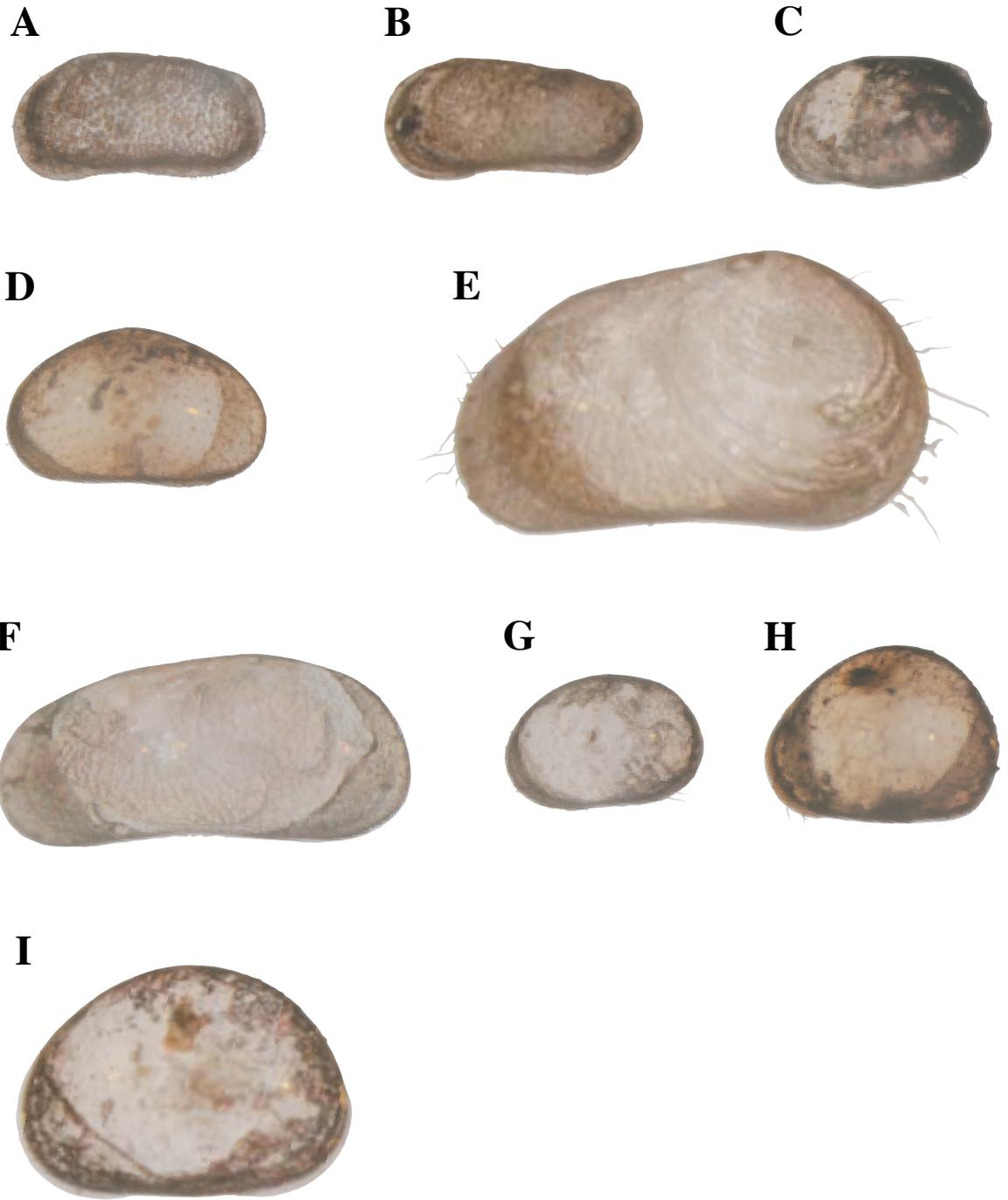


図 2. 背甲側面から見た貝形虫類